

植物低温光抑制及可能的光保护机制研究进展

王国莉¹, 郭振飞^{2*}

(1. 惠州学院生命科学系, 广东惠州 516007; 2. 华南农业大学生命科学学院, 广东广州 510642)

摘要: 综述了近年来有关植物低温光抑制和光保护机制的研究进展。与以往对光抑制的定义不同, 现在认为光抑制既包括光对光合作用反应中心的损伤, 也包括植物为避免光破坏而形成的生理生化保护机制。该文主要从三个方面展开论述: 低温下光抑制发生的原因及光抑制的位点; 低温光抑制时可能的光保护机制; 低温光抑制下过剩光能的耗散机制。

关键词: 低温; 光抑制; 光保护机制

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2005)04-0375-05

Progress on the researches of photoinhibition and possible photoprotective mechanisms at low temperature in plant

WANG Guo-li¹, GUO Zhen-fei^{2*}

(1. Department of Life Science, Huizhou University, Huizhou 516007, China; 2. College of Life Science, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China)

Abstract: It was about the progress on the recent researches of photoinhibition and photoprotective mechanisms at low temperature in plants in this paper. Different from former definition on photoinhibition, it was considered presently that the photoinhibition not only involves the light stress to reaction centers of photosynthesis, but also involves some physiological and biochemical protective mechanisms formed by plants in order to avoid the light damage. It was mainly launch the treatise on three aspects in this paper: reasons of the occurrence and sites during chilling photoinhibition in plants; possible light protective mechanisms during chilling photoinhibition; mechanisms of excess light energy dissipation.

Key words: low temperature; photoinhibition; photoprotective mechanism

低温增加冷敏感植物和抗冷植物发生光抑制的可能性(Hetherington等, 1989), 冷敏感植物在低温下对光强特别敏感, 中等光强即可引起严重的光抑制。最初的光抑制被定义为强光下光合活性的下降, 后来, 人们逐渐认识到光抑制既包括光对光合作用反应中心的损伤, 也包括植物为避免光破坏而形成的生理生化保护机制(李新国等, 2002)。

1 低温光抑制发生的原因及光抑制位点

1.1 低温下光抑制发生的条件

Sonoike(1996)提出了冷敏感植物低温光抑制的条件: (1)低温(0~10℃); (2)氧; (3)弱光(约100

收稿日期: 2004-05-17 修订日期: 2004-12-10

基金项目: 广东省自然科学基金(020979); 国家自然科学基金(30370131); 广东省教育厅“千百十”工程优秀人才基金项目资助。

作者简介: 王国莉(1974-), 女, 山西万荣人, 博士, 讲师, 主要从事植物生理生化和分子生物学方面的研究。E-mail: lily0308@hzu.edu.cn * 通讯作者

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$);(4)相对长的低温处理时间(约5 h);(5)冷敏感植物(如黄瓜等);(6)从PS(光系统)Ⅱ发出的电子流正常。目前对冷敏感品种在低温下 Q_A (受体醌)再氧化的抑制还未完全弄清楚。这可能与低温下同化力的利用减少或者与类囊体膜流动性降低有关,因而抑制了电子传递载体的效率(特别是在 $10\text{ }^\circ\text{C}$ 以下的低温处理时)(魏捷等,2000),也可能通过 CO_2 同化能力的减弱影响质子梯度和磷酸化作用,进而减慢 Q_A 的再氧化过程。

1.2 低温光抑制的研究进展

以前有关光抑制的研究主要集中在PSⅡ,并认为光抑制的主要位点是PSⅡ,而对光系统Ⅰ光抑制注意较少。近年来,有人报道高等植物活体内存在PSⅠ选择性抑制活性,即在低温条件下PSⅠ对光更敏感,比PSⅡ更易发生光抑制(Terashima等,1994)。Ishibashi等(1997)认为决定PSⅡ光抑制因素是 Q_A 的氧化还原状态,不是温度和光强。与PSⅡ光抑制机制的不同之处在于PSⅠ光抑制主要取决于温度,即温度本身是造成冷敏感植物还原力积累的主要原因,弱光对PSⅠ的光抑制似乎没有影响(Sonoike,1998)。

