

两种杂交杨品系光合系统 II 叶绿素荧光特征

尤 鑫¹, 龚吉蕊^{1,*}, 段庆伟¹, 葛之葳¹, 闫美芬², 张新时^{1,2}

(1. 北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875;

2. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

摘要:比较研究伊犁地区两种典型杨树苗大叶杨(大叶钻天杨 *P. balsanifera* Linn (Da)) 和伊犁杨 5 号(*P. eurameriana* cv (I-467)) 对太阳辐射光能的利用和耗散特性。光照条件下光合系统 II 反应中心(PS II)的最大光化学效率(F_v'/F_m')、实际光化学效率(Φ_{PSII})和光合功能的相对限制(L(PDF))的分析表明,高的光合有效辐射强度(PAR)会导致光合作用的光抑制,但并不造成 PS II 反应中心的不可逆破坏。淬灭分析表明,Da 的光化学淬灭系数(qP)大于 I-467,非光化学淬灭(NPQ)则相反($p < 0.05$)。Da 的 NPQ 显著小于 I-467 的,意味着 I-467 将 PS II 反应中心吸收的过剩光能以热耗散等非光化学过程消耗的能力大于 Da,因而相应降低了用于 qP 的份额。两种杨树的 NPQ 日变化趋势很相似; F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} 的日变化趋势相似。Da 的 PS II 天线色素吸收光能中分配于光化学反应平均的相对份额(P)高于 I-467,在较低的 PAR 环境中 Da 比 I-467 能更好的利用光能;Da 用于天线热能耗散的相对份额(D)则小于 I-467,两者具有极显著差异($p < 0.01$)。Da 的 Φ_{PSII} 比 I-467 大,是因为 PS II 天线色素吸收的光能中分配于 P 或光化学淬灭的比例较大,而分配于 D 或非光化学过程的比例较小的缘故,反应中心的 Φ_{PSII} 也较 Da 小。在有效的利用光能方面,Da 比 I-467 更适宜在新疆伊犁地区大面积推广栽植。

关键词:光化学淬灭;非光化学淬灭;叶绿素荧光参数;热耗散

文章编号:1000-0933(2008)11-5641-08 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Chlorophyll fluorescence characteristics of photosystem II of two cultivated poplars seedlings

YOU Xin¹, GONG Ji-Rui^{1,*}, DUAN Qing-Wei¹, GE Zhi-Wei¹, YAN Mei-Fen², ZHANG Xin-Shi^{1,2}

1 State Key Laboratory of Surface processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

2 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, CAS Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5641 ~ 5648.

Abstract: Our objective is to determine solar utilization and dissipation characteristics in two introducing and widely planted poplar, *P. balsanifera* Linn (Da) and *P. eurameriana* cv(I-467) in the Ili Autonomous Prefecture characterized by poplar high-production and high solar radiation. We used a portable LCF (Li-6400, LI-COR, US) to explore the characteristics of two poplar seedlings utilization, dissipation of photochemical quenching and non-photochemical quenching. Strong solar radiation could cause the photoinhibition of photosynthesis, but this constitutes reversible destruction to PS II reaction center in both plants. The study indicates there are the relatively lower net photosynthesis (P_n) and photochemical

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40771069 和 40435014);国家重点基础研究发展规划资助项目(2007CB106807)

收稿日期:2007-12-22; **修订日期:**2008-10-08

作者简介:尤鑫(1980~),女,内蒙古人,博士,主要从事植物生理生态研究. E-mail: youxin@ires.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jiruigong@ires.cn

致谢:新疆伊犁州林业局平原林场给与支持 and 帮助,特此致谢。

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40771069 and No. 40435014) and National Key Development Program for Fundamental Research Planning Item (No. 2007CB106807)

Received date:2007-12-22; **Accepted date:**2008-10-08

Biography: YOU Xin, Ph. D., mainly engaged in plant physiocology. E-mail: youxin@ires.cn

quenching (qP) in I-467 than in Da and the higher NPQ , so actual photochemistry efficiency $\Phi PS II$ was higher in Da than in I-467. The NPQ is higher for I-467 compared to Da. Chlorophyll fluorescence Quenching analysis indicated that Da could use more solar energy utilized to qP than I-467, but I-467 could dissipate more excess excitation energy in PS II antennae through non-photochemistry progress than Da, as the fraction of energy utilized in photochemistry decreasing. Diurnal variations of Fv'/Fm' and $\Phi PS II$ were similar in the two plants, as NPQ was the main component in non-photochemical quenching, and both were higher in I-467 than Da ($p < 0.05$). The fraction of light energy absorbed in PS II antennae was lower in I-467 than in Da ($p < 0.01$), but the fraction that was dissipated thermally (D) was significantly higher in I-467 than in Da ($p < 0.01$) under the low radiation. The excess excitation after midday (Excess) was declined in the two plant seedlings. Da is more adaptive than I-467 to plant in Ili Autonomous Prefecture for solar energy utilization.

