

干旱胁迫对鸭茅幼苗根系生长及光合特性的影响^{*}

季 杨^{1,2} 张新全^{1**} 彭 燕¹ 梁小玉^{1,2} 黄琳凯¹ 陈灵鸢¹ 李 州¹ 马迎梅¹

(¹四川农业大学动物科技学院, 四川雅安 625014; ²四川省畜牧科学研究院, 成都 610066)

摘 要 以不同耐旱型鸭茅品种(系)“01998”(敏感型)和“宝兴”(耐旱型)为试材,采用盆栽控水试验方法,研究土壤干旱胁迫对鸭茅幼苗根系生长、生理特性及叶片光合作用的影响,探讨不同品种耐旱机制的差异.结果表明:干旱胁迫下,不同耐旱型鸭茅幼苗的根系活力和根系数量均呈先上升后下降的趋势,当土壤相对含水量降到30%时,根系活力和根数显著增加并达到最大值;干旱胁迫降低了两个品种鸭茅叶片的相对含水量、叶绿素含量、净光合速率、叶片蒸腾速率、气孔导度,提高了电导率和胞间CO₂浓度.干旱胁迫降低了两个品种鸭茅的单株叶面积,品种“01998”的地下及地上生物量下降,而“宝兴”无显著变化.

关键词 鸭茅 土壤相对含水量 干旱胁迫 光合特性 根系生长

文章编号 1001-9332(2013)10-2763-07 **中图分类号** S812 **文献标识码** A

Effects of drought stress on the root growth and photosynthetic characters of *Dactylis glomerata* seedlings. JI Yang^{1,2}, ZHANG Xin-quan¹, PEN Yan¹, LIANG Xiao-yu^{1,2}, HUANG Lin-kai¹, CHEN Ling-zhi¹, LI Zhou¹, MA Ying-mei¹ (¹Department of Grassland, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, Sichuan, China; ²Sichuan Animal Science Academy, Chengdu 610066, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2013, 24(10): 2763–2769.

Abstract: Taking the drought-sensitive *Dactylis glomerata* line “01998” and drought-tolerant cultivar “Baoping” as test materials, a pot experiment was conducted to study the effects of drought stress on the seedlings root growth, physiological characteristics, and leaf photosynthesis, aimed to approach the differences in the drought-tolerance mechanism of different *D. glomerata* lines (cultivars). Under drought stress, the root vitality and root number of “01998” and “Baoping” presented a trend of increased first and decreased then. When the soil relative moisture content decreased to 30%, the root vitality and root number of “01998” and “Baoping” increased significantly and reached the maximum. Drought stress decreased the relative water content, leaf chlorophyll content, net photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance, but increased the electric conductivity and intercellular CO₂ concentration of “01998” and “Baoping”. Under drought stress, the leaf area per plant of both “01998” and “Baoping” decreased, and the underground and aboveground plant biomass of “01998” decreased while that of “Baoping” had less change.

Key words: *Dactylis glomerata*; soil relative moisture content; drought stress; photosynthesis; root growth.

鸭茅(*Dactylis glomerata*)是多年生冷季性型禾本科牧草,具有耐荫、叶量丰富、营养价值高、适应性强的优点,被大量应用于草山草坡改良及喀斯特地区石漠化治理等,是一种优良的多用途草类资源,具有较高的应用价值和开发前景^[1].近年来,干旱问题成为影响干旱与半干旱地区牧草生长和产量的关

键因素^[2].干旱主要损伤植株的生理代谢和光合作用^[3-4],导致植株生长受阻、叶绿素含量减少、光合作用下降^[5-6],是造成农作物生产严重损失的非生物胁迫之一^[7-8].而苗期干旱易导致越冬前植株生长受抑、难以壮苗、分蘖不足,并对后期生长带来一系列不可逆的负效应^[9-10],直接影响鸭茅的产量.根系作为植物吸收水分、养分及固定植株的器官,其根系活力、数量、干物质质量直接影响地上部分的生长发育^[11]和抗旱性的强弱^[12].叶片是光合作用的主要器官,光合作用是植物干物质积累和产量的基础,是

^{*} 国家现代牧草产业技术体系项目(CARS-35-05)、教育部高等学校博士学科点专项科研基金项目(20105103110006, 20115103110004)和“十二五”国家科技支撑计划项目(2011BAD17B03)资助.

^{**} 通讯作者. E-mail: zhangxq@sicau.edu.cn

2012-12-24 收稿, 2013-08-04 接受.

