

庐山不同海拔茶树光合响应差异研究

程冬梅¹, 张丽¹, 韦红飞², 江新风³, 周赛霞¹, 张志勇¹, 彭焱松^{1*}

1. 中国科学院庐山植物园, 江西省植物迁地保护与利用重点实验室, 江西 九江 332900;

2. 九江市庐山茶叶科学研究所, 江西 九江 332900; 3. 江西省蚕桑茶叶研究所, 江西 南昌 330202

摘要: 为明确茶树光合活性和光系统 II (PS II) 的光抑制对海拔梯度的响应规律, 以茶树品种庐山本地群体种为材料, 观测了庐山 5 个不同海拔高度茶树叶片的光合气体交换和叶绿素荧光参数。结果表明, 叶片厚度、最大净光合速率 (Pnmax)、PS II 最大相对电子传递速率[rETR(II)max]、光补偿点 (Ic)、光饱和点 (Isat)、半饱和光强 (Ik)、水分利用效率 (WUE) 等随海拔升高呈增加趋势, 水汽压亏缺 (VPD)、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度、暗呼吸速率 (Rd) 等随海拔升高而呈下降趋势。PS II 潜在最大光化学量子产量 (Fv/Fm) 随海拔升高而增加; PS II 非调节性能量耗散量子产量[Y(NO)]随海拔升高而降低。PS II 实际光化学量子产量[Φ(II)]、光化学淬灭 (qP)、PS II 相对电子传递速率[rETR(II)]均随海拔升高而增加。综上分析, 茶树在庐山低海拔处的光合作用和 PS II 活性显著低于高海拔处, 这与低海拔处叶片 PS II 受到光抑制密切相关。

关键词: 庐山云雾茶; 海拔梯度; 光合作用; 气体交换; 叶绿素荧光; 光抑制

中图分类号: S571.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-369X(2019)04-447-08

DOI:10.13305/j.cnki.jts.2019.04.010

Different Photosynthetic Responses of *Camellia sinensis* to Lushan Altitude Gradient

CHENG Dongmei¹, ZHANG Li¹, WEI Hongfei², JIANG Xinfeng³,

ZHOU Saixia¹, ZHANG Zhiyong¹, PENG Yansong^{1*}

1. Provincial Key Laboratory of Plant Ex Situ Conservation and Utilization, Lushan Botanical Garden, Jiangxi Province and Chinese Academy of Sciences, Jiujiang 332900, China; 2. Jiujiang Lushan Mount Tea Research Institute, Jiujiang 332900, China;

3. Jiangxi Sericulture and Tea Research Institute, Nanchang 330202, China

Abstract: To illustrate the photosynthetic response and photosystem II (PS II) photoinhibition of tea leaves to altitudinal gradient, native tea population of *Camellia sinensis* grown in the cloudy and misty Lushan Mount was measured in terms of photosynthetic gas exchange and chlorophyll fluorescence. Results show that the leaf thickness, maximum photosynthesis rate (Pnmax), maximum relative electron transport rate of PS II [rETR(II)]max, compensation irradiation (Ic), saturation irradiation (Isat), half saturation irradiation (Ik) and water usage efficiency (WUE) increased with the altitude increased. While vapor pressure deficit (VPD), stomatal conductance, transpiration rate, intercellular CO₂ and dark respiration rate (Rd) displayed an opposite trend. The maximum potential photochemical efficiency of PS II (Fv/Fm) increased while the quantum yield of non-regulated energy dissipation of PS II [Y(NO)] decreased with the altitude increased. The effective photochemical quantum yield of PS II [Φ(II)], photochemical quenching (qP) and relative electron transport rate of PS II [rETR(II)] all increased

收稿日期: 2018-10-24

修订日期: 2019-01-06

基金项目: 江西省重点研发计划项目 (20161BBF60054)、中国科学院重点部署项目 (KFJ-3W-N01-143)、江西省火炬计划 (20111BBE51005)、江西省科研基础条件和能力建设项目 (2017ZDD01002, 2018ZDD10002)

作者简介: 程冬梅, 女, 博士, 助理研究员, 主要从事光合作用生理生态方面的研究。*通信作者: 454260156@qq.com

at higher altitudes. Overall, tea trees at lower altitudes exhibited decrease of photosynthetic performance compared to those at higher altitudes, due to photoinhibition of PS II.

