

网络出版时间:2024-01-10 15:36 DOI:10.13207/j.cnki.jnwfufu.2024.07.006
网络出版地址:https://link.cnki.net/urlid/61.1390.S.20240109.1357.001

外源调节物质对干旱胁迫红椿苗木形态及光合生理的影响

高琦¹,刘亚敏¹,刘玉民¹,代崇雯¹,李力²,周凡博¹,张钰林¹

(1 西南大学 资源环境学院,三峡库区生态环境教育部重点实验室,重庆 400716;2 重庆市江津区林业局,重庆 402260)

【摘要】【目的】探明褪黑素(MT)、水杨酸(SA)和茉莉酸甲酯(MeJA)3种外源调节物质对干旱胁迫红椿苗木表观形态及光合生理的影响,筛选对红椿干旱损伤缓解效果最好的外源物质。【方法】以2年生红椿幼苗作为试验材料,通过盆栽控水试验,设置土壤湿度为45%,对红椿进行中度干旱胁迫(MD)处理,在此基础上分别外源施加0.1 mmol/L MT(MD+MT)、0.5 mmol/L SA(MD+SA)和0.4 mmol/L MeJA(MD+MeJA)进行3个缓解试验处理,同时设土壤湿度为70%的正常供水对照(CK),比较各处理红椿幼苗生长指标、表观形态、气孔和叶肉细胞形态、叶绿素含量、气体交换参数和叶绿素荧光参数的变化情况,运用隶属函数法综合评价3种外源物质的干旱缓解效果。【结果】①中度干旱胁迫(MD)会抑制红椿幼苗地径、株高和叶长等的生长,MD+SA处理可显著缓解干旱对地径和株高的抑制,但MD+MeJA处理对地径生长有抑制作用,MD+MT处理对株高生长有抑制作用。②中度干旱胁迫会损害红椿叶片的表观形态、气孔及叶肉细胞形态,MD+SA处理对红椿叶片脱落、叶色、气孔开闭程度及叶肉细胞形态有明显恢复效果,MD+MeJA处理对红椿叶片萎蔫情况和气孔开闭程度的恢复具有明显缓解效果。③中度干旱胁迫会显著抑制红椿的光合作用,MD+SA处理对干旱胁迫下红椿叶绿素含量、气孔参数和叶绿素荧光参数的抑制有缓解作用,MD+MeJA处理对气孔参数和叶绿素荧光参数有一定缓解作用,MD+MT处理仅对叶绿素荧光参数有缓解效果。④抗旱性综合评价结果显示,MD+SA、MD+MeJA和MD+MT处理抗旱性指标的隶属函数均值分别为0.55,0.52和0.45,表明MD+SA处理对红椿干旱损伤的缓解效果最好。【结论】干旱胁迫条件下,红椿表观形态受损,叶绿素含量下降,气体交换参数和PS II反应中心等光合机构受损;MT、SA和MeJA3种外源调节物质均可以缓解干旱胁迫下红椿的受损情况,且SA的调节效果最好。

【关键词】 红椿;干旱胁迫;光合特性;外源物质

【中图分类号】 S792.990.6

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2024)07-0053-11

Effects of exogenous substances on morphology and photosynthetic physiology of *Toona ciliata* seedlings under drought stress

GAO Qi¹, LIU Yamin¹, LIU Yumin¹, DAI Chongwen¹, LI Li²,
ZHOU Fanbo¹, ZHANG Yulin¹

(1 Key Laboratory of Eco-Environment in Three Gorges Reservoir Area, Ministry of Education, College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400716, China; 2 Chongqing Jiangjin Forestry Bureau, Chongqing 402260, China)

Abstract: 【Objective】The effects of three exogenous regulatory substances of melatonin (MT), salicylic acid (SA) and methyl jasmonate (MeJA) on apparent morphology and photosynthetic physiology of seedlings under drought stress were investigated, and the exogenous substances with best alleviating effect on drought damage of *Toona ciliata* were selected. 【Method】The 2-year-old seedlings of *Toona ciliata*

【收稿日期】 2023-05-30

【基金项目】 重庆市林业科技攻关项目(ylky2018-05);中央林业改革发展资金科技推广项目(ylkt2019-04)

【作者简介】 高琦(1998-),女,黑龙江齐齐哈尔人,在读硕士,主要从事林木抗逆性研究。E-mail:18883779701@163.com

【通信作者】 刘玉民(1976-),男,重庆人,副教授,硕士生导师,主要从事林木抗逆性研究。E-mail:yuminliu@swu.edu.cn

were used for pot experiment with controlled soil moisture at 45%. After moderate drought treatment, 0.1 mmol/L melatonin (MD+MT), 0.5 mmol/L salicylic acid (MD+SA) and 0.4 mmol/L methyl jasmonate (MD+MeJA) were exogenously applied. The normal water supply group with soil moisture of 70% was set as the control (CK). The changes in growth indexes, apparent morphology, stomatal and mesophyll cell morphology, chlorophyll content, gas exchange parameters and chlorophyll fluorescence parameters of *Toona ciliata* seedlings were compared among treatments. 【Result】 ① Moderate drought stress inhibited the growth of ground diameter, plant height, and leaf length. MD+SA treatment significantly alleviated the effects of drought on ground diameter and plant height, MD+MeJA treatment inhibited the growth of ground diameter, and MD+MT treatment inhibited the growth of plant height. ② Moderate drought stress damaged the apparent, stomatal and mesophyll cell morphology of leaves. MD+SA treatment had considerable recovery effect on leaf shedding, leaf color, stomatal opening and closing degrees and mesophyll cell morphology. MD+MeJA treatment had recovery effect on leaf wilting and stomatal opening and closing degrees. ③ Moderate drought stress significantly inhibited the photosynthesis of *Toona ciliata*. MD+SA treatment alleviated chlorophyll content, stomatal parameters and chlorophyll fluorescence parameters under drought stress, MD+MeJA had alleviate effects on stomatal parameters and chlorophyll fluorescence parameters, while MD+MT only had alleviate effects on chlorophyll fluorescence parameters. ④ A comprehensive evaluation of drought resistance showed that the mean membership functions of drought resistance indexes of MD+SA, MD+MeJA and MD+MT treatments were 0.55, 0.52, and 0.45, respectively, indicating that MD+SA treatment had the best effect on alleviating drought damage of *Toona ciliata*. 【Conclusion】 Under drought stress, the apparent morphology, chlorophyll content, gas exchange parameters and photosynthesis such as PS II reaction center were damaged. MT, SA and MeJA could alleviate the damage caused by drought stress, and SA was the best.

