

土壤干旱过程对裸果木荧光特性及渗透调节物质的影响

马步东,黄海霞*,陆刚,周晓瑾,张君霞

(甘肃农业大学 林学院,甘肃 兰州 730070)

摘要:以2年生裸果木盆栽幼苗为试验材料,在土壤干旱过程中,监测叶片荧光参数和渗透调节物质的含量,揭示裸果木幼苗对水分变化的生理响应机制,以期为裸果木抗旱机理的研究提供理论依据。结果表明,初始荧光(F_0)和非光化学猝灭(NPQ-Lss)系数随土壤水分含量的减少而持续上升;最大荧光(F_m)、原初光能潜在活性(F_v/F_0)、光化学最大量子产量(F_v/F_m)、光化学猝灭(qP-Lss)系数和稳态光量子效率(QY-Lss)随土壤水分含量的减少而呈现下降的趋势;荧光衰减率(Rfd-Lss)在土壤相对含水量达到23.23%时迅速下降。土壤水分含量减少时,叶片PSII反应中心的活性降低,光合作用的原初反应过程受抑制,但叶片能通过显著提高NPQ-Lss,消耗过剩的光能来减轻干旱对光合机构的伤害。随着土壤干旱程度的逐渐加剧,脯氨酸(proline, Pro)含量显著积累,增加幅度却逐渐减小;可溶性蛋白(soluble protein, SP)含量先下降,当土壤相对含水量低于31.38%时开始显著增加;可溶性糖(soluble sugar, SS)含量持续增加。在干旱过程中,裸果木叶片能够通过积累Pro、SS和SP,来降低渗透势,起到一定的抗旱作用。

关键词:裸果木;土壤干旱;荧光参数;渗透调节物质

中图分类号:S792.99 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2022)03-0030-07

Effects of Soil Drought on Fluorescence Characteristics and Osmotic Regulatory Substances of *Gymnocarpos przewalskii*

MA Bu-dong, HUANG Hai-xia*, LU Gang, ZHOU Xiao-jin, ZHANG Jun-xia

(College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, Gansu, China)

Abstract: To provide theoretical basis for the study of drought-resistance mechanism of *Gymnocarpos przewalskii*, the seedlings of biennial *G. przewalskii* were used as experimental materials to investigate the physiological response mechanism of the seedlings to moisture variation during soil drought by monitoring chlorophyll fluorescence parameters and osmoregulation substance content. The results showed that the initial fluorescence (F_0) and non-photochemical quenching coefficients (NPQ-Lss) increased with the decrease of soil water content. The maximum fluorescence (F_m), primary light energy potential activity (F_v/F_0), photochemical maximum quantum yield (F_v/F_m), photochemical quenching coefficient (qP-Lss) and steady-state light quantum efficiency (QY-Lss) reduced with the decrease of soil water content; the fluorescence decay rate dropped significantly when the relative content of soil reached 23.23%. With the decrease of soil water content, the activity of PSII reaction center in leaves decreased, and the primary reaction process of photosynthesis was inhibited. However, the leaves could significantly increase NPQ-Lss and consume excess light energy to reduce the damage of drought to photosynthetic apparatus. With the gradual intensification of soil drought, proline (Pro) content accumulated significantly, but the increasing range decreased gradually. The content of soluble protein (SP) decreased first, and then increased significantly.

收稿日期:2021-05-18 修回日期:2021-08-29

基金项目:甘肃农业大学学科建设专项基金(GSAU-XKJS-2018-110);甘肃省自然科学基金(17JR5RA144)。

第一作者:马步东。研究方向:植物逆境生理生态。E-mail:1697073711@qq.com

*通信作者:黄海霞,副教授,博士。研究方向:植物逆境生理生态。E-mail:1057821914@qq.com

when the soil relative water content was lower than 31.38%. Soluble sugar (SS) content increase continuously. In the process of drought, the leaves of *G. przewalskii* could accumulate Pro, SS and SP to reduce the osmotic potential and play a certain role in drought resistance.

Key words: *Gymnocarpos przewalskii*; soil drought; fluorescence parameter; osmoregulatory substance

在干旱、半干旱地区,水分是植物生长的最重要限制因子,土壤水分条件变化时,植物会表现出不同的生理生态响应特征^[1]。近年来,随着全球温室效应的加剧,我国干旱和半干旱区缺水问题日益严重,耐旱植物面临的干旱胁迫也日益突出^[2]。目前对耐旱植物生理生态特性的研究多集中在不同干旱程度下种子萌发特性、幼苗生理响应等方面^[3-4],但这些研究均在土壤水分含量的静态控制条件下进行,由于在连续干旱过程中土壤水分含量处于动态递减过程中^[5],现有研究成果不能反映耐旱植物对土壤水分的瞬时、连续变化的动态响应,目前针对耐旱植物在土壤干旱过程中的动态响应机制研究还鲜见文献报道。

