

土壤渐进干旱过程中玉米、高粱茎水分传输能力 与光合作用的协调性研究*

赵丽敏¹ 李秧秧^{2,3**} 左力翔¹

(1. 西北农林科技大学资源环境学院 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室 杨凌 712100; 3. 中国科学院水利部水土保持研究所 杨凌 712100)

摘要 以两种不同抗旱性的玉米品种(“陕单 21”和“郑单 958”)和高粱品种(“晋中 405”和“晋杂 12”)为对象,研究了土壤渐进干旱过程中茎木质部水分传输能力与光合作用之间的协调关系,试图揭示玉米和高粱品种抗旱性差异的水力生理机制。结果表明: (1)相同土壤干旱程度下,玉米品种“郑单 958”的叶水势、净光合速率(P_n)、最大光化学量子效率(F_v/F_m)和 PS 实际量子效率(Φ_{PS})高于“陕单 21”,其气孔导度(G_s)及蒸腾速率(Tr)则低于“陕单 21”。高粱品种“晋杂 12”的 P_n 和 Φ_{PS} 高于“晋中 405”。表明玉米品种“郑单 958”和高粱品种“晋杂 12”的抗旱性相对较强。(2)土壤渐进干旱过程中,玉米和高粱光合气体交换参数(P_n 、 G_s 及 Tr)的下降早于叶绿素荧光参数(F_v/F_m 、 Φ_{PS})的下降,表明气孔关闭比 PS 活性受损要早。(3)抗旱性强的玉米品种“郑单 958”和高粱品种“晋杂 12”同时具有相对高的水分传输能力,其抵抗气穴化形成的能力更强,但高粱抵抗气穴化的能力不如玉米,高粱通过快速的栓塞来减少水分散失。(4)玉米 P_n 和 G_s 对茎木质部水分传输能力下降的敏感性高于高粱,抗旱性强的玉米和高粱品种 G_s 对木质部水分传输能力下降的敏感性更强。高粱能在低水分传输能力的情况下,维持较高的光合作用,反映了高粱保守性的水分利用策略。

关键词 玉米 高粱 光合作用 水分传输 气穴化

中图分类号: S311 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2013)07-0817-07

Coordination between stem water transport capacity and photosynthesis in corn and sorghum cultivars during progressive soil drying

ZHAO Li-Min¹, LI Yang-Yang^{2,3}, ZUO Li-Xiang¹

(1. College of Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 2. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 3. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China)

Abstract Despite the fact of a strong linkage has been noted between xylem water transport capacity and photosynthesis in several woody plant species, not much research has studied such linkage in herbaceous plants. Herbaceous plants could be more vulnerable to drought-induced embolism than woody plants due to their lower xylem structure. Hence in a pot experiment, this paper investigated the coordination between stem water transport capacity and photosynthesis in corn cultivars (“Shaandan 21” and “Zhengdan 958”) and sorghum cultivars (“Jinzhong 405” and “Jinza 12”) during progressive soil drying. The aim of the study was to demonstrate the differences in sensitivity of photosynthesis to drought-induced embolism in maize and sorghum cultivars and the related hydro-physiological mechanisms of drought resistance. The results indicated that: (1) Drought-resistant corn cultivar “Zhengdan 958” had higher leaf water potential, net photosynthetic rate (P_n), maximum photochemical quantum efficiency (F_v/F_m), maximum actual quantum efficiency (Φ_{PS}) and lower stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (Tr) than drought-sensitive corn cultivar “Shaandan 21”. Also drought-resistant sorghum cultivar “Jinza 12” had higher P_n and Φ_{PS} than drought-sensitive sorghum cultivar “Jinzhong 405”. This suggested that “Zhengdan 958” corn cultivar and “Jinza 12” sorghum

* 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室基金项目资助

** 通讯作者: 李秧秧(1968—), 女, 研究员, 主要从事植物生理生态方面的研究工作。E-mail: yyli@ms.iswc.ac.cn

赵丽敏(1987—), 女, 硕士研究生, 主要从事作物生理生态方面的研究工作。E-mail: mengshan1818@163.com

收稿日期: 2012-12-12 接受日期: 2013-03-05

cultivar had relatively stronger drought-resistance. (2) Drought induced different degrees of decreases in leaf water potential, photosynthetic gas exchange (P_n , G_s and Tr) and in chlorophyll fluorescence parameters (F_v/F_m and ΦPS) in both corn and sorghum cultivars. Gas exchange decreased earlier than fluorescence parameters during progressive soil drying. This implied that stomata closed earlier to prevent drought-induced damage to PS activity. (3) Drought-resistant corn cultivar “Zhengdan 958” and sorghum cultivar “Jinza 12” had higher water transport capacities and stronger cavitation resistance than drought-sensitive “Shaandan 21” and “Jinzhong 405”, respectively. Sorghum had a weaker cavitation resistance than corn, suggesting that sorghum cultivars reduced water loss through rapid embolism. (4) P_n and G_s in corn cultivars showed greater sensitivity to declining water transport capacity than those in sorghum cultivars. Also G_s in drought-resistant corn and sorghum cultivars showed greater sensitivity to declining water transport capacity than those in drought-sensitive cultivars. Sorghum maintained certain photosynthesis at low water potential compared with maize, reflecting its higher conservative water use strategy.

