

北京地区大叶黄杨春初返青过程的叶绿素荧光动力学研究

钟传飞^{1,2} 武晓颖¹ 姚洪军¹ 施征¹ 高荣孚¹

(1 北京林业大学生物科学与技术学院 2 北京市农林科学院林业果树研究所)

摘要: 该文利用调制式荧光仪与氧电极技术, 研究北京地区大叶黄杨在春初返青过程中的荧光动力学及光合放氧的变化, 探讨常绿阔叶植物在北方越冬过程中抵御逆境的适应机制, 同时借助稳态荧光动力学曲线的变化揭示植物返青过程光暗反应的动态变化。结果表明: 冬季大叶黄杨阳生叶与阴生叶的PSⅡ光化学效率、光合速率均很低; 光合电子传递不顺畅, 低温强光双重胁迫导致阳生叶比阴生叶的电子链阻塞更严重; 捕光天线系统遭遇破坏, 这是植物减少过多激发能对PSⅡ反应中心破坏的一种光保护机制; PSⅡ保持较高的开放程度, 借此减小激发能在供体侧积累对反应中心造成的伤害; 同时非线性电子传递和天线系统之外的能量耗散是大叶黄杨越冬过程重要的光保护机制。初春随着温度的回升, 捕光天线系统、光合电子链的活性、光合速率逐渐恢复。倒春寒发生时, 大叶黄杨再次发生光抑制现象。

关键词: 叶绿素荧光动力学; 大叶黄杨; 低温; 光抑制; 光保护

中图分类号: S718.43 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1522(2008)06-0009-07

ZHONG Chuan-fei^{1,2}; WU Xiao-ying¹; YAO Hong-jun¹; SHI Zheng¹; GAO Rong-fu¹. Characteristics of chlorophyll a fluorescence kinetics of *Euonymus japonicus* during early spring in Beijing region.

Journal of Beijing Forestry University (2008) 30(6) 9-15 [Ch, 28 ref.]

1 College of Biological Sciences and Biotechnology, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China;

2 Beijing Institute of Forestry and Pomology, 100093, P. R. China.

The kinetics of chlorophyll a fluorescence and photosynthesis oxygen evolution of *Euonymus japonicus* in early spring in Beijing region was examined using PAM2100 and OXYLAB. The goal of this study is to investigate the acclimation mechanism of evergreen broad-leaf plants against low temperature in winter in Beijing region. In addition, the dynamic changes between light reaction and carbon assimilation were also discussed. The results indicated that the photosynthetic rate of sun leaves and the photochemical rate of photosystem II(PSII) for shade leaves were very low in winter. Meanwhile, photosynthetic electron transport was blocked. Under the stress of low temperature and high light, photoinhibition of sun leaves was more serious than that of shade leaves. Excessive excitation energy was reduced due to the damage of light-harvesting antenna in winter. PSII maintained high opening degree to decrease the harm of excitation energy to the centre of PSII. Nonlinear electron transport and heat dissipation except for the antenna system were also important photoprotection ways for *E. japonicus* in winter. Consequently, activity of light-harvesting antenna system as well as that of photosynthetic chain and photosynthetic rate recovered gradually as air temperature rising in early spring. But photoinhibition would take place again when low temperature happened in late spring.

Key words chlorophyll a fluorescence kinetics; *Euonymus japonicus*; low temperature; photoinhibition; photoprotection

近年来全球气候变化对植物的影响日益严重, 常绿植物越冬机制逐渐成为植物光合生理研究的热

点^[1]。当植物吸收的光能过多时, 植物会通过各种方式来排除或减小多余的光能对其造成的伤害。由

收稿日期: 2008-01-28

http://www.bjfujournal.cn, http://journal.bjfu.edu.cn

基金项目: 国家自然科学基金项目(30571267)、北京林业大学研究生自选课题基金项目(04SW002)。

第一作者: 钟传飞, 博士。主要研究方向: 植物生理。电话: 010-82592157 Email: zhongchuanfei200@163.com 地址: 100093 北京市香山瑞王坟甲 12 号北京市农林科学院林业果树研究所。

责任编辑: 高荣孚, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 植物光生物学。电话: 010-62338219 Email: gaorf@bjfu.edu.cn 地址: 100083 北京林业大学生物科学与技术学院

(C) 1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

于种间的差异,不同的植物会采取不同的防御措施来应对冬季低温胁迫及低温强光双重胁迫的伤害^[2-9]。

常绿针叶植物广泛分布于寒带与北温带,因此其越冬光抑制问题研究较深入。^[1] quiest^[1]总结了常绿针叶植物越冬光合生理机制,冬季光合碳同化逐渐停止,造成光反应的激发能大量积累,形成活性氧,进而导致D1蛋白降解,PSⅡ发生光抑制。同时植物采取多种光保护措施抵抗冬季胁迫,如增强叶黄素循环,加强天线系统热耗散、环式电子传递及活性氧清除能力。

