

青藏高原春小麦叶片光合作用的光抑制及PSII反应中心光化学效率的恢复分析

师生波^{1*} 张怀刚¹ 师瑞² 李妙^{1,3} 陈文杰¹ 孙亚男^{1,3}

¹中国科学院西北高原生物研究所, 高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001; ²中山大学生命科学院, 广州 510275; ³中国科学院大学, 北京 100049

摘要 在青海省都兰县香日德镇东盛村, 以中国科学院西北高原生物研究所培育的春小麦(*Triticum aestivum*)品种为材料, 主要采用调制叶绿素荧光分析手段, 研究了抽穗期旗叶光合作用的光抑制现象, 并分析了非光化学猝灭组分的光诱导和非光诱导耗散的量子产量变化。结果表明, 高原春小麦各品种间旗叶光合色素含量和比叶重存在差异; 全晴天3个典型时段准确暗适应20 min后的PSII最大光化学效率(F_v/F_m)的比较分析证实, 高原春小麦存在着光合作用的光抑制现象, F_v/F_m 的降低是由于PSII反应中心的可逆失活; 稳态作用光下PSII有效光化学效率(F_v'/F_m')易受持续强光胁迫的影响, 而PSII实际光化学效率(Φ_{PSII})在各春小麦品种间的差异略为明显; 上下午间4个春小麦品种的光化学猝灭系数(q_p)和非光化学猝灭系数(NPQ)呈较一致的变化趋势, 显然 q_p 和 NPQ 既属品种的内禀特性, 又与强太阳光胁迫的累积密切相关; 非光化学猝灭组分中光诱导的PSII调节性能量耗散的量子产量(Φ_{NPQ})所占比例较大, 下午时分 Φ_{NPQ} 的上调反映了高原春小麦对青藏高原持续强光胁迫的驯化适应。

关键词 叶绿素荧光, 强光胁迫, 光抑制, PSII光化学效率, 青藏高原, 春小麦

Assessment of photosynthetic photo-inhibition and recovery of PSII photochemical efficiency in leaves of wheat varieties in Qinghai-Xizang Plateau

SHI Sheng-Bo^{1*}, ZHANG Huai-Gang¹, SHI Rui², LI Miao^{1,3}, CHEN Wen-Jie¹, and SUN Ya-Nan^{1,3}

¹Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; ²College of Life Sciences, Sun Yat-Sen University, Guangzhou 510275, China; and ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Several local varieties of wheat (*Triticum aestivum*) developed by Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, are widely cultivated in the agricultural regions in Qinghai-Xizang Plateau. These varieties are well adapted to multiple environmental stresses such as low temperature, strong solar radiation, and drought. The objective of this study was to determine the responses of PSII photochemical efficiency to high solar irradiance in leaves of four wheat varieties. We examined whether photo-inhibition was appeared in wheat varieties and analysed variations of quantum yield of quenching due to light-induced and non-light-induced.

Methods Field experiments were conducted on the farmland of Xiangride, which is located in the eastern side of Caidamu Basin, Qinghai Province. Four local wheat varieties were used during the heading stage in 2013. Measurements of photochemical efficiency and quantum yield were made on the abaxial surface of flag leaves facing the Sun by using a FMS-2 fluorometer, and the content of photosynthetic pigments and specific leaf weight (*SLW*) were concurrently determined. Pulse-modulated *in-vivo* chlorophyll fluorescence technique was used to obtain rapid information on photosynthetic processes. The maximum quantum efficiency of PSII photochemistry (F_v/F_m) was determined at 8:30, 12:00 and 16:30 on clear days after allowing for 20 min dark adaptation with leaf clips. The PSII maximal and actual photochemical efficiency (F_v'/F_m' and Φ_{PSII}), the PSII photochemical and non-photochemical quenching coefficient (q_p and NPQ) were analyzed between morning and afternoon using inner actinic light with photosynthetically active photon flux density at 1 120 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Furthermore, along with analysis of the fraction of PSII reaction centers that are opened (q_L), the quantum yield of quenching due to light-induced processes (Φ_{NPQ}) and non-light-induced processes (Φ_{NO}) were explored.

Important findings There were significant differences in the content of photosynthetic pigments and *SLW* among the four wheat varieties. Under conditions of clear days, the flag leaves exhibited marked depressions in

F_v/F_m at three typical times when determined after 20 min dark adaptation. At a given light intensity, the values of F_v'/F_m' were significantly reduced in the afternoon due to influences by long-lasting high-light irradiation, and Φ_{PSII} showed little differences among the four wheat varieties and no difference between morning and afternoon. There were almost similar variations in q_p and NPQ among the four wheat varieties, suggesting that q_p and NPQ belong to instinct property and are influenced by the accumulative stresses of high-light intensity. The fractions of Φ_{NPQ} were higher than that of Φ_{NO} in the four wheat varieties and the up-regulatory of Φ_{NPQ} in the afternoon indicated that the photosynthetic apparatus in these wheat varieties had already acclimated to strong solar irradiation in agricultural regions of Qinghai-Xizang Plateau.

Key words chlorophyll fluorescence, high-light stress, photosynthetic photo-inhibition, PSII photochemical efficiency, Qinghai- Xizang Plateau, spring wheat

青藏高原位于亚洲中部, 平均海拔在4 000 m以上, 为世界上最高的高原, 有“世界屋脊”和“第三极”之称。青藏高原自然条件恶劣, 高寒草甸为该地区的主要植被类型, 能从事农业生产的土地相对有限(于伯华和吕昌河, 2011)。高原面上的河谷地带由于地势较低, 气温较高, 热量充足且无霜期长, 加之降水较为充足, 又有河水可作为灌溉水源且土壤较肥沃, 因而形成了适宜耕作的独特的农业地带, 这样的河谷地带农业发达, 称为河谷农业。其中, 西藏的藏南谷地(雅鲁藏布江谷地)和青海的湟水谷地为两个典型的农业分布区。

柴达木盆地地处青藏高原北部, 青海省西北部, 为中国四大盆地之一。盆地属高原大陆性气候, 呈干旱荒漠的自然景观, 年降水量自东南部的200 mm递减到西北部的15 mm, 年平均相对湿度为30%–40%。地处柴达木盆地南缘, 位于布尔汗布达山脚的香日德镇, 由于受南部布尔汗布达山地形与孟加拉湾湿气流的影响, 曾创造了春小麦(*Triticum aestivum*)亩产1 006.5 kg (15 100 kg·hm⁻²)的亚洲小麦单产纪录(都兰县县志编委会, 2001)。近年来, 该农业区每年仍有较大面积亩产超过750 kg (11 200 kg·hm⁻²), 这样的高产纪录不仅为低海拔地区所不及, 而且也显著高于同地域一般农田, 被誉为青海沙漠绿洲。香日德农业区春小麦的连续高产纪录一直被社会各界广泛关注。孙鸿良在2002年8月重访香日德后总结认为, 特殊生态位新品种的成功选育、农艺上生态技术的全方位应用以及农田之外生态用地的有效建设, 是香日德春小麦高产不衰的三大支柱(孙鸿良, 2007)。近些年来, 我们在高原地区春小麦品种的选育方面做了大量工作, 取得了丰硕成绩, 然而有关青藏高原农业区春小麦高产的生理机制一直未能给予很好地阐述(苏悌之和潘锦珊, 1981)。

光合作用是植物重要的生理过程, 对植物的生长和生存都至关重要。植物光合作用对外界环境的不同响应反映了植物的生长状况, 可解释并预测影响植物生长、发育及物质生产过程中的诸多机理问题(Larcher, 1980)。太阳光是植物光合作用的唯一能量来源, 青藏高原地区的丰富日光能也被认为是高原优越的农业资源条件。然而, 当植物光合机构吸收的光能超过光合作用所能利用的数量时, 就有可能引起光合效率的降低, 即产生光合作用的光抑制甚至光破坏(许大全, 2002)。显然, 高原春小麦在生长发育的各时期也常面临着强太阳光的胁迫, 丰富的日光能既是优越的农业资源, 也构成限制光合生理的关键因子。

