

土壤极端干旱对金银花光合 生理生化特性的影响

赵 洁¹, 郎 莹², 吴 畏³, 张光灿¹, 毕庶刚⁴, 张 才⁵, 张淑勇^{1*}

(1 山东农业大学 林学院, 山东省土壤侵蚀与生态修复重点实验室, 山东泰安 271018; 2 临沂大学 农林科学学院, 山东临沂 276000; 3 水利部淮河水利委员会水土保持处, 安徽蚌埠 233001; 4 山东省烟台市水文局, 山东烟台 264001; 5 乳山市干果站, 山东乳山 264514)

摘 要:为探索金银花(*Lonicera japonica* Thunb.)光合作用对土壤逐渐干旱的响应过程及其与土壤水分的定量关系,以沂蒙山区3年生金银花苗木为试验材料,测定分析其叶片光合作用、叶绿素荧光及抗氧化酶活性等对土壤水分的响应特征,为进一步研究金银花光合效率响应“极端干旱水分阈值-阈值持续-复水恢复”的机制提供依据。结果显示:(1)当 $29.7\% \leq \text{RSWC} \leq 79.6\%$ 时,随着RSWC的降低,叶片的净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)降低,胞间 CO_2 浓度(C_i)逐渐减小, P_n 降低的主要原因是气孔限制;而其非光化学猝灭(NPQ)及抗氧化酶活性逐渐增大,表明金银花叶片主要通过耗热散消除掉PSⅡ过多激发能,同时抗氧化酶活性提高,清除了细胞内过多的活性氧。(2)当 $11.4\% \leq \text{RSWC} \leq 29.7\%$ 时,金银花叶片 P_n 降低伴随着 C_i 增大和 L_s 减小, P_n 降低的主要限制因素转变为非气孔因素,同时其PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)、PSⅡ实际光化学效率($\Phi_{PSⅡ}$)、电子传递效率(ETR)、光化学猝灭(qP)及 NPQ 显著降低,初始荧光(F_0)显著增大,表明此水分范围内PSⅡ遭到破坏,光合电子传递受到抑制;且叶片抗氧化酶活性显著降低,而丙二醛含量显著增大,导致活性氧过量积累,膜系统受到严重破坏。(3)当RSWC为 11.4% 时,叶片 P_n 接近0,植物发生萎蔫,光合机构受损损伤程度最大。研究表明,金银花光合作用由气孔因素限制向非气孔因素限制转折的水分点($\text{RSWC}_{\text{SL-NSL}}$)、 $P_n \approx 0$ 的水分点($\text{RSWC}_{P_n \approx 0}$)以及植物叶片萎蔫水分点($\text{RSWC}_{\text{wilting}}$)分别为 29.7% 、 11.4% 和 11.4% 。

关键词:土壤干旱胁迫;金银花;光合参数;叶绿素荧光;抗氧化酶活性

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Effects of Soil Extreme Drought on Photo-physiological and Photo-biochemical Characteristics of *Lonicera japonica* Thunb.

ZHAO Jie¹, LANG Ying², WU Wei³, ZHANG Guangcan¹,
BI Shugang⁴, ZHANG Cai⁵, ZHANG Shuyong^{1*}

(1 Shandong Provincial Key Laboratory of Soil Erosion and Ecological Restoration, Forestry College of Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China; 2 College of Agriculture and Forestry Science, Linyi University, Linyi, Shandong 276000, China; 3 Soil and Water Conservation Division of Huaihe River Commission of Water Resources Ministry, Bengbu, Anhui 233001, China; 4 Yantai Hydrographic Office, Yantai, Shandong 264001, China; 5 Rushan Dried Fruit Station, Rushan Shandong 264514, China)

Abstract: To explore the responses of photosynthesis in leaves of *Lonicera japonica* to gradually increasing

收稿日期: 2017-08-16; 修改稿收到日期: 2017-10-13

基金项目: 国家自然科学基金(31500511, 31700553); 山东省自然科学基金(ZR2015CL044)

