

• 综述 •

## 植物光合系统对高温胁迫的响应机制

唐 婷, 郑国伟, 李唯奇\*

(中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204)

**摘要** 温度变化是影响植物生长和发育的一个非常重要的因素,而光合作用是植物对温度变化最为敏感的生理过程. 高温胁迫给植物光合器官造成了严重的危害,但在高温胁迫下,植物并不是消极被动的,并且能够在生理生化及分子水平上发生各种变化来渡过逆境. 本文结合当今国内外研究进展,从光合系统热量耗散与光合修复的相关因素,如类囊体膜上相关蛋白、热激蛋白、水杨酸、抗过氧化物酶及抗坏血酸等几个方面展开分析,阐述了植物光合系统对高温胁迫的防御机制,并对今后的研究方向进行了探讨和展望.

**关键词** 高温胁迫; 光合作用; 非光化学猝灭; 光抑制

**中图分类号** Q946.5

## Defense Mechanisms of Plants Photosystem to Heat Stress

TANG Ting, ZHENG Guo-Wei, LI Wei-Qi\*

(Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China)

**Abstract** Temperature stress is one of the most important environmental stress factors, which influences the growth and development of plants. Photosynthesis is a physiological process in plants in response to temperature stress. Heat stress leads a series of injuries, especially to the photosynthetic organs of plants. On the other hand, the responses of plant photosystem to heat stress is not solely passive. Plants actively resist heat stress through various changes at the cellular and molecular levels. Based on recent studies of plant photosynthetic processes under high temperature, defensive mechanisms of the photosystem to heat stress, which involves certain factors to reduce the harm through increasing heat dissipation, including heat shock proteins, salicylic acid, anti-peroxidase and ascorbic acid, were discovered. The significance and implications for future research are discussed in this review.

**Key words** heat stress; photosynthesis; non-photochemical quenching; photoinhibition

温度特别是高温是影响植物生长发育的重要环境因素. 研究表明,温度每升高1℃,作物产量可减少高达17%<sup>[1]</sup>. 现在,全球气温在一定范围内不断升高,到本世纪末预计全球气温可能上升1.8~4.0℃<sup>[2]</sup>. 高温胁迫对植物的生长和发育过程带来了不可忽视的危害,而光合作用是植物生命活动过程当中的重要组成部分,它为生物产量的形成奠定了基础,同时也是对温度变化最为敏感的一个生理过程<sup>[3]</sup>.

高温胁迫对植物光合系统造成了一系列危害:一方面高温能够破坏类囊体膜、光系统II(photo system II, PS II)捕光天线系统、PS II供体侧放氧复合体及PS II反应中心的结构,影响PS II受体侧电子传递等;另外,高温影响光合反应过程中相关酶的活

性,如植物通过对Rubisco(ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase)活性的调节影响光合碳同化,从而响应高温胁迫<sup>[4]</sup>. 科学家们对高温胁迫下植物光合机制做了大量研究,尤其是高温对植物光合器官危害研究得比较透彻. 本文从光系统热量耗散与植物体内影响光合修复的相关物

收稿日期: 2011-11-16; 接受日期: 2011-12-26

国家自然科学基金(No. 30670474)资助

\* 联系人 Tel: 08715223025; E-mail: weiqili@mail.kib.ac.cn

Received: November 16, 2011; Accepted: December 26, 2011

Supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30670474)

\* Corresponding author Tel: 08715223025;

