

干旱胁迫下硅对平邑甜茶光合功能的影响

孙山^{1,*}, 徐秀玉², 程来亮¹, 王来平¹, 高华君^{1,*}

¹山东省果树研究所, 山东泰安271000; ²山东农业大学生命科学学院, 山东泰安271018

摘要: 以平邑甜茶盆栽苗为试材, 通过同步测定叶片的叶绿素瞬时荧光、延迟荧光及820 nm光反射, 研究了干旱胁迫对两个光系统(PSII和PSI)和光合电子传递链的伤害, 以及根部施硅对平邑甜茶光合功能的改善作用。结果显示, 中度干旱胁迫(40% RSWC)下, PSII原初光化学反应的最大量子产额(TR_o/ABS)、PSII捕获的电子从 Q_A 传递给 Q_B 的概率(ET_o/TR_o)、远红光下测定的 MR/MR_o 最大下降振幅(ΔMR_{FR})下降, 而PSII单位反应中心吸收的光能(ABS/RC)上升, 表明干旱导致整个光合电子传递链(包括PSII和PSI)均出现不同程度的伤害。干旱胁迫下, 硅处理的 MR/MR_o 下降斜率(V_{PSI})、非光化学猝灭(NPQ)显著大于对照, 延迟荧光的 I_2 和 I_1 点比值(I_2/I_1)低于对照, 表明硅处理可提高干旱胁迫下PSI的活性, 提高环PSI的电子传递和PSII天线热耗散的能力。总之, 硅处理显著缓解了干旱胁迫对PSII和PSI的伤害程度, 根部施硅通过提高平邑甜茶幼苗PSI和PSII的活性, 促进PSI环式电子传递, 提高了平邑甜茶幼苗的抗旱性。

关键词: 平邑甜茶; 干旱; 硅; 瞬时荧光; 延迟荧光; 820 nm光反射

Effect of Silicon on Photosynthetic Functions of *Malus hupehensis* under Drought Stress

SUN Shan^{1,*}, XU Xiu-Yu², CHENG Lai-Liang¹, WANG Lai-Ping¹, GAO Hua-Jun^{1,*}

¹Shandong Institute of Pomology, Taian, Shandong 271000, China; ²College of Life Sciences, Shandong Agriculture University, Taian, Shandong 271018, China

Abstract: Prompt fluorescence, delayed fluorescence and modulated light reflection at 820 nm in *Malus hupehensis* leaves were measured simultaneously, to explore the damage of drought stress on photosynthetic apparatus and the improvement of photosynthetic functions by application of silicon through root. The results showed that: under moderate drought stress (40% RSWC), maximum quantum yield of primary PSII photochemistry (TR_o/ABS), probability with which a PSII trapped electron is transferred from Q_A to Q_B (ET_o/TR_o), the maximum MR/MR_o amplitude under far-red light (ΔMR_{FR}) significantly decreased, while average absorbed photon flux per PSII reaction center (ABS/RC) increased, indicating that the whole electron transport chain including the two photosystems was affected by drought. Under drought stress, application of silicon through root could increase maximum descending slope of MR/MR_o under actinic light (V_{PSI}) and non-photochemical quenching (NPQ), and reduced the ratio of delay fluorescence at I_2 and I_1 step (I_2/I_1), indicating that application of silicon could increase the activity of PSI, and improve the cyclic electron transport around PSI, as well as the non-photochemical quenching at PSII antenna. In summary, application of silicon alleviated the photo-damage of both PSII and PSI under drought, it might play a key role in improving drought tolerance of *Malus hupehensis* through increasing the activities of PSI and PSII, and improved the cyclic electron transport around PSI.

Key words: *Malus hupehensis*; drought; silicon; prompt fluorescence; delayed fluorescence; modulated light reflection at 820 nm

干旱是现代农业生产重要的限制因素, 每年由于干旱造成的作物减产, 超过其它逆境因子所造成减产的总和(Boyer 1982)。苹果是我国栽培面积最大的落叶果树树种, 大多分布在干旱、半干旱地区, 干旱已成为制约苹果产量和品质的重要因素。光合作用是植物生长发育的基础, 干旱胁迫对苹果叶片光合作用的伤害是影响其生长的重

要原因(赵军营等2005)。因此, 研究苹果在干旱条

收稿 2015-08-04 修定 2015-10-30

资助 山东省自然科学基金(ZR2012CM039)和泰山学者建设工程专项经费和作物生物学国家重点实验室开放基金(2012KF05)。

* 通讯作者(E-mail: sunshan03@163.com, Tel: 13505389038; E-mail: hjgaosdau@hotmail.com, Tel: 13953806549)。

