

水分胁迫对重庆石灰岩地区不同龄级柏木 (*Cupressus funebris* Endl.)幼苗气体交换的影响

刘锦春^{1 2 3}, 钟章成^{1 2 3,*}, 何跃军⁴

(1. 西南大学 三峡库区生态环境教育部重点实验室,重庆 400715 ;2. 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室,重庆 400715 ;
3. 西南大学 生命科学学院,重庆 400715 ;4. 贵州大学林学院 贵阳 550025)

摘要 通过盆栽水分胁迫试验,采用美国 Li-COR 公司生产的 Li-6400 便携式光合测定分析仪,对比研究了水分胁迫对重庆石灰岩地区不同龄级柏木幼苗气体交换的影响。结果表明:水分胁迫降低了两种年龄柏木幼苗的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度,1 年生幼苗的净光合速率下降的幅度大于 5 年生幼苗。1 年生幼苗的胞间 CO₂ 浓度随着水分胁迫强度的增加而升高,而气孔限制值下降;5 年生幼苗在重度干旱前,胞间 CO₂ 浓度随着水分胁迫强度的增加而降低,气孔限制值上升,但重度干旱后,趋势与 1 年生幼苗相同,由这些指标的变化趋势分析得出,1 年生幼苗的净光合速率的下降是由非气孔限制因素引起的,而 5 年生幼苗在重度干旱前净光合速率的下降是由气孔限制因素引起,而在重度干旱后转为非气孔因素。1 年生幼苗的水分利用效率随着水分胁迫的加剧而降低,5 年生幼苗水分利用效率呈上升趋势,说明 5 年生幼苗更能适应干旱胁迫。干旱胁迫降低了一年生柏木幼苗的表观量子产额、羧化效率以及最大净光合速率即光合能力,但光补偿点、CO₂ 补偿点、光呼吸和暗呼吸却随着水分胁迫的加剧而升高。对于 5 年生幼苗,干旱胁迫对其表观量子效率、光补偿点、光呼吸及光合能力的影响基本与一年生幼苗一致。但羧化效率、CO₂ 补偿点呈先降后升的趋势,而暗呼吸却先升后降,说明适度的干旱(未遭受重度干旱之前)提高了柏木的 CO₂ 利用能力,但因呼吸消耗较多的光合产物还是导致了其光合能力的降低,但降低的程度较一年生幼苗小,表现为对干旱环境更好的适应能力。

关键词 石灰岩 水分胁迫 不同龄级 柏木 气体交换

文章编号:1000-0933(2007)09-3601-08 中图分类号:Q143 Q945 Q948 文献标识码:A

Influence of drought stress on the gas exchange of *Cupressus funebris* Endl. seedlings of different ages in the limestone area of Chongqing, China

LIU Jin-Chun^{1 2 3}, ZHONG Zhang-Cheng^{1 2 3,*}, HE Yue-Jun⁴

1 Key Laboratory of Eco-environment in Three Gorges Reservoir Region (MOE), Southwest China University, Chongqing 400715, China

2 Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resource Research in Three Gorges Reservoir Region, Southwest China University, Chongqing 400715, China

3 School of Life Science, Southwest China University, Chongqing 400715, China

4 School of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China

Acta Ecologica Sinica 2007, 27 (9): 3601 ~ 3608.

Abstract: The influences of experimentally imposed drought stress on photosynthesis, photo-parameters and CO₂-

基金项目 国家自然科学基金资助项目(30370279),重庆市发改委 2003 年重大资助项目([2003]1136)

收稿日期 2007-01-08;修订日期 2007-07-15

作者简介 刘锦春(1977~),女,湖南人,博士生,主要从事植物生理生态学研究. E-mail: jinchun@swu.edu.cn

* 通讯联系人 Corresponding author. E-mail: zzhong@swu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30370279) and the Key Project of Chongqing Development and Reform Committee (No. [2003]1136)

Received date 2007-01-08; **Accepted date** 2007-07-15

Biography LIU Jin-Chun, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant physiological ecology. E-mail: jinchun@swu.edu.cn

