

转 2-Cys *Prx* 基因烟草 F₁ 幼苗叶片光系统 II 光化学活性对干旱胁迫的响应

胡举伟¹, 张会慧^{1,2}, 逢好胜¹, 孙广玉^{1*}

(1.东北林业大学生命科学学院, 黑龙江 哈尔滨 150040; 2.黑龙江省科学院自然与生态研究所, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘 要:以转 2-Cys *Prx* 基因烟草(龙江 911)为材料,测定和分析了干旱胁迫下转基因烟草的光化学活性。结果表明:干旱胁迫下,转 2-Cys *Prx* 基因烟草叶片 OJIP 曲线上 *K* 点和 *J* 点的相对荧光强度增加量明显低于非转基因烟草,而 2 ms 时有活性反应中心的开放程度(Ψ_o)明显高于非转基因烟草;增强 2-Cys *Prx* 基因的相对表达,增加了干旱胁迫下烟草叶片 PS II 电子供体侧 OEC 的电荷分离能力和受体侧 Q_A 向 Q_B 的电子传递能力;转 2-Cys *Prx* 基因烟草叶片在干旱胁迫下,吸收光能用于 Q_A^- 以后的电子传递的能量比例(ϕE_o)明显大于非转基因烟草,而非光化学猝灭的最大量子产额(ϕD_o)。2-Cys *Prx* 基因的表达可以提高烟草幼苗叶片的光化学活性,并改变光能的分配来增强其抗旱能力。

关 键 词:烟草; 2-Cys *Prx* 基因; 干旱胁迫; 叶绿素荧光动力学曲线; 光反应

中图分类号: S572.01 文献标志码: A 文章编号: 1007-1032(2014)06-0593-06

Response of PS II photochemistry activity of F₁ progeny of transgenic tobacco seedlings with 2-Cys *Prx* to drought stress

HU Ju-wei¹, ZHANG Hui-hui^{1,2}, PANG Hao-sheng¹, SUN Guang-yu^{1*}

(1.College of Life Science, Northeast Forest University, Harbin, Heilongjiang, 150040; 2.Institute of Natural Resources, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin, Heilongjiang, 150040)

Abstract: Transgenic tobacco plants with 2-Cys *Prx* (Longjiang911) was chosen to investigate the photochemical activity of transgenic tobacco plants under drought stress. The results showed that the relative fluorescence intensity in *K* and *J* point of OJIP curve in leaves of the transgenic tobacco plants with 2-Cys *Prx* were lower than those of the non transgenic tobacco (CK) under drought stress, but opening degree of surplus active reaction center (Ψ_o) at 2 ms was significantly higher than that of CK. Improved 2-Cys *Prx* expression could increase the photocatalytic activity of OEC in PS II electron donor and the electron transport from Q_A to Q_B in acceptor side under drought stress. The electron transport chain beyond Q_A^- (ϕE_o) in leaves of the transgenic tobacco plants with 2-Cys *Prx* were higher compared to the CK, but best quantum yield of non-photochemical quenching (ϕD_o) were less compared to the CK. 2-Cys *Prx* could increase drought-resistant ability of the transgenic tobacco plants by improving photochemical activity and changing absorbed light allocation in leaves of tobacco seedlings.

Key words: tobacco; 2-Cys *Prx* (gene); drought stress; chlorophyll a fluorescence transient; photoreaction

逆境下植物叶绿体的捕光色素复合体所吸收的光能超过光合器官所需的量时,会产生光能过剩,在光系统 II (PS II) 光化学效率降低的情况下,

会导致叶绿体内形成超氧阴离子($O_2^{\cdot-}$)^[1]。叶绿体内的 ROS 清除酶系统中,超氧化物歧化酶(SOD)的歧化作用可将 $O_2^{\cdot-}$ 还原为 H_2O_2 和 O_2 ^[1-2],但叶绿体内不

收稿日期: 2014-06-22

基金项目: 黑龙江省自然科学基金项目(ZD2011-05); 哈尔滨市科技创新人才研究专项(2013RFXXJ063)