然而,常绿阔叶植物在其原产地亚热带或暖温带,四季都可以进行光合作用,故其越冬光抑制受关注较少。随着全球气候变暖和城市园林需要,常绿阔叶树种北线不断向北移,引种到北方后冬季气温环境骤降,植物光合作用过程必然发生变化,但光合生理生态机制尚不清楚。另一方面,北京地区正处于暖温带与北温带的交界处,是很多常绿阔叶植物的北线。因此研究该地区的常绿阔叶植物越冬光抑制问题更具典型性,能够为常绿阔叶植物在北方城市园林的推广应用提供理论依据。

原产亚热带北缘的常绿阔叶植物大叶黄杨(*Euonymus japonicus*)是北方城市绿化的主要树种之一。研究表明大叶黄杨在北京地区越冬进程中,叶片水分、淀粉粒、膜透性、气孔开闭、蛋白质、脯氨酸等抗寒生理生化指标均发生变化^[10-12]。这些变化必然会导致光合生理功能随之改变。

叶绿素荧光动力学理论被广泛应用于逆境生理的研究中^[13-14]。但是这方面的研究还主要集中于PSⅡ或PSⅠ自身的变化上,而很少把这两者以及它们之间的光合电子传递链及其后面的暗反应作为一个整体来研究。本课题组近期研究发现,PAM2100调制式荧光仪增加远红光处理后,通过荧光动力学曲线的分析,不但可以获得常规的荧光参数,更重要的是还可以推测整个光合作用光反应与暗反应的动态变化^[15-16]。

因此,本文借助叶绿素荧光动力学及光合放氧动力学两种手段,揭示冬末春初环境胁迫解除过程及倒春寒发生时大叶黄杨的捕光天线系统、电子传递动力学、PSⅡ光抑制、碳同化转变机制。

1 材料与方法

1.1 材 料

我们选取北京林业大学校园内自然生长在高层建筑物两侧的阴生与阳生的大叶黄杨,取植株顶层叶片为实验对象。其地理位置为,40°N, 116°19' E,(C)1994-2025 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

海拔50 m左右,属暖温带大陆性季风气候。

荧光动力学与放氧活性测定分别于2005年2月23日、3月7日、3月14日、3月22日上午进行。采用离体测定方式,从室外将带叶片的枝条剪下,插入水中,在室内迅速进行测定。设3次重复。

1.2 测定方法

1.2.1 叶绿素荧光动力学测定

利用德国Walz公司生产的PAM2100调制式荧光仪(Portable Chlorophyll Fluorometer; 德国Heinz Walz GmbH公司生产)和数据采集软件DA-2000分别对阴生与阳生的大叶黄杨叶片进行荧光诱导曲线测定,测定之前暗适应15 min,然后选择饱和脉冲模式进行荧光诱导曲线的测定,每条曲线测定时间为340 s,采样速率为20 ms/点,测定过程中光化光(AL-10 s)一饱和脉冲光(SL-1 s)一远红光(FrL-3 s)一黑暗(6 s)相继打开形成一个诱导周期,每个周期持续20 s。

测定参数包括 F_t (实时荧光)、 F_0 (暗适应后最小荧光)、 F_m (暗适应后最大荧光)、 F_s (稳态荧光)、 F'_0 (光适应下最小荧光)、 F'_m (光适应下最大荧光)、 F_v (可变荧光)以及通过这几个参数计算得到的光化学猝灭(qP)、非光化学猝灭(NPQ)、PSⅡ最大量子产额(F_v/F_m)、PSⅡ有效量子产额(Yield)、电子传递速率(ETR)。此外,我们通过 qP 、 F'_0 、 F_s 计算了新的光化学猝灭参数 qL 的变化(注: $qL = qP \times F'_0/F_s$, 基于各光合反应中心是一个相互关联的网络系统的光化学猝灭,比 qP 更科学^[17])。

1.2.2 光合放氧速率测定

采用英国Hansatech公司生产的Oxylab氧电极对阴生与阳生大叶黄杨分别进行光合放氧速率的测定,反应液为20 mmol/L的NaHCO₃溶液。首先用剪刀剪下1 cm²叶片(避免剪到主脉),放入针管中加入反应液后抽真空,以便反应液渗进叶片中,再将叶

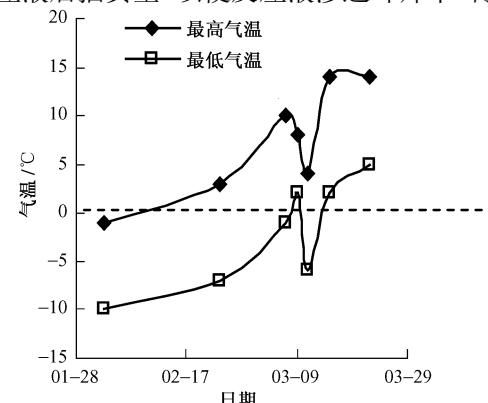


图1 2005年初春北京气温变化

片剪成 25 块 0.04 cm^2 的小块, 放入反应池中, 加入 1.5 mL 反应液, 照光进行光合放氧测定, 测定温度为 25°C。光强 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

