

孟力力, 张俊, 闻婧. 干旱胁迫对彩叶草光合特性及叶片超微结构的影响[J]. 江苏农业学报, 2015, 31(1): 180-185.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2015.01.028

干旱胁迫对彩叶草光合特性及叶片超微结构的影响

孟力力¹, 张俊², 闻婧¹

(1. 江苏省农业科学院园艺研究所, 江苏 南京 210014; 2. 江苏省农业科学院蔬菜研究所, 江苏 南京 210014)

摘要: 通过盆栽试验对彩叶草设置4种水分梯度模拟干旱胁迫处理, 20 d后测量光合生理指标并观察叶片超微结构的变化。随着干旱胁迫程度的加深, 彩叶草株高、茎粗、最大叶面积都呈下降趋势; 净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)呈下降趋势, 胞间 CO_2 浓度(C_i)呈先降后升趋势, 水分利用率(WUE)、气孔限制值(L_s)呈先升后降趋势; 光补偿点(LCP)升高, 光饱和点(LSP)降低, 最大净光合速率(P_{max})和表现光量子效率(AQY)降低, 表明干旱胁迫对彩叶草光合系统造成了一定程度的损伤, 其光能利用效率下降, 出现光抑制现象。轻度和中度干旱胁迫下 P_n 降低是由气孔限制引起, 而在重度干旱胁迫下则由非气孔限制起主要作用。随着干旱胁迫程度的加深, 叶绿体结构逐渐受到破坏, 基粒片层和基质片层逐渐扭曲。至重度干旱胁迫时, 细胞膜边缘模糊甚至部分破裂消失, 出现大量嗜银颗粒; 淀粉粒变形糊化, 线粒体膜模糊。研究表明, 适度的干旱胁迫(土壤含水量为60%~65%)可提高彩叶草的水分利用率, 辅以适当遮阴可减轻光抑制, 提高光合速率。

关键词: 彩叶草; 干旱胁迫; 光合生理特性; 叶片超微结构

中图分类号: S682.360.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2015)01-0180-06

Changes of photosynthetic characteristics of *Coleus blumei* and mesophyll cell ultrastructure in response to drought stress

MENG Li-li¹, ZHANG Jun², WEN Jing¹

(1. Institute of Horticulture, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China; 2. Institute of Vegetable Crops, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract: Four levels of soil moisture treatments were applied to potted *Coleus blumei* to investigate the influence of drought stress on photosynthetic characteristics and ultrastructure of mesophyll cell. With the aggravation of drought stress, plant height, stem diameter and maximal leaf area reduced, net photosynthesis rate P_n , stomatal conductivity G_s and transpiration rate T_r dropped, intercellular CO_2 concentration C_i decreased at first and then increased, water use efficiency WUE and stomatal limitation L_s ascended firstly and then descended, light compensation points (LCP) increased, and light points and apparent quantum yield (AQY) dropped. The results indicated that a certain degree of damage to photosynthesis system was induced by drought stress, leading to the reduction of light use efficiency and photoinhibition of photosynthesis. Stomatal limitation played a leading role in the reduction of P_n under light or moderate drought stress which was caused by non-stomatal limitation under serious drought stress. As drought aggravated, chloroplast structures were gradually destroyed, and grana lamellae and stroma lamellae were contorted. Under severe drought stress, the edge of cell membrane got fuzzy, ruptured and disappeared, a large number of osmiophilic particles appeared, starch grains were out of shape, and mitochondrial membrane

got fuzzy. In summary, light drought stress (soil moisture 60%–65%) could enhance the WUE of *C. blumei*, and reduce photoinhibition and improve the photosynthetic rate when supplemented with shading.

