

光照下菜豆叶片抗氰呼吸与光合作用关系的分析

冯汉青* 管东东 焦青松 贾凌云 孙 坤

西北师范大学生命科学学院, 兰州 730070

摘 要 为了进一步了解光照下植物呼吸作用的内在机理以及呼吸作用和光合作用的关系, 该文研究了在光照下菜豆 (*Phaseolus vulgaris*) 叶片抗氰呼吸与光合作用的关系。研究发现, 将黑暗下生长的菜豆幼苗叶片转到光照下 10 h, 总呼吸、抗氰呼吸以及抗氰呼吸在总呼吸中的比例均逐步上升; 光照也导致了叶片叶绿体光合放氧和 CO_2 固定的出现及其速率的增加, 但光合放氧和 CO_2 固定速率的增加均滞后于抗氰呼吸的增加。将黑暗下生长的叶片转到光照下之前用抗氰呼吸的抑制剂水杨基氧肟酸 (SHAM) 处理叶片, 发现用 SHAM 处理并没有导致叶片在光照下光合放氧和 CO_2 固定速率的明显变化, 这也提示了黑暗下生长的叶片转至光照的过程中, 抗氰呼吸和光合作用没有产生偶联。进一步研究发现, 在黑暗中对叶片施加短时间的光照能够增加抗氰呼吸在总呼吸中的比例, 但短时间的光照对叶片光合 CO_2 固定速率没有影响。这些结果表明了光照对抗氰呼吸的诱导可以不依赖于光合作用, 光照可能是作为一种直接的信号去诱导抗氰呼吸。

关键词 抗氰呼吸, 光照, 光合作用

引用格式: 冯汉青, 管东东, 焦青松, 贾凌云, 孙坤 (2015). 光照下菜豆叶片抗氰呼吸与光合作用关系的分析. 植物生态学报, 39, 104–109. doi: 10.17521/cjpe.2015.0011

Analysis of the relationship between cyanide-resistant respiration and photosynthesis under light in *Phaseolus vulgaris* leaves

FENG Han-Qing*, GUAN Dong-Dong, JIAO Qing-Song, JIA Ling-Yun, and SUN Kun

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

Abstract

Aims In order to further understand the inner mechanism of plant respiration and the relationship between respiration and photosynthesis of plant under light, our objective was to reveal the relationship between cyanide-resistant respiration and photosynthesis in bean (*Phaseolus vulgaris*) leaves under light.

Methods By exposing the dark-grown leaves to light for 10 h, changes in total respiration (V_t), the cyanide-resistant respiration (V_{alt}), photosynthetic O_2 evolution, and photosynthetic CO_2 fixation, and the effects of inhibitor of the cyanide-resistant respiration on photosynthesis were measured and analyzed. We also measured and analyzed changes in the ratio of cyanide-resistant respiration, total respiration, and photosynthetic CO_2 fixation when leaves in the dark were exposed to a brief period (10 min) of light.

Important findings After exposing the dark-grown leaves to light for 10 h, V_t , V_{alt} , and the value of V_{alt}/V_t all increased. During the process, time-course analysis after the onset of illumination demonstrated that the induction of the cyanide-resistant respiration in light was prior to the formations of the photosynthetic O_2 evolution and CO_2 fixation. This observation indicates that the induction of the cyanide-resistant respiration by light is independent of photosynthesis. The dark-grown leaves pretreated with $1 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ salicylhydroxamic acid (SHAM; the inhibitor of the cyanide-resistant respiration) were exposed to illumination for 10 h, and SHAM did not result in apparent modification of the photosynthetic O_2 evolution and CO_2 fixation in the leaves when exposed to light. This observation also showed that there was no direct linkage between photosynthesis and the cyanide-resistant respiration when the dark-grown leaves were exposed to light. In addition, under the condition of darkness, 10 min of light illumination obviously increased the value of V_{alt}/V_t but did not significantly affect the level of photosynthetic CO_2 fixation. Results indicate that the induction of the cyanide-resistant respiration by light may be independent of photosynthesis. Light should have a direct influence on induction of the cyanide-resistant respiration.

