

喷钙对干旱胁迫下葡萄光合作用及叶绿素荧光参数的影响

杨阳¹, 王恒振², 王咏梅¹, 管雪强^{2*}, 尹向田¹, 苏玲¹

(1. 山东省葡萄研究院, 山东省葡萄栽培与精深加工工程技术研究中心, 山东济南 250100; 2. 山东省农业科学院农产品研究所, 山东济南 250100)

摘要 [目的]研究外源钙对干旱胁迫下葡萄叶片光合及荧光的影响,探讨钙在干旱胁迫下对叶片光系统的保护机制。[方法]以两年生红地球葡萄为试材,设置干旱、干旱喷钙、CK、CK喷钙4个处理,测定叶片光合及叶绿素荧光参数。[结果]喷施外源钙处理减缓了干旱胁迫下叶片叶绿素的降解,保持了较高的SPAD值;显著提高了叶片的净光合速率(P_n)等光合参数,维持了干旱胁迫下光系统II(PS II)较高的活性,光化学猝灭系数(qP)、PS II的天线转换效率(F_v'/F_m')、光系统II最大光化学效率(F_v/F_m)、电子传递速率(ETR)均显著高于对照,初始荧光(F_0)显著小于对照。外源钙通过调节气孔开闭,保持较高的气孔导度;减缓叶绿素的降解,增加光合电子传递,维持较高的ΦPS II,进而有效缓解了干旱对葡萄叶片光合作用的抑制,维护了干旱胁迫下光系统II的活性。[结论]该研究可为提高葡萄的抗旱能力提供参考。

关键词 钙素; 干旱胁迫; 红地球葡萄; 光合作用; 叶绿素荧光

中图分类号 S663.1 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2017)27-0062-03

Effects of Calcium Spray on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence of Grape under Drought Stress

YANG Yang¹, WANG Heng-zhen², WANG Yong-mei¹, GUAN Xue-qiang^{2*} et al (1. Shandong Academy of Grape, Shandong Engineering Research Center for Grape Cultivation and Deep-processing, Jinan, Shandong 250100; 2. Institute of Agro-food Science and Technology, SAAS, Jinan, Shandong 250100)

Abstract [Objective] To investigate the effect of exogenous calcium on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of table grape, as well as the photoprotective function of calcium on photosystem under water stress. [Method] An experiment was conducted on two-year-old potted table grape (*Vitis vinifera* L. cv. Red Globe) with four treatments, well watered with water foliar spray, well watered with calcium foliar spray, water stressed with water foliar spray, water stressed with calcium foliar spray. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence of leaves were determined. [Result] Calcium foliar spray retarded the degradation of chlorophyll by sustained a relatively high SPAD, significantly improved net photosynthesis rate (P_n), sustained a high activity of photosystem II with higher photochemical quenching (qP), antenna efficiency of PS II (F_v'/F_m'), maximum photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m), electron transport rate (ETR), and less initial fluorescence (F_0) than water foliar spray. Exogenous calcium helped sustain the activity of PS II by sustaining high stomatal conductance, reducing chlorophyll degradation, increasing the photosynthetic electron transport, and sustaining high ΦPS II. [Conclusion] The research can give reference for improving drought-resistant ability of grape.

Key words Calcium; Water stress; Table grape; Photosynthesis; Chlorophyll fluorescence

葡萄具有较高的营养价值及加工附加值,是我国近年来发展速度较快的果树之一。我国葡萄主产区(新疆、宁夏、陕西等)大多位于干旱、半干旱地区,同时近年来的极端气候增多,干旱问题越来越严重。在葡萄生产上,春季干旱易影响植株的前期生长,夏季高温干旱影响果实产量和品质的形成,冬季寒冷干旱植株容易受冻抽干,干旱问题是限制葡萄产业可持续发展的重要因素之一^[1]。

