

杨梅光合作用的低温光抑制

刘 辉^{1a*}, 郭延平^{1a,b}, 胡美君^{1a}

(1a. 浙江大学园艺系; b. 农业部园艺植物生长发育与生物技术重点开放实验室, 杭州 310029)

摘要: 利用便携式调制叶绿素荧光仪和光合作用测定系统研究了短期低温光照对杨梅幼树光合作用的影响。结果表明, 低温光照处理后, 杨梅叶片的 Pn (净光合速率)、Gs (气孔导度)、Fv/Fm (最大的光系统 II 光化学效率)、qP (光化学猝灭系数) 和 Φ PS II (光系统 II 的量子产量) 下降, Ci/Ca (细胞间隙 CO₂ 浓度 / 环境 CO₂ 浓度)、Fo (初始荧光)、qN (非光化学猝灭系数) 和 (Fi-Fo)/(Fp-Fo) (失活的 PS II 反应中心数量) 上升。此外在同一水平低温下, 中等强光 (350 μ mol m⁻²s⁻¹) 加剧了 PS II 反应中心的失活或破坏并且需要更长时间来恢复。这些结果说明低温和有光照条件下引起的杨梅光合作用下降是由于光合机构活性下降所致, 即主要是 PS II 反应中心的失活或破坏; 我们推测 Q_A⁻ (还原态质体醌 A) 和非还原 Q_B (质体醌 B) 数量的积累可能是导致 PS II 反应中心失活或破坏的原因, 在低温光抑制过程中非辐射能量耗散对保护光合机构起着重要作用。

关键词: 杨梅; 光合作用; 低温; 光抑制; 光系统 II 反应中心

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2005)04-0338-05

Chilling-induced Photoinhibition of Photosynthesis in *Myrica rubra* Leaves

LIU Hui^{1a*}, GUO Yan-ping^{1a,b}, HU Mei-jun^{1a}

(1a. Department of Horticulture, Zhejiang University; b. State Agriculture Ministry Laboratory of Horticultural Plant Growth, Development and Biotechnology, Hangzhou 310029, China)

Abstract: Gas exchange and chlorophyll fluorescence were investigated in young Chinese strawberry tree (*Myrica rubra* var. *astropurea* Tsen.) leaves treated with different chilling temperatures (12°C, 6°C and 2°C) under different irradiance levels (0, 70 and 350 μ mol m⁻²s⁻¹) for 12 hours by a portable photosynthesis system HCM-1000 and a portable modulation fluorometer PAM-2000. The results showed that exposure of strawberry tree leaves to various low temperature and light resulted in the increases in Ci/Ca (internal/external CO₂ concentration), Fo (initial fluorescence), qN (non-photochemical quenching) and (Fi-Fo)/(Fp-Fo) (amount of inactive PS II centers), but decreases in Pn (net photosynthesis rate), Gs (stomata conductance), Fv/Fm (maximal photochemical efficiency of PSII), qP (photochemical quenching) and Φ PS II (quantum yield of PS II). At the same levels of low temperature, moderate irradiance (350 μ mol m⁻²s⁻¹) enhanced the inactivation or damage of PSII reaction centers which needed longer time for recovery. It was shown that the inhibition of photosynthesis in treated plants induced by low temperature under light condition can be attributed to the loss of activity in photosynthetic apparatus. It is suggested that the accumulation of Q_A⁻ and non-reducing Q_B is a possible cause for the inactivation or damage of PS II reaction centers, and non-radiative energy dissipation probably plays an important protective role against the photoinhibition induced by chilling.

