

DOI: 10. 3969/j. issn. 1000-3142. 2013. 05. 017

冯汉青, 汤淑珍, 李淮. 不同光强下交替氧化酶基因修饰的两种拟南芥叶片叶绿素荧光特性的变化 [J]. 广西植物, 2013, 33 (5): 679—684
Feng HQ, Tang SZ, Li H. Changes of PS II chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of *Arabidopsis thaliana* plants with alternative oxidase under different light conditions [J]. Guihaia, 2013, 33 (5): 679—684

不同光强下交替氧化酶基因修饰的两种拟南芥叶片叶绿素荧光特性的变化

冯汉青*, 汤淑珍, 李淮

(西北师范大学 生命科学学院, 兰州 730070)

摘要: 采用叶绿素荧光测定系统, 研究在不同光强下交替氧化酶 (alternative oxidase; AOX) 基因超表达突变体 (XX-2) 和野生型 (WT) 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) 叶片的叶绿素荧光参数的变化。结果表明: 两种拟南芥叶片的最大光化学效率 (Fv/Fm) 没有显著差别; 而不同光强下两种拟南芥叶片的实际光量子效率 (Y (II))、光化学猝灭系数 (qp) 均随光照强度的增加呈下降趋势; 同光强下 XX-2 叶片的上述参数均高于 WT。非光化学猝灭系数 (NPQ) 与调节型能量耗散的量子产额 (Y (NPQ)) 均随着光照强度的增加呈上升趋势; 同光强下 XX-2 叶片的 NPQ 与 Y (NPQ) 均低于 WT。非调节型能量耗散的量子产额 (Y (NO)) 均随光照强度的增加呈下降趋势; 当光强超过 $165 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后, 同光强下 XX-2 叶片的 Y (NO) 高于 WT; 表观电子传递速率 (ETR) 随着光照强度的增加均表现出先上升后下降的趋势; 同光强下, XX-2 叶片的 ETR 高于 WT。以上结果表明, 交替氧化酶超表达体在不同光照条件下具有更加优化的叶绿素荧光性能。

关键词: 拟南芥; 交替氧化酶; 叶绿素荧光参数; 不同光强

中图分类号: Q945. 78 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142 (2013) 05-0679-06

Changes of PS II chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of *Arabidopsis thaliana* plants with alternative oxidase under different light conditions

FENG Han-Qing*, TANG Shu-Zhen, LI Huai

(College of Life Sciences, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: Several chlorophyll fluorescence parameters were investigated under different light conditions (133, 165, 204, 248, 297, 580, 922, 1 175, 1 465 and 1 855) by a chlorophyll fluorometer of alternative oxidase gene over-expression lines (XX-2) and wild-type (WT) lines of *Arabidopsis thaliana* plants. The results showed that the parameter of maximal PSII quantum yield (Fv/Fm) didn't have significant change in two type leaves. The parameters of effective PSII quantum yield (Y (II)) and coefficient of photochemical quenching (qp) decreased according to the increase of light intensity; the Y (II) and qp of XX-2 leaves increased at the same light intensity compared with WT. The parameters of coefficient of nonphotochemical quenching (NPQ) and quantum yield of regulated energy dissipation [Y (NPQ)] increased with elevation of light intensity; the NPQ and Y (NPQ) of XX-2 leaves

收稿日期: 2012-12-31 修回日期: 2013-04-21

基金项目: 国家自然科学基金 (30900105/31260059); 教育部科学技术研究重点项目 (211190); 校级基金项目 (NWNNU-kjcxgc-03-77; NWNNU-09-31 & NWNNU-LKQN-10-32)

作者简介: 冯汉青 (1978-), 男, 河北保定人, 博士, 硕士研究生导师, 主要从事植物生理学研究, (E-mail) fenghanq@nwnu.edu.cn.

* 通讯作者

declined at the same light intensity compared with WT. The quantum yield of non regulated energy dissipation [Y (NO)] declined with the aggrandizement of light intensity; the Y (NO) of XX-2 leaves decreased at the same light intensity compared with WT in the range of 165—1 855 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. The parameter of electron transport rate increased at the early stage of light treatment, the highest was found at 580 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, then declined according to the increase of light intensity; the ETR of XX-2 leaves increased at the same light intensity compared with WT.

