

里程辉,于 辉,吕德国,等. 干湿交替下不同中间砧对岳冠苹果叶片光合特性及叶绿素荧光特性的影响[J]. 江苏农业科学,2021,49(2):108-114.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2021.02.020

# 干湿交替下不同中间砧对岳冠苹果叶片光合特性及叶绿素荧光特性的影响

里程辉<sup>1</sup>, 于 辉<sup>2</sup>, 吕德国<sup>3</sup>, 刘 志<sup>1</sup>, 王 宏<sup>1</sup>, 于年文<sup>1</sup>, 王 杰<sup>1</sup>, 张秀美<sup>1</sup>, 李宏建<sup>1</sup>, 宋 哲<sup>1</sup>

(1. 辽宁省果树科学研究所, 辽宁营口 115009; 2. 辽宁农业职业技术学院, 辽宁营口 115009;

3. 沈阳农业大学园艺学院, 辽宁沈阳 110866)

**摘要:**以山定子为基础砧, 辽砧 2 号、GM256 和 77-34 为中间砧, 嫁接岳冠品种为试验材料, 研究在干湿交替胁迫处理下, 不同中间砧对岳冠叶片光合特性及叶绿素荧光特性的影响。结果表明, 随着干湿交替次数的增加, 各砧穗组合叶片的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素 a+b 含量、净光合速率下降, 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度上升, 且各组合叶绿素荧光参数中  $F_v$ 、 $W_k$  和  $V_j$  逐渐增加, 其余荧光参数逐渐降低, 导致叶片 PS II 和 PS I 活性下降。其中, 岳冠/山定子组合破坏最轻, 其次是 77-34 组合, 辽砧 2 号组合破坏最重。说明随着干湿交替次数增加, 各砧穗组合叶片光合特性受到抑制, 其中岳冠/山定子和 77-34 组合的抗旱性优于其他组合, 这应该与其光合性能高、荧光性能保护机制启动早有关。

**关键词:**岳冠苹果; 干旱胁迫; 中间砧; 光合特性; 荧光特性

**中图分类号:**S661.101 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2021)02-0108-07

我国大多数果园立地条件较差, 干旱是限制其高产优质的重要因子之一<sup>[1]</sup>。嫁接对树体产生影响, 并且不同砧穗组合间的抗旱性存在着差异<sup>[2]</sup>。近几年, 苹果的矮化密植栽培方式因其产量高、品质优、早果早产、生产管理方便等优点, 已成为我国苹果产业的发展方向和趋势<sup>[3]</sup>。岳冠(寒富×岳帅)是由辽宁省果树科学研究所杂交选育的苹果新品种, 该品种在冷凉地区发展比寒富更有优势<sup>[4]</sup>。在冷凉地区的苹果栽培生产中, 常用的中间砧砧木包括 GM256(红海棠×M9)、辽砧 2 号(助列涅特×M9)和 77-34(M9×小黄海棠)等, 其中辽砧 2 号和 77-34 是辽宁省果树科学研究所自主选育的砧木品种, 且 3 种砧木与岳冠嫁接后亲和性良好。

随着光合作用的深入研究, 利用叶绿素荧光动

力学方法可以快速、灵敏、无损伤地研究和探测各种逆境对植物光合生理的影响<sup>[5]</sup>, 能够提供植物光合器官结构和功能的丰富信息<sup>[6]</sup>, 特别是快速叶绿素荧光诱导动力学曲线分析方法的出现, 能够快速、无损地分析逆境胁迫下 PS II 反应中心能量捕获及 PS II 供体侧和受体侧电子传递变化<sup>[7]</sup>。前人利用该技术已在果树、蔬菜、玉米等多种逆境上进行研究, 并取得了一定结果<sup>[8-13]</sup>。但对果树干旱研究中, 大多集中对果树干旱程度的研究<sup>[8,10]</sup>, 而对果树反复干旱的研究未见报道。因此, 针对辽宁地区近几年在果树生长季出现反复干旱的气候条件, 研究反复干湿交替下不同砧穗组合对岳冠苹果的作用机制至关重要。本试验对干湿交替条件下, 不同中间砧对岳冠盆栽树叶片光合特性、快速叶绿素荧光诱导动力学参数及动力学曲线(OJIP)进行分析, 同时对部分光系统 I (PS I) 的关键参数进行探讨, 旨在全面反映在干湿交替胁迫条件下各砧穗组合对岳冠光合性能的影响, 筛选适宜干旱地区栽培的砧穗组合, 以为生产提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试材与处理

试验于 2016 年 3—7 月在沈阳农业大学果树栽培与生理生态试验基地(123°341'E, 41°491'N)进

收稿日期:2018-12-26

基金项目:国家现代农业产业技术体系建设专项资金(编号:CARS-28);科技特派行动专项计划(编号:2020JH5/10400062);辽宁省科学事业公益研究基金(编号:GY-2017-0043);辽宁省果树产业技术体系项目(编号:LNGSCYTX-13/14-3);辽宁省中央引导地方科技发展专项-地方科技创新项目示范(编号:2016-2018)。  
作者简介:里程辉(1984—),男,辽宁海城人,硕士,副研究员,主要从事果树栽培与生理研究。E-mail:lnlichenghui@163.com。

