网络出版时间:2013-07-18　15:59
网络出版地址:http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20130718.1559.009.html

水分胁迫对油茶容器苗叶片解剖结构和光合特性的影响

张诚诚,文　佳,曹志华,胡娟娟,徐　斌,梁淑云,段文军,束庆龙
(安徽农业大学 林学与园林学院,安徽 合肥 230036)

[摘　要]　【目的】研究油茶容器苗叶片解剖结构和光合生理指标对水分胁迫的响应,了解其水分适应机制,为油茶育苗生产中基质水分的控制提供理论依据。【方法】以"凤阳 1 号"1 年生油茶容器苗为试材,采用盆栽控水方式进行水分胁迫,使基质含水量分别为基质饱和含水量(W)的 100%～91%,90%～81%,80%～71%,70%～61%,60%～51%和 50%～41%。培养 3 个多月后,分别测定叶片的气孔特性、光合色素含量和光合生理特性等指标。【结果】随着基质含水量的减少,油茶容器苗的气孔密度、气孔面积、气孔大小和气孔开度发生了明显变化,当基质含水量为(90%～81%)W 时,气孔密度和气孔面积均较大,气孔大小和开度均较小。随着基质含水量的减少,叶片、栅栏组织、海绵组织的厚度和栅栏组织/海绵组织都相应减小,光合色素含量和净光合速率、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率、气孔导度和光能利用效率都总体呈下降趋势,但水分利用效率却总体呈上升趋势。当基质含水量为(90%～81%)W 时,叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b、类胡萝卜素含量和叶绿素 a/b 值均最大。【结论】当基质含水量为饱和含水量的 90%～81%时,油茶容器苗木生长最佳。油茶容器苗能在不同水分胁迫下调整叶片结构和光合生理特征以维持正常生存和生长,对水分胁迫具有较强的适应性。

[关键词]　水分胁迫;油茶容器苗;气孔特性;叶片解剖结构;光合色素含量;光合生理特性
[中图分类号]　S794.405　　[文献标志码]　A　　[文章编号]　1671-9387(2013)08-0079-06

Effect of water stress on leaf anatomy structure and photosynthetic characteristic of *Camellia oleifera* seedlings

ZHANG Cheng-cheng, WEN Jia, CAO Zhi-hua, HU Juan-juan, XU Bin, LIANG Shu-yun, DUAN Wen-jun, SHU Qing-long
(*College of Forestry and Gardening, Anhui Agricultural University, Hefei, Anhui* 230036, *China*)

Abstract: 【Objective】 This study aimed to comprehend the adaptability of *Camellia oleifera* to water stress, and the response mechanism of leaf anatomy structure and photosynthetic characteristic. 【Method】 "Fengyang-1" seedlings were potted in six water levels (100%－91%, 90%－81%, 80%－71%, 70%－61%, 60%－51% and 50%－41% to the saturation water content in substrate, respectively) for more than three months. Then stomatic density, stomatic size, stomatic aperture, photosynthetic pigments content and photosynthetic physiological characteristics were determined. 【Result】 The stomatic density, stomatic area per unit, size and aperture changed as the substrate water content decreased. The stomatic density and area per unit were relative large while the stomatic size and aperture were relative small when the water content

* [收稿日期]　2012-10-25
[基金项目]　安徽省科技攻关项目(09010301080);安徽省农业科技成果转化项目(1104a0303065)
[作者简介]　张诚诚(1989－),女,安徽马鞍山人,在读硕士,主要从事经济林栽培与植物抗逆性生理研究。
E-mail:maszhchch@163.com
[通信作者]　束庆龙(1952－),男,安徽舒城人,教授,主要从事林木病理、古树名木保护和经济林栽培研究。
E-mail:qlshu@ahau.edu.cn

of substrate was 90%－81%. The thickness, palisade parenchyma, spongy parenchyma and the ratio of palisade to spongy of leaf declined with the decrease of substrate water content. The photosynthetic pigments content and net photosynthetic rate, intercellular CO_2 density, transpiration rate, stomatal conductance and light use efficiency decreased as the increase of water use efficiency. The chlorophylla, chlorophyllb, chlorophyll a＋b, carotenoid content and chlorophyll a/b reached their highest levels when the substrate water content was 90%－81%.【Conclusion】The *C. oleifera* seedlings were in optimal condition when the substrate water content was 90%－81%. Seedlings could adjust the leaf structure and photosynthetic physiological characteristic to maintain their growth based on different water stress, indicating that *C. oleifera* has strong adaptability to water stress.