叶绿素荧光现象也称为Kautsky效应(Baker, 2008)。在活体状态下, 植物的叶绿素荧光全部由光系统II (PSII)反应中心产生。叶绿素荧光与光合作用的反应过程紧密相关, 能够提供许多有关植物光合生理的信息, 特别是胁迫环境中完整植株的光合功能变化, 被誉为是测定植物光合作用的快速、无损探测(张守仁, 1999)。近几十年来, 这一测量手段已在不同植物对各种环境胁迫的响应等研究方面得到了广泛采用(Tikkanen *et al.*, 2013; Lima Neto *et al.*, 2014; Yamori *et al.*, 2014)。本文以叶绿素荧光特性为切入点, 从光合机构的光能利用和耗散角度研究了香日德农业区的春小麦高产生理, 探讨了光合作用非气孔因素对高原强太阳光辐射的响应机理, 以及强光环境下春小麦PSII反应中心的健康状况等。

1 材料和方法

1.1 试验样地及植物材料

试验样地位于青海省都兰县香日德镇东盛村(原香日德农场二大队)的灌溉实验基地, 地理位置

为36.03° N, 97.80° E, 海拔2 905.4 m。香日德地处柴达木盆地南缘, 布尔汗布达山脚。受南部布尔汗布达山地形与孟加拉湾湿气流的影响, 香日德镇农灌区夏季湿润凉爽, 日照充足, 昼夜温差大, 是典型的绿洲农业区。柴达木盆地属暖温带半湿润半干旱气候, 年降水量达166.8 mm, 7月份平均气温22–26 °C, 无霜期127天, ≥ 5 °C年积温2 161 °C; 年日照时数2 954 h, 年总辐射量690.648 kJ·cm⁻², 年有效辐射量281.4–319.2 kJ·cm⁻²。农业区灌溉条件稳定, 香日德河发源于布尔汗布达山东南麓, 年平均流量12.54 m³·s⁻¹。冬灌旱作农灌地的土壤主要是棕漠土, 土壤全盐含量0.43–3.79 g·kg⁻¹; 耕作层土壤肥厚, 有机质含量为6.6–18.49 g·kg⁻¹。

试验材料选用中国科学院西北高原生物研究所培育的高原春小麦品种: ‘高原913’、‘高原314’、‘高原363’和‘高原584’, 在青藏高原农业区有较大的推广面积, 具有适应高原强太阳辐射和土壤干旱的特性。

1.2 小区设置和田间管理

试验设立在青海省香日德灌溉实验中心的研究基地。采取随机区组设计, 设3个重复小区, 每个小区试验面积为4.8 m²。以行距20 cm间隔条播4个品种, 每1个品种播种3行作为小区内重复, 共12行, 行长为2 m。

2013年3月18日以每亩10 kg (0.015 kg·m⁻²)尿素和5 kg (0.007 5 kg·m⁻²) (NH₄)₂HPO₄为底肥, 并辅以农家肥若干; 地表喷洒除草剂后翻耕, 次日播种。出苗后人工间苗至每行播种密度为200株。春小麦生长期适时除草和浇水, 拔节期以每亩5 kg (0.007 5 kg·m⁻²)的量追施尿素1次。

不同春小麦品种旗叶的叶绿素荧光参数测定试验始于2013年6月22日以后的抽穗期。此前6月20日给予了田间灌溉。试验期间多为全晴天或晴天多薄云天气, 为避免春小麦光合生理过程遭遇逐渐加强的土壤干旱胁迫, 自6月25日起, 每晚在各试验春小麦品种行间于根部浇灌少量河水, 以确保第2天土壤维持潮湿状态。

1.3 测定项目和方法

1.3.1 叶绿素荧光参数的测定

田间自然条件下, 选高原春小麦品种旗叶的远轴面中部向光部位, 采用英国产FMS-2便携式脉冲调制荧光仪(Hansatech Instruments LTD., Norfolk,

UK)测定暗适应及稳态作用光强下的各叶绿素荧光参数。

旗叶光合作用的光抑制分析: 在全晴天的8:30、12:00和16:30, 选取旗叶远轴面的向光部位, 用暗适应夹做避光处理, 经20 min暗适应恢复后, 测定旗叶PSII反应中心关闭状态的最小叶绿素荧光产量(F_0)和8 000 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 饱和脉冲光(脉冲时间为0.7 s)下PSII反应中心处于开放状态的最大叶绿素荧光产量(F_m)。暗适应20 min的最大光化学量子效率以 F_v/F_m 表示, 其中 $F_v = F_m - F_0$ 。当用初始荧光值 F_0 进行标准化处理时, PSII最大光化学效率也可表示为 $1/F_0 - 1/F_m$, 这一参数提供了一个可归因于PSII反应中心光失活的PSII最大光化学效率变化的估计(Baker & Rosenqvist, 2004)。

PSII反应中心的光化学效率和过剩激发能的猝灭分析: 为避免晴天太阳光强和光质的细微波动对光适应叶片PSII光化学效率等荧光参数的影响, 稳态作用光由仪器内置卤素灯提供, 光合量子通量密度(PPFD)设定为1 120 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 略低于上下午测定期间太阳自然光的强度。采用密封式荧光探头固定架, 仔细夹住旗叶远轴叶面的中部向光部位。开启预先编制的测定程序, 测定1 120 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 作用光下的最大荧光产率(F_m')和稳态光合作用下的荧光产率(F_s), 设30 s间隔连续测定5次。测定 F_m' 的饱和脉冲光强为8 000 $\mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 脉冲时间为0.7 s。后期数据处理时仅选用后4次连续测定的平均 F_m' 和 F_s 为基本荧光参数。PSII光化学效率和叶绿素荧光猝灭参数计算中, 无胁迫且充分暗适应叶片的荧光强度 F_0 和 F_m , 以太阳落山前用暗适应叶夹避光处理, 经120 min暗适应恢复后的基础荧光参数替代。 F_0' 以Oxborough和Baker (1997)的经验公式估算: $F_0' = F_0/(F_v/F_m - F_0/F_m)$ 。

PSII有效光化学量子效率(F_v'/F_m')和PSII实际光化学量子效率(Φ_{PSII})分别由下式计算(Genty *et al.*, 1989): $F_v'/F_m' = (F_m' - F_0')/F_m'$; $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$ 。叶绿素荧光猝灭的光化学和非光化学猝灭系数(q_p 和 NPQ)依照Bilger和Björkman (1990)的公式计算: $q_p = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$; $NPQ = F_m/F_m' - 1$ 。PSII反应中心的开放比率(q_L)用Baker (2008)的方法估算, $q_L = q_p \times (F_0'/F_s)$ 。PSII反应中心非调节性能量耗散的量子产量(Φ_{NO})和调节性能量耗散的量子产量

(Φ_{NPQ})分别由下式(Kramer *et al.*, 2004)计算: $\Phi_{NO} = 1/(NPQ + 1 + q_L \times (F_m/F_o - 1))$; $\Phi_{NPQ} = 1 - \Phi_{PSII} - 1/(NPQ + 1 + q_L \times (F_m/F_o - 1))$ 。