Key words: *Myrica rubra*; Photosynthesis; Low temperature; Photoinhibition; PS II reaction center

收稿日期: 2005-02-18 接受日期: 2005-05-09

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30471195) 资助

* 通讯作者 Corresponding author

通常大多数来源于热带亚热带的植物,其生长和发育都会不同程度地受到低温的影响^[1]。当处在低温(0–12℃)条件下,各个生理过程都会或多或少地受到干扰,光合作用是受低温影响最明显的过程之一。光合器官是植物的冷敏感部位,低温能直接影响光合机构的性能和活性。低温不仅引起叶绿体基质介导的光合暗反应的降低,也会引起类囊体膜介导的光反应活性降低。不少研究证明,低温使PS II 电子传递活性受抑,并且抑制部位主要在其氧化侧^[2]。另外还发现低温影响光合作用的部位与光照的强弱有关,暗低温只影响PS II 活性,不影响PS I 活性;但在有光的低温条件下,不仅PS II 的受伤程度增大,PS I 功能也会受到伤害^[3,4],同时高光强和低光强下低温的伤害程度也不同^[5]。尽管低温影响光合作用的报道很多,但对引起这些变化的机理还不是十分清楚。许多植物比如番茄、柑桔、黄瓜和杨梅等均起源于热带亚热带地区,由于这些植物没有耐低温的遗传基因和适应性反应,因此这些喜热的植物是我们研究低温影响光合作用的好材料。

杨梅原产于我国,分布在长江流域以南地区,适于栽培的年平均气温为15–21℃,是重要的亚热带果树,在生产中经常遇到低温的影响。目前对杨梅的生理特性研究很少,尚未见到杨梅光合作用低温光抑制的报道。本文利用便携式光合测定系统和饱和脉冲调制式荧光动力学分析仪研究不同水平的低温光照对杨梅叶片光合作用的影响,探讨低温影响杨梅光合作用的机理,为今后的栽培管理提供理论依据。

1 材料和方法

试验于2003–2004年在浙江大学华家池校区内进行。供试材料为二年生杨梅(*Myrica rubra* Sieb. et Zucc.)荸荠种。

材料培养与处理 选取健壮、长势较一致的杨梅苗,移栽于高272 mm、口部直径251 mm、底部直径178 mm的塑料钵中,栽培基质为壤土、泥炭和粗砂,体积比为7:3:2,生长期间养分、水分供应充足。取20盆,在人工气候室内预培养10 d后进行不同的处理。人工气候室内的培养条件:温度25±1℃,光强700 μmol m⁻²s⁻¹,光源为镝灯(灯与植株间有隔热流动水槽),光周期12 h。试验在光照培养箱内进行,设10个处理:① 25℃,700 μmol m⁻²s⁻¹(对照);② 12℃,0 μmol m⁻²s⁻¹(黑暗);③ 12℃,70 μmol m⁻²s⁻¹;④ 12℃,350 μmol m⁻²s⁻¹;⑤ 6℃,0 μmol m⁻²s⁻¹;⑥ 6℃,70 μmol m⁻²s⁻¹;⑦ 6℃,

350 μmol m⁻²s⁻¹;⑧ 2℃,0 μmol m⁻²s⁻¹;⑨ 2℃,70 μmol m⁻²s⁻¹;⑩ 2℃,350 μmol m⁻²s⁻¹,每个处理12 h。处理后在温度25±1℃,光强400 μmol m⁻²s⁻¹,光周期12 h的人工气候室内恢复。所有植株均选取树冠外围枝条中上部生理状态较一致的健壮成熟叶片进行标记,作为测定叶片,每处理2盆,每盆测定4–6片叶。每次实验做一个处理,处理完后一盆测光合参数,同时另一盆测荧光参数,然后再交换测定。恢复期间每天上午测一次光合作用。所有结果以平均值±标准误差表示。

叶片光合参数的测定 将处理后待测的杨梅盆栽苗置于室温为25±1℃的培养室内,使标记叶片在光源为镝灯、光强700 μmol m⁻²s⁻¹下光诱导30 min后,叶片光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、胞间CO₂浓度(Ci)和环境CO₂浓度(Ca)用HCM-1000(Walz, Germany)便携式光合测定系统进行连体叶片的测定,CO₂气源为室外大气CO₂。

