牡丹柱枝孢叶斑病（*Cylindrocladium canadense*）对叶片光合系统功能的影响

杨德翠[1,2]，刘　超[2]，盖树鹏[2]，郑国生[2]，郭平毅[1,*]

（[1]山西农业大学农学院，山西太谷 030801；[2]青岛农业大学生命科学学院，山东省高校植物生物技术重点实验室，山东青岛 266109）

摘　要：以牡丹（*Paeonia suffruticosa*）‘藏枝红’为试验材料，通过测定叶绿素荧光快速诱导动力学曲线、820 nm 光吸收曲线以及气孔交换参数和 H_2O_2 含量，研究了柱枝孢叶斑病（*Cylindrocladium canadense*）对牡丹叶片光合性能和光系统功能的影响。结果显示：在病原菌侵染后，牡丹叶片的净光合速率（P_n）、气孔导度和叶绿素含量均下降，而细胞间隙 CO_2 浓度升高，表明 P_n 的降低是受非气孔因素的影响。*Cylindrocladium canadense* 的侵染，使 H_2O_2 含量显著升高，快速叶绿素荧光诱导动力学曲线形状发生明显改变，F_v/F_m 和 PI_{ABS} 均显著下降。PSⅡ供体侧、反应中心和受体侧活性均受到抑制，但 PSⅡ受体侧所受抑制比供体侧大。同时，病原菌侵染也使 PSⅠ（$\triangle I/Io$）活性快速下降。由上述研究结果推测：*Cylindrocladium canadense* 的侵染，使 H_2O_2 积累增加，对 PSⅠ和 PSⅡ的功能造成伤害。PSⅠ活性的下降阻碍了 PSⅡ向 PSⅠ的电子传递，过剩激发能增加，导致 ROS 增加，抑制 D1 蛋白的合成，加剧了对 PSⅡ伤害，这是其侵染抑制牡丹光合系统的主要原因。

关键词：牡丹；柱枝孢叶斑病；光系统Ⅰ；光系统Ⅱ；活性氧

中图分类号：S 685.11　　**文献标志码**：A　　**文章编号**：0513-353X（2013）03-0515-08

Effect of Infection by *Cylindrocladium canadense* on Behaviors of Photosystems in Tree Peony Leaves

YANG De-cui[1,2]，LIU Chao[2]，GAI Shu-peng[2]，ZHENG Guo-sheng[2]，and GUO Ping-yi[1,*]

（[1]*Agronomy College*，*Shanxi Agricultural University*，*Taigu*，*Shanxi* 030801，*China*；[2]*College of Life Sciences*，*Qingdao Agricultural University*，*Key Lab of Plant Biotechnology in Universities of Shangdong Province*，*Qingdao*，*Shandong* 266109，*China*）

Abstract：In the present study，Effect of infection by *Cylindrocladium canadense* on behaviors of photosystemⅠ（PSⅠ）and photosystemⅡ（PSⅡ）in tree peony（*Paeonia suffruticosa*‘Zangzhihong’）leaves was estimated by simultaneously measuring their Chlorophyll fluorescence transient，light absorbance at 820 nm，gas exchange and hydrogen peroxide（H_2O_2）content. The data showed that the net photosynthetic rate（P_n），stomatal conductance and chlorophyll content were significantly decreased compared with that of the control after infection by *C. canadense*，whereas intercellular CO_2 concentration

收稿日期：2012 – 11 – 23；**修回日期**：2013 – 02 – 25
基金项目：山东省农业良种工程重大项目（鲁科农字[2008]167 号）
* 通信作者 Author for correspondence（E-mail：pyguo@sxau.edu.cn）

was significantly increased. These results indicated that the decreased photosynthesis in infected leaves was resulted from non-stomatal factor. Furthermore，significantly enhanced H_2O_2 content，reduced F_v/F_m and PI_{ABS}，as well as the changed chlorophyll fluorescence transient was also observed in leaves of tree peony infected by *C. canadense*. The donor sides（Oxygen evolution complex），reaction centers and acceptor sides of PSⅡ were significantly inhibited by *C. canadense* infection. But the acceptor sides were more suffered than the donor sides. At the same time，the activity of PSⅠ was also significantly reduced. Taken together，the data presented here indicated that *C. canadense* infection resulted in the accumulation of H_2O_2，which in turn damaged the functions of PSⅠand PSⅡ. The decline of PSⅠ activity inhibited transportation of electrons from PSⅡ to PSⅠ，which then led to the accumulation of excessive excitation energy and reactive oxygen species（ROS）. The increased ROS Inhibited synthesis of protein D1，accelerating damage to PSⅡ. It was the main reason for inhibition of photosystems in tree peony leaves after infected by *C. canadense*.

