

DOI: 10.5846/stxb201303050352

唐钢梁, 李向义, 林丽莎, 李磊, 鲁建荣. 短期环割对骆驼刺气孔导度及叶绿素荧光的影响. 生态学报, 2014, 34(23): 6817-6827.

Tang G L, Li X Y, Lin L S, Li L, Lu J R. Effect of short-term girdling on stomatal conductance and chlorophyll fluorescence in *Alhagi sparsifolia*. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(23): 6817-6827.

短期环割对骆驼刺气孔导度及叶绿素荧光的影响

唐钢梁^{1,2,3}, 李向义^{1,3,*}, 林丽莎^{1,3}, 李磊^{1,2,3}, 鲁建荣^{1,2,3}

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;

3. 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 策勒 848300;

4. 中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室, 乌鲁木齐 830011)

摘要:为研究骆驼刺对不同环割的生理响应,以塔克拉玛干沙漠南缘策勒绿洲外围骆驼刺为试验材料,设置了对照(CK),韧皮部半割(PS),韧皮部全割(PF),木质部半割(XS)4种处理,研究了骆驼刺的气孔导度、光合色素含量、Chl a/b、叶绿素荧光参数和曲线在不同环割处理下的变化特征。结果表明:短期韧皮部半割对骆驼刺各项生理指标影响不明显;韧皮部全割下,骆驼刺气孔导度、光合色素含量、叶绿素荧光参数有了不同程度的下降;木质部半割显著降低了骆驼刺气孔导度但光合色素含量和大部分荧光参数没有发生变化。处理后第5天和第10天各项参数相差不大,短期内环割对骆驼刺的伤害程度随时间推移变化较小。总体来看,短期环割处理对骆驼刺伤害程度是PF>XS>PS>CK。在荒漠化防治过程中,应尽量避免骆驼刺的韧皮部被全部剥蚀。

关键词:骆驼刺; 叶绿素荧光; 环割; 光合色素; 气孔导度

Effect of short-term girdling on stomatal conductance and chlorophyll fluorescence in *Alhagi sparsifolia*

TANG Gangliang^{1,2,3}, LI Xiangyi^{1,3,*}, LIN Lisha^{1,3}, LI Lei^{1,2,3}, LU Jianrong^{1,2,3}

1 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Cele National Station of Observation & Research for Desert Grassland Ecosystem, Cele 848300, China

4 Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid Land, Chinese Academy Sciences, Urumqi 830011, China

Abstract: Cele Oasis is located on the southern fringe of the Taklamakan Desert. Due to the influence of northeast wind from Hami to Turpan and northwest wind from the western margin of Taklimakan Desert, Cele Oasis is lack of precipitation and sandstorms in here is very serious. Because of sandstorms attack, Cele county seat have relocated for three times. Cele Oasis is the areas where surfed from sandstorm in the southern edge of Taklimakan Desert most serious. It is also the areas where surfed from sandstorm in china most serious. However, in the periphery of oasis, there is a transition zone vegetation which is constitute by Indigenous plants separate Cele Oasis from Taklamakan Desert. It is this transition zone that protect the normal production and living in oasis. Here, the main constructive species *Alhagi sparsifolia* not only suffer from the impact of water deficit, high temperature and other stress, but also suffer from Insect grazing and human grazing and other interference. Compared to the stress, the damage to plants caused by the interference tend to be more suddenly, strong, random and destruction. Many woody plants are more willing to allocate photosynthetic products to construct a stress defense

基金项目:国家科技支撑项目(2009BAC54B03); 新疆维吾尔自治区科技支撑计划项目(200933125); 国家重点基础研究发展计划(2009CB421303)

收稿日期:2013-03-05; 网络出版日期:2014-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lixy@ms.xjb.ac.cn

system. While most of the herbaceous plant adapt to drastic change of external conditions (such as fire disaster) through rapid growth and reproduction. Generally speaking, in the aspect of ability of anti-interference, herbaceous plant is much stronger than woody plants. While the ability of anti-interference in shrubs whose degree of lignification is moderate is stronger than woody plants and weaker than herbaceous plant. Considering the branches of *Alhagi sparsifolia* and other shrubs often suffer mechanical damage from insects, hare, sheep and other animals. To research the injury mechanism and recovery capabilities of *Alhagi sparsifolia* and then to build shrubs protect theory is particularly important. In order to study the effect of physiological parameters in *Alhagi sparsifolia* under interference. We set four treatments: control (CK), phloem semi-girdling (PS), phloem full-girdling (PF), xylem semi-girdling (XS), and measured stomatal conductance, photosynthetic pigment content, Chl a/b, chlorophyll fluorescence parameters and curve in *Alhagi sparsifolia* under different girdling treatments. The results show that: except for PI_{ABS} decreased significantly, the effect of physiological parameters in *Alhagi sparsifolia* under phloem semi-girdling is not obvious. Under the condition of phloem full girdling, stomatal conductance, photosynthetic pigment content, chlorophyll fluorescence parameters of *Alhagi sparsifolia* have a certain decline. The xylem semi-girdling treatment can significantly reduces the stomatal conductance of *Alhagi sparsifolia*, while photosynthetic pigments and most of the fluorescence parameters did not change. The physiological parameters under different treatment after five days and ten days did not change a lot. The degree of injury in *Alhagi sparsifolia* under girdling treatment in a short-term changes little with the time passing. Generally speaking, the degree of injury in *Alhagi sparsifolia* under girdling treatment is $PF > XS > PS > CK$. Each physiological conditions of *Alhagi sparsifolia* under phloem full-girdling is more difficult to recover compared to phloem semi-girdling and xylem semi-girdling. We should try to avoid the phloem of *Alhagi sparsifolia* be completely denuded in the process of desertification prevention.

Key Words: *Alhagi sparsifolia*; chlorophyll fluorescence; girdling; photosynthetic pigment; stomatal conductance

环割是指割除树干或主枝的整圈韧皮部,这样就阻止了光合作用同化物的向下运输。自 1932 年 Kobel 从碳氮比的角度研究环割促花的生理机制以来,许多学者相继从营养、激素、和核酸等不同的角度进行了深入研究。环割后较多的光合产物分配给上部枝条的花和果实,进而促进果实的丰产^[1]。由于环割显著提高了叶片的可溶性糖含量,降低了叶片的含氮量,因而显著提高了叶片的碳氮比值。这一结果为经典的碳氮比成花学说提供了证据。近年来,国内外许多果树研究人员对环割环剥技术在果树生产上的应用进行了许多有效的探索,并且发现,环割效果会因供试品种、树龄、环割方式、时期、部位、宽度甚至栽培条件等因素的不同而有不同程度的影响^[2]。但是关于环割的内部机制,环割之后会对哪些生理过程产生影响,影响程度有多深都缺乏直接的研究报道,尤其是环割对灌木的生长,水分有机物和养分运输将会产生的影响更是未见报道。

疏叶骆驼刺 (*Alhagi sparsifolia*) (以下简称骆驼刺)不仅具有适应性强、耐干旱、耐盐碱等优点,在防风固沙、维护绿洲生态安全方面也发挥着重要作用;

