

水分胁迫前的干旱锻炼对小麦光合生理特性的影响

王萌萌, 陈忠林, 贾楠, 徐苏男, 张利红

(辽宁大学环境学院, 沈阳 110036)

摘要:为探讨水分胁迫前的干旱锻炼对小麦光合生理特性的影响,采用水培法,对小麦幼苗进行水分预胁迫、解除胁迫和再胁迫处理,研究了水分预处理对干旱条件下小麦生物量、叶绿素及光合作用的影响。结果表明,经过水分胁迫预处理后的小麦在水分胁迫下根系生长明显加快,有利于吸收利用有限的水分,水分利用效率明显高于未经过预处理的小麦,净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度、蒸腾速率和叶绿素含量的下降幅度均低于未经过预处理的小麦,预处理缓解了干旱对小麦光合生理特性的影响。

关键词:水分预胁迫;小麦;光合作用;干旱

中图分类号:Q945.78 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2010)10-1930-06

Effects of Pretreatment of Water Stress on Photosynthetic Characteristics of Wheat Under Water Stress

WANG Meng-meng, CHEN Zhong-lin, JIA Nan, XU Su-nan, ZHANG Li-hong

(School of Environmental Science, Liaoning University, Shenyang 110036, China)

Abstract: The aim of this paper is to research the effects of pretreatment on drought resistance of wheat under water stress. Pretreatment, re-watering and water restress on wheat were carried out to study the effects of pretreatment on biomass, chlorophyll, and photosynthesis of wheat under drought stress. The results showed that pretreatment of water stress could make wheat acclimatize itself to the water restress quickly and decrease water stress doing harm to photosynthesis of wheat. The chlorophyll contents of the wheat pretreated by water stress were higher than that not pretreated and the increase of chl a/b of the wheat pretreated was less than that not. Pretreatment of water stress could stand against the decreases of photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration and transpiration rate, and enhance the water use efficiency of the wheat under water restress. The results suggest that pretreatment of water stress can prevent the changes of photosynthetic characteristics of wheat when the same stress recurs.

Keywords: pretreatment of water stress; wheat; photosynthesis; drought

小麦是我国重要的粮食作物,对于小麦而言,干旱是一个最具威胁的逆境^[1-2]。在世界范围内,由于水分亏缺所造成的小麦减产,可能要超过其他因素所导致的产量损失的总和^[3]。干旱导致减产的重要原因就是降低了作物的光合作用^[4],使净光合速率和气孔导度下降^[5]。以往对于干旱逆境下小麦的光合等生理特性的研究主要侧重不同干旱程度对小麦生理反应的影响^[6-13],只是被动地说明了小麦在不同胁迫梯度下的生长状况,而主动的干旱预处理对小麦抗旱性的作用

研究很少。最新研究结果表明,一定时期的有限水分亏缺可能对增产和节水都有利,也就是说在不超过一定范围的缺水后复水,往往产生生理上和产量形成上的“补偿或超补偿效应”^[13-14]。本实验在上述各项研究的基础上,以春小麦为供试材料,测定了中度干旱缺水预处理,缺水后复水及再缺水后小麦的叶绿素含量和光合特性的变化,以说明水分胁迫前的干旱锻炼预处理对提高水分胁迫下小麦抗旱性的作用,为在干旱条件下提高作物产量提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及处理

供试小麦(*Triticum aestivum*)品种为辽春 18 号。用 0.1%氯化汞消毒种子 10 min,自来水充分冲洗,然

收稿日期:2010-05-06

基金项目:国家自然科学基金(31070285,30870205)

作者简介:王萌萌(1984—),男,汉族,河南南阳人,硕士,主要从事植物逆境生理研究。

通讯作者:张利红 E-mail:lihongzhang132@163.com

后用 25 ℃ 蒸馏水浸种 24 h, 28 ℃ 下催芽后播于上覆有尼龙网框的大培养皿上, 置于实验室内用 Hoagland 营养液人工培养。

长到三叶一心期时, 将苗分成 3 组, 分别为对照组、水分预胁迫组和水分胁迫组, 每组设 3 个平行。其中水分预胁迫组开始用含有 20% 的聚乙二醇 (PEG-6000) 的 Hoagland 营养液模拟水分胁迫进行水分预胁迫 1 d 后恢复常规灌水, 解除胁迫 3 d; 水分胁迫组用同样的 Hoagland 营养液模拟水分胁迫, 但不经过预胁迫处理。从第 5 d 开始对水分预胁迫组和水分胁迫组同时进行水分胁迫。于第 4 d 上午开始取样测定, 标记为 0 d, 然后每隔 1 d 取样, 分别标记为 1、3、5 d。

