

文章编号: 1001-1498(2008)03-0295-06

土壤水分胁迫对欧李幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响

褚建民, 孟平*, 张劲松, 高峻

(中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

摘要:采用 Li-6400 光合仪和 OSI-FL 调制荧光仪分析研究了水分胁迫下欧李的光合特性和叶绿素荧光参数变化特征。结果表明: (1) 在低度水分胁迫下欧李的平均光合速率最大, 而在严重水分胁迫下则最小; 欧李的气孔导度在无水分胁迫下随光合有效辐射的增强而增大, 但在中度水分胁迫和严重水分胁迫下变化不明显。欧李的光合速率日变化呈双峰曲线, 中午存在明显的光合午休现象。在低度水分胁迫、无水分胁迫、中度水分胁迫和严重水分胁迫下, 欧李的净光合速率分别为 8.447 ± 0.831 , 6.811 ± 0.690 , 2.658 ± 0.756 , $1.474 \pm 0.469 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 前 2 种条件下与后 2 种条件下的净光合速率存在极显著差异。不同水分胁迫下欧李的气孔导度、蒸腾速率、水分利用效率的日变化与净光合速率的变化类似。(2) 荧光参数初始荧光与非光化淬灭随干旱胁迫程度的增加而增加, 而最大光化量子产量、光系统 II 潜在活性则均降低。这表明随水分胁迫程度的增加, PS 反应中心受到破坏或可逆失活, 光合作用原初反应过程受抑制, 欧李可能通过热耗散消耗掉过剩光能, 从而保护了光合机构, 这是植物对环境的适应性反应。(3) 低度水分胁迫即土壤含水量为 21% ~ 24% 时, 欧李光合生理指标达到最佳水平, 水分利用效率最高 ($1.214 \pm 0.112 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)。

关键词: 水分胁迫; 干旱胁迫; 光合速率; 叶绿素荧光; 水分利用效率

中图分类号: Q945.1

文献标识码: A

Effects of Soil Water Stress on the Photosynthesis Characteristics and Chlorophyll Fluorescence Parameters of *Cerasus humilis* Seedling

CHU Jianmin, MENG Ping*, ZHANG Jin-song, GAO Jun

(Research Institute of Forestry, CAF; Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

Abstract: Both Li-6400 photosynthesis system and OSI-FL chlorophyll fluorometer were used to measure the photosynthesis characteristic and chlorophyll fluorescence parameters of *Cerasus humilis* plant under soil water stress. The result showed: (1) The average photosynthesis rate reached the maximum under the low water stress, while that under the high soil water stress was the least. The stomatal conductance increased as a result of the increasing of PAR (Photosynthetically Active Radiation) under no soil water stress conditions and didn't variate under the mediums and high soil water stress conditions. Diurnal variation of photosynthesis rate presented a two-peaks curve and showed obvious noon depression. The variation of net photosynthesis rates under different water stress conditions are follows: 8.447 ± 0.831 , 6.811 ± 0.690 , 2.658 ± 0.756 , $1.474 \pm 0.469 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Significant variations of P_n happened between the conditions of the former two and the later two, Diurnal variations of $Cond$, Tr , WUE under different soil water stress conditions were similar to the variations of P_n . (2) The fluorescence parameter of F_0 , NPQ increased with the increasing of water stress, while the F_v/F_m , F_v/F_0 decreased

收稿日期: 2007-05-21

基金项目: 国家“十五”科技攻关课题(2001BA510B04)、退耕还林科技支撑项目资助

作者简介: 褚建民(1975—),男,山东莱阳人。E-mail: jnchu@163.com

*通讯作者。

It means that with the increasing of the water stress, the reaction center of PSII was destroyed or a non-reversible deactivation occurred so that the photosynthesis was restrained. The photosynthetic apparatus of *C. humilis* was protected by exhausting the extra light energy through heat dissipation. (3) *WUE* reached its maximum ($1.214 \pm 0.112 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$) and the physiological parameters of photosynthesis were optimized under low soil water stress with water contents from 21% - 24%.

