

3 种荒漠植物光合及叶绿素荧光对干旱胁迫的响应及抗旱性评价

王方琳^{1,2}, 柴成武^{1*}, 赵 鹏¹, 唐卫东¹, 付贵全¹, 孙 涛¹, 胥宝一¹

(1 甘肃省治沙研究所, 兰州 730070; 2 甘肃省荒漠化与风沙灾害防治国家重点实验室, 甘肃武威 733000)

摘 要: 利用盆栽试验结合人工浇水后自然耗水的方法测定干旱胁迫对梭梭、白刺、沙蒿 3 种荒漠植物叶片水分、光合及叶绿素荧光参数的影响, 探讨各指标在干旱胁迫过程中的变化特征、响应机制及其与土壤水分的定量关系, 并用隶属函数法对其进行抗旱性排序。结果表明: (1) 3 种植物叶片相对含水量(RWC)随干旱胁迫天数增加持续降低, 最大水分亏缺(RWD)呈波动式上升趋势。(2) 3 种植物总叶绿素含量(Chl)和叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)含量, 以及梭梭、白刺类胡萝卜素含量均随胁迫天数增加而降低; 沙蒿类胡萝卜素随土壤含水率降低逐渐升高。(3) 梭梭、白刺、沙蒿叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、水分利用效率(WUE)等主要光合气体交换参数对土壤水分表现出明显的阈值响应, 适宜的土壤含水率分别为 8.04%~19.33%、4.17%~19.10%、6.48%~17.51%。(4) 3 种植物 PSⅡ 最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(F_v'/F_m')及光化学淬灭系数(qP)均随干旱胁迫天数增加和光照强度增大而降低, 非光化学淬灭系数(NPQ)则呈逐渐上升趋势; 干旱胁迫中后期, 梭梭、沙蒿的 F_v/F_m 及 F_v'/F_m' 均下降, 光合机构光合活性遭到破坏, 电子传递受阻, PSⅡ 反应中心受损, 表现出光抑制, 而白刺调节自身 PSⅡ 反应中心免受伤害的能力较强。(5) 隶属函数法综合分析表明, 3 种植物耐旱能力大小依次为白刺>梭梭>沙蒿。研究发现, 3 种荒漠植物均可通过调节 PSⅡ 反应中心开放程度与活性, 对干旱胁迫表现出较强的耐性, 胁迫后期植物 PSⅡ 反应中心关闭或不可逆失活, 表现出光抑制。

关键词: 荒漠植物; 干旱胁迫; 光合色素; 光合气体交换参数; 叶绿素荧光; 抗旱评价

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Photosynthetic and Chlorophyll Fluorescence Responses of Three Desert Species to Drought Stress and Evaluation of Drought Resistance

WANG Fanglin^{1,2}, CHAI Chengwu^{1*}, ZHAO Peng¹, TANG Weidong¹,
FU Guiquan¹, SUN Tao¹, XU Baoyi¹

(1 Gansu Desert Control Reserch Institute, Lanzhou 730070, China; 2 State Key Laboratory Breeding Base of Desertification and Aeolian Sand Disaster Combating, Wuwei, Gansu 733000, China)

Abstract: A pot experiment with natural water consumption after artificial watering was conducted to study the effects of drought stress on water, photosynthesis, chlorophyll fluorescence in leaves of three desert species, *Haloxylon ammodendron*, *Nitraria tangutorum* and *Artemisia desertorum*. The change characteristics and response mechanism of each index in the process of drought stress and its quantitative relationship with soil water were discussed, and their drought resistance was ranked by membership function method. The results showed that: (1) the relative water content (RWC) of three species leaves decreased

收稿日期: 2021-03-03; 修改稿收到日期: 2021-09-13

基金项目: 国家自然科学基金(41761051, 31860116, 31660237); 甘肃省青年科技基金计划(20JR5RA092); 甘肃省林业科技项目(2020kj075)

作者简介: 王方琳(1985—), 女, 硕士, 副研究员, 主要从事荒漠植物生态生理研究。E-mail: wangfanglin2008@163.com

* 通信作者: 柴成武, 硕士, 研究员, 主要从事水土保持与荒漠化防治研究。E-mail: chaichw@163.com

continuously with the extension of drought stress time, and the water deficit (RWD) showed a fluctuating upward trend. (2) The contents of Chl, Chla, Chlb of the three species and carotenoids in *H. ammodendron* and *N. tangutorum* was decreased with the increase of stress days. The carotenoids of *Artemisia desertorum* increased with the decrease of soil moisture. (3) The P_n , T_r , WUE and other main gas exchange parameters of the three species showed significant threshold response to soil water content. The suitable soil water content thresholds for normal photosynthetic physiological activities were 8.04%—19.33%, 4.17%—19.10% and 6.48%—17.51%, respectively. (4) The F_v/F_m , F_v'/F_m' and qP of the three species decreased with the increase of drought stress days and light intensity, and NPQ showed a gradual upward trend. F_v/F_m and F_v'/F_m' of *H. ammodendron*, *A. desertorum* decreased, photosynthetic activity was destroyed, and electron transfer was blocked. PS II reaction center was damaged and showed photoinhibition after 30 days and 18—30 days of stress. However, *N. tangutorum* has stronger ability to regulate its PS II reaction center to avoid injury. (5) The comprehensive analysis of membership function method showed that the drought tolerance of three species was *N. tangutorum*, *H. ammodendron* and *A. desertorum*. The results showed that all the three desert species showed strong tolerance to drought stress by adjusting the opening degree and activity of PS II reaction center. At the late stage of stress, the plants PS II reaction center closed or irreversibly inactivated and showed photoinhibition.

Key words: desert species; drought stress; photosynthetic pigment; photosynthetic gas exchange parameter; chlorophyll fluorescence; drought resistance evaluation

全球气候与环境变化,加上降水季节、地域分布不均匀,土壤有效含水量逐年减少,干旱已成为全球范围内影响植物个体生长、发育和繁殖的主要环境因素之一^[1]。光合作用是干旱影响植物生长和代谢的第一环节^[2]。荒漠区常年干旱使土壤水分严重亏缺,直接(光合原料减少)或间接(气孔关闭、酶失活等)地导致荒漠植物光合作用效率下降,成为植物生长的最大限制因素^[3]。在长期的自然选择和协同进化过程中,荒漠植物在叶片光合结构方面形成了许多对水分亏缺的响应机制和适应策略。因此,在全球气候变暖及干旱胁迫逐渐加剧的形势下,开展荒漠植物抗旱模拟试验,分析其叶片光合作用及叶绿素荧光参数对干旱胁迫的响应特征,研究其抗旱机理,对生态环境建设及荒漠化防治过程中耐旱植物的选育具有重要意义。

梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、沙蒿(*Artemisia desertorum*)是石羊河下游荒漠区主要固沙先锋植物,由于长期生长在长年干旱缺水、夏季炎热高温的恶劣环境中,3种植物在外部形态结构方面发生了一系列变化。梭梭叶片退化为同化枝进行光合作用,以减小受光面积降低蒸腾^[4];白刺、沙蒿叶片形成浓密的表皮毛和较厚的角质层,对强烈的太阳辐射具有反射作用,以减少叶片吸收的光能,使叶肉组织免受高温灼伤;以上特征都是植物通过减少水分散失来抵御炎热,从而应对干旱环境的策略;同时这些植物在内部光合生理功能方面也发生了变化,深入了解其光合作

