

DOI:10.12403/j.1001-1498.20230223

不同温度和胁迫时长下蓝云杉的光合响应

欧阳芳群^{1,2,3}, 崔夏^{1,2,3}, 张辉^{1,2,3}, 邓军育^{1,2,3},
石青松^{1,2,3}, 李玉岭^{1,2,3}, 孙猛^{1,2,3*}

(1. 植物迁地保护国家林业和草原局重点实验室, 北京 100093; 2. 北京市花卉园艺工程技术研究中心, 北京 100093;
3. 北京市植物园管理处, 北京 100093)

摘要: [目的] 全球气候持续变暖将不利于蓝云杉生长, 研究蓝云杉在高温胁迫下的生长、光合响应机制, 为蓝云杉引种栽培提供参考。[方法] 以五年生蓝云杉苗为试验材料, 设定 45、50、55 °C 3 种温度, 处理 6 h; 其中 45 °C 处理还有 12、18、和 24 h 不同时长, 常温 (25 °C) 作为对照。研究处理后、恢复 7 和 28 d 的生长表型、针叶含水量和叶绿素荧光参数, 分析高温、胁迫时长对蓝云杉生长和光合作用的影响。[结果] 45 °C 处理 6 h 蓝云杉基本可以恢复正常生长, 而 50 °C 和 55 °C 处理的蓝云杉整株针叶都变黄, 干枯掉落, 伴随着相对含水量的降低, 且光系统 I (PSI) 有效量子产量实际光化学效率 ($Y(I)$)、PSI 相对电子传递速率 ($ETR(I)$)、由供体侧限制引起的 PSI 处非光化学能量耗散的量子产量 ($Y(ND)$)、受体侧非光化学能量耗散产生的量子产量 ($Y(NA)$)、光系统 II (PSII) 有效量子产量实际光化学效率 ($Y(II)$)、PSII 相对电子传递速率 ($ETR(II)$)、PSII 的最大光化学效率 (F_v/F_m) 和用于电子传递的量子产额 (ϕE_0) 均显著低于 45 °C 处理和对照。尽管 45 °C 处理 6、12、18、24 h 后从表型上看不出蓝云杉的形态发生明显变化, 但是恢复期发现 12、18 h 针叶继续失水、变黄, 24 h 处理整株针叶都变黄, 基本干枯掉落, 针叶相对含水量降至最低。恢复 28 d 时, 18、24 h 的荧光参数 ϕE_0 几乎为 0, 电子传递受到了抑制。[结论] 胁迫时长为 6 h, 蓝云杉可以耐 45 °C 高温处理, 不耐 50、55 °C 高温。45 °C 高温处理时长超过 12 h 苗木失水严重, 针叶干枯, 对光合特性产生了显著影响, 难恢复正常生长。

关键词: 蓝云杉; 耐热; 针叶含水量; 光系统 I 和 II; 荧光参数

中图分类号: Q945.78; S791.18

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2024)02-0060-12

云杉属 (*Picea*) 树种多, 分布广, 在陆地生态系统中占有特殊生态位, 是高寒地区的生态建群种和重要用材树种。根据联合国政府间气候变化专门委员会的第六次评估报告 (<https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg2/>), 按照目前世界各国的减排措施, 到本世纪末全球平均气温将上升 2.7 °C, 远高于《巴黎协定》控制全球气温上升的目标, 将导致灾难性的气候变化。树木年轮记录随着温度的升高白云杉 (*Picea glauca* (Moench) Voss) 径向生长

降低^[1]。分布在欧洲中部的欧洲云杉 (*Picea abies* (L.) H. Karst.) 因为夏季温度超过其可忍受的临界值而出现死亡^[2]。云杉生长非常依赖其生长环境^[3-4], 全球持续暖化 (www.epa.gov/climate-research) 和降水量减少将不利于云杉生长^[5-8], 对云杉种的适合度和生产力将有严重影响^[9]。

高温胁迫会影响植物各种生理生化过程, 其中光合作用是植物对温度变化最敏感的生理过程^[10], 这会导致光系统 II (PSII) 受体的还原-氧化发生变

收稿日期: 2023-05-22 修回日期: 2023-11-28

基金项目: 北京市公园管理中心科技课题“云杉属树种引种、抗高温评价与新优种质高效繁育”(ZX2021012); 中央财政林业科技推广示范项目“蓝云杉栽培繁育技术推广示范”(京[2023]TG05号)

作者简介: 欧阳芳群, 高级工程师, 主要研究方向: 云杉等园林植物遗传育种。Email: fangqun163@163.com

* 通讯作者: 孙猛, 高级工程师, 主要研究方向: 新优苗木引种与推广工作。Email: sunmeng20221015@163.com

化, 并降低两个光系统 (PS I 和 PSII) 中光合电子传递效率^[11]。植物光合作用的响应取决于热胁迫的强度和持续时间^[12]。中度热胁迫引起光呼吸增加和气孔导度降低, 导致光合作用短暂降低; 严重高温胁迫或热激下, 由于类囊体膜完整性丧失和光系统失活, 叶片光合电子传输能力首先发生降低^[13]。如果高温胁迫时间超过植物耐热阈值, 便会致光合机构发生不可逆的损害, 进而对植物光合碳同化过程产生长远影响。严重的伤害能显著降低树木的生长和抵抗病虫害的能力, 导致其死亡^[14]。因此高温胁迫对植物的伤害及其防御机制研究已越来越受到重视^[15]。叶绿素荧光作为探测植物光合作用的“无损”探针, 能够有效反映几乎所有光合作用过程的变化。高温 42~50 °C 处理白云杉 30 min, 其初始荧光 (F_0) 随温度升高而平方增加, 而最大荧光 (F_m)、可变荧光 (F_v)、PSII 的最大光化学效率 (F_v/F_m) 和光化学荧光淬灭 (qP) 随胁迫温度升高而降低, 在 42~43 °C 处理后光系统 II (PSII) 失去了磷酸化的能力, 44~46 °C 处理后严重限制了卡尔文循环利用 NADPH 和 ATP 的能力^[16]。青杆 (*Picea wilsonii* Mast.) 在高温 35 °C 处理 4 个月月后 F_v/F_m 显著低于 25 °C 处理^[17]。欧洲云杉在遭受了 44 °C 短时热激下, F_v/F_m 没有明显变化, 而 52 °C 短时热激下, PSII 的功能已明显抑制, F_v/F_m 降为对照组的 63%, 电子传递链的放氧复合体遭到了严重破坏, 电子传递能力受到严重抑制^[18]。和对照组相比, 42 °C 热处理小叶杨 (*Populus simonii* Carrière) 3、6 h 后 F_0 、 F_v/F_m 和 qP 没有发生显著变化, 而处理 12 和 24 h 后 F_v/F_m 和 qP 显著降低, 但是 F_0 增加^[19]。因此植物对热胁迫的响应不仅和胁迫的温度有关, 还依赖于时间长短。

高温胁迫下, 植物并非消极被动, 能在生理生化及分子水平上发生一定变化来渡过胁迫期。但目前对云杉属树种的光系统对高温胁迫的响应和适应机制尚待揭示。蓝云杉 (*Picea pungens* Engelm.) 因其针叶颜色湛蓝, 观赏价值高, 是优良的园林景观树种。本课题组研究发现从湿润地区引进的北美蓝云杉表现出比乡土种青海云杉 (*Picea crassifolia* Kom.) 更好的生长势^[20], 推测其可能具有较好的适热性。本研究以蓝云杉树种为对象, 通过模拟高温环境, 研究蓝云杉在不同温度和不同胁迫时长下的植株形态变化、针叶相对含水量差异

