

## 高温胁迫下不同光强对‘赤霞珠’葡萄PSII活性及恢复的影响

孙永江, 杜远鹏, 翟衡\*

山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东泰安271018

**摘要:** 本文研究了高温与不同光强结合处理对‘赤霞珠’葡萄叶片PSII活性及恢复的影响。结果表明, 高温黑暗处理(40 °C, 0  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )导致叶片PSII最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额( $\Psi_{E_0}$ )与单位反应中心光能的传递( $ET_0/RC$ )降低明显, 且无恢复趋势, K点相对荧光( $V_k$ )、单位反应中心光能的吸收( $ABS/RC$ )与捕获( $TR_0/RC$ )显著升高。高温弱光处理(40 °C, 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )后的叶片PSII活性明显恢复,  $ET_0/RC$ 降低明显,  $TR_0/RC$ 无显著变化。高温强光(40 °C, 1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )处理导致单位面积有活性反应中心数量( $RC/CS_m$ )抑制程度最大, 恢复程度较低。实验结果说明, 高温处理下黑暗对葡萄PSII功能活性及恢复均会造成抑制, 而弱光可以显著缓解高温对葡萄叶片的胁迫作用, 并促进PSII的恢复, 强光导致胁迫下的PSII功能抑制最明显。

**关键词:** 葡萄; 高温; 光; 光抑制; 恢复; 光系统II

## Effects of Different Light Intensity on PSII Activity and Recovery of *Vitis vinifera* cv. Cabernet Sauvignon Leaves under High Temperature Stress

SUN Yong-Jiang, DU Yuan-Peng, ZHAI Heng\*

College of Horticultural Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China

**Abstract:** The effects of different light intensity on PSII activity of ‘Cabernet Sauvignon’ leaves under high temperature stress were investigated by analyzing chlorophyll a fluorescence transient and chlorophyll quenching simultaneously. The results showed that, compared with pre-treatment, treatment of high temperature and dark (40 °C, 0  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) decreased maximum quantum yield for primary photochemistry ( $F_v/F_m$ ), quantum yield for electron transport ( $\Psi_{E_0}$ ) and electron transport flux per reaction center ( $ET_0/RC$ ) significantly. The treatment also increased increased relative fluorescence intensity of K point ( $V_k$ ), absorption flux per reaction center ( $ABS/RC$ ), trapped energy flux per reaction center ( $TR_0/RC$ ). There was no significant recovery after the heat and dark treatment. The treatment with high temperature and low light (40 °C, 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) decreased  $ET_0/RC$  and did not change  $TR_0/RC$  significantly. After the treatment, PSII activity recovered to a great degree. And the treatment with high temperature and high light (40 °C, 1 600  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) decreased density of reaction centers ( $RC/CS_m$ ), while the recovery of PSII activity was not significant. The experiments showed that under high temperature treatment, dark treatment could inhibit both PSII activity and recovery, low light could alleviate the process significantly, while high light could inhibit PSII activity the most obviously under stress.

**Key words:** grape (*Vitis vinifera*); high temperature; light; recovery; PSII

植物光合作用作为地球上规模最大的无机物合成有机物和释放氧气的过程, 对环境条件非常敏感, 其中光强和温度是主要的影响因素(许大全2002)。光是植物进行光合作用必须的环境因子, 然而, 在强光下, 植物会发生光抑制(Gombos等1994)。一般认为, 高温胁迫主要通过产生过剩激发能, 导致过量活性氧损伤光系统(Tyystjarvi 2013), 同时抑制PSII修复过程造成光抑制(Takahashi和Badger 2011)。

植物在长期进化过程中形成了一系列的保护

机制以减缓光的伤害作用。比如热耗散( $NPQ$ )是保护PSII免受过剩激发能伤害的有效途径(Ahn等2008), 此外D1蛋白的快速合成被认为是重要的光修复途径之一(Aro等1994)。研究发现40 °C高温胁迫解除后经过充分恢复, 葡萄叶片光合功能能

