

干旱和复水对崖柏光合特性及水分利用效率的影响

金江群^{1,2}, 郭泉水^{2*}, 朱莉^{2,3}, 许格希^{2,4}, 刘建锋⁵, 裴顺祥⁶

(1. 重庆市药物种植研究所, 重庆 408435; 2. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091; 3. 河南科技大学农学院, 河南洛阳 471003; 4. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 5. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091; 6. 中国林业科学研究院华北林业实验中心, 北京 102300)

摘要: 以4年生崖柏(*Thuja sutchuenensis* Franch.)盆栽实生苗为材料, 试验干旱和复水对崖柏光合特性及水分利用效率的影响。结果显示, 在自然干旱处理过程中, 叶片相对含水量(LRWC)在土壤相对含水量(SRWC)降至30%之后开始出现下降; 净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间CO₂浓度(C_i)、光饱和点(LSP)和最大光合速率(P_{max})随着土壤可利用水分的减少而逐渐降低; 而表观量子效率(Q)、表观量子需要量($1/Q$)及光补偿点(LCP)未发生明显变化; 水分利用效率(WUE)则随着SRWC的下降而逐渐提高。在停止浇水50 d后(SRWC下降约95%), 叶片萎蔫, 净光合速率接近零, 复水后3 d, 净光合速率(P_n)恢复至对照的88.59%, WUE降至对照的88.63%。通过干旱-复水一系列生理指标的变化分析认为, 崖柏为干旱避免型植物。

关键词: 光合特性; 复水; 崖柏; 干旱胁迫; 水分利用效率

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2012)06-0599-12

Photosynthetic Characteristics and Water Use Efficiency of *Thuja sutchuenensis* Franch. During Water Stress and Recovery

JIN Jiang-Qun^{1,2}, GUO Quan-Shui^{2*}, ZHU Li^{2,3}, XU Ge-Xi^{2,4}, LIU Jian-Feng⁵, PEI Shun-Xiang⁶

(1. Institute of Chongqing Medical Plant Cultivation, Chongqing 408435, China; 2. Research Institute of Forest Ecology and Protection, CAF, Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 3. College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China; 4. Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 5. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry/Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, SFA, Beijing 100091, China; 6. Experimental Centre of Forestry in North China, Chinese Academy of Forestry, Beijing 102300, China)

Abstract: Photosynthetic characteristics and water use efficiency (WUE) were monitored in four year old seedlings of *Thuja sutchuenensis* Franch. during drought stress and recovery. Results showed that leaf relative water content (LRWC) decreased after soil relative water content (SRWC) fell below 30% under water stress. Net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), intercellular CO₂ concentration (C_i), light saturation point (LSP) and the maximum photosynthetic rate (P_{max}) decreased along with available water reduction, while apparent quantum yield (Q), apparent quantum requirement ($1/Q$), and light compensation point (LCP) remained. The WUE gradually increased as SRWC fell. P_n reached zero due to leaf wilting after 50 days drought stress (SRWC decreased about 95%). After three days of rewatering, P_n recovered to 88.59% of the control levels and WUE reduced to 88.63% that of the control levels. Through the analysis of physical signs above, we concluded that *Thuja sutchuenensis* Franch. is a drought-avoiding plant.

收稿日期: 2012-05-02, 修回日期: 2012-10-16。

基金项目: 国家林业局野生动植物保护专项[珍稀濒危物种崖柏野外救护与人工繁育(优化项目)(1691000401), 大巴山国家级自然保护区管理局“崖柏救护繁育研究”(2008-1)]; 中央公益性科研院所专项基金(RIF2010-15)。

作者简介: 金江群(1986-), 女, 重庆人, 硕士研究生, 主要从事崖柏无性繁殖及抗性生理研究(E-mail: tiamojq@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: guoqs@caf.ac.cn)。

Key words: Photosynthetic characteristics; Recovery; *Thuja sutchuenensis*; Drought stress; Water use efficiency

干旱是限制植物生长最主要、也是最常见的非生物胁迫,同时,还严重影响植物的分布范围^[1]。植物在长期进化过程中,已演化出不同的生理机制来适应其分布区的环境条件(主要是水热条件)。此前,关于植物如何应对干旱胁迫,已在个体水平、细胞水平、分子水平等方面开展过广泛且深入的研究。干旱对植物生理的影响主要表现在:水分亏缺会影响植物的捕光系统、电子传递、还原型辅酶Ⅱ(NADPH)及三磷酸腺苷(ATP)合成、叶绿体内的碳还原及碳同化作用等光合生理过程,以及气孔运动、渗透调节、激素合成、抗氧化系统等生理活动^[2-8]。但这些受干旱胁迫影响的生理过程并非同时改变的,例如,植物抗氧化系统对水分亏缺等非生物胁迫反应敏感,光合系统和电子传递受影响则相对较小^[3,9,10],而植物在干旱胁迫条件下叶绿素含量的变化则根据物种的不同和胁迫程度的不同而不同^[2]。

光合作用作为植物生长最重要的生理过程之一,对干旱胁迫非常敏感^[11],当土壤供水不足时,植物通过降低气孔导度(G_s),控制气体交换及调节光化学过程等生理活动降低光合速率(P_n)来减少自身对水分的需求^[3,12],从而增强对干旱的适应。在轻度和中度水分胁迫条件下, P_n 的降低主要由气孔关闭限制气体交换所引起^[13],而严重的干旱胁迫则会破坏叶绿体内的光合器^[14], P_n 会受到气孔和非气孔限制因素的双重影响。

气孔是植物与外界环境之间进行水、气体交换的主要通道,气孔运动直接影响蒸腾速率(T_r),并通过限制气体交换来影响 P_n 。在干旱条件下,植物通过关闭气孔,减少蒸腾来避免水分过量消耗,同时也降低了 P_n ^[1]。 P_n 与 T_r 的比值为植物的水分利用效率(WUE),在一定程度上可反映植物的耗水性和对干旱的适应性,提高 WUE 是植物适应水分亏缺的一种响应机制。通过对这些参数的测定、比较和分析,不仅可以探寻植物应答干旱胁迫的机制,而且可以对植物抗旱能力大小做出判断。

崖柏(*Thuja sutchuenensis* Franch.)为柏科崖柏属(*Thuja* L.)常绿乔木,是仅分布于我国重庆市

大巴山东南部城口和开县山区的狭域特有种,1892年首次发现于城口,在宣布灭绝后于1999年被重新发现,并被世界自然保护联盟(IUCN)评定为极度濒危物种^[15]。在其“灭绝”的100多年间,有关崖柏的研究几近空白。被重新发现后,有学者曾做过一些种群生态学^[16,17]、群落生态学^[18-21]、遗传多样性^[22,23]、苗木的光合特性^[24]、遮荫对光合特性及叶绿素荧光的影响^[25]等方面的研究。作者对崖柏生境调查发现,崖柏野生种群多分布在陡峭山坡或悬崖峭壁之上,其分布地段的母岩多为石灰岩,缝隙多,水分渗透性强,土壤瘠薄,保水性能差,因此,干旱胁迫可能会时常伴随着崖柏的生长发育过程。深入探索崖柏的抗旱特性,对于崖柏的栽培与管理以及迁地保护的选种选择都具有重要的理论和实践意义,但迄今未见崖柏对干旱适应特性的研究报道。为此,我们以盆栽4年生崖柏实生苗为研究对象,对干旱胁迫和复水处理后的崖柏叶片相对含水量($LRWC$)、 P_n 、胞间二氧化碳浓度(C_i)、 G_s 、 T_r 等生理指标进行测定和分析,以期揭示崖柏幼苗对干旱胁迫的响应特征和适应机制,为崖柏的栽培与管理及迁地保护提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 实验地概况

