

水分对甜菜光合及叶绿素荧光特性的影响

韩凯虹^{1,2}, 刘玉华^{1,2}, 张继宗^{1,2}, 郝雅星^{1,2}, 王伟婧^{1,2}, 张立峰^{1,2*}

(1.河北农业大学农学院, 河北 保定 071000; 2.农业部张北农业资源与生态环境重点野外科学观测试验站, 河北 张家口 076450)

摘要:为了探讨水分胁迫及复水对甜菜生产及其相应光合参数的影响,为甜菜田水分管理提供依据,采用人工防雨棚,设置了不同时期水分胁迫及复水的池栽试验,研究甜菜净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、水分利用效率(WUE)及气孔限制值(L_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)的变化。结果表明,全生育期补水(CK)处理不同时期甜菜 T_r 与 P_n 日变化近“单峰”型,缺水使其呈现“双峰”变化。水分胁迫使甜菜糖分积累期日蒸腾量(DTC)降低 70.16%~74.81%,日光合量(DPC)降低 63.48%~69.96%,日水分利用效率(WUEd)则提高 19.28%~22.39%;胁迫后复水促使 T_r 与 P_n 恢复,但不能达到未受胁迫水平。极度缺水环境下 L_s 日变化具有午间低谷的“双峰”特征, C_i 出现与 L_s 时序一致的“双谷”特征,水分胁迫导致了午间 PS II 光化学反应中心的抑制与失活。水分胁迫导致 P_n 与 T_r 的非可逆性降低及 P_n 低效期的延长,成为影响甜菜生产的重要原因。

关键词:甜菜;水分胁迫;复水;光合作用;叶绿素荧光

中图分类号:Q945.78

文献标志码:A

文章编号:2095-6819(2015)05-0463-08

doi: 10.13254/j.jare.2015.0075

Effects of Water Stress on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence of the Sugar Beet

HAN Kai-hong^{1,2}, LIU Yu-hua^{1,2}, ZHANG Ji-zong^{1,2}, HAO Ya-xing^{1,2}, WANG Wei-jing^{1,2}, ZHANG Li-feng^{1,2*}

(1.College of Agronomy, Agricultural University of Hebei, Baoding 071000, China; 2.Zhangbei Agricultural Resource and Ecological Environment Key Field Research Station, Ministry of Agriculture, Zhangjiakou 076450, China)

Abstract: To investigate the effect of water stress and rewatering on sugar beet yield and its corresponding photosynthetic parameters, and to provide the basis of water management for the sugar beet fields, pool experiments in an artificial proof canopy were set up to observe changes of beet net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), water use efficiency (WUE) and stomatal limitation (L_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), and PS II maximum quantum yield (F_v/F_m). The results indicated that the diurnal variation of T_r and P_n in CK treatment (whole growth period replenishment) at different times near "unimodal" type; and water shortage treatments presented "twin peaks" change. Diurnal transpiration capacity (DTC) under water stress at sugar accumulation stage reduced by 70.16%~74.81% and diurnal photosynthetic capacity (DPC) was 63.48%~69.96% lower than that of CK, while diurnal water use efficiency (WUEd) increased by 19.28%~22.39%. Rehydration helped T_r and P_n recovery, but did not reach unstressed levels. L_s changes under extremely dry environment had a midday trough "twin peaks" feature, and C_i was at "double-dip" in consistent with the timing of L_s ; Water stress inhibited and inactivated photochemical reaction center of midday PS II. Water stress led to irreversible decrease in the P_n and T_r , and prolonged the P_n inefficient period, which become the important factor of influencing the sugar beet yield.

Keywords: sugar beet; water stress; rewatering; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

甜菜(*Beta vulgaris*)是重要的糖料作物,甜菜糖约占世界糖产量的 2/5。在我国,甜菜主要栽培于东北、西北和华北的干旱-半干旱地区,区域年降水量少,季节间变异大,灌溉条件差,农田土壤贫瘠^[1-2],水

分胁迫是制约其生产的重要逆境问题^[3]。有关水分胁迫对作物光合作用的影响研究颇多,叶绿素荧光动力学分析在植物干旱等逆境生理研究中也得到广泛应用。季杨等^[4]认为,水分胁迫会导致鸭茅净光合速率、蒸腾速率等指标降低,但使水分利用效率提高。周欣等^[5]对大豆的研究表明,叶片的净光合速率和蒸腾速率以相近的速度增长,其水分利用效率变化则不大。在水分胁迫下植物光合速率受抑制的原因既有 CO_2 同化的气孔性限制,又有非气孔性限制^[6]。曹慧^[7]认为,对于苹果属植物轻度或中度胁迫时气孔因子占主导

收稿日期:2015-03-20

基金项目:农业部公益性行业(农业)科研专项(201003053);张家口市科学技术研究与发展计划(12110036C)

作者简介:韩凯虹(1990—),女,硕士生,主要研究方向为集约持续农作制度。E-mail: hbshkh@163.com

* 通信作者:张立峰 E-mail: zlf@hebau.edu.cn

作用,严重胁迫时非气孔因子起主导作用。罗俊等^[8]与柯世省等^[9]研究指出,随着胁迫程度的加强,甘蔗与夏腊梅的 PS II 光能转换效率下降反映了作物在水分处理中受胁迫的程度。甜菜作为以营养生长为主的工业用糖料作物,其无明显的水分临界期与旱境促进糖分累积的特性,使之在旱地农业中具有特殊的生态与经济适宜性。为明确甜菜的旱境光合机理,本试验采用防雨棚控制水分环境,通过测定不同水分胁迫条件下甜菜的光合参数和水分利用效率反应,探究环境因子的光合生态机制,为提高甜菜生产的水分利用效率提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