Key words: *Toona ciliata*; drought stress; photosynthetic characteristics; exogenous substance

干旱作为一种严重的自然灾害,是限制植物生长、生存和分布的主要环境因素,也是影响森林生产力的主要障碍因子^[1]。光合作用是高等植物最基本的生理代谢活动之一,为植物生长提供了物质和能量,而干旱胁迫可严重抑制植物的光合作用,主要表现为植物气孔关闭、光合速率和蒸腾速率降低,进而影响其生长发育^[2]。干旱胁迫还会显著降低植物的叶绿素荧光参数,通过限制 PS II 中的电子传递、光能利用途径和效率,进而影响植物光合作用^[3]。红椿(*Toona ciliata* Roem.)是楝科香椿属高大乔木,国家 II 级重点保护植物,是我国亚热带地区的珍贵速生用材树种,其心材呈深红褐色,纹理通直,结构细致,质地坚韧,花纹美观,被称作“中国桃花心木”^[4],是建筑、家具和室内装饰等的优良用材。重庆是红椿的主要天然分布区,也是红椿木材的重要产区。据气象记录记载,20 世纪 60 年代以来重庆地区以轻旱和中旱为主,夏秋两季干旱程度略强^[5],而这种夏季高温缺雨的气候环境是制约红椿林地潜在生产力发挥的主要非生物因素^[6]。红椿为速生树种,充足的水分供给是维持正常生长的基础,干旱胁迫

会损伤红椿的光合系统,导致其生长发育迟缓、叶片萎蔫甚至脱落,严重限制其产量及品质的形成^[7]。因此,探讨红椿干旱损伤缓解技术对其产业的持续健康发展具有极其重要的意义。

研究证实,应用化学调控技术可以调节逆境条件下植物的光合性能,促进植株生长发育^[8],目前应用最广泛的逆境调节物质主要有褪黑素(MT)、水杨酸(SA)和茉莉酸甲酯(MeJA)等。MT 是一种吲哚胺类化合物,外源施加该物质可以有效维持 PS II 系统的活性,提高植物的光合能力^[9];SA 是一种信号分子,可以调节植株的叶绿素含量,调控气孔运动,维持光合系统的活性,以此抵御干旱对植物造成的损伤^[10];MeJA 作为植物信号传导激素,其可以通过气孔进入植物体内并激活其防御系统,调节植物光合性能,促进干物质的积累^[11]。这些逆境调节物质均可通过影响包括植物光合作用在内的多种代谢途径来增强植物的抗逆性,缓解干旱逆境对植物造成的伤害,从而促进植物的生长发育,但目前尚未见有关 MT、SA 和 MeJA 3 种逆境调节物质对红椿干旱损伤的缓解效果及其对红椿生长影响的研究报

道。为此,本研究拟通过盆栽控水试验,探讨中度干旱胁迫环境下 MT、SA 和 MeJA 3 种外源调节物质对红椿表观形态和光合特性的缓解作用,以期揭示调控红椿干旱损伤的主导光合因子,确定缓解红椿干旱损伤的最佳外源调节物质,进而为建立红椿干旱损伤缓解技术提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2019 年 7 月初,将地径 0.6 cm、株高 1 m 左右长势均匀、健康的 1 年生红椿幼苗,移栽至西南大学后山苗圃进行盆栽试验。选择口径 25 cm、深 20 cm 的营养钵,每钵内装培养基质 5 kg,基质由原土和泥炭土(二者体积比 2:1)混配而成。盆内统一配盆垫,进行正常浇水管护。

1.2 试验设计

在营养钵内缓苗定根 1 年后,于 2020 年 7 月选取长势一致且健康的红椿苗,浇透水后放置于防雨棚内。参照《气象干旱等级》国家标准(GB/T 20481-2017),取中度干旱(土壤相对湿度 $>40\%$ ~ $\leq 50\%$)中间值 45%为控水区间中值,根据课题组前期单因素浓度梯度预试验结果,设 0.1 mmol/L MT、0.5 mmol/L SA 和 0.4 mmol/L MeJA 为各外源物质最适调节浓度,据此进行干旱胁迫及干旱缓解试验。试验设 1 个干旱胁迫对照(MD)、1 个正常供水对照(CK)和 3 个干旱调控处理(MD+MT、MD+SA 和 MD+MeJA)。其中干旱对照和 3 个干旱调控处理土壤的相对湿度为 $(45\pm 3)\%$,正常供水对照的土壤相对湿度为 $(70\pm 3)\%$ 。每处理 3 株,重复 3 次。干旱胁迫开始前,在 3 个干旱调控处理红椿苗叶面喷施外源物质溶液,固定在每天下午 18:00 喷施叶片正反 2 面,以叶片充分润湿但无水珠滴落为准,干旱对照和正常供水对照同时喷施纯水。连续喷施外源物质溶液或纯水 3 d 后将各处理浇透水,开始自然干旱,用便携式土壤水分仪(Delta-T wet sensor,北京博伦经纬科技发展有限公司)监测土壤相对湿度,达到中度干旱 45%时(18 d 后)开始控水,此时再补喷 1 次各处理液,通过称质量法维持各处理土壤的相对湿度。

1.3 测定方法

1.3.1 生长指标 在第 1 次喷施外源物质溶液前和中度干旱胁迫 9 d 后,分别进行生长指标测定。第 1 次喷施外源物质溶液后进行自然干旱(间隔 18 d),达到中度干旱水平后进行控水干旱;9 d 后进行

第 2 次生长指标测定,2 次间隔时间为 27 d。用游标卡尺测量地径,测量位点选择贴近土壤表面的基部,并用马克笔作记号,以确保 2 次测量的位置相同;用软尺测量各植株株高,从土壤表面量至植株顶端。选取新梢往下第 3~5 叶序的功能叶,用游标卡尺分别测量羽状复叶长、小叶长和小叶宽。计算 2 次测量差值,作为各指标的增长量。

1.3.2 形态观察 中度干旱胁迫 9 d 后,观察植株树体形态、叶片数、萎蔫程度、叶色、叶面特征;采用 Nikon Model C-LEDS(尼康精机上海有限公司)体视显微镜进行叶色观察和拍照;采用 Leica DM1000LED(徕卡显微系统上海贸易有限公司)生物显微镜进行气孔形态和叶肉细胞的观察和拍照。

1.3.3 叶绿素含量 中度干旱胁迫 10 d 时,摘取新梢往下第 3~5 叶序的功能叶片,参照胡秉芬等^[12]的方法,测定红椿叶片单位叶面积的叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b(Chlb)和总叶绿素(Chlt)含量。

1.3.4 气体交换参数 中度干旱胁迫 10 d 时,选取新梢往下第 3~5 叶序的功能叶片,用 Li-6800 光合仪(北京力高泰科技有限公司)测定气体交换参数。设置 CO₂ 浓度 380 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,温度 35 $^{\circ}\text{C}$,叶片温度 $(25\pm 1)^{\circ}\text{C}$,光照强度 1 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,气体流速 500 $\mu\text{mol}/\text{s}$,相对湿度 60%~70%。测定指标包括净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)和气孔导度(G_s)。并采用下式计算水分利用效率(WUE)和气孔限制值(L_s):

$$\text{WUE} = P_n / T_r;$$

$$L_s = (C_a - C_i) / C_a \times 100\%.$$

式中: C_a 为大气环境中的 CO₂ 浓度。

1.3.5 叶绿素荧光参数 中度干旱胁迫 10 d 时,采用 Li-6800 光合仪对叶绿素荧光参数进行测定。将新梢往下第 3~5 叶序的功能叶片用锡箔纸包裹 1 夜,测定初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m),在光照强度 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 下适应 30 min,测定最大荧光(F_m'),用 Li-6800 光合仪的“Dark Pulse”程序测定光照下植物最小荧光(F_0')。其余参数如可变荧光(F_v)、最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 系统潜在光化学效率(F_v/F_0)、PS II 系统实际光化学效率($\Phi\text{PS II}$)、有效光化学量子产量(F_v'/F_m')、非光化学猝灭系数(NPQ)、光化学猝灭系数(qP)和电子传递速率(ETR)等,由光合仪计算可得。

1.4 抗旱性综合评价

采用隶属函数分析法进行抗旱性评价,计算公式为:

$$R(X_i) = (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}), \quad (1)$$

$$R(X_i) = 1 - (X_i - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}). \quad (2)$$

