

青海高原及上海平原地区植物叶片 光合作用的光抑制*

张树源 武海 吴姝

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

沈允钢 郭连旺

(中国科学院上海植物生理研究所, 上海 200032)

摘要 用便携式ADC光合气体分析系统和便携式CF-1000荧光仪对青海和上海的同一植物和不同植物叶片光合作用的光抑制进行了测定。结果表明, 两地在晴天强光下, 中午植物叶片光系统II(PS II)的光化学效率(F_v/F_m)和表观光合量子效率(AQY)的日变化比早晨低; 上海测定PS II的 F_v/F_m 和AQY的日变化比青海的下降幅度大。AQY的日变化曲线比PS II的 F_v/F_m 低, AQY降低的幅度比PS II的 F_v/F_m 大。两地植物均有不同程度的光合作用光抑制, 且上海比青海的大。

关键词 表观光合量子效率(AQY), 光系统II(PS II)的光化学效率(F_v/F_m), 光合作用的光抑制, 日变化

PHOTO INHIBITION OF PHOTOSYNTHESIS OF PLANTS LEAVES IN QINGHAI PLATEAU AND SHANGHAI PLAIN LOCALITY

Zhang Shuyuan, Wu Hai and Wu Shu

(Northwest Plateau Institute of Botany, Academia Sinica, Xining 810001)

Shen Yungang and Guo Lianwang

(Shanghai Institute of Plant Physiology, Academia Sinica, Shanghai 200032)

Abstract The photoinhibition of photosynthesis of the same plant and the different plant leaves in Qinghai plateau and Shanghai plain were measured by using a portable ADC photosynthetic gas analysis system and a portable CF-1000 fluorometer. The results showed that the diurnal variation of apparent photosynthetic quantum efficiency (AQY) and the photochemical efficiency (F_v/F_m) of photosystem II (PS II) of the same plant or the different plant leaves in noon in Qinghai and Shanghai were lower than

收稿日期: 1997-10-10

* 国家自然科学基金(39170073)资助项目。

张树源, 男, 1936年7月19日生, 大学毕业, 副研究员。

morning on bright days under strong light, the diurnal variation of AQY and F_v/F_m of PS II measured the declining extent in Shanghai were bigger than Qinghai. The diurnal variation curve of AQY was lower than F_v/F_m of PS II, descended extent of AQY was always bigger than F_v/F_m of PS II. There were the photoinhibition of photosynthesis of the different degree in the two places plants, moreover Shanghai were bigger more than Qinghai.

Key words apparent photosynthetic quantum efficiency (AQY), photochemical efficiency (F_v/F_m) of photosystem II (PS II), photoinhibition of photosynthesis, diurnal variation

植物叶片光合作用的光抑制就是光合机构进行光合作用时, 所吸收光能的量超过了进行光合作用实际能够利用光能的量时, 光合机构中光合功能的降低(Powles^[34], 1984; Krause^[29], 1988; Baker^[23], 1991)。可见, 过剩光能的量是引起植物光合作用光抑制的直接因素。青海高原, 太阳辐射较强(晴天日照时数常在 10 h 以上, 日照强度多在 1000- 1800 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 左右), 年均气温低(年均气温在 0- 5 以下, 个别地区在 7 左右; 夜温在 10 以下), 植物生长季节也经常遇到刮风、下雪、降雹和发生霜冻。所以, 青海高原植物的光合作用有时会遭到强光、低温和霜冻的单独袭击, 有时也会经受强光、低温和霜冻并存的作用。无论是强光、低温和霜冻的单独袭击, 或者是其并存的作用, 在自然条件下都有可能引发青海高原植物光合作用的光抑制。为了回答这个问题, 本文报告近年来, 我们在自然条件下对青海高原及上海平原地区植物叶片光合作用光抑制的研究结果。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验用大田栽培的或土培盆栽的小麦(*Triticum aestivum*) 品种系高原 338 和沪麦 5 号及其在青海种植 6 年以后的青沪 5 号, 分别在西宁和上海播种并按常规方法管理, 且均于扬花灌浆期对旗叶进行测定。实验用麻花苳(*Gentiana straminea*) 和美丽凤毛菊(*Saussurea superba*) 系正常生长于中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站天然草场上的多年生草本植物。测定时均选用花前期健壮成年、生育良好的全展开叶片。

1.2 测定方法

1.2.1 净光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、表观光合量子效率或表观光合量子产额(AQY, $\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ photons}$)、光量子能量密度(PFD, $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、空气中 CO_2 浓度(C_a , $\mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1} \text{ Air}$)、细胞间隙 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$)、气温(T_a ,)、叶温(T_l ,)和空气相对湿度(RH, %)等参数均采用英国分析发展公司制造的便携式 ADC 光合气体分析系统于室外 4 m 高空, 普通空气的自然条件下, 上午、中午、下午, 将叶室夹于旗叶的叶片上, 不离体直接测定。光强用不同层纱布调节(库姆斯 J 等著, 邱国雄等译, 1986)^[18]。

