

研究报告 Original Papers

不同干旱胁迫下欧李光合及叶绿素荧光参数的响应

尹贻鹏¹, 刘雪梅¹, 商志伟¹, 任静², 宋兴舜^{1,3,*}¹东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨150040; ²东北农业大学成栋学院, 哈尔滨150030; ³东北林业大学林木遗传育种与生物技术教育部重点实验室, 哈尔滨150040

摘要: 采用人为控制土壤含水量的方法对欧李进行轻度 and 重度干旱的处理, 测定叶片的气体交换和叶绿素荧光参数的日变化。结果表明, 干旱胁迫下欧李叶片净光合速率、蒸腾速率、水分利用效率、气孔导度、PSII最大光化学效率、光化学量子效率显著下降, 但胞间CO₂浓度、非光化学猝灭系数以及叶黄素循环脱环氧化状态(Z+0.5A)/(V+A+Z)和Z含量升高。两干旱处理植株的影响程度存在差异。这表明在长时间干旱条件下, 欧李叶片光合作用的降低受到气孔与非气孔因素的双重影响, 叶黄素循环的启动增加了胁迫条件下的热耗散能力以保护光合机构免受干旱胁迫的进一步伤害。

关键词: 欧李; 干旱胁迫; 光合参数; 荧光参数; 叶黄素循环

Response of Photosynthesis and Chlorophyll II Fluorescence Parameters to Different Drought Stress in *Cerasus humilis* Bunge.

YIN Ze-Peng¹, LIU Xue-Mei¹, SHANG Zhi-Wei¹, REN Jing², SONG Xing-Shun^{1,3,*}¹College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; ²College of Chengdong, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China; ³Key Laboratory of Forest Tree Genetic Improvement and Biotechnology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: In order to study the light response mechanisms of *Cerasus humilis* under drought stress, leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters were measured with mild and severe drought treatment. The results showed that net photosynthesis rate (P_n), transpiration rate (E), water utilization efficiency (WUE), stomatal conductance (G_s) and maximal photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m) decreased significantly in seedlings of *C. humilis* under drought stress. While the values of intercellular CO₂ concentration (C_i), non-photochemical quenching coefficient (NPQ) and the ratio of Z+0.5A and V+A+Z increased. These results indicated that the decrease of photosynthetic capacity was attributed to both stomatal limitation and non-stomatal limitation under long drought treatment. The capacity of heat dissipation was improved by initiating of the xanthophyll cycle, which resulted in the protection of the photosynthetic apparatus from the damage of drought stress.

Key words: *Cerasus humilis*; drought stress; photosynthesis parameter; chlorophyll II fluorescence parameter; xanthophyll cycle

欧李是蔷薇科樱桃属的果树, 其经济价值极高, 用途非常广泛。果肉可食, 仁可入药, 茎可作饲料和编织材料, 开发利用前景非常广阔。果树在绿化美化环境、治理荒山沙漠、防治水土流失方面具有特殊的效果, 是干旱地区生态环境建设中的先锋树种(杜俊杰等1999; 汤志洪和蔡琳2007), 被国家林业局列为生态林优良树种。近年来, 我们尝试将欧李引种到东北乃至黑龙江省南部(哈尔滨)地区, 但研究过程中发现欧李植株的幼苗对外界环境的变化敏感, 易于受到干旱等胁迫的影响进而抑制其正常的生长发育。

水分胁迫是影响植物光合作用的最主要环境因子之一, 它能够导致光合器官的损伤, 从而抑制光合作用(许大全2002; Guo等2003)。叶片净光合速率、蒸腾速率等光合参数通常是植物外部环境因子(比如CO₂浓度、气温、光照强度、水分和养分供应等)和内部生理反应(如羧化酶活性、电子

收稿 2010-11-29 修定 2011-04-17

资助 国家自然科学基金(30800876)、黑龙江省自然科学基金(C201017)、中央高校基本科研业务费专项资金(DL09-CA09)和东北林业大学研究生创新基金(Gram09)。

