

干热胁迫和复水对草坪草光合生理生态特性的影响

刘金荣^{1,2}, 杜建雄^{2,3}, 谢晓蓉^{1,*}

(1. 河西学院生物系, 西部资源环境化学重点实验室, 甘肃 张掖 734000; 2. 甘肃农业大学草业学院, 甘肃 兰州 730070

3. 贵州财经学院资源与环境管理学院, 贵州 贵阳 550004)

摘要: 选用草地早熟禾的 5 个品种作为试验材料, 研究干热胁迫和复水对草坪草光合生理的影响, 以期为冷季型草坪草在炎热的夏季进行抗旱栽培和高效利用水分提供理论参考。试验结果显示: 在干热胁迫初期, 5 个草坪草品种的土壤含水量 (SWC) 和 3 个光合生理指标净光合速率 (P_n)、叶片蒸腾速率 (Tr)、叶片荧光参数 (F_v/F_m) 呈下降趋势, 而气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 却呈现出缓慢上升趋势; 随着干热胁迫时间的延长, 以上 6 个指标不同程度地呈现出明显下降趋势, 但奖品 (Award) 的 5 个光合生理指标下降趋势明显高于其它 4 个品种的。复水处理后, 各个品种的 6 个指标明显恢复 (“奖品 (Award)”除外), 复水 10 d 后均能恢复到正常供水值的 60% 以上。这些试验结果表明, 干热胁迫影响了草地早熟禾草坪草的正常光合代谢, 以叶片净光合速率 (P_n)、叶片蒸腾速率 (Tr)、叶片荧光参数 (F_v/F_m)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 指标的下降为例证。而且这几个品种的光合指标在干热胁迫和复水条件下的变化从一个方面反映了它们对逆境的适应能力。

关键词: 冷季型草坪草; 干热胁迫; 复水; 光合作用; 生理生态;

文章编号: 1000-0933(2009)05-2694-07 中图分类号: Q142, Q945, Q948 文献标识码: A

Effect of drought and heat stress and rewatering on photosynthetic physioecological characteristics of Kentucky turfgrass

LIU Jin-Rong^{1,2}, DU Jian-Xiong^{2,3}, XIE Xiao-Rong^{1,*}

1 Department of Biology, Key Laboratory of Resources, Environment and Chemistry of West China. Hexi Univ., Gansu Zhangye 734000, China

2 College of Grassland, Gansu Agricultural University, Gansu Lanzhou 730070, China

3 School of Resources and Environmental Management, Guizhou College of Finance and Economics, Guizhou Guiyang 550004, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2694 ~ 2700.

Abstract: Five Kentucky bluegrass cultivars were made as trial material to study effect of drought-heat stress and rewatering on photosynthetic characteristics of turfgrass, experimental results will provide some theoretic reference for cultivating cool-season turfgrass and utilizing water efficiently in hot summer. The results indicated that soil weigh content (SWC), and 3 photosynthetic physiological parameters-leaf net photosynthetic rate (P_n), transpiration ratio (Tr), leaf photochemical efficiency (F_v/F_m) showed decreasing trend during the primary period of drought and heat stress, whereas stomatal conductance (G_s), and intercellular CO_2 concentration (C_i) showed slightly increasing trend; with the delay of treamental time, above 6 parameters of five cultivars showed different significant decreasing trend, but 5 photosynthetic physiological parameters of Award decreased more obviously than the ones of the other 4 cultivars. After rewatering treatment, six parameters of all cultivars recovered obviously (except Award), rewatering treatment 10 d later, all parameters could recover above 60 percent of normal level. These trial results suggested that drought-heat stress affected normal photosynthetic physiological metabolism of Kentucky bluegrasses cultivars, demonstrated by the decrease of leaf net photosynthetic rate (P_n), transpiration ratio (Tr), leaf photochemical efficiency (F_v/F_m), stomatal conductance (G_s), and

基金项目: 甘肃省自然科学基金计划资助项目 (0803RJZG033); 甘肃省教育厅研究生导师重点科研资助项目 (0809-03); 河西学院西部资源环境化学重点实验室研究项目

收稿日期: 2008-01-26; 修订日期: 2008-07-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ljr2197@163.com (J. Liu); xr@hxy.edu.cn

intercellular CO_2 concentration (C_i), meanwhile the change of photosynthetic parameters for five Kentucky bluegrasses under drought-heat stress, and rewatering treatment indicated that these turfgrasses have their self-adaptability to adversity from an aspect.