Key words：tree peony；*Cylindrocladium canadense*；PSⅠ；PSⅡ；reactive oxygen species

据报道，牡丹（*Paeonia suffruticosa*）的侵染性病害有 20 多种（蓝保卿 等，2003），病害导致牡丹植株长势减弱，花小而色衰。柱枝孢叶斑病是由病原菌 *Cylindrocladium canadense* 侵染引起的（Li et al.，2010；赵丹和康业斌，2012），发生普遍，发病迅速，病斑扩展快，严重时病斑相连，造成叶片失绿焦枯。现在对牡丹病害的研究仅限于病原菌的鉴定及防治，而对病原菌侵染后牡丹的生理生化变化鲜有报道。

植物—病原菌互作研究一直是植物病理生理学的热点。大多植物感病后会导致叶绿素降解和光合速率下降（Funayama et al.，1997；Zhou et al.，2004）。牡丹叶片光合速率下降，会影响到光合产物的积累，进而影响牡丹壮苗培育和成花质量以及花期长短（何秀丽，2005）。研究 *C. canadense* 侵染对牡丹光合作用的影响有助于牡丹壮苗的培育。

叶绿素荧光技术是近年来应用于光合作用机理研究的新技术（李鹏民 等，2005）。以叶绿素荧光作为天然探针，研究病原菌侵染对光系统功能的影响是一条快速简便的途径。病原菌侵染对不同植物光系统Ⅰ（PSⅠ）和光系统Ⅱ（PSⅡ）有不同的影响，对于受病毒侵染的植物，叶绿素荧光参数的变化有较大不同。据报道，*Eupatorium makinoi* 和芥菜被病毒侵染后 F_v/F_m 没有变化（Funayama et al.，1997；Guo et al.，2005），但烟草和蝴蝶兰受病毒侵染，F_v/F_m 显著降低（Chia & He，1999；Zhou et al.，2004）。白粉菌侵染黄瓜，PSⅡ受到显著抑制，但 PSⅠ所受影响较少（沈喜 等，2003）；而核盘菌侵染黄瓜叶片后两个光系统均受到抑制（部建雯 等，2009）。关于病原菌对光合的伤害机制，沈喜等（2003，2008）认为 D1 蛋白表达量变化是引起 PSⅡ活性降低的主要因素；也有研究认为植物感病后 H_2O_2 含量升高，伤害了光系统（柯玉琴 等，2002）。

本研究中利用同时测定快速叶绿素荧光动力学曲线和 820 nm 光吸收（△*I/Io*）的相对变化，结合气体交换参数和 H_2O_2 含量的测定，研究柱孢菌侵染对牡丹光合性能以及对 PSⅠ和 PSⅡ功能的影响，为牡丹病害防治以及抗病育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料及处理

供试牡丹品种为 4 年生‘藏枝红’，于 2011 年 10 月从山东菏泽购入，栽入花盆（45 cm × 32 cm），

花盆埋于土中越冬。2012 年 3 月中旬移入温室，温室温度 20 ~ 30 ℃。常规浇水施肥管理，植株生长健壮。

病原菌 *Cylindrocladium canadense* 来自青岛农业大学生理实验室。从病叶上用组织分离法分离并鉴定的菌种，在 PDA 培养基培养，25 ℃黑暗培养 6 d。待菌落直径约 6 cm 时，将菌丝取出放入匀浆器，加无菌水匀浆，将粉碎菌丝配成 1 000 mL 菌液。选取生长一致健康植株，用喷雾法将菌液喷至叶片的正反面，以叶面开始滴水为度。然后用塑料袋套上整个花盆保湿 24 h，对照用无菌水喷施。

分别于接种病原菌后的 0（处理前）、5、10、15、20 和 30 d 取样，上午 9 时取材。在距离病斑中心约 1.5 cm 处取样，除去坏死部分，将叶片材料剪碎混匀，液氮速冻，－70 ℃低温保存，进行 H_2O_2 和叶绿素含量的测定。