Keywords: Lushan Yunwu tea, altitude gradient, photosynthesis, gas exchange, chlorophyll fluorescence, photoinhibition

茶树 (*Camellia sinensis* L.) 属于山茶科山茶属多年生小乔木或灌木, 野生种常见于中国长江以南各省的山区, 栽培广泛, 种类丰富^[1]。庐山云雾茶属中国十大名茶之一, 大多产自庐山本地群体种, 因茶树生长于庐山的流泉飞瀑、行云走雾中, 以其独特的口感和品质而闻名。庐山主峰最高海拔 1 474 m, 茶树在不同海拔高度均有分布。由于温度、湿度、光照等多种环境因子均随着海拔梯度而发生剧烈变化^[2-3], 因此茶树的生长发育、生理代谢与品质在不同海拔也必然呈现出不同的响应特征。研究表明, 庐山云雾茶酚氨比与海拔高度成反比, 咖啡碱含量与海拔相关性不显著, 雾日数是影响茶叶品质的限制性因子^[4]。

光合作用作为植物最重要的生理代谢活动, 产生的糖类不仅作为碳源为其他生理活动提供必需的能量^[5-6], 而且作为信号分子参与类黄酮生物合成等代谢活动^[7], 因此光合作用直接影响茶树的产量与品质。光合作用的光反应阶段是在位于类囊体膜上的光合机构组成的光合电子传递链上进行的, 光合机构在结构和功能上均具有复杂精细的调控过程, 对温度、光照、湿度等环境变化十分敏感^[8-10]。光系统 II (PS II) 对光照最为敏感, 较高的光强容易对 PS II 产生光抑制^[11-12], 而干旱、高温、低温等其他胁迫则会加重光对 PS II 的光抑制程度^[13-15]。因此, 研究茶树的光合活性和 PS II 光抑制程度随海拔梯度的变化规律, 对评价不同海拔茶树生长发育及茶叶产量与品质、指导茶树的科学种植有重要的实践意义。研究表明, 茶树品种和海拔幅度的差异都影响到光合强度的变化^[16-17], 然而, 目前庐山本地群体种茶树光合活性尤其是 PS II 光抑制程度随海拔梯度变化的规律尚未见报道。

本试验沿庐山海拔梯度选取 5 个茶园的

本地群体种茶树, 于 8 月 9 日—24 日分别观测茶树冠层叶片光合气体交换和叶绿素荧光参数, 以此揭示茶树的光合作用活性和 PS II 的光抑制程度随海拔梯度的变化规律。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验在庐山 5 个沿海拔梯度分布的茶园中开展, 5 个茶园的海拔高度、地理位置、气候等信息见表 1。试验供试茶树品种均为庐山本地群体种, 种植方式为单行条栽或双行条栽。选择树龄均在 30 a 左右、高度 50 cm 左右、无遮阴的健康茶树, 于 2018 年 8 月 9 日、8 月 10 日、8 月 21 日、8 月 23 日、8 月 24 日晴朗无云的天气上午 10: 30 开始观测光合作用气体交换和叶绿素荧光参数。所有观测的叶片均选当年生的夏梢顶芽以下第三和第四片叶。

1.2 环境参数及叶片厚度测量

海拔与地理位置数据由手持式 GPS 获得, 上午 10: 30 茶树冠层的光合有效辐射由 LI-COR 1500 观测获得, 上午 10: 30 茶树冠层的气温、水汽压亏缺由 LI-COR 6800 便携式光合仪记录。茶树叶片厚度用游标卡尺测量, 测量部位均选叶片最宽处并避开中脉。每个海拔茶园均随机选取 30 片叶片进行测量, 求平均值和方差。

1.3 光合气体交换与叶绿素荧光检测

叶片气体交换和叶绿素荧光参数由 LI-COR 6800 便携式光合仪根据仪器使用说明书进行检测。使用提供人工光源的多相闪光荧光叶室, 设置叶室温度 27℃, 流速 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, 空气相对湿度 50%~75%, 含 CO_2 量 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,