活性氧的破坏作用被认为是造成PSⅠ光抑制的重要原因。对冷敏感植物黄瓜、马铃薯来说,低温弱光下,引起PSⅠ反应中心伤害的可能是PSⅠ产生的过氧化物和/或单线态氧作用的结果。低温低光照下可引起大麦PSⅠ电子传递活性的显著失活,这种光损伤是因为活性氧防卫系统失活而引起的(Tjus等,1998)。有研究指出叶绿体过氧化物产生位点是PSⅠ还原侧,而清除活性氧的酶,如SOD(超氧化物歧化酶)和APX(抗坏血酸过氧化物酶)也位于或接近PSⅠ反应中心(Ogawa等,1995)。Golbeck等(1991)报道,低温引起的 CO_2 同化速率下降也会造成PSⅠ受体侧还原力的积累,当PSⅠ受体侧完全还原后,产生三线态 P_{700} ,此种三线态的叶绿素也可与分子氧反应生成单线态氧,从而引起PSⅠ的光抑制伤害。Terashima等(1998)的试验表明,低温和弱光下的黄瓜叶片通过Fenton反应形成羟基自由基,并引起PSⅠ伤害。

1.3 低温光抑制的破坏位点

低温破坏位点可能是1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)和PSⅠ与PSⅡ间的电子传递(Sonoike,1998)。低温可造成脂质双分子层的伤害或活性氧清除酶的失活(Terashima等,1994)。特

异结合在一些蛋白或蛋白复合物上的脂质在PSⅠ光抑制中可能起重要作用(Sonoike,1998),因而在低温下引起光合活性迅速下降。有人提出,叶片磷脂酰甘油的脂肪酸饱和程度与植物的冷敏感呈正相关,改变脂肪酸的不饱和程度可以改变植物的冷敏感(Nishida等,1996)。Terashima等(1994)根据光和低温胁迫下PSⅠ活性下降及其对温度的明显依赖性,推测低温可能是通过影响膜脂相变来影响PSⅡ光抑制的恢复,而光合活性明显下降则可能是由于PSⅠ光抑制造成的。低温导致黄瓜叶片严重的光抑制,同时类囊体膜不饱和脂肪酸含量下降(代玉华等,2004)。

已知PSⅠ复合体上的电子传递途径为 $P_{700} \rightarrow A_0$ (原初电子受体Chl) $\rightarrow A_1$ (次级电子受体) $\rightarrow F_X/F_A/F_B$ (三个Fe-S中心) $\cdots Fds$ (铁氧还蛋白),有试验认为,在PSⅠ受伤害过程中, P_{700} 受体侧的Fe-S中心最先受到伤害,然后是 P_{700} 本身。现研究认为PSⅠ光抑制的位点可能位于 A_0 和 F_X 之间。Tjus等(1998)推测PSⅠ光抑制破坏顺序应包括:(1)末端电子受体 F_A/F_B 的伤害程度轻微(2)伤害程度较大的是对 F_X 的破坏(3)可检测到的 P_{700} 光吸收完全丧失,这可能是 P_{700} 直接受破坏或因 A_1 的破坏而导致由 A_0 向 P_{700} 的快速逆反应造成的。这进一步证实了Sonoike等(1994)的观点,即在黄瓜叶片内光抑制的主要作用位点可能是 F_X 或 A_1 ,他们认为 F_X 可能是最初作用靶位。但由于破坏作用是由活性氧造成的,所以Tjus等(1998)推测 F_A 或 F_B 比 F_X 在PSⅠ反应中心的位置更暴露,因而更有可能是最初作用位点,且 F_B 对化学失活很敏感。魏捷等(2000)推测PSⅠ中吸收波长大于 P_{700} 的“长波叶绿素组分”可能先遭到破坏,而起光保护作用。陈国祥等(2000)认为LHCI(PSⅠ捕光叶绿素蛋白复合物)多肽在维持PSⅠ作用中心结构的稳定中可能起一定的调节作用。这些结果暗示LHCI多肽组分似乎比反应中心的多肽对强光或低温强光更敏感更易受到破坏。LCHI的多肽组分是否也是低温和弱光的最初作用位点,尚需进一步研究。

