

# 不同施水量对云杉幼苗生长和生理生态特征的影响

杨 燕<sup>1</sup>, 刘 庆<sup>1\*</sup>, 林 波<sup>1</sup>, 吴 彦<sup>1</sup>, 何 海<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041; 2. 重庆师范大学生物系, 重庆 400047)

**摘要:** 在中国科学院成都生物研究所茂县生态站, 参照云杉分布区的年降水量, 设置 4 种水分处理梯度(分别模拟年降水量为 350 mm、700 mm、1 000 mm 和 1 350 mm), 研究云杉幼苗的生长和生理特征差异。经过 4a 的研究, 结果表明, 不同施水量显著影响了云杉幼苗的株高、基径、生物量积累(叶重、茎重和根重)、主根长度、第一级侧根数量、气体交换、叶绿素含量、脯氨酸以及丙二醛含量。700 mm 施水量的云杉幼苗的以上参数显著高于其他 3 个施水量(350mm、1 000mm 和 1 350mm)的幼苗。干旱胁迫下, 云杉幼苗净光合速率和蒸腾速率显著降低, 抑制了云杉幼苗生物量积累; 过量施水则降低了云杉幼苗的根生长。云杉幼苗通过调节水分利用效率来适应不同的水分条件, 当受到干旱胁迫时, 通过提高水分利用效率来提供生长所需要的水分; 然而当水分充足的时候, 水分利用效率又降低。此外, 水分不足和过量均导致针叶叶绿素含量降低, 同时引起丙二醛含量的增加, 表明云杉幼苗不适宜在土壤过于干旱和湿润的条件下生长。

**关键词:** 施水量; 云杉; 生长; 生理生态

**文章编号:** 1000-0933(2005)09-2152-07 **中图分类号:** Q945, Q948, S718 **文献标识码:** A

## Effects of water supply on the growth and eco-physiology of seedlings of the dragon spruce *Picea asperata* Mast.

YANG Yan<sup>1</sup>, LIU Qing<sup>1\*</sup>, LIN Bo<sup>1</sup>, WU Yan<sup>1</sup>, HE Hai<sup>1,2</sup> (1. Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; 2. Department of Biology, Chongqing Normal University, Chongqing 400047, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (9): 2152~2158.

**Abstract:** Dragon spruce (*Picea asperata* Mast.) is one of the dominant conifers of the subalpine forested areas in western Sichuan and southern Gansu provinces of China. Naturally it develops into blocks of pure forests of the species or coniferous mixed forests dominated by purplecone spruce (*P. purpurea*), faxon fir (*Abies faxoniana*), or other species of spruce and fir. Dragon spruce is widely used for artificial regeneration after clear-felling of natural subalpine coniferous forests in western Sichuan because it is relatively easy to collect the seeds and raise the seedlings. In the clear-felled sites, planted seedlings are exposed to unfavorable conditions. Previous studies have proved that growth of planted dragon spruces seedlings was inhibited in the field during the earlier growing seasons due to water supply and temperature limitation which prevent its successful establishment in the alpine and river valley habitats in western Sichuan.

To understand the optimal water conditions for dragon spruce seedlings and their growth and eco-physiological responses to soil moistures, we designed four levels of water supply treatments which simulate 350 mm, 700 mm, 1 000 mm and 1 350 mm of annual precipitation and cover natural water conditions in dragon spruce's distribution area. The experiments were conducted at Maoxian Ecological Station (103°53'58"E, 31°41'07"N, 1 816 m a. s. l.), the Chinese Academy of Sciences. In spring of 2000, we potted the 2-year-old the seedlings and artificially controlled water supply based on the simulated annual

**基金项目:** 国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000046802-05); 中国科学院知识创新工程重大资助项目(KSCX1-07-02); “十五”国家科学技术攻关资助项目(2001BA606A-05-01)

**收稿日期:** 2005-01-09; **修订日期:** 2005-07-18

**作者简介:** 杨燕(1981~), 女, 四川金堂人, 硕士生, 主要从事植物生理生态研究. E-mail: yangyan@cib.ac.cn

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: liuqing@cib.ac.cn

**Foundation item:** the State Basic Research and Development Plan of China(No. G2000046802-05), Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences(No. KSCX1-07-02) and the Key Project of “10 Five-year” Program(No. 2001BA606A-05-01)

**Received date:** 2005-01-09; **Accepted date:** 2005-07-18

**Biography:** YANG Yan, Master candidate, mainly engaged in plant eco-physiology. E-mail: yangyan@cib.ac.cn

precipitation. According to the long-term climatic records, we adjusted the weekly water supply every month. In the summer of 2004, we measured the growth parameters of the seedlings, gas exchange and contents of chlorophylls, proline and malondialdehyde (MDA) of the needles.

The results show that their height, root collar diameter, biomass accumulation (expressed as total biomass and weight of needles, stem and shoots and roots), taproot length, number of first-order lateral roots, gas exchanges, and contents of chlorophyll, proline and MDA were obviously affected by water supply treatments. We observed significantly higher values of the parameters of the seedlings under the treatment simulating 700 mm of annual precipitation than those under other water supply treatments. Seedlings under extremely low water supply (as simulating 300 mm of annual precipitation) exhibited notably reduced net photosynthetic rate and transpiration rate, which restrict their biomass accumulation; while seedlings under extremely high water availability decreased their root growth remarkably. The dragon spruce seedlings could acclimate to the water regimes by adjusting their water use efficiency. When water supply was insufficient, they could get survive by increasing WUE, whereas when water supply was more than enough, they could decrease the WUE to a low value. Moreover, seedlings under both extremely low and high water supply showed a reduction in chlorophyll contents and an increase in MDA contents. Our results indicate that about 700 mm of annual precipitation was the optimal water condition required for dragon spruce seedlings. In addition, insufficient or excessive simulated water supplies resulted in reduction of the chlorophyll content and the increases of MDA contents.

