

特约综述 Invited Review

植物光系统I的低温光抑制及恢复

张子山, 杨程, 高辉远*

山东农业大学生命科学学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

摘要: 在大多数逆境下, 植物只有PSII发生光抑制, 而PSI比较稳定。植物PSI光抑制主要发生在低温-光胁迫下。PSI发生光抑制后恢复非常缓慢, 光抑制后PSI活性的恢复是低温胁迫后光合作用恢复的限制因素。本文探讨了PSI光抑制及光抑制后PSI活性的恢复过程, 包括: PSI光抑制发生的决定因素、PSI低温光抑制的机理、PSI的光破坏防御机制和发生光抑制后PSI活性的恢复。

关键词: 低温; PSI光抑制; 活性氧; PSI恢复

Chilling Photoinhibition of Photosystem I and Its Recovery after Photoinhibition

ZHANG Zi-Shan, YANG Cheng, GAO Hui-Yuan*

College of Life Sciences, State Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China

Abstract: Photosystem II (PSII) in plants is the primary target for photoinhibition, but PSI is more stable under most abiotic stress. However, chilling-light treatment causes PSI photoinhibition. After chilling-light stress, PSI activity recovers very slowly, so the recovery of PSI is the limiting factor for the recovery of a whole photosynthetic apparatus after chilling-light stress. This review focused the PSI photoinhibition and its recovery after photoinhibition, including: the requirements for the PSI photoinhibition; mechanism of the PSI photoinhibition; photoprotection of PSI; PSI recovery after photoinhibition.

Key words: chilling; PSI photoinhibition; reactive oxygen species; PSI recovery

光是植物进行光合作用所必须的驱动力, 但是当光照强度超过植物光合作用所能利用的限度时, 光合效率会发生下降, 称为光抑制。光合机构由光系统1 (PSI)和光系统2 (PSII)组成。由于在大多数逆境条件下只有PSII发生光抑制, 而PSI比较稳定(Powles 1984), 因此人们对PSII光抑制以及PSII光破坏防御关注较多。此外, 由于PSI研究技术特别是活体测定技术的欠缺, 限制了人们对PSI光抑制的研究。近十几年来, 随着PSI活性活体测定技术的出现(Schansker等2003; Strasser等2010), 人们对PSI光抑制和光破坏防御机制的兴趣大幅增加(孙山等2008a, b; 张子山等2009, 2012a, 2012b; Huang等2010; Zhang等2011)。

1994年, Terashima等(1994)首次报道了高等植物叶片的PSI光抑制, 在低温-光胁迫下, PSI会取代PSII成为主要的光抑制位点, 现已证明这一现象是高等植物中普遍存在的(李新国等2002; Jeong等2002; Zhang和Scheller 2004; Huang等2010)。PSI发生光抑制后其活性很难恢复(Tjus等1999; Sonoike

2006), 通常要经过数天才能完全恢复, 与之不同, PSII光抑制发生后PSI活性在一天, 甚至几个小时之内即可完全恢复(Takahashi和Murata 2005; Duan等2012)。光抑制后PSI活性的缓慢恢复使得其在很长时间内成为低温胁迫下光合作用的限制因素。我们近期的研究表明, 光抑制发生后, PSI活性恢复受PSII活性和光强的影响很大(Zhang等2011)。

本文简要介绍了PSI光抑制的发生机理、PSI光破坏的防御机制以及光抑制后PSI活性的恢复规律, 并结合我们课题组的研究成果介绍和总结了近十多年来对PSI光抑制的研究进展。

1 PSI光抑制发生的决定因素

1.1 物种

PSI低温光抑制首先在冷敏感植物黄瓜叶片中发现(Terashima等1994), 之后在冷敏感植物南瓜(Barth和Krause 1999)、玉米(Kingston-Smith等

收稿 2013-01-14 修定 2013-03-08

* 通讯作者(E-mail: gaohy@sdan.edu.cn, Tel: 0538-8245985)。

1999)、甜椒(Li等2003)、棉花(Kornyeyev等2003a, b)、番茄(Li等2010; Shu等2011; Duan等2012)、水稻(Jeong等2002)、耐冷植物菠菜(Barth和Krause 1999)、黑麦(Ivanov等1998)、大麦(Tjus等1998b, 1999; Teicher等2000)、拟南芥(Zhang和Scheller 2004)、中间型植物马铃薯(Havaux和Alexis 1994)、烟草(Barth和Krause 1999, 2002; Guo等2007)以及一些木本植物(Huang等2010; 孙山等2008b)中被发现。PSI低温光抑制的程度在不同物种中差异很大, 在4 °C和100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照条件下, 耐冷植物大麦的PSI活性在处理34 h后只下降14% (Tjus等1998b), 而冷敏感植物黄瓜处理5 h就下降了将近70% (Sonoike和Terashima 1994)。冷敏感植物叶片经过低温-光处理后, PSI光抑制程度大于PSII (Terashima等1994; Sonoike和Terashima 1994; 张子山等2009, 2012a, 2012b), 在耐冷植物和中间型植物中, 经历低温-光处理后, PSI与PSII的光抑制程度类似, 或者PSII光抑制更严重(Ivanov等1998; Tjus等1998b, 1999; Zhang和Scheller 2004)。而PSI选择性光抑制(即PSII光抑制程度远小于PSI光抑制)只在冷敏感植物叶片(如黄瓜叶片)经历低温弱光(50~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)处理时发生(Sonoike和Terashima 1994; Terashima等1994)。因此, 冷敏感植物叶片更容易发生PSI低温光抑制。

