#### DOI: 10.5846/stxb201812192758

李登峰,冯秋红,胡宗达,徐峥静茹.金沙江干热河谷新银合欢(Leucaena leucocephala)的光合与荧光特征干湿季对比研究.生态学报,2020,40 (12):4105-4113.

Li D F, Feng Q H, Hu Z D, Xu Z.Comparative study on photosynthetic physiological and chlorophyll fluorescence characteristics of *Leucaena leucocephala* in wet and dry season, Jinsha river dry-hot valley, China.Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12):4105-4113.

# 金沙江干热河谷新银合欢(Leucaena leucocephala)的 光合与荧光特征干湿季对比研究

李登峰1,2, 冯秋红1,\*, 胡宗达2, 徐峥静茹1

1 四川省林业科学研究院,四川卧龙森林生态系统定位站,成都 610081 2 四川农业大学,成都 611130

摘要:为了研究引进树种对干热河谷环境的适应性,以生长于干热河谷野外环境中的新银合欢(Leucaena leucocephala)为研究对 象,研究分析了其在湿季(7月)和干季(11月)的光合生理特征和叶绿素荧光特征。结果表明:(1)在 $P_n-C_i$ 响应曲线中,当 $C_i$ </br>

150 µmol/mol,干季的净光合速率(Net photosynthetic rate, $P_n$ )高于湿季,而当 $C_i$ >150 µmol/mol,干季的 $P_n$ 低于湿季;(2)相较于湿季,干季的初始羧化效率(Initial carboxylation efficiency, CE)、光合能力(Photosynthetic capacity,  $A_{max}$ )、CO<sub>2</sub>补偿点(CO<sub>2</sub> compensation point, $\Gamma$ )、光呼吸速率(Photorespiration rate, $R_p$ )、最大羧化速率(Maximum carboxylation rate,  $V_{emax}$ )、最大电子传递

速率(Maximum electron transport rate,  $J_{max}$ )、磷酸丙糖利用率(Triose phosphates utilization rate, TPU)、 $J_{max}/V_{emax}$ 、气孔限制值

(Stomatal limitation,  $L_s$ )和叶片饱和水汽压差(Vapor pressure deficit, VPD)均显著下降(P<0.05),而暗呼吸速率(Dark respiration rate,  $R_d$ )、胞间 CO<sub>2</sub>浓度(Intercellular CO<sub>2</sub> concentration,  $C_i$ )、气孔导度(Stomatal conductance,  $G_s$ )、蒸腾速率(Transpiration rate,  $T_i$ )、饱和光下最大净光合速率(Light-saturated net photosynthetic rate,  $P_{nmax}$ )和水分利用效率(Water use efficiency, WUE)则显著<br/>上升(P<0.05);(3)干季的 PSII 实际光化学效率(Actual photochemical efficiency of PSII,  $\Phi_{PSII}$ )、光化学猝灭系数(Photochemical fluorescence quenching, qP)、电子传递效率(Electron transport rate, ETR)较湿季出现显著下降(P<0.05),非光化学猝灭系数<br/>(Non-photochemical fluorescence quenching, NPQ)显著增加(P<0.05);(4)叶绿素荧光参数的  $\Phi_{PSII}$ 、NPQ、ETR 与各光合生理指标<br/>相关性较强。在干热河谷地区,气孔限制是影响新银合欢湿季光合速率的主要因素;而非气孔限制是影响其干季光合速率的主要因素。

关键词:新银合欢;干热河谷;季节变化;光合生理;叶绿素荧光

# Comparative study on photosynthetic physiological and chlorophyll fluorescence characteristics of *Leucaena leucocephala* in wet and dry season, Jinsha river dryhot valley, China

LI Dengfeng<sup>1,2</sup>, FENG Qiuhong<sup>1, \*</sup>, HU Zongda<sup>2</sup>, XU Zhengjingru<sup>1</sup>

Sichuan Academy of Forestry Sciences, Sichuan Wolong Forest Ecosystem Research Station, Chengdu 610081, China
 Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract: Jinsha river dry-hot valley with a fragile ecology in Southwest China is characterized by hot and dry climate and serious vegetation degradation, that is difficult to rehabilitate the original ecosystem structure and functions. In order to study the adaptability of the introduced tree species to environment of Jinsha river dry-hot valley, photosynthetic

基金项目:四川省省财政专项(2018CZZX03,2019CZZX10);四川省林业科学研究院院基金项目;四川省科技计划项目(18ZDYF0676)

收稿日期:2018-12-19; 网络出版日期:2020-04-09

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: fqiuhong@163.com

physiological characteristics and chlorophyll fluorescence characteristics of *Leucaena leucocephala* were measured in dry season (November) and wet season (July), respectively. The results showed that: (1) According to the  $P_n - C_i$  response curves, net photosynthetic rate ( $P_n$ ) in dry season was higher than that in wet season at  $C_i < 150 \,\mu$ mol/mol, but it was lower at  $C_i > 150 \,\mu$ mol/mol. (2) Compared with wet season, vapor pressure deficit (VPD), stomatal limitation ( $L_s$ ), initial carboxylation efficiency (CE), photosynthetic capacity ( $A_{max}$ ), CO<sub>2</sub> compensation point ( $\Gamma$ ), photorespiration rate ( $R_p$ ), the maximum carboxylation rate ( $V_{emax}$ ), the maximum electron transport rate ( $J_{max}$ ), triose phosphates utilization rate (TPU),  $J_{max}/V_{emax}$ , actual photochemical efficiency of PSII ( $\Phi_{PSII}$ ), photochemical fluorescence quenching (qP), and electron transport rate (ETR) of *Leucaena leucocephala* decreased significantly in dry season (P < 0.05). (3) Compared with wet season, intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), water use efficiency (WUE), light-saturated net photosynthetic rate ( $P_{mmax}$ ), dark respiration rate ( $R_d$ ), and non-photochemical fluorescence quenching (NPQ) of *Leucaena leucocephala* significantly increased in dry season (P < 0.05). (4)  $\Phi_{PSII}$ , NPQ and ETR, three indices of chlorophyll fluorescence parameters, well correlated with photosynthetic physiological indices. In conclusion, the main factor influencing the photosynthetic rate of *Leucaena leucocephala* was the stomatal limitation in wet season, but it was non-stomatal limitation in dry season.