式中: $R(X_i)$ 为干旱胁迫处理下 3 种调节物质对应指标的隶属函数值, X_i 、 X_{\max} 和 X_{\min} 分别为对应指标的测试值、最大值和最小值。若所测指标与植物的耐旱性呈正相关,则采用式(1)计算隶属值;若呈负相关则用式(2)计算隶属值。分别累加 3 个处理各指标的隶属值,求平均值并比较,若平均值越大,表明植物的耐旱性越强^[13],外源调节物质的缓解效果越好。

1.5 数据分析

使用 Microsoft office 2016 进行数据整理和表格制作。用 SPSS 19.0 软件进行统计分析,采用单因素(one-way ANOVA)和 Duncan's 法分析比较

不同处理红椿光合特性的差异,利用 origin 8.5 进行图形的绘制。

2 结果与分析

2.1 外源调节物质对干旱胁迫红椿幼苗生长抑制的缓解作用

由表 1 可以看出,与正常供水对照相比,干旱胁迫处理红椿幼苗地径、株高、复叶长、小叶宽的生长受到显著抑制,其中地径生长受到的抑制作用最大,降幅为 11.8%($P < 0.05$),而对小叶生长的抑制作用不显著($P > 0.05$)。外源喷施 MT、SA 和 MeJA 对红椿的干旱伤害均具有一定的缓解效果,其中 MD+SA 处理对干旱胁迫红椿地径和株高的缓解作用最好。

表 1 外源调节物质对红椿幼苗各生长指标增长量的影响

Table 1 Effects of exogenous regulatory substances on growth increment of *Toona ciliata*

| 处理 Treatment | 地径增长量/cm Ground diameter increment | 株高增长量/cm Height increment | 复叶长增长量/cm Compound leaf length increment | 小叶长增长量/cm Leaflet length increment | 小叶宽增长量/cm Leaflet width increment |
|-----------------|--|------------------------------|--|--|---|
| CK | 0.076±0.007 a | 5.05±0.56 a | 0.65±0.10 a | 0.67±0.08 a | 0.31±0.05 a |
| MD | 0.067±0.008 b | 3.57±0.29 b | 0.48±0.10 b | 0.57±0.05 a | 0.19±0.08 b |
| MD+MT | 0.072±0.004 ab | 2.77±0.41 c | 0.57±0.05 ab | 0.58±0.07 a | 0.20±0.04 b |
| MD+SA | 0.075±0.006 a | 4.85±0.73 a | 0.53±0.15 ab | 0.63±0.11 a | 0.28±0.10 a |
| MD+MeJA | 0.019±0.004 c | 4.67±0.73 a | 0.58±0.75 ab | 0.60±0.05 a | 0.20±0.04 b |

注:CK. 正常供水对照;MD. 干旱胁迫对照;MD+MT、MD+SA 和 MD+MeJA. 干旱胁迫分别施加 MT、SA 和 MeJA 处理。表中数据为“平均值±标准差”。同列数据后标不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。

Note:CK. Normal water supply control;MD. Drought stress control;MD+MT, MD+SA, and MD+MeJA. Applications of MT, SA, and MeJA treatments under drought stress, respectively. The values are ‘mean±standard deviation’. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). The same below.

2.2 外源调节物质对干旱胁迫红椿叶片表现形态的影响

干旱胁迫下,红椿叶片自底部向上逐渐变黄脱落,

施加外源调节物质后均得到了不同程度的缓解。由表 2 可以看出,MD+SA 处理的缓解效果最好,而 MD+MT 处理的缓解效果较差。

表 2 外源调节物质对红椿叶片表现形态的影响

Table 2 Effects of exogenous regulatory substances on leaf apparent morphology of *Toona ciliata*

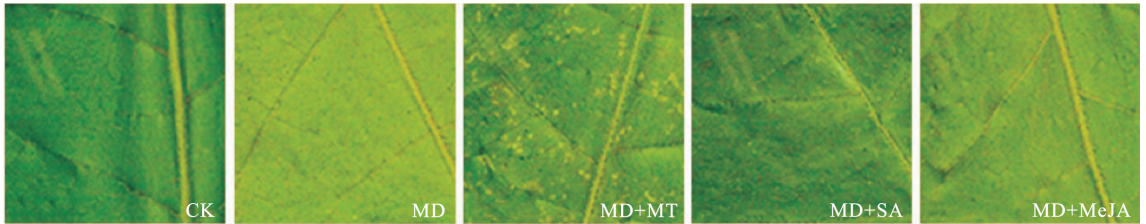
| 处理 Treatment | 叶片颜色 Leaf color | 叶片萎蔫程度 Degree of leaf wilting | 形态描述 Morphological description |
|-----------------|--------------------|----------------------------------|--|
| CK | A | E | <p>树木笔直,叶色深绿,无斑点,无萎蔫 Trees are straight and dark green, spotless and wilting</p> <p>树木较直,叶色最浅且有白色斑点,小叶尖端干枯,叶脉发红,自下方起叶柄变黄脱落,只剩顶端四轮复叶</p> |
| MD | E | A | <p>树木较直,叶色最浅且有白色斑点,小叶尖端干枯,叶脉发红,自下方起叶柄变黄脱落,只剩顶端四轮复叶 Tree is straight, with the lightest and white-spotted leaves. Tips of the leaflets are dry, the veins are red, and the petioles turn yellow and fall off from below, leaving only four rounds of compound leaves at the top</p> |
| MD+MT | C | B | <p>树木较直,叶色稍深,叶片有白色斑点,底部叶片变黄脱落较严重 Tree body is straight, the leaf color is slightly darker, the leaf has white spots, the bottom leaf becomes yellow and falls off more seriously</p> |
| MD+SA | B | C | <p>树木弯曲,叶色较深,无斑点,萎蔫程度稍轻,底部叶片变黄脱落 Tree body is curved, the leaves are darker, spotless, wilting slightly lighter, and the bottom leaves turn yellow and fall off</p> |
| MD+MeJA | D | D | <p>树木较直,叶片较厚较大,无斑点,萎蔫程度较轻,底部叶片变黄脱落 Tree body is straight, the leaves are thicker and larger, without spots, the degree of wilting is lighter, and the bottom leaves become yellow and fall off</p> |

注:叶片颜色和萎蔫程度以 A~E 表示,由 A 到 E 依次减轻。

Note:Leaf color and wilting degree are represented by A-E. It decreases successively from A to E.

由图 1 可以看出,中度干旱胁迫使红椿叶色变浅并出现白色斑点,叶脉发红,小叶尖端干枯;喷施外源调节物质后,MD+SA 处理红椿叶色变深,MD+MeJA 处理改善程度较小,这 2 个处理叶片均

未出现白斑;MD+MT 处理红椿叶色较深,但叶片白斑情况更为严重。3 个施加外源调节物质的缓解处理中,MD+MeJA 组的萎蔫程度最轻,MD+SA 处理次之,MD+MT 处理萎蔫最为严重。



CK. 正常供水对照;MD. 干旱胁迫对照;MD+MT、MD+SA 和 MD+MeJA. 干旱胁迫下分别施加 MT、SA、MeJA 处理;下图同。
CK. Normal water supply control;MD. Drought stress control;MD+MT,MD+SA, and MD+MeJA. Applications of MT,SA, and MeJA treatments under drought stress, respectively;The same below.

