

薯瘟菌对甘薯叶片光合特性及叶绿体结构的影响

王伟英^{1,2}, 邱永祥², 邱珊莲¹, 柯玉琴^{3*}, 潘廷国³

(1. 福建省农业科学院甘蔗研究所, 福建 漳州 360005; 2. 福建省农业科学院作物研究所, 福州 350013; 3. 福建农林大学生命科学院, 福州 350002)

摘要: 为探讨甘薯(*Dioscorea esculenta*)被薯瘟菌(*Ralstonia solanacearum*)侵染后的响应,以抗病品种‘湘薯 75-55’和感病品种‘胜利百号’为材料,对甘薯叶片的光合特性和叶绿体结构进行了研究。结果表明,薯瘟菌侵染后,‘胜利百号’叶片的细胞膜透性(MP)明显增大,叶绿素(Chl)含量下降,净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度(Gs)下降,胞间二氧化碳浓度(Ci)和内源ABA含量急剧升高,且细胞膜完整性被破坏,叶绿体数目减少、膨胀模糊、基粒片层松散解体以及淀粉粒变小;而‘湘薯 75-55’的各个指标变化不大,细胞膜结构完整,叶绿体基粒片层排列整齐。因此,薯瘟菌侵染后不同抗病品种甘薯叶片在光合特性和叶绿体结构上表现出显著的差异。

关键词: 甘薯; 薯瘟菌; 叶片; 细胞膜透性; 叶绿体; 光合特性

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2014.06.009

Photosynthetic Characteristics and Chloroplast Ultrastructure of Sweet Potato Leaves Infected by *Ralstonia solanacearum*

WANG Wei-ying^{1,2}, QIU Yong-xiang², QIU Shan-lian¹, KE Yu-qin^{3*}, PAN Ting-guo³

(1. Institute of Sugarcane Sciences, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Zhangzhou 360005, China; 2. Institute of Crop Sciences, Fujian Academy of Agricultural Sciences, Fuzhou 350013, China; 3. College of Science, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: In order to understand the response of sweet potato (*Dioscorea esculenta*) to *Ralstonia solanacearum*, two varieties, including resistant ‘Xiangshu 75-55’ and sensitive ‘Shenglibaihao’, were used as materials, the changes in photosynthetic characteristics, abscisic acid (ABA) content and chloroplast ultrastructure were studied after infected by *R. solanacearum*. The results showed that the membrane permeability (MP), intercellular CO₂ concentration (Ci) and endogenous ABA content in ‘Shenglibaihao’ infected by *R. solanacearum* increased markedly, but chlorophyll (Chl) content, net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr) and stomatal conductance (Gs) obviously decreased. Besides, the integrity of chloroplast membrane system was damaged, the number of chloroplast decreased, and expansion to collapse, the grana lamella loosed and disintegrated, and starch grains got smaller in ‘Shenglibaihao’ leaves affected. In contrast, for ‘Xiangshu 75-55’, the changes in the related physiological indexes were not different significantly, and the plasma membrane and lamellar still kept integration. Therefore, there were distinct differences in the PMP, Chl content, ABA content, Pn and chloroplast structure between the two sweet potato varieties with different disease-resistance.

Key words: *Dioscorea esculenta*; *Ralstonia solanacearum*; Leaf; Membrane permeability; Chloroplast; Photosynthetic characteristics

收稿日期: 2014-04-23

接受日期: 2014-06-16

基金项目: 福建省自然科学基金项目(2008J04009); 福建省农业科学院原产蔬菜科技创新团队项目(CXTD-2-1320)资助

作者简介: 王伟英(1980~), 女, 硕士, 主要从事植物逆境生理和分子生物学研究。E-mail: weiywang178@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Yuqin_Ke@163.com

