

网络出版时间:2018-07-30 17:12

DOI:10.13207/j.cnki.jnwfufu.2019.02.010

网络出版地址: <http://kns.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20180730.1710.020.html>

干旱胁迫对桢楠幼树生长及光合特性的影响

王 彬^{1,2}, 胡红玲¹, 胡庭兴¹, 何时东³, 胡 义¹, 周 鑫¹, 谭 飞¹

(1 四川农业大学 林学院, 四川 成都 611130; 2 四川省林业勘察设计研究院, 四川 成都 610081; 3 南江县林业局, 四川 巴中 635600)

【摘 要】 【目的】探讨桢楠幼树对干旱胁迫的响应机制,为桢楠幼树栽培的立地条件选择和水管理提供参考。【方法】以 2 年生桢楠(*Phoebe zhennan* S. Lee)幼树为研究对象,采用盆栽控水的方法,对桢楠幼树进行干旱胁迫试验,试验共设 7 组处理,每隔 5 d 依次对其中 1 组处理停止浇水,即分别持续干旱 0(正常供水,对照),5,10,15,20,25,30 d,30 d 后形成了不同土壤水分梯度,之后测定桢楠幼树在不同干旱胁迫处理下的生长和光合生理指标,并分析其变化规律。【结果】持续干旱 0,5,10,15,20,25,30 d 后,土壤体积含水量(SWC)分别为 20.50%,9.26%,7.55%,5.34%,3.86%,2.80%,2.57%。与对照相比,干旱胁迫下,土壤体积含水量显著降低($P<0.05$)。干旱胁迫程度较轻(处理 0~20 d)时,桢楠幼树的叶片相对含水量(LRWC)无显著变化;重度干旱胁迫(处理 20~30 d)时,LRWC 显著降低($P<0.05$)。随着干旱胁迫强度的增加,桢楠幼树的树高生长量和地径生长量均显著降低($P<0.05$),桢楠幼树叶片的叶绿素总量和类胡萝卜素含量均呈先升高后降低的趋势。干旱胁迫前期(干旱时间 ≤ 15 d),桢楠叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(Tr)和胞间二氧化碳浓度(C_i)均显著降低($P<0.05$);干旱胁迫后期(干旱时间 >15 d), P_n 、 G_s 和 Tr 继续降低,而 C_i 显著升高,光合活性下降。干旱胁迫下桢楠幼树的表观量子效率、光饱和点、RuBP 羧化速率、 CO_2 饱和点均减小,对光能和 CO_2 的利用能力减弱。【结论】干旱胁迫显著降低了土壤体积含水量,从而使桢楠幼树叶片的相对含水量减少,导致气孔关闭,阻碍了桢楠叶片光合色素的合成,减弱了其对光能和 CO_2 的利用能力,进而抑制了桢楠幼树树高和地径的生长,当土壤体积含水量降至 3.0% 以下时,植株处于枯死状态。

【关键词】 桢楠幼树; 干旱胁迫; 土壤含水量; 光合生理; 水分生理

【中图分类号】 S792.24

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2019)02-0079-09

Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and growth of *Phoebe zhennan* seedlings

WANG Bin^{1,2}, HU Hongling¹, HU Tingxing¹, HE Shidong³,
HU Yi¹, ZHOU Xin¹, TAN Fei¹

(1 College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 611130, China;

2 Sichuan Forestry Exploration and Design Research Institute, Chengdu, Sichuan 610081, China;

3 Forestry Bureau of Nanjiang County, Bazhong, Sichuan 635600, China)

Abstract: 【Objective】 This study explored the response mechanism and adaptive capacity of nanmu (*Phoebe zhennan*) seedling to drought stress to provide basis for the rational management of young nanmu plantation. 【Method】 A pot experiment was conducted to study the growth and photosynthetic characteristics of two-year-old nanmu seedlings. A series of drought stresses with 7 treatments were formed by watering all treatments and then stopped watering for 30, 25, 20, 15, 10, 5 and 0 d (CK), respectively. Then, the growth and photosynthetic physiological indicators of seedlings in different treatments were determined and

【收稿日期】 2017-12-01

【基金项目】 国家“十二五”科技支撑计划项目(2011BAC09B05); 四川省教育厅项目(13ZA0246); “十二五”四川省农作物育种攻关项目(2011NZ0098-10)

【作者简介】 王 彬(1990—), 男, 四川自贡人, 助理工程师, 硕士, 主要从事森林培育学研究。E-mail: 735952395@qq.com

【通信作者】 胡红玲(1983—), 女, 四川广汉人, 副教授, 博士, 硕士生导师, 主要从事森林培育学研究。E-mail: littlehhl@163.com

analyzed. 【Result】 After continuous drought of 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30 d, soil volumetric water contents (SWC) were 20.50%, 9.26%, 7.55%, 5.34%, 3.86%, 2.80% and 2.57%, respectively. It is indicated that SWC decreased significantly ($P < 0.05$) under drought stress. When the stress was moderate (0—20 d), there was no significant difference in leaf relative water content (LRWC) of seedlings between treatments, but LRWC was significantly decreased ($P < 0.05$) after 20—30 d. The diameter and height increment of seedlings decreased significantly ($P < 0.05$) with the increase of drought stress. The total amount of photosynthetic pigments increased first and then decreased with the intensifying drought stress. In the early stage of drought stress (drought time ≤ 15 d), The P_n , G_s , Tr and C_i of seedling decreased significantly ($P < 0.05$). While in the late stage of drought stress (drought time > 15 d), P_n , G_s and Tr continuously decreased but C_i increased significantly ($P < 0.05$), and photosynthetic activity declined. The apparent quantum yield (AQY), light saturation point (LSP), carboxylation rate of enzyme RuBP (CE), and CO_2 saturation point (CSP) declined gradually with the increase of drought stress. 【Conclusion】 The drought stress significantly decreased SWC and LRWC, which resulted in stomatal closure and reduction of synthesis of photosynthetic pigments. Then, the ability of using light energy and carbon dioxide of seedlings was reduced and the growth of nanmu seedling was inhibited. When soil volumetric water content decreased to $< 3.0\%$, the stressed plant was in death state.