和 PSI、PSII 的荧光参数响应热胁迫的特点, 分析热胁迫解除后的恢复能力, 为蓝云杉在景观生态等领域的应用和适热性遗传改良提供理论参考。

1 材料方法

供试的蓝云杉苗木来自甘肃省小陇山林业实验局林业科学研究所自育播种苗, 种子来源美国亚利桑那州, 苗龄均为 5 a。在高温胁迫处理前和恢复期, 苗木生长在塑料大棚温室里, 平均温度 25 °C, 湿度 75%, 苗木生长在营养钵 (直径 22 cm, 高度 22 cm) 中, 基质是体积比 7:3 的腐殖质土和珍珠岩。75% 的遮阳网用于夏季防晒。

(1) 不同温度高温胁迫试验: 用恒温恒湿实验箱 (HS-408) 设定 3 个温度处理 (45、50、55 °C) 和常温对照 (25 °C, CK, 0 h)。处理时间为 6 h (8:00 am—2:00 pm), 每温度处理 4 株;

(2) 不同耐热时长高温胁迫试验: 用恒温恒湿实验箱 (HS-408) 设定 1 个温度处理 (45 °C) 和常温对照 (CK, 0 h)。处理时间 6 h (8:00 am—2:00 pm), 12 h (6 h 重复 2 d), 18 h (6 h 重复 3 d) 和 24 h (6 h 重复 4 d)。每温度处理 4 株。

处理结束后 0 d、恢复 7 d 和恢复 28 d 统计植株叶色变化、落叶情况等。分别测定每株苗木的一年生枝条中段 2 cm 的针叶鲜质量和干质量 (0.1 g)。计算叶片相对含水量: 相对含水量 = (鲜质量 - 干质量) / 鲜质量 × 100%; 每个温度、耐热时长处理下各选 3 株苗木测定, 每株选择 1 枝条。

每株苗木选择 1 份 5~6 个完全展开成熟叶 (并排用胶带粘好), 用 HandPEA 仪器测定叶绿素荧光诱导动力学曲线 (OJIP 曲线) 和 PSII 荧光参数^[21] (表 1)。每处理 3 个生物学重复。OJIP 曲线是标准化后进行绘制的, 标准化公式为 $V_t = (F_t - F_0) / (F_m - F_0)$ 。式中: V_t 表示任一时间点的荧光标准值, F_t 表示任一时间点的荧光值。

同样, 每株苗木选择 1 份 5~6 个完全展开成熟叶 (并排用胶带粘好), 用荧光仪光纤型双通道 PAM-100 测量系统 Dual-PAM-100 (Heinz Walz GmbH, Effeltrich, 德国) 测定各处理下苗木 PSI 和 PSII 的叶绿素荧光活性^[22]。测定的参数 (表 1) 包括 PSI 和 PSII 有效量子产量实际光化学效率 Y(I) 和 Y(II); PSI 和 PSII 相对电子传递速

表 1 光系统荧光参数
Table 1 Fluorescence parameters of photosystem

参数 Parameter	参数定义 Definition	计算公式 Calculation formula
Y(I)	光系统I (PSI) 有效量子产量实际光化学效率 Photochemical efficiency for photosystem I	$Y(I)=1-Y(ND)-Y(NA)$
ETR(I)	PSI相对电子传递速率 relative electron transfer rate of photosystem I	$ETR(I)=Y(I) \times PAR \times 0.84 \times 0.5,$
Y(ND)	由供体侧限制引起的PSI处非光化学能量耗散的量子产量 Non-photochemical energy dissipation due to donor-side restriction	$Y(ND)=1-P700 \text{ red}$
Y(NA)	受体侧非光化学能量耗散产生的量子产量 Non-photochemical energy dissipation due to receptor-side restriction	$Y(NA)=(P_m-P_m')/P_m$
Y(II)	光系统II (PSII) 有效量子产量实际光化学效率 photochemical efficiency for photosystem II	$Y(II)=1-Y(NPQ)-Y(NO)$
ETR(II)	PSII相对电子传递速率 The relative electron transfer rate of photosystem II	$ETR(II)=Y(II) \times PAR \times 0.84 \times 0.5$
F_v/F_m	PSII的最大量子产量, 反映了植物的潜在最大光合能力 (光合效率) PSII maximum light energy conversion efficiency	$F_v/F_m=(F_m-F_0)/F_m$
ϕE_o	用于电子传递的量子产额 (在 $t=0$ 时) The maximum quantum yield of electron transport between PSII and PSI	$\phi E_o=ET_o/ABS=(1-F_0/F_m) \cdot \psi_o$

率 ETR(I) 和 ETR(II); 受体侧非光化学能量耗散产生的量子产量 Y(NA) 和由供体侧限制引起的 PSI 处非光化学能量耗散的量子产量 Y(ND)。暗适应后最小和最大荧光产额 F_0 和 F_m 。苗木暗适应 20 min 后开始测定。

(4) 统计分析

采用 SAS9.1 软件 GLM 模块进行方差分析、多重比较。方差分析线性模型

$$X_{ijk} = \mu + T_i + e_{ijk} \quad (1)$$

式中: X_{ijk} 表示每株观测值, μ 表示试验均值, T_i 表示不同温度或者耐热时长效应 (固定), e_{ijk} 表示随机误差。用 R 软件作图。

2 结果分析

2.1 不同温度胁迫响应

2.1.1 表型响应 与对照相比, 45 °C 处理 6 h 后蓝云杉表型未发生明显变化 (图 1A), 且恢复 28 d 时, 仍与对照差别不大 (图 1B); 而 50 °C 处理后蓝云杉针叶变黄, 55 °C 处理后蓝云杉针叶颜色不但变黄, 而且直接干枯掉落; 恢复 28 d 时, 50 °C 和 55 °C 处理的蓝云杉整株针叶都变黄, 基本干枯掉落 (图 1)。

2.1.2 针叶相对含水量差异 处理 6 h 后、恢复 7、28 d 时, 针叶相对含水量在温度处理间差异均极显著 ($P < 0.01$, 表 2)。经 DUNCAN 多重比较, 针叶相对含水量在处理组和恢复 7 d 时, 45 °C 处理和对照差异不显著, 50 °C 和 45 °C 之间差异



注: 从左至右依次是 CK、45 °C、50 °C、55 °C 处理的苗木

Note: from left to right are the seedlings that treated at CK, 45 °C, 50 °C, 55 °C in order

图 1 蓝云杉高温处理 6 h (A) 和恢复 28 d 时 (B) 的表型变化

Fig. 1 Phenotypic changes in *Picea pungens* with high temperature treatment for 6 hours (A) and recovery for 28 days (B)

表 2 针叶相对含水量方差分析

Table 2 Variance analysis of the relative water content of needles

性状指标	变异来源 Variance source	自由度 Degree of freedom	均方 Mean square
处理后 6 h 相对含水量 (WC_0)	温度 Temperature	3	0.135**
	误差 Error	7	0.001
恢复 7 d 相对含水量 (WC_{28})	温度 Temperature	3	0.110**
	误差 Error	6	0.001
恢复 28 d 相对含水量 (WC_{28})	温度 Temperature	3	0.160**
	误差 Error	7	0.001

也不显著, 相对含水量在 0.60~0.66 之间; 而恢复 28 d 时只有 45 °C 和对照无显著差异, 相对含水量为 0.64, 50 °C 处理后降至 0.25。55 °C 处理

