

调亏灌溉对绿洲干旱环境下辣椒 叶片光合特性的影响

黄海霞^{1,2}, 韩国君^{1,3}, 陈延昭^{1,3}, 郭艳红^{1,3}, 陈年来^{1,3}

(1. 甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃农业大学林学院, 甘肃 兰州 730070;

3. 甘肃农业大学资源与环境学院, 甘肃 兰州 730070)

摘 要: 以制干辣椒品种美国红为试验材料, 在石羊河下游干旱绿洲大田条件下, 设置 3 个调亏处理(轻度、中度、重度调亏)和正常灌水, 研究结果盛期叶片气体交换和叶绿素荧光参数的变化规律, 为辣椒水分管理提供理论参考。结果表明, 在正常灌水、轻度调亏条件下, 光合速率和蒸腾速率日变化分别呈双峰和单峰曲线, 在中度和重度调亏下均呈单峰曲线。调亏灌溉使叶片的光合速率、蒸腾速率、气孔导度显著降低, 随着调亏程度的增加, 光合下降过程中非气孔限制因素作用的时间提前和延长, 叶片水分利用效率显著降低。轻度调亏对叶片光合色素含量和 PS II 荧光参数的影响不显著; 中度调亏下, 叶绿素含量显著降低, 类胡萝卜素含量下降不明显, PS II 潜在活性和量子产额显著降低, PS II 反应中心的光化学活性受到了明显抑制, 最大光化学效率和电子传递速率无明显变化, 非光化学猝灭系数显著升高, 热耗散对光合机构起到了重要的保护作用; 重度调亏对光合色素含量、气体交换参数和叶绿素荧光参数的影响均达显著水平, PS II 系统受到明显损伤。该时期轻度调亏对辣椒叶片 PS II 系统影响不显著, 在降低光合速率的同时, 更大幅度地降低了蒸腾速率, 提高了叶片水分利用效率, 可以实现节水增效。

关键词: 调亏灌溉; 辣椒; 气体交换; 叶绿素荧光参数

中图分类号: S641.3 文献标志码: A 文章编号: 1000-7601(2013)04-0108-06

Effect of regulated deficit irrigation on photosynthetic characteristics of *Capsicum annuum* in dry oasis environment

HUANG Hai-xia^{1,2}, HAN Guo-jun^{1,3}, CHEN Yan-zhao^{1,3}, GUO Yan-hong^{1,3}, CHEN Nian-lai^{1,3}

(1. Gansu Provincial Key Lab of Aridland Crop Science, Lanzhou, Gansu 730070, China;

2. Forestry College of Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China;

3. Resource and Environment College of Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: Three deficit irrigation treatments (light, moderate and severe deficit irrigation) and normal irrigation as control were tested on Meiguohong (dried variety of *Capsicum annuum*) in the field of dry oasis in the lower reaches of Shiyanghe River in attempt to investigate the effects of deficit regulated irrigation (RDI) on gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics at flourishing stage of *Capsicum annuum*, and to provide some theoretical reference for water management of *Capsicum annuum*. The results showed that the diurnal variation curves of net photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (Tr) demonstrated two-peak and one-peak curve respectively under normal irrigation (CK) and light regulated deficit irrigation (LD), and showed one-peak curve under moderate regulated deficit irrigation (MD) and severe deficit irrigation (SD). RDI significantly reduced P_n , Tr and stomatal conductance (G_s). With the increase of water deficit, the non-stomatal limitation of photosynthesis appeared earlier and prolonged, causing significant reduction in water use efficiency. The effect of LD on the content of photosynthetic pigment and chlorophyll fluorescence parameters was not significant. Under MD treatment, the content of chlorophyll decreased significantly, but the content of carotenoid had not obvious decrease. Potential activity of PS II and quantum yield of PS II decreased significantly, indicating re-

