

短暂低温对佛手光合生理的影响

郭卫东^{1,*}, 郑建树¹, 张真真¹, 陈文荣¹, 郭延平²

(1. 浙江师范大学生化学院, 金华 321004; 2. 浙江大学园艺系, 杭州 310029)

摘要:佛手(*Citrus medica* var. *sarcodactylis* Swingle)是一种对冷胁迫较为敏感观果植物,在生产中普遍存在着冷害影响植物生长的现象。通过模拟浙中地区冬季设施种植中常见的短暂低温弱光条件,研究了佛手叶片的光合生理变化。研究表明,15℃低温即显著降低佛手光合速率、气孔导度,显著提高胞间CO₂浓度;引起Fv/Fm显著性下降及初始荧光Fo显著上升的拐点温度为10℃,但延长处理时间至72h情况下,15℃亦显著降低Fv/Fm;低温处理还降低佛手光合羧化效率、最大光合速率,并导致光抑制现象发生时对应光强降低;低温条件下佛手叶片质膜透性及MDA含量高于对照,SOD、POD、CAT等抗氧化酶的活性则呈下降趋势;由此可见,短暂低温弱光胁迫首先是降低核酮糖1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)等碳固定关键酶活性,引起氧自由基积累,进而引发光抑制及光合速率的下降。

关键词:佛手;冷胁迫;核酮糖1,5-二磷酸羧化酶;光合作用;光抑制

文章编号:1000-0933(2009)05-2286-08 中图分类号:Q142,Q494,Q945,Q949.9,S686 文献标识码:A

Effects of short term chilling stress on the photosynthetic physiology of fingered citrons (*Citrus medica* var. *sarcodactylis* Swingle)

GUO Wei-Dong^{1,*}, ZHENG Jian-Shu¹, ZHANG Zhen-Zhen¹, CHEN Wen-Rong¹, GUO Yan-Ping²

¹ Department of Bio-Chemistry, Zhejiang normal university, Jinhua 321004, China

² Department of Horticulture, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2286 ~ 2293.

Abstract: Fingered Citrons (*Citrus medica* var. *sarcodactylis* Swingle) is a chilling-sensitive ornament fruit plant. The chilling stress greatly affects its growth and yield. In this study, we studied the changes of photosynthetic physiology under a simulated chilling condition which happens frequently in mid-Zhejiang area. The results showed temperature below 15℃ significantly decreased the net photosynthetic rate, stomatal conductance and increased the intercellular CO₂ concentrations. The 10℃ was the inflection point where the Fv/Fm began to decline rapidly and Fo began to increase. However, the 15℃ decreased the Fv/Fm significantly if the treatment length was postponed to 72h. Chilling stress also led to declines of carboxylation efficiency, the maximum photosynthetic rate, and the PFD when the photoinhibition was observed. In contrast to the control, the chilling treatment generally led to a rise of relative electric conductivity (REC) in leaves and declines of SOD, POD and CAT activities. In brief, short term chilling stress primarily weakened the activity of key enzyme in photosynthetic carbon fixation, such as Rubisco, caused an accumulation of reactive oxygen species, and then led to photoinhibition and a decline in photosynthetic rate.

Key Words: fingered citrons; chilling stress; Rubisco; photosynthesis; photoinhibition

佛手(*Citrus medica* var. *sarcodactylis* Swingle)是我国和东南亚地区特有的柑橘属植物,果形奇特,果端开裂成指状或拳状,具有较高的观赏和药用价值,开发应用前景广阔。在我国其栽培地主要分布在浙江、广东、

基金项目:浙江省自然科学基金资助项目(Y307472);国家自然科学基金资助项目(30771497)

收稿日期:2008-06-14; 修订日期:2008-12-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gwd@zjnu.cn

广西、四川、福建等地,其中浙江栽培的佛手与广东等地有较大差异,具有树体较矮小,栽培管理方便等特点,适宜制作观赏盆景,是极具开发价值的观果植物^[1]。但佛手的抗寒力较差,在浙中地区栽培时冬季需要设施保护,在生产实践中 0~7℃ 低温引起的冷害时有发生,但更常见的低温逆境是日光大棚中日温低于 20℃,夜温低于 10℃,并常伴以弱光的条件,在这种低温与弱光条件下,佛手生理活动失调,常出现生长滞缓、叶黄化、组织坏死等问题。因此,研究短暂低温条件下佛手的光合生理对生产实践具有重要指导意义。

