

遮光与水分胁迫对盆栽芒萁光合与叶绿素荧光参数的影响

金迪¹, 张明如², 王佳佳², 高磊², 侯平¹

(1. 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江农林大学 风景园林与建筑学院, 浙江 杭州 311300)

摘要: 【目的】研究光合有效辐射与土壤水分变化对芒萁 *Dicranopteris dichotoma* 光响应进程及原初光化学反应的影响, 分析芒萁单优层片发育成因。【方法】设置不同光合有效辐射 [轻度遮光 (透光率为 35.96%, L_1), 中度遮光 (13.00%, L_2) 和高度遮光 (4.75%, L_3)] 与土壤水分 [充足水分 (土壤相对含水量为 75%~80%, W_1), 中度干旱 (50%~55%, W_2), 重度干旱 (25%~30%, W_3)] 双因素控制试验, 并以全光处理为对照, 比较分析盆栽芒萁光合特征参数和叶绿素荧光诱导动力学参数的变化特征。【结果】①轻度遮光条件下, 重度干旱显著降低了芒萁的净光合速率 (P_n)、表观量子效率 (Y_{AQ}) 和最大净光合速率 (P_{max}), 轻度遮光条件下充足水分 (W_1) 和中度干旱 (W_2) 的 P_n 大约比重度干旱 (W_3) 和对照 (ck) 高 34.4%~69.2%; ②中度遮光和高度遮光条件下, 各浇水处理间芒萁的 P_n 大致相近且略高于 ck, 光补偿点 (L_{CP}) 和暗呼吸速率 (R_d) 差异不显著 ($P>0.05$), 增加遮光强度能够缓解水分亏缺对芒萁的光合特征参数的负面影响; ③在相同水分处理条件下, 随着遮光强度增加, 芒萁的荧光参数呈现先增加后下降的变化特征。④轻度和中度遮光下重度干旱降低了芒萁的光合机构能力, 高度遮光时, 随着土壤水分的降低, 盆栽芒萁叶片的电子传递效率 (ψ_o)、电子传递量子产额 (ϕ_{Eo})、能量流参数和光合性能指数 (PI_{ABS}) 均出现上升趋势, 说明弱光环境下芒萁表现出明显的抗旱性。⑤遮光和干旱处理未对芒萁的 PI_{ABS} 和综合性能指数 (PI_{total}) 产生显著的抑制作用, 说明芒萁的 PS II 没有受到严重损害。【结论】因此, 中度遮光+充足水分组合处理有利于盆栽芒萁积累光合产物, 中度遮光与中度干旱下盆栽芒萁拥有最高的 PS II 活性, 盆栽芒萁对遮光和土壤水分变化的环境表现出较强的适应性。图 3 表 3 参 38

关键词: 芒萁; 遮光; 土壤水分; 光响应; 叶绿素荧光

中图分类号: S718.43 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2020)06-1054-10

Effects of shading and drought stress on photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters of potted *Dicranopteris dichotoma*

JIN Di¹, ZHANG Mingru², WANG Jiajia², GAO Lei², HOU Ping¹

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. School of Landscape and Architecture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] To analyze the causes for the development of *Dicranopteris dichotoma* monodominant synusium, photoresponse process and primary photochemical reaction in *D. dichotoma* were studied. [Method] Different levels of light intensity (slight shade, L_1 , medium shade, L_2 and heavy shade, L_3) and soil moisture (sufficient moisture, W_1 , moderate drought, W_2 and severe drought, W_3) were set, compared with all light treatment, and the change characteristics of photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence induction kinetic parameters of potted *D. dichotoma* were analyzed. [Result] (1) Under slight shading, severe drought significantly reduced P_n , Y_{AQ} and P_{max} of *D. dichotoma*, and the P_n of sufficient moisture and moderate water control was approximately 34.4%~69.2% higher than that of ck; (2) Under medium and heavy shade, P_n

收稿日期: 2019-11-09; 修回日期: 2020-03-03

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31570611); 浙江省自然科学基金资助项目 (LY13C160012)

作者简介: 金迪, 从事植物逆境生理生态学研究。E-mail: 471354769@qq.com。通信作者: 张明如, 教授, 博士, 从事森林植被恢复、克隆植物和野生濒危植物生态学研究。E-mail: mmmrzh@sina.com

between three water control treatments was similar and slightly higher than that of ck, and there was no significant difference in L_{CP} and R_d ($P > 0.05$), which indicated that the increase of shade degree could alleviate the negative effect of water deficit on the photosynthetic parameters of *D. dichotoma*; (3) Under the same soil moisture, the fluorescence parameters showed a change characteristic of first increasing and then decreasing with the increase of shade degree; (4) Severe drought stress reduced the photosynthetic mechanism capacity of *D. dichotoma* under slight and medium shade; under heavy shade, the ψ_O , ϕ_{E_0} , energy flow parameters and PI_{ABS} grew upward with the decrease of soil moisture, which showed that *D. dichotoma* had obvious drought resistance in low light environment; (5) Shade and drought did not significantly inhibit the PI_{ABS} and PI_{total} , indicating that PS II of *D. dichotoma* was not seriously damaged. [Conclusion] It is considered that the combination of medium shade and sufficient moisture is more conducive for potted *D. dichotoma* to accumulate photosynthate. Under medium shade and moderate drought, potted *D. dichotoma* has the highest activity of PS II, with a strong adaptability showed to the changes of shade environment and soil moisture. [Ch, 3 fig. 3 tab. 38 ref.]

Key words: *Dicranopteris dichotoma*; shading treatment; soil moisture; photoresponse; chlorophyll fluorescence

