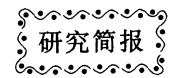


DOI: 10.3724/SP.J.1006.2009.00179



弱光下生长的高产小麦品系 PH01-35 旗叶光合机构对不同光强的响应

郭峰¹ 曲妍妍¹ 信长朋² 梁燕¹ 梁雪¹ 田纪春³ 孟庆伟¹
赵世杰^{1,*}

¹ 山东农业大学生命科学学院 / 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安 271018; ² 厦门大学生命科学院, 福建厦门 361005; ³ 山东农业大学农学院, 山东泰安 271018

摘要: 为了解弱光下生长的小麦叶片在不同光强下 PS II 和光合电子传递链的工作状态, 解释其突然转入强光下时发生光抑制和光破坏的原因, 以 PH01-35 为材料, 采用大田人工遮光的方法, 测定了小麦旗叶叶绿素含量、光合特性参数及快速光曲线。弱光处理 15 d 后, 旗叶叶绿素含量明显上升, 净光合速率、光补偿点、光饱和点、表观量子效率、羧化效率均出现不同程度的下降。与 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的弱光适应 3 h 相比, 1 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的强光适应 3 h 后, 弱光下生长叶片的快速光曲线初始斜率下降幅度较大, 曲线下降部分的斜率、最大相对电子传递速率、半饱和光强的上升幅度均小于自然光下生长的叶片, 光能利用能力较低, 其非光化学猝灭系数 NPQ 也明显低于自然光下生长的叶片, 为自然光下生长叶片的 87.5%。弱光下生长的小麦叶片光能吸收能力增强, 但较低的光能利用能力和过剩光能耗散能力是其转入自然强光后易发生光抑制甚至光破坏的主要原因。

关键词: 冬小麦; 弱光; 叶绿素荧光; 快速光曲线

Response of Photosynthetic Apparatus to Different Irradiance in Flag Leaves of High-Yielding Winter Wheat PH01-35 Grown under Low Light Conditions

GUO Feng¹, QU Yan-Yan¹, XIN Chang-Peng², LIANG Yan¹, LIANG Xue¹, TIAN Ji-Chun³, MENG Qing-Wei¹, and ZHAO Shi-Jie^{1,*}

¹ College of Life Sciences, Shandong Agricultural University / State Key Laboratory of Crop Biology, Tai'an 271018, China; ² School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China; ³ College of Agronomy, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

Abstract: To further explain the mechanism of photoinhibition and light damage in wheat (*Triticum aestivum* L.) leaves when it was suddenly transferred from low light to high light conditions, the responses of photosynthetic apparatus in shaded leaves of the high-yielding winter wheat line, PH01-35, were examined using chlorophyll fluorescence and gas exchange techniques. After 15-day shading, the chlorophyll content increased greatly, but the net photosynthetic rate (P_n), light compensation point (LCP), light saturation point (LSP), apparent quantum yield (AQY), and carboxylation efficiency (CE) all decreased. Compared with leaves grown in full sunlight, the initial slope (α), decline slope (β), maximum relative electron transport rate ($rETR_{\text{max}}$), and minimum saturating irradiance (E_k) of rapid light curves in leaves grown in low light were lower when the plant was transferred from low light intensity of 250 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to high light intensity of 1 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Non photochemical quenching (NPQ) in leaves grown in low light was significantly lower than that in leaves grown in full sunlight, indicating that the ability of light use and thermal energy dissipation was limited in leaves grown in low light. The wheat leaves grown in low light were more susceptible to photoinhibition due to low CO_2 assimilation and photoprotective ability, such as xanthophylls cycle-dependent dissipation of excessive energy, despite the better energy absorbability in low light conditions.

Keywords: Winter wheat; Low light; Chlorophyll fluorescence; Rapid light curves

本研究由山东省农业良种工程重大课题(鲁农良种字[2006]6号)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 赵世杰, E-mail: sjzhao@sdau.edu.cn; Tel: 0538-8249767

第一作者联系方式: E-mail: guoyeah@163.com

Received(收稿日期): 2008-04-17; Accepted(接受日期): 2008-07-14.