Key words Corn, Sorghum, Photosynthesis, Water transport, Cavitation

(Received Dec. 12, 2012; accepted Mar. 5, 2013)

土壤水分含量是影响植物存活、生长和生产力的一个主要因素。随着全球气候变暖和降水减少,在干旱半干旱地区水资源短缺与粮食增产之间的矛盾越来越突出,通过提高作物抗旱性来增加粮食产量是解决这一问题的重要途径之一。光合作用是作物产量形成的基础,土壤水分供应状况直接影响作物光合作用的进行^[1]。在植物 SPAC 系统(土壤-植物-大气连续体)水分运输中,干旱等可能导致木质部导管发生气穴化和栓塞,降低植物的水分传输能力,从而影响光合^[2]。在木本植物上通过注入栓塞、给根系降温 and 修剪根系等试验方法改变木质部的导水率,证实木质部水分传输能力和气孔导度及光合速率呈显著正相关^[3-5]。在草本植物,特别是作物上,关于木质部水分传输能力和光合作用的关系尚少见报道。一般而言,草本植物由于木质部建造成本低,因而对干旱诱导的气穴化很敏感,但这种气穴化很容易因根压而修复^[6-7]。Holloway-Phillips 等^[7]的研究指出:草本植物黑麦草(*Lolium perenne*) 在叶导水率损失 70% 时还能维持最大光合速率,其光合作用对叶水分传输能力的损失相对不敏感。在作物,如玉米和高粱上光合作用对水分传输能力损失的敏感性如何尚少见报道。为此,本研究选用抗旱性不同的玉米和高粱品种,试图探讨土壤渐进干旱过程中玉米和高粱茎木质部水分传输能力与光合作用的协调关系,以揭示玉米、高粱光合能力对茎木质部水分传输能力下降的敏感性及二者抗旱性差异的水力生理机制。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验在陕西省杨凌西北农林科技大学水土保持研究所试验地进行,盆栽试验,供试玉米品种为“陕单 21”和“郑单 958”,高粱品种为“晋中 405”和“晋杂 12”,其中玉米品种“郑单 958”和高粱品种“晋杂 12”的抗旱性相对较强。玉米、高粱种子经 0.5% 的硫酸

铜溶液消毒 3 min 后,用蒸馏水冲洗干净,之后放在铺有滤纸的瓷盘中盖上纱布,保持湿润,置于室温条件下萌发。待种子发芽后挑选萌发程度一致的种子,于 2011 年 6 月 3 日开始,播种到已装好土且水分平衡的塑料桶(装土 8.8 kg)中,土壤为陕西关中塬土,该土壤有机质含量为 12.6 g·kg⁻¹,全氮 0.87 g·kg⁻¹,矿质氮 65.8 mg·kg⁻¹,速效磷 12.5 mg·kg⁻¹。按每千克干土施 0.4 g N 和 0.2 g P₂O₅ 的水平施肥。每桶种 3 粒,播种深度为 5~6 cm,桶面覆盖珍珠岩,以减少水分散失。待植株长到三叶一心时进行间苗,每桶保留 1 棵。生长期,称重浇水,使土壤含水量保持在田间持水量的 75%~80%,待开花期(2011 年 8 月 26 日)进行水分处理。采取自然干旱的方式,使土壤含水量逐渐降为田间持水量的 80%~75%、70%~65%、60%~55%、50%~45%、40%~35%、30%~25%,在土壤含水量降至各个设定值内进行测定。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 黎明前叶水势和正午叶水势

分别在清晨 5:00 和正午 12:00 左右,用压力室(美国 PMS 公司,600 型)测定玉米、高粱的倒二叶水势。

1.2.2 茎相对导水率

正午水势测定结束后,开始测定茎(玉米为穗下茎,高粱为倒二叶所在的茎)的导水率。茎导水率测定时,先在水下用刀片截取茎并修剪两端,使茎长约 27.5 cm,用除去气泡的 20 mmol·L⁻¹ KCl+1 mmol·L⁻¹ CaCl₂ 混合溶液,重力水头法测定初始导水率(K_{hi}),水头高 40~60 cm,然后在 100 kPa 压力下冲刷 30 min 以去掉原位形成的栓塞,测定最大导水率($K_{h flush}$)。按照公式: $K_h = F / (dP/dx)$ 计算单位压力梯度下的导水率(K_h , MPa·m⁻¹), F 为水流量(kg·s⁻¹), dP/dx 为单位茎长的压力梯度(MPa·m⁻¹)。相对导水率 = $K_{hi} / K_{h flush} \times 100\%$ 。

