

DOI:10.13718/j.cnki.zwyx.2024.06.004

植物-病原微生物互作中光合作用的地位与作用

刘慧迪¹, 王智慧², 田小卫¹

1. 天津农学院 园艺园林学院, 天津 300384;

2. 陕西省烟草公司 安康市公司, 陕西 安康 725000

摘要: 植物在生长过程中, 通过自身的物理特性和生化免疫防御机制来抵抗病原微生物的侵染。光合作用作为植物应对病原微生物侵染中的重要一环, 不仅为支持植物防御反应提供必要的能量和代谢产物, 还通过信号传导、基因表达调控等多种方式增强植物的抗病能力, 进而影响作物的产量和品质。因此, 深入理解光合作用与植物-病原微生物相互作用的关系, 对于病害防控以及提高农作物产量和质量具有极其重要的意义。通过综合分析病原微生物胁迫对植物光合作用相关的组织结构及生理生化过程的影响, 简要总结了光合作用变化的因素、光合作用在病害预测中的应用及其与植物免疫的关系, 为研究植物在病原微生物胁迫下光合作用的响应机制提供了参考。

关键词: 光合作用; 植物-病原互作;

植物免疫

中图分类号: S432.44; S476

文献标志码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



文章编号: 2097-1354(2024)06-0032-10

The Role of Photosynthesis in Plant-Pathogen Interactions

LIU Huidi¹, WANG Zhihui², TIAN Xiaowei¹

1. College of Horticulture and Landscape, Tianjin Agricultural University, Tianjin 300384, China;

2. Ankang Branch of Shaanxi Province Tobacco Company, Ankang Shanxi 725000, China

Abstract: Throughout their growth cycles, plants face challenges from a variety of pathogens. To address these challenges, plants mobilize defense responses via their innate immune systems to counteract pathogen infections. Photosynthesis, as a crucial component in plants' defense against pathogenic microbial infections, not only provides essential energy and metabolites to

收稿日期: 2024-04-14

基金项目: 基于粮/油烟融合的武陵秦巴生态区绿色防控综合治理技术研究与应用项目[110202201023(LS-07)]。

作者简介: 刘慧迪, 硕士研究生, 主要从事烟草镰刀菌枯萎病防控研究。

通信作者: 田小卫, 副教授。

support plant defense responses but also enhances plant resistance through various mechanisms such as signal transduction and gene expression regulation, ultimately influencing crop yield and quality. Comprehensive understanding of the effects of photosynthesis on plant-pathogen interactions is essential for prevention and control of disease and improving crop yield and quality. This paper comprehensively analyzes the effects of pathogen stress on the tissue structure, physiological, and biochemical processes associated with plant photosynthesis. This paper also briefly summarizes the factors influencing the photosynthesis, and the role of photosynthesis in disease prediction, also the linkage between photosynthesis and plant immunity, thereby offering a foundational reference for further research in plant photosynthesis under pathogen stress.

Key words: photosynthesis; plant-pathogen interaction; plant immunity

植物在生长过程中不断受到外界生物胁迫(细菌、病毒、真菌、寄生植物、昆虫等)和非生物胁迫(干旱、低温、盐分、pH值变化等)的影响^[1]. 这些外界压力迫使植物内部启动一系列复杂的生理和生化反应, 涉及组织、细胞结构、功能和代谢等多个层面, 以抵御胁迫造成的损害^[2-7].

植物病害作为限制全球农业生产的主要因素, 严重威胁作物的健康和生长, 进而影响作物的产量和品质. 光合作用作为植物生存的基础活动, 在面对病原微生物侵袭时扮演着至关重要的角色. 当植物受到病原微生物侵染时, 会通过调整气孔开闭状态以及合成特定代谢产物等方式来增强自身抵抗力. 这一过程中, 参与光合作用的组织和细胞会发生一系列的变化, 植物的光合能力也会发生改变^[8]. 具体来说, 病原微生物不仅破坏了叶绿体结构, 还降低了气孔导度, 增加了细胞间二氧化碳浓度, 干扰了光合作用相关基因表达, 从而降低了光合作用效率^[9]. 此外, 光合色素的降解进一步影响光能的捕获和转化效率, 导致植物光合作用效率进一步下降^[10]. 随着光合能力的变化, 作物抵御病原微生物的能力也出现波动. 光合作用不仅是植物防御反应的重要能量来源, 还可以调控防御信号分子合成, 参与碳资源重新分配. 光合作用产物, 如碳水化合物, 在植物防御信号分子(如 SA 和 JA)的合成中起着重要作用, 能够参与调节植物的防御反应, 提高自身的抗病能力^[11].