Key Words: photochemical quenching; non-photochemical quenching; chlorophyll fluorescence parameters; thermal dissipation

高等植物的叶绿素荧光效应是植物对于环境生理上的响应,其中包含了丰富和复杂的信号。叶绿素荧光分析法目前已有广泛的应用,从光合功能的基础应用到植物对环境的各种胁迫响应以及直接评价植物对于胁迫忍受程度和敏感度,反映植物本身的特性以及植物光能转化效率的估算^[8~10]。为探测光合系统的一些行为和环境胁迫提供了一种快速的、非破坏性的试验手段。植物经常遭受强太阳辐射胁迫,当光合机构吸收的光能超过光合电子传递所能利用的数量时,就有可能导致叶片光合作用的光抑制甚至光破坏^[8]。植物在长期的进化和适应过程中形成多种抵御和减轻强光胁迫的防御机制,而耗散过剩光能使之安全转化为热能是植物对光胁迫的适应途径之一。通过多种途径耗散 PS II 天线色素吸收的过剩光能以维护植物体的能量平衡^[6,8,9],通过分析植物光合作用中非光化学荧光淬灭来了解植物对光能的耗散和转化特性及对环境适应性机制^[1~8],这方面的研究已取得了重要的进展。但叶绿素荧光效应在造林树种杨树应用方面的研究还很少。

杨树被认为是一种多功能的树种,具有速生以及在短的轮伐期内提供大量木材的特性,是可更新能源的一种重要资源,其太阳能转化率约为一般树种的 20 倍,是速生丰产林营建的首选树种。速生杂交杨被广泛的运用大面积造林中。新疆作为西部大开发的重点地区,壤质荒漠平原上具有丰富的土地资源及太阳辐射,具有独特的资源优势,伊犁河谷处于北疆准噶尔盆地,具有丰富的水土资源,在绿洲及其扇缘带和壤质荒漠平原营造速生丰产林,有可能形成新疆地区重要的人工用材林基地,是全国最具潜力开发杨树速生丰产林基地的重点试验区。速生杂交杨在伊犁地区年生长速率惊人,但对其光合 PS II 系统的叶绿素荧光特性、光能耗散特性,尤其是如此惊人生长量的光能同化作用的研究还是空白。本文以新疆伊犁州察布查尔平原林场两个不同品系杂交杨为试验材料,通过对其叶片的气体交换和叶绿素荧光参数的测定,探讨两个不同品系对太阳辐射光能的利用、耗散特性、叶绿素荧光、光合作用等光合生理特性差异,为新疆伊犁地区选育优良的速生杂交杨品种提供一些基础理论数据。对加强短期轮伐人工用材林建设具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 试验样地和植物材料

试验样地设在新疆伊犁察布查尔平原林场苗圃,地理位置为 43.864°N,81.231°E,海拔 592m,属北温带大陆性半干旱气候,热量丰富,光照充足,年日照时数 2800h,日照率 59%,太阳辐射量 $136.8 \times 4.18 \text{ kJ/cm}^2$,平均温度 6.7~9.9℃。水土资源丰富,辐射强,日照时间长,以强烈的昼夜温差为光合作用及碳水化合物的积累提供了很好的条件。土壤类型为沙壤土和盐化潮土,pH 值 8~8.5,肥力中上等,土壤有机质含量为 1.99%,含磷 830 $\mu\text{mol/mol}$,含氮量 800 $\mu\text{mol/mol}$,速效钾 150 $\mu\text{mol/mol}$ 。6 月份(试验期间)日照充足,是植物光合作用旺盛期;降水丰富,且多集中在夜间。

以伊犁察布查尔平原林场培育的 2 年 1 杆杨树苗——伊犁大叶杨(大叶钻天杨 *P. balsanifera* Linn (Da))

和伊犁杨 5 号 (*P. eurameriana* cv(I-467)) 为实验材料。

1.2 测定方法

测定时间选在苗木生长的旺盛期(6 月下旬),在无风晴天进行净光合速率(P_n)和光合系统叶绿素荧光参数的测定。测试枝选东、南、西 3 个方位,完全展开的成熟叶片,同一枝条重复 3 个叶片,每次测定 6 个重复。测定时间为 8:00 至 20:00,每隔 2h 测量 1 次。

