

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2018-0691

张景波, 张金鑫, 卢琦, 辛智鸣, 李新乐, 刘庆新, 李宏亮. 乌兰布和沙漠油蒿叶片 PSII 叶绿素荧光动力学参数及其光响应曲线动态变化. 草业科学, 2019, 36(3): 713-719.

ZHANG J B, ZHANG J X, LU Q, XIN Z M, LI X L, LIU Q X, LI H L. Dynamic changes of leaf parameters of PS II fluorescence kinetics and fast photosynthetic response curves in *Artemisia ordosica*. Pratacultural Science, 2019, 36(3): 713-719.

乌兰布和沙漠油蒿叶片 PS II 叶绿素荧光动力学参数及其光响应曲线动态

张景波^{1,2}, 张金鑫³, 卢琦¹, 辛智鸣², 李新乐², 刘庆新⁴, 李宏亮⁵

(1. 中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091; 2. 中国林业科学研究院沙漠林业实验中心, 内蒙古磴口 015200;
3. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 4. 中国林业科学研究院, 北京 100091;
5. 通辽市水务建设投资集团有限公司, 内蒙古通辽 028000)

摘要: 本研究以内蒙古磴口原生油蒿 (*Artemisia ordosica*) 为对象, 分析了 7-9 月生长期油蒿比叶面积、叶片氮含量、叶片 PS II 荧光动力学参数及快速光响应曲线光合生理指标动态变化。结果表明, 油蒿比叶面积 (specific leaf area, SLA) 在 8 月达到最大值, 9 月显著降低 ($P < 0.05$), 叶氮含量 (N_{mass}) 呈现相反的变化趋势; 油蒿的初始荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m) 以及最大光化学效率 (F_v/F_m) 在保持相对稳定; 光下最小荧光产量 (F_0') 和最大荧光产量 (F_m') 以 8 月最高, 9 月显著下降 ($P < 0.05$); 光合电子传递量子效率 ($\Phi_{\text{PS II}}$) 及光化学猝灭 (qP) 随着光强的增加而降低, 非光化学猝灭 (NPQ) 和光合电子传递速率 (ETR) 随光强的增加而增加; 同光强作用下, 油蒿叶片 ETR 和 NPQ 以 9 月最高, 而 8 月最低。表明油蒿叶片具有相对较高的光能捕获和光抑制自我保护能力。

关键词: 油蒿; 比叶面积; 叶氮含量; 叶绿素荧光参数; 快速光响应曲线

中图分类号: S288; S311 文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2019)03-0713-07

Dynamic changes of leaf parameters of PS II fluorescence kinetics and fast photosynthetic response curves in *Artemisia ordosica*

ZHANG Jingbo^{1,2}, ZHANG Jinxin³, LU Qi¹, XIN Zhiming², LI Xinle², LIU Qingxin⁴, LI Hongliang⁵

(1. Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

2. Experimental Center of Desert Forestry, Chinese Academy of Forestry, Dengkou 015200, Inner Mongolia, China;

3. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

4. Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

5. Water Construction Investment Group Co., Ltd. of Tongliao, Tongliao 028000, Inner Mongolia, China)

Abstract: To explore the mechanisms of adaptive physiological and ecological responses of *Artemisia ordosica* to desert environments, the dynamic changes of the specific leaf area (SLA), leaf nitrogen content (N_{mass}), photosynthetic physiological parameters of PS II fluorescence kinetics, and fast photosynthetic response curves of *A. ordosica* during growth periods were analyzed. The results showed that SLA was the highest in August, but decreased significantly in September ($P < 0.05$), and N_{mass} showed the opposite tendency. The initial fluorescence (F_0), maximum fluorescence (F_m), and maximum

收稿日期: 2018-12-17 接受日期: 2018-03-18

基金项目: 国家自然科学基金青年科学基金 (31400620); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金 (CAFYBB2014QB029、CAFYBB2016SY005)