2 结果与分析

2.1 春初温度变化

由图 1 可以看出, 在冬末春初的返青过程中, 2005 年 2 月初到 2005 年 3 月初气温持续升高, 但夜晚最低气温一直在 0°C 以下。2005 年 3 月 8 日夜晚最低温度首次高于 0°C, 3 月 14 日倒春寒来临, 夜温

再次降至 0°C 以下。3 月 15 日倒春寒结束, 最低夜温再次回升到 0°C 以上并持续上升。

2.2 返青前后大叶黄杨荧光动力学曲线的变化

因为荧光强度的变化能够反映 Q_A 的氧化还原状态的变化, 而 Q_A 是光合电子传递链一部分, 它的氧化还原状态取决于其两侧电子链的电子传递的速率差, 因而我们可以通过对荧光动力学曲线的变化来探讨植物光合电子链的状态。

图 2 显示的是大叶黄杨阴生叶与阳生叶返青前后的荧光诱导曲线变化。返青之前, 大叶黄杨阴生

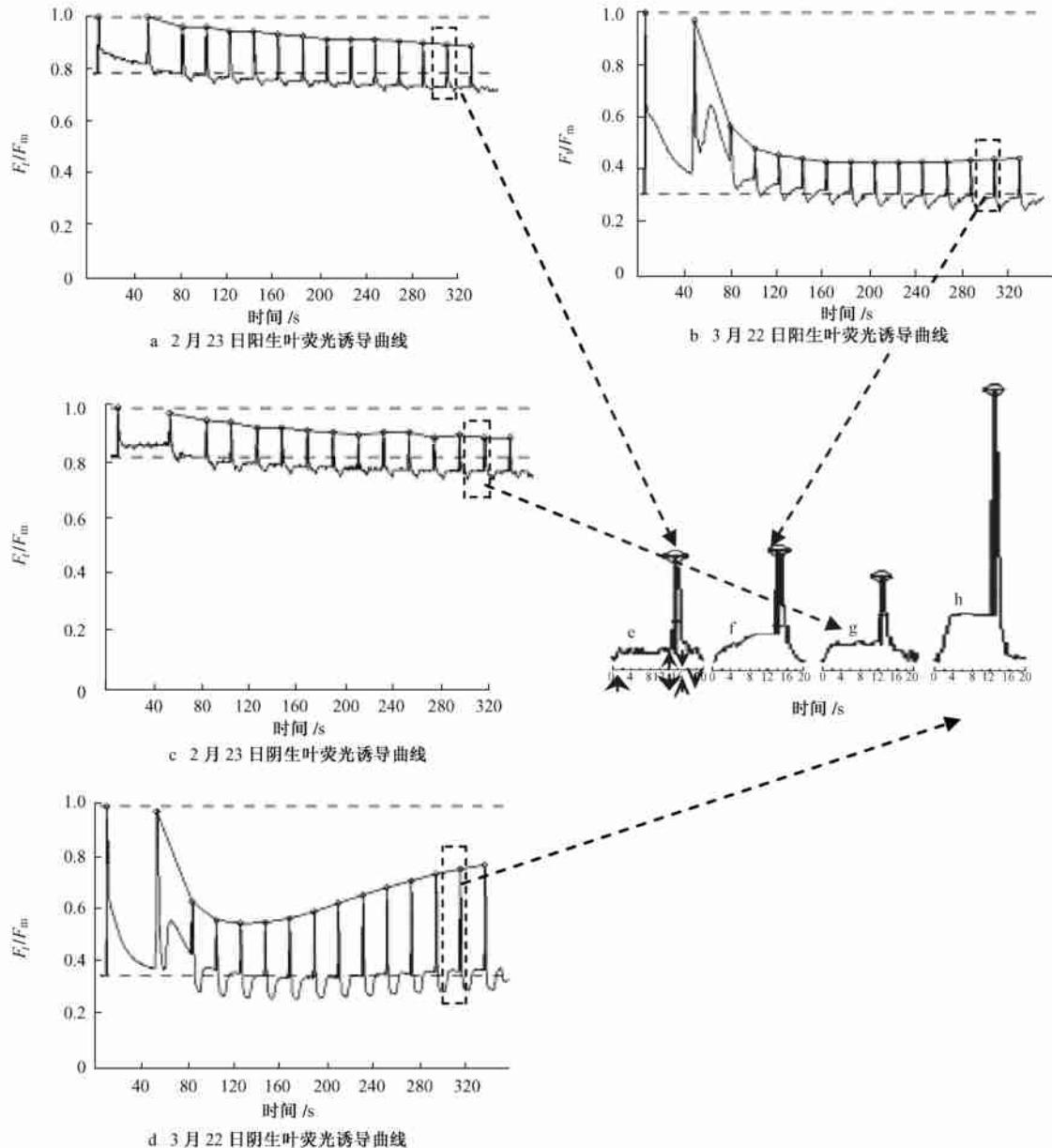


图 2 返青前后大叶黄杨阴生叶与阳生叶的荧光动力学曲线变化

FIGURE 2 Chlorophyll a fluorescence kinetics curves measured with both sun and

shade leaves of regreening *E. japonicus* in the early spring of Beijing region

注: 图 e,f,g,h 分别为图 a,b,c,d 中虚框部分的放大图。

↑↓ 分别指 AL 开与关; ▲▼ 分别指 SL 开与关; ↑▼ 分别指 FL 开与关。

叶与阳生叶(图2a、c、e、g)均处于异常状态。由图2a、c可见,阳生叶与阴生叶的荧光动力学曲线处于相对较高的水平,不同光质的光交替作用时,曲线的动力学变化幅度很小,而且诱导过程中 F_s 、 F_m' 的变化幅度也很小。由此可知,此时植物整体的光合活性较低。将稳态荧光诱导曲线放大之后(图2e、g),在AL、SL、FL的交替作用下,植物荧光的相对强度从 F_0' 到 F_s 及从 F_m' 到 F_0' 的变幅较小,而且从 F_m' 到 F_0' 下降得慢。曲线 F_t 很粗糙,这说明电子链不通畅。由图2中还可以看出阳生叶动力学曲线比阴生叶的动力学曲线更粗糙,阳生叶的 F_0' 到 F_s 的上升幅度也比阴生叶小,这说明在遭受低温高光强双重胁迫条件下阳生叶受到的光抑制比阴生叶更严重。

