

# 干旱和复水对大豆 (*Glycine max*) 叶片 光合及叶绿素荧光的影响

王 磊, 胡 楠, 张 彤, 丁圣彦\*

(河南大学生态科学与技术研究所, 开封 475001; 河南大学生命科学学院, 开封 475001)

**摘要** 选用河南省大面积种植的大豆品种豫豆 29 作为实验材料, 通过研究逐步干旱和旱后复水条件下大豆叶片光合、叶绿素荧光等指标随土壤水分的动态变化规律, 以期对大豆的水分高效利用提供理论依据。研究发现, 在土壤相对含水量高于 46.5% 时, 虽然随着土壤相对含水量的下降, 豫豆 29 仍可以保持它的叶片水分状态, 豫豆 29 的叶片净光合速率在土壤水分中等条件下最大, 在土壤相对含水量为 64.3% 时, 它比对照组高出 11.2% ( $P < 0.01$ ); 在实验的第 3 d, 处理组的土壤相对含水量降为 46.5%, 叶片水势与对照组相比降低了 7.2% ( $P > 0.05$ ), 净光合速率为对照组的 89.6% ( $P < 0.05$ ), 但气孔导度却迅速下降为对照组的 44.7% ( $P < 0.01$ )。这说明与叶片的光合和水分状况相比, 豫豆 29 的气孔对土壤水分的匮乏更加敏感。复水后, 豫豆 29 叶片的水势、净光合速率、气孔导度和叶绿素荧光等值都可以得到迅速的恢复, 并在实验的最后接近对照组的水平, 这表明豫豆 29 的叶片光合在水分胁迫解除后有迅速恢复的能力。

**关键词** 大豆 (*Glycine max*); 干旱和复水; 水势; 光合作用; 叶绿素荧光; 水分高效利用

文章编号: 1000-0933 (2007) 09-3630-07 中图分类号: Q142.9 Q945 文献标识码: A

## Effects of drought and rewatering on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of the soybean leaf

WANG Lei, HU Nan, ZHANG Tong, DING Sheng-Yan\*

Institute of Ecological Science and Technology of Henan University, Kaifeng 475001, China

College of Life Sciences of Henan University, Kaifeng 475001, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (9) 3630 ~ 3636.

**Abstract** : The leaf photosynthetic rate,  $A$ , of higher plants is known to decrease as the relative water content and leaf water potential decrease. The most sensitive indicator of overall physiological state of plant is often stomata behavior. The controversy continues as to whether drought mainly limits photosynthesis through stomata closure or through metabolic impairment. Evidence that impaired ATP synthesis is the mainly factor limiting photosynthesis even under mild drought has further arose debate. Currently, many transgenic crops, mainly in wheat, have been achieved, and they exhibited a drought resistance to some extent. But they all have some shortage related to agronomical performance and/or development. These results show that systemic, deeper, and comprehensive understanding of physiological mechanism of crops under drought stresses is not enough.

基金项目: 河南大学特聘教授科研基金资助项目; 河南省植物逆境生物学重点实验室开放基金资助项目

收稿日期: 2006-11-07; 修订日期: 2007-04-29

作者简介: 王磊 (1978 ~), 男, 河南洛阳人, 硕士, 主要从事植物逆境生理生态研究. E-mail: wl\_mail@henu.edu.cn

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: syding@henu.edu.cn

**Foundation item** : The project was financially supported by the Research Foundation of Special Professor of Henan University; The Opening Project of Key Laboratory of Plant Stress Biology of Henan Province

**Received date** 2006-11-07; **Accepted date** 2007-04-29

**Biography** : WANG Lei, Master, mainly engaged in stress physioecology of plant. E-mail: wl\_mail@henu.edu.cn

A soybean variety widely cultivated in Henan Province , *Glycine max* cv. *yudou29* , was selected as the experimental material. The endeavor is aimed at providing a theoretical basis for high efficient water use in soybean cultivation , by studying the dynamic changes of photosynthesis and various physiological factors in the process of drought and rewatering.