Key words: water stress; *Camellia oleifera* seedlings; stoma characteristic; leaf anatomy structure; photosynthetic pigments content; photosynthetic physiological characteristic

当前,在油茶(*Camellia oleifera*)育苗生产中,多用容器育苗代替裸根育苗,这不但提高了造林成活率和苗木出圃率[1-2],还缩短了育苗周期。不同于裸根苗的是,容器苗根系常限制于容器袋中而不能自由生长,所以基质就成为容器苗水分和营养物质的主要来源,但一般容器袋较小且容易失水,从而影响苗木的正常生长。水分亏缺通常会造成植物形态、生理和生化进程改变,影响植物生长发育[3]。叶片是植物进行同化和蒸腾作用的主要器官,也是对水分逆境胁迫最敏感的部位之一,其形态结构和生理变化最能体现植物对环境的适应能力[4]。在水分胁迫对植物叶片结构的影响方面,李海波[5]研究发现,水分胁迫可导致水稻(*Oryza sativa*)气孔密度出现升高的趋势;陈昕等[6]研究显示,在干旱胁迫条件下石灰花楸幼苗叶片变薄。关于水分胁迫对苗木光合生理的影响方面,宋丽萍等[7]在研究干旱胁迫与刺五加(*Acanthopanax senticosus*)幼苗光合生理特性之间的关系中发现,在干旱胁迫条件下,苗木光合色素含量和净光合速率均明显下降;朱万泽等[8]研究显示,台湾桤木(*Alnus formosana*)随着水分胁迫的加重其净光合速率下降。目前,关于水分胁迫对油茶生长影响的研究还较少,故本研究以1年生油茶容器苗为试验材料,观察测定不同水分胁迫下油茶容器苗叶片解剖结构和光合生理指标的变化,了解其水分适应机制,以期为油茶育苗生产中容器基质水分的控制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材 料

供试苗木为"凤阳1号"1年生油茶容器苗。

供试基质:由泥炭土(中层)(45%)、珍珠岩(20%)、腐熟锯末(15%)和松林土(20%)配制而成,其中腐熟锯末由薄刨花片35%＋带锯末65%制成,以上百分比均为质量分数;将基质配好后再加入克爱贝斯缓释肥1.5 kg/m^3＋过磷酸钙2 kg/m^3＋6-BA 0.15 g/mL＋NAA 0.1 g/mL;并用0.3%甲基特布津、百菌清＋敌敌畏杀虫消毒。

1.2 方 法

1.2.1 试验设计 试验共设6个水分处理(处理Ⅰ～处理Ⅵ),基质含水量分别为基质饱和含水量(W)的100%～91%,90%～81%,80%～71%,70%～61%,60%～51%和50%～41%,将容器苗种植于花盆内培育,1个花盆7棵苗,每处理3盆。

试验于2012年3月底至7月初在实验室阳台上进行,将供试苗木浇透水至容器袋底部渗水为止,置于穴盘内10 h左右至无渗水时开始称质量,以容器基质饱和含水量为基础,将不同处理油茶容器苗基质含水量保持在设定范围内。

1.2.2 测定项目及方法 (1)叶片解剖结构。取油茶容器苗春梢上的3～4轮叶片,在叶中部取长0.5 cm、宽0.3 cm的材料,投入FAA固定液中固定24 h以上。经体积分数65%,75%,85%,95%,100%的乙醇逐级脱水。用二甲苯、二甲苯＋乙醇处理叶片,使叶片透明,石蜡法切片(切片厚度为5 μm),番红-固绿对染,在OLYMPUS-BX41光学显微镜下观察并照相记录,统计单位面积的气孔数量,用显微测微尺测量气孔内、外纵径和横径,以及叶片角质层、上表皮、下表皮、栅栏组织、海绵组织厚度。所有观测值均为20个视野的平均值。气孔开度＝内纵径×内横径×2.7,气孔大小＝外纵径×外横径×2.7,气孔密度＝气孔数量/视野面积＝气孔数量/0.162 5 mm^2,气孔面积＝气孔开度×π×0.25×气孔密度。

