

植物光系统 II (PSII) 应答非生物胁迫机理研究进展

程爽¹ ULAANDUU Namuun¹ 李卓琳² 胡海玲¹ 邓晓霞¹ 李月明¹
王竞红¹ 蔺吉祥¹

(1. 东北林业大学园林学院, 哈尔滨 150040; 2. 上海师范大学天华学院, 上海 201815)

摘要: 植物生长过程受到一系列以环境因子(温度、干旱、盐和重金属等)为代表的非生物胁迫影响,进而阻碍以物质转化与能量代谢等为主要特征的光合进程。光系统 II (PSII) 是位于类囊体膜上的多亚基色素-蛋白质复合物,通过捕获光能完成水的光解和质体醌的还原,对植物生长发育尤为重要。一般来说,非生物胁迫会抑制 PSII 的活性、影响 PSII 的结构、阻碍电子传递和能量转换,而 PSII 作为光合作用中最易受影响的部分,近年来与环境因子之间的关系备受关注。基于此,本文对主要非生物胁迫如温度、干旱、盐,以及重金属下植物 PSII 的生理应答研究进行了归纳,并基于叶绿素荧光技术从 PSII 的结构与功能、电子传递过程、光抑制与光保护等方面进行了综述。并对现有研究的不足提出了展望,为今后深入研究非生物胁迫下植物 PSII 响应逆境胁迫过程中的生理与分子机制提供理论基础。

关键词: 非生物胁迫;光系统 II (PSII);叶绿素荧光技术;光合电子传递;光抑制

DOI: 10.13560/j.cnki.biotech.bull.1985.2023-0658

Research Progress in the Mechanism of Plant Photosystem II (PSII) Responding to Abiotic Stress

CHENG Shuang¹ ULAANDUU Namuun¹ LI Zhuo-lin² HU Hai-ling¹ DENG Xiao-xia¹ LI Yue-ming¹
WANG Jing-hong¹ LIN Ji-xiang¹

(1. College of Landscape Architecture, Northeast Forestry University, Harbin 150040; 2. Shanghai Normal University Tianhua College, Shanghai 201815)

Abstract: Plant growth process is influenced by a series of abiotic stresses represented by environmental factors (temperature, drought, salinity, and heavy metals, etc.), which hinder the photosynthetic process mainly characterized by substance conversion and energy metabolism. Photosystem II (PSII) is a multi-subunit pigment-protein complex located on the thylakoid membrane, which is particularly important for plant growth and development by capturing light energy to complete the photolysis of water and plastoquinone reduction. Generally, abiotic stress may inhibit the activity of PSII, affect its structure, and hinder electron transport and energy conversion. As the most vulnerable part of photosynthesis, PSII has attracted much attention in recent years due to its relationship with environmental factors. Based on this, this article summarized the physiological responses of plant PSII under major abiotic stresses such as temperature, drought, salt and heavy metals, and reviewed the structure and function of PSII, electron transfer process, photoinhibition and photoprotection based on chlorophyll fluorescence technology. It also provides a theoretical basis for further research on the physiological and molecular mechanisms of plant PSII response to abiotic stress.

Key words: abiotic stress; photosystem II (PSII); chlorophyll fluorescence technique; photosynthetic electron transport; photoinhibition

收稿日期: 2023-07-11

基金项目: 黑龙江省留学回国人员择优资助项目(415011)

作者简介: 程爽, 女, 硕士研究生, 研究方向: 蓖麻干旱生理; E-mail: 2022120637@nefu.edu.cn; ULAANDUU Namuun 为本文共同第一作者

通讯作者: 蔺吉祥, 男, 教授, 博士生导师, 研究方向: 植物逆境生理生态学; E-mail: linjixiang@nefu.edu.cn

全球气候变化加剧了非生物胁迫发生的频率和程度,植物生长发育会受到一系列环境因子(温度、干旱、盐和重金属等)的影响,并且形态与生理过程发生变化以适应胁迫逆境,如光合与呼吸作用、生物膜稳定性、基因表达与分子调控网络改变等^[1]。其中,光合作用是植物进行物质转化和能量代谢的关键途径,对其生长发育起着至关重要的调节作用。光系统 II (PSII) 是光合作用中最脆弱的部分,其稳定性决定植物的正常生长发育。因此,探究非生物胁迫下 PSII 的变化尤为重要。

光合作用的光化学反应是由两个包括光合色素在内的光系统完成的,即光系统 I (PSI) 和光系统 II (PSII)。光合色素吸收光能后,会引起电荷分离和光化学反应,一方面将水氧化,释放氧气;另一方面进行电子传递,将 NADP^+ 还原成还原型辅酶 II (triphosphopyridine nucleotide, NADPH) (图 1)。PSII 存在于光合生物类囊体膜中,是一种多亚基色素-蛋白质复合物,包含光反应中心 (reaction center, RC)、捕光叶绿素 a/b 结合蛋白 (light-harvesting complex, LHC) 以及放氧中心复合物 (oxygen-evolving complex, OEC)^[2]。当植物面对逆境胁迫时,PSII 结构和功能均会发生改变,PSII 天线复合体中的激发能量传递和反应中心的电子传输受到抑制,导致 PSII 反应中心失活^[3]。PSII 活性降低和电子传递链 (electron transport chain, ETC) 的过度还原还会导致光氧化现象的发生^[4]。与此同时,植物可以通过光呼吸消耗过量 NADPH^[5]、非光化学猝灭 (non-photochemical quenching, NPQ)^[6]、D1 蛋白周转以及 PSI 和 PSII 的环式电子传递 (cyclic electron flow, CEF) 等^[7]途径,来形成光保护机制,避免植物受到逆境胁迫的伤害。

一般来说,PSII 会对逆境胁迫较为敏感,而叶绿素荧光技术作为一种可以快速、无损检测植物光合性能的方法,在分析植物 PSII 光化学活性、电子传递能力及光能利用方面发挥着重要的作用^[8],并且在小麦^[9] (*Triticum aestivum* L.)、棉花^[10] (*Gossypium* spp.)、水稻^[11] (*Oryza sativa* L.)、玉米^[12] (*Zea mays*) 等植物中被广泛应用。通过分析荧光诱导动力学曲线 (chlorophyll fluorescence kinetics curve, OJIP),可以有效地探究不同环境胁迫对 PSII 和光