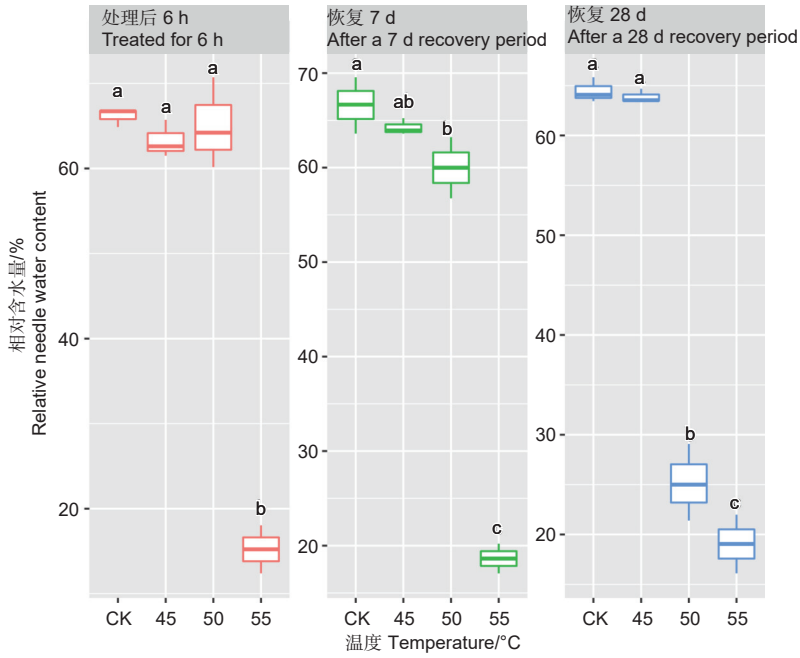


图 2 针叶相对含水量在不同温度处理下多重比较, 小写字母代表邓肯分析结果

Fig. 2 DUNCAN comparison of the relative needle water content under different temperature treatments, and the lowercase letters represent the DUNCAN analysis results

后, 恢复 7 d 和 28 d 相对含水量在 0.15~0.19, 远低于对照 (图 2)。

2.1.3 叶绿素荧光参数 不同温度处理后 6 h、恢复 7、28 d 时, 除 Y(NA) 在恢复 7 d 时不显著

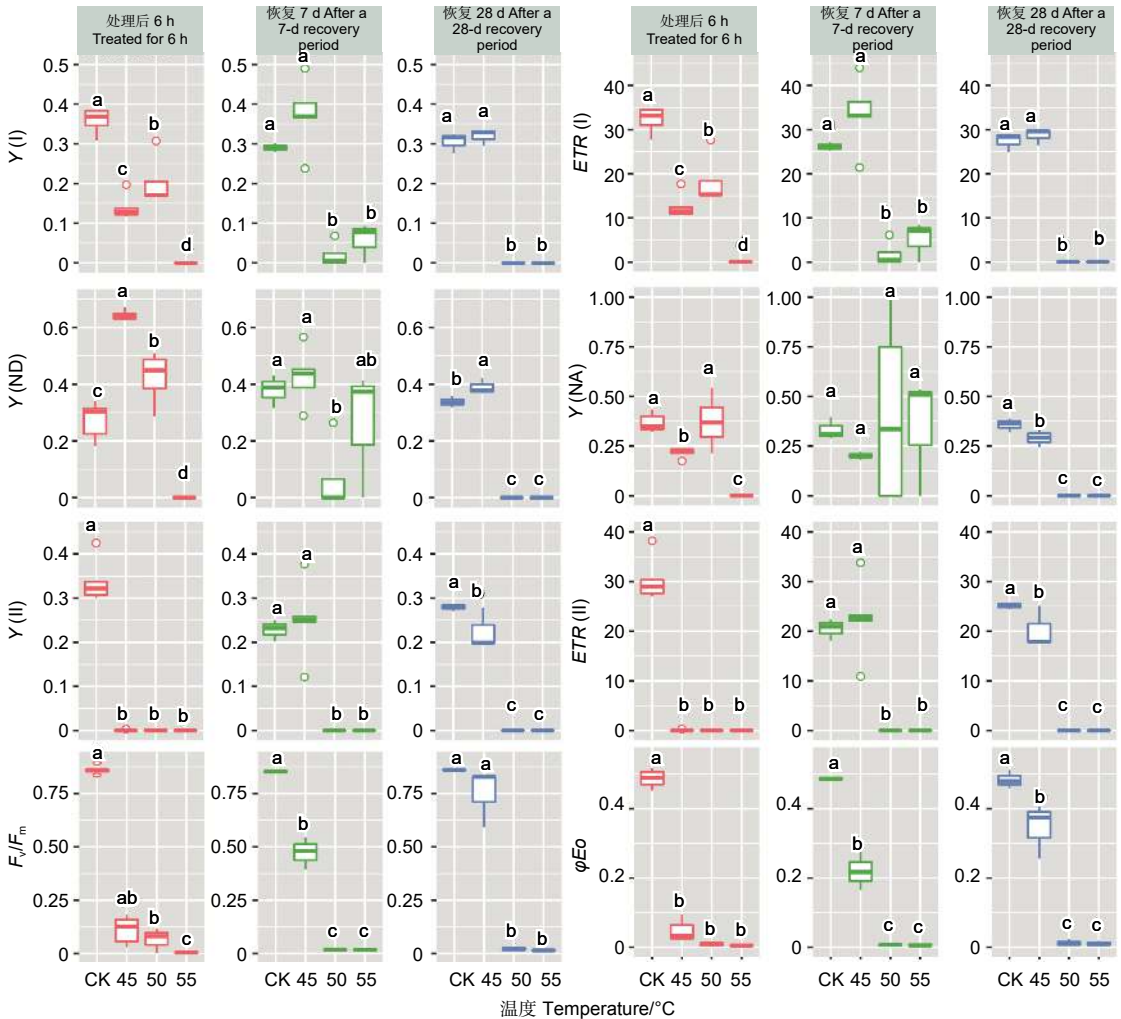
表 3 光系统荧光参数方差分析

Table 3 Variance comparison of chlorophyll fluorescence parameters of photosystem

光系统分类	光系统I、II 荧光参数	变异来源 Variance source	处理 6 h 后 Treated for 6 h		恢复 7 d Recovered for 7 d		恢复 28 d Recovered for 28 d		
			DF	MS	DF	MS	DF	MS	
光系统I	Y(I)	温度 Temperature	3	0.111**	3	0.122**	3	0.098**	
		误差 Error	16	0.001	11	0.004	8	0.0002	
	ETR(I)	温度 Temperature	3	899.15**	3	987.26**	3	788.54**	
		误差 Error	16	11.87	11	30.29	8	2.248	
	Y(ND)	温度 Temperature	3	0.353**	3	0.106*	3	0.133**	
		误差 Error	16	0.003	11	0.018	8	0.0002	
	Y(NA)	温度 Temperature	3	0.133**	3	0.037	3	0.107**	
		误差 Error	16	0.004	11	0.084	8	0.001	
	光系统II	Y(II)	温度 Temperature	3	0.164**	3	0.073**	3	0.065**
			误差 Error	18	0.001	11	0.003	8	0.001
ETR(II)		温度 Temperature	3	1323.50**	3	592.06**	3	526.54**	
		误差 Error	18	4.79	11	24.77	8	4.567	
F_v/F_m		温度 Temperature	3	0.706**	3	0.393**	3	0.624**	
		误差 Error	12	0.002	7	0.002	8	0.005	
ϕE_o		温度 Temperature	3	0.207**	3	0.121**	3	0.172**	
		误差 Error	11	0.001	7	0.001	8	0.002	

外, 针叶 PSI 荧光参数 ($Y(I)$ 、 $ETR(I)$ 、 $Y(ND)$ 、 $Y(NA)$) 在温度处理间均差异显著 ($P < 0.01$, 表 3)。经 DUNCAN 多重比较 (图 3) 发现, 处理后 6 h, $Y(I)$ 在对照下是 0.36, 显著高于 50 °C (0.20)、45 °C (0.14) 和 55 °C (0)。 $ETR(I)$ 和 $Y(I)$ 的趋

