

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201611033

引文格式: 王满莲, 唐辉, 韩愈, 等. 水分胁迫与复水对地枫皮生理生态特性的影响 [J]. 广西植物, 2017, 37(6):716-722

WANG ML, TANG H, HAN Y, et al. Effects of water stress and rewatering on eco-physiological characteristics of *Illicium difengpi* [J]. Guihaia, 2017, 37(6):716-722

水分胁迫与复水对地枫皮生理生态特性的影响

王满莲¹, 唐辉^{1*}, 韩愈^{1,2}, 张俊杰^{1,3}, 梁惠凌¹(1. 广西植物功能物质研究与利用重点实验室, 广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 广西师范大学
生命科学学院, 广西 桂林 541004; 3. 福建农林大学 园艺学院, 福州 350002)

摘要: 以岩溶特有药用植物地枫皮为材料, 研究土壤水分胁迫及复水条件下, 其叶片光合参数、叶绿素荧光参数及光合色素含量的变化特性, 进而探讨其对水分胁迫的生理生态适应性。结果表明: 停止供水 10 d, 水分胁迫地枫皮叶片的 P_n (净光合速率)、 C_i (胞间 CO_2 浓度)、 G_s (气孔导度) 和 L_s (气孔限制值) 均下降, 气孔限制是 P_n 降低的主要原因; 停止供水 15 d, 水分胁迫地枫皮叶片的 P_n 日变化呈逐渐下降趋势, 上午 9:30 以后全天的 P_n 值均接近零, 非气孔限制成为 P_n 下降的主要因素; 而对照地枫皮叶片的 P_n 日变化呈“双峰型”, 中午 P_n 下降的主要原因依然是气孔限制。水分胁迫下, 地枫皮叶片叶绿素含量降低和 $Chl_{(a+b)}$ 升高, 减少了叶片对光能的捕获, 减轻了光合机构遭受光氧化的破坏, 而 $Car/Chl_{(a+b)}$ 升高增强了光保护能力。水分胁迫下, 地枫皮叶片的初始荧光 (F_0) 显著增大, 最大荧光 (F_m)、光系统 II (PS II) 潜在活性 (F_v/F_0) 和最大光化学效率 (F_v/F_m) 均显著降低, 表明水分胁迫对地枫皮叶片的 PS II 反应中心和电子传递造成了一定的破坏, 从而使其 PS II 的潜在活性和最大光化学效率降低。复水 5 d 后, 地枫皮的上述生理生态参数均能恢复到对照水平, 表明其复水后的生理修复能力很强。

关键词: 地枫皮, 水分胁迫, 复水, 光合参数, 叶绿素荧光**中图分类号:** Q945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2017)06-0716-07

Effects of water stress and rewatering on eco-physiological characteristics of *Illicium difengpi*

WANG Man-Lian¹, TANG Hui^{1*}, HAN Yu^{1,2}, ZHANG Jun-Jie^{1,3}, LIANG Hui-Ling¹

(1. Guangxi Key Laboratory of Functional Phytochemicals Research and Utilization, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541004, Guangxi, China; 3. College of Horticulture, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: In order to understand the eco-physiological adaptability to water stress of karst plant, the experiments were carried out with 4-year-old *Illicium difengpi* K. I. B. et K. I. M plants, which was a karst endemic medicinal plant. We investigated the photosynthetic variables, chlorophyll fluorescence variables and photosynthetic pigment content of *I. difengpi* under water stress and rewatering conditions. The results showed that withholding water for 10 d, the net photosynthetic rate

收稿日期: 2016-11-28 修回日期: 2017-02-16

基金项目: 广西自然科学基金 (2014GXNSFAA118094); 广西重点研发计划项目 (桂科 AB16380004); 桂林市科技成果转化与推广项目 (2016013306); 广西植物研究所基本业务费项目 (桂植业 16008); 广西植物功能物质研究与利用重点实验室主任基金 (ZRJJ2016-8) [Supported by Guangxi Natural Science Foundation (GXNSFAA118094); Guangxi Key Research and Development Program (AB16380004); the Transformation and Application of S & T Achievements Program of Guilin (2016013306); Science Research Foundation of Guangxi Institute of Botany (16008); Director Fund Program of Guangxi Key Laboratory of Functional Phytochemicals Research and Utilization (ZRJJ2016-8)]。