2 低温光抑制时可能的光保护机制

光抑制的本质是叶片吸收的过剩光能造成了光合机构的功能失活或破坏。因此,任何减少过剩光能的产生和有利于恢复的条件都能减轻光抑制(郭

连旺等,1996)。植物适应过量光能的一种机制是通过调节光能的捕获,来进行光能吸收和利用之间的平衡;另外植物也可通过各种途径对已吸收的除用于光化学反应外的过剩光能进行耗散,如热耗散机制、抗氧化机制(抗氧化剂和抗氧化酶)和 PSII 反应中心失活和修复循环机制(Melis,1996)等。刘鹏等(2001)指出活性氧清除系统和 D1 蛋白的周转也起着重要的作用。李新国等(2002)指出,PS I 低温下的光保护机制涉及到:(1)依赖于温度的保护机制。(2)PS II 光抑制对 PS I 的保护作用。(3)叶黄素循环。

2.1 光呼吸对光抑制的保护机理

由于光呼吸和光合作用是绿色植物在光下伴随进行的两个生理过程,有关光呼吸的生理意义是评价焦点。有观点认为:光呼吸在一般空气条件下所损失的碳素要占净光合所积累的 30%左右,与此同时乙醇酸合成及代谢还消耗了大量能量,所以有不少人认为光呼吸是植物体内的一种纯粹的浪费性的生理过程,是光合效率的限制因子。现在一般则认为,光呼吸是光合作用的一种保护性反应。因为光呼吸过程消耗大量能量,有助于协调光合作用中同化力形成和 CO_2 同化之间的速率,排除过剩的同化力,使叶绿体在强光下、 CO_2 不足时免受破坏(Osmond,1981)。同时光呼吸过程消耗大量 O_2 ,降低了叶绿体周围的 $[\text{O}_2]/[\text{CO}_2]$ 比值,有利于提高 Rubisco 对 CO_2 的亲合力,防止 O_2 对光合碳同化的抑制作用。

光呼吸的强弱受许多环境因素的影响,而其中却又以周围环境中的 CO_2 与 O_2 分压对光呼吸调节作用效果最为突出和明显。光呼吸的强弱受光强的影响。因为乙醇酸(光呼吸底物)是在光下形成的,且随光强增加而提高,推测低温弱光下,乙醇酸的合成会受到限制。郭延平等(2000)研究指出低温下温州蜜柑光呼吸速率呈下降趋势,但却低于光合速率的下降,说明光呼吸低温下是有保护作用的。低温下较强的光呼吸速率降低 $[\text{O}_2]/[\text{CO}_2]$ 比值,提高 Rubisco 对 CO_2 的亲合力。

2.2 Mehler 反应对低温光抑制的光保护作用

在植物的光反应过程中,PS II 中 H_2O 裂解产生 4 个电子,传给 PS I 附近的 O_2 ,发生光还原反应产生超氧阴离子,这就是 Mehler 反应。有关 Mehler 反应在减轻植物光损伤方面的作用有不同的看法(Wiese 等,1998)。一方面,超氧阴离子在 SOD

的作用下发生歧化反应产生 H_2O_2 ,再经过 APX 清除系统的作用, H_2O_2 还原成 H_2O ,这一系列反应总称为水—水循环或假环式电子流,它在光能转化和过剩光能耗散中起着重要作用(Niyogi,1999)。另一方面,以超氧阴离子介导的电子传递增加跨膜质子梯度,促进过量光能的热耗散,由此降低叶绿体发生光抑制损伤的风险,光保护作用得到加强(Niyogi,1999)。