合电子传递链组分的生理状况,更深入了解植物的原初光化学反应以及 PSII 反应中心电子氧化还原状态^[13]。因此,基于叶绿素荧光参数以及荧光动力学曲线,分析植物在非生物胁迫下 PSII 电子传递效率和能量分配比率,可以更明确植物的光吸收和保护机制。

近年来,PSII 作为光合机制中最易受影响的部分,非生物胁迫对其影响备受关注。基于此,本文对植物光系统 II (PSII) 应答非生物胁迫,如温度、干旱、盐以及重金属的机理研究进行了归纳,并提出了研究展望,旨在为更深入理解逆境胁迫下的植物光合适应机理提供理论依据。

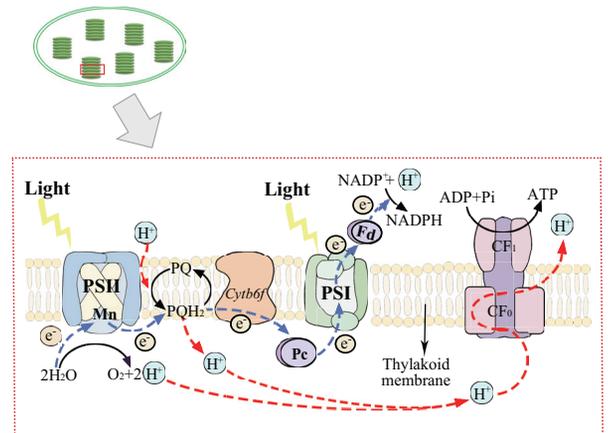


图 1 叶绿体光合电子传递过程

Fig. 1 Photosynthetic electron transport in chloroplasts

1 温度胁迫对植物 PSII 的影响

在逆境胁迫下,植物的光合色素易发生降解,这不仅会降低捕光天线的工作效率,还会影响 PSII 的结构和功能。其中,短期温度胁迫会破坏类体内光合色素的生物合成,导致光合色素 (Chl) 积累减少;长期胁迫则会触发 Chl 的降解,甚至会对其造成不可逆的损害。PSII 复合体极易受到温度的影响,即使是在短时间的高温胁迫下,PSII 的反应中心 (RC) 和放氧中心复合物 (OEC) 也会受到抑制,并且后者较前者更为敏感^[14]。OEC 结构由该亚基和其他 3 种 PSII 外在蛋白 (PsbP、PsbQ 和 PsbR) 组成,但高温会抑制水氧化,同时会使外在蛋白从 OEC 复合体中分离,因此, OEC 的供体位点会成为温度胁迫

时损伤的主要靶位点^[15]。捕光叶绿素 a/b 结合蛋白 (LHC) 参与光能的吸收和运输, 其表达水平的变化会直接影响光系统的活性^[16]。逯久幸等^[17]研究发现, LHC 结合基因在低温处理后下调表达, 这可能会导致捕光复合体的捕光面积减少, 降低光能吸收, 减少过剩光能对秋菊 (*Dendranthema morifolium*) 叶片产生的损伤。

温度胁迫下 PSII 电子传递受到影响, 其原因一方面是 PSII 结构的完整性受到破坏, 另一方面是类囊体膜的流动性有所变化, 导致 PSII 光捕获复合物移位。前人研究表明, 35–45℃ 可诱导电子的循环运输, 加快类囊体膜的流动性, 损害细胞内稳态和植物的代谢^[18]。通过快速叶绿素荧光诱导曲线 (OJIP 曲线), 可以有效地判断温度胁迫下 PSII 反应中心的变化。尹曠鹏等^[19]研究发现, 随着温度的升高, 在 J 点的相对可变荧光强度 (V_j) 和在 K 点的相对可变荧光强度 (V_k) 均有不同程度的增加, V_j 上升说明光合电子传递链中 Q_A 到 Q_B 的电子传递受阻, 还原态 Q_A 积累量逐渐增多。 V_k 的增加被认为是 PSII 电子供体侧放氧复合体 OEC 活性受到伤害的特异性标志, 高温导致番茄 (*Solanum lycopersicum* L.) 幼苗叶片 PSII 光化活性降低的原因, 主要与 PSII 供体侧 OEC 的功能及 PSII 受体侧 Q_A 向 Q_B 的电子传递受阻有关, 特别是供体侧更为敏感。植物处于高温胁迫下, 还会导致细胞色素 Cytb6/f 复合物上的质体醌 (PQH₂) 氧化位点的电子转移受到抑制。因此, 高温通过降低 PSII 受体的氧化性能来影响光合作用, 并降低 PSII 和 PSI 的光合电子传输效率。低温主要通过降低叶片 PSII 的实际量子产量 (Φ_{PSII}) 和光化学猝灭系数 (q_p), 引起叶片光合速率下降。李书鑫等^[20]基于 OJIP 曲线对玉米幼苗叶片响应低温胁迫的研究结果发现, 胁迫下 W_k 显著增加了 44.7%, 而 OEC 则减少了 13.1%; 这表明低温胁迫会造成玉米叶片供体侧损伤。与此同时, 低温还会造成 ψ_0 、 ψE_0 分别减少 6.82%、29.7%, 这也进一步证实了在 PSII 中电子传递受阻从而抑制电子传递, 影响植株的光合能力。

温度胁迫抑制 PSII 的活性, 导致 PSII 光化学效率的下降和光抑制的发生。随着高温胁迫程度和胁迫时间的增加, 黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 叶片单位

PSII 反应中心吸收的光能 (ABS/RC)、捕获用于还原 Q_A 的能量 (TRo/RC) 和耗散掉的能量 (Dio/RC) 均有所升高, 而单位 PSII 反应中心捕获的用于电子传递的能量 (ETo/RC) 则降低, 这表明天线色素吸收和捕获的光能增加, 但用于电子传递的能量减少, 出现 PSII 的光抑制^[21]。PSII 反应中心的 D1 蛋白是发生光合抑制的初始位点, 低温会抑制参与 PSII 光损伤修复循环蛋白质的从头合成以及产生成熟 D1 蛋白的前体加工, 使 PSII 的光抑制明显增加^[22]。Murata 等^[23]分别研究了低温胁迫对光损伤和修复过程的影响发现, 低温抑制 PSII 的光修复, 但不影响对 PSII 的光损伤。而且低温胁迫下还会诱导活性氧 (reactive oxygen species, ROS) 的产生, 间接引起细胞膜损伤, 因此温度胁迫下 PSII 光抑制也有部分原因是 PSII 能量过剩造成的。