钙素作为植物生长所必需的营养元素,是细胞壁的重要组成部分,可以影响膜的结构和功能,在植物抵御逆境的生理生化过程中具有重要的作用^[2-4]。干旱会影响植物光合作用中PS II(光系统II)对光能捕获、光能吸收、电子传递和热耗散等一系列过程。Ca²⁺可以影响叶绿素的含量和组成^[5],提高光合速率并保护叶片免遭光破坏^[6],进而减缓干旱对植物的伤害。大量研究人员利用外施钙的方法提高植物的抗旱性,并已在一些作物上得以应用^[7-9]。目前,有关钙调节葡萄抗旱性方面的研究尚不多见,钙在抗旱机制中的

作用也尚无报道,该试验研究了喷钙对干旱胁迫下葡萄叶片光系统的的影响,以期为提高葡萄的抗旱能力提供基础数据,探寻钙素营养在葡萄抗旱机制中的作用。

1 材料与方法

1.1 试验材料 选择长势一致的两年生红地球自根苗,定植于直径40 cm、高30 cm的盆中,每盆装土10 kg,定植土由耕地表土掺混有机肥组成,土壤最大持水量为22%。每盆1株,留2个新梢,试验在人工气候室中进行,待葡萄苗木长出10~12片叶时选取生长正常、一致的植株进行干旱处理,设置CK(相对含水量75%~80%)(注:相对含水量为土壤实际含水量/土壤最大田间持水量)、CK喷钙、干旱(相对含水量40%~50%)、干旱喷钙4个处理,每个处理3次重复,每个重复3株。

开始时每盆充分灌溉,使土壤含水量一致,土壤含水量采用TDR表层式水分探头测定。随后让其自然失水,待土壤含水量达到处理要求时,每天插孔灌水补充当天损失水分,以保持各处理的相对含水量,分别于干旱处理的第3、8、13天对喷钙处理叶面喷施0.5% Ca(NO₃)₂溶液,共喷施3次,并于第14天测定叶片的叶绿素含量、光合作用和叶绿素荧光参数。

1.2 试验方法

1.2.1 叶片叶绿素相对含量(SPAD)的测定。每株均匀选取上、中、下部的功能叶片,采用LC-01型(美国)便携式叶

基金项目 山东省农业重大应用技术创新项目:山东葡萄酒地标性物种开发与关键技术集成应用(2016),特色酒用葡萄产期精准调控与产品创新研究应用(2017);葡萄节本提质增效生产与深加工技术集成示范(CXGC2016D01)。

作者简介 杨阳(1982—),女,黑龙江拜泉人,农艺师,硕士,从事葡萄栽培生理、葡萄营养生理研究。*通讯作者,副研究员,博士,从事葡萄栽培生理研究。

收稿日期 2017-07-21

绿素仪测定叶片的叶绿素 SPAD 值。

1.2.2 光合作用指标的测定。干旱处理 15 d 后,选取晴朗天气的 09:00—11:00,净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(E)等参数用 CIRAS-2 便携式光合测定系统(PPSystems, 英国)测定。测定条件为:光量子通量密度为 $1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,参比室 CO_2 浓度为 $(360 \pm 20)\ \mu\text{mol}/\text{L}$,叶室温度为 $(25.0 \pm 0.5)\ ^\circ\text{C}$ 。

1.2.3 叶绿素荧光参数的测定。选择晴天 09:00—11:00,每株红地球葡萄均选取上、中、下部的功能叶片,采用英国 Hansatech 公司的 FMS-2 型便携脉冲调制式荧光仪测定。测定方法:叶片暗适应 30 min 后,照射检测光,测得初始荧光(F_0),然后给一个强闪光 [$5\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$],脉冲时间 0.7 s,测得最大荧光(F_m)。以植物的生长环境光强为作用光,测得叶片实际生长光强下的荧光值(F_s);再给一个强闪光 [$5\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$],脉冲时间 0.7 s,荧光上升到能化类囊体最大荧光(F_m')。暗适应几秒后,打开远红光,5 s 后测最小荧光(F_0')。光系统 II 最大光化学效率(F_v/F_m) = $(F_m - F_0)/F_m$,光化学猝灭(qP) = $(F_m' - F_s)/(F_m' - F_0)$,实际光化学效率($\Phi\text{PS II}$) = $(F_m' - F_s)/F_m'$ 。