2.3 活性氧清除系统对低温的光保护机制

光照下叶绿体中活性氧的产生是光合电子传递链不可避免的结果(Niyogi,1999)。活性氧能同许多细胞组分发生反应,从而引起酶失活、色素脱色、蛋白降解和脂质过氧化。叶绿体内活性氧的增加对光合机构产生破坏作用,严重胁迫时还可直接导致叶绿体内 SOD 的失活和降解(Casano 等,1997)。Tjus 等(1998)认为,活性氧的大量增加以及低温条件下活性氧清除酶类的活性降低是造成 PSI 伤害的主要原因。Sonoike(1996)认为冷敏感植物低温光抑制破坏的原初部位是 PS I 而不是 PS II,并且可能是由 PS I 产生的超氧阴离子自由基和/或单线态氧造成的。另一方面光合机构又能够通过活性氧的产生和分解调节光能的利用(Foyer 等,2000)。

植物对低温和氧化胁迫的抗性与活性氧清除能力的大小密不可分。植物有一个高效的活性氧清除系统,它由抗氧化酶和抗氧化剂构成。叶绿体中清除超氧阴离子的酶主要是 SOD,Cu,Zn-SOD 以较高浓度存在于叶绿体基质中,特别是 PS I 周围,清除 H_2O_2 的任务由 APX 完成。APX 也定位于基质类囊体的 PS I 附近,这些现象表明,叶绿体中的活性氧清除酶类可起到保护 PSI 的作用(Tjus 等,1998)。除了 SOD、APX 和 GR(谷胱甘肽还原酶)等抗氧化酶外,叶绿体内还存在非酶促的抗氧化剂(Alscher 等,1997)。这些抗氧化剂通常是一些小分子,如亲水的 ASA(抗坏血酸)和 GSH(还原型谷胱甘肽),亲脂的 α -维生素 E 和类胡萝卜素等。

近年来的研究已明确,光氧化的耐性在不同抗冷性的黄瓜和玉米品种间存在明显差异,其机理涉及到活性氧清除酶活性和小分子抗氧化物质的含量水平。Richter 等(1990)发现 SOD、CAT(过氧化氢酶)、GSH 和 ASA 有防御光破坏的作用,表现为 F_v/F_m 的增加。徐志防等(2002)指出,超氧阴离子的产生和及时被清除对保持光合电子传递和增加跨膜 $\Delta p\text{H}$ 有很重要的作用,有利于叶绿体吸收的光

能得到转化和耗散,在一定程度上减轻过量光能引起的光抑制损伤。Neubauer 等(1989)研究认为 APX 抗氧化系统具有很强的还原 H_2O_2 能力,由于 H_2O_2 是光合电子传递的产物,因此叶绿体利用 H_2O_2 的代谢调节过量光能的耗散。

3 低温光抑制下过剩光能的耗散机制

植物对光能的利用主要包括:光化学反应转化光能、非光化学热耗散以及以叶绿素荧光形式耗散的过剩光能。叶绿素荧光主要来源于 PS II,产量很低,一般占总耗散的 0.6%~3%(Krouse 等,1981)。光化学反应和热耗散的变化会引起叶绿素荧光猝灭过程的相应变化。叶绿素荧光猝灭由光化学猝灭和非光化学猝灭两个过程构成,光化学猝灭与从 PSII 电子传递和初始电子受体 Q_A 的氧化还原有关, Q_A 的氧化还原所涉及的电子传递和激发能的转移与活性氧的产生密切相关。低温影响反应中心和 PS II 电子传递天线活性,导致 PS II 光化学抑制,是由于反应中心的光损伤和反应中心对激发能捕获能力的降低(Mauro 等,1997)。

3.1 通过³chl(三线态叶绿素)的耗散机制

常温下通过这一方式耗散的激发能比例占整个耗散的 4%~25%(Foyer 等,1999)。Golbeck 等(1991)报道,低温引起的 CO_2 同化速率下降也会造成 PS I 受体侧还原力的积累,当 PS I 受体侧完全还原后,产生三线态 P_{700} ,此种三线态的叶绿素也可与分子氧反应生成单线态氧,从而引起 PSI 的光抑制伤害。类囊体膜上有两种清除¹ O_2 (单线态氧)的方式:一种是通过光捕获机构的调节减少³chl的产生;另一种是通过膜结合的猝灭剂猝灭三线态叶绿素和¹ O_2 。Foyer 等(1991)认为通过两个途径可以缩短三线态叶绿素寿命:一是通过反应中心的光化学反应和电子传递;另一是通过能量的热耗散使叶绿素从激发态转变到基态。

