

DOI: 10.5846/stxb201405130981

杨再强, 韩冬, 王学林, 金志凤. 寒潮过程中四个茶树品种光合特性和保护酶活性变化及品种间差异. 生态学报, 2016, 36(3): - .
Yang Z Q, Han D, Wang X L, Jin Z F. Changes in photosynthetic parameters and antioxidant enzymatic activity of four tea varieties during a cold wave. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(3): - .

寒潮过程中四个茶树品种光合特性和保护酶活性变化及品种间差异

杨再强^{1,2,*}, 韩冬¹, 王学林¹, 金志凤³

1 南京信息工程大学气象灾害预报预警与评估协同创新中心, 南京 210044

2 南京信息工程大学江苏省农业气象重点实验室, 南京 210044

3 浙江省气象服务中心, 杭州 310017

摘要:以茶树品种‘龙井 43 号’(‘Longjing No.43’)、‘鸠坑’(‘Jiukeng’)、‘乌牛早’(‘Wuniuzao’)、‘福鼎大白茶’(‘Fortin white tea’)为试材,研究了一次寒潮过程对 4 个茶树品种叶片的光合特性、叶绿素荧光参数和保护酶活性的影响,并利用主成分分析方法确定 4 个茶树品种的抗寒性。结果表明:寒潮初期,随着气温的降低,4 个茶树品种的叶绿素含量、最大光合速率(Pmax)、表观量子效率(AQY)、最大光化学量子产量(Fv/Fm)、非光化学淬灭(qN)均呈现下降趋势,在气温回升期间随气温升高而有所增加,且‘福鼎大白茶’的叶绿素含量、Pmax、AQY、Fv/Fm 的值为 4 个品种中最大,qN 的平均值以‘乌牛早’为最小,‘鸠坑’最大;4 种茶树的过氧化物酶(POD)活性在寒潮及恢复期间持续增强;4 种茶树 POD 活性的平均值以‘龙井 43 号’最小,‘福鼎大白茶’最大;叶片的气孔限制值(Ls)和丙二醛(MDA)含量在降温和气温回升过程中,表现出先增加后降低的趋势,整个期间的 Ls 和 MDA 含量的平均值以‘福鼎大白茶’为最小,‘龙井 43 号’最大;利用主成分分析法对 4 品种茶树的光合参数、荧光参数和抗氧化酶活性进行分析,得到 4 个品种茶树的抗寒性顺序为:‘福鼎大白茶’>‘乌牛早’>‘鸠坑’>‘龙井 43 号’。研究结果为茶树的引种及茶叶生产布局提供理论依据。

关键词:茶树;寒潮;光合特性;保护酶活性;主成分分析

Changes in photosynthetic parameters and antioxidant enzymatic activity of four tea varieties during a cold wave

YANG Zaiqiang^{1,2,*}, HAN Dong¹, WANG Xuelin¹, JIN Zhifeng³

1 Collaborative Innovation Center on Forecast and Evaluation of Meteorological Disasters, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

2 Jiangsu Key Laboratory of Agricultural Meteorology, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

3 Zhejiang Meteorological Service Center, Hangzhou 310017, China

Abstract: Tea plant (*Camellia sinensis*) cultivation has a long history in China. The range of optimum growth temperature of tea is considered to be between 20°C and 30°C. Significant decrease in temperature during a cold wave can harm tea plantations. Cold stress is a major abiotic factor that affects photosynthesis, respiration, transpiration, and some other physiological processes such as antioxidant enzymatic activity. Previous studies have evaluated stress tolerance of plants using photosynthetic parameters, chlorophyll fluorescence parameters, and antioxidant enzymatic activity. Effects of cold stress on physiological and biochemical indices, as well as on photosynthetic parameters have been studied under

基金项目:公益(气象)行业科研专项(GYHY201306037);十二五国家科技支撑计划项目(2014BAD10B70)

收稿日期:2014-05-13; 网络出版日期:2015- -

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yzq@nuist.edu.cn

environmentally controlled conditions. The objective of this study was to investigate the effect of cold wave on the photosynthetic parameters and antioxidant enzymatic activity in four green tea varieties, 'Longjing No.43,' 'Jiukeng,' 'Wuniuzao,' and 'Fortin white tea' under field conditions in 2013. Data on the daily temperature (minimum, maximum, and mean), daily relative humidity (minimum, maximum, and mean), and daily solar radiation were collected to identify the most important factor that affects the tea plant during the cold wave. The mean daily temperature was significantly reduced from November 23 to 25, reached the lowest value on Nov 28, and then began to rise. The total chlorophyll content, photosynthetic rate (P_{max}), apparent quantum yield (AQY), PSII photochemical efficiency (F_v/F_m), and non-photochemical quenching (q_N) of all four tea varieties were initially decreased and then increased from November 23 to December 5. Fortin had the maximum values of chlorophyll content, P_{max} , AQY, and F_v/F_m . Wuniuzao had the minimum mean value of q_N . Jiukeng had the maximum mean value of peroxidase (POD) activity that increased continuously from November 23 to December 5, while Longjing No.43 and Fortin had the minimum values of POD activity. Stomatal limiting value (L_s) and malondialdehyde (MDA) contents increased initially and then decreased from November 23 to December 5; Longjing No.43 had the maximum mean value of MDA, while Fortin had the minimum mean value. The total chlorophyll content, P_{max} , AQY, F_v/F_m , and q_N were positively correlated with the minimum daily temperature, while L_s and POD activity were negatively correlated with the minimum daily mean temperature. The minimum daily mean temperature was the abiotic factor that had the most significant effect on the photosynthetic parameters and antioxidant enzymatic activity in all four tea varieties. Principal component analysis (PCA) provided a quantitative evaluation of photosynthetic parameters, fluorescence parameters, and antioxidant enzymatic activity under cold stress conditions. PCA showed that MDA content, F_v/F_m , and POD activity were the main factors that affected the biological activity in all four tea varieties. Cold tolerance evaluation index of Fortin and Longjing No.43 was the highest (8.38) and the lowest (-6.88), respectively. Both Wuniuzao and Jiukeng had moderate cold tolerance evaluation indices and the latter was less cold tolerant than the former. In response to cold stress, plants, including tea, have diverse mechanisms that allow them to mitigate and adjust to cold environmental conditions.

Key Words: *Camellia sinensis*; cold wave; photosynthetic parameters; protective enzyme activities; principal component analysis

茶树 (*Camellia sinensis*) 在我国栽种历史悠久, 是我国南方传统的经济植物^[1]。我国茶树资源丰富, 山茶科植物已经达到 23 属 380 多种^[2], 且种植区域不再局限于南方地区。茶树的最适生长温度范围为 20–30 °C 左右, 寒潮剧烈的降温会直接对茶树产生危害^[3], 严重影响了茶树正常的生长发育。

光合作用是植物体内重要的生理过程, 可以作为判断植物生长和抗逆性强弱的指标。低温会造成植物光合速率的下降^[4–5], 当温度降至引起冷害的临界温度时, 光合作用就会受到抑制且低温会增加冷敏感植物和抗冷植物发生光抑制的可能性^[6]。叶绿体是细胞进行光合作用的细胞器^[7], 在发生低温危害时, 叶绿素含量逐渐降低, 叶绿素荧光动力参数发生改变, 光系统活性减低, 目前已经证实厚皮甜瓜^[8]、马铃薯^[9]、甜椒、黄瓜^[10–11]、佛手^[12] 叶绿素各成分随低温胁迫而降低, 叶片的净光合速率也逐步降低。孔云海^[13] 和和红云等^[14] 研究发现低温会导致叶绿素荧光参数 PSII photochemical efficiency (F_v/F_m) 比值下降, Non-photochemical quenching (q_N) 值升高, 刘慧英等^[15] 发现低温处理下嫁接西瓜苗的 q_N 值逐渐降低。同时, 前人研究表明, 低温胁迫下植物体内的抗氧化酶活性发生改变^[16–18], 且抗寒性不同品种的变化存在差异^[19–20]。黄华涛等^[21] 的研究认为冬季低温使茶树叶片中过氧化物酶 Peroxidase (POD) 活性提高, POD 同工酶谱带同时增加。武雁军等^[22] 发现抗寒性强的品种在低温下抗氧化酶保护酶活性较高, 且能产生更多的可溶性蛋白。刘伟等^[23] 对葡萄枝条进行低温处理后, 发现保护酶 POD 的活性呈现先降低再升高后降低的变化趋势, 在低温胁迫下葡萄的枝条的保护酶活性变化与品种间的抗寒性存在相关性。

