

The Nutrient Content of Ephemeral Plants and the Response of Chlorophyll Fluorescence to Light in Desert

Sufen Yuan¹, Haiping Tang², Lihong Meng³

¹Guangdong Polytechnic of Environmental Protection Engineering, Foshan Guangdong

²State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, College of Resources Science and Technology, Beijing Normal University, Beijing

³School of Geography and Planning, Gannan Normal University, Ganzhou Jiangxi

Email: yuansf-007@163.com, tanghp@bnu.edu.cn, mlh8158@163.com

Received: Jan. 27th, 2017; accepted: Feb. 12th, 2017; published: Feb. 15th, 2017

Abstract

Ephemerals, including annual ephemerals and ephemeroïd plants, are characterized by short-term growth rhythms and specific biological traits adapted to deserts or temperate broad-leaved deciduous forests. Their fluorescence physical characteristics had a significant correlation with their leaf contents. The chlorophyll content, nutrient content and response of the photosynthetic characteristics to the simulated light environmental changes of five desert ephemerals, *Eremopyrum orientale*, *Malcolmia scorpioides*, *Lappula semiglabra*, *Tetracme quadricornis* and *Arnebiade cumbens*, which distributed in Northwestern China, were investigated. The results showed that the chlorophyll content of ephemerals was between 1.24 and 2.67 mg·g⁻¹, with extremely high *chl a/chl b* values reaching 5.80 - 12.86. Ephemerals growing in barren desert had extremely high nutrient use efficiency, with leaf nitrogen content all above 3.1%, leaf phosphorus content between 0.22% and 0.30%, and leaf potassium content between 3.15% and 6.24%. The Φ_{PSII} of ephemerals on average was above 0.4. The inhibition effect of high light intensity on *electron transport rate* (ETR) was not obvious, with the latter decreasing only when PAR was above 1400 mol·m⁻²·s⁻¹.

Keywords

Fluorescence, Nitrogen Content, Chlorophyll, Dzungaria Desert

荒漠短命植物的养分含量与荧光特征初探

袁素芬¹, 唐海萍², 孟丽红³

¹广东环境保护工程职业学院, 广东 佛山

²北京师范大学资源学院, 地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京

³赣南师范学院地理与规划学院, 江西 赣州

Email: yuansf-007@163.com, tanghp@bnu.edu.cn, mlh8158@163.com

收稿日期: 2017年1月27日; 录用日期: 2017年2月12日; 发布日期: 2017年2月15日

摘要

短命植物作为荒漠植被类群中的独特类型, 植物叶片的荧光生理特征和养分含量之间具有极高的相关性。分别选取5种典型短命植物东方早麦草(*Eremopyrum orientale*)、卷果涩芥(*Malcolmia scorpioides*)、狭果鹤虱(*Lappula semiglabra*)、四齿芥(*Tetracme quadricormis*)和硬萼软紫草(*Arnebiade cumbens*)自然生长比较一致的叶片作为研究材料, 对叶片的叶绿素和养分含量以及荧光光响应进行了测定。结果表明, 短命植物的叶绿素总量为1.24~2.67 mg·g⁻¹之间, 叶绿素a、b含量之比达到5.80~12.86。叶片含N量在3.1%以上, 含P量为0.22%~0.30%, 含K量在3.15%~6.24%。短命植物的实际光化学量子产量 Φ_{PSII} 平均在0.4以上, ETR受光强的抑制不明显, 当光合有效辐射值超过1400 mol·m⁻²·s⁻¹时, 出现下降。

关键词

荧光, 氮, 叶绿素, 准噶尔荒漠

Copyright © 2017 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

植物的光合作用是生态系统物质和能量流动的基础, 受到多种因素的影响, 植物体中叶绿素 a、b 与植被的光能利用及转化效率密切相关[1]。N、P、K 是植物生长发育所必需的营养元素, 在植物构成和生理代谢方面发挥着重要作用[2]。其中, 叶片 N 素水平可在一定程度上代表其光合性能[3] [4], 有研究表明二者相关系数可达 75% 以上[5]。许多研究报道了叶片含氮量较高的植物具有较高的叶绿素含量、光合速率和适宜的荧光参数水平[6]。P 可以通过影响植物的渗透调节能力和保水力来增强植物组织的抗旱能力, 而且能够通过提高植物体内可溶性糖和磷脂的含量增强植物的抗寒性, K 对调节植物细胞的水势和气孔运动也有重要作用[7] [8]。正常情况下, 植物叶片叶绿素吸收的光能主要通过光合电子传递、叶绿素荧光发射和热耗散 3 种途径来消耗, 这 3 种途径之间存在着此消彼长关系, 光合作用和热耗散的变化会引起荧光的相应变化。因此, 可以通过对荧光的观测来探究植物光合作用和热耗散的情况[9]。

荒漠短命植物作为荒漠区系中的先锋植物类群, 在荒漠生态系统中起着非常重要的作用[10]。以往的研究表明, 荒漠短命植物一般在早春季节生长, 生长周期一般 2 个月左右, 随即地上部分或整个植株干枯死亡, 以种子或地下器官的休眠形式度过对植物生长不利的季节。生长发育对荒漠环境具有高度的适应性, 其种子萌发和生长发育对荒漠中水热条件的变化异常敏感[11], 群落中短命植物萌发的个体数量与前一年冬季温度关系极为密切, 较低的冬季温度和冻土层的存在给种子萌发提供了有利的温湿度条

