



低温胁迫下交替呼吸途径对当归幼苗叶绿素荧光活性的影响

张牡丹,达梦婷,冉瑞兰,赛闹汪青,贾凌云,冯汉青^{1*}

(西北师范大学,生命科学学院,兰州 730070)

摘要:以岷当归幼苗为材料,通过温室盆栽试验研究了在低温(4 °C和−7 °C)胁迫下交替呼吸途径对当归幼苗叶片叶绿素含量和荧光特性的影响,探讨交替呼吸途径在当归响应低温逆境过程中的作用。结果表明,随着胁迫温度的降低和处理时间的延长,当归叶片的叶绿素含量、实际光化学效率[Y(II)]、光合电子传递速率(ETR)及光化学猝灭系数(qL)逐渐降低,而非光化学猝灭系数(NPQ)升高;同时,低温胁迫也导致当归幼苗叶片交替呼吸容量显著升高;在低温胁迫下,经交替呼吸途径抑制剂[1 mmol·L⁻¹的水杨基氧肟酸(SHAM)]预处理的当归幼苗叶片叶绿素含量、Y(II)、ETR 及 qL 进一步显著下降,而 NPQ 进一步显著升高,且温度越低升降幅度越大。研究发现,低温胁迫对当归幼苗叶片叶绿素的合成以及 PS II 的光化学性能产生了显著抑制,低温胁迫下交替呼吸途径对当归幼苗叶绿素合成以及 PS II 的光化学性能具有一定的保护作用。

关键词:当归幼苗;低温胁迫;交替呼吸途径;光系统 II

中图分类号:Q945.79; Q945.19

文献标志码:A

Effect of Alternate Respiration Pathway on Chlorophyll Fluorescence Activity of *Angelica sinensis* Seedlings under Low Temperature Stress

ZHANG Mudan, DA Mengting, RAN Ruilan, SAINAO Wangqing, JIA Lingyun, FENG Hanqing^{1*}

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

Abstract: We studied the effects of alternate respiration pathway on chlorophyll content and fluorescence characteristics of *Angelica sinensis* seedlings by pot experiment in greenhouse to explore the role of alternate respiratory pathway in the response of *A. sinensis* under low temperature (4 °C and −7 °C). It was found that, with the decrease of temperature and the increase of low temperature time, the chlorophyll content, actual photochemical efficiency [Y(II)], photosynthetic electron transfer rate (ETR), and photochemical quenching coefficient (qL) of *A. sinensis* decreased, while the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) was increased. Meanwhile, low temperature stress also resulted in a significant increase in the alternate respiratory capacity of the *A. sinensis* seedlings. Under low temperature stress, compared with the *A. sinensis* seedlings without chemical treatment, the chlorophyll content, Y(II), ETR and qL of *A. sinensis* seedlings pretreated with the inhibitor of the alternate respiratory pathway [1 mmol·L⁻¹ salicylhydroxamic acid (SHAM)] decreased further, but NPQ increased significantly, and the lower the

收稿日期:2018-12-17;修改稿收到日期:2019-04-03

基金项目:国家自然科学基金项目(31870246, 31560070);甘肃省高等学校科研项目(2015A-007);甘肃省重点研发计划项目(18YF1NA051);甘肃省高校基本科研业务费;西北师范大学青年创新团队;西北师范大学大学生“学术科技创新创业团队”

作者简介:张牡丹(1992—),女,在读硕士研究生,研究方向为植物生理学。E-mail:2353510629@qq.com

*通信作者:冯汉青,教授,硕士导师,研究方向为植物生理学。E-mail:fenghanq@nwnu.edu.cn

temperature was, the greater the range of rise and fall was. These results indicate that low temperature stress significantly inhibited the chlorophyll synthesis and photochemical properties in the leaves of *A. sinensis* seedlings, and the alternate respiratory pathway has protective effects on PS II photochemistry and chlorophyll bio-synthesis of *A. sinensis* seedlings under low temperature stress.

Key words: *Angelica sinensis* seedlings; low temperature stress; alternate respiration pathway; optical system II

当归(*Angelica sinensis*)为伞形科植物,其根具有重要的药用价值,可用于补益血液、润肠,治疗月经失调、虚寒腹痛、风湿痹痛、跌打损伤,并作为慢性泻药来治疗体弱老人的便秘^[1-2]。近年来,由于耕地的减少以及为了降低当归的抽薹等问题,当归的种植区逐渐向温度更低的高海拔地区转移^[3-5]。但这种环境的改变对当归的生长所造成的影响以及当归相应的生理学反应和适应机制尚无详细研究。