试验在中国林业科学研究院半开放式温室进行。温室顶部设有天窗,下雨时关闭,其他时间全部开放,以保证空气流通;温室透光良好,6~9月份晴天上午9:00~11:00室内有效光辐射(PAR)达 $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度约 $380\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$;有风扇、湿帘和遮阳网等控湿控温设施,日平均温度在 25°C ~ 31°C 左右。

1.2 植物材料和干旱处理

植物材料为生长健壮、长势一致的4年生崖柏(*Thuja sutchuenensis* Franch.)实生苗,培育容器为塑料花盆(口径24 cm,高18 cm,容积5 L),每盆栽植1株。基质为泥炭土、珍珠岩(2:1)混合物,土壤饱和含水量约 $2.07\ \text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,每盆装土约 $0.80\pm 0.05\ \text{kg}$ 。

试验设置两组处理: 一组为对照(CK), 每隔10 d 浇一次透水; 另一组在试验开始后则停止浇水, 进行自然干旱(WS)。试验时间为2011年7月18日至9月13日, 为保证同一干旱时间段下测定的各重复处理间干旱程度的一致性, 试验开始前, 对两组处理同时灌水3次(每10 d 一次), 第2次灌水后, 用塑料袋套住花盆以减少土壤水分过量蒸发, 连续7 d 采用称重法测定植株耗水量, 根据称重结果, 将耗水量相近(每日耗水量相差5 g 以内)的3棵幼苗编为一个小组, 作相同时间的干旱处理, 即为每个干旱时间下的3次重复, 每处理各选取30株。第3次灌水后次日(7月18日), 开始测定各项生理指标, 每10 d 一次。当模拟自然渐进干旱处理组的叶片萎蔫, 净光合值接近零时进行复水(RW)处理, 并在复水后第1、2、3、7 d 进行数据采集。

1.3 测定内容与方法

1.3.1 土壤相对含水量及叶片相对含水量

用烘干法测定土壤相对含水量($SRWC$)。测定时取表层以下8~12 cm 处的土壤5 g 左右, 准确称重(记为原土重)后, 于105℃下烘干至恒重(记为烘干土重)。根据已测得的土壤饱和含水量计算 $SRWC$, 每处理测定3次重复。土壤饱和含水量的测定方法: 用与栽植苗木同样的花盆装土约0.80 ± 0.05 kg, 充分浇水后用塑料膜覆盖土表, 防止蒸发, 放置在苗床上控水24 h 后, 取5 g 左右土壤准确称重(记为饱和土重), 105℃烘干至恒重(记为烘干重)。每处理重复测定3次后取平均值。

土壤饱和含水量 = (饱和土重 - 烘干重) / 烘干重;

$SRWC = \{[(原土重 - 烘干土重) / 烘干土重] / 土壤饱和含水量\} \times 100\%$ 。

叶片相对含水量($LRWC$)采用烘干法测定^[1]。于每次数据采集日下午6点, 剪取测定植株当年生叶片进行 $LRWC$ 测定, 剪下的叶片立即称重(记为鲜叶重), 称重后的叶片放入三角瓶中, 加入蒸馏水, 密封后静置24 h, 使叶片充分吸水(期间晃动三角瓶几次, 使叶片充分浸入水中), 取出叶片后, 用滤纸吸干表面水分并称重(记为饱和鲜叶重)。称重后将叶片放入烘箱中, 105℃杀青15 min, 75℃烘

干至恒重(记为干叶重)。每处理测定3个重复后取平均值。计算公式如下:

$LRWC = [(鲜叶重 - 干叶重) / 饱和鲜叶重] \times 100\%$ 。

1.3.2 光合-光响应曲线

用Li-6400 便携式光合作用系统(Li-6400, Lincoln, USA)测定叶片光合-光响应曲线, 采用开放式气路, 环境二氧化碳浓度约为380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 空气流速设为500 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, 使用6400-02 LED 红蓝光源。测定前, 叶片在1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下诱导30 min, 测定时依次设定光强为2000、1800、1500、1200、1000、800、600、400、200、100、80、50、20 和0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 每一光强下停留200 s。每种处理测定3株, 每株选取植株中部不带嫩芽的当年生叶片, 每株测定3片。测定时间为10:00~17:00。测定光响应曲线时, 同时记录 G_s 、 C_i 、 T_r 等指标。测定后剪取测定叶片, 用WinFOLIA 叶面积测量系统(Regent Instruments Inc, Quebec, Canada)测定叶面积。

1.3.3 光合参数

根据测得的光合-光响应曲线, 用Farquhar 生化模型进行响应曲线拟合^[3,26], 得到表观量子效率(Q)、最大光合速率($P_{\max}$)、暗呼吸速率(R_d), 并根据0~200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下光合速率的直线变化, 计算光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)^[3]。Farquhar 模型表达式为:

$$P_n = \frac{\Phi I + P_{\max} - [(\Phi I + P_{\max})^2 - 4K\Phi I P_{\max}]^{1/2}}{2K} - R_d。$$

式中, P_n 为净光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), $P_{\max}$ 为最大净光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), Φ 为光响应曲线的初始斜率, 即表观光合量子效率(Q); I 为光合有效辐射($PAR, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), K 为曲角, 用于描述光响应曲线的弯曲程度; R_d 为暗呼吸速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.3.4 气体交换特征

测定光响应曲线时, 同时记录各光强下的 G_s ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), C_i ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.3.5 水分利用效率

根据测光合光响应曲线时记录的各光强下的

P_n 及 T_r 计算水分利用效率 (WUE), 即: $WUE = P_n / T_r$ 。式中, P_n 为净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 T_r 为蒸腾速率 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.3.6 相对比率

取 P_n 、 C_i 、 G_s 、 T_r 等指标在 1000~2000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下的平均值, 视为其 P_n 、 C_i 、 G_s 、 T_r 值, 取各重复的平均值作为该处理的相应值, 将干旱组与对照组相比后得到某干旱处理时间下各项指标的相对变化, 记为相对比率 (P_{nr} 、 C_{ir} 、 G_{sr} 、 T_{rr}), 作为评判各指标相对变化的依据。

1.4 数据分析

用 SPSS18.0 和 Excel 软件进行数据分析, 用 Sigmaplot11.0 作图。

2 结果与分析

2.1 土壤相对含水量及叶片相对含水量

停止浇水后, 由于植物蒸腾和土表蒸发大量耗水, $SRWC$ 呈直线下降, 而 $LRWC$ 在停止浇水 30 d (此时 $SRWC$ 为 35% 左右) 以后才开始逐渐下降, 停止浇水 50 d 时, 其叶片萎蔫, 随即进行复水, 复水 1 d 后, $LRWC$ 即恢复到对照水平, 而由于长时间的干旱影响土壤吸水能力, 此时 $SRWC$ 并未达到对照水平 (图 1:A)。 $LRWC$ 与 $SRWC$ 之间有显著的二项式关系 ($R^2 = 0.79$, $p < 0.05$, 图 1:B), 随着 $SRWC$ 的增加, $LRWC$ 逐渐增大, 直到 $SRWC$ 增加至 72.83% 时, 达到最大值。