势一致。恢复 28 d, 45 °C 处理后的 $Y(I)$ 和 $ETR(I)$ 与对照无显著差异, 显著大于 50 °C 和 55 °C 处理。这两种温度下 $Y(I)$ 、 $ETR(I)$ 、 $Y(ND)$ 和 $Y(NA)$ 的值均为 0。



注:小写字母代表邓肯分析结果,下同

Notes: The lowercase letters represented the DUNCAN analysis results. The same below

图 3 光系统荧光参数在不同云杉种不同温度处理下多重比较

Fig. 3 DUNCAN comparison of chlorophyll fluorescence parameters of photosystem under different temperature treatments of different spruces

45、50 和 55 °C 3 种温度处理 6 h 后针叶 PSII 荧光参数 $Y(II)$ 和 $ETR(II)$ 值为 0。恢复 7、28 d 时 50 和 55 °C 处理的依然为 0, 而 45 °C 处理后的 $Y(II)$ 和 $ETR(II)$ 在恢复 7、28 d 时分别由 0 恢复到 0.25、22.54 和 0.23、20.23。 F_v/F_m 在对照处理下是 0.85~0.86, 45 °C 处理后值为 0.07, 恢复 7 d 时值为 0.47, 恢复 28 d 时为 0.75,

此时和对照无显著差异。而 50 和 55 °C 处理后、恢复 7、28 d 时 F_v/F_m 几乎都为 0。 ϕE_o 和 F_v/F_m 的变化趋势基本一致。这些参数表明 45 °C 处理蓝云杉 6 h 后其针叶 PSII 的活性能够恢复。

2.1.4 OJIP 曲线 蓝云杉三种温度处理 6 h 后、恢复 7 d 和恢复 28 d 的经标准化后的 OJIP 曲线 (图 4) 显示 45 °C 处理 3 种云杉 6 h 后 OJ 相上

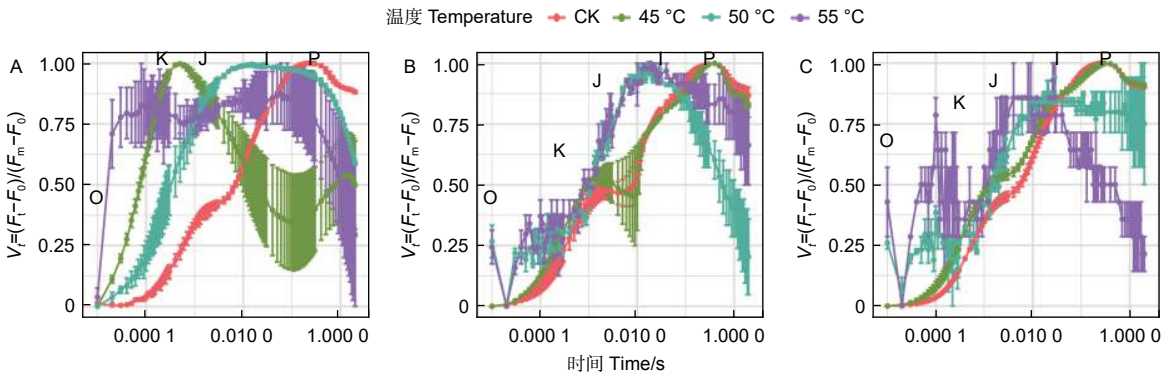


图4 3种温度处理6 h后(A)、恢复7 d(B)、恢复28 d(C)后的OJIP曲线

Fig. 4 OJIP curve of the three temperatures under CK, 45, 50 and 55°C for 6 h (A) and the recovery period 7 d (B) and 28 d (C).

升,且出现K峰,至JI相开始下降,到IP相趋于平缓。和对照相比,恢复7 d时候除了JI相外其他基本恢复正常,到恢复28 d时,OJIP曲线基本恢复正常。而50、55 °C处理6 h后在恢复7 d和恢复28 d时,OJIP曲线未恢复正常。

2.2 蓝云杉45 °C不同耐热时长响应

2.2.1 表型效应响应 和对照相比,45 °C处理6、12、18、24 h后蓝云杉表型未发生明显变化;恢复7 d时,45 °C处理6 h依然变化不大,但是12、18 h针叶颜色变黄,失水,24 h处理几乎整株针叶变黄;恢复28 d时,12、18 h针叶继续失水、变黄,24 h处理整株针叶都变黄,且基本干枯掉落(图5)。



注:从左至右依次是CK、6 h、12、18、24 h处理的苗木

Note:from left to right are the seedlings that treated at CK, 6, 12, 18, 24 h in order

图5 蓝云杉45 °C处理后(A)、恢复7 d(B)、恢复28 d时(C)的表型变化

Fig. 5 Phenotypic changes in *Picea pungens* with high temperature treatment for 6 hours (A), recovery for 7 days and recovery for 28 days (B), from left to right

2.2.2 针叶相对含水量差异 针叶相对含水量在45 °C不同耐热时长处理后6 h、恢复7 d、28 d差异显著或极显著($P < 0.05$ 或者 $P < 0.01$,表4),经DUNCAN多重比较,针叶相对含水量在处理时长18 h处理下值为0.45,显著低于其他时长处理和对照(0.62~0.66)。而恢复7 d时,12、18 h

表4 45 °C不同耐热时长处理蓝云杉针叶相对含水量方差分析

Table 4 Variance analysis of the relative water content of needles of *Picea pungens* under different duration with 45 °C treatment

性状指标	变异来源 Variance source	自由度 Degree freedom	均方 Mean square
处理后相对含水量(WC ₀)	耐热时长 Duration	4	0.022*
	误差 Error	10	0.005
恢复7 d相对含水量(WC ₂₈)	耐热时长 Duration	4	0.013**
	误差 Error	10	0.001
恢复28 d相对含水量(WC ₂₈)	耐热时长 Duration	4	0.075*
	误差 Error	10	0.014

处理后的相对含水量0.77~0.79,显著高于对照、6 h和24 h处理(分别为0.67、0.64、0.68)。恢复28 d时,对照、6 h、12 h处理的针叶相对含水量之间无显著差异,显著高于24 h处理(0.24),18 h处理居中(0.47,图6)。

2.2.3 叶绿素荧光参数 45 °C处理后,针叶PSI荧光参数(Y(I)、ETR(I)、Y(ND)、Y(NA))在耐热时长处理间差异极显著($P < 0.01$,表5)。经DUNCAN多重比较,对照下Y(I)值为0.36,显著高于6 h(0.14)、12 h(0.11)等全部处理,12、18和24 h3种时长处理间差异不显著(0.08~0.11)。ETR(I)和Y(I)趋势一致。Y(ND)趋势则相反,对照处理下值最低(0.27),6 h处理下最高0.64,12、18 h间无显著差异(0.55、0.49)。Y(NA)在对照、12、18 h处理间差异不显著,低

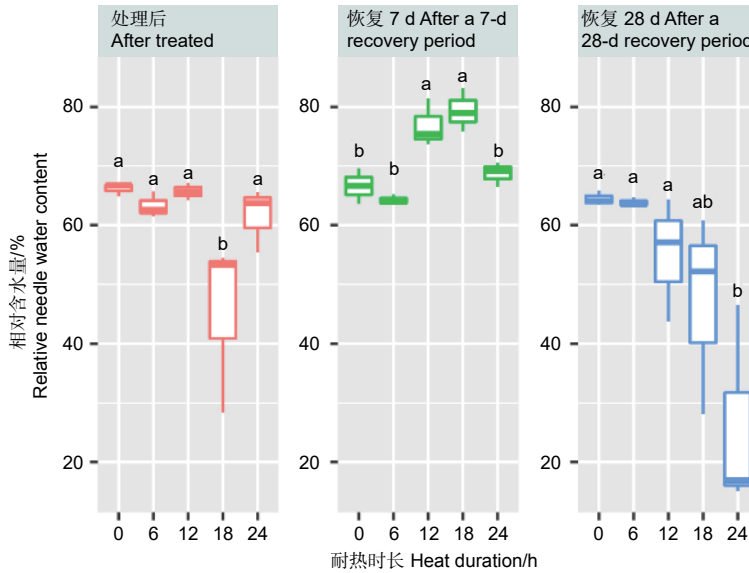


图 6 针叶相对含水量在 45 °C 不同时长处理下多重比较

Fig. 6 DUNCAN comparison of the relative needle water content under different duration with 45 °C treatment