叶片叶绿素荧光参数的测定 将处理的各盆杨梅苗暗适应20 min后,用PAM-2000(Walz, Germany)便携式叶绿素荧光仪,按曾光辉等^[6]的方法测定各标记叶片的Fo(初始荧光)、Fm(最大荧光)、Fv/Fm(光系统II最大光化学效率)、Fm'(光下的最大荧光)、Fs、Fo'、qP和qN。数据处理软件为PAMWin(Walz, Germany)。ΦPS II=(Fm'-Fs)/Fm',式中的Fs为稳态荧光。参照Govindjee^[7]的方法,测定叶片的快相荧光诱导动力学参数。

2 结果和分析

2.1 叶片光合参数

从表1可以看出随着温度的下降,叶片的Pn、Tr和Gs下降,Ci/Ca上升。在同一低温下,随着光强的增加,Pn、Tr和Gs下降幅度和Ci/Ca上升幅度更大。一定程度的低温与光照的叠加效应远大于单一低温对光合碳同化的影响,如6℃、350 μmol m⁻²s⁻¹中等光照处理下的光合速率低于2℃黑暗中的。

2.2 叶片叶绿素荧光参数与叶绿素荧光快相动力学

从表2可见,随着温度的下降,叶片初始荧光Fo上升,Fv/Fm(PS II最大的光化学效率)与Fv'/Fm'(开放的PS II反应中心捕获激发能的效率)下降。在同一低温下,随着光强的增加,Fo上升幅度与Fv/Fm和Fv'/Fm'下降幅度更大。低温与光照的叠加大于单一低温对PS II反应中心的影响,如6℃、350 μmol m⁻²s⁻¹中等光照处理下的Fo比2℃低温黑暗的Fo高11.6%,Fv/Fm和Fv'/Fm'分别低了9.3%

和 12.54%。这一变化趋势与番茄^[6]、黄瓜^[5]是相似的。

qP (光化学猝灭系数) 是 PS II 原初电子受体氧化态的一种量度, 其值下降说明 Q_A-Q_B 的电子传递受到了抑制^[9]。qN (非光化学猝灭系数) 反映了 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散的部分^[10]。 $\Phi PSII$ 反映了 PS II 电子传递的量子产量。从表 2 可见, 随着温度的下降和光强的增加, qP 和 $\Phi PSII$ 下降, qN 上升。这说明了由于低温光照的影响, PS II 电子传递能力下降, 即 Q_A-Q_B 的电子传递受阻, 从而使光合能力下降, 在这种情况下, PS II 天线色素吸收的多余的光能以热的形式被耗散。

叶绿素荧光快相诱导动力学曲线可分为 O (origin)、I (intermediary peak)、D (dip)、P (peak) 等特征相^[11]。Fo、Fi、Fp 分别表示 O、I、P 点的荧光值, $(F_i-F_o)/(F_p-F_o)$ 反映了无活性 PS II 反应中心的比率。随着温度的下降, 植株叶片无活性 PS II 反应中心的比率增加, 并且伴随光强的增加而加大(表 2)。

2.3 处理后的植株在恢复期间光合速率的变化

经 12℃ 低温处理后的杨梅植株短期内就能恢

复到对照水平, 6℃ 和 2℃ 低温处理后的植株需要较长时间才能恢复到对照水平(图 1)。可见, 温度越低、光强越强, 恢复所需时间就越长。

3 讨论

植物光合速率的下降与叶片气孔关闭和叶肉细胞光合活性下降密切相关^[12]。本文中无论是经低温黑暗还是低温光照处理, 杨梅植株的 Pn 和 Gs 下降而 Ci/Ca 升高(表 1), 这说明了低温处理后, 杨梅光合速率下降可能是由于叶肉细胞光合活性下降所致。这与柑橘植株有些类似^[13,14]。

Fv/Fm 下降是光合作用光抑制的重要特征。25℃ 下杨梅光合作用的光饱和点为 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 也就是说, 25℃ 下作用于杨梅光合机构的光强超过 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 后, 就会造成光能过剩引起光抑制(未发表)。本研究表明, 在低温、 $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 下, Fv/Fm 明显下降(表 2), 说明低温诱导了光合作用光抑制。这可能与低温降低了植株 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(Rubisco)、果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)和景天庚酮糖-1,7-二磷酸酶(SBPase)