**Key words:** water supply; *Picea asperata*; growth; eco-physiology

云杉(*Picea asperata* Mast.)又称粗枝云杉,是亚高山针叶林的建群树种之一。云杉林是岷江上游亚高山林区的一个主要森林类型,具有重要的生态作用<sup>[1]</sup>。近几十年,云杉作为我国川西亚高山针叶林区采伐迹地人工更新的主要树种,已有大面积人工林分布<sup>[2,3]</sup>。有研究表明,湿度和温度是影响云杉生长的主要环境因素<sup>[4]</sup>,由于其对湿度和温度适应的局限性,生态位狭窄,其生长和更新易受到限制<sup>[5]</sup>。

水分是影响植物生长的主要因素之一<sup>[6]</sup>,对云杉生理机能影响也至关重要。干旱胁迫下,植物的株高与基径<sup>[7]</sup>、根长与侧根数<sup>[8]</sup>减小,叶重比降低而根重比增加<sup>[8]</sup>,叶绿素水平下降,光合速率降低<sup>[7]</sup>。但也有研究发现,干旱胁迫对植物总生物量影响不显著<sup>[9]</sup>,或者能增加针叶的净光合速率和蒸腾速率<sup>[10]</sup>。

国外对于干旱胁迫下挪威云杉(*Picea abies*)、白云杉(*Picea glauca*)、黑云杉(*Picea mariana*)生长等方面的研究,已有较多报道<sup>[11~15]</sup>。在川西亚高山地区,有关云杉迹地环境、土壤养分、结实规律、天然更新以及人工林恢复生态学过程等方面,也有大量研究<sup>[5,16,17]</sup>。但有关水分对云杉幼苗生长的影响还缺乏定量的研究;此外,云杉幼苗生长所需的最佳水分条件也不清楚,特别是在高山峡谷的下段干旱河谷地区进行植被恢复过程中,水分限制与云杉的适宜造林分布段的关系也是需要研究的实际问题。因此,本文,通过模拟研究地区的降水量,布置了4种施水梯度(干旱、适宜Ⅰ和Ⅱ、过量),采用人工控制施水量的方法,经过4a的研究来开展不同施水量对云杉幼苗生长和生理的影响的模拟试验,旨在寻求云杉幼苗生长的理想水分需求量,以及探讨云杉幼苗生长对水分影响的适应机理。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

本实验在中国科学院成都生物研究所茂县生态站(103°53'58"E, 31°41'07"N, 海拔1816m)内进行,地处四川省阿坝藏族羌族自治州茂县凤仪镇静州村大沟,所辖实验区为典型的高山峡谷地貌,属暖温带气候类型,年均温8.6℃,年均降水量919.5mm,年均蒸发量795.8mm,年均日照时数1139.8h,年无霜期200d左右。该区土壤在海拔1800m以下分布有新积土、燥褐土、淋溶褐土,海拔1800m以上主要为棕壤土、暗棕壤、亚高山灌丛草甸土。植被属针阔叶落叶常绿混交林带,但地带性植被破坏殆尽,现存植被均为次生植被。云杉我国特有树种,其天然分布西起岷山山脉,向东经米仓山、大巴山至秦岭以西的秦巴山地,常与紫果云杉、岷江冷杉、紫果冷杉混生,或成纯林。云杉系浅根性树种,稍耐荫,能耐干旱及寒冷的环境条件,在气候凉湿,土层深厚,排水良好的微酸性棕色森林土地带生长迅速,发育良好<sup>[18]</sup>。

### 1.2 试验材料及其设计

供试材料最初为2年生的云杉幼苗,于2000年3月取自位于阿坝州米亚罗地区的川西林业局301林场(102°50'E, 31°50'N, 海拔2800m),栽种于中国科学院茂县生态站部分遮荫的棚内作为过渡,并于2000年4月中旬选择长势一致的幼苗栽于直径为30cm、高25cm的塑料盆中,每盆土重量为15kg,土壤来源于茂县生态站附近林下表层土。

参照幼苗来源地区米亚罗年降水量(600~1100mm)、实验地茂县生态站观测的年降水量(919.5mm),确定了4种年施水

量:干旱(350 mm)、适宜(700 mm 和 1 000 mm)及过量(1 350 mm),参照肖春旺等<sup>[19]</sup>的研究方法,确定每 1 周施水 1 次,累积 1 月 4 次,1 年 52 次,计算出 4 种处理的每次施水量分别为 6.7 mm、13.5 mm、19.2 mm 和 26.0 mm。同时,根据生态站长期的气候记录,适当调整每月每周的施水量。每种水分处理栽种云杉幼苗 10 株。为防止自然降水的影响,本组栽培试验放置在四周通风的白色塑料大棚内,并经常除草和防治病虫害。