收稿日期: 2012-08-22

基金项目: “十一五”国家科技支撑计划课题(2007BAD881307); 甘肃农业大学科技创新基金项目(GAU-CX1019)

作者简介: 黄海霞(1974—), 女, 甘肃民勤人, 博士, 副教授, 研究方向为植物生态学。E-mail: hhx@gsau.edu.cn。

通讯作者: 陈年来(1962—), 男, 甘肃民勤人, 博士, 教授, 研究方向为植物生态学。E-mail: chenml@gsau.edu.cn。

markable inhibition in photochemical activity of PS II; The maximum photochemical efficiency of PS II and electric transport rate had no obvious change but non-photochemical quenching increased noticeably, which indicated that heat dissipation played important role in the protection of photosynthetic apparatus. The effects of SD on photosynthetic pigment content, gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters were significant, and the PS II system was severely damaged. The LD treatment had no significant affect on photosystem II, but improved WUE and substantially decreased T_r than P_n , which may lead to the improvement of water use efficiency.

Keywords: deficit irrigation; *Capsicum annuum*; gas exchange; chlorophyll fluorescence parameters

水资源短缺严重威胁着我国经济和社会发展、粮食安全和生态安全^[1],干旱胁迫所导致的作物减产超过其他环境胁迫所造成减产的总和。石羊河下游属资源型缺水地区,缓解经济发展和生态保护矛盾的出路在于建设节水型社会。实现节水型社会目标在很大程度上依赖于农业节水,关键在于提高农田水分利用效率^[2]。调亏灌溉通过在作物生长发育的某些阶段主动施加一定的水分胁迫,影响光合产物向不同组织器官的分配,调节作物的生长进程,能够全面提高农作物的水分生产力^[3]。

作物产量形成的生理基础是光合作用,光合作用是对水分胁迫最敏感的生理过程之一,水分亏缺可能会阻碍 CO_2 进入叶片,或者影响叶肉细胞对 CO_2 的羧化能力,从而抑制植物的光合作用^[4-5]。张仁和等^[6]研究认为,玉米苗期轻度或中度水分胁迫下光合速率下降主要是热耗散、酶活性调节等气孔限制因素引起,重度胁迫时光系统 II 和抗氧化酶系统损伤则成为光合作用受抑的非气孔限制因素。水分胁迫抑制辣椒光合作用的主导因素与品种抗旱性有关^[7],随着胁迫程度的加强,辣椒光合能力的下降可能有一个从气孔限制到非气孔限制的变化过程^[8]。在测定叶片光合作用的过程中,气体交换参数反映了其“表现性”,而叶绿素荧光参数能够表征叶片的实际光合潜力和光系统 II 的状态,具有反映其“内在性”的特点^[9],二者在植物抗旱生理及节水栽培研究^[10-11]中得到了广泛应用。但目前关于干旱环境下辣椒气体交换和荧光特性的研究较少,且主要集中在盆栽或温室条件下^[7-8],对大田调亏灌溉条件下辣椒光合特性的研究尚少见报道。辣椒已成为石羊河下游荒漠绿洲的特色农作物,以露地栽培为主,根系较浅,再生能力弱,结果盛期正值高温干旱季节,产量形成对水分亏缺最为敏感^[12]。研究该生育期调亏灌溉下叶片气体交换和叶绿素荧光参数的变化,了解叶片光能的吸收、传递和转化以及水分利用效率在叶绿素水平上的差异,有助于揭示辣椒抗旱生理机制,进一步提高其光合效率,实现高效种植。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于 2009 年 4—9 月在民勤县农技中心的试验农场(38°30'N, 103°30'E)进行。研究区位于腾格里沙漠和巴丹吉林沙漠之间,气候干燥,降水量少,蒸发强烈。试验田生育期内的降雨量约 63 mm, 5 mm 以下的累积降雨量约占 87%。平均气温 20.9℃,最高气温 32℃,最低气温 15.3℃。地下水位埋深超过 30 m,矿化度 1.5 ~ 2 g·L⁻¹。0 ~ 40 cm 土层内的平均容重为 1.4 g·cm⁻³,田间持水量为 26.0%。土壤养分含量差异较小,有机质含量 7.26 g·kg⁻¹,全氮含量 0.48 g·kg⁻¹,全磷平均含量 1.19 g·kg⁻¹,全钾为 23.35 g·kg⁻¹。