图 1 外源调节物质对红椿叶片的影响

Fig. 1 Effects of exogenous regulatory substances on leaves of *Toona ciliata*

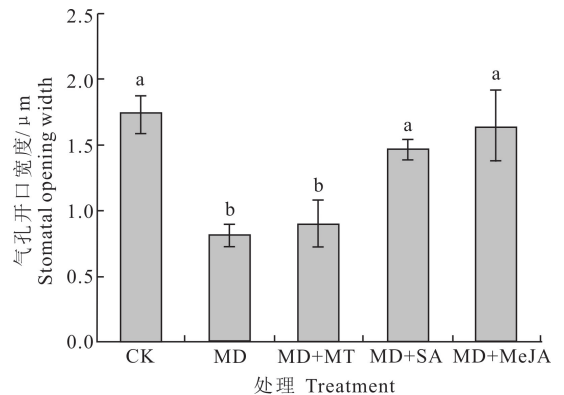
2.3 外源调节物质对干旱胁迫红椿气孔形态及叶肉细胞的影响

喷施 3 种外源调节物质对干旱胁迫红椿幼苗气孔形态及叶肉细胞的影响见图 2~4。由图 2~4 可以看出,干旱胁迫下红椿叶片气孔开度显著减小 44.7% ($P < 0.05$),细胞因水分减少而缩小;喷施 3 种外源物质对红椿叶片气孔开度和叶肉细胞的调控效果差异较大,与干旱胁迫处理相比,MD+MeJA 和 MD+SA 处理叶片气孔开度显著增大,增幅分别为 79.4% 和 100.6% ($P < 0.05$),几乎恢复至正常供水水平;二者叶片叶肉细胞的恢复情况亦较 MD+MT 处理组明显,且细胞饱满呈鱼雷状。

2.4 外源调节物质对干旱胁迫红椿叶片叶绿素含量的影响

由表 3 可以看出,干旱胁迫下红椿叶片叶绿素含量较对照(CK)显著下降 ($P < 0.05$)。喷施 3 种外源调节物质对红椿叶片叶绿素含量影响较大,与 MD 处理相比,MD+SA 和 MD+MeJA 处理红椿叶片叶绿素含量有较大幅度上升,而 MD+MT 处理有所下降,但差异均未达到显著水平 ($P > 0.05$)。

其中以 MD+SA 处理对干旱胁迫红椿叶片叶绿素减少的缓解效果最好,这与前文红椿叶色变化的结果相一致,表明调控叶片叶绿素含量变化是 SA 缓解红椿干旱伤害的有效途径。



图柱上标不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$);下同。

Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$);The same below.

图 2 外源调节物质对红椿叶片气孔开口宽度的影响
Fig. 2 Effects of exogenous regulatory substances on stomatal opening width in leaves of *Toona ciliata*

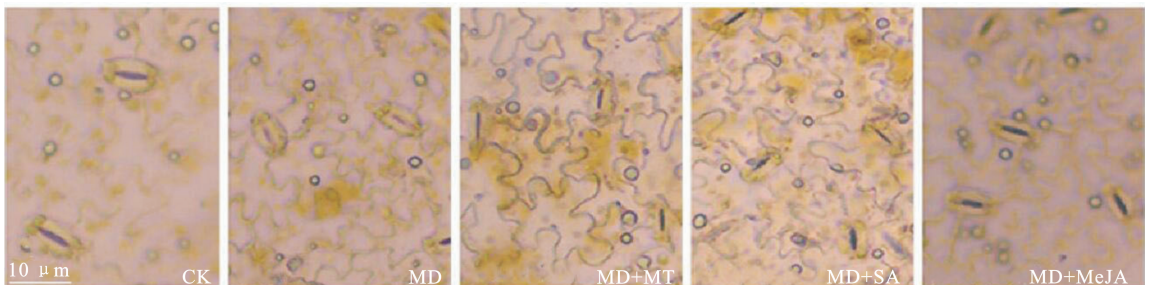


图 3 外源调节物质对红椿叶片气孔开度的影响

Fig. 3 Effects of exogenous regulatory substances on stomata in leaves of *Toona ciliata*

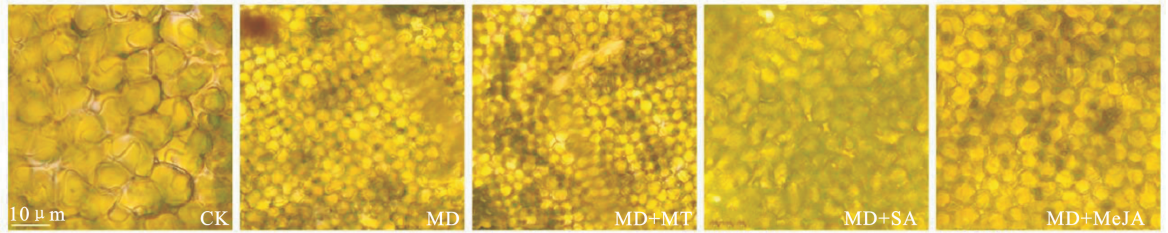


图 4 外源调节物质对红椿叶片叶肉细胞的影响

Fig. 4 Effects of exogenous regulatory substances on mesophyll cells of leaves of *Toona ciliata*

表 3 外源调节物质对红椿叶片叶绿素含量的影响

Table 3 Effects of exogenous regulatory substances on chlorophyll content in leaves of *Toona ciliata* mg/g

| 处理 Treatment | Chla | Chlb | Chlt |
|--------------|---------------|--------------|---------------|
| CK | 17.66±0.44 a | 4.81±0.21 a | 26.46±0.87 a |
| MD | 12.91±1.34 bc | 2.97±0.31 bc | 18.29±1.91 bc |
| MD+MT | 12.02±0.70 c | 2.85±0.17 c | 17.23±0.94 c |
| MD+SA | 15.86±2.97 ab | 3.88±0.94 b | 22.88±4.50 ab |
| MD+MeJA | 14.30±1.23 bc | 3.53±0.40 bc | 20.35±1.91 bc |