Key Words: cool-season turfgrass; drought and heat stress; rewatering; photosynthesis; physiological zoology

干旱胁迫是干旱与半干旱地区限制草坪草生长的一个最主要的环境因子^[1]。在我国西北地区的夏秋两季,干旱和炎热常常同时发生,这种自然环境极大地限制了绿地草坪的普及和推广。高效利用水分且保证草坪质量和生长的一个重要措施就是选择抗旱抗热的品种或栽培种。干旱、高温是众多环境胁迫中最重要的因素,它能引起植物巨大的生理变化。光合作用是植物最重要的生理过程,对于干旱、高温胁迫高度敏感,但在不同植物之间有一定的差异。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^[2],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^[3],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^[4]。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^[5,6],这就更加引起了大家对这个问题的争论^[7,8]。目前,干旱对草坪草光合生理特性的影响以及胁迫解除复水后光合生理特性恢复方面的报道较少^[9,10]。特别对冷季型草坪草草地早熟禾在干热胁迫下光合特性的研究至今未见报道。研究干热胁迫下草坪草的光合机理,对于草坪草的在干热地区广泛育种栽培具有一定理论和实践意义,本试验研究的主要目的在于探究干热胁迫条件下草地早熟禾草坪草光合作用的响应机制;了解干热胁迫后复水条件下草地早熟禾草坪草光合生理特性的恢复程度,探讨草地早熟禾草坪草耐旱耐热机制,补充完善草坪草耐旱耐热性理论。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验区地理条件

试验材料是从中国种子集团提供的草地早熟禾(*Poa pratensis* L.)的5个品种,它们分别是:浪潮(Impact)、奖品(Award)、新哥来德(Nuglade)、抢手股(Bluechip)、康尼(Conni)。

试验于2006年6月在甘肃农业大学试验地和实验室进行。试验区的地理坐标北纬 $36^{\circ}03'$,东经 $103^{\circ}53'$,属中温带大陆性气候,温差大,降雨少,冬季严寒,夏季酷热。绝对最高气温 39.1°C 。年平均降水量为324mm,且降雨不均匀,年蒸发量1468mm,为降水量的4.5倍。日照时数2500h。

1.2 试验设计与测定

每种草坪草种植在直径10cm,高48cm的PVC管中,底部封口,距底部2cm的侧面取2个直径0.8cm的小孔用于漏水通气。管底放置5cm的砾石层,5cm的有机肥和36cm的经灭菌的园土。土壤理化性状为:有机质 $12.8(\text{g}\cdot\text{kg}^{-1})$ 、全N $0.6(\text{g}\cdot\text{kg}^{-1})$ 、全P $2.1(\text{g}\cdot\text{kg}^{-1})$ 、全K $18.5(\text{g}\cdot\text{kg}^{-1})$ 、速效P $97.20(\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1})$ 、速效K $21.48(\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1})$ 、 $\text{pH}=8.04$ 。5月3日将种植好的草皮移栽在PVC管中放置在温室培养1个月,在此期间,施追肥(N:P:K=16:4:8)两次,每周浇2次透水,草坪刈剪高度控制在5cm。

6月6日开始进行干旱胁迫处理21d,期间白天/夜间温度在 $29\sim 37^{\circ}\text{C}/20\sim 26^{\circ}\text{C}$,相对湿度平均65%。