1.2　快速叶绿素荧光诱导动力学曲线测定以及 PSⅠ活性的测定

牡丹叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线（OJIP 曲线）测定参考 Schansker 等（2003）的方法，利用 M-PEA（Hansatech、英国）测定光吸收曲线表示 PSⅡ活性的变化，以对 820 nm 光吸收相对差值（$\triangle I/Io$）表示 PSⅠ活性变化。在病原菌处理后的不同时间，将牡丹植株第 2 和第 3 功能叶取下进行叶绿素荧光的测定。用暗适应夹固定在距病斑中心 1.5 cm 处暗适应 20 min，再用 M-PEA 进行测定（部建雯　等，2009）。OJIP 曲线由 3 000 μmol · m^{-2} · s^{-1} 脉冲光诱导，记录荧光信号从 10 μs 开始，至 1 s 结束，记录的初始速率为每秒 10^5 个数据，6 个重复。OJIP 荧光诱导曲线用 JIP-test 进行分析（Strasser et al.，1995），参数计算公式参考 Strasser 等（1995，2000，2004）和李鹏民等（2005）的方法。

1.3　生理指标的测定

使用便携式光合仪 CIRAS-1（英国，PP-Systems 公司），在病原菌处理后的不同天数，在牡丹植株上夹取第 2 和 3 功能叶，距离病斑中心 1.5 cm 处进行测定，以仪器自带二极管提供光源，设置光强 800 μmol · m^{-2}· s^{-1}，温度 25 ℃，相对湿度 45%，CO_2 为 350 μmol · mol^{-1}。上午 9—11 时测定净光合速率（P_n）、气孔导度（G_s）和细胞间隙 CO_2 浓度（C_i），3 次重复。

叶绿素含量测定参考 Arnon（1949）的方法。称取叶片 0.1 g 置于 10 mL 80%的丙酮中于暗处浸提 48 h，其间振荡几次，待叶片完全发白，色素全部溶于溶液中，用 U-2900 分光光度计（日立、日本）分别测定在 663 nm、645 nm 处的 OD 值，计算总叶绿素含量，3 次重复。

H_2O_2 含量测定参照《植物生理实验技术》（郝再彬　等，2002），3 次重复。

数据使用 Excel 处理，用 SAS（8.1）数据处理软件进行显著性分析。

2　结果与分析

2.1　柱枝孢叶斑病菌侵染对牡丹气体交换参数和叶绿素含量的影响

由表 1 看到，柱枝孢叶斑病菌（*C. canadense*）侵染牡丹叶片后，牡丹净光合速率和气孔导度不断下降，在 15 d 时已达到显著水平，但细胞间隙 CO_2 浓度在不断增加。结果表明，P_n 的降低是受非气孔因素的影响。叶绿素含量也在不断地下降，在 15 d 时达到显著水平，说明病原菌侵染使牡丹叶绿素降解加快或合成受到抑制。

表 1　柱枝孢叶斑病菌侵染牡丹叶片后气体交换参数和叶绿素含量的变化

Table 1　Changes of P_n，G_s，C_i and Chlorophyll content in tree peony leaves infected by *C. canadense*

接种后天数/d Days of infection	P_n/(μmol · m^{-2} · s^{-1})	G_s/（μmol · m^{-2} · s^{-1}）	C_i/（μmol · mol^{-1}）	叶绿素含量/（mg · g^{-1} FW） Chlorophyll content
0	11.8 ± 0.75 a	244.7 ± 21.73 a	197.7 ± 18.50 a	2.02 ± 0.09 a
5	11.3 ± 0.72 a	243.0 ± 5.29 a	226.7 ± 17.01 ab	1.94 ± 0.09 a
10	10.3 ± 0.66 ab	229.7 ± 9.02 ab	250.7 ± 21.73 ab	1.83 ± 0.09 ab
15	9.5 ± 0.60 bc	225.3 ± 6.66 ab	268.7 ± 15.18 bc	1.59 ± 0.15 b
20	8.3 ± 1.0 6 c	212.0 ± 17.06 bc	281.0 ± 21.00 cd	1.41 ± 0.13 b
30	5.7 ± 1.01 d	194.7 ± 15.37 c	301.3 ± 24.58 d	1.01 ± 0.14 c

注：同列数据后不同的小写字母表示 α = 5%水平有显著差异。

Note：different letters indicate significant difference at 5% level.