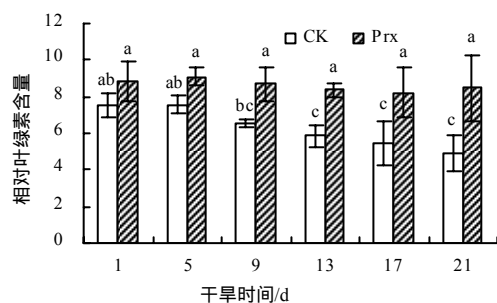
作者简介: 胡举伟(1988—),男,山东临沂人,博士研究生,主要从事植物生理生态学研究,1697534031@qq.com; *通信作者, sungy@vip.sina.com

含有清除 H_2O_2 的过氧化氢酶(CAT)^[3-4],而是通过抗坏血酸过氧化物酶(APX)介导的Mehler反应催化 H_2O_2 ,生成 H_2O 和单脱氢抗坏血酸(MDA)。强氧化环境下APX不能有效降低叶绿体内的 H_2O_2 ,进而抑制植物的光合作用^[6-8]。在植物叶绿体内APX活性降低的情况下,双半胱氨酸型硫氧还蛋白过氧化物酶(2-Cys Prx)可以起到清除 H_2O_2 的作用^[9],Prxs是一类不含结合金属离子辅基,通过保守的半胱氨酸残基(-Cys)的氧化实现清除生物体内ROS的一类蛋白^[10-13]。在高等植物中,2-Cys Prx是由核基因编码的一类叶绿体蛋白^[14-15],定位于叶绿体的类囊体膜上^[16-19]。Wood等^[20]研究发现,2-Cys Prx可通过短暂的可逆性氧化失活来调节 H_2O_2 浓度,即2-Cys Prx对 H_2O_2 的清除具有选择性。研究^[21-23]发现,非生物逆境会诱导2-Cys Prx基因的表达,参与植物体内多种与氧化相关的生理病理过程^[24-25]。虽然有研究认为增强2-Cys Prx基因的表达,可以有效提高植物对非生物逆境的抵抗能力^[26-27],但2-Cys Prx基因对干旱胁迫下植物叶片光化学活性,特别是电子传递和能量分配利用方面的作用机理尚不明确。鉴于快速叶绿素荧光动力学技术可以快速、无损伤地分析逆境下PS II 电子供体侧、受体侧以及PS II 反应中心功能的变化,笔者以转2-Cys Prx基因烟草F₁幼苗为材料,研究了烟草F₁幼苗叶片光化学活性对干旱胁迫的响应,以期为进一步研究2-Cys Prx基因的功能提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 材料

转2-Cys Prx基因烟草(龙江911)阳性植株种子和非转基因烟草种子(对照)。转2-Cys Prx基因烟草阳性植株幼苗叶片与非转基因烟草幼苗叶片相比,颜色更绿,且叶片略小。



1.2 方法

试验于2013年3至6月在东北林业大学植物生理实验室进行。转2-Cys Prx基因烟草(记为Prx)和CK幼苗均移栽到直径12 cm、高15 cm的培养钵中,每钵定植1株,培养基质为蛭石。移栽后定期浇灌1/2的Hoagland营养液,置于温室培养,光照200 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,室温25~30 $^{\circ}\text{C}$ 。待幼苗培养30 d,植株生长至6~7叶时,将Prx和CK幼苗均进行一次灌水处理,使基质相对含水率达到饱和,停止浇水再进行自然干旱胁迫处理。

1.3 测定项目和方法

分别于干旱胁迫后的第1、5、9、13、17和21天,对烟草幼苗叶片进行叶绿素含量和相对含水率测定。叶绿素含量利用CCM-200型叶绿素仪(OPTI-SCIENCES, 美国)直接测定,以叶绿素仪的读数作为相对叶绿素含量;叶片相对含水率的测定采用称重法。在干旱胁迫第1天和第21天对烟草叶片进行快速叶绿素荧光动力学曲线(OJIP)的测定。

1.4 数据处理和统计方法

运用Excel 2007和DPS软件对试验数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对烟草幼苗叶片叶绿素含量和相对含水率的影响

