

DOI: 10.5846/stxb201401090073

赵琴, 潘静, 曹兵, 宋丽华. 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞光合作用的影响. 生态学报, 2015, 35(18): - .

Zhao Q, Pan J, Cao B, Song L H. Effects of elevated temperature and drought stress on photosynthesis of *Lycium barbarum*. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(18): - .

气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞光合作用的影响

赵 琴¹, 潘 静², 曹 兵^{1,*}, 宋丽华¹

¹ 宁夏大学农学院, 银川 750021

² 宁夏防沙治沙职业技术学院, 永宁 750105

摘要:以宁夏枸杞 1 年生苗木为材料, 采用开顶式生长室模拟增温环境, 设置两个温度水平(正常环境温度, 增温 = 正常环境温度 + 2.5—3.7 °C)和 3 个土壤水分水平(正常水分条件(田间最大持水量的 70%—75%)、中度干旱处理(田间最大持水量的 50%—55%)和重度干旱处理(田间最大持水量的 35%—40%)), 研究气温升高和干旱胁迫对宁夏枸杞光合作用的影响。结果表明: (1) 在增温条件下, 中度和重度干旱处理下的净光合速率比对照(正常供水)分别下降 17.5%、48.9%, 气孔导度平均下降了 3.9%, 水分利用效率仅为正常环境温度下的 57.8%。(2) 在气温升高和干旱胁迫交互作用下, 枸杞叶片的净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度显著下降的同时, 增温处理又加剧了枸杞植株的蒸腾耗水, 从而导致枸杞叶片水分的利用效率和 CO₂ 同化能力降低。(3) 气温升高和干旱胁迫交互作用降低了枸杞的 PS II 活性中心的光能转换效率, 使光合机构和 PS II 反应中心受到损伤, 从而导致枸杞光合作用效率下降。(4) 气温升高加剧了干旱胁迫对宁夏枸杞叶片净光合速率和水分利用效率的减小作用, 即气温升高加剧了干旱胁迫对宁夏枸杞光合作用的抑制作用。

关键词: 气温升高; 干旱胁迫; 宁夏枸杞; 光合作用; 叶绿素荧光

Effects of elevated temperature and drought stress on photosynthesis of *Lycium barbarum*

ZHAO Qin¹, PAN Jing², CAO Bing^{1,*}, SONG Lihua¹

¹ School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

² College of Prevention and Control of Desertification, Yongning 750105, China

Abstract: Climate change, mainly caused by elevated atmospheric CO₂ concentrations, affects plant growth and physiology, and much attention has been paid to this subject recently. Global warming will affect the quantity and geographical distribution of precipitation. In western China, water and shortages in precipitation are key factors for plant growth and survival. Global warming will result in increased evaporation of water in soil, which will cause some areas to experience more severe droughts. High air temperatures increase drought stress in plants, which in turn accelerates the damage caused by high temperatures. For these reasons, the physiological and morphological responses of plants to global warming have become a critical issue. *Lycium barbarum* is an economic forest tree species in Ningxia, China, and is unique because of the high quality of its fruit, which contains nutrients and microelements, especially polysaccharides, taurine, and carotenoids. *Lycium barbarum* shows resistance to drought, saline and alkaline soils, and to cold temperatures; furthermore, it has the ability to adapt to a wide range of ecological conditions, which makes it a significant ecological, social, and economic asset for the Ningxia region. *Lycium barbarum* has been widely planted and has become one of the major agricultural crops in Ningxia. However, the response of *L. barbarum* to elevated temperatures and water shortages under climate change remain

基金项目: 教育部新世纪优秀人才支持计划项目(NCET-11-1022)

收稿日期: 2014-01-09; 网络出版日期: 2014-11-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: bingcao2006@126.com

