

水稻白叶枯病对自然发病水稻光合作用的影响

陈小龙¹, 高玲玲¹, 余磊², 董闯¹, 蒋涛¹, 黄琼¹

(1 云南农业大学 植物病理重点实验室, 农业生物多样性与病害控制教育部重点实验室, 云南 昆明 650201;
2 昆明学院 农学院 云南 昆明 650214)

摘要:利用 LI-6400 便携式光合仪研究了水稻发生白叶枯病以后叶片光合作用的日变化特征. 结果表明:发病植株和对照的净光合速率(Pn)日变化曲线均为“单峰”型,没有明显的光合“午休”现象,这可能与水稻的生育期以及地理环境条件有关. 发病植株和对照的 Pn 以及蒸腾速率(Tr)总量差异不显著,但日变化进程存在明显的差异. 相关性分析表明,发病植株的光合作用除了受到光合有效辐射(PAR)的影响外,气孔导度(Gs)也是其主要限制因子. 与对照相比,发病植株的气孔特征发生了显著的改变,气孔长度和宽度增加,密度降低,且气孔的分布极不均匀. 同时,发病植株与对照的叶绿素总量和类胡萝卜素含量差异显著. 发病植株叶绿素 a 和类胡萝卜素的含量显著低于对照,而叶绿素 b 的含量显著高于对照. 水稻在受到病害胁迫的逆境中,表现出了较强的适应和抵抗能力,植物通过改变结构、性能及代谢方式以满足其生长发育的需求.

关键词:水稻白叶枯病; 净光合速率; 蒸腾速率; 气孔特征; 叶绿素

中图分类号:S435.111.47

文献标志码:A

文章编号:1001-411X(2012)03-0336-06

Effects of Rice Bacterial Blight on Photosynthesis in Naturally Infected Rice

CHEN Xiao-long¹, GAO Ling-ling¹, YU Lei², DONG Chuang¹, JIANG Tao¹, HUANG Qiong¹

(1 Key Laboratory for Agriculture Biodiversity and Plant Disease Management of China Education Ministry,
Key Laboratory of Plant Pathology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China;
2 College of Agronomy, Kunming University, Kunming 650214, China)

Abstract: Daily dynamics of photosynthetic characteristics in rice leaves infected by *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* were analyzed by using the LI-6400 portable photosynthesis system. The results showed that diurnal changes of photosynthesis (Pn) in rice flag leaves had one peak, and there was no obvious mid-day depression in daytime. The phenomenon was possibly related to rice growth period and geographical environment conditions. Although no significant difference was observed in Pn and Tr between infected plants and the control, they were very different in the curves of diurnal variation. Correlation analysis showed that the main factors affecting Pn of infected plants were Gs and PAR. Compared with the control, stomatal characteristics changed more significantly in the infected plants. Length and width of the stoma increased, whereas the density decreased. Stoma distribution in flag leaves was not homogeneous in diseased plants. There were significant differences between infected plants and the control in chlorophyll and carotenoid. Chl a and carotenoid were higher in the control but Chl b was higher in infected plants by significance analysis. Rice showed strong adaptability and resistant ability when it was influenced by the pathogen. Rice grew under the stress of plant disease by changing structure, performance and metabolic way.

Key words: rice bacterial blight; net photosynthesis rate; transpiration rate; stomatal characteristics; chlorophyll

收稿日期:2011-09-06

作者简介:陈小龙(1982—),男,博士研究生;通信作者:黄琼(1963—),女,教授,博士, E-mail: huangqiong88hs@yahoo.com.cn

基金项目:农业部公益性(农业)行业科研专项(nyhyzx07-056)

由稻生黄单胞菌 *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* 引起的水稻白叶枯病 (Rice bacterial blight) 是水稻上一种严重的细菌性病害^[1-3], 自 1884 年在日本发生以来, 迄今全世界各大稻区均有发生. 近年来, 由于高产品种的大范围推广、相应集约化栽培措施的普及以及品种的频繁调运, 水稻白叶枯病的危害也逐渐加重^[4]. 了解病原菌与寄主的互作关系, 对阐明致病机制及病害防治有重要意义^[5]. 因此, 国内外学者对水稻白叶枯病的发病规律、致病性分化、抗源筛选和抗病基因分析等都作了大量的研究^[6-8]. 光合作用是植物最重要的生命活动之一, 植物生长发育所需能量和干物质积累都必须通过光合作用来完成. 关于水稻光合作用的日变化规律国内外有过较多的研究^[9-11], 但有关水稻白叶枯病的发生对水稻光合作用日变化的影响鲜见报道. 笔者通过对田间自然发病的水稻植株光合作用日变化规律进行分析, 旨在为深入研究水稻光合作用的机理以及病原-寄主的互作机制提供理论依据和参考.

