

王璐,李艳丽,熊欢,等.温度胁迫对锥栗幼苗叶片结构及光合特性的影响[J].江西农业大学学报,2020,42(4): 692-699.



温度胁迫对锥栗幼苗叶片结构及光合特性的影响

王璐,李艳丽,熊欢*,袁德义,张勖,邹锋

(中南林业科技大学 经济林培育与保护教育部重点实验室,湖南 长沙 410004)

摘要:【目的】光合作用是植物基本的生命活动,而温度是影响光合作用强弱的重要因子。探究锥栗幼苗在温度胁迫下的叶片结构变化和光合响应特征,为锥栗苗木培育的生产实践提供理论指导。【方法】以两年生锥栗嫁接苗为试材,分别置于8,28,38℃的人工气候室中处理一个月,运用透射电镜观察叶片超微结构,采用指甲油法观察叶片气孔变化,使用光合仪测定其光合参数和荧光参数。【结果】结果表明,28℃处理下锥栗叶片叶肉细胞内叶绿体超微结构正常,叶绿体紧挨细胞膜排列,膜结构完整,存在淀粉粒,叶绿体长度、宽度和面积分别为4.94 μm、3.15 μm和13.59 μm²。8℃低温胁迫和38℃高温胁迫下,叶绿体结构均膨胀,淀粉粒增大,叶绿体面积增大。气孔长度和气孔宽度随温度变化无显著差异,但气孔密度在38℃高温处理下显著高于其他处理,达548.63个/mm²,且大多数气孔已经闭合。在所设置的温度范围内,锥栗叶片净光合速率(P_n)随温度升高呈先增加后减少的趋势,在28℃处理下,锥栗叶片 P_n 最大,达3.86 μmol/(m²·s)。在8℃和38℃处理下, P_n 、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)均下降,而胞间CO₂浓度(C_i)上升。与28℃处理相比,8℃低温和38℃高温处理下的初始荧光(F_0)显著升高,光化学猝灭系数(qP)、最大光化学效率(F_v/F_m)和实际光化学量子效率(Φ_{PSII})均下降。【结论】8℃低温和38℃高温胁迫均会对幼苗叶绿体和气孔结构产生一定影响,导致锥栗幼苗光合作用的减弱。

关键词:锥栗;温度胁迫;光合作用;荧光参数;超微结构

中图分类号:S664.2 文献标志码:A 文章编号:1000-2286(2020)04-0692-08

Effect of Temperature Stress on Leaf Structure and Photosynthesis of Chinquapin (*Castanea henryi*)

WANG Lu, LI Yan-li, XIONG Huan*, YUAN De-yi, ZHANG Xu, ZOU Feng

(Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-Wood Forest Trees, Ministry of Education, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China)

Abstract: [Objective] Photosynthesis is the basic life activity of plants, and temperature is an important factor affecting it. To date, no systematic study on the leaf structure and photosynthetic characteristics of *Castanea henryi* seedlings and the temperature stress on it has been reported. This study probes into the effect of temperature on the leaf structure and photosynthesis of *Castanea henryi* so as to provide theoretic basis for its seedling culture. [Method] 2-year old grafted seedlings were placed in an artificial climate chamber at 8℃ (low),

收稿日期:2019-12-25 修回日期:2020-02-26

基金项目:国家林业和草原局林业科学技术处推广项目([2019]21号)和湖南省重点研发计划项目(2018NK2043)

Project supported by the Extension Project of Forestry Science and Technology Department of State Forestry and Grassland Administration ([2019]No. 21) and Key R & D Plan of Hunan Province(2018NK2043)

作者简介:王璐, orcid.org/0000-0002-8003-714X, 760118781@qq.com, *通信作者:熊欢, 讲师, 博士, 主要从事苗木培育与良种繁育研究, orcid.org/0000-0003-3164-0433, xionghuan18@126.com。

