



PVY 和 PVS 病毒复合侵染对马铃薯 光合及营养品质的影响

张贵合, 郭华春*

(云南农业大学 农学与生物技术学院薯类作物研究所, 昆明 650201)

摘要:以 2 个马铃薯高代品系为实验材料, 研究马铃薯病毒 Y(PVY)和 S(PVS)复合侵染对马铃薯叶片 SPAD 值、最大净光合速率、表观量子效率、气孔导度、暗呼吸速率、蒸腾速率、光补偿点、胞间 CO₂ 浓度和饱和光强等光合参数, 以及马铃薯块茎产量、干物含量、淀粉含量、还原糖含量、粗蛋白含量等产量品质指标的影响。结果表明: (1) 田间受到 PVY 和 PVS 病毒复合侵染后, 马铃薯品系 2010-11 植株的叶片 PVS 病毒含量显著低于品系 34-2 植株, 2010-11 植株的叶片 PVY 病毒含量同样低于品系 34-2 植株, 但差异不显著。 (2) 与对照相比, 感病后马铃薯品系 34-2 和 2010-11 的平均单株产量分别显著降低 48.54% 和 19.98%, 淀粉含量分别降低 8.06% 和 3.38%, 但不显著; 粗蛋白含量分别显著升高 14.05% 和 29.17%; 还原糖含量分别显著降低 11.11% 和 14.29%; 34-2 干物量含量显著降低 6.9%, 2010-11 干物质含量略降低 0.66%。 (3) 两品系感病植株的光合参数 SPAD 值分别显著降低 13.37%、20.10%; 最大净光合速率分别显著降低 32.48% 和 4.54%; 其它光合参数变化没有规律性。研究发现, PVY 和 PVS 病毒混合侵染使马铃薯植株叶片叶绿素含量显著降低, 进而影响光合作用的正常进行; 病毒侵染使块茎中还原糖和淀粉的积累显著受到抑制, 但能够促进块茎中粗蛋白的含量显著提高。

关键词: 马铃薯; 马铃薯病毒 Y; 马铃薯病毒 S; 光合特性; 营养品质

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Variation of Photosynthesis and Nutritional Quality of Potato after Infection with PVY and PVS Complex Virus

ZHANG Guihe, GUO Huachun*

(Tuber-Root Crops Research Institute, College of Agronomy and Biotechnology, Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: In this study, the high generation potato strains (34-2 and 2010-11) were used as experiment materials. The experiment mainly studies the impact of PVY and PVS complex infection on the P_{max} (maximum net photosynthetic rate), AQE (apparent quantum efficiency), Cond (stomatal conductance), R_d (dark respiration rate), T_r (transpiration rate), I_c (light compensation point), C_i (intercellular carbon dioxide concentration) and I_{sat} (light saturation point), and the potato qualities consist of tuber yield, dry matter contents, starch contents, reducing sugar contents and crude protein contents. The results shown that: (1) PVS content in leaves of 2010-11 is significantly lower than that of 34-2, the PVY content in leaves of 2010-11 is lower than that of 34-2 too, but not significantly different. (2) The average yield of per plant of

收稿日期: 2017-03-16; 修改稿收到日期: 2017-06-20

基金项目: 国家马铃薯产业技术体系(CARS-10-P21), 云南省马铃薯重大种业专项(2013ZA007)

作者简介: 张贵合(1988—), 硕士, 主要从事马铃薯育种研究。E-mail: sichen003@163.com, Tel: 15969585068

* 通信作者: 郭华春, 教授, 博士生导师, 主要从事马铃薯栽培、育种研究。E-mail: ynghe@126.com

34-2 significantly decreased by 48.54%, while 2010-11 slightly decreased by 19.98% after infection with PVY and PVS complex virus. The dry matter contents reduced separately by 6.9% and 0.66%, respectively. The starch respectively decreased 8.06% and 3.38%, but not significantly different. However, the crude protein contents increased significantly by 14.05% and 29.17%, while the contents of reducing sugar decreased significantly by 11.11% and 14.29%. The dry matter contents of 34-2 significantly reduced by 6.9%, while 2010-11 reduced by 0.66%, but not significantly different. In photosynthetic parameters, SPAD (soil and plant analyzer development) values significantly reduced by 13.37% and 20.1%, respectively. P_{max} significantly decreased by 32.48% and 4.54%, but other photosynthetic parameters were not significantly changed. This study suggests that the complex infection with PVY and PVS can decrease the contents of SPAD which affects the photosynthesis. Virus infection simultaneously restrained reducing sugar and starch contents in tubers. However, the infection promotes the accumulation of crude protein in tubers.