1.2 测定指标

1.2.1 生物量及叶长的测定

从每个培养皿中随机抽取整株小麦 5 株, 分为地上部分和地下部分, 放在干燥箱中于 105 ℃ 下烘 15 min, 然后于 80 ℃ 下烘至恒重, 分别测定每株小麦地上部分和地下部分的干重。叶长的测定按常规方法进行。

1.2.2 光合色素含量的测定

从每个培养皿中随机剪取 10 片小麦叶片并切碎混合后取 0.05 g 装入带塞试管中, 加入已配好的 1:1 无水乙醇丙酮混合液 10 mL, 让叶片浸在溶液中盖紧盖子, 放到暗处, 第 2 d 将提取液混匀, 比色, 分别测 OD663 nm 和 OD645 nm 值^[15]。

1.2.3 光合指标的测定

采用 Li-Cor 公司产 Li6400 便携式光合作用测定仪测定净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度($Cond$), 蒸腾速率(Tr)开放式气路, 设定系统内气流速度为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, 采用专用内置红蓝光源, 光通量设定为 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 测定于上午 9:30—10:30 进行, 测定时室内光照强度为 $750 \sim 810 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.3 数据统计分析

采用 SPSS13.0 和 EXCEL 结合, 分别对不同处理

的各项光合生理指标采用 LSD-单因素最小差异分析, 比较各指标的处理与对照间差异显著性。

2 结果与分析

2.1 预处理对水分胁迫下小麦生物量和叶长的影响

生物量和叶长是植物的基本外部特征, 从表 1 中可以看出, 不同水分处理组的小麦, 地上生物量、地下生物量和叶长随生长时间表现出差异。其中对照组的地上生物量增长比较平稳, 水分胁迫组的地上生物量增长率比较低, 为 83.3%, 水分预胁迫组的地上生物量增长好于水分胁迫组, 增长率为 122%, 在 5 d 时两组差异明显($P < 0.05$)。由于实验测定的是幼苗阶段的生长, 且生长时间较短, 所以胁迫组与对照组间的地上生物量差异不明显, 需进一步研究植物光合作用的变化。

地下生物量反映了植物根系的生长状况, 胁迫组的地下生物量与对照组相比差异均达到极显著水平($P < 0.01$)。水分预胁迫组的地下生物量在 5 d 时为 $(0.024 \pm 0.001) \text{g}$, 与对照组 $(0.013 \pm 0.001) \text{g}$ 相比, 差异达到极显著水平($P < 0.01$); 水分胁迫组的地下生物量为 $(0.023 \pm 0.001) \text{g}$, 与对照差异极显著($P < 0.01$), 与水分预胁迫组的差异性不明显($P > 0.05$)。根部生长比较旺盛, 是由于水分的缺失引起的生理反应, 植物为抵抗干旱, 长出发达的根系有利于吸收水分供植物利用, 如沙漠地区植物根系发达, 生物量高^[16]。

另外, 对照组的叶子生长较快, 而两种胁迫组的叶子生长较缓慢且差异不显著($P > 0.05$), 但两胁迫组与对照组相比, 均达到了差异显著水平($P < 0.05$)。

2.2 预处理对水分胁迫下小麦光合色素的影响

叶绿素含量是反映光合强度的重要的生理指标, 植物因水分亏缺, 各种生理过程受到干扰, 可能直接或者间接地影响到叶绿素的含量, 所以叶绿素含量的下降可以看成是植株受害后的重要生理反应。水分胁迫

表 1 水分胁迫对小麦地上生物量、地下生物量和叶长的影响

Table 1 Effect of water stress on dry weight of top characteristics, root and length of leaves of wheat