作者简介: 赵 洁(1992—), 女, 硕士, 主要从事植被生态修复方面的研究。E-mail: zhaojie08zj@163.com

* 通信作者: 张淑勇, 博士, 硕士导师, 主要从事土壤生态与植被恢复方面的研究。E-mail: zhsy@sdau.edu.cn

soil drought stress and the quantitative relationships between photosynthesis and soil moisture, we selected three-year-old *L. japonica* grown on Yimeng Mountain as the experimental material. The response characteristics of photosynthesis, chlorophyll fluorescence and antioxidant enzyme activities in leaves of *L. japonica* to soil water were measured and analyzed. The results showed that: (1) When the RSWC was in the range of 29.7%—79.6%, P_n and T_r decreased following with the decreasing of intercellular CO_2 concentration (C_i) gradually, indicating that the reduction of P_n was mainly caused by stomatal limitation. While non-photochemical quenching (NPQ), antioxidase activity increased, indicating that with decreasing RSWC, the redundant excitation energies in PS II were removed by thermal dissipation in leaves of *L. japonica*, and the antioxidant enzyme activities were improved to scavenge the excess ROS. (2) When the water drought stress was in the range of 11.4%—29.7%, P_n decreased obviously with C_i increasing obviously and L_s decreasing, indicating the limiting factor causing the reduction of P_n was non-stomatal limitation. The maximal photochemical efficiency of PS II in the dark (F_v/F_m), actual photochemical efficiency of PS II in the light (Φ_{PSII}), electron transport rate (ETR), photochemical quenching (qP) and NPQ decreased, and minimal fluorescence (F_o) increased obviously, indicating that the PS II was damaged and the photosynthetic electron transport was inhibited. Antioxidase activities decreased, and content of malondialdehyde (MDA) increased significantly, indicating that the activities of the antioxidant enzymes declined and the cell membrane was destroyed. (3) When the RSWC was 11.4%, P_n was about zero, and plant wilted, the photosynthetic mechanism was damaged mostly in this water range. In conclusion, the three critical moisture thresholds of plant normal growth and re-watering ($RSWC_{SL-NSL} = 29.7\%$, $RSWC_{P_n \approx 0} = RSWC_{wilt} = 11.4\%$) was clarified, which provided an experimental basis for the research on the mechanism of photosynthetic efficiency in leaves of *L. japonica* to severe drought and re-watering.

Key words: soil extreme drought; *Lonicera japonica* Thunb.; photosynthetic parameters; chlorophyll fluorescence; antioxidant enzyme activity

光合作用是植物生长的基础,是植物生产力构成的主要因素^[1]。华北平原作为中国气候敏感的典型区域之一,近年来受气候变化、降雨格局分布不均的影响,土壤极端干旱日益频发,严重影响植物的光合作用,导致光合效率降低,植物生产力低下^[2]。同时干旱可引起植物体内发生一系列的生理代谢反应,从而产生代谢和植物的可逆性抑制,极端干旱则会引起植株不可逆的伤害甚至死亡^[3]。植物的抗旱能力决定着植物对干旱逆境的适应性。植物的抗旱性不仅表现为逆境中的生长、生存能力,还体现在干旱解除后植物的自我恢复能力^[4]。

在干旱胁迫初期植物叶片水势降低、气孔关闭,降低了 CO_2 的摄取量与光合作用效率,光合机构未受到损伤;随着干旱胁迫的加剧,植物叶片的光合系统和功能受损,抑制植物生长并引起外观形态和生物量的变化。同时,植物体内的抗氧化酶系统受到损伤,抗氧化酶活性降低,导致植物体内自由基过剩,植物细胞质膜损伤,甚至会致使植物死亡^[5-10]。干旱对植物的影响日益突出,但阶段性或临时性的干旱,因为时间较短,对植物的破坏性较小,很容易被频繁的降水所解除^[11]。因此,干旱胁迫对植物叶片的破坏性与干旱水分点以及干旱持续的时间有关。

金银花 (*Lonicera japonica* Thunb.) 是沂蒙山区常见的适生树种之一,仅山东平邑县种植面积就达 45 万 hm^2 ,具有较高的药用价值、绿化价值和较强水土保持抗旱能力,目前被广泛应用于植被恢复与绿化建设工程中。目前关于金银花的研究多集中于其生物学特性、药用开发利用价值和栽培技术等方面^[12-14]。但对金银花光合作用等生理学过程及其在持续干旱下变化特征的研究甚少。本研究以 3 年生金银花苗木为试验材料,测定其在多级连续水分梯度下的光合作用响应过程、叶绿素荧光参数以及抗氧化酶活性参数变化情况,明确金银花在极端干旱逆境下光合生理生化过程的响应特征,并由此确定 3 个水分阈值点(气孔因素向非气孔因素限制的转折水分点 $RSWC_{SL-NSL}$, $P_n \approx 0$ 的水分点 $RSWC_{P_n \approx 0}$, 植物叶片萎蔫水分点 $RSWC_{wilt}$),为以后开展金银花光合效率响应“极端干旱水分阈值-阈值持续-复水”的机制研究,确定金银花较高生产力的复水阈值提供试验依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验地位于山东农业大学林学实验站(35°38′

~36°33'N, 116°02'~117°59'E), 试验地属暖温带半湿润大陆性季风气候, 多年平均降水量 741.8 mm, 降雨多集中在 7~9 月份; 年平均气温 12.9 °C, ≥10 °C 年积温在 2 350~4 777 °C, 无霜期 202 d。

1.2 试验材料

选用平邑县金银花苗圃中 3 年生金银花品种‘沂蒙 3 号’苗木为试验材料。2016 年 3 月 20 日, 在大棚中选取健康、无病虫害、生长势一致的金银花幼苗 18 株, 用湿草包裹根部以保护根部和防止水分过度散失。并于当天栽植到试验地温室大棚的花盆中 (每盆 1 株, 盆内径 60 cm, 深 60 cm), 并置于 60 cm 深的沟槽内, 使盆内表层土壤与盆外表层土壤保持齐平, 以使花盆中土壤的温度与地温基本一致。苗木栽植前, 对苗木根系和枝条进行修剪, 在进行正常水分管理 60 d 后, 从 18 株苗木中挑选生长势一致的金银花苗木 5 株, 苗木平均株高 (50±2.5) cm, 测定分析不同土壤水分条件下金银花苗木光合生理生化指标。苗木盆栽土壤为褐土, 用环刀法测的土壤容重 (ρ) 为 (1.25±0.2) g/cm³, 平均田间持水量 (field capacity, FC) 为 (27.4%±1.1)%^[15]。