Key Words: Leucaena leucocephala; dry-hot valley; seasonal change; photosynthetic physiology; chlorophyll fluorescence

因深受亚热带季风及"焚风"效应影响,我国西南横断山区干热河谷的气候全年干旱炎热、干湿季分明, 旱生的稀树草原及散生的肉质灌丛为该地区主要的植被类型<sup>[1]</sup>。由于干热河谷地区恶劣的自然环境,自然 更新缓慢的植被特点,加之日益显著的人为干扰等因素的影响,导致该地区植被破坏严重,生态环境脆弱,生 态恢复困难,干热河谷的生态屏障功效降低。因此,提升该地区生态环境的稳定性有利于保障中国西南地区 乃至长江中下游地区的生态安全。目前,筛选出对干热河谷适应性强的树种是实现该地区生态恢复的主要措 施之一<sup>[2-3]</sup>。

新银合欢(Leucaena leucocephala)是干热河谷地区的外来引进树种,其根系发达且具根瘤,固氮作用良好, 生长迅速且耐旱耐瘠能力强,对干热河谷的环境具有较强的生态适应性,目前已成为该地区重要的植被恢复 先锋树种<sup>[4]</sup>。叶片作为植物最主要的光合器官,其光合生理对环境变化十分敏感。在干旱胁迫下,叶片气孔 开放程度降低、叶绿素含量减少、光合酶活性下降以及光合器官受损等原因都可能导致植物光合速率的下 降<sup>[5]</sup>,引起光合速率下降的原因可分为气孔限制及非气孔限制<sup>[6]</sup>。干热河谷的干湿季环境差异明显,植物光 合生理特征的季节变化能够反映植物对该地区的适应性和抗逆性<sup>[7]</sup>。目前,对该地区新银合欢的光合生理 方面研究包括气孔参数的坡位效应<sup>[8]</sup>、离体叶片的叶绿素荧光特征<sup>[9]</sup>等方面,但相关研究仍存在涉及的光合 指标较为单一、研究对象多为盆栽幼苗、季相间变化的研究较少等问题。因此本文对干热河谷地区野生新银 合欢在不同季节的光合生理特征及叶绿素荧光特征进行原位测定,分析和探讨干湿季间新银合欢光合机理变 化的规律与原因,为其在干热河谷地区的推广奠定科学基础。

# 1 材料和方法

## 1.1 试验地概况

试验区域位于雅砻江和安宁河交汇处的攀枝花市米易县得石镇黑古田林场(21°44′04″N,101°51′08″E), 海拔高度 1048 m,土壤多为燥红土。该地属于典型的亚热带干热气候,全年气温较高,光照充足,年平均气温 19.9℃,最冷月平均气温 11.7℃,最热月平均气温 25.2℃,极端最高气温 41.2℃,极端最低气温-2.4℃,年平均 日照总时数 2397.4 h。但该地区气候干旱,干湿季分明,年平均降水量 1101.2 mm,年平均蒸发量 2178.5 mm, 湿季为每年的 5—9月,湿季降水量占全年的 94%,干季为每年的 10 月至翌年 4 月。

# 1.2 试验材料与试验设计

在试验区域内,选择坡位(下坡)、坡向(南坡)、坡度(25°)等立地条件基本相同,长势基本一致,健康、无病虫害的新银合欢10株作为备测植株,并进行挂牌编号。选取枝条中上部的当年生、成熟、健康、向阳面叶片,分别于2017年7月上旬(湿季)和11月中旬(干季)进行相关指标的测定,每株设3—5个重复。

# 1.3 测定指标及方法

# 1.3.1 环境条件测量

在研究区域 2 km 范围内布设三台型号为 NH121-NHSF48 的小型"气象-土壤"监测仪(ZhongkeNenghui Tech., China),监测离地 1.2 m 高度的气温(Air temperature, *T*<sub>air</sub>)、气湿(Relative air humidity, RH)等气象环境指标,以及地下 50 cm 深度的土壤温度(Soil temperature, *T*<sub>soil</sub>)、土壤体积含水量(Soil volumetric water content, VWC)等土壤环境指标,该监测仪每 30 min 自动记录一次数据。

**1.3.2** 气体交换参数和 P<sub>n</sub>-C<sub>i</sub>响应曲线的测定

选择枝条上部、当年生、饱满、健康并位于向阳面的叶片,在晴朗天气的上午9:00—12:00和下午3:00— 5:00 两个时间段内,采用 Licor-6400 便携式光合作用测定仪(Licor, USA)进行相关光合生理指标的测定。首 先对叶室内的待测叶片进行活化和适应,将叶室内温度设定为 25℃±1℃,湿度控制在 75%±5%,利用 CO,小 钢瓶注入系统将环境 CO<sub>2</sub>浓度(Ambient CO<sub>2</sub> concentration,  $C_a$ ) 设定为 400  $\mu$ mol/mol(模拟外界大气的 CO<sub>2</sub>浓 度),光合有效辐射(Photosynthetic active radiation, PAR)设定为 1000 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,适应 30 min。然后将 PAR 升至新银合欢的饱和光强 1800 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>(前期实验测得),适应 10 min,测定此时的饱和光下净光合速率 (Light-saturated net photosynthetic rate,  $P_{nmax}$ ), 以及气孔导度(Stomatal conductance,  $G_s$ )、蒸腾速率 (Transpiration rate,  $T_r$ )、胞间 CO<sub>2</sub>浓度(Intercellular CO<sub>2</sub> concentration,  $C_i$ )和叶片饱和水汽压差(Vapor pressure deficit, VPD)等相关气孔参数;并计算气孔限制值(Stomatal limitation,  $L_s$ ),计算公式为 $L_s = (1 - C_i / C_a) \times 100\%$ , 以及瞬时水分利用效率(Water use efficiency, WUE), 计算公式为 WUE =  $P_{\text{nmax}}/T_{\text{r}\circ}$  接着利用 CO<sub>2</sub>小钢瓶注入 系统将叶室内的 C<sub>a</sub>浓度梯度分别设置为:400、200、150、100、50、200、400、600、800、1000、1200、1400、1600、 1800、2000 µmol/mol,其他条件不变,每个梯度浓度均在样本室与参比室达到平衡后适应 3 min,待读数稳定 后记录此时的净光合速率(Net photosynthetic rate,  $P_n$ )。最后利用直角双曲线的修正模型<sup>[10]</sup>对叶片的  $P_n - C_i$ 响应曲线进行拟合,同时利用该模型计算出初始羧化效率(Initial carboxylation efficiency,CE)、光合能力 (Photosynthetic capacity, A<sub>max</sub>)、饱和胞间 CO,浓度(Saturated intercellular CO, concentration, C<sub>isat</sub>)、CO,补偿点 (CO<sub>2</sub> compensation point, $\Gamma$ )、光呼吸速率(Photorespiration Rate, $R_{\nu}$ )等光合生理参数;并利用基于 Farquhar 光 合生化模型的光合助手<sup>[11-12]</sup>,求得最大羧化速率(Maximum carboxylation rate, V<sub>emax</sub>)、最大电子传递速率 (Maximum electron transport rate, J<sub>max</sub>)、磷酸丙糖利用率(Triose phosphates utilization rate, TPU)、J<sub>max</sub>/V<sub>emax</sub>等光 合生化参数。暗呼吸速率(Dark respiration rate, R<sub>d</sub>)在夜间 22:00—24:00 用 Licor-6400 测定, 关闭叶室光源,  $C_{a}$ 设定为400  $\mu$ mol/mol,其他环境控制条件与白天一致。