关于低温胁迫对茶树光合和保护酶活性的影响的研究,前人主要以人工环境控制实验进行研究,而针对一次寒潮降温过程对田间茶树叶片的光系统活性和保护酶的影响至今未见报道。本文在江苏省南京市发生的一次寒潮过程期间对 4 种茶树(龙井 43 号、乌牛早、鸠坑、福鼎大白茶)的光合特性和抗氧化酶活性进行了研究,研究结果为茶树种植布局和气象灾害防御提供依据。

1 材料与方法

1.1 寒潮的定义标准

按照《寒潮等级》国家标准(GB/T 21987-2008),对局地而言,冷空气影响后,日最低气温下降幅度 24 小时 $\geq 8\text{ }^{\circ}\text{C}$,或 48 小时 $\geq 10\text{ }^{\circ}\text{C}$,或 72 小时 $\geq 12\text{ }^{\circ}\text{C}$,且最低气温 $\leq 4\text{ }^{\circ}\text{C}$,即为一次寒潮天气过程。

1.2 试验设计

试验于 2013 年 11 月 23 日至 2013 年 12 月 6 日在南京信息工程大学进行,以 7 年生的 4 个茶树品种‘龙井 43 号’(Longjing No.43)、“鸠坑”(Jiukeng)、“乌牛早”(Wuniuzao)、“福鼎大白茶”(Fortin white tea)为试材,选取生长基本一致、健壮的茶树,采样时选取上部全展开功能叶片,每两天测定 4 个品种茶树叶片叶绿素含量、光合作用特性、荧光动力参数、及保护性酶活性。各茶树品种植株基本情况见表 1。

表 1 4 种茶树基本情况(平均值 \pm 标准差)

Table 1 Characteristics of four examined plant species (mean \pm Standard deviation)

品种 Varieties	平均叶质/mm Average leaf quality	平均叶面积/cm ² Average leaf area	平均株高/cm Average height	平均冠幅/cm Average crown
龙井 43 号 Longjing No.43	0.23 \pm 0.02	16.8 \pm 0.8	70.3 \pm 1.0	64.2 \pm 1.1
鸠坑 Jiukeng	0.26 \pm 0.02	16.7 \pm 0.7	71.0 \pm 1.1	58.9 \pm 0.9
乌牛早 Wuniuzao	0.30 \pm 0.03	18.4 \pm 0.8	69.5 \pm 1.0	52.5 \pm 0.7
福鼎大白茶 Fortin white tea	0.35 \pm 0.02	21.6 \pm 1.0	70.1 \pm 0.9	59.7 \pm 0.8

平均叶质和平均叶面积测量的为采样区叶片。

1.3 测定项目与方法

(1)天气数据:来源于试验地附近 50 m 的南京信息工程大学大气观测场的数据,收集了 2013 年 11 月 23 日至 2013 年 12 月 6 日茶树受低温胁迫和恢复期间的天气数据,包括气温($^{\circ}\text{C}$)、相对湿度(%)和太阳总辐射($\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$),每隔 10 分读取一次测量值。

(2)叶绿素含量的测定:选取每棵植株上的成熟叶 3-5 片,洗净擦干,剪碎,称取 0.2 g,置于 95%乙醇中 48 小时直至叶片中的叶绿素完全被提取出。取提取液在紫外分光光度计 UV-1800(日本岛津)中采用分光光度法测定光密度(OD)值^[24],每个处理重复 3 次。

(3)光合参数的测定:试验期间,取茶树从上往下数第 3 节位成熟叶,用 LI-6400 便携式光合作用测定系统在上午 9:00—11:00 间测定 4 种茶树的叶片光合特性,每个处理重复测定 3 次。同时测定光响应曲线,测定时设计 CO_2 浓度为 $(400\pm 10)\text{ }\mu\text{mol/mol}$,光强梯度设计:2000、1600、1400、1200、1000、800、600、400、200、100、50、0 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 等 12 个水平,根据模型模拟得到光响应曲线,求得光合参数 P_{max} 与表观量子效率 Apparent Quantum Yield(AQY)。选取光强为 $1000\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$,计算得到胞间 CO_2 浓度(C_i)($\mu\text{mol/mol}$),从而得到气孔限制值 L_s , $L_s = 1 - C_i/C_a$, C_a 为环境中 CO_2 浓度($\mu\text{mol/mol}$)。

(4)荧光参数的测定:选取与测光合参数相同部位的叶片,用 FMS-2 型便携式荧光仪(英国 Hansatech)测定叶片 PSII 的光化学效率和 PSII 的光合电子传递量子效率,测定前暗适应 30 min,然后依次测定叶绿素荧光动力学参数。包括 PSII 的最大光化学效率(F_v/F_m)和非光化学猝灭系数(q_N)^[25]。每个参数的测定进行 3 次重复。

(5)酶活性参数的测定:选取植株顶端从上到下的第 5—8 位叶片,采集后迅速置于液氮中冷却,然后保存于冰箱中冷冻,称取 0.5 g 左右样品放入研钵中,加入 5 ml pH7.8 的磷酸缓冲液(0.2 M 的 KH_2PO_4 和 0.2 M

的 K_2HPO_4 配制) 和少量石英砂, 冰浴研磨, 匀浆倒入离心管中, 于 $0\text{ }^\circ\text{C}$, 4000 r/min 冷冻离心 20 min , 上清液 (酶液) 倒入试管中, 置于 $0\text{--}4\text{ }^\circ\text{C}$ 下保存, 用于 POD 活性和 MDA 含量的测定, 每次测定重复三次。过氧化物酶 (POD) 活性测定用愈创木酚法^[26], 以每分钟内 OD_{470} 的增加量表示其活性。丙二醛 Malondialdehyde (MDA) 含量测定采用硫代巴比妥酸比色法^[27]。

1.4 数据统计分析

试验数据运用 DPS 软件、SPSS18.0 软件进行相关统计计算和多重分析, Excel 软件作图。用 Duncan 检验 ($\alpha=0.05$) 进行多重比较。

对光响应测定结果采用刘建锋等的^[28]方法, 构建非直角双曲线方程估算光响应参数。

茶树抗寒性采用主成分分析方法。在计算时先将数据进行标准化, 以累积贡献率达 85% 以上为参考值, 确定主成分个数^[29]。

2 结果与分析

2.1 寒潮期间天气数据的变化

图 1-a 为寒潮期间每日平均、最高和最低温度变化的曲线图, 由图可知, 11 月 23 日与 26 日的日最低气温分别为: $14.59\text{ }^\circ\text{C}$ 和 $2.49\text{ }^\circ\text{C}$, 符合日最低气温下降幅度 $72\text{ 小时} \geq 12\text{ }^\circ\text{C}$, 且最低气温 $\leq 4\text{ }^\circ\text{C}$, 判断此为一次寒潮过程。而后, 11 月 28—29 日还有一次强冷空气过程, 气温持续下降。从 11 月 23 日到 25 日, 日平均气温显著