3.2 通过光化学反应的耗散机制

激发能可以作为叶绿素荧光重新激发,转移到反应中心,并被用于驱动光化学反应。由光合作用的光化学反应引起的荧光水平的降低称为 qp(荧光的光化学猝灭)。光合碳同化的量子效率与 PSII 的光化学效率之间具有直线关系。大麦在冷胁迫时维持一定的电子传递速率是其抗冷性的根本原因(Jeon 等,1998)。4℃中度光照下,在水稻和大麦间

并没有非光化学猝灭水平和叶黄素循环活性明显的差异,但由于大麦可借光化学机制耗散过多的光能,所以水稻比大麦更易于受到冷诱导的光抑制(Xu 等,1999)。

3.3 通过非光化学猝灭过程的耗散机制

激发能也可通过热耗散的过程去激发,如 NPQ(非辐射能量耗散)。光下冷害中,大麦和冷抗性水稻品种玉米黄质在 1 h 之内增加很快,但在冷敏感水稻中很慢,这可以解释冷敏感的原因。Xu 等(2000c)也指出,对光抑制敏感的水稻不能发展有效的 NPQ 途径。将水稻叶片暴露于低温下,可引起非光化学荧光猝灭发育速度的急剧降低,这与低温引起的 NPQ 快速释放 qf 的限制有关。外源饲喂抗坏血酸可以提高玉米黄质的合成速率,显著增加 qf 发育的速度;PS II 捕光天线系统中,与 Z 相连的热能的耗散增加,使饲喂叶片中 Q_A 还原态降低,因而,外源抗坏血酸的保护作用是因为它提高了叶黄素循环的活性,显著增加水稻对冷诱导的光抑制的抵抗力(Xu 等,2000a)。Xu 等(2000b)研究进一步证实,对完整的水稻叶片饲喂外源的还原型谷胱甘肽或半胱氨酸,低温高光下光抑制的速度和程度加剧,这是因为显著抑制了高光冷害叶片中叶黄素循环中的玉米黄质和环氧玉米黄质的形成,降低了 NPQ 所致。但也有不同的观点。Rorat 等(2001)研究发现,4℃低温下,马铃薯冷敏感品种的 PSII 光化学和光合电子传递严重降低,但在抗冷品种中却变化轻微;但两个品种的 NPQ 却连续下降,因而认为 NPQ 与低温的冷驯化不相关。

总之,植物光合机构避免强光破坏的保护机制是复杂多样的,而且在自然条件下还可能是相互联系的。其中哪一种机制贡献最大,则因物种、生长经历和环境条件等的不同而异。为提高植物防御低温光抑制能力,可采用冷锻炼方法和利用基因工程技术来提高植物的抗冷性(段伟等,2003)。

参考文献:

- Alscher RG, Donahue JL, Cramer CL. 1997. Reactive oxygen species and antioxidants: Relationships in green cells[J]. *Physiol Plant*, **100**: 224-233.
- Casano LM, Gomcz LD, Lascano HR, et al. 1997. Inactivation and degradation of Cu-Zn SOD by active oxygen species in wheat chloroplasts exposed to photooxidative stress [J]. *Plant Cell Physiol*, **38**: 433-440.
- Chen GX(陈国祥), He B(何兵), Wei JC(魏锦城), et al. 2000. Effects of strong light stress at low temperature on