1.3 土壤水分控制与测定

观测阶段为 6~7 月份, 采用人工灌水与植物自然耗水相结合的方法, 即控水试验开始前, 先将金银花苗木浇透水, 从控水第 1 天开始起不再进行水分的补充, 每隔 2 d 进行观测 1 次, 直到植物凋萎 ($P_n \approx 0$)。采用烘干法和 TDR 相结合的方法测定并计算得到了 11 个土壤水分梯度^[16-17], 其土壤相对含水量 (RSWC) 分别为 89.0%、83.5%、79.6%、70.5%、55.1%、47.4%、36.4%、29.7%、24.0%、18.6% 和 11.4%。

1.4 叶片生理生化参数测定

1.4.1 光合气体交换参数 光合作用参数的测定与土壤水分测定同步进行。实验选择在气候稳定的 7 月份 (2017 年 7 月 5 日) 于晴朗天气下进行, 测定时间为上午 8:30~11:00, 测定前从 5 株金银花苗木中上部选 3~4 片生长健壮的向阳成熟叶片进行标记。采用 CIRAS-2 型便携式光合测定系统 (英国 PPS 公司) 进行金银花叶片光合作用光响应过程参数的测定。测定时, 使用 CO₂ 钢瓶控制光合仪叶室 CO₂ 浓度为 (380±5.0) μmol·mol⁻¹, 大气温度为 (26±2) °C, 相对湿度为 (58±4.0)%。利用人工光源 (LED) 把光量子通量密度 (PPFD; μmol·m⁻²·s⁻¹) 分别控制在 1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50 和 0 μmol·

m⁻²·s⁻¹ 等 13 个水平, 每个光强水平维持 120 s 后读数, 每片叶重复 3~4 次, 取平均值。仪器自动记录净光合速率 (P_n ; μmol·m⁻²·s⁻¹)、光量子通量密度 (PPFD; μmol·m⁻²·s⁻¹)、蒸腾速率 (T_r ; mmol·m⁻²·s⁻¹)、气孔导度 (G_s ; mmol·m⁻²·s⁻¹)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i ; μmol·mol⁻¹)、大气 CO₂ 浓度 (C_a ; μmol·mol⁻¹) 等参数。然后依据以上数据按公式计算叶片水分利用效率 (WUE ; μmol·mmol⁻¹) 和气孔限制值 (L_s ; %)^[18]。 $WUE = P_n/T_r$, $L_s = 1 - C_i/C_a$ 。另外, 利用已测 RSWC 及 P_n 光响应数据, 基于直角双曲线修正模型计算每个水分梯度下的光饱和点 (light saturation point (LSP), μmol·m⁻²·s⁻¹)^[19-20], 由此可得到各土壤水分梯度下 LSP 时的 P_n 、 WUE 、 G_s 、 C_i 、 L_s 等光合作用参数。

1.4.2 叶绿素荧光参数 在测定光合作用参数的同时, 选择与测定光合作用一致的叶片, 应用脉冲调制式荧光系统 (FMS2.02 型, 英国 Hansatech 公司), 活体测定金银花叶片的叶绿素荧光参数初始荧光 (F_o)、暗适应下最大荧光 (F_m)、实际荧光产量 (F_s)、光下最大荧光 (F_m')、光下最小荧光 (F_o') 和电子传递速率 (ETR)。然后, 根据 Rohacek^[21] 公式计算 PSII 的最大光化学效率 [$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$]、PSII 的实际光化学效率 [$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$]、光化学淬灭系数 [$qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$] 和非光化学淬灭系数 [$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$]。

1.4.3 抗氧化酶活性 各水分处理金银花叶片超氧化物歧化酶 (SOD) 活性采用氮蓝四唑还原法测定, 过氧化物酶 (POD) 活性采用愈创苯酚法测定, 过氧化氢酶 (CAT) 活性采用紫外分光光度计法测定, 丙二醛 (MDA) 含量采用硫代巴比妥酸测定^[22]。

1.5 数据分析

试验数据采用 Excel 2003 进行处理, 利用 SPSS19.0 进行单因素方差分析, 并采用 LSD 检验和 Duncans 检验进行差异显著性检验 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 金银花叶片光合作用特征参数对土壤水分的响应

金银花叶片的 P_n 和 T_r 对 RSWC 均表现出明显的阈值响应, 即随着 RSWC 降低, P_n 和 T_r 均表现出先增大后持续减小的趋势 (图 1, a、b)。其中, 当