收稿 2014-03-26 修定 2014-06-28

资助 现代农业产业技术体系专项资金(CRAS-30)和长江学者和创新团队发展计划(IRT1155)。

\* 通讯作者(E-mail: zhaih@sdau.edu.cn; Tel: 0538-8241335)。

够得到明显恢复(Luo等2011), 这表明葡萄叶片通过自身的修复机制进行快速功能的恢复。

近年随着全球变暖, 异常气候现象呈现常态化, 各种生态灾害给农业生产带来巨大损失, 作为起源于森林的浆果类栽培种葡萄, 生长季节面临着高温、干旱、强光照的栽培逆境, 同时还越来越多的遭遇到多种复合胁迫, 如高温叠加强光照导致葡萄果实和叶片的日灼(蒯传化等2009), 高温高湿加强光照导致葡萄汽灼等(伍新宇等2011)。前人研究已表明葡萄遭受高温光胁迫后, 光合速率大幅度下降(罗海波等2010)。本实验室前期的研究发现, 强光加剧赤霞珠叶片PSII功能的抑制(孙永江等2013)。田间测定发现, 夏季不同光强天气下高温胁迫解除后, 测定的叶片荧光参数恢复程度有区别, 这表明光强参与了葡萄对高温胁迫的响应。然而不同光强对葡萄叶片PSII功能恢复的影响机制尚不清楚。为此本试验利用快速叶绿素荧光测定以及叶绿素荧光淬灭分析, 研究了高温条件下不同光强抑制及恢复过程中叶片PSII活性恢复规律, 以期丰富该领域的知识并为葡萄田间管理技术如架势的选择提供一定的理论依据。

## 材料与方法

试验于山东农业大学园艺学院葡萄栽培生理实验室进行, 试材为葡萄‘赤霞珠’(*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon)。选取当年生长势一致的葡萄幼苗, 将叶片剪成4 cm<sup>2</sup>左右的圆片, 正面朝上置于湿滤纸上, 滤纸漂浮在水面的铁盘内, 通过调节水浴锅温度, 改变水槽内水的温度, 使叶片温度达到40 °C。分别给予黑暗(0 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)、弱光(200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)、强光(1 600 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)光照处理(LED冷光源植物灯, 型号SP501-N, 405 W)。胁迫2 h, 室温(23 °C)黑暗下恢复3 h, 每隔1 h进行相关参数测定, 经3 h黑暗恢复后的叶片在800 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>光强下进行540 s的荧光诱导。

利用连续激发式荧光仪(Handy PEA, Hansatech, 英国)测定快速叶绿素荧光诱导曲线。从OJIP曲线上可直接获得如下参数(Strasser 1997)。F<sub>0</sub>: 为最小荧光(20 μs); F<sub>k</sub>: K点(300 μs)的荧光; F<sub>j</sub>: J点(2 ms)的荧光; F<sub>i</sub>: I点(30 ms)的荧光; F<sub>m</sub>: 为0.3~2 s之间的最大荧光; F<sub>t</sub>: 任意时刻的荧光数值。

通过JIP-test分析得到的OJIP曲线, 可得到如下参数。PSII最大光化学效率( $F_v/F_m = \phi_{P_0} = TR_o / ABS = [1 - (F_o/F_m)]$ ); K点相对可变荧光( $V_k = (F_k - F_o) / (F_m - F_o)$ ); J点相对可变荧光( $V_j = (F_j - F_o) / (F_m - F_o)$ ); 单位面积有活性反应中心数目( $RC/CS_m = F_m \cdot \phi_{P_0} \cdot (V_j / M_o)$ ); 捕获的激子将电子传递到Q<sub>A</sub>以后的其它电子受体的概率( $\Psi_{E_0} = ET_o / TR_o = (1 - V_j)$ ); 单位面积吸收的光能( $ABS/CS_m \approx F_m$ ); 单位面积捕获的光能( $TR_o / CS_m = \phi_{P_0} \cdot (ABS/CS_m)$ ); 单位面积电子传递的量子产额( $ET_o / CS_m = \phi_{E_0} \cdot (ABS/CS_m)$ ); OJIP荧光诱导曲线的初始斜率( $M_o = 4 \cdot (F_k - F_o) / (F_m - F_o)$ ); 单位反应中心吸收的光能( $ABS/RC = M_o \cdot (1/V_j) \cdot (1/\phi_{P_0})$ ); 单位反应中心捕获的用于还原Q<sub>A</sub>的能量( $TR_o/RC = M_o \cdot (1/V_j)$ ); 单位反应中心捕获的用于电子传递的能量( $ET_o/RC = M_o \cdot (1/V_j) \cdot \Psi_{E_0}$ ); 用(F<sub>m</sub>-F<sub>0</sub>)进行标准化后相对可变荧光的变化( $W_k = (F_k - F_o) / (F_m - F_o)$ )。