甘薯瘟病(*Ralstonia solanacearum*)又名甘薯细菌性萎蔫病、烂头、发瘟,简称薯瘟,是一种毁灭性的细菌病害,为国内检疫对象。目前我省甘薯瘟病发病依然相当严重,抗病育种工作压力大、任务重。因此面对甘薯瘟病对生产的巨大危害,培育抗性强的甘薯(*Dioscorea esculenta*)品种是减少病害的有效途径,对抗薯瘟病的生理机制深入研究具有重要意义。目前在甘薯薯瘟菌的鉴定、抗病资源筛选及分子标记辅助育种等方面已有研究报道^[1-3],但有关侵染薯瘟菌引起的甘薯叶片光合系统和细胞超微机构的变化等研究尚未见报道。本文在前期研究^[4-5]的基础上,甘薯接种薯瘟菌后,对其叶片叶绿体超微结构进行观察,并对光合作用参数和内源脱落酸含量进行了测定,探讨甘薯不同抗性品种在叶绿体结构和生理机能上的差异,为选育抗薯瘟菌的甘薯品种提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料

以甘薯(*Dioscorea esculenta*)抗病品种‘湘薯 75-55’和感病品种‘胜利百号’为材料,甘薯由福建省农业科学院作物研究所提供;薯瘟菌(*Ralstonia solanacearum*)由福建省农业科学院植物保护研究所提供。

1.2 方法

甘薯苗的繁殖培养 田间选择肥力相同地块,分别种植甘薯‘湘薯 75-55’和‘胜利百号’,长势良好时,筛选生长一致的藤蔓,剪取心叶下 5~6 个茎节的薯苗,扦插于培养罐,每盆插 5 苗,每个品种 40 盆。在温室大棚培养两周后进行接菌处理,选择心叶下完全展开的功能叶片,用灭菌过的剪刀沾取薯瘟病菌剪去叶尖(1/5)进行接菌,以剪刀沾取蒸馏水剪去叶尖(1/5)作为对照。接种后第 8 天进行各项生理指标测定和叶片超微结构观察。

质膜透性测定 参照邹琦^[6]的方法。采用电导仪测定,以细胞膜相对透性(%)、伤害率(%)表示病菌侵染对质膜的伤害程度。

叶绿素含量测定 参照邹琦^[6]的方法。取 0.5 g 鲜样加入 10 mL 80% 丙酮浸提,至叶片变白后,取 0.5 mL 提取液加入 3.5 mL 80% 丙酮,摇匀,分别在 663、645 和 470 nm 下测定吸光度。

光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度的测定

用美国 CID 公司生产的 CI-301PS 便携式光合作用测定仪测定,采用开放式气路,每个处理重复测量 6 株 12 片叶。

内源脱落酸(ABA)含量的测定 参照酶联免疫吸附(ELISA)方法略作修改^[7-8]。取 0.5 g 样品用 5 mL 80% 甲醇提取,弱光下冰浴匀浆,在低温下 4000×g 离心 10 min,上清液过 C₁₈ 柱,取 200 μL 样液,真空离心抽干。ELISA 试剂盒由中国农业大学提供。

以上测量均设 3 次重复,并比较各处理间的差异显著性($P<0.05$)。

1.3 电镜制样观察

用 4% 戊二醛固定样品,再用 1% 锇酸固定过夜,按照苏金为等^[9]的制样方法,包埋用 Epon812,用 LKB 型超薄切片机切片,经醋酸双氧铀和柠檬酸铅染色后,于 JEM-1010 型电镜下观察并拍照。

1.4 数据处理

所有数据用 Excel 2003 与 DPS V3.01 软件进行分析和绘图,差异显著性采用 Duncan 新复极差法进行分析。

2 结果和分析

2.1 细胞膜透性和 ABA 含量的变化

从表 1 可见,甘薯叶片接菌后细胞膜透性(Membrane permeability, MP)上升,抗病品种‘湘薯 75-55’的病株和健株的差异不显著($P>0.05$);而感病品种‘胜利百号’的病株比健株的 MP 上升了 32.10%,差异显著($P<0.05$)。这说明感病品种在病菌侵染后,细胞膜的透性大大增加,导致严重伤害。

接种薯瘟菌第 8 天,抗病品种‘湘薯 75-55’的病株叶片 ABA 含量增加了 53.78%,与对照的差异不显著($P>0.05$);感病品种‘胜利百号’的病株叶片 ABA 含量却增加了 366.65%,差异显著($P<0.05$)。说明受到病菌侵染后,甘薯体内的 ABA 含量会增加,尤以感病品种最为明显(表 1)。

