

文章编号: 1674-8085 (2022) 02-0041-07

# 恢复期不同光强对低夜温后番茄叶片快速叶绿素 荧光诱导动力学特征的影响

\*胡文海<sup>1,2</sup>, 齐超<sup>1</sup>, 胡雪华<sup>1,2</sup>, 闫小红<sup>1,2</sup>, 李晓红<sup>1,2</sup>

(1.井冈山大学生命科学学院,江西,吉安 343009;2.江西省红壤丘陵区农业环境污染防控重点实验室,江西,吉安 343009)

**摘要:**为探讨低夜温后不同光强恢复对番茄叶片光合机构的影响,以番茄品种“中蔬4号”为材料,幼苗在5℃低夜温处理12h后,移入人工气候室(18-28℃)弱光(约100 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)或强光(约1200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)下恢复8h,观测叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线在低夜温及恢复期的变化。结果表明,低夜温虽然未导致光抑制的发生,但降低了番茄叶片的光合性能。低夜温未影响单位叶面积对光能的吸收(ABS/CS)与捕获(TRo/CS),但降低了用于电子传递的光能(ETo/CS),同时也诱导了热耗散(DIo/CS)的增加。低夜温未对PSII供体侧放氧复合体(OEC)产生影响,但阻碍了PSII受体侧QA向QB的电子传递。恢复期强光加剧了番茄叶片光合性能的下降,并导致光抑制的发生。恢复期强光还显著降低了ABS/CS、TRo/CS和ETo/CS,促进了DIo/CS的增加,但随着强光胁迫时间延长热耗散的保护作用有所下降。恢复期强光造成OEC的伤害,严重阻碍了光合电子传递的进行,且对PSII的破坏程度大于PSI。可见,恢复期弱光处理有利于叶片光合性能的增强和光合电子传递的恢复。

**关键词:**番茄;低夜温;光强;恢复期;快速叶绿素荧光诱导动力学曲线

中图分类号: S642.2

文献标识码: A

DOI:10.3969/j.issn.1674-8085.2022.02.007

## EFFECTS OF DIFFERENT LIGHT INTENSITIES ON CHLOROPHYLL FLUORESCENCE TRANSIENT IN LEAVES OF TOMATO DURING RECOVERY PERIOD AFTER LOW NIGHT TEMPERATURE

\*HU Wen-hai<sup>1,2</sup>, QI Chao<sup>1</sup>, HU Xue-hua<sup>1,2</sup>, YAN Xiao-hong<sup>1,2</sup>, LI Xiao-hong<sup>1,2</sup>

(1. School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China;

2. Key Laboratory of Agricultural Environmental Pollution Prevention and Control in Red Soil Hilly Region of Jiangxi Province, Ji'an, Jiangxi 343009, China)

**Abstract:** In order to investigate the effects of different light intensities on the functional activities of the photosynthetic apparatus of tomato during recovery period after low night temperature, tomato (Zhongshu No.4) was used for this experiment. Tomato seedlings were cultured in artificial climate chamber at temperature range approximately 18-28 °C, photosynthetic photo flux density (PPFD) approximately 600 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 12-h photoperiod. The seedlings were transferred to artificial climate box (ZRY-YY1000, Ningbo) at 5 °C low night temperature (LNT) for overnight (19:00-7:00) exposure in the dark. On the following morning, the seedlings were transferred to the artificial climate chamber and exposed to low light (LL, approximately 100 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>) or highlight (HL, approximately 1200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>). Throughout the experiment, chlorophyll fluorescence transient was examined in the youngest developmental leaf under low night temperature and subsequent recovery periods.

收稿日期: 2021-10-16; 修改日期: 2021-11-20

基金项目: 江西省自然科学基金重点项目(20192ACB20017)

作者简介: \*胡文海(1973-), 男, 江西吉安人, 教授, 博士, 主要从事植物逆境生理方面的研究(Email:huwenhai@jgsu.edu.cn).

The results showed that LNT reduced the photosynthetic performance of PSII in tomato leaves, but not induced photoinhibition. LNT also did not affect the specific energy fluxes per unit area for absorption (ABS/CS) and trapping (TRo/CS), however, decreased electron transport (ETo/CS) and increased dissipation energy fluxes per unit area (Dlo/CS). LNT did not disrupted the oxygen-evolving complex (OEC), but blocked the electron transfer from  $Q_A$  to  $Q_B$ . During the recovery period, high light aggravated the decline of photosynthetic performance and led to the occurrence of photoinhibition. High light also decreased the ABS/CS, TRo/CS and ETo/CS. High light induced the increase of Dlo/CS, however, the protective capability of energy dissipation was reduced to some extent with the time. High light not only disrupted the OEC, but also seriously blocked the photosynthetic electron transfer, and the damage to electron transfer of PSII was greater than that of PSI. Low light was beneficial to the recovery of photosynthetic performance and electron transfer of tomato leaves during the recovery period after LNT.