用对土壤水分变化的响应具有重要意义^[5-6]。

目前关于这3种植物光合生理方面的报道以对梭梭、白刺在不同逆境胁迫下光合作用及叶绿素荧光参数变化的研究较多。苏培玺等^[7]测定了3种水分条件下梭梭的光合作用特征,并提出避免植物出现光抑制、提高光能利用率的有效方法;吉小敏等^[8]采用小区梯度控水处理,比较4种灌水量对梭梭光合生理的影响;鞠强等^[9]通过对干旱胁迫过程中梭梭光合日变化研究,提出其对干旱环境的适应主要是通过气孔的部分关闭实现的;赵长明等^[10]通过对梭梭、白刺气体交换特征和叶绿素荧光参数日变化研究,得出白刺对荒漠生境的适应性比梭梭更强这一重要结论。以上研究对解释干旱胁迫条件下梭梭、白刺光合生理变化奠定了良好的基础,但这些研究多采用几项指标来反映基于少数几个土壤干旱胁迫梯度下两种植物的光合日变化特征,缺乏对土壤自然干旱过程中3种植物叶片光合色素、气体交换参数及叶绿素荧光参数响应特征方面的综合探究。而干旱环境抑制植物光合作用的机理比较复杂,涉及到诸多生理生化及生态因子。因此,必须在具体的试验条件下同时进行气体交换及叶绿素荧光参数测定,才可能对土壤干旱逆境下植物光合作用的抑制机理有更加深入系统、客观准确的认识^[11]。此外,关于3种植物在干旱胁迫下光合作用参数的变化过程、机制及其与土壤水分的定量关系等诸多生理学问题还不清楚。

本试验参考吴芹等^[12]的方法,采用盆栽控水试

验结合土壤自然干旱处理获得多级胁迫梯度,研究梭梭、白刺和沙蒿3种荒漠植物光合色素、气体交换参数及叶绿素荧光光响应曲线对土壤自然干旱胁迫的响应特征;探讨3种植物光合作用对土壤干旱胁迫的响应机制及其与土壤水分的定量关系。为指导石羊河下游干旱荒漠区的物种选育提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

参试材料为2年生的梭梭、白刺、沙蒿盆栽实生苗。于2020年5月初选择大小一致的每种植物30株移栽至底径15 cm、口径21 cm、高33 cm的塑料花盆,每盆1株,栽培基质为取自民勤治沙综合试验站的纯沙土(模拟植物自然条件下的生长基质),栽植后常规管理。沙土的全钾、全磷、全氮、有机质和全盐含量分别为2.18%、0.028%、0.009%、0.314%和1.003%,pH为7.881,其黏粒(0.01~2 μm)、粉粒(2~20 μm)、细砂粒(20~200 μm)、粗砂粒(200~2 000 μm)分别占1.639%、4.239%、45.849%和48.271%。

1.2 试验设计

7月31日将花盆移入高2.5 m、上部采用透明聚乙烯材料遮盖的简易挡雨棚中,浇足一次透水后断水进行自然干旱胁迫试验。选取长势相近的每种植物5盆并挂牌标记,每隔6 d取样测定相关指标1次,试验共进行30 d,期间每天使用EM50水分探头每间隔1 h测量土壤含水率(测定结果为体积含水率)。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 叶片水分和光合色素含量 于上午8:00~9:00进行叶片取样,之后将材料立即带回实验室采用烘干法测定叶片相对含水量(RWC)及最大水分亏缺(RWD)。光合色素(叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素)含量采用分光光度法测定,剪取3种植物的当年生向阳枝数个,蒸馏水清洗后用滤纸吸干表面水分,称取0.4~0.5 g鲜叶,剪碎后立即浸入20 mL内含丙酮、乙醇、水按45:45:10配成的混合液中,盖紧瓶盖并置于低温避光处浸提至叶片无色^[13],每种植物设5次重复。

1.3.2 光合气体交换参数 取每种植物当年生叶片,于上午9:00~10:00使用Li-6400光合仪(LI-COR, USA)活体原位测定植物的光合气体交换参数,并将每种植物净光合速率(P_n)开始降为负值时的土壤含水率确定为该植物的最大水分阈值。采用Li-6400-02B红蓝光源提供光合有效辐射强度

(PAR, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),开放式气路,在PAR为1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强下活体测定3种植物的叶片 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和蒸腾速率(T_r , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),期间设定叶温为25℃, CO_2 浓度为380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,空气流速为400 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,每种植物随机选取5张叶片进行测定。最后依据测定参数分别计算3种植物的瞬时水分利用效率(WUE)、气孔限制值(L_s)。其中, $\text{WUE} = P_n / T_r$, $L_s = 1 - C_i / C_a$, C_a 为大气 CO_2 浓度(400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)^[14]。

1.3.3 叶绿素荧光光响应曲线 叶绿素荧光光响应曲线采用CF-imager叶绿素荧光图像分析仪(Chlorophyll Fluorescence Imager, Technologica Ltd, UK)进行离体测定。剪取每种植物当年生向阳枝条2~3枝,放入保鲜箱后立即带回实验室,将叶片从基部剪切后依次摆放在湿润垫片上并固定,每种植物均选取5~6张叶片。依据实验目的运行预置程序,测定暗适应及不同稳态作用光强时的叶绿素荧光图像,并进行解析。具体测定程序如下:参照Baker和Rosenqvist的方法^[15],3种植物的叶片经准确成像并聚焦后暗适应30 min,测定PSⅡ反应中心关闭时的最小荧光(F_o)和开放状态的最大荧光(F_m);开启光响应曲线测定程序,设光强梯度为0、25、50、100、150、200、300、500、800、1 200、1 500、1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;根据基础荧光产率 F_s 的变化趋势,0~150 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 低光强下平衡时间设3 min,光强大于200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 平衡时间设2 min;测定 F_m 和 F_m' 的饱和脉冲光为6 840 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

其中,PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)以准确暗适应30 min时的 F_o 和 F_m 计算, $F_v = F_m - F_o$;稳态作用光下PSⅡ有效光量子产量(F_v'/F_m')依照Genty等^[16]的公式计算,即 $F_v'/F_m' = F_m' - F_o' / F_m'$ 。PSⅡ非光化学猝灭系数(NPQ)参照Baker和Rosenqvist的公式计算: $\text{NPQ} = F_m/F_m' - 1$ ^[15]。以上参数中的 F_o' 以Oxborough和Baker经验公式估算: $F_o' = F_o/(F_v/F_m) - F_o/F_m'$,以上各项参数测定均进行5次重复^[17]。测定期间室内气温(22.0±2.0)℃,空气湿度相对恒定。

1.4 数据处理

通过WPS及SPSS19.0进行试验数据处理及作图,试验结果采用ANOVA进行单因素(one-way

ANOVA) 方差分析,利用 Duncan 法进行多重比较 ($\alpha=0.05$),图表中数据为平均值 $\pm$ 标准差。应用模糊数学中的隶属函数法^[18]对测定的 16 项指标进行计算,最后根据平均隶属函数值的大小综合评价 3 种植物的抗旱性。

计算公式为: $R(X_i)=(X_i-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$
若某一指标与耐旱能力呈负相关,则用反隶属函数公式计算: $R(X_i)=1-(X_i-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$
式中: X_i 为试验测定值; $X_{\min}$ 、 $X_{\max}$ 分别为所有参试材料某一指标的最小值和最大值。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫期间 3 种荒漠植物土壤含水率和叶片水分含量的变化特征

首先,在自然干旱胁迫处理期间,梭梭、白刺、沙蒿 3 种荒漠植物的土壤含水率均随胁迫天数增加而逐渐降低,并且在胁迫 0~18 d 期间降低幅度较大,24~30 d 间降幅较小,逐渐趋于稳定(图 1,A)。其中,梭梭、白刺、沙蒿 3 种荒漠植物土壤含水率在干旱胁迫 30 d 时分别达到 3.18%、3.04%和 2.66%,分别比干旱胁迫前(0 d)降低了 83.54%、84.08%和 84.81%,即此时土壤含水率降幅以梭梭较小,沙蒿相对较大。