Key words: *Arabidopsis thaliana*; alternative oxidase; chlorophyll fluorescence parameters; different light conditions

光是绿色植物进行光合作用不可缺少的条件, 它可以推动光合机构的光化学反应进程 (钟培芳等, 2008)。通常情况下, 光照不足会限制植物的光化学反应进程, 但光照过强也会对光合作用产生不利的影响 (Zolla *et al.*, 2002), 使光合机构无法及时耗散过剩激发能, 引起光化学反应能力的降低 (Heber *et al.*, 2010; Niyogi, 2003), 因此 PS II 中过剩激发能的耗散是光保护机制中的主要部分。为了尽可能减少光的伤害, 植物在进化过程中, 其光合机构形成了一系列保护途径以减轻光合机构的损伤 (Niyogi, 2003), 如热耗散 (Jahns *et al.*, 2009)、环式电子传递 (Takahashi *et al.*, 2009) 等, 这些叶绿体内部的光保护途径已得到广泛研究, 而对叶绿体外部的光保护途径却知之甚少。

线粒体交替呼吸途径可以通过快速氧化叶绿体输出的过剩 NADPH 以防止光合电子传递链的过度还原, 从而缓解光合机构的损伤。交替呼吸途径是植物线粒体内除细胞色素途径之外的另一条重要的呼吸电子传递途径, 交替氧化酶是该呼吸途径的末端氧化酶, 普遍存在于高等植物、真菌、藻类、酵母和原生生物中 (Vanlerberghe *et al.*, 1997), 可以直接催化分子氧还原成水 (Millenarr *et al.*, 2003)。目前关于线粒体交替呼吸途径的运行规律、交替氧化酶基因的表达特性以及交替氧化酶的生理学功能的研究和论述较多, 但大部分研究都是将 AOX 途径作为一条线粒体的呼吸电子传递链进行探讨, 关注的焦点大多放在交替呼吸途径的产热、抗病、代谢以及活性氧的产生和消除等方面 (Maxwell *et al.*, 1999; Robson *et al.*, 2002; Song *et al.*, 2009)。在环境胁迫 (干旱、水分) (Bartoli *et al.*, 2005; Miquel *et al.*, 2000) 下交替呼吸途径的活性得到极大的增强, 并且对植物的光合机构具有光保护作用 (Carlos *et al.*, 2005), 但在不同光强下交替氧化酶超表达体对光合机构具有优化的报道甚少。

植物体内发出的叶绿素荧光与光合作用的反应过程紧密相关。而叶绿素荧光分析技术能快速且无

损伤地探测光合机构 (PSII) 反应中心的光化学量子效率的响应, 是研究胁迫生理的有力工具, 且已经成为研究植物光合作用与环境关系的重要手段 (白志英等, 2011)。本研究以交替氧化酶 (alternative oxidase; AOX) 基因超表达突变体 (XX-2) 和野生型 (WT) 拟南芥为材料, 研究了不同光强处理下叶片的叶绿素荧光参数的变化。旨在探讨交替氧化酶超表达体对光合机构更具有优化作用。

1 材料与方法

1.1 材料培养与处理

所用材料为交替氧化酶 (alternative oxidase; AOX) 基因超表达突变体 (XX-2) 和野生型 (WT) 拟南芥 (*Arabidopsis thaliana*) (Umbach *et al.*, 2005)。上述种子购于 Arabidopsis Biological Resource Center at Ohio State University (Columbus, OH, USA), 利用氧电极法 (Florez *et al.*, 2009) 经过前期鉴定后发现 XX-2 的交替呼吸途径容量比 WT 的显著性高, 经过继代培养的 XX-2 的交替呼吸途径容量也显著高于 WT。

取经鉴定后的 XX-2 和 WT 种子先经 4 °C 低温处理 3 d, 直接种在含蛭石和珍珠岩的营养土表层 (营养土: 蛭石: 珍珠岩 = 2: 1: 1), 置于光照培养架上进行萌发生长, 光强 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光周期为 12 h 光照/12 h 黑暗, 温度为 25 °C。两种拟南芥在培养架上生长 30 d 后, 取拟南芥叶片进行叶绿素荧光参数的测定。

