

## 高温胁迫对不同产地茅苍术开花前叶片叶绿素荧光特征的影响

李孟洋<sup>1,2</sup>, 巢建国<sup>1,\*</sup>, 谷巍<sup>1</sup>, 侯皓然<sup>1</sup>

<sup>1</sup>南京中医药大学药学院, 南京210023; <sup>2</sup>苏州市中医院, 江苏苏州215003

**摘要:**为探明高温胁迫对不同产地茅苍术叶绿素荧光动力学参数的影响, 采用土培盆栽法种植采集于英山、罗田、信阳和句容的茅苍术, 于第一茬花开前进行高温胁迫处理, 对其叶绿素荧光特性的变化进行观测和分析。结果表明, 英山、罗田、信阳和句容组茅苍术开花前的叶绿素含量均随胁迫时间的延长而不断下降, 7 d时, 分别下降为对照的49.57%、52.21%、34.72%和37.35%, 总体表现为: 罗田>英山>句容>信阳。随着高温胁迫时间的延长, 不同产地茅苍术的最大光化学量子产量( $F_v/F_m$ )、PSII潜在光化学活性( $F_v/F_o$ )、有效光化学量子产量( $F_v'/F_m'$ )、光化学猝灭系数( $qP$ )和表观光合电子传递速率( $ETR$ )均呈下降趋势, 且各指标均与胁迫时间呈负相关, 英山组各参数下降幅度最大, 而罗田组各参数总体水平较高; 高温胁迫对茅苍术叶片 $F_v/F_o$ 的影响比 $F_v/F_m$ 大。非光化学猝灭系数( $NPQ$ )呈先上升后下降趋势, 信阳、英山组于1 d达最大值, 罗田、句容组于3 d达最大值。研究表明, 高温(40 °C)对茅苍术叶绿素荧光特性有较大的影响, 罗田组在胁迫过程中各参数均处于较高水平, 抗高温能力表现较佳。

**关键词:** 茅苍术(*Atractylodes lancea*); 高温胁迫; 叶绿素荧光参数; PSII光化学活性

## Effects of High Temperature Stress on Chlorophyll Fluorescence Characteristics of *Atractylodes lancea* from Different Habitats

LI Meng-Yang<sup>1,2</sup>, CHAO Jian-Guo<sup>1,\*</sup>, GU Wei<sup>1</sup>, HOU Hao-Ran<sup>1</sup>

<sup>1</sup>College of Pharmacy, Nanjing University of Chinese Medicine, Nanjing 210023, China; <sup>2</sup>Suzhou Hospital of Chinese Medicine, Suzhou, Jiangsu 215003, China

**Abstract:** In order to explore the effects of high temperature stress on the leaf chlorophyll fluorescence characteristics of *Atractylodes lancea* from different habitats including Yingshan, Luotian, Xinyang and Jurong, the characteristic parameters of chlorophyll fluorescence in them with the soil pot experiments were measured and analyzed under high temperature stress before first flowering. The results indicated that the leaf chlorophyll content of *Atractylodes lancea* from Yingshan, Luotian, Xinyang and Jurong decreased with the increasing stress time, and reduced to 49.57%, 52.21%, 34.72% and 37.35% of the control on 7 days, respectively. The order of the leaf chlorophyll content was 'Luotian' > 'Yingshan' > 'Jurong' > 'Xinyang'. The maximum photochemical efficiency of PSII ( $F_v/F_m$ ), potential photochemical efficiency ( $F_v/F_o$ ), actual photochemical efficiency of PSII ( $F_v'/F_m'$ ), photochemical quenching coefficient ( $qP$ ) and electron transport rate ( $ETR$ ) of them decreased with rising high temperature stress time, and all of them were negatively correlated with stress time. The rate of decline of 'Ying Shan' was maximum, and the overall level of 'Luo Tian' was the highest; high temperature stress had greater effects on the  $F_v/F_o$  than that on the  $F_v/F_m$ . The non-photochemical quenching coefficient ( $NPQ$ ) was firstly increased and then decreased. 'Xinyang' and 'Yingshan' had the peak value on 1 day, but 'Luotian' and 'Jurong' on 3 days. All the analysis showed that the high temperature stress was an important adversity factor in the chlorophyll fluorescence characteristics of *Atractylodes lancea*. The indexes of 'Luo Tian' were relatively higher than those. *Atractylodes lancea* from Luotian City showed the strongest ability to resistant to high temperature stress.