干旱胁迫过程中,转2-Cys Prx基因烟草幼苗叶绿素含量无明显变化,而CK则明显降低。叶片相对含水量均呈降低趋势,从干旱胁迫第9天始,CK幼苗叶片相对含水量降低幅度明显大于转2-Cys Prx基因烟草。

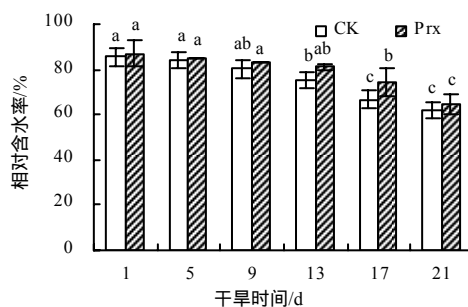


图1 干旱胁迫下烟草幼苗叶片相对叶绿素含量和相对含水率

Fig.1 Chlorophyll content and relative water content in leaves of tobacco seedlings under drought stress

2.2 干旱胁迫 21 d 烟草幼苗叶片的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线

由图2-A中可以看出,干旱胁迫21天与第1天相比,OJIP曲线上O点(0 ms)和J点(2 ms)荧光强度增强,I点(30 ms)和P点(1 000 ms)荧光强度降低。将OJIP曲

线标准化后(图2-B)可以发现,干旱胁迫21天与第1天相比,OJIP曲线上J点荧光强度明显上升,分别将Prx和CK干旱胁迫第21天与第1天的标准化OJIP曲线作差值(图3-C)也可以看出,Prx幼苗OJIP曲线整体变化幅度均小于CK,且以J点差异最为明显。

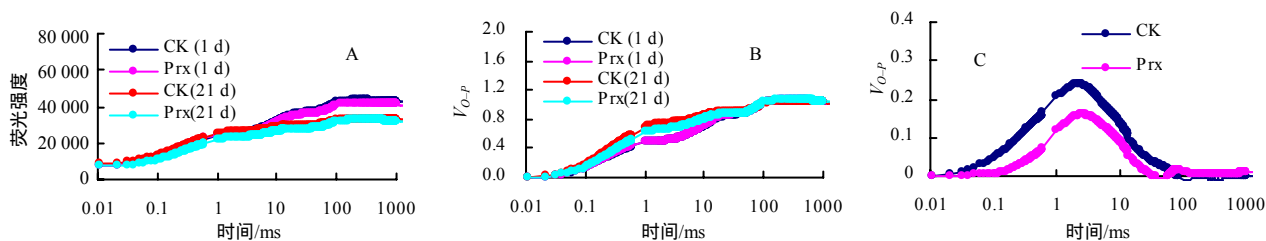


图 2 干旱胁迫第 21 天和第 1 天的 OJIP 曲线

Fig.2 OJIP for leaves of tobacco seedlings under 21 d and 1 d drought stress

2.3 干旱胁迫 21 d 对烟草幼苗叶片的放氧复合体 (OEC) 的影响

将OJIP曲线进行O-J点标准化(图3-A),结果发现,干旱胁迫21天与第1天相比,2种烟草幼苗叶片

OJIP曲线0.3 ms时(即K点)的荧光强度呈增加趋势,比较Prx和CK之间的差异(图3-B)可以看出,干旱胁迫21 d 时,Prx幼苗OJIP曲线上K点的荧光强度增加量明显低于CK。