试验于 2013 年在位于河北省张家口市的河北农业大学张北实验站进行,供试土壤为砂质栗钙土。耕层土壤含砾石 13%~21%,容重 $1.55\sim 1.65\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$,有机质含量 $12.1\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$;田间持水量为 11.10%。供试甜菜品种为“KWH-6231”,采用纸筒育苗,2013 年 6 月 10 日移栽,2013 年 10 月 1 日收获。

试验在防雨棚内池栽进行,根据张北常年降水量进行补水,6、7、8、9 月补水量分别为 72、102、96 mm 和 45 mm,每月分别于 1 日、10 日、20 日补水 3 次。水分胁迫及复水共设 5 个处理。移栽后 10 d 停止补水,用 W10 表示;移栽后 10 d 停止补水至移栽后 50 d 复水,用 W10-50 表示;移栽后 30 d 停止补水,用 W30 表示;移栽后 30 d 停止补水至移栽后 70 d 复水,用 W30-70 表示;CK 为生育期内一直补水。W10、W10-50、W30、W30-70 及 CK 的总补水量分别为 48、189、116、193、291 mm。

1.2 测定方法

分别于 2013 年在甜菜的叶丛生长期前期(7 月 12 日)、叶丛生长晚期(7 月 24 日)、块根膨大期(8 月 27 日)和糖分积累期(9 月 25 日),采用 LI-COR 公司生产的 Li-6400 便携式光合仪测定甜菜净光合速率(net photosynthesis rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)、气孔导度(stoma conductivity, G_s)及胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)等生理指标以及光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)、大气温度(air temperature, T_a)、大气 CO_2 浓度(air CO_2 concentration, C_a)等环境因子的日变化。将日光合速率与日蒸腾速率作累计处理,得到日光合量(DPC)和日蒸腾量(DTC)^[10]。水分利用效率(water use

efficiency, WUE)= P_n/T_r ;日水分利用效率(WUEd)= DPC/DTC ;气孔限制值(L_s)= $1-C_i/C_a$ 。测定时,选取不同水分处理下甜菜的第 3、4 片相同叶向的叶片,3 次重复,从 6:00 am 开始,每 2 h 测定 1 次,至 20:00 pm 结束。测定同时用 Hansatech 公司生产的植物效率分析仪(Pocket PEA)测定甜菜 PS II 的光化学效率(F_v/F_m),从 6:00 am 开始,每 2 h 测定 1 次,至 18:00 pm 结束。

1.3 数据处理

采用 Excel 2010 统计分析软件处理试验数据。

2 结果与分析

2.1 水分处理对甜菜净光合速率日变化的影响

甜菜 4 个生育时期的监测日光合有效辐射(PAR)与空气温度(T_a)实况见图 1;不同水分处理条件下,4 个生育时期甜菜净光合速率(P_n)日变化曲线见图 2。比较表明,全生育期补水(CK)处理 4 时期甜菜净光合速率(P_n)日变化呈近“单峰”型;水分胁迫处理除 W30 在块根膨大期外,均呈“双峰”型,中午前后出现“午休”现象,且上午 P_n 大于下午;而胁迫后的复水处理,其 P_n 日变化线型则偏向全生育期补水处理。全生育期补水处理(CK)土壤湿度适宜,4 个时期 P_n 皆为最大(图 2),糖分积累期日光合量(DPC)为 $177.04\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 。

水分胁迫使甜菜叶片 P_n 大幅度下降。W10 处理在叶丛生长前期、叶丛生长后期、块根膨大期,随生育时期推后,土壤水分减少、 T_a 上升, P_n 降低越多,块根膨大期其 DPC 为 $31.69\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$,较 CK 降低了 85.47%;而在糖分积累期随 T_a 下降,大气蒸发减慢, P_n 有所回升,其 DPC 为 $53.19\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$,较 CK 降低了 69.96%。W30 水分胁迫后叶丛生长期 P_n 降低,在块根膨大期由于叶片大量枯死,植株需水减少, P_n 开始回升,至糖分积累期 DPC 为 $64.66\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$,较 CK 降低了 63.48%(表 1)。

W30 处理在块根膨大期和糖分积累期中的 P_n 第 1 个峰值均在上午 8 时,而复水处理 W30-70 和 CK 的 P_n 第 1 个峰值则出现在 10 时(图 2)。结果表明,水分胁迫不仅降低了甜菜 P_n 峰值,且使其第 1 个峰值提前出现,从而延长了光合“午休”时间,成为水分胁迫影响甜菜光合生产的重要机制。

水分胁迫后复水促使甜菜叶片 P_n 恢复,且随着复水时间延长, P_n 回升越多。监测期内,W10-50 在糖分积累期 P_n 最大,DPC 为 $127.23\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$,