Key words: soil water stress; drought stress; photosynthesis rate; chlorophyll fluorescence; water use efficiency

光合作用是植物体内重要的代谢过程,由于其在植物进化过程中的稳定性而一直成为植物生理生态研究的重要内容^[1],可以作为判断植物生长和抗逆性强弱的指标^[2]。叶绿素荧光动力学技术在测定叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、转换、耗散、分配等方面具有独特的作用,与“表观性”的气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”的特点,被称为测定叶片光合功能的快速、无损伤探针,环境因子对光合作用的影响也可以通过叶绿素荧光动力学反映出来^[3-4]。

水分胁迫对植物光合作用的影响,可以通过借助叶绿素荧光动力学方法进行研究。目前,对水分胁迫的植物生理响应机制和水分胁迫下叶绿素荧光参数的变化研究主要集中于传统农业或生态树种^[5-13],对经济型的灌木树种研究不多。欧李(*Cerasus humilis* (Bge.) Sok.)是蔷薇科樱桃属的野生果药兼用的灌木树种,在我国分布广泛,抗寒、抗旱,耐瘠薄,栽培技术简单,已被国家列为干旱、半干旱地区防风固沙、水土保持、城市绿化、生态建设中的优良灌木树种;同时,欧李果实富含蛋白质、维生素、丰富的钙质,俗称“钙果”,适于鲜食与加工,经济价值极高,种子可入药,深受市场欢迎,因此欧李的开发利用和人工栽培前景广阔。有关欧李的资源分布、育种及栽培技术、开发利用研究较多,但是对欧李生理生态特性的研究鲜见报道^[14-16]。本文以盆栽试验方式研究了欧李幼株在不同土壤水分胁迫条件下光合特性的变化,为退耕还林生产实践提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验地位于河南省济源市裴村“太行山低山丘陵区高效复合经营综合配套技术示范与研究”试验区内。试验区地处太行山南段南麓(35°11'N, 112°03'E),属干旱半干旱季风气候区。历年平均降水量 642 mm, 6 - 9 月份多年平均降水量为 438 mm,占全年降水量的 68.3%。

1.2 试验设计及测定方法

本试验采用瓦氏盆栽法栽植的 2 年生欧李扦插苗为试验材料,供试土壤为退耕还林地隔坡水平梯田土;土壤密度 $1.4 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$, pH 值 7.83,最大田间持水量为 30.13%,有机质含量 $38.98 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效 N $66.84 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效 P $7.86 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效 K $70.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

试验设计了 4 个水分胁迫水平:无水分胁迫(NS)、低度水分胁迫(LS)、中度水分胁迫(MS)和严重水分胁迫(HS),按照不同的土壤容积含水量设计了不同的土壤水分梯度,分别为 24% ~ 30%、21% ~ 24%、14% ~ 18%和 9% ~ 14%。每个处理 30 盆,共 120 盆。

2004 年 4 月上旬,将幼苗植入盆中,每盆植 1 株,正常灌水,生长 12 周后,选取生长健康、大小较为一致的幼苗,采用 TR ME-P 便携式土壤水分速测仪(TDR)进行控水处理,同时设置遮雨棚防止降雨的干扰,分别于早、中、晚监测 3 次,晴天监测 4 次(中午加测 1 次),加水控制土壤含水量,在形成相应的干旱梯度后继续处理 20 d。2004 年 8 月 6 日 - 12 日测定光合曲线,8 月 20 日 - 25 日测定日变化。在每个水分胁迫处理的植株中取 3 株,在每株选择中部有代表性的成熟叶片 3 ~ 5 片。

1.3 光合指标的测定

利用 Li-6400 光合分析仪,测定不同水分胁迫下欧李的光响应曲线和日变化曲线,测定指标为:净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度($Cond$)、胞间 CO_2 浓度(C_i),水分利用效率(WUE)用 P_n/T_r 来表示。

1.4 荧光参数的测定

叶绿素荧光参数的测定时间同净光合速率,用便携式调制荧光仪 OSI-HL (美国)测定叶绿素荧光参数日变化进程。叶片暗适应 15 ~ 20 min 后测定初始荧光(F_0)、最大荧光产量(F_m)、可变荧光(F_v)、PS 最大光化学量子产量(F_v/F_m),并计算 F_v/F_0 (光系统潜在活性)和 NPQ (非光化学淬灭系数)。

1.5 数据处理

采用 SigmaPlot 和 SPSS 软件进行数据处理,并对差异显著指标进行 Duncan 多重比较。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫条件下欧李的 P_n 、 $Cond$ 、 Tr 、 WUE 对光合有效辐射 (PAR) 的响应