Key words: potato; potato virus Y (PVY); potato virus S (PVS); photosynthetic characteristics; nutritional quality

光合作用是最重要的能量、物质转化过程,几乎是全部生命的生存基础。随着全球性气候的恶化,病毒对农作物的危害逐渐加剧,植物在感染病毒后,光合作用下降成为普遍现象。据报道,植株感染病毒后,新老叶片的光合作用都会不同程度地降低,并且影响程度与叶龄呈负相关^[1-4];寄主在感染病毒后的净光合速率、胞间 CO_2 浓度、气孔导度、蒸腾速率等光合指标均有不同程度下降^[5-6];同时,寄主的叶绿体膜、基粒及基质外膜解体,基粒模糊、排列紊乱,叶绿体嗜锲颗粒、油脂滴增多变大,叶绿体肿胀,其内形成囊体并产生了大量的沉积物,叶绿体结构遭到破坏^[7-8];另外,寄主的叶绿体电子传递活性同样会受到影响,并主要对光系统 II 的化学活性进行抑制^[9-11]。前人研究还证实,被病毒侵染后,寄主光合作用的相关基因表达受到抑制,其 RNA,特别是叶绿体 rRNA 的合成受到抑制,引起总 RNA 含量降低^[12];而且寄主感染病毒后,其体内与病程相关酶的活性也会有所提高^[13]。

马铃薯作为世界第三大粮食作物,已经在全球 150 多个国家和地区广泛推广种植^[14-15]。伴随着马铃薯生产规模的不断扩大,由马铃薯病毒感染所造成的产量和品质降低的问题日益凸显出来,并逐渐成为全球的问题^[16-18]。虽然脱毒已经在全世界范围内广泛运用,但由于马铃薯无性繁殖,一旦感染后极易传染,局部地区危害依然严重。近年来,国内外分别就马铃薯 Y、X 病毒 (PVY、PVX) 引起的茎尖分生组织结构和活性、细胞分裂素和茉莉酸浓度、病毒外壳蛋白、抗病相关物质、叶绿体超微结构的变化、光合色素的变化以及叶绿素荧光,进行了一系列研究^[19-24],并取得一定的研究成果。

但是,目前国内外对病毒感染马铃薯后光合作用变化的具体机理尚不明了,尤其是 PVS 病毒对马铃薯植株侵染后的光合特性变异还未见报道。PVS 作为田间马铃薯的主要侵染病毒之一,极少为单独侵染,田间常与其它病毒混合侵染,报道多见于 PVS 与 PVX、PVY 及 PVM 的混合侵染^[25]。本研究以 PVY 和 PVS 混合侵染所造成的马铃薯光合特性改变和品质的变化为切入点,了解 PVS 和 PVY 侵染马铃薯的致病特点,为深入研究其致病机理提供参考。

1 材料和方法

1.1 植物材料

本试验于 2014 年在云南农业大学后山农场进行。供试材料为云南农业大学薯类作物研究所提供的马铃薯高代品系 2010-11 和 34-2,在盛花期对田间正常植株和自然发病植株进行标记,并适时进行病毒种类检测和相关指标测定。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 叶绿素含量 (SPAD 值) 在盛花期选择晴天用叶绿素计 SPAD-502 测定马铃薯第 4 功能叶的顶小叶,每个品系取 3 片叶,每片叶测 30 次取平均值。

1.2.2 光合参数 采用美国拉哥公司 LI-6400 便携式光合测定系统,在盛花期选择晴天早晨 8:00~11:30 测定植株自顶数第 4 功能叶的顶小叶光合参数。主要包括表观量子效率 AQE、最大净光合速率 P_{nmax} 、气孔导度 Cond、暗呼吸速率 R_d 、蒸腾速率 T_r 、光补偿点 I_c 、胞间 CO_2 浓度 C_i 、光饱和点 I_{sat} 。测定时光强为 $1500\text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 体积分

数为 400 μL/L,叶室温度为 25 ℃。

1.2.3 光响应曲线 在盛花期选择植株自顶数第 4 功能叶的顶小叶,采用 LI-6400 便携式光合测定系统的红蓝光源叶室于晴天早晨 8:00~11:30 测定光响应曲线,测定前先对测定叶片用饱和光强和 25℃条件下诱导 30 min。测量时 CO₂ 体积分数控制在 400 μL/L,叶室温度控制为 25 ℃,光合有效辐射(PAR)梯度为 2000、1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、100、80、60、40、20、10 和 0 mol • m⁻² • s⁻¹。

1.2.4 CO₂ 响应曲线 在盛花期选择植株自顶数第 4 功能叶的顶小叶,采用 LI-6400 便携式光合测定系统于晴天早晨 8:00~11:30 测定。测量时光强设置为 1500 mol • m⁻² s⁻¹,叶室温度控制为 25 ℃,CO₂ 体积分数梯度为 1500、1200、1000、800、600、400、360、300、250、200、150、100、50 和 40μL/L。

1.2.5 平均单株产量 田间分别分别对自然发病和正常马铃薯植株各标记 30 株,进行块茎单株产量测定后分别取平均值作为各自平均单株产量(平均经济产量)。

1.2.6 营养品质指标 淀粉含量测定采用采用碘-碘化钾比色法^[27];蛋白质含量测定采用凯氏定氮法^[28];还原糖含量测定采用 3,5-二硝基水杨酸比色法^[29]。