unknown. Here, we hypothesized that the stressors resulting from elevated temperature and drought would not affect photosynthesis in *L. barbarum*. We subjected 1-y-old *L. barbarum* seedlings to the following controlled conditions: open-top chambers to simulate different temperature conditions (ambient temperature, AT; elevated temperature, ET = AT + 2.5–3.7 °C); a combination of three different soil water contents (control group, W1, approximately 70%–75% of maximum soil water content; moderate drought stress, W2, approximately 50%–55% of maximum soil water content; and severe drought stress, W3, approximately 35%–40% of maximum soil water content). We then studied the effects of elevated temperature and drought stress on photosynthesis of *L. barbarum* by testing the photosynthetic and fluorescence indices of seedlings. Our results showed that under elevated temperature conditions, net photosynthetic rates of seedlings in the moderate and severe drought stress treatments were reduced by 17.5% and 48.9%, respectively, that average stomatal conductance was reduced by 3.9%, and that water use efficiency was 57.8% that of the control group. Therefore, elevated temperature and soil drought stress reduced net photosynthetic rates, stomatal conductance, and intercellular CO₂ concentrations of the seedlings and increased transpiration rates, which reduced water utilization efficiency in the seedlings. The elevated temperature and soil drought stress reduced the optical energy transfer efficiency of the Photosystem II activity center in leaves, which resulted in the reduced photosynthetic efficiency in *L. barbarum* seedlings. These results indicate that elevated temperature would increase the negative effects of drought stress on the net photosynthetic rate in the seedlings. In summary, the elevated temperature and drought stress reduced photosynthesis in *L. barbarum*.

Key Words: elevated temperature; drought stress; *Lycium barbarum*; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

由大气 CO₂ 浓度升高导致“温室效应”不断加剧,使全球地表平均气温在 20 世纪期间增加了 (0.6±0.2) °C^[1-3]。据预测,21 世纪末气温将升高 1.5—4.5 °C^[1]。全球气候变暖将使降水格局发生变化,进而引起地区间水资源量的差异^[4]。中国北方,尤其是西北地区为我国生态环境脆弱区,降雨量少、蒸发量大,干旱成为植物存活与生长的限制性因子。由大气 CO₂ 浓度升高导致的气温升高,可能使的土壤蒸发量增大,干旱化趋势加重,影响植物生长发育^[5]。气候变化对植物生长与生理的影响成为植物生理生态学的研究热点^[4-5]。

宁夏枸杞 (*Lycium barbarum* L.) 果实富含多种营养成分和微量元素,有很高的营养价值和药用保健功效^[6-7],具有抗旱、耐盐碱、耐瘠薄的特点^[8];因其生态适应性强、经济价值高,是我国重要的特种经济植物资源之一,生态、经济、社会效益显著。枸杞产业是宁夏特色经济林产业和农业优势特色产业重要组成部分,作为枸杞主产区的宁夏,在全球气候变化的背景下,近五十多年来也呈现出明显的气候变暖趋势^[9-10,12],且气温升高与干旱加剧现象将更加明显^[11-12],这些变化对宁夏枸杞生长与生理影响值得关注。本研究以宁夏枸杞为对象,测定气温升高与干旱胁迫下其光合作用的变化,以揭示全球气候变化对枸杞生长与生理的影响机制,为枸杞育种与栽培提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验地点

本试验于 2012 年 4 月到 10 月在宁夏大学试验农场进行。该场位于宁夏中部黄河冲积平原永宁县境内 (北纬 38°47′07″,东经 106°04′00″,海拔 2600 m),地处西北内陆,属中温带干旱气候区,年均≥10 °C 积温 3300 °C,无霜期 140—160 d,年均日照时数 3000 h,日温差 13 °C,年降水量 180 至 200 mm,年均气温 8.5 °C。

1.2 试验材料

供试材料为枸杞 1 号 1 年生扦插苗,购于宁夏农林科学院枸杞研究所。

1.3 试验设计与方法

试验采用双因素设计:温度为正常环境气温 (T1,对照) 和增温 (T2) 两个处理;3 个土壤水分处理:正常水分条件 (W1,田间最大持水量的 70%—75%,对照)、中度干旱处理 (W2,田间最大持水量的 50%—55%) 和

重度干旱处理(W3, 田间最大持水量的 35%—40%);共 6 个处理组合,每处理 3 次重复,每重复为 5 株盆栽枸杞苗,共 90 盆。

采用自制开顶式生长室模拟控制温度,由金属框架和厚度为 3.8 mm 的无色透明玻璃制成。气室为高 2.5 m、底部为边长 1.1 m 的正八边形(内径 3 m),上部 0.5 m 向内倾斜呈 45°,即顶部开口直径为 2 m。模拟增温处理的开顶式生长室八面均安装有无色透明玻璃,而正常环境气温处理(对照)的生长室东西与南北对立四面留装玻璃,以便通风,使室内与外界自然环境条件保持一致,采用温度记录仪观测两种处理下的空气温度变化。(白天模拟增温处理的平均温度比对照高 3.7 °C,夜晚比对照高 2.5 °C)。

