

文章编号:1001-1498(2014)01-0092-07

## 干旱胁迫下 5 种幼苗光合特性的研究

韩 博<sup>1,2</sup>, 李志勇<sup>2</sup>, 郭 浩<sup>3</sup>, 张俊佩<sup>1\*</sup>

(1. 林木遗传育种国家重点实验室, 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;  
2. 河南科技大学农学院, 河南 洛阳 471000; 3. 中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091)

**摘要:**以该区年龄相同的 5 种主要植被恢复树种车桑子、滇柏、侧柏、花椒和香樟幼苗为研究对象, 通过盆栽控水试验, 测算其在不同水分梯度下的叶绿素相对含量、净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度以及水分利用效率等生理生态指标, 系统比较各参数的适应性变化及其差异性分析, 结果表明: (1) 随着干旱胁迫的加剧, 5 种幼苗叶片叶绿素相对含量呈现不同的变化趋势, 车桑子逐渐降低, 侧柏和滇柏先降后升, 花椒和香樟先升后降; (2) 各光合生理生态参数也呈现不同的变化规律: 随干旱胁迫的加剧, 净光合速率、蒸腾速率、气孔导度均逐渐降低, 且在中度和重度干旱胁迫时极显著降低, 其中在重度干旱胁迫时, 侧柏的净光合速率最低比对照下降了 100.5%, 下降幅度最大; 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度在轻度干旱胁迫时下降, 中度和重度干旱胁迫时上升; 水分利用效率在轻度和中度干旱胁迫时增加, 重度干旱胁迫时下降, 其中香樟的水分利用效率在重度干旱胁迫时仍是对照的 1.05 倍; (3) 综合分析各项生理生态参数, 5 种幼苗均能耐受一定程度的干旱胁迫, 但香樟的控水耐旱能力明显高于其它 4 种树种, 更能适应石漠化地区的生态环境。

**关键词:**石漠化; 幼苗; 干旱胁迫; 光合特性

**中图分类号:**S722.3 **文献标识码:**A

## Studies on Seedling Photosynthetic Characteristics of Five Tree Species under Drought Stress

HAN Bo<sup>1,2</sup>, LI Zhi-yong<sup>2</sup>, GUO Hao<sup>3</sup>, ZHANG Jun-pei<sup>1</sup>

(1. State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 2. Agricultural School, He'nan University of Science and Technology, Luoyang 471000, He'nan, China; 3. Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

**Abstract:** In order to provide theoretical basis for vegetation restoration in rocky desertification district, the seedlings of 5 tree species, *Dodonaea viscosa* (Linn.) Jacq., *Fokienia hodginsii* (Dunn) Henry et Thomas, *Platycladus orientalis* (Linn.) Franco, *Zanthoxylum bungeanum* Maxim, and *Cinnamomum camphora* L. with same age in the district were used as study objects, through potted water control experiments, to measure and calculate the chlorophyll content, net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, water use efficiency, and some other physiological and ecological index, and the adaptabilities and differences among the 5 tree species under different moisture gradients were compared. The results are as follows. (1) With the increasing drought stress, the chlorophyll content of 5 tree species changed in different levels, *D. viscosa* showed a trend of gradually reducing, *P. orientalis* and *F. hodginsii* showed a trend of decrease and then increase, while *Z. bungeanum* and *C. camphora* showed a trend of increase and then decrease; (2) The physiological and ecological

收稿日期: 2013-03-26

基金项目: 欧洲地中海地区荒漠化监测和评估系统引进(编号:2012-4-77)

作者简介: 韩 博(1986—), 女, 河南洛阳人, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态方面的研究. E-mail: hanbo1027@126.com

\* 通讯作者: 农学博士, 副研究员, 主要从事林木生理生态方面的研究. E-mail: zhangjunpei@aliyun.com

parameters expressed different variation; the net photosynthetic rate, transpiration rate, and stomatal conductance showed decreasing trends, and under moderate and severe drought stress, they reduced significantly, the net photosynthetic rate of *P. orientalis* decreased by 100.5%, which was the sharpest decline under severe drought stress; the intercellular CO<sub>2</sub> concentration dropped under mild drought stress, while increased under moderate and severe drought stress; the water use efficiency increased under mild and moderate drought stress, but decreased under severe drought stress; the water use efficiency of *C. camphora* decreased under severe drought, but still 1.05 times that of the contrast. (3) Based on a comprehensive analysis of the physiological and ecological indexes, it showed that all the seedlings could tolerate a certain degree of drought stress, belonging to the stronger drought-resistant ability trees, but the water control drought tolerance ability of *C. camphora* was higher than that of the other 4 species and is more capable to adapt to environment of rocky desertification district.

