

病虫害侵染对植物光合作用影响研究进展

张宝成^{1a}, 白艳芬^{1b}, 陈 骥²

(1. 遵义师范学院 a. 资源与环境学院; b. 公共管理学院, 贵州 遵义 563002;
2. 中国科学院 地球环境研究所气溶胶重点实验室, 西安 710075)

摘 要:随着人类商业运输和旅游活动扩大了病虫害的分布范围, 气候变化增加了病虫害的爆发频率, 造成了巨大的经济损失. 光合作用是陆地生态系统吸收大气 CO₂ 的重要途径, 也影响人类粮食生产. 病虫害对植物光合作用的影响主要在两个方面: 一方面通过采食植物的光和器官, 减少了植物的光合能力. 另一方面, 病虫害侵染后植物的生理参数发生变化(如影响植物体中的叶绿素含量以及叶绿素 a 与 b 的比值、气孔导度和细胞内的 CO₂ 浓度), 进而影响到植物的光合作用. 因此, 本文综述了近年来国内外关于病虫害对植物光合生理和光合作用的研究, 并在此基础上对未来的研究方向进行了探讨和展望.

关键词:植物生理; 气孔导度; 叶绿素; 光合系统; 电子传递

中图分类号: Q1

文献标志码: A

过去的 100 年间, 由于人类活动引起大气温室气体增加, 导致平均气温升高 0.74 °C (0.56~0.92 °C)^[1]. 短期内温度升高, 促进了病虫害的爆发. 极端气候事件降低了植物对病虫害的防御能力, 有利于病虫害入侵^[2-3]. 冬季温度升高, 有利于害虫虫卵/病原体越冬, 生长季温度增加加速了病虫害的发育速度、缩短了病虫害的世代间隔时期、增加了病虫害的侵染时期及危害程度^[4]. 人类活动也是病虫害传播的重要驱动力^[5-6], 随着贸易运输业的发展, 促进了病虫害的传播, 图 1 展示了从 2003~2010 年美国运输业携带的病虫害频次关系图. 在我国, 由于商业、运输、贸易和旅游活动等也促进了病虫害的传播(表 1).

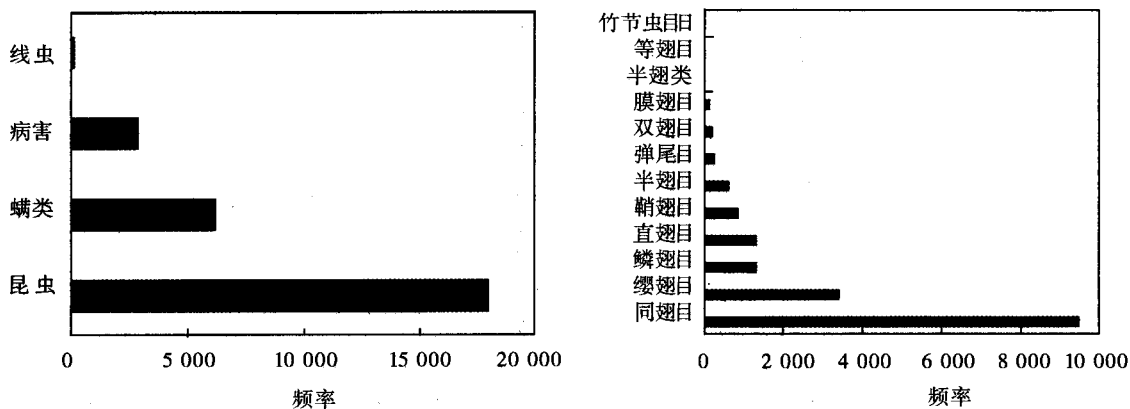


图 1 从 2003 年到 2010 年, 美国监测到的货运活植物携带病虫害出现频次图^[9]

气候变化影响到植物群落组成和植物之间的竞争, 进而影响到自然植被和农作物对病虫害的防御能力^[7-10], 因此导致了病虫害的大规模发生^[11-13]. 病虫害侵染后, 植物光合作用降低, 碳消耗增加(如伤呼吸)很容易产生碳饥饿甚至造成植物的死亡^[14].

收稿日期: 2014-06-30; 修回日期: 2014-11-02.

基金项目: 贵州省教育厅资助(黔教合 KY 字[2014]260); 遵义师范学院博士启动基金(遵师 BS[2014]06 和 BS[2014]07 号); “十二五”科技支撑项目(2012BAH31B03)资助.