同时,骆驼刺又是一种重要的植物资源,在畜牧业生产中占有一定的地位^[3]。长期以来,骆驼刺的相关问题一直是国内外学者研究的热点^[4]。目前关于环割的研究多见于果树中,环割对松树等高大乔木的生理特性的影响也已见报道^[5]。而环割对于灌木的生理性状的影响却未见报道^[6],生理性状的变化往往能够指示植物体内部的生理机制,为对其进行更进一步的研究提供理论依据。本文选择骆驼刺作为实验材料,旨在明确研究短期的环割处理对于骆驼刺气孔导度,叶绿素含量及叶绿素荧光参数和曲线的影响,并通过这几项生理参数的变化推断环割可能对植物体运输哪些离子和营养元素产生影响,为以后进一步研究韧皮部和木质部对灌木的物质运输提供数据支持和理论基础。此外,塔克拉玛干沙漠南缘绿洲地区的野兔和昆虫,在植物生长季经常对骆驼刺茎叶造成破坏,通过对骆驼刺的环割研究也可以模拟野兔和昆虫对骆驼刺的干扰,为塔克拉玛干沙漠南缘骆驼刺及其它灌木的干扰伤害机制及其防护提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地概况和样地描述

试验在中国科学院策勒荒漠草地生态系统国家野外研究站荒漠实验区进行。研究区位于塔南策勒绿洲外围的绿洲-荒漠过渡带间(35°17'55"—39°30'00"N, 80°03'24"—82°10'34"E)。该研究区属典型内陆暖温带荒漠气候。夏季炎热,干旱少雨;年平均气温 11.9℃,极端最高气温 41.9℃,极端最低气温 -23.9℃;10℃以上积温达到 4340℃。年平均降水量 34.4 mm,蒸发量高达 2595.3 mm。光热资源丰富:平均日照时数 2697.5h,年太阳总辐射能 604.2 kJ/cm²,仅次于青藏高原,高于华北平原。但光能利用率仅为 0.3%,远低于全国 1%的水平。骆驼刺在绿洲-荒漠过渡带广泛分布,是当地的主要建群种。

1.2 试验设计

试验材料为绿洲-荒漠过渡带自然生长的骆驼刺植株。于 2012 年 8 月中旬,在中国科学院策勒荒漠草地生态系统国家野外研究站荒漠实验区进行,挑选同一生境条件下生长良好大小长势相似的 6 个骆驼刺植株进行环割处理,骆驼刺高度约为 80cm。每个骆驼刺剪去多余枝条,留下一个长势相似的枝条进行环割处理,试验设对照(CK)、韧皮部半割(PS)、韧皮部全割(PF)、木质部半割(XS)4 个处理。环割宽度为 1cm,环割以后,该宽度的伤口不能随时间的推移完全愈合(图 1)。试验处理 24 个骆驼刺,分成 6 组共 6 个重复。分别于处理后的第 5 天和第 10 天对骆驼刺气孔导度和叶绿素荧光进行测定,第 9 天对骆驼刺叶绿素含量进行测定。

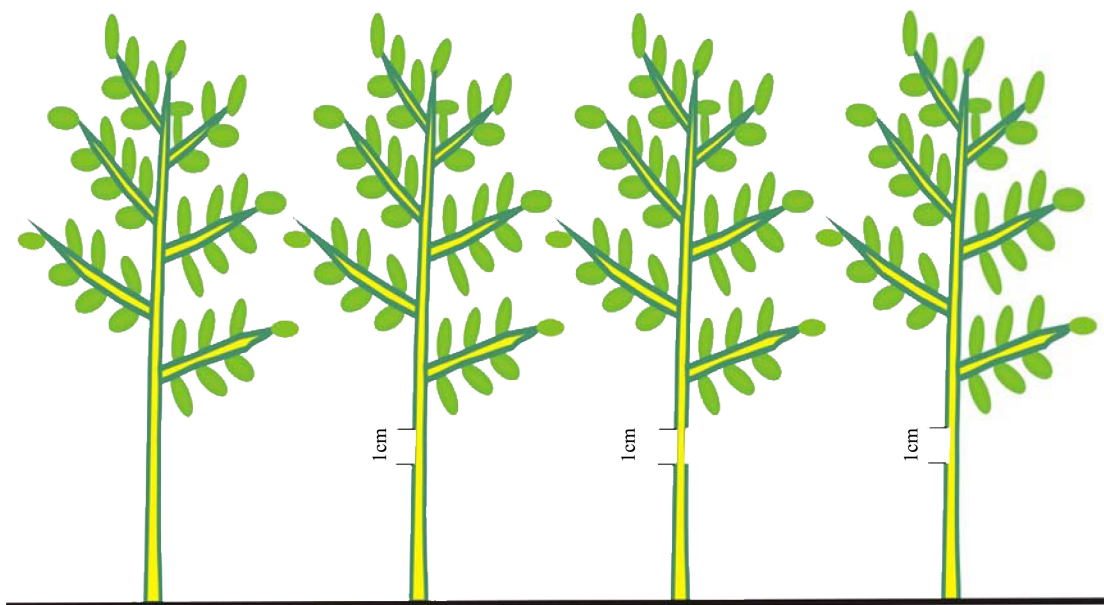


图 1 骆驼刺环割处理示意图

Fig.1 Schematic diagram of girdling in *Alhagi sparsifolia*

黑色水平线代表地面,鲜黄色代表木质部,深绿色代表韧皮部,浅绿色代表叶片,切口宽度为 1cm,从左到右分别为 CK,PS,PF,XS;图中茎叶以及切口比例均未按真实比例显示;CK,对照;PS,韧皮部半割;PF,韧皮部全割;XS,木质部半割

Black represents the Ground, bright yellow represents xylem, dark green represents phloem, light green represents the leaves, the cut width is 1cm, from left to right is CK,PS,PF,XS. The proportion of stems, leaves and incisions in figure does not present the real proportion. CK, contrast;PS, phloem semi-girdling;PF, phloem full-girdling;XS, xylem semi-girdling

1.3 试验方法

1.3.1 气孔导度的测定

分别在环割处理后第 5 天和第 10 天,用 SC-1 稳态气孔计(Decagon, Pullman, USA)对 3 个处理的骆驼刺叶片进行气孔导度的测定,每个测量 6 个重复,其中环割处理后的第 5 天和第 10 天均为晴朗无

云的天气,测量时间为北京时间 10:00。

1.3.2 叶绿素含量的测定

2012 年 8 月下旬,骆驼刺环割处理之后的第 10 天,在每个处理的骆驼刺枝条上采集 3—4 个叶子,6 个骆驼刺共计 18—24 个叶子作为一个混合样。将所采集的叶片擦净污物,剪碎去脉混匀。叶绿素

(Chl)含量和类胡萝卜素(Car)含量测定采用95%乙醇提取法^[7];每个指标测量5个重复。

1.3.3 叶绿素荧光的测定

叶绿素荧光动力学参数:采用PEA连续激发式荧光仪(Hansatech Ltd., King's Lynn, Northfolk UK),2012年8月下旬选择晴朗无云的天气,也就是在环割处理之后的第5天和第10天,根据Strasser等^[8]的方法进行叶绿素荧光诱导曲线及其参数的测定。叶片暗适应20 min后,用 $3000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 饱和红闪光照射记录荧光信号,测得快速叶绿素荧光动力学曲线及其参数,测定时间为北京时间12:00。叶绿素荧光参数参考Strasser等^[8]及李鹏民等^[9]的计算方法。荧光动力学各参数: F_0 初始荧光或固定荧光, F_m 最大荧光产量, F_v 最大可变荧光, F_v/F_m 最大光化学量子产量, F_v/F_0 PS II的潜在活性, M_0Q_A 被还原的最大速率, ABS/RC 单位反应中心吸收的能量, TR_0/RC 单位反应中心捕获的能量, ET_0/RC 单位反应中心用于电子传递的能量, DI_0/RC 单位反应中心用于热耗散的能量, ϕ_{P_0} PS II最大光化学效率, ψ_0 在反应中心捕获的激子中用来推动电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其它电子受体的激子占用来推动 Q_A 还原激子的比率, ΦE_0 反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额, RC/CS 单位面积反应中心数目, PI_{ABS} 性能指数。