光照强度是影响小麦产量和品质的重要环境因子。小麦生育后期常出现连续阴雨等不良气候;在农林间作系统中,林木遮阴也会导致光强减弱,使光合物质生产受到严重抑制,产量下降^[1-3]。弱光条件下植物叶片会发生一系列的生理变化以适应该环境,如叶绿素含量升高^[4],光合速率下降^[5],叶片中依赖叶黄素循环的热耗散以及活性氧清除等光破坏防御能力相对较低等^[6-8],由弱光转入强光后容易发生光抑制甚至光破坏^[9-10],不利于小麦光合能力的迅速恢复。因此,研究弱光下生长的小麦叶片对强光的耐受性具有重要意义。

利用叶绿素荧光技术得到的相对电子传递速率(relative electronic transport rate, rETR)随光合有效辐射(photosynthetic active radiation, PAR)变化的曲线,即快速光曲线(rapid light curve, RLC),在植物生理生态研究领域广泛应用^[11-12]。快速光曲线对环境光强的变化响应迅速,与光合酶的激活过程、植物内生节律及叶黄素循环均存在高度相关性^[13-15]。在光强频繁波动的环境中(如植物下层叶片,云层遮挡或水面波动下的水生植物等),快速光曲线能更准确地反映光合机构的状态和对光强变化的适应能力^[13]。与通过 O₂ 或 CO₂ 气体交换法测定的光-光合响应曲线相比,快速光曲线具有测定时间短,对光合机构影响小等优点,能更好地反映光合机构的状态变化^[16],是光合作用研究的一种有力工具。

弱光胁迫对农作物的影响,国内外均有广泛的报道,但大都集中在产量和品质等方面^[1-3],弱光对小麦光合机构及其运转机制的影响了解较少。本研究通过对快速光曲线的测定和分析,可以更深入地了解 PS II 和光合电子传递链的工作状态,从而更好地反映光强变化对植物光合机构的影响,并用叶绿素荧光技术,探讨了光强转换对小麦碳同化能力和 PS II 功能的影响,以进一步阐明弱光下生长的小麦叶片突然转入强光下时发生光抑制和光破坏的原因。

1 材料与方法

1.1 试验材料及田间种植

2006—2007 年生长季,将小麦品系 PH01-35 种植于山东农业大学试验农场。试验地为棕壤,土壤肥沃,地力均匀。播前整地,每公顷施有机专用肥 3 750 kg、尿素 375 kg、磷酸二胺 300 kg、氯化钾 225 kg、硫酸锌 15 kg。2006 年 10 月 4 日播种,基本苗为 225 万株 hm⁻²。随机区组排列,3 个重复。小区面积 3 m × 5 m,行距 25 cm。生育期内按常规栽培措施进行管理。

1.2 弱光处理

小麦 5 月 9 日开花,自 5 月 10 日起,用透光率为 20% 的黑色遮阴网制成可拆卸遮阴棚进行遮光处理,棚高 1.5 m,与小麦冠层间距约为 40 cm,保证冠层通风良好。处理 15 d 后测定旗叶各项生理指标。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 叶绿体色素含量 取小麦旗叶以 80% 丙酮浸提叶圆片 48 h,用日本岛津公司生产的 UV-1601 紫外可见分光光度计分别测定 A₆₆₃ 和 A₆₄₆,计算叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量^[17],5 次重复。

1.3.2 光合速率及相关参数 采用 CIRAS-2 型便携式光合作用测定系统(PP Systems, 英国)测定旗叶净光合速率(P_n),测定时利用红白发光二极管(LED)光源,光强设定为 1 200 μmol m⁻² s⁻¹,CO₂ 浓度为 380 μmol mol⁻¹,温度控制为 25℃。用 CIRAS-2 型光合测定系统自带的可调光源在 380 μmol mol⁻¹ 的 CO₂ 浓度下制作 P_n-PFD 响应曲线,根据 Bassman 等^[18]的方程拟合曲线,并计算光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和表观量子效率(AQY)。用 CIRAS-2 型光合测定系统的可调式 CO₂ 供气系统在 1 500 μmol m⁻² s⁻¹ 的光强下制作 P_n-C_i 响应曲线,温度控制为 25℃,以 250 μmol mol⁻¹ CO₂ 下的数据直线回归求得初始斜率即为羧化效率(CE)。每测定 3 次重复,取平均值。

