

叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用

陈贻竹 李晓萍 夏丽 郭俊彦

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 近年来叶绿素荧光技术在植物, 包括藻类对各种环境胁迫响应的机理和应用研究中起着越来越重要的作用。本文简述了这方面的部分工作和进展。

关键词 叶绿素荧光; 环境胁迫

THE APPLICATION OF CHLOROPHYLL FLUORESCENCE TECHNIQUE IN THE STUDY OF RESPONSES OF PLANTS TO ENVIRONMENTAL STRESSES

Chen Yizhu Li Xiaoping Xia Li Guo Junyan

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract The application of chlorophyll fluorescence technique played a more and more important role in the study of responses of plants, including algae, to various environmental stresses over the last 10 years. The minireview described the works and development in this field, including the characteristics for fluorescence, the changes in induced fluorescence involving a complex physiological content under various stresses, especially light stress and events in vivo and mechanism among the dissipation of excessive excitation in photosynthetic apparatus. The problems and perspective in basic and applied environmental researches were discussed.

Key words Chlorophyll fluorescence; Environmental stress

由绿色植物发射的叶绿素 a 荧光以一种复杂的方式表达光合作用活性和行为^[1-3]。随着技术的发展和知识的积累, 荧光现象已经逐渐被人们认识。由于环境胁迫生理, 生理生态学和病理学迫切需要一种定量的且对植物材料无破坏作用的快速方法来检测完整植物在胁迫下光合作用的真实行为, 从而推动了荧光应用研究的发展^[3-6]。由于荧光涉及的面很广, 本文仅对荧光的产生, 信号的生物物理, 生物化学含义以及应用荧光技术分析植物对各种环境胁迫的反应, 并结合自己的工作作一综述。本文不包括最近发展的吸收光谱学^[3,7], 光声学^[8]和延迟荧光^[3], 也不涉及荧光寿命分析^[9]。

1 叶绿素荧光诱导

叶绿素 a 荧光是指叶绿素分子(PS II 天线系统)吸收光量子(主要指蓝光和红光)由受激发态 I 通过再发射而产生的一种主要光信号^[1,3,5]。它的强度正比于叶绿素 a 激发分子的浓度。在许多连续耗散光合器吸收光能的过程中,荧光只是其中的一种,因此荧光与所有其他竞争性过程,如光化学反应,能量转移和耗散相关^[3,10-12]。

叶绿素荧光诱导动力学是 Kautsky 1931 年发现的,因此称 Kautsky 效应。把经过暗适应的叶片(或叶绿体,藻类)置于一适当的激发光下就能诱导 Kautsky 效应^[1,11,13]。如果开始时给予的激发光弱到不足引起 PS II 中心的激发,那么首先产生的稳定荧光信号 F_0 。称为最小荧光(暗荧光)。此时所有 PS II 反应中心都是开放的,光合膜处于非能量化状态。接着用一适量的引起光合活性的光化光激发,荧光在 F_0 之后被驱动上升到峰值 F_p ,它表示处于氧化态的 PS II 中心的受体 Q_A 被部分还原,成为 $P_{680} \text{Pheo } Q_A^{[3]}$ 。 F_v 是荧光的可变部分 ($F_p - F_0$),称为可变荧光。 F_v 受 Q_A 的还原程度和其它可能耗散能量的途径等诸多因素的影响,故而是一个不易确定的参数。在 F_0 和 F_p 间还有两个小的转折,称为 I(inflexion)相和 D(delay)相。如果在 F_0 之后用强饱和光 ($\text{PFD} > 3000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 激发样品,使所有的 Q_A 被还原,荧光产量达最大值 (F_m),此时 PS II 处于全关闭状态, $F_m - F_0 = F_v$ 为最大可变荧光^[2,14,15]。 F_v/F_m 是开放的 PS II 反应中心捕获激发能的效率,它是个稳定的研究植物胁迫反应常用的参数^[16]。荧光到达 F_p 之后立即下降,引起荧光猝灭的原因主要有两个:1) PS II 反应中心的光化学(能量转化)猝灭 q_p ,它反映开放陷阱捕获激子和随后转化为化学能的过程;2) 包括建立质子梯度在内的非光化学猝灭 q_{NP} ^[3,10,17]。荧光从 F_p 降低达稳态 T(steady state) 大约需 12-20min。从 F_p 到 F_t 之间还有 S (quasisteady state) 相和 M(second maximum)相。