植物生产力构成的最主要因素^[13]. 土壤干旱胁迫又是影响光合作用的主要原因之一^[14]. 因此, 将根系与叶片相联系, 能更好地研究鸭茅对干旱胁迫的适应和应对策略. 近年来, 有关鸭茅群落光合生理生态特性研究, 多集中在草地混播组合的生态适应性^[15-16]、环境和水分等单一因素对叶片组织的影响^[17-18], 并且研究主要局限于单个器官或组织、单个耐旱环节, 将根系研究与叶片研究相结合, 研究不同土壤水分胁迫对鸭茅光合生理特性的影响和抗旱阈值的研究尚未见报道. 本研究通过分析不同土壤含水量胁迫下鸭茅根系水分吸收与叶片光合作用及植株生长的关系, 旨在揭示鸭茅对干旱胁迫的适应机制, 为干旱、半干旱地区实施节水栽培和制定合理的减灾措施提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试鸭茅材料为“01998”(敏感型)和“宝兴”(耐旱型). 精选均匀饱满种子, 经 6% 的次氯酸钠溶液消毒 5 min 后, 用蒸馏水冲洗 3~4 次, 双层滤纸做发芽床, 于 20 ℃ 光照培养箱中黑暗条件下催芽, 当鸭茅出现第 2 片真叶时, 选择健壮且长势一致的幼苗, 定植于 20 cm×30 cm 花盆中, 土壤的沙和粘土比例为 1:1(V/V), 装土量为 4 kg, 土壤持水量为 31%. 每盆定植幼苗 30 株, 移栽后每 2 d 浇灌 5.0 mmol N·L⁻¹ Hoagland 营养液, 放入光照培养箱, 温度设置为昼/夜 22/15 ℃, 相对含水量 50%, 光照 300 μmol·m⁻²·s⁻¹, 光周期 14 h/10 h(昼/夜).

1.2 试验设计

设置 6 个土壤水分处理: 土壤相对含水量分别为 70% (CK)、50%、40%、30%、20% 和 10%, 每处理 6 次重复. 试验处理前保持土壤相对含水量在 70% 左右, 2 d 修剪一次, 保持 7 cm 冠层高度, 开始干旱处理后停止修剪. 当土壤相对含水量从 70% (CK) 分别降到 50%、40%、30%、20% 和 10% 时, 测定有关生理指标和光合作用参数.

1.3 测定项目及方法

1.3.1 植株生物量、根冠比和根系数量 每处理取 10 株幼苗, 分为地上部与根系两部分, 110 ℃ 杀青 10 min, 于 80 ℃ 烘干至恒量后, 分别称生物量. 植株生物量=地上部生物量+根系生物量; 根冠比=根系生物量/地上部生物量; 根系数量为每个处理期根的数量总和.

1.3.2 叶片含水量 采用烘干法, 测定相对含水量

(RWC): $RWC = (\text{鲜质量} - \text{干质量}) / (\text{饱和鲜质量} - \text{干质量}) \times 100\%$ ^[19].

1.3.3 根系活力 采用四氮唑法 TTC 还原法^[20]测定根系活力.

1.3.4 叶片细胞质膜相对透性 采用电解质外渗量法测定. 将新鲜叶片用去离子水冲洗两次, 并用滤纸擦干, 放入盛有 15 mL 去离子水的试管中, 振荡 30 min 后静置 20 min, 测定电导率(S_1), 封管口放入高压锅煮 20 min, 冷却后再振荡 30 min, 静置 20 min 后测定电导率(S_2), 计算细胞质膜相对透性.

1.3.5 叶绿素含量 采用比色法测定. 取植株的旗片, 量取叶面积并剪成数段, 放入 50 mL 丙酮: 乙醇提取液(V:V=1:1), 在 25 ℃ 黑暗条件下提取 24 h, 测定提取液在 663 和 645 nm 处的吸光值(A), 叶绿素总含量 = $(8.02A_{663} + 20.2A_{645}) V/M \times 1000$ ^[21].

1.3.6 土壤含水量 采用 TDR300 土壤水分测定仪(soil moisture equipment, Santa Barbara, CA, USA)及时域反射方法(time domain reflectometry method)^[22]测定. 仪器发送瞬时高频脉冲, 在恒定时间间隔检测脉冲的强度, 计算出土壤含水量.

1.3.7 光合作用指标 选取健康的旗叶, 采用 Li-6400 便携式光合作用测定仪(LiCor Inc., Lincoln, NE, USA)在每个处理期的 10:00—11:00 测定叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(g_s)和胞间 CO₂ 浓度(C_i).