(2)叶片光合色素含量。先采用体积分数95%

乙醇处理叶片。然后用 722 型分光光度计测定提取液 665，649，470 nm 波长下的光密度值，然后计算叶绿素 a、b 和类胡萝卜素的含量[9]。

(3)叶片光合特性。采用 LI-6400 型便携式光合作用测定仪(Li-CorInc，USA)，在 11：00－12：00 测定 1 次净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、胞间 CO_2 浓度(Ci)和气孔导度(Cs)，每处理均随机选择 3 株，每株重复 3 次，结果取平均值。同时记录光合有效辐射(PAR)、气温(T)等环境参数，并计算瞬时水分利用效率($WUE=Pn/Tr$)和表观光能利用效率($LUE=Pn/PAR$)。

1.3　数据处理与分析

试验数据用“平均值±标准差”表示，采用 Microsoft Excel 2003 和 DPSV 7.05 软件进行统计分析和图表处理，用单因素方差结合 Duncan's 新复极差法对组间差异进行分析。

2　结果与分析

2.1　水分胁迫对油茶容器苗气孔特性的影响

由图 1 可见，随着基质含水量的减少，油茶容器苗气孔密度呈双峰曲线变化，其中处理Ⅱ和Ⅳ的气孔密度均较高，分别为 256.08 和 248.97 个/mm^2；处理Ⅲ的气孔密度最小，为 162.21 个/mm^2。随着水分胁迫程度的加剧，气孔面积逐渐变少，但也有波动，其中处理Ⅱ的气孔面积最大，为 16.5×10^3 $\mu m^2/mm^2$；处理Ⅵ的最小，为 9.1×10^3 $\mu m^2/mm^2$。

由图 1 还可知，随着水分胁迫程度的加剧，气孔大小和开度均呈先减小后增加再减小的趋势变化，其中处理Ⅲ的气孔大小和开度均最大，分别为 918.68和 104.93 μm^2；处理Ⅵ的气孔大小和开度均最小，分别为 772.64 和 63.58 μm^2。

方差分析结果显示，水分胁迫对叶片气孔密度、气孔开度和气孔面积影响极显著($P<0.01$)，对气孔大小影响显著($P<0.05$)。经多重比较可知，处理Ⅲ和处理Ⅵ的气孔密度极显著小于其他 4 个处理，处理Ⅱ显著大于处理Ⅰ；处理Ⅰ和Ⅱ的气孔面积极显著大于处理Ⅴ和处理Ⅵ。处理Ⅲ的气孔大小显著大于处理Ⅴ和处理Ⅵ，处理Ⅲ的气孔开度极显著大于处理Ⅵ。