E-mail: weiqili@mail.kib.ac.cn

质,例如蛋白、激素、酶及抗坏血酸等,综述了植物光合系统对高温胁迫的响应。

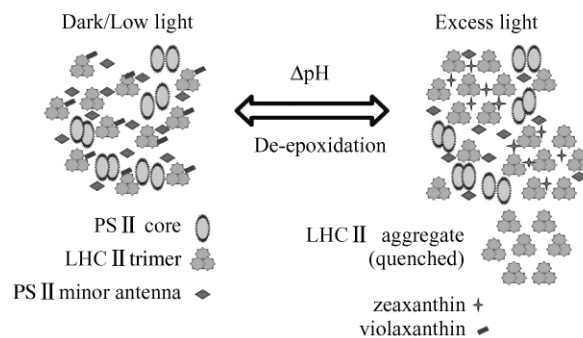
## 1 热量耗散减弱高温对光合器官的损伤

光合作用的基本要素是光能,植物叶片中的捕光色素复合体能够将光能有效地传递到 PS II 光反应中心,当植物处于不利的生存环境时,这些传递到反应中心的激发能会超出光系统本身可以利用的能量。尤其在高温胁迫下,PS II 反应中心会暂时失去活性,这些失活的反应中心就成为只吸收光能却不能传递、转化光能的“能量陷阱”;当胁迫消失时,这些失活的反应中心发生可逆变化,恢复活性,这是植物在高温胁迫下的一种保护机制<sup>[5-6]</sup>。李鹏民等<sup>[7]</sup>研究发现,在高温条件下,植物叶片的热耗散相应增加,说明叶片在高温下启动了自身的防御机制,及时耗散过剩的激发能。高温胁迫通过降解 PS II 反应中心或天线蛋白使其捕获的光能下降,从而导致还原质醌 QA 的激发能减少,剩余有活性的反应中心使利用光能的效率提高。

光能的耗散方式有 2 种:光化学淬灭,即光化学反应,和非光化学淬灭。

当叶绿素被光激发后能够产生荧光现象,而叶绿素分子的激发是光能转变为化学能的第一步。在光化学反应之外,能够使叶绿素荧光发生猝灭的过程称为非光化学猝灭(non-photochemical quenching, NPQ)。NPQ 具有从天线系统向光反应中心分配光能的调控功能。猝灭需要能量,其变化受到类囊体膜质子梯度的控制。当逆境产生时,过多的能量使流过类囊体膜的质子梯度降低,激发类囊体膜上捕光色素复合体 II (light harvesting complex, LHC II)、PsbS 蛋白、叶黄素循环色素的一系列反应,进而激发 LHC 天线复合体的猝灭状态,最终导致叶绿素上过剩能量的降低。Johnson 等<sup>[8]</sup>发现,在猝灭过程中,类囊体膜中的 PS II 和 LHC II 发生了快速可逆的结构重组,即 LHC II 复合体从 PS II 解离,并形成更大的聚集体,此过程能否发生最终取决于流过类囊体膜上的质子梯度(Fig. 1)。

非光化学猝灭一般由特异的叶黄素脱环氧化引发,它能消散过多的能量。叶黄素是类胡萝卜素中的一类色素,叶黄素有 3 种:紫黄素、玉米黄素和环氧玉米黄素。在高光条件下,紫黄素在紫黄素脱环氧化酶的催化作用下,转变成环氧玉米黄素,随后在玉米黄素环氧化酶作用下,最后形成玉米黄素;若在弱光条件下,玉米黄素便会发生与上述相反的反应,最后



**Fig. 1 Structural model of NPQ<sup>[8]</sup>** In excess light, LHC II aggregates and segregates from PS II by  $\Delta pH$ , which is promoted by deepoxidation of violaxanthin to zeaxanthin; in dark or low light, LHC II integrates with PS II, which is promoted by epoxidation of zeaxanthin to violaxanthin

生成紫黄素。

一般认为,叶黄素循环能够利用紫黄素脱环氧化来耗散多余的激发能,同时能保护光合器官。有研究证明,玉米黄素的含量越高,光合机构热耗散的能量也越高<sup>[9,10]</sup>。另外的间接证据表明,二硫苏糖醇(dithiothreitol, DTT)是一种抑制紫黄素脱环氧化的抑制剂,加入 DTT 后,玉米黄素的生成减少,同时热耗散的能量也降低<sup>[11]</sup>。Horton 等<sup>[12]</sup>认为,玉米黄素能使 PS II 的天线复合物的构象发生改变,从而使这种构象有利于耗散过剩激发能。有研究表明,高温可以使类囊体膜的流动性增强,当温度超过一定界限将导致类囊体膜受损伤,叶黄素循环通过调节类囊体膜的流动性来间接保护光合结构,因为玉米黄素的积累降低了类囊体膜的流动性<sup>[13,14]</sup>。

研究表明,在高温胁迫下,叶黄素循环能增加抗坏血酸的含量来保护 PS II 免遭热诱导光抑制的破坏<sup>[15]</sup>。但也有人认为,叶黄素的环氧化反应能消耗损伤植物的活性氧,起到保护作用,因为活性氧对高温下 PS II 修复、D1 蛋白(基因 *PsbA* 编码,1 种 PS II 蛋白)的从头合成和碳同化过程发挥抑制作用。至于叶黄素循环发挥作用的具体机制仍不清楚。

