

六种植物生长调节剂对光温胁迫下离体黄瓜叶片光系统II和光系统I光抑制的影响

罗蛟¹, 李滢¹, 李玉婷¹, 赵文静², 徐燕妮¹, 赵世杰¹, 张子山^{1,*}, 高辉远¹

¹山东农业大学生命科学学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

²新疆农业大学草业与环境科学学院, 新疆草地资源与生态实验室, 乌鲁木齐830002

*通信作者(zhangzishantaian@163.com)

摘要: 植物生长调节剂在植物抵御逆境胁迫过程中发挥着重要作用, 但尚不清楚同种植物中不同植物生长调节剂对逆境下光抑制的影响有何差异。本实验研究了不同浓度的6种植物生长调节剂(脱落酸、乙烯利、2,4-表油菜素内酯、水杨酸、生长素和细胞分裂素)对黄瓜(*Cucumis sativus*)栽培过程中常见逆境胁迫(常温强光和低温弱光)下光系统II (PSII)和光系统I (PSI)光抑制的影响。结果表明, 适当浓度的脱落酸、乙烯利和2,4-表油菜素内酯显著缓解了常温强光下黄瓜叶片PSII光抑制; 仅2,4-表油菜素内酯显著缓解了低温弱光下黄瓜叶片PSII光抑制。适当浓度的乙烯利和2,4-表油菜素内酯显著缓解了低温弱光导致的黄瓜叶片PSI光抑制。水杨酸、生长素和细胞分裂素对常温强光和低温弱光胁迫下黄瓜叶片PSI和PSII光抑制均没有明显影响。综上所述, 脱落酸、乙烯利和2,4-表油菜素内酯可以增强黄瓜叶片光合机构对常温强光的抗性, 而乙烯利和2,4-表油菜素内酯可以增强黄瓜叶片光合机构对低温弱光的抗性。尤其是2,4-表油菜素内酯对常温强光和低温弱光下PSI和PSII的光抑制均有明显的缓解作用。

关键词: 黄瓜; 植物生长调节剂; 光抑制; 光系统II; 光系统I

Effects of six plant growth regulators on photoinhibition of photosystem II and photosystem I in *in vitro Cucumis sativus* leaves under light and temperature stress

LUO Jiao¹, LI Ying¹, LI Yuting¹, ZHAO Wenjing², XU Yanni¹, ZHAO Shijie¹, ZHANG Zishan^{1,*}, GAO Huiyuan¹

¹College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, State Key Laboratory of Crop Biology, Taian, Shandong 271018, China

²College of Grassland and Environment Sciences, Xinjiang Agricultural University, Xinjiang Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology, Urumqi 830002, China

*Corresponding author (zhangzishantaian@163.com)

Abstract: It has been widely studied that the plant growth regulators play an important role in resistance to stress. However, it is not clear the difference in the effect of various plant growth regulators to photoinhibition in leaves under stress conditions. This experiment focused the contribution of six plant growth regulators, abscisic acid, ethephon, brassinosteroids, salicylic acid, auxin and cytokinin, to the photoinhibition of PSI and PSII under common stress in cucumber (*Cucumis sativus*) cultivation (high light under normal temperature and chill-

收稿 2020-03-10 修定 2020-11-17

资助 国家自然科学基金(31701966和31771691)。

ing-light). The results showed that abscisic acid, ethephon and brassinosteroids in appropriate concentration significantly alleviated PSII photoinhibition in cucumber leaves under high light and normal temperature; only brassinosteroids significantly alleviated PSII photoinhibition in cucumber leaves under chilling-light. Ethephon and brassinosteroids in appropriate concentration significantly alleviated PSI photoinhibition caused by chilling-light in cucumber leaves. Salicylic acid, auxin and cytokinin had no significant effects on PSI and PSII photoinhibition in cucumber leaves under high light and normal temperature or chilling-light stress. In summary, abscisic acid, ethephon and brassinosteroids can enhance the resistance of photosynthetic apparatus to high light and normal temperature, while ethephon and brassinosteroids can enhance the resistance of photosynthetic apparatus to chilling-light in cucumber leaf. In particular, brassinosteroids contribute to photoprotection of PSI and PSII under both high light under normal temperature and chilling-light stresses.

Key words: cucumber; plant growth regulators; photoinhibition; photosystem II; photosystem I

光合作用是地球上规模最大的生化反应, 是绝大多数生物的能量和物质基础。但当植物进行光合作用时, 光合机构时常会因为接收的光能超过了其最大利用能力而受到伤害, 造成光合效率的下降, 发生光抑制(Aro等1993)。逆境胁迫会加重光抑制(李天来等2016)。高等植物光合机构包括两个光系统, 光系统II (PSII)和光系统I (PSI)。前人研究发现, 在多数逆境下PSII更容易发生光抑制, PSI在大多数逆境下比较稳定, 只有冷敏感植物在低温光胁迫下才会发生明显的PSI光抑制(Zhang等2011; 张子山等2013)。光抑制会抑制光合碳同化(王强等2003; 李天来等2016), 不利于植物生长, 降低作物产量, 严重时甚至造成植物死亡。因此, 在生产中缓解光抑制具有重要的现实意义。