光照和土壤水分状况直接影响植物的光合作用、形态特征乃至生态适合度^[1-2]。一般地, 强光与弱光都将产生光胁迫效应。盛夏午间强光会引起植物光合速率出现谷值, 严重时导致植物叶片萎蔫甚至枯死; 持续处于弱光生境也会使植株光合效率降低、生理生化过程改变^[3]。土壤水分含量的变化同样影响植物的光合速率与形态建成, 但一定程度的缺水会引起植物更为活跃的光合生理过程^[4]。资源类或条件类生态因子的变化与植物光合生理响应受到众多学者的关注, 较多研究聚焦于单因子梯度变化对植物产生的生态效应, 如不同光照条件下活血丹 *Glechoma longituba* 叶绿体超微结构、光合作用和次生代谢产物的积累分析^[5], 不同土壤水分条件下七叶一枝花 *Paris polyphylla* 光合特性及皂苷含量的研究^[6]。新近研究关注 2 个生态因子对植物的复合生态效应, 如在弱光环境下, 适当水分胁迫可缓解披针叶茴香 *Illicium lanceolatum* 栽培过程中弱光胁迫带来的生长限制效应^[7]; 适度遮光与适度干旱协同提高了菖草 *Arthraxon hispidus* 的光合能力^[8]。设置双因素控制试验, 模拟自然生境主要生态因子的复合影响, 研究结果更接近于植物对野外条件的生态响应^[9-10]。通过叶绿素荧光诱导动力学曲线可分析出大量 PS II 反应中心原初光化学信息^[11]。强光和水分亏缺会降低 PS II 原初光能转换能力^[12]; 严重的干旱胁迫会使植物叶片 O-J-I-P 曲线变形为 O-K-J-I-P 曲线^[13]。芒萁 *Dicranopteris dichotoma* 属于中国亚热带低山丘陵地区次生植被的标志种和识别种^[14-16], 对土壤条件变化表现出较强可塑性^[17], 能够密集生长于马尾松 *Pinus massoniana*、杉木 *Cunninghamia lanceolata* 等单优群落下层, 杜鹃 *Rhododendron simsii* 灌丛下层及林缘, 形成单优草本层片^[18-19], 表明芒萁分布地段的光强与水分因子呈现梯度变化, 推测单优草本层片的形成与芒萁对光强和土壤水分梯度变化的适应性存在密切的生态关系。由此提出如下猜测, 强光下充足的土壤水分可能会减轻芒萁的强光胁迫, 而弱光下适当减少土壤水分也可能会减轻芒萁的弱光胁迫。为此, 本研究通过设置遮光梯度和土壤水分梯度控制实验, 模拟芒萁野外生境, 测定盆栽芒萁光合生理参数和叶绿素荧光动力学参数, 分析芒萁光合生理过程对光照强度与土壤水分的生态响应特征, 探究芒萁生长分布扩散与光强、土壤水分变化的生态关系, 为调控芒萁单优层片、促进森林更新提供可借鉴的理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材料和实验设计

实验位于浙江农林大学东湖校区 (30°15'28"N, 119°43'35"E), 全年降水量 1 628.6 mm, 全年平均气温 16.4 °C, 年日照时数 1 847.3 h, 无霜期约 237 d。芒萁幼苗采于杭州市临安区玲珑山 (30°13'05"N, 119°40'23"E) 海拔 160 m 处, 选取长势良好且高度基本一致的幼苗 100 株, 于 2018 年 5 月栽植于

40 cm(长)×21 cm(宽)×17 cm(高)的长方形花盆内。栽培基质为马尾松单优群落下层表土(田间持水量为27.87%),每盆定植1株。设置3个梯度的遮光大棚,透光率分别为35.96%(轻度遮光,记为L₁),13.00%(中度遮光,记为L₂)和4.75%(高度遮光,记为L₃)。将芒萁幼苗放置于L₂遮阳网下进行缓苗。2个月后将成活的盆栽芒萁(简称芒萁)随机分成10组,10盆·组⁻¹,1组移至全光下作为对照组(ck),其余移至3个遮光强度的大棚内,每个遮光强度下设置3个土壤水分梯度,土壤相对含水量分别为田间持水量的75%~80%(充足水分,记为W₁),50%~55%(中度干旱,记为W₂),25%~30%(重度干旱,记为W₃);ck充足水分处理。土壤水分处理90 d后,测定芒萁光合参数和叶绿素荧光参数。

1.2 测定方法

1.2.1 光合参数的测定 利用Li-6400XT光合测定仪于2018年10月晴天的8:30~11:30(光合有效辐射727~1229 μmol·m⁻²·s⁻¹),测定芒萁叶片的光合气体交换参数。测定前,让待测叶片在饱和光(1500 μmol·m⁻²·s⁻¹)下照射30 min,使叶片充分适应。设定光合有效辐射梯度依次为2000、1500、1200、1000、800、500、300、100、50、30、10和0 μmol·m⁻²·s⁻¹。测定已设定光合有效辐射下的净光合速率(P_n)。每个处理选择3盆芒萁,每盆重复打点3次,计算平均值。利用光合助手软件(Photosynth Assistant)对P_n—P_{AR}光响应曲线进行拟合^[20],计算光补偿点(L_{CP})、光饱和点(L_{SP})等光合特征参数。拟合方程为:

$$P_n = \left[Y_{AQ} P_{AR} + P_{max} - \sqrt{(Y_{AQ} P_{AR} + P_{max})^2 - 4 Y_{AQ} P_{max} P_{AR} K} \right] / (2K) - R_d$$

其中:P_{max}为最大净光合速率,P_{max}≤50 μmol·m⁻²·s⁻¹;Y_{AQ}为表观量子效率,0<Y_{AQ}<0.125 μmol·mol⁻¹;P_{AR}为光合有效辐射;K为光响应曲线的曲率,0<K<1.2;R_d为暗呼吸速率。

1.2.2 叶绿素荧光诱导动力学曲线的测定 利用便携式动态荧光仪(YZQ-500),测定不同处理下芒萁成熟叶片的叶绿素荧光动力学曲线(O-J-I-P曲线)。测定前将待测芒萁暗处理40 min,每个处理测3盆,每盆重复测定3次。从O-J-I-P曲线上可以直接获得如下参数:初始荧光F_O=F_{50 μs};J点荧光F_J=F_{2 ms};I点荧光F_I=F_{30 ms};P点荧光F_P=F_M。计算得到以下参数^[21]:最大光化学效率φ_{P0}、J点相对可变荧光V_J、荧光诱导曲线的初始斜率M_O、电子传递效率ψ_O、电子传递量子产额φ_{E0}、用于热耗散的量子比率φ_{D0}、单位面积吸收的光能ABS/CS_M(在t=t_{FM}时)、单位面积内反应中心的数量RC/CS_M(在t=t_{FM}时)、单位面积捕获的光能TR_O/CS_M(在t=t_{FM}时)、单位面积电子传递的量子产额ET_O/CS_M(在t=t_{FM}时)、单位面积的热耗散DI_O/CS_M(在t=t_{FM}时)、以吸收光能为基础的性能指数PI_{ABS}和综合性能指数PI_{total}。

1.3 数据处理方法

运用Excel对原始数据进行处理,计算平均值与标准差。借助SPSS 22.0软件,采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)对不同处理下芒萁的光合特征参数及叶绿素荧光动力学参数进行差异显著检验,采用最小显著差数法(LSD)进行多重比较分析。利用Origin 2018制图。

2 结果与分析

2.1 遮光和土壤水分处理对芒萁光响应曲线的影响

由图1可见:L₁遮光处理下,芒萁的P_n变化从大到小依次为W₁、W₂、W₃,其中W₁与W₂相近;