Key words cyanide-resistant respiration, light illumination, photosynthesis

Citation: Feng HQ, Guan DD, Jiao QS, Jia LY, Sun K (2015). Analysis of the relationship between cyanide-resistant respiration and photosynthesis under light in *Phaseolus vulgaris* leaves. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 104–109. doi: 10.17521/cjpe.2015.0011

线粒体呼吸是真核细胞控制能量和物质代谢的重要途径(Siedow & Day, 2000)。在高等植物中, 线粒体呼吸有两条途径, 分别为细胞色素途径和抗氰呼吸途径。抗氰呼吸途径的运行使得电子在线粒体电子传递链中绕过了除复合物I外另两个ATP形成位点, 而直接将电子传递给分子氧, 因而使得能量以热的形式释放(Vanlerberghe & McIntosh, 1997; Millenaar & Lambers, 2003)。

光是重要的生态学因子, 是植物进行光合作用的原初能量来源。而呼吸作用是植物能量和物质代谢的中心环节。因此, 光合作用和呼吸作用之间的关系始终是植物生态学和植物生理学关注的重要问题。一些研究已经发现光照能够导致植物抗氰呼吸水平的上升(Obenland *et al.*, 1990; Finnegan *et al.*, 1997; Ribas-carbo *et al.*, 2000)。目前的主流观点认为, 抗氰呼吸水平在光照下的上升主要与植物的光合作用有关, 即在光照下叶绿体中的部分还原力可以通过苹果酸/草酰乙酸穿梭机制运输到线粒体中, 并主要通过抗氰呼吸途径进行氧化, 因而增加了抗氰呼吸的水平(Padmasree *et al.*, 2002; Yoshida *et al.*, 2007)。除此之外, 叶绿体在光合作用过程中所产生的乙醇酸会通过光呼吸路径在线粒体中形成甘氨酸, 而这些甘氨酸也能刺激抗氰呼吸途径的运行(Igamberdiev *et al.*, 1997)。同时, 抗氰呼吸水平在光照下的上升也被认为是帮助叶绿体去消耗光合作用过程中产生的过多的还原力, 从而避免叶绿体处于过度还原的状态(Svensson & Rasmusson, 2001; Padmasree *et al.*, 2002; Raghavendra & Padmasree, 2003; Bartoli *et al.*, 2005)。

然而Gui等(1991)发现, 番茄(*Lycopersicon esculentum*)种子在光照下萌发时比在黑暗中具有更高的抗氰呼吸水平。由于种子并不是主要的光合器官, 因而提示了光照对抗氰呼吸的诱导作用有可能不依赖于光合作用。但在光合器官中, 光照对抗氰呼吸的诱导是否也有可能不依赖于光合作用则尚缺少足够的研究和关注。基于此, 本文研究和分析了黑暗下生长的菜豆(*Phaseolus vulgaris*)幼苗叶片转到光

照的过程中以及在短期光照的条件下抗氰呼吸和光合作用之间的关系, 发现光照对抗氰呼吸的诱导可以不依赖于光合作用, 而光照有可能是作为一种直接的信号去诱导抗氰呼吸途径。

1 材料和方法

1.1 植物材料的培养和处理

菜豆种子经质量分数1% NaClO溶液消毒10 min后用蒸馏水冲洗以去除残余的NaClO溶液, 然后将种子用湿纱布覆盖, 于26 °C下进行萌发。

在第一组实验中, 选取萌发一致的种子种植于营养土中, 于26 °C下置于完全黑暗下生长7天。在第8天将其中一部分幼苗置于白炽灯光照下持续照射10 h; 另外的部分幼苗在转至光照前用1 mmol·L⁻¹的水杨基氧肟酸(SHAM, 抗氰呼吸途径的抑制剂)处理其叶片以抑制抗氰呼吸的活性, 再置于光照下照射10 h。

