

# 晴天条件下光、温变化对苹果绿色果皮原初光化学反应的影响\*

孙山<sup>1,2</sup> 张立涛<sup>2</sup> 高辉远<sup>2\*\*</sup> 束怀瑞<sup>2</sup> 王来平<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 山东省果树研究所, 山东泰安 271000; <sup>2</sup> 山东农业大学作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018)

**摘要** 利用快速叶绿素荧光诱导动力学和光谱反射测定技术,研究了晴天条件下,光、温变化对苹果绿色果皮原初光化学反应的影响。结果表明:一天内,随着光、温的增强,金冠苹果果皮在12:00—14:00存在较严重的光抑制。O-J-I-P荧光诱导曲线在300 μs处的相对可变荧光( $W_k$ )几乎没有变化,说明果皮PS II的放氧复合体(OEC)的活性在一天当中没有受到强光和高温的伤害,但是果皮捕获的激子将电子传递到电子传递链中 $Q_A^-$ 下游电子受体的概率( $\Psi_o$ )从8:00—12:00逐渐下降,说明金冠果皮PS II反应中心受体侧的功能受到抑制。强光降低了果皮单位面积上有活性的反应中心( $RC/CS$ )的数量,导致单位反应中心吸收的光能( $ABS/RC$ )增加。果皮的光化学反应( $TR_o/RC$ )不能完全利用所吸收的光能,使单位反应中心的热耗散( $DI_o/RC$ )增加。伴随着光抑制的出现,苹果果皮叶黄素库的脱环化比例增加,表明强光下,果皮启动了叶黄素循环机制,来耗散过剩光能,以减轻过剩光能对光合机构的进一步伤害;一天中,光强和温度的增加均可加重果皮的光抑制程度,但光强对果皮的影响程度显著大于温度对果皮的影响。

**关键词** 苹果 果皮 光抑制 原初光化学反应 叶黄素循环 光谱反射

文章编号 1001-9332(2009)10-2431-06 中图分类号 Q945.1;S661.1 文献标识码 A

**Responses of primary photochemical reactions in apple fruit peel to the changes of incident PFD and air temperature in sunny days.** SUN Shan<sup>1,2</sup>, ZHANG Li-tao<sup>2</sup>, GAO Hui-yuan<sup>2</sup>, SHU Huai-rui<sup>2</sup>, WANG Lai-ping<sup>1</sup>(<sup>1</sup>Shandong Institute of Pomology, Tai'an 271000, Shandong, China; <sup>2</sup>State Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China). -Chin. J. Appl. Ecol. 2009 20(10): 2431-2436.

**Abstract:** Taking *Malus domestica* Borkh as test object, this paper studied the primary photochemical reactions and xanthophyll cycle in its fruit peel in response to the diurnal changes of incident photon flux density (PFD) and air temperature in sunny days. With the increase of PFD and air temperature in a daily cycle, a severe photo-inhibition of the primary photochemical reactions in *M. domestica* fruit peel occurred from 12:00 to 14:00. The relative variable fluorescence at 300 μs of chlorophyll a fluorescence transient ( $W_k$ ) did not change significantly through the day, which indicated that the activity of oxygen evolving complex (OEC) was not damaged by strong light and high temperature. However, the efficiency that a trapped exciton moved an electron into the electron transport chain beyond  $Q_A^-$  ( $\Psi_o$ ) was reduced from 12:00 to 14:00, indicating that the acceptor side of PS II in apple fruit peel was damaged. Strong light decreased the density of PS II reaction centers per excited cross-section ( $RC/CS$ ), which induced the increase of the energy absorption per active reaction center ( $ABS/RC$ ). However, the excited energy was not able to be efficiently used via photochemical reaction ( $TR_o/RC$ ), resulting in an increase in non-photochemical energy dissipation per active reaction center ( $DI_o/RC$ ). Along with the appearance of photo-inhibition, the de-epoxidation level of xanthophyll pigment pool ( $PRI$ ) increased markedly, showing that the xanthophyll cycle in fruit peel was enhanced by strong light to dissipate excess excitation energy to prevent photosynthetic apparatus from further damage. Both strong light and high temperature enhanced

\* 国家自然科学基金项目(30671451,30571125)、国家重点基础研究发展计划项目(2009CB118505)和高校博士点专项基金项目(20050434007)资助。

\*\* 通讯作者。E-mail: gaohy@sdau.edu.cn

2009-02-30 收稿, 2009-08-04 接受。

the photo-inhibition in apple fruit peel, and the effect of strong light was significantly more prominent than that of high temperature during a day.