- structure and function of photosystem I from wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves (低温下强光胁迫对小麦叶片光系统 I 结构与功能的影响)[J]. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), 26(4): 337-342.
- Dai YH(代玉华), Liu XY(刘训言), Meng QW(孟庆伟), et al. 2004. Changes of photoinhibition and fatty acid composition in thylakoid membrane of cucumber leaves during low temperature and weak light stress and the course of recovery (低温弱光处理及恢复期间黄瓜叶片的光抑制与类囊体膜中脂肪酸组成的变化)[J]. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 40(1): 14-18.
- Duan W(段伟), Li XG(李新国), Meng QW(孟庆伟), et al. 2003. Photoinhibition mechanisms of plant under low temperature (低温下的植物光抑制机理)[J]. *Acta Bot Borealis Occident Sin* (西北植物学报), 23(6): 10-17.
- Foyer CH, Lelandais M, Edwards E, et al. 1991. The role of ascorbate in plants, interactions with photosynthesis, and regulatory significance[A]. In: Pell EJ, Steffen KL(eds). *Active Oxygen/Oxidative Stress and Plant Metabolism*, Proceedings of 6th annual Penn State symposium in Plant Physiology[C]. Penn State University; American Society of Plant Physiologists, 131-144.
- Foyer CH, Harbinson J. 1999. Relationships between anti-photosynthesis[A]. In: Frank HA, Young AJ, Britton G, et al. (eds). *The Photochemistry of Carotenoids*[C]. The Netherlands; Kluwer Academic Publishers, 305-325.
- Foyer CH, Noctor G. 2000. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling[J]. *New Phytol*, 146(3): 359-388.
- Golbeck JH, Bryant DA. 1991. Photosystem I. *Curr Top Bioenerg*[M], 163-177.
- Guo LW(郭连旺), Shen YG(沈允钢). 1996. Protective Mechanisms against photodamage in photosynthetic apparatus of higher plants (高等植物光合机构避免强光破坏的保护机制)[J]. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 32(1): 1-8.
- Guo YP(郭延平), Zhang LC(张良诚), Hong SS(洪双松), et al. 2000. Responses of gas exchange and chlorophyll fluorescence to different low temperatures in satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) (温州蜜柑叶片气体交换和叶绿素荧光对低温的响应)[J]. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), 26(2): 88-94.
- Hetherington SE, He J, Smillie RM. 1989. Photoinhibition at low temperature in chilling susceptible and resistant plants [J]. *Plant Physiol*, 90: 1609-1615.
- Ishibashi M, Sonoike K, Watanabe A. 1997. The inhibition of photosynthesis after exposure of bean leaves to various low levels of CO₂ [J]. *Plant Cell Physiol*, 38: 619-624.
- Jeon YA, Xu CC, Chung BC, et al. 1998. Xanthophyll cycle activity and chlorophyll fluorescence quenching in relation to chilling sensitivity in rice and barley leaves[A]. *Photosynthesis: mechanisms and effects*[C]. Volume IV, Proceedings of the XIth International Congress on Photosynthesis, 2505-2508.
- Krouse GH, Wei E. 1981. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basic[J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42: 313-349.
- Li XG(李新国), Duan W(段伟), Meng QW(孟庆伟), et al. 2002. PSI photoinhibition under low temperature (PSI 的低温光抑制)[J]. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 38(4): 375-381.
- Liu P(刘鹏), Meng QW(孟庆伟), Zhao SJ(赵世杰). 2001. Chilling induced photoinhibition and biochemical protective mechanism of chilling sensitive plants (冷敏感植物的低温光抑制及其生化保护机制)[J]. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 37(1): 76-82.
- Maurop P, Dainese R, Lannoye R, et al. 1997. Cold-resistant and cold-susceptible maize lines differ in the phosphorylation of the photosystem II subunit, CP29 [J]. *Plant Physiol*, 115: 171-180.
- Melis A. 1996. Excitation energy transfer; functional and dynamic aspects of Lhc(cab) proteins[A]. In: Ort DR, Yocum CF(eds). *Advances in photosynthesis*[C]. The Netherlands; Kluwer Academic Publishers, 4: 523-538.
- Neubauer C, Schreiber U. 1989. Photochemical and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence induced by hydrogen peroxide[J]. *Z Naturforsch*, 44: 262-270.
- Nishida I, Murata N. 1996. Chilling sensitivity in plants and cyanobacteria; The crucial contribution of membrane lipids[J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 47: 541-568.
- Niyogi KK. 1999. Photoprotection revisited; Genetic and molecular approaches[J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 50: 333-359.
- Ogawa K, Kanematsu S, Takabe K, et al. 1995. Attachment of Cu-Zn superoxide dismutase to thylakoid membranes at the site of superoxide generation (PSI) in spinach chloroplasts: detection by immuno-gold labeling after rapid freezing and substitution method[J]. *Plant Cell Physiol*, 36: 565-573.
- Osmond CB. 1981. Photorespiration and photoinhibition, some implications for the energetics of photosynthesis[J]. *Biochim Biophys Acta*, 639: 77.
- Ritcher M, Riöhle W, Wils A. 1990. Studies on the mechanism of photosystem II. The involvement of toxic oxygen species[J]. *Photosynth Res*, 24: 237-243.
- Rorat T, Havaux M, Irzykowski W, et al. 2001. PS II-S gene expression, photosynthetic activity and abundance of plastid thioredoxin-related and lipid-associated proteins during chilling stress in *Solanum* species differing in freezing resistance[J]. *Physiol Plant*, 113: 72-78.
- Sonoike K, Terashima I. 1994. Mechanism of photosystem I photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L [J]. *Planta*, 194: 287-293.
- Sonoike K. 1996. Photoinhibition of photosystem I: Its physiological significance in the chilling sensitivity of plants[J]. *Plant Cell Physiol*, 37: 239-247.
- 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.
- Tjus Staffan Erling, Birger Lindberg M?ller, Henrik Vibe Scheller. 1998. Photosystem I is a nearly target of photoinhibition in barley illuminated at chilling temperatures[J]. *Plant Physiol*, 116: 755-764.