**Key words:** *Atractylodes lancea* (Thunb.) DC.; high temperature stress; chlorophyll fluorescence parameter; PSII photochemical activity

收稿 2015-05-18 修定 2015-09-28

资助 国家自然科学基金项目(81573520)、国家工业和信息化部2013年度中药材生产建设项目(2013-18)、江苏高校优势学科建设工程资助项目(ysxk-2014)、国家基本药物所需中药材种子种苗繁育基地建设项目(2014-茅苍术)、我国水生、耐盐中药资源的合理利用研究行业专项(201407002)、南京领军型科技创业人才项目(2013)、江苏省第四期“333高层次人才培养工程”和“六大人才高峰”高层次人才项目(2012-YY-009)。

\* 通讯作者(E-mail: jgchaol016@163.com; Tel: 13851562488)。

茅苍术为菊科植物茅苍术 [*Atractylodes lancea* (Thunb.) DC.] 的干燥根茎, 味辛、苦, 性温, 归脾、胃、肝经, 具有燥湿健脾、祛风散寒、明目之功。主治脘腹胀满、泄泻、水肿、风湿痹痛、风寒感冒等(国家药典委员会2010)。在全球气候变暖的背景下, 我国高温日数增多, 持续时间延长, 高温热害对茅苍术产量和品质的影响愈加严重, 已经成为茅苍术安全生产的重要限制因素。

叶绿素荧光技术是一种以光合作为理论基础、研究和探测植物光合生理状况的新型植物活体诊断技术, 是研究植物光合功能的理想探针 (Martinazzo等2013), 其参数的变化不仅可以直观反映出胁迫对植株的影响, 还可用于植株抗逆能力评价(林晓红等2014)。大量研究证明, 光合作用被认为是对高温胁迫最敏感的生理过程(Allakh-verdiev等2008; Liu等2011), 其中PSII反应中心是遭受高温伤害的主要位点(Kalaji等2011; Brestic等2012), 当外在症状还未出现时, 光合机构已经遭受抑制甚至失活。杜国栋等(2011)报道, 高温可造成仁用杏 $F_v/F_m$ 等参数下降, 并认为高温对PSII供受体功能的损害是造成光合机构伤害的主要机制之一。郝婷等(2014)研究了叶绿素荧光和瓜类作物耐热性的关系, 发现高温处理后不同种瓜类植物 $F_v/F_m'$ 、 $qP$ 、 $ETR$ 均显著低于对照组, 并指出在高温处理条件下不同植物的PSII吸收光能分配比例方面存在较大差异, 反映出不同植物对高温的耐性是不同的。本实验利用叶绿素荧光技术研究高温胁迫下不同产地茅苍术叶绿素荧光特性的变化, 以为茅苍术抗高温品种的选育提供依据。

## 材料与方法

### 1 试验材料

茅苍术种苗采集于句容、英山、罗田、信阳, 按规范化种植要求种植于南京中医药大学药用植物园苍术种质资源圃。经南京中医药大学中药资源学教研室巢建国教授鉴定为菊科植物茅苍术 [*Atractylodes lancea* (thunb.) DC.]。

不同种质茅苍术原产地气候条件: 句容市年平均气温15.2℃, 全年极端最高温度39.6℃, 日平均气温高于10℃的作物生长期总积温4 859~5 170℃。信阳市年平均气温15.5℃, 全年极端最高温

度40.9℃, 日平均气温高于10℃的作物生长期总积温4 800~5 000℃。英山市年平均气温16.4℃, 全年极端最高温度42.0℃, 日平均气温高于10℃的作物生长期总积温4 600~5 300℃。罗田市年平均气温16.4℃, 全年极端最高温度41.6℃, 日平均气温高于10℃的作物生长期总积温4 600~5 300℃。