**Key words:** *Solanum lycopersicum* L.; low light temperature; light intensity; recovery period; chlorophyll fluorescence transient

目前,我国设施园艺仍主要以日光温室和塑料大棚等保温型设施为主,在冬季如果没有辅助加温措施,蔬菜的设施栽培常会遭遇夜间低温并对作物造成伤害。光合作用是对低温敏感的生理代谢过程,研究表明,夜间低温可降低作物叶片叶绿素含量<sup>[1]</sup>和 Rubisco 酶活性<sup>[2]</sup>,并抑制叶片中淀粉水解转运使其积累在源叶中<sup>[3]</sup>,从而造成作物光合碳同化能力的下降。

番茄作为一种喜温蔬菜作物,夜间低温是影响冬春季节设施番茄生长发育及产量的重要因素之一<sup>[4]</sup>,李天来课题组在夜间低温对番茄生长发育的影响方面进行了系统研究。夜间低温降低了番茄净光合速率,其原因既有气孔限制因素,也有羧化限制因素<sup>[5]</sup>。夜间低温也对叶绿体造成伤害,导致叶绿体基粒片层排列松散<sup>[6]</sup>。夜间低温还导致源叶中淀粉等光合末端产物的积累,从而对光合作用产生反馈抑制<sup>[4]</sup>。短期 9 °C 夜间低温处理使得番茄叶片光系统 II (PSII) 发生可逆光抑制,降低了 PSII 的潜在活性,减少了 PSII 天线吸收的光能分配到光化学反应中心,但增加了对热耗散的分配<sup>[7-9]</sup>。

由于低夜温后次日晴天将会导致设施内的温度和光照强度均大幅增加,虽然关于低夜温对番茄光合生理特性的影响已有较多研究,但对低夜温后次日较高温度下番茄的光合生理对不同光强的响应研究较少,尤其是对番茄叶片 PSII 反应中心光能

吸收、转换、以及受体侧和供体侧活性等的影响并不清楚。快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP 曲线)包含了 PSII 的原初光化学反应及光合机构的结构和状态等信息,通过对 OJIP 曲线参数(JIP-test 参数)的定量分析可以获悉环境因子影响下植物光合机构的变化<sup>[10-11]</sup>。为此,本研究以番茄为材料,研究低夜温后次日不同光强对番茄叶片快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响,探索光照在低夜温后光合机构恢复中的作用,为指导番茄设施栽培提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料和处理

#### 1.1.1 实验材料

我们研究中供试番茄品种为中蔬 4 号(*Solanum lycopersicum* L. cv Zhongshu No.4),该品种为中国农业科学院蔬菜花卉研究所从 802-19-4(西农 72-4 粉选系)×802-12-7(丰玛 Tm2nv 粉选系)的杂交后代中经多代系选而育成的稳定品种,为中熟品种,无限生长型,为露地栽培品种,也适应于保护地栽培<sup>[12]</sup>。

#### 1.1.2 实验处理

试验于 2019 年 9-11 月在井冈山大学生命科学学院进行。我们将番茄种子播种于装有草碳土的圆

形塑料花盆(上口直径 15 cm, 高 12 cm)中, 置于人工气候室内培养。实验期间人工气候室温度变化范围约为 18-28 °C, 采用 LED 植物生长灯提供约  $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光照, 光照时间 7:00-19:00, 浇灌园试营养液进行水肥管理。当幼苗长至六叶一心时, 我们选取长势基本一致的幼苗于 19:00 移入冷光源人工气候箱(ZRY-YY1000, 宁波赛福)中进行 5 °C 低夜温处理 12 h; 于次日 7:00 将低夜温处理的幼苗移入人工气候室恢复处理, 其中一半移至约  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  弱光下恢复, 另一半移至约  $1200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  强光下恢复, 恢复期间室内温度约为 25-28 °C。分别于处理当日 7:00 (处理前)、处理次日 7:00 (低夜温 12 h) 和 8:00 (恢复 1 h)、11:00 (恢复 4 h) 和 15:00 (恢复 8 h) 时测定各植株顶端第一片完全展开叶的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)。

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的测定和 JIP-test 参数计算

采用便携式植物效率仪 Handy-PEA (Hansatech, 英国)测定叶片 OJIP 曲线。叶片暗适应 30 min, OJIP 曲线由  $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  红光诱导, 测定时间为 2 s, 将获得的 OJIP 曲线进行 JIP-test 分析。

JIP-test 参数的计算方法和含义参见李鹏民等文献<sup>[11]</sup>, 文中涉及到的参数包括  $F_v/F_m$ : 最大光化学效率;  $PI_{ABS}$ : 以吸收光能为基础的性能指数;  $Mo$ : OJIP 荧光诱导曲线的初始斜率;  $\psi_o$ : 捕获的激子将电子传递到电子传递链中超过  $Q_A$  的其它电子受体的概率;  $\phi E_o$ : 用于电子传递的量子产额;  $\phi D_o$ : 用于热耗散的量子比率;  $\phi R_o$ : 用于还原 PSI 受体侧末端电子受体的量子产额;  $V_i$ : I 点时的相对可变荧光强度;  $V_j$ : J 点时的相对可变荧光强度;  $ABS/CS$ : 单位面积吸收的光能;  $TR_o/CS$ : 单位面积捕获的光能;  $ET_o/CS$ : 单位面积电子传递的量子