作者简介: 王满莲 (1978-), 女, 硕士, 副研究员, 主要从事植物生理生态研究, (E-mail) Wangml1978@163.com。

***通信作者:** 唐辉, 研究员, 主要从事植物引种栽培研究, (E-mail) th@gxib.cn。

(P_n), intercellular CO_2 concentration (C_i), stomatal limitation value (L_s) and stomatal conductance (G_s) of *I. difengpi* leaves decreased significantly under water stress, and stomatal limitation was the main reason for the decrease of P_n . Withholding water for 15 d, under water stress, the diurnal variation of P_n showed a gradual downward trend and the P_n values were close to zero after 9:30 am, which suggested that the depression of photosynthesis might be due to non-stomatal limitation. While the diurnal variation of P_n was dual-peaked in the leaves of control, and stomatal limitation was still the main reason for the decrease of P_n . The decrease of chlorophyll content and the increased of $Chl_{(a/b)}$ under water stress conditions, which reduced the binding proteins (LHC II) content, the captured light energy, and the risk of photosynthetic apparatus damage. Under water stress condition, the initial fluorescence (F_0) increased significantly, the maximum fluorescence (F_m), potential activity of photo-system II (F_v/F_0) and maximal photochemical efficiency of photo-system II (F_v/F_m) decreased significantly, which indicating that water stress could cause a certain degree of damage or fracture to its PS II reaction center, therefore, the potential activity and maximal photochemical efficiency of PS II were reduced. After re-watering for 5 d, the above-mentioned physiological and ecological parameters of *I. difengpi* could recover to the control level, indicated that the physiological repair capability of which is very strong after rehydration.

Key words: *Illicium difengpi*, water stress, rehydration, photosynthetic parameter, chlorophyll fluorescence

水分胁迫在岩溶地区时有发生,但易被频繁的降雨解除,因此反复“干旱—复水”十分常见(朱守谦,2003)。充分降雨后,土壤能保持的田间持水量仅可供植物 7~14 d 的蒸腾(李安定等,2008)。因此,反复水分胁迫是限制岩溶区植物生长与分布的主要因素之一,加强植物与水分关系的研究具有重要的理论与现实意义。光合作用是植物生长和产量形成的重要生理过程,也是受水分胁迫影响最大的生理过程(Flexas et al, 1998)。水分胁迫下,植物生物量降低的主要因素是叶片气体交换参数和光系统 II (PS II) 活性的下降,且抗旱性较强的植物其光能转化能力也较高(Clavel et al, 2006)。水分胁迫下叶片的气体交换参数显著降低,而 PS II 的“内在性”荧光参数并未受到显著影响(何维明和马风云,2000),但水分胁迫严重时可能造成叶绿素荧光参数的变化和叶绿体光合机构的破坏(Kev & Koxborou,2004)。植物对水分胁迫的适应能力不仅体现在抗旱机制上,复水后的补偿生长及生理修复能力同样影响植物的生长,因此水分胁迫解除后植物的生理修复机制与其抗旱机制同等重要(Puangbut et al, 2010)。

地枫皮(*Illicium difengpi*)属八角科植物,常绿灌木,偶见小乔木,主要生长在岩溶石山山顶的裸岩及半裸岩山地上,是岩溶山顶特征性植物(唐辉等,2011)。其干燥树皮具有祛风除湿,行气止痛的功効(张本能,1997)。地枫皮根皮发达,近肉质,扎于岩缝石隙间,储水能力很强;并且其根、茎、叶在解剖结构上也表现出很强的旱生植物特性(孔德鑫等,2012)。以往有关岩溶植物对水分胁迫的适应性研

究多以广布种为研究对象(刘长成等,2011;孙继亮等,2012),很少涉及特有植物。探讨岩溶山顶植物抗旱的生理生态适应性,更能揭示岩溶植物对岩溶极端环境的适应机理。因此,本研究通过观测岩溶山顶特有药用植物地枫皮在自然水分胁迫下及复水恢复过程中的生理生态参数变化,初步探讨其在水分胁迫下及复水后的响应机制,从而为地枫皮的引种栽培和物种保护提供理论依据。

1 材料与方法

2015 年 4 月 20 日,在广西植物研究所透光率为 30% 的通风玻璃房内,选择大小基本一致的 4 年生地枫皮植株移栽于装棕色石山土的营养袋(2.5 升土/盆),每盆 1 株,共 60 盆,常规肥水管理。于 2016 年 8 月 15 日,将 60 盆地枫皮随机分成两组进行水分处理:(1)适宜水分处理(CK),整个试验期间每 2 d 浇水 1 次,共 20 盆;(2)水分胁迫处理,40 盆地枫皮自 8 月 15 日起停止供水(之前充足灌水 3 d),使其自然干燥,连续 15 d 不浇水;(3)复水处理,干旱处理 10 d 后,水分胁迫处理组随机取 20 盆植株恢复正常水分供应;整个试验期间均为晴天,属典型的夏季高温干旱时期。8 月 25 日(水分胁迫 10 d),对照与水分胁迫组(停止供水 10 d)同时选择完全展开的新成熟叶片,采用 Li-6400 便携式光合作用测定仪(LI-COR, Lincoln, USA),以仪器自带的红蓝光源(光合有效辐射为 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),在 9:00~11:00 测定净光合速率(P_n),仪器同步记录气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r),并据此计算气孔限制值

