



植物胁迫的荧光测量指南（四）

——特定的胁迫类型

1 水分胁迫

重要事项：Y(II)、ETR 是测量 C4 植物水分胁迫的有效参数。在 C3 植物非常早期的水分胁迫检测中，现有报道中，Burke 检测 (2007, 2010) 是唯一的有效的办法。Fs/Fo 参数仅在葡萄的中度水分胁迫有效。根据 Flexas 的研究，对绝大多数其他类型的植物则存在不足，光呼吸与梅勒反应是该参数不能有效测量 C3 植物早期水分胁迫的原因 (Flexas 2000)。Flexas (1999, 2000) 对荧光技术测量水分胁迫进行了综述。

此外，遭受干旱胁迫的样品很容易产生荧光异质性，即同一叶片，不同位置的荧光参数不同 Baker (2008)。Burke 检测似乎不受其影响。如果 Burke 检测不是在 C4 植物中使用，那么解决这个问题十分重要。要克服这个问题，建议在同一叶片的不同位置进行多次测量，然后取平均值作为测量结果。采用荧光光合连用，同时在气体测量面积内测量荧光值。荧光成像的方法也显示荧光异质性。在同一叶片的不同位置，进行多次测量取平均值，也可以获得很高分辨率的荧光异质性测量结果。更详细的资料可联系我们获取。

1.1 C3 植物最佳测量

Burke 检测中的 Y(II)。这是用于早期水分胁迫的光适应测量协议。该测量可用于大的或小的植物种群。在黎明时，用打孔器收集叶片样品，在培养皿中保湿培养。之后将样品放置到更大的培养皿并包裹好。在测量样品的 Y(II) 后将其放置于 40℃ 下烘干一小时。然后将培养皿取出，冷却 30 min。随后在室内光照水平下达到光合稳定状态。最后对各样品进行 Y(II) 测量。即使在灌溉 24h 之后，非水分胁迫的叶片较水分胁迫的叶片仍然较低。该检测之所以可行，是因为水分胁迫下的叶片夜间仍然产生糖类物质，因而他们不易受到温度胁迫。它对 C3 和 C4 植物均有效 (Burke 2010; Burke 2007)。为使该方法有效，样品必须在日出时或日出前采集，或者采集前使用人工暗适应的方法。当使用人工暗适应方法时，需要使用一整夜的暗适应方法。样品必须一直保持湿润。测量前需要瞬时的暗适应。无论 C3 和 C4 植物，Burke (2010) 中的步骤均适用。

Fs/Fo & Fs。Fo 来自需要暗适应的 Fv/Fm 测量，Fs 来自于稳定状态的 Y(II) 荧光测量。该检测对中度程度的水分胁迫敏感，对葡萄来说，该参数足够检验，但是对其他的 C3 植物存在不足。Fs 是 Y(II) 的组分，但并不是归一化的参数，对处于水分胁迫的 C3 植物较 Y(II) 敏感。在 C3、C4、及 CAM 植物中进行检测，使用 Fs，Fs/Fo 是归一化的比值，可以进行不同样品间的比较。Fo 是黎明前的值，使用光化光，强度设定在 800~1250 μ mols 之间 (Flexas 1999; 2000; 2002)。

1.2 C4 植物最佳测量

Burke 检测中的 Y(II)。这是用于早期水分胁迫的光适应测量协议。该测量可用于大的或小的植物种群。在黎明时，用打孔器收集叶片样品，在培养皿中保湿培养。之后将样品放置到更大的培养皿并包裹好。在测量样品的 Y(II) 后将其放置于 40℃ 下烘干一小时。然后将培养皿取出，冷却 30 min。随后在室内光照水平下达到光合稳定状态。最后



对各样品进行 $Y(II)$ 测量。即使在灌溉 24h 之后，非水分胁迫的叶片较水分胁迫的叶片仍然较低。该检测之所以可行，是因为水分胁迫下的叶片夜间仍然产生糖类物质，因而他们不易受到温度胁迫。它对 C3 和 C4 植物均有效 (Burke 2010; Burke 2007)。为使该方法有效，样品必须在日出时或日出前采集，或者采集前使用人工暗适应的方法。当使用人工暗适应方法时，需要使用一整夜的暗适应方法。样品必须一直保持湿润。测量前需要瞬时的暗适应。无论 C3 和 C4 植物，Burke (2010) 中的步骤均适用。

$Y(II)$ 。快速光适应检测同样可用于 C4 植物的水分胁迫。 $Y(II)$ 与气体交换间存在很好的相关性 (da Silva J. A. & Arrabaca M.C. 2004)。

ETR/A 。快速光适应稳定状态下的荧光测量。在 C4 植物中，ETR 到碳同化的比例 ETR/A ，是一致的。但在 C3 植物中则不是如此。ETR 的测量需要 PAR 叶夹 (J Cavender-Bares & Fakhri A. Bazzaz 2004; Cerovic 1996)。ETR/A 测量需要一个光合荧光连用系统。当在不同的叶片比较 ETR 值时，应该测量叶片吸收比例并在 ETR 计算公式中输入该值。