1.3.3 叶绿素荧光参数 利用植物效率仪 Handy PEA (Hansatech, 英国)测定叶绿素荧光参数。光源为波长 650 nm 高亮度红光 LED 聚焦阵列光源,饱和光 3 000 μmol m⁻² s⁻¹,检测器为快速响应光敏二极管。黎明前叶片暗适应 20 min 后测定最小荧光 F₀ 和最大荧光 F_m,并计算 PS II 最大光化学效率 F_v/F_m。将弱光与自然光下生长的小麦分别在 1 200 μmol m⁻² s⁻¹ 的强光和 250 μmol m⁻² s⁻¹ 的弱光下适应 3 h 后测定快速光曲线,并在暗适应 20 min 后测定 F_v/F_m。快速光曲线的测定包含 9 个光强梯度,即 0、50、100、200、400、600、850、1 100 和 1 500 μmol m⁻² s⁻¹,每个光强梯度后立即打开强度为 3 000 μmol m⁻² s⁻¹ 的饱和脉冲光测定 Φ_{PSII}。每个梯度的作用光持续时间为 10 s,饱和脉冲光 0.8 s,整个测定过程持续大约 1.8 min,设置测定程序自动完成^[16],每处理测定 5 个重复。非光化学猝灭系数 NPQ = (F_m - F_m')/F_m', 光下实际光化学效率 Φ_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'^[19]。F_m 采用黎明前的测定值。

1.4 RLC 曲线拟合

相对电子传递速率 rETR = Φ_{PSII} × PAR × 0.5 × 0.84。为了对 RLC 进行量化描述,根据 Platt 等^[20]的方程进行曲线拟合。拟合公式为

$$P = P_s [1 - e^{-(\alpha PAR / R_s)}] e^{-(\beta PAR / R_s)}$$

式中, P_s 表示最大潜在相对电子传递速率; α 为 RLC 的初始斜率; β 为 RLC 在高光强下下降部分的斜率。

最大相对电子传递速率 rETR_{max} = P_s[α/(α + β)] [β/(α + β)]^{β/α},

半饱和光强 E_k = rETR_{max}/α;

用 SigmaPlot 10.0 软件进行曲线拟合及作图。

1.5 统计分析

用 Microsoft Excel 2003 和 DPS 3.01 软件进行数据处理和统计分析。

2 结果与分析

2.1 弱光对小麦叶绿素含量的影响

弱光处理使小麦旗叶的叶绿素含量发生了显著变化

(表 1)。弱光处理 15 d 后叶绿素 a、叶绿素 b 含量分别上升 18.9%和 32.3%，叶绿素总含量上升 21.7%，叶绿素 a/b 有所下降，这有利于提高叶片在弱光下对光能的吸收。

表 1 弱光对小麦旗叶叶绿素含量的影响

Table 1 Effect of low light intensity on chlorophyll content in flag leaves of winter wheat

处理 Treatment	Chl a (mg g ⁻¹ FW)	Chl b (mg g ⁻¹ FW)	Chl a+b (mg g ⁻¹ FW)	Chl a/b
自然光 Full sunlight	18.9 a	5.4 a	24.4 a	3.5 a
弱光 Low light	22.5 b	7.1 b	29.6 b	3.2 b

Values within a column followed by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level.

2.2 弱光对小麦旗叶光合特性的影响

弱光对小麦旗叶的光合特性也有明显影响。旗叶净光合速率(P_n)、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、表观量子

效率(AQY)、羧化效率(CE)分别下降 9.8%、26.4%、20.7%、4.8%和 13.8%(表 2)。表明弱光处理导致小麦叶片光合性能降低，具有部分阴生叶的特性。

表 2 弱光对小麦旗叶 P_n 、LCP、LSP、AQY 和 CE 的影响

Table 2 Effect of low light intensity on P_n , LCP, LSP, AQY, and CE in leaves of winter wheat

处理 Treatment	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY	羧化效率 CE ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
自然光 Full sunlight	22.4 a	50.7 a	1 553 a	0.05 a	0.13 a
弱光 Low light	20.2 b	37.3 b	1 231 b	0.04 a	0.11 b

Values within a column followed by a different letter are significantly different at the 0.05 probability level.