2.5 外源调节物质对干旱胁迫红椿叶片气体交换参数的影响

由图 5 可以看出,除气孔限制值(L_s)外,干旱胁迫

对红椿叶片的其余气体交换参数均有显著影响,3 种外源调节物质对受干旱胁迫影响的气体交换参数的缓解作用存在一定差异。

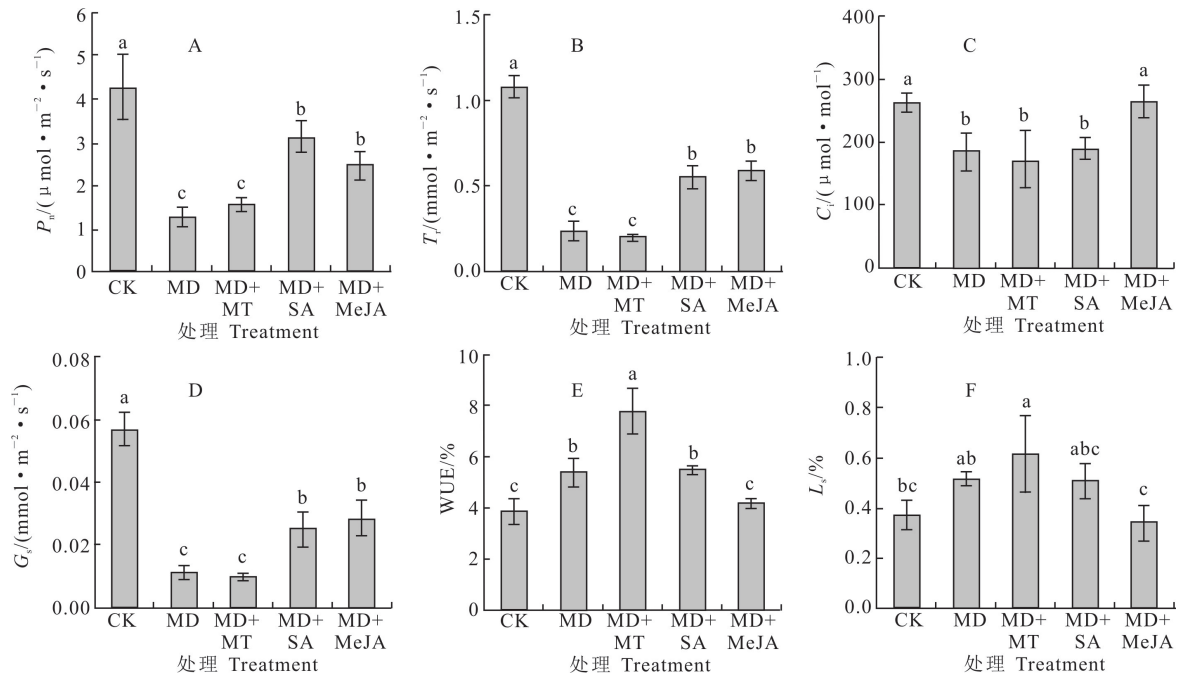


图 5 外源调节物质对红椿叶片气体交换参数的影响

Fig. 5 Effects of exogenous regulatory substances on gas exchange parameters in leaves of *Toona ciliata*

图 5-A~D 显示,在中度干旱胁迫下,红椿叶片的 P_n 、 T_r 、 C_i 和 G_s 均显著下降;在喷施 3 种缓解物质后,相比干旱胁迫处理,MD+MeJA 处理叶片的 P_n 、 T_r 、 C_i 和 G_s 均显著提升,MD+SA 处理对叶片的 P_n 、 T_r 和 G_s 也有显著提升作用,而 MD+MT 处理对 4 种指标均无明显缓解作用。由图 5-E 可以看出,在中度干旱胁迫下,红椿的 WUE 显著上升 ($P < 0.05$),外源喷施 3 种缓解物质后,红椿 WUE

呈现出不同的变化趋势,其中 MD+MT 处理较 MD 处理显著升高,MD+SA 处理变化不显著,MD+MeJA 处理则显著下降,降幅为 22.7% ($P < 0.05$)。由图 5-F 可以看出,在干旱胁迫下红椿叶片的 L_s 值有一定升高,喷施 3 种缓解物质后,相比干旱胁迫处理,MD+MT 处理的 L_s 值有所升高,而 MD+SA 处理有所下降,但差异均不显著 ($P > 0.05$),MD+MeJA 处理的 L_s 值则显著下降 ($P < 0.05$),表明添

加 MeJA 可通过调控叶片气孔限制值来缓解红椿的干旱伤害。

2.6 外源调节物质对干旱胁迫红椿叶绿素荧光特性的影响

由图 6 可知,干旱胁迫对红椿叶绿素荧光特性影响较大,外源施加 3 种调节物质均表现出一定缓解作用。干旱胁迫下红椿 F_o 显著上升,升幅为 24.2%,而 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F_v'/F_m' 和 $\Phi PS II$ 均显著下降,外源施加缓解物质后,除 F_o 外的其余指标均得到显著缓解 ($P < 0.05$),且 3 种缓解物质的效果无显著差异 ($P > 0.05$) (图 6-A~F)。中度干旱胁迫下红椿 qP 显著下降,降幅为 26.8%,而 NPQ 显著上升,升幅为 44.8% ($P < 0.05$);用 3 种

调节物质处理后, qP 较 MD 处理有所升高,而 NPQ 较 MD 处理均有所下降,但差异均不显著,且各外源调节物质处理间差异也不显著 ($P > 0.05$) (图 6-G~H)。干旱胁迫下红椿 ETR 显著下降,降幅达到 72.9%,外源喷施 3 种调节物质后 ETR 均较 MD 处理显著提升 ($P < 0.05$),其中以 MD+MT 处理提升幅度最大,为 148.4%,但 3 个缓解处理之间并无显著差异 ($P > 0.05$) (图 6-I)。由此可知,中度干旱胁迫对红椿叶绿素荧光参数产生了抑制作用,3 种调节物质均有具有较明显的缓解效果,且以添加 MT 处理的缓解效果优于添加 SA 和 MeJA 处理,但差异未达显著水平。

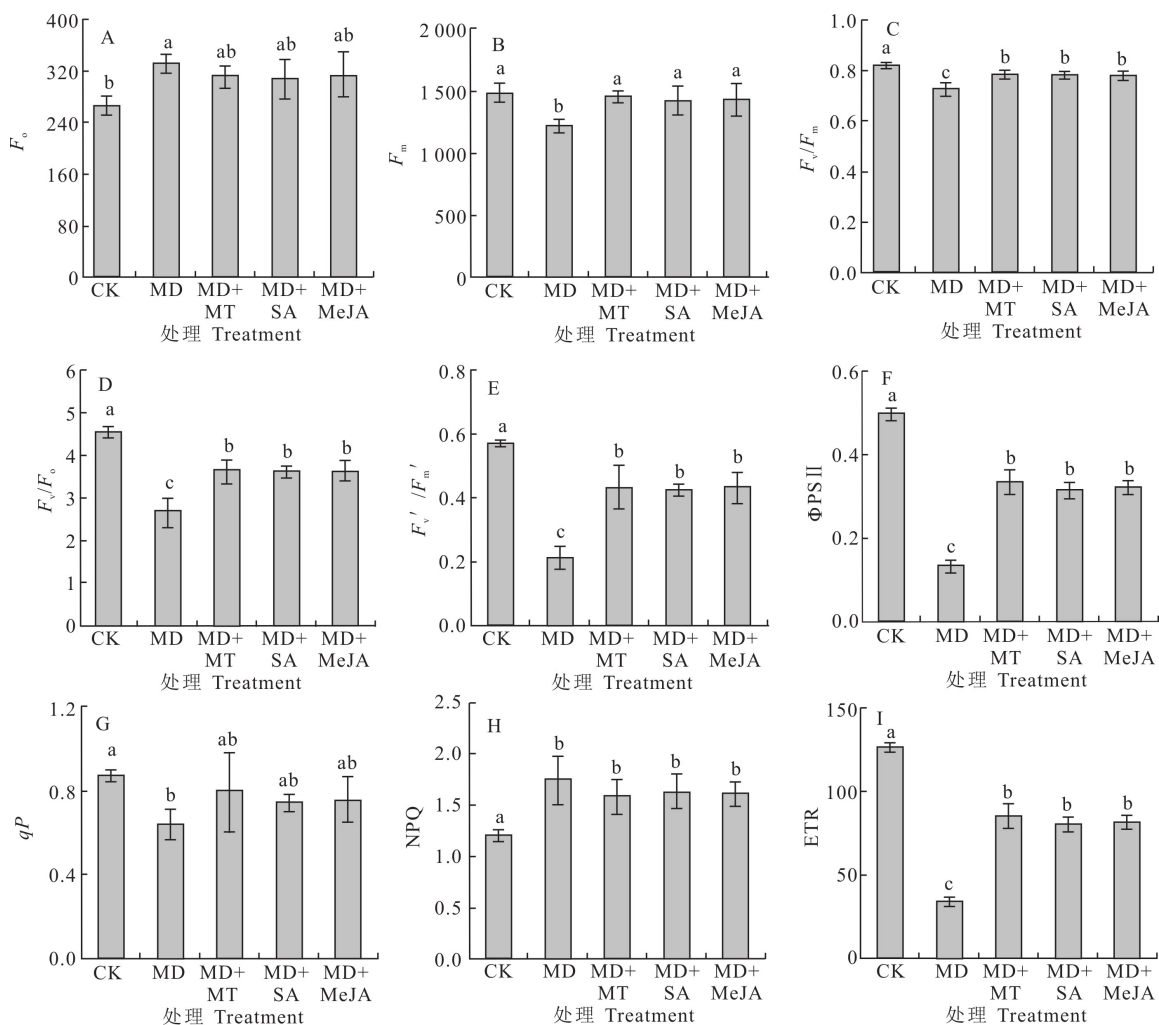


图 6 外源调节物质对红椿叶绿素荧光参数的影响

Fig. 6 Effects of exogenous regulatory substances on chlorophyll fluorescence parameters of *Toona ciliata*