1.2 试验材料及种植

供试材料为制干型辣椒品种美国红。种植方式采用垄作全膜覆盖,垄侧种植,垄宽 60 cm,沟宽 50 cm,株距为 30 cm,每穴植入两株幼苗,每个小区保苗 128 株。2009 年 5 月 5 日定植,6 月 3 日进入开花坐果期,6 月 23 日进入结果盛期,8 月 9 日进入结果末期,8 月 31 日收获。灌溉方式为膜孔沟灌。

1.3 试验处理

在辣椒结果盛期进行调亏灌溉(Regulated deficit irrigation, RDI)试验,共设 4 个水分处理,即正常灌水(CK)、轻度调亏(LD)、中度调亏(MD)和重度调亏(SD),土壤含水量分别控制为田间持水量(θ_f)的 75% ~ 85%、65% ~ 75%、55% ~ 65% 和 45% ~ 55%。每隔 5 ~ 7 d,用烘干法测定 0 ~ 20 cm 和 20 ~ 40 cm 层的土壤含水量,取平均值,当土壤含水量下降至控制下限时,灌水至上限。每个处理 3 次重复,共 12 个小区,随机区组排列,小区面积为 5 m × 2.2 m。小区之间埋深为 0.6 m 的塑料薄膜以防水分侧渗。除水分处理外,各小区其它管理和农艺措施均与当地生产田相同。

1.4 气体交换参数及光合色素含量

采用 CID-310 光合仪测定,选择晴天,从 8:00—18:00,各处理选取 3 株,测定从上往下数第 3

~4 节位叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、环境 CO_2 浓度(C_a)及光、温、湿等环境参数,每 2h 测定 1 次,3 次重复。计算瞬时水分利用效率($\text{WUE} = P_n/T_r$)和气孔限制值($L_s = 1 - C_i/C_a$)。并采集该节位的叶片,采用丙酮浸提法^[13]测定叶绿素(Chl)和类胡萝卜素(Car)的含量。

1.5 叶绿素荧光参数

在测定气体交换参数的同时,选取相同叶位的叶片中上部,采用叶绿素荧光仪(Junior PAM)测定经过充分暗适应(30 min)后的初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)及光照条件下最大荧光(F_m'),稳态荧光(F_s)、电子传递速率(ETR),每个处理 5 次重复。PS II 的潜在活性(F_v/F_o)、最大光化学效率(F_v/F_m)、量子产额(Φ_{PSII})和非光化学猝灭(NPQ)分别按照 $F_v/F_o = (F_m - F_o)/F_o$ 、 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ 、 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$ 和 $\text{NPQ} = (F_m - F_m')/F_m'$

来计算^[14]。

1.6 数据统计与分析

采用 SPSS 13.0 统计分析软件对数据进行单因素方差分析,处理间的差异显著性采用 Duncan 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 调亏灌溉对辣椒叶片光合色素含量的影响

辣椒叶片光合色素含量随调亏灌溉程度的增加表现下降趋势(表 1)。轻度调亏(LD)处理的叶绿素(Chl)含量与正常灌水(CK)相比并无显著差异,中度调亏(MD)和重度调亏(SD)处理的 Chl 含量都比 CK 显著下降,分别降低了 12.34% 和 21.73%,Chla/b 也显著低于 CK,降幅分别为 8.66% 和 10.59%。与 CK 相比,LD 和 MD 处理的 Car 含量的变化并不明显,只有 SD 处理显著低于 CK,降幅为 16.78%。