P_n : net photosynthetic rate; LCP: light compensation point; LSP: light saturation point; AQY: apparent quantum yield; CE: carboxylation efficiency.

2.3 两种光照条件下生长的小麦叶片快速光曲线对不同光强的响应

由图 1 可见，每条曲线都包含一个 $rETR$ 随光强快速上升的区域，上升到最大值后随着光强的进一步升高又有所下降，但每条曲线的上升斜率、 $rETR$ 最大值及高光强下的下降程度并不相同。通过曲线拟合，可对 RLC 进行量化描述。与弱光下适应 3 h 相比，强光下适应 3 h 后弱光与自然光下生长的叶片初始斜率 α 均出现了明显的下降，但弱光下生长的叶片降幅较大(图 2)。 β 为曲线下降部分的斜率，反映 PS II 在强光下的动态下调过程。强光适应 3 h 后，弱光下生长的叶片 β 值上升幅度明显低于自然光下生长的叶片。弱光下生长的叶片 $rETR_{\text{max}}$ 和 E_k 在强光适应 3 h 后的上升幅度也明显低于自然光下生长的叶片，表明弱光下生长的叶片对强光的适应能力较低。

各处理光下最大荧光 F_m' 都随着作用光强的上升而迅速下降(图 3-A, B)，表明随着光强的上升有更多的光能通过非光化学猝灭耗散掉^[21]。强光和弱光适应 3 h 后， NPQ 都随着作用光强的升高迅速上升，但是与强光适应 3 h 相比，弱光适应 3 h 后叶片的 NPQ 明显较低，且弱光与自然光下生长的叶片间差异较小(图 3-C, D)。但在作用光强上升的整个过程中，自然光下生长的叶片 NPQ 始终略高于弱光下生长的叶片(图 3-D)，表明自然光下生长的叶片在弱光适应 3 h 后仍然具有较强的过剩光能耗散能力。强光适应 3 h 后，弱光与自然光下生长的叶片间 NPQ 的差异更为明显。随着作用光强的上升，弱光下生长的叶片 NPQ 的上升幅度与最大值都明显低于自然光下生长的叶片，当作用光强为 $1\ 500\ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时，弱光下生长的叶片 NPQ 最大值仅为自然光下生长叶片的 87.5%(图 3-C)。

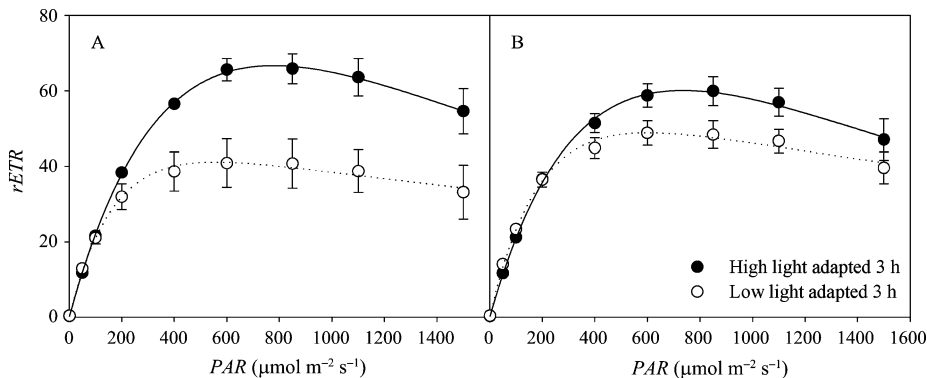


图 1 自然光(A)和弱光(B)条件下生长的小麦叶片分别在强光和弱光下适应 3 h 后的快速光曲线

Fig. 1 Rapid light curves of wheat leaves grown in full sunlight (A) and low light (B) after being adapted in high light and low light for 3 h