1.3.2 叶绿素和类胡萝卜素含量的测定

9:00以前在田间每一小区每行各选取春小麦品种的旗叶1枚, 用去离子水洗净其表面灰尘, 于每一叶片中部依固定模片剪取1 cm²的叶圆片4个。同一小区来源的12个叶圆片混合后分两组, 经精度0.001 g的电子天平称重后, 立即浸入10 mL丙酮和乙醇的混合提取液(丙酮:乙醇:水= 4.5:4.5:1)中, 盖紧样品瓶盖并于低温处避光浸提约10天至叶片无色(Shi *et al.*, 2004)。叶绿素和类胡萝卜素含量的测定与计算见朱广廉等(1990)的文献。叶绿素和类胡萝卜素的含量以单位叶片鲜质量(以下简称鲜重)表示。

1.3.3 旗叶比叶重的测定

9:00以前在田间每一小区每行各选取春小麦品种的旗叶1枚, 于每一叶片中部依固定模片剪取1 cm²的叶圆片5个。同一小区来源的15个叶圆片混合后分5组, 置称量瓶中立即称取鲜重, 并于恒温干燥箱100 °C杀青30 min后, 调至80 °C烘干至恒重。鲜重和干重采用精度0.001 g的电子天平称重。比叶重(SLW)以单位叶片面积的鲜重或干重表示, 分别称为比叶鲜重(SLW_f)和比叶干重(SLW_d)。

1.4 数据分析

数据用SPSS 11.0软件进行统计分析, 采用独立样本 t 检验法比较上下午的差异显著性; 各春小麦品种间的差异采用单因素方差分析(one-way ANOVA), 多重比较采用最小显著差异法(LSD), 显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$ 。用Microsoft Excel软件制图, 图中数据以平均数表示, 垂直条表示标准偏差(SD), 各测定参数的样本数和差异显著性见文中和图标示。

2 结果和分析

2.1 高原春小麦品种旗叶的光合色素含量

抽穗期, 4个高原春小麦品种间旗叶的光合色素含量具有较大差异。‘高原584’的总叶绿素(Chl a + b)含量较高, 而‘高原363’的最低($p < 0.05$) (图1A); ‘高原363’的类胡萝卜素(Car)含量最高($p < 0.05$), 而‘高原584’的Car含量最低(图1B); ‘高原913’和‘高原363’的Chl a + b含量较低, 但Car含量相对较高, 似乎两类光合色素在太阳光能的吸收方面具有一定的

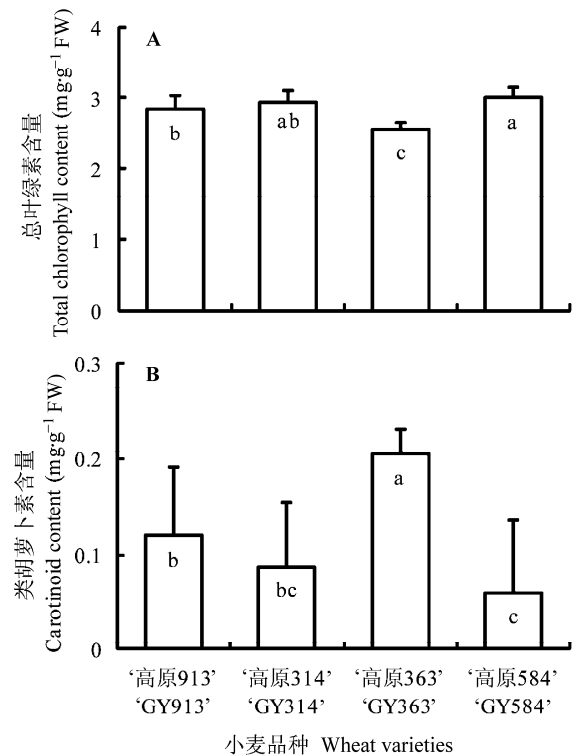


图1 抽穗期4个高原春小麦品种旗叶的光合色素含量的变化(平均值±标准偏差, $n = 6$)。不同小写字母表示春小麦品种间差异显著($p = 0.05$)。

Fig. 1 Variations in the content of photosynthetic pigments in the flag leaves of four wheat varieties during the heading stage (mean \pm SD, $n = 6$). Different lower-case letters indicate significant differences among wheat varieties ($p = 0.05$).

互补性。

2.2 抽穗期4个高原春小麦品种旗叶的生长参数

抽穗期4个春小麦品种旗叶的SLW_d和SLW_f具有较大差异。图2A表明, ‘高原363’的SLW_d显著低于‘高原913’和‘高原314’ ($p < 0.05$); 图2B则表明, ‘高原314’的SLW_f显著高于‘高原913’和‘高原584’ ($p < 0.05$)。说明‘高原363’的旗叶水分含量较高, 而‘高原314’和‘高原363’的旗叶相对较厚。

2.3 高原春小麦品种光合作用的光抑制现象分析

选全晴天的8:30、12:00和16:30为3个典型时间, 经20 min暗适应后, 立即测定各春小麦旗叶PSII反应中心天线捕获色素的光能吸收可转化成化学能的潜在效率。结果表明, 上午和下午的 F_v/F_m 和 $1/F_o - 1/F_m$ 几乎没有差异, 且远高于中午时分。8:30和16:30各春小麦品种的 F_v/F_m 很接近, 平均为0.818; 12:00时 F_v/F_m 的平均值为0.793, 显著低于上午和下

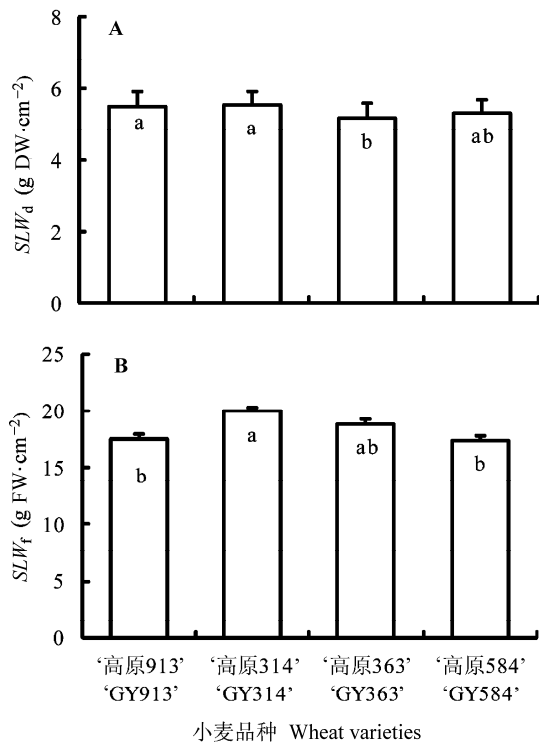


图2 抽穗期4个高原春小麦品种旗叶的比叶干重(SLW_d) (A) 和比叶鲜重(SLW_f) (B)的变化(平均值±标准偏差, $n = 15$)。不同小写字母表示春小麦品种间的差异显著($p = 0.05$)。
Fig. 2 Variations in the specific leaf dry weight (SLW_d) (A) and specific leaf fresh weight (SLW_f) (B) in the flag leaves of four wheat varieties during the heading stage (mean ± SD, $n = 15$). Different lower-case letters indicate significant differences among wheat varieties ($p = 0.05$).