低温是植物生长发育过程中经常遭受的非生物胁迫因子之一^[6]。而作为植物最为重要的代谢过程,光合作用极易受到低温的影响。研究表明,低温能降低植物的光合效率,导致类囊体膜蛋白变性,叶绿体遭到破坏,使得光系统 II (PS II) 活性降低^[7]。而光合作用作为植物生长发育的基础,决定了植物的能量吸收和有机物的积累。因此,低温对于植物生长发育的影响被认为与光合作用的降低密切相关^[8]。

呼吸作为植物细胞中重要的能量代谢中心之一,与光合作用之间存在着密切的关系^[9]。植物线粒体中存在一条对氰化物不敏感的电子传递途径,即抗氰途径或称为交替呼吸途径^[9-10]。研究表明,交替呼吸途径不仅参与了植物的种子萌发、组织分化及开花和衰老等许多生长和发育过程^[11-14],且在植物的抗逆反应中发挥重要的作用^[15-16]。有研究发现,交替呼吸途径在逆境胁迫下的激活^[17]可以维持线粒体电子传递顺利进行、加速 TCA 循环中碳骨架以及中间产物的生成、降低植物的氧化压力等^[9,18-20]。同时,也有研究报道,交替呼吸途径也在植物光合作用和呼吸作用的联系中扮演着重要的角色^[21]:在强光条件下,叶绿体所产生的过剩还原力会以苹果酸的形式通过苹果酸-草酰乙酸穿梭或光呼吸路径进入线粒体而被交替呼吸途径以热的形式耗散掉,从而缓解了 PS II 中还原力的过度积累,防御和减轻了 PS II 光抑制的发生^[22-26]。

目前,关于交替呼吸途径与光合作用的关系研究多集中于强光、干旱等逆境胁迫环境,所研究的材料也主要使用模式植物^[9,15,23]。一方面,在低温胁

迫下交替呼吸途径是否对植物的 PS II 也具有保护作用鲜有报道;另一方面,交替呼吸途径对于植物的这种保护作用在当归等中草药植物中更是未见报道。基于此,本研究以当归幼苗为材料,探讨了交替呼吸途径对低温胁迫下当归幼苗叶绿素的合成和 PS II 功能的保护作用,对于丰富交替呼吸途径的功能认知和了解当归对于低温的响应以及适应机制等均具有一定的参考和借鉴价值。

1 材料和方法

1.1 材料及其培养

供试当归品种为岷当归。将其种子用水冲洗 2 ~ 4 次,并用 1% 的 NaClO 表面消毒处理 10 min,然后用蒸馏水清洗 6 ~ 8 次以除去种子表面残存的 NaClO;之后将种子放在铺有浸湿的双层纱布的培养皿中,在 25 ℃ 恒温培养箱中催芽;待露白后挑选发芽一致的种子栽种于盛有以蛭石作为栽培基质的花盆中,并浇灌 1/2 倍的 Hoagland 营养液至基质完全湿润,在(25 ± 2)℃、200 μmol · m⁻² · s⁻¹ 光强条件(16 h 光照,8 h 黑暗)下进行培养。

1.2 材料处理

选取 30 d 苗龄、长势一致的当归幼苗作为供试材料进行如下 2 个实验。(1)实验 1:将当归幼苗分别放置在不同温度恒温培养箱(25 ℃、4 ℃、-7 ℃)培养 0 h、12 h、24 h 和 48 h 后进行相关指标的测定。每一温度每一时间均 8 株植株,温度设置按照刘学周和康天兰的研究^[3]。(2)实验 2:使用交替呼吸途径的抑制剂 1 mmol · L⁻¹ 水杨基氧肟酸(salicylhydroxamic acid, SHAM),预处理喷洒当归幼苗叶片 4 h,并用 SHAM 的溶剂(体积分数为 1% 的乙醇)喷洒当归叶片作为对照,之后将其分别放置在不同温度的恒温培养箱(25 ℃、4 ℃、-7 ℃)培养 20 h,进行相关指标的测定,所得数值为 4 次平行实验的平均值。

1.3 指标测定

1.3.1 叶绿素荧光参数

使用叶绿素荧光成像仪 Pam-2500, Waltz, Germany 进行叶绿素荧光参数

的测定。根据 Flexas 等^[27]和 Hazrati 等^[28]的方法,测定地点在培养室,温度为(25 ± 1)℃。具体步骤如下:连接仪器,仪器正常运行后,开始测得初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m);当所测材料在作用光的实时荧光(F_s)达到稳态后 20 s 打开饱和脉冲光,测得最大荧光(F_m')以及任意时间实际荧光产量(F);关掉光化光,在远红光下测得最小荧光(F_o')。由仪器直接导出实际光化学效率[Y(II)] = $(F_m' - F_s)/(F_m)$, 光合电子传递速率(ETR) = $Y(II) \times PAR \times 0.5 \times 0.84$, 其单位为 $\text{mol}(\text{e}^-) \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光化学淬灭系数(qL) = $(F_m' - F)/(F_m' - F_o') \times F_o'/F$, 非光化学猝灭系数(NPQ) = $(F_m - F_m')/F_m'$ 。每组测定重复 4 次,测量结束后导出数据。