### 1.3 生长测定

在 2004 年 6 月 23 日,对每 1 施水处理随机选取 5 株幼苗,测定其株高、基径。最后,收割幼苗,测定其根、茎、叶生物量鲜重,并测定每株幼苗的主根长度及第 1 级侧根数(主根上的侧根),最后用烘干法测得根、茎、叶干重,并计算以下指标:总生物量、根重比(根重/总生物量)、茎重比(茎重/总生物量)和叶重比(叶重/总生物量)。

### 1.4 光合作用测定

2004 年 6 月上旬,在每组施水处理中随机选取 3 株幼苗,用便携式光合作用测定仪(CI-301PS, CID Inc., Vancouver, Washington, USA)测定其净光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )、蒸腾速率( $E$ ,  $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),并计算出水分利用效率( $WUE$ ,  $P_n/E$ )。测定时采用开路系统,选取云杉幼苗 2 年生枝条(约 3 cm 长)放入 35 cm<sup>2</sup> 的圆筒形叶室内,并在约 4 m 处的高空设置缓冲瓶让外源气体通过塑料导管进入叶室,保证测量过程中 CO<sub>2</sub> 浓度稳定。实验在施水后的第 2 天 9:30~11:30 进行,棚内光照强度为 1 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,每次进行多个重复。

测定完毕后,将用于光合测定的针叶用扫描仪(Microtek Phantom 3500, 上海, 中国)进行扫描,用 UTHSCSA 图象分析系统(University of Texas Health Science Center, San Antonio, Texas, USA)确定叶面积,来计算光合作用的参数。

### 1.5 叶绿素含量测定

在每组施水处理中随机选取 3 株幼苗,分别从每株上取其新鲜植物叶片,剪碎混匀,取 0.2 g 共 3 份,分别放入研钵中加少量石英沙和碳酸钙粉末及 2~3 ml 96%乙醇研成匀浆。再加乙醇 10 ml。继续研磨至组织变白,静置 3~5 min。过滤后用乙醇将滤液定容至 25 ml,摇匀。以 96%乙醇为空白,在波长 665nm 和 649 nm 下测定其吸光度<sup>[20]</sup>。

### 1.6 脯氨酸和丙二醛(MDA)含量的测定

在每组施水处理中随机选取 3 株幼苗,分别从每株上取其新鲜植物叶片,剪碎混匀后称取 0.1g 共 3 份,分别置于试管中,加入 5ml 3%磺基水杨酸溶液,管口加盖玻璃球,于沸水浴中浸提 10min。冷却至室温后,吸取上清液(脯氨酸提取液)加 2ml 冰乙酸和 3ml 显色液,于沸水浴中加热 40min。冷却至室温,充分振荡萃取,静置分层后吸取甲苯层以空白为对照用分光光度计(Beckman DU-7, USA)于 520nm 下比色<sup>[20]</sup>。

在每组施水处理中随机选取 3 株幼苗,分别从每株上取其新鲜植物叶片,剪碎混匀后称取 1g 共 3 份,分别放入研钵中,加入 2ml 10% TCA 和少量石英砂,研磨至匀浆再加 8ml TCA 进一步研磨,匀浆在 1 467×g 离心 10min。吸取离心的上清液 2ml (对照加 2ml 蒸馏水),加入 2ml 0.6% TBA 溶液,混匀物于沸水浴上反应 15min,迅速冷却后再离心。取上清液测定 532、600 和 450nm 下的消光度<sup>[20]</sup>。

### 1.7 数据分析

用 Excel 软件完成全部数据处理和作图,用 SPSS10.0 统计软件进行 ANOVA 分析,检验相应数据的差异显著性,并用字母法进行标记。

## 2 结果

### 2.1 生物量及分配

表 1 表明,不同施水量显著影响了云杉幼苗高度、基径、生物量(根、径、叶以及总生物量)、根重比(根重/总生物量)、比叶面积、根长以及第 1 级侧根数,但对茎重比(茎重/总生物量)及叶重比(叶重/总生物量)的影响不显著。

干旱处理(350 mm)显著降低了云杉幼苗的高生长和基径生长。云杉幼苗株高与基径生长在 700 mm 时表现出最佳,分别为 22.24 cm 和 1.09 cm。干旱处理和过量施水均明显降低了云杉幼苗的生物量积累,与 700mm 施水量相比较,在 350 mm、1000 mm 以及 1350 mm 施水量处理下,幼苗根重、茎重、叶重以及总生物量明显降低( $p < 0.05$ ),在 700 mm 的施水量下幼苗生物量最大。不同施水量明显影响了地上部分生物量和地下部分生物量的分配( $p < 0.05$ ),施水量越小,根重比越大,但在极干旱处理下,与 700 mm 的处理相比呈现降低。水分处理对茎重比和叶重比的影响不明显( $p > 0.05$ )。水分处理对幼苗根长和根数量的影响明显( $p < 0.05$ ),施水量越大,云杉根长变短,第一级侧根数越少。

### 2.2 光合蒸腾

不同水分处理显著影响云杉幼苗的光合作用。不同施水量间幼苗净光合速率( $P_n$ ) (图 1 A)存在显著性差异( $p < 0.05$ )。施水量越少,云杉幼苗  $P_n$  越小,施水量从 1 350 mm 减少至 350 mm 时,云杉  $P_n$  下降了 67.66%。干旱处理降低了幼苗蒸腾速率,施水量从 1 000 mm 下降到 700 mm 时,蒸腾速率( $E$ )下降 42.56%(图 1B)。水分利用效率( $WUE$ )则在 700 mm 施水量下最大,