Key words: *Coleus blumei*; drought stress; photosynthetic characteristic; mesophyll cell ultrastructure

收稿日期: 2014-06-05

基金项目: 江苏省农业科技自主创新基金项目[CX(12)5090]

作者简介: 孟力力(1982-), 女, 山西晋中人, 硕士, 助理研究员, 主要从事设施园艺特殊栽培研究。(Tel) 025-84392652; (E-mail) menglili90@163.com

彩叶草 (*Coleus blumei*) 原产于印度尼西亚,为唇形科鞘蕊花属多年生草本植物,叶对生,卵圆形,叶色丰富,花期夏秋季,圆锥花序,淡蓝或带白色,观赏价值高^[1-2]。彩叶草具有消毒杀菌作用^[2],可改善环境,是城市园林绿化中常用的观叶植物。

干旱是影响植物生长发育的重要环境因子之一,其危害程度在诸多非生物胁迫中占首位^[4-6]。干旱胁迫可引起叶片气孔关闭、细胞失水^[7-8],破坏植物体内的水分代谢^[9],使 Rubisco 降解和 Calvin 循环中酶活性下降^[10],导致光合器官损伤,从而抑制光合作用^[11-12]。遭遇干旱胁迫后,华山新麦草^[13]、黄栌^[14]、丹参^[15]的净光合速率下降;薄壳山核桃^[16]和绢毛委陵菜^[17]的细胞结构被破坏,叶绿体破坏溶解;大麦^[18]的线粒体外形及膜受到破坏,内嵴部分消失。

彩叶草生长茂盛,需要较多水分,持续干旱下,彩叶草叶片萎蔫,基部叶片加速老化,严重影响其生长和观赏价值。因此本研究拟采用盆栽种植方法,模拟不同程度的土壤水分状况,研究干旱胁迫对彩叶草光合生理特性和细胞超微结构的影响,探索其对于干旱环境的适应机理,为彩叶草的栽培应用及抗性品种选育提供科学依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

供试材料为彩叶草 (*C. blumei*) 品种红色天鹅绒,产自美国。

1.2 试验设计

试验于 2013 年 4~7 月江苏省农业科学院观光农业研究中心智能温室进行。4 月播种育苗,5 月中旬选取生长健壮、长势一致的幼苗移栽到塑料花盆中,塑料盆下直径 18 cm,上直径 28 cm,高 26 cm,每盆装基质(泥炭土:黄土:珍珠岩=2:2:1) 5 kg。每盆栽种 1 株,常规栽培管理。1 个月后进行干旱处理。2013 年 6 月初进行干旱胁迫,每盆充分灌溉,土壤水分自然消耗。试验共设 4 个土壤水分处理:(1)对照,土壤水分含量为田间最大持水量的 75%~80%;(2)轻度胁迫,土壤水分含量为田间最大持水量的 60%~65%;(3)中度胁迫,土壤水分含量为田间最大持水量的 45%~50%;(4)重度胁迫,土壤水分含量为田间最大持水量的 30%~35%。每处理 10 盆,每盆 1 株。每天 18:00 用称

重法补充消耗水分。胁迫持续 20 d 后进行各项指标测定。

1.3 测定指标和方法

1.3.1 彩叶草生长指标的测定 各处理随机选取 3 株,测量株高和茎的最大直径,便携式叶面积仪 YMJ-A(浙江托普仪器有限公司)测量最大叶面积。每个指标测定 3 次取其平均值。