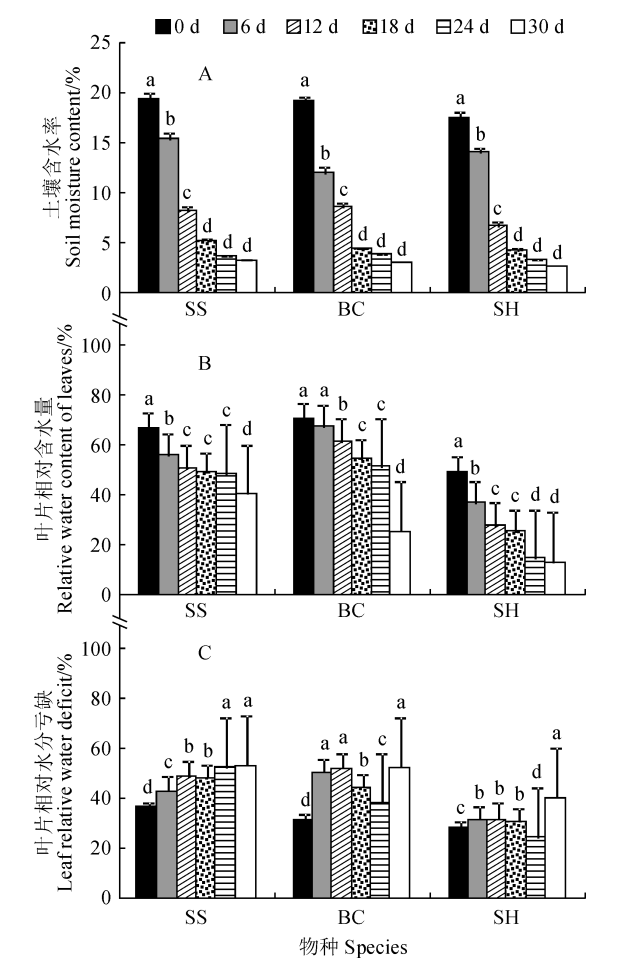
同时,3 种荒漠植物叶片相对含水量(RWC)也均随干旱胁迫天数增加而逐渐降低(图 1,B)。其中,在胁迫 0~6 d 期间,RWC 以梭梭、沙蒿降幅较大并均达到显著水平,而白刺降低幅度较小,且白刺的 RWC 明显较高,而沙蒿明显较低;在干旱胁迫 12~18 d 期间,梭梭、沙蒿 RWC 趋于稳定,而白刺则显著降低,且降幅较大,但白刺的 RWC 仍明显高于梭梭、沙蒿;胁迫 18~24 d 期间,梭梭、白刺 RWC 均保持稳定,沙蒿 RWC 则显著降低并接近至最低水平;在胁迫 30 d,梭梭、白刺 RWC 再次显著降低,且白刺的降幅更大,沙蒿 RWC 保持稳定,此时梭梭、白刺、沙蒿 RWC 均降至最小值,分别达到 40.37%、25.49%和 13.05%,它们比处理开始时(0 d)分别降低 39.00%、63.73%和 73.24%。干旱胁迫期间,白刺和梭梭叶片的 RWC 始终高于同期沙蒿;干旱胁迫结束时,3 种植物叶片相对含水量及其降幅具有明显差异,梭梭 RWC 最高、变化幅度最小,沙蒿 RWC 最低、变化幅度最大。

另外,梭梭叶片相对水分亏缺(RWD)随胁迫天数增加而逐渐显著升高,并在胁迫 12~18 d、24~30 d 保持相对稳定,而白刺、沙蒿均呈“N”形波动式升

高趋势,两者分别在 6~12 d、6~18 d 保持相对稳定;与处理 0 d 相比,3 种植物 RWD 在胁迫 30 d 时分别显著升高 46.31%、66.10%、42.81%(图 1,C)。在土壤干旱胁迫期间,梭梭和白刺的 RWD 始终明显高于同期的沙蒿,两者最终升幅也高于沙蒿。

2.2 干旱胁迫对 3 种植物光合色素含量的影响

图 2 显示,整个干旱胁迫处理期间,梭梭叶绿素 a(Chla)含量均无显著变化,各处理天数间无显著差异($P>0.05$);白刺、沙蒿的 Chla 含量均随胁迫天数增加而降低,白刺的 Chla 含量在胁迫 6 d 时就显著降低($P<0.05$),此后再无显著变化,沙蒿 Chla 含



SS. 梭梭; BC. 白刺; SH. 沙蒿; 同一物种内不同小写字母表示处理时期之间差异显著 ($P<0.05$); 下同

图 1 自然干旱胁迫过程中 3 种植物土壤含水率及叶片相对含水量和相对水分亏缺变化特征

SS. *Haloxyylon ammodendron*; BC. *Nitraria tangutorum*; SH. *Artemisia desertorum*; Different normal letters in the same species meant significant difference at 0.05 level.

The same as below

Fig. 1 Changes of soil moisture content, leaf relative water content and leaf relative water deficit of three species during drought stress

量在胁迫 12 d 时开始显著降低,直至胁迫 24 d 均一直无显著变化,随后在胁迫 30 d 时再次显著降低。与 Chla 含量不同,3 种植物叶绿素 b(Chlb)含量的变化不尽相同;梭梭 Chlb 含量随处理天数增加而显著降低,但在胁迫 6~30 d 间无显著降低;白刺、沙蒿 Chlb 含量呈“M”形波动式降低趋势,但白刺 Chlb 含量在胁迫 6~24 d 均显著上升,在胁迫 30 d 时又稍低于胁迫前水平,而沙蒿 Chlb 含量除胁迫 12 d 外均比胁迫前显著降低,在胁迫 30 d 时降至最低。梭梭、白刺、沙蒿总叶绿素(Chl)含量均随胁迫天数增加而降低,均在胁迫 30 d 时降低至最小值;梭梭和沙蒿 Chl 含量在胁迫期间始终显著低于胁迫前,白刺 Chl 含量仅在 12 和 30 d 比胁迫前显著降低,其余时间无显著变化。梭梭的类胡萝卜素含量随着胁迫时间先升后降,并在 6 d 时达到最大值,其在 6~12 d 时显著高于胁迫前,在 24~30 d 时显著低于胁迫前;白刺的类胡萝卜素含量随胁迫天数增加而逐渐降低,表现为 $0\text{ d}>6\sim12\text{ d}>18\sim24\text{ d}>30\text{ d}$,沙蒿的类胡萝卜素含量的变化趋势与白刺相反,表现为 $0\text{ d}<6\sim12\text{ d}<18\sim24\text{ d}<30\text{ d}$,且各时间段之间均有显著差异。

2.3 干旱胁迫对 3 种植物气体交换参数及水分利用效率的影响

表 1 显示,梭梭叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、水分利用效率(WUE) 均随干旱胁迫天数