parameters of potted *Cupressus funebris* Endl. seedlings of two different ages in the limestone area of Chongqing , were studied using a Li-6400 portable photosynthesis system. Net photosynthetic rate (P_n), transpiration (E), and stomatal conductance (G_s) of the seedlings generally decreased under drought stress , but 1-year old seedlings decreased more than 5-year old seedlings. Intercellular concentration (C_i) of 1-year seedlings increased with aggravating drought stress while the stomatal limitation value (L_s) decreased. In contrast , C_i of 5-year seedlings decreased and L_s increased before they suffered serious drought stress , but they had the same trend as 1-year seedlings under serious stress. These results implied that the photosynthetic depression of 1-year seedlings was caused by non-stomatal limitation , while the depression of P_n in 5-year seedlings was predominantly due to stomatal limitation before suffering serious stress , but transferred to non-stomatal limitation after suffering serious stress. Water use efficiency (WUE) in 1-year seedlings decreased with the aggravation of drought stress , but 5-year seedlings showed the reversed trend , indicating that 5-year seedlings had greater drought resistance. Under drought stress apparent quantum yield (AQY), carboxylation efficiency (CE) and photosynthetic ability (A_0) of 1-year seedlings decreased , while light compensation point (LCP), CO_2 compensation point (Γ), light respiration rate (R_p) and dark respiration rate (R_d) increased. For 5-year seedlings , AQY , LCP , R_p and A_0 showed similar trends , but CE and Γ decreased at first , then increased at the end , while R_d followed the reversed pattern. This also indicates that 5-year seedlings could cope better with drought stress.

Key Words : calcareous soil ; drought stress ; ontogeny ; *Cupressus funebris* ; photosynthesis

石灰岩地区岩石裸露率高 ,土壤瘠薄 ,保水能力极差 ,临时性干旱经常发生 ,水分是影响该地区植被恢复和重建的最大限制因子^[1,2]。干旱胁迫导致植物光合作用下降 ,但对光合下降的原因并没有统一认识^[3~6]。有研究认为气孔关闭限制了大气 CO_2 向叶肉细胞的输送 ,从而引起光合作用的下降 ,尤其是在轻微的干旱胁迫下^[6]。而另一些研究却认为 ,干旱胁迫引起光合下降更直接的原因是非气孔因素 ,特别是通过 ATP 酶合成的减少来抑制光合作用^[3,7]。在干旱条件下 ,碳水化合物积累减少了卡尔循环中无机磷的供应 ,也成为限制光合作用的非气孔因素^[8]。干旱引起的光合下降也可能会导致光合电子传递链过渡还原 ,过刺激能能通过非光化学传递耗散 ,以此保护光系统 II (PSII)免遭破坏^[9,10]。

在干旱等胁迫环境下 ,植物通过气孔的关闭来控制水分的损失 ,但必然限制了碳的获取 ,因此 ,陆生植物必须取得一个在碳固定与水分消耗之间的折中点 ,这一折中点对形成气孔的行为 ,植物的生理和形态产生直接的影响^[11,12]。水分利用效率 (water use efficiency , WUE)则可以看作这一折中点的测度 ,它是植物消耗单位重量的水分所固定的 CO_2 的重量 ,表示植物对水分的利用水平^[13] ,其值的大小取决于 CO_2 净同化效率与蒸腾效率。近年来 ,对植物在干旱条件下的水分利用效率的研究越来越多^[14] ,植物通过提高水分利用效率来减轻干旱对其的伤害 ,但这种行为通常与胁迫的程度有关^[15]。

柏木 (指柏属 *Cupressus* sp.)对土壤适应性广 ,耐干旱瘠薄 ,也能稍耐水湿 ,在石灰岩土壤上能较好生长。十余年来 ,我国许多地区都进行了大面积的引种造林 ,尤其在西南石灰岩地区 ,取得很好的效果^[16]。有学者对臭柏 *Sabina vulgaris*^[17,18]、西藏柏木 *Cupressus torulosa* D. Don^[19]的干旱生理进行了研究 ,也有文献对西藏巨柏 *Tibetan Cupressus gigantean*^[20]和臭柏 *Sabina vulgaris*^[21]的光合生理进行了报道。柏木 (*Cupressus funebris* Endl.)在石灰岩地区同样具有较好的适应特性和良好的发展前景及推广利用价值 ,但其在石灰岩地区干旱生境的光合生理的研究未见报道。

本文的目的是比较水分胁迫条件下不同龄级的柏木幼苗的气体交换特征 ,探讨其在水分胁迫下光合变化的原因 ,两种龄级幼苗对干旱是否存在水分利用差异及其抵抗干旱的可能对策。

1 材料与方法

实验材料选自重庆北碚桐子林乡石灰岩山地柏木 (*C. funebris*)1 年生和 5 年生实生苗。供试土壤为该山地的黄色石灰土 ,土壤的基本理化性状为 :pH 7.66 ,有机质为 $20.190\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全氮为 $0.812\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$,全磷为

0.454g·kg⁻¹,全钾为 12.130g·kg⁻¹,碱解氮为 66.052mg·kg⁻¹,有效磷为 3.914mg·kg⁻¹,速效钾为 72.765 mg·kg⁻¹,测得田间持水量为 34.6%。