1.3.8 叶面积 利用活体叶面积测量仪(YMJ-D, USA)测定单株叶面积.

1.4 数据处理

采用 SPSS 17.0 和 SAS 软件进行数据. 采用单因素方差分析(Duncan 法)分析处理间的差异显著性($\alpha=0.05$), 采用 Excel 2007 软件作图.

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对鸭茅幼苗根系生长的影响

由图 1 可以看出, 随着土壤相对含水量(SWC)的逐渐降低, 不同抗旱型的鸭茅幼苗根系活力均呈现出先增强后减弱的趋势, 且当土壤含水量从 70% 降到 30% 时, 幼苗根系活力持续上升并达到最大值. 土壤含水量从 50% 降到 30% 时, 敏感型品种“01998”幼苗根系活力均高于对照, 但差异不显著. 而土壤含水量从 70% 降到 20% 期间, 耐旱型品种“宝兴”幼苗根系活力一直高于对照, 并且在土壤含水量为 50%~30% 期间显著高于对照. 土壤相对含

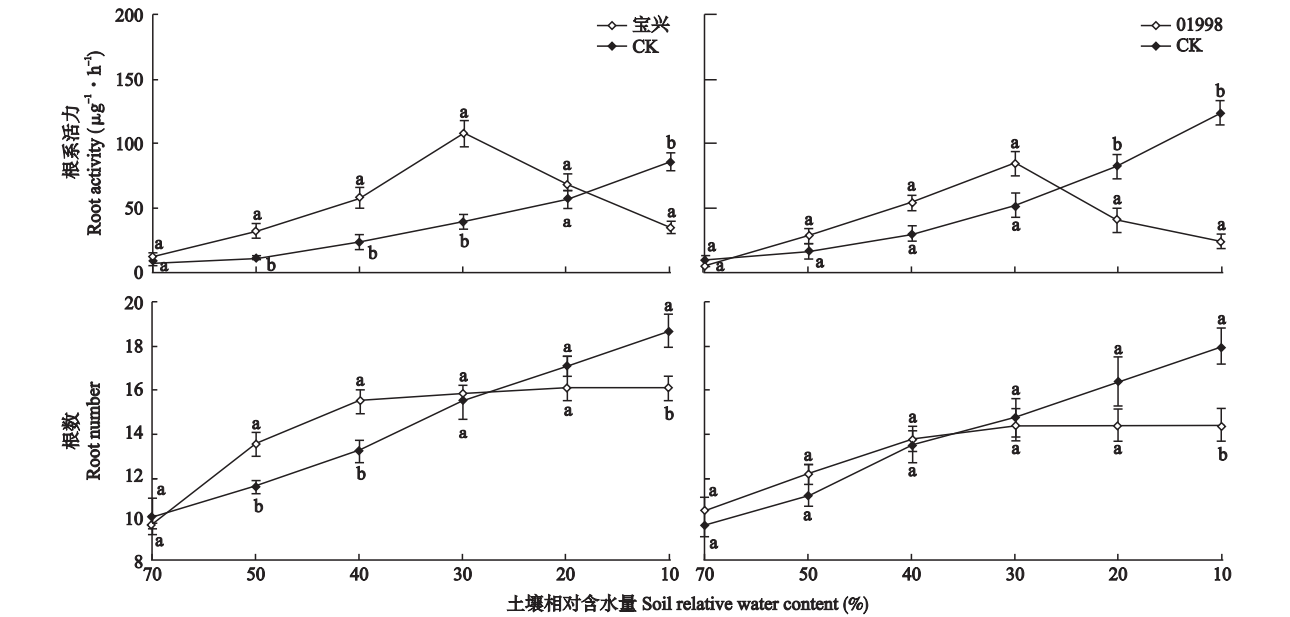


图 1 干旱胁迫下鸭茅幼苗的根系活力和根系数量
Fig. 1 Root vitality and root number of *Dactylis glomerata* seedlings under drought stress (mean±SE).
不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$) Different small letters meant significant difference among treatments at 0.05 level. 下同 The same below.

水量降到 20% 以下时,两种试材幼苗根系活力都急剧下降,但此时“宝兴”的根系活力仍然高于对照,表现出较强的抗旱性.

在整个试验期间,干旱胁迫显著降低了两种试材的根系数目. SWC 50% ~ 40% 干旱胁迫下,两种试材的根系数量均高于对照. 其中,“宝兴”的生根能力明显高于对照. 但随干旱胁迫时间的延长,两种试材的根系数目趋于平稳并逐渐低于对照.