2 干旱胁迫对植物 PSII 的影响

干旱胁迫对光系统的影响表现在类囊体基粒空泡化且皱缩变形, 从而导致捕获光子的 PSII 解体^[24]。缺水条件下 NADP 的再生会受到影响, 导致电子传递链过度减少。与此同时, PSII 放氧中心复合物 (OEC) 在干旱胁迫下成为主要受损位点^[25]。PSII 核心蛋白 D1、D2 和补光色素蛋白 LHCII 的稳态水平, 在短期干旱胁迫下也会显著降低。Pandey 等^[26]研究发现, 随着干旱胁迫程度的增加, PSII-LHCII 和 PSII 二聚体超复合物的丰度减少, 而 LHCII 单体增加, Sárvári 等^[27]也发现了类似结论。这是由于干旱胁迫下植物类囊体的堆积松散, PSII 中心复合物发生解离, 从而导致了 PSII 反应中心核心蛋白减少。除此之外, 前人研究发现, 干旱胁迫不仅会对 PSII 的反应中心造成损害, 还会影响 PSII 光化学^[28]和蛋白质磷酸化^[29]。Chen 等^[30]对拟南芥 (*Arabidopsis thaliana* L.) 响应干旱胁迫的研究发现, PSII 蛋白的磷酸化水平在短期干旱胁迫下没有变化, 但长期干旱胁迫则导致其水平显著降低。

干旱胁迫会使植物 PSII 光化学效率降低, 电子转移受阻。PSII 的最大光化学效率 F_v/F_m 和效能指数 PI_{ABS}, 均是反映植物 PSII 光化学活性的重要指标。Liu 等^[31]研究发现, 随着干旱时间的延长, 桑树 (*Morus alba* L.) 叶片的 F_v/F_m 、效能指数 PI_{ABS} 和

PI_{total} 值均呈降低趋势, 其中 PI_{ABS} 和 PI_{total} 值与 CK 相比分别降低了 37.5%、46.2%, 这说明干旱胁迫会导致 PSII 光化学活性的降低。另外, PSII 的量子产率 ($\Phi PSII$) 经常被用来预测线性电子传输的速率。Miao 等^[32] 研究发现, 随着干旱强度的增加, 紫参 (*Rubia yunnanensis*) 幼苗中 $\Phi PSII$ 、qP、ETR 值均趋于降低, 这表明 PSII 反应中心开放的比例降低, 用于光化学反应中电子转移的叶绿素捕获光能减少, 光化学量子产率下降。质体醌 (PQ) 是光系统 II 与细胞色素之间的溶脂性电子载体, Luo 等^[33] 研究发现, 小麦幼苗干旱胁迫后对 PSII 的损害, 是由于 PQ 池减少引起的线性电子传输受阻。叶绿素荧光 (chlorophyll fluorescence, ChlF) 除了可以用于表示光能的吸收传递外, 还可以被用来表达反应中心的供体侧和受体侧的氧化还原状态。在标准化 OJIP 曲线上, 烤烟 (*Nicotiana tabacum* L.) 幼苗的 V_J 和 V_K 在干旱胁迫下均有不同程度的增加, 说明干旱胁迫下 PSII 光化学活性的降解与 PSII 供体侧和受体侧电子传输受阻有关^[34]。此外, 有研究发现, 干旱胁迫通常与高温协同出现, 在孙欧文^[35] 的研究中发现绣球 (*Hydrangea macrophylla*) 的 F_v/F_m 和 F_v'/F_m' 随高温干旱胁迫程度增加而减小, 重度复合胁迫后 F_v'/F_m' 达最小值, 这说明复合胁迫显著降低了 PSII 反应中心的活性, 且比单一胁迫更为明显。

光合生物中光抑制是不可避免的, 但光合生物能够通过快速有效地修复 PSII 来克服光损伤。因此, 光抑制的程度取决于 PSII 的光损伤与光修复之间的平衡^[36]。干旱胁迫会使 PSII 天线色素吸收的能量流向光化学的部分减少, 以热耗散和荧光形式散失的能量增加。Liu 等^[37] 研究发现, 拟南芥通过增加自身 NPQ 水平, 耗散掉多余的光能并降低光化学反应效率, 来避免受到干旱胁迫的危害。在绿豆 (*Vigna radiata*) 中, 干旱胁迫降低了 ETR (II) 的同时也使 NPQ 显著增加, 表明干旱胁迫使 PSII 受体侧电子的积累增加, 导致非光化学猝灭增加^[38]。NPQ 的增加可能是由于 NPQ 的光保护成分增加或非调节光抑制过程。因此, 通过引发 NPQ 依赖性能量的耗散机制, 可以有效保护 PSII 功能, 维持 PSII 光化学活性^[39-40]。

3 盐胁迫对植物 PSII 的影响

盐胁迫也是制约植物生长与产量的重要非生物胁迫因子。盐胁迫下 Na^+ 毒性会对光系统产生比渗透压更为严重的氧化应激, 这种盐诱导的氧化应激会破坏 PSII 反应中心、氧进化复合体和奎宁受体的还原活性, 从而导致 PSII 活性降低^[41-42]。Mehta 等^[43] 对小麦的研究发现, 盐胁迫造成的损害在 PSII 的供体侧比受体侧更为突出, 当胁迫解除时受体侧可以完全恢复, 而供体侧仅可恢复 80%。Yin 等^[44] 研究发现, 与对照相比, NaCl 胁迫下在 K 点的相对可变荧光强度 (V_K) 增加了 14.34%, 这表明 NaCl 胁迫导致 PSII 供体侧活性受到抑制和 OEC 损伤。因此, 盐胁迫造成的离子胁迫和渗透胁迫会使 PSII 系统反应中心受到损伤, 降低植物的光合电子传递效率以及 PSII 的反应中心活性。