表 1 调亏灌溉下辣椒叶片的光合色素含量/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ FW)

Table 1 The Photosynthetic pigment contents of *Capsicum* leaves under RDI

处理 Treatment	Chl	Chla/b	Car
CK	$1.934 \pm 0.006\text{a}$	$2.900 \pm 0.070\text{a}$	$0.397 \pm 0.022\text{a}$
LD	$1.872 \pm 0.012\text{a}$	$2.875 \pm 0.111\text{a}$	$0.410 \pm 0.008\text{a}$
MD	$1.679 \pm 0.038\text{b}$	$2.649 \pm 0.029\text{b}$	$0.363 \pm 0.008\text{ab}$
SD	$1.517 \pm 0.031\text{c}$	$2.593 \pm 0.031\text{b}$	$0.330 \pm 0.018\text{b}$

注:同列数值后不同字母表示处理间差异达到显著水平($P < 0.05$),下同。

Note: The different letters indicate significant difference at 0.05 level between different treatments, the same as below.

2.2 调亏灌溉对辣椒叶片 P_n 和 T_r 日变化的影响

图 1 表明,CK 和 LD 处理的叶片 P_n 日变化为双峰曲线,均于 10:00 达到全天最高值,分别为 $9.97, 8.57 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,随后开始下降,至 14:00 时出现第二峰值。MD 和 SD 处理呈单峰曲线,峰值出现在 10:00,分别为 $6.88, 5.83 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。图 2 显示,4 种水分条件下,叶片 T_r 日变化均呈现“单

峰型”,CK 和 LD 处理 T_r 的峰值都出现在 12:00 左右,MD 和 SD 处理峰值提前至 10:00 前后,且明显降低,这可能是因为在中度和重度调亏下,由于气孔的调节作用,叶片蒸腾速率显著降低。从量的角度来看,无论是净光合速率还是蒸腾速率,正常灌水处理均表现为最高,且随调亏程度增大而明显降低。

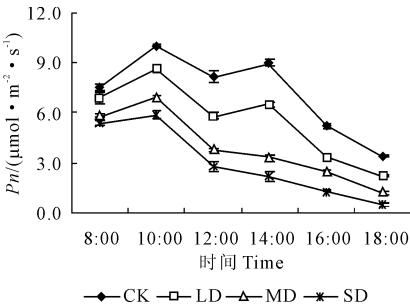


图 1 调亏灌溉对辣椒叶片 P_n 日变化的影响
Fig.1 The effect of RDI on the diurnal variation of P_n of *Capsicum* leaves

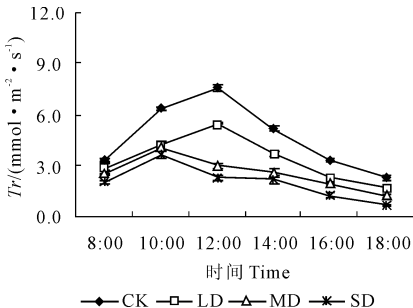


图 2 调亏灌溉对辣椒叶片 T_r 日变化的影响
Fig.2 The effect of RDI on the diurnal variation of T_r of *Capsicum* leaves

2.3 调亏灌溉对辣椒叶片 G_s 和 WUE 日变化的影响

辣椒叶片 G_s 与 T_r 日变化趋势表现一致(图 3),调亏灌溉使 G_s 显著降低,各处理的 G_s 间均存在显著差异($P < 0.05$)。4 种土壤水分条件下,叶片 WUE 的最高值均出现在 8:00 前后(图 4),这是因为此时随着太阳辐射增强, P_n 增加较快,而空气相对湿度较大, T_r 处于较低的水平。 WUE 到 12:00 出现最低值,说明午间光合速率下降的幅度远大于蒸腾速率。调亏灌溉下, WUE 先升后降,LD 处理的 WUE 略高于 CK($P > 0.05$),MD 和 SD 处理较 CK 显著降低($P < 0.05$)。