土壤含水量采用称重法,实验前称重,试验处理后再次称重,计算土壤质量含水量(土壤质量含水量=湿土质量-干土质量/干土质量)。处理组开始自然干旱,不浇水,干热处理21d,各项指标测定后,开始复水,恢复到处理前的水平。

光合生理指标测定,在自然空气条件下,利用英国PP system公司生产的CIRAS-1便携式光合系统分析仪,测定出叶片净光合速率 $[P_n, \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}]$ 、蒸腾速率 $[Tr, \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}]$ 、气孔导度 $[Gs, \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}]$ 、细胞间 CO_2 浓度 $[Ci, \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}]$ 测定重复3次,取日照强度(PAR)为 $(900\pm 20)\mu\text{mol}\cdot\text{photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时的测定值进行分析。叶片叶绿素荧光参数用英国Hansatech公司生产的PEAMK2型便携式荧光测定仪测定。指标的测定均在9:00开始进行,测定时选用植物最上部充分展开的叶片。每3d对草坪草进行各项指标测

定,各项测定指标每次测定的时间都保持基本一致。

实验数据采用 3 个重复的平均值 $\pm$ 标准差 (mean $\pm$ S. D., standard deviation), 用 SPSS 11.5 软件进行数据分析, 用 LSD 法进行几个品种间的显著性差异分析。图表处理用 Excel 软件。

2 结果与分析

2.1 不同胁迫时间下草坪草种植土壤的质量含水量(SWC)的变化

干热胁迫和再复水过程中土壤含水量的变化如图 1, 在试验过程中, 随着干旱和高温胁迫时间的延长, 各草坪草种植土壤含水量持续下降。其中浪潮的土壤含水量下降最快, 在干热胁迫 21d 时下降到了 2.7%, 奖品的土壤含水量下降最平缓, 降至 9.8%。从图中的 LSD 的值可以看出, 在胁迫处理初期, 不同品种的早熟禾种植土壤含水量在 $p=0.05$ 水平下差异显著。第 21 天晚上进行复水后, 各草坪草种植土壤含水量逐渐恢复到胁迫前的水平。

2.2 不同胁迫时间下草坪草净光合速率(P_n)的变化

由图 2 可以看出, 不同的干热胁迫处理时间下, 草坪草净光合速率值明显低于干热胁迫处理前的值。随着干热胁迫处理时间的延长, 各品种净光合速率值随土壤水分的变化而变化。这说明土壤水分含量变化对草坪草的净光合速率有一定的影响作用。随着干热胁迫处理时间的延长, 各品种的净光合速率都呈现出明显的下降趋势, 复水后各品种的净光合速率明显上升, 在复水处理结束时接近于胁迫前的水平, 并且抢手股和浪潮的净光合速率表现出大于胁迫前水平的现象。奖品复水后其净光合速率没有得到恢复。从图中的 LSD 的值可以看出, 在各时间段不同品种的早熟禾的净光合速率在 $p=0.05$ 水平下差异显著。

2.3 不同胁迫时间下草坪草蒸腾速率(T_r)的变化

由图 3 可以看出, 干热胁迫处理前各品种的蒸腾速率处于较高水平。随着干热胁迫时间的延续, 各品种的蒸腾速率都呈现出明显的下降趋势, 且胁迫程度越大, 蒸腾速率降低的幅度也越大。复水后, 除奖品以外的其它 4 个品种的叶片蒸腾速率逐渐得以恢复, 但在复水处理结束时蒸腾速率并没有恢复到胁迫前的水平。从图中的 LSD 的值可以看出, 在 6~21d 期间 5 个早熟禾品种的蒸腾速率在胁迫期间差异极显著 ($p=0.05$)。