通信作者:于年文,硕士,研究员,主要从事果树栽培与生理研究。  
E-mail:lgynw@163.com。

行。供试的盆栽苗接穗品种为岳冠,基砧为 2a 生山定子 (*Malus baccata*),中间砧分别为辽砧 2 号(引自辽宁省果树科学研究所)、GM256(引自吉林省农业科学院果树研究所)和 77-34(引自辽宁省果树科学研究所),基砧接口粗度 1.5 cm 左右,嫁接高度为 10 cm,中间砧段长 25 cm,2016 年 3 月 20 日采用舌接方式进行嫁接,包括岳冠/辽砧 2 号/山定子(YG/L2/Mb)、岳冠/GM256/山定子(YG/GM256/Mb)、岳冠/77-34/山定子(YG/77-34/Mb)和岳冠/山定子(YG/Mb)4 种砧穗组合;嫁接后在温室内进行常规管理,管理水平一致。

试验用盆采用口径 30 cm、高 30 cm 的异形耐老化塑料营养钵;营养土为园土棕壤,质地为粘壤土,有机质含量 14.25 g/kg,碱解氮含量 78.39 mg/kg,速效磷含量 25.82 mg/kg,速效钾含量 178.21 mg/kg,pH 值 6.8。

从 2016 年 6 月 10 日(新稍约 60 cm)开始,每种砧穗组合选择长势一致的盆栽苗 30 株进行处理,处理前进行一次性充分灌水,即所需水量为土壤水分饱和和状态的持水量。用称重法控制盆土含水量。设置中度干旱胁迫处理,土壤含水量为田间持水量的 35%~40%。

当土壤含水量达到处理指标后,进行叶片光合参数和叶绿素荧光参数测定,然后立即充分灌水,灌水后 3 d 再次测定,反复进行干湿交替 3 次。测定位置在中心干延长头当年新稍第 6~8 张成熟无病虫害叶,测定后将叶片带回实验室,清洗并用吸水纸吸干,用于叶绿素含量的测定。6 次生物学重复。

### 1.2 叶片光合参数的测定方法

叶片叶绿素含量测定参考李合生的方法<sup>[14]</sup>。光合参数采用英国 PP-system 公司的 CIRAS-II 型便携式光合系统在上午 09:00—11:00 时进行测定。测定时 LED 光源设为 1 200 lx,光合有效辐射(PAR)、大气温度( $T_a$ )、叶温( $T_L$ )、水汽压( $V_p$ )、相对湿度(RH)、大气 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_a$ )等参数均采用仪器自控系统控制;根据  $WUE = P_n/T_r$  计算水分利用效率,其中  $P_n$  为净光合速率, $T_r$  为蒸腾速率。

### 1.3 叶片叶绿素荧光参数的测定方法

采用英国 Hansatech 公司生产的 M-PEA 多功能植物效率仪进行叶绿素荧光参数及快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)的测定,测定前叶片充分暗适应 25 min,重复 10 次。所得荧光参数如下:暗适应后的初始(最小)荧光强度( $F_0$ );最大荧光强

度( $F_m$ );最大光化学效率  $F_v/F_m$ ;PS II 的潜在活性  $F_v/F_0$ ;照光 2 ms 时的荧光强度( $F_J$ );照光 30 ms 时的荧光强度( $F_I$ );照光  $t$  时间的可变荧光强度  $V_t = (F_t - F_0)/(F_m - F_0)$ ;K 点的相对可变荧光  $W_k$ ;J 相相对可变荧光  $V_j$ ;单位面积吸收的光能  $ABS/CS_m = F_m$ ;单位面积捕获的光能  $TR_0/CS_m$ ;单位面积电子传递的量子产额  $ET_0/CS_m$ ;单位面积内反应中心的数量  $RC/CS_m$ ;以吸收光能为基础的性能指数  $PI_{abs}$ ;综合性能指数  $PI_{total}$  等。