2005 年 10 月,选取苗高 35cm 左右的 1 年生实生苗和苗高 90cm 左右的 5 年生实生苗各 40 株栽植在内径 28cm,高 23cm (1 年生苗)和内径 38cm,高 45cm (5 年生苗)塑料花盆里,2006 年 2 月移进塑料雨棚,适应生长两个月后,进行处理测定。

实验分为对照 (CK)、轻度干旱 (MW)、中度干旱 (MS)和重度干旱 (SS) 4 个组,实验处理见表 1。

表 1 实验材料处理						
Table 1 Treatment of water stress						
处理 Treatment	4 月 29 日 April 29	5 月 3 日 May 3	5 月 7 日 May 7	5 月 11 日 May 11	5 月 15 日 May 15	5 月 19 日 May 19
对照 CK	+	+	+	+	+	+
轻度胁迫 MW	+	+	+	+	+	-
中度胁迫 MS	+	+	+	-	-	-
重度胁迫 SS	+	-	-	-	-	-

+ 饱和浇水 well water; - 不浇水 no water

5 月 22 日 (对照组最后一次浇水后的第 3 天)进行取样测定,同时也对两种不同体积花盆内土壤分别进行土壤含水量的测定,并对两组数据进行显著性差异分析,以此确定不同龄级幼苗是否因为个体差异而导致土壤含水量的不同。分析结果是两者并没有显著性差异,因而每个处理取 (3 盆×2 年龄组)共 6 个值的平均值,其结果如下:CK、MW、MS 和 SS 4 组的土壤含水量分别为 29.2% (即田间持水量的 84.4%)、17.6% (田间持水量的 50.8%)、14.2% (田间持水量的 41.1%)、11.2% (田间持水量的 32.4%),与 Hisao^[22]的标准划分的水分胁迫程度相符。

气体交换的测定利用美国 Li-COR 公司生产的 Li-6400 便携式光合测定分析仪,采用针叶叶室,选取柏木主干顶部健康小枝 (用细绳标记),于 9:00~11:00 测定净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (E)、气孔导度 (G_s)等气体交换参数。测定时,通过 Li-6400 CO₂钢瓶,控制 CO₂浓度在 380 μmol·mol⁻¹,温度 25℃,相对湿度 60%,光合有效辐射 (PAR)通过自制的卤钨灯 (灯与材料之间用有机玻璃流动水槽滤过红外光部分)控制在 800 μmol·m⁻²·s⁻¹。

同时通过可调控的卤钨灯,测定了小枝在 CO₂浓度 380μmol·mol⁻¹,温度 25℃,相对湿度 60% 条件下气体交换对光合有效辐射的响应,通过线性回归 ($PAR\leq200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)求出响应曲线的初始斜率 $dP_n/dPAR$ 为表观量子效率 (AQY), P_n 为 0 时的 PAR 值为光补偿点 (LCP), PAR 为 0 时的 P_n 值为暗呼吸 (R_d)。通过 CO₂钢瓶测定小枝在光合有效辐射为 800μmol·m⁻²·s⁻¹,温度 25℃,相对湿度 60% 条件下气体交换对 CO₂浓度的响应,通过线性回归 (胞间 CO₂浓度 $C_i\leq200\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)求出直线斜率 dP_n/dC_i 为羧化效率 (CE), P_n 为零时的 C_i 值为胞间 CO₂浓度补偿点 (Γ), P_n 最大时的 A_0 为光合能力, C_i 为零时的 P_n 值为光下呼吸速率 (R_p),由于光下的暗呼吸很小,可以近似的将光下呼吸视为光呼吸^[23]。

气体交换测定完毕后,剪下标记好的小枝,在根系分析系统 (LAI1600+)下扫描分析小枝的表面面积作为小枝面积值,把值再次输入 Li-6400,运行 recomputer 程序,得到所有基于单位叶面积的气体交换参数。水分利用效率 (WUE)由 P_n/E 给出。

所有数值测定 3 个重复,最后取平均值。
数据分析采用单因素方差分析 (One-Way AVOVA)和 Duncan 多重比较 (SPSS 11.0)。

2 结果

2.1 水分胁迫对柏木幼苗气体交换参数的影响

柏木幼苗的净光合速率 P_n 随着水分胁迫程度的加剧而降低 (图 1A)。1 年生幼苗经轻度、中度和重度干旱处理后其净光合速率分别下降为对照水平的 71.2%、49.4% 和 10.3%,各处理间均达到显著水平。5 年生