**Key words:** rocky desertification; seedlings; drought stress; photosynthetic characteristics

石漠化指在脆弱的喀斯特生态环境下,由于人类不合理的活动,造成植被破坏,使土壤严重流失,岩石出现大面积的裸露,土地丧失生产能力,地表出现类似荒漠景观的土地退化现象<sup>[1-3]</sup>。我国南方地区石漠化主要分布在以云贵高原为中心的贵州、云南和广西3个省区,其中,贵州是石漠化最为严重的省份<sup>[4]</sup>。近年来,石漠化的总体增长速度虽然明显下降,但仍然表现出缓慢增长的趋势<sup>[5]</sup>。石漠化已经成为贵州乃至整个西南喀斯特地区生态建设与可持续发展的主要障碍,并引起国内外的广泛关注,解决石漠化的途径之一就是植被恢复,而土壤干旱又是限制植被恢复的主要原因。因此,开展造林树种幼苗耐旱性研究,客观评价其生理生态特性,选择适合石漠化地区生长的树种,对贵州石漠化的防治具有重要的理论意义和实际价值。

水分是植物体的重要组成部分,它几乎参与了植物所有的生理生化过程<sup>[6]</sup>。植物的光合作用与其生存环境密切相关,研究植物光合生理特征是揭示植物对不同生存环境适应性机制的有效途径<sup>[7]</sup>。植物在干旱胁迫状态下光合速率会随之降低,降低的幅度取决于干旱胁迫的程度以及植物耐干旱能力的强弱<sup>[8-9]</sup>。干旱胁迫对植物光合作用的影响是一个复杂的过程,它不仅影响光合器官的形态结构<sup>[10]</sup>,同时还会影响光合作用的生理、生化等过程<sup>[11]</sup>。

本研究根据石漠化地区出现的阶段性不连续干旱的气候特征,进行盆栽控水试验,选取石漠化地区5种主要造林树种车桑子(*Dodonaea viscosa* (Linn.) Jacq.)、滇柏(*Fokienia hodginsii* (Dunn) Henry et Thomas)、侧柏(*Platycladus orientalis* (Linn.) Franco)、花椒(*Zanthoxylum bungeanum* Maxim)和香樟(*Cinnamomum camphora* L.)幼苗为研究对象,研究

其在干旱环境条件下的光合生理生态特性,为石漠化地区的植被恢复提供科学的理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验区基本情况

试验在贵阳市贵州省林科院苗圃(106°07'~107°17'E, 26°11'~26°55'N)进行,地处黔中山原丘陵中部,长江与珠江分水岭地带,总地势西南高、东北低。奇特的喀斯特地貌大量分布,既有高原山地和丘陵,又有盆地和河谷、台地,海拔最高1762 m,最低506 m,市区平均海拔1071 m。

贵阳市处于费德尔环流圈,常年受西风带控制,属于亚热带湿润温和型气候,年平均气温为15.3℃,年极端最高气温为35.1℃,年极端最低气温为-7.3℃,7月下旬最热,温度平均为23.7℃,1月上旬最冷,平均气温为4.6℃。

### 1.2 试验材料

试验树种为当地的主要植被恢复树种,有滇柏、花椒、香樟、车桑子和侧柏,均选取生长状态一致的2年生健康播种幼苗,于2010年1月分别定植在塑料盆中,每种树种40盆,正常供水管理3个月。盆植幼苗的基质是去除腐殖质的表层20~30 cm的黄褐土,pH值7.5;塑料盆的直径为25 cm,深度为30 cm。试验材料生长情况见表1。

表1 供试树种幼苗的生长情况

树种	年龄/a	地茎/mm	树高/cm	东西冠幅/cm	南北冠幅/cm
车桑子	2	5.5	70	32	38
滇柏	2	7.8	72	30	30
侧柏	2	11.0	87	27	26
花椒	2	8.0	86	39	38
香樟	2	8.5	79	53	55

### 1.3 试验设计

2010年7月下旬,将5种树种的健康盆栽幼苗各取40盆,连续7d充足供水后,用塑料袋罩住,以防止试验过程中水分从土壤表面蒸发,避免外界任何水分进入盆栽土壤。通过控水和树体叶表面的蒸腾作用,逐步形成盆栽土壤不同的水分梯度,即相对含水量分别是田间最大持水量的70%~80%(对照)、60%~70%(轻度干旱胁迫)、50%~60%(中度干旱胁迫)和35%~45%(重度干旱胁迫),每梯度10盆,使其土壤实际相对含水量满足实验要求。

### 1.4 测定项目与方法

用叶绿素仪测定各树种在不同梯度下的叶绿素( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ )相对含量。用Li-6400光合仪测定植物的各项光合指标,在测定过程中选择2种光源:一是自然光,用透明叶室,测定各树种在不同梯度下的净

