

水分胁迫下臭柏 (*Sabina vulgaris* Ant.) 光合特性和色素组成的季节变化

李玉灵^{1,*}, 朱 帆¹, 王俊刚¹, 三木直子², 坂本圭晃², 吉川贤²

(1. 河北农业大学林学院, 河北 保定 071000; 2. 冈山大学大学院环境学研究科 日本冈山市 7008530)

摘要: 在室内砾耕栽培条件下, 通过培养液中加入 PEG (Polyethylene glycol 分子量为 6000) 以调节溶液渗透势, 设置对照、弱水分胁迫和强水分胁迫 3 种处理 (培养液渗透势分别为 0.02, -0.1, -0.34 MPa), 从 1997 年开始对臭柏进行长期干旱胁迫模拟实验。2003 年测定了臭柏叶片光合色素和光合特性的季节变化。结果表明: 对照区气孔导度季节变化在 5 月和 9 月份形成了典型的双峰曲线。尽管对照区的气孔导度明显高于其他两个处理, 但日光合量却低于弱水分胁迫区。3 个处理 *Chl a/b* 的比值在 11 月至翌年 3 月的低温期均升高, 以强水分胁迫区的增幅最大, 其它月份该比值在 3 个处理之间没有显著的差异。3 个处理的叶绿素总量 (*Chl a + b*) 在生长季的 5~9 月份均有不同程度的上升, 但其中以强水分胁迫区增幅最小。在 11 月至翌年 3 月的低温期, 各处理均大幅提高叶黄素总量 (*V + A + Z*) 和热耗散色素比例 (*(A + Z) / (V + A + Z)*) (*V*: 紫黄质, *A*: 单环氧玉米黄质, *Z*: 玉米黄质); 在 5~7 月份的生长高峰期, 各处理则明显降低了叶黄素总量和热耗散色素比例。这种趋势在强水分胁迫区表现的更为显著。

关键词: 臭柏; 光合特性; 叶绿素; 叶黄素循环; 干旱胁迫

文章编号: 1000-0933(2009)08-4346-07 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Seasonal changes of photosynthetic characteristics and pigment composition of *Sabina vulgaris* Ant. under water stress

LI Yu-Ling^{1,*}, ZHU Fan¹, WANG Jun-Gang¹, MIKI naoko², SAKAMOTO Keiji², YOSHIKAWA Ken²

1 College of Forestry, Agriculture University of Hebei Province, Baoding 071000, China

2 Graduate School of Environmental Science, Okayama University, Okayama 7008530, Japan

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(8): 4346 ~ 4352.

Abstract: To explore the eco-physiological adaptation of *Sabina vulgaris* to drought stress, a drought-controlled experiment was performed using PEG (Polyethylene glycol) with three levels of osmotic potential (0.02, -0.1 and -0.34 MPa, respectively) in the culture solution in the greenhouse for 6 years (1997–2003). The seasonal changes of photosynthetic characteristics and pigment composition were investigated for the whole year in 2003. The pattern of seasonal change in stomatal conductance was shown in bimodal distribution with peaks in both May and September in 2003, and the stomatal conductance in the control was much higher than that of the other two water stress treatments, while the photosynthetic rate of low water stress was the highest among the three treatments. The ratio of chlorophyll a to chlorophyll b (*Chl a/b*) increased for all three treatments through November to March next year, particularly at the high water stress condition. The total leaf *Chl* content (*Chl a + b*) increased for all the three treatments through March to September, and the value was the lowest with the high water stress treatment. The total xanthophyll content (*V + A + Z*) and (*A + Z*) / (*V + A + Z*) were significantly higher in winter (November to March) than in summer (May to July) compared to that in other seasons, which

基金项目: 国家教育部留学回国人员基金资助项目 (20071108); 河北省人事厅留学回国基金资助项目 (2006-29); 河北农业大学留学回国基金资助项目

收稿日期: 2008-05-22; 修订日期: 2009-02-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liyuling0425@yahoo.com.cn

was particularly obvious with high drought treatment.