## 2 影响高温下植物体内光合修复的因素

### 2.1 类囊体膜上相关蛋白

高温能够改变 PS I 和 PS II 的氧化还原平衡,促进 PS I 的环式电子流循环(cyclic electron flow, CEF)。CEF 的调控能促进植物的光合作用,从而帮助植物渡过高温环境<sup>[16]</sup>。CEF 能补偿高温下类囊体

膜渗漏的不足,从而合成 ATP 来使光合作用继续进行<sup>[17]</sup>。质子梯度调节蛋白 5 (proton gradient regulation 5, PGR5) 样蛋白 1 (PGR5-like protein 1A, PGRL1) (跨膜蛋白) 位于类囊体中,它与 PGR5 在结构和功能上相互作用,PGRL1-PGR5 复合体参与线性电子流(line electron flow, LEF)到 CEF 的转换,促进环式电子流循环的进行。当植物失去此蛋白时,CEF 会出现混乱(Fig. 2),对植物耐受高温十分不利<sup>[18]</sup>。另有研究表明,某些植物能耐受高温,可能与 PS I 受体侧的相关蛋白的活性高有关,不论在高温处理过程还是在受损伤后的恢复过程<sup>[19]</sup>。

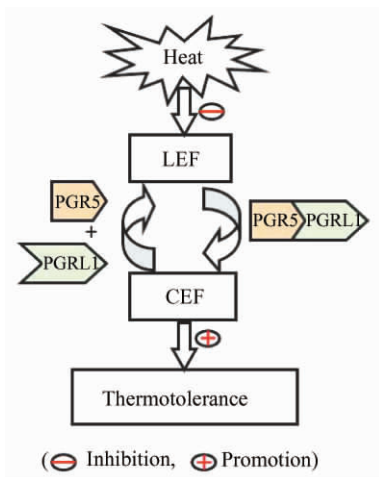


Fig. 2 Function model of PGR5-PGRL1 complex

When PGR5 and PGRL1 interact physically, and the PGR5-PGRL1 complex involved in the conversion of CEF, which would improve plants' thermotolerance. When PGR5 and PGRL1 separate each other, CEF transformed to LEF, which would inhibit plants' thermotolerance. Heat, high temperature; LEF, line electron flow; CEF, cyclic electron flow

高温胁迫的同时常伴有光胁迫发生,二者共同对植物造成损伤。有研究报道,在高辐射条件下,PS II 将迅速经历被损伤和开始修复的循环,从而导致反应中心受到破坏的 D1 蛋白不断降解,同时被新合成的或者正常的 D1 蛋白所取代<sup>[20-22]</sup>。其实,PS II 修复是非常复杂的过程,涉及类囊体膜上成千上万种蛋白质和辅助因子复合体的共同作用<sup>[22-23]</sup>。PS II 的修复循环需要超过 25 种辅助蛋白质的参与,包括热激蛋白 HSP70 家族、PSII 22 kD 蛋白、PS II 的低聚集蛋白(low PS II accumulation protein, LPA1)和小 J-结构域蛋白(J-domain protein)<sup>[24-27]</sup>。

在拟南芥中,PS II 的低量子产率蛋白(low quantum yield of PS II 1, LQY1) 是 1 个横跨叶绿体的多肽,具有跨膜的区域和 1 个与大肠杆菌类似的锌

指结构。Lu 等<sup>[28]</sup>研究发现,拟南芥突变体 *lqy1* 在高强度的光照下时,其 PS II 比野生型植株更为敏感,如 PS II 电子传递速率减慢,具有更少的 PSII-LHC II 超级复合体,同时 *lqy1* 突变体在强光处理后会聚集更多的活性氧。另外, LQY1 在具有气孔的类囊体中分布居多,这是 PS II 修复和重组进行的关键位置;它还具有二硫键异构酶的活性,这正是 PS II 蛋白断裂和形成二硫键所需,因此, LQY1 蛋白可能参与强光胁迫下 PS II 复合体的修复和重组活动。

当环境温度高于植物生长所需时,便会对植物的正常生长造成威胁,而光合作用是受影响比较严重的环节。高温使某些 PS II 反应中心或者相关酶失活,从而导致不能利用的光能增加,使植物造成光抑制,因此,在上述强光胁迫下, LQY1 蛋白参与 PS II 修复和重组的现象有可能在高温胁迫下发生。