高浓度的盐胁迫不仅会破坏类囊体的结构, 降低光合能力, 还阻碍类囊体膜上 PSII 反应中心电子从供体侧向受体侧传递, 降低光化学效率^[45]。Salim 等^[46] 研究结果表明, 盐胁迫导致大麦的吸收 (ABS/RC)、捕获 (TR_o/RC) 和电子传递 (ET_o/RC) 能量通量均显著降低, 其中 ET_o/RC 下降最为显著, 与对照相比下降了约 39%。这表明胁迫下反应中心的电子转移降低, 降低了 PSII 的初级光化学反应。一般来说, 正常生长的植物 PSII 的最大光化学效率 (F_v/F_m) 较为稳定, 只有在受到胁迫时才会出现明显变化。周晓瑾等^[47] 对裸果木 (*Gymnocarpus przewalskii*) 的研究发现, 其 F_v/F_m 、 $\Phi PSII$ 和 ETR 值均随着 NaCl 浓度的增加呈显著下降趋势, 表明盐胁迫影响了裸果木叶片的电子传递速率和光化学量子产率, PSII 复合体受到破坏, 使植物体内有机物质积累减少, 这也与刘晓龙等^[48] 在水稻上的研究结果一致。另外, 随着盐浓度的增加, 桑树幼苗叶片的 ET_o/RC 和 ET_o/CS_m 显著降低, DI_o/RC 和 DI_o/CS_m 升高, 说明在盐胁迫下, 叶片用于电子转移的吸收能量减少, 而用于热耗散的能量增加, 这对降低 PSII 中多余的激发能, 保护电子传递链起到了积极的作用^[49]。除单盐胁迫外, 植物还会受到盐碱复合胁迫的危害。张云鹤等^[42] 的研究表明, 低浓度混合盐碱胁迫下

水稻幼苗叶片受到的抑制较小, PSII 受损较轻; 当混合盐碱胁迫浓度升高到 120 mmol/L 时, 较高浓度的混合盐碱使光系统 II 反应中心受到严重损伤, 显著降低叶片的光能利用率, 最终导致植株生长受到抑制。

植物光合作用受到盐胁迫时, 光合电子传递链上的过剩电子以及过剩的能量会导致活性氧的积累, 从而导致过氧化损伤的加剧^[50]。刘美岑等^[51]研究发现, 甜瓜 (*Cucumis melo*) 幼苗具有主动响应 NaCl 胁迫的适应机制, 低浓度处理下通过调节气孔开度、维持高叶绿素含量、提高抗氧化酶活性, 从而保持较高的 PSII 电子传递功能, 减缓盐胁迫对光系统的抑制作用。随着 NaCl 处理浓度的升高, 2 个甜樱桃 (*Prunus avium* L.) 砧木的 NPQ 呈现逐渐升高的趋势^[52], 与对照相比, 在 150 mmol/L NaCl 胁迫下分别显著增加了 73.2% 和 117.9%。因此在盐胁迫下植物通过降低 PSII 原初光能转换效率和抑制电子传递效率, 以减少用于光化学电子传递的份额, 从而减轻光合器官受损伤的程度; 同时 PSII 反应中心会启动保护性调节机制, 通过增加热耗散来消耗过多激发能, 从而实现自我保护。

4 重金属胁迫对植物 PSII 的影响

一些金属元素如镉 (Cd)、铜 (Cu)、汞 (Hg)、铅 (Pb)、锌 (Zn) 等同样会对植物生理代谢过程产生破坏^[53]。许多研究表明, 重金属进入植物体内会影响补光天线蛋白复合物对光能的捕获和传递。LHC II b 为主体捕光色素复合物, 在植物体内主要以三聚体的形式存在, LHC II b 三聚体结构的形成是高效光能捕获的前提。Janik 等^[54]研究发现, Cd 胁迫下黑麦 (*Secale cereale* L.) 幼苗中 LHCII b 复合物的含量较对照相比显著降低, 这是因为 Cd 会降低 LHC II b 的聚集度, 三聚体结构减少, 单体和寡聚体结构变多, 进而降低对光能的捕获效率。除此之外, 重金属还会对 PSII 活性产生不利影响, D1 和 D2 作为 PSII 的核心蛋白, 在 Cd 胁迫下其含量显著下降, 但不同品种间的下降存在差异, 可能是因为不同水稻品种在 Cd 胁迫下具有不同的抗性^[55]。高浓度的重金属还会与 PSII 供受体侧蛋白结合, 破坏蛋白功能, 从而导致反应中心两侧产生不平衡的氧化还原

状态。前人研究发现, 进入植物体内会与 PSII 供受体侧蛋白中的 -SH 结合, 强烈抑制光合电子传递链, 使反应中心两侧产生不平衡的氧化还原状态, 并产生过量的 ROS 攻击 PSII 反应中心^[56]。Pb 与 PSII 蛋白结合可以诱导 Q_B 复合酶的结构改变, 从而影响 PSII 复合物的稳定性^[57]。

重金属不仅会影响 PSII 的结构和功能, 还会影响 PSII 和 PSI 的光合电子传递。重金属会抑制植物的 PSII 光能捕获, 出现高 q_p 、低 Φ_{PSII} 的现象, 进而阻碍 PSII 供受体侧的电子传递。植物的最大光化学效率 F_v/F_m 在重金属胁迫下表现一定程度的下降, 在甜高粱 (*Sorghum bicolor*)^[58]、榉树 (*Zelkova serrata*)^[59]、水稻^[60] 等中均发现 F_v/F_m 随胁迫程度增加而降低。前人研究发现, 低浓度的 Hg 刺激叶绿素合成, 改善 PSII 反应中心结构, 从而提高光合效率, 而高浓度的 Hg 则抑制 PSII 化学活性和光合电子传递效率^[61]。重金属会破坏电子传递链的多个作用点, Chen 等^[62]分析了 L、K、J 和 I 点的相对可变荧光变化发现, Cu 和 Zn 胁迫处理叶片的 V_J 均显著高于对照, 说明 Q_A 向 Q_B 的电子转移受到了抑制。Zhang 等^[63]研究发现, 随着 Pb 和 Cd 浓度的增加, 桑叶 V_J 和 V_K 均有一定程度的增加, 这表明 Pb 和 Cd 都可以抑制 PSII 供体侧的 OEC 活性, 并且抑制 PSII 受体侧的电子转移。但 V_J 和 V_K 在 Pb 和 Cd 胁迫下的变化并不一致。Pb 胁迫下桑叶 V_J 显著低于 Cd 胁迫, 而 V_K 则相反, 说明 Pb 胁迫对 PSII 供体侧 OEC 的损害更大, Cd 胁迫主要破坏 PSII 受体侧 Q_A 向 Q_B 的电子转移过程; 因为 Pb 胁迫对桑叶 PSII 供体侧的损害程度大于 Cd 胁迫, 所以 Pb 胁迫降低了桑叶 PSII 受体侧的电子压力。