Key Words: *sabina vulgaris*; photosynthesis; chlorophyll; xanthophyll cycle; water stress

自然条件下的土壤水分变化并不规则,这使得大多数植物都不同程度地受到干旱胁迫^[1]。因此,植物对干旱的生理生态适应机制一直都是植物生理生态学的热点问题之一。毛乌素沙地的年降水量约为 250 ~ 490 mm,是典型的半干旱地区,正因为如此,毛乌素沙地乡土植物对降水的变化非常敏感^[2]。

臭柏(*Sabina vulgaris* Ant.)是毛乌素沙地植物群落中唯一的天然常绿针叶灌木,盖度达 90% 以上,常形成纯片灌林,在荒漠治理中扮演着不可取代的角色,从而吸引了许多学者对其进行广泛研究^[3~6]。但人们对臭柏耐旱特性以及由环境所引起的光合抑制仍然不很了解,而有关臭柏光合保护机制方面的研究尚未见详细报道。

叶绿素的主要组分是叶绿素 a 和叶绿素 b,叶绿素 a 在很大程度上决定了植物的光合效率和能力,叶绿素 b 在调控光合机构天线大小、维持其稳定性和提高其适应性中都起着重要作用^[7,8],而叶绿素两大组分间的比值(Chl a/b)和总量(Chl a + b)在一定程度上表示了整个光系统对光量子的捕获和利用状况,也反映了植物处于特定环境下承受潜在光胁迫的程度。植物体内除含有大量叶绿素外还存在大量类胡萝卜素,而其中起主要作用的就是叶黄素,它由紫黄素(Violaxanthin)、环氧玉米黄素(Antheraxanthin)和玉米黄素(Zeaxanthin)组成。当环境胁迫引起光能过剩时,紫黄素转变为玉米黄素,使玉米黄素积累,耗散热能。反之,玉米黄素又经环氧玉米黄素变成紫黄素。正因为如此,叶绿素和类胡萝卜素可以作为光抑制条件下植物所作的即时响应,短期内在很大程度上保护光合机构免受逆境破坏^[9]。本文在室内长期干旱胁迫处理的基础上,测定了一个完整生长季内臭柏叶片光合色素和光合特性的动态变化,并试图从这二者的季节变化规律上揭示臭柏在干旱条件下对光胁迫作出的生理生态响应。

1 干旱胁迫处理

供试苗木是 1995 年从中国内蒙古林学院带往日本冈山大学苗圃扦插,生根扦插苗于 1996 年 12 月 11 日移植于砾耕栽培装置中,该装置采用直径 1 ~ 2 cm 的砾石为基质,1h 自动灌水 1 次,水分循环利用。移植后为了保证苗木成活,首先只用 Hogland 培养液水培。干旱胁迫处理开始于 1997 年 6 月 12 日,在培养液中加入 PEG(polyethylene glycol 分子量为 6000)以调节溶液渗透势。对照区只供给培养液,溶液渗透势为 -0.02MPa(*pF*2.3);弱干旱胁迫区,每升培养液中加入 50gPEG,溶液渗透势为 -0.1MPa(*pF*3.0);强干旱胁迫区每升培养液中加入 100gPEG,溶液渗透势为 -0.34MPa(*pF*3.5)。为了减少由蒸发、植物营养吸收所引起的培养液浓度及养分构成变化的影响,每 6 周换 1 次培养液^[10,11]。

2 材料和方法

2.1 气孔导度和日光合量的测定

在 2003 年 1 ~ 11 月,每月选择晴朗稳定天气,连续 3d 从各个处理区随机抽取 3 个样株,再从每一样株上随机选取 3 个活体叶片作为测试叶片,所选叶片均为当年生叶片。用便携式光合作用测定系统(LI-6400, LI-COR)测定气孔导度和净光合成速率日变化曲线,将净光合速率乘以相应的时间段求和,得到日光合量。测定时间从 6:00 开始,至 18:00 结束,时间间隔 1h。 CO_2 浓度设定为 $400\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶室内外气温、湿度和光强设定为一致。