The experiment began at the pre-flower stage of the soybean and lasted 9 days. The research shows that when SRWC (soil relative water content ) of group t was higher than 46. 5% , leaf water potential of *Glycine max* cv. *yudou29* was unaffected by SRWC. Net photosynthesis rate of the leaf appeared to peak when SRWC was moderate : at 64. 3% , net photosynthetic rate of group t was 11. 2% higher than that of CK ( $P < 0. 01$  ). On the third day , when SRWC of group t was 46. 5% , leaf water potential of this group was 7. 2% lower than that of the CK ( $P > 0. 05$  ) , and net photosynthesis ratio of this group was 89. 6% of that of the CK ( $P < 0. 05$  ) , while  $g_s$  rapidly dropped to 44. 7% of that of the CK ( $P < 0. 01$  ). This shows that  $g_s$  was more sensitive to soil water deficiency than photosynthesis and leaf water potential. After rewatering , the leaf water potential , net photosynthesis rate ,  $g_s$  and chlorophyll fluorescence parameters were all recovered quickly , and approached to the level of the CK by the end of the experiment. This indicates that the *Glycine max* cv. *yudou29* leaf photosynthesis has the ability to rapidly recover from drought once the stress is released.

**Key Words** :soybean ; drought and rewatering ; water potential ; photosynthesis ; chlorophyll fluorescence ; efficient water use

水分是植物生活的必要条件 ,在 21 世纪作为一切生命活动所必不可少的水资源问题将会越来越突出 ,全球性的干旱将日趋明显 ,水资源短缺也将会持续加剧<sup>[1,2]</sup>。所以 ,有关植物对干旱适应性方面的研究亟需进一步加强。植物叶片的气体交换速率是依赖于气孔保卫细胞的一个敏感过程<sup>[3]</sup> ,高等植物叶片的光合速率随着土壤水分含量和叶片水势的下降而下降<sup>[4]</sup> ,但是干旱限制光合主要是通过气孔关闭还是通过代谢损伤 ,还存在着比较大的争论<sup>[5]</sup>。研究发现 ,即使在轻微的干旱条件下 ,ATP 合成酶的受损也是光合下降的主要限制因子<sup>[6,7]</sup> ,这就更加引起了大家对这个问题的争论<sup>[8,9]</sup>。当前 ,已经获得了许多转基因作物 ,它们也表现出了一定的抗旱性 ,但是它们在农艺性状、生长发育上还都表现出不同程度的缺点<sup>[10~12]</sup> ,这就进一步说明了对于作物在干旱逆境下生理生态机制的研究还不够 ,还应当对这一生理生态机制进行更深入的研究<sup>[13]</sup>。干旱可以使作物从内到外发生一系列生理生态、生化及形态上的响应 ,这方面已有大量研究<sup>[14]</sup>。但胁迫解除以后对作物的后续生长将产生怎样的影响 ,胁迫期间对作物造成的不利影响能否随胁迫的解除而消除? 过去的研究多集中在胁迫期间作物的响应 ,而对胁迫后复水条件下作物的响应研究较少<sup>[15,16]</sup> ,对这些方面的认识还很有限。

植物叶绿素 a 荧光动力学分析技术能够快速灵敏、无损伤地反映光系统 II (PS II ,photosynthetic system II )对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面的状况<sup>[17]</sup> ,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”特点。因此 ,叶绿素荧光动力学技术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<sup>[18,19]</sup>。

大豆需水量较高 ,根系不发达 ,是豆类作物中对缺水最敏感的一种<sup>[20]</sup>。光合作用是决定大豆产量的重要因素。目前 ,有关大豆光合特性的研究多集中在其光合与产量的关系上面 ,对大豆抗旱性的研究多集中在大豆生长形态和生理生化的抗旱性鉴定上 ,而对逐步水分亏缺过程中以及复水后大豆光合生理生态的研究还很少<sup>[21]</sup>。本实验选用河南省大面积种植的大豆品种作为实验材料 ,通过研究逐步干旱和旱后复水条件下大豆光合、叶绿素荧光等生理生态指标随土壤水分的动态变化规律 ,以期为大豆的水分高效利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验材料选用河南省大面积种植的大豆 (*Glycine max*)品种 ,豫豆 29 (*Glycine max* cv. *yudou29* ,购自河南省农科院种子公司) ,大豆生长的土壤用营养土和沙土按 1:3 的比例配成 ,土壤的饱和含水量为 41%。将土