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定

选择与  $P_n$ - $C_i$ 响应曲线测定的相同叶片,先用锡箔纸完全包裹待测叶片 24 h 进行暗适应处理,然后将待 测叶片迅速放入 Licor-6400 荧光叶室(Licor, USA) 中进行相关指标的测定,设置环境参数如下:温度设定为 25℃±1℃,湿度控制在 75%±5%,利用 CO<sub>2</sub>小钢瓶注入系统将  $C_a$ 设定为 400 µmol/mol,PAR 设定为 0 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>。叶片适应 15 min 后,待读数稳定,测定其 PSII 反应中心的最大光化学效率(Maximum photochemical efficiency of PSII, $F_v/F_m$ )。接着打开光源,将 PAR 设定为 1800 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,即饱和光强,活化 30—45 min 后,待读数稳定后计数,得到开放的 PSII 反应中心的激发能捕获效率(Excitation capture efficiency, $F_v'/F_m'$ )、 光化学 猝 灭 系 数 (Photochemical fluorescence quenching, qP)、非光化学猝灭系数 (Non-photochemical fluorescence quenching,NPQ)、PSII 实际光化学效率(Actual photochemical efficiency of PSII, $\Phi_{PSII}$ )和电子传递 效率(Electron transport rate,ETR)等叶绿素荧光参数。

#### 1.3.4 叶绿素 SPAD 值测定

选择靠近主叶柄部、远离主叶柄部以及中间部位的叶片,利用 SPAD-502 叶绿素含量测定仪(Konica Minolta, Japan)对待测叶片进行叶绿素 SPAD 值(Chlorophyll SPAD value, Chl-SPAD)测定,每个部位重复测定 3 次。

1.4 数据分析

利用 Excel 2016 进行数据整理与绘图,用 SPSS 25.0 对相关数据进行干湿季间的差异显著性分析及指标间的相关性分析。

#### 2 研究结果

2.1 干湿季的环境条件比较

由表 1 可知, 干湿两季间的气象和土壤环境条件均差异明显。干季的  $T_{air}$ 、 $T_{air(max)}$ 、 $T_{air(min)}$ 、RH 等气象环 境指标较湿季均出现了不同程度的下降, 其中  $T_{air}$ 和  $T_{air(min)}$ 降幅较大, 分别为 31.04%和 60.84%。干季的  $T_{soil}$ 、 $T_{soil(max)}$ 、 $T_{soil(min)}$ 较湿季也分别下降了 15.38%、14.66%、17.86%, 干季土壤的 VWC 较湿季下降明显, 降幅达到 40.54%。

表1 干湿季的气象和土壤环境特征

Table 1	Meteorological	and soil	environmental	characteristics in	wet and dry	season

季节 Season	$T_{\rm air}$ /°C	$T_{\rm air(max)}$ /°C	$T_{ m air(min)}$ /°C	RH/%	$T_{ m soil}$ /°C	$T_{ m soil(max)}$ /°C	$T_{ m soil(min)}$ /°C	VWC/%
湿季 Wet season	24.29	37.80	16.60	83.01	24.83	26.26	23.97	22.62
干季 Dry season	16.75	35.80	6.50	77.04	21.01	22.41	19.69	13.45

T<sub>air</sub>:气温 Air temperature; T<sub>air(max)</sub>:最高气温 Maximum air temperature; T<sub>air(min)</sub>:最低气温 Minimum air temperature; RH: 气湿 Relative air humidity; T<sub>soil</sub>:土壤温度 Soil temperature; T<sub>soil(max)</sub>:最高土温 Maximum soil temperature; T<sub>soil(min)</sub>:最低土温 Minimum soil temperature; VWC:土壤体 积含水量 Soil volumetric water content

# 2.2 干湿季新银合欢的气体交换参数特征比较

由表 2 可知,相较于湿季,新银合欢的干季 *P*<sub>nmax</sub>、*G*<sub>s</sub>、*C*<sub>i</sub>、*T*<sub>r</sub>、WUE 出现了显著上升,分别上升了 26.50%、 100.00%、20.35%、10.34%、15.63%(*P*<0.05), 而*L*<sub>s</sub>、VPD 则分别显著下降了 29.24%、65.91%(*P*<0.05)。

Table 2 The gas exchange parameters of Leucaena leucocephala in wet and dry season 季节  $T_r/$ P  $G_{c}/$  $C_{:}/$ WUE/ VPD/KPa  $L_{\rm s}/\%$ Season  $(\mu mol m^{-2} s^{-1}) (mol m^{-2} s^{-1})$  $(\mu mol/mol)$   $(\mu mol m^{-2} s^{-1})$  $(\mu mol/mmol)$ 湿季 Wet season  $14.04{\pm}0.25{\rm b}$ 0.17+0.01h 238 73+0 73h 4 45+0 13h 39.98±0.55a  $3.20 \pm 0.04 \mathrm{b}$  $3.52 \pm 0.21a$ 干季 Dry season 17.76±0.34a  $0.34 \pm 0.01a$ 287.32±0.80a 4.91±0.08a 28.29±0.38b  $3.70 \pm 0.21a$  $1.20 \pm 0.11$ b