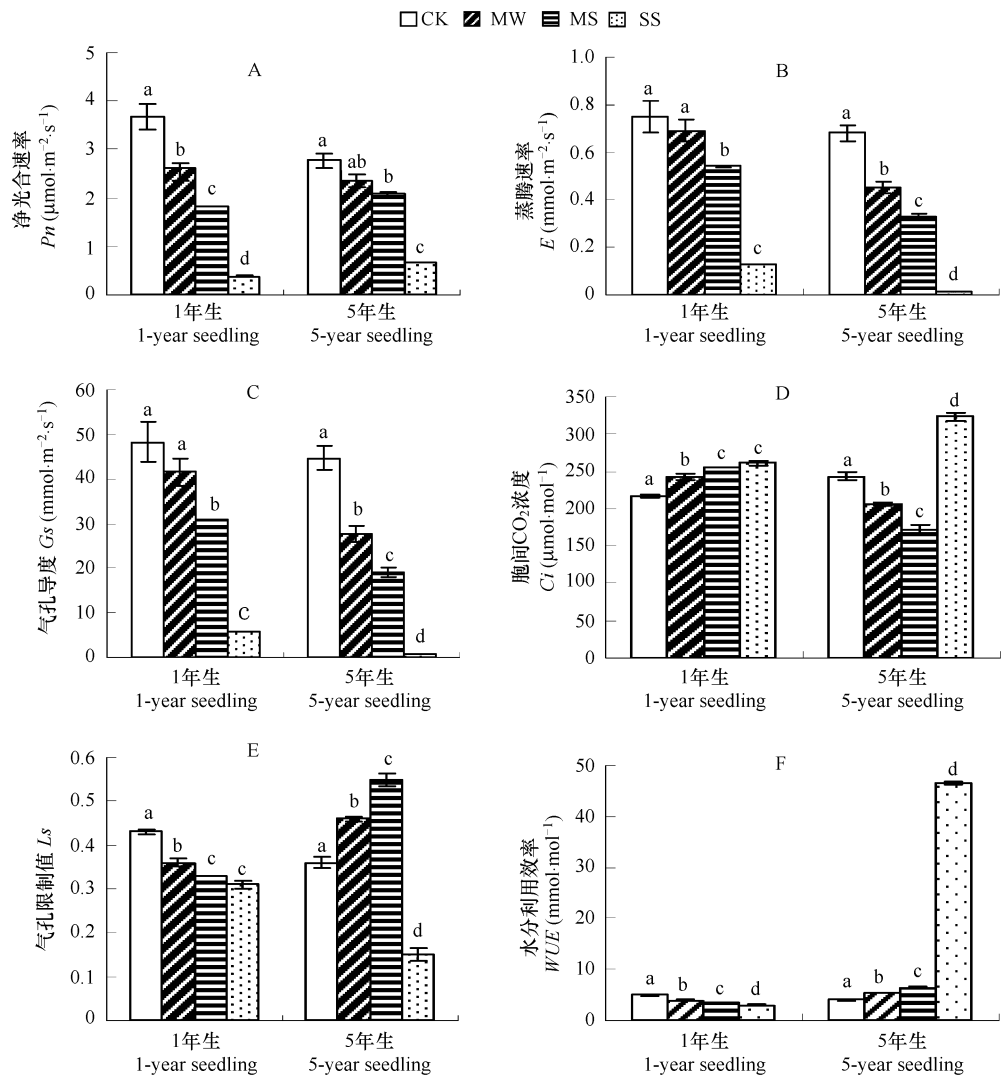


图1 干旱胁迫对不同年龄柏木幼苗气体交换的影响 (平均值 ± 标准误)

Fig. 1 The influences of drought stress on gas exchange of *C. funebris* of different ages (M ± SE)

幼苗轻度干旱和对照之间,中度和轻度干旱之间净光合速率均没有达到显著水平。3 种处理后其下降为对照的 84.9% ,74.8% 和 24.0% ,可以看出下降幅度明显低于 1 年生幼苗。

水分胁迫后柏木幼苗的蒸腾速率 E 也显著降低 (图 1B)。对于 1 年生幼苗,在重度干旱发生之前,蒸腾速率下降的幅度不大,且轻度干旱和对照之间没有显著差异,但重度干旱后蒸腾速率下降为对照的 17.33%。5 年生幼苗各处理间下降幅度较大且差异达到显著水平,重度干旱后蒸腾速率下降为对照的 2.09%。

植物叶片对干旱胁迫的初始响应是通过气孔导度的调节来达到的,气孔导度的变化将改变水分光合关系,引起蒸腾速率和光合速率的降低。由图 (1C)可见,水分胁迫能够显著影响气孔导度 G_s 的变化,随着水分胁迫的加剧,1 年生和 5 年生柏木幼苗 G_s 都降低。对于 1 年生幼苗,重度干旱之前,下降幅度不大,轻度与对照,中度与轻度之间差异没有达到显著水平,重度干旱之后气孔导度与各处理间达到极显著水平。5 年生幼苗各处理间差异均达到显著水平。

