

秋茄幼苗光合特性对寒害的响应

郭菊兰, 朱耀军, 文菀玉, 武高洁, 宁宇, 马骅, 王义飞*

(中国林业科学研究院湿地研究所, 湿地生态功能与恢复北京市重点实验室, 北京 100091)

摘要: [目的] 研究低温胁迫对秋茄幼苗光合作用和叶绿素荧光参数的影响及秋茄幼苗对低温胁迫的防御机制, 以期为抗寒性红树植物种的选育、引种提供参考。[方法] 以秋茄幼苗为材料, 分别在 5℃ 与 12℃ 低温下进行胁迫试验。应用 Li-6400XT 便携式光合作用测定仪和便携式脉冲调制叶绿素荧光仪 (PAM-2500) 分别测定光合参数与叶绿素荧光参数的变化, 应用 EXCEL 和 SPSS13.0 软件进行数据整理、作图及统计分析。[结果] 表明: (1) 低温胁迫对秋茄幼苗的光合速率 (P_n)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、气孔导度 (G_s) 及水分利用率 (WUE) 影响显著 ($P < 0.05$); (2) 低温胁迫下, P_n 、 G_s 、 C_i 均显著降低, 持续 5 d 低温, P_n 、 G_s 随低温时间的延长持续下降, C_i 则呈现上升趋势。5℃ 低温胁迫第 1 天, WUE 明显高于对照 (CK), 第 2 天之后开始下降且低于对照 (CK); 12℃ 低温胁迫下, WUE 略高于 CK 且低温期内持续高于 CK。 (3) 5℃ 低温胁迫下, 可变荧光 (F_v) 与最大光能转换速率 (F_v/F_m) 低于 CK, 随低温时间的延长呈现下降趋势, 在低温第 5 天, 显著低于 CK ($P < 0.05$); 12℃ 低温胁迫下, F_v 和 F_v/F_m 变化不明显。[结论] 秋茄幼苗可在 12℃ 低温胁迫下存活, 但秋茄幼苗的形态生长和生物产量减少, 而 5℃ 低温胁迫持续 2 d 是秋茄幼苗的生存阈值; 秋茄幼苗叶片在未使光系统 II (PS II) 潜在活性中心受损的低温胁迫下, P_n 下降主要受气孔因子限制, 在光合作用过程中, 通过提高叶片水分利用率, 以减少光合速率下降, 提高抗寒能力。

关键词: 秋茄幼苗; 低温胁迫; 光合特征; 荧光特征

中图分类号: S718.3

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2018)06-0063-06

Responses of Leaf Photosynthetic Characteristics of *Kandelia obovata* Seedlings to Chilling

GUO Ju-lan, ZHU Yao-jun, WEN Wan-yu, WU Gao-jie, NING Yu, MA Hua, WANG Yi-fei

(Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry, Beijing Key Laboratory of Wetland Services and Restoration, Beijing 100091, China)

Abstract: [Objective] To investigate the effects of chilling on leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters in mangrove *Kandelia obovata* seedlings, and the defense mechanism of *K. obovata* seedlings against chilling, so as to provide references for the breeding and introduction of the cold-resistant mangrove species. [Method] Under low-temperature stress at 5℃ and 12℃, the changes of leaf photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence parameters of *K. obovata* seedlings were measured using portable photosynthesis analyzer (Li-6400XT) and portable pulse modulated chlorophyll fluorescence instrument (PAM-2500), respectively. Data processing, mapping and statistical analysis were carried out using the software EXCEL and SPSS13.0. [Result] (1) The leaf photosynthetic rate (P_n), intercellular CO_2 concentration (C_i), stomatal conductance (G_s) and water use efficiency (WUE) of *K. obovata* seedlings were significantly affected by low temperature stress ($P < 0.05$). (2) At low temperature, the values of P_n , G_s and C_i decreased significantly, and the values of P_n and G_s showed a decreasing