1 材料与方法

1.1 试验地自然概况

试验地点位于云南省蒙自县, 该县受水稻白叶枯病的危害严重. 试验地北纬 23°24', 东经 103°21', 海拔 1 562 m, 年均日照时数 2 270 h, 年平均气温 23.6 ~ 25.4 °C, 极端低温 -4.4 °C, 极端高温 36.5 °C, 全年 >10 °C 的活动积温为 6 830 °C, 年平均降水量为 902 mm, 主要集中在 6—9 月. 土壤类型为红壤土, 有机质为 18.4 g · kg⁻¹, 全氮为 1.13 g · kg⁻¹, pH 为 6.7.

1.2 试验材料

试验材料为生产上常规水稻品种宜香 2239. 在自然发病的田块中, 选择发病植株的剑叶进行光合作用的测定, 剑叶的病斑长度均匀一致, 且病斑面积不超过叶片总面积的 1/4, 以同一田块中不发病植株的剑叶为对照.

1.3 光合作用的测定

水稻孕穗期, 在天气晴朗的条件下, 采用 LI-6400 便携式光合仪 (LI-COR 公司) 测定水稻的光合生理生态指标. 发病植株和对照各设 5 个样点, 每个样点选择 5 丛水稻植株, 每丛选择 3 片完全展开的叶片分不同时间段测定, 从 06:00—18:00 每隔 2 h 测定 1 次. 净光合速率 ($P_n/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率 ($T_r/\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光合有效辐射 ($\text{PAR}/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度 ($G_s/\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、细胞间 CO_2 浓度 ($C_i/\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、田间 CO_2 浓度

($\text{Ca}/\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、气温 ($\theta/^\circ\text{C}$) 及空气相对湿度 (RH/%) 等参数由 LI-6400 便携式光合仪同步测出. 气孔限制值 (L_s) 按照 $L_s = 1 - (C_i/\text{Ca})$ 进行计算^[12].

1.4 气孔大小和密度的测定

待测完净光合速率以后, 将所测定的每个叶片从叶基到叶尖等分为 10 份, 每份重复 3 次, 采用改良刮制法^[13]对材料进行处理, 并制成永久切片. 利用数码显微镜摄像系统测量和计算气孔大小和密度. 将切片置于 40 倍数码显微镜下观测, 每一切片随机选 10 个视野拍照. 测量每幅图片上的气孔长度和宽度, 记录所测视野面积的气孔数目, 计算气孔密度. 需要说明的是: 因取样处理时气孔已关闭, 测定的气孔长度为平行于气孔器的最长值, 气孔宽度为垂直于气孔器的最宽值. 气孔指数 = $S/(S + E) \times 100$, 式中, S 代表单位面积的气孔数目, E 代表单位面积的表皮细胞数目.

1.5 叶绿素含量的测定

采用 φ 为 80% 的丙酮浸提比色法对叶片的叶绿素含量进行测定^[14].

2 结果与分析

2.1 水稻田间环境因子日变化规律

图 1a 表明: 在 06:00—18:00 期间, PAR 和 θ 的变化为单峰曲线, PAR 的日变化范围在 210.3 ~ 1 951.7 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 06:00 最低, 为 210.3 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. 12:00 左右达到其高峰值 1 951.7 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 之后逐渐下降, 到 18:00 降为 972.3 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. θ 的变化规律与 PAR 呈极显著正相关 ($R = 0.961$), 其变化范围在 24.5 ~ 35.9 °C 之间, 06:00 左右最低, 为 24.5 °C, 之后随着 PAR 的迅速增加 θ 上升较快, 在 12:00 左右达到最高值, 此后随着 PAR 的减弱而缓慢下降, 到 18:00 下降为 32.5 °C. 但 12:00—18:00 期间温度的变化范围与 06:00—12:00 期间相比差异较小 (图 1b).