植物激素是植物体中广泛存在的调节生理代谢的活性物质。植物激素和植物生长调节剂在植物抵御逆境胁迫中发挥着重要的作用。脱落酸(abscisic acid, ABA)能在干旱胁迫下促进气孔关闭从而减小叶片蒸腾, 减少植物水分散失(王少先等2003; Kim等2010); 研究表明, 乙烯能提高番茄和葡萄对低温的抗性(张弢和董春海2016)及拟南芥对盐胁迫的抗性(王娟和黄荣峰2015); 外施2,4-表油菜素内酯(2,4-epibrassinolide, EBR)能缓解高温胁迫对葡萄叶片光合机构的伤害(李杰等2015), 提高辣椒对低温胁迫的抗性(张睿佳等2015); 水杨酸(salicylic acid, SA)预处理能提高黄瓜和水稻幼苗对低温胁迫的抗性(夏方山等2014); 生长素(indole-3-acetic acid, IAA)和细胞分裂素(6-benzylami-

nopurine, 6-BA)可以缓解由于干旱引起的叶片光合性能下降(Rivero等2007; Merewitz等2010; Kim等2011)。

虽然前人对植物激素和植物生长调节剂对植物逆境抗性的研究很多, 但是关于逆境下植物激素和植物生长调节剂对植物光抑制的影响研究较少。而且前人的研究是在不同物种和不同实验条件下进行的(赵会杰和薛延丰2005; 张睿佳等2015; 徐晓昀等2016), 因此不能相互比较。目前尚不清楚不同植物生长调节剂对逆境下光抑制的影响有何差异, 这对植物生长调节剂的应用造成困扰。

本研究中我们系统研究了不同浓度的6种植物生长调节剂对黄瓜叶片在常温强光和低温弱光胁迫下PSI和PSII光抑制的影响, 为在实际生产中通过植物生长调节剂提高植物逆境抗性提供理论基础。黄瓜是一种被广泛栽培的蔬菜, 本实验中我们针对黄瓜夏季栽培易出现的强光胁迫和冬季保护地栽培易出现的低温弱光胁迫进行研究。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本实验使用‘津优35’黄瓜(*Cucumis sativus* L.)为实验材料, 种植于培养室中, 白天温度25°C, 夜间温度23°C, 每天光照时间16 h, 由白色日光灯提供光照, 光强约50 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。水肥充足供应。当第二片真叶完全展开后, 使用第二片真叶进行实验。

1.2 实验方法

该实验使用6类植物生长调节剂: ABA、乙烯

利(ethephon, ETH)、EBR、SA、IAA和6-BA。实验所用植物生长调节剂浓度如表1所示。

选取生长势相同的黄瓜植株,使用去离子水或者植物生长调节剂溶液对黄瓜叶片进行喷施,每片叶片喷施10 mL。在正常生长环境下放置24 h后,用直径9 mm的打孔器从每株黄瓜第2片真叶上打取一个叶圆片。将叶圆片漂浮在水面上,在常温强光(25°C、1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、低温弱光(5°C、200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)或者常温黑暗(25°C)下处理4 h。光照由白色LED光源提供,由AD28R-30-A12Y循环浴槽(PolyScience, 美国)控制叶圆片温度。分别在去离子水或者植物生长调节剂溶液喷施前和不同光温处理4 h后测定相关参数。每个处理均使用8株黄瓜植株。

1.3 叶绿素荧光快速诱导动力学曲线测定

参考张子山等(2009)的方法,用Handy PEA (Hansatech, 英国)或M-PEA植物效率仪(Hansatech, 英国)测定叶片的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线。测定前先将叶圆片暗适应30 min,然后照射3 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的饱和红光,光照持续1 s,同时记录荧光信号,初始记录频率为每秒10万次。根据公式计算暗适应下PSII的最大光化学效率: $F_v/F_m=(F_m-F_o)/F_m$ 。 F_o 为初始荧光, F_m 为暗适应下最大荧光。

1.4 A_{820} 曲线的测定

利用M-PEA植物效率仪测定820 nm光信号。叶片暗适应30 min后,记录初始820 nm光信号 P_o 。然后照射远红光20 s,再照射饱和红光(5 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 1 s,记录最小820 nm光信号 P_m 。根据公式计算PSI最大氧化还原能力: $\Delta P/P_o=(P_o-P_m)/P_o$ 。

1.5 数据处理

采用Microsoft Excel 2003软件统计分析数据,

Sigmaplot 10软件作图, SPSS Statistics作方差分析。所有的实验数据均为8次生物学重复测定的平均值。

2 实验结果

2.1 常温强光下植物生长调节剂对黄瓜叶片PSII光抑制的影响

PSII最大光化学效率(F_v/F_m)的下降被广泛地用来反映PSII光抑制(Takahashi和Murata 2008)。图1显示,常温黑暗处理下,叶片的 F_v/F_m 在喷施植物生长调节剂前后没有显著变化($P<0.05$),这表明植物生长调节剂处理对正常生长环境中的黄瓜叶片的PSII活性没有明显影响。常温强光处理下,黄瓜叶片的 F_v/F_m 下降明显(图1)。适当浓度的ABA、ETH或EBR预处理显著缓解了 F_v/F_m 的下降($P<0.05$) (图1-A~C)。这三种植物激素缓解常温强光下PSII光抑制的最适作用浓度分别是0.1、10和0.01 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$,其中,0.01 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ EBR对PSII光抑制的缓解作用最为明显。当ABA和ETH的浓度较高时,会加重 F_v/F_m 的下降,黄瓜叶片对ABA浓度过高更为敏感;高浓度的EBR不再缓解 F_v/F_m 的下降。而SA、IAA和6-BA在本实验中对常温强光下黄瓜叶片的PSII光抑制没有明显影响,且1 000 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ SA处理导致黄瓜叶片坏死(图1-D~F)。

