

干旱和复水对两种葡萄砧木叶片光合 和叶绿素荧光特性的影响

李敏敏,袁军伟,韩斌,刘长江,孙艳,尹勇刚,贾楠,郭紫娟,赵胜建

(河北省农林科学院昌黎果树研究所,河北昌黎066600)

摘要:采用盆栽称重控水法,干旱胁迫处理1103P和101-14M两种砧木,处理21 d后复水,分别测定干旱处理0、7、14、21 d及复水第7、14天,葡萄砧木叶片光合和叶绿素荧光参数。结果显示:干旱胁迫后,1103P和101-14M的净光合速率(P_n)均逐渐降低,101-14M的 P_n 降幅大于1103P,短时间干旱胁迫引起两种砧木 P_n 降低的主要因素是气孔限制,而长时间干旱胁迫后 P_n 降低主要是非气孔限制。随着干旱胁迫的持续,1103P和101-14M的初始荧光产量(F_0)呈增加趋势,但101-14M的增幅大于1103P,说明干旱胁迫后101-14M的光反应中心受损害程度大于1103P;复水后1103P和101-14M两种砧木的 P_n 值逐渐增加,复水第7天,二者分别为对照的83.20%和66.31%,复水第14天,分别为对照的107.30%和88.43%;复水后1103P和101-14M两种砧木的 F_0 值呈现逐渐降低趋势,复水后第7天,1103P和101-14M的 F_0 值为对照的102.95%和109.60%,复水后第14天,1103P和101-14M F_0 为对照的101.56%和101.81%,说明复水后1103P和101-14M两种砧木受损的光合反应中心得到了修复,光合速率也逐渐恢复,1103P复水后恢复生长的能力高于101-14M。

关键词:葡萄砧木;干旱;复水;光合参数;荧光特性

中图分类号:S663.1 **文献标志码:**A

Effect of drought and rewatering on the photosynthesis and chlorophyll fluorescence of two grape rootstock leaves

LI Min-min, YUAN Jun-wei, HAN Bin, LIU Chang-jiang, SUN Yan, YIN Yong-gang,
JIA Nan, GUO Zi-juan, ZHAO Sheng-jian

(Changli Research Institute of Fruit Trees, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Changli, Hebei 066600, China)

Abstract: In order to better understand the photosynthetic adaptability of two grape rootstocks, 1103P and 101-14M, to drought stress, the effect of continuous drought stress and rewatering on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence were studied. The 1103P and 101-14M were growing in pots with 40%~45% of soil relative water content (RWC) and at day 21, they were rewatered to raise the soil RWC between 70%~75%. The plants growing in the soil with 70%~75% RWC throughout the growing season were used as control. The parameters of photosynthesis and chlorophyll fluorescence were measured on the 0th, 7th, 14th, and 21st day after drought treatment and on the 7th and 14th day after rewatering. Results showed that continuous drought stress influenced the net photosynthetic rate (P_n) of 101-14M and 1103P successively decreased in varying degrees, and the decrease of P_n of 101-14M was greater than 1103P. Stomatal limitation play dominant role in decline of photosynthesis in short-term drought stress, non-stomatal limitation was the main reason in decline of photosynthesis while long-term drought stress. As the drought stress continued, the minimal fluorescence (F_0) of 1103P and 101-14M increased, while the increase of 101-14M was greater than 1103P, which indicated that the degree of damage to the photosynthesis organ of 101-14M was higher than 1103P after drought stress. The P_n of 1103P and 101-14M leaves increased gradually after rewatering. At the day 7 after rewatering, 1103P and 101-14M P_n gradually

increased to 83.20% and 66.31% of the control. At the 14th day after rewetting, *Pn* values of 1103P and 101–14M were at 107.30% and 88.43% compared to that of the control. The *Fo* of 1103P and 101–14M leaves decreased gradually after rewetting. At the 7th day after rewetting, the *Fo* of 1103P and 101–14M decreased to 102.95% and 109.60% over the control, and the 14th day after rewetting, the *Fo* of 1103P and 101–14M decreased to 101.56% and 101.81% compared to the control. These results indicated that the damage to the photosynthesis organs could be repaired and reach the same level of *Fo* of the control after rewetting, and photosynthesis of 1103P leaf had the stronger ability to recover from drought stress than that of 101–14M once the stress was terminated.