在第二组实验中, 选取萌发一致的种子种植于营养土中, 每天用白炽灯给予12 h光照。在第7天的12 h光照结束后, 将幼苗转置黑暗中, 每隔12 h用白炽灯给予10 min的短时间光照, 并以在第7天的12 h光照结束后仍处于黑暗下的叶片作为对照。

1.2 呼吸的测量

将叶片从植株上摘下, 用刀片切成小块并立即置于测量杯中。利用Clark氧电极(中国科学院上海植物生理生态研究所, 上海)对叶片的总呼吸和抗氰呼吸的容量进行测量。在无任何呼吸抑制剂存在下所测得的叶片的耗氧速率为总呼吸速率, 在有氰化钾存在下所测得的叶片的耗氧速率为抗氰呼吸的容量, 具体操作参照文献(Bingham & Farrar, 1989)。

1.3 叶绿体的粗提制备

将叶片在制备缓冲液中研磨; 制备缓冲液组成为: 50 mmol·L⁻¹ HEPES, pH 7.6, 330 mmol·L⁻¹山梨醇, 2 mmol·L⁻¹ EDTA, 1 mmol·L⁻¹ MgCl₂, 5 mmol·L⁻¹维生素C和0.05% (体积分数) BSA。匀浆经过滤后在3 000 g下离心5 min。将沉淀重悬于洗液(50 mmol·L⁻¹ HEPES, pH 7.6, 330 mmol·L⁻¹山梨醇)

中,用于CO₂固定速率和放氧速率的测定。

1.4 CO₂固定速率和放氧速率的测定

CO₂固定速率依照Padmasree和Raghavendra (2001)所描述的方法进行;光合放氧速率的测定依照Luris (1997)所描述的方法进行。

1.5 总RNA的提取与Northern杂交

总RNA使用Trizol法提取。以烟草中交替氧化酶编码基因的cDNA片段(Whelan *et al.*, 1995)为探针,利用ECL非放射性核酸标记试剂盒(Enzo Diagnostics, Little Chalfont, UK)对其进行标记和Northern杂交实验,探针标记和信号检测等过程依据试剂盒所提供的实验指导说明进行。

2 实验结果

2.1 光照增加了黑暗中生长叶片的抗氰呼吸的水平

将黑暗中生长的叶片置于持续10 h的光照下,叶片的总呼吸速率(V_t)有所增加(图1),且叶片 V_t 的

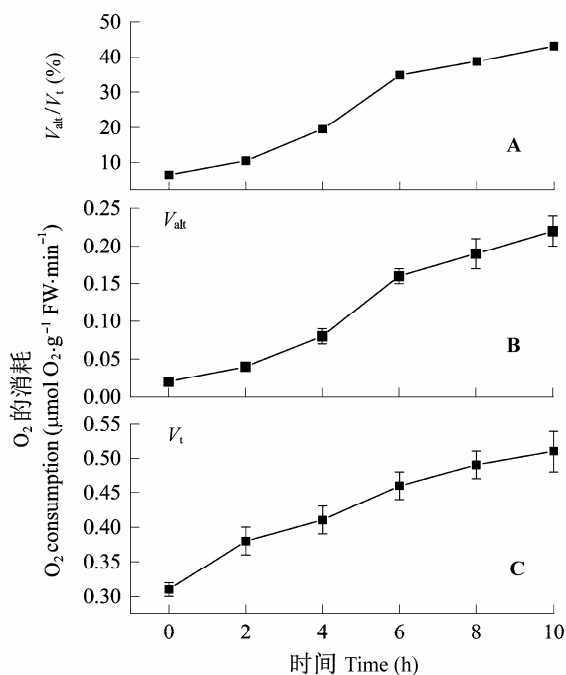


图1 黑暗生长的叶片转至光照下总呼吸(V_t)、抗氰呼吸的容量(V_{alt})和抗氰呼吸的容量与总呼吸的比值(V_{alt}/V_t)的变化。数值为4次独立实验的平均值±标准偏差。所示时间为叶片转至光照下的时间。 V_{alt}/V_t 来自于 V_{alt} 平均值和 V_t 的平均值之间的比值。