第一作者: 张景波 (1982-), 男, 内蒙古呼伦贝尔人, 高级工程师, 在读博士生, 研究方向为沙旱生植物生理生态方面研究。

E-mail: nmzhangjb@126.com

通信作者: 卢琦 (1963-), 男, 河南南阳人, 研究员, 博导, 博士, 研究方向为荒漠化防治。E-mail: luqi@caf.ac.cn

photochemistry efficiency (F_v/F_m) of *A. ordosica* maintained relatively stable values throughout the growth periods. The minimum fluorescence yield (F_o') and maximum fluorescence yield (F_m') under stabilization light varied significantly in different growth stages, with the highest values recorded in August and the lowest in September ($P < 0.05$). The photosynthetic electron transfer quantum efficiency ($\Phi_{PS II}$) and photochemistry quenching (qP) decreased with the increase of light intensity, while the non-photochemical quenching (NPQ) and photosynthetic electron transfer rate (ETR) showed the opposite trend. The ETR and NPQ of the *A. ordosica* leaves were the highest in September and the lowest in August under the same light intensity. The results indicated that the leaves of *A. ordosica* had a high ability to regulate light capture and resist photoinhibition as an adaptation to light environmental changes.

Keywords: *Artemisia ordosica*; specific leaf area; leaf nitrogen content; chlorophyll fluorescence parameters; rapid light-response curve

Corresponding author: LU Qi Email: luqi@caf.ac.cn

油蒿 (*Artemisia ordosica*) 为菊科蒿属龙蒿亚属低矮半灌木植物, 株高 50~100 cm, 无明显主茎, 多分枝, 具有抗风力侵蚀、耐干旱、贫瘠等特性^[1]。油蒿生态适应能力强, 在我国西北地区半荒漠、荒漠草原和典型草原等植被类型地带都有分布^[2-3], 是我国西北沙地分布最广的建群种, 在沙漠及沙地的植被恢复中起着重要的作用^[4-5]。干旱贫瘠是荒漠区最主要的特征, 直接影响着植物物种的多样性及分布^[6-7]。油蒿的深根、低矮及结实多等表型特征是长期对荒漠逆境适应的结果^[8]。光合作用是植物获取能量的唯一生物途径, 也是植物生理代谢过程能量需求的主要来源, 是植物能够生存并完成生活史的基础。油蒿适生的荒漠生境具有降水少、光照强、蒸发量大、昼夜温差大等特点, 油蒿在长期进化过程中也形成了独特的光合生理生态适应机制。

叶绿素荧光参数主要反映植物对光能的吸收、转化、利用与分配, 可以实时反映植物叶片中光化学反应活性及其自我保护能力^[9-10]。利用叶绿素荧光参数, 可探测植物叶片光合器官的功能以及探明光合机构受影响的部位等^[11-12], 是研究植物与环境适应性的重要手段^[13-16], 已被广泛应用于植物引种驯化与栽培管理^[17-18]、植物响应逆境的表型可塑性反应^[19]等方面的基础研究。基于此, 本研究利用叶绿素荧光分析技术, 对乌兰布和沙漠地区不同生长季油蒿的生长特征、生态适应性以及叶绿素荧光动力学参数等变化进行原位测定, 并分析植株生长特征、环境因子与叶绿素荧光参数的相关性, 以期草原植被生态恢复提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

试验地位于内蒙古磴口荒漠生态系统定位站 (40°24' N, 106°43' E), 地处河套平原和蒙古高原的乌兰布和沙漠之间交界处。该区多年平均气温 8.84 °C, 多年平均降水量 147 mm, 6-9 月降水量占多年平均的 77.5% (1983-2012 年)。多年平均蒸发量为 2 381 mm。土壤类型为风沙土和灰棕漠土。植物群落主要由油蒿组成, 还有其他耐旱物种, 如半灌木唐古特白刺 (*Nitraria tangutorum*), 多年生草本沙鞭 (*Psammochloa villosa*), 一年生生物种沙蓬 (*Agriophyllum arenarium*) 和蒙古虫实 (*Corispermum mongolicum*) 等。

1.2 样地选择

在油蒿群落研究地设置 3 个 10 m × 10 m 的样方, 每个样区随机选择 1 个灌丛沙堆作为研究对象。

1.3 叶绿素荧光动力学参数测定

利用 Li-6400 便携式光合测定系统 (LiCor Environmental Sciences, Lincoln, NE, USA)、荧光叶室 (Li-6400-40) 以及多相脉冲 (multiphase flash) 技术对油蒿叶片叶绿素荧光参数和快速光响应曲线进行了测定。测定叶绿素荧光动力学参数时, 于 04:00-06:00 在弱光下测定初始荧光 (F_o), 然后利用 $2\ 800\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 光强进行饱和和脉冲光处理, 得到黑暗中的最大荧光 (F_m)。经充分暗适应后, 由选定模式下系统自动计算 PS II 的最大光化学效率 (F_v/F_m)、表观电子传递速率 (ETR)、有效量子产量 ($\Phi_{PS II}$)、光化学淬灭系数 (qP)、非光化学淬灭系