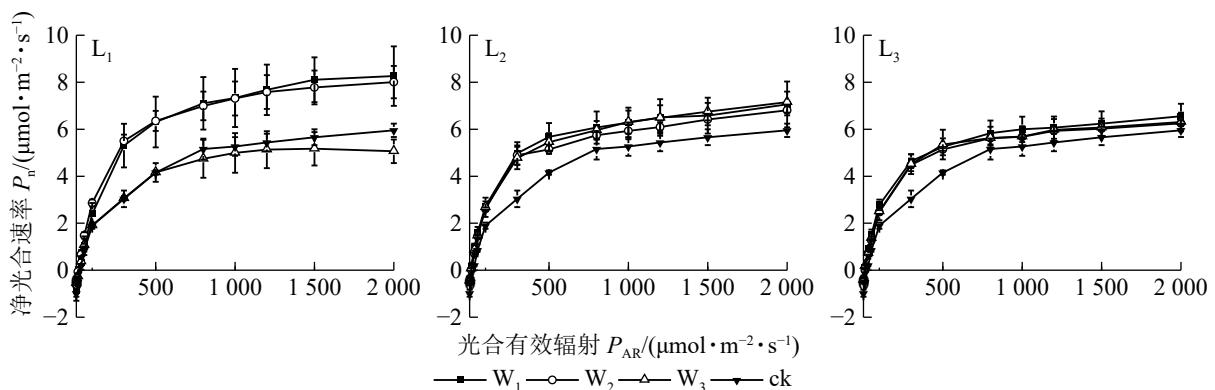


图1 遮光和土壤水分处理下盆栽芒萁叶片的光响应曲线

Figure 1 Photosynthesis response curve of potted *D. dichotoma* leaf under different shading and soil moisture conditions

W_3 的 P_n 在 $P_{AR} > 100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后就趋向平缓, 与 W_1 和 W_2 形成明显的差异, $P_{AR} > 500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 较 W_2 下降超过 30%, 且低于 ck, 其余各遮光处理的 P_n 均高于 ck, 说明重度干旱使轻度遮光的芒萁 P_n 受到显著抑制。 L_2 与 L_3 的芒萁 P_n 变化大致相同, 从大到小依次为 W_1 、 W_3 、 W_2 , 不同水分处理间无显著差异 ($P > 0.05$)。

2.2 遮光和土壤水分处理对芒萁光合特征参数的影响

分析表 1 可知: L_1W_1 的 L_{SP} 显著高于其他遮光处理 ($P < 0.05$), 与 ck 相比提升了 10.5%, 表明水分充足且轻度遮光能够提高芒萁的强光利用能力。 L_1 处理下, 随土壤水分的减少, 芒萁的 L_{SP} 降低, L_{CP} 先降低后升高, 重度干旱使芒萁的光强生态幅缩小。遮光显著降低了芒萁的 L_{CP} ($P < 0.05$), 其最低值出现在 L_2W_1 , 仅为 ck 的 26.74%。 L_1 遮光处理下, 重度干旱显著降低了芒萁的 Y_{AQ} ($P < 0.05$), 比 ck 低 15.9%; L_2 芒萁的 Y_{AQ} 比 ck 高 22.7%~27.3%, 但水分处理之间没有显著差异 ($P > 0.05$)。 L_1 芒萁的 P_{max} 随土壤水分减少而降低, 其中 W_1 和 W_2 的 P_{max} 显著大于其他处理 ($P < 0.05$), 分别达到 ck 的 127.9% 和 120.4%, 而 W_3 的 P_{max} 出现最小值, 为 ck 的 80.7%; L_2 和 L_3 芒萁的 P_{max} 差异不显著 ($P > 0.05$)。ck 和 L_1W_1 的 R_d 显著高于其他处理 ($P < 0.05$); L_2W_1 的 R_d 为各处理间最低, 为 ck 的 41.28%, 说明中度遮光和充足水分利于芒萁积累光合产物。总体而言, 在 L_1 遮光条件下, 土壤水分处理对芒萁 L_{SP} 、 P_{max} 和 Y_{AQ} 的影响最为显著; 而 L_2 、 L_3 处理下干旱胁迫未显著降低芒萁的光合参数。由此推测, 干旱胁迫主要降低芒萁的强光利用能力, 但不影响弱光利用能力。

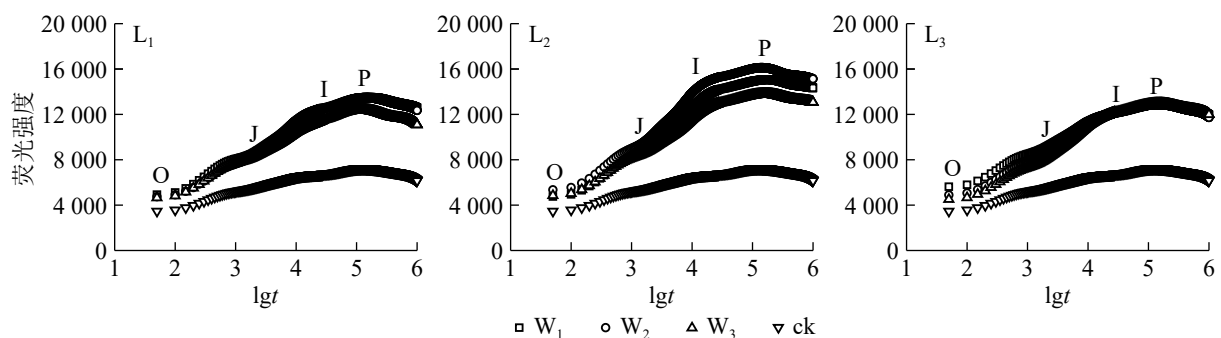
表 1 遮光和土壤水分处理下盆栽芒萁叶片的光合特征参数

遮光	水分	光饱和点 $L_{SP}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点 $L_{CP}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	表观量子效率 $Y_{AQ}/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	最大净光合速率 $P_{max}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
	ck	1 037.3±33.0 ab	27.3±1.5 a	0.044±0.006 bc	7.644±0.479 bcd	0.981±0.148 a
L_1	W_1	1 146.2±91.9 a	20.4±10.4 b	0.046±0.006 b	9.780±0.955 a	0.879±0.420 a
	W_2	979.6±174.0 bc	10.7±3.8 c	0.054±0.011 a	9.207±1.128 a	0.614±0.292 b
	W_3	820.7±138.9 de	18.0±7.0 b	0.037±0.012 c	6.172±0.835 e	0.554±0.027 b
L_2	W_1	914.0±138.2 bcd	7.3±1.5 c	0.055±0.003 a	7.805±1.028 bc	0.405±0.065 b
	W_2	892.0±17.9 cde	9.3±1.9 c	0.054±0.005 a	7.505±0.172 bcd	0.486±0.060 b
	W_3	1 021.8±40.0 b	9.3±5.0 c	0.056±0.004 a	8.197±0.167 b	0.448±0.194 b
L_3	W_1	866.2±102.4 de	8.0±3.3 c	0.055±0.003 a	7.357±0.578 cd	0.416±0.144 b
	W_2	829.3±114.9 de	10.0±2.0 c	0.044±0.003 bc	6.976±0.179 cde	0.432±0.073 b
	W_3	786.2±39.8 e	8.9±1.7 c	0.045±0.005 b	6.931±0.295 de	0.413±0.077 b