光合速率( $P_n, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率( $T_r, \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s, \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )以及胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i, \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ),计算水分利用效率( $WUE, \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ),每梯度各项指标在测定时,通过光合仪进行设定测量,使不同梯度之间测定的环境因子保持一致;测量时的光照为( $1\,000 \pm 20$ ) $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,温度为( $30 \pm 1$ ) $^{\circ}\text{C}$ ,相对湿度为( $50 \pm 5$ )%;二是自动光源(为红光),测定幼苗在正常供水条件下的光响应曲线,测量的数据经过光合小助手(Photosyn Assistant 1.1)拟合可得到以下参数:表观量子效率( $a, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、最大净光合速率( $P_{n_{\max}}, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、暗呼吸速率( $R_d, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、光补偿点( $L_{cp}, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )和光饱和点( $L_{sp}, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。光合小助手采用的是非直角双曲线模型,其拟合方程为:

$$P_n = \frac{a \cdot PAR + P_{n_{\max}} - \sqrt{(a \cdot PAR + P_{n_{\max}})^2 - 4\theta \cdot a \cdot PAR \cdot P_{n_{\max}}}}{2\theta} - R_d$$

式中: $\theta$ 为光合曲线的曲率,取值为(0,1); $PAR$ 为光合有效辐射。

研究表明,光合小助手无法准确拟合植物光合作用的光饱和点<sup>[12-13]</sup>,本研究根据5种幼苗的光响应曲线走势进行确定。

选择适宜的典型晴天7月29日—7月31日、8月3日—8月5日、8月17日—8月19日和9月1日—9月15日,分别测定各项生理指标。每天上午10:00和下午15:00利用自然光各测定1次,2次数据取平均值。

### 1.5 数据处理

采用Excel 2003软件处理各项数据并绘制相关图表,用DPS7.05进行方差分析、Tukey法检验和多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 各树种幼苗正常供水时充足光合生产能力的比较

实测的光响应曲线(图1A)显示:在正常供水条件下,车桑子、滇柏、侧柏、花椒和香樟的叶片净光合速率均随 $PAR$ 的增强而升高,5种幼苗光响应曲线的饱和峰值以滇柏为最高,达到 $16.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,花椒最低,为 $8.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;5种幼苗在 $PAR < 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,均呈现相对较高的蒸腾速率,且随 $PAR$ 的增强而升高,5种幼苗的蒸

腾速率以滇柏最高,达到 $2.19 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,香樟的最低,仅为 $1.56 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (图1B);随 $PAR$ 的增强,5种幼苗的水分利用效率均急剧升高又缓慢降低,其中,车桑子的最高,达到 $9.237 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,侧柏最低(图1C)。

表2显示:光合小助手对5种幼苗光响应曲线拟合方程的拟合系数均大于0.98,说明非直角双曲线模型可以较准确地拟合5种幼苗的叶片光合光响应变化规律。该方程所得参数能够了解各树种正常供水条件下的光能利用能力,掌握其光合生理特性,当出现干旱胁迫影响时,可根据这些参数为该地区植物的适应性评价以及合理配置提供理论依据<sup>[14-15]</sup>。表2表明:侧柏的暗呼吸速率最高,达 $2.09 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,花椒最低,仅为 $0.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;滇柏的表观量子效率最高,达 $0.604 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,车桑子最低,仅为 $0.067 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;5种树种最大净光合速率排序为:滇柏>花椒>车桑子>侧柏>香樟,滇柏最高为 $16.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;侧柏的光补偿点最高,达 $31.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,香樟最低,仅为 $3.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;滇柏和侧柏的光饱和点最高,均达 $2\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,香樟最低,仅为 $1\,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,说明香樟的光合利用能力最弱。

## 2.2 各树种幼苗叶片叶绿素相对含量对干旱胁迫的响应

干旱胁迫条件下,植物体叶绿素相对含量的变化不仅能反映植物在逆境胁迫下同化物质的能力,还可以指示出植物对干旱胁迫的敏感性<sup>[16]</sup>。表 3 表明:在正常供水条件下,花椒叶片叶绿素相对含量最高,达到 39.100 mg · g,侧柏最低,只有 3.467 mg · g。随着干旱胁迫的加剧,车桑子叶片叶绿素相对含量呈逐渐降低的趋势,在轻度和中度干旱胁迫时,叶绿素相对含量分别是对照的 79% 和 72%,在重度干旱胁迫时最低,仅为对照的 50%,均与对照的差异极显著( $P < 0.01$ );滇柏和侧柏叶片叶绿素相对含量呈先降后升的趋势,在轻度和中度干旱胁迫时,滇柏叶绿素相对含量分别为对照的 71% 和 73%,在重度干旱胁迫时达到最高,为对照的 1.07 倍,均与对照的差异极显著( $P < 0.01$ );花椒和香樟叶片叶绿素相对含量呈先升后降的趋势,在轻度和中度干旱胁迫时,花椒叶片叶绿素相对含量为对照的 1.08、1.10 倍,与对照的差异不显著( $P > 0.05$ ),在重度干旱胁迫时最低,仅为对照的 0.83 倍,与对照的差异极显著( $P < 0.01$ );香樟叶片叶绿素相对含量为对照的 1.04、1.07、0.98 倍,与对照的差异不显著( $P > 0.05$ )。

