

## 氧气在黑暗-水淹诱导植物叶片光合机构损伤中的作用

樊杏利<sup>1</sup>, 杨天慧<sup>2</sup>, 高辉远<sup>1\*</sup>, 张子山<sup>1</sup>, 杨程<sup>1</sup>, 刘美君<sup>1</sup>

<sup>1</sup>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; <sup>2</sup>潍坊科技学院蔬菜花卉研究所, 山东寿光262700

**摘要:** 本研究排除了光照和根部信号的影响, 在完全黑暗条件下对离体叶片进行水淹处理, 并在处理过程中分别通入空气或者氮气来控制水淹过程中水中的含氧量。通过分析叶片叶绿素含量、活性氧含量以及叶片光化学活性的变化, 探讨叶片水淹时水中缺氧因素对叶片光合机构的直接影响及作用机制。结果表明, 与放置在湿润空气中的对照叶片相比, 黑暗-水淹处理叶片的最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、捕获的激子将电子传递到 $Q_A$ 以后的其他电子受体的概率( $\Psi_o$ )均发生显著下降。然而, 黑暗-水淹处理36 h后, 叶片的叶绿素含量并未下降, 叶片中 $H_2O_2$ 含量也未大量增加。另外, 黑暗-水淹导致的叶片光化学活性的下降随着水中含氧量下降的加剧而加剧, 补充氧气可以缓解甚至消除这一伤害。这表明黑暗-水淹处理过程中叶片光合机构的伤害与叶片衰老或活性氧的积累无关, 而是由于水中缺氧因素对光合机构的直接伤害所致。

**关键词:** 黑暗-水淹; 光合机构; 光化学活性; 缺氧

## Effect of Oxygen on the Damage of Photosynthetic Apparatus in Plant Leaves Induced by Dark-Submergence

FAN Xing-Li<sup>1</sup>, YANG Tian-Hui<sup>2</sup>, GAO Hui-Yuan<sup>1\*</sup>, ZHANG Zi-Shan<sup>1</sup>, YANG Cheng<sup>1</sup>, LIU Mei-Jun<sup>1</sup>

State Key Laboratory of Crop Biology, College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; Institute of Vegetables and Flowers, Weifang University of Science and Technology, Shouguang, Shandong 262700, China

**Abstract:** Having excluded influence of light and root signals, in this study, we submerged the detached leaves in the dark-submergence treatment (DST), and pumped air or  $N_2$  to control the oxygen content in the water, respectively. By analyzing changes of chlorophyll content, ROS content, and photochemical activities of the dark-submerged leaves, we explored the direct effect and mechanism of the hypoxia condition on photosynthetic apparatus of leaves during leaf submergence stress. The results showed that both the maximum quantum yield of PSII ( $F_v/F_m$ ) and efficiency of electron moves beyond  $Q_A^-$  ( $\Psi_o$ ) decreased significantly in leaves after DST compared with the control leaves. However, the chlorophyll content remained unchanged and the  $H_2O_2$  concentration did not increase in the leaves. In addition, the decline of photochemical activities of leaves after DST was aggravated with the decrease of oxygen content in the water, and it could be alleviated or eliminated by oxygen supply. These results indicate that the damage of photosynthetic apparatus in leaves induced by dark-submergence was not related to leaf senescence and over-accumulation of ROS, but caused by the direct effect of hypoxia in the water.

**Key words:** dark-submergence; photosynthetic apparatus; photochemical activity; hypoxia

水淹是植物在自然界经常遭受的一种非生物逆境, 它严重限制了植物的生长和存活(Parolin 2009)。农业生产中, 水淹会导致农作物生长受抑, 产量大幅下降, 严重时甚至导致植物死亡(Voesenek等2006; Parolin 2009)。研究表明水淹胁迫下, 植物生长受抑主要与植物叶片光合作用受抑, 光抑制加重有关(Mommer和Visser 2005; Voesenek等2006)。

近年来, 植物叶片遭受水淹胁迫时叶片光合速率及光化学效率的变化已被学者们广泛研究(Parolin 2009; Yin等2010; Maurenza等2012; Dat和

Parent 2012)。前人的研究认为植物叶片遭受水淹胁迫时, 光合速率的下降主要有以下几方面原因, 一是由于水淹后土壤含氧量较低, 引起土壤氧化还原电位下降(Kozlowski 1997)和根部呼吸受抑, 导致根系对水和营养物质的吸收能力下降(Kozlowski 1997; Pezeshki 2001; Yordanova和Popova 2001; Li