目前,关于低温胁迫作物光合的研究主要集中在水稻、玉米、大豆等粮食作物^[2,3]及黄瓜^[4]、甜椒^[5]、马铃薯^[6]、番茄^[7]等设施蔬菜上,研究表明,短暂低温对植物光合作用的影响主要体现在引起光抑制^[8]、RuBPCase 等关键酶活性的降低^[9]、抗氧化酶活性的降低^[10]、叶绿体结构的破坏^[11]、影响气孔导度^[12,13]等方面;植物光合对冷胁迫反应虽有较大的相似性,但对冷胁迫耐性植物与敏感植物之间以及同类型的不同植物之间在光合下降的拐点、临界温度、Rubisco 活性下降原因以及光合下降是否由气孔限制引起等方面仍有一定差异^[14~17]。关于低温影响佛手生理的报道仍为空白,目前亦未见关于佛手光合作用方面的报道,本文较系统地研究了低温对佛手光合生理的影响,初步探讨了低温限制佛手光合作用的一些机理问题,为佛手的抗寒栽培提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验以浙中地区栽种广泛的青皮佛手(*C. medica* cv. Qingpi)盆栽苗为材料,材料来源于采自浙江师范大学佛手试验基地-浙江锦林佛手有限公司。选取长势一致的 2 年生青皮佛手盆栽苗,在人工气候室预培养 3 星期,设定温度 20℃(夜)/28℃(昼),光照每天 14h,光照强度 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,湿度 75%,定期浇水。

1.2 低温处理

低温处理利用 6 个光照培养箱进行,温度设置模仿浙中地区冬季常见的骤冷温度,分别设为 25、20、15、10、5、0℃,每个温度梯度处理 12h,光照强度 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,湿度 75%,温度用水银温度计控制精度为 $\pm 0.1^\circ\text{C}$ 。取当年生春夏梢顶第 2 片完全展开叶子用于分析测定,每个温度梯度每次处理 6 株苗,保证每个测定指标具 3 次重复。

1.3 光合速率的测定

测定在冷库中进行,测定前环境温度调为各处理温度,同时以叶室温度控制系统使叶室温度保持各处理温度。将待测的佛手苗在以光强为 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的镓灯光诱导 0.5 h,然后使用 Walz-3000 光合作用测定系统(Walz, Germany)测定光合速率(P_n)等参数,测定光源采用仪器自带叶室光源,测定光强为 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,气源来自室外大气,光响应曲线亦参照此法。

1.4 叶片叶绿素荧光参数测定

盆栽苗暗适应 2h 后,使用 PAM22000 (Walzmany)便携式叶绿素荧光仪,参照文献^[4]的操作步骤开始测定 F_o (初始荧光)、 F_m (最大荧光)以及 F_v/F_m (光化学效率)。测定时,打开光(PFD 约为 0.1 $\text{Lmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,频率为 600 Hz)测定荧光 F_o ,再打开一次饱和脉冲光(PFD 为 3000 $\text{Lmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,频率为 20 kHz,8 s 1 个脉冲),测定最大荧光 F_m 、初始荧光 F_o 以及最大光化学效率 F_v/F_m 。

1.5 CO_2 响应曲线测定

试验测定参照 1.3。通过仪器自带的 CO_2 供应系统得到测定所需的各个 CO_2 浓度梯度, C_a (叶室环境的 CO_2 浓度)依次设为 400、300、200、100、50、400、400、600、800、1000、1200、1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,按照各点测得的 P_n (净光合速率)与 C_i (细胞间隙 CO_2 浓度)值,绘制 P_n/C_i 曲线。 CO_2 通过气孔、细胞间隙、叶绿体,最后在 RuBP 羧化酶的作用下与 RuBP 结合,这种反应称为羧化。胞内 CO_2 浓度在 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 以下, C_i 与 P_n 成线性关系, CO_2 响应曲线初始斜率的高低反映了 Rubisco 的羧化效率(CE)大小,而最大电子传递速率则反映了 RuBP 再生速率($J_{\max}$)的大小^[9]。

1.6 氧化胁迫水平及抗氧化酶活性测定

电解质外渗率(REC)利用电导仪测定^[18];超氧化物歧化酶(SOD, EC 1.15.1.1)活性测定采用 SOD 抑制

氮蓝四唑(NBT)光化还原法^[19];丙二醛含量(MDA)含量测定参考 Heath 和 Packer 的方法^[20];POD(POD; EC 1.11.1.7)的测定按照 Liu 等的方法进行^[21];CAT(CAT; EC 1.11.1.6)活性参照 Aebi 的方法进行测定^[22]。

1.7 数据分析

根据 3 次独立实验所得数据计算平均值和标准偏差(STDEV),利用 SPSS12.0 分析软件进行多重比较方差分析,用 Duncan's 法进行多重比较检验,并用 Origin 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 短暂低温对佛手光合速率的影响