说明: 数值为平均值±标准差。不同小写字母表示同一指标不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 遮光和土壤水分处理对芒萁叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

分析图 2 可知: 除 ck 外, 不同遮光和土壤水分处理下芒萁叶片的叶绿素荧光诱导动力学曲线均具



t 是时间 (μs), O、J、I、P 点分别表示最小荧光, 2 ms 时荧光, 30 ms 时荧光和最大荧光

图 2 遮光和土壤水分处理对盆栽芒萁叶绿素荧光动力学曲线的影响

Figure 2 Effects of shading and soil moisture treatment on fast induction curves of chlorophyll fluorescence of potted *D. dichotoma*

有 O、J、I、P 的典型特征位点,随着遮光强度的增加,荧光强度均在 L_2 遮光处理明显上升,在 L_3 遮光处理下降;ck 的荧光曲线较为平缓,没有明显的 J、I 相,荧光强度明显低于遮光处理。 L_1 遮光处理下,芒萁 O-J-I-P 曲线荧光强度从大到小依次为 $W_1 \approx W_2$ 、 W_3 , W_3 处理的芒萁在 J-I 处的荧光强度升幅低于 W_1 和 W_2 ,说明重度干旱影响了芒萁 PS II 反应中心受体侧初醌受体 (Q_A) 的积累。 L_2 遮光处理下,荧光强度从大到小依次为 W_2 、 W_1 、 W_3 , W_2 处理下的芒萁叶片获得最大的荧光产量。 L_3 遮光处理下,芒萁在 O 点的荧光强度从大到小依次为 W_1 、 W_2 、 W_3 ,但在 I 点后荧光强度趋于相同,说明该光强条件下 PS II 主要受弱光的抑制。

2.4 遮光和土壤水分处理对芒萁叶绿素荧光诱导动力学参数的影响

2.4.1 遮光和土壤水分处理对芒萁叶片 V_j 、 M_O 和量子产额的影响 由表 2 可知:ck 的 V_j 最高,说明强光引起芒萁 PS II 的活性反应中心关闭; L_1 和 L_2 遮光处理下 V_j 的峰值出现在 W_3 ,而 L_3 遮光处理下 V_j 的峰值出现在 W_1 ,即高度遮光的芒萁受到干旱胁迫时 PS II 活性反应中心关闭程度减轻。 M_O 代表 Q_A 被还原的最大速率, L_3W_1 的 M_O 在各处理中最高,说明该处理下 Q_A 被还原的速率加快,同时 PS II 向下游电子传递链传递电子的能力降低; M_O 较低的处理分别是 L_1W_2 、 L_2W_1 、 L_2W_2 、 L_3W_3 ,说明适度遮光和中度干旱时芒萁叶片的光合反应中心较为活跃,高度遮光时干旱胁迫提高了芒萁 PS II 的活性。 ϕ_{P_0} 等同于 F_v/F_m ,在 L_1 和 L_2 处理下,不同水分处理间芒萁的 ϕ_{P_0} 差异不显著 ($P > 0.05$); L_3 处理中,芒萁的 ϕ_{P_0} 随土壤水分的减少而升高,说明弱光下水分胁迫提高芒萁 PS II 原初光能转换,推测遮光导致水分利用率提高,从而引起芒萁的抗旱性响应;ck 的 ϕ_{P_0} 显著小于各遮光处理 ($P < 0.05$),说明全光下芒萁的 PS II 出现严重的光抑制。 ψ_O 和 ϕ_{E_0} 反映 PS II 受体侧的变化, L_1 和 L_2 遮光处理下, W_3 芒萁叶片的 ψ_O 和 ϕ_{E_0} 相比 W_1 和 W_2 出现了下降趋势,但在 L_3 下 ψ_O 和 ϕ_{E_0} 随土壤水分减少而升高。热耗散的量子比率 ϕ_{D_0} 在 L_1 下差别不大, L_2 下变化从大到小依次为 W_3 、 W_2 、 W_1 , L_3 下为 W_1 、 W_2 、 W_3 ;ck 的 ϕ_{D_0} 远高于各遮光处理,说明全光下芒萁叶片启动了相应的光防御机制,以热能途径耗散过剩激发能,从而减轻强光伤害。

表 2 遮光和土壤水分处理下盆栽芒萁叶片 V_j 、 M_O 和量子产额

Table 2 V_j , M_O and the yields or flux ratios in leaves of potted *D. dichotoma* under different shading and soil moisture treatment

遮光	水分	V_j	M_O	ϕ_{P_0}	ψ_O	ϕ_{E_0}	ϕ_{D_0}	
ck		0.564±0.058 a	0.952±0.095 a	0.635±0.035 ab	0.436±0.058 c	0.224±0.055 c	0.496±0.066 a	
	L_1	W_1	0.433±0.057 bc	0.740±0.159 bc	0.646±0.034 ab	0.567±0.057 ab	0.362±0.052 a	0.365±0.035 cd
		W_2	0.426±0.054 c	0.648±0.107 c	0.623±0.051 ab	0.574±0.054 a	0.373±0.049 a	0.354±0.034 cd
W_3		0.470±0.080 bc	0.784±0.213 abc	0.683±0.042 a	0.530±0.080 ab	0.334±0.075 ab	0.377±0.051 cd	
L_2	W_1	0.424±0.052 c	0.632±0.146 c	0.667±0.056 ab	0.576±0.052 a	0.395±0.055 a	0.317±0.049 d	
	W_2	0.440±0.065 bc	0.655±0.205 bc	0.634±0.089 ab	0.560±0.065 ab	0.377±0.068 a	0.333±0.056 cd	
	W_3	0.472±0.112 bc	0.738±0.264 bc	0.550±0.071 cd	0.528±0.112 ab	0.345±0.104 ab	0.384±0.098 cd	
L_3	W_1	0.498±0.065 ab	0.830±0.149 ab	0.602±0.083 bc	0.502±0.065 bc	0.281±0.070 bc	0.408±0.039 ab	
	W_2	0.464±0.065 bc	0.744±0.208 bc	0.648±0.041 ab	0.536±0.065 ab	0.328±0.081 ab	0.403±0.099 bc	
	W_3	0.421±0.032 c	0.635±0.126 c	0.504±0.066 d	0.579±0.032 a	0.376±0.042 a	0.352±0.041 cd	

