

植物抗逆性研究进展^{*}

陈辉蓉¹ 吴振斌^{1**} 贺 锋¹ 程旺元²

(1. 中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072

2. 中南民族学院化学系, 武汉 430074)

摘 要 本文论述了逆境对植物各方面造成的伤害及植物产生的相应反应, 重点对植物在生理生化上的变化, 对抗性生理领域中的一些学说和最新研究结果作了介绍, 并指出相生相克现象也可作为抗逆生理的一个方面加以研究, 概念扩展后的抗逆生理学必将在农业、环保等方面得到更广泛的应用。

关键词 逆境 抗性生理 相生相克

The research progress of plant stress resistance

Chen Huirong¹ Wu Zhenbin¹ He Feng¹ Cheng Wangyuan²

(1. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, CAS, Wuhan 430072

2. Department of Chemistry, South-Central University for Nationalities, Wuhan 430074)

Abstract The harm caused by stress to the plant and its physiological reaction are studied, some hypothesis and the recent research achievements in the field of resistance physiology are discussed with the emphasis on the plant physiological and biochemical effects. It is also pointed out that allelopathy can be seen as one aspect of resistance physiology, and it will be of great importance for the agriculture and environmental protection.

Key words stress; resistance physiology; allelopathy

作为生态系统的一分子, 植物无时无刻不在同环境进行着物质、信息和能量的交流。环境中与植物相关的因子多种多样, 且处于动态变化之中, 植物对每一个因子都有一定的耐受限度, 一旦环境因子的变化超越了这一耐受限度, 就形成了逆境。因此, 植物的生长过程中, 逆境是不可避免的。植物在长期的进化过程中, 形成了相应的保护机制: 从感受环境条件的变化到调整体内代谢, 直至发生有遗传性的改变, 将抗性传递给后代。

研究逆境对植物造成的伤害以及植物对此的反应, 是认识植物与环境关系的一条重要途径, 也为人类控制植物的生长条件提供了可能性。以下从逆境引起的膜伤害、细胞内生化效应、遗传特性等方面探讨植物抗逆生理学的一些重要问题。

1 逆境引起的膜伤害

1.1 影响膜透性及结构

细胞膜作为联系植物细胞与外界的介质, 它的组成、性质与细胞所处的环境息息

* 国家杰出青年科学基金资助项目(批准号 39925007)、欧盟国际科技合作项目(合同号 ERBIC18CT960059)。

** 通讯联系人

相关,而外界环境对植物的胁迫危害,首先在膜系中有所表现。干旱、低温、冻害等几种胁迫,无论是直接危害或是间接危害,都首先引起膜透性的改变。至于膜上酶蛋白的变化以及脂类的组成也可随着胁迫的深化而有所改变,目前,这方面研究最深入的是低温引起膜脂相变的假说。1970年, Lyons 和 Raison 提出,低温敏感植物的膜脂相变可能由于膜脂肪酸的不饱和程度较低,或饱和膜脂较多,低温下,膜脂以液晶相向凝胶相转变,造成细胞膜膜相分离,从而引起细胞生理活动的紊乱^[8,31]。在此之后,大量试验证明,膜脂的组分和结构与抗冷力密切相关。构成膜脂的多种磷脂中,磷脂酰甘油(PG)起主导作用,膜脂相变温度的差异来自饱和度及相变温度较高的 PG,抗冷性强的植物膜脂不饱和度高,相变温度低,其膜脂可在较低温度下保持流动性,维持生理活动功能。控制 PG 酰基组成的是甘油-3-甘油磷酸酰基转移酶(glycerol-3-phosphate acyltransferase)。将南瓜中该酶的基因转入烟草中,由于南瓜是低温敏感植物,转基因植物中质体 PG 的脂肪酸饱和度提高,烟草表现为更易受低温伤害。可见膜脂组分的改变影响着细胞的抗冷力^[34]。