## 2.2 热激蛋白

热激蛋白(heat shock protein, HSP) 是生物受高温刺激后大量表达的一类蛋白<sup>[29]</sup>。部分 HSP 在所有生物中是保守的,某些 HSP 在生物整个发育过程中需要全程表达,大部分 HSP 参与热变性蛋白的重新折叠。

热激蛋白按照其分子量的大小,分为以下 5 类: Hsp100/ClpB、Hsp90/HtpG、Hsp70/DnaK、Hsp60/GroEL 和小分子热激蛋白(small HSP, sHSP)。目前 HSP70 的研究报道较多, HSP70s 聚集在所有器官及亚细胞部位中,参与蛋白质折叠、转移易位、逆境反应等过程<sup>[30]</sup>。另外,它们还能够运输细胞核编码的多肽,如叶绿体膜上 2 个同源 HSP70 蛋白被认为是运输机制中主要的组成部分<sup>[31-32]</sup>。气孔 HSP70 能够与新输入的铁氧化还原蛋白-烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸<sup>[33]</sup>和铁硫蛋白相互作用<sup>[34]</sup>。

在高温胁迫时会出现光抑制, HSP 在光抑制时保护植物的功能已有报道<sup>[35]</sup>。Michael 等<sup>[36]</sup>发现,过表达 HSP70B 能减少因光抑制导致的 PS II 的失活,使其受伤后恢复加强,低表达 HSP70B 的植株却得到相反的结果,因此他提议, HSP70B 在光抑制中阻碍反应中心的失活,同时促进合成新的反应中心。

高温胁迫能诱导产生热激蛋白,而热激蛋白能够对高温或者强光胁迫损伤过的光合器官具有修复功能,因此,热激蛋白在光保护过程中发挥重要作用。

## 2.3 水杨酸

高温胁迫下,植物体内除了一系列保护蛋白质外,植物激素也在光保护过程中发挥了积极作用,其中水杨酸(salicylic acid, SA) 对植物生长和发育具

有调节作用。水杨酸作为 1 个信号分子调节叶绿体的生物合成<sup>[37]</sup>和光合作用<sup>[38]</sup>,能抑制果实的成熟<sup>[39]</sup>,参与叶片衰老过程的基因表达和信号通路<sup>[40]</sup>。

研究表明,在热胁迫下,当施加适当浓度的外源水杨酸后,能够促进类胡萝卜素、叶黄素含量的增加,去环氧化作用速度加快<sup>[38]</sup>。低浓度的水杨酸则促进 Rubisco 活性增强,磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (phosphoenolpyruvate carboxylase, PEPC) 活性下降,能提高植物的净光合速率<sup>[41]</sup> (net photosynthetic rate, Pn)。马培芳等<sup>[42]</sup>研究发现,叶面喷施水杨酸能明显减轻高温强光胁迫对植物光合器官的破坏,如维持电子的正常传递,保持较高的 PS II 原初光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 和净光合速率 (Pn) 等光合指标;另外,喷施外源水杨酸还能减少高温胁迫带来的氧化损伤,如减少过氧化氢的积累,抑制脂质过氧化作用,并维持较高的超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 和抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX) 活性等。

当植物处于高温环境下,高温信号会刺激机体产生水杨酸,它通过提高植物的一系列光合指标,降低活性氧物质的积累,提高光合效率,减少高温对植物光合器官的损伤。

## 2.4 抗过氧化物酶

在植物生存的环境中,很多因素如干旱、冷热胁迫、创伤和高强光等都能促使各类活性氧物质 (ROS) 产生。Apel 等<sup>[43]</sup>发现,每次短暂的热激反应都能增加 ROS 的产生,其中过氧化氢和超氧化物阴离子被认为是 ROS 中最为重要的组成部分。当电子从 PS I 直接传递到氧气时,超氧化物阴离子还会在叶绿体中产生,这些活化分子对脂类、核酸和蛋白质有着很强的破坏性<sup>[44]</sup>。有报道称,植物体的光合色素能够被 ROS 破坏<sup>[45]</sup>,植物通过数个亚细胞区室中的抗氧化剂防御系统来清除和处理这些活性分子。