利用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 17.0 对数据进行统计分析。

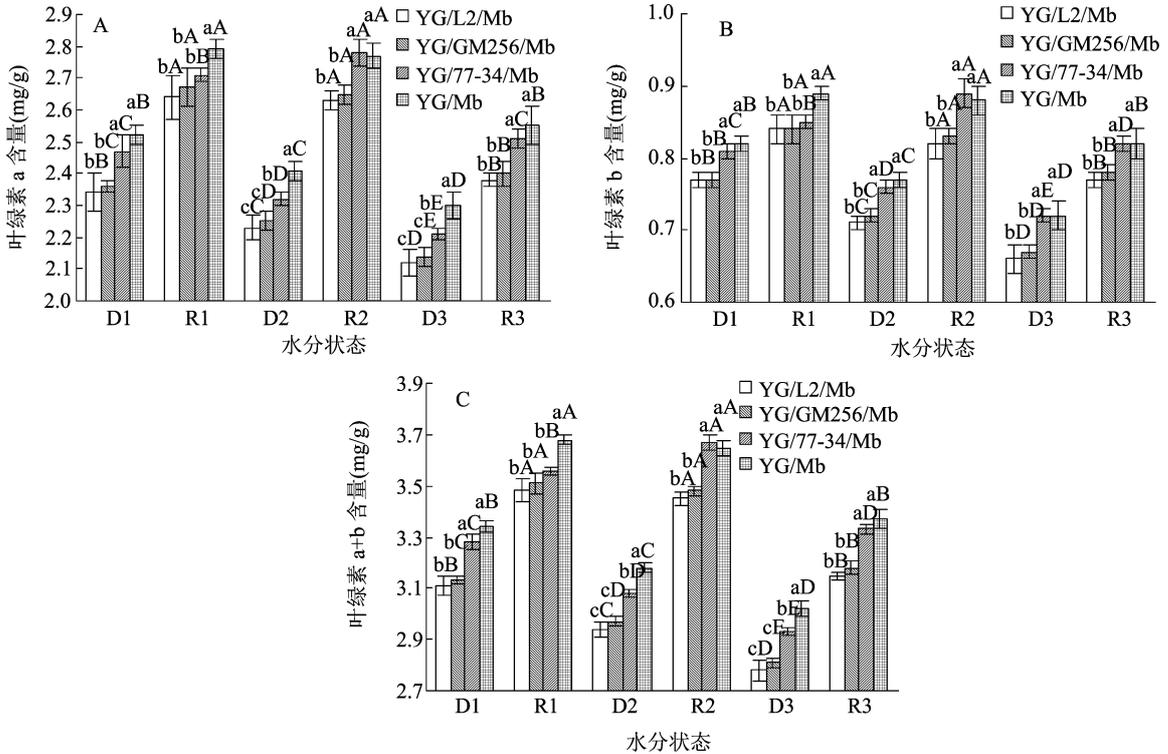
## 2 结果与分析

### 2.1 干湿交替下不同砧穗组合对叶片叶绿素含量的影响

从图 1 可以看出,随着干湿交替次数增加,4 种砧穗组合的叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 a+b 的变化趋势一致,呈低—高一低—高一低—高的变化趋势,并且随着干旱处理次数的增加,各组合的叶绿素含量显著降低,除 R1 外,其他处理中,YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 组合的叶绿素含量显著高于其他 2 种组合;R1 后,YG/Mb 叶绿素含量显著高于其他 3 种组合;R2 后,与 R1 相比,YG/77-34/Mb 有明显的提高,其他组合无明显变化,到 R3 后,与 R1 和 R2 相比,各组合显著降低,YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 显著高于其他 2 种组合,由高到低依次为 YG/Mb > YG/77-34/Mb > YG/GM256/Mb > YG/L2/Mb。

### 2.2 干湿交替下不同砧穗组合对叶片光合特性的影响

由图 2-A 可以看出,各组合岳冠的  $P_n$  对干湿交替的响应程度不同,总体看经过 3 次干湿交替处理后,各组合的  $P_n$  呈现低—高一低—高一低—高的变化趋势,并且随着干旱处理次数的增加,各组合的  $P_n$  显著降低,YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 在整个处理中几乎显著高于其他 2 种组合;R1 后,YG/Mb 显著高于其他 3 种组合;R2 后,与 R1 相比,YG/77-34/Mb 有明显的提高,其他组合无明显变化,并且 YG/77-34/Mb、YG/Mb 显著高于其他 2 种组合;到 R3 后,与 R1 和 R2 相比,各组合显著降低,YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 显著高于其他 2 种组合,由高到低依次为 YG/Mb > YG/77-34/Mb > YG/GM256/Mb > YG/L2/Mb。各组合的  $G_s$  和  $T_r$  在不同



D1、R1、D2、R2、D3、R3 分别表示第 1 次干旱胁迫、第 1 次恢复灌水、第 2 次干旱胁迫、第 2 次恢复灌水、第 3 次干旱胁迫、第 3 次恢复灌水；图中小写字母表示同处理不同砧穗组合的差异性分析，大写字母表示同砧穗组合不同处理的差异性分析，均为 5% 显著水平，下同

图1 干湿交替下不同砧穗组合对叶片叶绿素的影响

干湿交替条件下变化趋势与  $P_n$  相同(图 2 - B、图 2 - C),也呈低—高一低—高一低—高的变化趋势,且  $G_s$  在 3 次干旱处理时仅为 50 mmol/(m<sup>2</sup>·s) 左右,显著低于 3 次恢复灌水后的值;在 R3 后,各组合的  $G_s$  和  $T_r$  均以 YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 较高,二者显著高于其他 2 种组合,但二者差异不显著,其他 2 种组合间,也均以 YG/L2/Mb 最低。各组合的  $C_i$  变化趋势与前三者不同(图 2 - D),随着干旱次数的增加,呈逐渐上升趋势,在 D3 和 R3 后,各组合间无显著差异。

2.3 干湿交替下不同砧穗组合对叶片叶绿素荧光参数的影响

2.3.1 干湿交替下不同砧穗组合对叶片  $F_o$ 、 $F_v/F_m$  和  $F_v/F_o$  的影响 从图 3 - A 可以看出,经过 3 次干湿交替处理后,各组合叶片的 PS II 反应中心受到不同程度的破坏或失活,导致  $F_o$  增加;总体看各组合的  $F_o$  随着干旱和恢复灌水次数的增加逐渐升高,且差异明显,说明 PS II 反应中心遭到破坏程度加重;在每次干湿交替处理中,YG/Mb 的  $F_o$  均处于较低水平,说明遭到破坏程度最低;R3 后,各组合由低到高依次为 YG/Mb < YG/77-34/Mb < YG/GM256/