* 通讯作者(E-mail: sfandi@163.com; Tel: 0451-82191755)。

传递速率等)综合作用的结果。这些参数的变化直接反映了植物在光合生理上对环境条件的适应程度(李淑英等2007)。近年来,叶绿素荧光动力学作为鉴定植物抗逆性的理想指标和技术已被广泛应用(Scott等2003)。然而,将光合和叶绿素荧光各指标的日变化结合起来研究欧李植株对逆境的响应机制还未见报道。因此,我们研究不同干旱胁迫下叶片的光合与叶绿素荧光参数的日变化,以期全面地理解干旱胁迫下欧李幼苗光合机构功能的变化,为干旱逆境下欧李的生理响应机制提供理论参考和实验依据,进而对欧李在干旱半干旱地区的较大范围的推广提供参考。

材料与方法

供试材料为北京地区怀柔-汤河口欧李(*Cerasus humilis* Bunge.) 2年生种源苗木材料由北京市林业局种苗站提供,2007年初移栽到东北林业大学林木育种基地。盆栽,定植于30 cm×30 cm×25 cm的花盆中,每盆1株。试验于2010年4~5月在塑料大棚内进行,材料为3年生实生幼苗。选取长势一致的植株15盆,随机分成3组,设对照、轻度干旱、重度干旱3种处理(3次重复,每次重复至少5株幼苗):对照为给苗木浇清水至饱和,以后每天持续正常浇清水400 mL(保持含水量为70%~80%);轻度干旱处理为保持土壤含水量为40%~50%;重度干旱处理为先给苗木浇清水至饱和,以后28 d内不再浇水(土壤含水量在20%~30%),第22天开始复水解除胁迫,即浇水至饱和。分别于0、7、14、21和28 d测定叶片的相对含水量,在处理21 d对试材进行光合作用各参数的测定,蒸发和蒸腾损失的水分通过称重加清水进行补充。

叶片相对含水量根据Wilkinson等(2001)的方法并略作修改。叶片相对含水量(LRWC)用下式计算: $LRWC = (FW - DW) / (TW - DW) \times 100\%$ 。式中:FW为叶片鲜重,TW为饱和鲜重,DW为干重。叶片相对电导率采用相对电导率仪法测定(张志良和瞿伟菁2003)。

在不同的植株上选取长势和受光一致的嫩叶并做好标记。根据天气选取干旱处理后的晴天21 d为测定时间,并在当地时间6:00~17:00用便携式光合仪(CIRAS-2, PP2system, UK)每隔1或2 h测定光

合速率(P_n)、蒸腾速率(E)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 含量(C_i),对同一片叶片进行跟踪测定。叶片水分利用率(WUE)按照Liu等(2007)的方法计算: $WUE = P_n / E$ 。

用FMS2脉冲式荧光仪(Hansatech, UK)测定叶绿素荧光参数。测定暗适应荧光参数时,先把叶片放在暗适应夹中适应30 min,照射检测光测得 F_0 ,0.8 s后照射饱和脉冲光0.8 s测定 F_m ,在激发光下与气体交换同步测定PS II最大光化学效率(F_v/F_m)和PS II光化学量子效率(Φ_{PSII})。每次测定重复6次。根据Cheng等(2001)及Ogwen等(2008)的方法计算, $F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$, $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_0') / F_m'$ 。

叶黄素循环组分的测定方法如下:取0.3 g叶片放入研钵中,加入少量石英砂,然后加4 mL 85%丙酮和少许 $CaCO_3$,匀浆2~3 min,再加入1 mL 100%丙酮,匀浆1 min,之后将研钵置冰上15 min,1 200×g离心2 min,取上清用0.45 μm微孔滤膜过滤后进样,进样总体积为10 μL。色素提取的全过程在暗处进行。色谱柱为Spherisorb C_{18} (5 μm, 250 mm×4.6 mm);流动相A液为乙腈:甲醇(85:15),B液为甲醇:乙酸乙酯(68:32);梯度洗脱程序:A液洗脱14.5 min,接着在2.5 min内,A液浓度线性梯度递减,从100%降到0,B液浓度线性梯度递增,由0升高到100%,结束后用100% B液洗脱18 min;流动速度为1 mL·min⁻¹,检测波长为445 nm,测定叶黄素循环中紫黄质(violaxanthin, V)、单脱环玉米黄质(antheraxanthin, A)、玉米黄质(zeaxanthin, Z)各组分的含量(韦朝领等2004)。

