

24-表油菜素内酯对干旱胁迫下辣椒叶片快速叶绿素 荧光诱导动力学曲线的影响

胡文海^{1,2} 闫小红^{1,2} 李晓红^{1,2} 曹灶桂¹

(1. 井冈山大学生命科学学院, 吉安 343009; 2. 江西省生物多样性与生态工程重点实验室, 吉安 343009)

摘 要 以辣椒品种“超辣九号”为试材, 采用 15% 的 PEG6000 模拟干旱, 研究了 $0.1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 外源 24-表油菜素内酯 (EBR) 处理对干旱胁迫下辣椒叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP) 的影响。结果表明: 干旱胁迫降低了辣椒叶片的光化学效率和光合性能, 导致干旱光抑制的发生。干旱胁迫既损伤了辣椒叶片 PS II 供体侧放氧复合体 (OEC), 同时也对 PS II 反应中心和受体侧造成伤害, 阻碍了光合电子传递; 干旱胁迫还导致单位叶面积有活性反应中心数目 (RC/CS) 的下降, 并降低了单位叶面积吸收的光能 (ABS/CS)、捕获的光能 (TR_0/CS) 和进行电子传递的能量 (ET_0/CS), 同时诱导了单位叶面积热耗散 (DI_0/CS) 的增加。这说明辣椒遭受干旱胁迫后启动了相应的防御机制, 一方面通过 PS II 的可逆失活减少光能吸收与传递, 另一方面通过促进热耗散减少过剩激发能的积累。EBR 处理改善了干旱胁迫下辣椒叶片 PS II 受体侧的电子传递, 缓解了单位叶面积有活性反应中心数目的减少, 优化了光合电子传递的进行, 并维持相对较高的热耗散能力, 从而减轻了干旱光抑制程度, 对干旱胁迫下辣椒叶片光合机构和光合性能起到保护作用。

关键词 辣椒; 干旱; 24-表油菜素内酯; 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线

中图分类号: S641.3 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2021.01.007

Effects of 24-Epibrassinolide on the Chlorophyll Fluorescence Transient in Leaves of Pepper under Drought Stress

HU Wen-Hai^{1,2} YAN Xiao-Hong^{1,2} LI Xiao-Hong^{1,2} CAO Zao-Gui¹

(1. School of Life Sciences, Jingganshan University, Ji'an 343009; 2. Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering, Jingganshan University, Ji'an 343009)

Abstract In order to investigate the role of exogenous 24-epibrassinolide (EBR) in improving drought tolerance in pepper (*Capsicum annuum* L. cv. Chaola 9), the chlorophyll fluorescence transient curve (OJIP) was examined in plants under drought stress (15% PEG6000). Drought reduced the photochemical efficiency and photosynthetic performance of pepper leaves, and induced photoinhibition. Drought not only disrupted the oxygen-evolving complex (OEC), but also impaired the PS II reaction and acceptor side of PS II, which inhibited the photosynthetic electron transportation. Drought decreased the number of active PS II reaction centers per unit area. Drought also decreased the specific energy fluxes per unit area for absorption (ABS/CS), trapping (TR_0/CS), electron transport (ET_0/RC), but increased dissipation energy fluxes per unit area (DI_0/CS). These results indicated that drought initiated defense mechanism by decreasing the absorption and transportation of light energy by reversible deactivation of PS II, and reducing the accumulation of excess excitation energy by promoting heat dissipation. EBR treatment improved the electron transport of PS II acceptor side, alleviated the drought-induced decrease of active reaction center per unit area, optimized the

基金项目: 国家自然科学基金 (31460513)

第一作者简介: 胡文海 (1973—), 男, 教授, 博士, 从事园艺植物生理生态方面的研究。

收稿日期: 2020-01-02

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (31460513)

First author introduction: introduction: HU Wen-Hai (1973—), male, Professor, Doctor, majoring in the Horticultural Plant Physiology and Ecology.

Received date: 2020-01-02

process of photosynthetic electron transport, maintained high heat dissipation capacity in pepper leaves under drought, and alleviated drought-induced photoinhibition. In conclusion, EBR could optimize photochemical efficiency and photosynthetic performance, and protect the photosynthetic electron transport chain and PS II reaction center in pepper leaves under drought stress.

