

不同氮素水平下二氧化碳加富对草莓叶片光抑制的影响*

徐凯^{1,2} 郭延平¹ 张上隆^{1**} 吴慧敏²

(¹ 浙江大学园艺系, 杭州 310029; ² 浙江林学院林业与生物技术学院, 浙江临安 311300)

摘要 用便携式调制叶绿素荧光仪和光合仪研究了强光下不同供氮水平(12、4和0.4 mmol·L⁻¹)和不同CO₂浓度下(700和390 μl·L⁻¹)丰香草莓叶片的荧光参数及净光合速率的变化。结果表明,CO₂和氮素对草莓叶片光抑制有明显的互作效应。在富CO₂下,12 mmol·L⁻¹供氮水平的草莓叶片净光合速率升高了62.7%,4和0.4 mmol·L⁻¹供氮水平则分别降低了7.4%和21.3%;12 mmol·L⁻¹供氮水平的 F_m 和 F_v/F_m 在强光胁迫时降幅减小,暗恢复时 F_m 和 F_v/F_m 恢复程度提高,而4和0.4 mmol·L⁻¹供氮水平却相反。表明氮素供应不足时草莓叶片在富CO₂环境下光合作用出现适应性下调,光抑制增强。

关键词 草莓 CO₂加富 缺氮 叶绿素荧光 光抑制

文章编号 1001-9332(2007)01-0087-07 **中图分类号** Q945.1; S668.4 **文献标识码** A

Effects of elevated CO₂ on photoinhibition of strawberry leaves under different nitrogen levels. XU Kai^{1,2}, GUO Yan-ping¹, ZHANG Shang-long¹, WU Hui-min²(¹Department of Horticulture, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China; ²School of Forestry & Bio-technology, Zhejiang Forestry University, Lin'an 311300, Zhejiang, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2007, 18(1): 87-93.

Abstract: By using PAM-2000 portable chlorophyll fluorometer and HCM-1000 photosynthesis measurement system, this paper measured the initial fluorescence (F_o), maximal photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m), maximal fluorescence (F_m), amount of inactive PS II reaction centers ($F_i - F_o$), proportion of Q_B -non-reducing PS II reaction centers [$(F_i - F_o)/(F_p - F_o)$], and net photosynthetic rate (P_n) of strawberry leaves under conditions of elevated CO₂ (700 μl·L⁻¹) and ambient CO₂ (390 μl·L⁻¹) at three levels of nitrogen application (12, 4 and 0.4 mmol·L⁻¹). The results showed that there was a significant joint effect between CO₂ and N on the photoinhibition of strawberry leaves. Under elevated CO₂ condition, the P_n in treatment 12 mmol N·L⁻¹ increased by 62.7%, while that in treatments 4 and 0.4 mmol N·L⁻¹ decreased by 7.4% and 21.3%, respectively. When exposed to high light and subsequently recovered in dark for 4 hours, the strawberry leaves in treatment 12 mmol N·L⁻¹ showed less changes of F_m and F_v/F_m in elevated CO₂ than in ambient CO₂, while those in treatments 4 and 0.4 mmol N·L⁻¹ were in adverse, suggesting that for the strawberry leaves in elevated CO₂, nitrogen deficiency could result in an acclimatized decrease of photosynthesis and an increase of photoinhibition.

Key words: strawberry; elevated CO₂; nitrogen deficiency; chlorophyll fluorescence; photoinhibition.

1 引言

光是植物光合作用的首要生态因子,植物暴露

在弱光环境中,光合作用受到限制,但在强光胁迫条件下,光合作用也会下降,即光合作用的光抑制^[16],如小麦(*Triticum aestivum*)^[8]、柑橘(*Citrus unshiu*)^[18]、草莓(*Fragaria ananassa*)^[22]等都有光抑制现象,因此,光抑制是限制很多作物光合生产力的主要因素之一。氮不足时,叶片在强光下吸收的光能用

* 国家自然科学基金重点资助项目(39730340)。

** 通讯作者。E-mail: shlzhang@zju.edu.cn

2006-01-11 收稿,2006-11-05 接受。

于光合电子传递的比例减少(PS II 量子效率降低),这样它需耗散的过剩吸收光能就更多^[4,20],因此低氮叶片更易发生光抑制。CO₂ 富积直接影响植物生长和作物产量,而且这种影响因植物种类和不同的环境条件而异^[10,12,14-15],植株生长对 CO₂ 的响应也依赖于植物的无机营养水平,如氮供应水平对小麦^[13]、荫香(*Cinnamomum burmannii*)^[19]的富 CO₂ 响应均有影响。Hymus 等^[11]对鸭茅(*Dactylis glomerata*)的研究表明,低氮叶片在富 CO₂ 下光抑制加重,而高氮叶片在富 CO₂ 下光抑制减轻。随着全球工业化进程的发展,大气 CO₂ 浓度逐年增加,21 世纪末估计可达 700 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ ^[19]。研究富 CO₂ 下供氮水平对植物光抑制的影响将有助于进一步阐明全球 CO₂ 变化对植物生产力的影响。