1.3 统计分析 试验数据用 Microsoft Excel 2007 软件进行处理。采用 SPSS 13.0 进行方差分析, Duncan 新复极差法进行结果的显著性检验。

2 结果与分析

2.1 喷钙对干旱胁迫下葡萄叶片 SPAD 值的影响 干旱导致叶片叶绿素相对含量(SPAD 值)出现明显的降低(图 1),干旱胁迫下叶片的光化学效率降低,导致叶绿素损失的增加和合成的减少。喷钙处理后,叶片 SPAD 值有所增加,这一趋势在干旱处理植株的叶片上更为明显,说明喷钙对干旱胁迫条件下的叶片光合器官具有重要的保护作用。

表 1 喷钙对干旱胁迫下葡萄叶片光合参数的影响

Table 1 Effect of calcium spray on photosynthetic parameters in leaves under drought stress

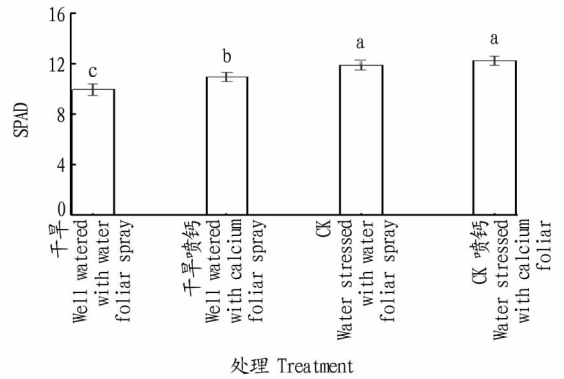
处理 Treatment	净光合速率 $P_n // \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$	气孔导度 $G_s // \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$	细胞间隙 CO_2 浓度 $C_i // \mu\text{mol}/\text{mol}$	蒸腾速率 $E // \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$
CK Water stressed with water foliar spray	7.65 b	219.07 c	127.27	4.17 b
CK 喷钙 Water stressed with calcium foliar	9.26 a	263.40 b	123.73	4.31 b
干旱 Well watered with water foliar spray	4.53 c	156.93 d	111.93	3.56 c
干旱喷钙 Well watered with calcium foliar spray	8.31 ab	281.93 a	119.20	5.09 a

注:同列不同的小写字母表示在 0.05 水平差异显著

Note: Different lowercase letters at the same column stand for significant differences at 0.05 level

2.2 喷钙对干旱胁迫下葡萄叶片叶绿素荧光参数的影响 PS II 的实际光化学效率 $\Phi\text{PS II}$,反映了光照下 PS II 反应中心的实际光化学效率, $\Phi\text{PS II}$ 越大,PS II 的实际光化学效率越大;光化学猝灭系数 qP 反映了 PS II 的激发压力和 PS II 的开放程度, qP 越小,则 PS II 的开放程度越小,激发压力越大; F_v'/F_m' 表示 PS II 的天线转换效率, F_v'/F_m' 越高,PS II 的天线转换效率越大。

研究发现,干旱处理显著降低了 $\Phi\text{PS II}$ 、 qP 、 F_v'/F_m' ,喷施钙素则有效减缓了 $\Phi\text{PS II}$ 、 qP 、 F_v'/F_m' 的降低。与 CK 处理相比,干旱处理的 $\Phi\text{PS II}$ 、 qP 、 F_v'/F_m' 分别降低了 21.9%、16.7% 和 5.6%,达显著水平;而喷钙处理后,干旱处理叶片



注:不同小写字母表示处理间差异达 0.05 显著水平

Note: Different lowercase letters stand for significant differences at 0.05 level