作者简介: 张宝成(1978-), 男, 陕西南郑人, 博士, 主要从事全球变化生态学研究; E-mail: woshimiantian@126.com.

表 1 我国主要外来入侵植物病虫害情况^[6]

病虫害种类	原产地	首次传入我国时间
烟粉虱	希腊	1949 年
美洲斑潜蝇	巴西	1992 至 1993 年
稻水象甲	美国	1988 年由日本传入
甘薯小象甲	印度	1949 年以前
甘薯茎线虫	欧洲	1937 年从日本传入
松材线虫	日本	1982 年
日本松干蚧	日本	1950 年在山东发生
美国白蛾	北美洲	1979 年在辽宁发现
香蕉穿孔线虫	斐济	1987 年
西花蓟马	美国、加拿大	2000 年
光肩星天牛	韩国、日本	不详
红脂大小蠹	美国墨西哥、危地马拉和洪都拉斯等	1998
非洲大蜗牛	非洲东西部	20 世纪 20 年代末
蔗扁蛾	巴西	1987

病虫害对植物光合作用产生两方面的影响:一方面昆虫采食植物光合作用组织造成伤害影响其光合作用^[15-16].另一方面,采食伤害或者植物组织的坏死改变了植物生理,进而影响到植物光合作用^[17].植物遭受病虫害危害后,改变其体内叶绿素、电子传递以及磷酸化作用影响到植物的光合作用^[19-20].虽然关于病虫害侵染后,植物光合作用方面的研究较多^[15-17],但是缺乏光合作用系统方面的研究比较缺乏.

1 病虫害侵染对光合作用及植物生理的影响

1.1 病虫害侵染对植物光合作用的影响

光合作用是连接人类粮食安全与自然生态系统碳吸收的关键.目前,有关病虫害侵染对植物光合作用的有一定的研究.但是,关于病虫害侵染对植物光合作用的结果存在很大的争议.如众多研究表明病虫害侵染造成植物光合作用降低,如二斑叶螨红蜘蛛采食棉花^[21]、西葫芦叶感染银叶病斑^[22]、甘薯叶感染疮痂病^[10]、葡萄感染白粉病和霜霉病^[23]、日本金龟子采食大豆^[24]和水稻胡麻斑病菌感染^[25].相反,也有报道病虫害危害后植物光合作用增加,如棉铃虫采食大豆^[24]、串叶松香草叶瘦蜂危害^[26]、散布大蜗牛侵染黄瓜^[27]和蚜虫采食辐射松^[28].这种植物光合作用的增加现象,有研究者称该作用为补偿作用^[68].同时,也有报道病虫害危害植物后在不同的时间段响应有所不同.如杏叶遭受褪绿卷叶病后降低了日平均光合速率,在日光合速率变化中发现在 14~15 时、17 时和 19 时的光合速率明显地高于对照组^[29].这些相互矛盾的结论引起了众多研究者,从植物气孔、光合色素(叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a/b 和胡萝卜素)和光合系统等方面的深入研究.

1.2 病虫害侵染对气孔导度的影响

气孔是植物进行光合作用中调控植物光合原料 CO₂ 和水分运输的关键器官.然而关于病虫害感染对植物叶气孔影响结果呈现出多样性.有报道病虫害危害后,植物的气孔导度增加,如昆虫采食云杉^[32]、串叶松香草受瘦蜂危害^[26]、模拟采食山杨^[33]、害虫危害梨树^[34]以及叶甲采食红荆^[31].但是相反的报道认为病虫害侵染降低了植物气孔导度,如锈病侵染桉树^[37]、柑橘锈病侵染甘蔗^[38]、豌豆花叶病毒侵染豌豆^[39]、瘦螨侵染糖枫的成熟树和幼苗^[40]、鳞翅目采食苹果树^[41]和缨翅目侵染梨树^[34].针对以上短期的研究,较长时间的研究表明,植物在不同时期(时间的先后)出现了不同的响应趋势.象鼻虫采食桃花心木和樱桃初期没有明显变化,后期显著降低气孔导度^[30];二斑叶螨侵染棉花初期降低了气孔导度,在后期增加了叶气孔导度^[21];茶尺蠖取食危害茶树后初期增加了气孔导度,后期的气孔导度呈现降低趋势^[36].在不同的发育阶段和危害强度下,植物的响应有所不同.害虫采食后:在营养生长阶段,高强度的采食增加了植物气孔导度,低强度的采食降低了植物气孔导度;但是不同采食强度都促进了小麦的灌浆期气孔导度增加^[35].以上说明,关于病虫害对植物气孔导度的影响需要结合植物的发育阶段和危害强度来进行研究,不能一概而论.

