

低温对南极假山毛榉光系统 II 的影响

翟瑜, 周帅, 郝向春, 韩丽君

(山西省林业科学研究院, 山西 太原 030012)

摘要: 【目的】探究低温对南极假山毛榉 *Nothofagus antarctica* 光系统 II (PS II) 的影响, 利用综合生物反应指数 (IBR) 评价法计算低温胁迫下的叶绿素荧光综合指标的可行性。【方法】采取逐步降低环境温度的方法 (从 25 °C 降至 -25 °C), 测量并分析南极假山毛榉叶片的相对叶绿素含量和快速叶绿素荧光, 计算各温度下植株的综合生物反应指数, 综合评价温度降低对 PS II 光化学活性的影响。【结果】环境温度为 15 °C 时, PS II 光化学活性无变化; 环境温度为 5 °C 时, 放氧复合体损伤, PS II 各单位之间的能量流通受阻。低温 (-5、-15 和 -25 °C) 导致相对叶绿素含量显著降低, PS II 供体侧受损加剧, 电子传递效率下降, PS II 各单位之间的能量流通混乱, 热耗散显著增加。各温度处理下植株的综合生物反应指数和相对叶绿素含量与测试温度均表现为显著负相关。【结论】低于 -5 °C 的低温会对南极假山毛榉 PS II 的光化学活性造成严重胁迫, 综合生物反应指数可以综合评价低温胁迫对植株 PS II 光化学活性和相对叶绿素含量的影响。图 7 表 1 参 24

关键词: 植物生理学; 快速叶绿素荧光; 低温; 综合生物反应指数; PS II; 南极假山毛榉

中图分类号: S795.7 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2020)03-0506-08

Effect of low temperature on photosystem II in *Nothofagus antarctica*

ZHAI Yu, ZHOU Shuai, HAO Xiangchun, HAN Lijun

(Shanxi Academy of Forestry Sciences, Taiyuan 030012, Shanxi, China)

Abstract: [Objective] *Nothofagus antarctica* PS II photochemical performance under low temperature was assessed and its results were used in calculation integrated biomarker response (IBR) to assess the synthetical indicator of chlorophyll fluorescence under low temperature stress. [Method] The environment temperature of *N. antarctica* was changed gradually (from 25 °C to -25 °C). After exposed, relative chlorophyll content (SPAD value) and fast chlorophyll fluorescence were measured and analysed, IBR were calculated, to assess the effect of low temperature PS II photochemical activity. [Result] 15 °C hardly affects the PS II photochemical activity. Oxygen-evolving complex and energy flow between PS II units were disturbed under -5 °C. Under the low temperature of -5, -15 and -25 °C, SPAD value was remarkably reduced, and the PS II donor side, electron transport of PS II, energy flow between PS II units were all disturbed seriously; heat dissipation was remarkably increased. IBR under different temperature treatments have a significant negative correlation with SPAD value and temperature. [Conclusion] The damage of PS II photochemical activity by low temperature (below -5 °C) was serious, and IBR can be used as a comprehensive parameter to evaluate the effect of low temperatures on PS II photochemical activity and SPAD value. [Ch, 7 fig. 1 tab. 24 ref.]

Key words: plant physiology; fast chlorophyll fluorescence; low temperature; integrated biomarker response; PS II; *Nothofagus antarctica*

收稿日期: 2019-06-17; 修回日期: 2019-12-11

基金项目: 国家林业局 948 项目 (2015-4-08, 2016-4-01); 山西省科技攻关项目 (20140312001-1)

作者简介: 翟瑜, 高级工程师, 从事林木育种研究。E-mail: 13731273@qq.com。通信作者: 周帅, 工程师, 从事林木育种研究。E-mail: 505239941@qq.com

光系统 II (PS II) 是植物对温度胁迫最敏感的光合系统组分^[1-3], 利用非损伤、检测时间短、灵敏度高的快速叶绿素荧光诱导动力学技术^[4-5], 可以方便地研究温度与 PS II 光化学活性之间的关系。低温胁迫会引起快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP 曲线) 趋向平缓、O 相升高、J 相下降或上升、I 相和 P 相下降、K 点和 L 点出现^[6-8] 等变化, 反映出 PS II 有活性的反应中心数量减少^[9], 反应中心吸收和热耗散的能量增加^[9-11], 以及 PS II 受体侧的电子传递速率降低等光合作用的“内在变化”^[11-12]。低温胁迫还会使叶片叶绿素降解^[12-13], 导致光合作用的物质基础发生改变。目前多数研究采用离体试验材料、野外观测、设置单一温度处理等方式, 温度与 PS II 光化学活性的关系难以被准确描述。为获得不同胁迫程度下叶绿素荧光的综合性指标, 当前研究主要利用隶属函数法^[14-15]、主成分分析法^[16-17]、TOPSIS 综合评价法^[18-19] 和综合生物反应指数 (integrated biomarker response, IBR)^[20] 计算综合指标。其中 IBR 评价法具有操作简单、实用性强和应用广泛的特点, 但尚未用于计算低温胁迫下的叶绿素荧光综合指标。南极假山毛榉 *Nothofagus antarctica* 为壳斗科 Fagaceae 假山毛榉属 *Nothofagus* 落叶乔木或灌木, 主要分布在南美洲南部的温带森林, 耐寒能力极强^[21], 为探索低温环境下南极假山毛榉光合生理特性, 本研究采用连续测定与控制试验的方法, 观测低温胁迫下南极假山毛榉叶片相对叶绿素含量 (relative chlorophyll content)、OJIP 曲线特征、快速叶绿素荧光诱导动力学测量 (JIP-test) 参数等的变化, 并将 JIP-test 参数代入 IBR 评价法, 用以阐明低温胁迫对南极假山毛榉 PS II 光化学活性的影响规律, 并检验 IBR 评价法用于计算低温胁迫下的叶绿素荧光综合指标的可行性。