2.2 叶绿素含量的变化

从表 2 可见,抗病品种‘湘薯 75-55’接种薯瘟菌后,叶片的叶绿素含量无明显变化,而感病

表 1 甘薯叶片的细胞膜透性和脱落酸含量

Table 1 Membrane permeability (MP) and ABA content in the sweet potato leaves

		MP (%)	ABA (mg g ⁻¹)
‘湘薯 75-55’ ‘Xiangshu 75-55’	健株 Healthy	12.009±0.2355b	6.002±1.1521c
	病株 Diseased	12.058±0.3409b	9.233±2.2345c
‘胜利百号’ ‘Shenglibaihao’	健株 Healthy	10.029±0.9444c	51.544±8.3878b
	病株 Diseased	13.253±0.2105a	147.200±15.2891a

n=3。同列数据后不同字母表示差异显著(*P*<0.05)。下同。
n=3. Date followed different letters within column indicate significant difference at 0.05 level. The same is following Tables.

表 2 甘薯叶片叶绿素含量的变化

Table 2 Changes in chlorophyll contents in the sweet potato leaves

		Chl a (mg g ⁻¹)	Chl b (mg g ⁻¹)	Chl a/b	Chl a+b (mg g ⁻¹)
‘湘薯 75-55’ ‘Xiangshu 75-55’	健株 Health	1.195±0.0200b	0.311±0.0153a	3.770±0.0650b	1.506±0.0202b
	病株 Diseased	1.202±0.0376b	0.316±0.0162a	3.701±0.0173b	1.527±0.0476b
‘胜利百号’ ‘Shenglibaihao’	健株 Health	1.316±0.0185 a	0.334±0.0261a	3.783±0.1792b	1.664±0.0258a
	病株 Diseased	0.965±0.0710c	0.300±0.0714a	4.314±0.1849a	1.189±0.0780c

品种‘胜利百号’接菌后的叶绿素总量、叶绿素 a 和叶绿素 b 均下降,其中叶绿素 a 含量的降幅为 26.66%,叶绿素总量的降幅为 28.55%,均差异显著(*P*<0.05)。叶绿素 b 含量也下降,但差异不显著(*P*>0.05)。

2.3 叶片光合参数的变化

从表 3 可见,受到薯瘟菌侵染后,两个品种甘薯叶片的净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)都降低,感病品种‘胜利百号’的病株和健株间的差异显著(*P*<0.05)。接菌后两个品种的胞间二氧化碳浓度(Ci)都上升,抗病品种‘湘薯 75-55’上升了 25.07%,而感病品种达 184.01%,差异显著(*P*<0.05)。

2.4 细胞超微结构的变化

叶片的组织结构在一定程度上可以反映植物的健康情况。从图 1 可见,抗、感病品种健株叶片的叶绿体细胞结构正常,细胞膜系统完整,叶绿体沿细胞周缘紧贴细胞质膜排列(图 1: A,B),叶绿体内基粒和基质片层较多,垛叠整齐,清晰可见,并含有大型淀粉粒(图 1: C,D)。接种薯瘟菌后,抗病品种‘湘薯 75-55’的细胞膜系统仍保持完整,仅叶绿体的基粒片层变得稀疏(图 1: E,F)。而感病品种‘胜利百号’接种薯瘟菌后,叶绿体发生变形,细胞排列松散,细胞器散乱于细胞中,细胞间隙变大,即单位面积内细胞数目大大减少,细胞膜系统结构破坏,细胞壁溶解,叶绿体膜内陷及质膜分离,基粒结构破坏,基粒片层膨胀、松散、稀疏,模糊不清开始解

表 3 甘薯叶片光合参数的变化

Table 3 Changes in photosynthetic parameters in sweet potato leaves affected by *Ralstonia solanacearum*

		Pn (μmol m ⁻² s ⁻¹)	Tr (mmol m ⁻² s ⁻¹)	Gs (mmol m ⁻² s ⁻¹)	Ci (μmol mol ⁻¹)
‘湘薯 75-55’ ‘Xiangshu 75-55’	健株 Healthy	15.901±1.1150b	1.963±0.1495a	41.471±0.8600a	102.99±12.76c
	病株 Diseased	13.239±2.1601b	1.857±0.1180a	34.400±5.5496b	128.80±8.81b
‘胜利百号’ ‘Shenglibaihao’	健株 Healthy	19.025±1.8750a	1.990±0.0775a	39.675±2.5395b	103.20±15.56c
	病株 Diseased	9.227±0.8915c	1.443±0.0570b	25.963±1.3580c	293.10±8.16a