2.2 色素含量的测定

2.2.1 实验材料制备

在气孔导度和净光合速率日变化曲线测定结束后,将气孔导度和日光合量测定所用叶片在黑暗状态下剪取,作为色素测定的供试样品,然后将样品放于 -80℃ 冷冻箱内保存,以备色素含量各组分的测定。

2.2.2 色素各组分含量的测定

将冷冻箱内叶片取出,称取 0.25g 供试样品放入研钵中并加入 90% 的丙酮液,然后在丙酮液种将叶片研

磨成匀浆。将匀浆液减压过滤提取上清液,将上清液再溶于 90% 的丙酮液内定容到 25ml,之后再将上清液用微孔滤膜过滤并装瓶待测,最后通过 HPLC 法测定上清液中叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)和叶黄素循环各组分紫黄质(V)、单环玉米黄质(A)、玉米黄质(Z)的含量^[12]。各项指标的测定均重复 3 次,所测得的数据采用 SPSS 和 Excel 进行数据分析。

3 结果与分析

3.1 臭柏气孔导度和日光合量的季节变化

由气孔导度的季节变化(图 1)可以看出,对照区气孔导度一直是 3 个处理中最高的,并形成了典型的双峰曲线。与对照区不同的是,弱水分胁迫区气孔导度除 3 月和 5 月接近对照区外,其它观测月份同强水分胁迫区之间的差异并不明显。除此之外,弱水分胁迫区和强水分胁迫区的气孔导度在 9 月份并没有像对照区一样出现明显的峰值。

日光合量的季节变化如图 2 所示,弱水分胁迫区的日光合量在全年都是 3 个处理区中最高的。而强水分胁迫区的日光合量在生长旺盛的 5 月份甚至比对照区还要高。结合图 1 和图 2,发现对照区虽然气孔导度较高,但并不意味着其日光合量也呈现相同的趋势,而弱水分胁迫区和强水分胁迫区相对较小的气孔导度也并不代表其日光合量也少。此类现象一方面表明不同物种长期面对干旱胁迫时所形成的气孔策略是不尽相同的^[13],另一方面说明气孔限制并非光合作用的唯一抑制因素。事实上,在干旱胁迫条件下导致光合抑制的非气孔因素非常多^[14,15],与之相对应,不同植物在与其特有生境的协同进化过程中也形成了多种光合保护机制,其中叶绿素和叶黄素就可以非常有效地防止光合机构破坏,进而降低光合抑制的程度^[16]。

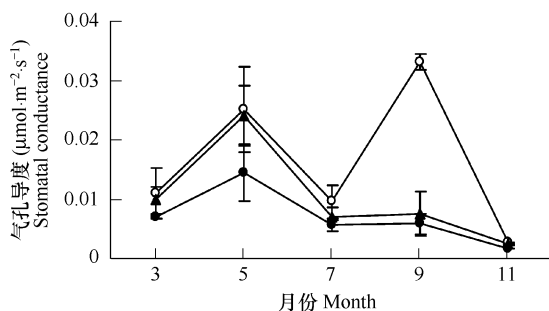


图 1 不同水分胁迫处理区气孔导度的季节变化(纵棒表示标准误差)

Fig. 1 Seasonal change of stomatal conductance under different water stresses (Vertical bars represent S. E.)

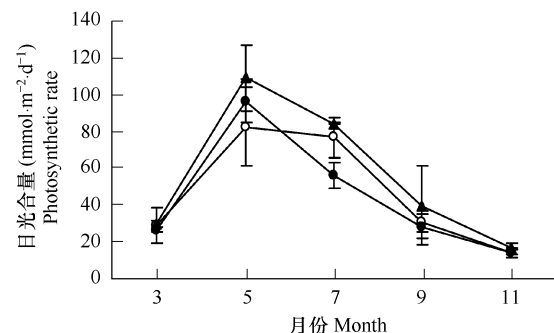


图 2 不同水分胁迫处理区日光合量的季节变化(纵棒表示标准误差)

Fig. 2 Seasonal change of photosynthesis under different water stresses (Vertical and horizontal bars represent S. E.)