由图 1 可以看出:欧李光合速率 (P_n) 随着光合有效辐射 (PAR) 的增强而增大直至趋于稳定

乃至下降;低 PAR 下,欧李的 P_n 随 PAR 的增强而增加,且增加速度远大于高 PAR 条件;高 PAR 下,欧李 P_n 趋于稳定甚至降低。这种下降现象可能源于 PAR 强度过强,多余的光能会造成光合速率下降或者引起光抑制^[18]。不同水分胁迫条件下,欧李的 P_n 对 PAR 的响应影响程度不同,由高到低为 $LS > NS > MS > HS$,其中,高度水分胁迫 (HS) 与其它 3 种处理 (NS 、 LS 、 MS) 的差异均达到极显著水平 (表 1)。

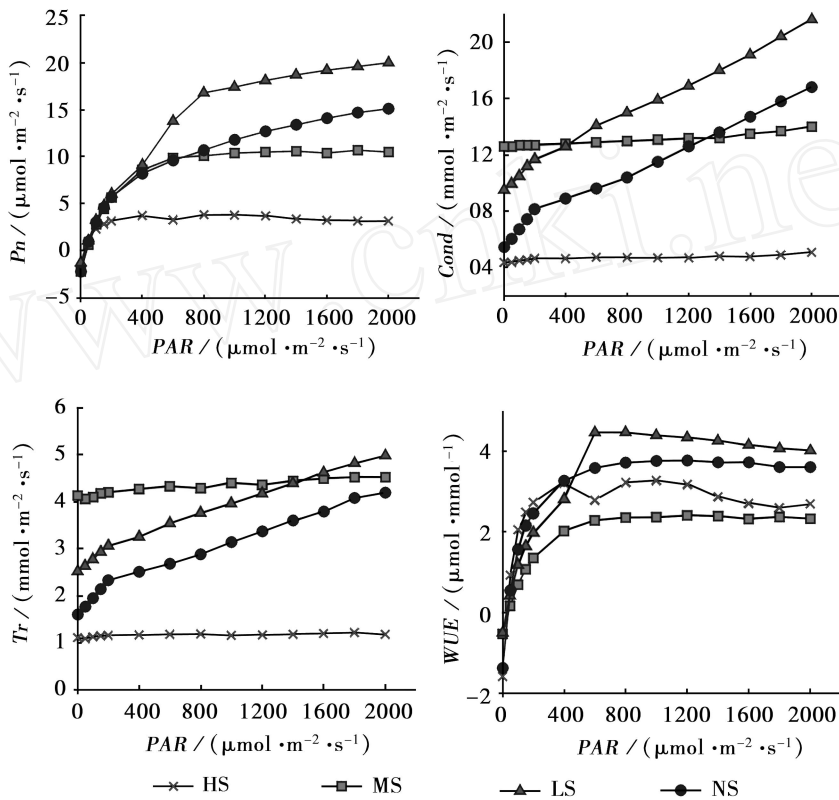


图 1 不同水分条件下欧李的净光合速率 (P_n)、气孔导度 ($Cond$)、蒸腾速率 (Tr)、水分利用效率 (WUE) 对光合有效辐射 (PAR) 的响应

表 1 不同水分胁迫条件下欧李 P_n 、 $Cond$ 、 Tr 、 WUE 对 PAR 响应的平均值

水分条件	$P_n / (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$Cond / (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$Tr / (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$WUE / (\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1})$
无胁迫 (NS)	9.589 ± 1.305 Aa	0.109 ± 0.010 Aa	2.956 ± 0.224 Aa	3.035 ± 0.288 Aa
低度胁迫 (LS)	13.905 ± 1.824 ABb	0.156 ± 0.011 ABb	3.854 ± 0.219 Ab	3.482 ± 0.355 Aab
中度胁迫 (MS)	7.366 ± 1.156 Bb	0.131 ± 0.001 Bc	4.306 ± 0.042 Bc	1.683 ± 0.261 Bc
严重胁迫 (HS)	2.786 ± 0.401 Cc	0.047 ± 0.001 Cd	1.164 ± 0.009 Cd	2.369 ± 0.345 ABbc

注:不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著,不同大写字母表示在 0.01 水平上差异显著 (下表同)。