增加呈先升高后降低的变化趋势;梭梭叶片 P_n 、 T_r 均在干旱胁迫 12 d(土壤含水率为 8.04%)时达到最大值,WUE 则在干旱胁迫 6 d(土壤含水率为 15.25%)时达到最大值,且均与其他处理时间存在显著差异($P<0.05$)。说明过高或过低的土壤水分均会引起梭梭叶片光合作用水平的降低,维持叶片较高水平 P_n 、 T_r 的土壤含水率范围为 8.04%~19.33%,维持较高水平 WUE 的土壤含水率范围为 15.25%~19.33%。同时,梭梭气孔导度(G_s)和气孔限制值(L_s)均随胁迫天数增加而降低,胞间二氧化碳浓度(C_i)则呈逐渐升高趋势,干旱胁迫 6 d 时就均与处理前差异显著;在干旱胁迫 24 d(土壤含水率为 3.49%)时,梭梭 L_s 降至 0.0169,同时也伴随着 P_n 剧烈降低(0.7624),说明此时植物气孔基本上失去了调节作用, P_n 下降的主要原因是发生了由气孔因素向非气孔因素的转变。

白刺气体交换参数变化特征与梭梭略有差异。随着干旱胁迫天数增加,白刺叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 均呈逐渐降低的变化趋势, P_n 、 G_s 在干旱 6 d 以及 T_r 在干旱 12 d 时降幅就达到显著水平, P_n 在干旱 30 d 时降低为负值。同时,WUE 和 L_s 均随胁迫天数增加呈先缓慢升高然后剧烈降低的趋势,其 C_i 则呈先缓慢降低然后剧烈升高的趋势,干旱处理 12 d(土壤含水率为 8.37%)时,前两者均达到最大值,而后者降至最低值,说明维持白刺 WUE 处于较高水平的土

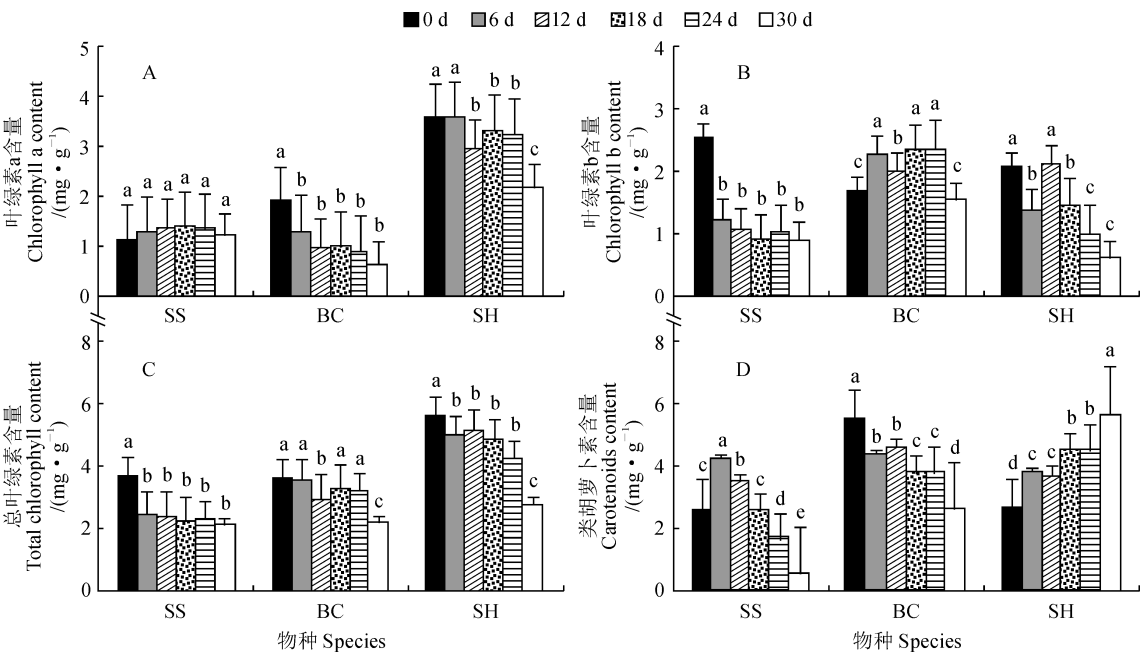


图 2 干旱胁迫过程中 3 种植物光合色素含量变化特征

Fig. 2 Changes of photosynthetic pigment contents of three species during drought stress

壤含水率范围为 4.17%~19.10%。在干旱 30 d 时(土壤含水率为 3.04%),WUE 和 L_s 均降至最低值,而 C_i 则达到最大值, P_n 也降低为负值,说明此时白刺叶片气孔已失去调节作用。

沙蒿气体交换参数变化特征与白刺相似,除 C_i 随胁迫天数增加呈现稳定升高外,其他各参数均随胁迫天数增加而逐渐降低,并均在干旱 6 d 或者 12 d 时升降幅度就达到显著水平,说明土壤含水率变化容易直接引起沙蒿光合作用水平的降低。在干旱胁迫 18 d 时,沙蒿叶片 P_n 降至 0.056 2,同时 G_s 、 T_r 、WUE 也相应降至较低的拐点, L_s 已为负值。以上结果说明,干旱胁迫 0 d~12 d(土壤含水率为 6.48%~17.51%)时,沙蒿可正常生长;当胁迫 18 d 时,土壤含水率(4.14%)已达到影响其正常生长的水分阈值;胁迫 24 d~30 d(土壤含水率为 2.66%~3.07%)时, P_n 、WUE 等参数均为负值,此时沙蒿叶片光合作用能力完全丧失,植物发生生理性死亡。

2.4 干旱胁迫对 3 种植物叶绿素荧光光响应曲线的影响

从图 3 可知,3 种荒漠植物叶片 PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)均随光合有效辐射的增强而逐渐降

低;干旱胁迫 30 d(土壤含水率为 3.04%)时,梭梭和白刺的 F_v/F_m 均降至较低值,此时相同光强下各处理天数间差异不显著($P>0.05$);沙蒿 F_v/F_m 在干旱胁迫 0 d~18 d 各胁迫天数间无显著差异($P>0.05$),在干旱胁迫 24 d~30 d(土壤含水率为 2.66%~3.07%)时降至最低。

同时,3 种植物 PSⅡ有效光量子产量(F_v'/F_m')均在光强小于 $300\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时降低幅度均较大,在光强大于 $300\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时基本维持稳定;在中、高光强时,白刺 F_v'/F_m' 均保持在 0.4~0.6 之间,胁迫 24~30 d 时略有降低;梭梭与沙蒿 F_v'/F_m' 变化趋势相似,在胁迫 30 d 时均降为 0.2 左右,并与其他处理天数间差异显著($P<0.05$)。

此外,3 种植物 qP 在各胁迫天数处理时均随光强增大而逐渐降低。其中,梭梭 qP 值随光强增加呈明显的“哑铃”形变化,即在低光强和高光强时各胁迫天数间变化无显著差异($P>0.05$),在光强为 $500\sim1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时差异较大;梭梭 qP 在胁迫 18 d 时达到最大值,而在胁迫 0 d 和 30 d 时最小。沙蒿 qP 值随光强变化也接近“哑铃”形,在胁迫 6 d~18 d 时具有较大值,在胁迫 0 d、24 d、30

表 1 干旱胁迫过程中 3 种植物气体交换参数的变化特征

Table 1 The change characteristics of gas-exchange parameters in three species under drought stress