- Bot, **82**: 141—149.
- Li Y(李 昂), Wang KQ(王可青), Ge S(葛 颂). 2000. Genetic diversity within and among populations of *Violatenuicornis* with reference to sampling strategies(不同采样策略对细距堇菜遗传多样性估算的影响)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **42**(10): 1 069—1 074.
- Liu SN(刘树楠), Sun TA(孙天恩), Li GB(李根保). 1998. Transformation of *Ginkgo* hairy root and establishment of its suspension culture clone(银杏发根的转化及其悬浮培养无性系的建立)[J]. *J Wuhan Univ(Nat Sci Edition)*(武汉大学学报(自然科学版)), **44**(2): 238—240.
- Manhart JR. 1994. Phylogenetic analysis of green plant rbcL sequences[J]. *Mol Phylogenet Evol*, **3**: 114—127.
- Palmer JD, Stein DB. 1982. Conservation of chloroplast genome structure among vascular plants[J]. *Curr Genet*, **10**: 823—834.
- Rudhul HK, Nayema NK, Igor D. 2002. DNA polymorphism in the living fossil *Ginkgo biloba* from the Eastern United States[J]. *Genome*, **45**: 8—12.
- Rothwell GW. 1994. Phylogenetic relationship among ferns and gymnosperms an overview[J]. *J Plant Res*, **107**: 411—416. Strauss SH, Palmer JD, Hower GT, et al. 1988. Chloroplast genomes of two conifers lack a large inverted repeat and are extensively rearranged[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, **85**: 3 898—3 902.
- RW, Tulecke W, et al. *Ginkgo biloba*——a Global Treasure [M]. Springer-Verlag, Tokyo, 159—172.
- Suzuki J, Bauer CE. 1992. Light-independent chlorophyll biosynthesis; involvement of the chloroplast gene, chlL[J]. *Plant Cell*, **4**: 929—940.
- Tan XF(谭晓风), Fu FM(胡芳名), Zhang QF(张启发). 1998. Identification of main cultivars in *Ginkgo biloba* by RAPD markers(银杏主要栽培品种的分子鉴别)[J]. *J Central South Fore Univ*(中南林学院学报), **18**(3): 1—8.
- Tsumura Y, Ohba K. 1997. The genetic diversity of isozymes and the possible dissemination of *Ginkgo biloba* in ancient times in Japan[A]. In: Hori T, Rideg Raubeson LA, Jansen RK. 1992. Chloroplast DNA evidence on the ancient evolutionary split in vascular land plants[J]. *Science*, **255**: 1 697—1 699.
- Troitsky AV, Melekhovets YF, Rakhimova GM, et al. 1991. Angiosperm origin and early stages of seed plant evolution deduced from rRNA sequence comparisons[J]. *J Mol Evol*, **32**: 253—261.
- Wang XM(王晓梅), Song WQ(宋文芹), Liu S(刘松), et al. 2001. Rapd makers related to sex locus in *Ginkgo biloba*(与银杏性别相关的 RAPD 标记)[J]. *Acta Sci Nat Univ Nankai*(南开大学学报(自然科学)), **34**(3): 116—117.
- Wang XM(王晓梅), Song WQ(宋文芹), Liu S(刘松), et al. 2001. AFLP markers related to sex in a dioecious plant, *Ginkgo biloba* L.(利用 AFLP 技术筛选与银杏性别相关的分子标记)[J]. *Acta Sci Nat Univ Nankai*(南开大学学报(自然科学))[J], **34**(1): 5—9.
- Zhang JY(张建业), Chen LG(陈力耕), Hu XQ(胡西琴), et al. 2002. Leafy homologous gene cloned in maidenhair tree (*Ginkgo biloba* L.)(银杏 LEAFY 同源基因的分离与克隆)[J]. *Sci Silv Sin*(林业科学), **38**(4): 167—170.
- Muriel Jager, Alexandre Hassanin, Michael Manuel, Hervé Le Guyader, Jean Deutsch. MADS-box genes.
- Zhang L(张 伦), Zhang X(张 熙), Wu JJ(吴建军), et al. 1999. Induction and culture of *Ginkgo* hairy root(银杏毛状根的诱导和培养)[J]. *Guizhou Sci*(贵州科学), **17**(6): 132—134.