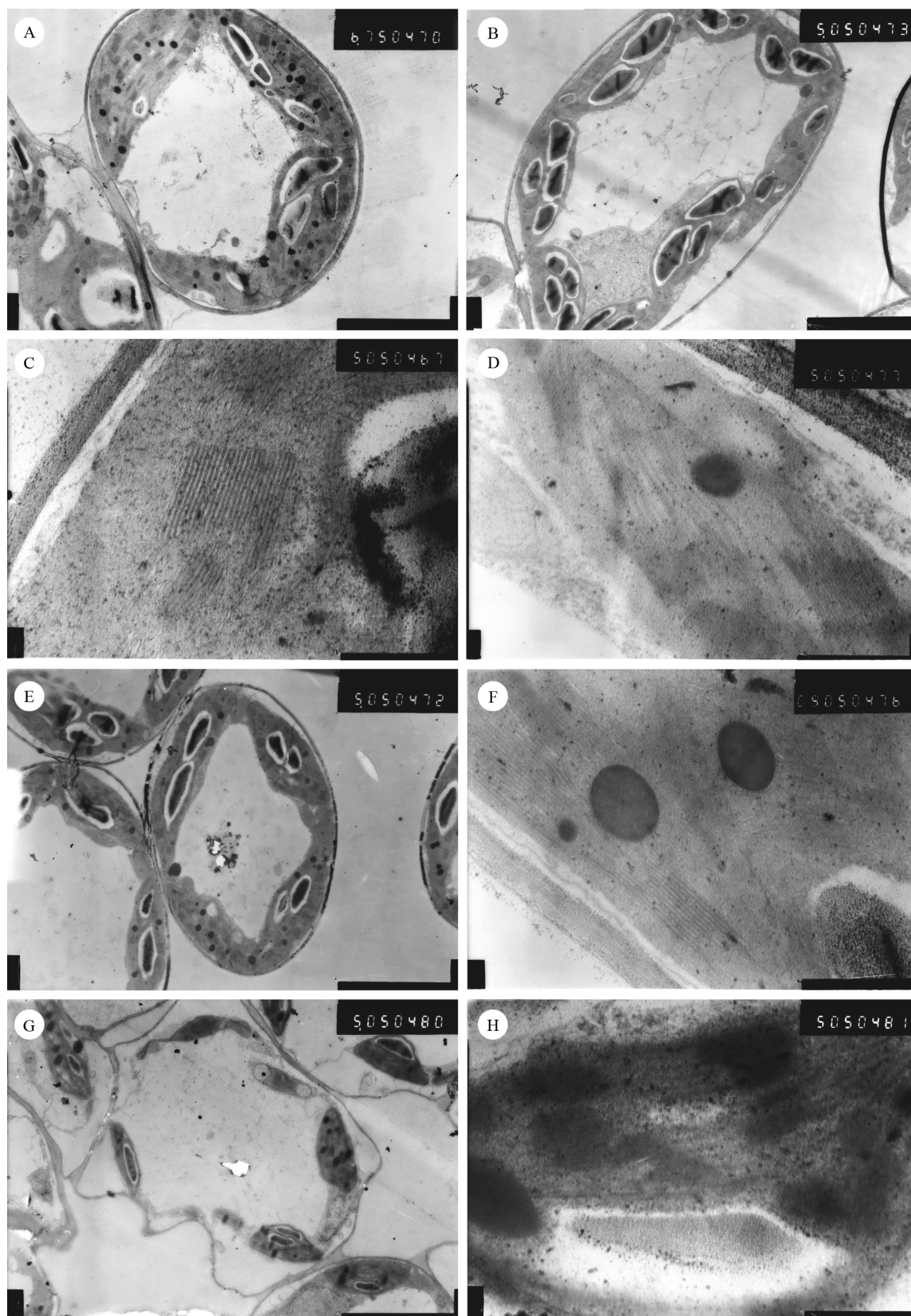


图1 甘薯叶片细胞超微结构的变化。A,C,E,F: ‘湘薯 75-55’; B,D,G,H: ‘胜利百号’; A,B: 健株叶片的细胞; C,D: 健株叶绿体的片层结构; E,G: 病株叶片的细胞; F,H: 病株叶绿体的片层结构。