欧李气孔导度 ($Cond$) 随着 PAR 的增强几乎呈线性增加趋势。不同水分胁迫条件下欧李的气孔导度对 PAR 的响应不同,其中无胁迫和低胁迫条件下欧李 $Cond$ 随着光合有效辐射的增强而增加,增大速率更快;而在中度胁迫和重度胁迫条件下,气孔导度

变化不明显。各处理的平均 $Cond$ 比较,低胁迫最大,严重胁迫最小,且低胁迫与严重胁迫差异达到极显著水平 (表 1)。

欧李蒸腾速率 (Tr) 变化趋势与气孔导度 ($Cond$) 的变化趋势相似,在低度水分胁迫条件下能

够很迅速地提高到较高水平,而严重胁迫下的欧李 T_r 则增加比较迟缓,只能增加到相对较低的水平,这有助于欧李避免丧失仅供生存的水分,可能是植物适应逆境的生理表现。

欧李水分利用效率 (WUE) 随 PAR 的增强而增加,然后趋于稳定或缓慢降低,不同水分胁迫

下 WUE 差异不大,由高到低为: $LS > NS > HS > MS$ (表 1)。重度胁迫下水分利用效率高于中度胁迫,这可以看做植物对极端环境的一种生理适应。

2.2 水分胁迫条件下欧李 P_n 、 $Cond$ 、 T_r 、 WUE 的日变化

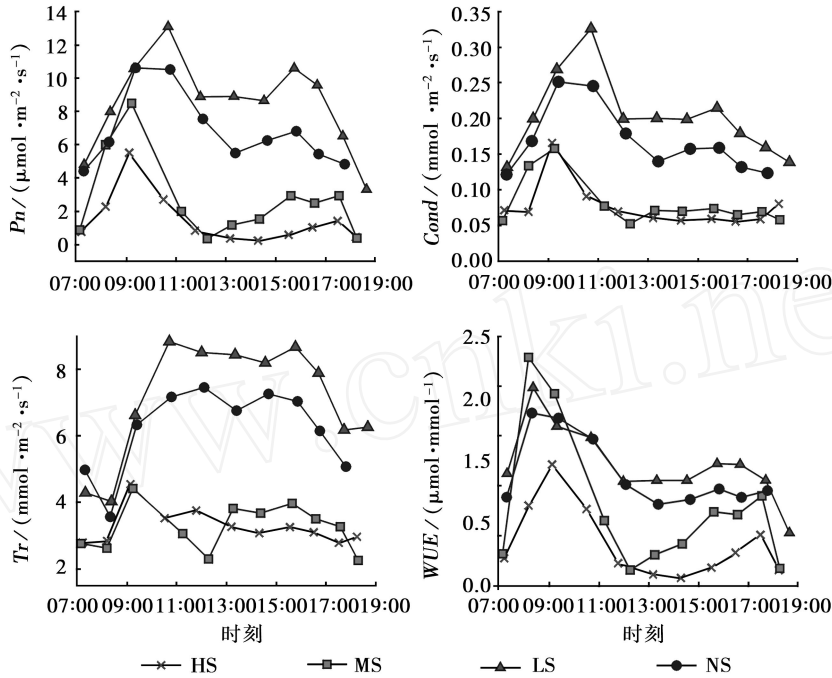


图 2 不同水分条件下欧李的净光合速率 (P_n)、气孔导度 ($Cond$)、蒸腾速率 (T_r) 和水分利用效率 (WUE) 日变化

表 2 不同水分条件下欧李 P_n 、 $Cond$ 、 T_r 、 WUE 的日平均值

水分条件	$P_n / (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$Cond / (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$T_r / (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$WUE / (\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1})$
无胁迫 (NS)	6.811 ± 0.690 A	0.168 ± 0.015 A	6.178 ± 0.399 A	1.125 ± 0.112 Aab
低度胁迫 (LS)	8.447 ± 0.831 A	0.202 ± 0.017 A	7.084 ± 0.524 A	1.214 ± 0.112 Aa
中度胁迫 (MS)	2.658 ± 0.756 B	0.081 ± 0.010 B	3.245 ± 0.213 B	0.781 ± 0.212 ABbc
严重胁迫 (HS)	1.474 ± 0.469 B	0.076 ± 0.010 B	3.268 ± 0.158 B	0.422 ± 0.109 Bc