利用标准 Dynamet 小型气象站收集林内光合有效辐射强度(PAR),和 Li-6400 测定的林内 PAR 进行对比校正。在叶片均处于自然光照状态下测定叶片全天光适应的荧光参数变化。利用 LI-COR 的暗适应夹对植物叶片进行暗适应,待测叶片在测量前一晚进行暗适应,其他测量时间在每次测量前用暗适应夹对叶子进行大于 30 分暗适应处理,测定叶片全天暗适应荧光参数变化,净光合速率(P_n)和叶绿素荧光参数同步测定。

1.3 叶绿素荧光参数的计算和统计分析

叶绿素荧光淬灭在光化学和非光化学(qP 和 NPQ)方面的光能分配,以及非光化学淬灭系数的变化,参照 Quick 和 Stitt^[10]提出的方法估算。光化学淬灭系数 $qP = (F_m' - F_s)/F_v'$,非光化学淬灭参数 $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$ ^[11],以及 PS II 实际光化学量子效率 $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$ ^[12],PS II 天线色素吸收光能被用于光化学反应和天线热耗散的相对份额(P 和 D)由 Demmig-Adams 等^[9]提出的公式: $P = F_v'/F_m' \times qP$ 和 $D = 1 - F_v'/F_m'$ 估算,并同时估算 PS II 天线色素吸收光能中既没有被光合电子传递所利用,也没有作为热能耗散的部分, $Excess = F_v'/F_m' \times (1 - qP)$ 。电子传递速率 ETR,可以通过对荧光的测量计算出来: $ETR = (F_m' - F_s)/F_m' \times f \times I \times (f$ 代表所吸收的量子中被光合作用转化利用的光的比值; I 表示瞬时的光通量密度)。叶片光合功能的相对限制 $L(PFD) = 1 - (F_v'/F_m' \times qP)/0.83$ ^[11]。

所有实验处理的生理生态数据利用 SPSS(13.0)进行 ANOVA 方差分析处理,对品种之间以及处理之间的差异性进行分析,用 Origin7.0 软件做图。

2 结果和分析

2.1 P_n 日变化

Da 白天的平均 P_n (图 1) $21.01 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 大于 I-467 白天的平均 P_n 值 $19.77 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;在 PAR 较小的情况下 Da 的 P_n 有全天的低值出现,而 I-467 却有较高的 P_n 值;在 PAR 充足,达到 $1000 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 期间, Da 平均 P_n 值 $24.36 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 明显大于 I-467 平均 P_n 值 $21.82 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,且 Da 的 P_n 高且变化小、稳定, I-467 的 P_n 有极低值出现,变化大、不稳定。两个品种杨树白天 P_n 曲线呈现双峰型, Da 的 P_n 两个峰值出现在 12:00 和 16:00, I-467 的 P_n 两个峰值出现在 10:00 和 14:00。全天 PAR (图 1)在 14:00 左右最强,全天平均 PAR $970.57 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

2.2 PS II 系统 F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} 的日变化

Da 的 F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} 两者相关系数 0.978,呈显著相关($P < 0.01$,图 2);I-467 的 F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} 两

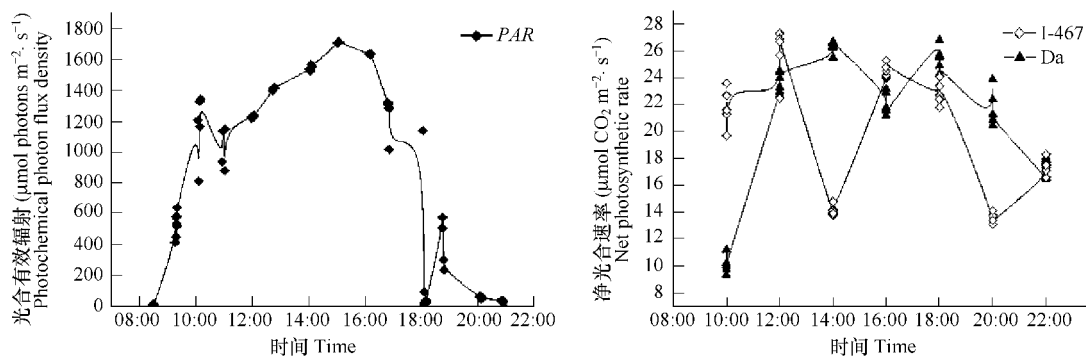


图 1 Da 和 I-467 的净光合速率日动态变化和苗圃地 PAR 的日动态变化

Fig. 1 Diurnal change courses of Da and I-467 photosynthetic rate and diurnal change courses of effective radiation on seedling nursery