风扇转速为 $10\ 000\ \text{r}\cdot\text{min}^{-1}$ 。上午 10:30 取自然光适应的叶片夹在叶室中, 在 $1\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 人工光源(红光: 蓝光为 9:1)下充分适应, 待各参数稳定后开始记录净光合速率等气体交换参数。根据测量数据计算水分利用效率=净光合速率/蒸腾速率。然后取自然光适应的叶片在叶室 $1\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 人工光源下充分适应后, 分别在 $1\ 800$ 、 $1\ 500$ 、 $1\ 200$ 、 900 、 600 、 300 、 200 、 150 、 100 、 70 、 30 、 $0\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强下进行光合速率的自动光响应曲线观测, 每个光强下持续 120~180 s。提前用铝箔纸完全包裹叶片暗适应 60 min 以上, 观测叶片的最小荧光 F_0 和 $10\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 饱和脉冲下最大荧光 F_m , 并计算 PS II 潜在最大光化学量子产量 $F_v/F_m=(F_m-F_0)/F_m$ 。然后开启 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光化光, 待叶片在叶室中充分适应后检测光适应时最小荧光 F_0' 、最大荧光 F_m' 和稳态荧光 F_s , 分别计算 PS II 实际光化学量子产量 $\Phi(\text{II})=(F_m'-F_s)/F_m'$; PS II 相对电子传递速率 $r\text{ETR}(\text{II})=\text{光合有效辐射}(\text{PAR})\times\Phi(\text{II})\times 0.84\times 0.5$; PS II 非调节性能量耗散量子产量 $Y(\text{NO})=F_s/F_m$; 光化学淬灭 $qP=1-(F_s-F_0')/(F_m'-F_0)$ 。叶绿素荧光参数的光响应曲线分别在 0、25、50、100、150、300、500、1 000、1 500、2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强下进行自动观测, 每个光强下持续 120~180 s。气体交换和叶绿素荧光及其光响应曲线均至少观测 5 个叶片, 求平均数与方差。

1.4 数据统计分析

数据的平均值、方差等计算由 Excel 完成, 海拔与叶片温度等参数的相关性及其显著性分析用 Origin 8.5 通过线性拟合和方差分析完成。光合速率的光响应曲线用 Ye^[18]提出的直角双曲线修正模型进行拟合: $P_n=\alpha\times(1-\beta I)/(1+\gamma I)\times I-R_d$, 式中 P_n 为净光合速率, α 是光响应曲线的初始斜率, β 和 γ 是系数, I 为光合有效辐射, R_d 为暗呼吸速率。根据拟合结果, 分别计算出光补偿点 $I_c=-R_d/\alpha$, 光饱和点 $I_m=[\sqrt{(\beta+\gamma)/\beta}-1]/\gamma$, 最大光合速率

$$P_{n\max}=\alpha[(\sqrt{\beta+\gamma}-\sqrt{\beta})/\gamma]^2-R_d.$$

PS II 相对电子传递速率的光响应曲线用 Platt 等^[19]提出的双指数方程进行拟合:

$$P=P_m(1-e^{-\alpha\text{PAR}/P_m})e^{-\beta\text{PAR}/P_m}$$

式中, P 为 $r\text{ETR}(\text{II})$, P_m 为 $r\text{ETR}(\text{II})_{\max}$, α 为初始斜率, PAR 为光合有效辐射, β 为光抑制参数。

$I_k=r\text{ETR}(\text{II})_{\max}/\alpha$, 表示叶片耐受强光的能力。

上述光响应曲线用 Origin 8.5 进行非线性拟合并通过坐标图来表达。

2 结果与分析

2.1 不同海拔茶树叶片光合活性变化

5 个不同海拔高度茶树叶片的光合气体交换过程均在 8 月 9 日—8 月 24 日晴朗无云的上午 10:30 开始观测, 此时日照辐射强度均已达到 $1\ 400\sim 2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 且随着庐山海拔的升高, 日照辐射强度逐渐上升, 气温逐渐下降, 水汽压亏缺呈现下降趋势, 即空气湿度随海拔升高逐渐增加(表 1)。图 1 显示随着海拔的升高, 茶树叶片温度下降, 叶片厚度增加, 且叶片温度、叶片厚度与海拔分别呈显著的负相关和正相关。净光合速率随海拔上升呈现增加的趋势, 蒸腾速率则随海拔上升而呈下降趋势, 因此水分利用效率随海拔升高而增加; 随着海拔的升高, 气孔导度略有下降, 胞间 CO_2 浓度呈降低趋势, 胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度的比值逐渐降低(图 1)。通过直角双曲线修正模型模拟净光合速率的光响应曲线(图 2), 并计算出光响应曲线的初始斜率、最大净光合速率、饱和光强、光补偿点、暗呼吸速率等参数(表 2)。结果表明, 模拟的决定系数较高, 模拟结果较好。初始斜率和最大净光合速率在最低海拔处(240 m)数值最低, 当海拔升高至 460 m 时, 初始斜率和光合速率则显著升高, 且随着海拔进一步升高而保持较稳定水平。饱和光强、光补偿点和暗呼吸速率

则随着海拔升高而逐渐升高,在海拔 1 100 m 达到最高水平。

2.2 不同海拔茶树叶片光抑制变化

叶绿素荧光参数 Fv/Fm 和 Y(NO)可以反映 PS II 的光抑制程度。图 3 显示,在 5 个海拔梯度中,茶树叶片的 Fv/Fm 在最低海拔处(240 m)为 0.76,海拔上升至 460 m 时 Fv/Fm 增加至 0.79,且随着海拔的进一步升高,维持在 0.80 的水平。而 Y(NO)则正好相反,海拔 240 m 处 Y(NO)为 0.43,海拔上升至 460 m 时