Fig. 1 Changes in total respiration (V_t), capacity of cyanide-resistant respiration (V_{alt}) and the ratio of V_{alt} to V_t in dark-grown leaves exposed to continuous light for 10 h. These are individual samples taken during four different experiments. Time indicates hours after starting illumination. Values are mean values \pm SD of four independent experiments. The horizontal axis shows the time after exposing to light. V_{alt}/V_t was computed based on the average values of V_t and V_{alt} .

增加伴随着抗氰呼吸途径的出现及其水平的增加。

仅2 h的光照使得抗氰呼吸的容量(V_{alt})从光照前的0.02 $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{min}^{-1}$ 增加到0.04 $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{FW} \cdot \text{min}^{-1}$ (图1)。同时,将黑暗生长的叶片置于光照下也导致了 V_{alt} 和 V_t 的比值上升,表明在将黑暗中生长的叶片置于光照的过程中,抗氰呼吸在总呼吸中的比重在不断增加。而交替氧化酶的转录水平在光照刺激下也有所上升(图2)。上述结果表明,总呼吸和抗氰呼吸对于光照是较为敏感的。

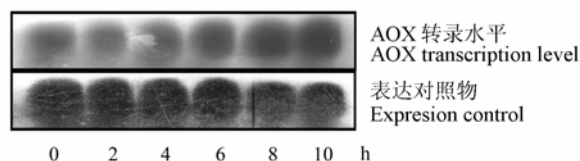


图2 交替氧化酶基因(AOX)在持续10 h光照下的变化。

Fig. 2 Alternative oxidase (AOX) transcript levels during 10 h of continuous illumination.

2.2 光照提高了黑暗中生长的叶片叶绿体CO₂固定速率和放氧速率

将黑暗中生长的叶片置于持续的10 h的光照下,检测叶片叶绿体的光合放氧和CO₂固定速率的变化。结果显示:和抗氰呼吸的变化不同的是,在前2 h光照下,无法检测到叶绿体的光合放氧;而直到光照4 h时,才检测到了一定水平的光合放氧(图3)。在光照4 h之后,光合放氧速率随着光照时间的增加进一步增加。较之光合放氧,光合CO₂固定出现时

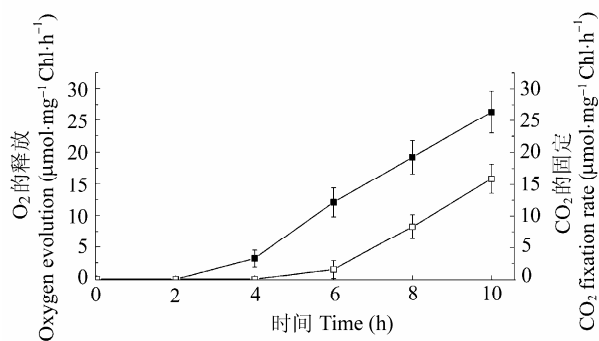


图3 黑暗生长的叶片转至光照下叶绿体CO₂固定速率(□)和放氧速率(■)的变化。数值为4次独立实验的平均值±标准偏差。横坐标所示时间为叶片转至光照下的时间。

Fig. 3 Changes in oxygen evolution (■) and carbon dioxide fixation (□) in whole chloroplasts of the dark-grown leaves exposed to 10 h of continuous light. Values are mean values \pm SD of four independent experiments. The horizontal axis shows the time after exposing to light.