1.2 发生膜脂过氧化作用

逆境对膜的伤害,还表现在膜脂过氧化上。20世纪60年代末,Fridovich 提出生物自由基伤害假说,植物在逆境条件下,细胞内产生过量自由基,这些自由基能引发膜脂过氧化作用,造成膜系统的伤害。主要反应是,活性氧促使膜脂中不饱和脂肪酸过氧化产生丙二醛(MDA)。后者能与酶蛋白发生链式反应聚合,使膜系统变性^[21]。有多位研究者报道,当植物受到低温或高温等逆境的胁迫时,其细胞内自由基清除剂 SOD、CAT、AsA、GsT 含量下降,而 MDA 含量上升;另一方面,热锻炼、冷锻炼或外源激素处

理提高植物的抗逆性也表现在 SOD 和 CAT 的活性提高,膜稳定性增强^[6,7,19,21]。

1.3 影响离子载体功能的实现

在细胞膜上存在着一些离子载体或通道,当外界刺激作用于细胞时,除了膜结构变化影响内部代谢紊乱外,膜上的离子载体首先接受了环境变化的信号,并通过刺激-信使-反应偶联将信息传向细胞内。其中 Ca^{2+} 信使的作用不容忽视。目前,公认 Ca^{2+} 信使对低温信号的传递起重要作用,由质膜上 Ca^{2+} 活性、 Ca^{2+} -ATPase 以及 Ca^{2+}/H^{+} 反向传递体调节的胞质中 Ca^{2+} 水平的改变可以激发一系列酶的作用,引起相应的生理变化^[14]。

综上所述,细胞膜在植物的逆境生理中,起着重要作用。外界环境通过影响膜的组分、结构,使膜上电解质、电离梯度以及载体的种类和作用都发生了变化,从而对细胞内部代谢也产生极大影响。反之,多种植物抗逆性的基础,也是与保护膜的完整性、功能性分不开的。

2 与环境胁迫有关的生理生化效应

2.1 活性氧清除系统

植物细胞通过多种途径产生 O_2^- 、OH、 O_2 和 H_2O_2 等自由基,同时在生物系统进化过程中,细胞也形成了清除这些自由基和活性氧的保护体系,酶性的有超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POX)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(AsAPOD)、脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、谷胱甘肽还原酶(GR)、谷胱甘肽过氧化物酶(GP)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)、谷胱甘肽-S-转移酶(GsT)等。还有一些非酶性抗氧化剂,如还原性谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸(AsA)、 α -生育酚(V_E)、类胡萝卜素(CAR)、类黄酮(FLA)、生物碱(ALK)、半胱氨酸(CyS)、氢醌(HQ)及甘露醇等。如前所述,

自由基的危害主要是造成膜脂过氧化,破坏膜系统的完整性。正常情况下, O_2^- 可由SOD歧化生成 $H_2O_2^-$ 和分子氧, H_2O_2 又可通过保护系统催化分解为无害的分子氧和水。若 O_2^- 积累到一定浓度,会引起叶绿素的破坏, H_2O_2 过剩会抑制 CO_2 的固定和加速植物的衰老,低温、水分胁迫、高温、除草剂等都能破坏活性氧产生与清除之间的平衡,使SOD与CAT活性下降。相反,若SOD与CAT的活性上升,则说明植物的抗逆性有了增强,这方面已有多个文献报道。SOD与CAT对保护细胞不受过氧化伤害的重要性已得到公认,但其他酶及非酶自由基清除剂如GsH、AsA的作用也不容忽视,它们共同维持着细胞活性氧代谢系统的平衡^[1,6,7,19,21]。

2.2 光合系统的变化

有大量试验证明,当用低温处理植物时,正常光照下植物会发生本应由过量光照引起的光抑制作用,表现为PSII的失活,chl_a/b比值提高,并伴随着PSII反应中心D1蛋白的破坏和叶黄素循环的变化,表明chl_a比chl_b更易受水分胁迫的伤害^[9,11,23,25]。

也有与大多数试验相反的结果,如Gordon等对冬小麦和冬黑麦的研究发现,冬黑麦对低温光抑制的耐性当在5℃、250 μ mol/m²·S(5/250)时比20/250时高,但并不显示D1蛋白,chl_a/b比、叶黄素循环的变化,而冬小麦5/250时的磷酸蔗糖合成酶活性比春小麦高2.5倍,因此,猜想低温诱发的对光抑制耐性是由PSII活化引起的光合能力的增强,并用PSII活化压(1 - q_p) [$(Q_A)_{red}/[(Q_A)_{red} + (Q_A)_{ox}]$]来衡量PSII活化程度,Robert等也指出,对盐胁迫适应的烟草细胞中,叶绿素含量增多,光合作用增强,光合磷酸酶活性上升^[27,35]。