Y(NO)下降至 0.31,在最高海拔处(1 100 m) Y(NO)下降至 0.27。海拔 240 m 处 Fv/Fm 的最低值和 Y(NO)的最高值反映出茶树叶片 PS II 在低海拔受到一定程度的光抑制,且 PS II 光抑制程度随着海拔的升高而逐渐减小。

2.3 不同海拔茶树叶片 PS II 活性变化

为了进一步检测不同海拔茶树叶片 PS II 的活性,用双指数方程拟合 PS II 相对电子传递速率的光响应曲线(图 4),并计算出曲线的初始斜率、最大电子传递速率、半饱和光强

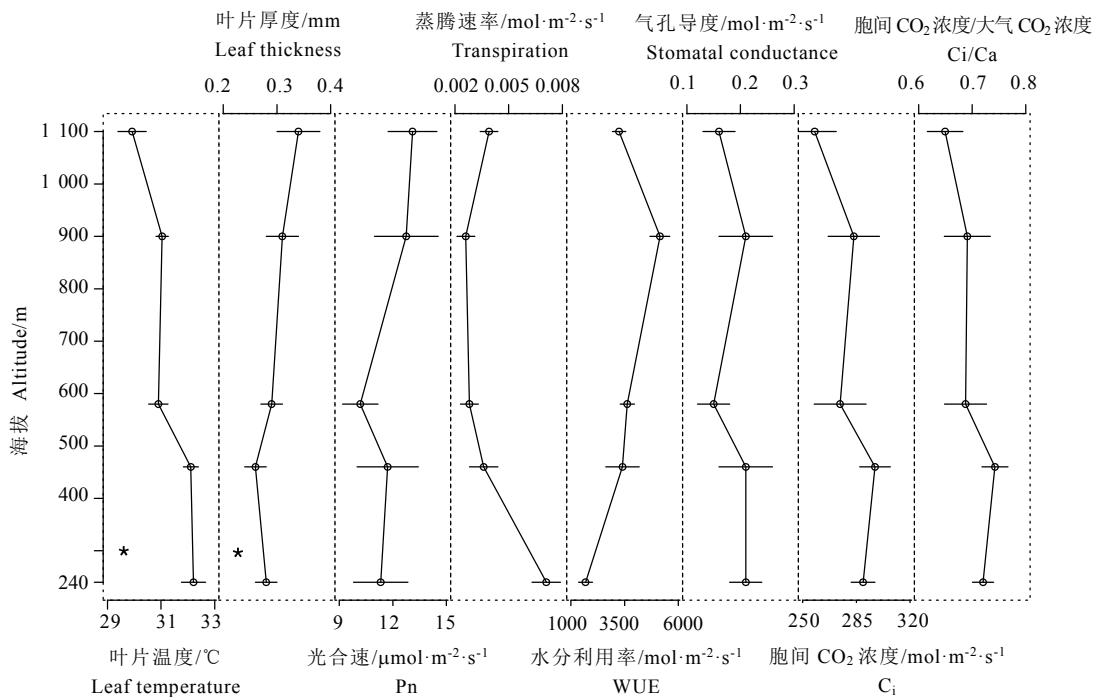
表 1 不同海拔茶园地理位置及观测时间点气候信息

Table 1 Geographic and climatic information of five tea gardens of different altitudes

序号 No.	茶园名称 Names	海拔/m Altitude	经纬度 N/E Latitude/Longitude	坡向 Slope	气温 Air temperature/°C	日照强度 PAR /μmol·m ⁻² ·s ⁻¹	水汽压亏缺 VPD /kPa
1	圆通茶园	240	29°31' 54"/115°53'36"	南	32.61±0.22	1 641±21	3.45±0.22
2	马尾水茶园	460	29°37' 40"/116°01'35"	西北	31.90±0.24	1 465±12	1.59±0.46
3	王家坡茶园	580	29°35' 52"/116°01'33"	东	30.88±0.16	1 747±10	1.79±0.10
4	小天池茶园	900	29°35' 03"/115°59'55"	北	30.83±0.21	1 894±80	1.17±0.08
5	庐山植物园茶园	1 100	29°33' 03"/115°58'46"	东南	30.07±0.19	1 908±12	2.13±0.11

注:表中气候信息测定次数均至少 3 次

Note: Climatic parameters were measured at least three times



注:图中*表示相关性显著 ($P < 0.05$) Note: * represents significant correlation ($P < 0.05$)

