

任亚萍,周 勃,米银法,等. 淹水胁迫期猕猴桃幼苗光能分配变化规律[J]. 江苏农业科学,2016,44(7):205-209.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.07.057

淹水胁迫期猕猴桃幼苗光能分配变化规律

任亚萍¹,周 勃¹,米银法²,崔瑞红³

(1. 河南城建学院建筑与城市规划学院,河南平顶山 467036; 2. 河南科技大学林学院,河南洛阳 471003;
3. 河南科技大学外国语学院,河南洛阳 471003)

摘要:探讨淹水条件下,猕猴桃(*Actinidia deliciosa*)叶绿素荧光参数的变化动态及光能分配规律,结果表明,随着胁迫时间的延长,叶片 F_o 、 F_o' 、 q_N 、 H_d 逐渐升高; F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 、 F_o/F_o' 、 F_v'/F_m' 、 q_P 、 P_c 、ETR 逐渐降低;Ex 先升后降。PS II 吸收光能用于天线热耗散的百分率逐渐升高,用于光化学反应的能量百分率前 3 d 内基本稳定, H_d : P_c : Ex 基本稳定在 35.47% : 49.41% : 15.12%,与对照无差异,之后显著降低。猕猴桃在遭受淹水胁迫时,幼苗叶片光化学效率明显降低,但在一定程度上可通过非光化学猝灭耗散能量,来保护光合机构免遭破坏。

关键词:淹水胁迫;猕猴桃;荧光参数;光能分配

中图分类号: S663.401 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)07-0205-04

植物遭受淹水胁迫时易造成气孔关闭,羧化酶失活,叶片失绿和衰老都会引起植物光合速率迅速下降。因此,植物受到淹水胁迫时,幼叶吸收的光能不能全部被利用,容易产生光抑制^[1],致使 PS II 反应中心可逆失活,泛醌 QB 电子传递链阻断,原初受体质体醌 QA 再氧化能力降低^[2],进而影响植物光合作用的内部调控机制,主要包括卡尔文循环酶活性、PS II 活性及电子流等^[3]。PS II 能量合理分配对于防止植物光合机构损伤、保证植物正常生长具有重要意义^[4]。研究表明,紫丁香^[5]、桑树^[6]等植物淹水胁迫时植物可启动体内调节机制来调整过量能量的耗散,以降低 PS II 反应中心过剩光能的压力,保护中心免受过剩光能的伤害^[7-8]。目前国内外尚未发现关于淹水胁迫期猕猴桃幼苗光能分配规律变化研究相关报道。猕猴桃(*Actinidia deliciosa*)属多年生藤本果树,生长期既喜水又怕水,由于中国雨水季节性和地域性分布不均,栽培中往往会遇到土壤涝害、淹水等灾害,引起根际低氧^[9]。本试验探讨淹水条件下,猕猴桃叶绿素荧光参数的变化动态及光能分配规律,旨在为猕猴桃新品种选育和高产栽培措施确立提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

试验在河南科技大学林学院进行。以猕猴桃盆栽嫁接苗为材料,砧木为 2 年生秦美猕猴桃实生苗,接穗为海沃德猕猴桃。2014 年 3 月 20 日上盆盆栽,8 月 6 日开始淹水,淹水处理 11 d,共处理 30 株。处理时挑选长势均一的试材,将其带

盆全部放入水池中淹水处理,每天傍晚补水,水的深度与盆高平齐,以正常浇水(每 3 d 浇 1 次透水)为对照。

1.2 方 法

淹水处理第 1、3、5、7、9、11 天每天 10:00 用 LI-6400XT 光合仪(美国 LI-COR 公司)按操作手册测定叶片叶绿素荧光参数。选植株基部靠上第 3 节位完全展开的叶片,进行 0.5 h 暗适应测定。测定前叶片暗适应 20 min,先照射检测光 [$< 0.05 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$],再照射饱和脉冲光 [$12\ 000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$],测定 F_v/F_m ,打开内源光化光 [$180 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 5 min 后测 Φ_{PSII} 。试验中 Φ_{PSII} 暗适应叶片初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、可变荧光 F_v ($F_v = F_m - F_o$)、暗适应叶片 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、光下叶片初始荧光(F_o')、最大荧光(F_m')、PS II 实际光能转换效率(F_v'/F_m')、表观光合电子传递速率(ETR)、叶绿素荧光光化学猝灭系数(q_P)及非光化学猝灭系数(q_N)等参数由仪器直接读出。PS II 潜在活性为 F_v/F_o 。参照周艳虹等的方法^[10]计算 PS II 吸收光能分配百分率,各指标重复 3 次。