从图 1 可以看出,12h 低温处理显著降低佛手光合速率。与对照(25℃)相比,15℃处理使佛手光合速率显著下降($p < 0.05$);在整个系列温度范围内,15~10℃之间的光合速率的降幅最大,即从对照的 78.7%降至 20.5%;从温度曲线可以看出,佛手光合速率在 6℃附近出现零值。气孔导度 G_s 值随着处理温度的降低呈下降趋势。在气孔导度下降的同时,细胞间隙 CO_2 浓度呈平缓上升趋势,这说明光合作用下降不是气孔导度下降影响了 CO_2 供应,而是非气孔因素限制了 CO_2 利用,致使细胞间隙 CO_2 积累。

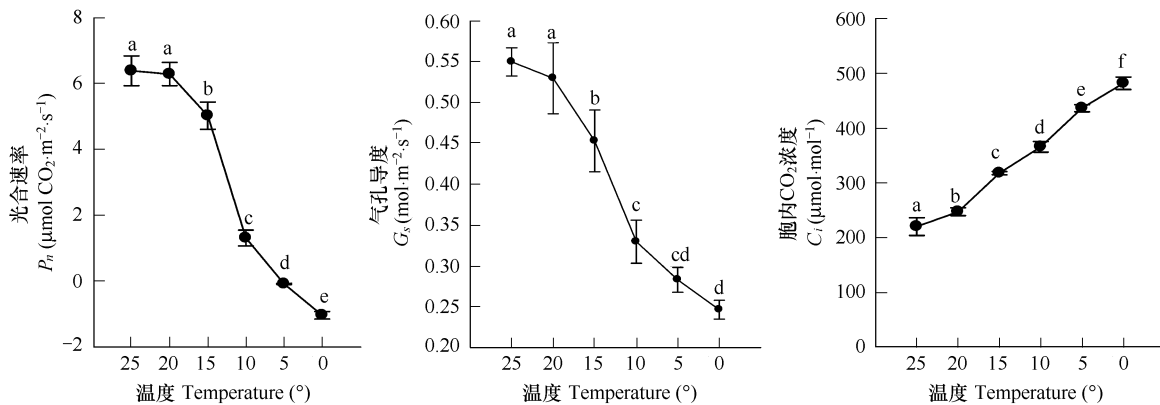


图 1 不同温度处理 12h 后佛手叶片光合速率、气孔导度及胞间 CO_2 的变化

Fig. 1 The net net photosynthetic rate, stomatal conductance and intercellular CO_2 concentration in *C. medica* leaves after treatement with different temperature for 12 hours

2.2 短暂低温对佛手 F_v/F_m 的影响

可变荧光与最大荧光的比值(F_v/F_m)反映了植物光系统的最大光能转化效率。短暂低温胁迫使佛手植株叶片的 F_v/F_m 下降(图 2),20~15℃处理范围内, F_v/F_m 值保持在 0.8 左右,与对照相比无显著变化($p > 0.05$),表明此时佛手叶片的光合反应中心未受到明显损伤;10℃处理 12h 后,佛手叶片的 F_v/F_m 迅速降至 0.66,表明在此温度范围内,叶片的光化学效率显著下降($p < 0.05$);10~0℃条件下,佛手叶片的 F_v/F_m 持续下降,并达到显著性水平($p < 0.05$)。

2.3 短暂低温对佛手叶片叶绿素初始荧光(F_o)的影响

F_o 是 PS 反应中心处于完全开放时的荧光产额,其大小主要与 PSII 天然色素内的最初激子密度、天然色素到 PSII 反应中心的激发能传递速率的结构状态及叶绿素含量有关,而与光合作用光化学无关。在 25~0℃

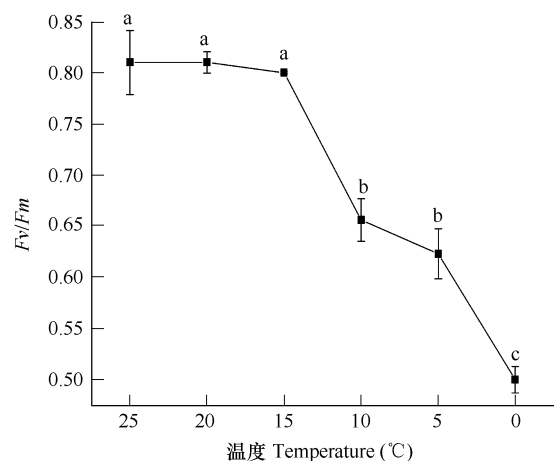


图 2 不同温度处理 12h 后佛手叶片的叶绿素荧光参数 F_v/F_m 变化曲线

Fig. 2 F_v/F_m in *C. medica* leaves after treatement with different temperature for 12 hours

系列温度处理 12h 后,佛手叶片的 F_o 变化分两个阶段(图 3):在 20~15℃ 范围内, F_o 未发生显著性变化($p > 0.05$);当处理温度低于 10℃ 后, F_o 随着温度下降而迅速上升,并在 5~0℃ 达到最大升幅。