1.2 光温条件

PSI光抑制大都在低温和光同时存在时发生(也有例外, 见后文1.5节)。单纯黑暗低温并不会导致PSI活性下降, 而只会伤害PSII供体侧, 造成锰簇的脱落(Shen等1990; Strauss等2006; Garstka等2007)。对叶片进行常温强光处理也不会导致PSI光抑制, 然而当对提纯的类囊体膜进行低温或者常温光照处理时, PSI和PSII都会发生明显的光抑制(Sonoike 1995), 而且冷敏感植物和耐冷植物的PSI光抑制没有明显区别(Sonoike 1995)。这表明PSI本身对光是很敏感的, 叶片中的PSI对常温强光不敏感是因为叶片中有相应的保护机制, 这种保护机制在低温下失活, 从而导致低温下PSI光抑制的发生。光照是PSI光抑制发生的根本原因, 而低温是叶片中PSI光抑制发生的必要条件。不同物种PSI对低温-光处理抗性的差异并不是PSI冷敏感性不同导致的, 而是PSI保护机制的冷敏感性不同导致的。

PSI和PSII光抑制与温度的关系有很大不同。在25 °C到4 °C的温度范围内, 光下PSII活性随处理温度下降逐渐降低, PSII光抑制程度与温度成线性相关(Sonoike 2011); 而PSI光抑制却有明显的起始温度, 当植物处于临界温度(10~12 °C)以上时, 即使在较强光下也不会发生明显的PSI光抑制, 只有当温度低于临界温度时, PSI光抑制才会发生(Terashima等1994; Sonoike 1999)。目前还无法解释PSI光抑制存在这一明显的起始温度的原因。

1.3 氧气

PSI光抑制发生的另一个必要条件是氧气。在无氧条件下进行低温-光处理, 黄瓜叶片PSI不会发生光抑制, PSI复合体也不会发生降解(Terashima等1994)。即使是离体类囊体膜, 氧气也是PSI光抑制发生所必须的(Sonoike和Terashima 1994; Havaux和Davaud 1994; Sonoike 1995)。在有氧气存在的情况下, 活性氧清除剂能减轻PSI低温光抑制(Sonoike 1996)。这表明PSI光抑制是由活性氧积累导致的。

但也有研究称叶绿体在无氧环境下进行低温-光处理所导致的PSI光抑制比在有氧条件下更严重(Satoh和Fork 1982)。有人认为这种矛盾是因为试验材料(完整叶绿体和提纯的类囊体膜)不同所致, PSI受体侧的水-水循环是PSI的重要保护机制(见后文3.1节), 当叶片处于完全无氧环境下, 由于没有氧气, 所以水-水循环无法进行, PSI失去了重要的保护机制所以失活更严重(Satoh和Fork 1982); 对于离体类囊体膜, 由于在提纯过程中失去了水-水循环相关酶(APX和SOD), 在有氧条件下产生大量活性氧而无法清除, 从而加重PSI光抑制。

1.4 来自供体侧的电子

在高等植物中, PSI和PSII串连工作, 二者存在着密切的相互作用。当叶片或者离体类囊体膜经过敌草隆(DCMU)或者二溴百里香醌(DBMIB)处理阻断PSII向PSI的电子传递后, PSI低温光抑制不再发生(Havaux和Davaud 1994; Sonoike 1995; Herrmann等1997)。对黄瓜叶片进行黑暗低温预处理导致PSII活性下降(Higuchi等2003), 再进行低温-光处理, PSI光抑制得到缓解(Sonoike 2006)。提纯的PSI颗粒(不含PSII)对强光的敏感性明显低于离体类囊体膜(含有PSII)对强光的敏感性(Yu等2000;

Rajagopal等2002)。这表明PSI光抑制的发生依赖于来自供体侧的电子, 换句话说, 只有在PSII有活性的条件下, PSI才会发生光抑制。

1.5 其他导致PSI光抑制的因素

当植物衰老(张子山等2012a, 2012b, 2013)、遭受重金属胁迫(姚广等2008)、以及叶片脱水过程中(Li和Ma 2012; 孙山等2008b), PSI也会发生光抑制, 而且比PSII光抑制更严重。但是这种情况下PSI光抑制的发生机理以及特点与低温-光胁迫下PSI光抑制不同, 本文不做详细阐述。