1 材料与方法

1.1 试验材料与处理方法

供试材料为 2 年生南极假山毛榉实生苗 (山西省林业科学研究院基地培育), 株高 (50±5) cm。2018 年 9 月初, 选取长势良好, 无病虫害, 大小相近的南极假山毛榉 5 盆, 置于人工气候箱中适应培养 3 d。人工气候箱参数为: 温度 25 ℃; 昼夜相隔时间 12 h; 光照强度 500 μmol·m⁻²·s⁻¹; 相对湿度 (60±3)%, 根据表土干燥情况适量浇水。设置 25、15、5、-5、-15 和 -25 ℃ 等 6 个测试温度, 从 25 ℃ 依次降低, 降温速率为 2 ℃·h⁻¹, 待植株在 5 ℃ 的人工气候箱中测试完毕, 转移到 3 ℃ 预冷的冰柜中, 继续以 2 ℃·h⁻¹ 的速率依次降到 -5、-15 和 -25 ℃; 各温度下处理时间为 24 h。冰柜装有人工光源, 光照强度 500 μmol·m⁻²·s⁻¹, 采用大气采样仪 (QC-1S, 北京市科安劳保新技术公司) 从冰柜门缝隙处向内缓慢送气。

各测试温度下处理完成后, 在原处理环境下关闭光源, 使植株暗适应 20 min; 立刻进行快速叶绿素荧光诱导动力学测量, 随后立即测定相对叶绿素含量。同 1 株上的 2 项测量均在同 1 片健康、成熟的叶片上进行, 测量位置相互错开。每个处理 5 盆, 每盆作为 1 个独立重复实验, 测定 5 片·盆⁻¹。以 25 ℃ 处理为对照 (ck)。10:00 测定各项指标。

1.2 测定方法

1.2.1 相对叶绿素含量测定 采用叶绿素测定仪 (SPAD-502Plus, KONICA MINOLTA, 日本) 测定各温度处理下植株的相对叶绿素含量 (SPAD 值)。

1.2.2 快速叶绿素荧光诱导动力学测量 (JIP-test) 采用叶绿素荧光仪 (Yaxin-116G, 雅欣理仪公司) 测定快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP), 测定前暗适应 20 min, 选取叶肉部分用 3 000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 饱和蓝闪光照射 1 s, 以 10 μs (300 μs 之前)、100 μs (300 μs ~ 3 ms) 和 1 ms (3 ms 之后) 的间隔记录荧光信号, 并计算叶绿素荧光动力学参数。

1.3 数据处理

1.3.1 OJIP 曲线处理 叶片经过暗适应后再给予饱和蓝闪光照射, 散发的荧光随时间变化的曲线, 构成叶绿素荧光诱导动力学曲线。暗适应后出现最小荧光 O 相, 此时 PS II 处于“完全开放”状态; 照射强光后, 陆续出现 J、I 相, 最终由于 PS II 反应中心关闭, 达到 P 相。将不同温度处理的 OJIP 曲线离差标准化。应用公式 $V_{O-P} = (F_t - F_O) / (F_P - F_O)$ 计算 F_O 与 F_P 间相对可变荧光强度 (V_{O-P}), 其中 F_t 表示 t 时的荧光强度, F_O 表示暗适应后的最小荧光强度, F_P 表示暗适应后的最大荧光强度。应用公式 $\Delta V_{O-P} = V_{O-P(\text{处理})} - V_{O-P(\text{ck})}$ 计算 F_O 与 F_P 间相对可变荧光强度差值 (ΔV_{O-P})。 F_O 与 F_J 、 F_K 间的相对可变荧光强度

差值 (ΔV_{O-J} 和 ΔV_{O-K}) 的计算方式同 V_{O-P} 和 ΔV_{O-P} 。

1.3.2 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线参数计算 暗适应后照光, O、L、K、J、I、P 点分别表示最小荧光、0.15 ms 荧光, 0.30 ms 荧光, 2.00 ms 荧光、30.00 ms 荧光和最大荧光^[22], 其中 0.15 和 0.30 ms 时的相对荧光强度用 V_L 和 V_K 表示, PS II 单位面积反应中心数量 (RC/CS₀)、单位反应中心吸收的能量 (ABS/RC)、单位反应中心以热能形式耗散的能量 (DI₀/RC)、单位反应中心捕获的用于还原初级醌受体 (Q_A) 的能量 (TR₀/RC)、单位反应中心用于将电子从 Q_A⁻传递到质体醌 (PQ) 的能量 (ET₀/RC)、单位反应中心用于将电子从 Q_A⁻传递到光系统 I (PS I) 的能量 (RE₀/RC)、PS II 光化学初级最大效率 (ϕ_{PO} , 意义与暗适应下 PS II 的最大量子产额 F_v/F_m 相同)、PS II 捕获的电子从 Q_A⁻传递到 PQ 的效率 (ψ_{EO})、电子从 PQH₂ 传递到 PS I 最终受体侧的效率 (δ_{RO})、叶片性能指数 (P_{IABS}) 等参数计算参考文献 [22] 和 [23]。