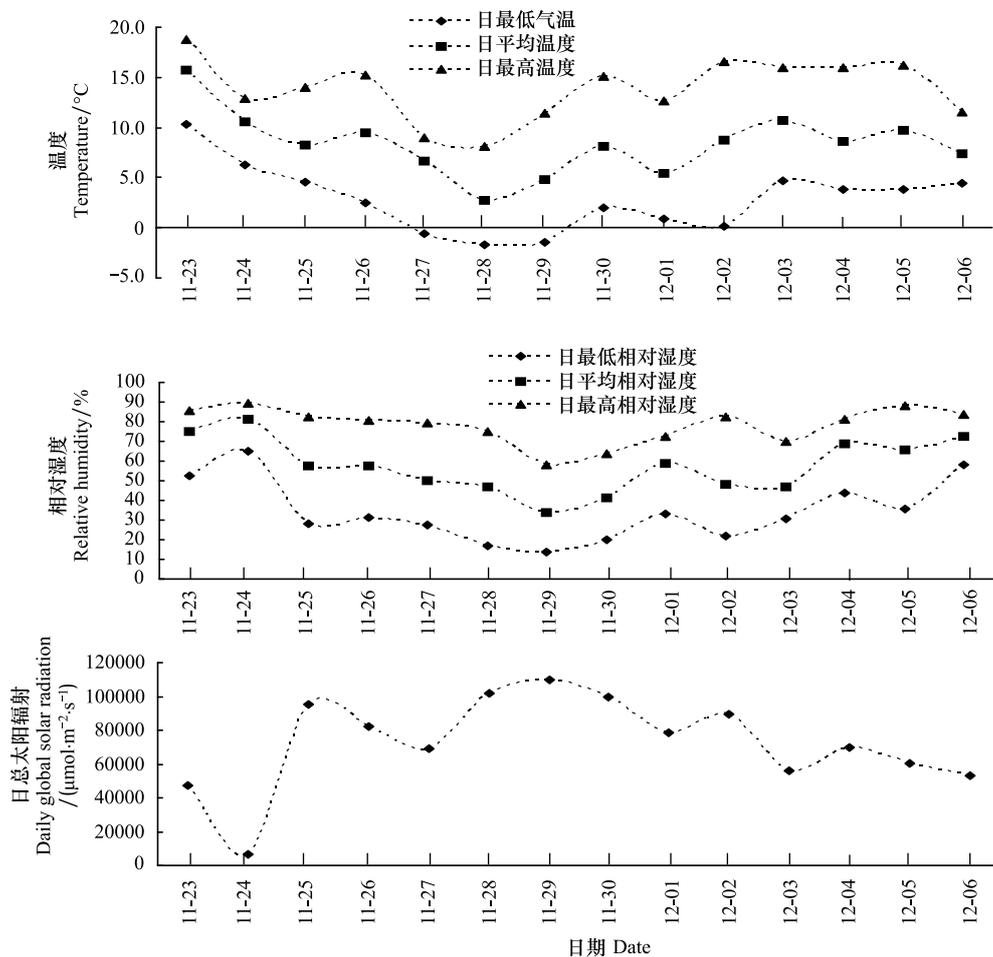


图 1 寒潮期间的气温 (a)、相对湿度 (b)、日总太阳辐射 (c)

Fig. 1 Changes of daily temperature (a), daily relative humidity (b) and daily global solar radiation (c) during the cold wave

降低,25日到26日稍有回升,28日日平均气温到达最低值,为 $-1.70\text{ }^{\circ}\text{C}$,随后至11月30日,气温明显升高,12月3日以后,气温较平稳,围绕 $8\text{ }^{\circ}\text{C}$ 上下波动,认为是此次寒潮过程的恢复期。11月23日到28日,日最低气温持续下降,28日达到最小值,而后日最低气温的值逐渐升高,12月3日后日最低气温保持在 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上。日最高气温与日平均气温存在相似的变化。

图1-b为寒潮期间每日平均、最高和最低相对湿度的变化曲线,从11月24日至29日,日平均相对湿度一直呈现下降趋势。29日的日平均相对湿度值最小,仅为 34.0% ,29日后日平均相对湿度逐渐增加,在12月1日存在一个较大值,随后的变化趋势为先降低再升高。寒潮期间的日最低相对湿度的变化趋势与日平均相对湿度的变化趋势相似。

图1-c为寒潮期间每日太阳总辐射的变化,11月23、24、25日太阳总辐射值较小,25日以后,日太阳总辐射有明显的上升趋势,而后又开始呈下降趋势。可见日太阳总辐射的变化与日平均温度和日平均相对湿度的变化步调不一致。

2.2 寒潮过程对茶树叶片光合特性的影响

2.2.1 寒潮过程对茶树叶片中叶绿素含量的影响

寒潮过程中,4种茶树叶片中叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素含量的变化见下表2,表2表明,此次寒潮过程中,4种茶树叶片中叶绿素的含量虽然差异较大,但总体的变化趋势一致,11月23日至12月1日,叶绿素a、叶绿素b含量逐渐降低,12月1日后叶绿素a、b含量缓慢上升,4种茶树在试验结束时叶绿素a含量较初始时稍有降低,叶绿素b下降幅度稍大,各品种分别下降了‘龙井43号’ 21.5% 、‘鸠坑’ 4.3% 、‘乌牛早’ 18.3% 、‘福鼎大白茶’ 11.6% ,表明寒潮对叶绿素b的影响大于叶绿素a。类胡萝卜素的变化因茶树品种不同而不同,寒潮前6天,4个品种类胡萝卜素含量均降低,而后随时间的持续增加,寒潮恢复后茶树叶片中类胡萝卜素含量高于初始值。

表2 寒潮过程中4种茶树叶片叶绿素含量的变化

Table 2 Changes of chlorophyll content in four *Camellia sinensis* leaves during the cold wave

日期 Date	品种 Varieties	叶绿素 a Chlorophyll a/(mg/g)	叶绿素 b Chlorophyll b/(mg/g)	类胡萝卜素 Carotenoid/(mg/g)
11月23日	Longjing No.43	$1.70\pm 0.13\text{d}$	$0.51\pm 0.02\text{b}$	$0.35\pm 0.01\text{c}$
Nov.23	Jiukeng	$1.77\pm 0.15\text{c}$	$0.47\pm 0.02\text{d}$	$0.43\pm 0.02\text{b}$
	Wuniuzao	$1.88\pm 0.14\text{b}$	$0.60\pm 0.04\text{a}$	$0.43\pm 0.04\text{b}$
	Fortin white tea	$1.95\pm 0.20\text{a}$	$0.60\pm 0.04\text{a}$	$0.52\pm 0.03\text{a}$
	Longjing No.43	$1.69\pm 0.11\text{d}$	$0.41\pm 0.03\text{d}$	$0.32\pm 0.01\text{c}$
Nov.25	Jiukeng	$1.71\pm 0.12\text{c}$	$0.45\pm 0.02\text{c}$	$0.35\pm 0.01\text{bc}$
	Wuniuzao	$1.80\pm 0.12\text{b}$	$0.52\pm 0.03\text{b}$	$0.36\pm 0.02\text{b}$
	Fortin white tea	$1.87\pm 0.15\text{a}$	$0.57\pm 0.04\text{a}$	$0.43\pm 0.02\text{a}$
11月27日	Longjing No.43	$1.64\pm 0.07\text{d}$	$0.33\pm 0.02\text{c}$	$0.34\pm 0.02\text{d}$
	Jiukeng	$1.67\pm 0.08\text{c}$	$0.39\pm 0.01\text{b}$	$0.37\pm 0.02\text{c}$
	Wuniuzao	$1.75\pm 0.11\text{b}$	$0.46\pm 0.03\text{a}$	$0.43\pm 0.03\text{b}$
Fortin white tea	$1.80\pm 0.14\text{a}$	$0.47\pm 0.02\text{a}$	$0.47\pm 0.03\text{a}$	
11月29日	Longjing No.43	$1.59\pm 0.05\text{d}$	$0.27\pm 0.01\text{d}$	$0.44\pm 0.02\text{d}$
	Jiukeng	$1.60\pm 0.05\text{c}$	$0.33\pm 0.01\text{c}$	$0.45\pm 0.03\text{c}$
	Wuniuzao	$1.69\pm 0.09\text{b}$	$0.37\pm 0.02\text{b}$	$0.47\pm 0.04\text{b}$
	Fortin white tea	$1.73\pm 0.13\text{a}$	$0.45\pm 0.02\text{a}$	$0.49\pm 0.03\text{a}$
12月1日	Longjing No.43	$1.58\pm 0.03\text{d}$	$0.26\pm 0.02\text{d}$	$0.44\pm 0.02\text{d}$
	Jiukeng	$1.60\pm 0.04\text{c}$	$0.34\pm 0.02\text{c}$	$0.45\pm 0.02\text{c}$
	Wuniuzao	$1.66\pm 0.07\text{b}$	$0.37\pm 0.03\text{b}$	$0.47\pm 0.02\text{b}$
	Fortin white tea	$1.76\pm 0.13\text{a}$	$0.45\pm 0.03\text{a}$	$0.54\pm 0.04\text{a}$