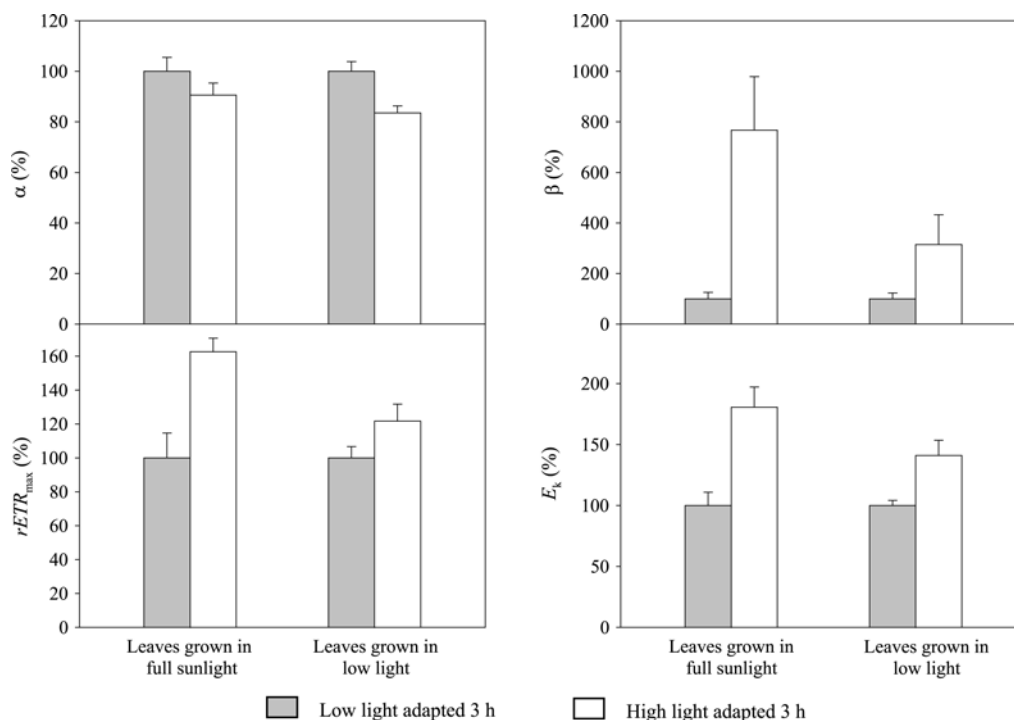


图 2 小麦叶片快速光曲线初始斜率 α 、曲线下部分斜率 β 、最大相对电子传递速率 $rETR_{max}$ 和半饱和光强 E_k 的变化
 Fig. 2 Changes of initial slope (α), decline slope (β), maximum relative electron transport rate ($rETR_{max}$), and minimum saturating irradiance (E_k) derived from rapid light curves of wheat leaves

随着作用光强的升高, F_m' 与 F_s 逐渐相互靠近, ΔF 下降 ($\Delta F = F_m' - F_s$), 强光与弱光适应叶片的 Φ_{PSII} 都随着作用光强的升高而迅速下降(图 3-E, F), 但两者下降的原因并不相同。强光适应下的叶片 F_s 平均上升 47.7%, 上升幅度较小, 因此 Φ_{PSII} 的下降更多的是由于 F_m' 下降造成的, 即 NPQ 的迅速升高减少了吸收光能进入反应中心的总能量(图 3-A, C); 而弱光适应下的叶片 F_s 的平均升幅达 115.8%(图 3-B), 表明有更多的 PS II 反应中心关闭, 这可归因于较低的光能利用能力^[22]。

弱光与自然光下生长的叶片于黎明前测定的 F_v/F_m 分别为 0.817 和 0.833, 弱光适应 3 h 后为 0.816 和 0.830, 无明显变化, 而强光适应 3 h 后, 弱光与自然光下生长的叶片 F_v/F_m 分别降低 8.6% 和 3.6%, 为 0.752 和 0.804, 弱光下生长叶片的降幅明显大于自然光下生长的叶片, 表明强光适应 3 h 后弱光下生长的叶片发生了光抑制。