所有测定数据均采用Origin 7.5软件进行绘图分析。

实验结果

1 不同干旱胁迫对欧李叶片相对含水量和电导率的影响

如图1所示,经过不同干旱处理后,欧李植株叶片的相对含水量随着处理时间的延长呈现出不同程度的下降,重度干旱下降的更为明显。随着胁迫时间的延长,轻度和重度干旱的相对电导率不断升高,重度干旱上升的更为明显。恢复后,不同处理的叶片相对含水量和电导率都基本处于同一水平。电导率增大的原因可能是干旱使植物细胞严

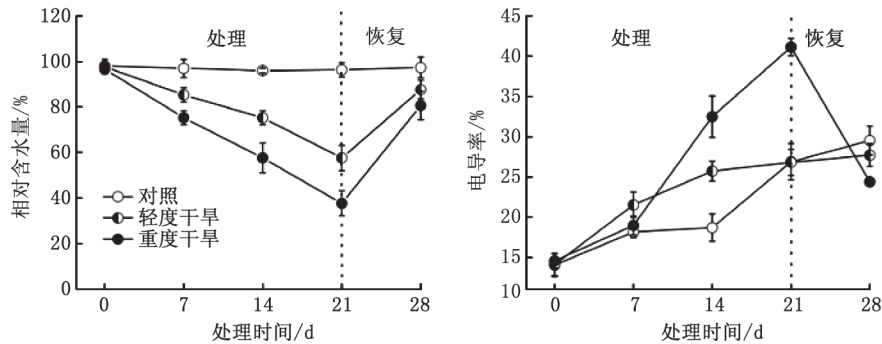


图1 不同干旱胁迫对欧李幼苗叶片的相对含水量和电导率的影响

Fig.1 Effects of different drought stress on LRWC and conductivity in seedlings of *C. humilis*

重脱水, 膜脂分子结构发生紊乱, 进而造成原生质膜的损伤, 稳定性降低, 透性增大, 细胞内的电解质大量外渗, 外溶的离子增多, 相对电导率升高。

2 不同干旱胁迫对欧李叶片光合参数的影响

从图2-A可见, 欧李叶片 P_n 日变化曲线均为典型的“双峰”曲线, 整体的净光合速率始终为对照>轻度干旱>重度干旱。随着光照强度的增加, 光合有效辐射增加, 净光合速率增加, 于9:00达最大值, 3种处理分别为1.64、1.11和0.55 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 即出现第1峰。之后净光合速率和光合有效辐射开始缓慢下降, 出现“午休”现象, 在11:00左右出现谷底, 净光合速率分别下降到1.54、0.71和0.33 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 分别为第1个峰值的93.9%、64%和60%。第2个峰值出现在下午13:00, 其值分别为1.6、0.91和0.46 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 分别为第1个峰值的97.56%、81.98%和83.64%。净光合速率于17:00都达到一天内的最低值。这表明, 不同干旱胁迫对欧李的光合作用影响不同, 光合能力下降。

不同干旱处理的欧李叶片气孔导度(G_s)的日变化趋势与 P_n 类似, 整体上为对照>轻度干旱>重度干旱, 最低值均出现在17:00。对照 G_s 的最高值在7点, 第2个峰值在15:00。轻度处理的2个最高值分别出现在9点和13点, 重度干旱处理的“午休”现象不明显(图2-B)。

欧李叶片的胞间 CO_2 浓度(C_i)整体呈先下降后上升的趋势, 在9:00之前没有明显的差别; 之后, 重度干旱处理显著高于对照的; 轻度干旱的 C_i 在11:00时低于对照, 而后与对照无显著差异(图2-C)。