**Key words:** *Malus domestica* Borkh; fruit peel; photo-inhibition; primary photochemical reaction; xanthophyll cycle; spectral reflectance.

大量研究表明,在晴天中午时刻,由于强光、高温,植物的叶片经常会发生光合作用的光抑制,导致光系统II(PS II)光化学效率下降<sup>[1-2]</sup>.苹果的绿色果实也能进行光合作用<sup>[3]</sup>,而且处在向阳面的果皮晴天中午同样会遭遇到强光和高温.但是苹果绿色果实是否也发生光合作用的光抑制,迄今尚无文献报道.

日灼是苹果生产中广泛发生的一种果实生理病害,按其成因可分为单纯高温和高温、强光两类.强烈日光照射下,苹果果实发生日灼的临界温度比单纯高温低3℃~7℃<sup>[4]</sup>.试验证实,强烈光照是诱导黄瓜和辣椒等作物果实日灼所必需的条件<sup>[5]</sup>,苹果的日灼实质上是由氧化胁迫引起的<sup>[6-8]</sup>.如果植物叶片吸收的激发能不能被及时、有效地耗散掉,过剩激发能会产生大量的活性氧分子,对光合器官和其他组织造成严重伤害<sup>[9-10]</sup>.与叶片相比,果实的光能利用能力较低,晴天中午果皮吸收的光能会远超出果皮光合作用所能利用的范围,导致果皮中产生更多的过剩激发能.据此推测,强光下绿色果皮吸收的光能不能被光合碳同化和热耗散及时利用和耗散,过剩的激发能伤害了PS II反应中心,导致产生的活性氧超出其清除能力,氧化胁迫引起膜损伤,可能是强光下果实日灼临界温度较低的主要原因之一.

夏季自然条件下,强光常常伴随着高温<sup>[11]</sup>,单纯人为变光处理与大田条件下发生日灼时的光、温协调变化相差较大,而且影响光合作用的另一重要生态因子——空气相对湿度也随着光、温的变化而变化.为此,本试验利用光、温的自然变化,研究强光高温对苹果绿色果皮原初光化学反应的影响,以期进一步了解苹果日灼发生的原因,为品种的抗日灼遗传改良和深入研究预防措施提供理论依据.

## 1 材料与方 法

### 1.1 供试材料

试验于2008年7月下旬至8月上旬在山东省泰安市南郊季家庄果园进行.试验树为9年生八棱海棠(*Malus micromalus* Makino)砧木的金冠(*Malus domestica* cv. Golden Delicious),植株生长健壮,株

行距为3 m×4 m,果园管理水平中等.分别于7月25日、7月27日、8月3日3个晴天的8:00、10:00、12:00、14:00、16:00和18:00,从树冠的南向外围,选择色泽相似、发育正常、无损伤的果实用于测定.该3天测量生理参数的日变化规律相似,因其相同测量时间点的光强和气温存在较大差异,日变化数据无法简单平均,故文中的日变化数据以7月27日的测量数据作为代表.同时,分别对该3天不同条件下测定的光强、温度与PS II实际光化学效率 $\Phi_{PSII}$ 、非光化学淬灭 $NPQ$ 、PS II最大光化学效率 $F_v/F_m$ 和果皮的光化学反射指数 $PRI$ 做相关分析,然后用DPS软件对其相关分析的结果进行显著性检验.

### 1.2 研究方法

**1.2.1 光强和气温的测定** 采用Ciras-2光合测定系统(PP System,英国)的光、温探头,进行树冠南向外围的光强和气温测定.

**1.2.2 叶绿素荧光的测定** 每次选取尽可能一致的12个果实,用不干胶标签纸标记向光面.用FMS-2脉冲调制式荧光仪(Hansatech,英国),连体测定光下的最大荧光( $F_m'$ )和PS II实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ ).