返青后的阴生叶的叶绿素荧光动力学曲线基本恢复正常(图2d、h),AL、SL、FL交替作用时,荧光动力学曲线上下波动的幅度比返青前大幅增加,这说明此时植物的光合活性有所恢复。从图2d来看, F_s 经过一段时间诱导后逐渐下降并达到稳态,而 F_m' 在荧光诱导的前120 s出现下降趋势。这是由于类囊体膜两侧质子梯度的建立引起了NPQ增加,随后由于卡尔文循环逐渐启动导致质子梯度降低,使得NPQ又逐渐减小,从而导致 F_m' 回升并达到稳态。稳态的诱导曲线放大以后可以看到(图2h)返青后阴生叶的曲线变得平滑,FL打开后 F_t 迅速从 F_m' 下降到 F_0' ,AL打开后 F_t 迅速从 F_0' 上升到 F_s 。相比之下,返青后的阳生叶还未完全恢复正常(图2b),虽然经过AL诱导后 F_s 、 F_m' 可以降到一个比较低的稳态,但是与阴生叶(图2d)不同,阳生叶的 F_m' 在120 s后没有再次回升,主要原因是此时的NPQ较强(图7)。由图2f的曲线斜率变化来看,返青后阳生叶 F_m' 到 F_0' 下降速度较快,降幅也较大,但都不如阴生叶;而从 F_0' 到 F_s 的变化过程来看,虽然 F_t 上升的幅度有所增加,但是上升速度较慢,且上升过程中曲线仍较粗糙,这说明光合电子传递链没有完全畅通。

2.3 返青过程中荧光动力学参数的变化

F_0 反映了激发能从捕光天线系统传递到PS II反应中心之前的衰减过程,此时PS II反应中心处于完全开放状态,其大小与捕光天线系统及PS II反应中心的状态都有密切的关系,捕光天线遭受破坏会导致 F_0 减小,而PS II反应中心受到破坏会导致 F_0 增加^[13, 18-19]。通过结合 F_0 的变化和 F_v/F_m 等其他参数的变化就可以推断出光抑制是发生在反应中心还是天线系统。由图3可以看出返青过程中大叶黄杨阳生叶与阴生叶的 F_0 均表现出了上升的趋势。

初期,阳生叶与阴生叶实测值及上升速率相当,3月7日之后阳生叶仍保持上升趋势,而阴生叶在倒春寒来临时出现了下降趋势,之后迅速上升,且上升速度比阳生叶快。3月22日时阴生叶的 F_0 明显大于阳生叶。

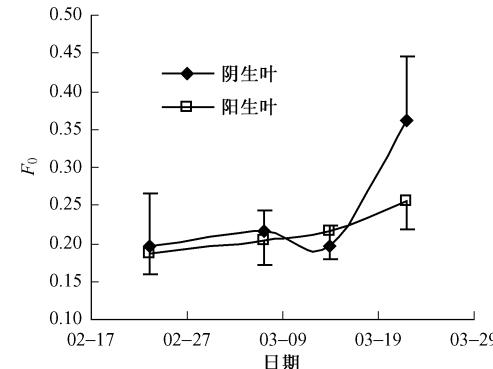


图3 大叶黄杨返青过程阴生叶与阳生叶的 F_0 变化

FIGURE 3 F_0 measured with both sun and shade leaves

of regreening *E. japonicus* in the early spring

F_m 与PQ库的容量大小正相关^[20]。PQ是光合膜的一个脂溶性的电子传递体,其数量的多少不但决定了植物光合电子传递的能力,而且PQ穿梭对于类囊体膜两侧的质子梯度的建立也是至关重要的。由图4可见,返青过程中大叶黄杨阳生叶与阴生叶的 F_m 也均表现出了上升的趋势,2月22日到3月7日之间阳生叶与阴生叶的变化几乎重合,3月14日随着倒春寒来临均出现了下降的趋势,倒春寒之后随温度的回升, F_m 也迅速升高,其中阴生叶回升速度更快。