$$\text{天线热耗散百分率 } H_d = 1 - F_v'/F_m'; \quad (1)$$

$$\text{光化学反应百分率 } P_c = q_P \times F_v'/F_m'; \quad (2)$$

$$\text{PS II 反应中心非光化学耗散百分率 } \text{Ex} = (1 - q_P) \times F_v'/F_m'. \quad (3)$$

1.3 数 据 处 理

采用 DPS、Excel 软件分析数据。

2 结 果 与 分 析

2.1 淹水胁迫对猕猴桃叶片基础荧光 F_o 及最大荧光 F_m 变化的影响

基础荧光 F_o 反映了 PS II 反应中心全部开放即 QA 全部氧化时的荧光水平,PS II 反应中心的破坏或可逆失活会引起 F_o 的增加。 F_o 的大小与激发光的强度以及叶片叶绿素含量有关,是重要的物理参数,它的增加表明了 PS II 反应中心不易逆转的破坏或可逆失活。图 1-A 反映了根际淹水条件下,猕猴桃幼苗叶片基础荧光 F_o 随胁迫时间的延长呈逐渐升

收稿日期:2016-02-01

基金项目:国家自然科学基金(编号:31101536);国家重点实验室开放课题(编号:20120630);河南科技大学博士科研基金(编号:09001473)。

作者简介:任亚萍(1983—),女,硕士,主要从事园林植物栽培生理研究。E-mail:jimiapple@126.com。

通信作者:米银法,博士,副教授,主要从事园艺植物栽培及抗性研究。E-mail:miyinf@sohu.com。

高的趋势。第11天,猕猴桃幼苗叶片基础荧光 F_0 比对照增加了 55.18%,说明随胁迫时间的延长,猕猴桃叶片光合中心发生可逆破坏。最大荧光 F_m 是 PS II 反应中心全部关闭时的荧光,它的降低是光抑制的一个特征。从图 1-B 可知,猕猴桃幼苗叶片最大荧光 F_m 随胁迫时间的延长呈逐渐降低的趋势。第11天,猕猴桃幼苗叶片最大荧光 F_m 比对照降低 16.84%,表明随胁迫时间的延长,猕猴桃幼苗叶片光合作用逐渐受到光抑制。