于 24 h 处理, 6 h 处理居中。恢复 7 d 时, $Y(I)$ 、 $ETR(I)$ 在耐热时长处理间差异极显著 ($P < 0.01$); 恢复 28 d 时, 耐热时长处理显著影响 $Y(I)$ 、 $ETR(I)$ 和 $Y(ND)$ 值 ($P < 0.05$)。经 DUNCAN 多

表 5 45 °C 不同耐热时长处理蓝云杉荧光参数方差分析

Table 5 Variance analysis of chlorophyll fluorescence parameters of needles of *Picea pungens* under different duration with 45 °C treatment

光系统分类	光系统I、II荧光参数	变异来源 Variance Source	DF	45 °C 处理后	恢复 7 d	恢复 28 d
				45 °C treatment	Recovered for 7 d	Recovered for 28 d
				MS	MS	MS
光系统I	$Y(I)$	耐热时长 Duration time	4	0.08**	0.08**	0.011*
		误差 Error	10	0.001	0.003	0.003
	$ETR(I)$	耐热时长 Duration time	4	632.96**	646.05**	86.33*
		误差 Error	10	5.80	27.87	27.76
	$Y(ND)$	耐热时长 Duration time	4	0.12**	0.023	0.009*
		误差 Error	10	0.002	0.011	0.002
	$Y(NA)$	耐热时长 Duration time	4	0.070**	0.055	0.006
		误差 Error	10	0.003	0.018	0.002
光系统II	$Y(II)$	耐热时长 Duration time	4	0.135**	0.061**	0.04**
		误差 Error	10	0.003	0.003	0.002
	$ETR(II)$	耐热时长 Duration time	4	1092.34**	493.59**	324.03**
		误差 Error	10	3.45	27.22	14.59
	F_v/F_m	耐热时长 Duration time	4	0.667**	0.326**	0.278**
		误差 Error	10	0.001	0.004	0.021
	ΦE_o	耐热时长 Duration time	4	0.171**	0.109**	0.108**
		误差 Error	10	0.001	0.021	0.003
	PI_{ABS}	耐热时长 Duration time	4	163.73*	642.31	6.77
		误差 Error	10	51.06	409.22	15.07

重比较, 恢复 7 和 28 d, $Y(I)$ 、 $ETR(I)$ 在时长 6 h 处理值最高, 分别为 0.37、33.56 和 0.32、28.7, 和对照无显著差异, 显著高于其他 3 种时长处理; 恢复 28 d 时, $Y(ND)$ 在时长 24 h 处理值最高, 其他时长处理间无显著差异。

针叶 PSII 荧光参数 ($Y(II)$ 、 $ETR(II)$ 、 F_v/F_m 、 ϕEo) 在处理后、恢复 7、28 d 在耐热时长处理间差异均极显著 ($P>0.01$, 表 5)。经 DUNCAN 多重比较, 处理后, $Y(II)$ 的值在对照下最高 (0.33), 其他各时长值均为 0。恢复 7 d 时, 时长为 6 h 的处理 $Y(II)$ 值由 0 恢复到 0.25, 和对照

无显著差异, 显著高于其他时长处理 (几乎为 0)。 $ETR(II)$ 和 $Y(II)$ 趋势基本一致。在 6 h 时长处理下, F_v/F_m (0.11) 显著低于对照 (0.86), 而其他时长 F_v/F_m 几乎为 0。恢复 7 d 时, 6 h 时长处理 F_v/F_m 由 0.11 恢复到 0.47, 其他时长依然几乎是 0。恢复 28 d 时, 6 h 时长处理恢复到 0.75, 和对照无显著差异, 12、18 和 24 h 时长处理分别恢复到 0.33、0.21、0.19, 显著低于对照。 ϕEo 的变化趋势和 F_v/F_m 基本一致, 只是 18 h 和 24 h 处理后和恢复期 ϕEo 几乎为 0 (图 7)。

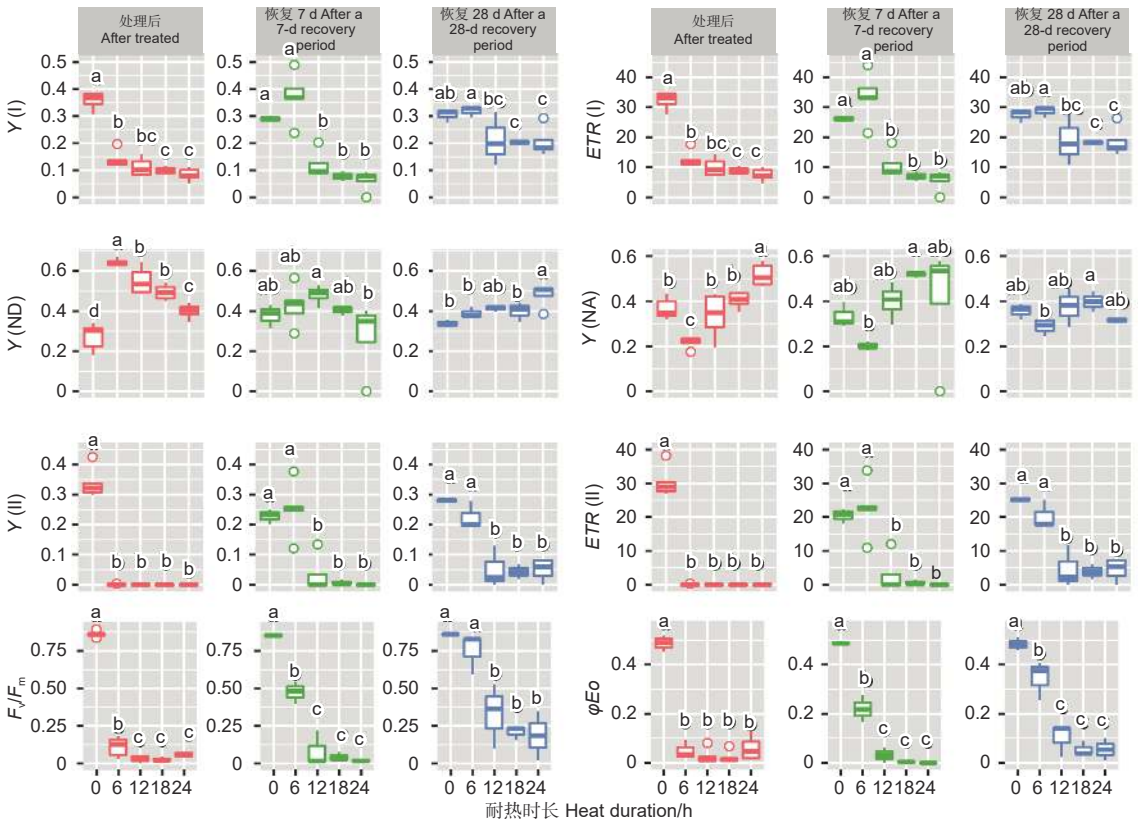


图 7 针叶荧光参数在 45 °C 不同时长处理下多重比较

Fig. 7 DUNCAN comparison of chlorophyll fluorescence parameters under different duration with 45 °C treatment

2.2.4 OJIP 曲线 蓝云杉不同耐热时长处理后、恢复 7 d 和恢复 28 d 的经标准化后的 OJIP 曲线 (图 8) 显示 45 °C 处理 6 h 后 OJ 相上升, 且出现 K 峰, 至 JI 相开始下降, 到 IP 相趋于平缓。恢复 7 d 时候除了 JI 相外其他基本恢复正常, 到恢复 28 d 时, OJIP 曲线基本恢复正常。而处理 12、18 h 后恢复 7 d 和恢复 28 d 时, OJIP 曲线 KJ、JI 相偏离对照较多, 处理 24 h 后的曲线一直未恢复。

3 讨论

3.1 蓝云杉对高温的热适应

在较冷地区生长的树木通常不耐高温^[23]。适中的温度促进云杉生长^[24]。当温度超过植物生长的最佳温度, 光合作用和呼吸作用失衡可能会导致生长受到抑制^[25-26]。夏季高热对云杉生长有负面影响^[27], 比如丽江云杉 (*Picea likiangensis* (Franch.) E. Pritz.)、林芝云杉 (*Picea likiangensis* vars.