2.4 低温处理时间延长对佛手 F_v/F_m 的影响

为深入研究系列低温对佛手光系统 II 的影响,研究了在 25、15、10、5℃ 系列温度对佛手处理 12、24、48、72h 后叶片 F_v/F_m 的变化(图 4)。结果表明,温度越低, F_v/F_m 随处理时间延长而下降的幅度越大,如 5℃ 条件下,各处理时间段之间均呈显著下降变化($p < 0.05$);15℃ 处理下,前 18h 内植物叶片的 F_v/F_m 未受明显影响,但随着处理时间的延长,72h 后 F_v/F_m 值仅为处理 12h 后的 78.9%。

2.5 短暂低温对佛手叶片羧化曲线影响

在各温度的饱和光强下的 CO_2 响应曲线可以得到不同温度处理的植株在饱和光强下的 CO_2 补偿点、最大羧化速率($V_{c,\max}$)及最大电子传递速率($J_{\max}$)。表 1 结果显示,处理温度的下降显著降了低佛手叶片的羧化速率,15、10、5℃ 条件下的最大羧化速率分别是对照的 48.9%、18.6% 及 11.0%,可见低温处理引起了羧化系统效率的下降。在饱和 CO_2 浓度下的电子传递速率 $J_{\max}$ 能够直观地反映出 RuBP 的再生速率,本试验中随着温度的下降, $J_{\max}$ 分别是对照的 55.3%、29.8% 及 13.4%,可见 RuBP 再生速率也受到低温的影响。另外, CO_2 补偿点则随着处理温度的降低而逐级升高。

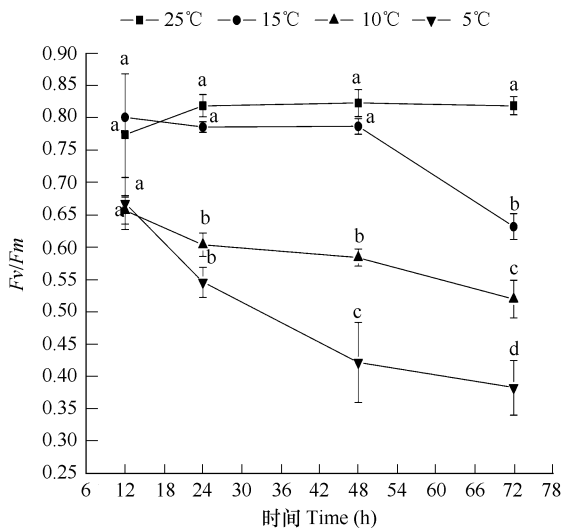


图 4 低温处理时间延长对佛手 F_v/F_m 的影响

Fig. 4 Effects of extended chilling treatment on F_v/F_m of *C. medica* leaves

2.6 短暂低温对佛手叶片光响应曲线影响

由图 6 可以看出,不同低温条件下佛手叶片的光响应曲线变化较大。其中,5℃ 条件下,在各光强下叶片的光合速率均为负值;10℃ 条件下,仅在光强范围为 300~600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 为正值,且在 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右就达到最大光合速率并开始下降,表明植物叶片在此低温条件下光能利用率十分有限;在 25、15、10℃ 条件

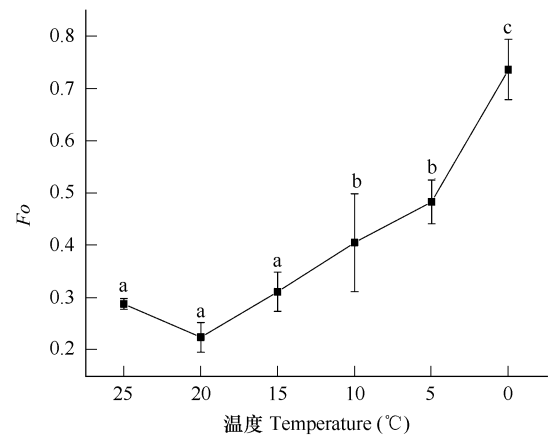


图 3 不同温度处理 12h 后佛手叶片的叶绿素荧光参数 F_o 变化曲线

Fig. 3 F_o in *C. medica* leaves after treatment with different temperature for 12 hours