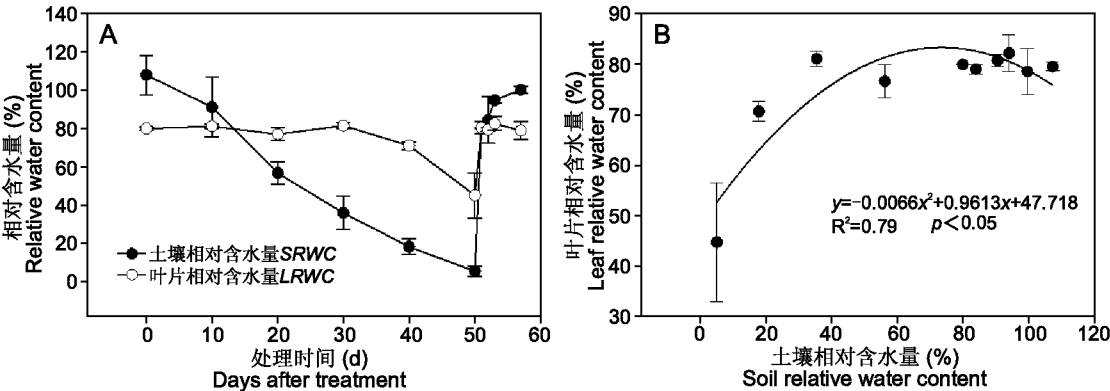
2.2 光响应曲线

无论持续干旱还是复水处理, 崖柏的光响应特征基本相似, 即 P_n 随着 PAR 的升高而增加, 到达 LSP 后逐渐趋于平缓, 并持续维持较高水平 (图 2)。对于干旱处理组的幼苗停止浇水后, P_n 随光强变化的总体趋势未发生改变, 但 P_n 的变化范围及其拐点有所不同, 显示出光强增加对 P_n 的影响作用逐渐在减小, 干旱胁迫下光强已不再是限制净光合速率的主要因素。停止浇水 50 d 时, 叶片发生萎蔫, P_n 接近零。

计算光强 1000~2000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下干旱组与对照组 P_n 的比值得到相对比率 (P_{nr}), 绘制 P_n 在干旱及复水后的变化趋势图 (图 3)。由图 3 可以看出, 停止浇水后 20 d 内, P_n 的下降比较平缓, 20 d 后, 则出现剧烈下降, 复水后前 3 d, P_n 急剧上升, 并恢复至对照组的 88.59%, 复水后 7 d, 恢复至对照组水平的 95.02%。

2.3 光合参数

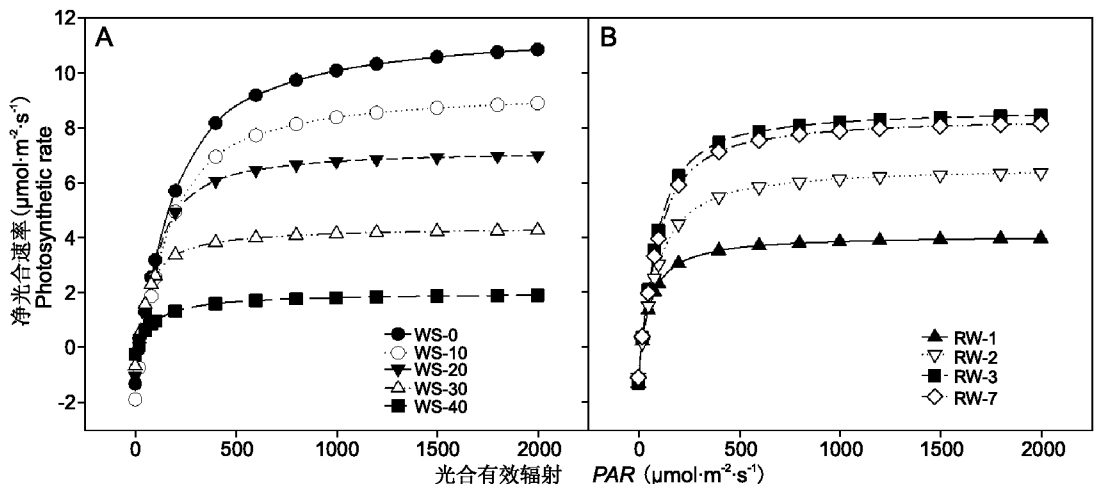
光合作用的一系列参数 P_n/R_d 、 $1/Q$ 、 Q 、 LCP 、 LSP 、 P_{max} 随着干旱与复水处理时间发生明显变化 (图 4)。具体而言, 停止浇水后, P_n/R_d 有一个短暂下降的过程。停水 10 d 时, P_n/R_d 小于对照组水平, 此后逐渐上升, 停水 50 d 时又下降至低于对照组水平, 复水后逐渐上升; $1/Q$ 呈现先上升后下降的趋势。但经过 LSD 多重比较, 发现 $1/Q$ 和 Q 在干旱和复水的各处理间均无显著差异 ($p > 0.05$)。 LCP 在干旱胁迫下没有明显变化, 而 LSP 则在停水



A 为 $SRWC$ 与 $LRWC$ 在干旱和复水处理过程中的变化趋势, B 为 $SRWC$ 与 $LRWC$ 的相关关系。0~50 d 时间段为干旱处理, 50~57 d 时间段为复水处理。
A is variation of $SRWC$ and $LRWC$ during drought stress and rewatering, B is correlativity of $SRWC$ and $LRWC$. Days 0~50 are drought stress and 50~57 are rewatering.

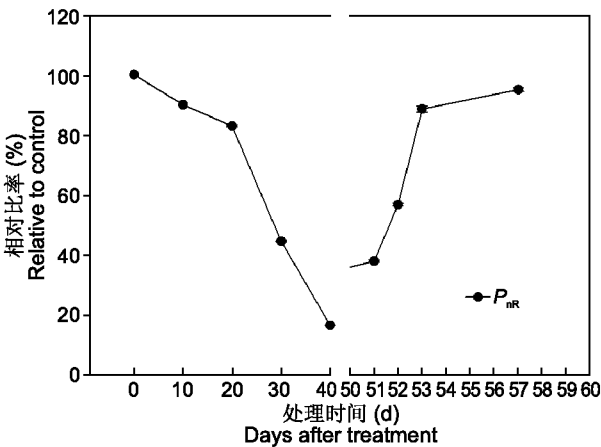
图 1 干旱胁迫及复水后土壤相对含水量及叶片相对含水量的变化

Fig. 1 Variation of $SRWC$ and $LRWC$ during drought stress and rewatering



A 为干旱处理时各处理光合-光响应曲线,B 为复水处理时各处理光合-光响应曲线。
WS-0: 停水 0 d; WS-10: 停水 10 d; WS-20: 停水 20 d; WS-30: 停水 30 d; WS-40: 停水 40 d; RW-1: 复水 1 d; RW-2: 复水 2 d; RW-3: 复水 3 d; RW-7: 复水 7 d。
A is light response curves for different treatments during drought stress,B is light response curves for different treatments during water rewatering.
WS-0: Drought stress for 0 days; WS-10: Drought stress for 10 days; WS-20: Drought stress for 20 days; WS-30: Drought stress for 30 days; WS-40: Drought stress for 40 days; RW-1: Rewatering for 0 days; RW-2: Rewatering for 2 days; RW-3: Rewatering for 3 days; RW-7: Rewatering for 7 days.