1.2.7 田间病毒检测 在开花期对田间发病植株和正常植株使用 DAS-ELISA(Andegen 公司)法^[26]进行马铃薯 6 个主要病毒(PVX、PVY、PLRV、

PVS、PVA 和 PVM)的检测。

1.3 数据处理

采用 SPSS 19.0 进行统计分析,差异显著水平为 0.05,使用直角双曲线修正模型对光响应曲线和 CO₂ 响应曲线进行拟合^[30-31]。

2 结果与分析

2.1 田间马铃薯植株的病毒检测

开花期对田间发病植株和正常植株使用 DAS-ELISA 法进行马铃薯 6 个主要病毒(PVX、PVY、PLRV、PVS、PVA 和 PVM)的检测,检测结果(表 1)显示:试验田中所标记的 34-2 和 2010-11 已发病植株的病毒 PVS 和 PVY 含量均超过了阳性对照以及阴性对照的 2 倍,而其余 4 种病毒的含量低于阴性对照;未发病植株 6 种主要病毒含量的检测值均低于阴性对照。由此可以说明,田间所标记的发病植株已感染 6 种主要病毒中的 PVY 和 PVS 病毒,而标记的未发病植株没有感染这 6 种主要病毒。同时,由于病毒检测的结果中吸光度值与病毒含量呈显著正相关,且病毒检测结果表明,2010-11 感病植株的叶片 PVS 病毒含量显著低于 34-2 感病植株;2010-11 感病植株的叶片 PVY 病毒含量同样低于 34-2 感病植株,但差异不显著。

2.2 马铃薯感病植株和正常植株的光响应曲线比较

图 1 显示,马铃薯品系 2010-11 的光合作用效率要明显高于品系 34-2,其正常植株最大净光合速率

表 1 马铃薯植株的病毒检测结果
Table 1 The detection results of potato plant infected with virus

材料名称 Material name	吸光度 Absorbance(A _{405nm})					
	PVX _{60min}	PVY _{60min}	PLRV _{60min}	PVS _{60min}	PVA _{60min}	PVM _{60min}
阴性对照 Negative control	0.0666	0.1439	0.0564	0.0822	0.0856	0.0600
阳性对照 Positive control	1.0177	0.3282	0.3662	0.3647	0.2874	0.0388
34-2 正常植株 34-2 normal plant	0.0588	0.0998	0.0499	0.0798	0.0792	0.0523
34-2 感病植株 34-2 diseased plants	0.0660	0.5124	0.0525	0.3728	0.0797	0.0529
2010-11 正常植株 2010-11 normal plant	0.0651	0.1406	0.0495	0.0691	0.0924	0.0540
2010-11 感病植株 2010-11 diseased plants	0.0636	0.4943	0.0531	0.1557	0.0841	0.0537
判别值(阴性的 2 倍) Discriminant value (2 times of negative control)	0.1331	0.2877	0.1127	0.1643	0.1712	0.1200

注:样品浓度:样品:提取液=1g:5mL;显色时间:以 25 ℃显色 60 min 数据进行判定;结果表示:样品数值为阴性样品数值的 2 倍及以上判定为阳性

Note: Sample concentration:sample: extract=1 g:5 mL; Coloration time: 25 ℃ developing 60 min; Outcome: negative control more than 2 times and judged to be positive

高出相应品系 34-2 正常植株 42%，说明不同品系的光合作用效率之间存在明显差异。其中，品系 34-2 感病植株净光合速率在低光照强度条件下高于正常植株，其净光合速率在光照强度为 $40\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时高出正常植株 150.24%；在光照强度约 $100\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时，感病植株净光合速率与正常植株基本相等；在高光照强度下，正常植株净光合速率高于感病植株，如在光强为 $1\text{ }200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时，正常植株的净光合速率高出感病植株 48%。而品系 2010-11 正常植株的净光合速率在整