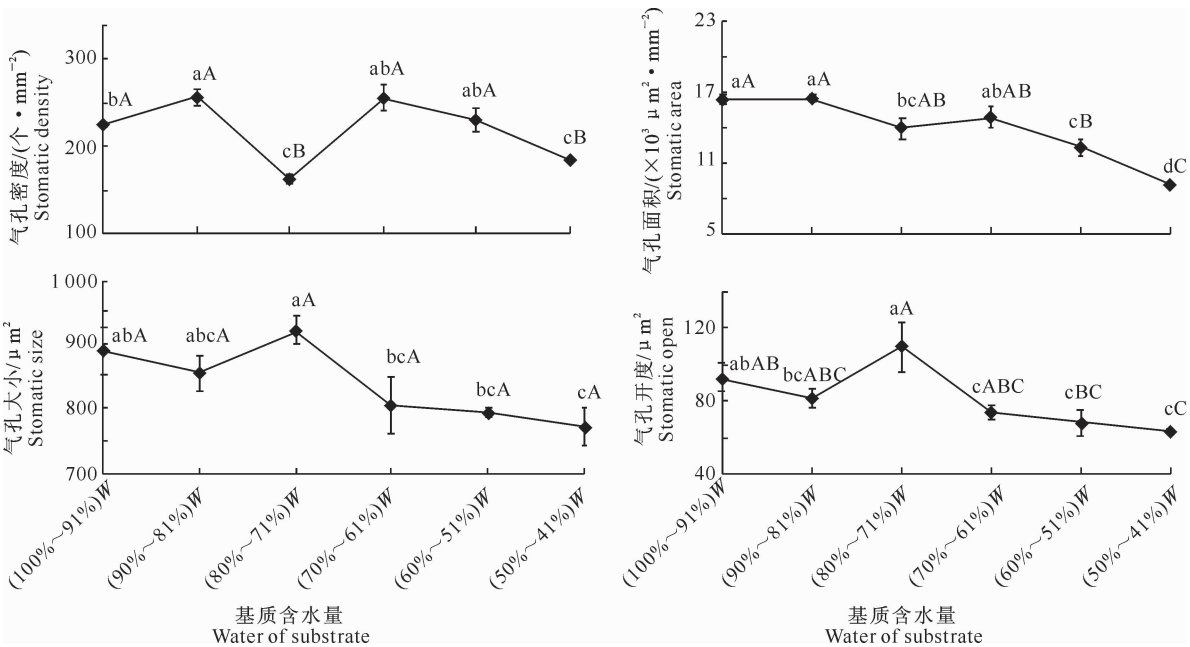

图 1　水分胁迫对油茶容器苗叶片气孔特性的影响

标不同小写字母者表示不同处理之间差异显著($P<0.05$)，标不同大写字母者表示不同处理之间差异极显著($P<0.01$)

Fig. 1　Effect of water stress on leaf stoma shape

The different small letters mean difference between different treatment ($P<0.05$), the different capital letters mean significant difference between different treatments ($P<0.01$)

2.2　水分胁迫对油茶容器苗叶片解剖参数的影响

由表 1 可见，叶片、栅栏组织、海绵组织厚度和栅栏组织/海绵组织等指标均随着基质含水量的减少而减小，其中处理Ⅰ的上述指标均最大；处理Ⅵ均最小，其较处理Ⅰ的降幅分别高达 21.9%，36.9%，17.0%和 24.7%。随着基质含水量的减少，叶片角

质层厚度变化波动性较大,上表皮和下表皮厚度呈现先增大后减小的趋势,其中处理Ⅱ上、下表皮厚度最大;处理Ⅵ最小,与处理Ⅱ相比分别下降了20.9%和22.8%。

表1 水分胁迫对油茶容器苗叶片解剖参数的影响

Table 1 Effect of different levels of water stress on leaf anatomy structure parameter

处理 Treatment	基质含水量 Substrate water content	叶片厚度/μm Leaf thickness	角质层厚度/μm Cuticle	上表皮厚度/μm Upper epidermis	栅栏组织厚度/μm Palisade parenchyma	海绵组织厚度/μm Spongy parenchyma	下表皮厚度/μm Lower epidermis	栅栏组织/海绵组织 Palisade to spongy ratio
Ⅰ	(100%~91%)W	351.63±3.99 a	16.15±0.85 bcd	15.74±0.44 b	128.63±4.94 a	168.15±6.23 a	22.95±1.47 ab	0.77±0.06 a
Ⅱ	(90%~81%)W	333.78±1.50 b	13.60±1.70 d	19.55±0.85 a	114.75±3.90 b	162.08±4.57 a	23.80±3.40 a	0.71±0.05 ab
Ⅲ	(80%~71%)W	313.49±3.96 c	15.30±1.47 cd	17.00±0.85 b	103.13±1.13 c	157.66±2.86 ab	20.40±0.00 ab	0.65±0.0 abc
Ⅳ	(70%~61%)W	301.62±2.62 d	22.10±1.70 a	15.93±0.41 b	94.35±5.31 cd	149.43±3.41 bc	19.80±0.60 ab	0.63±0.05 bc
Ⅴ	(60%~51%)W	280.53±0.27 e	18.70±1.70 abc	15.67±0.37 b	85.00±1.70 de	141.83±1.44 c	19.33±0.58 ab	0.60±0.02 bc
Ⅵ	(50%~41%)W	274.77±6.00 e	20.20±0.20 ab	15.47±0.09 b	81.13±2.98 e	139.60±3.07 c	18.37±0.22 b	0.58±0.01 c

注:同列数据后标不同小写字母者表示差异显著($P<0.05$)。表2同。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference ($P<0.05$). The same for table 2.