3 讨论

小麦经 15 d 弱光处理后, 旗叶光合机构发生了一系列生理生化变化, 提高了对弱光环境的适应性, 如叶绿素含量尤其是叶绿素 b 的含量明显上升(表 1), 有利于提高叶片对弱光的吸收能力^[23], 光补偿点的下降也表明对弱光的利用能力增强。同时, 弱光处理降低了小麦叶片的光合能力, 如旗叶净光合速率、表观量子效率、羧化效率等均出现了不同程度的下降, 其中光饱和点下降幅度较大(表 2), 表明弱光下生长的小麦叶片对强光的利用能力下降。

从快速光曲线的结果来看, 弱光与自然光下生长的小麦叶片在强光和弱光下适应 3 h 后的表现明显不同。初始斜率 α 与光化学效率有关^[24], 弱光下生长的叶片在强光适应 3 h 后 α 降幅较大, 表明弱光下生长的叶片对强光的耐受能力下降。 β 值上升幅度较小表明弱光下生长的叶片相对电子传递速率在强光下的动态下调能力不足, 这很可能是弱光下生长的叶片在高光强下 NPQ 较低(图 3-C), 过剩光能耗散能力不足造成的^[11]。较低的 $rETR_{max}$ 表明弱光下生长的叶片光能利用能力不足; 较低的 E_k 则意味着弱光下生长的叶片在较低的光强下即达到饱和, 从而更容易产生过剩光能, 这可能也与光能利用能力较低有关。

光能对于植物的生长是必不可少的, 但是过多也会造成伤害。虽然弱光下生长的叶片较强的光能吸收能力在弱光环境下较为有利, 但是当光照充足时, 反而会增加其发生光抑制的可能性。非光化学猝灭(NPQ)可使部分光能以热的形式耗散, 避免或减轻过剩光能对光合机构的破坏^[25]。但是弱光下生长的叶片光能耗散能力较差, 在强光下差异尤为明显(图 3-C)。因此如遇连续阴雨之后突然转晴, 小麦叶片就容易受到过剩光能的伤害, 严重时可导致光漂白甚至死亡。要解决这一问题就需要培育广幅光强适应性小麦品种。通过化学方法如生长延缓剂 DPC 和营养物质 KH_2PO_4 协同作用可降低遮阴棉花的阴生程度, 提高其抵抗高温强光的能力^[9], 但该方法能否在小麦上适用, 尚需进一步研究。