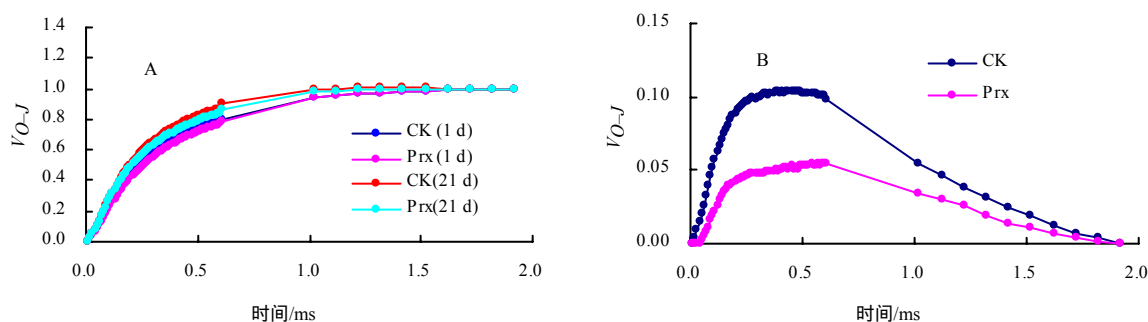


图3 干旱胁迫第21天和第1天按 $V_{O-J} = (F_t - F_0) / (F_J - F_0)$ 标准化的O-J曲线和按 V_{O-J} 标准化后的OKJ曲线差值

Fig.3 Chlorophyll a fluorescence transients (O-J) normalized using $V_{O-P} = (F_t - F_0) / (F_J - F_0)$ and difference value of OKJ curve normalized by V_{O-J} under 21 d and 1 d drought stress

2.4 干旱胁迫对烟草幼苗叶片 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 的影响

从图4可以看出,干旱胁迫5 d 后, F_v/F_m 和 PI_{ABS} 均随着干旱胁迫的加剧呈降低趋势,并且 PI_{ABS} 的降低幅度明显大于CK,干旱胁迫1~13 d,Prx和CK

叶片的 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 均无显著差异($P > 0.05$),至干旱胁迫17 d后,Prx和CK叶片的 F_v/F_m 和 PI_{ABS} 达显著差异水平($P < 0.05$)。

