

外源 H_2O_2 对孕穗期转 C_4 *PEPC* 水稻及原种光合特性的影响

任承刚^{1,2} 李霞¹

(1. 江苏省农业科学院 粮食作物研究所, 江苏省优质水稻工程技术研究中心, 江苏 南京 210014;

2. 南京农业大学 生命科学学院, 江苏 南京 210095)

摘要: 为阐释转 C_4 *PEPC* 光合基因水稻过氧化物胁迫条件下的光合生理特性, 以转 *PEPC* 基因水稻 (PC)、未转基因原种 (Kitaake) 为材料, 运用 Li-6400 便携式光合仪观测其不同浓度外源 H_2O_2 处理下的净光合速率 (Pn)、气孔导度 (Gs)、胞间 CO_2 浓度 (Ci)、蒸腾速率 (Tr) 以及水分利用率等光合参数的变化。结果发现, 与未用 H_2O_2 处理的 PC 相比, PC 在 0.5 ~ 5 mmol/L H_2O_2 浓度处理下, 其 Pn 在不同光强下均表现下降, 与其 Gs 的下降一致, 这个抑制过程随光强的增加而减弱, 而 50 mmol/L H_2O_2 处理下 PC, 虽 Gs 增加, 但其 Pn 并没有增加, 表现不同 H_2O_2 的浓度效应; 而未转基因水稻则没有上述表现, 推测 PC 可能通过低浓度的 H_2O_2 参与气孔运动的调节, 从而影响其光合特性。

关键词: 水稻; C_4 *PEPC* 基因; 净光合速率; 气孔导度

中图分类号: S511.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7091(2010)04-0130-06

Effect of Exogenous H_2O_2 on Photosynthetic Characteristics in *PEPC* Transgenic Rice

REN Cheng-gang^{1,2} LI Xia¹

(1. Institute of Food Crops, Jiangsu Academy of Agriculture Sciences, Jiangsu High Quality Rice R&D Center, Nanjing 210014, China; 2. College of Life Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: To elucidate the physiological mechanism of transgenic rice over expressing C_4 photosynthetic genes responds to peroxide stress, the photosynthetic characteristics of the functional leaves net photosynthetic rate Pn, stomatal conductance Gs, intercellular CO_2 concentration Ci, transpiration rate Tr and water utilization rate from *PEPC* transgenic rice and its wild type Kitaake were studied with Li-6400 portable photosynthesis system under different density exogenous H_2O_2 . Net photosynthetic rate of transgenic rice treated with 0.5 ~ 5 mmol/L H_2O_2 descend as same as changing of stomatal conductance compared to control, and the inhibition are weaken as light intensity increasing. Stomatal conductance of transgenic rice under 50 mmol/L H_2O_2 treatment is raise but net photosynthetic rate is unchange. Photosynthesis physiological nature of Kitaake under H_2O_2 concentration gradient are not characteristic like transgenic rice. So 0.5 mmol/L is effective density to regulate stomatal conductance of transgenic rice to affect photosynthesis physiological characteristic.

Key words: Rice; C_4 *PEPC* gene; Net photosynthetic rate; Stomatal conductance

在水稻中成功导入玉米 C_4 型磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (Phosphoenolpyruvate carboxylase, *PEPC*) 基因并高表达, 光合作用得到明显提高。掀起在 C_3 植物中增强 C_4 光合特性以提高光合效率的热潮, 且最终对通过提高植物光合作用提高水稻产量有重要

的意义^[1-3]。近几年, 随着高表达转玉米 *PEPC* 基因水稻的稳定选育, 越来越多的研究结果证明了高表达转玉米 *PEPC* 基因水稻具有高光效特性和耐氧化的能力^[4-7]。作为氧化胁迫的主要产物, 过氧化氢在高等植物细胞中有多种产生途径, 不仅是损伤

收稿日期: 2010-03-07

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30871459); 江苏省农业科学院基金项目 (6510707; 6110704); 江苏省自主创新项目 (cx(09)109)