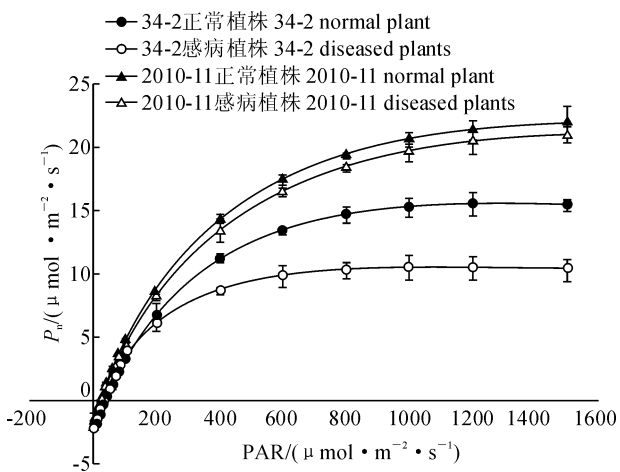


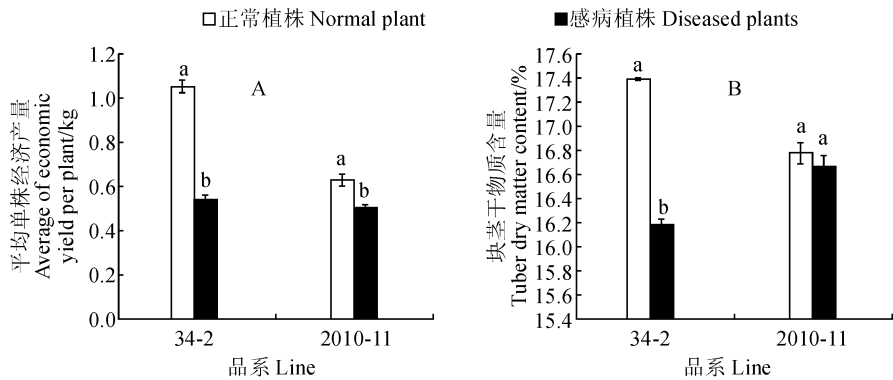
图 1 马铃薯品系感病后光响应曲线的变化
Fig. 1 The change of light response curve of potato varieties infected with virus

个光照梯度调节范围内均高于感病植株，如在光强为 $1\text{ }200\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时约高出感病植株 4.96%。另外，品系 2010-11 感病植株净光合速率与正常植株之间的差异远低于品系 34-2，由于病毒检测的结果表明品系 34-2 的病毒含量要高于品系 2010-11，由此可说明病毒感染情况越严重，马铃薯植株的净光合速率受到的影响越大。

2.3 感病植株和正常植株的光合参数差异比较
表 2 显示，感染病毒后两个马铃薯品系均降低的光合参数为最大净光合速率 ($P_{n\max}$)、饱和光强 (I_{sat}) 及 SPAD 值，而且感病植株与正常植株之间差异均达到极显著水平；感染病毒后品系 34-2 出现升高而品系 2010-11 降低的光合指标为表观量子效率 (AQE)、气孔导度 (Cond) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i)，除品系 2010-11 的胞间 CO_2 浓度在感病植株与正常植株之间无显著差异外，其余指标正常植株与感病植株间差异均达到显著水平；感染病毒后品系 34-2 降低而品系 2010-11 升高的光合参数为暗呼吸速率 (R_d)、蒸腾速率 (T_r) 和光合补偿点 (I_c)，并且各品系感病植株与正常植株差异也都达到了显著水平。由此可知马铃薯植株在感染 PVS 和 PVY 病毒以后，光合参数的表现因品种而不尽相同。但是，除 SPAD 值外，其余光合参数均表现出品系 2010-11 变化幅度低于品系 34-2，再结合表 2 中病毒含量检测结果，说明感病越严重对马铃薯的光合参数影响越大。

表 2 马铃薯品系感病后光合参数的变化						
Table 2 The change of photosynthetic parameter of potato varieties infected with virus						
光合参数 Photosynthetic parameter	品系 34-2 Line 34-2			品系 2010-11 Line 2010-11		
	正常植株 Normal plant	感病植株 Diseased plant	增长率 Increase rate/%	正常植株 Normal plant	感病植株 Diseased plant	增长率 Increase rate/%
AQE	0.0743±0.0006a	0.0788±0.0010b	6.06	0.0788±0.0030a	0.0743±0.0016b	-5.71
Cond/(mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	0.4407±0.0101a	0.4794±0.0600b	8.78	0.47942±0.0090a	0.4407±0.0031b	-8.08
R _d /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	2.08±0.0361a	1.3511±0.0102b	-35.04	1.6295±0.0195a	1.8746±0.015b	15.04
T _r /(mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	5.7635±0.6005a	4.9146±0.2102b	-14.73	5.0043±0.0908a	5.3166±0.1005b	6.24
P _{nmax} /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	15.6210±1.2833a	10.5476±1.0452b	-32.48	22.4187±2.4013a	21.4009±1.201b	-4.54
I _c (μmolm ⁻² s ⁻¹)	32.4810±4.4751a	20.5118±3.5004b	-36.85	21.9142±1.3694a	26.7753±2.010b	22.18
C _i (μmolmol ⁻¹)	255.6371±15.1203a	275.0835±17.0021b	7.61	273.5356±20.5008a	268.584±12.454a	-1.81
I _{so} (μmolm ⁻² s ⁻¹)	1307.3377±20.576a	1106.7653±36.562b	-15.34	1955.995±25.2888a	1935.582±28.503b	-1.04
SPAD	44.978±4.1481a	38.9663±1.0214b	-13.37	50.3113±3.8656a	40.1997±2.862b	-20.10

注：AQE. 表观量子效率；Cond. 气孔导度；R_d. 暗呼吸速率；T_r. 蒸腾速率；P_{nmax}. 最大净光合速率；I_c. 光补偿点；C_i. 胞间 CO₂ 浓度；I_{sat}. 光饱和点；SPAD. 相对叶绿素含量
Note: AQE. Apparent quantum efficiency; Cond: Stomatal conductance; R_d: Dark respiration rate; T_r: Transpiration rate; P_{nmax}. Maximum net photosynthetic rate; I_c: Light compensation point; C_i: Inter cellular carbon dioxide concentration; I_{sat}: Light saturation point; SPAD. Soil and plant analyzer development