收稿 2014-01-20 修定 2014-03-10

资助 高等学校博士学科点专项科研项目(20113702110008)和国家自然科学基金(31370276)。

\* 通讯作者(E-mail: gaohy@sdau.edu.cn; Tel: 0538-8245985)。

等2007); 二是根部缺氧产生的一系列信号物质, 如ABA和乙烯等, 被传递到地上部, 导致叶片气孔关闭和叶片早衰, 进而引起光合受抑和光抑制的发生(Terazawa等1992; Ahmed等2002; Else等2009); 三是由于在有光条件下, 植物叶片遭受水淹胁迫时, 由于水中的气体交换较少, 水中CO<sub>2</sub>含量较低(Crawford和Braendle 1996; Mommer等2005), 光合碳同化受抑, 造成过剩激发能增加, 导致活性氧积累从而引发光抑制(Waldhoff等2002; Parolin等2010; Hossain等2009; Stanisavljević等2011)。有学者利用这一原理将离体叶片沉入水中, 造成低CO<sub>2</sub>环境, 再照以强光, 从而筛选耐光氧化的水稻种质(焦德茂等1991; 吴密和唐湘如2004)。

然而, 以往的这些研究中只重视了弱光、低CO<sub>2</sub>环境产生的过剩激发能以及植物长期水淹后根部缺氧产生的一系列有害代谢产物和信号物质对叶片光合机构的影响, 而叶片水淹过程中水中缺氧因素是否可以直接伤害叶片光合机构迄今尚未阐明。

为了避免过剩激发能和根部信号对叶片光合机构的影响, 我们在完全黑暗条件下对离体叶片进行水淹处理, 并在处理中分别通入空气或者氮气来控制水淹过程中水中的含氧量, 通过分析叶片叶绿素含量、活性氧含量以及叶片光化学活性的变化, 探讨叶片水淹时, 水中缺氧因素对叶片光化学活性的直接影响及伤害光合机构的可能机制。

## 材料与方法

### 1 试验材料及处理

#### 1.1 试验材料

本实验选取自然条件下生长的C<sub>3</sub>植物萱草 [*Hemerocallis fulva* (L.) L.] 以及田间正常生长的C<sub>4</sub>植物玉米 (*Zea mays* L.) 为试验材料。实验时, 于日出前将长势良好的植株新近完全展开功能叶取下, 用湿布包裹带回实验室进行处理。我们同时研究了多个其他植物品种叶片, 为了便于阐述, 本文只选用了萱草和玉米进行分析。

#### 1.2 黑暗-水淹处理

将取好的叶片一部分以湿纱布包裹置于完全黑暗条件下(CK), 另外一部分放入充满蒸馏水的2 000 mL广口瓶中, 置于完全黑暗下(dark-submergence treatment, DST), 并置于不同温度(15、25、

35 °C)下处理, 分别于处理0、12、24、36 h进行光化学活性的测定。用GXZ型光照培养箱(中国宁波)控制处理温度。

#### 1.3 通气处理

为了验证氧气在黑暗-水淹过程中的作用, 在黑暗-水淹处理的同时向水中通入空气(DST+Air), 此外, 为了排除水的物理侵蚀作用, 将叶片用湿布包裹以防止水分散失, 置于N<sub>2</sub>环境中处理(N<sub>2</sub>), 分别于处理0、12、24、36、48 h进行光化学活性的测定。

为了验证氧气在黑暗-水淹之后叶片恢复过程中的作用, 在黑暗-水淹处理36 h之后分别向水中通入空气(DST-Air)或N<sub>2</sub> (DST-N<sub>2</sub>), 于黑暗-水淹处理0、12、24、36 h以及通气后12、24、36 h进行光化学活性的测定。

### 2 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的测定

参考Schansker等(2003)与Zhang等(2012)的方法, 先将叶片暗适应20 min, 然后利用m-PEA (Hansatech, 英国)测定叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP曲线)。由5 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>的红光诱导, 荧光信号记录从10 μs开始, 至2 s结束, 记录的初始速率为每秒钟10<sup>5</sup>个数据。

PSII最大光化学效率:  $F_v/F_m = 1 - (F_o/F_m)$ ; 捕获的激子将电子传递到Q<sub>A</sub>以后的其他电子受体的概率:  $\Psi_o = ET_o/TR_o = 1 - V_j$ 。

### 3 叶绿素含量的测定

将叶片用80%丙酮4 °C黑暗浸泡72 h, 提取液按照Porra (2002)的方法, 用UV-1601紫外分光光度计(Shimadzu, 日本)测定叶绿素含量。

### 4 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量的测定

H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量依据Brennan和Frenkel (1977)的方法测定。