午($p < 0.05$) (图3B)。说明全晴天中午时分春小麦旗叶光合机构的光抑制较严重, 但中午强太阳光下 F_v/F_m 的显著降低可能并未涉及光合机构的永久失活, 即PSII反应中心光捕获天线光能吸收效率的降低是可逆的。

图3A表示经 F_0 标准化处理后4个春小麦品种旗叶的PSII最大光化学量子效率($1/F_0 - 1/F_m$)。结果表明, 中午时分4个春小麦品种的 $1/F_0 - 1/F_m$ 均较低; 除‘高原913’外, 12:00的 $1/F_0 - 1/F_m$ 均显著低于8:30的($p < 0.05$), 16:30的 $1/F_0 - 1/F_m$ 均高于中午时分且略低于8:30的。与此同时, 图3A和图3B也都表明, 3个典型时间4个高原春小麦之间 F_v/F_m 和 $1/F_0 - 1/F_m$ 均没有显著性差异, 仅‘高原913’的 $1/F_0 - 1/F_m$ 均略高于其余3个品种的(图中未做显著性差异标示)。

准确暗适应处理20 min后, 3个典型时间段4个春小麦品种旗叶的 F_0 均呈现一致的变化趋势, 中午时分 F_0 较高而上午的 F_0 较低, 且‘高原363’和‘高原

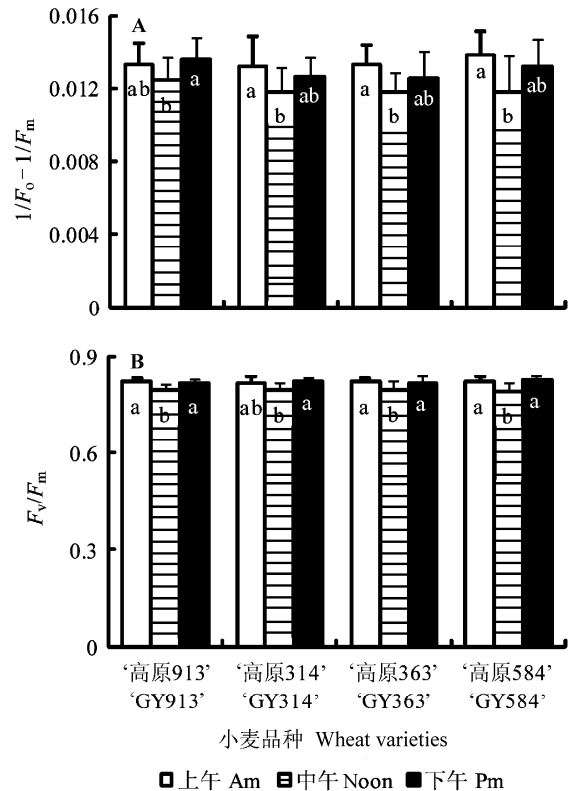


图3 抽穗期全晴天3个典型时间段20分钟暗适应后4个高原春小麦品种旗叶的PSII最大光化学量子效率(F_v/F_m 和 $1/F_0 - 1/F_m$)的变化(平均值±标准偏差, $n = 12$)。不同小写字母表示4个春小麦品种在全晴天3个时间段之间的差异显著($p = 0.05$)。
Fig. 3 Variations in the maximum photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m and $1/F_0 - 1/F_m$) in the flag leaves of four wheat varieties after 20 min dark adaptation at three measurement times on a clear day during the heading stage (mean ± SD, $n = 12$). Different lower-case letters indicate significant differences among three typical times within wheat varieties on a clear day ($p = 0.05$).

584’差异显著($p < 0.05$) (图4); 除‘高原913’外, 其余3个品种下午时分的 F_0 略小于中午时分的, 而略大于上午的; 4个品种间上午和中午均无显著差异, 仅下午时分‘高原363’的 F_0 显著高于‘高原913’ ($p < 0.05$) (图中未标示差异显著性)。

2.4 晴天稳定天气下高原春小麦品种旗叶的PSII光化学效率及上下午差异分析

图5A表明, 无论上午还是下午, $1\ 120\ \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 稳态作用光下, 4个春小麦品种间的 F_v/F_m 均无显著差异; 与上午相比, 下午各春小麦品种旗叶的 F_v/F_m 均呈显著甚至极显著降低趋势($p < 0.05$ 和 $p < 0.01$)。 Φ_{PSII} 在品种间的差异略大, 下午‘高原913’叶片的 Φ_{PSII} 显著高于‘高原314’和‘高原

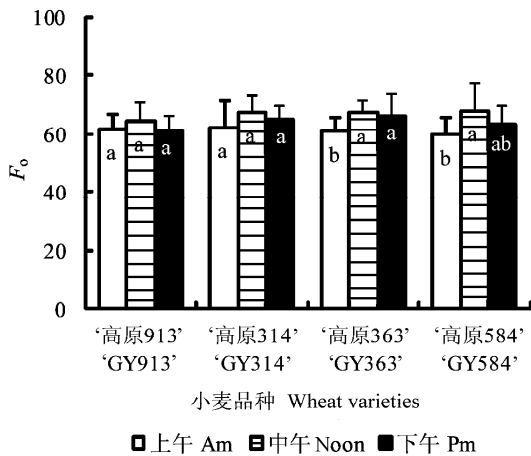


图4 抽穗期全晴天3个典型时间段4个高原春小麦品种旗叶PSII反应中心叶绿素初始荧光产量(F_0)的变化(平均值±标准偏差, $n = 12$)。不同小写字母表示4个春小麦品种在3个时间段之间的差异显著($p = 0.05$)。

Fig. 4 Variations in the minimal fluorescence of PSII reaction centers (F_0) in the flag leaves of four wheat varieties after 20 min dark adaptation at three typical times during the heading stage (mean ± SD, $n = 12$). Different lower-case letters in each column indicate significant differences among three typical times within wheat varieties on a clear day ($p = 0.05$).

363' ($p < 0.05$), 但上午4个品种间的差异不显著(图5B); 4个春小麦品种的 Φ_{PSII} 在上午和下午之间均没有显著性差异, 除'高原913'外, 下午时分其余3个品种的 Φ_{PSII} 均略有降低趋势。可以看出, F_v'/F_m' 的变化易受累积强光胁迫的影响, 上下午间 F_v'/F_m' 的差异较为显著; 而品种间的 Φ_{PSII} 差异略大, 也可能与测定前和(或)即时环境因子的影响有关。

2.5 晴天稳定天气下高原春小麦品种旗叶的叶绿素荧光猝灭分析

4个高原春小麦品种间PSII反应中心的光化学和非光化学猝灭并不完全一致或互补。图6A表明, q_p 在各品种间和上下午间的差异并不明显; 上午'高原314'略高而'高原913'略低, 下午'高原913'和'高原584'略高而'高原314'略低; 除'高原314'外, 其余3个品种的 q_p 上午均略低。 NPQ 在4个春小麦品种间的差异略大, 上午和下午的变化趋势也较一致, 且上午的差异较显著(图6B); 下午4个品种旗叶的 NPQ 均高于上午的, 且在'高原363'和'高原584'呈显著和极显著差异($p < 0.05$ 和 $p < 0.01$)。

2.6 PSII反应中心调节性和非调节性能量耗散量子产量分析

4个春小麦品种间 q_L 与 q_p 变化趋势较一致; 上

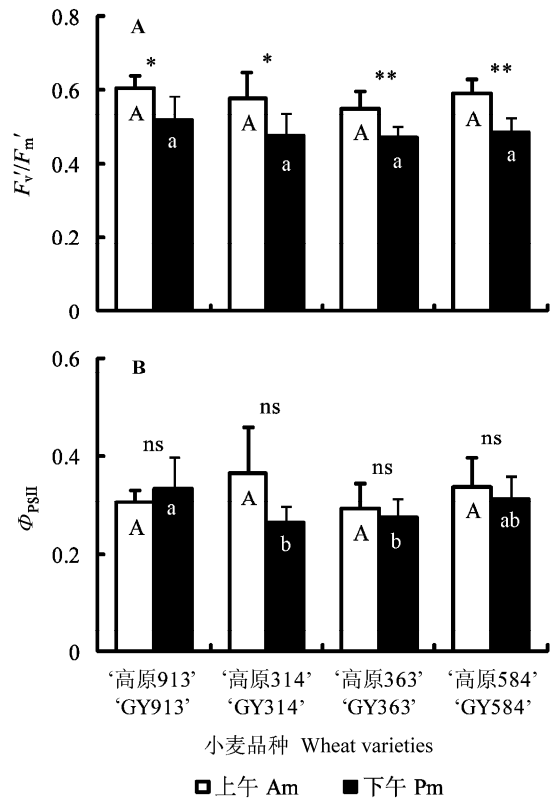


图5 抽穗期晴天稳定作用光下4个春小麦品种旗叶的PSII反应中心有效光化学量子效率(F_v'/F_m')(A)和实际光化学量子效率(Φ_{PSII})(B)及上下午差异分析(平均值±标准偏差, $n = 6$)。不同大写字母和小写字母分别表示上午和下午4个春小麦品种旗叶的 F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} 的差异显著($p = 0.05$)。ns, 上下午间无显著差异($p > 0.05$); *和**, 上下午间差异显著和极显著($p < 0.05, p < 0.01$)。