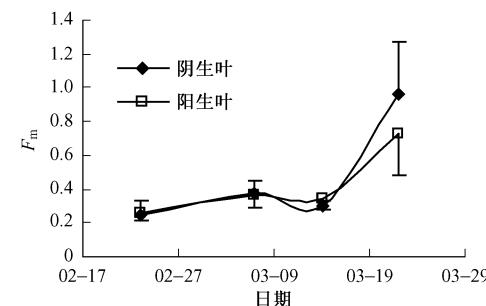
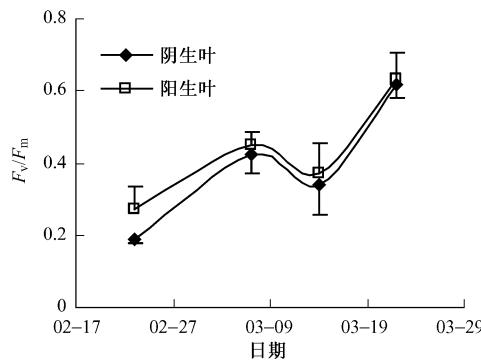


图4 大叶黄杨返青过程阴生叶与阳生叶的 F_m 变化

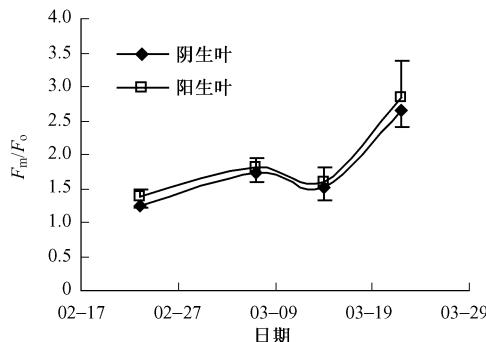
FIGURE 4 F_m measured with both sun and shade leaves

of regreening *E. japonicus* in the early spring

F_v/F_m 是PS II的最大量子产额,它的降低意味着PS II最大光化学效率的降低^[19],正常植物 F_v/F_m 一般在0.83左右,PS II反应中心发生光抑制时会降低。由图5可知在春初低温时 F_v/F_m 较低,从总的的趋势来看,随着返青温度的升高, F_v/F_m 逐渐升高,倒春寒时 F_v/F_m 出现了下降趋势,之后再次回升。

图 5 大叶黄杨返青过程阴生叶与阳生叶的 F_v/F_m 变化FIGURE 5 F_v/F_m measured with both sun andshade leaves of regreening *E. japonicus* in the early spring

F_m/F_0 可以反映 PS II 与 PS I 之间天线系统的状态转变, 这是植物的一种保护机制。如果只发生光吸收截面的变化 F_m/F_0 比值不变, 而 PS II 向 PS I 的激发能满溢变化则会使 F_m/F_0 降低^[25]。由图 6 可以看出返青过程中, F_m/F_0 对温度变化较敏感。总趋势是随温度的升高而升高, 但是早春低温与倒春寒来临时 F_m/F_0 较低, 说明低温导致 PS II 的激发能均向 PS I 满溢。从总的变化来看, 随着温度的升高激发能向 PS II 分配的比例逐渐增加。

图 6 大叶黄杨返青过程阴生叶与阳生叶的 F_m/F_0 变化FIGURE 6 F_m/F_0 measured with both sun and shadeleaves of regreening *E. japonicus* in the early spring

逆境条件下, 当碳同化(即暗反应)受限制时, 植物吸收的光能就会超过它的光化学反应所需要的范围, 过多的光能就会转化成热能耗散掉, 这是一种保护机制。荧光参数 NPQ 反映了植物的热耗散能力^[23-24]。由图 7 可知, 2 月 23 日返青前, 阳生叶与阴生叶的热耗散均很低, 到 3 月 7 日时虽然随着温度有所升高(图 1), 但热耗散变化不大; 而当倒春寒来临时, 阳生叶的热耗散迅速升高, 并持续到 3 月 22 日, 而阴生叶的热耗散稍有升高, 之后逐渐降低。由图 7 可以看出倒春寒过后阴生叶与阳生叶的热耗散变化趋势截然不同。