光下测定完毕后,将果实采下分2组装入照相暗袋,置于田间管理房内进行30 min暗适应.随后一组用FMS-2脉冲调制式荧光仪(Hansatech,英国)测量暗适应后的最大荧光( $F_m$ )和PS II最大光化学效率( $F_v/F_m$ ),按 $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$ 计算叶绿素荧光的非光化学猝灭( $NPQ$ );另一组用Handy-PEA连续激发式荧光仪(Hansatech,英国)测定快速叶绿素荧光诱导动力学曲线.测定苹果果实叶绿素荧光所用的暗适应夹是专门为果实测定所制作.

获得的O-J-I-P荧光诱导曲线用JIP-test进行分析<sup>[12]</sup>.得到如下参数:K点(300 μs)的相对可变荧光( $W_k$ ),捕获的激子将电子传递到电子传递链中 $Q_A^-$ 下游的其他电子受体的概率( $\Psi_0$ ),单位面积有活性的反应中心的密度( $RC/CS$ ),单位反应中心吸收( $ABS/RC$ ),捕获( $TR_0/RC$ )及热耗散掉( $DI_0/RC$ )的能量.

**1.2.3 果实光化学反射指数PRI的测定** 叶黄素循

环色素间的相互转换可以在 531 nm 反射光谱的敏感变化中检测出来<sup>[13-14]</sup>. 绿色组织的光化学反射光谱指数 (*PRI*) 与叶黄素循环脱环化水平之间呈显著负相关<sup>[15]</sup>.

用配有自制果实专用测定探头( 光纤入射角为 60°, 并带有下凹球面) 的 Unispec-SC 单通道光谱分析仪( PP System, 美国), 测定田间果实的光化学反射指数, 测定波长范围为 310 ~ 1100 nm. Unispec-SC 单通道光谱分析仪内置一个卤素灯, 测定时, 将一个分支光纤( 直径 2.3 mm) 的一端连接到卤素灯的输出端口, 另一分支光纤端连接到检测器的输入端口, 光纤的探头端固定在自制果实专用测量探头中, 与果面测定点呈 60° 角. 在一天中不同的光照强度下测定时, 使用仪器配备的白色标准板进行仪器的校正和参比扫描, 每一个果实每次扫描的反射光谱为 6 次测定的平均值. 每个时间点测定 20 个以上的果实. 由果实反射除以参比反射计算果面的光谱反射率.

果皮的光化学反射指数按  $PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$  计算<sup>[13]</sup>, 其中  $R_{531}$  为 531 nm 的光谱反射,  $R_{570}$  为 570 nm 的光谱反射.

### 1.3 数据处理

采用 Biolyzer 软件处理快速叶绿素荧光诱导曲线, 得出相关荧光参数; 用 DPS 2003 软件做相关分析和显著性检验.

## 2 结果与分析

### 2.1 研究期间的光强和气温

上午的光强 (*PPFD*) 逐渐增强, 12:00 达到最大, 下午逐渐下降; 气温在上午的变化趋势和光强类似, 但在 14:00 才达到最大, 随后缓慢下降( 图 1).

### 2.2 中午强光下苹果绿色果皮的光抑制

如图 2 所示, 正常条件下, 金冠苹果绿色果皮的

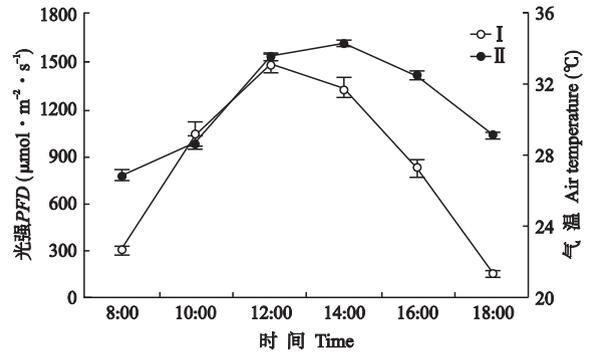


图 1 参数测定时的光强 (I) 和气温 (II)

Fig. 1 Diurnal course of incident PPFD ( I ) and air temperature ( II ), mean  $\pm$  SE ).