2.2　柱枝孢叶斑病菌侵染对牡丹 PSⅡ活性的影响

PSⅡ最大光化学效率（F_v/F_m）是指光合机构把吸收的光能用于光化学反应的最大效率，当植物产生光抑制或受到其它逆境胁迫时，F_v/F_m 会发生变化（Strasser et al.，1995；李鹏民 等，2005）。病原菌侵染牡丹叶片后 PSⅡ的动力学曲线形状发生明显的改变，最大吸收值 F_m 明显降低（图 1，A）。牡丹叶片的 F_v/F_m 和基于光吸收的性能指数（PI_{ABS}）都有显著下降（图 1，B），表明 PSⅡ活性降低。这说明病原菌侵染使牡丹的光合能力下降，对光能的利用率降低，即使中等强度的光也会发生光抑制，而 PI_{ABS} 更能灵敏反映出侵染对 PSⅡ的伤害。

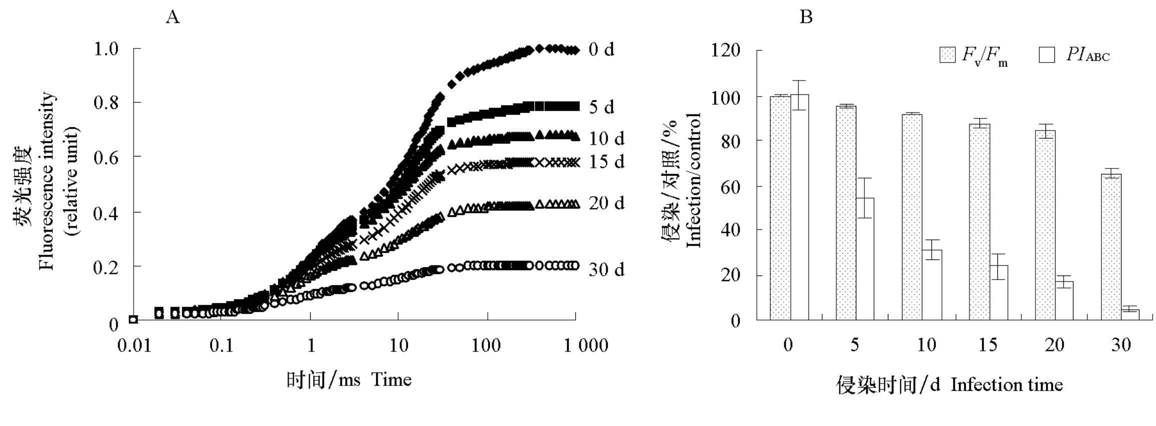

图 1　柱枝孢叶斑病菌侵染牡丹叶片后快速叶绿素荧光动力学曲线以及 F_v/F_m、PI_{ABS} 的变化

Fig. 1　Changes of chlorophyll fluorescence transient and F_v/F_m，PI_{ABS} in tree peony leaves infected by *C. canadense*

2.3　柱枝孢叶斑病菌侵染对牡丹 PSⅡ供体侧、受体侧和反应中心的影响

如图 2 所示，病原菌侵染后 φE_o 持续显著下降，说明反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额在降低，说明 PSⅡ的相对电子传递能力下降。W_k 是叶绿素荧光诱导动力学曲线中 K 点相对可变荧光的大小，K 点升高表示放氧复合体（OEC）已受到影响。随着 *C. canadens* 侵染时间延长，W_k 在逐渐升高，说明放氧复合体已受到伤害。V_j 可以反应 Q_A^- 积累量大小，而 dV/dto 反映的是 Q_A^- 被还原的最大速率。由图 2 可知，二者都在显著地升高，表示 Q_A^- 的积累在增加，Q_A 到 Q_B 电子传递受到抑制，说明受体侧受到的抑制比供体侧大。由表 2 可知，随 *C. canadense* 侵染时间的延长，单位面积上有活性反应中心的数目（RC/CS_o）在迅速减少，单位面积上光能的吸收（ABS/CS_o）、

光能的捕获（TR_o/CS_o）和单位面积上用于电子传递的能量（ET_o/CS_o）也显著降低，说明侵染对 PSⅡ反应中心造成伤害，使反应中心裂解或失活，同时也使天线色素降解或者结构改变。由于剩余的有活性反应中心激发 Q_A 的能量（TR_o/RC）在增加，激发能过剩，加重反应中心的负担，进一步对反应中心造成伤害。