2.7 外源调节物质对红椿干旱损伤缓解作用的综合评价

综合前文结果可知,添加 MT、SA 和 MeJA 3

种外源调节物质处理的红椿苗表现出不同的抗旱性。利用隶属函数法对 3 种调节物质处理红椿的 21 个指标进行综合分析以评价其缓解作用,隶属函

数平均值越大,说明抗旱性越强,调节物质的作用效果越好。由表 4 可以看出,3 种调节物质的缓解效

果从大到小依次为 SA>MeJA>MT。

表 4 基于隶属函数法的外源调节物质缓解红椿干旱损伤作用的综合评价

Table 4 Comprehensive evaluation on effects of exogenous regulatory substances on drought damage of *Toona ciliata* based on membership function method

| 指标 Indicator | 隶属函数值 Membership function | | | 指标 Indicator | 隶属函数值 Membership function | | |
|-----------------------------|---------------------------|------|------|--|---------------------------|------|------|
| | MT | SA | MeJA | | MT | SA | MeJA |
| 地径 Ground diameter | 0.95 | 1.00 | 0.00 | F_o | 0.00 | 1.00 | 0.17 |
| 株高 Plant height | 0.00 | 1.00 | 0.91 | F_m | 1.00 | 0.00 | 0.33 |
| 复叶长 Compound leaf length | 0.67 | 0.00 | 1.00 | F_v/F_m | 1.00 | 0.94 | 0.00 |
| 小叶长 Leaflet length | 0.00 | 1.00 | 0.42 | F_v'/F_m' | 0.78 | 0.00 | 1.00 |
| 小叶宽 Leaflet width | 0.00 | 1.00 | 0.02 | F_v/F_o | 1.00 | 0.74 | 0.00 |
| P_n | 0.00 | 1.00 | 0.60 | $\Phi PS II$ | 1.00 | 0.00 | 0.26 |
| T_r | 0.00 | 0.91 | 1.00 | qP | 1.00 | 0.00 | 0.13 |
| C_i | 0.00 | 0.19 | 1.00 | NPQ | 1.00 | 0.00 | 0.37 |
| G_s | 0.00 | 0.84 | 1.00 | ETR | 1.00 | 0.00 | 0.25 |
| WUE | 0.00 | 0.62 | 1.00 | 隶属函数平均值 Average of membership function | 0.45 | 0.55 | 0.52 |
| L_s | 0.00 | 0.39 | 1.00 | 排名 Ranking | 3 | 1 | 2 |
| 总叶绿素 Chlt | 0.00 | 1.00 | 0.55 | | | | |

3 讨论

3.1 外源调节物质对干旱胁迫红椿苗木表现形态及叶绿素含量的影响

干旱胁迫下,植物细胞分裂受到抑制,生物量分配倾向于地下部分,导致植株地上部分矮小、生长缓慢,各器官生长发育迟缓^[14]。本研究中,红椿幼苗各部分生长量在干旱胁迫下均有所下降,叶色变黄变浅,说明中度干旱胁迫限制了红椿幼苗的生长并影响其光合作用的进行。红椿受到干旱胁迫后,叶绿素含量下降,叶片变浅发黄甚至脱落,植株长势受到抑制。外源施加 3 种调节物质后,红椿的表现形态及叶绿素含量均得到了不同程度的恢复,其中以 SA 的恢复效果最好,这与其对红椿干旱胁迫的缓解作用的综合评价结果一致。这是因为 SA 是一种酚类化合物,酚类物质既可以作为气孔运动的调节因子,也可以与生长调节物质共同作用^[15],外源喷施 SA 可以刺激吲哚乙酸(IAA)、乙烯(CH₂)等生长调节剂的代谢^[16],并且通过调节气孔运动来提高净光合速率,缓解干旱对红椿生长发育的抑制。此外,在红椿叶色和叶绿素含量变化方面,SA 的效果好于其他 2 种调节物质。这是因为外源喷施 SA 可以增加植物体内光合色素的含量,以及作为叶绿素合成中间体的 α -氨基乙酰丙酸(α -ALA)的积累^[17],促进红椿叶片中叶绿素的合成,进而缓解干旱对红椿造成的光合损伤,使叶片叶色恢复到正常水平。

3.2 外源调节物质对干旱胁迫红椿叶片气体交换参数的影响

植物叶片上分布着由保卫细胞组成的气孔,是植物与外界进行气体交换及控制蒸腾作用的通道,其开闭直接决定了植物的光合速率,在干旱胁迫下,植物可以通过气孔的蒸腾作用来维持体内水分平衡,从而应对干旱带来的伤害^[18]。干旱对植物光合作用的限制可分为气孔限制和非气孔限制,当 C_i 与 G_s 同时下降时, P_n 下降主要由气孔限制引起;如果 P_n 的降低伴随着 C_i 的升高,则光合作用的主要限制因素为非气孔限制^[19]。本研究表明,干旱胁迫后红椿叶片气孔开度减小, G_s 和 C_i 下降,导致 P_n 下降,表明气孔因子可能是干旱抑制红椿光合作用的关键因素,这与李泽等^[20]对 2 种油桐应对干旱胁迫的研究结论相似,说明可能大多数有叶植物的光合作用在干旱胁迫时均受气孔因子的限制。此外,本研究还发现,在中度干旱胁迫下红椿叶片的 WUE 与 L_s 升高,与赵琴等^[21]对宁夏枸杞的研究结果一致。这是因为 WUE 可以客观反映植物对水分的利用效率^[22],在本研究中,干旱胁迫下红椿叶片的气孔导度减小,气孔限制值增大,使得叶片的蒸腾速率显著降低,从而使 WUE 逐渐升高,这也是红椿应对干旱胁迫的一种自我保护机制。

有研究表明,外源施加调节物质可以调控植物的气孔运动,缓解包括干旱在内的多种逆境胁迫。Mohammad 等^[23]研究表明,外源施加 SA 可以调节

番茄叶片的 G_s , 提高 P_n , 缓解高温对番茄光合系统的损伤; Verma 等^[24] 研究表明, 外源施加 MeJA 可以调控水稻的气体交换参数, 缓解砷对水稻光合生理的毒害, 进而提高水稻的产量。本研究中, 对中度干旱胁迫下红椿叶片气体交换参数的分析发现, 外源喷施 3 种调节物质后, 红椿叶片的气体交换参数均得到了不同程度的缓解, 这与上述研究结果相似。但不同的是, 本试验比较了 3 种外源物质的缓解效果, 发现 MeJA 和 SA 的缓解效果较 MT 更明显, 且 MeJA 和 SA 对气体交换参数的调控作用更具针对性。外源喷施 MeJA 可以通过调节 K^+ 通道来控制气孔运动^[25], MeJA 进入植物体内后, 会在细胞质中被酯酶水解为茉莉酸而进行信号传导, 从而诱导植物产生防御反应, 提高植物的抗旱能力^[26]。受干旱胁迫的红椿在喷施 MeJA 之后, 其通过对气孔运动的调控作用, 使得 MeJA 更容易进入红椿体内, 通过红椿本身的生理生化反应将其水解为茉莉酸, 诱导红椿对干旱胁迫产生防御反应, 表现出蒸腾作用恢复和 P_n 明显增加的现象, 显著缓解了红椿的干旱损伤。SA 作为一种信号分子可以诱导各种信号转导途径, 调节气体交换参数^[27], 在干旱胁迫下, 外源施加 SA 可以增强红椿叶片的 G_s , 提高 CO_2 的同化速率^[28], 从而缓解干旱对红椿的气孔限制。