1.3.3 综合生物反应指数 (IBR) 计算 计算方法参考文献并略有改动: ①计算各项荧光参数在所有处理下的平均值 m 和标准差 s ; ②代入公式 (1) 对各处理下的各项荧光参数 (X) 标准化, 得到 Y ; ③对不同温度处理下的各项荧光参数进行回归拟合, 如果某项荧光参数的拟合曲线随着温度降低而上升, 则 $Z=Y$, 反之则 $Z=-Y$; ④依据公式 (2) 计算不同温度处理下单项荧光参数的得分 S_i , 其中 $|Z_{\min}|$ 是某温度处理下所有荧光参数 Z 值的最小值的绝对值; ⑤以某温度处理下某项荧光参数的 S_i 值作为辐射线的长度绘制星状图, 各温度处理下的综合生物反应指数 (I_{BR}) 由顺时针相邻荧光参数的辐射线围成的三角形面积 A_i 之和得到公式 (3), 公式 (3) 中的 A_i 依据公式 (4) 计算, 公式 (4) 中的 n 为参与计算的荧光参数的个数。

$$Y = \frac{X - m}{s}; \quad (1)$$

$$S_i = Z + |Z_{\min}|; \quad (2)$$

$$I_{BR} = \sum_{i=1}^n A_i; \quad (3)$$

$$A_i = \frac{1}{2} \sin\left(\frac{360}{n}\right) S_i S_{i+1}. \quad (4)$$

1.3.4 相关性分析和多重比较 将各处理所得的 I_{BR} 、 F_v/F_m 、 P_{IABS} 、相对叶绿素含量进行相关性分析, 依据 Pearson 参数和显著性, 检验 IBR 评价法用于计算低温胁迫下的叶绿素荧光综合指标的可行性。采用 SPSS 22 进行数据统计分析, 应用最小显著差法 (LSD) 进行多重比较, 采用 Origin 2018 进行回归分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 温度对相对叶绿素含量的影响

由图 1 可知: 15 和 5 °C 时相对叶绿素含量无显著变化, -5 °C 时开始显著下降, -25 °C 时极显著降低, 与对照相比降低了 63.8%。表明 ≤ -5 °C 的低温环境会导致南极假山毛榉叶片相对叶绿素含量显著降低。

2.2 温度对快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

由图 2 可知: 5、15 和 25 °C 处理下 OJIP 曲线出现 O、J、I、P 各相 (图 2A、B), 表明这些温度下电子传递链运转正常; -5、-15 和 -25 °C 的 OJIP 曲线较为平缓 (图 2A), 缺少 J 相和 I 相 (图 2B)。将标准化的各处理曲线与 ck 相减, 可

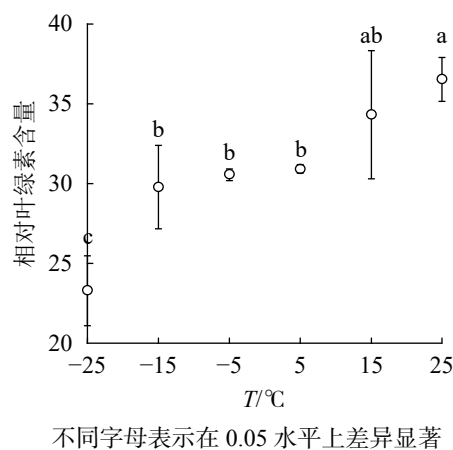
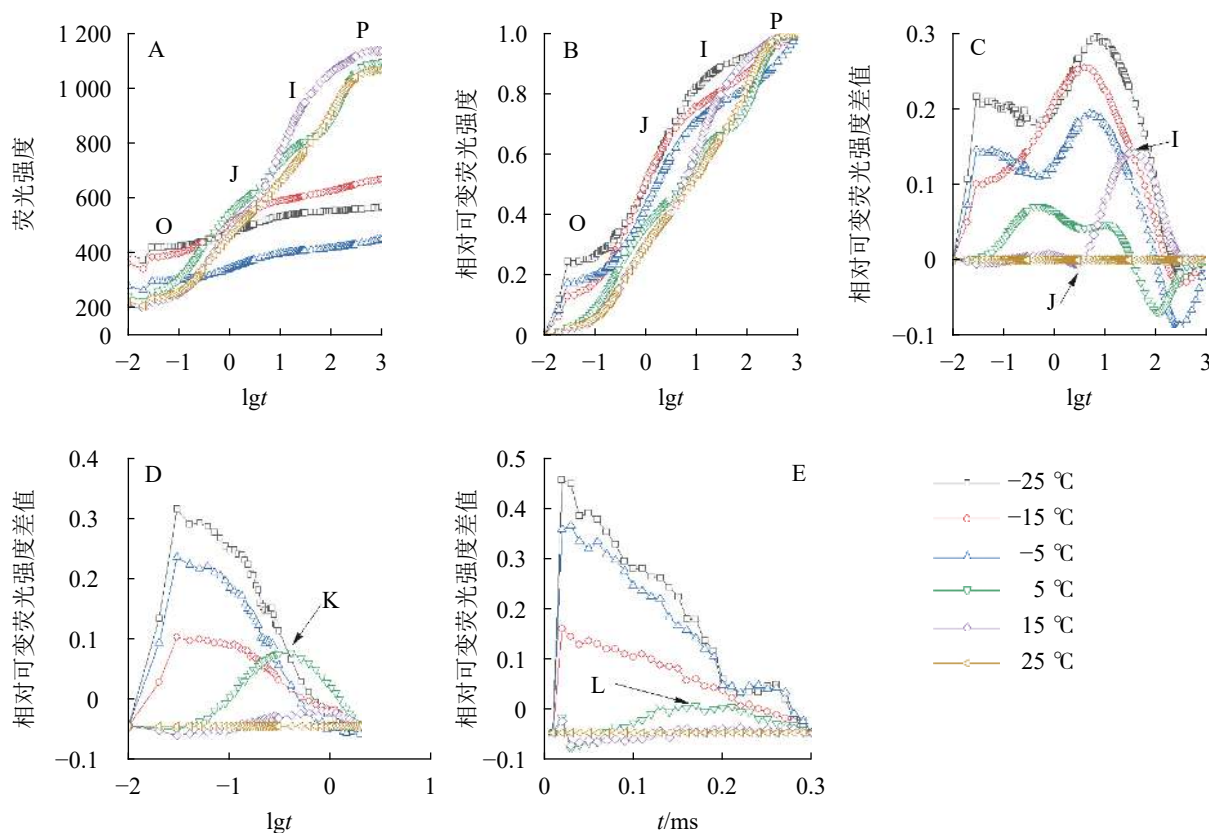


