

强光高温交叉胁迫对牡丹叶片 PS II 和 PS I 之间能量传递的影响

刘超¹, 袁野², 盖树鹏², 张玉喜², 刘春英², 郑国生^{1,*}

(青岛农业大学生命科学学院, 山东青岛 266109)

摘要: 以牡丹品种‘卷叶红’(*Paeonia suffruticosa* ‘Juanyehong’) 叶片为材料, 研究强光 (25 °C, 1 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、高温 (45 °C, 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和强光高温 (45 °C, 1 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 胁迫对其光系统的影响及其差异。结果表明, 3 种胁迫下牡丹叶片 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 和 PS I 活性 ($\Delta I/I_0$) 均明显下降, 且处理 2 h 内 $\Delta I/I_0$ 比 F_v/F_m 下降程度大。随着处理时间的增加, PS II 向 PS I 传递电子能力 (ϕ_{E_0}) 下降。强光胁迫下, 单位面积内反应中心数量 (RC/CS_m) 明显减少, 电子传递能力 (V_j) 变化不显著; 而高温胁迫下, PS II 受体侧受到抑制, 电子传递能力下降, 光化学效率随之下降, 导致单位面积内反应中心吸收、捕获的光能和电子传递的量子产额 (ABS/CS_m 、 TR/CS_m 、 ET/CS_m) 进一步减少。与单一胁迫相比, 虽高温强光交叉胁迫加重了光抑制程度, 但处理 1 h 内 PS II 反应中心活性与单一胁迫差异不明显, 表明交叉胁迫并不是简单的两个单一胁迫相叠加。

关键词: 牡丹; 光系统; 强光高温; 光抑制

中图分类号: S 685.11

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2014) 02-0311-08

Effects of Strong Light Coupled with High Temperature Treatment on Energy Transfer Between PS II and PS I in Tree Peony Leaves

LIU Chao¹, YUAN Ye², GAI Shu-peng², ZHANG Yu-xi², LIU Chun-ying², and ZHENG Guo-sheng^{1,*}

(Department of Life Science, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China)

Abstract: The effects and differences of three treatments including strong light (25 °C, 1 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), high temperature (45 °C, 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) and strong light coupled with high temperature (45 °C, 1 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) on photosystem in leaves of tree peony (*Paeonia suffruticosa* ‘Juanyehong’) were studied, respectively. The results indicated that both the maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) and activity of PS I ($\Delta I/I_0$) obviously reduced under three treatments, and the decrease of $\Delta I/I_0$ was quicker than that of F_v/F_m within 2 h. With the increasing of treatment duration, the ability of electron transfer from PS II to PS I (ϕ_{E_0}) reduced. Under strong light stress, the number of reaction centers per unit area (RC/CS_m) displayed decrease, and difference of the ability of electron transfer (V_j) was not significant. Under high temperature stress, the main injured region tended to the PS II receptor side, and the ability of electron transfer from PS II to PS I was depressed, which resulted in that excess

收稿日期: 2013-08-22; 修回日期: 2013-12-20

基金项目: 山东省农业良种工程重大项目 (鲁科农字[2009]103 号)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: gszheng@qau.edu.cn)

light energy under unsaturated light affected the activity of PS II reaction center and reduced the absorption of light energy (ABS/CS_m), the capture of light energy (TR/CS_m) and the energy quantum yield of electron transfer in reaction center (ET/CS_m). Compared with single stress, strong light coupled with high temperature aggravated the photoinhibition, but the activity of PS II reaction center had no significant difference under single and cross stress in the early stage (≤ 1 h). The results indicated that the effect of cross stress was not the simple superposition of two single stress.

Key words: tree peony; photosystem; strong light and high temperature; photoinhibition

牡丹 (*Paeonia suffruticosa*) 在夏季强光、高温下会出现叶片卷曲和枯焦等现象, 严重影响了其光合产物的积累和壮苗培育 (郑国生和何秀丽, 2006)。强光下植株叶片吸收的光能超过光合作用利用的光能, 会产生过剩光能, 不能及时有效地加以利用或耗散, 就会产生过量的活性氧 (Foyer & Noctor, 2005), 破坏胡萝卜素、叶绿素和 D1 蛋白等, 引起 PS II 的光抑制。而在强光条件下 PS I 比 PS II 表现得更为稳定, 且活体中 PS I 光抑制的研究相对较少。因此人们普遍认为 PS II 是光抑制的原初位点和主要作用部位 (Anderson et al., 1998)。另外高温也是植物经常遭受的逆境胁迫。大量研究证明, 高温可以引起供体侧放氧复合体失活、受体侧 Q_A 到 Q_B 的电子传递受抑制以及天线色素构象变化等一系列反应, 导致光化学效率降低, 最终使 PS II 反应中心失活甚至发生不可逆的破坏 (Havaux, 1993; Srivastava et al., 1997)。

