

条锈病对小麦 (*Triticum aestivum* L.) 叶片光合功能 及光合功能蛋白 D1 表达的影响

沈 喜¹, 李红玉^{1,*}, 贾秋珍², 冯汉青¹, 李敏权³, 梁厚果¹

(1. 兰州大学生命科学院, 甘肃 兰州 730000; 2. 甘肃省农科院植保所, 甘肃 兰州 730070;

3. 甘肃农业大学植保系, 甘肃 兰州 730070)

摘要:测定了小麦 (*Triticum aestivum* L.) 感染小麦条锈病后的光合常数, 以及叶绿素含量、类囊体膜光合电子传递速率和光合反应中心 D1 蛋白的变化。实验显示, 条锈病侵染导致感病小麦叶片净光合速率与叶绿素含量降低; 抗病小麦经侵染后净光合速率却有恢复过程, 叶绿素含量先降后升。此外, 感病小麦叶片被侵染后全链电子传递速率受到抑制, PSII 电子传递速率的变化与全链电子传递速率的变化趋势相似, 但 PSI 电子传递速率受到的影响较小; 抗病小麦小麦叶片被侵染后电子传递速率所受影响较小。同时发现, 病程中, 感病和抗病小麦 PSII 的光合反应中心 D1 蛋白含量变化总是与 PSII 电子传递速率的变化类似, 推测 D1 蛋白的表达量变化是引起 PSII 电子传递活性与全链电子传递速率变化的主要因素之一。

关键词:小麦 (*Triticum aestivum* L.); 条锈病; 光合作用; 电子传递; PSII; D1 蛋白

文章编号: 1000-0933(2008)02-0669-08 中图分类号: Q945, Q948, S512 文献标识码: A

Influence of wheat (*Triticum aestivum* L.) stripe rust infection on photosynthetic function and expression protein D1 of what leaves

SHEN Xi¹, LI Hong-Yu^{1,*}, JIA Qiu-Zhen², FENG Han-Qing¹, LI Min-Quan³, LIANG Hou-Guo¹

1 Department of Biochemistry and Molecular Biology, School of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

2 Institute of Plant Protection, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou 730070, China

3 Department of Plant Protection, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(2): 0669 ~ 0676.

Abstract: Two wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) that differ in their sensitivities to infection (MX146; sensitive, and 88375; tolerant) were infected by *Puccinia striiformis* and used to evaluate the relationship between pathogen infection and host photosynthesis functions by measuring photo-synthesis constant, chlorophyll content, photosynthetic electron transport rate and expression of protein D1 of photosystem II reaction centers. We found that net photosynthetic rate and chlorophyll content decreased in the infected sensitive wheat cultivar, while both net photosynthetic rate and the chlorophyll content of the tolerant wheat has a recovery process. In infected sensitive wheat, the electron transport rate of PSII was similar to that of whole chain which was inhibited by pathogen infections, but less influence shown on electron transport rate of PSI. Whereas in infected tolerant wheat, the effects of infection on electron transport rate were minor. The protein D1 content variance always showed similar or proportional trend to that of PSII electron transport rate, indicating that suppression of D1

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30471133, 30170238); 国家教育部百篇优秀博士论文基金资助项目(199924)

收稿日期:2006-11-06; **修订日期:**2007-07-12

作者简介:沈喜(1973~), 女, 浙江绍兴人, 硕士, 从事植物分子病理学研究. E-mail: shenxi@lzu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Lihy@lzu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30471133, 30170238); Foundation of Hundred Excellent Doctor Paper, China (No. 199924)

Received date: 2006-11-06; **Accepted date:** 2007-07-12

Biography: SHEN Xi, Master, mainly engaged in plant molecule pathology. E-mail: shenxi@lzu.edu.cn

expression is a possible cause for the inhibition of PSII electron transport.

Key Words: wheat (*Triticum aestivum* L.); wheat stripe rust; thylakoid; PSII; protein D1

影响植物光合作用的因素可分为外部因素和内部因素。外部因素包括外部化学与物理因子等的变化;而内部因素包括气孔开闭、叶片内 CO_2 浓度以及光合相关蛋白与基因的表达等。外部因素通过内部因素起作用,从而影响植物的光合作用。一些研究发现,病原菌侵染会引起植物光合作用的改变^[1~3],而且有报道表明,病原菌胁迫引起植物净光合速率的降低可能是气孔导度降低引起的^[2]。但是又有大量证据表明非气孔因子的内部因素,如光合放氧活性,光系统 I 和光系统 II 电子传递活性的降低等也对其起着重要的作用^[4~9]。因此,外界条件如何通过影响植物的内部的生理变化而影响植物的光合性能始终是光合作用研究的重点问题。