表 2 干湿季新银合欢的气体交换参数

 $P_{nmax}$ :饱和光下净光合速率 Light-saturated net photosynthetic rate;  $G_s$ : 气孔导度 Stomatal conductance;  $C_i$ :胞间 CO<sub>2</sub>浓度 Intercellular CO<sub>2</sub> concentration;  $T_r$ :蒸腾速率 Transpiration rate;  $L_s$ : 气孔限制值 Stomatal limitation; WUE: 瞬时水分利用效率 Water use efficiency; VPD: 叶片饱和水汽 压差 Vapor pressure deficit; 表中同列不同小写字母代表该指标在干湿季间的差异显著性(P<0.05)

#### 2.3 干湿季新银合欢的 P<sub>n</sub>-C<sub>i</sub>响应曲线

由图 1 可知,湿季和干季新银合欢的 P<sub>n</sub>对 C<sub>i</sub>响应趋势基本一致。当 C<sub>i</sub><300 μmol/mol,P<sub>n</sub>随着 C<sub>i</sub>的上升 迅速增加;随着 C<sub>i</sub>的继续上升,P<sub>n</sub>的增速逐渐放缓;最后在较高 C<sub>i</sub>时,P<sub>n</sub>的增速趋于平缓,但在本次试验梯度 内未出现下降趋势。当 C<sub>i</sub><150 μmol/mol,新银合欢干季 P<sub>n</sub>高于湿季;而 C<sub>i</sub>>150 μmol/mol,干季 P<sub>n</sub>则低于湿 季。在相同 C<sub>a</sub>水平下,干季新银合欢的 C<sub>i</sub>高于湿季。直角双曲线修正模型对干湿季新银合欢 P<sub>n</sub>-C<sub>i</sub>响应曲线 有较高的拟合度,湿季和干季拟合模型的决定系数 R<sup>2</sup>分别为 0.9979 和 0.9991。

# 2.4 干湿季新银合欢的光合生理生化特征及呼吸速率特征比较

通过对由直角双曲线修正模型和 Farquhar 光合生化模型计算出的相关光合生理生化参数的分析发现

(表 3、表 4):新银合欢的干季 CE、 $A_{max}$ 、 $\Gamma$ 、 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ 、 TPU、 $J_{max}/V_{emax}$ 较湿季均显著降低(P < 0.05),下降幅度 分别为 28.57%、18.91%、22.89%、53.05%、62.36%、 13.90%、19.51%; $C_{isal}$ 略有增加,但差异并不显著。呼吸 速率方面,在干季,新银合欢的 $R_p$ 较湿季显著下降了 41.85%(P < 0.05),但其 $R_d$ 较湿季显著上升了 96.55% (P < 0.05)。

# 2.5 干湿季新银合欢的叶绿素荧光参数及叶绿素含量 特征比较

由表 5 可知,相较于湿季,新银合欢干季的 $\Phi_{PSII}$ 、 qP、ETR均出现显著下降(P<0.05),下降幅度分别为 33.33%、26.83%、30.89%; NPQ则出现显著上升(P< 0.05),上升幅度为21.24%; $F_v'/F_m'$ 、 $F_v/F_m$ 和 Chl-SPAD 变化并不显著,表明这三个指标对季节的变化并不敏感。



4109

#### 图1 干湿季新银合欢的 P<sub>n</sub>-C<sub>i</sub>响应曲线

Fig.1  $P_n - C_i$  response curves of *Leucaena leucocephala* in wet and dry season

表 3 干湿季新银合欢的光合生理参数及呼吸速率

Table 3	3 Photosynthetic physiological parameters and respiration rate of	of Leucaena leucocephala in wet and dry season
---------	---	--

季节 Season	CE/ ( mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	$A_{\rm max}/$ ( µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	C <sub>isat</sub> / (µmol/mol)	Γ/ (μmol/mol)	$R_{\rm p}/$ ( µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	$R_{\rm d}/$ ( µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
湿季 Wet season	0.21±0.02a	47.01±1.51a	1462.90±39.02a	76.41±5.41a	13.50±1.91a	$1.16 \pm 0.07 \mathrm{b}$
干季 Dry season	$0.15{\pm}0.01{\rm b}$	$38.12 \pm 2.28 \mathrm{b}$	1543.25±76.88a	$58.92{\pm}1.12\mathrm{b}$	$7.85{\pm}0.62{\rm b}$	2.28±0.16a

CE:初始羧化效率 Initial carboxylation efficiency; *A*<sub>max</sub>: 光合能力 Photosynthetic capacity; *C*<sub>isat</sub>: 饱和胞间 CO<sub>2</sub>浓度 Saturated intercellular CO<sub>2</sub> concentration; *Γ*: CO<sub>2</sub>补偿点 CO<sub>2</sub> compensation point; *R*<sub>p</sub>: 光呼吸速率 Photorespiration Rate; *R*<sub>d</sub>: 暗呼吸速率 Dark respiration rate; 表中同列不同小写 字母代表该指标在干湿季间的差异显著性(*P*<0.05)

	Table 4 Photosynthetic biochemic	al parameters of Leucaend	<i>i leucocephala</i> in wet and dry s	season
季节	$V_{ m cmax}$ /	$J_{ m max}$ /	TPU/	$J_{ m max}$ /
Season	$(\mu mol m^{-2} s^{-1})$	$(\mu mol \ m^{-2} \ s^{-1})$	$(\mu mol m^{-2} s^{-1})$	$V_{ m cmax}$
湿季 Wet season	132.66±9.59a	163.88±14.22a	14.39±0.64a	1.23±0.02a
干季 Dry season	$62.28 \pm 4.09 \mathrm{b}$	$61.69{\pm}5.09{\rm b}$	$12.39{\pm}0.93{\rm b}$	$0.99 \pm 0.02 \mathrm{b}$

表 4 干湿季新银合欢的光合生化参数

*V<sub>emax</sub>*:最大羧化速率 Maximum carboxylation rate;*J<sub>max</sub>*:最大电子传递速率 Maximum electron transport rate;TPU:磷酸丙糖利用率 Triose phosphates utilization rate;表中同列不同小写字母代表该指标在干湿季间的差异显著性(*P*<0.05)

夜 5 工业学机 拔 6 从 的 时 继条 SFAD 追及时 继条 灭 元	参数
---------------------------------------	----

Table 5	Chlorophyll SPAD value and chlorophyll fluorescent	nce parameters of <i>Leucaena leucocephala</i> in wet and dry season
	1 / 1 /	1 1