在干旱条件下,植物会通过积累渗透调节物质降低细胞渗透势,维持膨压和生理过程的正常进行^[6]。已有研究发现,渗透调节物质的积累程度与植物抗旱性呈正相关,不同的植物种主要的渗透调节物质存在差异,但其都是通过积累渗透调节物质来抵御干旱胁迫^[7]。叶绿素荧光动力学技术在测定叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用,与“表观性”的气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”特点^[8]。且叶绿素荧光和光合作用中各个反应过程密切相关,土壤水分胁迫对光合作用各个过程产生的影响都可通过体内叶绿素荧光诱导动力学变化反映出来。因此,叶绿素荧光参数可作为逆境下植物抗逆反应的指标之一,也是监测植物干旱胁迫危害程度的敏感性手段之一^[9]。

裸果木(*Gymnocarpos przewalskii*)隶属石竹科(Caryophyllaceae)裸果木属(*Gymnocarpos*),被确定为国家重点保护野生植物名录中的I级,耐干旱、寒冷和瘠薄,抗风能力强,是古地中海旱生植物区系成分,对研究我国西北和内蒙古荒漠的发生、发展、气候变化有着非常重要的科学价值^[10]。由于生存环境条件恶劣,以及人为活动的影响,导致其数量日益减小,繁衍受限,现今已处于濒危状态。目前关于裸果木对干旱生理响应的研究报道主要是在PEG模拟干旱胁迫条件下进行^[11],研究内容也尚未涉及叶绿素荧光参数。本研究在土壤逐渐干旱过程中,测定分析裸果木幼苗的叶绿素荧光参数和渗透调节物质的变化,探明裸果木幼苗对水分变化的生理响应机制,以期为揭示裸果木的抗旱机理提供一

定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为2年生的裸果木幼苗,通过盆栽播种育苗获得,种子采自甘肃安西极旱荒漠国家级自然保护区南片的裸果木种群(40°03'34.9"-40°04'13.4"N, 96°14'32.6"-96°24'17.6"E)。育苗基质配比为:泥炭土:蛭石:珍珠岩=2:1:1,田间持水量为:141.49%,容重为0.45 g·cm⁻³,每个花盆(直径24 cm,高35 cm)装土量为3.5 kg,每盆保留1株幼苗。

1.2 试验设计

2020年6月29日,选择长势比较一致的苗木,随机分为对照组和处理组,每组8个重复,试验前将盆内栽培土壤浇水至饱和,对照组通过称重法,将土壤含水量控制在田间持水量的80%~85%,处理组停止浇水使其处于逐渐干旱的状态。试验开始后每天使用WET-2土壤水分温度电导率速测仪测定土壤含水率(体积含水率),并在试验处理的0、3、6、9、12 d及15 d时,测定对照组和处理组叶片的叶绿素荧光参数,并采集叶片测定渗透调节物质含量。采样时对应的土壤相对含水量见表1。

表1 不同处理条件下土壤相对含水量的变化

Table 1 Changes of soil relative water content under different treatment conditions during the experiment %

组别	0 d	3 d	6 d	9 d	12 d	15 d	%
对照组	84.83	85.13	83.82	82.68	83.26	84.38	
处理组	83.40	57.62	44.76	31.38	23.23	18.91	

1.3 叶绿素荧光参数测定

采用FluorCam荧光成像系统和数据采集软件FluorCam7于8:00—10:00测定叶绿素荧光参数^[12]。每一处理随机选择5株植株顶部伸展叶片测定叶绿素荧光参数值,取平均值。叶片测定部位使用叶夹遮光处理(暗适应)30 min后,打开叶夹,开启测量光得到初始荧光(F_0),再开启饱和脉冲光测得到最大荧光(F_m),得到原初光能潜在活性(F_v/F_0)、光化学最大量子产率(F_v/F_m)、非光化学猝灭(NPQ-Lss)、光化学猝灭(qL-Lss)、稳态光量子效率(QY-Lss)、荧光衰减率(Rfd-Lss)。