28 ℃(normal) and 38 ℃(high), respectively, for one month. The ultrastructure of the leaves was observed by using transmission electron microscopy, and the changes in the leaf stomata were observed by using the nail varnish method. The photosynthetic and fluorescence parameters were measured with Li-6400. **[Result]** The ultrastructure of chloroplasts in the mesophyll cells was normal at 28 ℃, the chloroplasts arranged close to the cell membrane, with the completely membrane structure, and there were many starch grains in it. The length, width and area of the chloroplasts were 4.94 μm , 5.15 μm and 13.59 μm^2 , respectively. The chloroplast structure expanded, the starch grains increased, and the chloroplast area increased both at 8 ℃ and 38 ℃, compared to that at 28 ℃. The stoma length and width showed no significant difference with the change of temperature, but the stoma density at 38 ℃ was significantly higher than that at other temperatures, which reached 548.63 mm^2 , while most of the stomata had closed. Within the temperature range, the net photosynthetic rate (P_n) showed a trend of increasing first and then decreasing with the temperature rising. P_n was the highest at 28 ℃, which reached 3.86 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. Compared to that at 28 ℃, the P_n , stoma conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) all decreased, while intercellular CO_2 concentration (C_i) increased both at 8 ℃ and 38 ℃. Both at 8 ℃ and 38 ℃, the initial fluorescence (F_o) increased significantly, the coefficient of photochemical quenching (qP), the maximal photochemical efficiency (F_v/F_m) and the actual photochemical quantum efficiency ($\Phi\text{PS II}$) decreased. **[Conclusion]** Low or high temperature both had certain effects on chloroplast and stoma structure of *Castanea henryi* seedlings, leading to lower photosynthesis.

Keywords: chinquapin; temperature stress; photosynthesis; ultrastructure; fluorescence paramete

【研究意义】锥栗(*Castanea henryi*)属于壳斗科(Fagaceae)栗属(*Castanea*)植物,是我国南方重要的木本粮食树种和重要的生态树种^[1]。锥栗果实富含淀粉、脂肪、蛋白质、纤维素及K、Mg、Ca、Fe、P等营养物质,还含有多种氨基酸和维生素^[2]。近几年来锥栗产业在湖南郴州、怀化、吉首、长沙等地发展迅速,成为山区农民重要的经济来源,然而频发的极端天气导致丘陵山地锥栗幼苗的造林成活率低,影响我国丘陵山地锥栗产业健康、稳定的发展。光合作用是植物基本的生命活动,光合器官叶绿体是植物进行光合作用的主要场所^[3],而温度是影响光合作用强弱的重要因子^[4]。深入研究温度胁迫下锥栗幼苗叶片结构及光合响应特征,可为锥栗苗木培育的生产实践提供理论指导。**【前人研究进展】**大量研究^[5-7]表明,温度会影响植物的光合作用,植物在适宜的生长温度下,净光合速率最大,低温或高温均会影响植物的光合作用,降低净光合速率。在光的激发下,叶绿素所产生的荧光是深入研究植物光合作用的探针^[8],对叶绿素荧光参数的分析有利于了解过高或过低的温度环境对光合系统的影响程度^[9-10]。光合器官叶绿体是植物进行光合作用的主要场所,同时也是植物的敏感部位^[11]。李艳艳等^[12]证实高温常常会使叶绿体膜结构受到较大损害,淀粉粒膨大并且表面出现皱褶。低温胁迫会导致植物叶肉细胞内叶绿体的形态结构发生明显改变^[13],长时间过低的温度会导致相思树(*Acacia confusa* Merr.)叶片叶绿体的解体^[14]。**【本研究切入点】**前人研究结果表明高温或低温胁迫影响植物的生长发育,如烟草(*Nicotiana tabacum*)^[15]、葡萄(*Vitis vinifera*)^[16]、番茄(*Solanum lycopersicum*)^[17]和水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)^[18]等,然而关于温度逆境对锥栗幼苗的影响尚未见报道。**【拟解决的关键问题】**研究不同温度胁迫对锥栗幼苗叶片结构及光合的影响,为锥栗苗木的生产实践和栽培管理提供重要的理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选择生长一致的两年生锥栗‘华栗4号’嫁接苗于人工气候室中进行盆栽试验,分别设置3种温度梯度(8, 28, 38 ℃)处理,每20株锥栗幼苗为一个小区,3次重复,共180株幼苗,处理时间为一个月。

1.2 试验方法

1.2.1 光合参数的测定 使用便携式光合仪Li-6400测定锥栗叶片光合参数^[19]:净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)。每个处理随机选取3株锥栗幼苗进行测量,每株测定3片完

全展开且无病虫害的成熟叶片,每片叶重复测定3次。

1.2.2 荧光参数的测定 利用便携式光合仪Li-6400测定荧光参数^[20]:在对锥栗幼苗进行一晚上的暗处理后,得到暗适应下的最大荧光(F_m)。光活化0.5 h以上,直接测定初始荧光(F_o)、实际光化学量子效率($\Phi PS II$)、电子传递效率(ETR)、光化学猝灭系数(qP)等参数,根据相关公式 $F_v/F_m=(F_m-F_o)/F_m$ 可以求出最大光化学效率(F_v/F_m)。每个处理随机选取3株锥栗幼苗进行测量,每株测定3片完全展开且无病虫害的成熟叶片,每片叶重复测定3次。