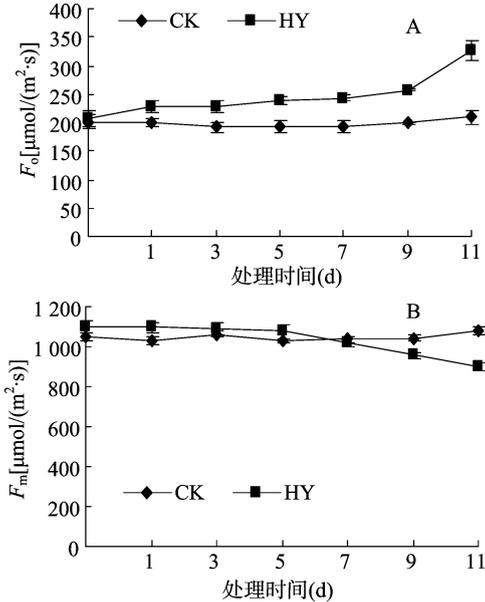


图1 淹水胁迫对猕猴桃叶片基础荧光 F_0 (A)及最大荧光 F_m (B)变化的影响

2.2 淹水胁迫对猕猴桃幼苗叶片可变荧光 F_v 和 PS II 光化学效率变化的影响

可变荧光 F_v 是 F_m 与 F_0 之差,它的大小反映了 PS II 最初的电子受体 QA 的氧化还原状况。在光抑制条件下, F_v 的降低主要是由于 F_m 的降低。图 2-A 表明,猕猴桃幼苗可变荧光随胁迫时间的延长呈逐渐降低的趋势。第11天,猕猴桃幼苗可变荧光比对照降低 34.27%,淹水胁迫对于猕猴桃幼苗叶绿素可变荧光的影响显著。可变荧光 F_v 的降低可能主要是由于 F_0 的增加引起的。植物叶片对光能的吸收、传递、利用与环境密切相关,光系统 II (PS II) 的光合电子传递受环境因子的影响更显著。 F_v/F_m 是暗适应下 PS II 的最大光化学效率,表示原初光能转化效率,它和光合电子传递活性成正比,是反映叶绿素荧光和光系统 II 的重要参数。图 2-B 反映了猕猴桃幼苗叶片 F_v/F_m 随时间的延长呈逐渐降低趋势,前 5 d F_v/F_m 变化较小,之后显著下降,第11天比对照降低 20.95%,表明遭受根际淹水胁迫时,猕猴桃幼苗叶片光化学效率明显降低。

2.3 淹水胁迫对猕猴桃幼苗叶片 PS II 光潜在活性变化的影响

PS II 潜在活性一般由 F_v/F_0 代表,正常的猕猴桃苗期 PS II 光潜在活性在 4.0~4.5(图 3)。遭受根际淹水时,PS II 潜在活性显著下降,11 d 时最低,为 1.75,比对照值降低 57.6%。

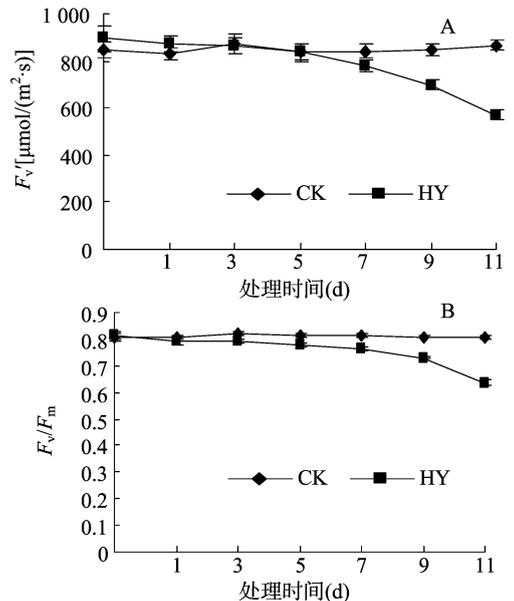


图2 淹水胁迫对猕猴桃叶片基础荧光 F_0 (A)、 F_v/F_m (B)变化的影响

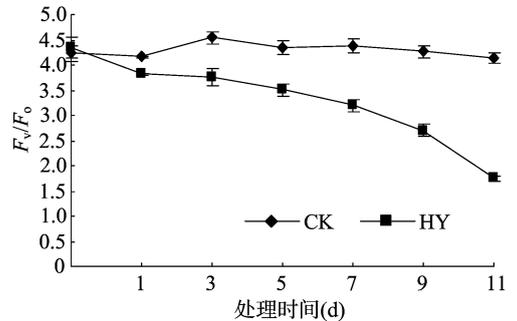


图3 淹水胁迫对猕猴桃叶片基础荧光 F_v/F_0 变化的影响

2.4 淹水胁迫对猕猴桃幼苗叶片光下叶片初始荧光 F_0' 、最大荧光 F_m' 及实际光能转换效率 F_v'/F_m' 变化的影响

叶片荧光参数 F_v'/F_m' 与 F_v/F_0 分别表示 PS II 的最大光能转换效率与实际光能转换效率。从图 4 可以看出,淹水胁迫下,猕猴桃叶片光下初始荧光 F_0' 随胁迫时间的延长呈逐渐升高趋势,第11天较对照增加 18.70%。光下最大荧光 F_m' 、可变荧光 F_v' 及实际光能转换效率 F_v'/F_m' 均随胁迫时间的延长而逐渐降低,第11天较对照分别降低了 56.65%、97.55%、94.29%。