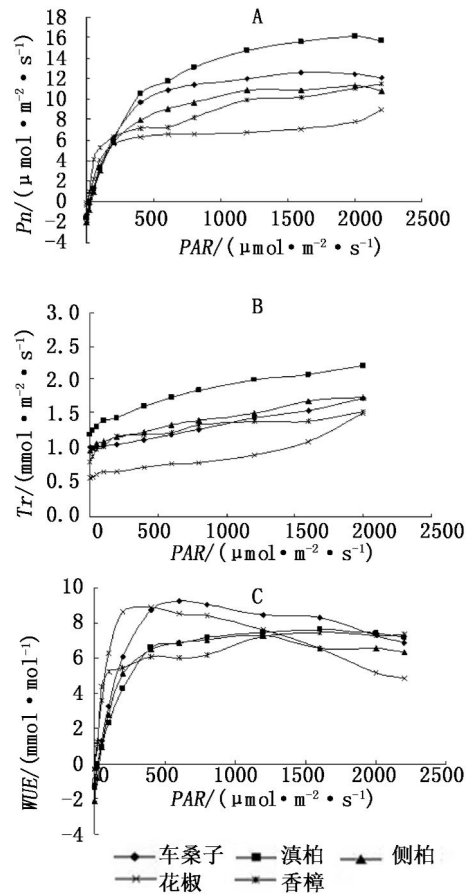


图 1 正常供水时各树种幼苗的净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的光响应曲线

表 2 各树种幼苗叶片光合光响应曲线参数

树种	暗呼吸速率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	表观量子效率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	最大净光合速率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	光补偿点/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	光饱和点/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	拟合系数
车桑子	1.40	0.067	12.4	22.6	1 601	0.999
滇柏	1.42	0.604	16.1	25.1	2 000	0.999
侧柏	2.09	0.078	11.1	31.3	2 000	0.999
花椒	0.45	0.102	12.5	4.7	1 201	0.987
香樟	0.56	0.174	6.7	3.5	1 200	0.993

注:正常供水条件下各树种幼苗叶片光合光响应曲线参数作为分析不同干旱胁迫下相应参数的基础。

表 3 不同程度干旱胁迫对各树种幼苗叶片叶绿素相对含量的影响

树种	叶绿素相对含量/(mg · g)			
	对照	轻度胁迫	中度胁迫	重度胁迫
车桑子	26.100 ± 0.445aA	20.623 ± 0.390bB	18.833 ± 0.443cC	13.033 ± 0.288dD
滇柏	3.800 ± 0.117aA	2.683 ± 0.051bB	2.767 ± 0.150bB	4.067 ± 0.064cC
侧柏	3.467 ± 0.536aA	2.537 ± 0.618aA	3.000 ± 0.417aA	4.300 ± 0.908aA
花椒	39.100 ± 1.773aAB	42.117 ± 1.590aA	43.067 ± 2.340aA	32.383 ± 1.622bB
香樟	15.567 ± 0.417aA	16.167 ± 0.485aA	16.600 ± 0.461aA	15.300 ± 0.891aA

注:同行内不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ ),不同大写字母表示差异极显著( $P < 0.01$ )。

## 2.3 各树种幼苗光合参数对干旱胁迫的响应

2.3.1 各树种幼苗净光合速率的变化 表 4 表明:在正常供水条件下,车桑子的净光合速率最高,达到

15.311  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,滇柏最低,只有 8.319  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。随着干旱胁迫程度的加剧,车桑子、滇柏、侧柏、花椒和香樟的净光合速率呈现逐渐下降的趋势,由于树种的不同,净光合速率随干旱胁迫

迫加剧的下降幅度也不同。

在轻度干旱胁迫时,车桑子、滇柏和侧柏的净光合速率与对照的差异均不显著( $P > 0.05$ ),只比对照分别下降了2.848%、3.642%和4.69%;花椒在轻度干旱胁迫时净光合速率下降了12.712%,与对照差异显著( $P < 0.05$ );香樟在轻度干旱胁迫时净光合速率比对照下降了52.736%,与对照的差异极