1.3 病虫害侵染对叶绿素的影响

叶绿素在植物进行光合作用吸收和传递光能起着重要作用.大多数叶绿素 a 和叶绿素 b 参与光能电子

的吸收和传递(天线色素).病虫害侵染后植物色素的变化影响到光能的吸收和光合作用中电子的传递,进而影响植物光合作用.目前关于病虫害侵染后植物色素的变化仍然存在很大的不确定性.

病虫害侵染后,大部分报道植物叶绿素含量呈现降低趋势.方翅网蝽采食不同类型悬铃木叶后降低了叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量^[42];小蠹虫侵染不同阶段云南松光后降低了叶绿素含量、叶绿素 a、叶绿素 b 和胡萝卜素含量^[43];蓟马采食梨树后降低了其叶绿素含量^[34];枇杷叶感染炭疽病侵染后,显著降低了枇杷叶绿素 a 和胡萝卜素含量^[46];感病蚕豆叶绿素含量减少,叶绿素 a/b 比降低^[44];豌豆感染病毒后降低了叶绿素含量^[39].相反,有报道桉树叶遭害虫采食后,显著增加了叶绿素、胡萝卜素含量、叶绿素 a/b 含量^[48].

植物感染病虫害后,不同时期响应有所不同.大豆被二斑叶螨红蜘蛛采食后,开始增加了叶绿素含量其后含量降低^[45].芥菜遭受萝卜病毒侵染后,初始降低了叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素浓度,然后逐渐增加直到 4 周后逐渐降低^[47];葡萄感染霜霉病初期降低了叶绿素 a、叶绿素 b 含量,但是在后期却呈现出增加趋势^[23].胡麻斑病菌侵染水稻后在 72 h,随着时间的推移后却降低了胡萝卜素和叶绿素含量增加^[25].不同感染时期植物响应差异表明,以后需要同时考虑植物的适应性及与病虫害的危害程度以及危害持续时间等探索其机制.

1.4 病虫害侵染对植物光合系统的影响

叶绿素荧光技术能够很好反映植物光合作用中光合系统电子传递和能量消耗变化.植物叶片中光化学反应、热能消耗和光合电子传递等相关信息.叶绿素荧光参数可以反映光合系统 PSII 的电子传递吸收光化学量子效率.常用的指标有 PSII 最大光能转化效率 (F_v/F_m)、潜在光化学活性 (F_v/F_o) 和实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 等指标.

1.4.1 病虫害侵染对植物最大光能转化效率的影响

目前,关于病虫害对 PSII 最大光能转化效率 (F_v/F_m) 存在很大争议.众多研究表明:病虫害侵染后,植物叶片 F_v/F_m 值降低,如绿斑病藻感染夏橙^[49]、真菌感染花旗松^[50]、黄瓜花叶病毒感染烟草^[19]、枇杷感染炭疽病^[46]、板栗感染疫霉病和西葫芦银叶病发病^[51];也有报道病虫害感染后,植物叶片 F_v/F_m 值没有变化,如烟草花叶病毒^[20,52]和桉树感染锈菌^[37].但是也有报道,虫害侵染后增加了 F_v/F_m 比值,如鳞翅类的幼虫采食冬青叶^[53]、散布大蜗牛侵染黄瓜^[27]以及茶尺蠖取食危害茶树^[36].病虫害感染后不同时期有所差异,葡萄感染白粉病后增加了叶 F_v/F_m 比值,随着时间的推移增加作用逐渐降低^[23].另外,病虫害侵染后需要考虑时间尺度,如二斑叶螨红蜘蛛采食大豆后,仅开始增加了 F_v/F_m ^[45].同时需要结合植物自身受伤组织器官的愈合等.