(上接第 379 页 Continue from page 379)

- Terashima I, Funayama S, Sonoike K. 1994. The site of photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. at low temperatures is photosystem I, not system II [J]. *Planta*, **193**: 300—306.
- Terashima I, Noguchi K, Itoh-Nemoto T, et al. 1998. The cause of PSI photoinhibition at low temperatures in leaves of *cucumis sativus*, a chilling susceptible plant [J]. *Physiol Plant*, **103**: 295—303.
- Wei J(魏 捷), Yu H(余 辉), Li LB(李良璧), et al. 2000. Process on photodamage of pigments and proteins in PSI pellets of spinach(菠菜 PSI 颗粒中色素和蛋白的光破坏进程)[J]. *Chin Sci Bull*(科学通报), **45**(6): 612—617.
- Wiese C, Shi LB, Helber U. 1998. Oxygen reduction in the Mehler reaction is insufficient to protect photosystems I and II of leaves against photoinactivation [J]. *Physiol Plant*, **102**: 437—465.
- Xu CC, Jeon YA, Lee CH. 1999. Relative contribution of photochemical and non-photochemical routes to excitation energy dissipation in rice and barley illuminated at a chilling temperature [J]. *Physiol Plant*, **107**: 447—453.
- Xu CC, Lin RC, Li LB, et al. 2000a. Inc. rease in resistance to low temperature photoinhibition following ascorbate feeding is attributable to an enhanced xanthophyll cycle activity in rice (*Oryza sativa* L.) leaves [J]. *Photosynthetica*, **38**: 221—226.
- Xu CC, Li LB, Kuang TY. 2000b. The inhibited xanthophyll cycle is responsible for the increase in sensitivity to low temperature photoinhibition in rice leaves fed with glutathione [J]. *Photosynth Res*, **65**(2): 107—114.
- Xu CC, Li LB, Kuang TY. 2000c. Photoprotection in chilling-susceptible and -esistant plants illuminated at a chilling temperature; role of the xanthophyll cycle in the protection against lumen acidification [J]. *Australian Journal of Plant Physiol*, **27**(7): 669—675.
- Xu ZF(徐志防), Luo GH(罗广华), Ke DS(柯德森), et al. 2002. Chlorophyll fluorescence quenching induced by superoxide anion(超氧阴离子诱导的叶绿素荧光猝灭)[J]. *Prog Biochem Biophys*(生物化学与生物物理进展), **29**(1): 139—143.