1.3 其他检测方法

联合使用 $Y(II)$ 和碳同化 (A)。光合荧光连用时研究水分胁迫强有力的工具，因为他可以反映水分胁迫对光反应和暗反应部分的影响。两种类型的设备联合使用，对测量多种特定类型的植物胁迫非常有效，例如水分胁迫、高温胁迫和低温胁迫。在这些类型的植物胁迫中，使用荧光仪测定的 ETR 与气体测量设备测定的碳同化具有显著的差异。

F_s/F_o 。光适应测量同样可用于稳定状态下的水分胁迫，样品必须进行暗适应，以获取 F_v/F_m 测量中的 F_o ，然后样品必须达到光合稳定状态，以测量 F_s 。它可能不如 Burke 检测那样对水分胁迫敏感，但它可用于像葡萄之类的植物(在 C3 植物中) (Flexas 1999)。

$Y(II)$ 。快速光适应检测可用于植物的水分胁迫测量。它对水分胁迫并不如它的组成部分 F_s 敏感(C3 植物) (Flexas 1999)。

多步光化光测量或光曲线。慢速测量可帮助我们识别水分是造成胁迫的原因。这是较长的光适应测量。随光照强度的增加， F_s 降低 (Flexas 2000)。

NPQ 。慢速测量，随中度到重度的水分胁迫而增加，是暗适应的测量 (Cavender-Bares J. & Fakhri A. Bazzaz 2004)。

PI 。快速暗适应测量，使用 OKJIP 协议检测小麦停止灌溉后 7 天的水分胁迫。不如 Burke 检测、C4 植物的 ETR 和 $Y(II)$ 、C3 植物 Burke 检测敏感。这是 OJIP 种归一化的参数，用于比较样品间的数据。在水分胁迫测量中，该参数同 CO_2 气体交换的数据具有很好的相关性 (Zivcak M., Brestic M, Olsovska K. Slamka P. 2008; Thach 2007)。

K 步。使用 OJIP 测量协议的快速暗适应方法，测量水分胁迫 (参考 PI) (Strasser 2004)。

F_v/F_m 。使用高光强或聚乙二醇处理的叶片诱导水分胁迫(Nair D. B., Alam B., Jacob J. 2005)。

1.4 非敏感性的水分胁迫测量

F_v/F_m 。快速暗适应测量参数 F_v/F_m 对轻度和中度水分胁迫不敏感 (Bukhov &



Carpentier 2004; Zivcak M., Brestic M, Olsovska K. Slamka P. 2008)。在某些物种中, Fv/Fm 对水分胁迫要较其他物种更敏感 (Deng X. Hu Z., Wang H., Wen X., Kuang T. 2003)。

2 光胁迫

尽管多数荧光测量协议都可以对光胁迫进行测量, 通常使用更加复杂精密的叶绿素荧光仪研究光胁迫, 可以使用更长的淬灭和淬灭弛豫协议。

为了解光胁迫对植物的影响, 可以参考下面的文献: Lichtenthaler 1999, 2004; Muller, Niyogi 2001; Kramer 2004。

2.1 最佳测量

淬灭和淬灭弛豫测量。是研究光保护机制最佳的方案, 包括类囊体腔的 ΔpH 、叶黄素循环、以及状态转换和光抑制、 $Y(II)$ 、 q_L 、 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ (Kramer 2004)、简化的 Lake 模型参数 $Y(II)$ 、 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ 和 NPQ (Hendrickson, 2004; Klughammer & Schreiber, 2008)。Lake 模型参数包括: q_E 、 q_T 和 q_I (Ahn, Avenson 2008)。标准的定义参考 van Kooten O., & Snel J.F. (1990)。Lake 模型参数可参考 Kramer (2004), Hendrickson (2004) 以及 Ahn, Avenson (2008), NPQ , q_E , q_T , q_I (Muller, Niyogi 2001), 这是较长时间的暗适应测量。

淬灭参数 q_E 、 q_T 、 q_I 、 NPQ 的定义, 请参考 (Muller P., Xiao-Ping L, Niyogi K. 2001)。对于 q_E 、 q_T 、 q_I 、 q_N , 可参考 (Lichtenthaler 1999)。对 Lake 模型定义的 $Y(II)$ 、 q_L 、 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ 参数, 请参考 Kramer D. M., Johnson G., Kiirats O., Edwards G. (2004)。对简化的 Lake 模型参数, 包括 NPQ , 请参考 Hendrickson (2004), 以及 Klughammer, Schreiber (2008)。将 Lake 模型参数分为 q_E 、 q_T 、 q_I , 请参考 Ahn & Avenson (2008)。标准的淬灭定义, 请参考 van Kooten O., & Snel J.F. (1990)。