PS II 最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 为 0.814, 略低于叶片的 PS II 最大光化学效率 (0.826). 一天中, 随着光强的变化, 金冠绿色果皮的  $F_v/F_m$  先下降后上升, 低谷出现在 12:00—14:00; 光下 PS II 实际光化学效率 ( $\Phi_{PSII}$ ) 的变化规律与  $F_v/F_m$  相似, 但其下降早, 且降幅大于  $F_v/F_m$ ; 而叶绿素荧光的非光化学猝灭 (*NPQ*) 则先上升后下降, 12:00 达到最大值, 14:00 后迅速下降.

### 2.3 苹果绿色果皮叶绿素荧光诱导动力学曲线的日变化

晴天条件下, 苹果绿色果皮的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的变化见图 3, 表 1 为用 JIP-test 分析获得的相关参数.

由表 1 可以看出, 金冠绿色果皮中, 单位面积有活性的反应中心的数目 ( $RC/CS$ ) 的日变化趋势与  $F_v/F_m$  基本相似. 随着光温的日变化, 金冠绿色果皮单位反应中心吸收的光能 ( $ABS/RC$ ) 先上升后下降, 在 12:00—14:00 出现最高峰; 单位反应中心捕获的光能 ( $TR_0/RC$ ) 一天内几乎没有变化; 单位反应中心热耗散的能量 ( $DI_0/RC$ ) 日变化趋势与  $ABS/RC$  基本一致.

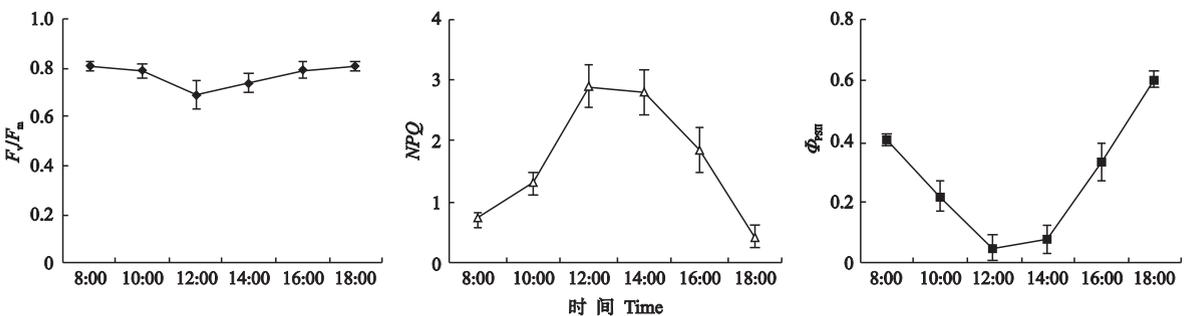


图 2 晴天条件下苹果绿色果皮  $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $NPQ$  的日变化

Fig. 2 Diurnal changes of  $F_v/F_m$ ,  $\Phi_{PSII}$ ,  $NPQ$  in green apple peel in a sunny day ( mean  $\pm$  SE ).

表1 晴天条件下苹果绿色果皮叶绿素荧光诱导动力学参数

Tab.1 Chlorophyll a fluorescence parameters in green apple peel in a sunny day ( mean  $\pm$  SE )

时间 Time	$RC/CS$	$ABS/RC$	$TR_o/RC$	$DI_o/RC$	$W_k$	$\Psi_o$
8:00	120.26 $\pm$ 7.08	3.53 $\pm$ 0.16	2.67 $\pm$ 0.17	0.87 $\pm$ 0.09	0.726 $\pm$ 0.039	0.523 $\pm$ 0.015
10:00	87.64 $\pm$ 9.42	4.16 $\pm$ 0.23	2.81 $\pm$ 0.15	1.35 $\pm$ 0.16	0.733 $\pm$ 0.035	0.476 $\pm$ 0.039
12:00	73.27 $\pm$ 11.75	4.49 $\pm$ 0.30	2.82 $\pm$ 0.13	1.67 $\pm$ 0.24	0.740 $\pm$ 0.030	0.407 $\pm$ 0.066
14:00	81.40 $\pm$ 19.34	4.63 $\pm$ 0.54	2.89 $\pm$ 0.12	1.72 $\pm$ 0.36	0.735 $\pm$ 0.028	0.395 $\pm$ 0.049
16:00	108.88 $\pm$ 14.35	3.93 $\pm$ 0.44	2.82 $\pm$ 0.11	1.18 $\pm$ 0.42	0.743 $\pm$ 0.026	0.445 $\pm$ 0.046
18:00	114.13 $\pm$ 8.89	3.92 $\pm$ 0.28	2.86 $\pm$ 0.21	1.10 $\pm$ 0.18	0.735 $\pm$ 0.041	0.500 $\pm$ 0.027