从以上描述可看出诱导曲线包括 O-I-D-P-S-M-T 诸相。这些信号反映着从能量吸收,转化和转移到 CO_2 固定的一系列过程。粗略说, O-P 为快速荧光(1秒内完成),反映光合作用的光反应, P-T 为慢荧光,反映暗反应^[17]。

60 年来荧光一直作为一种研究光合作用原初过程的有效工具。近年来研制了一种新型的脉冲调制荧光仪,荧光技术在检测和研究植物对胁迫的反应方面有了更广泛的应用和发展^[5,10,16,18-22],同时也促进了荧光的基础研究^[3],人们称之为植物荧光研究的“文艺复兴”^[14]。

2 叶绿素荧光在环境胁迫研究中的应用

2.1 光抑制

光抑制是由于光合器吸收了超过光合作用所能利用的光能而引起 PS II 过量激发^[10,23,24]。现已证实,在无任何其他胁迫存在的条件下,植物在正常的日照下都可能发生光抑制^[10,23,25]。

以前认为光抑制是 PS II 伤害的同义词,然而现已证明光抑制不仅是 PS II 伤害的一种表现形式,而且还是一种光保护过程^[10,26,27]。经常用 F_v/F_m 来检测光抑制。 F_v/F_m 下降包含两重意思: PS II 反应中心的光化学伤害(伴随 F_0 上升)和系统提高热耗散(伴随 F_0 猝灭)。后者实际上

就是保护机制。有人计算了在田间水份状况良好的条件下,中午阳光最强时棉花利用吸收光能的情况:25%用于 CO_2 固定,19%用于光呼吸,其余56%的光能是通过热耗散途径消耗的^[28]。可见,利用一种或多种机制耗散多余的激发能是植物保护光系统以防过量激发的一种十分重要的手段。现在应用脉冲荧光技术已能直接将同时引起 F_v/F_m 下降的这两种因子分开^[17,22]。目前大量的研究集中于在光合器的什么部位和以什么机制去耗散不能被光合作用利用的那部分能量^[10,26,27,29,30]。

1987年Demming等首次报导了玉米黄质(Zeaxanthin)起着耗散过量光能的作用^[31]。当叶片暴露给强光时有大量玉米黄质形成和紫黄质含量下降,同时伴随可变荧光下降,他们认为玉米黄质是荧光的猝灭剂。他们还发现DTT(二硫苏醇糖)能抑制紫黄质(V)通过环氧玉米黄质(A)脱环氧形成玉米黄质的过程,从而提高植物对光抑制的敏感,逆转荧光猝灭。有证据表明能量耗散取决于两个因素:Z和A的浓度和跨膜的质子梯度^[26,32]。另外,在研究荧光黑暗弛豫(Relaxation)动力学时还发现,存在着另外一种与玉米黄质无关的热耗散途径^[26]。因此,在光抑制研究中仍有不少没有解决的问题,如玉米黄质耗散激发能的分子机制是什么,耗散过程是发生在PS II 天线还是在中心等^[9,10,13,33]。

PS II 中心的失活和周转(turnover)是研究光抑制的又一重要内容^[34,39],其中PS II 异质化与此密切相关^[35,36]。Meils和Homann于1976年首次提出PS II 的异质化(heterogeneity)^[14]。但把异质化与光抑制伤害的修复机制联系起来还是近几年的事^[21,35-37]。应用DCMU研究菠菜的叶绿体或叶片和盐藻的快速荧光O-I-D-P中的 F_{pi} ,将PS II 中心区分为有活性的PS II 和没有活性的PS II ^[36,37]。在阳生和阴生植物的光抑制研究中,叶黄素循环和PS II 异质化这两个概念都得到较好的印证^[7,38]。