者相关系数 0.907, 呈显著相关 ($P < 0.01$), 两种杨树在光适应叶片的 $\Phi PS II$ 的变化较 Fv'/Fm' 的变化更显著, 叶片 $PS II$ 反应中心的 Fv'/Fm' 和 $\Phi PS II$ 的日变化趋势一致。Da 的 Fv'/Fm' 和 $\Phi PS II$ 对上午光强的升高较敏感, 下降趋势较 I-467 叶片明显, 12:00 达到最低点, 开始升高; I-467 的 Fv'/Fm' 和 $\Phi PS II$ 在中午高光强下有小幅度的升高, 16:00 左右开始下降, 但随 PAR 减小开始下降, 约 18:00 达到最低点, 开始升高。

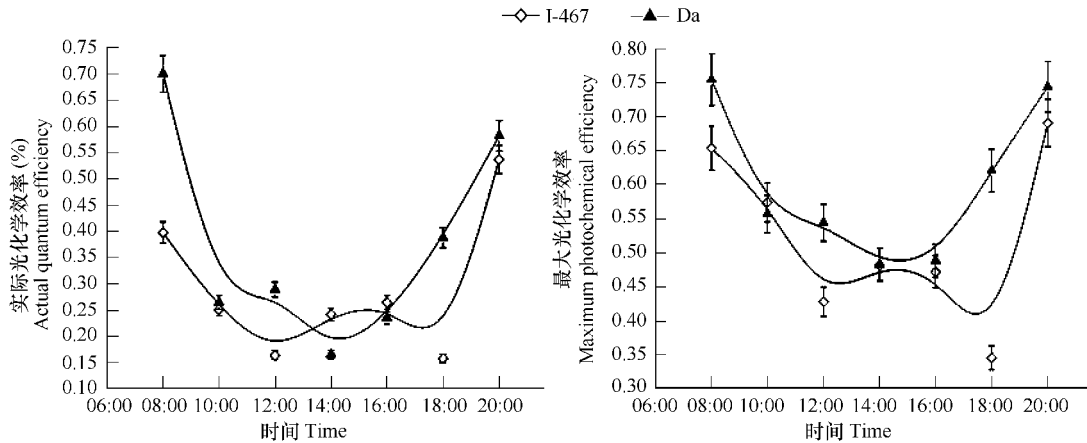


图2 Da 和 I-467 最大光化学效率 (Fv'/Fm') 和实际光化学效率 ($\Phi PS II$) 的日变化

Fig. 2 Diurnal changes of maximum photochemical efficiency (Fv'/Fm') and actual quantum efficiency ($\Phi PS II$) of $PS II$ in Da and I-467

Da 的 Fv'/Fm' 高于 I-467, 这表明了 Da 的 Fv'/Fm' 较稳定, 对于基因诱导 Da 的高光能转化存在可能性, 光能转化效率高, 更适应新疆的气候特点。Da 的 $\Phi PS II$ 值高于 I-467 的 $\Phi PS II$, 这反映了 Da 对于环境的变化敏感性, 而 I-467 对于环境的变化不敏感, 在不同的地域要有选择的选育栽培的树种。

2.3 光合机构吸收光能的 qP 和 NPQ

Da 的 qP 值均大于 I-467 的 (图 3), Da 的 qP 随 PAR 的增加而降低, 在中午时最小; I-467 的 qP 随 PAR 增加而降低, 在 12:00 达到第 1 个低值, 随后随 PAR 增加而升高, 在 16:00 后达到一个峰值开始随 PAR 的下降开始下降, 到 18:00 达到第 2 个低值, 后又开始升高。 qP 的变化和 PAR 的变化并不一致。

