光强和水分胁迫对姜叶片光合特性的影响

张永征,李海东,李 秀,肖 静,徐 坤*

(山东农业大学园艺科学与工程学院;作物生物学国家重点实验室;农业部黄淮地区园艺作物生物学与种质创制重点实验室,山东泰安271018)

摘 要: 为探讨根际供水状况与姜叶片需光特性的关系,通过模拟干旱与遮光(50%)交互处理,研究了自然光照正常供水(T1)、遮光正常供水(T2)、自然光照干旱(T3)、遮光干旱(T4)等对姜叶片光合参数及叶绿素荧光参数的影响。结果表明,试验处理过程中,T1、T2 姜叶片 P_n 无显著变化,而 T3、T4 均持续降低,且降幅以 T3 较大;随处理时间的延长,T1、T2 的 C_i 及 L_s 未发生显著变化,而 T3、T4 分别在胁迫 1 d、3 d 后,其 C_i 即升高而 L_s 降低,表明胁迫初期 T3、T4 姜叶片 P_n 的降低主要为气孔限制,而后期则以非气孔限制为主;处理 6 d 时,尽管各处理姜叶片 P_n 在午间均显著降低,但降幅以 T3、T4 较大,尤其 T3 在午后未出现第二峰值,而 T1、T2、T4 均表现为双峰曲线变化。试验处理过程中,T1、T3、T4 姜叶片 F_v/F_m 持续降低,NPQ 升高,但变幅以 T3 较大,T4 次之,T1 较小,T2 则无显著变化;处理 6 d 时,虽然各处理姜叶片 F_v/F_m 、 Φ_{PSI} 、 Q_P 均在午间显著降低,NPQ 显著升高,但变幅以 T3 较大,T4、T1 次之,T2 较小。表明干旱胁迫对姜叶片光化学效率的影响大于自然光照胁迫,而遮光则可缓解干旱胁迫。

关键词:姜;水分;光强;光化学效率;光合作用

中图分类号: S 632.5

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 11-2255-08

Effects of Light Intensity and Water Stress on Leaf Photosynthetic Characteristics of Ginger

ZHANG Yong-zheng, LI Hai-dong, LI Xiu, XIAO Jing, and XU Kun*

(College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University; State Key Laboratory of Crop Biology; Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops in Huanghuai Region, Ministry of Agriculture, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: To investigate the relation of water supply condition in rhizosphere and leaf photosynthetic characteristics, the paper studied the effects of different treatments such as Natural light with normal water supply (T1), Shading 50% with normal water supply (T2), Natural light with drought (T3) and Shading 50% with drought (T4) on leaf photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence parameters of potted ginger. The results showed that during the treatment, the P_n in T1, T2 had no significant change, but in T3, T4 reduced constantly and amplitude of T3 was significantly higher than T4; With the prolonging of treatment, C_i and L_s in T1, T2 all had no significant change, but C_i in T3 and T4 increased and L_s reduced after 1 and 3 days of stress treatment respectively, showing that the initial reduced of P_n in

收稿日期: 2013 - 05 - 08; **修回日期:** 2013 - 07 - 03

基金项目: 国家自然科学基金项目(31171953)

^{*} 通信作者 Author for correspondence (E-mail: xukun@sdau.edu.cn)

T3, T4 is mainly due to stomatal limitation and the latter to non-stomatal limitation; After six-day stress, although P_n reduced significantly in all treatments at midday, but the amplitude of T3, T4 was higher than T1 and T2, especially T3 did not appear second peak, while T1, T2, T4 all showed a bimodal curve. The F_v/F_m of ginger leaves in T1, T3, T4 reduced constantly during stress treatment, meanwhile NPQ increased, and the largest change amplitude was got by T3, and followed by T4 and T1, but T2 had no significant change. After six-day treatment, F_v/F_m , Φ_{PSII} , q_P in all treatments reduced significantly at noon, meanwhile NPQ increased prominently, the largest change amplitude was got by T3, and followed by T4 and T1, but the change amplitude of T2 was smaller. The results indicated that the effect of water stress was greater than strong light on ginger leaves photochemical efficiency, and shading can relieve drought stress.