草莓(*Fragaria ananassa*)是国内外广泛栽培的重要经济作物,我国多在冬春季实行设施栽培,设施条件下 CO₂ 常常供应不足,影响到草莓的光合作用,从而成为提高设施栽培草莓产量与品质的限制因素之一,因此草莓设施栽培常常进行 CO₂ 施肥^[9]。丰香为我国草莓设施栽培中面积最大的品种,本文研究了不同氮供应水平下富 CO₂ 和正常大气 CO₂ 浓度下丰香草莓的光合和叶绿素荧光参数,探讨供氮水平对富 CO₂ 条件下草莓光抑制的影响,以期为草莓生产实践中的 CO₂ 施肥提供理论指导。

2 材料与方法

2.1 试验设计

试验于 2003—2004 年在浙江大学华家池校区进行。供试材料为丰香草莓(*Fragaria ananassa*),选取长势一致、健壮的三叶一心苗,移栽于高 168 mm、口部直径 176 mm、底部直径 122 mm 的塑料盆钵中,栽培基质体积比为壤土:泥炭:粗砂 = 7:3:2,生长期保证水分供应充足,其它管理同常规。生长 1 个月选取生长状态较一致的盆栽苗 54 株,将根系洗净,在 1/4 和 1/2 完全营养液中先后各预培养 1 周后,分别转移至 12、4 和 0.4 mmol · L⁻¹ 3 种氮浓度的营养液中,然后随机分组置于 CO₂ 浓度分别为 (390 ± 30) $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ (大气 CO₂ 浓度)和 (700 ± 40) $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ (富 CO₂) 的 2 个 17.5 m³ 的小玻璃温室中培养。以后每次更换营养液时交换各处理在 2 个玻璃温室的位置,并随之调换玻璃温室的 CO₂ 浓度,以消除玻璃温室间因环境差异而造成的实验误差。实验设 6 个处理,每单株为 1 个重复,每处理 9 株,

即 9 次重复。营养液的基本成分为:Ca(NO₃)₂ 4 mmol · L⁻¹;KNO₃ 4 mmol · L⁻¹;KH₂PO₄ 1 mmol · L⁻¹;MgSO₄ 1 mmol · L⁻¹;CaCl₂ 1 mmol · L⁻¹;H₃BO₃ 8 × 10⁻³ mmol · L⁻¹;MnSO₄ 6 × 10⁻³ mmol · L⁻¹;ZnSO₄ 2 × 10⁻³ mmol · L⁻¹;CuSO₄ 8 × 10⁻⁵ mmol · L⁻¹;Na₂MoO₄ 6 × 10⁻⁵ mmol · L⁻¹;FeNaEDTA 5 × 10⁻² mmol · L⁻¹。缺氮处理用 K₂SO₄ 调节 K 浓度,用 CaCl₂ 调节 Ca 浓度,用 NaOH 和 H₂SO₄ 调节 pH 值至 6.5。每株定量供应 5 L 营养液,每 5 d 更换 1 次营养液,全天向营养液中通气,玻璃温室内白天气温(22 ± 2)°C、夜间(16 ± 2)°C,光照为自然光照的 75%。供气装置参考王修兰等^[21]的半封闭系统并加以改动,CO₂ 气源为纯 CO₂ 气体(杭州气体厂),将灌装于钢瓶中的高压气体(100 大气压)通过电热式 CO₂ 减压流量计(YQT-731L)施放于蒸馏水中缓冲并加湿,再由 4 根塑料软管将 CO₂ 气体均匀施放于温室内,用排气扇排出室内气体。以 HCM-1000(Walz, Germany)红外 CO₂ 分析仪连续监测温室内的 CO₂ 气体浓度,通过控制流量使 CO₂ 气体浓度维持在设定范围内,同时安放 4 个功率为 8 W 的小型风扇以使室内 CO₂ 气体浓度均匀。植株在不同处理条件下生长 2 个月后,每个处理随机选 5 株测量叶片气体交换和叶绿素荧光参数,测定时选新的完全展开复叶(植株中心起第 4 片叶,叶龄 35 d 左右)的中间叶片。

2.2 研究方法

叶片吸光率的测定:在光强为(700 ± 20) $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的标准光源下,采用校准好的 LI-1800(LI-COR, USA)便携式分光光谱辐射仪测定不同处理草莓叶片在 400 ~ 700 nm 波段的透射光和反射光谱辐射能,测定波段为 300 ~ 1100 nm,扫描波长间隔为 1 nm,输出的光谱辐射能为量化后的值。