收稿日期: 2018-02-28 修回日期: 2018-06-21

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项: 红树林寒害及富营养化监测预警与灾害评价 (201504419); 清澜港红树林土壤 N_2O 通量排放特征 (CAFYBB2016SY033)

作者简介: 郭菊兰 (1964—), 女, 学士, 高级工程师。主要研究方向: 植物生态学。E-mail: guojulan@163.com

* 通讯作者: 王义飞, 男, 副研究员。主要研究方向: 湿地生态学与气候变化。E-mail: wangyifei_af@126.com

trend during 5 days of low temperature while the C_i showed a rising trend. Under the low-temperature stress at 5°C, the value of WUE was higher than CK at the first day, and then decreased to lower than CK. At 12°C, WUE was a little higher than CK during all the 5 days. (3) At 5°C, the variable fluorescence (F_v) and the maximum light energy conversion rate (F_v/F_m) were lower than CK, and showed a downward trend with the time duration of low temperature, and decreased significantly at low temperature at the fifth day ($P < 0.05$). At 12°C, the changes of F_v and F_v/F_m values were not significant. [**Conclusion**] *K. obovata* seedling can survive under low-temperature stress at 12°C, and the growth and biomass of *K. obovata* seedlings will decrease. At the low temperature of 5°C, the survival threshold of *K. obovata* seedlings is 2 days (48 h). Under low-temperature stress which does not damage the potential activities of leaf Photosystem II (PSII) in *K. obovata* seedlings, the declining of P_n is mainly because of the restricted stomatal efficiency (WUE). During the process of photosynthesis, *K. obovata* seedlings will lower the declining of photosynthetic rate through increasing the leaf water use to improve its cold-resistance ability.

Keywords: *Kandelia obovata* seedlings; low-temperature stress; photosynthetic characteristics; fluorescent characteristics

红树林是生长在沿海潮间带的木本植物群落,是陆海生态过渡带特有的湿地生态系统,在维持海湾河口生态系统的稳定和平衡中起着不可替代的作用^[1]。大多数红树植物对寒潮、霜冻等低温天气敏感,低温严重影响红树林幼苗在海岸滩涂地的自然定着和存活^[2]。秋茄(*Kandelia obovata* Sheue et al)作为一种抗寒力强的红树植物^[3],在我国分布最广,分布纬度最高,其天然分布北界至福建福鼎(27°20'N),人工引种北界至浙江乐清^[4]。2008年历史上罕见的持续低温雨雪冰冻天气对我国南方沿海红树林造成不同程度伤害,秋茄却没受到寒害的伤害。前人对秋茄耐寒特性的研究表明,秋茄生长环境最低月均温为12°C,气温低于5°C时产生寒害^[5-6]。杨盛昌等^[7]研究了秋茄抗寒力与水分、叶绿素、可溶性蛋白质含量及抗氧化酶活性的相关性;陈鹭真等^[5]2008年对我国红树植物寒害受损状况的调查表明,进行抗寒锻炼可提高引种植物的抗寒能力;雍石泉等^[8]通过监测秋茄、无瓣海桑(*Sonneratia apetala* Buch-Ham.)和拉关木(*Leguncalaria racemosa* Gaertn. f.)幼苗叶片相溶性物质含量及活性氧代谢等生理生化指标发现,秋茄可溶性总糖含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性均高于无瓣海桑和拉关木;郑春芳等^[9]研究了短期夜间低温对植株碳氮代谢相关酶活性的影响,阐述了秋茄幼苗碳氮代谢对夜间短期低温的响应机制。水分利用率(WUE)对环境(干旱、低温等)胁迫响应的研究热点为WUE对干旱胁迫的响应^[10-15],对低温响应的研究甚少^[16],而红树植物WUE对低温胁迫响应的研究目前还未见报道。