1.2.3 超微结构的观察 分别取经各温度处理一个月后的锥栗叶片,在叶中部主脉附近切下1 mm的叶片,用2.5%戊二醛固定,经梯度丙醇脱水,树脂包埋后,用超薄切片机(Leica UC7)切片,醋酸双铀染色,用透射电镜(日立HT7700)观察拍照^[21]。

1.2.4 气孔的观察 每个处理随机选取3株幼苗,每株随机选取3个叶片,并采用指甲油法观察气孔^[22],并在倒置显微镜(Leica DMi8)下观察拍照。每个叶片选取2个视野,每视野测2个气孔。

1.3 数据处理与分析

利用Microsoft Excel 2013和SPSS19.0进行数据统计分析,并运用Image J对图片进行相关数据的测定。

2 结果与分析

2.1 温度对叶绿体超微结构的影响

由表1可知,28℃处理下,叶绿体长度、宽度和面积分别为4.94 μm、3.15 μm和13.59 μm²;与28℃处理相比,8℃低温胁迫下,锥栗叶片叶绿体长度和面积显著增大($P<0.05$),分别为7.18 μm和15.27 μm²;38℃高温胁迫下,叶绿体的长度、宽度和面积均显著增大($P<0.05$),分别为5.15 μm、3.94 μm和16.00 μm²。

表1 不同温度下锥栗叶片叶绿体长度、宽度和面积

处理组 Treatments	叶绿体长度/μm Chloroplast length	叶绿体宽度/μm Chloroplast width	面积/μm ² The measure of area
8℃	7.18±0.479 ^a	2.89±0.470 ^b	15.27±2.606 ^a
28℃	4.94±0.399 ^c	3.15±0.619 ^b	13.59±0.808 ^b
38℃	5.15±0.689 ^b	3.94±0.063 ^a	16.00±0.122 ^a

数值用平均数±标准差表示,同列不同的字母表示差异性显著($P<0.05$),下同

Values are mean ± standard deviation, means with the difference letters in the each colum are significant differences letters at $P<0.05$, the same below

根据图1B和1E可知,在28℃处理下,锥栗叶片叶肉细胞内的叶绿体超微结构正常,叶绿体紧挨细胞膜排列,膜结构完整,被膜清晰,基粒片层排列整齐并且片层结构发达,存在淀粉粒。与之相比,由图1C和1F可见,38℃高温胁迫下,叶绿体明显膨胀变圆,双层膜模糊,淀粉粒明显变大且数量有所增加。在8℃低温胁迫下,叶绿体少许膨胀,同时膜结构受到较大损害,基粒片层结构受到破坏,淀粉粒增大(图1A和1D)。

2.2 温度对气孔结构的影响

由表2可知,与28℃处理相比,8℃低温胁迫和38℃高温胁迫下气孔长度和气孔宽度均减小,但差异不显著($P<0.05$)。28℃处理下,气孔的长度、宽度和开张度分别为27.98,26.51,8.34 μm。38℃处理下,气孔密度最大,为548.60个/mm²,但大多数气孔已经闭合(图2C)。锥栗叶片气孔结构在8℃和28℃下无明显变化(图2A,2B)。

2.3 温度对锥栗幼苗叶片光合参数的影响

由表3可知,锥栗幼苗叶片光合参数在不同温度下差异显著($P<0.05$)。随着温度的增加,锥栗叶片的 P_n 、 G_s 、 T_r 均呈下降趋势。在28℃条件下, P_n 达到最大值为3.86 μmol/(m²·s)。与28℃处理相比,8℃低温胁迫下, P_n 、 G_s 和 T_r 分别降低37.04%、22.22%和35.85%;38℃高温胁迫下, P_n 、 G_s 和 T_r 分别降低31.86%、18.51%和34.77%。与28℃处理相比,8℃和38℃条件下, C_i 均呈上升趋势,分别升高21.53%和16.14%。