Fig. 1 Changes in ultrastructure of sweet potato leaves. A,C,E,F: ‘Xiangshu 75-55’; B,D,G,H: ‘Shenglibaihao’; A,B: Cell of health leaf; C,D: Lamellar structure of chloroplast in health leaf; E,G: Cell of diseased leaf; F,H: Lamellar structure of chloroplast in diseased leaf.

体,叶绿体内淀粉粒变小(图 1: G,H)。

3 讨论

各种逆境对细胞的影响首先作用于细胞质膜,往往表现出质膜透性增大,细胞内电解质外渗,因此细胞膜透性能够反映出细胞膜状况,细胞质膜结构和功能的紊乱及膜透性的变化是逆境胁迫作用的关键所在^[10-11]。过晓明等^[12]研究了盐胁迫甘薯幼苗后,耐盐品种的细胞膜系统受到破坏的程度小,表现细胞膜透性小,而敏感品种的细胞膜系统破坏严重,表现为细胞膜透性大。本研究结果表明,甘薯感染薯瘟菌后,抗病品种的细胞膜系统遭到破坏的程度小,细胞膜透性小,而感病品种的细胞膜系统破坏严重,表现为细胞膜透性增大。

叶绿体是光合作用的部位,而叶绿素是光合作用反应的主要色素,叶绿素含量是植物叶片光合能力的一个重要指标^[13]。当病原体侵染植物后,激活了叶绿素分解酶而使叶绿素分解,或是使叶绿体脂质过氧化造成组织坏死,影响叶绿体的生物合成^[14],从而引起叶绿素含量降低。叶绿素含量降低影响形成暗反应所需的同化力 NADPH 和 ATP,从而影响光合作用能力。本研究结果表明,接种前抗病品种的叶绿素总量和叶绿素 a 含量低于感病品种的;接种薯瘟菌后,抗病品种的叶绿素含量变化甚微,而感病品种显著降低,抗病品种的叶绿素含量高于感病品种,即抗病品种的叶绿素被病菌破坏程度低于感病品种,表明不同抗感病品种对薯瘟菌的抗性与叶绿素含量密切相关,这与徐秉良等^[15]的结果相同。

植物对逆境的适应是受遗传性和植物激素两个因素控制的,它们可以通过基因调控或代谢作用改变细胞膜系统,提高抗逆能力^[16]。ABA 作为一种胁迫激素,水分、温度、病害以及营养元素缺乏等胁迫均可导致体内 ABA 的积累^[17]。ABA 可以引起活性氧(ROS)的产生,正常条件下,ROS 的生成和清除处于平衡状态,不会对细胞造成损伤,但当 ROS 的生成超出组织中抗氧化剂的清除能力时,细胞内的 ROS 则急剧积累,并对细胞产生明显的毒害作用而引起植物代谢紊乱、细胞死亡、光合速率下降等^[18]。关于内源 ABA 含量与胁迫诱导植物抗性的联系却是一个有争议的问题^[8,19-23]。张明生等^[8]的研究表明,ABA 的大量增加会引起叶片脱

落,并促进体内 RNA 和蛋白质的分解,进而加速植株衰老;植株体内积累的 ABA 并不是越多越好,其相对含量与品种抗病性呈极显著负相关。本研究结果表明,薯瘟菌侵染后抗病品种的 ABA 增加幅度小,而感病品种的 ABA 含量剧增,生成的 ROS 超出组织中抗氧化清除能力,急剧积累后伤害了叶片细胞膜和改变了体内代谢,抗病性减弱。这与杜邵华等^[20]的研究结果一致,但与王兴等^[22]的研究结果相反,他们认为在逆境中,随着植物抗性的提高,ABA 大量积累,抗性强的植物体内 ABA 含量高于抗性弱的。