数 qN 、 NPQ 等参数。

利用多相脉冲技术测定沙蒿叶片的荧光光合响应曲线，选择油蒿完全展开叶，将叶室内叶片暴露在不同光强梯度 (photosynthetic photon flux density, PPF) [0、5、10、20、30、40、50、100、200、500、1 000、1 500、2 000 $\mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$] 下 (蓝光占 10%)。CO₂ 浓度为 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ，温度控制在 27 °C，最大光合有效光量子流密度 (Flow) 为 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ ，缓变率为 30%，调制频率为 20 kHz，平均滤波频率为 50 Hz。

1.4 比叶面积测定

将测量完光合的叶片摘下并带回实验室，用方正 U300 扫描仪扫描叶片，利用 Ipp 6.0 图像分析软件计算叶片的叶面积 (leaf area, LA)；将该叶片放入恒温箱，在 105 °C 处理 30 min 后，60 °C 条件下处理 48 h，保证叶片完全干燥，称量叶片干重 (leaf dry weight, W)。然后计算比叶面积 (specific leaf area, SLA)。

$$SLA = LA/W。$$

1.5 叶氮含量测定

采集每株植物叶片 3~5 片，于 105 °C 下杀青 10 min，70 °C 下烘干至恒重。将叶片粉碎后过 0.2 mm 的筛子。采用 vario MACRO cube 元素分析仪 (Elementar Company, Germany) 测量叶氮 (N_{mass}) 含量。

1.6 数据分析

采用 SPSS 统计分析软件包 (SPSS22.0 for windows, Chicago, USA) 对油蒿生长季不同生长阶

段的叶绿素荧光动力学参数进行方差分析，多重比较采用 LSD 法，显著性水平为 $P < 0.05$ 。所有结果为 3 次重复数据的均值。

2 结果与分析

2.1 生长期油蒿比叶面积与叶氮含量动态

7-9 月为油蒿关键生长期。试验结果显示，油蒿 SLA 在 8 月最大，显著大于 9 月 ($P < 0.05$)，为 9 月的 1.23 倍 (图 1A)，而 8 月油蒿的 N_{mass} 则最低，显著低于 7 和 9 月 ($P < 0.05$)，为 9 月的 77.4%，7 月与 9 月植株叶片 N_{mass} 相当 (图 1B)。

2.2 油蒿生长期叶绿素荧光动力学参数动态

油蒿叶绿素初始荧光 F_0 在整个生长期无明显变化，即光系统 II 反应中心处于完全开放时的荧光产量保持稳定 (图 2A)。但油蒿光下最小荧光 F_0' 在 8 月达到峰值；到 9 月，随着气温下降， F_0' 降至最低值，为 8 月的 43.13% ($P < 0.05$) (图 2B)。

油蒿最大荧光产量 F_m' 在生长期内无明显变化 (图 2C)。但光下实际最大荧光产量 F_m' 的生长期不同阶段存在显著变化，出现先升后降的趋势，7-8 月丰雨期，叶绿素最大荧光产量短期内快速增加，由 7 月的 160.0 达到 8 月的 294.1，进入 9 月后 F_m' 骤降至 136.7，仅为 8 月峰值的 46.5% ($P < 0.05$) (图 2D)。

油蒿叶片 PSII 最大光化学量子效率 (F_v/F_m) 在生长期内不随气象因素变化而改变 (图 2E)。 F_v/F_0 反映 PSII 潜在活性， F_v/F_0 在生长期持续升高 ($P < 0.05$) (图 2F)，这说明油蒿叶片 PSII 潜在活性随着植物生长进入末期开始有限释放。