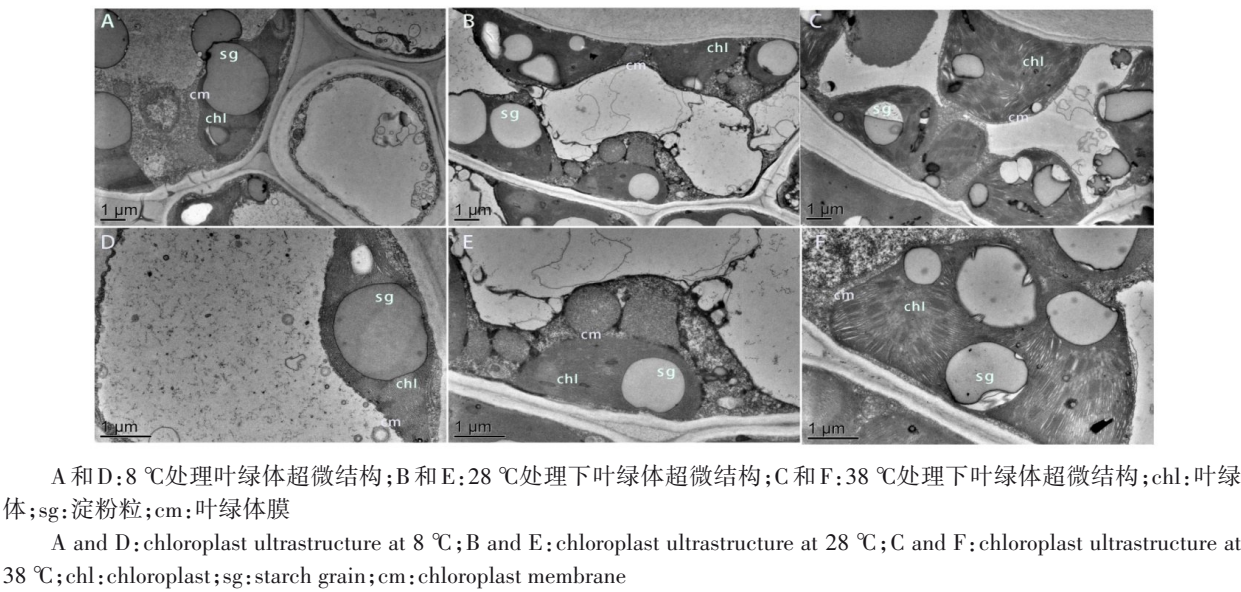


图1 不同温度胁迫对锥栗叶片叶绿体超微结构的影响

Fig.1 Effect of different temperature stress on chloroplast ultrastructure of *Castanea henryi* leaves

表 2 不同温度下锥栗叶片的气孔结构参数

Tab.2 Stomatal structureof <i>Castanea henryi</i> leaves at different temperatures				
处理组 Treatments	气孔长度/μm Stomatal length	气孔宽度/μm Pore width	气孔开张度/μm Stomatal aperture	气孔密度/(个·mm ⁻²) Stomatal density
8 °C	26.24±1.11 ^a	26.27±2.71 ^a	7.57±2.71 ^a	433.10±0.52 ^b
28 °C	27.98±2.42 ^a	26.51±1.52 ^a	8.34±2.71 ^a	402.30±0.09 ^b
38 °C	27.42±1.17 ^a	25.44±1.54 ^a	7.99±1.54 ^a	548.63±0.21 ^a