时间/d	地上生物量/g			地下生物量/g			叶长/cm		
	对照	水分预胁迫	水分胁迫	对照	水分预胁迫	水分胁迫	对照	水分预胁迫	水分胁迫
0	0.017±0.002a	0.018±0.001a	0.018±0.001a	0.005±0.001a	0.012±0.002a	0.015±0.001a	16.87±0.50a	15.52±0.21a	17.32±0.34a
1	0.024±0.001a	0.025±0.001a	0.025±0.002a	0.011±0.001aA	0.015±0.001bA	0.017±0.001bB	20.31±0.59A	17.55±0.12B	18.28±0.11B
3	0.032±0.003a	0.031±0.001a	0.028±0.001a	0.012±0.001A	0.019±0.003B	0.021±0.001B	22.24±0.03aA	18.17±0.09aB	19.34±0.14bB
5	0.038±0.001a	0.040±0.001a	0.033±0.001b	0.013±0.001A	0.024±0.001B	0.023±0.001B	24.08±0.35A	19.65±0.73B	20.54±0.26B

注: 同一行中标有相同字母的为差异不显著, 标有不同字母的为差异显著; 小写字母表示差异达到 0.05 的水平, 大写字母表示差异达到 0.01 的水平。

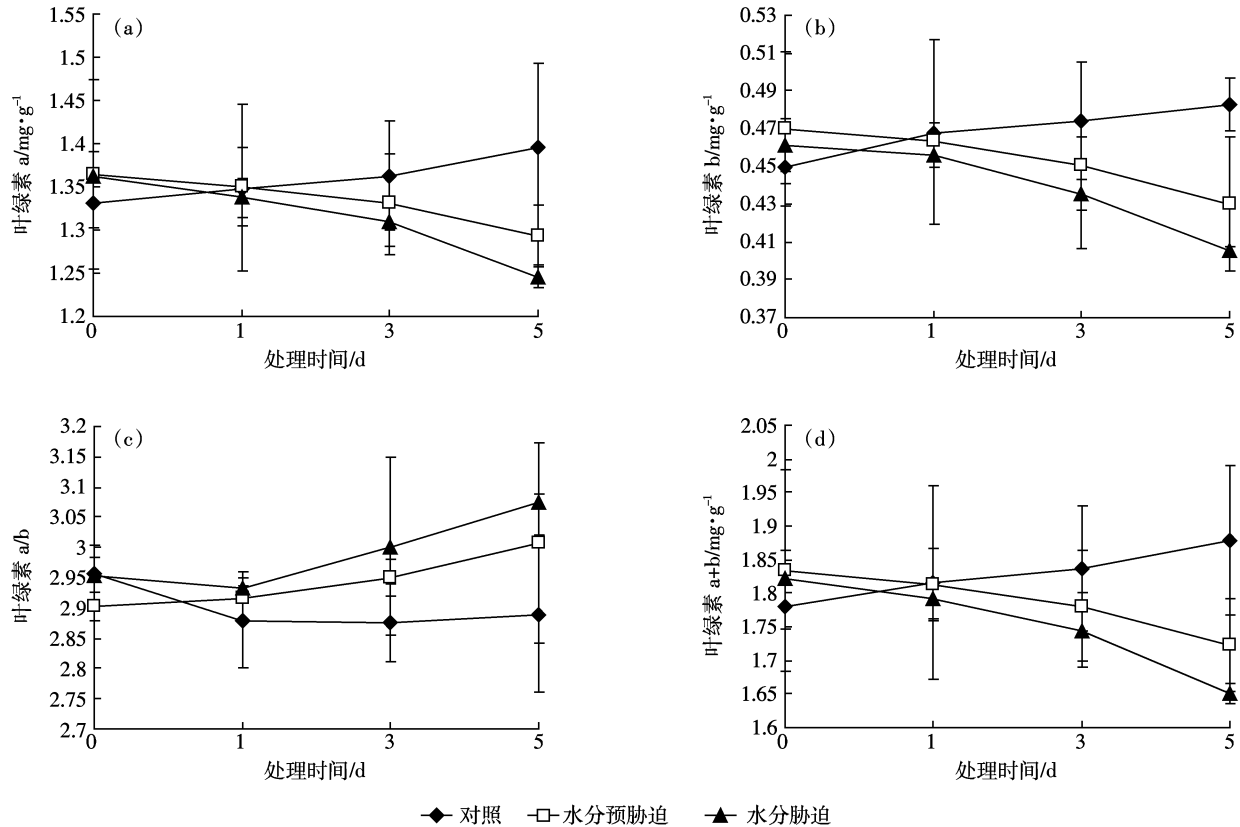


图1 水分胁迫下小麦叶绿素 a(a)、叶绿素 b(b)、叶绿素 a/b(c)和叶绿素 a+b(d)的变化

Figure 1 Change of Chl a(a), Chl b(b), Chl a/b(c) and Chl a+b(d) in leaves of wheat under water stress