高光强下, 对 PSII 的光合光量子产额($\Delta F/F_m'$) 的校正, 请参考 Earl (2004) & Loriaux, S. D., Genty B. (2006)。研究发现, 在高光强的环境中, 对光量子产额进行校正十分必须, 以恢复 ETR 与碳同化测量之间的相关性。

多步光化光测量 & 光响应曲线。这是较长的测试 (通常需要暗适应, 然后再有一个光适应测量), 在光合作用达到稳定状态并测量后, 增加或降低光化光强。这些曲线显示的是 $Y(II)$ 和 ETR 结果的光照水平。可以很轻松的研究光照水平增加或降低的效应。(Muller, Niyogi 2001; Kramer 2004; Hendrickson 2004)。**OS 系列荧光仪可根据客户设定的参数, 自动进行上述测量。**

$Y(II)$ 。快速光适应可用于测量光合稳定状态下的光胁迫 (Cavender-Bares & Bazzaz 2004)。

Fv/Fm。快速暗适应测量可用于检测光胁迫 (Adams & Demming-Adams 2004)。Fv/Fm 与碳同化具有很好的相关性。

2.2 其他检测

2.2.1 冠层下方与水体植物的检测

快速光曲线 (RLC)。更长时间的暗适应或瞬时暗适应测量, 通常需要不到 5 min 钟的时间, 但也可能更长。有研究建议采用每天不同时间的测量值, 已获得可靠的测量结



果 (Rasher 2000)。内置的荧光仪照明用于一天之中不同时刻的 ETR 响应。这提供了样品光历史的日变化测量。快速光曲线用于水体植物、冠层下方的植物，均处于光照不断变化的环境中，其他的测量方法则十分困难。

ETR_{MAX}、最大饱和光强和 RLC 的初始的斜率是可行的。RLC 的光饱和速率同 Rubisco 的浓度和最大活性高度相关 (Macintyre 1997; Macintyre 1996)。在光强变化的环境中，测量的稳定光合速率偏高 (Macintyre 1997)。

不同的研究者使用不同的暗适应时间，暗适应时间依赖于光历史，并且在每天的不同时间测量，结果也会变化 (Rasher 2000)。在底栖硅藻中，快速光曲线使用 10s 的步长具有较高的误差，建议使用更长的时间 (Perkins R.G, Mouget J-L, Lefebvre S., Lavaud J. 2006)。完全饱和光反应中心的能力依赖于光历史和方法 (Perkins R.G, Mouget J-L, Lefebvre S., Lavaud J. 2006)。快速光曲线被认为提供电子传递饱和特性的相关信息 (Schreiber 2004)。瞬时暗适应方法可参考 Ralph (2005)。RLC 作为测量 Rubisco 完全活性的方法可参考 (MacIntyre 1997)，或者联系我们。

PI。使用 OKJIP 协议，快速暗适应方法，对光胁迫敏感 (Thach 2007)。

3 高温胁迫

淬灭测量和非光化学淬灭参数，例如 NPQ 等是传统上测量高温胁迫常用的方法。相较于基本的测量系统，具有该测量协议的荧光仪价格更高。根据 Haldiman (2004) 的研究，NPQ 可以检测栎树 35°C 或更高温度下的高温胁迫。同时他发现，Y(II) 也可以检测 35°C 或更高温度下的高温胁迫。Fv/Fm 仅可以检测 45°C 或以上的高温胁迫。

3.1 最佳测量

Y(II) 为光适应快速测量，大约需要 2s 完成检测。NPQ 则需要 20~30 min 或者过夜的暗适应。Fv/Fo 在暗适应下的增加是一个长时间的测量。

Y(II)。快速光适应测量，对中度程度的胁迫敏感（栎树中 35°C 以上）(Haldiman P, & Feller U. 2004; Dascalu A., Ralea t., Cuza P., (2007)。这是一个快速测量，可以用于小的或大种群的植物。

淬灭测量。栎树中度高温胁迫，35°C、NPQ 和 q_p (Haldiman P, & Feller U. 2004)。这是需要很长时间的胁迫测量，适用于小种群的植物，需要价格更高的测量仪。

NPQ。在菠菜中，对中度的高温胁迫敏感 (Tang Y., Wen X., Lu Q., Yang Z., Cheng Z., & Lu C. 2007)。这也是需要很长时间的胁迫测量，适用于小种群的植物，需要价格更高的测量仪。

Y(II) 与碳同化 (A)。CO₂ 气体交换和和荧光设备连用，是高温胁迫检测的有力工具，因为他可以显示植物不同部分的光反应和暗反应。光合荧光连用对许多特定类型的植物胁迫均有效，例如水分胁迫、高温胁迫和冻害胁迫。在这些类型的植物胁迫中，荧光仪测量的电子传递的结果，与气体交换测量结果之间具有显著的差异。气体交换可以检测到 30°C 时的高温胁迫，而 Y(II) 和 NPQ 可以检测到 35°C 的高温胁迫 (Haldiman P, & Feller U. 2004)。这些测量需要更长的时间，并且需要更高级的设备来完成。