植物光合作用过程最易受低温胁迫的伤害^[17],光合作用是植物生长发育的基础^[18-20],WUE是植物能否适应极限环境条件的关键因子^[21]。本研究以2月龄秋茄幼苗为材料,研究连续5d不同低温胁迫对其叶片光合速率(P_n)等光合指标的影响,并阐明其叶片WUE对不同低温的响应机制,以期探讨秋茄的生存适应对策,为抗寒性红树植物种的选育、引种提供参考。

1 材料及处理

以秋茄幼苗为试验材料,于2015年5月1日在福建省林业科学研究院潮汐模拟实验室内进行。从漳江口红树林自然保护区采集发育正常的500株秋茄胚轴栽植于10 cm × 12 cm × 6 cm的营养袋中,袋中装入原生长地潮间带土,培养液用速溶海盐与自来水配制为8‰的人工海水,每天早晚各浇此水1次。

秋茄幼苗培养60d(7月1日)时,幼苗均长出4片叶子。选取生长正常、大小一致的幼苗300株,移至6个RXZ-280B智能型人工气候箱中的塑料托盘内(50株·箱⁻¹),进行低温胁迫处理。试验采用完全随机区组设计。本试验设计3组处理:常温培养(对照CK)、生存极限低温胁迫(12°C)、寒害低温胁迫(5°C),每组处理100株(2箱),持续胁迫5d。胁迫期间托盘内8‰的盐水深度保持1cm左右,并保持设定的处理温度。胁迫期间每组每天取样1次20株,在第1天、第3天、第5天的取样中,分别在各组处理中随机取8株,进行光合参数和叶绿素荧光参数测定,其余12株全部解除胁迫,常温继续培养60

d(至9月1日)后,测定各项指标。

2 指标测定方法

2.1 苗高、叶面积、叶片数及生物量测定

2.1.1 苗高测定 用刻度尺测量秋茄胚轴顶端到幼苗顶端的高度。

2.1.2 叶面积测定和叶片数量统计 摘取叶片,用扫描仪扫描,用 Arc GIS10 软件矢量化叶片轮廓后,获取每片叶子的面积和周长,并统计叶片数量。

2.1.3 生物量测定 称植株根、茎、叶鲜质量,然后用水洗净,105℃杀青 15 min,最后 75℃烘干至恒质量,称干质量。

2.2 光合参数测定

测定时间选在晴天上午 9:00—11:00,用便携式光合作用测定仪(Li-6400XT)测定光合参数净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)及蒸腾速率(T_r),计算水分利用率(WUF)($WUF = P_n / T_r$)。每株测定下面的 2 片叶子,取平均值。

2.3 叶绿素荧光参数测定

用便携式脉冲调制叶绿素荧光仪(PAM-2500)测定叶绿素荧光参数(与光合作用参数测定同时进

行),每株取下面 2 片叶片,每片叶测定 3 点。首先夹上暗适应叶夹,叶片暗适应 30 min 后,获取初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光($F_v = F_m - F_0$)及光系统 II(PS II)最大光能转换速率(F_v / F_m)。

2.4 数据分析

用 EXCEL 表进行数据整理与制图,使用 SPSS13.0 软件统计分析。

3 结果与分析

3.1 秋茄幼苗生长表现

从表 1 可看出:5℃与 12℃胁迫均对秋茄幼苗生长产生抑制作用,各指标的生长量均低于 CK。5℃持续胁迫 2 d,幼苗各指标值均低于胁迫 1 d 的,胁迫 3、4、5 d 后,幼苗分别在去除胁迫后第 33、23、19 天后死亡;12℃持续胁迫 5 d,虽然对幼苗各指标的生长产生影响,但随着处理时间的持续,影响程度逐渐降低。这说明 5℃胁迫累积超过 2 d 是秋茄幼苗寒害致死的阈值,而 12℃低温环境秋茄幼苗能够适应。

表 1 低温胁迫秋茄幼苗形态指标及生物量变化

Table 1 Morphological indicators and biomass of *Kandelia obovata* seedlings in low temperature stress