件下的光合特性, 以及如何通过栽培措施提高其抗旱性具有重要的现实意义。

中度干旱对光合作用的抑制, 通常是气孔和非气孔因素共同作用的结果(Winter和Schramm 1986)。气孔关闭后, 水分散失减少, 但也造成胞间CO₂浓度的降低, 导致光合速率下降。光合碳同化速率下降, 造成原初光化学反应产生的电子过剩, 多余的电子会传递给O₂而产生活性氧(Asada 2006)。当活性氧产生量超过植物自身的清除调节能力时, 导致膜脂过氧化(Reddy等2004), 使参加各生理活动的酶类活性受到抑制。持续的干旱胁迫对植物光合造成不可逆转的伤害, 如光合色素降解(Moran等1994)、光反应能力下降(Albert等2011)、暗反应能力下降(Chaves等2009)、光合磷酸化和电子传递受到抑制(Chen等2004)。

近年来的研究表明, 外源施硅能提高作物的水分利用效率(曹逼力等2013; 孙燕等2015)、增强抗旱性(王耀晶等2013)、提高植物抵御盐胁迫的能力(Al-aghaby等2005; 徐呈祥等2007)、缓解植物重金属毒害(李伟东等2015; 宋阿琳2011)、抵御放射损伤(Goto等2003)、促进其他营养元素的吸收(张亚建等2013; 公艳等2012)等, 即硅对植物具有提高其非生物胁迫抗逆性的作用。然而, 有关干旱胁迫下外源施硅对植物光合机构的保护作用的研究尚未见报道。

瞬时荧光(prompt fluorescence, PF)、延迟荧光(delayed fluorescence, DF)和820 nm光反射(modulated light reflection at 820 nm, MR)诱导动力学, 能够快速、灵敏、无损伤地反映两个光系统(PSII和PSI)以及光合电子传递链(electron transport chain, ETC)对光能的吸收、传递及耗散等生理状况(Krause和Weis 1991; Goltsev等2009, 2012; Strasser等2010; 张雯婷和李鹏民2015), 从而探测逆境对植物光合机构的影响。苹果属植物平邑甜茶具有无融合生殖的特点, 是当前我国苹果栽培中常用的优良实生砧木。本研究选取平邑甜茶为试材, 利用上述三种技术, 同步监测根施硅肥对干旱胁迫下苹果属植物光合机构的影响, 以期更深入地了解根施硅肥对干旱胁迫下苹果属植物光合机构的影响, 为苹果抗旱栽培管理和抗旱育种提供理论依据。

材料与方 法

1 试验材料

试验于2013~2014年生长季在山东省果树研究所试验场内进行。春季取2年生平邑甜茶(*Malus hupehensis* Rehd.)实生苗进行盆栽, 盆口直径30 cm, 高24 cm, 每盆装配制营养土(熟园土:沙:干鸡粪=7:2:1) 7.0 kg。每盆种植1株, 上盆后置于自然光照下生长, 正常肥水管理。

2 试验处理

7~8月间, 与常规管理浇水同步, 硅肥处理浇入等量0.8 mmol·L⁻¹硅酸钾(K₂O·nSiO₂)溶液。8月下旬后, 硅肥处理浇水时不再加入硅酸钾。水分管理设2个水平: 土壤相对含水量(RSWC)分别为80% (正常管理, CK)和40% (中度干旱胁迫, WS)。实验的4个处理分别标记为: CK、CK+Si、WS和WS+Si。控水处理前, 全部实验材料均灌一次透水, 然后停止供水, 使土壤含水量持续下降, 用称重法监测土壤水分含量。当土壤含水量达到所设置的处理水平时, 用称重法维持土壤水分含量(每天下午17点后补水); 分别于各自水平生长3 d, 然后进行相关测定。单株小区, 6次重复, 每株固定选取新梢中部完全展开的功能叶测定。

3 瞬时荧光、延迟荧光和820 nm光反射同步测量

瞬时荧光、延迟荧光和820 nm光反射用多功能植物效率分析仪(MPEA-2, Hansatech Instruments, UK)同步测量。测定方法参照Strasser等(2010)的方法, 先在5 000 μmol·m⁻²·s⁻¹的饱和红光下, 同步测量瞬时荧光、延迟荧光和820 nm光反射; 然后关掉红光, 在1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹的远红光下, 再次测量820 nm光反射。

按下列公式计算单位反应中心吸收的光能(*ABS/RC*)、反应中心捕获的量子产额(*TRo/ABS*)和捕获能量中用于电子传递的量子产额(*ETo/TRo*)等参数:

$$ABS/RC=4 \times (F_k - F_o) \times F_M / (F_j - F_o) / (F_M - F_o);$$

$$TRo/ABS=(F_M - F_o) / F_M;$$

$$ETo/TRo=(F_M - F_j) / (F_M - F_o);$$

其中, $F_M = F_p$, F_o 、 F_k 、 F_j 、 F_i 和 F_p 分别为暗适应后20 μs、300 μs、3 ms和30 ms及最大瞬时荧光值。

用暗中20 μs记录的延迟荧光(DF_{20μs})信号对JIP-时间作延迟荧光动力学曲线, 并计算7 ms

(I_1)、100 ms (I_2)的延迟荧光比值 I_2/I_1 。根据820 nm光反射(MR/MR_0)曲线, 计算最大下降斜率(V_{PSII})和随后最大上升斜率($V_{PSII-PSI}$)。以远红光下测定的 MR/MR_0 计算最大下降振幅(ΔMR_{FR})。