其他淬灭参数: q_N、q_P 参考 Schreiber U (2004)。q_E、q_T、q_I，以及 NPQ 可参考 (Muller



P., Xiao-Ping L, Niyogi K. 2001)。qE、qT、qI，以及qN可参考 (Lichtenthaler 1999)。对于lake模型参数qL、Y(NPQ)、Y(NO)，请参考 (Kramer D. M., Johnson G., Kiirats O., Edwards G. 2004)。对于简化的lake模型参数NPQ，请参考Hendrickson (2004), Klughammer, Schreiber (2008)。Lake模型参数的分解qE、qT和qI，请参考Ahn, Avenson (2008)。对于标准的淬灭参数定义，可以参考 (van Kooten O., & Snel J.F. 1990)。这都是需要长时间，对小种群进行测定的参数，需要更高级的荧光仪。

3.2 其他检测

Fv/Fm。对45°C以下的中度高温胁迫不敏感 (Haldiman P, & Feller U. 2004; Schreiber U. 2004; Baker and Rosenqvist 2004)。

PI。快速暗适应测量，对高温胁迫敏感。这是归一化的参数，可用于不同样品间的比较，Strasser (2004) 研究报道过44°C过更高温度的研究。

K Step。快速暗适应测量，对高温胁迫敏感，可参考PI (Strasser 2004)。

4 氮胁迫

标准的叶绿素仪可以很好的检测某些类型的氮胁迫，然而，一些非标准的方法对其他类型的氮胁迫测量是必须的。Cheng (2001) 使用高光照水平测量氮胁迫，其他的测量方法，如吸收技术、荧光比例方法、光合荧光连用等，均可进行氮胁迫的检测。

4.1 最佳测量

CCI 或 SPAD。这并非荧光参数，而是测量叶片绿度和叶片厚度的参数，他们在叶绿素仪中广泛应用，作为施肥和氮素管理的指标 (Shapiro C., Schepers J., Francis D., Shanahan J., 2006)。氮胁迫和硫胁迫不能被区分，但这是测量氮胁迫最经济有效的方法。

荧光比例 (F735/F700)。该比值与叶绿素含量具有极高的线性相关，并且范围更广。CCI 或 SPAD 对部分样品十分有效，但是遇到小的叶片、CAM 植物以及岩石上的藻类时则由困难。而荧光比例的方法则提供了一个很好的解决方案 (Gitelson 1999; Buschman 2007)。

Y(II)。可以再光合稳定状态下，测量多种类型的氮胁迫 (Cavender-Bares & Bazzaz 2004; Baker & Rosenqvist 2004)。限制：该检测只有在严重程度的硫胁迫时才能够检测到 (Baker & Rosenqvist 2004)。氮胁迫可以再合理的水平上进行检测，但在中度和较低的光照水平下，对氮胁迫不敏感 (Cheng 2001)。

K Step。快速暗适应，测量氮胁迫 (Strasser 2004)。

PI。快速暗适应，测量氮胁迫 (Strasser 2004; Thach 2007)。

氮

CCI 或 SPAD。这并非荧光参数，而是测量叶片绿度和叶片厚度的参数，他们在叶绿素仪中广泛应用，作为施肥和氮素管理的指标 (Shapiro C., Schepers J., Francis D., Shanahan J., 2006)。氮胁迫和硫胁迫不能被区分，但这是测量氮胁迫最经济有效的方法。

荧光比例 (F735/F700)。该比值与叶绿素含量具有极高的线性相关，并且范围更广。



CCI 或 SPAD 对部分样品十分有效，但是遇到小的叶片、CAM 植物以及岩石上的藻类时则由困难。而荧光比例的方法则提供了一个很好的解决方案 (Gitelson 1999; Buschman 2007)。

Y(II)。可以再光合稳定状态下，测量多种类型的氮胁迫 (Cavender-Bares & Bazzaz 2004; Baker & Rosenqvist 2004)。限制：该检测只有在严重程度的硫胁迫时才能够检测到 (Baker & Rosenqvist 2004)。氮胁迫可以再合理的水平上进行检测，但在中度和较低的光照水平下，对氮胁迫不敏感 (Cheng 2001)。

K Step。快速暗适应，测量氮胁迫 (Strasser 2004)。

PI。快速暗适应，测量氮胁迫 (Strasser 2004; Thach 2007)。

qP。慢速调制测量，可检测氮胁迫，不能检测硫胁迫 (Baker and Rosenqvist 2004)，需要价格更高的测量仪。

硼

Y(II) 与 ETR。快速暗适应测量，对向日葵的硼胁迫敏感 (Kastori R., Plesnicar M., Pankovic D., Sakac Z., 1995)。需要配置适中的荧光仪，如 **OS-1p**。