Mb < YG/L2/Mb。

各组合  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_o$  的变化趋势与  $F_o$  相反(图 3 - B、图 3 - C),随着干旱和恢复灌水次数的增加而逐渐降低,且差异明显,说明各组合的叶片 PS II 活性中心受损,光合作用原初反应过程受抑制;在每次干湿交替处理中,YG/Mb 受到抑制程度最低;R3 后,YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 的  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_o$  较高,明显高于其他 2 种组合,说明受抑制程度较低,YG/L2/Mb 受抑制程度最高。

2.3.2 干湿交替下不同砧穗组合对叶片  $W_k$ 、 $V_j$ 、 $PI_{abs}$  和  $PI_{total}$  的影响 从图 4 - A、图 5 - B 可以看出,各组合  $W_k$  和  $V_j$  值随着干旱和恢复灌水处理次数的增加而升高;并且  $W_k$  值在 D2 时比 D1 明显提高,D3 时继续升高,但与 D2 差异不明显, $V_j$  值在 D2 升高,但与 D1 差异不明显,D3 时继续升高,明显高于 D1 和 D2;在 R3 后, $W_k$  值依次为 YG/Mb < YG/77-34/Mb < YG/GM256/Mb < YG/L2/Mb,其中 YG/Mb 明显低于其他组合,YG/77-34/Mb 明显低于 YG/L2/Mb,其他组合间差异不明显; $V_j$  值依次为 YG/Mb < YG/77-34/Mb < YG/GM256/Mb < YG/L2/Mb,其中 YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 明显低