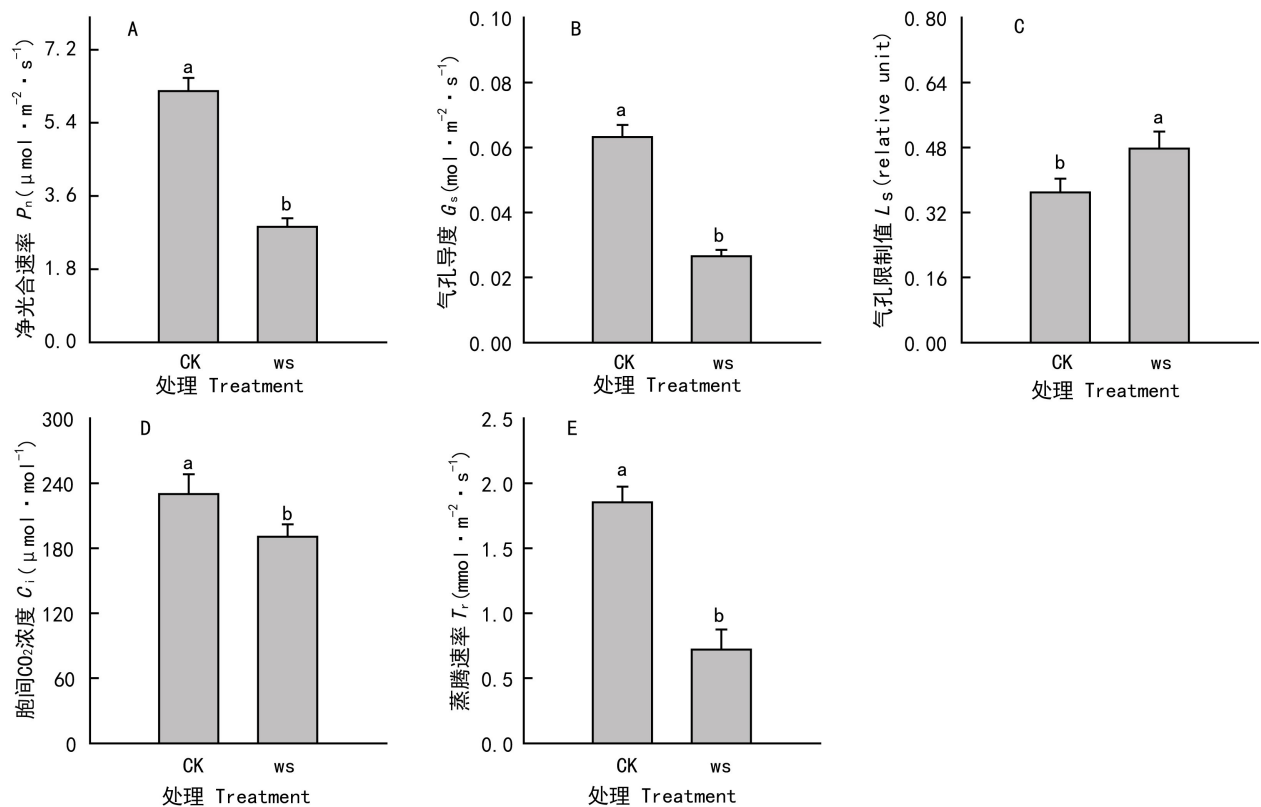


图 1 水分胁迫 10 d 地枫皮叶片的光合生理参数 CK. 对照; ws. 水分胁迫。下同。

Fig. 1 Photosynthetic parameters of *I. difengpi* leaves under 10 d of drought stress CK. Control; ws. Water stress. The same below.

(L_s) = $1 - C_i/C_a$, 每个处理 5 株, 每株 1 张叶片, 每张叶片 5 次取值, 分别取其均值, 同时随机选 20 盆复水至对照水平。8 月 30 日, 同时测定对照、水分胁迫 (停止供水 15 d) 与复水组 (停止供水 10 d 后复水 5 d) 的各项生理生态指标。

光合作用日进程测定参考王满莲等 (2014) 的方法, 测定时间为 8:00~18:30, 时间间隔为 1.5 h 一次。荧光参数测定: 用便携式调制荧光仪 MINI-PAM (德国 WALZ 公司) 测定叶片暗适应 20 min 后的初始荧光 (F_0) 和最大荧光 (F_m), 每个处理 5 株, 每株 1 张叶片, 每张叶片 1 次取值。根据所测定的参数计算光系统 II (PS II) 潜在光化学效率 (F_v/F_0), $F_v/F_0 = (F_m - F_0)/F_0$, 以及 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m), $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ (Kooten & Snel, 1990)。光合色素含量按 Lichtenthaler & Wellburn (1983) 的方法测定。

地枫皮不同处理下各生理参数的差异采用 SPSS 11.5 软件 (SPSS Inc., USA) 的单因素方差分析 (One-ANOVO) 进行分析, 用 SigmaPlot 11.0

(SPSS Inc., USA) 作图。

2 结果与分析

2.1 地枫皮水分胁迫 10 d 叶片的光合生理参数

如图 1 所示, 停止供水 10 d, 相对对照而言, 水分胁迫地枫皮叶片的净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、叶片的胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (T_r) 均显著下降, 分别下降了 54.1%、58.1%、17.1% 和 61.1%, 而气孔限制值 (L_s) 却显著升高了 29.2%, 表明地枫皮叶片光合生理参数对水分胁迫十分敏感, 而其中属 T_r 下降最多, 而 G_s 的下降幅度又大于 P_n 。