2.2 低温弱光下植物生长调节剂对黄瓜叶片PSII光抑制的影响

低温弱光处理4 h后,黄瓜叶片的 F_v/F_m 明显下降(图2)。EBR在适当浓度范围内显著缓解黄瓜叶片PSII光抑制($P<0.05$),且0.01 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ EBR效果最明显,当浓度较高时,EBR对 F_v/F_m 下降的缓解作用减弱(图2-C)。其他五种植物生长调节剂在本实验

表1 六种植物生长调节剂使用浓度
Table 1 Concentrations of six plant growth regulators

处理	植物生长调节剂浓度/ $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$					
	ABA	ETH	EBR	SA	IAA	6-BA
T0	0 (CK)	0 (CK)	0 (CK)	0 (CK)	0 (CK)	0 (CK)
T1	0.1	1	0.001	1	0.001	0.01
T2	1	10	0.01	10	0.01	0.0
T3	10	100	0.1	100	0.1	1
T4	50	500	1	1 000	1	10

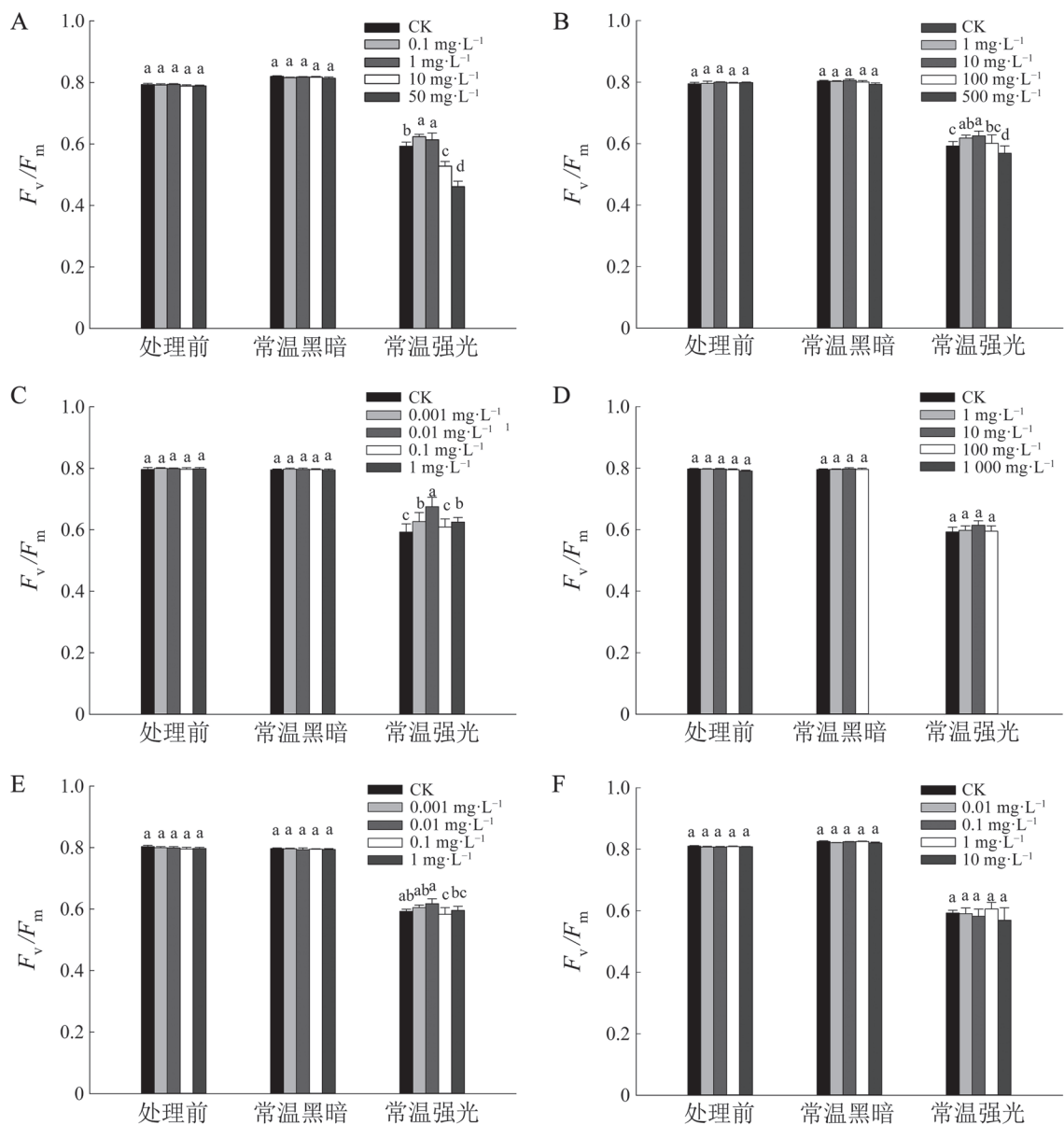


图1 不同浓度的植物生长调节剂对常温强光处理下黄瓜叶片PSII最大光化学效率(F_v/F_m)的影响
Fig. 1 Effect of different concentrations of plant growth regulators on the maximum photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m) in cucumber leaves after normal temperature and high-light treatment