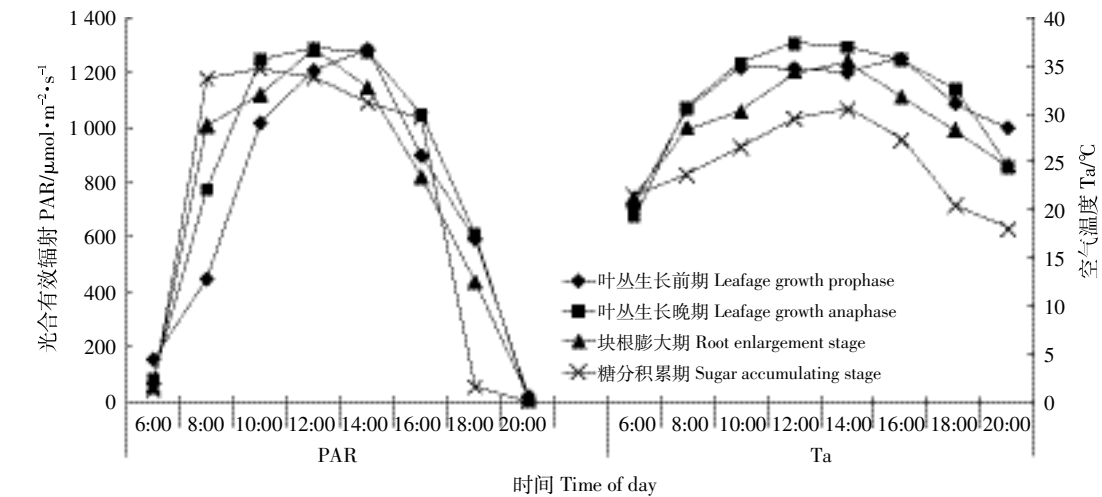


图 1 光合有效辐射和空气温度
Figure 1 Diurnal variation of PAR and Ta

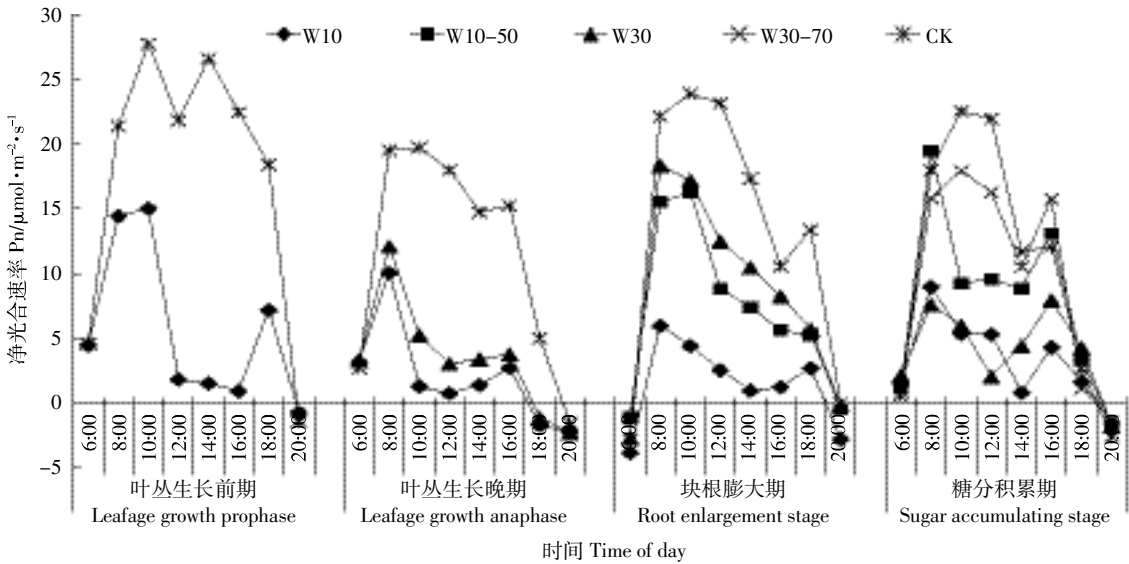


图 2 不同水分处理下甜菜净光合速率日变化
Figure 2 Diurnal variation of net photosynthetic rate of sugar beet under different water treatments

表 1 不同水分处理甜菜日光合量、日蒸腾量和日水分利用效率
Table 1 DPC, DTC and WUEd of sugar beet under different water stress

处理 Treatment	叶丛生长前期 Leafage growth prophase			叶丛生长晚期 Leafage growth anaphase			块根膨大期 Root enlargement stage			糖分积累期 Sugar accumulating stage		
	DPC	DTC	WUEd	DPC	DTC	WUEd	DPC	DTC	WUEd	DPC	DTC	WUEd
CK	279.88	153.10	1.83	183.52	110.07	1.67	218.08	89.13	2.45	177.04	58.49	3.03
W10	83.78	39.64	2.11	34.11	13.99	2.44	31.69	13.75	2.30	53.19	14.73	3.61
W10-50							116.54	35.55	3.28	127.23	30.27	4.20
W30				57.33	21.94	2.61	141.62	43.66	3.24	64.66	17.45	3.70
W30-70										155.01	40.58	3.82

注:DPC 为日光合量($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)、DTC 为日蒸腾量($\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)、WUEd 为日水分利用效率($\text{mmol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$)。
Note: DPC–Diurnal photosynthetic capacity($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$), DTC–Diurnal transpiration capacity($\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$), WUEd– Water use efficiency ($\text{mmol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$).

较 CK 仅降低了 28.13%; W30-70 处理在块根膨大期 P_n 回升之时进行复水使得 P_n 进一步增加, 在糖分积累期时 DPC 达到 $155.01 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 较 CK 仅降低 12.44%。说明水分胁迫后复水, 甜菜叶片 P_n 难以达到未受水分胁迫水平, 水分胁迫给甜菜叶片光合系统带来了长久性损害。

2.2 水分处理对甜菜蒸腾速率与水分利用效率日变化的影响

水分处理对甜菜蒸腾速率(Tr)的影响特征与 P_n 相似(图 3)。CK 在 4 个时期内 Tr 日变化呈近单峰型, 叶丛生长前期甜菜蒸腾量(DTC)最大, 为 $153.10 \mu\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 随生育期推移 Tr 降低。持续的水分胁迫, 使甜菜 Tr 日变化呈现午间降低的双峰特征。在糖分积累期, 水分胁迫处理 W10 和 W30 的 DTC 最小(表 1), 较 CK 分别降低了 74.81% 和 70.16%; 复水使 Tr 回升, 但仍低于 CK, W10-50 和 W30-70 的 DTC 较 CK 分别降低了 48.25% 和 30.63%。说明复水后叶片持续的低 Tr 水平, 成为水分胁迫下甜菜叶片光合低效的重要原因。