图 1 温度变化对相对叶绿素含量的影响

Figure 1 SPAD value of leaves under different temperature treatments

见 J 相和 I 相合并, 并且在光照极短时间 (约 0.03 ms) 出现 1 个较大峰 (图 2C), 表明电子传递链严重受阻。OJIP 曲线在 5 °C 出现典型的 K 点 (图 2D) 和 L 点 (图 2E), 表明 PS II 供体侧和 PS II 反应中心受损。



A. 不同温度处理的 OJIP 曲线 (5 次重复的平均值); B. 离差标准化的 OJIP 曲线; C. F_0 与 F_p 间相对可变荧光强度差值; D. F_0 与 F_j 间相对可变荧光强度差值; E. F_0 与 F_k 间相对可变荧光强度差值

图 2 温度变化对叶绿素荧光动力学曲线的影响

Figure 2 Chlorophyll fluorescence kinetics curve of leaves under different temperature treatments

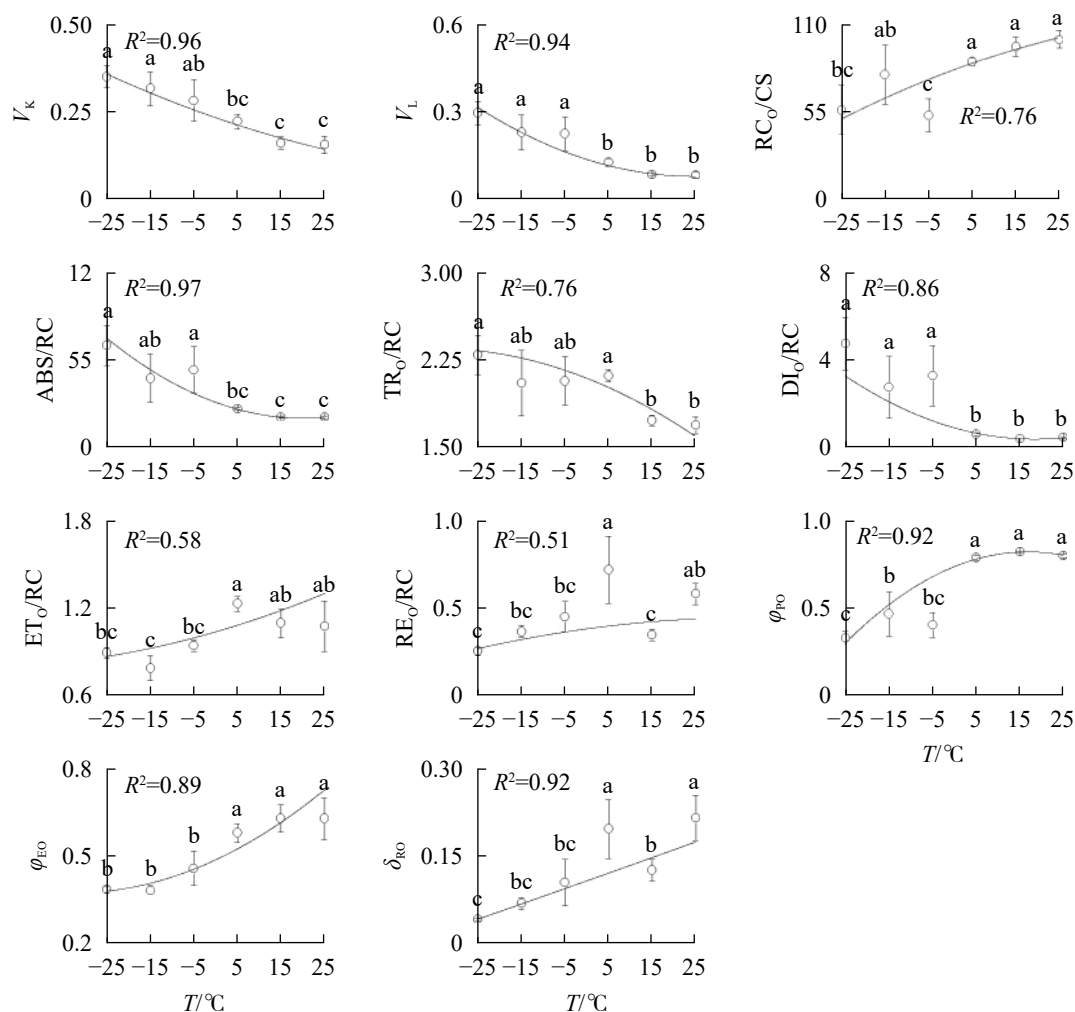
2.3 温度对快速叶绿素荧光诱导动力学曲线参数的影响

2.3.1 对 PS II 供体的影响 由图 3A 可知: V_K 随着温度降低, -5、-15 和 -25 °C 时均与对照达到显著差异, 表明 ≤ -5 °C 的低温处理会造成 PS II 供体侧损伤。