作物产量和品质的提升依赖于光合效率的增强. 因此, 深入研究植物如何在病原微生物胁迫条件下调节其光合作用过程, 探索有效的干预措施以提高作物抗病性, 对于提高农作物产量和改善品质具有极其重要的意义. 这不仅有助于揭示植物与病原微生物互相作用的分子机制, 还能为开发新型绿色农业技术提供科学依据.

1 植物-病原微生物互作对光合作用的影响

光合作用在植物与病害的互作中扮演着重要角色. 光合过程中, 植物通过多种方式参与免疫防御反应^[12]. 当植物受到病原微生物侵染时, 其叶片的组织结构和叶绿素含量会发生变化, 导致光合作用能力减弱. 同时, 这种变化还会干扰气孔的正常调节功能, 使得植物难以吸收足够的二氧化碳进行光合活动, 从而直接影响植物的生长^[13]. 病原微生物的侵染也会引起植物的氧化反应, 诱导植物产生防御相关代谢产物, 加剧植物对病害的应激反应, 进一步影响其光合能力^[14]. 为应对病原微生物的侵染, 植物也会启动一系列的抗病机制. 例如, 叶绿体内多种信号分子的合成、叶绿素含量的变化、光系统中心的调整以及光能量耗散方式的改变, 都是植物抵御病原微生物的重要手段^[15]. 此外, 植物通过调整气孔的大小和数量, 能够减轻病原微生物

对其光合作用造成的负面影响,并尽可能优化光合作用条件以提高整体的光合速率.

1.1 病原微生物对光合作用的影响

1.1.1 对叶绿体结构的影响

叶绿体是植物进行光合作用的核心器官,也是植物防御的主战场.病原微生物通过攻击叶绿体,干扰其正常功能,从而降低植物的光合效率和免疫能力.这种攻击会对叶绿体的结构和数量造成不同程度的影响^[16].叶绿体结构变化包括:①叶绿体整体数量减少,叶绿素含量降低,且出现叶绿体聚集现象.②叶绿体膨大、变形.③膜结构异常,如出现外周囊泡、细胞质内陷、质膜增生、破裂等.④叶绿体内部成分的变化,如间质小泡或空泡、膜间囊变大、淀粉粒增多,嗜饿体增多.⑤叶绿体内部结构异常,如颗粒层消失,类囊体扭曲、松动或扩张,基质消失.不同病原微生物对叶绿体结构的影响如表1所示.

表1 不同病原微生物侵染对叶绿体结构的影响

	病原微生物	叶绿体结构变化	寄主植物
真菌	<i>Fusarium oxysporum</i>	光合色素含量下降	马铃薯 ^[17]
	<i>Sphaerotheca fuliginea</i>	叶绿体结构被破坏,叶绿体膨大,类囊体肿胀,基粒、基质片层扭曲	西葫芦 ^[18]
	<i>Podosphaera xanthii</i>	叶片叶绿体大多肿胀变形,并向细胞中央游离,基质片层排列疏松,基粒片层不规则排列,嗜饿体增多,积累较多的淀粉粒	南瓜 ^[19]
	<i>Colletotrichum lupini</i>	细胞壁、质膜完整性损伤,不同程度的细胞质紊乱,细胞器发生解体	红豆 ^[20]
	<i>Sclerospora graminicola</i>	叶绿素合成受到抑制,叶片细胞结构排列松散,嗜饿体大量累积,叶绿体颗粒层解体	谷子 ^[21]
细菌	<i>Erwinia amylovora</i>	叶绿体膜蛋白对磷脂和卵磷脂的凝聚力或束缚力减弱,导致胼胝质沉积	烟草 ^[22]
病毒	Barley stripe mosaic virus	形成膜性包体、异常哑铃状线粒体、细胞壁和质膜之间的膜结构沉积、类囊体重排、质体间质中出现电子透明空泡、质膜内陷、线粒体变长,微体改变	大麦 ^[23]
	Yellow leaf disease of areca palm	叶绿素水平降低,叶绿体解体,细胞质内叶绿体基质片层结构松散,并出现大量嗜饿颗粒	槟榔 ^[24]
	Citrus yellow vein clearing virus	叶绿体因淀粉粒增多而肿胀变大,基质和基粒片层松散,嗜饿体增多	柠檬 ^[25]

1.1.2 对光化学反应的影响

病原微生物侵染寄主植物后,主要通过两个途径影响光化学反应.一是病原微生物及其代谢产物通过干扰寄主植物的光合磷酸化过程,二是降低叶绿素含量,导致光化学反应活性降低.例如,胡运高等^[26]在研究稻瘟病粗毒素对水稻光系统II的影响时,发现随着毒素浓度的增高,其对水稻光系统的影响作用增强,光合磷酸化作用下降,叶绿素含量降低,显著抑制了水稻的光化学活性.而TMV病毒侵染甘蓝后,光化学活性却呈增加趋势,直到21~28d后,光化学活性才受到抑制,迅速降低.