2.5 根际淹水对猕猴桃幼苗叶片光下叶绿素荧光光化学猝灭系数 q_p 及非光化学猝灭系数 q_n 变化的影响

荧光猝灭是叶绿体耗散能量的一种途径,分为光化学猝灭(q_p)和非光化学猝灭(q_n) 2种。图 5-A 结果表明,随着处理时间的延长,淹水胁迫程度加剧, q_p 下降。第11天, q_p 较对照降低了 52.01%。 q_p 减少反映了淹水胁迫下 QA 的重新氧化能力减弱,即 PS II 的电子传递活性减弱,从而使植株光合碳同化能力受到影响。从图 5-B 可以看出, q_n 与 q_p 相反,淹水胁迫加剧时 q_n 显著升高,第11天, q_n 较对照升高了 116.46%,说明淹水胁迫使 PS II 的非辐射能量耗散增加,表明猕猴桃在遭受淹水胁迫时,在一定程度上可通过非光化学猝灭耗散能量,来保护光合机构免遭破坏。

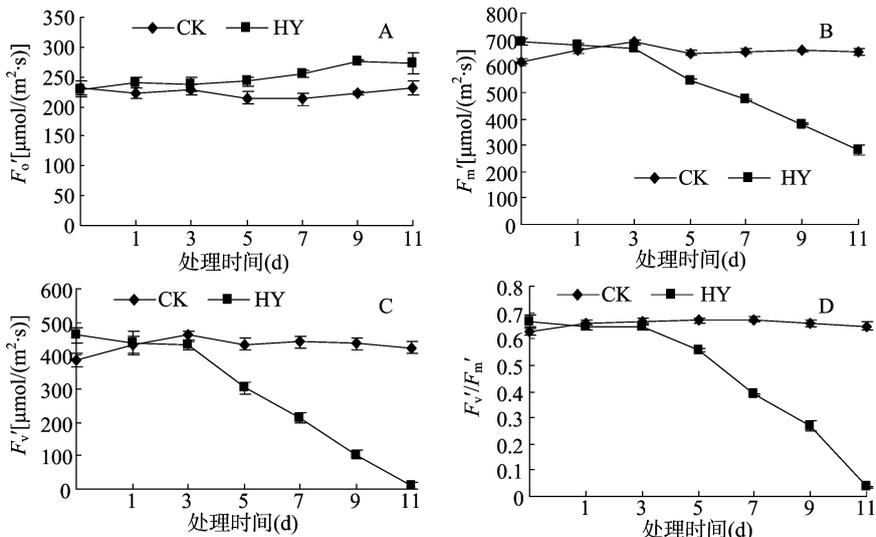


图4 淹水胁迫对猕猴桃叶片光下初始荧光 F_o' (A)、 F_m' (B)、 F_v' (C)、 F_v' / F_m' (D)变化的影响

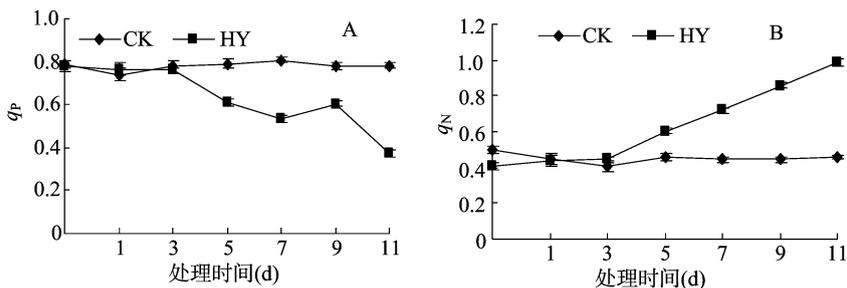


图5 淹水胁迫对猕猴桃叶片基础荧光 q_p (A)、 q_N (B)变化的影响

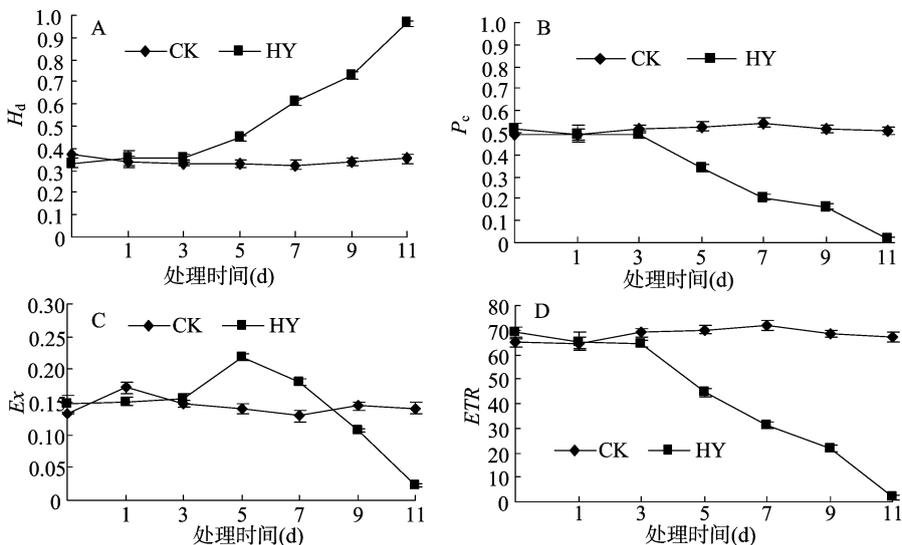