自然条件下, 强光和高温往往同时出现, 植物遭受强光高温的交叉胁迫。研究表明, 多因子交叉胁迫和单一因子胁迫对植物造成的伤害有较大差异 (Mittler, 2006; 张子山 等, 2009)。虽然有很多试验表明 PS II 是光抑制的原初作用部位, 但一些研究指出, 某些活体植物和冷敏感植物在低温条件下可以出现 PS I 的光抑制, 并且光抑制的主要部位在 PS I (Sonoike & Terashima, 1994; Zhang & Scheller, 2004)。同时 Jiao 等 (2004) 和秦立琴等 (2011) 研究发现, 强光也能造成植物叶片 PS I 的光抑制。但是, 强光、高温及交叉胁迫对牡丹叶片 PS II 和 PS I 之间的能量传递的影响以及胁迫位点的研究未见报道。进一步了解牡丹叶片对强光、高温以及交叉胁迫的响应机制, 对寻找缓解、改善牡丹光抑制的方法途径, 培育牡丹壮苗都有重要的理论意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试的牡丹品种为‘卷叶红’ (*Paeonia suffruticosa* ‘Juanyehong’), 种植于青岛农业大学苗圃。苗圃光照充足, 灌溉和排水良好, 常规管理。2011 年 6 月下旬选取 5 年生生长健壮一致的牡丹植株, 选取倒数第 2~3 个完全展开的功能叶片进行参数测定。

1.2 强光、高温胁迫处理

叶片用打孔器 (直径 1.5 cm) 取叶圆片, 放于自制循环水槽内所铺放的湿纱布上, 保持叶片吸收水分, 维持膨压。用 WD-9412A 型恒温循环器控制水槽的温度, MSL/K-1000N1a 微波硫灯控制光照强度。叶圆片分为 4 组, 分别在室温正常光照 ($25\text{ }^{\circ}\text{C}$, $700\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、室温强光 ($25\text{ }^{\circ}\text{C}$, $1\text{ }400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、高温正常光照 ($45\text{ }^{\circ}\text{C}$, $700\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和高温强光 ($45\text{ }^{\circ}\text{C}$, $1\text{ }400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 胁迫条件下处理 4 h (4 个处理分别表示为对照、T1、T2、T3), 然后进行相关参数测定。

1.3 叶绿素荧光参数测定

使用 FMS-2 脉冲调制式荧光仪 (Hansatech, 英国) 进行 F_0 、 F_m 、 F_v 、 F_0' 、 F_m' 、 F_s 等荧光参数测定。测定光强度不大于 $2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 作用光强度与叶片处理时的光强一致, 饱和脉冲光强度约 $8\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。叶片暗适应 30 min, 测定叶片的初始荧光 F_0 和最大荧光 F_m 。每次测定 F_s 和 F_m' 时, 使用 FMS-2 的作用光光源, 将材料充分进行光化学启动达到稳态, 测得稳态荧光 F_s , 然后启动饱和脉冲光, 使 Q_A 处于瞬时最大还原状态测得的荧光值称为 F_m' , 饱和脉冲光与作用光同时关闭, 接着启动远红外光测得 F_0' 。

根据以上荧光参数, 光系统 II (PS II) 最大光化学效率 (F_v/F_m)、天线转化效率 (F_v'/F_m')、PS II 实际光量子效率 (Φ_{PSII}) 和光化学猝灭 (q_p) 由 Genty 等 (1989) 公式计算: $F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$, $F_v'/F_m' = (F_m' - F_0') / F_m'$, $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s) / F_m'$, $q_p = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_0')$ 。

1.4 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线和 PS I 对 820 nm 相对吸收值 $\Delta I/I_0$ 的测定

参考 Schansker 等 (2003) 的方法, 叶片先暗适应 30 min, 然后利用 M-PEA 多功能植物效率仪 (Hansatech, 英国) 同时测定叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (O-J-I-P 曲线) 和 820 nm 处 [远红光测量光为峰值 (820 ± 20) nm 的 LED 光源] 的光吸收曲线。O-J-I-P 曲线由 $3\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的脉冲光诱导, 荧光信号记录是从 10 μs 开始, 至 1 s 结束, 记录的初始速率为每秒 10^5 个数据。以 820 nm 光吸收的最大值与最小值的差值 ($\Delta I/I_0$) 作为衡量 PS I 最大活性指标。O-J-I-P 荧光诱导曲线用 JIP-test 进行分析 (Strasser & Strasser, 1995)。