1.4 数据处理

3种不同环割处理的骆驼刺叶片的光合色素、气孔导度、荧光动力学参数之间的差异,采用SPSS18.0统计分析软件对各项参数使用单因素方差分析(One-way ANOVA)方法检验,多重比较采用LSD方法, $P<0.05$ 为差异显著,参数以平均值加减1个标准误(mean $\pm$ SE)表示。采用Microsoft Excel 2010, Origin8.0 (OriginLab Inc., Hampton, USA)和CorelDRAW X4进行数据计算处理和绘图。

2 结果和分析

2.1 不同环割处理下骆驼刺气孔导度的变化

从图2可以看出,骆驼刺环割处理5d后,韧皮部半割处理的骆驼刺气孔导度几乎没有发生变化,而韧皮部全割和木质部半割的骆驼刺气孔导度分别下降了54.8%和33.2%,差异达到显著水平($P<0.05$)。而环割处理10d之后,3种处理下的骆驼刺

气孔导度均有了一定幅度的降低,其中韧皮部半割,韧皮部全割和木质部半割处理的骆驼刺气孔导度分别降低33.1%,51.8%和46.1%,并且差异均达到显著水平($P<0.05$)。

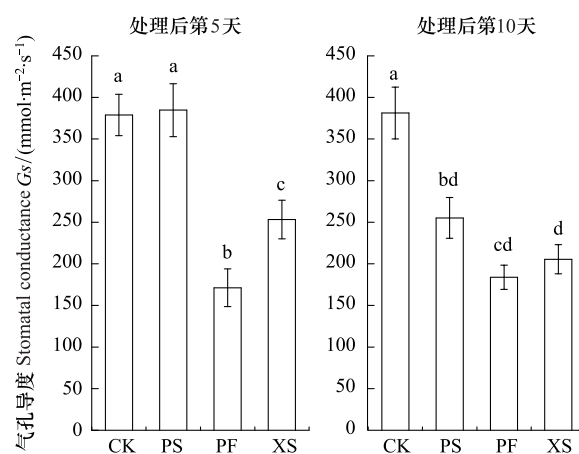


图2 不同环割处理下骆驼刺气孔导度的变化

Fig.2 Changes of stomatal conductance in *Alhagi sparsifolia* under different girdling treatment

不同字母代表差异达到显著水平($P<0.05$); CK: 对照; PS: 韧皮部半割; PF: 韧皮部全割; XS: 木质部半割

2.2 不同环割对骆驼刺叶片光合色素的影响

从图3可以看出,环割处理以后,骆驼刺叶片叶绿素(Cal)含量和类胡萝卜素(Car)含量均表现出相似的趋势。其中韧皮部全割下骆驼刺叶片叶绿素a含量,总叶绿素含量,类胡萝卜素含量,叶绿素a/b分别下降21.1%,18.3%,23.6%,10.7%,并且差异达显著水平($0<0.05$),叶绿素b含量下降11.9%,但差异未达显著水平。而韧皮部半割和木质部全割处理下的光合色素各指标有小幅下降,但差异均未达到显著水平($P>0.5$)。

2.3 不同环割对骆驼刺PS II原初光化学效率和初始荧光参数的影响

从图5可以看出,环割处理5d和10d后,韧皮部半割的各项荧光动力学参数除了PS II潜在活性 F_v/F_0 以外均未发生显著变化($P>0.05$),而韧皮部全割下的各项荧光动力学参数变化均达到显著水平($P<0.05$)。其中韧皮部全割下初始荧光 F_0 在第5天和第10天分别上升了28.7%和7.7%,木质部半割下初始荧光 F_0 在第5天和第10天分别上升了11.5%和11.1%,差异显著($P<0.05$)。韧皮部全割处理下,最大荧光 F_m ,可变荧光 F_v 和PS II最大光化学量子产量 F_v/F_m 差异达到显著水平($P<0.05$)。