A: ABA处理; B: ETH处理; C: EBR处理; D: SA处理; E: IAA处理; F: 6-BA处理。不同小写字母表示同一时间不同浓度处理间存在显著差异($P<0.05$)。下图同此。

验证范围内对低温弱光下黄瓜叶片的PSII光抑制总体没有明显影响($P<0.05$)。

2.3 低温弱光下植物生长调节剂对黄瓜叶片PSI光抑制的影响

PSI最大氧化还原能力($\Delta P/P_o$)的下降被广泛用

于衡量PSI的光抑制程度(Havaux和Davaud 1994; Scheller和Haldrup 2005)。与PSII相比, PSI相对稳定, 在常温强光下不发生PSI光抑制(Zhang等2011; 张子山等2013)。PSI光抑制通常发生在冷敏感植物经历低温弱光胁迫后。

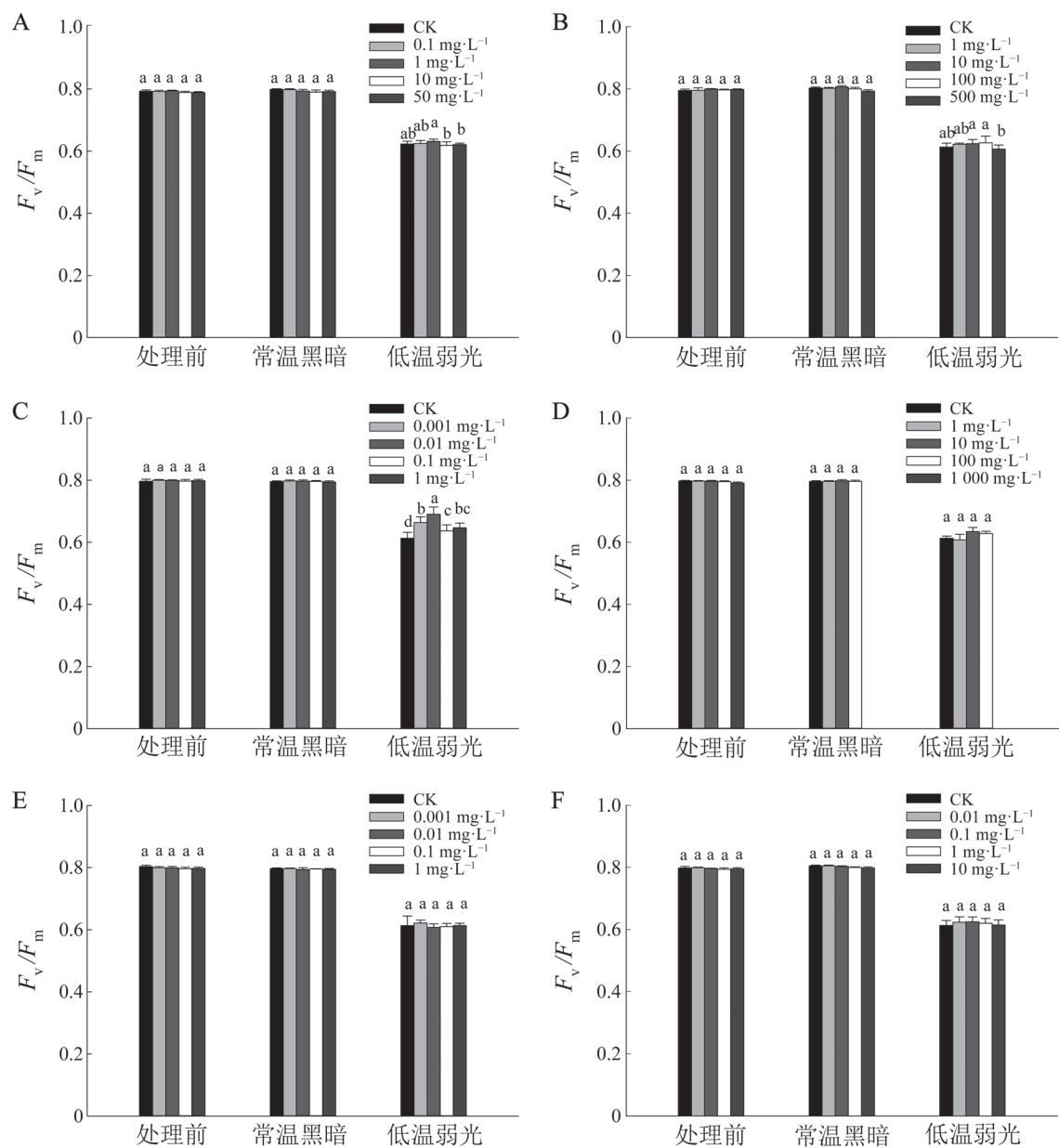


图2 不同浓度的植物生长调节剂对低温光处理下黄瓜叶片PSII最大光化学效率(F_v/F_m)的影响。
Fig. 2 Effect of different concentrations of plant growth regulators on the maximum photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m) in cucumber leaves under chilling-light treatment