2.4 不同胁迫时间下草坪草气孔导度(G_s)的变化

由图 4 可以看出, 在干热胁迫后的前 9d, 各品种的气孔导度呈现出缓慢上升趋势, 胁迫 9d 后明显下降, 15d 后气孔导度下降趋势比较平缓。其中康尼和奖品的气孔导度下降较缓慢, 而抢手股的气孔导度下降趋势相对比较明显。复水后除奖品以外其它品种的气孔导度最后基本上恢复到胁迫前的水平的 80%。从图中的 LSD 的值可以看出, 在干热胁迫 9~21d 期间不同品种的早熟禾的气孔导度在胁迫期间差异极显著 ($p=0.05$)。

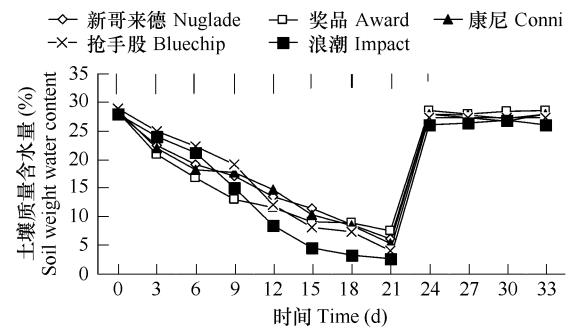


图 1 土壤质量含水量(SWC)在干热胁迫和复水处理下的变化

Fig. 1 The changes of SWC under drought-heat stress and rewatering

每个点表示一个草坪草在这个处理时间的反应; 在图的顶部或底部的竖条标记表示在这个处理时间(d) LSD0.05 的值 each data point at a given day of treatment represents one cultivar; Vertical bars at the top or bottom of the figure indicate LSD values ($P=0.05$) for the comparison between cultivars at the given day of treatment; 图例下同 Legend is the same as this table

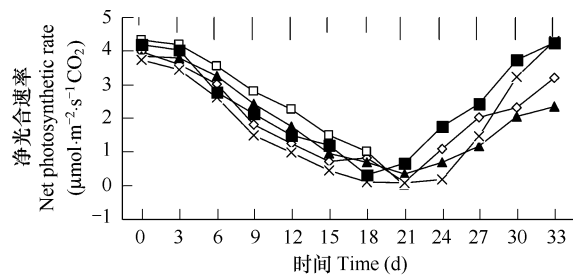
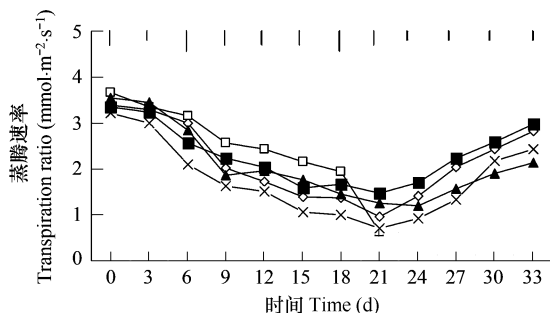
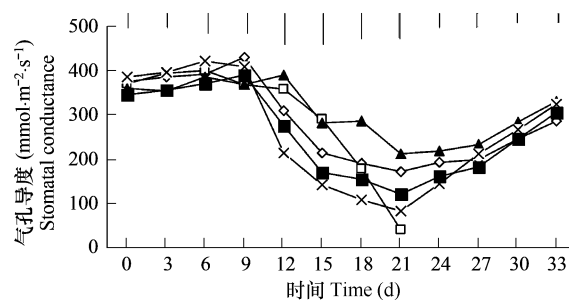