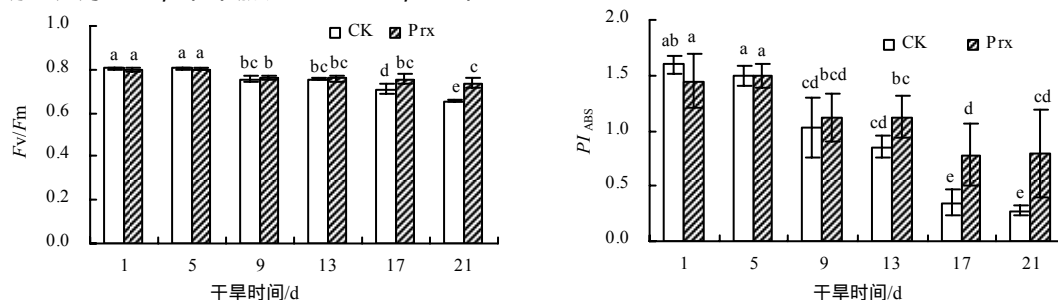


图4 干旱胁迫下烟草幼苗叶片 F_v/F_m 和 PI_{ABS}

Fig.4 F_v/F_m and PI_{ABS} in leaves of tobacco seedlings under drought stress

2.5 干旱胁迫对烟草幼苗叶片 V_j 和 M_0 及 ψ_0 的影响

图5结果显示,干旱胁迫13 d后,2种烟草幼苗叶片的 V_j 和 M_0 随着干旱胁迫天数的增加呈增加趋

势,而 ψ_0 呈降低趋势,但Prx的变化幅度明显低于CK,干旱胁迫17和21 d时,Prx和CK之间均达显著差异水平($P < 0.05$)。

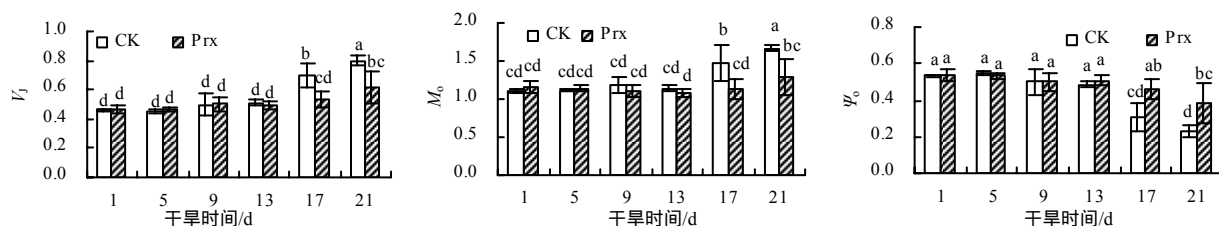


图5 干旱胁迫下烟草幼苗叶片 V_j 和 M_0 及 ψ_0

Fig.5 V_j , M_0 and ψ_0 in leaves of tobacco seedlings under drought stress

2.6 干旱胁迫对烟草幼苗叶片 ϕE_0 和 ϕD_0 的影响

图6结果显示,干旱胁迫明显降低了2种烟草幼苗叶片的 ϕE_0 , 而 ϕD_0 则随干旱胁迫的加剧呈增加趋势。干旱胁迫9 d后, Prx叶片的 ϕE_0 降低幅度和 ϕD_0

增加幅度均明显低于CK,干旱胁迫17和21 d时,Prx幼苗叶片的 ϕE_0 显著高于CK($P < 0.05$), 而 ϕD_0 显著低于CK($P < 0.05$)。

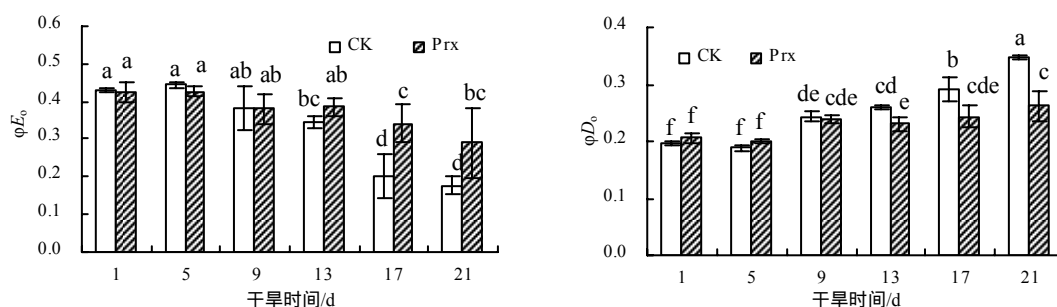


图6 干旱胁迫下烟草幼苗叶片 ϕE_0 和 ϕD_0

Fig.6 ϕE_0 and ϕD_0 in leaves of tobacco seedlings under drought stress

3 讨论

植物对光能的吸收、传递和转换均是依靠叶绿体来完成的,叶绿体数量和叶绿素含量直接影响植物对光能的吸收和利用,逆境会抑制叶绿素的合成或加快其降解率^[30]。本试验中,转2-Cys Prx基因烟草幼苗叶片的叶绿素含量明显高于CK,说明增强2-Cys Prx基因的表达,可以提高烟草幼苗叶绿素含量,并防止干旱胁迫下叶绿素的过快降解。干旱胁迫后期,转2-Cys Prx基因烟草幼苗叶片的相对含水率也明显高于CK,较高的叶片含水率为叶片光合作用的正常运转提供了保证。

OJIP-test分析中,K相的出现与PS II受体侧特别是OEC的受伤有关,即K点的荧光强度增加越大,OEC的伤害程度越大^[31-33],J点荧光强度的增加则表明电子由 Q_A 向 Q_B 传递受阻^[34]。干旱21 d时,烟草幼苗叶片的OJIP曲线上K点和J点荧光强度均明显增加,说明干旱胁迫对烟草幼苗叶片PS II电子供体