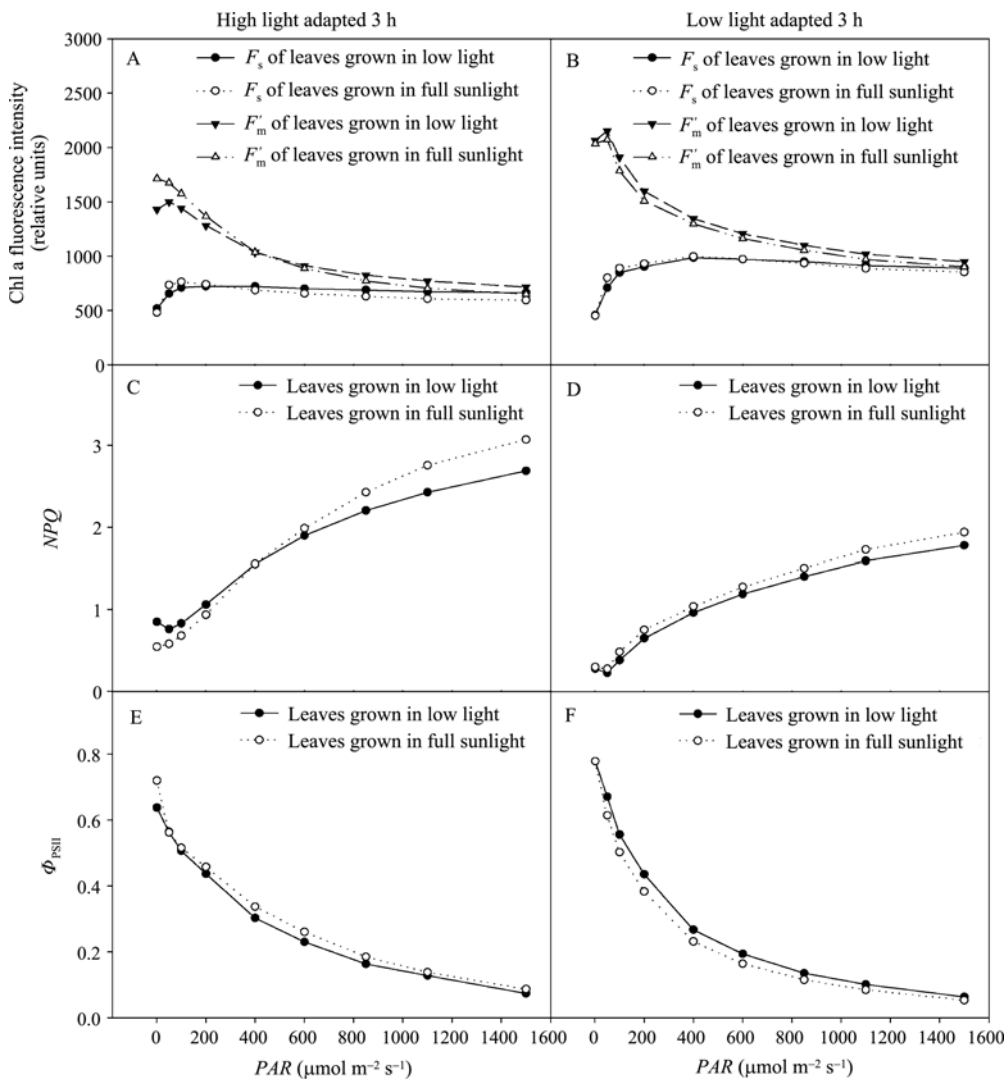


图 3 小麦叶片快速光曲线叶绿素荧光强度、NPQ 和 Φ_{PSII} 的变化
 Fig. 3 Changes of chlorophyll a fluorescence, NPQ, and Φ_{PSII} derived from rapid light curves of wheat leaves

强光和弱光适应 3 h 叶片间的差异远大于弱光与自然光下生长 15 d 的叶片(图 3), 表明小麦叶片光合机构对短时间光照强度的变化更为敏感, 这与植物对环境的适应性相一致。连续阴雨天气等较长时间光照环境的改变通常较为温和, 植物可通过调控基因的表达, 改变蛋白和色素的含量等微调手段对光合特性进行调节, 但是色素和蛋白的含量通常需要几天甚至几周的时间才能改变, 而植物每天都处在昼夜交替等更为剧烈的光强变化环境中, 这就要求植物对短时间的的光强变化作出更为迅速有效的响应。核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶等光合作用关键酶在 1 h 内就可以被完全激活, 叶黄素循环可以在几分钟内发挥作用, 而基于类囊体腔酸化的高能态猝灭几秒钟内就可以启动^[15,26]。在两种机制的共同作用下, 植物方能在多变的光照环境中, 以最优化的方式调节光合机构状态从而更好地适应环境。

References

- [1] Li Y-G(李永庚), Yu Z-W(于振文), Liang X-F(梁晓芳), Zhao J-Y(赵俊晔), Qiu X-B(邱希斌). Response of wheat yields and quality to low light intensity at different grain filling stages. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 2005, 29(5): 807-813 (in Chinese with English abstract)
- [2] He M-R(贺明荣), Wang Z-L(王振林), Gao S-P(高淑萍). Analysis on adaptability of wheat cultivars to low light intensity during grain filling. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2001, 27(5): 640-644 (in Chinese with English abstract)
- [3] Pei B-H(裴保华), Yuan Y-X(袁玉欣), Wang Y(王颖). The effect of simulation tree shading to wheat growth and output. *J Agric Univ Hebei* (河北农业大学学报), 1998, 21(1): 1-5 (in Chinese with English abstract)
- [4] Zhou J-Z(周继泽), Liu D-J(柳德钧), Cheng G-Q(程国强). Studies on the physiological response of shading to wheat grain filling. *J Henan Vocation-Technical Teachers Coll* (河南职技师