件, 早春季节的降水则更多的决定了群落的外貌特征。在植物生理方面, 短命植物在自然状态下具有极高的光合能力和水分利用效率, 同时对较低 CO_2 浓度的利用能力非常强, 其羧化效率均在 0.05 以上[12][13]。沙拐枣(*Calligonum arborescens*)是该区域内的优势灌木类群, 对荒漠环境具有极强的适应性。本文将对短命植物和荒漠优势灌木沙拐枣的 N、P、K 含量和叶绿素含量等进行对比研究, 并对短命植物的荧光特性进行了初探, 从而探讨短命植物对荒漠环境的高度适应性, 以期为干旱荒漠区的生态保育提供科学依据。

2. 材料与方法

2.1. 植物体养分含量测定

2.1.1. 叶片全量 N、P、K 含量测定

2008 年 5 月 4 日到 5 月 8 日间, 分别选取短命植物禾本科(Gramineae)东方旱麦草(*Eremopyrum orientale*)、十字花科(Cruciferae)卷果涩芥(*Malcolmia scorpioides*)和四齿芥(*Tetracme quadricormis*)、紫草科(Boraginaceae)狭果鹤虱(*Lappula semiglabra*)和硬萼软紫草(*Arnebiade cumbens*)以及优势灌木沙拐枣(*Calligonum arborescens*)生长比较一致有代表性的 3 个重复样, 选取其功能叶片 5 片, 在 70°C 条件下烘干至恒重, 然后粉碎, 进行各项指标测定。植物全 N 的测定: 高氯酸 - 硫酸消化法。植物全 P 的测定: 酸溶 - 钼锑抗比色法。植物全 K 的测定: 酸溶 - 火焰光度法。

2.1.2. 叶绿素含量的测定

取样方法与上同, 取其功能叶片 0.1 g, 剪成细丝, 在 45°C 下浸泡于乙醇:丙酮:水 = 4.5:4.5:1 的溶液中, 当叶子变白后, 利用紫外分光光度计在 663 nm, 645 nm 下测定紫外吸收值。利用公式(1)~(3)分别计算叶绿素 a, 叶绿素 b 和总叶绿素的含量, 单位为: $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 鲜重。

$$\text{叶绿素}a = (12.7D_{663} - 2.69D_{645}) * 0.1 \quad (1)$$

$$\text{叶绿素}b = (22.9D_{645} - 4.68D_{663}) * 0.1 \quad (2)$$

$$\text{叶绿素总量}(a + b) = (20.2D_{645} + 8.02D_{663}) * 0.1 \quad (3)$$

2.2.2. 叶绿素荧光光响应测定

采用 LI-6400 便携式光合仪(LICOR, Inc. USA), 选择 6400-40 荧光探头在测定荧光时同时测定植物的光合作用(注: 因受其叶形限制, 未对沙拐枣进行测定)。以外界 CO_2 浓度为参考值, 光源选择 10% 蓝光光源, 光合作用量子通量密度依次设置为 2000, 1200, 800, 500, 200, 100, 50 和 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 荧光调制频率设定为 20 kHz。测量主要研究光系统 II 的效率, 所选用的参数都为不用暗适应的指标, 所以材料没有经过暗适应, 测量前用 6400-40 活化光照射 30~50 min, 光通量密度改变时一般停留 5~10 min。每个重复测定 3 次, 共 3 个重复。光合系统 II 的实际光化学量子产量 Φ_{PSII} 和电子传递速率(*Electron transport rate, ETR*)的计算按 LI-6400 默认的公式及数值, 具体如下:

$$\phi_{PSII} = \frac{\Delta F}{F'm} = \frac{F'm - F_s}{F'm} \quad (4)$$

$$ETR = \left(\frac{F'm - F_s}{F'm} \right) f I a_{\text{leaf}} \quad (5)$$

式 4 和式 5 中: $F'm$ 为光下最大荧光强度; F_s 为荧光动力学曲线中的测定点的荧光强度; f 是由光系统 II 吸收的量子分数, 一般 C_3 植物取 0.5, C_4 植物取 0.4, 这里统一取 0.5; I 为光合作用量子通量密度; a_{leaf} 为叶片吸收分数, 取 0.8 (祖元刚等, 2006) [14]。

2.2. 统计分析

试验数据作图采用 SigmaPlot 12.5 软件完成, 不同物种之间差异性分析采用 SPSS 19.0 完成, 方差分析和多重比较分析采用 LSD 检验, 均值差的显著性水平为 0.05。

3. 结果与分析

3.1. 短命植物叶绿素含量和叶片养分含量

5 种短命植物和沙拐枣的叶片叶绿素含量和全量 N、P、K 含量如图 1 所示。短命植物和沙拐枣叶片的叶绿素 a 含量在 $1.11\sim 2.28\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 之间, 叶绿素 b 含量为 $0.12\sim 0.39\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 之间, 叶绿素总量为 $1.24\sim 2.67\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 之间。其中, 东方早麦草的叶绿素含量 a、b 和总量最高, 硬萼软紫草的叶绿素总量和叶绿素 a 最低, 四齿芥的叶绿素 b 含量最低。叶绿素含量总量排序基本为东方早麦草 > 狭果鹤虱 > 卷果涩芥 ≈ 四齿芥 > 沙拐枣 > 硬萼软紫草。