Key words: seedling of *Phoebe zhennan* S. Lee (nanmu); drought stress; soil water content; photosynthetic characteristics; water physiology

植物对水分的需求有一定限度,水分过多或过少都对植物生长不利^[1]。在全球气候变化和非理性水土资源开发活动的影响下,近年来干旱的发生频率、影响范围和危害程度均不断增加,成为抑制林木生长发育的重要因素之一^[2-3]。长江上游地区春、秋季容易出现季节性干旱,而此时正值林木植苗季节,较长时间的土壤缺水容易限制幼树的生长,进而影响造林的成败。因此,通过模拟自然条件下的季节性干旱,研究林木幼树对于干旱胁迫的响应,对正确选择耐旱树种和造林立地、科学制定苗期水分管理措施、确保造林成功具有重要意义。光合作用是植物生长发育的基础,而水分既是光合作用的原料,也是光合作用中碳同化的良好介质,水分亏缺将极大地抑制植物的光合作用,因此依据光合作用强弱可以判断植物长势及其抗旱性强弱^[4-5]。在干旱胁迫条件下,植物叶片气孔开度减小甚至关闭, CO_2 进入叶片受阻,羧化中心对 CO_2 的利用受到影响,光合速率减小^[6]。因此,通过测定光合生理指标,分析植物对于干旱胁迫的响应机制,有利于充分了解干旱胁迫对植物光合作用的影响过程和作用机理,对科学合理地制定苗期抗旱对策具有一定的现实意义。桢楠(*Phoebe zhennan* S. Lee)属樟科(Lauraceae)楠属(*Phoebe*)植物,系高大乔木,是国家二级保护植物,是重要的珍稀用材树种和景观树种,其木材具有很高的经济价值^[7]。桢楠稍耐荫,幼年期特别喜阴湿,

成年后渐好阳,适生于气候温暖、湿润,土层深厚、肥沃,土壤微酸性或酸性的山谷、山洼的阴坡中、下部,在土壤干燥瘠薄或排水不良的地方生长不佳^[8]。由于桢楠生长缓慢,采伐利用周期长,多年来没有得到应有的重视,导致桢楠资源稀缺^[9]。随着人们生活水平的不断提高,对珍贵木材的需求量也越来越大,地方政府和群众种植以桢楠为主的珍稀树种积极性越来越高,四川盆地西部低山丘陵区近年来发展了较多的桢楠人工林。由于对桢楠相对滞后的科学研究与桢楠人工林的科学培育不相适应,使桢楠资源的扩大生产受到了一定程度的限制,尤其是在川中丘陵干旱地区,桢楠幼树生长不良,影响了群众发展桢楠的积极性。虽然对桢楠的研究有过一些报道,但主要集中在桢楠育苗与栽培技术^[10-11]、桢楠林群落特性^[12-13]等方面,因此有必要进一步探究干旱逆境对桢楠幼树生长的影响。本研究进行干旱胁迫试验,研究各水分条件下桢楠幼树的生长状况,通过测定各处理幼树的生长和光合生理指标,探讨桢楠幼树对于干旱胁迫的响应机制,以期为桢楠幼树栽培立地条件的选择和水分管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于四川省雅安市雨城区四川农业大学科研园区($102^{\circ}59'55''E$, $29^{\circ}58'48''N$, 海拔 600 m)。

试验地年平均气温 16.2℃,月平均最高温 29.9℃(7月),月平均最低温 3.7℃(1月),年均日照时数 1 039.6 h,无霜期 298 d,年平均降雨量 1 774.3 mm。试验于 2016 年 4 月在园区大棚内进行,除水分控制外,其他环境条件与自然状态基本相同。

1.2 试验材料

于 2014 年秋末,选择生长健康、植株规格基本一致的 2 年生桉楠实生苗幼树(平均树高 30 cm,地径 5 mm),栽植于装有 20 kg 砂壤土的聚丙烯塑料桶中。桶的上口径 30 cm,底面直径 25 cm,高 27 cm。土壤主要理化性质为:质地中壤,田间持水量(即土壤体积含水量(SWC))为 25%,有机质 23.74 g/kg, pH 6.14,全氮 1.53 g/kg,铵态氮 1.75 mg/kg,全磷 1.34 g/kg,全钾 27.12 g/kg。每桶栽植 1 株,适时浇水,采用 HH2 土壤水分速测仪(ML2x,GBR,英国)定期监测 SWC,将其控制在 18%~20%(即试验用土田间持水量的 72%~80%,为植物生长适宜的土壤含水量),按常规田间管理方法施肥,进行 6 个月的适应性生长。

1.3 试验设计

本研究的基本设想是:在季节性干旱频发地区的自然干旱过程中,植物所处的土壤水分状态是由于持续的无降雨天气形成,并且是一个动态过程。随着持续无降雨时间的延长,土壤含水量逐渐降低,植物受到的干旱胁迫越来越严重,最终枯死。试验水分胁迫时间选在 2015 年 4—5 月,与四川春旱发生的时间同步。

本试验采用单因素试验设计,设置 7 组停水处理,每隔 5 d 对其中 1 组处理停止浇水,即分别持续干旱 0(正常供水),5,10,15,20,25 和 30 d,相应记作 D0(对照)、D5、D10、D15、D20、D25 和 D30,处理时间共 30 d,每处理 3 个重复。需要说明的是,盆中土壤含水量的变化取决于持续停水时间(d),因此对试验结果进行分析时,以停水时间结合土壤含水量来描述干旱胁迫的程度。

具体方法为:胁迫前测定每株幼树的树高、地径,然后对全部植株浇水,将土壤体积含水量调整至 20%(相当于该试验土壤田间持水量的 80%),开始胁迫时首先对 D30 不再浇水,让其自然干旱,其他处理继续浇水;5 d 后 D25 不再浇水,其他处理继续浇水,……,其余的以此类推,30 d 后,停止干旱处理,由此形成了持续干旱 0,5,10,15,20,25,30 d 的 7 组桉楠幼树及相应的土壤含水量梯度。胁迫结束后同时测定土壤体积含水量、幼树的叶片相对含水

量、生长指标和光合生理指标。

1.4 测定指标及方法

1.4.1 水分指标 (1)SWC。干旱胁迫结束时,即刻采用 HH2 土壤水分速测仪测定各处理的 SWC。

(2)叶片相对含水量(LRWC)。采用饱和称重法^[14]测定。选取各处理幼树中上部形状完好、长势相近的成熟叶片,将其摘下后迅速称其鲜质量(W_f),用蒸馏水浸泡 6 h 后测定叶片饱和质量(W_t),105℃杀青 30 min 后,在 80℃下烘干至恒质量,测定叶片干质量(W_d),每处理重复 3 次。按下式计算叶片相对含水量:

$$LRWC = (W_f - W_d) / (W_t - W_d) \times 100\%$$

1.4.2 生长指标 (1)树高生长量。用卷尺分别测定干旱胁迫前后树高(H_0, H_1),树高生长量 $\Delta H = H_1 - H_0$ 。

(2)地径生长量。用游标卡尺分别测定干旱胁迫前后地径(C_0, C_1),地径生长量 $\Delta C = C_1 - C_0$ 。

1.4.3 光合色素含量 采用分光光度法^[15]测定光合色素含量。从各植株中上部、向阳面采集形状完好、长势相近的当年生成熟叶片,洗净剪成小碎片,称量 0.5 g 样品加少许碳酸钙、石英砂和体积分数 80%丙酮充分研磨,滤液定容至 25 mL。取 1 mL 稀释至 10 mL 后测定波长 470,646 和 663 nm 吸光度值 A_{470} 、 A_{646} 和 A_{663} ,每处理重复测定 3 次。各色素含量的计算公式如下:

$$\text{叶绿素 a(Chl a)含量} = 12.21A_{663} - 2.81A_{646};$$

$$\text{叶绿素 b(Chl b)含量} = 20.13A_{646} - 5.03A_{663};$$

$$\text{类胡萝卜素(Car)含量} = (1\,000A_{470} - 3.27 \times \text{Chl a 含量} - 104 \times \text{Chl b 含量}) / 229;$$

$$\text{叶绿素总量(Chl)} = \text{Chl a 含量} + \text{Chl b 含量};$$

$$\text{叶绿素 a/b} = \text{Chl a 含量} / \text{Chl b 含量}。$$

1.4.4 光合特征参数 干旱胁迫结束次日,选取各植株上部成熟叶片,利用 LI-6400 便携式光合仪(LI-COR Inc.,USA),于上午 09:00—11:00 测定其光合特征参数,人工控制 CO_2 含量为 400 $\mu\text{mol/mol}$,光照强度(PAR)为 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,测定叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和蒸腾速率(Tr),每个处理重复测 5 片叶。

1.4.5 光合-光响应和光合- CO_2 响应参数 同样选取各植株上部成熟叶片进行测定,测定时间在 12:00—16:00。

(1)光合-光响应参数。使用 LI-6400 便携式光合仪,采用 LI-6400 红外光源和液化 CO_2 钢瓶注入系统, CO_2 含量设定为 400 $\mu\text{mol/mol}$,光照强度设定

为 2 000,1 600,1 200,800,400,200,150,100,75,50,25 和 0 mol/(m² · s),运行自动测定程序测定光合-光响应参数。(2)光合-CO₂ 响应参数。CO₂ 含量设定为 2 000,1 600,1 200,800,600,400,300,200,150,100,50,0 mol/mol,光照强度为 1 200 mol/(m² · s),运行自动测定程序测定光合-CO₂ 响应参数。

1.5 数据处理与分析

参照叶子飘^[16]推荐的方法,采用直角双曲线模型进行光合-光响应及光合-CO₂ 响应曲线拟合,其表达式为:

$$P_n = CE \cdot C_i \cdot P_{n(max)} / (CE \cdot C_i + P_{n(max)}) - R_p。$$

式中:CE 为植物 RuBP 羧化速率,C_i 为胞间 CO₂ 浓度,P_{n(max)} 为一定光照强度下 CO₂ 饱和时的最大净光合速率,R_p 为植物的光呼吸速率。

对 CO₂ 含量为 200 mol/mol 以下的光合-CO₂ 响应曲线进行直线回归分析,其斜率即为 RuBP 羧化速率。

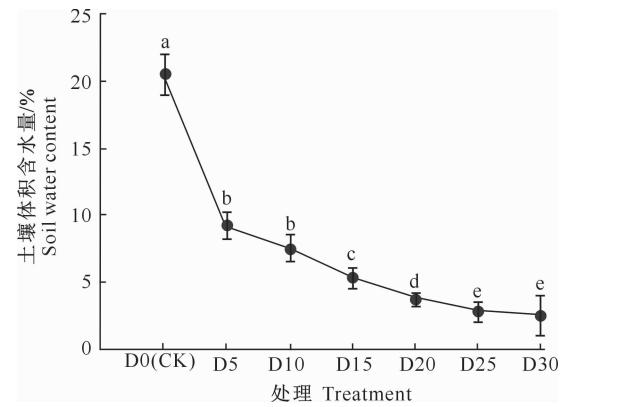
采用 SPSS 16.0 统计分析软件对试验数据进行单因素方差分析(One-way ANOVA),并用最小显著差数法(LSD 法)进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同程度干旱状态下的土壤体积含水量

由图 1 可见,干旱 0,5,10,15,20,25,30 d 后,土壤体积含水量分别为 20.50%,9.26%,7.55%,5.34%,3.86%,2.80%和 2.57%,表明随着停水干

旱时间的延长,土壤体积含水量显著下降,呈现出较明显的水分梯度变化。这表明停止浇水形成的土壤水分下降梯度,可以有效地反映自然状态下土壤水分逐渐丧失及土壤干旱的过程。为方便分析,参照 Hsiao^[17]的方法,将土壤体积含水量在 7%~10% 的处理(D5、D10)划分为轻度干旱胁迫,在 5%~7% 的处理(D15)划分为中度干旱胁迫,5% 以下的处理(D20、D25 和 D30)划分为重度干旱胁迫。



D0,D5,...,D30 分别表示停水 0,5,...,30 d,不同小写字母分别表示在 P<0.05 水平存在显著性差异。下图同 D0,D5,...,and D30 represent the water supply was stopped for 0,5,...,and 30 days, respectively. Different lowercase letters indicate significant difference (P<0.05). The same below

图 1 不同干旱处理的土壤体积含水量
Fig.1 Soil water contents in treatments with different drought stresses

2.2 不同程度土壤干旱对桉楠幼树生长的影响

不同程度干旱胁迫下桉楠幼树的树高和地径生长量见图 2。

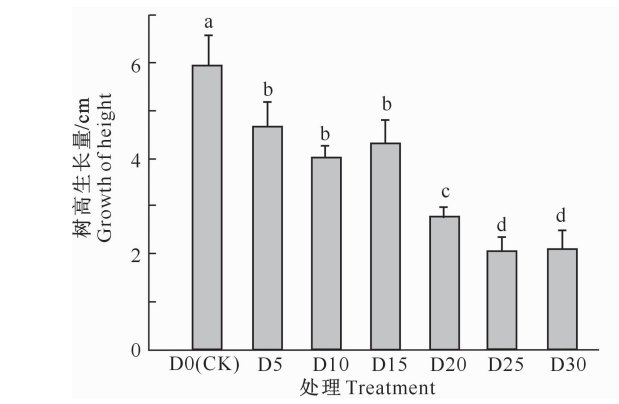
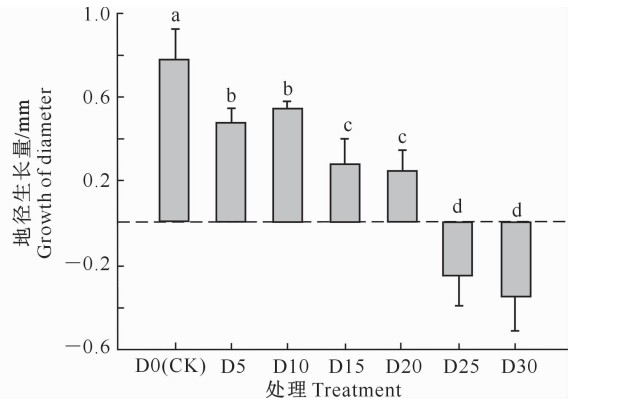