经方差分析可知,水分对油茶容器苗叶片各解剖结构参数影响显著。多重比较结果显示,处理Ⅰ的叶片和栅栏组织厚度均显著大于其他5个处理,其海绵组织厚度和栅栏组织/海绵组织值显著大于处理Ⅳ~Ⅵ;处理Ⅱ的上表皮厚度显著大于其他5个处理,下表皮厚度显著大于处理Ⅵ。

2.3 水分胁迫对油茶容器苗叶片光合色素含量的影响

表2显示,油茶容器苗叶绿素a、b,叶绿素a+b和类胡萝卜素的含量均随着基质含水量的减少呈先增大后减小的趋势。其中,处理Ⅱ叶绿素a、b和类胡萝卜素的含量均最高,分别达到0.749,0.251和0.140 mg/g;处理Ⅴ叶绿素a、b和类胡萝卜素含量最少,分别为0.234,0.089和0.043 mg/g。叶绿素a/b值在处理Ⅱ下最大,为2.983;在处理Ⅲ最小,为2.494。

由方差分析可知,水分对油茶容器苗的叶绿素a、叶绿素b、叶绿素a+b和类胡萝卜素含量影响显著。经多重比较发现,处理Ⅱ的叶绿素a和类胡萝卜素含量显著大于其他5个处理,其叶绿素b和叶绿素a+b显著大于处理Ⅲ、处理Ⅳ和处理Ⅴ,而5个处理的叶绿素a/b值差异不显著。

表2 水分胁迫对油茶容器苗叶片光合色素含量的影响

Table 2 Effect of water stress on the leaf photosynthetic pigments content

处理 Treatment	基质含水量 Substrate water content	叶绿素a/(mg·g^{-1}) Chlorophyll a	叶绿素b/(mg·g^{-1}) Chlorophyll b	叶绿素(a+b)/(mg·g^{-1}) Chlorophyll a+b	叶绿素a/b Chlorophyll a/b	类胡萝卜素/(mg·g^{-1}) Carotenoid
Ⅰ	(100%~91%)W	0.636±0.046 b	0.232±0.024 ab	0.869±0.067 a	2.738±0.196 a	0.115±0.009 b
Ⅱ	(90%~81%)W	0.749±0.046 a	0.251±0.027 a	1.000±0.073 a	2.983±0.123 a	0.140±0.006 a
Ⅲ	(80%~71%)W	0.434±0.005 c	0.174±0.024 bc	0.608±0.026 b	2.494±0.352 a	0.075±0.006 c
Ⅳ	(70%~61%)W	0.352±0.005 c	0.121±0.040 cd	0.473±0.007 b	2.906±0.081 a	0.069±0.001 c
Ⅴ	(60%~51%)W	0.234±0.010 d	0.089±0.002 d	0.323±0.008 c	2.647±0.167 a	0.043±0.002 d

注:试验结束时因为处理Ⅵ的苗木存活率为0,所以只有前5个处理的数据,表3同。

Note: None seedling of treatment Ⅵ was alive at the end of experiment, thus only five treatments data were shown. The same for table 3.

2.4 水分胁迫对油茶容器苗光合特性和资源利用效率的影响

从表3可以看出,随着基质含水量的减少,油茶容器苗的净光合速率呈先增大后减小的趋势,其中处理Ⅱ的净光合速率最大,达到7.908 μmol/(m^2·s)。随着水分胁迫程度的加剧,油茶容器苗的蒸腾速率和气孔导度均随着基质含水量减少而先增大后减小,呈现出与净光合速率相同的变化趋势,其中处理Ⅱ的蒸腾速率和气孔导度均为最大,分别为3.744 mmol/(m^2·s)和0.081 μmol/(m^2·s)。