与全生育期补水(CK)相比, 水分胁迫加重使得 Tr 的第 1 个峰值具有提前的特征。图 3 表明, 块根膨大期 W10 和 W30 的 Tr 第 1 个峰值出现在上午 8 时, W10-50 在上午 10 时, CK 则出现在 12 时。分析表明, 由于难以满足午间高温下的植株蒸腾, 水分胁迫处理较早结束 Tr 值增长以降低日均蒸腾速率, 由此成为 P_n 降低的直接原因。

不同水分处理甜菜的水分利用效率(WUE)除叶

丛生长晚期的 CK, 均呈“双峰”型(图 4)。水分胁迫处理 WUE 的 2 个峰值均不同程度地高于 CK, 而午间的谷值则在重度水分胁迫时明显低于 CK。在糖分积累期, W10-50 处理的日水分利用效率(WUEd)最高(表 1), 达 $4.20 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, 较 CK 提高了 38.86%; W10、W30 和 W30-70 处理的 WUEd 分别为 3.61 、 $3.70 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ 和 $3.82 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$, 分别较 CK 提高了 19.28%、22.39% 和 26.21%。结果表明, 适度水分胁迫是提高甜菜水分利用效率的有效途径。

2.3 水分处理对甜菜气孔限制值与胞间 CO_2 浓度的影响

甜菜光合参数气孔限制值(L_s)的日变化见图 5。全生育期补水处理(CK)在上午 6 时后随着 PAR 的上升 L_s 持续增大, 日变化近“单峰”型, 叶丛生长前期在 12 时达到峰值, 叶丛生长后期、块根膨大期与糖分积累期则推迟至 14 时与 16 时。与 CK 比较, 各水分胁迫处理 L_s 呈现增速快、量值高的变化特征, 表明水分胁迫显著抑制了气孔的通透性。在极度缺水环境下, L_s 日变化具有“双峰”特征。W10 在叶丛生长后期上午 8 时达到第 1 峰值后于上午 10—12 时进入低谷, 之后 L_s 再度快速增大在 16 时达第 2 峰值。分析表明, 极度水分胁迫下 L_s 午间出现低谷与气孔运动及叶肉细胞活性等有关。

甜菜光合参数胞间 CO_2 浓度(C_i)的监测结果见图 6。全生育期补水处理(CK)的 C_i 与 L_s 具有反向性同步变化特征, 日变化近“单谷”型。午间强光高温环

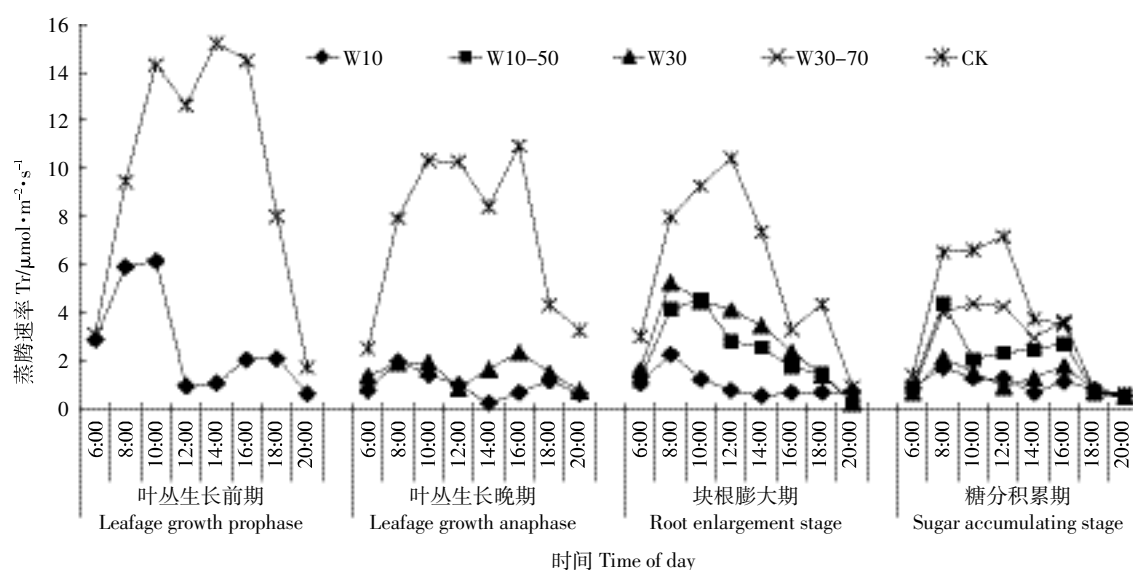


图 3 不同水分处理下甜菜蒸腾速率日变化

Figure 3 Diurnal variation of transpiration rate of sugar beet under different water treatments