田间相对湿度 (RH) 的变化规律与 PAR ($R = -0.975$) 和 θ ($R = -0.959$) 呈极显著负相关. 在 06:00 左右 RH 最高, 达到 62.2%, 之后随着 PAR 和 θ 的升高而降低, 在 12:00 左右降低到最低值 46.2%, 此后 RH 的变化随着 PAR 和 θ 的降低略有回升. 在 06:00—18:00 之间, 水稻田间 RH 的变化范围较大 (图 1c). Ca 也呈现出有规律的日变化, 从 06:00 开始逐渐降低, 到 16:00 时达到最低值 357.8 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 而后略有升高, 日变化范围在 357.8 ~ 396.3 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间, 差异较小 (图 1d).

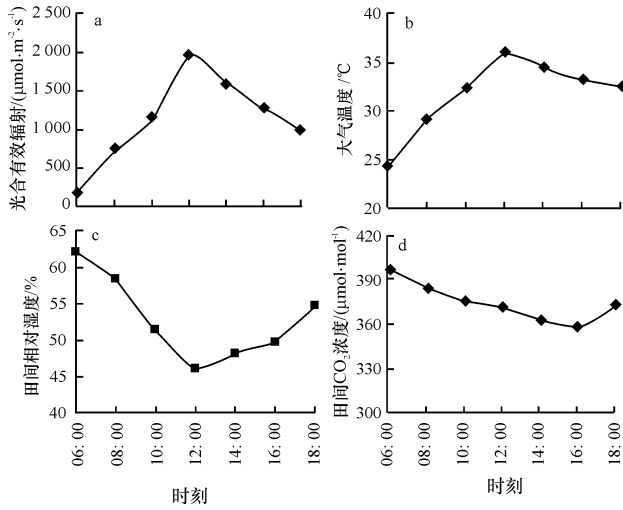


图1 水稻田间环境因子日变化

Fig. 1 Diurnal changes of environmental factors in the rice field

2.2 净光合速率的日变化特征

由图2a可以看出,孕穗期水稻叶片Pn的日变化呈单峰曲线.发病植株和对照均保持较高的净光合速率,日均值分别为14.7和14.3 μmol·m⁻²·s⁻¹,峰值均出现在12:00时,分别为21.9和25.7 μmol·m⁻²·s⁻¹.在08:00以前,发病植株的Pn略高于对照,但在10:00—12:00之间,对照的Pn增加较快,而发病叶片增加较慢,10:00—16:00对照的Pn高于发病叶片,18:00左右发病叶片的Pn略高于对照.显著性分析表明,发病植株与对照的Pn日平均值差异不显著(P>0.05),但从Pn的日变化进程可以看出发病植株Pn升高和下降的速率低于对照.

相关性分析表明,发病植株和对照的Pn与PAR呈极显著正相关关系,叶片的净光合速率受光合有效辐射的影响强烈.发病植株的Pn与Gs呈极显著正相关关系,但相关系数与PAR相比略低.与之相比,对照的Pn与Gs呈正相关关系,但相关性不显著,Pn受Gs的影响与发病植株相比较弱.这表明植物在发生病害以后,气孔导度成为影响发病植株净光合速率较为重要的因素.此外,发病植株和对照的Pn与θ呈正相关,但相关性都不显著(P>0.05,表1).

表1 水稻剑叶的净光合速率和蒸腾速率与生理生态因子的相关性分析¹⁾

Tab. 1 Correlative analysis between photosynthetic rate or transpiration rate in flag leaves and phy-ecological factors

测定项目	气孔导度(Gs)		胞间CO ₂ 浓度(Ci)		大气温度(θ)		大气相对湿度(RH)		光合有效辐射(PAR)	
	发病植株	对照	发病植株	对照	发病植株	对照	发病植株	对照	发病植株	对照
净光合速率(Pn)	0.862**	0.815	-0.121	0.178	0.572	0.345	-0.264	0.062	0.898**	0.912**
蒸腾速率(Tr)	0.966**	0.859*	0.315	-0.250	0.697	0.939*	-0.675	-0.505	0.702	0.876*

1) “*”表示在0.05水平显著相关,“**”表示在0.01水平显著相关.