3.2 干旱胁迫对臭柏叶片色素组成的影响

3.2.1 臭柏叶片叶绿素对干旱胁迫的响应

从叶绿素总量的季节变化(图 3)中可看出,弱水分胁迫区的叶绿素总量在 3 个处理区中始终是最高的,其次是对照区,而强水分胁迫区的叶绿素含量则是最低。特别是在 11 月至翌年 1 月这段低温期,3 个处理区臭柏叶片的叶绿素总量都维持在很低的水平上。值得注意的是,即使是在 5~7 月间的生长高峰季节,强水分胁迫区的叶绿素总量仍然没有明显的上升趋势。

Chl a/b 的测定结果如图 4 所示,11 月至翌年 3 月这段低温期,强水分胁迫区臭柏叶片 Chl a/b 比值明显高于对照区和弱水分胁迫区,而 LSD 检验同时表明,在生长季的其他观测月份中,Chl a/b 的比值在 3 个处理区间的差异极不显著($p < 0.05$)。

在 11 月至翌年 3 月这段低温期内,3 个处理区的臭柏在叶绿素总量很低的情况下不同程度的提高了 Chl a/b 的比值,其中以强水分胁迫区的变化最为明显。而在 3 月至 9 月份这段生长期 3 个处理区的臭柏则不同

程度的提高了叶绿素总量、降低了 Chl a/b 的比值(图 3,图 4)。

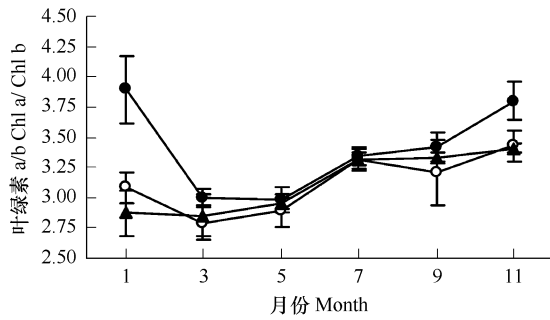


图 3 不同水分胁迫处理区叶绿素总量的季节变化

Fig. 3 Seasonal change of total amount of chlorophyll under different water stresses

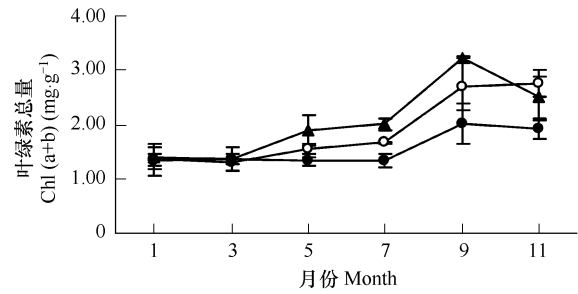


图 4 不同水分胁迫处理区叶绿素 a/b 的季节变化

Fig. 4 Seasonal change of Chl a/b under different water stresses

3.2.2 臭柏叶片叶黄素对干旱胁迫的响应

由叶黄素总量季节变化(图 5)可以看出,在 11 月至翌年 3 月这段低温期内,各处理区叶黄素总量($V + A + Z$)比其他月份的量值明显要高,其中以强水分胁迫区为最高。而在 5 至 7 月份这段生长高峰期,3 个处理区的叶黄素总量均出现了大幅下降,其中又以强水分胁迫区下降的最为明显。

图 6 为热耗散色素比例($(A + Z)/(V + A + Z)$)的观测结果,与图 5 呈现的趋势大致相同。11 月至翌年 3 月份的低温期,3 个处理区的热耗散色素比例都处于整个生长季的相对高值,其中以强水分胁迫区为最高;在 5 月份至 7 月份的生长高峰期,各处理区的热耗散色素比例均出现大幅下降。此外,不同处理区之间的 LSD 检验表明,除 1 月份外,对照区和弱水分胁迫区的热耗散色素比值在整个生长季都没有显著差异($p < 0.05$)。