1 年生幼苗的气孔限制 L_s 值随着水分胁迫的增加而降低,但胞间 CO_2 浓度 C_i 呈现上升趋势,5 年生幼苗的 L_s 重度干旱之前呈上升趋势,且差异显著,但在重度干旱之后又降为极低,其 C_i 变化趋势刚好与 L_s 变化相反 (图 1D,1F)。

不同龄级的柏木幼苗的水分利用效率对干旱胁迫的响应不一致 (图 1E)。1 年生柏木幼苗的水分利用效

率 WUE 随着水分胁迫程度的加剧而降低。5 年生幼苗水分利用效率随着水分胁迫程度的加剧而升高。

2.2 水分胁迫对柏木幼苗光合光响应参数的影响

表观量子产额 (AQY)是表征植物对光能的利用效率。由表 2 可以看出,1 年和 5 年生柏木幼苗随着水分胁迫梯度的增加 AQY 呈降低趋势,重度干旱处理后其值分别下降到对照的 40.03% 和 47.14%。

1 年生柏木幼苗暗呼吸速率 R_d 随着水分胁迫的加剧而增高,除轻度干旱与对照差异没有达到显著水平外,其余处理间达到了显著水平。5 年生柏木幼苗的 R_d 在重度干旱前呈上升趋势,但重度干旱后显著降低。

干旱胁迫增加了柏木幼苗的光补偿点。1 年生幼苗重度干旱后光补偿点 LCP ($62\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)达到了对照 ($31\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的两倍,而 5 年生幼苗重度干旱后 LCP ($50\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)为对照 ($28\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的 1.79 倍。

表 2 水分胁迫对柏木幼苗光合光响应参数的影响
Table 2 Comparison of photo-parameters of *C. funebris* under drought dress

处理 Treatment		光量子产额 (AQY) Apparent quantum yield	暗呼吸 (R_d) Dark respiration rate ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 (LCP) Light compensation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
1 年生幼苗 1-year seeding	对照 CK	$0.019\pm0.0007\text{a}$	$0.54\pm0.021\text{c}$	$30\pm0.586\text{c}$
	轻度干旱 MW	$0.017\pm0.0006\text{ab}$	$0.57\pm0.009\text{c}$	$38\pm2.853\text{bc}$
	中度干旱 MS	$0.016\pm0.0003\text{b}$	$0.68\pm0.003\text{b}$	$44\pm2.510\text{b}$
	重度干旱 SS	$0.007\pm0.0001\text{c}$	$1.37\pm0.009\text{a}$	$62\pm3.614\text{a}$
5 年生幼苗 5-year seeding	对照 CK	$0.021\pm0.004\text{a}$	$0.39\pm0.012\text{c}$	$28\pm1.764\text{c}$
	轻度干旱 MW	$0.016\pm0.003\text{ab}$	$0.42\pm0.003\text{bc}$	$30\pm1.764\text{c}$
	中度干旱 MS	$0.013\pm0.003\text{b}$	$0.64\pm0.003\text{b}$	$38\pm1.856\text{b}$
	重度干旱 SS	$0.010\pm0.000\text{c}$	$0.21\pm0.026\text{a}$	$50\pm1.863\text{a}$

2.3 水分胁迫对柏木幼苗光合 CO_2 响应参数的影响

由表 3 可以看出,不同龄级的柏木幼苗光合 CO_2 响应参数对水分胁迫的响应是不一致的。水分胁迫降低了 1 年生柏木幼苗的羧化效率 CE 。而 5 年生苗 CE 随着水分胁迫程度的加剧先降后升,重度干旱后 CE 升高到与对照没有差异。

表 3 水分胁迫对柏木幼苗光合 CO_2 响应参数的影响
Table 3 Comparison of CO_2 -parameters of *C. funebris* under drought stress