采用英国Hansatech公司的FMS-2型便携脉冲调制式荧光仪测定。测定程序如下: 首先对胁迫前的叶片进行30 min暗适应, 打饱和和脉冲光(12 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), 测定暗适应下的最大荧光F<sub>m</sub>。对光适应下的叶片先打60 s作用光(与各处理光强一致), 打极弱的(<0.05 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)测量光测得叶片最小荧光(F<sub>0</sub>), 再打饱和和脉冲光(12 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), 测定光适应下的最大荧光值F<sub>m</sub>′; 打开作用光测定光下稳态荧光F<sub>t</sub>。荧光启动过程的测定: 对不同光强处理2 h后暗恢复3 h的叶圆片的荧光诱导, 诱导前均充分暗适应, 诱导光强为800 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 由荧光仪提供, 每20~30 s测定1次光下荧光参数, 重复4~7次。各荧光参数意义及计算公式如下: PSII光下实际光化学效率( $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$ ); 非光化学淬灭( $NPQ = F_m / F_m' - 1$ )。

采用Excel与DPS软件用LSD法对数据进行方差分析和差异显著性检验。统计结果用Sigmaplot 10.0作图。

## 实验结果

### 1 40 °C下不同光强对葡萄叶片快速叶绿素荧光动力学曲线(OJIP)的影响

叶绿素荧光蕴含着丰富的与光合原初反应有关的信息, 叶绿素荧光多项上升动力学曲线(OJIP)能够提供更多关于PSII的光化学信息, 荧光检测技

术已经被广泛用于检测PSII活性(Strasser和Srivastava 1995; Baker 2008; Mehta等2010)。

40 °C不同光强处理2 h后葡萄叶片O-J-I-P曲线发生不同变化。图1-A显示的是葡萄叶片O-J-I-P原始曲线的变化, 可以观察到有关不同光强对高温胁迫下葡萄叶片O-J-I-P曲线的影响。高温胁迫下的葡萄叶片O-J-I-P曲线的形状不同于对照(处理前), 高温导致各光强处理下叶片的 $F_m$ 值均发生降低, 以弱光处理的降幅较小, 强光处理下降幅度最大, 荧光曲线变化最明显, 说明高温强光下叶片单位面积吸收的光能明显降低。黑暗处理后的 $F_o$ 升高最明显, 表明PSII可能发生失活或破坏(Chow 1994)。

为增加不同处理之间的可比性, 对原始O-J-I-P荧光曲线进行标准化后得到相对荧光变化曲线(图1-B), 高温胁迫导致葡萄叶片O-J-I-P曲线K点(300  $\mu$ s)与J点(2 ms)的相对荧光强度( $V_k$ 和 $V_j$ )升高, 黑暗处理升高最明显。荧光曲线的变化表明高温强光下葡萄荧光曲线变化最剧烈, 黑暗下葡萄的放氧复合体(OEC)伤害明显。

## 2 40 °C下不同光强对葡萄叶片快速叶绿素荧光动力学参数的影响

通过分析植物快速叶绿素荧光动力学曲线参数, 可以获得大量关于PSII原初光化学反应的信息。如图2所示, 40 °C下不同光强处理及恢复后的葡萄离体叶片各荧光参数均发生较大变化。从图1-A、C和D可以看出,  $F_v/F_m$ 、 $\Psi_{E_0}$ 和 $RC/CS_m$ 均随高温胁迫时间延长逐渐降低, 其中强光处理的 $F_v/F_m$ 、 $RC/CS_m$ 和黑暗处理的 $\Psi_{E_0}$ 降低幅度最明显, 而

弱光处理的变化幅度最低; 40 °C处理导致 $V_k$ 升高, 与处理前相比, 2 h的黑暗处理后荧光参数变化最明显, 增加了156%, 强光和弱光处理分别增加了63%和40%。说明高温黑暗伤害了PSII电子供体侧和受体侧, 弱光对高温胁迫具有明显的缓解作用, 高温强光下PSII反应中心更容易受到抑制。暗恢复过程中, 以弱光处理的荧光参数恢复最明显, 黑暗处理的荧光参数基本没有恢复, 表明高温黑暗对葡萄叶片的伤害不可逆, 高温弱光下的葡萄伤害是可逆的。