表 1 不同水平的低温光照处理 12 h 后杨梅叶片的光合参数

Table 1 Photosynthetic parameters in leaves of *Myrica rubra* after low temperature and light treatments for 12 hours

温度 Temperature (°C)	光强 Light intensity ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光合参数 Photosynthetic parameters			
		Pn ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Tr ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Gs ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Ci/Ca
25	700	5.32±0.36*	1.96±0.05	40.3±1.46	0.48±0.01
		(100.00**) Aa	(100.00)Aa	(100.00) Aa	(100.00)Cc
12	0	4.42±0.40	1.68±0.18	33.44±3.12	0.57±0.04
		(83.08) Bb	(85.82)ABAab	(82.98) ABbc	(118.75)ABCbc
	70	4.20±0.50	1.79±0.08	36.68±3.27	0.58±0.07
		(78.85) Bb	(91.12)ABa	(91.02)ABab	(120.83)ABCab
350	3.97±0.11Bb	1.37±0.20	28.92±2.91	0.54±0.05	
		(74.59)	(69.90)BCbc	(71.76)BCcd	(112.50)BCbc
6	0	2.13±0.12	1.20±0.12	23.17±2.15	0.62±0.04
		(39.81) Cc	(61.22)CDcd	(57.52)CDde	(129.17)ABab
	70	1.77±0.20	1.22±0.27	22.46±3.82	0.67±0.03
		(32.99) CDdc	(62.45)CDc	(55.73)CDde	(139.58)ABa
350	1.12±0.13	0.60±0.05	11.33±0.62	0.60±0.03	
		(20.93) DEe	(30.51)Eef	(28.11)EFfg	(125.00)ABCab
2	0	1.62±0.37	0.77±0.14	15.58±2.76	0.60±0.03
		(30.34) CDcde	(39.34)DEe	(38.86)DEF	(125.00)ABCab
	70	1.51±0.11	0.81±0.08	17.20±2.08	0.59±0.02
		(28.28) CDde	(41.33)DEde	(42.68)DEef	(122.92)ABCab
350	0.51±0.08	0.30±0.15	5.20±0.34	0.68±0.05	
		(9.53) Ef	(15.10)Eef	(12.90)Fg	(141.67)Aa

*: 平均值±标准误差 Means ± SE (n=6); **: 百分比(以对照值指标为 100%)。The number in parentheses represents the % of the control. 用 L.S.D 法测验, 同栏不同大写字母代表 0.01 差异水平, 不同小写字母代表 0.05 差异水平。Means within columns with different letters are significant at P=0.01 for capital letters, and at P=0.05 for small letters (LSD test). 表 2 同。The same for Table 2.

表2 不同水平的低温光照处理12 h后叶绿素荧光参数和无活性PS II反应中心的比率
Table 2 Chlorophyll fluorescence parameters and the rate of inactive PS II centers in leaves of
Myrica rubra after low temperature and light treatments for 12 hours