光化学猝灭 qL 与 Q_A 的氧化还原状态关系密切, 反映了光适应时 PS II 的开放程度^[13, 25], PS II 开

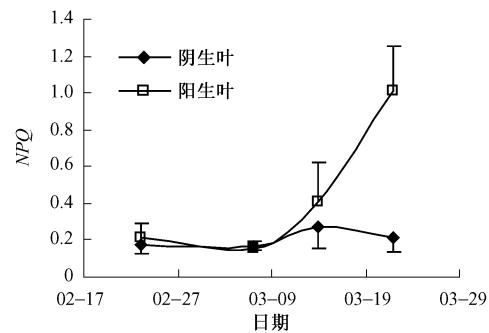
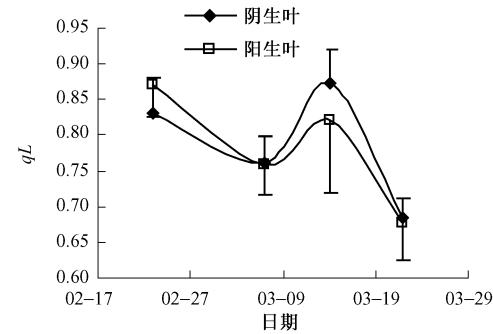


图 7 大叶黄杨返青过程阴生叶与阳生叶的 NPQ 变化

FIGURE 7 NPQ measured with both sun and shade leaves

of regreening *E. japonicus* in the early spring

放程度越大则其转运电子的能力越强。由图 8 可知, 阳生叶与阴生叶的光化学猝灭的变化趋势相一致, 返青前 2 月 23 日时开放的 PS II 所占的比例较高, 随着温度升高, PS II 的开放程度反而减小, 倒春寒来临时 PS II 的开放程度再次增加, 温度回升后又迅速减小。

图 8 大叶黄杨返青过程阴生叶与阳生叶的 qL 变化FIGURE 8 qL measured with both sun and shade leaves ofregreening *E. japonicus* in the early spring

返青过程阴生叶与阳生叶的电子传递速率 ETR 变化趋势一致(图 9), 均随着温度的升高而升高。倒春寒来临时出现了下降趋势, 之后再次回升, 只是二者的恢复速度稍有差异。倒春寒之前阳生叶的 ETR 均比阴生叶高, 但倒春寒过后阴生叶的 ETR 恢复速度较快。3 月 22 日时阴生叶的 ETR 明显高于阳生叶说明返青后阴生叶的电子传递链的恢复程度要比阳生叶高, 这一结果与荧光诱导曲线变化的结果(图 2)一致。

2.4 返青过程中大叶黄杨光合放氧能力的变化

光合放氧速率(photosynthetic rate)由光反应和暗反应的速率共同决定, 反映了植物的同化能力。图 10 显示, 无论阳生叶还是阴生叶, 2 月 23 日返青前大叶黄杨的净光合放氧速率都为负值, 说明返青前大叶黄杨的光合放氧速率小于呼吸耗氧速率; 随着气温的升高, 净光合放氧速率均不断地提高。3 月初大叶黄杨叶片的净光合放氧速率大于 0, 倒春寒来临时阴生叶的净光合速率仍保持之前速率增

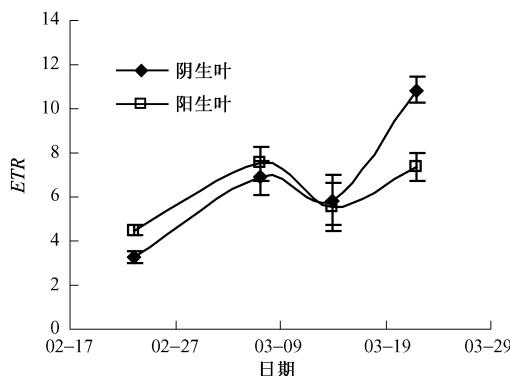


图 9 大叶黄杨返青过程阴生叶与阳生叶的 ETR 变化

FIGURE 9 ETR measured with both sun and shade leaves

of regreening *E. japonicus* in the early spring

加,而阳生叶的上升速率有所减小,3月14日之后二者的净光合速率开始下降。由此可见,总的光合速率对倒春寒的响应要滞后于光反应。

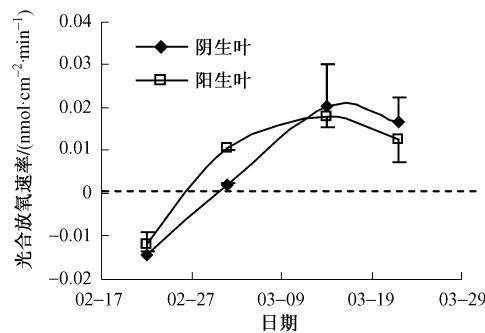


图 10 大叶黄杨返青过程阴生叶与阳生叶的光合速率变化

FIGURE 10 Photosynthetic rates measured with both sun and shade leaves of regreening *E. japonicus* in the early spring

3 讨 论

3.1 常绿阔叶植物冬季光抑制机制和光保护机制

图 10 表明,冬季大叶黄杨阴生叶与阳生叶的碳同化速率极低,必然导致光合电子链处的激发能累积,形成活性氧对 PS II 造成伤害,因此冬季 PS II 光化学效率极低(见图 5);而冬季 F_0 和 F_v/F_m 均较低,说明 PS II 捕光天线系统遭到了破坏,这同时是植物减少 PS II 供体侧激发压的一种光保护机制^[26-27]。冬季阳生叶与阴生叶的叶绿素荧光诱导曲线动力学波动幅度均很小(图 2a、c),再次说明此时二者整个光暗反应运转速率都很低^[15]。