抗氧化剂防御系统包括非酶类和酶类抗氧化剂。超氧化物歧化酶 (SOD),过氧化物酶 (peroxydase, POX),过氧化氢酶 (catalase, CAT),谷胱甘肽还原酶 (glutathione reductase, GR),抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 是比较重要的酶类抗氧化剂。这些酶的活性受细胞间 ROS 含量的上升而诱导增强<sup>[43]</sup>。热激处理后,野生型拟南芥和过量产生脯氨酸的植株体内,各种抗过氧化物酶的活性均上升,其中后者上升幅度更大<sup>[46]</sup>。

当植物体受到高温胁迫后,体内活性氧物质产生增多,如类囊体膜上脂质过氧化物 (malonaldehyde, MDA) 产生增加,相应的抗氧化酶便会控制其在体内的含量,帮助机体渡过逆境。因此,抗过氧化物酶的活性可作为植物耐受高温胁迫能力或恢复能力的标准。

## 2.5 抗坏血酸

高温胁迫主要影响 PS II 供体侧,特别是放氧复合体 (oxygen-evolving complex, OEC),高温会导致 OEC 失活,但是叶片中的二苯碳 (diphenylcarbazide, DPC) 或者抗坏血酸 (ascorbic acid, ASc) 能够通过传递电子给 PS II,保持电子的持续传递,这种方式能减轻反应中心受热胁迫损伤的程度<sup>[47-48]</sup>。研究发现,当植物体内抗坏血酸含量越高,PS II 失活速度越慢,恢复速度越快,例如,PS II 蛋白 D1、CP43 (基因 *PsbD* 编码) 降解减慢,从而使植物抵御高温胁迫的能力越强。抗坏血酸也可能使类囊体膜减少 ROS 的产生量,从而减缓光抑制的进程,最终达到减小高温对整个光合体系损伤的目的。

## 3 展望

高温胁迫对植物的生长和发育过程带来了不可忽视的危害,尤其体现在光合作用方面。虽然植物能够通过一系列措施来抵御或者减小高温对光合器官的损伤,但是许多问题目前仍不清楚:1) 植物是通过怎样的信号途径来响应高温胁迫;2) 植物在受损伤后具体的修复机制仍不清楚;3) 以上的防御措施之间存在着怎样的联系,是相互协同还是相互拮抗;4) 最近有学者研究表明,高温胁迫并不会对 PS II 造成十分严重的危害,但能抑制 PS II 的修复,那么这个抑制作用机制也仍然不清楚等。

在模式植物中,研究光合系统对高温胁迫的响应机制是主要的途径。但是,自然界中存在有很多能够耐受高温胁迫的植物,特别是那些具有超强耐受高温胁迫的模式植物拟南芥的近缘种。利用这些物种进行高温胁迫影响光合系统的研究,既可以借用拟南芥基因组信息,又能利用野生植物突出的耐高温性状,通过对比发现导致差异的关键基因或者调控机制。这将会是研究植物光合作用对高温胁迫响应的重要方向。

## 参考文献 (References)

- [1] Lobell D B, Asner G P, Climate and management contributions to recent trends in U. S. agricultural yields [J]. Science, 2003,