2.4 气孔导度和气孔限制值的日变化特征

发病植株的Gs日变化进程呈单峰曲线,从

2.3 蒸腾作用的日变化特征

发病植株和对照的Tr日平均值分别为6.24和6.12 mmol·m⁻²·s⁻¹,二者差异不显著(P>0.05),但通过对蒸腾速率日变化进程分析,二者存在一定的差异.发病植株的Tr呈现出先升高再降低,然后再升高的日变化曲线,06:00—12:00之间Tr逐渐升高,12:00时达到最高值12.7 mmol·m⁻²·s⁻¹,之后逐渐减少,但在16:00—18:00之间Tr又逐渐回升.对照的Tr日进程为完全双峰曲线.2个峰值分别出现在12:00和16:00.与对照相比,发病植株在14:00以前,Tr始终略高于对照,而在16:00时Tr低于对照,并且在16:00二者的Tr差异显著(P<0.05).在14:00—18:00这一时间段内,发病植株的Tr变化曲线与对照相比差异较大,发病植株表现为先降低,再升高,而对照的Tr曲线则表现为先升高,再降低(图2b).

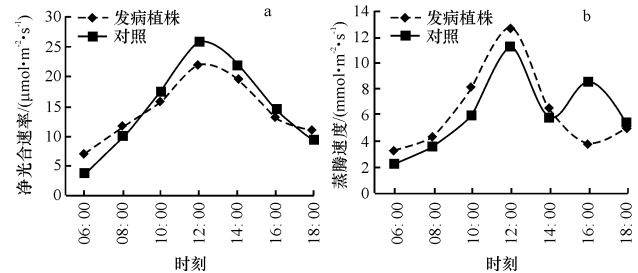


图2 水稻剑叶净光合速率和蒸腾速率日进程

Fig. 2 Diurnal courses of Pn and Tr in rice flag leaves

相关性分析结果(表1)表明,发病植株的Tr与Gs呈极显著正相关关系,与PAR、θ和Ci呈正相关,与RH呈负相关,但相关性均不显著.对发病植株Tr影响最大的因子是Gs,其他是PAR>Ts>RH>Ci.对照的Tr与θ、PAR、Gs呈显著正相关,与RH呈负相关,但相关性不显著.Gs对发病植株的Tr影响与对照植株相比较为强烈,而θ与PAR对对照的影响与发病植株相比也较为强烈,据此推断,在受到病菌侵染以后,病害的发生导致气孔导度升高(图3a),叶片的气孔特征成为影响发病植株蒸腾作用十分重要的生理因子.

06:00开始,Gs随着PAR和θ的升高而逐渐升高,12:00时达到了最高值,之后Gs的下降速率较快,直

至 18:00 时下降到最低值. 对照的 G_s 日变化进程呈双峰曲线, 2 个峰值分别出现在 12:00 和 16:00, 变化幅度与发病植株相比较小. 并且发病植株叶片的气孔导度与净光合速率的变化呈平行变化趋势, 而对照的气孔导度在 16:00 出现峰值时叶片的净光合速率仍然处于下降的趋势. 此外, 发病植株与对照在 06:00、14:00 和 18:00 这 3 个时间点的 G_s 较为相似 (图 3a).

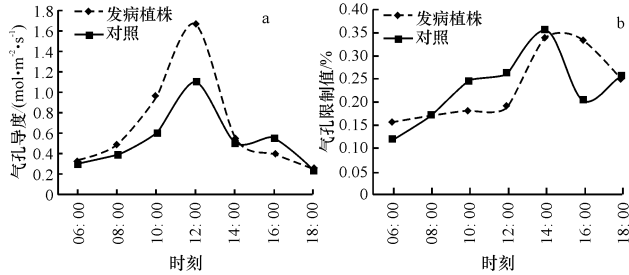


图3 水稻剑叶气孔导度和气孔限制值日进程

Fig. 3 Diurnal courses of G_s and L_s in flag leaves of rice

L_s 反映了植物叶片对大气 CO_2 相对利用率的大小. 如图 3b 所示, 发病植株与对照的 L_s 变化趋势并不同步. 08:00 以前, 发病植株的 L_s 高于对照. 但是在 08:00 ~ 14:00 之间, 发病植株的 L_s 始终低于对

照. 14:00 ~ 18:00 之间, 发病植株的 L_s 一直处于下降的趋势, 但始终高于对照, 而对照在这一时间段内的变化趋势为先降低再升高.