图6 淹水胁迫对猕猴桃叶片基础荧光 H_d (A)、 P_c (B)、 Ex (C)、 ETR (D)变化的影响

2.6 淹水胁迫对猕猴桃幼苗叶片光下天线热耗散百分率 H_d 、光化学反应百分率 P_c 、PS II反应中心非光化学耗散百分率 Ex 、表观光合电子传递速率 ETR 变化的影响

从图6可以看出,随胁迫时间的延长,猕猴桃叶PS II吸收光能用于天线热耗散的百分率(H_d)呈逐渐升高趋势;光化学反应的能量百分率(P_c)和反应中心非光化学能量耗散百分率(Ex)呈逐渐降低的趋势;

呈先升后降的趋势。

2.7 淹水胁迫对猕猴桃幼苗叶片叶绿素荧光能量分配变化的影响

正常生长条件下,猕猴桃叶片PSII吸收光能用于天线热耗散的百分率(H_d)、光化学反应的能量百分率(P_c)、反应中心非光化学能量耗散百分率(Ex)比较稳定(图7)。PSII吸收光能用于叶片叶绿素荧光能量的分配率基本稳定在 $H_d : P_c : Ex =$

34.14% : 51.48% : 14.38%左右。随着胁迫时间的延长,PSII吸收光能用于天线热耗散的百分率(H_d)呈现逐渐升高的变化趋势。与此不同的是,PSII用于光化学反应的能量百分率(P_e)随光照时间的延长,前3 d内基本稳定,之后显著降低。PSII反应中心非光化学能量耗散百分率(Ex)则先升后降。胁迫条件下前3 d H_d : P_e : Ex 基本稳定在 35.47% : 49.41% : 15.12%