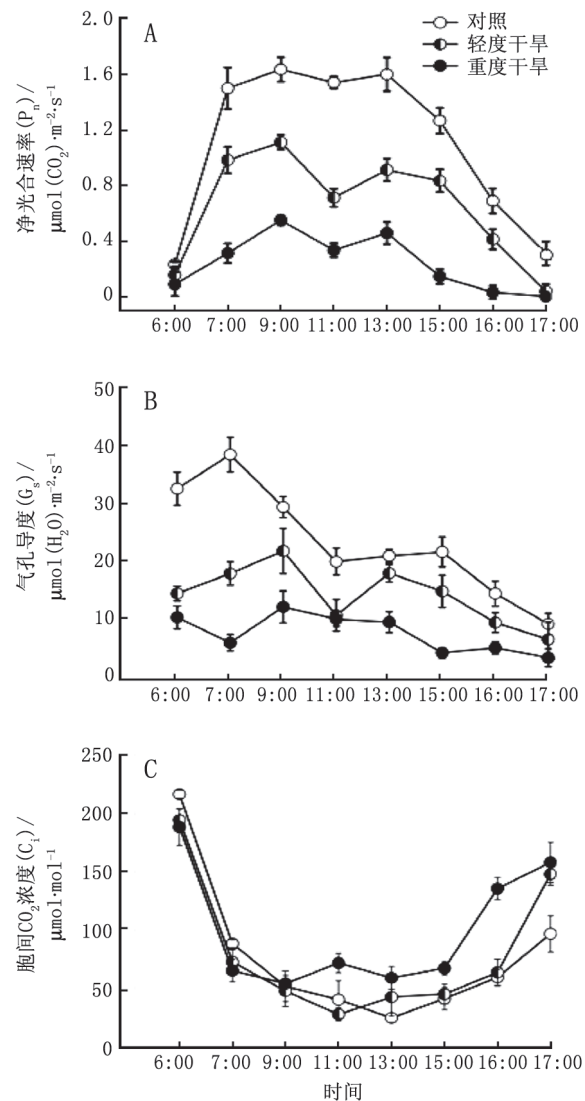


图2 不同干旱胁迫对欧李幼苗叶片的光合参数的影响

Fig.2 Effects of different drought stress on P_n , G_s and C_i in seedlings of *C. humilis*

3 不同干旱胁迫对欧李叶片蒸腾速率和水分利用率的影响

不同干旱处理的欧李叶片蒸腾速率(E)日变化基本与 P_n 一致, 呈现“双峰”曲线, 整体为对照>轻度干旱>重度干旱。蒸腾速率在9:00左右出现第1高峰; 对照的第2个高峰出现在15:00左右; 轻度和重度干旱处理的第2个高峰出现在13:00左右。最低值均出现在17:00 (图3-A)。可见, 欧李叶片的 E 与 P_n 、 G_s 的日变化趋势基本一致, 说明 E 的变化与叶

片气孔调节有关。

如图3-B所示, 对照组欧李的水分利用率(WUE)在测定当天基本呈下降趋势, 但在9:00和13:00出现了2次峰值, 基本与净光合速率的表现一致。轻度干旱下的WUE于9:00、13:00点与17:00点低于对照的, 而重度干旱处理的WUE全部明显低于对照。可见, 干旱胁迫造成欧李水分利用效率的降低, 但轻度干旱影响较小。