Key words pepper (*Capsicum annuum* L.); drought stress; 24-epibrassinolide; chlorophyll fluorescence transient

干旱是农业生产中影响最大的气候灾害,严重影响作物的生长发育^[1]。植物光合作用极易受到环境胁迫的影响,干旱引起气孔关闭和 Calvin 循环中关键酶活性的降低,从而限制了光合碳同化的进行,导致光合电子传递链的过度还原和过剩激发能的产生,造成植物光抑制甚至光合机构的破坏^[2-3]。

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP曲线)反映了PS II的原初光化学反应及光合机构的结构和状态等变化^[4-5]。快速叶绿素荧光诱导动力学分析(JIP-test)是以生物膜能量流动为基础建立的分析方法,通过JIP-test分析能够获得环境条件对光合机构主要是PS II供体侧、受体侧和PS II反应中心的影响^[5]。研究表明,干旱胁迫导致小麦叶片OJIP曲线发生变化,造成PS II反应中心失活,PS II受体侧 Q_A 传递电子的能力和质体醌(PQ)库接受电子的能力下降;同时反应中心热耗散能力得到促进,对电子传递链起到一定的保护作用^[6]。干旱胁迫也导致沙枣和孩儿拳头PS II反应中心^[7],白榆放氧复合体^[8]受到一定程度的破坏。

油菜素内酯(Brassinosteroids, BRs)可以提高作物对各种生物和非生物胁迫的抗性,并在农业生产中得以广泛应用^[9]。已有的研究表明,BRs能够改善干旱胁迫下辣椒叶片的光合碳同化和PS II光化学反应,并促进PS II天线色素热耗散能力的增强以缓解干旱光抑制对光合机构的伤害^[10]。但是利用快速叶绿素荧光诱导动力学技术,探究BRs对PS II反应中心以及光合电子传递链的影响仍较少。本研究以辣椒为材料,研究外源BRs对干旱胁迫下辣椒叶片快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响,探讨BRs提高作物耐旱性的光合生理机制。

1 材料与方法

1.1 试验材料和处理

供试辣椒材料为超辣9号(*Capsicum annuum* L.cv Chaola No.9)。将辣椒种子播种于装有草炭土的30 cm×30 cm塑料花盆中,置于连栋大棚中培

养,浇灌园试营养液进行水肥管理。植株长至20~25叶时,选取长势基本一致的植株移入含500 mL园试营养液的培养容器中培养,适应7 d后进行处理。实验期间温度范围为18~28℃,最大光照强度约600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

采用0.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的24-表油菜素内酯(EBR, Sigma公司)对植株叶片上下均匀喷施进行BRs处理,采用15%的PEG6000模拟干旱胁迫。试验共设4处理:①对照处理(CK):叶片喷施清水,培养在园试营养液中;②EBR处理(EBR):叶片喷施0.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的EBR,培养在园试营养液中;③模拟干旱处理(D):叶片喷施清水,培养在PEG6000浓度为15%的园试营养液中;④模拟干旱和EBR协同处理(D+EBR):叶片喷施0.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的EBR,培养在PEG6000浓度为15%的园试营养液中。处理第4天选择成熟叶进行OJIP曲线测定。

1.2 测定项目和方法

1.2.1 叶片相对含水量测定

植株叶片相对含水量(LRWC)的测定:先称取叶片鲜重(Mf),然后将叶片完全浸泡在蒸馏水中并置于黑暗中12 h后称取饱和鲜量(Mt),再将叶片置于烘箱中110℃杀青1 h后再80℃下48 h烘干至恒重,称取其干重(Md),并计算叶片相对含水量:

$$\text{LRWC}(\%) = (\text{Mf} - \text{Md}) / (\text{Mt} - \text{Md}) \times 100 \quad (1)$$