作者简介: 任承刚 (1985-), 男, 安徽阜阳人, 硕士, 主要从事水稻高光效生理育种研究。

通讯作者: 李霞 (1970-), 女, 广西桂平人, 副研究员, 博士, 主要从事水稻高光效生理育种研究。

生物大分子的细胞毒性物质,还是细胞内重要的信号分子。有大量试验证实,H₂O₂可作为信号分子刺激细胞增殖^[8],分化^[9],迁移,凋亡^[10],以及介导动植物体对生物与非生物胁迫响应。如在根毛的生长以及 ABA 介导气孔运动等方面均发挥着关键作用^[11,12]。然而,H₂O₂在何种浓度下分别作为信号分子和对细胞产生毒性,不同材料差异很大,仍然是个悬而未结的问题。本试验选取耐光抑制的转 C₄PEPC 光合基因水稻分别施用介于信号传导和细胞毒害之间的不同外源过氧化氢浓度,分析在不同浓度下转 C₄光合基因水稻光合特性的表现,期望为过氧化氢的信号作用浓度提供参考。

1 材料和方法

1.1 材料和处理

试验用稳定遗传的转 PEPC 基因水稻(PC)、未转基因原种水稻(Kitaake)为测试材料^[13]。于2009年在江苏省农业科学院网室内进行4月下旬,水稻种子经0.1% HgCl消毒10 min后浸种12 h,在30℃下催芽48 h,5月1日播种,5月15日将水稻秧苗移入盆钵中,每盆5~6穴,每穴1苗,采用随机区组设计,3次重复,常规水肥管理。

1.2 外源 H₂O₂ 的引入

分别为0.5、5、50 mmol/L 外源 H₂O₂,以茎吸入的方法施加,将水稻基部剪断,立即放入蒸馏水(对照)或各处理液中,在液体中剪去一段2~3 cm,以隔绝导管中进入的气体。处理后测定其各项光合生理指标。所有处理均在光强(50±15) μmol/(m²·s)进行,时间为30 min。每点测定4~6值。

表1 转 PEPC 基因水稻(PC)和未转基因原种(WT)光合生理指标和农艺性状比较(2009)

Tab.1 Comparison on photosynthetic index and agronomic performance of PEPC transgenic plant and untransformed wide type

株系 Line	生育期/d Growth stage	株高/cm Plant height	单株穗数 Panicles per plant	穗长/cm Panicle length	每穗总粒数 Grains per panicle	结实率/% Seed-setting rate	千粒重/g 1 000-grain weight	大田实际产量 /(kg/hm ²) Yield per ha in the field	PEPC 活性 (μmol/(mg·h)) PEPC activity
WT	90.3	69.3	10.0	10.1	69.6	85.1	23.6	3 071.30	63.7
PC	88.5	68.1	14.3	11.7	71.8	88.3	26.4	3 197.90	1 221.1

2.2 不同浓度外源过氧化氢处理下供试材料净光合速率(Pn)的变化

由图1可明显看出,0.5 mmol/L H₂O₂处理对供试材料PC及其原种不同光强下的净光合速率(Pn)均抑制,但是其他浓度处理不同光强下抑制程度不同。与未处理的PC对照相比,0.5 mmol/L H₂O₂对其叶片Pn抑制从50 μmol/(m²·s)光强开始,主要出现在200~600 μmol/(m²·s)之间,例如,

1.3 净光合速率(Pn)测定

参照李霞等^[14]的方法,用美国Licor公司的Li-6400便携式光合测定仪,开放气路,使用红蓝光源测定供试材料的孕穗期倒二叶(第一完全展开叶)叶片中部净光合速率-光强响应曲线,材料置于室内稳定条件下测定,温度(34±2)℃,相对湿度(61±1)%,接入室外空气,流速设定为500 μmol/s。在光量子通量密度(PPFD)梯度0、25、50、100、200、400、600、800、1 200、1 600、2 000 μmol/(m²·s),测定材料的净光合速率(Pn, μmol/(m²·s))、蒸腾速率(Tr, mmol/(m²·s))、气孔导度(Gs, mol/(m²·s))、胞间CO₂浓度(Ci, μmol/(m²·s))、大气CO₂浓度(Ca, μmol/(m²·s))等参数。