1.4.2 病虫害侵染对植物潜在光化学活性的影响

虽然关于病虫害方面的研究较多:如病虫害侵染对土壤碳循环^[59]、水分循环^[60-61]的影响以及通过光合作用气孔参数,模拟病虫害侵染对其光合作用的影响^[62,63]等方面做了研究.但是关于病虫害侵染后,光电子的传递利用较少,潜在光化学活性 (F_v/F_o) 也受到影响的方面研究较少,目前的模拟研究参数仅仅局限在气孔参数^[62,63].病害危害后,潜在光化学活性 (F_v/F_o) 呈降低趋势,如黄瓜花叶病毒感染烟草^[19]、枇杷感染炭疽病^[46]、烟草遭受花叶病毒感染^[20]和西葫芦受银叶病发病侵染 (F_v/F_o)^[51].但是不同发育阶段的叶也呈现出不同变化趋势,螺壳状丝囊霉感染甜菜成熟叶和年青叶都降低了 F_v/F_o 值,但是老叶的 (F_v/F_o) 却呈现增加趋势^[58].不同发育阶段叶片的响应说明,以后的研究需要考虑植物的发育阶段.

1.4.3 病虫害侵染对植物光化学效率 (Φ_{PSII}) 的影响

目前关于病虫害侵染对实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 的研究较少,大部分研究表明 Φ_{PSII} 呈降低趋势:如西葫芦银叶病^[51]、烟草花叶病毒感染^[20]、蚕豆感染萎两种不同类型萎蔫病毒^[44].考虑到病虫害危害强度,绿斑病藻侵染 5% 夏橙后 Φ_{PSII} 无明显变化,但是随着感染程度增加 (Φ_{PSII}) 显著降低^[49],说明以后需要深入考虑到病虫害的危害强度与植物自身调节作用.

1.4.4 病虫害侵染对植物其他光合系统参数的影响

目前,关于光合系统 PSII 有效光化学量子产量 (F_v/F_m) 的研究很少,结论甚至截然相反.如二斑叶螨红蜘蛛采食大豆后 F_v/F_m 降低^[45],而桉树感染锈菌后 F_v/F_m 呈现出增加趋势^[37].另外,关于病虫害干扰对电子传递速率 (ETR) 的研究也比较匮乏,结果存在多样性.如桉树感染锈菌后电子传递速率 (ETR) 增

加^[37],但是黄瓜花叶病毒感染后显著降低了烟草的电子传递速率^[19],茶尺蠖取食危害茶树后初期增加了电子传递速率,后期的电子传递速率呈现降低趋势^[36].这些关键参数研究的缺乏表明,以后需要加强这方面的研究.

1.5 不同的病害与虫害类型对光合作用的影响

病虫害侵染后,不同的侵染类型(虫害/病害)由于作用机制不同可能产生很大差异.有研究认为,病虫害侵染对植物光合作用影响的大小和方向主要取决于病虫害侵染的类型^[47,60].针对不同的侵染种类,有研究表明昆虫采食^[58,61]和病毒干扰降低了植物光合作用^[39].相反,也有报道昆虫侵染后增加了植物光合作用^[26,62].由上可知,目前关于病虫害侵染对植物光合作用的影响,存在很大的争议,这混淆了我们对病虫害作用总的认识,不利于模拟评价病虫害对生态系统光合作用的影响.

2 研究展望

病虫害对植物光合作用的影响涉及到植物品种的耐受性^[17,42,46,52]、病虫害的类型^[16,23,47,58]、植物的发育阶段^[36,63]、不同危害阶段^[43]、危害时间长短^[25]、不同的危害方式^[48]、危害强度^[20]以及不同叶龄^[19,59],但是系统的每一类的研究比较缺乏,以后需要加强这方面的研究.

另外,病虫害引起植物生理功能以及生物能量方面的研究比较匮乏,如植物体内的遗传物质核酸和蛋白质、以及植物的重要防御物质酚类和单宁等物质变化的研究^[64].如影响植物体内氮的分配于羧化能力酶活性进而影响植物光合作用^[65].植物营养物质的消耗降低,影响矿质营养与激素进而影响植物光合作用^[66].植物感染病虫害后,植物组织遭受破坏或者气孔阻塞改变了植物水平衡同时抑制了植物光合作用^[19].目前缺乏病虫害侵染对植物叶解剖组织方面的研究,病虫害侵染后,改变了叶厚度和栅栏组织,感病植株的叶片厚度和的厚度极显著性低于正常植株^[29].而且病毒侵染植物后与植物争夺营养、改变了营养输送组织和一些代谢平衡^[67],进而影响到植物光合作用^[68].