图 2 净光合速率(P_n)在干热胁迫和复水处理下的变化

Fig. 2 The changes of P_n under drought-heat stress and rewatering

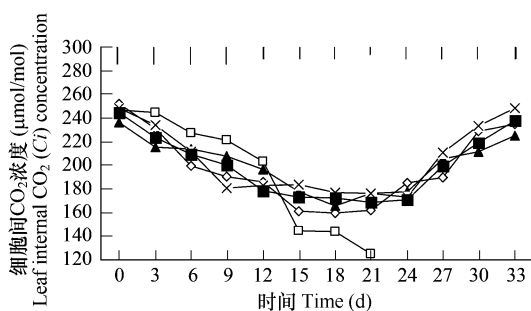
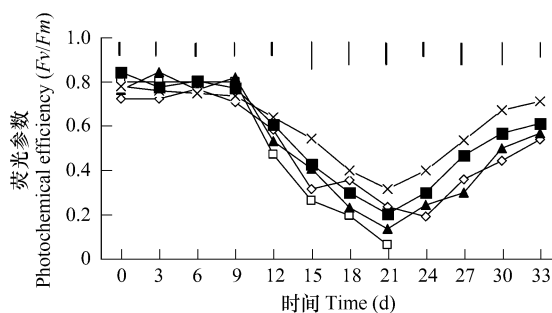
图3 蒸腾速率(T_r)在干热胁迫和复水处理下的变化Fig. 3 The changes of T_r under drought-heat stress and rewatering图4 气孔导度(G_s)在干热胁迫和复水处理下的变化Fig. 4 The changes of G_s under drought-heat stress and rewatering

2.5 不同胁迫时间下草坪草叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)的变化

由图 5 可知,随着干热胁迫的进行,各品种胞间 CO_2 浓度在胁迫开始后前 12d 都出现不同程度的明显下降,胁迫 12d 后开始缓慢上升(奖品除外),其中新歌来德和抢手股的胞间 CO_2 浓度在胁迫 12d 时下降幅度大于其它 3 个品种的,胁迫 12d 后新歌来德的胞间 CO_2 浓度上升趋势要明显于抢手股、浪潮和康尼,而奖品的胞间 CO_2 浓度一直呈下降趋势。这种趋势一直持续到干热胁迫结束。复水后除奖品以外其它品种的胞间 CO_2 浓度基本能恢复到干热胁迫处理前水平。此时奖品由于受胁迫伤害严重而干枯死亡,无法测定其值。从图中的 LSD 的值可以看出,在 0~6d 期间早熟禾不同品种的胞间 CO_2 浓度在胁迫期间差异不显著($p=0.05$),但在 9~21d 期间差异极显著($p=0.05$),复水后差异也显著。

2.6 不同胁迫时间下草坪草叶片荧光参数(F_v/F_m)的变化

草坪草叶片荧光参数随干热胁迫时间的变化如图 6 所示,从图中可以看出,在干热胁迫进行的 6d 中各品种的叶片荧光参数变化幅度很小,其中新歌来德和抢手股的荧光参数开始缓慢下降,到胁迫第 9 天以后各品种荧光参数均开始显著下降,除抢手股外其余 4 种草坪草的荧光参数在胁迫第 15 天时下降幅度较大。复水后,抢手股、浪潮、新歌来德和康尼 4 个品种的叶片荧光参数值开始缓慢上升,而奖品由于受干热胁迫影响光合系统遭到破坏,叶片荧光参数无法得到。从图中的 LSD 的值可以看出,在各时间段不同品种的早熟禾其荧光参数在 $p=0.05$ 水平下差异显著。

图5 胞间 CO_2 浓度(C_i)在干热胁迫和复水处理下的变化Fig. 5 The changes of C_i under drought-heat stress and rewatering图6 叶绿素荧光参数(F_v/F_m)在干热胁迫和复水处理下的变化Fig. 6 The changes of F_v/F_m under drought-heat stress and rewatering

3 讨论

土壤干旱胁迫对植物生长和代谢的影响是多方面的,其中对光合作用的影响尤为突出和最为重要^[11]。通常将影响植物光合作用的因素分为气孔因素和非气孔因素^[12]。随着干旱胁迫的加剧,植物常表现为光合速率、蒸腾速率降低,而气孔阻力升高即气孔导度下降,因此可以推断,气孔因素限制是干旱胁迫下植物光合速率下降的主要原因^[13];而有些研究表明,干旱胁迫下光合速率下降的主要原因来自非气孔因素限制,干旱