### 2 试验方法

试验于2015年4~5月在南京中医药大学药用植物园内进行。选取不同产地长势相近的茅苍术植株各5株, 种于瓦盆中, 盆口径60 cm, 高50 cm, 内装打碎砂壤土, 正常水管理, 培养7 d。适应完成后将实验组植株移入人工气候箱内, 根据茅苍术各源产地极端气候情况, 设高温处理(8:00~19:00, 40℃; 19:00~8:00, 30℃), 空白组正常管理(0:00~24:00, 25℃), 空气湿度均为60%, 定期补水。分别于处理0、1、3、5和7 d后, 选取心叶外侧生长旺盛的功能叶, 在13:00~13:30测定茅苍术叶绿素含量, 每株植物取5~6片功能叶测定, 每次测定得到3个重复数据; 在14:00~23:00测量茅苍术叶片叶绿素荧光特性, 每株植物取2~3片功能叶测定, 每次测定得到5个重复数据, 取平均值。

### 3 测定指标及方法

#### 3.1 茅苍术叶绿素含量的测定

采用CCM-200 PLUS叶绿素测定仪(美国OPTI-sciences公司)进行叶绿素含量( $Chl$ )的测定。

#### 3.2 茅苍术叶绿素荧光参数测定

采用由LI-6400型便携式荧光-光合作用测量系统(美国基因公司)所配备的6400-40荧光叶室进行荧光参数测定。于8:00~14:00在人工气候箱中充分光活化, 测定稳态荧光( $F_s$ )、光下最小荧光( $F_o'$ )、光下最大荧光( $F_m'$ ); 17:00~20:00充分暗适应, 于20:00~23:00在暗房中测定暗适应最大荧光( $F_m$ )及暗适应最小荧光( $F_o$ ), 弱测量光强 $0.01 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 饱和光强 $744 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (持续时间0.8 s); 相关的荧光参数最大光化学量子产量( $F_v/F_m$ )、PSII潜在光化学活性( $F_v/F_o$ )、有效光化学量子产量( $F_v'/F_m'$ )、光化学猝灭系数( $qP$ )、表观光合电子传递速率( $ETR$ )和非光化学猝灭系数( $NPQ$ )由系统计算得出。

### 4 统计分析

采用Excel 2010进行数据处理, 采用SPSS

16.0进行相关性分析,采用Graph Pad Prism 5进行作图。

## 实验结果

### 1 高温胁迫对不同产地茅苍术叶绿素含量的影响

叶绿素是与光合作用相关的最重要的色素,其含量反映着光合作用的强弱,环境因子的改变容易引起其含量的变化(韩多红等2013)。如图1,高温胁迫下,各产地茅苍术叶绿素含量随着胁迫时间的延长不断下降,但下降幅度各有不同。从整体看来,各胁迫阶段,叶绿素含量大小表现为:罗田>英山>句容>信阳。同时,英山、罗田、信阳和句容四组叶绿素含量与胁迫时间的相关系数分别为-0.974、-0.991、-0.973、-0.982,说明叶绿素含量与胁迫时间呈显著性负相关( $P<0.01$ );罗田组与胁迫时间相关系数最大,受胁迫影响最明显,但叶绿素水平较高。

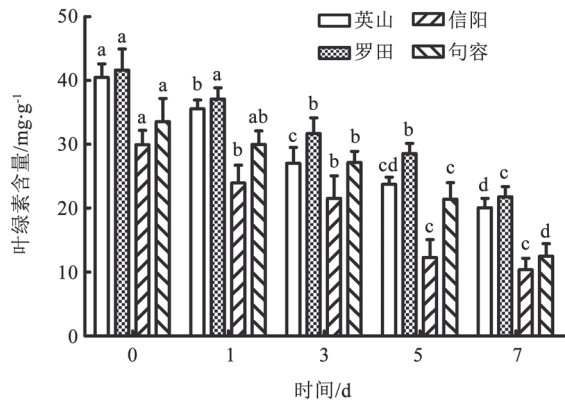


图1 高温胁迫下不同产地茅苍术叶绿素含量的变化

Fig.1 Effects of high temperature stress on chlorophyll content of *Atractylodes lancea* from different habitats