植物体内过量的重金属离子还会诱导光抑制量子产率增加, 从而打破光抑制与光修复的平衡。植物叶片中 PSII 的光抑制不仅与其供体或受体的损伤有关, 还与 Q_A 的还原程度密切相关。姚广等^[64]的研究发现, 随着 Pb 胁迫程度的加深, 玉米 PSI 和 PSII 的活性均不断下降, PSI 的功能减弱进一步阻止了 PSII 向 PSI 的传递, 增加了 Q_A 的还原程度, 从而加重了 PSII 的光抑制。除了 NPQ 途径, 环式电子流 (cyclic electron flow, CEF) 也可以缓解植物在逆境胁迫下的光抑制。杨富文^[65]研究表明, CEF 可

以增加 ΔpH 来驱动合成更多的 ATP, 从而增加 ATP/NADPH 产生比, 增强 PSII 中 OEC 的稳定性, 缓解光抑制。因此, NPQ 与 CEF 是植物 PSII 应对不利环境下缓解光抑制的两种重要调节方式^[66]。

5 总结与展望

温度、干旱、盐、重金属等非生物胁迫, 是限制全球作物生产力的重要制约因子。尽管植物在应对非生物胁迫时自身具有一定的调节能力, 但 PSII 性能的稳定对提高其抗逆能力尤为重要。基于目前本课题组对植物逆境生理的研究发现, 施加外源激素、接种丛枝菌根真菌 (AMF) 等能显著提高非生物胁迫下植物的光合能力, 增强 PSII 的稳定性; 并且综合运用多组学技术对植物光系统抵御逆境胁迫的分子机制做出了进一步阐述。总体而言, 逆境胁迫都会干扰 PSII 的结构与功能, 使电荷分离和能量转换速度变慢, 光反应中心和外部抗氧化体系的功能也受到影响。不利环境条件下抑制植物叶片电子传递的位点往往是 PSII 的电子供体侧和受体侧。植物自身具有一定的调节机制, 如 NPQ、CEF 等途径都可以缓解逆境胁迫下 PSII 的光抑制。本文对国内外非生物胁迫如温度、干旱、盐以及重金属下植物 PSII 的研究进行了归纳与总结, 基于现有研究存在的问题, 未来还需从以下 3 个方面进行深入探究:

(1) 叶绿体类囊体膜中的色素-蛋白质复合物是植物进行光能吸收、传递和转换的关键部位, 因而一直是针对 PSII 进行研究的热点。目前对组成 PSII 复合体的核心蛋白组分 (D1、D2、CP43、CP47、LHCII 复合物) 的研究较为详细, 已经在空间结构、能量传递及分子生物学方面取得了许多重要的成果^[67-68], 但叶绿体类囊体蛋白质组中的大量未知蛋白的功能还有待鉴定。因此, 随着膜蛋白提取分离效率的提高及蛋白质检测技术的改进, 探究更多低丰度蛋白将会有助于对处于非生物胁迫下植物 PSII 的功能及结构进行深入了解, 同时也可以为 PSII 响应逆境胁迫研究提供重要的理论依据。

(2) 叶绿素荧光可以测量光合反应中水的光解、电子传递、类囊体膜上的 pH 梯度形成以及 ATP 合成等过程。大多数关于叶绿素 a 荧光发射的研究都是基于多相荧光瞬态来获得荧光动力学参数, 但由

于影响叶绿素荧光的因素较多, 使其对处于非生物胁迫下植物的监测研究变得更为复杂。另外, 对于各叶绿素荧光参数在生物学意义上还存在很多争议且使用鉴定混淆不清, 有待统一规范。因此, 解析胁迫环境下制约 ChlF 因素的关键机理, 可以进一步解释 PSII 在逆境胁迫下荧光动力学参数变化的分子机制。

(3) PSII 是发生光抑制的原初部位, 有关植物 PSII 光抑制的研究已然取得了重大突破, 目前已发现植物体存在多种光抑制的保护机制, 但并不是每种机制都同等重要, 并且在防御光破坏的主要机制上还存在种间差异。此外, 尽管现阶段有关光抑制的研究都是围绕 PSII 开展的, 但并不是说光抑制只发生在 PSII, 仍有部分植物光抑制发生在 PSI, 对 PSII 毫无影响^[69-71]。从以上事实和目前的研究现状可以看出, 非生物胁迫下植物光合作用的光抑制是一项极其复杂的研究, 仍有许多问题亟待解决, 还需进一步探讨。

参考文献

- [1] Sarkar T, Thankappan R, Mishra GP, et al. Advances in the development and use of DREB for improved abiotic stress tolerance in transgenic crop plants [J]. *Physiol Mol Biol Plants*, 2019, 25(6): 1323-1334.
- [2] Landi M, Guidi L. Effects of abiotic stress on photosystem II proteins [J]. *Photosynthetica*, 2023, 61: 148-156.
- [3] Zhang HH, Xu ZS, Huo YZ, et al. Overexpression of *Trx CDS32* gene promotes chlorophyll synthesis and photosynthetic electron transfer and alleviates cadmium-induced photoinhibition of PSII and PSI in tobacco leaves [J]. *J Hazard Mater*, 2020, 5(398): 122899.
- [4] Gupta R. The oxygen-evolving complex: a super catalyst for life on earth, in response to abiotic stresses [J]. *Plant Signal Behav*, 2020, 15(12): 1824721.
- [5] Huang W, Hu H, Zhang SB. Photorespiration plays an important role in the regulation of photosynthetic electron flow under fluctuating light in tobacco plants grown under full sunlight [J]. *Front in Plant Sci*, 2015, 6: 621.
- [6] Spetea C, Rintamäki E, Schoefs B. Changing the light environment: chloroplast signalling and response mechanisms [J]. *Philos Trans*