通过JIP-test还可以分析植物叶片PSII对光能的吸收、捕获和传递等状况(李鹏民等2005)。如表1显示, 以单位反应中心(RC, PSII)为研究对象时, 高温处理增加了 $ABS/RC$ 与 $TR_o/RC$ , 但降低了 $ET_o/RC$ 。与对照相比, 黑暗处理的 $ABS/RC$ 、 $TR_o/RC$ 、 $ET_o/RC$ 变化均达到显著差异, 分别升高了110%、28%与降低61.3%, 强光处理下 $ABS/RC$ 与 $ET_o/RC$ 达到差异显著水平, 而弱光处理后只有 $ET_o/RC$ 差异显著, 表明光照强度主要通过调节单位反应中心吸收的光能与用于电子传递的能量来适应高温胁迫。以单位面积(CS)为研究对象时, 各处理后叶片单位面积的光能吸收 $ABS/CS_m$ 、捕获能力 $TR_o/CS_m$ 与传递能力 $ET_o/CS_m$ 均发生降低, 且降低幅度差异显著, 表明叶片可能通过增加单位反应中心的光能的吸收和捕获来弥补单位面积功能的降低。恢复3 h后, 弱光处理的叶片的荧光参数恢复到最接近对照水平, 以 $ET_o/RC$ 恢复最明显, 降低幅度从胁迫后的42.1%减少至15.4%, 而黑暗处理基本未变, 表明暗恢复对黑暗处理基本无影响, 对弱

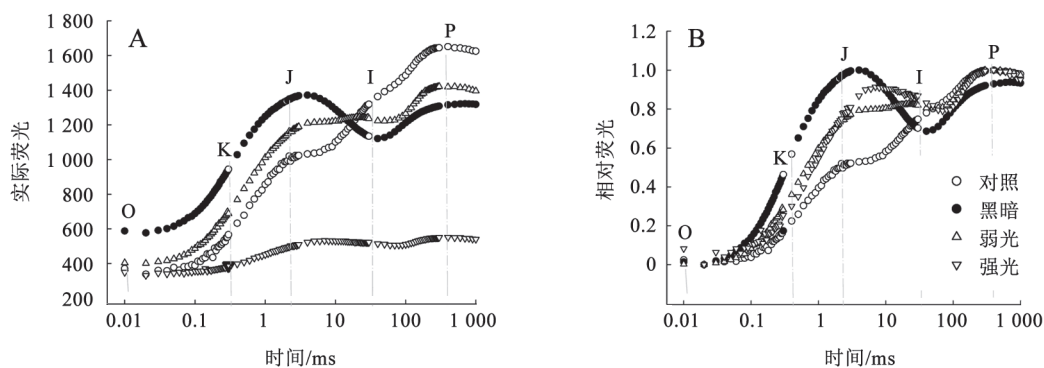


图1 40 °C下不同光强对葡萄叶片荧光强度的影响

Fig.1 Effects of different light intensities on the chlorophyll fluorescence transients in grape leaves under 40 °C