1.2.2 光系统 II (PS II) 的光化学效率(F_v/F_m) (以前发表的论文中均称光系统 II 的光

能转化效率,为术语统一起见,今后该术语统称之)、初始荧光(FO)、最大荧光(F_m)和可变荧光(F_v)均为相对单位,全由美国Morgan公司制造的便携式CF-1000荧光仪于室外自然条件下,分上午、中午、下午直接测得。测定前叶片均用叶夹预先暗处理30 min。本文图表中的数据均为5片叶测得数据的平均值,时间均用北京时间。

2 结果与分析

2.1 青海高原及上海平原地区植物叶片净光合速率(P_n)和表观光合量子效率(AQY)的日变化

我们过去曾经报告过自然条件下,青海高原田间小麦(张树源等,1992a,1995a)^[10,12]、矮蒿草(张树源,1988)^[8]、柔软紫苑和糙毛鹅冠草(张树源等,1991)^[9]、垂穗披碱草(张树源等,1993)^[11]等植物晴天的P_n日变化多呈单峰曲线,没有或者仅有轻微的中午降低现象。而在青海高原以东广阔的低海拔包括上海平原地区,同一植物或者不同植物晴天的P_n日变化,则多呈双峰曲线,上午出现的峰大于下午出现的峰,且有明显的中午降低现象(图3,许大全等^[1,4],1992b,1984;韩凤山等^[22],1984;杜占池等^[6],1992)。过去也曾报告过青海高原小麦的AQY比东部低海拔上海平原地区的低(张树源,1992a)^[10],且有一定的、比较轻微的日变化(张树源等,1992b)^[13]。近年来,我们对小麦AQY的研究结果表明,除青海高原小麦AQY的日变化与过去的研究结果一致外,还发现上海小麦AQY的日变化,在晴天的早晨较高,中午明显降低,傍晚略有恢复(图1、2)。这可能是无其它胁迫因素存在时,晴天强光直接的光抑制现象导致了小麦叶片AQY中午急剧降低的一个主要原因(许大全等,1990,郭连旺等,1994a、b)。同时,上海小麦叶片P_n日变化的中午降低现象,在晴天强光下,似乎也与其AQY日变化的中午降低现象有关(图2、3)。事实上,中午气孔的关闭,气孔阻力的增大,气孔导度(G_s)的减小才是P_n日变化中午降低现象发生的主要原因(许大全等,1984,1992b)^[1,5]。因为G_s的降低会引起细胞间隙CO₂浓度(C_i)的降低。我们在上海观测到小麦叶片P_n日变化的中午降低现象与其AQY日变化的中午降低现象同时发生时,却伴随有G_s和C_i的中午降低现象。G_s的日变化与P_n的日变化,谷峰相同,趋势一致(图2和图3、4)。这也说明了G_s的中午降低是引起P_n日变化中午降低现象发生的另一个次要原因。图2和图3中,AQY的日变化,从早晨8点以后就开始逐渐降低,直到下午12点与14点左右分别降至最低值(0.0085 g mol⁻¹ · CO₂ mol⁻¹ photons),而与之对应的光量子通量密度(PFD)却从早晨8点以后开始逐渐上升,直到下午12点和13点左右达到最高值(1600 μmol photons · m⁻² · s⁻¹)。所以,AQY从早晨到下午逐渐降低的这一段正好是PFD从早晨到下午逐渐上升的结果。可见,AQY的降低很可能是强光PFD引起小麦叶片光合作用的光抑制。

青海高原大田小麦,一方面在水肥条件正常的情况下,经过中午5、6个小时强光的照射后,叶片的AQY明显降低。表1中列出了两个小麦品种(高原338和沪麦5号),在一个晴天的上午和下午测得AQY的结果,下午叶片的AQY与上午相比,高原338降低了24.8%,沪麦5号降低23.7%。一方面还在水肥条件正常的情况下,但由于小麦叶片扭曲、重叠、相互遮荫,从而使其受光角度有所改变,其光合作用也有所不同(陈贻竹等,1991)。我们从小麦叶片表面和背面所观测到的AQY、P_n、G_s和C_i日变化的幅度来看,尽

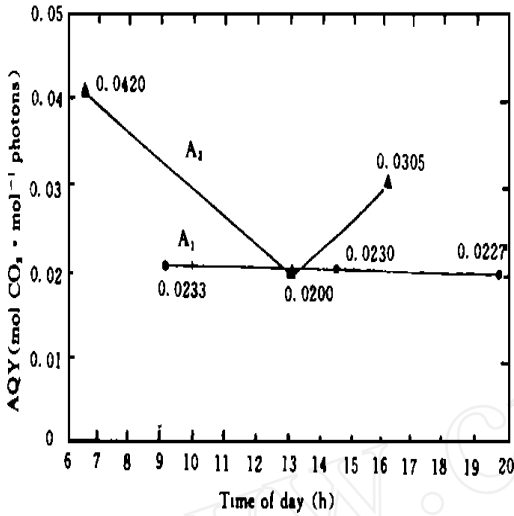


图1 青海高原(A₁)和上海平原(A₂)高原338小麦叶片表观光合量子效率(AQY)的日变化(1987.6.29; 1988.5.16)