2.5 病害对叶片气孔特征及光合色素的影响

由表 2 可以看出, 发病植株的气孔长度和宽度均高于对照, 二者存在显著性差异 ($P < 0.05$). 并且在病害胁迫的生境下, 同一叶片不同部位气孔长度和宽度的变化范围略大于对照. 通过对叶片不同部位气孔密度的分析表明, 发病叶片气孔密度仅在叶基部部位与对照相似, 其他部位明显降低, 下降幅度为 13.8%, 二者存在极显著差异 ($P < 0.01$). 并且对照叶片不同部位气孔密度变化比较均匀, 叶片两端密度较小, 中间部位密度较大, 而发病叶片不同部位气孔密度的分布却极不规律 (图 4a). 发病植株气孔密度降低, 使叶片的气孔指数也发生了改变, 对照叶片的气孔指数极显著高于发病植株 ($P < 0.01$). 这说明在病害的胁迫下, 叶片的气孔特征发生了明显的改变. 气孔指数的降低, 增加了叶片进行光合作用的面积, 使发病植株在部分叶面积受到病菌危害时, 尽量增加能够进行光合作用的有效叶面积.

表 2 发病植株与对照叶片的气孔特性参数比较

Tab. 2 Stomatal character parameters of diseased plants and control

项目	气孔长度/ μm		气孔宽度/ μm		气孔密度/(个· mm^{-2})		气孔指数	
	发病植株	对照	发病植株	对照	发病植株	对照	发病植株	对照
$\bar{X} \pm \text{SE}$	21.19 \pm 2.24 *	19.12 \pm 1.85	17.24 \pm 2.75 *	14.86 \pm 1.46	546.00 \pm 45.65 **	634.00 \pm 49.67	0.27 \pm 0.02 **	0.36 \pm 0.05
范围	18.96 ~ 25.72	17.36 ~ 22.62	13.23 ~ 22.78	12.72 ~ 16.23	476 ~ 599	522 ~ 682	0.23 ~ 0.28	0.33 ~ 0.41

1) “*”、“**”分别表示发病植株与对照差异达 0.05、0.01 显著水平.

通过对叶片光合色素含量的测定发现, 发病植株与对照的叶绿素总量和类胡萝卜素含量差异显著 ($P < 0.05$), 发病植株叶绿素 a 和类胡萝卜素含量显著低于对照, 而叶绿素 b 的含量显著高于对照 (图 4b). 水稻白叶枯病的发生, 使水稻体内部分光合色素发生了较大变化, 这也可能是导致发病植株净光合速率日进程发生改变的一个重要原因.

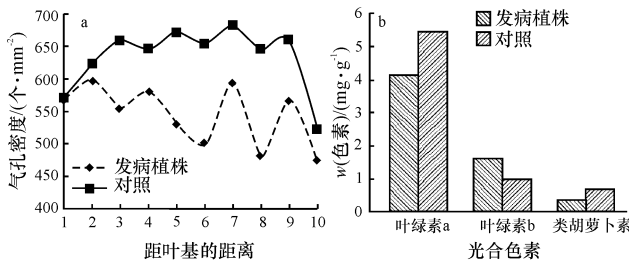


图4 水稻剑叶气孔密度和光合色素的含量

Fig. 4 Stomatal density and content of photosynthetic pigment in flag leaves of rice

3 讨论

影响光合作用的环境因子在一天中不断变化, 从而引起植物光合速率的变化. 在天气晴朗温和的条件下, 植物净光合速率的日变化与光照度的变化相一致, 呈现出典型的单峰曲线. 但在天气炎热的条件下, 尤其是中午, 光照辐射强、气温高, 叶片强烈失水而导致气孔关闭, 造成 CO_2 供应不足, 加之光合产物——淀粉等来不及分解外运, 光合产物积累, 使中午的光合速率下降, 因此光合速率的日变化呈现出双峰曲线, 即光合“午休”现象. 本研究中, 处于孕穗期的发病植株和对照 P_n 日变化曲线均为单峰曲线, 即使在 PAR 达到 $1951.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 仍未出现光合“午休”现象, 这可能与水稻的生育期以及地理环境条件有关. 郭相等^[15]在研究水分胁迫对水稻生理特性的影响时发现, 正常生境下孕穗期水稻叶片光合速率的日变化呈现出典型的单峰曲线.