Keywords: grape rootstock; drought and rewetting; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

随着水资源问题日益突出,全球性干旱将日趋明显,水资源短缺也将会持续加剧^[1],有关植物干旱适应性亟需进一步加强研究^[2-3]。干旱引起植物体一系列生理生态及形态上的响应,导致植物光合作用降低,从而影响植物生长和产量^[4-6],干旱胁迫下植物光合系统的损伤及修复对植物光合作用影响仍需进一步研究。以往有关植物干旱胁迫生理生态变化的研究大量集中在干旱胁迫期间植物的生理生化响应^[7-10],但胁迫解除以后对植物的后续生长将产生怎样的影响,胁迫期间对植物造成的不利影响能否随胁迫的解除而消除等,胁迫后复水条件下植物的生理响应研究较少^[10-11],胁迫后恢复生长能力的大小通常被认为是评价植物是否抵抗逆境的重要依据^[12]。

光合作用是植物生长最重要的生理过程,对干旱胁迫非常敏感,受到干旱胁迫后,小麦、葡萄、苹果等多数植物光合速率下降,严重的干旱胁迫可以导致植物叶绿体光合机构破坏^[13]。叶绿素荧光动力学技术被认为是研究植物光合生理状况及植物与逆境胁迫关系的理想探针^[14-15]。

葡萄(*Vitis vinifera*)是对干旱比较敏感的植物,前人对葡萄砧木干旱胁迫的研究主要是集中在胁迫期间地上和地下部分形态变化,细胞膜伤害和气体交换参数的影响^[16-18]。干旱后复水对葡萄砧木生长的补偿效应及其光合特性的影响较少报道。本试验就两种类型砧木干旱及复水后气体交换参数、叶绿素荧光参数的变化,研究葡萄砧木干旱及复水后的光合生理,以期更加全面地探索葡萄砧木的伤害-修复-补偿机制,为葡萄砧木抗旱生理研究提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

通过2016–2017年砧木耐旱性试验,筛选出抗旱性极强的葡萄砧木品种1103 P(*V.berlandieri* × *V.rupestris*)和抗旱性较差的砧木品种101–14M(*V.*

riparia × *V.rupestris*),本试验以上述2个砧木作为试验材料。

1.2 试验设计

试验于2017年3—8月在河北省农林科学院昌黎果树研究所创新基地进行,3月份将1年生砧木苗定植在装有基质(田园土:沙子:锯末=2:1:2)的大营养钵(下底直径15 cm,上底直径18 cm,高25 cm)中,置于避雨棚内,常规管理。待葡萄苗长出7~8片叶时,选取生长正常、一致的植株进行干旱处理。首先对试验苗浇饱和水,隔夜,然后随机取3个试验盆,称取土壤重量(W_1),放烘箱中烘干至恒重,称取土壤重量(W_2),根据土壤田间持水量=($W_1 - W_2$)/ W_2 ,计算试验土壤田间持水量为21.39%。

设计干旱(T,土壤田间持水量的40%~45%)及复水,对照(CK,土壤田间持水量的70%~75%)两个处理,采取每天称重补水的方法维持土壤含水量在预设范围。当干旱处理的土壤含水量下降至试验设计要求时,定义为第0天,之后每隔7 d进行一次光合速率和荧光参数测定,干旱胁迫处理第21天开始进行复水,土壤田间持水量恢复到对照组水平。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 光合特性 选取苗木上数第6~8片功能叶,采用便携式光合仪(LI-6400XT, LI-COR公司,美国)于第0、7、14、21、28、35天上午9:00—11:00测定光合参数,包括叶片净光合速率(*Pn*)、气孔导度(*Gs*)、胞间CO₂浓度(*Ci*)和蒸腾速率(*E*)。测定控制光强为1 600 μmol·m⁻²·s⁻¹。