图 1 不同海拔茶树叶片光合气体交换参数

Fig. 1 Photosynthetic gas exchange parameters of tea leaves at five altitudes

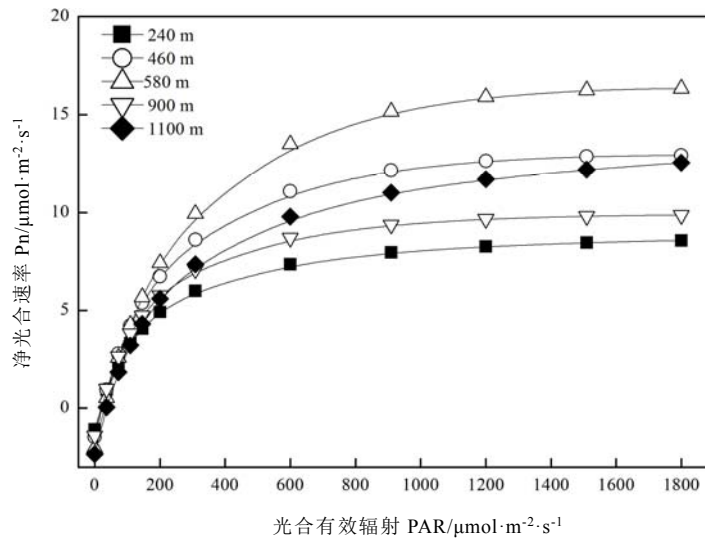


图 2 不同海拔茶树叶片光合速率的光响应曲线拟合

Fig. 2 Fitted light response curve of photosynthesis of tea leaves at five altitudes

表 2 不同海拔茶树叶片光合速率的光响应拟合数据

Table 2 Parameters of fitted photosynthesis of tea leaves at five altitudes

海拔 Altitude/m	初始斜率 Initial slope α	最大净光合速率 $P_{nmax}/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	光饱和点 $I_{sat}/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	光补偿点 $I_c/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	暗呼吸速率 $R_d/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	决定系数 R^2 Determination coefficient
240	0.069	8.10	1 899.20	15.81	-1.09	0.996 7
460	0.077	12.95	1 850.90	19.11	-1.47	0.998 5
580	0.078	16.32	1 809.53	25.90	-2.02	0.998 1
900	0.080	9.86	1 944.71	17.50	-1.40	0.997 0
1 100	0.077	11.89	2 905.68	30.45	-2.34	0.998 7

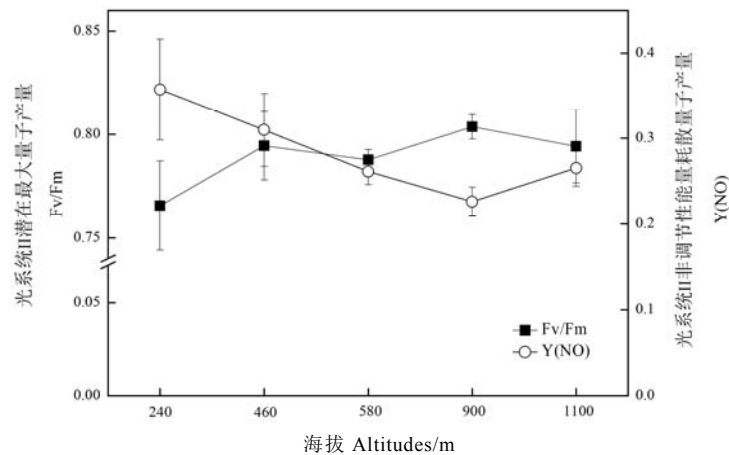


图 3 不同海拔茶树叶片 PS II 光抑制

Fig. 3 Photoinhibition of PS II of tea leaves at five altitudes

等参数 (表 3)。曲线初始斜率、最大相对电子传递速率和半饱和光强都在最低海拔处 (240 m) 达到最低值, 随着海拔升高而增加。曲线初始斜率反映了光合器官对光能的利用

效率, 半饱和光强反映出叶片对强光的耐受能力, 因此高海拔地区茶树叶片的光合器官活性和耐强光能力都高于低海拔叶片。此外, PS II 实际量子产量 $\Phi(\text{II})$ 和光化学淬灭 qP 的光响

应曲线也表现出与相对电子传递速率的光响应曲线相似的变化,即 $\Phi(\text{II})$ 和 qP 在海拔240 m处位于最低水平,随海拔的升高而逐渐增加,在海拔1100 m处达到最高水平(图5)。