续表

日期 Date	品种 Varieties	叶绿素 a Chlorophyll a/(mg/g)	叶绿素 b Chlorophyll b/(mg/g)	类胡萝卜素 Carotenoid/(mg/g)
12月3日 Dec.3	Longjing No.43	1.63±0.05d	0.33±0.02c	0.47±0.03c
	Jiukeng	1.67±0.08c	0.41±0.03bc	0.47±0.03c
	Wuniuzao	1.76±0.09b	0.43±0.02b	0.50±0.04b
Fortin white tea	1.83±0.15a	0.49±0.02a	0.56±0.04a	
12月5日 Dec.5	Longjing No.43	1.67±0.07d	0.40±0.03d	0.49±0.03c
	Jiukeng	1.70±0.08c	0.45±0.02c	0.49±0.03c
	Wuniuzao	1.81±0.13b	0.49±0.02b	0.53±0.04b
	Fortin white tea	1.87±0.16a	0.53±0.03a	0.57±0.03a

表中数据均为平均值±标准误。每日同列不同字母表示品种间差异显著(P<0.05)。下同。

2.2.2 一次寒潮过程对4种茶树叶片光合参数的影响

图2-a为叶绿素总含量的变化图,由图可见‘福鼎大白茶’的叶绿素总含量在11月29日下降到最低,而其他三种茶树在12月1日达到最小值,4种茶树叶绿素含量的变化步调不一致。最大光合速率(P_{max})是光达到饱和时的光合速率,反映了植物叶片的光合潜能。图2-b表明随着寒潮的持续,4种茶树的

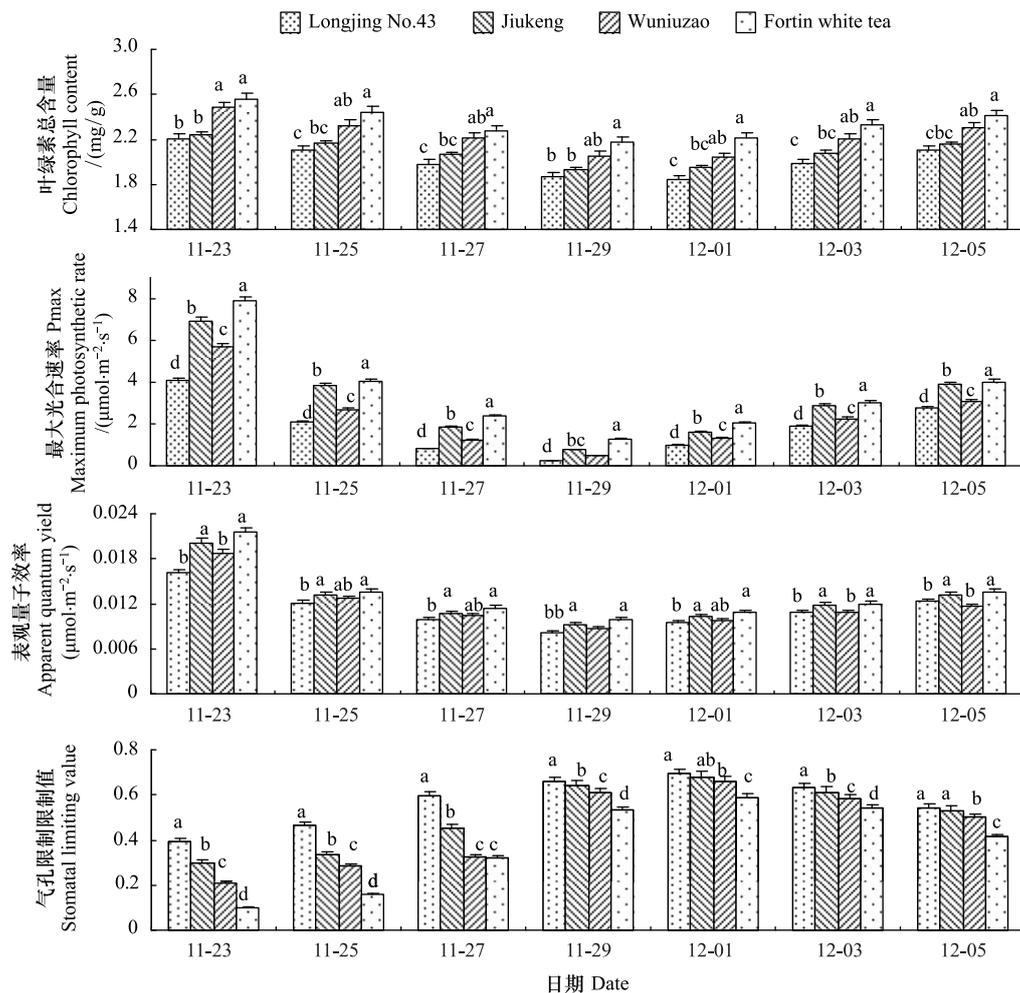


图2 寒潮过程中4种茶树叶片叶绿素含量(a)、最大光合速率(b)、量子效率(c)、气孔限制(d)

Fig. 2 Changes of chlorophyll content (a), maximum photosynthetic rate (b), apparent quantum yield (c) and stomatal limiting value (d) in four *Camellia sinensis* leaves during the cold wave

率均呈下降趋势,11月29日下降为最低,‘福鼎大白茶’的初始最大光合速率最高,是‘龙井43号’初始最大光合速率的1.93倍,而29日后4种茶树的 P_{max} 开始缓慢上升。表观量子效率(AQY)是光合作用中光能转化效率的指标之一,是净光合速率与相应光量子通量密度的比值,寒潮期间,4种茶树表观量子效率的变化呈现出明显而且相似的规律(图2-c),从11月23日至11月29日,表观量子效率呈下降趋势,11月29日4种茶树叶片表观量子效率较初始分别下降了‘龙井43号’71.8%、‘乌牛早’79.1%、‘鸠坑’68.3%、‘福鼎大白茶’77.2%,实验表明‘福鼎大白茶’与‘乌牛早’和‘龙井43号’与‘鸠坑’的种间差异不明显。图2-d表明4种茶树的气孔限制值(L_s)自23日起逐渐增大,12月1日达到最大值,而后慢慢减小,稍延迟于 P_{max} 和AQY的变化,4种茶树中‘福鼎大白茶’的气孔限制值较其它3个品种最低。