### 5 水中含氧量的测定

利用OXYTHERM氧电极(Hansatech, 英国), 在25 °C条件下, 分别测定黑暗-水淹处理前后水中的含氧量, 反应室温度由OXYTHERM氧电极的控温装置自动控制。于水淹处理前后取2 mL处理容器中的水, 加入氧电极反应杯中, 稳定2 min后读取水中含氧量。

### 6 数据处理

采用Excel 2003软件进行数据统计分析并作图。所有数据均为3~10次重复测定的平均值。

## 实验结果

### 1 黑暗-水淹处理对叶片光化学活性的影响

在室温(25 °C)下,置于黑暗条件下湿润空气中的对照叶片的 $\Psi_o$ 及 $F_v/F_m$ 在36 h之内均保持不变(图1),然而,黑暗-水淹处理的两种植物叶片 $F_v/F_m$ 均随着处理时间的延长而逐渐下降,这表明,水淹会直接伤害叶片光合机构。我们同时研究了多种其他植物叶片,其他植物叶片对黑暗-水淹的反应与玉米和萱草表现出相同的规律。为了便于阐述和节省篇幅,本文只选用了萱草和玉米进行分析。

为了进一步研究黑暗-水淹对光合机构的这种伤害,我们分别在不同温度(15和35 °C)下对叶片进行黑暗-水淹处理。结果表明,15 °C下,水淹处理36 h后,叶片的 $F_v/F_m$ 及 $\Psi_o$ 与对照组相比轻微下降;但是35 °C下,水淹处理后,叶片的 $F_v/F_m$ 及 $\Psi_o$ 均大幅下降,下降程度显著大于25 °C下水淹处理的叶片(图1)。 $\Psi_o$ 反映捕获的激子将电子传递到 $Q_A$ 以后的其他电子受体的概率, $F_v/F_m$ 反映叶片暗适应后的最大光化学效率(Strasser和Strasser 1995; 李鹏民等2005)。上述结果表明,黑暗-水淹处理导致离体叶片光系统II光化学活性显著下降,且水淹对PSII的

这种伤害随着温度的升高而加剧。

### 2 黑暗-水淹过程中叶片叶绿素含量的变化

有研究表明,水淹胁迫会导致叶片衰老从而引起叶片光合机构活性下降(Ahmed等2002; Else等2009)。叶绿素降解是叶片衰老的典型特征之一(Smart 1994; Buchanan-Wollaston 1997; Dai等2004)。黑暗-水淹处理36 h后,两种植物叶片的叶绿素含量与对照相比基本保持不变(图2)。这表明,在36 h之内,黑暗-水淹造成叶片光合机构的伤害并不是由于叶片衰老所导致的。

### 3 黑暗-水淹后叶片中过氧化氢( $H_2O_2$ )含量的变化

早期研究表明,植物叶片遭受水淹胁迫时,在有光的情况下,叶片会积累大量活性氧从而伤害光合机构(Hossain等2009; Ashraf和Akram 2009)。本实验发现,在完全黑暗条件下,对叶片进行水淹处理36 h后,叶片中的 $H_2O_2$ 含量并未大幅增加,反而低于对照(图3)。这表明,水淹诱导的叶片光化学活性的下降并不是由于活性氧的过量积累所致。