光合作用是植物生长的生理基础,植物叶片光合速率的降低主要是由于气孔部分关闭和叶肉细胞光合活性下降^[24]。Farguher 等^[25]认为只有 Ci 随 Gs 同时下降的情况下,才能证明光合速率的下降是由气孔限制造成的;如果 Gs 下降而 Ci 维持不变甚至上升,则光合速率的下降应是叶肉细胞同化能力下降所致。非气孔限制的主要原因是叶绿体结构受到破坏引起的光抑制。线粒体结构的损伤可能也是原因之一^[26]。已有研究表明,叶绿体和线粒体作为细胞内处于能量转换和代谢中心位置的细胞器,其损伤意味着新陈代谢紊乱,导致光合结构的光合能力下降^[27]。本研究中,甘薯叶片受到薯瘟菌侵染后, Pn、Gs 下降, Ci 增加,这与于力等^[14]的研究结果相同。叶绿体结构遭到破坏,叶绿素含量下降,引起植株对 CO₂ 的同化能力明显减弱, Ci 大幅度上升,证明了光合速率下降是非气孔限制,其中感病品种尤为明显,抗性品种变化不明显。

叶绿体是植物进行光合作用的场所,完整的叶绿体结构是保证植物正常光合作用的前提,叶绿体也是植物对病害胁迫比较敏感的细胞器。植物受到病原菌侵染,其细胞的超微结构产生一系列的变化。抗性不同的植物在受到病原体侵染时,细胞的超微结构的变化不同^[24,28]。本研究中,甘薯在薯瘟菌侵染后,感病品种的叶绿体结构受到了明显的破坏,叶绿体基粒片层膨胀、松散乃至片层破裂并解体,使得细胞中叶绿素和叶绿体蛋白间的结合变得松弛;而抗性品种的叶绿体基粒片层变得稍微稀疏一点,细胞膜系统的完整性基本不变。抗、感病品种的显著差异一方面可能是抗病品种比感病品种的酚类物质的积累速度快、保持较高浓度的时间长,从而更有利于抵抗病原菌侵染^[4];另一方面可能是薯瘟菌侵染后 ABA 的大幅增加,诱导 ROS 的大

量积累,从而造成了细胞膜的伤害,加速了病菌对叶肉细胞叶绿体的破坏。

综上所述,薯瘟菌侵染导致甘薯感病品种叶片的细胞膜受到伤害,透性增大,叶绿体结构破坏,叶绿素 a 和叶绿素 b 含量减少,净光合速率、气孔导度下降,胞间 CO_2 浓度上升,严重影响了甘薯叶片的光合作用;而对抗病品种的影响不明显。这与前期研究结论相对应,甘薯不同品种的抗性差异与其积累游离 SA、 H_2O_2 的能力强弱以及积累木质素和绿原酸等抗病物质密切相关^[4-5],可以作为甘薯抗薯瘟病的生理生化指标。