壤装入内径为 29cm ,高度为 25cm 的塑料盆中 ,于 2004 年 5 月 20 日在河南大学生命科学学院楼顶露天实验台进行种植 ,每盆种 10 株。在生长过程中保持充足的水分供应 ,当大豆生长到一定高度时进行定苗 ,每盆剩余 6 株生长基本一致的种苗。

1.2 实验方法

实验共设置 2 组处理 ,1 个对照组 (CK ) ,1 个处理组 (t ) ,每个处理 5 个重复。实验各项指标的测定从 6 月 24 日开始 ,这时是大豆的开花前期 ,实验共持续 9 d ,到 7 月 2 日结束。土壤含水量采用称重法进行控制 ,每天实验前称重 ,计算土壤相对含水量 (土壤相对含水量 = 土壤含水量 / 土壤饱和含水量 ) ,傍晚称重补水 ,使对照组土壤相对含水量始终保持在 80% 左右。处理组开始时自然干旱 ,在 6 月 28 日上午各项指标测定后 ,开始复水 ,恢复到对照组的水平。

大豆叶片水势用美国 WESCOR 公司生产的 HR-33T 露点微伏压计进行测定 ;叶片净光合速率等指标用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合作用测定系统进行测定 ,测定过程选用红蓝光源 ,在整个实验过程中设置叶室中 PAR (photosynthesis active radiation )为 1000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  ;叶片叶绿素荧光参数用英国 Hansatech 公司生产的 FMS-2 进行测定。叶片水势的测定在 8 00 进行 ,其它指标的测定均在 9 00 开始进行 ,每天测定 1 次 ,测定时选用植物最上部充分展开的叶片。

实验数据采用 5 个重复的平均值  $\pm$  标准差 (mean  $\pm$  S. D. , standard deviation ) ,用 SPSS (10.0 )软件进行数据分析 ,用 *t* 检验进行 2 个处理组间的显著性差异分析。

2 结果

2.1 干旱和复水过程中外界环境因子的变化

表 1 表示的是在测定过程中外界环境因子的变化 ,它们都是通过 LI-6400 便携式光合作用测定系统测定到的。从表 1 中可以看出 ,在实验过程中 ,各天环境因子的变化是很大的。温度 (*T* ,temperature )的变化范围为 26.2 ~ 30.6℃ ;相对湿度 (*RH* ,relative humidity )的变化范围为 54.6% ~ 80.7% ;外界 CO<sub>2</sub> 浓度 (CO<sub>2,atm</sub> , CO<sub>2</sub> concentration in the atmosphere )的变化范围为 288 ~ 379  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。

表 1 测定过程中外界环境因子的变化  
Table 1 The changes of the environmental factors during the course of measurement

项目 Item	时间 Time (d )				
	1	2	3	4	5
温度 <i>T</i> (℃ )	26.2 $\pm$ 0.037	29.1 $\pm$ 0.015	29.7 $\pm$ 0.025	30.0 $\pm$ 0.036	30.4 $\pm$ 0.085
相对湿度 <i>RH</i> (%) )	80.7 $\pm$ 0.087	62.9 $\pm$ 0.053	70.6 $\pm$ 0.49	63.7 $\pm$ 0.32	68.7 $\pm$ 0.61
外界 CO <sub>2</sub> 浓度 CO <sub>2,atm</sub> ( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )	359 $\pm$ 0.49	352 $\pm$ 0.61	334 $\pm$ 0.99	352 $\pm$ 0.52	337 $\pm$ 1.01
项目 Item	时间 Time (d )				
	6	7	8	9	
温度 <i>T</i> (℃ )	30.6 $\pm$ 0.039	29.2 $\pm$ 0.043	29.6 $\pm$ 0.029	29.9 $\pm$ 0.012	
相对湿度 <i>RH</i> (%) )	71.1 $\pm$ 0.22	61.9 $\pm$ 0.28	54.6 $\pm$ 0.38	66.2 $\pm$ 0.22	
外界 CO <sub>2</sub> 浓度 CO <sub>2,atm</sub> ( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )	336 $\pm$ 0.35	288 $\pm$ 0.37	345 $\pm$ 0.97	379 $\pm$ 0.35	