说明:数值为平均值±标准差。不同字母表示同一指标不同处理间差异显著($P < 0.05$)

2.4.2 遮光和土壤水分处理对芒萁叶片单位横截面反应中心密度和能量流参数的影响 分析表 3 可知: L_2 遮光处理下芒萁的 RC/CS_M 处于较高水平,说明中度遮光下芒萁叶片对光能的利用能力较强;ck 的 RC/CS_M 显著低于遮光处理,说明遮光后芒萁叶片通过增加有活性的反应中心数量来维持基本的光合过程。 L_2 遮光处理下,芒萁的 ABS/CS_M 、 TR_O/CS_M 和 ET_O/CS_M 均明显高于 L_1 和 L_3 ,说明芒萁 PS II 系统在 L_2 光强下拥有最高的活性;不同水分处理间上述参数以 W_2 为最高,说明 L_2W_2 的水分与光强最能激发芒萁 PS II 的活性。ck 芒萁单位面积叶片的热耗散 DI_O/CS_M 相对各遮光处理较低,主要原因是 ck 芒萁单位面积吸收的光能处于较低水平。遮光处理中, DI_O/CS_M 在 L_3W_1 出现最大值,推测对弱光的利用效

表 3 遮光和土壤水分处理下盆栽芒萁叶片单位横截面反应中心密度和能量流参数

遮光	水分	RC/CS _M	ABS/CS _M	TR _O /CS _M	ET _O /CS _M	DI _O /CS _M
ck		2 223.5±847.4 c	7 194.2±2 013.2 d	3 756.3±1 462.5 d	1 711.5±825.2 c	3 437.8±568.1 c
L ₁	W ₁	5 109.7±984.1 b	13 513.8±2 288.7 bc	8 596.9±1 606.4 bc	4 912.3±1 180.7 ab	4 916.9±867.8 ab
	W ₂	5 806.5±1 315.4 ab	13 482.6±2 359.9 bc	8 744.2±1 733.9 abc	5 099.3±1 370.1 ab	4 738.3±817.2 b
	W ₃	4 850.0±1 145.4 b	12 426.4±1 370.0 c	7 762.7±1 141.7 c	4 174.1±1 099.4 b	4 663.8±762.7 b
L ₂	W ₁	7 112.5±1 287.6 a	15 061.4±1 166.6 ab	10 305.1±1 157.9 ab	5 980.8±1 043.8 a	4 756.3±561.9 b
	W ₂	7 581.4±1 507.0 a	16 112.8±967.6 a	10 766.0±1 177.7 a	6 101.8±1 216.1 a	5 346.8±843.4 ab
	W ₃	6 116.3±2 225.9 ab	13 815.4±2 180 abc	8 943.0±2 429.1 abc	4 966.6±1 990.4 ab	4 872.4±436.3 ab
L ₃	W ₁	4 509.7±1 958.7 b	12 909.0±3 402.0 bc	7 289.6±2 666.1 c	3 812.8±1 789.1 b	5 619.4±931.8 a
	W ₂	5 402.1±2 449.3 b	12 860.4±3 576.2 bc	7 971.1±2 875.1 c	4 423.3±1 905.1 b	4 889.3±1 031.1 ab
	W ₃	5 803.6±1 397.4 ab	12 981.7±1 838.6 bc	8 457.3±1 462.9 bc	4 918.6±962.2 ab	4 524.3±585.0 b

说明：数值为平均值±标准差。不同字母表示同一指标不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

率低下导致热耗散；其他各处理芒萁的 DI_O/CS_M 差异较小。因此，芒萁单位面积各能量流参数在光照梯度间存在明显差异，但在土壤水分处理间差异不显著 ($P > 0.05$)。

2.4.3 遮光和土壤水分处理对芒萁叶片光合性能指数 (PI_{ABS}) 和综合性能指数 (PI_{total}) 的影响 PI_{ABS} 是吸收光能的性能指数，比 $F_v/F_m(\phi_{Po})$ 能更准确地反映植物光合机构的状态。由图 3 可见：L₂ 遮光处理的芒萁光合机构能力最强，且随土壤水分的减少而下降，中度和重度干旱处理分别比充足水分处理下降 8.38% 和 21.51%。L₃ 不同水分处理的 PI_{ABS} 差异显著 ($P < 0.05$)，意味着弱光下芒萁对土壤水分变化更敏感。 PI_{total} 主要用于研究光系统间的电子传递活性，可进一步反映胁迫对植物叶片光系统 I 的影响。 PI_{total} 的变化趋势大致上与 PI_{ABS} 相同。L₃W₁ 光强水分处理芒萁的光合活性较低，弱光下光系统 I 的调节能力较弱。

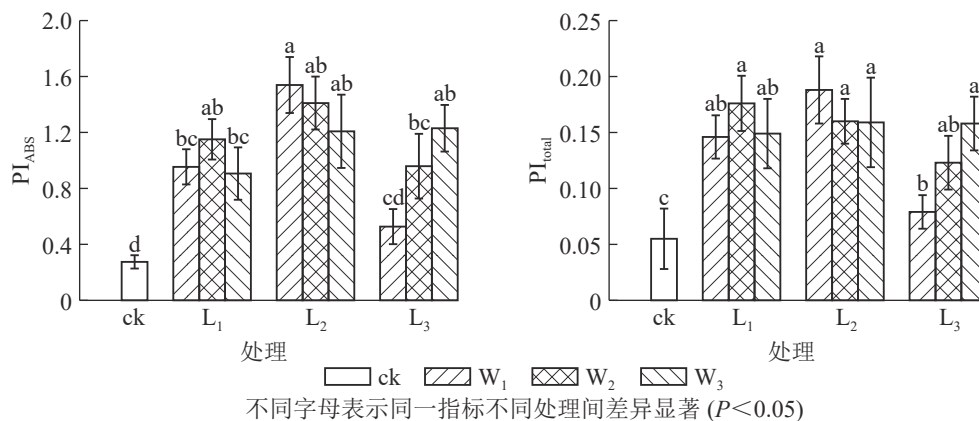
图 3 遮光和土壤水分处理对盆栽芒萁叶片光合性能指数 (PI_{ABS}) 和综合性能指数 (PI_{total}) 的影响

Figure 3 Effects of shading and soil moisture treatment on PI_{ABS} and PI_{total} in leaves of potted *D. dichotoma*

3 讨论

3.1 遮光和土壤水分处理对芒萁光响应进程的影响

遮光和干旱对芒萁的气体交换参数的影响具有明显的协同作用。在 L₁ 遮光处理下，重度干旱使芒萁的 P_n-P_{AR} 曲线在 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后就趋向平缓。由此说明：重度干旱降低了芒萁在较强光照下的光合能力；L₂ 和 L₃ 遮光处理下，不同水分处理的光响应曲线的拐点均出现在 $300 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，重度干旱处理下没有出现 P_n 明显降低的趋势，说明中度遮光和高度遮光能够缓解水分亏缺对芒萁的 P_n 的负面影响。