处理 Treatments		胁迫后存活率	120 d 后存活率	叶面积	叶周长	叶片数	高生长	整株鲜质量
温度	时间	Surviving rate	Surviving rate	Leaf areas	Leaf perimeter	Leaf numbers	Height	Whole plant
Temperature/℃	Time/d	after stress/%	after 120 days/%	/cm ²	/cm	/piece	/cm	fresh weight/g
5	1	100	100	11.86a	13.52ab	4a	12.6e	21.45
	2	100	100	12.06a	14.35ab	4a	10.75d	19.76
	3	100	0	—	—	—	—	—
	4	100	0	—	—	—	—	—
	5	100	0	—	—	—	—	—
12	1	100	100	15.48b	14.35ab	4c	12.93d	22.19
	2	100	100	9.09a	11.95a	2a	11.33a	19.91
	3	100	100	10.54ab	12.92ab	5d	11.35a	20.57
	4	100	100	14.88b	14.70bc	2a	11.93b	20.70
	5	100	100	13.35ab	15.03bc	3b	12.47c	21.59
CK		100	100	16.73	16.91	9	20.55	26.04

注:表中同列不同小写字母表示不同处理间差异显著性($P < 0.05$)。

Note: Different letters above show significant difference among treatments ($P < 0.05$).

3.2 秋茄幼苗叶片光合参数变化

由图 1A、B 看出:随着胁迫时间的延长,2 个低温胁迫下,秋茄幼苗叶片的净光合速率(P_n)与气孔导度(G_s)均显著下降,但变化趋势不同。5℃胁迫 1、3、5 d 的 P_n 分别为 CK 的 35.84%、20.95%、13.68%, G_s 分别为 CK 的 21.63%、20.71%、16.12%, P_n 与 G_s 均呈连续下降趋势;12℃胁迫 1、

3、5 d 的 P_n 分别为 CK 的 26.06%、23.81%、23.99%, G_s 分别为 CK 的 13.61%、12.14%、16.41%, P_n 与 G_s 均表现为先降后升。

图 1C 显示:2 个低温胁迫下,秋茄幼苗的胞间 CO_2 浓度(C_i)均低于 CK。5℃胁迫 1、3、5 d, C_i 分别为 CK 的 60.64%、72.88%、74.50%,差异不显著,变化趋势与 P_n 的相反;12℃胁迫下, C_i 分别为 CK

的 48.36%、46.17%、62.17%，差异显著。5℃胁迫的 G_i 比 12℃胁迫的高，这说明，随着胁迫时间的累积，5℃胁迫下秋茄幼苗叶片的光合能力逐渐衰减，而 12℃胁迫下光合能力逐渐恢复。

图 1D 显示：12℃低温胁迫下，秋茄幼苗叶片的水分利用效率 (WUE) 差异不显著。5℃胁迫 1、3、5

d, WUE 分别为 CK 的 140.54%、77.96%、69.95%；12℃胁迫 1、3、5 d, WUE 分别为 CK 的 123.99%、120.75%、112.70%，均高于 CK，但增长率减少。这表明，秋茄幼苗叶片在 5℃胁迫 1 d 和 12℃持续胁迫 5 d 下，具有更高的 WUE 。