显著( $P < 0.01$ );在重度干旱胁迫时,侧柏的净光合速率最低并且出现了负值,为 $-0.038 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,比对照下降了100.5%,下降幅度最大;而车桑子、滇柏、花椒和香樟的净光合速率( $P_n$ )分别比对照下降了98.9%、99.9%、93.3%和94.0%。5种树种的净光合速率在中度和重度干旱胁迫时均与对照的差异极显著( $P < 0.01$ )。

表4 不同程度干旱胁迫对各树种幼苗光合参数的影响

光合参数	树种	处理			
		对照	轻度胁迫	中度胁迫	重度胁迫
净光合速率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	车桑子	15.311 ± 0.307aA	14.875 ± 0.253aA	0.920 ± 0.018bB	0.168 ± 0.006bB
	滇柏	8.319 ± 0.203aA	8.016 ± 0.200aA	3.130 ± 0.142bB	0.005 ± 0.000cC
	侧柏	8.537 ± 0.206aA	8.136 ± 0.093aA	0.105 ± 0.001bB	-0.038 ± 0.001bB
	花椒	11.328 ± 0.068aA	9.888 ± 0.211bA	2.050 ± 0.063cB	0.764 ± 0.015cB
	香樟	8.499 ± 0.207aA	4.017 ± 0.181bB	1.696 ± 0.089cC	0.507 ± 0.044cC
蒸腾速率/ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	车桑子	8.791 ± 0.209aA	5.359 ± 0.185bB	0.298 ± 0.003cC	0.198 ± 0.002cC
	滇柏	3.412 ± 0.113aA	3.239 ± 0.100aA	1.227 ± 0.009bB	0.162 ± 0.001cC
	侧柏	5.942 ± 0.029aA	4.046 ± 0.081bB	0.405 ± 0.012cC	0.085 ± 0.001cC
	花椒	6.780 ± 0.192aA	3.807 ± 0.180bB	1.001 ± 0.030cC	0.491 ± 0.004cC
	香樟	3.976 ± 0.181aA	1.460 ± 0.074bB	0.630 ± 0.008cBC	0.103 ± 0.001cC
气孔导度/ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	车桑子	0.304 ± 0.011aA	0.263 ± 0.014aAB	0.010 ± 0.001bB	0.006 ± 0.000bB
	滇柏	0.084 ± 0.006aA	0.115 ± 0.005bB	0.041 ± 0.004cC	0.004 ± 0.000dD
	侧柏	0.179 ± 0.007aA	0.139 ± 0.003bA	0.009 ± 0.001cB	0.003 ± 0.000cB
	花椒	0.177 ± 0.010aA	0.133 ± 0.006bB	0.024 ± 0.003cC	0.019 ± 0.002cC
	香樟	0.098 ± 0.006aA	0.044 ± 0.004bAB	0.018 ± 0.002bcB	0.002 ± 0.000cB
胞间 CO <sub>2</sub> 浓度/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	车桑子	239.389 ± 1.139aA	235.000 ± 0.889aA	331.111 ± 3.083bB	309.167 ± 2.937cB
	滇柏	222.684 ± 4.408aA	221.639 ± 3.436aA	226.611 ± 3.222aA	420.000 ± 5.442bB
	侧柏	259.167 ± 1.194aA	241.475 ± 1.172aA	328.708 ± 3.025bB	369.556 ± 3.746cC
	花椒	225.889 ± 4.339abA	211.320 ± 3.464bA	232.125 ± 1.055aA	296.267 ± 4.441cB
	香樟	194.778 ± 1.061aA	173.907 ± 1.019aA	210.533 ± 3.450aA	202.791 ± 2.107aA
水分利用效率/ ( $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	车桑子	1.742 ± 0.030aA	2.995 ± 0.045aA	1.811 ± 0.016aA	0.848 ± 0.009aA
	滇柏	2.439 ± 0.170aA	2.484 ± 0.025aA	2.551 ± 0.017aA	0.031 ± 0.003bB
	侧柏	1.437 ± 0.028aA	1.991 ± 0.035aA	0.258 ± 0.007bB	-0.447 ± 0.006cB
	花椒	1.671 ± 0.129aA	2.597 ± 0.068bB	2.048 ± 0.139cC	1.555 ± 0.046dD
	香樟	2.138 ± 0.010aA	2.809 ± 0.106aA	2.692 ± 0.279aA	2.251 ± 0.221aA

注:同行内不同小写字母表示差异显著( $P < 0.05$ ),不同大写字母表示差异极显著( $P < 0.01$ )。

2.3.2 各树种幼苗蒸腾速率的变化 表4表明:在正常供水条件下,车桑子的蒸腾速率最高,达到 $8.791 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,滇柏最低,只有 $3.412 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。随着干旱胁迫程度的加剧,车桑子、滇柏、侧柏、花椒和香樟的蒸腾速率呈现逐渐下降的趋势,说明各树种幼苗在干旱胁迫下通过降低蒸腾速率以保持更多的水分,达到耐旱的目的。