1.2 荧光参数的测定

选取交替氧化酶超表达突变体拟南芥 (XX-2) 和野生型拟南芥 (WT) 植株为研究对象, 利用叶绿素荧光测定系统测定叶片的荧光参数。先将叶片暗适应 30 min, 然后加上饱和脉冲测定其最大光化学效率 (Fv/Fm), 随后在不同的光量子能量密度梯度 (133、165、204、248、297、580、922、1 175、1 465、1 855 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下, 加上饱和脉冲测定其实际光量子效率 [Y (II)], 光化学淬灭系数

(qp)、非光化学淬灭系数 (NPQ)、调节型能量耗散的量子产额 [$Y(NPQ)$]、非调节型能量耗散的量子产额 [$Y(NO)$] 和电子传递速率 (ETR)。

1. 3 数据分析

使用 Excel 2007 进行数据处理和图表制作。用 Origin6. 0 软件对同一光强下两种拟南芥材料叶绿素荧光参数进行方差分析并采用 LSD 法进行独立样本的 t 检验, 统计显著性水平为 $P < 0. 05$ 。

2 结果与分析

2. 1 两种拟南芥在光照条件下交替呼吸途径容量的比较

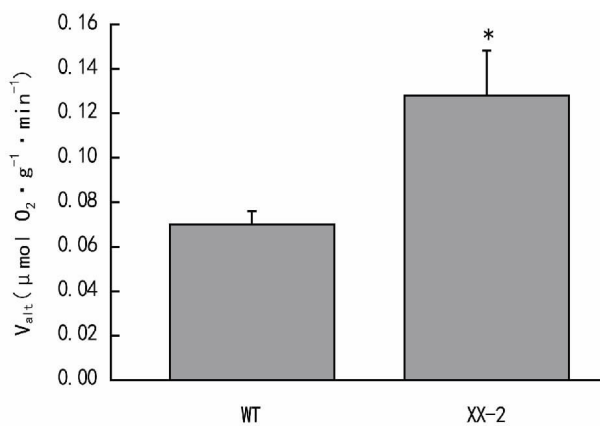


图 1 WT 和 XX-2 拟南芥叶片在光强为 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时交替呼吸途径容量比较 每个数值为 3 次测量的平均值, 垂直棒代表 $n-1$ 标准差。* 表示 WT 和 XX-2 之间在 $P < 0. 05$ 考量下有显著差异。下同。

Fig. 1 Comparison of V_{alt} of WT and XX-2 leaves under $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ light treatment Each Value represents the mean \pm SD (vertical bars) of three independent experiments. * indicates that the measured V_{alt} has statistically significant difference from the control leaves ($P < 0. 05$). The same below.

2. 1 两种拟南芥叶片 Fv/Fm 的比较

如图 2 所示, 两种拟南芥叶片经过 30 min 暗处理后, XX-2 叶片的 F_v/F_m 比 WT 叶片略有上升, 但差别不显著, 说明 XX-2 和 WT 叶片的光合机构没有受到损伤。

2. 2 不同光强下两种拟南芥叶片 Y (II) 的变化

图 3 结果显示, 在光强 $133 \sim 1855 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 两种拟南芥叶片的 Y (II) 都呈下降趋势, 同光强下 XX-2 型拟南芥叶片的 Y (II) 高于 WT。在 $133 \sim 248 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, XX-2 型拟南芥叶片的 Y (II) 随着光强的增加而迅速降低, 而 WT 型拟南芥叶片的 Y (II) 缓慢下降; 当光强