2.2.3 寒潮过程对茶树叶绿素荧光参数的影响

本次寒潮过程中4种茶树的叶绿素荧光参数如表3,由表3可知,4种茶树在寒潮期间 F_v/F_m 的变化趋势较一致,均为先降低后逐渐升高,11月29日4种茶树的 F_v/F_m 的值下降到最低,除‘福鼎大白茶’外其他3种茶树 F_v/F_m 较11月23日分别降低了‘龙井43号’19.2%、‘鸠坑’20.7%、‘乌牛早’4.7%,随着寒潮日数的增加4种茶树品种间差异逐渐加大。4种茶树叶片的 q_N 呈现出同步的变化趋势,11月23日至29日, q_N 的值逐渐降低,11月29日较23日分别降低了‘福鼎大白茶’0.08<‘鸠坑’0.11<‘乌牛早’0.16<‘龙井43号’0.17。

表3 寒潮期间4种茶树叶片叶绿素荧光参数的变化

Table 3 Changes of fluorescence parameters in four *Camellia sinensis* leaves during the cold wave

日期 Date	品种 Varieties	F_v/F_m PS II maximal photochemical efficiency	q_N Non-photochemical quench
11月23日 Nov.23	Longjing No.43	0.83±0.04b	0.65±0.01a
	Jiukeng	0.82±0.04a	0.61±0.03a
	Wuniuzao	0.84±0.03a	0.58±0.01b
Fortin white tea	0.85±0.03a	0.55±0.02a	
11月25日 Nov.25	Longjing No.43	0.78±0.03b	0.60±0.01a
	Jiukeng	0.78±0.02a	0.63±0.01a
	Wuniuzao	0.82±0.03a	0.56±0.01b
	Fortin white tea	0.82±0.02a	0.52±0.02a
11月27日 Nov.27	Longjing No.43	0.73±0.01c	0.50±0.02b
	Jiukeng	0.72±0.01b	0.53±0.01a
	Wuniuzao	0.76±0.02b	0.44±0.01c
	Fortin white tea	0.78±0.03a	0.49±0.01b
11月29日 Nov.29	Longjing No.43	0.67±0.02c	0.48±0.02b
	Jiukeng	0.65±0.02b	0.50±0.02a
	Wuniuzao	0.69±0.02b	0.42±0.01c
	Fortin white tea	0.75±0.03a	0.47±0.01b
12月1日 Dec.1	Longjing No.43	0.68±0.01c	0.53±0.02b
	Jiukeng	0.68±0.02a	0.54±0.02a
	Wuniuzao	0.70±0.02b	0.47±0.01c
Fortin white tea	0.77±0.03a	0.49±0.01a	
12月3日 Dec.3	Longjing No.43	0.72±0.02c	0.56±0.03c
	Jiukeng	0.70±0.02b	0.60±0.03a
	Wuniuzao	0.75±0.03c	0.52±0.02c
	Fortin white tea	0.80±0.04a	0.53±0.02b
12月5日 Dec.5	Longjing No.43	0.74±0.02c	0.60±0.02bc
	Jiukeng	0.74±0.02b	0.62±0.03a
	Wuniuzao	0.80±0.03bc	0.57±0.02c
	Fortin white tea	0.85±0.05a	0.58±0.01b

2.3 寒潮过程对茶树叶片保护酶活性的影响

抗氧化酶是保护性酶,在低温条件下,它们与活体氧和自由基发生反应,保护了细胞膜,过氧化物酶(POD)是用以清除逆境过程中产生的过氧化氢,减轻过氧化氢对细胞的伤害。图 3-a 反映了寒潮期间茶树叶片 POD 活性的变化情况,曲线表明 11 月 23 日至 29 日,4 种茶树叶片 POD 活性急剧上升,而后,叶片中 POD 活性持续缓慢增长,最后趋于平稳,12 月 5 日 4 种茶树叶片 POD 活性较 11 月 23 日分别提高了‘龙井 43 号’ $2.35 \text{ U g}^{-1}\text{Fw min}^{-1}$ 、‘鸠坑’ $2.68 \text{ U g}^{-1}\text{Fw h}^{-1}$ 、‘乌牛早’ $2.70 \text{ U g}^{-1}\text{Fw h}^{-1}$ 、‘福鼎大白茶’ $2.88 \text{ U g}^{-1}\text{Fw h}^{-1}$,4 种茶树叶片 POD 活性由大到小分别为‘福鼎大白茶’>‘乌牛早’>‘鸠坑’>‘龙井 43 号’。

MDA 含量的高低可以反映植物遭受逆境伤害的程度,图 3-b 为寒潮期间 MDA 含量的变化,曲线表明在寒潮过程中,4 种茶树叶片中 MDA 含量的呈现较明显且相似的变化规律,11 月 23 日至 12 月 1 日期间,MDA 含量显著升高,12 月 3 日至 12 月 5 日,MDA 含量下降,表明膜脂过氧化反应在减少,12 月 5 日值稍低于 11 月 23 日的值,说明这 4 种茶树可以较好的适应此次寒潮过程,并且基本能够自我调节恢复,初步表明此次寒潮的过程没有对茶树叶片产生不可恢复的伤害。研究发现‘龙井 43 号’和‘鸠坑’叶片中 MDA 含量显著高于‘乌牛早’和‘福鼎大白茶’。

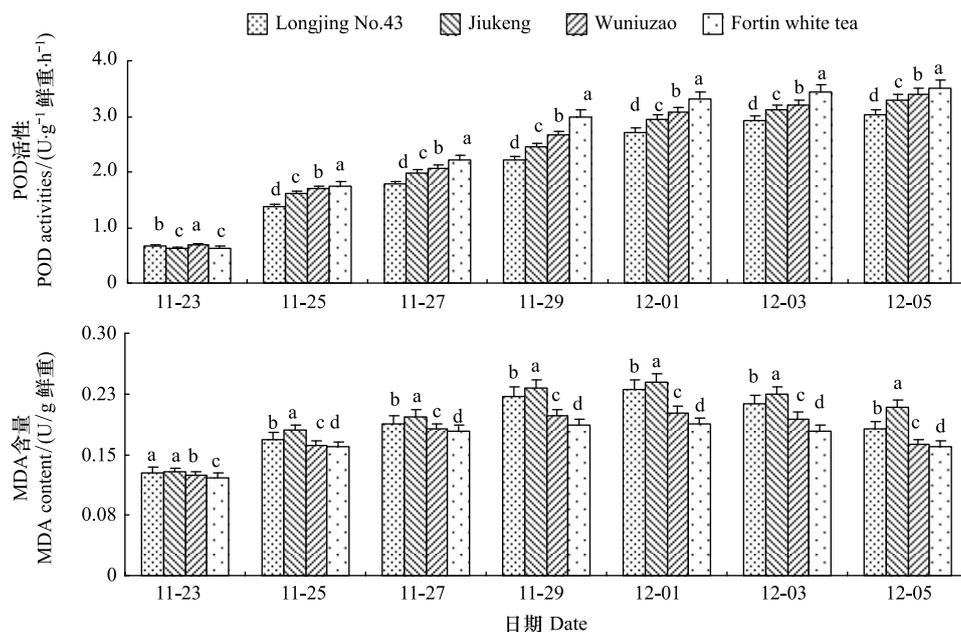


图 3 寒潮过程中 4 种茶树叶片 POD 活性 (a) 和 MDA 含量 (b)

Fig. 3 Changes of POD activities (a) and MDA content (b) in four *Camellia sinensis* leaves during the cold wave