在轻度干旱胁迫时,车桑子、侧柏、花椒和香樟的蒸腾速率与对照的差异极显著( $P < 0.01$ ),分别比对照下降了39.040%、31.909%、43.850%和63.280%;滇柏在轻度干旱胁迫时蒸腾速率仅下降了5.070%,与对照的差异不显著( $P > 0.05$ );在重度干旱胁迫时,车桑子、滇柏、侧柏、花椒和香樟的蒸腾速率分别比对照下

降了97.7%、95.3%、98.6%、92.8%和97.4%,侧柏的下降幅度最大。5种树种的蒸腾速率在中度和重度干旱胁迫时均与对照的差异极显著( $P < 0.01$ )。

2.3.3 各树种幼苗气孔导度的变化 表4表明:在正常供水条件下,车桑子的气孔导度最高,达到 $0.304 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,滇柏最低,只有 $0.084 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。随着干旱胁迫程度的加剧,车桑子、滇柏、侧柏、花椒和香樟的气孔导度呈现逐渐下降的趋势。由于树种的不同,气孔导度随干旱胁迫加剧的下降幅度也不同。

在轻度干旱胁迫时,滇柏和花椒的气孔导度与对照的差异极显著( $P < 0.01$ ),滇柏的气孔导度比对照上升了36.905%,说明滇柏的气孔导度对干旱胁迫

非常敏感,花椒比对照下降了24.859%;在轻度干旱胁迫时,侧柏和香樟的气孔导度分别比对照下降了22.346%和55.102%,与对照的差异显著( $P < 0.05$ );车桑子在轻度干旱胁迫时气孔导度下降了13.487%,与对照的差异不显著( $P > 0.05$ );在重度干旱胁迫时,车桑子、滇柏、侧柏、花椒和香樟的气孔导度分别比对照下降了98.0%、95.2%、98.3%、89.3%和97.9%,侧柏的下降幅度最大。5种树种幼苗的气孔导度在中度和重度干旱胁迫时均与对照的差异极显著( $P < 0.01$ )。

2.3.4 各树种幼苗胞间  $\text{CO}_2$  浓度的变化 表4表明:在正常供水条件下,侧柏的胞间  $\text{CO}_2$  浓度最高,达到了  $259.167 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,香樟最低,只有  $194.778 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。随着干旱胁迫程度的加剧,车桑子、滇柏、侧柏、花椒和香樟的胞间  $\text{CO}_2$  浓度呈现先下降后上升的趋势,在轻度干旱胁迫时下降,中度和重度干旱胁迫时有所上升。

在轻度干旱胁迫时,车桑子和侧柏的胞间  $\text{CO}_2$  浓度与对照的差异不显著( $P > 0.05$ ),在中度和重度干旱胁迫时与对照的差异极显著( $P < 0.01$ ),分别为对照的1.38、1.26倍,1.29、1.43倍。滇柏和花椒在轻度和中度干旱胁迫时胞间  $\text{CO}_2$  浓度与对照的差异不显著( $P > 0.05$ ),在重度干旱胁迫时与对照的差异极显著( $P < 0.01$ ),分别为对照的1.89、1.31倍。香樟在受到干旱胁迫时胞间  $\text{CO}_2$  浓度与对照的差异不显著( $P > 0.05$ ),说明香樟的胞间  $\text{CO}_2$  浓度受干旱胁迫的影响较小。

2.3.5 各树种幼苗水分利用效率的变化 表4表明:在正常供水条件下,滇柏的水分利用效率最高,达到  $2.439 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,侧柏最低,只有  $1.437 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。随着干旱胁迫程度的加剧,车桑子、滇柏、侧柏、花椒和香樟的水分利用效率呈现先增加后降低的趋势,在轻度和中度干旱胁迫时增加,重度干旱胁迫时有所下降,其中香樟的水分利用效率在重度干旱时虽然有所下降,但仍是对照的1.05倍,说明香樟具有较强的维持细胞膨压的能力和较高的耐旱性。

由表4可知:在轻度、中度和重度干旱胁迫时,花椒的水分利用效率分别为对照的1.55、1.23、0.93倍,与对照的差异极显著( $P < 0.01$ ),侧柏的水分利用效率在轻度胁迫时与对照的差异不显著( $P > 0.05$ ),中度和重度干旱胁迫时分别为对照的0.18、-0.31倍,与对照的差异极显著( $P < 0.01$ );滇柏的水分利用效率在轻度和中度干旱胁迫时与对照的差