3.3 外源调节物质对干旱胁迫红椿 PS II 反应中心的影响

本研究中, 气孔限制是红椿光合能力下降的主导因素, 而 PS II 反应中心受损引起的非气孔限制也会减弱光合能力。在中度干旱胁迫下, 红椿的 F_v 显著升高, F_m 和 ETR 显著下降。这是因为正常情况下, 红椿叶片在吸收光能的同时, 也可将过剩的光能通过 PS II 反应中心的荧光发射耗散, 从而维持光合系统的稳定^[29]。然而干旱胁迫会导致 PS II 反应中心部分失活, 引起 F_v 升高和 F_m 下降^[30], 通过 PS II 的电子传递量减少, ETR 下降^[31-32]。此外, 在中度干旱胁迫下, 红椿的 F_v/F_m 下降至 0.73。 F_v/F_m 是植物暗适应条件下 PS II 反应中心全部开放时的量子产量^[33]。Shahzad 等^[34] 研究表明, 正常情况下植物 F_v/F_m 一般在 0.80~0.83, 其值会随着外界环境胁迫的加重而降低。以上结果均表明, 在中度干旱胁迫下, 红椿受到光抑制, PS II 反应中心部分失活, 这与张美微等^[35] 对夏玉米抗旱性的研究结果相一致。从叶绿素荧光特性角度看, 红椿在干旱胁迫下 qP 显著下降, NPQ 显著上升, 导致这种结果的原因在于 qP 代表植物的光合能力^[36],

NPQ 则是过剩光能耗散的主要途径^[37]。红椿受到干旱胁迫后, 光合能力减弱, 为了维持光合机构的有效运行, 其会通过增强热耗散的途径清除过剩的能量堆积^[38], 因此 qP 的下降会伴随着 NPQ 的上升。

叶绿素荧光参数可以反映植物对光能的吸收和耗散^[39], 植物受到干旱胁迫时其光反应中心部分失活, 会通过热耗散增强的途径来维持光合机构的正常运行。本研究中, MT、MeJA 和 SA 均可以通过调控 PS II 反应中心的活性保护红椿免受干旱损伤, 外源喷施这 3 种调节物质后, 红椿的 Φ_{PSII} 、 F_v/F_m 显著升高, NPQ 降低, 说明其可以减轻干旱对红椿 PS II 反应中心的伤害, 提高光能利用率, 降低热耗散的能量损失, 缓解干旱对红椿光合系统的损伤。MT、MeJA 和 SA 均可作为直接的自由基清除剂和间接的抗氧化剂^[40], 调控红椿的叶绿素荧光参数, 恢复 PS II 反应中心活性, 通过提高红椿的 ETR 来保护其免受干旱诱导的光抑制伤害, 保护干旱胁迫下红椿光合系统的正常运行。

4 结 论

干旱胁迫下, 红椿的生长及表现形态受到损害, 叶绿素含量下降, 气体交换参数和 PS II 反应中心逐渐失活, 光合生理过程受损; 红椿光合能力下降受到气孔限制及 PS II 反应中心受损的非气孔限制的共同作用, 且气孔限制占主导地位; MT、SA 和 MeJA 3 种外源调节物质均可以缓解因干旱胁迫导致的红椿表现形态变化及光合作用损伤, 其中以 SA 的调节效果最好。

[参考文献]

- [1] 洪震, 刘术新, 洪琮浩, 等. 5 种造林树种对干旱胁迫的抗性应答 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(2): 111-119.
Hong Z, Liu Z X, Hong C H, et al. Resistance of five planting species to drought stress [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2021, 45(2): 111-119.
- [2] 陈燕琼, 沈琦, 范佳露, 等. 茉莉酸甲酯对干旱及复水下落叶冬青苗叶片抗氧化水平的影响 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(6): 35-43.
Chen Y Q, Shen Y, Fan J L, et al. Effects of methyl jasmonate on antioxidant levels in leaves of deciduous holly seedling under drought and rehydration water [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2018, 42(6): 35-43.
- [3] Ayegboyan K, Akinrinde E. Effect of water deficit imposed during the early developmental phase on photosynthesis of cocoa (*Theobroma cacao* L.) [J]. Agricultural Sciences, 2016, 7(1): 11-19.