以上试验重复 6 次, 用 DPS 数据处理软件对数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 强光高温交叉胁迫对牡丹叶片 PS II 整体活性的影响

F_v/F_m 为暗适应下 PS II 最大光化学效率, 反映 PS II 反应中心最大光能转化效率。从图 1, A 可以看出, 强光、高温及强光高温交叉胁迫下牡丹叶片 F_v/F_m 随处理时间增加呈下降趋势, 表明 PS II 发生光抑制, 其中强光高温交叉胁迫导致 PS II 光抑制最为严重。与对照相比, 强光、高温及强光高温交叉胁迫下处理 4 h 后叶片 F_v/F_m 分别下降 14.0%、35.4% 和 58.4%。

强光高温交叉胁迫光化学效率下降程度显著大于单一因子胁迫, 室温下暗修复 4 h 后, 强光、高温及强光高温交叉胁迫下 F_v/F_m 分别恢复到初始水平的 94.0%、79.2% 和 56.8% (图 1, B)。

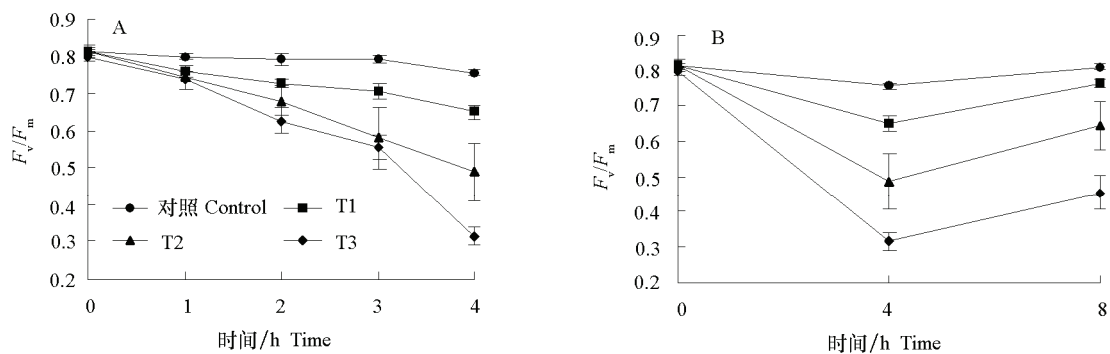


图 1 强光高温交叉胁迫对牡丹叶片 F_v/F_m 的影响以及回复情况

Fig. 1 Effects and recovery situation of strong light coupled with high temperature on F_v/F_m in *Paeonia suffruticosa* leaves

由图 2, A、B 可知, 经强光、高温和强光高温交叉胁迫 4 h 后, 牡丹叶片的 PS II 的天线转化效率 F_v'/F_m' 和反应中心的开放程度 q_P 均降低, 表明 PS II 的反应中心失活, 用于光化学反应的份额减少, 进而引起实际光化学效率 Φ_{PSII} 的下降。与对照相比, Φ_{PSII} 在强光、高温和强光高温胁迫下分别降低了 33.8%、43.1%和 81.5% (图 2, C)。

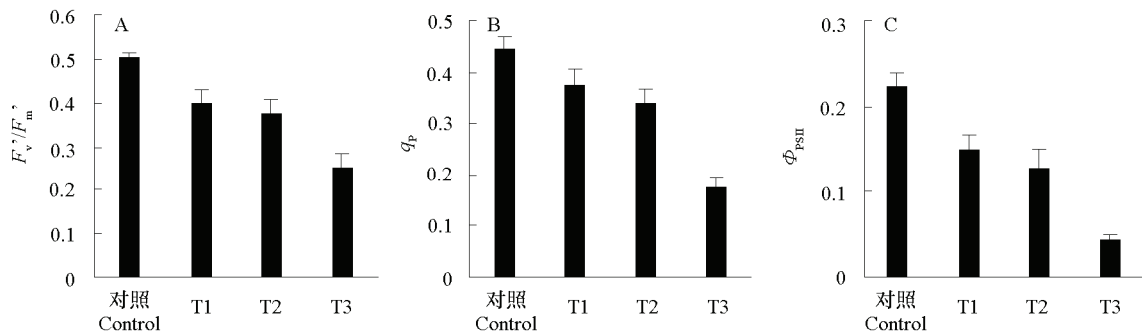


图 2 强光高温交叉胁迫对牡丹叶片 F_v'/F_m' 、 q_P 和 Φ_{PSII} 的影响

数值为处理 4 h 时 6 次测定的平均值。

Fig. 2 Effects of strong light coupled with high temperature on F_v'/F_m' , q_P and Φ_{PSII} in *Paeonia suffruticosa* leaves

Data are the means of six repeats of different treatments for 4 hours.