图 1 不同处理的葡萄叶片 SPAD 值

Fig. 1 Grape leaves' SPAD of different treatment

2.2 喷钙对干旱胁迫下葡萄叶片光合作用的影响 干旱胁迫显著降低了红地球葡萄叶片的净光合速率(P_n),降幅达 40.8%;喷钙处理提高了叶片的净光合速率,未经干旱处理的叶片提高幅度为 21.0%,这一效应在经过干旱处理的叶片上表现更为明显,提高幅度为 83.4%。说明钙在保护干旱胁迫下叶片光合器官的同时对叶片同化作用也具有显著的作用,而通过对气孔导度(G_s)、细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(E)的分析发现,干旱降低了叶片的气孔导度,因此抑制了蒸腾速率,使细胞 CO_2 浓度有轻微的下降低,也是导致净光合速率降低的主要原因;喷钙后,气孔导度明显上升,提高了蒸腾速率,但并未使细胞间隙 CO_2 浓度有明显的变化。说明外源喷钙保护了叶片光合器官,并通过促进气孔的开放提高了叶片的光合速率(表 1)。

的 $\Phi\text{PS II}$ 、 qP 和 F_v'/F_m' 都有显著的回升。喷施钙素对未经干旱处理叶片的 $\Phi\text{PS II}$ 、 qP 、 F_v'/F_m' 等指标均没有明显的影响(表 2)。

最小荧光 F_0 ,是 PS II 反应中心处于完全开放状态时的初始荧光产量,这部分荧光是天线中的激发能尚未被反应中心捕获之前由天线叶绿素发出的。当 PS II 反应中心失活或者遭到破坏时, F_0 上升。PS II 最大光化学效率 F_v/F_m ,反映 PS II 反应中心最大光能转换效率。

干旱胁迫时叶片 F_0 升高, F_v/F_m 、ETR 降低,说明干旱胁迫条件下叶片 PS II 反应中心已经出现失活或破坏,因此造成光合电子传递速率和光合能力的下降。喷钙后, F_0 出现显

著的恢复; F_v/F_m 和 ETR 也显著提高,表明喷钙后 PS II 中心失活或过度损失的情况有明显缓解(表 3)。

表 2 喷钙对干旱胁迫下葡萄叶片 $\Phi PS II$ 、 qP 、 F_v'/F_m' 的影响
Table 2 Effect of calcium spray on $\Phi PS II$, qP , F_v'/F_m' in grape leaves under drought stress

处理 Treatment	PS II 实际光 化学效率 $\Phi PS II$	光化学猝 灭系数 qP	PS II 天线转换 效率 F_v'/F_m'
CK Water stressed with water foliar spray	0.288 ab	0.672 a	0.425 b
CK 喷钙 Water stressed with calcium foliar spray	0.295 a	0.667 a	0.442 ab
干旱 Well watered with water foliar spray	0.225 c	0.560 c	0.401 c
干旱喷钙 Well watered with calcium foliar spray	0.264 b	0.587 b	0.452 a

注:同列不同的小写字母表示在 0.05 水平差异显著

Note: Different lowercase letters at the same column stand for significant differences at 0.05 level

表 3 喷钙对干旱胁迫下葡萄叶片 F_o 、 F_v/F_m 、ETR 的影响
Table 3 Effect of calcium spray on F_o , F_v/F_m , ETR in grape leaves under drought stress

处理 Treatment	最小 荧光 F_o	PS II 最 大光化学效 率 F_v/F_m	PS II 电 子传递速 率 ETR
CK Water stressed with water foliar spray	112.93 b	0.701 b	4.94 a
CK 喷钙 Water stressed with calcium foliar spray	94.27 c	0.747 a	5.06 a
干旱 Well watered with water foliar spray	138.60 a	0.672 c	2.60 c
干旱喷钙 Well watered with calcium foliar spray	121.20 b	0.726 ab	3.31 b

注:同列不同的小写字母表示在 0.05 水平差异显著

Note: Different lowercase letters at the same column stand for significant differences at 0.05 level