短命植物叶片的全量 N、P、K 含量均显著高于沙拐枣($p < 0.05$)。短命植物叶片含 N 量均在 3.1% 以上, 而相同生境中的优势植物沙拐枣叶片含 N 量仅为 2.53%。其中, 叶片含 N 量最高的植物为四齿芥高达 4.66%, 其次为东方早麦草、卷果涩芥和狭果鹤虱, 硬萼软紫草最低为 3.18%。短命植物叶片含 P 量在 0.22%~0.30% 之间, 其中卷果涩芥最高, 其次为硬萼软紫草、四齿芥、东方早麦草和狭果鹤虱。沙拐枣叶片的含 P 量较狭果鹤虱低 1%。短命植物叶片含 K 量较高, 由高到低依次为硬萼软紫草(6.24%) > 卷果涩芥(5.48%) > 狭果鹤虱(4.66%) > 四齿芥(3.79%) > 东方早麦草(3.15%) 显著高于同生境中的沙拐枣。

3.2. 荧光动力参数的光响应

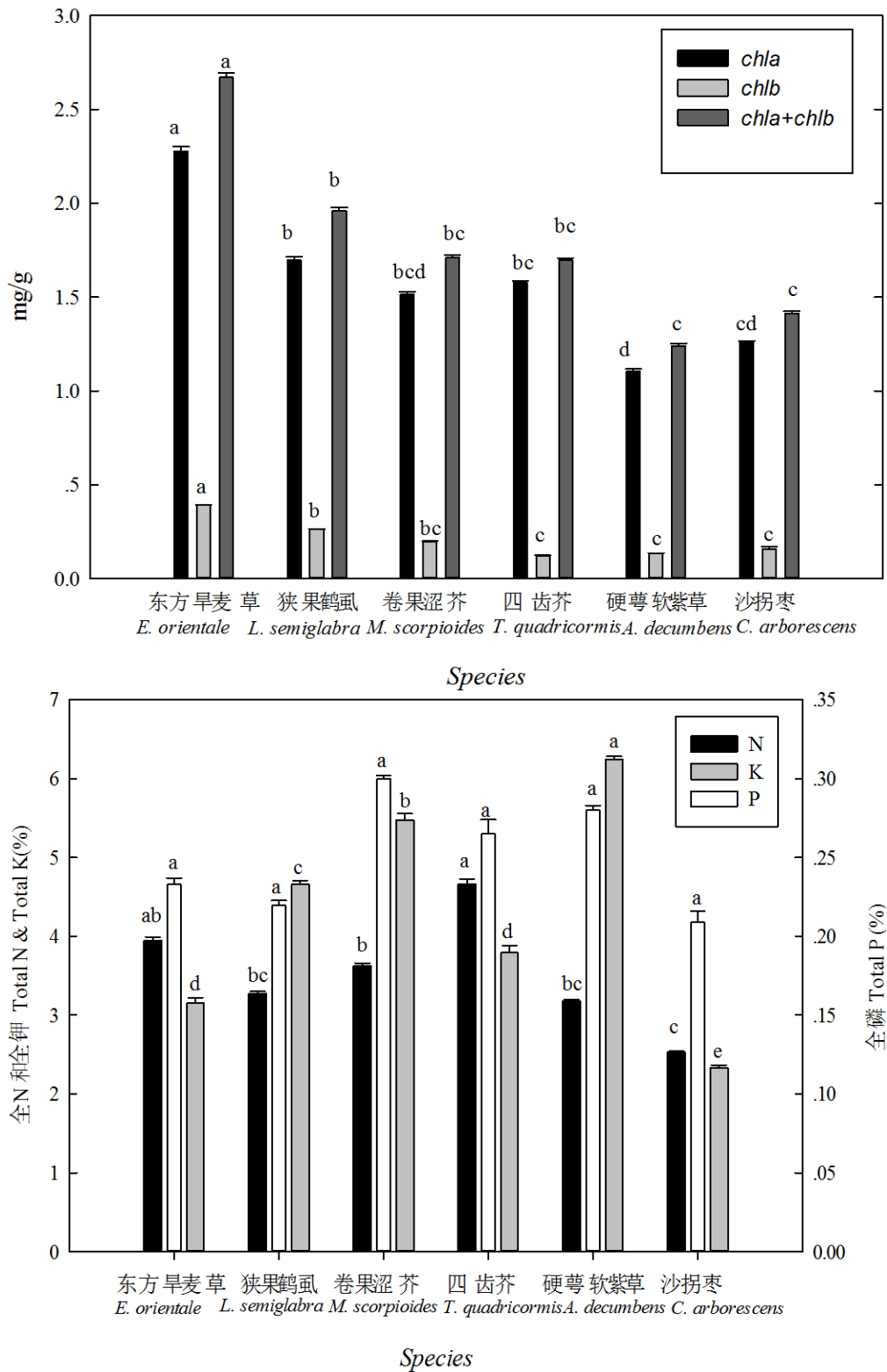
Φ_{PSII} 表示的是 *PSII* 的实际光能转化效率, 它反映 *PSII* 反应中心在有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率, 是叶片没有经过暗适应而在光下直接测到的[15]。*PSII* 的非循环电子传递速率(*ETR*, electron transport rate)反映实际光强条件下的表观电子传递速率, 它与植物的光合速率有很强的线性关系, 是一个表征植物光合能力高低的变量[16]。 Φ_{PSII} 和 *ETR* 随光合有效辐射的变化如图 2。