Fig. 5 Analysis of the PSII maximal photochemical efficiency (F_v'/F_m') (A) and actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) (B) in the flag leaves of four wheat varieties between morning and afternoon at a given light intensity during the heading stage (mean ± SD, $n = 6$). Different capital and lower-case letters in figures indicate significant differences in F_v'/F_m' and Φ_{PSII} , respectively, between morning and afternoon ($p = 0.05$). ns, no significant differences between morning and afternoon ($p > 0.05$); * and **, significant and highly significant differences between morning and afternoon ($p < 0.05$ and $p < 0.01$).

午和下午之间除'高原913'外, 其余3个品种的 q_L 均无显著差异(图7A)。 Φ_{NPQ} 的变化在4个春小麦品种间的上下午变化趋势较为一致, 上午 Φ_{NPQ} 的变化较为显著, '高原363'的 Φ_{NPQ} 显著大于'高原584' ($p < 0.05$), 而下午4个品种间 Φ_{NPQ} 的差异不显著(图7B); 上午各品种的 Φ_{NPQ} 均小于下午的, 除'高原913'外都呈显著和极显著差异($p < 0.05$ 和 $p < 0.001$)。无论上午还是下午, 4个春小麦品种间 Φ_{NO} 的变化趋势较为一致(图7C); 上午各品种间 Φ_{NO} 的差异较为显著,

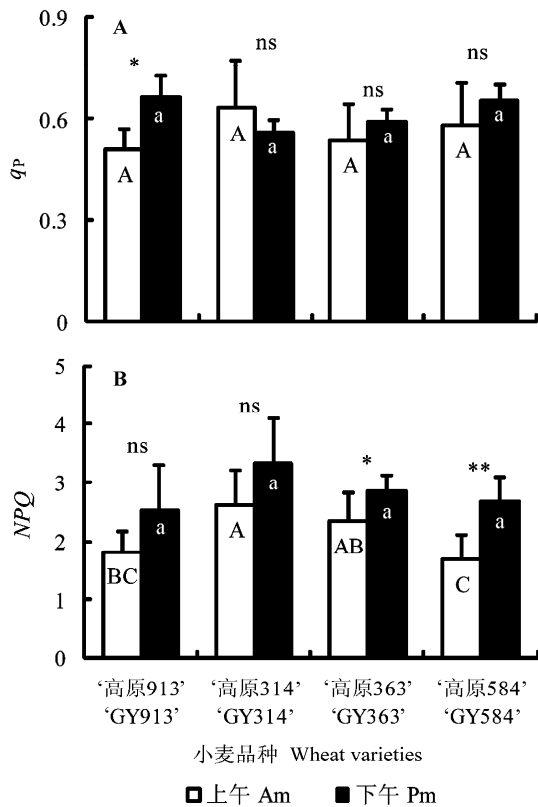


图6 抽穗期晴天稳定作用光下4个春小麦品种旗叶的PSII反应中心光化学猝灭系数(q_p)(A)和非光化学猝灭系数(NPQ)(B)及上下午差异分析(平均值±标准偏差, $n = 6$)。不同大写字母和小写字母分别表示上午和下午间4个春小麦品种旗叶的 q_p 和 NPQ 的差异显著($p = 0.05$)。ns, 上下午间无显著性差异($p > 0.05$); *和**, 上下午间差异显著和极显著($p < 0.05$ 和 $p < 0.01$)。

Fig. 6 Analysis of PSII photochemical quenching coefficient (q_p) (A) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) (B) in the flag leaves of four wheat varieties between morning and afternoon at a given light intensity during the heading stage (means \pm SD, $n = 6$). Different capital and lower-case letters in figures indicate significant differences in q_p and NPQ , respectively, between morning and afternoon ($p = 0.05$). ns, no significant differences between morning and afternoon; * and **, significant and highly significant differences between morning and afternoon ($p < 0.05$ and $p < 0.01$).

'高原314'的 Φ_{NO} 显著低于'高原913'和'高原584'($p < 0.05$); 上午各品种的 Φ_{NO} 都高于下午的, 且'高原913'和'高原584'具有显著差异($p < 0.05$)。

由图7可知, 抽穗期4个春小麦品种旗叶的 Φ_{NPQ} 大于 Φ_{NO} , 各品种间 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 的变化趋势相反; 品种间的差异主要出现在上午, 而下午 Φ_{NO} 的较大程度减低或 Φ_{NPQ} 的较大程度升高是品种间差异降低和上下午差异增大的原因。

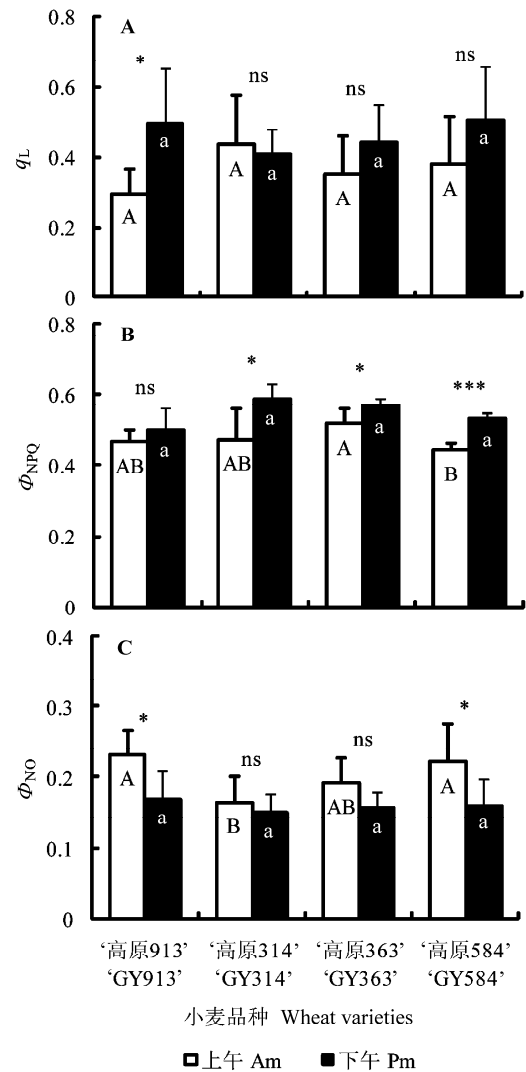


图7 抽穗期高原春小麦品种旗叶PSII反应中心开放比率(q_L)(A)及调节性能量耗散量子产量(Φ_{NPQ})(B)和非调节性能量耗散量子产量(Φ_{NO})(C)的上下午的变化(平均值±标准偏差, $n = 6$)。不同大写字母和小写字母分别为上午和下午4个春小麦品种旗叶的 q_L 、 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 差异显著($p = 0.05$)。ns, 上下午间无显著性差异($p > 0.05$); *和**, 上下午间差异显著和极显著($p < 0.05$ 和 $p < 0.01$)。

Fig. 7 Variations in the fraction of PSII reaction centers that are open (q_L) (A), PSII regulatory energy dissipation in quantum yield (Φ_{NPQ}) (B), and non-regulatory energy dissipation in quantum yield (Φ_{NO}) (C) in the flag leaves of four wheat varieties between morning and afternoon at the given light intensity during the heading stage (means \pm SD, $n = 6$). Different capital and lower-case letters in figures indicate significant differences in q_L , Φ_{NPQ} and Φ_{NO} , respectively, between morning and afternoon ($p = 0.05$). ns, no significant differences between morning and afternoon; * and **, significant and highly significant differences between morning and afternoon ($p < 0.05$ and $p < 0.01$).