Key words: ginger; light; photochemical efficiency; photosynthesis

姜(Zingiber officinale Rosc.)起源于热带雨林地区,其光合作用的饱和光强为 25~30 klx,因此,生产中多采用遮光栽培(赵德婉和陈利平,1988)。但作者研究发现,姜采用地面覆草栽培,虽未改变植株的受光强度,但其叶片光合速率显著高于遮光栽培及裸地栽培(徐坤和李明国,2000),产量亦显著提高,这与地面覆草可维持较高的土壤含水量不无关系(徐坤,1999;徐坤 等,2003)。付秋实等(2009)的研究表明,土壤水分胁迫可导致辣椒光化学效率及 P_n 显著降低,生长量减小。刘贤赵等(2000)研究发现,棉花在正常供水条件下遮光,其叶片 P_n 显著降低,而在土壤水分胁迫条件下遮光则 P_n 变化不显著;Massacci等(2008)报道,水分与强光胁迫均导致棉花叶片 F_v/F_m 、 σ_{PSII} 显著降低,NPQ 升高。Sofo等(2009)的研究也表明,水分与强光处互胁迫下,橄榄树叶片的 P_n 、 G_s 及 σ_{PSII} 均显著降低,NPQ 显著升高,而干旱胁迫下适度遮光可提高其 P_n 、 G_s 和 σ_{PSII} 。为了进一步探讨姜根际供水状况与叶片需光特性的关系,本试验研究了水、光互作对姜叶片光化学效率及光合特性的影响,旨在为通过合理调控土壤水分,革新传统的姜遮光栽培措施提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2011—2012 年在山东农业大学园艺实验站进行。供试品种为'莱芜大姜', 4 月中旬播种于直径 25 cm, 高 30 cm 的塑料盆内,以酸洗净的石英砂作栽培基质,浇灌 Hoagland 营养液进行

培养。7月中旬,待姜长至3~4个分枝时,进行模拟干旱与遮光50%处理。遮光率通过选择纱网目数和覆盖层数以3415F型量子辐射仪测定;模拟干旱通过浇灌含5%PEG-6000的Hoagland营养液进行;正常供水处理的只浇灌Hoagland营养液。通过两因素交叉组合,设自然光照正常供水(T1)、遮光正常供水(T2)、自然光照干旱(T3)和遮光干旱(T4)4个处理,每个处理60盆,分为3个区组。试验过程中光强及气温日变化见图1。初始水分处理时,分别按处理要求浇灌过量营养液及含5%PEG-6000的营养液,约1h盆中水分不再

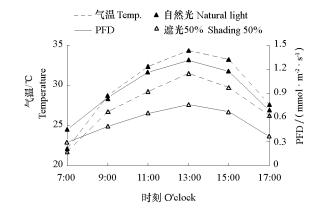


图 1 试验处理光强及气温日变化动态 Fig. 1 Diurnal changes of light intensity and air temperature in the experiment