随着光合有效辐射的增加, 5 种短命植物的 Φ_{PSII} 均呈现出递减的趋势(图 2)。在低光强下, 东方早麦草和硬萼软紫草的 Φ_{PSII} 之间存在显著性差异($p < 0.05$), 而在高光强下卷果涩芥和硬萼软紫草之间差异显著($p < 0.05$), 其余物种彼此之间均没有显著性差异($p > 0.05$)。随着光合有效辐射的增加, 5 种短命植物的电子传递速率 *ETR* 均为逐渐增加的规律, 在初始阶段以线性方式上升, 彼此之间没有显著性差异($p < 0.05$)。光合有效辐射升至 $500\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 电子传递速率 *ETR* 出现了不同的增长速度。除东方早麦草和四齿芥, 硬萼软紫草和狭果鹤虱之间差异性不显著外($p > 0.05$), 其余物种彼此之间均有显著性差异($p < 0.05$), 说明各物种的电子传递速率对高光强的适应和响应能力差异显著($p < 0.05$), 其中紫草科的狭果鹤虱和硬萼软紫草电子传递速率较高, 而十字花科的卷果涩芥和四齿芥电子传递速率较低。从电子传递速率变化曲线分析, 卷果涩芥和四齿芥在光合有效辐射高于 $1400\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 电子传递速率受到光强的抑制作用, *ETR* 出现下降趋势, 其他 3 种短命植物则在高达 $1600\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\sim 1700\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, *ETR* 才开始出现下降趋势(图 2), 表明后者 *ETR* 光合饱和点较高, 仅出现较弱的光抑制现象。

3.3. 植物叶片养分含量与光合生理之间的关系

3.3.1. 植物叶片叶绿素含量与光合生理特征之间的关系

通过对不同生长时期短命植物叶片叶绿素含量与其净光合速率之间的相关分析表明, 在植物生长初期(叶期), 叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量与自然状态下日最高光合速率与日均净光合速率呈显著正相关, 相关系数为 $0.484\sim 0.744$ ($p < 0.05$)。其中叶绿素 b 与光合速率相关性最高, 相关系数达到 0.7 以上



图中不同小写字母表示物种间在 0.05 水平存在显著性差异

Figure 1. The leaf chlorophyll, total nitrogen (N), phosphorus (P) and kalium (K) of ephemerals and *Calligonum mongolicum*