2.2 强光高温交叉胁迫对牡丹叶片 PS II 供体侧、受体侧和反应中心的影响

通过快速叶绿素荧光诱导动力曲线可以获得大量关于 PS II 供体侧、受体侧和反应中心的信息 (Appenroth et al., 2001)。

当 PS II 供体侧受到伤害时, 荧光动力学曲线上 O-J 相间 300 μ s 处叶绿素荧光产量上升, 出现 K 点, K 点可以作为 PS II 供体侧放氧复合体 OEC 受伤害的标志 (Strasser et al., 2000, 2004), 多相荧光 O-J-I-P 变为 O-K-J-I-P。从图 3 可以看出, 随着处理时间的延长, 牡丹叶片在强光、高温和强光高温交叉胁迫下 W_k 逐渐升高, 且强光高温交叉胁迫在处理 2 h 后 W_k 大于单一胁迫, 尤其在 3 h 时, 强光高温交叉胁迫的 W_k 分别是强光和高温的 1.11 和 1.14 倍。

说明 PS II 供体侧 OEC 遇到胁迫时受到了严重伤害, 且强光高温交叉胁迫导致的伤害程度大于单一胁迫。

V_j 反映了照光 2 ms 时有活性的反应中心的关闭程度, 可以表示 Q_A 的积累量; ϕ_{E0} 反映了反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额, 即吸收的光能将电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其他电子受体的概率; V_j 和 ϕ_{E0} 的变化能反映 PS II 受体侧受到抑制的情况 (李鹏民 等, 2005)。强光胁迫下 V_j 变化不明显, 而高温和强光高温交叉胁迫下 V_j 随处理时间的延长而增加; 随着处理时间的延长, ϕ_{E0} 逐渐下降, 强光胁迫下 ϕ_{E0} 下降幅度显著小于高温和强光高温交叉胁迫处理, 处理 4 h 后, 强光、高温和强光高温交叉处理分别比对照降低了 22.3%、64.4%和 72.7%。强光高温交叉胁迫

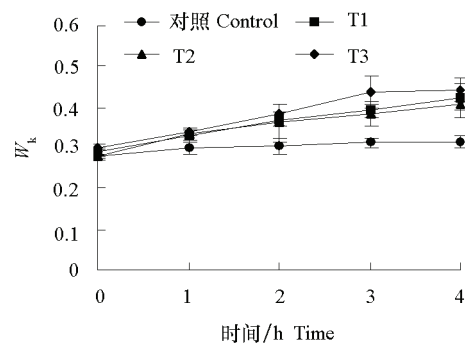


图 3 强光高温交叉胁迫对牡丹叶片 W_k 的影响

Fig. 3 Effects of strong light coupled with high temperature on

W_k in *Paeonia suffruticosa* leaves

$$W_k = (F_t - F_0) / (F_j - F_0)$$

下前 2 h, V_j 和 φ_{E0} 增加和降低幅度较大, 之后变化不明显 (图 4, A、B)。

单位面积内反应中心的数量 (RC/CS_m)、单位面积吸收的光能 (ABS/CS_m)、单位面积捕获的光能 (TR/CS_m)、单位面积电子传递的量子产额 (ET/CS_m) 可以反映 PS II 反应中心的状况。从图 4, C~F 看出, 强光、高温和强光高温交叉胁迫下 RC/CS_m 、 ABS/CS_m 、 TR/CS_m 、 ET/CS_m 均出现下降, 且处理 1 h 后强光高温交叉胁迫下降程度显著大于强光、高温胁迫, 而在处理 1 h 内, 强光高温交叉胁迫与强光和高温单一胁迫相比, 并没有引起反应中心更大的伤害, 相反单位面积捕获的光能还高于高温胁迫, 这可能是在短时间内强光胁迫提高了牡丹叶片 PS II 反应中心对高温的抗性。