1.4 数据处理

数据分析方法采用Excel对数据进行描述性分析,用SPSS17.0统计分析软件对数据进行多元线性回归分析,方法为逐步法。光饱和点(LSP),最大净光合速率(Amax)由Licor公司提供的Photosynthesis Work Bench程序拟合得到;对光强200 μmol/(m²·s)以下的Pn值作直线回归求得光补偿点(LCP),其斜率为表观量子效率(AQY)。

2 结果与分析

2.1 供试材料的光合特性和农艺性状比较

表1显示,转PEPC基因水稻的单株有效穗数、穗长、千粒重和大田实际产量分别比未转基因的野生型WT提高43%、15.8%、11.8%和4.1%,与其高PEPC活性表现一致,可见,单株有效穗数和千粒重是转PEPC基因水稻增产的重要性状。

600 μmol/(m²·s)光强下Pn为12.8 μmol/(m²·s),比未处理的PC对照降低21%,5 mmol/L和50 mmol/L H₂O₂处理的分别为14.6 μmol/(m²·s)和16.8 μmol/(m²·s),分别比未处理的对照低12.5%和1.2%;当光强高于800 μmol/(m²·s)后,不同浓度过氧化氢对Pn的抑制逐渐减轻,如800 μmol/(m²·s)光强下0.5、5、50 mmol/L处理浓度下的Pn分别为对照的87%、90%和99%。H₂O₂对Kitaake影响的表现

则与 PC 的不同,与未处理的 Kitaake 对照相比 0.5, 5, 50 mmol/L H_2O_2 在 200 ~ 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 光强之间对其 P_n 呈递增的趋势,均高于未处理的对照,但这种浓度的效应在 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 以上光强条件后则不明显,3 种浓度 H_2O_2 处理下的 P_n 均与未处理的 Kitaake 的类似。

经过统计分析发现,与未处理的 PC 对照相比 0.5 mmol/L 过氧化氢处理提高了 PC 的光补偿点 (LSP),

明显降低其表观量子效率 (AQY),达 61% (表 2)。而对 Kitaake 的抑制主要出现在 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 以上光强,在光强低于 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,过氧化氢对其净光合速率有所促进。过氧化氢处理对 Kitaake 的光饱和点 (LSP),光补偿点 (LCP) 和最大光合速率 (A_{max}) 的影响均为降低,只有表观量子效率 (AQY) 有所升高 (表 2)。