3 结论与讨论

干旱胁迫导致葡萄叶片气孔关闭,减少植物水分的蒸腾,进而导致通过气孔进入叶片的 CO_2 减少,降低光合效率^[10],干旱严重时,会导致光系统的活性甚至使部分光系统受到破坏^[11]。已有大量研究表明,外源钙能有效改善逆境下植物的光合能力,对增强植物抗逆性具有重要意义^[12-13]。试验结果显示,干旱胁迫下,喷施外源钙维持了较高的 P_n 、 G_s 、 C_i 和 E ,说明较高的 P_n 与较高的 G_s 、 C_i 和 E 维持有关, Ca^{2+} 参与调节和控制气孔运动^[14],增加叶片的气孔导度和蒸腾速率,改善 CO_2 的供应,提高叶片 RuBPCase 活性和羧化效率,进而提高了光合速率^[15]。

叶片的 SPAD 值代表叶片叶绿素的相对含量,可直接反应叶片的叶绿素含量。试验中,干旱处理下的 SPAD 值显著低于其他处理,可判断干旱胁迫程度已经对叶片叶绿体的功

能造成伤害,影响叶片叶绿素的合成,而干旱喷钙处理则减缓了这种伤害,维持了叶片叶绿素的合成^[16]。

有研究表明,干旱胁迫会降低叶片 PS I、PS II 和全链电子的传递速率^[17],影响光合效率,进而使碳同化受到抑制^[18]。 Ca^{2+} 在 PS II 放氧反应中有着十分重要的作用,由不同处理导致 PS II 的失活,可由加 Ca^{2+} 而得以恢复^[19]。试验中,干旱胁迫时 F_o 上升,说明此时 PS II 反应中心已失活或已遭到破坏,且相应的 $\Phi PS II$ 、 qP 、 F_v'/F_m' 、 F_v/F_m 、ETR 均显著下降,而外源钙的喷施保持了较低的 F_o ,促进了 ETR 提高,维持了较高的 $\Phi PS II$ 、 qP 、 F_v'/F_m' 、 F_v/F_m ,缓解了干旱对光系统的破坏。

目前,有关干旱胁迫降低光合作用的机理有着不同的观点,一些学者认为主要是由于气孔关闭造成 CO_2 受限^[20-21],即气孔限制;还有人认为主要是 CO_2 同化受到抑制^[17,22-23],即非气孔限制。综上所述,在干旱胁迫下,光系统受到破坏,而外源钙的增加对这种破坏起到了缓解的作用。试验表明,干旱胁迫下光合效率同时受到气孔限制和非气孔限制,外源钙的施用通过调节气孔开闭,保持较高的气孔导度;减缓叶绿素的降解,增加光合电子传递,维持较高的 $\Phi PS II$,进而保护了干旱胁迫下的光系统 II 的活性。