贺安娜等^[16]比较不同杂交水稻品种在孕穗期的光合特性时也得到了相同的结论. 据此推测, 引起这种现象的原因可能是由于水稻所处的生育期为孕穗期. 水稻进入孕穗期后, 营养生长和生殖生长并进, 需要较多的养分, 只有充足的养分供应, 才能确保充足的“源”向“库”运输, 而这些养分物质主要来源于光合产物^[17-19], 在此期间为了保证生长需要, 淀粉等物质分解外运较快, 光合产物并未积累, 因此光合作用没有受到抑制. 同时, 李存信等^[20]研究发现, 种植于高海拔地区的水稻, 光补偿点和光饱和点较高, 水稻的净光合速率日变化一般为单峰曲线. 本研究中光合作用的测定地点为云南省蒙自县, 海拔1 562 m, 属于中高海拔地区, 测得的水稻净光合速率日变化为单峰曲线也可能与此有关. 由于生态环境错综复杂, 水稻光合作用是否“午休”的原因又是一个多因子问题, 这些因子之间又相互作用和联系^[21-26], 因此本文中水稻净光合速率日变化为单峰曲线的原因值得进一步探讨.

气孔导度是指植物气孔传导二氧化碳和水的的功能, 它的变化首先影响水分的交换, 其次是二氧化碳的交换, 作物通过调节叶片气孔开度, 可以控制水分的蒸腾和叶片的光合作用^[12,27]. 因此, 气孔导度的大小对净光合速率和蒸腾速率均有一定程度的制约. 影响气孔导度变化因素的报道很多, 但都不尽相同. 彭世彰等^[28]认为叶气温差是影响水稻叶片气孔导度的关键因素; 杨建昌等^[29]认为土壤水分直接影响着水稻叶片的气孔导度; 赵全志等^[30]报道, 水稻根系化学信号物质对气孔开闭的影响起着十分重要的作用. 本研究发现, 水稻叶片在受到白叶枯病菌侵染以后, 气孔长度和宽度明显增大, 同时叶片气孔的密度显著降低, 分布极不均匀, 气孔指数降低. 气孔数量的减少和面积的增大使得气孔导度在受到环境因素的影响时变化更为强烈. 水稻白叶枯病发生以后导致叶片气孔特征改变, 在环境因子的作用下, 气孔导度成为直接影响叶片光合作用和蒸腾作用的关键因素.

张国良等^[31]研究发现, 接种纹枯病菌 *Rhizoctonia solani* 后, 水稻叶片的叶绿素含量降低, 并随时间的延长而显著下降. 本研究中, 水稻白叶枯病使水稻叶片的叶绿素含量降低, 发病植株总叶绿素和类胡萝卜素显著低于对照, 这与张国良等^[31]的研究结果一致. 本文同时发现, 发病植株总叶绿素含量的降低, 主要是由于叶绿素 a 的急剧下降, 而叶绿素 b 的含量却显著升高, 这与发病植株净光合速率的日变化是相互对应的. 叶绿素 a 除具有吸收光能的作用外, 还具有光敏化特性, 能进行光化学反应, 是光合作用的核心部分. 叶绿素 b 主要是吸收和传递光能, 无光敏化特

性, 不能进行光敏化反应^[32]. 在 08:00 以前和 18:00 以后光强较弱, 发病植株的叶绿素 b 含量高, 能够吸收大量的光能传递给叶绿素 a 进行光化学反应, 而对照叶绿素 b 含量低, 在光强较弱的阶段内发病植株的净光合速率高于对照.