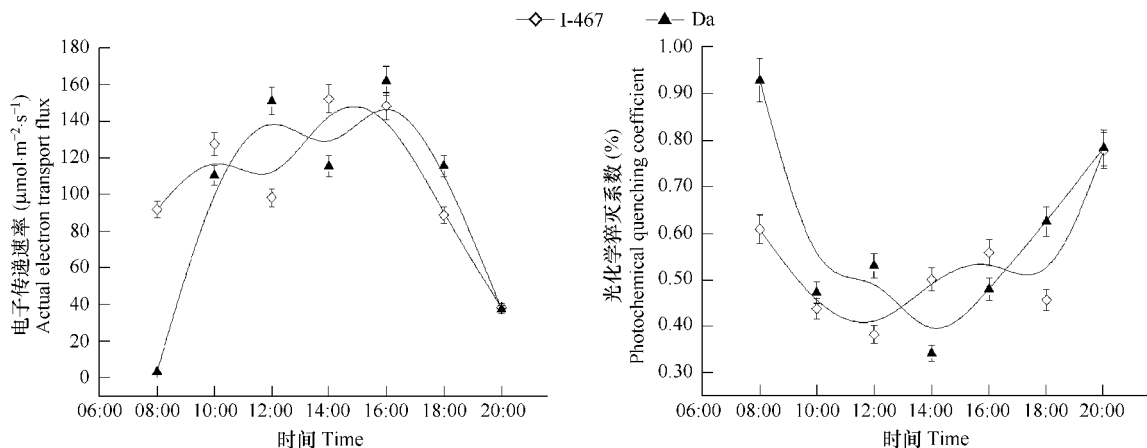


图3 Da 和 I-467 的电子传递速率 (ETR) 和光化学猝灭系数 (qP) 日变化

Fig. 3 Diurnal changes of actual electron transport flux (ETR) and photochemical quenching coefficient (qP) of $PS II$ in Da and I-467

图 4 表明, 全天 Da 的 NPQ 都低于 I-467 的, 两个品系上午均随 PAR 的增加, NPQ 升高, 12:00 左右达最大; I-467 平均的 NPQ 系数是 3.06, Da 平均的 NPQ 系数是 1.64, 下午随 PAR 的减少, NPQ 开始降低。

2.4 光合中心 ETR 的日变化

从图 3 可知:两个品系的 ETR 变化趋势一致,随 PAR 增加而升高,在中午强光辐射下,两个品系的 ETR 都有低值出现。I-467 对于高 PAR 反应敏感。在 12:00 ~ 16:00 光合有效辐射最强阶段, Da 的 ETR 为 $143.38 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, I-467 的 ETR 为 $132.04 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

2.5 天线色素吸收光能的分配

图 5 表明, Da 吸收光能中被 PS II 光化学反应所利用的份额(P)平均值、最低值均大于 I-467,光化学反应利用的份额的变动范围高于 I-467;而 Da 用于天线热能耗散的份额(D)平均值、最低值、最高值均小于 I-467,两个品系的 P 和 D 在都呈极显著差异($p < 0.01$)。同时两个品系的 P 有明显的日变化:从 8:00 开始,随 PAR 增加开始下降,12:00 ~ 14:00 PAR 达到全天最大期间出现最低值,随后开始逐渐升高。Da 的 D 上午随 PAR 增加而升高,到 14:00 ~ 16:00 达到全天最大值,基本恒定,随后开始减少。I-467 的 D 日变化出现两个峰值,随 PAR 增加而增加,12:00 达到第 1 个峰值,随后下降 14:00 ~ 16:00 基本恒定,18:00 达到第 2 个峰值,随 PAR 的减小开始下降。两个品系 PS II 天线色素吸收的光能中既没有用于光化学反应也没有作为热能耗散的部分 Excess 都在每天 10:00 后整体呈下降趋势(图 5), Da 的 Excess 在 14:00 出现最大值。Da 的 Excess 下降趋势小于 I-467,且 Da 的 Excess 的测量值的众数 0.0451, I-467 的众数 0.2404, Da 能更好的适应微环境的变化。

不同 PAR 下两个品系杨树 $L(PFD)$ 估算表明(图 5), I-467 的 $L(PFD)$ 显著大于 Da 的($p < 0.05$), 两种杨树的 $L(PFD)$ 都存在明显的日变化, Da 的 $L(PFD)$ 随 PAR 增加而升高, 14:00 后开始降低; I-467 的 $L(PFD)$ 随 PAR 增加而增加, 12:00 达到第 1 个峰值, 随后下降 14:00 ~ 16:00 基本恒定, 后随 PAR 减小而增加, 在 18:00 达到第 2 个峰值, 随 PAR 的减小开始下降。

3 讨论

叶绿素荧光动力学分析能快速、非破坏性地探测光合机构的光能捕获和电子传递的关键信息,且对环境变化特别敏感,是研究植物逆境生理的有力工具^[5]。植物体的主要光合器官,叶片接收太阳光能进行光合作用的同时,也不得不遭受强太阳辐射的胁迫。叶片光合机构吸收过剩光能后会引引起开放 PS II 反应中心最大光能捕获效率 F_v/F_m 的降低,即产生光抑制现象,严重的光抑制可以导致反应中心的不可逆破坏^[9,12,20]。实验结果表明,早晨 Da 的最大光化学效率 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 的值下降趋势较 I-467 明显,图 1 表明, PAR 在这个时段上升明显,说明在适应强辐射中, Da 保持较高的光能捕获效率, Φ_{PSII} 也比较高, Da 转化光能的能力较 I-467 高,这正是揭示图 1 中 Da 的 P_n 高的原因, Da 在利用光合方面更有优势;下午辐射降低后两种杨树都可以恢复,意味着强太阳辐射并未引起两杨树光合机构功能的损伤即 PS II 反应中心的不可逆破坏。Force 等^[13]曾对几种植物在 12:00 和 16:00 的 PS II 反应中心最大光能捕获效率 F_v/F_m 的变化及 PS II 反应中心 ETR 进行了研究,发现植物的 F_v/F_m 的变化与 PS II 反应中心 ETR 呈正相关。本文实验结果类同。