4 叶绿素荧光淬灭分析

利用MPEA-2进行叶绿素荧光淬灭分析, 测定程序如下: 光适应叶片先打30 s作用光, 作用光光强与测定前叶片所处环境的光强一致($1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 测定光适应条件下的稳态荧光 F_s ; 再打饱和和脉冲光($5\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 测定最大荧光值 F_m' ; 然后将叶片进行15 min暗适应, 打饱和和脉冲光, 测定暗适应条件下的最大荧光 F_m 。计算PSII实际光化学效率 $\Phi_{PSII}=(F_m'-F_s)/F_m$, 非光化学淬灭 $NPQ=F_m/F_m'-1$ 。

5 数据处理与分析

试验数据采用Excel 2007和SPSS 16.0软件进行统计分析, Sigma Plot 10.0软件作图。

实验结果

1 硅对干旱胁迫下平邑甜茶叶片叶绿素瞬时荧光的影响

图1为施硅处理与对照在两种水分管理下的叶绿素瞬时荧光诱导动力学曲线。正常浇水(CK)条件下, 施硅处理和对照差异不明显(图1-A); 而干旱(WS)条件下, OJIP曲线I-P之间的荧光上升变缓, 施硅处理的瞬时荧光诱导曲线明显高于对照(图1-B)。

由图2可以看出, 与正常条件(CK)相比, 干旱胁迫(WS)的 ABS/RC 表现上升, TR_0/ABS 和 ET_0/TR_0 下降。干旱条件下, 对照的 ABS/RC 较施硅处理明显升高(图2-A), 而 TR_0/ABS (图2-B)和 ET_0/TR_0 (图

2-C)显著低于施硅处理。正常浇水条件下, 3个荧光参数在施硅处理与对照间均无显著差异。这表明, 干旱处理降低了PSII光能的吸收、转换和电子传递速率。

正常条件下, 施硅处理的PSII实际光化学效率(Φ_{PSII})和非光化学荧光猝灭参数(NPQ)与对照之间无明显变化(图3)。干旱胁迫下, 硅处理的 NPQ 显著高于对照(图3-B), 二者之间的 Φ_{PSII} 无明显差异。这表明, 干旱处理下植物过剩激发能增多, 施硅处理的植株通过上调 NPQ 增加植物叶片的热耗散能力, 保护光合机构免受过剩光能的破坏。

2 硅对干旱胁迫下平邑甜茶叶片820 nm光反射的影响

图4为远红光下测量的820 nm光反射(MR/MR_0)动力学曲线。正常浇水下, 对照与硅处理的 MR/MR_0 下降最大振幅(ΔMR_{FR})几近相同(图4-A)。干旱胁迫下, 对照的 ΔMR_{FR} 下降了39.55%; 硅处理仅下降20.89%, 比对照提高了18.66% (图4-B)。

作用光(红光)下 MR/MR_0 动力学曲线及相关参数在正常浇水的施硅处理与对照之间无明显差异(图5-A和图6); 干旱胁迫下, 硅处理的快速下降阶段斜率(V_{PSII})、随后上升阶段的斜率($V_{PSII-PSI}$), 都显著大于对照(图5-B和图6)。

以上的结果表明, 根施硅肥有效地提高了PSI复合体的活性, 加速了光合电子由PSII向PSI的传递, 提高了植物的光化学效率, 减少了过剩光能对植物的伤害。

3 硅对干旱胁迫下平邑甜茶叶片延迟荧光的影响

图7为平邑甜茶的叶绿素延迟荧光诱导动力

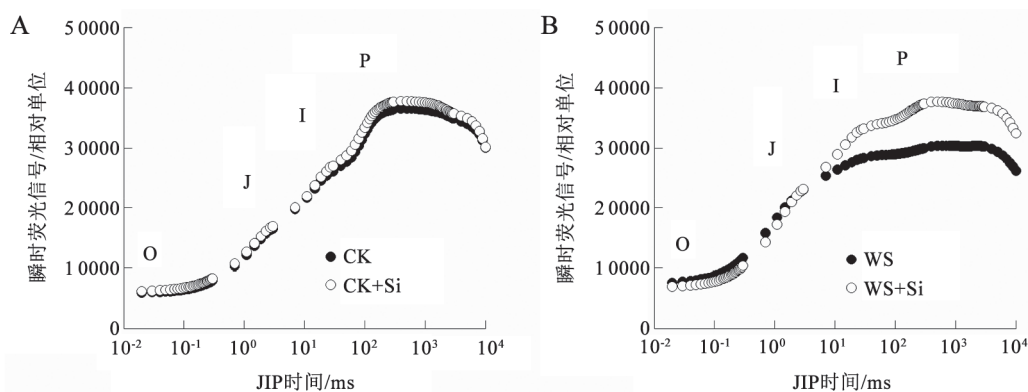


图1 硅对干旱胁迫下平邑甜茶叶片叶绿素瞬时荧光诱导曲线的影响

Fig.1 Effect of Si on induction curves of prompt fluorescence in *M. hupehensis* leaves under drought stress