图 2 不同程度干旱胁迫下桉楠幼树的树高和地径生长量
Fig.2 Soil moisture and growth of height and diameter of *P. zhenan* seedlings under drought stress

由图 2 可见,随着干旱胁迫强度的增大,各处理的树高生长量和地径生长量均呈下降趋势,各胁迫处理较对照均显著降低(P<0.05)。轻度和中度干旱胁迫的树高生长量差异不显著,但是均显著高于重度干旱胁迫;轻度、中度和重度干旱胁迫之间的地径生长量存在显著差异(P<0.05)。表明干旱胁迫显著抑制了桉楠幼树树高和地径的生长。在重度干旱胁迫下,地径生长量为负增长,这是因为桉楠幼树

缺水细胞失去了紧张度,树干干缩,形态发生了改变。

2.3 不同程度土壤干旱对桉楠幼树叶片水分和光合色素含量的影响

由表 1 可知,随着干旱胁迫强度的增大,LRWC 呈下降趋势,D0 的 LRWC 为 93.19%,D30 的 LR-

WC 仅为 48.18%,降幅达 48.3%。干旱 0~15 d,叶片的相对含水量无显著差异,均维持在91.89%~93.19%;干旱 20 d 后 LRWC 显著降低。结果表明桉楠叶片有较强的贮水能力,只有在重度干旱胁迫下,其叶片的相对含水量才会显著降低。

表 1 不同程度干旱胁迫下桉楠叶片的相对含水量和光合色素含量的变化

处理 Treatment	叶片相对含水量/% Leaf relative water content	叶绿素总量/(mg·g ⁻¹) Content of Chl	叶绿素 a/b Chl a/b	类胡萝卜素含量/(mg·g ⁻¹) Content of Car
D0(CK)	93.19±2.53 a	26.42±0.25 b	3.44±0.05 a	4.10±0.12 c
D5	93.84±1.80 a	25.77±0.71 b	3.27±0.01 b	4.96±0.04 a
D10	93.01±1.10 a	26.22±0.97 b	3.43±0.10 a	4.98±0.15 a
D15	91.89±1.26 a	28.53±2.05 a	3.14±0.06 c	4.46±0.05 b
D20	87.82±2.92 b	28.11±3.15 a	3.21±0.04 bc	4.20±0.08 c
D25	56.89±1.29 c	17.47±0.64 c	2.70±0.03 d	4.19±0.14 c
D30	48.18±2.36 c	15.40±0.82 c	2.70±0.02 d	3.70±0.15 d

注:同列数据后标不同小写字母表示各处理间差异显著($P<0.05$),下表同。
Notes:Different lowercase letters in same line mean significant difference ($P<0.05$),the same below.

植物缺水会影响叶绿素的合成,而严重缺水则会加速叶绿素分解^[18]。由表 1 可见,随着干旱胁迫时间的延长,叶绿素总量呈先增加后减少的趋势,其中 D15 最大,为 28.53 mg/g。Chl a/b 在供水良好时(对照 D0)最大(3.44),除 D10 外,其余处理 Chl a/b 均显著低于对照。轻度干旱胁迫时类胡萝卜素含量均较高,之后随着干旱胁迫强度的增大而显著

降低,表明干旱胁迫使类胡萝卜素吸收和传递光能的作用受到了抑制,对叶绿素 a 的保护作用也降低。

2.4 不同程度土壤干旱对桉楠幼树光合作用的影响

不同程度土壤干旱对桉楠幼树光合作用的影响见图 3。

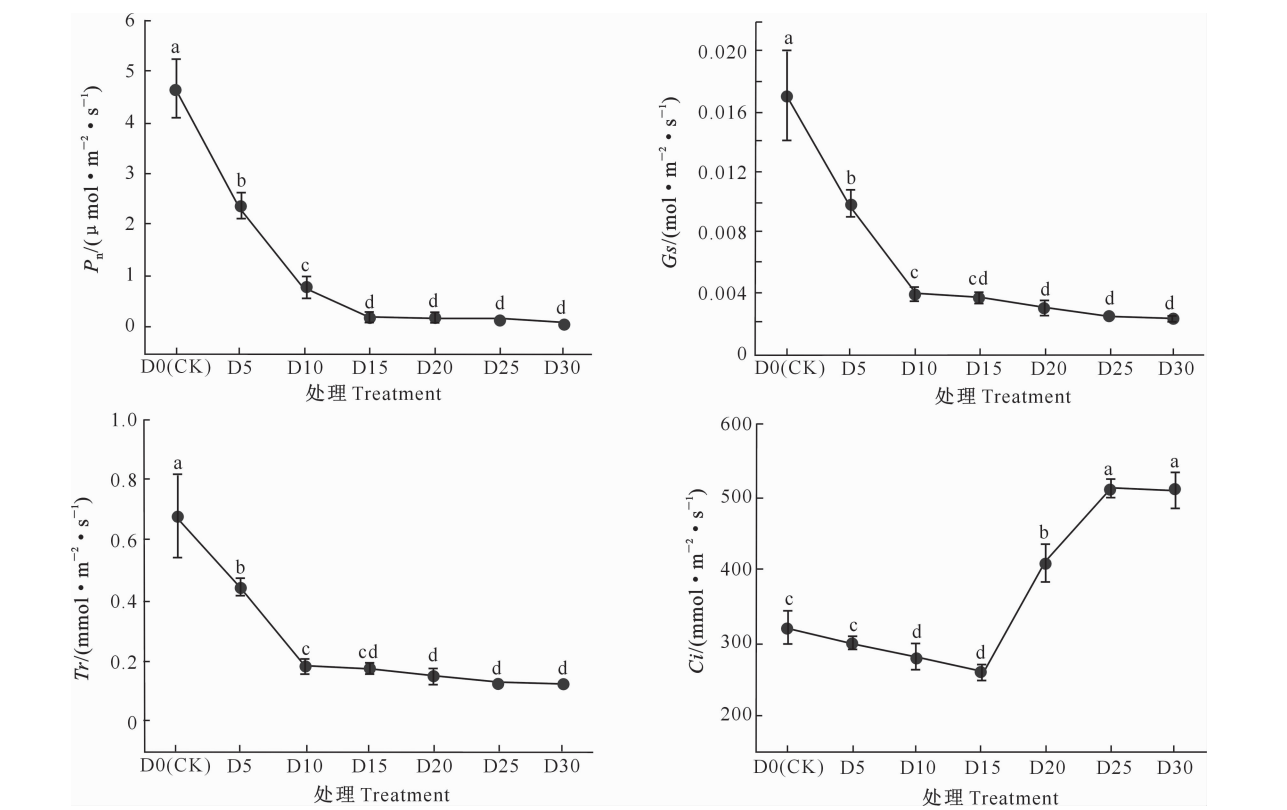


图 3 不同程度干旱胁迫下桉楠叶片光合特征参数的变化

Fig. 3 Photosynthesis parameters of *P. zhennan* seedlings under drought stress

2.4.1 对光合特征参数的影响 由图 3 可知,随着干旱胁迫强度的增大,桉楠叶片的净光合速率(P_n)呈下降趋势,在干旱胁迫处理的前 15 d 迅速降低,之后各处理的 P_n 差异不明显,各干旱胁迫处理的 P_n 均显著低于对照(D0)。随着干旱时间的延长,桉楠叶片的气孔导度(G_s)也呈下降趋势,在轻度干旱胁迫时显著降低($P<0.05$),15 d 之后各处理之间差异不显著。蒸腾速率(Tr)表现出了与气孔导度相同的变化趋势,表明在干旱胁迫下 G_s 是影响植物蒸腾耗水的重要因素,干旱胁迫降低了 G_s ,从而影响了植物的 Tr 。