1.3.2 叶绿素荧光参数测定 采用便携式光合仪(LI-6400XT, LI-COR公司,美国生产)配置脉冲调制式—荧光叶室(6400-40, LI-COR公司,美国)测定各叶绿素荧光参数,将叶片充分暗适应30 min后,测定初始荧光产量(*Fo*)及最大荧光产量(*Fm*);自然光下诱导40 min后,测量光下最小荧光(*Fo'*)、光下最大荧光(*Fm'*)和稳态荧光(*Fs*)。其他参数计算,PSII最大光化学效率(*Fv/Fm*)=(*Fm*-*Fo*)/*Fm*,

PSII实际光化学量子产量(Yield)= $(Fm'-Fs)/Fm'$,光化学淬灭系数(qP)= $(Fm'-F)/(Fm'-Fo)$,非光化学淬灭系数(QPN)= $(Fm-Fm')/(Fm-Fo')$,电子传递速率(ETR)= $PPFD \times Yield \times 0.84 \times 0.5$ 。

1.4 数据处理

数据采用5个重复的平均值,用SPSS(17.0)软件采用LSD方法在 $P<0.05$ 水平进行单因素显著性分析。

2 结果与分析

2.1 干旱及复水对两种葡萄砧木叶片光合参数的影响

植物光合特性中净光合速率(Pn)作为重要的参数之一,可反映植物同化 CO_2 的能力,进而反映出植株的生长状况。由图1a可以看出,干旱胁迫下,1103P和101-14M的 Pn 逐渐降低,101-14M的 Pn 降幅显著大于1103P($P<0.05$),在干旱胁迫后第0、7、14、21天,1103P的 Pn 分别为5.12、4.54、4.08、3.57 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,101-14M分别降为4.56、2.13、1.58、0.83 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。复水后,1103P和101-14M的 Pn 逐渐上升,但1103P的恢复能力明显强于101-14M,复水7 d后,1103P的 Pn 为对照的83.20%,101-14M为对照的66.31%,复水14 d后,1103P的 Pn 与对照无显著差异,为对照的107.30%,101-14M为对照的88.43%。

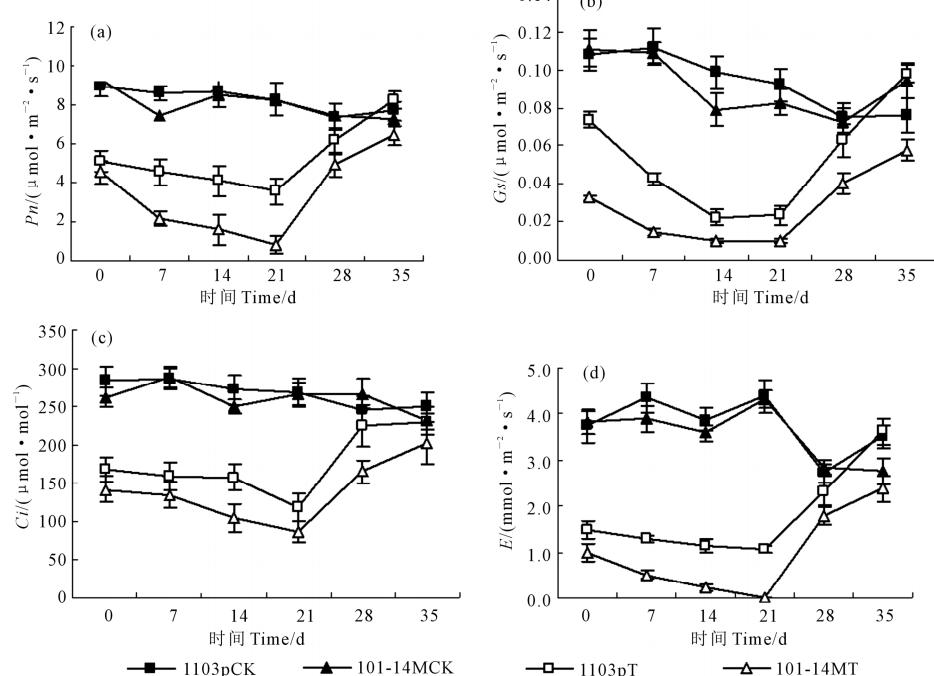


图1 干旱及复水后两种葡萄砧木光合参数的变化
Fig.1 The photosynthesis changes of two grape rootstocks after drought and rewetting

