

白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应

李芳兰, 包维楷*, 吴 宁

(中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要:为了探讨白刺花 (*Sophora davidii* (Franch.) Skeels) 幼苗对持续干旱胁迫的适应能力及对策, 用盆栽方法人工模拟土壤干旱条件, 设置土壤田间持水量 (WHC) 100%、80%、60%、40% 和 20% 5 个干旱胁迫处理, 研究了幼苗生长、生物量分配、水分利用效率 (WUE)、叶形态解剖结构以及光合色素等在不同干旱胁迫强度下的变化特点。结果显示, 胁迫处理 96d 后, 100% WHC 条件下白刺花幼苗的总叶面积、分枝数、基径及最大根长等均最大; 80% WHC 对幼苗产生了轻度胁迫, 随着干旱胁迫强度的进一步增加, 幼苗生长显著减小。干旱胁迫限制了新生叶发生与单叶面积扩展, 导致冠层总叶面积减小, 从而引起幼苗光合能力及生物量积累均降低。随着胁迫强度的增加, 叶生物量所占的比例及叶面积/根生物量的比值都明显减小, 而根生物量所占的比例增大, 这说明叶生长对干旱胁迫反应比根更加敏感。另外, 干旱胁迫下 WUE 随着生物量与耗水量的减小而降低, 表明幼苗具有浪费型水分利用对策。叶绿素 (Chla、Chlb 和 Chla + b) 及类胡萝卜素含量 (Car) 都随着干旱胁迫增强而呈增大趋势, 但 Chla/b 及 Chl/Ca 变化趋势相反。干旱胁迫对叶片解剖结构影响较小, 土壤水分减少时仅栅栏组织厚度略有增厚, 海绵组织变薄。研究结果证明, 60% WHC 是幼苗生长、生物量积累、WUE 和光捕获复合体活性受到明显抑制的干旱胁迫强度阈值; 20% WHC 胁迫处理对幼苗产生了严重危害。但是在实验过程中, 即使在 20% WHC 条件下也未出现叶片凋落及幼苗死亡, 表明当年生白刺花具有较强的干旱忍受能力, 幼苗通过减小地上蒸发面积、增加地下生长及叶绿素含量等多种形态与生理策略适应干旱胁迫。

关键词: 干旱胁迫; 白刺花; 叶形态结构; 叶绿素; 生物量分配; 水分利用对策

文章编号: 1000-0933 (2009) 10-5406-11 中图分类号: Q142, Q945, Q948 文献标识码: A

Morphological and physiological responses of current *sophora davidii* seedlings to drought stress

LI Fang-Lan, BAO Wei-Kai*, WU Ning

Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5406 ~ 5416.

Abstract: *Sophora davidii*, an endemic leguminous shrub, is a potential tool species for vegetation and ecosystem rehabilitation in the arid region of the upper reaches of the Minjiang River, southwest China. In order to assess the ability of tolerating drought in the species, we investigated the effects of drought stress on growth, biomass production and partitioning, water-use efficiency, leaf anatomical characteristics and photosynthetic pigment contents of *S. davidii* seedlings. Two-month-old seedlings were grown under water supply regimes of 100, 80, 60, 40 and 20% water-holding capacity (WHC), respectively, in an open-sided greenhouse. Leaf area, branch number, basal diameter, root length, root mass per soil volume, biomass production and WUE were the greatest in the seedlings of 100% WHC treatment, and they slightly declined in 80% WHC but were greatly reduced in 60%—40% WHC and were severely retarded by 20% WHC. As expected, drought induced an increase in root mass fraction and a decrease in leaf mass fraction, thereby maintaining a balance between water-losing and water-obtaining processes. Drought stress increased palisade mesophyll thickness while reduced spongy mesophyll thickness. Moreover, drought significantly increased Chla, Chlb, Chla + b, and carotenoid

基金项目: 中国科学院知识创新工程资助项目 (KZCX2-XB2-02); 中国科学院“西部之光”博士资助项目 (08C2041100)

收稿日期: 2008-06-18; 修订日期: 2009-03-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: baowk@cib.ac.cn

contents (Car), but decreased the ratios of Cha/b and Chl/Car. The results demonstrated that *S. davidii* seedlings avoid or tolerate drought by reducing branching intensity and leaf area while maintaining a high percentage of root mass and chlorophyll content in leaves. The fact that there was no mortality and leaf shedding in the seedlings even under 20% WHC condition indicates that this native N-fixing shrub species has a great potential for vegetation restoration in dry valleys of the Hengduan Mountain and other arid regions.