2.2 干旱胁迫对小麦幼苗生长的影响

由表 1 可以看出,干旱胁迫抑制了鸭茅幼苗叶片的生长. 当土壤相对含水量为 10% 时,“01998”和“宝兴”的单株叶面积分别为对照的 56.9% 和 79.1%,差异均达显著水平;植株生物量分别为对照的 72.3% 和 88.9%. 干旱胁迫下,“01998”的地上部生物量和根系生物量均显著低于对照,“宝兴”与

对照差异不显著;干旱胁迫对 2 个材料幼苗的根冠比影响不显著.

2.3 干旱胁迫对鸭茅幼苗叶片含水量和细胞质膜相对透性(电导率)的影响

由图 2 可以看出,随着土壤相对含水量的下降,鸭茅幼苗叶片相对含水量呈下降趋势. 其中,“01998”幼苗叶片的相对含水量在整个试验期间均低于“宝兴”. 土壤相对含水量从 70% 降到 30% 时,不同抗旱型鸭茅叶片的相对含水量的变化并无显著差异;而当土壤相对含水量低于 20% 时,“01998”幼苗叶片相对含水量显著下降,而“宝兴”仍保持较高水平,具有更强的保水能力.

随着土壤相对含水量的逐渐降低和时间的延长,2 种试材的叶片细胞质膜相对透性呈现逐渐增加的趋势. 土壤相对含水量从 70% 降到 50% 时,

表 1 干旱胁迫下鸭茅幼苗的叶面积、植株生物量和根冠比
Table 1 Leaf area, plant biomass and the ratio of root to shoot biomass of *Dactylis glomerata* seedlings under drought stress (mean±SE)

品种 Cultivar	处理 Treatment	单株叶面积 Leaf area per plant (cm ²)	地上部生物量 Shoot biomass (g)	地下生物量 Root biomass (g)	植株生物量 Plant biomass (g)	根冠比 Root/shoot
宝兴	CK	78.32±6.47a	0.54±0.03a	0.18±0.01a	0.72±0.05a	0.33±0.01a
Baoxing	T	62.01±4.02b	0.48±0.06a	0.16±0.02a	0.64±0.05a	0.32±0.01a
01998	CK	86.01±8.17a	0.49±0.02a	0.16±0.02a	0.65±0.05a	0.33±0.01a
	T	49.01±7.57b	0.35±0.06b	0.12±0.01b	0.47±0.05b	0.34±0.01a

CK;对照 Control; T;干旱胁迫 Drought stress. 同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$) Different small letters in the same column meant significant difference among treatments at 0.05 level.

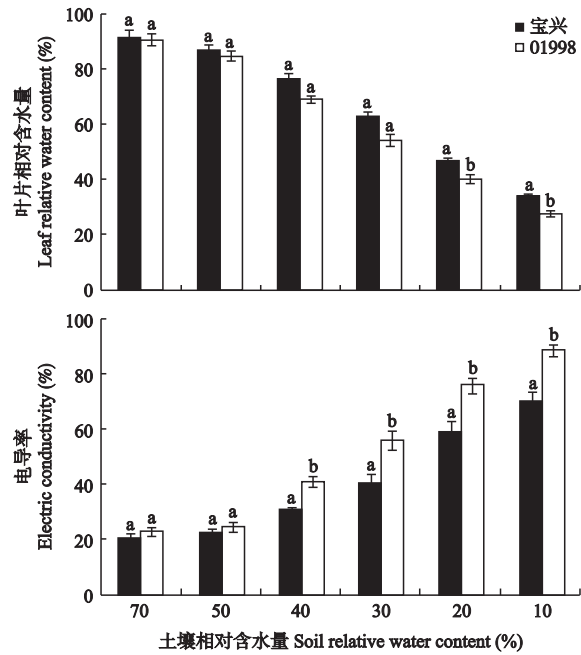


图2 干旱条件下鸭茅幼苗叶片电导率和相对含水量的变化

Fig.2 Changes of leaf electric conductivity and relative water content of *Dactylis glomerata* under drought stress (mean±SE).