2.2 低温胁迫

低温降低植物通过光合作用利用光能的能力,同时也抑制叶黄素循环参与的非光化能量耗散或抑制蛋白修复循环^[29,39],从而提高了植物对光抑制的敏感性^[33,40,41]。人们常常在低温胁迫下测定植物叶片的某种荧光参数的变化以确定它们的抗冷性及受伤害的程度。1984年Smillie提出用荧光上升最大速率 F_R 作为鉴别植物抗冷性的指标^[42,43],此方法在比较不同种类冷敏感植物抗冷性上较为成功,但用于同种植物的品种间鉴别时则难以判断^[43,44]。 F_v/F_m 是植物发生光抑制的敏感指标^[16,45],但由于PS II 的光保护反应即非光化学能量耗散和PS II 的伤害都可以引起此比值降低,因此对测定结果还要做进一步分析。一般认为,如果在低温诱导的光抑制下降低的 F_v/F_m 比值可以迅速恢复,则这种降低主要是因为光保护反应所致^[46]。例如,我们在实验室里用中等程度的低温诱导光抑制条件处理水稻,就观察到,粳稻 F_v/F_m 下降比籼稻多(未发表),冷锻炼的黄瓜比未锻炼黄瓜多(未发表)。通过叶绿素荧光的q分析,能够确定胁迫下这些植物的光合器耗散能量的方式,冷敏感性不同的植物将以不同的方式和能力耗散其吸收的光能。在低温胁迫下,粳稻比籼稻,冷锻炼黄瓜比未锻炼苗都具有较高的 q_N 。又例如,与黄瓜幼苗相比,香蕉幼苗的 q_N 对低温较不敏感(李晓萍,未发表)。在低温光照下,光合器的 q_P 和 q_N 如果都受到抑制时,将会产生

较严重的过量光伤害。最近有人发现在低温下马铃薯和黄瓜叶片的光抑制伤害的部位不是 PS II, 而是 PS I, 他们认为在这种条件下 PS I 比 PS II 对超氧化物阴离子更敏感^[2,47,48]。

2.3 热胁迫

由包埋或镶嵌在类囊体膜上的叶绿素蛋白复合体发出的荧光可以作为热诱导引起的膜流动性和稳定性变化的敏感指标^[22,42,49]。类囊体膜结构发生改变, 首先反映的是 F_0 的上升, 在缓和的热处理下, F_0 上升是可逆的^[6,51]。如果将样品缓慢加温 ($2^\circ\text{C}/\text{min}$), F_0 会在某一温度临界点突然上升。临界点温度的高低取决于植物的耐热性。如黄瓜的 F_0 上升的临界点在 50°C , 水稻 49°C , 甘蔗 56.2°C , 仙人掌 55°C , 海洋藻类的海带 32°C , 而海膜在 51.5°C 。经过温度驯化的植物, F_0 上升的临界温度均会提高(未发表)。

另外, 人们通过对荧光诱导动力学 q 猝灭和 F_0 猝灭 (q_0) 还可分析与了解高温对卡尔文循环活性的破坏和对能量在 PS I 和 PS II 之间分配的影响^[6]。

2.4 水胁迫

研究水胁迫的作用时, 为了防止光抑制和气孔限制的干扰, 常把叶置于黑暗和高 CO_2 浓度下。荧光分析表明, 提高叶温和气孔关闭不是水胁迫引起光抑制的原因^[20,40]。对使用氧自由基清除剂的实验进行 q 分析还表明, 光增强水胁迫对植物的伤害^[40,53,54], 氧自由基参与由水胁迫诱导的光抑制^[13,40,53,54]。在水胁迫期间维持生长期正常光照也会提高玉米黄质的光保护作用, 即提高天线叶绿体中热耗散的速率, 从而降低 PS II 光化学效率 (F_v/F_m)^[10]。水胁迫能引起 F_0 上升和 F_v 下降, 它们的变化程度可以用来鉴别植物的不同抵抗或忍耐干旱能力^[22]。通过荧光动力学比较和 q_p 与 q_{NP} 的分析还可以连续观察不同程度水胁迫条件下光合作用过程受损的动态变化^[9,13]。

2.5 盐害

盐胁迫包括脱水和离子积累, 这两种作用都同时降低光化学效率 (F_v/F_m) 和 q_p ^[18,22], 因此受盐害的植物随时都可能发生光抑制。在盐胁迫条件下, 不论在盐生或非盐生植物中都发现热耗散 (q_{NP}) 与玉米黄质含量之间存在明显的相关性^[10]。另外, 荧光测定还发现, 在叶中同时积累钠和氯就会加速荧光的猝灭, 若仅积累氯排出钠则不会加速这种猝灭。加速猝灭可能是由于加速 Q_A 再氧化的结果^[18]。

2.6 空气污染和 UV-B

空气污染和 UV-B 对植物的伤害随着工业的发展已成为越来越引人注目的严重的环境问题^[10,55]。空气污染对植物的影响是时间的累加效应。现在人们已经能够直接对连体的叶片叶绿素荧光进行定位的跟踪测定^[19,55,56]。根据我们近两年对荔枝叶片的测定, 发现 SO_2 污染主要是抑制叶片对光能的利用。