1.4 渗透调节物质含量的测定

参考高俊凤^[13]的方法,采用考马斯亮蓝G-250

染色法测定可溶性蛋白含量(SP),蒽酮比色法测定可溶性糖含量(SS),酸性茚三酮比色法测定脯氨酸含量(Pro)。

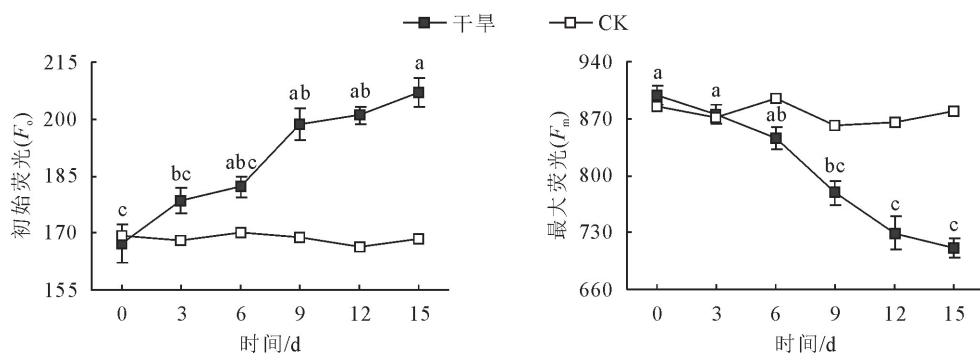
1.5 数据分析

采用IBM SPSS Statistics 23统计软件进行单因素方差分析,用Duncan法比较处理间的差异显著性,用Excel 2003绘图。

2 结果与分析

2.1 土壤干旱过程对裸果木叶片 F_o 和 F_m 的影响

F_o 是光系统II(PS II)反应中心完全开放时的荧光产量,其大小与叶绿素质量浓度有关,与光合作用的光化学反应无关^[14]。随着土壤水分含量的逐渐降低, F_o 呈现上升的趋势(图1)。干旱胁迫对裸果木幼苗的 F_o 产生了显著的影响,当干旱第9天(土壤相对含水量为31.38%)时, F_o 显著高于CK($P<0.05$),是CK的1.18倍,第15天(土壤相对含水量为18.91%)时, F_o 达到最大值,为CK的1.23倍。 F_m 表示当PS II反应中心完全关闭时的荧光产量,可反映通过PS II的电子传递情况^[15]。



注:不同小写字母表示差异显著。下同。

图1 土壤干旱过程中裸果木叶片 F_o 和 F_m 的变化

Fig. 1 Changes of F_o and F_m in *Gymnocarpos przewalskii* leaves during soil drought

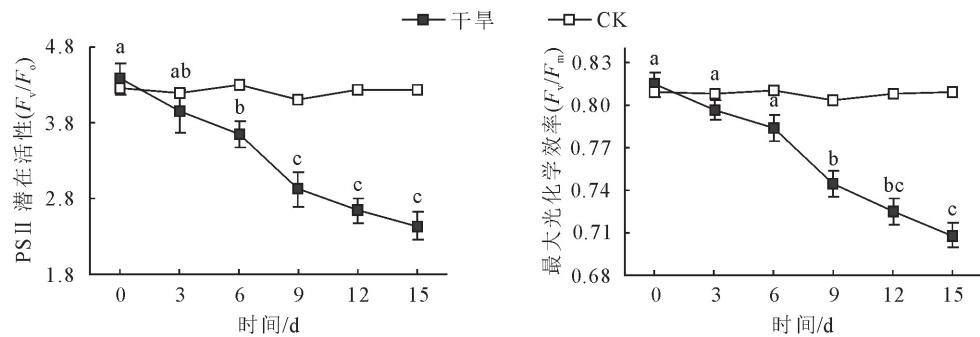


图2 土壤干旱过程中裸果木叶片 F_v/F_o 和 F_v/F_m 的变化

Fig. 2 Changes of F_v/F_o and F_v/F_m in *G. przewalskii* leaves during soil drought process

2.3 土壤干旱过程对裸果木叶片 NPQ-Lss 和 qL-Lss 的影响

NPQ-Lss 反映的是叶片光反应中心对天然色

素吸收过量光能后的热耗散的量^[16]。土壤干旱过程对裸果木幼苗叶片 NPQ-Lss 有显著影响。随着土壤水分含量的降低,裸果木幼苗的 NPQ-Lss 值呈

2.2 土壤干旱过程对裸果木叶片 F_v/F_o 和 F_v/F_m 的影响

F_v/F_o 代表 PS II 原初光能潜在活性。随着土壤干旱胁迫的加剧,裸果木幼苗 F_v/F_o 呈现下降的趋势(图2)。干旱胁迫在第6天(土壤相对含水量为44.76%)后, F_v/F_o 均显著低于CK($P<0.05$)。第9天(土壤相对含水量为31.38%)时降幅最大,为28.8%,9~15 d期间, F_v/F_o 降幅较小,但也显著低于第6天时的 F_v/F_o ($P<0.05$)。干旱胁迫第15天(土壤相对含水量为18.91%)时, F_v/F_o 达到最低,较CK下降了42.5%。 F_v/F_m 反映了当所有的PS II反应中心均处于开放态时的量子产量。随着土壤干旱程度的加剧, F_v/F_m 呈下降的趋势(图2),9 d时, F_v/F_m 显著低于CK($P<0.05$),是CK的0.95倍。

现显著升高趋势(图3),0~6 d 处理差异性不显著($P>0.05$),9 d(土壤相对含水量为31.38%)时差异性达显著水平($P<0.05$),15 d(土壤相对含水量为18.91%)时达到最大,较CK增加了56.8%。qL-Lss反映了植物光合活性的高低^[17]。随着土壤干旱胁迫的逐渐加剧,裸果木幼苗的qL-Lss值表现