植物光合作用的能量转化过程是在叶绿体的类囊体上完成的,PS II 作为类囊体膜上的重要色素-蛋白复合物,对光合作用的完成起着至关重要的作用^[10]。PS II 的光合反应中心 D1 蛋白为叶绿体 *psbA* 基因编码。已有研究表明,衰老、低温、水分亏缺、紫外线照射以及重金属等胁迫条件可通过影响植物 D1 蛋白的表达及其周转,进而影响植物的光合作用^[11,12,7,8,13~16]。可见,光系统 II 的电子传递速率以及 D1 蛋白的表达在外界因素影响光合作用的过程中扮演着重要的角色。研究发现,白粉病侵染抑制了黄瓜叶片 D1 蛋白的基因表达与 PS II 的电子传递速率^[17]。说明,病原菌侵染对植物光合作用的影响主要是通过抑制 D1 蛋白的基因表达,进而影响了光系统 II 的电子传递速率造成的。然而,植物与病原菌间的多种互作形式对植物 D1 蛋白的表达与光合的影响还缺少足够的研究,对其详细的分子生物学的机理的认识也较为有限。

鉴于植物与病原相互间亲和或非亲和作用如何影响着植物光合作用等问题的研究目前在国内外鲜见报道,以小麦-小麦条锈病菌亲和与非亲和互作系统为研究体系,对相关的部分问题进行研究,现将实验结果总结如下。希望对阐明病理条件下植物光合作用变化的机理与指导实际生产发挥作用。

1 材料与方法

1.1 小麦的培养和胁迫处理

供试小麦 (*Triticum aestivum* L.) 品种为条锈病 (*Puccinia striiformis* West) 高感小麦品种铭贤 146 和条锈病高抗小麦品种 88375 (由甘肃省农业科学研究院提供),铭贤 169 接种后表现为 4 型(高感),88375 接种后表现为 1 型(高抗)。供试条锈病菌为条中 29 号、洛 13IV 类型、条中 32 号的单孢纯化菌株(由甘肃省农业科学研究院提供)。

麦种经浸泡后分别播种于装有蛭石的塑料钵内,每钵 50 株,共 80 钵。然后在一叶期采用涂抹法对 40 钵(铭贤 169 和 88375 各 20 钵)麦苗接种条锈菌夏孢子。涂抹方法为:摩擦除去待侵染小麦叶片上的蜡质,用接种针蘸取萌发的孢子涂在一叶上。剩余 40 钵不作任何处理。保湿 24h 后,然后隔离培养在 13~15℃,光照 12h/d,湿度保持在 60%~70% 的培养室中。在接种 0、1、3、6、9、12d 时分别拍照、取样测定。

1.2 光合数据的测定:

净光合速率(P_n)、气孔导度(C_s)、蒸腾强度(E)、叶温(T_l)等光合参数均用英国 CIRAS-1 型光合仪进行测定。各项目和参数的测定均测定 3 组,每组重复测 3 次。

1.3 类囊体膜的分离

类囊体膜的分离按 Dunkley & Anderson^[18]的方法。取鲜重为 1g 的小麦叶片在液氮中研成细粉后,加入预冷的提取缓冲液(50mmol/L K_3PO_4 , 10mmol/L KCl, 0.33mol/L sucrose, pH7.2),通过 4 层纱布过滤后于 2000 × g 离心 10 min。沉淀用不含蔗糖的提起缓冲液悬浮,然后在 4000 × g 离心 10 min。所得类囊体膜用 1mmol/L Na_2EDTA (pH8.0)洗两次,用 50mM Tricine (pH8.0)洗一次后悬浮于 50mmol/L Tricine (pH8.0)中。

1.4 叶绿素含量测定

叶绿素含量的测定采用 Arnon^[19]的方法。

1.5 叶绿体光化学活性测定

用 Clark-氧电极按 Tripathy 和 Mohanty^[20]方法测定。全链电子传递速率($H_2O \rightarrow MV$)反应液组成为: Hepes(pH7.5)50mmol/L, NaCl 10mmol/L, NH_4Cl_2 2mmol/L, $MgCl_2$ 3mmol/L, NaN_3 1mmol/L, MV 0.5mmol/L; PS II 电子传递速率($H_2O \rightarrow DCPIP$)反应液组成为: $MgCl_2$ 3mmol/L, NaCl 10mmol/L, DCPIP 400 μ mol/L, Hepes-NaOH(pH7.0) 50mmol/L; PS II 光合电子传递速率(DCPIP/AsA $\rightarrow$ MV)反应液组成除加入 DCMU 10 μ mol/L 外,其余成分与全链电子测定液相同。测定温度为 24.5 $^{\circ}C$,光强为 800 μ mol $m^{-2} s^{-1}$,叶绿素浓度为 10 μ g/ml。取 3 次测定结果的平均值。

1.6 类囊体膜色素蛋白复合体的 SDS-PAGE 电泳和 Western blotting

类囊体膜电泳基本按照 Laemmli^[21]的方法略加改动。浓缩胶的浓度为 5%,分离胶的浓度为 13.75%,浓缩胶和分离胶中都含有 6M 尿素,电泳缓冲液含 0.125mol/L Tris,0.96mol/L Gly, 0.5% SDS。上样以叶绿素含量为准,上样量为 10 μ g/ml。进行 Western 印迹时,凝胶不经染色而直接电转移至硝酸纤维素膜上,转移后的硝酸纤维素膜按 Maniatis^[22]的方法用脱脂奶粉进行覆盖,与一抗温育后,再与磷酸酯酶偶联的二抗温育,最后加入酶底物进行显色。(D1 抗体由 Dr. K. Satoh 馈赠)。