盆栽土壤水分采用自动化滴灌系统控制(GG-006A 型土壤湿度控制自动灌溉系统,上海艾美克电子有限公司)。4 月下旬将枸杞苗木单株定植于盆内(高 23 cm,口径 33 cm),置于开顶器室内,正常供水,5 月中旬开始处理。

1.4 测定指标

试验处理 90 d 时,于早晨 9:00—11:00,每处理选择 5—8 片功能叶片,采用 LCI 便携式光合测定系统测定枸杞叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等指标,并计算水分利用效率($WUE = P_n/E$);采用 FMS-2 叶绿素荧光仪测定初始荧光(F_o),最大荧光(F_m),计算可变荧光($F_v = F_m - F_o$),PS II 原初光能转换效率(F_v/F_m),PS II 的潜在活性(F_v/F_o)(测定前叶片暗适应 20—30 min,每个处理重复 8 次)。

1.5 数据处理与分析

采用 Excel 软件进行数据整理,DPS7.05 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞气体交换特性的影响

2.1.1 气温升高与干旱胁迫对净光合速率的影响

光合作用是植物最重要的生理生化活动,为植物提供有机营养物质和能量,是生物界赖以生存的基础^[13]。光合作用受光照强度、水分、温度、 CO_2 浓度、土壤等环境因子的影响,其中温度和水分是影响植物光合作用和蒸腾作用的主要生态因子^[14]。

由图 1 可以看出,不同温度与土壤水分处理组合下,宁夏枸杞叶片的净光合速率(P_n)有显著差异($P = 0.0002$);随着干旱胁迫程度的加剧, P_n 显著下降;在正常环境气温条件下,中度和重度干旱处理分别比正常供水处理下降 32.4%、54.7%;在增温条件下,与对照(正常供水)相比,中度和重度干旱处理下的 P_n 分别下降 17.5%、48.9%,说明干旱胁迫降低 P_n ;增温处理下枸杞叶片的平均 P_n 比正常环境气温的平均 P_n 降低 12.7%,但差异不显著($P > 0.05$)。

2.1.2 气温升高与干旱胁迫对气孔导度和胞间 CO_2 浓度的影响

气孔是植物吸收 CO_2 和蒸腾失水的通道,当植物处于干旱胁迫时,会通过调整气孔的开度来防止体内水分的散失并维持一定的光合作用。由图 2 可知,气温升高

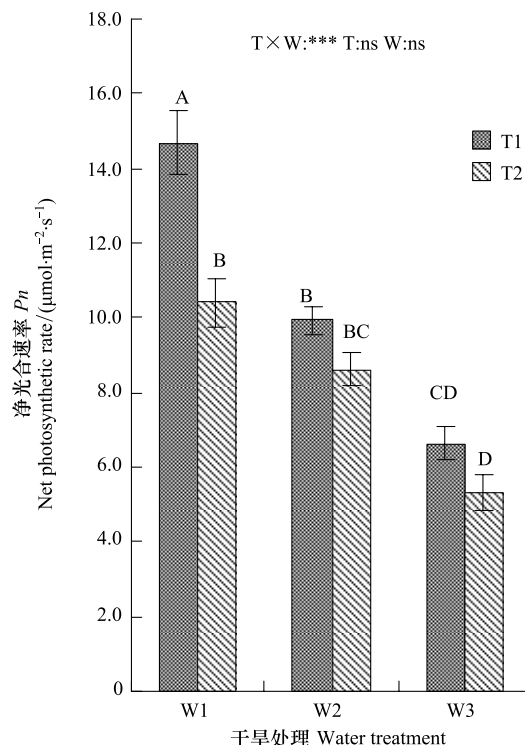


图1 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞净光合速率的影响
Fig.1 Effect of elevated temperature and drought stress on net Photosynthesis rate of *L. barbarum*.