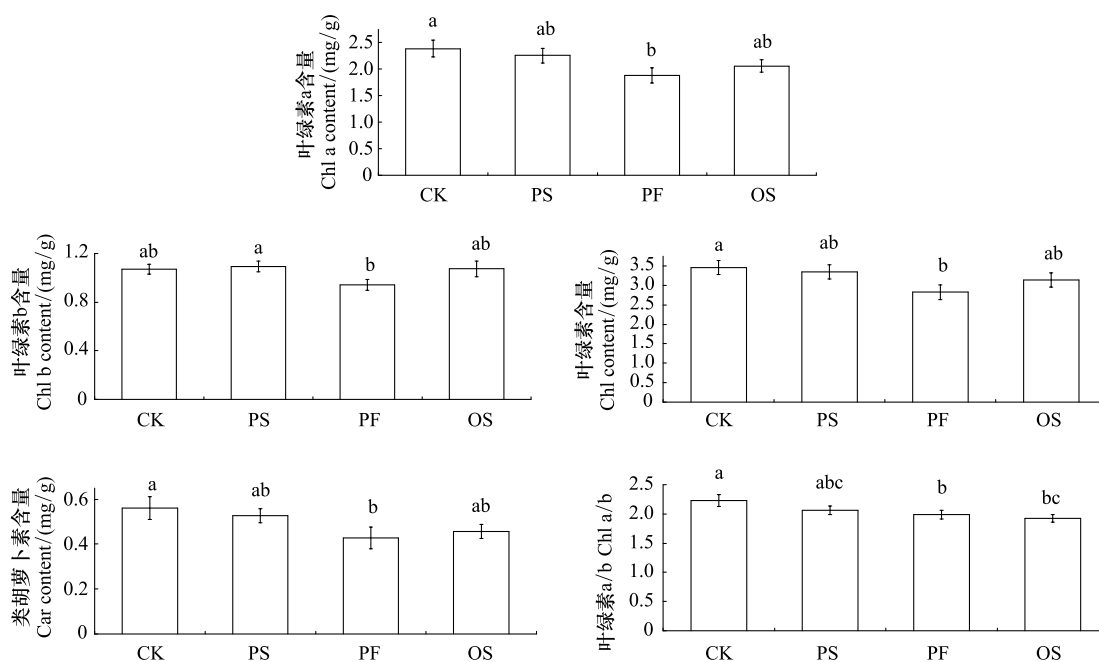


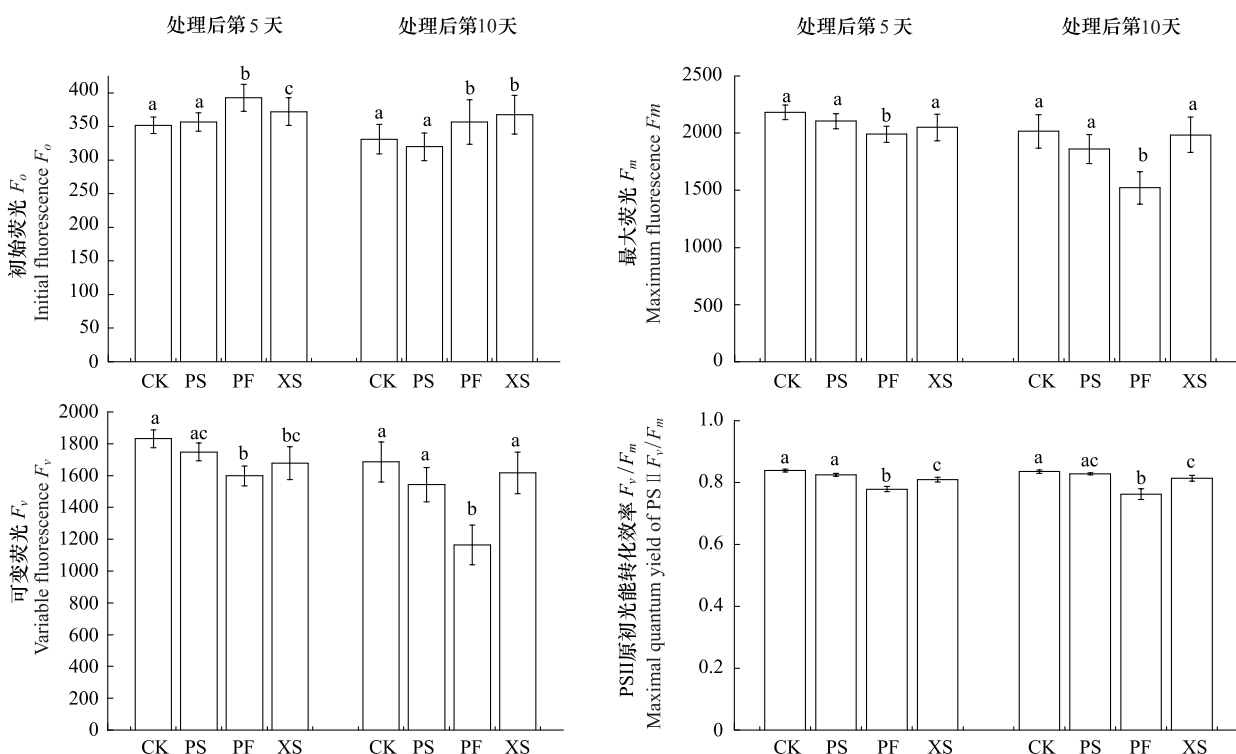
图3 不同环割对骆驼刺叶片光合色素的影响

Fig.3 Effect of photosynthetic pigments in leaves of *Alhagi sparsifolia* under different girdling

不同字母代表差异达到显著水平 ($P < 0.05$); CK, 对照; PS, 韧皮部半割; PF, 韧皮部全割; XS, 木质部半割

该处理下 F_m 在第 5 天和第 10 天分别下降了 6.1% 和 24.6%, F_v 在第 5 天和第 10 天分别下降了 12.7% 和 30.9%, 而 F_v/F_m 在第 5 天和第 10 天分别下降 7.2% 和 8.7%。PS II 潜在活性 F_v/F_o 和荧光诱导曲线初始斜率 M_o 变化幅度比较大, 韧皮部全割和木质部半割

两种处理下均达到了显著水平, 其中韧皮部全割处理在第 5 天和第 10 天 F_v/F_o 下降 32.0% 和 35.3%, M_o 上升 46.4% 和 22.9%; 木质部半割处理在第 5 天和第 10 天后 F_v/F_o 下降 17.9% 和 13.2%, M_o 上升 35.6% 和 12.6%。



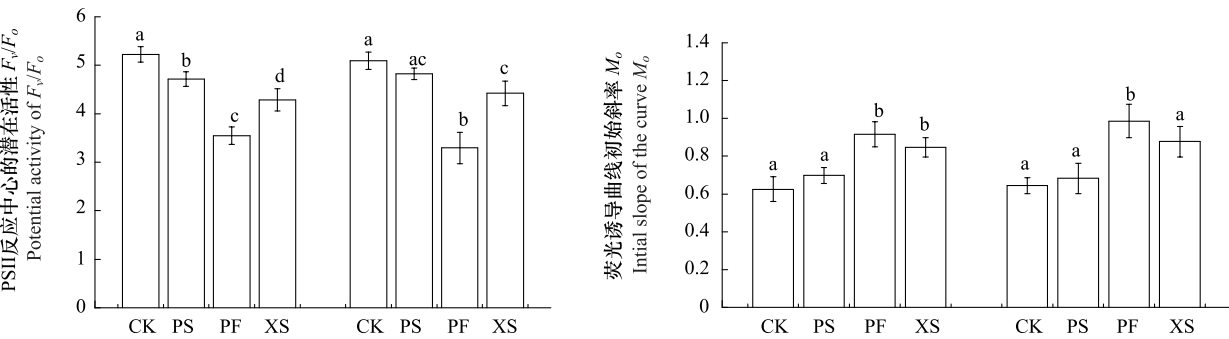


图4 不同环割对骆驼刺 PS II 原初光化学效率和初始荧光参数的影响

Fig.4 Effect of PS II photochemical efficiency and Initial fluorescence parameters in *Alhagi sparsifolia* under different girdling
不同字母代表差异达到显著水平($P<0.05$)。CK, PS, PF, XS 同图 1; CK, 对照; PS, 韧皮部半割; PF, 韧皮部全割; XS, 木质部半割

2.4 环割处理后骆驼刺叶片 PS II 反应中心跟能量有关的主要荧光参数变化

从表 1 可以看出,与对照组相比,韧皮部半割下的骆驼刺叶片跟能量有关的各个主要的荧光参数都未达到显著水平($P>0.05$),而韧皮部全割下骆驼刺

叶片中,第 5 天和第 10 天各荧光动力学参数差异均达到显著($P<0.05$)或极显著水平($P<0.01$)。木质部半割下骆驼刺叶片大部分参数在第 5 天差异显著($P<0.05$)而第 10 天差异不显著($P>0.05$)。

表 1 环割处理后骆驼刺叶片主要叶绿素荧光参数的变化

Table 1 Changes of main chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Alhagi sparsifolia* under girdling treatment