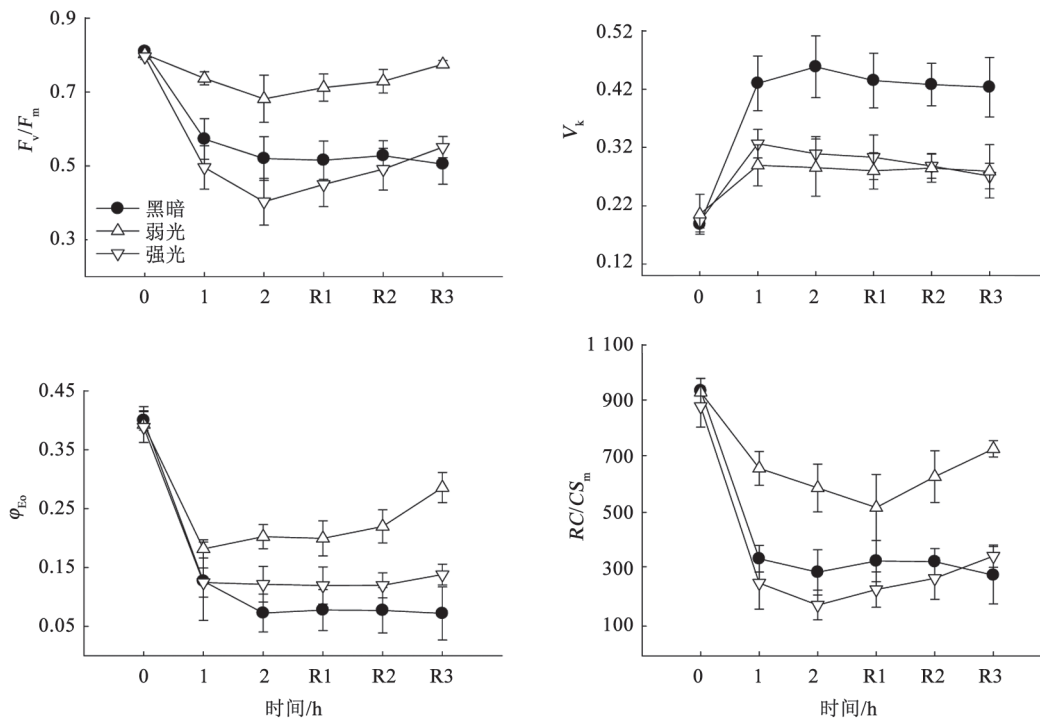


图2 40 °C及暗恢复条件下不同光强对葡萄叶片快速叶绿素荧光动力学参数的影响

Fig.2 Effects of different light intensities on OJIP parameters in grape leaves during 40 °C treatment and recovery  
0、1、2和3分别为胁迫0、1、2和3 h; R1、R2和R3分别为暗恢复1、2和3 h。

表1 40 °C下不同光强及恢复处理对葡萄叶片光能吸收、捕获和传递的影响

Table 1 Effects of different light intensities on absorption, trapping and electron transport  
in grape leaves after 40 °C treatment and recovery

处理	光强	$ABS/RC$	$TR_o/RC$	$ET_o/RC$	$ABS/CS_m$	$TR_o/CS_m$	$ET_o/CS_m$
对照		1.86 <sup>c</sup>	1.51 <sup>c</sup>	0.74 <sup>a</sup>	1 659.56 <sup>a</sup>	1 345.00 <sup>a</sup>	663.67 <sub>a</sub>
胁迫2 h	黑暗	3.92 <sup>a</sup>	1.94 <sup>ab</sup>	0.29 <sup>d</sup>	1 056.85 <sup>bc</sup>	568.15 <sup>de</sup>	80.50 <sup>e</sup>
	弱光	2.26 <sup>bc</sup>	1.51 <sup>c</sup>	0.43 <sup>c</sup>	1 250.50 <sup>b</sup>	888.33 <sup>c</sup>	24.00 <sup>e</sup>
	强光	3.91 <sup>a</sup>	1.50 <sup>c</sup>	0.44 <sup>c</sup>	618.88 <sup>d</sup>	278.40 <sup>f</sup>	86.13 <sup>e</sup>
暗恢复3 h	黑暗	3.99 <sup>a</sup>	2.11 <sup>a</sup>	0.37 <sup>cd</sup>	1 201.44 <sup>b</sup>	658.60 <sup>d</sup>	147.25 <sup>d</sup>
	弱光	2.21 <sup>c</sup>	1.71 <sup>bc</sup>	0.63 <sup>b</sup>	1 537.50 <sup>a</sup>	1 192.75 <sup>b</sup>	439.00 <sup>b</sup>
	强光	3.10 <sup>ab</sup>	1.50 <sup>c</sup>	0.39 <sup>cd</sup>	899.40 <sup>e</sup>	466.20 <sup>e</sup>	119.50 <sup>de</sup>