除了PSII活性的变化外,Kintake

Sowike指出,当光强较弱、温度较低时也能引发主要破坏PSI的光抑制,并分析了PSI光抑制和PSII光抑制的关系。认为PSI的光抑制需低温、氧化胁迫、相对弱光、长时间及PSII正常,所以在强光下时室温时被PSII的光抑制掩盖。PSI的光抑制表现为基因PsaB产物的解体,这一蛋白为PSI反应中心复合物中2个主要亚单位多肽之一。PSI的破坏比PSII需更长时间修复,且PSI的光抑制往往使PSII的抑制加强。

对于PSI、PSII光抑制的具体机制还有几种不同观点,需要更多实验来证明。

2.3 酶系统的变化

Wojacch Kawczynski利用离体苜蓿核及幼苗实验,两种抗冷性不同的品种,离体核在4℃下都显示出比25℃下更高的蛋白磷酸化水平。其中耐寒品种Apica核中磷蛋白由低温诱发的磷酸化水平大大高于敏感品种Trek。用幼苗作低温处理,Apica中出现新的磷蛋白,并能为低温诱导磷酸化,而Trek中则未出现。由此,他提出低温信号转导引起的冷驯化基因的表达是由快速的且可逆的蛋白质磷酸化介导的。低温可以引起蛋白激酶活性加强,而蛋白磷酸酶失活。这一变化是低温信号转导级联反应必不可少的步骤,其结果为Cas基因家族的表达^[38]。

某些植物能耐受环境中较高浓度污染物的存在,是因其体内有与此类物质代谢相关的酶类,环境中污染物含量的变化可以启动酶系的变化。汪敏报道,凤眼莲体内在长期进化过程中形成了一套降解酚的机制,包括多酚氧化酶(PPO)、过氧化物酶(PO)和酚糖苷转移酶等。随着培养液中酚浓度提高,PPO和PO活性上升,使体内酚类化合物的代谢加快,将吸收到体内的酚转化为对植物无毒害的其他物质贮存于植物体内或最终代谢为 CO_2 排出体外,从而消除了酚类化合物的解偶联作用和对植物细胞膜的

损伤作用^[18]。

2.4 代谢途径的改变

CAM型旱生植物由于长期缺水生长的适应性,发展出晚上利用PEPCase和苹果酸脱氢酶固定CO₂而白天再由RuBPCase固定的CAM途径,从而避免白天气孔开放而失水,同时也能满足生命所需的碳水化合物生产。另外,存在一种兼性植物,它们在平时表现出C₃植物的特征,而在NaCl、PEG和干旱诱导下,能表现出CAM型植物的固碳方式,其关键是诱导产生PEPCase。随着胁迫或消除胁迫过程的进行,PEPCase活性、酶蛋白量和PEPCase mRNA量三者同步增加或减少。这可以看作环境胁迫引起基因表达的改变,从而导致另一种代谢途径^[16,17]。

当用低温处理某些植物时会引起呼吸代谢途径的改变,产生更多的热量,Michael R. Moynihan报道,在8℃下处理8h后,与25℃时相比,不耐寒植物(大豆、黄瓜、番茄、茄子、棉花)产热量从47%上升到98%,耐寒植物土豆、豌豆则从7%上升至22%。若温度更低,处理时间更长,则耐寒种产热上升更明显。这种新的呼吸代谢途径不受氰化物抑制,但能被水杨异羟肟酸阻遏,它跳过了从CoQ至O₂之间的位点,将呼吸代谢的几乎全部化学能都转变为热量。虽然这些热量对植物的大量组织不会有很明显的效应,但在亚分子水平可与线粒体中低温引起的毒害相拮抗,保持膜的整体性^[33]。有学者认为,质膜中存在I型和II型2种NADH氧化酶,前者最适pH为7.0—7.4,对氰化物不敏感,这种酶参与的补偿代谢途径不存在Cytaa₃,也不存在非血红素铁蛋白,因为它能被F1F0离子通道阻塞剂DCCD抑制,因此,猜想它与ATPase的关系可能是平行的^[1]。