物种 Species	时间 Time /d	净光合速率 P_n $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	气孔导度 G_s $/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	胞间 CO_2 浓度 C_i $/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	蒸腾速率 T_r $/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	水分利用效率 WUE	气孔限制值 L_s
梭梭 <i>H. ammodendron</i>	0	18.7992±0.25b	0.0184±0.16a	136.1687±15.36e	4.8075±0.15b	3.9062±0.35b	0.6417±0.13a
	6	15.2657±0.33b	0.0127±0.03b	184.5385±5.76d	2.8612±0.09c	5.3354±1.02a	0.5144±0.41b
	12	23.4895±0.08a	0.0111±0.56b	186.5802±10.72d	6.7244±0.21a	3.4931±0.58b	0.5090±0.33b
	18	4.9780±0.19c	0.0053±1.04c	250.2499±2.67c	1.9013±0.11c	2.6178±0.19b	0.3414±0.26c
	24	0.7624±0.24d	0.0084±0.33c	373.5684±11.39b	2.3094±0.36c	0.3301±0.33c	0.0169±0.58d
	30	-1.8892±0.06e	0.0014±0.02d	505.8223±10.82a	0.9112±0.74d	-2.0724±0.27d	-0.3311±0.15e
白刺 <i>N. tangutorum</i>	0	27.7042±1.06a	0.0223±0.28a	169.4689±2.55c	14.6664±1.26a	1.8890±0.11b	0.5540±0.08b
	6	21.7464±0.44b	0.0177±0.76b	168.3099±6.39c	13.4377±0.33a	1.6184±0.61b	0.5571±0.22b
	12	15.5777±0.15c	0.0095±0.82b	120.0930±10.22d	4.4142±0.49b	3.7290±0.33a	0.6840±0.64a
	18	10.3682±0.63c	0.0048±0.55c	134.2314±8.34d	2.7762±0.08b	3.5348±0.43a	0.6499±1.06a
	24	2.4974±0.39d	0.0021±0.17c	285.3364±11.61b	1.1923±0.19b	2.0948±0.61a	0.2491±0.55c
	30	-4.4674±0.11e	0.0004±1.05d	354.1161±8.22a	0.7384±0.37c	-6.0528±0.55c	0.0681±0.7e
沙蒿 <i>A. desertorum</i>	0	5.2983±0.26a	0.0295±1.22a	110.4637±6.33f	14.6064±0.64a	3.627±1.33a	0.7093±0.19a
	6	2.6951±0.25a	0.0068±0.61b	230.7219±2.03e	11.1945±0.22a	2.407±0.29a	0.3928±1.33b
	12	0.4147±1.36b	0.0052±0.66b	333.2114±11.25d	6.4132±0.32b	0.646±0.66b	0.1231±0.36c
	18	0.0562±1.01c	0.0014±0.31c	419.3619±3.99c	3.1344±0.11c	0.179±1.03b	-0.1036±0.11d
	24	-0.5465±0.26d	0.0008±0.44d	528.1347±11.34b	0.9285±0.61d	-0.5884±0.55c	-0.3898±0.26e
	30	-2.4884±1.30e	0.0002±0.28d	676.9345±9.14a	0.6017±0.33d	-4.1399±0.19d	-0.7814±1.08f

注:同列同一物种中不同小写字母表示差异达到 0.05 显著水平($P<0.05$)

Note: Different lowercase letters in the same species indicated significant difference at level of 0.05 ($P<0.05$)

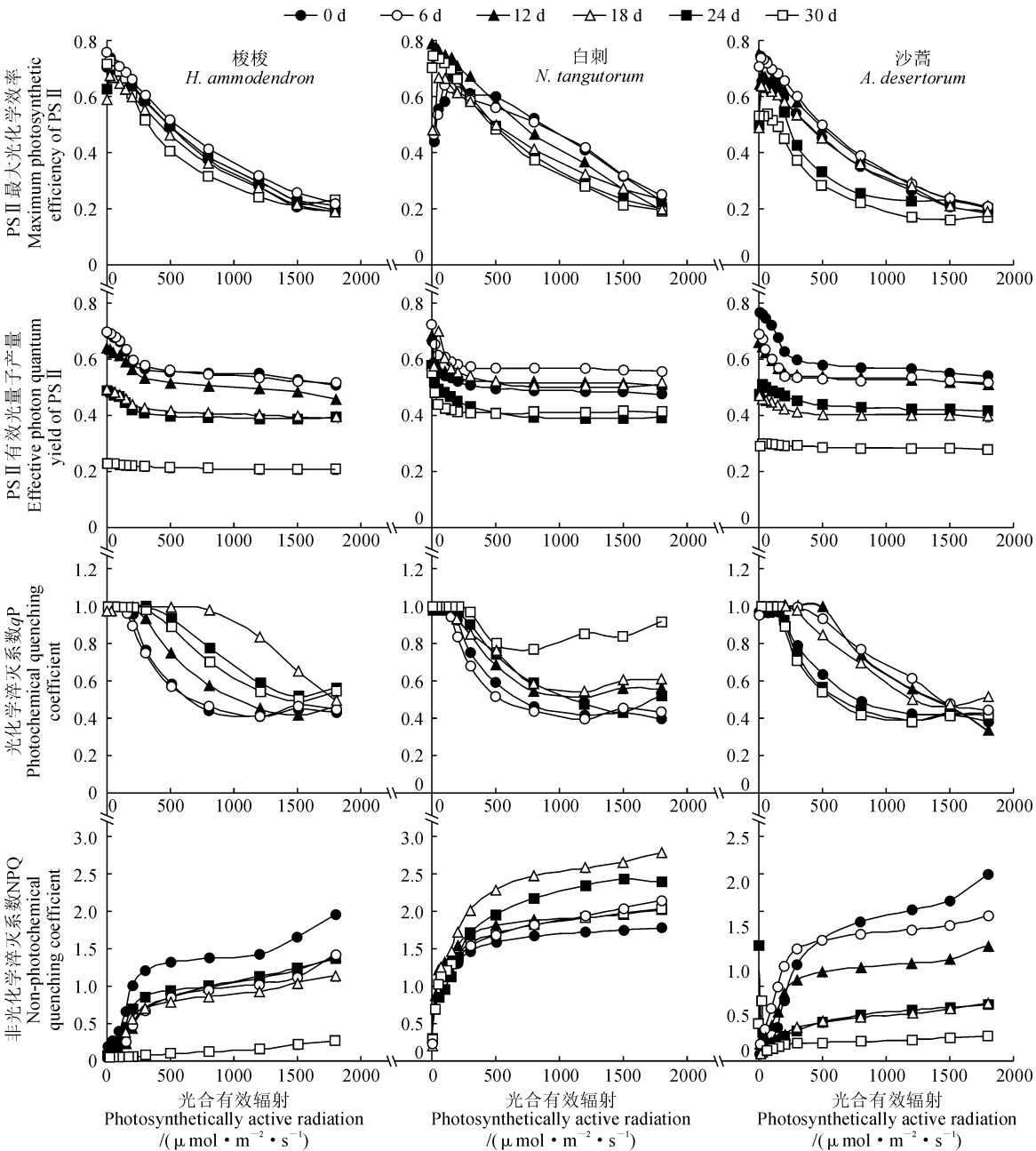


图3 干旱胁迫过程中3种植物叶绿素荧光光响应曲线变化特征

Fig. 3 Characteristics of chlorophyll fluorescence response curves of three species under drought stress

d时具有较小值。白刺 qP 值在各光强下表现出相似的趋势,胁迫30 d时始终最高,胁迫0 d和6 d时始终最低,其余胁迫时间居中。

另外,3种植物 NPQ 在各干旱胁迫时间下均随光强增大而逐渐升高,且在光强 $0\sim500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时变化剧烈,而在 $500\sim1\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时较为稳定。其中,白刺 NPQ 分别在胁迫18 d和0 d时分别具有最大值和最小值,其他各处理天数间差异不显著($P>0.05$)。梭梭、沙蒿 NPQ 均在处理0 d、光强 $500\sim1\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