2.2 水分胁迫 15 d 环境因子日变化

如图 2:A 所示, 三个水分处理的日光合有效辐射均呈先升后降的“单峰型”曲线, 早上 8:00 光合有效辐射 (PAR) 为 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 中午 12:30 左右达到峰值 $660 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 之后又逐渐降低; 如图 2:B 所示, 与 PAR 的变化趋势一致, 气温也呈先升后降的趋势, 但最高值出现在下午

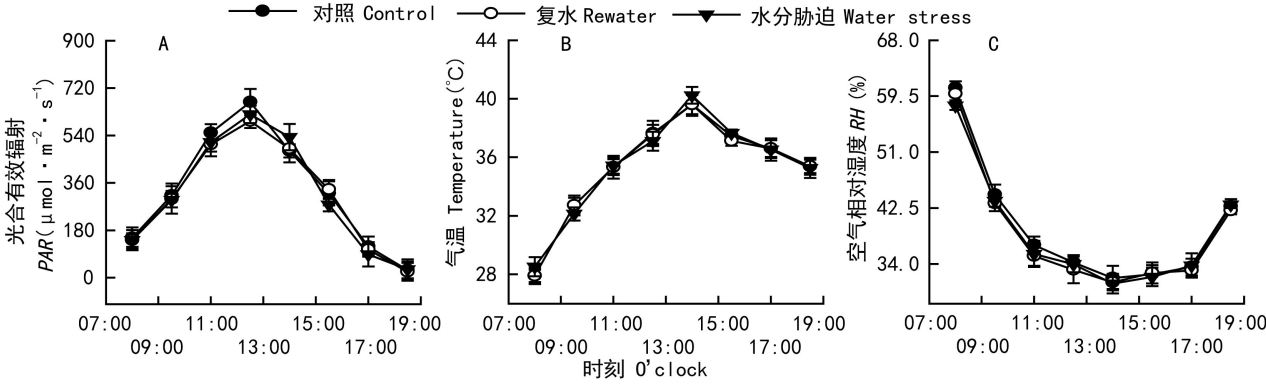


图 2 环境因子日进程
Fig. 2 Diurnal course of environmental factors

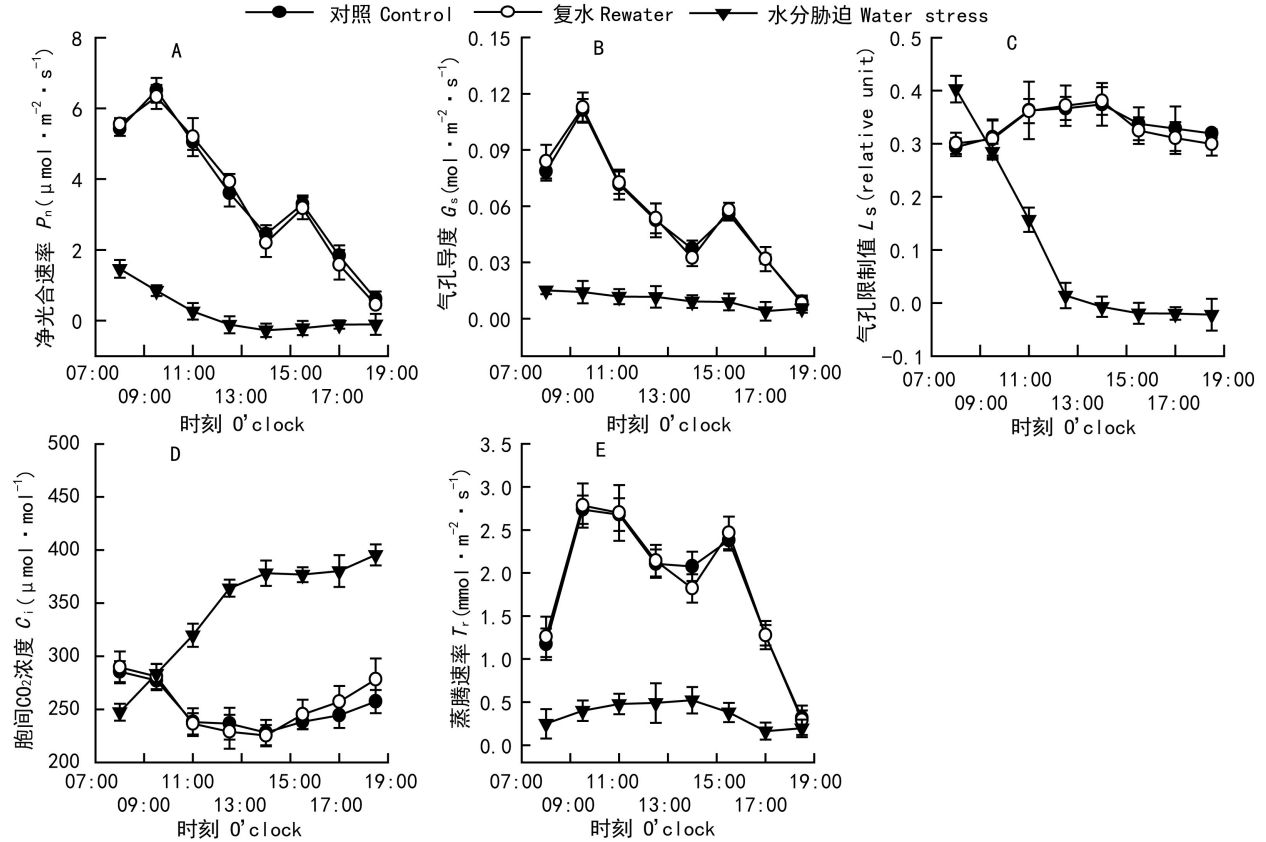


图 3 地枫皮光合生理参数的日变化
Fig. 3 Diurnal course of photosynthetic parameters in *I. difengpi* leaves

14:00 前后,达 40 ℃ 左右,除早晨 8:00 外全天温度均在 30 ℃ 以上。如图 2:C 所示,空气相对湿度的日变化趋势与气温相反,随着气温的升高而逐渐降低,下午 14:00 左右气温达最高值时,空气相对湿度也达最低值,之后又随气温的降低逐渐升高。