产额;  $DI_o/CS$ : 单位面积的热耗散; 并按照金立桥等的方法计算  $W_k = (F_k - F_o) / (F_j - F_o)$ <sup>[13]</sup>。

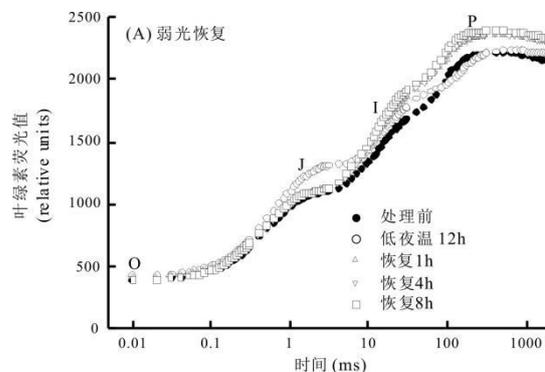
## 1.3 数据处理

利用 PASW Statistics 18 数据分析软件进行实验数据的统计检验。采用 one-way ANVOA 最小显著性差异(LSD)检验, 在  $P < 0.05$  水平上进行分析, 图中不同大小写字母分别代表低夜温后强光和弱光恢复处理在不同时间下的结果具有显著差异, \*代表在同一处理时间下强光和弱光处理间的结果具有显著差异。采用 Origin8.5 绘制图形, OJIP 曲线由各处理平均值绘制而成, JIP-test 参数图由平均值 $\pm$ 标准误绘制而成,  $n=5$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 对快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

如图 1 所示, 低夜温处理 12 h 导致番茄叶片 OJIP 曲线 J 相较处理前明显升高, 而 O、I、P 相则变化不明显。与处理前相比, 弱光下恢复的番茄叶片 OJIP 曲线稍有变形, 其中 O、J 相与处理前没有明显差异, 但 I、P 相稍高于处理前, 且不同恢复期的 OJIP 曲线基本重合。而强光下恢复的番茄叶片 OJIP 曲线发生明显变化, 其中恢复 1 h 时 O 相变化不明显, 但 J、I、P 相稍有下降; 恢复 4 h 时 O 和 J 相上升, 而 I、P 相下降; 恢复 7 h 时, O 相比处理前略有上升, 但比恢复 4 h 时下降, 而 J、I、P 相则均处于最低位。



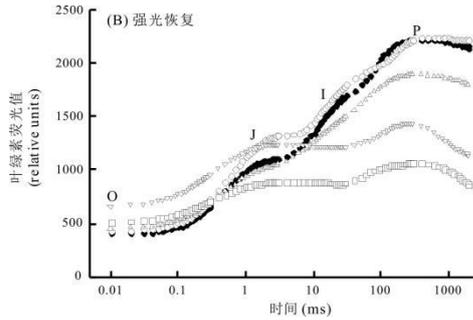


图1 弱光(A)和强光(B)对低夜温后恢复期番茄叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

Fig. 1 Effects of low light (A) and high light (B) on the chlorophyll fluorescence transient in tomato leaves during recovery period after low night temperature

### 2.2 对 PSII 最大光化学效率和光合性能指数的影响

由图2可知,低夜温处理12h并未引起Fv/Fm下降,但PI<sub>ABS</sub>下降了29.5%。弱光下恢复Fv/Fm未有明显变化,PI<sub>ABS</sub>则可恢复至略高于处理前水平;而强光下恢复则导致Fv/Fm和PI<sub>ABS</sub>持续下降,与处理前相比,恢复4h时Fv/Fm和PI<sub>ABS</sub>分别下降了35.3%和96.2%。

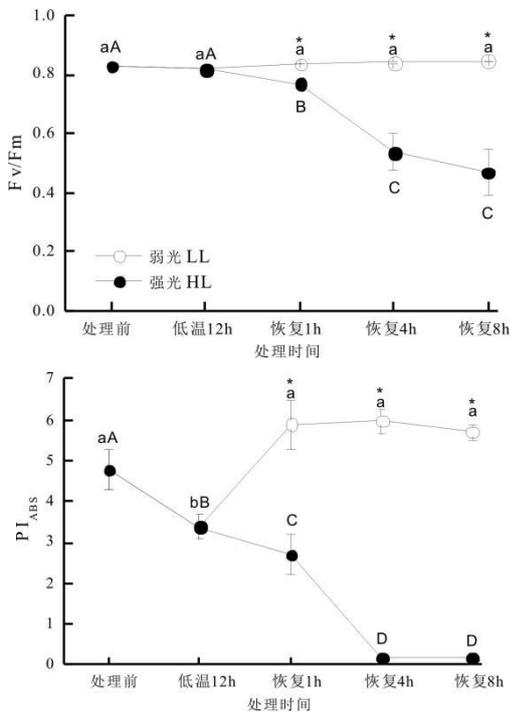


图2 不同光强对低夜温后恢复期番茄叶片PSII最大光化学效率(Fv/Fm)和光合性能指数(PI<sub>ABS</sub>)的影响

Fig. 2 Effects of different light intensities on the maximal quantum efficiency of PSII (Fv/Fm) and photosynthetic performance index (PI<sub>ABS</sub>) in tomato leaves during recovery period after low night temperature