不同小写字母表示同一产地茅苍术经不同时间胁迫处理差异显著( $P<0.05$ ),下同。

### 2 高温胁迫对不同产地茅苍术叶绿素荧光参数的影响

$F_v/F_m$ 代表光合机构把吸收的光能用于化学反应的最大效率,常被用来表示环境胁迫程度的敏感指标(张会玲等2015)。当植物受到逆境胁迫时, $F_v/F_m$ 均会呈下降趋势(Phillip等2010)。由图2-A可见,高温胁迫后,茅苍术叶片 $F_v/F_m$ 均呈下降趋势。处理7 d后 $F_v/F_m$ 达最小值,与未处理组(0 d)相比,英

山、罗田、信阳和句容组分别下降了49.25%、36.51%、41.30%、43.20%,英山组下降速率最大,受高温影响最敏感,PSII能量转换机构的热稳定性较差,罗田组表现较优。通过相关性分析可得英山、罗田、信阳和句容四组产地 $F_v/F_m$ 值与胁迫时间之间的相关系数分别为-0.982、-0.963、-0.973、-0.904,说明 $F_v/F_m$ 值与胁迫时间呈显著性负相关( $P<0.05$ );且英山组结果与胁迫时间相关性最大,受胁迫影响最明显,与下降速率分析结果相符合。

$F_v/F_o$ 表示PSII反应中心潜在光化学效率(陈梅和唐运来2013)。由图2-B可见,高温胁迫后,茅苍术叶片 $F_v/F_o$ 均呈下降趋势,7 d后达最小值。与未处理组(0 d)相比,英山、罗田、信阳和句容组分别下降了85.18%、78.83%、78.03%、77.75%,英山组下降幅度较大。由图可知罗田 $F_v/F_o$ 值最大,表现最优,英山与信阳组较小,与 $F_v/F_m$ 结果表现相同;信阳与英山相比,处理0~4 d,信阳组 $F_v/F_o$ 值小于英山组,而处理4~7 d后结果相反,说明从长期抗高温能力讲信阳略优于英山。

$F_v'/F_m'$ 反映PSII反应中心部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率(杨再强等2014)。如图2-C可见,不同产地茅苍术叶片的 $F_v'/F_m'$ 随胁迫时间的延长,呈下降趋势。不同产地茅苍术叶片 $F_v'/F_m'$ 下降速率有所不同,但是整体表现为前期(0~3 d)下降幅度略小,随后下降幅度逐渐增大,说明高温时间越长,茅苍术光合机构所受的伤害越来越严重。通过相关性分析可得英山、罗田、信阳和句容四组产地 $F_v'/F_m'$ 值与胁迫时间之间的相关系数分别为-0.977、-0.918、-0.935、-0.988,说明 $F_v'/F_m'$ 值与胁迫时间呈显著性负相关( $P<0.05$ ),且句容组相关性最高,受高温影响最明显;整个胁迫过程中罗田组表现相对较优,英山组表现较差。

$qP$ 表现了PSII天线色素吸收的光能作用于光化学电子传递的份额,在一定程度上反映了PSII反应中心的开放部分的比例(Mielke和Schaffer 2010),其值越大,说明PSII的电子传递活性越高(朱新广等2002)。由图2-D可知,随着胁迫天数的增加,各产地茅苍术 $qP$ 值均呈下降趋势,说明高温影响了PSII受体的电子传递。处理5 d后,罗田组 $qP$ 值为0.724,PSII反应中心开放程度仍然较大,是英山

(0.600)的1.21倍, 信阳(0.583)的1.24倍, 句容(0.626)的1.15倍; 但处理5~7 d, 各组 $qP$ 值下降幅度增大, 后期受胁迫影响较严重。