本研究发现, 低温弱光处理4 h后, 黄瓜叶片的 $\Delta P/P_o$ 大幅下降。ETH (图3-B)和EBR (图3-C)能在适当的浓度范围内显著缓解低温弱光下黄瓜叶片 $\Delta P/P_o$ 的下降($P<0.05$), 二者的最适作用浓度分别是100和0.01 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 。在本次实验所采用的ETH和EBR浓度范围内, ETR使用浓度超过最适浓度后仍能有效缓解PSII光抑制(图3-B); EBR施用浓度过高

时, 对PSII光抑制的缓解作用相对下降(图3-C)。ABA (图3-A)、SA (图3-D)、IAA (图3-E)和6-BA (图3-F)对低温弱光胁迫后黄瓜叶片的 $\Delta P/P_o$ 没有明显影响。

3 讨论

前人研究较少关注植物激素和生长调节剂对

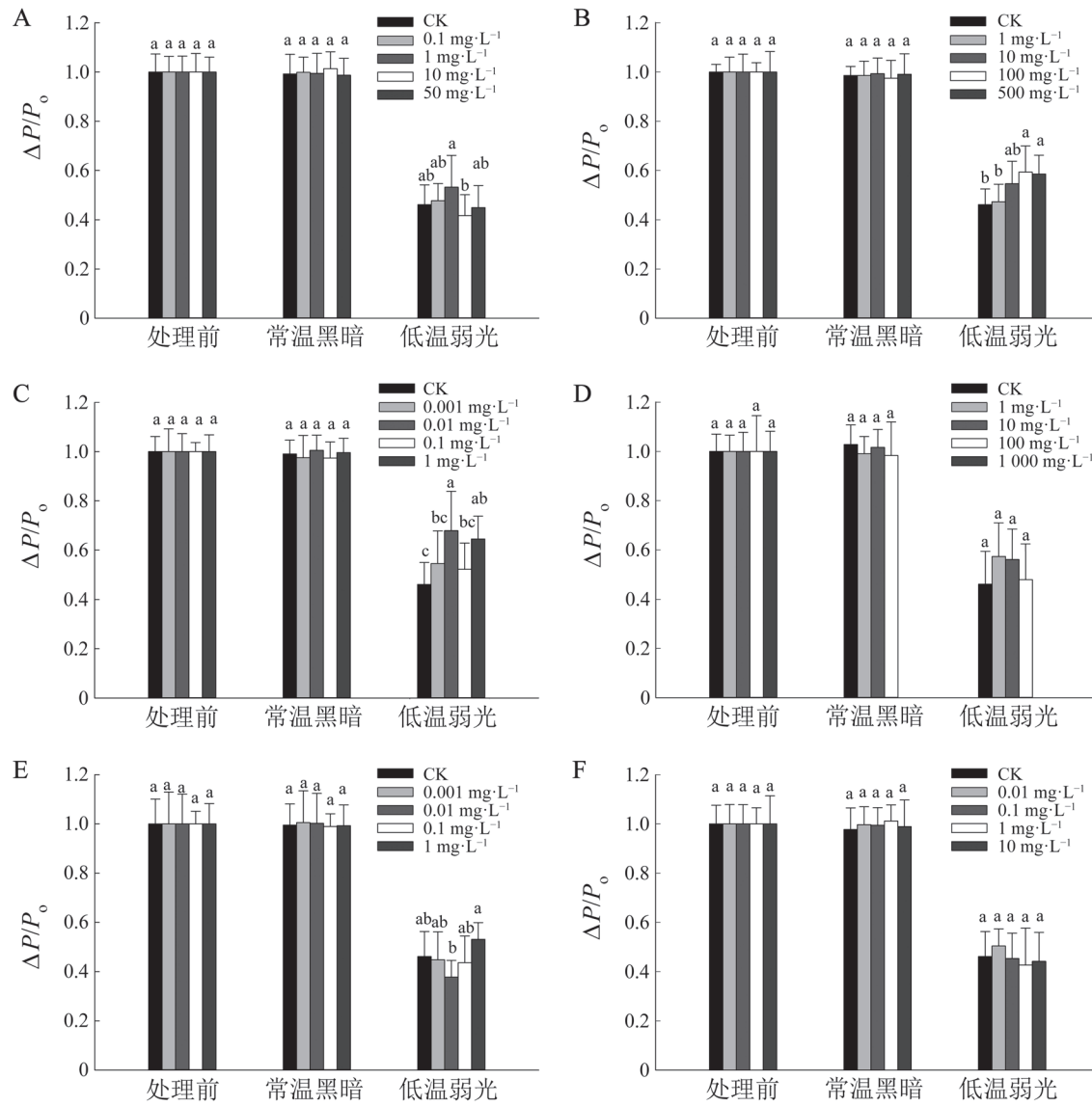


图3 不同浓度的植物生长调节剂对低温光处理下黄瓜叶片PSI最大氧化还原能力($\Delta P/P_0$)的影响。

Fig. 3 Effect of different concentrations of plant growth regulators on the maximum redox capacity ($\Delta P/P_0$) in cucumber leaves under chilling-light treatment