从前人的研究结果可以看出, PSI光抑制发生的必要条件包括: 低于临界温度、光、氧气和有活性的PSII。

2 PSI低温光抑制的机理

2.1 活性氧起直接作用

PSI的光抑制与活性氧(ROS)的产生密切相关。光下光合电子传递链会产生超氧阴离子和单线态氧(Asada 2006), 他们会通过酶促和非酶促反应转化为 H_2O_2 。在有还原态金属离子存在的条件下, H_2O_2 会通过“Fenton反应”转化为羟基自由基(Sonoike 1996; Liu等2004; Asada 2004, 2006)。羟基自由基是反应活性最强的ROS, 具有很强的破坏性。有研究发现, 在离体类囊体膜中加入甲基紫精(MV)并照光并不会加剧PSI光抑制(Sonoike 1996), MV可以在光下介导PSI受体侧铁硫簇与氧气之间的电子传递, 从而产生超氧阴离子并消除还原性铁硫簇。还有研究表明黑暗下向离体类囊体膜中加入 H_2O_2 也不会加剧PSI光抑制(Sonoike等1997)。这表明, 超氧阴离子和 H_2O_2 并不是导致PSI光抑制的直接原因。

而在有光的条件下, H_2O_2 可以严重伤害离体类囊体膜的PSI活性(Sonoike等1997), 这表明, 光下保持PSI受体侧铁硫簇的还原状态是PSI光抑制发生所必须的条件。另外, 羟基自由基的清除剂没食子酸丙酯(n-propyl gallate)可以缓解离体类囊体膜PSI对强光的敏感性(Sonoike 1996)。羟基自由基的产生要求 H_2O_2 和还原态金属离子同时存在, 有学者认为低温-光条件下 H_2O_2 与还原态铁硫簇反应生成的羟基自由基直接伤害了PSI。因此, 所有影响铁硫簇还原(光/暗, MV)和 H_2O_2 含量的因素都会影响PSI光抑制的发生(Sonoike 1996; Tjus等1998a, b; Choi等2002; Hwang等2004; Duan等

2012)。

2.2 低温加剧了活性氧的积累

即使在最适条件下, 叶绿体中也会产生活性氧, 但并不会造成植物的伤害和PSI光抑制。这是因为植物体内的活性氧清除机制将活性氧的含量控制在较低的水平。而在低温下, 与卡尔文循环相关的酶活性被大幅抑制, 导致NADPH的积累和 $NADP^+$ 的不足, PSI无法将电子传递给 $NADP^+$, 电子就会更多的泄露给氧气生成超氧阴离子, 导致活性氧产生的增加。同时, 活性氧清除相关酶, 特别是膜结合态APX和SOD被低温抑制, 导致活性氧清除受阻。APX和SOD是重要的活性氧清除者, 但他们本身对活性氧很敏感, 是活性氧伤害的首要目标(Tjus等1998a), 因此在低温下很容易受到氧化伤害, 产生恶性循环。总之, 低温下活性氧产生的增加和清除的受阻共同引起活性氧的积累。另外低温下卡尔文循环受阻会引起PSI受体侧还原性铁硫簇的增加, 这与活性氧的积累共同增加了羟基自由基产生的几率, 导致了PSI光抑制。

3 PSI的光破坏防御机制

3.1 活性氧清除机制

PSI受体侧的铁硫簇是超氧阴离子的主要产生位点(Asada 2006), 也是活性氧首先攻击的位点(Tjus等1998a), 在其附近有大量的活性氧清除酶如SOD和APX, 其中大部分(至少70%)结合在类囊体膜上, 称为类囊体APX (tAPX)和类囊体SOD (tSOD)并且彼此靠近, 这些酶的空间定位靠近活性氧的产生位点, 有利于在活性氧产生的源头尽快的清除活性氧, 避免活性氧扩散到基质中产生毒害(Asada 2006)。经过SOD和APX抑制剂预处理的叶片对低温弱光的抵抗力大幅下降(Tjus等1998a, b)。Duan等(2012)的研究发现, 抑制叶绿体tAPX的表达明显加剧了低温下PSI的光抑制。Sonoike (1998)认为, 在逆境下, 膜结合态的APX在活性氧清除过程中起主要作用, 同时也是冷敏感位点, 它的失活是低温弱光下发生PSI光抑制的首要原因。但是Choi和Hwang课题组都发现, 低温-光处理后, 叶片活性氧清除酶中SOD活性下降最大, 而且与PSI活性下降呈线性相关, 加入SOD特异性抑制剂二乙基二硫代氨基甲酸钠(DDC)会明显加重PSI光抑制(Choi等2002; Hwang等2004), 因此认为膜结合态的铜锌-SOD是低温-光处理下冷敏感的首要位

点, 它活性的下降是导致PSI光抑制的首要原因。

APX催化 H_2O_2 分解的过程中需要还原态的抗坏血酸(ASA)作为还原剂, ASA会被氧化成单脱氢抗坏血酸(MDA), MDA需要在单脱氢抗坏血酸还原酶的作用下被还原态谷胱甘肽还原成ASA (Asada 2006)。而氧化态的谷胱甘肽可以被谷胱甘肽还原酶再生(Asada 2006)。Li等(2010)的研究表明, 叶绿体内的单脱氢抗坏血酸还原酶的表达受抑会导致PSI低温光敏感性的增加。Ding和Shu课题组的研究都发现叶绿体中的谷胱甘肽还原酶缺失导致PSI的低温-光敏感性大幅增加(Shu等2011; Ding等2012)。