为先升高后下降的趋势(图3)。干旱胁迫3 d(土壤相对含水量为57.62%)时的裸果木幼苗qL-Lss值显著提高($P<0.05$),且达到最大值,是CK的1.15倍。干旱胁迫第3天后,裸果木幼苗的qL-Lss值呈现下降的趋势,第6天的qL-Lss值也高于CK。

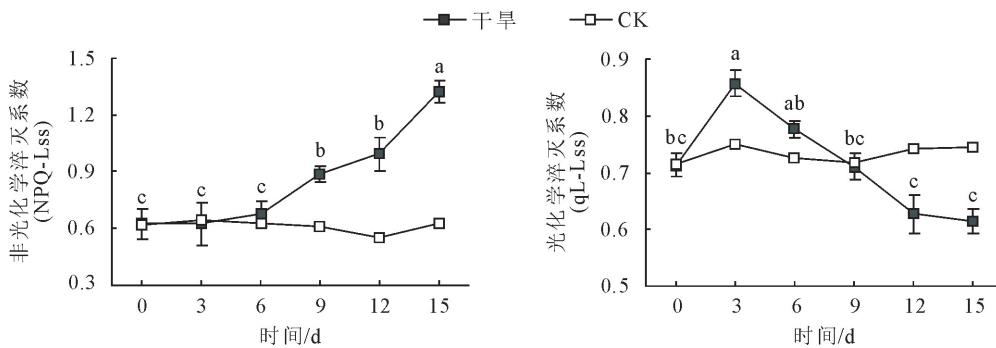


图3 土壤干旱过程中裸果木叶片NPQ-Lss和qL-Lss的变化

Fig. 3 Changes of NPQ-Lss and qL-Lss in *G. przewalskii* leaves during soil drought process

2.4 土壤干旱过程对裸果木叶片 QY-Lss 和 Rfd-Lss 的影响

QY-Lss 可以反映 PS II 光化学反应的状态。CK 的 QY-Lss 值基本稳定在 0.26 左右。随着土壤水分含量的降低, QY-Lss 值整体呈逐渐下降的趋势(图 4)。干旱处理第 9 天(土壤相对含水量为

31.38%)时,QY-Lss 值显著降低($P<0.05$),较 CK 降低了 0.06。荧光衰减率(Rfd-Lss)用于评估植物活力。裸果木叶片的 Rfd-Lss 在土壤相对含水量大于 31.38%,基本没变化,第 12 天(土壤相对含水量为 23.23%)时荧光衰减率才迅速下降(图 4),显著低于 CK($P<0.05$),与对照 CK 相比,降幅为 27.2%。

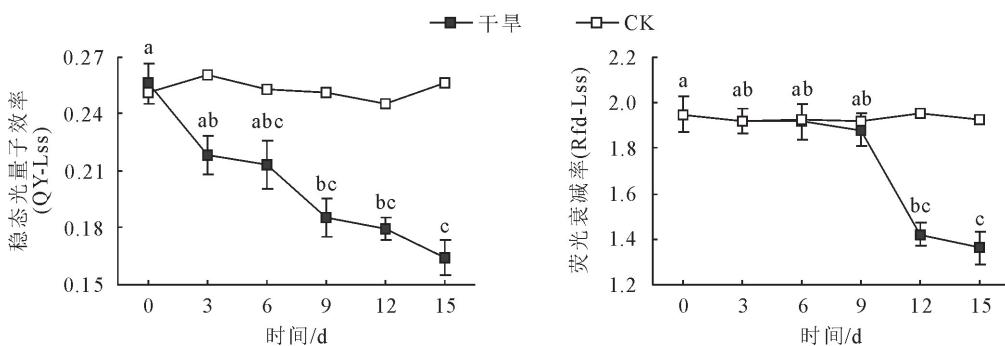


图4 土壤干旱过程中裸果木叶片QY-Lss和Rfd-Lss的变化

Fig. 4 Changes of QY-Lss and Rfd-Lss in *G. przewalskii* leaves during soil drought process

2.5 土壤干旱过程对裸果木叶片生理渗透性调节物质的影响

由图 5 可知,土壤干旱过程对裸果木幼苗叶片 Pro 有显著影响。随着土壤水分含量的降低,裸果木幼苗的 Pro 值呈现升高趋势,0~6 d 处理差异性不显著,9 d(土壤相对含水量为31.38%)时差异达到显著水平($P<0.05$)。15 d(土壤相对含水量为18.91%)时 Pro 值达到最大,较 CK 增加了 24.3%。裸果木在干旱胁迫 1~6 d 时,SP 含量下降,在干旱胁迫 6~15 d 时又上升(图 5)。干旱处理第 3 天(土壤相对含水量为 57.62%)时,SP 显著低于 CK ($P<0.05$),降幅为 17.7%。0~9 d,SP 显著低

CK($P<0.05$),第 6 天达到最低,较 CK 下降了 41.1%。随着土壤水分含量的逐渐降低,SS 呈现上升的趋势。干旱胁迫对裸果木幼苗的 SS 产生了显著的影响,15 d 时 F_s 显著高于 CK($P<0.05$),是 CK 的 1.3 倍。