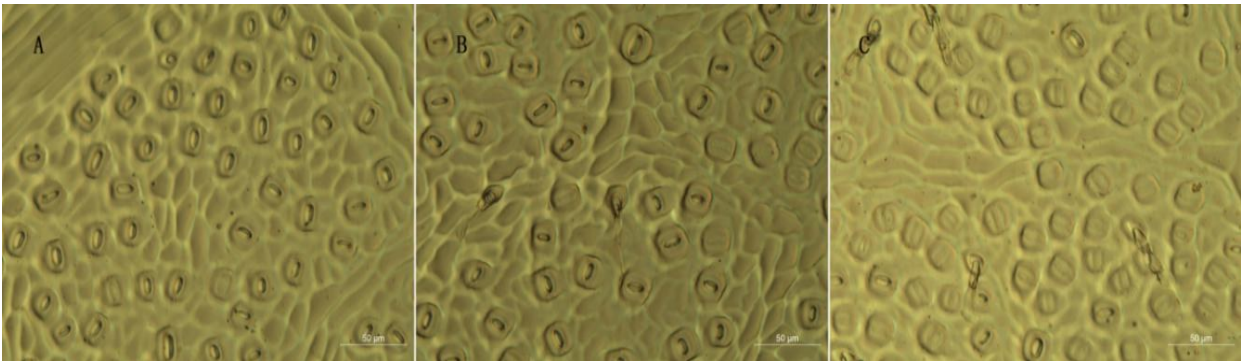


图2 不同温度下锥栗叶片的气孔结构

Fig.2 Effect of temperature on stomatal structure of *Castanea henryi* leaves

表 3 不同温度下锥栗光合参数

Tab.3 Photosynthetic characteristics of <i>Castanea henryi</i> at different temperatures				
处理组 Treatments	净光合速率 P_n / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Net photosynthetic rate	气孔导度 G_s / ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Stomatal conductance	胞间 CO_2 浓度 C_i /($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) Intercellular carbon dioxide concentration	蒸腾速率 T / ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Transpiration rate
8 °C	2.43±0.006 ^a	0.021±0.003 ^b	206.00±1.238 ^a	0.297±0.001 ^a
28 °C	3.86±0.015 ^a	0.027±0.002 ^a	169.50±0.409 ^a	0.463±0.003 ^a
38 °C	2.63±0.007 ^b	0.022±0.004 ^b	196.86±0.149 ^b	0.302±0.004 ^b

2.4 温度对锥栗幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

由表4可知,与28℃处理相比,8℃和38℃处理下的叶绿素荧光参数,除 F_m 以外,均有显著差异($P<0.05$)。与28℃处理相比,8℃和38℃处理下锥栗叶片的 F_0 均呈上升趋势,分别增加21.28%和15.60%;8℃低温处理下, F_v/F_m 下降了4.88%,而38℃的高温处理对 F_v/F_m 的影响并不明显。 $\Phi PS II$ 和 qP 在28℃的处理下出现最大值;与之相比,8℃低温处理下, $\Phi PS II$ 下降了29.11%, qP 下降29.41%;38℃高温处理下, $\Phi PS II$ 下降了32.91%, qP 下降35.29%。

表4 不同温度下锥栗幼苗叶片的叶绿素荧光参数

Tab.4 Chlorophyll fluorescence parameters of *Castanea henryi* at different temperatures

处理组 Treatments	初始荧光 F_0 Initial fluorescence	最大荧光 F_m Maximum fluorescence	最大光化学效率 F_v/F_m Maximal photochemical efficiency	实际光化学效率 $\Phi PS II$ Actual photochemical efficiency	光化学猝灭系数 qP Photochemical quenching coefficient
8℃	184.67±4.02 ^a	875.38±47.26 ^a	0.78±0.01 ^b	0.056±0.007 ^b	0.12±0.01 ^b
28℃	152.26±4.19 ^b	885.55±38.58 ^a	0.82±0.05 ^a	0.079±0.006 ^a	0.17±0.02 ^a
38℃	176.01±8.72 ^a	950.76±28.71 ^a	0.81±0.05 ^a	0.053±0.009 ^b	0.11±0.01 ^b

3 结论与讨论

叶绿体超微结构的变化直接反映了叶片光合能力的大小^[23]。武立权等^[24]证明高温胁迫会破坏水稻(*Oryza sativa* L.)黄叶突变体剑叶叶绿体超微结构,减弱叶片的光合能力。黎明等^[25]在研究中发现低温环境将导致植物叶绿体形态结构发生明显变化。本研究表明,8℃低温胁迫和38℃高温胁迫均会影响叶绿体的结构,从而影响锥栗幼苗叶片的光合作用,使得 P_n 降低。但并未出现如尤扬等^[26]研究发现的长时间低温使叶绿体解体现象,导致这一研究结果有差异的原因可能是本文设置的8℃低温处理一个月并不足以导致锥栗幼苗叶绿体解体,尚需进行更低温度和更低时间的设置研究来验证。

气孔是植物体与外界之间的气体交换通道^[27],有研究表明,增温可以通过改变植物叶片的气孔结构特征影响 CO_2 气体经气孔扩散到光合反应位点的路径和时间,从而影响光合作用^[28]。本研究结果表明,在38℃下,气孔密度最大,但大多数气孔处于关闭状态。植物在高温环境下,通过增加气孔密度,以加强蒸腾作用来降低植物体本身的温度,是植物的一种自我保护机制。然而,随着高温胁迫时间的增加,致使保卫细胞失水过多,从而导致大量气孔关闭^[29]。

光合作用是植物把无机物转化为有机物的重要途径, P_n 反映植物光合作用的强弱^[30]。本研究表明,8℃低温或38℃高温胁迫均会使植物光合作用减弱,与郝向春等^[31]研究结果一致。植物光合作用的减弱原因可分为两种,包括气孔因素和非气孔因素,因此检查 P_n 下降的主要原因是不是气孔限制,不仅要看气孔导度,还要确定胞间 CO_2 浓度的变化趋势^[32]。本研究在8℃低温胁迫和38℃高温胁迫时, G_s 与 C_i 的变化趋势不一致,说明 P_n 降低的主要原因是非气孔因素,这与杨利云等^[33]的研究结果类似。