温度 Temperature (°C)	光强 Light intensity ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	叶绿素荧光参数 (相对单位) Chlorophyll fluorescence parameters (relative unit)						无活性PS II反应 中心的比率 Rate of inactive PS II centers
		Fo	Fv/Fm	Fv/Fm'	qP	qN	? PS II	(Fi-Fo)/(Fp-Fo) (%)
25	700	0.32±0.01* (100.00**)	0.83±0.002 (100.00)	0.56±0.02 (100.00)	0.63±0.03 (100.00)	0.74±0.03 (100.00)	0.59±0.08 (100.00)	13.40±5.90 (100.00)
		Bc	Aa	Aa	Aa	Cb	Aa	Gg
		0.33±0.02 (101.86)	0.78±0.04 (94.54)	0.50±0.02 (88.75)	0.60±0.03 (94.30)	0.75±0.08 (101.22)	0.54±0.01 (92.67)	14.80±1.40 (110.45)
12	0	Bc	Abab	ABCabc	Aab	BCb	ABab	FGg
		0.34±0.01 (104.35)	0.76±0.03 (91.88)	0.49±0.017 (87.50)	0.54±0.06 (85.92)	0.80±0.07 (108.29)	0.52±0.03 (89.27)	22.60±4.10 (168.66)
		ABbc	Ababc	ABab	ABbc	ABCab	ABbc	Eff
350	70	0.34±0.01 (106.21)	0.72±0.04 (87.27)	0.46±0.02 (81.79)	0.47±0.03 (74.53)	0.86±0.01 (116.71)	0.48±0.02 (82.45)	29.40±2.40 (219.40)
		ABbc	Abbcd	BCbcd	BCcd	ABa	BCc	Dee
		0.35±0.02 (107.76)	0.78±0.01 (94.55)	0.50±0.01 (89.64)	0.43±0.03 (67.56)	0.82±0.01 (111.14)	0.43±0.04 (73.08)	29.60±1.60 (200.75)
6	0	Ababc	Abab	ABabc	CDde	ABCab	Cd	Dee
		0.36±0.01 (110.56)	0.72±0.03 (87.27)	0.48±0.01 (85.71)	0.37±0.09 (58.23)	0.86±0.01 (117.12)	0.36±0.03 (60.65)	43.00±1.40 (320.91)
		Ababc	Abbcd	ABCbcd	DEef	ABa	De	Cd
350	70	0.37±0.01 (116.15)	0.68±0.01 (82.42)	0.42±0.02 (75.01)	0.29±0.02 (46.20)	0.88±0.02 (119.43)	0.25±0.01 (43.27)	55.40±1.80 (413.43)
		ABab	Bcd	Cd	Eg	Aa	Ef	Bb
		0.33±0.02 (104.04)	0.75±0.02 (90.91)	0.48±0.01 (85.71)	0.31±0.02 (48.58)	0.81±0.11 (110.32)	0.25±0.01 (42.59)	34.20±2.60 (255.22)
2	0	ABbc	Ababcd	ABCbc	Efg	ABCab	Ef	De
		0.36±0.01 (112.11)	0.67±0.03 (81.21)	0.46±0.01 (82.14)	0.28±0.03 (44.94)	0.86±0.01 (116.44)	0.19±0.04 (33.05)	49.20±3.10 (367.16)
		ABabc	Bd	BCbcd	Eg	ABa	Eg	BCc
350	70	0.39±0.01 (119.88)	0.54±0.03 (65.58)	0.44±0.01 (78.57)	0.14±0.02 (22.47)	0.75±0.02 (102.04)	0.12±0.01 (20.10)	65.60±2.40 (489.55)
		Aa	Ce	BCcd	Fh	BCb	Fh	Aa

等碳代谢酶的活性以及核酮糖 1,5-二磷酸 (RuBP) 再生速率^[14,15]有关。

PS II 反应中心失活或破坏会导致 Fo 升高^[6]。本实验中杨梅植株经低温光照处理 12 h 后, Fo 上升, 表明 PS II 反应中心已失活或破坏。Fo 短期升高的现象, 说明 PS II 反应中心是可逆失活^[17]。从不同水平低温光照对 PS II 反应中心的影响程度和光合作用的恢复状况来看 (图 1), 轻度的低温光照处理 (如 12°C 350 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 12 h) 导致 PS II 反应中心的失活能够很快恢复, 这种状况可能是可逆失活。

低温光照下杨梅叶片 qP、ΦPS II 呈下降趋势 (表 2), 说明 Q_A⁻ 重新氧化为 Q_A 的量减少, 通过 PS II 反应中心的电子传递能力下降。Q_A⁻ 的积累可以促使 P⁺₆₈₀·Pheo 离子对发生电荷重组, 产生三线态 P₆₈₀^{(3)P₆₈₀}, ³P₆₈₀ 与 O₂ 作用形成单线态氧 (¹O₂)。¹O₂ 是强的氧化剂, 可以氧化破坏附近的胡萝卜素、叶绿