表3显示,随着水分胁迫作用的加剧,油茶容器苗水分利用效率呈先减小后增大的趋势变化。其中处理Ⅱ的水分利用效率最小,为2.112×10^{-3} mol/mol;处理Ⅴ最大,为5.286×10^{-3} mol/mol。油茶容器苗的表观光能利用效率与净光合速率、蒸腾速率和气孔导度变化趋势相同,即随着基质含水量的减少呈先增大后减小的趋势,且以处理Ⅱ的表观光能利用效率最大,为7.358×10^{-3} mol/mol;处理Ⅴ最小,为4.403×10^{-3} mol/mol。

表 3　水分胁迫对油茶容器苗光合特性和资源利用效率的影响

Table 3　Effect of water stress on values of photosynthetic characteristics and resource use efficiency

处理 Treatment	基质含水量 Substrate water content	净光合速率/(μmol·m^{-2}·s^{-1}) Net photosynthetic rate	蒸腾速率/(mmol·m^{-2}·s^{-1}) Transpiration rate	气孔导度/(μmol·m^{-2}·s^{-1}) Stomatal conductance	胞间 CO_2 浓度/(μmol·mol^{-1}) Intercellular CO_2 density	水分利用效率/($\times10^{-3}$ mol·mol^{-1}) Water use efficiency	表观光能利用效率/($\times10^{-3}$ mol·mol^{-1}) Light use efficiency
Ⅰ	(100%～91%)W	7.310±0.549 A	2.746±0.341 AB	0.062±0.001 A	134.653±39.538 A	2.662±0.488 BC	6.690±0.500 A
Ⅱ	(90%～81%)W	7.908±0.438 A	3.744±0.560 A	0.081±0.013 A	159.106±16.667 A	2.112±0.246 C	7.358±0.400 A
Ⅲ	(80%～71%)W	6.471±0.111 AB	2.895±0.002 A	0.064±0.000 A	159.195±2.692 A	2.234±0.038 C	6.290±0.300 AB
Ⅳ	(70%～61%)W	5.647±0.035 BC	1.515±0.015 BC	0.028±0.000 B	3.917±1.401 B	3.727±0.018 B	5.058±0.100 BC
Ⅴ	(60%～51%)W	4.893±0.064 C	0.926±0.039 C	0.015±0.002 B	1.555±0.221 B	5.286±0.233 A	4.403±0.100 C

注：同列数据后标不同大写字母者表示差异极显著($P<0.01$)。

Note: Different uppercase letters indicate extremely significant difference ($P<0.01$).

由方差分析可知，水分对油茶容器苗光合特性和资源利用效率影响极显著。多重比较可知，处理Ⅱ的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度和表观光能利用效率均极显著大于处理Ⅳ和处理Ⅴ，而其水分利用效率却极显著小于处理Ⅳ和处理Ⅴ。

3　讨　论

3.1　叶片解剖结构对水分胁迫的响应

植物通过改变气孔数目和开闭程度调节叶片蒸腾速率和水势[10]。Kramer[11]研究认为，当植物缺水时，水分成为决定气孔开闭的决定性因素。本试验中，气孔密度在基质含水量为(80%～71%)W 时最小，当基质含水量超过 80%W 或低于 71%W 时，气孔密度均出现不同程度的增加；当基质含水量为(100%～61%)W 时，气孔大小和开度与气孔密度呈负相关，这可能是因为水分胁迫限制了叶面扩展，从而导致气孔密度增大，小而密的气孔具有较高的灵活性[12]。这些变化都是苗木在水分胁迫环境下的一种自我调节机制。谷昕等[13]研究表明，皇冠草(*Echinodorus amazonicus*)遭水淹后，气孔变小但密度增大；王怡[4]研究显示，随着干旱胁迫的加重，水稻气孔密度先增大后减小，说明基质含水量过多或过少都会引起植物气孔密度发生明显变化，这与本研究结论一致。

植物形态结构与其自然生境有着密切的关系，而结构变化与机能的统一是植物适应生长环境的生物学基础[14]。本研究结果显示，随着基质含水量的减少，油茶容器苗叶片显著变薄，栅栏组织厚度也明显减小，海绵组织厚度和栅栏组织/海绵组织在基质含水量低于 70%W 时减小趋势明显。这表明油茶容器苗对水分胁迫有较强的适应性，叶片结构和不同组织比例对水分胁迫表现出积极的响应策略，在一定范围内具有可塑性。这与石灰花楸和苹果(*Malus pumila*)等在干旱胁迫下叶片解剖结构的变化趋势类似[6,15]。