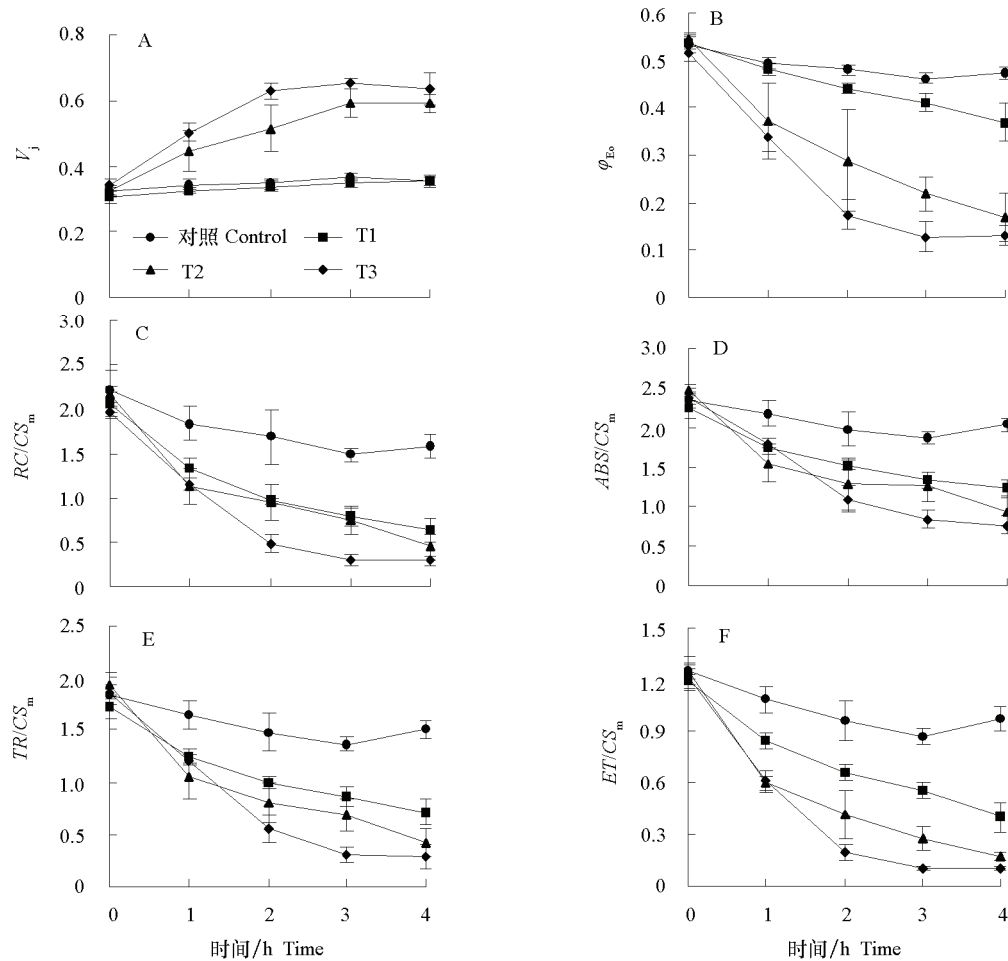


图 4 强光高温交叉胁迫对牡丹叶片 V_j 、 φ_{E0} 、 RC/CS_m 、 ABS/CS_m 、 TR/CS_m 和 ET/CS_m 的影响

Fig. 4 Effects of strong light coupled with high temperature on V_j , φ_{E0} , RC/CS_m , ABS/CS_m , TR/CS_m and ET/CS_m in *Paeonia suffruticosa* leaves

2.3 强光高温交叉胁迫对牡丹叶片 PS I 氧化还原活性的影响

$\Delta I/I_0$ 反映了 PS I 的最大氧化还原能力, 表示 PS I 的活性。从图 5 可以看出, 强光、高温和强光高温交叉胁迫下 $\Delta I/I_0$ 均下降, 处理 2 h 后分别下降 13.6%、29.0% 和 50.1%, 处理 4 h 后分别下降 14.1%、30.5% 和 49.7%。强光、高温和强光高温交叉胁迫 1~2 h 下降较快, 2 h 后 $\Delta I/I_0$ 不再随胁迫时间的增加而下降, 变化相对平缓。