Key Words: drought stress; *Sophora davidii*; morph-anatomical traits; chlorophyll; biomass partitioning; water-use strategy

全球气候变化与局部干旱化将导致越来越多的干旱、半干旱地区受到更为严重的干旱胁迫影响^[1,2],因此水分短缺将仍然是这些地区作物生产与植被恢复的关键制约因素。开展代表性植物个体水分的模拟实验,定量分析其生长、形态结构及生理过程等对不同干旱胁迫强度的响应与适应是深入探讨植物干旱适应能力及对策的有效手段。土壤有效水分的匮乏会对植物生长状况、形态结构与生理生态过程产生显著影响^[3-6],因此土壤水分状况与植物之间的关系一直是植物生理生态学研究领域的热点问题之一。大多数植物在短期或轻度土壤缺水下叶片水势下降,引起气孔关闭,限制了 CO₂ 摄取及光合作用速率;长期而严重的干旱胁迫可限制植物生长,引起形态结构及生物量分配格局发生变化,甚至会导致植物死亡^[7-9]。因此,从生长、生物量积累及其分配、解剖结构及生理特征等多方面开展系统地研究,是把握植物对不同强度干旱胁迫响应与适应的重要切入点。

白刺花 (*Sophora davidii* (Franch.) Skeels) 属豆科槐属,是横断山区干旱河谷及我国北方干旱地区主要分布的旱生灌丛群落优势种或广布种^[10,11],在干旱山区植物群落演替、物种多样性维持及土壤改良与防治水土流失等方面有着重要生态学价值。因而深入揭示白刺花的干旱适应能力及其对策,对豆科资源开发以及干旱区植被恢复都具有重要的理论与实践指导意义。前期的研究表明,成熟白刺花具有较强的抗旱能力^[10,11,12],有希望成为干旱、贫瘠山区植被恢复的理想材料,但 10 多年来随着生境的退化,白刺花生长与生存面临较大的威胁^[10]。在干旱河谷的调查发现,白刺花开花及结实量较大,但幼苗稀少,种群更新缺乏。幼苗是种群更新不可逾越的重要阶段,成为影响种群更新的“瓶颈”之一^[13,14],干旱胁迫可能通过限制幼苗生长及定居,进而影响种群更新过程,但是目前就白刺花幼苗对干旱环境适应能力及适应机制的研究还十分缺乏。本文用盆栽方法人工模拟土壤干旱条件,设置土壤田间持水量 (WHC) 100%、80%、60%、40% 和 20% 5 个水平的持续性胁迫处理,研究了当年生白刺花幼苗对不同干旱胁迫强度的响应与适应,主要目的在于:(1) 阐明不同强度干旱胁迫下幼苗生长、生物量分配、水分利用效率、叶片解剖结构、光合色素等的变化特点;(2) 探讨幼苗的干旱适应能力及适应对策。

1 材料与方法

1.1 实验材料及生长基质

实验采用盆栽实生苗进行。2004 年 10 月在四川省茂县县城附近干旱河谷地段,选择自然生长的白刺花成株采集种子;选大小相近、饱满的种子晾干后在室温下 (2~25 °C) 保存备用。2005 年 3 月在岷江干旱河谷中断茂县凤仪镇静州村大沟口取地表 0~20 cm 层土壤作为植物的生长基质。该土壤为褐土, pH 值 7.8, 容重 0.97 g cm⁻³, 田间持水量 38.9%, 有机质、总氮、总磷及总钾含量分别是 52.61、1.61、1.14 g kg⁻¹ 和 11.65 g kg⁻¹。土壤充分混合后堆放 15d, 称取 3.5 kg 装入 6.5 L 塑料盆中 (直径 25 cm, 高 28 cm), 共 40 盆;另装 10 个同样的盆土待测定田间持水量 (WHC)。为了保证实验过程中幼苗的生长不受养分限制,每盆按质量 1:1000 (肥:土) 的比例施加缓释肥 (13% N、10% P 和 14% K)。