2.5 胁迫激素的产生

植物在遭受逆境胁迫后体内往往迅速

积累大量脱落酸(ABA)和乙烯,伴随着胁迫的解除,它们的含量也回落。由于它们产生的非专一性和普遍性,有人称它们为胁迫激素。ABA与逆境生理的密切关系早已为人们所注意,低温、水分胁迫都引起ABA含量上升,且与植物的抗逆性密切相关。而外源增加ABA,也能引起植物类似受寒害、干旱等逆境的反应^[12,32]。有假说认为,ABA是植物抗逆基因表达的启动因子,传达了逆境信号。但Mohapatra等从经冷驯化的苜蓿品种中确认了3个COR(冷调节)基因,并证明ABA不能诱导这3个COR基因的表达^[34]。Gilmour等发现低温和外源ABA均能诱导野生型拟南芥属的*Arabidopsis thaliana*的抗寒力,而低温仍能诱导ABA缺陷型的*A. thaliana*品种抗寒力的形成^[8,26]。Satoshi Iachi^[38]对干旱植物Cowpea的抗旱基因进行了分离,作为典型的旱生植物,脱水处理后10h,叶片ABA含量就达10mmol/gFW。是不受胁迫时的160倍,而拟南芥在相同处理下ABA含量仅为Cowpea的2%,比脱水前上升4倍。但外源ABA的处理却不能引起所有抗旱基因的表达,至少有一种CPRD14是并受ABA影响的。因此,可能存在着2条信息传递途径,依赖与不依赖ABA的。究竟ABA在促进抗逆基因的表达方面是如何起作用的,还有待于进一步研究。

另一种较重要的激素是乙烯,Bradford等报道,番茄在渍水胁迫72h后,体内乙烯增至对照组的20倍。Sergei L. Mekhedov和Hans Kende则报道,水稻沉水时节间生长速率的提高是3种植物激素——乙烯、脱落酸和赤霉素相互作用的结果。低氧分压诱导乙烯的合成,乙烯引起脱落酸水平的降低,而后者又是赤霉素的拮抗物,赤霉素则是引起节间生长的主要激素。因此,乙烯是通过促进生长来缓解淹水胁迫^[37]。除此之

外,赤霉素、细胞分裂素(CTK)、ACC等,也参与调节了植物的抗逆反应。可以说,植物对逆境的生态适应是建立在胁迫激素生理调控基础上的。

2.6 逆境诱导蛋白的产生

在逆境胁迫下,植物体内正常的蛋白质合成被抑制,但同时也有若干新的蛋白产生,这些蛋白的生成往往提示新的功能的产生。最早发现的就是在高温诱导下的热激蛋白 Hsp。这种蛋白起先仅在细菌、酵母中发现,后来发现在高等植物中亦存在。Yuh-Ru Julie Lee 等利用脯氨酸类似物 Aze (azetidine-2-carboxylic acid) 处理大豆幼苗,发现 Hsp 不仅在热胁迫下生成,在氨基酸类似物、亚砷酸盐、重金属镉处理下亦会产生,不如说它也是一种胁迫反应,伴随 Hsp 产生的一些小分子短期蛋白亦参加了热激反应。同时, Hsp 蛋白并非单一蛋白,不同的胁迫处理产生的 Hsp 种类、数量亦有不同^[41]。

Lea 蛋白(胚胎发生晚期蛋白)是一族脱水诱导蛋白,具有很高的亲水性和热稳定性,可分为 3 组,同时其中一些成员也可被 ABA 和水分胁迫因子诱导产生^[5]。AFP(抗冻蛋白)则被认为是存在于多种植物的低温诱导蛋白。但深入研究可以发现,植物中还有很多特有蛋白,具有种特异性,不能完全归属于某一类蛋白。如 Joseph 在 *Brassica napus* 属中发现的 BN28 蛋白虽然有类似于 I 类 AFP 的氨基酸组成和二级结构,但却不象 AFP 一样具有稳定特性,而极易发生形态变化。AFP 抗冻机理是与冰产生联结、阻止冰分子进一步加入, BN28 不具有稳定螺旋,因而其行为不具有 AFP 特征^[29]。Satoshi 在 Cowpea 中发现的 CPRD 基因编码蛋白质与第 2 组 LEA 蛋白相似,但在氨基酸组成上,缺少一个保守片断和一个丝氨酸。而它所具有的 5 个