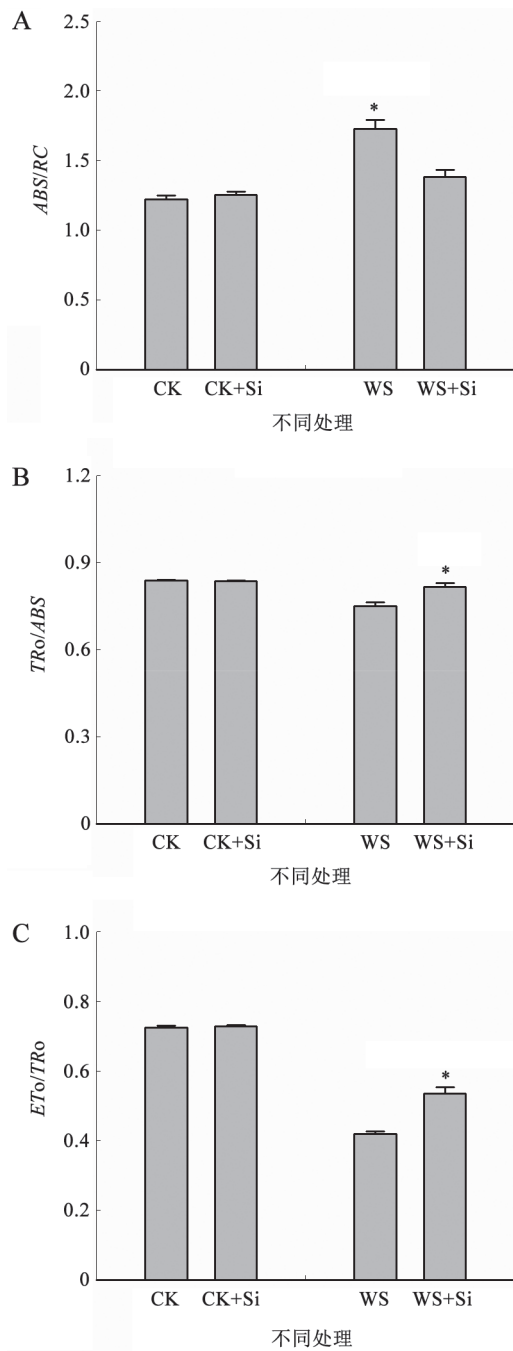


图2 硅对干旱胁迫下平邑甜茶叶片瞬时荧光参数的影响
Fig.2 Effect of Si on the prompt fluorescence parameters of *M. hupehensis* leaves under drought stress
*表示相同土壤含水量下硅处理与非硅处理间存在显著差异 ($P < 0.05$), 下图同此。

学曲线。干旱胁迫下, 对照的 $DF_{20\mu s}$ 值明显低于施硅处理(图7-C); 以 I_1 点标准化后, I_1 前的延迟荧光快速上升阶段, 对照与施硅处理间无明显差异, 对照 I_2 点的DF值高于硅处理(图7-D)。常规水分管理下,

施硅处理与对照之间没有明显差异(图7-A、B)。

PQ的氧化与还原速率的改变会导致延迟荧光诱导过程中 I_2 的相对变化。因此 I_2/I_1 常用来反映两个光系统间电子传递的活性。从图8可以看出, 与正常浇水相比, 干旱胁迫引起 I_2/I_1 上升, 干旱条件下施硅处理的 I_2/I_1 显著低于对照。说明施硅处理缓解了干旱胁迫对两个光系统间电子传递的抑制。

讨 论

大量研究表明, 干旱对植物造成伤害的重要原因之一是植物体内活性氧的产生与清除机制失衡(Price等1989; Foyer和Noctor 2005)。叶绿体是植物产生活性氧的重要部位, 光合电子会通过假环式电子传递(Mehler反应)形成超氧阴离子; 另外, 光激发的三线态叶绿素分子与氧分子反应可生成单线态氧(李德全等1999)。干旱条件下, 光合作用的光饱和点明显降低, 更容易产生过剩激发能, 导致叶绿体内活性氧的产生与猝灭平衡遭到破坏, 造成活性氧积累(Asada 2006)。活性氧会攻击叶绿素和PSII反应中心的D1蛋白, 从而损伤光合机构。

在本研究中, 干旱胁迫下对照的 ABS/RC 高于施硅处理(图2-D), 表明干旱引起PSII反应中心色素分子(P_{680})的失活, 而施硅后明显缓解了这种效应。PSII反应中心捕获的量子产额(TRo/ABS), 反映了PSII捕获的光能用来还原初级电子受体 Q_A 的能力, 即PSII的最大光化学效率; 捕获能量中用于电子传递的量子产额(ETo/TRo), 与PQ库氧化还原的比例有关(张葑等2013)。干旱胁迫下, 硅处理叶片的 TRo/ABS 、 ETo/TRo 都明显高于对照, 说明施硅不仅能够维持较高的PSII活性, 而且将光合电子较多地传递给 Q_A 之后的电子受体。