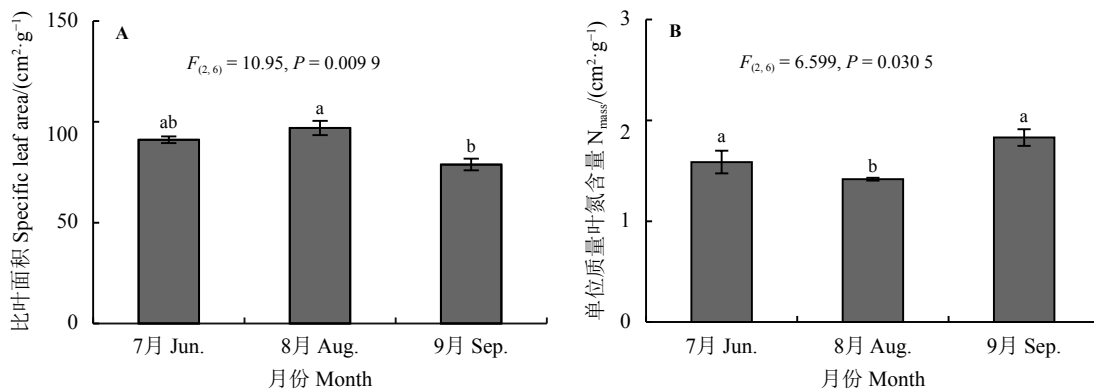


图 1 油蒿生长期比叶面积与叶氮含量动态变化

Figure 1 Dynamic changes of specific leaf area and leaf nitrogen content in *Artemisia ordosica*