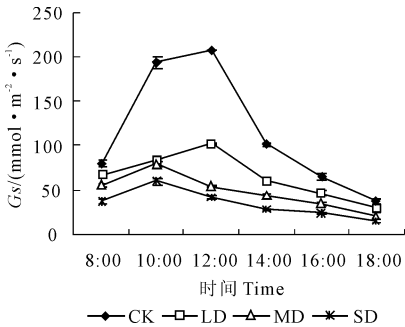


图 3 调亏灌溉对辣椒叶片 G_s 日变化的影响
Fig.3 The effect of RDI on the diurnal variation of G_s of *Capsicum* leaves

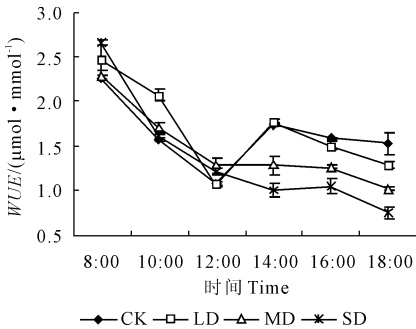


图 4 调亏灌溉对辣椒叶片 WUE 日变化的影响
Fig.4 The effect of RDI on the diurnal variation of WUE of *Capsicum* leaves

2.4 调亏灌溉对辣椒叶片 C_i 和 L_s 日变化的影响

4 种水分条件下,叶片 C_i 的变化总体上表现为先下降后上升趋势, L_s 的变化方向与 C_i 基本相反(图 5 和图 6)。CK 和 LD 处理光合日变化中有两次光合下降过程,第一次光合下降出现在 10:00 ~ 12:00,此时 C_i 降低, L_s 值逐渐升高,表明光合的下降主要是由气孔因素引起的;第二次光合下降出现

在 14:00 ~ 18:00,其 C_i 上升, L_s 减小,说明非气孔限制成为这一时段光合下降的主要因素。MD 和 SD 处理在 10:00 后光合速率持续下降,MD 处理在 10:00 ~ 12:00,导致 P_n 下降主要因素为气孔限制,12:00 以后转变为非气孔限制;SD 处理在光合下降的整个过程中,均以非气孔限制为主。

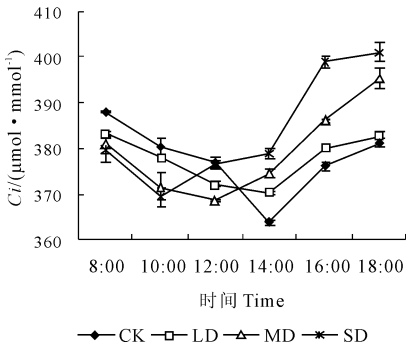


图 5 调亏灌溉对辣椒叶片 C_i 日变化的影响
Fig.5 The effect of RDI on the diurnal variation of C_i of *Capsicum* leaves

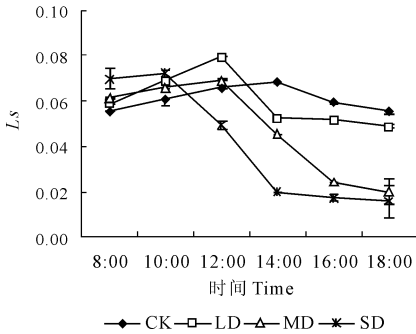


图 6 调亏灌溉对辣椒叶片 L_s 日变化的影响
Fig.6 The effect of RDI on the diurnal variation of L_s of *Capsicum* leaves