从底部外流时称质量;试验处理过程中按初始质量为标准,于每天的6~12时分别通过称重法补充两次营养液,以保持根际水分处理的稳定性。试验过程中光强及气温变化见图1。

1.2 试验方法

选取处理内生长一致的姜主茎上数第 3 片展开功能叶,分别于处理 0、1、3、6 和 9 d 的 11 时左右测定相关指标,并于处理 6 d 时测定相关指标的日变化。每次测定选取 3~5 株,重复 3 次,分别在各自处理条件下进行。采用 PP-Systems 公司生产的 Ciras-1 便携式光合测定系统测定叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 等光合参数,并计算 L_s 。采用 Hansatech 公司生产的 FMS-2 便携式调制荧光仪测定叶片叶绿素荧光参数,整个测定程序用设置在 FMS-2 中的控制程序完成。为了保证不同日期和不同测定时间被测叶片所受作用光相同,每次测定均根据不同测定时间的光强设置 FMS-2 的作用光。测定时用暗适应叶夹夹住叶片,测定试验处理光照条件下相同受光角度叶片的稳态荧光(F_s),在施加作用光的同时,使用饱和脉冲光(12 000 μ mol·m²·s¹)测定光处理下最大荧光(F_m)后,立即用黑布盖住叶夹打开远红光,5 s 后测定光处理下最小荧光(F_o)。叶片经暗适应 15 min 后,照射检测光(< 0.05 μ mol·m²·s¹)测定初始荧光(F_o),再照射饱和脉冲光(12 000 μ mol·m²·s¹)测定最大荧光(F_m)。根据上述测定参数按 Demmig-Adams 和 Adams(1996)的公式计算如下参数,实际光化学效率 Φ_{PSII} =(F_m '- F_s)/ F_m ',最大光化学效率 F_v/F_m =1- F_o/F_m ,光化学猝灭 F_a 0 (F_a 1)。可能光化学猝灭 F_a 1。试验数据均以 Excel 软件处理,以 DPS 软件进行统计分析,处理间差异显著性检验采用 Duncan's 新复极差法。

2 结果与分析

2.1 光强和水分胁迫过程中姜叶片光合参数的动态变化

图 2 表明,试验处理过程中,自然光照正常供水处理、遮光正常供水处理姜叶片 P_n 变化不大;

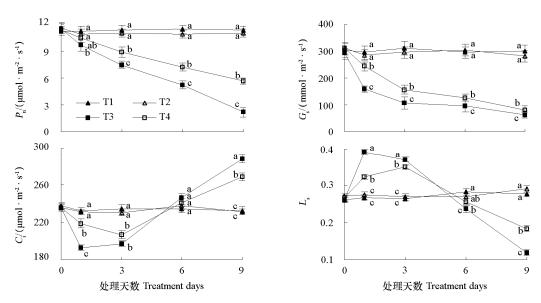


图 2 自然光照和水分胁迫下姜叶片光合参数的动态变化

T1: 自然光照正常供水处理; T2: 遮光正常供水处理; T3: 自然光照干旱处理; T4: 遮光干旱处理。

Fig. 2 Dynamic changes of photosynthetic parameters of ginger leaves under natural light and water stress
T1: Natural light with normal water supply; T2: Shading 50% with normal water supply;
T3: Natural light with drought; T4: Shading 50% with drought.

而自然光照干旱处理、遮光干旱处理均显著降低,处理 9 d 时分别较处理前降低 80.77%和 49.64%。表明水分胁迫对姜叶片 P_n 的影响大于强光胁迫,而水分胁迫条件下遮光有利于姜叶片维持较高的 P_n 。

从图 2 还可以看出,试验处理过程中,自然光照正常供水处理、遮光正常供水处理的 G_s 、 C_i 、 L_s 均无显著变化,且二者之间无显著差异,但自然光照干旱处理、遮光干旱处理的 G_s 显著降低,虽然其 C_i 分别在处理 1 d、3 d 时显著降低,但其后即持续升高,而 L_s 则分别在 1 d、3 d 时达最大值。表明在水分胁迫条件下,无论是否遮光,姜叶片光合作用均发生了非气孔限制,而强光干旱交互胁迫加速降低了叶肉细胞的光合活性。