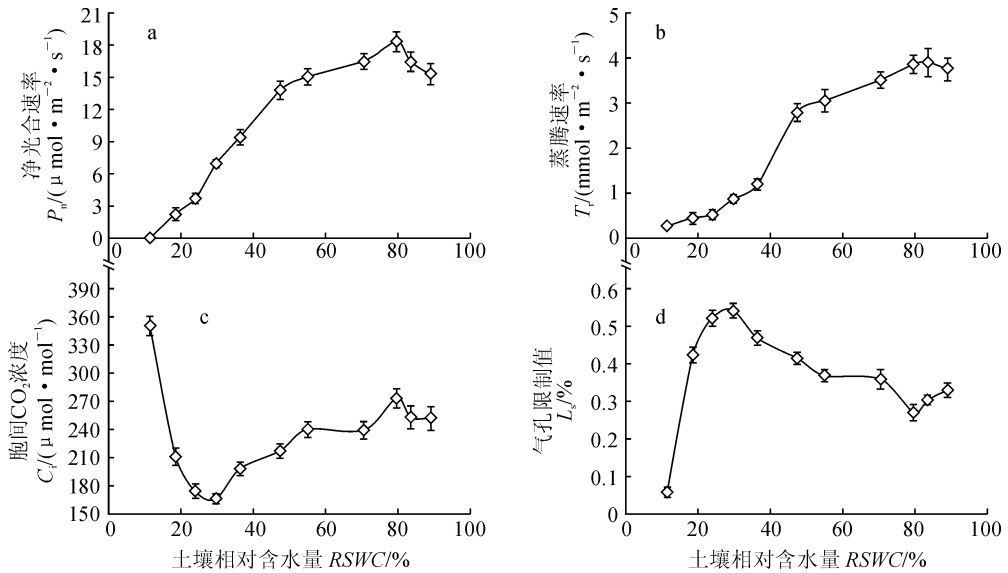


图1 金银花光合气体交换参数对土壤水分变化的响应

Fig.1 Response of photosynthetic gas exchange parameters to relative soil water content (RSWC) in leaves of *L. japonica*

29.7% ≤ RSWC ≤ 89.0% 时, P_n 和 T_r 均随着 RSWC 的降低先缓慢增加, 达到最大值后持续减小, P_n 和 T_r 分别在 RSWC 为 79.6% 和 RSWC = 83.5% 时达到最大值 ($18.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $3.9 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); 当 RSWC ≤ 29.7% 时, 随着 RSWC 的降低, 各水分梯度下 P_n 和 T_r 不断减小且差异性显著 ($P < 0.05$)。这表明随着干旱胁迫的加剧, 金银花植株的光合、蒸腾能力均会明显降低, 尤其当 RSWC ≤ 29.7% 时, P_n 和 T_r 降低幅度较大, 植株的光合、蒸腾作用受到明显抑制, 并且当 RSWC 为 11.4% 时, P_n 接近 0, 此时金银花叶片无法通过光合作用进行干物质的积累。

同时, 随着 RSWC 逐渐降低, 金银花叶片胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和气孔限制值 (L_s) 对 RSWC 表现出相反响应规律 (图 1, c、d)。其中, 当 RSWC = 29.7% 时, 随着 RSWC 的降低, C_i 先升高后降低, 而 L_s 先降低后升高。此时金银花光合速率的降低主要是由气孔限制造成的。当 RSWC ≤ 29.7% 时, 随着 RSWC 降低, C_i 持续升高, L_s 持续降低且差异显著 ($P < 0.05$)。根据气孔限制机制理论^[23]可以推测, 土壤相对含水量 29.7% 是金银花叶片净光合速率降低的限制因素由气孔因素转变为非气孔因素限制的土壤水分转折点。

2.2 金银花叶片叶绿素荧光参数对土壤水分的响应

首先, 随着 RSWC 的降低, 金银花叶片 F_0 先略

有减小后不断增大, 而其 F_v/F_m 先保持相对平稳后迅速不断减小 (图 2, a、b)。其中, 当 29.7% ≤ RSWC ≤ 89.0% 时, 各水分梯度下的 F_0 没有显著差异 ($P > 0.05$), F_v/F_m 基本保持在 0.8 左右; 而当 RSWC ≥ 29.7% 时, F_0 显著增大, 同时 F_v/F_m 显著减小 ($P < 0.05$)。表明当 RSWC ≤ 29.7% 时, 金银花叶片 PS II 遭到了破坏或发生可逆失活, 原初光能的转化效率降低, 产生光抑制。

其次, 随着 RSWC 的降低, 金银花叶片 Φ_{PSII} 和 ETR 均表现为先增大后持续减小的趋势 (图 2, c、d)。其中, 当 29.7% ≤ RSWC ≤ 89.0% 时, 各水分梯度下的 Φ_{PSII} 和 ETR 无显著差异 ($P > 0.05$); 当 RSWC ≤ 29.7% 时, Φ_{PSII} 和 ETR 随着 RSWC 的降低而显著减小。表明 RSWC 低于 29.7% 以后, 金银花叶片的 PS II 原初光能转换效率和光合电子传递效率明显受到抑制。

再次, 如图 2, e、f 所示, 金银花叶片 qP 和 NPQ 对 RSWC 均表现出明显的阈值响应特征。其中, 在 RSWC 为 79.6% 时, qP 达到最大值 (0.601), 电子传递的光能份额最大; 在 RSWC 为 47.4% 时, NPQ 达到最大值 (0.891), 金银花叶片通过最大限度的热耗散维持光合结构 PS II 正常; 在低于上述两个临界水分点时, 金银花叶片 qP 、 NPQ 均呈现下降趋势, 且当 RSWC ≤ 29.7% 时均显著减小 ($P < 0.05$)。以上结果说明在一定的干旱胁迫条件下, 金银花植株可通过热耗散机制有效地抵御逆境环境胁迫。