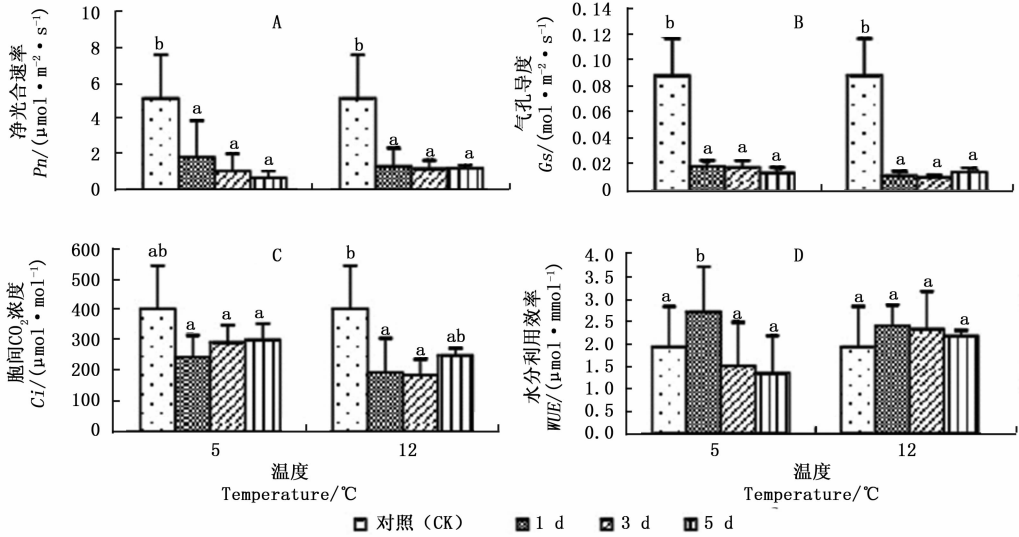


图 1 不同温度胁迫下秋茄幼苗光合因子变化

Fig. 1 Changes in photosynthetic parameters of *Kandelia obovata* seedlings under different temperature stresses

3.3 秋茄幼苗叶片荧光参数变化

图 2A 显示：2 个低温胁迫 1、3、5 d，秋茄幼苗的初始荧光 (F_0) 变化率与 CK 相比均差异不显著。

5℃胁迫下的 F_0 分别为 CK 的 98.30%、111.37%、106.95%；12℃胁迫下的 F_0 分别为 CK 的 87.17%、82.90、102.10%。

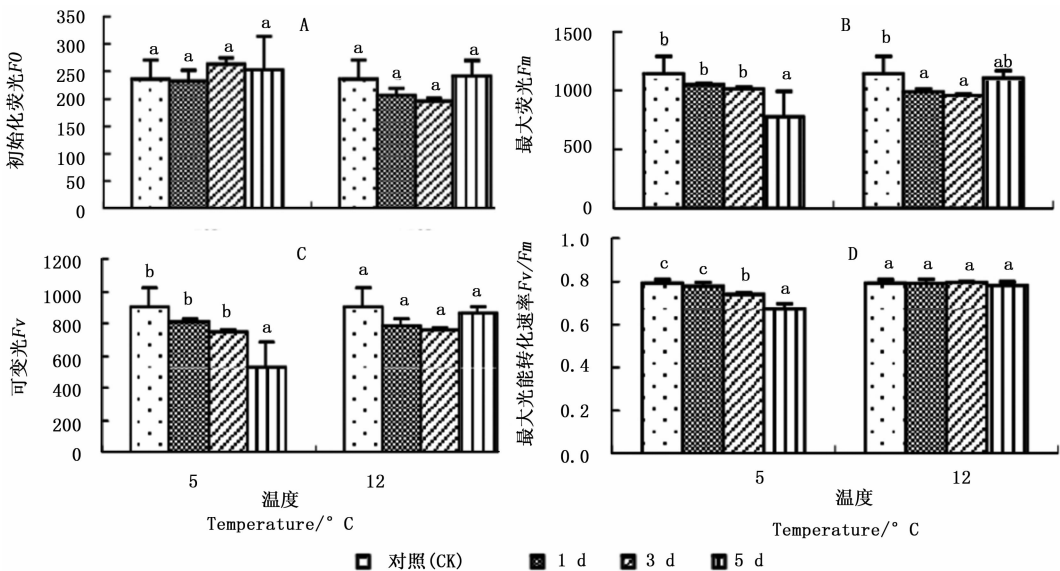


图 2 不同温度胁迫下秋茄幼苗荧光参数变化

Fig. 2 Changes in fluorescence parameters of *Kandelia obovata* seedlings under different temperature stresses