1.2.2 OJIP曲线测定与JIP-test参数计算

采用便携式植物效率仪 Handy-PEA (Hansatech, 英国)测定叶片OJIP曲线。叶片充分暗适应30 min后测定,OJIP曲线由1 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 红光诱导,测定时间为1 s。JIP-test参数的计算方法参见李鹏民等^[5]和van Heerden等^[11]文献,相关参数及其含义见表1。参照苏晓琼等^[12]的方法计算相对可变荧光(ΔV_i):

$$V_i = (F_i - F_0) / (F_m - F_0) \quad (2)$$

$$\Delta V_i = V_{i\text{处理}} - V_{i\text{对照}} \quad (3)$$

式中: ΔK 、 ΔJ 和 ΔI -band分别为在300 μs 、2 ms和30 ms处测定的 ΔV_i 。

表1 JIP 测定分析所用的参数和公式

Table 1 Parameters and formulae used in JIP-test analysis

参数和公式 Parameters and formulae	参数含义 Explanation of the parameters
F_o	暗适应后的最小荧光强度
F_j	J点处(2 ms)的荧光强度
F_i	I点处(30 ms)的荧光强度
F_m	暗适应后的最大荧光强度
$F_j/F_m=(F_m-F_o)/F_m$	最大光化学效率
$F_j/F_o=(F_m-F_o)/F_o$	潜在光化学效率
$V_i=(F_i-F_o)/(F_m-F_o)$	I点时的相对可变荧光强度
$V_j=(F_j-F_o)/(F_m-F_o)$	J点时的相对可变荧光强度
$M_i=(F_{300\mu s}-F_o)/(F_m-F_o)$	OJIP 荧光诱导曲线的初始斜率
$S_m=(Area)/(F_m-F_o)$	标准化后的 OJIP 荧光诱导曲线及 y 轴围成的面积
$\psi_o=ET_o/TR_o=(1-V_j)$	反应中心捕获的激子中用来推动电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其它电子受体的激子占用来推动 Q_A 还原激子的比率
$\varphi_{Eo}=ET_o/ABS=[1-(F_o/F_m)]\cdot\psi_o$	用于电子传递的量子产额
$\varphi_{Ro}=(TR_o/ABS)\cdot(1-V_j)$	用于还原 PS II 受体侧末端电子受体的量子产额
$ABS/CS=\varphi_{Po}$	单位面积吸收的光能
$TR_o/CS=\varphi_{Po}\cdot(ABS/CS)$	单位面积捕获的光能
$ET_o/CS=\varphi_{Eo}\cdot(ABS/CS)$	单位面积电子传递的量子产额
$DI_o/CS=(ABS/CS)-(TR_o/CS)$	单位面积的热耗散
$RC/CS=\varphi_{Po}\cdot(V_j/M_i)\cdot(ABS/CS)$	单位面积内反应中心的数量
$ABS/RC=M_o\cdot(1/V_j)\cdot(1/\varphi_{Po})$	单位反应中心吸收的光能
$TR_o/RC=M_o\cdot(1/V_j)$	单位反应中心捕获的用于还原 Q_A 的能量
$ET_o/RC=M_o\cdot(1/V_j)\cdot\psi_o$	单位反应中心捕获的用于电子传递的能量
$DI_o/RC=(ABS/RC)-(TR_o/RC)$	单位反应中心耗散掉的能量
$PI_{ABS}=(RC/ABS)\cdot[\varphi_{Po}/(1-\varphi_{Po})]\cdot[\psi_o/(1-\psi_o)]$	以吸收光能为基础的性能指数

1. 2. 3 数据统计

利用 SPSS11.5 数据分析软件进行实验数据的统计检验。采用 one-way ANVOA 最小显著性差异 (LSD) 检验,在 $P<0.05$ 水平上进行分析。数据均为平均值±标准误差,图表中不同字母表示在 5% 水平上处理间具有显著性差异。

2 结果与分析

2. 1 对叶片相对含水量和光合性能的影响

干旱处理 4d 导致叶片相对含水量大幅下降,施用 EBR 对不同处理下叶片相对含水量没有影响;相比对照而言,干旱处理显著降低了辣椒叶片 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 PI_{ABS} ,EBR 处理则有效缓解了干旱胁迫所引起的这些参数的下降,而正常水分条件下喷施 EBR 对辣椒叶片 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 PI_{ABS} 差异不显著 ($P>0.05$) (见表 2)。

表2 EBR 对干旱胁迫下辣椒叶片相对含水量和光合性能的影响

Table 2 Effect of EBR on LRWC and photosynthetic performance in leaves of pepper under drought stress