季节 Season	$F_v/F_m$	$F_{\rm v}'/F_{\rm m}'$	$\Phi_{ m PSII}$	qP	NPQ	ETR	Chl-SPAD
湿季 Wet season	0.79±0.07a	$0.40 \pm 0.04a$	0.15±0.02a	0.41±0.02a	$2.59{\pm}0.30\mathrm{b}$	115.35±12.76a	61.70±3.89a
干季 Dry season	$0.78 \pm 0.02a$	$0.34 \pm 0.02a$	$0.10 \pm 0.01 \mathrm{b}$	$0.30{\pm}0.05{\rm b}$	3.14±0.15a	$79.72{\pm}7.95{\rm b}$	58.07±4.17a

 $F_v/F_m$ :PSII 最大光化学效率 Maximum photochemical efficiency of PSII; $F_v'/F_m'$ :光能捕获效率 Excitation capture efficiency; $\Phi_{PSII}$ :PSII 实际光 化学效率 Actual photochemical efficiency of PSII;qP:光化学猝灭系数 Photochemical fluorescence quenching; NPQ:非光化学猝灭系数 Nonphotochemical fluorescence quenching; ETR:电子传递效率 Electron transport rate; Chl-SPAD:叶绿素 SPAD 值 Chlorophyll SPAD value;表中同列不同 小写字母代表该指标在干湿季间的差异显著性(P<0.05)

## 2.6 新银合欢光合生理生化参数和叶绿素荧光参数的 Pearson 相关性分析

由表 6 可知,新银合欢的光合生理参数和光合生化参数有较好的相关性。 $A_{\text{max}}$ 与 CE、 $\Gamma$ 、 $R_{p}$ 、 $V_{\text{emax}}$ 、 $J_{\text{max}}$ 呈极显著正相关(P<0.01),与 TPU、 $J_{\text{max}}/V_{\text{emax}}$ 呈显著正相关(P<0.05);CE 与  $A_{\text{max}}$ 、 $\Gamma$ 、 $R_{p}$ 、 $V_{\text{emax}}$ 、 $J_{\text{max}}$ 、TPU、 $J_{\text{max}}/V_{\text{emax}}$ 呈极显著正相关(P<0.01)。

	Table (	5 Pearson	correlation	analysis of p	hotosynthet	ic physiolog	ical and bio	chemical pa	rameters a	nd chloroph	yll fluoresc	ence parame	ters of <i>Leuc</i>	aena leucoco	ephala	
	$A_{ m max}$	CE	$C_{ m isat}$	$\Gamma$	$R_{ m p}$	$R_{ m d}$	$V_{ m cmax}$	$J_{\rm max}$	TPU .	$I_{ m max}/V_{ m cmax}$	$F_{\rm v}/F_{\rm m}$	$F_v'/F_m'$	$\Phi_{ m PSII}$	qp	NPQ	ETR
$A_{\rm max}$	1															
CE	0.948	1														
$C_{\mathrm{isat}}$	-0.775	-0.564	1													
Г	$0.966^{**}$	0.923 **	-0.714	1												
$R_{ m p}$	0.992 **	0.946 **	-0.744	$0.989^{**}$	1											
$R_{ m d}$	-0.821	-0.859	0.462	-0.882 *	-0.856	1										
$V_{ m cmax}$	0.954 **	0.974 **	-0.637	$0.972^{**}$	0.969 **	-0.947 *	1									
$J_{ m max}$	0.953 **	0.972 **	-0.639	$0.974^{**}$	$0.970^{**}$	-0.949 *	$1.000^{**}$	1								
UdT	0.912	0.971 **	-0.473	$0.856^{*}$	$0.899^{*}$	-0.682	$0.902^{*}$	$0.898^{*}$	1							
$J_{ m max}/V_{ m cmax}$	0.926 *	0.963 **	-0.445	$0.946^{*}$	$0.946^{*}$	-0.968**	$0.998^{**}$	0.998 **	0.853	1						
$F_{ m v}/F_{ m m}$	-0.341	-0.232	-0.007	-0.455	-0.42	-0.103	-0.265	-0.274	-0.332	-0.014	1					
$F_v' / F_m'$	0.633	0.708	-0.488	0.547	0.582	-0.748	0.711	0.704	0.547	0.697	0.495	1				
$\Phi_{ m PSII}$	0.828	0.827	-0.332	$0.942^{*}$	$0.900^{*}$	-0.900 *	$0.915^{*}$	$0.920^{*}$	0.727	0.927 **	-0.186	0.406	1			
$^{qP}$	0.666	0.74	-0.171	0.822	0.758	-0.919 **	0.847	0.852	0.603	$0.891 \ ^{*}$	-0.14	0.459	0.951 **	1		
λην	-0.935 *	-0.935 *	0.356	-0.939 *	-0.954 *	0.741	-0.925 *	-0.925 *	-0.928 *	-0.860 *	0.458	-0.452	-0.802	-0.731	1	
ETR	0.83	0.828	-0.335	$0.944$ $^{*}$	$0.902^{*}$	-0.900 *	$0.916^{*}$	0.921 *	0.729	0.928 **	-0.188	0.407	$1.000^{**}$	$0.950^{**}$	-0.804	1
$A_{\max}$ : $\mathcal{H}_{-}$	合能力 Photos	synthetic cap	acity;CE:初	始羧化效率	Initial carbo	xylation effic	iency; C <sub>isat</sub> :	饱和胞间 C(	0 <sub>2</sub> 浓度 Satu	inated interce	llular CO <sub>2</sub> c	oncentration;	$\Gamma: CO_2 补偿.$	点 CO <sub>2</sub> comp	ensation poir	t;R <sub>p</sub> :光呼吸
速率 Photore	spiration Rate	; $R_d$ :暗呼吸	速率 Dark	respiration ra	te;V <sub>cmax</sub> :最	大羧化速率	Z Maximum	carboxylatio	n rate; J <sub>max</sub> :	最大电子作	言递速率 N	Aaximum eleo	ctron transpo	t rate; TPU:	磷酸丙糖利	引用率 Triose
phosphates ut	lization rate; <i>I</i>	$r_v/F_m$ ; PSII	最大光化学	效率 Maximu	un photocher	nical efficien	y of PSII; F	,'∕F",'兆創	建苏效率	Excitation cap	oture efficie	ncy; $\Phi_{\mathrm{PSII}}$ : PS	JII 实际光化	学效率 Actu	al photochem	ical efficiency
of $PSII; qP; \mathcal{X}$	出学猝灭系	数 Photocher	nical fluoresc	ence quenchi	ing;NPQ:∄⊧	光化学猝灭	系数 Non-ph	otochemical	fluorescence	quenching;	ETR:电子/	专递效率 Ele	ctron transpo	rt rate; * *	表示在 0.01	级别(双尾),
相关性显著,	* 表示在 0.0	5 级别(双旦	<b>尾</b> ),相关性 <b></b>	基												