在 11 月至翌年 3 月份这段低温期内,各处理区的臭柏均大幅提高叶黄素总量和热耗散色素比例;在 5 至 7 月份这段生长高峰期,各处理区的臭柏则明显降低了叶黄素总量和热耗散色素比例,这同叶绿素循环的季节变化恰恰相反(图 5,图 6)。

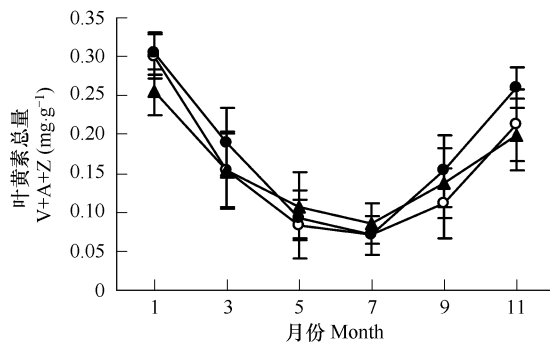


图 5 不同水分胁迫处理区叶黄素总量的季节变化

Fig. 5 Seasonal changes of ($V + A + Z$) under different water stresses

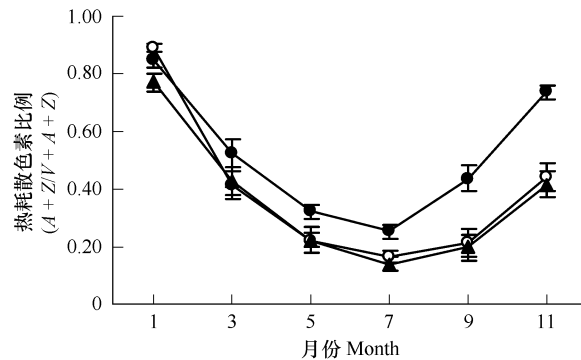


图 6 不同水分胁迫处理区热耗散色素比例的季节变化

Fig. 6 Seasonal changes of ($A + Z$)/($V + A + Z$) under different water stresses

4 讨论

臭柏在干旱环境中经过长期的自然选择和协同进化,从生理到形态形成了一系列微妙的耐旱生理生态适应对策^[1]。在干旱胁迫条件下,臭柏气孔关闭,光合速率和蒸腾速率都下降,但是与光合速率相比,蒸腾速率受到的抑制更强烈,水分利用效率不降反升,这正是臭柏对干旱胁迫的一种生理适应途径^[17]。这就从遗传适应性上解释了为何在整个生长季内对照区气孔导度很高(图 1),而其日光合量却低于弱水分胁迫区(图

2)。与对照区和弱水分胁迫区不同的是,强水分胁迫区的光合限制因子主要是非气孔限制因素^[18],也就是光合机构的破坏,因此对该处理区生长季内光合特性的动态变化也应更多的从光保护机制方面来做出合理解释。