参考文献

- [1] Liu Z H, Yu H, Fang S M, et al. Preliminary study on the two different pathotypes of *Ralsionia solanacearum* [J]. Fujian J Agri Sci, 2011, 26(6): 1016–1020.
刘中华, 余华, 方树民, 等. 甘薯瘟两种不同致病型的初步研究 [J]. 福建农业学报, 2011, 26(6): 1016–1020.
- [2] Fang S M, Chen Y S, Guo X D. Identifying and screening sweet potato varieties resistance to bacterial wilt and fusarium wilt diseases [J]. Sci Plant Gene Res, 2001, 2(1): 37–39.
方树民, 陈玉森, 郭小丁. 甘薯兼抗薯瘟病和蔓割病种质筛选鉴定 [J]. 植物遗传资源科学, 2001, 2(1): 37–39.
- [3] Yuan Z N, Chen X Y, Zhang Z J, et al. Screening of the molecular markers linked to type I bacterial wilt resistant gene of sweet potato [J]. Acta Agri Univ Jiangxi, 2005, 27(6): 861–863.
袁照年, 陈选阳, 张招娟, 等. 甘薯抗I型薯瘟病的RAPD标记筛选 [J]. 江西农业大学学报, 2005, 27(6): 861–863.
- [4] Wang W, Ruan M H, Qiu Y X, et al. Phenylalanine metabolism of sweet potato against *Pseudomonas solanacearum* [J]. Chin J Eco-Agri, 2009, 17(5): 944–948.
王伟, 阮妙鸿, 邱永祥, 等. 甘薯抗薯瘟病的苯丙烷类代谢研究 [J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(5): 944–948.
- [5] Ruan M H, Wang W, Qiu Y X, et al. Changes of salicylic acid and reactive oxygen species metabolism in sweet potato against *Pseudomonas solanacearum* [J]. Chin J Trop Crops, 2008, 29(1): 14–17.
阮妙鸿, 王伟, 邱永祥, 等. 甘薯抗薯瘟病的水杨酸与活性氧的代谢变化 [J]. 热带作物学报, 2008, 29(1): 14–17.
- [6] Zou Q. Plant Physiological and Biochemical Experiments [M]. Beijing: Chinese Agricultural Press, 1995: 1–108.
邹琦. 植物生理生化实验指导 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 1–108.
- [7] Zhang M S, Xie B, Tan F. Relationship between changes on endogenous hormone of sweet potato under water stress and drought resistance [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2002, 35(5): 498–501.
张明生, 谢波, 谈锋. 水分胁迫下甘薯内源激素的变化与品种抗旱性的关系 [J]. 中国农业科学, 2002, 35(5): 498–501.
- [8] Li Z T, Zhou X. Plant Hormones and Immune Detection Technology [M]. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 1996: 1–345.
李宗霆, 周燮. 植物激素及其免疫检测技术 [M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996: 1–345.
- [9] Su J W, Wang X P. Cadmium-induced membrane lipid peroxidation and programmed cell death in tea seedling [J]. J Plant Physiol Mol Biol, 2002, 28(4): 292–298.
苏金为, 王湘平. 镉诱导的茶树苗膜脂过氧化和细胞程序性死亡 [J]. 植物生理与分子生物学报, 2002, 28(4): 292–298.
- [10] Liu H C, Sun Z Y, Peng Z H. Effects of salt stress on the growth and some physiological characteristics in *Parthenocissus quinquefolia* cuttings [J]. Sci Silv Sin, 2004, 40(6): 63–67.
刘会超, 孙振元, 彭镇华. NaCl胁迫对五叶地锦生长及某些生理特性的影响 [J]. 林业科学, 2004, 40(6): 63–67.
- [11] Wang C, Zhu Y L, Yang L F, et al. Screening of vegetable soybean cultivars for salt tolerance and their physiological characteristics [J]. Jiangsu J Agri Sci, 2009, 25(3): 621–627.
王聪, 朱月林, 杨立飞, 等. 菜用大豆耐盐品种的筛选及其耐盐生理特性 [J]. 江苏农业学报, 2009, 25(3): 621–627.
- [12] Guo X M, Li Q, Wang X, et al. Effects of salt stress on the physiological characteristics of sweet potato seedling [J]. Jiangsu Agri Sci, 2011, 39(3): 107–109.
过晓明, 李强, 王欣, 等. 盐胁迫对甘薯幼苗生理特性的影响 [J]. 江苏农业科学, 2011, 39(3): 107–109.
- [13] Yan H X, Xu B L, Liang Q L, et al. Effects of chlorophyll content and stoma density on pumpkin resistance to powdery mildew [J]. Plant Protect, 2009, 35(1): 79–81.
颜惠霞, 徐秉良, 梁巧兰, 等. 南瓜品种对白粉病的抗病性与叶绿素含量和气孔密度的相关性 [J]. 植物保护, 2009, 35(1): 79–81.
- [14] Ou Z Y. Relationship between chlorophyll content and disease resistance of plant [J]. Anhui Agri Sci Bull, 2007, 13(6): 135–135.
欧志远. 叶绿素含量与植物抗病性的关系 [J]. 安徽农学通报, 2007, 13(6): 135–135.
- [15] Xu B L, Li M Q, Yu J H, et al. The relation between the contents of chlorophyll in alfalfa varieties and the resistance to powder mildew of Alfalfa [J]. Pratacult Sci, 2005, 22(4): 72–74.
徐秉良, 李敏权, 郁继华, 等. 苜蓿对白粉病的抗病性与叶绿素含量的关系 [J]. 草业科学, 2005, 22(4): 72–74.
- [16] Morillon R, Chrispeels M J. The role of ABA and the transpiration stream in the regulation of the osmotic water permeability of leaf cells [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2001, 98(24): 14138–14143.
- [17] Zhang H. Role of abscisic acid in plant hardiness physiology [J]. J Anhui Agri Sci, 2013, 41(2): 490–491, 527.