2005 年 4 月 5 日开始播种育苗,每盆播 4 粒种子,共种植 20 盆,每个处理 4 个重复。然后所有盆土等量浇水以确保种子顺利出苗,土壤含水量约 80% WHC。待幼苗出现 2~3 片真叶后开始匀苗,每盆保留大小一

致、健壮的幼苗 1 株,幼苗平均高度(2.9 ± 0.1) cm。同时测定移出苗的干重作为初始生物量,平均值为(0.79 ± 0.05) g。处理前 7 d 内停止浇水,使土壤水分下降至 40% WHC 左右。2005 年 6 月 22 日测定了 WHC 后开始干旱胁迫处理。

1.2 实验设计

实验采用完全随机设计,根据土壤含水量确定干旱胁迫强度,设置了 5 个持续胁迫处理水平,分别为田间持水量(WHC)的 100%、80%、60%、40% 及 20%。实验过程中采用称重法控制土壤含水量,隔天浇水 1 次,每次浇水时间为 8:00 ~ 9:00,使 100、80、60、40 和 20% (WHC) 条件下的盆土实际质量含水量分别维持在(38.8 ± 0.3)%、(31.6 ± 1.7)%、(25.6 ± 1.3)%、(16.5 ± 0.7)% 和(8.1 ± 1.1)%。所有盆土表面覆盖 3 ~ 4 cm 厚度的石英砂以降低水分蒸发,并每盆处理幼苗设置 1 个无植物盆土作为对照估计土壤表面蒸发水分。植物之间保持一定的距离,避免冠层接触而形成干扰,并每周交换 1 次盆的摆放位置,使之在大棚内随机排列。实验在中国科学院茂县山地生态系统定位研究站($103^{\circ}53'58''$ E, $31^{\circ}41'07''$ N, 海拔 1816 m) 塑料大棚中进行。大棚两侧通风,只起挡雨作用。实验期间棚内日/夜均温为 30/11 $^{\circ}$ C,相对湿度为 45% ~ 85%,中午光合有效辐射约为 $1600 \mu\text{mol}^{-1}\text{s}^{-1}\text{m}^{-2}$ 。

与上述实验同步,播种培育白刺花 120 株,在幼苗不同生长阶段取样测定株高、基径及全株鲜重,建立总鲜重与生长的关系: $y = -1.496 + 0.117x_1 + 0.998x_2$, $r^2 = 0.848$, $P < 0.001$, $n = 120$ 式中, y 表示全株鲜重, x_1 表示株高, x_2 表示基径。在快速生长期(8 ~ 9 月份),测定幼苗的株高与基径,通过该方程估计处理幼苗的鲜重,然后实验期间,每周校正因幼苗本身的重量增加对浇水量的影响^[5,6]。

1.3 取样与参数测定方法

1.3.1 生长、生物量积累及分配和水分利用效率(WUE)测定

2005 年 9 月 25 日处理结束后收割幼苗。首先所有幼苗从盆中取出,测定基径、分枝数及根最大长度,然后将其根、茎和叶分开;用扫描仪(Model F6580, Founder Electronics Co., Ltd., Beijing) 叶片轮廓后在 Arcview3.2 (Environmental Systems Research Institute Inc., New York) 软件下计算总叶面积;每个处理随机取 5 枚计算复叶面积。最后样品于 80 $^{\circ}$ C 烘干,称取根、茎及叶干重;计算总生物量,单位体积土壤中的根干重(根密度)、总叶面积/根生物量之比及根生物量/总生物量之比等参数。每株幼苗的 $\text{WUE} = \text{幼苗总生物量积累} / \text{处理期间幼苗蒸腾消耗水分}$,其中幼苗总生物量积累 = 幼苗最终生物量 - 幼苗初始生物量;幼苗蒸腾消耗水分 = 浇水量 - 土壤表面蒸发水分。