1.3.2 光强-光合响应曲线的测定 每个处理随机选取 3 株,每株取 2 片健壮的成熟叶片,试验当天将要测定的彩叶草提前 1 h 时放到光下进行充分光适应。采用 CIRAS-2 便携式光合记录仪(美国 PP Systems 公司)测定。CO₂由钢瓶供气,浓度设置为 380 μmol/mol,大气温度为 25~30 ℃,相对湿度为 65%±5%,采用人工 LED 光源控制光合有效辐射强度(PAR)分别为 1 600 μmol/(m²·s)、1 400 μmol/(m²·s)、1 200 μmol/(m²·s)、1 000 μmol/(m²·s)、800 μmol/(m²·s)、600 μmol/(m²·s)、400 μmol/(m²·s)、300 μmol/(m²·s)、200 μmol/(m²·s)、150 μmol/(m²·s)、100 μmol/(m²·s)、50 μmol/(m²·s)、0 μmol/(m²·s) 13 个梯度下,每个光强梯度下测定 2 min。利用光合仪自动记录如下气体交换参数:净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)等,并计算气孔限制值 L_s ($L_s = 1 - C_i/C_r$,其中 C_r 为大气 CO₂ 浓度)^[19] 和水分利用效率 WUE ($WUE = P_n/T_r$)^[20]。绘制光强-光合响应曲线,求得光饱和点(LSP),并对曲线的初始部分进行线性回归,求得光补偿点(LCP)和表观光量子效率(AQY)。采用 Duncan 检验法对各处理间的差异显著性在 5% 水平上进行检验。

1.3.3 叶片细胞透射电镜观察 取对照组和处理组相同部位叶龄一致的叶片,避开主脉,用双面锋利刀片切割成 1 mm×2 mm 大小,迅速投入到 4% 戊二醛溶液中,利用针筒反复抽气使叶片沉入底部,固定 24 h 后,用 0.1 mol/L 的磷酸缓冲液冲洗 3 次,每次 15 min。再用 1% 锇酸固定 3 h,去离子水漂洗 3 次,每次 15 min。丙酮脱水 20 min,再用环氧树脂包埋、聚合、切片、染色,在 HitachiH-7650 透射电子显微镜(日立高新技术公司)下观察并照相。

2 结果

2.1 干旱胁迫对彩叶草生长指标的影响

由表 1 可以看出,轻度胁迫对彩叶草的生长影响较小,与对照相比差异未达到显著水平;彩叶草株高、茎粗和最大叶面积均随着干旱胁迫程度的加深呈现显著下降趋势($P<0.05$),中度、重度胁迫后彩叶草的株高、茎粗和最大叶面积分别比对照下降 26.25%、39.84%、30.77% 和 50.76%、39.04%、56.94%。

2.2 干旱胁迫对彩叶草气体交换参数的影响

干旱影响植物的首要环节便是光合作用。干旱对彩叶草气体交换参数的影响如表 2 所示,随着干旱胁迫程度的加深, P_n 、 G_s 、 T_r 均呈下降趋势,在中度、重度胁迫下达到显著水平($P<0.05$)。重度胁迫下的 P_n 为 $2.67 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,仅为对照的

表 2 不同水分处理对彩叶草叶片气体交换参数的影响

Table 2 Effect of drought stress on gas-exchange parameters in *C. blumei*

处理	净光合速率(P_n) [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	气孔导度(G_s) [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	胞间 CO_2 浓度(C_i) ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	蒸腾速率(T_r) [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	水分利用率(WUE) ($\mu\text{mol}/\text{mmol}$)	气孔限制值 (L_s)
对照	9.17±0.06a	315.33±7.09a	346.33±3.21a	4.91±0.06a	1.87±0.04b	0.09±0.01c
轻度胁迫	7.11±0.30ab	245.33±12.22ab	300.67±3.51ab	3.50±0.07ab	2.03±0.08b	0.20±0.02b
中度胁迫	4.50±0.26bc	205.61±8.02c	286.01±8.54bc	1.85±0.09c	2.44±0.21a	0.25±0.02a
重度胁迫	2.67±0.15d	126.54±8.02d	356.67±6.43a	1.01±0.03d	1.39±0.18c	0.06±0.02c