表 6 光台生理生化参数和叶绿素荧光参数的 Pearson 相关性分析

http://www.ecologica.cn

 $R_{p}$ 、 $R_{d}$ 分别与光合生理生化参数呈相反的相关性。 $R_{p}$ 与 $A_{max}$ 、CE、 $\Gamma$ 、 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ 呈极显著正相关(P<0.01), 与 TPU、 $J_{max}/V_{cmax}$ 呈显著正相关(P<0.05)。而 $R_{d}$ 与 $\Gamma$ 、 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ 为显著负相关(P<0.05), 且与 $J_{max}/V_{cmax}$ 呈极 显著负相关(P<0.01)。

叶绿素荧光指标中  $F_v'/F_m'$ 、 $F_v/F_m$ 两个指标与各光合生理生化指标相关性较弱,但 NPQ 与  $A_{max}$ 、CE、 $\Gamma$ 、  $R_p$ 、 $V_{emax}$ 、 $J_{max}$ 、TPU、 $J_{max}/V_{emax}$ 呈显著负相关(P<0.05)。 $\Phi_{PSII}$ 和 ETR 均与光合生理生化参数中的  $\Gamma_vR_p$ 、 $V_{emax}$ 、  $J_{max}$ 显著正相关(P<0.05),与  $J_{max}/V_{emax}$ 极显著正相关(P<0.01),与  $R_d$ 呈显著负相关(P<0.05)。

# 3 讨论

研究地区干季的气温较湿季下降迅速,极端高温环境有所缓解,日温差增加,气候环境由湿季的相对湿热 转为相对干凉,土壤水分亏缺程度加深(表1)。

气孔是植物叶片与外界环境进行水气交换的重要通道,对环境变化极为敏感,在干旱胁迫下,通过降低气 孔开放程度以减少水分散失是植物的一种常见干旱适应策略,但这种气孔调节策略将限制植物获取大气中 CO<sub>2</sub>的能力,将可能导致光合速率下降<sup>[13]</sup>。但叶片的 *G*<sub>s</sub>不仅受土壤水分的影响,还与 VPD 等因素相关<sup>[14-15]</sup>。 VPD 是反映大气水分条件的重要指标,也是驱动植物叶片蒸腾的主要动力<sup>[16]</sup>。韩路等<sup>[17]</sup>与王海珍等<sup>[18]</sup>的 研究均发现,较高的 VPD 会引起灰胡杨(*Populu spruinosa*)的 *G*<sub>s</sub>降低。在湿季,新银合欢的 VPD 较高,其光合 速率的气孔限制作用明显,原因可能为在干热河谷的干旱环境下,生长季植物需水旺盛,过高的 VPD 引起了 叶片气孔阻力增加,以限制过度蒸腾,防止木质部栓塞和空穴化现象的产生<sup>[19]</sup>,保证叶片内的水分平衡。而 在干季,新银合欢的 VPD 大幅下降,*G*<sub>s</sub>显著增加,*C*<sub>i</sub>随之上升,*L*<sub>s</sub>降低,植物可利用的 CO<sub>2</sub>增加,叶片的 *P*<sub>nmax</sub>增 加且增幅高于 *T*<sub>i</sub>的增幅,导致其 WUE 显著增加,表现出对干热河谷较强的适应性。相较于土壤水分的影响, 新银合欢的气孔调节策略对 VPD 的变化更加敏感。

植物叶片的光合作用受外界环境和自身特性的影响,其 $P_{a}$ - $C_{i}$ 响应曲线及相关光合生理生化参数能较好 地反映逆境条件下植物叶片的光合潜能、碳同化能力、光合电子传递效率、光合磷酸酶活性及光抑制水平高低 等特性。本研究中,新银合欢的湿季和干季  $P_n$ - $C_i$ 响应曲线都比较符合经典形式(图 1)<sup>[20]</sup>,当  $C_i$ <150  $\mu$ mol/ mol,新银合欢的湿季  $P_n$ 低于干季,但湿季的 CE 显著高于干季,表明湿季较高的  $R_n$ 和  $\Gamma$  是导致该阶段  $P_n$ 值较 低的主要原因。 $CO_2$ 和 $O_2$ 作为 Rubisco 不同底物,在同一活性点位与其发生竞争性结合,产生竞争性的羧化反 应和氧化反应。在饱和光强下,光下暗呼吸速率一般较低,此时的呼吸作用以光呼吸( $R_{n}$ )为主; $\Gamma$ 是植物叶 片光合作用和呼吸作用两个过程彼此平衡时的 C;浓度,代表 P,-C;曲线与坐标系横轴的交点<sup>[21]</sup>。由于湿季 新银合欢的气孔限制作用明显,在同等 C<sub>a</sub>水平下,其 C<sub>i</sub>低于干季,可用于羧化反应的 CO<sub>2</sub>底物较少,同时湿季 的高温(表 1)也会调节 Rubisco 的动力学常数,提高氧合速率 $^{[22]}$ 。最终导致湿季  $R_{n}$ 增加, $\Gamma$  升高, $P_{n}$ - $C_{i}$ 曲线 与坐标系横轴的交点右移,使得在低 C<sub>i</sub>水平时(C<sub>i</sub><150 μmol/mol),湿季的 P<sub>n</sub>相对较低。但光呼吸并不是一 个无意义的消耗过程,它能在胁迫环境下保护光合器官<sup>[23]</sup>。相关性分析表明,新银合欢的 R。与多个代表光 合器官活性的光合生理指标呈显著正相关(表 6),说明湿季较高的光呼吸对光合器官的保护作用显著,这与 李环和吴沿友<sup>[24]</sup>的研究结果一致。在叶片气孔限制程度较高的湿季,新银合欢可能通过较高的光呼吸以甘 油酸的形式回收部分由于 RuBP 氧化造成的碳损失<sup>[25]</sup>,同时对过剩的光能进行快速耗散,减轻湿季高温环境 对光合器官的损害[26]。因为光呼吸占新银合欢总光合速率的比例较高,在干季新银合欢的 R 显著降低可能 是引起其 P<sub>nmax</sub>增加的另一个重要原因。而随着 C<sub>i</sub>的升高, P<sub>n</sub>逐渐增加, 羧化反应逐渐替代氧化反应成为主导 反应<sup>[27]</sup>。 $J_{max}/V_{cmax}$ 值代表了 Rubisco 活性和电子传递速率的功能平衡,以及 N 素在光合系统内部间的分 配<sup>[28-29]</sup>。在本研究中新银合欢干季的 CE  $(A_{max}, V_{emax}, J_{max}, TPU 以及 J_{max}/V_{emax} 较湿季均出现显著下降 (P < C)$ 0.05);在 $C_i$ >150  $\mu$ mol/mol 阶段,干季的 $P_n$ 值也明显低于湿季(图1)。表明在干季,叶片的光合酶活性和数 量降低, 羧化效率、光合电子的传递及 RuBP 再生都受到了极大的影响, 分配给羧化反应的 N 素也出现下降, 叶片的光合器官活性降低,CO2利用率下降,光合速率受此影响显著,最终导致Amax降低,这与王海珍等<sup>[30]</sup>的