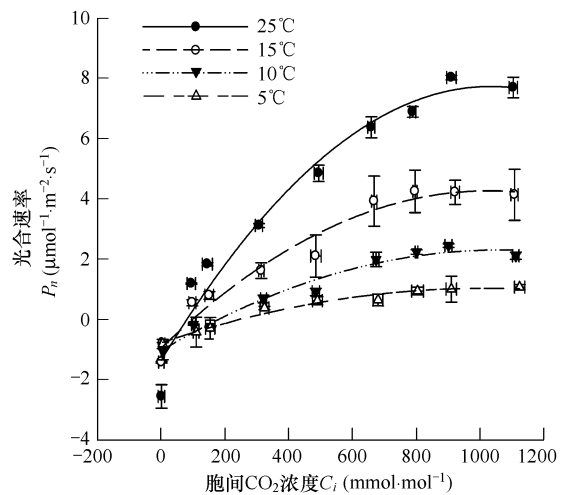


图 5 不同温度处理 12h 后佛手叶片光合作用的 CO_2 响应曲线

Fig. 5 CO_2 response curves of photosynthesis in *C. medica* leaves after treatment with different temperature for 12 hours

表 1 不同温度处理下佛手叶片 CO₂ 补偿点、最大羧化速率和最大电子传递速率

Table 1 The CO₂ compensation point, maximal Carboxylation and photosynthesis rate in *C. medica* leaves after treatment with different temperature

处理温度 Treatment temperature (°C)	CO ₂ 补偿点 CO ₂ compensation point (μmol/mol)	最大羧化速率 (V _{c,max}) The maximal Carboxylation rate (μmol m ⁻² s ⁻¹)	最大电子传递速率 (J _{max}) The maximal linear electron flow to through photosystem II (μmol m ⁻² s ⁻¹)
25	82.8 ± 2.04a	31.7 ± 4.56a	7.74 ± 1.25a
15	100.4 ± 8.49a	15.5 ± 2.50b	4.28 ± 0.41b
10	182.3 ± 11.80b	5.9 ± 1.09c	2.31 ± 0.26c
5	245.2 ± 11.83c	3.5 ± 0.45c	1.04 ± 0.16d

下所对应的最大光合速率为 6.51、4.96、1.54, 表观的光量子效率为 0.029、0.012、0.006, 同时光补偿点光强 (即光合曲线与 X 轴的交点) 亦呈逐渐升高趋势。

2.7 短暂低温对佛手叶片氧化胁迫及抗氧化酶活性影响

细胞膜相对透性、MDA 含量是植物膜系统稳定及受冷胁迫伤害程度的重要指标。表 2 显示, 低温处理显著提高质膜电导率及 MDA 的含量, 尤其是在 10℃ 及 5℃ 条件下, 佛手叶片的相对电导率及 MDA 含量均显著高于对照 ($p < 0.05$), 表明此时细胞膜系统已经受到较严重损伤。

SOD、POD 及 CAT 是植物内清除氧自由基、维护细胞膜系统的 3 个重要酶。从表 2 可以看出, 总体上 SOD、POD 及 CAT 三者的活性随着处理温度的降低而

下降, 三者在 10℃ 温度条件下相对于对照分别降低 21.6%、17.3% 及 9.1%, 并在 5℃ 时达到最低值, 这可能是这两个温度条件下佛手叶片电导率及 MDA 含量显著升高的重要原因。

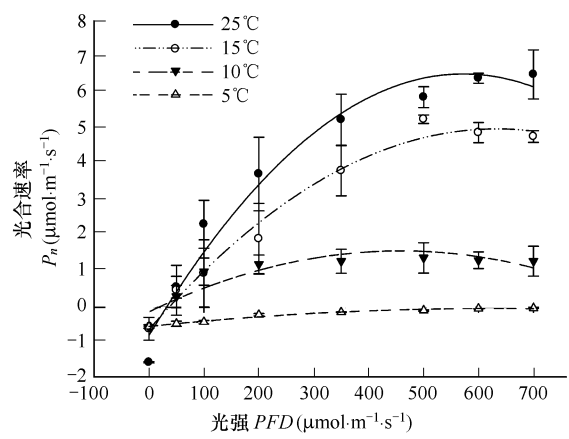


图 6 不同温度处理 12h 后佛手叶片光合作用的光响应曲线

Fig. 6 Light response curves of photosynthesis in *C. medica* leaves after treatment with different temperature for 12 hours

表 2 不同温度处理下佛手叶片电导率、MDA 含量及 SOD、POD、CAT 活性变化

Table 2 The changes of conductance, MDA content and SOD, POD, CAT activity in *C. medica* leaves after treatment with different temperature

项目 Item	温度 Temperature (°C)			
	25	15	10	5
质膜透性 (%)	19.6 ± 2.17a	22.5 ± 0.89a	32.1 ± 1.60b	38.2 ± 5.09b
MDA (ΔA·gFW ⁻¹)	1.77 ± 0.29a	1.65 ± 0.25a	3.17 ± 0.49b	3.43 ± 0.21b
SOD (U·gFW ⁻¹)	1701 ± 199.3a	1508 ± 369.7a	1333 ± 76.0ab	1022 ± 97.2b
POD (ΔA·min ⁻¹ ·gFW ⁻¹)	1310 ± 147.2a	1275 ± 118.4ab	1083 ± 256.0ab	957.7 ± 14.8b
CAT (ΔA·min ⁻¹ ·gFW ⁻¹)	88.0 ± 10.8a	86.7 ± 2.31a	80.0 ± 8.00a	46.7 ± 2.31b