350mm、1 000mm和1 350mm施水量下云杉幼苗的水分利用效率(WUE)较低(图 1 C),说明干旱或水分过量均造成幼苗水分利用效率降低。

表 1 水分处理对云杉幼苗生长的影响

| Table 1 Growth parameters of dragon spruce ( <i>Picea asperata</i> Mast.) seedlings under different water supply treatments |                         |                         |                         |                         |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| 年施水量 Annual water supply (mm)                                                                                               | 350                     | 700                     | 1000                    | 1350                    |
| 高度 Height (cm)                                                                                                              | 15.17±4.81 <sup>b</sup> | 22.24±4.09 <sup>a</sup> | 21.97±3.54 <sup>a</sup> | 21.98±4.11 <sup>a</sup> |
| 基径 Root collar diameter (cm)                                                                                                | 0.89±0.11 <sup>b</sup>  | 1.09±0.02 <sup>a</sup>  | 1.01±0.05 <sup>a</sup>  | 1.00±0.08 <sup>a</sup>  |
| 根重 Root weight (g)                                                                                                          | 5.93±1.79 <sup>b</sup>  | 11.50±3.35 <sup>a</sup> | 6.50±1.81 <sup>b</sup>  | 5.48±0.86 <sup>b</sup>  |
| 茎重 Stem weight (g)                                                                                                          | 6.70±2.37 <sup>b</sup>  | 9.21±1.04 <sup>a</sup>  | 7.29±1.05 <sup>b</sup>  | 6.98±1.10 <sup>b</sup>  |
| 叶重 Leaf weight (g)                                                                                                          | 12.51±2.18 <sup>b</sup> | 18.50±4.13 <sup>a</sup> | 13.45±2.73 <sup>b</sup> | 11.98±2.95 <sup>b</sup> |
| 总生物量 Total biomass (g)                                                                                                      | 25.14±5.64 <sup>b</sup> | 39.20±8.04 <sup>a</sup> | 27.67±4.89 <sup>b</sup> | 24.44±3.91 <sup>b</sup> |
| 根重比 Root weight/total biomass                                                                                               | 0.24±0.05 <sup>b</sup>  | 0.29±0.03 <sup>a</sup>  | 0.23±0.03 <sup>b</sup>  | 0.22±0.04 <sup>b</sup>  |
| 茎重比 Stem weight /total biomass                                                                                              | 0.26±0.04 <sup>a</sup>  | 0.24±0.03 <sup>a</sup>  | 0.28±0.03 <sup>a</sup>  | 0.29±0.03 <sup>a</sup>  |
| 叶重比 Leaf weight/total biomass                                                                                               | 0.50±0.03 <sup>a</sup>  | 0.47±0.02 <sup>a</sup>  | 0.49±0.03 <sup>a</sup>  | 0.49±0.06 <sup>a</sup>  |
| 根长 Root length (cm)                                                                                                         | 27.28±4.92 <sup>a</sup> | 26.19±4.19 <sup>a</sup> | 14.55±3.39 <sup>b</sup> | 13.6±1.73 <sup>b</sup>  |
| 第一级侧根数 Number of the first-order lateral roots                                                                              | 20.67±3.33 <sup>b</sup> | 27±4.97 <sup>a</sup>    | 16.33±2.25 <sup>c</sup> | 10.75±1.26 <sup>d</sup> |

表中数据为平均值±标准误差,具有相同字母的处理没有达到显著性检验( $p<0.05,n=5$ ) Data of the table represent average value ± standard error and those with the same letters are not significantly different( $p<0.05,n=5$ )

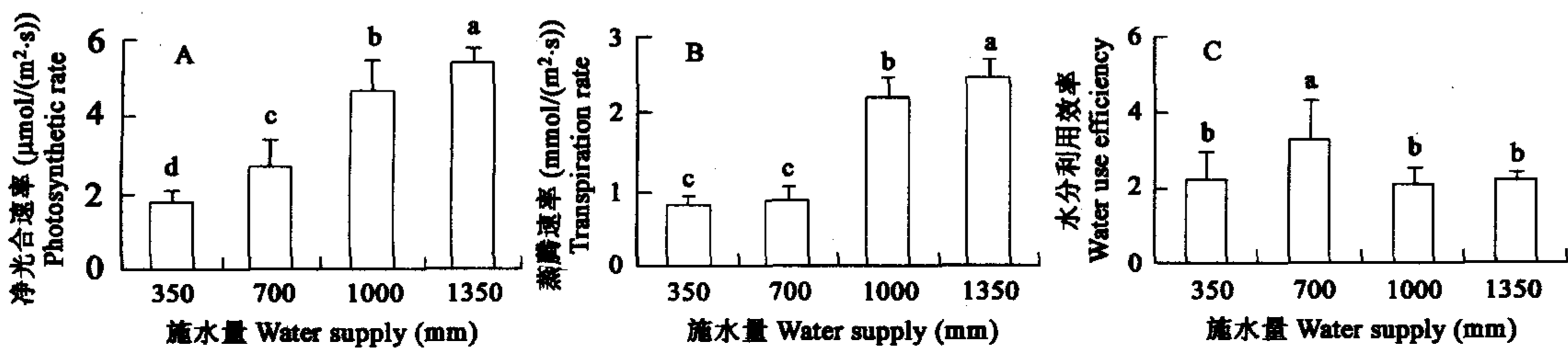


图 1 不同施水量下云杉幼苗的净光合速率(A)、蒸腾速率(B)和水分利用效率(C)