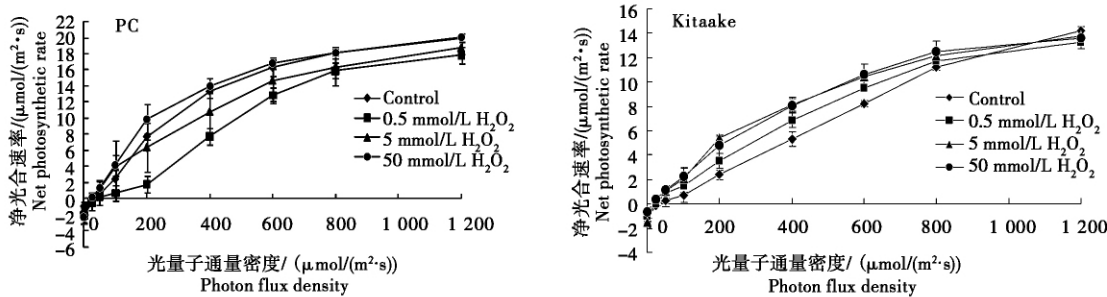


图 1 不同浓度过氧化氢处理供试材料的光-光合响应曲线

Fig. 1 PC and Kitaake PPFD-Photosynthesis curve response to peroxide

表 2 PC 及原种光响应曲线参数

Tab. 2 Photosynthesis parameter of PC and Kitaake

测试材料 Materials	H_2O_2 处理 /(mmol/L) Treatment	光饱和点 /($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) Light saturation point	光补偿点 /($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) Light compensation point	最大净光合速率 /($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) Maximum of photosynthetic rate	表观量子效率 Apparent quantum yield
PC	0	29.62	2 320	22.12	0.043 1
	0.5	75.47	2 307	22.18	0.016 8
	5	23.04	2 453	21.01	0.038 6
	50	30.20	2 023	22.82	0.058 9
Kitaake	0	49.98	1 532	19.66	0.021 2
	0.5	29.22	1 167	16.17	0.023 1
	5	28.24	892	16.81	0.031 7
	50	15.63	987	15.63	0.026 7

2.3 不同浓度外源过氧化氢处理下供试材料气孔导度和胞间 CO_2 浓度的变化

不同浓度过氧化氢处理对 PC 及 Kitaake 气孔导度的影响是有差异的。0.5 mmol/L 浓度过氧化氢处理对 PC 气孔导度的抑制最明显,如 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 光强下,抑制达 76.8%,5 mmol/L 和 50 mmol/L 过氧化氢对 PC 气孔导度的抑制作用减弱,200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 光强下 P_n 值分别为对照的 93.3% 和 149.9%,当光强大于 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 作用变为促进,趋势与净光合速率的变化相似 (图 2)。Kitaake 气孔导度只在 0.5 mmol/L 浓度过氧化氢处理,光强大于 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时受到一定程度的抑制, P_n 值占对照的 96.3%。5 mmol/L 和 50 mmol/L 过氧化氢均提高了 Kitaake 的气孔导度。Kitaake 胞间 CO_2 浓度响应曲线显示,各浓度过氧化氢处理使 Kitaake 胞间 CO_2 浓度均比对照有所降低,这可能是 Kitaake 气孔导度受过氧化氢处理增加

的情况下,其净光合速率并未提高的原因之一。Zhang 等^[15]发现 ABA 促进气孔关闭与其诱导 H_2O_2 产生有关,余小平等^[16]的研究显示,300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 光下 1 mmol/L 过氧化氢对气孔的作用为抑制。这与本试验 0.5 mmol/L 过氧化氢处理结果有一致性,而随着处理浓度,光强的逐步增加,可以诱导气孔导度的增加。另外,本试验 300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 左右光下,气孔导度是随过氧化氢处理浓度的增加而增强的。

综合 PC 和 Kitaake 在处理下气孔限制值和胞间 CO_2 浓度的表现,可以看出 0.5 mmol/L 浓度过氧化氢处理下,PC 气孔不能开放到相应程度时,植物叶片利用一些非气孔生理特性 (如进一步利用胞间 CO_2 来维持其净光合速率),从而在一定程度上缓解由于气孔关闭给光合作用带来的影响,这反映了植物对外界刺激的适应性。而 WT 在处理下叶片的胞间 CO_2 浓度也不高,说明其利用非气孔特征的