素及 D₁ 蛋白等, 引起失活的 PS II 反应中心增多^[8]。这可以从反映失活的 PS II 反应中心比率的荧光参数 (Fi-Fo)/(Fp-Fo) 的增高得到验证 (表 2)。(Fi-Fo)/(Fp-Fo) 也反映了非还原的 Q_B 的数量^[11]。(Fi-Fo)/(Fp-Fo) 的升高, 说明了非还原的 Q_B 数量的增加, 也说明了 Q_B 得不到电子, 这可能与 D₁ 蛋白有关。因此, 我们推测: 低温光照导致的 PS II 反应中心的失活或破坏, 可能是由于 D₁ 蛋白的原因, 使 Q_A⁻ 向 Q_B 传递电子受阻, Q_A⁻ 积累, 产生过多的 ¹O₂, 进一步对 PS II 反应中心产生伤害所致。

D₁ 蛋白是 PS II 反应中心复合物中的一个非常重要的蛋白亚基^[19]。光破坏的 PS II 反应中心的 D₁ 蛋白会很快降解并且被高效的 D₁ 蛋白修复循环产生的新的 D₁ 蛋白所代替^[20]。那么, 杨梅在低温光抑制过程中是否也发生了 D₁ 蛋白的降解和周转, 我们正在做此方面的工作。

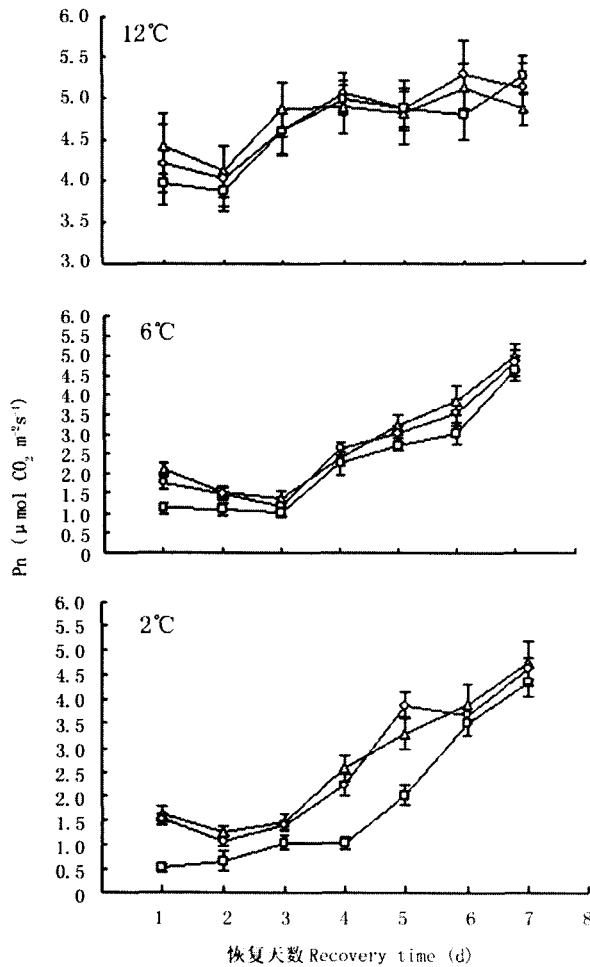


图 1 杨梅植株经不同低温光处理后在恢复过程中光合速率的变化

Fig. 1 Changes in net photosynthesis of *Myrica rubra* during recovery phase after low temperature and light treatments
 Δ 0 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; \diamond 70 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; * 350 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$

qN 的上升, 说明了杨梅光合机构在受到低温光照影响时, 多余的光能部分以非辐射能量的方式被耗散, 这也说明了光合机构对低温光抑制的响应并非消极的, 而是有一定的自我保护能力。