时具有最大值;胁迫6 d~24 d时,梭梭和沙蒿 NPQ 均显著降低,但梭梭 NPQ 在各处理间差异不显著($P>0.05$),沙蒿 NPQ 各处理天数间差异明显,表现为 $6\text{ d}>12\text{ d}>18\text{ d},24\text{ d}$;胁迫30 d时,两植物 NPQ 在各光强下均明显低于其余处理天数。两植物 NPQ 在胁迫30 d时各光强下均接近0,其他处理天数在光强 $500\sim1\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内处于 $0.5\sim1.5$ 之间。沙蒿、梭梭 NPQ 变化趋势与处理天数间明显相关,即存在明显的水分效应;在胁迫18 d~30 d时 NPQ 降至 $0\sim0.5$ 之间,并与

表 2 干旱胁迫下 3 种荒漠植物各测定指标的隶属函数值

Table 2 Subordinat function values of observed indicators of three desert species during drought stress

序号 Serial number	测定指标 Determination index	物种 Species		
		梭梭 <i>H. ammodendron</i>	白刺 <i>N. tangutorum</i>	沙蒿 <i>A. desertorum</i>
1	叶片相对含水量(RWC) Leaf relative water content	0.428 5	0.747 0	0.432 1
2	叶片相对水分亏缺(RWD) Leaf relative water deficit	0.360 8	0.268 7	0.471 6
3	叶绿素 a 含量(Chla) Chlorophyll a content	0.584 6	0.362 6	0.684 1
4	叶绿素 b 含量(Chlb) Chlorophyll b content	0.232 8	0.601 6	0.554 5
5	总叶绿素含量(Chl) Chlorophyll content	0.281 2	0.684 1	0.663 9
6	类胡萝卜素含量 Carotenoids content	0.528 4	0.509 0	0.493 1
7	净光合速率(P_n) Net photosynthetic rate	0.477 7	0.519 3	0.435 8
8	气孔导度(G_s) Stomatal conductance	0.479 4	0.414 0	0.242 9
9	胞间二氧化碳浓度(C_i) Intercellular CO ₂ concentration	0.630 3	0.636 1	0.518 6
10	蒸腾速率(T_r) Transpiration rate	0.402 8	0.392 9	0.395 9
11	水分利用效率(WUE) Water use efficiency	0.586 0	0.734 9	0.578 7
12	气孔限制值(L_s) Stomatal limit	0.630 3	0.636 9	0.518 6
13	PSⅡ最大光化学效率 F_v/F_m	0.632 0	0.702 9	0.545 2
14	PSⅡ有效光量子产量 F_v'/F_m'	0.513 1	0.656 7	0.574 9
15	光化学淬灭系数 qP	0.627 7	0.602 8	0.402 9
16	非光化学淬灭系数 NPQ	0.324 6	0.312 3	0.374 0
	平均值 Average	0.501 2	0.548 9	0.492 9
	抗旱性排序 Order	2	1	3

其他胁迫天数间存在显著差异($P<0.05$)。

2.5 3 种植物抗旱性综合评价

模糊隶属函数法是一种通过多种指标计算进行植物抗旱性综合评价的有效方法,其平均值越大抗旱性越强,这种方法克服了采用单一指标评价植物耐旱能力的片面性^[19]。本研究应用叶片水分、光合及荧光参数共 16 种指标对 3 种植物抗旱性进行综合评价(表 2),结果表明,3 种植物各项指标隶属函数的平均值分别为 0.501 2、0.548 9、0.492 9,说明其耐旱能力由高到低依次为白刺、梭梭、沙蒿。

3 讨 论

干旱胁迫引起植物水分亏缺,并通过抑制叶片伸展、影响叶绿体光化学及生物化学活性等途径,延缓或破坏植物正常生长,加快植物个体组织、器官衰老、脱落或导致其死亡^[20]。叶片形态的变化是植物受到胁迫时的最初体现,植物叶片相对含水量(RWC)和相对水分亏缺(RWD)是植物体内生理功能旺盛的标志,其值越大说明植物对干旱的适应能力越强^[21]。本研究中白刺、沙蒿 RWC 随干旱胁迫天数增加持续降低,而梭梭 RWC 在胁迫 0 d~18 d 时仍较为稳定,植物体仍然能够调节自身体内的水

分平衡,说明土壤含水率为 5.05% 时未达到引起梭梭叶片水分降低的阈值;胁迫 24 d~30 d(土壤含水率为 3.18%~3.49%)时梭梭叶片 RWC 显著降低。植物叶片 RWD 的变化特征也能证明以上观点,干旱胁迫后期,白刺和沙蒿 RWD 迅速升高,说明这两种植物叶片水分状况对外界环境条件变化较为敏感;可能是由于两植物叶面积较大,干旱胁迫过程中强烈的蒸腾作用导致植物体水分严重缺失,同样也加剧了土壤含水率的快速下降。

光合色素是植物进行光合作用的基础,干旱胁迫导致叶绿体膜系统的紊乱或叶绿体结构整体性的破坏,从而影响光合色素的合成^[22-23]。研究表明,光合色素含量的高低并不能完全反映叶片光合能力的强弱,但其含量减少直接导致叶片衰老和光合速率的不可逆降低^[24]。本研究中,梭梭 Chla、Chlb 及 Chl 含量只在胁迫 0 d~6 d 时显著降低,之后保持稳定,可能是由于胁迫初期土壤含水率的迅速降低,促使其叶绿素降解酶大量合成,而之后持续干旱胁迫时,3 种光合色素反应较不敏感。白刺 Chla、Chlb、Chl 及胡萝卜素含量均在胁迫 24 d~30 d 时显著降低,说明 3.04%~3.69% 的土壤含水率已对其叶绿体细胞的整体性造成极大破坏,使叶肉细胞

光合活性和吸光强度降低,从而影响叶片的光合作用;沙蒿光合色素含量在胁迫 18 d~30 d、土壤含水率为 2.66%~4.14%时急剧降低,但其 Chla 和 Chl 含量均显著高于其他两种植物,这与师生波等^[25]对民勤沙生植物园 4 种云杉属(*Picea*)植物的研究结果类似,可能是沙蒿在相同生长期维系自身枝干较高生长所致。此外,梭梭、白刺类胡萝卜素含量随干旱胁迫天数增加而降低,而沙蒿则呈逐渐上升趋势,这种现象可能与野外深秋时节观测到的幼苗叶色由嫩绿变为紫红的现象有关。

光合气体交换参数也受到干旱胁迫程度和时间的的影响。土壤干旱胁迫下植物光合速率的下降通常可分为气孔因素和非气孔因素,前者是指干旱胁迫导致气孔导度下降,CO₂ 的进入受到阻碍从而使光合速率下降,后者是指植物叶肉细胞的光合活性下降;干旱胁迫过程中,大部分植物能通过合理协调碳同化和水分消耗之间的关系,调节叶片 WUE 的变化,这是植物抗旱策略的重要组成部分^[10]。本研究中 3 种植物 P_n 、 T_r 、WUE 对土壤水分都表现出明显的阈值响应,梭梭 WUE 达到最大值时的土壤含水率(15.25%)明显大于其 P_n 达到最大值时的土壤含水率(8.04%),即梭梭叶片 WUE 在水分胁迫会降低,这与赵长明等^[10]的研究结果一致;相反,白刺 WUE 达到最大值时的土壤含水率(8.37%)则明显小于其 P_n 达到最大值时的土壤含水率(19.10%),说明白刺的 WUE 在适宜的干旱胁迫则会显著提高,这与裴斌等^[26]对沙棘(*Hippophae rhamnoides*)的研究结果相一致;沙蒿 WUE 和 P_n 达到最大值的土壤含水率相同(17.51%),其 P_n 和 WUE 均随土壤含水率降低而持续下降,甚至在土壤含水率低于 4.17%时均降低为负值。可见,3 种植物中沙蒿所受干旱胁迫的影响最大。干旱胁迫过程中梭梭、白刺、沙蒿 3 种植物维持正常光合生理活动适宜的土壤含水率阈值范围分别为 8.04%~19.33%、4.17%~19.10%、6.48%~17.51%,以上阈值能保证植物叶片同时获得较大的 P_n 和 WUE,这种协调作用符合荒漠植物生长的“高效水阈值”或“经济水阈值”,即以高效用水为核心的栽植管理原则^[27-28]。