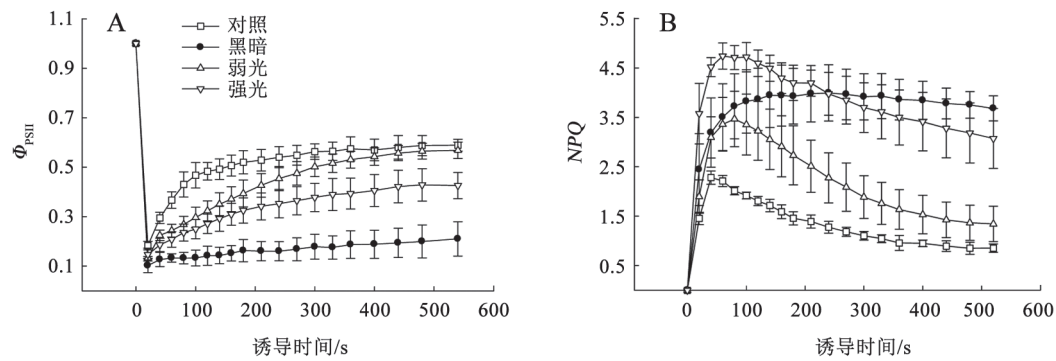
表中各列数据后不同小写字母表示其差异在5%水平上显著。

光处理后的叶片主要通过增加单位反应中心光能的传递缓解高温胁迫的伤害。

### 3 暗恢复对40 °C下不同光强处理后叶片 $\Phi_{PSII}$ 、 $NPQ$ 光诱导的影响

经过40 °C不同光强处理的叶片暗恢复后,在800  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强下进行荧光诱导。从图3可以看出,与对照相比,高温处理后的各曲线达到稳定

的时间延长,说明当从暗处暴露到光下时,高温胁迫抑制了叶片光化学反应的启动。从图中还可以看出,暗恢复下不同胁迫处理方式的荧光诱导强度不同,与对照相比,黑暗、弱光和强光处理后的叶片 $\Phi_{PSII}$ 在诱导结束时分别降低64.3%、3.4%和27.8%,说明暗恢复对高温弱光处理的荧光启动具有明显缓解作用,而对于黑暗处理无明显效果,强

图3 恢复对40 °C下不同光强处理的叶片 $\Phi_{PSII}$ 和NPQ光诱导的影响Fig.3 Effect of recovery on light induction of  $\Phi_{PSII}$  and NPQ in gape leaves with different light intensities under 40 °C

光处理的介于二者之间。

非光化学猝灭(NPQ)是植物保护PSII免受过剩激发能伤害的有效途径。暗恢复后各处理的NPQ呈现先升高后降低趋势,对照和光照处理后的NPQ的最高值出现在诱导40~60 s,而高温黑暗的NPQ最大值出现在210 s,表明暗恢复后高温黑暗处理导致了NPQ荧光诱导的迟钝。与各自处理的NPQ最高值作比较,对照、高温黑暗、高温弱光和高温强光下的NPQ在520 s荧光诱导结束后分别降低55.5%、7.5%、60.1%和35.2%,说明高温弱光处理后NPQ诱导后可以快速降低,而高温黑暗处理的NPQ反应较迟钝,光系统活性受到较大破坏(Devacht等2011)。

## 讨 论

前人研究表明高温易对PSII造成伤害,主要伤害部位是D1蛋白(Yamamoto等2008)。植物光合机构在经常处于变化的外界环境因素和内部因素因素综合作用之中,光照过强或过弱对植物光系统造成的影响不同,强光容易造成植物叶片吸收的光能超过碳固定所需的能量,产生过剩激发能,导致过量活性氧生成(Foyer和Noctor 2005),而弱光环境会造成同化力的短缺而限制光合碳同化,还会抑制光合作用相关的关键酶活性从而限制光合作用(许大全2002)。Luo等(2011)研究发现葡萄在40 °C适光下胁迫5 h,经恢复后各荧光指标均能够恢复至对照水平,不同光强下葡萄圆叶片经40 °C高温胁迫后, $F_v/F_m$ 明显降低,表明叶片发生了光抑制, $F_v/F_m$ 在暗中又能较快恢复,该事实表明葡萄叶

片具有完善的光破坏防御机制。本试验葡萄圆叶片胁迫后经过3 h暗恢复,高温弱光处理的荧光值恢复明显,表明弱光条件对高温胁迫下葡萄叶片PSII具有缓解功能,这一点也从叶绿素荧光淬灭分析得到证明;而高温强光处理的葡萄叶片单位面积有活性反应中心数量显著降低,引起单位面积光能的吸收、捕获和传递受到抑制,荧光曲线变化幅度最明显,胁迫解除后略有恢复,表明强光对高温胁迫具协同作用(孙永江等2013),二者互作会加重光抑制。