叶片吸光率 = (1 - 叶片反射率 - 叶片透光率) × 100%

光抑制处理:实验时选完全展开的第 4 片功能叶放在经流动水层滤热的灯下进行强光处理,光源为镝灯,室温为(25 ± 1)°C。叶片表面光强为 1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,照光 4 h,然后暗恢复 4 h。

叶绿素含量按 Arnon^[11]的方法进行;叶片氮含量采用凯氏定氮法。用 HCM-1000(Walz, Germany)光合测定系统和 PAM-2000(Walz, Germany)便携式叶绿素荧光仪按徐凯等^[22]的方法测定叶片净光合速率和叶绿素荧光参数(F_o 、 F_m 和 F_v/F_m)。

表 1 富 CO₂ 对不同氮素水平下草莓叶片净光合速率的影响Tab.1 Effect of elevated CO₂ concentrations on the net photosynthetic rate of strawberry leaves under different nitrogen concentrations (mean ± SE, n = 5)

CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration (μl · L ⁻¹)	12 mmol · L ⁻¹ N		4 mmol · L ⁻¹ N		0.4 mmol · L ⁻¹ N	
	A-CO ₂	E-CO ₂	A-CO ₂	E-CO ₂	A-CO ₂	E-CO ₂
390	10.2 ± 0.5a	11.3 ± 0.5a	8.1 ± 0.3b	5.4 ± 0.3c	6.1 ± 0.4c	3.3 ± 0.3d
700	14.6 ± 0.6b	16.6 ± 0.5a	11.5 ± 0.8c	7.5 ± 0.5d	8.6 ± 0.4d	4.8 ± 0.2e

A-CO₂: 大气 CO₂ ambient CO₂; E-CO₂: 富 CO₂ elevated CO₂. 同行中不同小写字母表示处理间差异达显著水平 ($P < 0.05$) Different small letters within the same row meant significant difference at 0.05 level.

3 结果与分析

3.1 富 CO₂ 和供氮对草莓叶片光能吸收率的影响

由图 1 可知, 大气 CO₂ 浓度下, 与 12 mmol · L⁻¹ 供氮水平相比, 4 和 0.4 mmol · L⁻¹ 的草莓叶片

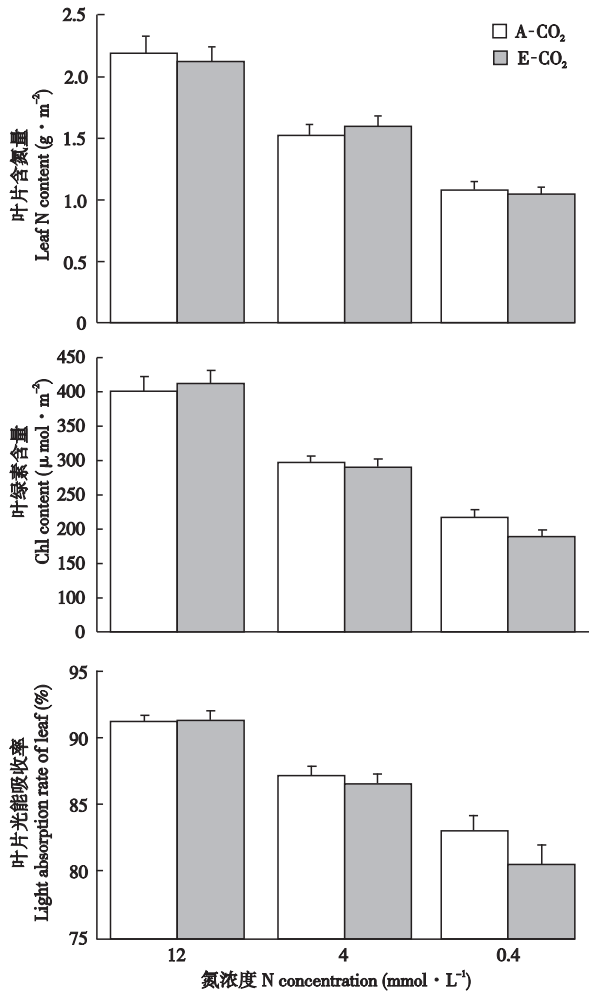


图 1 富 CO₂ 对不同氮素水平下草莓叶片氮、叶绿素含量及光能吸收率的影响

Fig.1 Effect of elevated (neutral bar) CO₂ concentration on leaf absorptance, nitrogen content and chlorophyll of strawberry leaves under different nitrogen concentrations.

数据为 4 次重复的平均值 ± 标准误 Values were means ± SE for four replicates. A-CO₂: 大气 CO₂ ambient CO₂; E-CO₂: 富 CO₂ elevated CO₂. 下同 The same below.