叶绿素荧光是研究光合作用机制和探测光合生理状况的一种新兴技术,与反映“表观性”的气体交换指标相比,具有“内在性”的特点,是研究植物光合生理与逆境胁迫的内在探针^[25]。叶绿素荧光参数的光响应曲线可快速反映植物光合功能对环境光强变化的应答^[29]。本研究中 3 种植物 PS II 最大光化

学效率(F_v/F_m)的光响应曲线具有非常相似的变化趋势,可能是植物光合机构对民勤干旱荒漠气候长期适应的表现。植物 F_v/F_m 未受到胁迫时一般在 0.80~0.85 之间,遭受干旱、强光等逆境胁迫时变小^[30-31]。本试验中各胁迫天数处理时,3 种植物 F_v/F_m 均随光强增大而降低,说明干旱胁迫对 3 种植物 PS II 反应中心活性均有影响;光强低于 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,梭梭、白刺的 F_v/F_m 值均较大,但随着光强增大而大幅度降低,以胁迫 24 d 和 30 d 时降低较为明显。这说明较长时间的干旱胁迫对沙蒿产生光抑制,可降低或破坏其光合活性;梭梭、白刺 F_v/F_m 受干旱胁迫的影响较小,胁迫天数增加时均可得到一定程度的恢复。

PS II 有效量子产量(F_v'/F_m')反映实际光能转换效率,随光强增大而减小^[31]。本研究除梭梭、白刺胁迫 30 d 的时段外,其他胁迫天数时 3 种植物 F_v'/F_m' 均在光强 0~300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时大幅度降低,之后随光强增加趋于稳定状态;整个胁迫过程中白刺 F_v'/F_m' 值均大于等于 0.4,而梭梭、沙蒿均在胁迫 30 d 时降至 0.2 左右。说明土壤水分条件较好时,3 种植物均可通过自身调节机制平衡叶片对光能的捕获、利用与耗散之间的关系,保持叶片 PS II 反应中心活性,而土壤含水率的降低特别加剧了沙蒿 F_v'/F_m' 下降趋势。相比较而言,白刺通过调节机制耗散掉过剩的光能使自身 PS II 反应中心免受伤害的能力较强。

光化学淬灭系数(qP)反映了 PS II 反应中心的开放程度,其值越大说明电子传递活性越高^[32]。干旱胁迫时,植物体内基质类囊体膜上 PS II 反应中心多呈失活状态,并与光捕获天线色素一起参与对过剩激发能的耗散,从而保护有功能的反应中心免受多余光能伤害^[21]。本研究中,当光强小于 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,3 种植物 qP 变化幅度均较小;当光强大于 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,3 种植物 qP 均呈波动式降低趋势,且均随胁迫天数增加降低幅度逐渐增大,说明干旱胁迫可显著抑制 3 种植物叶片 PS II 反应中心的开放比例和参与光化学反应的能量。同时,3 种植物非光化学淬灭系数(NPQ)的光响应曲线变化趋势与 F_v/F_m 、 F_v'/F_m' 及 qP 相反;整个胁迫过程中白刺 NPQ 处于较高水平,梭梭、沙蒿呈上升趋势,说明白刺可通过增加热耗散来避免强光对光合系统的伤害,从而减轻自身在干旱胁迫下的光抑制;而在干旱胁迫 30 d 和 18~30 d 时,梭梭、沙蒿这种热耗散能力几乎消失,长

时间干旱胁迫会引起两种植物光合电子传递受阻,并随着光强的增加,过剩能量以 qP 形式耗散,导致 PSⅡ 反应中心受损,表现出光抑制。

4 结 论

土壤自然干旱胁迫过程中,梭梭、白刺、沙蒿 3 种植物在光合生理特性方面均可通过合理协调碳同化和水分消耗之间的关系,调节叶片气孔、水分利用效率及叶绿素荧光参数等的变化,增强对干旱胁迫的耐受性及适应性,保证自身生理代谢活动的进行与正常生长,但其抗旱途径与机理方面存在差异,即不同植物对干旱胁迫的适应性不同,原因可能与 3

种植物的生长习性及其抗旱生理特点有关。例如,梭梭、白刺具有肉质叶片,干旱胁迫下不易失水,能最大限度地保持细胞的亲水能力,具有保持较高水平的抗旱生理特点;而沙蒿叶片表面虽有较厚的角质层,但其叶片面积较大,干旱胁迫条件下叶片蒸腾作用强烈,保水力相对较弱。据此,根据整个胁迫过程中植株的生长状态,结合隶属函数法对 16 项测定指标的综合评价,表明 3 种植物中梭梭的耐旱能力仅次于白刺,沙蒿耐旱能力稍弱。这一结果与 3 种植物的生长习性及其光合生理特点相吻合。因此,在干旱荒漠区生态恢复过程中,对土壤干旱程度较重的造林地,应尽量首选白刺、梭梭作为先锋物种。

参考文献:

[1] CATTIVELLI L, RIZZA F, BADECK F W, *et al.* Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics[J]. *Field Crops Research*, 2008, **105**(1-2): 1-14.

[2] 姬兰柱, 肖冬梅, 王 森. 模拟水分胁迫对水曲柳光合速率及水分利用效率的影响[J]. *应用生态学报*, 2005, **16**(3): 408-412.

JIL Z, XIAO D M, WANG M. Effects of simulated water stress on photosynthesis rate and WUE of *Fraxinus mandshurica*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, **16**(3): 408-412.

[3] XU D Q. Photosynthetic Efficiency[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002: 163-167.

[4] 沈 亮, 陈 君, 刘 赛, 等. 脱水胁迫和光合日变化对梭梭和白梭梭叶绿素荧光参数的影响[J]. *应用生态学报*, 2015, **26**(8): 2 321-2 328.

SHEN L, CHEN J, LIU S, *et al.* Influence of dehydration and diurnal variation on characteristics of chlorophyll fluorescence of leaves in *Haloxylon ammodendron* and *H. persicum*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, **26**(8): 2 321-2 328.

[5] 杨自辉, 高志海. 荒漠绿洲边缘降水和地下水对白刺群落消长的影响[J]. *应用生态学报*, 2000, **11**(6): 923- 926.

YANG Z H, GAO Z H. Impact of precipitation and underground water level in the edge of oases on growth and decline of *Nitraria tangutorum* community[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, **11**(6): 923- 926.

[6] 邓文红, 赵欣蕊, 张俊琦, 等. 沙蒿(*Artemisia ordosica*)水浸提液对 4 种伴生草本植物的化感作用[J]. *生态学报*, 2019, **39**(15): 5 670-5 678.

DENG W H, ZHAO X R, ZHANG J Q, *et al.* Allelopathic effects of aqueous extracts from *Artemisia ordosica* on four associated herbaceous plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(15): 5 670-5 678.

[7] 苏培玺, 严巧娣. C_4 荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征[J]. *生态学报*, 2006, **26**(1): 75-82.

SU P X, YAN Q D. Photosynthetic characteristics of C_4 des-

ert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(1): 75-82.

[8] 吉小敏, 宁虎森, 梁继业, 等. 不同水分条件下梭梭和多花怪柳苗期光合特性及抗旱性比较[J]. *中国沙漠*, 2012, **32**(2): 399-406.