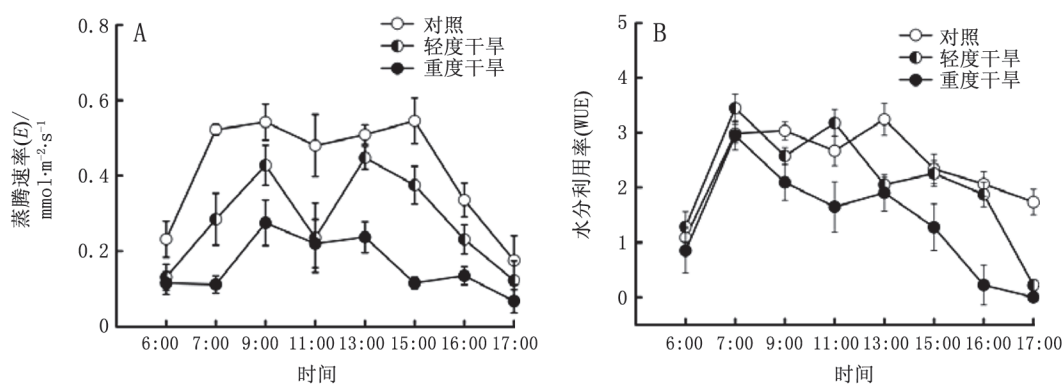


图3 不同干旱胁迫对欧李幼苗叶片的蒸腾速率和水分利用率的影响
Fig.3 Effects of different drought stress on E and WUE in leaves of *C. humilis*

4 不同干旱胁迫对欧李叶片叶绿素荧光参数日变化的影响

叶绿素荧光可快速检测完整植株在胁迫下光合作用的真实行为, 用来评价光合机构的功能以及环境胁迫对它的影响。最大光化学效率(F_v/F_m)的变化常用来判断植物是否受到了光抑制(Herpich和Peckmann 2000)。叶片 Φ_{PSII} 反映了PS II反应

中心在环境胁迫中有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率, 也是实际的PS II反应中心进行光化学反应的效率(Martinez-Carrasco等2002)。由图4可知, 干旱处理植株的最大光化学效率(F_v/F_m)和对照没有明显的差异。而 Φ_{PSII} 在9:00后均逐渐下降, 13:00达到最低值, 之后逐渐上升, 对照与两处理之间未见明显的差异。

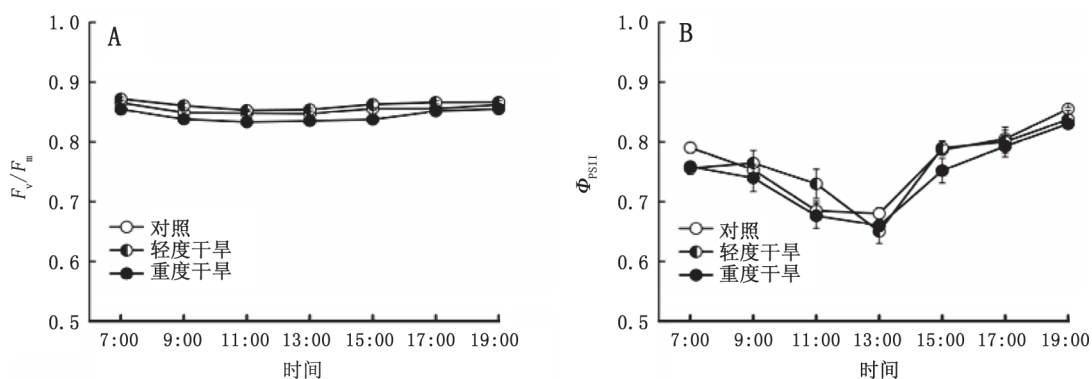


图4 不同干旱胁迫对欧李幼苗叶片的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 的影响
Fig.4 Effects of different drought stress on F_v/F_m and Φ_{PSII} in leaves of *C. humilis*

5 不同干旱胁迫对欧李叶片叶黄素循环组分含量的影响

非光化学淬灭反映的是PS II天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的部分,其热耗散能力可用非光化学淬灭系数(NPQ)表示(Bader等2000)。由图5-A可知,与对照相比,轻度和重度干旱植株的NPQ值增大,2种处理均显著高于对照水平。 $(Z+0.5A)/(V+A+Z)$ 为叶

黄素循环组分的脱环化程度。由图5-B可知,轻度和重度干旱的植株中 $(Z+0.5A)/(V+A+Z)$ 均显著高于对照,且重度干旱的更显著。与对照相比,轻度和重度干旱植株的紫黄质(V)含量明显下降,且重度干旱的下降较多(图5-C)。同时,轻度和重度干旱植株的玉米黄质(Z)含量明显升高,且重度干旱的升高较多(图5-D)。