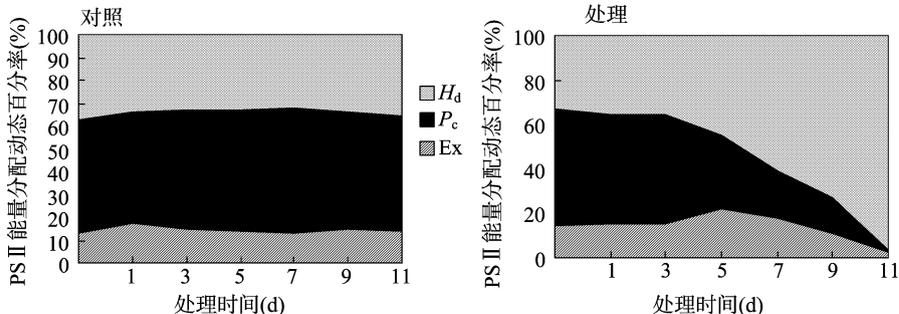


图7 淹水胁迫对猕猴桃叶片叶绿素荧光能量分配变化的影响

3 结论与讨论

F_v/F_m 代表PSII的原初光能转换效率。本研究结果表明,淹水胁迫时猕猴桃叶片的 F_v/F_m 呈下降趋势。 F_v/F_m 下降包含两个意思:PSII反应中心光化学伤害(伴随 F_o 上升)和系统提高热耗散(伴随 F_o 猝灭),后者实际上就是保护机制。胁迫处理还导致了光合电子传递量子效率(Φ_{PSII})的大幅度降低, Φ_{PSII} 的降低阻碍了植株同化力NADPH、ATP的形成,因而影响了植物对碳的固定和同化。 F_v/F_o 代表了PSII的潜在活性,与对照相比,淹水处理导致了猕猴桃叶片 F_v/F_o 的降低。 q_p 是对原初电子受体QA氧化态的一种量度,代表PSII反应中心开放部分的比例,可以反映光合电子链的电子传递速率^[11]。 q_p 较高表示QA处在较高的氧化态,即PSII反应中心开放部分的比例较大,光合电子传递的速率较快^[12]。水分胁迫均导致猕猴桃叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_o 下降, F_v/F_m 和 F_v/F_o 分别代表PSII原初光能转换效率和PSII的潜在活性,二者的下降表明淹水迫使PSII受到了损伤,植株受到了光抑制,伤害部位可能位于PSII氧化侧或PSII反应中心或PSII原初电子受体,也可能三者皆受到伤害^[13]。 Φ_{PSII} 反映PSII反应中心部分关闭情况下的实际PSII光能捕获的效率,与碳同化反应的强度密切相关。光化学猝灭反映PSII天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,要保持高的光化学猝灭就要使PSII反应中心处于开放状态,所以光化学猝灭在一定程度上反映了PSII反应中心的开放程度。光化学猝灭系数 q_p 越大,还原态QA重新氧化形成QA的量越大,即PSII的电子传递活性越大。猕猴桃叶片 q_p 剧烈下降说明QA-QB的电子传递受到了抑制^[14]。 q_p 下降说明用于进行光合作用的电子减少,以热或其他形式耗散的光能增加,这与 H_d 升高是吻合的。 q_N 指由非辐射能量耗散等引起的荧光猝灭,与光合电子传递和光合气体交换无直接关系,仅与ATP和NADPH的形成、累积及光合膜的状态有关, q_N 升高说明猕猴桃幼苗通过耗散多余能量以保护光合机构免受低温伤害的能力增强^[15]。

本研究表明,淹水胁迫引起了猕猴桃叶片PSII天线

左右,与对照无差异,可见胁迫前3 d猕猴桃PSII吸收光能用于叶片叶绿素荧光能量的分配没有受到影响,5 d后受到显著影响,PSII吸收光能用于天线热耗散的百分率(H_d)所占份额逐渐加大,第11天, H_d : P_e : Ex = 96.3% : 1.39% : 2.31%。 H_d 增加说明进入PSII反应中心的能量减少,通过天线热耗散的能量增多,表明猕猴桃遭受淹水胁迫时,具有一定的光合保护机制。

热耗散 H_d 和反应中心非光化学能量耗散Ex的增加,导致光化学反应能量转化百分率 P_e 下降。这与低温弱光对黄瓜叶片PSII能量分配的效应类似^[10]。研究认为, H_d 效应的提高可能与叶黄素循环有关^[16],还可能与光合单位中叶绿素分子数目增加有关^[17]。胁迫后许多植物叶片叶绿素a/b下降,天线色素比例上升,捕光色素吸收的能量传递到PSII反应中心的距离增大,“线耗”增加。除了以上两种可能性外, H_d 值增加还可能与胁迫后PSII光化学效率(P_e)下降有关。 P_e 在一定范围内下降并不意味着净光合速率下降,相反与之相偶联的光合磷酸化受促,ATP和NADPH生成增加,可以为暗反应提供更多还原力^[18]。因而,PSII光化学能量转化能力也影响到天线热耗散 H_d ,这是由于PSII反应中心出现了某种适应性机制,用以耗散PSII反应中心内部因光化学效率(P_e)下降而增多的能量^[19],相关机制尚待进一步阐明。