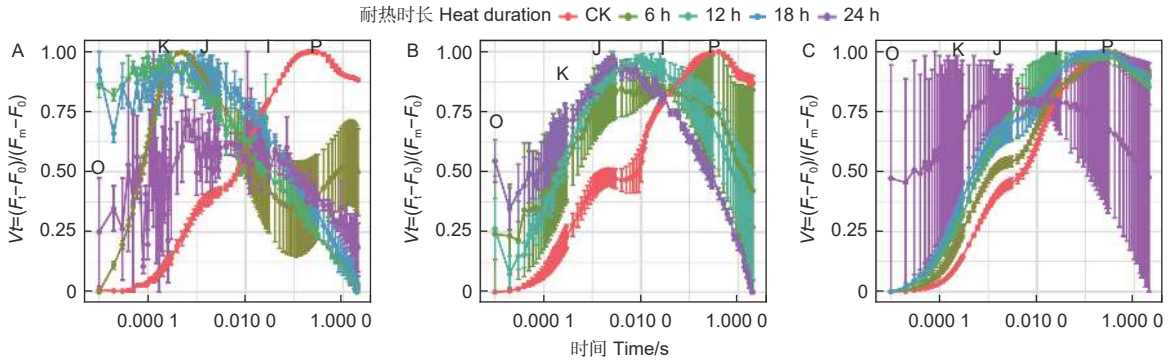


图 8 5 种耐热时长处理后 (A)、恢复 7 d (B)、恢复 28 d (C) 后的 OJIP 曲线

Fig. 8 OJIP curve of the three temperatures under five durations for after treatment (A) and the recovery period 7 d (B) and 28 d (C).

linzhiensis W. C. Cheng & L. K. Fu)、红皮云杉 (*Picea koraiensis* Nakai) 和白杆 (*Picea meyeri* Rehder & E. H. Wilson) 4 种云杉在高温 (白天温度 35 °C) 下生物量降低^[5], 生长受到抑制^[26, 28], 表明 35 °C 超过了适宜云杉生长的最佳温度^[25]。研究发现 9 种云杉属植物半致死温度在 45~50 °C 之间^[29]。本研究中蓝云杉可耐 45 °C 处理 6 h, 处理后表型变化小, 且在 28 d 后基本能恢复, 但不耐 50 °C 和 55 °C 处理。这可能与其针叶相对含水量是分不开的。恢复期, 只有 45 °C 处理 6 h 的苗木针叶相对含水量和对照无明显差异, 50 °C 和 55 °C 处理远低于对照。而通常热胁迫和干旱是连在一起的, 失水伤害是影响苗木质量的首要因素。干旱似乎是云杉生长的最大限制因素。当水势下降到 -2.0~3.0 MP 之间时, 黑云杉 (*Picea mariana* Britton, Sterns & Poggenb.)、西加云杉 (*Picea sitchensis* (Bong.) Carrière) 和白云杉气孔迅速关闭, 净光合速率也会随水势的下降, 降到光补偿点^[30]。50 °C 和 55 °C 处理蓝云杉在恢复期整株针叶颜色变黄并伴有针叶脱落。虽然落叶是一种应对胁迫的积极反应, 但是蓝云杉在这个过程中失水严重, 恢复 28 d 时相对含水量均显著低于 45 °C 处理和对照。Tabbush 和 Paul 发现西加云杉苗木晾晒 3 h 18 min 后, 2 a 后的优树保存率下降到 68%, 同时高生长也受到影^[14]。所以在极端高温胁迫出现时, 温室可以通过降低叶面温度保护植物不被高温损伤。比如适时通风、外遮阳、喷雾降温、增湿等^[31], 以减少胁迫程度和胁迫时间。此外, 气温上升可能会对树木的碳储存产生负面影响^[32]。对高温的高度敏感性间接导致植株碳饥饿^[33]。在 35~40 °C 的温度下, 红云杉 (*Picea*

rubens Sarg.) 表现出零碳平衡或负碳平衡^[34]。因此, 温度升高可能导致储备的碳水化合物过度消耗^[35]。

3.2 蓝云杉对不同热长的热适应

热损伤不仅与温度有关, 还与高温持续时间有关^[12]。较低的温度和较短的暴露时间通常导致间接叶损伤, 而较高的温度和较长的暴露时间会发生直接叶损伤^[12]。光合功能退化和细胞损伤程度依赖于累积的热量, 和温度、热胁迫的时间长短是相关联的^[12]。同样时间下温度越高或者同样的温度, 胁迫时间越长累积的热量越多, 叶片受损更严重。白云杉在 48~48.5 °C 下 30 min 产生 50% 的叶损伤, 而 52 °C 及以下的温度 30 min 则可以产生 100% 的叶损伤^[16]。高温对黑云杉的破坏作用随暴露时间呈指数级变化, 温度越高, 造成破坏所需的时间越短。50% 黑云杉幼苗受到直接损伤需要在暴露 47 °C 下 51 min, 而 48 °C 下只需要 24 min^[36]。当幼苗持续在高温下时长达 180 min 时, 黑云杉叶损伤阈值低至 44 °C^[36]。当高温胁迫时间达到一定阈值时, 胁迫所造成的损伤无法恢复^[19, 36]。本研究中, 蓝云杉在 45 °C 处理 6 h 可以恢复正常生长, 而 45 °C 处理 24 h 后整株针叶发生损伤, 干枯掉落, 植株无法恢复正常生长。杨树在 42 °C 下热胁迫短于 6 h 时, PSII 经过自我修复可恢复正常功能, 但超过 6 h 就会造成不可逆转的损伤^[19]。

3.3 蓝云杉对高温胁迫的光合响应

众所周知, PSII 在对逆境的光合反应中起着重要作用^[37-38]。光合作用对热应激敏感, 尤其 PSII 高度敏感^[11, 39]。 F_v/F_m 比值是研究植物对逆境响应的重要生理指标, 它用来度量 PSII 原初光能