3 结论与讨论

3.1 结论

随着干旱程度的增加, F_m 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 和 QY-Lss 随土壤相对含水量的降低持续下降, F_o 、NPQ-Lss 和 Rfd-Lss 随土壤相对含水量的降低呈上升趋势,qL-Lss 值表现为先升高后下降的趋势。

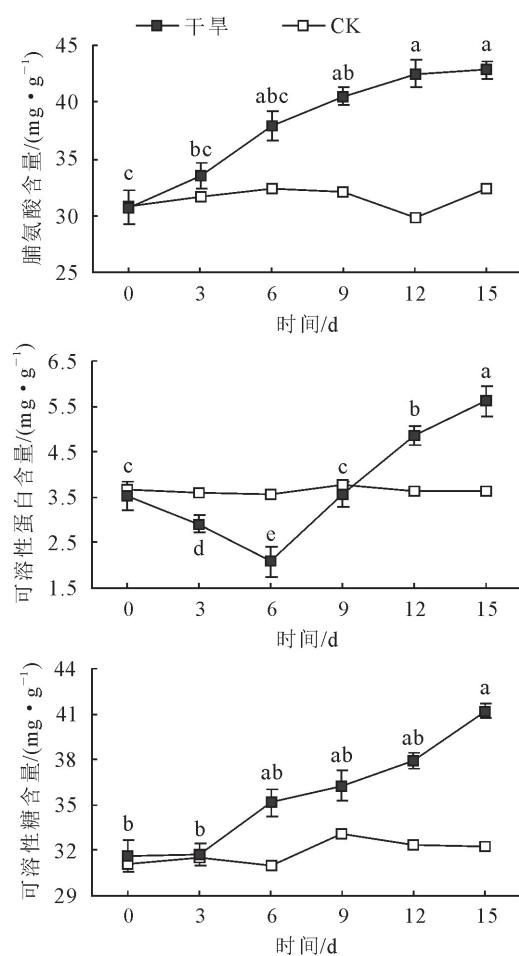


图5 土壤干旱过程中裸果木叶片 Pro、SP 和 SS 的变化

Fig. 5 Changes of Pro, SP and SS in *G. przewalskii* leaves during soil drought process

土壤相对含水量降低时,叶片PSⅡ反应中心的活性降低,光合作用的原初反应过程受抑制,但叶片通过显著提高NPQ-Lss,消耗过剩的光能来保护光合机构。

随着干旱程度的增加,Pro和SS含量显著积累,发挥了主要的渗透调节作用,提高了裸果木幼苗的抗旱性;土壤相对含水量降低时,SP含量呈先降后增的趋势,在干旱程度严重时,发挥渗透调节作用。

3.2 讨论

3.2.1 土壤干旱过程对叶片叶绿素荧光特性的影响 叶绿素荧光参数可以反映干旱条件下叶片对光能的吸收、传递和转换等,估测PSⅡ反应中心的受损程度^[18]。 F_v 常以度量色素吸收的能量中以热和荧光形式散失的能量,较低的土壤水分胁迫易造成植物PSⅡ反应中心不易逆转的破坏^[19-20]。本研究发现,在土壤相对含水量为31.38%时,裸果木幼苗叶片的 F_v 增加显著,说明该水分条件下,PSⅡ反应中心遭到明显的损伤。在土壤相对含水量大于31.38%时, F_v 与CK差异不显著,可能由于PSⅡ

反应中心中,色素吸收过剩光能,减少了反应中心伤害程度,以适应干旱胁迫,这与李得禄等^[21]的研究结果类似。土壤水分含量越低,裸果木幼苗 F_m 就越小,说明幼苗遭受的干旱胁迫程度越深,其PSⅡ的电子传递能力越弱^[22]。土壤相对含水量为31.38%时 F_m 显著下降,这可能是干旱胁迫使裸果木幼苗叶片PSⅡ反应中心活性降低,光合电子传递过程受到明显阻碍^[18]。

F_v/F_o 反映的是PSⅡ的潜在活性。在本研究中,随着干旱胁迫的增加 F_v/F_o 降低,说明干旱胁迫可使PSⅡ原初光化学活性受到抑制,PSⅡ活性中心受到损伤^[23]。 F_v/F_m 直接反映的是植物叶绿体PSⅡ最大潜在的光化学量子效率和利用率,是研究光抑制或各种环境胁迫对光合作用影响的重要指标^[24]。当 F_v/F_m 下降时,代表植物受到了胁迫,胁迫越重, F_v/F_m 越小。结果表明,裸果木在胁迫第9天时,受到的胁迫显著增加,并且随着土壤相对含水量的降低,胁迫程度也越来越重。本研究发现,随着土壤干旱胁迫的加重, F_v/F_o 、 F_v/F_m 都呈下降趋势,从胁迫程度上看,土壤相对含水量越低,裸果木幼苗的 F_v/F_o 、 F_v/F_m 值越小,表明叶片的潜在活力下降,其伤害部位可能位于PSⅡ氧化传递链或PSⅡ反应中心或PSⅡ原初电子受体^[25],这和柯裕州等^[26]在桑树上的研究结果相似。