参考文献

- [1] 陈尚谟,黄寿波,温福光.果树气象学[M].北京:气象出版社,1988.
- [2] 关军锋,李广敏. Ca^{2+} 与植物抗旱性的关系[J].植物学通报,2001,18(4):473-479.
- [3] 贾虎森,蔡世英,李德全,等.土壤干旱胁迫下钙处理对芒果幼苗光合作用的影响[J].果树科学,2000,17(1):52-56.
- [4] 王利军,李家承,刘允芬,等.高温干旱胁迫下水杨酸和钙对柑橘光合作用和叶绿素荧光的影响[J].中国农学通报,2003,19(6):185-189.
- [5] 苏学德,杨江山.喷施钙素对森田尼无核葡萄生理生化特性和果实品质的影响[J].甘肃农业大学学报,2009,6(3):73-76.
- [6] 郑秋玲,谭伟,马宁,等.钙对高温下巨峰葡萄叶片光合作用和叶绿素荧光的影响[J].中国农业科学,2010,43(9):1963-1968.
- [7] 姜义宝,崔国文,李红.干旱胁迫下外源钙对苜蓿抗旱相关生理指标的影响[J].草业学报,2005,14(5):32-36.
- [8] 龚明,杜朝昆,许文忠.钙和钙调素对玉米幼苗抗旱性的调控[J].西北植物学报,1996,16(3):214-220.
- [9] 张春梅,邹志荣,黄志,等.PEG 胁迫下 Ca^{2+} 和钙调素拮抗剂 W7 对不同品种番茄幼苗抗氧化系统的影响[J].干旱地区农业研究,2009,27(4):111-115.
- [10] REDDY A R, CHAITANYA K V, VIVEKANANDAN M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants[J]. Plant Physiol, 2004, 161(11): 1189-1202.
- [11] GUAN X, GU S. Photorestriction and photoprotection of grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Cabernet Sauvignon) under water stress[J]. Photosynthetica, 2009, 47(3): 437-444.
- [12] 艾希珍,王秀峰,崔志峰,等.钙对弱光亚适温下黄瓜光合作用的影响[J].中国农业科学,2006,39(9):1865-1871.
- [13] 朱晓军,杨劲松,梁永超,等.盐胁迫下钙对水稻幼苗光合作用及相关生理特性的影响[J].中国农业科学,2004,37(10):1497-1503.
- [14] IRVING H R, GEHRING C A, PARISH R W. Changes in cytosolic pH and calcium of guard cells precede stomatal movements[J]. Proceedings of the national academy of sciences of the United States of America, 1992, 89(5): 1790-1794.
- [15] 陈向明,郑国生,张圣旺.钙对保护地栽培牡丹光合特性的影响[J].园艺学报,2001,28(6):572-574.
- [16] 李贺,刘世琦,王越,等.钙对水培大蒜光合特性和品质的影响[J].园艺学报,2013,40(6):1169-1177.
- [17] KECK R W, BOYER J S. Chloroplast response to low leaf water potentials. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation[J]. Plant Physiol, 1974, 53(3): 474-479.

验与 CTL 试验相比,其整层水汽辐合减小;在使用最新 MODIS 资料的 LD₀₃ 试验中,水汽辐合进一步减弱,这也使得降水结果更加接近观测资料。但在插值最新植被覆盖率的 GVF₀₃ 试验中,植被覆盖的增加使 GVF₀₃ 试验的水汽辐合量增加(增幅为 5 组试验中最大),这也直接导致最终的降水结果最大。虽然最新的植被覆盖率会增强降水,但当同时使用 MODIS03 的土地利用率和植被覆盖率,水汽辐合明显减弱,

而降水也更加接近观测。这有可能是 2 个资料相互配合的结果。从分层的水汽通量散度可以看出,不同的陆面资料主要是改变地表气压(PSFC)到 850 hPa(简写 PSFC ~ 850 hPa)的水汽辐合量,而整层水汽通量散度的差别也主要来自 PSFC ~ 850 hPa。在 PSFC ~ 850 hPa 的 5 组试验的水汽辐合差异与整层基本一致,表明不同的陆面资料模拟的水汽辐合主要在 PSFC ~ 850 hPa 产生差异,并最终影响降水结果。

表 3 5 组试验区平均整层与分层水汽通量散度

Table 3 The average whole layer and stratified water vapor flux divergence of five groups test area

mm/d

层次 Test	CTL	LD _{CS}	LD ₀₃	GVF ₀₃	LG ₀₃
整层 Whole layer	-0.932	-0.925	-0.923	-0.957	-0.915
PSFC ~ 850 hPa	-0.732	-0.720	-0.726	-0.745	-0.713
850 ~ 700 hPa	-0.103	-0.104	-0.099	-0.113	-0.100
700 ~ 500 hPa	-0.090	-0.092	-0.091	-0.091	-0.091
500 ~ 300 hPa	-0.015	-0.016	-0.016	-0.016	-0.018
300 ~ 50 hPa	0.007	0.007	0.007	0.007	0.007

4 结论

(1) 模式模拟区域内模拟自带的 USGS 和 MODIS 提供的土地利用,以及最新的 MODIS 资料(简称 MODIS03)的土地利用率之间差异很大。在 Domain2 区域内,USGS 资料中草地被 MODIS 资料中的耕地替换,并且 USGS 资料中有大量热带草原,在 MODIS 资料中并未出现,而是被混合森林和有林草地代替。