Fig 1 Diurnal variation of apparent photosynthetic quantum efficiency (AQY) of Gaoyuan 338 wheat leaves in Qinghai plateau (A₁) and Shanghai plain (A₂) (June 29, 1987; May 16, 1988)

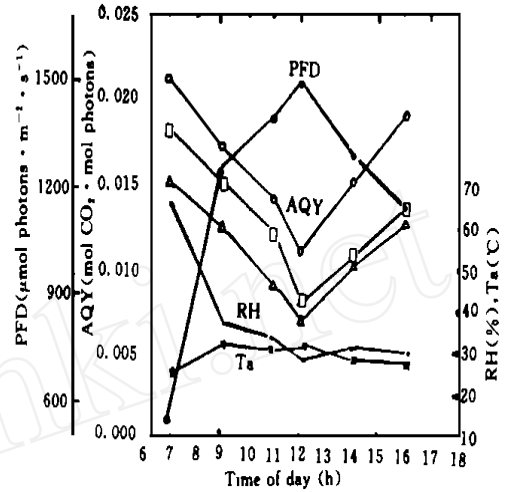


图2 上海平原不同小麦叶片表观光合量子效率(AQY)的日变化(高原338; 青沪5号; 沪5号; 1995.5.27)

Fig 2 Diurnal variation of apparent photosynthetic quantum efficiency (AQY) of different wheat leaves in Shanghai plain (Gaoyuan 338, Qinghu No. 5, Shanghai No. 5; May 27, 1995)

表1 中午强光对青海高原小麦叶片表观光合量子效率的影响(1992.6.29)

Table 1 Effect of midday strong light on apparent photosynthetic quantum yield (AQY) of wheat leaves in Qinghai plateau on clear days (June 29, 1992)

时间 Time	品种 Variety	
	高原 338 Gaoyuan 338	沪麦 5 号 Humai No. 5
9:30(A)	0.0294	0.0118
15:30(B)	0.0221	0.0090
Change, B/A - 1 (%)	- 24.8	- 23.7

* AQY, mol CO₂ · mol⁻¹ photons

管总的趋势基本一致,但仔细观察也有一定差别(图5、6、7)。其中G_s和P_n,AQY与P_n之间的关系也与图3、4中的情况一致。因为空气中的CO₂通过中午张开着青海高原小麦叶片的气孔源源不断的进入叶肉细胞,使C_i保持恒定。所以,青海高原小麦叶片的P_n日变化才有可能呈现出典型平衡的单峰曲线。与图7中PFD日变化对应比较,当PFD从早晨9点开始上升直到下午13点达到最高值时,图6中AQY也从早晨9点开始下降直到下午13点达到最低值。可见,AQY的降低是由于PFD的上升所引起的。在无光以外的其它胁迫因素存在时,强烈的太阳辐射,不仅能够引起青海高原小麦叶片光合作用的光抑

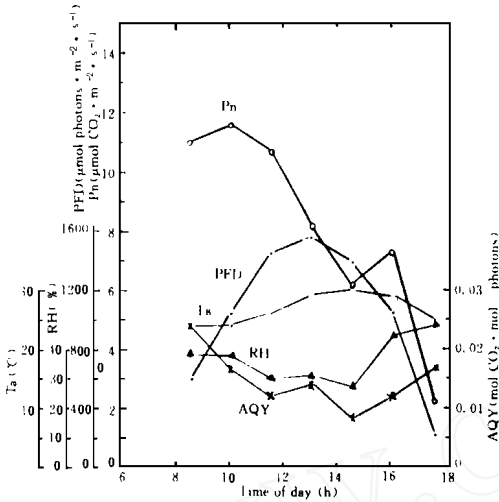


图 3 上海晴天田间小麦叶片净光合速率(Pn)、表观光合量子效率(AQY)以及光强(PFD)、气温(Ta)与空气相对湿度(RH)的日变化 (品种: 高原 338; 1991. 5. 17)

Fig. 3 Diurnal variations of net photosynthetic rate (Pn), apparent photosynthetic quantum efficiency (AQY), photon flux density (PFD), air temperature (Ta) and air relative humidity (RH) of wheat leaves on clear days under field conditions in Shanghai (variety is Gaoyuan 338, May 17, 1991)

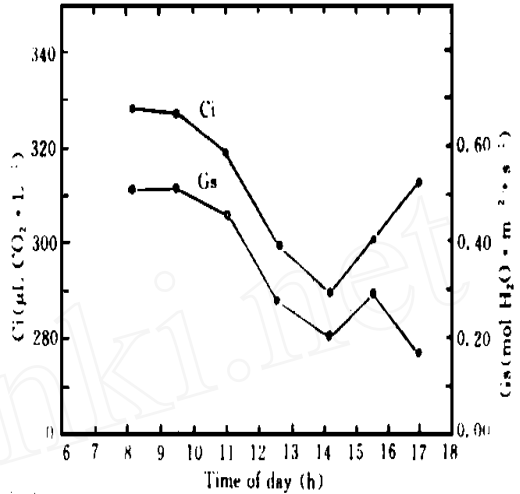


图 4 上海晴天田间盆栽小麦叶片的气孔导度(Gs)和细胞间隙CO₂浓度(Ci)的日变化 (品种: 高原 338, 1991. 5. 17)