2.4 寒潮过程中 4 种茶树叶片光合和保护酶指标与气象因子的相关性分析

寒潮过程中 4 种茶树叶片光合和保护酶指标与日平均气温、日平均相对湿度、日最低、最高气温、日最低、最高相对湿度的相关性系数表如下表 4,由表可知,各茶树品种的叶绿素总量、 P_{max} 、AQY、 F_v/F_m 、 q_N 与日最低气温呈正相关且相关系数最大,而 L_s 、POD 与日最低气温呈负相关且相关系数绝对值最大,‘鸠坑’的 MDA 含量与日平均气温相关系数最大。表明此次寒潮过程中对 4 种茶树光合和抗氧化酶活性影响最大的因子为日最低气温。不同品种的茶树与各气象因子相关系数不同。除日最低气温外,日最低相对湿度与 P_{max} 和 AQY 的相关性较好。

2.5 茶树抗寒性综合评价结果

前人用主成分分析的方法确定植物抗性^[29-31],本文对 4 种茶树在此次寒潮过程中叶片的光合参数和抗氧化酶的指标进行主成分分析,结果如下表 5,由表可知,前两种成分累计贡献率达到了 89.69%,表明前两个主成分已经把全部指标提供信息的 89% 以上反映了出来,可认为前两种成分即为所有指标中的主成分,由于

低温为寒潮对茶树影响的主要因素,因此这两个主成分能够充分的反映 4 种茶树的抗寒性,第一主成分中 MDA 和 Fv/Fm 特征系数较大,第二主成分中 POD 特征系数较大,说明 MDA、Fv/Fm 和 POD 是影响茶树生命活动的主要因子。

表 4 4 种茶树叶片光合和保护酶指标与气象要素的相关系数

Table 4 Correlation coefficient of photosynthetic and antioxidant indexes and meteorological factors of four *Camellia sinensis* leaves

品种 Varieties	各项指标 Indexs	日最低气温 Daily Minimum temperature /($^{\circ}\text{C}$)	日最低相对湿度 Daily minimum relative humidity /(%)	日平均气温 Daily mean temperature /($^{\circ}\text{C}$)	日平均相对湿度 Daily mean relative humidity /(%)	日最高气温 Daily highest temperature /($^{\circ}\text{C}$)	日最高相对湿度 Daily maximum relative humidity /(%)
龙井 43 号 Longjing No.43	Chl	0.85 *	0.71	0.86 *	0.74	-0.55	0.71
	Pmax	0.96 **	0.89 **	0.94 **	0.87 *	0.90 **	0.77 *
	AQY	0.95 **	0.90 **	0.94 **	0.87 *	0.82 *	0.79 *
	Ls	-0.81 *	-0.66	-0.78 *	-0.71	-0.61	-0.74
	Fv/Fm	0.87 *	0.76 *	0.85 *	0.76 *	0.64	0.74 *
	qN	0.93 **	0.80 *	0.86 *	0.84 *	0.90 **	0.78 *
	POD	-0.48	-0.40	-0.46	-0.37	-0.16	-0.32
	MDA	-0.80 *	-0.72	-0.80 *	-0.74	-0.57	-0.76 *
鸠坑 Jiukeng	Chl	0.86 *	0.74	0.85 *	0.77 *	0.70	0.85 *
	Pmax	0.96 **	0.88 **	0.94 **	0.85 *	0.84 *	0.75
	AQY	0.94 **	0.89 **	0.93 **	0.82 *	0.80 *	0.67
	Ls	-0.65	-0.54	-0.63	-0.60	-0.35	-0.71
	Fv/Fm	0.85 *	0.78 *	0.80 *	0.82 *	0.62	0.84 *
	qN	0.91 **	0.74	0.83 *	0.81 *	0.81 *	0.79 *
	POD	-0.52	-0.48	-0.53	-0.43	-0.23	-0.36
	MDA	-0.79 *	-0.72	-0.80 *	-0.69	-0.53	-0.67
乌牛早 Wuniuzao	Chl	0.88 **	0.75	0.86 *	0.75	0.68	0.81 *
	Pmax	0.97 **	0.91 **	0.96 **	0.86 *	0.86 *	0.72
	AQY	0.94 **	0.89 **	0.93 **	0.83 *	0.79 *	0.70
	Ls	-0.59	-0.52	-0.57	-0.55	-0.25	-0.68
	Fv/Fm	0.81 *	0.69	0.79 *	0.77 *	0.63	0.87 *
	qN	0.95 **	0.84 *	0.87 *	0.87 *	0.89 **	0.78 *
	POD	-0.55	-0.48	-0.53	-0.43	-0.23	-0.36
	MDA	-0.83 *	-0.77 *	-0.82 *	-0.80 *	-0.66	-0.77 *
福鼎大白茶 Fortin white tea	Chl	0.93 **	0.79 *	0.89 **	0.81 *	0.79 *	0.80 *
	Pmax	0.95 **	0.89 **	0.94 **	0.84 *	0.81 *	0.71
	AQY	0.92 **	0.88 **	0.92 **	0.80 *	0.77 *	0.64
	Ls	-0.64	-0.53	-0.61	-0.60	-0.35	-0.68
	Fv/Fm	0.84 *	0.77 *	0.83 *	0.84 *	0.90 **	0.78 *
	qN	0.92 **	0.77 *	0.86 *	0.80 *	0.88 **	0.79 *
	POD	-0.60	-0.53	-0.57	-0.49	-0.28	-0.43
	MDA	-0.89 **	-0.81 *	-0.89 **	-0.80 *	-0.75	-0.70

1、* 表示在 0.05 水平上显著, ** 表示在 0.01 水平上显著。

2、Chl(Chlorophyll content)代表叶绿素含量;Pmax(Maximum photosynthetic rate)代表最大净光合速率;AQY(Apparent Quantum Yield)代表表观量子效率;Ls(Stomatal limiting value)代表气孔限制值;Fv/Fm(Maximal photochemical efficiency)代表 PSII 的最大光化学效率;qN(Non-photochemical quenching)代表非光化学淬灭系数;POD(Peroxidase)代表过氧化物酶;MDA(Malondialdehyde)代表丙二醛。

根据上述指标与抗寒性关系,由主成分的特征向量计算每个茶树品种的主成分得分,由于主成分之间是相互独立且有着不同贡献率,因此,主成分的得分就是加权值,权重就是主成分对应的贡献率^[30-31],表 6 为此

次寒潮过程中茶树的各指标得分,由分值得到4种茶树的抗寒性为:福鼎大白茶>乌牛早>鸠坑>龙井43号。

表5 寒潮过程中4种茶树光合和抗氧化指标主成分分析

Table 5 Principal component result of photosynthetic and antioxidant indicators of four *Camellia sinensis* during the cold wave

光合和抗氧化指标 Photosynthetic and antioxidant indicators	规格化特征向量 The normalized eigenvector							
	因子1 Factor 1	因子2 Factor 2	因子3 Factor 3	因子4 Factor 4	因子5 Factor 5	因子6 Factor 6	因子7 Factor 7	因子8 Factor 8
叶绿素总量 Chl Chlorophyll content	0.3569	0.3508	-0.3211	0.2911	0.3848	-0.3966	0.4941	-0.1105
最大光合速率 Pmax Maximum photosynthetic rate	0.3665	0.0269	0.5493	0.2083	0.1805	0.2410	-0.1398	-0.6400
表观量子效率 AQY Apparent quantum yield	0.3706	-0.1241	0.4947	-0.0067	0.3112	0.0164	0.0748	0.7070
气孔限制值 Ls Stomatal limiting value	-0.3612	0.1653	0.3862	-0.6234	0.1726	-0.1458	0.4701	-0.1802
最大光化学量子产量 Fv/Fm Maximal photochemical efficiency	0.3730	0.2090	-0.2912	-0.3476	-0.1063	0.7244	0.2715	0.0428
非光化学淬灭 qN Non-photochemical quenching	0.3602	0.3417	0.2348	-0.0976	-0.7490	-0.3547	0.0154	0.0422
过氧化物酶 POD Peroxidase	-0.2472	0.8169	0.0710	0.0682	0.2075	0.1286	-0.4150	0.1735
丙二醛 MDA Malondialdehyde	-0.3749	0.0759	0.2373	0.5901	-0.2781	0.3100	0.5134	0.1104
No	特征值 Eigenvalues		贡献率% Contribution		累计贡献率% Cumulative contribution			
1	6.2680		78.3499		78.3499			
2	0.9069		11.3361		89.6860			
3	0.4674		5.8419		95.5279			
4	0.2040		2.5499		98.0778			
5	0.0859		1.0733		99.1511			
6	0.0404		0.5052		99.6563			
7	0.0229		0.2864		99.9427			
8	0.0046		0.0573		100.0000			