2.3.2 对 PS II 反应中心的影响 -5、-15、-25 °C 处理下 V_L 上升明显 (图 3B), 表明 ≤ -5 °C 的低温导致 PS II 各单位之间的能量流通不畅。从 -5 °C 到 -25 °C, RC/CS_0 随着温度降低逐渐减少 (图 3C), 但 -15 °C 的 RC/CS_0 显著高于 -5 °C, 表明 -15 °C 时 PS II 单位面积反应中心数量出现短暂回升。从 -5 °C 开始, 随着温度降低, ABS/RC (图 3D)、 TR_0/RC (图 3E) 和 DI_0/RC (图 3F) 持续增加, -25 °C 时分别比对照增加 331.0%、134.7% 和 1112.7%, 表明由于缺少可供还原的 Q_A , PS II 单位反应中心集聚了大量能量。

2.3.3 对 PS II 受体侧的影响 与对照相比, ET_0/RC (图 3G) 和 RE_0/RC (图 3H) 在 -15 和 15 °C 时短暂下降, RE_0/RC 在 -25 °C 时又显著下降, 表明高于 -15 °C 的温度对 PS II 受体侧的能量传输影响较小。当温度从 25 °C 降低到 5 °C 时, ϕ_{PO} (图 3I) 和 ψ_{EO} (图 3J) 与对照相比无显著差异, δ_{RO} (图 3K) 仅在 15 °C 时出现短暂下降; 当温度继续降低到 -5 °C 时, 3 项参数均显著下降, 表明 ≤ -5 °C 的低温对 PS II 的电子传递效率有显著负面影响。

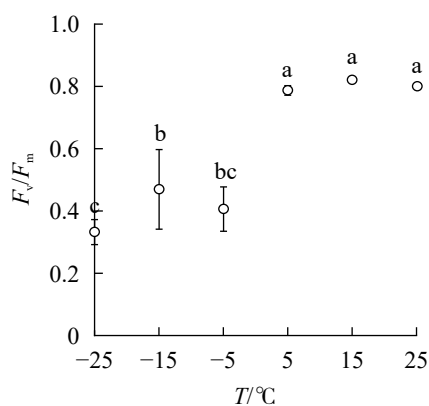
2.3.4 对 F_v/F_m 和 PIABS 的影响 随着温度降低, F_v/F_m 与 ϕ_{PO} 的变化趋势相同 (图 4)。5 °C 时, PIABS 显著低于对照, -5、-15 和 -25 °C 时, PIABS 接近于 0, 表明 ≥ 15 °C 的环境温度对南极假山毛榉叶片的光能吸收无显著影响, ≤ 5 °C 时开始出现低温胁迫, ≤ -5 °C 会造成严重的冰冻胁迫 (图 5)。



图中曲线为多项式回归拟合结果, R^2 表示拟合优度判定系数。不同字母表示在 0.05 水平上差异显著

图 3 温度变化对南极假山毛榉快速叶绿素荧光诱导动力学曲线参数的影响

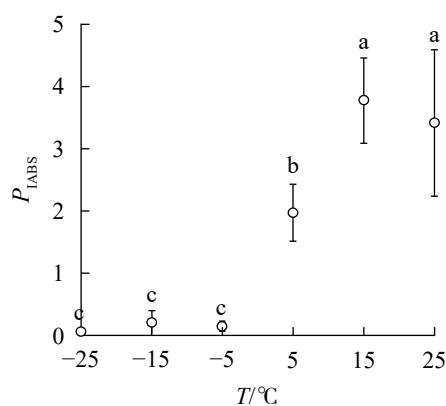
Figure 3 Parameters of chlorophyll a fluorescence transient under different temperature treatments



不同字母表示在 0.05 水平上差异显著

图 4 温度变化对 F_v/F_m 的影响

Figure 4 F_v/F_m of leaves under different temperature treatments



不同字母表示在 0.05 水平上差异显著

图 5 温度变化对叶片性能指数的影响

Figure 5 PI_{ABS} of leaves under different temperature treatments

2.4 温度对 IBR 的影响

随着温度从 25 °C 降至 -25 °C, V_K 、 V_L 、 ABS/RC 、 DI_0/RC 、 TR_0/RC 的拟合曲线持续上升, 其余参数的拟合曲线持续下降 (图 3), 因此对 V_L 、 V_K 、 ABS/RC 、 DI_0/RC 、 TR_0/RC 的标准后数值取正值, 其余参数取负值, 绘制星状图 (图 6) 并计算 I_{BR} (图 7)。与对照相比, I_{BR} 在 5、-5 和 -15 °C 时显著增加, -25 °C