Fig. 1 Net photosynthetic rate (A), transpiration rate (B) and water use efficiency (C) of dragon spruce seedlings under different water supply treatments

2.3 叶绿素含量

不同水分处理对云杉幼苗叶片叶绿素 a(Chla)和叶绿素总量(Chl)影响显著,而对叶绿素 b(Chlb)含量和叶绿素 a/b(Chla/Chlb)影响不明显(表 2)。施水量 350 mm 下针叶 Chla、Chlb、Chl 和 Chla/Chlb 均低于其他 3 个施水处理,表明干旱胁迫降低了云杉幼苗叶绿素含量。与 700 mm 和1 000 mm 施水量比较,1 350 mm 施水处理一定程度上也降低了针叶 Chla、Chlb、Chl 和 Chla/Chlb 水平。

2.4 脯氨酸与丙二醛含量

水分处理显著影响了叶片游离脯氨酸的含量(图 2 A),干旱胁迫下叶片游离脯氨酸含量明显降低。云杉幼苗叶片丙二醛(MDA)含量在不同施水量下也呈显著差异(图 2 B)。350 mm 和1 350 mm 施水量下幼苗中 MDA 含量较高,分别为

29.24  $\mu\text{mol}/\text{L}$  和 27.89  $\mu\text{mol}/\text{L}$ ,700 mm 和1 000 mm 施水量下 MDA 含量较低,分别为 26.38  $\mu\text{mol}/\text{L}$  和 25.41  $\mu\text{mol}/\text{L}$ ,说明干旱或过量施水均导致叶片中 MDA 含量的增加。

3 结论与讨论

研究表明,长期水分处理显著影响了云杉幼苗的生长与气体交换。350 mm 和 1350 mm 水分处理下云杉幼苗各部分器官生物量积累最为缓慢,表明干旱和水分过量均不利于云杉的生长。干旱胁迫下云杉幼苗生长受到抑制,株高与地径生长减缓,生物

表 2 不同水分处理云杉幼苗叶片叶绿素含量

Table 2 Content of chlorophyll (Chl) and (Chla/Chlb) of dragon spruce seedlings under different water supply treatments

| 年施水量(mm)<br>Annual<br>water supply | Chl a<br>(mg/g)         | Chl b<br>(mg/g)        | Chl<br>(mg/g)           | Chla/Chlb              |
|------------------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|
| 350                                | 7.72±0.40 <sup>b</sup>  | 2.66±0.26 <sup>a</sup> | 10.38±0.66 <sup>b</sup> | 2.91±0.14 <sup>a</sup> |
| 700                                | 8.96±0.74 <sup>a</sup>  | 2.82±0.52 <sup>a</sup> | 11.79±1.24 <sup>a</sup> | 3.22±0.35 <sup>a</sup> |
| 1000                               | 9.19±0.14 <sup>a</sup>  | 2.74±0.05 <sup>a</sup> | 11.93±0.18 <sup>a</sup> | 3.36±0.04 <sup>a</sup> |
| 1350                               | 8.53±0.55 <sup>ab</sup> | 2.75±0.42 <sup>a</sup> | 11.29±0.86 <sup>a</sup> | 3.13±0.37 <sup>a</sup> |

表中数据为平均值±标准误差,具有相同字母的处理没有达到显著性检验( $p<0.05,n=3$ ) Data of the table represent average value ± standard error and those with the same letters are not significantly different

量积累减小(表 1), 主要原因是由于干旱胁迫导致云杉幼苗叶片中 Chl 和 Chla/Chlb 的降低(表 2), 致使云杉幼苗针叶净光合速率显著降低(图 1 A), 从而抑制了幼苗的生长和生物量积累。干旱胁迫下, 幼苗会将更多的资源分配到根系生长, 以便吸收更多的水分和营养物质, 来提高竞争生长能力, 许多植物对资源限制都做出了类似的反应<sup>[11, 18, 21, 22]</sup>。而过量施水则对云杉幼苗株高与地径生长无明显影响, 但幼苗生物量较 700 mm 施水量的幼苗低(表 1), 主要原因是过量施水显著降低了云杉幼苗的根生长, 主根长度变短, 第一级侧根数减少, 幼苗根重比也变小, 表明云杉幼苗在不同水分条件下的资源分配具有明显不同的适应策略。700mm 施水量下云杉幼苗株高、基径最大, 生物量最高, 其根重、茎重和叶重也最大, 表明 700 mm 施水量最适宜于云杉幼苗的生长, 而 1 000 mm 施水量下云杉幼苗的生长状况则介于 350 mm、1 350 mm 和 700 mm 施水量之间, 这与刘庆<sup>[1]</sup>对云杉的研究结果一致。