PSI反应中心色素分子(P_{700})处于氧化态(P_{700}^+)时可吸收820 nm波长的光, 因此, 用820 nm光反射(MR/MRo)的变化, 可以反映 P_{700}^+ 的氧化还原状态(Schansker等2003)。远红光只激发 P_{700} 的光化学反应, 使有活性的PSI反应中心几近全处于氧化状态(P_{700}^+), 因此, 远红光下测定的 MR/MRo 最大下降振幅(ΔMR_{FR}), 反映了PSI的最大光化学效率(Strasser等2010)。作用光(红光)下, MR/MRo 快速下降阶段的斜率反映了PSI发生氧化还原的实际能力(Schansker等2003; 张葑等2013)。在本研究中, 干旱引起

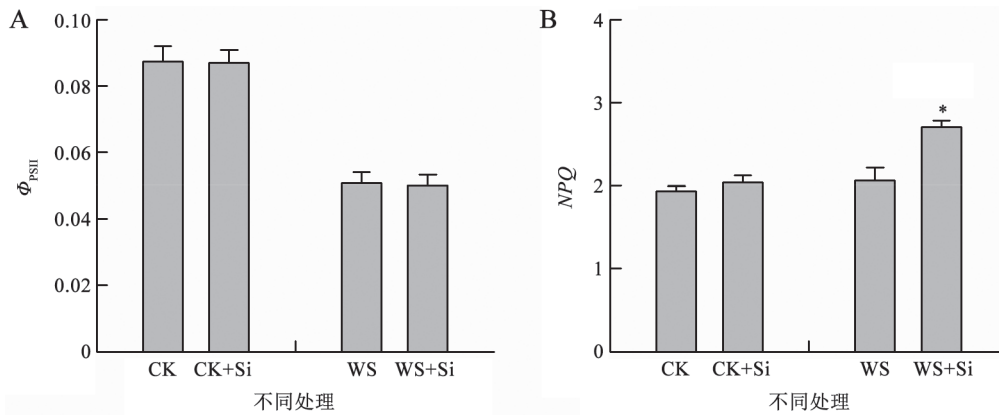


图3 硅对干旱胁迫下平邑甜茶叶片 Φ_{PSII} 和NPQ的影响
Fig.3 Effect of Si on Φ_{PSII} and NPQ of *M. hupehensis* leaves under drought stress

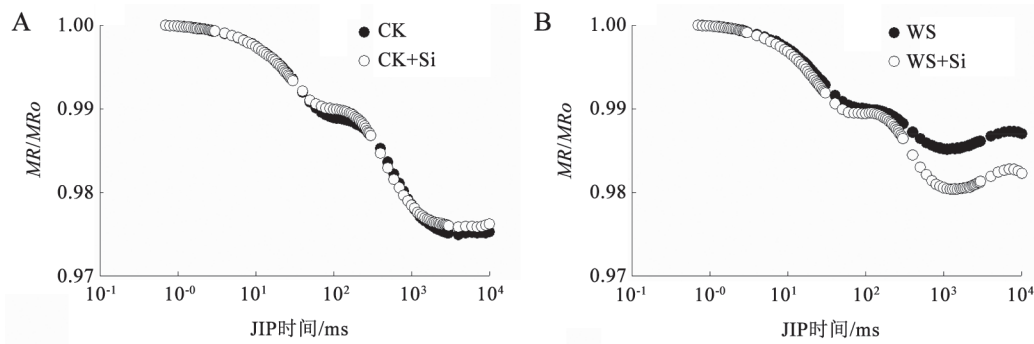


图4 硅对干旱胁迫下平邑甜茶叶片820 nm光反射(远红光测定)的影响
Fig.4 Effects of Si on kinetics curves of modulated 820 nm reflection (measured with far-red light) *M. hupehensis* leaves under drought stress

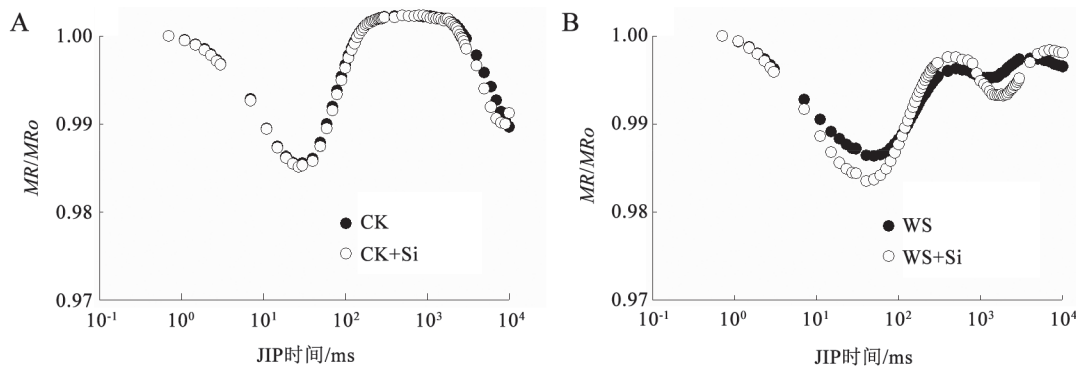


图5 硅对干旱胁迫下平邑甜茶叶片820 nm光反射(红光测定)的影响
Fig.5 Effects of Si on kinetics curves of modulated 820 nm reflection (measured with red light) *M. hupehensis* leaves under drought stress