含氮量分别降低 30.4% 和 51.0%; 叶绿素含量分别降低 26.2% 和 45.8%; 而叶片光吸收率仅分别降低 4.4% 和 9.1%. 富 CO₂ 下, 氮供应水平对叶片氮含量、叶绿素含量和光吸收率的影响与大气 CO₂ 浓度下相似. 相同供氮水平下, 与大气 CO₂ 浓度相比, 富 CO₂ 对叶片的氮含量影响不明显; 对叶绿素含量和叶片光吸收的影响因供氮水平而异, 12 mmol · L⁻¹ 供氮水平的叶绿素含量和叶片光吸收略有提高, 4 mmol · L⁻¹ 供氮水平略有下降, 但差异均不显著 ($P > 0.05$); 0.4 mmol · L⁻¹ 下, 与大气 CO₂ 相比, 富 CO₂ 使叶绿素含量和叶片光吸收率分别降低了 13.2% 和 2.9%, 差异达显著性水平.

3.2 富 CO₂ 和供氮对草莓叶片光合速率的影响

由表 1 可知, 高氮 (12 mmol · L⁻¹) 时, 富 CO₂ 处理使草莓叶片的净光合速率提高了 62.7%, 达到显著水平; 而中氮 (4 mmol · L⁻¹) 和低氮 (0.4 mmol · L⁻¹) 水平则分别降低了 7.4% 和 21.3%. 这表明氮素供应不足时草莓叶片在富 CO₂ 环境下光合作用出现适应性下调.

3.3 富 CO₂ 对不同氮素水平下草莓叶片 F_m 、 F_o 和 F_v/F_m 强光响应的影响

从图 2 可知, 强光下不同处理间 F_o 变化规律相似, 均先升高然后缓慢降低. 强光处理 4 h 后, 供氮 12 mmol · L⁻¹ 时, 富 CO₂ 下的 F_o 和大气 CO₂ 相近; 供氮 4 mmol · L⁻¹ 和 0.4 mmol · L⁻¹ 时, 富 CO₂ 的 F_o 略比大气 CO₂ 低但差异不显著. 但暗恢复时不同处理间的 F_o 变化规律有明显差异, 暗恢复 1 h 后, 供氮 12 mmol · L⁻¹ 时, 富 CO₂ 下的 F_o 明显低于大气 CO₂, 而供氮 0.4 mmol · L⁻¹ 时则相反, 供氮 4 mmol · L⁻¹ 时差异不明显.

强光处理前, 各供氮水平下富 CO₂ 与大气 CO₂ 的 F_m 无明显差异. 在强光胁迫和暗恢复中, 供氮 12 mmol · L⁻¹ 时, 富 CO₂ 下的 F_m 均高于大气 CO₂, 而供氮 4 mmol · L⁻¹ 和 0.4 mmol · L⁻¹ 时, 富 CO₂ 下的 F_m 总体上低于大气 CO₂ (图 2). 表明在富 CO₂ 下,