非光化学猝灭(NPQ-Lss)反映了植物光反应中心对天然色素吸收过量光能后的热耗散量,间接反映了光合电子流向热耗散方向的传递速率^[27]。在干旱过程中,NPQ-Lss越来越高,说明植物能通过热耗散消耗掉过剩光能,避免光合机构受到破坏,是植物对水分环境适应的一种保护机制^[28]。光化学猝灭(qL-Lss)反映的是PSⅡ天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,在一定程度上光化学猝灭又反映了PSⅡ反应中心的开放程度。qL-Lss愈大,PSⅡ的电子传递活性愈大^[29]。本研究发现,随着土壤相对含水量的逐渐降低,NPQ-Lss显著增加,qL-Lss呈现先升后降的趋势,说明在干旱胁迫初期,裸果木幼苗叶片PSⅡ反应中心开放程度增大,有效利用光能进行光合作用的能力强;在裸果木幼苗叶片受到胁迫较强时,PSⅡ反应中心开放程度小,有效利用光合作用的能力减弱,这与杨玉珍等^[30]的研究结果相似。

稳态光量子效率(QY-Lss)可以反映PSⅡ光化学反应的状态。随着土壤干旱胁迫的加剧,QY-Lss整体呈下降趋势。综合分析表明,裸果木叶片的光能转化效率在土壤干旱过程中逐渐降低,QY-Lss在胁迫前9 d响应较后期更为敏感,说明在土壤相

对含水量小于31.38%时,对光能转化的抵制作用更明显,可能与 $qL-L_{ss}$ 的升高引起了用于光化学电子传递的光能份额的重新分配有关。

3.2.2 土壤干旱过程对叶片生理渗透性调节物质含量的影响 渗透调节是植物适应干旱胁迫的重要生理机制。脯氨酸作为植物在渗透胁迫下一种无毒的渗透调节剂,在细胞质内的大量积累,能够降低细胞的水势,避免细胞脱水,并在高渗环境中获取水分^[31]。正常情况下,植物体内游离脯氨酸的含量很低,但当植物受胁迫时,其脯氨酸水平明显增加,表明植物可以通过细胞内积累的溶质降低渗透势,以抵抗外界造成的渗透胁迫^[32]。本研究发现,当土壤相对含水量减少时,裸果木幼苗叶片中的脯氨酸含量显著积累,说明在水分亏缺条件下,叶片能够主动积累脯氨酸,增强抗旱性。

可溶性蛋白是植物体内重要的渗透调节物质,当植物受到干旱胁迫时,可通过积累可溶性蛋白来降低细胞渗透势,从而减小干旱对植物的伤害,可溶性蛋白积累量越大,植物抗旱性越强^[33]。本研究发现,随着干旱程度的加剧,裸果木叶片可溶性蛋白含量在干旱胁迫0~6 d时表现为下降,可认为干旱胁迫导致裸果木可溶性蛋白合成速率下降,但在干旱胁迫6~15 d,可溶性蛋白含量显著上升,可能是由于此时脯氨酸含量显著积累,增加蛋白质可溶性,减少可溶性蛋白的沉淀^[34]。或者干旱诱导了某些适应水分胁迫相关基因的表达,导致一些新蛋白的出现或某些蛋白量的增加^[35]。裸果木叶片的可溶性蛋白含量总体呈升高趋势,表明其在干旱过程中起到了渗透调节作用。

可溶性糖是植物光合作用的初产物,又是一类较为有效的渗透调节物质。可溶性糖含量在干旱胁迫下缓慢积累以维持细胞膨压,从而提高植物抗旱能力^[36]。本研究表明,可溶性糖含量随土壤相对含水量的降低而增加,干旱处理的可溶性糖的含量均高于对照,这可能与裸果木幼苗正常的生理代谢有关,说明干旱胁迫促进了可溶性糖的合成,通过发挥渗透调节作用,降低干旱胁迫的伤害。

参考文献:

- [1] 曹恭祥,刘新前,季蒙,等.干旱胁迫下9种沙区适生灌木的光响应特性研究[J].西北林学院学报,2021,36(4):18-25.
- [2] CAO G X, LIU X Q, JI M, et al. Light response characteristics of photosynthesis of nine sandy shrubs under drought stress [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2021, 36(4): 18-25. (in Chinese)
- [3] 魏振艳,黄海霞,欧阳尔乾,等.水盐胁迫对裸果木种子萌发的影响[J].干旱区研究,2018,35(6):1444-1449.
- [4] CHUN H C, LEE S, CHOI Y D, et al. Effects of drought stress on root morphology and spatial distribution of soybean and adzuki bean [J]. Journal of Integrative Agriculture, 2021, 20(10): 2639-2651.
- [5] 赵湘江,田昆,杨兰,等.茭草和芦苇叶片光合与荧光特性对土壤持续干旱的响应[J].亚热带植物科学,2015,44(3):181-187.
- [6] HONG Y C, WANG Z, LIU X, et al. Two chloroplast proteins negatively regulate plant drought resistance through separate pathways[J]. Plant Physiology, 2020, 182(2): 1007-1021.
- [7] 苏志豪,周晓兵,姜小龙,等.不同土壤水分条件下沙生柽柳(*Tamarix taklamakanensis*)的生理生化特征及适应性[J].干旱区研究,2021,38(1):198-206.
- [8] AIDIL A, DAI GO M, HITOSHI N, et al. Sago palm (; Rottb.) response to drought condition in terms of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence[J]. Plant Production Science, 2021, 24(1):65-72.
- [9] ZHANG Y J, GAO H, LI Y H, et al. Effect of water stress on photosynthesis, chlorophyll fluorescence parameters and water use efficiency of common reed in the Hexi Corridor[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2019, 66(4):556-563.
- [10] 王静,王海芳,花立民,等.珍稀濒危植物裸果木RAPD反应体系优化研究[J].草原与草坪,2012,32(1):7-11.
- [11] 孙宗国.PEG-6000模拟干旱胁迫下裸果木幼苗的生理响应[J].甘肃农业科技,2014,45(12):41-44.
- [12] RAO L Y, LI S Y, CUI X. Leaf morphology and chlorophyll fluorescence characteristics of mulberry seedlings under waterlogging stress. [J]. Scientific Reports, 2021, 11(1): 13379-13379
- [13] 高俊凤.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,2006:210.
- [14] 马梦茹.盐胁迫对黑果枸杞光合生理特性及生长的影响[D].西宁:青海大学,2018.
- [15] 郭春芳,孙云,唐玉海,等.水分胁迫对茶树叶片叶绿素荧光特性的影响[J].中国生态农业学报,2009,17(3):560-564.
- [16] 刘红晓,袁莲莲,刘楠,等.杜鹃红山茶(*Camellia changii* Ye)的扦插苗、嫁接苗和砧木的光合作用特征[J].生态环境学报,2013,22(6):996-1000.
- [17] 汤飞洋,金荷仙,唐宇力.不同程度干旱胁迫对4个杜鹃品种叶绿素荧光参数的影响[J].西北林学院学报,2017,32(5):64-68,108.
- [18] TANG F Y, JIN H X, TANG Y L. Effects of different drought stress on chlorophyll fluorescence of four *Rhododendron* cultivars[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2017, 32(5): 64-68,108. (in Chinese)
- [19] 吴敏,邓平,赵英,等.喀斯特干旱环境对青冈栎叶片生长及叶绿素荧光动力学参数的影响[J].应用生态学报,2019,30(12):4071-4081.
- [20] WU M, DENG P, ZHAO Y, et al. Effects of drought on leaf growth and chlorophyll fluorescence kinetics parameters in *Cyclobalanopsis glauca* seedlings of Karst areas[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(12): 4071-4081. (in Chinese)
- [21] 许小妍,李娟娟,张会慧,等.盐和淹水双重胁迫对3种丁香幼