光合器官是植物高温敏感部位,研究植物光合功能的高温伤害,光是不可忽略的环境因子。目前高温与光共同作用对光合功能伤害的研究结论不尽相同。苹果果皮上的研究发现高温黑暗胁迫造成的果皮光破坏比强光胁迫严重,高温强光协同作用抑制效果最显著(Chen等2008),而水稻叶片在1 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强下比黑暗下发生光抑制的高温阈值降低(Yin等2010)。菠菜(Ohira等2005)与马铃薯(Havaux 1996)叶片上的研究则表明弱光条件可以缓解高温胁迫对PSII的功能抑制。本试验结果发现,40 °C不同光强处理对葡萄叶片的伤害及恢复程度不同,高温黑暗处理叶片 $V_k$ 升高显著,2种光照处理下的 $V_k$ 值均显著低于黑暗处理,表明高温胁迫造成OEC功能的抑制(Yamane等1998),光照缓解了高温胁迫对PSII供体侧的放氧复合体的伤害。高温胁迫下光合激发能从 $Q_A$ 向 $Q_B$ 以下传递的效率 $\Psi_{E_0}$ 显著降低,表明高温抑制了电子传递(Yamasaki等2002),光照处理一定程度上缓解了这种抑制,而以高温弱光处理缓解和恢复最明显,这

可能与弱光下环式电子流动(CEF)的保护作用有关(Havaux 1996)。研究表明,光下CEF被激活(Marutani等2012),引起跨膜质子势梯度的建立(Schrader等2004),从而利于NPQ对过剩激发能的耗散(Niyogi 1999),减弱对D1蛋白的伤害程度。高温黑暗处理后单位反应中心捕获的用于还原 $Q_A$ 的能量 $TR_0/RC$ 显著升高,造成 $Q_A$ 的过度还原,利于活性氧物质的产生(Khorobrykh和Ivanov 2002),加重光抑制,而光处理下的 $TR_0/RC$ 与对照无显著差异,说明高温下光照可以通过降低用来还原 $Q_A$ 的能量来缓解PQ库的过度还原。

生产上随着葡萄栽培面积的增加,高温强光天气时葡萄发生日灼病概率较大,在中国很多产区普遍发生且危害严重,如2003年新疆‘红地球’葡萄发生严重的日灼病,造成严重损失(容新民2005)。本试验结果表明短期弱光照能缓解高温的胁迫影响,在高温高光地区通过改变架势,如篱架改为棚架,或适当增加叶幕,或通过物理措施使用遮阳网,来防御高温高光胁迫具有重要的实践意义,但温光胁迫对葡萄光系统功能活性特别是对光系统I(PSI)活性影响的还有待进一步研究。