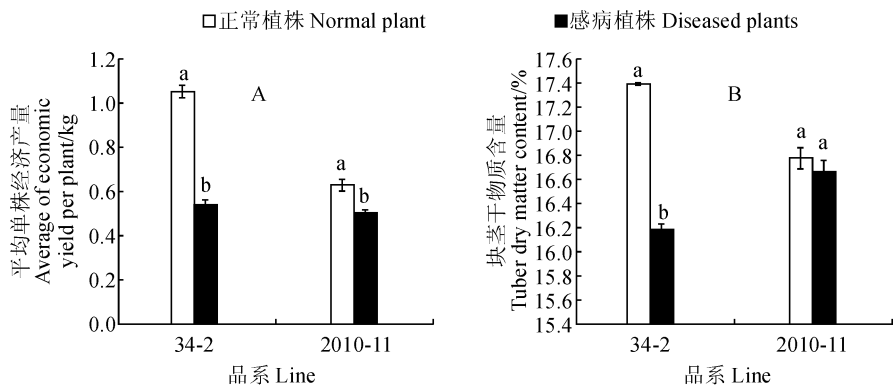


不同字母表示同一品系内正常植株和感病植株间在 0.05 水平存在显著性差异;下同

图 2 正常植株与感病植株平均单株产量和干物质含量的比较

The different normal letters within the same line indicate significant difference between the infected and normal plants; The same as below

Fig. 2 The average yield and the amount of dry matter of potato varieties infected with and without virus



图中所有物质的含量均为鲜样中的百分比

图 3 马铃薯品系正常植株与感病植株块茎鲜样中营养品质的比较

All substance contents in the figure are the fresh sample of percentage

Fig. 3 The tuber nutritional quality of potato varieties infected with and without virus

2.4 感病植株与正常植株的产量及块茎干物质积累量差异比较

从图 2 可知,马铃薯两个品系的平均单株经济产量以及块茎干物质含量在感病后均不同程度降低,其中品系 34-2 感病植株与正常植株两指标的差异均达到显著水平,而品系 2010-11 的干物质含量差异未达到显著水平。在感病后,品系 34-2 的平均单株产量和干物质含量分别显著降低了 48.54% 和 6.9%,而品系 2010-11 分别降低了 19.98% 和 0.66%。这一结果与光合参数变化幅度和病毒的积累量的表现相一致,说明马铃薯产量在植株感染 PVY 和 PVS 病毒后会降低,但减产程度也会因受感病程度不同而存在差异。进一步结合表 3 中 SPAD 值的表现,表明马铃薯植株在感病后叶片叶绿素含量会降低,从而降低了有机物的合成量,这是引起干物质含量降低的主要原因。

2.5 感病植株和正常植株块茎的营养品质差异比较

从图 3 可以看出,两个马铃薯品系植株在感染 PVY 和 PVS 后块茎营养品质性状都会发生改变,基本表现为块茎淀粉和还原糖含量均降低,但仅品系 34-2 块茎还原糖含量降幅达到显著水平,而同时两品系蛋白质含量却均显著升高。其中,在感病后,马铃薯品系 34-2 块茎的淀粉和还原糖含量分别降低了 8.06% 和 11.11%,蛋白质含量显著升高了 14.05%;马铃薯品系 2010-11 淀粉和还原糖含量分别降低了 3.38% 和 14.29%,其蛋白质含量却显著升高了 29.17%。以上结果说明马铃薯联合感染 PVS 和 PVY 病毒会对其块茎主要品质性状造成一定影响,尤其是蛋白质含量,但不同的品系和感染程度所受到和造成的影响也不尽相同。

3 讨论

本试验结果表明,PVY、PVS 病毒对马铃薯植株光合作用的影响与其他病毒对寄主光合作用影响有相似的地方,又有所不同。相同的是病毒感染均会导致 SPAD 值、最大净光合速率和饱和光照强度降低^[8,20,32-33],这是由于病毒侵染致使叶绿体结构遭受破坏,同时叶绿素分解酶活性增强^[9],或者直接干扰叶绿素酯的含量^[10];所不同的是,感病植株的表观量子效率、气孔导度、暗呼吸速率、蒸腾速率、光补偿点和胞间 CO₂ 浓度的光合参数在不同品系中没有呈现出一致的规律^[5-6,8,24,34]。彭晏辉的试验同样发现,PVY 侵染马铃薯叶片后气孔导度和胞间 CO₂ 浓度在不同生长时期或高于或低于正常植株的现象^[35]。光合作用的限制有气孔阻力因素和非气孔因素共同决定,本实验中马铃薯品系 34-2 在感染 PVY、PVS 后光合作用效率降低,而气孔导度并没有下降,说明其受非气孔因素所限定^[36]。气孔导度没有降低,而同期蒸腾作用、呼吸作用、光补偿点以及光饱和点却降低,可能是由于病毒侵染,细胞结构受到破坏,植株体内水分的转运受到阻碍,生命机能降低的原因。李燕宏等研究发现,病毒侵染植株后 PSⅡ 反应中心遭受破坏,实际光化学效率($\Phi_{PSⅡ}$)显著降低,用于碳同化的 ATP 和还原力[H]不足^[6],碳反应速率降低,胞间 CO₂ 浓度消耗减少,进而浓度升高。这可能是病毒侵染后叶片的胞间 CO₂ 浓度升高的原因。王瑞龙等研究表明,植株在感染病毒初期(病毒含量较低时),与植株抗病性相关的酶(SOD/POD/PPO/PAL)活性会升高^[36],对植株的