欧李的净光合速率 (P_n) 日变化呈双峰曲线,中午存在着明显的光合午休现象 (图 2)。在无水胁迫和低度水分胁迫条件下, P_n 在 11 点左右达到全日的最高值,而在高度水分胁迫与中度水分胁迫条件下,在 9 点左右达到全日的最高值,可以推断,随着胁迫程度的加剧,欧李的光饱和点降低。叶片净光合速率 (P_n) 随干旱胁迫程度的增加而降低,尤其在重度干旱胁迫下更加明显。 P_n 平均值由高到低为: $LS > NS > MS > HS$, NS、LS 与 MS、HS 的差异均极显著 (表 2)。不同处理的 $Cond$ 、 T_r 、 WUE 的日变化与 P_n 变化类似。

2.3 不同水分胁迫对欧李荧光参数 F_o 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 和 NPQ 的影响

初始荧光 F_o 是光系统 (PS) 反应中心处

于完全开放时的荧光产量, F_o 减少表明天线的热耗散增加, F_o 增加则表明 PS 反应中心遭受不易逆转的破坏^[19]。随干旱胁迫程度的加剧,不同水分胁迫下欧李 PS 反应中心受到破坏或可逆失活,导致 F_o 增加 (图 3), LS、MS、HS 三者的 F_o 差异极显著 (表 3), 胁迫越轻,对 PS 反应中心的破坏越少, F_o 增加幅度越小。其趋势变化与 P_n 的日变化相似。

F_v/F_m 是 PS 最大光化学量子产量,其大小反映了 PS 反应中心内原初光能的转换效率 (最大 PS 的光能转换效率),非胁迫条件下该参数的变化极小,不受物种和生长条件的影响,胁迫条件下该参数明显下降,是反映光抑制程度的良好指标^[20];

F_v/F_o 则反映了 PS 的潜在活性,二者是光化学反应状况评价的 2 个重要参数^[21]。由图 3 可知,不同水分胁迫下,欧李的 PS 最大光能转换效率 (F_v/F_m)、PS 潜在活性 (F_v/F_o)随光强的增加而逐渐降低,中午光强最大时, F_v/F_m 和 F_v/F_o 降低到最低点,表明此时发生光抑制,之后比值随光强的减弱而缓慢回升。其中 NS 与 LS 条件下数值接近,MS 与

HS 条件下数值接近,而且,NS、LS 与 MS、HS 的差异显著(表 3)。

非光化学淬灭 NPQ 反映 PS 天线色素吸收的以热的形式耗散的那部分光能^[22],而 NPQ 随光强的增大而升高,推测欧李可能通过热耗散消耗掉过剩光能,防止了光合机构的破坏,这是植物对生存环境适应的一种保护机制。