2 种试材叶片细胞质膜相对透性没有发生明显变化;土壤相对含水量从 40% 降到 10% 期间,“宝兴”叶片细胞质膜相对透性持续增加,但增幅较为平缓,而“01998”的细胞质膜相对透性呈急剧增加趋势。此阶段,“01998”叶片细胞质膜相对透性显著高于“宝兴”,表明“01998”鸭茅幼苗细胞质膜受到的伤

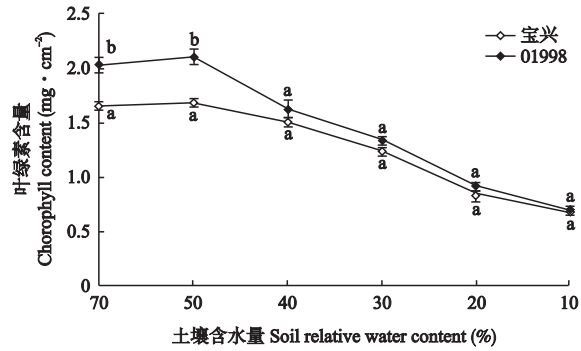


图3 干旱胁迫下鸭茅幼苗叶片的叶绿素含量

Fig.3 Chlorophyll content in leaves of *Dactylis glomerata* seedlings under drought stress (mean±SE).

害更重。

2.4 干旱胁迫对鸭茅幼苗叶片叶绿素的影响

由图 3 可以看出,随土壤含水量的减少和时间的延长,不同耐旱型鸭茅幼苗叶片单位面积的叶绿素含量逐渐降低。干旱胁迫下,“宝兴”叶绿素含量的下降幅度较为稳定,为 0.98 mg · cm⁻²;“01998”叶绿素含量下降幅度较大,达 1.32 mg · cm⁻²,说明“01998”叶绿体在干旱条件下的稳定性较差,抗旱性较弱。

2.5 干旱胁迫对鸭茅幼苗叶片光合作用的影响

2.5.1 叶片净光合速率的变化 由图 4 可以看出,在干旱胁迫下,不同试材鸭茅幼苗叶片的净光合速率(P_n)显著低于处理前(SWC:70%);随着胁迫时间的延长,土壤含水量降低, P_n 均急剧下降并逐渐趋

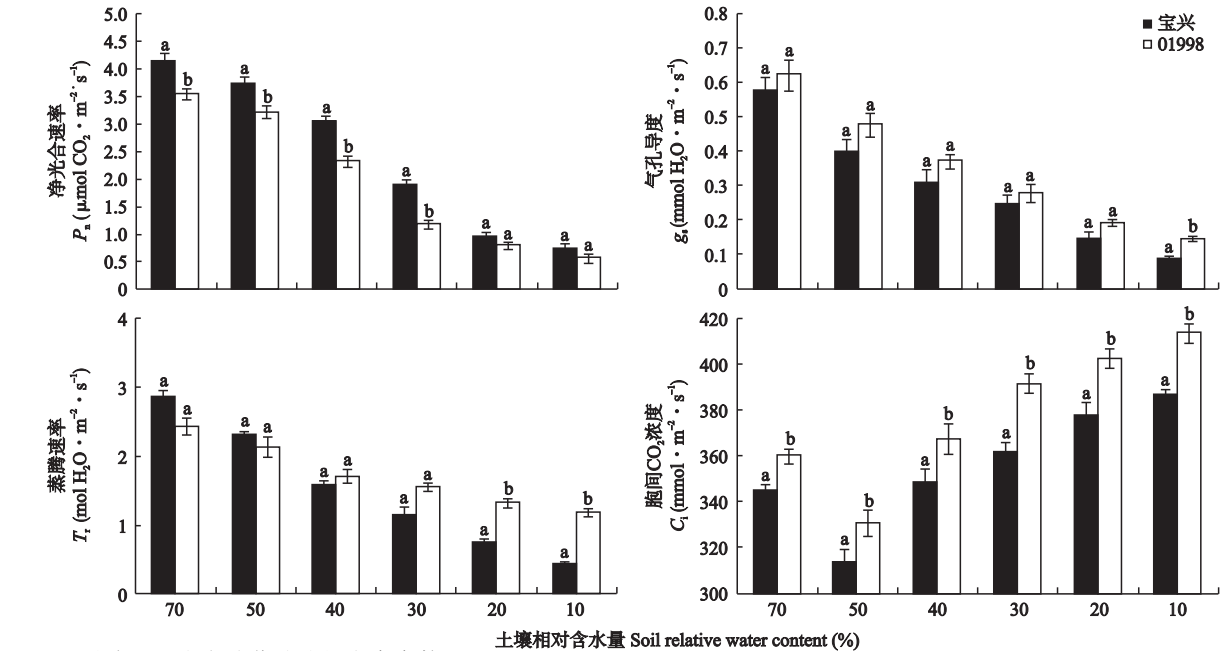


图4 干旱胁迫下小麦幼苗叶片的光合参数

Fig.4 Photosynthetic parameters in leaves of *Dactylis glomerata* seedlings under drought stress (mean±SE).