由图1b可以看出,干旱胁迫后第0、7、14、21天,1103P的气孔导度(Gs)分别为对照的66.31%、39.36%、28.39%、28.45%,在干旱胁迫0~14 d 1103P的 Gs 迅速降低,14~21 d变化趋于平缓;干旱胁迫后第0、7、14、21天,101-14M的 Gs 分别为对照的30.09%、13.21%、9.99%、10.71%,在干旱胁迫第0~7天101-14M Gs 迅速降低,14~21 d趋于平缓;复水后,两种葡萄砧木的 Gs 又迅速升高,1103P的 Gs 得到迅速恢复,复水第7、14天分别为对照的86.60%、104.03%,而101-14M的 Gs 恢复较慢,复水第7、14天分别为对照的53.82%和75.79%。

CO_2 为光合作用提供直接的碳源,因此胞间 CO_2 浓度(Ci)是影响植物光合作用的重要因素。由图1c可知,在干旱后第0、7、14、21天,1103P和101-14M的 Ci 为对照的59.36%、55.40%、57.72%、43.86%和54.20%、46.88%、42.00%、32.21%。复水后1103P和101-14M的胞间 CO_2 浓度逐渐升高,复水后第7、14天,1103P和101-14M的胞间 CO_2 浓度分别为对照的84.91%、92.37%和54.31%、85.34%。

蒸腾速率(E)反映植物蒸腾作用的强弱,蒸腾作用的大小在一定程度上能反映根系对土壤水分的吸收能力。由图1d可以看出,干旱胁迫下,1103P和101-14M的 E 降低,在干旱后第0、7、14、21天,1103P和101-14M的 E 为对照的39.57%、29.72%、29.12%、23.97%和25.96%、13.13%、6.26%、

3.90%。复水后,1103P 和 101-14M 的蒸腾速率逐渐恢复,复水第 7、14 天分别为对照的 74.54%、103.13% 和 55.79%、64.36%。

2.2 干旱及复水对两种葡萄砧木叶片荧光参数的影响

干旱及复水后 1103P 和 101-14M 荧光参数变化如图 2 所示。暗适应下初始荧光产量(F_0)是判断 PS II 反应中心运转的重要指标, F_0 上升表明 PS II 反应中心受到破坏或可逆失活。由图 2a 可知,干旱胁迫后,两种葡萄砧木的 F_0 都有上升趋势,1103P 在干旱胁迫 14 d 后 F_0 迅速增加,而 101-14M 在干旱胁迫 7 d 后 F_0 迅速增加,1103P 和 101-14M 在干旱胁迫第 7、14、21 天 F_0 分别比对照增加了 0.64%、1.68%、6.28% 和 4.00%、13.44%、14.77%,同时期 101-14M 的 F_0 大于 1103P;复水后,两种葡萄砧木的 F_0 逐渐降低,1103P 和 101-14M 在复水后第 7、14 天分别恢复到对照的 102.95%、101.56% 和 109.60% 和 101.81%。