光合参数会有所影响,但随着病毒的积累量增加相关酶活性会渐渐降低。结合病毒检测结果,品系 2010-11 的病毒含量较低,这可能是其部分光合参数感染病毒后反而升高的原因,具体原因还有待于进一步探索。

同时,本实验通过对最终块茎产量的测定发现,感病植株的单株产量和干物质含量均会降低,这是由于植株光合反应受阻,有机物合成量降低所引起。而块茎品质指标淀粉和还原糖含量的降低,可能是由于碳同化酶活性降低的原因^[24,37-38]。付亚东对病毒侵染叶片的电镜扫描研究也发现,病毒侵染后叶绿体中积累的单个淀粉粒体积变小,导致淀粉粒积累总量降低,即淀粉合成能力减弱,本研究结果与之相一致^[39]。丁新伦、吴丽萍等对水稻草状矮化病毒侵染的水稻病株和健康植株的蛋白组进行比较分析,表明被病毒感染后蛋白会出现差异性表达,且差异蛋白涉及氮素固定、氮循环代谢、含氮化合物代谢等过程^[40-41]。这也可能是本试验中病毒侵染植株的块茎蛋白含量高于正常植株的原因。具体机理,有待于进一步的研究。此机理的进一步探索将会对低还原糖、高蛋白马铃薯的育种工作有重大推动作用。

综上所述,本研究表明 PVY 和 PVS 复合侵染马铃薯植株时,块茎产量和干物质含量均会降低;同时,感病植株块茎品质指标淀粉和还原糖含量也会降低,而其蛋白质含量却会升高;感病植株光合参数中最大净光合速率和 SPAD 值也会降低,其他光合参数会因为品系遗传背景不同、病毒感染程度不同等原因而表现出不同的变化特征。

参考文献:

[1] 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.
WANG C M, SHI D J, ZHU S F, *et al.* Effects of cucumber mosaic virus infection on photosynthetic activities of tobacco leaves and chloroplasts[J]. *Acta Botanica Sinica*. 2000, **42** (4):388-392.

[2] ROGER D A, CORBETT M K. Reduced photosynthesis in tobacco plant infected with tobacco ring spot virus[J]. *Phytopathology*,1965,**55**:370-371.

[3] HALL A E, LOOMIS R S. An explanation for the difference in photosynthetic capabilities of healthy and beet yellows virus-infected sugar beets (*Beta vulgaris* L.)[J]. *Plant Physiol*, 1972, **50**:576-580.

[4] HUNTER C S, PEAT W E. The effect of tomato plant asperity virus on photosynthesis in the young tomato plant[J]. *Physiol Plant Pathol*,1973, 13:517-524.

[5] 徐品三,贾 娟,孙冰轮,等. 百合无症病毒对百合光合生理、酶活性及叶绿体超微结构的影响[J]. 植物病理学报,2014,**44** (4):387-392.

XU P S, JIA J, SUN B L, *et al.* Effects of Lily symptomless virus on photosynthesis, activities of defense-related enzymes and chloroplast ultra-structure in lily[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*,2014,**44**(4):387-392.