下不同处理的小麦叶片叶绿素含量变化如图1所示。

两种不同处理的小麦在水分胁迫下的叶绿素 a、b 和 a+b 变化趋势基本一致,都呈下降趋势。其中叶绿素 a 的变化,水分胁迫组的下降率为 8.4%,水分预胁迫组的为 5.2%;叶绿素 b 的变化与对照($2.89 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)相比,在 5 d 时预胁迫组为 $3.00 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 达到显著水平 ($P < 0.05$),胁迫组为 $3.07 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 达到极显著水平 ($P < 0.01$)。两种处理组与对照组相比,Chla/b 的变化呈上升趋势,Chla/b 的升高说明叶绿素 b 值的下降比叶绿素 a 快,干旱主要阻止了叶绿素 b 的积累。两处理组相比可以看出,水分预胁迫组的升高率为 3.6%,水分胁迫组的为 4.2%。以上结果与叶绿素 b 随干旱程度加剧而降幅较大相似,说明水分不足影响植物的 N 代谢,加速叶片衰老^[17],而经过预处理的小麦明显可以缓解干旱下小麦叶片叶绿素 b 的下降速度和程度。

2.3 预处理对水分胁迫下小麦光合作用的影响

图2给出了水分胁迫下小麦叶片光合速率的变化,不同处理组的光合速率值较对照呈下降的趋势,并随干旱时间的增加而增强,类似于叶绿素的下降趋势。从 0 d 开始,两处理组与对照组的净光合速率相

比开始降低,随后胁迫组的降低速度缓慢大于预胁迫组,且预胁迫组和胁迫组之间的差异呈极显著水平 ($P < 0.01$),说明水分预胁迫处理过的小麦在干旱逆境下,具有较高的光合速率。

干旱对植物光合、蒸腾速率的影响是由气孔的开放程度来控制的,气孔导度是衡量气孔开放程度的一个重要指标^[18]。两胁迫组的气孔导度和对照组相比(图3),随着处理时间的延长持续下降,与光合速率的下降趋势基本相似,胁迫组的下降率仍大于预胁迫组,从 0 d 起,胁迫组与对照组之间,两胁迫组之间的差异都呈极显著水平 ($P < 0.01$)。这些结果表明了预胁迫组的小麦在干旱逆境下气孔开放程度好于胁迫组小麦,有利于植物进行光合作用和蒸腾作用。

植物叶片的胞间二氧化碳浓度也是影响植物光合作用的一个指标。从图4可以看出,两处理组的胞间二氧化碳浓度从 0 d 起开始下降,水分胁迫组的下降幅度略大于水分预胁迫组,从 3 d 到 5 d,胁迫组略有升高,预胁迫组下降率极低,为 0.9%。5 d 时,胁迫组为 $209 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$,预胁迫组为 $216 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$,但此时胁迫组的值已经明显高于第 3 d (195