在光照条件下,两种杨树的 Φ_{PSII} 和 $L_{(PFD)}$ 的日变化明显,下午以后 Φ_{PSII} 的升高以及 $L_{(PFD)}$ 的降低也再次表明强辐射引起的光抑制是可以恢复的。强太阳辐射能引起 PS II 反应中心光合酶的失活数量增加,但并没有导致 PS II 和 PSI 结构的失衡和光合酶变性。两个品系的光合机构对强辐射的适应存在一定差异,方差分析表明,两种杨树的 Φ_{PSII} 和 $L_{(PFD)}$ 具有显著差异($p < 0.05$),这可能与两种杨树光胁迫驯化进化中形成的对策方式及各自光合球状蛋白质基因有关需要进一步的分析研究。叶绿素荧光的淬灭分析将荧光产额的降

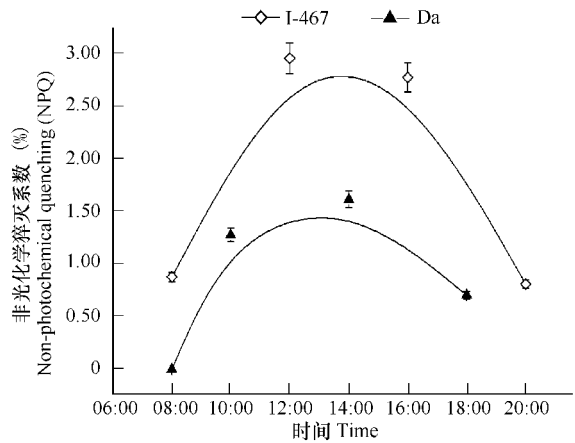


图 4 Da 和 I-467 非光化学猝灭系数(NPQ)的日变化
Fig. 4 Diurnal changes of non-photochemical quenching coefficient (NPQ) of PS II in Da and I-467