异不显著( $P > 0.05$ ),重度干旱胁迫时为对照的0.01倍,与对照的差异极显著( $P < 0.01$ );车桑子和香樟在受干旱胁迫时水分利用效率与对照的差异不显著( $P > 0.05$ )。

### 3 讨论与结论

光是植物光合作用能量的唯一来源<sup>[17-18]</sup>,不同植物光响应曲线的特征参数有明显差异。本研究中,滇柏、花椒和香樟的表观量子效率较高,侧柏和车桑子较低。蹇洪英等<sup>[19]</sup>的研究认为,植物叶片表观量子效率反映了其对光能的利用情况,尤其是对弱光的利用能力。由此可知:前3种树种对弱光的利用效率相对较高,而侧柏和车桑子较低。在一定环境条件下,叶片的最大净光合速率表示叶片具有最大光合能力<sup>[20]</sup>。5种幼苗的叶片最大净光合速率排序为:滇柏 > 花椒 > 车桑子 > 侧柏 > 香樟,说明滇柏、花椒、车桑子和侧柏具有较高的光合利用能力。光饱和点是反映植物对光适应性的有效指标,它的高低决定树种利用强光的能力,一般来说光饱和点高的树种喜光,利用强光的能力好,受到强光刺激时不宜发生光抑制。研究表明:滇柏、侧柏和车桑子为高光饱和点树种,其光饱和点大于  $1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,为喜光树种,光合能力强;其次是花椒和香樟的光饱和点分别为  $1201 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和  $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,光合能力较强。

干旱胁迫对各树种幼苗叶片叶绿素相对含量的影响较大。随着干旱胁迫的加剧,5种幼苗叶片的叶绿素相对含量呈现不同情况的变化,车桑子叶片叶绿素相对含量呈逐渐降低的趋势,说明车桑子叶绿素受干旱伤害较大;侧柏和滇柏叶片叶绿素相对含量呈先降后升的趋势,这与初江涛等<sup>[21]</sup>的研究结果相一致,说明侧柏和滇柏较能适应干旱的环境;花椒和香樟叶片叶绿素相对含量呈先升后降的趋势。田知海等<sup>[22]</sup>的研究认为,适宜的干旱能刺激叶绿素的合成,但重度干旱时,由于胁迫对叶绿素造成了破坏,使叶绿素相对含量出现了降低。本试验中,花椒和香樟叶片叶绿素相对含量呈先升后降的趋势验证了这一结果。

光合作用是植物体内非常重要的代谢过程,植物通过光合作用为生长提供同化物和能量。许多研究表明,植物在干旱胁迫状态下光合速率会随之降低,降低的幅度取决于干旱胁迫的程度和植物的耐旱能力<sup>[8-9]</sup>。本研究中,5种幼苗的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均呈现逐渐降低的趋势,不同树种下降

幅度不同,且在中度和重度干旱胁迫时各树种幼苗叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均与对照存在极显著差异。在重度胁迫下,净光合速率的下降幅度从大到小依次为:侧柏>滇柏>车桑子>香樟>花椒,侧柏的净光合速率在重度干旱胁迫时出现负值,说明此时呼吸速率大于净光合速率;蒸腾速率的下降幅度从大到小依次为:侧柏>车桑子>香樟>滇柏>花椒;气孔导度的下降幅度从快到慢依次为:侧柏>车桑子>香樟>滇柏>花椒。

从植物本身来说,光合作用的限制因素大致可分为气孔因素和非气孔因素,谢深喜等<sup>[23]</sup>研究认为,干旱胁迫下柑橘光合速率下降是气孔限制和非气孔限制双重作用的结果。从本试验中各树种幼苗叶片净光合速率和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度变化的分析结果可知:在轻度干旱胁迫下,净光合速率降低的同时,气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度也随之下下降,说明此时净光合速率的下降主要受气孔限制;随着胁迫程度的进一步加剧,气孔导度下降,而胞间 CO<sub>2</sub> 浓度开始上升,说明重度干旱胁迫时净光合速率的下降主要受非气孔限制<sup>[24-25]</sup>。

水分利用效率指植物消耗单位水量产生出的同化量,是评价植物对环境适应的综合性生理生态指标,也是确定植物体生长发育所需水分供应的重要指标之一<sup>[20,26]</sup>。本研究中,车桑子、滇柏、花椒和香樟的水分利用效率呈现先增加后降低的趋势,在轻度和中度干旱胁迫时增加,重度干旱胁迫时有所下降,说明适度的干旱有利于水分利用效率的提高。其中香樟的水分利用效率在重度干旱时虽然有所下降,但仍是对照的 1.05 倍,表明香樟具有较强的维持细胞膨压的能力和较高的耐旱性,而其它 4 种树种维持细胞膨压的能力和耐旱性相对较弱。