### 2.3 对比活性参数的影响

由图3可知,低夜温处理12h对番茄叶片ABS/CS和TRo/CS未产生影响,但造成ETo/CS下降和DIo/CS增加。恢复期,弱光处理下除DIo/CS恢复至处理前水平外,其它参数均略有上升;强光处理则导致ABS/CS、TRo/CS和ETo/CS大幅下降,但促进了DIo/CS的增强。

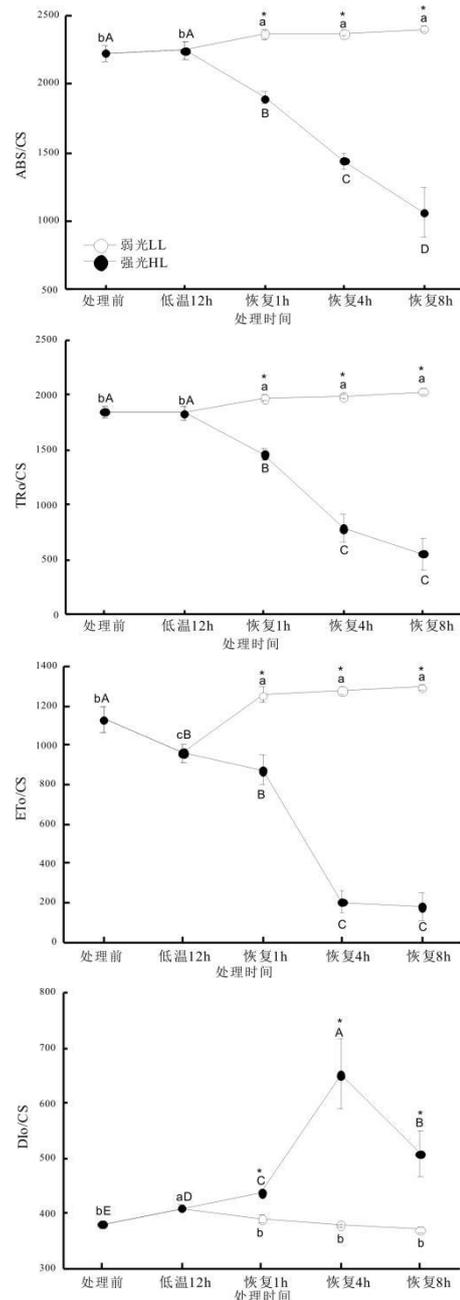


图3 不同光强对低夜温后恢复期番茄叶片单位面积比活性参数的影响

Fig. 3 Effects of different light intensities on the specific energy fluxes per cross section in tomato leaves during recovery period after low night temperature

### 2.4 对 PSII 供体侧和受体侧的影响

由图 4 可知, 低夜温处理 12 h 引起番茄叶片  $W_K$ 、 $\psi_o$ 、 $\phi E_o$  和  $\phi R_o$  略有下降, 但引起了  $V_j$  和  $V_i$  的增加。恢复期, 弱光下除  $\phi R_o$  和  $V_i$  分别低于和高于处理前水平, 其它参数均可恢复至处理前水平; 而强光导致  $W_K$  和  $V_j$  的迅速上升并显著高于处理前水平, 并引起  $\psi_o$ 、 $\phi E_o$ 、 $\phi R_o$  和  $V_i$  显著下降。