在植物与病原菌的相互作用过程中, 植物能感受病原菌的入侵并激活多种防御反应, 它们通过改变植物体内蛋白质的表达和酶类的活性等来完成这些信号的感应、传递以及生物学效应的实现^[33-34]. 已有的研究表明: 气孔数目、排列结构和功能与病原菌的入侵之间有着较为紧密的联系, 如气孔密度和空间排列可控制潜在的侵染口数目^[35]. Stall 等^[36]也证明, 柑橘叶片对野油菜黄单胞菌 *Xanthomonas campestris* 引起的溃疡病抗性也与气孔结构有关, 叶子成熟时叶肉抗病性的提高正是由老叶的气孔结构变化引起的. 本研究发现, 当水稻受到白叶枯病菌侵染以后, 部分叶片失去了光合能力, 为了弥补光合叶面积减少带来的损失, 水稻通过降低气孔指数来增加有效光合作用的面积. 同时, 水稻发病以后显著提高叶绿素 b 的含量, 在光强较弱的环境下充分利用光能, 使光合作用得到提高. 此外, 也有研究发现, 接种水稻白叶枯病菌以后, 病菌的增殖及病斑的扩展对邻位健康叶片净光合速率具有刺激作用^[37], 病叶相邻的健叶光合作用的增强补偿了因发病造成的病叶光合作用的减少^[38]. 这些都说明水稻在受到病害胁迫的逆境时, 表现出了较强的适应和抵抗能力, 它们通过改变结构、性能及代谢方式以满足其生长发育的需求. 本文是在田间水稻自然发病的生境下进行探讨, 自然条件下环境因素较为复杂, 外界生态因素和作物本身的生理特点密切相关. 因此, 水稻白叶枯病发生以后, 水稻所表现出的光合作用特点以及生态适应性是否为普遍规律, 还有待于进一步研究.

参考文献:

- [1] ADHIKARI T B, VERA CRUZ C M, ZHANG Q, et al. Genetic diversity of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Asia [J]. Appl Environ Microbiol, 1995, 62(3):966-971.
- [2] ADHIKARI T B, MEW T W, LEACH J E. Genotypic and phenotypic diversity of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* in Nepal [J]. Phytopathology, 1999, 89(7):687-694.
- [3] OCHIAI H, HORINO O, MIYAJIMA K, et al. Genetic diversity of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* strains from Sri Lanka [J]. Phytopathology, 2000, 90(4):415-421.
- [4] 章琦. 水稻白叶枯病抗性的遗传及改良 [M]. 北京: 科学出版社, 2007:2-3.
- [5] 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 [J]. 植物学报, 2000, 42