参数 Parameters	CK	EBR	D	D+EBR
LRWC(%)	91.75±0.74a	91.91±0.67a	43.04±2.22b	44.64±1.98b
F_v/F_m	0.775±0.005a	0.776±0.006a	0.698±0.008c	0.730±0.005b
F_v/F_o	3.443±0.107a	3.474±0.122a	2.327±0.091c	2.703±0.080b
PI_{ABS}	3.01±0.135a	2.97±0.138a	1.296±0.103c	1.975±0.109b

注:表中标有不同字母表示差异显著 ($P<0.05$),下同
Note: Different letters represented significant difference at 0.05 level, the same as below

2. 2 对叶片 OJIP 曲线的影响

与对照相比较,干旱处理导致 OJIP 曲线发生变形, I 相 (30 ms) 和 P 相 (最大荧光) 大幅下降; EBR 处理可使干旱胁迫下 OJIP 曲线部分恢复到对照线型,而正常水分条件下喷施 EBR 对 OJIP 曲线影响不明显 (见图 1A)。将 OJIP 曲线标准化后,可以看出 EBR 明显缓解了干旱胁迫下 ΔK -band 和 ΔJ -band 的增高,而正常水分条件下 EBR 处理则对 ΔK -band、 ΔJ -band 和 ΔI -band 没有明显影响 (见图 1B)。干旱胁迫下,EBR 处理并未减轻 F_o 增加,但缓解了 F_m 的下降;正常水分下 EBR 处理则对 F_o 和 F_m 未产生影响 (见图 2)。

2. 3 对 PSII 受体侧的影响

与对照相比,干旱导致 M_o 和 V_j 增加,降低了 S_m 、 ψ_o 、 φ_{Eo} 和 φ_{Ro} ,对 V_i 虽有促进但未产生显著影响; EBR 处理缓解了干旱胁迫下 ψ_o 的降低,对其他参数虽有改善但与干旱处理间差异不显著 ($P>0.05$)。而正常水分处理下 EBR 处理未引起这些参数的明显变化 (见表 3)。

2. 4 对比活性参数的影响

由表 4 可知,与对照相比较,干旱处理降低了 RC/CS 、 ABS/CS 、 TR_o/CS 和 ET_o/RC ,增加了 DI_o/CS ; EBR 处理则缓解了干旱胁迫下 RC/CS 、 ABS/CS 、 TR_o/CS 和 ET_o/CS 的降低,但 DI_o/CS 仍保持与干旱处理相同的程度。然而,干旱促进了 ABS/RC 、 TR_o/RC 和 DI_o/RC 的增加,分别比对照增加了 22.1%、10.3% 和 62.7%,但并未影响 ET_o/RC ; EBR 处理对干旱胁迫下 TR_o/RC 的增加略有缓解外,其他参数均与干旱处理无显著差异。正常水分处理下 EBR 处理未引起这些参数的明显变化。

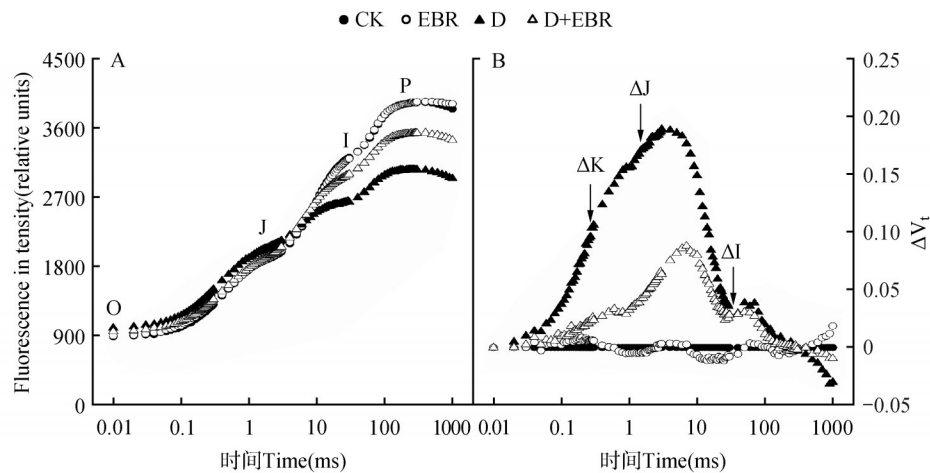


图 1 EBR 对干旱胁迫下辣椒叶片 OJIP 曲线(A)和 ΔV_i (B)的影响

Fig. 1 Effect of EBR on the OJIP curve (A) and ΔV_i in leaves of pepper under drought stress