2.2 光强和水分胁迫条件下姜叶片光合参数的日变化

如图 3 所示,姜叶片 P_n 处理间存在显著差异,其中以自然光照正常供水处理、遮光正常供水处理较高,且日变化均呈双峰曲线,两个峰值分别出现在 11 时和 15 时,尽管自然光照正常供水处理、遮光正常供水处理的光照强度不同,但二者 P_n 无显著差异;遮光干旱处理的 P_n 虽亦呈双峰曲线变化,但第一峰值出现在 9 时,且 P_n 较低,仅 7.31 μ mol·m⁻²·s⁻¹,第二峰值则不甚明显;自然光照干旱处理的 P_n 在 9 时出现较小峰值后即持续降低,午后无第二峰值出现。表明正常供水条件下,强光对姜叶片 P_n 的影响较小,而仅在水分胁迫条件下,遮光才有利于提高姜叶片的 P_n 。

图 3 还显示,不同处理姜叶片 G_s 在 9 时前均迅速升高,但以 T1 显著高于其他处理,之后仅遮光正常供水处理呈继续上升趋势,自然光照正常供水处理、自然光照干旱处理和遮光干旱处理的 G_s 则降低,11 时后自然光照正常供水处理、遮光正常供水处理的 G_s 未表现出显著差异,但二者均显著高于自然光照干旱处理和遮光干旱处理。各处理姜叶片 G_s 均呈先降低后升高的趋势,但自然光照

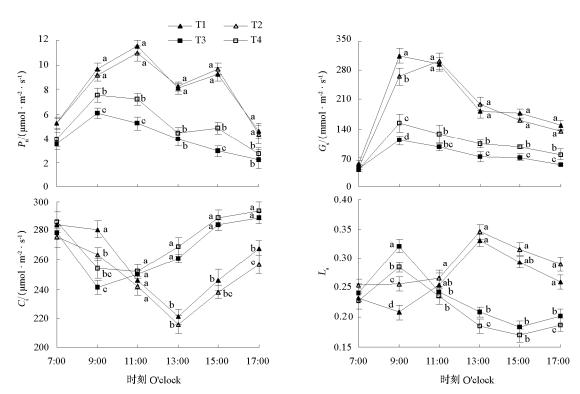


图 3 自然光照和水分胁迫下姜叶片光合参数的日变化

T1: 自然光照正常供水处理; T2: 遮光正常供水处理; T3: 自然光照干旱处理; T4: 遮光干旱处理。

Fig. 3 Diurnal changes of photosynthetic parameters of ginger leaves under natural light and water stress

T1: Natural light with normal water supply; T2: Shading 50% with normal water supply;

T3: Natural light with drought; T4: Shading 50% with drought.

正常供水处理、遮光正常供水处理至 13 时达最低值,而自然光照干旱处理、遮光干旱处理分别在 9 时、11 时达最低值。自然光照正常供水处理、遮光正常供水处理的 L_s 均在 13 时前持续增加,之后逐渐降低,结合其 G_s 午间降低的事实,表明正常供水处理姜叶片 P_n 午间降低主要以气孔限制为主;而自然光照干旱处理、遮光干旱处理的 L_s 在午间显著降低,而 C_i 升高,表明干旱胁迫处理的姜叶片 P_n 午间降低主要以非气孔限制为主。

2.3 光强和水分胁迫过程中姜叶片叶绿素荧光参数的动态变化

图 4 显示,随着处理时间的延长,自然光照干旱处理、遮光干旱处理的姜叶片 F_v/F_m 均快速下降,且自然光照干旱处理的降幅显著高于遮光干旱处理,如处理 9 d 时,自然光照干旱处理、遮光干旱处理的 F_v/F_m 分别比处理前降低了 22.68%和 14.23%,但自然光照正常供水处理、遮光正常供水处理则变化较小;遮光正常供水处理姜叶片 NPQ 较自然光照正常供水处理略有降低,而自然光照干旱处理、遮光干旱处理则显著增加。