$RC/CS$ : 单位面积有活性的反应中心的数目 Density of  $Q_A^-$  reducing PS II reaction centers;  $ABS/RC$ : 单位反应中心吸收的光能 Absorption flux per reaction centers;  $TR_o/RC$ : 单位反应中心捕获的光能 Trapped energy flux per reaction center;  $DI_o/RC$ : 单位反应中心热耗散的能量 Dissipated energy flux per reaction center;  $W_k$ : K点相对可变荧光 Relative variable fluorescence at 300  $\mu s$ ;  $\Psi_o$ : 捕获的激子将电子传递到电子传递链中  $Q_A^-$  下游的其他电子受体的概率 Probability that a trapped exciton moved an electron into the electron transport chain beyond  $Q_A^-$ .

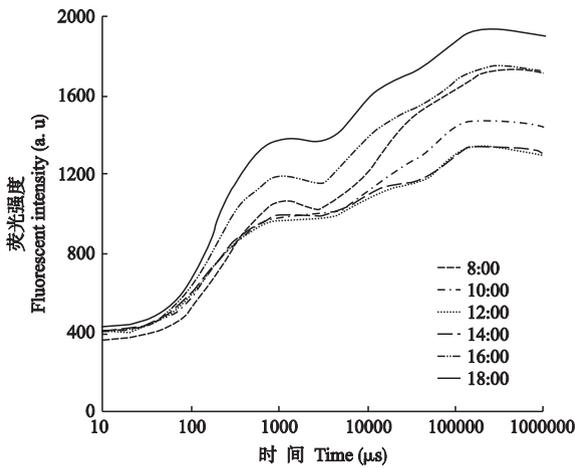


图3 晴天条件下苹果绿色果皮快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的日变化

Fig.3 Diurnal changes of chlorophyll a fluorescence transient in green apple peel in a sunny day ( each point was the mean of 12 measurements ).

金冠绿色果皮快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的K点相对可变荧光( $W_k$ )一天内几乎没有变化,而捕获的激子将电子传递到电子传递链中 $Q_A^-$ 下游的其他电子受体的概率( $\Psi_o$ )随光强的日变化先快速下降,14:00后开始缓慢上升。

#### 2.4 苹果绿色果皮光化学反射指数( $PRI$ )的变化

由图4可以看出,反映叶黄素循环脱环氧化程度的 $PRI$ 上午随着光温的增强而逐渐下降,在12:00下降至最低值,14:00后则随着光温的下降而逐渐增加。

苹果绿色果皮的 $PRI$ 日变化与PS II的实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )的日变化趋势一致,而非光化学猝灭( $NPQ$ )之间呈显著负相关。