综合分析各项生理生态指标,车桑子、滇柏、侧柏、花椒和香樟均能耐受一定程度的水分亏缺,属于耐旱能力较强的树种,其中香樟的水分利用效率在重度干旱时虽然有所下降,但仍高于对照,说明香樟的控水耐旱能力高于其它 4 种树种,更能适应石漠化地区的环境。因此,该研究结果对石漠化地区的植被恢复和人工造林具有一定的实践指导意义。

#### 参考文献:

[1] 张殿发,王世杰,周德全. 贵州省喀斯特地区土地石漠化的内动力作用机制[J]. 水土保持通报,2001,21(4):1-5  
[2] 王德炉,朱守谦,黄宝龙. 贵州喀斯特石漠化类型及程度评价[J]. 生态学报,2005a,25(5):1057-1063

[3] 张俊佩,张建国,段爱国,等. 中国西南喀斯特地区石漠化治理[J]. 林业科学,2008,44(7):84-89  
[4] 陈奇伟,熊康宁,蓝安军. 基于“3s”的贵州喀斯特石漠化现状及变化趋势分析[J]. 中国岩溶,2007,26(1):37-42  
[5] 熊康宁,盈斌,罗娅,等. 喀斯特石漠化的演变趋势与综合治理[J]. 世界林业研究,2009(特刊),22:18-23  
[6] Ingram J, Bartels D. The molecular basis of dehydration tolerance in plant [J]. Rev Plant Physiol Plant Mol Biol,1996,47:377-403  
[7] 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,2003,3(12):2137-2142  
[8] 韩建秋. 水分胁迫对白三叶光合特性的影响[J]. 上海应用技术学院学报:自然科学版,2009,9(2):106-120  
[9] 王强,陈存根,钱红格,等. 水分胁迫对 6 种苗木光合生理特性的影响[J]. 水土保持通报,2009,29(2):144-149  
[10] 谢深喜,张秋明,熊兴耀,等. 水分胁迫对柑橘叶片和根系细胞超微结构的影响[J]. 湖南农业大学学报:自然科学版,2008,34(2):168-172  
[11] 周利,谢深喜,吴曼颖,等. 水分胁迫下柑橘生理生化指标的变化[J]. 江西农业学报,2009,21(6):48-51  
[12] 叶子飘,康华靖,陶月良,等. 以“光合小助手”计算光和参数的一些问题[J]. 植物生理学通讯,2010,46(1):67-70  
[13] Posada J M, Lechowicz M J, Kitajima K. Optimal photosynthetic use of light by tropical tree crowns achieved by adjustment of individual leaf angles and nitrogen content [J]. Annales Botanici Fennici, 2009,103(5):795-805  
[14] 张俊佩. 贵州石漠化地区主要造林树种耐旱特性及适应性评价[D]. 北京:中国林业科学研究院,2009  
[15] 段爱国,张建国,何彩云,等. 干热河谷主要植被恢复树种干旱季光合光响应生理参数[J]. 林业科学,2010,46(3):68-73  
[16] 姜卫兵,高光林,俞开锦,等. 水分胁迫对果树光合作用及同化代谢的影响研究进展[J]. 果树学报,2002,19(6):416-420  
[17] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出版社,2002  
[18] 蒋高明. 植物生理生态学[M]. 北京:高等教育出版社,2004  
[19] 蹇洪英,邹寿青. 地毯草的光合特性研究[J]. 广西植物,2003,23(2):181-184  
[20] 陆佩玲,罗毅,刘建栋,等. 华北地区冬小麦光合作用的光响应曲线的特征参数[J]. 应用气象学报,2000,11(2):236-241  
[21] 初江涛,王进鑫,邹鹏,等. 干旱和铅胁迫对生长初期的国槐和侧柏叶绿素的影响[J]. 西北林业学院学报,2012,27(4):19-23  
[22] 田知海,陈励虹,刘东玉. 干旱胁迫下苜蓿菜光合性能及水分利用效率研究[J]. 衡水学院学报,2010,12(1):85-88  
[23] 谢深喜,刘强,熊兴耀,等. 水分胁迫对柑橘光合特性的影响[J]. 湖南农业大学学报,2010,36(6):653-657  
[24] 王玉珏,付秋实,郑禾,等. 干旱胁迫对黄瓜幼苗生长、光合生理及气孔特征的影响[J]. 中国农业大学学报,2010,15(5):12-18  
[25] 张仁和,郑友军,马国胜,等. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响[J]. 生态学报,2011,31(5):1303-1311  
[26] Surabhi G K K, Reddy R, Singh S K. Photosynthesis, fluorescence, shoot biomass and seed weight responses of three cow pea cultivars with contrasting sensitivity to UV-B radiation [J]. Environmental and Experimental Botany,2009,66:160-171