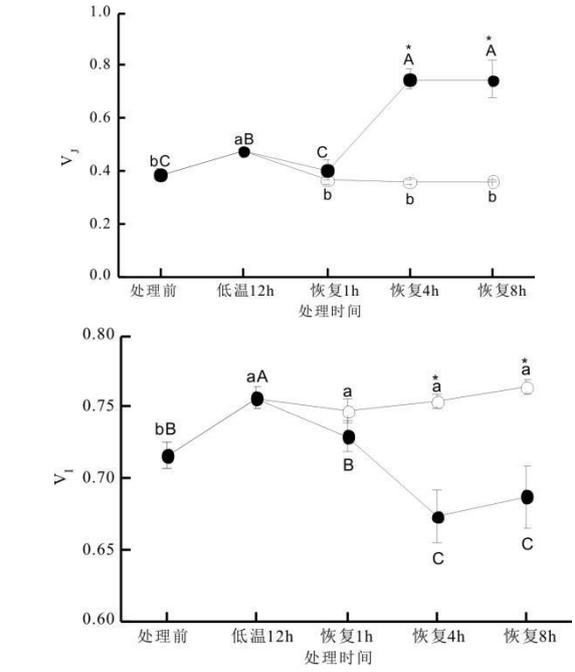
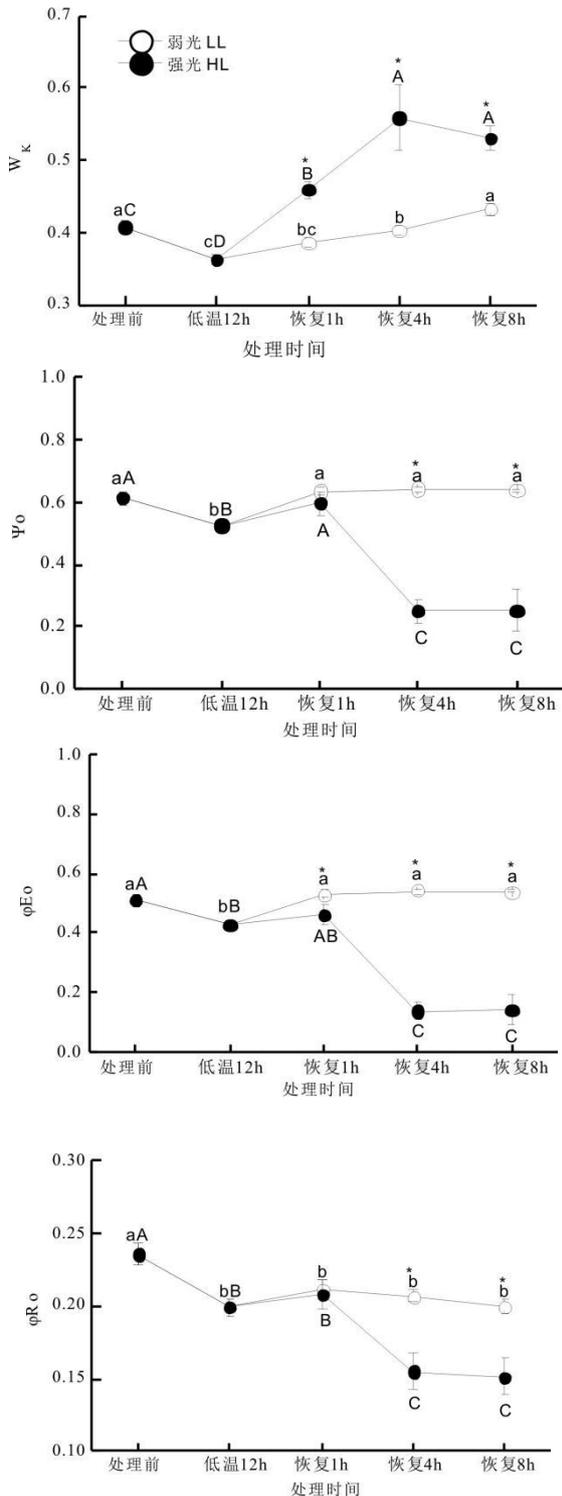


图4 不同光强对低夜温后恢复期番茄叶片PSII供体侧和受体侧的影响

Fig. 4 Effects of different light intensities on the donor and receptor of PSII in tomato leaves during recovery period after low night temperature

### 3 讨论

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线可以反映 PSII 的原初光化学反应及光合机构电子传递状态等过程的变化<sup>[14]</sup>。与处理前相比, 低夜温处理 12 h 及其随后的弱光恢复下番茄叶片 OJIP 曲线形状变化相对较小, 但强光下恢复则导致 OJIP 曲线发生了巨大变化。这意味着短暂的低夜温以及随后的弱光恢复并未造成番茄叶片叶绿素荧光的明显变化, 但强光处理则对 PSII 反应中心和光合电子传递链产生严重影响。研究表明, 植物遭受低夜温胁迫后其光合酶活性受到抑制, 气孔限制增大, 从而导致植物光合碳同化能力下降<sup>[15-16]</sup>。如果低夜温后植物遭遇晴天强光照, 此时植物所接受的光能将超过其利用能力, 从而造成过量光能的积累和光抑制的发生<sup>[17]</sup>。 $F_v/F_m$  和  $PI_{ABS}$  分别代表 PSII 的最大光化学效率和以吸收光能为基础的性能指数<sup>[11,18]</sup>。本研究中, 低夜温并未导致  $F_v/F_m$  变化但  $PI_{ABS}$  明显下降, 说明低夜温未引起番茄叶片光抑制的发生, 但降低了

叶片的光合性能。低夜温后弱光处理促进了  $PI_{ABS}$  的恢复, 强光处理下  $PI_{ABS}$  继续大幅下降并引起  $Fv/Fm$  下降, 这说明低夜温后次日弱光处理有利于叶片光合性能的恢复, 而强光处理则加剧了光合性能下降, 并对番茄叶片造成光抑制伤害。

我们曾就  $8^{\circ}C$  低温弱光胁迫 4 d 后, 不同光强在番茄叶片光合作用恢复中的作用进行了研究。研究表明, 恢复期强光处理抑制了番茄叶片 PSII 的光化学活性和碳同化能力, 加剧了叶片光抑制程度; 而弱光处理有利于 PSII 光化学活性的快速恢复和天线色素热耗散能力的增强, 从而促进了光合作用的恢复<sup>[18]</sup>。但是低温后恢复期不同光强对 PSII 反应中心光能吸收、转换、以及受体侧和供体侧活性等的影响并不清楚。