3 讨论

青藏高原的农业生产规模在整个高原的自然

生态系统中所占分量很小, 仅在河谷地带因为水热条件的相对适宜形成了多种区域性的河谷农业, 但高原独特环境条件下农业生产所创造的诸多高产纪录一直吸引着社会各界的关注。‘高原913’、‘高原314’、‘高原363’和‘高原584’为中国科学院西北高原生物研究所培育的系列高原春小麦品种, 在青藏高原农业区有较大的种植面积。青海省都兰县香日德农业区的春小麦一直具有较高的产量, 其连创高产的原因被认为得益于优越的农业资源条件, 即: 地区降水量较一般荒漠地带高; 光照充足, 气候温暖, 无霜期长; 土壤较肥沃, 有机质含量高而含盐量很低。本研究采用4个春小麦品种, 在曾创造亩产吨粮记录的香日德镇东盛村(原香日德农场二大队)进行了小区试验。小麦成熟时农艺性状的调查(结果未列出)表明, 在同样的穗密度条件下, 4个春小麦品种的株高、千粒重和穗长均差异极显著, 但其产量性能却相当, 亩产均约为500 kg (7 600 kg·hm⁻²), 说明植株形态特征虽然差异较大, 但与小麦产量没有必然的联系。因此, 通过分析PSII光化学效率和激发能耗散特性, 探讨光合机构的强光胁迫驯化(light-stress acclimation)机制, 对阐述高原春小麦的高产生理机制尤为必需。

3.1 高原地区的强太阳光辐射是导致春小麦PSII光化学效率日间显著降低的主导因素

强光胁迫会影响植物体的许多代谢和生理过程, 光损伤或光破坏多缘于光合天线色素对太阳光能的过量吸收, 因此光合机构在利用光能同化CO₂和H₂O产生光合有机物的同时, 也必须通过各种机制耗散过剩的激发能。光合色素作为植物体吸收和传递光能的重要载体, 在光能利用以及过剩激发能的耗散方面担负着重要作用。田间观测表明, ‘高原363’的旗叶色泽相对较淡, 与图1A中单位叶片鲜重Chl a + b含量的测定结果相一致; 尽管其他3个品种的Chl a + b含量也具有较大差异, 但叶色观测无显著差异, 可能与‘高原363’的SLW_d显著较低, 而SLW_f又相对较高有关。较低SLW_d和较高SLW_f下旗叶水分含量较高且叶片较厚, 导致其Chl a + b含量相对较低, 观测到的叶色也淡。当然, 显著较高的Car含量有助于叶片捕获太阳光谱中的蓝紫光量子并传递到PSII反应中心的核心色素分子; Car也是活性氧的有效猝灭剂, 能祛除活性氧分子对细胞膜系统的伤害,

具有保护叶绿素免受过氧化和消耗过剩激发能的作用(Middleton & Teramura, 1993); 同时, Car的组成成分包括有叶黄素循环的组分(紫黄质、花药黄质、玉米黄质), 可通过非辐射热耗散消耗过量的激发能, 在保护光合功能的有效运转方面具有显著作用。

自然条件下, 晴天中午植物冠层的顶部叶片常会出现光合作用的光抑制现象, 即光合色素吸收的太阳光能超过光合机构所能利用的数量, 光合功能发生了下调(师生波等, 2011), 严重的光抑制还会导致下午PSII光化学效率的持续降低(许大全, 2002)。本研究中, 选择全晴天的8:30、12:00和16:30三个典型时间段, 经准确20 min暗适应后, 测定 F_v/F_m 和经 F_o 标准化的 $1/F_o - 1/F_m$ 的相对变化, 其结果将有助于判断中午强太阳光下的光抑制和下午时分光合功能的可能恢复情况。结果表明, 两者均呈一致的变化趋势, 即中午时分的 F_v/F_m 和 $1/F_o - 1/F_m$ 都小于其他两个时间段的, 显然全晴天高原春小麦存在着光合作用的光抑制现象。 F_v/F_m 降低和 F_o 升高常被用作判断光抑制发生的可靠诊断指标(Maxwell & Johnson, 2000)。 F_o 为暗适应后光合机构全部PSII反应中心处于完全开放状态时的荧光产量, F_o 降低被认为是光合机构非辐射热耗散程度增加的迹象, 而上升则包括PSII反应中心的不可逆破坏或可逆失活两种情形; F_o 升高意味着植物体内活性氧分子产生速率的降低和D1蛋白降解趋势的延缓, 能缓解PSII活性中心发生不可逆转的破坏(Tikkanen *et al.*, 2013; Lima Neto *et al.*, 2014)。 F_v/F_m 作为植物光合功能的敏感指示器, 其降低主要缘于慢相弛豫猝灭过程的发生和对PSII反应中心的光损伤(Quick & Stitt, 1989; Baker & Rosenqvist, 2004)。 $1/F_o - 1/F_m$ 的另一种表达为 $F_v/(F_m \times F_o)$, 因为经过了 F_o 的标准化处理, 其反映的PSII最大光化学效率可排除光胁迫期间 F_o 变化的影响, 被认为能代表PSII反应中心激发能捕获陷阱的速率常数(Havaux *et al.*, 1991; Baker & Rosenqvist, 2004)。图3A中除‘高原913’外, 下午的 $1/F_o - 1/F_m$ 略小于上午, 也表明这种标准化处理的必要性; F_v/F_m 在上下午间几乎没有差异, 但 F_o 下午略有升高(图4), 说明PSII反应中心尚未完全从光胁迫中恢复过来。4个春小麦品种旗叶 F_v/F_m 和 $1/F_o - 1/F_m$ 的中午显著降低可能仅涉及光合机构的可逆失活, 是慢相弛豫猝灭过程加强的结果。正午时分4个春小麦品种旗叶的 F_o 均高于上午和下午的, 表明此时光合机

构PSII反应中心的可逆失活程度较大; 下午时分 F_v 均略有降低且略高于上午, 也进一步说明PSII光化学效率的降低仅涉及反应中心的可逆失活, 而非缘于光合机构的不可逆破坏。许多研究已表明, 光抑制不一定涉及光合机构的永久破坏, 极可能是一些防御性激发能热耗散过程加剧的反映, 属于植物本身的保护性反应(Galvez- Valdivieso *et al.*, 2009; Murchie & Niyogi, 2011)。当然, 严重的光抑制也会演变为光合机构的光氧化损害, 尤其当强光和其他环境胁迫因素(如低温、高温和干旱等)同时存在时(许大全, 2002; Yamori *et al.*, 2014); 青藏高原太阳光谱中相对丰富的蓝紫光成分也会导致光合作用光抑制现象的加剧(Takahashi *et al.*, 2010)。