处理时间/d Time of treatment	参数 Parameter	处 理 Treatment					
		CK	PS	增幅/% Increasing degree	PF	增幅/% Increasing degree	XS
5	ABS/RC	2.09 ± 0.17	2.11 ± 0.13	0.74	$2.49 \pm 0.23^{**}$	19.10	$2.31 \pm 0.15^{*}$
	ET_0/RC	1.13 ± 0.04	$1.04 \pm 0.05^{*}$	-7.83	1.02 ± 0.03	-9.40	$1.02 \pm 0.05^{**}$
	TR_0/RC	1.76 ± 0.14	1.74 ± 0.11	-0.92	$1.94 \pm 0.14^{**}$	10.47	1.87 ± 0.10
	DI_0/RC	0.34 ± 0.04	0.37 ± 0.03	9.37	$0.55 \pm 0.09^{**}$	63.89	$0.44 \pm 0.06^{*}$
	φp_0	0.84 ± 0.01	$0.82 \pm 0.01^{*}$	-1.69	$0.78 \pm 0.02^{**}$	-7.13	$0.81 \pm 0.02^{**}$
	ψ_0	0.65 ± 0.05	0.60 ± 0.03	-7.25	$0.53 \pm 0.04^{**}$	-18.05	$0.55 \pm 0.04^{**}$
	φE_0	0.54 ± 0.04	0.49 ± 0.03	-8.85	$0.41 \pm 0.04^{**}$	-23.82	$0.44 \pm 0.04^{*}$
	RC/CS	1049 ± 108	1007 ± 76	-3.96	$828 \pm 95^{**}$	-21.03	$902 \pm 124^{**}$
	PI_{ABS}	4.83 ± 1.66	$3.41 \pm 0.64^{**}$	-29.44	$1.69 \pm 0.57^{**}$	-65.05	$2.33 \pm 0.74^{**}$
10	ABS/RC	2.14 ± 0.1	2.18 ± 0.21	1.78	$2.49 \pm 0.25^{**}$	15.95	2.18 ± 0.27
	ET_0/RC	0.91 ± 0.03	0.87 ± 0.04	-3.66	$0.80 \pm 0.08^{**}$	-11.31	0.86 ± 0.06
	TR_0/RC	1.79 ± 0.09	1.81 ± 0.17	0.85	1.89 ± 0.13	5.56	1.77 ± 0.21
	DI_0/RC	0.35 ± 0.03	0.38 ± 0.04	6.49	$0.60 \pm 0.14^{**}$	68.68	0.41 ± 0.08
	φp_0	0.84 ± 0.01	0.83 ± 0.01	-0.88	$0.76 \pm 0.03^{**}$	-8.67	$0.81 \pm 0.02^{*}$
	ψ_0	0.51 ± 0.03	0.49 ± 0.05	-3.96	$0.43 \pm 0.06^{**}$	-15.58	0.49 ± 0.03
	φE_0	0.42 ± 0.02	0.40 ± 0.04	-4.76	$0.33 \pm 0.05^{**}$	-22.64	0.40 ± 0.03
	RC/CS	946 ± 163	864 ± 167	-8.61	$619 \pm 144^{**}$	-34.52	923 ± 168
	PI_{ABS}	2.48 ± 0.45	2.21 ± 0.79	-10.67	$1.07 \pm 0.45^{**}$	-56.66	2.05 ± 0.08

ABS/RC : 单位反应中心吸收的能量; ET_0/RC : 单位反应中心捕获的用于电子传递的能量; TR_0/RC : 单位反应中心捕获的能量; DI_0/RC : 单位反映中心耗散的能量; φp_0 : PS II 最大光化学效率; ψ_0 : 捕获的激子将电子传递到电子传递链中 QA^- 下游的其他电子受体的概率; φE_0 : 电子传递的量子产额; RC/CS : 单位面积反应中心数目; PI_{ABS} : 叶片性能指数; CK: 对照; PS: 韧皮部半割; PF: 韧皮部全割; XS: 木质部半割
 ABS/RC : absorption flux per PS II reaction center; ET_0/RC : trapped energy used for electron transport per PS II reaction center; TR_0/RC : trapped energy flux per PS II reaction center; DI_0/RC : dissipation flux per PS II reaction center; φp_0 : maximur aquantum yield of PS II photochemistry; ψ_0 : probability that a trapped exciton moves an electron into the electron transport chain beyond QA^- ; φE_0 : quantum yield for electron transport; RC/CS : amount of PS II reaction center per cross section; PI_{ABS} : performance index of leaf. CK: contrast; PS: phloem semi-girdling; PF: phloem full-girdling; XS: xylem semi-girdling. * $P<0.05$; ** $P<0.01$

2.5 不同环割对骆驼刺叶绿素荧光动力学曲线的影响

4 种不同处理下骆驼刺叶片荧光动力学曲线如图 5 所示,从图中可以看出相比于对照组,韧皮部全割下的骆驼刺叶片初始荧光强度增大而最大荧光强

度减小,在处理第 10 天,韧皮部全割的荧光强度变化更为明显,而其他处理的变化都不大。四种处理的荧光动力学曲线呈 O-J-I-P 相,没有出现明显的 K 点。

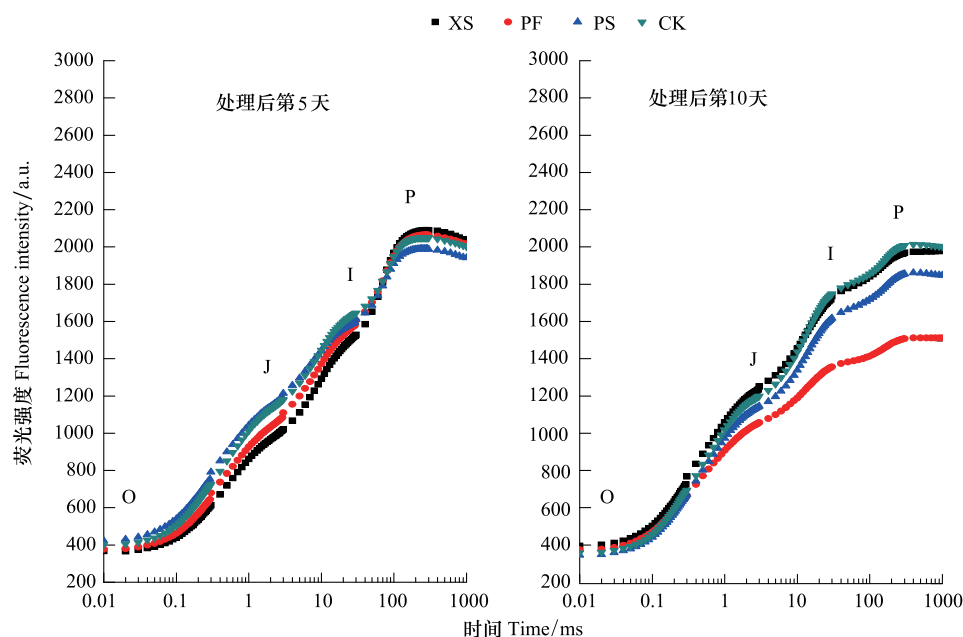


图 5 不同环割处理对骆驼刺叶绿素荧光动力学曲线的影响

Fig.5 Effect of chlorophyll fluorescence kinetics curves in *Alhagi sparsifolia* under different girdling treatment

3 讨论

3.1 环割对骆驼刺气孔导度的影响

气孔是植物叶片与环境进行水分、CO₂交换的主要通道,其开启程度直接影响植株体内的水分平衡、光合效率以及作物的生产性能^[10-13]。因此气孔的开闭程度是光合作用和蒸腾作用强度的重要决定因素^[14],蒸腾强度与气孔导度有十分显著的相关关系^[15],同时气孔导度在一定范围内受到土壤含水量、光照强度、大气 CO₂ 浓度和空气相对湿度的影响^[16-17]。在干旱条件下,因为植物的角质或蜡质发达抑制了非气孔通道的气体交换,气孔的作用更加突出。

本文研究结果显示,环割对骆驼刺叶片气孔导度造成的影响较为明显,在环割之后的第 5 天,韧皮部全割和木质部半割的骆驼刺气孔导度分别下降了 54.8% 和 33.2%,差异达到显著水平 ($P < 0.05$),韧皮部半割的骆驼刺气孔导度上升了 1.5%,差异未达显著水平 ($P > 0.05$)。而在环割处理后的第 10 天,韧皮