2 实验结果

2.1 小麦条锈病菌侵染后高感小麦铭贤 169 和抗病小麦 88375 光合特性的变化

2.1.1 高感小麦铭贤 169 和抗病小麦 88375 净光合速率的变化

条锈病菌侵染小麦高感和高抗品种后,其净光合速率有着截然不同的反应(如图 1)。高感小麦铭贤 169 受到侵染后小麦叶片净光合速率不断的降低,到侵染 12d 时,已经降低到侵染 0d 时的 45.62%,而且仅是 12d 时对照净光合速率的 43.54%,净光合速率受到严重影响。抗病小麦 88375 与正常对照相比较,在侵染第 6 天时,净光合速率有一个恢复性回升过程(见图 1),竟然高于对照 28%,然后降低,一直降低到对照的 69.78%。显示抗病小麦通过提高净光合速率以抵抗病原菌的侵染,但是当侵染程度增强时,抗病小麦的净光合速率最终还是受到影响。

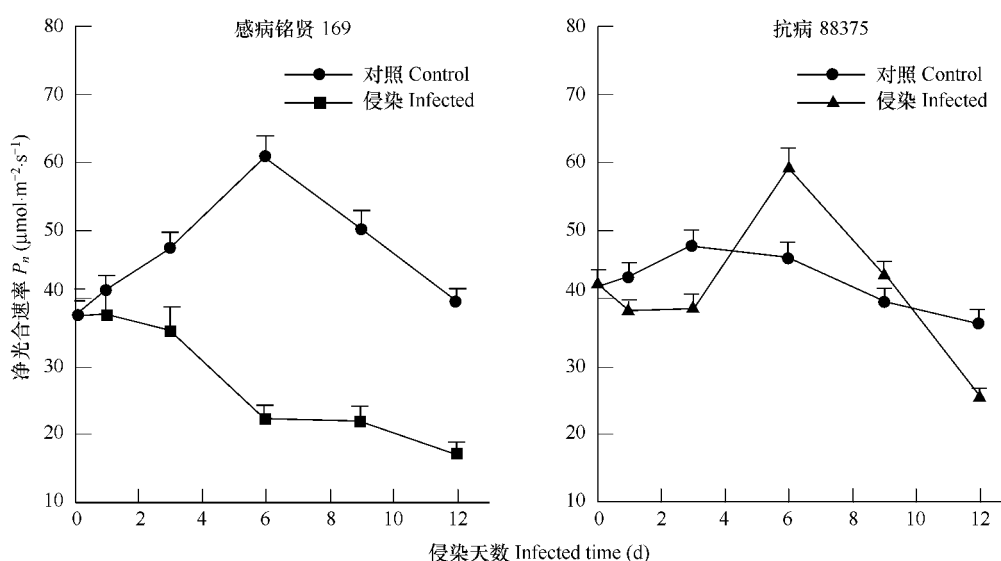


图 1 感病铭贤 169 和抗病 88375 净光合速率(P_n)的变化

Fig. 1 Changes of P_n on MingXian169 and 88375

2.1.2 高感小麦铭贤 169 和抗病小麦 88375 蒸腾强度、气孔导度的变化

感病小麦铭贤 169 各处理的气孔导度和蒸腾强度变化,结果对照与侵染处理两者差别不大,几乎有着相同的变化趋势(如图 2 和图 3)。抗病小麦 88375 气孔导度的对照与侵染的变化和侵染的时间没有一定的关系;同样,抗病小麦 88375 对照与侵染的蒸腾强度和侵染时间也没有明显的相关性。说明小麦的气孔因子对病原菌的侵染不敏感,这也暗示着条锈病侵染并不是通过气孔因子来影响小麦的光合速率,而主要是通过小麦内部因素的作用而影响光合速率。