1.1.3 对植物水分代谢的影响

水分胁迫会造成光抑制,给植物带来不利影响.另外,水分胁迫也会导致气孔关闭,可能会使光合作用速率下降^[27].Wang等^[28]在研究镰刀菌对黄瓜的影响时发现,感染尖孢镰刀菌后,黄瓜植株的吸水性和茎部导水能力明显下降,蒸腾速率和气孔导度显著降低,叶片细胞膜受损.通过对蒸腾速率和导水能力与光化学活性进行相关性分析,发现它们之间存在显著相关性.这表明水分代谢会影响植物的光合作用,水分利用率的降低也会导致光合作用下降^[29].

1.1.4 对植物碳代谢的影响

植物叶片作为光合作用的主要器官,可以将光能转化为化学能,维持植物正常的生长繁殖.然而,由于叶片表面积大,容易受到病原微生物的侵染,导致叶片的代谢过程发生变化.CO₂的同化是光合作用过程的重要组成部分,需要在叶绿体中进行,且涉及多种酶的参与.病原微生物侵染叶片时往往会破坏叶绿体结构和参与光合作用酶的活性,从而抑制CO₂的固定.如受玉米黑粉病感染的玉米叶片组织的C₄过程中会受到抑制,新陈代谢的过程会受到阻碍^[30].感染叶片的葡萄糖与蔗糖的比值会下降^[31].其中病原微生物侵染主要对宿主植物吸收CO₂的速率具有影响,但不同病原微生物对宿主植物的影响程度及进程有所差别.如大麦黄矮病毒(BYDV)侵染大麦后,植物对CO₂的吸收速率明显降低^[32],而在侵染灰葡萄孢的番茄叶片中光合速率会上升^[33].

1.1.5 气孔导度

保卫细胞是植物调节气体交换和蒸腾作用的特化表皮细胞,保卫细胞间的空隙就是气孔.在以往的植物-病原互作研究中,气孔主要被作为病原微生物侵染植物的入口开展研究.近些年的研究发现,气孔作为植物固有的免疫系统的一部分,在抵御病原侵染中发挥着积极作用^[34].Melotto等^[35]研究发现在细菌侵染植物时,气孔关闭会降低病害的严重程度.在植物受到病原微生物侵染时,叶片气孔的形态和密度都会发生一系列的适应性变化^[36-38].气孔随着不同病原微生物的侵染,呈现开放和关闭两种状态,间接影响光合效率^[39-40].当植物受到病原微生物侵染,气孔关闭,阻碍环境中的CO₂进入叶片,向叶绿体的羧化部位扩散,叶片细胞间的CO₂浓度下降,影响碳同化,从而使光合速率下降,光合产物的累积及运输减少^[13].气孔的打开或关闭取决于保卫细胞的膨胀或松弛,由ROS、NO、NADPH、H₂O₂和Ca²⁺等多种信号调节^[41].其中部分参与气孔调节的信号也参与着光合作用过程^[42].

植物受到病原微生物侵染时会诱发植物气孔不均匀关闭的现象.在进行气孔导度测定中,往往会出现气孔导度和光合速率变化趋向相似的情况,但此时光合速率降低的因素不一定是气孔导度降低的结果,也有可能是非气孔限制因素.有学者认为,只有当胞间CO₂浓度降低、气孔限制值增大时,才可以得出光合速率降低是由于气孔导度降低引起的结论^[43].部分学者认为,限制光合作用的气孔因素和非气孔因素不是相互独立的,而是在动态变化之中,关于气孔与光合作用之间的关系还需要进一步研究^[44].

1.2 光合作用在病原微生物对植物侵染中的作用

1.2.1 植物免疫

光合作用是植物生长发育的关键一环,免疫防御是植物应对复杂生长环境的关键.已有多项研究表明,植物的光合作用与免疫防御之间相互关联.光合作用可以影响细胞内的多个信号

通路,为免疫防御提供物质和能量,而免疫防御过程也会对光合作用产生反馈作用^[45].在免疫防御的过程中光合部位会发生一系列的变化,其中叶绿体作为光合作用的主要场所,不仅可以与其他细胞器传递信息,也是植物-病原微生物互作的关键战场.在病原微生物的侵染下,通过诱导活性氧(ROS)产生和调节激素变化等方式参与植物的防御过程^[46].参与植物免疫的光合作用因素如表2所示.