依据 Strasser 等的能量流动模型, 天线色素吸收的能量大部分被反应中心所捕获并驱动电子传递, 其它部分则以热或荧光的形式耗散掉<sup>[19]</sup>。比活性能够反映植物光合器官对光能的吸收、转化和耗散等状况, 比活性参数  $ABS/CS$  代表单位面积吸收的光能,  $TR_o/CS$  代表单位面积捕获的光能,  $ET_o/CS$  代表单位面积电子传递的量子产额,  $DI_o/CS$  代表单位面积的热耗散<sup>[14]</sup>。本实验中低夜温并未对  $ABS/CS$  和  $TR_o/CS$  产生影响, 但是导致了  $ET_o/CS$  的降低和  $DI_o/CS$  的增加, 这一结果与 Zushi 等在番茄经  $4^{\circ}C$  暗中处理 24 h 的结果相一致<sup>[20]</sup>。这表明低夜温主要是阻碍番茄叶片光合电子传递, 但启动了热耗散防御机制, 使得叶片吸收的光能得以及时耗散。低夜温后持续强光处理则会造成番茄叶片对光能吸收 ( $ABS/CS$ )、捕获 ( $TR_o/CS$ ) 和用于电子传递 ( $ET_o/CS$ ) 能力的大幅下降, 处理 8 h 时分别下降为处理前的 47.8%、30.1%和 16.0%。虽然强光处理诱导了热耗散 ( $DI_o/CS$ ) 的增强, 但在处理初期仅为处理前 114.7%, 随后快速上升为 171.2%后又下降为 133.5%, 这意味着低夜温后强光胁迫初期热耗散保护机制会被快速诱导起作用, 但随着胁迫时间的延长其保护效能会下降。而低夜温后弱光处理则会促进番茄叶片  $ABS/CS$ 、 $TR_o/CS$  和  $ET_o/CS$  略有上升, 说明弱光不仅能恢复低夜温对番茄叶片光

合机构功能的抑制作用, 还有轻微刺激增强效果。

为了进一步探明低夜温及其随后不同光强对番茄叶片光合机构的影响位点及其机制, 本实验分析了 PSII 反应中心及其供体侧和受体侧的变化。PSII 供体侧的放氧复合体(OEC)通过光解水向 PSII 提供电子, 逆境胁迫下 OEC 伤害会导致光合电子传递链效率的降低<sup>[13]</sup>。 $W_K$  是 PSII 供体侧放氧复合体伤害的重要指标, 逆境胁迫下植物叶片 OEC 受到伤害会导致  $W_K$  的增加<sup>[21]</sup>。本研究中低夜温及随后弱光处理并未引起  $W_K$  增加, 但强光处理导致  $W_K$  大幅增加。这说明番茄叶片 PSII 供体侧 OEC 并未受到低夜温及随后弱光的影响, 而低夜温后强光则造成 OEC 伤害。 $\Psi_o$  反映了照光 2 ms 时有活性的反应中心的开放程度,  $\phi E_o$  则反映了反应中心吸收的光能将电子传递到电子传递链中超过  $Q_A$  的其它电子受体的概率<sup>[11]</sup>。本实验中, 低夜温导致  $\Psi_o$  和  $\phi E_o$  略有下降, 随后的强光处理加剧了  $\Psi_o$  和  $\phi E_o$  的下降, 而弱光处理则略有上升。这说明番茄叶片 PSII 反应中心的开放程度和受体侧电子传递在低夜温下略有下降, 随后恢复期的强光是造成 PSII 反应中心关闭和受体侧电子传递阻碍的关键因素, 弱光则有利于 PSII 受体侧光合电子传递的恢复。

$V_J$  和  $V_I$  反映了在 J 点和 I 点关闭的反应中心数量, 即  $Q_A$  的积累量<sup>[14,22]</sup>, 其中  $V_J$  增高是 PSII 受体侧  $Q_A$  向  $Q_B$  电子传递受阻的特异性标志,  $V_I$  增高则表明 PQ 库接受电子的能力下降<sup>[19,23]</sup>。低夜温导致  $V_J$  和  $V_I$  相对处理前分别增高了 22.8%和 5.6%, 说明低夜温对 PSII 受体侧电子传递主要是阻碍了  $Q_A$  向  $Q_B$  的电子传递, 其次 PQ 库接受电子的能力也有所下降。进一步分析恢复期光强的影响可以发现, 强光处理下  $V_J$  呈现先下降然后迅速上升至处理前 193%左右, 弱光下  $V_J$  则略下降至处理前 93%左右;  $V_I$  的变化则表现为弱光下维持在低夜温处理水平, 强光下  $V_I$  下降至处理前 95%左右。由此可见, 恢复初期光照有利于减轻低夜温所导致的  $Q_A$  向  $Q_B$  电子传递的阻碍, 但持续强光照则又会加剧  $Q_A$  向  $Q_B$  电子传递的阻碍, 弱光则可促进  $Q_A$  向  $Q_B$  电子传递的恢复, 但 PQ 库接受电子能力的恢复则相对较慢。