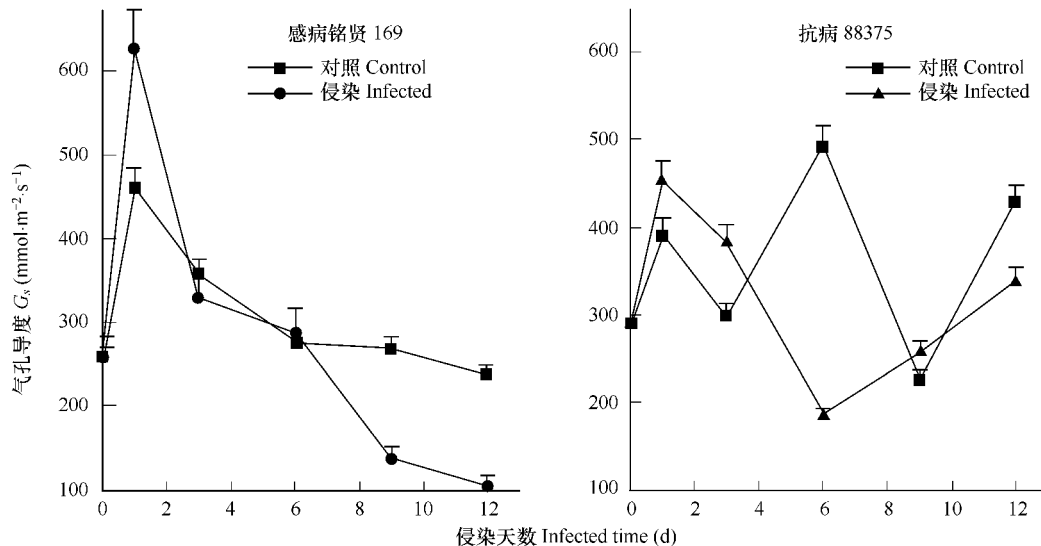


图2 感病铭贤 169 和抗病 88375 气孔导度(G_s)的变化

Fig. 2 Changes of G_s on MingXian169 and 88375

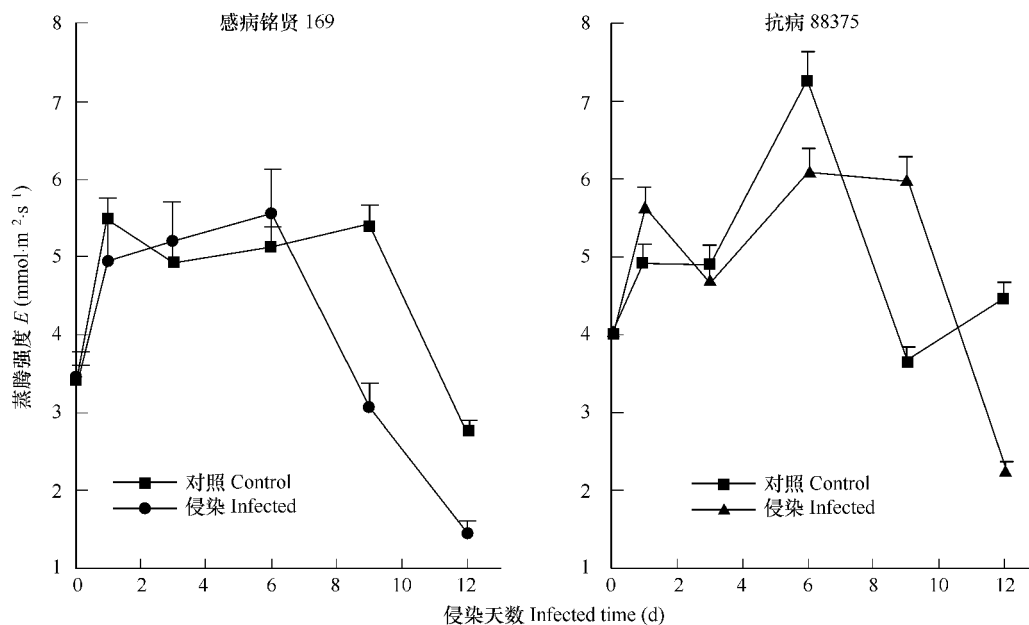


图3 感病铭贤 169 和抗病 88375 蒸腾强度(E)的变化

Fig. 3 Changes of E on MingXian169 and 88375

2.1.3 高感小麦铭贤 169 和抗病小麦 88375 叶温的变化

由图 4 可见,感病小麦铭贤 169 与光合速率下降相伴随的还有侵染叶片叶温的上升,随着侵染时间的延

长,叶温逐渐升高。而抗病小麦 88375 的叶温在对照和侵染之间几乎没有差别,说明抗病小麦的叶温不受侵染的影响。一般情况下,叶片叶温的上升有利于光合作用的进行,但本研究中侵染叶片的光合速率却在一直下降,说明条锈病侵染所导致的小麦光合作用的降低是温度补偿所无法逆转的。