2.2 干旱和复水过程中土壤相对含水量和大豆叶片水势的变化

干旱和复水过程中土壤相对含水量的变化如图 1。在实验过程中对照组的土壤相对含水量始终保持在 80.0% 左右。随着自然干旱的进行 ,处理组土壤相对含水量急剧下降 ,在第 1、2、3、4 天和第 5 天分别为 94.0%、64.3%、46.5%、28.5% 和 26.0%。复水后 ,处理组的土壤相对含水量恢复到对照组的水平。

图 2 所示的是在实验过程中对照组和处理组大豆叶片水势随时间的变化 ,从中可以看出 ,在实验的前 3 d ,对照组和处理组的叶片水势相差不显著 (*P* > 0.05 )。随着干旱的进行 ,处理组叶片水势急剧下降 ,在第 4 天和对照差异极显著 (*P* < 0.01 ) ,第 5 天降至最低 - 2.23 MPa。复水后处理组的叶片水势可以得到恢复 ,并在实验的最后接近对照组的水平 (*P* > 0.05 )。

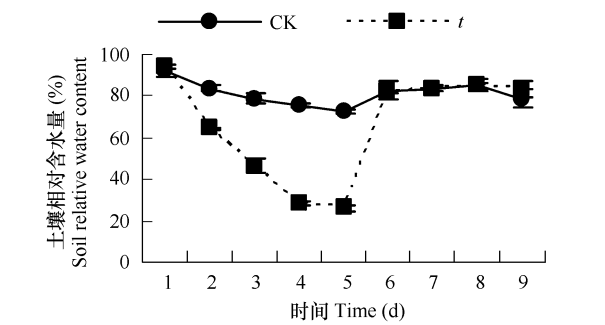


图1 土壤相对含水量的变化(平均值±标准差,下同)

Fig.1 The changes of the soil relative water content (Error bars show the S. D. , and the same below )

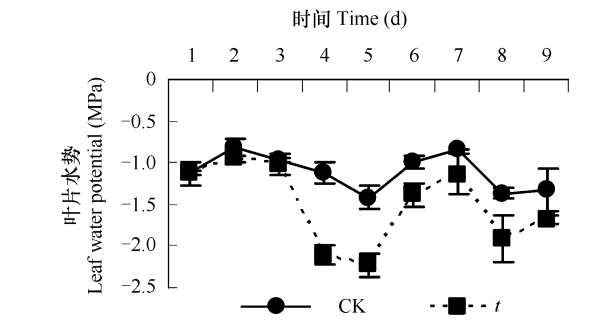


图2 叶片水势的变化

Fig.2 The changes of the leaf water potential

2.3 干旱和复水过程中大豆叶片净光合速率、气孔导度 ( $g_s$ )和胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ )的变化

植物的光合作用可以将无机物质转化为有机物 ,同时固定太阳光能 ,它是地球上最重要的化学反应 ,也是绿色植物对各种内外因子最敏感的生理过程之一 [22]。因此 ,深入了解干旱对光合的影响和植物光合相应的适应机理 ,就有可能通过人为调节 ,为解决人类所面临的粮食、资源和环境等问题做出重要的贡献。图3表示的是实验过程中大豆叶片净光合速率的变化。在实验的第2天 ,处理组的净光合速率比对照组高出 11.2% ( $P < 0.01$ ) ,第3天降为对照组的 89.6% ( $P < 0.05$ ) ,第4天降为对照组的 24.8% ( $P < 0.01$ ) ,第5天降为对照组的 10.4% ( $P < 0.01$ )。复水后 ,净光合速率急剧上升 ,并在实验的最后恢复到对照组的水平 ( $P > 0.05$ )。Boyer 比较了玉米、大豆和向日葵叶片光合速率和水势的关系 ,发现它们的光合速率都随着叶片水势的降低而降低 [23]。本研究也发现 ,随着大豆叶片水势的下降 ,它的净光合速率也显著下降。

图4表示的是实验过程中大豆叶片气孔导度的变化。在实验的第3天 ,处理组的叶片气孔导度开始极显著下降 ( $P < 0.01$ ) ,在第3、4、5天分别为对照组的 44.4%、5.0%和 4.0%。复水后 ,处理组的叶片气孔导度开始上升 ,并在实验的最后接近对照组的水平 ( $P > 0.05$ )。