能力有限。

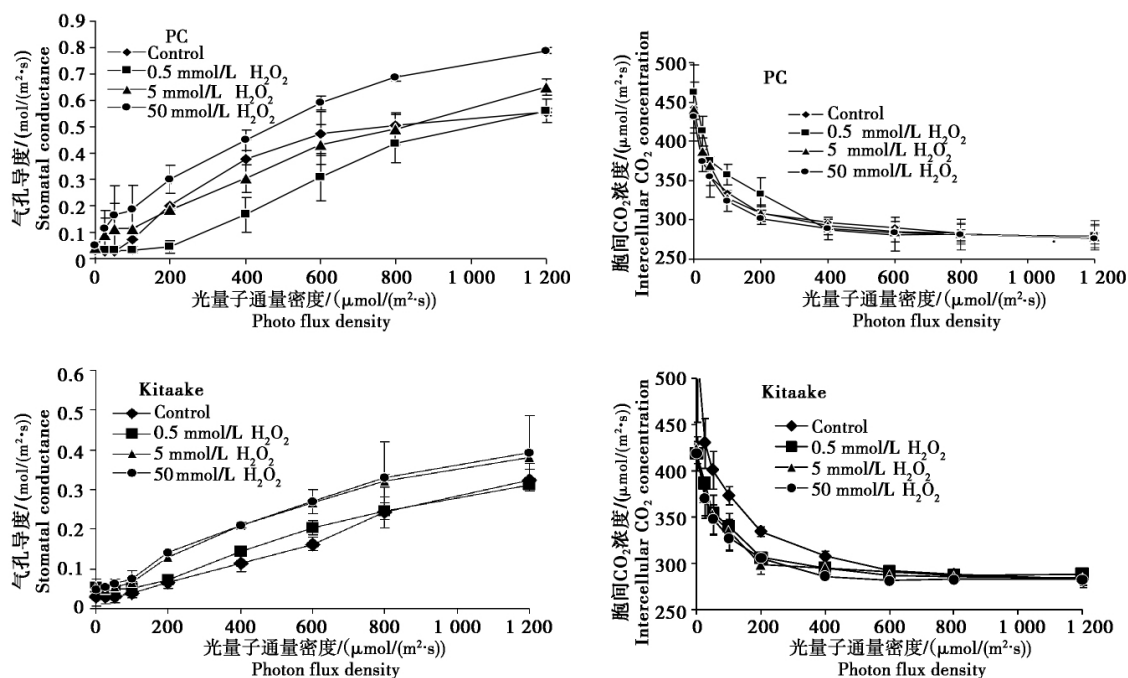


图2 不同浓度过氧化氢处理供试材料的气孔导度、胞间 CO_2 浓度

Fig.2 PC and Kitaake PPFD-Cond and Ci curves response to peroxide

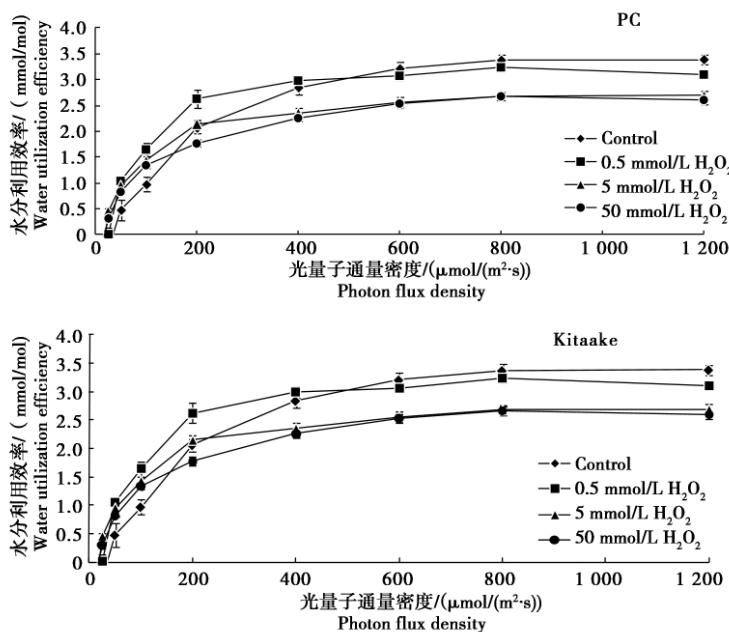


图3 不同浓度过氧化氢处理供试材料的 WUE 光响应曲线

Fig.3 PC and Kitaake PPFD-WUE curves response to peroxide

2.4 过氧化氢处理下材料水分利用效率 WUE 随光强的变化

与对照相比,各浓度 H_2O_2 处理均导致 PC 水分利用效率的降低。当光强低于 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,WUE 还都高于对照,但当光强继续增加,WUE 则随过氧化氢浓度升高而降低(图3),0.5 mmol/L H_2O_2 处理 $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的 WUE 占对照的 96.2% 5 mmol/L 和 50 mmol/L H_2O_2 对 PC 的抑制