表6 寒潮过程中4种茶树的抗寒性得分

Table 6 The cold resistance scores of four *Camellia sinensis* during the cold wave

得分 scores	福鼎大白茶 Fortin white tea	乌牛早 Wuniuzao	鸠坑 Jiukeng	龙井43号 Longjing No.43
平均得分 Average scores	8.38	1.71	-3.21	-6.88
抗寒性排名 Hardiness ranking	1	2	3	4

3 讨论与结论

研究认为此次寒潮过程中对茶树影响最大的因子为日最低气温,即日最低气温是影响茶树的光合和生理生化的主要因子。研究表明4个品种茶树叶片中叶绿素含量随气温的降低而减小,随气温的升高而增加。低温不仅影响了叶绿体功能的正常运转,也对合成叶绿素色素的酶的活性产生了抑制,也有人认为低温加速了叶绿素的分解且低温使植物体代谢减慢,合成叶绿素的底料缺乏,从而使植物叶片中的叶绿素含量降

低^[32-33],类胡萝卜素的的变化与叶绿素 a、b 相反,叶绿素的变化与净光合速率的变化一致,这与前人结果一致^[29]。此次寒潮过程中,随着日最低气温的下降,4 种茶树的 P_{max} 、表观光量子效率(AQY)都呈下降趋势,当温度缓慢回升时, P_{max} 、表观光量子效率(AQY)值又逐渐升高。低温胁迫对光合作用的影响不仅仅是造成光合机构的损伤,同时也影响光合电子传递和光合磷酸化以及暗反应有关的酶系^[34]。吴雪霞等^[35]认为低温降低了叶绿素 b 的含量,叶绿素 b 与叶片的光能捕获能力密切相关,进而影响叶片固定 CO_2 的能力,造成 AQY 的降低。4 种茶树叶片的气孔限制值随温度的降低而升高,表明此时导致茶树光合速率下降的原因主要为气孔限制,此外,空气湿度也对气孔限制值的变化有一定影响^[36]。

叶绿素荧光参数是研究低温逆境对植物光系统活性影响的主要探针^[37],低温胁迫可能引起 F_v/F_m 的下降^[38]。本研究证实 4 种茶树叶片的 F_v/F_m 随着日最低气温的降低而降低,由于 F_v/F_m 在非胁迫条件下变化很小,只有在胁迫发生时才发生明显改变,因而表明此次寒潮低温对茶树叶片产生光抑制,可能的原因是低温降低了 Rubisco 活性,使 F_v/F_m 值降低,这与孔海云^[13]、刘慧英^[15]等的研究结果一致。 q_N 在此次寒潮过程中呈现先降低后升高的趋势, q_N 是指由非光辐射能量耗散等引起的荧光淬灭,它反映了 PS II 中色素吸收的光能不能被用于光合电子传递而以热能形式耗散的部分^[39-41],它在一定程度上可以保护光合作用,低温使 q_N 降低,这与和红云^[14]的研究结果不一致,可能是不同物种对 q_N 存在一定影响所致,福鼎大白茶下降幅度最小,表明它能通过耗散更多的剩余能量来抵御低温的伤害。

植物在受到低温胁迫时,体内会积累活性氧自由基,使细胞膜的结构和功能遭到破坏,叶片中的保护酶系统控制着活性氧自由基的产生和消除^[42]。本研究表明寒潮期间 POD 活性在此次寒潮及恢复过程中始终呈升高趋势,说明低温环境下,茶树产生了更多的 POD 来清除低温产生的活性氧。在气温恢复期间 POD 活性继续升高,这与前人研究结果不一致^[23],可能是由于 POD 的多功能性,POD 跟植物的生长、发育和抗性等均有关^[21]。已有研究认为抗寒性强的品种体内保护酶类活性较高是其抗寒性强的原因之一^[22,43]。因此可以初步判断四种茶树的抗寒性强弱为福鼎大白茶>乌牛早>鸠坑>龙井 43 号。这与黄海涛等^[44]的研究认为抗寒性乌牛早>龙井 43 号结果相一致。MDA 含量随着气温降低而升高,这是由于胁迫加剧,过多的自由基与膜脂发生过氧化反应,产生更多的 MDA,而 MDA 又引起蛋白质与核算等大分子物质的交联聚合反应,阻塞细胞膜物质运输通道,对细胞膜产生更深的毒害作用^[45]。MDA 的含量直接反映了植物体内脂质过氧化程度,间接反映细胞受伤害程度,因此,茶树体内的 MDA 含量越高,茶树受到的毒害越大,该茶树的抗寒性越差^[46],这说明‘乌牛早’与‘福鼎大白茶’的抗寒性要高于‘龙井 43 号’和‘鸠坑’。在恢复期间,MDA 含量逐渐下降,表明细胞受伤害程度减轻,其含量最终可以恢复到初始水平,表明此次寒潮过程对茶树未产生不可逆转的伤害。这与前人研究结果相一致^[47-48]。

通过对寒潮过程中光合特征量和抗氧化酶活性进行主成分分析,各主成分抗寒得分顺序为:福鼎大白茶>乌牛早>鸠坑>龙井 43 号,结果与试验实际观测结果一致,表明‘福鼎大白茶’的抗寒性最强,‘龙井 43 号’最弱,该结果与蒋国庆^[49]的研究认为抗寒性‘乌牛早’>‘福鼎大白茶’不符,可能是由于本实验是自然条件下一次短期的室外的寒潮过程,温度、相对湿度和太阳辐射、风等综合作用对茶树光合和保护酶活性产生影响。

本文首次研究了寒潮过程对田间茶树的光合特性和抗氧化酶活性的影响,分析茶树各指标与天气要素间的相关性,确定寒潮期间对茶树影响最大的气象要素,并利用主成分分析方法对茶树进行抗寒性评价,得到不同茶树品种的抗寒性强弱。但是本研究仅对一次短暂的寒潮过程对茶树的影响进行了研究,且寒潮恢复期间温度未恢复至最开始水平,因此温度对茶树还存在一定影响,得出的 4 种茶树抗寒性也有待进一步验证,今后可进一步进行人工控制试验来验证茶树不同品种的抗寒性。

参考文献 (References):

- [1] 张玉翠,王连翠. 低温对茶树叶片膜透性和保护酶活性的影响. 北方园艺, 2010, (9): 38-40.
- [2] 何孝延. 福建乌龙茶品种资源抗寒性鉴定与评价. 中国种业, 2004, (5): 29-31.
- [3] 张鹏,韦莹莹,曹乃和,彭小燕,黄亮. 江苏寒潮过程的天气特征及预报指标 // 第 28 届中国气象学会年会——S3 天气预报灾害天气研