胁迫下 RuBP 羧化酶效率降低和光合作用表观量子效率下降是光合速率降低的主要原因^[14]。Farquhar 等^[15]认为,检查气孔因素限制是否是光合速率下降的原因,既要看气孔导度的大小,同时还要看胞间 CO₂浓度的变化。当光合速率下降时,如果气孔导度下降而胞间 CO₂浓度也降低,说明光合速率的降低主要是由于气孔因素限制所致;如果气孔导度下降而胞间 CO₂浓度升高,则表明此时光合速率下降的主要原因是叶肉细胞光合能力的降低即非气孔因素限制所致。许大全等^[16]也认为,在气孔导度下降时,胞间 CO₂浓度值同时下降才表明光合速率下降是由气孔因素限制所致。实际上,引起光合速率降低的两种因素中,气孔部分关闭使胞间 CO₂浓度降低,叶肉细胞光合活性下降使胞间 CO₂浓度增高,当两种因素同时存在时,胞间 CO₂浓度的变化方向决定于占优势的因素。因此,判断哪一个因素占优势,标准应当是胞间 CO₂浓度变化方向,而不是胞间 CO₂浓度的变化幅度;而光合作用的非气孔限制的可靠判据是胞间 CO₂浓度值升高和气孔导度降低^[17]。

本试验结果表明,土壤含水量随着干热胁迫时间的延长而逐渐下降,因品种的不同其下降幅度有所不同。土壤含水量下降一方面是由于干旱和高温双重胁迫交织,使得草坪草土壤表面水分散失加剧;另一方面在干热胁迫过程中通过草坪草叶片表面蒸腾作用散失一部分水分,最终表现为土壤含水量的下降。复水后,各品种的土壤含水量能快速恢复,为草坪草的生理代谢功能恢复提供了一定的水分保障。

本试验结果还表明,在干热胁迫下各草坪草的叶片蒸腾速率和净光合速率都呈现出不同程度的下降趋势,这是由于水分散失对气孔开度的依赖大于光合对气孔的依赖,即植物在不显著影响光合速率的前提下,可以降低蒸腾速率,这也是作物适应干旱的一种重要机制^[18]。复水后除奖品以外其它品种的蒸腾速率和净光合速率都能恢复到一定水平,但不能恢复到胁迫前的水平,说明干热胁迫对草坪草的生理代谢产生了一定影响。

气孔导度的变化,作为一种生理调节过程,对逆境下植物的生存是有益的,尤其是通过部分气孔的关闭避免植物水分的过度散失和光合器官的破坏^[19];同时增加了 CO₂的传导阻力,减少了光合作用原料的供应,从而降低了 CO₂同化率,导致叶片吸收的光能过剩^[20];另一方面,也可能是对叶肉细胞光合活性(如 RuBP 羧化酶活性)降低或光、暗呼吸增高引起胞间 CO₂浓度升高的响应^[21]。本试验结果表明,随着干热胁迫程度的加剧,胁迫降低 5 种草坪草叶片净光合速率的同时,伴随着气孔导度的下降,胞间 CO₂浓度却呈现出先下降后上升的趋势,因此推测,草地早熟禾叶片净光合速率下降的主要原因有两个,一是在干热胁迫初期主要受气孔限制因素的作用所致;二是胁迫中后期主要受非气孔限制因素的作用所致。这和柯世省等^[22]对夏腊梅幼苗光合生理特性的研究结果一致。复水处理后各品种胞间 CO₂浓度都能明显恢复上升,而奖品由于不能耐受干热胁迫,导致代谢功能紊乱而干枯死亡,指标难以恢复,因此,无法获得其相应的指标值。