研究结果一致。同时,新银合欢叶片的干季 R<sub>d</sub>较湿季显著增加,也从另一个角度说明,新银合欢在干季通过 增加消耗来促进其抗逆性,进而维持生息。

植物叶片的叶绿素荧光参数与光合作用密切相关,能很好地揭示光合进程的"内在性"[31]。F、/F、反映 PSII反应中心利用光能的最大能力,在无胁迫条件下一般在 0.8 以上<sup>[32-33]</sup>,新银合欢在干湿季的 F<sub>u</sub>/F<sub>u</sub>均低 于 0.8, 说明其光合器官活性在干湿两季都受到一定程度的抑制。Φ<sub>PSII</sub>反映在 PSII 反应中心部分关闭的情况 下的实际光化学效率,与植物叶片碳同化能力和光呼吸相关<sup>[34]</sup>,ETR 则代表实际光强条件下的表观电子传递 效率,qP为光化学猝灭系数,表示 PSII反应中心通过将天线色素捕获的光能作用于光化学反应的比例<sup>[35-36]</sup>。 相较于湿季,新银合欢干季的  $\Phi_{PSII}$ 、qP、ETR 出现了显著下降,相关研究认为,qP 的降低说明其 PS II 反应中心 开放程度下降, PSⅡ的原初电子受体 Q<sup>A</sup>重新氧化的能力降低, PSⅡ的电子传递活性减弱, 致使还原态 Q<sup>A</sup>携带 的电子不能快速向后传递,阻碍了整个光合电子传递过程,从而导致 Øpsit的下降,光合器官活性降低<sup>[37-38]</sup>,这 与李泽等<sup>[39]</sup>和黄纯倩等<sup>[40]</sup>的研究结果类似。在干季,新银合欢在光化学效率降低、光合电子传递受阻的情 况下,过剩的光能如不能及时耗散,将对光合系统造成破坏<sup>[41]</sup>。NPQ 代表非光化学猝灭系数,反映 PS Ⅱ 天线 色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热能形式耗散掉的光能部分,是光保护机制中热耗散作用的体 现<sup>[42]</sup>。新银合欢在干季通过增加 NPQ,加强热耗散,以保护光合器官,这与魏清江等<sup>[43]</sup>的研究结果一致。但 有学者认为植物叶片在胁迫条件下 qP 的下降和 NPQ 的上升是光合机构被破坏和能量耗散过程加强运转的 共同结果,这是一种自我消耗性的,被动的适应方式,并不利于植物的长期生长[4445]。通过对叶绿素荧光参 数和光合生理生化参数间的相关性分析发现,新银合欢的  $\Phi_{PSII}$ 、NPQ、ETR 三个指标均与  $V_{emax}$ 、 $J_{max}$ 、 $J_{max}$ / $V_{emax}$ 等光合生理指标呈显著性相关(P<0.05),说明这三个荧光参数对干热河谷地区新银合欢光合生理特征具有 较好的指示作用。

## 4 结论

综上所述,在干热河谷相对湿热的湿季,新银合欢的气孔开放程度较低,光呼吸对光合器官保护作用显 著,光合器官活性较高。而在相对干凉的干季,土壤水分亏缺程度增加,新银合欢叶片的光合器官活性降低, 光抑制程度加深,光合能力下降,热耗散的光保护作用得到增强;气孔导度的增加和光呼吸的下降对其光合进 程具有一定的补偿作用,表现出对干热河谷较强的适应性。影响干季光合速率的主要限制因素由湿季的气孔 限制转变为非气孔限制。叶绿素荧光参数中的 Φ<sub>PSII</sub>、NPQ、ETR 三个指标能够较好地反映出干热河谷地区新 银合欢叶片的光合能力的季节变化。

#### 参考文献(References):

- [1] 刘晔,李鹏,许玥,石松林,应凌霄,张婉君,彭培好,沈泽昊.中国西南干旱河谷植物群落的数量分类和排序分析.生物多样性,2016, 24(4):378-388.
- [2] 王会儒, 陈国鹏, 王飞, 曹秀文, 郭星. 干旱河谷植物生态适应与植被恢复. 西北林学院学报, 2015, 30(5): 60-67.
- [3] 杨济达, 张志明, 沈泽昊, 欧晓昆, 耿宇鹏, 杨明玉. 云南干热河谷植被与环境研究进展. 生物多样性, 2016, 24(4): 462-474.
- [4] 李彬, 唐国勇, 李昆, 高成杰, 刘方炎, 王小菲. 元谋干热河谷 20 年生人工恢复植被生物量分配与空间结构特征. 应用生态学报, 2013, 24(6): 1479-1486.
- [5] 宋贺, 蒋延玲, 许振柱, 周广胜. 玉米光合生理参数对全生育期干旱与拔节后干旱过程的响应. 生态学报, 2019, 39(7): 2405-2415.
- [6] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.
- [7] 高柱, 王小玲, 余发新, 郑元, 马焕成, 高松金. 干热河谷牛角瓜光合特性. 东北林业大学学报, 2014, 42(3): 19-23.
- [8] 段爱国, 张建国, 何彩云, 刘娟娟, 曾艳飞, 崔永忠, 李昆. 干热河谷主要造林树种气体交换特性的坡位效应. 生态学报, 2013, 33(12): 3630-3638.
- [9] 段爱国,杨文忠,张建国,张俊佩,何彩云.苗木离体叶片水分状况的叶绿素荧光参数定量诊断.浙江林学院学报,2010,27(4): 529-537.
- [10] 叶子飘,于强.光合作用对胞间和大气 CO2响应曲线的比较.生态学杂志, 2009, 28(11): 2233-2238.
- [11] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. Planta, 1980, 149 (1): 78-90.
- [12] 叶子飘. 光合作用对光和 CO<sub>2</sub>响应模型的研究进展. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.