表2 参与植物免疫的光合作用因素

因素	在植物免疫中的作用
光合作用产生的活性氧(ROS)	参与模式触发免疫(PTI)和效应体触发免疫(ETI)的叶绿体是超敏反应中ROS的主要来源.叶绿体ROS可诱导防御基因的表达 ^[47] .
质体醌	通过生成 $O_2^{\cdot-}$ 和 H_2O_2 调节防御信号和基因表达.调节ROS平衡,影响抗氧化酶活性 ^[48-49] .
铁氧化还原蛋白/硫氧还蛋白	NADPH和铁氧还蛋白依赖的硫氧还蛋白参与防御信号的氧化还原状态.敲除叶片中的铁氧还蛋白基因会增加植株对病原微生物的易感性 ^[50-51] .
NADPH/NADPH氧化酶(NOXs)	NOXs是ROS的主要来源之一,参与植物的免疫过程.NOXs从细胞质电子供体NADPH获得电子,然后通过细胞膜将电子转移到细胞外电子受体 O_2 上生成 $O_2^{\cdot-}$.NOXs上存在多个不同的磷酸化位点,可以与其他免疫信号分子相互作用,如ABA、ET、受体样激酶(RLKs)、受体样细胞质激酶(RLCKs)、钙依赖性蛋白激酶(CDPKs) ^[52-53] .
生育酚	生育酚具有独特的保护多不饱和脂肪酸(PUFA)酰基链免受氧化损伤的能力 ^[54] .
脱辅基类胡萝卜素	脱辅基类胡萝卜素可以调节植物的信号,并可作为响应胁迫的信号 ^[55] .
多不饱和脂肪酸(PUFA)	在植物受到病原微生物的侵染时,PUFA会诱导植物产生免疫反应.PUFA中TFAs以 α -亚麻酸为例,是JA的前体.同时,缺乏TFAs的植物会过量产生SA、过氧化氢 ^[56-57] .
氧化脂类	氧化脂类在生物和非生物胁迫因子引起的植物免疫应答中起着重要作用.SA、JA和ET作为信号分子,影响植物抗性相关过程的调控.JA在植物中诱导的防御蛋白,包括硫氨酸酶、过氧化物酶、 β -1,3-葡聚糖酶等 ^[58] .
钙离子(Ca^{2+})/钙传感蛋白(CAS)	钙离子(Ca^{2+})在真核生物中具有信号传导的作用,钙离子通过钙传导蛋白的信号解码参与植物免疫 ^[59] .
激素	PTI和ETI期间,叶绿体内合成多种激素,抵抗病原微生物的侵染 ^[60-61] .

1.2.2 病原微生物定殖

叶绿体作为光合作用的主要器官,在植物免疫中起着重要作用,相应的,叶绿体也成为病原微生物的攻击目标.不同的病原微生物通过破坏叶绿体组织等方式影响其功能,以促使病原微生物在寄主植物中的定殖.叶绿体本身是来自其细菌祖先、病毒和宿主植物的各种起源成分的嵌合体.越来越多的研究表明,叶绿体可以与病原微生物相互作用,涉及病原微生物复制、移动、症状和植物防御^[62].病原微生物蛋白与叶绿体蛋白间的相互作用如表3所示.

表 3 病原微生物蛋白与叶绿体蛋白的相互作用

	病原微生物	病原微生物蛋白	叶绿体蛋白	病原微生物与叶绿体的相互作用
真菌	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	Sntf2	Mdyfc39	促进炭疽菌在苹果上的定殖 ^[63] .
	<i>Puccinia striiformis</i> f. sp. <i>tritici</i> (<i>Pst</i>)	Pst_12806	BAX	通过减少胼胝质沉积和防御相关的基因来抑制植物的基础免疫 ^[64] .
细菌	<i>Pseudomonas syringae</i>	HopI1	Hsp70	破坏抗病活性 ^[65] .
	<i>Ralstonia solanacearum</i>	RipAL	DAD1	降低了水杨酸的生成 ^[66] .
病毒	Tobacco mosaic virus (TMV)	Replicase	ATP-synthase γ -subunit (AtpC), Rubisco activase (RCA)	对 TMV 防御反应的调节 ^[67] .
		Replicase	NRIP1	激发效应子触发免疫 ^[68] .
		RNAhelicase domain-freplicase	PsbO	病毒积累增加 ^[69] .
	Cucumber mosaic virus (CMV)	CMV 1a CMV 2a	Tsip1	控制 CMV 在植株内的增殖 ^[70] .
	Potato virus Y (PVY)	CP	RuBisCO large subunit	调节症状发展和病毒的致病性 ^[71] .
		HC-Pro	MinD	叶绿素受到干扰 ^[72] .
		HC-Pro	DXS	类异戊二烯生物合成增加 ^[73] .
	Rice stripe virus (RSV)	DEGs	ChRGs	参与症状的发展 ^[74] .