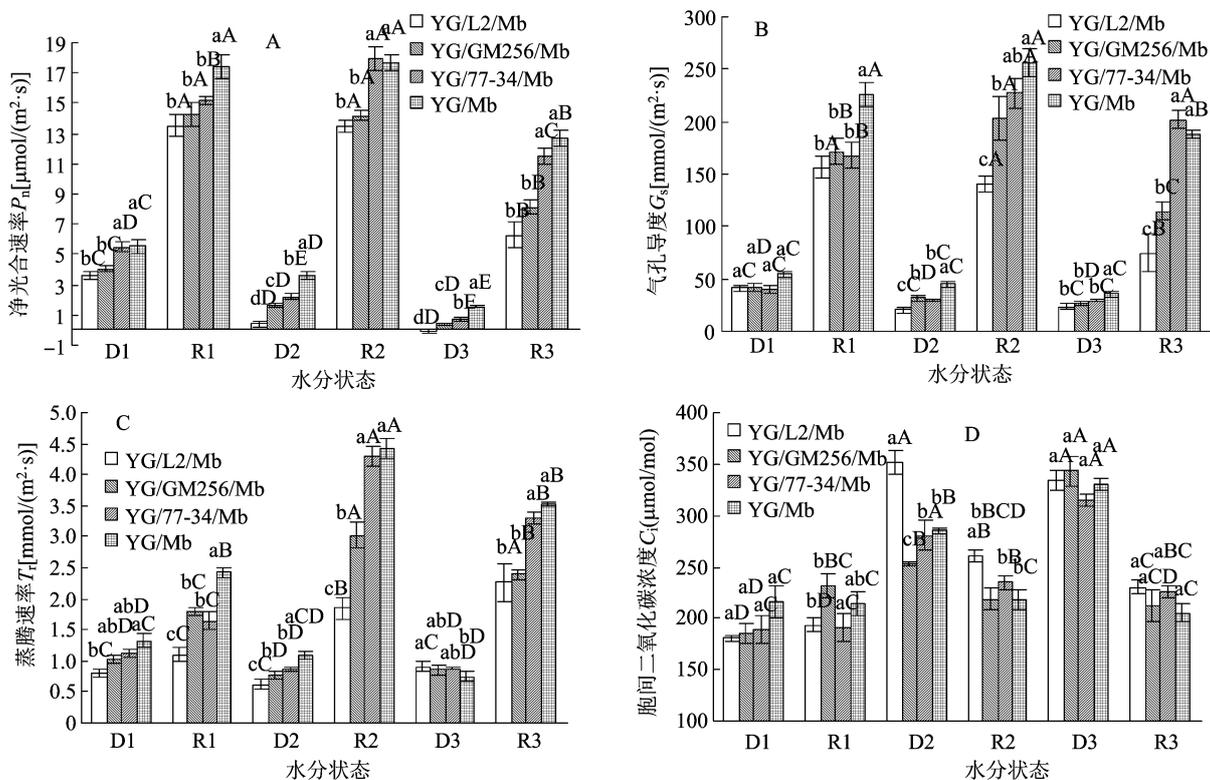


图2 干湿交替下不同砧穗组合对叶片光合生理参数的影响

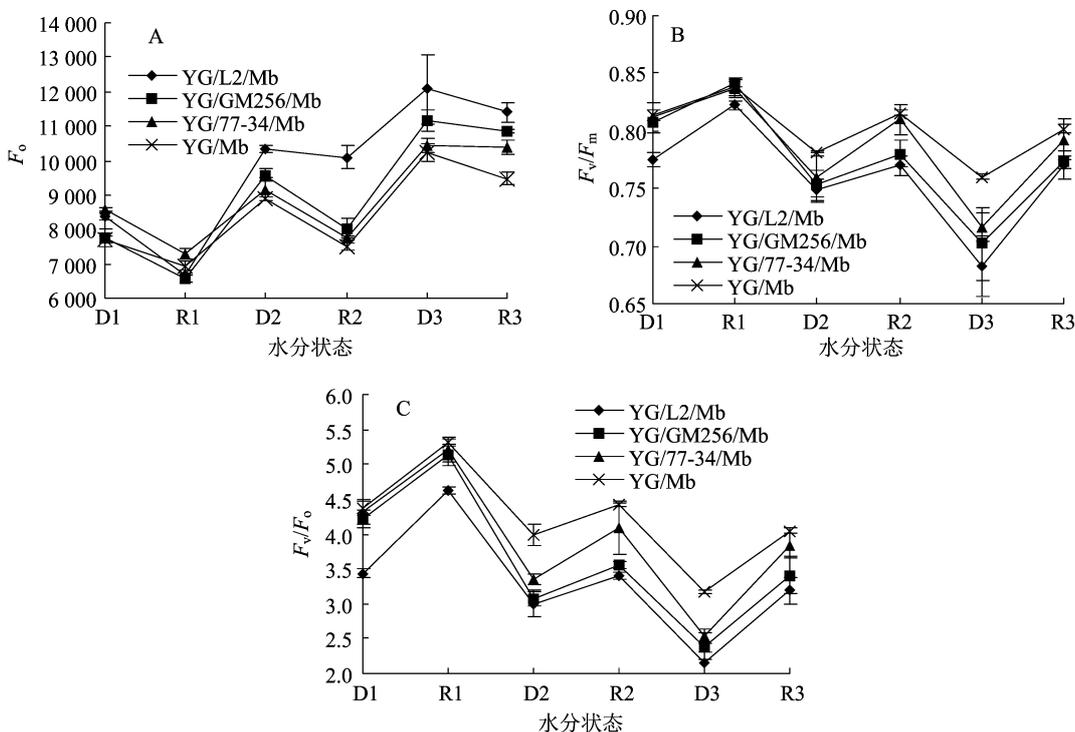


图3 干湿交替下不同砧穗组合对叶片  $F_o$ 、 $F_v/F_m$ 和 $F_v/F_o$ 的影响

于另 2 种组合,其他组合间差异不明显。

从图 4 - C、图 4 - D 可以看出,各组合的  $PI_{abs}$  和  $PI_{total}$  值与  $W_k$  和  $V_j$  值的变化趋势相反,随着干旱和恢复灌水处理次数的增加而降低;并且在整个干湿

交替过程中, YG/Mb 一直最高, YG/L2/Mb 最低;在 R3 后,二者排序依次为 YG/Mb > YG/77 - 34/Mb > YG/GM256/Mb > YG/L2/Mb, 其中 YG/GM256/Mb 与 YG/L2/Mb 间差异不明显,其他组合间均差异明显。