植物的光饱和点和光补偿点是衡量植物耐荫性的重要指标。本研究中，芒萁的光饱和点为 $786.2 \sim$

1 146.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 高于其他蕨类植物^[22], 验证了芒萁喜光的习性^[23]; 光补偿点变化为 7.3~27.3 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 符合耐荫植物的特征^[24-25]。此研究结果与前期对芒萁光合能力的研究结果相似^[26]。 L_1W_1 处理的芒萁 L_{SP} 和 P_{max} 高于 ck, 说明 L_1 遮光处理能够为芒萁提供足够的光能, 并提高芒萁的光合潜力; 同时 ck 和 L_1W_1 的 L_{CP} 较高, R_d 显著高于其他处理 ($P<0.05$), 意味着弱光利用率低, 消耗碳水化合物较多, 因此芒萁虽具有一定的喜光性, 但强光环境却不利于其生长。弱光条件下, 芒萁通过降低 L_{SP} 和 L_{CP} 来减少对光能的需求, 降低 R_d 使呼吸作用造成的碳损耗保持较低水平, 以此维持碳平衡^[25]。 L_2W_1 处理下芒萁的 L_{CP} 和 R_d 为各处理中最低, 说明中度遮光和充足水分条件最有利于芒萁积累光合产物。

Y_{AQ} 越大, 植物的耐荫性越强^[27]。大多数植物的 Y_{AQ} 的实测值为 0.03~0.05^[28]。本研究中, L_2 遮光处理下的芒萁 Y_{AQ} 均大于 0.05, 说明中度遮光下芒萁具有较强的耐荫性; 只有 L_1W_3 的芒萁 Y_{AQ} 小于 ck, 结合 L_{SP} 、 L_{CP} 和 P_{max} 等参数, 可以认为强光和重度干旱组合不利于芒萁光合作用。

3.2 遮光和土壤水分处理对芒萁叶绿素荧光的影响

叶绿素荧光动力学分析能够反映植物光合机构内部的调节过程。不同处理下芒萁荧光动力学曲线均无明显 K 相, 说明芒萁 PS II 的电子供体侧和受体侧未受到严重破坏^[13]。 ϕ_{P_0} 下降意味着光抑制的产生^[29]。缺水和强光均可能导致光抑制。 L_3 遮光条件下, W_1 的 ϕ_{P_0} 小于 W_2 和 W_3 , 说明弱光下充足水分对芒萁造成类似于光抑制的作用。由此推测, 芒萁在弱光环境下最适土壤水分较低。一般来说, 耐荫性强的植物在强光下的光抑制作用比较明显^[30]。本研究中的芒萁符合耐荫性强的植物特征。

L_1 和 L_2 遮光处理下, W_3 的芒萁相比 W_1 和 W_2 出现 V_j 上升, ψ_0 下降的变化特征, 同时 ϕ_{E_0} 下降, 为消耗过多激活的电子, ϕ_{D_0} 随之升高。由此可知: 轻度和中度遮光下, 重度干旱抑制了芒萁叶片供体侧电子传递和 PS II 受体侧电子传递, 降低整个电子传递链效率^[31]; L_3 遮光条件下则是 W_1 的 V_j 最高, 可以看出高度遮光下干旱未抑制芒萁 PS II 活性, 推测主要限制因素转变为光强。 L_1W_3 和 L_3W_1 的芒萁 M_0 较高, 受到的胁迫相对严重, 反应中心部分降解或失活^[32], 抑制了 PS II 受体侧的电子初级受体 Q_A 向二级受体 Q_B 的电子传递^[33]。与 L_1 和 L_3 相比, L_2 遮光处理下芒萁的 ψ_0 、 ϕ_{E_0} 和能量流参数较高, 叶片单位面积吸收的光能减少, 而用于电子传递的能量增多, 比活性较高^[34]。因此, L_2 是芒萁较为适宜的光强, 而 W_2 下芒萁叶片的反应中心密度和能量流参数最高, 即中度遮光与中度干旱下芒萁拥有最高的 PS II 活性。土壤水分缺失会导致 DI_0/CS_M 增加, 这种热耗散现象作为光保护机制出现^[35], 但本研究干旱胁迫下芒萁的 DI_0/CS_M 并未大幅提高, 说明在土壤水分含量较低时芒萁能够维持相对稳定的光能利用率。

L_3 遮光条件下, 芒萁的 ψ_0 、 ϕ_{E_0} 与 ABS/CS_M 、 TR_0/CS_M 、 ET_0/CS_M 均在 W_1 处最低, W_3 处最高, 而在 L_1 和 L_2 遮光条件下, 上述参数均在 W_1 或 W_2 处最高, W_3 处最低。可以看出, 高度遮光下芒萁 PS II 增强了对干旱胁迫的适应能力, 推测光照强度降低后, 芒萁最适土壤水分含量在降低。

光合性能指数 PI_{ABS} 综合反映光系统的活性^[36], 与 ϕ_{P_0} 相比对干旱胁迫的程度更敏感^[37]。综合性能参数 PI_{total} 能反映电子在 PS II 和 PS I 之间的传递能力及 PS I 的相关性能^[38]。对比 PI_{ABS} 和 PI_{total} 发现: 两者变化规律相似, 说明各处理芒萁荧光诱导曲线的 J、I、P 三相较为稳定, 意味着各处理的芒萁 PS II 没有受到严重的胁迫, 这是芒萁对遮光环境和土壤水分条件适应性较强的体现。

鉴于本研究以盆栽芒萁分株为材料, 与自然条件下的适应性表现存在一定差异, 因此未来的研究尺度应拓宽至芒萁克隆分株对甚至基株系统, 并通过构建侧方遮光、光斑及缝隙透光类型与土壤主要养分、酸度等组合试验, 使研究结果更接近野外生境, 围绕芒萁单优层片发育机制开展更深入的研究。

4 结论

芒萁气体交换参数、叶绿素荧光参数均对遮光处理和干旱胁迫响应明显, 表现出较强的耐荫性和耐旱能力。轻度遮光条件下, 重度干旱显著降低了芒萁的 P_n 、 Y_{AQ} 和 P_{max} ($P<0.05$), 充足水分 (W_1) 和 中度干旱 (W_2) 的 P_n 大约比重度干旱 (W_3) 和 ck 增加 34.4%~69.2%。在中度遮光和高度遮光条件下, 各控水处理之间芒萁的 P_n 、 L_{CP} 和 R_d 差异不显著 ($P>0.05$), 遮光程度增加能够缓解水分亏缺对芒萁净光合速率的负面影响。中度遮光+充足水分组合处理芒萁的 L_{CP} 和 R_d 为各处理中最低, 有利于积累光合产物。