3.2 环式电子传递

环式电子传递是指PSI受体侧末端将电子传递给质体醌(PQ), 从而使电子再次经过PSI的过程。已知的PSI环式电子传递有两条, 分别依赖于NAD(P)H脱氢酶(NDH)复合体和Fd-质体醌还原酶(FQR), 他们分别从NADPH和Fd将电子传递给PQ (Johnson 2011)。环式电子传递可以减少还原态铁硫簇, 减少羟基自由基的产生机会。FQR缺失突变体(pgr5)的PSI和PSII对常温和低温光处理的敏感性都比野生型高(Munekage等2002, 2008; Yoshida等2011; Suorsa等2012)。但是NDH缺失突变体PSI和PSII的常温和低温光处理敏感性都与野生型没有明显差异(Barth和Krause 2002; Li等2004; Wang等2006), 这表明PSI光破坏防御主要依赖于FQR介导的环式电子传递。

3.3 PSI电荷重组

与 $P680^+$ 不同, $P700^+$ 不会造成周围膜脂和色素的伤害, 这主要是因为 $P700^+$ 可以与PSI受体侧的还原性电子载体如 F_A^-/F_B^- 发生电荷重组, 回到基态($P700$), 同时将能量以热能形式散失, 从而起到类似于PSII天线上的NPQ的保护作用(Barth等2001; Ort 2001; Kim等2001; Bukhov等2004)。由于 $P700^+$ 可以通过电荷重组将能量耗散, 所以当PSII活性受抑时, $P700^+$ 不会长时间存在, 也就不会伤害周围的膜脂和色素, 因此PSI不会由于供体侧限制而受到伤害。

3.4 PSII活性下调

如前文1.4节所述, 来自PSII的电子是PSI光抑制发生所必须的, 因此PSII活性的下降可以减少电子由PSII向PSI的传递, 缓解PSI低温光抑制。张子

山等(2009)的研究发现, 低温下, 随着处理光强的增加黄瓜叶片PSII光抑制程度逐渐增加, 而PSI光抑制却在光强达到 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后不再随光强的增加而增加, 这是由于强光下PSII发生严重的光抑制, 减少了电子由PSII向PSI的传递, 进而避免了PSI光抑制的进一步加剧。Tjus等(1998a, 1999)的研究发现, 在低温-光处理中, PSI活性在短时间内发生大幅下降, 之后保持稳定, 而PSII活性则随处理时间持续下降, 因此认为PSI在低温-光处理时首先受到伤害, 而随着PSII伤害持续增强, PSII向PSI传递的电子逐渐减弱, 减少了PSI压力, 起到了保护PSI的作用。另外, PSII与PSI之间的状态转换能够将PSII的天线色素蛋白复合体转移到PSI反应中心, 从而减少PSII吸收的光能和PSII流向PSI的光合电子, 从而缓解PSI光抑制(Herrmann等1997)。

3.5 其它

Cazzaniga等(2012)研究发现, 在 β -类胡萝卜素含量减少的拟南芥*sz11*突变体中, PSI和PSII对低温-光处理的敏感性都明显增加, 而PSI的敏感性增加更大。拟南芥类囊体膜中双半乳糖二酰基甘油(DGDG)的缺失会导致PSI稳定性的下降, 还导致PSI受体侧过还原, 加剧PSI光敏感性, 抑制PSI活性的恢复(Guo等2005; Ivanov等2006)。Ivanov等(2012)研究表明, 磷脂酰甘油(PG)脂肪酸不饱和程度下降导致烟草叶片PSI低温-光敏感性加剧。Yang等(2010)的研究发现过表达CBF1基因增加了烟草叶片对低温-光胁迫的抗性。Guo等(2007)的研究发现, 叶绿体中小分子热激蛋白(sHSP)缺失会导致PSI低温敏感性的明显增加。以上的研究表明, 在植物体中有许多生理生化过程都与PSI的低温敏感性有直接和间接的关系。

4 光抑制后PSI的恢复

4.1 PSI恢复缓慢

很早以前人们就发现, 经历低温伤害的植物的光合活性很难恢复(Lyons 1973)。虽然PSII、ATP合成酶以及与卡尔文循环相关的酶等都在低温-光处理中受到破坏, 但逆境除去后, 他们可以很快恢复, 这些事实无法解释低温-光抑制后光合速率缓慢恢复的现象。而在低温光抑制后的恢复过程中, PSI活性的恢复需要很长时间, 甚至在常温下PSI光抑制会继续加剧(Tjus等1999; Sonoike 2006; Huang等2010; Zhang等2011; Jiang等2012; Duan等

2012; Munekage等2008), PSI组分也会继续发生降解(Sonoike 1996; Teicher等2000)。在冷敏感植物黄瓜和耐冷物种大麦中都有类似发现(Sonoike 1996; Teicher等2000)。低温后PSI活性与光合作用的恢复一致的这个事实表明, PSI活性的恢复是低温伤害后光合作用恢复的限制因素。因此, 除了细胞膜脂的组成外, 决定植物抗冷性的另外一个关键因素是低温光抑制后PSI的恢复能力(Zhang等2011)。