3 讨论

短暂低温引起植物光合速率降低的原因主要包括叶片气孔部分关闭的气孔限制和叶肉细胞光合活性下降的非气孔限制两类^[23]。其中以气孔限制为主要限制因子的植物主要是那些对低温敏感的植物, 如西红柿^[24]、葡萄^[25]、烟草^[26]及芒果^[2]等。本研究中, 低温使光合速率 P_n 下降的同时, 气孔导度 G_s 也下降, 但胞间 CO₂ 浓度明显上升, 表明低温引起佛手 P_n 下降的主要原因是由非气孔因素引起, 这可能包括光化学效率、RuBP 羧化酶活性及 RuBP 再生等因素。这一结果与温州蜜柑光合作用对低温的响应有些相似^[27], 虽然佛手

和温州蜜柑同属柑橘属,但佛手 Pn 显著下降的拐点温度是 15°C ,而温州蜜柑 Pn 显著下降的拐点温度是 10°C ,可见作为柑橘变种的佛手对冷害的敏感性要高于温州蜜柑。

植物光合作用中 CO_2 补偿点取决于光呼吸速率和羧化效率的比值^[28]。短暂低温胁迫后,佛手叶片光合 CO_2 补偿点显著上升(表 1),说明佛手叶片的光呼吸速率和羧化效率的比值升高。植物在逆境胁迫下光呼吸速率升高,使叶绿体中仍维持一定的电子流,能消耗较多的已吸收光能,防止光合器官光氧化损伤^[29]。低温下佛手高的 CO_2 补偿点所反映的高的光呼吸速率和羧化效率的比值可能佛手对低温的一种适应机制,以保护光合机构免受冷害。

根据 Farquhar 和 Sharkey 提出的植物气体交换生化模型,由于细胞间隙与羧化部位之间 CO_2 的扩散对光合作用的限制相对很小,因此一般认为 CO_2 响应曲线中初始斜率应与 RuBPCase(核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶)的活性,以及最大电子传递速率($J_{\max}$)与 RuBP 的再生速率呈正相关^[30,31]。本研究发现,低温引起佛手叶片 $V_{c,\max}$ 下降,表明叶片的 RuBPCase 活性降低。低温胁迫下黄瓜^[32]、玉米^[33]、甘蔗^[34]、番茄^[35]等作物的 Rubisco 活性亦出现显著下降,可见 RuBPCase 活性的下降可能是植物对低温的普遍响应。本研究中,低温下佛手叶片 $J_{\max}$ 亦出现显著下降,表明 RuBP 的再生速率也受到低温的影响。佛手的 RuBPCase 活性和 RuBP 再生速率下降,不利于 Calvin 循环运转,这可能是低温条件下佛手叶片光合作用下降的重要原因之一。从深层次推测, $J_{\max}$ 的下降可能与捕光色素复合体、D1 蛋白及藕联因子(CF1)等光合单位构成组分的降解有关,进而影响了光能的吸收及转换。

Fv/Fm 的大小反映了 PSII 光化学效率的高低,常被用作表明环境胁迫程度的探针,低温处理普遍引起植物叶片的 Fv/Fm 下降^[36~38, 3]。本研究中, 15°C 处理 12h 后佛手叶片的 Fv/Fm 并未出现明显变化(图 2),但处理时间延长至 72h 后出现显著下降(图 4),表明 15°C 处理 12h 引起光合速率的下降(图 1),主要由 Calvin 循环运转受阻引起,而非由 PSII 的光化学效率降低所致,但当处理时间适当延长(如 72h)后会引起 PSII 的损伤。 10.5°C 处理 12h 即明显引起 Fv/Fm 的降低,此时, F_o 出现明显上升(图 3),表明 PS 反应中心失活或破坏^[39]。

叶绿体是植物内氧自由基产生的主要场所,当植物处于低温逆境时,Calvin 循环对 CO_2 固定减少,降低了 ATP 及 NADPH 的消耗,进而形成 H_2O_2 等自由基,并引起细胞膜系统损伤,从而影响了植物光合作用^[8]。本研究中,随着处理温度的下降,佛手叶片的质膜透性、MDA 含量均呈增加趋势,表明植株细胞膜脂脂肪酸中的不饱和键被过氧化、质膜透性增加;同时 SOD、POD、CAT 等抗氧化酶活性亦显著降低(表 2),表明植株内抗氧化酶系统亦受到损害,植株内积聚的过量氧自由基不能被及时清除,极易氧化 D1 蛋白前体(pre-D1)合成的延伸因子 G(EF-G)^[39],这将影响受损的 PSII 的修复并导致光抑制的发生^[40]。冷胁迫下的植物的光抑制现象非常普遍,菠菜、黄瓜和夹竹桃 4°C 温度条件下 $450\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的作用光即使光合作用受到抑制^[4,11]。本研究中,佛手植株随着温度的下降,表观量子效率和 Fv/Fm 值降低,暗示了低温光抑制的发生(图 4,图 6)。