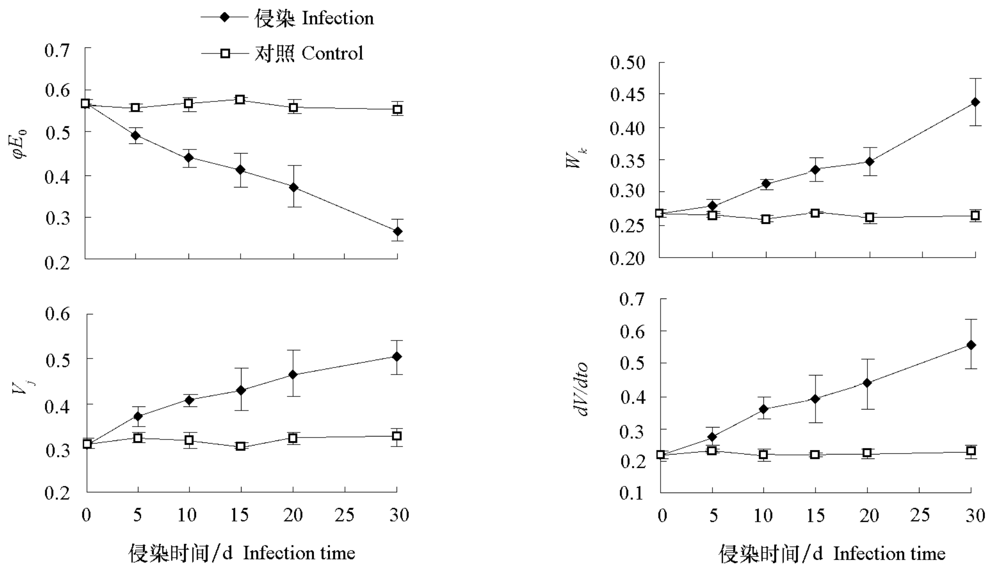

图 2　柱枝孢叶斑病菌侵染牡丹叶片后荧光参数 φE_o、W_k、V_j 和 dV/dto 的变化

Fig. 2　Changes of chlorophyll fluorescence Parameters of φE_o，W_k，V_j and dV/dto in tree peony leaves infected by *C. canadense*

表 2　柱枝孢叶斑病菌侵染牡丹叶片后 RC/CS_o、ABS/CS_o、TR_o/CS_o、ET_o/CS_o 和 TR_o/RC 的变化

Table 2　Changes of RC/CS_o，ABS/CS_o，TR_o/CS_o，ET_o/CS_o and TR_o/RC in tree peony leaves infected by *C. canadense*

接种天数 Days of infection	RC/CS_o	ABS/CS_o	TR_o/CS_o	ET_o/CS_o	TR_o/RC
0	100 a	100 a	100 a	100 a	100 c
5	92.0 ± 3.14 b	95.4 ± 5.35 a	96.0 ± 3.28 ab	87.3 ± 4.22 b	104.5 ± 5.40 c
10	79.3 ± 6.21 c	93.6 ± 8.02 a	93.1 ± 7.30 b	77.8 ± 3.59 c	121.9 ± 4.98 b
15	69.7 ± 3.44 d	84.8 ± 2.27 b	83.3 ± 4.11 c	70.5 ± 7.45 d	127.9 ± 11.23 b
20	56.9 ± 1.68 e	81.5 ± 4.23 b	74.0 ± 2.18 d	57.2 ± 5.45 e	132.4 ± 10.80 b
30	31.0 ± 4.14 f	72.7 ± 11.08 c	51.2 ± 6.86 e	36.7 ± 4.08 f	156.6 ± 15.18 a

注：同列数据后不同的小写字母表示 α = 5%水平有显著差异。表中数值均为（侵染/对照，%），RC/CS_o，ABS/CS_o，TR_o/CS_o，ET_o/CS_o 和 TR_o/RC 的初始值分别为 4 176、5 839.2、4 453、3 071，0.7043。

Note：Different letters indicate significant difference at 5% level. The values in table were（Infection/Control，%）. RC/CS_o，ABS/CS_o，TR_o/CS_o，ET_o/CS_o and TR_o/RC initial value was 4 176，5 839.2，4 453，3 071，0.7043，respectively.

2.4　柱枝孢叶斑病菌侵染牡丹对 PSⅠ活性的影响

叶片 820 nm 相对吸收值（*ΔI/Io*）代表 PSⅠ的活性。从图 3 看到，随病原菌侵染时间的延长，PSⅠ的活性显著下降，在处理 5 d 时下降了 5.9%，到 30 d 已经下降了 67.4%。这表明柱枝孢叶斑病菌（*C. canadense*）侵染严重影响了 PSⅠ的活性，也说明 PSⅠ对病原菌侵染非常敏感。

2.5 柱枝孢叶斑病菌侵染牡丹对 H_2O_2 含量的影响

在植物—病原菌互作过程中，植物体内 H_2O_2 含量会增加（柯玉琴 等，2002）。在 *C. canadense* 侵染牡丹叶片后不同天数，H_2O_2 含量有显著升高（图 4），在 5 d 时就比对照增加 35.8%。H_2O_2 含量升高，可能对光系统造成伤害。