侧和受体侧均有影响。已有研究证明,光合电子传递链上电子传递能力的降低与D1蛋白有密切关系,其中D1蛋白的第190位His残基与原初电子供体中的Mn原子相结合,D1蛋白的含量会影响水解过程中的电荷分离^[35],因此D1蛋白的降解势必会造成OEC的伤害,即对电子传递链电子供体侧产生影响;另外D1蛋白的降解与细胞内活性氧的浓度有关,特别是 H_2O_2 会攻击D1蛋白上的His残基而引起D1蛋白的降解,还会造成与Mn原子和 Q_B 的结合程度而影响电子传递^[36-38],Prxs恰好具有较高的 H_2O_2 亲和力,增强2-Cys Prx基因表达可有效调节叶绿体内的ROS水平^[39],因此,干旱胁迫第21天时,转2-Cys Prx基因烟草幼苗叶片K点荧光增加程度明显低于CK,并且整个干旱胁迫过程中 V_j 和 M_0 及 ψ_0 的变化幅度也小于CK, V_j 和 M_0 是反映电子由 Q_A 向 Q_B 传递情况的重要指标,而 ψ_0 受PS II供体侧的电子供应能力和受体侧(包括PS I)接收电子的能力制约^[40],因此,干旱胁迫对转2-Cys Prx基因烟草幼苗叶片无

论是供体侧还是受体侧的电子传递抑制程度均小于CK,其原因可能与2-Cys Prx基因的表达增加,有效降低了烟草幼苗叶片中的活性氧水平而防止D1蛋白降解有关,但有关2-Cys Prx基因与D1蛋白合成和降解之间的关系还有待进一步研究。

细胞内ROS浓度的增加是引发植物光抑制的直接诱因之一^[41-42], PI_{ABS} 反映PS II活性的变化较 F_v/F_m 更具有代表性^[43]。本试验结果发现,干旱胁迫下,转2-Cys Prx基因烟草幼苗叶片 PI_{ABS} 和 F_v/F_m 的降低幅度均明显小于CK,说明增强2-Cys Prx基因的表达,有效降低了烟草幼苗叶片在干旱胁迫下的光抑制程度。随着干旱胁迫时间的增加,转2-Cys Prx基因烟草幼苗叶片的 ϕE_o 降低幅度明显小于非转基因烟草,且 ϕD_o 的上升幅度明显小于非转基因烟草,这说明随着干旱胁迫的加剧,PS II电荷分离能力和电子受传递能力的降低,热耗散的增加会导致光合电子传递链上的能量不足,进而造成同化力(ATP和NADPH)积累量和光合碳同化能力的降低,烟草幼苗抗旱能力降低。转2-Cys Prx基因烟草幼苗叶片在干旱胁迫下的光合电子传递能量比例明显大于CK,保证了烟草幼苗干旱胁迫下的碳同化力需求,对提高其抗旱性提供了能量上的保证。

综上所述,增强2-Cys Prx基因的表达,不但提高了烟草幼苗叶片的叶绿素含量,缓解了干旱胁迫下叶绿素的降解,而且还相对增加了干旱胁迫下烟草幼苗叶片的PS II光化学活性,保证了PS II电子供体侧OEC的电荷分离能力和受体侧的电子传递能力,增加了光合电子传递链上的能量比例,减轻了PS II的光抑制程度,因此增强2-Cys Prx基因的表达,可以提高烟草幼苗叶片的抗旱性。

参考文献:

- [1] 谭伟,李庆亮,罗音,等.外源CaCl₂预处理对高温胁迫烟草叶片光合作用的影响[J].中国农业科学,2009,42(11):3871-3879.
- [2] Hayakawa T, Kanematsu S, Asada K, et al. Occurrence of Cu, Zn-superoxide dismutase in the intrathylakoid space of Spinach chloroplasts[J]. Plant and Cell Physiology, 1984, 25(6): 883-889.
- [3] Hayakawa T, Kanematsu S, Asada K, et al. Purification and characterization of thylakoid-bound Mn-superoxide dismutase in Spinach chloroplasts[J]. Planta, 1985, 166(1): 111-116.
- [4] Aran M, Ferrero D S, Pagano E, et al. Typical 2-Cys peroxiredoxins-modulation by covalent transformations and non covalent interactions[J]. The Febs Journal, 2009, 276(9): 2478-2483.
- [5] Asada K. The water-water cycle as alternative photon and electron sinks[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences, 2000, 355(10): 1419-1430.
- [6] Dietz K J, Horling F, Konig J, et al. The function of the chloroplast 2-cysteine peroxiredoxin in peroxide detoxification and its regulation[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(2): 1321-1329.
- [7] Dietz K J. Plant peroxiredoxins[J]. Annual Review of Plant Biology, 2003, 54(1): 93-107.
- [8] Santos C V D, Rey P. Plant thioredoxins are key actors in the oxidative stress response[J]. Trends in Plant Science, 2006, 11(7): 329-334.
- [9] Rouhier N, Jacquot J P. Plant peroxiredoxins: Alternative hydroperoxide scavenging enzymes[J]. Photosynth Research, 2002, 74(3): 259-268.
- [10] Pena-Ahumada A, Kahmann U, Dietz K J, et al. Regulation of peroxiredoxin expression versus expression of Halliwell-Asada-Cycle enzymes during early seedling development of *Arabidopsis thaliana*[J]. Photosynthesis Research, 2006, 89(2): 99-112.
- [11] 张海燕,李国田,王晓杰,等.小麦过氧化物还原酶基因TaPrx的克隆与功能初步分析[J].中国农业科学,2009,42(4): 1222-1229.
- [12] Horling F, Baier M, Dietz K J. Redox-regulation of the expression of the peroxide-detoxifying chloroplast 2-Cys peroxiredoxin in the liverwort *Riccia fluitans*[J]. Planta, 2001, 214(2): 304-313.
- [13] Jang H H, Kim S Y, Park S K, et al. Phosphorylation and concomitant structural changes in human 2-Cys peroxiredoxin isotype I differentially regulate its peroxidase and molecular chaperone function[J]. FEBS Letters, 2006, 508(1): 351-355.
- [14] Baier M, Dietz K J. Protective function of chloroplast 2-cysteine peroxiredoxin in photosynthesis. Evidence from transgenic *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 1999, 119(4): 1407-1414.
- [15] Baier M, Noctor G, Foyer C H, et al. Antisense Suppression of 2-cysteine peroxiredoxin in *Arabidopsis* specifically enhances the activities and expression of enzymes associated with ascorbate metabolism but not glutathione metabolism[J]. Plant Physiology, 2000, 124(2): 823-832.
- [16] Baier M, Dietz K J. Primary structure and expression of plant homologues of animal and fungal thioredoxin-dependent peroxide reductases and bacterial alkyl hydroperoxide reductases[J]. Plant Molecular Biology, 1996, 31(3): 553-564.
- [17] Bhatt I, Tripathi B N. Plant peroxiredoxins: Catalytic mechanisms, functional significance and future perspectives[J]. Biotechnology Advances, 2011, 29(6): 850-859.
- [18] Brehelin C, Meyer E H, De Souris J P, et al. Resemblance and dissemblance of *Arabidopsis* type II peroxiredoxins: Similar sequences for divergent gene expression, protein