2.3 地枫皮水分胁迫 15 d 的光合生理参数日变化
如图 3:A 所示,地枫皮复水与对照处理叶片的净光合速率(P_n) 日变化趋势基本一致,均呈“双峰型”,而且各测定时间点的值均接近,上午 9:30 左右出现第一峰,峰谷在下午 14:00 左右,第二峰在下

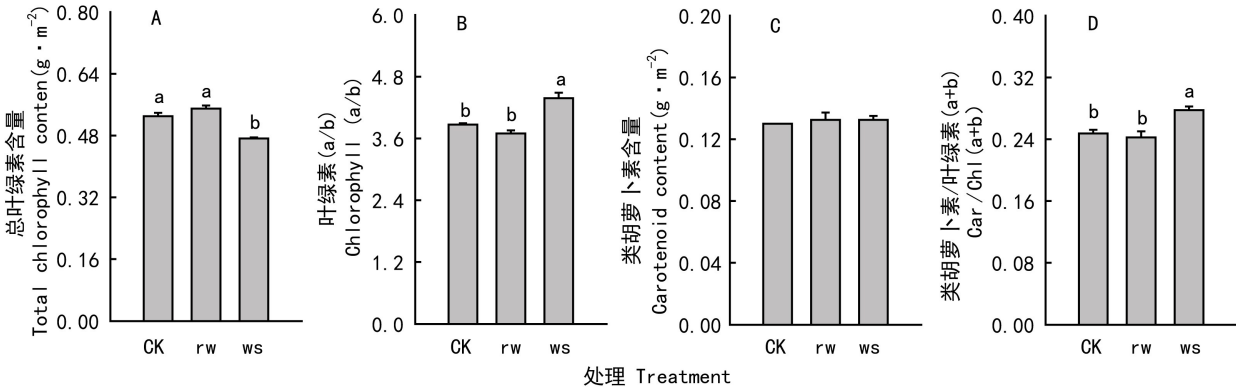


图 4 水分胁迫和复水对地枫皮叶片光合色素含量的影响 rw. 复水。下同。
Fig. 4 Effects of water stress and rewatering on the contents of photosynthetic pigments of *I. difengpi* leaves rw. Rewater. The same below.

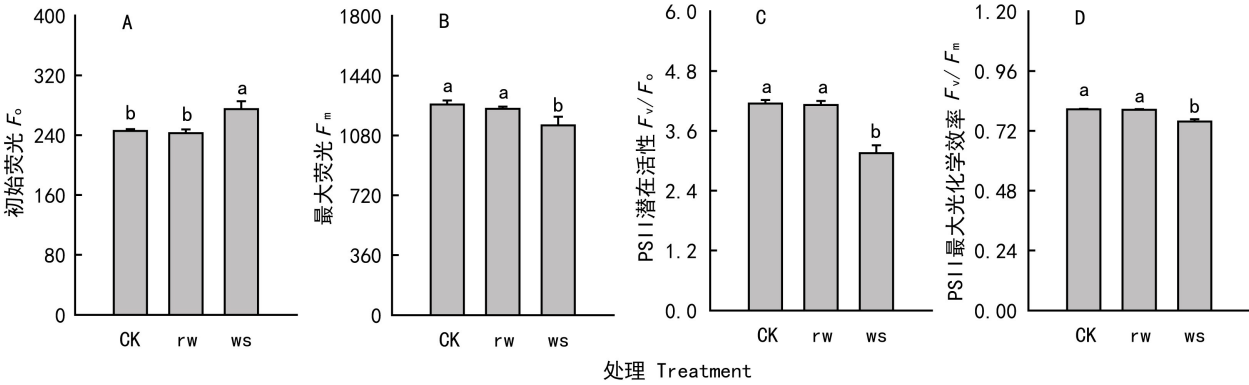


图 5 水分胁迫和复水对地枫皮叶片叶绿素荧光参数的影响
Fig. 5 Effects of water stress and rewatering on chlorophyll fluorescence parameters of *I. difengpi* leaves