图 1. 短命植物与沙拐枣叶片叶绿素和全量 N、P 和 K 含量

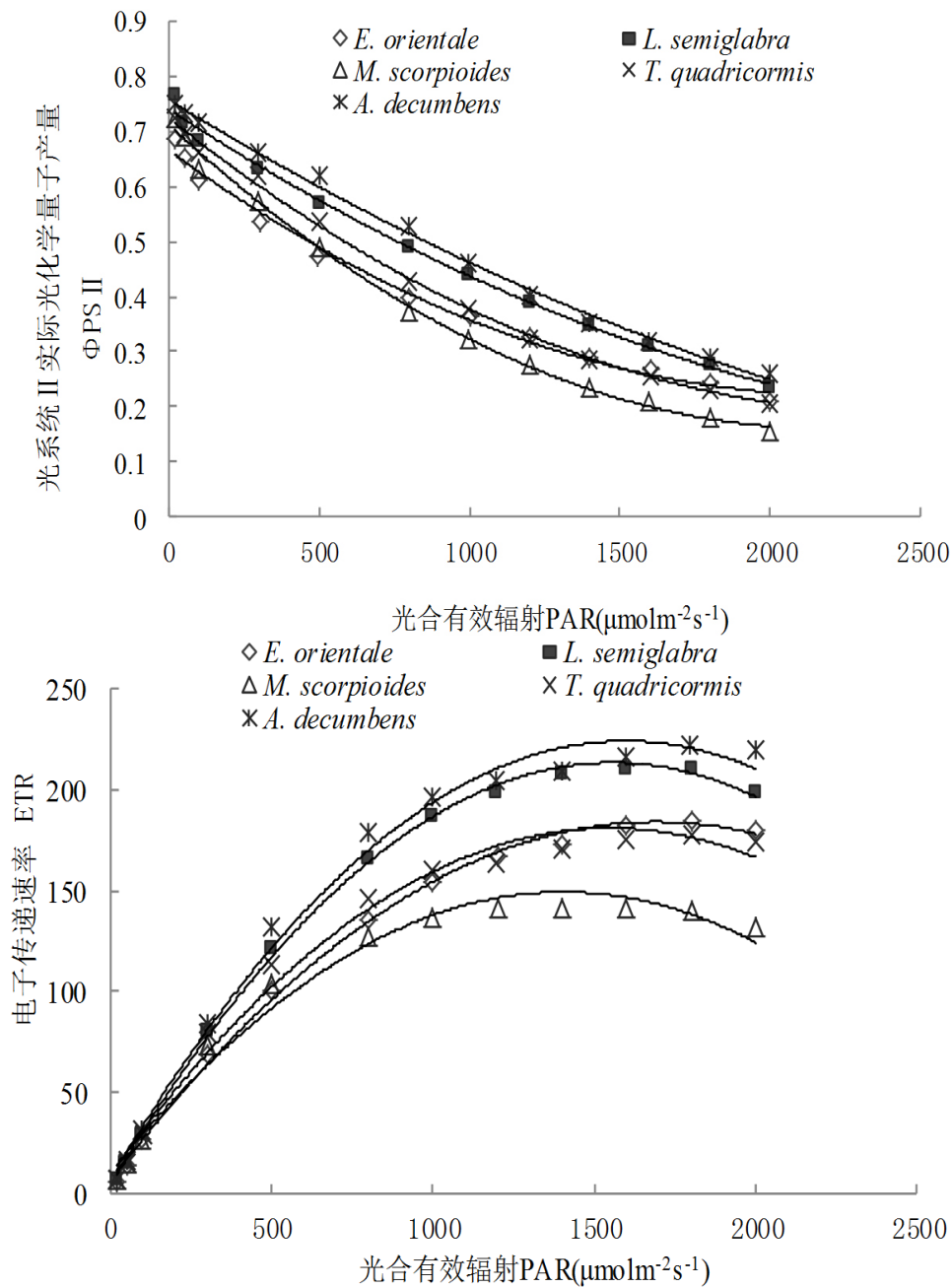


Figure 2. The Φ_{PSII} and ETR of light system II with different photosynthetically active radiations

图 2. 不同光强下光系统 II 的 Φ_{PSII} 和 ETR

($p < 0.05$)。随着季节的变化,短命植物生长至中后期,叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量与日最大净光合速率同样呈显著正相关($p < 0.05$),但与光合能力和日均净光合速率之间没有显著性关系。值得注意的是在短命植物生长中期,即盛花期叶绿素 a 与净光合速率之间的相关性最高,到生长后期叶绿素 b 成为影响光合速率的首要因素。对 5 种短命植物叶绿素含量与荧光动力参数之间进行相关分析表明,叶绿素 a 含量和总叶绿素含量与 Φ_{PSII} 和 ETR 之间存在显著负相关关系($p < 0.05$),叶绿素 b 与 Φ_{PSII} 和 ETR 之间没有显著相关性。

3.3.2. 植物叶片 N、P、K 含量与光合生理特征之间的关系

通过对不同生长时期短命植物叶片 N、P、K 含量与光合特征之间的相关分析表明, 在短命植物生长初期(叶期)叶片 N、P、K 含量与自然状态下最大净光合速率和日均光合速率均呈显著负相关关系($p < 0.05$), 相关系数分别为-0.718, -0.466 和-0.294, 以及-0.741, -0.551 和-0.215, 而与光合能力(即光响应中最大净光合速率)之间呈显著正相关($p < 0.05$)。在短命植物生长的繁盛时期即花期, 叶片 N 和 P 含量与自然状态下最大净光合速率和光合能力之间均呈显著正相关关系; 叶片 K 含量则与自然状态下最大净光合速率和光合能力之间均呈显著负相关关系。果期除叶片 N 含量与光响应中最高净光合速率之间为显著负相关外, 其他植物养分与光合指标之间均没有显著相关关系。对 5 种短命植物叶片养分含量与荧光动力参数之间进行相关分析表明, 叶片 N 和 P 含量与 Φ_{PSII} 和 ETR 之间存在显著负相关关系($p < 0.05$), 叶片 K 含量与 Φ_{PSII} 和 ETR 之间呈显著正相关($p < 0.05$)。

4. 讨论

4.1. 短命植物叶绿素含量和光合特征关系探讨

5 种短命植物除硬萼软紫草外, 叶绿素含量均高于同一生境中的沙拐枣。与其他荒漠植物相比, 短命植物叶绿素含量与中生植物沙米(*Agriophyllum squarrosum*)相当, 但是远低于多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)等少浆旱生植物和部分多浆旱生植物如红砂(*Reaumuria soongorica*)、分枝鸦葱(*Scorzonera divaricata*)等[17]。短命植物的叶绿素 a 与叶绿素 b 含量之比较高, 远高于上述植物, 介于 5.80~12.86 之间, 表明短命植物叶片中叶绿素 a 含量相对较高, 成为此类植物进行高光合的有利条件。同时, 随光照、盐分、水分和养分等环境条件的改变, 植物叶绿素含量的多少以及叶绿素 a、b 的组成比例也会随之发生改变[18] [19] [20] [21]。

以往对植物叶绿素含量和组成与光合速率之间的关系有很多研究, 然而结论不尽相同, 有结论表明叶片叶绿素含量与光合速率之间呈显著正相关[22]; 也有研究认为叶片叶绿素含量和光合速率之间的相关性与叶绿素含量本身的高低有关, 有研究表明大豆和水稻的叶片叶绿素含量低于 $0.5 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 时光合速率与叶绿素含量呈显著正相关[23] [24], 也有学者认为作物或者植物叶绿素与光合作用之间的关系会随着生长发育而变化[25]; 也有学者通过对马铃薯和花生进行研究后则指出, 光合速率与叶绿素含量之间无显著相关关系[26] [27]。本研究与第二种情况类似, 在短命植物生长初期叶绿素含量与光合速率呈显著正相关, 而到生长中后期这种相关性逐渐减弱, 在生长初期叶绿素含量与各植物光合能力之间呈负相关, 说明在饱和光强下叶绿素含量反而成为光合作用的限制因素。同时研究还表明, 叶绿素 a 和叶绿素 b 在植物生长的不同时期, 对光合作用的影响也不相同。叶绿素含量的高低还具有多重指示意义: 一方面, 由于与叶片氮含量间存在较好的相关, 可表征植物的营养状况; 另一方面, 还可作为植物受胁迫及外界环境因子干扰状态下的指示器[1]。