2 结论与讨论

光合作用在调节病原微生物侵染和植物免疫等生物过程中扮演着至关重要的角色. 保证植物的光合作用免受病原微生物效应物和植物毒素的影响, 是提高作物产量与品质的关键策略之一, 也是当前亟待深入研究的领域. 因此, 研究者们需要进一步识别更多参与病原微生物侵染及病原微生物防御反应中的叶绿体因子, 阐明它们在植物-病原微生物相互作用中的具体功能及其作用机制. 此外, 还需探究病原微生物如何调控自身及其相关信号分子(如与叶绿体相关的)的表达, 从而影响宿主植物对感染的反应; 同时了解这些致病因子或植物防御信号是如何在不同细胞器间传递的. 通过上述研究, 可以为开发新的抗病策略奠定基础, 即通过调控宿主内特定因子的表达水平来有效控制病害发生, 进而为农作物在面对生物胁迫时实现高产、优质的目标提供绿色解决方案.

参考文献:

- [1] GHOSH P, ROYCHOUDHURY A. Molecular Basis of Salicylic Acid-Phytohormone Crosstalk in Regulating Stress Tolerance in Plants [J]. Brazilian Journal of Botany, 2024, 47(3): 735-750.
- [2] MARQUES J P R, HOY J W, APPEZZATO-DA-GLÓRIA B, et al. Sugarcane Cell Wall-Associated Defense Responses to Infection by *Sporisorium scitamineum* [J]. Frontiers in Plant Science, 2018(9): 698.
- [3] DE CONINCK B, TIMMERMANS P, VOS C, et al. What Lies Beneath: Belowground Defense Strategies in Plants [J]. Trends in Plant Science, 2015, 20(2): 91-101.
- [4] HENNIG L. Plant Gene Regulation in Response to Abiotic Stress [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 2012, 1819(2): 85.
- [5] FRAIRE-VELAZQUEZ S, EMMANUEL V. Abiotic Stress in Plants and Metabolic Responses [M]//Abiotic Stress-Plant Responses and Applications in Agriculture. InTech, 2013.