### 4 不同温度下黑暗-水淹处理过程中水中含氧量的变化

排除了叶片衰老和活性氧的积累这两个可能

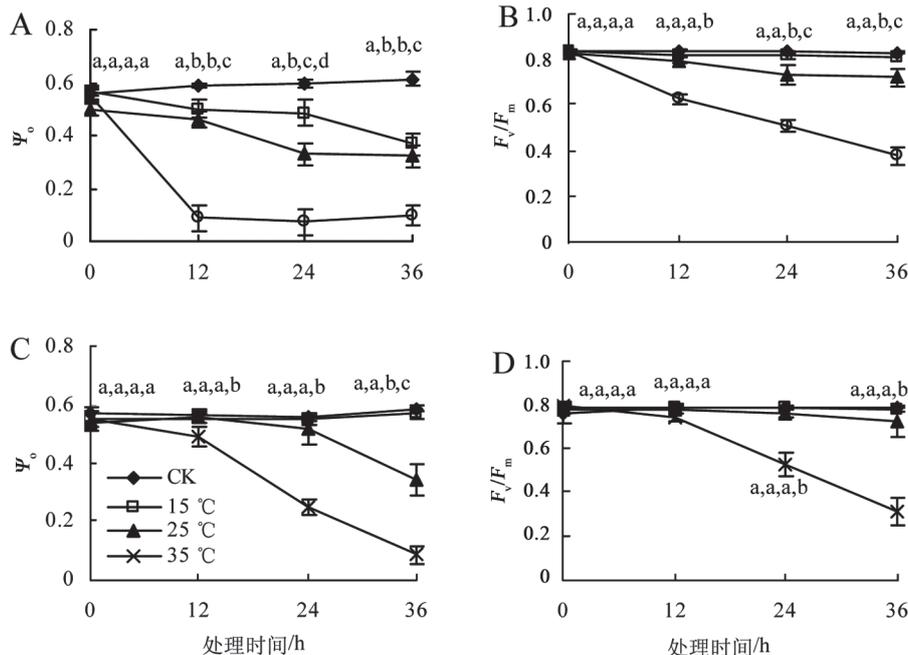


图1 不同温度下黑暗-水淹处理对植物叶片光化学活性的影响

Fig.1 Effect of dark-submergence treatment (DST) on the photochemical activities of plant leaves

A、B: 萱草; C、D: 玉米。CK是置于黑暗条件下湿润空气中的叶片,3个温度处理是进行黑暗-水淹处理的叶片。同一处理时间的4个数据点按从高到低顺序标注字母,每种植物每个测定项目相同时间点上不同小写字母表示有显著性差异( $P < 0.05$ )。

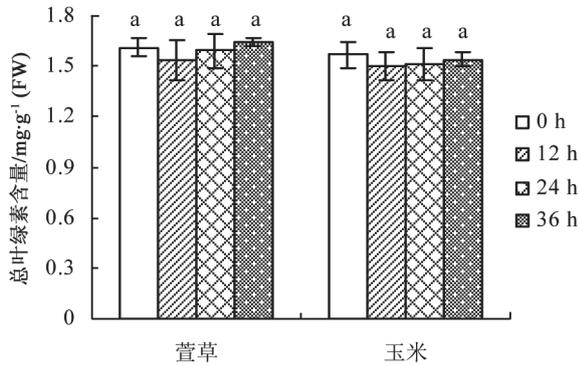


图2 黑暗-水淹过程中叶片叶绿素含量变化

Fig.2 Changes of the total chlorophyll content in the plant leaves during the DST

各柱形上不同小写字母表示同一植物不同处理时间叶片叶绿素含量的显著性差异( $P < 0.05$ )。

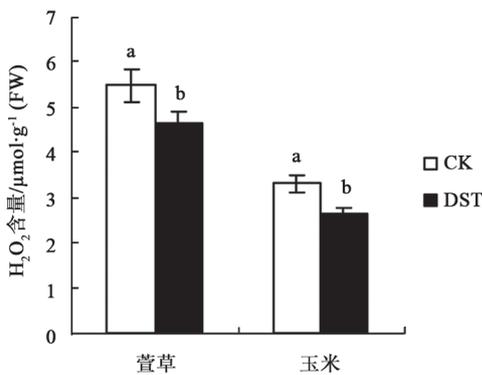


图3 黑暗-水淹处理36 h后叶片中过氧化氢含量的变化

Fig.3 Changes of H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> content in the plant leaves before and after 36 h of DST

各柱形上不同小写字母表示同一植物不同处理时间叶片H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量的显著性差异( $P < 0.05$ )。

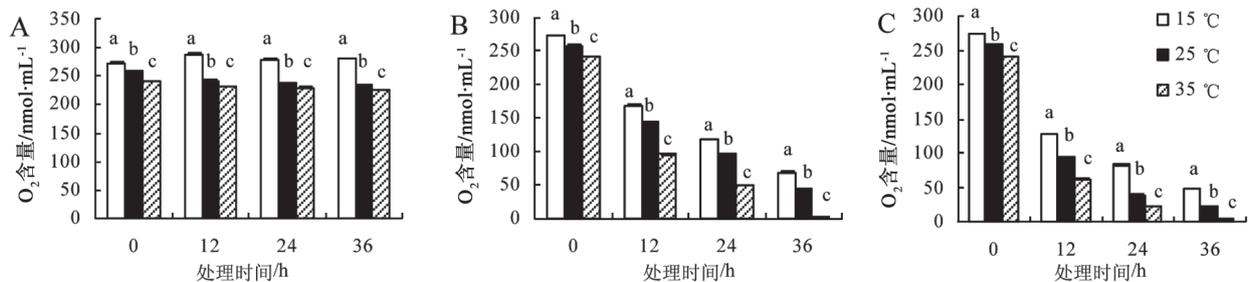


图4 不同温度下黑暗-水淹处理过程中水中含氧量的变化

Fig.4 Changes of O<sub>2</sub> content in water during the DST at different temperature