- 院学报), 1995, 23(3): 12–15 (in Chinese with English abstract)
- [5] Liu X(刘霞), Yin Y-P(尹燕桦), Jiang C-M(姜春明), He M-R(贺明荣), Wang Z-L(王振林). Effects of weak light and high temperature stress after anthesis on flag leaf chlorophyll fluorescence and grain fill of wheat. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, 2005, 16(11): 2117–2121 (in Chinese with English abstract)
- [6] Xu D-Q(许大全), Zhang Y-Z(张玉忠), Zhang R-X(张荣铎). Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiol Commun (植物生理学通讯)*, 1992, 28(4): 237–243 (in Chinese)
- [7] Demming-Adams B, Adams III W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1992, 43: 599–626
- [8] Lichtenthaler H K, Burkart S. Photosynthesis and high light stress. *Bulg J Plant Physiol*, 1999, 25: 3–16
- [9] Yang X-H(杨兴洪), Zou Q(邹琦), Zhao S-J(赵世杰). Photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence in leaves of cotton plants grown in full light and 40% sunlight. *Acta Phytocool Sin (植物生态学报)*, 2005, 29(1): 8–15 (in Chinese with English abstract)
- [10] Öquist G, Anderson J M, McCaffery S, Chow W S. Mechanistic differences in photoinhibition of sun and shade plants. *Planta*, 1992, 188: 422–431
- [11] Ralph P J, Gademann R. Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquat Bot*, 2005, 82: 222–237
- [12] Kühl M, Chen M, Ralph P J, Schreiber U, Larkum A W D. A niche for cyanobacteria containing chlorophyll d. *Nature*, 2005, 433: 820
- [13] White A J, Critchley C. Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynth Res*, 1999, 59: 63–72
- [14] Seródio J, Vieira S, Cruz S, Barroso F. Short-term variability in the photosynthetic activity of microphytobenthos as detected by measuring rapid light curves using variable fluorescence. *Mar Biol*, 2005, 146: 903–914
- [15] Ralph P J, Polk S M, Moore K A, Orth R J, Smith Jr W A. Operation of the xanthophyll cycle in the seagrass *Zostera marina* in response to variable irradiance. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2002, 271: 189–207
- [16] Schreiber U, Gademann R, Ralph P J, Larkum A W D. Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. *Plant Cell Physiol*, 1997, 38: 945–951
- [17] Zhao S-J(赵世杰), Shi G-A(史国安), Dong X-C(董新纯). Laboratory Guide for Plant Physiology (植物生理学实验指导). Beijing: Beijing Science & Technology Press, 2002. pp 55–57 (in Chinese)
- [18] Bassman J H, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clones. *Tree Physiol*, 1991, 8: 145–159
- [19] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quenching of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 1989, 990: 87–92
- [20] Platt T, Gallegos C L, Harrison W G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J Mar Res*, 1980, 38: 687–701
- [21] Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochim Biophys Acta*, 1990, 1020: 1–24
- [22] Schreiber U. Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: An overview. In: Papageorgiou G C, Govindjee eds. Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004. pp 279–319
- [23] Lichtenthaler H K, Babani F. Light adaptation and senescence of the photosynthetic apparatus: Changes in pigment composition, chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic activity. In: Papageorgiou G C, Govindjee, eds. Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2004. pp 713–736
- [24] Saroussi S, Beer S. Alpha and quantum yield of aquatic plants derived from PAM fluorometry: uses and misuses. *Aquat Bot*, 2007, 86: 89–92
- [25] Müller P, Li X P, Niyogi K K. Non-photochemical quenching: A response to excess light energy. *Plant Physiol*, 2001, 125: 1558–1566
- [26] Pascal A A, Liu Z F, Broess K, Oort B V, Amerongen H V, Wang C, Horton P, Robert B, Chang W R, Ruban A. Molecular basis of photoprotection and control of photosynthetic light-harvesting. *Nature*, 2005, 436: 134–137