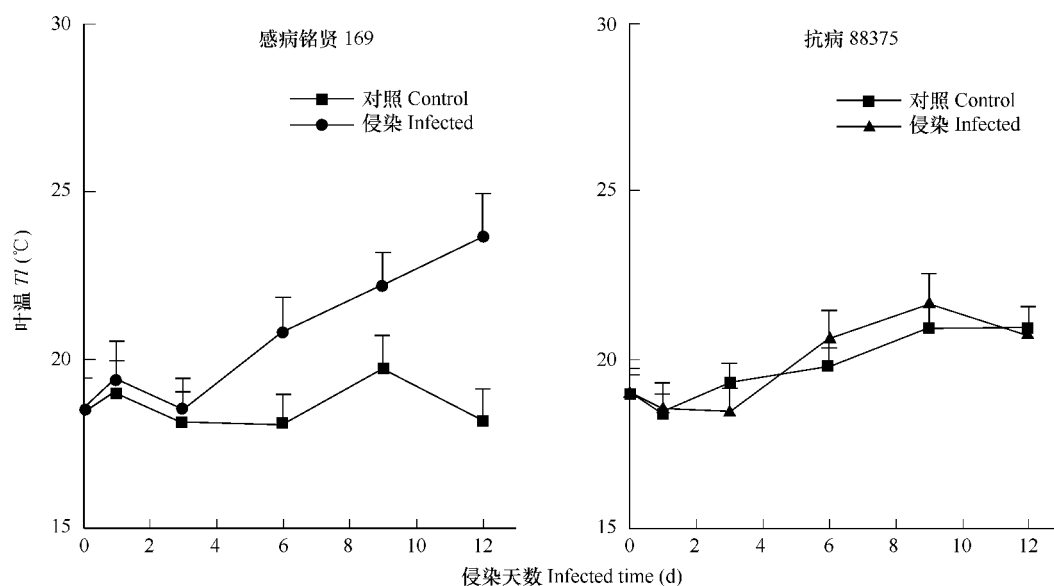


图4 感病铭贤 169 和抗病 88375 叶温(T_l)的变化

Fig. 4 Changes of T_l on MingXian169 and 88375

2.2 条锈病菌胁迫对小麦叶片叶绿素含量的影响

由图 5 可以看出,感病小麦品种铭贤 169 受到侵染后的叶绿素含量明显降低,到侵染 12d 时降低到 0 天的 68.99%,显示出在感病小麦品种受到侵染后,其叶绿素或者合成减少,或者降解增加,从而对叶片的光合作用的降低产生影响。而抗病小麦品种 88375 受到侵染后,前 3 天叶绿素含量有下降趋势,侵染第 6 天后,叶绿素含量一直呈较高的增加趋势,甚至比对照高很多。暗示了抗病品种具有较强的叶绿素恢复机制来对抗病原菌的侵染。

2.3 条锈病菌侵染对小麦类囊体膜的电子传递速率的影响

感病小麦铭贤 169 在用条锈病菌侵染后的第 1 天时,PSII 电子传递速率就下降到了对照水平的 80.9%,并在整体上随着病程的深入持续降低。而全链电子传递速率在侵染后第 3 天时开始有所下降,侵染后第 6 天与侵染后第 3 天相比未达显著差异,之后全链电子传递速率随着病程的深入继续降低。故整体上,侵染造成了感病小麦全链电子传递速率和 PSII 电子传递速率的降低。但 PSII 的传递速率先于全链电子传递速率受到病原侵染的影响。而 PSI 的电子传递速率的变化与对照相比侵染初期下降,在侵染后的第 6 天时又有所上升(见表 1)。可见,整个电子传递链中 PSII 电子传递速率的降低对全链电子传递速率的降低有很大的影响。

抗病小麦品种 88375 受条锈病菌侵染后,与正常对照相比,PSII 的电子传递速率和全链电子传递速率在侵染后的第 3 天时分别降低到对照水平的 89.4% 和 90.2%。整体上,虽然抗病小麦全链电子传递速率和 PSII 的电子传递速率在病程中有一定程度的下降,但下降幅度均小于感病小麦,并在侵染后期有不同程度的

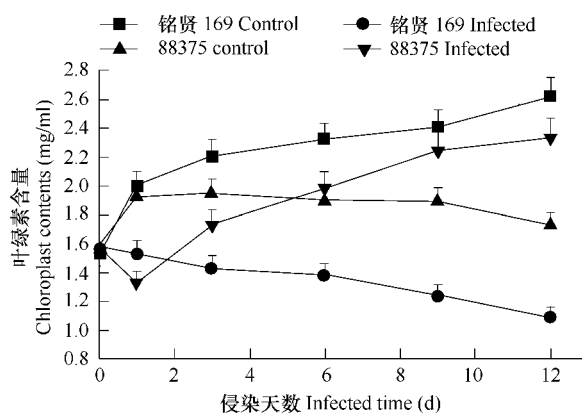


图5 感病铭贤 169 和抗病 88375 叶绿素含量的变化

Fig. 5 Changes of chloroplast contents on MingXian169 and 88375

回升。PSI 电子传递速率在病程中逐渐上升。可见抗病小麦类囊体膜的电子传递速率受到病原侵染的影响较小。

表 1 条锈病对感病小麦铭贤 169 叶片类囊体膜的光合电子传递速率的影响

Table 1 The effect of infection on electron transport rate($\mu\text{mol O}_2\text{mg}^{-1}\text{Chl h}^{-1}$) in thylakoids in MingXian169 leaves

侵染天数 Day after Infection(d)	全链 Whole-chain ($\text{H}_2\text{O}\rightarrow\text{MV}$)		光系统 I PSI(DCPIP $\rightarrow$ MV)		光系统 II PSII ($\text{H}_2\text{O}\rightarrow\text{DCPIP}$)	
	The health 对照	The infected 侵染	The health 对照	The infected 侵染	The health 对照	The infected 侵染
0	142.5 $\pm$ 34.3	142.5 $\pm$ 34.3	190 $\pm$ 41.4	190 $\pm$ 41.4	139.33 $\pm$ 11.0	139.33 $\pm$ 11.0
1	128.25 $\pm$ 12.26	133.6 $\pm$ 2.2	205.83 $\pm$ 77.4	180.5 $\pm$ 11.0	140.13 $\pm$ 9.1	112.7 $\pm$ 5.8
3	123.5 $\pm$ 16.45	114.6 $\pm$ 2.2	174.8 $\pm$ 45.9	169.1 $\pm$ 11.0	121.13 $\pm$ 14.3	100.1 $\pm$ 5.4
6	118.75 $\pm$ 12.26	119.7 $\pm$ 15.2	188.1 $\pm$ 48.2	195.7 $\pm$ 26.9	120.33 $\pm$ 20.5	108.9 $\pm$ 11.8
9	116.38 $\pm$ 19.58	96.9 $\pm$ 3.8	177.33 $\pm$ 36.0	197.6 $\pm$ 8.1	121.13 $\pm$ 21.1	105.1 $\pm$ 2.2
12	136.17 $\pm$ 5.48	66.5 $\pm$ 7.6	161.5 $\pm$ 13.4	222.3 $\pm$ 21.6	125.88 $\pm$ 28.4	81.1 $\pm$ 3.9