- 苗叶片叶绿素荧光特性的影响[J].东北林业大学学报,2012,40(11):48-52.
- [20] 陈歆,刘贝贝,韩丙军,等.土壤水分胁迫对槟榔幼苗叶绿素荧光动力学参数的影响[J].热带作物学报,2012,33(2):230-237.
- [21] 李得禄,刘世增,康才周,等.水分胁迫下云杉属两种植物荧光参数特征研究[J].干旱区资源与环境,2015,29(6):117-121.
- [22] 杨会肖,廖焕琴,杨晓慧,等.土壤水肥胁迫对尾叶桉叶绿素荧光参数的影响[J].林业与环境科学,2018,34(3):1-5.
- [23] 白向历,孙世贤,刘明,等.玉米叶片光合生理与抗旱性关系研究[J].种子,2009,28(8):4-8.
- [24] RACHIDA N, MERYEME L, CHAHINEZ B, et al. Interactive effect of potassium and cadmium on growth, root morphology and chlorophyll a fluorescence in tomato plant[J]. Scientific reports, 2021, 11(1). 5384-5384.
- [25] 白杰,潘存德,胡安鸿,等.新疆 6 个核桃品种叶绿素荧光特征比较[J].西北林学院学报,2010,25(6):13-18.
BAI J, PAN C D, HU A H, et al. Comparison of chlorophyll fluorescence characteristics of six walnut varieties in Xinjiang [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2010, 25(6): 13-18. (in Chinese)
- [26] 柯裕州,周金星,卢楠,等.盐胁迫对桑树幼苗光合生理及叶绿素荧光特性的影响[J].林业科学研究,2009,22(2):200-206.
- [27] 周朝彬,宋于洋,王炳举,等.干旱胁迫对胡杨光合和叶绿素荧光参数的影响[J].西北林学院学报,2009,24(4):5-9.
ZHOU C B, SONG Y Y, WANG B J, et al. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Populus euphratica* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2009, 24(4): 5-9. (in Chinese)
- [28] 李灿,曾凤,赵阳阳,等.水涝胁迫对 4 种姜科植物叶绿素荧光参数的影响[J].热带农业科学,2019,39(2):45-50.
- [29] 段娜,贾玉奎,郝玉光,等.干旱胁迫对欧李叶绿素荧光特性的影响[J].西北林学院学报,2018,33(6):10-14.
DUAN N, JIA Y K, HAO Y G, et al. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence characteristics of *Cerasus humilis* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2018, 33(6): 10-14. (in Chinese)
- [30] 杨玉珍,陈刚,彭方仁.干旱胁迫对不同种源香椿主要叶绿素荧光参数的影响[J].东北林业大学学报,2010,38(7):49-51.
- [31] 闫海霞.黄顶菊对逆境适应性生理学机制研究[D].保定:河北农业大学,2015.
- [32] 孙存华,李扬,贺鸿雁,等.藜对干旱胁迫的生理生化反应[J].生态学报,2005,21(10):2556-2561.
- [33] 李瑞姣,岳春雷,李贺鹏,等.干旱胁迫对日本葵莲幼苗生理生化特性的影响[J].西北林学院学报,2018,33(2):56-61,103.
LI R J, YUE C L, LI H P, et al. Effects of drought stress on the physiological and biochemical characteristics of *Viburnum japonicum* seedlings [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2018, 33(2): 56-61, 103. (in Chinese)
- [34] 孔艳菊.皂角、君迁子和紫荆苗木对盐旱交叉胁迫反应的研究[D].泰安:山东农业大学,2007.
- [35] 孙存华,杜伟,徐新娜,等.干旱胁迫对藜叶片干旱诱导蛋白的影响[J].干旱区研究,2009,26(3):372-376.
- [36] 黄钰,刘代亿,李甜江,等.云油茶 5 个优良品种苗木抗旱性研究[J].西部林业科学,2017,46(2):144-149.
HUANG Y, LIU D Y, LI T J, et al. Study on drought resistance of five varieties of *Camellia oleifera* [J]. Journal of West China Forestry Science, 2017, 46(2): 144-149. (in Chinese)

(上接第 15 页)

- [30] 薛杨,陈毅青,刘宪钊,等.海南东北部 4 种典型人工林土壤化学性质研究[J].生态科学,2014,33(6):1142-1146.
- [31] 詹道华,陈祥泽,王小燕,等.海南乐东 3 种不同森林类型样地土壤化学性质分析[J].安徽农业科学,2018,46(12):127-130.
- [32] 李金凤,王槐岳,王小燕,等.海南万宁市 5 种不同森林植被土壤化学性质比较研究[J].热带林业,2018,46(2):22-25.
- [33] 李婷,张世熔,干文芝.成都平原土壤 pH 的时空分布特征及影响因素研究[J].四川农业大学学报,2006,24(3):313-318.
- [34] 王丽云,刘小金,徐大平,等.林木营养生长和生殖生长调控技术研究进展[J].世界林业研究,2019,32(6):6-12.
- [35] MONTESINOS D, VILLAR-S P, GARCÍA-F P, et al. Genders in Juniperus thurifera have different functional responses to variations in nutrient availability[J]. The New Phytologist, 2012, 193: 705-712.
- [36] 何松,薛雁文,宿少锋,等.海口市海防林不同类型森林土壤肥力差异分析[J].现代农业科技,2020(6):168-170.
- [37] 刘骄,黄义雄,叶功富,等.福建沿海主要防护林树种的生物量、凋落物及其对林下土壤养分的影响[J].水土保持研究,2011,18(1):146-152.
LIU J, HUANG Y X, YE G F, et al. Research on biomass and undergrowth soil nutrient of main tree species for shelterbelt along Fujian coastal area [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2011, 18(1): 146-152. (in Chinese)
- [38] WARDLE D A, BARDGETT R D, KLIRONOMOS J N, et al. Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. Science, 2004, 304: 1629-1633.
- [39] 陈凯,翟志军,王振宇,等.杉木纯林及杉木火力楠混交林林分结构及土壤养分分析[J].防护林科技,2018(8):1-4.
- [40] 叶功富,高伟,陈增鸿,等.滨海沙地主要优势树种凋落物热值与养分特征[J].东北林业大学学报,2014,42(8):57-60.
YE G F, GAO W, CHEN Z H, et al. Litter calorific value and nutrient characteristics of major dominant tree species in coastal sandy areas [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2014, 42(8): 57-60. (in Chinese)
- [41] RRANT A N, CHEN H Y H. Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2015, 34: 471-486.
- [42] GE J, WANG Y, XU W, et al. Latitudinal patterns and climatic drivers of leaf litter multiple nutrients in Chinese broad-leaved tree species: Does leaf habit matter[J]. Ecosystems, 2017, 20: 1124-1136.