由图 3 还可以看出, P_n 、 G_s 和 Tr 三者不仅变化趋势一致,而且都在中度干旱胁迫下显著降低,且 15 d 后各处理之间差异不显著,表明在土壤体积含水量(SWC)低于 5.34%时,桉楠幼树的光合能力受到了严重抑制。然而,随着干旱胁迫强度的增大,胞间二氧化碳浓度(C_i)呈现出先减小后增大的趋势,在中度干旱胁迫时(D15)达到最小值,之后不断增

大,在重度干旱胁迫下显著升高($P<0.05$)。原因可能是在胁迫前期(干旱时间 <15 d),虽然有部分气孔关闭,但光合作用仍在进行,消耗了叶片中的 CO_2 ,使 C_i 降低;而当土壤体积含水量下降到 5.34%时(D15),大量气孔已经关闭且仍有气孔陆续关闭,光合作用持续降低乃至停止,但叶片自身代谢产生的 CO_2 又因气孔关闭不能释放,因而使得 C_i 不断增大。

2.4.2 对光合-光响应曲线及特征参数的影响 采用叶子飘^[16]推荐的方法绘制的光响应曲线和 CO_2 响应曲线见图 4。图 4 表明,随着光照强度(PAR)的增加,桉楠叶片净光合速率(P_n)变化趋势表现为:低光照强度下 P_n 迅速增加,达到一定光照强度后, P_n 增幅减小,然后逐渐趋于平缓,符合植物对 PAR 变化的响应规律。不同处理 P_n 上升幅度表现为正常供水 $>$ 轻度干旱胁迫 $>$ 中度干旱胁迫 $>$ 重度干旱胁迫,表明随干旱胁迫程度增加, P_n 呈降低趋势。

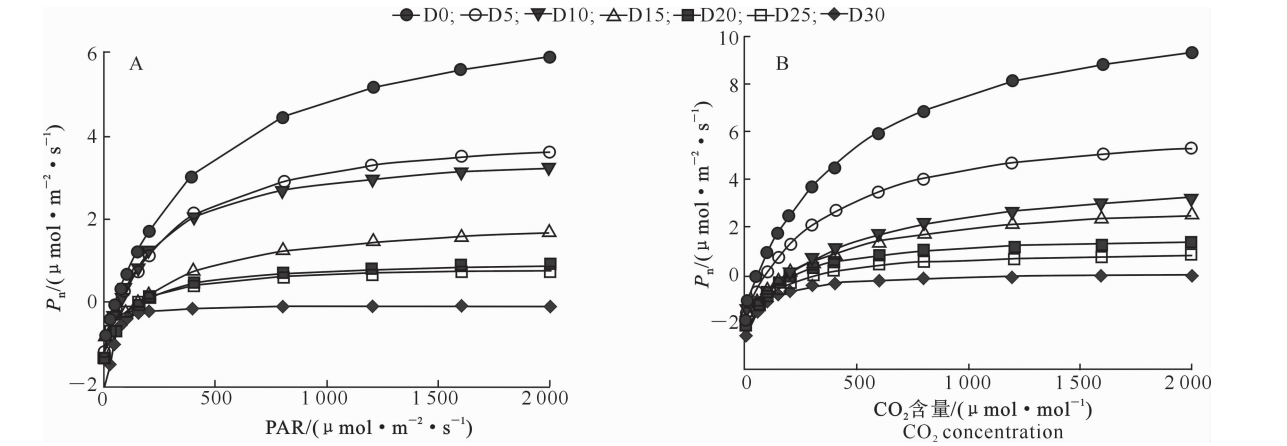


图 4 不同程度干旱胁迫下桉楠叶片的光响应曲线(A)和 CO_2 响应曲线(B)
Fig. 4 Light response curve(A) and CO_2 response curve(B) of photosynthesis of *P. zhennan* seedlings under drought stress

由表 2 可见,随着干旱时间的延长,桉楠幼树的表观量子效率(AQY)、光饱和点(LSP)、暗呼吸速率(R_d)和最大净光合速率($P_{n(max)}$)均呈下降趋势;

而光补偿点(LCP)总体呈上升趋势,表明干旱胁迫抑制了桉楠对光能的利用效率。

表 2 不同程度干旱胁迫下桉楠叶片的光响应特征参数

处理 Treatment	表观量子效率	最大净光合速率	光饱和点	光补偿点	暗呼吸速率
	$/(mol \cdot mol^{-1})$	$/(μmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	$/(μmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	$/(μmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	$/(μmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$
	AQY	$P_{n(max)}$	LSP	LCP	R_d
D0(CK)	0.014	8.030	625.007	38.246	1.203
D5	0.011	5.467	523.483	64.877	1.195
D10	0.010	4.922	493.883	69.856	0.945
D15	0.005	3.054	453.117	174.416	0.706
D20	0.004	2.159	449.700	164.426	0.512
D25	0.003	1.351	414.833	148.540	0.436
D30	0.003	1.307	391.533	165.452	0.435

2.4.3 对光合- CO_2 响应曲线及特征参数的影响

由图 4 可见,桉楠的光合- CO_2 响应曲线变化趋势与

植物对 CO₂ 变化响应的一般规律相似,随着土壤干旱胁迫程度的加重,相同 CO₂ 含量下 P_n 明显降低。

由表 3 可见,随着干旱时间的延长,桉楠幼树的 RuBP 羧化速率(CE)、最大净光合速率(P_{n(max)})、

CO₂ 饱和点(CSP)和光呼吸速率(Rp)均减小,而 CO₂ 补偿点(CCP)则明显增大,表明干旱胁迫降低了桉楠对 CO₂ 的利用能力,同时降低了桉楠的光呼吸速率。