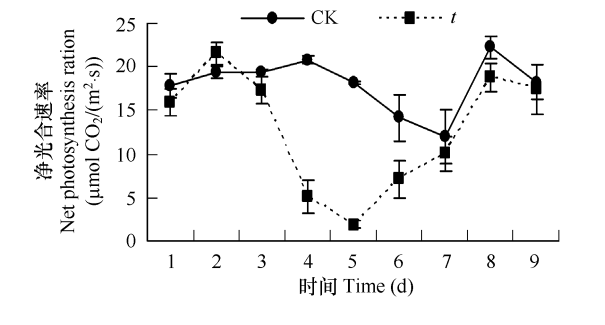


图3 干旱和复水过程中大豆叶片净光合速率的变化

Fig.3 The changes of the net photosynthesis ratio in leaves of soybean on the course of deficiting and rewating

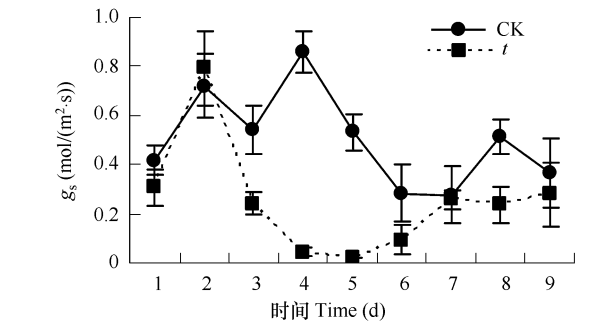


图4 大豆叶片气孔导度 ( $g_s$ )的变化

Fig.4 The changes of the  $g_s$  in leaves of soybean

实验过程中叶片  $C_i$ 的变化如图5。从实验的第3天开始处理组  $C_i$ 开始极显著降低 ( $P < 0.01$ ) ,并在实验的第4天降到最低 ,第5天  $C_i$ 又开始上升 ,在实验结束时处理组的  $C_i$ 和对照组的没有显著差异 ( $P > 0.05$ )。Medrano 等认为 ,气孔导度可以作为干旱诱导的不同光合过程抑制的一个很好指标 ,并且能够很好地评估干旱的气孔和非气孔限制 [24]。按照他们的观点 ,当  $g_s > 150 \text{ mmol H}_2\text{O}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 ,气孔限制在光合作用的下降中起主要作用 ;当  $g_s < 50 \text{ mmol H}_2\text{O}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 , $C_i$ 就会上升 ,非气孔限制开始在光合作用的下降中占主要作用。对应图4可知 ,处理组第5天叶片气孔导度为  $21 \text{ mmol H}_2\text{O}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  ,同时  $C_i$ 也开始上升 ,基本上验证了

Medrano 等的假说。

2.4 干旱和复水过程中大豆叶片叶绿素荧光值的变化

$\Phi$ PS II 表示的是 PS II 的实际光能转化效率,它反映 PS II 反应中心在有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率,是在叶片没有经过暗适应而在光下直接测到的<sup>[25]</sup>。图 6 所示的是实验过程中大豆叶片  $\Phi$ PS II 的变化。在实验的第 3 天,处理组叶片的  $\Phi$ PS II 和对照组的相比呈极显著差异 ( $P < 0.01$ ),复水后,处理组叶片的  $\Phi$ PS II 在第 7 天就恢复到了对照组的水平。PS II 的非循环电子传递速率 (ETR, electron transport rate) 反映实际光强条件下的表观电子传递速率,它与植物的光合速率有很强的线性关系,是一个表征植物光合能力高低的变量<sup>[26]</sup>。实验过程中大豆叶片 ETR 的变化如图 7,从中可以看出,在实验的第 4 天处理组叶片的 ETR 开始明显下降 ( $P < 0.01$ ),在第 5 天降为对照组的 56.2%,复水后,ETR 也可以得到恢复。