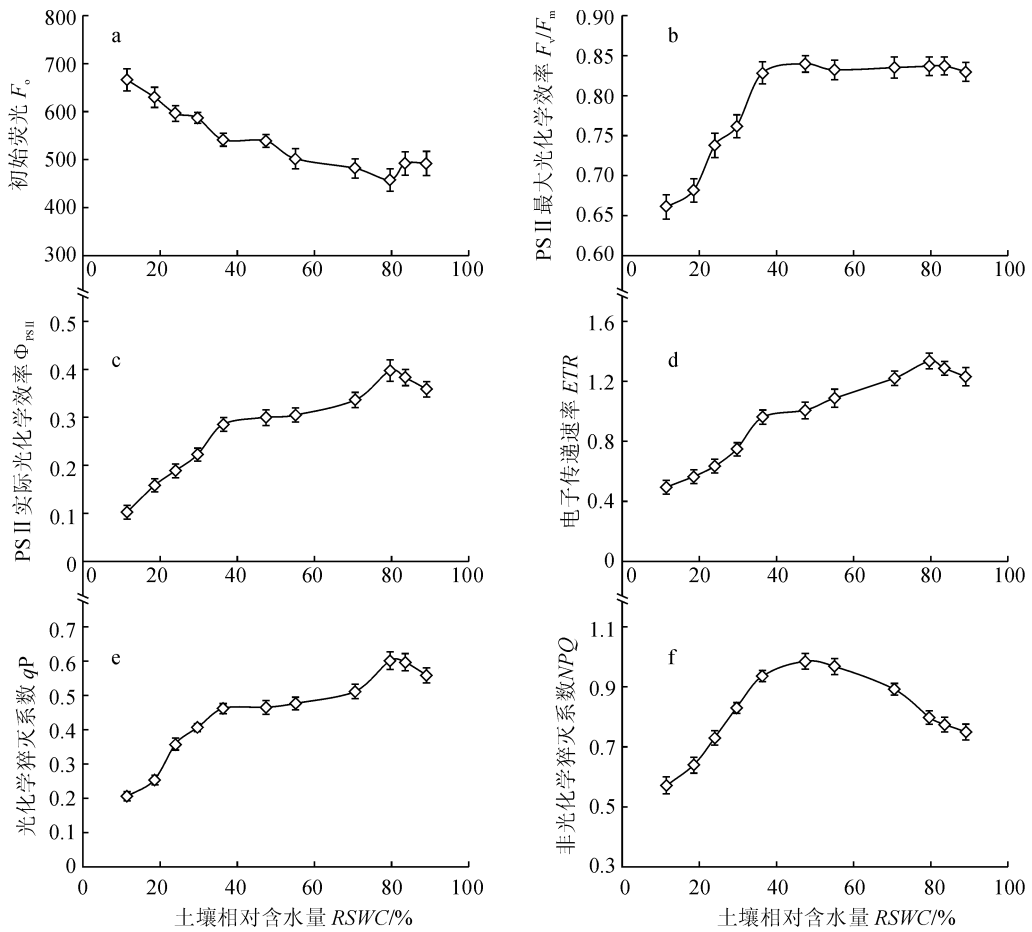


图 2 金银花叶绿素荧光参数对土壤水分变化的响应

Fig. 2 Response of chlorophyll fluorescence parameters to relative soil water content (RSWC) in leaves of *L. japonica*

迫;但当干旱胁迫加重时,植株光合结构受到破坏,热耗散保护机制也受到严重影响。

2.3 金银花叶片抗氧化酶活性对土壤水分的响应

由图 3,A~C 可知,金银花叶片 SOD、POD 和 CAT 活性对 RSWC 均有阈值响应特征。其中,随着干旱胁迫加剧(即 $RSWC \leq 79.6\%$),叶片 SOD、POD 和 CAT 活性均表现为先增大后减小的趋势,并且均在 RSWC 为 36.4% 时达到最大值,此时 SOD、POD 和 CAT 活性分别为 283 U/g、152 U/g 和 1 870 U/g,其活性分别比它们在植物光合作用最适水分点($RSWC = 79.6\%$)显著提高了 124.6%、92.4% 和 113.7%。同时,金银花叶片 MDA 含量先显著降低后逐渐升高,并在 RSWC 分别为 79.6% 和 11.4% 时达到最低值和最高值(图 3,D)。以上结果说明金银花叶片在适度干旱胁迫下可通过提高自身抗氧化酶活性,抵抗逆境环境对植物体的毒害作用;但随着干旱胁迫加重(即 $RSWC \leq 29.7\%$),SOD、POD 和 CAT 活性显著减小,而同期 MDA 含量显著增大,叶片自身活性氧的