- [6] PANDEY P, RAMEGOWDA V, SENTHIL-KUMAR M. Shared and Unique Responses of Plants to Multiple Individual Stresses and Stress Combinations: Physiological and Molecular Mechanisms [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015(6): 723.
- [7] QU A L, DING Y F, JIANG Q, et al. Molecular Mechanisms of the Plant Heat Stress Response [J]. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 2013, 432(2): 203-207.
- [8] 李昕洋. 瘤黑粉菌侵染对玉米苗期叶片组织细胞及光合特性的影响 [D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2022.
- [9] ZHANG B J, LIU X, SUN Y R, et al. *Sclerospora graminicola* Suppresses Plant Defense Responses by Disrupting Chlorophyll Biosynthesis and Photosynthesis in Foxtail Millet [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022(13): 928040.
- [10] GHOSE L, NEELA F A, CHAKRAVORT T C, et al. Incidence of Leaf Blight Disease of Mulberry Plant and Assessment of Changes in Amino Acids and Photosynthetic Pigments of Infected Leaf [J]. *Plant Pathology Journal*, 2010, 9(3): 140-143.
- [11] KUŹNIAK E, KOPCZEWSKI T. The Chloroplast Reactive Oxygen Species-Redox System in Plant Immunity and Disease [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020(11): 572686.
- [12] YANG H, LUO P G. Changes in Photosynthesis could Provide Important Insight into the Interaction between Wheat and Fungal Pathogens [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(16): 8865.
- [13] GAGO J, DALOSO D M, CARRIQUÍ M, et al. Mesophyll Conductance: The Leaf Corridors for Photosynthesis [J]. *Biochemical Society Transactions*, 2020, 48(2): 429-439.
- [14] DE SOUZA MARQUES M M, VITORINO L C, ROSA M, et al. Leaf Physiology and Histopathology of the Interaction between the Opportunistic Phytopathogen *Fusarium Equiseti* and *Gossypium Hirsutum* Plants [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2024, 168(2): 329-349.
- [15] QIU B L, CHEN H J, ZHENG L L, et al. An MYB Transcription Factor Modulates *Panax notoginseng* Resistance Against the Root Rot Pathogen *Fusarium solani* by Regulating the Jasmonate Acid Signaling Pathway and Photosynthesis [J]. *Phytopathology*, 2022, 112(6): 1323-1334.
- [16] 王继伟, 李怀方, 严衍录, 等. TMV 侵染后烟叶叶绿体的荧光光谱与生理学特性 [J]. *植物保护学报*, 1995, 22(4): 315-318.
- [17] 谢奎忠, 邱慧珍, 岳云, 等. 尖孢镰刀菌侵染对马铃薯光合效率和叶绿素荧光参数影响 [J]. *植物保护学报*, 2022, 49(3): 927-937.
- [18] 张兆辉, 卢盼玲, 陈春宏, 等. 西葫芦抗白粉病的生理生化机制 [J]. *分子植物育种*, 2021, 19(9): 3074-3080.
- [19] 叶佳净, 赵锦鹏, 卞世杰, 等. 白粉病菌对结果期南瓜叶片光合特性和叶绿体超微结构的影响 [J]. *河南农业科学*, 2022, 51(8): 92-98.
- [20] GUILLENGUE N, DO CÉU SILVA M, TALHINHAS P, et al. Subcuticular-Intracellular Hemibiotrophy of *Colletotrichum Lupini* in *Lupinus Mutabilis* [J]. *Plants*, 2022, 11(22): 3028.
- [21] ZHANG B J, LIU X, SUN Y R, et al. *Sclerospora graminicola* Suppresses Plant Defense Responses by Disrupting Chlorophyll Biosynthesis and Photosynthesis in Foxtail Millet [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022(13): 928040.
- [22] 杨金花, 徐叶挺, 张校立. 梨火疫病研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2022, 20(3): 1003-1013.
- [23] ZARZYŃSKA-NOWAK A, JEŹEWSKA M, HASIÓW-JAROSZEWSKA B, et al. A Comparison of Ultrastructural Changes of Barley Cells Infected with Mild and Aggressive Isolates of Barley Stripe Mosaic Virus [J]. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2015, 122(4): 153-160.
- [24] 孟秀丽, 林兆威, 杨德洁, 等. 槟榔黄化病植株组织结构观察及生理指标分析 [J]. *分子植物育种*, 2023, 21(7): 2350-2355.
- [25] 王莹, 秦阳阳, 曾婷, 等. 柑橘黄脉病毒侵染对柠檬光合特性和叶绿体超微结构的影响 [J]. *园艺学报*, 2022,