极显著升高。对 I_{BR} 作回归分析显示：22 °C 为 I_{BR} 拐点，高于或低于此温度均导致 I_{BR} 升高；表明 I_{BR} 与温度胁迫程度呈正相关，南极假山毛榉叶片对光能的吸收利用效率最佳值在 22 °C， ≤ 5 °C 的低温会对南极假山毛榉 PS II 光化学活性造成胁迫。

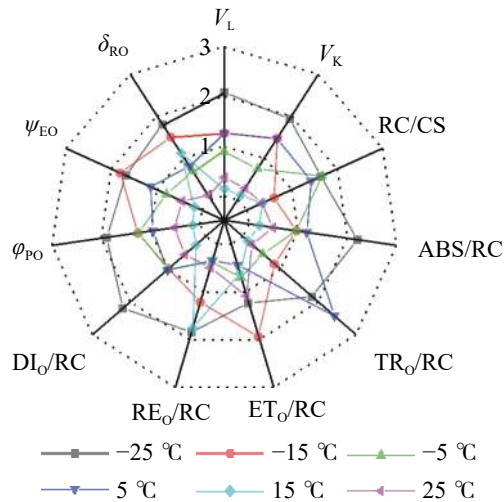


图 6 不同温度处理下综合生物反应指数星状图
Figure 6 Star plots for biomarker responses under different temperature treatments

2.5 相关性分析

对各温度处理下的 F_v/F_m 、 P_{IABS} 、相对叶绿素含量、 I_{BR} 和各测试温度进行相关性分析可见 (表 1)： I_{BR} 、相对叶绿素含量和温度均为显著负相关，表明 I_{BR} 能较准确反映温度对南极假山毛榉 PS II 光化学活性以及对相对叶绿素含量的影响。 F_v/F_m 和 P_{IABS} 虽然也与温度呈显著相关，但与相对叶绿素含量无显著相关，表明 I_{BR} 与相对叶绿素含量的相关度高于上述 2 项参数。

3 结论与讨论

本研究中，当温度从 25 °C 降低到 15 °C 时，相对叶绿素含量、OJIP 曲线、快速叶绿素荧光诱导动力学测量参数和 I_{BR} 没有显著变化，说明 15 °C 的环境温度对南极假山毛榉 PS II 光化学活性的扰动轻微。当温度降低到 5 °C 时，OJIP 曲线出现 K 点和 L 点， P_{IABS} 开始显著下降，表明此阶段的低温主要对 PS II 供体侧和反应中心构成胁迫，即放氧复合体 (OCE) 出现损伤，PS II 各单位之间的能量流通不畅。从 -5 °C 降至 -25 °C，相对叶绿素含量显著降低，PS II 供体侧受损加剧；进入电子传递链的电子减少，引起电子传递效率下降；光反应的激发能不能及时传递到 PS II 受体侧而大量积累，最终造成 PS II 各单位之间的能量流通混乱，部分能量只能以热能的形式耗散。

OJIP 曲线特征位点的变化能直观地反映出 PS II 反应中心原初光化学反应的变化。HU 等^[9] 发现低温处理下狗牙根 *Cynodon dactylon* 叶片 OJIP 曲线的相对荧光强度降低；曲丽娜等^[7] 进一步发现低温处理导致风箱果 *Physocarpus amurensis* 叶片的 OJIP 曲线趋于平缓、P 相下降、K 点和 L 点出现；刘倩倩等^[6] 也得出相似结论，并发现低温处理导致 O 相上升。本研究发现：随着温度降低，南极假山毛榉叶片 OJIP 曲线的 O 相逐渐上升，-5、-15 和 -25 °C 的 OJIP 曲线趋于平滑，与前述研究结论相似；但前述物种均只涉及冷害胁迫 (>0 °C)，而南极假山毛榉经历冻害胁迫 (<0 °C) 才出现上述现象，这可能与其耐寒性强有关。-5、-15 和 -25 °C 处理时 OJIP 曲线在 0.03 ms 附近出现新拐点，可能因为冰冻胁迫导致 PS II 反应中心成为能量陷阱，能吸收光能但不能推动电子传递^[22]，大量能量的积聚造成的。

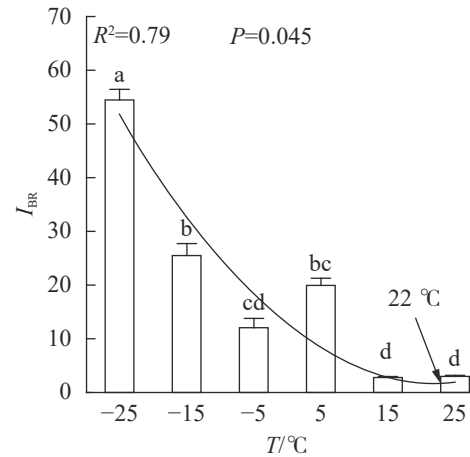


图 7 不同温度处理下的综合生物反应指数
Figure 7 IBR values under different temperature treatments

表 1 F_v/F_m 、 I_{ABS} 、相对叶绿素含量、 I_{BR} 和温度的相关性分析

Table 1 Correlation analysis of F_v/F_m , P_{IABS} , SPAD value, I_{BR} and temperature

参数	I_{BR}	P_{IABS}	F_v/F_m	相对叶绿素含量	测试温度
I_{BR}	1				
P_{IABS}	-0.73	1			
F_v/F_m	-0.72	0.94**	1		
相对叶绿素含量	-0.95**	0.79	0.77	1	
测试温度	-0.88*	0.90*	0.92*	0.90*	1