表 3 不同程度干旱胁迫下桉楠叶片的 CO₂ 响应特征参数

Table 3 Photosynthetic parameters in response to CO ₂ of <i>P. zhennan</i> under drought stress μmol/(m² · s)					
处理 Treatment	RuBP 羧化速率 CE	最大净光合速率 P _{n(max)}	CO ₂ 饱和点 CSP	CO ₂ 补偿点 CCP	光呼吸速率 Rp
D0(CK)	0.021	13.513	783.382	49.762	1.307
D5	0.015	9.181	786.393	78.185	1.284
D10	0.012	5.732	715.000	174.922	1.013
D15	0.008	4.616	691.922	186.332	1.008
D20	0.008	3.678	604.930	217.115	0.966
D25	0.007	3.098	581.356	331.854	0.515
D30	0.007	2.830	567.156	460.877	0.508

3 讨 论

3.1 干旱胁迫对桉楠幼树生长和叶片水分的影响

曹昉等^[19-20]、刘长利等^[21]研究表明,干旱胁迫会抑制植物根、茎、叶和芽的生长;李吉跃等^[22]研究发现,阔叶树种主要通过关闭气孔以及叶片变色、卷曲、萎蔫、落叶等方式减少叶面积以抵御干旱。本试验发现,在受到轻度和中度干旱胁迫时,桉楠也能通过叶片下垂、萎蔫等避旱策略来减少水分散失,以保持植株基本生理活动所需的水分供应,维持其生存。与对照相比,干旱胁迫状态下,桉楠幼树的树高生长量和地径生长量均显著降低。

干旱胁迫会导致土壤体积含水量(SWC)降低,这必然会影响植物的正常供水,从而降低植物叶片的相对含水量(LRWC),通过 LRWC 的降幅可以判断植物叶片保水能力的大小^[23]。在本试验中,轻度和中度干旱胁迫下,LRWC 下降并不显著,表明此时桉楠叶片可以通过较强的保水能力来防止水分过度散失,缓解轻度和中度干旱胁迫对其造成的影响,以维持其正常生理活动;在重度干旱胁迫下,桉楠 LRWC 显著降低,进而抑制植株的生长。

3.2 干旱胁迫对桉楠光合作用的影响

3.2.1 对叶片光合色素含量的影响 光合色素具有吸收和传递光能的作用,其含量的多少与光合作用大小密切相关^[24]。宋丽华等^[23]、赵兰等^[25]研究表明,干旱胁迫下,植物的光合色素含量呈减少趋势;吴婧舒等^[26]研究表明,随着干旱胁迫时间的延长,植物的光合色素含量呈先增后减的变化趋势。本试验中,随着干旱胁迫程度的增加,叶绿素总量和类胡萝卜素含量均呈先增加后减少的趋势,这与胡义等^[27]的研究结果一致。轻度和中度干旱胁迫下,

叶绿素总量和类胡萝卜素含量的升高可能是由于苗木体内水分减少,叶绿素相对“浓缩”所致^[28]。重度干旱胁迫下,叶绿素总量和类胡萝卜素含量均明显下降,则可能是由于活性氧代谢失调,造成叶绿素的破坏,加速了叶绿素的分解。张明生等^[29]、鲍思伟等^[30]研究发现,叶绿素 a 对活性氧的反应较叶绿素 b 敏感,因此可用叶绿素 a 与叶绿素 b 含量的比值来判断干旱对植物造成的伤害程度。本试验中,D25 和 D30 处理的叶绿素 a 与叶绿素 b 含量的比值均最低,表明此时桉楠受到了极为严重的干旱伤害。

3.2.2 对叶片光合特征参数的影响 付士磊等^[31]

研究表明,在轻度和中度干旱胁迫下,叶片光合速率的降低主要是部分气孔关闭的结果;而重度干旱胁迫在一定程度上破坏了光合器官的结构和功能,导致光合速率大幅度下降。本研究中,由对照至中度干旱胁迫,桉楠叶片的 P_n、Tr、Gs 和 Ci 均显著降低,表明在此阶段,桉楠叶片部分气孔关闭,限制外界 CO₂ 进入叶片,从而降低了气体交换参数;在严重干旱胁迫条件下,光合作用对 CO₂ 的消耗量已经不大,而参试植株叶片自身代谢过程仍在产生大量 CO₂,因而表现为由中度干旱胁迫至重度干旱胁迫过程中,桉楠叶片的 P_n、Tr 和 Gs 继续降低,而 Ci 则显著升高,表明此阶段中,叶肉细胞光合活性下降可能是桉楠叶片 P_n、Tr 和 Gs 降低的主要因素。

3.2.3 对叶片光合-光响应以及光合-CO₂ 响应的

影响 表观量子效率(AQY)、光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)的大小与植物对光能的利用能力有关^[32],AQY 越大,植物对光能的利用效率越高;LSP 越大,植物对强光的利用能力越强;LCP 越小,植物对弱光的利用能力越强^[33]。本研究中,随着干旱胁迫程度的加重,桉楠的 AQY 和 LSP 不断减小,

而 *LCP* 明显增加,表明当桉楠遭遇干旱胁迫时,对光能的利用效率会降低,对光能的利用范围会收窄,因此其对光能的利用能力减弱,这与孙存华等^[34]的研究结果一致。

RuBP 羧化酶是光合碳同化的关键酶,其含量及活性能显著影响植物的光合速率。随着干旱胁迫的加剧,*RuBP* 羧化酶活性下降,羧化速率(*CE*)也会因此降低^[35],同时,大多数植物的 CO_2 饱和点(*CSP*)降低, CO_2 补偿点(*CCP*)升高,而羧化速率、 CO_2 补偿点和 CO_2 饱和点的大小与植物对 CO_2 的利用能力有关^[34,36-37]。本试验中,受干旱胁迫影响,桉楠的 *CE* 和 *CSP* 均减小,*CCP* 明显增大,表明干旱胁迫条件下,桉楠对 CO_2 的碳同化作用减弱,对 CO_2 的利用效率降低,且利用范围变窄,因此其对 CO_2 的利用能力减弱。

4 结 论

桉楠在幼年期仅在水分条件适中的地方长势良好。当遭遇轻度干旱胁迫时,其净光合速率有所减弱,但短期内对其生长影响不大;而遭遇中度和重度干旱胁迫时,即当土壤体含水量(*SWC*)降低至 5.34% 及其以下时,桉楠叶片相对含水量明显降低,光合色素合成受阻,其对光能和 CO_2 的利用能力下降,光合作用迅速降低,甚至停止生长。因此,在桉楠幼年期,应特别注意防范季节性干旱的影响,加强对桉楠幼树(幼林)的水分管理,保证良好的水分条件,避免水分亏缺对其造成的伤害;在季节性干旱频繁的地区或长期缺水地段,不建议栽植桉楠。

[参考文献]