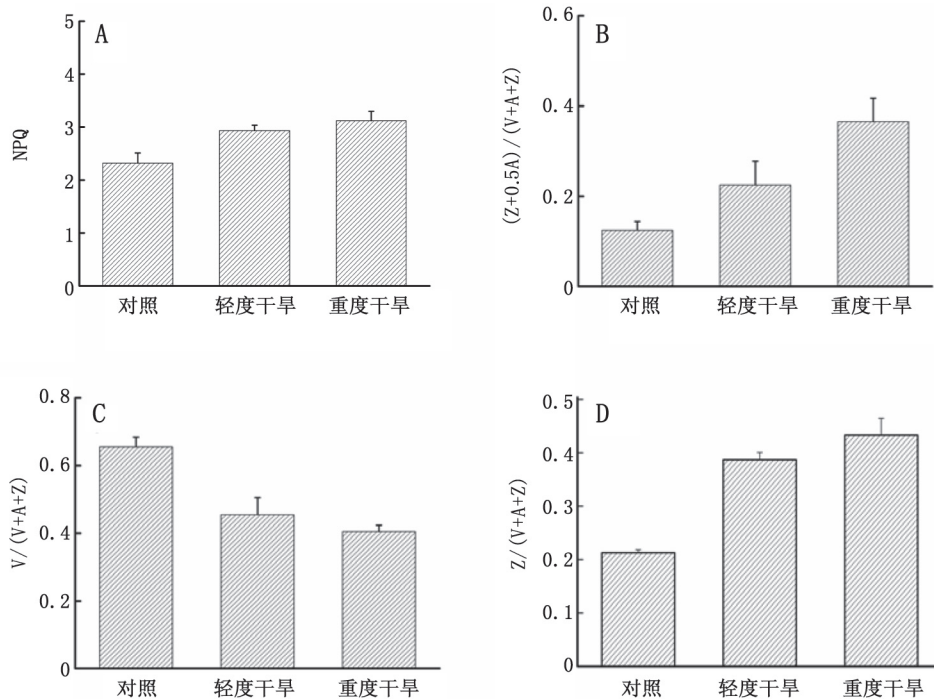


图5 干旱胁迫对欧李叶片NPQ、叶黄素循环 $(Z+0.5A)/(V+A+Z)$ 、 $V/(V+A+Z)$ 和 $Z/(V+A+Z)$ 的影响
Fig.5 Effects of drought stress on NPQ, $(Z+0.5A)/(V+A+Z)$, $V/(V+A+Z)$ and $Z/(V+A+Z)$ in xanthophyll cycle in *C. humilis*

讨 论

干旱是影响植物光合作用的主要限制因素之一,分析光合作用日进程,能够探明光合生产力的动态特征及其与环境因子的关系(O'Connor等2001; Griffit等2002; Chaitanya等2003; Ogwen等2008)。两种程度的干旱胁迫下,植株在恢复供水后电导率均能够较快恢复到对照水平(图1),表明欧李幼苗的膜系统即使受较长时间的水分胁迫影响仍然具备较强的恢复能力,推测这是欧李植株有较强抗旱性的原因之一。但研究也发现,持续较长时间的轻度干旱可使欧李幼苗的光合作用能力下降(图2-A),表明较长时间的干旱对欧李幼苗

的生长不利。同时 F_v/F_m 无明显变化(图4-A),表明植株此时启用了一种保护机制,以防御PS II反应中心免受强光破坏。我们在前期的研究中也发现此时非光化学淬灭系数(NPQ)显著上调,并伴随叶黄素循环的启动,表明植株一方面通过“午休”保护光合机构(图2-A、3-A),另一方面将过剩的光能通过热耗散的形式消耗,以避免植株受到强光的伤害。郑洁等(2010)以柑橘为材料进行的研究也得出了类似的结论。