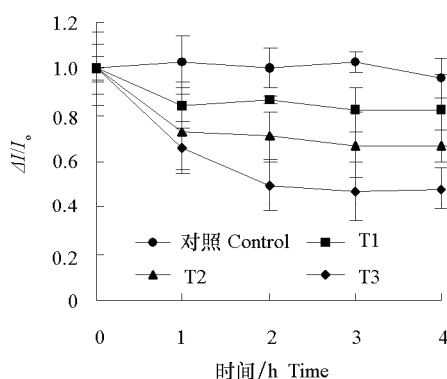


图 5 强光高温交叉胁迫对牡丹叶片 $\Delta II/I_0$ 的影响

将处理前的各值作为 1.0, 处理后的值换算为处理前值的百分数。

Fig. 5 Effects of strong light coupled with high temperature on $\Delta II/I_0$ in *Paeonia suffruticosa* leaves

The initial value of the each parameter in *Paeonia suffruticosa* leaves before treatment was taken as 1.0, whereas those after treatment were taken as the ratio of the initial values.

3 讨论

PS II 对环境胁迫非常敏感, 强光、高温胁迫会导致 PS II 的结构和功能发生一系列变化 (Chen et al., 2008; 陈大印 等, 2011)。3 种胁迫下牡丹叶片 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 F_v'/F_m' 、 q_P 均有显著性下降, 这与邱翠花 (2011) 对温州蜜柑光合机构光破坏的研究结果一致。

通常认为 PS II 是光抑制的主要位点, 而 PS I 比较稳定, 在正常情况下不易发生光抑制 (Anderson et al., 1998), 但我们对牡丹叶片的研究结果表明, 强光、高温及强光高温交叉胁迫均造成了 PS I 的光抑制。强光胁迫下, 随处理时间的增加牡丹叶片 PS I 的活性 ($\Delta II/I_0$) 逐渐降低, 而 Q_A^- 的积累量 (I_j) 基本不变, 这表明强光引起的 PS I 光抑制是导致 PS II 向下传递电子能力 (ϕ_{E0}) 减弱的主要原因; 高温及强光高温交叉胁迫下, Q_A^- 的积累量 (I_j) 随处理时间的延长而增加, 这表明高温和强光高温引起的 PS II 光抑制是导致 PS II 向下传递电子能力 (ϕ_{E0}) 减弱的主要原因。

与 PS II 光抑制变化趋势有所不同, 强光、高温及强光高温交叉胁迫下牡丹叶片 PS I 的活性 ($\Delta II/I_0$) 在处理 1 ~ 2 h 内下降较快, 2 h 后变化相对平缓, 而 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 随胁迫时间的增加呈显著性下降。这表明胁迫初期 PS I 比 PS II 对逆境更为敏感, 更易出现光抑制, 甚至伤害。处理 2 h 后 PS II 光抑制严重, 导致 PS II 向下传递电子能力 (ϕ_{E0}) 的严重下降, 阻止了电子向 PS I 的传递, 避免了 PS I 进一步受到伤害。此外, PS I 受到伤害以后的保护机制和潜在的修复机制也促使 PS I 的光抑制保持在一个相对稳定的水平上 (Lee et al., 2001; 孙山 等, 2008)。

强光胁迫下, PS II 反应中心可逆失活, 耗散过剩光能, 保护光合机构免受破坏 (Hwang et al., 2004)。虽然单位面积内反应中心的数量显著降低, 单位面积内吸收的光能、捕获的光能和电子传递的量子产额也明显减少, 但光合电子传递链中的 Q_A^- 积累量基本保持不变, PS II 的相对电子传递能力变化缓慢。高温胁迫下, PS II 的相对电子传递能力显著下降。由于 PS II 的相对电子传递能力与 PS II 供体侧电子提供能力和受体侧接受电子能力有关 (Strasser & Strasser, 1995), 由图 3 知 PS II 供体侧受到伤害, 说明高温导致 PS II 供体侧受到抑制; 由图 4 可知 PS II 受体侧受到伤害, 说明高温导致 PS II 受体侧受到抑制, 因此阻碍电子传递。Murata 等 (2007) 研究表明高温可以通过加速 H_2O_2 的产生, 抑制 D1 蛋白的合成, 导致 Q_A 到 Q_B 之间的电子传递明显减少, 产生光抑制。另一方面, 高温可以导致外周天线色素构象的变化和天线色素与 PS II 反应中心脱离 (Srivastava et al.,