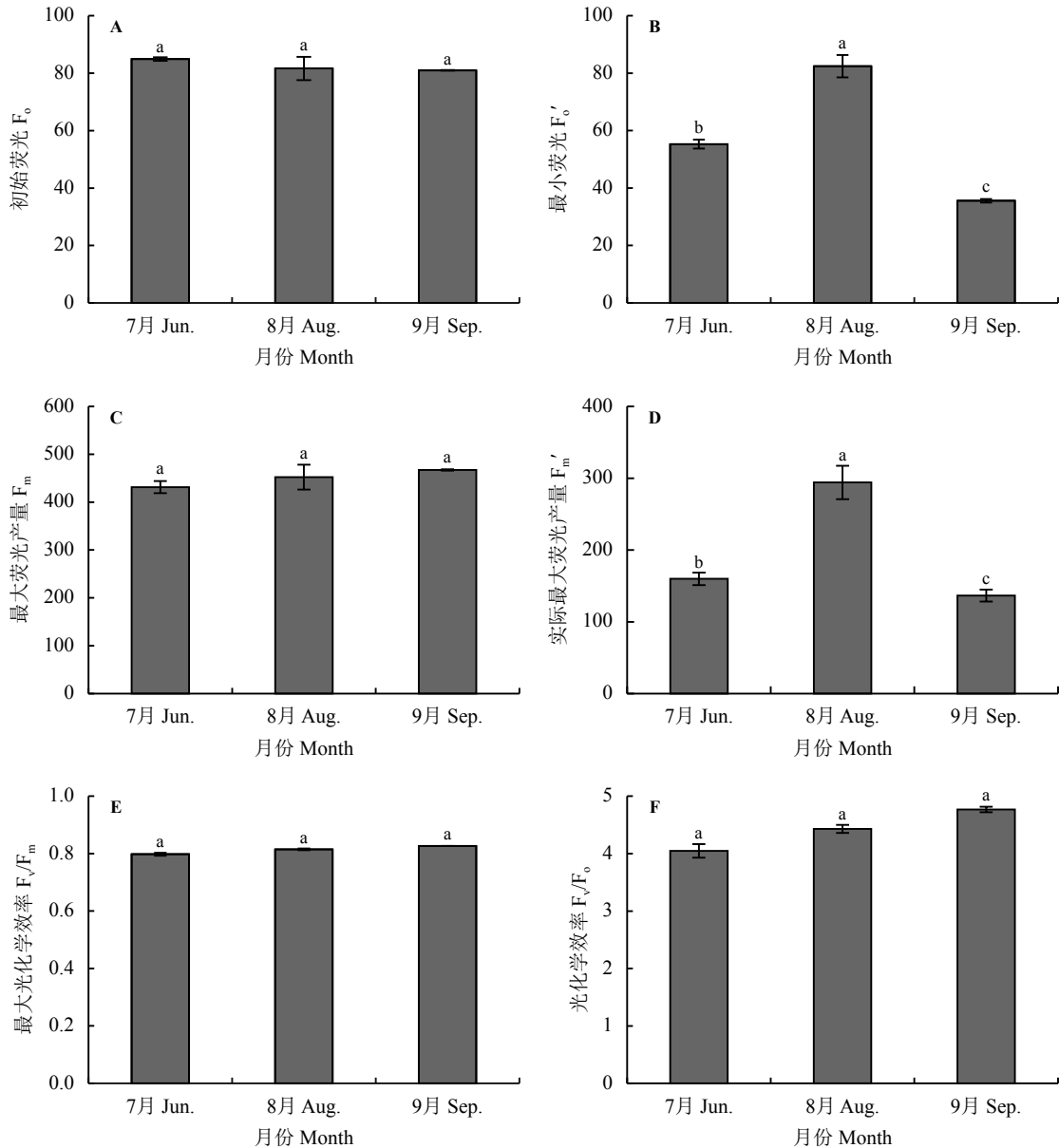


图 2 生长期油蒿叶绿素荧光参数动态变化

Figure 2 Dynamic change of chlorophyll fluorescence parameters in *Artemisia ordosica*

2.3 油蒿叶绿素荧光参数快速光响应曲线动态

叶片 PS II 实际光化学量子产量 Φ PS II 反映的是实际光能转换效率，随着光强的增加而降低，其中以 7 月下降幅度最大。相同光强条件下，7 月份叶片 F_v'/F_m' 显著低于其他月份，但当光强增至 $2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 后，各月份油蒿叶片 Φ PS II 稳定在同一水平 (图 3A)。

油蒿的 qP 在低光强条件下快速下降，随着光强的增加，qP 下降速度减缓 (图 3B)。相同光强条件下，以 9 月油蒿叶片 qP 最高，而 7 月叶片 qP 最低 (图 3B)。

非光化学猝灭系数 (NPQ) 随着光强的增加而迅速升高，不同月份间差异显著 ($P < 0.05$)。7 月份，当光强大于 $500\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 时，NPQ 升高速率显著减缓 (图 3C)，光强超过 $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{s})^{-1}$ 时，NPQ 开始下降；相同光强条件下，以 9 月份油蒿叶片的 NPQ 最高，而 8 月份油蒿叶片的 NPQ 最低。

油蒿叶片表观电子传递速率 (ETR) 在各个月均随光照强度的增加呈上升趋势 (图 3D)。其中相同光照强度条件下，7 月油蒿叶片 ETR 显著低于 8、9 月叶片 ETR ($P < 0.05$)，而进入 9 月后，油蒿植物叶片 ETR 在不同光强条件下均高于其他月份。