1.3.2 叶解剖结构参数测定

幼苗收割前,取每株幼苗冠层上部成熟的复叶 3 枚,放入 FAA (乙醇 50% : 甲醛 38% : 冰醋酸 99.5% = 90:5:5) 中固定。在室内,固定好的叶片用 50% 乙醇清洗数遍,取总叶柄中部小叶,用常规石蜡切片法制片,切片厚度 8 ~ 10 μm 。在 Leica-DMLB 光学显微镜下观测叶片总厚度、主脉及厚角组织厚度、表皮细胞层数和厚度、细胞形态、栅栏组织厚度(P) 和细胞层数、海绵组织厚度(S) 与栅栏组织/海绵组织厚度之比(P/S) 等结构参数。

1.3.3 光合色素含量测定

2005 年 8 月,取幼苗冠层上部完全展开的叶片,新鲜叶立即在低温、避光条件下带回实验室进行色素含量测定。将新鲜叶片剪碎混匀,取 0.1 g 剪碎混匀,用 80% 的丙酮在低温、黑暗条件下浸泡使至叶片完全变白。浸提液过滤、定容后用分光光度计(UV-2450 model, Shimadzu, Japan) 在波长 646、663 nm 和 470 nm 下比色,分别测定叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb) 和类胡萝卜素 (Car) 的吸收值,计算 Chla、Chlb 及 Car、Chla/b 含量以及 Chl/Car 之比^[15]。

1.4 数据统计与分析

对所有参数采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 比较不同干旱胁迫梯度之间的差异性,对一些参数进行对数转换使其方差齐次,平均数之间的多重比较采用 Tukey 检验;采用 Spearman 相关系数分析参数之间

的相关性。所有分析在 SPSS11.5 软件系统下完成。

2 结果与分析

2.1 不同强度干旱胁迫下幼苗生长特点

图 1 显示不同强度干旱胁迫下白刺花幼苗生长参数及其变化特点。可以看出,干旱胁迫明显限制了幼苗的总叶面积、分枝、基径与最大根长度,但是叶面积与分枝数对轻度干旱胁迫反应较敏感。与 100% WHC 相比,在 80%、60% 与 20% WHC 条件下总叶面积分别降低了 25%、75% 及 93%;分枝数降低了 35%、59% 和 92%。二者在 40% 与 60% WHC 之间都无显著差异 ($P > 0.05$)。干旱胁迫梯度上总叶面积与生物量之间呈显著的正相关关系(表 3)