1997)。在单位面积内反应中心数量减少相同的情况下, 高温胁迫下反应中心捕获的光能和电子传递的量子产额明显少于强光胁迫。

与单一胁迫相比, 虽然强光高温交叉胁迫明显加重了光系统光抑制程度, 但并不是简单的两个单一胁迫的叠加。李鹏民(2006)在光温交叉胁迫研究中发现, 当 PS II 的最大光化学效率下降相同时, 交叉胁迫对 PS II 供体侧和受体侧所造成的伤害比单一高温胁迫下轻。试验在胁迫初期 (≤ 1 h), 交叉胁迫下的 PS II 反应中心活性与单一胁迫下也差异不明显, 对其作用机理还需要进一步研究。

综上所述, PS II 和 PS I 活性在不同胁迫下呈现不同的下降趋势, 在强光、高温胁迫初期 PS I 比 PS II 更易受到光抑制, 且最终保持在一个相对稳定的水平上。强光胁迫对 PS II 反应中心有较大影响, 受体侧与供体侧抑制轻微; 高温胁迫主要抑制 PS II 供体侧和受体侧, 导致电子传递能力下降, 致使光能利用率随之下下降, 在非饱和光下即产生过剩光能, 影响 PS II 反应中心的活性, 同时高温也造成了外周天线色素构象的变化。强光高温交叉胁迫明显加重了光系统光抑制程度, 但并不是简单的两个单一胁迫的叠加。因此, 合理控制光照强度和温度对牡丹壮苗培育具有重要的实践意义。遮荫可以作为牡丹栽培的一项常规措施, 既可延缓衰老, 又可增加光合时间, 促进光合产物的积累(郑国生和何秀丽, 2006)。前人研究发现外源水杨酸能够增强小麦的抗逆性, 减轻高温强光逆境条件下小麦的光抑制(王林华 等, 2010), 能否通过外施水杨酸来防止或减轻牡丹光抑制现象, 尚需进行大量的试验研究。

References

- Anderson J M, Park Y I, Chow W S. 1998. Unifying model for the photoinactivation of photosystem II *in vivo* under steady-state photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 56: 1 - 13.
- Appenroth K J, Stockel J, Srivastava A, Strasser R J. 2001. Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence. *Environmental Pollution*, (115): 49 - 64.
- Chen Da-yin, Liu Chun-ying, Yuan Ye, Zheng Guo-sheng. 2011. Effects of temperature and light treatments on PS II photochemical activity in Roufufurong tree peony leaves. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (10): 1939 - 1946. (in Chinese)
- 陈大印, 刘春英, 袁 野, 郑国生. 2011. 不同光强与温度处理对‘肉芙蓉’牡丹叶片 PS II 光化学活性的影响. *园艺学报*, 38 (10): 1939 - 1946.
- Chen Li-song, Li Peng-min, Cheng Lai-liang. 2008. Effects of high temperatue coupled with high light on the balance between photooxidation and photoprotection in the sun-exposed peel of apple. *Planta*, 228: 745 - 756.
- Foyer C H, Noctor G. 2005. Oxidant and antioxidant signaling in plants: A re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. *Plant Cell Environment*, 28: 1056 - 107.
- Genty B, Briantais J M, Baker N R. 1989. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 990: 87 - 92.
- Havaux M. 1993. Rapid photosynthetic adaptation to heat stress triggered in potato leaves by moderately elevated temperatures. *Plant Cell Environ*, (16): 461 - 467.
- Hwang H J, Kim E M, Rhew T H, Lee C H. 2004. Reversible Photoinactivation of photosystem II during desiccation of barley (*Hordeum vulgare* L. cv. Albori) leaves in the light. *Journal of Plant Biology*, 47: 142 - 148.
- Jiao S X, Emmanuel H, Guikema J A. 2004. High light stress inducing photoinhibition and protein degradation of photosystem I in *Brassica rapa*. *Plant Science*, 167: 733 - 741.
- Lee H Y, Hong Y N, Chow W S. 2001. Photoinactivation of photosystem II complexes and photoprotection by non-functional neighbours in *Capsicum annuum* L. leaves. *Planta*, 212: 332 - 342.
- Li Peng-min, Gao Hui-yuan, Strasser R J. 2005. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 31 (6): 559 - 566. (in Chinese)
- 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 2005. 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*, 31 (6):