除了应用 q 分析之外, 还常用参数如 F_v/F_m , fd/fs (fd : 荧光峰值 P 和亚稳态 S 之差; fs : 稳态 T 时的荧光) 来表达单位叶面积光合量子转化能力^[5]; F_v/F_0 (F_m/F_0) 即 PS II 的潜在活性来描述 UV-B 对植物的伤害^[55]。通过荧光测定发现, UV-B 对光合作用的原初反应, 卡尔文循环和光

能耗散都有影响,由于UV-B光量子比可见光有更高的能量,严重伤害膜系统和蛋白质,所以处理以后的恢复过程十分缓慢^[19,57]。

3 展望

叶绿素荧光信号因其反应灵敏,测定快速、简便和对样品的无破坏性,使得它在植物环境生理研究中得到广泛应用。

调制荧光技术的应用无疑对胁迫生理学的理论研究有很大的推动,因为它能直接定量出非光化学猝灭组分。非光化学荧光猝灭是控制和调节光合作用的一种非常重要的机制,它维持能量转化和能量消耗之间的平衡。外界环境的突然或长期的改变将会干扰这种平衡^[39,58,59]。植物在它们各自的遗传背景下可能以极不相同的方式重新调节这种平衡。因此研究热能耗散机制仍是今后研究环境胁迫的重要内容之一。有待解决的问题有:(1)光抑制作用的部位是不是D1蛋白?在D1蛋白快速周转中,新合成的D1蛋白怎样插入PS II复合体内,他们与具有活性的PS II的关系怎样?(2)受到光抑制的PS II是怎样耗散过量的激发能来保护仍有活性的另一部分PS II中心的;(3)玉米黄质或紫黄质是怎样从Chl a中转移能量的,它与 ΔS_a (在540nm处的光谱吸收)和NPQ(荧光的非光化学猝灭)的关系是什么?(4)关于通过Cyt599的起热耗散作用的围绕PS II的循环电子传递和;(5)植物在低温下光抑制伤害首先发生在PS I而不是PS II,仍需进一步确定;(6)类囊体的垛叠形式与对光抑制的敏感性有密切关系,那么基粒的形成过程是否具有生态学意义?

为了调查田间植物受胁迫的状况,便携式调制荧光仪(PAM-2000,德国;植物效率分析仪PEA,英国)已得到很好的利用。由于荧光信号包含植物和环境相互作用的大量信息,因此受到越来越多的生态学者的重视,挖掘分析和利用这些信息是生理学者和生态学者今后的共同任务。通过卫星和飞行器可对陆地植物和海洋藻类进行大范围扫描(遥感),荧光技术在其中也起了重要的作用^[60],这种对环境的宏观监测今后必将会得到更进一步的利用和发展。

参考文献

1. Goedheer J C. Fluorescence in relation to photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol*, 1972, 23:87-112
2. Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. *Photosyn Res*, 1984, 5:139-157
3. Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basis. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, 42:313-349
4. van Kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress. *Photosyn Res*, 1990, 25: 147-150
5. Krause G H, Weis E. The photosynthetic apparatus and chlorophyll fluorescence. An introduction. In Lichtenthaler H K(ed), *Application of chlorophyll fluorescence*, Kluwer Academic Publishers, 1988, pp, 3-11
6. Mishra R K, Singhal G S. Effect of heat stress on intact wheat leaves and it recovery studied by fluorescence induction kinetics. In: Baltscheffsky M (ed), *Current Research in Photosynthesis*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London, 1989, pp.655-658