- [4] 中国树木志编委会. 中国主要树种造林技术 [M]. 2 版. 北京: 中国林业出版社, 2021.
Editorial Board of Dendrography of China. Afforestation techniques of main tree species in China [M]. 2nd ed. Beijing: China Forestry Publishing House, 2021.
- [5] 张驰, 唐红玉, 吴遥, 等. 两种干旱指数在重庆极端干旱事件中的应用 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2019, 41(11): 92-103.
Zhang C, Tang H Y, Wu Y, et al. Application of two drought indexes to Chongqing extreme drought events [J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2019, 41(11): 92-103.
- [6] 代崇雯, 刘亚敏, 刘玉民, 等. 3 种外源物质对干旱胁迫下红椿生理特性的影响 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2022, 44(2): 48-56.
Dai C W, Liu Y M, Liu Y M, et al. Effects of three exogenous substances on the physiological characteristics of *Toona ciliata* under drought stress [J]. Journal of Southwest University (Natural Science Edition), 2022, 44(2): 48-56.
- [7] Rahman M, Islam R, Islam M. Long-term growth decline in *Toona ciliata* in a moist tropical forest in Bangladesh: impact of global warming [J]. Acta Oecologica, 2017, 80(4): 8-17.
- [8] Zhang H, Sun X P, Dai M Q. Improving crop drought resistance with plant growth regulators and rhizobacteria: mechanisms, applications, and perspectives [J]. Plant Communications, 2022, 3(1): 100228.
- [9] Hu W, Zhang J, Yan K, et al. Beneficial effects of abscisic acid and melatonin in overcoming drought stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. Physiol Plant, 2021, 173(4): 2041-2054.
- [10] Amjadi Z, Namdjoyan S, Abolhasani S A. Exogenous melatonin and salicylic acid alleviates cadmium toxicity in safflower (*Carthamus tinctorius* L.) seedlings [J]. Ecotoxicology, 2021, 30(3): 387-401.
- [11] 孙明升, 胡颖, 陈旋, 等. 外源调节物质对干旱胁迫下格木幼苗生理特性的影响 [J]. 林业科学, 2020, 56(10): 165-172.
Sun M S, Hu Y, Chen X, et al. Effects of exogenous regulating substances on physiological characteristics of *Erythrophleum fordii* seedlings under drought stress [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2020, 56(10): 165-172.
- [12] 胡秉芬, 黄华梨, 季元祖, 等. 分光光度法测定叶绿素含量的提取液的适宜浓度 [J]. 草业科学, 2018, 35(8): 1965-1974.
Hu B F, Huang H L, Ji Y Z, et al. Evaluation of the optimum concentration of chlorophyll extract for determination of chlorophyll content by spectrophotometry [J]. Pratacultural Science, 2018, 35(8): 1965-1974.
- [13] 卢广超, 许建新, 薛立, 等. 干旱胁迫下 4 种常用植物幼苗的光合和荧光特性综合评价 [J]. 生态学报, 2013, 33(24): 7872-7881.
Lu G C, Xu J X, Xue L, et al. Comprehensive evaluation on photosynthetic and fluorescence characteristics in seedlings of 4 drought resistance species [J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(24): 7872-7881.
- [14] 赵英, 赵凯丽, 朱宇林, 等. 干旱胁迫与复水对喀斯特地区红背山麻杆生长及生理特性的影响 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2023, 51(8): 1-10.
Zhao Y, Zhao K L, Zhu Y L, et al. Effects of drought stress and rehydration on growth and physiological characteristics of flax stem in Hongbei Mountain, Karst area [J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2023, 51(8): 1-10.
- [15] Muthulakshmi S, Lingakumar K. Role of salicylic acid (SA) in plants: a review [J]. International Journal of Applied Research, 2017, 3(3): 33-37.
- [16] Iqbal M, Khan R, Asgher M, et al. Alleviation of salt-induced photosynthesis and growth inhibition by salicylic acid involves glycine betaine and ethylene in mungbean (*Vigna radiata* L.) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 80(7): 67-74.
- [17] Chavoushi M, Najafi F, Salimi A, et al. Improvement in drought stress tolerance of safflower during vegetative growth by exogenous application of salicylic acid and sodium nitroprusside [J]. Industrial Crops and Products, 2019, 134(8): 168-176.
- [18] Muhammad M A, Muhammad A R R, Mohammad A S, et al. Recent insights into signaling responses to cope drought stress in rice [J]. Rice Science, 2022, 29(2): 105-117.
- [19] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33(1): 317-345.
- [20] 李泽, 谭晓风, 卢锷, 等. 干旱胁迫对两种油桐幼苗生长、气体交换及叶绿素荧光参数的影响 [J]. 生态学报, 2017, 37(5): 1515-1524.
Li Z, Tan X F, Lu K, et al. Influence of drought stress on the growth, leaf gas exchange, and chlorophyll fluorescence in two varieties of tung tree seedlings [J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(5): 1515-1524.
- [21] 赵琴, 潘静, 曹兵, 等. 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞光合作用的影响 [J]. 生态学报, 2015, 35(18): 6016-6022.
Zhao Q, Pan J, Cao B, et al. Effects of elevated temperature and drought stress on photosynthesis of *Lycium barbarum* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(18): 6016-6022.
- [22] 石欣隆, 杨月琴, 薛嫻, 等. 壳寡糖对干旱胁迫下‘凤丹’幼苗生长及生理特性的影响 [J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2021, 45(2): 120-126.
Shi X L, Yang Y Q, Xue X, et al. Effects of chito-oligosaccharides on growth and physiological characteristics of ‘Fengdan’ seedlings under drought stress [J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2021, 45(2): 120-126.
- [23] Mohammad S J, Yu W, Sheng S, et al. Exogenous salicylic acid increases the heat tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) by enhancing photosynthesis efficiency and improving antioxidant defense system through scavenging of reactive oxygen species [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 47(3): 421-429.
- [24] Verma G, Srivastava D, Narayan S, et al. Exogenous application of methyl jasmonate alleviates arsenic toxicity by modu-

- lating its uptake and translocation in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2020, 21(15): 110735.
- [25] Seong H L, Janusz J, Zwiazek. Regulation of water transport in *Arabidopsis* by methyl jasmonate [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 139(4): 540-547.
- [26] 李梦莎, 阎秀峰. 植物的环境信号分子茉莉酸及其生物学功能 [J]. *生态学报*, 2014, 34(23): 6779-6788.
- Li M S, Yan X F. Jasmonic acid signaling in plants and its biological functions in relation to environment [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(23): 6779-6788.
- [27] Mojde S, Zeinolabedin T S, et al. Physiological and antioxidant responses of winter wheat cultivars to strigolactone and salicylic acid in drought [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 119(10): 59-69.
- [28] Song X H, Guo H H, Liu Y, et al. Effects of salicylic acid and sucrose on pigment content in *Pistacia chinensis* leaves [J]. *Scientia Horticulturae*, 2020, 259(1): 108783.
- [29] Eisenhut M, Roel M S, Weber A P M. Mechanistic understanding of photorespiration paves the way to a new green revolution [J]. *New Phytol*, 2019, 223(4): 1762-1769.
- [30] Jumrani K, Bhatia V S. Interactive effect of temperature and water stress on physiological and biochemical processes in soybean [J]. *Physiol Mol Biol Plants*, 2019, 25(3): 667-681.
- [31] 贾子瑞, 王亚, 马建伟, 等. 欧洲云杉 PS II 的热稳定性对温度升高的响应 [J]. *林业科学*, 2020, 56(7): 22-32.
- Jia Z R, Wang Y, Ma J W, et al. Response to thermal stability of PS II for temperature rising in *Picea abies* [J]. *Scientia Silviculturae Sinicae*, 2020, 56(7): 22-32.
- [32] Townsend A J, Ware M A, Ruban A V. Dynamic interplay between photodamage and photoprotection in photosystem II [J]. *Plant Cell Environ*, 2018, 41(5): 1098-1112.
- [33] 陈兰英, 许航, 徐正刚, 等. 生境对药食两用植物接骨草的生长、叶绿素含量与叶绿素荧光特性的影响 [J]. *生态科学*, 2021, 40(5): 69-77.
- Chen L Y, Xu H, Xu Z G, et al. Effects of different habitats on the growth, chlorophyll content and chlorophyll fluorescence characteristics of medicinal and edible plants *Sambucus chinensis* Lind. [J]. *Ecological Science*, 2021, 40(5): 69-77.
- [34] Shahzad A L I, Xu Y Y, Ma X C, et al. Improvement in winter wheat productivity through regulating PS II photochemistry, photosynthesis and chlorophyll fluorescence under deficit irrigation conditions [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2022, 21(3): 654-665.
- [35] 张美微, 李志源, 鲁振, 等. 吐丝期干旱对夏玉米叶绿素荧光特性和产量的影响 [J]. *南方农业学报*, 2021, 52(4): 924-930.
- Zhang M W, Li Z Y, Lu Z, et al. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence characteristics and yield of summer maize at silking stage [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2021, 52(4): 924-930.
- [36] Zhang S B, Huang W, Zhang J L, et al. Differential responses of photosystems I and II to seasonal drought in two *Ficus* species [J]. *Acta Oecologica*, 2016, 73(3): 53-60.
- [37] Liu B H, Liang J, Tang G M, et al. Drought stress affects on growth, water use efficiency, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Juglans* rootstocks [J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 250(10): 230-235.
- [38] Kasajima I, Suetsugu N, Wada M, et al. Collective calculation of actual values of non-photochemical quenching from their apparent values after chloroplast movement and photoinhibition [J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2015, 6(11): 1792-1805.
- [39] Cui G, Zhao X, Liu S, et al. Beneficial effects of melatonin in overcoming drought stress in wheat seedlings [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2017, 118(15): 138-149.
- [40] 杨小龙, 须晖, 李天来, 等. 外源褪黑素对干旱胁迫下番茄叶片光合作用的影响 [J]. *中国农业科学*, 2017, 50(16): 3186-3195.
- Yang X L, Xu H, Li T L, et al. Effects of exogenous melatonin on photosynthesis of tomato leaves under drought stress [J]. *Scientia Agricultural Sinicae*, 2017, 50(16): 3186-3195.