酶促清除能力严重下降,导致活性氧的大量积累,内膜系统受到严重的氧化损伤。

3 讨论

土壤水分是通过影响植物光合作用、蒸腾作用、有机物质运输、渗透调节、叶绿素荧光等生理生态过程而对植物产生作用^[24]。通过测定多级土壤水分梯度下金银花光合参数、叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性等指标,可以很好地反映植物对干旱逆境的抗性强弱^[25]。大量研究表明,土壤水分胁迫引起植物 P_n 降低的气孔和非气孔限制因素可以根据植物叶片 C_i 和 L_s 的变化方向来判断^[26]。本研究发现,干旱胁迫下($29.7\% \leq RSWC \leq 79.6\%$),金银花叶片 P_n 降低的同时伴随着 C_i 降低和 L_s 升高,此时 F_0 基本保持在较低水平,各水分梯度下 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、ETR 差异不显著且水平较高, NPQ 随 RSWC 的减小而增大,同时抗氧化酶 SOD、POD、CAT 的活性基本维持相对较高的水平。表明在此水分范围内,植物感应到外部干旱环境而关闭部分气孔,使进

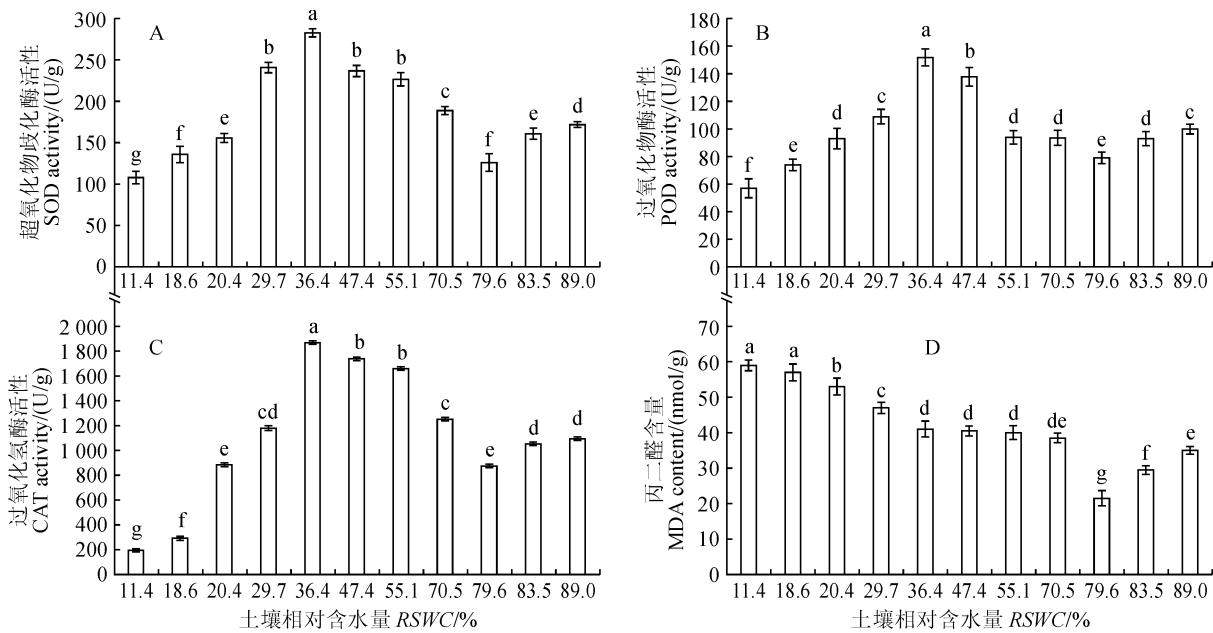


图3 金银花叶片抗氧化酶活性和丙二醛含量对土壤水分变化的响应

Fig. 3 Response of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) activities and malondialdehyde (MDA) content in leaves of *L. japonica* to relative soil water content (RSWC)

入 CO₂ 减少,金银花光合作用的光破坏防御机制启动,向 PSⅡ 反应中心的电子传递效率降低,植物自身热耗散能力增大,耗散过剩的光能,保护光合系统不受损伤;同时抗氧化酶机制保持相对稳定状态,使植物细胞内活性氧的产生与清除处于动态平衡中,保护细胞膜透性。因此,此时 P_n 降低的主要因素是控制气孔开闭程度的气孔限制因素。

当干旱胁迫加重时($RSWC \leq 29.7\%$),金银花叶片 P_n 显著降低 ($P < 0.05$),同时 C_i 增大和 L_s 减小。此时 F_o 显著增大, F_v/F_m 、 $\Phi_{PSⅡ}$ 、ETR、 qP 、NPQ 显著减小 ($P < 0.05$)。在此水分范围内,随着干旱胁迫的加重,金银花植株自身热耗散能力受到抑制,致使反应中心激发能过剩而破坏了光合机构,同时光合系统的反应中心开放水平和电子传递效率降低,导致光能转换效率降低,光抑制程度显著增大;同时,在此水分范围内,叶片 POD、SOD、CAT 活性显著下降,MDA 含量显著增加 ($P < 0.05$),此时植物体内抗氧化酶机制被打破,清除活性氧的能力降低,活性氧积累导致光合色素严重降解和膜质过氧化,光合机构的膜系统受到严重破坏。因此,此时造成 P_n 降低的主要原因是光合机构破坏为主导的非气孔限制因素。