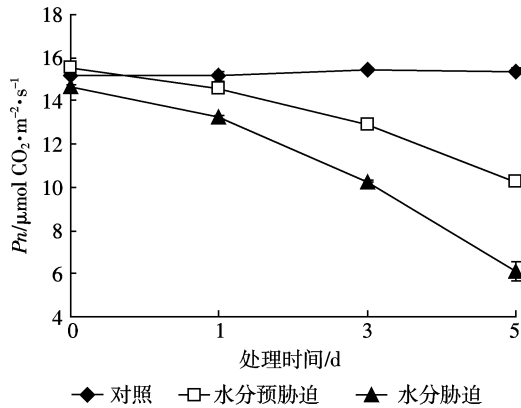


图 2 水分胁迫下小麦叶片光合速率的变化

Figure 2 Change of photosynthetic rate in leaves of wheat under water stress

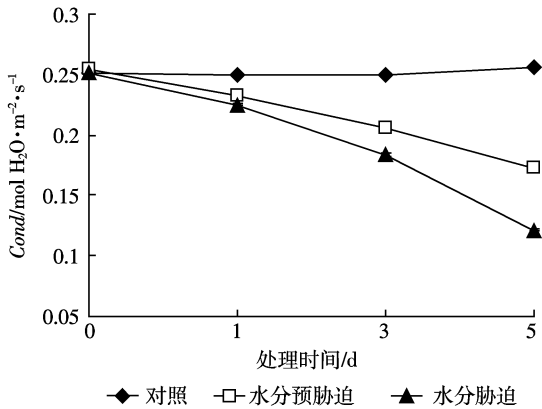


图 3 水分胁迫下小麦叶片气孔导度的变化

Figure 3 Change of stomatal conductance in leaves of wheat under water stress

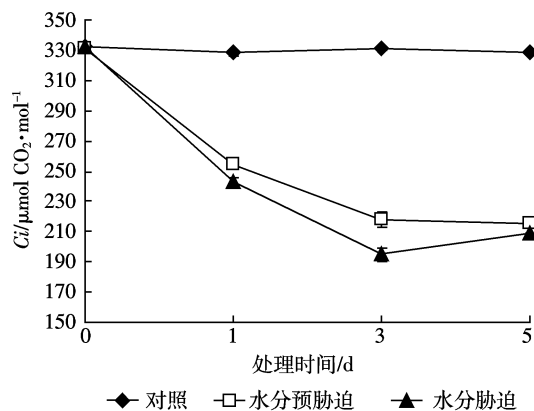


图 4 水分胁迫下小麦叶片胞间二氧化碳浓度的变化

Figure 4 Change of intercellular CO₂ concentration in leaves of wheat under water stress

$\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1}$)。因为胞间二氧化碳浓度与叶片的气孔导度有着直接关系,所以前期胞间二氧化碳浓度的

降低与气孔导度的下降可能有直接关系,这两个因素共同影响着光合速率。

由图 5 可知,两胁迫组的蒸腾速率从再胁迫开始都呈下降趋势,且水分胁迫组的下降幅度大于水分预胁迫组,5 d 时分别为 $2.18 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $3.05 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,差异极显著 ($P < 0.01$),蒸腾速率的降低可能与气孔导度的下降有关。

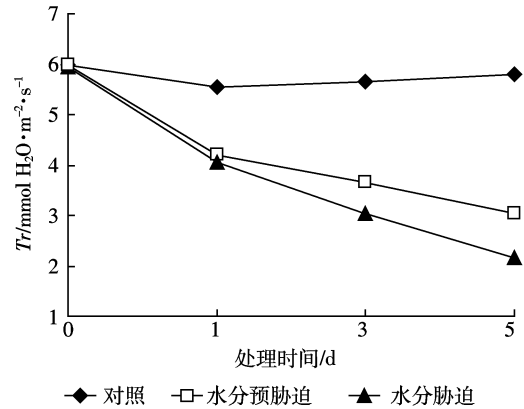


图 5 水分胁迫下小麦叶片蒸腾速率的变化

Figure 5 Change of transpiration rate in leaves of wheat under water stress

水分利用效率是一个复杂的综合性指标,可分为群体 WUE (water use efficiency)、单株 WUE 和单叶 WUE ,其中,单叶 WUE 可以反映光合作用与蒸腾作用之间的关系,它提供了有关水分代谢功能的信息,是提高大田水分利用效率的生理基础^[19]。水分利用效率可以由以下公式求得: $WUE = Pn / Tr$

从图 6 可以看出,随着胁迫时间的增加,两种胁迫组的 WUE 均呈增加趋势,且与对照组呈极显著差异 ($P < 0.01$),说明植物在干旱逆境下提高了体内水分

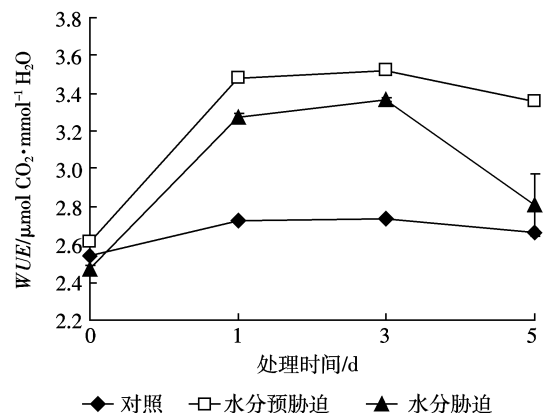


图 6 水分胁迫下小麦叶片水分利用效率的变化

Figure 6 Change of water use efficiency in leaves of wheat under water stress

的利用效率,但水分胁迫组在第5 d时有所下降,且与水分预胁迫组差异极显著($P<0.01$),经过水分预胁迫处理的小麦气孔调节能力较强,具有较高的水分利用效率^[6]。