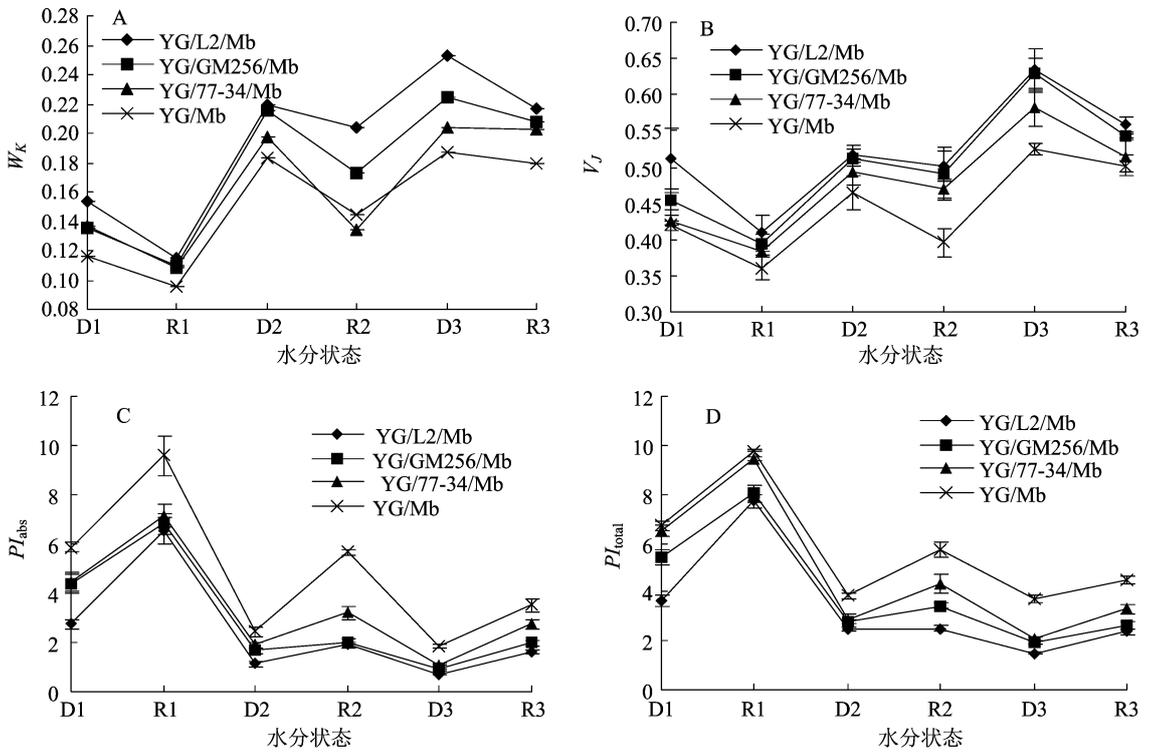


图4 干湿交替下不同砧穗组合对叶片  $W_k$ 、 $V_j$ 、 $P_{abs}$  和  $P_{total}$  的影响

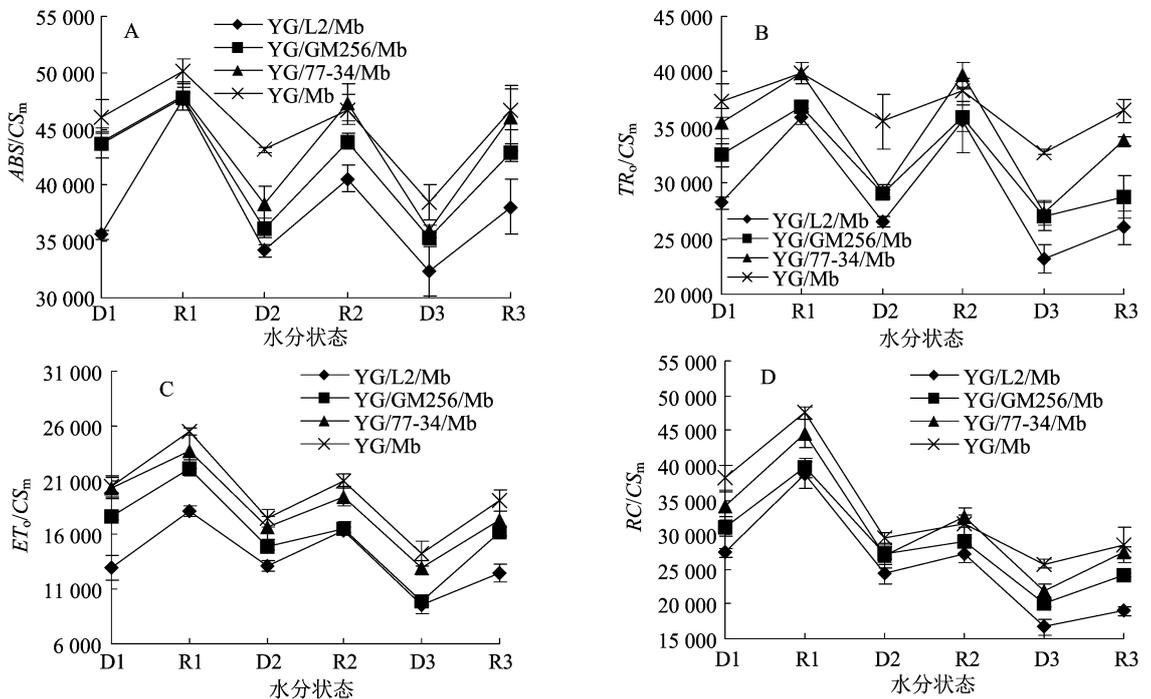


图5 干湿交替下不同砧穗组合对叶片单位横截面积的能量流参数和反应中心密度的影响

2.3.3 干湿交替下不同砧穗组合对叶片单位横截面积的能量流参数和反应中心密度的影响 从图5可以看出,各组合的3种能量流参数和反应中心密度均随着干旱和恢复灌水处理次数的增加而降低;在R3后,3种能量流参数和反应中心密度的大小均

为 YG/Mb > YG/77-34/Mb > YG/GM256/Mb > YG/L2/Mb,其中  $ABS/CS_m$  和  $ET_0/CS_m$  YG/L2/Mb 明显低于其他3种组合,YG/GM256/Mb 明显低于 YG/Mb,其他组合间差异不明显, $TR_0/CS_m$  除 YG/GM256/Mb 和 YG/L2/Mb 间差异不明显,其他组合

间均差异明显,  $RC/CS_m$  除 YG/Mb 和 YG/77 - 34/Mb 间差异不明显, 其他组合间均差异明显。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 干湿交替胁迫影响不同中间砧苹果叶片的光合特性

叶片中光合色素含量直接影响植物光合能力, 其中以叶绿素 a 最为重要; 有研究表明, 植物遭受干旱胁迫时, 叶片中叶绿素含量大幅降低<sup>[1]</sup>。本研究中, 随着干旱次数的增加, 各砧穗组合叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 a + b 含量显著下降, 这与前人研究结果一致, 推测可能是随着干旱次数的增加, 叶片中叶绿素的降解加重, 导致叶绿素含量降低; 但在第 2 次恢复灌水时, YG/77 - 34/Mb 组合比第 1 次恢复灌水显著升高, 这可能是该组合叶片对第 2 次干旱胁迫做出的应激反应, 促进叶绿素含量增加, 进而提高叶片的光合能力。