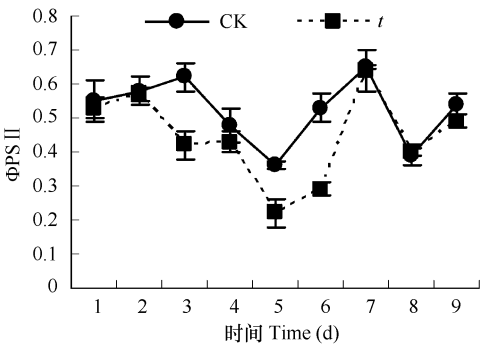


图 6 干旱和复水过程中大豆叶片  $\Phi$ PS II 的变化  
Fig. 6 The changes of  $\Phi$ PS II in leaves of soybean on the course of  
deficiting and rewatering

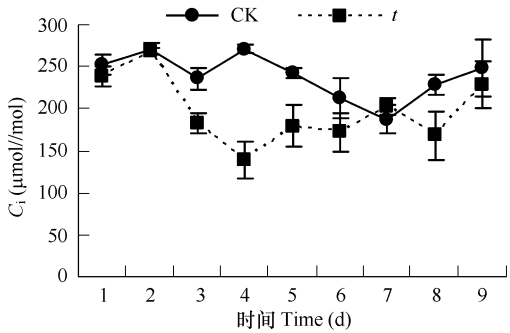


图 5 大豆叶片胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ ) 的变化  
Fig. 5 The changes of the  $C_i$  in leaves of soybean

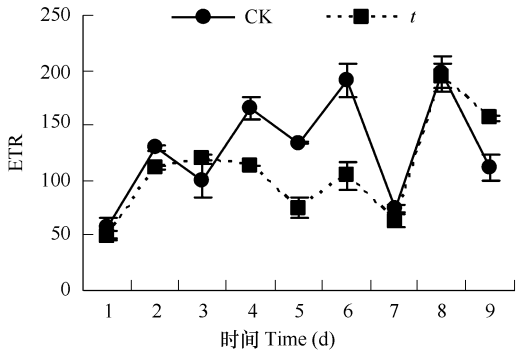


图 7 干旱和复水过程中大豆叶片 ETR 的变化  
Fig. 7 The changes of ETR in leaves of soybean on the course of  
deficiting and rewatering

3 结论与讨论

研究发现,在土壤相对含水量高于 46.5% 时,随着土壤相对含水量的下降,豫豆 29 叶片的水势并没有显著下降。这说明,即使在土壤相对含水量降到 46.5% 左右,豫豆 29 也可以保持它的叶片水分状态。Koichi Miyashita 等的研究也发现<sup>[27]</sup>,在四季豆 (*Phaseolus vulgaris*) 遭受自然干旱时,虽然土壤含水量在前 5 d 一直下降,但是叶片水势并没有下降,直到第 6 天叶片水势才明显降低,这与研究结果基本一致。在实验的第 2 天,当处理组土壤相对含水量为 64.3% 时,它的净光合速率比对照组高出 11.2% ( $P < 0.01$ ), $g_s$  比对照组高出 10.2% ( $P > 0.05$ ),这可能是由于豫豆 29 的光合在土壤水分含量中等条件下最大。刘长利等的研究也发现,在土壤相对含水量为 65% 时,甘草叶片光合速率与蒸腾速率最高,在高于 65% 的处理中,甘草的叶片光合速率与蒸腾速率有所下降,但下降不显著<sup>[28]</sup>。

在实验的第 3 天,处理组的土壤相对含水量降为 46.5%,叶片水势与对照组相比降低了 7.2%,净光合速率为对照组的 89.6%,但气孔导度却迅速下降为对照组的 44.7%,这说明与叶片的光合和水分状况相比,豫豆 29 的气孔对土壤水分的匮乏更加敏感。这可能是由于随着土壤干旱的进行,豫豆 29 的根部产生 ABA,ABA 向上运输,导致了叶片气孔导度的大幅下降。而此时,由于叶片水分状态还比较好,所以,净光合速率还没有迅速下降。Tardieu 等的研究也表明,植物叶片气孔导度受其根部水势的控制,在干旱条件下植物的根部可以产生 ABA,ABA 向上运输引起气孔的关闭<sup>[29]</sup>。