在更高的光强下趋于一致,分别占对照的 79.4% 和 78.9%。过氧化氢处理对 Kitaake 的影响则不尽相同,对 WUE 的影响表现为光强低于 $400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 有所增强,光强高于 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 受抑制 0.5, 5 和 50 mmol/L 浓度的处理效果相近,WUE 值分别占对照的 86.9%,86.1% 和 77.1%。对比 PC 和 Kitaake 的水分利用效率,可以发现 PC 对胁迫较高的耐受力是依赖大量的水分消耗来实现的。

2.5 不同浓度过氧化氢处理下光合参数的多元线性回归分析

CO₂是植物光合作用的物质来源,又是 C₃ 植物光合作用的主要限制因子。为进一步展示过氧化氢对转 C₄ 基因水稻及其原种的不同影响,选取气孔导度、蒸腾速率、大气 CO₂ 浓度、胞间 CO₂ 浓度等光合参数和环境参数进行多元线性回归,综合分析各参数对光合速率的贡献。从表 3 分析结果可以看出,室内测定的 PC 净光合速率受气孔因素影响最大,与王超等^[18] 研究不同条件下转 C₄ 基因水稻的光合特性所得结果一致,同时 Kitaake 的净光合速率与蒸腾相关性最高,即与其水分利用密切相关。经过氧

化氢处理后,PC 净光合速率的主要影响因素发生改变,气孔导度的影响不再显现,而蒸腾速率成为主要影响。其次,大气二氧化碳浓度的细微变化也对 PC 光合造成影响,可见, H₂O₂ 处理后的 PC 对环境的响应变得更敏感,但与气孔的开关影响不大,而是与底物浓度 CO₂ 的供应与蒸腾速率关系更显著。而未转基因原种 Kitaake 在处理前后净光合速率的主要影响因素并未改变,只是不同浓度处理下蒸腾能力的贡献程度发生改变。从回归统计的数据可以看出随着过氧化氢浓度的增加,植株需要消耗越来越多的水分来加速代谢,以抵御胁迫程度的加强。

表 3 不同浓度过氧化氢处理下光合参数的多元线性回归分析结果

Tab.3 The photosynthetic result response to different concentration peroxide by multiple linear regression

光合参数 Photosynthesis parameter	0 mmol/L 过氧化氢 0 mmol/L Hydrogen peroxide	0.5 mmol/L 过氧化氢 0.5 mmol/L Hydrogen peroxide	5 mmol/L 过氧化氢 5 mmol/L Hydrogen peroxide	50 mmol/L 过氧化氢 50 mmol/L Hydrogen peroxide
PC 常量 Constant	3.877	-4.692	-7.525	-2.957
气孔导度 Stomatal conductance	25.512	-	-	-
胞间 CO ₂ 浓度 Intercellular CO ₂ concentration	-4.175	-10.737	-	-4.337
蒸腾作用 Transpiration	-	20.153	29.903	8.964
大气 CO ₂ 浓度 Atmosphere CO ₂ concentration	-	5.026	7.453	2.873
Kitaake 常量 Constant	-9.334	1.085	4.000	3.217
气孔导度 Stomatal conductance	-6.004	-7.560	-	-
胞间 CO ₂ 浓度 Intercellular CO ₂ concentration	-	-2.743	-5.295	-
蒸腾作用 Transpiration	12.999	11.409	20.035	28.306
大气 CO ₂ 浓度 Atmosphere CO ₂ concentration	-	-	-	-3.291