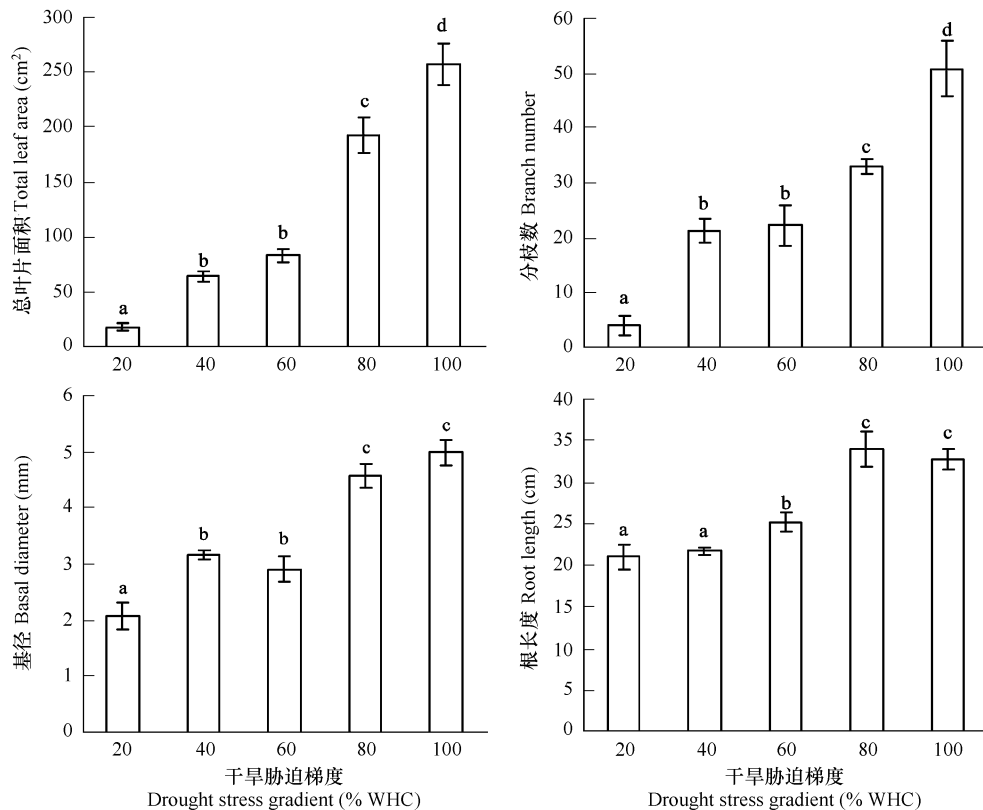


图 1 不同干旱胁迫梯度上白刺花幼苗总叶片面积、分枝数、基径和根长度的变化

Fig. 1 Variations in total leaf area, the number of branches, basal diameter and root length of *Sophora davidii* (Franch.) Skeels seedlings along different drought stress gradients

不同字母指示差异显著 ($n = 4$, $P < 0.05$); 横条表示标准误 Different letters show significant differences among five gradients ($n = 5$, $P < 0.05$); Bars indicate SE

在 100% WHC 条件下,幼苗平均基径为 4.98 mm,持续 96d 的 60% 与 20% WHC 胁迫处理使基径分别减小了 50% 与 59%;但基径在 100% 与 80% WHC 之间,以及 60% 与 40% WHC 之间都无显著差异 ($P > 0.05$)。80% WHC 条件下幼苗根长度最大,为 33.98 cm,但与 100% WHC 之间无明显差异。低于 80% WHC 干旱胁迫明显限制根长度 ($P < 0.05$),在 40% 与 20% WHC 之间差异不显著 ($P > 0.05$)。60% 和 20% WHC 条件下根长度比 80% WHC 分别减小了 26% 与 38%。

2.2 不同强度干旱胁迫下幼苗生物量积累及其分配和水分利用效率及变化特点

不同干旱胁迫强度下白刺花幼苗生物量积累及其分配特征发生了明显改变(图 2)。总生物量积累随着干旱程度增加而减小,但在 40% 与 60% WHC 之间差异不显著 ($P > 0.05$)。与 100% WHC 相比,总生物量在 80%、60% 与 20% WHC 条件下分别减小了 18%、65% 和 85%。