$ETR$ 是光合机构吸收光能发生电荷分离产生电子并沿电子传递链向下传递的速率, 用于度量光化学反应用于碳固定的电子传递情况(史彦江等2012)。如图2-E, 与 $qP$ 变化趋势相似, 随着高温胁迫时间的延长不同产地茅苍术 $ETR$ 显著下降, 但下降幅度有所差异。处理7 d后 $ETR$ 达最小值, 英山、罗田、信阳和句容四个产地 $ETR$ 值相对未处理组分别下降了2.17倍、1.98倍、1.98倍、1.86倍, 英山组下降率最大, 高温对其叶片的光合作用中心结构损伤最大。通过相关性分析可得英山、罗田、信阳和句容四组产地 $ETR$ 值与胁迫时间之间的相关系数分别为 $-0.981$ 、 $-0.932$ 、 $-0.956$ 、 $-0.972$ , 说明 $ETR$ 值与胁迫时间呈显著性负相关

( $P < 0.05$ ); 且英山组与胁迫时间相关性最大, 受胁迫影响最明显, 与下降率分析结果相符合。

$NPQ$ 反映的是PSII所吸收的不能用于光合电子传递而以热能形式耗散掉的光能部分, 它是植物的一种自我保护机制, 对PSII起到一定的保护作用(孙永江等2014)。由图2-F知, 各产地茅苍术 $NPQ$ 初始值接近, 但是随着高温胁迫时间的延长, 各产地茅苍术 $NPQ$ 值呈先上升后下降的趋势, 但上升持续的时间不同。罗田、句容组经过0~3 d处理后上升至最大值, 与未处理组(0 d)相比上升了17.54%、15.96%; 英山、信阳组于0~1 d处理后上升至最大值, 与未处理组相比上升了16.61%、16.19%。在处理7 d后达最小值, 分别为罗田(0.79)>信阳(0.74)>英山(0.61)>句容(0.59)。结合前面的分析, 从长期抗高温胁迫能力看, 罗田组表现较佳。

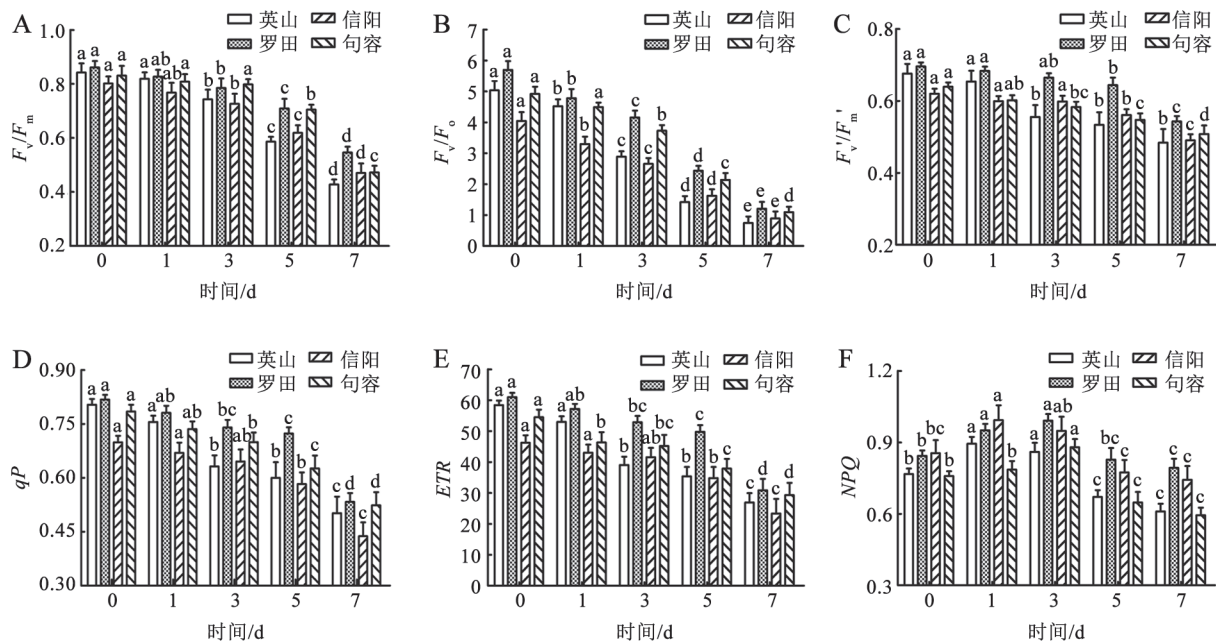


图2 高温胁迫对不同产地茅苍术叶绿素荧光特性的影响

Fig. 2 Effects of high temperature stress on chlorophyll fluorescence parameters of *Atractylodes lancea* from different habitats