植物叶片吸收的过剩光能在引起光抑制的同时,也存在着叶片通过多种途径耗散过剩光能的光保护机制。光合机构吸收的光能主要通过光化学能量转换、非辐射能量耗散和荧光发射等形式消耗掉,其中荧光发射所占的比例很小<sup>[30]</sup>,光化学能量转换主要通过光合作用和光呼吸消耗的。在实验的第3天,ΦPS II 和对照组相比,极显著降低,净光合速率和对照组也有显著的差别,但ETR 则和对照组相差不大,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,从而可以有效、主动地适应干旱。许多研究表明,光呼吸可以在光合作用受到抑制时维持一定的线性电子传递和光能利用率<sup>[4]</sup>。在严重干旱时,非辐射能量耗散(即热耗散)可能是植物耗散过量光能以保护光系统PSII 免遭强光及其他环境胁迫损伤的一种主要形式<sup>[30]</sup>,因此,对干旱和复水条件下大豆叶片叶绿素荧光值的变化有待于进一步的研究。

在本研究中,根据实验过程中叶片净光合速率、气孔导度、胞间CO<sub>2</sub>和叶绿素荧光等值的变化,结合Medrano 等的假说<sup>[24]</sup>,可以认为,处理组叶片净光合速率在第3天的降低主要是由于气孔关闭引起的,而第5天净光合速率的降低则主要是由于光合机构的受损引起的。复水后,豫豆29 叶片的水势、净光合速率、气孔导度和叶绿素荧光等值都恢复很快,并在实验的最后接近对照组的水平,这表明豫豆29 的叶片光合在水分胁迫解除后有迅速恢复的能力,植物体内的抗氧化系统,在恢复生物膜的正常功能,恢复植物的光合能力中起到了很重要的作用<sup>[31]</sup>。

References :

[1] Shan L, Xu M. Water-saving agriculture and its physio-ecological bases. Chinese Journal of Applied Ecology, 1991, 2 (1) : 70 — 76.

[2] Shan L. Plant water use efficiency and water using of agriculture in semi-arid region. Plant Physiology Communications, 1994, 30 (1) : 61 — 66.

[3] Lecoer J, Sinclair T R. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. Crop Science, 1996, 36 (2) : 331 — 335.

[4] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant, Cell and Environment, 2002, 25 (2) : 275 — 294.

[5] Lawson T, Oxborough K, Morison J L, et al. The responses of guard and mesophyll cell photosynthesis to CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub>, light, and water stress in a range of species are similar. Journal of Experimental Botany, 2003, 54 (388) : 1743 — 1752.

[6] Boyer J S. Photosynthesis at low water potentials. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 1976, 273 : 501 — 512.

[7] Tezara W, Mitchell V J, Driscoll S D, et al. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. Nature, 1999, 401 : 914 — 917.

[8] Cornic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. Trends in Plant Science, 2000, 5 : 187 — 188.

[9] Flexas J, Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C<sub>3</sub> plant : Stomatal and non-stomatal limitations revisited. Annals of Botany, 2002, 89 : 183 — 189.

[10] Shao H B, Chen X Y, Chu L Y, et al. Investigation on the relationship of proline with wheat anti-drought under soil water deficits. Colloids and Surfaces B : Biointerfaces, 2006, 53 (2) : 113 — 119.

[11] Wang J W, Yang F P, Chen X Q, et al. Induced expression of DREB transcriptional factor and study on its physiological effects of drought tolerance in transgenic wheat. Acta Genetica Sinica, 2006, 33 (5) : 468 — 476.

[12] Shao H B, Liang Z S, Shao M A. Adaptation of higher plants to environmental stresses and stress signal transduction. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25 (7) : 1772 — 1781.

[13] Shinozaki K, Dennis E S. Cell signalling and gene regulation global analyses of signal transduction and gene expression profiles. Current Opinion in Plant Biology, 2003, 6 : 405 — 409.

[14] Chaves M M, Pereira J S, Maroco J, et al. How plants cope with water stress in the field. photosynthesis and growth. Annals of Botany, 2002, 89 : 907 — 916.

[15] Montagu K D, Woo K C. Recovery of tree photosynthetic capacity from seasonal drought in the wet-dry tropics : the role of phyllode and canopy processes in *Acacia auriculiformis*. Australian Journal of Plant Physiology, 1999, 26 (2) : 135 — 145.

[16] Liu X Y, Luo Y P. Present situation of study on after-effect of water stress on crop growth. Agricultural Research in the Arid Areas, 2002, 20 (4) : 6 — 10.