1.3.2 叶绿素含量 当归幼苗叶片的叶绿素含量根据 Arnon^[29]所报道的方法并有所修改。称取真叶 0.02 g 切碎,置于 5 mL 的离心管内,加入 4 mL 80% 的丙酮提取液,暗处浸提(4 ℃)至叶片发白,摇匀后取浸提液 3 mL 于比色杯中,在 645 nm 和 663 nm 下测定光吸收值,空白对照使用体积比为 80% 的丙酮。根据相关公式计算叶绿素含量。

1.3.3 交替呼吸途径容量 交替呼吸途径容量的测定参照 Clark^[30]氧电极方法进行。将处理后的叶片置于测量杯中,并在测量杯中加入氯化钾,以抑制细胞色素呼吸途径,并利用 Clark 氧电极法测量细胞的耗氧速率;并在氯化钾和 SHAM 同时存在时再次测量细胞的耗氧速率,所得速率为植物细胞的剩余呼吸速率。两次测量所得差值即为细胞交替呼吸途径容量^[31]。

1.4 数据分析

采用 Excel 2010 和 Origin7.5 统计软件完成试验原始数据处理和制图,将数值表示为平均值±标准偏差(SD),采用双尾总体 t 检验,检测在 0.05 水平上的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫对当归叶片叶绿素荧光参数的影响

$Y(II)$ 表示光化学能量转换的有效量子产量,也称作光适应下 PS II 的实际光化学效率,能够反映光化学反应对光能的利用情况;ETR 表示表观光合电子传递速率;qL 代表光化学猝灭系数,反映了 PS II 中处于开放状态的反应中心所占的比例,是表征光合作用反应中心开放程度的指标;NPQ 表示非光化学猝灭系数,反映的是 PS II 天线色素吸收的光能无法用于光合电子传递而以热能的形式耗散掉的光

能部分。由图 1 可知,在低温胁迫下,当归叶片的 $Y(II)$ 、ETR 和 qL 随着处理温度的降低及处理时间的延长均显著降低,而相应的 NPQ 则显著升高。可见,在低温胁迫条件下,当归叶片所吸收的光能用于光化学反应的比例在逐渐降低,并且植株 PS II 的开放性能(或接受电子的能力)在显著下降,而以热的形式耗散掉的光能部分的比例显著增加,实际光化学效率显著降低。这说明低温导致当归幼苗叶片的 PS II 受到光抑制,使得更多的光能无法用于光化学反应。

2.2 低温胁迫对当归幼苗叶片叶绿素含量的影响

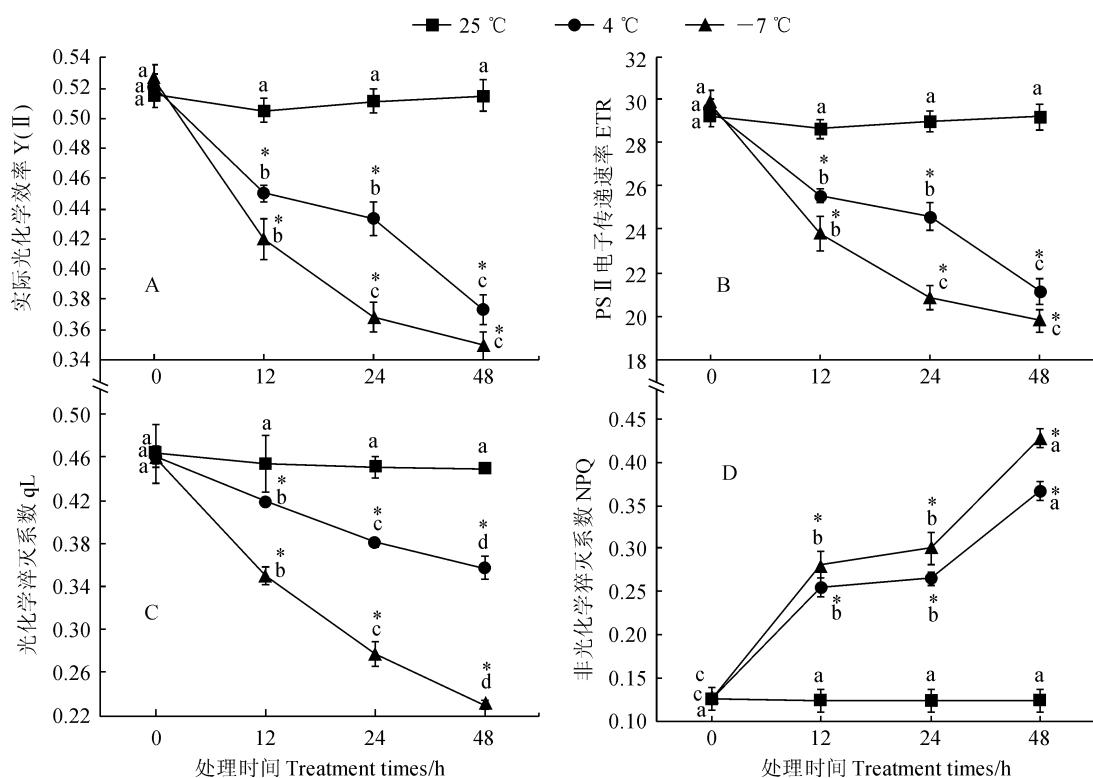
与常温对照(25 ℃)相比,当归幼苗叶绿素含量在低温(4 ℃ 和 -7 ℃)处理 12 h 后没有发生显著性变化;之后,随着温度的降低及处理时间的延长,当归幼苗的叶绿素含量均呈下降趋势,且温度越低,这种下降趋势越为明显(图 2)。其中,与低温处理前(0 h)相比较,当归幼苗叶片叶绿素含量在 4 ℃ 温室中处理 24 h 和 48 h 后分别降低了 6.9% 和 19.7%,在 -7 ℃ 温室中则分别降低了 15.2% 和 31.8%。以上结果表明低温胁迫对当归幼苗的叶绿素合成或者分解造成了一定的影响。