#### 2.5 苹果绿色果皮主要光化学参数与光强、温度的相关关系

由表2可以看出,金冠苹果绿色果皮的光下

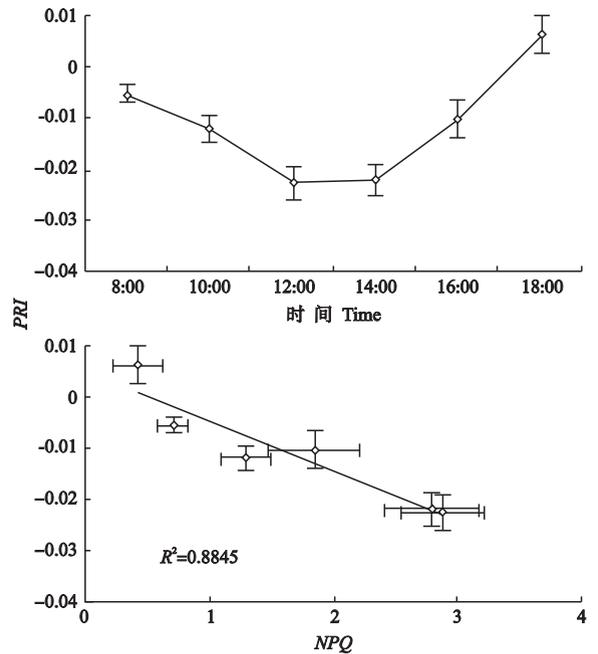
图4 晴天条件下苹果绿色果皮 $PRI$ 日变化及与 $NPQ$ 的关系

Fig.4 Diurnal changes of  $PRI$ , and the correlation between  $PRI$  and  $NPQ$  in green apple peel in a sunny day ( mean  $\pm$  SE ).

表2 苹果绿色果皮主要光化学参数与光强、温度的相关系数

Tab.2 Correlation coefficients ( $r$ ) of  $PFDF$ , air temperature and some photochemistry parameters in green apple peel

	$\Phi_{PSII}$	$NPQ$	$F_v/F_m$	$PRI$
光强 $PFDF$	-0.930 *	0.870	-0.70 *	-0.90 *
气温 Air temperature	-0.334 *	0.690	-0.621 *	-0.345 *

表中数据为3天测定结果独立相关分析的平均值 Data presented were average of independent analysis of 3 days measurements. \*  $P < 0.05$ .

PS II实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )、PS II最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和反映叶黄素循环脱环氧化程度的光化学反射光谱指数( $PRI$ )与光强和温度之间均呈负相

关关系,与叶绿素荧光的非光化学猝灭( $NPQ$ )均呈正相关,其中 $\Phi_{PSII}$ 、 $F_v/F_m$ 和 $PRI$ 与光强的相关程度均显著高于与气温的相关程度。

### 3 讨 论

$F_v/F_m$ 的下降是光抑制的典型指标<sup>[16-17]</sup>。在光、温最高的12:00—14:00,苹果果皮的 $F_v/F_m$ 下降,表明中午强光高温下金冠绿色果皮发生了明显的光抑制。

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P荧光曲线)包含大量有关光合原初光化学反应的信息,能更好地反映胁迫对光合机构的影响<sup>[18-19]</sup>。现已证明,O-J-I-P荧光曲线中K点的出现与PS II的供体侧特别是放氧复合体的受伤有关<sup>[20-21]</sup>, $\psi_o$ 可以反映PS II受体侧的相对电子传递速率<sup>[22]</sup>。在本研究中,K点的相对可变荧光( $W_k$ )一天内几乎没有变化,但PS II反应中心捕获的激子将电子传递到电子传递链中 $Q_A^-$ 下游的其他电子受体的概率( $\psi_o$ )在8:00—14:00之间逐渐下降,表明光抑制情况下金冠苹果绿色果皮的PS II反应中心主要是受体侧功能受到抑制。这与笔者在杏上的试验结果一致<sup>[23]</sup>。中午时段苹果果皮单位面积上有活性的反应中心( $RC/CS$ )的数量明显下降,表明中午时的强光、高温伤害了PS II的反应中心,使PS II的光能转效率下降,导致过剩激发能增加,这可以从单位反应中心吸收的光能( $ABS/RC$ )在中午时明显增加得到进一步证实。 $ABS/RC$ 的升高增加了单位反应中心的激发压,而此时单位PS II反应中心的光化学反应活性( $TR_o/RC$ )几乎没有变化,这必然导致PS II产生过剩激发能。本研究观测到,在中午强光、高温下,果皮单位反应中心热耗散( $DI_o/RC$ )增加,说明果皮在中午时段启动了某种能量耗散机制,以耗散过剩激发能。已知依赖于叶黄素循环的热耗散是植物叶片中一种重要的光破坏防御机制<sup>[24-25]</sup>。研究表明,绿色组织的光化学反射光谱指数( $PRI$ )与叶黄素循环脱环化水平之间呈显著负相关,无损伤的光谱反射测定技术可以简便、快速、准确的评价叶黄素循环的瞬时变化<sup>[13-15]</sup>。强光高温下果皮的 $PRI$ 值显著下降,并且 $PRI$ 的变化趋势与热耗散( $NPQ$ )之间呈显著的线性相关(图3),这一事实表明,苹果绿色果皮中也存在依赖叶黄素循环的能量耗散机制。虽然光强和温度的增加均可加重果皮的光抑制程度(图1、2,表2),但光强对果皮的影响程度显著大于温度对果皮的影响(表2),因为 $\Phi_{PSII}$ 、 $F_v/F_m$ 、 $PRI$ 与光强之