目前基因技术和蛋白质组技术在病虫害侵染方面取得了一定的进展^[69-70]:植物体遭受侵染后改变了其信号传导物质茉莉酸、水杨酸和乙烯^[70]指导体内次生代谢来对病虫害.植物为了抵御病虫害侵染,合成的这些次生代谢比较活跃进而影响到光合产物积累为碳水化合物进而影响到生长.总之基因组学与蛋白组学是一种新的方法研究病虫害侵染后植物的生理响应,目前具有挑战性;复杂的植物病原体的相互关系和对光合作用的影响,通过基因组学和蛋白质组学时代能够在许多基因和蛋白的集群和网络对植物光合作用的影响.

参 考 文 献

- [1] IPCC. Climate change 2014. Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the IPCC, 2014, Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[C]//Field C B, Barros V R, Dokken D J, et al. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [2] Chakraborty S. Potential impact of climate change on plant-pathogen interactions[J]. Austral Plant Pathol, 2005, 34(4): 443-448.
- [3] Coley P D. Possible effects of climate change on plant/herbivore interactions in moist tropical forests[J]. Clim Change, 1998, 39(2-3): 455-472.
- [4] 蔡文华, 陈惠. 气温变化对福建褐稻虱发生与危害的影响[J]. 福建农业学报, 2000, 15(1): 59-63.
- [5] Liebhold A M, Brockerhoff E G, Garrett L J, et al. Live plant imports: the major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US[J]. Frontiers in Ecology and the Environment, 2012, 10(3): 135-143.
- [6] 林清洪, 林光荣. 外来植物病虫害的危害性、传播途径及防治对策[J]. 亚热带植物科学, 2006, 35(4): 57-61.
- [7] Ayres M P, Lombardero M J. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens[J]. Sci. Total Environ, 2000, 262(3): 263-286.
- [8] Boggs C L, Inouye D W. A single climate driver has direct and indirect effects on insect population dynamics[J]. Ecology Letters, 2012, 15(5): 502-508.
- [9] Raffa K F, Aukema B H, Bentz B J, et al. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions[J]. BioScience, 2008, 58(6): 501-517.
- [10] Stone J K, Hood I A, Watt M S, et al. Distribution of Swiss needle cast in New Zealand in relation to winter temperature. Austral. Plant Pathol, 2007, 36(5): 445-454.