图2C显示:2个低温胁迫1、3、5 d,秋茄幼苗的可变荧光(F_v)均低于CK,仅5℃胁迫第5天与CK差异显著。5℃胁迫下的 F_v 分别为CK的90.19%、81.95%、57.45%,12℃胁迫下的 F_v 分别为CK的86.36%、83.63%、97.14%。

图2D显示:5℃胁迫1、3、5 d的最大光能转化速率(F_v/F_m)分别为CK的98.18%、93.24%、84.81%,且胁迫第3、5天与CK差异显著;12℃胁迫1、3、5 d的 F_v/F_m 分别为CK的99.77%、100.27%、98.62%,差异不显著。5℃胁迫下的 F_v/F_m 低于12℃胁迫的 F_v/F_m ,说明5℃下光系统受损程度严重,这与5℃胁迫下的 P_n 较低有关(图1A)。

4 讨论

4.1 秋茄幼苗叶片光合特征

大多数植物叶片在低温下, P_n 与 G_s 明显下降,导致 P_n 降低既有气孔限制也有非气孔限制^[9,22-23]。根据Farquhar等^[24]的观点,当 P_n 和 G_s 下降的同时, C_i 上升,则 P_n 的下降主要受非气孔因素限制,否则为气孔因素限制。本研究发现,5℃与12℃胁迫均使秋茄幼苗叶片的 P_n 和 G_s 下降,但 C_i 变化不同:12℃低温胁迫在第5天出现 G_s 与 C_i 同步回升,表明 P_n 下降的主导因子由非气孔因素限制变为气孔因素限制。这说明秋茄幼苗对于12℃持续胁迫产生了生理适应,这与其生物量回升的变化一致;5℃持续胁迫下,幼苗叶片的 P_n 和 G_s 下降, C_i 先降低后升高,表明随着胁迫的持续累积, P_n 下降由气孔因素限制占主导地位转变为非气孔因素限制占主导地位^[25-26]。非气孔限制因素可能是由于胁迫的持续累积影响了PSII的效能,使PSII受损或部分失活^[27]。

4.2 秋茄幼苗叶片荧光参数特征

在叶绿素荧光参数中, F_v/F_m 不仅反映植物潜在光合能力,同时也反映植物受胁迫程度。任何对PSII效能产生影响的环境胁迫均会导致 F_v/F_m 降低^[28]。本研究中,5℃低温胁迫下,随着胁迫时间的延长, F_v 和 F_v/F_m 均明显下降,而 F_o 变化微小,这表明用于光合作用的能量减少,转化为叶绿素荧光和热的能量增加,PSII光能转换率下降,潜在活性中心受到损伤,从而对秋茄幼苗叶片光合作用的原初反应产生了抑制作用^[29];12℃低温胁迫下,随着胁迫时间的延长, F_v 先下降后回升, F_v/F_m 变化不明显,表明12℃低温胁迫虽然影响了秋茄的正常光合作用过程,使PSII原初光能转换效率短暂下降,原

初反应短暂抑制,但潜在活性中心未受损。

4.3 水分利用率对寒害的防御机制

水分利用率的大小反映植物进行光合作用的潜能及其逆境适应能力的强弱^[7,15,18]。图1D显示:低温胁迫第1天,5℃与12℃胁迫均表现出 WUE 高于CK,说明在低温前期秋茄幼苗叶片通过增大 WUE 对逆境产生生理对策,进行自我保护。第3天及第5天,5℃低温胁迫的 WUE 已显著低于CK,呈连续下降,表明随着5℃胁迫的持续,秋茄幼苗叶肉细胞光合器官受损伤逐渐加重,光合活性逐渐“失活”^[30-32],继而出现水分胁迫,导致 P_n 连续下降(图1A),细胞中物质和能量代谢失调;12℃胁迫下的 WUE 持续高于CK,呈现出先增加后稳定的趋势,表明秋茄幼苗叶片能够通过调节 WUE ,并且提高 C_i 值,使光合速率保持在一定的水平^[21],光合产物逐渐回升。这与前文得出的 P_n 及生长量变化结论基本一致,前人研究也很好地证实了秋茄幼苗这种生理自我调控的生存对策^[33-35]。Passioura根据植物适应策略,将植物分为保守和挥霍两种类型,分别代表较高和较低 WUE 植物种群,据此分类,秋茄属于保守型植物类型。秋茄的这种遗传特性使秋茄具有较强的抗寒性。