[6] 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

- 分子生物学报, 2006, **32**(4): 490-496.
- LI Y H, HONG J, XIE L, *et al.* Effects of broad bean wilt virus 2 isolate infection on photosynthetic activities and chloroplast ultrastructure in broad bean leaves[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2006, **32**(4): 490-496.
- [7] 洪健,薛朝阳,徐颖,等.受番茄花叶病毒侵染后寄主超微病变研究[J].植物学报,1999, **41**(12):1 259-1 263.
- HONG J, XUE C Y, XU Y, *et al.* Ultrastructural alteration of host plants infected with tomato mosaic virus[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1999, **41**(12):1 259-1 263.
- [8] 郭兴启,李向东,朱汉城,等.马铃薯 Y 病毒的侵染对烟草叶片光合作用的影响[J].植物病理学报,2000, **30**(1):94-95.
- GUO X Q, LI X D, ZHU H C, *et al.* Effect of PVY-infection on photosynthesis of tobacco[J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2000, **30**(1):94-95.
- [9] NAIDU R A, KISHNAN M, RAMANJAM P. Studies on peanut green mosaic virus infected peanut (*Arachis hypogaea* L.) leaves. I. Photosynthesis and photochemical reactions[J]. *Physiol. Plant Pathol.*, 1984, **25**:181-190.
- [10] REINERO A, BEACHY R N. Reduced photosystem II activity and accumulation of viral coat protein in chloroplasts of leaves infected with tobacco mosaic virus[J]. *Plant Physiol.*, 1989, **89**:111-116.
- [11] COTTRELL M T, SUTTLE C A. Dynamics of a lytic virus infecting the photosynthetic marine picoflagellate *Micromonas pusilla*[J]. *Limnol. Oceanogr.*, 1995, **40**:730-739.
- [12] 张 爽.不同光照强度处理对烟草花叶病毒感染烟草叶片光合基因表达的影响[D].成都:四川大学,2007:25-30.
- [13] BALAEHANDRAN S, OSMOND C B, MAKION A. Effect of two strains of tobacco mosaic virus on photosynthetic characteristics and nitrogen partitioning in leaves of *Nicotiana tabacum* cv Xanthi during photoacclimation under two nitrogen nutrition regimes[J]. *Plant Physiol.*, 1994 (b), **104**: 1 043-1 050.
- [14] 卢肖平.马铃薯主粮化战略意义、瓶颈与政策建议[J].华中农业大学学报(社会科学版),2015, (3):1-7.
- LU X P. Strategy of potato as staple food: significance, bottlenecks and policy suggestions[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University* (Social Sciences Edition), 2015, (3): 1-7.
- [15] 王希卓,朱 旭,孙 洁,等.我国马铃薯主粮化发展形势分析[J].农产品加工,2015, (2):52-55.
- WANG X Z, ZHU X, SUN J, *et al.* The potato staple foods development situation analysis in China[J]. *Farm Products Processing*, 2015, (2):52-55.
- [16] 吴兴泉,时 妍,杨庆东.我国马铃薯病毒检测的种类及脱毒种薯生产过程中病毒的检测[J].中国马铃薯,2011, **25**(6): 363-366.
- WU X Q, SHI Y, YANG Q D. Potato viruses and their de-
- tection in virus-free seed potato production in china[J]. *Chinese Potato Journal*, 2011, **25**(6):363-366.
- [17] 刘洪义.马铃薯种薯认证程序的建立与马铃薯产业化发展[J].中国马铃薯,2004, **18**(3):177-179.
- LIU H Y. Establishment of potato seed regulating procedure and development of potato industrialization[J]. *Chinese Potato Journal*, 2004, **18**(3):177-179.
- [18] 范国权,白艳菊,高艳玲,等.中国马铃薯主要病毒病发生情况调查与分析[J].东北农业大学学报,2013, **44**(7):74-79.
- FAN G Q, BAI Y J, GAO Y L, *et al.* Investigation and analysis on potato viral disease in China [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2013, **44**(7):74-79.
- [19] BALAEHANDRAN S, OSMOND C B. Susceptibility of tobacco leaves to photoinhibition following infection with two strains of tobacco mosaic virus under different light and nitrogen nutrition regimes [J]. *Plant Physiol.*, 1994, **104**: 1 051-1 057.
- [20] BALAEHANDRAN S, HURRY V M, KELLEY S E. Concepts of plant biotic stress. Some insight into the stress physiology of virus-infected plants, from the perspective of photosynthesis[J]. *Physiol. Planta.*, 1997, **100**:203-213.
- [21] DOLENC J, VILHAR B, DERMASTIA M. Systematic infection with potato virus Y^{NTN} alters the structure and activity of shoot apical meristem in a susceptible potato cultivar [J]. *Physiol and Molecular Plant Pathology*, 2000, **56**: 33-38.
- [22] NADERI M, BERGER P H. Effects of chloroplast targeted potato virus Y coat protein on transgenic plants[J]. *Physiol and Molecular Plant Pathology*, 1997, **50**:67-83.
- [23] MILAVEC M, RAVNIKAR M, KOVAC M. Peroxidases and photosynthetic pigments in susceptible potato infected with potato virus Y^{NTN}[J]. *Plant Physiol. Biochem.*, 2001, **39**:891-898.
- [24] 彭晏辉,雷娟利,黄黎锋,等.马铃薯病毒侵染对叶绿体超微结构、光合和荧光参数的影响[J].植物病理学报,2004, **34** (1):32-36.
- PENG Y H, LEI J L, HUANG L F, *et al.* Effects of Potato virus Y infection on chloroplast ultrastructure, photosynthesis and chlorophyll fluorescence quenching in potato leaves [J]. *Acta Phytopathologica Sinica*, 2004, **34**(1):32-36.
- [25] 卢丽丽,白建明,陈恩发,等. PSTVd, PLRV 和 PVS 在马铃薯试管苗不同部位继代积累规律研究[J].云南农业大学学报,2012, **27**(4):483-489.
- LU L L, BAI J M, CHEN E F, *et al.* The accumulation rules of PSTVd, PLRV and PVS in different parts of sub cultured potato plantlets[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University*, 2012, **27**(4):483-489.
- [26] 宋吉轩,范士杰,董颖苹,等.应用改进的 DAS-ELISA 法快速检测马铃薯病毒[J].贵州农业科学,2006, **34**(5):69-70.