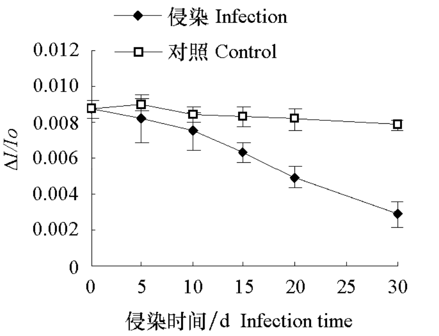

图 3 柱枝孢叶斑病菌侵染牡丹叶片后 *△I/Io* 变化

Fig. 3 Changes of *△I/Io* in tree peony leaves infected by *C. canadense*

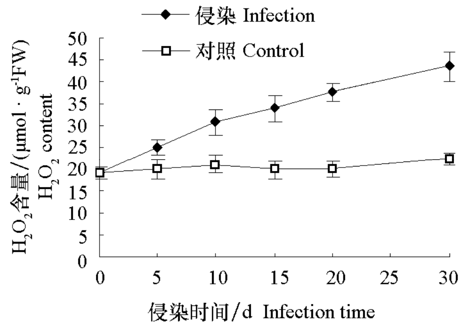

图 4 柱枝孢叶斑病菌侵染牡丹叶片后 H_2O_2 含量的变化

Fig. 4 Changes of H_2O_2 content in tree peony leaves infected by *C. canadense*

3 讨论

本研究中牡丹感染柱枝孢叶斑病后净光合速率降低，气孔导度有所下降，但细胞间隙 CO_2 升高，这说明光合速率的下降是由非气孔因素造成的，这也与许多病原菌对植物光合作用影响（沈喜 等，2008）相似。非气孔因素中放氧复合体（OEC）活性、PSⅠ和 PSⅡ反应中心活性以及电子传递体活性的降低对光合速率降低都有着重要的影响。

一些病毒、真菌侵染植物会使 F_v/F_m 下降，PSⅡ活性受到抑制（王春梅 等，2000；沈喜 等，2003）。*C. canadense* 侵染也使 F_v/F_m 下降，说明侵染使牡丹的光合能力下降，光能利用率降低，发生了光抑制。光合性能指数（PI_{ABS}）是一个能综合反映 PSⅡ最大光化学效率、有活性反应中心数目和受体侧电子传递效率的荧光参数，能更灵敏地反映 PSⅡ的活性和状态（Schansker et al.，2003）。病原菌侵染后 PI_{ABS} 显著下降说明整个 PSⅡ的结构和功能都受到了严重伤害。

如果 OEC 严重失活，就会减少 PSⅡ向 Q_A 的电子传递，则 Q_A 将呈现较低的还原程度。但实际上病原菌侵染使 V_j 和 dV/dto 显著升高，反应出 Q_A^-的大量积累，表示 Q_A 到 Q_B 电子传递受阻，从而说明受体侧受到的抑制比供体侧大。随 *C. canadense* 侵染时间的延长叶绿素含量降低，单位面积上有活性反应中心的数目（RC/CS_o）在迅速减少，单位面积上光能的吸收（ABS/CS_o）、光能的捕获（TR_o/CS_o）和单位面积上用于电子传递的能量（ET_o/CS_o）也显著降低，而有活性的反应中心激发 Q_A 的能量（TR_o/RC）却在增加，说明侵染对 PSⅡ反应中心造成伤害，使反应中心裂解或失活，同时也使天线色素降解或者结构改变。为了更好地耗散电子传递链中的能量，迫使剩余的有活性的反应中心效率提高，加重了剩余的有活性反应中心的负担，进一步对反应中心造成伤害。

病原菌侵染使牡丹叶片对 820 nm 光吸收（*△I/Io*）显著下降，表示 PSⅠ受到伤害，这与核盘菌对烟草的影响相似（部建雯 等，2009）。白粉病菌侵染黄瓜以及条锈病侵染小麦（沈喜 等，2003，2008）都表明 PSⅠ不敏感，这也许是由于病原菌侵染机制的不同或者是植物材料的差异引起的。