处理 Treatment		羧化效率 (CE) Carboxylation efficiency ($\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	光呼吸 (R_p) Light respiration rate ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CO_2 补偿点 (Γ) CO_2 compensation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	光合能力 (A_0) Photosynthetic ability ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
1 年生幼苗 1-year seeding	对照 CK	$0.038\pm0.004\text{a}$	$1.42\pm0.106\text{c}$	$58\pm4.63\text{c}$	$8.66\pm1.584\text{b}$
	轻度干旱 MW	$0.033\pm0.002\text{ab}$	$1.59\pm0.077\text{c}$	$67\pm3.67\text{bc}$	$6.28\pm0.623\text{b}$
	中度干旱 MS	$0.030\pm0.002\text{b}$	$2.18\pm0.149\text{b}$	$76\pm5.24\text{b}$	$5.52\pm0.120\text{ab}$
	重度干旱 SS	$0.016\pm0.001\text{c}$	$2.96\pm0.404\text{a}$	$87\pm4.48\text{a}$	$4.88\pm0.421\text{a}$
5 年生幼苗 5-year seeding	对照 CK	$0.018\pm0.0013\text{a}$	$1.58\pm0.092\text{b}$	$64\pm1.15\text{b}$	$10.00\pm0.589\text{c}$
	轻度干旱 MW	$0.013\pm0.0004\text{b}$	$1.65\pm0.081\text{b}$	$61\pm2.28\text{b}$	$8.27\pm0.507\text{b}$
	中度干旱 MS	$0.016\pm0.0018\text{ab}$	$1.99\pm0.165\text{b}$	$61\pm2.91\text{b}$	$7.57\pm0.406\text{b}$
	重度干旱 SS	$0.019\pm0.0005\text{a}$	$3.05\pm0.131\text{a}$	$79\pm4.41\text{a}$	$4.60\pm0.321\text{a}$

不同龄级的柏木幼苗的光呼吸 R_p 均随着水分胁迫强度的加剧而升高。
1 年生苗 CO_2 补偿点 Γ 随着水分胁迫的加剧而增加,5 年生幼苗在重度干旱前其 Γ 与对照没有显著差异,重度干旱后显著升高,与对照差异显著。

水分胁迫也影响了最大净光合速率即光合能力 A_0 ,随着水分胁迫的加剧,1 年生和 5 年生幼苗 A_0 均呈降

低趋势。

3 讨论

气孔运动是植物调整光合器官对环境变化最迅速的方式^[24]。植物在遭受干旱胁迫时,通过气孔的关闭来控制水分的丧失被认为是一种早期的抗旱策略,但它必然会限制碳的获取,降低净光合速率^[25-26]。另一方面,不少研究认为环境胁迫常常直接作用于叶绿体,使其光合能力下降,成为限制光合作用的非气孔因素,包括 RuBP 羧化限制、RuBP 再生限制和无机磷限制,以及体内活性氧自由基代谢引发的光合器官结构与功能的破坏及细胞内物质和能量代谢的失调^[27]。Farquhar 和 Sharkey^[28]认为,引起光合速率降低的气孔和非气孔限制因素可以根据叶片胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的变化来判断。只有当 C_i 与 P_n 变化方向相同,两者都降低,并且 L_s 值增大时,才可以认为光合速率的下降是主要受气孔限制所致。反之,如果 P_n 下降,即使在 G_s 较低的情况下, C_i 也有可能升高或者不变,此时 L_s 下降,这种情况光合速率的下降的决定因素为叶肉细胞的光合活性,而不是气孔导度。1 年生柏木幼苗在干旱胁迫下,气孔导度降低,导致 E 和 P_n 降低,但 C_i 升高, L_s 值下降,说明非气孔限制,即叶肉细胞的光合活性变化是导致 1 年生柏木幼苗的光合速率下降的主要原因。表观量子产额和羧化效率的下降也证实了这一点。但对 5 年生幼苗,却出现了不同的情况。随着对照,轻度干旱和重度干旱土壤含水量的降低, P_n 和 C_i 都降低, L_s 值增大,说明气孔限制为其光合降低的主要原因。但随着干旱加剧,在重度干旱下,非气孔因素又成为限制光合速率的原因。由此,可以得出,1 年生柏木幼苗遭受干旱胁迫时,光合器官的结构与功能较五年生幼苗更易遭到破坏,需要以叶肉细胞的光合活性的降低来抵御干旱。5 年生幼苗在未遭到严重干旱时,可以通过气孔调节来适应干旱,这一点与 Chaves^[6]的研究结果一致,但这种适应有一定的限度,当胁迫十分严重(重度干旱)时,同样需要降低叶肉细胞的活性来抵御干旱。可见,两种龄级的柏木在干旱胁迫下,光合下降的原因并不相同,对干旱有着不同的反应与适应对策。

水分利用效率 WUE 在一定程度上衡量或评价植物对环境水分状况变化的适应能力和能量的转换效率^[13]。1 年生幼苗由于叶肉细胞光合活性的降低,导致光合速率的降低幅度大于蒸腾速率,其水分利用效率 WUE 也随着水分胁迫的程度加重而降低。而 5 年生幼苗,通过气孔导度的调节,保持较高的光合速率,提高了水分利用效率,较好的适应了适度的干旱环境。