PSI最大光化学效率、PSI实际光化学效率下降, 硅处理显著提高了干旱下PSI反应中心的活性(图5-B和图6-A)。

进入电子传递链的少数电子会因电荷重组逆向回传激发 P_{680} , 产生的 P_{680}^* 将激发能传递给天线色素, 以荧光的形式释放便产生延迟荧光(Goltsev等

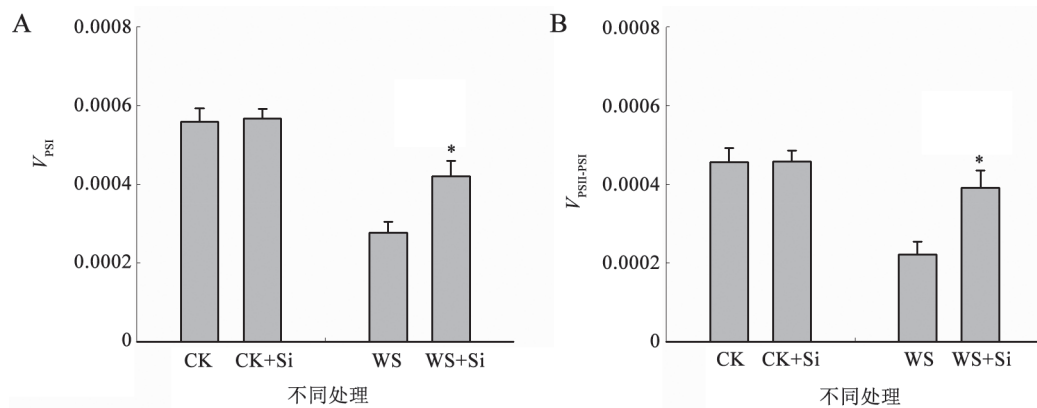


图6 硅对于干旱胁迫下平邑甜茶叶片820 nm光反射参数的影响

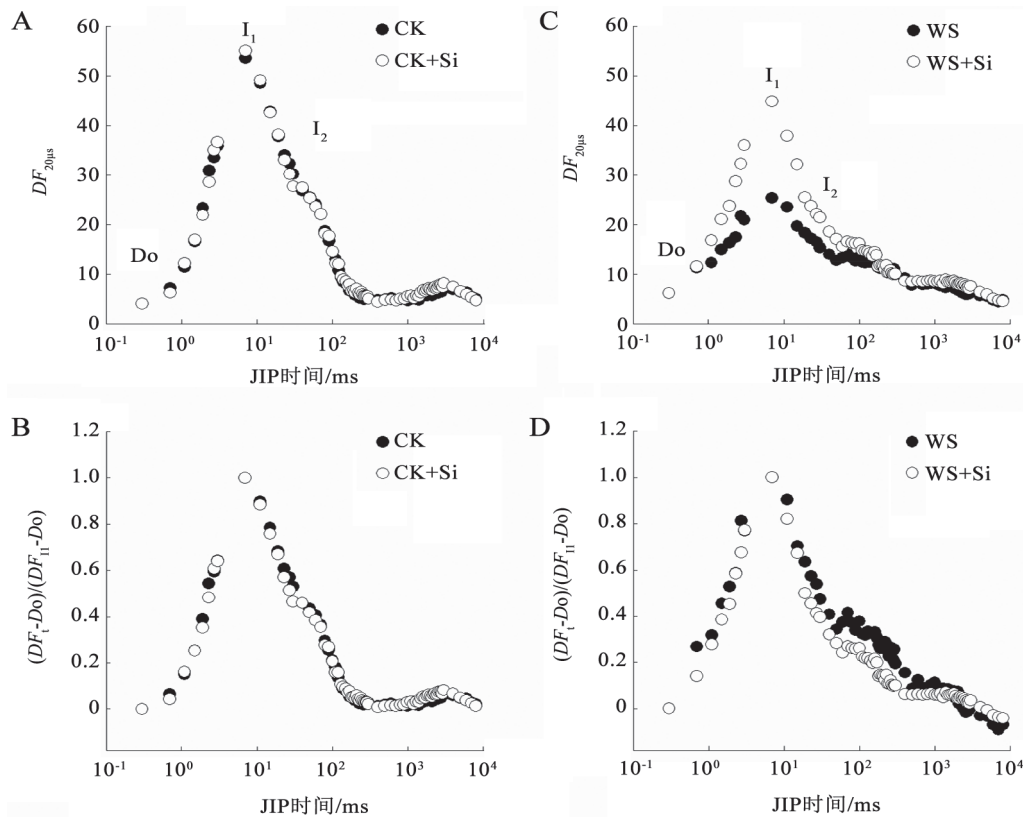
Fig.6 Effect of Si on the 820 nm reflection parameters of *M. hupehensis* leaves under drought stress