同列数值后不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

2.3 干旱胁迫对彩叶草叶片光强-光合响应曲线的影响

利用光强-光合响应曲线可对干旱胁迫下彩叶草的光合作用状态作进一步分析。由图 1 可见,在土壤水分轻度和中度胁迫下,彩叶草叶片光合速率的光响应过程与对照基本相同,即在有效辐射强度 $PAR<800$ 时, P_n 随着 PAR 的增强而明显升高,尤其在 $PAR<200$ 的范围内基本呈直线增加;当 $PAR \geq 800$ 时,对照的 P_n 随着 PAR 的增强呈缓慢增加趋势,干旱胁迫的 P_n 则呈下降趋势。土壤干旱胁迫越严重,彩叶草叶片的 P_n 越低, PAR 为 $1000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,轻度、中度、重度胁迫 3 个处理下的 P_n 分别比对照降低了 15.16%、40.52%、74.71%,表明土壤干旱胁迫加剧导致彩叶草叶片光合生产力明显下降。

表 3 为通过对光强响应曲线进行直线回归求得的干旱胁迫下的光合参数。可以看出,随着土壤干旱胁迫加剧,光补偿点 LCP 呈升高趋势,在中度胁迫时与对照差异达到显著水平($P<0.05$);光饱和点 LSP 随着干

旱胁迫加剧而逐渐降低,各处理之间及处理与对照间的差异均达到显著水平($P<0.05$);最大光合速率 P_{max} 呈下降趋势,各处理之间及处理与对照间达到显著水平($P<0.05$)。表观光量子效率 AQY 下降,各处理之间及处理与对照间达到显著水平($P<0.05$)。与对照相比,3 种干旱胁迫处理下的 LCP 分别增加 33.24%、70.74% 和 113.92%, LSP 分别降低 17.50%、41.59% 和 65.26%, P_{max} 分别降低 19.72%、46.34% 和 78.02%, AQY 分别降低 15.16%、40.52% 和 74.71%。

表 1 干旱胁迫下彩叶草生长指标的变化

Table 1 Growth parameters of *Coleus blumei* under drought stress

处理	株高 (cm)	茎粗 (cm)	最大叶面积 (cm^2)
对照	31.50±0.88a	6.50±0.34a	144.80±23.62a
轻度胁迫	29.05±0.69ab	5.80±0.47ab	136.55±18.71a
中度胁迫	25.23±0.81b	4.50±0.53bc	88.27±19.43b
重度胁迫	18.95±0.76c	3.20±0.35d	62.35±21.06c

同列数值后不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

2.4 干旱胁迫对彩叶草叶片细胞超微结构的影响

正常水分供应下,彩叶草叶片的叶肉细胞饱满,细胞壁圆滑,叶绿体呈现椭圆形,结构规则,紧贴细胞壁;基粒类囊体小,基质片层整齐;淀粉粒大小均匀,呈现蚕蛹型,边缘清晰;线粒体内嵴小而少,细胞质浓(图 2A、2B、2C)。轻度干旱胁迫下,叶肉细胞较饱满,个别叶绿体部分脱离细胞壁,绝大多数仍靠细胞壁,细胞壁稍厚;基粒类囊体部分膨胀,基质片层略扭曲,局部结构变模糊,出现点状嗜银颗粒;淀