同时,遮光显著增加了姜叶片的 ϕ_{PSII} ,但随处理时间的延长,遮光正常供水处理、遮光干旱处理的姜叶片 ϕ_{PSII} 均较相同光照下的自然光照正常供水处理、自然光照干旱处理显著降低,处理 9 d 时,自然光照干旱处理较自然光照正常供水处理降低了 42.61%,遮光干旱处理较遮光正常供水处理降低了 35.15%, q_P 的变化规律与 ϕ_{PSII} 相似。表明正常供水条件下,单纯的自然强光并未引发姜叶片光化学效率的显著降低,而水分胁迫尤其强光干旱交互胁迫加速了姜叶片光化学效率的降低,加重了光抑制程度。

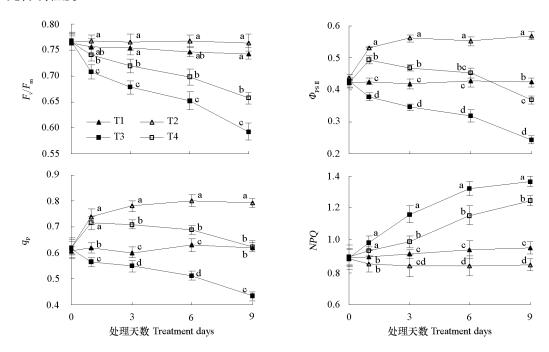


图 4 自然光照和水分胁迫下姜叶片叶绿素荧光参数的动态变化

T1: 自然光照正常供水处理; T2: 遮光正常供水处理; T3: 自然光照干旱处理; T4: 遮光干旱处理。

Fig. 4 Dynamic change of chlorophyll fluorescence parameters of ginger leaves under natural light and water

T1: Natural light with normal water supply; T2: Shading 50% with normal water supply;

T3: Natural light with drought; T4: Shading 50% with drought.

2.4 光强和水分胁迫条件下姜叶片叶绿素荧光参数的日变化

由图 5 可知,强光和水分胁迫 6 d 时,不同处理姜叶片 F_v/F_m 在 7 时即表现出较大差异,且随

一天内光照的增强,差异逐渐加大,至 13 时 F_v/F_m 处低谷时差异最大,自然光照正常供水处理、遮光正常供水处理、追光光照干旱处理、遮光干旱处理分别较 7 时降低 13.34%、12.27%、22.97%和 17.37%;之后 F_v/F_m 回升,但回升速度处理间存在显著差异,自然光照正常供水、遮光正常供水回升较快且差异不显著,而自然光照干旱处理、遮光干旱处理回升较慢,即使至 17 时光照较弱时,仍分别较遮光正常供水低 9.90%和 6.40%。

不同处理姜叶片 ϕ_{PSII} 的日变化也呈现出早晨和傍晚较高,中午较低的趋势,13 时自然光照正常供水处理、遮光正常供水处理、自然光照干旱处理、遮光干旱处理分别比 7 时下降了 42.27%、24.28%、65.67%和 51.41%,表明强光与水分胁迫均加剧了姜叶片 PS II 反应中心的失活,尤以强光与水分交互胁迫表现为甚。 q_P 的日变化与 ϕ_{PSII} 类似,在午间下降幅度较大,激发能压力上升,相应的 NPO 在午间大幅升高。

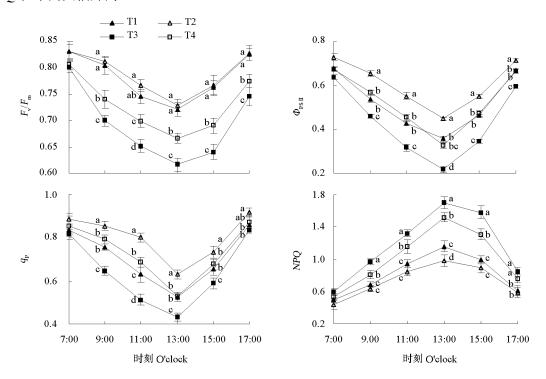


图 5 自然光照和水分胁迫下姜叶片叶绿素荧光参数的日变化

T1: 自然光照正常供水处理; T2: 遮光正常供水处理; T3: 自然光照干旱处理; T4: 遮光干旱处理。

Fig. 5 Diurnal changes of chlorophyll fluorescence parameters of ginger leaves under natural light and water
T1: Natural light with normal water supply; T2: Shading 50% with normal water supply;
T3: Natural light with drought; T4: Shading 50% with drought.