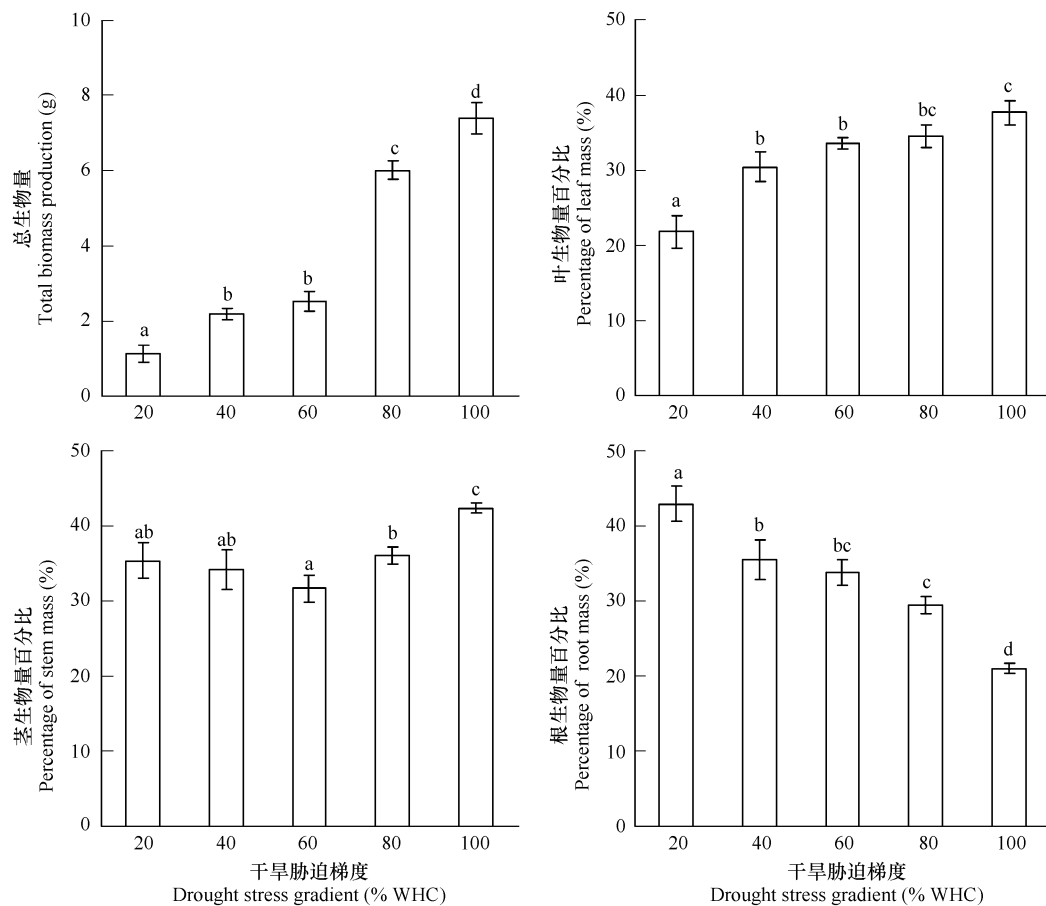


图2 不同干旱胁迫梯度下白刺花幼苗生物量积累及其在叶、茎和根之间分配比例的变化

Fig. 2 Variations in biomass production and its allocating percentage of leaf, stem and root in *Sophora davidii* (Franch.) Skeels seedlings along different drought stress gradients

不同字母指示差异显著 ($n=4$, $P<0.05$); 横条表示标准误 Different letters show significant differences among five gradients ($n=5$, $P<0.05$); Bars indicate SE

图2,图3显示,叶生物量所占的比例及叶面积/根生物量的之比都随干旱胁迫强度增加而呈减小趋势,但在80%、60%与40% WHC之间差异未达到显著水平。茎生物量的比例在100% WHC显著增大 ($P<0.05$),随着干旱胁迫增强变化不明显。相反,根生物量的比例随着干旱强度增加而显著增大 ($P<0.05$)。根密度(单位体积土壤中根生物量)与根生物量在干旱胁迫梯度上的变化规律相似,80% WHC条件下平均根密度是 $0.062 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$,60%和20% WHC干旱下分别下降了63%及91%。幼苗的水分利用效率(WUE)在80%与100% WHC之间无显著差异,低于80% WHC土壤水分明显降低了WUE ($P<0.05$),随着干旱胁迫强度进一步增加,WUE并无明显变化 ($P>0.05$)。

2.3 不同强度干旱胁迫下幼苗叶片形态解剖结构及变化特点

白刺花小叶长/宽之比在1.3~1.5之间。干旱胁迫下复叶面积呈减小趋势,但在100%、80%与60% WHC之间差异未达到显著水平 ($P>0.05$);在40%和20% WHC干旱胁迫下复叶面积分别比100% WHC减小了30%和60%。所有叶片横断面都具有中生型结构,平均厚度(198.6 ± 2.7) μm 。上表皮由一层排列紧密的近方形细胞组成,切向壁较平直,平均厚度(16.1 ± 0.4) μm 。下表皮也由一层细胞组成,细胞较上表皮小,且略为外凸,平均厚度(14.1 ± 0.2) μm 。在上下表皮内有近圆形,淡黄色结晶状物质。叶为异面叶,叶肉明显分化为近上表面的栅栏组织(P)与近下表皮面的海绵组织(S)两部分,其中栅栏组织细胞2~3层,细胞呈长柱状排列紧密,平均厚度(86.3 ± 1.8) μm ;而海绵组织细胞形状不规则,细胞间隙较大,内有维管束