T 表示温度处理(temperature); W 表示干旱处理(water); ns 表示 $P \geq 0.05$; * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$; *** 表示 $P < 0.001$, 图中不同大写字母表示各处理在 $\alpha = 0.01$ 水平差异极显著

和干旱胁迫交互作用对枸杞叶片气孔导度 (G_s) 的影响达到极显著水平 ($P = 0.0061$)。在正常环境气温下, 随着干旱胁迫程度的加剧, G_s 显著下降, 中度和重度干旱处理的 G_s 分别比正常供水处理的下降 35.2% 和 64.6%; 在增温条件下, 随着干旱胁迫程度的加剧, G_s 表现为先下降后升高的趋势, 重度干旱处理的 G_s 为正常供水处理的 72.7%; 与正常环境气温处理相比, 增温处理下枸杞叶片的平均 G_s 下降 3.9%。

由图 3 可看出, 气温升高和干旱胁迫交互作用对枸杞叶片胞间 CO_2 浓度 (C_i) 的影响也达到极显著水平 ($P = 0.001$)。在正常环境气温下, 中度和重度干旱处理的 C_i 分别比正常供水处理的下降 11.5% 和 20.6%; 增温处理下, 随着干旱胁迫的加剧, 胞间 CO_2 浓度表现为先降低后增加的趋势, 但差异不显著; 增温处理有降低 C_i 的作用, 但降幅不大。

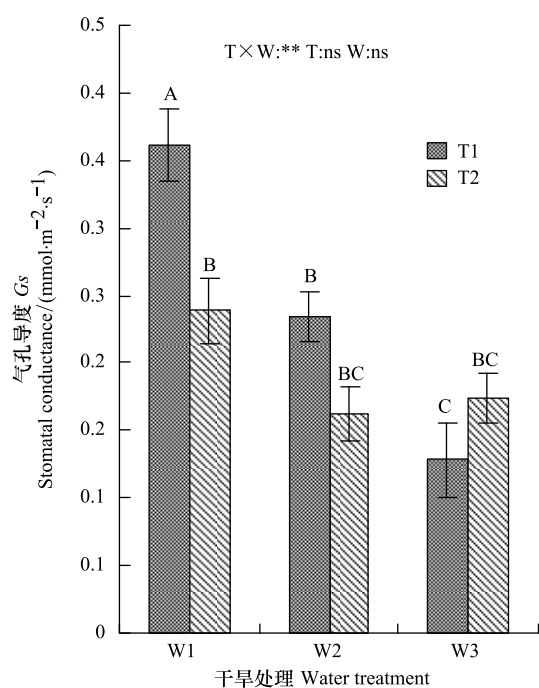


图2 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞叶片气孔导度的影响

Fig. 2 Effect of elevated temperature and drought stress on Stomatal conductance of *L. barbarum*

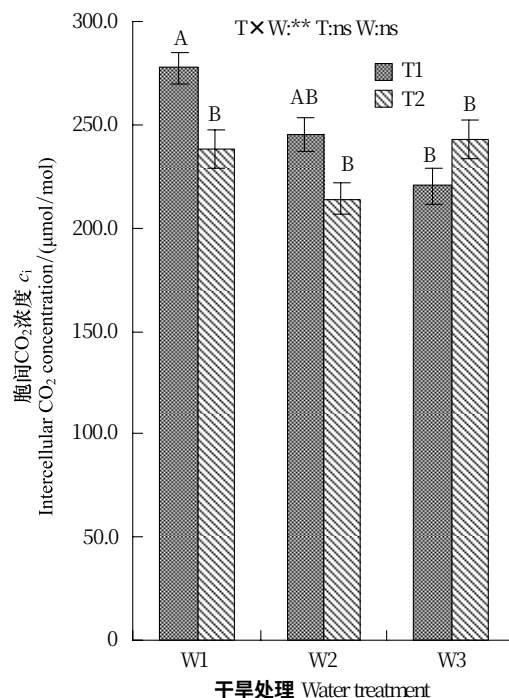


图3 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞胞间 CO_2 浓度的影响

Fig. 3 Effect of elevated temperature and drought stress on intercellular CO_2 of *L. barbarum*

2.1.3 气温升高与干旱胁迫对蒸腾速率和水分利用效率的影响

蒸腾作用能够通过蒸腾拉力引起根系吸收水分和矿物质, 蒸腾速率大小反应出植物耗水情况。由图 4 可知, 不同温度与土壤水分处理间宁夏枸杞叶片的蒸腾速率 (T_r) 间差异极显著 ($P = 0.0096$)。随着干旱胁迫程度的加剧, T_r 显著下降; 重度干旱处理下的 T_r 仅为正常供水处理的 57.1%; 随着气温的升高, T_r 增高, 与正常环境气温相比, 增温处理的平均 T_r 升高了 10.4%。