间更晚: 在前4 h的光照下, 无法检测到叶绿体的光合CO₂固定; 而直到光照6 h时, 才检测到了一定水平的光合CO₂固定(图3)。在光照6 h之后, 光合CO₂固定速率随着光照时间的增加而进一步增加(图3)。通过和相同光照条件下总呼吸和抗氰呼吸的发生时间进行对比, 发现光照下总呼吸和抗氰呼吸发生的时间是先于CO₂固定和放氧出现的, 因而提示了光照对抗氰呼吸的诱导可以不依赖于光合作用。

2.3 黑暗中生长的叶片转至光照过程中SHAM对光合CO₂固定和光合放氧的影响

SHAM是常用的抗氰呼吸的化学抑制剂(Chivasa *et al.*, 1997; Chivasa & Carr, 1998)。将黑暗下生长的叶片在转至光照前用1 mmol·L⁻¹的SHAM (所用浓度已被报道能有效抑制抗氰呼吸的活性, Bartoli *et al.*, 2005)处理叶片以抑制其抗氰呼吸的活性。将用SHAM处理的叶片和未经过SHAM处理的黑暗下生长的叶片置于光照下照射10 h并对比二者的光合CO₂固定和放氧水平, 发现SHAM的处理并没有显著性地影响植物叶片光合CO₂固定和放氧速率(表1)。

表1 黑暗中生长的叶片转至光照过程中水杨基羟肟酸(SHAM)对叶片光合CO₂固定和放氧速率的影响

Table 1 The effects of salicylhydroxamic acid (SHAM) on photosynthetic oxygen evolution rate and carbon dioxide fixation rate when the dark-grown leaves were exposed to continuous light

光照的时间 Time of illumination (h)	SHAM对于光合作用的影响 Effects of SHAM on photosynthesis (% of control)	
	光合放氧 Oxygen evolution	光合CO ₂ 固定 CO ₂ fixation
0	100 ^a	100 ^a
2	100 ^a	100 ^a
4	98 ± 5 ^a	100 ^a
6	101 ± 3 ^a	100 ^a
8	97 ± 4 ^a	96 ± 4 ^a
10	102 ± 4 ^a	95 ± 3 ^a

以未经过SHAM处理的叶片作为对照(100%)。数值为4次独立实验的平均值±标准偏差。所示时间为叶片转至光照下的时间。相同字母表示SHAM处理和对照之间无显著性差异($p < 0.05$)。

The leaves without being subjected to SHAM treatment were assigned the values of control (100%). Values are mean values ± SD of four independent experiments. Time indicates hours following commencement of illumination. Same letters indicate there are no significant differences between the SHAM treatment and the control ($p < 0.05$).

2.4 短时间光照对抗氰呼吸和光合CO₂固定的影响

本文的进一步研究表明, 抗氰呼吸能够直接被一个短期的光照所诱导。将在12 h光照/12 h黑暗条件下生长的幼苗转至光中, 并在黑暗的状态下每隔

12 h给予叶片10 min的短时间光照, 并以仍处于黑暗下的叶片作为对照。结果表明, 这种短时间的光照并未对叶片CO₂固定速率产生显著影响(图4), 表明这种短时间的光照尚不足以刺激植物光合作用的产生。然而, 这种短时间的光照却明显导致了叶片V_{alt}/V_t值的上升(图4), 进一步说明了光照对抗氰呼吸的诱导可以不依赖于光合作用。

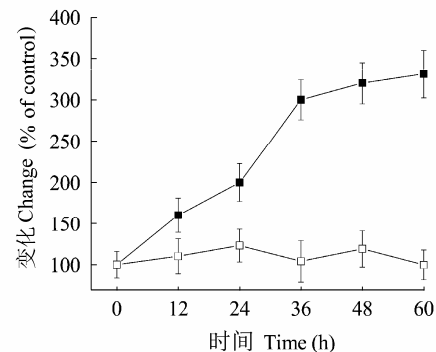


图4 短时间光照对抗氰呼吸途径与总呼吸比值(V_{alt}/V_t, %) (■)以及对光合CO₂固定速率(□)的影响。一周龄生长在12 h光照/12 h黑暗下的植物转至光黑暗中, 并每隔12 h给予10 min的短时间光照。以仍处于黑暗下的叶片作为对照(100%)。所示时间为叶片转至黑暗下的时间。数值为4次独立实验的平均值±标准偏差。

Fig. 4 Effect of short period of illumination on the ratio of cyanide-resistant respiration pathway to total respiration (V_{alt}/V_t, %) (■) and photosynthetic CO₂ fixation rate (□). One-week-old plants grown in 12 h light/12 h dark photoperiods were transferred to darkness and then received 10 min plus of light once every 12 h. Leaves in darkness were assigned the values of control (100%). Time indicates hours in darkness. Results are mean values ± SD of four independent experiments.