3 讨论

本试验在庐山5个不同海拔的茶园中观测了茶树叶片光合气体交换和叶绿素荧光,以揭示茶树叶片光合作用生理活性和光合机构对海拔梯度的响应。随着海拔的上升,气温降低、光照辐射增加、 CO_2 分压下降(图1,表1),这些环境因素看似不利于光合作用,但茶树叶片在高海拔地区的光合生理过程和光合机构活性整体上均高于低海拔地区,且胞间 CO_2 浓度随海拔升高呈下降趋势,即 CO_2 的利用率更高。基于植物生理生态学中的“最小成本假说”及其标准模型,高海拔地区叶片更低的胞间 CO_2 与大气 CO_2 浓度之比和更高的羧化能力可以最低限度地减小碳同化的损耗,实现最大的碳同化能力^[2,20]。值得注意的是,尽管光合活性总体趋势沿海拔升高而增加,但并非线性增加(表2)。这表明除了海拔因素,坡向、生境等不同环境因素及其引起的光照、温度、降雨等气候条件的动态变化也会影响光合作用过程。此外,叶片的光补偿点和光饱和点随着海拔的升高而增加,体现了茶树对高海拔地区强光辐射环境的适应和对光能较高的利用能力。这种规律在其他植物中也得到了广

泛报道^[21-22]。

随着庐山海拔的升高,茶树叶片厚度呈增加趋势。这种变化趋势与云南大叶种茶树的研究结果类似^[17],体现了植物叶片对高海拔地区低温环境的适应性^[23-24]。光合同化速率受茶树品种、海拔高度范围、气温、水分等多种因素影响。福鼎大白茶在气温 20°C 左右时,随着海拔从615 m升高到1115 m,光合强度呈下降趋势^[16]。庐山本地群体种从海拔240 m上升到1100 m时,气温从 32°C 下降到 30°C 左右,光合速率总体呈上升趋势,且在900~1100 m保持较高水平。这与云南大叶种茶树在 27°C 左右、700~1200 m的海拔范围内光合同化速率保持较高水平且差异不大的趋势一致^[17]。庐山本地群体种茶树胞间 CO_2 浓度和气孔导度从240 m低海拔处到1100 m的亚高山呈缓慢下降趋势,而云南大叶茶随着海拔进一步升高到1500~2000 m,光合速率逐渐下降,气孔导度从最高值下降,胞间 CO_2 浓度稳定^[17]。这些结果说明,海拔幅度的变化导致的茶树光合作用气体交换过程的变化规律仍需要在更宽的海拔范围尺度上进行研究。胞间 CO_2 浓度与气孔导度的共同变化可以反映光合速率的下降主要是受气孔限制还是非气孔因素限制^[25]。由于随海拔下降光合速率的下降伴随着胞间 CO_2 浓度的升高,因此限制庐山本地群体种茶树叶片光合活性的主要限制因子是非气孔因素,即叶肉细胞的活性。

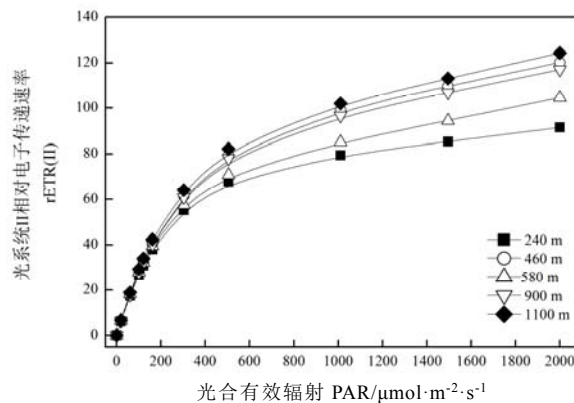


图4 不同海拔茶树叶片相对电子传递速率的光响应曲线拟合

Fig. 4 Fitted light response curve of rETR(II) of tea leaves at five altitudes

表 3 不同海拔茶树叶片相对电子传递速率的光响应拟合数据
Table 3 Parameters of fitted rETR(II) of tea leaves at five altitudes

海拔 Altitude/m	初始斜率 Initial slope α	最大相对电子传递速率 rETR(II)max	半饱和光强 Ik/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	决定系数 Determination coefficient R^2
240	0.328	69.94	213.51	0.999 6
460	0.325	85.01	261.20	0.999 8
580	0.343	70.00	203.94	0.999 3
900	0.329	82.37	250.72	0.999 6
1 100	0.346	86.28	249.27	0.999 6