部半割,韧皮部全割和木质部半割处理的骆驼刺气孔导度分别降低 33.1%, 51.8% 和 46.1%,差异均达到显著水平 ($P < 0.05$)。说明在短期内,骆驼刺叶片就可以通过气孔开闭,降低气孔导度,以适应环割对于骆驼刺枝条造成的伤害。韧皮部半割和木质部半割的气孔导度在第 10 天相比于第 5 天有了较为明显的下降,而韧皮部全割的气孔导度不再持续下降,说明短期内环割对于骆驼刺气孔导度的影响控制在一定范围内,不会随着时间的推移无限制下降。气孔导度和水势存在着很好的相关性,水势越高,气孔导度也越大^[18],考虑到气孔导度与植物水势和光合速率的密切关系,骆驼刺气孔导度的降低可能指示了骆驼刺环割之后叶片水分供应的不足,气孔导度下降引起的 CO₂ 供应不足很有可能作为骆驼刺光合作用下降的前奏。若植物体的环割伤口在较长时间内得不到愈合,很可能对植物的生长产生限制,造成不利影响,同时环割对骆驼刺的这种伤害机制,很可能对大部分荒漠区的灌木都适用。

3.2 环割对骆驼刺光合色素含量及比值的影响

光合色素在植物光合作用原初光反应中起着关键作用,其含量变化往往与叶片生理活性、植物对环境的适应和抗逆性有关^[19]。叶片光合色素含量的消长规律是反映叶片生理活性变化的重要指标之一,与叶片光合机能大小具有密切关系^[20],光合色素含量的高低也可作为植物受胁迫及外界环境因子干扰的指示器^[21-22]。了解和掌握叶片的叶绿素含量变化规律及其光合速率的关系是提高植物光合生产效率增强植物抗病性的理论基础^[23]。

我们的研究表明,短期韧皮部半割对于骆驼刺光合色素含量及叶绿素 a/b 的变化不明显。韧皮部全割下,骆驼刺叶片叶绿素 a, b 含量都有了显著的下降。说明韧皮部全割对于骆驼刺已经产生了明显的伤害,叶绿素含量的降低也会降低植物对于光合产物的同化,对植物的生长产生不利影响。这可能是环割口上部光合产物的增加,叶片通过叶绿素含量的降低这种反馈调节机制来减小光合产物在环割口上部的继续增加,该反馈调节机制与源库理论的光合产物的增加能够降低光合作用的反馈调节机制相似^[24];叶绿素含量的下降也有可能是环割导致根部呼吸作用的降低继而影响无机离子的吸收进而使得光合色素的合成受阻造成的。木质部半割下,骆驼刺叶绿素 a, b 含量没有明显的下降,而叶绿素 a/b 却有了显著的下降。这说明虽然木质部半割在光合色素的绝对含量方面下降不明显,但叶绿素 a/b 的下降将导致直接参与光化学反应的分子减少,光合作用也会因此而降低。这也说明虽然木质部半割对于骆驼刺产生的伤害不如木质部全割来的明显,但是它对于骆驼刺光合作用的抑制作用也是不可忽略的,并且该抑制作用有可能会随着处理时间的增加而增强。在韧皮部全割和木质部半割处理下,骆驼刺类胡萝卜素含量都是显著下降的。这将使得植物通过类胡萝卜素使吸收的多余光能以热的形式耗散的能力降低,使得叶绿体避免强光损害的保护能力降低。荒漠区灌木在遭受韧皮部环状破坏和木质部破坏后可能因为光合色素含量的降低而导致光合作用受抑,继而导致灌木丛的生长限制甚至死亡。

3.3 环割对骆驼刺叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光诱导 (fluorescence induction, FI) 是

目前植物生理学中研究光合作用应用最广泛的方法之一,它可以灵敏检测激发能的传递、光系统原初光化学反应、电子传递及光合碳同化效率等光合作用的各个过程以及光合结构的状态和效率,是研究叶片功能的灵敏探针^[25]。同时,因为叶绿素荧光信号包含了十分丰富的光合作用过程变化的信息,它也被视为植物光合作用与环境关系的内在探针^[26]。目前,国内外对植物体内叶绿素荧光动力学的研究已经成为一大热点。

当经暗适应的植物叶片在照光瞬间,荧光以纳米级升到 O ,这部分荧光称为初始荧光或固定荧光 F_0 ,反映的实际是叶绿素分子吸收的光能中,始终无法被应用于光能电子传递的份额,其大小取决于 PS II 天线色素的最初激子密度、天线色素之间以及天线色素到 PS II 反应中心的激发能传递机率的结构状态。因此,这部分荧光强度与光合作用反应无关,而与激发光的强度和叶绿素含量有关,在一定程度上可反映 PS II 甚至叶绿素含量^[27]。研究发现,在韧皮部全割和木质部半割两种处理下,骆驼刺初始荧光 F_0 都显著增大,说明在这两种处理下,捕光色素复合物 (LHCII) 结构发生异化,PS II 反应中心发生了不易逆转的破坏,阻碍了光合作用中电子的传递。同时韧皮部全割下的 F_0 上升幅度更大一些,说明韧皮部全割下叶绿体类囊体膜受到损害更大。 F_m 表示最大荧光产量^[28],反映的是 PS II 的电子传递状况^[29]。研究发现,在韧皮部全割这种处理下,骆驼刺最大荧光产量 F_m 在处理第 5 天和第 10 天显著减小,说明韧皮部全割导致了 PS II 的电子传递能力的降低。最大可变荧光 F_v 能够反映出开放状态的 PS II 反应中心捕获激发能的效率,同时也能反映出光合作用中 PS II 原初电子受体 Q_A 的氧化还原状态和其它可能耗散能量的途径^[30]。研究发现,在韧皮部全割这种处理下,骆驼刺最大可变荧光 F_v 在处理第 5 天和第 10 天显著减小,表明韧皮部全割导致骆驼刺开放状态的 PS II 反应中心捕获激发能的效率显著降低而其他处理下光合作用中 PS II 原初电子受体 Q_A 的氧化还原状态和其它可能耗散能量的途径变化不大。最大光化学量子产量 F_v/F_m 反映 PS II 系统反应中心内部光能转化效率,非胁迫条件下比较稳定^[31], F_v/F_0 则反映了 PS II 的潜在活性,也是反应植物光化学反应情况的重要参数^[32],在植物受

到逆境胁迫时两者一般呈下降趋势^[33]。在韧皮部全割和木质部半割处理下,骆驼刺 F_v/F_m , F_v/F_o 的下降反映了这两种处理在一定程度上破坏了骆驼刺 PS II 的结构,降低了 PS II 的活性,使得植物产生了明显的胁迫。上述的结果表明,骆驼刺等灌木在受到韧皮部环割和木质部半割等干扰胁迫之后,叶绿素 PS II 受到破坏继而导致植物体光合速率的降低,不可恢复的韧皮部和木质部机械损伤将可能导致植物生长的严重限制甚至死亡。