说明：*表示 $P < 0.05$ ，**表示 $P < 0.01$

JIP-test 分析以 OJIP 曲线为数据基础, 可提供大量反映光合器官的结构和功能的变化^[23]。刘倩倩等^[6]发现低温胁迫导致 PS II 供体侧电子传递速率降低, PS II 反应中心数量减少; 曲丽娜等^[7]研究表明低温会造成放氧复合体受损, PS II 反应中心各单位之间的能量流通不畅, 以及 PS II 受体侧电子由初级电子受体 (Q_A) 向次级电子受体 (Q_B) 的传递过程受阻。伴随温度降低, 南极假山毛榉的 V_K 、 V_L 、ABS/RC、TR_O/RC 和 DI_O/RC 逐渐升高, RC/CS_O 逐渐减少, 与前人研究结果相似; -15 °C 时 RC/CS_O 出现短暂显著回升, 推测是南极假山毛榉面对低温胁迫的应激反应, 即通过增加 PS II 单位面积光合机构含有的反应中心数量, 以加大光能吸收量, 弥补由于 PS II 受体侧电子传递受阻而缺失的能量。

DUARTE 等^[20]利用 IBR 评价法, 以 JIP-test 参数为数据源构建了光化学胁迫指数, 证实了该参数与环境胁迫程度呈负相关关系。本研究发现 I_{BR} 值与温度呈显著负相关, 与 DUARTE 等^[20]的结论相似。本研究还观察到, 与 F_v/F_m 和 P_{IABS} 不同, I_{BR} 与相对叶绿素含量亦存在极显著负相关关系, 可能预示 I_{BR} 对低温胁迫的反映更具有广泛性。

多项研究显示, 5 °C 的低温会引起 F_v/F_m 和 P_{IABS} 显著降低^[6-8, 11]; 本研究发现: 高于 5 °C 时南极假山毛榉叶片的 F_v/F_m 和 I_{BR} 无显著变化, 高于 15 °C 时 P_{IABS} 无显著变化, 表明南极假山毛榉叶片 PS II 的温度适应性强, 这可能是南极假山毛榉耐寒性强的生理基础之一。研究还发现: 冰冻胁迫对 PS II 的光吸收能力抑制明显, 预示在南极假山毛榉的生长季需要预防零度以下的寒潮侵袭。STECCONI 等^[24]发现南极假山毛榉的最适生长温度为 18.5 °C/7.0 °C(昼/夜), 回归分析显示 I_{BR} 的最小值出现在 22 °C, 这一温度与上述研究结果仍有差距, 可能与低温处理时间, 以及参与计算 I_{BR} 的参数种类有关, 还需进一步探究。

4 参考文献

- [1] POSPIŠIL P, YAMAMOTO Y. Damage to photosystem II by lipid peroxidation products [J]. *BBA Gen Subj*, 2017, **1861**(2): 457 – 466.
- [2] SZYMAŃSKA R, ŚLESIAK I, ORZECZOWSKA A, *et al.* Physiological and biochemical responses to high light and temperature stress in plants [J]. *Environ Exp Bot*, 2017, **139**: 165 – 177.
- [3] CAMEJO D, RODRÍGUEZ P, MORALES M A, *et al.* High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility [J]. *J Plant Physiol*, 2005, **162**(3): 281 – 289.
- [4] 周哲宇, 徐超, 胡策, 等. 毛竹快速生长期的叶绿素荧光参数特征 [J]. *浙江农林大学学报*, 2018, **35**(1): 75 – 80.
ZHOU Zheyu, XU Chao, HU Ce, *et al.* Chlorophyll fluorescence characteristics of *Phyllostachys edulis* during its fast growth period [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2018, **35**(1): 75 – 80.
- [5] GOLTSEV V N, KALAJI H M, PAUNOV M, *et al.* Variable chlorophyll fluorescence and its use for assessing physiological condition of plant photosynthetic apparatus [J]. *Russ J Plant Physiol*, 2016, **63**(6): 869 – 893.
- [6] 刘倩倩, 马寿宾, 冯希环, 等. 嫁接对高温和低温胁迫下辣椒幼苗快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响 [J]. *园艺学报*, 2016, **43**(5): 885 – 896.
LIU Qianqian, MA Shoubin, FENG Xihuan, *et al.* Effects of grafting on the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of pepper seedlings under temperature stress [J]. *Acta Horti Sin*, 2016, **43**(5): 885 – 896.
- [7] 曲丽娜, 许楠, 张会慧. 风箱果和紫叶风箱果叶片光系统 II 功能对秋季低温的响应 [J]. *东北林业大学学报*, 2018, **46**(8): 44 – 50.
QU Lina, XU Nan, ZHANG Huihui. Response of photosynthetic function of photosystem II in leaves of *Physocarpus amurensis* Maxim and *P. opulifolius* in autumn low temperature stress in cold regions [J]. *J Northeast For Univ*, 2018, **46**(8): 44 – 50.
- [8] PAGTER M, LIU Fulai, JENSEN C R, *et al.* Effects of chilling temperatures and short photoperiod on PS II function, sugar concentrations and xylem sap ABA concentrations in two *Hydrangea* species [J]. *Plant Sci*, 2008, **175**(4): 547 – 555.
- [9] HU Zhengrong, FAN Jibiao, XIE Yan, *et al.* Comparative photosynthetic and metabolic analyses reveal mechanism of improved cold stress tolerance in bermudagrass by exogenous melatonin [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2016, **100**: 94 – 104.
- [10] ZHANG Kun, CHEN Baihong, HAO Yan, *et al.* Effects of short-term heat stress on PS II and subsequent recovery for senescent leaves of *Vitis vinifera* L. cv. Red Globe [J]. *J Integrative Agric*, 2018, **17**(12): 2683 – 2693.
- [11] 马飞, 徐婷婷, 陈立同, 等. 低温胁迫下二倍体杂交种高山松光系统 II 功能稳定性研究 [J]. *西北植物学报*, 2011,