- 张会. 脱落酸在植物抗性生理中的作用 [J]. 安徽农业科学, 2013, 41(2): 490–491, 527.
- [18] Hu X L, Liu R X, Mao X J. Signal cascades of antioxidative defenses induced by water stress-accumulated ABA [J]. Acta Bot Boreal-Occid Sin, 2007, 27(5): 1061–1071.
- 胡秀丽, 刘瑞侠, 毛训甲. 水分胁迫积累的ABA诱导抗氧化防护系统的信号级联 [J]. 西北植物学报, 2007, 27(5): 1061–1071.
- [19] Loik M E, Nobel P S. Exogenous abscisic acid mimics cold acclimation for cacti differing in freezing tolerance [J]. Plant Physiol, 1993, 103(3): 871–876.
- [20] Du S H, Bu Z G, Liu Y. Study on the change of endogenous hormones of jujube caused by phytoplasma infection [J]. North Hort, 2013(13): 12–15.
- 杜绍华, 卜志国, 刘洋. 植原体感染对枣树内源激素含量的影响 [J]. 北方园艺, 2013(13): 12–15.
- [21] Yang J H, Chen T, Wang X L. Effect of enhanced UV-B radiation on endogenous ABA and free proline contents in wheat leaves [J]. Acta Ecol Sin, 2000, 20(1): 39–42.
- 杨景宏, 陈拓, 王勋陵. 增强UV-B辐射对小麦叶片内源ABA和游离脯氨酸的影响 [J]. 生态学报, 2000, 20(1): 39–42.
- [22] Wang X, Yu J, Yang Y, et al. Changes of endogenous hormones of winter wheat varieties with different cold-resistances under low temperature [J]. J Tritic Crops, 2009, 29(5): 827–831.
- 王兴, 于晶, 杨阳, 等. 低温条件下不同抗寒性冬小麦内源激素的变化 [J]. 麦类作物学报, 2009, 29(5): 827–831.
- [23] Lafuente M T, Belver A, Guye M G, et al. Effect of temperature conditioning on chilling injury of cucumber cotyledons [J]. Plant Physiol, 1991, 95(2): 443–449.
- [24] Yu L, Guo S R, Zhu W M, et al. Effects of tomato yellow leaf curl virus on photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of the tomato leaves [J]. Acta Bot Boreal-Occid Sin, 2011, 31(7): 1355–1359.
- 于力, 郭世荣, 朱为民, 等. 番茄黄化曲叶病毒对番茄叶片光合特性和叶绿体超微结构的影响 [J]. 西北植物学报, 2011, 31(7): 1355–1359.
- [25] Farguher G D, Sharkea T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33(1): 317–345.
- [26] Guo S Z, Zhang M H, Deng C Y, et al. Effect of drought stress on photosynthetic characteristics and ultrastructure of mesophyll cells in three cultivars of *Jaminum sambac* [J]. J Trop Subtrop Bot, 2013, 21(2): 123–129.
- 郭素枝, 张明辉, 邓传远, 等. 干旱胁迫对茉莉3个品种叶片光合特性和超微结构的影响 [J]. 热带亚热带植物学报, 2013, 21(2): 123–129.
- [27] Vassileva V, Simova-Stoilova L, Demirevska K. Variety-specific responses of wheat (*Triticum aestivum* L.) leaf mitochondria to drought stress [J]. J Plant Res, 2009, 122(4): 445–454.
- [28] Ke Y Q, Pan T G. Effects of salt stress on the ultrastructure of chloroplast and the activities of some protective enzymes in leaves of sweet potato [J]. Acta Phytophysiol Sin, 1999, 25(3): 229–233.
- 柯玉琴, 潘廷国. NaCl胁迫对甘薯叶片叶绿体超微结构及一些酶活性的影响 [J]. 植物生理学报, 1999, 25(3): 229–233.