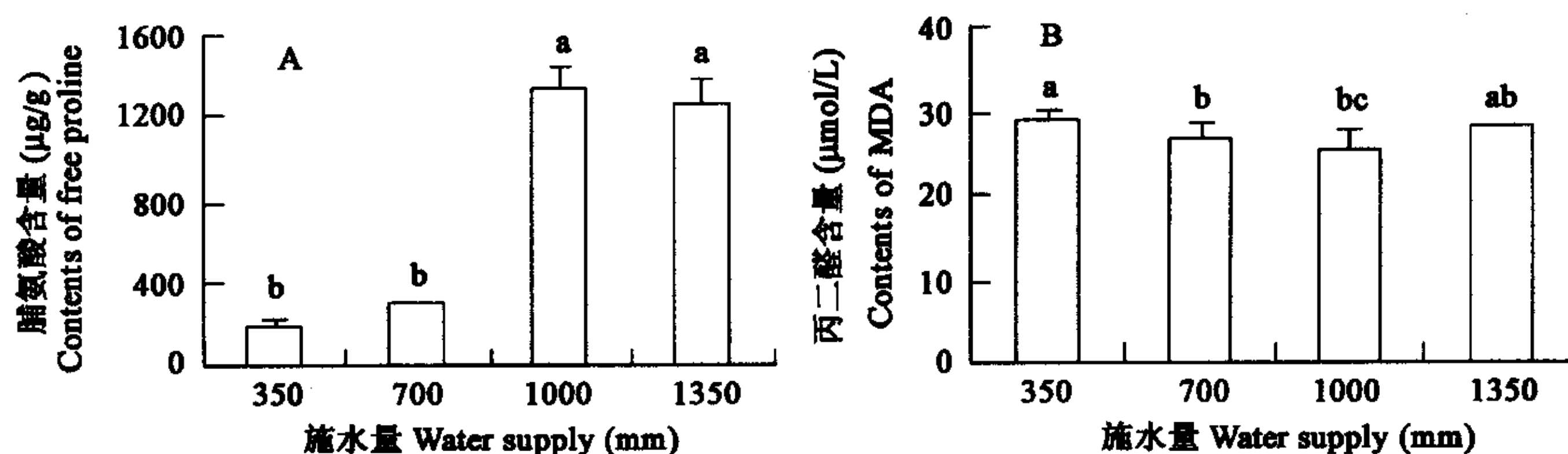


图 2 不同施水量云杉幼苗叶片游离脯氨酸(A)和丙二醛(B)含量

Fig. 2 Contents of free proline (A) and MDA (B) in needles of dragon spruce seedlings under different water supply treatments

在水分充足的 1 000mm 和 1 350mm 施水量下, 幼苗净光合速率较大而生物量降低, 原因可能是过量施水使幼苗根系受到缺氧胁迫<sup>[21]</sup>, 使幼苗生长(尤其是根部生物量积累)受到影响, 表现为各部分器官的生物量均有降低。而云杉幼苗净光合速率则较大, 主要原因可能是幼苗茎重比、叶重比的减少远远小于根重比, 表明幼苗用于捕获光能的资源分配并未减少; 另一方面, 叶片叶绿素含量较高, 也有利于幼苗光合作用的进行。

4 种不同施水量下, 云杉幼苗的  $P_n$  和  $E$  均随着施水量的减少而降低, 这与肖宜安对蝶醉花以及郭卫华等对中间锦鸡儿的研究结果类似<sup>[23, 24]</sup>。干旱胁迫下针叶  $P_n$  下降的原因可能是植物为了减小水分丧失, 缩小或关闭气孔<sup>[25~27]</sup>, 这样限制了  $CO_2$  进入叶内, 从而对光合作用发生影响, 使  $P_n$  降低, 同时针叶蒸腾速率也降低, 可理解为这是云杉对干旱胁迫的一种生理适应策略。此外, 云杉幼苗的水分利用效率(WUE)在水分不足或过量的条件下均降低(图 1 C), 说明云杉可以通过调节水分利用效率(WUE)来适应不同生境的水分条件。

大量研究表明<sup>[7, 23]</sup>, 水分胁迫可使植物叶绿素含量降低; 或者在水分过饱和的条件下, 即土壤渍水也会导致植株叶绿素含量降低<sup>[23]</sup>。本研究中, 当施水量从 1 000 mm 逐渐下降到 350 mm 时叶绿素含量随之降低, 并且 Chla 的减小大于 Chlb, 表现为 Chla/Chlb 比值的逐渐减小, 主要原因可能是干旱胁迫使叶绿体片层中的 Chla/b-Pro 复合体合成受到抑制<sup>[28]</sup>, 或者与水分胁迫诱导叶绿体发生膜质过氧化而产生的破坏作用有关<sup>[29]</sup>。而施水量为 1 350 mm 时, 即水分过度饱和的条件下, 云杉幼苗叶片叶绿素含量也略有降低, 这与肖宜安<sup>[23]</sup>等人的研究一致, 可能是由于水分过量会引起幼苗根系产生大量的乙醇、乙烯等, 使细胞分裂素(CTK)降低, 也能导致叶绿素含量的减少<sup>[23, 30]</sup>。

植物器官在逆境下易遭受伤害, 往往发生膜脂过氧化作用, 丙二醛(MDA)是膜脂氧化的最终分解产物, 其含量可以反映植物遭受逆境伤害的程度<sup>[20]</sup>。本研究中, 在水分不足或过饱和的条件下, 云杉幼苗丙二醛(MDA)含量均增加, 表明土壤干旱和渍水的逆境条件均会对云杉幼苗造成伤害, 这与大部分的研究结果相似<sup>[31~34]</sup>, 主要原因可能是在水分缺乏和过度饱和的状态下, 叶片机体膜脂过氧化作用加剧, 破坏了细胞膜系统, 植物因而受到伤害; 或者是由于气孔关闭而导致叶片中  $CO_2$  浓度降低, 进而引起从光系统 I/II 接受电子的 NADP<sup>+</sup>浓度的降低, 同时伴随着 AOS 生成的降低产  $O_2$  量降低<sup>[31]</sup>。