- [11] Rosenzweig C, Iglesias A, Yang X B, et al. Climate Change and Extreme Weather Events; Implications for Food Production, Plant Diseases, and Pests[J]. *Global Change & Human Health*, 2001,2(2):90-104.
- [12] Logan JA, Regniere J, Powell JA. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*,2003,1(3):130-137.
- [13] Laaksonen S, Puseenius J, Kumpula J, et al. Climate Change Promotes the Emergence of Serious Disease Outbreaks of Filaroid Nematodes[J]. *Ecohealth*,2010,7(1):7-13.
- [14] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought; why do some plants survive while others succumb to drought[J]. *New Phytol*,2008,178(4):719-739.
- [15] Nail WR, Howell G S. Effects of powdery mildew of grape on carbon assimilation mechanism of potted 'Chardonnay' grapevines[J]. *Hortscience*,2004,39(7):1670-1673.
- [16] Aldea M, Hamilton J, Resti J, et al. Comparison of photosynthetic damage from arthropod herbivory and pathogen infection in understory hardwood saplings[J]. *Oecologia*,2006,149(2):221-232.
- [17] 余文英,潘廷国,柯玉琴,等.不同抗性甘薯品种感染疮痂病后光合机理的研究[J]. *中国生态农业学报*,2006,14(4):161-164.
- [18] Strange R N, Scott P R. Plant disease; A threat to global food security[J]. *Annual Review of Phytopathology*,2005,43:83-116.
- [19] 王春梅,施定基,朱水芳,等.黄花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.
- [20] 倪国仕,章新军,毕庆文,等.受烟草花叶病毒侵染程度不同的烤烟叶片光合特性的变化[J]. *中国烟草科学*,2010,31(5):58-61.
- [21] Reddall A, Sadras V O, Wilson L J, et al. Physiological responses of cotton to two-spotted spider mite damage[J]. *Crop Sci*,2004,44(3):835-846.
- [22] 张战备,张慧杰,段国琪,等.西葫芦叶上遗传性银斑与银叶病病斑光合生理及解剖特征比较[J]. *中国生态农业学报*,2007,15(6):123-125.
- [23] Moriondo M, Orlandini S, Giuntoli A, et al. The effect of downy and powdery mildew on grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaf gas exchange [J]. *J Phytopathol*,2005,153(6):350-357.
- [24] Aldea M, Hamilton J G, Resti J P, et al. Indirect effects of insect herbivory on leaf gas exchange in soybean[J]. *Plant Cell Environment*,2005,28(3):402-411.
- [25] Dallagnol L J, Rodrigues F A, Martins S C V, et al. Alterations on rice leaf physiology during infection by *Bipolaris oryzae*. *Austral J Plant Pathol*,2011,40(4):360-365.
- [26] Fay P A, Hartnett D C, Knapp A K. Increased photosynthesis and water potentials in *Silphium integrifolium* galled by cynipid wasps [J]. *Oecologia*,1993,93(1):114-120.
- [27] Thomson V, Cunningham S, Ball M, et al. Compensation for herbivory by *Cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency[J]. *Oecologia*,2003,134(2):167-175.
- [28] Eyles A, Smith D, Pinkard E A, et al. Photosynthetic responses of field-grown *Pinus radiata* trees to artificial and aphid-induced defoliation[J]. *Tree Physiol*,2011,31(6):592-603.
- [29] 韩冰,何天明,吴玉霞,等.褪绿卷叶病对杏叶片光合特性和解剖结构的影响[J]. *新疆农业大学学报*,2011,34(4):302-306.
- [30] Martin C G, Mannion C, Schaffer B. Effects of herbivory by *diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) larvae on four woody ornamental plant species[J]. *J Econ Entomol*,2009,102(3):1141-1150.
- [31] Pattison R R, D'Antonio C M, Dudley T L. Biological control reduces growth, and alters water relations of the saltcedar tree (*Tamarix* spp.) in western Nevada, USA[J]. *J Arid Environ*,2011,75(4):346-352.
- [32] Ozaki K, Saito H, Yamamuro K. Compensatory photosynthesis as a response to partial debudding in ezo spruce, *Picea jezoensis* seedlings [J]. *Ecol Res*,2004,19(2):225-231.
- [33] Kruger E L, Volin J C, Lindroth R L. Influences of atmospheric CO₂ enrichment on the responses of sugar maple and trembling aspen to defoliation[J]. *New Phytol*,1998,140(1):85-94.
- [34] Ellsworth D S, Tyree M T, Parker B L, et al. Photosynthesis and water-use efficiency of sugar maple (*Acer saccharum*) in relation to pear thrips defoliation[J]. *Tree Physiol*,1994,14(6):619-632.
- [35] Macedo T B, Peterson R K D, Weaver D K. Photosynthetic responses of wheat, *Triticum aestivum* L., plants to simulated insect defoliation during vegetative growth and at grain fill[J]. *Environ Entomol*,2006,35(6):1702-1709.
- [36] 韦朝领,童鑫,高香凤,等.茶树对茶尺蠖取食危害的补偿光合生理反应研究[J]. *安徽农业大学学报*,2007,34(3):355-359.
- [37] Alves AA, Guimaraes LMD, Chaves ARD, DaMatta FM, Alfenas AC. Leaf gas exchange and chlorophyll a fluorescence of *Eucalyptus urophylla* in response to *Puccinia psidii* infection[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*,2011,33(5):1831-1839.
- [38] Zhao D L, Glynn N C, Glaz B, et al. Orange Rust Effects on Leaf Photosynthesis and Related Characters of Sugarcane[J]. *Plant Dis*,2011,95(6):640-647.
- [39] Kyseláková H, Prokopová J, Nau J, et al. Photosynthetic alterations of pea leaves infected systemically by pea enation mosaic virus: A coordinated decrease in efficiencies of CO₂ assimilation and photosystem II photochemistry[J]. *Plant Physiol Biochem*,2011,49(11):