- [13] Brodribb T J, Jordan G J. Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(11): 1557-1564.
- [14] 罗丹丹, 王传宽, 金鹰. 植物水分调节对策: 等水与非等水行为. 植物生态学报, 2017, 41(9): 1020-1032.
- [15] Rogiers S Y, Greer D H, Hatfield J M, Hutton R J, Clarke S J, Hutchinson P A, Somers A. Stomatal response of an anisohydric grapevine cultivar to evaporative demand, available soil moisture and abscisic acid. Tree Physiology, 2012, 32(3): 249-261.
- [16] 张红梅,吴炳方,闫娜娜. 饱和水汽压差的卫星遥感研究综述. 地球科学进展, 2014, 29(5): 559-568.
- [17] 韩路,王海珍,徐雅丽,牛建龙.灰胡杨蒸腾速率对气孔导度和水汽压差的响应.干旱区资源与环境,2016,30(8):193-197.
- [18] 王海珍,韩路,徐雅丽,牛建龙,于军.灰胡杨叶片气孔导度特征及数值模拟.林业科学,2016,52(1):136-142.
- [19] 李炜,司建华,冯起,鱼腾飞. 胡杨(Populus euphratica) 蓋腾耗水对水汽压差的响应. 中国沙漠, 2013, 33(5): 1377-1384.
- [20] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error.Journal of Experimental Botany, 2003, 54(392): 2393-2401.
- [21] Foyer C H, Bloom A J, Queval G, Noctor G. Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetics, and redox signaling. Annual Review of Plant Biology, 2009, 60: 455-484.
- [22] Ku S B, Edwards G E. Oxygen inhibition of photosynthesis: III. Temperature dependence of quantum yield and its relation to O<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub> solubility ratio.Planta, 1978, 140(1): 1-6.
- [23] Bauwe H, Hagemann M, Kern R, Timm S. Photorespiration has a dual origin and manifold links to central metabolism. Current Opinion in Plant Biology, 2012, 15(3): 269-275.
- [24] 李环,吴沿友.两种桑科植物叶片光合及光呼吸对模拟干旱的响应.地球与环境, 2019, 47(2): 141-150.
- [25] Boldt R, Edner C, Kolukisaoglu Ü, Hagemann M, Weckwerth W, Wienkoop S, Morgenthal K, Bauwe H. D-GLYCERATE 3-KINASE, the last unknown enzyme in the photorespiratory cycle in Arabidopsis, belongs to a novel kinase family. The Plant Cell, 2005, 17(8): 2413-2420.
- [26] 郭连旺, 沈允钢. 高等植物光合机构避免强光破坏的保护机制. 植物生理学通讯, 1996, 32(1): 1-8.
- [27] Manter D K, Kerrigan J. A/C<sub>i</sub> curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(408): 2581-2588.
- [28] Miao Z W, Xu M, Lathrop Jr R G, Wang Y F. Comparison of the A-C<sub>e</sub> curve fitting methods in determining maximum ribulose 1 · 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase carboxylation rate, potential light saturated electron transport rate and leaf dark respiration. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(2): 109-122.
- [29] Wullschleger S D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C<sub>3</sub> plants—a retrospective Analysis of the A/C<sub>i</sub> curves from 109 Species. Journal of Experimental Botany, 1993, 44(5): 907-920.
- [30] 王海珍,韩路,徐雅丽,牛建龙,于军.土壤水分梯度对灰胡杨光合作用与抗逆性的影响.生态学报,2017,32(2):432-442.
- [31] Massacci A, Nabiev S M, Pietrosanti L, Nematov S K, Chernikova T N, Thor K, Leipner J. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. Plant Physiology and Biochemistry, 2008, 46(2): 189-195.
- [32] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659-668.
- [33] 徐兴利,金则新,何维明,王兴龙,车秀霞.不同增温处理对夏蜡梅光合特性和叶绿素荧光参数的影响.生态学报,2012,32(20): 6343-6353.
- [34] 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.
- [35] 王飞,刘世增,康才周,李得禄,陈政融,李雪洮.干旱胁迫对沙地云杉光合、叶绿素荧光特性的影响.干旱区资源与环境,2017,31 (1):142-147.
- [36] 段娜, 贾玉奎, 郝玉光, 徐军, 高君亮, 陈海玲. 干旱胁迫对欧李叶绿素荧光特性的影响. 西北林学院学报, 2018, 33(6): 10-14.
- [37] Campos H, Trejo C, Peña-Valdivia C B, García-Nava R, Conde-Martínez F V, Cruz-Ortega M R. Stomatal and non-stomatal limitations of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under water stress and re-watering: delayed restoration of photosynthesis during recovery. Environmental and Experimental Botany, 2014, 98: 56-64.
- [38] 林琭,汤昀,张纪涛,闫万丽,肖建红,丁超,董川,籍增顺.不同水势对黄瓜花后叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响.应用生态学报,2015,26(7):2030-2040.
- [39] 李泽, 谭晓风, 卢锟, 张琳, 龙洪旭, 吕佳斌, 林青. 干旱胁迫对两种油桐幼苗生长、气体交换及叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, 2017, 37(5): 1515-1524.
- [40] 黄纯倩,朱晓义,张亮,孙兴超,华玮.干旱和高温对油菜叶片光合作用和叶绿素荧光特性的影响.中国油料作物学报,2017,39(3): 342-350.
- [41] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 601-639.
- [42] Baker N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 89-113.
- [43] 魏清江,冯芳芳,马张正,苏受婷,宁少君,辜青青.干旱复水对柑橘幼苗叶片光合、叶绿素荧光和根系构型的影响.应用生态学报, 2018, 29(8):2485-2492.
- [44] 高洁,曹坤芳,王焕校,冯志立.干热河谷主要造林树种光合作用光抑制的防御机制.应用与环境生物学报,2004,10(3):286-291.
- [45] 李伟,曹坤芳.干旱胁迫对不同光环境下的三叶漆幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响.西北植物学报,2006,26(2):266-275.