叶绿素荧光参数常被用作标明环境胁迫程度的指标和探针^[23~26]。本试验结果表明,随着干热胁迫加剧,5 种草坪草的叶绿素荧光参数值呈下降趋势,胁迫初期叶绿素荧光参数值下降不明显,胁迫后期下降明显,表明干热胁迫使其 PS II 潜在活性中心受损。从而使 PS II 接受电子的能力减弱,使 PS II 反应中心更有可能处于关闭状态,由 PS II 向光合 PS I 转移的激发能减少,导致 PS II 的光化学效率降低,光合作用潜力下降。复水试验结果显示,除奖品外其它 4 种草坪草的叶绿素荧光参数值均能恢复到干热胁迫前的 60% 以上。由此推测,本试验条件下叶绿素荧光参数值的下降可能是由于光系统的可逆性失活引起的。

4 小结

从试验结果中可以总结出,在干热胁迫下,5 个草地早熟禾草坪草的光合生理特性受到不同程度的影响,具体表现为叶片蒸腾速率、叶片净光合速率、叶绿素荧光参数、气孔导度下降,而且随着干热胁迫程度的加剧,这些指标的下降趋势更加明显,胞间 CO₂浓度变化趋势是先下降后上升,说明干热胁迫越剧烈,草坪草光合系统受到的伤害就越严重。从试验结果可以推测出草坪草叶片净光合速率下降的主要原因有两个,即干热胁迫初期气孔限制因素起主导作用,胁迫中后期非气孔限制因素起主导作用。在干热胁迫的同时,各品种草坪草的土壤含水量也随之下下降。复水处理的试验结果表明,复水后除奖品外其它 4 个品种叶片的净光合速率和叶绿素荧光参数、胞间 CO₂浓度、土壤含水量都明显上升,而蒸腾速率、气孔导度的恢复也很明显,这可能是

由于前期干旱使植株叶片的渗透调节能力增强,渗透势降低,一旦复水,叶片水分状况得到改善,而叶片又可在较长时间内保持较强的渗透调节能力,从而有利于叶片的生长、光合和蒸腾等生理过程^[27]。因此,整个试验结果可以推断,从光合代谢角度讲,参试的 5 个草地早熟禾品种,除奖品外其它 4 个品种对于干热胁迫具有一定的耐受能力,光合系统并未受到彻底破坏,这一点可以从其光合、蒸腾等生理过程在水分胁迫解除后得以恢复足以证明,从另一个意义上讲草地早熟禾也具有一定的抗旱抗热性。但干热对草坪草的生长等生理过程是否存在滞后效应,以及滞后效应的大小等问题还需要进一步的研究。

References:

- [1] He Y L, Hu X H, Chen W, *et al.* Breeding of new lines of turf-type Tall Fescue. *Grassland of China*, 2002, 24 (5): 33—39.
- [2] Lecoeur J, Sinclair T R. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. *Crop Science*, 1996, 36 (2): 331—335.
- [3] 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.
- [4] 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. *Experimental Botany*, 2003, 54 (388): 1743—1752.
- [5] Boyer J S. Photosynthesis at low water potentials. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 1976, 273: 501—512.
- [6] 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.
- [7] Cornic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture—not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science*, 2000, 5: 187—188.
- [8] Flexas J, Medrano H. Drought inhibition of photosynthesis in C₃ plant: Stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 2002, 89: 183—189.
- [9] Ge J G, Cai Q S, Zhou X Y, *et al.* Effect of soil drought stress on photosynthetic characteristics and water use efficiency in two turfgrasses. *Pratacultural Science*, 2005, 24 (2): 103—107.
- [10] Wang Z L, Huang B R. Physiological recovery of Kentucky bluegrass from simultaneous drought and heat stress. *Crop Science*, 2004, (5): 1729—1736.
- [11] Munns R. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: Some dogmas and hypotheses. *Plant Cell. Environ*, 1993, 16: 15—24.
- [12] Winter K, Schromm M J. Analysis of stomatal and nonstomatal components in the environmental control of CO₂ exchanges in leaves of *Welwitschia mirabilis*. *Plant Physiol*, 1986, 82: 173—178.
- [13] Lakso A N. Seasonal changes in stomatal responses to leaf water potential in apple. *Hort Sci*, 1979, 104: 58—60.
- [14] Ni B R, Pallardy S G. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms. *Plant Physiol*, 1992, 99: 1502—1508.
- [15] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Physiol*, 1982, 33: 317—345.
- [16] Xu D Q. Some problem on stomatal limitation analysis in photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33 (4): 241—244.
- [17] Xu D Q, Zhang Y Z. Light inhibition of plant photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 1992, 28 (4): 237—243.
- [18] Lv J Y, Shan L, Gao J F. Unsufficient irrigation and its physiological bases. *Acta Botanica Boreal-Occident Sinica*, 2002, 22 (6): 1512—1517.
- [19] Perdomo P, Murphy J A, Berkowitz G A. Physiological changes associated with performance of Kentucky bluegrass cultivars during summer stress. *Hort Science*, 1996, 31: 1182—1186.
- [20] Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu. Rev. Plant Physiol*, 1980, 31: 491—543.
- [21] Xu D Q, Shen Y G. Limitation elements of photosynthesis. In: Yu S W, Tang Z C. eds. *Plant Physiology and Molecular Biology*. Beijing: Science Press, 1998. 262—276.
- [22] Ke S S, Jin Z X. Effect of drought stress and water recovering on physiological characteristics of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2007, 13 (6): 1166—1172.
- [23] Ji T H, Zhang C J, *et al.* Study on the Relationship of Chlorophyll II Fluorescence Characters and Drought Resistance of Winter Wheat Varieties under Drought Stress. *Journal of Triticeae Crops*, 2005, 25 (4): 64—66.
- [24] Chen Y Z, Li X P, Xia L, *et al.* The application of Chlorophyll Fluorescence technique in the study of responses of plants to environmental stresses. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1995, 3 (4): 79—86.
- [25] Demmig B, Winter K, Kruger A, *et al.* Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves: a possible role of the xanthophyll cycle in the

dissipation of excess light energy. *Plant Physiol*, 1987, 84: 218—222.

- [26] Wang L, Zhang T, Ding S Y. Effect of drought and rewatering on photosynthetic physioecological characteristics of soybean. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (7): 2073—2078.
- [27] Su P, Shan L. Research on compensatory effects of rewatering at jointing stage on Maize stressed by drought. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31 (5): 341—344.

参考文献:

- [1] 何亚丽,胡雪华,陈伟,等. 草坪型高羊茅新品系的选育和成坪特性及耐热性的鉴定. *中国草地*, 2002, 24 (5): 33~39.
- [9] 葛晋纲,蔡庆生,周兴元,等. 土壤干旱胁迫对 2 种不同光合类型草坪草的光合特性和水分利用率的影响. *草业科学*, 2005, 24 (2): 103~107.
- [16] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. *植物生理学通讯*, 1997, 33 (4): 241~244.
- [17] 许大全,张玉忠. 植物光合作用的光抑制. *植物生理学通讯*, 1992, 28 (4): 237~243.
- [21] 许大全,沈允钢. 光合作用的限制因素. 见: 余叔文, 汤章城主编. *植物生理与分子生物学*. 北京: 科学出版社, 1998. 262~276.
- [22] 柯世省,金则新. 干旱胁迫和复水对夏蜡梅幼苗光合生理特性的影响. *植物营养与肥料学报*, 2007, 13 (6): 1166~1172.
- [23] 冀天会, 张灿军等. 冬小麦叶绿素荧光参数与品种抗旱性的关系. *麦类作物学报*. 2005, 25 (4): 64~66.
- [24] 陈贻竹,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. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3 (4): 79~86.
- [26] 王磊,张彤,丁圣彦,等. 干旱和复水对大豆光合生理生态特性的影响. *生态学报*, 2006, 26 (7): 2073~2078.
- [27] 苏佩,山仑. 拔节期复水对玉米苗期受旱胁迫的补偿效应. *植物生理学通讯*, 1995, 31 (5): 341~344.