A是没有叶片的空白对照水中含氧量, B是处理萱草叶片的水中含氧量, C是处理玉米叶片的水中含氧量。柱形上不同小写字母表示相同处理时间不同处理温度间的显著性差异( $P < 0.05$ )。

的原因后, 为了进一步探讨水中含氧量与黑暗-水淹导致的光合机构伤害的关系, 我们测定了不同温度下, 黑暗-水淹处理过程中水中含氧量的变化。结果如图4所示, 随着温度的升高, 水中的初始含氧量明显减少(图4-A), 且随着处理时间的延长水中含氧量逐渐下降, 温度越高, 含氧量下降速度越快(图4-B、C), 含氧量的下降趋势与叶片光化学活性的下降趋势一致。这表明水中含氧量较低可能是导致黑暗-水淹处理下叶片光化学活性下降的主要原因之一。

### 5 黑暗-水淹处理过程中氧气对叶片光化学活性的影响

为了验证缺氧对黑暗-水淹处理条件下叶片光合机构的影响, 我们在对叶片进行黑暗-水淹处理的同时, 向水中通入空气。结果表明, 在通入空气后, 水中含氧量迅速上升至对照水平(表1), 同时叶片的 $F_v/F_m$ 和 $\Psi_o$ 均与对照基本保持一致(图5)。这表明, 氧气在黑暗-水淹处理造成的叶片光合机构损伤中起到重要的作用。

我们发现, 水淹处理后, 叶片背面会有不同程度的水渍现象, 因此我们推测在水淹过程中水对叶片具有一定的物理侵蚀作用。为了排除水的物理侵蚀作用, 我们将叶片用湿布包裹置于空气或氮气环境中, 结果发现处理36 h后, 在氮气环境中叶片的 $\Psi_o$ 和 $F_v/F_m$ 显著下降, 而在空气环境中的叶片的 $\Psi_o$ 和 $F_v/F_m$ 与对照叶片相比, 没有显著变化(图5)。这表明缺氧是导致水淹过程中叶片光合机构伤害的重要原因。

表1 黑暗-水淹处理(DST)及水淹同时向水中通入空气(DST+Air) 36 h后水中的含氧量

Table 1 Changes of the oxygen content in the water of DST and in the water with the air pumped into the water simultaneously (DST+Air) after 36 h treatment

植物材料	含氧量/nmol·mL <sup>-1</sup>		
	处理前	DST 36 h	DST+Air 36 h
萱草	245±0.58 <sup>a</sup>	49.10±0.71 <sup>b</sup>	243.0±0.15 <sup>a</sup>
玉米	245±0.50 <sup>a</sup>	38.52±1.29 <sup>b</sup>	225.7±1.00 <sup>a</sup>

不同小写字母表示同一植物材料不同处理之间的显著性差异 ( $P<0.05$ )。

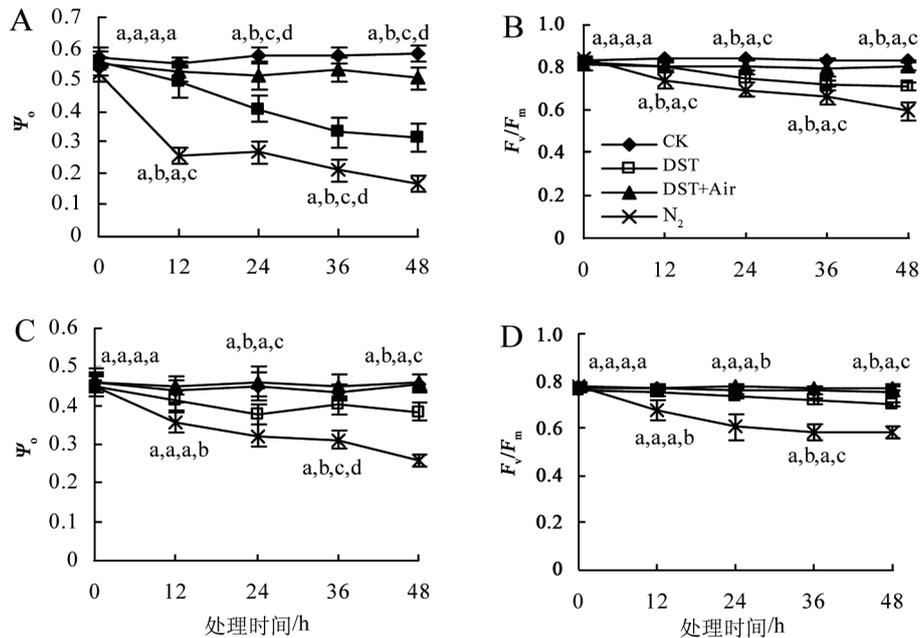


图5 不同通气条件下叶片光化学活性的变化

Fig.5 Changes of photochemical activities of plant leaves under different aeration conditions