- localization, and activity[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132(4): 2045–2057.
- [19] König J, Lotte K, Plessow R, et al. Reaction Mechanism of Plant 2-Cys Peroxiredoxin. Role of the C terminus and the quaternary structure[J]. *The Journal of Biological Chemistry*, 2003, 278(27): 24409–24420.
- [20] Wood Z A, Poole L B, Karohs P A. Peroxiredoxin evolution and the regulation of hydrogen peroxide signaling[J]. *Science*, 2003, 300(8): 650–653.
- [21] Contreras L, Moenne A, Gaillard F, et al. Proteomic analysis and identification of copper stress-regulated proteins in the marine alga *Scytosiphon gracilis* (Phaeophyceae) [J]. *Aquatic Toxicology*, 2010, 96(2): 85–89.
- [22] Lim J C, Chio H I, Park Y S. Irreversible oxidation of the active-site cysteine of peroxiredoxin to cysteine sulfonic acid for enhanced molecular chaperone activity[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2008, 283(43): 28873–28880.
- [23] Rhee S G, Jeong W, Chang T S, et al. Sulfiredoxin, the cysteine sulfinic acid reductase specific to 2-Cys peroxiredoxin: Its discovery, mechanism of action, and biological significance[J]. *Kidney International*, 2007, 72(6): 23–28.
- [24] 康瑞霞, 刘震西, 刘芸, 等. Prx1对细胞信号转导过程的调控[J]. *现代生物医学进展*, 2012, 12(11): 2186–2190.
- [25] Lee W, Choi K S, Riddell J, et al. Human peroxiredoxin 1 and 2 are not duplicate proteins: The unique presence of CYS83 in Prx1 underscores the structural and functional differences between Prx1 and Prx2[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 2007, 282(30): 22011–22022.
- [26] König J, Baier M, Horling F, et al. The plant-specific function of 2-Cys peroxiredoxin-mediated detoxification of peroxides in the redox-hierarchy of photosynthetic electron flux[J]. *PNAS*, 2002, 99(8): 5738–5743.
- [27] Broin M, Cuine S, Eymery F, et al. The plastidic 2-cysteine peroxiredoxin is a target for a thioredoxin involved in the protection of the photosynthetic apparatus against oxidative damage[J]. *Plant Cell*, 2002, 14(6): 1417–1432.
- [28] Zhang L T, Gao H Y, Zhang Z S, et al. Multiple effects of inhibition of mitochondrial alternative oxidase pathway on photosynthetic apparatus in *Rumex K-1* leaves[J]. *Biologia Plantarum*, 2012, 56(2): 365–368.
- [29] Strasser R J, Srivastava A, Govindjee. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1995, 61(1): 32–42.
- [30] Ludewig F, Sonnewald U. High CO₂-mediated down-regulation of photosynthetic gene transcripts is caused by accelerated leaf senescence rather than sugar accumulation[J]. *FEBS Letters*, 2000, 479(1): 19–24.
- [31] Li P M, Cheng L L, Gao H Y, et al. Heterogeneous behavior of PSII in soybean(*Glycine max*) leaves with identical PSII photochemistry efficiency under different high temperature treatments[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2009, 166(15): 1607–1615.
- [32] 李庆亮, 谭伟, 薛明. B型烟粉虱危害对烟草叶片光系统II的影响[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(19): 3988–3995.
- [33] Strasser B J. Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transients[J]. *Photosynthesis Research*, 1997, 52(2): 147–155.
- [34] 张子山, 李耕, 高辉远, 等. 玉米持绿与早衰品种叶片衰老过程中光化学活性的变化[J]. *作物学报*, 2013, 39(1): 93–100.
- [35] 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: 112–116.
- [36] Zhang L T, Zhang Z S, Gao H Y, et al. Mitochondrial alternative oxidase pathway protects plants against photoinhibition by alleviating inhibition of the repair of photodamaged PSII through preventing formation of reactive oxygen species in *Rumex K-1* leaves[J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, 143(4): 396–407.
- [37] Nadia A A, Dewez D, Didur O, et al. Inhibition of photosystem II photochemistry by Cr is caused by the alteration of both D1 protein and oxygen evolving complex[J]. *Photosynthesis Research*, 2006, 89(2): 81–87.
- [38] Suzuki N, Koussevitzky S, Mittler R, et al. ROS and redox signalling in the response of plants to abiotic stress[J]. *Plant Cell & Environment*, 2012, 35(2): 259–270.
- [39] 李慧玉, 董京祥, 姜静, 等. 2个柞柳Prx基因的克隆及表达分析[J]. *北京林业大学学报*, 2012, 34(3): 48–52.
- [40] 李耕, 高辉远, 赵斌, 等. 灌浆期干旱胁迫对玉米叶片光系统活性的影响[J]. *作物学报*, 2009, 35(10): 1916–1922.
- [41] 张会慧, 张秀丽, 许楠, 等. 盐胁迫下桑树叶片D1蛋白周转和叶黄素循环对PSII的影响[J]. *林业科学*, 2013, 49(1): 99–106.
- [42] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, et al. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress[J]. *Biochimica et Biophysica Acta Bioenergetics*, 2007, 1767(6): 414–421.
- [43] 孙山, 王少敏, 王家喜, 等. 黑暗中脱水对“金太阳”杏离体叶片PSI和PSII功能的影响[J]. *园艺学报*, 2008, 35(1): 1–6.

责任编辑: 罗慧敏

英文编辑: 罗维