GTTGGFTGDTGRQ 重复片断也未曾在其他 LEA 蛋白中发现^[38]。

另一种逆境诱导蛋白——耐盐蛋白也吸引了科学家的注意力。已发现其在整体植株、悬浮培养和愈伤组织细胞中均有存在。Bresson 把等电点 > 8.2 的 26KD 耐盐蛋白命名为渗透蛋白(osmotin)。因其积累总是伴随渗透调节过程的开始。外源 ABA 也能诱导 26KD 耐盐蛋白的积累^[5]。

重金属结合蛋白(MIT)往往是某些植物具有较高重金属耐受力的原因,主要是与 Cu^{2+} 或 Cd^{2+} 结合,它们在结构上都具有丰富的 Cys 残基,可能通过 Cys 的巯基与金属离子螯合,降低细胞内可扩散的金属离子浓度。如在小黑麦中发现的分子量为 3.1KD 的镉结合蛋白等^[40]。

3 抗性生理涉及的某些相关问题

3.1 相生相克现象

抗性生理的定义,原本是指环境中的温度、光照、水分、金属离子等理化因子的变化引起的植物相应的有遗传特性的改变,其中也包括病原菌侵入引起的植物抗病性,而其他生物因子对植物的作用多归入生态学中作为竞争、互利、共生等多种种间关系之实例。其实从生理学观点来看,生物因子亦为环境因子,植物因他种生物的作用而发生的种种反应,与狭义的抗性也有相通之处。因此,特将近年来研究较多的相生相克现象一并加以叙述,作为对传统抗性生理的一种补充。

相生相克(Allelopathy)意为不同植物、微生物之间的受益和受害两方面的关系。主要反应为植物向环境释放化学物质、对环境中另一种生物产生刺激或抑制效应。某些植物之间存在的“不相容”或“互惠”关系早已为人们所注意,并在农业及园艺中得到应用,而植物也可产生对自身有抑制作用的

物质,从而控制种群的生长。如一种藻 *Botrydium becherianum* 的分泌物能抑制自身生长,但促进异种生长,此种效应使这一藻种限制在陆地生活。而有的植物则通过产生抑制其他生物的物质来达到大量繁殖的目的。如大型水生植物凤眼莲,常常以极快的速度占领大片水面,除了因为它有快速生长的特性外,与它能抑制藻类和其他植物生长,从而在竞争中占优势也有很大关系。植物释放的相生相克物质同时也受环境因素的影响,并且往往由于种类、品系的不同而产生不同的效应。目前对于相生相克现象,还仅仅停留在现象的描述和相生相克物质的分离上,对于这一现象产生的机制及制约因素的研究还未广泛开展,而这正是植物生理学家的任务^[15]。

3.2 抗性的遗传背景

植物的抗性由环境因子诱发,并能稳定遗传给后代。因此,对于抗逆性质的遗传背景分析,一直是科学家所关心的问题,人们希望通过找出控制抗逆性状的基因,来进一步阐明抗性机理,并运用现代遗传工程技术,达到人为修饰、建立、调节植物抗逆性状的目的。近年来的研究表明,抗逆性并不是单一基因控制的,更多的时候是通过一族密切相关基因共同作用,如某些植物对金属、SO₂及少数的有机磷农药的抗性一般是由多基因遗传控制的一种适应现象,而另一些研究者则认为,单一一个基因控制抗性的产生,同时还有一些基因(修饰子)可以增强这些抗性。目前发现的与抗逆性有关的基因,多是编码逆境诱导蛋白或某些在抗性中起重要作用的酶类的基因,如 HS 基因家族、Car 基因家族(chilling acclimation responsive)、基因(Cowpea clones responsive to dehydration)等。抗性遗传的复杂性给基因的分选、纯化带来了困难,很难找出在各种植物中都存在的特定的专一的抗性基因。