逆境下植物叶片光抑制的影响。而且前人每个研究中涉及的植物生长调节剂较少, 且不同实验采用的实验材料和实验条件不同(赵会杰和薛延丰 2005; 张睿佳等 2015; 徐晓昀等 2016), 因此读者无法对不同植物激素和生长调节剂对光抑制的影响进行比较。在本实验中, 我们针对黄瓜种植中常见的常温强光和低温弱光胁迫, 系统分析了不同浓度的 6 种植物生长调节剂对叶片 PSI 和 PSII 光抑制

的影响。本研究发现, 适当浓度的 ABA、ETH 和 EBR 能有效缓解常温强光下黄瓜叶片的 PSII 光抑制(图 1-A~C); 仅有 EBR 能有效缓解低温弱光下的 PSII 光抑制(图 2-C); ETH 和 EBR 对低温弱光胁迫下的 PSI 光抑制有明显的缓解作用(图 3-B 和 C)。而 SA、IAA 和 6-BA 在常温强光和低温光胁迫下对黄瓜叶片的 PSI 和 PSII 均不起保护作用(图 1~3)。本研究为实际生产过程中应用植物生长调节剂提高

黄瓜对逆境胁迫的抗性, 缓解黄瓜光抑制提供了参考。

光抑制的发生位点主要位于PSII和PSI (张子山等2013; 李天来等2016)。常温强光胁迫只诱导PSII光抑制发生, 而低温弱光胁迫同时导致PSII和PSI光抑制。本实验发现, EBR能同时缓解低温弱光胁迫下的PSI和PSII光抑制(图2-C和图3-C), 而ETH只能缓解PSI光抑制(图3-B), 对PSII光抑制没有明显影响(图2-B)。这说明调节PSI和PSII光保护的途径是相对独立的。这可能与PSII光抑制和PSI光抑制发生机制存在差异有关。前人研究表明, PSII光抑制是由于PSII受体侧电子传递受阻, 导致P680*长时间存在, P680*具有极强的氧化性, 会氧化伤害周围的蛋白和脂类(王强等2003; Nath等2013)。由于P700*能级较低, 且可以自我耗散能量(Tian等2017; Ballottari等2014), P700*不会氧化周围的蛋白和脂类。PSI光抑制主要是由PSI受体侧末端电子传递给氧气生成超氧阴离子和过氧化氢导致的(张子山等2013; Gururani等2015)。另外, PSII具有依赖跨膜质子梯度的非光化学耗散机制, 而PSI没有类似保护机制(Sonoike 2011; Ruban 2016)。我们推测EBR同时激活了PSI和PSII相关的光保护机制, 而ETH仅激活了与PSI相关的光保护机制。

PSII在常温强光胁迫和低温弱光胁迫下均会发生光抑制, 在本实验中只有EBR能同时缓解常温强光胁迫和低温弱光胁迫下的PSII光抑制(图1-C和图2-C), ABA和ETH均只能缓解常温强光胁迫下的PSII光抑制(图1-A和B)。这可能是由于常温和低温下PSII光抑制的发生机制不同导致的。前人研究表明, 外施ABA和ETH能提高逆境下植物的光合能力(陈露露2016; 田礼欣等2018; Mayaba等2001; Iqbal等2012), 从而缓解PSII过还原, 这对于缓解PSII光抑制是非常重要的。同时, 外施ABA和ETH还能维持或提高逆境下植物细胞内活性氧清除系统相关酶的活性(周碧燕和郭振飞2005; 陈露露等2016; Wang等2011), 减少活性氧的积累。活性氧积累是抑制D1蛋白从头合成进而加重PSII光抑制的最主要原因(王芳等2015; 邵瑞鑫等2016; Zhang等2011)。然而, 有研究表明, 低温会完全抑制黄瓜叶片的光合碳同化(Yang等2014; Zhang等

2014), 还会完全抑制PSII核心蛋白D1蛋白的从头合成(Grennan和Ort 2007)。因此低温下是不能通过维持光合碳同化能力和D1蛋白从头合成缓解PSII光抑制的。这可能与ABA和ETH只能缓解常温强光下PSII光抑制, 而不能缓解低温弱光胁迫下PSII光抑制有关。在前人的研究中, EBR可以在非逆境条件下上调叶片内过氧化氢含量, 进而诱导逆境防御相关基因表达, 这些基因的上调可以抵御随后出现的多种逆境胁迫(Xia等2009; Jiang等2012; Zhou等2014)。这部分解释了EBR可以同时缓解低温弱光和常温强光下的PSII光抑制。

参考文献(References)