PSII核心蛋白D1蛋白在光下可以进行快速周转, PSII发生光抑制时主要是D1蛋白发生净降解, 而其他PSII组分得以保存, 在恢复中, 具有快速周转特性的D1蛋白可以很快被修复, 因此PSII活性恢复较快(Melis 1999; 姜闯道等2002; Huang等2010; Jiang等2013)。PSI复合体中没有类似D1蛋白的快速周转组分, 在PSI发生光抑制时, PSI复合体的众多多肽组分都发生降解, 所以逆境消失后, PSI的众多组分都需要从头合成, 因此PSI活性恢复很慢(Zhang和Scheller 2004)。Zhang和Scheller (2004)的研究还发现, 低温-光胁迫下受伤害的PSI组分在恢复过程中要完全降解之后, 新的组分才能开始装配, 而受伤的PSII组分在恢复过程中可以一边降解一边修复, 这也导致了PSI的修复过程要显著慢于PSII的修复。

4.2 影响PSI活性恢复的因素

Zhang等(2011)的研究发现, 当低温胁迫后的黄瓜植株转移到常温下恢复时, 在较强光和较弱光下PSII活性都能较快恢复, 而与弱光($15 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)相比, 较强光($200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)明显抑制了PSI活性的恢复; 而当用DCMU阻断PSII向PSI的电子传递后, PSI即使在较强光下也能获得与弱光下同样的恢复速度。这表明, PSI在接受电子较少的情况下才能较快恢复。在恢复过程中PSII的较快恢复会导致PSII向PSI的电子传递增加, 从而不利于PSI活性的恢复。

在恢复过程初期, 叶绿素会发生明显的降解(Sonoike 2006; Gómez等2004)。Kudoh和Sonoike (2002)的研究发现剩余叶绿素的含量与PSI活性相关, 这表明叶绿素的降解是PSI活性下降导致的; 恢复过程中叶绿素的降解可能是为了防止较多的色素吸收过多的光能引起二次伤害。另外, 由于

叶绿素是光能吸收和转化的根本, 叶绿素的降解不可避免地导致叶片PSI活性的下降, 即使PSI复合体完全恢复, 由于叶绿素的降解, 其活性也会低于光抑制发生前, 因此恢复过程中叶绿素降解这一现象可以解释叶片光合活性低温伤害的不可逆性。

5 生理意义

由于PSI发生光抑制后难以恢复, 从而限制叶片的光合作用, 所以在对植物光合机构在低温下光破坏防御的研究、生产中采用的防御低温的栽培措施以及在耐冷品种的选育等过程中, 均应优先考虑如何维持PSI活性及如何提高光抑制后的PSI的恢复能力。由于较高的PSII活性会加剧PSI的光抑制并抑制PSI活性的恢复, 在抗冷栽培和耐冷品种选育中, 不应以提高PSII活性为主要标准。此外, 在农业生产中, 当植物发生低温光抑制后, 要尽可能降低植物的光照强度, 以保证PSI活性的快速恢复。

6 前景展望

阐明PSI低温光抑制的机理、PSI活性的恢复规律以及PSI光破坏防御机制可以为通过改进栽培方式减轻低温对植物的伤害, 以及通过分子手段培育更好的抗冷性的作物品种提供理论基础。目前, 虽然已经初步阐明了PSI低温光抑制和光破坏防御的机制, 但还有一些问题尚需要进一步的研究来阐明, 比如: PSI光抑制为何存在明显的临界温度、冷敏感植物和耐冷植物在低温-光胁迫下PSI光抑制差异的机制、环式电子传递如何参与PSI的光破坏防御以及它的调控机制是怎样的? 回答这些问题将加深我们对PSI光抑制的理解, 也有助于我们通过栽培和育种的方式提高植物的抗低温能力。

参考文献

- 姜闯道, 高辉远, 邹琦(2002). D1蛋白周转及其对能量耗散的调节. 植物生理学通讯, 38 (3): 207-212
- 李新国, 段伟, 孟庆伟, 邹琦(2002). PSI的低温光抑制. 植物生理学通讯, 38 (4): 375-381
- 孙山, 王少敏, 王家喜, 高辉远(2008a). 黑暗中脱水对‘金太阳’杏离体叶片PSI和PSII功能的影响. 园艺学报, 35 (1): 1-6
- 孙山, 张立涛, 王家喜, 王少敏, 高华军, 高辉远(2008b). 低温弱光胁迫对日光温室栽培杏树光系统功能的影响. 应用生态学报, 19 (3): 512-519
- 姚广, 高辉远, 王未未, 张立涛, 部建雯(2009). 铅胁迫对玉米幼苗叶片光系统功能及光合作用的影响. 生态学报, 29 (3):