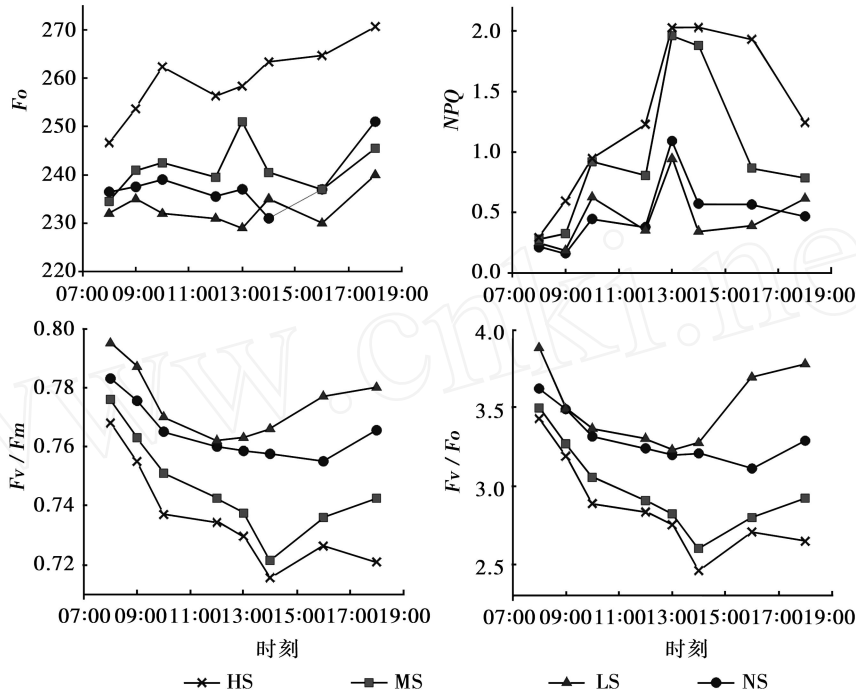


图 3 不同水分处理下欧李 F_o 、 NPQ 、 F_v/F_m 和 F_v/F_o 的日变化

表 3 不同水分胁迫对欧李荧光动力学参数的影响

水分条件	F_o	NPQ	F_v/F_m	F_v/F_o
无胁迫 (NS)	238.1 ± 0.25 BC	0.486 ± 0.101 B	0.765 ± 0.003 Ba	3.310 ± 0.595 ABa
低度胁迫 (LS)	233.0 ± 1.254 C	0.462 ± 0.088 B	0.775 ± 0.004 Ba	3.504 ± 0.889 Aa
中度胁迫 (MS)	241.4 ± 1.801 B	0.978 ± 0.223 AB	0.746 ± 0.006 ABb	2.985 ± 0.101 BCb
严重胁迫 (HS)	259.5 ± 2.619 A	1.287 ± 0.235 A	0.736 ± 0.006 Ab	2.864 ± 0.110 Cb

3 结论与讨论

(1)不同水分胁迫处理下欧李的光合对光辐射响应不同。在低度水分胁迫条件下的平均净光合速率最大,严重胁迫最小。不同水分胁迫下欧李的 $Cond$ 对 PAR 的响应也不同,LS、NS 处理的欧李 $Cond$ 随着 PAR 增强而增加,但 MS、HS 条件下变化不明显。欧李的光合速率日变化呈双峰曲线,中午存在明显光合午休现象。净光合速率 (P_n) 由高到低为:LS > NS > MS > HS,前 2 种与后 2 种条件之间的差异达到极显著,不同水分胁迫下 $Cond$ 、 T_r

WUE 的日变化与 P_n 变化类似。土壤水分胁迫在一定程度上能增强植物的光合反应,提高植物的光合速率,当然这种胁迫也直接导致了叶气孔的关闭致使气孔导度与蒸腾速率降低,但从总体上看,低度水分胁迫对光合能力提高的幅度远大于损失的幅度,这种结果也与其他学者对其它植物研究的结果相似^[23-25],表明土壤水分胁迫对植物光合特性的影响具有共性。

(2)正常情况下,叶绿素吸收的光能主要通过光合电子传递、叶绿素荧光和热耗散 3 种途径消化掉,这 3 种途径间存在着此消彼长的关系,光合作用

和热耗散的变化会引起荧光发射的相应变化,因此荧光变化可以反映光合作用和热耗散的情况^[26]。中度和严重水分胁迫下欧李的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均降低,表明水分胁迫可使欧李的叶 PS 活性中心受损,光合作用原初反应过程受抑制,使不同水分胁迫下欧李 PS 的原初光能转化效率及 PS 潜在光合作用活力受到抑制,欧李的净光合速率在水分胁迫下显著降低。

随干旱胁迫程度的加剧,不同水分胁迫下欧李的 PS 反应中心受到破坏或可逆失活,导致 F_o 增加,低度水分胁迫、中度水分胁迫、严重水分胁迫三者的 F_o 差异极显著,水分胁迫的程度越轻对反应中心的破坏程度越小, F_o 增加幅度越小。其趋势变化与净光合速率的日变化相似。

非光化学淬灭 NPQ 随光强的增大而升高,多余的光能以热的形式耗散掉,表明欧李能通过热耗散消耗掉过剩光能,避免了光合机构的破坏,是植物对生存环境适应的一种保护机制。

低度水分胁迫即土壤含水量为 21% ~ 24% 条件下,欧李的光合生理活动达到较佳水平,水分利用效率高,可为退耕还林选择欧李立地条件提供依据。本文仅在一定土壤水分条件下,研究了欧李光合特性及叶绿素荧光参数的变化,有关欧李的光合生态生理特性以及多因子的复合影响机制还需进一步的研究。

参考文献:

- [1] Marshall B, Roberts J A. Leaf development and canopy growth [M]. England: Sheffield Academic Press, UK, 2000
- [2] 许大全. 光合作用效率 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 33
- [3] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1989, 990: 87 - 92
- [4] Schreiber U, Bilger W, Neubauer G. Chlorophyll fluorescence: New instruments for special applications [C] // Schulze E D, Caldwell M M. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin: Springer-Verlag, 1994: 147 - 150
- [5] 卢从明, 张其德, 匡廷云. 水分胁迫对小麦光系统的影响 [J]. *植物学报*, 1994, 36(2): 93 - 98
- [6] 陈胎竹, 李晓萍, 夏丽, 等. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用 [J]. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(4): 79 - 86
- [7] 王可玢, 许春辉, 赵福洪, 等. 水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素 a 荧光参数的影响 [J]. *生物物理学报*, 1997, 13(2): 273 - 278
- [8] 赵会杰, 邹琦, 于振文. 叶绿素荧光分析技术在植物光合机理研究中的应用 [J]. *河南农业大学学报*, 2000, 34(3): 248 - 251
- [9] 史胜青, 袁玉欣, 张金香, 等. 不同水分胁迫方式对核桃苗叶绿素荧光动力学特性的影响 [J]. *河北农业大学学报*, 2003, 26(2): 20 - 24
- [10] 史胜青, 袁玉欣, 杨敏生, 等. 水分胁迫对 4 种苗木叶绿素荧光的光化学淬灭和非光化学淬灭的影响 [J]. *林业科学*, 2004, 40(1): 168 - 173
- [11] 何炎红, 郭连生, 田有亮. 白刺叶不同水分状况下光合速率及其叶绿素荧光特性的研究 [J]. *西北植物学报*, 2005, 25(11): 2226 - 2233
- [12] 巩攀柱, 吕金印, 徐炳成, 等. 水分胁迫和种植方式对小麦叶绿素荧光参数及水分利用效率的影响 [J]. *西北农林科技大学学报*, 2006, 36(5): 83 - 92
- [13] 慕伟, 谭浩, 翟衡. 干旱胁迫对不同葡萄砧木光合特性和荧光参数的影响 [J]. *应用生态学报*, 2006, 17(5): 835 - 838
- [14] 钱国珍, 苏福才. 欧李的选种与人工栽培试验初报 [J]. *中国果树*, 1991(2): 29 - 30
- [15] 杜俊杰, 杨怀义, 曹琴. 欧李生物学特性的研究 [J]. *山西农业大学学报*, 1992, 12(4): 311 - 314
- [16] 马建军, 张立彬. 野生欧李生长期矿质营养元素含量的变化 [J]. *园艺学报*, 2004, 31(2): 165 - 168
- [17] Bilger W, Björkman O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis* [J]. *Photosynthesis Research*, 1990, 25: 173 - 185
- [18] Powles C B. Photo inhibition induced by visible light [J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1984, 4(35): 15 - 44
- [19] Demmig B, Björkman O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O_2 evolution of leaves of higher plants [J]. *Planta*, 1987, 171: 171 - 184
- [20] 许大全, 张玉全. 植物光合作用的光抑制 [J]. *植物生理学通讯*, 1992, 28(4): 237 - 243
- [21] 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
- [22] Gilmore A M, Yamamoto H Y. Zeaxanthin formation and energy dependent fluorescence quenching in pea chloroplasts [J]. *Plant Physiol*, 1996, 96: 636 - 643
- [23] Harrison R D, Daniell J W, Cheshire J R. Net photosynthesis and conductance of peach seedling and cutting responses to changes in soil water potential [J]. *Amer Soc Hort Soc*, 1989, 114: 986 - 990
- [24] 阿布力米提·买买提明, 张俊佩, 裴东. 不同类型核桃的光合和蒸腾性能对土壤水分胁迫响应的研究 [J]. *河北农业大学学报*, 2004, 27(4): 26 - 30
- [25] 赵昌琼, 芦站根, 庞永珍, 等. 土壤水分胁迫对曼地亚红豆杉光合特性的影响 [J]. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 2003, 28(1): 127 - 129
- [26] Peterson R B, Aivak M N, Walker D A. Relationship between steady-state fluorescence yield and photosynthetic efficiency in spinach leaf issue [J]. *Planta Physiol*, 1998, 88: 158 - 163