转换效率,常被作为植物是否发生光抑制的标准之一^[40]。 F_v/F_m 比值是决定 PSII 最大量子效率的重要参数,它反应线性电子传递速率和整体光合能力。Björkman 发现,植物在正常情况下(包括不同生态类型),其 F_v/F_m 比值均稳定在 0.832 ± 0.004 左右^[41]。在不同胁迫下该比值出现不同程度下降,表示一定比例的 PSII 反应中心被破坏或失活,这种现象称为光抑制^[42]。45 °C 处理 6 h 后 F_v/F_m 低至 0.07, 50、55 °C 处理后、恢复 7 和 28 d, 蓝云杉的 F_v/F_m 都为 0, 表明 PSII 反应中心可能发生了不可逆失活,或光合机构受到破坏或损伤^[43]。研究 50、55 °C 处理 6 h 和 45 °C 处理大于 6 h 后蓝云杉的针叶发黄可能是 F_v/F_m 值下降的原因之一,因为针叶发黄常常意味着发生光氧化和叶绿素浓度降低^[44]。对欧洲冷杉(*Abies alba* Mill.)的研究中,初始胁迫温度范围是 42.7~43.2 °C, F_v/F_m 降至 50% 的极限胁迫温度是 51 °C^[45]。黑云杉在 23 °C 时,净光合速率就会显著下降;而当气温达到或大于 35~40 °C 时,光合速率将会很低甚至停止^[26]。本研究中,45 °C 处理 6 h 后恢复期, F_v/F_m 恢复至 0.75, 和对照无显著差异,表明 PSII 恢复正常。 ϕE_o 的变化趋势和 F_v/F_m 基本一致,只是 50、55 °C, 18、24 h 处理后和恢复期 ϕE_o 几乎为 0。表明 Q_A 后的电子传递受到了抑制, PSII 的受体测遭到了毁坏^[46]。

尽管和 PSII 相比, PSI 在高温胁迫中比较稳定^[11]。但有证据表明,在高温下存在相当大的环式电子流,维持跨类囊体膜的能量以及三磷酸腺苷稳态,可能参与预防高温条件下的不可逆损伤^[47-48]。蓝云杉经过 45 °C 处理 6 h 后 PSI 的 $Y(I)$ 、 $ETR(I)$ 、 $Y(ND)$ 和 $Y(NA)$ 在恢复期和对照差异不显著,表明 45 °C 温度处理 6 h 对蓝云杉 PSI 影响不大。PSI 通过维持强氧化态($P700^+$),将 PSI 受体测的过剩光能耗散掉,减少 PSI 损伤^[49]。45 °C 处理 12、18、24 h 后 PSI 多少有些恢复,而 50、55 °C 处理后的恢复过程中蓝云杉 PSI 的 $Y(I)$ 和 $ETR(I)$ 均为 0, 表明 PSI 遭受到了严重损坏。PSI 一旦发生抑制,由于恢复时间较长,往往对光合作用造成更大的影响^[50]。

4 结论

蓝云杉的热损伤不仅与温度有关,还与高温胁迫的时间有关。蓝云杉可耐 45 °C 处理 6 h, 但不耐 50 和 55 °C 处理 6 h, 蓝云杉 PSI 和 PSII 遭受

到了严重损坏。在 45 °C 处理时长超过 12 h, ϕE_o 几乎为 0, 针叶发黄掉落, 难恢复正常生长。因此,随着全球气候变暖,持续的夏季高温将不利于蓝云杉的生长。本研究为进一步深入探讨蓝云杉耐高温机制研究提供了基础。

致谢:感谢北京市公园管理中心科技课题“云杉属树种引种、抗高温评价与新优种质高效繁育”(ZX2021012)和中央财政林业科技推广示范项目“蓝云杉栽培繁育技术推广示范”(京[2023]TG05号)资助!感谢林木遗传育种国家重点实验室科研仪器平台。

参考文献:

- [1] BARBER V A, JUDAY G P, FINNEY B P. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress[J]. *Nature*, 2000, 405: 668-673.
- [2] KUNERT N. Preliminary indications for diverging heat and drought sensitivities in Norway spruce and Scots pine in Central Europe[J]. *iForest*, 2020, 13(2): 89-91.
- [3] VITALI V, BÜNTGEN U, BAUHUS J. Silver fir and Douglas fir are more tolerant to extreme droughts than Norway spruce in south - western Germany[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(12): 5108-5119.
- [4] MATKALA L, KULMALA L, KOLARI P, *et al.* Resilience of subarctic Scots pine and Norway spruce forests to extreme weather events[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 296: 108239.
- [5] ZHANG X W, WANG J R, JI M F, *et al.* Higher thermal acclimation potential of respiration but not photosynthesis in two alpine *pinus* taxa in contrast to two lowland congeners[J]. *PLoS ONE*, 2015, 10(4): e0123248.
- [6] CHEN L, HUANG J G, STADT K J, *et al.* Drought explains variation in the radial growth of white spruce in western Canada[J]. *Agricultural & Forest Meteorology*, 2017, 233: 133-142.
- [7] KOLAR T, CERMAK P, TRNKA M, *et al.* Temporal changes in the climate sensitivity of Norway spruce and European beech along an elevation gradient in Central Europe[J]. *Agricultural & Forest Meteorology*, 2017, 239: 24-33.
- [8] ŠIJAČIĆ-NIKOLIĆ M, MILOVANOVIĆ J, MARINA N. Forests of Southeast Europe Under a Changing Climate. Conservation of Genetic Resources[M]. Cham, Switzerland: Springer, 2019: 353-371.
- [9] TJOELKER M G, BORATYNSKI A, BUGALA W. Biology and ecology of Norway spruce[M]. Dordrecht, Netherlands: Springer, 2007: 23-25.
- [10] RAO K V M, RAGHAVENDRA A S, REDDY K J. Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants[M]. Dordrecht, Netherlands: Springer, 2006: 101-129.
- [11] MATHUR S, AGRAWAL D, JAJOO A. Photosynthesis: Response to high temperature stress[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2014, 137: 116-126.
- [12] HÜVE K, BICHELE I, RASULOV B, *et al.* When it is too hot for photosynthesis: heat-induced instability of photosynthesis in relation to respiratory burst, cell permeability changes and H₂O₂