水分利用效率 (WUE) 指植物消耗单位水分所形成的干物质重量, 是植物光合、蒸腾特性的综合表现^[15]。由图 5 可看出, 不同温度与土壤水分处理间, 枸杞叶片的水分利用效率 (WUE) 差异极显著 ($P = 0.0001$); 在正常环境气温处理中, 随着干旱胁迫程度的加剧, WUE 明显下降, 重度干旱处理的 WUE 为正常供水处理的 35.5%; 增温处理下枸杞叶片的平均 WUE 为正常环境气温处理的 57.8%, 说明干旱胁迫和气温升高降低了枸杞的水分利用效率。

2.2 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞叶绿素荧光特性的影响

叶绿素荧光分析技术具有快速、简便、无损伤等优点, 被称为天然探针, 在分析叶片光合作用过程方面具有独特的作用, 它能够内在反映光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配, 快速且较灵敏地诊断植物光合状

况,以及揭示植物响应外界环境因素的方式^[16-17]。

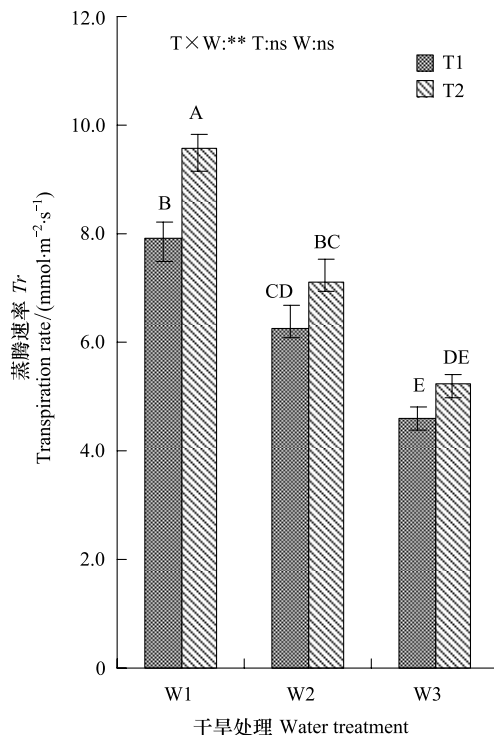


图4 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞叶片蒸腾速率的影响

Fig.4 Effect of elevated temperature and drought stress on transpiration rate of *L. barbarum*

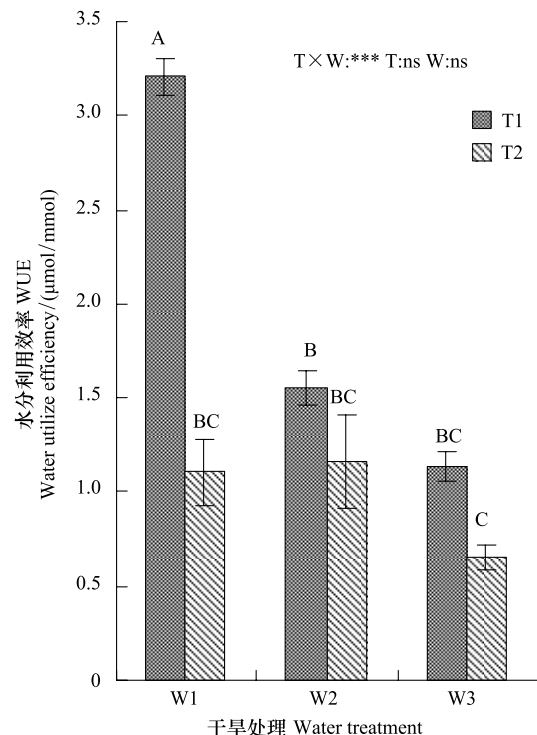


图5 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞水分利用效率的影响

Fig.5 Effect of elevated temperature and drought stress on water use efficiency of *L. barbarum*