3 讨论

本实验表明,在干旱胁迫下,小麦的地下生物量有所增大,其中3 d后经过预处理过的小麦增长较快,增幅超过了未处理的小麦。根系生物量反映了植物的生长能力和积累生物量,而积累的生物量越多,表明植物对营养和水分的利用能力越强^[16]。植物为抵抗干旱,发达的根系有利于有效地吸收利用有限的水分和营养,是缓解干旱的表现。而经过预处理的小麦根系表现出较强的生长趋势,说明预处理能够缓解干旱带来的压力。

叶绿素是光合作用过程中最重要的光合色素之一,小麦叶片中叶绿素含量的高低是反映其光合能力的一个重要指标^[20]。与对照相比,胁迫组小麦的叶绿素含量减少,说明干旱阻碍了叶绿素的积累,而叶绿素 a/b 的增高说明了干旱主要阻止了叶绿素 b 的积累^[21](图 1)。经过预处理的小麦叶绿素 a、b 和 a+b 的下降幅度都小于胁迫组的小麦,说明预先经过胁迫处理的小麦的叶绿素积累好于胁迫组的小麦,而胁迫组的小麦叶绿素 a/b 的增高幅度大于经过预处理后的小麦, a/b 越低,植物越抗旱^[22],说明水分胁迫预处理提高了小麦的抗旱性。

光合作用是作物产量形成的基础,在模拟干旱胁迫下,小麦的光合作用明显下降,表现为净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度和蒸腾速率都有所下降,但经过预处理的小麦下降幅度小于未经处理过的小麦。干旱胁迫主要是通过气孔和非气孔因素^[23]抑制植物的光合作用,前者使胞间二氧化碳浓度降低,而后者使胞间二氧化碳浓度升高。胁迫前期小麦的净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度和蒸腾速率下降趋势相同,胞间二氧化碳浓度和净光合速率下降,说明此时气孔因素是导致净光合速率降低的主因^[24]。经过预处理的小麦由于其气孔导度的下降幅度小于未经过处理的小麦,胞间二氧化碳和净光合速率的下降幅度也小于未经过处理的小麦,预处理缓解了气孔因素对光合作用的抑制。从第3 d起,胁迫组的净光合速率继续呈现下降趋势,但胞间二氧化碳浓度却略有升高趋势,这说明此时小麦叶片光合速率的下降不是气孔导度的下降导致 CO₂ 供应减少所致,而是非气

孔因素开始阻碍 CO₂ 的利用^[25],造成了细胞间 CO₂ 的积累。预胁迫组的净光合速率、气孔导度和胞间二氧化碳浓度都下降,但胞间二氧化碳浓度的下降率已经极低,此时应该处于气孔因素限制状态,预胁迫组还未出现细胞间 CO₂ 积累。

水分利用效率反映光合作用与蒸腾作用之间的关系。在干旱胁迫下,胁迫组的小麦水分利用效率都呈现增高趋势,但经过预胁迫处理的小麦水分利用效率好于胁迫组的小麦,5 d 时,胁迫组的小麦水分利用效率的降低是由净光合速率的快速下降所致,与水分预胁迫组对比鲜明,预处理可以提高干旱下小麦的水分利用效率。

4 结论

对各项实验结果综合分析,可以得出,经过水分预胁迫处理的小麦在经历重复出现的逆境(再胁迫处理)时,能够对胁迫产生明显的快速适应,减缓胁迫对其光合生理产生的伤害。表现在水分胁迫下,经过水分预胁迫处理的小麦的叶绿素积累好于未经处理的小麦(处理前水分预胁迫组小麦的叶绿素 a 和叶绿素 b 的值分别为:1.364 mg·g⁻¹ 和 0.47 mg·g⁻¹, 水分胁迫组的分别为:1.361 mg·g⁻¹ 和 0.461 mg·g⁻¹; 处理 5 d 时,水分预胁迫组小麦的叶绿素 a 和叶绿素 b 值分别为:1.293 mg·g⁻¹ 和 0.43 mg·g⁻¹, 水分胁迫组的分别为:1.246 mg·g⁻¹ 和 0.405 mg·g⁻¹), 叶绿素 a/b 的升高缓于未经过处理的小麦,水分预胁迫处理对水分胁迫下的小麦净光合速率、叶片气孔导度、胞间二氧化碳浓度和蒸腾速率的下降起到了明显的缓解作用,并提高了小麦的水分利用效率(升高值为 0.746 μmolCO₂/mmolH₂O)。因此,水分胁迫前的干旱锻炼可以缓解干旱对小麦光合生理特性的影响,有关预胁迫处理对小麦产生此影响的机理,还有待进一步的研究。