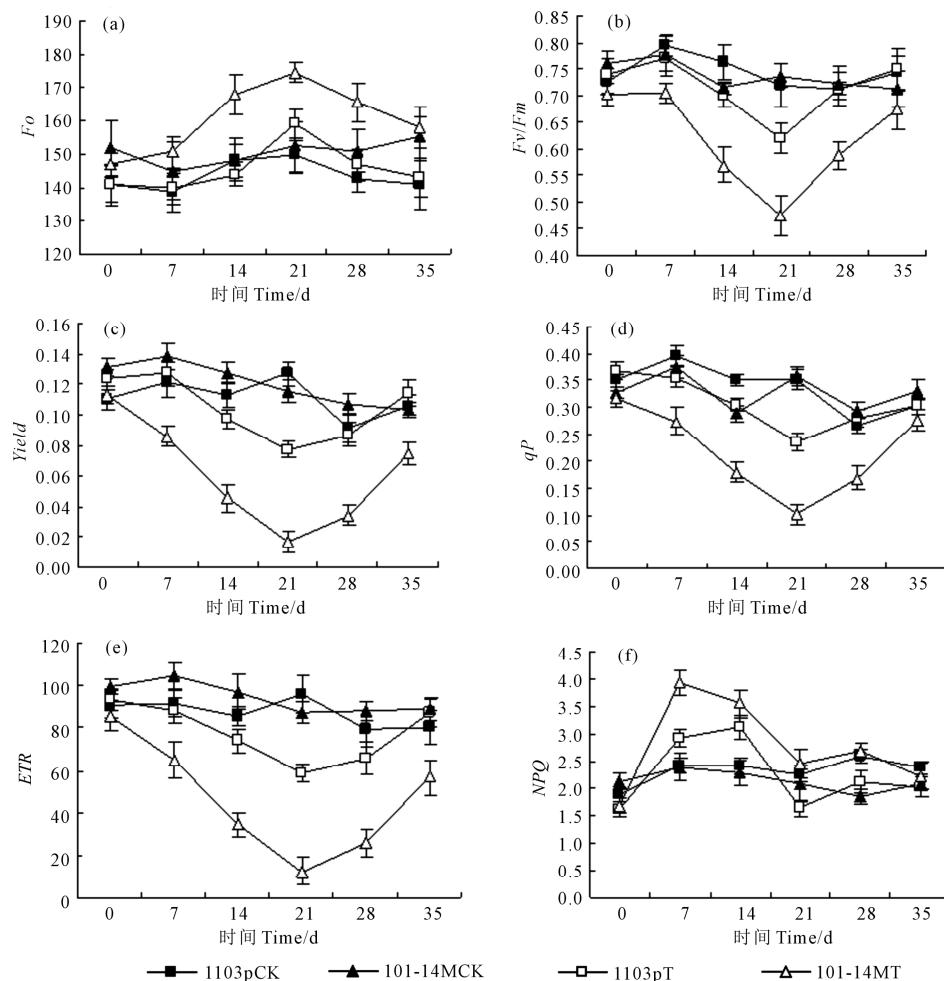


图 2 干旱及复水后两种葡萄砧木叶片叶绿素荧光参数变化

Fig.2 Changes of the chlorophyll fluorescence parameters of two grape rootstocks after drought stress and rewetting

光化学量子效率(F_v/F_m)表示 PSII 最大的(潜在)光化学量子效率。由图 2b 可知,干旱胁迫后 1103P 和 101-14M 的 F_v/F_m 都表现出逐渐降低的趋势,复水后逐渐增加,然而在干旱胁迫 7 d 时,1103P 的 F_v/F_m 与对照无显著差异,而 101-14M 的 F_v/F_m 显著低于对照($P<0.05$),复水 7 天后(第 28 天)1103P 的 F_v/F_m 恢复到对照水平,而复水 14 d 后(第 35 天)101-14M 才恢复到对照水平,干旱胁迫及复水同时期 1103P 的 F_v/F_m 显著高于 101-14M。

由图 2c、2d、2e 可知,干旱及复水后 1103P 和 101-14M 的 Yield、 qP 、 ETR 变化趋势与 F_v/F_m 变化趋势基本一致,都表现为干旱胁迫后逐渐降低,而复水后逐渐增加,干旱胁迫 7 d 时 1103P 的 Yield、 qP 、 ETR 与对照无显著差异,而 101-14M 显著低于对照($P<0.05$),复水 7 d(第 28 天)时 1103P 的 Yield、 qP 恢复到对照水平,而 101-14M 在复水 14 d(第 35 天)时恢复到对照水平。干旱胁迫及复水后