- 31(6): 1174 – 1179.
- MA Fei, XU Tingting, CHEN Litong, *et al.* Functional stability of photosystem II in the diploid hybrid species (*Pinus densata*) under low temperature stress [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2011, 31(6): 1174 – 1179.
- [12] 许改平, 刘芳, 吴兴波, 等. 低温胁迫下毛竹叶片色素质量分数与反射光谱的相关性[J]. *浙江农林大学学报*, 2014, 31(1): 28 – 36.
- XU Gaiping, LIU Fang, WU Xingbo, *et al.* Pigment content correlated to reflectance spectrums in *Phyllostachys edulis* leaves stressed by low temperature [J]. *J Zhejiang A&F Univ*, 2014, 31(1): 28 – 36.
- [13] KOOCHKEI A, SEYYEDI S M. Mother corm origin and planting depth affect physiological responses in saffron (*Crocus sativus* L.) under controlled freezing conditions [J]. *Ind Crops Prod*, 2019, 138: 111468.
- [14] 丁龙, 赵慧敏, 曾文静, 等. 5 种西北旱区植物对干旱胁迫的生理响应[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(5): 1455 – 1463.
- DING Long, ZHAO Huimin, ZENG Wenjing, *et al.* Physiological responses of five plants in northwest China arid area under drought stress [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2017, 28(5): 1455 – 1463.
- [15] 吴久赞, 廉伟佳, 刘志刚, 等. 不同葡萄品种叶绿素荧光参数的高温响应及其耐热性评价[J]. *西北农林科技大学学报 (自然科学版)*, 2019, 47(6): 80 – 88.
- WU Jiuyun, LIAN Weijia, LIU Zhigang, *et al.* High temperature response of chlorophyll fluorescence parameters and heat tolerance evaluation of different grape cultivars [J]. *J Northwest A&F Univ Nat Sci Ed*, 2019, 47(6): 80 – 88.
- [16] KALAJI H M, SCHANSKER G, LADLE R J, *et al.* Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues [J]. *Photosynth Res*, 2014, 122(2): 121 – 158.
- [17] 李惠, 梁曼曼, 赵丹, 等. 不同砧木对‘绿岭’核桃叶片光合和叶绿素荧光特性的影响[J]. *西北林学院学报*, 2017, 32(2): 90 – 96.
- LI Hui, LIANG Manman, ZHAO Dan, *et al.* Effects of different rootstocks on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in ‘Lyulin’ walnut [J]. *J Northwest For Univ*, 2017, 32(2): 90 – 96.
- [18] 李孟洋, 巢建国, 谷巍, 等. 不同产地茅苍术对淹水胁迫的生理生化响应及耐淹性的 TOPSIS 综合评价[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(2): 407 – 414.
- LI Mengyang, CHAO Jianguo, GU Wei, *et al.* Physiological-biochemical response of *Atractylodes lancea* from different habitats to waterlogging stress and comprehensive evaluation of their waterlogging tolerance with TOPSIS approach [J]. *Chin J Ecol*, 2016, 35(2): 407 – 414.
- [19] 韩晓, 王海波, 王孝娣, 等. 不同砧木对‘87-1’葡萄光合特性及荧光特性的影响[J]. *中国农业科学*, 2018, 51(10): 1972 – 1981.
- HAN Xiao, WANG Haibo, WANG Xiaodi, *et al.* Effects of different rootstocks on ‘87-1’ grape photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics [J]. *Sci Agric Sin*, 2018, 51(10): 1972 – 1981.
- [20] DUARTE B, PEDRO S, MARQUES J C, *et al.* *Zostera noltii* development probing using chlorophyll a transient analysis (JIP-test) under field conditions: integrating physiological insights into a photochemical stress index [J]. *Ecol Indic*, 2017, 76: 219 – 229.
- [21] SØNDERGAARD P. Experiences with *Nothofagus* in West-Norway and East-Denmark [J]. *Dansk Dendrologisk Arsskrift*, 1997, 15: 61 – 94.
- [22] 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]. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31(6): 559 – 556.
- LI Pengmin, GAO Huiyuan, STRASSER R J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study [J]. *J Plant Physiol Mol Biol*, 2005, 31(6): 559 – 556.
- [23] TSIMILLI-MICHAEL M, STRASSER R J. In vivo assessment of impact on plants’ vitality: applications in detecting and evaluating the impact of mycorrhization on host plants[M]//VARMA A. *Mycorrhiza: Genetics and Molecular Biology, Eco-Function, Biotechnology, Eco-Physiology, Structure and Systematics*, 3rd ed. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2008: 679 – 703.
- [24] STECCONI M, PUNTIERI J, BARTHÉLÉMY D. Annual shoot-growth in *Nothofagus Antarctica* (G. Forster) Oersted (Nothofagaceae) from northern Patagonia [J]. *Trees*, 2000, 14(5): 289 – 296.