光能过剩时,植物可能会从整体水平、细胞水平、分子水平等多种方式避免发生光抑制^[19,20]。一些学者认为,由叶绿素酸酯 a 向叶绿素 b 的合成和叶绿素 b 向叶绿素 a 的还原可以认为是一个循环,因为类似于叶黄素循环,因而称之为叶绿素循环^[21]。国外相关研究也同样表明:植物潜在地利用叶绿素循环来调整叶绿素 a/b 的比值和总量以适应不同的生理和环境需要,达到保护光系统 II 目的^[22,23]。本研究中,11 月至翌年 3 月 是臭柏整个生长季的低温期,3 个处理区臭柏的叶绿素合成均受阻,叶绿素总量都维持在很低的水平(图 3),这同许多试验的结论是相吻合的^[16,24]。但是由于强水分胁迫使得臭柏对于低温更加敏感,由图 4 清楚的看到,强水分胁迫区的臭柏大幅提高了 Chl a/b 的比值。这样做一方面增强了电子传递活性,更加充分地利用 LHC 捕获光量子^[25],另一方面降低叶绿素 b 在叶绿素总量中的比值以调控光合机构天线的大小,降低光合机构对光照强度的敏感性^[26,27]。结合日光合量的季节变化(图 2),认为强水分胁迫区臭柏在叶绿素总量很低的情况下,通过对叶绿素 a/b 比值的调控有效的降低了光合机构在低温干旱条件下受胁迫的程度。而在 3 ~ 9 月份生长期,环境温度回升,3 个处理区的叶绿素合成得到了不同程度的恢复,此时臭柏通过重新调整叶绿素两个组分各自的合成量,即通过适当降低 Chl a/b 的值(图 4),来最大程度满足臭柏光合成过程对光能的需要而又尽可能减小光能过剩引起的光合机构受损。尽管 3 个处理区的叶绿素总量得到了不同程度的提高,强水分胁迫区的叶绿素总量依然是 3 个处理区中最低的(图 3),这表明强水分胁迫条件使得臭柏叶片光合机构遭到不可逆破坏,继而引起叶绿素合成受阻。尽管此时强水分胁迫区叶绿素 a/b 的比值仍然高于其它两个处理区(图 4),但是解除低温胁迫后,对照区和弱水分胁迫区叶绿素合成恢复很快,因此这两个处理区在 6 月至 9 月份的生长季内日光合量明显高于强水分胁迫区。

有人在光破坏防御机理的研究中认为植物通过提高叶黄素总量($V + A + Z$)和热耗散色素比例 $(A + Z)/(V + A + Z)$ 可以有效的防止光合器官的光抑制甚至光氧化,进而抵御逆境对光合机构的破坏^[28]。本研究中,3 个处理区的高峰出现在 11 月至翌年 3 月份这段低温期,而 3 ~ 9 月份的生长期叶黄素总量却迅速降低(图 5),其中以强水分胁迫区的趋势最为明显。热耗散色素比例 $(A + Z)/(V + A + Z)$ 的季节变化与叶黄素总量的季节变化趋势相类似(图 6),这和一些国外学者的试验结果相一致^[29]。这似乎表明,低温干旱双重胁迫对叶黄素循环组分的合成不仅有促进作用,并且加速了紫黄质向环氧玉米黄质和玉米黄质的转换,促使过剩光能转换为热能散失,避免了低温干旱胁迫对光合机构的破坏。

根据试验过程中叶绿素循环和叶黄素的季节变化,结合相关研究^[9,20],可以认为 11 月至翌年 3 月这段低温期内,虽然强水分胁迫导致臭柏叶片叶绿体细胞失水,继而发生光合机构的不可逆破坏和叶绿素合成受阻^[28],但低温和强水分胁迫的共同作用使臭柏加强了叶黄素循环以此来保证光合过程的进行,这也是在 3 ~ 6 月之间强水分胁迫区虽然叶绿素总量是 3 个处理区中最低,但日光合量较对照区更高的原因之一。

虽然目前已发现植物体存在许多光抑制的保护机制,但不是每种机制都同等重要^[30]。特别是叶绿素、叶黄素两大循环内部及其之间的微观联系和调控机制也需要进一步研究^[21]。本文中,在 11 月至翌年 3 月的低温期,3 个处理的叶绿素合成均受阻,此时臭柏通过提高 Chl a/b 的比值、热耗散色素比例和叶黄素总量来弥补叶绿素总量的不足。而在 3 ~ 9 月份的生长期,臭柏的叶绿素合成逐步恢复,叶黄素从总量到热耗散色素比例都大幅下降,也就是说,此时叶黄素循环相比较于叶绿素循环而言显得并不那么重要。而叶绿素循环同叶黄素循环季节变化恰恰相反(图 3 ~ 图 6)这一现象似乎也显示二者之间有着某种内在的联系。但这只是对不同光保护机制之间相互协调的一种比较宏观和感性的认识,加强对叶绿素、叶黄素两大循环内部及其之间的微观联系和调控机制的研究必将有助于人们更好地理解未来环境变化对植物叶片色素组成和季节动态的影响。