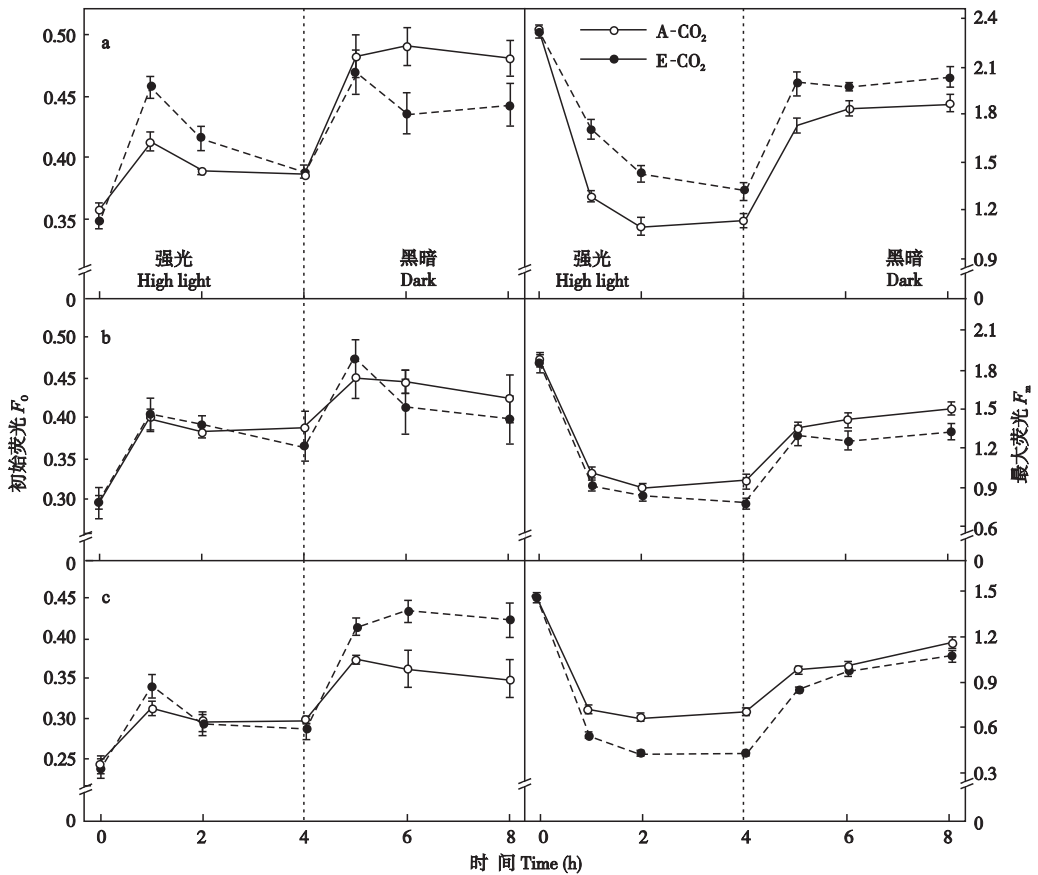


图2 富 CO_2 对不同氮素水平下草莓叶片 F_0 和 F_m 强光响应的影响

Fig. 2 Effects of elevated CO_2 concentrations on F_0 and F_m of strawberry leaves to high light ($2000 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) under different nitrogen concentrations.

a) $12 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$; b) $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$; c) $0.4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$. 下同 The same below.

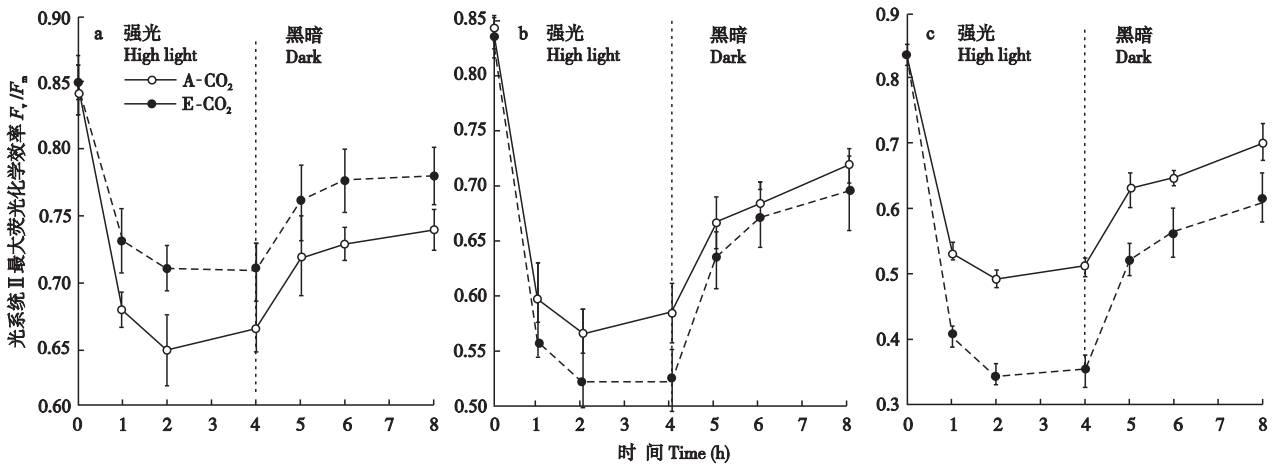


图3 富 CO_2 对不同氮素水平下草莓叶片 F_v/F_m 强光响应的影响

Fig. 3 Effects of elevated CO_2 concentrations on F_v/F_m response of strawberry leaves to high light ($2000 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) under different nitrogen levels.

$12 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 供氮水平下的 F_m 在强光胁迫时降幅减小,暗恢复时恢复程度提高;而 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $0.4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 供氮水平下则相反。

强光处理前,相同供氮水平下,富 CO_2 与大气

CO_2 的 F_v/F_m 相近.强光处理后, $12 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 供氮水平下,富 CO_2 的 F_v/F_m 在强光胁迫和暗恢复中均高于大气 CO_2 处理;而 $4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $0.4 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 供氮水平则相反(图3).这表明富 CO_2 下,