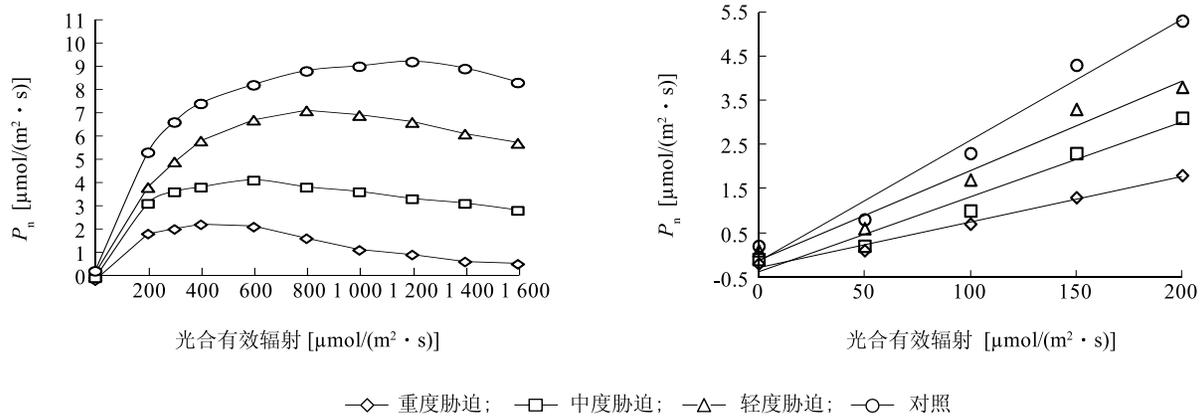


图1 彩叶草叶片净光合速率的光响应过程

Fig. 1 Light response of net photosynthetic rate (P_n) for *C. blumei* leaves

表3 干旱胁迫下彩叶草叶片光强-光合响应曲线参数值的变化

Table 3 Changes of parameters of light response of *C. blumei* leaves under drought stress

处理	光补偿点(LCP) [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	光饱和点(LSP) [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	最大光合速率(P_{\max}) [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	表观光量子效率(AQY) (mol/mol)
对照	35.2±1.8c	1183±107a	9.28±0.71a	0.0343±0.0014a
轻度胁迫	46.9±2.1c	976±88b	7.45±0.57b	0.0291±0.0010ab
中度胁迫	60.1±2.8b	691±103c	4.98±0.61c	0.0204±0.0018c
重度胁迫	75.3±3.5a	411±69d	2.04±0.83d	0.0089±0.0020d

同列数值后不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。

粉粒变化不大;部分线粒体内嵴模糊、细胞质变浅(图2D、2E、2F)。中度干旱胁迫下,叶肉细胞出现质壁分离,内膜清楚但外膜变模糊,细胞壁增厚;基粒类囊体变少,大小不均匀,基质片层明显扭曲,分布不均匀,部分模糊;淀粉粒变形,部分边缘模糊,嗜银颗粒增多;线粒体内嵴和外膜模糊(图2G、2H、2I)。重度干旱胁迫下,叶绿体膜部分断裂,叶绿体结构溶解;基粒类囊体减少,部分消失,基质片层模糊消失;淀粉粒畸形,边缘模糊,出现大量嗜银颗粒;线粒体膨大部分破裂,内含物流出(图2J、2K、2L)。