4.2. 短命植物荧光特性初探

Lapointe [28]在对气候条件影响短命植物生理特征的研究中指出, 高光效是短命植物在短时期内进行碳的高效积累和完成地上部分生活周期的前提。由于叶绿素荧光特性不受气孔等因素的限制, 所以在光合作用机理方面应用越来越广泛[14]。5 种短命植物的实际光化学量子产量 Φ_{PSII} 和非循环电子传递速率 ETR 随光合有效辐射的变化规律基本相同。5 种短命植物的 Φ_{PSII} 平均在 0.4 以上, 即使在光合有效辐射高达 $2000 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的极端高光照时, 仍保持在较高水平。表明短命植物在高光强下, 具有较高的光化学量子产量, 即这些植物的 $PSII$ 中心, 在强光胁迫下仍具有较高的光化学反应效率。

以往很多研究表明 ETR 与光合速率有正相关关系, 本研究中也证明了这一点, 两者之间相关系数高达 0.977 ($p < 0.01$)。5 种短命植物的 ETR 平均值均在 98~150 之间, 其中硬萼软紫草最高, 这与其拥有最

高的光合能力相对应。*ETR* 受光强的抑制不明显, 出现下降时的光合有效辐射值非常高, 表明短命植物不仅对弱光有很高的利用效率[12], 同样对强光利用能力也非常强, 因此表现出较高的光合速率和产量, 从而更好地适应荒漠环境。

4.3. 短命植物 N、P、K 含量与光合特征关系探讨

本文研究表明, 短命植物叶片中 N、P、K 含量均高于同一生境中的沙拐枣。同样, 也远远高于其他植被类型, 如元江干热河谷 20 种萨王纳植被和自然状态下大针茅草原的 9 种优势植物[29] [30], 明显高于黄土高原地区 126 种乔灌木和草本植物[31]。本研究中的短命植物含 N 量与 Sonoran 荒漠中冬季一年生植物含 N 量(2.26%~4.49%)水平大致相当[32], 而对阔叶林下生长的早春短命植物的研究中也发现有类似高养分含量的特征[33]。

本区土壤具有严重缺 N, 极度缺 P, 而 K 含量较高的特征[11]。短命植物在养分贫瘠的荒漠环境中, 具有很高的叶片养分含量, 除自身具有较高的吸收养分的能力以外, 可能还与其共生的土壤微生物尤其是菌根真菌有着很大的关系, 很多研究已经表明 AM 菌根真菌对植物养分吸收和水分利用起着非常重要的作用[34] [35], 本区的短命植物中大多数根共生有此种微生物[36] [37], 因此与丛枝菌根真菌共生也是古尔班通古特沙漠中的短命植物适应极端干旱和贫瘠土壤环境的一个重要策略。

短命植物生长初期叶片中 N、P、K 含量与光合能力呈显著正相关, 但和自然状态下净光合速率呈显著负相关, 表明在自然状态下, 较高的养分含量对光合作用反而有限制作用, 而胁迫条件下, 高的养分含量便成为促进其光合作用的重要因素。短命植物生长繁盛期, 植株生长发育成熟, 叶片中 N、P 含量与自然状态下净光合速率和光合能力均呈显著正相关关系, 而 K 含量则与这两种指标均呈显著负相关, 此前的研究认为 K 可以通过影响蛋白质的合成、光合系统的活性以及渗透能力和气孔运动等方面间接影响光合作用[38], 同时, 该研究结果可能与本地区土壤中钾含量本身较高有关, 具体原因有待于进一步研究。短命植物生长后期, 除叶片 N 外, 其他营养元素均对光合作用没有显著影响, 此时短命植物已经进入生殖生长繁盛时期, 植物体内更多营养用来开花结实。叶片 N、P、K 三种养分含量对植物光合速率的影响中, 其中 N 与其相关性最高, 这也印证了以外的研究, 71%~88% 的叶片含氮量被分配给植物的蛋白质, 而有 75% 的 N 元素用于叶绿体, 其中大部分投入光合作用, 然而 N 的这种制约作用的程度往往与光和周围 CO₂ 浓度及 N 在各组分的分配密切关系, 如关键光合酶 Rubisco 是叶片中最为丰富的蛋白质, 被认为是作物中投入氮量最大的蛋白质分子, 占全部叶片可溶性蛋白质含量的 30%~50% [39] [40]。如在特定的光热和 CO₂ 浓度环境中如果分配在 Rubisco 中的 N 较少, N 就很可能成为制约光合作用的因子。

参考文献 (References)