同时期 1103P Yield、 qP 、 ETR 显著高于 101–14M。

非光化学淬灭系数(NPQ)反映了植物热耗散能力的变化。由图 2f 可知, 干旱胁迫后 1103P 和 101–14M 的 NPQ 呈现先增加后降低的趋势, 101–14M 在干旱胁迫后第 7 天出现最大值(3.92), 之后降低, 说明了在干旱胁迫 7 d 之前, 101–14M 通过热耗散来散失多余热量的能力较强, 之后由于受到干旱胁迫的伤害热耗散能力降低; 说明 1103P 在第 14 天出现最大值(3.11), 之后降低, 1103P 在干旱胁迫 14 天之后热耗散能力降低。复水后, 1103P 和 101–14M 的 NPQ 呈现增加的趋势, 在第 35 天均恢复到对照水平。

3 讨论与结论

土壤干旱胁迫对植物生长和代谢的影响是多方面的, 包括植株生长势、光合作用等方面, 其中对光合作用的影响尤其突出和重要。通常将影响植物光合作用的因素分为气孔限制和非气孔限制, 胞间 CO_2 浓度的变化趋势与净光合速率的变化趋势比较, 是判断气孔限制和非气孔限制的依据^[19–20]。研究普遍认为, 植物在短期逆境条件下引起光合作用降低主要是气孔限制的作用, 植物在逆境胁迫下, 为了降低蒸腾作用、保持水分而关闭气孔, 从而使气孔导度降低, 蒸腾速率降低, 也引起了光合速率的降低^[21–23]。本研究也印证了这一结论, 在整个干旱胁迫期间, 1103P 和 101–14M 的光合速率逐渐降低, 而 1103P Gs 在 14 d 之前也迅速降低, 之后降低幅度明显趋于平缓, 101–14M Gs 在 7 d 之前迅速降低, 之后降低幅度平缓, 因此认为在干旱胁迫前期, 引起光合作用降低的主要因素是气孔限制。然而在干旱胁迫后期, 气孔导度不再降低, 而光合速率进一步降低, 根据叶片净光合速率、气孔导度、叶绿素荧光值的变化趋势, 结合 Medrano 等的假说^[24], 认为随着干旱胁迫时间的延长, 1103P 和 101–14M 叶片净光合速率的降低主要是非气孔限制因素, 这可能是因为光合机构的受损引起的。这一结论与前人在小冠花^[25]、大豆^[9]、油菜^[26]等作物上的结论基本一致。

叶绿素吸收的光能, 主要通过 3 种途径耗散: 光合电子传递、叶绿素荧光和热耗散, 因此叶绿素荧光在一定程度上能反映光合电子传递情况。通过叶绿素荧光参数测定, 可以获得 PS II 反应中心的状态和电子转化效率、PS II 电子传递活性等情况^[27]。研究已证明, 通过分析逆境下荧光参数的变化幅度, 可以判断植物对逆境的抵抗能力^[28]。在干旱胁

迫后, 1103P 和 101–14M F_o 出现了不同程度的增加, 101–14M 在干旱胁迫 7 d 后出现迅速增加, 而 1103P 在 14 d 后出现迅速增加, 而且同时期 101–14M F_o 值显著高于 1103P, 说明了 1103P 的光合作用中心受伤害时间晚于 101–14M, 且同时期 1103P 光合反应中心的受伤害程度小于 101–14M, 说明了 1103P 的耐旱性强于 101–14M 的原因之一是光合反应中心的受伤害程度较低。