参考文献:

- [1] 梁新华, 许 兴, 徐兆桢, 等. 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[J]. 干旱地区农业研究, 2001, 19(3): 72-77.
LIANG Xin-hua, XU Xing, XU Zhao-zhen, et al. Study on the relation between the effects of water stress on the flag leaf chlorophyll a fluorescence induction kinetics and the yields of spring wheat genotypes in late growth season[J]. *Agric Res Arid Areas*, 2001, 19(3): 72-77.
- [2] 张秋英, 李发东, 刘孟雨, 等. 不同水分条件下小麦旗叶叶绿素 a 荧光参数与子粒灌浆速率[J]. 华北农学报, 2003, 18(1): 26-28.
ZHANG Qiu-ying, LI Fa-dong, LIU Meng-yu, et al. Chlorophyll a fluorescence parameters of flag leaf of the wheat and seed grouting under

- different water treatments[J]. *Acta Agric Boreal-Sin*, 2003, 18(1):26-28.
- [3] 赵丽英, 邓西平, 山 仑. 水分亏缺下作物补偿效应类型及机制研究概述[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(3):523-526.
- ZHAO Li-ying, DENG Xi-ping, SHAN Lun. A review on types and mechanisms of compensation effect of crops under water deficit[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(3):523-526.
- [4] Lafitte H R, Guan Y S, Shi Y, et al. Whole plant responses, key processes, and adaptation to drought stress: The case of rice[J]. *J Exp Bot*, 2007, 58:169-175.
- [5] Araus J L, Slafer G A, Reynolds M P, et al. Plant breeding and drought in C3 cereals: What should we breed for[J]. *Ann Bot*, 2002, 89:925-940.
- [6] 张成军, 陈国祥, 黄春娟, 等. 干旱对高产小麦宁麦9号旗叶光合特性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2005, 23(3):24-27.
- ZHANG Cheng-jun, CHEN Guo-xiang, HUANG Chun-juan, et al. Effects of drought on photosynthetic properties in flag leaves of a high-yield wheat variety Ningmai 9[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2005, 23(3):24-27.
- [7] 吕金印, 山 仑, 高俊凤, 等. 干旱对小麦灌浆期旗叶光合等生理特性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2003, 21(2):77-81.
- LU Jin-yin, SHAN Lun, GAO Jun-feng, et al. Effect of drought stress on photosynthesis and some other physiological characteristics in flag leaf during grain filling of wheat[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2003, 21(2):77-81.
- [8] 白志英, 李存东, 孙红春, 等. 干旱胁迫对小麦叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响及染色体调控[J]. *华北农学报*, 2009, 24(1):1-6.
- BAI Zhi-ying, LI Cun-dong, SUN Hong-chun, et al. The Effect and chromosomal control on chlorophyll content and corticoid content under drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2009, 24(1):1-6.
- [9] 田梦雨, 李丹丹, 戴廷波, 等. 水分胁迫下不同基因型小麦苗期的形态生理差异[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(1):41-47.
- TIAN Meng-yu, LI Dan-dan, DAI Ting-bo, et al. Morphological and physiological differences of wheat genotypes at seedling stage under water stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(1):41-47.
- [10] 赵紫平, 邓西平, 刘立生, 等. 灌浆期干旱对不同倍性小麦光合和产量的影响[J]. *麦类作物学报*, 2009, 29(3):470-475.
- ZHAO Zi-ping, DENG Xi-ping, LIU Li-sheng, et al. Effect of water deficit on photosynthetic capacity and yield of different ploidy wheat during grain filling stage[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2009, 29(3):470-475.
- [11] 刘祖贵, 孙景生, 张寄阳, 等. 不同时期干旱对强筋小麦产量与品质特性的影响[J]. *麦类作物学报*, 2008, 28(5):877-882.
- LIU Zu-gui, SUN Jing-sheng, ZHANG Ji-yang, et al. Effect of drought at different growing stages on yield and quality characteristics of strong-gluten wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2008, 28(5):877-882.