- [1] Richardson, A.D., Duigan, S.P. and Berlyn, G.P. (2002) An Evaluation of Noninvasive Methods to Estimate Foliar Chlorophyll Content. *New Phytologist*, **153**, 185-194. <https://doi.org/10.1046/j.0028-646X.2001.00289.x>
- [2] Marschner, H. (1995) Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London, UK.
- [3] Gerdol, R., Iacumin, P., Marchesini, R. and Bragazza, L. (2000) Water and Nutrient-Use Efficiency of a Deciduous Species, *Vaccinium myrtillus*, and an Evergreen Species, *V. vitis-idaea*, in a Subalpine Dwarf Shrub Health in the Southern Alps, Italy. *Oikos*, **88**, 19-32. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880104.x>
- [4] Cernusak, L.A., Aranda, J., Marshall, J.D. and Winter, K. (2007) Large Variation in Whole-Plant Water-Use Efficiency among Tropical Tree Species. *New Phytologist*, **173**, 294-305. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01913.x>
- [5] Heckathorn, S.A., Delucia, E.H. and Zielinski, R.E. (1997) The Contribution of Drought-Related Decreases in Foliar Nitrogen Concentration to Decreases in Photosynthetic Capacity during and after Drought in Prairie Grasses. *Physiologia Plantarum*, **101**, 173-182. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb01834.x>
- [6] Karst, A.L. and Lechowicz, M.J. (2007) Are Correlations among Foliar Traits in Ferns Consistent with Those in the Seed Plants? *New Phytologist*, **173**, 306-312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01914.x>

- [7] Elumalai, S., Bahieldinal, A., Wraith, J.M., Thamir, A.N., William, E.D., Tuan-Hua, D.H. and Rongda, Q. (2000) Improved Biomass Productivity and Water Use Efficiency under Water Deficit Conditions in Transgenic Wheat Constitutively Expressing the Barley HVA1 Gene. *Plant Science*, **155**, 1-9. [https://doi.org/10.1016/S0168-9452\(99\)00247-2](https://doi.org/10.1016/S0168-9452(99)00247-2)
- [8] Wang, S.M., Wan, C.G., Wang, Y.R., et al. (2004) The Characteristics of Na⁺, K⁺ and Free Proline Distribution in Several Drought Resistant Plants of the Alxa Desert, China. *Journal of Arid Environments*, **56**, 525-539. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(03\)00063-6](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(03)00063-6)
- [9] Rohacek, K. (2002) Chlorophyll Fluorescence Parameters: The Definitions, Photosynthetic Meaning and Mutual Relationships. *Photosynthetica*, **40**, 13-29. <https://doi.org/10.1023/A:1020125719386>
- [10] 唐海萍, 颜莉娟, 张新时. 新疆准噶尔盆地生物多样性保育与建立国家荒漠公园的构想[J]. 生物多样性, 2008, 16(6): 618-626.
- [11] 袁素芬, 唐海萍. 新疆准噶尔荒漠短命植物群落特征及其水热适应性[J]. 生物多样性, 2010, 18(4): 346-354.
- [12] Yuan, S.F., Tang, H.P. and Yan, Y.C. (2009) Photosynthetic Characteristics of Spring Ephemerals in the Desert Ecosystem of Dzungaria Basin, Northwest China. *Environmental Earth Science*, **59**, 501-510. <https://doi.org/10.1007/s12665-009-0047-z>
- [13] 袁素芬, 唐海萍. 准噶尔荒漠 3 种短命植物气体交换特征的日变化[J]. 生态学报, 2009, 29(4): 1962-1970.
- [14] 祖元刚, 张衷华, 王文杰, 杨逢建, 贺海升. 薇甘菊叶和茎的光合特性[J]. 植物生态学报, 2006, 30(6): 998-1004.
- [15] Bilger, W. and Bjorkman, O. (1990) Role of the Xanthophyll Cycle in Photoprotection Elucidated by Measurements of Light-Induced Absorbance Changes, Fluorescence and Photosynthesis in Leaves of *Hederacanariensis*. *Photosynthesis Research*, **25**, 173-185. <https://doi.org/10.1007/BF00033159>
- [16] Michal, K., David, K. and Ladislav, N. (2001) On the Relationship between the Non-Photochemical Quenching of Chlorophyll Fluorescence and Photosystem II Light Harvesting Efficiency. A Repetitive Flash Fluorescence Induction Study. *Photosynthesis Research*, **68**, 141-152. <https://doi.org/10.1023/A:1011830015167>
- [17] 刘家琼, 黎志坚, 蒲锦春, 刘新民, 曾泗弟. 我国沙漠中部地区主要不同生态类型植物脯氨酸的累积, 光合, 呼吸和叶绿素含量[J]. 植物学报, 1988, 30(1): 85-95.
- [18] 胡颂平, 梅捍卫, 邹桂花, 刘鸿艳, 刘国兰, 蔡润, 李明寿, 罗利军. 正常与水分胁迫下水稻叶片叶绿素含量的 QTL 分析[J]. 植物生态学报, 2006, 30(3): 479-486.
- [19] 赵薏, 王秀伟, 毛子军. 不同氮素浓度下 CO₂ 浓度, 温度对蒙古栎(*Quercus mongolica*)幼苗叶绿素含量的影响[J]. 植物研究, 2006, 26(3): 337-341.
- [20] 周忆堂, 马红群, 梁丽娇, 洪鸿, 胡丽涛, 孙敏, 吴能表. 不同光照条件下长春花的光合作用和叶绿素荧光动力学特征[J]. 中国农业科学, 2008, 41(11): 3589-3595.
- [21] 徐新文, 徐海量, 王艳玲, 王晓静, 邱永志, 许波. 盐胁迫对沙漠公路防护林主要固沙植物叶绿素含量的影响[J]. 科学通报, 2008, 53(s2): 96-99.
- [22] Eehide, M. and Shigesaburo, J. (1979) Photosynthetic Heterosis in Maize. *Japanese Journal of Breeding*, **29**, 159-165. <https://doi.org/10.1270/jsbbs1951.29.159>
- [23] 翁任宪, 陈清义, 杨秋英. 大豆之光合作用与物质生产特性之研究[J]. 中华农学会报, 1986, 133: 25-31.
- [24] Shieh, Y.J. and Liao, W.Y. (1987) Influence of Growth Temperature and Nitrogen Nutrition on Photosynthesis and Nitrogen Metabolism in the Rice Plant. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, **28**, 157-161.
- [25] 魏书奎, 丁继洲, 宣有林, 李登科. 核桃叶片的叶绿素含量与光合速率的关系[J]. 北京农业科学, 1994, 12(5): 31-33.
- [26] Dwelle, R.B., Hurley, P.J. and Pavek, J.J. (1983) Photosynthesis and Stomatal Conductance of Potato Clones. *Plant Physiology*, **72**, 172-176. <https://doi.org/10.1104/pp.72.1.172>
- [27] Bhagsari, A.S. and Brown, R.H. (1976) Relationship of Net Photosynthesis to Carbon Dioxide Concentration and Leaf Characteristics in Selected Peanut (*Arachis*) Genotypes. *Peanut Science*, **3**, 10-14. <https://doi.org/10.3146/i0095-3679-3-1-3>
- [28] Lapointe, L. (2001) How Phenology Influence Physiology in Deciduous Forest Spring Ephemerals. *Physiologia Plantarum*, **113**, 151-157. <https://doi.org/10.1034/j.1399-3054.2001.1130201.x>
- [29] 陈佐忠, 黄德华. 自然条件下大针茅草原几种主要植物氮, 磷, 钾, 铁含量的季节动态[J]. 植物生态学与地植物学学报, 1989, 13(4): 325-331.
- [30] 宋富强, 曹坤芳. 元江干热河谷植物叶片解剖和养分含量特征[J]. 应用生态学报, 2005, 16(1): 33-38.
- [31] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局[J]. 自然科学进展, 2006, 16(8): 965-973.