2.3 低温胁迫对当归幼苗叶片交替呼吸途径容量的影响

当归幼苗叶片交替呼吸途径容量在常温对照条件下基本保持稳定,在低温(4 ℃ 和 -7 ℃)处理下先升后降,并均在处理 24 h 时达到最大值(图 3)。其中,在 4 ℃ 和 -7 ℃ 分别处理 12 h 后,当归幼苗叶片交替呼吸途径容量均较之对照有显著性提升,且在 -7 ℃ 下的提升幅度更大;在 4 ℃ 和 -7 ℃ 分别处理 24 h 后,交替呼吸途径容量进一步增加,且 -7 ℃ 处理的交替呼吸途径容量依然明显高于 4 ℃ 和 25 ℃ 处理;在 4 ℃ 和 -7 ℃ 分别处理 48 h 后,交替呼吸途径容量较之在处理 24 h 后有一定的回落,但仍然明显高于对照(25 ℃)。这说明低温胁迫使得当归幼苗的交替呼吸途径容量较大幅度升高。

2.4 交替呼吸途径对低温胁迫下当归幼苗叶绿素荧光参数及叶绿素含量的影响

为了探究低温胁迫下交替呼吸途径的生理学作用,试验利用交替呼吸途径的抑制剂(SHAM)研究低温胁迫下抑制交替呼吸途径对当归幼苗叶绿素荧光参数及叶绿素含量的影响。如图 4 所示,在常温对照(25 ℃)条件下,喷施 SHAM 试剂对当归幼苗的叶绿素荧光参数和叶绿素含量均无显著性影响。在低温胁迫(4 ℃ 和 -7 ℃)条件下,当归幼苗的 $Y(II)$ 、



Y(II)、ETR、qL 和 NPQ 分别表示实际光化学效率、PSⅡ电子传递速率、光化学淬灭系数和非光化学猝灭系数；数值为 4 次独立实验的平均值±标准差；相同温度处理下不同字母表示处理时间之间在 0.05 水平上具有显著性差异，而 * 表示相同时间内低温处理与常温对照相比在 0.05 水平上具有显著性差异，下同。

图 1 低温胁迫不同时间下当归幼苗 Y(II)、ETR、qL 和 NPQ 的变化

Y(II)、ETR、qP 和 NPQ stands for the PSⅡ operation efficiency, rate non-cyclic electron transport through PSⅡ, photochemical quenching and non-photochemical quenching, respectively. Each value represents the mean \pm SD of four independent experiments. The means denoted by the different letters did significantly differ between different time points under the same temperature treatment at the 0.05 level, while * indicates that there is a significant difference between low temperature treatment and normal temperature control under the same time point at the 0.05 level. The same as follow.