表中数据为测定的平均值 $\pm$ 标准误 Values are means $\pm$ SD

表 2 条锈病对抗病小麦 88375 叶片类囊体膜的光合电子传递速率的影响

Table 2 The effect of infection on the electron transport rate($\mu\text{mol O}_2\text{mg}^{-1}\text{Chl h}^{-1}$) in thylakoids in 88375 leaves

侵染天数 Day after infection	全链 Whole-chain ($\text{H}_2\text{O}\rightarrow\text{MV}$)		光系统 I PSI(DCPIP $\rightarrow$ MV)		光系统 II PSII ($\text{H}_2\text{O}\rightarrow\text{DCPIP}$)	
	The health 对照	The infected 侵染	The health 对照	The infected 侵染	The health 对照	The infected 侵染
0	104.9 $\pm$ 43.5	104.9 $\pm$ 43.5	120.7 $\pm$ 22.8	120.7 $\pm$ 22.8	98.7 $\pm$ 31.7	98.7 $\pm$ 31.7
1	104.6 $\pm$ 22.2	90.4 $\pm$ 31.5	130.7 $\pm$ 30.2	121.2 $\pm$ 32.5	93.3 $\pm$ 25.6	94.7 $\pm$ 30.9
3	109.1 $\pm$ 18.9	98.5 $\pm$ 33.4	145.4 $\pm$ 30.9	131.3 $\pm$ 12.9	99.4 $\pm$ 16.4	88.2 $\pm$ 30.7
6	102.9 $\pm$ 17.0	94.0 $\pm$ 39.7	143.5 $\pm$ 28.2	148.5 $\pm$ 10.0	99.2 $\pm$ 19.0	95.4 $\pm$ 23.4
9	117.18 $\pm$ 21.4	94.2 $\pm$ 23.0	136.8 $\pm$ 32.2	165.8 $\pm$ 19.8	104.16 $\pm$ 34.0	96.9 $\pm$ 19.8
12	116.46 $\pm$ 10.2	90.9 $\pm$ 25.3	155.4 $\pm$ 35.12	173.9 $\pm$ 15.1	105.81 $\pm$ 39.1	96.2 $\pm$ 17.7

表中数据为测定的平均值 $\pm$ 标准误 Values are means $\pm$ SD

2.4 条锈病侵染对小麦光系统 II 反应中心 D1 蛋白稳态水平的影响

图 6、7、8、9 显示了条锈病侵染对叶片光系统 II 反应中心 D1 蛋白稳态水平的变化。

由图 6 可见,在蛋白上样量一致的情况下,未受到侵染的铭贤 169 小麦叶片 D1 蛋白的表达含量一直保持同一水平;而受到侵染后,铭贤 169 小麦叶片的 D1 蛋白在不同的时间点上有所降低(如侵染后的第 1、3、12 天)(图 7)。

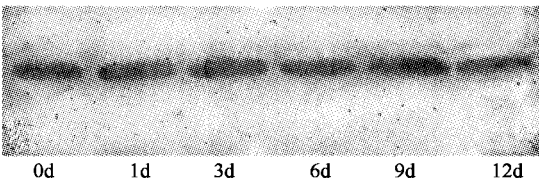


图 6 铭贤 169 对照叶片类囊体膜 D1 蛋白 Western-blotting 结果
Fig.6 Western-blotting results of thylakoid membrane D1 protein of uninfected Mingxian169 wheat

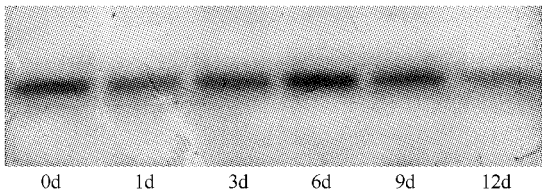


图 7 铭贤 169 染病叶片类囊体膜 D1 蛋白 Western-blotting 结果
Fig.7 Western-blotting results of thylakoid membrane D1 protein of infected Mingxian169 wheat

图 8、图 9 显示了条锈病侵染对抗病 88375 叶片光系统 II 反应中心 D1 蛋白稳态水平的影响。图 8 可见正常对照 D1 蛋白的表达含量一直保持较高水平,侵染的 88375 D1 含量在侵染第 3 天有所下降,到第 6 天后就开始逐渐回升至正常(图 9)。