1.2.3 光合参数

上午 11:00 左右用 Li-6400 光合仪(美国 LI-Cor 公

司)测定倒二叶的光合参数, 包括净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(Tr)。测定时气温为 25~30 , CO_2 浓度为 $400 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 光强为 $1800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 空气湿度为 50%左右。

1.2.4 叶绿素荧光参数

使用 FMS-2 便携调制式荧光仪(英国 Hansatech 科学仪器有限公司)测定倒二叶的荧光参数。参照 Demmig-Adams 等^[8]方法, F_m 为暗适应最大荧光, F_v 为暗适应可变荧光, F_s 为恒态荧光, F_m' 为光适应最大荧光, 最大光化学量子效率= F_v/F_m , 实际量子产量 $\Phi PS = (F_m' - F_s)/F_m'$ 。

1.3 数据统计分析

土壤渐进干旱过程中叶水分、光合和荧光参数随黎明前叶水势的变化均用 Sigmaplot 软件中给定的函数拟合, 并选取拟合效果最好的函数。木质部水分传输能力和光合作用的关系用从拟合方程中求得的数据进行作图分析。*和**分别表示拟合方程在 $P=0.05$ 和 $P=0.01$ 的概率保证下达到显著。

2 结果与分析

2.1 土壤渐进干旱过程中玉米、高粱的叶水势变化黎明前叶水势可用来反映土壤的水分状况^[9]。

图 1 为玉米和高粱正午叶水势(Ψ_{md})随黎明前叶水势(Ψ_{pd})的变化。玉米 Ψ_{md} 下降较为缓慢, 高粱在 $\Psi_{pd} > -1$ MPa 时下降很快, 之后变化不大。当黎明前叶水势低于 -1 MPa 时, 玉米品种“陕单 21”的 Ψ_{md} 低于“郑单 958”; 高粱品种“晋中 405”的 Ψ_{md} 一直高于“晋杂 12”, 且 2 个玉米品种的 Ψ_{md} 高于 2 个高粱品种。

2.2 土壤渐进干旱过程中玉米、高粱茎水分传输能力变化

图 2 为土壤渐进干旱过程中玉米和高粱茎相对导水率的变化。在 $\Psi_{pd} > -1.5$ MPa 时, 高粱茎木质部水分传输能力下降速率明显大于玉米, 在 $\Psi_{pd} = -1.5$ MPa 时, 两高粱品种的相对导水率下降近 80%, 而两玉米品种的相对导水率下降 50%~65%, 表明高粱抵抗气穴化能力相对较弱^[2]。玉米品种“陕单 21”在整个干旱过程中相对导水率低于“郑单 958”, “陕单 21”和“郑单 958”在黎明前叶水势为 -0.80 MPa 和 -1.10 MPa 时茎木质部导水率分别下降 50%; 高粱品种“晋中 405”的相对导水率低于“晋杂 12”, “晋中 405”和“晋杂 12”在黎明前叶水势分别为 -0.63 MPa 和 -0.73 MPa 时茎木质部导水率下降 50%。玉米品种“郑单 958”和高粱品种“晋杂 12”导水率下降 50%时所对应的水势更低, 表明其抵抗气穴化能力相对较强。

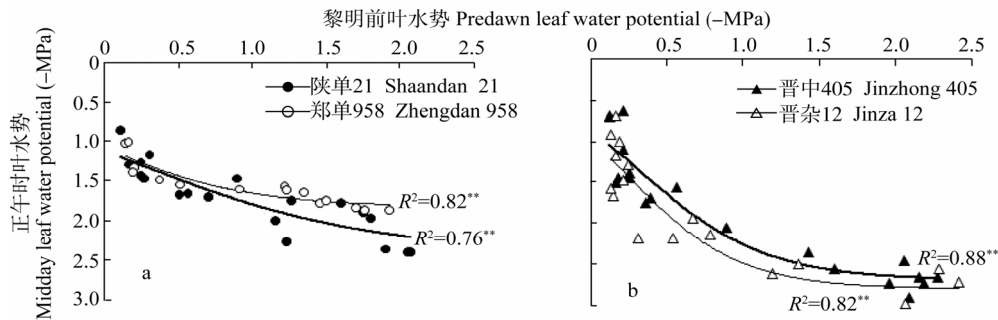


图 1 土壤渐进干旱过程中玉米(a)、高粱(b)正午叶水势随黎明前叶水势的变化

Fig. 1 Changes of midday leaf water potential (Ψ_{md}) with predawn leaf water potential (Ψ_{pd}) in maize (a) and sorghum (b) cultivars during progressive soil drying

Ψ_{md} 随 Ψ_{pd} 变化用 S 型函数 $f=a/\{1+\exp[-(x-x_0)/b]\}$ 拟合 The changes of Ψ_{md} with Ψ_{pd} were simulated by sigmoid function $f=a/\{1+\exp[-(x-x_0)/b]\}$.