- formation[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2011, 34(1): 113-126.
- [13] YAMAMOTO Y. Quality control of photosystem II: the mechanisms for avoidance and tolerance of light and heat stresses are closely linked to membrane fluidity of the thylakoids[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1136.
- [14] TABBUSH P M. Rough handling, soil temperature, and root development in outplanted *Sitka spruce* and douglas-fir[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1986, 16(6): 1385-1388.
- [15] SHEKHAWAT K, ALMEIDA-TRAPP M, GARCÍA-RAMÍREZ G X, *et al.* Beat the heat: plant- and microbe-mediated strategies for crop thermotolerance[J]. *Trends Plant Science*, 2022, 27(8): 802-813.
- [16] BIGRAS F J. Selection of white spruce families in the context of climate change: heat tolerance[J]. *Tree Physiology*, 2000, 20(18): 1227-1234.
- [17] ZHANG X, CHEN L, WANG J, *et al.* Photosynthetic acclimation to long-term high temperature and soil drought stress in two spruce species (*Picea crassifolia* and *P. wilsonii*) used for afforestation[J]. *Journal of Forestry Research (Harbin)*, 2018, 29(2): 363-372.
- [18] 贾子瑞, 王 亚, 马建伟, 等. 欧洲云杉PS II的热稳定性对温度升高的响应[J]. *林业科学*, 2020, 56 (7): 22-32.
- [19] SONG Y P, CHEN Q Q, CI D, *et al.* Effects of high temperature on photosynthesis and related gene expression in Poplar[J]. *BMC Plant Biology*, 2013, 14: 111.
- [20] OUYANG F, MA J, WANG J, *et al.* *Picea* species from humid continental and temperate marine climates perform better in monsoonal areas of middle latitudes of China[J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(4): 1395-1408.
- [21] PAPAGEORGIOU, G C, GOVINDJEE. Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis[M]. Dordrecht, Netherlands: Springer, 2004: 321-362.
- [22] KLUGHAMMER C, SCHREIBER U. Saturation Pulse method for assessment of energy conversion in PSI[J]. *PAM Application Notes*, 2008, 1: 11-14.
- [23] WAY D A, OREN R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data[J]. *Tree Physiology*, 2010, 30: 669-688.
- [24] DANBY R K, HIK D S. Responses of white spruce (*Picea glauca*) to experimental warming at a subarctic alpine tree line[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(2): 437-451. 10.1111/j. 1365-2486.2006. 01302. x
- [25] DAY M E. Influence of temperature and leaf-to-air vapor pressure deficit on net photosynthesis and stomatal conductance in red spruce (*Picea rubens*) [J]. *Tree Physiology*, 2000, 20(1): 57-63.
- [26] WAY D A, SAGE R F. Elevated growth temperatures reduce the carbon gain of black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B. S. P.] [J]. *Global Change Biol.*, 2008, 14(3): 624-636.
- [27] ALTMAN J, FIBICH P, SANTRUCKOVA H, *et al.* Environmental factors exert strong control over the climate-growth relationships of *Picea abies* in Central Europe[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 609: 506-516.
- [28] WAY D A, SAGE R F. Thermal acclimation of photosynthesis in black spruce [*Picea mariana* (Mill.) B. S. P.] [J]. *Plant Cell Environ*, 2008, 31(9): 1250-1262.
- [29] 杨 毅. 中国云杉属主要物种光系统 II 热稳定性研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- [30] PATTERSON T B, GUY R D, DANG Q L. Whole-plant nitrogen- and water-relations traits, and their associated trade-offs, in adjacent muskeg and upland boreal spruce species[J]. *Oecologia*, 1997, 110(2): 160-168.
- [31] 刘春来, 王现领. 几种降温措施对玻璃温室内温度影响研究[J]. *农业与技术*, 2018, 38 (24): 9-11.
- [32] BÜNTGEN U, KRUSIC P J, PIERMATTEI A, *et al.* Limited capacity of tree growth to mitigate the global greenhouse effect under predicted warming[J]. *Nat Commun*, 2019, 10: 2171.
- [33] ADAMS H D, GUARDIOLA-CLARAMONTE M, BARRON-GAFFORD G A, *et al.* Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2009, 106(17): 7063-7066.
- [34] VANN D R, JOHNSON A H, CASPER B B. Effects of elevated temperatures on carbon dioxide exchange in *Picea rubens* [J]. *Tree Physiology*, 1994, 14: 1339-1349.
- [35] ALLEN C D, MACALADY A K, CHENCHOUNI H, *et al.* A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests[J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(4): 660-684.
- [36] COLOMBO S J. AND TIMMER V R. Limits of tolerance to high temperature causing direct and indirect damage to black spruce[J]. *Tree Physiology*, 1992, 11(1): 95-104.
- [37] LIU J, SHI D C. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, inorganic ion and organic acid accumulations of sunflower in responses to salt and salt-alkaline mixed stress[J]. *Photosynthetica*, 2010, 48(1): 127-134.
- [38] MURATA N, TAKAHASHI S, NISHIYAMA Y, *et al.* Photoinhibition of photosystem II under environmental stress[J]. *Biochimica et biophysica acta*, 2007, 1767(6): 414-421.
- [39] ALLAKHVERDIEV S I, LOS D A, MOHANTY P, *et al.* Glycinebetaine alleviates the inhibitory effect of moderate heat stress on the repair of photosystem II during photoinhibition[J]. *Biochim Biophys Acta Bioenerg*, 2007, 1767(12): 1363-1371.
- [40] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 659-668.
- [41] BJÖRKMAN O, DEMMIG B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77K among vascular plants of diverse origins[J]. *Planta*, 1987, 170: 489-504.
- [42] BAKER N R, ROSENQVIST E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(403): 1607-1621.
- [43] KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll Fluorescence and Photosynthesis: The Basics[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1991, 42(1): 313-349.
- [44] LAMONTAGNE M, BIGRAS F J, MARGOLIS H A. Chlorophyll fluorescence and CO₂ assimilation of black spruce seedlings following frost in different temperature and light conditions[J]. *Tree Physiology*, 2000, 20(4): 249-255.

- [45] KONŔPKOVÁ A, KURJAK D, KMEŤ J, *et al.* Differences in photochemistry and response to heat stress between silver fir (*Abies alba* Mill.) provenances[J]. *Trees*, 2018, 32(1): 73-86.
- [46] Wang L J, Fan L, Loescher W, *et al.* Salicylic acid alleviates decreases in photosynthesis under heat stress and accelerates recovery in grapevine leaves[J]. *BMC Plant Biol*, 2010, 10: 34.
- [47] JIN S H, LI X Q, HU J Y, *et al.* Cyclic electron flow around photosystem I is required for adaptation to high temperature in a subtropical forest tree, *Ficus concinna*[J]. *Journal of Zhejiang University SCIENCE B*, 2009, 10(10): 784-790.
- [48] SHARKEY T D, ZHANG R. High temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52(8): 712-722.
- [49] NUIJS A M, SHURVALOV V A, GORKOM H J V, *et al.* Pico-second absorbance difference spectroscopy on the primary reactions and the antenna-excited states in photosystem I particles[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1986, 850(2): 310-318.
- [50] SONOIKE K. Photoinhibition of photosystem I[J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, 142(1): 56-64.

Thermal Stress Photosynthetic Response of *Picea pungens*

OUYANG Fang-qun^{1,2,3}, CUI Xia^{1,2,3}, ZHANG Hui^{1,2,3}, DENG Jun-yu^{1,2,3},
SHI Qing-song^{1,2,3}, LI Yu-ling^{1,2,3}, SUN Meng^{1,2,3}

(1. Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Plant Ex situ Conservation, Beijing 100093, China; 2. Beijing Floriculture Engineering Technology Research Centre, Beijing 100093, China; 3. Beijing Botanical Garden, Beijing 100093, China)

Abstract: [Objective] The continuous global warming will be detrimental to the growth of *Picea pungens*. Studying the growth and photosynthetic response mechanism under high temperature stress would provide a reference for the introduction and cultivation of *P. pungens*. [Methods] Three temperatures were set at 45, 50 and 55 °C, and treated for 6 hours using *P. pungens* seedlings. Among them, three different durations of 12, 18 and 24 hours were also set under 45 °C treatment, and room temperature was used as a control. The growth phenotype, relative water content and chlorophyll fluorescence parameters of *P. pungens* seedlings after treatment, 7 and 28 days of recovery were studied, and the effects of high temperature and stress duration on the growth and photosynthesis of *P. pungens* were analyzed. [Result] The growth of *P. pungens* could basically be restored after 6 hours treatment at 45 °C, while those treated at 50 and 55 °C, their needles turned yellow, withers and falls, accompanied by the decrease of relative water content. The fluorescence parameters photochemical efficiency for photosystem I ($Y(I)$), relative electron transfer rate of photosystem I ($ETR(I)$), non-photochemical energy dissipation due to donor-side restriction ($Y(ND)$), non-photochemical energy dissipation due to receptor-side restriction ($Y(NA)$), photochemical efficiency for photosystem II ($Y(II)$), the relative electron transfer rate of photosystem II ($ETR(II)$), PSII maximum light energy conversion efficiency (F_v/F_m) and the maximum quantum yield of electron transport between PSII and PSI (ϕE_0) were significantly lower than those treated and controlled at 45 °C. Although the phenotypic change could not be seen after treatment at 45 °C for 6, 12, 18 and 24 hours, it was found that the needles continued to lose water and turn yellow at 12 hours and 18 hours during the recovery period, and the whole needles turned yellow after 24 hours treatment, basically dried up and fell off, and the relative water content of the needles was the lowest. When recovering for 28 days, ϕE_0 at 18 and 24 hours was almost 0. [Conclusion] *P. pungens* can withstand high temperature treatment at 45 °C for 6 h, but it is not resistant to high temperature of 50 °C and 55 °C. The seedlings with a high temperature treatment time of 45 °C for more than 12 hours will suffer severe water loss and dry needles, which will have a significant impact on the photosynthetic characteristics and make it difficult to resume normal growth.

Keywords: *Picea pungens*; heat resistance; needle water content; photosystem I and II; fluorescence parameters