- Aro EM, Virgin I, Anderson B (1993). Photoinhibition of photosystem II inactivation, protein damage and turnover. *Biochim Biophys Acta*, 1143: 113–134
- Ballottari M, Alcocer MJP, D'Andrea C, et al (2014). Regulation of photosystem I light harvesting by zeaxanthin. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111 (23): E2431–E2438
- Chen LL, Wang XF, Liu M, et al (2016). Effects of calcium and ABA on photosynthesis and related enzymes activities in cucumber seedlings under drought stress. *Chin J Appl Ecol*, 27 (12): 3996–4002 (in Chinese with English abstract) [陈露露, 王秀峰, 刘美等(2016). 钙与脱落酸对干旱胁迫下黄瓜幼苗光合及相关酶活性的影响. *应用生态学报*, 27 (12): 3996–4002]
- Grennan AK, Ort DR (2007). Cool temperatures interfere with d1 synthesis in tomato by causing ribosomal pausing. *Photosynth Res*, 94: 375–385
- Gururani MA, Venkatesh J, Tran LSP (2015). Regulation of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition. *Mol Plant*, 8 (9): 1304–1320
- Havaux N, Davaud A (1994). Photoinhibition of photosynthesis in chilled potato leaves with a loss of photosystem II activity. *Photosynth Res*, 40: 75–92
- Iqbal N, Khan NA, Nazar R, et al (2012). Ethylene-stimulated photosynthesis results from increased nitrogen and sulfur assimilation in mustard types that differ in photosynthetic capacity. *Environ Exp Bot*, 78: 84–90
- Jiang YP, Cheng F, Zhou YH, et al (2012). Cellular glutathione redox homeostasis plays an important role in the brassinosteroid-induced increase in CO₂ assimilation in *Cucumis sativus*. *New Phytol*, 194 (4): 932–943
- Kim JI, Murphy AS, Baek D, et al (2011). YUCCA6 over-expression demonstrates auxin function in delaying leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *J Exp Bot*, 62 (11): 3981–3992

- Kim TH, Böhmer M, Hu H, et al (2010). Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca₂C signaling. *Ann Rev Plant Biol*, 61: 561–591
- Li J, Yang P, Xie JM, et al (2015). Effects of 2,4-epibrassinolide on growth and antioxidant enzymes system in pepper roots under chilling stress. *J Nucl Agr Sci*, 29 (5): 1001–1008 (in Chinese with English abstract) [李杰, 杨萍, 颜建明等(2015). 2,4-表油菜素内酯对低温胁迫下辣椒幼苗根系生长及抗氧化酶系统的影响. *核农学报*, 29 (5): 1001–1008]
- Li TL, Lu T, Liu YF, et al (2016). Research progress of photoinhibition mechanism of PSI and PSII of higher plants. *J Shenyang Agric Univ*, 47 (5): 513–519 (in Chinese with English abstract) [李天来, 路涛, 刘玉凤等(2016). 高等植物PSI和PSII光抑制机理的研究进展. *沈阳农业大学学报*, 47 (5): 513–519]
- Mayaba N, Beckett RP, Csintalan Z, et al (2001). ABA increases the desiccation tolerance of photosynthesis in the afromontane understory moss *Atrichum androgynum*. *Ann Bot*, 88 (6): 1093–1100
- Merewitz EB, Gianfagna T, Huang B (2010). Photosynthesis, water use, and root viability under water stress as affected by expression of SAG12-ipt controlling cytokinin synthesis in *Agrostis stolonifera*. *J Exp Bot*, 62 (1): 383–395
- Nath K, Jajoo A, Poudyal RS, et al (2013). Towards a critical understanding of the photosystem II repair mechanism and its regulation during stress conditions. *FEBS Lett*, 587 (21): 3372–3381
- Rivero RM, Kojima M, Gepstein A, et al (2007). Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant. *Proc Natl Acad Sci USA*, 104 (49): 19631–19636
- Ruban AV (2016). Nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching: mechanism and effectiveness in protecting plants from photodamage. *Plant Physiol*, 170 (4): 1903–1916
- Scheller HV, Haldrup A (2005). Photoinhibition of photosystem I. *Planta*, 221: 5–8
- Shao RX, Li LL, Zheng HF, et al (2016). Effects of exogenous nitric oxide on photosynthesis of maize seedlings under drought stress. *Sci Agric Sin*, 49 (2): 251–259 (in Chinese with English abstract) [邵瑞鑫, 李蕾蕾, 郑会芳等(2016). 外源一氧化氮对干旱胁迫下玉米幼苗光合作用的影响. *中国农业科学*, 49 (2): 251–259]
- Sonoike K (2011). Photoinhibition of photosystem I. *Physiol Plant*, 142 (1): 56–64
- Takahashi S, Murata N (2008). How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends Plant Sci*, 13 (4): 1360–1385
- Tian L, Xu P, Chukhutsina VU, et al (2017). Zeaxanthin-dependent nonphotochemical quenching does not occur in photosystem I in the higher plant, *Arabidopsis thaliana*. *Proc Natl Acad Sci USA*, 114 (18): 4828–4832
- Tian LX, Yang Y, Zuo SY, et al (2018). Effects of abscisic acid on growth and photosynthetic characteristics of maize seedlings under low temperature stress. *Crops*, (6): 76–82 (in Chinese with English abstract) [田礼欣, 杨晔, 左师宇等(2018). 脱落酸对低温胁迫下玉米幼苗生长和光合特性的影响. *作物杂志*, (6): 76–82]
- Wang F, Yang S, Guo F (2015). Effects of calcium on peanut (*Arachis hypogaea* L.) seedling growth, accumulation of reactive oxygen species and photoinhibition. *Acta Ecol Sin*, 35 (5): 1496–1504 (in Chinese with English abstract) [王芳, 杨莎, 郭峰(2015). 钙对花生幼苗生长、活性氧积累和光抑制程度的影响. *生态学报*, 35 (5): 1496–1504]
- Wang J, Huang RF (2015). Regulation of ethylene in plant salt tolerance. *Plant Physiol J*, 51 (10): 1567–1572 (in Chinese with English abstract) [王娟, 黄荣峰(2015). 乙烯调控植物耐盐性的研究进展. *植物生理学报*, 51 (10): 1567–1572]
- Wang Q, Wen XG, Zhang QD (2003). Progress in studies on photoinhibition. *Chin Bull Bot*, (5): 539–548 (in Chinese with English abstract) [王强, 温晓刚, 张其德(2003). 光合作用光抑制的研究进展. *植物学通报*, (5): 539–548]
- Wang SX, Peng KQ, Xiao LT, et al (2003). Accumulation of ABA and its trigger mechanism under stresses. *Plant Physiol Commun*, (5): 413–419 (in Chinese) [王少先, 彭克勤, 萧浪涛等(2003). 逆境下ABA的积累及其触发机制. *植物生理学通讯*, (5): 413–419]
- Wang YL, Ma FW, Li MJ, et al (2011). Physiological responses of kiwifruit plants to exogenous abscisic acid under drought conditions. *Plant Growth Regul*, 64 (1): 63–74
- Xia FS, Mao PS, Yan HF, et al (2014). Effects of salicylic acid on stress resistance of seeds and seedling. *Pratacult Sci*, 31 (7): 1367–1373 (in Chinese with English abstract) [夏方山, 毛培胜, 闫慧芳等(2014). 水杨酸对植物种子及幼苗抗逆性的影响. *草业科学*, 31 (7): 1367–1373]
- Xia XJ, Wang YJ, Zhou YH, et al (2009). Reactive oxygen species are involved in brassinosteroid-induced stress tolerance in cucumber. *Plant Physiol*, 150 (2): 801–814
- Xu XY, Yu JH, Xie JM, et al (2016). Effects of exogenous salicylic acid and brassinolide on photosynthesis of cucumber seedlings under low temperature stress. *Chin J Appl Ecol*, 27 (9): 3009–3015 (in Chinese with English abstract) [徐晓昀, 郁继华, 颜建明等(2016). 水杨酸和油菜素内酯对低温胁迫下黄瓜幼苗光合作用的影响. *应用生态学报*, 27 (9): 3009–3015]