午 15:30 左右;水分胁迫处理地枫皮叶片的 P_n 日变化呈现逐渐下降的趋势,早晨 8:00 左右的值最高,但严重低于对照与复水处理,上午 9:30 以后全天的 P_n 值均在 $0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,出现了严重的“午睡现象”。

如图 3:B、E 所示,对照与复水处理地枫皮叶片气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)的日变化趋势与 P_n 一致,也均呈“双峰型”,而且各时间点的值均接近;全天水分胁迫地枫皮的 G_s 和 T_r 值均很低,而且不同时间点的值差别不大,其中全天 G_s 值均低于 $0.03 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, T_r 值均低于 $0.5 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。如图 3:C、D 所示,对照与复水处理的气孔限制值(L_s)及胞间 CO_2 浓度(C_i)值均接近,其中 L_s 均呈先升后降的趋势, C_i 均呈先降后升的趋势,最高点和最低点均出现在下午 14:00 左右;8:00~14:00,水分胁迫

处理的 L_s 呈先直线下降然后缓慢下降趋于平稳的趋势, C_i 呈先直线上升然后缓慢上升趋于平稳的趋势。全天大部分时间,对照与复水处理地枫皮的 P_n 、 G_s 和 T_r 值均高于水分胁迫处理,水分胁迫的 C_i 高于对照与复水处理。

2.4 水分胁迫和复水对地枫皮叶片光合色素含量的影响

如图 4 所示,土壤水分条件显著影响地枫皮叶片的光合色素含量。对照和复水处理(停止供水 10 d 后复水 5 d)地枫皮叶片的单位面积总叶绿素含量无显著差异,但均显著高于水分胁迫处理(停止供水 15 d)(图 3:A),表明水分胁迫显著降低了地枫皮叶片的单位面积总叶绿素含量;如图 3:C 所示,三种水分处理的单位面积类胡萝卜素含量均无显著差异;对照与复水处理的叶绿素 a/b 和类胡萝卜素/

叶绿素均无显著差异,但均显著低于水分胁迫处理(图3:B,D),表明水分胁迫显著影响地枫皮叶片光合色素含量的比例。

2.5 水分胁迫和复水对地枫皮叶片叶绿素荧光参数的影响

如图5所示,土壤水分条件显著影响地枫皮叶片的叶绿素荧光参数。对照与复水处理的初始荧光(F_o)无显著差异,但均显著低于水分胁迫处理(图3:A)。反之,对照与复水处理的最大荧光(F_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_o)和 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)均无显著差异,但均显著高于水分胁迫处理。与对照相比,水分胁迫地枫皮叶片的 F_o 升高了 11.9%,水分胁迫地枫皮叶片的 F_m 、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 分别降低了 9.9%、24.0%和 5.9%(图3:B-D)。

3 讨论

光合作用参数可以反映植物生长势和抗旱性强弱。停止供水 10 d,水分胁迫地枫皮叶片的净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)均显著下降,而气孔限制值(L_s)却显著升高。胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)的变化趋势是评价气孔限制和非气孔限制的依据,当 L_s 上升, P_n 和 C_i 同时下降时, P_n 的降低为气孔限制,反之为非气孔限制(Farquhar & Sharkey, 1982)。停止供水 10 d,地枫皮叶片 L_s 上升, P_n 、 C_i 和 G_s 均下降,表明此时光合速率降低的主要原因是气孔的部分关闭,但有利于降低蒸腾,从而减少叶片水分的散失。停止供水 15 d,对照地枫皮叶片的 P_n 日变化呈“双峰型”,9:30~14:00,地枫皮叶片 L_s 上升, P_n 下降时 G_s 和 C_i 均下降,表明对照中午 P_n 下降的主要原因是气孔限制。而停止供水 15 d,水分胁迫地枫皮叶片的 P_n 日变化呈逐渐下降趋势,早晨 8:00 左右的值最高,上午 9:30 以后全天的 P_n 值均为 $0 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 左右,出现了严重的“午睡现象”;8:00~14:00,其 P_n 下降时, G_s 、 L_s 下降, C_i 上升,表明非气孔限制是水分胁迫下地枫皮 P_n 下降的主要因素;全天水分胁迫处理地枫皮的 P_n 在保持低位运行的同时,其 G_s 和 T_r 均很低,水分胁迫下 G_s 降低有利于减少蒸腾水分散失,这是对水分胁迫的保护性适应。复水处理的 P_n 、 G_s 、 L_s 、 C_i 和 T_r 日变化趋势均与对照一致,且数值大小接近,表明其复水后的生理修复能力很强,光合参数复水后能很快恢复到对照水平,这种特