- 7 Briggs W R. Director's introduction, In Year Book 1990-1991, Singer M F (ed), Carnegie Institution of Washington, The president's report, Printing by Victo Graphics, Inc. Baltimore, Maryland, 1991, pp.97-100
- 8 Fork P C. The sound of photosynthesis. In: Year Book 1990-1991, Singer M. F(ed), Carnegie Institution of Washington, Printing by Victor Graphics, Inc. Baltimore, Maryland, 1991, pp, 100-106
- 9 Nultsch W et al. Effect of strong light irradiation on antennae and reaction centres of the cyanobacterium *Anabaena variabilis*. A time-resolved fluorescence study. J Photochem Photobiol, 1990, B, 5:481-494
- 10 Demmig-Adams B, Adams III WW. Photoprotection and other responses of plants to high-light stress. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1992, 43:599-626
- 11 Papageorgiou G. Chlorophyll fluorescence: An intrinsic probe of photosynthesis. In: Govindjee (ed), Bioenergetics of photosynthesis Academic Press, New York, 1975, pp.319-371
- 12 Walker D A. Some aspects of the relationship between chlorophyll a fluorescence and photosynthetic carbon assimilation. In: Lichtenthaler K(ed), Application of chlorophyll fluorescence, Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, 1988, pp13-20
- 13 武宝珩, 格林·托德. 小麦幼苗中过氧化物歧化酶活性与幼苗脱水忍耐性相关性的研究. 植物学报, 1985, 27(2):152-160
- 14 Lavorel J, Etienne L. In vivo chlorophyll fluorescence, In: Barber J(ed), Primary Processes of Photosynthesis, Elsevier-Holland Biomedical Press, 1977, pp, 203-268
- 15 Schreiber U. Detection of rapid induction kinetics with a new type of high-frequency modulated chlorophyll fluorometer. Photosyn Res, 1986, 9:261-272
- 16 Bjorkman O. High-irradiance stress in higher plants and interaction with other stress factors. Prog Photosyn Res, 1987, 4:11-18
- 17 Schreiber U, Schliwa U, Binger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. Photosyn Res, 1986, 10:51-62
- 18 Belkhdja R et al. Chlorophyll fluorescence as a possible tool for salinity tolerance screening in barley (*Hordeum vulgare* L.), Plant Physiol, 1993, 104: 667-673
- 19 Huang L K et al. Responses of detached rice leaves (*Oryza sativa* L.) to moderate supplement ultraviolet-B radiation. Allow early screening for relative sensitivity to ultraviolet-B irradiation. Aust J Plant Physiol, 1993, 20:285-297
- 20 Joranonic L J, Janjic V, Valjovic S. The effect of drought on chlorophyll fluorescence in two maize lines. In Balzsceffsky M(ed), Current Research in Photosynthesis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht/Boston/London, 1989, Vol.V, pp, 364-368
- 21 Melis A et al. Photosystem II heterogeneity in chloroplasts. In: Lichtenthaler H K(ed), Application of chlorophyll fluorescence. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 1988, pp, 33-34
- 22 Schreiber U, Bilger W. Rapid assessment of stress on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements. In: Tenhunen J D (ed), Plant response to stress-functional analysis in mediterranean ecosystems. Springer-Verlag, Berlin, 1986, pp.27-53

- 23 郭连旺, 许大全. 自然条件下珊瑚树叶片光合作用的光抑制. 植物生理学报, 1994, 20(1):46-54
- 24 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, 1992, 28(4):237-243
- 25 陈貽竹等. 水稻剑叶的角度和叶绿素荧光 Fv/Fm(692nm)测定. 植物生理学通讯, 1991, (2):35-37
- 26 Adams W W III, Demmig-Adams B, Winter K. Relative contribution of zeaxanthin-related and zeaxanthin-unrelated types of high energy-state quenching of chlorophyll fluorescence in spinach leaves exposed to various environmental conditions. Plant Physiol, 1990, 92:302-309
- 27 Krause G H. Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. Physiol Plant. 1988, 74:566-574
- 28 Bjorkman O, Schafer O. A gas exchange-fluorescence analysis of photosynthetic performance of a cotton crop under high-irradiance stress. Philos Trans R Soc London Ser B, 1989, 323: 309-311
- 29 Hart J J, Stemler A. High light-induced reduction and low light-enhanced recovery of photon yield in triazine-resistant *Brassica napus* L. Plant Physiol, 1990, 94:1301-1307
- 30 Melis A, Homann P H. Kinetics analysis of the fluorescence induction in 3-(3, 4-dichlorophenyl)-1, 1-dimethylurea poisoned chloroplast. Photochem Photobiol, 1975, 21:431-437
- 31 Demmig B et al. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves, a possible role of xanthophyll cycle in the dissipation of excess light. Plant Physiol, 1987, 84:218-224
- 32 Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophyll zeaxanthin. Biochim Biophys Acta, 1990, 1020:1-24
- 33 Demmig-Adams B et al. Zeaxanthin synthesis energy dissipation, and photoprotection of photosystem II at chilling temperatures. Plant Physiol, 1989, 90:894-898
- 34 Greer D H, Ottander C, Oquist G. Photoinhibition and recovery of photosynthesis in intact barley leaves at 5°C and 20°C. Physiol Plant, 1991, 81:203-210
- 35 Govindjee. Photosystem II heterogeneity: the acceptor side. Photosyn Res, 1990, 25:151-160
- 36 Guenther J E, Melis A. The physiological significance of photosystem II heterogeneity in chloroplasts. Photosyn Res, 1990, 23:105-109
- 37 Guenther J E, Melis A. Dynamics of photosystem II heterogeneity in *Dunaliella salina*(green algae). Photosyn Res, 1990, 23:195-203
- 38 Black M T, Brearley T H, Horton P. Heterogeneity in chloroplast photosystem II. Photosyn Res, 1986, 8:193-207
- 39 Oquist G, Chow W S, Anderson J. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long term regulation of photosystem II. Planta, 1992, 186:450-460
- 40 Osmond C B et al. Determining the role of light in stress effect on photosynthesis. In: Kandal D D(ed)"Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology" Vol.6, University Missouri Press, Columbia, 1988, PP,176-182
- 41 Ottander C et al. Photosystem II reaction centres stay in intact during low temperature photoinhibition. Photosyn Res, 1993, 35:171-200
- 42 Smillie R M, Hetherinton S E. Stress tolerance and stress-induced injury in crop plant measured by chlorophyll