钙

Fv/Fm。有研究利用其检测番茄和苹果的 Ca 胁迫 (Shmidts-Eiberger, Haefs, Noga; Shmidts-Eiberger, Haefs, Noga 2002)。使用较低配置的 **OS-30p+** 即可完成该检测。

氯

Y(II) & ETR。Fv/Fm 对西瓜的氯胁迫敏感 (Zhang, Wang, Huang, Xing, Lin Wang 2010)。需要配置适中的荧光仪，如 **OS-1p**。

钴

Y(II)。参考 Joshi & Mohanty (2004), Tripathy (1983)。需要配置适中的荧光仪，如 **OS-1p**。

铜

Y(II)。对铜胁迫敏感，参考 (Joshi & Mohanty 2004; Lanaras 1993)。需要配置适中的荧光仪，如 **OS-1p**。

Fo/F_{5min}。需要较长时间的暗适应测量，对铜胁迫敏感 (Adams, Norvell, Philpot & Peverly 2000; Kriedemann 1985)，需要较高级的 **OS-5p** 荧光仪。

铁

K Step。快速暗适应测量，在大豆和玉米种对铁胁迫敏感 (Jiang, Gao, & Zou 2006)。需要配置适中的荧光仪，如 **OS-1p**。

Y(II)。甜菜测量结果 6% 的变异伴随着叶绿素 70% 的损失，当叶绿素损失超过 70% 时，会导致 Fv/Fm 的剧烈变化 (Morales F., Abadia A., Abadia J. 1991)。需要配置适中的荧光仪，如 **OS-1p**。

镁



PI。PI 对镁胁迫敏感 (Hermans C, Johnson GN, Strasser RJ, Verbruggen N, 2004)。需要配置适中的荧光仪, 如 **OS-1p**。

锰

Fo/Fv。快速暗适应测量, 对锰胁迫敏感 (Adams, Norvell, Philpot & Peverly 2000; Kriedemann 1985; Hannam 1985), 使用较低配置的 **OS-30p+** 即可完成该检测。

镍

ETR。Fv/Fm 并不能很好的指示镍胁迫 (Joshi & Mohanty 2004; Tripathy 1981)。需要配置适中的荧光仪, 如 **OS-1p**。

磷

Fv/Fm。对磷胁迫敏感 (Stark, Niemyska, Bogdan & Tawlbeh 2000)。

PI。高粱中对磷胁迫敏感 (Ripley, Redfernand, Dames 2004)。

钾

Y(II)、NPO 与 qP。在水稻中, 检测钾胁迫十分有效。K 胁迫与光保护机制有关 (Weng, Zhen, Xu, Sun 2008)。

硫

CCI 或 SI。这时测量叶片绿度和厚度的参数, 荧光参数并不能很好的指示硫胁迫 (Baker and Rosenqvist 2004)。而是用叶绿素含量的参数是测量硫胁迫经济有效的方式。

Fv/Fm。可检测到衣藻严重程度的硫胁迫 (Antal T., Volgusheva A., Kukarskikh G., Krendelva T., Tusov V., Rubin A. 2005)。

锌

Y(II) 的 Fs。Fv/Fm 不是锌胁迫很好的指示参数 (Joshi & Mohanty 2004; Tripathy & Mohanty 1980; Krupa 1993)。

4.2 限制

Fv/Fm。快速暗适应测量, 仅氮元素硫和元素含量很低时敏感 (Baker and Rosenqvist 2004)。也不适用于锌和镍胁迫的测量 (Joshi & Mohanty 2004; Joshi & Mohanty 2004)。

Y(II)。快速光适应测量, 对重度硫胁迫敏感 (Baker and Rosenqvist 2004)。

qP。对重度硫胁迫敏感 (Baker and Rosenqvist 2004)。

5 冻害胁迫

注意: 使用叶绿素荧光仪测量冻害胁迫可能出现无法预料的结果。**ETR** 测量结果可能比预期结果高出 3 倍。

此外, 遭受冻害胁迫的样品会表现出荧光异质性, 请参考 Baker (2008)。要克服该问题, 建议在同一叶片的不同位置进行多次测量, 然后对结果取平均值。荧光光合连用系



统可以很好的解决这个问题，他可以测量气体交换所测定的区域。在不同的点进行多次测量，可以更好的给出异质性测定的分辨率，更详细的信息可参考我们的植物逆境生理系列。

5.1 建议的测量

ETR/CO₂。冻害胁迫下，该比值的变化意味着其他电子库的存在。冻害胁迫下，通过碳同化测量，ETR 一般是预测值的 3 倍 (Fryer M. J., Andrews J.R., Oxborough K., Blowers D. A., Baker N.E. 1998)。该测量使用荧光光合连用系统进行。

Y(II)。快速光适应测量，可在光合稳定状态下测定中度冻害胁迫 (Oquist and Huner 1991; Ball 1994; Krause 1994; Adams1994; Adams1995; Ball 1995)。