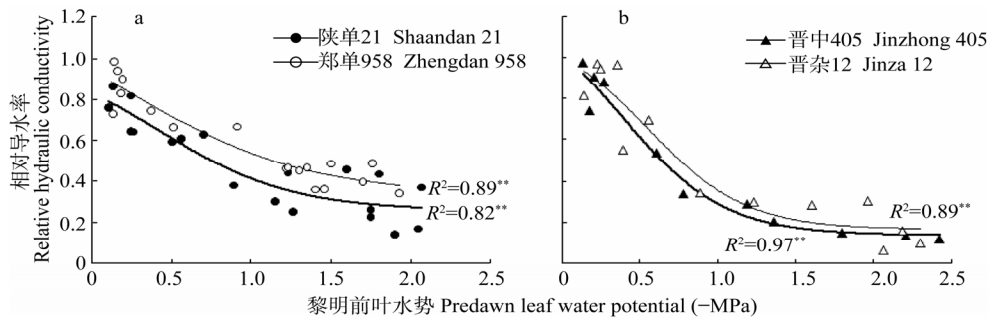


图 2 土壤渐进干旱过程中玉米(a)、高粱(b)相对导水率随黎明前叶水势的变化

Fig. 2 Changes of relative hydraulic conductivity with predawn leaf water potential (Ψ_{pd}) in maize (a) and sorghum (b) cultivars during progressive soil drying

相对导水率变化用 S 形函数 $f=y_0+a/\{1+\exp[-(x-x_0)/b]\}$ 拟合 The changes of relative hydraulic conductivity with Ψ_{pd} were simulated by sigmoid function $f=y_0+a/\{1+\exp[-(x-x_0)/b]\}$.

2.3 土壤渐进干旱过程中玉米、高粱的光合参数变化

图 3 为土壤渐进干旱过程中, 净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)及蒸腾速率(Tr)的下降曲线。玉米和高粱的 G_s 和 Tr 在 $\Psi_{pd} > -0.5$ MPa 前下降很快, 此后下降较缓; P_n 下降较 G_s 和 Tr 慢, 在土壤水分状况相同

时玉米的 P_n 、 G_s 及 Tr 均小于高粱。玉米品种“郑单 958”的 P_n 在 $\Psi_{pd} > -1.3$ MPa 前大于“陕单 21”, 严重干旱下二者差异不大。整个干旱过程中, “陕单 21”的 G_s 及 Tr 均高于“郑单 958”。高粱品种“晋杂 12”的 P_n 高于“晋中 405”, 但两个高粱品种的 G_s 及 Tr 差异不大。