- 1162~1169
- 张子山, 李耕, 高辉远, 刘鹏, 杨程, 孟祥龙, 孟庆伟(2013). 玉米持绿与早衰品种叶片衰老过程中光化学活性的变化. 作物学报, 39 (1): 1~8
- 张子山, 杨程, 高辉远, 李耕, 刘鹏(2012a). 保绿玉米与早衰玉米叶片衰老过程中叶绿素降解与光合作用光化学活性的关系. 中国农业科学, 45 (23): 4794~4800
- 张子山, 杨程, 高辉远, 王未未, 孙学娟, 孟祥龙, 孟庆伟(2012b). 低温光抑制恢复过程中黄瓜叶片PSII活性及其电子传递对PSI的影响. 应用生态学报, 23 (4): 1049~1054
- 张子山, 张立涛, 高辉远, 贾裕娇, 部建雯, 孟庆伟(2009). 不同光强与低温交叉胁迫下黄瓜PSI与PSII的光抑制研究. 中国农业科学, 42 (12): 4288~4293
- Asada K (2004). Radical production and scavenging in the chloroplasts. In: Baker NR (ed). Photosynthesis and the Environment. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 123~150
- Asada K (2006). Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. Plant Physiol, 141: 391~396
- Barth C, Krause GH (1999). Inhibition of photosystem I and II in chilling-sensitive and chilling-tolerant plants under light and low-temperature stress. Z Naturforsch, 54c: 645~657
- Barth C, Krause GH (2002). Study of tobacco transformants to assess the role of chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in photoprotection of photosystem I and II. Planta, 216: 273~279
- Barth C, Krause GH, Winter K (2001). Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves. Plant Cell Environ, 24: 163~176
- Bukhov NG, Govindachary S, Rajagopal S, Joly D, Carpentier R (2004). Enhanced rates of P700⁺ dark-reduction in leaves of *Cucumis sativus* L. photoinhibited at chilling temperature. Planta, 218: 852~861
- Cazzaniga S, Li ZR, Niyogi KK, Bassi R, Dall'Osto L (2012). The *Arabidopsis szll* mutant reveals a critical role of β -carotene in photosystem I photoprotection. Plant Physiol, 159: 1745~1758
- Choi SM, Jeong SW, Jeong WJ, Kwon SY, Chow WS, Park Y-II (2002). Chloroplast Cu/Zn-superoxide dismutase is a highly sensitive site in cucumber leaves chilled in the light. Planta, 216: 315~324
- Ding SH, Lei M, Lu QT, Zhang AH, Yin Y, Wen XG, Zhang LX, Lu CM (2012). Enhanced sensitivity and characterization of photosystem II in transgenic tobacco plants with decreased chloroplast glutathione reductase under chilling stress. Biochim Biophys Acta, 1817: 1979~1991
- Duan M, Feng HL, Wang LY, Li D, Meng QW (2012). Overexpression of thylakoidal ascorbate peroxidase shows enhanced resistance to chilling stress in tomato. J Plant Physiol, 169: 867~877
- Garstka M, Venema JH, Rumak I, Gieczewska K, Rosiak M, Koziol-Lipinska J, Kierdaszuk B, Vredenberg WJ, Mostowska J (2007). Contrasting effect of dark-chilling on chloroplast structure and arrangement of chlorophyll-protein complexes in pea and tomato: plants with a different susceptibility to non-freezing temperature. Planta, 226: 1165~1181
- Gómez LD, Vanacker H, Buchner P, Noctor G, Foyer CH (2004). Intercellular distribution of glutathione synthesis in maize leaves and its response to short-term chilling. Plant Physiol, 134: 1662~1671
- Guo JK, Zhang ZZ, Bi YR, Yang W, Xu Y, Zhang LX (2005). Decreased stability of photosystem I in *dgd1* mutant of *Arabidopsis thaliana*. FEBS Lett, 579: 3619~3624
- Guo SJ, Zhou HY, Zhang XS, Li XG, Meng QW (2007). Overexpression of CaHSP26 in transgenic tobacco alleviates photoinhibition of PSII and PSI during chilling stress under low irradiance. J Plant Physiol, 164: 12~136
- Havaux M, Davaud A (1994). Photoinhibition of photosynthesis in chilled potato leaves is not correlated with a loss of photosystem-II activity-preferential inactivation of photosystem I. Photosynth Res, 40: 75~92
- Herrmann B, Kilian R, Peter S, Schafer C (1997). Light-stress-related changes in the properties of photosystem I. Planta, 201: 456~462
- Higuchi M, Noguchi T, Sonoike K (2003). Over-reduced state of the Mn-cluster in cucumber leaves induced by dark-chilling treatment. Biochim Biophys Acta, 1604: 151~158
- Huang W, Zhang SB, Cao KF (2010). The different effects of chilling stress under moderate light intensity on photosystem II compared with photosystem I and subsequent recovery in tropical tree species. Photosynth Res, 103: 175~182
- Hwang HJ, Kim JH, Eu YJ, Moon BY (2004). Photoinhibition of photosystem I is accelerated by dimethyldithiocarbamate, an inhibitor of superoxide dismutase, during light-chilling of spinach leaves. J Photoch Photobio B, 73: 79~85
- Ivanov AG, Allakhverdiev SI, Huner NPA, Murata N (2012). Genetic decrease in fatty acid unsaturation of phosphatidylglycerol increased photoinhibition of photosystem I at low temperature in tobacco leaves. Biochim Biophys Acta, 1817: 1374~1379
- Ivanov AG, Hendrickson L, Kro M, Selstam E, Öquist G, Hurry V, Huner NPA (2006). Digalactosyl-diacylglycerol deficiency impairs the capacity for photosynthetic intersystem electron transport and state transitions in *Arabidopsis thaliana* due to photosystem I acceptor-side limitations. Plant Cell Physiol, 47 (8): 1146~1157
- Ivanov AG, Morgan RM, Gray GR, Velitchkova MY, Huner NPA (1998). Temperature/light dependent development of selective resistance to photoinhibition of photosystem I. FEBS Lett, 430: 288~292
- Jeong SW, Choi SM, Lee DS, Ahn SN, Hur Y, Chow WS, Park YII (2002). Differential susceptibility of photosynthesis to light-chilling stress in rice (*Oryza sativa* L.) depends on the capacity for photochemical dissipation of light. Mol Cells, 13 (3): 419~428
- Jiang YP, Huang LF, Cheng F, Zhou YH, Xia XJ, Mao WH, Shi K, Yu JQ (2012). Brassinosteroids accelerate recovery of photosynthetic apparatus from cold stress by balancing the electron partitioning, carboxylation and redox homeostasis in cucumber. Physiol Plant, Doi: 10.1111/j.1399-3054.2012.01696x
- Johnson GN (2011). Reprint of: physiology of PSI cyclic electron transport in higher plants. Biochim Biophys Acta, 1807: 906~911
- Kim SJ, Lee CH, Hope AB, Chow WS (2001). Inhibition of photosystems I and II and enhanced back flow of photosystem I electrons in cucumber leaf discs chilled in the light. Plant Cell Physiol, 42: 842~848