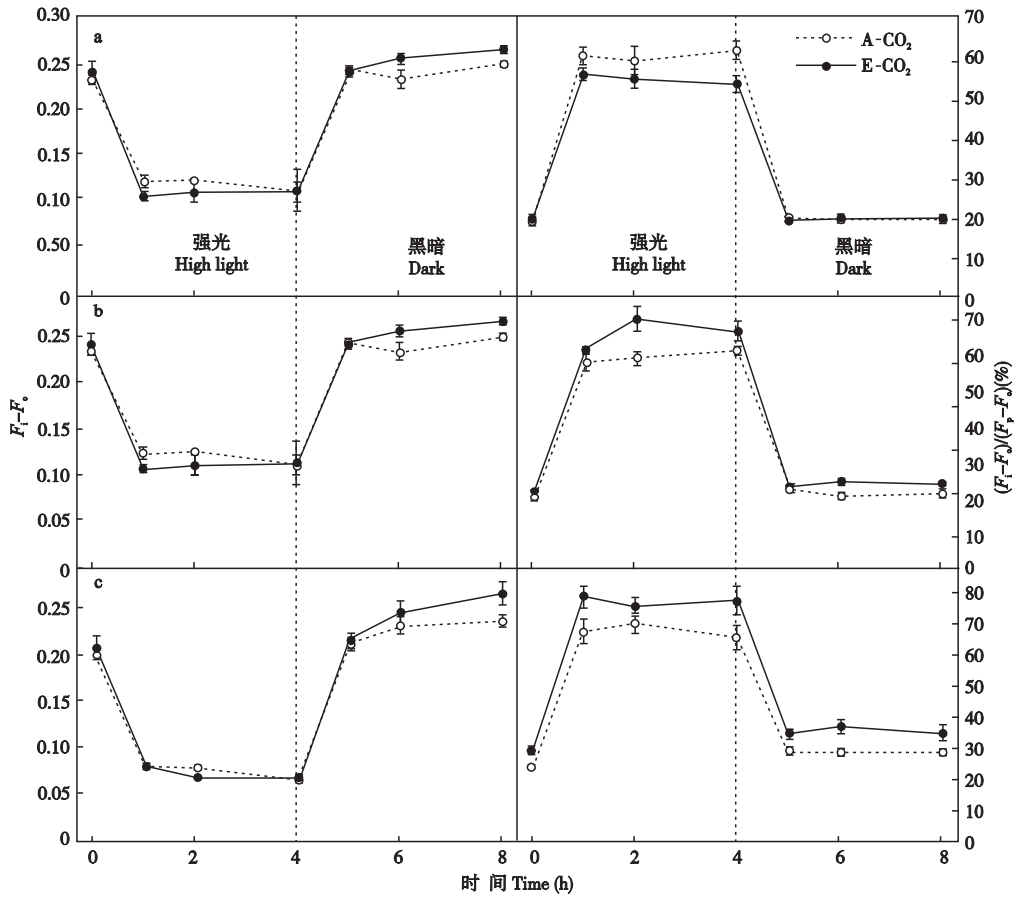


图4 富CO₂对不同氮素水平下草莓叶片 $F_i - F_o$ 和 $(F_i - F_o)/(F_p - F_o)$ 强光响应的影响

Fig. 4 Effects of elevated CO₂ concentrations on $F_i - F_o$ and $(F_i - F_o)/(F_p - F_o)$ of strawberry leaves to high light ($2000 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) under different nitrogen concentrations.

12 mmol · L⁻¹供氮水平的 F_v/F_m 在强光胁迫时降辐减小,暗恢复时恢复程度提高,而4 mmol · L⁻¹和0.4 mmol · L⁻¹供氮水平则相反,这与 F_m 在强光胁迫和暗恢复中的变化规律一致.强光胁迫4 h后,大气CO₂下,12、4和0.4 mmol · L⁻¹供氮水平的 F_v/F_m 分别降低21.3%、30.3%和39.5%,富CO₂下则分别降低16.5%、37.4%和59.1%.暗恢复4 h后,大气CO₂下,12、4和0.4 mmol · L⁻¹的 F_v/F_m 分别恢复至原来水平的87.3%、85.6%和83.8%,富CO₂下则分别恢复至原来的91.6%、83%和72.6%.

3.4 强光胁迫下草莓叶片快相荧光参数的变化

从图4可知,强光胁迫下,CO₂浓度对各供氮水平下的 $F_i - F_o$ 降辐影响不明显,在大气和加富CO₂下 $F_i - F_o$ 降低幅度均随氮供应水平的降低而增加.大气CO₂下,12 mmol · L⁻¹、4 mmol · L⁻¹和0.4 mmol · L⁻¹供氮水平的 $F_i - F_o$ 分别降低43.7%、54.2%和67.5%,富CO₂下分别降低36.9%、

55.3%和67.1%.但CO₂浓度对暗恢复4 h后各供氮水平下的 $F_i - F_o$ 值均有影响,暗恢复4 h后富CO₂各供氮水平下的 $F_i - F_o$ 值均高于大气CO₂,且供氮水平越低增幅越大.强光胁迫4 h后,供氮12 mmol · L⁻¹时,富CO₂下的 $(F_i - F_o)/(F_p - F_o)$ 比值降低14%,而供氮4 mmol · L⁻¹和0.4 mmol · L⁻¹时,却分别增加8.9%和18.2%.暗恢复4 h后,供氮12 mmol · L⁻¹时,富CO₂下的 $(F_i - F_o)/(F_p - F_o)$ 比值与大气CO₂下的差异不明显;而供氮4 mmol · L⁻¹和0.4 mmol · L⁻¹时,富CO₂下的 $(F_i - F_o)/(F_p - F_o)$ 比值却分别增加了13.9%和21.8%,达显著水平.