图 2 干旱胁迫及复水处理后崖柏光合-光响应曲线
Fig. 2 Light response curves of *Thuja sutchuenensis* during drought stress and rewatering



0~40 d 时间段为干旱处理,50~57 d 时间段为复水处理。
Days 0~40 are drought stress and 50~57 are rewatering.
图 3 干旱及复水处理下净光合速率的变化趋势
Fig. 3 Variation of net photosynthetic rate during drought stress and rewatering

20 d 后出现下降,复水后 3 d 恢复至对照组水平,同样,干旱对 $P_{\max}$ 的影响明显,停止浇水后前 20 d 缓慢下降,此后下降趋势明显。在复水 3 d 时其他指标基本恢复至对照水平,而 $P_{\max}$ 的恢复相对滞后,复水 7 d 之后恢复至对照组水平。

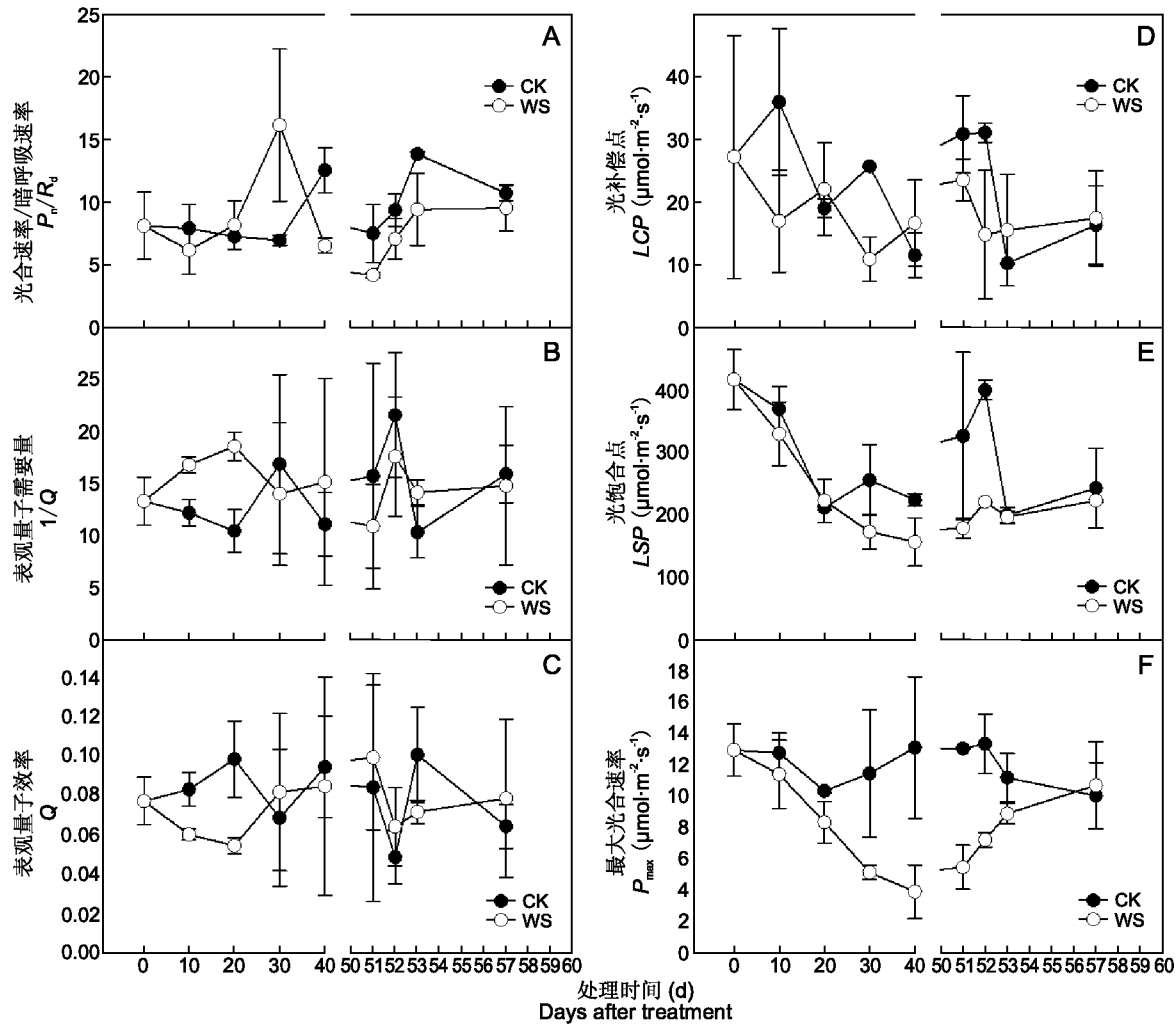
2.4 气体交换特征

从图 5 可以看出,气体交换特征各个指标在

光强大于 $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后变化趋于平缓。各指标处理组与对照组的相对比率随处理时间的变化趋势(图 6)类似于净光合作用相对比率的变化趋势(图 2),但具体而言, C_{ir} 变化幅度最小。

在光响应曲线测定过程中,气孔随着光照减弱而逐渐关闭,即 G_s 随光强减弱而逐渐减小(图 5: A)。崖柏幼苗在停止浇水后,随着光强增大, G_s 能达到的最大值是逐渐降低的,干旱处理前 30 d (SRWC 下降约 65%), G_s 下降 40%,而在停水 30 d 至 40 d 的 10 d 时间内, G_s 下降幅度即达 40%,在停水 40 d 时 (SRWC 下降约 80%), G_s 随光强增加变化很小,趋近于一条平行于 X 轴的直线。复水后 1 d,随着光照的增加 G_s 有一个快速上升的过程,但在光强上升至 $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以后变化趋于平缓,此后几天, G_s 逐渐增大,至复水 7 d 后达到对照组水平。

C_i 随着光照的逐渐增强,先逐渐下降,在饱和点以后则趋于稳定(图 5: B)。停止浇水后前 20 d (SRWC 下降约 44%), C_i 仅下降 6%,之后有一个快速下降的过程,在停水 30 d 时, C_i 降至对照的 75.75%,而此后 C_i 趋于稳定,停水 40 d 时,为对照组的 76.77%(图 6)。另外,停水 30 d 至 40 d 时,



A~F 依次表示 P_n/R_d 、 $1/Q$ 、 Q 、 LCP 、 LSP 及 P_{max} 等 6 个光合参数在停水和复水处理时的变化。
0~40 d 时间段为干旱处理,50~57 d 时间段为复水处理。
A~F are variation of P_n/R_d , $1/Q$, Q , LCP , LSP and P_{max} during drought stress and rewatering.
Days 0–40 are drought stress and 50–57 are rewatering.