干旱、低温、弱光、 CO_2 及 O_3 浓度升高等环境胁迫均能影响植物的光合和 CO_2 浓度的响应参数如表观量子产额、光补偿点、羧化效率、光呼吸和 CO_2 补偿点等^[29-32]。干旱胁迫降低了 1 年生柏木幼苗的表观量子产额、羧化效率以及最大净光合速率即光合能力,但光补偿点、 CO_2 补偿点、光呼吸和暗呼吸却随着水分胁迫的加剧而升高。说明在水分胁迫下,1 年生幼苗对光能和 CO_2 的利用能力降低,且因暗呼吸消耗较多的光合产物,使其光合能力也随之降低。对于 5 年生幼苗,干旱胁迫对其表观量子效率、光补偿点、光呼吸及光合能力的影响基本与 1 年生幼苗一致。但羧化效率、 CO_2 补偿点呈先降后升的趋势,而暗呼吸却先升后降,说明适度的干旱(未遭受重度干旱之前)提高了柏木的 CO_2 利用能力,但因呼吸消耗较多的光合产物还是导致了其光合能力的降低,但降低的程度较 1 年生幼苗小,表现为对干旱环境更好的适应能力。

References :

- [1] Zhu S Q. Ecological research on Karst forest I. Guiyang :Guizhou Technological Press ,1993.
- [2] Zhu S Q . Ecological research on Karst forest III. Guiyang :Guizhou Technological Press 2003.
- [3] Tezara W , Mitchell V J , Driscoll S D , *et al.* Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature* ,1999 , 401 ,914—917.
- [4] Cornic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture — not by affecting ATP synthesis. *Trends Plant Sci.* ,2000 5 , 187—188.
- [5] Lawlor D H , Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.* ,2002 ,25 ,275—294.
- [6] Chaves M M ,Oliveira M M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits :prospects for water-saving agriculture. *J. Exp. Bot.* ,2004 ,

55 ,2365 — 2384.

[7] Lawlor D H. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves :stomata vs metabolism and the role of ATP. *Ann. Bot.* ,2002 ,89 ,275 — 294.

[8] Chaves M M. Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Exp. Bot.* ,1991 #2 ,1 — 16.

[9] Ort D R ,Baker N R. A photoprotective role for O₂ as an alternative electron sink in hotsynthesis ?*Curr. Opin. Plant Biol.* ,2002 5 ,193 — 198.

[10] Asada K. The water water cycle in chloroplasts :scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* ,1999 50 ,601 — 639.

[11] Dawson T E ,Ehleringer J R. Gender-specific physiology carbon isotope discrimination and habitat distribution in boxelder ,*Acer negundo*. *Ecol.* ,1993 74 798 — 815.

[12] Donovan L A ,Ehleringer J R. Potential for selection on plants for water-use efficiency as estimated by carbon isotope discrimination. *Am J Bot.* ,1994 ,81 927 — 935.

[13] Zheng H L ,Huang Z Z ,Dong X J. Study on physioecological characteristics of *Artemisia ordosica* and *C. komarovii* al. Iljinski in Maowusu land. *Plant Ecology and Geobotanic Sinica* ,1992 ,16 (3) :197 — 207.

[14] Turner N C. Further progress in crop water relations. *Adv. Agron* ,1997 ,58 ,293 — 338.

[15] Chen X M ,Begonia G B ,Alm D M ,*et al.* Responses of soybean leaf photosynthesis to CO₂ and drought. *Photosynthetica* ,1993 ,29 ,447 — 454.

[16] Chen B T ,Deng L L ,Wu Z X . Report on trial planting of Cupressaceae in Guizhou province. *Guizhou Forestry and Technology* ,1996 ,24 (3) :39 — 44.

[17] Wen G S ,Zhang G S ,Ji C X. Effect of drought stress on water characteristics of *Sabina vulgaris*. *Scientica Silvae Sinicae* ,2004 ,40 (5) :84 — 87.

[18] Wen G S ,Ji C X ,Zhang G S ,*et al.* Growth of *Sabina vulgaris*. ant. under drought stress. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University* ,2004 ,25 (1) :5 — 10.

[19] Huang Y M ,Zhang J ,Luo C D. Physiological study on the drought resistance of *Cupressus torulosa* D. Don. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* ,1998 ,19 (4) :31 — 36.

[20] Lan X Z ,Liao Z H ,Wang J S. The diurnal course of photosynthesis of the endangered species Tibetan *Cupressus gigantea* in Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 ,25 (12) :3172 — 3175.

[21] Wen G S ,Wang L H ,Zhang G S. The gray sequence of photosynthetic rate of *Sabina vulgaris* to ecological factors. *Fujian College of Forestry* ,2004 ,24 (3) 206 — 210.

[22] Hisao T C. Plant responses to water stress. *Ann. Rew . Plantphysiology* ,1973 ,24 519 — 570.