我们发现在干旱胁迫的后期(21 d),气孔性限制和非气孔限制在1天之中均有发生。在上午11时前, P_n 的下降主要归因于气孔因素(Farquhar和Shar-

key 1982), 干旱胁迫下, 植物叶片气孔阻力增大甚至关闭, G_s 下降, 导致叶肉细胞羧化位点的 CO_2 量减少, C_i 减少, P_n 的能力降低, 其特征为 G_s 和 C_i 的共同下降。11时后随着干旱程度的加大, 非气孔限制起主要作用(图2), 植物体内RuBP再生不足(Gimenez等1992), 或Rubisco在内的植物体整个酶系统活力的下降(Majumdar等1991), 表现为 G_s 和 E 下降的同时, C_i 不降反升, 表现为非气孔限制。可见光合速率下降的原因较为复杂, 受干旱程度和光照日变化等诸多原因的影响。姚庆群和谢贵水(2005)的研究也表明干旱处理不同时期光合作用的气孔限制与非气孔限制均有发生。

F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 等荧光参数的日变化没有呈现明显的变化(图4), 这一方面说明PS II机构并没有被持续的干旱破坏, 如果恢复正常的土壤含水量, 植株仍有恢复至正常生长的能力; 另一方面说明幼苗时期的欧李具有一定的抗旱潜力。值得一提的是, 对照的 Φ_{PSII} 在中午的时段也表现下降的趋势(图4-B), 推测这与检测当日的光照强度有关。本试验的日变化检测是在晴朗的天气状况下进行, 当日中午的自然光强非常高, 表现明显的“午休”现象, E 与WUE均下降, 植株的代谢机能下调, 反馈抑制了 Φ_{PSII} 。因此, 欧李在其它天气状况下的光合及荧光日变化的响应如何, 尚需作进一步的验证。

我们的前期研究发现, 植株在胁迫条件下可以启动组织水平及亚细胞水平活性氧(ROS)的产生, ROS的增加(尤其是 H_2O_2)作为信号物质诱导了叶绿体、线粒体内的抗氧化系统以避免植株受到进一步的伤害(Song等2009)。本研究中我们侧重考察逆境下植株的另一光保护机制叶黄素循环的响应, 结果(图5-B)表明在胁迫过程中, 欧李植株更多的启动了叶黄素循环, 从而在PS II中将吸收的光能以热能的形式安全的耗散掉, 保护PS II免受光破坏。许多研究表明热耗散与叶黄素循环的去激发密切相关, 即 $(Z+0.5A)/(V+A+Z)$ 与NPQ呈线性正相关, 是胁迫条件下重要的光保护过程(Hirotsu等2004)。Venema等(2000)以番茄为材料研究发现, 在胁迫下通过增加玉米黄质合成来降低光抑制的程度。另外, 叶片中Z的含量随过剩光能的增加而增加, 从而使叶片接受的光能转变为热能耗散掉(Ma和Cheng 2000)。随着干旱程度的加重, 叶