参考文献

[1] Allen D J, Ort D R. Impact of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants [J]. *Trend Plant Sci*, 2001, 6(1):36-42.
 [2] Duan W (段伟), Li X G (李新国), Meng Q W (孟庆伟), et al. Photoinhibition mechanisms of plant under low temperature [J]. *Acta Bot Boreali-Occid Sin* (西北植物学报), 2003, 23(6):1017-1023. (in Chinese)
 [3] Terashima I, Funayama S, Sonoike K. The site of photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. at low temperatures is photosystem I, not photosystem II [J]. *Planta*, 1994, 193:300-306.
 [4] Sonoike K. The different roles of chilling temperatures in the photoinhibition of photosystem I and photosystem II

[J]. *J Photochem Photobiol B: Biol*, 1999, 48:136-141.
 [5] Chen Q L (陈启林), Shan L (山仑), Chen Z H (程智慧). The effect of weak light on photosynthetic properties of cucumber leaves at low temperature [J]. *Sci Agri Sin* (中国农业科学), 2001, 34(6):632-636. (in Chinese)
 [6] Zeng G H (曾光辉), Guo Y P (郭延平), Liu H (刘辉), et al. The operation of photosynthetic apparatus of loquat leaves in winter and spring [J]. *J Fruit Sci* (果树学报), 2004, 21(3):233-236. (in Chinese)
 [7] Govindjee. Sixty-three years since Kautsky: chlorophyll a fluorescence [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1995, 22:131-160.
 [8] Wang K B (王可玢), Zhao H F (赵洪福), Wang X X (王孝宣), et al. *In vivo* chlorophyll a fluorescence induction kinetics as a tool for chilling-tolerance detection in tomato [J]. *Bull Bot* (植物学通报), 1996, 13(2):29-33. (in Chinese)
 [9] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence - a practical guide [J]. *J Exp Bot*, 2000, 51(345):659-668.
 [10] Ögren E. Prediction of photoinhibition of photosynthesis from measurements of fluorescence quenching components [J]. *Planta*, 1991, 184:538-544.
 [11] Cao J, Govindjee J. Chlorophyll a fluorescence transient as an indicator of active and inactive photosystem II in thylakoid membranes [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1990, 1015:180-188.
 [12] Xu D Q (许大全). Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis [J]. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1997, 33(4):241-244. (in Chinese)
 [13] Guo Y P (郭延平), Zhang L C (张良诚), Shen Y G (沈允钢). Effects of chilling stress on photosynthesis of satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) [J]. *Acta Hort Sin* (园艺学报), 1998, 25(2):111-116. (in Chinese)
 [14] Guo Y P (郭延平), Zhang L C (张良诚), Hong S S (洪双松), et al. Response of gas exchange and chlorophyll fluorescence to different low temperature in satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.) [J]. *Acta Phyto-physiol Sin* (植物生理学报), 2000, 26(2):88-94. (in Chinese)
 [15] Hutchison R S, Groom Q, Ort D R. Differential effects of chilling induced photooxidation on the redox regulation of photosynthesis enzymes [J]. *Biochemistry*, 2000, 39:6679-6688.
 [16] Demmig B, Bjorkman O. Comparison of effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of plants [J]. *Planta*, 1987, 171:171-184.
 [17] Hong S S (洪双松), Xu D Q (许大全). Light induced increase in initial chlorophyll fluorescence F_o level and the reversible inactivation of PS II reactions in soybean leaves [J]. *Photosynth Res*, 1999, 61:269-280.
 [18] Barber J. Molecular basis of the vulnerability of photosystem II to damage by light [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1995, 22:201-208.
 [19] Barber J, Nield E P, Morris D Z, et al. The structure, function and dynamics of photosystem two [J]. *Physiol Plant*, 1997, 100: 817-827.
 [20] Naoki M, Tatsuya T, Kimiyuki S, et al. Degradation of the D1 protein of photosystem II under illumination *in vivo*: Two different pathways involving cleavage or intermolecular cross-linking [J]. *Biochemistry*, 2003, 42:10034-10044.