### 参考文献

- 崩传化,刘三军,杨朝选,陈勇朋,于巧丽(2009). 葡萄日灼病的发生与防治. 中国果树, (3): 42~45
- 李鹏民,高辉远, Strasser RJ (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. 植物生理与分子生物学学报, 31 (6): 559~566
- 罗海波,马琴,段伟,李绍华,王利军(2010). 高温胁迫对‘赤霞珠’葡萄光合作用的影响. 中国农业科学, 43 (13): 2744~2750
- 容新民(2005). 葡萄日灼产生的原因及预防对策. 中外葡萄与葡萄酒, (2): 35~36
- 孙永江,付艳东,杜远鹏,翟衡(2013). 不同温度/光照组合对‘赤霞珠’葡萄叶片光系统II功能的影响. 中国农业科学, 46 (6): 1191~1200
- 伍新宇,郝敬喆,潘明启,张付春(2011). 新疆葡萄气灼病的发生规律与预防措施. 新疆农业科技, (5): 35~35
- 许大全(2002). 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 39~45
- Ahn TK, Avenson TJ, Ballottari M, Cheng YC, Niyogi KK, Bassi R, Fleming GR (2008). Architecture of a charge-transfer state regulating light harvesting in a plant antenna protein. Science, 320: 794~797
- Aro EM, McCaffery S, Anderson JM (1994). Recovery from photoinhibition in peas (*Pisum sativum* L.) acclimated to varying growth irradiances (role of D1 protein turnover). Plant Physiol, 104: 1033~1041
- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. Annu Rev Plant Biol, 59: 89~113
- Chen LS, Li P, Cheng L (2008). Effects of high temperature coupled with high light on the balance between photooxidation and photoprotection in the sun-exposed peel of apple. Planta, 228: 745~756
- Chow W (1994). Photoprotection and photoinhibitory damage. Adv Mol Cell Biol, 10: 151~196
- Devacht S, Lootens P, Baert J, Van Waes J, Van Bockstaele E, Roldán-Ruiz I (2011). Evaluation of cold stress of young industrial chicory (*Cichorium intybus* L.) plants by chlorophyll a fluorescence imaging. I. Light induction curve. Photosynthetica, 49: 161~171
- Foyer CH, Noctor G (2005). Oxidant and antioxidant signalling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. Plant Cell Environ, 28: 1056~1071
- Gombos Z, Wada H, Murata N (1994). The recovery of photosynthesis from low-temperature photoinhibition is accelerated by the unsaturation of membrane lipids: a mechanism of chilling tolerance. Proc Natl Acad Sci USA, 91: 8787~8791
- Havaux M (1996). Short-term responses of Photosystem I to heat stress: induction of a PS II-independent electron transport through PS I fed by stromal components. Photosynth Res, 47: 85~97
- Khorobrykh SA, Ivanov BN (2002). Oxygen reduction in a plastoquinone pool of isolated pea thylakoids. Photosynth Res, 71: 209~219
- Luo HB, Ma L, Xi HF, Duan W, Li SH, Loescher W, Wang JF, Wang LJ (2011). Photosynthetic responses to heat treatments at different temperatures and following recovery in grapevine (*Vitis amurensis* L.) leaves. PLoS One, 6: e23033
- Marutani Y, Yamauchi Y, Kimura Y, Mizutani M, Sugimoto Y (2012). Damage to photosystem II due to heat stress without light-driven electron flow: involvement of enhanced introduction of reducing power into thylakoid membranes. Planta, 236: 753~761
- Mehta P, Allakhverdiev SI, Jajoo A (2010). Characterization of photosystem II heterogeneity in response to high salt stress in wheat leaves (*Triticum aestivum*). Photosynthesis Res, 105: 249~255
- Niyogi KK (1999). Photoprotection revisited: genetic and molecular approaches. Ann Rev Plant Biol, 50: 333~359
- Ohira S, Morita N, Suh HJ, Jung J, Yamamoto Y (2005). Quality control of photosystem II under light stress-turnover of aggregates of the D1 protein *in vivo*. Photosynth Res, 84: 29~33
- Schrader S, Wise R, Wacholtz W, Ort D, Sharkey T (2004). Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in Pima cotton. Plant Cell Environ, 27: 725~735
- Strasser BJ (1997). Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transients. Photosynth Res, 52: 147~155
- Strasser RJ, Srivastava A (1995). Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria. Photochem Photobiol, 61: 32~42
- Takahashi S, Badger MR (2011). Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. Trends Plant Sci, 16: 53~60
- Tyystjarvi E (2013). Photoinhibition of photosystem II. Int Rev Cell

- Mol Biol, 300: 243~303
- Yamamoto Y, Aminaka R, Yoshioka M, Khatoon M, Komayama K, Takenaka D, Yamashita A, Nijo N, Inagawa K, Morita N (2008). Quality control of photosystem II: impact of light and heat stresses. *Photosynth Res*, 98: 589~608
- Yamane Y, Kashino Y, Koike H, Satoh K (1998). Effects of high temperatures on the photosynthetic systems in spinach: oxygen-evolving activities, fluorescence characteristics and the de-naturation process. *Photosynth Res*, 57: 51~59
- Yamasaki T, Yamakawa T, Yamane Y, Koike H, Satoh K, Katoh S (2002). Temperature acclimation of photosynthesis and related changes in photosystem II electron transport in winter wheat. *Plant Physiol*, 128: 1087~1097
- Yin Y, Li S, Liao W, Lu Q, Wen X, Lu C (2010). Photosystem II photochemistry, photoinhibition, and the xanthophyll cycle in heat-stressed rice leaves. *J Plant Physiol*, 167: 959~966