- [1] 范苏鲁,苑兆和,冯立娟,等. 干旱胁迫对大丽花生理生化指标的影响 [J]. 应用生态学报,2011,22(3):651-657.
Fan S L, Yuan Z H, Feng L J, et al. Effects of drought stress on physiological and biochemical parameters of *Dahlia pinnata* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2011, 22(3): 651-657.
- [2] 翁白莎,严登华. 变化环境下我国干旱灾害的综合应对 [J]. 中国水利,2010(7):4-7.
Weng B S, Yan D H. Reflections on integrated coping strategies for drought in China in changing environment [J]. China Water Resources, 2010(7): 4-7.
- [3] 朱新强,张新颖,师尚礼,等. 干旱胁迫下 4 个苜蓿品种根系抗旱性的比较 [J]. 甘肃农业大学学报,2012,47(1):103-107.
Zhu X Q, Zhang X Y, Shi S L, et al. Comparison on the root drought resistance of four alfalfa cultivars under drought stress [J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2012, 47(1): 103-107.
- [4] 惠红霞,许 兴,李前荣. 外源甜菜碱对盐胁迫下枸杞光合功能的改善 [J]. 西北植物学报,2003,23(12):2137-2142.
- [5] Hui H X, Xu X, Li Q R. Exogenous betaine improves photosynthesis of *Lycium barbarum* under salt stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2003, 23(12): 2137-2142.
- [6] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought - from genes to the whole plant [J]. Functional Plant Biology, 2003, 30(3): 239-264.
- [7] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Plant Biology, 1982, 33(33): 317-345.
- [8] 贺 维,胡庭兴,王 锐,等. 施肥对桉楠幼苗光合生理及生长特性的影响 [J]. 西北植物学报,2014,34(6):1187-1197.
He W, Hu T X, Wang R, et al. Effect of fertilization on photosynthetic physiology and growth characteristics of *Phoebe zhennan* seedlings [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(6): 1187-1197.
- [9] 范剑明,谢金兰. 楠木栽培技术 [J]. 广东林业科技,2007,23(6):94-96.
Fan J M, Xie J L. Study on the cultivation technology of *Phoebe bournei* [J]. Guangdong Forestry Science and Technology, 2007, 23(6): 94-96.
- [10] 张 炜,何兴炳,唐森强,等. 四川桉楠生长特性与分布 [J]. 林业科技开发,2012,26(5):38-41.
Zhang W, He X B, Tang S Q, et al. Study on the growth characteristics and distribution of *Phoebe zhennan* in Sichuan [J]. China Forestry Science and Technology, 2012, 26(5): 38-41.
- [11] 曾 武,程建勤. 桉楠种子育苗技术 [J]. 热带林业,2015,43(1):16-17.
Zeng W, Cheng J Q. Technology of grow seeding in seeds of *Phoebe zhennan* [J]. Tropical Forestry, 2015, 43(1): 16-17.
- [12] 曾广腾,丁伟林,董南松,等. 桉楠轻基质网袋育苗试验及苗木生长节律研究 [J]. 江西林业科技,2014(4):30-31.
Zeng G T, Ding W L, Dong N S, et al. Study on seedling experiment using non-woven fabric container and growth rhythm of *Phoebe zhennan* [J]. Jiangxi Forestry Science and Technology, 2014(4): 30-31.
- [13] 王 琦,李因刚,柳新红,等. 湖北恩施桉楠林群落组成与结构 [J]. 林业科学研究,2013,26(1):21-28.
Wang Q, Li Y G, Liu X H, et al. Community composition and structure of *Phoebe zhennan* forest in Enshi, Hubei province [J]. Forest Research, 2013, 26(1): 21-28.
- [14] 蔡春轶,黄建辉. 四川都江堰地区桉楠林、杉木林和常绿阔叶林土壤 N 库的季节变化 [J]. 生态学报,2006,26(8):2540-2548.
- [15] Cai C Y, Huang J H. Seasonal dynamics of soil N pools under *Phoebe zhennan*, *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) and evergreen broad-leaved forests in Dujiangyan Region, Sichuan, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(8): 2540-2548.
- [16] Gindaba J, Rozanov A, Negash L. Response of seedlings of two *Eucalyptus* and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress [J]. Forest Ecology & Management, 2004, 201(1): 119-129.
- [17] 熊庆娥. 植物生理学实验教程 [M]. 成都:四川科学技术出版社,2004.

- 社,2003.
- Xiong Q E. Plant physiology experiment course [M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Publishing House, 2003.
- [16] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- Ye Z P. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂ [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(6): 727-740.
- [17] Hsiao T C. Plant responses to water stress [J]. Annual Review of Plant Physiology, 2003, 24(3): 519-570.
- [18] 李合生. 现代植物生理学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2002.
- Li H S. Modern plant physiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2002.
- [19] 曹 昀, 王国祥, 张 聘. 干旱对芦苇幼苗生长和叶绿素荧光的影响 [J]. 干旱区地理, 2008, 31(6): 862-869.
- Cao Y, Wang G X, Zhang D. Effects of drought stress on the growth and chlorophyll fluorescence of reed seedlings [J]. Arid Land Geography, 2008, 31(6): 862-869.
- [20] 曹 昀, 王国祥. 土壤水分含量对菖蒲 (*Acorus calamus*) 萌发及幼苗生长发育的影响 [J]. 生态学报, 2007, 27(5): 1748-1755.
- Cao Y, Wang G X. Effects of soil water content on germination and seedlings growth of sweetflag [J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(5): 1748-1755.
- [21] 刘长利, 王文全, 崔俊茹, 等. 干旱胁迫对甘草光合特性与生物量分配的影响 [J]. 中国沙漠, 2006, 26(1): 142-145.
- Liu C L, Wang W Q, Cui J R, et al. Effects of drought stress on photosynthesis characteristics and biomass allocation of *Glycyrrhiza uralensis* [J]. Journal of Desert Research, 2006, 26(1): 142-145.
- [22] 李吉跃, 朱 妍. 干旱胁迫对北京城市绿化树种耗水特性的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(增刊): 32-37.
- Li J Y, Zhu Y. Effect of drought stress on the characteristics of water consumption of greening tree species in Beijing [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2006, 28(S): 32-37.
- [23] 宋丽华, 高 彬. 持续干旱胁迫对中宁枸杞水分生理的影响 [J]. 西北林学院学报, 2010, 25(3): 15-19.
- Song L H, Gao B. Effect of drought stress on water physiology in *Lycium barbarum* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2010, 25(3): 15-19.
- [24] 孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂, 等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(8): 989-999.
- Sun X L, Xu Y F, Ma L Y, et al. A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(8): 989-999.
- [25] 赵 兰, 邢新婷, 江泽慧, 等. 4 种地被观赏竹的抗旱性研究 [J]. 林业科学研究, 2010, 23(2): 221-226.
- Zhao L, Xing X T, Jiang Z H, et al. Study on the drought resistance of four dwarf ornamental bamboos [J]. Forest Research, 2010, 23(2): 221-226.
- [26] 吴婧舒, 周广柱, 周金峰. 运用生理生化指标对平榛抗旱性的综合评价 [J]. 湖北农业科学, 2010, 49(1): 56-59.
- Wu J S, Zhou G Z, Zhou J F. Comprehensive evaluation of drought resistance in *Corylus heterophylla* with physiological and biochemical indices [J]. Hubei Agricultural Sciences, 2010, 49(1): 56-59.
- [27] 胡 义, 胡庭兴, 胡红玲, 等. 干旱胁迫对香樟幼树生长及光合特性的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2014, 20(4): 675-682.
- Hu Y, Hu T X, Hu H L, et al. Effects of drought stress on growth and photosynthetic characteristics of *Cinnamomum camphora* saplings [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2014, 20(4): 675-682.
- [28] 陈 洪. 木麻黄抗旱生理生化部分特性的研究 [J]. 福建农业学报, 2000, 15(1): 48-54.
- Chen H. Studies on the part physiological and chemical characters of drought tolerance in *Casuarina equisetifolia* [J]. Fujian Journal of Agricultural Sciences, 2000, 15(1): 48-54.
- [29] 张明生, 谈 锋. 水分胁迫下甘薯叶绿素 a/b 比值的变化及其与抗旱性的关系 [J]. 种子, 2001(4): 23-25.
- Zhang M S, Tan F. Relationship between ratio of chlorophyll a and b under water stress and drought resistance of different sweet potato varieties [J]. Seed, 2001(4): 23-25.
- [30] 鲍思伟, 谈 锋, 廖志华. 蚕豆 (*Vicia faba* L.) 对不同水分胁迫的光合适应性研究 [J]. 西南师范大学学报 (自然科学版), 2001, 26(4): 448-451.
- Bao S W, Tan F, Liao Z H. Studies on the photosynthetic adaptability of *Vicia faba* L. to water stress [J]. Journal of Southwest China Normal University, 2001, 26(4): 448-451.
- [31] 付士磊, 周永斌, 何兴元, 等. 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响 [J]. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2016-2019.
- Fu S L, Zhou Y B, He X Y, et al. Effects of drought stress on photosynthesis physiology of *Populus pseudo-simonii* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(11): 2016-2019.
- [32] 张利刚, 曾凡江, 刘 波, 等. 塔克拉玛干沙漠南缘 3 种果树幼苗光合及抗逆性研究 [J]. 西北植物学报, 2011, 31(10): 2027-2034.
- Zhang L G, Zeng F J, Liu B, et al. Photosynthetic and physiological characteristics of three fruit trees in the southern fringe of Taklamakan desert [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2011, 31(10): 2027-2034.
- [33] 张淑勇, 周泽福, 夏江宝, 等. 不同土壤水分条件下小叶扶芳藤叶片光合作用对光的响应 [J]. 西北植物学报, 2007, 27(12): 2514-2521.
- Zhang S Y, Zhou Z F, Xia J B, et al. The responses of *Euonymus fortunei* var. *radicans* Sieb. leaf photosynthesis to light in different soil moisture [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2007, 27(12): 2514-2521.