2.5 调亏灌溉对辣椒叶片叶绿素荧光参数的影响

调亏灌溉对辣椒叶片 PS II 的影响见表 2。与 CK 相比,LD 处理的非光化学猝灭(NPQ)显著增加,其余荧光参数差异均未达显著水平,光能吸收、电子传递过程正常;MD 处理的 PS II 潜在活性(F_v/F_o)、PS II 量子产额(Φ_{PSII})显著下降,最大光化学效率(F_v/F_m)和相对电子传递速率(ETR)的降低不明显,NPQ 显著升高,表明叶片对中度亏水产生了一定的抗性,水分亏缺诱导叶片充分启动能量耗散系统以保护光合器官免受破坏;SD 处理的 NPQ 增加并不明显,其余荧光参数则显著降低,可以认为重度调亏下辣椒叶片 PS II 反应中心明显受损。

表 2 调亏灌溉对辣椒叶片叶绿素荧光参数的影响
Table 2 The effect of RDI on chlorophyll fluorescence parameters of *Capsicum* leaves

处理 Treatment	F_v/F_o	F_v/F_m	Φ_{PSII}	ETR	NPQ
CK	4.055 ± 0.151a	0.802 ± 0.006a	0.320 ± 0.009a	88.244 ± 4.196a	2.696 ± 0.126b
LD	3.952 ± 0.052ab	0.798 ± 0.002a	0.298 ± 0.016a	84.644 ± 0.544a	3.377 ± 0.086a
MD	3.635 ± 0.134b	0.784 ± 0.006a	0.257 ± 0.022b	77.967 ± 3.808a	3.566 ± 0.086a
SD	2.950 ± 0.109c	0.746 ± 0.007b	0.164 ± 0.002c	65.255 ± 3.267b	2.897 ± 0.080b

3 讨 论

叶绿体是植物进行光合作用的主要场所,水分胁迫会导致叶绿体光合机构破坏,降低叶绿素对光能的吸收和转化能力^[15]。中度、重度调亏条件下,辣椒叶片的 Chl、Chla/b 显著降低,光合潜力受到明显抑制,Chla/b 的降低是因为 Chla 继续下降,而 Chlb 变化极小或增加,表明在 PS II 反应中心受损,光化学效率降低的情况下,其捕获的光能又增加^[16],可能产生光能过剩,加剧细胞膜的光氧化作用,活性氧积累超出了 Car 的抗氧化能力^[17],光合机构受到损伤,导致叶绿素降解。

水分亏缺通过气孔或非气孔因素影响植物叶片的光合作用^[18]。Farquhar 和 Sharkey^[19]认为在光合下降的前提下, C_i 降低, L_s 升高,则光合下降主要是由气孔限制因子引起的;相反如果 C_i 升高, L_s 降低,则光合下降主要是由非气孔限制因子引起的。同一时段内,轻度水分胁迫下温室甜椒光合下降主要是气孔限制引起的,重度水分胁迫下主要由非气孔限制引起^[20]。非气孔限制是叶片组织细胞的生化变化造成的,其导致的光合下降对植物的伤害是不可避免的^[21]。本试验结果显示,在辣椒叶片光合日变化进程中,随着土壤含水量的下降,非气孔限制因子作用的时间有所提前和延长。轻度、中度和重度调亏下非气孔限制分别出现在 14:00、12:00、10:00,作用时间延长 2 h 以上。Heitholt^[22]研究发现,适度水分胁迫能使植物 WUE 显著提高。但本研究结果发现,在轻度调亏下,辣椒叶片 WUE 提高并不显著,中度和重度调亏下,由于非气孔因素对光合作用的抑制,光合速率的降幅更为明显, WUE 显著降低。说明该生育时期对水分亏缺敏感,只有轻度调亏灌溉能够提高辣椒叶片的 WUE 。

叶绿素荧光参数可灵敏地探测植物叶片光合机构的功能,水分胁迫主要伤害叶片光合机构的 PS II^[23],PS II 主动调节电子传递速率和光化学效率,以响应 CO_2 同化能力降低,通过热耗散形式避免或减轻过剩光能对其系统的损伤^[24]。研究结果表明,