Fig. 4 Diurnal variations of stomatal conductance (Gs) and intercellular CO₂ concentration (Ci) in pot-grown wheat leaves on clear days under field conditions (variety is Gaoyuan 338, May 17, 1991)

制(图 6、7), 而且也能够引起青海高原以东低海拔上海平原地区同一小麦叶片光合作用的光抑制(图 2、3、4)。

将图 2、3、4 与图 5、6、7 进行比较可以看出, 图 2、3、4 中, 在上海测定的青海高原 338 小麦叶片的 Pn 日变化呈典型的双峰曲线, 上午的峰比下午的峰大, 且有明显的中午降低现象。而图 5、6、7 中, 在西宁测定的同一高原 338 小麦叶片的 Pn 日变化却呈典型的单峰曲线, 没有明显的中午降低现象。图 2、3、4 中, 在上海测定的青海高原 338 小麦叶片的 AQY 的日变化是随着 Gs 和 Ci 的变化而变化, 有明显的中午降低现象。而图 5、6、7 中, 在西宁测定的同一高原 338 小麦叶片的 AQY 的日变化, 虽也伴随着 Gs 和 Ci 的变化而变化, 但却完全与 Ci 的变化一样, 比较平稳, 也没有出现明显的中午降低现象。可见, AQY 的日变化, 上海比西宁晴天中午下降的幅度要大的多, 不仅说明了青海高原植物已经发生了光抑制, 而且也说明了青海高原植物光合作用光抑制比上海的同一种植物似乎要轻微得多。上海和西宁除了两地的生态因素不同以外, 都是在晴天自然条件下, 测定同一高原 338 小麦旗叶的光合作用光抑制。显然就是由于两地的生态因素(海拔高度、气压、空气中的 CO₂ 和 O₂ 的浓度、气温、空气中的相对湿度和太阳辐射等)不同, 才导致了两地同一植物光合作用光抑制的较大差别。

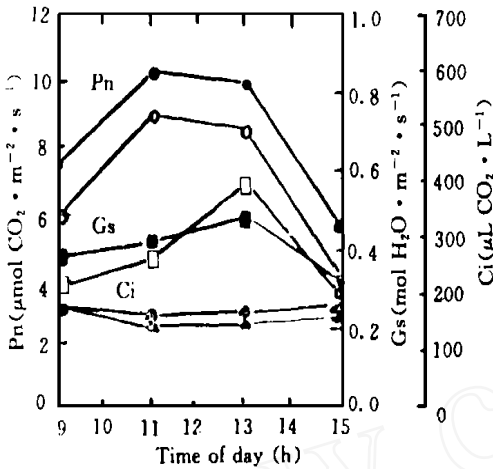


图5 西宁晴天田间小麦叶片净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)和细胞间隙CO₂浓度(Ci)的日变化(白色空心的系叶表面,黑色实体的系叶背面)

Fig. 5 Diurnal variations of net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs) and intercellular CO₂ concentration (Ci) of wheat leaves on clear days under field conditions in Xining (white hollow is front of leaf; black solid is back of leaf)

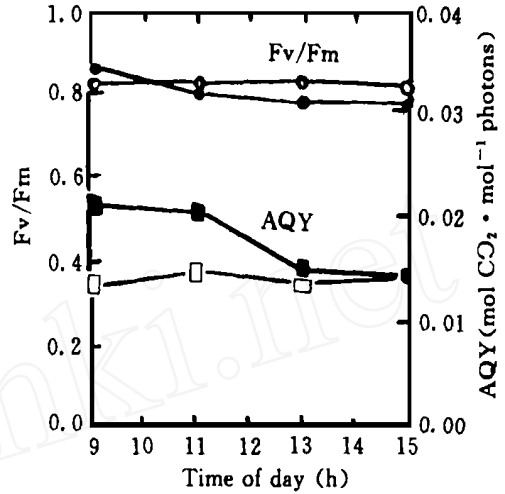


图6 西宁晴天田间小麦叶片光系统II(PS II)的光化学效率(Fv/Fm)和表观光合量子效率(AQY)的日变化(白色空心的系叶表面,黑色实体的系叶背面)

Fig. 6 Diurnal variations of photochemical efficiency (Fv/Fm) of photosystem II (PS II) and apparent photosynthetic quantum efficiency (AQY) of wheat leaves on clear days under field conditions in Xining (white hollow is front of leaf, black solid is back of leaf)