于平稳. 当土壤含水量从 70% 降到 30% 时, “01998” 的 P_n 显著低于 “宝兴”; 当土壤相对含水量低于 20% 时, P_n 逐渐趋于平稳, 但两个试材料间的差异不显著.

2.5.2 叶片蒸腾速率的变化 在干旱胁迫下, 植物通过降低叶片的蒸腾速率来维持体内水分收支平衡, 这是植物避旱的一种适应方式^[23]. 由图 4 可以看出, 干旱处理前, 两个材料的蒸腾速率 (T_r) 均处于较高水平; 随着土壤相对含水量的下降, T_r 呈现出明显的下降趋势, 且胁迫程度越高, 其下降幅度越大; 整个试验期间, 品种 “01998” 和 “宝兴” 叶片的 T_r 平均降幅分别为 13% 和 31%, 表明 “01998” 对干旱的敏感性高于 “宝兴”; 当土壤含水量低于 20% 时, “宝兴” 的 T_r 显著低于 “01998”.

2.5.3 叶片气孔导度的变化 由图 4 可以看出, 当土壤含水量从 70% 下降到 10% 时, “01998” 和 “宝兴” 幼苗叶片的气孔导度 (g_s) 分别由 0.62 和 0.57 mol H₂O · m⁻² · s⁻¹ 下降到 0.15 和 0.09 mol H₂O · m⁻² · s⁻¹. 在干旱胁迫期间, “宝兴” 的 g_s 值均低于 “01998”, 其中, 在土壤相对含水量为 10% 时, “宝兴” g_s 值显著低于 “01998”. 说明干旱胁迫诱导了鸭茅叶片气孔关闭, 同时降低蒸腾以减少水分的散失.

2.5.4 叶片胞间 CO₂ 浓度的变化 随着干旱胁迫的进行 (土壤相对含水量从 70% 降到 50%), 两种试材的叶片胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 出现不同程度的下降, 当土壤含水量低于 40% 时, 又开始缓慢上升. 这种趋势一直持续到干旱胁迫结束, 且 “01998” 的 C_i 均显著高于 “宝兴”.

3 讨 论

根是植物活跃的吸收器官和合成器官, 根系的生长状况与地上部分生理代谢直接影响植物地上部分的光合反应及产量水平. 干旱胁迫诱导根系迅速产生化学信号并向上传导促使叶片气孔关闭, 减少蒸腾散失^[24], 通过自身形态变化和生理特征调整来适应胁迫后的水分环境^[25-26]. 并且通过降低生长速率和叶片衰老等途径减少叶面积, 导致生物量积累明显下降^[27-28]. 本研究中, 干旱胁迫抑制了鸭茅根系和地上部茎叶的生长, 导致生物量显著下降; 干旱胁迫初期 2 个鸭茅材料幼苗的根系活力均高于对照, 提高根系活力有利于提高根系对水分吸收能力, 这是植物对干旱胁迫的一种适应性反应. 敏感型品种 “01998” 在土壤含水量为 30% 时根系活力停止升

高, 地上部分和根系生长均受到显著抑制; 而耐旱型品种 “宝兴” 在干旱胁迫下维持根系活力的能力显著优于 “01998”, 根系生长受到的影响也相对较小, 特别是根数和根系生物量在胁迫后期与对照无显著差异. 说明在干旱条件下, “01998” 可以维持较高的根系数量、生物量和根系活力, 从而避免地上部生长过度受抑, 减轻了干旱的危害.

干旱胁迫严重影响植物生长和代谢, 其中对光合作用的影响尤为突出^[29]. 光合作用是植株生长的生理基础, 反映了植株生长势和抗旱性的强弱^[30-31]. 影响植物光合作用的因素可分为气孔因素和非气孔因素^[32], 而胞间 CO₂ 浓度和气孔阻力成为区分光合速率下降的气孔或非气孔因素的判据^[4]. 本研究中, 随着土壤干旱胁迫程度的加剧, 不同抗旱型鸭茅叶片均表现出净光合速率、蒸腾速率和气孔导度下降, 气孔阻力升高, 这与张仁和等^[33]得出的研究结果一致. 干旱胁迫下, 植物叶片净光合速率下降的主要原因来自非气孔因素限制. 这是因为干旱胁迫导致叶肉细胞损伤、降低了光合酶的活性, 光合作用表观量子效率下降, 使植物的光合速率降低^[34-35]. 判断气孔因素是否是导致光合速率下降的原因, 不仅要看气孔导度的大小, 还要分析胞间 CO₂ 浓度的变化^[33,36]. 光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度均下降, 是由于气孔因素限制所致; 光合速率、气孔导度降低, 而 CO₂ 浓度升高, 则表明是非气孔因素限制所致. 随干旱胁迫加剧, 鸭茅叶片的光合速率与气孔导度下降趋势一致, 胞间 CO₂ 浓度呈先降后升的趋势, 在土壤含水量为 50% 时, 胞间 CO₂ 有所下降, 当土壤含水量低于 40% 时, 光合速率和气孔导度显著降低, 而胞间 CO₂ 却急剧升高. 这在 “01998” 表现得尤为突出. 说明在轻度水分胁迫 (SWC: 70% ~ 50%) 时, 两品种鸭茅的光合作用所受影响以气孔限制为主; 而在重度水分胁迫时 (SWC: 40% ~ 10%), CO₂ 利用效率极低, 则以非气孔限制为主. 其中, “宝兴” 叶片的净光合速率下降幅度小于 “01998”, 说明 “宝兴” 受到气孔限制和非气孔限制的程度相对较小, 其耐旱性更强.