JIX M, NING H S, LIANG J Y, *et al.* Comparison of drought resistance and photosynthetic characteristics of *Haloxylon ammodendron* and *Tamarix hohenackeri* at seedling stage under different moisture conditions[J]. *Journal of Desert Research*, 2012, **32**(2): 399-406.

[9] 鞠 强, 贡 璐, 杨金龙, 等. 梭梭光合生理生态过程与干旱环境的相互关系[J]. *干旱区资源与环境*, 2005, **19**(4): 201-204.

JU Q, GONG L, YANG J L, *et al.* Interrelation between the process of photosynthetic physiological ecology of *Haloxylon ammodendron* and xeric environment[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2005, **19**(4): 201-204.

[10] 赵长明, 魏小平, 尉秋实, 等. 民勤绿洲荒漠过渡带植物白刺和梭梭光合特性[J]. *生态学报*, 2005, **25**(8): 1 908-1 913.

ZHAO C M, WEI X P, YU Q S, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Nitraria tangutorum* and *Haloxylon ammodendron* in the ecotone between oasis and desert in Minqin, Region, Country[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, **25**(8): 1 908-1 913.

[11] 崔晓阳, 宋金凤, 张艳华. 不同土壤水势条件下水曲柳幼苗的光合作用特征[J]. *植物生态学报*, 2004, **28**(6): 794-802.

CUI X Y, SONG J F, ZHANG Y H. Some photosynthetic characteristics of *Fraxinus mandshurica* seedlings grown under different soil water potentials[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, **28**(6): 794-802.

[12] 吴 芹, 张光灿, 裴 斌, 等. 3 个树种对不同程度土壤干旱的生理生化响应[J]. *生态学报*, 2013, **33**(12): 3 648-3 656.

WU Q, ZHANG G C, PEI B, *et al.* Physiological and biochemical responses to different soil drought stress in three tree species [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(12): 3 648-3 656.

[13] 李合生. 植物生理学及生物化学实验原理与技术[M]. 北京:

- 高等教育出版社,2006.
- [14] 师生波,张怀刚,师 瑞,等. 青藏高原春小麦叶片光合作用的光抑制及 PSⅡ 反应中心光化学效率的恢复分析[J]. 植物生态学报,2014, **38**(4): 375-386.
- SHI S B, ZHANG H G, SHI R, *et al.* Assessment of photosynthetic photo-inhibition and recovery of PSⅡ photochemical efficiency in leaves of wheat varieties in Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(4): 375-386.
- [15] 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): 1 607-1 621.
- [16] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1989, **990**(1): 87-92.
- [17] OXBOROUGH K, BAKER N R. Resolving chlorophyll a fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components-calculation of qP and Fv/Fm-; without measuring Fo-;[J]. *Photosynthesis Research*, 1997, **54**(2): 135-142.
- [18] 单长卷,韩蕊莲,梁宗锁. 干旱胁迫下黄土高原 4 种乡土禾草抗氧化特性[J]. 生态学报,2012, **32**(4): 170-180.
- SHAN C J, HAN R L, LIANG Z S. Antioxidant properties of four native grasses in Loess Plateau under drought stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(4): 170-180.
- [19] 黎燕琼,刘兴良,郑绍伟,等. 岷江上游干旱河谷四种灌木的抗旱生理动态变化[J]. 生态学报,2007, **27**(3): 870-878.
- LI Y Q, LIU X L, ZHENG S W, *et al.* Drought resistant physiological characteristics of 4 shrub species in arid valley of Minjiang River[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(3): 870-878.
- [20] RODIYATI A, ARISOESILANINGSIH E, ISAGI Y, *et al.* Responses of *Cyperus brevifolius* (Rottb.) Hassk. and *Cyperus kyllingia* Endl. to varying soil water availability[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, **53**(3): 259-269.
- [21] 尹 丽,胡庭兴,刘永安,等. 干旱胁迫对不同施氮水平麻疯树幼苗光合特性及生长的影响[J]. 应用生态学报,2010, **21**(3): 569-576.
- YIN L, HU T X, LIU Y A, *et al.* Effect of drought stress on photosynthetic characteristics and growth of *Jatropha curcas* seedlings under different nitrogen levels[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, **21**(3): 569-576.
- [22] 孙小玲,许岳飞,马鲁津,等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应[J]. 植物生态学报,2010, **34**(8): 989-999.
- SUN X L, XU Y F, MA L Y, *et al.* A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(8): 989-999.
- [23] 张明艳,贾 昕,查天山,等. 油蒿(*Artemisia ordosica*)光系统Ⅱ光化学效率对去除降雨的响应[J]. 中国沙漠,2017, **37**(3): 475-482.
- ZHANG M Y, JIA X, ZHA T S, *et al.* PSⅡ photochemical efficiency of *Artemisia ordosica* in response to rainfall exclusion[J]. *Journal of Desert Research*, 2017, **37**(3): 475-482.
- [24] 朱长甫,陈 星,王英典. 植物类胡萝卜素生物合成及其相关基因在基因工程中的应用[J]. 植物生理与分子生物学报,2004, **30**(6): 609-618.
- ZHU C F, CHEN X, WANG Y D. Carotenoid biosynthesis in plants and application of its relative genes in gene engineering[J]. *Acta Photophysiological Sinica*, 2004, **30**(6): 609-618.
- [25] 师生波,刘克彪,张莹花,等. 民勤沙生植物园 4 种云杉属植物光化学特性的趋同适应[J]. 生态学报,2017, **37**(15): 5 039-5 048.
- SHI S B, LIU K B, ZHANG Y H, *et al.* Convergent adaptation of PSⅡ photochemical characteristics of four spruce species growing in Minqin Desert Botanical Garden[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(15): 5 039-5 048.
- [26] 裴 斌,张光灿,张淑勇,等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用的影响[J]. 生态学报,2013, **33**(5): 1 386-1 396.
- PEI B, ZHANG G C, ZHANG S Y, *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): 1 386-1 396.
- [27] ZHANG G C, XIA J B, SHAO H B, *et al.* Grading woodland soil water productivity and soil bioavailability in the semi-arid loess plateau of China[J]. *CLEAN-Soil, Air, Water*, 2012, **40**(2): 148-153.
- [28] ZHANG S Y, ZHANG G C, GU S Y, *et al.* Critical responses of photosynthetic efficiency of goldspur apple tree to soil water variation in semiarid loess hilly area[J]. *Photosynthetica*, 2010, **48**(4): 589-595.
- [29] 钱永强,周晓星,韩 蕾,等. Cd²⁺胁迫对银芽柳 PSⅡ叶绿素荧光光响应曲线的影响[J]. 生态学报,2011, **31**(20): 6 134-6 142.
- QIAN Y Q, ZHOU X X, HAN L, *et al.* Rapid light-response curves of PSⅡ chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Salix leucopithecia* subjected to cadmium-ion stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(20): 6 134-6 142.
- [30] 郭春芳,孙 云,唐玉海,等. 水分胁迫对茶树叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国生态农业学报,2009, **17**(3): 560-564.
- GUO C F, SUN Y, TANG Y H, *et al.* Effect of water stress on chlorophyll fluorescence in leaves of tea plant (*Camellia sinensis*) [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2009, **17**(3): 560-564.
- [31] 李 倩,王 明,王雯雯,等. 华山新麦草光合特性对干旱胁迫的响应[J]. 生态学报,2012, **32**(13): 4 278-4 284.
- LI Q, WANG M, WANG W W, *et al.* Response of photosynthetic characteristics of *Psathyrostachys huashanica* Keng to drought stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(13): 4 278-4 284.
- [32] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**(345): 659-668.