对叶绿素荧光参数的分析有利于了解过高或过低的温度环境对光合系统的影响程度^[34]。本研究表明,与28℃处理相比,8℃和38℃处理下 qP 明显下降, F_0 显著升高,说明了低温或高温胁迫的环境下电子传递受阻,这与在大叶黄杨(*Euonymus japonicus* Thunb)^[35]、烤烟(*Nicotiana tabacum* L.)^[36]和紫菜(*Porphyra* spp.)^[37]上的研究结果相似。8℃低温胁迫导致 F_v/F_m 和 $\Phi PS II$ 的值均显著下降,而38℃的高温胁迫对 F_v/F_m 值影响较小,说明锥栗更耐38℃高温胁迫,这与莫亿伟等^[38]对柱花草(*Stylosanthes guianensis*)的研究结果类似。

综上所述,28℃处理下,锥栗幼苗叶片的叶绿体结构完整和气孔结构正常,净光合速率最大,而38℃高温和8℃低温胁迫均会在一定程度上改变叶绿体和气孔结构,影响锥栗幼苗叶片的光合作用,降低净光合速率。

参考文献:

- [1] 马海泉,江锡兵,龚榜初,等.我国锥栗研究进展及发展对策[J].浙江林业科技,2013,33(1):62-67.

- Ma H Q, Jiang X B, Gong B C, et al. Advance of researches on *Castanea henryi* and of further development in China[J]. Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology, 2013, 33(1): 62-67.
- [2] 张俊杰, 陈宗游, 韩愈, 等. 不同砧木嫁接对‘桂栗一号’大果锥栗苗木生长及光合特性的影响[J]. 中国农业科技导报, 2018, 20(3): 10-19.
- Zhang J J, Chen Z Y, Han Y, et al. Effects of different rootstocks on growth and photosynthetic characteristics of large-fruit *Castanea henryi* ‘guili 1’[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2018, 20(3): 10-19.
- [3] 王宁, 董莹莹, 苏金乐. 低温胁迫下2种樟树叶片超微结构的比较[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2013, 41(7): 106-112.
- Wang N, Dong Y Y, Su J L. Comparison of leaf blade ultra-structures of two camphor varieties under cold stress[J]. Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition), 2013, 41(7): 106-112.
- [4] Chen T, Li K M, An F F, et al. An analysis of chlorophyll fluorescence parameters and protein expression levels in PS II of cassava[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2014, 36(3): 514-519.
- [5] 陈梅, 唐运来. 低温胁迫对玉米幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2012, 33(3): 20-24.
- Chen M, Tang Y L. Effects of low temperature stress on chlorophyll fluorescence characteristics of corn seedlings[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University(Natural Science Edition), 2012, 33(3): 20-24.
- [6] Xue W, Li X Y, Lin S L, et al. Effects of elevated temperature on photosynthesis in desert plant *Alhagi sparsifolia*[J]. Photosynthetica, 2011, 49(3): 435-447.
- [7] Graiff A, Liesner D, Karsten U, et al. Temperature tolerance of western baltic sea fucus vesiculosus growth, photosynthesis and survival[J]. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 2015, 471(10): 8-16.
- [8] 段仁燕, 吴甘霖, 王志高, 等. 温度胁迫对草莓叶绿素荧光参数的影响[J]. 光谱实验室, 2011, 28(5): 2249-2252.
- Duan R Y, Wu G L, Wang Z G, et al. Effects of temperature stress on chlorophyll fluorescence parameters of *Fragaria × ananassa* Duch cv. Toyonoka[J]. Chinese Journal of Spectroscopy Laboratory, 2011, 28(5): 2249-2252.
- [9] Mareckova M, Bartak M, Hajek J, et al. Temperature effects on photosynthetic performance of antarctic lichen *Dermatocarpon polyphyllum*: a chlorophyll fluorescence study[J]. Polar Biology, 2019, 42(4): 685-701.
- [10] Zhang Y H, Chen L J, He J L, et al. Characteristics of chlorophyll fluorescence and antioxidative system in super-hybrid rice and its parental cultivars under chilling stress[J]. Biologia Plantarum, 2010, 54(1): 164-168.
- [11] Sam O, Núñez M, Ruiz-Sánchez M C, et al. Effect of a brassinosteroid analogue and high temperature stress on leaf ultra-structure of *Lycopersicon esculentum*[J]. Biologia Plantarum, 2001, 44(2): 213-218.
- [12] 李艳艳, 王俊青, 李植良, 等. 高温胁迫对不同耐热性茄子叶肉细胞超微结构的影响[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(18): 138-140.
- Li Y Y, Wang J Q, Li Z L, et al. Effect of high temperature stress on ultrastructure in mesophyll cell of two eggplant cultivars with different thermo-tolerance[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2018, 46(18): 138-140.
- [13] Liu Y F, Zhang G X, Qi M F, et al. Effects of calcium on photosynthesis, antioxidant system, and chloroplast ultrastructure in tomato leaves under low night temperature stress[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2015, 34(2): 263-273.
- [14] 刘洪波, 林思祖, 丁国昌, 等. 不同低温处理对3种相思树种叶片细胞超微结构影响的比较研究[J]. 江西农业大学学报, 2005, 27(5): 735-739.
- Liu H B, Lin S Z, Ding G C, et al. A study on the effects of different low-temperature treatments on the ultrastructure of three species of *Acacia*[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2005, 27(5): 735-739.
- [15] 郑国华, 张贺英. 不同低温胁迫下早钟6号枇杷幼果细胞超微结构的变化[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2008, 37(5): 473-476.
- Zheng G H, Zhang H Y. Changes in ultrastructure of loquat young fruits under different lower temperature stress[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University(Natural Science Edition), 2008, 37(5): 473-476.
- [16] 查倩, 奚晓军, 蒋爱丽, 等. 高温胁迫对葡萄幼树叶叶绿素荧光特性和抗氧化酶活性的影响[J]. 植物生理学报, 2016, 52(4): 525-532.