分布,并有黄色结晶状物质,平均厚度(80.2 ± 1.8) μm 。栅栏组织/海绵组织厚度(P/S)的比值约为 1.1 ± 0.1 。中脉在叶下部凸起,呈不规则半圆形,厚壁组织较发达。

不同强度的干旱胁迫下白刺花叶片解剖结构参数变化相对较小,经96d持续性胁迫后,仅叶肉组织发生了一些改变,而叶片总厚度、主脉厚度、下表皮厚度并无明显变化($P > 0.05$,表1)。土壤水分低于100% WHC时仅叶肉栅栏组织厚度明显增加($P < 0.05$);但20% WHC条件下,海绵组织厚度明显减小(表1);P/S的值在处理之间变化不明显($P > 0.05$)。干旱胁迫梯度上海绵组织厚度与生物量及WUE均呈显著正相关,而栅栏组织厚度与生物量呈显著负相关关系(表3)

2.4 不同强度干旱胁迫下幼苗光合色素含量及变化特点

白刺花幼苗叶片中Chla、Chlb、Chla+b和Car的含量在干旱胁迫梯度上表现出相似的变化特点,都随着干旱胁迫加强呈增加趋势(表2)。Chla在干旱胁迫下变化较小,仅在40%及20% WHC条件下显著增加($P < 0.05$),分别是100% WHC的1.1倍与1.3倍。Chlb在干旱胁迫下发生了较大的变化($P < 0.05$),在80%、60%与20% WHC条件下分别为100% WHC的1.3、1.6倍及2.0倍。相反,Chla/b随着干旱胁迫强度增加呈减少趋势(表2),但在60%、40%和20% WHC之间差异未达到显著水平($P > 0.05$);与100% WHC相比,Chla/b在80%与20%胁迫下分别减小了22%和31%。Chl/Car的比值在80%与100% WHC之间也无显著差异($P > 0.05$),但明显大于其余3个处理($P < 0.05$)。

3 讨论与结论

3.1 白刺花生幼苗的干旱适应能力

本研究结果表明,干旱胁迫下对白刺花幼苗的生长与生物量产生了显著的影响。在控制条件下,100%及80% WHC土壤水分条件适宜于白刺花幼苗生长与水分利用,生物量为(7.39 ± 0.42)~(6.01 ± 0.24) g, WUE可达到(3.50 ± 0.16)~(3.29 ± 0.17) g kg^{-1} 。60% WHC干旱胁迫处理明显限制了幼苗的生长参数、

生物量和WUE(图1和图2),并且叶片中光合色素及格局也发生了明显改变,说明低于80% WHC土壤含水量是幼苗生长、水分利用及光合器官生理活性开始受到抑制的干旱胁迫强度水平。在20% WHC水分条件下,生物量仅为(1.13 ± 0.21) g, WUE下降至(1.98 ± 0.17) g kg^{-1} ,另外Chla/b和Chl/Car也急剧下降,这表明在20% WHC干旱胁迫强度下,不仅幼苗的生长及WUE受到严重限制,而且叶片中光捕获复合体(LHC)