Fv/Fm。快速暗适应测量，可检测中度冻害胁迫 (Oquist and Huner 1991; Ball 1994; Krause 1994; Adams 1994, 1995; Ball 1995)。

光曲线/多步光化光测量。这需要较长时间的测量 (Oquist and Huner 1991; Ball 1994; Krause 1994; Adams1994, 1995; Ball 1995)。

ETR。与光量子产额和 PAR 相关的参数，需要 PAR 叶夹进行测量 (Oquist and Huner 1991; Ball 1994; Krause 1994; Adams 1994, 1995; Ball 1995)。

6 越冬胁迫

6.1 建议测量

Y(II)。快速光适应测量，可在光合稳定状态下测定中度冻害胁迫 (Oquist and Huner 1991; Ball 1994; Krause 1994; Adams1994; Adams1995; Ball 1995)。

Fv/Fm。快速暗适应测量，可检测中度冻害胁迫 (Oquist and Huner 1991; Ball 1994; Krause 1994; Adams 1994, 1995; Ball 1995)。

淬灭和淬灭弛豫测量。参考 Adams & Demming- Adams (2004)、Cavender-Bares J., Bazzaz F., (2004)。

光曲线/多步光化光测量。这需要较长时间的测量 (Oquist and Huner 1991; Ball 1994; Krause 1994; Adams1994, 1995; Ball 1995)。

7 CO₂ 胁迫:

7.1 最佳测量

Fv/Fm。快速暗适应测量，对早期 CO₂ 胁迫敏感 (Siffel & Braunova 1999)。

PI。使用 OJIP 测量协议，对 CO₂ 胁迫敏感 (Strasser 2004)。

qP。在水分胁迫、光胁迫与 CO₂ 胁迫的复合环境中测量 (Bukov & Carpentier 2004), (Cornic 1989), (Brestic 1995)



7.2 不敏感的 CO₂ 胁迫检测

Y(II)。快速光适应测量，初始阶段对 CO₂ 胁迫不敏感，早期对胁迫敏感度增加，随后时间敏感度下降。虽然它对 CO₂ 胁迫不敏感，但与 Fv/Fm、NPQ 连用时，对胁迫的检测十分重要 (Siffel & Braunova 1999)

NPQ。长时间暗适应的测量。研究表面，即使没有 CO₂ 的情况下，仍然没有淬灭发生 (Siffel & Braunova 1999)。

8 大气污染胁迫

Fv/Fm。对臭氧胁迫敏感 (Mikkelsen 1994; Calatayud, Pomares, & Barreno 2006)。

Y(II)。在光合稳定状态下，同样对臭氧胁迫敏感 (Calatayud, Pomares, & Barreno 2006; Carrasco-Rodriguez J. and del Valle-Tascon S., 2001)

qP。臭氧胁迫下，qP 较低 (Calatayud, Pomares, and Barreno 2006; Carrasco-Rodriguez J. and del Valle-Tascon S., 2001)

NPQ。臭氧胁迫下，NPQ 升高，这是暗适应测量 (Calatayud, Pomares, and Barreno 2006; Carrasco-Rodriguez J. and del Valle-Tascon S., 2001)

9 除草剂胁迫

不同的除草剂，除草原理不同。某些参数对特定类型的胁迫有效，而对另一些胁迫则无效。

例如，Fv/Fm 对 DCMU 胁迫不敏感，而 V_J 对 DCMU 胁迫敏感。

下面对除草剂以字母顺序排列，而测量的参数在其左侧给出。

Fv/Fm & NPQ – Atrazine。PSII 抑制剂，对几种基因型的甜玉米均有效 (Kopsell 2010)。

V_J & OJIP – Atrazine。PSII 抑制剂，在 OJIP 协议中，观察 Fo 到 Fm，发现 Fo 和 J 增加，可作为有效的胁迫检测参数 (Hiraki, van Rensen, Vredenberg, & Wakabayashi 2003) (Percival 2005)

Yield & NPQ – Basta。对 Basta 除草剂胁迫敏感 (Takayama K., Konishi A., and Omasa K.. 2003)

V_J – Bentazone。PSII 抑制剂，V_J 是 OJIP 协议从 O 到 J 时荧光的增加，对该胁迫敏感 (Christiansen, Teicher and Streibig 2003)。

V_J & OJIP – DCMU。对 Fv/Fm 影响很小 (Nedbal & Whitmarsh 2004)。但在 OJIP 协议中，通过观察 Fo 到 Fm 的变化，发现 Fo 和 J 增加，对 DCMU 敏感 (Hiraki, van Rensen, Vredenberg, & Wakabayashi 2003; Percival 2005)。