3 讨论

如前言所述,人们把影响植物光合速率的因素分为两大类,即外部因素和内部因素。气孔关闭,叶片内 CO_2 浓度降低所导致的光合作用的降低和温度对光合作用的影响,是典型的外部作用因素。为证实病原菌感染到底是通过外部因素还是内部因素影响植物的内部的生理变化而影响植物的光合性能,测定了感病和抗病小麦品种的光合数据,证实小麦感病和抗病品种的气孔导度和蒸腾强度对条锈病菌侵染没有明显响应。可见,病原菌侵染情况下,气孔因子对植物光合速率的影响不是主要的,而病原菌侵染使植物叶片的叶绿素普遍受到影响和破坏。

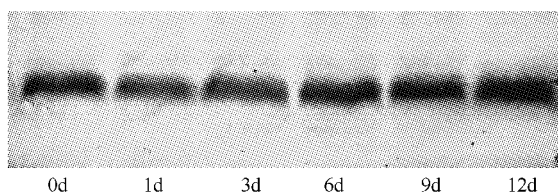


图 8 88375 对照叶片类囊体膜 D1 蛋白 Western-blotting 结果

Fig. 8 Western-blotting results of thylakoid membrane D1 protein of uninfected 88375 wheat

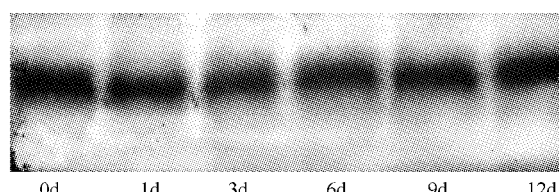


图 9 88375 染病叶片类囊体膜 D1 蛋白 Western-blotting 结果

Fig. 9 Western-blotting results of thylakoid membrane D1 protein of infected 88375 wheat

条锈病菌侵染使得感病和抗病小麦叶片类囊体膜全链电子传递速率和 PS II 的电子传递速率都受到影响并有所降低,类囊体膜的全链电子传递速率和 PS II 的电子传递速率的变化趋势较为相似。而与对照相比,PSI 的电子传递速率并没有因病原的侵染而下降。这个结果与以前研究过的病毒侵染对寄主类囊体膜电子传递速率的影响结论相似^[3,23]。在感病小麦中,PSII 的传递速率先于全链电子传递速率受到病原侵染的影响,表明病原真菌的侵染主要造成了 PS II 电子传递功能受损,继而影响了光合膜全链电子传递速率的下降。

为探讨 PS II 对病原真菌敏感的相关的分子机制,本文研究了与放氧中心关系紧密的 D1 蛋白的含量变化。PS II 光合反应中心 D1 蛋白的最大特点就是其特有的快速的代谢周转速率^[25]。从本实验的结果可以看出,无论是感病或抗病植物,D1 蛋白的含量变化与类囊体膜全链电子传递速率、PS II 的电子传递速率的变化有一定的相似性:在对照小麦叶片中,D1 蛋白含量与 PS II 的电子传递速率保持着较为稳定的水平,但当小麦叶片受到条锈病菌侵染后,PS II 的电子传递速率随着病程降低,D1 蛋白的表达含量在病程中的一些时间点上有所下降。暗示 D1 蛋白表达含量的降低可能导致了 PSII 反应中心结构的变化,从而引起了 PSII 电子传递的受阻,改变了光合电子传递速率。病原菌侵染植物叶片造成 D1 蛋白稳态水平的变化可能是引起 PS II 电子传递活性变化的主要因素之一。

通过对抗病小麦与感病小麦的对比可以发现,抗病小麦的叶片受侵染后,其 D1 蛋白的表达含量变化并不明显,而感病小麦 D1 蛋白的含量在侵染后有不同程度的下降。对燕麦冠锈病^[26,27]以及对小麦秆锈病^[28]的小种专化抗病性研究后均发现,寄主不亲和反应的表达与叶片蛋白质合成能力的特异性增强有关。商鸿生等^[29]也发现,条锈菌侵染小麦叶片,表现不亲和性反应的叶片总 RNA 合成有所增加,而亲和性反应寄主叶片则低于未接种对照。由此推测,病原对植物的侵染造成了 D1 蛋白表达水平的下降,而 D1 蛋白稳态水平是基因转录与蛋白周转共同的结果。在病原菌侵染下,抗病性小麦特异性蛋白质的表达与合成能力可能强于感病小麦,故在病程中保持了较为稳定的水平,从而也使得光系统 II 反应中心结构在病程中较为稳定,并保护了全链电子传递的水平,但其机制还需要深入研究。

References:

- [1] Sachiko F, Kintake S, Ichiro T. Photosynthetic properties of leaves of *Eupatorium makinoi* infected by a geminivirus. *Photosynthesis Research*, 1997, 53:253 - 261.
- [2] Guo X Q, Li X D, Zhu H C, *et al.* Effect of PVY-infection on photosynthesis of tobacco. *Acta Phytopatholog Sinica*, 2000, 30(1):94 - 95.