总之,短暂低温胁迫首先是降低 RuBPCase 的羧化效率,随之 PSII 光化学效率下降,PSII 反应中心受到破坏,抗氧化酶系统功能降低,氧自由基积聚,进而加剧光合机构的破坏。因此,在佛手栽培中,要加强抗冷防护措施,以防止植株光合机构的冷害而影响生产。

References:

- [1] Zhou C L. The research evolution of *Citrus medica* var. *sarcodactylis* Swingle germplasm resources. Shanxi Agriculture Science, 2005, 3: 89—92.
- [2] Allen D J, Ort D R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. Trends Plant Science, 2001, 6: 36—42.
- [3] Oquist G, Hurry V M, Huner N P A. Low-temperature effects on photosynthesis and correlation with freezing tolerance in spring and winter cultivars of wheat and rye. Plant Physiology, 1993, 101: 245—250.
- [4] Li X G, Meng Q W, Jiang G Q, Zou Q. The susceptibility of cucumber and sweet pepper to chilling under low irradiance is related to energy dissipation and water-water cycle. Photosynthetica, 2003, 41: 259—265.
- [5] Li X G, Wang X M, Meng Q W, et al. Factors limiting photosynthetic recovery in sweet pepper leaves after short-term chilling stress under low

- irradiance. *Photosynthetica*, 2004, 42(2): 257—262.
- [6] Lin K H, Huang W C, Lou H F. Chilling stress and chilling tolerance of sweet potato as sensed by chlorophyll fluorescence. *Photosynthetica*, 2007, 45: 628—632.
- [7] Martin B, Ort D R, Boyer J S. Impairment of photosynthesis by chilling-temperatures in tomato. *Plant Physiology*, 1981, 68: 329—334.
- [8] Takahashi S, Murata N. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends in Plant Science*, 2008.
- [9] Kingston-Smith A H, Harbinson J, William J, Foyer C H. Effect of chilling on carbon assimilation, enzyme activation, and photosynthetic electron transport in the absence of photo-inhibition in maize leaves. *Plant Physiology*, 1997, 114: 1039—1046.
- [10] Aroca R, Irigoyen J J, Sanchez-Diaz A. Photosynthetic characteristic and protective mechanisms against oxidative stress during chilling and subsequent recovery in two maize varieties differing in chilling sensitivity. *Plant Science*, 2001, 161: 719—726.
- [11] Kratsch H A, Wise R R. The ultrastructure of chilling stress. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23: 337—350.
- [12] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology*, 1982, 33: 317—345.
- [13] Eamus D. Influence of preconditioning upon the changes in leaf conductance and leaf water potential of soybean, induced by chilling, water stress and abscisic acid. *Australia Journal of Plant Physiology*, 1987, 14: 331—339.
- [14] Thomashow M F. Plant cold acclimation: freezing tolerance gene and regulatory mechanisms. *Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, 50: 571—599.
- [15] Wilkinson S, Clephan A L, Davies W J. Rapid low temperature-induced stomatal closure occurs in cold-tolerant *Commelina communis* leaves but not in cold-sensitive tobacco leaves, via a mechanism that involves apoplastic calcium but not abscisic acid. *Plant Physiology*, 2001, 126: 1566—1578.
- [16] Allen D J, Ort D R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. *Trends Plant Science*, 2001, 6: 36—42.
- [17] Ribas-Carbo M, Aroca R, Gonzalez-Meler M A, Irigoyen J J, *et al.* The electron partitioning between the cytochrome and alternative respiratory pathways during chilling recovery in two cultivars of maize differing in chilling sensitivity. *Plant Physiology*, 2000, 122: 199—204.
- [18] Zhang Z L. *Instruction Experiments of Plant Physiology*. Beijing: Higher Education Press, 1990. 268—271.
- [19] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutases I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, 1977, 59: 309—314.
- [20] Heath F S, Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplast I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1968, 125: 180—198.
- [21] Liu P, Yang Y S, Xu G D, Hao C Y. Physiological response of rare and endangered seven-son-flower (*Heptacodium miconioides*) to light stress under habitat fragmentation. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 57: 32—40.
- [22] Aebi H. Catalase in vitro. *Methods Enzymol*, 1984, 105: 121—126.
- [23] Feng Y L, Cao K F. Photosynthesis and photoinhibition after night chilling in seedling of two tropical tree species grown under three irradiances. *Photosynthetica*, 2005, 43: 567—574.
- [24] Martin B, Ort D R, Boyer J S. Impairment of photosynthesis by chilling-temperatures in tomato (*Lycopersicon esculentum* cultivar Rutgers). *Plant Physiology*, 1981, 68: 329—334.
- [25] Flexas J, Badger M, Chow W S, Medrano H, Osmond C B. Analysis of relative increase in photosynthetic O₂ uptake when photosynthesis in grapevine leaves is inhibited following low night temperature and/or water stress. *Plant Physiology*, 1999, 121: 675—684.
- [26] Yi J H, Sun Z J. Responses of photosynthesis to different low temperatures in tobacco seedlings leaves. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30: 582—588.
- [27] Guo Y P, Zhang L C, Shen Y G. Effects of chilling stress on photosynthesis of satsuma mandarin citrus unshiu marc. *Acta Horticulturae Sinica*, 1998, 25(2): 111—116.
- [28] Cai S Q, Xu D Q. Relationship between CO₂ compensation point and photorespiratory in soybean leaves. *Acta Phytophysiological Sinica*, 2000, 26(6): 545—550.
- [29] Hymus G J, Baker N R, Long S P. Growth in elevated CO₂ can both increase and decrease photochemistry and photoinhibition of photosynthesis in a predictable manner, *Dactylis glomerata* grown in two levels of nitrogen nutrition. *Plant Physiology*, 2001, 127: 1204—1211.
- [30] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology*, 1982, 33: 317—345.
- [31] Coillatz G D. Influence of certain environmental factors on photosynthesis and photorespiration in *Simmondsia chinensis*. *Planta*, 1997, 134(2): 127—132.
- [32] Wang Y J, Zhang H Y, Zhang F, Xu Y, *et al.* Effects of low temperature and low light intensity stress on photosynthesis in seedlings of different cucumber varieties. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 28(3): 230—234.
- [33] Christine H F, Helene V, Leonardo D G, Jeremy H. Regulation of photosynthesis and antioxidant metabolism in maize leaves at optimal and chilling temperatures: review. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2002, 40: 659—668.