M_o 反映了 Q_A 被还原的最大速率,即 O—J 过程中 Q_A 被还原的速率,它与反应中心色素、捕光色素和 Q_A 所处的状态有关^[34-35]。荧光诱导曲线初始斜率 M_o 反映了 PS II 受体侧的变化,主要包括 Q_A 、 Q_B 和 PQ 库等。韧皮部全割和木质部半割下 M_o 上升说明 Q_A^- 大量积累,提高了这两种处理下骆驼刺叶片剩余有活性反应中心的电子传递效率,这可能是骆驼刺在环割逆境胁迫下的一种反馈调节机制。叶绿素分子吸收光量子后,由能级较低的基态变为能级较高的激发态。处于高能激发状态分子是极不稳定的(寿命约为 10^{-9} s),它通过光化学反应,热能散失以及荧光 3 种途径释放能量而回到稳定的基态,其中用于光化学反应的能量大小与叶绿素光合作用强度关系密切。而以上 3 个过程是同时发生和相互竞争的。研究发现,在处理 5d 后,韧皮部全割和木质部半割的单位反应中心吸收的能量 ABS/RC ,单位反应中心捕获的能量 TR_o/RC 显著上升,其中用于电子传递的能量 ET_o/RC 显著下降,用于热耗散的能量 DI_o/RC 显著上升。这可能是因为,韧皮部全割和木质部半割导致骆驼刺受到胁迫,总的天线色素 Chl 对能量的吸收增加,植物通过增加单位反应中心吸收的能量 ABS/RC 来降低这种胁迫对植物所受的伤害。但是天线色素吸收的能量以荧光和热能的形式耗散量也增多,通过 PS II 电子传递的能量明显降低,PS II 最大光化学效率 φP_o 显著下降,真正能用于光合作用的能量并没有因为反应中心吸收的能量增加而增加,这也将很大程度上抑制植物的光合作用和生长。 ψ_o 反映了在反应中心捕获的激子中(激子是指由高能电子激发的量子,它能转移能量但不能转移电荷),用来推动电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其它电子受体的激子占用来推动 Q_A 还原激子的比率。 ΦE_o 反映了反应中心吸收的光能用于电

子传递的量子产额,即反应中心吸收的光能将电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其它电子受体的概率, RC/CS 指单位面积反应中心数目。以上 3 个指数在韧皮部全割和木质部半割下都有了显著地下降,说明这两种处理导致有活性的反应中心数目下降,反应中心的开放程度也降低,反应中心吸收光能中用于电子传递的量降低,植物通过剩余的有活性的反应中心的效率提高,从而更好地消耗掉叶片中过剩的激发能。 PI_{ABS} 性能指数包含了 RC/ABS 、 φP_o 、 ψ_o 等 3 个独立的参数,这 3 个参数相互独立,所以性能指数可以更准确地反映植物光合机构的状态,它们对某些胁迫比 F_v/F_m 更敏感,能更好地反映胁迫对光合机构的影响^[36]。研究发现,在韧皮部半割,韧皮部全割和木质部半割 3 种处理下, PI_{ABS} 性能指数均有了显著的下降。说明这 3 种环割处理都对骆驼刺产生了逆境胁迫作用,改变了植物的光合机构状态,同时也说明了韧皮部半割处理对于骆驼刺的干扰作用在短期内也能表现出来, PI_{ABS} 性能指数较其它指数更为敏感,更能迅速反应骆驼刺的生理状态。在处理 10d 后,韧皮部全割的各指数和第 5 天表现出类似的趋势而木质部半割的各指数没有发生显著变化。这可能是跟环割处理 5d 后,上午气温过高,植物受到更显著的胁迫有关。

研究表明,荧光动力学曲线中 K 相的出现是放氧复合体(OEC)受伤害的一个标志。研究发现四种处理下,骆驼刺叶片叶绿素荧光动力学曲线均未出现明显的 K 相,依旧为典型的 O-J-I-P 曲线。表明短期环割对骆驼刺叶片放氧复合体(OEC)未造成明显的伤害,干扰造成的胁迫尚在一定范围内。但在环割处理后的第 10 天,韧皮部全割的荧光动力学曲线较其它三者有了很显著的变化,这可能说明随着时间的推移,韧皮部全割对骆驼刺光系统 II 产生的伤害在逐步加重。3 种机械损伤中,韧皮部的完全损伤可能对灌木的光系统 II 破坏最为严重,并且不容易随着时间推移得到恢复,植物的光合作用也因此可能长期受到抑制并最终导致植物的死亡。

4 结论

韧皮部环割直接导致韧皮部筛管破坏,继而引起由叶片生产的光合产物通过韧皮部向下运输的过程受阻。而木质部环割主要导致木质部导管的破

坏,使得植物通过根吸收的水分和无机离子向上运输的过程受阻。韧皮部半割对于策勒绿洲骆驼刺的伤害在短期内表现得并不明显。而韧皮部全割在短期内就能使得骆驼刺气孔导度,叶绿素含量,类胡萝卜素含量降低,骆驼刺的光合原初反应遭到抑制,PS II 结构和功能遭到损害,活性降低,使得光合器官对光能的吸收、传递、转化和电子捕获等过程遭到抑制。木质部半割对于骆驼刺的伤害处于两者之间,其中气孔导度和与能量有关的几个荧光动力学参数变化较大。3 种处理对骆驼刺的伤害程度是 PF>XS>PS。在处理之后的第 5 天和第 10 天,气孔导度和荧光参数大多没有发生明显改变,短期内环割对骆驼刺的伤害程度随时间推移变化较小。由于试验只在一个较短的时间内进行,而且也没有测量环割之后骆驼刺的光合速率及光合产物的数据,关于环割对于骆驼刺生理影响的长期和更全面的机制还需深入研究。

致谢:感谢刘波、李尝君、罗维成、宋聪、韩章勇、马洋、郭自春对实验的帮助。

References:

- [1] Wang W J, Hu Y, Wang H M, Zu Y G, Li X Y. Effects of girdling on carbohydrates in the xylem wood and phloem bark of Korean pine (*Pinus koraiensis*). *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (8): 3472-3481.
- [2] Yano T, Shinkai S, Moriguchi K. Investigations on the control of physiological fruit dropping in the 'Tonewase' Japanese persimmon. *Bulletin of Ehime Fruit Tree Experiment Station*, 1999, (13): 11-18.
- [3] Zeng F J, Liu B, He J X, Zhang X L, Liu Z, An G X, Zeng J. Effect of irrigation on nitrogen characteristics of *Alhagi sparsifolia* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(8): 2118-2127.
- [4] Luo W C, Zeng F J, Liu B, Zhang L G, Song C, Peng S L. Response of root systems to soil heterogeneity and interspecific competition in *Alhagi sparsifolia*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(10): 1015-1023.
- [5] Bhupinderpal-Singh, Nordgren A, Ottosson L fvenius M, H gberg M N, Mellander P E, H gberg P. Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest: extending observations beyond the first year. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(8): 1287-1296.
- [6] Sun M, Xie L J, Kang M L, Tian Z H, Li Y H. Studies on the correlation between flower formation of rhododendron moumainense Hook. f. and soil factors and some physiological characters. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2009, 37 (16): 7392-7395.
- [7] Li H S. *Plant Physiological Biochemical Experiment Principles and Techniques*. Beijing: Higher Education Press, 1999: 131-261.
- [8] Strasser R J, Srivastava A, Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples // Yunus M, Pathre U, Mohanty P, eds. *Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. London: Taylor and Francis, 2000: 445-483.
- [9] Li P M, Gao H Y, Strasser R J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *Acta Photophysiolica Sinica*, 2005, 31(6): 559-566.
- [10] Casson S, Gray J E. Influence of environmental factors on stomatal development. *New Phytologist*, 2008, 178(1): 9-23.
- [11] Qin Y Y, Gan X M, Jiang X X, Li J W, Wei F, Liang S C. Dynamics in leaf stomatal conductance of *Spartina alterniflora* in mangrove habitats. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(10): 1991-1995.
- [12] Wang R Y, Yang X G, Zhao H, Liu H Y. Eco-physiological characteristics of wheat leaf photosynthesis and their responses to environmental factor in semi-arid rain-fed region. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(10): 1161-1166.
- [13] Zuo Y M, Chen Q B, Deng Q Q, Tang J, Luo H W, Wu T K, Yang Z F. Effects of soil moisture, light, and air humidity on stomatal conductance of cassava. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(4): 689-693.
- [14] Warren C R, Dreyer E. Temperature response of photosynthesis and internal conductance to CO₂: results from two independent approaches. *Journal of Experimental Botany*, 2006, 57 (12): 3057-3067.
- [15] Ruan C J, Li D Q. Transpiration characteristics and influence factors of *Hippophae rhamnoides* L. in Loess Hilly Region. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2001, 7(4): 327-331.
- [16] Calatayud P A, Llovera E, Bois J F, Lamaze T. Photosynthesis in drought-adapted cassava. *Photosynthetica*, 2000, 38 (1): 97-104.
- [17] Si J H, Chang Z Q, Su Y H, Xi H Y, Feng Q. Stomatal conductance characteristics of *Populus euphratica* leaves and response to environmental factors in the extreme arid region. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, 28(1): 125-130.
- [18] Sun G C, Zhao P, Zeng X P, Cai X A. Hydraulic responses of stomatal conductance in leaves of successional tree species in subtropical forest to environmental moisture. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(2): 698-708.
- [19] Su X, Hu D Q, Lin Z F, Lin G Z, Kong G H, Peng C L. Effect of air pollution on the chlorophyll fluorescence characters of two afforestation plants in Guangzhou. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(5): 599-604.
- [20] Zheng P Y, Jiang Z H, Wang J W. Studies on the changing rule of chlorophyll contents in individual leaf blades of summer maize Jing-Zao. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 1988, 3(1): 21-27.
- [21] Richardson A D, Duigan S P, Berlyn G P. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytologist*, 2002, 153(1): 185-194.

- [22] Shang Y X, Zhang B, Zhu P J, Shi S B. Response of *Gentiana straminea* to UV-B radiation by analysis of photosynthetic pigment contents and leaf thickness. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, 30(12): 2472-2478.
- [23] Curran P J, Dungan J L, Gholz H L. Exploring the relationship between reflectance red edge and chlorophyll content in slash pine. *Tree Physiology*, 1990, 7(4): 33-48.
- [24] Arp W J. Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO_2 . *Plant, Cell & Environment*, 1991, 14(8): 869-875.
- [25] Kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 1990, 25(3): 147-150.
- [26] Bolhar-Nordenkamp H R, Long S P, Baker N R, Oquist G, Schreiber U, Lechner E G. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, 1989, 3(4): 497-514.
- [27] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444-448.
- [28] Kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 1990, 25(3): 147-150.
- [29] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42(1): 313-349.
- [30] Chen Y Z, Li X P, Xia L, Guo J Y. 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.
- [31] Schreiber U, Bilger W, Neubauer C. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. *Ecological Studies: Analysis and Synthesis*, 1994, 100: 49-70.
- [32] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, 1989, 990(1): 87-92.
- [33] Zhang M, Wang H J, Yu C Q. The examination of high temperature stress of *Ammopiptanthus mongolicus* by chlorophyll fluorescence induction parameters. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18(6): 2272-2277.
- [34] Strasser R J, Srivastava A, Tsimilli-Michael M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples // Yunus M, Pathre U, Mohanty P, eds. *Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation*. London: Taylor and Francis, 2000: 445-483.
- [35] Strasser R J, Tsimilli-Michael M, Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient. *Chlorophyll a Fluorescence*, 2004, 19: 321-362.
- [36] van Heerden P D R, Tsimilli-Michael M, Krüger G H J, Strasser R J. Dark chilling effects on soybean genotypes during vegetative development: parallel studies of CO_2 assimilation, chlorophyll a fluorescence kinetics O-J-I-P and nitrogen fixation. *Physiologia Plantarum*, 2003, 117(4): 476-491.

参考文献:

- [1] 王文杰, 胡英, 王慧梅, 祖元刚, 李雪莹. 环剥对红松 (*Pinus koraiensis*) 韧皮部和木质部碳水化合物化合物的影响. *生态学报*, 2007, 27(8): 3472-3481.
- [3] 曾凡江, 刘波, 贺俊霞, 张晓蕾, 刘镇, 安桂香, 曾杰. 骆驼刺幼苗氮素特征对不同灌溉量的响应. *生态学报*, 2010, 30(8): 2118-2127.
- [4] 罗维成, 曾凡江, 刘波, 张利刚, 宋聪, 彭守兰. 疏叶骆驼刺根系对土壤异质性和种间竞争的响应. *植物生态学报*, 2012, 36(10): 1015-1023.
- [6] 孙敏, 谢利娟, 康美丽, 田自华, 李永红. 毛棉杜鹃成花与土壤因子和某些生理特性的相关研究. *安徽农业科学*, 2009, 37(16): 7392-7395.
- [7] 李合生. *植物生理生化实验原理和技术*. 北京: 高等教育出版社, 1999: 131-261.
- [12] 王润元, 杨兴国, 赵鸿, 刘宏谊. 半干旱雨养区小麦叶片光合生理生态特征及其对环境的响应. *生态学杂志*, 2006, 25(10): 1161-1166.
- [13] 左应梅, 陈秋波, 邓权权, 唐建, 罗海伟, 巫铁凯, 杨重法. 土壤水分, 光照和空气湿度对木薯气孔导度的影响. *生态学杂志*, 2011, 30(4): 689-693.
- [15] 阮成江, 李代琼. 黄土丘陵区沙棘的蒸腾特性及影响因子. *应用与环境生物学报*, 2001, 7(4): 327-331.
- [17] 司建华, 常宗强, 苏永红, 席海洋, 冯起. 胡杨叶片气孔导度特征及其对环境因子的响应. *西北植物学报*, 2008, 28(1): 125-130.
- [18] 孙谷畴, 赵平, 曾小平, 蔡锡安. 亚热带森林演替树种叶片气孔导度对环境水分的水力响应. *生态学报*, 2009, 29(2): 698-708.
- [19] 苏行, 胡迪琴, 林植芳, 林桂珠, 孔国辉, 彭长连. 广州市大气污染对两种绿化植物叶绿素荧光特性的影响. *植物生态学报*, 2002, 26(5): 599-604.
- [20] 郑丕尧, 蒋钟怀, 王经武. 夏播“京早7号”玉米叶片叶绿素含量消长规律的研究. *华北农学报*, 1988, 3(1): 21-27.
- [22] 尚艳霞, 张波, 朱鹏锦, 师生波. 麻花苳叶片光合色素含量及厚度对 UV-B 辐射的响应. *西北植物学报*, 2010, 30(12): 2472-2478.
- [27] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 1999, 16(4): 444-448.
- [30] 陈贻竹, 李晓萍, 夏丽, 郭俊彦. 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.
- [33] 张谧, 王慧娟, 于长青. 超旱生植物沙冬青高温胁迫下的快速叶绿素荧光动力学特征. *生态环境学报*, 2009, 18(6): 2272-2277.