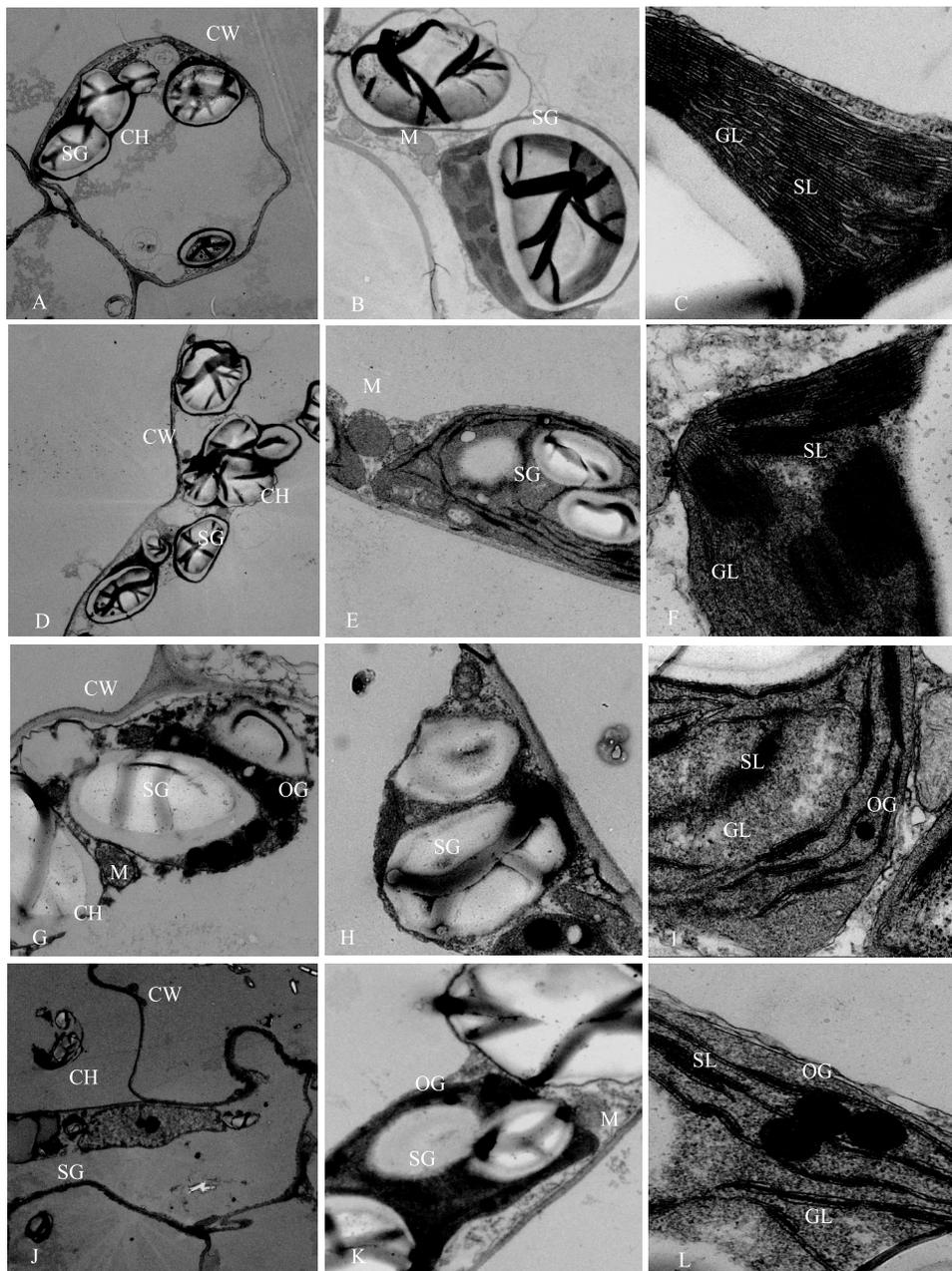
3 讨论

植株的整体生长状况是其对外界胁迫尤其是干旱胁迫的综合反映,也是评价胁迫程度和植株抗旱能力的重要指标^[21]。本研究发现彩叶草叶片的生长指标株高、茎粗、最大叶面积对土壤中度、重度干旱胁迫比较敏感,土壤轻度干旱胁迫下变化不显著。

植物生长的关键生理活动为光合作用,其强弱可反映植物的生长势和抗旱性。已有研究表明,植株对周围环境因子的变化越敏感,植株细胞超微结构的变化越明显、越剧烈^[22]。作为细胞内承担能量

转换代谢的细胞器,叶绿体和线粒体的状态可表示新陈代谢的程度^[23]。本研究中,随着干旱胁迫程度的加深,彩叶草叶肉细胞中的叶绿体和线粒体的超微结构均发生变化,同时光合生理指标也相应变化。轻度和中度胁迫下,叶绿体基粒片层和基质片层部分扭曲、边缘略模糊,基质变稀,出现嗜银颗粒,此时叶片气孔导度 C_i 、净光合速率 P_n 、蒸腾速率 T_r 显著下降,证明气孔关闭导致进入叶片的 CO_2 减少,影响植株的光合作用。因此气孔限制是造成光合下降的主要原因。重度胁迫下,叶绿体部分消失,出现大量嗜银颗粒,此时气孔导度 C_i 上升,气孔限制值 L_s 下降,光合速率降低原因由气孔限制为主变为非气孔限制为主;叶绿体结构受到破坏引起光抑制或光破坏^[24-25]。这与前人对银水牛果^[26]、华山新麦草^[13]和绢毛委陵菜^[27]的研究结论一致。