- R Soc Lond B Biol Sci, 2014, 369 (1640) : 20130220.
- [7] Murchie EH, Lawson T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications [J] . J Exp Bot, 2013, 64 (13) : 3983-3998.
- [8] 宸珩, 杨文强. 光合生物光抑制现象与光保护措施 [J] . 植物生理学报, 2023, 59 (4) : 705-714.
- Yi H, Yang WQ. Photoinhibition and photoprotection of photosynthetic organisms [J] . Plant Physiol J, 2023, 59 (4) : 705-714.
- [9] 原佳乐, 马超, 冯雅岚, 等. 不同抗旱性小麦快速叶绿素荧光诱导动力学曲线对干旱及复水的响应 [J] . 植物生理学报, 2018, 54 (6) : 1119-1129.
- Yuan JL, Ma C, Feng YL, et al. Responses of rapid chlorophyll fluorescence induction kinetic curve of wheat with different drought resistance to drought stress and rehydration [J] . Plant Physiol J, 2018, 54 (6) : 1119-1129.
- [10] 杨淑萍, 危常州, 梁永超. 盐胁迫对不同基因型海岛棉光合作用及荧光特性的影响 [J] . 中国农业科学, 2010, 43 (8) : 1585-1593.
- Yang SP, Wei CZ, Liang YC. Effects of NaCl stress on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence at seedlings stage in different sea island cotton genotypes [J] . Sci Agric Sin, 2010, 43 (8) : 1585-1593.
- [11] 朱春艳, 宋佳伟, 白天亮, 等. NaCl 胁迫对不同耐盐性粳稻种质幼苗叶绿素荧光特性的影响 [J] . 中国农业科学, 2022, 55 (13) : 2509-2525.
- Zhu CY, Song JW, Bai TL, et al. Effects of NaCl stress on the chlorophyll fluorescence characteristics of seedlings of *Japonica* rice germplasm with different salt tolerances [J] . Sci Agric Sin, 2022, 55 (13) : 2509-2525.
- [12] Xu HW, Lu Y, Tong SY. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of maize seedlings under salt stress [J] . Emir J Food Agric, 2018: 199-204.
- [13] Rastogi A, Kovar M, He X, et al. JIP-test as a tool to identify salinity tolerance in sweet sorghum genotypes [J] . Photosynthetica, 2020, 58: 518-528.
- [14] Hamdani S, Gauthier A, Msilini N, et al. Positive charges of polyamines protect PSII in isolated thylakoid membranes during photoinhibitory conditions [J] . Plant Cell Physiol, 2011, 52: 866-873.
- [15] Pérez-Bueno ML, Barón M, García -Luque I. PsbO, PsbP, and PsbQ of photosystem II are encoded by gene families in *Nicotiana benthamiana*. Structure and functionality of their isoforms [J] . Photosynthetica, 2011, 49 (4) : 573-580.
- [16] 黄春雪. 甜菜叶绿素 a-b 结合蛋白基因 *BvLhcb-2* 的克隆与表达特性初步分析 [D] . 哈尔滨: 黑龙江大学, 2022.
- Huang CX. Cloning and expression characteristics of chlorophyll a-b binding protein gene *BvLhcb-2* in beet [D] . Harbin: Heilongjiang University, 2022.
- [17] 逯久幸, 苗润田, 王司琦, 等. 低温胁迫下秋菊叶片光系统特性分析 [J] . 植物生理学报, 2022, 58 (2) : 425-434.
- Lu JX, Miao RT, Wang SQ, et al. Analysis of photosystem features in autumn chrysanthemum leaves under low temperature stress [J] . Plant Physiol J, 2022, 58 (2) : 425-434.
- [18] Sharkey TD. Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene [J] . Plant, Cell Environ, 2005, 28 (3) : 269-277.
- [19] 尹曠鹏, 鹿嘉智, 高振华, 等. 番茄幼苗叶片光合作用、PSII 电子传递及活性氧对短期高温胁迫的响应 [J] . 北方园艺, 2019 (5) : 1-11.
- Yin ZP, Lu JZ, Gao ZH, et al. Effects of photosynthetic, PSII electron transport and reactive oxygen species on short-term high temperature stress in tomato seedlings [J] . North Hortic, 2019 (5) : 1-11.
- [20] 李书鑫, 徐婷, 李慧, 等. 低温胁迫对玉米幼苗叶绿素荧光诱导动力学的影响 [J] . 土壤与作物, 2020, 9 (3) : 221-230.
- Li SX, Xu T, Li H, et al. Effects of low temperature on chlorophyll fluorescence kinetics of maize seedlings [J] . Soil Crop, 2020, 9 (3) : 221-230.
- [21] 李岩宸, 杨再强, 杨立, 等. 苗期高温高湿条件对黄瓜叶片光系统 II 中心叶绿素荧光特性的影响 [J] . 中国农业气象, 2022, 43 (11) : 912-922.
- Li YC, Yang ZQ, Yang L, et al. Effects of high temperature and high humidity conditions at seedling stage on the chlorophyll fluorescence characteristics in the center of photosystem ii of cucumber leaves [J] . Chin J Agrometeorology, 2022, 43 (11) : 912-922.
- [22] Allakhverdiev SI, Murata N. Environmental stress inhibits the synthesis *de novo* of proteins involved in the photodamage-repair