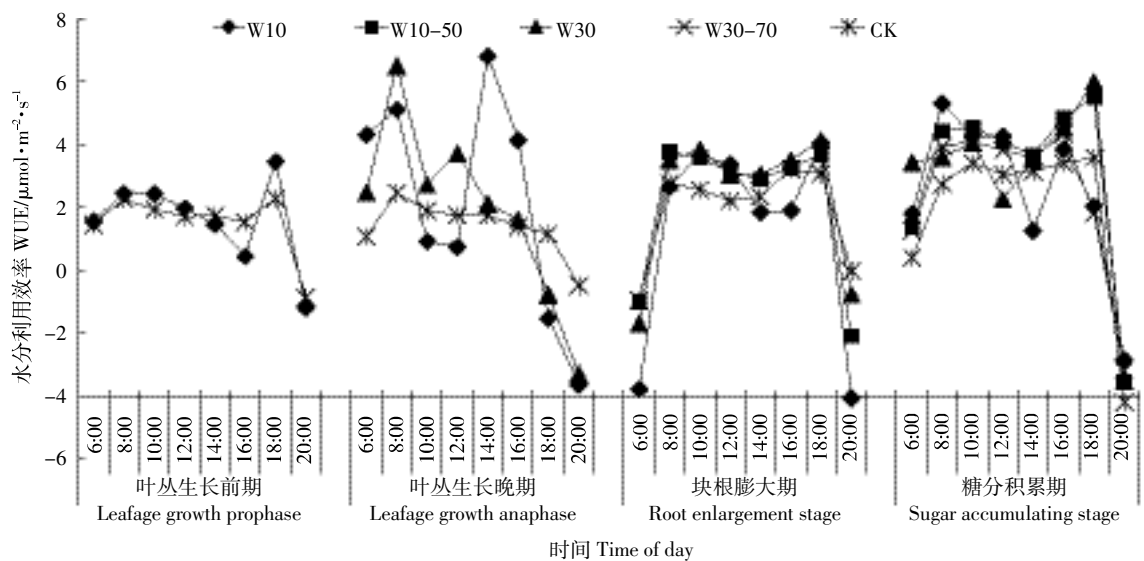


图 4 不同水分处理下甜菜水分利用效率日变化

Figure 4 Diurnal variation of water use efficiency of sugar beet under different water treatments

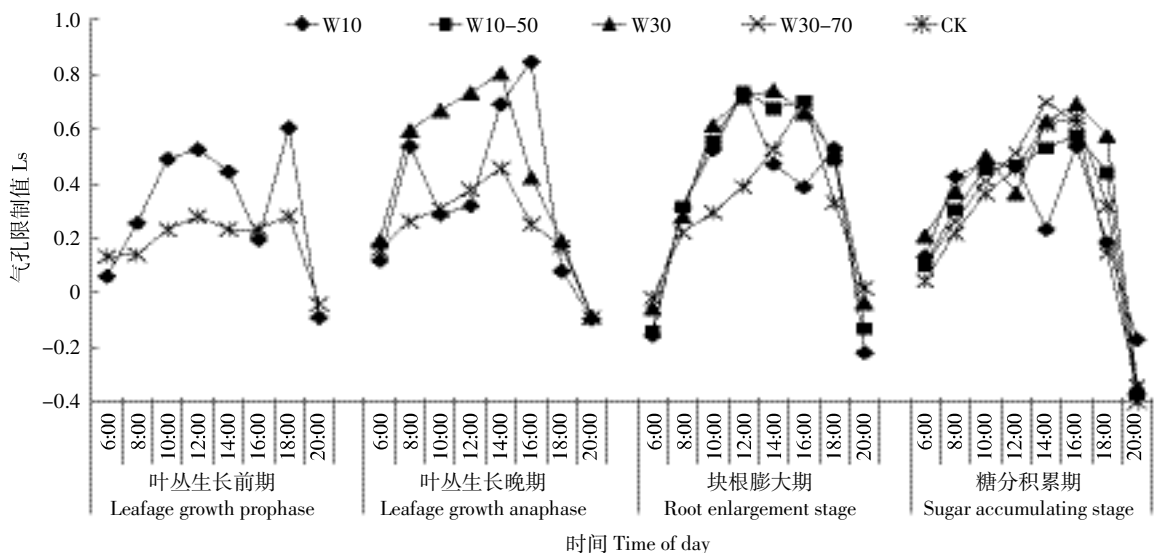


图 5 不同水分处理下甜菜气孔限制值日变化

Figure 5 Diurnal variation of stomatal limitation value of sugar beet under different water treatments

境下的高额蒸腾作用,成为甜菜叶片气孔部分关闭与胞间 CO_2 浓度降低的主要原因。与 CK 比较,各水分胁迫处理表现降速快、量值低特征;在极度缺水环境下, C_i 出现“双谷”型变化。说明植株体缺水所加剧的午间强光高温胁迫,导致了叶肉细胞活性降低甚至出现光呼吸,成为午间光合低效的重要原因。

2.4 水分处理对甜菜叶 PS II 最大光化学量子产量的影响

不同水分处理的甜菜最大光化学量子产量 Fv/Fm 的日变化均呈“V”型曲线(图 7),午间强光高温时段 Fv/Fm 降至低谷,这与期间株体的水分亏缺有关。全

生育期补水处理(CK)的 Fv/Fm 午间降幅最小;而随水分胁迫的加重, Fv/Fm 午间降幅愈大。极度缺水处理 W10 在叶丛生长前期、叶丛生长后期、块根膨大期和糖分积累期 Fv/Fm 日均值分别较 CK 降低了 6.49%、5.17%、11.78%和 7.09%;复水后 W10-50 的 Fv/Fm 有所回升,块根膨大期和糖分积累期日均值分别较 CK 只降低了 6.15%和 3.02%。W30 在水分胁迫后 Fv/Fm 同样降低,叶丛生长后期、块根膨大期和糖分积累期日均值分别较 CK 降低了 4.26%、3.17%和 5.85%。说明水分胁迫加重了午间 PS II 光化学反应中心的抑制效应,这成为午间 Pn 低效的基本机制,但这一光化学