Fig. 1 The Y(II), ETR, qL and NPQ of *A. sinensis* seedlings under low temperature stress at different treatment time points

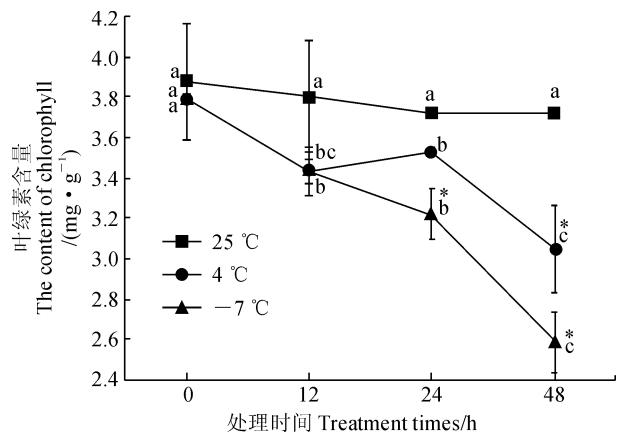


图 2 低温胁迫不同时间下当归幼苗叶绿素含量的变化

Fig. 2 The chlorophyll content in leaves of *A. sinensis* seedlings under low temperature stress at different time points

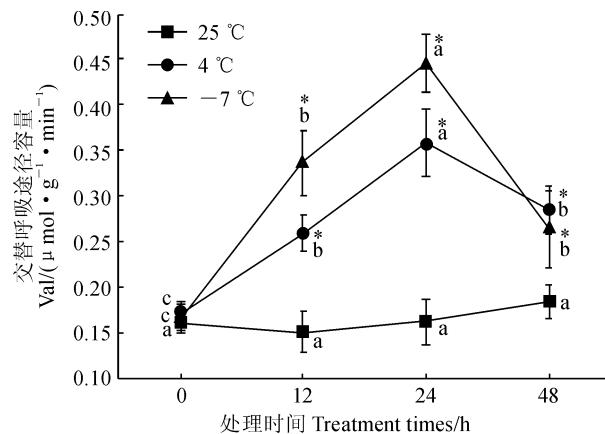
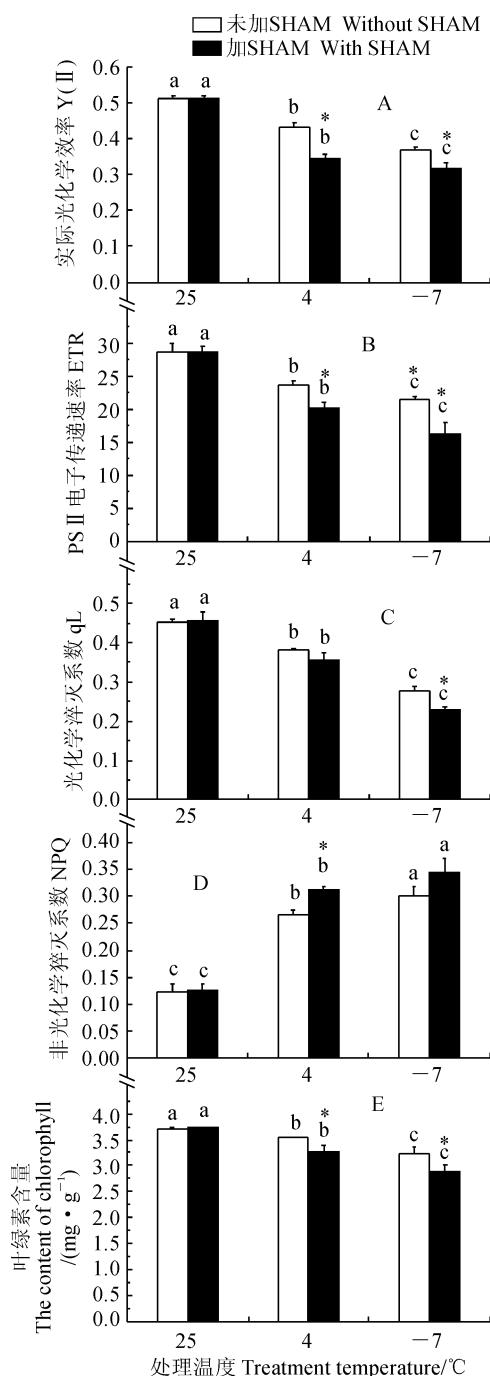


图 3 当归幼苗叶片交替呼吸途径容量随低温处理时间的变化

Fig. 3 The capacity of alternate respiration pathway in leaves of *A. sinensis* seedlings under low temperature at different time



不同小写字母表示同一 SHAM 处理下不同温度间在 0.05 水平上具有显著性差异, * 表示相同温度下 SHAM 处理与对照(未使用 SHAM)在 0.05 水平上具有显著性差异。

图 4 不同温度处理下 SHAM 对当归幼苗叶绿素含量和叶绿素荧光参数的影响

The different normal letters indicate that there is a significant difference between different temperatures at the same SHAM treatment at the 0.05 level, while * indicates that there is a significant difference between the SHAM treatment and the control (no SHAM) under the same temperature at the 0.05 level.