A、B: 萱草; C、D: 玉米。CK是置于黑暗湿润空气中的叶片, DST是进行黑暗-水淹处理的叶片, DST+Air是黑暗-水淹处理同时向水中通入空气的叶片; N<sub>2</sub>是置于黑暗条件下湿润N<sub>2</sub>环境中的叶片。不同小写字母表示相同处理时间不同通气处理间的显著性差异 ( $P<0.05$ )。

## 讨 论

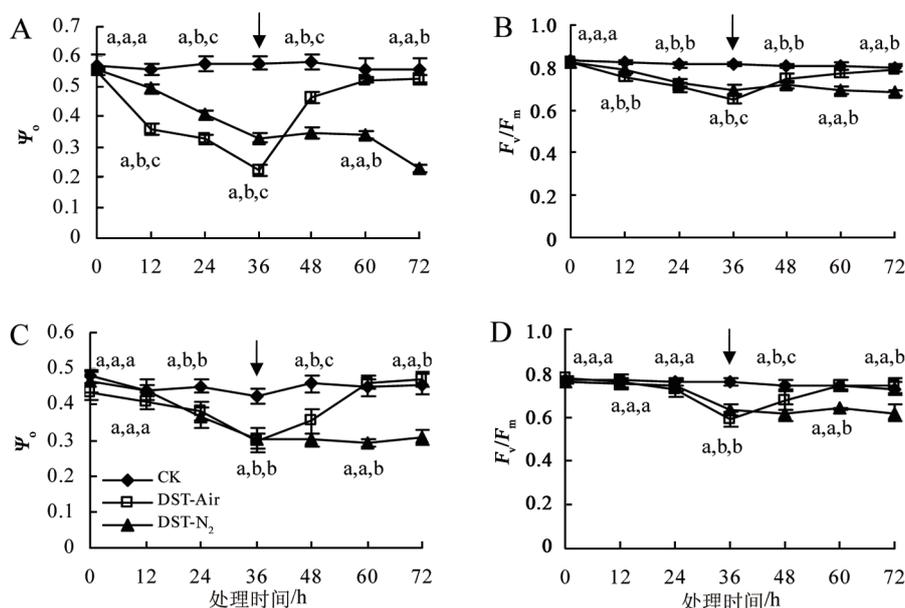
本研究发现, 黑暗-水淹处理会导致叶片光合机构的伤害, 但是这种伤害与叶片衰老和活性氧的积累无关, 而是由水中的缺氧环境对光合机构的直接伤害所导致。

有研究表明, 植物遭受水淹胁迫时, 由于长时间缺氧, 致使根部产生大量信号物质, 如ABA和乙烯等, 并运输至地上部, 导致叶片叶绿素降解和叶片提前衰老(Terazawa等1992; Ahmed等2002; Else

## 6 黑暗-水淹处理后向水中通入空气或N<sub>2</sub>对叶片光化学活性的影响

在黑暗-水淹处理36 h后, 接着向原来的水中通入空气(DST-Air), 发现叶片光合机构的活性逐渐恢复, 36 h后基本完全恢复; 而在黑暗-水淹处理36 h后通入N<sub>2</sub>(DST-N<sub>2</sub>), 导致叶片 $\Psi_0$ 和 $F_v/F_m$ 继续下降(图6)。这表明黑暗-水淹处理对叶片光合机构的伤害是可恢复的, 但是这个恢复过程是需要氧气的。

等2009)。叶片衰老伴随着光合机构的降解, 从而导致光化学活性逐渐下降。但本实验发现, 在研究的时间段内, 黑暗-水淹处理过程中叶片的叶绿素含量仍保持不变(图2), 这表明黑暗-水淹处理所导致的叶片光合机构的伤害并不是由叶片衰老所导致。此外有报道指出, 植物遭受完全水淹时, 会产生大量活性氧从而伤害叶片光合机构(Hossain等2009)。然而上述水淹情况是在有光的条件下发生的, 有光存在时, 由于水中的CO<sub>2</sub>浓度较低, 叶片

图6 黑暗-水淹处理后向水中通入空气或N<sub>2</sub>对叶片光化学活性的影响Fig.6 Effect of pumping air or N<sub>2</sub> into the water after the DST on the photochemical activities in plant leaves