全晴天4个高原春小麦旗叶的PSII反应中心均存在着可逆失活现象, 但持续运转的光合机构下午时分PSII光化学效率是否能恢复至上午较轻强光胁迫时的状态, 其光化学和非光化学能量调节是否存在强光的胁迫驯化, 本文进一步采用稳态作用光比较了上午和下午PSII反应中心的最大效率和运行效率, 以及过剩激发能的非辐射耗散途径的相对变化特征。图5A和图5B的结果表明, 稳态作用光下 F_v'/F_m' 相对稳定, 各品种间几乎没有差异, 但易受持续强光胁迫的影响, 下午时分的 F_v'/F_m' 有明显降低; 而可反映整个光合作用过程的 Φ_{PSII} 在各春小麦品种间的差异略为明显, 但上下午间几无差异。 Φ_{PSII} 为PSII反应中心部分关闭时的实际原初光能捕获效率, 表征作用光下PSII吸收光能用于原初醌电子受体 Q_A 还原的实际运行效率; Φ_{PSII} 与通过PSII反应中心的线性电子传递通量(LEF)有直接的联系, 因此又被称为PSII运行效率(PSII operating efficiency), 可快速地确定光强变化时或其他环境条件下PSII反应中心的作用效率(Baker, 2008)。 F_v'/F_m' 表示可见光下PSII开放陷阱的最大量子效率, 为光适应叶片的PSII有效光化学量子效率, 也称为光下PSII最大效率(PSII maximum efficiency) (Baker, 2008)。较高的 F_v'/F_m' 意味着PSII反应中心拥有较多的能量捕获陷阱; 而较高的 Φ_{PSII} 有利于维持植物的光能转化效率, 为暗反应的碳同化积累更多的同化力(三磷酸腺苷(ATP)和还原型辅酶II (NADPH))。

q_P 在一定程度上可衡量PSII反应中心的开放比例, 即 Q_A 的氧化程度。图6A表明, 稳态作用光下4个春小麦品种间的 q_P 几乎没有差异, 且上下午间的

差异也不很明显, 说明PSII反应中心原初电子受体 Q_A 的氧化状态较稳定。非辐射能量耗散是叶片光合机构过剩激发能耗散的主要途径(Bilger & Björkman, 1990; Govindjee, 2002; Niyogi & Truong, 2013)。 NPQ 在高原春小麦品种间的差异略一致, 很可能与4个春小麦品种 F_v'/F_m' 的内禀特性有关; 其中‘高原584’的 NPQ 上午显著最低, 与图1B中Car含量的显著最低相一致, 可能同Car的组成成分中叶黄素循环组分的较低有关。另外, 高原春小麦品种PSII反应中心的 q_P 和 NPQ 在上午的变化趋势似乎较为一致, 而下午则存在一定的互补关系, 说明 q_P 和 NPQ 一方面属于品种的内禀特性, 另一方面与外界环境的变化密切相关。研究表明, NPQ 对叶绿体能量状态的改变较为敏感, 其变化易受多种因素的影响, 如环境胁迫下叶片气孔的关闭, 可阻断 CO_2 到 O_2 的电子流, 进而引起PSII反应中心能量转化效率的下降(Sáez *et al.*, 2013)。

氧化态的 Q_A 是PSII电子传递的原初醌受体, 决定着PSII激发能的捕获效率。 q_P 也称Q猝灭, 反映PSII天线色素吸收的光能用于光化学反应的份额; q_P 越大, 说明PSII电子传递活性越大。然而很多情况下, q_P 与PSII反应中心的开放状态并不呈线性关系, 不能简单地用 q_P 的变化来估计 Q_A 的氧化还原状态。依据PSII光化学效率光响应曲线的分析, Baker (2008)认为, 在高光强范围若用 q_P 估计 Q_A 的氧化状态的变化将会产生较大的误差。Kramer等(2004)提出了一个确定 Q_A 氧化还原状态的新荧光参数 q_L , 定义为PSII反应中心的开放比率(fraction of PSII centers that are opened), 是 q_P 基于两基础荧光比值(F_0'/F_s)的修订。本文图7A和图6A中4个品种间和上下午间的 q_L 均小于 q_P , 但两者的变化趋势几乎一致, 说明在香日德田间条件下4个春小麦品种间 Q_A 的氧化状态或PSII反应中心的开放程度相对稳定。植物叶片的非光化学猝灭主要依赖于激发能的热能耗散机制, 并与叶绿素荧光和光化学反应直接竞争PSII天线色素的激发能(Butler, 1978; Baker, 2008)。图6B中 NPQ 值在下午均有上升趋势, 说明此时植物体内基质类囊体膜上PSII反应中心的失活数量较多, 失活的PSII反应中心同光捕获天线色素共同参与光保护过程的热能耗散, 可保护那些有功能的反应中心免遭光伤害(Maxwell & Johnson, 2000; Murchie & Niyogi, 2011)。

3.2 非辐射能量耗散途径对春小麦光合机构有效运行的保护

PSII反应中心光能捕获的简单模型(simple model)认为, PSII天线色素吸收的光能除被用来驱动电子从反应中心叶绿素P680向 Q_A 传递的光化学反应外, 过剩的激发能主要以热的形式予以耗散(Butler, 1978; Govindjee, 2002)。以叶绿素荧光形式耗散的光能非常少, 强光下仅占吸收光能的2.5%–5% (Maxwell & Johnson, 2000; 许大全, 2002)。因此, 本文参照Kramer等(2004)和Hendrikson等(2004)方法分析了非光化学猝灭的光诱导和非光诱导猝灭过程。

以非辐射热能耗散的非光化学猝灭的激发能通量可分为两部分: Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 。 Φ_{NPQ} 表示由于光诱导猝灭过程而耗散的量子产量; Φ_{NO} 则表示非光诱导的猝灭过程的量子产量(Baker, 2008)。作者利用 Φ_{NPQ} 和 Φ_{NO} 从PSII反应中心的光保护能量耗散和难以调节耗散两方面分析了PSII天线色素捕获光能的归宿, 与PSII实际光化学量子产量 Φ_{PSII} 共同构成了光化学反应中激发能的最终分配方程, 即: $\Phi_{PSII} + \Phi_{NO} + \Phi_{NPQ} = 1$ 。 Φ_{NPQ} 为光保护能量耗散的重要指标, Φ_{NPQ} 较高, 一方面表明植物接受的光强过剩, 另一方面则说明植物仍可以通过调节性热耗散机制消除过剩激发能对光合机构的潜在伤害; 若 Φ_{NO} 较高, 则表明光化学能量转换和保护性的调节机制不足以将植物吸收的光能完全消耗掉, 这时植物可能已经受到损伤, 或者尽管还未受到光伤害, 但持续的强光将会导致植物光合机构的永久损伤(Kramer *et al.*, 2004)。鉴于上下午间各品种 Φ_{PSII} 的差异均不显著(图5B), 所以下午时非辐射能量耗散的上调为春小麦旗叶抵御强光胁迫的主要方式。图7B和图7C中, 抽穗期4个春小麦品种旗叶的 Φ_{NPQ} 大于 Φ_{NO} , 吸收光能的分配方程中, 4个品种上午 Φ_{NPQ} 所占比例分别为46%、47%、52%和44%, 下午分别为50%、59%、57%和53%, 下午 Φ_{NPQ} 均有所增加; 4个品种上午 Φ_{NO} 所占比例分别为23%、17%、19%和22%, 下午分别为17%、15%、16%和16%, 下午的 Φ_{NO} 均有所降低; 上下午比较可知, 上午时 Φ_{NO} 为 Φ_{NPQ} 的近1/2, 而下午 Φ_{NO} 为 Φ_{NPQ} 的近1/3, 说明光诱导的 Φ_{NPQ} 为非辐射热能耗散途径的主要组分, 尤其在持续累积强光胁迫的下午。