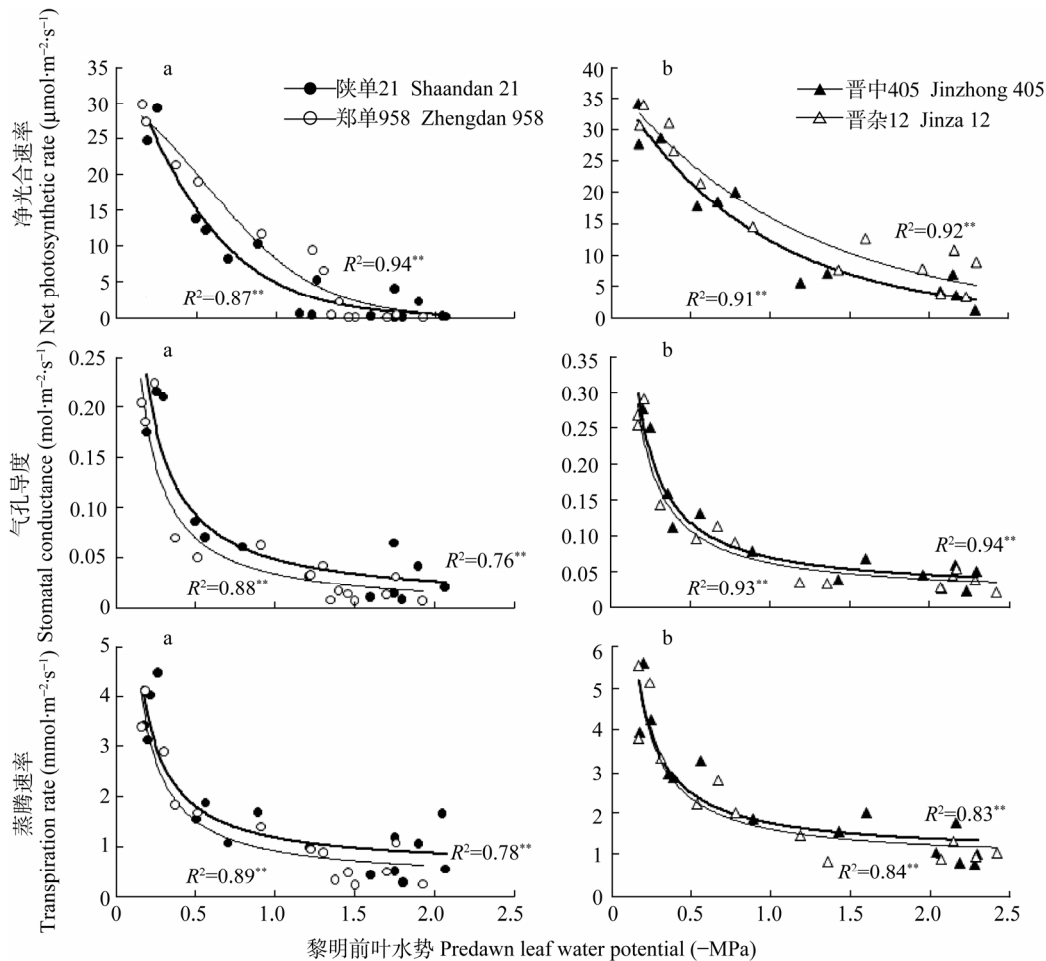


图 3 渐进干旱过程中玉米(a)、高粱(b)光合参数随黎明前叶水势的变化

Fig. 3 Changes of photosynthetic parameters with predawn leaf water potential (Ψ_{pd}) in maize (a) and sorghum (b) during progressive soil drying

P_n 用 S 型函数 $f=a/\{1+\exp[-(x-x_0)/b]\}$ 拟合, G_s 和 Tr 用指数函数 $f=a \times \exp(-b \times x)$ 拟合^[10]。The changes of P_n with Ψ_{pd} were simulated with sigmoid function $f=a/\{1+\exp[-(x-x_0)/b]\}$, and the changes of G_s and Tr with Ψ_{pd} were simulated with exponential function $f=a \times \exp(-b \times x)$ ^[10]。

2.4 土壤渐进干旱过程中玉米、高粱的荧光参数变化

叶绿素荧光技术是快速、灵敏、无损伤研究和探测逆境对植物光合作用影响的理想方法, 其中叶绿素荧光参数潜在最大光化学量子效率(F_v/F_m)是衡量 PS 在光合作用过程中潜在最大光能转换的效率, PS 实际量子效率(ΦPS)表示吸收的光能用于光化学反应的百分数^[11-13]。图 4 为土壤渐进干旱过程中潜在最大光化学量子效率(F_v/F_m)及 PS 实际量子效率(ΦPS)的变化。当黎明前叶水势下降时, 玉米和高粱的 F_v/F_m 及 ΦPS 均降低, 其下降程度小于 P_n 、 G_s 及 Tr ; 玉米和高粱的 F_v/F_m 和 ΦPS 相差不多。在 $\Psi_{pd} > -0.5$ MPa 时, 两个玉米品种或高粱品

种的 F_v/F_m 及 ΦPS 差异不大, 而在 $\Psi_{pd} < -0.5$ MPa 时, 玉米品种“郑单 958”的 F_v/F_m 和 ΦPS 均高于“陕单 21”, 高粱品种“晋杂 12”的 ΦPS 高于“晋中 405”, 表明干旱胁迫下“郑单 958”玉米和“晋杂 12”高粱叶片的 PS 反应中心的开放程度较高, 具有较高的光能转换效率。

2.5 玉米、高粱水分传输能力与光合作用的关系

由于玉米、高粱的荧光参数对水势下降不很敏感, 而净光合速率、气孔导度和蒸腾速率对叶水势下降很敏感, 且蒸腾速率和气孔导度的下降趋势几乎相同, 故以相对水分传输能力为横坐标, 以相对净光合速率和相对气孔导度为纵坐标, 来反映光合

对水分传输能力的敏感性(图 5)。

无论玉米还是高粱, G_s 随水分传输能力的下降速率要大于 P_n , 表明气孔导度对茎水分传输能力的下降更敏感。玉米 P_n 和 G_s 对茎水分传输能力下降的敏感性高于高粱, 尤其相对导水率在 0.8 以上时, 可能与玉米本身的高耗水特性有关。在水分传输能力下降 60% 时, 高粱的 P_n 和 G_s 分别下降 55% 和 80% 左右, 而