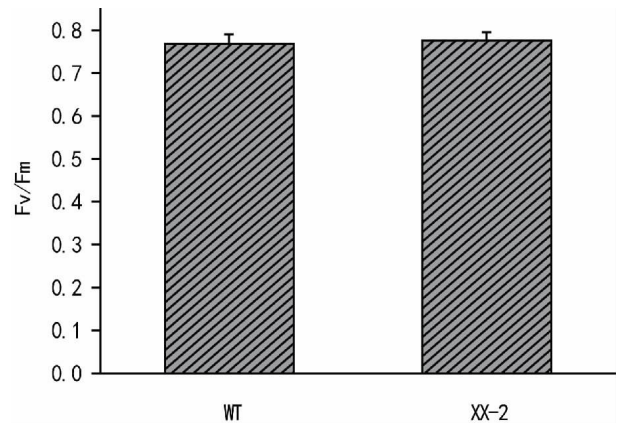


图 2 暗适应 30 min 后 WT 与 XX-2 型拟南芥叶片 F_v/F_m 的比较 每个数值为 8 次测量的平均值, 垂直棒代表 $n-1$ 标准差。下同。

Fig. 2 Comparison of F_v/F_m of WT and XX-2 leaves after 30min dark treatments Each Value represents the mean \pm SD (vertical bars) of eight independent experiments. The same below.

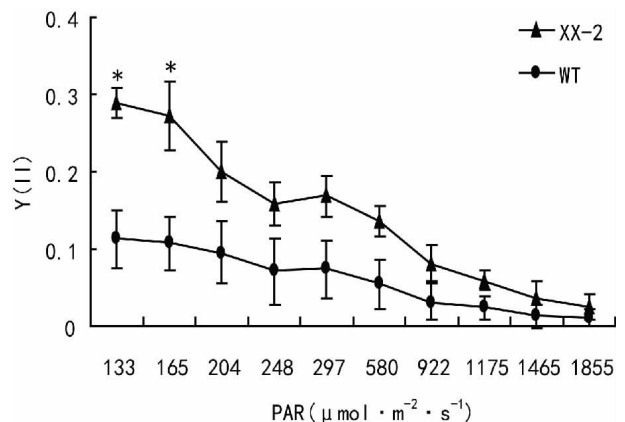


图 3 不同光强下 WT 与 XX-2 型拟南芥叶片 Y (II) 的变化

Fig. 3 Changes of Y (II) in leaves of WT and XX-2 plants under different light conditions

增至 $297 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 两种拟南芥叶片的 Y (II) 都略有上升趋势; 当光强在 $297 \sim 1855 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 两种拟南芥叶片的 Y (II) 缓慢下降。但在光强 $133 \sim 165 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内, WT 型拟南芥叶片的 Y (II) 显著低于 XX-2 型拟南芥叶片, 当光强增至 $165 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上 WT 与 XX-2 型拟南芥叶片的 Y (II) 无显著差异。

2. 3 不同光强下两种拟南芥叶片 Y (NPQ)、Y (NO) 的变化

Y (NPQ) 随着光照强度的增加均呈上升趋势; 同光强下 WT 型拟南芥叶片的 Y (NPQ) 均高于 XX-2, 在光强为 $165 \sim 1855 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, WT 型拟南芥叶片的 Y (NPQ) 均显著高于

XX-2 (图4)。而Y(NO)均随着光照强度的增加而下降(图5);当光强在 $133\sim 165\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内时,WT型拟南芥叶片的Y(NO)略高于XX-2,而当光强从 $1175\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 增至 $1855\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,XX-2型拟南芥叶片的Y(NO)显著高于WT型拟南芥叶片。

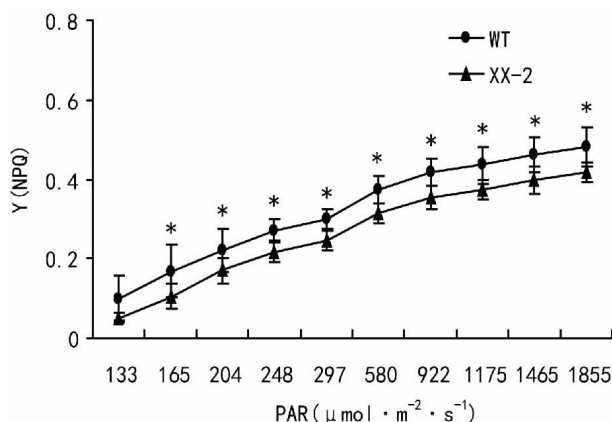


图4 不同光强下WT与XX-2型拟南芥叶片Y(NPQ)的变化

Fig. 4 Changes of Y (NPQ) in leaves of WT and XX-2 plants under different light conditions