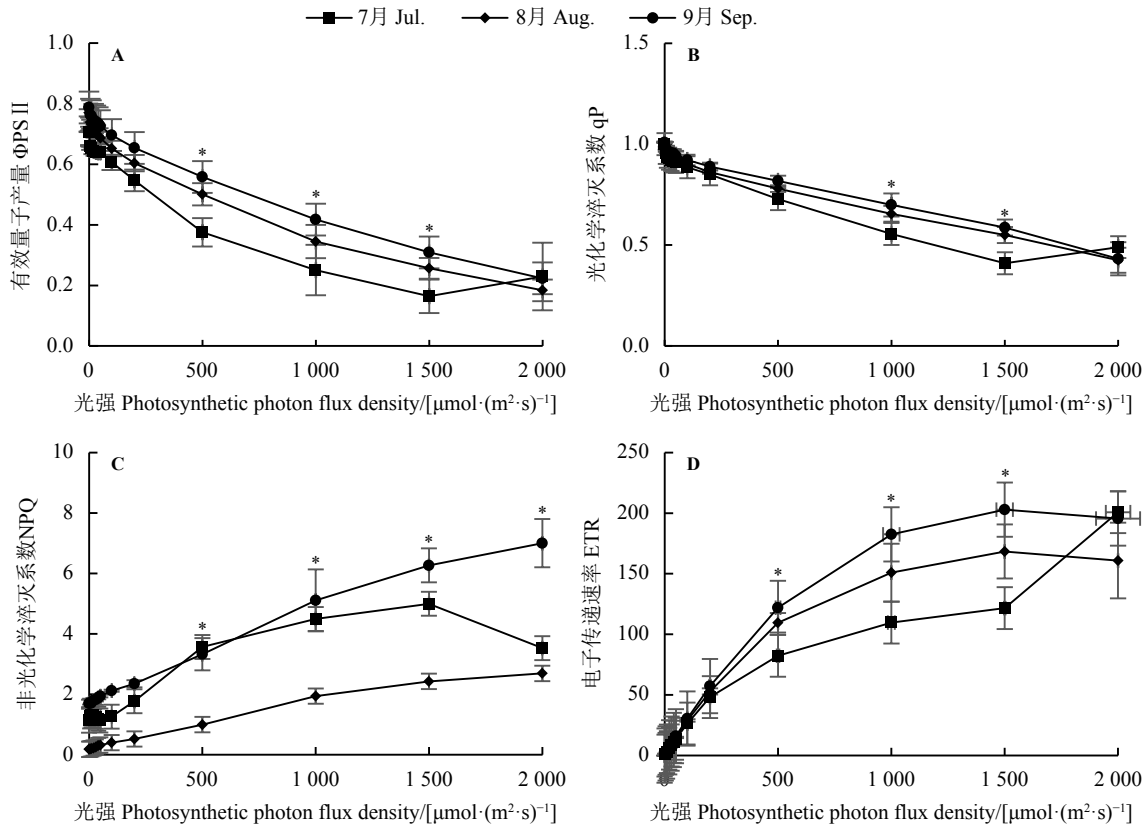


图3 油蒿叶绿素主要荧光参数快速光响应曲线动态变化

Figure 3 Dynamic change of fast light response curve of main fluorescence parameters of *Artemisia ordosica*

*表示同一光强下不同月份间差异显著 ($P < 0.05$)。

* indicate significant differences between different months under the same light intensity at the 0.05 level.

3 讨论与结论

3.1 油蒿叶片特征对不同生长时期环境的适应性

叶部形态、厚度和内部结构受到水分、温度、光照等生态因子的影响^[1]。SLA 作为植物重要的叶片性状，与植物的生长状况及生存策略密切相关，在植物的不同生长时期存在显著差异^[7]。低 SLA 表明植物有较强的抗干旱耐贫瘠能力，而高 SLA 则表明植物生理代谢旺盛，对营养物质吸收利用率高^[20]。降雨相对集中的 7–8 月，油蒿 SLA 较高，进入干旱期的 9 月份，油蒿 SLA 显著降低，说明油蒿可通过改变叶片表型调控对植物对养分的吸收与利用速率，从而表现出较强的环境适应能力。

3.2 油蒿叶绿素荧光动力学参数对荒漠环境的适应性调节

叶绿素荧光动力学参数与光合作用过程紧密相

关，可直接反映植物对逆境的响应^[21–23]。 F_0 和 F_v/F_m 分别表示 PS II 处于完全开放时的荧光产量和 PS II 受伤害的程度。本研究中， F_0 和 F_v/F_m 在整个生长期保持相对稳定，说明油蒿叶片 PS II 未受到不可逆损伤^[24]且保持较好反应活性，通过适应性调节，实现对环境的适应。

叶绿素 PS II 吸收的光能主要通过光化学转化 (ϕ_{PSII})、调节性能量耗散 (NPQ) 和非调节性的能量耗散 (NO) 共 3 个途径进行转化与耗散^[25]。本研究表明，油蒿可通过自身调节机制平衡叶片光能捕获、利用与耗散关系，保持叶片 PS II 反应中心活性。本研究还发现，强光可诱导油蒿叶片 qP 快速下降，这说明油蒿叶片在不同光强下可调节 PS II 反应中心的开放比例，从而控制光合电子传递速率。

逆境不仅引发叶片 PS II 反应中心关键组织损伤，同时也影响光合电子传递速率 (ETR)。本研究中，在高温高蒸腾量的 7 月，油蒿叶片 PS II 反应

中心活性下降或部分受损, 通过捕获的光化学能量主要以非光化学猝灭形式耗散, 而 9 月天气转凉与干旱逆境叠加, PS II 反应中心开放, 光能利用效率提高, 从而减少了非光化学猝灭能量耗散。说明油蒿在长期进化过程, 通过 PS II 反应中心活性可逆转化, 表现极强的多重逆境适应能力, 成

为荒漠半荒漠草原优势建群种之一。

综上所述, 油蒿可通过改变比叶面积、调节植物体内光合器官氮素含量及其利用效率, 调控叶片 PS II 光能捕获及热能耗散等生理过程, 实现对荒漠环境高温、干旱、高光强与高蒸腾等多种逆境的生态适应。