- fluorescence in vivo, chilling, freezing, ice cover, heat and high light. *Plant Physiol*, 1983, 72:1043-1050
- 43 Smillie R M et al. Photoinhibition at chilling temperature. *Aust J Plant Physiol*, 1988, 15:207-222
- 44 陈贻竹, 刘鸿先, 郭俊彦等. 用叶绿素荧光估价水稻的耐冷力. 中国科学院华南植物研究所集刊, 第6集, 1990, 122-131
- 45 Bjorkman O, Demmig B. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 1987, 170:489-504
- 46 Bilger W, Bjorkman O. Temperature dependence of violaxanthin de-epoxidation and non-photochemical fluorescence quenching in intact leaves of *Gossypium hirsutum* L. and *Malva parviflora* L. *Planta*, 1991, 184:226-243
- 47 Havaux M, Davand A. Photoinhibition of photosynthesis in chilled potato leaves is not correlated with a loss of photosystem II-activity. *Photosyn Res*, 1994, 40:75-92
- 48 Terashima I, Funayama S, Somoike K. The site of photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. at low temperature is photosystem I, not photosystem II. *Planta*, 1994, 193:300-306
- 49 陈贻竹, 彭长连. 盐藻的叶绿素荧光测定. 中国科学院华南植物研究所集刊, 第9集, 1994, 45-101
- 50 Smillie R M. Heat tolerance and heat gardening in crop plants measured by chlorophyll fluorescence. In: Gibbons G C(ed), *Carlsberg Res Commun*. 1981, Vol.46, pp.395-401
- 51 陈贻竹, 武宝玕. 用脉冲调制系统(PAM)研究海洋绿藻孔石莼的基础荧光(F_0)在热胁迫下的变化. 热带海洋, 1995(在排印中)
- 52 Chen Y Z et al. High temperature effect on photosynthesis on marine green alga *Ulva pertusa*, analyzing by chlorophyll fluorescence. Proceedings of the Second international Conference on the Marine Biology of the South China Sea. 1995, in press
- 53 陈贻竹, 李双顺, 林植芳. 光和抗氧化剂对受水分胁迫的玉米叶片叶绿素荧光的影响. 植物学报, 1993, (35) 增刊:33-44
- 54 Bjorkman O, Powles S T. Inhibition of photosynthetic reaction under water stress: Interaction with light level. *Planta*, 1984, 161:490-504
- 55 Hader D P. UV-B effect on phytoplankton. In: Shima A et al(eds), *Frontiers of Photobiology*. Elsevier Science Publisher, BV, 1993, pp, 547-553
- 56 He J et al. Effect of supplementary ultraviolet-B on rice and pea plants. *Aust J Plant Physiol*, 1993, 20(2):124-129
- 57 Teramura A H, Sullivan J H, Ziska L H. Interaction of elevated UV-B radiation and CO_2 on productivity and photosynthetic characteristics in wheat, rice and soybean. *Plant Physiol*, 1990, 94:470-475
- 58 Oquist G et al. Mechanistic differences in photoinhibition on sun and shade plants. *Planta*, 1992, 188:450-460
- 59 Jahns P, Krause G H. Xanthophyll cycle and energy-dependent fluorescence quenching in leaves from pea plants grown under intermittent light. *Planta*, 1994, 192:176-182
- 60 Gamon J A et al. Remote sensing of the xanthophyll cycle and chlorophyll fluorescence in sunflower leaves and canopies. *Oecologia*, 1990, 85:1-7