4 讨 论

氮供应不足丰香草莓叶片的光吸收随叶绿素含量的下降而减少,但减少的幅度小于叶绿素含量.强光下低氮草莓叶片吸收的光能用于光合电子传递的比例降低,这样它就需耗散更多的过剩吸收光能.这

与 Verhoeven 等^[20]在菠菜 (*Spinacia oleracea*)、Cheng^[4]在苹果 (*Malus domestica*) 和 Chen 等^[3]在葡萄 (*Vitis labrusca*) 上的研究结果一致。本实验还发现,富 CO₂ 对 12 和 4 mmol · L⁻¹ 氮素水平下草莓叶片的叶绿素含量和叶绿素 a/b 比值(资料未列出)均无显著影响,这与 Schwanz 等^[17]在橡树 (*Quercus robur*) 和松树 (*Pinus pinaster*) 上的研究结果一致,但 0.4 mmol · L⁻¹ 供氮水平的叶绿素含量则显著下降。富 CO₂ 下,氮不足(4 和 0.4 mmol · L⁻¹) 时草莓光合适性下调,而叶片的光吸收率没有明显降低,这就使强光下的过剩吸收光能比在大气 CO₂ 浓度下更多。

光呼吸可在 CO₂ 浓度很低时使叶绿体中仍维持一定的电子流,能消耗较多的吸收光能,强光下甚至占光合碳还原消耗光能的 50%, 因此可防止光合器官光氧化损伤。富 CO₂ 下,光呼吸受到抑制,它消耗的吸收光能就大大减少^[11]。氮供应充足时,草莓叶片在富 CO₂ 下光合速率大大提高,消耗吸收光能的增幅大于因光呼吸降低而导致的吸收光能消耗的降幅,从而使过剩光能比大气 CO₂ 下的少,减轻了光抑制。氮不足时,富 CO₂ 下光合速率的下调使光合碳还原消耗的吸收光能下降,再加上光呼吸降低而导致的吸收光能消耗的降低,导致过剩光能增多,光抑制加重。这与 Hymus 等^[11]在鸭茅 (*Dactylis glomerata*) 上的研究结果一致。

F_v/F_m 及 F_m 降低是光抑制的最重要特征^[6-7], 强光处理和暗恢复实验结果证明,供氮 12 mmol · L⁻¹ 时,富 CO₂ 下的光抑制程度比大气 CO₂ 下降低。而供氮 4 和 0.4 mmol · L⁻¹ 时,富 CO₂ 下的光抑制程度比大气 CO₂ 下增加,且 0.4 mmol · L⁻¹ 的加重程度更大。

叶绿素荧光的快相诱导动力学曲线分为 O(origin)、I(intermediary peak)、D(dip)、P(peak) 等特征相,可用来检测 PS II 反应中心的异质性。 F_i 与 F_o 的相对高度之差 ($F_i - F_o$) 反映失活的 PS II 反应中心数量的多少, $(F_i - F_o)/(F_p - F_o)$ 反映无活性 PS II 反应中心的比值^[2,5]。强光处理 4 h 及暗恢复 4 h 后 $F_i - F_o$ 和 $(F_i - F_o)/(F_p - F_o)$ 的变化表明,供氮 12 mmol · L⁻¹ 时,富 CO₂ 下草莓叶片的 PS II 反应中心在强光下失活的数量减少,而供氮 4 mmol · L⁻¹ 和 0.4 mmol · L⁻¹ 时却相反,这表明氮不足可能导致了富 CO₂ 下草莓叶片 PS II 反应中心 D1 蛋白在强光下

分解速率加快;无论富 CO₂ 还是大气 CO₂, PS II 反应中心在强光下失活的数量均为 0.4 mmol · L⁻¹ > 4 mmol · L⁻¹ > 12 mmol · L⁻¹, 表明缺氮可能使 D1 蛋白在强光下的分解速率大于合成速率。

本试验结果表明,长期富 CO₂ 处理对草莓叶片光抑制的影响受氮素供应水平影响较大,氮不足导致富 CO₂ 下草莓叶片光抑制加重,光合作用下调,因此生产上草莓设施栽培中施放 CO₂ 的同时应保证氮肥的供应。