黄素循环中更多的V向Z转化, 叶黄素循环组分中的Z增加(图5-D)来更好的启动热耗散机制, 使植株将过剩的光能散失掉而免受光抑制的伤害。

参考文献

- 杜俊杰, 杜俊民, 池建伟(1999). 欧李系列产品的研制. 山西农业大学学报, 19: 29~30
- 李淑英, 王北洪, 马智宏, 黄文江, 周连第(2007). 土壤水分含量对欧李叶绿素荧光及光合特性的影响. 安徽农学报, 13 (14): 25~27
- 汤志洪, 蔡琳(2007). 欧李的研究进展. 安徽农学通报, 13: 61~62
- 韦朝领, 江昌俊, 陶汉之, 胡颖蕙(2004). 茶树鲜叶中叶黄素循环组分的高效液相色谱法测定研究及其光保护功能鉴定. 茶叶科学, 24 (1): 60~64
- 许大全(2002). 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 29~109
- 姚庆群, 谢贵水(2005). 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制. 热带农业科学, 25 (4): 80~85
- 张志良, 瞿伟菁主编(2003). 植物生理学实验指导(第3版). 北京: 高等教育出版社
- 郑洁, 周慧芳, 陈蔚涛, 徐建旭, 郭延平(2010). 柑橘叶片中叶黄素循环对PS II反应中心D1蛋白的保护效应. 植物生理学通讯, 46 (1): 42~46
- Bader MR, von Caemmerer S, Ruuska S, Nakano H (2000). Electron flow to oxygen in higher plants and algae: rates and control of direct photoreduction (Mehler reaction) and rubisco oxygenase. Biol Sci, 355: 1433~1446
- Chaitanya KV, Jutur PP, Sundar DJ, Reddy AR (2003). Water stress effects on photosynthesis in different mulberry cultivars. Plant Growth Regul, 40: 75~80
- Cheng L, Fuchigami LH, Breen PJ (2001). The relationship between photosystem II efficiency and quantum yield for CO_2 assimilation is not affected by nitrogen content in apple leaves. J Exp Bot, 52: 1865~1972
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. Ann Rev Plant Physiol, 33 (3): 317~345
- Gimenez C, Mitchell VJ, Lawlor DW (1992). Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. Plant Physiol, 98: 516~524
- Griffiths H, Parry MAJ (2002). Plant responses to water stress. Ann Bot, 89: 801~802
- Guo WH, Li B, Huang YM, Zhao HX, Zhang XS (2003). Effects of different water stresses on ecophysiological characteristics of *Hippophae hamnoides* seedlings. Acta Bot Sin, 45 (10): 1238~1244
- Herppich WB, Peckmann K (2000). Influence of drought on mitochondrial activity, photosynthesis, nocturnal acid accumulation and water relations in the CAM plants *Prekia sladeniana* (ME-type) and *Crassulula copodioides* (PEPCK-type). Ann Bot, 86: 611~620
- Hirotsu N, Makino A, Ushio A, Mae T (2004). Changes in the thermal dissipation and the electron flow in the water-water cycle in rice grown under conditions of physiologically low temperature. Plant Cell Physiol, 45: 635~644
- Liu YB, Zhang TG, Li XR, Wang G (2007). Protective mechanism of

- desiccation tolerance in *Reaumuria soongorica*: leaf abscission and sucrose accumulation in the stem. *Sci China (Series C)*, 50 (1): 15~21
- Ma F, Cheng L (2003). The sun-exposed peel of apple fruit has higher Xanthophyll cycle-dependent thermal dissipation and antioxidants of the ascorbate-gluthathione pathway than the shaded peel. *Plant Sci*, 165: 819~827
- Majumdar S, Ghosh S, Glick BR, Dumbroff EB (1991). Activities of chlorophyllase, phosphoenolpyruvate carboxylase and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in the primary leaves of soybean during senescence and drought. *Physiol Plant*, 81: 473~480
- Martinez-Carrasco R, Sanchez-Rodriguez J, Perez P (2002). Changes in chlorophyll fluorescence during the course of photoperiod and in response to drought in *Casuarina equisetifolia*. *Forst and Forst. Photosynthetica*, 40 (3): 363~368
- O'Connor TG, Haines LM, Snyman HA (2001). Influence of precipitation and species composition on phytomass of a semi-arid African grassland. *J Ecol*, 89: 850~860
- Ogwen JO, Song XS, Shi K, Hu WH, Mao WH, Zhao YH, Yu JQ, Nogue S (2008). Brassinosteroids alleviate heat-induced inhibition of photosynthesis by increasing carboxylation efficiency and enhancing antioxidant systems in *Lycopersicon esculentum*. *Plant Growth Regul*, 27: 49~57
- Scott TL, Janusz A, Perkins MV, Megharaj M, Naidu R, Kirkbride KP (2003). Effect of amphetamine Precursors and by products on soil enzymes of two urban soils. *Bull Environ Contam Toxicol*, 70: 824~831
- Song XS, Wang YJ, Mao WH, Shi K, Zhou YH, Nogués S, Yu JQ (2009). Effects of cucumber mosaic virus infection on electron transport and antioxidant system in chloroplasts and mitochondria of cucumber and tomato leaves. *Physiol Plant*, 135: 246~257
- Venema JH, Villerous L, van Hasselt PR (2000). Effects of acclimation to suboptimal temperature on chilling-induced photodamage: comparison between a domestic and a high-altitude wild *Lycopersicon* species. *Plant Sci*, 152: 153~163
- Wilkinson S, Clephan AL, Davies WJ (2001). 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 Physiol*, 126: 1566~1578