参考文献 References:

- [1] 卢琦, 王继和, 褚建民. 中国荒漠植物图鉴. 北京: 中国林业出版社, 2012: 495.
LU Q, WANG J H, CHU J M. Desert Plants in China. Beijing: China Forestry Press, 2012: 495.
- [2] 靳虎甲, 王继和, 李毅, 马全林, 张德魁, 刘有军. 油蒿生态学研究综述. 西北林学院学报, 2009, 24(4): 62-66.
JIN H J, WANG J H, LI Y, MA Q L, ZHANG D K, LIU Y J. Summary of *Artemisia ordosica* ecology studies. Journal of Northwest Forestry University, 2009, 24(4): 62-66.
- [3] 张继伟, 赵昕, 陈国雄, 李新荣. 盐胁迫下荒漠植物柠条和油蒿的离子吸收及分配特征. 干旱区资源与环境, 2016, 30(3): 68-73.
ZHANG J W, ZHAO X, CHEN G X, LI X R. Ion absorption and distribution in *Caragana korshinskii* and *Artemisia ordosica* seedlings under different NaCl stress. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2016, 30(3): 68-73.
- [4] 马全林, 郑庆中, 贾举杰, 袁宏波, 张德魁, 丁峰, 张锦春, 魏怀东, 靳虎甲, 刘有军, 孙涛, 王继和. 乌兰布和沙漠沙蒿与油蒿群落的物种组成与数量特征. 生态学报, 2012, 3(11): 3423-3431.
MA Q L, ZHENG Q Z, JIA J J, YUAN H B, ZHANG D K, DING F, ZHANG J C, WEI H D, JIN H J, LIU Y J, SUN T, WANG J H. Quantitative characteristics and species composition of *Artemisia sphaerocephala* and *A. ordosica* communities in the Ulanbuh Desert. Acta Ecologica Sinica, 2012, 3(11): 3423-3431.
- [5] 王莉, 秦树高, 张宇清, 吴斌, 冯薇, 刘军, 白宇轩, 余维维. 生物土壤结皮对毛乌素沙地油蒿群落土壤水分的影响. 北京林业大学学报, 2017, 39(3): 48-56.
WANG L, QIN S G, ZHANG Y Q, WU B, FENG W, LIU J, BAI Y X, SHE W W. Influence of biological soil crusts on soil moisture in *Artemisia ordosica* community in Mu Us Desert, northwestern China. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(3): 48-56.
- [6] Pasternak D, Schlissel A. Combating Desertification with Plant. New York: Kluwer Academic /Plenum Publishers, 2001.
- [7] ZHAO H L, ZHAO X Y, ZHANG T H, ZHOU R L. Bioprocess of Desertification and Restoration Mechanism of Degraded Vegetation. Beijing: Science Press, 2007: 54-82.
- [8] 杨洪晓, 张金屯, 吴波, 王妍, 李晓松, 许彬. 油蒿对半干旱区沙地生境的适应及其生态作用. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2004, 40(5): 681-690.
YANG H X, ZHANG J T, WU B, WANG Y, LI X S, XU B. Adaptation of *Artemisia ordosica* to temperature arid sandy land and its roles in habitat shift. Journal of Beijing Normal University (Natural Science), 2004, 40(5): 681-690.
- [9] STIRBET A. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2011, 104(1): 236-257.
- [10] 刘晓晴, 常宗强, 马亚丽, 吴雨霞. 胡杨 (*Populus euphratica*) 异形叶叶绿素荧光动力学. 中国沙漠, 2014, 34(3): 704-711.
LIU X Q, CHANG Z Q, MA Y L, WU Y X. Characteristics of the fast chlorophyll fluorescence induction kinetics of heteromorphic leaves in *Populus euphratica*. Journal of Desert Research, 2014, 34(3): 704-711.
- [11] 张明艳, 贾昕, 查天山, 秦树高, 吴雅娟, 任才. 油蒿 (*Artemisia ordosica*) 光系统 II 光化学效率对去除降雨的响应. 中国沙漠, 2017, 37(3): 475-482.