参考文献

- [1] Arnon DI. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts: Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, **24**: 1 - 15
- [2] Cao J, Govindjee J. 1990. Chlorophyll a fluorescence transient as an indicator of active and inactive photosystem II in thylakoid membranes. *Biochimica et Biophysica Acta*, **1015**: 180 - 188
- [3] Chen LS, Cheng LL. 2003. Both xanthophyll cycle-dependent thermal dissipation and the antioxidant system are up-regulated in grape (*Vitis labrusca* L. cv. Concord) leaves in response to N limitation. *Journal of Experimental Botany*, **54**: 2165 - 2175
- [4] Cheng LL. 2003. Xanthophyll cycle pool size and composition in reaction to the nitrogen content of apple leaves. *Journal of Experimental Botany*, **54**: 385 - 393
- [5] Chylla J, Whitmarsh J. 1989. Inactive photosystem II complexes in leaves. *Journal of Plant Physiology*, **90**: 765 - 772
- [6] Demmig B, Björkman O. 1987. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta*, **172**: 171 - 184
- [7] Demmig B, Winter K, Krüger A, et al. 1987. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves: A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. *Plant Physiology*, **84**: 218 - 224
- [8] Guo L-W (郭连旺), Xu D-Q (许大全), Shen Y-G (沈允钢). 1996. Photoinhibition of photosynthesis without net loss of D1 protein in wheat leaves under field conditions. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **38**(3): 196 - 202 (in Chinese)
- [9] Hao B-C (郝保春). 2000. Strawberry Cultivation. Beijing: Chinese Agriculture Press. (in Chinese)
- [10] Hunt R, Hand DW, Hannah MA, et al. 1995. Temporal and nutritional influences on the response to elevated CO₂ in selected british grasses. *Annals of Botany*, **75**: 207 - 216
- [11] Hymus GJ, Baker NR, Long SP. 2001. Growth in elevated CO₂ can both increase and decrease photochemistry and photoinhibition of photosynthesis in a predictable manner. *Dactylis glomerata* grown in two levels of nitrogen nutrition. *Plant Physiology*, **127**: 1204 - 1211

- [12] Kimball BA, Zhu J-G (朱建国), Cheng L (程 磊), *et al.* 2002. Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **13**(10): 1323 – 1338 (in Chinese)
- [13] Li FS, Kang SZ, Zhang JH. 2004. Interactive effects of elevated CO₂, nitrogen and drought on leaf area, stomatal conductance, and evapotranspiration of wheat. *Agricultural Water Management*, **67**: 221 – 233
- [14] Polley HW. 2002. Implications of atmospheric and climatic change for crop yield and water use efficiency. *Crop Science*, **42**: 131 – 140
- [15] Polley HW, Tischler CR, Johnson HB, *et al.* 2002. Growth rate and survivorship of drought: CO₂ effects on the presumed tradeoff in seedlings of five woody legumes. *Tree Physiology*, **22**: 383 – 391
- [16] Powles SB. 1984. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **35**: 15 – 50
- [17] Schwanz P, Polle A. 2001. Differential stress responses of antioxidative systems to drought in pendunculate oak (*Quercus robur*) and maritime pine (*Pinus pinaster*) grown under high CO₂ concentrations. *Journal of Experimental Botany*, **52**: 133 – 143
- [18] Song L-L (宋丽丽), Guo Y-P (郭延平), Xu K (徐凯), *et al.* 2003. Protective mechanism in photoinhibition of photosynthesis in *Citrus unshiu* leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **14**(1): 47 – 50 (in Chinese)
- [19] Sun G-C (孙谷畴), Zhao P (赵 平), Rao X-Q (饶兴权), *et al.* 2005. Effects of nitrate application on alleviating photosynthesis restriction of *Cinnamomum burmannii* leaves under elevated CO₂ concentration and enhanced temperature. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **16**(8): 1399 – 1404 (in Chinese)
- [20] Verhoeven AS, Demmig-Adams B, Adams III WW. 1997. Enhanced employment of the xanthophyll cycle and the thermal energy dissipation in spinach exposed to high light and N stress. *Plant Physiology*, **113**: 817 – 824
- [21] Wang X-L (王修兰), Xu S-H (徐师华), Li Y-X (李佑祥). 1993. An installation and method for measuring photosynthetic rate of plant population. *Transactions of the CSAE* (农业工程学报), **9**(4): 62 – 66 (in Chinese)
- [22] Xu K (徐 凯), Guo Y-P (郭延平), Zhang S-L (张上隆), *et al.* 2005. Response of photosynthesis to strong light and its mechanism in strawberry leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **16**(1): 73 – 78 (in Chinese)

作者简介 徐 凯,男,1965年生,博士,副教授. 主要从事果树生态生理方面的研究,发表论文 32 篇. E-mail: xukai1965@sohu.com

责任编辑 张凤丽