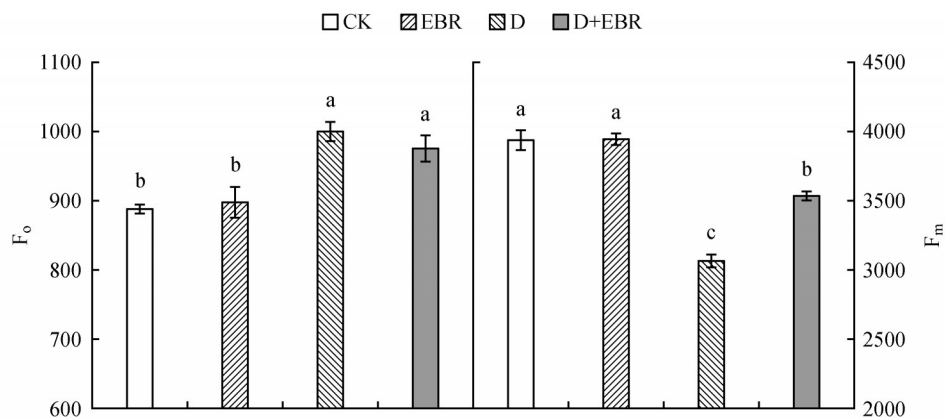


图 2 EBR 对干旱胁迫下辣椒叶片 F_o 和 F_m 的影响

Fig. 2 Effect of EBR on the F_o and F_m in leaves of pepper under drought stress

表 3 EBR 对干旱胁迫下辣椒叶片 M_o 、 V_J 、 V_I 、 S_m 、 ψ_o 、 φ_{Eo} 和 φ_{Ro} 的影响

Table 3 Effect of BR on M_o , V_J , V_I , S_m , ψ_o , φ_{Eo} and φ_{Ro} in leaves of pepper under drought stress

参数 Parameters	CK	EBR	D	D + EBR
M_o	0.592±0.031b	0.613±0.031b	0.799±0.015a	0.788±0.009a
V_J	0.337±0.010b	0.327±0.026b	0.412±0.014a	0.408±0.033a
V_I	0.742±0.014a	0.746±0.039a	0.750±0.024a	0.752±0.018a
S_m	26.1±1.3a	27.8±1.6a	23.5±1.5b	22.9±1.8b
ψ_o	0.663±0.010a	0.673±0.026a	0.588±0.054b	0.592±0.018b
φ_{Eo}	0.513±0.013a	0.522±0.016a	0.412±0.023b	0.433±0.027b
φ_{Ro}	0.200±0.006a	0.212±0.004a	0.169±0.004b	0.175±0.003b

表 4 EBR 对干旱胁迫下辣椒叶片比活性参数的影响

Table 4 Effect of EBR on specific energy fluxes in leaves of pepper under drought stress

参数 Parameters	CK	BR	D	D+BR
RC/CS	1 724±82a	1 595±79a	1 142±40c	1 364±95b
ABS/CS	3 897±70a	3 864±42a	3 158±50c	3 548±32b
TR _o /CS	3 015±73a	3 001±43a	2 208±61c	2 589±41b
ET _o /CS	1 999±76a	2 019±66a	1 304±50c	1 535±46b
DI _o /CS	876±10b	865±25b	950±11a	959±16a
ABS/RC	2.26±0.07bc	2.43±0.09b	2.76±0.05a	2.63±0.07ab
TR _o /RC	1.75±0.04b	1.89±0.07ab	1.93±0.02a	1.91±0.05a
ET _o /RC	1.16±0.01a	1.27±0.08a	1.13±0.09a	1.12±0.04a
DI _o /RC	0.51±0.02c	0.54±0.04c	0.83±0.03a	0.71±0.04b