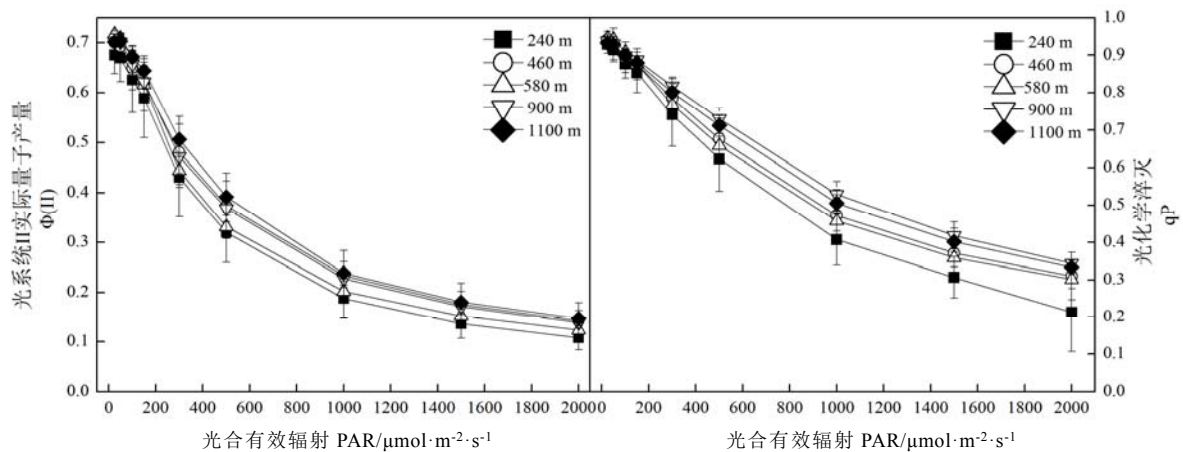


图 5 不同海拔茶树叶片 $\Phi(\text{II})$ 和 qP 光响应曲线

Fig. 5 Light response curve of $\Phi(\text{II})$ and qP of tea leaves at five altitudes

在观测的 5 个海拔的茶园中, 最低海拔 (240 m) 的茶树叶片总体光合活性均最低, 而海拔升至 460 m 及以上时, 光合活性显著升高, 因此 240 m 及更低的海拔高度下茶树的光合活性相对较低。与光合活性一致的是, 240 m 海拔处茶树叶片 PS II 光抑制程度相对最高 (图 2)。温度、光照、湿度等气候环境与茶树的生长发育和生理代谢息息相关^[4,25]。比较低海拔与高海拔处茶园的气候参数可见, 240 m 海拔处气温高达 32.6℃, 水汽压亏缺最高, 此处茶树在观测条件下相对其他高海拔茶园处于高温、干旱的胁迫。茶树对温度、湿度条件非常敏感, 高温干旱胁迫影响茶树的生长发育与生理代谢^[26-27]。研究报道福鼎大白茶夏季光合适温为 30℃^[28]。因此, 夏季低海拔茶园高温干旱条件可能对茶树光合作用过程和光合机构产生一定的抑制。马力等^[4]研究证明, 海

拔 1 165 m 的庐山气候观测站观测到的降雨量、雾日数均比山下观测到的显著增加, 高海拔地区较高的降雨量和云雾量是“高山云雾出好茶”的重要条件。本试验也证明高海拔云雾茶夏季因享有适宜的温度和较高的湿度而保持较高的光合作用活性, 光合机构避免受到光抑制而保持高效运转。

随着全球气候变化的加剧和极端天气的频发^[29-30], 夏季普遍持续的高温天气对茶树生长发育和生理代谢的影响日益凸显。全球气候变暖不仅直接通过高温干旱胁迫影响低海拔植物光合活性和光合机构的正常运转, 而且对高海拔地区产生更高的变暖速率从而深刻影响高海拔地区植物的光合作用^[31-32]。在茶树的实践中, 夏季保持适宜的温度和较高的湿度, 是提高光合活性、保持光合机构正常运转的重要前提, 也是保证茶叶产量和品质的基础。