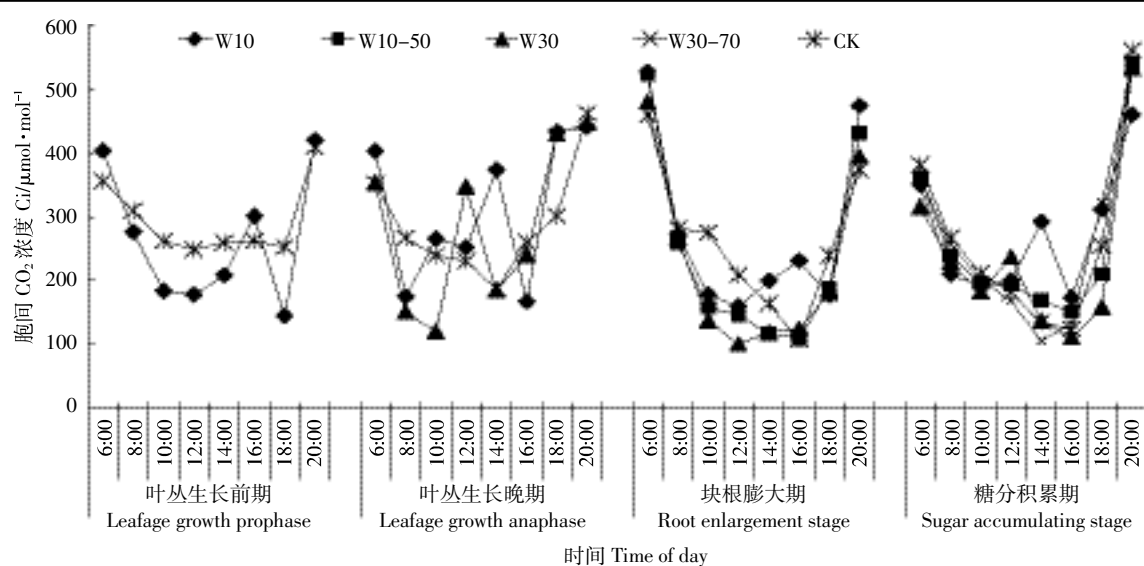
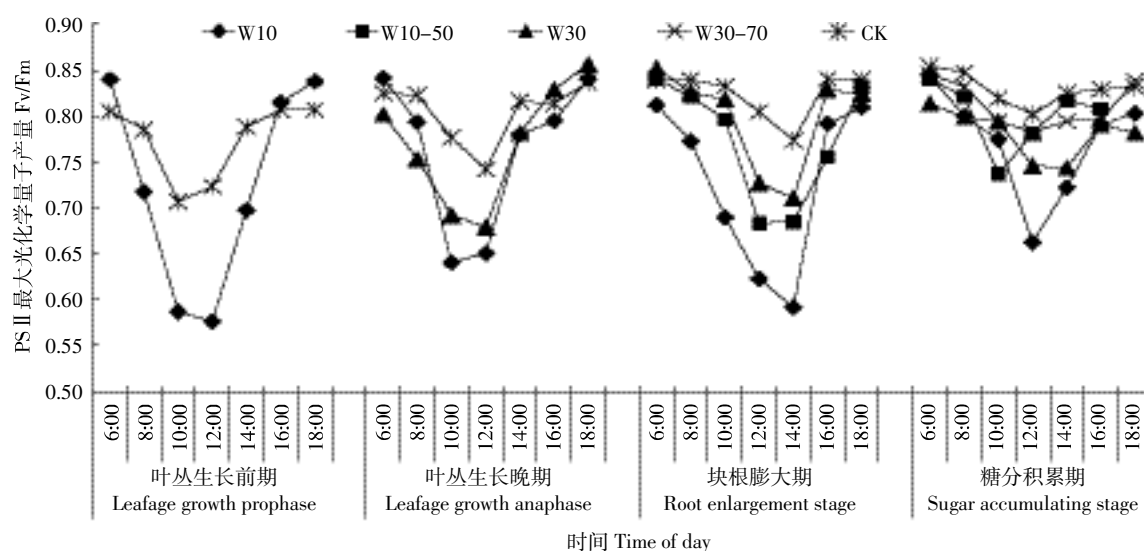
图 6 不同水分处理下甜菜胞间 CO_2 浓度日变化Figure 6 Diurnal variation of intercellular CO_2 concentration of sugar beet under different water treatments

图 7 不同水分处理下甜菜叶 PS II 最大光化学量子产量日变化

Figure 7 Diurnal variation of chlorophyll fluorescence of sugar beet under different water treatments

反应的抑制具有可逆性。

3 讨论

3.1 光合午休的诱因

补水甜菜不同生育期的 P_n 日变化为近单峰性,而各水分胁迫处理则出现“午休”而表现明显的双峰特征,这与沙棘^[11]、条墩桑^[12]、苜蓿^[13]等植物研究结果类似。第 1 个高峰前 P_n 的上升是由于 PAR 增强和 T_a 升高,刺激气孔开放和气孔导度增大,使进入叶肉细胞的 CO_2 增多和蒸腾速率增大造成的^[14]。依据光合参数 C_i 和 L_s 的变化特征^[15]判断 P_n 降低的主要限制

认为,全生育期补水和复水甜菜 P_n 的降低主要是气孔因素限制;而随着水分胁迫程度的加重,W10 和 W30 处理下引发 P_n 降低的气孔因素在减少,非气孔因素即叶肉细胞光合活性降低因素在加大。在水分严重胁迫下, P_n 与 Tr 的下降可认为是植物为避免过度失水所进行的自我调节^[16-18],这对于旱作农田“待雨勃发”的作物生产,特别是只进行营养体生产的甜菜尤为重要。