- (4):388-392.
- [6] 许志刚, 刘凤权, 沈秀萍, 等. 水稻白叶枯病和条斑病的流行与预测[J]. 西南农业大学学报, 1998, 20(5): 195-200.
- [7] 杨万凤, 刘红霞, 胡白石, 等. 中国水稻白叶枯病菌毒力变异研究[J]. 植物病理学报, 2006, 36(3): 244-248.
- [8] 陈功友, 邹丽芳, 王邢平, 等. 水稻白叶枯病菌致病性分子遗传学基础[J]. 中国农业科学, 2004, 37(9): 1301-1307.
- [9] 许大全. 光合作用“午睡”现象的生态生理和生化[J]. 植物生理学通讯, 1990(6): 5-10.
- [10] 翁晓燕, 蒋德安, 陆庆, 等. 影响水稻叶片光合日变化因素的分析[J]. 中国水稻科学, 1998, 12(2): 105-108.
- [11] SCHULZE E, DHAL A E. Encyclopedia of plant physiology[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1982: 181.
- [12] 刘玉华, 贾志宽, 史纪安, 等. 旱作条件下不同苜蓿品种光合作用的日变化[J]. 生态学报, 2006, 26(5): 1468-1477.
- [13] 陈温福, 程红卫, 刘丽霞, 等. 稻叶气孔性状研究新方法[J]. 作物学报, 2000, 26(5): 623-626.
- [14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134-137.
- [15] 郭相平, 张烈君, 王琴, 等. 拔节孕穗期水分胁迫对水稻生理特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(2): 125-129.
- [16] 贺安娜, 何超, 徐良骏, 等. 超高产杂交水稻组合孕穗期的光合特性比较研究[J]. 农业科技通讯, 2009, 8(8): 37-39.
- [17] 王为民, 赵倩, 于静娟, 等. 水稻营养品质的改良[J]. 中国生物工程杂志, 2004, 24(5): 30-33.
- [18] 魏丹, 韩光, 赵海滨, 等. 根外追肥在水稻灌浆过程中对子实养分和水分动态变化的影响[J]. 黑龙江农业科学, 1996(2): 1-4.
- [19] 梁建生, 曹显祖, 张海燕, 等. 水稻籽粒灌浆期间茎鞘贮存物质含量变化及其影响因素研究[J]. 中国水稻科学, 1994, 8(3): 151-156.
- [20] 李存信, 林德辉. 不同海拔地区种植的水稻叶片光合作用特征的比较[J]. 云南植物研究, 1986, 8(4): 459-466.
- [21] EVRENDILEK F, BEN-ASHER J, AYDIN M. Diurnal photosynthesis, water use efficiency and light use efficiency of wheat under Mediterranean field conditions[J]. J Environ Biol, 2008, 29(3): 397-406.
- [22] PONS T L, WELSCHEN R A. Midday depression of net photosynthesis in the tropical rainforest tree *Eperua grandiflora*: Contributions of stomatal and internal conductances, respiration and Rubisco functioning[J]. Tree Physiol, 2003, 23(14): 937-947.
- [23] HE J, LEE S K, DODD I C. Limitations to photosynthesis of lettuce grown under tropical conditions: Alleviation by root-zone cooling[J]. J Exp Bot, 2001, 52(359): 1323-1330.
- [24] KOSUGI Y, TAKANASHI S, MATSUO N, et al. Midday depression of leaf CO₂ exchange within the crown of *Dipterocarpus sublamellatus* in a lowland dipterocarp forest in Peninsular Malaysia[J]. Tree Physiol, 2009, 29(4): 505-515.
- [25] FRANCO A C, MATSUBARA S, ORTHEN B. Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees[J]. Tree Physiol, 2007, 27(5): 717-725.
- [26] BARTA C, LORETO F. The relationship between the methyl-erythritol phosphate pathway leading to emission of volatile isoprenoids and abscisic acid content in leaves[J]. Plant Physiol, 2006, 141(4): 1676-1683.
- [27] 刘庚山, 郭安红, 任三学, 等. 不同覆盖对夏玉米叶片光合和水分利用效率日变化的影响[J]. 水土保持学报, 2004, 18(2): 152-155.
- [28] 彭世彰, 徐俊增, 丁加丽, 等. 控制灌溉水稻气孔导度变化规律试验研究[J]. 农业工程学报, 2005, 21(3): 1-5.
- [29] 杨建昌, 朱庆森, 乔纳圣·威尔斯, 等. 水分胁迫对水稻叶片气孔频率、气孔导度及脱落酸含量的影响[J]. 作物学报, 1995, 21(5): 533-539.
- [30] 赵全志, 乔江方, 刘辉, 等. 水稻根系与叶片光合特性的关系[J]. 中国农业科学, 2007, 40(5): 1064-1068.
- [31] 张国良, 戴其根, 霍中洋, 等. 外源硅对纹枯病菌 *Rhizoctonia solani* 侵染下水稻叶片光合功能的改善[J]. 生态学报, 2008, 28(10): 4881-4890.
- [32] 匡廷云. 光合作用原初光能转化过程的原理与调控[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 2003: 11-13.
- [33] 范海延, 李楠, 苗青, 等. 植物应答生物胁迫的蛋白质组学研究进展[J]. 湖北农业科学, 2009, 48(12): 3167-3171.
- [34] 周金鑫, 胡新文, 张海文, 等. ABA在生物胁迫应答中的调控作用[J]. 农业生物技术学报, 2008, 16(1): 169-174.
- [35] 庞世铨. 植物逆境生理学基础[M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1990: 129-130.
- [36] STALL R E, MARCO G M, CANTEROS DE ECHENIQUE B L. Importance of mesophyll in mature-leaf resistance to canker of citrus[J]. Phytopathology, 1982, 72(8): 1097-1100.
- [37] 程宁辉. 不同抗性水稻品种感染白叶枯病后的叶片光合速率变化[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 275-276.
- [38] 程宁辉, 方中达. 感染白叶枯病后水稻叶片光合同化物对病害的补偿作用[J]. 植物保护学报, 1995, 22(1): 45-50.