- cycle of photosystem II in *Synechocystis* sp. PCC 6803 [J] .
Biochim Biophys Acta Bioenerg, 2004, 1657 (1) : 23-32.
- [23] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, et al. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress [J] . *Biochim Biophys Acta Bioenerg*, 2007, 1767 (6) : 414-421.
- [24] Li P, Zhu Y, Song X, et al. Negative effects of long-term moderate salinity and short-term drought stress on the photosynthetic performance of hybrid *Pennisetum* [J] . *Plant Physiol Biochem*, 2020, 155: 93-104.
- [25] Nishiyama Y, Murata N. Revised scheme for the mechanism of photoinhibition and its application to enhance the abiotic stress tolerance of the photosynthetic machinery [J] . *Appl Microbiol Biotechnol*, 2014, 98 (21) : 8777-8796.
- [26] Pandey J, Devadasu E, Saini D, et al. Reversible changes in structure and function of photosynthetic apparatus of pea (*Pisum sativum*) leaves under drought stress [J] . *The Plant Journal*, 2023, 113: 60-74.
- [27] Sárvári É, Mihailova G, Solti Á, et al. Comparison of thylakoid structure and organization in sun and shade *Haberlea rhodopensis* populations under desiccation and rehydration [J] . *J Plant Physiol*, 2014, 171 (17) : 1591-1600.
- [28] Sperdouli I, Moustakas M. Differential response of photosystem II photochemistry in young and mature leaves of *Arabidopsis thaliana* to the onset of drought stress [J] . *Acta Physiol Plant*, 2012, 34 (4) : 1267-1276.
- [29] Liu WJ, Chen YE, Tian WJ, et al. Dephosphorylation of photosystem II proteins and phosphorylation of CP29 in barley photosynthetic membranes as a response to water stress [J] . *Biochim Biophys Acta Bioenerg*, 2009, 1787 (10) : 1238-1245.
- [30] Chen YE, Liu WJ, Su YQ, et al. Different response of photosystem II to short and long-term drought stress in *Arabidopsis thaliana* [J] . *Physiol Plant*, 2016, 158 (2) : 225-235.
- [31] Liu XJ, Zhang HH, Wang JR, et al. Increased CO₂ concentrations increasing water use efficiency and improvement PSII function of mulberry seedling leaves under drought stress [J] . *J Plant Interact*, 2019, 14 (1) : 213-223.
- [32] Miao YY, Bi QR, Qin H, et al. Moderate drought followed by re-watering initiates beneficial changes in the photosynthesis, biomass production and Rubiaceae-type cyclopeptides (RAs) accumulation of *Rubia yunnanensis* [J] . *Ind Crops Prod*, 2020, 148: 112284.
- [33] Luo Y, Xie Y, He D, et al. Exogenous trehalose protects photosystem II by promoting cyclic electron flow under heat and drought stresses in winter wheat [J] . *Plant Biol*, 2021, 23 (5) : 770-776.
- [34] 陈彪, 张杰, 马晓寒, 等. 外源硒对干旱胁迫下烤烟叶绿素荧光特性和叶片化学成分的影响 [J] . *中国农业科技导报*, 2018, 20 (10) : 95-104.
- Chen B, Zhang J, Ma XH, et al. Influences of exogenous selenium on the chlorophyll fluorescence characteristics and chemical composition in flue-cured tobacco under drought stress [J] . *J Agric Sci Technol*, 2018, 20 (10) : 95-104.
- [35] 孙欧文. 高温干旱胁迫对4个绣球品种生理生化特性的影响 [D] . 杭州: 浙江农林大学, 2020.
- Sun OW. Effects of high temperature and drought stress on physiological and biochemical characteristics of four *Hydrangea* varieties [D] . Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2020.
- [36] Zhao J, Yu WJ, Zhang LT, et al. Chlororespiration protects the photosynthetic apparatus against photoinhibition by alleviating inhibition of photodamaged-PSII repair in *Haematococcus pluvialis* at the green motile stage [J] . *Algal Res*, 2021, 54: 102140.
- [37] Liu X, Li LM, Li MJ, et al. AhGLK1 affects chlorophyll biosynthesis and photosynthesis in peanut leaves during recovery from drought [J] . *Sci Rep*, 2018, 8 (1) : 1-11.
- [38] Lambrev PH, Miloslavina Y, Jahns P, et al. On the relationship between non-photochemical quenching and photoprotection of Photosystem II [J] . *Biochim Biophys Acta Bioenerg*, 2012, 1817 (5) : 760-769.
- [39] Ghosh D, Mohapatra S, Dogra V, et al. Improving photosynthetic efficiency by modulating non-photochemical quenching [J] . *Trends Plant Sci*, 2023, 28 (3) : 264-266.
- [40] Bano H, Athar HU, Zafar ZU, et al. Peroxidase activity and operation of photo-protective component of NPQ play key roles in drought tolerance of mung bean [*Vigna radiata* (L.) Wilczek] [J] . *Physiol Plant*, 2021, 172 (2) : 603-614.
- [41] Siddiqui MH, Alamri S, Alsubaie QD, et al. Melatonin and gibberellic acid promote growth and chlorophyll biosynthesis by regulating antioxidant and methylglyoxal detoxification system in tomato seedlings under salinity [J] . *J Plant Growth Regul*, 2020, 39 (4) : 1488-1502.

- [42] 张云鹤, 高大鹏, 王晓蕾, 等. 盐碱胁迫对水稻苗期光系统 II 性能的影响 [J]. 灌溉排水学报, 2022, 41 (9): 52-60, 92.
Zhang YH, Gao DP, Wang XL, et al. The effects of soil salinity on photosystem ii of rice seedlings [J]. J Irrigation Drainage, 2022, 41 (9): 52-60, 92.
- [43] Mehta P, Jajoo A, Mathur S, et al. Chlorophyll a fluorescence study revealing effects of high salt stress on Photosystem II in wheat leaves [J]. Plant Physiol Biochem, 2010, 48 (1): 16-20.
- [44] Yin ZP, Lu JZ, Meng SD, et al. Exogenous melatonin improves salt tolerance in tomato by regulating photosynthetic electron flux and the ascorbate-glutathione cycle [J]. J Plant Interact, 2019, 14 (1): 453-463.
- [45] Kalagi HM, Rastogi A, Zivcak M, et al. Prompt chlorophyll fluorescence as a tool for crop phenotyping: an example of barley landraces exposed to various abiotic stress factors [J]. Photosynthetica, 2018, 56 (3): 953-961.
- [46] Salim Akhter M, Noreen S, Mahmood S, et al. Influence of salinity stress on PSII in barley (*Hordeum vulgare* L.) genotypes, probed by chlorophyll-a fluorescence [J]. J King Saud Univ Sci, 2021, 33 (1): 101239.
- [47] 周晓瑾, 黄海霞, 张君霞, 等. 盐胁迫对裸果木幼苗光合特性的影响 [J]. 草业学报, 2023, 32 (2): 75-83.
Zhou XJ, Huang HX, Zhang JX, et al. Effects of salt stress on photosynthetic characteristics of *Gymnocarpus przewalskii* seedlings [J]. Acta Prataculturae sin, 2023, 32 (2): 75-83.
- [48] 刘晓龙, 徐晨, 徐克章, 等. 盐胁迫对水稻叶片光合作用和叶绿素荧光特性的影响 [J]. 作物杂志, 2014 (2): 88-92.
Liu XL, Xu C, Xu KZ, et al. Effects on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of rice under salt stress [J]. Crops, 2014 (2): 88-92.
- [49] Zhang HH, Li X, Che YH, et al. A study on the effects of salinity and pH on PSII function in mulberry seedling leaves under saline-alkali mixed stress [J]. Trees, 2020, 34 (3): 693-706.
- [50] Ouakarroum A, Bussotti F, Goltsev V, et al. Correlation between reactive oxygen species production and photochemistry of photosystems I and II in *Lemna gibba* L. plants under salt stress [J]. Environ Exp Bot, 2015, 109: 80-88.
- [51] 刘美岑, 张子健, 张东, 等. NaCl 胁迫对甜瓜幼苗保护酶活性及光合性能的影响 [J/OL]. 分子植物种, 2022. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220926.1415.002.html>.
- Liu MC, Zhang ZJ, Zhang D, et al. Effects of NaCl stress on protective enzyme activities and photosynthetic performance of muskmelon seedlings [J/OL]. Mol Plant Breed, 2022. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220926.1415.002.html>.
- [52] 李焕勇, 廖方舟, 刘景超, 等. 盐胁迫对甜樱桃砧木生理特性及光合荧光参数的影响 [J]. 西北植物学报, 2023, 43 (1): 127-135.
Li HY, Liao FZ, Liu JC, et al. Effect of salt stress on physiological characteristics and photosynthetic fluorescence parameters of sweet cherry rootstock [J]. Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin, 2023, 43 (1): 127-135.
- [53] Yang W, Dai H, Skuza L, et al. Enhanced Cd phytoextraction by *Solanum nigrum* L. from contaminated soils combined with the application of N fertilizers and double harvests [J]. Toxics, 2022, 10 (5): 266.
- [54] Janik E, Maksymiec W, Mazur R, et al. Structural and functional modifications of the major light-harvesting complex ii in cadmium- or copper-treated *secale cereale* [J]. Plant Cell Physiol, 2010, 51 (8): 1330-1340.
- [55] Chen YE, Mao HT, Wu N, et al. Different tolerance of photosynthetic apparatus to Cd stress in two rice cultivars with the same leaf Cd accumulation [J]. Acta Physiol Plant, 2019, 41 (12): 1-13.
- [56] Patra M, Bhowmik N, Bandopadhyay B, et al. Comparison of mercury, lead and arsenic with respect to genotoxic effects on plant systems and the development of genetic tolerance [J]. Environ Exp Bot, 2004, 52 (3): 199-223.
- [57] Romanowska E, Wasilewska W, Fristedt R, et al. Phosphorylation of PSII proteins in maize thylakoids in the presence of Pb ions [J]. J Plant Physiol, 2012, 169 (4): 345-352.
- [58] Xue ZC, Li JH, Li DS, et al. Bioaccumulation and photosynthetic activity response of sweet sorghum seedling (*Sorghum bicolor* L. Moench) to cadmium stress [J]. Photosynthetica, 2018, 56 (4): 1422-1428.
- [59] 邱岚, 何硕, 黄鑫浩, 等. 重金属铅对榉树幼树叶叶绿素荧光参数的影响 [J]. 中南林业科技大学学报, 2018, 38 (6): 123-129.
Qiu L, He Q, Huang XH, et al. Response of chlorophyll fluorescence characteristic of *Zelkova schneideriana* sapling to Pb pollution [J]. J Central South Univ For Technol, 2018, 38 (6):