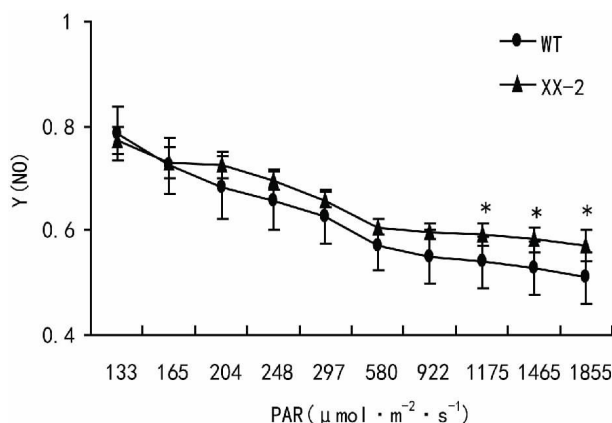


图5 不同光强下WT与XX-2型拟南芥叶片Y(NO)的变化

Fig. 5 Changes of Y (NO) in leaves of WT and XX-2 plants under different light conditions

2.4 不同光强下两种拟南芥叶片NPQ与qp变化

WT与XX-2型拟南芥叶片的NPQ均随着光照强度的增加而上升,并且同光强下WT的NPQ均高于XX-2。在光强为 $165\sim 1855\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,WT型拟南芥叶片的NPQ显著高于XX-2(图6)。而qp均随光照强度的增加而降低,同光强下XX-2型拟南芥叶片的qp均高于WT,当光强在 $133\sim 165\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,WT型拟南芥叶片qp显著低于XX-2,当光强大于 $165\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,两种拟南芥叶片

的qp无明显差异(图7)。

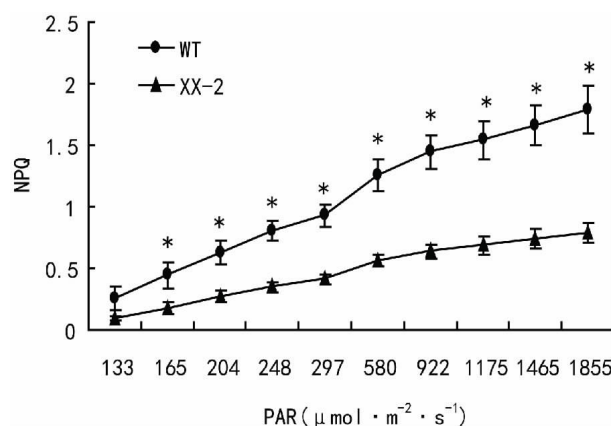


图6 不同光强下WT与XX-2型拟南芥叶片NPQ的变化

Fig. 6 Changes of NPQ in leaves of WT and XX-2 plants under different light conditions

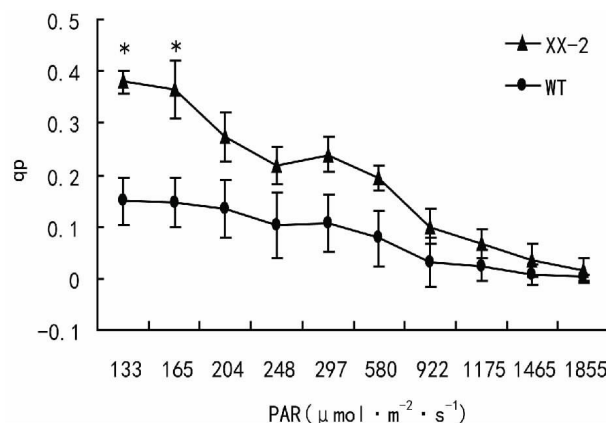


图7 不同光强下WT与XX-2型拟南芥叶片qp的影响

Fig. 7 Effects of AOX on qp in leaves of WT and XX-2 plants under continuous light conditions