[17] Zhao T, Gao Z K, Xu G H, et al. Study on getting parameters of chlorophyll fluorescence dynamics by non-modulated fluorometer plant efficiency

analyser. *Acta Biophysica Sinica* 2006 22 (1) :34—38.

[18] Wang Y X, Sun G R, Cao W Z, *et al.* Relationships among MDA content, plasma membrane permeability and the chlorophyll fluorescence parameters of *Puccinellia tenuiflora* seedlings under NaCl stress. *Acta Ecologica Sinica* 2006 26 (1) :122—129.

[19] Sun Y, Xu W J, Fan A L. Effects of salicylic acid on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle in cucumber leaves under high temperature and strong light. *Chinese Journal of Applied Ecology* 2006 17 (3) :399—402.

[20] Yang P H, Li G Q, Guo L, *et al.* Effect of drought stress on plasma membrane permeability of soybean varieties during flowering-podding stage. *Agricultural Research in the Arid Areas* 2003 21 (3) :127—130.

[21] Wang L, Zhang T, Ding S Y. Effect of drought and rewating on photosynthetic physioecological characteristics of soybean. *Acta Ecologica Sinica*, 2006 26 (7) :2072—2078.

[22] Yun J Y, Yang J D, Zhao H L. Research progress in the mechanism for drought and high temperature to affect plant photosynthesis. *Acta Botanica Boreo-Occident Sinica* 2006 26 (3) :0641—0648.

[23] Boyer J S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiology* 1970 46 :233—235.

[24] Medrano H, Escalona M J, Bota J, *et al.* Regulation of photosynthesis of C<sub>3</sub> plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany* 2002 89 :895—905.

[25] Bilger W, Bjorkman O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research* 1990 25 :173—185.

[26] Michal K. On the realtion between the non-photochemical quenching of chlorophyll II fluorescence and photosystem I light harvesting efficiency. A repetitive flash fluorescence induction study. *Photosynthesis Research* 2001 68 :571—576.

[27] Koichi M, Shigemi T, Toshihiko M, *et al.* Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany* 2005 53 :205—214.

[28] Liu C L, Wang W Q, Cui J R, *et al.* Effects of drought stress on photosynthesis characteristics and biomass allocation of *Glycyrrhiza uralensis*. *Journal of Desert Research* 2006 26 (1) :142—145.

[29] Tardieu F, Katerji N, Bethenod O, *et al.* Maize stomatal conductance in the field: its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA conductance in the xylem sap. *Plant, Cell and Environment* 1991 14 :121—126.

[30] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence — a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 2000 51 :659—668.

[31] Chaves M M, Oliveira M M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany* 2004 55 (407) :2365—2384.

参考文献：

[1] 山仑, 徐萌. 节水农业及其生理生态基础. *应用生态学报* 1991 2 (1) :70~76.

[2] 山仑. 植物水分利用效率和半干旱地区农业用水. *植物生理学通讯* 1994 30 (1) :61~66.

[16] 刘晓英, 罗远培. 干旱胁迫对作物生长后效影响的研究现状. *干旱地区农业研究* 2002 20 (4) :6~10.

[17] 赵强, 高志奎, 徐广辉, 等. 非调制式荧光仪测定叶绿素荧光参数的研究. *生物物理学报* 2006 22 (1) :34~38.

[18] 汪月霞, 孙国荣, 王建波, 等. NaCl 胁迫下星星草幼苗 MDA 含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系. *生态学报* 2006 26 (1) :122~129.

[19] 孙艳, 徐伟君, 范爱丽. 高温强光下水杨酸对黄瓜叶片叶绿素荧光和叶黄素循环的影响. *应用生态学报* 2006 17 (3) :399~402.

[20] 杨鹏辉, 李贵全, 郭丽, 等. 干旱胁迫对不同抗旱大豆品种花英期质膜透性的影响. *干旱地区农业研究* 2003 21 (3) :127~130.

[22] 云建英, 杨甲定, 赵哈林. 干旱和高温对植物光合作用的影响机制研究进展. *西北植物学报* 2006 26 (3) :0641~0648.

[28] 刘长利, 王文全, 崔俊茹, 等. 干旱胁迫对甘草光合特性与生物量分配的影响. *中国沙漠* 2006 26 (1) :142~145.