3 讨论

将黑暗中生长的叶片置于持续10 h的光照下, 发现光照导致了抗氰呼吸、抗氰呼吸在总呼吸中的比值以及交替氧化酶转录水平的快速提升(图1, 图2)。Ribas-Carbo等(2000)使用氧同位素分馏技术, 也观察到了将黑暗生长的大豆(*Glycine max*)子叶转至光照下能够导致电子在抗氰呼吸中分配比例的快速增加。这些结果表明抗氰呼吸对于光照较为敏感。

如前文所述, 目前的观点认为: 抗氰呼吸在光照下上升的主要原因是由于叶绿体将光合作用中产生的部分还原力或光合产物运输到线粒体中, 因而刺激了抗氰呼吸水平的上升(Igamberdiev *et al.*, 1997; Svensson & Rasmusson, 2001; Padmasree *et al.*, 2002; Raghavendra & Padmasree, 2003; Bartoli *et al.*,

2005)。从理论上讲,如果这种机制是抗氰呼吸水平在光照下上升的唯一原因,则抗氰呼吸在光照下的诱导或其水平的增加应首先取决于植物能够进行光合作用。但本研究发现,将黑暗中生长的菜豆叶片置于仅2 h的光照下就诱导了抗氰呼吸容量的上升。而且,2 h的光照也导致了抗氰呼吸在总呼吸中的比值从6.4%增加至10.5% (图1)。而对比来看,光合放氧直到4 h光照后才出现并增加;而光合的CO₂固定直到6 h的光照后才出现并增加(图3)。结合图1和图3进行分析,发现将黑暗生长的菜豆叶片置于光照下时,抗氰呼吸的发生先于光合作用的形成。由于还原力和光合产物的产生和输送在理论上应首先依赖于光合作用的形成,因此我们认为,光照对黑暗下生长的叶片抗氰呼吸的诱导作用(至少在光照的前4 h)可能并不依赖于光合作用。

以往的研究发现:当用抑制剂等方法抑制抗氰呼吸在光照下的上升,会导致植物光合CO₂固定和放氧速率水平的下降(Padmasree & Raghavendra, 2001; Yoshida *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2011, 2012),这也是光合作用和抗氰呼吸具有偶联关系的重要证据。有学者认为,这是由于光照会导致叶片中还原力的积累,而被积累的还原力会使得叶绿体中的氧分子被还原为活性氧;由于高度的反应活性,活性氧会引起叶绿体光合机构的氧化损伤,从而引起植物光合作用的下降。而抗氰呼吸水平在光照下的上升有助于叶绿体消耗光合作用过程中产生的过多的还原力,从而保护了光合机构免受活性氧的损伤(Yoshida *et al.*, 2006, 2007; Zhang *et al.*, 2011, 2012)。而本研究发现,将黑暗下生长的植物转至光照前用SHAM处理叶片并不会导致光照下叶片光合CO₂固定和放氧速率的显著性变化(表1),表明了黑暗下生长的叶片在转至10 h的光照过程中抗氰呼吸并未与光合作用产生偶联。

本研究也设计了一种短光照实验去进一步观察光是否能够作为一种直接的因素去刺激抗氰呼吸。将在12 h光照/12 h黑暗下生长的幼苗转至黑暗中,并每12 h给予叶片10 min的短光照,发现这种短光照能够明显提升叶片的 V_{alt}/V_t 值,但无法增加光合作用的CO₂固定速率(图4)。这一结果进一步说明了光对抗氰呼吸的诱导作用可以不依赖于光合作用。