3.2　叶片光合色素对水分胁迫的响应

本试验结果表明，随着基质含水量的减少，油茶容器苗的叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量均先增加后减小，但总体呈降低趋势。这是因为水分胁迫不仅影响叶绿素的生物合成，而且加快了已合成的叶绿素分解[16-17]，因此植物叶片中的叶绿素含量降低。叶绿素降解和类胡萝卜素含量减少是植物适应水分胁迫的常见的生理过程之一。研究发现，大豆(*Glycine max*)、杨梅(*Myrica rubra*)的光合色素也均随着基质含水量的下降而发生明显降解[18-19]。张明生等[20]研究发现，甘薯叶绿素 a/b 的下降幅度越大，物种抗旱性越强，这与本研究结果基本相同。

3.3　叶片光合生理参数对水分胁迫的响应

研究者普遍认为，水分胁迫对植物的重要影响之一是光合作用下降，但对于造成下降的主要原因是气孔关闭还是代谢损伤一直存在争议。本试验中，随着水分胁迫作用的加剧，油茶容器苗气孔面积减小，CO_2 进入叶片细胞内的阻力增加、叶片水分散失变少，导致胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率下降，同时水分利用效率提高，从而使得净光合速率下降。从光合生理特性来看，随着水分胁迫作用的加剧，油茶容器苗叶绿素和类胡萝卜素含量以及栅栏组织、海绵组织、叶片厚度均总体呈现下降趋势，这些指标的变化也均有可能引起光合速率总体降低。本研究结果显示，当基质含水量为(90%～81%)W 时，油茶容器苗气孔面积、光合色素含量和净光合速率均最大。由此推断，容器基质含水量为(90%～81%)W 时，油茶容器苗的生长最佳。

[参考文献]

[1]　江泽鹏，张乃燕. 油茶容器苗与裸根苗造林效果分析 [J]. 广西林业科学，2009，38(1)：52-54.

Jiang Z P, Zhang N Y. The forestation effect between container seedlings and bare-rooted seedlings of *Camellia oleifera* [J]. Guangxi Forestry Science, 2009, 38(1): 52-54. (in Chinese)

[2] 周伟国,黎曙光,任华东,等.油茶规模化容器育苗试验[J].经济林研究,2011,29(2):85-90.
Zhou W G, Li S G, Ren H D, et al. Container seedling test of *Camellia oleifera* Abel [J]. Economic Forestry Research, 2011, 29(2): 85-90. (in Chinese)

[3] 张红霞,刘果厚,崔秀萍.干旱对浑善达克沙地榆叶片解剖结构的影响[J].植物研究,2005,25(1):39-44.
Zhang H X, Liu G H, Cui X P. Affection of aridity to anatomical structure of leave of *Ulmus pumila* L. var. sabulosa [J]. Bulletin of Botanical Research, 2005, 25(1): 39-44. (in Chinese)

[4] 王 怡.三种抗旱植物叶片解剖结构的对比观察[J].四川林业科技,2003,24(1):64-67.
Wang Y. Contrasts and observations of dissecting constructures of three drought-resistant plant leaf slices [J]. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 2003, 24(1): 64-67. (in Chinese)

[5] 李海波.水分亏缺和盐胁迫对水稻叶片气孔及其他生理性状的影响[D].沈阳:沈阳农业大学,2004.
Li H B. Effects of NaCl stress and water stress on stomatal characters and other physiological characters of rice leaf [D]. Shenyang: Shenyang Agriculture University, 2004. (in Chinese)

[6] 陈 昕,徐宜凤,张振英.干旱胁迫下石灰花楸幼苗叶片的解剖结构和光合生理响应[J].西北植物学报,2012,32(1):111-116.
Chen X, Xu Y F, Zhang Z Y. Leaf anatomical structure and photosynthetic physiology responses of *Sorbus folgneri* seedlings under drought stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2012, 32(1): 111-116. (in Chinese)