众多研究表明, 一般在干旱后期非气孔限制因素是限制  $P_n$  的主要因素<sup>[15-16]</sup>, 主要表现在羧化效率下降, Rubisco 活性降低或是再生能力减弱; 干旱胁迫使碳同化速率降低,  $P_n$  下降, 从而导致光能过剩和产生光合作用的光抑制<sup>[17]</sup>; 何亚南对 1 年生矮化自根砧和中间砧富士研究认为, 在中度和重度干旱胁迫下, M26 作中间砧  $P_n$  值高于 M26 作自根砧<sup>[2]</sup>; 在本试验中, 随着干旱次数的增加, 4 种砧穗组合的  $G_s$  呈下降趋势, 从而影响植物对  $CO_2$  的同化和对水分的利用, 使叶片  $P_n$  下降, 光合碳同化作用受阻, 但  $C_i$  浓度升高, 所以此时各砧穗组合中影响光合的因子主要是非气孔限制, 并且 2 种矮化性较强的 YG/L2/Mb 和 YG/GM256/Mb 组合显著低于半矮化 YG/77 - 34/Mb 组合和乔砧组合, 这与前人的研究结果一致。

#### 3.2 干湿交替胁迫影响不同中间砧苹果叶片的 PS II 反应中心活性及电子传递

叶绿素荧光技术是光合作用的探针, 通过荧光参数可以分析光合机构内部一系列重要的调节过程。PS II 位于类囊体膜上, 是光合机构对环境胁迫的敏感部位, 是光抑制的原初位点<sup>[18]</sup>。初始荧光  $F_0$  是判断 PS II 反应中心运转情况的重要指标, 其增加则表明 PS II 反应中心受到破坏或失活<sup>[19]</sup>; 最大光化学效率  $F_v/F_m$  是反映 PS II 活性中心光能转换效率的重要参数, 非胁迫条件下该参数的变化极小, 不受物种和生长条件的影响, 胁迫条件下该参

数明显下降, 是反映光抑制程度的良好指标<sup>[20-24]</sup>;  $F_v/F_0$  则反映 PS II 的潜在活性, 两者是光化学反应状况评价的重要参数<sup>[25]</sup>。本试验中, 各砧穗组合随着干旱和恢复灌水次数的增加,  $F_0$  迅速上升,  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_0$  迅速下降, 说明各砧穗组合叶片类囊体膜结构发生变化, PS II 反应中心受到破坏, 光合作用原初反应过程受抑制, 电子由 PS II 反应中心向 QA、QB 及 PQ 库传递均受到抑制, 可能是引起了 D1 蛋白的降解<sup>[26]</sup>, 其中 YG/Mb 和 YG/77 - 34/Mb 组合叶片 PS II 反应中心受到破坏的程度低于另 2 种组合。

叶绿素荧光快速诱导曲线能够直观反映植物受逆境伤害的程度, K 点的相对可变荧光  $W_k$  值的升高, 代表放氧复合体被破坏的程度<sup>[27]</sup>; 另外 J 点的可变荧光  $V_j$  的升高, 代表电子从 QA 向 QB 传递受到限制, 进而反映 PS II 受体侧遭受破坏程度; 当慢还原型 PQ 库比例增加时, I 点上升。本试验中, 各砧穗组合的  $W_k$  和  $V_j$  值随着干旱和恢复灌水处理次数的增加而升高, 说明放氧复合体的结构和功能发生了改变, 从而减弱了 PS II 供体侧电子传递的能力; 也使 QA 积累相对增加, PS II 受体侧电子传递能力相对下降, 受体侧也遭到严重破坏; 破坏程度为 YG/L2/Mb > YG/GM256/Mb > YG/77 - 34/Mb > YG/Mb。

光合性能指数  $PI_{abs}$  是以吸收光能为基础的性指数, 包含  $RC/ABS$ 、 $\varphi_{P_0}$ 、 $\Psi_0$  等多个独立参数, 主要反映 PS II 反应中心的效率, 有研究认为,  $PI_{abs}$  对某些胁迫所反映植物光合机构的状态比  $F_v/F_m$  更敏感, 可以综合评价葡萄的抗旱性<sup>[10, 28-29]</sup>, 但其不能反映光系统 I (PS - I) 反应中心的转化情况, 综合性能指数  $PI_{total}$  主要用于研究光系统间的电子传递活性, 能进一步反映电子在 PS II 和 PS I 之间的传递能力及 PS I 的相关性能<sup>[30]</sup>;  $ABS/CS_m$ 、 $TR_0/CS_m$ 、 $ET_0/CS_m$  和  $RC/CS_m$  分别表示叶片单位面积吸收的光能、单位面积捕获的光能、单位面积电子传递的量子产额和单位面积内反应中心的数量。在本试验中, 各砧穗组合的  $PI_{abs}$ 、 $F_v/F_m$  和  $PI_{total}$  的变化对于干旱胁迫都比较敏感,  $PI_{abs}$  和  $PI_{total}$  值随着干旱和恢复灌水处理次数的增加而降低, 说明不仅使 PS II 反应中心受到伤害, 同时也导致 PS I 的功能遭到破坏, 其中受损程度依次为 YG/L2/Mb > YG/GM256/Mb > YG/77 - 34/Mb > YG/Mb 组合。另外随着干旱和恢复灌水处理次数的增加, 各组合的 3

种能量流参数和反应中心的密度下降,其中 YG/L2/Mb 组合受损最重, YG/Mb 组合受损最轻; ABS/ $CS_m$  下降一方面可能是由于干旱造成天线色素结构遭到破坏,因而捕获的光能减少,使反应中心的激发能  $TR_0/CS_m$  和还原能  $ET_0/CS_m$  降低,影响电子传递;另一方面可能是反应中心部分失活或降解。

随着干湿交替胁迫次数增加,各砧穗组合叶片的气体交换参数受到影响, PS II 和 PS I 活性下降,导致光合特性受到抑制; YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 组合的破坏程度轻于 YG/L2/Mb 和 YG/GM256/Mb 组合。因此在辽宁气候较干旱或反复旱涝地区利用幼树建苹果园,可以优先考虑 YG/77-34/Mb 和 YG/Mb 组合。

#### 参考文献:

[1] 黄颜梅, 张健, 罗承德. 树木抗旱性研究(综述)[J]. 四川农业大学学报, 1997, 15(1): 49-54.