间的相关程度均显著高于与气温的相关程度( $P < 0.05$ )。16:00—18:00的气温依然较高,而此时的主要光化学参数均已恢复,该事实进一步证实中午强光、高温下金冠绿色果皮的光抑制主要是由强光引起的。

Ye等<sup>[26]</sup>研究表明,强光胁迫下,与其他活性氧清除系统相比,叶黄素循环是叶片中更有效的氧化胁迫防御途径。在强光下,果皮启动了依赖叶黄素循环的热耗散机制,能减轻过剩光能对果皮的伤害程度。但在12:00—14:00期间,果皮PS II反应中心受体侧的功能仍然受到了抑制,说明当果皮接受的光强超出一定范围后,果皮中依赖叶黄素循环的热耗散机制已无法将过剩的激发能完全清除。这些过剩的激发能会诱导活性氧的增加,通过抑制D1蛋白的修复进一步加重对PS II的光抑制<sup>[27]</sup>,造成恶性循环。这可能就是高温、强光导致果皮日灼的原因之一。对于过剩激发能与果皮活性氧产生和日灼之间的关系,将有待进一步研究。

### 参考文献

- [1] Demmig-Adams B, Björkman O. Comparison of the effects of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of  $O_2$  evolution in leaves of higher plants. *Planta*, 1987, **171**: 171-184
- [2] Zhang D-P (张大鹏), Huang C-L (黄丛林), Wang X-C (王学臣), et al. Study of diurnal changes in photosynthetic rate and quantum efficiency of grapevine leaves and their utilization in canopy management. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1995, **37**(1): 25-33 (in Chinese)
- [3] Blanke MM, Lenz F. Fruit photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 1989, **12**: 31-46
- [4] Schrader L, Zhang J, Sun J. Environmental stress that cause sunburn of apple. *Acta Horticulturae*, 2003, **618**: 397-405
- [5] Rabinowitch HD, Ben-David B, Friedmann M. Light is essential for sunscald induction in cucumber and pepper fruits, whereas heat conditioning provides protection. *Scientia Horticulturae*, 1986, **29**: 21-29
- [6] Andrews PK, Johnson JR. Physiology of sunburn development in apples. *Good Fruit Grower*, 1996, **47**: 33-36
- [7] Zhang J-G (张建光), Li Y-L (李英丽), Liu Y-F (刘玉芳), et al. Effects of high temperature and strong light on oxidative stress of apple fruit peel on different exposures of tree crown. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2004, **37**(12): 1976-1980 (in Chinese)
- [8] Hao Y-Y (郝燕燕), Li W-L (李文来), Huang W-D (黄卫东). Effect of preheating acclimation on the adaptation of apple fruit peel to sudden excessive sunlight. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2007, **34**(6):