玉米的 P_n 和 G_s 已下降 95% 和 90%, 表明同等水分传输能力时高粱更能维持高的净光合速率和气孔导度。玉米和高粱在 P_n 为 0 时仍具有一定的水分传输能力。同等水分传输能力时, 玉米品种“郑单 958”的 P_n 高于“陕单 21”, 但其 G_s 低于“陕单 21”, 其气孔导度对茎水分传输能力的下降更敏感。高粱两个品种的 P_n 几乎相同, “晋杂 12”的 G_s 对茎水分传输能力下降更敏感。

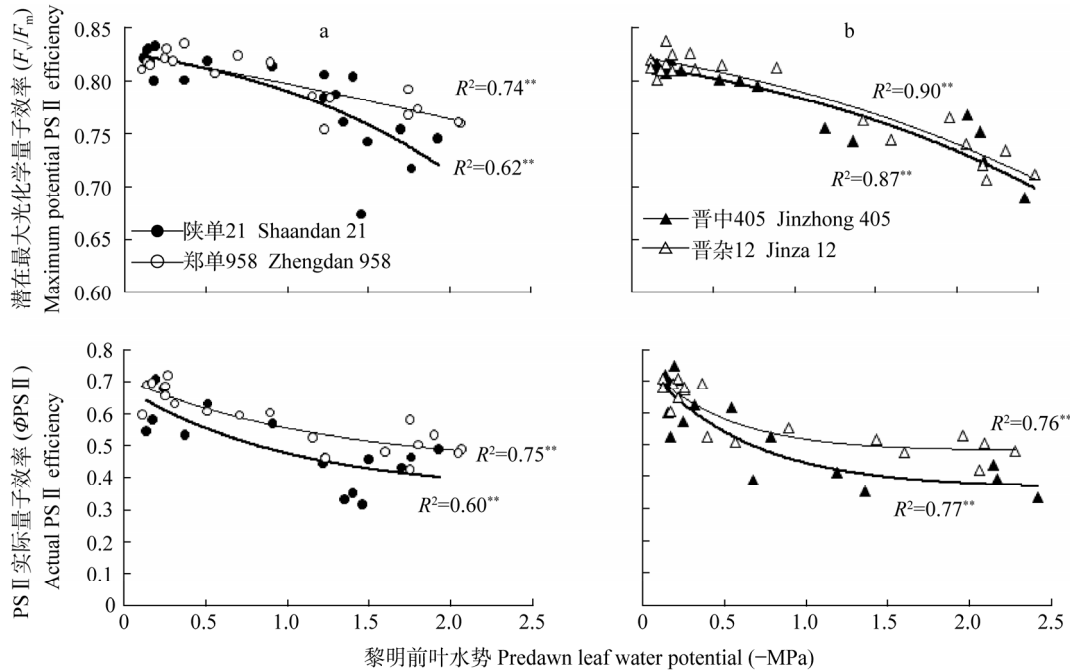


图 4 渐进干旱过程中玉米(a)、高粱(b)荧光参数随黎明前叶水势的变化

Fig. 4 Changes of fluorescence parameters with predawn leaf water potential (Ψ_{pd}) in maize (a) and sorghum (b) during progressive soil drying

F_v/F_m 用 S 型函数 $f=a/\{1+\exp[-(x-x_0)/b]\}$ 拟合; ΦPS 用指数函数 $f=y_0+a \times \exp(-b \times x)$ 拟合。The change of F_v/F_m with Ψ_{pd} was simulated by sigmoid function $f=a/\{1+\exp[-(x-x_0)/b]\}$, while the change of ΦPS with Ψ_{pd} was simulated with exponential function $f=y_0+a \times \exp(-b \times x)$.

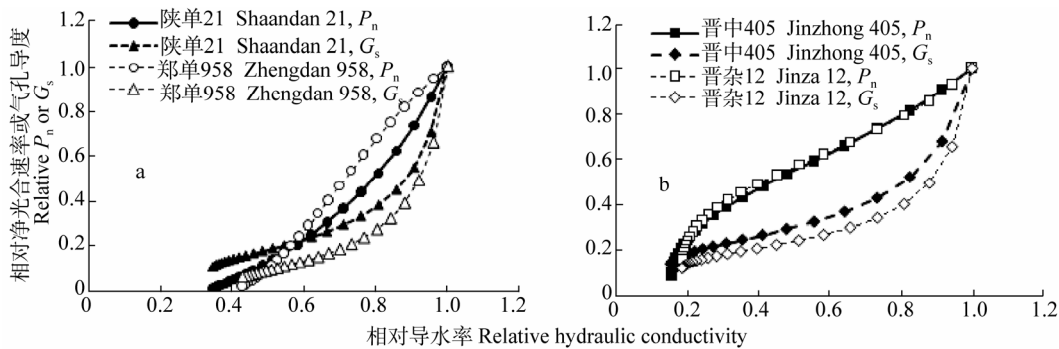


图 5 渐进干旱过程中玉米(a)、高粱(b)的相对光合速率和相对气孔导度随相对导水率的变化

Fig. 5 Changes of relative photosynthetic rate (P_n) and relative stomatal conductance (G_s) with relative hydraulic conductivity in maize (a) and sorghum (b) during progressive soil drying