SONG J X, FAN SH J, DONG Y P, *et al.* Potato virus determined by the improved DAS-ELISA technique [J]. *Guizhou Agricultural Sciences*, 2006, **34**(5): 69-70.

[27] 门福义,刘梦芸. 马铃薯栽培生理[M]. 北京:中国农业出版社, 1995: 317-320.

[28] 于 雯,吕玉琼. 全自动凯氏定氮仪测定食品中蛋白质[J]. 中国卫生检验杂志, 2001, **11**(5): 610-610.

YU W, LV Y Q. Determination of protein in food by automatic kjeldahl nitrogen meter[J]. *Chinese Journal of Health Laboratory Technology*, 2001, **11**(5): 610-610.

[29] 朱海霞,石 瑛,张庆娜,等. 3,5-二硝基水杨酸(DNS)比色法测定马铃薯还原糖含量的研究[J]. 中国马铃薯, 2005, **19**(5): 266-269.

ZHU H X, SHI Y, ZHANG Q N, *et al.* Applying 3,5-dinitrosalicylic acid (DNS) method to analyzing the content of potato reducing sugar [J]. *Chin. Potato*, 2005, **19**(5): 266-269.

[30] 叶子飘,李进省. 光合作用对光响应的直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型的对比研究[J]. 井冈山大学学报(自然科学版), 2010, **31**(3): 38-44.

YE Z P, LI J S. Comparative investigation light response of photosynthesis on non-rectangular hyperbola model and modified model of rectangular hyperbola[J]. *Jinggangshan Univ.* (Nat Sci), 2010, **31**(3): 38-44.

[31] 闫小红,伊建华,段世华,等. 四种水稻品种的光合光响应曲线及其模型拟合[J]. 生态学杂志, 2013, **32**(3): 604-610.

YAN X H, YI J H, DUAN S H, *et al.* Photosynthesis light response curves of four rice varieties and model fitting[J]. *Chin. J. Ecol.*, 2013, **32**(3): 604-610.

[32] FUNAYAMA S, SONOIKE K, TERASHIMA L. Photosynthetic properties of leaves of *Eupatorium makinoi* infected by a geminivirus [J]. *Photosynth Res*, 1997, **53**(2-3): 253-261.

[33] GUO D P, GUO Y P, ZHAO J P. Photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in leaves of stem mustard (*Brassica juncea* var. Tsatsai) after turnip mosaic virus infection[J]. *Plant Science*, 2005, **168**(1): 57-63.

[34] 王瑞龙,潘婉文,杨娇瑜,等. 薇甘菊萎蔫病毒感染对薇甘菊光合特性和 4 种酶活性的影响[J]. 生态学报, 2013, **33**(5): 1 667-1 674.

WANG R L, PAN W W, YANG J Y, *et al.* Effects of *Mikania micrantha* wilt virus infection on photosynthesis and the activities of four enzymes in *Mikania micrantha* H. B. K [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(5): 1 667-1 674.

[35] 彭晏辉. 马铃薯 Y 病毒侵染对马铃薯叶片光合作用抑制机理的研究[D]. 杭州:浙江大学, 2003: 25-27.

[36] 杨泽粟,张强,郝小翠. 自然条件下半干旱雨养春小麦生育后期旗叶光合的气孔和非气孔限制[J]. 中国生态农业学报, 2015, **23**(2): 174-182.

YANG Z, ZHANG Q, HAO X C. Stomatal or non-stomatal limitation of photosynthesis of spring wheat flag leaf at late growth stages under natural conditions in semiarid rainfed regions[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2015, **23**(2): 174-182.

[37] HIDEKI T, YOSHI E. Changes in the activity and the polypeptide composition of the oxygen-evolving complex in photosystem II of tobacco leaves infected with cucumber mosaic virus strain Y [J]. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 1992, **5**(3): 269-272.

[38] REINERO A, BEACHY R N. Reduced photosystem II activity and accumulation of viral coat protein in chloroplasts of leaves infected with tobacco mosaic virus[J]. *Plant Physiology*, 1989, **89**(4): 111-116.

[39] 付东亚. 植物病毒抑制寄主光合作用的机理和弱病毒保护作用[D]. 杭州:浙江大学, 2002: 18-19.

[40] 丁新伦,谢荔岩,吴祖建. 水稻草状矮化病毒侵染寄主水稻差异表达蛋白的鉴定和分析[J]. 中国农业科学, 2014, **47**(9): 1 725-1 734.

DING X L, XIE L Y, WU Z J. Identification and analysis of differentially expressed proteins of host rice (*Oryza sativa*) infected with rice grassy stunt virus[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, **47**(9): 1 725-1 734.

[41] 吴丽萍. 水稻草状矮化病毒对水稻氮代谢的影响[D]. 福州:福建农林大学, 2013: 18-19.

(编辑:裴阿卫)