2.2 青海高原及上海平原地区植物叶片光系统II(PS II)的光化学效率(Fv/Fm)的日变化

我们在强光、低温,或者强光与低温并存的自然条件下,研究过青海高原植物叶片光合作用PS II的Fv/Fm的降低(张树源等,1995c^[15],郭连旺等^[20],1995)。同时,也观测到了青海高原植物叶片PS II的Fv/Fm,不仅有一定的日变化,而且青海高原比东部低海拔上海平原地区植物叶片PS II的Fv/Fm,在晴天中午下降的幅度要小得多,光合作用的光抑制似乎也要轻微的多(张树源等,1995c)^[19]。

2.2.1 青海高原植物叶片的初始荧光(FO)、最大荧光(Fm)和PS II的Fv/Fm的日变化

从图8和图9可以看出,无论是青海高原栽培的小麦,或者是田间野生的美丽凤毛菊和麻花苻,它们的Fm的日变化,均与其PS II的Fv/Fm日变化趋势一致。中午比早晨低,下午比早晨更低。一天中,植物叶片Fm的降低是该植物出现光合作用光抑制的显著特征(Demm ing等,1987)^[24]。而在非环境胁迫条件下,植物叶片PS II的Fv/Fm极少发生日变化(Bjorkman,1987),唯有已经遭受光合作用光抑制破坏的植物叶片PS II的Fv/Fm日变

化才会有明显的下降趋势。所以,图8和图9中,青海高原植物(小麦、美丽凤毛菊和麻花苻)叶片的 F_m 和PS II的 F_v/F_m 日变化,在一天中的降低,不仅说明青海高原植物叶片在晴天强光下,已经发生了光合作用光抑制,而且也说明这种光合作用光抑制的程度是随着阳光照射时间的延长而逐渐加强的。

从图8和图9中还可以看出,除小麦叶片 F_o 的日变化与上述植物叶片 F_m 和PS II的 F_v/F_m 日变化均呈下降趋势以外,美丽凤毛菊和麻花苻叶片 F_o 的日变化却呈上升的趋势。 F_o 的下降意味着天线的非辐射能量热耗散的增加,而 F_o 的上升则表明PS II反应中心已经遭受强光不易逆转的破坏(Denmig等,1987)^[25]。图8中,小麦叶片在晴天强光下, F_o 的下降说明天线的非辐射能量热耗散对光合机构的保护作用大于强光对光合机构PS II反应中心不易逆转的破坏作用。而图9中,美丽凤毛菊和麻花苻叶片 F_o 在一天中的上升正好与图8中小麦叶片 F_o 的下降相反,自然是强光对光合机构PS II反应中心不易逆转的破坏作用大大超过了天线的非辐射能量热耗散对光合机构的保护作用。可见,小麦叶片光合作用的光抑制主要是天线的非辐射能量热耗散的增加所致,而美丽凤毛菊和麻花苻叶片光合作用的光抑制则主要是光合机构遭到强光不易逆转的破坏的结果。

2.2.2 上海小麦叶片PS II的 F_v/F_m 日变化 1995年5月27日,我们在上海晴天自然条件下测定了青海的高原338,上海的沪麦5号和上海沪麦5号在青海种植6年以后的青沪5号3个品种小麦叶片PS II的 F_v/F_m 日变化。

由图10可见,3种不同小麦叶片PS II的 F_v/F_m 日变化都是中午比早晨低,下午虽比中午略有回升,但下午仍比早晨低。而且一日中都有明显的中午降低现象。这种中午降低现象,显然也与中午较强的光照,较高的气温,较低的空气中 CO_2 浓度和相对湿度有关。另外,在上海测得的3个不同小麦叶片PS II的 F_v/F_m 日变化也因其原产地不同的遗传特性而表现出明显的差异。在上海测定的青海高原338小麦叶片PS II的 F_v/F_m 日变化比上海当地的沪麦5号小麦叶片的高,而上海沪麦5号在青海种植了6年以后的青沪5号小麦叶片PS II的 F_v/F_m 日变化居于青海高原338小麦叶片PS II的 F_v/F_m 日变化之下,介于上海沪麦5号之上。

2.2.3 青海和上海同一小麦叶片PS II的 F_v/F_m 日变化的比较 将图8与图10,即西宁和上海同一小麦(高原338与沪麦5号)叶片PS II的 F_v/F_m 日变化作一比较,我们就不

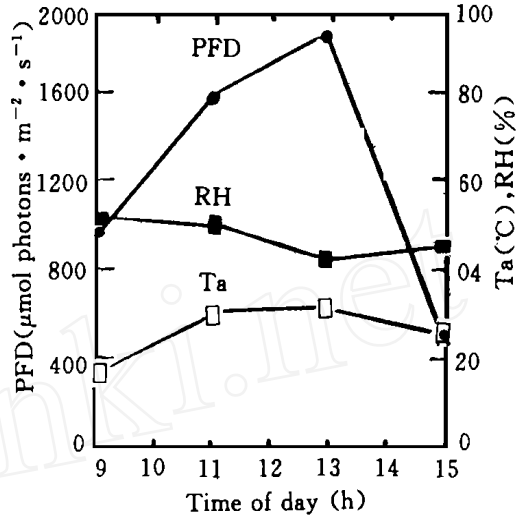


图7 西宁晴天小麦田间光量子通量密度(PFD)、空气相对湿度(RH)和气温(Ta)的日变化

Fig. 7 Diurnal variations of photon flux density (PFD), air relative humidity (RH) and air temperature (Ta) in the field in Xining