病原菌侵染植物可引起组织活性氧（reactive oxygen species，ROS）突增（Wojtaszek，1997）。

本研究中，*C. canadense* 侵染后 H_2O_2 积累显著升高。ROS 是对光系统造成伤害的重要原因（Aro et al.，1993），能够通过抑制 D1 蛋白的合成加剧光抑制，使 PSⅡ活性降低（Parrado et al.，2003；Allakhverdiev & Murata，2004）。沈喜等（2008）认为，小麦 D1 蛋白含量的下降是条锈病导致 PSⅡ活性降低的重要因素之一。ROS 的积累也造成 PSⅠ蛋白复合体众多组分的降解，而 PSⅠ活性恢复很慢甚至无法恢复（Teicher et al.，2000）。因此，病原菌侵染造成 H_2O_2 大量积累，损坏了 PSⅠ和 PSⅡ，从而抑制了光合作用。

综合以上研究结果，推测 *C. canadense* 侵染使叶片 H_2O_2 积累增加，对 PSⅡ的供体侧、反应中心和受体侧造成伤害，但受体侧所受伤害较严重，造成激发能过剩，活性氧升高。病原菌侵染也使 PSⅠ受伤害，PSⅠ的伤害导致 PSⅡ光合线性电子传递受阻，致使 PSⅡ反应中心和受体侧的电子传递体过度还原，激发能过剩，产生更多的 ROS，抑制 D1 蛋白的合成，进一步对 PSⅡ造成伤害，这可能就是 *C. canadense* 侵染对光系统伤害的主要原因。

References

Allakhverdiev S I，Murata N. 2004. Environmental stress inhibits the synthesis de novo of D1 protein in the photodamage-repair cycle of photosystemⅡ in *Synechocystis* sp. PCC 6803. Biochim Biophys Acta，1657 (1)：23－32.

Aro E M，Virgin I，Andersson B. 1993. Photoinhibition of photosystemⅡ. Inactivation，protein damage and turnove. Biochimica et Biophysica Acta，1143 (2)：113－134.

Arnon D I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiology，24 (1)：1－15.

Bu Jian-wen，Yao Guang，Gao Hui-yuan，Jia Yu-jiao，Zhang Li-tao，Cheng Dan-dan，Wang Xin. 2009. Inhibition mechanism of photosynthesis in cucumber leaves infected by *Sclerotinia sclerotiorum*（Lib.）de Bary. Acta Phytopathologica Sinica，39 (6)：613－621. (in Chinese)

部建雯，姚　广，高辉远，贾裕娇，张立涛，程丹丹，王　鑫. 2009. 核盘菌（*Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary）侵染抑制黄瓜光合作用的机理. 植物病理学报，39 (6)：613－621

Chia T F，He J. 1999. Photosynthesic capacity in *Oncidium*（Orchidacceae）plants after virus eradication. Environmental and Experimental Botany，42 (1)：11－16.

Funayama S，Hikosaka K，Yahara T. 1997. Effects of virus infection and growth irradiance on fitness components and photosynthetic properties of *Eupatorium makinoi*（Compositae）. American Journal of Botany，84 (6)：823－829.

Guo De-ping，Guo Yan-ping，Zhao Jian-ping，Liu Hui，Peng Yan，Wang Qiao-mei，Chen Ji-shuang，Rao Gui-zhen. 2005. Photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in leaves of stem mustard（*Brassica juncea* var. *tsatsai*）after turnip mosaic virus infection. Plant Science，168 (1)：57－63.

Hao Zai-bin，Cang Jing，Xu Zhong. 2002. Experiment technology of plant physiology. Harbin：Harbin Press：198－199. (in Chinese)

郝再彬，苍　晶，徐　仲. 2002. 植物生理实验技术. 哈尔滨：哈尔滨出版社：198－199.

He Xiu-li. 2005. Studies on the photosynthetic characteristics of field tree peony[M. D. Dissertation]. Tai'an：Shandong Agricultural University. (in Chinese)

何秀丽. 2005. 大田牡丹光合特性的研究[硕士论文]. 泰安：山东农业大学.

Ke Yu-qin，Pan Ting-guo，Fang Shu-min. 2002. Effect of *Pseudmonas solanacea* infection on H_2O_2 metabolism and chlorophyll fluorescence parameters and their relations to disease resistance. Chinese Journal of Eco-Agriculture，10 (2)：36－39. (in Chinese)

柯玉琴，潘廷国，方树民. 2002. 青枯菌侵染对烟草叶片 H_2O_2 代谢、叶绿素荧光参数的影响及其与抗病性的关系. 中国生态农业学报，10 (2)：36－39.

Lan Bao-qing，Li Jia-jue，Duan Quan-xu. 2003. Chinese tree peony. Beijing：China Science and Technology Press. (in Chinese)

蓝保卿，李嘉珏，段全绪. 2003. 中国牡丹全书. 北京：中国科学技术出版社.