## 讨 论

叶绿素含量的变化能够反映高温胁迫对植物的伤害程度。本研究中, 高温胁迫对各产地茅苍术叶绿素含量呈不断下降趋势(图1), 这与郝婷等(2014)研究结果一致。叶绿素含量大小总体表现

为: 罗田>英山>句容>信阳, 罗田组表现较佳。叶绿素含量的减少可能性有两种, 其一可能是经高温胁迫后茅苍术叶片内积累了大量的氧自由基, 引起植物膜脂过氧化, 破坏叶绿体结构, 加速了叶绿素的分解(杨岚等2013); 另外, 高温影响了植株叶绿素生物合成的中间产物(5-氨基酮戊酸、原卟

嗽IX)的合成,因而减少叶绿素的合成量(宰学明等2007),具体原因还需进一步研究。

PSII对逆境胁迫非常敏感,高温会导致其结构和功能发生变化。也有研究表明 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 、 $F_v'/F_m'$ 、 $qP$ 、 $ETR$ 、 $NPQ$ 等参数与植株耐热性有关(李晓等2006),因此叶绿素荧光技术是研究植株对逆境适应性的理想探针(Li等2010)。本研究结果表明,高温胁迫致使不同产地茅苍术 $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 、 $F_v'/F_m'$ 、 $qP$ 、 $ETR$ 均持续降低,说明高温抑制了光合碳代谢的电子供应,这与前人的研究结果一致(刘春英等2012;孙艳等2006)。

$F_v/F_m$ 、 $F_v/F_o$ 、 $F_v'/F_m'$ 都同PSII反应中心活性密切相关。 $F_v/F_m$ 代表光合机构把吸收的光能用于化学反应的最大效率, $F_v/F_o$ 是表明光合机构光化学反应状况的另一个重要叶绿素荧光动力学参数,与 $F_v/F_m$ 都可度量PSII反应中心的潜在最大光能转换效率(Pazuki等2013)。 $F_v/F_m$ 的下降可能是茅苍术叶片对高温胁迫的光保护,而 $F_v/F_o$ 的降低可能是高温胁迫使得茅苍术叶片碳循环活性的下降引起(孙宪芝等2008)。本研究表明,高温处理1~3 d,各产地茅苍术叶片 $F_v/F_m$ 与 $F_v/F_o$ 均显著下降,说明高温胁迫下植物叶片光能过剩,导致光抑制或光破坏,与张顺堂等(2011)研究结果相符。但是,由于植物对高温的适应策略及耐受性不同,不同产地茅苍术各参数在不同阶段下降幅度也略有不同。例如,在胁迫过程中, $F_v/F_o$ 与 $F_v/F_m$ 下降幅度大小分别表现为英山>句容>信阳>罗田和英山>罗田>信阳>句容,不同产地茅苍术在不同参数上下降幅度存在差异。结合不同胁迫阶段各参数大小,总体表现为罗田较优,句容次之,信阳和英山居后。同时,研究中还发现,经高温胁迫后, $F_v/F_o$ 与 $F_v'/F_m'$ 总体变化趋势相似,但 $F_v/F_o$ 的下降幅度明显高于 $F_v'/F_m'$ 的下降幅度,说明高温胁迫对茅苍术传能效率的抑制比对其光能转化效率的抑制更为明显。

$F_v'/F_m'$ 能够反映叶片用于光合电子传递的能量所占吸收光能的比例,较高的 $F_v'/F_m'$ 有利于提高植物的光能转换效率,促进同化效率和有机物的积累(胡凡波等2011)。本研究结果显示,高温胁迫导致茅苍术 $F_v'/F_m'$ 不断下降,抑制其同化积累过程,最终可导致生物量降低,不利于茅苍术农业发展;

罗田组 $F_v'/F_m'$ 值较高于其他组。与以上参数变化趋势相似,各产地茅苍术 $ETR$ 随着胁迫时间的延长而显著下降,说明高温导致不同产地茅苍术的电子传递效率下降,其中以罗田组水平较高,抗高温能力表现最优,与 $F_v/F_o$ 、 $F_v/F_m$ 和 $F_v'/F_m'$ 结果均相符。