Fig. 4 Effect of SHAM on chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters of *A. sinensis* seedlings under different temperatures

ETR、qL 和叶绿素含量均比常温对照显著降低,而 NPQ 则比常温对照显著升高,且温度越低变化幅度越大;同时,与未施加 SHAM 的当归幼苗相比,施加 SHAM 使得当归幼苗叶片的 Y(II)、ETR、qL 和叶绿素含量均进一步显著或者极显著降低,而 NPQ 进一步显著升高。这说明低温胁迫下交替呼吸途径可有效缓解当归幼苗叶片 PS II 的光抑制程度和保护 PS II 的光化学活性。

3 讨论

光合作用的首要步骤是将所有植物吸收的光能在 PS II 转化为激发能以驱动光化学反应。叶绿素是植物光化学反应的重要物质,其合成水平对植物的光能吸收和光化学反应有重要影响^[32-33];而叶绿素荧光参数能够表征光能吸收和传递效率的变化。同时,由于叶绿素合成和 PS II 对于环境的敏感性,叶绿素含量和叶绿素荧光参数可快速反映出逆境对植物的不良影响^[34-35]。

以前的研究发现,低温胁迫可以导致叶绿素降解并通过影响膜质等多种作用导致类囊体膜蛋白活性下降^[7,36]。本研究发现,低温胁迫(4 °C 和 -7 °C)使得当归叶片叶绿素含量随温度的降低和低温处理时间的延长而下降,也同时使得植株叶片 Y(II)、ETR、qL 降低,而 NPQ 明显升高。这些结果表明,低温胁迫不仅影响当归叶片叶绿素的合成和光能使用效率,也导致 PS II 产生了光抑制,使得更多的光能无法用于光化学反应。而鉴于叶绿素对植物的光能吸收和光化学反应有重要影响,因此低温胁迫下当归叶片光化学活性的降低应是 PS II 相关蛋白活性抑制和叶绿素含量下降综合作用的结果。此外,以前的研究发现,质体光合机构还原性的增加会阻碍光合电子传递链相关蛋白以及叶绿素合成酶等重要蛋白质向质体的输入^[37-38]。因此,低温胁迫导致的当归叶片叶绿素含量和 PS II 光化学活性的下降也可能与光合电子传递链还原程度的增加有关。

同时,本研究也发现,当归幼苗叶片的交替呼吸途径容量随着温度的降低有明显的增加。但是在正常温度(25 °C)下施加交替呼吸途径的抑制剂 SHAM 未引起当归叶片的叶绿素含量和荧光参数的变化;而在低温胁迫下,与未经过 SHAM 处理的当归幼苗叶片相比,施加 SHAM 使得当归叶片的叶绿素含量、Y(II)、ETR 及 qL 进一步显著下降,而 NPQ 进一步显著升高。这说明在在非逆境条件下交替呼吸途径的抑制并不会影响植物叶片 PS II

的活性和叶绿素合成；而在低温条件下交替呼吸途径的抑制加剧了当归叶片叶绿素降解，进一步降低了PSⅡ的光能使用效率和PSⅡ光合电子传递，并增加了PSⅡ的光抑制程度和引起了更多的光能耗散。因此，这一发现暗示在低温胁迫下交替呼吸途径水平的上升能够有效减少叶绿素的降解，缓解PSⅡ的光抑制和保护PSⅡ的光化学活性。

现有理论认为，植物能够将光反应阶段产生的过多还原力通过苹果酸穿梭机制或光呼吸路径输送到线粒体中，并通过交替呼吸途径将这些过多的还原力以热的形式进行耗散，从而避免了过多的还原力积累对叶绿体造成的不利影响^[26]。同时，如上文所述，质体光合机构还原性的增加会阻碍光合电子传递链相关蛋白以及叶绿素合成酶等重要蛋白质向

质体的输入^[37-38]。因此，在低温胁迫下当归叶片也可能通过交替呼吸途径水平的增加来缓解光合电子传递链还原程度的增加，使得光合电子传递链相关蛋白和叶绿素合成酶向质体的输入维持在一定的水平，从而减少叶绿素在低温下的降解和光合电子传递链相关蛋白输入不足所造成的不良影响。其具体的机制仍需要进一步的深入研究。

综上所述，低温胁迫对当归幼苗叶绿素合成及其荧光特性产生了不良的生理影响，而交替呼吸途径水平的增加可以在一定程度上缓解这种不良影响。因此，交替呼吸途径水平的上升可能是当归在遭受低温胁迫时所发生的重要生理学反应，也是当归抵抗低温环境机制的重要组成部分。