参考文献:

- [1] 田野,张会慧,张秀丽,等. 紫丁香叶片发育过程中花色素苷含量与叶绿素荧光和激发能分配的关系[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2014,38(1):59-64.
- [2] 张力思,王洁,艾呈祥,等. 外源NO对干旱胁迫下君迁子幼苗光合作用的影响[J]. 江苏农业学报,2014,30(3):623-628.
- [3] 王晓黎,郝敬虹,董春娟,等. 外源水杨酸对黄瓜幼苗叶片PSII活性和光能分配的影响[J]. 西北植物学报,2011,31(8):1644-1650.
- [4] 任子蓓,王俊玲,宝宝胜. 热胁迫对连翘离体叶圆片光系统II活性的影响[J]. 林业科学,2015,51(4):44-51.
- [5] 李冬梅,葛云花. 淹水条件下紫丁香幼苗叶片的PSII能量分配特点[J]. 安徽农业科学,2014,42(16):4964-4966.
- [6] 张会慧,张秀丽,许楠,等. 盐胁迫下桑树叶D1蛋白周转和叶黄素循环对PSII的影响[J]. 林业科学,2013,49(1):99-106.
- [7] 刘超,袁野,盖树鹏. 强光高温交叉胁迫对牡丹叶片PSII和PSI之间能量传递的影响[J]. 园艺学报,2014,41(2):311-318.
- [8] 卢广超,许建新,薛立,等. 干旱胁迫下4种常用植物幼苗的光合和荧光特性综合评价[J]. 生态学报,2013,33(24):7872-7881.
- [9] 米银法,马锋旺,马小卫. 根际低氧对不同抗性猕猴桃幼苗抗氧化系统的影响[J]. 中国农业科学,2008,41(12):4328-4335.

张丹, 黄文娟, 李志军, 等. 濒危荒漠植物灰叶胡杨分枝格局及其分形特征[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(7): 209-212.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.07.058

濒危荒漠植物灰叶胡杨分枝格局及其分形特征

张丹¹, 黄文娟¹, 李志军², 徐翠莲¹, 陈飞¹, 张兆辉¹

(1. 塔里木大学植物科学学院, 新疆阿拉尔 843300; 2. 塔里木大学对外交流处, 新疆阿拉尔 843300)

摘要:结合植物构件理论, 运用分形几何方法, 对灰叶胡杨(*Populus pruinosa* Schrenk)分枝格局及其分形特征进行研究, 结果表明: 随着灰叶胡杨胸径的增大即发育阶段的成熟, 灰叶胡杨一级枝长越长, 可以分出更高级别的分枝, 但并未表现出分枝级别越高分枝数越多。不同发育阶段的灰叶胡杨总体分枝率没有表现出显著差别, 随着胸径的增大, 分枝率增大。不同生长发育阶段灰叶胡杨的分枝角度先增长再下降趋势说明其在生长前期树冠以向四周伸展为主, 后期以直立向上生长为主。枝倾角变化范围较大, 一级到四级分枝枝倾角逐渐下降, 五级分枝枝倾角增大。随着分枝级别的增加, 各级相邻分枝之间间距逐渐减小。随着胸径增大, 灰叶胡杨分形维数增加, 但都是接近 2, 揭示了灰叶胡杨分枝格局占据生态空间的程度和利用生态空间的能力较强。

关键词:灰叶胡杨; 分枝构型; 分形维数; 胸径; 分枝间距; 分枝倾角

中图分类号: S792.119.02 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)07-0209-04

灰叶胡杨(*Populus pruinosa* Schrenk)是和胡杨同派的一个物种, 仅产于新疆维吾尔自治区塔里木河、喀什河、和田河沿岸, 因其耐高温、耐盐碱等特性而显著区别于其他种类杨树, 是重要的荒漠植物, 在生态恢复与重建中扮演着重要角色, 对维系当地生态平衡具有不可替代的作用^[1]。灰叶胡杨是国家 III 级濒危保护植物, 在灰叶胡杨种群日渐衰退、分布面积日趋减少的今天, 灰叶胡杨潜在的遗传多样性价值、科研价值、生态价值、开发应用价值越来越引起人们的关注^[2], 因此, 研究灰叶胡杨生长发育过程中利用树体分枝格局及构型的变化来适应荒漠生态环境具有重要意义。