5 结论

本研究结果显示:秋茄幼苗在12℃胁迫下,形态指标和生物量减少,5℃胁迫持续2 d是其生存阈值;当低温胁迫未使秋茄幼苗叶片PSII潜在活性中心受损时, P_n 下降主要受气孔因子限制;低温胁迫下,秋茄幼苗叶片具有较高的 WUE ,减缓了光合速率的下降,增强了秋茄的抗寒能力。

浙江乐清湾是秋茄人工引种成功的最北缘。根据中国气象科学数据共享服务网(<http://datd.cma.cn>)近8年(2011—2018年)的数据,浙江乐清最冷月平均气温为7.4℃、日最低平均气温为5.36℃、日最高气温不超过11℃、日最低气温低至-1.2℃一年中不多于2次。本研究结果显示,5℃胁迫持续2 d是秋茄幼苗的生存极限,12℃胁迫下可存活。由此本研究认为:限制秋茄向高纬度分布的主要环境因子不仅仅是低温,更重要的是极端低温的频率、强度及其持续时间等因子。

参考文献:

- [1] 郭菊兰,朱耀军,武高洁,等.海南省清澜港红树林湿地健康评价[J]. 林业科学,2015,51(10):17-25.

- [2] Mc Millan C. Environmental factors affecting seedling establishment of the black mangrove on the central Texas coast[J]. *Ecology*, 1971, 52(5): 927-930.
- [3] 杨盛昌, 林 鹏. 潮滩红树植物抗低温适应的生态学研究[J]. *植物生态学报*, 1998, 22(1): 60-67.
- [4] 池 伟, 陈少波, 仇建标, 等. 红树林在低温胁迫下的生态适应性[J]. *福建林业科技*, 2008, 35(4): 146-148.
- [5] 陈鹭真, 王文卿, 张宜辉, 等. 2008年南方低温对我国红树植物的破坏作用[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(2): 186-194.
- [6] 李 玫, 廖宝文, 管 伟, 等. 广东省红树林寒害的调查[J]. *防护林科技*, 2009, 89(2): 29-31.
- [7] 杨盛昌, 李云波, 林 鹏. 冷胁迫下红树植物白骨壤和桐花树叶片热值的变化[J]. *台湾海峡*, 2003, 22(1): 46-56.
- [8] 雍石泉, 全 川, 庄晨辉, 等. 2010年冬季寒冷天气对闽江口3种红树植物幼苗的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(24): 7542-7550.
- [9] 郑春芳, 刘伟成, 陈少波, 等. 短期夜间低温胁迫对秋茄幼苗碳氮代谢及其相关酶活性的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(21): 6853-6862.
- [10] 倪 霞, 曹永慧, 周本智, 等. 干旱处理对毛竹响应的影响: 基于4种模型比较分析[J]. *林业科学研究*, 2017, 30(3): 465-471.
- [11] 刁俊明, 曾宪录, 陈桂珠. 干旱胁迫对桐花树生长和生理指标的影响[J]. *林业科学研究*, 2014, 27(3): 423-428.
- [12] 刘娟娟, 李吉跃, 张建国. 高CO₂浓度和干旱胁迫对4种树苗光合特性的影响[J]. *林业科学研究*, 2015, 28(3): 339-345.
- [13] 曹庆平, 赵 平, 倪广艳, 等. 华南荷木林冠层气孔导度对水汽压亏缺的响应[J]. *生态学杂志*, 2013, 32(7): 1770-1779.
- [14] Richards R A, Rebetzke G J, Condon A G, *et al.* Breeding Opportunities for increasing the Efficiency of Water Use and Crop Yield in Temperate Cereals[J]. *Crop Science*, 2002, 42(1): 111-121.
- [15] 李文华, 刘广权, 马松涛, 等. 干旱胁迫对苗木蒸腾耗水和生长的影响[J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2004, 32(1): 61-65.
- [16] 杨 猛, 魏 玲, 胡 萌, 等. 低温胁迫对玉米幼苗光合特性的影响[J]. *东北农业大学学报*, 2012, 43(1): 71-76.
- [17] Biliska A, Sowinski P. Closure of plasmodesmata in maize (*Zea mays*) at low temperature: a new mechanism for inhibition of photosynthesis[J]. *Annals of Botany*, 2010, 106: 675-686.
- [18] 黄 绢, 陈 存, 张伟溪, 等. 干旱胁迫对转JERF36银中杨苗木叶片解剖结构及光合特性的影响[J]. *林业科学*, 2017, 53(5): 8-15.