A、B: 萱草; C、D: 玉米。CK是置于黑暗湿润空气中的叶片, DST-Air是进行黑暗-水淹处理之后向水中通入空气的叶片, DST-N<sub>2</sub>是进行黑暗-水淹处理之后向水中通入N<sub>2</sub>的叶片, 箭头表示开始通气的时刻。不同小写字母表示相同时间不同通气处理间的显著性差异( $P < 0.05$ )。

碳同化受抑, 光合电子无法被碳同化消耗, 过剩的光合电子传递给氧气生成活性氧。然而, 本实验中没有光照, 因此不会通过光合电子传递产生活性氧。本实验结果显示, 黑暗-水淹处理36 h之后, 叶片中H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>含量并未大幅增加(图3), 这表明黑暗-水淹处理所导致的叶片光合机构的伤害不是由活性氧积累引起的。

本研究中我们观察到, 黑暗-水淹处理后, 叶片光化学活性的变化与温度有关, 温度升高会加剧叶片光化学活性的下降, 且温度升高时, 水中含氧量的下降也随之加快(图4), 因此我们推测, 黑暗-水淹处理导致的叶片光化学效率的下降主要与水中氧气含量的下降有关。这个假设得到了以下结果的支持: (1)在黑暗-水淹处理同时向水中通入空气, 保持水中含氧量不变(表1), 则叶片光合机构活性没有显著下降(图5); (2)黑暗-水淹处理之后向水中通入空气, 叶片下降的光化学活性可以得到恢复, 但通入N<sub>2</sub>后则不能恢复(图6); (3)将叶片置于湿润的N<sub>2</sub>环境中, 也会导致光合机构发生伤害(图5)。

本研究证实黑暗-水淹条件下对叶片光合机构造成的伤害与光照和根部信号无关, 而是由水

中的缺氧环境所导致。在缺氧条件下, 植物叶片由有氧呼吸转为无氧呼吸, 无氧呼吸会积累大量的有害代谢产物, 如乙醇等, 它们可能扩散到叶片光合机构, 对其造成伤害。而且, 在缺氧条件下, 叶片线粒体内的氧化磷酸化受抑, 从而导致ATP的合成减少, 造成能量供应不足, 这可能会导致光合机构合成和修复等过程受到抑制。在本研究中, 我们观察到黑暗-水淹处理叶片的 $\Psi_o$ 发生显著下降(图1),  $\Psi_o$ 的下降反映了Q<sub>A</sub>向Q<sub>B</sub>的电子传递受阻, 这表明在缺氧条件下, Q<sub>A</sub>之后某个或部分的电子传递体受到破坏, 导致电子传递不能正常由Q<sub>A</sub>向Q<sub>B</sub>传递, 从而造成整个光合电子传递链受到抑制。另外, 也可能是与Q<sub>B</sub>结合的D1蛋白在缺氧下不能正常周转所导致。PSII的核心蛋白D1蛋白是一个快速周转的蛋白, 在光合电子传递链中, D1蛋白的合成和降解处于动态平衡状态, 一旦降解速度大于合成速度, 则会发生D1蛋白的净降解, 导致 $F_v/F_m$ 的下降(Muruta等2007)。D1蛋白的合成是一个耗能过程, 在缺氧条件下, 由于ATP的供应减少, 必然会导致D1蛋白的合成受抑, 这可能是缺氧条件导致光合机构伤害的一个主要原因。

综上所述, 黑暗-水淹处理会造成叶片光合机构的损伤, 且这种损伤是由于水中的缺氧环境所致。关于无氧呼吸产物对光合机构直接伤害的具体机制以及缺氧对D1蛋白合成的影响还需要更多的研究来阐明。