- Kingston-Smith AH, Harbinson J, Foyer CH (1999). Acclimation of photosynthesis, H₂O₂ content and antioxidants in maize (*Zea mays*) grown at sub-optimal temperatures. *Plant Cell Environ*, 22: 1071~1083
- Kornyeyev D, Logan BA, Allen RD, Holaday AS (2003a). Effect of chloroplastic overproduction of ascorbate peroxidase on photosynthesis and photoprotection in cotton leaves subjected to low temperature photoinhibition. *Plant Sci*, 165: 1033~1041
- Kornyeyev D, Logan BA, Payton PR, Allen RD, Holaday AS (2003b). Elevated chloroplastic glutathione reductase activities decrease chilling-induced photoinhibition by increasing rates of photochemistry, but not thermal energy dissipation, in transgenic cotton. *Funct Plant Biol*, 30: 101~110
- Kudoh H, Sonoike K (2002). Irreversible damage to photosystem I by chilling in the light: cause of the degradation of chlorophyll after returning to normal growth temperature. *Planta*, 215: 541~548
- Li F, Wu QY, Sun YL, Wang LY, Yang XH, Meng QW (2010). Overexpression of chloroplastic monodehydroascorbate reductase enhanced tolerance to temperature and methyl viologen-mediated oxidative stresses. *Physiol Plant*, 139: 421~434
- Li PM, Ma FW (2012). Different effects of light irradiation on the photosynthetic electron transport chain during apple tree leaf dehydration. *Plant Physiol Bioch*, 55: 16~22
- Li XG, Duan W, Meng QW, Zou Q, Zhao SJ (2004). The function of chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco during chilling stress under low irradiance. *Plant Cell Physiol*, 45(1): 103~108
- Li X-G, Meng Q-W, Jiang G-Q, Zou Q (2003). The susceptibility of cucumber and sweet pepper to chilling under low irradiance is related to energy dissipation and water-water cycle. *Photosynthetica*, 41: 259~265
- Liu K, Sun J, Song YG, Liu B, Xu YK, Zhang SX, Tian Q, Liu Y (2004). Superoxide, hydrogen peroxide and hydroxyl radical in D1/D2/cytochrome *b*-559 Photosystem II reaction center complex. *Photosynth Res*, 81 (1): 41~47
- Lyons JM (1973). Chilling injury in plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 24: 443~466
- Melis A (1999). Photosystem-II damage and repair cycle in chloroplasts: what modulates the rate of photodamage *in vivo*? *Trends Plant Sci*, 4 (4): 1360~1385
- Munekage Y, Hojo M, Meurer J, Endo T, Tasaka M, Shikanai T (2002). PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis*. *Cell*, 110: 361~371
- Munekage YN, Genty B, Peltier G (2008). Effect of PGR5 impairment on photosynthesis and growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 49 (11): 1688~1698
- Ort DR (2001). When there is too much light. *Plant Physiol*, 125: 29~32
- Powles SB (1984). Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann Rev Plant Physiol*, 35: 15~44
- Rajagopal S, Bukhov NG, Carpentier R (2002). Changes in the structure of chlorophyll-protein complexes and excitation energy transfer during photoinhibitory treatment of isolated photosystem I submembrane particles. *J Photoch Photobio B*, 62: 194~200
- Satoh K, Fork DC (1982). Photoinhibition of reaction centers of photosystems I and II in intact *Bryopsis* chloroplasts under anaerobic conditions. *Plant Physiol*, 70: 1004~1008
- Schansker G, Srivastava A, Govindjee, Strasser RJ (2003) Characterization of the 820-nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. *Funct Plant Biol*, 30: 785~796
- Shen JR, Terashima I, Katoh S (1990). Cause for dark, chilling-induced inactivation of photosynthetic oxygen-evolving system in cucumber leaves. *Plant Physiol*, 93: 1354~1357
- Shu D-F, Wang L-Y, Duan M, Deng Y-S, Meng Q-W (2011). Antisense-mediated depletion of tomato chloroplast glutathione reductase enhances susceptibility to chilling stress. *Plant Physiol Bioch*, 49: 1228e1237
- Sonoike K (1995). Selective photoinhibition of photosystem I in isolated thylakoid membranes from cucumber and spinach. *Plant Cell Physiol*, 36: 825~830
- Sonoike K (1996). Degradation of *psaB* gene product, the reaction center subunit of photosystem I, is caused during photoinhibition of photosystem I: possible involvement of active oxygen species. *Plant Sci*, 115: 157~164
- Sonoike K (1998). Various aspects of inhibition of photosynthesis under light/chilling stress: "photoinhibition at chilling temperatures" versus "chilling damage in the light?". *J Plant Res*, 111: 121~129
- Sonoike K (1999). The different roles of chilling temperatures in the photoinhibition of photosystem I and photosystem II. *J Photoch Photobio B*, 48: 136~141
- Sonoike K (2006). Photoinhibition and protection of photosystem I. In: Golbeck JH (ed). *Photosystem I: The Light-Driven Plastocyanin: Ferredoxin Oxidoreductase*. Dordrecht: Springer, 657~668
- Sonoike K (2011). Photoinhibition of photosystem I. *Physiol Plant*, 142: 56~64
- Sonoike K, Kamo M, Hihara Y, Hiyama T, Enami I (1997). The mechanism of the degradation of *psaB* gene product, one of the photosynthetic reaction center subunits of photosystem I, upon photoinhibition. *Photosynth Res*, 53: 55~63
- Sonoike K, Terashima I (1994). Mechanism of photosystem-I photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. *Planta*, 194: 287~293
- Strauss AJ, Krüger GHJ, Strasser RJ, Van Heerden PDR (2006). Ranking of dark chilling tolerance in soybean genotypes probed by the chlorophyll a fluorescence transient O-J-I-P. *Environ Ecol Bot*, 56: 147~157
- Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Qiang S, Goltsev V (2010). Simultaneous *in vivo* recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochim Biophys Acta*, 1797: 1313~1326
- Suorsa M, Järvi S, Grieco M, Nurmi M, Pietrzykowski M, Rantala M, Kangasjärvi S, Paakkari V, Tikkanen M, Jansson S et al (2012). PROTON GRADIENT REGULATION5 is essential for proper acclimation of *Arabidopsis* photosystem I to naturally and artificially fluctuating light conditions. *Plant Cell*, 24: 2934~2948
- Takahashi S, Murata N (2005). Interruption of the Calvin cycle inhibits the repair of Photosystem II from photodamage. *Biochim*