图7 硅对于干旱胁迫下平邑甜茶延迟荧光动力学曲线的影响

Fig.7 Effects of Si on kinetics curves of delayed fluorescence in *M. hupehensis* leaves under drought stress

2009)。由于不同特征的延迟荧光代表不同的PSII复合体状态(例如, $Z^+P_{680}PheoQ_A^-Q_B^-$ 、 $Z^+P_{680}PheoQ_A^-Q_B^{2-}$ 等), 因此延迟荧光能更加直接的反映PSII的状态。 I_1 点的延迟荧光, 受 P_{680} 供体侧供应电子的能力和 P_{680} 反应中心色素捕获光能的能力的共同影响; I_2 点的延迟荧光反映PQ库的氧化还原程度, 与

距离 P_{680} 受体侧更远的电子传递体的电子回传有关(Strasser等2010; Goltsev等2012)。干旱胁迫下, 对照的 I_1 下降幅度大于硅处理, 但标准化后的延迟荧光到达 I_1 点前的速率无差异, 表明PSII供体侧的电子供应能力在两个处理间没有差异, I_1 下降主要起因于PSII反应中心的失活, 施硅处理可减轻这一效

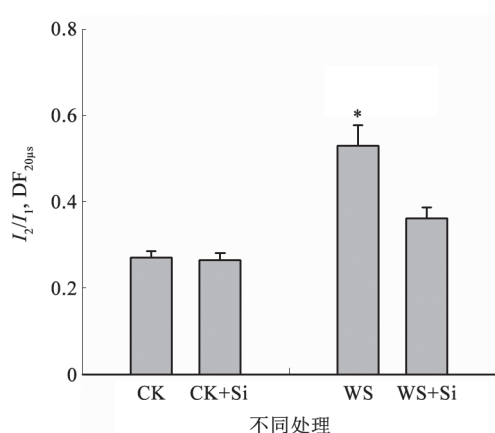


图8 硅对干旱胁迫下平邑甜茶延迟荧光 I_2/I_1 点比值的影响
Fig.8 Effects of Si on the ratio of I_2/I_1 of delayed fluorescence in *M. hupehensis* leaves under drought stress

应, 其与瞬时荧光 ABS/RC 、 TRo/ABS 的结论得到相互印证。 I_2 高于对照表明, 施硅处理提高了干旱胁迫下, 光合电子链中PQ下游受体(PC、 P_{700} 等)的氧化还原能力。延迟荧光的 I_2/I_1 的比值, 可用来反映两个光系统间电子传递的活性, I_2/I_1 的降低表明PSII相对于PSI活性下降或PSI相对于PSII活性的提高(Goltsev等2012)。硅处理减少了 I_2/I_1 的上升(图8), 进一步证明, 硅处理提高了干旱胁迫下的PSI活性。

环式电子传递是指PSI受体侧末端将电子传递给质体醌(PQ), 从而使电子再次经过PSI的过程。研究表明, 环PSI的电子传递在逆境胁迫下可以消耗多余的光合电子, 加速非光化学猝灭(NPQ)的启动速率, 从而减轻过剩激发能对植物的伤害(Johnson 2011; Munekage等2002)。本研究中, 硅处理提高了干旱光下的非光化学猝灭(NPQ)和PSI的实际光能转化效率(图3-B和图6-A), 而 Φ_{PSII} 无明显变化(图3-A), 表明硅处理可能通过增强环PSI的电子传递, 来提高干旱胁迫下对过剩光能的耗散能力。

综上所述, 施硅处理提高了PSI和PSII的活性和二者之间的光合电子传递的能力, 促进了PSI环式电子传递, 避免或减轻了过剩光能的积累, 从而避免或减缓了干旱导致的活性氧对光合机构和其他部位的伤害, 这可能是施硅处理增加植物抗旱性的主要原因之一。