性十分利于其适应岩溶“干旱-复水”激烈变动的环境条件。

通常认为,水分胁迫会造成植物叶片水分散失,影响叶绿素合成,严重时可能导致叶绿素的分解(张永强等,2002)。水分胁迫降低植株叶片叶绿素含量(Sohrabi et al, 2012)。本研究中,水分胁迫下地枫皮叶片单位面积总叶绿素含量显著降低,但水分胁迫对单位面积类胡萝卜素含量无显著影响,并且复水后单位面积总叶绿素能很快恢复到对照水平。 $Chl_{(a+b)}$ 反映捕光复合体(LHC II)在叶绿素结构中所占的比重,其值升高表明 LHC II 含量减少(Anderson & Karo, 1994); Car 具有抗氧化的保护功能, $Car/Chl_{(a+b)}$ 反映了光合色素中类胡萝卜素与总叶绿素的比值,其比值增加有利于增强光保护能力(Baquedano & Castillo, 2006; Elsheery & Cao, 2008)。水分胁迫下地枫皮的 $Chl_{(a+b)}$ 和 $Car/Chl_{(a+b)}$ 均显著升高,研究结果与刘长成等(2011)和耿东梅等(2014)的相同。水分胁迫下,地枫皮叶绿素含量的降低和 $Chl_{(a+b)}$ 的升高减少了光能捕获,使光合机构遭受光氧化破坏的风险降低,而 $Car/Chl_{(a+b)}$ 升高增强了光保护能力,这也是地枫皮适应土壤水分胁迫的一种光保护机制。

叶片 PS II 光反应中心是植物在逆境中的最初伤害部位(Papageorgiou & Govindjee, 2005; 李磊等, 2011)。叶绿素荧光是光合作用的探针,荧光参数能反映 PS II 功能对环境条件的响应(Singh & Reddy, 2011)。水分胁迫下,地枫皮叶片的 F_o 显著增大, F_m 、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 均显著降低,但复水后均能恢复对照水平。 F_o 的增加表示 PS II 反应中心受到破坏或可逆性失活, F_m 可反映通过 PS II 的电子传递情况, F_v/F_o 常用于衡量 PS II 的潜在活性, F_v/F_m 为 PS II 最大光化学效率(吴甘霖等, 2010)。表明水分胁迫对地枫皮叶片的 PS II 反应中心造成了一定的破坏,电子传递受到一定的影响,从而使其 PS II 的潜在活性和最大光化学效率降低,但复水后能恢复对照水平,进一步说明地枫皮叶片的自我修复能力很强。

综上所述,水分胁迫初期地枫皮通过调节叶片气孔的关闭来减少水分的散失,随着水分胁迫时间的延长,非气孔限制成为限制叶片光合的主要限制因素,但其可通过调节自身生理机制来降低水分胁迫的影响,使其在复水后能很快恢复正常的生理机能。

参考文献:

- ANDERSON JM, KARO EM, 1994. Grana stacking and protection of photosystem II in thylakoid membranes of higher plant leaves under sustained high irradiance a hypothesis [J]. *Photosynth Res*, 41: 315–326.
- BAQUEDANO FJ, CASTILLO FJ, 2006. Comparative ecophysiological effects of drought on seedlings of the Mediterranean water-saver *Pinus halepensis* and water-spenders *Quercus coccifera* and *Quercus ilex* [J]. *Trees Struct Funct*, 20: 689–700.
- CLAVEL D, DIOUF O, KHALFAOUI JL, et al, 2006. Genotypes variations in fluorescence parameters among closely related groundnut (*Arachis hypogaea* L.) lines and their potential for drought screening programs [J]. *Field Crops Res*, 96: 296–306.
- ELSHEERY NI, CAO KF, 2008. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango enzyme activity in *Reaumuria soongorica* seedlings [J]. *Chin Bull Bot*, 49(3): 282–291.
- FARQUHAR GD, SHAKEY TD, 1982. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 33: 317–345.
- FLEXAS J, ESCALONA JM, MEDRANO H, 1998. Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves [J]. *Aust J Plant Physiol*, 25: 893–900.
- GENG DM, SHAN LS, LI Y, 2014. Effect of soil water stress on chlorophyll fluorescence and antioxidant enzyme activity in *Reaumuria soongorica* seedlings [J]. *Chin Bull Bot*, 49(3): 282–291. [耿东梅, 单立山, 李毅, 2014. 土壤水分胁迫对红砂幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响 [J]. *植物学报*, 49(3): 282–291.]
- HE WM, MA FY, 2000. Effects of water gradient on fluorescence characteristics and gas exchange in *Sabina vulgaris* seedlings [J]. *Chin J Plant Ecol*, 24: 630–634. [何维明, 马风云, 2000. 水分梯度对沙地柏幼苗荧光特征和气体交换的影响 [J]. *植物生态学报*, 24: 630–634.]
- HUANG P, YANG M, LAI MX, et al, 1996. Studies on the chemical constituents of the traditional Chinese medicine “Difengpi” [J]. *Acta Pharm Sin*, 4: 278–279. [黄平, 杨敏, 赖茂祥, 等, 1996. 中药地枫皮的化学成分研究 [J]. *药学报*, 4: 278–279.]
- KEVIN, KOXBOROU GH, 2004. Imaging of chlorophyll a fluorescence: theoretical and practical aspects of an emerging technique for the monitoring of photosynthetic performance [J]. *J Exp Bot*, 55: 1195–1205.
- KONG DX, LI YQ, LIANG HL, et al, 2012. Anatomical features of vegetative organs and ecological adaptability of leaf structure of *Illicium difengpi* [J]. *Genom Appl Biol*, 31(3): 282–288. [孔德鑫, 李雁群, 梁惠凌, 等, 2012. 地枫皮营养器官解剖结构特征及其叶片结构的生态适应性 [J]. *基因组学与应用生物学*, 31(3): 282–288.]
- KOOTEN OV, SNEL JFH, 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology [J]. *Photosynth Res*, 25: 147–150.
- LI AD, LU YF, WEI XL, et al, 2008. Studies on the regime of soil moisture under different microhabitats in Huajiang karst valley [J]. *Carsol Sin*, 27: 56–62. [李安定, 卢永飞, 韦小丽, 等, 2008. 花江喀斯特峡谷地区不同小生境土壤水分的动态研究 [J]. *中国喀斯特*, 27(1): 56–62.]
- LI L, LI XY, LIN LS, et al, 2011. Comparison of chlorophyll content and fluorescence parameters of six pasture species in two habitats in China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 35: 672–680. [李磊, 李向义, 林丽莎, 等, 2011. 两种生境条件下 6 种牧草叶绿素含量及荧光参数的比较 [J]. *植物生态学报*, 35: 672–680.]
- LICHTENTHALER HK, WELLBURN AR, 1983. Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents [J]. *Biochem Soc T*, 60(3): 591–592.
- LIU ZC, LIU YG, GUO K, 2011. Ecophysiological adaptations to drought stress of seedlings of four plant species with different growth forms in karst habitats [J]. *Chin J Plant Ecol*, 35(10): 1070–1082. [刘长成, 刘玉国, 郭柯, 2011. 四种不同生活型植物幼苗对喀斯特生境干旱的生理生态适应性 [J]. *植物生态学报*, 35(10): 1070–1082.]
- PAPAGEORGIOU GC, GOVINDJEE, 2005. Chlorophyll fluorescence: a signature of photosynthesis advances in photosynthesis and respiration [J]. *Photosynth Res* 83:101–105.
- PUANGBUT D, JOGLOY S, TOOMSAN B, et al, 2010. Physiological basis for genotypic variation in tolerance to and recovery from pre-flowering drought in peanut [J]. *J Agron Crop Sci*, 196: 358–367.
- SINGH SK, REDDY KR, 2011. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) under drought [J]. *J Photochem Photobiol B: Biol*, 105:40–50.
- SOHRABI Y, HEIDARI G, WEISANY W, et al, 2012. Changes of anti-oxidative enzymes, lipid peroxidation and chlorophyll content in chickpea types colonized by different *Glomus* species under drought stress [J]. *Symbiosis*, 56: 5–18.
- SUN JL, LI LL, TAO ST, et al, 2012. Effects of drought stress and rewatering on physiological characteristics of pear seedling [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 18(2): 218–223. [孙继亮, 李六林, 陶书田, 等, 2012. 干旱胁迫和复水对梨幼树生理特性的影响 [J]. *应用与环境生物学报*, 18(2): 218–223.]
- TANG H, SHI YC, KONG DX, et al, 2011. Investigation on the wild germplasm resources and geographical distribution of *Illicium difengpi*, a limestone endemic plant [J]. *Guangdong Agric Sci*, 12: 113–117. [唐辉, 史艳财, 孔德鑫, 等, 2011. 岩溶特有植物地枫皮的种质资源调查及地理分布 [J]. *广东农业科学*, 12: 113–117.]
- WANG ML, WEI X, KONG DX, et al, 2014. Effects of drought stress and rehydration on physiological characteristics of *Ardisia corymbifera* var. *tuberifera* seedlings [J]. *Guihaia*, 34(1): 105–110. [王满莲, 韦霄, 孔德鑫, 等, 2014. 干旱胁迫与复水对块根紫金牛生理特性的影响 [J]. *广西植物*, 34(1): 105–110.]
- WU GL, DUAN GL, WANG ZG, et al, 2010. Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence characteristics in *Fragaria × ananassa* Dunch [J]. *Acta Ecol Sin*, 30: 3941–3946. [吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 等, 2010. 干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响 [J]. *生态学报*, 30: 3941–3946.]
- ZHANG YQ, MAO XS, SUN HY, 2002. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence of winter wheat [J]. *Chin J Eco-agric*, 10(4): 13–15. [张永强, 毛学森, 孙宏勇, 2002. 干旱胁迫对冬小麦叶绿素荧光的影响 [J]. *中国生态农业学报*, 10(4): 13–15.]
- ZHU SQ, 2003. Ecological research on karst forest (Ⅲ) [M]. Guiyang: Guizhou Science and Technology Press: 72. [朱守谦, 1997. 喀斯特森林生态研究Ⅲ [M]. 贵阳: 贵州科技出版社: 72.]