许多研究表明, Fv/Fm 与植物的生长状态呈现高度的正相关^[29]。在干旱和强光等非生物逆境胁迫下, 植物吸收的光能超过自身光合作用需要的光能时, 会发生光抑制, 通常 Fv/Fm 的变化被认为是判断是否发生光抑制的标准, 正常条件下 Fv/Fm 变化幅度较小, 如果 Fv/Fm 明显降低, 则说明发生了光抑制^[20–32]。前人关于胁迫后植物是否发生光抑制现象的结论也不完全一致, 棉花^[32]、豌豆^[33]、小麦^[34]等植物在逆境条件下发生了光抑制, 而在油菜^[27]等植物上却未发现。本研究中, 1103P 和 101–14M 在干旱胁迫后 Fv/Fm 出现了不同程度降低, 说明 1103P 和 101–14M 干旱胁迫后发生了光抑制。

干旱胁迫后复水可研究植物对干旱胁迫的适应能力和保护机制。一些研究表明, 植物在胁迫解除后的复水条件下会出现快速生长, 以弥补胁迫造成的损失, 通过改善叶片的气孔运动、光合作用、气孔导度等生理代谢功能, 从而使植株出现快速生长, 补偿的结果主要体现在株高、叶面积、生物量等的迅速增加^[9,35], 有的植物甚至出现超补偿作用。本研究中, 1103P 和 101–14M 在复水后出现净光合速率迅速增加、气孔导度增加、光合系统的破坏得到恢复等, 然而 1103P 和 101–14M 在复水后的恢复程度不同, 1103P 在复水 7 d 后, 各项功能基本恢复到了对照水平, 在复水 14 d 时净光合速率显著高于对照, 出现超补偿作用, 而 101–14M 在复水 14 d 内未出现超补偿作用。

植物的耐旱性受多种因素的影响, 本试验在盆栽条件下, 研究了两种不同耐旱性葡萄砧木在干旱和复水后叶片光合作用和荧光特性的变化, 仅从这两方面揭示了葡萄砧木的耐旱生理机制。下一步, 将从砧木叶片组织结构的差异与抗旱性的关系, 以及水通道蛋白如何调节气孔的行为等方面进一步阐述葡萄砧木的耐旱机理。

参考文献:

- [1] Cai J L, Olli V, Yin H. China's water resources vulnerability: A spatio-temporal analysis during 2003 – 2013[J]. Journal of Cleaner Production, 2016, 23(3): 1890–1902.