光合电子传递链中光系统 I(PSI)接受来自 PSII 的电子,逆境胁迫下 PSII 光抑制程度的加剧会限制电子由 PSII 向 PSI 的传递,从而对 PSI 起到保护作用<sup>[21]</sup>。 $\phi R_o$  是用于还原 PSI 受体侧末端电子受体的量子产额<sup>[24]</sup>。本研究中观察到,低夜温下 $\phi E_o$  和 $\phi R_o$  分别下降了 15.7%和 15.5%,这表明 5℃低夜温 12 h 对 PSII 和 PSI 的电子传递产生了相同的影响。低夜温后弱光恢复 1 h,  $\phi E_o$  和 $\phi R_o$  分别为低夜温处理 12 h 时的 124.2%和 106.1%,这表明弱光有利于 PSII 和 PSI 光合电子传递的恢复,且 PSII 的恢复速率要快于 PSI。而低夜温后强光恢复 1 h,  $\phi E_o$  和 $\phi R_o$  分别为低夜温处理 12 h 时的 107.3%和 104.6%,但是恢复 4 h 时则分别为 32.1%和 77.9%,这说明强光对叶片光合电子传递的破坏需要积累到一定程度才起作用,并且强光对 PSII 受体侧电子传递的破坏作用明显大于 PSI,这将限制电子由 PSII 向 PSI 的传递,从而对 PSI 起到一定的保护作用。因此,在设施生产实践中如果植物遭受低夜温胁迫可于清晨太阳出来前进行遮阴处理,以保护作物免受伤害。

综上所述,低夜温虽然未导致番茄叶片光抑制的发生,但降低了叶片光合性能;低夜温未对 PSII 供体侧放氧复合体、以及单位叶面积对光能的吸收与捕获产生影响,但阻碍了 PSII 受体侧  $Q_A$  向  $Q_B$  的电子传递,降低了单位叶面积吸收光能用于电子传递,同时也诱导了单位叶面积热耗散的增加。恢复期强光加剧了番茄叶片光合性能的下降,造成放氧复合体的伤害,严重阻碍了光合电子传递的进行,并导致光抑制的发生,且对 PSII 的破坏程度明显大于 PSI;恢复期强光显著降低了单位叶面积对光能的吸收、捕获和进行电子传递,虽然恢复期初期强光促进了热耗散的增加,但随着时间延长热耗散的保护作用有所下降。而恢复期弱光处理有利于叶片光合性能的增强和光合电子传递的恢复。

## 参考文献:

[1] Krol M, Hurry V M, Maxwell D P, et al. Low growth temperature inhibition of photosynthesis in cotyledons of

jack pine seedlings (*Pinus banksiana*) is due to impaired chloroplast development[J]. Canadian Journal of Botany, 2002, 80(10): 1042-1051.

- [2] van Heerden PDR, Kruger G H, Loveland J E, et al. Dark chilling imposes metabolic restrictions on photosynthesis in soybean[J]. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(2): 323-327.
- [3] Venema J H, Eekhof M, van Hasselt P R. Analysis of low-temperature tolerance of a tomato (*Lycopersicon esculentum*) cybird with chloroplasts from a more chilling-tolerance *L. hirsutum* accession[J]. Annals of Botany, 2000, 85(6): 799-807.
- [4] 刘玉凤,李天来,焦晓赤.短期夜间亚低温及恢复对番茄光合作用和蔗糖代谢的影响[J].园艺学报, 2011, 38(4): 683-691.
- [5] 王丽娟,李天来,郝敬虹,等.短期低夜温处理对番茄光合作用的影响[J].河北农业大学学报, 2010, 33(4): 46-50.
- [6] 李国强,李天来,刘爱群.短期夜间低温后番茄光合作用及叶绿体超微结构的恢复效应[J].应用生态学报, 2009, 20(4): 798-804.
- [7] 李天来,刘玉凤,宋礼毓.夜间亚低温处理及其恢复对番茄叶片光抑制的影响[J].园艺学报, 2008, 35(7): 1003-1010.
- [8] Liu Y F, Li T L, Xu T, et al. Effect of low night temperature treatment and recovery on photosynthesis and the allocation of absorbed light energy in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) leaves[J]. Journal of Horticultural Science & Biotechnology, 2011, 86(2): 91-96.
- [9] Liu Y F, Qi M F, Li T L. Photosynthesis, photoinhibition, and antioxidant system in tomato leaves stressed by low night temperature and their subsequent recovery[J]. Plant Science, 2012, 196: 8-17.
- [10] Strasser R J, Tsimill-Michael M, Srivastava. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient[M]. In: Papageorgiou G and Govindjee (eds). Advances in Photosynthesis and Respiration[M]. Netherlands: KAP Press, 2004, 12: 1-47.
- [11] 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].植物生理学与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559-566.
- [12] 中国农业科学院蔬菜花卉研究所鲜食番茄组.中蔬 4 号番茄[J].种子世界, 1990 (5): 26.
- [13] 金立桥,车兴凯,张子山,等.高温、强光下黄瓜叶片 PSII 供体侧和受体侧的伤害程度与快速荧光参数  $W_k$  变化的关系[J].植物生理学报, 2015, 51(6): 969-976.
- [14] 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.