从整体来看,各阶段不同产地茅苍术 $qP$ 值大小表现为:罗田>句容>英山>信阳,说明罗田组茅苍术质体醌(PQ)还原程度较小、PSII传递活性较高(杜尧东等2012),信阳组表现较差。研究中发现,各产地 $NPQ$ 均呈先上升后下降趋势。 $NPQ$ 的增加说明茅苍术在高温逆境下茅苍术植株能够增强非辐射能的消耗以减轻高温对它的伤害(魏海蓉等2010),但上升过程略有不同,如罗田、句容组上升持续时间较长,而信阳、英山组上升持续时间较短,说明不同产地茅苍术对高温的适应性策略不同。关于茅苍术在高温胁迫下的保护机制还需进一步研究。随着胁迫时间的延长,茅苍术的正常生理功能正受到严重伤害,对热能的耗散能力逐渐丧失,使得 $NPQ$ 值下降。但是综合各组茅苍术 $NPQ$ 值的大小,可以判断罗田组在此表现最优。

综上所述,各产地茅苍术在40℃高温胁迫下,叶片对光能的吸收、传递、光化学转换及电子传递都受到伤害与抑制,这必将影响到茅苍术的产量及品质,这与茅苍术“喜凉爽恶高温”的传统经验相符。此外,各产地茅苍术中罗田组耐热性表现较优,且各组茅苍术叶片的叶绿素荧光动力学参数对高温胁迫较为敏感,可以考虑作为茅苍术抗高温能力的鉴定指标,可为茅苍术耐热品种的鉴定及选育提供理论依据。

## 参考文献

- 陈梅,唐运来(2013). 高温胁迫下苋菜的叶绿素荧光特性. 生态学杂志, 32 (7): 1813~1818
- 杜国栋,吕德国,赵玲,王素素,蔡倩(2011). 高温对仁用杏光合特性及PSII光化学活性的影响. 应用生态学报, 22 (3): 701~706
- 杜尧东,李键陵,王华,唐湘如,胡飞(2012). 高温胁迫对水稻剑叶光合和叶绿素荧光特征的影响. 生态学杂志, 31 (10): 2541~2548
- 国家药典委员会(2010). 《中国药典》(一部). 北京: 中国医药科技出版社, 150
- 韩多红,郑秀芳,王恩军,晋玲,张勇,戴琳(2013). 不同盐碱胁迫对党参种子萌发和幼苗生理特性的影响. 中药材, 36 (7): 1039~1043
- 郝婷,朱月林,丁小涛,金海军,张红梅,余纪柱(2014). 根际高温胁