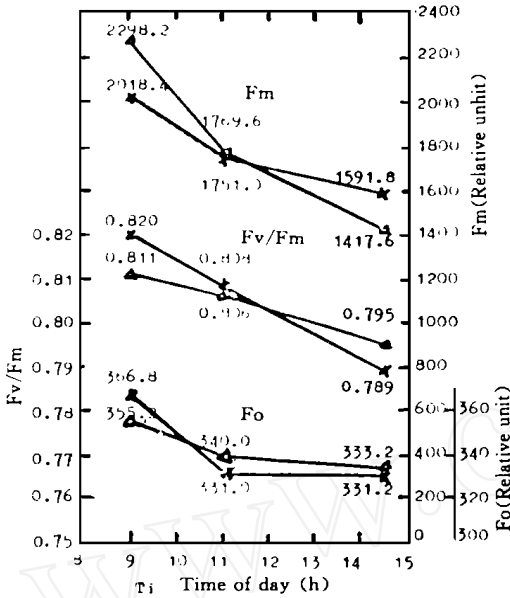


图 8 青海高原晴天强光下小麦叶片光系统 II (PS II) 的光化学效率(Fv/Fm)、最大荧光(Fm)和初始荧光(FO)的日变化 (×高原 338, 沪麦 5 号; 1992 6 30)

Fig 8 Diurnal variations of photochemical efficiency (Fv/Fm) for photo-system II (PS II), maximum fluorescence (Fm) and initial fluorescence (FO) of wheat leaves on a clear day under strong light conditions in Qinghai plateau (June 30, 1992) (×Gaoyuan 338, Humai No. 5)

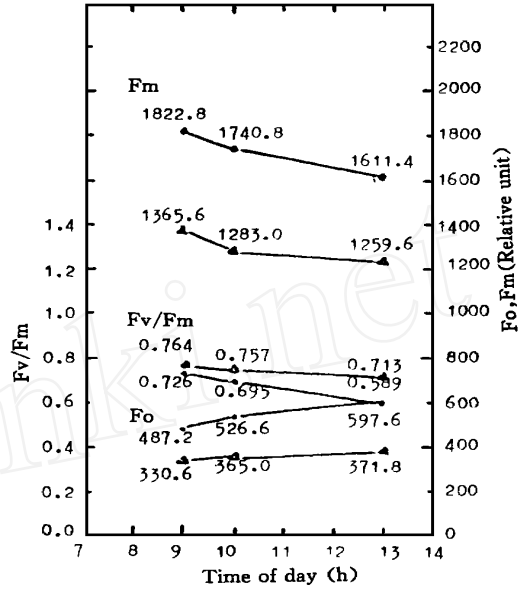


图 9 青海高原晴天强光下美丽凤毛菊 (*S. superba*) 和麻花苣 (*G. straminea*) 叶片光系统 II (PS II) 的光化学效率(Fv/Fm)、最大荧光(Fm)和初始荧光(FO)的日变化 (麻花苣, 美丽凤毛菊; 1992 6 28)

Fig 9 Diurnal variations of photochemical efficiency (Fv/Fm) for photo-system II (PS II), maximum fluorescence (Fm) and initial fluorescence (FO) of *Saussurea superba* and *Gentiana straminea* leaves on a clear day under strong light conditions in Qinghai plateau (June 28, 1992) (*Gentiana straminea*, *Saussurea superba*)

难看出, 西宁小麦叶片 PS II 的 Fv/Fm 日变化, 下午和中午与早晨比较都略有下降, 一日中随时间的变化下降的幅度较小。而上海同一小麦叶片 PS II 的 Fv/Fm 日变化, 尽管中午比早晨低, 但下午却略有回升。一日中有明显的中午降低现象。就高原 338 和沪麦 5 号同一小麦叶片 PS II 的 Fv/Fm 日变化而言, 在西宁下降的幅度较上海小得多。同一小麦在西宁的光合作用光抑制程度较上海也轻微得多。

3 讨论

植物叶片中 AQY 和 PS II 的 Fv/Fm 日变化随时间增加的下降是该植物一日中发生光合作用光抑制的两个主要特征 (Demmig and Björkman^[24] 1987; Oquist^[23], 1988)。一方面植物在没有光以外的其它胁迫因素存在时, 中午强光很容易引起光合作用光抑制