光补偿点 LCP 作为反映植物需光特性的指标之一,可以表征光合作用对弱光利用程度的高低,即光补偿点越高,意味着植物光合作用对弱光的利用程度越低^[14]。随着土壤干旱胁迫程度的加深,彩叶草光合作用的 LCP 显著增加,降低了光合作用对弱光的利用程度。光饱和点 LSP 可反映植物对强光的适应



A ~ C: 对照的叶肉细胞; D ~ E: 轻度胁迫的叶肉细胞; F ~ H: 中度胁迫的叶肉细胞; I ~ J: 重度胁迫的叶肉细胞。CH: 叶绿体; CW: 细胞壁; GL: 基粒片层; M: 线粒体; OG: 嗜铁颗粒; SG: 淀粉粒; SL: 基质片层。

图 2 干旱对彩叶草叶片细胞超微结构的影响

Fig. 2 Effects of drought stress on cell ultra-structure of *C. blumei* leaves

能力^[28], 即光饱和点越高, 植物对强光的适应越好。随着土壤干旱胁迫程度的加深, 彩叶草光合作用的 *LSP* 显著下降, 表明强光下产生了光抑制。光量子效率 *AQY* 是反映植物光合作用对弱光的吸收和转化利用效率的指标^[29]。本研究中, 彩叶草的 *AQY* 随着干旱胁迫程度的加深呈下降趋势, 表明彩叶草光合作用

对弱光的光能吸收和转换利用效率减弱, 而且随着干旱胁迫程度的加深而降低明显。随着干旱胁迫程度的加深, 光补偿点升高, 光饱和点、最大净光合速率和表观量子效率下降, 光抑制现象加重。

综上所述, 适度的干旱胁迫可以提高叶片水分利用效率, 从效益最大化的角度来说, 彩叶草适宜的

土壤水分应在轻度胁迫(土壤含水量为60%~65%)范围。彩叶草的正常光饱和点 LSP 在 $1\ 100\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右,而在夏天晴天的光合有效辐射大多在 $1\ 600\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以上,远超过其饱和点,所以可适当遮阴或将彩叶草栽培于稀疏的林下,以减轻光抑制,降低叶片温度和蒸腾速率,从而提高光合速率和水分利用效率。

参考文献:

- [1] 韦金河,孟力力,闻婧,等. 氮磷钾配方施肥对彩叶草生长发育的影响[J]. 江苏农业学报, 2013, 28(6): 1398-1402.
- [2] 周厚高,游天建,王文通,等. 彩叶草的品种分类与园林应用[J]. 广东园林, 2011(3): 57-61.
- [3] 刘洋,王飞,田治国,等. 8种园林草本植物挥发性物质的抑菌效果研究[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版, 2009, 37(3): 141-145.
- [4] 靳容,张爱君,史新敏,等. 干旱胁迫下钾对甘薯幼苗光合特性及根系活力的影响[J]. 江苏农业学报, 2014, 30(5): 992-996.
- [5] 李鹏,刘济明,颜强,等. 干旱胁迫对小蓬竹繁殖和某些生理特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(8): 181-184.
- [6] 王华华,黄俊骏,杨丽丹. 大豆幼苗中抗坏血酸和谷胱甘肽对干旱胁迫的生理响应[J]. 江苏农业科学, 2014, 42(5): 86-88.
- [7] CORNIC G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture—not by affecting ATP synthesis[J]. Trends in Plant Science, 2000, 5(5): 187-188.
- [8] SHANGGUAN Z P, SHAO M A, DYCKMANS J. Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat[J]. Environmental and Experimental Botany, 2000, 44(2): 141-149.
- [9] RANJBARFORDOEI A, SAMSON R, LEMEURE R, et al. Effects of osmotic drought stress induced by a combination of NaCl and polyethylene glycol on leaf water status, photosynthetic gas exchange, and water use efficiency of *Pistacia khinjuk* and *P. mutica* [J]. Photosynthetica, 2002, 40(2): 165-169.
- [10] FLEXAS J, MEDRANO H. Drought inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitation revisited[J]. Annals of Botany, 2002, 89: 183-189.
- [11] 徐大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241.
- [12] GUO W, LI B, HUANG Y, et al. Effects of different water stresses on eco-physiological characteristics of *Hippophae rhamnoides* seedlings[J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 45(10): 1238-1244.
- [13] 李倩,王明,王雯雯,等. 华山新麦草光合特性对干旱胁迫的响应[J]. 生态学报, 2012, 32(13): 4278-4284.
- [14] 刘刚,张光灿,刘霞. 土壤干旱胁迫对黄栌叶片光合作用的影响[J]. 应用生态学报, 2010(7): 1697-1701.
- [15] 罗明华,胡进耀,吴庆贵,等. 干旱胁迫对丹参叶片气体交换和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(3): 619-623.
- [16] 刘广勤,朱海军,周蓓蓓,等. 旱涝胁迫对薄壳山核桃光合特性和叶绿体超微结构的影响[J]. 江苏农业学报, 2013, 28(6): 1429-1433.
- [17] 吴建慧,郭瑶,崔艳桃. 水分胁迫对绢毛委陵菜叶绿体超微结构及光合生理因子的影响[J]. 草业科学, 2012, 29(3): 434-439.
- [18] 陈健辉,李荣华,郭培国,等. 干旱胁迫对不同耐旱性大麦品种叶片超微结构的影响[J]. 植物学报, 2011, 46(1): 28-36.
- [19] BERRY J A, DOWNTON W J S. Environmental regulation of photosynthesis[J]. Photosynthesis, 1982, 2: 263-343.
- [20] NIJS I, FERRIS R, BLUM H, et al. Stomatal regulation in a changing climate: a field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO₂ enrichment (FACE)[J]. Plant, Cell & Environment, 1997, 20(8): 1041-1050.
- [21] LEVITT J. Responses of plants to environmental stresses. Volume II. Water, radiation, salt, and other stresses [M]. New York: Academic Press, 1980: 607.
- [22] KRATSCHE H A, WISE R R. The ultrastructure of chilling stress [J]. Plant, Cell & Environment, 2000, 23(4): 337-350.
- [23] SIMOVA-STOILOVA L, VASEVA I, GRIGOROVA B, et al. Proteolytic activity and cysteine protease expression in wheat leaves under severe soil drought and recovery[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48(2): 200-206.
- [24] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345.
- [25] AKHKHA A, BOUTRAA T, ALHEJELY A. The rates of photosynthesis, chlorophyll content, dark respiration, proline and abscisic acid (ABA) in wheat (*Triticum durum*) under water deficit conditions[J]. International Journal of Agriculture and Biology, 2011, 13(2): 215-221.
- [26] 陈静,秦景,贺康宁,等. 水分胁迫对银水牛果生长及光合气体交换参数的影响[J]. 西北植物学报, 2009, 29(8): 1649-1655.
- [27] 吴建慧,郭瑶,崔艳桃. 自然失水胁迫对绢毛委陵菜叶片超微结构的影响[J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(11): 53-55.
- [28] 张其德,卢从明,匡廷云. 大气 CO₂ 浓度升高对光合作用的影响[J]. 植物学通报, 1992, 9(4): 18-23.
- [29] LLUSIÀ J, PÑUELAS J, MUNNÉ-BOSCH S. Sustained accumulation of methyl salicylate alters antioxidant protection and reduces tolerance of holm oak to heat stress [J]. Physiologia Plantarum, 2005, 124(3): 353-361.

(责任编辑:孙宁)