- 299 (5609): 1032
- [2] Root T L, Price J T, Hall K R, *et al.* Fingerprints of global warming on wild animals and plants [J]. *Nature*, 2003, **421** (6918): 57-60
- [3] Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants [J]. *Plant Physiol*, 1980, **31** (1): 491-543
- [4] Kobza J, Edwards G E. Influences of leaf temperature on photosynthetic carbon metabolism in wheat [J]. *Plant Physiol*, 1987, **83** (1): 69-74
- [5] Strasser R J, Tsimill-Michael M, Srivastava. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient In: Papageorgiou G and Govindjee (eds) [M]. *Advances in Photosynthesis and Respiration* Netherlands: KAP Press, 2004, **12**: 1-47
- [6] Lee H Y, Hong Y N, Chow W S. Photo inactivation of photo system II complexes and photoprotection by non-functional neighbors in *Capsicum annum*'s L. leaves [J]. *Planta*, 2001, **212** (2-3): 332-342
- [7] 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用 [J]. *植物生理与分子生物学学报* (Li Peng-Min, Gao Hui-Yuan, Strasser R J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study [J]. *J Plant Physiol Mol Biol*), 2005, **31** (6): 559-566
- [8] Johnson M P, Goral T K, Duffy C D, *et al.* Photo protective energy dissipation involves the reorganization of photo system II light-harvesting complexes in the grana membranes of spinach chloroplasts [J]. *Plant Cell*, 2011, **23** (4): 1468-1479
- [9] Deming-Adams B. Carotenoids and photo protection in plants: A role for the xanthophylls zeaxanthin [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1990, **1020** (1): 1-24
- [10] Gilmore A M, Yamamoto H Y. Zeaxanthin Formation and energy dependent non-photochemical quenching in pea chloroplasts under artificially-mediated linear and cyclic electron transport [J]. *Plant Physiol*, 1991, **96** (2): 635-643
- [11] Yamamoto H Y, Kamite I. The effects of dithiothreitol on violaxanthin de-epoxidation and absorbance changes in the 500-nm region [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1972, **267** (3): 538-543
- [12] Horton P, Ruban A V. Regulation of PS II [J]. *Photosynth Res*, 1992, **34** (3): 375-385
- [13] Gruszecki W I, Strzalka K. Does the xanthophyll cycle take part in the regulation of the thylakoid membrane [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1991, **1060** (3): 310-314
- [14] Havaux M, Gruszecki W I. Heat and light-induced chlorophyll a fluorescence changes in potato leaves containing high or low levels of the carotenoid zeaxanthin: Indications of a regulatory effect of zeaxanthin on thylakoid membrane fluidity [J]. *Photochem Photobiol*, 1993, **58** (4): 607-614
- [15] Yin Y, Li S, Liao W, *et al.* Photosystem II photochemistry, photo inhibition, and the xanthophyll cycle in heat-stressed rice leaves [J]. *J Plant Physiol*, 2010, **167** (12): 959-966
- [16] Zhang R, Sharkey T D. Photosynthetic electron transport and proton flux under moderate heat stress [J]. *Photosynth Res*, 2009, **100** (1): 29-43
- [17] Bukhov N G, Wiese C, Neimanis S, *et al.* Heat sensitivity of chloroplasts and leaves: leakage of protons from thylakoids and reversible activation of cyclic electron transport [J]. *Photosynth Res*, 1999, **59** (1): 81-93
- [18] DalCorso G, Pesaresi P, Masiero S, *et al.* A complex containing PGRL1 and PGR5 is involved in the switch between linear and cyclic electron flow in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 2008, **132** (2): 273-285
- [19] Detelin S, Valentina P, Iliya D D. Screening for heat tolerance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines and cultivars using JIP-test [J]. *Sci Hortic (Amsterdam)*, 2011, **128** (1): 1-6
- [20] Demmig-Adams B, Adams III W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1992, **43** (1): 599-626
- [21] Yokthongwattana K, Chrost B, Behrman S, *et al.* Photosystem II damage and repair cycle in the green alga *Dunaliella salina*: Involvement of a chloroplast-localized HSP70 [J]. *Plant Cell Physiol*, 2001, **42** (12): 1389-1397
- [22] Baena-Gonzalez E, Aro E M. Biogenesis assembly and turnover of photosystem II units [J]. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 2002, **357** (1426): 1451-1460
- [23] Mulo P, Sirpio S, Suorsa M, *et al.* Auxiliary proteins involved in the assembly and sustenance of photosystem II [J]. *Photosynth Res*, 2008, **98** (1-3): 489-501
- [24] Schroda M, Vallon O, Wollman F A, *et al.* A chloroplast-targeted heat shock protein 70 (HSP70) contributes to the photoprotection and repair of photosystem II during and after photoinhibition [J]. *Plant Cell*, 1999, **11** (6): 1165-1178
- [25] Keren N, Ohkawa H, Welsh E A, *et al.* Psb29, a conserved 22-kD protein, functions in the biogenesis of photosystem II complexes in *Synechocystis* and *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell*, 2005, **17** (10): 2768-2781
- [26] Peng L, Ma J, Chi W, *et al.* LOW PSII ACCUMULATION1 is involved in efficient assembly of photosystem II in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell*, 2006, **18** (4): 955-969
- [27] Chen K, Holmström M, Raksajit W, *et al.* Small chloroplast-targeted DnaJ proteins are involved in optimization of photosynthetic reactions in *Arabidopsis thaliana* [J]. *BMC Plant Biol*, 2010, **10** (1): 43
- [28] Lu Y, Hall D A, Last R L. A small zinc finger thylakoid protein plays a role in maintenance of photosystem II in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Cell*, 2011, **23** (5): 1861-1875
- [29] De Maio A. Heat shock proteins: Facts, thoughts, and dreams [J]. *Shock*, 1999, **11** (1): 1-12
- [30] Su P, H Li H M. *Arabidopsis* Stromal 70-kD heat shock proteins are essential for plant development and important for thermotolerance of germinating seeds [J]. *Plant Physiol*, 2008, **146** (3): 1231-1241
- [31] Schnell D J, Kessler F, Blobel G. Isolation of components of the