(Ogren 1988; 郭连旺等, 1994a; 张树源等, 1995c)^[15, 21, 32]。另一方面植物不仅在高温、低温、冰冻、缺水和营养不良等胁迫因素与中午的中、低光强同时存在时, 会引起光合作用光抑制 (Powles^[34], 1984; Farage and long^[26, 27], 1987, 1991; Groom 等^[28], 1990^[28]; Leberkuecher and Eickmeyer^[31], 1991)。而且在低温冰冻与中午强光并存时, 也会引起明显的光合作用光抑制 (Somersalo 等^[35], 1990; Farage and long^[27], 1991; Groom 等^[28], 1990; 张树源等^[15], 1995c; 郭连旺等, 1995^[21])。可见, 在自然条件下, 尽管环境里的胁迫因素不同, 光合作用光抑制表现的程度也不同。然而, 植物光合作用的光抑制就像 Pn 的中午降低现象一样, 也可以说是植物界普遍存在的一种光合特性。

一些学者 (Powles^[34], 1984; Kyle^[30], 1987) 研究了 PS II 的次级电子受体 QB 蛋白的降解以后, 认为光合作用光抑制与光合机构的破坏有关。而另一些学者 (Demmig and Björkman^[24], 1987; Krause^[29], 1988; Oquist^[33], 1988; Demmig-Adams^[25], 1990; Baker^[23], 1991; 武海等^[16], 1993; 武海等^[17], 1997) 研究了叶黄素循环的非辐射能量热耗散以后, 认为光合作用光抑制可能起着消耗和散失过剩光能, 而保护光合机构免遭强光破坏的作用。因此, 在某种意义上来说, 光抑制是光合作用的一种积极的减轻或避免强光对光合机构破坏的防御措施。我们虽然没有专门做光合作用光抑制的机理研究, 单从我们在晴天中午强光下, 测定 FO 的下降或上升的结果来看, 光合作用光抑制, 既有热耗散增加的原因, 也有光合机构遭到强光破坏的可能。这一方面还有待于我们作进一步的研究。

从我们的实验结果中可以看出, 中午强光引起植物叶片 PS II 的 Fv/Fm 日变化的降低幅度总比 AQY 日变化降低的幅度小。两者变化幅度的差别已经表明了植物叶片光合作用光抑制不仅仅是强光引起 AQY 日变化发生降低的唯一原因。最近郭连旺等 (1994b)^[20] 用棉花证明了光呼吸的升高也是强光引起 AQY 降低的另一个原因。至于光呼吸与光抑制有何关系? 尚待我们深入研究。

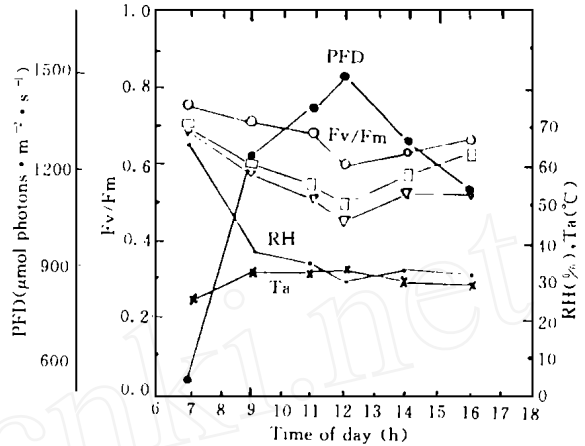


图 10 上海平原不同小麦叶片光系统 II (PS II) 的光化学效率 (Fv/Fm) 的日变化

(高原 338, 青沪 5 号, 上沪 5 号; 1995.5.27)

Fig 10 Diurnal variation of photochemical efficiency (Fv/Fm) of photosystem II (PS II) of different wheat leaves in Shanghai plain

(Gaoyuan 338, Qinghu No. 5, Shanghai No. 5, May 27, 1995)