图 4 干旱及复水处理对光合参数的影响
Fig. 4 Effect of drought stress and rewatering on photosynthesis parameters

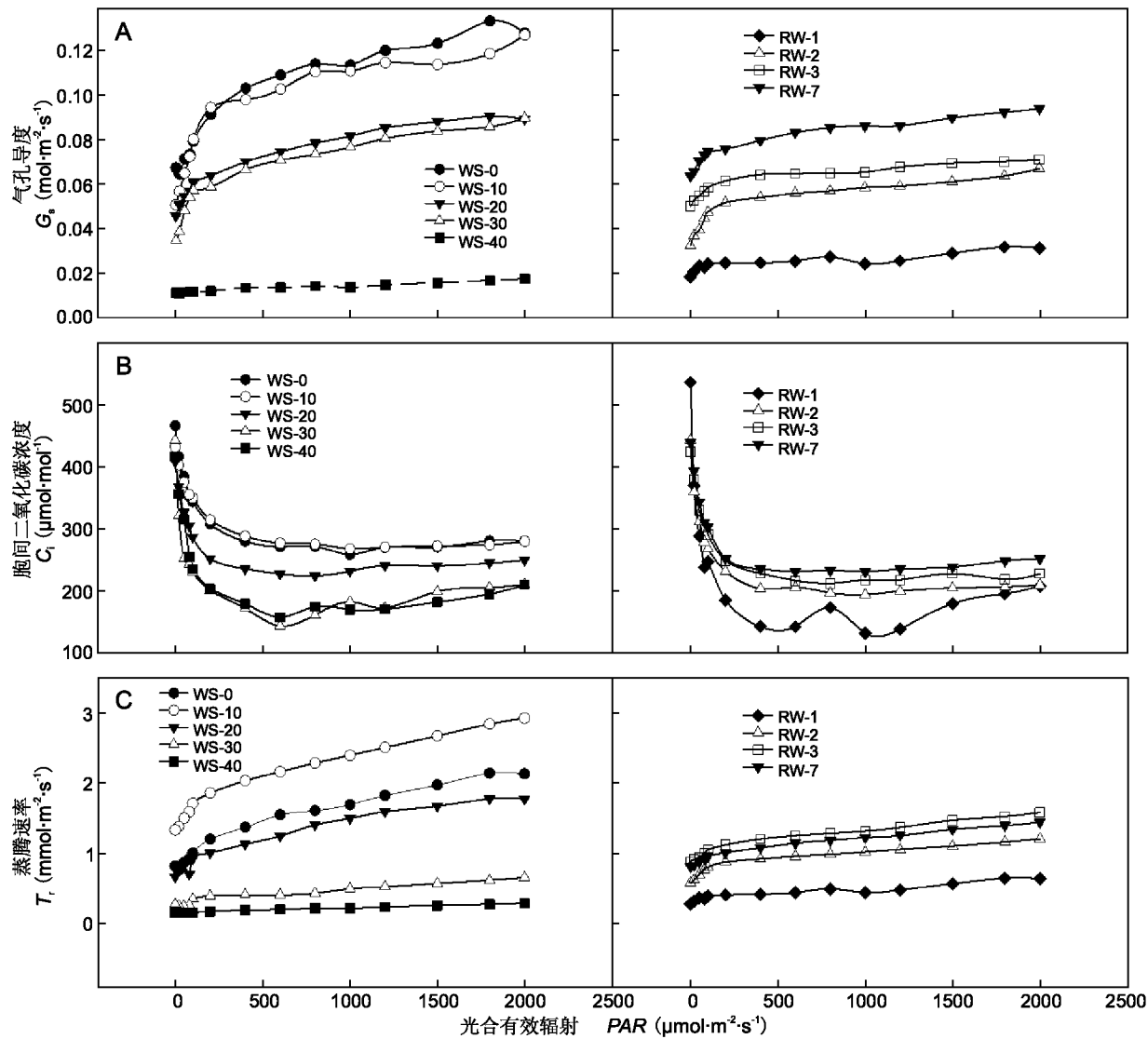
C_i 在光强从 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 降至 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的过程中是先下降后上升的变化过程,而非像前 3 组处理一样保持在一个稳定水平,复水后 1 d, C_i 在光强 $2000 \sim 600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 间仍然先下降后上升,在复水 2 d 以后则趋于平稳,并逐渐恢复至对照水平。

崖柏叶片的蒸腾速率在停水 10 d 后即迅速下降,停水 20 d 与停水 30 d 时 G_s 变化的程度远低于 T_r 变化的程度(图 6),说明土壤相对含水量下降逐渐成为限制 T_r 的主要作用因子,停水 40 d 时, T_r 随

光强的变化几乎趋近于一条平行于 X 轴的直线,此时蒸腾作用处于一个极低的水平(接近 $0 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)(图 5:c)。复水后, T_r 逐步恢复,但至复水后 7 d, T_r 仍然低于对照(为对照的 76.95%,图 6),而此时光合速率等已经恢复至对照组的 95.02%(图 3)。

2.5 水分利用效率

WUE 受 P_n 和 T_r 两方面的影响。 WUE 是随着光强变强呈现一个先上升后下降的趋势(图 7:A),浇水停止后,随着植物水分胁迫的加强,植物的 WUE



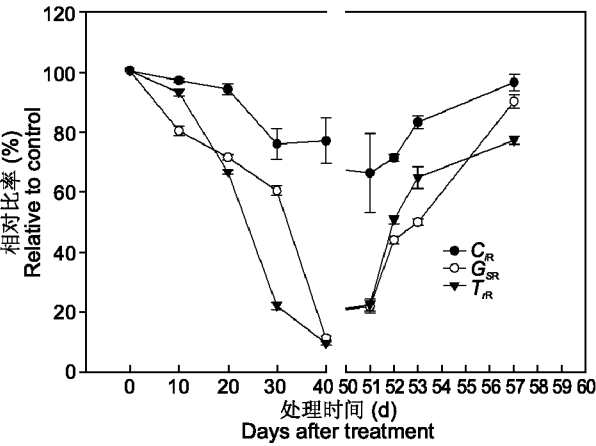
A, B 和 C 分别为 G_s 、 C_i 和 T_r 分别在干旱处理(左)和复水处理(右)下的变化趋势。
WS-0: 停水 0 d; WS-10: 停水 10 d; WS-20: 停水 20 d; WS-30: 停水 30 d; WS-40: 停水 40 d; RW-1: 复水 1 d; RW-2: 复水 2 d; RW-3: 复水 3 d; RW-7: 复水 7 d。
A, B and C is variation of G_s , C_i and T_r during drought stress (left) and rewatering (right) respectively.
WS-0: Drought stress for 0 days; WS-10: Drought stress for 10 days; WS-20: Drought stress for 20 days; WS-30: Drought stress for 30 days; WS-40: Drought stress for 40 days; RW-1: Rewatering for 0 days; RW-2: Rewatering for 2 days; RW-3: Rewatering for 3 days; RW-7: Rewatering for 7 days.

图 5 干旱及复水后,光对叶片蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度的影响
Fig.5 Effect of light intensity on T_r , G_s and C_i during drought stress and rewatering respectively

增加(图7)。停水 10 d 时, WUE 略低于对照组,但此后即逐渐上升至高于对照,随着水分胁迫程度逐渐加剧, WUE 上升,至停水 40 d 时,又有一个小幅下降。 WUE 在复水后呈折线变化,但总体变化趋势是逐渐下降,复水 7 d 时, WUE 下降至对照组的 88.63%(图8)。

3 讨论

本实验用盆栽崖柏 4 年生幼苗为材料进行控水试验,结果表明, $LRWC$ 与 $SRWC$ 间有显著二项式关系(图 1:B),停止浇水后, $SRWC$ 呈直线下降,而 $LRWC$ 的变化却滞后了近 30 d 左右。巴西橡胶树