References:

- [1] Larcher W. Physiological plant ecology. Tokyo:Springer-Verlag,1999. 234—258.
- [2] He W M. Effects of water factor on hydraulic and growth characteristics of *Sabina vulgaris* seedlings. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(1):11—16.
- [3] He W M, Zhang X S. Comparison of leaf structure and function between female and male plants in *Sabina vulgaris*. *Acta Botanica Yunnanica*, 2002, 24(1):64—67.
- [4] He W M, Zhang X S. Ecological significance of change of leaf form in *Sabina vulgaris*. *Acta Botanica Yunnanica*, 2001, 23(4):433—438.
- [5] He W M, Zhang X S. Responses of *Sabina vulgaris* to nutrient resources in the contrasting habitats in the Maowusu sandland. *Scientia Sinica*, 2002, 38(5):1—6.
- [6] Wen G S. Dynamics of *Sabina vulgaris* community landscape in Maowusu sandland. *Journal of Natural Resources*, 2005, 22(2):129—132.
- [7] Vavilin D, Vermaas W. Chlorophyll b can serve as the major pigment in functional photosystem II complexes of cyanobacteria. *Proceedings of the National Academy of Science*, 2001, 98(24):14168—14173.
- [8] Ohtsuka T, Ito H, Tanaka A. Conversion of Chlorophyll b to Chlorophyll a and the Assembly of Chlorophyll with Apoproteins by Isolated Chloroplasts. *Plant Physiology*, 1997, 113(1):137—147.
- [9] Asish Kumar Parida, Vipin S Dagaonkar, Manoj S Phalak. Alterations in photosynthetic pigments, protein and osmotic components in cotton genotypes subjected to short-term drought stress followed by recovery. *Plant Biotechnol*, 2007, 37(1):41—48.
- [10] Morimoto J, Yoshikawa K. Effects of long-term water stress on leaf growth of seedlings of several tree species. *Journal of the Japanese Society of Revegetation Technology*, 1998, 23(4):228—236.
- [11] Wen G S, Wang L H, Yoshikawa K. Physiological and ecological characteristics of *Sabina vulgaris* in semi-arid region of China. *Journal of the Japanese Society of Revegetation Technology*, 2002, 27(3):526—532.
- [12] Thayer S S, Björkman O. Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. *Photosynth Res*, 1990, 23(3):331—343.
- [13] Sonia Mediavilla, Alfonso Escudero. Stomatal responses to drought of mature trees and seedling of two co-occurring Mediterranean oaks. *Forest Ecology and Management*, 2004, 18(7):281—297.
- [14] Yao Q Q, Xie G S. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation under drought stress. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2005, 25(4):80—85.
- [15] Munne-Bosch S, Penuelas J. Drought-induced oxidative stress in strawberry tree(*Abutilo unedo* L.) growing in Mediterranean field conditions. *Plant Science*, 2004, 166(4):1105—1110.
- [16] Tanaka A, Ito H, Tanaka R, Tanaka N K, Yoshida K, Okada K. Chlorophyll a oxygenase (CAO) is involved in chlorophyll b formation from chlorophyll a. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 9(5):12719—12723.
- [17] Wen G S, Wang L H, Zhang G S. Gas exchanges and chlorophyll fluorescence characteristics of *Sabina vulgaris* under drought stress. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2004, 21(4):361—365.
- [18] Calos G M, Lorenzo L. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress. *Plant Physiol*, 2001, 12(6):1196—1204.
- [19] Whitmarsh J, Samson G, Poulson M. Photoprotection in photosystem II the role of cytochrome b559. In: Baker N R, Bowyer J R eds. *Photoinhibition of Photosynthesis from Molecular Mechanism to the Field*. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1994. 75—93.
- [20] Demmig-Adams B, Adams III WW, Logan B A, Verhoeven A S. Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress. *Aust J Plant Physiol*, 1995, 22:249—260.
- [21] Guo C A, Liu F, Xu X M. Chlorophyll-b deficient and photosynthesis in plants. *Plant Physiological Science Commun*, 2006, 45(6):967—973.
- [22] Zhou F L, Song X D, Qi G Q. On drought-resistance physiology of *Sabina vulgaris*. *Journal of Southwest Forestry College*, 2005, 25(3):1—4.
- [23] Rüdiger W. Biosynthesis of chlorophyll b and the chlorophyll cycle. *Photosynth Res*, 2002, 7(4):187—193.
- [24] Agastian P, Kingsley S J, Vivekanandan. Effect of salinity on photosynthesis and biochemical characteristics in mulberry genotypes. *Photosynthetica*, 2000, 38(3):287—290.
- [25] Xu X X, Zhang R X, Tang Y L. Effect of low content chlorophyll on distribution properties of absorbed light energy in leaves of mutant rice. *Scientia Agricultura Sinica*, 2004, 7(3):339—343.
- [26] Soichirou Satoh, Masahiko Ikeuchi, Mamoru Mimuro, Ayumi Tanaka. Chlorophyll b Expressed in Cyanobacteria Functions as a Light-harvesting Antenna in Photosystem I through Flexibility of the Proteins. *The American Society for Biochemistry and Molecular Biology*, 2000, 9(1):1—26.