NPQ – DCMU。需要更长暗适应时间的测量，可提供更多 DCMU 的信息 (Nedbal & Whitmarsh 2004)。



NPQ – DDT。对 DDT 敏感，同样依赖于叶片中的玉米黄质含量。如果没有或者有少量的玉米黄质，那么 NPQ 可以检测到 DDT 胁迫 (Bilger & Bjorkman 1994)。

V_J & OJIP – Diuron。在 OJIP 协议中，通过观察 Fo 到 Fm 的变化，发现发现 Fo 和 J 增加，对胁迫敏感。(Hiraki, van Rensen, Vredenberg, & Wakabayashi 2003; Percival 2005)

V_J – Fluorochloridone。OJIP 协议中，由 O 到 J 的变化，对该胁迫敏感 (Christiansen, Teicher and Streibig 2003)

V_J – Glycosate。OJIP 协议中，由 O 到 J 的变化，对该胁迫敏感 (Christiansen, Teicher and Streibig 2003)。

V_J & OJIP – TU-1178。在 OJIP 协议中，通过观察 Fo 到 Fm 的变化，发现发现 Fo 和 I 增加，对该胁迫敏感 (Hiraki, van Rensen, Vredenberg, & Wakabayashi 2003)。

V_J & OJIP – TU-1282。在 OJIP 协议中，通过观察 Fo 到 Fm 的变化，发现发现 Fo 和 I 增加，对该胁迫敏感 (Hiraki, van Rensen, Vredenberg, & Wakabayashi 2003)。

9.1 标准剂量除草剂对拟南芥的效应

Fv/Fm, 1-(Fo/Fp) & 1-(Fi/Fp) – 2,4D。类生长素杀虫剂，使用 48h 后，这些参数均对 2,4D 敏感。Baker & Rosenqvist (2004) 使用 Fi 而不是 J 作为参数，但他们实际上是一致的。

Fv/Fm, 1-(Fo/Fp), 1-(Fi/Fp) – Asulam。使用 6h 后，使用这些参数测定，对胁迫敏感。Baker & Rosenqvist (2004) 使用 Fi 而不是 J 作为参数，但他们实际上是一致的。

Fv/Fm, 1-(Fo/Fp), 1-(Fi/Fp) – Bifenox。在使用 48h 后，对胁迫敏感。Baker & Rosenqvist (2004) 使用 Fi 而不是 J 作为参数，但他们实际上是一致的。

Fv/Fm, 1-(Fo/Fp), 1-(Fi/Fp) – Diclofop-methyl。在 Diclofop-methyl 使用 6h 后对胁迫敏感。Baker & Rosenqvist (2004) 使用 Fi 而不是 J 作为参数，但他们实际上是一致的。

Fv/Fm, 1-(Fo/Fp), 1-(Fi/Fp) – Glycosate。在 Glycosate 使用 6h 后对胁迫敏感。Baker & Rosenqvist (2004) 使用 Fi 而不是 J 作为参数，但他们实际上是一致的。

Fv/Fm, 1-(Fo/Fp), 1-(Fi/Fp) – Imazapyr。在 Imazapyr 使用 6h 后对胁迫敏感。Baker & Rosenqvist (2004) 使用 Fi 而不是 J 作为参数，但他们实际上是一致的。

Fo = O, Fp = P, Fi = OJIP 协议中的 J

10 杀虫剂胁迫

不同杀虫剂的原理不同，某些参数对特定类型的杀虫剂胁迫有效，而另一些则无效。

基于铜的杀虫剂。是植物铜胁迫的主要来源，参考下文中的内容。

基于水银的杀虫剂。植物汞胁迫的主要来源，参考下文内容。

PI, Fv/Fm – Lindane。在 cyanobacteria Anabaena 测量中敏感 (Bueno, Fillat, Strasser, Rodriguez, Marina, Smienk. Moreno, Barja 2004)

Y(II) – Trimax。在 Cotton Germ M.测量中敏感 (Gonias E. D. Oosterhuis D.M., Bibi



A.C. & Brown .S. 2003)

11 化学胁迫

尽管很多类型的胁迫可以使用包含 F_v/F_m 在内参数测量,但仍有一些胁迫需要特定的参数进行检测。

元素类型: N、B、Ca、Cl、Co、Cu、Fe、Mg、Mn、Mo、Ni、P、K、S、Zn。

F_v/F_o - **Aluminum**。参考 Joshi & Mohanty(2004)、Pereira (2000)、Baker & Rosenqvist (2004)。

$(F_p - F_i)/F_i$ - **Aluminum**。参考 Baker & Rosenqvist (2004)。

V_j - **Aluminum**。 $F_i = J$, $V_j = F_i - F_o/F_m - F_o$ (Joshi & Mohanty 2004; Moustakas 1993, 1995, 1997)。

F_v/F_m - **Aluminum**。参考 Joshi & Mohanty(2004), Moustakas (1996)。不如 F_v/F_o 敏感 (Baker & Rosenqvist 2004)。

qP & qN - **Aluminum**。参考 Joshi & Mohanty (2004), Moustakas (1996)。

qN - **Cadmium**。 qN 对 Cd 浓度较 F_v/F_m 更敏感 (Joshi & Mohanty 2004; Krupa 1993; Skorzynska & Baszynski 1997)。