将稳态荧光诱导曲线放大之后(图 2e、g)可以看出阳生叶的 $F_0' - F_s'$ 诱导曲线比阴生叶的更粗糙,表明低温高光双重胁迫导致大叶黄杨的 PS II 到 PS I 光合电子传递链阻塞更加严重^[15]。ETR 的结果也验证了这一点(见图 10)。

返青前大叶黄杨的 qL 较高(图 8),表明 PS II 反应中心的开放程度较大^[13, 25],这是植物减少激发能在 PS II 供体侧累积对反应中心伤害的一种光保护

机制。而此时光合放氧速率极低(图 10),说明由 PS II 传出的大部分电子并未传递到末端电子受体 NADP⁺ 用于制造还原力,暗示非线性电子传递的存在。

一般情况下植物吸收光能的 90%以上将会转变为热能,这也是减少激发压的光保护措施。冬季常绿针叶植物会通过加强叶黄素循环,进一步增加天线系统的热耗散^[1]。而本研究表明,冬季大叶黄杨天线系统热耗散反而很弱(图 7),这是天线系统遭遇破坏引起的。从物理化学的角度来看,冬季低温有助于加强植物的热耗散,由此推断大部分的能量主要通过天线系统之外的热耗散过程排除掉,如质子梯度能量耗散、反应中心热耗散等。

3.2 反青过程的光合作用机制转变

随着气温回升,植物光合机构的活性逐渐恢复,诱导曲线逐渐恢复正常。由图 2 可以看出阴生叶恢复的速度要比阳生叶快,返青后阴生叶基本恢复正常,各阶段荧光动力学变化 $F_0' - F_s' - F_m'$ 的幅度较大。而阳生叶曲线的平滑度要比阴生叶差,荧光动力学变化幅度也较小,表明阳生叶的电子链还未完全恢复。从荧光参数来看,阴生叶与阳生叶的 F_0 、 F_v/F_m 、ETR 等参数均随温度的升高而升高,表明天线系统与 PS II 反应中心的光化学活性逐渐恢复,而光合放氧速率也呈现了相同的变化趋势。由此可见,整个光合机构在逐渐的恢复。

3月14日倒春寒来临时,大叶黄杨的光合活性也发生了相应的变化。图 5 显示两种生态型叶 F_v/F_m 降低,说明 PS II 的光抑制程度再次加重;图 10 表明光合放氧速率对倒春寒的响应相对滞后。阴生叶与阳生叶的 F_0 在倒春寒时分别表现出了不同的变化,阴生叶 F_0 减小,而阳生叶 F_0 增加。可见两种生态型的叶片分别采取了不同的防御措施,阴生叶可能采取加强叶黄素循环的热耗散机制^[28],而阳生叶可能以 PS II 反应中心可逆失活的热耗散机制为主^[18]。

倒春寒发生时,阴生叶与阳生叶的 NPQ 均有所增加,说明此时植物通过加强热耗散来抵御逆境的伤害,其中阳生叶加强的幅度较大。而倒春寒之后,随着温度的回升,阴生叶的 NPQ 逐渐减小,而阳生叶的 NPQ 仍在升高。造成这种差异的原因如下:返青过程二者天线系统恢复速率不同,故其热耗散潜力不同,而气温回升又会导致能量流向光化学反应的部分增加,同时,其他能量耗散过程也会发生变化。因此返青过程的热耗散问题是天线系统热耗散、光化学反应、其他热耗散相互竞争的结果,阳生叶与阴生叶各部分恢复速度的差异导致了二者天线系统热耗散变化的差异。