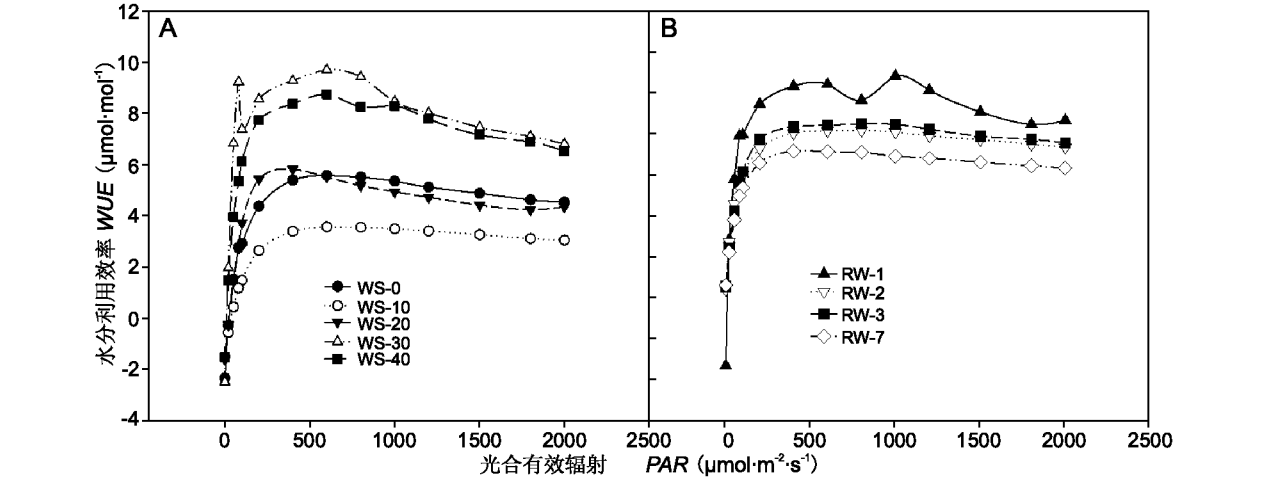
0~40 d 时间段为干旱处理,50~57 d 时间段为复水处理。
 G_{sR} , C_{iR} 和 T_{rR} 分别为 G_s , C_i 和 T_r 的相对比率。
Days 0–40 are drought stress and 50–57 are rewatering.
 G_{sR} , C_{iR} and T_{rR} are the relative to control of G_s , C_i and T_r .

图 6 干旱胁迫及复水后光合参数的变化趋势
Fig. 6 Variation of photosynthesis parameters during drought stress and rewatering

(*Hevea brasiliensis*) 在干旱及复水时 $LRWC$ 的变化趋势与本试验结果相似,即在停止浇水的前期 (17 d 内), $LRWC$ 保持与对照组相当的水平,此后开始下降,复水后 3 d 恢复至对照水平^[1]。这种 $LRWC$ 并未在 $SRWC$ 开始下降时就降低的现象,是因为轻度干旱胁迫下,植物通过调控自身水分吸收

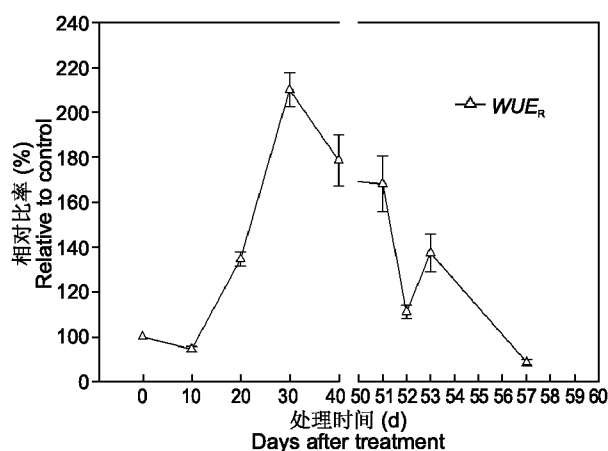
与消耗的平衡来维持 $LRWC$ 的相对稳定,进而限制光合速率和量子效率的下降^[27],但对崖柏 P_n 的测定结果表明, P_n 从停止浇水后即开始呈现逐渐下降的趋势。

停水 10 d 和 20 d 时, P_n 分别为对照的 90.00% 和 82.92%, 而停水 20 d ($SRWC$ 为 56.06%) 以后 P_n 则剧烈下降,到停水 40 d 时, P_n 下降至对照的 16.54% (图 3)。在停止浇水后的前 30 d, G_s 和 C_i 都逐渐下降,且 P_n 与 C_i 的变化趋势在干旱开始 20 d 内基本一致,到停止浇水 30 d 时, P_n 下降的程度远大于 C_i , 停止浇水 40 d 时, P_n 与 G_s 继续下降,而 C_i 无明显变化。根据 Farquhar 等的观点,只有 P_n 和 C_i 变化方向相同,且 G_s 下降,才可认为光合速率的下降主要由气孔因素引起,如果 P_n 和 C_i 变化方向相反,则 P_n 下降归因于叶肉细胞同化能力降低,即非气孔因素引起^[28,29]。由此可以判断,崖柏幼苗在停止浇水 30 d 后才开始出现非气孔限制因素引起的光合作用降低,因为 $LRWC$ 的降低与非气孔限制因素出现在相同的 $SRWC$ 水平下,所以我们认为,崖柏通过维持 $LRWC$ 来限制光合作用降低的主要作用途径是保持叶肉细胞的同化能力,在严重水分胁迫时,叶片相对含水量下降导致



A 为干旱处理时各处理水分利用效率-光响应曲线, B 为复水处理时各处理水分利用效率-光响应曲线。
WS-0: 停水 0 d; WS-10: 停水 10 d; WS-20: 停水 20 d; WS-30: 停水 30 d; WS-40: 停水 40 d; RW-1: 复水 1 d; RW-2: 复水 2 d; RW-3: 复水 3 d; RW-7: 复水 7 d。
A is WUE-light response curves for different treatments during drought stress, B is WUE-light response curves for different treatments during rewatering.
WS-0: Drought stress for 0 days; WS-10: Drought stress for 10 days; WS-20: Drought stress for 20 days; WS-30: Drought stress for 30 days; WS-40: Drought stress for 40 days; RW-1: Rewatering for 0 days; RW-2: Rewatering for 2 days; RW-3: Rewatering for 3 days; RW-7: Rewatering for 7 days.

图 7 干旱及复水后光强对水分利用效率的影响
Fig. 7 Effect of light intensity on WUE under drought stress and rewatering



0~40 d 时间段为干旱处理,50~57 d 时间段为复水处理。
Days 0~40 are drought stress and 50~57 are rewetting.

图8 干旱及复水后水分利用效率的变化趋势

Fig. 8 Variation of WUE under drought stress and rewetting

的光合器的机械损伤等非气孔限制因素对光合的影响开始出现。停水 40 d 时, G_s 的下降并未引起 C_i 降低,可能是由于此时呼吸作用产生的 CO_2 在叶肉细胞间隙累积,从而增加了 C_i 。

随着干旱持续时间的延长, P_n/R_d 有一个先下降后上升的过程,而 P_n/R_d 可以作为植物代谢效率的指标^[30],说明干旱胁迫提高了植物的代谢效率, Q 及 $1/Q$ 没有显著变化, LCP 未受影响,而 LSP 、 P_{max} 降低, Q 为表观量子效率, Q 的倒数即为表观量子需要量 ($1/Q$),是指固定一个二氧化碳分子或释放一个氧气分子所需要的光量子数^[31]。此前 Iacomo 等研究发现, $SRWC$ 从土壤饱和含水量的 26% 降至 7% 时,葡萄 (*Vitis vinifera*) 的 Q 从 0.196 降至 0.181^[32], Mihaela 等在研究干旱对 *Aichryson domesticum*、*Crassula lycopodioides*、*Sedum morganianum*、*Echeveria carnicolo* 等 17 种多肉植物光合特性的影响时发现,在停止浇水后 5~7 周, Q 的变化很小,这是由于多肉植物特化的解剖结构及生理特性(如景天酸代谢途径)保持植物具有适宜含水量进行正常光合作用,是多肉植物适应干旱环境的表现^[33]。而 Delatorre 在研究水分胁迫对塔玛鲁牧豆树 (*Prosopis tamarugo*) 和智利牧豆 (*Prosopis chilensis*) 两个树种光合特性的影响时发现,土壤水势从 -0.3 MPa 降至 -2.5 MPa,并未影响耐干旱的沙漠植物塔玛鲁牧豆树的 Q 及 $1/Q$,但对生长在雨量充沛地区的智利牧豆则产生显著影