- 1279-1289.
- [40] Patankar R, Thomas S C, Smith S M. A gall-inducing arthropod drives declines in canopy tree photosynthesis[J]. *Oecologia Nov*,2011, 167(3):701-709.
- [41] Pincebourde S, Frak E, Sinoquet H, et al. Herbivory mitigation through increased water-use efficiency in a leaf-mining moth-apple tree relationship[J]. *Plant Cell Environment*,2006,29 (12):2238-2247.
- [42] 赵德斌,刘桂华,唐燕平,等.方翅网蝽对两种类型悬铃木光合作用的影响[J]. *林业科技开发*,2011,25(3):36-40.
- [43] 梁军生,陈晓鸣,王健敏,等.受小蠹虫不同阶段为害的云南松光合生理反应分析[J]. *林业科学研究*,2009,22(3):407-412.
- [44] 李燕宏,洪 健,谢 礼,等.蚕豆萎蔫病毒2号分离物侵染对蚕豆叶片光合活性和叶绿体超微结构的影响[J]. *植物生理与分子生物学学报*,2006,32(4):490-496.
- [45] Bueno A D, Bueno R, Nabity P D, et al. Photosynthetic response of soybean to two spotted spider mite (Acari: Tetranychidae) Injury [J]. *Braz Arch Biol Technol*,2009,52(4):825-834.
- [46] 郑国华.炭疽病侵染对枇杷叶片 H₂O₂ 含量和叶绿素荧光参数的影响[J]. *福建农业大学学报*,2001,30(3):353-356.
- [47] Guo D P, Guo Y P, Zhao J P, et al. Photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in leaves of stem mustard (*Brassica juncea* var. tsatsai) after turnip mosaic virus infection[J]. *Plant Sci*,2005,168(1):57-63.
- [48] Eyles A, Pinkard E A, OGrady A P, et al. Role of corticular photosynthesis following defoliation in *Eucalyptus globulus*[J]. *Plant Cell Environment*,2009,32(8):1004-1014.
- [49] 王大平,曾 明,朱 钧,等.绿斑病藻寄生对夏橙叶片光合作用特性的影响[J]. *应用生态学报*,2006,17(6):1141-1144.
- [50] Manter D K. Energy dissipation and photoinhibition in Douglas-fir needles with a fungal-mediated reduction in photosynthetic rates[J]. *Journal of Phytopathology-Phytopathologische Zeitschrift*,2002,150(11-12):674-679.
- [51] 郝树芹,刘世琦,张自坤,等.西葫芦银叶病发病叶片叶绿素代谢及其荧光特性[J]. *园艺学报*,2009,36(6):879- 884.
- [52] Dinis L T, Peixoto F, Zhang C H, et al. Physiological and biochemical changes in resistant and sensitive chestnut (*Castanea*) plantlets after inoculation with *Phytophthora cinnamomi*[J]. *Physiol Mol Plant Pathol*,2011,75(4):146-156.
- [53] Zhang B, Zhou X, Zhou L, et al. A global synthesis of below-ground arbon responses to biotic disturbance: a meta-analysis[J]. *Global Ecology and Biogeography*,2014,24(2):126-138.
- [54] Hadley J L, Kuzeja P S, Daley M J, et al. Water use and carbon exchange of red oak- and eastern hemlock-dominated forests in the northeastern USA: implications for ecosystem-level effects of hemlock woolly adelgid[J]. *Tree Physiology*,2008,28(4): 615-627.
- [55] Piccinni G, & Rush C M. Determination of optimum irrigation regime and water use efficiency of sugar beet grown in pathogen-infested soil[J]. *Plant Disease*,2000,84(10): 1067-1072.
- [56] Bethenod O, Le C M, Huber L, Sache I. Modelling the impact of brown rust on wheat crop photosynthesis after flowering [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*,2005,131(1-2): 41-53.
- [57] van Heerden P D R, Swanepoel J W, Krueger G H J. Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C-3-mode CO₂ assimilation [J]. *Environmental and Experimental Botany*,2007,61(2):124-136.
- [58] Retuerto R, Fernandez-Lema B, Obeso J R. Changes in photochemical efficiency in response to herbivory and experimental defoliation in the dioecious tree *Ilex aquifolium*[J]. *Int J Plant Sci*,2006,167(2):279-289.
- [59] Choluj D, Moliszewska E B. The influence of *Aphanomyces cochlioides* on selected physiological processes in sugar beet leaves and yield parameters[J]. *Eur J Plant Pathol*,2012,132(1):59-70.
- [60] Nagaraj N J, Reese J C, Kirkham M B, et al. Effect of greenbug, *Schizaphis graminum* (Rondani) (Homoptera : Aphididae), biotype K on chlorophyll content and photosynthetic rate of tolerant and susceptible sorghum hybrids[J]. *J Kansas Entomol Soc*,2002,75(4): 299-307.
- [61] Meyer G A, Whitlow T H. Effects of leaf and sap feeding insects on photosynthetic rates of goldenrod[J]. *Oecologia*,1992,92(4):480-489.
- [62] Silla F, Fleury M, Mediavilla S, et al. Effects of simulated herbivory on photosynthesis and N resorption efficiency in *Quercus pyrenaica* Willd. saplings[J]. *Trees-Structure and Function*,2008,22(6):785-793.
- [63] Reddall A A, Wilson L J, Gregg P C, et al. Photosynthetic response of cotton to spider mite damage: Interaction with light and compensatory mechanisms[J]. *Crop Sci*,2007,47(5):2047-2057.
- [64] Chen M S. Inducible direct plant defense against insect herbivores: A review[J]. *Insect Science*,2008,15(2):101-114.
- [65] 杨晓华,戴桂林,聂国伟,等.李光合作用研究进展[J]. *河北农业科学*,2013,17(3):30-32.
- [66] 孙 猛,吕德国,刘威生.杏属植物光合作用研究进展[J]. *果树学报*,2009,26(6):878-885.
- [67] 何金祥,黄宁珍,付传明,等.烟草花叶病毒对烟草叶片光合特征和 POD 表达的影响[J]. *西北植物学报*,2009,29(5):867-873.
- [68] 李跃强,宣维健,王红托,等.棉花对棉铃虫为害超补偿作用的生理机制[J]. *昆虫学报*,2003,46(3):267-271.
- [69] Alam M M, Tanaka T, Nakamura H, et al. Overexpression of a rice heme activator protein gene (OsHAP2E) confers resistance to pathogens, salinity and drought, and increases photosynthesis and tiller number[J]. *Plant Biotechnology Journal*,2015,13(1): 85-96.