不过,Murata 将南瓜甘油-3-甘油磷酸酰基转移酶基因转入烟草引起对低温敏感的实验的一次有益尝试^[24,32,35,37,38]。

3.3 抗逆性研究的应用及发展

植物抗逆生理的研究在农业上的重要性是显而易见的,在这方面也早已进行了大量的工作,主要是对植物进行抗寒锻炼、热锻炼和筛选培育抗性品种等。今后应从分子生物学的角度,运用遗传工程方法,达到人为控制植物抗性的目的,增加粮食产量。

近年来,环境问题已越来越受到全世界的关注,运用抗污染植物去除空气、土壤、水体中的重金属、有机磷等污染,已成为各国环境保护工作的重要措施。如利用凤眼莲等大型水生植物去除环境废水中的酚、铜等污染物,已被证明具有良好效果。利用植物处理污染,可以避免影响生态平衡或造成新的污染,并能形成新的良性循环。这正是环境保护工作的目标所在^[3,4,13,17,21]。

人类的发展离不开与环境的协调,了解环境与植物的关系,能有助于我们进一步了解人类与环境的关系。

参 考 文 献

- [1] 曹翠玲等. 小麦根质膜氧化还原系统及其水分胁迫的反应. 植物生理学通讯,1996,32(2):106—110
- [2] 陈锡涛等. 水生维管束植物自屏对水质净化资源化效应的研究. 环境科学与技术,1994,2:1—4
- [3] 段昌群. 植物对环境污染的适应与植物的微进化. 生态学杂志,1995,14(5):43—50
- [4] 胡聘. 可持续性的生态内涵及其发展意义. 生态学杂志,1996,15(2):31—36
- [5] 何军贤,傅家瑞. 种子 Lea 蛋白的研究进展. 植物生理学通讯,1996,32(4):241—246
- [6] 蒋明义,郭绍川. 水分亏缺诱导的氧化胁迫和植物的抗氧化作用. 植物生理学通讯,1996,32(2):144—150
- [7] 蒋明义,郭绍川. 渗透胁迫下稻田中铁催化的膜脂过氧化作用. 植物生理学报,1996,22(1):6—12
- [8] 李美如等. 植物细胞中的抗寒物质及其与植物抗冷性的关系. 植物生理学通讯,1995,31(5):328—334
- [9] 李晓萍等. 黄瓜幼苗的冷锻炼与低温引起的光抑制. 植物生理学报,1996,22(1):101—104