3 讨论

环境胁迫可加重植物的光抑制程度,造成光合速率下降(Pascual et al., 2010; Singh & Reddy, 2011),但引发光合速率下降的原因主要有气孔限制和非气孔限制(Flexas & Medrano, 2002),而胁迫处理的不同时期,光合速率降低的原因可能不同(姚庆群和谢贵水,2005)。本研究结果显示,干旱胁迫条件下,无论遮光与否,姜叶片 P_n 均持续降低,而强光则加大了降低的幅度,虽然 P_n 下降初期, C_i 降低, L_s 升高,但随着胁迫时间的延长, C_i 即持续升高, L_s 则降低,这与李娟等(2011)在黄条金刚竹上的研究结果一致,表明水分胁迫过程中姜叶片 P_n 降低的原因由初期的气孔限制为主转为中后期的非气孔限制为主;但正常供水条件下,遮光与否并未引起叶片光合参数的显著变化(图

2)。光合"午休"是植物界的普遍现象,而正午 P_n 的降低同样是气孔限制与非气孔限制共同作用的结果(Zhang & Gao,1999),且气孔限制与非气孔限制的主导地位,不仅与干旱胁迫持续的时间有关,与水分供应状况亦密切相关(范苏鲁等,2011)。本研究表明,不同处理姜叶片 P_n 虽在午间均显著降低,但正常供水的姜叶片 C_i 于 13 时达最低值, L_s 则达最大值;而干旱胁迫的姜叶片 C_i 在午间较高, L_s 较低(图 3),表明正常供水条件下,姜叶片 P_n 午间降低原因以气孔限制为主,而水分胁迫下则以非气孔限制为主(Gimenez et al.,1992;徐坤和郑国生,2000)。

前人研究表明,叶绿素荧光参数可准确评价草莓(Razavi et al.,2008)、玫瑰(Calatayud et al.,2006)等遭受干旱胁迫的程度,并反映绿色植物光能捕获的效率(Horton et al.,1994,2005)。大叶丹参持续干旱胁迫 15 d,其叶片 Φ_{PSII} 下降了 10.98%,而 NPQ 则升高了 17.72%(罗明华 等,2010);而牡丹在 $100 \sim 1$ 400 μ mol·m⁻²·s⁻¹光强范围内,叶片 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ 、 Φ_{PSII} 、 q_{P} 等均随光强的增加显著降低,NPQ 则迅速增加(陈大印 等,2011)。干旱与强光胁迫均可造成植物叶片光抑制的发生,而水光交互胁迫则可显著加重光抑制的程度(Björkman & Powles,1984;Dias & Brüggemann,2010)。本研究结果也表明,干旱胁迫条件下,姜叶片光化学效率持续降低,而强光则加大了其降低幅度,但正常供水条件下,强光并未引起姜叶片光化学效率的显著变化(图 4);不同处理姜叶片 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$ Φ_{PSII} 在一天中虽均在午间显著降低,但降幅显著不同(图 5),以干旱胁迫对姜光化学效率的影响大于强光胁迫,而水光交互胁迫则可加重胁迫程度。随胁迫时间的延长,姜叶片 q_{P} 显著降低,用于光合碳同化的能量减少,过多的光能流向光能热耗散,姜叶片 NPQ 显著升高。表明环境胁迫下,光能热耗散是姜叶片耗散过剩光能的重要途径。