3 讨论

有植物进化方面的观点认为,氧化性的光合作用之所以会从早期的地球上还原型的(富含 H₂)或者是中性的(CO₂-N₂) 大气环境中演化形成,并逐渐造就现在含氧的大气,原因是氧化性的光合生物利用了水作为电子供体。于是,有人提出 H₂O₂ 在诱导氧化性光合作用中起过关键作用^[18]。H₂O₂ 在高等植物体内具有存在周期长,较高的跨膜通透性并能在细胞间迅速扩散,外界刺激能迅速的刺激其合成和分解等特点^[19-20],符合成为胞间信号的所有重要标准,因而成为人们比较关注的氧化信号分子。

从现有相关研究已经可以了解,在正常的代谢条件下,光、环境胁迫和植物激素 ABA 都可做为诱导因素刺激细胞产生 H₂O₂,方式主要有质膜氧化还原系统和光呼吸系统的代谢两种。H₂O₂ 不仅在诱导氧化性光合作用中起了关键的作用,还可以调节诸如气孔运动、超敏反应、细胞凋亡和基因表达等许多过程。之后,细胞再通过高效的抗氧化剂(酶与

非酶的) 系统进行调节,将细胞内 H₂O₂ 维持在一种精细平衡状态。通常,起信号作用 H₂O₂ 在细胞内的浓度为 1 ~ 700 nmol/L^[21]。但细胞内 H₂O₂ 浓度变化范围较大,如拟南芥中为 0.06 ~ 7 mmol/L^[22],而玉米和水稻中为 1 ~ 2 mmol/L^[23]。而本试验选取从 0 ~ 50 mmol/L H₂O₂ 浓度处理 PC 和未转基因水稻 Kitaake 发现,相同浓度外源过氧化氢对转 C₄ PEPC 基因的水稻 PC 和其原种 Kitaake 的光合相关参数的影响不同,PC 在没有过氧化氢处理时,其光合速率主要依靠气孔导度的变化,也就是气孔的运动,但是当用过氧化氢处理后,由于 H₂O₂ 处理导致气孔关闭,因此 PC 就依靠增加蒸腾速率,消耗大量的水分来维持其光合速率,而且 H₂O₂ 处理对气孔的调节有浓度的依赖,在 0.5 ~ 5 mmol/L 接近植物细胞内的低 H₂O₂ 时,对气孔的关闭的调节更明显,而且这个调节过程随光强的增加而减弱,因为光强通过光合产物的固定能力加强而增加气孔保卫细胞的渗透物质而促进气孔的开放,看来,低浓度的 H₂O₂ 处理对 PC 气孔的关闭的调节可被光强逆转。

推测 PC 可能通过低浓度的 H_2O_2 参与气孔运动的调节, 从而影响其光合特性。而在 50 mmol/L H_2O_2 则表现与低浓度不同, 虽然该浓度下气孔导度增加, 但是其光合速率并没有增加, 推测可能该浓度对细胞产生了毒害; 而未转基因水稻则没有上述表现, 但 0.5 mmol/L 过氧化氢对所试材料的这种剂量效应是否能代表体内信号水平的调控, 还需生化及分子方面的实验进行进一步验证。

参考文献:

- [1] 焦德茂, 李霞, 黄雪清, 等. 转 PEPC 基因水稻的光合 CO_2 同化和叶绿素荧光特性[J]. 科学通报, 2001, 46(5): 414 - 418.
- [2] Ku M S B, Agarie S, Nomura M, *et al.* High-level expression of maize phosphoenolpyruvate carboxylase in transgenic rice plants[J]. Nature Biotechnol, 1999, 17: 76 - 80.
- [3] Fukayama H, Tamai T, Tsuchida H, *et al.* Effects of over-production of the maize C_4 -specific phosphoenolpyruvate carboxylase on photosynthesis[J]. CSIRO publishing Brisbane, Australia 2001, S17 - 012: 1 - 4.
- [4] 黄雪清, 焦德茂, 迟伟, 等. 转 C_4 酶基因水稻的 CO_2 交换和荧光特性[J]. 植物学报, 2002, 44(4): 405 - 412.
- [5] 焦德茂, 匡廷云, 李霞, 等. 转 PEPC 基因水稻具有初级 CO_2 浓缩机制性理特点[J]. 中国科学, 2003, 33(3): 438 - 446.
- [6] 王仁雷, 华春, 李霞, 等. 光抑制条件下转 PEPC 基因水稻的光合表现[J]. 作物学报, 2002, 28(5): 321 - 326.
- [7] 李霞, 焦德茂, 戴传超. 转 PEPC 基因水稻对光氧化逆境的响应[J]. 作物学报, 2005b, 31(4): 408 - 413.
- [8] Foreman J, Demidchik V, Bothwell J H, *et al.* Reactive oxygen species produced by NADPH oxidase regulate plant cell growth[J]. Nature, 2003, 422: 442 - 446.
- [9] Li J, Stouffs M, Serrander L, *et al.* The NADPH oxidase NOX4 drives cardiac differentiation: role in regulating cardiac transcription factors and MAP kinase activation[J]. Mol Biol Cell, 2006, 17: 3978 - 3988.
- [10] Cai H. Hydrogen peroxide regulation of endothelial function: origins mechanisms and consequences[J]. Cardio-vasc Res, 2005, 68: 26 - 36.
- [11] Rizhsky L. Double antisense plants lacking ascorbate peroxidase and catalase are less sensitive to oxidative stress than single antisense plants lacking ascorbate per. oxidase or catalase[J]. Plant J, 2002, 32: 329 - 342.
- [12] Steven Neill, Radhika Desikan, John Hancock. Hydrogen peroxide signalling[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2002(5): 388 - 395.
- [13] 李霞, 吴爽, 焦德茂, 等. 转 PEPC 基因水稻的选育[J]. 江苏农业学报, 2001, 17(3): 143 - 147.
- [14] 李霞, 刘友良, 焦德茂. 不同高产水稻品种叶片的荧光参数的日变化和光适应特性的关系[J]. 作物学报, 2002, 28(2): 145 - 153.
- [15] Zhang X, Zhang L, Dong F C, *et al.* Hydrogen peroxide is involved in abscisic acid induced stomatal closure in Vicia faba[J]. Plant Physiol, 2001, 126: 1438 - 148.
- [16] She X M, Song X G, He J M. Role and relationship of nitric oxide and hydrogen peroxide in light/dark regulated stomatal movement in Vicia faba[J]. Acta Bot Sin, 2004, 46: 1292 - 1300.
- [17] 王超, 李霞, 蔡庆生. 不同测定环境条件下转 PEPC 基因水稻及杂交后代光合特性的比较[J]. 江苏农业学报, 2008, 24(3): 232 - 236.
- [18] McKay C P, Hartman H. Hydrogen peroxide and the evolution of oxygenic photosynthesis[J]. Orig Life Envol Biosph, 1991, 21: 157 - 163.
- [19] Allan A C, Fluhr R. Two distinct sources of elicited reactive oxygen species in tobacco epidermal cells[J]. Plant Cell, 1997, 9: 1559 - 1572.
- [20] Alvarez M E, Lamb C. Oxidative burst. mediated defense responses in plant disease resistance[C]//Scandalios J G. Oxidative Stress and the Molecular Biology of Antioxidant Defenses. New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1997: 815 - 839.
- [21] Karpinski S, Reynolds H, Karpinska B, *et al.* Systemic signaling and acclimation in response to excess excitation energy in Arabidopsis[J]. Science, 1999, 284: 654 - 657.
- [22] Jiang M, Zhang J. Effect of abscisic acid on active oxygen species, antioxidant defence system and oxidative damage in leaves of maize seedlings[J]. Plant Cell Physiol, 2001, 42: 1265 - 1273.
- [23] Sone J R. An assessment of proposed mechanism for sensing hydrogen peroxide in mammalian systems[J]. Arch Biochem Biophys, 2004, 422: 119 - 124.