- Yang C, Zhang ZS, Gao HY, et al (2014). The mechanism by which nacl treatment alleviates psi photoinhibition under chilling-light treatment. *J Photochem Photobiol B-Biol*, 140: 286–291
- Zhang RJ, Li Y, Yu XM, et al (2015). Effects of heat stress and exogenous brassinolide on photosynthesis of leaves and berry quality of 'Kyoho' grapevine. *J Fruit Sci*, 32 (4): 590–596 (in Chinese with English abstract) [张睿佳, 李瑛, 虞秀明等(2015). 高温胁迫与外源油菜素内酯对‘巨峰’葡萄叶片光合生理和果实品质的影响. *果树学报*, 32 (4): 590–596]
- Zhang T, Dong CH (2016). Ethylene signaling and its role in plant stress response. *Biotechnol Bull*, 32 (10): 11–17 (in Chinese with English abstract) [张弢, 董春海(2016). 乙烯信号转导及其在植物逆境响应中的作用. *生物技术通报*, 32 (10): 11–17]
- Zhang ZS, Jia YJ, Gao HY, et al (2011). Characterization of psi recovery after chilling-induced photoinhibition in cucumber (*Cucumis sativus* L.) leaves. *Planta*, 234 (5): 883–889
- Zhang ZS, Yang C, Gao HY (2013). Chilling photoinhibition of photosystem I and its recovery after photoinhibition. *Plant Physiol J*, 49 (4): 301–308 (in Chinese with English abstract) [张子山, 杨程, 高辉远(2013). 植物光系统I的低温光抑制及恢复. *植物生理学报*, 49 (4): 301–308]
- Zhang ZS, Yang C, Gao HY, et al (2014). The higher sensitivity of PSI to ROS results in lower chilling-light tolerance of photosystems in young leaves of cucumber. *J Photochem Photobiol B-Biol*, 137: 127–134
- Zhang ZS, Zhang LT, Gao HY, et al (2009). Research of the photoinhibition of PSI and PSII in leaves of cucumber under chilling stress combined with different light intensities. *Sci Agric Sin*, 42 (12): 4288–4293 (in Chinese with English abstract) [张子山, 张立涛, 高辉远等(2009). 不同光强与低温交叉胁迫下黄瓜PSI与PSII的光抑制研究. *中国农业科学*, 42 (12): 4288–4293]
- Zhao HJ, Xue YF (2005). Protective effects of exogenous salicylic acid and abscisic acid against oxidative damage to wheat leaves caused by high irradiance. *J Trit Crops*, (4): 54–58 (in Chinese with English abstract) [赵会杰, 薛延丰(2005). 水杨酸和脱落酸对强光所致小麦叶片氧化损伤的防护效应. *麦类作物学报*, (4): 54–58]
- Zhou BY, Guo ZF (2005). Effect of ABA and its biosynthesis inhibitor on chilling resistance and anti-oxidant enzymes activity. *Acta Pratacult Sin*, 14 (6): 94–99 (in Chinese with English abstract) [周碧燕, 郭振飞(2005). ABA及其合成抑制剂对桂花草抗冷性及抗氧化酶活性的影响. *草业学报*, 14 (6): 94–99]
- Zhou J, Wang J, Li X, et al (2014). H₂O₂ mediates the cross-talk of brassinosteroid and abscisic acid in tomato responses to heat and oxidative stresses. *J Exp Bot*, 65 (15): 4371–4383