综上所述,强光和水分胁迫均可引起姜叶片光合能力及效率的降低,且交互处理可加重胁迫影响程度;因此在姜生产中应注重土壤水分的管理,只要保证适宜的土壤水分,姜可实现不遮光栽培; 节水灌溉条件下,采取适当遮光措施,可减轻姜叶片的光抑制程度,有利于维持较强的光合作用。

References

- Björkman O, Powles S B. 1984. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: Interaction with light level. Planta, 161: 490 504.
- Calatayud A, Roca D, Martinez P F. 2006. Spatial-temporal variations in rose leaves under water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging. Plant Physiology and Biochemistry, 44: 564 573.
- Chen Da-yin, Liu Chun-ying, Yuan Ye, Zheng Guo-sheng. 2011. Effects of temperature and light treatments on PS II photochemical activity in 'Roufurong' tree peony leaves. Acta Horticulturae Sinica, 38 (10): 1939 1946. (in Chinese)
 - 陈大印, 刘春英, 袁 野, 郑国生. 2011. 不同光强与温度对'肉芙蓉'牡丹叶片 PS II 光化学活性的影响. 园艺学报, 38 (10): 1939 1946.
- Demmig-Adams B, Adams III W W. 1996. Xanthophyll cycle and light stress in nature: Uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. Planta, 198: 460 470.
- Dias M C, Brüggemann W. 2010. Limitations of photosynthesis in *Phaseolus vulgaris* under drought stress: Gas exchange, chlorophyll fluorescence and calvin cycle enzymes. Photosynthetica, 48 (1): 96 102.
- Fan Su-lu, Yuan Zhao-he, Feng Li-juan, Wang Xiao-hui, Ding Xue-mei. 2011. Effects of water stress on photosynthesis, transpiration and stomatal conductance in *Dahlia* leaves. Chinese Agricultural Science Bulletin, 27 (8): 119 122. (in Chinese)
 - 范苏鲁, 苑兆和, 冯立娟, 王晓慧, 丁雪梅. 2011. 水分胁迫对大丽花光合作用、蒸腾和气孔导度的影响. 中国农学通报, 27 (8): 119-122.
- Flexas J, Medrano H. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: Stomatal and non-stomatal limitation revisited. Annals of Botany, 89: 183 189.
- Fu Qiu-shi, Li Hong-ling, Cui Jian, Zhao Bing, Guo Yang-dong. 2009. Effects of water stress on photosynthesis and associated physiological characters of *Capsicum annuum* L. Scientia Agricultura Sinica, 42 (5): 1859 1866. (in Chinese)
 - 付秋实, 李红岭, 崔 健, 赵 冰, 郭仰东. 2009. 水分胁迫对辣椒光合作用及相关生理特性的影响. 中国农业科学, 42 (5): 1859 1866.
- Gimenez C, Mitchell V J, Lawlor D W. 1992. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. Plant Physiology, 98: 516 524.