- [2] 王新源,赵学勇,李玉霖,等.环境因素对干旱半干旱区凋落物分解的影响研究进展[J].应用生态学报,2013,24(11):3300-3310.
- [3] 王新源,李玉霖,赵学勇,等.干旱半干旱区不同环境因素对土壤呼吸影响研究进展[J].生态学报,2012,32(15):4890-4901.
- [4] Meggio B, Prinsi A S, Negri G, et al. Biochemical and physiological responses of two grapevine rootstock genotypes to drought and salt treatments[J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 2014 (2): 569-584.
- [5] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management [J]. Sustainable Agriculture, 2009, 29 (1): 185-212.
- [6] Arjum S A, Xie X Y, Wang L C, et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress[J]. African Journal of Agricultural Research, 2011, 16(90): 2026-2032.
- [7] Comic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture not by affecting ATP synthesis[J]. Trends in Plant Science, 2000, (5):187-188.
- [8] Lawson T, Oxborough K, Morison J L, et al. The responses of guard and mesophyll cell photosynthesis to CO₂, O₂, light and water stress in a range of species are similar[J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54(388): 1743-1752.
- [9] 王磊,胡楠,张彤,等.干旱和复水对大豆(*Glycine max*)叶片光合及叶绿素荧光的影响[J].生态学报,2007,(09):3630-3636.
- [10] Chaves M M, Pereira J S, Mameo J. How plants cope with water stress in the field[J]. Phomynthesis and Growth, Ann Bot (Lond), 2002, 89(7): 907-916.
- [11] Liu X Y, Luo Y P. Present situation of study on after-effect of water stress on crop growth[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2002, 20(4): 6-10.
- [12] 于文颖,纪瑞鹏,冯锐,等.不同程度干旱胁迫及复水对春玉米(丹玉39)茎流动态的影响[J].干旱地区农业研究,2016,34(02):163-170.
- [13] 李泽,谭晓风,卢锐,等.干旱胁迫对两种油桐幼苗生长、气体交换及叶绿素荧光参数的影响[J].生态学报,2017,37(05):1515-1524.
- [14] 卞凤娥,孙永江,牛彦杰,等.高温胁迫下根施褪黑素对葡萄叶片叶绿素荧光特性的影响[J].植物生理学报,2017,53(02):257-263.
- [15] 张强,杨平,张边江.叶绿素荧光技术在彩叶植物引种评价中的应用[J].分子植物育种,2017,15(03):1114-1120.
- [16] 刘世秋,张振文,惠竹梅,等.干旱胁迫对酿酒葡萄赤霞珠光合特性的影响[J].干旱地区农业研究,2008,(05):169-172.
- [17] 王振兴,陈丽,艾军,等.不同干旱胁迫对山葡萄的光合作用和光系统II活性的影响[J].植物生理学报,2014,50(08):1171-1176.
- [18] 胡宏远,王振平.干旱胁迫对赤霞珠葡萄叶片水分及叶绿素荧光参数的影响[J].干旱区资源与环境,2017,31(04):124-130.
- [19] Burman U, Garg B.K., Kathju S. Water relations, Photosynthesis and nitrogen metabolism of Indian mustard grown under salt and water stress[J]. Journal of Plant Biology, 2003, 30(1): 55-60.
- [20] Sharma P N, Tripathi A, Bisht S S. Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower[J]. Plant Physiology, 1995, 107: 751-756.
- [21] 牛铁泉,田桂林,薛仿正,等.半根及半根交替水分胁迫对苹果幼苗光合作用的影响[J].中国农业科学,2007,40(07):1463-1468.
- [22] 张继义,赵哈林.短期极端干旱事件干扰下退化沙质草地群落抵抗力稳定性的测度与比较[J].生态学报,2010, 30 (20): 5456-5465.
- [23] 李金航,齐秀慧,徐程扬,等.黄栌幼苗叶片气体交换对干旱胁迫的短期响应[J].林业科学,2015, 51(01): 29-41.
- [24] Medrano H, Escalona J M, Bota J, et al. Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter [J]. Annals of botany, 2002, 89 (7): 895-905.
- [25] 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(06): 1130-1135.
- [26] 蒙祖庆,宋丰萍,刘振兴,等.干旱及复水对油菜苗期光合及叶绿素荧光特性的影响[J].中国油料作物学报,2012, 34(01): 40-47.
- [27] 袁军伟,李敏敏,刘长江,等.盐胁迫下马瑟兰/101-14嫁接苗和自根苗光合生理及叶绿素荧光参数的差异[J].西北农业学报,2016, 25(05): 758-762.
- [28] Parida A K, das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: a review[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2005, 60 (3): 324-349.
- [29] 吴甘霖,段仁燕,王志高,等.干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响[J].生态学报,2010, 30(14): 3941-3946.
- [30] Bota J, Flexas J, Medrano H. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content unprogressive water stress [J]. New Phytologist, 2004, 162(3): 671-681.
- [31] Schreiber U, Gademann R, Ralph P J. Assessment of photosynthetic performance of prochloron in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements [J]. Plant Cell and Physiology, 1997, 38(8): 945-951.
- [32] Massacci A, Nabiv S M, Pietrosanti L. Response of photosynthesis apparatus of cotton to the onset of drought stress under field conditions by gas change analysis and chlorophyll fluorescence imaging [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2008, 46(2): 189-195.
- [33] Santos M G, Ribeiro R V, Machado E C. Effects of drought stress on photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under water deficit[J]. Biologia Plantarum, 2009, 53 (2): 229-236.
- [34] 赵丽英,邓西平,山仑.渗透胁迫对小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J].应用生态学报,2005,16(07):1261-1264.
- [35] 厉广辉,万勇善,刘凤珍,等.苗期干旱及复水条件下不同花生品种的光合特性[J].植物生态学报,2014, 38(07): 729-739.