以前的研究表明,光能够通过影响光受体的表达而直接影响线粒体的电子传递链(Liscum *et al.*,

2003; Escobar *et al.*, 2004)。而最近的研究发现,光照可以通过刺激光敏色素、隐花色素和向光素等光受体而诱导拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)交替氧化酶基因的表达(Zhang *et al.*, 2010; Xu *et al.*, 2011)。这些研究均提示了光作为一种直接的信号去调节植物抗氰呼吸的水平。因此,我们推测:在本研究中光对于抗氰呼吸的诱导作用可能是由于光照刺激了这些光受体从而导致了交替氧化酶表达水平上升所致。以前的研究已经揭示从黑暗转为光照会导致植物活性氧水平的上升(Kim *et al.*, 2008);因此光照下抗氰呼吸的上升可能通过减少这些活性氧的产生而对植物具有保护作用。此外,也有研究发现从黑暗转为光照会导致植物生物合成水平的增加(Bruick & Mayfield, 1999)。而糖酵解和三羧酸循环过程中产生的诸多碳物质是植物进行生物合成反应所需的重要前体;而抗氰呼吸被认为能够促进糖酵解和三羧酸循环的快速运转(Mackenzie & McIntosh, 1999),因此,本文推测光照下抗氰呼吸的上升也可能在一定程度上和植物的生物合成反应有关。

本文认为,尽管在一些条件下植物的抗氰呼吸会和植物的光合作用产生偶联关系,但光也有可能作为一种直接的信号去调节叶片的抗氰呼吸。

基金项目 国家自然科学基金(31260059和30900-105)、教育部科学技术研究重点项目(211190)和甘肃省财政厅高校基本科研业务费项目。

参考文献

- Bartoli CG, Gomez F, Gergoff G, Guimét JJ, Puntarulo S (2005). Up-regulation of the mitochondrial alternative oxidase pathway enhances photosynthetic electron transport under drought conditions. *Journal of Experimental Botany*, 56, 1269–1276.
- Bingham IJ, Farrar JF (1989). Activity and capacity of respiration pathways in barley roots deprived of inorganic nutrients. *Plant Physiology and Biochemistry*, 27, 847–854.
- Bruick R, Mayfield SP (1999). Light-activated translation of chloroplast mRNAs. *Trends in Plant Science*, 4, 190–195.
- Chivasa S, Carr JP (1998). Cyanide restores N gene-mediated resistance to tobacco mosaic virus in transgenic tobacco expressing salicylic acid hydroxylase. *The Plant Cell*, 10, 1489–1498.
- Chivasa S, Murphy AM, Naylor M, Carr JP (1997). Salicylic acid interferes with tobacco mosaic virus replication via a novel salicylhydroxamic acid-sensitive mechanism. *The Plant Cell*, 9, 547–557.
- Escobar MA, Franklin KA, Svensson AS, Salter MG, Whitlam