- Horton P, Ruban A V, Walters R G. 1994. Regulation of light harvesting in green plants indication by nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence. Plant Physiology, 106: 415 420.
- Horton P, Wentworth M, Ruban A. 2005. Control of the light harvesting function of chloroplast membranes: The LHCII-aggregation model for non-photochemical quenching. FEBS Letters, 4201 4206.
- Li Juan, Peng Zhen-hua, Gao Jian, Chen Yuan-wen. 2011. Photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescence characteristics of *Pleioblastus kongosanensis* f. *aureostriaus* under drought stress. Chinese Journal of Applied Ecology, 22 (6): 1395 1402. (in Chinese)
 - 李 娟,彭镇华,高 健,陈媛文. 2011. 干旱胁迫下黄条金刚竹的光合和叶绿素荧光特性. 应用生态学报,22 (6): 1395 1402.
- Liu Xian-zhao, Kang Shao-zhong, Shao Ming-an, Wang Li. 2000. Effects of soil moisture and shading levels on photosynthetic characteristics of cotton leaves. Chinese Journal of Applied Ecology, 11 (3): 377 381. (in Chinese)
 - 刘贤赵,康绍忠, 邵明安, 王 力. 2000. 土壤水分与遮荫水平对棉花叶片光合特性的影响研究. 应用生态学报, 11 (3): 377 381.
- Luo Ming-hua, Hu Jin-yao, Wu Qing-gui, Yang Jing-tian, Su Zhi-xian. 2010. Effects of drought stress on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Salvia miltiorrhiza*. Chinese Journal of Applied Ecology, 21 (3): 619 623. (in Chinese)
 - 罗明华,胡进耀,吴庆贵,杨敬天,苏智先.2010. 干旱胁迫对丹参叶片气体交换和叶绿素荧光参数的影响. 应用生态学报,21 (3):619-623
- Massacci A, Nabiev S M, Pietrosanti L, Nematov S K, Chernikova T N, Thor K, Leipner J. 2008. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. Plant Physiology and Biochemistry, 46: 189 195.
- Pascual I, Azcona I, Morales F, Aguirreolea J, Sánchez-Díaz M. 2010. Photosynthetic response of pepper plants to wilt induced by *Verticillium dahliae* and soil water deficit. Journal of Plant Physiology, 167: 701 708.
- Razavi F, Pollet B, Steppe K, Vanlabeke M C. 2008. Chlorophyll fluorescence as a tool for evaluation of drought stress in strawberry. Photosynthetic, 46 (4): 631 633.
- Singh S K, Reddy R K. 2011. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) under drought. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 105 (1): 40 50.
- Sofo A, Dichio B, Montanaro G, Xiloyannis C. 2009. Shade effect on photosynthesis and photoinhibition in olive during drought and rewatering.

 Agricultural Water Management, 96: 1201 1206.
- Xu Kun. 1999. The influence of mulching with straw on the field microclimate and ginger growth. China Vegetables, (2): 15 17. (in Chinese) 徐 坤. 1999. 地面覆草对姜田小气候及生姜生长的影响. 中国蔬菜, (2): 15 17.
- Xu Kun, Li Ming-guo. 2000. Effects of mulching with straw on the photosynthetic characteristics of ginger. China Vegetables, (2): 18 20. (in Chinese)
 - 徐 坤,李明国. 2000. 地面覆草对生姜光合特性的影响. 中国蔬菜, (2): 18-20.
- Xu Kun, Zheng Guo-sheng. 2000. Effects of soil water stress on photosynthesis and protective enzyme activity of ginger. Acta Horticulturae Sinica, 27 (1): 47 51. (in Chinese)
 - 徐 坤,郑国生. 2000. 水分胁迫对生姜光合作用及保护酶活性的影响. 园艺学报, 27(1): 47-51.
- Xu Kun, Zou Qi, Zhao Yan. 2003. Effects of soil water and shading on growth characteristics of ginger. Chinese Journal of Applied Ecology, 14 (10): 1644 1648. (in Chinese)
 - 徐 坤, 邹 琦, 赵 燕. 2003. 土壤水分胁迫与遮荫对生姜生长特性的影响. 应用生态学报, 14(10): 1645-1648.
- Yao Qing-qun, Xie Gui-shui. 2005. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation under drought stress. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 25 (4): 80 85. (in Chinese)
 - 姚庆群,谢贵水. 2005. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制. 热带农业科学,25 (4):80-85.
- Zhang S R, Gao R F. 1999. Diurnal changes of gas exchange, chlorophyll fluorescence, and stomatal aperture of hybrid poplar clones subjected to midday light stress. Photosynthetica, 37 (4): 559 571.
- Zhao De-wan, Chen Li-ping. 1988. Research of light usage characteristic and reasonable colony density of ginger. China Vegetables, (1): 5 8, 42. (in Chinese)
 - 赵德婉,陈利平. 1988. 生姜的需光特性与合理群体密度的研究. 中国蔬菜, (1): 5-8, 42.