- Biophys Acta, 1708: 352~361
- Teicher HB, Møller BL, Scheller HV (2000). Photoinhibition of Photosystem I in field-grown barley (*Hordeum vulgare* L.): induction, recovery and acclimation. *Photosynth Res*, 64: 53~61
- Terashima I, Funayama S, Sonoike K (1994). The site of photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. at low temperatures is photosystem I, not photosystem II. *Planta*, 193: 300~306
- Tjus SE, Møller BL, Scheller HV (1998a). Photosystem I is an early target of photoinhibition in barley illuminated at chilling temperatures. *Plant Physiol*, 116: 755~764
- Tjus SE, Møller BL, Scheller HV (1999). Photoinhibition of photosystem I damages both reaction center proteins PS I-A and PS I-B and acceptor-side located small photosystem I polypeptide. *Photosynth Res*, 60: 75~86
- Tjus SE, Teicher HB, Møller BL, Scheller HV (1998b). Photoinhibitory damage of barley Photosystem I at chilling temperatures induced under controlled illumination is also identified in the field. In: Garab G (ed). *Photosynthesis: Mechanisms and Effects*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2221~2224
- Wang P, Duan W, Takabayashi A, Endo T, Shikanai T, Ye JY, Mi HL (2006). Chloroplastic NAD(P)H dehydrogenase in tobacco leaves functions in alleviation of oxidative damage caused by temperature stress. *Plant Physiol*, 141: 465~474
- Yang JS, Wang R, Meng JJ, Bi YP, Xu PL, Guo F, Wan SB, He QW, Li XG (2010). Overexpression of *Arabidopsis CBF1* gene in transgenic tobacco alleviates photoinhibition of PSII and PSI during chilling stress under low irradiance. *J Plant Physiol*, 167: 534~539
- Yoshida K, Watanabe CK, Terashima K, Noguchi K (2011). Physiological impact of mitochondrial alternative oxidase on photosynthesis and growth in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Environ*, 34: 1890~1899
- Yu H, Wei J, Carpentier R (2000). Degradation of the photosystem I complex during photoinhibition. *Photochem Photobiol*, 72: 508~512
- Zhang S, Scheller HV (2004). Photoinhibition of photosystem I at chilling temperature and subsequent recovery in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Cell Physiol*, 45 (11): 1595~1602
- Zhang ZS, Jia YJ, Gao HY, Zhang LT, Li HD, Meng QW (2011). Characterization of PSI recovery after chilling-induced photoinhibition in cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves. *Planta*, 234: 883~889