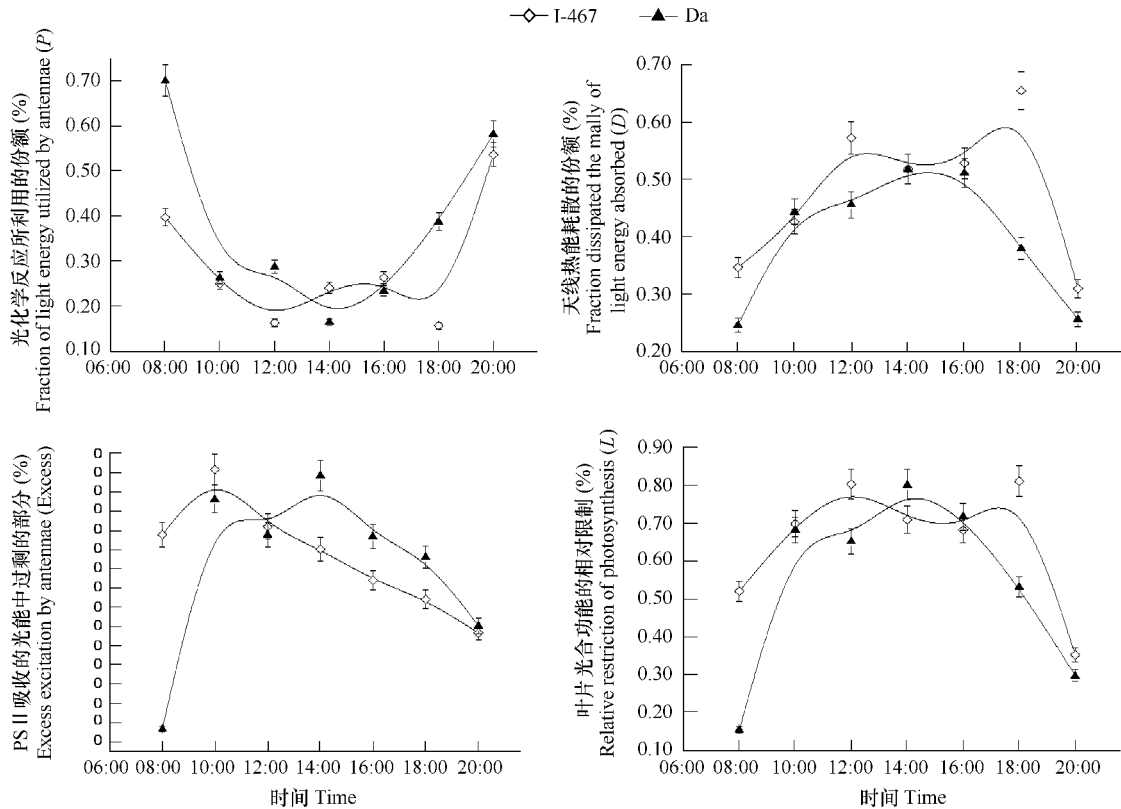


图5 Da 和 I-467 天线色素吸收光能分配的日变化

Fig. 5 Diurnal changes of absorbed light-energy distribution of antenna pigment of PS II in Da and I-467

低分为由光化学反应引起的光化学淬灭和由非光化学淬灭过程如热耗散等引起的非光化学淬灭两类。光化学淬灭依赖于氧化态 Q_A 的存在,与光适应状态下全部 PS II 反应中心都关闭时的 F_m' 和 F_s 有关;非光化学淬灭在杨树的光合量子效率调节方面起着重要作用,包括一系列非辐射能量的耗散途径。^[24] Da 的 qP 显著大于 I-467 的(图 3),而 NPQ 相反($p < 0.05$) (图 4),表明 I-467 将 PS II 杨树天线色素吸收的过剩激发能以热耗散等非光化学淬灭过程消耗的能力大于 Da,而 Da 将吸收的光能用于光化学反应的份额高于 I-467。

由 P 和 D 的计算公式可知,光合机构吸收的光能被用于光化学反应和天线热耗散的相对份额是由激发能分配到开放反应中心的效率 F_v'/F_m' 估算的,并且反映 PS II 反应中心光合电子传递能力的 P 等于作用光存在时 PS II 的 Φ_{PSII} (图 5),两者都是估算 PS II 天线吸收光能中用于光化学反应效率或份额(Q_A 的还原)的参数,在给定光强下表示通过 PS II 反应中心的线形电子传递的量子效率。它们不仅与碳同化有关,也与光呼吸和依赖 O_2 的电子流有关。图 5 表明, I-467 具有较大的 D 份额而 Da 具有较大的 P 份额。Da 光合机构吸收光能中为 PS II 光化学反应所利用的平均份额 P 为 37.83%,明显高于 I-467 的 29.17%;而用于天线热能耗散的份额 D 约占 PS II 天线吸收光能的 39.89%,明显低于 I-467 的 47.61%。过多激发能的耗散,有利于保护光合机构免受强太阳辐射的伤害。

两个品系的 Excess 都较高,约占总吸收能量 23%;但两者都在中午后就开始降低(图 5),这与杨树光适应后 P 和 D 的特性有关。结果表明,与叶绿素荧光的光化学和非光化学淬灭相比, P 和 D 相对份额的估算在评价光合机构吸收光能的光化学和非光化学分配时较为实用,尤其在野外田间条件下分析 PS II 天线的能量耗散时非常方便。

综上所述,尽管 Da 和 I-467 都为当地鉴定后的适宜本地区生长的杨树品种,两者的光合机构对太阳辐射能量的利用和耗散方面是存在一定的差异。与 Da 相比较, I-467 的 PS II 天线色素吸收的光能中,用于光化学反应的相对份额或发生光化学淬灭的比例较小,而分配于天线热耗散的相对份额或进行非光化学淬灭的比例

较大,因此反应中心的 $\Phi PS II$ 也较 Da 小。在有效的利用光能方面,Da 比 I-467 更适宜在新疆伊犁地区大面积推广栽植。

References:

- [1] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L, *et al.* Acclimation of lamina mass perunit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22 (6): 901—910.
- [2] Jiang G M. Review on some hot topics towards the researches in the field of plant physioecology. *Acta Physioecol*, 2001, 5 (5): 514—519.
- [3] Jiang G M. *Plant Physioecology*. Beijing: Higher Education Press, 2004. 24—28.
- [4] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology PS II Interpretation of fluorescence signals. *Photosynthesis Research*, 1984, 5: 139—157.
- [5] Wen G S, Wang L H, Zhang G S. Gas exchanges and chlorophyll fluorescence characteristics of *Sabina vulgaris* under drought stress. *J Zhejiang ForColl*, 2004, 21 (4): 361—365.
- [6] Zheng S X, Zhou Ping S G. Eight kinds of broad-leaved species of leaf gas exchange characteristics and chlorophyll fluorescence characteristics comparison. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (4): 1080—1087.
- [7] Shi S B, Li H P, Wang X Y, *et al.* Utilization and dissipation of strong solar radiation in two alpine plants, *Anisodus tanguticus* and *Rheum tanguticum*. *Plant Eco*, 2007, 31 (1): 129—137.
- [8] Xu D Q, Shen Y G. Limiting factors in photosynthesis. In: Yu S W, Tang Z C. *Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 2nd edn. Beijing: Science Press, 2001. 262—276.
- [9] Demmig-Adams B, Adams W W, Barker D H, Logan B A, Bowling D R, Verhoeven A S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98: 253—264.
- [10] Quick W P, Stitt M. An examination of factors contributing to non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in barley leaves. *Biochimica and Biophysica Acta*, 1989, 977: 287—296.
- [11] Schreiber U, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, 1986, 10: 51—62.
- [12] Genty B, Briantais J M, Baker N R. Relationships between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica and Biophysica Acta*, 1989, 990: 87—92.
- [13] Lesleigh Force, Christa Critchley Jack J S, Van Rensen. New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants (1. The effect of illumination on the fluorescence parameters of the JIP-test). *Photosynthesis Research*, 2003, 78: 17—33.
- [14] Hendrik Schubert, Markus Andersson, Pauli Snoeijs. Relationships between photochemical and nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence in two red algae with different carotenoid compositions. *Marine Biology*, 2006, 149: 1003—1013.
- [15] Guo Y P, Hu M J, Zhou H F, *et al.* Low concentrations of $NaHSO_3$ increase photosynthesis, biomass, and attenuate photoinhibition in Satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) plants. *Photosynthetic*, 2006, 4 (3): 333—337.
- [16] Oksana Shlyk-Kerner, Ilan Samishl, *et al.* Protein flexibility acclimatizes photosynthetic energy conversion to the ambient temperature. *Nature Letter*, 2006, 442 (17): 827—830.
- [17] Wei Y, Yu Jiang Y. The change rules of Modern features and 300-year climate of drying and humid in Xinjiang Ili. *Journal of Desert Research*, 1999, 19 (2): 97—103.
- [18] Li P M, Gao H Y, Reto J. Strasser. Fast-induced chlorophyll fluorescence dynamics of photosynthesis research in the application. *Plant Physiology and Molecular Biology Journal*, 2005, 31 (6): 559—566.
- [19] Schreiber U, Bilger W, Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze E D, Caldwell M M eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin: Springer-Verlag, Heideberg, 1994. 49—70.
- [20] Feng Y L, Feng Z L, Cao K F. Protection against photodamage in *Anomum villosum* Lour. *J Plant Physiol Mol Biol*, 2001, 27: 483—488.
- [21] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu Rew Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, 41: 313—349.
- [22] Yun-Kang Shen, Wah Soon Chow, Youn-II Park, Jan M Anderson. Photoinactivation of Photosystem II by cumulative exposure to short light pulses

during the induction period of photosynthesis, 1996, 47: 51—59.

- [23] Radek Kána, Dušan Lázár, Ondřej Praši, Jan Nauš. Experimental and theoretical studies on the excess capacity of Photosystem II. *Photosynthesis Research*, 2002, 72: 271—284.

参考文献:

- [1] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 等. 4 个热带雨林植物单位面积上生物量的积累与光合特征及暗呼吸特征的关系. *生态学报*, 2002, 22 (6): 901~910.
- [2] 蒋高明. 热效应在植物生理生态中的研究进展. *植物生态学报*, 2001, 5 (5): 514~519.
- [3] 蒋高明. *植物生理生态学*. 北京: 高等教育出版社, 2004. 24~28.
- [5] 温国胜, 王林和, 张国盛. 在干旱胁迫下圆柏的气体交换叶绿素荧光特征. *浙江林学院学报*, 2004, 21 (4): 361~365.
- [6] 郑淑霞, 上官周平. 8 种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较. *生态学报*, 2006, 26 (4): 1080~1087.
- [7] 师生波, 李和平, 王学英, 等. 高山植物唐古特山莨菪和唐古特大黄对强太阳辐射光能的利用和耗散特性. *植物生态学报*, 2007, 31 (1): 129~137.
- [8] 许大全, 沈允钢. 光合作用的限制因子. 余叔文, 汤章城. *植物生理和植物分子生物学*. 北京: 科学出版社, 2001. 262~276.
- [10] 李鹏民, 高辉远, Reto J. Strasser. 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. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31 (6): 559~566.
- [17] 叶玮, 袁玉江. 新疆伊犁地区现代气候特征与 300 年来的干湿变化规律. *中国沙漠*, 1999, 19 (2): 97~103.
- [20] 冯玉龙, 冯志立, 曹坤芳. 春砂仁植物中抑制光破坏中的光保护机制. *植物生理学报*, 2001, 27: 483~488.