3 讨论

光合作用是对逆境最为敏感的生理过程之一。逆境胁迫下当光合机构吸收的光能超过其所能利用的数量时,过剩光能引起光合活性降低,导致光抑制发生,通常植物光抑制程度用 F_v/F_m 表示^[13]。利用快速叶绿素荧光诱导动力学技术获得的光合性能指数(PI_{ABS})对某些胁迫的敏感性高于 F_v/F_m ,能更好地反映胁迫对光合机构的影响^[5,11]。我们的实验结果表明,干旱处理导致了辣椒叶片 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 PI_{ABS} 的下降,而 EBR 处理则有效缓解了这些参数的下降,这说明干旱胁迫降低了辣椒叶片的光化学效率和光合性能,EBR 处理对于干旱胁迫下辣椒叶片光合机构和光合性能具有保护作用,减轻了干旱光抑制程度。

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线包含了大量关于 PS II 反应中心原初光化学反应信息,通过对曲线的分析可以深入了解环境条件对光合机构,主要是 PS II 供体侧、受体侧和反应中心的影响^[4-5,14]。OJIP 曲线中 J 相反映了 Q_A 的第一次瞬间最大积累, J 相荧光上升意味着 PS II 受体侧 Q_A 到 Q_B 间的电子传递受阻^[15-16]。如果在 OJIP 曲线上升至 J 相前出现 K 点,则反映了 PS II 供体侧放氧复合体(OEC)受到损伤^[17]。本实验结果表明,EBR 处理可有效缓解干旱胁迫下辣椒叶片 ΔK -band 和 ΔJ -band 的上升,这说明干旱胁迫既损伤了辣椒叶片 PS II 供体侧 OEC,同时也抑制了受体侧的电子传递,而 EBR 处理对 PS II 供体侧和受体侧均起到了保护作用^[12,18]。

我们的实验结果还表明, F_v/F_m 的下降主要是由于干旱胁迫导致 F_o 的增加和 F_m 的下降所致,这表明干旱胁迫对辣椒叶片 PS II 反应中心和受体侧均造成伤害,电子传递能力明显下降^[12,19]。有研究表明干旱胁迫导致抗旱性弱的小麦品种 PS II 反应中心失活,使得天线色素吸收的光能向 PS II 的传递减少^[6]。 V_j 和 V_i 反映了在 J 点和 I 点关闭的反应中心数量,即 Q_A 的积累量^[6]。其中 V_j 增高是 PS II 受体侧 Q_A 向次级醌受体 Q_B 电子传递受阻的特异性标志, V_i 增高则表明 PQ 库接受电子的能力下降^[4,20]。干旱胁迫导致小麦 PS II 受体侧 Q_A 向次级醌受体 Q_B 电子传递受阻,同时也降低了质体醌 PQ 库接受电子的能力^[6]。我们的结果则表现为干旱处理导致 V_j 的增加,说明 PS II 受体侧 Q_A 向 Q_B 电子传递受阻;然而干旱处理并未对 V_i 造成影响,说

明干旱并未影响到质体醌 PQ 库接受电子的能力。这一结果与原佳乐等^[6]在小麦干旱中的研究结果不一致,这可能与干旱处理程度和作物种类有关。进一步分析显示,干旱处理降低了 ψ_o 、 S_m 、 ϕ_{E_o} 和 ϕ_{R_o} ,但促进了 M_o 的上升,这表明干旱胁迫导致有活性的 PS II 反应中心开放程度和 PQ 库容量下降, PS II 受体侧 Q_A 传递电子的能力下降。EBR 处理促进了干旱胁迫下 ψ_o 的恢复,说明 EBR 处理改善了干旱胁迫下叶片 PS II 受体侧的电子传递。虽然干旱和 EBR 协同处理下辣椒叶片 M_o 、 V_j 、 ϕ_{E_o} 和 ϕ_{R_o} 值与干旱胁迫下叶片的值之间没有显著差异,但这些参数比干旱处理植株更接近对照,这表明 EBR 可能从整体上对干旱胁迫下辣椒叶片 PS II 受体侧的电子传递具有改善作用。