参 考 文 献

- 1 许大全, 李德耀, 沈允钢等. 田间小麦叶片光合作用“午睡”现象的研究. 植物生理学报, 1984; 10: 269- 276
- 2 许大全. 光合作用效率. 植物生理学通讯, 1988; (5): 1- 7
- 3 许大全, 徐宝基, 沈允钢. C₃ 植物光合效率的日变化. 植物生理学报, 1990; 16(1): 1- 5
- 4 许大全, 张玉忠, 张荣铨. 植物光合作用的光抑制. 植物生理学通讯, 1992a; 28(4): 237- 243
- 5 许大全, 丁 勇, 武 海. 田间小麦叶片光合效率日变化与光合“午睡”的关系. 植物生理学报, 1992b; 18(3): 279- 284
- 6 杜占池, 杨宗贵. 羊草光合作用日进程类型的研究. 自然资源, 1992; 6: 32- 37
- 7 陈贻竹, 刘鸿先, 黄林可等. 不同角度水稻剑叶的叶绿素荧光 F_v/F_m 测定. 植物生理学通讯, 1991; 27(2): 114- 116
- 8 张树源. 矮蒿草甸植物净光合速率变化的研究. 高原生物学集刊, 1988; 8: 133- 139
- 9 张树源, 武 海, 沈振西等. 高寒草甸植物柔软紫苑 (*Aster flaccidus*) 和糙毛鹅冠草 (*Roegneria hirsuta*) 的光合作用特性. 高寒草甸生态系统. 北京: 科学出版社, 1991; 3: 45- 53
- 10 张树源, 陆国泉, 武 海等. 青海高原主要 C₃ 植物的光合作用. 植物学报, 1992a; 34(3): 176- 184
- 11 张树源, 武 海, 陆国泉. 青海高原植物生理生态学研究 II. 高寒草甸植物的光合作用. 西北植物学报, 1993; 13(4): 302- 307
- 12 张树源, 武 海, 沈振西等. 青海高原小麦叶片 P_n 日变化的中午降低现象对环境生态因素的响应. 西北植物学报, 1995a; (3): 212- 218
- 13 张树源, 武 海, 陆国泉等. 青海高原小麦的净光合速率、表观量子需要量及其光抑制现象. 全国光合作用机理与生理学术讨论会论文汇编. 中国植物生理学会编, 1992b; 143
- 14 张树源, 武 海, 韩 发. 青海高原植物生理生态学研究 IV. 不同海拔高度植物的净光合速度. 见: 高寒草甸生态系统. 北京: 科学出版社, 1995b; 4: 53- 58
- 15 张树源, 武 海, 吴 姝等. 青海高原植物生理生态学研究 V. 强光和低温霜冻对植物净光合速率以及光系统 II 的光化学效率 (F_v/F_m) 影响. 见: 高寒草甸生态系统. 北京: 科学出版社, 1995c; 4: 59- 64
- 16 武 海, 许大全. 依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散在防御珊瑚树叶片光抑制破坏中的作用. 植物生理学报, 1993; 19(2): 181- 187
- 17 武 海, 张树源, 许大全等. 珊瑚树叶片叶绿素荧光非光化学猝灭的日变化和季节变化. 植物生理学报, 1997; 23(2): 145- 150
- 18 库姆斯 J 等, 丘国雄等译. 生物生产力和光合作用测定技术. 北京: 科学出版社, 1986: 93
- 19 郭连旺, 许大全. 自然条件下珊瑚树 (*Viburnum odoratissimum*) 叶片光合作用的光抑制. 植物生理学报, 1994a; 20(1): 46- 54
- 20 郭连旺, 许大全, 沈允钢. 田间棉花叶片光合效率中午降低的原因. 植物生理学报, 1994b; 20(4): 360- 366
- 21 郭连旺, 沈允钢, 许大全等. 几种高寒草甸常见植物的光合特性及其光合作用的光抑制. 见: 高寒草甸生态系统. 北京: 科学出版社, 1995; 4: 65- 72
- 22 韩凤山, 赵 明, 赵松山. 小麦午睡原因的研究 I. 大田生态因子与午睡的关系. 作物学报, 1984; 10(2): 137- 143
- 23 Baker N R. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol Plant*, 1991; 81: 563- 570
- 24 Denning B, Björkman O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon

- yield of O₂ evolution in leaves of higher plants *Planta*, 1987; 171: 171- 184
- 25 Demmig-Adams B. Zeaxanthin-associated energy dissipation and the susceptibility of various organisms to light stress. In: Baltscheffsky M (ed), *Current Research in Photosynthesis, Vol II*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1990; 357
- 26 Parage P K, Long S P. Damage to maize photosynthesis in the field during periods when chilling is combined with high photon fluxes. In: Biggins (ed), *Progress in Photosynthesis Research, Vol IV*, Martius Nijhoff, Dordrecht, 1987; 139- 142
- 27 Parage P K, Long S P. The occurrence of photoinhibition in an overwintering crop of oil-seed rape (*Brassica napus* L.) and its correlation with changes in crop growth. *Planta*, 1991; 185: 279- 286
- 28 Groom Q, Long S P, Baker N R. Photoinhibition of photosynthesis in a winter wheat crop. In: Baltscheffsky (ed), *Current Research in Photosynthesis Vol II*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1990; 463
- 29 Krause G H. Photoinhibition of photosynthesis: An evolution of damaging and protecting mechanisms. *Physiol Plant*, 1988; 74: 566- 574
- 30 Kyle D J. The biochemical basis for photoinhibition of photosystem II. In: Kyle D J, Osmond C B, Arntzen C J (eds), *Photoinhibition*. Elsevier, Amsterdam, 1987; 197- 226
- 31 Leberkuecher J G, Eichmeyer W G. Reduced photoinhibition with stem curling in the resurrection plant *Selaginella lepidophylla*. *Oecologia*, 1991; 88: 597
- 32 Ogren E. Photoinhibition of photosynthesis in willow leaves under field conditions. *Planta*, 1988; 175: 229- 236
- 33 Oquist G. Stress and adaptation in photosynthesis. In: Douglas R H, Moan J, Dall'Aqua (eds), *Light in Biology and Medicine, Vol I*, Plenum Press, New York and London, 1988; 433- 440
- 34 Powles S B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann Re Plant Physiol*, 1984; 35: 15- 44
- 35 Somersalo S, Krause G H. Photoinhibition at chilling temperature and effects of freezing stress on cold acclimated spinach leaves in the field, a fluorescence study. *Physiol Plant*, 1990; 79: 617- 622