参考文献

- [1] QUIST G, NORMAN P. Photosynthesis of overwintering evergreen plants [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 54: 329–355.
- [2] HURRY V M, HUNER N P A. Low growth temperature effects a differential inhibition of photosynthesis in spring and winter wheat [J]. *Plant Physiol*, 1991, 96(2): 491–497.
- [3] OTTANDER C, CAMPDELL D, QUIST G. Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris* [J]. *Planta*, 1995, 197: 176–183.
- [4] HURRY V M, STRAND ?, TOBIASSEN M, et al. Cold hardening of spring and winter wheat and rape results in different effects on growth, carbon metabolism, and carbohydrate content [J]. *Plant Physiol*, 1995, 109: 697–706.
- [5] HUNER N P A, QUIST G, SARHAN F. Energy balance and acclimation to light and cold [J]. *Trends Plant Science*, 1998, 3: 224–230.
- [6] SAVITCH L V, LEONARDOS E D, KROL M, et al. Two different strategies for light utilisation in photosynthesis in relation to growth and cold acclimation [J]. *Plant Cell Environment*, 2002, 25: 761–771.
- [7] SAVITCH L V, MASSACCI A, GRAY G R, et al. Acclimation to low temperature or high light mitigates sensitivity to photoinhibition: Roles of the Calvin cycle and the Mehler reaction [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27: 253–264.
- [8] SAVITCH L V, HARNEY T, HUNER N P A. Sucrose metabolism in spring and winter wheat in response to high irradiance, cold stress and cold acclimation [J]. *Physiol Plant*, 2000, 108: 270–278.
- [9] QUIST G, GARDESTROM P M, HUNER N P A. Metabolic changes during cold acclimation and subsequent freezing and thawing [M]// BIGRAS F J, COLOMBO S J. *Conifer cold hardiness*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001: 137–163.
- [10] 董丽, 路艳红, 黄亦工, 等. 常绿阔叶植物越冬期间叶片水分及淀粉粒的动态变化 [J]. 北京林业大学学报, 2002, 24: 76–81.
- DONG L, LU Y H, HUANG Y G, et al. Changes of water content and starch grain in the leaves of evergreen broad-leaf plants during overwintering [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2002, 24: 76–81.
- [11] 熊佑清, 李崇涛, 刘晓辉. 大叶黄杨的抗寒性及其应用研究 [J]. 中国园林, 2004(4): 36–37.
- XIONG Y Q, LI C T, LIU X H. A study of the cold resistance of *Euonymus japonicus* and its application [J]. *Chinese Landscape Architecture*, 2004(4): 36–37.
- [12] 董丽, 贾桂霞, 苏雪痕. 常绿阔叶植物越冬期间叶片组织结构的适应性变化 [J]. 园艺学报, 2003, 30(1): 59–64.
- DONG L, JIA G X, SU X H. Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2003, 30(1): 59–64.
- [13] DEELL J R, TOIVONEN P M A. *Practical applications of chlorophyll fluorescence in plant biology* [M]. Boston: Kluwer Academic Publishers, 2003.
- [14] PAPAGEORGIOU G C, GOVINDJE E. *Chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis* [M]. Dordrecht: Springer-Verlag, 2004.
- [15] 钟传飞, 沈应柏, 武晓颖, 等. 稳态荧光动力学理论研究 [C]// 2007 中国光合作用学术研讨会议论文摘要汇编. 北京: 中国植物生理学会, 2007.
- ZHONG C F, SHEN Y B, WU X Y, et al. Studies on theory of steady-state Chlorophyll a fluorescence kinetics [C]// *Abstract Compiling of China Conference on Photosynthesis* 2007. Beijing: Chinese Society of Plant Physiology, 2007.
- [16] 钟传飞, 武晓颖, 高志奎, 等. 北京地区两种常绿阔叶植物越冬过程的光合特性研究 [C]// 中国植物生理学会全国学术会议论文摘要汇编. 北京: 中国植物生理学会, 2007.
- ZHONG C F, WU X Y, GAO Z K, et al. Studies on photosynthesis of two broad-leaved evergreen species of Beijing in winter [C]// *Abstract Compiling of China Symposium on Plant Physiology* 2007. Beijing: Chinese Society of Plant Physiology, 2007.
- [17] KRAMER G J, OLAVI K G, EDWAEDS E. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes [J]. *Photosynthesis Research*, 2004, 79: 209–218.
- [18] 许大全. 光合作用效率 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 136–150.
- XU D Q. *Efficiency of photosynthesis* [M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2002: 136–150.
- [19] LAZAR D. Chlorophyll a fluorescence induction [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1999, 1412: 1–28.
- [20] ZHU X G, GOVINDJE E, BAKER N R, et al. Chlorophyll a fluorescence induction kinetics in leaves predicted from a model describing each discrete step of excitation energy and electron transfer associated with photosystem II [J]. *Planta*, 2005, 223: 114–133.
- [21] KRAUS E, KRAUSE G H. Photoinhibition of photosynthesis, an evaluation of damaging and protective mechanisms [J]. *Physiol Plant*, 1988, 74: 566–574.
- [22] FORK D G, SATOH K. The control by state transitions of the distribution of excitation energy in photosynthesis [J]. *Annual Review Plant Physiol*, 1986, 37: 335–361.
- [23] DEMMING-ADAMS B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophylls zeaxanthin [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1990, 1020: 1–24.
- [24] KRAUSE G H, JAHNS P. Pulse amplitude modulated chlorophyll fluorometer ET_R and its application in plant science [M]// GREEN B R, PARSON W W. *Light-harvesting antennas in photosynthesis*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003: 373–399.
- [25] SCHREIBER U, SCHLIWA U, BILGER W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer [J]. *Photosynthesis Research*, 1986, 10: 51–62.
- [26] KRAUSE G H. Photoinhibition of photosynthesis, an evaluation of damaging and protective mechanisms [J]. *Physiol Plant*, 1988, 74: 566–574.
- [27] 许大全. 植物光胁迫研究中的几个问题 [J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(5): 493–495.
- XU D Q. Several problems in the research of plant light stress [J]. *Plant Physiology Communications*, 2003, 39(5): 493–495.
- [28] DEMMING-ADAMS B, ADAMS W W. Xanthophyll cycle and light stress in nature: Uniform response to excess direct sunlight among higher plant species [J]. *Planta*, 1996, 198: 460–470.