(下转第 66 页)

- 海原甲藻的化感作用研究[J]. 浙江海洋学院学报:自然科学版, 2016, 35(1): 36-40.
- [30] 唐路恒,马利民. 加拿大一枝黄花入侵机理及控制策略[J]. 安徽农业科学, 2015, 43(21):138-139.
- [31] 孙晓方. 浅析入侵植物加拿大一枝黄花的入侵机理[J]. 园艺与种苗, 2020, 40(1): 20-22.
- [32] Kos M, Poschlod P. Why wait? Trait and habitat correlates of variation in germination among Kalahari annuals[J]. Oecologia, 2010, 162(3): 549-559.
- [33] 闫小红,曾建军,陈章勤,等. 不同配方营养液对黄瓜种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 井冈山大学学报:自然科学版, 2019, 40(04): 29-33.
- [34] 曾建军,周兵,邱洪龙. 光、凋落物和根茎浸提液对剑叶金鸡菊种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 井冈山大学学报:自然科学版, 2018, 39(05): 44-49.
- [35] 秦勇,廖静云. NaCl胁迫对两色金鸡菊种子萌发的影响[J]. 中国园艺学会2012年学术年会论文摘要集,2012, 39: 2752.
- [36] 潘平新,倪强,马瑞,等. 不同盐分处理对黑果枸杞种子萌发和幼苗生长的影响[J]. 草地学报, 2021, 29(2): 342-348.
- [37] 李强,倪先林,刘天朋,等. 不同浓度NaCl胁迫对糯高粱种子萌发的影响[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(22): 67-72.
- [38] 杨红,白有志,普赤. 盐胁迫对喜马拉雅19青稞种子萌发的影响[J]. 高原农业, 2020, 4(3): 263-268.
- [39] 闫小红,严福龙,周兵,等. NaCl胁迫对紫茉莉种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 种子,2020, 39(8): 81-85.
- [40] 杨发苍,晏瑛. 盐胁迫对甘草种子萌发及幼苗生理指标的影响[J]. 农业开发与装备, 2019, 212(8):101+115.
- [41] 杜浩,李宗锴,只佳增,等. 白花鬼针草种子萌发对不同湿度、pH、盐度和渗透势的响应[J]. 热带农业科学, 2020, 40(5): 27-33.
- [42] 杨学东,刘媛,李莉,等. 铝胁迫对菊苣种子萌发特性的影响[J]. 种子, 2017, 36(8): 25-27.
- [43] 姚春娟,熊光康,杨肖华,等. 铝胁迫对决明属种子萌发与幼苗生长的影响[J]. 安徽农业大学学报,2017,44(5): 801-805.
- [44] 闫小红,尤云菲,周兵,等. 铝胁迫对苦荞种子萌发及幼苗生长特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(8): 68-71.
- [45] 高暝,李毅,种培芳,等. 渗透胁迫下不同地理种源白刺的生理响应[J]. 草业学报, 2011, 20(3): 99-107.
- [46] 鱼小军,师尚礼,龙瑞军,等. 生态条件对种子萌发影响研究进展[J]. 草业科学, 2006, 23(10): 44-49.
- [47] 高昆,韦加幸. NaCl胁迫对锦灯笼种子萌发和幼苗生理特征的影响[J]. 种子, 2021, 40(1): 119-123

(上接第47页)

- [15] Flexas J, Badger M, Chow W S, et al. Analysis of relative increase in photosynthetic O<sub>2</sub> uptake when photosynthesis in grapevine leaves is inhibited following low night temperatures and/or water stress[J]. Plant Physiology, 1999, 121(2): 675-684.
- [16] Allen D J, Ratner K, Giller Y E, et al. An overnight chill induces a delayed inhibition of photosynthesis at midday in mango (*Mangifera indica* L.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(352): 1893-1902.
- [17] Feng Y L, Cao K F. Photosynthesis and photoinhibition after night chilling in seedlings of two tropical tree species grown under three irradiances[J]. Photosynthetica, 2005, 43(4): 567-574.
- [18] 胡文海,闫小红,袁丽芳,等. 光强在低温弱光胁迫后番茄叶片光合作用恢复中的作用[J]. 植物研究, 2011, 31(2): 164-168.
- [19] Strasser R J, Srivastava A. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. Photochemistry and Photobiology, 1995, 61(1): 32-42.
- [20] Zushi K, Kajiwarra S, Matsuzoe N. Chlorophyll a fluorescence OJIP transient as a tool to characterize and evaluate response to heat and chilling stress in tomato leaf and fruit[J]. Scientia Horticulturae, 2012, 148(1): 39-46.
- [21] 张子山,张立涛,高辉远,等. 不同光强与低温交叉胁迫下黄瓜 PSI 和 PSII 的光抑制研究[J]. 中国农业科学, 2009, 42(12): 4288-4293.
- [22] 胡文海,闫小红,李晓红,等. 24-表油菜素内酯对干旱胁迫下辣椒叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响[J]. 植物研究, 2021, 41(1): 53-59.
- [23] Henmi T, Miyao M, Yamamoto Y. Release and reactive-oxygen-mediated damage of the oxygen-evolving complex subunits of PSII during photoinhibition[J]. Plant and Cell Physiology, 2004, 45(2): 243-250.
- [24] 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.