Li N，Zhao X L，Liu A X，Liu H X. 2010. Brown spot disease of tree peony caused by *Cylindrocladium canadense* in China. Journal of General Plant Pathology，76：295－298.

Li Peng-min，Gao Hiu-yuan，Reto J，Strasser R J. 2005. Application of the chlorophyll fluorescence induction dynamics in photosynthesis study.

Journal of Plant Physiology and Molecular Biology，31 (6)：559 – 566. (in Chinese)

李鹏民，高辉远，Reto J，Strasser R J. 2005. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. 植物生理学与分子生物学学报，31 (6)：559 – 566.

Parrado J，Absi E H，Machado A，Ayala A. 2003. "In vitro" effect of cumene hydroperoxide on hepatic elongation factor-2 and its protection by melatonin. Biochim Biophys Acta，1624 (1)：139 – 144.

Schansker G，Srivastava A Govindjee，Reto J Strasser. 2003. Characterization of the 820 nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise（OJIP）in pea leaves. Functional Plant Biology，30：785 – 796.

Shen xi，Li Hong-yu，Wen Ya，Meng Xue-qin，Zhou Gong-ke，Zhang Li-xin，Liang Hou-guo. 2003. Influence of cucumber powdery mildew（*Sphaerothe cafuliginea*）infection on photosynthetic electron transport and protein D1 expression of cucumber（*Cucumis sativus* L.）leaf. Aeta Phytopathologica Sinica，33 (6)：546 – 549. (in Chinese)

沈 喜，李红玉，文 雅，孟雪琴，周功克，张立新，梁厚果. 2003. 白粉病菌侵染对黄瓜叶片光合电子传递及其 PSⅡ功能蛋白 D1 表达的影响. 植物病理学报，33 (6)：546 – 549.

Shen Xi，Li Hong-yu，Jia Qiu-zhen，Feng Han-qing，Li Min-quan，Liang Hou-guo. 2008. Influence of wheat（*Triticum aestivum* L.）stripe rust infection on photosynthetic function and expression protein D1 of wheat leaves. Acta Ecologica Sinica，28 (2)：669 – 676. (in Chinese)

沈 喜，李红玉，贾秋珍，冯汉青，李敏权，梁厚果. 2008. 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. 生态学报，28 (2)：669 – 676.

Strasser R J，Srivastava A，Govindjee. 1995. Ployphasic chlorophyll a fluorescence transients in plants and cyanobacteria. Photochemistry and Photobiology，61 (1)：32 – 42.

Strasser R J，Srivastava A，Tsimilli-Michael M. 2000. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples//Yunus M，Pathre U，Mohanty P. Probing photosynthesis：Mechanism，regulation andadaptation. London：Taylor and Francis Press：chapter 25：445 – 483.

Strasser R J，Tsimill-Michael M，Srivastava A. 2004. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient//Papageorgiou G，Govindjee. Advances in photosynthesis and respiration. Netherlands：KAP Press：Chapter 12：1 – 47.

Teicher H B，Moller B L，Scheller H V. 2000. Photoinhibition of photosystem Ⅰ in field-grown barley（*Hordeum vulgare* L.）：Induction，recovery and acclimation. Photosynthesis Research，64：53 – 61.

Wang Chun-mei，Shi Ding-ji，Zhu Shui-fang，Tian Bo，Wei Ning-sheng. 2000. Effects of cucumber mosaic virus infection on photosynthetic activities of tobacco leaves and chloroplasts. Acta Botanica Sinica，42 (4)：388 – 392. (in Chinese)

王春梅，施定基，朱水芳，田 波，魏宁生. 2000. 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，42 (4)：388 – 392.

Wojtaszek P. 1997. Oxidaive burst：An early plant response to pathogen infection. Biochemical Journal，322：681 – 692.

Zhao Dan，Kang Ye-bin. 2012. The new leaf spot of peony caused by *Cylindrocladium canadense* in Luoyang，China. Plant Protection，38 (1)：177 – 179. (in Chinese)

赵 丹，康业斌. 2012. 洛阳牡丹新病害——柱枝孢叶斑病. 植物保护，38 (1)：177 – 179.

Zhou Y H，Peng Y H，Lei，J L，Zou L Y，Zheng J H，Yu J Q. 2004. Effects of potato virus YNTN infection on gas exchange and photosystem 2 function in leaves of *Solanum tuberosum* L. Photosynthetica，42 (3)：417 – 423.