- ZHANG M Y, JIA X, ZHA T S, QIN S G, WU Y J, REN C. PSII photochemical efficiency of *Artemisia ordosica* in response to rainfall exclusion. *Journal of Desert Research*, 2017, 37(3): 475-482.
- [12] PORCAR CASTELL A, PFÜNDEL E, KORHONEN J F, JUUROLA E. A new monitoring PAM fluorometer (MONI-PAM) to study the short- and long-term acclimation of photosystem II in field conditions. *Photosynthesis Research*, 2008, 96(2): 173-179.
- [13] 种培芳, 李毅, 苏世平. 荒漠植物红砂叶绿素荧光参数日变化及其环境因子的关系. *中国沙漠*, 2010, 30(3): 539-545.
- CHOGN P F, LI Y, SU S P. Diurnal change in chlorophyll II fluorescence parameters of desert plant *Reaumuria soongorica* and its relationship with environmental factors. *Journal of Desert Research*, 2010, 30(3): 539-545.
- [14] 陈凤丽, 靳正忠, 李生字, 徐新文, 李磊. 高温对花花柴 (*Karelinia caspica*) 光系统 II 的影响. *中国沙漠*, 2013, 33(5): 1371-1376.
- CHEN F L, JIN Z Z, LI S Y, XU X W, LI L. Effects of heat stress on photosystem II in *Karelinia caspica*. *Journal of Desert Research*, 2013, 33(5): 1371-1376.
- [15] 吴雅娟, 查天山, 贾昕, 秦树高, 李媛, 王奔. 油蒿 (*Artemisia ordosica*) 光化学量子效率和非光化学淬灭的动态及其影响因子. *生态学杂志*, 2015, 34(2): 319-325.
- WU Y J, ZHA T S, JIA X, QIN S G, LI Y, WANG B. Temporal variation and controlling factors of photochemical efficiency and non-photochemical quenching in *Artemisia ordosica*. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(2): 319-325.
- [16] 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.
- WANG F, LIU S Z, KANG C Z, LI D L, CHEN Z R, LI X T. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of *Picea mongolica*. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2017, 31(1): 142-147.
- [17] DAI J, GAO H, DAI Y, ZOU Q. Changes in activity of energy dissipating mechanisms in wheat flag leaves during senescence. *Plant Biology*, 2004, 6(2): 171-177.
- [18] 郭玉朋, 郑霞, 王新宇, 曹孜义. 叶绿素荧光技术在筛选光合突变体中的应用. *草业学报*, 2009, 18(6): 226-234.
- GUO Y P, ZHENG X, WANG X Y, CAO Z Y. Application of a chlorophyll fluorescence technique for screening photosynthetic mutants. *Acta Prataculturae Sinica*, 2009, 18(6): 226-234.
- [19] 张亚娟, 谢忠奎, 赵学勇, 安丽萍, 高宏. 水分胁迫对东方百合光合特性、叶绿素荧光参数及干物质积累的影响. *中国沙漠*, 2011, 31(4): 884-888.
- ZHANG Y J, XIE Z K, ZHAO X Y, AN L P, GAO H. Effects of water stress on photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence, and dry matter of *Oriental lilies*. *Journal of desert research*, 2011, 31(4): 884-888.
- [20] MALLICK N, RAI L C. Physiological responses of non-vascular plants to heavy metals.// In: PRASAD M N V, STRZALKA K. *Physiology and Biochemistry of Metal Toxicity and Tolerance in Plants*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2001: 111-147.
- [21] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence: A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 1: 659-668.
- [22] JIANG C D, GAO H Y, ZOU Q. Changes of donor and acceptor side in photosystem II complex induced by iron deficiency in attached soybean and maize leaves. *Photosynthetica*, 2003, 41: 267-271.
- [23] 张华, 吴睿, 康雅茸. 民勤绿洲梭梭同化枝光合生理特性与形态. *草业科学*, 2018, 35(2): 371-379.
- ZHANG H, WU R, KANG Y R. Photosynthetic, physiological, and morphological characteristics of *Haloxylon ammodendron* assimilation twigs in Minqin Oasis. *Pratacultural Science*, 2018, 35(2): 371-379.
- [24] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica Biophysica Acta*, 1989, 990: 87-92.
- [25] KRAMER D M, JOHNSON G, KIIRATS O, EDWARDS G E. New fluorescence parameters for the determination of QA redox state and excitation energy fluxes. *Photosynthesis Research*, 2004, 79: 209-218.

(责任编辑 武艳培)