3.2 水分利用效率与水环境

水分利用效率反映了植物消耗单位数量的水分所同化的 CO_2 数量,与自身遗传基础相关,高 WUE

是植物抵御水分胁迫的基础^[19]。本试验中,水分胁迫及胁迫后复水处理较 CK 均提高了甜菜的水分利用效率的日平均值,这与对沙棘^[20]、沙地柏^[21]、樟子松^[22]等植物研究提出的适度水分亏缺可促进水分利用效率的结果相一致。本试验监测表明在极度缺水时段如午间,甜菜的 WUE 会较 CK 大幅度降低,这与干旱环境加重午间强光高温下叶片强烈失水而导致叶肉细胞失活等有关^[23]。调节环境的温湿度以减小叶片与其环境的水汽压差,成为缓解水分胁迫与提高 WUE 的重要途径。

3.3 光化学量子产量与环境胁迫

叶绿素荧光动力学参数愈多地被用于探测逆境对植物光合作用的影响^[24],一般认为水分胁迫主要伤害植物光合机构 PS II^[25]。本试验表明,水分胁迫加剧了甜菜午间 Fv/Fm 的快速与宽幅下降趋势,表明期间 PS II 光合反应中心活性受到了强烈抑制;而胁迫后复水处理的 Fv/Fm 均不能恢复到全生育期补水(CK)的水平,表明极度水分胁迫环境导致了甜菜叶肉细胞 PS II 中部分光合反应中心的永久性失活,或者产生了对缺水环境的适生性变异。在对夏玉米的研究中也监测到这一现象^[26]。由此说明,水资源短缺背景下以提高 WUE 为核心的农田亏缺式水分管理具有量值界域。

4 结论

甜菜全生育期补水(CK)处理不同时期蒸腾速率(Tr)与净光合速率(Pn)日变化近“单峰”型;缺水使其呈现“双峰”特征。水分胁迫使甜菜糖分积累期日蒸腾量(DTC)降低 70.16%~74.81%,日光含量(DPC)较 CK 降低 63.48%~69.96%,而日水分利用效率(WUEd)较 CK 提高 19.28%~22.39%;胁迫后复水促使 Tr 与 Pn 恢复,但不能达到未受水分胁迫的水平。极度缺水环境下 Ls 日变化具有午间低谷的“双峰”特征,并 Ci 出现“双谷”但不与 Ls 时序反向;相应随着水分胁迫,加重了午间 PS II 光化学反应中心的抑制与长久性失活变化,这成为水分胁迫使甜菜 Pn 低效的基本机制。

参考文献:

[1] 李克南, 杨晓光, 刘志娟, 等. 全球气候变化对中国种植制度可能影响分析Ⅲ. 中国北方地区气候资源变化特征及其对种植制度界限的可能影响[J]. 中国农业科学, 2010, 43(10): 2088–2097.
LI Ke-nan, YANG Xiao-guang, LIU Zhi-juan, et al. Analysis of the potential influence of global climate change on cropping systems in China Ⅲ. The change characteristics of climatic resources in northern China and its potential influence on cropping systems[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2010, 43(10): 2088–2097.

Sinica, 2010, 43(10): 2088–2097. (in Chinese)
[2] 叶子飘, 于强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型的比较[J]. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(6): 771–775.
YE Zi-piao, YU Qiang. Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2007, 38(6): 771–775. (in Chinese)
[3] 许大全. 光合速率、光合效率与作物产量[J]. 生物学通报, 1999, 34(8): 8–10.
XU Da-quan. Photosynthetic rate, photosynthetic efficiency and crop yield[J]. *Bulletin of Biology*, 1999, 34(8): 8–10. (in Chinese)
[4] 季杨, 张新全, 彭燕, 等. 干旱胁迫对鸭茅幼苗根系生长及光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2013, 24(10): 2763–2769.
JI Yang, ZHANG Xin-quan, PENG Yan, et al. Effect of drought stress on the root growth and photosynthetic characters of *Dactylis glomerata* seedlings[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(10): 2763–2769. (in Chinese)
[5] 周欣, 郭亚芬, 魏永霞, 等. 水分处理对大豆叶片净光合速率、蒸腾速率及水分利用效率的影响[J]. 农业现代化研究, 2007, 28(3): 374–376.
ZHOU Xin, GUO Ya-fen, WEI Yong-xia, et al. Effect of soil moisture on soybean's net photosynthetic rate, transpiration rate and water use efficiency[J]. *Research of Agricultural Modernization*, 2007, 28(3): 374–376. (in Chinese)
[6] 付秋实, 李红岭, 崔健, 等. 水分胁迫对辣椒光合作用及相关生理特性的影响[J]. 中国农业科学, 2009, 42(5): 1859–1866.
FU Qiu-shi, LI Hong-ling, CUI Jian, et al. Effects of water stress on photosynthesis and associated physiological characters of *Capsicum annuum* L[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(5): 1859–1866. (in Chinese)
[7] 曹慧. 水分胁迫诱导苹果属植物叶片衰老机理的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2003.
CAO Hui. Study on mechanism of leaf senescence in *M. hupehensis* and *M. sieversii* seedlings under water stress[D]. Beijing: China Agricultural University, 2003. (in Chinese)
[8] 罗俊, 张木清, 林彦铨, 等. 甘蔗苗期叶绿素荧光参数与抗旱性关系研究[J]. 中国农业科学, 2004, 37(11): 1718–1721.
LUO Jun, ZHANG Mu-qing, LIN Yan-quan, et al. Studies on the relationship of chlorophyll fluorescence characters and drought tolerance in seedling of sugarcane under water stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 37(11): 1718–1721. (in Chinese)
[9] 柯世省, 金则新. 水分胁迫和温度对夏蜡梅叶片气体交换和叶绿素荧光特性的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(1): 43–49.
KE Shi-sheng, JIN Ze-xin. Effects of water stress and temperature on gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Sinocalycanthus chinensis* leaves[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(1): 43–49. (in Chinese)
[10] 王立立, 黄高宝, 郭清毅, 等. 不同保护性耕作方式对冬小麦叶片水平水分利用效率的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(1): 90–96.
WANG Li-li, HUANG Gao-bao, GUO Qing-yi, et al. Effects of different tillage on leaf water use efficiency of winter wheat[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2008, 26(1): 90–96. (in Chinese)