- [27] Jiang G M, Zhu G J. Effects of natural high temperature and irradiation on photosynthesis and related parameters in three arid sandy shrub species. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(5):525—531.
- [28] Wu C A, Meng Q W, Zou Q. The xanthophyll cycle and its regulation. *Plant Physiological Science Commun*, 2001, 37(1):1—5.
- [29] Aris Kyparissis, Periklis Drilias and Yiannis Manetas. Seasonal fluctuations in photoprotective (xanthophyll cycle) and photosensitive (chlorophylls) capacity in eight Mediterranean plant species belonging to two different growth forms. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27(3):265—272.
- [30] Hong S S, Xu D Q. Difference in response of chlorophyll fluorescence parameters to strong light between wheat and soybean leaves. *Chin Sci Bull*, 1997, 42:684—689.

参考文献:

- [2] 何维明. 水分因素对沙地柏实生苗水分和生长特征的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(1):11~16.
- [3] 何维明, 张新时. 沙地柏雌株与雄株的叶结构和功能比较. *云南植物研究*, 2002, 24(1):64~67.
- [4] 何维明, 张新时. 沙地柏叶型变化的生态意义. *云南植物研究*, 2001, 23(4):433~438.
- [5] 何维明, 张新时. 沙地柏对毛乌素沙地三种生境中养分资源的反应. *林业科学*, 2002, 38(5):1~6.
- [6] 温国胜. 毛乌素沙地臭柏群落景观动态. *浙江林学院学报*, 2005, 22(2):129~132.
- [14] 姚庆群, 谢贵水. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制. *热带农业科学*, 2005, 25(4):80~85.
- [17] 温国胜, 王林和, 张国盛. 干旱胁迫条件下臭柏的气体交换与荧光特征. *浙江林学院学报*, 2004, 21(4):361~365.
- [21] 郭春爱, 刘芳, 许晓明. 叶绿素 b 缺失与植物的光合作用. *植物生理学通报*, 2006, 46(5):967~973.
- [22] 周锋利, 宋西德, 齐高强. 臭柏抗旱生理特性研究. *西南林学院学报*, 2005, 25(3):1~4.
- [25] 许晓明, 张荣铎, 唐运来. 低叶绿素含量对水稻突变体吸收光能分配特性的影响. *中国农业科学*, 2004, 7(3):339~343.
- [27] 蒋高明, 朱桂杰. 自然栖息地高温和辐射对三种沙地灌木光合能力和相关参数的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(5):525~531.
- [28] 吴长艾, 孟庆伟, 邹琦. 叶黄素循环及其调控. *植物生理学通讯*, 2001, 37(1):1~5.