- GC, Rasmusson AG (2004). Light regulation of the *Arabidopsis* respiratory chain. Multiple discrete photo-receptor responses contribute to induction of type II NAD(P)H dehydrogenase genes. *Plant Physiology*, 136, 2710–2721.
- Finnegan PM, Whelan J, Millar AH, Zhang Q, Smith MK, Wiskich JT, Day DA (1997). Differential expression of the multigene family encoding the soybean mitochondrial alternative oxidase. *Plant Physiology*, 114, 455–466.
- Gui MX, Wang XM, Huang WY (1991). The effect of light and exogenous gibberellic acid on respiration pathways during germination of tomato seeds. *Physiologia Plantarum*, 81, 403–407.
- Igamberdiev AU, Bykova NV, Gardeström P (1997). Involvement of cyanide-resistant and rotenone-insensitive pathways of mitochondrial electron transport during oxidation of glycine in higher plants. *FEBS Letters*, 412, 265–269.
- Kim C, Meskauskienė R, Apel K, Laloi C (2008). No single way to understand singlet oxygen signalling in plants. *EMBO Reports*, 9, 435–439.
- Liscum E, Hodgson DW, Campbell TJ (2003). Blue light signaling through the cryptochromes and phototropins. So that's what the blues is all about. *Plant Physiology*, 133, 1429–1436.
- Lurie S (1997). Stomatal opening and photosynthesis in green-leaved leaves of *Vicia faba* L. *Australian Journal of Plant Physiology*, 4, 69–74.
- Mackenzie S, McIntosh L (1999). Higher plant mitochondria. *The Plant Cell*, 11, 571–586.
- Millenaar FF, Lambers H (2003). The Alternative oxidase: *in vivo* regulation and function. *Plant Biology*, 5, 2–15.
- Obenland D, Diethelm R, Shibles R, Stewart C (1990). Relationship of alternative respiratory capacity and alternative oxidase amount during soybean seedling growth. *Plant & Cell Physiology*, 31, 897–901.
- Padmasree K, Padmavathi L, Raghavendra AS (2002). Essentiality of mitochondrial oxidative metabolism for photosynthesis: optimization of carbon assimilation and protection against photoinhibition. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 37, 71–119.
- Padmasree K, Raghavendra AS (2001). Restriction of mitochondrial oxidative metabolism leads to suppression of photosynthetic carbon assimilation but not of photochemical electron transport in pea mesophyll protoplasts. *Current Science*, 81, 680–684.
- Raghavendra AS, Padmasree K (2003). Beneficial interactions of mitochondrial metabolism with photosynthetic carbon assimilation. *Trends in Plant Science*, 8, 546–553.
- Ribas-Carbo M, Robinson SA, González-Meler MA, Lennon AM, Giles L, Siedow JN, Berry JA (2000). Effects of light on respiration and oxygen isotope fractionation in soybean cotyledons. *Plant, Cell & Environment*, 23, 983–989.
- Siedow JN, Day DA (2000). Respiration and photorespiration. In: Buchanan B, Gruissem W, Jones R eds. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, USA. 676–728.
- Svensson ÅS, Rasmusson AG (2001). Light-dependent gene expression for proteins in the respiratory chain of potato leaves. *The Plant Journal*, 28, 73–82.
- Vanlerberghe GC, McIntosh L (1997). Alternative oxidase: from gene to function. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48, 703–734.
- Whelan J, Smith MK, Meijer M, Yu JW, Badger MR, Price GD, Day DA (1995). Cloning of an additional cDNA for the alternative oxidase in tobacco. *Plant Physiology*, 107, 1469–1470.
- Xu F, Yuan S, Lin HH (2011). Response of mitochondrial alternative oxidase (AOX) to light signals. *Plant Signaling & Behavior*, 6, 55–58.
- Yoshida K, Terashima I, Noguchi K (2006). Distinct roles of the cytochrome pathway and alternative oxidase in leaf photosynthesis. *Plant & Cell Physiology*, 47, 22–31.
- Yoshida K, Terashima I, Noguchi K (2007). Up-regulation of mitochondrial alternative oxidase concomitant with chloroplast over-reduction by excess light. *Plant & Cell Physiology*, 48, 606–614.
- Zhang DW, Xu F, Zhang ZW, Chen YE, Du JB, Jia SD, Yuan S, Lin HH (2010). Effects of light on cyanide-resistant respiration and alternative oxidase function in *Arabidopsis* seedlings. *Plant, Cell & Environment*, 33, 2121–2131.
- Zhang LT, Gao HY, Zhang ZS, Xue ZC, Meng QW (2012). Multiple effects of inhibition of mitochondrial alternative oxidase pathway on photosynthetic apparatus in *Rumex* K-1 leaves. *Biologia Plantarum*, 56, 365–368.
- Zhang LT, Zhang ZS, Gao HY, Xue ZC, Yang C, Meng XL, Meng QW (2011). 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. *Physiologia Plantarum*, 143, 396–407.

责任编辑: 彭长连 责任编辑: 李 敏