- 1347–1352 ( in Chinese )
- [ 9 ] Müller M , Li XP , Niyogi KK. Non-photochemical quenching : A response to excess light energy. *Plant Physiology* , 2001 , **125** : 1558–1566
- [ 10 ] Foyer H , Noctor G. Oxidant and antioxidant signaling in plants : A re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant , Cell and Environment* , 2005 , **28** : 1056–1071
- [ 11 ] Fu Z-S ( 付振书 ) , Zhao S-J ( 赵世杰 ) , Meng Q-W ( 孟庆伟 ) , *et al.* Effect of heat hardening on allocation of excitation energy in *Brassica oleracea* seedling leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology ( 应用生态学报 )* , 2004 , **15** ( 8 ) : 1353–1357 ( in Chinese )
- [ 12 ] Strasser BJ , Strasser RJ. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions : The JIP test // Mathis P , ed. *Photosynthesis : From Light to Biosphere*. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers , 1995 : 977–980
- [ 13 ] Gamon JA , Surfus JS. Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist* , 1999 , **143** : 105–117
- [ 14 ] Gamon JA , Field CB , Bilger W , *et al.* Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia* , 1990 , **85** : 1–7
- [ 15 ] Peng T ( 彭涛 ) , Yao G ( 姚广 ) , Li P-M ( 李鹏民 ) , *et al.* Relationship between xanthophyll cycle and photochemical reflectance index measured at leaf or canopy level in two field-grown plant species. *Acta Ecologica Sinica ( 生态学报 )* , 2009 , **29** ( 4 ) : 1987–1993 ( in Chinese )
- [ 16 ] Demmig-Adams B , Adams WW III. Xanthophyll cycle and light stress in nature : Uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta* , 1996 , **198** : 460–470
- [ 17 ] Meng Q-W ( 孟庆伟 ) , Zhao S-J ( 赵世杰 ) , Xu C-C ( 许长成 ) , *et al.* Photoinhibition of photosynthesis and protective effect of photorespiration in winter wheat leaves under field conditions. *Acta Agronomica Sinica ( 作物学报 )* , 1996 , **22** ( 4 ) : 470–475 ( in Chinese )
- [ 18 ] Appenroth KJ , Stöckel J , Srivastava A , *et al.* Multiple effect of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements. *Environmental Pollution* , 2001 , **115** : 49–64
- [ 19 ] Van Heerden PDR , Tsimilli-Michael M , Krüger GHJ *et al.* Dark chilling effects on soybean genotypes during vegetative development : Parallel studies of CO<sub>2</sub> assimilation , chlorophyll a fluorescence kinetics O-J-I-P and nitrogen fixation. *Physiologia Plantarum* , 2003 , **117** : 476–491
- [ 20 ] Srivastava A , Guissé B , Greppin H , *et al.* Regulation of antenna structure and electron transport in PS II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient : OKJIP. *Biochimica et Biophysica Acta* , 1997 , **1320** : 95–106
- [ 21 ] Chen HX , Li WJ , An SZ , *et al.* Characterization of PS II photochemistry and thermostability in salt-treated *Rumex* leaves. *Journal of Plant Physiology* , 2004 , **161** : 257–264
- [ 22 ] Li P-M ( 李鹏民 ) , Gao H-Y ( 高辉远 ) , Strasser RJ. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology ( 植物生理学与分子生物学学报 )* , 2005 , **31** ( 6 ) : 559–566 ( in Chinese )
- [ 23 ] Sun S ( 孙山 ) , Zhang L-T ( 张立涛 ) , Wang J-X ( 王家喜 ) , *et al.* Effects of low temperature and weak light on the functions of photosystem in *Prunus armeniaca* L. leaves in solar greenhouse. *Chinese Journal of Applied Ecology ( 应用生态学报 )* , 2008 , **19** ( 3 ) : 512–516 ( in Chinese )
- [ 24 ] Niyogi KK , Grossman AR , Björkman O. *Arabidopsis* mutants define a central role for the xanthophyll cycle in the regulation of photosynthetic energy conversion. *Plant Cell* , 1998 , **10** : 1121–1134
- [ 25 ] Sun Y ( 孙艳 ) , Xu W-J ( 徐伟君 ) , Fan A-L ( 范爱丽 ) . Effects of salicylic acid on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle in cucumber leaves under high temperature and strong light. *Chinese Journal of Applied Ecology ( 应用生态学报 )* , 2006 , **17** ( 3 ) : 399–402 ( in Chinese )
- [ 26 ] Ye L , Gao HY , Zou Q. Responses of the antioxidant systems and xanthophyll cycle in *Phaseolus vulgaris* to the combined stress of high irradiance and high temperature. *Photosynthetica* , 2000 , **38** : 205–210
- [ 27 ] Nishiyama Y , Yamamoto H , Allakhverdiev SI , *et al.* Oxidative stress inhibits the repair of photodamage to the photosynthetic machinery. *The EMBO Journal* , 2001 , **20** : 5587–5594

---

作者简介 孙山,男,1966年生,研究员.主要从事果树生理生态与品种资源研究,发表论文20余篇. E-mail: sunshan03@163.com

责任编辑 李凤琴

---