- [34] Du Y C, Nose A, Wasano K. Effects of chilling temperature on photosynthetic rates, photosynthetic enzyme activities and metabolite levels in leaves of three sugarcane species. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 317—324.
- [35] Bruggemann W, van der Kooij T W W, van Hasselt P R. Long-term chilling of tomato plants under low light and subsequent recovery II. Chlorophyll fluorescence, carbon metabolism and activity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta*, 1992, 186: 179—187.
- [36] Kościelniak L, Biesaga-Kościelniak J. Photosynthesis and non-photochemical excitation quenching components of chlorophyll excitation in maize and field bean during chilling at different photon flux density. *Photosynthetica*, 2006, 44: 174—180.
- [37] Melkonian J, Owens T G, Wolfe D W. Gas exchange and co-regulation of photochemical and nonphotochemical quenching in bean during chilling at ambient and elevated carbon dioxide. *Photosynthetic Research*, 2004, 79: 71—82.
- [38] Havaux M, Davaud A. Photoinhibition of photosynthesis in chilled potato leaves is not correlated with a loss of Photosystem II activity. Preferential inactivation of Photosystem I. *Photosynthetic Research*, 1994, 40: 75—92.
- [39] Kojima K, Oshita M, Nanjo Y, Kasai K, *et al.* Oxidation of elongation factor G inhibits the synthesis of the D1 protein of photosystem II. *Molecular Microbiology*, 2007, 65: 936—947.
- [40] Nishiyama Y, Allakhverdiev S I, Murata N. A new paradigm for the action of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II. *Biochimica et Biophysica Acta*, 2006, 1757: 742—749.

参考文献:

- [1] 周春丽, 郭卫东. 佛手种质资源研究进展. *陕西农业科学*, 2005, 3: 89~92.
- [18] 张志良. 植物生理学实验指导. 北京: 高等教育出版社, 1990. 268~271.
- [26] 易建华, 孙在军. 烟草光合作用对低温的响应. *作物学报*, 2004, 30: 582~588.
- [27] 郭延平, 张良诚, 沈允钢. 低温胁迫对温州蜜柑光合作用的影响. *园艺学报*, 1998, 25(2): 111~116.
- [28] 蔡时青, 许大全. 大豆叶片 CO₂ 补偿点和光呼吸的关系. *植物生理学报*, 2000, 26(6): 545~550.
- [32] 王永健, 张海英, 张峰, 许勇, 等. 低温弱光对不同黄瓜品种幼苗光合作用的影响. *园艺学报*, 2001, 28(3): 230~234.