植物体可以被视为构件的集合体^[3]。植物体不同的枝系特征以及枝上各构件单元叶种群、芽种群的配置及其动态

变化特征反映了植物对空间、光等资源的利用, 以此来反映不同植物在不同的生长发育阶段对环境的适应策略^[4]。植物体特定的几何形态是其各个层次构件单元按一定方式组合的呈现, 这种特殊的几何形态, 表达了该个体在生理生态上对其环境空间的适应能力以及植物对光、水分、养分等的竞争能力^[5]。

对植物分枝格局进行研究主要目的是了解它们利用生态空间的能力, 进而揭示其生长对策和适应机制。植物构件格局研究一般在特定尺度上进行, 且不能以其任何一个尺度上的特征来代替其他尺度上的特征, 采用分形几何方法研究植物分枝格局为解决该问题指明了方向^[6-7]。植物体构型和分枝格局的可塑性明确反映了植物适应对策^[8-9]。经过几十年的研究, 人们对不同植物构型特征的认识和研究逐渐深入。目前, 围绕灰叶胡杨、胡杨开展的生物生态学特性^[10-13]、繁殖特点^[14-15]和异形叶性^[16]等研究已取得了一定的成果。对于一些荒漠植物, 学者们从形态解剖、生理生态等角度做了大量工作^[17-21]。孙书存等对辽东柞种群的空间分布分形特征进行了分析^[22]。张文辉等对裂叶沙参与泡沙参种群分布格局的分形特征进行了研究, 发现分形理论是研究濒危植物种群水平空间分布格局的有效办法, 弥补了植物种群分布格局传统研究方法中某些不足^[23]。马克明等将分形理论应用于植

收稿日期: 2015-05-20

基金项目: 新疆生产建设兵团青年科技创新资金(编号: 2013CB015); 国家自然科学基金(编号: 31160110); 塔里木大学校长基金(编号: TDZKSS201217)。

作者简介: 张丹(1978—), 女, 黑龙江伊春人, 博士研究生, 副教授, 研究方向为荒漠植物遗传多样性。E-mail: zdzkytd@163.com。

通信作者: 黄文娟, 硕士, 副教授, 研究方向为植物与植物生态学。E-mail: hwjzky@163.com。

[10] 周艳虹, 黄黎锋, 喻景权. 持续低温弱光对黄瓜叶片气体交换、叶绿素荧光猝灭和吸收光能分配的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2004, 30(2): 153-160.

[11] Genty B E, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll II fluorescence [J]. Biochim Biophys Acta, 1989, 990: 87-92.

[12] 王可珍, 许春辉, 赵福洪, 等. 水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素 a 荧光参数的影响[J]. 生物物理学报, 1997, 13(2): 273-278.

[13] 卢从明, 张其德, 匡廷云. 水分胁迫对小麦叶绿素 a 荧光诱导动力学的影响[J]. 生物物理学报, 1993, 9(3): 453-457.

[14] 郭书奎, 赵可夫. NaCl 胁迫抑制玉米幼苗光合作用的可能机理

[J]. 植物生理学报, 2001, 27(6): 461-466.

[15] Papageogiou C. Chlorophyll II fluorescence an intrinsic probe of photosynthesis [M]. New York: Academic Press, 1975: 319-371.

[16] Lin R C, Xu C C, Li L B. Xanthophyll cycle and its molecular mechanism in photo protection [J]. Acta Bot Sin, 2002, 44: 379-383.

[17] Malkin S, Fork D C. Photosynthetic unit of sun and shade plants [J]. Plant Physiology, 1981, 67: 580-583.

[18] 张其德, 朱新广, 卢从明, 等. 盐胁迫下 CO₂ 浓度倍增对冬小麦叶绿体光能吸收和激发能分配的影响[J]. 生物物理学报, 1998, 14(3): 537-542.

[19] 孙永平, 汪良驹. ALA 处理对遮荫下西瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 园艺学报, 2007, 34(4): 901-908.