- Cha Q, Xi X J, Jiang A L, et al. Effects of heat stress on chlorophyll fluorescence characteristics and antioxidant activity in grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. Xiahei) [J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(4): 525-532.
- [17] 刘爱荣, 陈双臣, 王森博, 等. 高温胁迫对番茄幼苗光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. *西北农业学报*, 2010, 19(5): 145-148.
- Liu A R, Chen S C, Wang M B, et al. Effects of heat stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters in tomato seedlings [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2010, 19(5): 145-148.
- [18] 祝成瑶. 低温胁迫对水曲柳幼苗生理指标及光合特性的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2016.
- Zhu C Y. Effects of low temperature stress on physiology and photosynthetic characteristics of *Fraxinus mandshurica* seedlings [D]. *Shenyang: Shenyang Agricultural University*, 2016.
- [19] 钟敏, 张文标, 邹梁峰, 等. 高温下猕猴桃光合作用和叶绿素荧光特性的日变化[J]. *江西农业大学学报*, 2018, 40(3): 472-478.
- Zhong M, Zhang W B, Zou L F, et al. Diurnal variation of photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in kiwifruit under high temperature condition [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2018, 40(3): 472-478.
- [20] 石凯, 李泽, 张伟建, 等. 不同光照对油桐幼苗生长、光合日变化及叶绿素荧光参数的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(8): 35-42.
- Shi K, Li Z, Zhang W J, et al. Influence of different light intensity on the growth, diurnal change of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of tung tree seedling [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2018, 38(8): 35-42.
- [21] 马英姿, 张慧, 王志毅, 等. 高温胁迫对蛇足石杉质膜透性及叶绿体结构的影响[J]. *中草药*, 2013, 44(18): 2605-2610.
- Ma Y Z, Zhang H, Wang Z Y, et al. Effects of high temperature stress on plasma membrane permeability and chloroplast structure of *Huperzia serrata* [J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2013, 44(18): 2605-2610.
- [22] 楼柏丹, 姚岚. 几种观察植物表皮气孔方法的比较[J]. *生物学教学*, 2015, 40(9): 42-43.
- Lou B D, Yao L. Comparison of several methods for observing stomata in plant epidermis [J]. *Biology Teaching*, 2015, 40(9): 42-43.
- [23] 王婵娟, 刘国顺, 张彩霞, 等. 烟叶生长发育过程中叶片光合特性及叶绿体超微结构的变化[J]. *江西农业大学学报*, 2010, 32(2): 254-259.
- Wang C J, Liu G S, Zhang C X, et al. Changes in photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure during the development of tobacco leaf [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2010, 32(2): 254-259.
- [24] 武立权, 尤翠翠, 柯建, 等. 高温对水稻黄叶突变体剑叶光合特性和叶绿体超微结构的影响[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(11): 2264-2269.
- Wu L Q, You C C, Ke J, et al. Response of high-temperature stress on photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of flag leaves in xantha rice mutant [J]. *Acta Botanica Boreali Occidentalia Sinica*, 2012, 32(11): 2264-2269.
- [25] 黎明, 杨芳, 商卫. 低温对宜昌润楠生理指标及叶片超微结构的影响[J]. *西北林学院学报*, 2010, 25(4): 19-22.
- Li M, Yang F, Shang W. Effects of low temperature on cold resistance and leaf ultramicroscopic structure in *Machilus ichangensis* [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2010, 25(4): 19-22.
- [26] 尤扬, 贾文庆, 张晓云, 等. 低温胁迫对香樟叶肉细胞超微结构的影响[J]. *电子显微学报*, 2018, 37(3): 282-288.
- You Y, Jia W Q, Zhang X Y, et al. The effect of low temperature stress on the ultrastructure of camphor mesophyll cells [J]. *Journal of Chinese Electron Microscopy Society*, 2018, 37(3): 282-288.
- [27] Zheng Y P, Xu M, Hou R X, et al. Effects of experimental warming on stomatal traits in leaves of maize (*Zea mays* L.) [J]. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(9): 3095-111.
- [28] 朱玉, 郝立华, 黄磊, 等. 不同温度对3种北高丛蓝莓气孔特征和气体交换参数的影响[J]. *中国农业大学学报*, 2016, 21(7): 43-52.
- Zhu Y, Hao L H, Huang L, et al. The effects of low-temperature stress on the ultrastructure of mesophyll cells in *Cinnamomum camphora* [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2016, 21(7): 43-52.
- [29] Gratani L, Varone L, Crescente M F, et al. Leaf thickness and density drive the responsiveness of photosynthesis to air temperature in mediterranean species according to their leaf habitus [J]. *Journal of Arid Environments*, 2018, 150(3): 9-14.