F_v/F_m - **Cadmium**。参考 Baker & Rosenqvist (2004), Popovic et al., (2003)。

$Y(II)$ - **Co**。参考 Joshi & Mohanty (2004), Tripathy (1983)。

$Y(II)$ - **Cu**。对该胁迫敏感 (Joshi & Mohanty2004; Lanaras 1993)。

F_v/F_m - **Cu**。参考 Baker & Rosenqvist (2004), Popovic et al., (2003)。

Rfd - **Cu**。敏感测量 (Joshi & Mohanty2004)。

F_v/F_m - **Pb**。参考 Joshi & Mohanty (2004), Parys (1998), Romanowska (1998)。

F_v/F_m - **Hg**。参考 Baker & Rosenqvist (2004), Joshi & Mohanty (2004), Popovic et al., (2003)。

qN - **Hg**。参考 Joshi & Mohanty (2004), Lee (1995), Xylander (1998)。

OJIP 中的 J & I - **Hg**。参考 Joshi & Mohanty (2004), Haldimann P., & Tsimilli-Michael M. (2002)

ETR - **Ni**。 F_v/F_m 对 Ni 胁迫不敏感 (Joshi & Mohanty2004; Tripathy 1981)。

qN - **NaCl**。 qN 水稻盐分胁迫很敏感。 F_v/F_m 与 $Y(II)$ 则对水稻盐分胁迫不敏感 (Moradi & Ismail 2007)。

qN , qP , F_v/F_m , $Y(II)$, & ETR - **NaCl**。所有的参数均对 *Cereal Sorghum* 胁迫敏感 (Moradi & Ismail 2007; Netondo 2004)。

F_v/F_m - **NaCl**。 F_v/F_m 对 *Rhizophora mangle* L.敏感 (Biber 2006)。



Fv/Fm – NaCl。Fv/Fm 对鹰嘴豆幼苗盐分胁迫敏感 (Eyidogan 2007)。

Fv/Fm – NaCl。对水稻盐分胁迫不敏感 (Moradi & Ismail 2007)。

Y(II) – NaCl。对鹰嘴豆幼苗胁迫敏感 (Eyidogan 2007)

Y(II) – 高氯酸盐。对 *Alternanthera philoxeroides* 胁迫敏感 (Xie YF, Cai XL, Liu WL, Deng W 2009)。

Fv/Fm, NPQ, ETR - 高氯酸盐。可在不同的水平下, 对 *Alternanthera philoxeroides* 进行检测 (Xie YF, Cai XL, Liu WL, Deng W 2009)。

Spad/CCI –高氯酸盐。对 *Alternanthera philoxeroides* 胁迫敏感(Xie YF, Cai XL, Liu WL, Deng W 2009)

Y(II) 中的 Fs – Zn。Fv/Fm 对 Zn 胁迫不敏感 (Joshi & Mohanty2004; Tripathy & Mohanty 1980)。

12 pH 胁迫

Fv/Fm。Fv/Fm 能够监测严重的酸雨胁迫 (pH 1.8 或更低) (Velikova, Yordanov 1996)。

13 生物胁迫

13.1 微生物感染

NPQ。长时间暗适应的测量, 用于燕麦冠锈病检测 (Sholes & Rolfe 1996)。

NPQ。长时间暗适应的测量, 用于烟草花叶病毒检测 (Osmond 1998), (Lohaus 2000)。

Fv/Fm。快速暗适应测量, 用于大豆锈病检测 (Peterson & Aylor 1995)。

Y(II)。快速光适应测量, 用于雪松真菌的检测 (Ning 1995)。

Fm-Fs/Fm。需要达到光合稳定状态, 用于烟草花叶病毒检测 (Osmond 1990)。

Fv/Fm。用于鹰嘴豆叶片真菌检测 (Esfield 1995) (Weiss 1998)。

Fv/Fm。可用于柑桔绿霉病菌检测 (Nebal 2000)

Fo/Fv。用于 *Brassica Blackspot* 的 destruxins 感染检测 (Buchwaldt & Green 1992)。

NPQ。高等植物和藻类病毒感染检测 (dran & Hurry 1997)。

Fv/Fm。高等植物和藻类病毒感染检测 (Balachadran & Hurry 1997)。

Fv/Fo。用于玉米锈病检测 (Duraes 2001)。

Fv/Fm。用于玉米锈病检测 (Duraes 2001)。

13.2 食草动物

Y(II)。节肢动物相关研究可参考 Aldea, Hamilton et al. (2006), Zangerl (2002)。



Fv/Fm。昆虫方面的研究，请参考 Hall, MacGregor, et al. (2004)。

更多的植物胁迫或植物荧光资料请点击[这里](#)获取。