响^[3]。干旱对 Q 及 $1/Q$ 的影响受树种、干旱程度等的影响,而耐旱树种由于其对干旱环境的长期适应,其 Q 及 $1/Q$ 受干旱的影响相对较小,所以,崖柏的 Q 及 $1/Q$ 在停止浇水 40 d 内没有显著变化,为崖柏具有较强耐旱的能力提供了有力证据。

气孔关闭是植物应答水分胁迫的一个早期反应,气孔限制则是干旱引起的光合作用下降的主要原因^[27,34-36]。停止浇水后,崖柏叶片的 G_s 逐渐降低,由此引起 C_i 、 T_r 、 P_n 的降低,降低 T_r 是植物应对干旱条件的重要策略,另一方面,气孔关闭又会限制大气中的 CO_2 经气孔进入叶肉细胞,从而降低 C_i 、 P_n ^[37,38]。崖柏叶片 G_s 在停止浇水后即开始持续下降,而复水后迅速上升, $LRWC$ 则在停水 30 d 以后才开始下降,其他一些植物,如柔毛栎 (*Quercus pubescens*)、黄连木 (*Pistacia lentiscus*)、红脂乳香树 (*P. terebinthus*) 也表现为在 $LRWC$ 受影响以前就关闭气孔降低蒸腾^[34]。Yordanov 等认为气孔在 $LRWC$ 下降前关闭,而在水分胁迫解除后迅速打开是植物适应干旱的表现^[27]。

大量蒸腾可以导致保卫细胞失去膨压而关闭气孔,而气孔关闭可以降低蒸腾,恢复保卫细胞膨压,因此气孔关闭和蒸腾作用是一个反馈调节的作用过程。在叶片或根部脱水时,保卫细胞内溶质含量下降至使保卫细胞膨压降低,从而引起气孔关闭,在 $LRWC$ 下降以前,土壤相对含水量的变化由根系化学信号诱导气孔关闭。从崖柏 G_s 和 T_r 的变化趋势来看,在停止浇水 10 d 时,两者下降的程度基本一致,但停止浇水 20 d 至 30 d 时 G_s 下降平缓, T_r 却急速下降,而此时 $LRWC$ 还保持与对照相当的水平,在 G_s 变化不大的情况下,由于土壤可利用水分的减少, T_r 下降程度远大于 G_s ,因此, T_r 不仅受叶片水分状况的影响,更直接的是受土壤水分状况的影响,在土壤水分不足时保持气孔关闭减少水分蒸腾,可以避免脱水伤害^[39]。

WUE 是 P_n 与 T_r 的比值,干旱条件下,气孔关闭降低 T_r 的同时也通过限制 CO_2 交换降低了 P_n ,与此同时,严重干旱引起的氧化损害,光合膜结构的破坏等也降低了光合系统的光合效能。我们的试验表明,在土壤供水不足时,崖柏的 WUE 随着干旱程度的增加而提高(图 7),而停水 30 d 至 40 d 时,

WUE 有一个下降过程,复水后, WUE 则逐渐降低。陈军文等^[1]在试验干旱及复水对巴西橡胶树的影响时发现,其 WUE 表现为在干旱时上升复水后下降,本试验结果与之相似,这种现象可能是由干旱诱导的光合速率下降和气孔关闭不同步引起, WUE 在干旱后提高的现象并不存在于所有植物中,这可能与物种不同或胁迫不同有关。本试验中,在停水 30 d 至 40 d 时,崖柏叶片 G_s 的最大值从 $0.090 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下降至 $0.017 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而此时 WUE 从上升变为下降,有研究表明,干旱胁迫下,在气孔完全关闭或气孔导度降低至一个极值以前,植物 WUE 表现为提高,当降低至极值后, WUE 则开始下降^[40,41]。因此,停水 30 d 时的 G_s 值可以认为是崖柏 WUE 变化趋势改变的 G_s 极值,而此时崖柏光合速率下降约 50%,所以, G_s 为 $0.090 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 可认为是崖柏 P_n 下降 50% 的临界值。植物的 WUE 与其耐旱性相关,耐旱的植物通过蒸发单位水分获得比不耐干旱的植物更多干物质产量(即高的光能利用效率)而达到高效利用土壤水分的目的。

生物有机体对环境的适应,是其生存繁衍的前提,对于不同的环境胁迫,有不同的适应对策,而对于同样的胁迫环境,其适应对策也不尽相同,例如植物对干旱即有多种复杂的适应机制,根据植物适应干旱时生理指标的综合变化,可分为干旱逃避型植物,干旱避免型植物及干旱忍受型植物。干旱逃避是指植物在干旱季节来临前即完成其生活周期,采取这种对策的植物常为短命植物,而干旱避免型植物则是通过限制水分大量消耗和(或)发展出大量的根系避免被干死,干旱忍受型植物是在没有水分供根系吸收的情况下也能生存,多肉植物多为这一类。

对地中海松(*Pinus halepensis*)等干旱避免型植物的光合特性及 WUE 对干旱胁迫的响应研究表明,干旱逃避型植物的气孔对干旱敏感,其气孔在叶片水分状况改变以前即开始关闭,并由此引起光合速率的降低;与此相反,腓尼基桧(*Juniperus phoenicea*)等干旱忍耐型植物的碳同化速率不受干旱引起的气孔关闭的限制。此外,干旱逃避型植物的 WUE 在干旱胁迫下逐渐增大,而 C_i 减少,说明是气孔限制因素导致碳同化速率的降低,相反,在持续干

旱过程中,干旱忍耐型植物的 WUE 下降,而 C_i 上升^[42-44]。本试验中,崖柏的光合特性与 WUE 的变化规律与地中海松等植物相同,属于干旱避免型植物。

参考文献:

- [1] Chen J W, Zhang Q, Li X S, Cao K F. Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery [J]. *Tree Physiol*, 2010, 30(7): 876-885.
- [2] Terzi R, Kadioglu A. Drought stress tolerance and the antioxidant enzyme system in *Ctenanthe setosa* [J]. *Acta Biol Cracov Bot*, 2006, 48(2): 89-96.
- [3] Delatorre J, Pinto M, Cardemil L. Effects of water stress and high temperature on photosynthetic rates of two species of *Prosopis* [J]. *J Photoch Photobio B*, 2008, 92(2): 67-76.
- [4] Ladjal M, Epron D, Ducrey M. Effects of drought preconditioning on thermotolerance of photosystem II and susceptibility of photosynthesis to heat stress in cedar seedlings [J]. *Tree Physiol*, 2000, 20(18): 1235-1241.
- [5] Tezara W, Mitchell V, Driscoll S. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP [J]. *Nature*, 1999, 401: 914-917.
- [6] Kaufmann M R. Stomatal response of Engelmann spruce to humidity, light, and water stress¹ regenerated trees growing in contrasting environments on the X-C [J]. *Plant Physiol*, 1976, 57: 898-901.
- [7] Oukarroum A, Schansker G, Strasser R J. Drought stress effects on photosystem I content and photosystem II thermotolerance analyzed using Chl a fluorescence kinetics in barley varieties differing in their drought tolerance [J]. *Physiol Plantarum*, 2009, 137(2): 188-199.
- [8] Schwanz P, Polle A. Differential stress responses of antioxidative systems to drought in pendunculate oak (*Quercus robur*) and maritime pine (*Pinus pinaster*) grown under high CO₂ concentrations [J]. *J Eep Bot*, 2001, 52(354): 133-143.
- [9] Griffiths H, Parry M A J. Plant responses to water