- [3] Wang C M, Shi D J, Zhu S F, *et al.* Effects of cucumber mosaic virus on photosynthetic activities of tobacco leaves and chloroplasts. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42(4): 388—392.
- [4] Von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 1982, 153: 376—387.
- [5] Matoria D N, Ortoidse T V, Nixolaev G M. Effects of dehydration on electron transport activity in chloroplasts. *Photosynthetica*, 1982, 16: 226—233.
- [6] Havaux C O, Malkin S. Photosynthetic responses to water stress in leaves exposed by photoacoustics and related methods II. The effect of rapid drought on the electron transport and relative activities of photosystems. *Plant Physiol*, 1986, 82: 834—839.
- [7] He J X, Wang J, Liang H G. Effects of water stress on photochemical function and protein metabolism of photosystem II in wheat leaves. *Physiol. Plant*, 1995, 93: 771—777.
- [8] Hao L M, Liang H G, Wang Z L, *et al.* Effects of water stress and rewatering on turnover and gene expression of photosystem II reaction center polypeptide D1 in *Zea mays*. *Austrian J. Plant Physiol.*, 1999, 26: 375—378.
- [9] Li W R, Feng J C, Jiang T R, *et al.* Seasonal changes in photosynthetic characteristics in *Ammopiptanthus Moncolicus*. *Acta Botanica Sinica*, 1999, 41(2): 190—193.
- [10] Kyle D J, Ohad I, Artzen C J. Membrane protein damage and repair: selective loss of a quinone-protein function in chloroplast membrane. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1984, 81: 4070—4074.
- [11] Bate N J, Straus N A, Thompson J E. Expression of chloroplast photosynthesis genes during leaf senescence. *Physiol. Plant*, 1990, 80: 217—225.
- [12] Nie G Y, Robertson E J, Fryer M J, *et al.* Response of the photosynthetic apparatus in maize leaves grown at low temperature on transfer to normal growth temperature. *Plant Cell Environ*, 1990, 18: 1—12.
- [13] Baker N R. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol. Plant*, 1991, 81: 563—570.
- [14] Lütz D, Steiger A, Godd D. Influence of air pollutants and nutrient deficiency on D1 protein content and photosynthesis in young spruce trees. *Physiol. Plant*, 1992, 85: 611—617.
- [15] Breidenkamp G J, Baker N R. Temperature-sensitivity of D1 Protein metabolism in isolated *Zea mays* chloroplasts. *Plant Cell Environ*, 1994, 17: 205—210.
- [16] Heidrun D, Herbig A, Godd D. Stressed degradation of the photosynthetic apparatus is accompanied by changes in the thylakoid protein turnover and phosphorylation. *Physiol. Plant*, 1995, 93: 179—186.
- [17] Shen X, Li H Y, Wen Y, *et al.* Influence of cucumber powdery mildew (*Sphaerotheca fuliginea*) infection on photosynthetic electron transport and protein D1 expression of cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaf. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2003, 33(6): 546—549.
- [18] Dunkey P R, Anderson J M. The light-harvesting chlorophyll a/b-protein complex from barley thylakoid membranes. Polypeptide composition and characterization of an oligomer. *Biochim. Biophys. Acta*, 1979, 545: 174—187.
- [19] Amon D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol*, 1949, 24: 1—15.
- [20] Tripathy B C, Mohanty P. Zinc-inhibited electron transport of photosynthesis in isolated barley chloroplasts. *Plant Physiol*, 1980, 66: 1174—1178.
- [21] Laemmli U K. Cleavage of structural protein during the assembly of the head of the bacteriophage T4. *Nature*, 1970, 117: 680—685.
- [22] Maniatis T, Fritsch E F, Sambrook eds J. *Molecular Cloning A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbor Laboratory, 1989.
- [23] Reinero A, Reachy R N. Reduced photosystem II activity and accumulation of viral coat protein in chloroplasts of leaves infected with tobacco mosaic virus. *Plant Physiol*, 1989, 89: 111—116.
- [24] Yamamoto H, Tani T, Hokin H. Protein synthesis linked with resistance of oat leaves to crown rust fungus. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn*, 1976, 48: 583—590.
- [25] Yamamoto H, Tani T. Enhancement of in vitro transcription in nuclei of oat leaves following infection with compatible race of *Puccinia coronata*. *Ann. Phytopathol. Soc. Jpn*, 1987, 53: 21—27.
- [26] Greenland A, Shaw M. Polyribosome fractions and protein synthesis in infected wheat. *Can J Bot*, 1986, 64: 1916—1926.
- [27] Shang H S, Zhang H, Li Z Q. Wheat rust RNA synthesis rRNA synthesis rRNA electrophores. *Acta Phytopathologica Sinica*, 1995, 25(3): 215—220.

参考文献:

- [2] 郭兴启, 李向东, 朱汉城, 等. 马铃薯 Y 病毒的侵染对烟草叶片光合作用的影响. *植物病理学报*, 2000, 30(1): 94—95.
- [3] 王春梅, 施定基, 朱水芳, 等. 黄瓜花叶病毒对烟草叶片和叶绿体光合活性的影响. *植物学报*, 2000, 42(4): 388—392.
- [17] 沈喜, 李红玉, 文雅, 等. 白粉病菌侵染对黄瓜叶片光合电子传递及其 PS II 功能蛋白 D1 表达的影响. *植物病理学报*, 2003, 42(4): 388—392.
- [27] 商鸿生, 张慧, 李振歧. 条锈菌侵染初期小麦初生叶内可翻译 mRNA 的变化. *植物病理学报*, 1995, 25(3): 215—220.