相同水分处理条件下, 随着遮光程度增加, 芒萁的荧光参数多呈现先增加后下降的变化特征。芒萁叶片单位横截面积反应中心密度和能量流参数显示: 轻度和中度遮光下重度干旱降低了芒萁的光合机构能力; 中度遮光与中度干旱下芒萁拥有最高的 PS II 活性。高度遮光时, 随土壤水分的降低, 芒萁叶片的 ψ_O 、 ϕ_{E_0} 、能量流参数和 PI_{ABS} 均出现上升趋势, 表现出明显的抗旱性, 弱光下适当减少土壤水分可以减轻芒萁的弱光胁迫。遮光和干旱处理未对芒萁的 PI_{ABS} 和 PI_{total} 产生明显的抑制作用, 结合叶绿素荧光诱导曲线分析可得, 芒萁的 PS II 未受到严重损害, 芒萁对光强和土壤水分变化表现出较强的适应性。

5 参考文献

- [1] DUTILLEUL P, HAN L W, VALLADARES F, *et al.* Crown traits of coniferous trees and their relation to shade tolerance can differ with leaf type: a biophysical demonstration using computed tomography scanning data [J]. *Front Plant Sci*, 2015, **6**: 172 – 184.
- [2] LIU Shiliang, LUO Yiming, YANG Rongjie, *et al.* High resource-capture and -use efficiency, and effective antioxidant protection contribute to the invasiveness of *Alnus formosana* plants [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2015, **96**: 436 – 447.
- [3] CALLAHAN H S. Shade-induced plasticity and its ecological significance in wild populations of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Ecology*, 2002, **83**(7): 1965 – 1980.
- [4] MONTANARO G, DICHIO B, XILOYANNIS C. Shade mitigates photoinhibition and enhances water use efficiency in kiwi fruit under drought [J]. *Photosynthetica*, 2009, **47**(3): 363 – 371.
- [5] ZHANG Lixia, GUO Qiaosheng, CHANG Qingshan, *et al.* Chloroplast ultrastructure, photosynthesis and accumulation of secondary metabolites in *Glechoma longitubain* response to irradiance [J]. *Photosynthetica*, 2015, **53**(1): 144 – 153.
- [6] 梁娟, 郭泽宇, 叶漪. 不同土壤水分条件对七叶一枝花光合特性及有效成分皂苷含量的影响[J]. 植物生理学报, 2014, **50**(1): 56 – 60.
LIANG Juan, GUO Zeyu, YE Yi. Effects of different soil moisture conditions on photosynthetic characteristics and effective content of saponin of *Paris polyphylla* [J]. *J Plant Physiol*, 2014, **50**(1): 56 – 60.
- [7] 曹永慧, 周本智, 陈双林. 弱光下水分胁迫对不同产地披针叶茴香幼苗生理特性的影响[J]. 生态学报, 2014, **34**(4): 814 – 822.
CAO Yonghui, ZHOU Benzhi, CHEN Shuanglin. Effects of water stress on physiological characteristics of different *Illicium lanceolatum* ecotypes under low light intensity [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34**(4): 814 – 822.
- [8] 孙帅, 张小晶, 刘金平, 等. 遮阴和干旱对荩草生理代谢及抗性系统影响的协同作用[J]. 生态学报, 2018, **38**(5): 1770 – 1779.
SUN Shuai, ZHANG Xiaojing, LIU Jinping, *et al.* Synergistic effects of shade and drought on the physiological metabolism and resistance system of *Arthraxon hispidus* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38**(5): 1770 – 1779.
- [9] 赵丹丹, 马红媛, 李阳, 等. 水分和养分添加对羊草功能性状和地上生物量的影响[J]. 植物生态学报, 2019, **43**(6): 501 – 511.
ZHAO Dandan, MA Hongyuan, LI Yang, *et al.* Effects of water and nutrient additions on functional traits and aboveground biomass of *Leymus chinensis* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2019, **43**(6): 501 – 511.
- [10] 马富举, 杨程, 张德奇, 等. 灌水模式对冬小麦光合特性、水分利用效率和产量的影响[J]. 应用生态学报, 2018, **29**(4): 1233 – 1239.
MA Fujun, YANG Cheng, ZHANG Deqi, *et al.* Effects of irrigation regimes on photosynthesis, water use efficiency and grain yield in winter wheat [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2018, **29**(4): 1233 – 1239.
- [11] FORCE L, CRITCHLEY C, RENSEN J J S. New fluorescence parameters for monitoring photosynthesis in plants [J]. *Photosynth Res*, 2003, **78**: 17 – 33.
- [12] HAZRATI S, TAHMASEBI-SARVESTANI Z, MODARRES-SANAVY S A M, *et al.* Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2016, **106**: 141 – 148.
- [13] 刘英, 雷少刚, 宫传刚, 等. 采煤沉陷裂缝影响下土壤含水量变化对柠条叶片叶绿素荧光响应的影响[J]. 生态学报, 2019, **39**(9): 1 – 9.