参考文献

- [1] 张宏达, 任善湘. 中国植物志第 49 卷第 3 册[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 130.
- [2] Wang H, Prentice I C, Davis T W, et al. Photosynthetic responses to altitude: an explanation based on optimality principles [J]. *New Phytologist*, 2017, 213(3): 976-982.
- [3] 罗旭. 不同高海拔对金冠苹果光合特性和果实品质的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2013: 5-6.
- [4] 马力, 黄纪刚, 吴昊. 庐山云雾茶气候品质分析[J]. *中国高新区*, 2017(23): 229-230.
- [5] Rabinowitch E. Photosynthesis [J]. *Annual Review of Physical Chemistry*, 1951, 2(1): 361-382.
- [6] Galston A W. Photosynthesis as a basis for life support on earth and in space [J]. *Bioscience*, 1992, 42(7): 490-494.
- [7] 宛晓春, 夏涛. 茶树次生代谢[M]. 北京: 科学出版社, 2015: 51-100.
- [8] Umena Y, Kawakami K, Shen J R, et al. Crystal structure of oxygen-evolving photosystem II at a resolution of 1.9 Å [J]. *Nature*, 2011, 473(7345): 55-60.
- [9] Järvi S, Suorsa M, Aro E M. Photosystem II repair in plant chloroplasts-regulation, assisting proteins and shared components with photosystem II biogenesis [J]. *BBA-Bioenergetics*, 2015, 1847(9): 900-909.
- [10] Lu Y. Identification and roles of photosystem II assembly, stability, and repair factors in *Arabidopsis* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 168. DOI: 10.3389/fpls.2016.00168.
- [11] Aro E M, Virgin I, Andersson B. Photoinhibition of photosystem II: inactivation, protein damage and turnover [J]. *BBA-Bioenergetics*, 1993, 1143(2): 113-134.
- [12] 张子山. 低温弱光胁迫下黄瓜叶片光系统 I 与光系统 II 的相互作用[D]. 泰安: 山东农业大学, 2013: 15-17.
- [13] Huang W, Zhang S B, Cao K F. The different effects of chilling stress under moderate light intensity on photosystem II compared with photosystem I and subsequent recovery in tropical tree species [J]. *Photosynthesis Research*, 2010, 103(3): 175-182.
- [14] Takahashi S, Murata N. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? [J] *Trends in Plant Science*, 2008, 13(4): 178-182.
- [15] 程冬梅, 张志勇, 周赛霞, 等. 三种常绿阔叶树光系统 II 在低温胁迫下的光抑制及恢复[J]. *广西植物*, 2018, DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201808011.
- [16] 吴道良. 红河州不同海拔高度茶树主要品质成分与生理学特性的变化[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
- [17] 施嘉璠, 谢序宾, 唐茜, 等. 茶叶光合作用强度的因素再探[J]. *四川农业大学学报*, 1988, 1: 9-14.
- [18] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. *Photosynthetica*, 2007, 45(4): 637-640.
- [19] Platt T, Gallegos C L, Harrison W G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton [J]. *Journal of Marine Research*, 1980, 38(4): 687-701.
- [20] Togashi H F, Prentice I C, Atkin O K, et al. Thermal acclimation of leaf photosynthetic traits in an evergreen woodland, consistent with the coordination hypothesis [J]. *Biogeosciences*, 2018, 15(11): 3461-3474.
- [21] 李存信, 林德辉. 不同海拔地区种植的水稻叶片光合作用特征的比较[J]. *云南植物研究*, 1986, 8(4): 459-466.
- [22] 韦玉, 李熙萌, 桑卫国, 等. 不同海拔高度矮嵩草的光合响应差异[J]. *生态科学*, 2014, 33(6): 1160-1164.
- [23] Woodward F. The differential temperature responses of the growth of certain plant species from different altitudes. II. Analyses of the control and morphology of leaf extension and specific leaf area of *Phleum bertolonii* D. C. and *P. alpinum* L [J]. *New Phytologist*, 1979, 82(2): 397-405.
- [24] Hovenden M J, Vander Schoor J K. The response of leaf morphology to irradiance depends on altitude of origin in *Nothofagus cunninghamii* [J]. *New Phytologist*, 2006, 169(2): 291-297.
- [25] 张兰, 魏吉鹏, 沈晨, 等. 秋茶光合作用与品质成分变化的分析[J]. *茶叶科学*, 2018, 38(3): 271-280.
- [26] 李鑫, 张丽平, 张兰, 等. 茶园高温干旱灾害防控技术[J]. *中国茶叶*, 2018(7): 38-41.
- [27] 孙君, 朱留刚, 林志坤, 等. 茶树光合作用研究进展[J]. *福建农业学报*, 2015, 30(12): 1231-1237.
- [28] 陶汉之. 茶树光合生理的研究[J]. *茶叶科学*, 1991, 11(2): 169-170.
- [29] 陈晓晨, 徐影, 姚遥. 不同升温阈值下中国地区极端气候事件变化预估[J]. *大气科学*, 2015, 39(6): 1123-1135.
- [30] Reich P B, Sendall K M, Stefanski A, et al. Effects of climate warming on photosynthesis in boreal tree species depend on soil moisture [J]. *Nature*, 2018, 562(7726): 263-267.
- [31] Pepin N, Lundquist J. Temperature trends at high elevations: patterns across the globe [J]. *Geophysical Research Letters*, 2008, 35(14): L14701. DOI: 10.1029/2008GL034026.
- [32] Rangwala I, Miller J R. Climate change in mountains: a review of elevation-dependent warming and its possible causes [J]. *Climatic Change*, 2012, 114(3/4): 527-547.