3 讨论与结论

本研究中相同黎明前叶水势时, 高粱的正午叶水势低于玉米, 而净光合速率、气孔导度和蒸腾速率高于玉米, 二者的荧光参数潜在最大光化学量子效率 F_v/F_m 和 PS 实际量子效率 ΦPS 差别不大,

高粱能在低水势下维持较高的光合能力。玉米品种“郑单 958”的正午叶水势和净光合速率高于“陕单 21”, 而气孔导度和蒸腾速率低于“陕单 21”, 其潜在最大光化学量子效率和 PS 实际量子效率亦高于“陕单 21”, 表明“郑单 958”的抗旱性强于“陕单 21”,

这与其在干旱下的产量表现一致。尽管高粱品种“晋杂 12”的正午时叶水势低于“晋中 405”，且两个品种的气孔导度、蒸腾速率和潜在最大光化学量子效率差异不大，但“晋杂 12”的净光合速率和 PS 实际量子效率均高于“晋中 405”，表明“晋杂 12”的抗旱性强于“晋中 405”。王玉国等^[14]的研究结果表明，抗旱性强的高粱品种“3197B”比抗旱性弱的高粱品种“三尺三”具有叶水势高、蒸腾速率低、气孔阻力大、光合效率和水分利用效率高等特点，但本研究中抗旱性强的高粱品种的叶水势相对较低，2 个抗旱性品种的气孔导度和蒸腾速率并无显著差异，表明不同高粱品种的抗旱策略可能不同。

本研究还表明：玉米和高粱的光合气体交换参数 P_n 、 G_s 和 Tr 在黎明前叶水势为 -0.5 MPa 时就已大量下降，而 PS 荧光参数潜在最大光化学量子效率(F_v/F_m)及 PS 实际量子效率(ΦPS)在黎明前叶水势为 -1 MPa 时才大量下降，表明光合气体交换较荧光参数对土壤干旱的反应更敏感，叶光化学和电子传递抵御干旱胁迫的能力相对较强。Brodribb 等^[15]在树木上发现 PS 量子产额下降的叶水势低于气孔关闭的叶水势，Ramanjulu 等^[16]报道桑树叶上叶水势从 -0.84 MPa 下降到 -2.08 MPa，PS 活性并未下降，仅在严重胁迫下(叶水势低于 -3.13 MPa)，PS 活性才下降，在其他植物如大豆和小麦上也发现类似趋势^[17-18]。表明气孔导度的下降不仅受水力信号的影响，在干旱初期还受根系产生的化学信号的影响，化学信号促使气孔导度在叶水势还未发生显著变化时就下降^[19]，从而有助于保护 PS 受水分胁迫的威胁。

目前在草本植物上也发现其木质部水分传输对气穴化很敏感，玉米茎在木质部水势为 -1.5 ~ -1.8 MPa 时导水率就下降 50%^[20]，关于高粱对栓塞的脆弱性尚少见到报道。本研究表明：高粱导水率下降 50% 所对应的黎明前叶水势比玉米高，表明高粱对气穴化形成更敏感。在木本植物上的一些研究表明：抵抗气穴化能力是植物一种重要的耐旱性特征，抗旱性强的植物抵抗气穴化形成的能力越强^[2,21]。本研究中抗旱性强的高粱抵抗气穴化的能力却不如抗旱性相对弱的玉米。由于木质部栓塞制约着叶片的气体交换，因而可能起着调节植物吸水的作用。高粱可能通过快速的栓塞形成来降低其水分利用，从而保证干旱后期有相对多的水分利用，因而倾向于一种保守的节水型水分利用策略，而玉米更倾向于耗水策略。抗旱的玉米或高粱品种具有相对高的水分传输能力，表明其抵抗气穴化能力更强，这与已有

的一些研究一致^[20,22]，但也有发现玉米抵抗气穴化能力和其干旱下产量并无相关关系的报道^[23]，原因可能与抗旱性评价的方法、干旱胁迫程度和植物品种的抗旱策略不同等有关。

水分胁迫条件下，玉米 P_n 和 G_s 对水分传输能力下降的敏感性要高于高粱，这可能与玉米的高耗水特性有关。抗旱的玉米或高粱品种其气孔导度对水分传输能力的下降更敏感，从而使其气孔导度降低，但光合速率增加(玉米)或保持相同(高粱)，从而有助于增加水分利用效率。高粱在低水分传输能力的情况下，仍维持较高水平的光合作用，其原因可能与其具有高的水力脆弱性和高的渗透调节能力^[24]等有关，反映了高粱通过保守性的水分利用策略来适应干旱。