### 参考文献

- 焦德茂, 顾行影, 季本华, 张春来(1991). 水稻耐光氧化种质资源的简易筛选鉴定技术. 中国水稻科学, 5 (3): 133~136
- 李鹏民, 高辉远, Strasser RJ (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. 植物生理与分子生物学学报, 31 (6): 559~566
- 吴密, 唐湘如(2004). 水稻光氧化特性的研究进展. 作物研究, (5): 308~311
- Ahmed S, Nawata E, Hosokawa M, Domae Y, Sakuratani T (2002). Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging. Plant Sci, 163 (1): 117~123
- Ashraf M, Akram NA (2009). Improving salinity tolerance of plants through conventional breeding and genetic engineering: an analytical comparison. Biotechnol Adv, 27 (6): 744~752
- Brennan T, Frenkel C (1977). Involvement of hydrogen peroxide in the regulation of senescence in pear. Plant Physiol, 59 (3): 411~416
- Buchanan-Wollaston V (1997). The molecular biology of leaf senescence. J Exp Bot, 48 (2): 181~199
- Crawford RMM, Braendle R (1996). Oxygen deprivation stress in a changing environment. J Exp Bot, 47 (2): 145~159
- Dai JM, Gao HY, Dai YH, Zou Q (2004). Changes in activity of energy dissipating mechanisms in wheat flag leaves during senescence. Plant Biol, 6 (2): 171~177
- Dat JF, Parent C (2012). Differential responses in sympatric tree species exposed to waterlogging. Tree Physiol, 32 (2): 115~118
- Else MA, Janowiak F, Atkinson CJ, Jackson MB (2009). Root signals and stomatal closure in relation to photosynthesis, chlorophyll *a* fluorescence and adventitious rooting of flooded tomato plants. Ann Bot, 103 (2): 313~323
- Hossain Z, López-Climent MF, Arbona V, Pérez-Clemente RM, Gómez-Cadenas A (2009). Modulation of the antioxidant system in citrus under waterlogging and subsequent drainage. J Plant Physiol, 166 (13): 1391~1404
- Kozłowski TT (1997). Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree Physiol Monogr, (1): 1~29
- Li M, Yang D, Li W (2007). Leaf gas exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of three wetland plants in response to long-term soil flooding. Photosynthetica, 45 (2): 222~228
- Maurenza D, Marengo RA, Parolin P, Piedade MTF (2012). Physiological responses to flooding and light in two tree species native to the Amazonian floodplains. Aquat Bot, 96 (1): 7~13
- Mommer L, Pons TL, Wolters-Arts M, Venema JH, Visser EJW (2005). Submergence-induced morphological, anatomical, and biochemical responses in a terrestrial species affect gas diffusion resistance and photosynthetic performance. Plant Physiol, 139 (1): 497~508
- Mommer L, Visser EJW (2005). Underwater photosynthesis in flooded terrestrial plants: a matter of leaf plasticity. Ann Bot, 96 (4): 581~589
- Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, Allakhverdiev SI (2007). Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. Biochim Biophys Acta, 1767: 414~421
- Parolin P (2009). Submerged in darkness: adaptations to prolonged submergence by woody species of the Amazonian floodplains. Ann Bot, 103 (2): 359~376
- Parolin P, Waldhoff D, Zerm M (2010). Photochemical capacity after submersion in darkness: How Amazonian floodplain trees cope with extreme flooding. Aquat Bot, 93 (2): 83~88
- Pezeshki SR (2001). Wetland plant responses to soil flooding. Environ Exp Bot, 46 (3): 299~312
- Porra RJ (2002). The chequered history of the development and use of simultaneous equations for the accurate determination of chlorophyll *a* and *b*. Photosynth Res, 73: 149~156
- 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 (7): 785~796
- Smart CM (1994). Gene expression during leaf senescence. New Phytol, 126: 419~448
- Stanisavljević NS, Nikolić DB, Jovanović ŽS, Samardžić JT, Radović SR, Maksimović VR (2011). Antioxidative enzymes in the response of buckwheat (*Fagopyrum esculentum* Moench) to complete submergence. Arch Biol Sci, 63 (2): 399~405
- Strasser BJ, Strasser RJ (1995). Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP-test. Montpellier: Proceedings of the Xth International Photosynthesis Congress, 977~980
- Terazawa K, Maruyama Y, Morikawa Y (1992). Photosynthetic and stomatal responses of *Larix kaempferi* seedlings to short-term waterlogging. Ecol Res, 7 (2): 193~197
- Voeselek LACJ, Colmer TD, Pierik R, Millenaar FF, Peeters AJM (2006). How plants cope with complete submergence. New Phytol, 170 (2): 213~226
- Waldhoff D, Furch B, Junk WJ (2002). Fluorescence parameters, chlorophyll concentration, and anatomical features as indicators for flood adaptation of an abundant tree species in Central Amazonia: *Symmeria paniculata*. Environ Exp Bot, 48 (3): 225~235
- Yin DM, Chen SM, Chen FD, Guan ZY, Fang WM (2010). Morpho-anatomical and physiological responses of two *Dendranthema* species to waterlogging. Environ Exp Bot, 68 (2): 122~130
- Yordanova RY, Popova LP (2001). Photosynthetic response of barley plants to soil flooding. Photosynthetica, 39 (4): 515~520
- Zhang Z, Li G, Gao H, Zhang L, Yang C, Liu P, Meng Q (2012). Characterization of photosynthetic performance during senescence in stay-green and quick-leaf-senescence *Zea mays* L. inbred lines. PLoS ONE, 7 (8): e42936