- [70] Kerchev P I, Fenton B, Foyer C H, et al. Plant responses to insect herbivory: interactions between photosynthesis, reactive oxygen species and hormonal signalling pathways[J]. *Plant Cell Environment*, 2012, 35(2): 441-453.

Effects of Photosynthesis by Pests and Diseases: a Review

ZHANG Baocheng^{1a}, BAI Yanfen^{1b}, CHEN Ji²

(1. a. College of Resources & Environmental Science; b. School of Public Policy and Management of ZunYi Normal University, Zunyi 563002 Guizhou China; 2. State Key Laboratory of Loess and Quaternary Geology, Institute of Earth Environment, Chinese Academy of Science, Xi'an 710075, China)

Abstract: Owing to climate change and human activities in commercial transportation and tourism, distribution of and outbreak frequency of pests and diseases was increased, which caused huge economic losses to our society. Effects of pests and diseases on plant photosynthesis is mainly in two aspects: on the one hand through the ingestion of the plant light and organs, reduced the photosynthetic capacity of plants. On the other hand, pests and diseases by affecting the photosynthesis of plant physiological effects of plant. Photosynthesis is a key way sinking CO₂ in terrestrial ecosystems, likewise, it is influencing grain production. Pests and diseases lead to tissue lesions/damaged of plant regulating photosynthesis. Therefore, this paper reviews photosynthetic physiology and photosynthesis in plants under pests and diseases, and then explored the focus of future researches.

Keywords: plant hysiology; stomatal conductance; photosynthetic pigments; photosynthetic system; electron transport

(上接第 118 页)

- [24] Maria E, Alvarez, Cushman J H. Community-level consequences of a plant invasion: effects on three habitats in coastal California[J]. *Ecological Applications*, 2002, 12(5): 1434-1444.

Effects on Photosynthetic Physiological Characteristics of *Solidago Canadensis* Under Acid Rain or Shading Stress

WANG Zijian, ZHU Xin, GAO Song

(School of Life Science, Taizhou University, Taizhou 318000, China)

Abstract: We studied on the photosynthetic characters of *Solidago Canadensis*, such as net photosynthetic rate, transpiration rate, and water use efficiency, under 3 shading treatment of full light (control group), 33% shading (light transmittance was about $(66 \pm 10)\%$) and 66% shading (light transmittance was about $(33 \pm 5)\%$); and under acid rain gradient, which pH values were 3.5, 4.5, 5.5 and the control group (pH was about 6.5). The results showed that: 1. Its photosynthetic rates continued to decrease with the increasing of acid rain solution acidity, and there were significantly difference among groups; 2. its transpiration rate continued to reduce with the increasing of acidity, too; 3. its water use efficiency significantly increased in pH4.5, showed strong tolerant ability to acid rain; 4. its transpiration rates under full light was significantly higher than the other two.

Keywords: stress; net photosynthetic rate; transpiration rate; tolerant ability