of *Bambusa pervariabilis*×*Dendrocalamopsis grandis* varieties [J]. Forest Pathology,2014,44(2):96-106.

[22] Chen L, Yang X, Raza W, et al. Solid-state fermentation of agro-industrial wastes to produce bioorganic fertilizer for the biocontrol of *Fusarium* wilt of cucumber in continuously cropped soil [J]. Bioresource Technology, 2011, 102 (4): 3900-3910.

[23] 肖荣凤,郑梅霞,刘 波,等. 利用响应面法优化非致病性尖孢镰刀菌 FJAT-9290 固体发酵培养基 [J]. 中国生物防治学报,2017,33(2):258-265.

Xiao R F, Zheng M X, Liu B, et al. Optimization of solid-state fermentation culture for biocontrol agent non-pathogenic *Fusarium oxysporum* FJAT-9290 by response surface methodology [J]. Chinese Journal of Biological Control, 2017, 33(2): 258-265.

[24] 曹可可, 刘 宁, 马双新, 等. 大斑刚毛座腔菌高产漆酶条件的响应面优化及酶学特性 [J]. 中国农业科学, 2015, 48(11): 2165-2175.

Cao K K, Liu N, Ma S X, et al. Optimization of fermentation condition for laccase production by *Setosphaeria turcica* using the response surface methodology and the enzymatic characters [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48 (11): 2165-2175.

[25] 刘京兰,蔡勋超,薛雅蓉,等. 生防解淀粉芽孢杆菌 CC09 合成 iturin A 条件的响应面优化 [J]. 中国生物防治学报,2016,32(2):235-243.

Liu J N, Cai X C, Xue Y R, et al. Optimization of iturin A synthesis by *Bacillus amyloliquefaciens* CC09 using response surface technique [J]. Chinese Journal of Biological Control, 2016, 32(2): 235-243.

[26] 王丹琪,叶素丹,陈 春. 新型旋风分离器高效分离多株生防真菌分生孢子 [J]. 中国生物防治学报,2013,29(1):61-67.

Wang D Q, Ye S D, Chen C. A novel cyclone separator for conidial powder of several fungal biocontrol agents [J]. Chinese Journal of Biological Control, 2013, 29(1): 61-67.

[27] 张宗耀,梁关海,梁 蕾,等. 培养基及培养条件对冬虫夏草菌固体发酵产分生孢子的影响 [J]. 菌物学报,2016,35(4):440-449.

Zhang Z Y, Liang G H, Liang L, et al. Effects of medium and environmental conditions on the sporulation of *Ophiocordyceps sinensis* in solid fermentation [J]. Mycosystema, 2016, 35(4): 440-449.

(上接第 87 页)

[34] 孙存华,李 扬,杜 伟,等. 干旱胁迫下藜的光合特性研究 [J]. 植物研究,2007,27(6):715-720.

Sun C H, Li Y, Du W, et al. Photosynthetic characteristics of *Chenopodium album* L. grew under drought-stress condition [J]. Bulletin of Botanical Research, 2007, 27(6): 715-720.

[35] 赵秀莲,夏新莉,尹伟伦,等. 不同苗龄沙地柏抗旱生理特性比较研究 [J]. 西北植物学报,2013,33(12):2513-2520.

Zhao X L, Xia X L, Yin W L, et al. Age-based variation of several drought-resistance physiological characteristics for *Juniperus sabina* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2013, 33(12): 2513-2520.

[36] 胡文海,胡雪华,曾建军,等. 干旱胁迫对 2 个辣椒品种光合特性的影响 [J]. 华中农业大学学报,2008,27(6):776-781.

Hu W H, Hu X H, Zeng J J, et al. Effects of drought on photosynthetic characteristics in two pepper cultivars [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2008, 27(6): 776-781.

[37] 柯世省,金则新. 干旱胁迫和复水对夏蜡梅幼苗光合生理特性的影响 [J]. 植物营养与肥料学报,2007,13(6):1166-1172.

Ke S X, Jin Z X. Effect of drought stress and water recovering on physiological characteristics of *Sinocalycanthus chinensis* seedlings [J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2007, 13 (6): 1166-1172.