- [11] 高 丽, 杨 劫, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征[J]. 生态学报, 2009, 29(11): 6025–6034.
GAO Li, YANG Jie, LIU Rui-Xiang. Effects of soil moisture levels on photosynthesis, transpiration, and moisture use efficiency of female and male plants of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(11): 6025–6034.(in Chinese)
- [12] 方路斌, 李玉灵, 黄大庄, 等. 土壤含水量对条桑桑光合特性及水分利用效率的影响[J]. 蚕业科学, 2008, 34(2): 317–321.
FANG Lu-bin, LI Yu-ling, HUANG Da-zhuang, et al. Characteristics of photosynthesis and water utilization efficiency of cluster mulberry under different soil moisture conditions[J]. *Sericultural Science*, 2008, 34(2): 317–321.(in Chinese)
- [13] 罗永忠, 成自勇. 水分胁迫对紫花苜蓿叶水势、蒸腾速率和气孔导度的影响[J]. 草地学报, 2011, 19(2): 215–221.
LUO Yong-zhong, CHENG Zi-yong. Impact of water stress on leaf water potential, transpiration rate (Tr) and stomatal conductance (Gs) of alfalfa[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2011, 19(2): 215–221.(in Chinese)
- [14] 郭献平, 王燕凌, 廖 康. 水分胁迫对新疆野苹果净光合速率和水分利用率日变化的影响[J]. 新疆农业大学学报, 2009, 32(3): 17–21.
GUO Xian-ping, WANG Yan-ling, LIAO Kang. Effects of water stress on diurnal changes of photosynthetic rate and water use efficiency in *Malus sieversii* (Ledeb.) rome[J]. *Journal of Xinjiang Agricultural University*, 2009, 32(3): 17–21.(in Chinese)
- [15] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241–244.
XU Da-quan. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis[J]. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33(4): 241–244.(in Chinese)
- [16] Comstock J, Mencuccini M. Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* (T & G), a desert subshrub[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21: 1029–1038.
- [17] Tardieu F, Simonneau T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modeling isohydric and an isohydric behaviors[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 419–432.
- [18] Franks P J, Drake P L, Froend R H. Anisohydric but isohydrodynamic: Seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30: 19–30.
- [19] 郭春芳, 孙 云, 张木清. 不同土壤水分对茶树光合作用与水分利用效率的影响[J]. 福建林学院学报, 2008, 28(4): 333–337.
GUO Chun-fang, SUN Yun, ZHANG Mu-qing. Photosynthetic characteristics and water use efficiency of tea plant under different soil moisture condition[J]. *Journal of Fujian College of Forestry*, 2008, 28(4): 333–337.(in Chinese)
- [20] 裴 斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(5): 1386–1396.
PEI Bin, ZHANG Guang-can, ZHANG Shu-yong, et al. Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(5): 1386–1396.(in Chinese)
- [21] 何维明, 马风云. 水分梯度对沙地柏幼苗荧光特征和气体交换的影响[J]. 植物生态学报, 2000, 24(5): 630–634.
HE Wei-ming, MA Feng-yun. Effect of water gradient on fluorescence characteristics and gas exchange in *sabina vulgaris* seedlings[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(5): 630–634.(in Chinese)
- [22] 朱教君, 康宏樟, 李智辉, 等. 水分胁迫对不同年龄沙地樟子松幼苗存活与光合特性影响[J]. 生态学报, 2005, 25(10): 2527–2533.
ZHU Jiao-jun, KANG Hong-zhang, LI Zhi-hui, et al. Impact of water stress on survival and photosynthesis of Mongolian pine seedlings on sandy land[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(10): 2527–2533.(in Chinese)
- [23] 黄 刚, 赵学勇, 崔建垣, 等. 水分胁迫对 2 种科尔沁沙地植物光合和水分利用特性的影响[J]. 西北植物学报, 2008, 28(11): 2306–2313.
HUANG Gang, ZHAO Xue-yong, CUI Jian-yuan, et al. Photosynthetic and water use efficiency characteristics of two annuals under drought stress in Korqin sandy land[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2008, 28(11): 2306–2313.(in Chinese)
- [24] 李潮海, 赵亚丽, 杨国航, 等. 遮光对不同基因型玉米光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2007, 18(6): 1259–1264.
LI Chao-hai, ZHAO Ya-li, YANG Guo-hang, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics of different genotype maize[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(6): 1259–1264.(in Chinese)
- [25] White A J, Critchley C. Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus[J]. *Photosynthesis Research*, 1999, 59(1): 63–72.(in Chinese)
- [26] 毕建杰, 刘建栋, 叶宝兴, 等. 干旱胁迫对夏玉米叶片光合及叶绿素荧光的影响[J]. 气象与环境科学, 2008, 31(1): 10–15.
BI Jian-jie, LIU Jian-dong, YE Bao-xing, et al. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of the summer maize leaf[J]. *Meteorological and Environmental Sciences*, 2008, 31(1): 10–15.(in Chinese)