- 123-129.
- [60] 李陈贞, 孙亚莉, 刘红梅, 等. 镉胁迫下不同水稻品种幼苗生长及光合性能的差异 [J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2021, 47 (2): 147-152.
- Li CZ, Sun YL, Liu HM, et al. The difference of seedling growth and photosynthetic performance of different rice varieties under cadmium stress [J]. J Hunan Agric Univ Nat Sci, 2021, 47 (2): 147-152.
- [61] 于建军, 张贵龙, 黎娅, 等. 汞对烤烟光合作用和叶绿素荧光参数的影响 [J]. 农业环境科学学报, 2008, 27 (5): 1963-1968.
- Yu JJ, Zhang GL, Li Y, et al. Effects of mercury on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of flue-cured tobacco [J]. J Agro Environ Sci, 2008, 27 (5): 1963-1968.
- [62] Chen HZ, Song LL, Zhang HB, et al. Cu and Zn stress affect the photosynthetic and antioxidative systems of alfalfa (*Medicago sativa*) [J]. J Plant Interact, 2022, 17 (1): 695-704.
- [63] Zhang HH, Li X, Xu ZS, et al. Toxic effects of heavy metals Pb and Cd on mulberry (*Morus alba* L.) seedling leaves: Photosynthetic function and reactive oxygen species (ROS) metabolism responses [J]. Ecotoxicol Environ Saf, 2020, 195: 110469.
- [64] 姚广, 高辉远, 王未未, 等. 铅胁迫对玉米幼苗叶片光系统功能及光合作用的影响 [J]. 生态学报, 2009, 29 (3): 1162-1169.
- Yao G, Gao HY, Wang WW, et al. The effects of Pb-stress on functions of photosystems and photosynthetic rate in maize seedling leaves [J]. Acta Ecol Sin, 2009, 29 (3): 1162-1169.
- [65] 杨富文. 重金属镉和锌抑制烟草光合作用及活性氧代谢的功能研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2022.
- Yang FW. Study on the function of cadmium and zinc in inhibiting tobacco photosynthesis and reactive oxygen species metabolism [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2022.
- [66] 朱凡, 雷佳奇, 黄鑫浩, 等. 木本植物光反应对重金属胁迫响应机制的研究进展 [J]. 中南林业科技大学学报, 2022, 42 (10): 9-21.
- Zhu F, Lei JQ, Huang XH, et al. Advances in response mechanism of the light reaction of woody plants to heavy metal stress [J]. J Central South Univ For Technol, 2022, 42 (10): 9-21.
- [67] Shi Y, Che Y, Wang Y, et al. Loss of mature D1 leads to compromised CP43 assembly in *Arabidopsis thaliana* [J]. BMC Plant Biol, 2021, 21 (1): 106.
- [68] 陈茹, 朱丽, 侯昕. 类囊体膜对光胁迫的适应机制 [J]. 生物学杂志, 2021, 38 (1): 88-92.
- Chen R, Zhu L, Hou X. The mechanism of thylakoid membrane adapting to light stress [J]. J Biol, 2021, 38 (1): 88-92.
- [69] 梁英, 李玉婷, 车兴凯, 等. 小麦叶片 PSI 光抑制对光合电子传递链的影响 [J]. 植物生理学报, 2018, 54 (9): 1426-1432.
- Liang Y, Li YT, Che XK, et al. Effects of PSI Photoinhibition on photosynthetic electron transports chain in wheat (*Triticum aestivum*) leaves [J]. Plant Physiol J, 2018, 54 (9): 1426-1432.
- [70] Yang YJ, Zhang SB, Huang W. Photosynthetic regulation under fluctuating light in young and mature leaves of the CAM plant *Bryophyllum pinnatum* [J]. Biochim Biophys Acta Bioenerg, 2019, 1860 (6): 469-477.
- [71] Takagi D, Takumi S, Hashiguchi M, et al. Superoxide and singlet oxygen produced within the thylakoid membranes both cause photosystem i photoinhibition [J]. Plant Physiol, 2016, 171 (3): 1626-1634.

(责任编辑 李楠)