- 迫对5种瓜类作物生长及叶片光合和叶绿素荧光参数的影响. 植物资源与环境学报, 23 (2): 65~73
- 胡凡波, 刘玲, 隆小华, 刘兆普(2011). 外源NO对NaCl胁迫下长春花幼苗生物量和叶绿素荧光的影响. 生态学杂志, 30 (8): 1620~1626
- 林晓红, 施木田, 林三睦(2014). 高温胁迫对金线莲叶绿素荧光参数及SOD活性与电导率的影响. 热带作物学报, 35 (6): 1137~1142
- 刘春英, 陈大印, 盖树鹏, 张玉喜, 郑国生(2012). 高、低温对牡丹叶片PSII功能和生理特性的影响. 应用生态学报, 23 (1): 133~139
- 李晓, 冯伟, 曾晓春(2006). 叶绿素荧光分析技术及应用进展. 西北植物学报, 26 (10): 2186~2196
- 孙永江, 杜远鹏, 翟衡(2014). 高温胁迫下不同光强对‘赤霞珠’葡萄PSII活性及恢复的影响. 植物生理学报, 50 (8): 1209~1215
- 史彦江, 罗青红, 宋锋惠, 俞涛, 寇云玲(2012). 高温胁迫对新疆榛光合参数和叶绿素荧光特性的影响. 应用生态学报, 23 (9): 2477~2482
- 孙宪芝, 郑成淑, 王秀峰(2008). 高温胁迫对切花菊‘神马’光合作用与叶绿素荧光的影响. 应用生态学报, 19 (10): 2149~2154
- 孙艳, 徐伟君, 范爱丽(2006). 高温强光下水杨酸对黄瓜叶片叶绿素荧光和叶黄素循环的影响. 应用生态学报, 17 (3): 399~402
- 魏海蓉, 孟艳玲, 孙阳, 刘庆忠(2010). 高温胁迫下外源NO对高灌蓝莓PSII光化学活性和抗氧化系统的影响. 应用生态学报, 21 (10): 2529~2535
- 杨再强, 李伶俐, 殷剑敏, 王学林, 孙攀, 顾礼力(2014). 灌浆初期不同时长高温胁迫对早稻叶片光合和荧光参数的影响. 中国农业气象, 35 (1): 80~84
- 杨岚, 师帅, 王红娟, 向增旭(2013). 水杨酸对高温胁迫下铁皮石斛幼苗耐热性的影响. 西北植物学报, 33 (3): 0534~0540
- 宰学明, 钦佩, 吴国荣, 王光, 闫道良(2007). 高温胁迫对花生幼苗光合速率、叶绿素含量、叶绿体Ca<sup>2+</sup>-ATPase、Mg<sup>2+</sup>-ATPase及Ca<sup>2+</sup>分布的影响. 植物研究, 27 (4): 416~419
- 张会玲, Brestic M, Olsovska K, 李刚, 孟庆伟, 杨兴洪(2015). 高温胁迫下不同热敏感性小麦光化学活性和能力分配差异. 植物生理学报, 51 (7): 1142~1150
- 张顺堂, 张桂莲, 陈立云, 肖应辉(2011). 高温胁迫对水稻剑叶净光合速率和叶绿素荧光参数的影响. 中国水稻科学, 25 (3): 335~338
- 朱新广, 王强, 张其德, 卢从明, 匡廷云(2002). 冬小麦光合功能对盐胁迫的响应. 植物营养与肥料学报, 8 (2): 177~180
- Allakhverdiev SI, Kreslavski VD, Klimov VV, Los DA, Carpentier R, Mohanty P (2008). Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. Photosynth Res, 98: 541~550
- Brestic M, Zivcak M, Kalaji HM, Carpentier R, Allakhverdiev SI (2012). Photosystem II thermostability *in situ*: Environmentally induced acclimation and genotype-specific reactions in *Triticum aestivum* L. Plant Physiol Bioch, (57): 93~105
- Kalaji HM, Bosa K, Koscielniak J, Hossain Z (2011). Chlorophyll a fluorescence-A useful tool for the early detection of temperature stress in spring barley (*Hordeum vulgare* L.). Omics, 15 (12): 925~934
- Li G, Wan SW, Zhou J, Yang ZY, Qin P (2010). Leaf chlorophyll fluorescence, hyperspectral reflectance, pigments content, malondialdehyde and proline accumulation responses of castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings to salt stress levels. Ind Crops Prod, 31 (1): 13~19
- Liu J, Wisniewski M, Droby S, Tian S, Hershkovitz V, Tworowski T (2011). Effect of heat shock treatment on stress tolerance and biocontrol efficacy of *Metschnikowia fructicola*. Fems Microbiol Ecol, 76 (1): 145~155
- Martinazzo EG, Ramm A, Bacarin MA (2013). The chlorophyll a fluorescence as an indicator of the temperature stress in the leaves of *Prunus persica*. Braz J Plant Physiol, 24 (4): 237~246
- Mielke MS, Schaffer B (2010). Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and pigment indexes of *Eugenia uniflora* L. in response to changes in light intensity and soil flooding. Tree Physiol, 30 (1): 45~55
- Pazuki A, Sedghi M, Aflaki F (2013). Interaction of salinity and phytohormones on wheat photosynthetic traits and membrane stability. Agriculture, 59 (1): 33~41
- Phillip OW, Justin LS, Anthony SD (2010). Evaluation of chlorophyll fluorescence as an indicator of dehydration stress in American chestnut seedlings. Native Plants J, 11 (1): 27~30