干旱胁迫下, 土壤相对含水量从 70% (对照) 降到 50% 时, 不同抗旱型鸭茅幼苗叶片的相对含水量和气孔导度有所下降, 叶片质膜相对透性变化幅度较小, 但其根系数量和活力在逐渐上升, 叶绿素含量出现最高值, 分别为 1.69 和 2.01 mg · cm⁻². 说明轻度干旱胁迫 (SWC: 70% ~ 50%) 使根系活力提高, 叶片的叶绿素含量增加, 从而增强了幼苗的净光

合速率,促进了植株的健壮生长;土壤相对含水量从40%降到30%时,虽然幼苗叶片相对含水量继续下降,但仍在50%以上,根系活力均达到最高值,而叶绿素含量、净光合速率和蒸腾速率持续下降,根系细胞质膜相对透性大幅上升。表明此时段2种幼苗的光合作用都受到一定程度的抑制。土壤相对含水量从20%降到10%时,叶片相对含水量下降到50%以下,根系活力显著下降,叶片质膜相对透性大幅上升,气孔导度的明显下降(气孔因素)及叶肉细胞受到损失(非气孔因素),导致CO₂同化效率减弱,从而使幼苗净光合速率大幅度下降。当土壤相对含水量控制在40%~50%,幼苗才能健壮生长。

综上所述,干旱胁迫降低了鸭茅幼苗叶片的蒸腾速率,增加了气孔阻力,维持相对较高的光合速率。同时,提高根系活力和吸水能力,维持较高的根系生物量、叶片含水量、叶面积和光合速率,以缓解干旱对植物生长的抑制。这是决定鸭茅耐旱性的关键因素。本研究中,土壤相对含水量在40%~50%更有利于不同抗旱型鸭茅幼苗的生长发育。

参考文献

- [1] Casler MD, Fales SL, McElroy AR, *et al.* Genetic progress from 40 years of orchardgrass breeding in North America measured under hay management. *Crop Science*, 2000, **40**: 1019–1025
- [2] Wang Y (王颖), Mu C-S (穆春生), Wang J (王靖), *et al.* Study on the difference of drought resistance of main legumes in Songnen Grassland at germinating stage. *Chinese Journal of Grassland* (中国草地学报), 2006, **28**(1): 7–12 (in Chinese)
- [3] Xu D-Q (许大全). Photosynthetic Efficiency. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002 (in Chinese)
- [4] Bai LP, Sui FG, Ge TD, *et al.* Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. *Pedosphere*, 2006, **16**: 326–332
- [5] Nielsen DC, Vigil MF, Benjamin JG. The variable response of dry land corn yield to soil water content at planting. *Agricultural Water Management*, 2009, **96**: 330–336
- [6] Zheng S-H (郑盛华), Yan C-R (严昌荣). The eco-physiological and morphological characteristics of maize in seedling stage under water stress. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(4): 1138–1143 (in Chinese)
- [7] Boyer JS. Plant productivity and environment. *Science*, 1982, **218**: 443–448
- [8] Tezara W, Mitchell VJ, Driscoll SD, *et al.* Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 1999, **401**: 914–917
- [9] Ma F-J (马富举), Li D-D (李丹丹), Cai J (蔡剑), *et al.* Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(3): 724–730 (in Chinese)
- [10] Magnani F, Mencuccini M, Grace J. Age-related decline in stand productivity: The role of structural acclimation under hydraulic constraints. *Plant, Cell and Environment*, 2000, **23**: 251–263
- [11] Davies WJ, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, **42**: 55–76
- [12] Yousfi N, Slama I, Ghnaya T, *et al.* Effects of water deficit stress on growth, water relations and osmolyte accumulation in *Medicago truncatula* and *M. laciniata* populations. *Comptes Rendus Biologies*, 2010, **333**: 205–213
- [13] Li Z-W (李忠武), Cai Q-G (蔡强国), Tang Z-H (唐政洪). Crop productivity model and its application. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2002, **13**(9): 1174–1178 (in Chinese)
- [14] Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 2009, **103**: 551–560
- [15] Jensen KB, Waldron BL, Asay KH, *et al.* Forage nutritional characteristics of orchardgrass and perennial ryegrass at five irrigation levels. *Agronomy Journal*, 2003, **95**: 668–675
- [16] Sanderson MA, Elwinger GF. Plant density and environment effects on orchardgrass-white clover mixtures. *Crop Science*, 2002, **42**: 2055–2063
- [17] Suarez N. Comparative leaf anatomy and pressure volume analysis in plants of *Ipomoea pescaprae* experimenting saline and/or drought stress. *International Journal of Botany*, 2011, **7**: 53–62
- [18] Jaleel CA, Manivannan P, Wahid A, *et al.* Drought-stress in plants: A review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture & Botany*, 2009, **11**: 100–105
- [19] Barrs HD, Weatherley PE. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves. *Australian Journal of Biological Science*, 1962, **15**: 413–428
- [20] Chen THH, Gusta LV. Absciscic acid-induced freezing