已有研究表明,不同植物关键生理过程对水分的需求不同,复水后植物生理过程的恢复与干旱水分点及其持续时间有关^[27]。且不同植物对水分敏

感性 and 抗旱能力均有差距,因此植物正常生长对水分的需求也不同^[28]。因此,如何立足于植物关键生理过程,确定复水的干旱阈值,是建立高效用水适应性措施体系亟待解决的科学问题之一。研究表明 $RSWC_{SL-NSL}$ 是植物由气孔限制转变为光合机构、酶活性破坏或不可逆性失活的非气孔限制的关键水分点,不少学者将气孔机理-非气孔机理转折水分点做为维持植物正常生长的最低水分阈值点^[29]。本研究发现,当 RSWC 为 29.7% 时,金银花叶片内在光合机理发生转变,此水分点也是维持金银花正常生产力的最低水分阈值点。随着干旱胁迫继续加重,当 RSWC 为 11.4%,金银花 P_n 接近 0,金银花无法通过光合作用进行光合生产和有机物的积累,此时 F_v/F_m 、 $\Phi_{PSⅡ}$ 、ETR、 qP 均达到最低值,光合系统被破坏,光抑制现象显著;抗氧化酶机制完全被破坏,POD、SOD、CAT 活性减小到最小值,MDA 含量增大到最大值,活性氧大量积累,引起生物膜结构和功能受到破坏。此水分点下植物光合作用基本停止,植物趋于死亡。试验同时观测到植物外部形态此时发生萎蔫甚至枯落 ($RSWC_{P_n \approx 0} = RSWC_{wilting}$)。本试验确定了 3 个水分阈值点是金银花植株关键生理过程的重要水分点,可为开展金银花光合效率响应“极端干旱水分阈值-阈值持续-复水恢复”的机制研究提供科学依据。

参考文献：

[1] 叶波, 吴永波, 邵维, 等. 高温干旱复合胁迫及复水对构树 (*Broussonetia papyrifera*) 幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学杂志, 2014, **33**(9): 2 343-2 349.
YE B, WU Y B, SHAO W, *et al.* Effects of combined stress of elevated temperature and drought and of re-watering on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Broussonetia papyrifera* seedlings[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(9): 2 343-2 349.

[2] 安雪丽, 王前锋, 莫新宇, 等. 华北地区农业干旱灾害变化特征[J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 2016, **52**(5): 591-596.
AN X L, WANG Q F, MO X Y, *et al.* Characteristics of agricultural drought disaster in Northern China[J]. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science Edition)*, 2016, **52**(5): 591-596.

[3] 田又升, 王志军, 于航, 等. 干旱胁迫对不同抗旱性棉花品种抗氧化酶活性及基因表达的影响[J]. 西北植物学报, 2015, **35**(12): 2 483-2 490.
TIAN Y S, WANG Z J, YU H, *et al.* Response of antioxidant enzyme activities and gene expression in different drought resistance cotton varieties under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, **35**(12): 2 483-2 490.

[4] 杨文权, 顾沐宇, 寇建村, 等. 干旱及复水对小冠花光合及叶绿素荧光参数的影响[J]. 草地学报, 2013, **21**(6): 1 130-1 135.
YANG W Q, GU M Y, KOU J C, *et al.* Effects of drought and rewatering on the photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Coronilla varia* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2013, **21**(6): 1 130-1 135.

[5] 崔秀妹, 刘信宝, 李志华, 等. 不同水分胁迫下水杨酸对分枝期扁蓿豆生长及光合生理的影响[J]. 草业学报, 2012, **21**(6): 82-93.
CUI X M, LIU X B, LI Z H, *et al.* Effects of salicylic acid on growth and photosynthetic characteristics of *Melilotoides ruthenica* in branching stage under different water stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, **21**(6): 82-93.

[6] 温翠平, 李威, 漆智平, 等. 水分胁迫对王草生长的影响[J]. 草业学报, 2012, **21**(4): 72-78.
WEN C P, LI W, QI Z P, *et al.* Effect of water stress on the growth of kinggrass[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, **21**(4): 72-78.

[7] DAI Y J, SHEN Z G, LIU Y, *et al.* Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of tetrastigma hemsleyanum diels et gilg[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **65**(2-3): 177-182.

[8] LI H, ZHANG G C, XIE H C, *et al.* The effects of the concentrations of phenol solutions on photosynthetic physiological parameters of *Salix babylonica* L [J]. *Photosynthetica*, 2015, **53**(3): 430-435.

[9] 姚庆群, 谢贵水. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制[J]. 热带农业科学, 2005, **25**(4): 80-85.
YAO Q Q, XIE G S. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation under drought stress[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2005, **25**(4): 80-85.

[10] 张宝, 李越, 刘双智, 等. 干旱胁迫对3种木本植物酶活性的影响[J]. 防护林科技, 2016, (5): 61-63.
ZHANG B, LI Y, LIU S Z, *et al.* Effects of drought stress on activity of enzyme for three kinds of woody plant[J]. *Protection Forest Science & Technology*, 2016, (5): 61-63.

[11] 叶波, 吴永波, 邵维, 等. 高温干旱复合胁迫及复水对构树 (*Broussonetia papyrifera*) 幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学杂志, 2014, **33**(9): 2 343-2 349.
YE B, WU Y B, SHAO W, *et al.* Effects of combined stress of elevated temperature and drought and of re-watering on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Broussonetia papyrifera* seedlings[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(9): 2 343-2 349.