- [19] 安海龙, 谢乾瑾, 刘 超, 等. 水分胁迫和种源对黄柳叶功能性状的影响[J]. *林业科学*, 2015, 51(10): 75-84.
- [20] Sharp R E, Poroyko V, Hejlek L G. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics[J]. *J Exp Bot*, 2004, 55(407): 2343-2351.
- [21] 曹生奎, 冯 起, 司建华, 等. 植物叶片水分利用效率研究综述[J]. *生态学报*, 2009, 29(7): 3883-3892.
- [22] 陈思思, 李春燕, 杨 景, 等. 拔节期低温冻害对扬麦16光合特性及产量形成的影响[J]. *扬州大学学报: 农业与生命科学版*, 2014, 35(3): 59-64.
- [23] Ellsworth D S, Thomas R, Crous K Y, *et al.* Elevated CO₂ affects photosynthetic responses in canopy pine and subcanopy deciduous trees over 10 years[J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(1): 223-242.
- [24] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.
- [25] 张志刚, 高庆茂. 低温、弱光及盐胁迫下辣椒叶片的光合特性[J]. *中国农业科学*, 2010, 43(1): 123-131.
- [26] 朱新广, 王 强, 张其德. 冬小麦光合功能对盐胁迫的响应[J]. *植物营养与肥料学报*, 2002, 8(2): 177-180.
- [27] 井大炜, 刑尚军, 马海林, 等. I-107欧美杨对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应[J]. *东北林业大学学报*, 2014, 42(1): 10-13.
- [28] 李敦海, 宋立荣, 刘永定. 念珠藻葛仙米叶绿素荧光与水分胁迫的关系[J]. *植物生理学通讯*, 2000, 36(3): 205-208.
- [29] 王林龙, 李清河, 徐 军, 等. 不同种源油蒿形态与生理特征对干旱胁迫的响应[J]. *林业科学*, 2015, 51(2): 37-43.
- [30] Anjum S A, Xie X, Wang L C, *et al.* Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress[J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2011, 6(9): 2026-2032.
- [31] Gimenez C, Mitchell V G, Lawlor D W. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress[J]. *Plant Physiology*, 1992, 98(2): 516-524.
- [32] Downton W J S, Loveys B R, Grant W J R. Stomatal closure fully accounts for the inhibition of photosynthesis by abscisic acid[J]. *New Phytologist*, 2010, 108(2): 263-266.
- [33] Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, *et al.* Water relations and carbon assimilation[M]//*Encyclopedia Plant Physiology*. Berlin Heidelberg: Springer, 1982: 589-613.
- [34] El-Sharkawy M A, Cock J H, Held K A A. Water use efficiency of Cassava II. Differing sensitivity of stomata to air humidity and other warm-climate species[J]. *Crop Sci*, 1984, 24(3): 503-507.
- [35] Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, *et al.* Water relations and carbon assimilation[M]//*Encyclopedia Plant Physiology*. Berlin Heidelberg: Springer, 1982: 5-33.

(责任编辑:徐玉秀)