参考文献

- [1] De Carvalho R C, Cunha A, Da Silva J M. Photosynthesis by six Portuguese maize cultivars during drought stress and recovery[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(32): 359-374
- [2] Tyree M T, Sperry J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, 40(1): 19-38
- [3] Hubbard R M, Ryan M G, Stiller V, et al. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24(1): 113-121
- [4] Brodribb T J, Field T S. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23(12): 1381-1388
- [5] Meinzer F C, Grantz D A. Coordination of stomatal, hydraulic, and canopy boundary layer properties: Do stomata balance conductances by measuring transpiration?[J]. *Physiologia Plantarum*, 1991, 83(2): 324-329
- [6] Sperry J S, Stiller V, Hacke U G. Xylem hydraulics and the Soil-Plant-Atmosphere continuum: Opportunities and unresolved issues[J]. *Agronomy Journal*, 2003, 95(6): 1362-1370
- [7] Holloway-Phillips M M, Brodribb T J. Minimum hydraulic safety leads to maximum water-use efficiency in a forage grass[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2011, 34(2): 302-313
- [8] Demmig-Adams B, Adama W W, Baker D H, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98(2): 253-264
- [9] Richter H. Water relations of plants in the field: Some comments on the measurement of selected parameters[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48(1): 1-7
- [10] Vilagrosa A, Morales F, Abadía A, et al. Are symplast tolerance to intense drought conditions and xylem vulnerability to cavitation coordinated? An integrated analysis of photosynthetic, hydraulic and leaf level processes in two Mediterranean drought-resistant species[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 69(3): 233-242

- [11] 史胜青, 袁玉欣, 杨敏生, 等. 水分胁迫对4种苗木叶绿素荧光的光化学淬灭和非光化学淬灭的影响[J]. 林业科学, 2004, 40(1): 168-173
Shi S Q, Yuan Y X, Yang M S, et al. Effects of water stress on photochemical quenching and non-photochemical quenching of chlorophyll a fluorescence in four tree seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2004, 40(1): 168-173
- [12] 朱成刚, 李卫红, 马建新, 等. 塔里木河下游地下水位对柽柳叶绿素荧光特性的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(7): 1689-1696
Zhu C G, Li W H, Ma J X, et al. Effects of groundwater level on chlorophyll fluorescence characteristics of *Tamarix hispida* in lower reaches of Tarim river[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(7): 1689-1696
- [13] 郭春芳, 孙云, 唐玉海, 等. 水分胁迫对茶树叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(3): 560-564
Guo C F, Sun Y, Tang Y H, et al. Effect of water stress on chlorophyll fluorescence in leaves of tea plant (*Camellia sinensis*)[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2009, 17(3): 560-564
- [14] 王玉国, 贺润喜, 苗国园. 不同高粱抗旱品种光合速率及水分利用效率的研究[J]. 生态农业研究, 1998, 6(1): 20-22
Wang Y G, He R X, Miao G Y. A study on photosynthesis rate and water use efficiency of Chinese sorghum cultivars with different drought-resistant specialities[J]. Eco-Agriculture Research, 1998, 6(1): 20-22
- [15] Brodribb T J, Holbrook N M. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits[J]. Plant Physiology, 2003, 132(4): 2166-2173
- [16] Ramanjulu S, Sreenivasalu N, Giridhara Kumar S, et al. Photosynthetic characteristics in mulberry during water stress and rewatering[J]. Photosynthetica, 1998, 35(2): 259-263
- [17] Ohashi Y, Nakayama N, Saneoka H, et al. Effects of drought stress on photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and stem diameter of soybean plants[J]. Biologia Plantarum, 2006, 50(1): 138-141
- [18] Shangguan Z P, Shao M A, Dyckmans J. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat[J]. Journal of Plant Physiology, 2000, 156(1): 46-51
- [19] Zhang J H, Davies W J. Increased synthesis of ABA in partially dehydrated root tips and ABA transport from roots to leaves[J]. Journal of Experimental Botany, 1987, 38(12): 2015-2023
- [20] Li Y Y, Sperry J S, Shao M A. Hydraulic conductance and vulnerability to cavitation in corn (*Zea mays* L.) hybrids of differing drought resistance[J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 66(2): 341-346
- [21] Pockman W T, Sperry J S. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of sonoran desert vegetation[J]. American Journal of Botany, 2000, 87(9): 1287-1299
- [22] Neufeld H S, Grantz D A, Meinzer F C, et al. Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane[J]. Plant Physiology, 1992, 100(2): 1020-1028
- [23] Cochard H. Xylem embolism and drought-induced stomatal closure in maize[J]. Planta, 2002, 215(3): 466-471
- [24] Ludlow M M, Santamaria J M, Fukai S. Contribution of osmotic adjustment to grain yield in *Sorghum bicolor* (L.) Moench under water-limited conditions. II. Water stress after anthesis[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1990, 41(1): 67-78