2.2.1 气温升高与干旱胁迫对枸杞叶绿素初始荧光、最大荧光、可变荧光的影响

初始荧光(F_o)是PS II反应中心处于完全开放时的荧光产量。 F_o 它减少表明光合色素含量减少,而增加则表明PS II反应中心受到损伤^[18]。由表1看出,在正常环境气温下,随着干旱胁迫的加剧,枸杞叶片的 F_o 略有下降;增温处理下,干旱胁迫有增大初始荧光的作用趋势;与正常环境气温处理相比,增温处理的平均 F_o 升高了21.5%,说明气温升高增大了枸杞植株的初始荧光,导致枸杞植株光合作用效率下降。

最大荧光(F_m)是PS II反应中心完全关闭时的荧光产量,它能反映PS II的电子传递情况。由表1可知,增温处理的 F_m 明显低于正常环境气温处理,增温处理的平均 F_m 是正常环境气温处理的87.6%;在正常环境气温处理下,干旱胁迫有降低 F_m 的作用趋势。说明气温升高降低了枸杞植株的最大荧光。

可变荧光(F_v)值作为PS II反应中心活性大小的相对指标,与PS II氧化一侧的水裂解释放 O_2 过程有关^[19]。由表1可看出,温度对枸杞叶绿素荧光参数 F_v 的影响作用差异显著($P = 0.037$);在同一干旱水平下,与正常环境气温处理相比,增温正常供水处理、中度干旱处理、重度干旱处理的 F_v 分别为正常环境气温处理的74.2%、74.5%、87.1%,说明增温降低了 F_v ;在正常环境气温下,干旱胁迫有降低可变荧光的作用趋势。说明气温升高和干旱胁迫降低了枸杞植株的可变荧光。

2.2.2 气温升高与干旱胁迫对PS II最大光化学效率、PS II的潜在活性的影响

F_v/F_m (PS II最大光化学效率)是绿色植物叶片光化学反应的一个重要参数,能反映出PS II反应中心原初光能转化效率^[20]。由表1可知,温度处理对枸杞叶片 F_v/F_m 的影响作用差异显著($P = 0.0131$);与正常环境气温处理相比,增温处理的平均 F_v/F_m 下降了11.1%,说明增温有降低枸杞叶片PS II最大光化学效率的趋势。

F_v/F_o 表示PS II的潜在活性,由表1看出,温度处理对枸杞 F_v/F_o 的影响作用差异显著($P = 0.0194$);

在同一干旱水平下,增温处理的 F_v/F_o 明显低于正常环境气温处理,增温处理的平均 F_v/F_o 为正常环境气温处理平均 F_v/F_o 的 69.6%;在正常环境气温处理下,干旱胁迫降低了 PS II 潜在活性;但模拟增温处理后,干旱胁迫对枸杞叶片 PS II 潜在活性的降低作用不明显。

表 1 气温升高与干旱胁迫对枸杞植株叶绿素荧光参数的影响

Table 1 Effect of elevated temperature and drought stress on Chlorophyll fluorescence parameters of *L. barbarum*

处理 Treatment	初始荧光 (F_o) Initial fluorescence	最大荧光 (F_m) Maximal fluorescence	可变荧光 ($F_v = F_m - F_o$) Variable fluorescence	PSII 最大光化学效率 (F_v/F_m) Maximum photochemical efficiency of PSII	PSII 潜在活性 (F_v/F_o) Potential activity of PSII
T1W1	141.70±6.17b	687.71±41.48 a	546.00±42.13 a	0.78±0.02a	3.97±0.37 a
T1W2	139.93±7.82b	645.07±39.87 ab	505.14±44.65 ab	0.76±0.03ab	3.87±0.43 ab
T1W3	135.93±26.06 b	646.20±26.06 ab	510.27±25.05 ab	0.79±0.01a	3.93±0.29 ab
T2W1	151.71±12.30 b	557.00±42.27 b	405.29±43.07 bc	0.70±0.04bc	2.94±0.38 bc
T2W2	192.13±17.64 a	568.33±31.53 b	376.20±34.93 c	0.65±0.03c	2.31±0.36 c
T2W3	161.93±11.73 ab	606.53±40.67 ab	444.60±38.08 abc	0.72±0.03abc	2.95±0.30 abc

表中数据为平均值±标准误差;数据后标有不同小写字母者表示差异显著 ($P \leq 0.05$)