- chloroplast protein import machinery [J]. *Science*, 1994, **266** (5187): 1007-1012
- [32] Kourtz L, Ko K. The early stage of chloroplast protein import involves Com70 [J]. *J Biol Chem*, 1997, **272** (5): 2808-2813
- [33] Tsugeki R, Nishimura M. Interaction of homologues of Hsp70 and Cpn60 with ferredoxin-NADP1 reductase upon its import into chloroplasts [J]. *FEBS Lett*, 1993, **320** (3): 198-202
- [34] Madueño F, Napier J A, Gray J C. Newly imported Rieske iron-sulfur protein associates with both Cpn60 and Hsp70 in the chloroplast stroma [J]. *Plant Cell*, 1993, **5** (12): 1865-1876
- [35] Schuster G, Even D, Kloppstech K, *et al.* Evidence for protection by heat-shock proteins against photoinhibition during heat-shock [J]. *EMBO J*, 1988, **7** (1): 1-6
- [36] Michael S, Olivier V, Francis-André W, *et al.* A chloroplast-targeted heat shock protein 70 (HSP70) contributes to the photo protection and repair of photosystem II during and after photo inhibition [J]. *Plant Cell*, 1999, **11** (6): 1165-1178
- [37] Uzunova A N, Popova L P. Effect of salicylic acid on leaf anatomy and chloroplast ultrastructure of barley plants [J]. *Photosynthetica*, 2000, **38** (2): 243-250
- [38] Fariduddin Q, Hayat S, Ahmad A. Salicylic acid influences net photosynthetic rate, carboxylation efficiency, nitrate reductase activity and seed yield in *Brassica juncea* [J]. *Photosynthetica*, 2003, **41** (2): 281-284
- [39] Srivastava M K, Dwivedi U N. Delayed ripening of banana fruit by salicylic acid [J]. *Plant Sci*, 2000, **158** (1-2): 87-96
- [40] Morris K, Mackerness S A, Page T, *et al.* Salicylic acid has a role in regulating gene expression during leaf senescence [J]. *Plant J*, 2000, **23** (5): 677-685
- [41] Hayat S, Fariduddin Q, Ali B, *et al.* Effect of salicylic acid on growth and enzyme activities of wheat seedlings [J]. *Acta Agron Hun*, 2005, **53** (4): 433-437
- [42] 马培芳, 杨亚军, 赵会杰. 水杨酸对高温强光下小麦抗氧化及光合作用的影响 [J]. *河南农业科学* (Ma Pei-Fang, Yang Ya-Jun, Zhao Hui-Jie. Effects of salicylic acid on antioxidant metabolism and Photosynthesis of Wheat Leaves under Heat and Irradiance Stress [J]. *J Henan Agric Sci*), 2009, (4): 26-29
- [43] Apel K, Hirt H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2004, **55**: 373-399
- [44] Larkindale J, Knight M R. Protection against heat stress-induced oxidative damage in *Arabidopsis* involves calcium, abscisic acid, ethylene, and salicylic acid [J]. *Plant Physiol*, 2002, **128** (2): 682-695
- [45] Takahashi S, Nakamura T, Sakamizu M, *et al.* Repair machinery of symbiotic photosynthesis as the primary target of heat stress for reef-building corals [J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, **45** (2): 251-255
- [46] Lv W, Lin B, Zhang M, *et al.* Proline accumulation is inhibitory to *Arabidopsis* seedlings during heat stress [J]. *Plant Physiol*, 2011, **156** (4): 1921-1933
- [47] Mano J, Ushimaru T, Asada K. Ascorbate in thylakoid lumen as an endogenous electron donor to photosystem II: protection of thylakoids from photoinhibition and regeneration of ascorbate in stroma by dehydroascorbate reductase [J]. *Photosynth Res*, 1997, **53** (2-3): 197-204
- [48] Szilvia Z T, Vale'ria N, Jos T P, *et al.* The physiological role of ascorbate as photosystem II electron donor: Protection against photoinactivation in heat-stressed leaves [J]. *Plant Physiol*, 2011, **156** (1): 382-392