参考文献：

- [1] WEI W, GONG S X, ZHANG T J. Research progress on the compositions of angelica polysaccharide and their pharmacological action[J]. *Drug Evaluation Research*, 2009, **32**: 130-134.
- [2] FANG L, XIAO X F, LIU C X, et al. Recent advance in studies on *Angelica sinensis* [J]. *Chinese Herbal Medicines*, 2012, **4**(1): 12-25.
- [3] 刘学周, 康天兰. 当归栽培新技术研究综述[J]. 甘肃农业科技, 2016, (11): 62-66.
- LIU X Z, KANG T L. Research summary of cultivation new technology of *Angelica sinensis* [J]. *Gansu Agricultural Science and Technology*, 2016, (11): 62-66.
- [4] 张强, 王润元, 邓振墉, 等. 中国西北干旱气候变化对农业与生态影响及对策[M]. 北京: 气象出版社, 2012.
- [5] 武延安, 薛海明, 赵贵宾, 等. 遮光对当归栽培的效应[J]. 中药材, 2008, **31**(3): 334 -336.
- WU Y A, LIN H M, ZHAO G B, et al. Effect of shading on cultivation of *Angelica sinensis* [J]. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2008, **31**(3): 334 -336.
- [6] KOPSELL D A, LEFSRUD M G, KOPSELL D E, et al. Air temperature affects biomass and carotenoid pigment accumulation in Kale and Spinach grown in a controlled environment [J]. *Hortscience A Publication of the American Society for Horticultural Science*, 2005, **40**(7): 2 026 - 2 030.
- [7] HIKOSAKA K, ISHIKAWA K, BORJIGIDAI A, et al. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2006, **57**(2): 291-302.
- [8] 刘剑光, 肖松华, 关巧娟, 等. 盐胁迫对棉种萌发及幼苗生长的影响[J]. 江苏农业科学, 2010,(5): 124-125.
- LIU J G, XIAO S H, GUAN Q J, et al. Effects of salt stress on seed germination and seedling growth of cotton[J]. *Jiangsu Agricultural Science*, 2010, (5): 124-125.
- [9] 谢佳佳, 芦丽娜, 石岱龙, 等. 交替呼吸途径对CuCl₂胁迫下菜豆叶片光系统Ⅱ的保护作用[J]. 植物研究, 2018, (1): 75-80.
- XIE J J, LU L N, SHI D L, et al. Protective effects of alternative respiratory pathway on photosystem Ⅱ in *Phaseolus vulgaris* under CuCl₂ stress[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2018, (1): 75-80.
- [10] VANLERBERGHE G C, MCINTOSH L. Alternative oxidase: from gene to function[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1997, **48**(1): 703-734.
- [11] LEOPOLD A C. Respiratory transition during seed germination[J]. *Plant Physiology*, 1976, **57**(2): 274-276.
- [12] LIANG H G, LU C S. A comparative study of CN-resistant respiration in different cultures of tobacco callus[J]. *Plant Physiology*, 1984, **75**(3): 876-878.
- [13] MEEUSE B J D. Thermogenic respiration in aroids[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 2003, **26**(1): 117-126.
- [14] 马建忠, 梁厚果. 萌发绿豆子叶衰老期间的呼吸作用与线粒体功能的改变[J]. 植物学通报, 1991, 8: 45-50.
- MA J Z, LIANG H G. Changes of the respiration and mitochondrial functions during senescence of cotyledons of mung bean seedlings[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1991, 8: 45-50.
- [15] 张年辉, 韦振泉, 何军贤, 等. 小麦幼苗叶片抗旱呼吸对轻度水分胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2001, **21**(1): 21-25.
- ZHANG N H, WEI Z Q, HE J X, et al. Responses of the cyanide-resistant respiration to mild water stress in wheat leaves[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2001, **21**(1): 21-25.
- [16] DAY D A, WHELAN J, MILLAR A H, et al. Regulation of the alternative oxidase in plants and fungi[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1995, **22**(3): 497-509.
- [17] FENG H Q, SUN K, LI M Q, et al. The expression, function and regulation of mitochondrial alternative oxidase under biotic stresses[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2010, **11**(3):