[23] Cai S Q ,Xu D Q. Relationship between the CO₂ compensation point and photo respiration in Soybean leaves. *Acta Phytophysiological Sinica* ,2000 ,26 (6) 545 — 550.

[24] Zhao P ,Zeng X P ,Peng S L . Ecological adaptation of leaf gas exchange of trees used for re-vegetation under different experimental light regimes. *Chinese Journal of Ecology* ,2003 ,22 (3) 1 — 8.

[25] Bennett J M ,Boote K J ,Hammond L C. Relationship among water potential components ,relative water content ,and stomatal resistance of field-grown peanut leaves. *Peanut. Sci.* ,1984 ,11 ,31 — 35.

[26] Midgley G F ,Moll E J. Gas exchange in arid-adapted shrubs :when is efficient water use a disadvantage ?*South African J. of Botany* ,1993 ,59 (5) :491 — 495.

[27] Shangguan Z P. Regulation of nitrogen nutrition of photosynthetic characteristics of winter wheat on dryland. *Plant Nutr. Fert.Sci.* ,1997 ,3 (2) :105 — 110.

[28] Farquhar G D ,Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* ,1982 ,33 :317 — 345.

[29] Guo H Y ,Fan Z C. Soil water stress on photosynthesis of *allium sativum* L. *Acta Horticulturae Sinica* ,1999 ,26 (6) :404 — 405.

[30] Guo Y P ,Zhang L C ,Shen Y G. Effects of chilling stress on photosynthesis of *Satsuma Mandarin Citrus unshiu* Marc. *Acta Horticulturae Sinica* ,1998 ,25 (2) :111 — 116.

[31] Liao J X ,Ge Y ,Huang J ,*et al.* Effects of irradiance on photosynthetic characteristics and growth of *Mosla chinensis* and *M . scabra*. *Photosynthetica* 2005 ,43 :111 — 115.

[32] Feng Z Z , Wang X K , Zhen Q W , Feng Z W. Response of gas exchange of rape to ozone concentration and exposure regimes. *Acta Ecologica Sinica* , 2006 , 26 (3) 823 — 829.

参考文献：

[1] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究 I. 贵阳 :贵州科技出版社 ,1993.

[2] 朱守谦. 喀斯特森林生态研究 III. 贵阳 :贵州科技出版社 ,2003. 30 ~ 37.

[13] 郑海雷 ,黄子琛 ,董学军. 毛乌素沙地油蒿和牛心朴子生理生态学研究. *植物生态学与地植物学学报* , 1992 ,16 (3) :197 ~ 207.

[16] 陈波涛 ,邓龙玲 ,吴智秀. 贵州省柏木引种栽培调查报告. *贵州林业科技* , 1996 ,24 (3) :39 ~ 44.

[17] 温国胜 ,张国盛 ,吉川贤. 干旱胁迫对臭柏水分特性的影响. *林业科学* , 2004 ,40 (5) :84 ~ 87.

[18] 温国胜 ,吉川贤 ,张国盛 ,等. 干旱胁迫条件下臭柏的生长. *内蒙古农业大学学报* , 2004 ,25 (1) :5 ~ 10.

[19] 黄颜梅 ,张健 ,罗承德. 西藏柏木抗旱生理研究. *四川林业科技* , 1998 ,19 (4) :31 ~ 36.

[20] 兰小中 ,廖志华 ,王景升. 西藏高原濒危植物西藏巨柏光合作用日进程. *生态学报* , 2005 ,25 (12) :3172 ~ 3175.

[21] 温国胜 ,王林和 ,张国盛. 臭柏的光合速率与生态因子的关联分析. *福建林学院学报* , 2004 ,24 (3) 206 ~ 210.

[23] 蔡时青 ,许大全. 大豆叶片 CO₂ 补偿点和光呼吸的关系. *植物生理学报* , 2000 ,26 (6) :545 ~ 550.

[24] 赵平 ,曾小平 ,彭少麟. 植被恢复树种在不同实验光环境下叶片气体交换的生态适应特点. *生态学杂志* , 2003 ,22 (3) :1 ~ 8.

[29] 郭洪芸 ,樊治成. 土壤水分胁迫对大蒜光合特性的影响. *园艺学报* , 1999 ,26 (6) :404 ~ 405.

[30] 郭延平 ,张良诚 ,沈允钢. 低温胁迫对温州蜜桔光合作用的影响. *园艺学报* , 1998 ,25 (2) :111 ~ 116.

[32] 冯兆忠 ,王效科 ,郑启伟 ,冯宗炜 ,等. 油菜叶片气体交换对 O₃ 浓度和熏蒸方式的响应. *生态学报* , 2006 ,26 (3) 823 ~ 829.