- 559 - 566.
- Li Peng-min. 2006. Application of chlorophyll a fluorescence transient in study of plant physiology under stress conditions[Ph. D. Dissertation]. Tai'an: Shandong Agricultural University. (in Chinese)
- 李鹏民. 2006. 快速叶绿素荧光诱导动力学在植物逆境生理研究中的应用[博士论文]. 泰安: 山东农业大学.
- Mittler R. 2006. Abiotic stress, the field environment and stress combination. *Trends in Plant Science*, 11: 15 - 19.
- Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, Allakhverdiev S I. 2007. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress. *Biochimica et Biophysica Acta-Bioenergetics*, 1767: 414 - 421.
- Qin Li-qin, Zhang Yue-li, Guo Feng, Wan Shu-bo, Meng Qing-wei, Li Xin-guo. 2011. Damaging mechanisms of peanut (*Arachis hypogaea* L.) photosystems caused by high-temperature and drought under high irradiance. *Acta Ecologica Sinica*, 31 (7): 1835 - 1843. (in Chinese)
- 秦立琴, 张悦丽, 郭峰, 万书波, 孟庆伟, 李新国. 2011. 强光下高温与干旱胁迫对花生光系统的伤害机制. *生态学报*, 31 (7): 1835 - 1843.
- Qiu Cui-hua. 2011. Study of the mechanism of strong light induced photodamage of photosynthetic apparatus in satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) at high temperature[M. D. Dissertation]. Hangzhou: Zhejiang University. (in Chinese)
- 邱翠花. 2011. 高温强光诱导的温州蜜柑光合机构光破坏机理研究[硕士论文]. 杭州: 浙江大学.
- Schansker G, Srivastava A, Govindjee, Strasser R J. 2003. Characterization of the 820 nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. *Functional Plant Biology*, 30: 785 - 796.
- Sonoike K, Terashima I. 1994. Mechanism of photosystem I photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. *Planta*, 194: 287 - 293.
- Srivastava A, Guissal B, Greppin H, Strasser R J. 1997. Regulation of antenna structure and electron transport in photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OJIP. *Biochim Biophys Acta*, (1320): 95 - 106.
- Strasser B J, Strasser R J. 1995. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP-test (C) //Mathis P. *Photosynthesis: From light to biosphere*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers: 977 - 980.
- Strasser R J, Srivastava A, Tsimilli-Michael M. 2000. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples//Yunus M, Pathre U, Mohanty P. *Probing photosynthesis: Mechanism, regulation and adaptation*. London: Taylor and Francis: 445 - 483.
- Strasser R J, Tsimilli-Michael M, Srivastava A. 2004. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient//Papageorgiou G, Govindjee. *Advances in photosynthesis and respiration*. Berlin: Springer: 321 - 362.
- Sun Shan, Zhang Li-tao, Wang Jia-xi, Wang Shao-min, Gao Hua-jun, Gao Hui-yuan. 2008. 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*, 19 (3): 512 - 516. (in Chinese)
- 孙山, 张立涛, 王家喜, 王少敏, 高华君, 高辉远. 2008. 低温弱光胁迫对日光温室栽培杏树光系统功能的影响. *应用生态学报*, 19 (3): 512 - 516.
- Wang Lin-hua, Liang Shu-rong, Lü Shu-min, Zhao Hui-jie, Qu Xiao-fei, Liu Wei-wei. 2010. Protect effect of SA on photosynthetic apparatus of wheat leaves under heat and high irradiance stress. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, (4): 21 - 25. (in Chinese)
- 王林华, 梁书荣, 吕淑敏, 赵会杰, 曲小菲, 刘巍巍. 2010. 水杨酸对高温强光胁迫下小麦叶片光合机构的保护作用. *河南农业科学*, (4): 21 - 25.
- Zhang S P, Scheller H V. 2004. Photoinhibition of photosystem I at chilling temperature and subsequent recovery in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 45: 1595 - 1602.
- Zhang Zi-shan, Zhang Li-tao, Gao Hui-yuan, Jia Yu-jiao, Bu Jian-wen, Meng Qing-wei. 2009. Research of the photoinhibition of PS I and PS II in leaves of cucumber under chilling stress combined with different light intensities. *Scientia Agricultura Sinica*, 42 (12): 4288 - 4293. (in Chinese)
- 张子山, 张立涛, 高辉远, 贾裕娇, 部建雯, 孟庆伟. 2009. 不同光强与低温交叉胁迫下黄瓜 PS I 与 PS II 的光抑制研究. *中国农业科学*, 42 (12): 4288 - 4293.
- Zheng Guo-sheng, He Xiu-li. 2006. Studies on the photosynthetic improvement in the leaves of field tree penoy through shading treatment in summer. *Scientia Silvae Sinicae*, 42 (4): 27 - 32. (in Chinese)
- 郑国生, 何秀丽. 2006. 夏季遮荫改善大田牡丹叶片光和功能的研究. *林业科学*, 42 (4): 27 - 32.