- 49(4): 861-867.
- [26] 胡运高, 杨国涛, 唐力琼, 等. 稻瘟病菌粗毒素对水稻光系统 II (PS II) 的影响 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, 42(8): 45-50, 61.
- [27] 周娜娜, 冯素萍, 高新生, 等. 植物光合作用的光抑制研究进展 [J]. 中国农学通报, 2019, 35(15): 116-123.
- [28] WANG M, SUN Y M, SUN G M, et al. Water Balance Altered in Cucumber Plants Infected with *Fusarium Oxysporum* f. sp. *Cucumerinum* [J]. Scientific Reports, 2015(5): 7722.
- [29] LAWSON T, VIALET-CHABRAND S. Speedy Stomata, Photosynthesis and Plant Water Use Efficiency [J]. New Phytologist, 2019, 221(1): 93-98.
- [30] HORST R J, ENGELSDORF T, SONNEWALD U, et al. Infection of Maize Leaves with *Ustilago Maydis* Prevents Establishment of C4 Photosynthesis [J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(1): 19-28.
- [31] KOPCZEWSKI T, KUŹNIAK E, CIERESZKO I, et al. Alterations in Primary Carbon Metabolism in Cucumber Infected with *Pseudomonas syringae* pv *lachrymans*: Local and Systemic Responses [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2022, 23(20): 12418.
- [32] LIU Y, BUCHENAUER H. Effect of Infections with Barley Yellow Dwarf Virus and *Fusarium* spp. on Assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ by Flag Leaves and Translocation of Photosynthates in Wheat [J]. Journal of Plant Diseases and Protection, 2005, 112(6): 529-543.
- [33] KANWAR P, JHA G. Alterations in Plant Sugar Metabolism: Signatory of Pathogen Attack [J]. Planta, 2019, 249(2): 305-318.
- [34] MELOTTO M, ZHANG L, OBLESSUC P R, et al. Stomatal Defense a Decade Later [J]. Plant Physiology, 2017, 174(2): 561-571.
- [35] MELOTTO M, UNDERWOOD W, KOCZAN J, et al. Plant Stomata Function in Innate Immunity Against Bacterial Invasion [J]. Cell, 2006, 126(5): 969-980.
- [36] WANG L J, GAO X, JIA G X. Stomata and ROS Changes during *Botrytis Elliptica* Infection in Diploid and Tetraploid *Lilium Rosthornii* Diels [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 167: 366-375.
- [37] HARRISON E L, ARCE CUBAS L, GRAY J E, et al. The Influence of Stomatal Morphology and Distribution on Photosynthetic Gas Exchange [J]. The Plant Journal, 2020, 101(4): 768-779.
- [38] MUIR C D. A Stomatal Model of Anatomical Tradeoffs between Gas Exchange and Pathogen Colonization [J]. Frontiers in Plant Science, 2020(11): 518991.
- [39] AGUADÉ D, POYATOS R, GÓMEZ M, et al. The Role of Defoliation and Root Rot Pathogen Infection in Driving the Mode of Drought-Related Physiological Decline in Scots Pine (*Pinus Sylvestris* L.) [J]. Tree Physiology, 2015, 35(3): 229-242.
- [40] MELOTTO M, UNDERWOOD W, HE S Y. Role of Stomata in Plant Innate Immunity and Foliar Bacterial Diseases [J]. Annual Review of Phytopathology, 2008, 46: 101-122.
- [41] 刘凤娇, 于耸, 刘冠. 生物与非生物逆境胁迫下植物脂质调控机制及其研究进展 [J]. 中国油料作物学报, 2023, 45(5): 1062-1072.
- [42] JARVIS A J, DAVIES W J. The Coupled Response of Stomatal Conductance to Photosynthesis and Transpiration [J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49: 399-406.
- [43] 许大全. 气孔的不均匀关闭与光合作用的非气孔限制 [J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(4): 246-252.
- [44] SALMON Y, LINTUNEN A, DAYET A, et al. Leaf Carbon and Water Status Control Stomatal and Nonstomatal Limitations of Photosynthesis in Trees [J]. New Phytologist, 2020, 226(3): 690-703.
- [45] BILGIN D D, ZAVALA J A, ZHU J, et al. Biotic Stress Globally Downregulates Photosynthesis Genes [J]. Plant, Cell & Environment, 2010, 33(10): 1597-1613.
- [46] YANG F, XIAO K Q, PAN H Y, et al. Chloroplast: The Emerging Battlefield in Plant-Microbe Interactions

- [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021(12): 637853.
- [47] HU Y T, ZHONG S F, ZHANG M, et al. Potential Role of Photosynthesis in the Regulation of Reactive Oxygen Species and Defence Responses to *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Wheat [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2020, 21(16): 5767.
- [48] CAMEJO D, GUZMÁN-CEDEÑO Á, MORENO A. Reactive Oxygen Species, Essential Molecules, during Plant-Pathogen Interactions [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 103: 10-23.
- [49] NOSEK M, KORNAŚ A, KUŹNIAK E, et al. Plastoquinone Redox State Modifies Plant Response to Pathogen [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2015, 96: 163-170.
- [50] HANKE G, MULO P. Plant Type Ferredoxins and Ferredoxin-Dependent Metabolism [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(6): 1071-1084.
- [51] WANG M, RUI L, YAN H J, et al. The Major Leaf Ferredoxin Fd2 Regulates Plant Innate Immunity in Arabidopsis [J]. *Molecular Plant Pathology*, 2018, 19(6): 1377-1390.
- [52] WANG Y J, WEI X Y, JING X Q, et al. The Fundamental Role of NOX Family Proteins in Plant Immunity and Their Regulation [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2016, 17(6): 805.
- [53] YOSHIOKA H, ADACHI H, NAKANO T, et al. Hierarchical Regulation of NADPH Oxidase by Protein Kinases in Plant Immunity [J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2016, 95: 20-26.
- [54] SATTLER S E, MÈNE-SAFFRANÉ L, FARMER E E, et al. Nonenzymatic Lipid Peroxidation Reprograms Gene Expression and Activates Defense Markers in Arabidopsis Tocopherol-Deficient Mutants [J]. *The Plant Cell*, 2006, 18(12): 3706-3720.
- [55] HOU X, RIVERS J, LEÓN P, et al. Synthesis and Function of Apocarotenoid Signals in Plants [J]. *Trends in Plant Science*, 2016, 21(9): 792-803.
- [56] FANELLI C, CASTORIA R, FABBRI A A, et al. Novel Study on the Elicitation of Hypersensitive Response by Polyunsaturated Fatty Acids in Potato Tuber [J]. *Natural Toxins*, 1992, 1(2): 136-146.
- [57] MÈNE-SAFFRANÉ L, DUBUGNON L, CHÉTELAT A, et al. Nonenzymatic Oxidation of Trienoic Fatty Acids Contributes to Reactive Oxygen Species Management in Arabidopsis [J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2009, 284(3): 1702-1708.
- [58] BARBAŚ P, SKIBA D, PSZCZÓLKOWSKI P, et al. Mechanisms of Plant Natural Immunity and the Role of Selected Oxylipins as Molecular Mediators in Plant Protection [J]. *Agronomy*, 2022, 12(11): 2619.
- [59] KÖSTER P, DEFALCO T A, ZIPFEL C. Ca²⁺ Signals in Plant Immunity [J]. *EMBO Journal*, 2022, 41(12): e110741.
- [60] KUMAR D. Salicylic Acid Signaling in Disease Resistance [J]. *Plant Science*, 2014, 228: 127-134.
- [61] LU Y, YAO J. Chloroplasts at the Crossroad of Photosynthesis, Pathogen Infection and Plant Defense [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(12): 3900.
- [62] ZHAO J P, ZHANG X, HONG Y G, et al. Chloroplast in Plant-Virus Interaction [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016(7): 1565.
- [63] WANG M Y, JI Z R, YAN H F, et al. Effector Sntf2 Interacted with Chloroplast-Related Protein Mdyef39 Promoting the Colonization of *Colletotrichum gloeosporioides* in Apple Leaf [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(12): 6379.
- [64] XU Q, TANG C L, WANG X D, et al. An Effector Protein of the Wheat Stripe Rust Fungus Targets Chloroplasts and Suppresses Chloroplast Function [J]. *Nature Communications*, 2019, 10(1): 5571.
- [65] JELENSKA J, VAN HAL J A, GREENBERG J T. *Pseudomonas Syringae* Hijacks Plant Stress Chaperone Machinery for Virulence [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(29): 13177-13182.