- [12] 吴 强, 冯汉青, 李红玉, 等. 干旱胁迫对小麦幼苗抗氰呼吸和活性氧代谢的影响[J]. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(2):217-224.
- WU Qiang, FENG Han-qing, LI Hong-yu, et al. Effects of drought stress on cyanide-resistant respiration and metabolism of reactive oxygen in wheat seedling[J]. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2006, 32(2):217-224.
- [13] 林 琪, 侯立白, 韩 伟, 等. 限量控制灌水对小麦光合作用及产量构成的影响[J]. *莱阳农学院学报*, 2004, 21(3):199-202.
- LIN Qi, HOU Li-bai, HAN Wei, et al. The effect of limited irrigation on photosynthetic rate and yield constitution of winter wheat[J]. *Journal of Laiyang Agricultural College*, 2004, 21(3):199-202.
- [14] 王 磊, 张 彤, 丁圣彦. 干旱和复水对不同倍性小麦光合生理生态的影响[J]. *生态学报*, 2008, 28(4):1593-1600.
- WANG Lei, ZHANG Tong, DING Sheng-yan. Effect of drought and re-watering on photosynthetic physioecology of wheat of differing ploidy [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4):1593-1600.
- [15] 张宪政. 作物生理研究法[M]. 北京:农业出版社, 1992.
- [16] 王 辉, 孙栋元, 刘丽霞, 等. 干旱荒漠区沙蒿种群根系生态特征研究[J]. *水土保持学报*, 2007, 21(1):99-102, 122.
- WANG Hui, SUN Dong-yuan, LIU Li-xia, et al. Ecoogical characteristics of roots of *Artemisa arenaria* population in arid desert area[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2007, 21(1):99-102, 122.
- [17] 张秋英, 李发东, 刘孟雨. 冬小麦叶片叶绿素含量及光合速率变化规律的研究[J]. *中国生态农业学报*, 2005, 13(3):95-98.
- ZHANG Qiu-ying, LI Fa-dong, LIU Meng-yu. Changing laws of chlorophyll content and photosynthetic rate in winter wheat leaves[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2005, 13(3):95-98.
- [18] 张永强, 姜 杰. 水分胁迫对冬小麦叶片水分生理生态过程的影响[J]. *干旱区研究*, 2001, 18(1):57-61.
- ZHANG Yong-qiang, JIANG Jie. Effects of leaf water physiologically ecology process of winter wheat on soil-water stress condition[J]. *Arid Zone Research*, 2001, 18(1):57-61.
- [19] Du Z C, Yang Z G. Comparative study on characteristics of photosynthesis and transpiration in an Euro lepidium Chinese of different soil types[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37(1):66-73.
- [20] 张秋英, 李发东, 高克昌, 等. 水分胁迫对冬小麦光合特性及产量的影响[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(6):1184-1190.
- ZHANG Qiu-ying, LI Fa-dong, GAO Ke-chang, et al. Effect of water stress on the photosynthetic capabilities and yield of winter wheat[J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2005, 25(6):1184-1190.
- [21] Loonnie J G. Physiological changes in portulacaria of ra(L.) Jacq during summer drought and rewetring[J]. *Plant Physiol*, 1987, 85:481-487.
- [22] 陈书强, 郑桂萍, 李金峰, 等. 水分胁迫条件下水稻生理生化响应研究进展[J]. *黑龙江八一农垦大学学报*, 2005, 17(1):31-36.
- CHEN Shu-qiang, ZHENG Gui-ping, LI Jin-feng, et al. Research progression on effect of water stress on physiological and biochemical responses in rice[J]. *Journal of Heilongjiang August First Land Reclamation University*, 2005, 17(1):31-36.
- [23] Lawlor D W. Limitation to photosynthesis in water stressed leaves: Stomata versus metabolism and the role of ATP[J]. *Ann Bot*, 2002, 89:871-885.
- [24] Cornic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis[J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5:187-188.
- [25] 戴高兴, 彭克勤, 邓国富, 等. 聚乙二醇模拟干旱对耐低钾水稻幼苗光合特性的影响[J]. *中国水稻科学*, 2008, 22(1):99-102.
- DAI Gao-xing, PENG Ke-qin, DENG Guo-fu, et al. Effects of drought stress simulated by polyethylene glycol on photosynthetic characteristics in low potassium tolerant rice seedlings [J]. *Chinese J Rice Sci*, 2008, 22(1):99-102.