在轻度调亏下,辣椒叶片 PS II 的 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 ETR 均变化不大,而 NPQ 显著升高,表明光能吸收、电子传递等过程是正常的,PS II 的光化学活性未受到明显抑制,热耗散起到了显著的光保护作用。中度调亏下, F_v/F_o 和 Φ_{PSII} 显著降低,但 F_v/F_m 、 ETR 的下降不明显, NPQ 显著增加,这可能是由于在一定的干旱条件下,虽然 PS II 的量子效率有所下降,但是植物仍可以将其大量的电子分配到光合和光呼吸中去,光呼吸可以在光合作用受到抑制时维持一定的电子传递和光能利用率^[5],从而有效地适应干旱。 F_v/F_m 常被用来衡量植物 PSII 是否因发生光抑制而造成不可逆损伤, ETR 直接影响二氧化碳的固定与同化,可以在一定程度上反映叶片潜在的最大光合能力^[25],但这两个指标均未表现出显著差异,表明没有发生显著的光抑制,碳同化反应也未受到明显影响,光合机构对水分亏缺产生了抗性^[26]。另外与玉米^[24]、番茄^[27]等作物一样,热耗散对辣椒的光合机构起到了重要的保护作用。重度调亏下,叶片通过热耗散保护光合机构的能力下降,其它荧光参数也显著降低,PS II 系统遭到了明显损伤,这从光合色素含量、净光合速率、水分利用效率的显著下降中也能得到证实。

4 结 论

正常灌水和轻度调亏的辣椒叶片 P_n 和 Tr 日变化分别呈双峰和单峰曲线,中度和重度调亏下 P_n 和 Tr 日变化均为单峰曲线。调亏灌溉使辣椒叶片的 P_n 、 Tr 、 G_s 显著降低,随着亏水程度的增加,光合下降过程中非气孔限制因素作用的时间提前和延长,叶片 WUE 显著降低。与正常灌水相比,轻度调亏对辣椒叶片光合色素含量和 PS II 反应中心的影响不明显,可以提高叶片 WUE ;中度调亏下,叶片 PS II 的潜在活性和实际光化学活性均受到明显抑制,最大光化学效率和电子传递过程未受到显著影响,热耗散对光合机构起着重要的保护作用;重度调亏导致了显著的叶绿素降解和 PS II 系统损伤。

参 考 文 献:

[1] Feng Q, Cheng G D, Masao M K. Trends of water resource development and utilization in arid north-west China[J]. Environment Geology, 2000,39(8):831-838.

[2] 苏培玺,杜明武,赵爱芬,等.荒漠绿洲主要作物及不同种植方式需水规律研究[J].干旱地区农业研究,2002,20(2):79-85.

[3] Marcello M, Nader K, Gianfrano R. Productivity and water use efficiency of sweet sorghum as affected by soil water deficit occurring at different vegetative growth stages[J]. European Journal of Agronomy, 1999, (11):207-215.

[4] Ennahli S, Earl H J. Physiological limitations to photosynthetic carbon assimilation in cotton under water stress[J]. Crop Science, 2005,45:2374-2382.

[5] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants[J]. Plant, Cell and Environment, 2002,25:275-294.

[6] 张仁和,郑友军,马国胜,等.干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响[J].生态学报,2011,31(5):1303-1311.

[7] 胡文海,曾建军,曹玉林,等.干旱胁迫对两种辣椒叶片气体交换和叶绿素荧光特性的影响[J].干旱地区农业研究,2008,26(5):156-160.

[8] 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.

[9] 张守仁.叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J].植物学通报,1999,16(4):444-448.

[10] Elsheery N I, Cao K F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress[J]. Acta Physiol Plant, 2008,30:769-777.

[11] 罗明华,胡进耀,吴庆贵,等.干旱胁迫对丹参叶片气体交换和叶绿素荧光参数的影响[J].应用生态学报,2010,21(3):619-623.

[12] 陈平,杜太生,王峰,等.西北旱区温室辣椒产量和品质对不同生育期灌溉调控的响应[J].中国农业科学,2009,42(9):3203-3208.