正常条件下, PS II 反应中心捕获的光能转化为激发能,其中大部分激发能转化为化学能推动碳同化,其余部分则以热的形式耗散掉;然而在逆境胁迫下, PS II 反应中心发生可逆失活,失活的 PS II 反应中心能够吸收光能但并不传递给电子传递链^[5,16]。王振山等^[21]研究表明,干旱胁迫通过干扰山葡萄叶片 PS II 电子供体侧、受体侧以及电子传递链的功能,严重伤害了叶片光合机构的正常功能。我们的实验结果也表明,干旱导致叶片单位叶面积有活性的 PS II 反应中心数目(RC/CS)显著减少,单位叶面积吸收的光能(ABS/CS)明显降低,这意味着干旱胁迫导致了反应中心的降解或失活,并减少了天线色素对光能的捕获^[22-23]。单位叶面积有活性反应中心数目的减少近而使得单位叶面积捕获的光能(TR_o/CS)和进行电子传递的能量(ET_o/CS)下降,同时诱导了热耗散(DI_o/CS)的增加。这说明辣椒遭受干旱胁迫后启动了相应的防御机制,一方面通过 PS II 的可逆失活和减少光能吸收以防御光能的过度积累,另一方面通过促进热耗散途径减少过剩激发能的积累^[5]。然而,干旱胁迫促进了单位反应中心吸收光能(ABS/RC)、捕获光能(TR_o/RC)和热耗散(DI_o/RC)的增加,这可能是由于干旱使得单位叶面积有活性反应中心数目下降后的补偿反应,剩余的有活性的反应中心效率的提高有利于更好地消耗电子传递链中的能量^[5]。研究表明 BRs 具有促进植物光合作用,并可缓解逆境胁迫对光合作用的伤害^[9,24]。干旱胁迫下 EBR 处理缓解了辣椒叶片 RC/CS 的减少,以及 ABS/CS、 TR_o/CS 和 ET_o/CS 的下降,并且维持较高的

DI₀/CS。虽然干旱胁迫下 EBR 处理减轻了 RC/CS 的下降,但仍保持了相对较高 ABS/RC、TR₀/RC 和 DI₀/RC。这表明 EBR 处理对于干旱胁迫下 PS II 反应中心具有保护作用,其原因可能是 EBR 促进了光合作用和热耗散的进行,防止了光合电子传递链的过度还原,从而对光合电子传递链和反应中心起到保护作用^[10,25]。