2.5 不同光强下两种拟南芥叶片ETR的变化

ETR随着光照强度的增加,两种拟南芥叶片的ETR变化趋势相同,均表现出先随着光照强度的增加而上升的趋势,直到 $580\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,达到最高峰,随后出现了一定的下降(图8)。当光强在 $133\sim 204\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,二者的ETR变化速率缓慢,但在同光强下XX-2型拟南芥叶片的ETR显著高于WT;在后续的光强范围内XX-2与WT叶片的ETR没有表现出显著的差异。

3 结论与讨论

交替呼吸途径容量是指在细胞色素主路被完全抑制的情况下交替呼吸途径的活性,代表了抗氰呼吸的最大能力。实验结果显示(图1),XX-2叶片

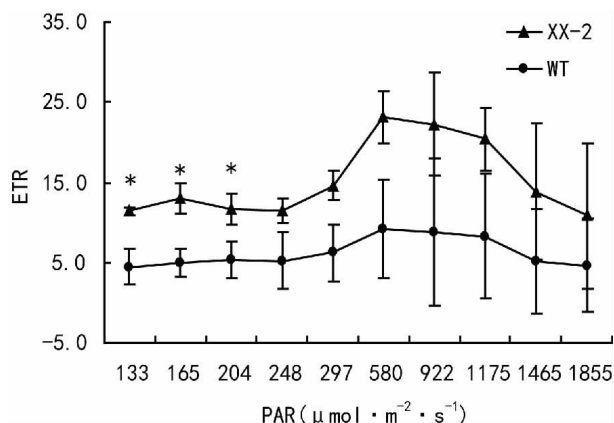


图 8 不同光强下对 WT 与 XX-2 型拟南芥叶片 ETR 的影响

Fig. 8 Changes of ETR in leaves of WT and XX-2 plants under different light conditions

的交替呼吸途径容量显著高于 WT。

生物或非生物胁迫对植物光合作用过程产生的影响都可通过叶片叶绿素荧光诱导动力学参数的变化反映出来 (Maxwell *et al.*, 2000)。Fv/Fm 可反映 PS II 反应中心捕获激发能的最大量子效率与利用能力, 是植物 PS II 受害程度的重要指标。在非胁迫条件下, 植物叶片的 Fv/Fm 比较恒定, 不受物种和生长条件的影响 (Kramer *et al.*, 2004)。在本实验中结果显示: WT 和 XX-2 型拟南芥叶片的 Fv/Fm 没有发生明显的差别 (图 2)。说明 WT 和 XX-2 型拟南芥叶片的 PS II 没有受到损伤。

PS II 反应中心吸收的光量子主要通过 3 个途径进行转化与耗散。即光化学途径转化为 PS II 实际电子传递的能量 Y (II)、PS II 调节性能量耗散 Y (NPQ) 和非调节性能量耗散 Y (NO) (Wang *et al.*, 1997)。本实验结果显示 WT 和 XX-2 两种拟南芥叶片的 Y (II) 和 Y (NO) 均随着光强的增加而持续下降 (图 3、5); 而 Y (NPQ) 则呈上升趋势 (图 4)。这说明光化学效率的降低可以引起调节型能量耗散的增加; 同光强下, XX-2 的 Y (II) 和 Y (NO) 比 WT 高, 而 Y (NPQ) 比 WT 的低, 说明交替氧化酶超表达体可以缓解光化学效率的降低, 并能以自身的调节机制将获得的过剩光能耗散, 使 PS II 反应中心受伤害的程度降低。

非光化学淬灭系数 NPQ 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分。当 PS II 反应中心天线色素吸收了过量的光能时, 如不能及时地耗散将对光合机