- [30] Allen D J, Ort D R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants[J]. Trends in Plant Science, 2001, 6(1): 36-42.
- [31] 郝向春, 周帅, 翟瑜, 等. 温度变化对南极假山毛榉光合系统的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(9): 1-7.
Hao X C, Zhou S, Zhai Y, et al. Influence of temperature stress on photosystem of *Nothofagus antarctica* [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2019, 39(9): 1-7.
- [32] 幸福梅, 王玉婷, 李生茂, 等. 不同温度对巨柏幼苗光合及生根的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2019, 45(1): 102-108.
Xin F M, Wang Y T, Li S M, et al. Effects of different temperatures on photosynthesis and rooting of *Cupressus gigantea* seedlings[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences), 2019, 45(1): 102-108.
- [33] 杨利云, 段胜智, 李军营, 等. 不同温度对烟草生长发育及光合作用的影响[J]. 西北植物学报, 2017, 37(2): 330-338.
Yang L Y, Duan S Z, Li J Y, et al. Effects of different temperatures on growth, development and photosynthesis of tobacco (*Nicotian tabacum* L.) plants[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(2): 330-338.
- [34] Osório M L, Osório A C, Vieira S, et al. Influence of enhanced temperature on photosynthesis, photooxidative damage and antioxidant strategies in *Ceratonia siliqual* L. seedlings subjected to water deficit and rewatering[J]. Photosynthetica, 2011, 49(1): 3-12.
- [35] Jin S H, Li X Q, Zheng B S, et al. Response of the photosynthesis and antioxidant systems to high-temperature stress in *Euonymus japonicus* seedlings[J]. Forest Science, 2010, 56(2): 172-180.
- [36] 李琦瑶, 陈爱国, 王程栋, 等. 低温胁迫对烤烟及幼苗光合荧光特性及叶片结构的影响[J]. 中国烟草学报, 2018, 24(2): 30-38.
Li Q Y, Chen A G, Wang C D, et al. Effects of low temperature stress on photosynthetic fluorescence characteristics and leaf tissue structure of flue-cured tobacco seedlings[J]. Acta Tabacaria Sinica, 2018, 24(2): 30-38.
- [37] 姚春燕, 姜红霞, 朱建一, 等. 温度胁迫对紫菜丝状体叶绿素荧光特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2011(1): 277-282.
Yao C Y, Jiang H X, Zhu J Y, et al. Effect of temperature stress on chlorophyll fluorescence of *Porphyra* filaments[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2011(1): 277-282.
- [38] 莫亿伟, 郭振飞, 谢江辉. 温度胁迫对柱花草叶绿素荧光参数和光合速率的影响[J]. 草业学报, 2011, 20(1): 96-101.
Mo Y W, Guo Z F, Xie J H. Effects of temperature stress on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic rates of *Stylosanthes guianensis* [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2011, 20(1): 96-101.