- [66] NAKANO M, MUKAIHARA T. *Ralstonia Solanacearum* Type III Effector RipAL Targets Chloroplasts and Induces Jasmonic Acid Production to Suppress Salicylic Acid-Mediated Defense Responses in Plants [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2018, 59(12): 2576-2589.
- [67] BHAT S, FOLIMONOVA S Y, COLE A B, et al. Influence of Host Chloroplast Proteins on Tobacco Mosaic Virus Accumulation and Intercellular Movement [J]. *Plant Physiology*, 2013, 161(1): 134-147.
- [68] CAPLAN J L, MAMILLAPALLI P, BURCH-SMITH T M, et al. Chloroplastic Protein NRIP1 Mediates Innate Immune Receptor Recognition of a Viral Effector [J]. *Cell*, 2008, 132(3): 449-462.
- [69] ABBINK T E M, PEART J R, MOS T N M, et al. Silencing of a Gene Encoding a Protein Component of the Oxygen-Evolving Complex of Photosystem II Enhances Virus Replication in Plants [J]. *Virology*, 2002, 295(2): 307-319.
- [70] HUH S U, KIM M J, HAMB K, et al. A Zinc Finger Protein Tsip1 Controls Cucumber Mosaic Virus Infection by Interacting with the Replication Complex on Vacuolar Membranes of the Tobacco Plant [J]. *New Phytologist*, 2011, 191(3): 746-762.
- [71] FEKI S, LOUKILI M J, TRIKI-MARRAKCHI R, et al. Interaction between Tobacco Ribulose-1, 5-Biphosphate Carboxylase/Oxygenase Large Subunit (RubisCO-LSU) and the PVY Coat Protein (PVY-CP) [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2005, 112(3): 221-234.
- [72] JIN Y S, MA D Y, DONG J L, et al. The HC-Pro Protein of Potato Virus Y Interacts with NtMinD of Tobacco [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2007, 20(12): 1505-1511.
- [73] LI H, MA D Y, JIN Y S, et al. Helper Component-Proteinase Enhances the Activity of 1-Deoxy-D-Xylulose-5-Phosphate Synthase and Promotes the Biosynthesis of Plastidic Isoprenoids in Potato Virus Y-Infected Tobacco [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(10): 2023-2034.
- [74] SHI BB, LIN L, WANG S H, et al. Identification and Regulation of Host Genes Related to Rice Stripe Virus Symptom Production [J]. *New Phytologist*, 2016, 209(3): 1106-1119.

责任编辑 孙文静 崔玉洁