- resistance in cultured plant cells. *Plant Physiology*, 1983, **73**: 71–75
- [21] Li H-S (李合生). Principles and Techniques of Plant Physiology and Biochemical Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2000 (in Chinese)
- [22] Topp GC. Electromagnetic determination of soil water content: Measurements in coaxial transmission lines. *Water Resources Research*, 1980, **16**: 574–582
- [23] Irigoyen JJ, Emerich DW. Water stress induced changes in concentrations of proline and total soluble sugars in nodulated alfalfa (*Medicago sativa*). *Physiologia Plantarum*, 1992, **84**: 55–60
- [24] Jia W, Zhang JH. Stomatal movements and long distance signaling in plants. *Plant Signaling and Behavior*, 2008, **3**: 772–777
- [25] Asseng S, Ritchie JT, Smucker AJM, *et al.* Root growth and water up take during water deficit and recovering in wheat. *Plant and Soil*, 1998, **201**: 265–273
- [26] Eapen D, Barroso ML, Ponce G, *et al.* Hydrotropism: Root growth responses to water. *Trends in Plant Science*, 2005, **10**: 44–50
- [27] Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African Journal of Botany*, 2009, **75**: 34–42
- [28] Ephrath JE. The effects of drought stress on leaf elongation, photosynthesis and transpiration rate in maize leaves. *Photosynthetica*, 1991, **25**: 607–619
- [29] Munns R. Physiological processes limiting plant growth in saline soils: Some dogmas and hypotheses. *Plant, Cell and Environment*, 1993, **16**: 15–24
- [30] Sharp RE, Poroyko V, Hejlek LG, *et al.* Root growth maintenance during water deficits: Physiology to functional genomics. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**: 2343–2351
- [31] Qiman Y (齐曼·尤努斯), Muhtar Z (木合塔尔·扎热), Tayer A (塔衣尔·艾合买提). Root activity and photosynthetic characteristics of *Elaeagnus oxycarpa* seedlings under drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(7): 1789–1795 (in Chinese)
- [32] Winter K, Schromm MJ. Analysis of stomatal and non-stomatal components in the environmental control of CO₂ exchanges in leaves of *Wehwietschia mirabilis*. *Plant Physiology*, 1986, **82**: 173–178
- [33] Zhang R-H (张仁和), Xue J-Q (薛吉全), Pu J (浦军). Influence of drought stress on plant growth and photosynthetic traits in maize seedlings. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2011, **37**(3): 521–528 (in Chinese)
- [34] Jiang D-A (蒋德安), Lu Q (陆庆), Weng X-Y (翁晓燕), *et al.* Role of key enzymes for photosynthesis in diurnal changes of photosynthetic rate in rice. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2001, **27**(3): 301–307 (in Chinese)
- [35] Lawlor DW, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 2002, **25**: 275–294
- [36] Farquhar GD, Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**: 317–345

作者简介 季 杨,男,1983 年生,博士研究生.主要从事植物逆境生理生态研究. E-mail: jiyang221@163.com

责任编辑 李凤琴