- [32] Werk, K.S., Ehleringer, J., Forseth, I.N. and Cook, C.S. (1983) Photosynthetic Characteristics of Sonoran Desert Winter Annuals. *Oecologia*, **59**, 101-105. <https://doi.org/10.1007/BF00388081>
- [33] Blank, J.L., Olson, R.K. and Vitousek, P.M. (1980) Nutrient Uptake by a Diverse Spring Ephemeral Community. *Oecologia*, **47**, 96-98. <https://doi.org/10.1007/bf00541781>
- [34] Augé, R.M. and Stodola, J.W. (1990) An Apparent Increase in Symplastic Water Contributes to Greater Turgor in Mycorrhizal Roots of Droughted Rosa Plants. *New Phytologist*, **115**, 285-295. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00454.x>
- [35] Tarafdar, J.C. and Kumar, P. (1996) The Role of Vesicular Arbuscular mycorrhizal Fungi on Crop, Tree and Grasses Grown in an Arid Environment. *Journal of Arid Environment*, **34**, 197-203. <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0101>
- [36] Shi, Z.Y., Feng, G., Christie, P. and Li, X.L. (2006) Arbuscular mycorrhizal Status of Spring Ephemerals in the Desert Ecosystem of Junggar Basin, China. *Mycorrhiza*, **16**, 269-275. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0041-1>
- [37] Shi, Z.Y., Zhang, L.Y., Li, X.L. and Christie, P. (2007) Diversity of Arbuscular mycorrhizal Fungi Associated with Desert Ephemerals in Plant Communities of Junggar Basin, Northwest China. *Applied Soil Ecology*, **35**, 10-20. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.06.002>
- [38] 李廷强, 王昌全. 植物钾素营养研究进展[J]. 四川农业大学学报, 2001, 19(3): 281-285.
- [39] Sicher, R.C. and Bunce, J.A. (1997) Relationship of Photosynthetic Acclimation to Changes of Rubisco Activity in Field-Grown Winter Wheat and Barley during Growth in Elevated Carbon Dioxide. *Photosynthesis Research*, **52**, 27-38. <https://doi.org/10.1023/A:1005874932233>
- [40] Long, S.P., Zhu, X.G., Naidu, S.L. and Ort, D.R. (2006) Can Improvement in Photosynthesis Increase Crop Yield? *Plant, Cell and Environment*, **29**, 315-330. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01493.x>

期刊投稿者将享受如下服务:

1. 投稿前咨询服务 (QQ、微信、邮箱皆可)
2. 为您匹配最合适的期刊
3. 24 小时以内解答您的所有疑问
4. 友好的在线投稿界面
5. 专业的同行评审
6. 知网检索
7. 全网络覆盖式推广您的研究

投稿请点击: <http://www.hanspub.org/Submission.aspx>

期刊邮箱: ije@hanspub.org