- [10] 黎云祥等. 植物种群生态学中的构体理论. 生态学杂志, 1995, 14(6): 35—41
- [11] 卢从明等. 水分胁迫对小麦叶绿体色素蛋白复合体的影响. 植物学报, 1995, 37(12): 950—955
- [12] 彭艳华等. 低温胁迫下风眼莲叶片的适应——脱落酸和可溶性蛋白质含量升高. 武汉植物学研究, 1992, 10(2): 123—127
- [13] 齐恩山等. 风眼莲等水生植物对灌溉重金属污水净化作用的初步研究. 生态学杂志, 1984, 1: 14—18
- [14] 孙大业. 植物细胞信号转导研究进展. 植物生理学通讯, 1996, 32(2): 81—97
- [15] 孙文浩, 余叔文. 相生相克效应及其应用. 植物生理学通讯, 1992, 28(2): 81—87
- [16] 汤章城. 植物抗逆性生理生化研究的某些进展. 植物生理学通讯, 1991, 27(2): 146—148
- [17] 汤章城. 植物对环境的适应和环境资源的利用. 植物生理学通讯, 1994, 30(6): 401—405
- [18] 汪敏, 郑师章. 外源酚对风眼莲体内内酚含量和马酮代谢有关酶的影响. 植物生理学报, 1995, 21(3): 254—258
- [19] 王以柔等. 对水稻和黄瓜幼苗 SOD, GR 活性及 GSH, ASA 含量的影响. 植物学报, 1995, 37(10): 776—780
- [20] 严国安等. 环境因素对风眼莲生长及净化作用的影响. 环境科学与技术, 1994, 1: 2—5
- [21] 周人纲, 樊志和, 李晓芝. 高温锻炼对小麦细胞膜热稳定性的影响. 华北农学报, 1993, 8(3): 33—37
- [22] 周泽江, 杨景辉. 水葫芦在污水生态处理系统中的作用及其利用途径. 生态学杂志, 1984, 5: 36—40
- [23] A. M. Schwarz et al. The role of photosynthesis/light relationships in determining lower depth limits of characeae in South Island, New Zealand Lakes. *Freshwater Biology*, 1996, 35: 69—80
- [24] Adrian K. Clarke, Douglas Campbell. Inactivation of the pete gene for plastocyanin lowers photosynthetic capacity and , exacerbates chilling-induced photoinhibition in the cyanobacterium *synchococcus*. *Plant Physiol.*, 1996, 112: 1551—1561
- [25] Burkhard Jakob, Ulrich Heber. Photoproduction and detoxification of hydroxyl radicals in chloroplasts and leaves and relation to photoinactivation of photosystems I and 2. *Plant Cell Physiol.*, 1996, 37: 629—635
- [26] Gilmour ST et al. Cold acclimation in *arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.*, 1991, 87: 745
- [27] PClaudia S Feijoo et al. Factors influencing biomass and nutrient content of the submersed macrophyte *egeria densa* planch in a pampasic stream. *Hydrobiologia*, 1996, 341: 21—26
- [28] Gordon R. Gray et al. Photosystem II excitation pressure and development of resistance to photoinhibition. *Plant Physiol.*, 1996, 110: 61—71
- [29] John E Titus, John H. Andorfer. Effects of CO₂ enrichment on mineral accumulation and nitrogen relations in a submersed macrophyte. *Freshwater Biology*, 1996, 36: 661—671
- [30] Joseph G. Boothe et al. Purification, characterization, and structural analysis of a plant low-temperature-induced protein. *Plant Physiol.*, 1997, 113: 367—376
- [31] Kintake Sonoike. Photoinhibition of photosystem I: Its physiological significance in the chilling sensitivity of plants. *Plant Cell Physiol.*, 1996, 37(3): 239—247
- [32] Lyons J M, Reason J K. Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues sensitive and resistant to chilling injury. *Plant Physiol.*, 1970, 45: 386
- [33] Marc D. Anderson et al. Differential gene expression in chilling-acclimated maize seedlings and evidence for the involvement of abscisic acid in chilling tolerance. *Plant Physiol.*, 1994, 105: 331—339
- [34] Michael R. Moynihan et al. Chilling-induced heat evdution in plants. *Plant Physiol.*, 1995, 108: 995—999
- [35] N. Murata et al. Genetically engineered alteration in chilling sensitivity of plants. *Nature*, 1992, 356: 710—713
- [36] Robert D. Locy et al. Photosynthesis in salt-adapted heterotrophic tobacco cells and regenerated plants. *Plant Physiol.*, 1996, 110: 321—328
- [37] Sergei L. Mekhedov, Hans Kende. Submergence enhances expression of a gene encoding L-aminoacyl clopropane-1-carboxylate oxidase in deepwater rice. *Plant Cell Physiol.*, 1996, 37(4): 531—537
- [38] Satoshi Iuchi et al. Novel drought-inducible genes in the highly drought-tolerant cowpea: cloning of CDNAS and analysis of the expression of the corresponding genes. *Plant Cell Physiol.*, 1996, 37(8): 1073—1082
- [39] Wojciech Kawczynski, Rajinder S. Dhindsa. Alfalfa nuclei contain cold-responsive phosphoproteins and accumulate heat-stable proteins during cold treatment of seedlings. *Plant Cell Physiol.*, 1996, 37(8): 1204—1210
- [40] Wilfried E. Rauser. Phytochelatin and related peptides (structure, biosynthesis, and function). *Plant Physiol.*, 1995, 109: 1141—1149
- [41] Yuh-Ru Julie Lee et al. Induction and regulation of heat-shock gene expression by an amino acid analog in soybean seedlings. *Plant Physiol.*, 1996, 110: 241—248
- [42] Mohapatra S S, Wolfrain L. Molecular cloning and relationship to freezing tolerance of cold-acclimation-specific genes of alfalfa. *Plant Physiol.*, 1989, 89: 375

(责任编辑:刘颖)