- 究与预报. 厦门, 2011.
- [4] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
- [5] 刘伟, 艾希珍, 梁文娟, 王洪涛, 刘升学, 郑楠. 低温弱光下水杨酸对黄瓜幼苗光合作用及抗氧化酶活性的影响. 应用生态学报, 2009, 20(2): 441-445.
- [6] Zhu X C, Song F B, Xu H W. Arbuscular mycorrhizae improves low temperature stress in maize via alterations in host water status and photosynthesis. *Plant and Soil*, 2010, 331(1/2): 129-137.
- [7] 王学文, 付秋实, 王玉珏, 张京红, 路河, 郭仰东. 水分胁迫对番茄生长及光合系统结构性能的影响. 中国农业大学学报, 2010, 15(1): 7-13.
- [8] 陈年来, 王兴虎, 安黎哲, 王刚. 低温对厚皮甜瓜幼苗光合特性的影响. 冰川冻土, 2009, 31(5): 986-991.
- [9] 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(4): 628-632.
- [10] 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(2): 259-265.
- [11] Li X G, Wang X M, Meng Q W, Zou Q. Factors limiting photosynthetic recovery in sweet pepper leaves after short-term chilling stress under low irradiance. *Photosynthetica*, 2004, 42(2): 257-262.
- [12] 郭卫东, 郑建树, 张真真, 陈文荣, 郭延平. 短暂低温对佛手光合生理的影响. 生态学报, 2009, 29(5): 2286-2293.
- [13] 孔海云, 张丽霞, 王日为. 低温与光照对茶树叶片叶绿素荧光参数的影响. 茶叶, 2011, 37(2): 75-78.
- [14] 和红云, 薛琳, 田丽萍, 陈远良. 低温胁迫对甜瓜幼苗叶绿素含量及荧光参数的影响. 北方园艺, 2008, (4): 13-16.
- [15] 刘慧英, 朱祝军, 史庆华. 低温胁迫下嫁接对西瓜光合特性及叶绿素荧光参数影响的研究. 石河子大学学报: 自然科学版, 2007, 25(2): 163-167.
- [16] Liu W Y, Yu K M, He T F, Li F F, Zhang D X, Liu J X. The low temperature induced physiological responses of *Avena nuda* L., a cold-tolerant plant species. *The Scientific World Journal*, 2013, 2013: Article ID 658793.
- [17] Guan Y J, Hu J, Wang X J, Shao C X. Seed priming with chitosan improves maize germination and seedling growth in relation to physiological changes under low temperature stress. *Journal of Zhejiang University Science B*, 2009, 10(6): 427-433.
- [18] Aroca R, Irigoyen J J, Sánchez-Díaz M. Photosynthetic characteristics and protective mechanisms against oxidative stress during chilling and subsequent recovery in two maize varieties differing in chilling sensitivity. *Plant Science*, 2001, 161(4): 719-726.
- [19] Allen D J, Ort D R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(1): 36-42.
- [20] 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(4): 1566-1578.
- [21] 黄华涛, 刘祖生, 庄晚芳. 茶树抗寒生理的研究——酶和细胞膜透性与茶树抗寒性. 茶叶科学, 1986, 6(1): 41-48.
- [22] 武雁军, 刘建辉. 低温胁迫对厚皮甜瓜幼苗抗寒性生理生化指标的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2007, 35(3): 139-143.
- [23] 刘伟, 曲凌慧, 刘洪庆, 杨德翠, 刘新. 低温胁迫对葡萄保护酶和氧自由基的影响. 北方园艺, 2008, (5): 21-24.
- [24] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [25] 胡文海, 喻景权. 低温弱光对番茄叶片光合作用和叶绿素荧光参数的影响. 园艺学报, 2001, 28(1): 41-46.
- [26] Rabinowitch H D, Sklan D. Sunscald tolerance in tomatoes: Role of superoxide dismutase. *Planta*, 1980, 148(2): 162-167.
- [27] Li H S. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2000: 164-167.
- [28] 刘建锋, 杨文娟, 江泽平, 郭泉水, 金江群, 薛亮. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, 2011, 31(20): 5999-6004.
- [29] 邵怡若, 许建新, 薛立, 张柔, 吴彩琼, 卢广超. 低温胁迫时间对 4 种幼苗生理生化及光合特性的影响. 生态学报, 2013, 33(14): 4237-4247.
- [30] 冯慧芳, 薛立, 任向荣, 傅静丹, 郑卫国, 史小玲. 4 种阔叶幼苗对 PEG 模拟干旱的生理响应. 生态学报, 2011, 31(2): 371-382.
- [31] 谭雪红, 高艳鹏, 郭小平, 赵廷宁, 王亮. 五种高速公路边坡绿化植物的生理特性及抗旱性综合评价. 生态学报, 2012, 32(16): 5076-5086.
- [32] 梁李宏, 梅新, 林锋, 夏军, 刘术金, 王金辉. 低温胁迫对腰果幼苗叶片组织结构和生理指标的影响. 生态环境学报, 2009, 18(1): 317-320.
- [33] 王晨光, 王希, 苍晶, 杨丽娟. 低温胁迫对水稻幼苗抗冷性的影响. 东北农业大学学报, 2004, 35(2): 205-207.
- [34] 何洁, 刘鸿先, 王以柔, 郭俊彦. 低温与植物的光合作用. 植物生理学通讯, 1986, (2): 1-6.
- [35] 吴雪霞, 陈建林, 查丁石. 低温胁迫对茄子幼苗叶片光合特性的影响. 华北农学报, 2008, 23(5): 185-189.

- [36] 张婷华, 杨再强, 李叶萌, 张波. 相对湿度对黄瓜叶片光合特性的影响. 气象科技, 2013, 41(6): 1128-1133.
- [37] Sanchez-Blanco M J, Ferrandez T, Navarro A, Bañon S, Alarcón J J. Effects of irrigation and air humidity preconditioning on water relations, growth and survival of *Rosmarinus officinalis* plants during and after transplanting. Journal of Plant Physiology, 2004, 161(10): 1133-1142.
- [38] 任华中, 黄伟, 张福垚. 低温弱光对温室番茄生理特性的影响. 中国农业大学学报, 2002, 7(1): 95-101.
- [39] 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(1): 71-82.
- [40] Hunter N P A, Öquist G, Hurry V M, Krol M, Falk S, Griffith M. Photosynthesis, photoinhibition and low temperature acclimation in cold tolerant plants. Photosynthesis Research, 1993, 37(1): 19-39.
- [41] Long S P, East T M, Baker N R. Chilling damage to photosynthesis in young *Zea mays* L. Effects of light and temperature variation on photosynthetic CO₂ assimilation. Journal of Experimental Botany, 1983, 34(2): 177-188.
- [42] 冯建灿, 张玉洁, 杨天柱. 低温胁迫对喜树幼苗 SOD 活性、MDA 和脯氨酸含量的影响. 林业科学研究, 2002, 15(2): 197-202.
- [43] 王淑杰, 王连君, 王家民, 李亚东. 抗寒性不同的葡萄品种叶片中氧化酶活性及变化规律. 中外葡萄与葡萄酒, 2000, (3): 29-30.
- [44] 黄海涛, 余继忠, 张伟, 周铁锋. 电导法配合 Logistic 方程鉴定茶树抗寒性的探讨. 浙江农业科学, 2009, (3): 577-579.
- [45] 何跃君, 薛立, 任向荣, 曹鹤, 梁丽丽, 徐燕. 低温胁迫对六种苗木生理特性的影响. 生态学杂志, 2008, 27(4): 524-531.
- [46] 粟本文. 对低温胁迫影响茶树体内生理过程的研究综述. 茶业通报, 1992, 14(3): 21-24.
- [47] Foyer C H, Descourvières P, Kunert K J. Protection against oxygen radicals: an important defence mechanism studied in transgenic plants. Plant, Cell & Environment, 1994, 17(5): 507-523.
- [48] 马怀宇, 刘国成, 吕德国, 秦嗣军. 低温对‘寒富’苹果花芽呼吸和抗氧化酶活性的影响. 北方园艺, 2011, (14): 1-5.
- [49] 蒋庆国. 陕南茶区引种茶树抗寒性比较分析[D]. 西安: 西北农林科技大学, 2011.