(2) 5 组试验总体模拟出降水的分布形势,在区域平均降水方面,降水量大小按 LG₀₃、LD₀₃、LD_{CS}、CTL、GVF₀₃ 试验依次增大,但 5 组试验均高估了实际降水量,其中同时替换土地利用以及植被覆盖率的 LG₀₃ 试验最接近实测资料。

(3) 不同陆面输入资料可以直接影响地表热通量的模拟结果。不同陆面信息可以导致模拟平均感热通量及潜热通量的系统性差异,并且这些差异会由于地区不同而变化。从水平衡的角度出发,在 5 组试验中,整层的水汽通量散度与降水形成很好的对应关系。通过分层的水汽通量散度可以看出,不同陆面信息模拟的水汽辐合主要在 PSFC ~ 850 hPa 产生差异,并最终影响降水结果。

参考文献

- [1] CHEN F, DUDHIA J. Coupling an advanced land surface-hydrology model with the Penn State-NCAR MMS modeling system. Part I: Model implementation and sensitivity[J]. *Mon Weather Rev*, 2001, 129(4): 569 - 585.
- [2] EK M B, MITCHELL K E, LIN Y, et al. Implementation of Noah land surface model advances in the national centers for environmental prediction operational mesoscale Eta model[J]. *J Geophys Res*, 2003, 108(22): 8851.
- [3] MAHRT L, EK M. The influence of atmospheric stability on potential evaporation[J]. *J Climate Appl Meteor*, 1984, 23(2): 222 - 234.
- [4] HOLT T, NIYOGI D, CHEN F, et al. Effect of land-atmosphere interactions on the IHOP 24 - 25 May 2002 convection case[J]. *Mon Wea Rev*, 2006, 134: 113 - 133.
- [5] NIYOGI D, RAMAN S. Comparison of four different stomatal resistance schemes using FIFE observations[J]. *J Appl Meteor*, 1997, 36: 903 - 917.
- [6] JIANG X Y, WIEDINMYER C, CHEN F, et al. Predicted impacts of climate and land use change on surface ozone in the Houston, Texas, area[J]. *J Geophys Res: Atmospheres*, 2008, 113(20): 1 - 16.
- [7] PIELKE R A Sr, PITMAN A, NIYOGI D, et al. Land use/land cover changes and climate: Modeling analysis and observational evidence[J]. *Wiley Interdiscip Rev: Climate Change*, 2011, 2(6): 828 - 850.
- [8] DIRMEYER P A, NIYOGI D, DE NOBLET-DUCOUDRE N, et al. Impacts of land use change on climate[J]. *J Climatol*, 2010, 30(13): 1905 - 1907.
- [9] GAO Y H, CHEN F, BARLAGE M, et al. Enhancement of land surface information and its impact on atmospheric modeling in the Heihe River basin, China[J]. *J Geophys Res*, 2008, 113(20): 2739 - 2740.
- [10] 张井勇,董文杰,叶笃正,等. 中国植被覆盖对夏季气候影响的新证据[J]. *科学通报*, 2003, 48(1): 91 - 95.

(上接第 64 页)

- [18] 娄成后,王学臣. 作物产量形成的生理学基础[M]. 北京:中国农业出版社, 2001: 39 - 51.
- [19] 杜林方,孙逊,潘用华,等. 钙离子对光系统 II 放氧反应的影响[J]. *中国科学(B 辑)*, 1995, 25(2): 144 - 150.
- [20] BRESTIC M, CORNIC G, FRYER M J, et al. Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photoinhibition during drought stress? [J]. *Planta*, 1995, 196: 450 - 457.
- [21] QUICK W P, CHAVES M M, WENDLER R, et al. The effect of water

stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions[J]. *Plant Cell Environ*, 1992, 15(1): 25 - 35.

- [22] YOUNIS H M, BOYER J S, GOVINDJEE. Conformation and activity of chloroplast coupling factor exposed to low chemical potential of water in cells[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1979, 548(2): 328 - 340.
- [23] GIMENEZ C, MITCHELL V J, LAWLOR D W. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress[J]. *Plant Physiol*, 1992, 98(2): 516 - 524.