4 结论

综上所述, 以旗叶光合色素含量和比叶重为参数的光形态结构在高原春小麦4个品种间具有较大差异, 叶绿素和类胡萝卜素对太阳光能的吸收具有一定互补性; 采用人为根部补水排除试验期间可能存在的土壤干旱因素后, 全晴天3个典型时间段20 min暗适应的 F_v/F_m 在中午时分仍是最低的, 说明高原春小麦在强太阳光照射下存在着光合作用的光抑制, 中午时分PSII光化学效率的降低缘于反应中心的可逆失活; 稳态作用光下 F_v'/F_m' 易受持续强光胁迫的影响, 各品种间几乎没有差异, 而PSII光能捕获的 Φ_{PSII} 在4个春小麦品种间的差异略为明显, 上下午间几无差异, 可能与PSII反应中心天线色素有效吸收并传递光能有关; 高原春小麦的 q_P 和 NPQ 既体现为内禀特性又呈现强光胁迫的驯化适应, 能有效地利用和耗散PSII天线色素吸收的太阳光能; NPQ 组分中的 Φ_{NPQ} 具有较大作用, 下午非辐射能量耗散的上调为植物抵御累积强光胁迫的主要方式。以上结果说明, 在仅以强太阳光辐射为胁迫因素的自然条件下, 高原春小麦的光合机构存在可逆失活现象, 光诱导的 Φ_{NPQ} 为非辐射热能耗散的主要组分, 下午 Φ_{NPQ} 的上调是强光胁迫驯化的结果。

基金项目 国家自然科学基金(30670307)、中国科学院重要方向性项目(KSCX3-EW-N-02-3)和青海省自然科学基金(2013-Z-915)。

致谢 感谢西北高原生物研究所生态农业中心杨斌兰在野外协助收集研究数据, 及青海省灌溉实验中心香日德镇试验基地张燕宁在田间日常管理中给予的帮助; 感谢英国埃塞克斯大学Ulrike Bechtold博士对英文摘要的修改。

参考文献

- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89–113.
- Baker NR, Rosenqvist E (2004). Applications of chlorophyll fluorescence and improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1607–1621.
- Bilger W, Björkman O (1990). Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 25, 173–185.

- Butler WL (1978). Energy distribution in the photochemical apparatus of photosynthetic. *Annual Review of Plant Physiology*, 29, 345–378.
- Editor Committee of Historical Recorders of Dulan County (2001). *Historical Recorders of Dulan County*. Shaanxi People's Press, Xi'an. 201–209. (in Chinese) [都兰县县志编委会 (2001). 都兰县志. 陕西人民出版社, 西安. 201–209.]
- Galvez-Valdivieso G, Fryer MJ, Lawson T, Slattery K, Truman W, Smimoff N, Asami T, Davies WJ, Jones AM, Baker NR, Mullineaux PM (2009). The high light response in *Arabidopsis* involves ABA signaling between vascular and bundle sheath cells. *The Plant Cell*, 21, 2143–2162.
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990, 87–92.
- Govindjee (2002). A role for a light-harvesting antenna complex of photosystem II in photoprotection. *The Plant Cell*, 14, 1663–1668.
- Havaux M, Greppin H, Strasser RJ (1991). Functioning of photosystems I and II in pea leaves exposed to heat stress in the presence or absence of light. *Planta*, 186, 88–98.
- Hendrikson L, Furbank RT, Cow WS (2004). A simple alternative approach to assessing the fate of absorbed light energy using chlorophyll fluorescence. *Photosynthesis Review*, 82, 73–81.
- Kramer DM, Johnson G, Kiirats O, Edwards GE (2004). New fluorescence parameters for the determination of Q_A redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 79, 209–218.
- Larcher W (1980). *Physiological Plant Ecology*. 2nd edn. Springer-Verlag, New York. 5–60.
- Lima Neto MC, Lobo AKM, Martins MO, Fontenele AV, Silveira JAG (2014). Dissipation of excess photosynthetic energy contributes to salinity tolerance: a comparative study of salt-tolerant *Ricinus communis* and salt-sensitive *Jatropha curcas*. *Journal of Plant Physiology*, 171, 23–30.
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659–668.
- Middleton EM, Teramura AH (1993). The role of flavonol glycoside and carotenoids in protecting soybean from ultraviolet-B damage. *Plant Physiology*, 103, 475–480.
- Murchie EH, Niyogi KK (2011). Manipulation of photoprotection to improve plant photosynthesis. *Plant Physiology*, 155, 86–92.
- Niyogi KK, Truong TB (2013). Evolution of flexible non-photochemical quenching mechanisms that regulate light harvesting in oxygenic photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 16, 307–314.
- Oxborough K, Baker NR (1997). Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components: calculation of q_p and F_v'/F_m' without measuring F_o' . *Photosynthesis Research*, 54, 135–142.
- Quick WP, Stitt M (1989). An examination of factors contributing to non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in barley leaves. *Biochimica et Biophysica Acta*, 977, 287–296.
- Sáez PL, Bravo LA, Latsague MI, Toneatti MJ, Sánchez-Olate M, Ríos DG (2013). Light energy management in micro-propagated plants of *Castanea sativa*, effects of photoinhibition. *Plant Science*, 201, 12–24.
- Shi SB, Shang YX, Zhu PJ, Yang L, Zhang B (2011). Effects of solar UV-B radiation on the efficiency of PSII photochemistry in the alpine plant *Saussurea superba* under different weather conditions in the Qinghai-Tibet Plateau of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 741–750. (in Chinese with English abstract) [师生波, 尚艳霞, 朱鹏锦, 杨莉, 张波 (2011). 不同天气类型下UV-B辐射对高山植物美丽风毛菊叶片PSII光化学效率的影响分析. 植物生态学报, 35, 741–750.]
- Shi SB, Zhu WY, Li HM, Zhou DW, Han F, Zhao XQ, Tang YH (2004). Photosynthesis of *Saussurea superba* and *Gentiana straminea* is not reduced after long-term enhancement of UV-B radiation. *Environmental and Experimental Botany*, 51, 75–83.
- Su TZ, Pan JS (1981). An analysis of the physiological feature of the higher yielding ability of spring wheat in the Xiangride farm, Qinghai Province. *Acta Agronomica Sinica*, 7, 19–25. (in Chinese with English abstract) [苏悌之, 潘锦珊 (1981). 青海香日德春小麦高产的生理特性分析. 作物学报, 7, 19–25.]
- Sun HL (2007). Progress of ecological techniques being the source of sustainable high yield of crop—the inspiration from the high yield fields of wheat in Xiangride area of Qinghai Province after revisiting. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 15, 181–183. (in Chinese with English abstract) [孙鸿良 (2007). 生态技术进步造就了作物高产不衰的典型—重访青海香日德地区春小麦高产田的启示. 中国生态农业学报, 15, 181–183.]
- Takahashi S, Milward SE, Yamori W, Evans JR, Hillier W, Badger MR (2010). The solar action spectrum of photosystem II damage. *Plant Physiology*, 153, 988–993.
- Tikkanen M, Mekala NR, Aro EM (2013). Photosystem II photoinhibition-repair cycle protects photosystem I from irreversible damage. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1837, 210–215.
- Xu DQ (2002). *Photosynthetic Efficiency*. Shanghai Scientific and Technical Press, Shanghai. (in Chinese) [许大全 (2002). 光合作用效率. 上海科学技术出版社, 上海.]
- Yamori W, Hikosaka K, Way DA (2014). Temperature

response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. *Photosynthesis Research*, 119, 101–117.

Yu BH, Lü CH (2011). Assessment of ecological vulnerability on the Tibetan Plateau. *Geographical Research*, 30, 2289–2294. (in Chinese with English abstract) [于伯华, 吕昌河 (2011). 青藏高原高寒区生态脆弱性评价. 地理研究, 30, 2289–2294.]

Zhang SR (1999). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 16, 444–448. (in Chinese with English abstract) [张守仁 (1999). 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 16, 444–448.]

Zhu GL, Zhong HW, Zhang AQ (1990). *Plant Physiological Experiment*. Beijing University Press, Beijing. 51–54. (in Chinese) [朱广廉, 钟诲文, 张爱琴 (1990). 植物生理学实验. 北京大学出版社, 北京. 51–54.]

责任编辑: 彭长连 责任编辑: 李 敏