- LIU Ying, LEI Shaogang, GONG Chuangang, *et al.* Effects of soil water content change on the chlorophyll fluorescence response of *Caragana korshircskii* leaves under the influence of coal mining subsidence cracks [J]. *Acta Ecol Sin*, 2019, **39**(9): 1 – 9.
- [14] 叶居新, 洪瑞川, 聂义如, 等. 芒萁植株浸出液对几种植物生长的影响[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1987, **11**(3): 45 – 53.
- YE Juxin, HONG Ruichuan, NIE Yiru, *et al.* The effect of the maceration extract of *Dicranopteris dichotoma* on the growth of several plant species [J]. *Acta Phytoecol Geobot Sin*, 1987, **11**(3): 45 – 53.
- [15] 钱崇澍, 陈焕镛. 中国植物志: 第2卷[M]. 北京: 科学出版社, 1959: 116 – 121.
- [16] CHEN Zhiqiang, CHEN Zhibiao, YAN Xinyu, *et al.* Stoichiometric mechanisms of *Dicranopteris dichotoma* growth and resistance to nutrient limitation in the zhuxi watershed in the red soil hilly region of China [J]. *Plant Soil*, 2016, **398**(1): 367 – 379.
- [17] 王敬哲, 陈志强, 陈志彪, 等. 南方红壤侵蚀区不同植被恢复年限下芒萁叶功能性状对土壤因子的响应[J]. 生态学报, 2020, **40**(3): 1 – 10.
- WANG Jingzhe, CHEN Zhiqiang, CHEN Zhibiao, *et al.* Response of functional traits of *Dicranopteris dichotoma* leaves to soil factors in different vegetation restoration years in red soil erosion area of Southern China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2020, **40**(3): 1 – 10.
- [18] 张明如, 温国胜, 张汝民, 等. 千岛湖森林群落下层芒萁层片发育机理初步判断[J]. 内蒙古农业大学学报, 2010, **31**(3): 28 – 34.
- ZHANG Mingru, WEN Guosheng, ZHANG Rumin, *et al.* A study of development mechanisms of *Dicranopteris dichotoma* synusium of the forest communities in Thousands Lake [J]. *J Inn Mong Agric Univ*, 2010, **31**(3): 28 – 34.
- [19] 张明如, 何明, 温国胜, 等. 芒萁种群特征及其对森林更新影响评述[J]. 内蒙古农业大学学报, 2010, **31**(4): 303 – 308.
- ZHANG Mingru, HE Ming, WEN Guosheng, *et al.* The characteristics of *Dicranopteris dichotoma* population and its effects on the forest regeneration [J]. *J Inn Mong Agric Univ*, 2010, **31**(4): 303 – 308.
- [20] FARQUHAR G D, CAEMMERER S V, BERRY J A. Models of photosynthesis [J]. *Plant Physiol*, 2001, **125**(1): 42 – 45.
- [21] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, **16**(4): 444 – 448.
- ZHANG Shouren. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance [J]. *Chin Bull Bot*, 1999, **16**(4): 444 – 448.
- [22] 张建新, 方依秋, 丁彦芬, 等. 蕨类植物的叶绿素、光合参数与耐荫性[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2011, **37**(4): 413 – 420.
- ZHANG Jianxin, FANG Yiqiu, DING Yanfen, *et al.* Chlorophyll contents, photosynthetic parameters, and shade tolerance of ferns [J]. *J Zhejiang Univ Agric Life Sci*, 2011, **37**(4): 413 – 420.
- [23] 陈波, 金盛杨, 黄瑞建, 等. 浙江天童国家森林公园内几种蕨类植物的能量特征分析[J]. 浙江大学学报(理学版), 2010, **37**(2): 214 – 220.
- CHEN Bo, JIN Shengyang, HUANG Ruijian, *et al.* Energy analysis of several ferns in the Tiantong Nation Forest Park [J]. *J Zhejiang Univ Sci Ed*, 2010, **37**(2): 214 – 220.
- [24] 刘慧民, 马艳丽, 王柏臣, 等. 两种绣线菊耐弱光能力的光合适应性[J]. 生态学报, 2012, **32**(23): 7519 – 7531.
- LIU Huimin, MA Yanli, WANG Baichen, *et al.* Photosynthetic adaptability of the resistance ability to weak light of 2 species *Spiraea* L. [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, **32**(23): 7519 – 7531.
- [25] 殷东生, 沈海龙. 森林植物耐荫性及其形态和生理适应性研究进展[J]. 应用生态学报, 2016, **27**(8): 2687 – 2698.
- YIN Dongsheng, SHEN Hailong. Shade tolerance and the adaptability of forest plants in morphology and physiology: a review [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, **27**(8): 2687 – 2698.
- [26] 金桂宏. 不同光照条件下芒萁的光合生理响应特征分析[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2018.
- JIN Guihong. *The Photosynthetic Physiological Response of Dicranopteris dichotoma under different light conditions*[D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2018.
- [27] 陆燕元, 马焕成, 李昊民, 等. 土壤干旱对转基因甘薯光合曲线的响应[J]. 生态学报, 2015, **35**(7): 2155 – 2160.
- LU Yanyuan, MA Huancheng, LI Haomin, *et al.* Light response characteristics of photosynthetic of transgenic sweet potato under drought stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35**(7): 2155 – 2160.

- [28] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002.
- [29] 高杰, 张仁和, 王文斌, 等. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光系统 II 性能的影响[J]. 应用生态学报, 2015, **26**(5): 1391 – 1396.
GAO Jie, ZHANG Renhe, WANG Wenbin, *et al.* Effects of drought stress on performance of photosystem II in maize seedling stage [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, **26**(5): 1391 – 1396.
- [30] ZIVCAK M, BRESTIC M, KALAJI H M, *et al.* Photosynthetic responses of sun- and shade-grown barley leaves to high light: is the lower PS II connectivity in shade leaves associated with protection against excess of light? [J]. *Photosynth Res*, 2014, **119**(3): 339 – 354.
- [31] 刘佳, 杨永红, 郝引川, 等. 干旱胁迫和复水处理对玉米叶片光合电子传递特性的影响[J]. 植物生理学报, 2017, **53**(10): 1877 – 1884.
LIU Jia, YANG Yonghong, HAO Yinchuan, *et al.* Effects of photosynthetic electron transport chain of maize leaves under drought stress and re-watering [J]. *J Plant Physiol*, 2017, **53**(10): 1877 – 1884.
- [32] 赵和丽, 杨再强, 王明田, 等. 高温高湿胁迫及恢复对番茄快速荧光诱导动力学的影响[J]. 生态学杂志, 2019, **38**(8): 2405 – 2413.
ZHAO Heli, YANG Zaiqiang, WANG Mingtian, *et al.* Effects of high temperature and high humidity stress and restoration on the fast fluorescence induction dynamics of tomato leaves [J]. *Chin J Ecol*, 2019, **38**(8): 2405 – 2413.
- [33] 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 Horticult Sin*, 2016, **43**(5): 885 – 896.
- [34] HOLLAND V, KOLLER S, BRÜGGEMANN W. Insight into the photosynthetic apparatus in evergreen and deciduous European oaks during autumn senescence using OJIP fluorescence transient analysis [J]. *Plant Biol*, 2014, **16**(4): 801 – 808.
- [35] KROMDIJK J, GŁOWACKA K, LEONELLI L, *et al.* Improving photosynthesis and crop productivity by accelerating recovery from photoprotection [J]. *Plant Sci*, 2016, **354**: 857 – 861.
- [36] MA Jing, LÜ Chunfang, XU Minli, *et al.* Analysis of chlorophyll a fluorescence and proteomic differences of rice leaves in response to photooxidation [J]. *Acta Physiol Plant*, 2017, **39**(2): 39 – 46.
- [37] 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干旱及复水的响应[J]. 植物生理学报, 2018, **54**(6): 1119 – 1129.
YUAN Jiale, MA Chao, FENG Yalan, *et al.* Response of chlorophyll fluorescence transient in leaves of wheats with different drought resistances to drought stresses and rehydration [J]. *J Plant Physiol*, 2018, **54**(6): 1119 – 1129.
- [38] STEFANOV D, PETKOVA V, DENEV I D. Screening for heat tolerance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines and cultivars using JIP-test [J]. *Sci Horticult*, 2011, **128**(1): 1 – 6.