在正常条件下, 植物体内脯氨酸含量总是很低, 但一旦遇到干旱或盐渍, 脯氨酸含量急剧增加。但在本研究中, 云杉幼苗中游离脯氨酸含量在干旱胁迫下呈现出低的水平, 这与 Smail Türkan 等<sup>[31]</sup>对宽叶菜豆的研究结果<sup>[31]</sup>不一致, 其原因有待进一步研究。本实验中, 参照云杉分布地区的年降水量(600~1 100 mm)设置了两个较适宜云杉生长的施水量(700 mm 和 1 000 mm), 结果发现, 云杉幼苗更适宜于 700 mm 降水量下的生长, 这似乎表明云杉更适应于相对干旱的环境条件, 对于在高山峡谷地区的下段进行人工恢复具有一定的指导意义。

## References:

- [1] Liu Q. *Ecological Research on subalpine Coniferous Forests in China*. Chengdu: Sichuan University Press, 2002.

- [2] Halliwell B. Oxygen-derived species and herbicide action. *Physiol Plant*, 1982, 21~24.
- [3] Lin B, Liu Q, Wu Y, *et al.* Effect of forest litters on soil physical and chemical properties in subalpine coniferous forests of western Sichuan. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2003, 9(4): 346~351.
- [4] Johan B, Sune L, Tomas L, *et al.* The effect of water and nutrient availability on the productivity of Norway spruce in northern and southern Sweden. *For. Ecol. Man.*, 1999, 119: 51~62.
- [5] Li C B. *Ecological study of Sichuan Forest*. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 1990.
- [6] Hu J C, Cao W X, Zhang J B, *et al.* Quantifying responses of winter wheat physiological processes to soil water stress for use in growth simulation modeling. *Pedosphere*, 2004, 14: 509~518.
- [7] Wallin G, Karlsson P E and Selldén G. Impact of four years exposure to different levels of ozone, phosphorus and drought on chlorophyll, mineral nutrients, and stem volume of Norway spruce, *Picea abies*. *Physiol Plant*, 2002, 114: 192~206.
- [8] Wang M, Dai L M, Ji L Z, *et al.* Preliminary study on ecological response of dominant tree species in Korean pine broadleaf forest on Changbai mountain to soil water stress and their biomass allocation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(4): 496~500.
- [9] Karlsson P E, Medin E L, Wallin G, *et al.* Effects of ozone and drought stress on the physiology and growth of two clones of Norway spruce (*Picea abies*). *New Phytol.*, 1997, 136: 265~275.
- [10] Tan W, Blake T J, Boyle T J B. Drought tolerance in faster- and slower-growing black spruce (*Picea mariana*) progenies I. Osmotic adjustment and changes of soluble carbohydrates and amino acids under osmotic stress. *Physiol Plant*, 1992, 85: 645~651.
- [11] Esch A and Mengel K. Combined effects of acid mist and frost drought on the water status of young spruce trees (*Picea abies*). *Envir. and Expe. Bot.*, 1998, 39(1): 57~65.
- [12] Karlsson P E, Medin E L, Selldén G, *et al.* Impact of ozone and reduced water supply on the biomass accumulation of Norway spruce saplings. *Environ. Poll.*, 2002, 119: 237~244.
- [13] Nina E N, Carl G F, Lars S D, *et al.* Inger Heldal and Qystein Johnsen, effects of Rhizoctonia infection and drought on peroxidase and chitinase activity in Norway spruce (*Picea abies*). *Physiol. Plant*, 2004, 120: 465~473.
- [14] Tan W and Blake T J. Drought tolerance, abscisic acid and electrolyte leakage in fast- and slow-growing black spruce (*Picea mariana*) progenies. *Physiol Plant*, 1993, 89: 817~823.
- [15] Zwiazek J J. Cell wall changes in white spruce (*Picea glauca*) needles subjected to repeated drought stress. *Physiol Plant*, 1991, 82: 513~518.
- [16] Zhang Y M, Zhou G Y, Wu N, *et al.* Soil enzyme activity changes in different-aged spruce forests of the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Pedosphere*, 2004, 14: 305~312.
- [17] Sun G, Wu N, Luo P. Soil N pools and transformation rates under different land uses in a subalpine forest-grassland ecotone. *Pedosphere*, 2005, 15: 52~58.
- [18] Chinese flora editorial board of Chinese Academy of Sciences. *Chinese flora* (volume seven). Beijing: Science Press, 1978. 129~133
- [19] Xiao C W, Zhou G S, Zhao J Z. Effect of different water conditions on growth and morphology of *Artemisia ordosica* Krasch seedlings in Maowusu sandland. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(12): 2136~2140.
- [20] Zou Q. *Plant Physiological experimental Guidance*. Beijing: Chinese Agricultural Press, 2000.
- [21] Xiao C W, Zhou G S, Ma F Y. Effect of water supply change on morphology and growth of dominant plants in Maowusu sandland. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(1): 69~76.
- [22] Zhu X W, Huang Z Y and Zhang S M, *et al.* The responses of seed germination, seedling emergence and seedling growth in *Agropyron cristatum* to sand water content in Otindag Sandland, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(2): 364~370.
- [23] Xiao Y A. The physiology responses and adjective adaptability of water stress on *Cleome spinosa* L. seedlings. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2001, 19(6): 524~528.
- [24] Guo W H, Li B, Huang Y M, *et al.* Effects of severity of water stress on gas exchange characteristics of *Caragana intermedia* Seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2716~2722.
- [25] Liu X Z, Kang S Z, Shao M G. Effect of shading on gas exchange of cotton leaves under conditions of different soil water contents. *Pedosphere*, 2000, 10: 77~80.
- [26] Yang M S, Pei B H, Zhu Z T. Physiological study of double cross hybrid clones of white poplar under water stress. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(3): 312~317.
- [27] Xu H L, Wang R, Gauthier L, *et al.* Tomato leaf photosynthetic responses to humidity and temperature under salinity and water deficit. *Pedosphere*, 1999, 9: 105~112.
- [28] Alberte R S, Thomber J P, Fiscus E L. Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle

sheach chloroplasts of maize. *Plant Physiol*, 1977, **58**: 351~353.

- [29] Jiang M Y, Yang W Y, Xu J, *et al.* Active oxygen damage effect of chlorophyll degradation in rice seedlings under osmotic stress. *Acta Botanica Sinica*, 1994, **36** (4): 289~295.
- [30] Chen Q, Zhang H Y, Tang L L, *et al.* Effects of water and nitrogen supply on spinach (*Spinacia oleracea* L.) growth and soil mineral N residues. *Pedosphere*, 2002, **12**: 171~178.
- [31] Türkan İ, Bor M, Ozdemir F, *et al.* Differential responses of lipid peroxidation and antioxidants in the leaves of drought-tolerant *P. acutifolius* Gray and drought-sensitive *P. vulgaris* L. subjected to polyethylene glycol mediated water stress. *Plant Science*, 2005, **168**: 223~231.
- [32] Xiong D J, Lin Z H, Yang B Y, *et al.* Studies of four kinds of isozymes and the changes of content of malondialdehyde in maize in water-logging or chilling stress. *Journal Nanchang University (Natural Science)*, 1996, **20**(4): 314~319.
- [33] Yan X F, Li J, Zu Y G. Effect of drought stress on activity of cell defense enzymes and lipid peroxidation in Korean pine seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(6): 850~854.
- [34] Li M, Wang G X. Effects of drought stress on activities of cell defense enzymes and lipid peroxidation in *Glycyrrhiza uralensis* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22**(4): 503~507.

#### 参考文献:

- [1] 刘庆主编. 亚高山针叶林生态学研究. 成都: 四川大学出版社, 2002.
- [3] 林波, 刘庆, 吴彦, 等. 川西亚高山针叶林凋落物对土壤理化性质的影响. 应用与环境生物学报, 2003, **9**(4): 346~351.
- [5] 李承彪. 四川森林生态研究. 成都: 四川科学技术出版社, 1990.
- [8] 王森, 代力民, 姬兰柱, 等. 长白山阔叶红松林主要树种对干旱胁迫的生态反应及生物量分配的初步研究. 应用生态学报, 2001, **12**(4): 496~500.
- [18] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志. 科学出版社, 1978. 129~133.
- [19] 肖春旺, 周广胜, 赵景柱. 不同水分条件对毛乌素沙地油蒿幼苗生长和形态的影响. 生态学报, 2001, **21**(12): 2136~2140.
- [20] 邹琦主编. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [21] 肖春旺, 周广胜, 马风云. 施水量变化对毛乌素沙地优势植物形态与生长的影响. 植物生态学报, 2002, **26**(1): 69~76.
- [22] 朱选伟, 黄振英, 张淑敏, 等. 浑善达克沙地冰草种子萌发、出苗和幼苗生长对土壤水分的反应. 生态学报, 2005, **25**(2): 364~370.
- [23] 肖宜安. 醉蝶花(*Cleome spinosa* L.)幼苗对水分胁迫的生理反应. 武汉植物学研究, 2001, **19**(6): 524~528.
- [24] 郭卫华, 李波, 黄永梅, 等. 不同程度的水分胁迫对中间锦鸡儿幼苗气体交换特征的影响. 生态学报, 2004, **24**(12): 2716~2722.
- [26] 杨敏生, 裴保华, 朱之梯. 水分胁迫下白杨派双交无性系主要生理过程研究. 生态学报, 1999, **19**(3): 312~317.
- [29] 蒋明义, 杨文英, 徐江, 等. 渗透胁迫下水稻幼苗中叶绿素降解的活性氧损伤作用. 植物学报, 1994, **36**(4): 289~295.
- [32] 熊冬金, 林志红, 杨柏云, 等. 玉米在涝渍和低温胁迫过程中四种同工酶分析及丙二醛的变化. 南昌大学学报(理科版), 1996, **20**(4): 314~319.
- [33] 阎秀峰, 李晶, 祖元刚. 干旱胁迫对红松幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. 生态学报, 1999, **19**(6): 850~854.
- [34] 李明, 王根轩. 干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. 生态学报, 2002, **22**(4): 503~507.