3 结论与讨论

水分和温度是影响植物光合作用的主要环境因子^[21-22]。当植物处于干旱胁迫状态时,其叶片气孔导度会下降,造成叶内细胞间隙 CO_2 浓度降低从而导致光合速率下降。目前关于影响光合速率下降的原因认为:一个是气孔因素,主要受气孔导度的影响,另一个为非气孔因素,受叶肉细胞光合活性的影响^[23]。在模拟增温的环境下,正常供水和中度干旱处理的宁夏枸杞叶片气孔导度和胞间 CO_2 浓度表现为降低趋势,而重度干旱处理的气孔导度和胞间 CO_2 浓度与中度干旱处理相比,又表现为升高的趋势。说明正常供水和中度干旱处理中,枸杞叶片净光合速率降低的原因可能是气孔因素,即气孔关闭导致的;这与付士磊^[24]在研究干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响的试验结果一致;而对于增温、重度干旱处理下,枸杞叶片净光合速率的降低时,胞间 CO_2 浓度上升,这说明净光合速率降低的主要原因是非气孔因素^[21,23],即叶肉细胞的光合活性下降,主要是因为水分胁迫导致核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶活性降低,因而 CO_2 与核酮糖-1,5-二磷酸 (RuBP) 的羧化反应速率降低^[25]。

有研究表明,植物在高温胁迫下常伴随着 F_o 上升;在 25—40 °C 时 F_o 增幅不大^[26],而在 45—50 °C 高温下,荧光参数 F_o 升高,PS II 反应中心发生可逆失活^[27]。本试验中,增温处理的 F_o 比正常环境气温处理的有所增加,但增幅不大,说明气温升高导致 PS II 反应中心受到一定程度的破坏。 F_m 是 PS II 反应中心完全关闭时的荧光产量, F_m 下降,表明胁迫条件下 PS II 反应中心处于完全关闭时的量子产量下降,通过 PS II 的电子传递量减少, F_m 的下降是衡量植物叶片发生光抑制的重要特征^[28-29];采用模拟增温处理宁夏枸杞苗木,叶片的 F_v 、 F_m 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 均显著下降;而在正常环境气温处理中,干旱胁迫又在一定程度上降低了 F_m 、 F_v 、 F_v/F_o ,说明气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞光合机构造成了损伤^[30]。通常,植物处于干旱胁迫时 F_v/F_m 会显著降低^[31-32],但试验中发现,干旱胁迫对枸杞 F_v/F_m 的影响不显著,这可能是由于枸杞抗旱性较强的原因,还待于进一步研究。

综上所述,在气温升高和干旱胁迫交互作用下,枸杞叶片的净光合速率 P_n 、气孔导度 G_s 、胞间 CO_2 浓度 C_i 显著下降的同时,增温处理又加剧了枸杞植株的蒸腾耗水,从而导致枸杞叶片水分的利用效率和 CO_2 同化能力降低。气温升高和干旱胁迫交互作用降低了枸杞的 PS II 活性中心的光能转换效率、使光合机构和 PS II 反应中心受到损伤,从而导致枸杞光合作用效率下降。因此,气温升高加剧了干旱胁迫对宁夏枸杞叶片净光合速率和水分利用效率的减小作用,即气温升高加剧了干旱胁迫对宁夏枸杞光合作用的影响。

参考文献 (References):