参 考 文 献

- [1] Boyer J S. Plant productivity and environment[J]. Science, 1982, 218(4571): 443-448.
- [2] Lawlor D W, Tezara W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes [J]. Annals of Botany, 2009, 103 (4) : 561-579.
- [3] Dias M C, Brüggemann W. Limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* under drought stress: gas exchange, chlorophyll fluorescence and Calvin cycle enzymes [J]. Photosynthetica, 2010, 48(1): 96-102.
- [4] Strasser R J, Srivastava A. Polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. Photochemistry and Photobiology, 1995, 61(1): 32-42.
- [5] 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 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[J]. 植物生理学与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559-566.
Li P M, Gao H Y, Strasser R J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2005, 31(6): 559-566.
- [6] 原佳乐, 马超, 冯雅岚, 等. 不同抗旱性小麦快速叶绿素荧光诱导动力学曲线对于干旱及复水的响应[J]. 植物生理学报, 2018, 54(6): 1119-1129.
Yuan J L, Ma C, Feng Y L, *et al.* Response of chlorophyll fluorescence transient in leaves of wheats with different drought resistances to drought stresses and rehydration [J]. Plant Physiology Journal, 2018, 54(6): 1119-1129.
- [7] 孙景宽, 张文辉, 陆兆华, 等. 干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头叶绿素荧光特性研究[J]. 植物研究, 2009, 29(2): 216-223.
Sun J K, Zhang W H, Li Z H, *et al.* Chlorophyll fluorescence characteristics of *Elaeagnus angustifolia* L. and *Grewia biloba* G. Don var. *parviflora* (Bge.) Hand. -Mazz. seedlings under drought stress [J]. Bulletin of Botanical Research, 2009, 29(2): 216-223.
- [8] 李利, 李宏. 干旱和盐胁迫对白榆叶片光系统 II 活力的影响[J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(9): 31-33, 104.
Li L, Li H. Effects of NaCl and polyethylene glycol on photosystem II activity in *Ulmus pumila* [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2011, 39(9): 31-33, 104.
- [9] Krishna P. Brassinosteroid-mediated stress responses[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2003, 22 (4) : 289-297.
- [10] Hu W H, Yan X H, Xiao Y A, *et al.* 24-epibrassinosteroid alleviate drought-induced inhibition of photosynthesis in *Capsicum annuum* [J]. Scientia Horticulturae, 2013, 150: 232-237.
- [11] Van Heerden P D R, Strasser R J, Krüger G H J. Reduction of dark chilling stress in N₂-fixing soybean by nitrate as indicated by chlorophyll *a* fluorescence kinetics [J]. Physiologia Plantarum, 2004, 121(2): 239-249.
- [12] 苏晓琼, 王美月, 束胜, 等. 外源亚精胺对高温胁迫下番茄幼苗快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响[J]. 园艺学报, 2013, 40(12): 2409-2418.
Su X, Wang M, Shu S, *et al.* Effects of exogenous Spd on the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics in tomato seedlings under high temperature stress [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2013, 40(12): 2409-2418.
- [13] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
Xu D Q. Photosynthetic efficiency [M]. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2002.
- [14] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42: 313-349.
- [15] Zhu X G, Govindjee, 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(1): 114-133.
- [16] Strasser R J, Tsimilli-Michael M, Srivastava A. Analysis of the chlorophyll *a* fluorescence transient [M]. // Papa-georgiou G C, Govindjee. Chlorophyll *a* Fluorescence. Dordrecht: Springer, 2004.
- [17] Chen L S, Li P M, Cheng L L. Effects of high temperature coupled with high light on the balance between photooxidation and photoprotection in the sun-exposed peel of apple [J]. Planta, 2008, 228(5): 745-756.
- [18] Li Q, Chen L S, Jiang H X, *et al.* Effects of manganese-

- excess on CO₂ assimilation, ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport of leaves, and antioxidant systems of leaves and roots in *Citrus grandis* seedlings[J]. BMC Plant Biology, 2010, 10:42.
- [19] Demmig B, Winter K, Krüger A, *et al.* Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy [J]. Plant Physiology, 1987, 84 (2) : 218-224.
- [20] Henmi T, Miyao M, Yamamoto Y. Release and reactive-oxygen-mediated damage of the oxygen-evolving complex subunits of PS II during photoinhibition[J]. Plant and Cell Physiology, 2004, 45(2):243-250.
- [21] 王振兴, 陈丽, 艾军, 等. 不同干旱胁迫对山葡萄的光合作用和光系统 II 活性的影响[J]. 植物生理学报, 2014, 50(8):1171-1176.
- Wang Z X, Chen L, Ai J, *et al.* Effects of different drought stress on photosynthesis and activity of photosystem II in leaves of amur grape (*Vitis amurensis*) [J]. Plant Physiology Journal, 2014, 50(8):1171-1176.
- [22] 冯胜利, 马富裕, 方志刚, 等. 水分胁迫对加工番茄光系统 II 的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(1): 163-167.
- Feng S L, Ma F Y, Fang Z G, *et al.* Effects of water stress on photosystem II in tomato[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2009, 27(1):163-167.
- [23] 黄俊玲, 王妍. 干热河谷乡土树种叶绿素荧光特征对水分胁迫的响应[J]. 西北植物学报, 2015, 35(12): 2505-2512.
- Huang J L, Wang Y. Effects of soil water stress on fast chlorophyll fluorescence induction of *Pistacia weinmannifolia* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(12):2505-2512.
- [24] Yu J Q, Huang L F, Hu W H, *et al.* A role for brassinosteroids in the regulation of photosynthesis in *Cucumis sativus* [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55 (399):1135-1143.
- [25] Lima J V, Lobato A K S. Brassinosteroids improve photosystem II efficiency, gas exchange, antioxidant enzymes and growth of cowpea plants exposed to water deficit[J]. Physiology and Molecular Biology of Plants, 2017, 23 (1):59-72.