[12] 严雪龙, 孟爱平, 濮社班. 金银花抗炎免疫活性研究进展[J]. 中国野生植物资源, 2016, **35**(2): 41-44.
YAN X L, MENG A P, PU S B. Research progress on activities of anti-inflammation and immunity from the flower of *Lonicera japonica* Thunb [J]. *Chinese Wild Plant Resources*, 2016, **35**(2): 41-44.

[13] 刘美杰. 金银花栽培技术及效益分析[J]. 园艺与种苗, 2012, (10): 20-22.
LIU M J. Cultivation techniques of *Lonicera japonica* Thunb. and its benefit analysis[J]. *Horticulture & Seed*, 2012, (10): 20-22.

[14] 周凤琴, 李佳, 冉蓉, 等. 我国金银花主产区种质资源调查[J]. 现代中药研究与实践, 2010, (3): 21-25.
ZHOU F Q, LI J, RAN R, *et al.* Investigate on the germplasm resources for main produce area of *Flos Loniceræ Japonicæ* in China [J]. *Research and Practice on Chinese Medicines*, 2010, (3): 21-25.

[15] 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): 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.

[16] 张淑勇, 夏江宝, 张光灿, 等. 黄刺玫叶片光合生理参数的土壤水分阈值响应及其生产力分级[J]. 生态学报, 2014, **34**(10): 2 519-2 528.
ZHANG S Y, XIA J B, ZHANG G C, *et al.* Threshold

effect of soil moisture on photosynthetic and physiological parameters in *Rosa xanthina* L. and its photosynthetic productivity classification[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(10):2 519-2 528.

[17] 郎 莹,汪 明. 春夏两季连翘光合作用的土壤水分阈值效应及生产力分级[J]. 林业科学, 2016,**52**(2):38-46.

LANG Y, WANG M. Threshold effect of photosynthesis in *Forsythia suspense* to soil water and its photosynthetic productivity grading in spring and summer[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016,**52**(2):38-46.

[18] LANG Y, WANG M, XIA J B, *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthetic gas exchange traits and chlorophyll fluorescence in *Forsythia suspensa* [J]. *Journal of Forestry Research*, 2017,(4):1-9.

[19] LANG Y, WANG M, ZHANG G C, *et al.* Experimental and simulated light responses of photosynthesis in leaves of three tree species under different soil water conditions[J]. *Photosynthetica*, 2013,**51**(3): 370-378.

[20] 郎 莹,张光灿,张征坤,等. 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟[J]. 生态学报, 2011,**31**(16): 4 499-4 508.

LANG Y, ZHANG G C, ZHANG Z K, *et al.* Light response of photosynthesis and its simulation in leaves of *Prunus sibirica* L. under different soil water conditions[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011,**31**(16): 4 499-4 508.

[21] ROHACEK K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning and mutual relationships [J]. *Photosynthetica*, 2002,**40**(1):13-29.

[22] 闻志彬,张明理. 干旱胁迫对 2 种光合类型 C₄ 荒漠植物叶片光合特征酶和抗氧化酶活性的影响[J]. 西北植物学报, 2015,**35**(9):1 815-1 822.

WEN Z B, ZHANG M L. C₄ photosynthetic enzymes and antioxidant enzymes activities in two photosynthetic subtypes of C₄ desert plants under soil drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015,**35**(9):1 815-1 822.

[23] 郎 莹,汪 明. 春、夏季土壤水分对连翘光合作用的影响[J]. 生态学报, 2015, **35**(9): 3 043-3 051.

LANG Y, WANG M. Effects of soil water on photosynthesis of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl. in spring and summer [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(9):3 043-3 051.

[24] 王 飞,刘世增,康才周,等. 干旱胁迫对沙地云杉光合、叶绿素荧光特性的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2017,(1): 142-147.

WANG F, LIU S Z, KANG C Z, *et al.* Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Picea mongolica* [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2017,(1):142-147.

[25] 余莉琳,裴宗平,常晓华,等. 干旱胁迫及复水对 4 种矿区生态修复草本植物生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2013, **41**(7):362-364.

[26] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.

[27] GRZESIAK M T, HURA T, GRZESIAK S, PILARSKI J. Effect of drought stress on leaf optical properties in drought-resistant and drought-sensitive maize and triticale genotypes [J]. *Photosynthetica*, 2009,**47**(4): 635-637.

[28] 闻志彬,莱孜提库里库,张明理. 干旱胁迫对 3 种不同类型荒漠植物叶绿体和线粒体超微结构的影响[J]. 西北植物学报, 2016, **36**(6):1 155-1 162.

WEN Z B, KULIKU L, ZHANG M L. Effect of soil drought stress on the ultramicrostructures of chloroplasts and mitochondria in Three desert plants with different photosynthetic types[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(6):1 155-1 162.

[29] 张光灿,刘 霞,贺康宁. 黄土半干旱区刺槐和侧柏林地土壤水分有效性及生产力分级研究[J]. 应用生态学报, 2003, **14**(6):858-862.

ZHANG G C, LIU X, HE K N, *et al.* Grading of *Robinia pseudoacacia* and *Platycladus orientalis* woodland soil's water availability and productivity in semi-arid region of Loess Plateau[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, **14**(6):858-862.

(编辑:裴阿卫)