- stress[J]. *Ann Bot*, 2002, 89(7): 801–802.
- [10] Hsiao T C. Leaf and root growth in relation to water status[J]. *HortScience*, 1997, 32(3): 427–558.
- [11] 宋莉英, 孙兰兰, 舒展, 曾伟, 李伟华, 彭长连. 干旱和复水对入侵三裂叶蟛蜞菊叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. *生态学报*, 2009, 29(7): 3714–3719.
- [12] Mahajan S, Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: an overview [J]. *Arch Biochem Biophys*, 2005, 444(2): 139–158.
- [13] Cornic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture –not by affecting ATP synthesis[J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(5): 187–188.
- [14] 尹赓鹏, 刘雪梅, 商志伟, 任静, 宋兴舜. 不同干旱胁迫下欧李光合及叶绿素荧光参数的响应[J]. *植物生理学报*, 2011, 47(5): 452–458.
- [15] Farjon A, Page C N. Conifers Status survey and conservation action plan[M]. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge. UK: IUCN-SSC Conifer Specialist Group, 1999.
- [16] 刘建峰, 肖文发, 郭志华, 江泽平, 刘正宇. 珍稀濒危植物——崖柏种群结构与动态初步研究[J]. *江西农业大学学报*, 2004, 26(3): 378–380.
- [17] 刘建峰, 江泽平, 肖文发, 王建修. 极度濒危植物——崖柏种群空间格局[J]. *江西农业大学学报*, 2005, 27(5): 708–712.
- [18] 郭泉水, 王祥福, 巴哈尔古丽, 康义, 洪明, 裴顺祥, 张发君. 崖柏群落维管束植物生活型组成、叶子性状及层次层片结构[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(9): 2057–2062.
- [19] 王祥福, 郭泉水, 巴哈尔古丽, 刘正宇, 任明波. 崖柏群落优势乔木种群生态位[J]. *林业科学*, 2008, 44(4): 6–13.
- [20] 郭泉水, 王祥福, 巴哈尔古丽, 万全兴. 崖柏群落优势乔木树种间关系[J]. *生态学杂志*, 2007, 26(12): 1911–1917.
- [21] 王祥福, 郭泉水, 刘正宇, 刘正宇, 任明波, 巴哈尔古丽, 罗正均. 崖柏群落种子植物区系组成分析[J]. *林业科学研究*, 2007, 20(6): 755–762.
- [22] 刘建峰, 肖文发. 濒危植物崖柏遗传多样性的 RAPD 分析[J]. *江西农业大学学报*, 2008, 30(1): 68–72.
- [23] 张仁波, 窦全丽, 何平, 邓洪平. 濒危植物崖柏遗传多样性研究[J]. *广西植物*, 2007, 27(5): 687–691.
- [24] 刘建峰, 杨文娟, 史胜青, 郭泉水, 江泽平. 崖柏与侧柏光合特性和叶绿素荧光参数的比较研究[J]. *西北植物学报*, 2011, 31(10): 2071–2077.
- [25] 刘建峰, 杨文娟, 江泽平, 郭泉水, 金江群, 薛亮. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(20): 5999–6004.
- [26] Farquhar G, Caemmerer S. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species[J]. *Planta*, 1980, 149(1): 78–90.
- [27] Yordanov I, Vellikova T, Tsonev V. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance[J]. *Photosynthetica*, 2000, 38(1): 171–186.
- [28] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annu Rev Plant Phys*, 1982, 33: 317–345.
- [29] 张卫强, 贺康宁, 田晶会, 王正宁, 尹婧, 刘晨峰. 不同土壤水分下侧柏苗木光合特性和水分利用效率的研究[J]. *水土保持研究*, 2006, 13(6): 44–47.
- [30] Marek M, Masarovičová E, Kratochvilová I, Eliáš P, Janouš D. Stand microclimate and physiological activity of tree leaves in an oak-hornbeam forest [J]. *Trees*, 1989, 4: 234–240.
- [31] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 3–4.
- [32] Fiacono K, Sommer K J. Response of electron transport rate of water stress-affected grapevines: influence of leaf age [J]. *Vitis*, 2000, 39(4): 137–144.
- [33] Cristescu M, Anton D, Nicu C, Mandă M. Research on the influence of water stress on photosynthetic parameters at some species of succulent flower plants[J]. *Universitatea din Craiova University of Craiova*, 2011, 16(52): 111–118.
- [34] Warren C R, Livingston N J, Turpin D H. Water stress decreases the transfer conductance of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) seedlings [J]. *Tree physiol*, 2004, 24(9): 971–979.
- [35] Saibo N J M, Lourenc T, Oliveira M M. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses [J]. *Ann Bot*, 2009, 103(4): 609–623.
- [36] Grassi G, Magnani F. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in

- ash and oak trees[J]. *Plant Cell Enviro*, 2005, 28 (7): 834–849.
- [37] Escalona J M, Flexas J, Medrano H. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines[J]. *Aust J Plant Physiol*, 1999, 26(5): 421–433.
- [38] Eastman P. Regulation of photosynthesis in interior spruce during water stress: changes in gas exchange and chlorophyll fluorescence [J]. *Tree Physiol*, 1995, 15(4): 229–235.
- [39] Taiz L, Zeiger E. *Plant Physiology*[M]. 4th ed. 宋纯鹏, 王学路, 等译. 北京: 科学出版社, 2009: 55, 554.
- [40] Pou A, Flexas J, Alsina Mdel M, Bota J, Carambula C, de Herralde F, Galmés J, Lovisoló C, Jiménez M, Ribas-Carbó M, Rusjan D, Secchi F, Tomàs M, Zsófi Z, Medrano H. Adjustments of water use efficiency by stomatal regulation during drought and recovery in the drought-adapted *Vitis hybrid* Richter-110 (*V. berlandieri* × *V. rupestris*) [J]. *Plant Physiol*, 2008, 134(2): 313–323.
- [41] Rouhi V, Samson R, Lemeur R, Van Damme P. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery[J]. *Environ Exp Bot*, 2007, 59(2): 117–129.
- [42] Martínez-Ferri E, Balaguer L, Valladares F, Chico J M, Manrique E. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer [J]. *Tree Physiol*, 2000, 20(2): 131–138.
- [43] Schwanz P, Picon C, Vivin P, Erwin D, Jean-Marc C, Andrea P. Responses of antioxidative systems to drought stress in pendunculate oak and maritime pine as modulated by elevated CO₂ [J]. *Plant Physiol*, 1996, 110(2): 393–402.
- [44] Picon C, Guehl J M, Ferhi A. Leaf gas exchange and carbon isotope composition responses to drought in a drought-avoiding (*Pinus pinaster*) and a drought-tolerant (*Quercus petraea*) species under present and elevated atmospheric CO₂ concentrations[J]. *Plant Cell Enviro*, 1996, 19 (2): 182–190.

(责任编辑: 张平)