构造成损伤, 所以非光化学淬灭是光合机构的一种保护机制 (张守仁, 1999)。本试验结果显示 (图 6), WT 和 XX-2 两种拟南芥叶片的 NPQ 均随着光照强度的增加而呈上升趋势, 说明 WT 和 XX-2 的热耗散能力增强。而交替呼吸途径在光合组织中的激活也可以帮助叶绿体耗散过多的还原力, 从而优化光合的碳同化代谢 (Hoefnagel *et al.*, 1998; Raghavendra *et al.*, 2003; Padmasree *et al.*, 2002; Svensson *et al.*, 2001)。而结果显示同光强下 WT 的 NPQ 高于 XX-2, 表明交替氧化酶超表达体可以帮助叶绿体耗散过多的还原力, 进一步说明 WT 的热耗散能力比 XX-2 的强。光化学淬灭系数 q_p 表示 PS II 反应中心还原力的积累情况, 反映了光合作用反应中心的开放程度 (孙坤等, 2011)。实验结果显示 (图 7), XX-2 和 WT 两种拟南芥叶片的 q_p 均随着光照强度的增加而降低, 这意味着在胁迫条件下植物体内积累的还原力水平增加, 造成光合作用反应中心的开放程度减小; 同光强下 XX-2 的 q_p 高于 WT, 表明 WT 在光胁迫下 PS II 的还原程度比 XX-2 的高, 从而说明交替氧化酶超表达体可以阻止 PS II 的过度还原。

胁迫对植物光合作用的影响是多方面的, 不仅直接引发光合机构损伤, 同时也影响 ETR。ETR 反映电子传递速率。在一定的光强范围内光活化酶具有高的活性, 可以促使电子传递速率升高; 而超过某一光强后光合机构受到损伤, 电子传递速率降低。本研究中结果显示, 两种拟南芥叶片的 ETR 均随着光照强度的增加表现出先上升后下降的趋势。表明 XX-2 和 WT 在光强超过 $580 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 其光合机构受到损伤; 同光强下, XX-2 的 ETR 高于 WT (图 8), 说明交替氧化酶超表达体可以进一步的促进叶黄素循环, 提高 PS II 反应中心激发能的利用率, 耗散部分光能来保护 PS II; 而在光强为 $580 \sim 1855 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, XX-2 的电子传递速率比 WT 下降的缓慢, 表明交替氧化酶超表达体在强光下对光合机构能起到进一步的优化和保护作用, 同时说明在强光下, 交替呼吸途径的光破坏防御功能是叶绿体内其他的光保护机制所不能代替的。

综上所述, 交替氧化酶超表达拟南芥具有较高的光系统 II 活性和光能转化效率, 较高的电子传递速率, 较低的非辐射能量耗散能力, 并且在两个光系统间对光能分配有较强的调节能力。因而, 交替氧化酶超表达体有助于拟南芥光系统 II 光化学性能

的优化,尤其在强光下这种作用更为明显。

参考文献:

- Bai ZY (白志英), Li CD (李存东), Zhao JF (赵金锋), *et al.* 2011. Effect and preliminary analysis of chromosomal control on the chlorophyll fluorescence parameters of wheat substitution lines between synthetic hexaploid wheat and chinese spring under drought stress (干旱胁迫对小麦代换系叶绿素荧光参数的影响及染色体效应初步分析) [J]. *Sci Agric Sin (中国农业科学)*, **44** (1): 47-57
- Bartoli CG, Gomez F, Gergoff G, *et al.* 2005. Up-regulation of the mitochondrial alternative oxidase pathway enhances photosynthetic electron transport under drought conditions [J]. *J Exp Bot*, **56** (415): 1 269-1 276
- Carlos GB, Facundo G, Gustavo G, *et al.* 2005. Up-regulation of the mitochondrial alternative oxidase pathway enhances photosynthetic electron transport under drought conditions [J]. *J Exp Bot*, **56** (415): 1 269-1 276
- Florez SI, Ostaszewska M, Galle A, *et al.* 2009. Changes of alternative oxidase activity, capacity and protein content in leaves of *Cucumis sativus* wild-type and MSC16 mutant grown under different light intensities [J]. *Physiol Plant*, **137** (4): 419-426
- Heber U, Bilger W, Türk R, *et al.* 2010. Photoprotection of reaction centers in photosynthetic organisms: mechanism of thermal energy dissipation in desiccated thalli of the lichen *Lobaria pulmonaria* [J]. *New Phytol*, **185** (2): 459-470
- Hoefuagel MHN, Atkin OK, Wiskich JT. 1998. Interdependence between chloroplasts and mitochondria in the light and the dark [J]. *Biochim Biophys Acta*, **1 366**: 235-255
- Jahns P, Latowski D, Strzalka K. 2009. Mechanism and regulation of the violaxanthin cycle: the role of antenna proteins and membrane lipids [J]. *Biochim Biophys Acta*, **1 787** (1): 3-14
- Kramer DM, Johnson G, Kiirats O, *et al.* 2004. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes [J]. *Photosynth Res*, **79** (2): 209-218
- Maxwell DP, Wang Y, McIntosh L. 1999. The alternative oxidase lowers mitochondrial reactive oxygen production in plant cells [J]. *Curr Issue*, **96** (14): 8 271-8 276
- Maxwell K, Johnsin GN. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide [J]. *J Exp Bot*, **51** (345): 659-668
- Millenarr FF, Lambers H. 2003. The alternative oxidase: in vivo regulation and function [J]. *Plant Boil*, **5** (1): 2-15
- Niyogi KK. 2003. Safety valves for photosynthesis [J]. *Curr Opin Plant Biol*, **3** (6): 455-460
- Padmasree K, Padmavathi L, Raghavendra AS. 2002. Essentiality of mitochondrial oxidative metabolism for photosynthesis: optimization of carbon assimilation and protection against photoinhibition [J]. *Crit Rev Biochem Mol Biol*, **37** (2): 71-119
- Raghavendra AS, Padmasree K. 2003. Beneficial interactions of mitochondrial metabolism with photosynthetic carbon assimilation [J]. *Trends Plant Sci*, **8** (11): 546-553
- Ribas CM, Aroca R, González M, *et al.* 2000. The electron partitioning between the cytochrome and alternative respiratory pathways during chilling recovery in two cultivars of maize differing in chilling sensitivity [J]. *Plant Physiol*, **122** (1): 199-204
- Robson CA, Vanlerberqhe GC. 2002. Transgenic plant cells lacking mitochondrial alternative oxidase have increased susceptibility to mitochondria-dependent and-independent pathways of programmed cell death [J]. *Plant Physiol*, **129** (4): 1 908-1 920
- Song XS, Wang YJ, Mao WH, *et al.* 2009. Effects of cucumber mosaic virus infection on electron transport and antioxidant system in chloroplasts and mitochondria of cucumber and tomato leaves [J]. *Physiol Plant*, **135** (3): 246-257
- Sun K (孙坤), Li Y (李岩), Feng HQ (冯汉青). 2011. Effects of salt stress on photosynthetic parameters in bean leaves (NaCl 胁迫对架豆叶绿素荧光参数的影响) [J]. *J Northwest Norm Univ: Nat Sci Edit (西北师范大学学报·自然科学版)*, **47** (5): 74-77
- Svensson AS, Rasmusson AG. 2001. Light-dependent gene expression for proteins in the respiratory chain of potato leaves [J]. *Plant J*. **28** (1): 73-82
- Takahashi S, Milward SE, Fan DY, *et al.* 2009. How does cyclic electron flow alleviate photoinhibition in Arabidopsis [J]. *Plant Physiol*, **149** (3): 1 560-1 567
- Umbach AL, Fiorani F, Siedow JN. 2005. Characterization of transformed Arabidopsis with altered alternative oxidase levels and analysis of effects on reactive oxygen species in tissue [J]. *Plant Physiol*, **139** (4): 1 806-1 820
- Vanlerberqhe GC, McIntosh L. 1997. Alternative oxidase: from gene to function [J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol*, **48** (1): 703-734
- Wang KB, Xu CH, Zhao FH, *et al.* 1997. The effects of water stress on some in vivo chlorophyll a fluorescence parameters of wheat flag leaves [J]. *Shengwu Wuli Xuebao*, **13** (2): 273-278
- Zolla L, Rinalducci S. 2002. Involvement of active oxygen species in degradation of light-harvesting proteins under light stresses [J]. *Biochemistry*, **41** (48): 14 391-402
- Zhang SR (张守仁). 1999. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance (叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论) [J]. *Chin Bull Bot (植物学通报)*, **16** (4): 444-448
- Zhong PF (钟培芳), Chen NL (陈年来). 2008. Research progress of the influence of light intensity on photosynthesis of horticultural plants (光照强度对园艺植物光合作用影响的研究进展) [J]. *J Gansu Agric Univ (甘肃农业大学学报)*, **43** (5): 104-109