- 429-440.
- [18] BARTOLI C G, GOMEZ F, GERGOFF G, et al. Up-regulation of the mitochondrial alternative oxidase pathway enhances photosynthetic electron transport under drought conditions. *Journal of Experimental Botany*, 2005, **56**(415): 1 269-1 276.
- [19] DINAKAR C, VISHWAKARMA A, RAGHAVENDRA A S, et al. Alternative oxidase pathway optimizes photosynthesis during osmotic and temperature stress by regulating cellular ROS, malate valve and antioxidative systems[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, **7**: 68. doi. org/10. 3389/fpls. 2016. 00068.
- [20] SMITH C A, MELINO V J, SWEETMAN C, et al. Manipulation of alternative oxidase can influence salt tolerance in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, **137**(4): 459-472.
- [21] MILLENAAR F F, LAMBERS H. The alternative oxidase: *in vivo* regulation and function[J]. *Plant Biology*, 2010, **5**(1): 2-15.
- [22] GUILLAUME T, EDOUARD B F, ALINE M, et al. Respiratory carbon fluxes in leaves[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, **15**(3): 308-314.
- [23] 冯汉青, 管东东, 焦青松, 等. 光照下菜豆叶片抗氯呼吸与光合作用关系的分析[J]. 植物生态学报, 2015, **39**(1): 104-109.
- FENG H Q, GUAN D D, JIAO Q S, et al. Analysis of the relationship between cyanide-resistant respiration and photosynthesis under light in *Phaseolus vulgaris* leaves[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(1): 104-109.
- [24] ZHANG L T, ZHANG Z S, GAO H Y, et al. Mitochondrial alternative oxidase pathway protects plants against photoinhibition by alleviating inhibition of the repair of photodamaged PSII through preventing formation of reactive oxygen species in *Rumex*, K-1 leaves[J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, **143**(4): 396-407.
- [25] 徐秀玉, 孙山, 金立桥, 等. 干旱胁迫下平邑甜茶叶片交替呼吸途径上调对光破坏的防御作用[J]. 植物生理学报, 2015, (12): 2 119-2 125.
- XU X Y, SUN S, JIN L Q, et al. Up-regulation of the mitochondrial alternative oxidase pathway enhances photoprotection in *Malus hupehensis* leaves under drought stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, (12): 2 119-2 125.
- [26] ZHANG L T, GAO H Y, ZHANG Z S, et al. Multiple effects of inhibition of mitochondrial alternative oxidase pathway on photosynthetic apparatus in *Rumex*, K-1 leaves[J]. *Biologia Plantarum*, 2012, **56**(2): 365-368.
- [27] FLEXAS J, ESCALONA J M, MEDRANO H. Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines [J]. *Plant Cell & Environment*, 1999, **22**(1): 39-48.
- [28] HAZRATI S, TAHMASEBI-SARVESTANI Z, MODARRES-SANAVY S A, et al. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L [J]. *Plant Physiology & Biochemistry Ppb*, 2016, **106**: 141-148.
- [29] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiology*, 1949, **24**(1): 1-15.
- [30] BINGHHAM I J, FARRAR J F. Activity and capacity of respiratory pathways in barley roots deprived of inorganic nutrients[J]. *Plant Physiology & Biochemistry*, 1989, **27**(6): 847-854.
- [31] 芦丽娜, 谢佳佳, 王庆文, 等. NaCl 胁迫下交替呼吸途径对叶绿素含量及其荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(6): 1 175-1 181.
- LU L N, XIE J J, WANG Q W, et al. Effect of alternative respiratory pathway on chlorophyll content and chlorophyll fluorescence characteristics under NaCl stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 2017, **37**(6): 1 175-1 181.
- [32] 王利军, 马履一, 王爽, 等. 水盐胁迫对沙枣幼苗叶绿素荧光参数和色素含量的影响[J]. 西北农业学报, 2010, **19**(12): 122-127.
- WANG L J, MA L Y, WANG S, et al. Effects of water and salt stress on chlorophyll fluorescence parameters and pigment contents of *Elaeagnus angustifolia* L. seedlings[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2010, **19**(12): 122-127.
- [33] BAKER N R, ROSENQVIST E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**(403): 1 607-1 621.
- [34] CALATAYUD A, ROCA D, MARTINEZ P F. Spatial-temporal variations in rose leaves under water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging [J]. *Plant Physiology and Biochemistry (Paris)*, 2006, **44**(10): 564-573.
- [35] 杨扬, 王晓燕, 王江, 等. 物种多样性对植物生长与土壤镉污染修复的影响[J]. 环境科学学报, 2016, **36**(6): 2 103-2 113.
- YANG Y, WANG X Y, WANG J, et al. Effects of species diversity on plant growth and remediation of Cd contamination in soil[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2016, **36**(6): 2 103-2 113.
- [36] ASHRAF M, HARRIS P J C. Photosynthesis under stressful environments: An overview [J]. *Photosynthetica*, 2013, **51**(2): 163-190.
- [37] ZHANG D W, YUAN S, XU F, et al. Light intensity affects chlorophyll synthesis during greening process by metabolite signal from mitochondrial alternative oxidase in *Arabidopsis*[J]. *Plant Cell and Environment*, 2016, **39**(1): 12-25.
- [38] ZHANG D W, FEI X U, ZHANG Z W, et al. Effects of light on cyanide-resistant respiration and alternative oxidase function in *Arabidopsis* seedlings[J]. *Plant Cell & Environment*, 2010, **33**(12): 2 121-2 131.