[7] 宋丽萍,莱体久,喻晓丽.水分胁迫对刺五加幼苗光合生理特性的影响[J].中国水土保持科学,2007,5(2):91-95.
Song L P, Cai T J, Yu X L. Influence of water stress on the photosynthetic and physiological characteristic of *Acanthopanax senticosus* seedlings [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2007, 5(2): 91-95. (in Chinese)

[8] 朱万泽,薛建辉,王金锡.台湾桤木种源对水分胁迫的光合响应及其抗旱性[J].水土保持学报,2004,18(4):170-173.
Zhu W Z, Xue J H, Wang J X. Effects of water stress on net photosynthesis of *Alnus formosana* provenances and its drought tolerance [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2004, 18(4): 170-173. (in Chinese)

[9] 王学奎.植物生理生化实验原理和技术[M].2版.北京:高等教育出版社,1999.
Wang X K. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment [M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 1999. (in Chinese)

[10] 司建华,常宗强,苏永红,等.胡杨叶片气孔导度特征及其对环境因子的响应[J].西北植物学报,2008,28(1):125-130.
Si J H, Chang Z Q, Su Y H, et al. Stomatal conductance characteristics of *Populus euphratica* leaves and response to environmental factors in the extreme arid region [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2008, 28(1): 125-130. (in Chinese)

[11] Kramer P J. An Early discussion of cell water relation in thermodynamic terminology [J]. Newsletter of Amer Soc Plant Physiol, 1984: 115-118.

[12] 章英才,闫天珍.花花柴叶片解剖结构与生态环境关系的研究[J].宁夏农学院学报,2003,24(1):31-33.
Zhang Y C, Yan T Z. Study on relationship between anatomical structure of leaves of *Karelinia capsia* (Pall) leaf and ecological environment [J]. Journal of Ningxia Agricultural College, 2003, 24(1): 31-33. (in Chinese)

[13] 谷 昕,李志强,姜闯道,等.水淹导致皇冠草光合机构发生变化并加剧其出水后光抑制[J].生态学报,2009,29(12):6466-6474.
Gu X, Li Z Q, Jiang C D, et al. Effects of submergence and subsequent re-emergence on photosynthetic characteristics and photoinhibition in *Echinodorus amazonicus* seedlings [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6466-6474. (in Chinese)

[14] Kozlowski T T, Pallardy S G. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environment stresses [J]. Bot Rev, 2002, 68: 270-334.

[15] 曲桂敏,李兴国,赵 飞,等.水分胁迫对苹果叶片和新根显微结构的影响[J].园艺学报,1999,23(6):147-151.
Qu G M, Li X G, Zhao F, et al. Effect of water stress on microstructure of apple leaves and newborn roots [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1999, 23(6): 147-151. (in Chinese)

[16] 汤章城.植物对水分胁迫的反应和适应性[J].植物生理学通讯,1983(4):1-7.
Tang Z C. Reaction and adaptability of plants to water stress [J]. Plant Physiology Communication, 1983(4): 1-7. (in Chinese)

[17] Graan T, Boyer J S. Very high CO_2 partially restores photosynthesis in sunflower at low water potential [J]. Planta, 1990 (181): 378-384.

[18] 庞艳梅.水分胁迫对大豆生长发育、生理生态特征及养分运移的影响[D].北京:中国农业科学院,2008:16-18.
Pang Y M. Effect of water stress on growth and development [D]. Beijing: The Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2008: 16-18. (in Chinese)

[19] 宋其岩.肥水管理对杨梅容器苗生长及生理生态的影响[D].杭州:浙江农林大学,2010:24-26.
Song Q Y. Study on the effects of water and microbial fertilizer on growth and eco-physiological characteristics of *Myrica rubra* Siebold et Zuccarini [D]. Hangzhou: Zhejiang Agriculture and Forestry University, 2010: 24-26. (in Chinese)

[20] 张明生,谈 峰.水分胁迫下甘薯叶绿素a/b比值的变化及其与抗旱性的关系[J].种子,2001,20(4):23-25.
Zhang M S, Tan F. Relationship between ratio of chlorophyll a and b under water stress and drought resistance of different sweet potato varieties [J]. Seed, 2001, 20(4): 23-25. (in Chinese)