[2] 何亚南. 苹果不同砧穗组合抗旱生理特性的比较研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.

[3] 马宝焜, 徐继忠, 孙建设. 关于我国苹果矮砧密植栽培的思考[J]. 果树学报, 2010, 27(1): 105-109.

[4] 吕天星, 王冬梅, 闫忠业, 等. 晚熟苹果新品种“岳冠”的选育[J]. 果树学报, 2016, 33(10): 1321-1323.

[5] 陈建明, 俞晓平, 程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 浙江农业学报, 2006, 18(1): 51-55.

[6] Chen L S, Cheng L. Photosystem 2 is more tolerant to high temperature in apple (*Malus domestica* Borkh.) leaves than in fruit peel[J]. Photosynthetica, 2009, 47(1): 112-120.

[7] 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]. 植物生理与分子生物学报, 2005, 31(6): 559-566.

[8] 赵德英. 苹果光合生理及碳素物质代谢研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学园艺学院, 2009: 81-86.

[9] 付春霞, 张元珍, 王衍安, 等. 缺锌胁迫对苹果叶片光合速率及叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(18): 3826-3833.

[10] 王振兴, 陈丽, 艾军, 等. 不同干旱胁迫对山葡萄的光合作用和光系统 II 活性的影响[J]. 植物生理学报, 2014(8): 1171-1176.

[11] 刘壮壮, 骆敏, 彭方仁, 等. 不同品种薄壳山核桃光合及快速叶绿素荧光诱导动力学特性[J]. 东北林业大学学报, 2017, 45(4): 36-42.

[12] 刘倩倩, 马寿宾, 冯希环, 等. 嫁接对高温和低温胁迫下辣椒幼苗快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响[J]. 园艺学报, 2016, 43(5): 885-896.

[13] 张善平, 冯海娟, 马存金, 等. 光质对玉米叶片光合及光系统性能的影响[J]. 中国农业科学, 2014, 47(20): 3973-3981.

[14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134-137.

[15] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Reviews Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.

[16] Sharma P N, Tripathi A, Bisht S S. Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower[J]. Plant Physiology, 1995, 107(3): 751-756.

[17] 刘世秋, 张振文, 惠竹梅, 等. 干旱胁迫对酿酒葡萄赤霞珠光合特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(5): 169-172.

[18] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y A. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress[J]. Biochimica et Biophysica Acta - Bioenergetics, 2007, 1767(6): 414-421.

[19] Xu C C, Li D Q, Zou Q, et al. Effect of drought on chlorophyll fluorescence and xanthophylls cycle components in winter wheat leaves with different ages[J]. Acta Phytophysiological Sinica, 1999, 25(1): 29-37.

[20] 许大全, 张玉忠, 张荣铎. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学报, 1992(4): 237-243.

[21] 陈钢, 黄翔, 张利红, 等. 不同氮素水平对西瓜幼苗生长及叶绿素荧光特性的影响[J]. 果树学报, 2011, 28(4): 657-661.

[22] 陈丽, 王振兴, 艾军, 等. 干旱胁迫对山葡萄左山二幼苗叶片光系统 II 活性的影响[J]. 果树学报, 2011, 28(6): 977-983.

[23] 徐德聪, 吕芳德, 栗彬, 等. 不同品种美国山核桃叶绿素荧光特性的比较[J]. 果树学报, 2008, 25(5): 671-676.

[24] Schansker G, Rensen J V. Performance of active photosystem II centers in photoinhibited pea leaves[J]. Photosynthesis Research, 1999, 62(2): 175-184.

[25] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444.

[26] Godde D, Hefer M. Photoinhibition and light-dependent turnover of the D1 reaction-centre polypeptide of photosystem II are enhanced by mineral-stress conditions[J]. Planta, 1994, 193(2): 290-299.

[27] Li P, Cheng L, Gao H, et al. Heterogeneous behavior of PS II in soybean (*Glycine max*) leaves with identical PS II photochemistry efficiency under different high temperature treatments[J]. Journal of Plant Physiology, 2009, 166(15): 1607-1615.

[28] Appenroth K J, Stöckel J, Srivastava A, et al. Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements[J]. Environmental Pollution, 2001, 115(1): 49-64.

[29] Strasser R J, Tsimillimichael M, Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient [M]//Chlorophyll a Fluorescence. Springer Netherlands, 2004: 321-362.

[30] Stefanov D, Petkova V, Denev I D. Screening for heat tolerance in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) lines and cultivars using JIP-test[J]. Scientia Horticulturae, 2011, 128(1): 1-6.