参考文献

- 曹逼力, 徐坤, 石健, 辛国风, 刘灿玉, 李秀(2013). 硅对番茄生长及光合作用与蒸腾作用的影响. 植物营养与肥料学报, 19 (2): 354~360
- 公艳, 魏绍冲, 姜远茂, 刘建才(2012). 硅对红富士苹果植株 ^{15}N -尿素吸收和分配特性的影响. 天津农业科学, 18 (2): 11~13
- 李德全, 高辉远, 孟庆伟(1999). 植物生理学. 北京: 中国农业科学技术出版社
- 李伟东, 郭彬, 傅庆林, 丁能飞, 李凝玉, 刘琛(2015). 外源硅素对龙柏和侧柏耐镉性的影响机制研究. 核农学报, 29 (6): 1225~1231
- 宋阿琳, 李萍, 李兆君, 梁永超(2011). 硅对镉胁迫下白菜光合作用及相关生理特性的影响. 园艺学报, 38 (9): 1675~1684
- 孙燕, 张福海, 李成忠, 刘行, 周霞(2015). 不同供硅水平对芍药光合特性及水分利用效率的影响. 北方园艺, (8): 81~85
- 王耀晶, 马聪, 张薇, 刘鸣达(2013). 干旱胁迫下硅对草莓生长及生理特性的影响. 核农学报, 27 (5): 703~707
- 徐呈祥, 刘友良, 马艳萍(2007). 硅对盐胁迫下库拉索芦荟叶绿素荧光参数和叶绿体超微结构的影响. 园艺学报, 34 (4): 979~984
- 张雯婷, 李鹏民(2015). 瞬时与延迟叶绿素荧光及820 nm光反射动力学同步测量技术在光合作用研究中的应用. 生物物理学报, 31 (3): 221~229
- 张药, 陈昌盛, 李鹏民, 马锋旺(2013). 利用快速荧光、延迟荧光和820 nm光反射同步测量技术探讨干旱对平邑甜茶叶片光合机构的伤害机制. 植物生理学报, 49 (6): 551~560
- 张亚建, 武阿锋, 刘存寿, 王旭东(2013). 不同硅肥处理对苹果树硅及其他中微量元素吸收的影响. 西北农业学报, 22 (10): 126~130
- 赵军营, 王利军, 牛铁泉, 李绍华(2005). 苹果幼苗部分根系水分胁迫对光合作用主要参数的影响. 果树学报, 22 (5): 446~449
- Al-aghabary K, Zhu Z, Shi Q (2005). Influence of silicon supply on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence, and antioxidative enzyme activities in tomato plants under salt stress. J Plant Nutr, 27: 2101~2115
- Albert KR, Mikkelsen TN, Michelsen A, Ro-Poulsen H, van der Linden L (2011). Interactive effects of drought, elevated CO_2 and warming on photosynthetic capacity and photosystem performance in temperate heath plants. J Plant Physiol, 168: 1550~1561
- Asada K (2006). Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. Plant Physiol, 141: 391~396
- Boyer JS (1982). Plant productivity and environment. Science, 218: 443~448
- Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Ann Bot (Lond), 103: 551~560
- Chen GX, Liu SH, Zhang CJ, Lu CG (2004). Effects of drought on photosynthetic characteristics of flag leaves of a newly-developed super-high-yield rice hybrid. Photosynthetica, 42 (4): 573~578
- Foyer CH, Noctor G (2005). Oxidant and antioxidant signaling in plants: a re-evaluation of the concept of oxidative stress in a physiological context. Plant Cell Environ, 28 (8): 1056~1071

- Goltsev V, Zaharieva I, Chernev P, Kouzmanova M, Kalaji MH, Yordanov I, Krasteva V, Alexandrov V, Stefanov D, Allakh-verdiev SI et al (2012). Drought-induced modifications of photosynthetic electron transport in intact leaves: analysis and use of neural networks as a tool for a rapid non-invasive estimation. *Biochim Biophys Acta*, 1817: 1490~1498
- Goltsev V, Zaharieva I, Chernev P, Strasser RJ (2009). Delayed fluorescence in photosynthesis. *Photosynth Res*, 101: 217~232
- Goto M, Ehara H, Karita S, Takabe K, Ogawa N, Yamada Y, Ogawa S, Yahaya MS, Morita O (2003). Protective effect of silicon on phenolic biosynthesis and ultraviolet spectral stress in rice crop. *Plant Sci*, 164: 349~356
- Johnson GN (2011). Reprint of: physiology of PSI cyclic electron transport in higher plants. *Biochim Biophys Acta*, 1807: 906~911
- Krause GH, Weis E (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu Rev Plant Biol*, 42: 313~349
- Moran JF, Becana M, Iturbe-Ormaetel I, Frechilla S, Klucas RV, Aparicio-Tejo P (1994). Drought induces oxidative stress in pea plants. *Planta*, 194: 346~352
- Munekage Y, Hojo M, Meurer J, Endo T, Tasaka M, Shikanai T (2002). PGRS is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis*. *Cell*, 110: 361~371
- Price AH, Atherton NM, Hendry UAF (1989). Plants under drought-stress generate activated oxygen. *Free Radical Res Commun*, 8: 61~66
- Reddy AR, Chaitanya KV, Vivekanandan M (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *J Plant Physiol*, 161 (11): 1189~1202
- Schansker G, Srivastava A, Govindjee, Strasser RJ (2003). Characterization of the 820-nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. *Funct Plant Biol*, 30: 785~796
- Strasser RJ, Srivastava A, Tsimilli-Michael M (2000). The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: Yunus M, Pathre U, Mohanty P (eds). *Probing Photosynthesis: Mechanism, Regulation and Adaptation*. London: Taylor and Francis Press, 445~483
- Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Qiang S, Goltsev V (2010). Simultaneous *in vivo* recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochim Biophys Acta*, 1797: 1313~1326
- Winter K, Schramm MJ (1986). Analysis of stomatal and nonstomatal components in the environmental control of CO₂ exchanges in leaves of *Welwitschia mirabilis*. *Plant Physiol*, 82 (1): 173~178