[13] 李合生,孙群,赵世杰,等.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000:134-137.

[14] Zhao C H M, Wang G X. Effects of drought stress on photoprotection in *Ammopiptanthus mongolicus* leaves[J]. Acta Botanica Sinica, 2002,44(11):1309-1313.

[15] Lu C M, Zhang J H. Effects of waters stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants[J]. Journal of Experimental Botany, 1999,50(336):1199-1206.

[16] 王荣富,张云华,钱立生,等.超级杂交稻两优培九及其亲本光氧化特性[J].应用生态学报,2003,14(8):1309-1312.

[17] 何军,许兴,李树华,等.水分胁迫对牛心朴子叶片光合色素及叶绿素荧光的影响[J].西北植物学报,2004,24(9):1594-1598.

[18] Yin C Y, Berninger F, Li C Y. Photosynthetic responses of *Populus przewalski* subjected to drought stress[J]. Photosynthetica,2006,44:62-68.

[19] Farguher G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982,33:317-345.

[20] 陈金平,刘祖贵,段爱旺,等.土壤水分对甜椒叶片某些生理特性的影响[J].山地农业生物学报,2005,24(1):48-52.

[21] 王孝威,段艳红,曹慧,等.水分胁迫对短枝型果树光合作用的非气孔限制[J].西北植物学报,2003,23(9):1609-1613.

[22] Heitholt J J. Water use efficiency and dry matter distribution in nitrogen and water-stressed winter wheat[J]. Agronomy Journal, 1989, 81:464-469.

[23] 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.

[24] 卜令铎,张仁和,韩苗苗,等.苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应[J].生态学报,2010,30(5):1184-1191.

[25] 朱成刚,陈亚宁,李卫红,等.干旱胁迫对胡杨 PSII 光化学效率和激能耗散的影响[J].植物学报,2011,46(4):413-424.

[26] Cornic G, Fresneau C. Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought[J]. Annals of Botany, 2002,89:887-894.

[27] 须晖,高洁,王蕊,等.番茄幼苗叶绿素荧光参数对水分胁迫的响应[J].中国农学通报,2011,27(10):189-193.

(上接第 107 页)

[15] 焦蓉,刘好宝,刘贯山,等.论脯氨酸累积与植物抗渗透胁迫[J].中国农学通报,2011,27(7):216-221.

[16] Hussain T M, Chandrasekhar T, Hazara M, et al. Recent advances in salt stress biology – a review[J]. Biotech Mol Biological Review, 2008,3:8-13.

[17] Smirnov N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation[J]. New Phytol, 1993,125:27-31.

[18] Cheruth A J, Ragupathi G, Rajaram P. Alterations in lipid peroxidation, electrolyte leakage, and proline metabolism in *Catharanthus roseus* under treatment with triadimefon, a systemic fungicide[J]. Comptes Rendus Biologies, 2007,330:905-912.

[19] Manish S, Arun K, Anil D, et al. Effect of paclobutrazol and salinity on ionleakage, proline content and activities of antioxidant enzymes in mango (*Mangifera indica* L.) [J]. Scientia Horticulturae, 2010, 125:785-788.

[20] 张金林,王锁民,陈托兄,等.烯效唑(S3307)对大麦整株水平 Na^+ 、 K^+ 选择性和游离脯氨酸分配的影响[J].麦类作物学报,2008,28(4):655-660.

[21] Dong J, Steve B, Eva V. The development and evaluation of single cell suspension from wheat and barley as a model system; a first step towards functional genomics application [J]. BMC Plant Biology, 2010,10:239.

[22] Paramasivam M, Cheruth A J, Ramamurthy S, et al. Osmoregulation and antioxidant metabolism in drought-stressed *Helianthus annuus* under triadimefon drenching [J]. Comptes Rendus Biologies, 2008, 331:418-425.