- [1] Houghton J T, Ding Y, Griggs D J, Noguier M, van der Linden P J, Dai X S, Maskell K, Johnson C A. Climate Change 2001: The Scientific Basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2001.
- [2] Karl T R, Knight R W, Baker B. The record breaking global temperatures of 1997 and 1998: evidence for an increase in the rate of global warming. Geophysical Research Letters, 2000, 27(5): 719-722.
- [3] Rind D. Complexity and climate. Science, 1999, 284(5411): 105-107.
- [4] Houghton J T, Jenkins G J, Ephraums J J. Climate Change: the IPCC Scientific Assessment. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- [5] 周平. 全球气候变化对我国农业生产的可能影响与对策. 云南农业大学学报, 2001, 16(1): 1-4.
- [6] 王亚军, 安巍, 石志刚, 赵建华. 枸杞药用价值的研究进展. 安徽农业科学, 2008, 36(30): 13213-13214, 13218-13218.
- [7] 张云霞, 王萍, 刘敦华. 枸杞活性成分的研究进展. 农业科学研究, 2008, 29(2): 79-83.
- [8] 安沙舟, 刘晓媛. 枸杞. 北京: 中国中医药出版社, 2001: 105-108.
- [9] 万佳, 延军平. 宁夏近 51 年气候变化特征分析. 资源开发与市场, 2012, 28(6): 511-514.
- [10] 郑广芬, 陈晓光, 孙银川, 张智, 纳丽. 宁夏气温、降水、蒸发的变化及其对气候变暖的响应. 气象科学, 2006, 26(4): 412-421.
- [11] 陈豫英, 陈楠, 郑广芬, 穆建华, 马筛艳, 纳丽, 邵建. 近 45a 宁夏气温、降水及植被指数的变化分析. 自然资源学报, 2008, 23(4): 626-634.
- [12] 陈晓光, 苏占胜, 陈晓娟. 全球气候变暖与宁夏气候变化及其影响. 宁夏工程技术, 2005, 4(4): 301-304.
- [13] 潘瑞炽. 植物生理学 (第五版). 北京: 高等教育出版社, 2004: 56-57, 84-86.
- [14] 呼和牧仁, 周梅, 翟洪波, 李良, 邵仁旭. 影响树木光合作用因素的研究进展. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 2009, 30(2): 287-291.
- [15] 侯晶东, 曹兵, 宋丽华. CO₂ 浓度倍增对宁夏枸杞光合特性的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2012, 36(5): 71-76.
- [16] 李超. 不同苜蓿品种叶绿素荧光及水分生理特性的比较研究 [D]. 北京: 中国农业科学院, 2012.
- [17] 孙景宽, 张文辉, 陆兆华, 刘新成. 干旱胁迫下沙枣和孩儿拳头叶绿素荧光特性研究. 植物研究, 2009, 29(2): 216-223.
- [18] 李尚中, 樊廷录, 王勇, 赵刚, 王磊, 唐小明, 党翼, 赵晖. 不同覆膜集雨种植方式对旱地玉米叶绿素荧光特性、产量和水分利用效率的影响. 应用生态学报, 2014, 25(2): 458-466.
- [19] 梁新华, 许兴, 徐兆桢, 裘志新, 时海娟. 干旱对春小麦旗叶叶绿素 a 荧光动力学特征及产量间关系的影响. 干旱地区农业研究, 2001, 19(3): 72-77.
- [20] 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.
- [21] 王宇超, 王得祥, 彭少兵, 何帆. 干旱胁迫对木本滨藜生理特性的影响. 林业科学, 2010, 46(1): 61-67.
- [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): 641-648.
- [23] 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.
- [24] 付士磊, 周永斌, 何兴元, 陈玮. 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2016-2019.
- [25] 苏培玺, 严巧娣. C₄ 荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征. 生态学报, 2006, 26(1): 75-82.
- [26] 杜国栋, 吕德国, 赵玲, 王素素, 蔡倩. 高温对仁用杏光合特性及 PS II 光化学活性的影响. 应用生态学报, 2011, 22(3): 701-706.
- [27] Crafts-Brandner S J, Law R D. Effect of heat stress on the inhibition and recovery of the ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase / oxygenase activation state. Planta, 2000, 212(1): 67-74.
- [28] Demmig B, Winter K, Krüger A, Czygan F C. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. Plant Physiology, 1987, 84(2): 218-224.
- [29] Dodd I C, Critchley C, Woodall G S, Stewart G R. Photoinhibition in differently coloured juvenile leaves of *Syzygium* species. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(325): 1437-1445.
- [30] 付春霞, 张元珍, 王衍安, 范晓丹, 闫玉静, 张友朋. 缺锌胁迫对苹果叶片光合速率及叶绿素荧光特性的影响. 中国农业科学, 2013, 46(18): 3826-3833.
- [31] 蒲光兰, 周兰英, 胡学华, 邓家林, 刘永红, 肖千文. 干旱胁迫对金太阳杏叶绿素荧光动力学参数的影响. 干旱地区农业研究, 2005, 23(3): 44-48.
- [32] Qiu B S, Zhang A H, Liu Z L, Gao K S. Studies on the photosynthesis of the terrestrial cyanobacterium *Nostoc flagelliforme* subjected to desiccation and subsequent rehydration. Phycologia, 2004, 43(5): 521-528.