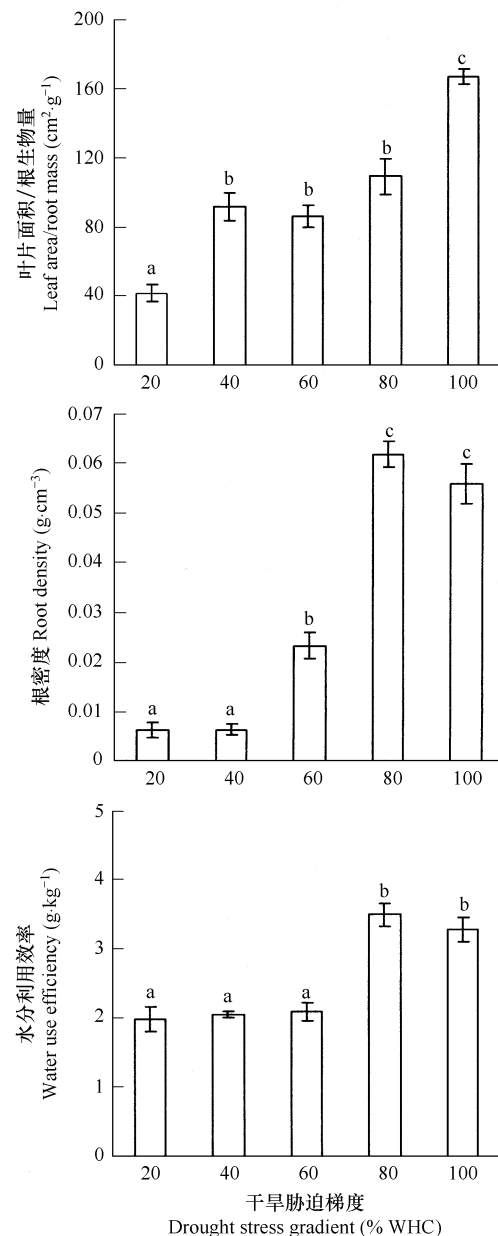


图3 不同干旱胁迫梯度下白刺花幼苗叶片面积/生物量之比、根密度和水分利用效率

Fig. 3 Total leaf area/root mass ratio, root density and water use efficiency *Sophora davidii* (Franch.) Skeels seedlings under different drought stress gradients

不同字母指示差异显著 ($n = 4$, $P < 0.05$); 横条表示标准误. Different letters show significant differences among five gradients ($n = 4$, $P < 0.05$); Bars indicate SE

受到了严重损害^[16]。然而,在 20% WHC (实际含水量 $(8.1 \pm 1.1)\%$) 条件下未出现叶片凋落和幼苗死亡现象,这说明当年生白刺花幼苗具有较强的干旱适应能力。

表 1 不同干旱胁迫梯度下白刺花幼苗叶片形态解剖特征

Table 1 Leaf morph-anatomical characteristics (means $\pm$ S. E) of *Sophora davidii* (Franch.) Skeels seedlings under different drought stress gradients

处理 Treatment (% WHC)	叶面积 leaf area (cm ²)	叶片厚度 Leaf thickness (μ m)	中脉厚度 Midrib thickness (μ m)	栅栏组织 Palisade mesophyll thickness (μ m)	海绵组织 Spongy mesophyll thickness (μ m)	P/S ratio	上表皮厚度 Adaxial epidermal thickness (μ m)	下表皮厚度 Abaxial epidermal thickness (μ m)
100	2.7 $\pm$ 0.1a	193.4 $\pm$ 11.8a	247.9 $\pm$ 6.5a	74.5 $\pm$ 2.6a	84.3 $\pm$ 6.0ab	0.9 $\pm$ 0.1a	15.9 $\pm$ 0.9ab	14.4 $\pm$ 0.3a
80	2.6 $\pm$ 0.1a	201.9 $\pm$ 7.47a	248.8 $\pm$ 6.3a	88.1 $\pm$ 1.3b	86.6 $\pm$ 4.3b	1.0 $\pm$ 0.1a	14.8 $\pm$ 1.1b	14.6 $\pm$ 0.8a
60	2.4 $\pm$ 0.1a	205.8 $\pm$ 12.5a	247.1 $\pm$ 8.5a	86.7 $\pm$ 4.2b	83.1 $\pm$ 3.9ab	1.1 $\pm$ 0.1a	15.0 $\pm$ 2.0ab	14.7 $\pm$ 1.1a
40	2.0 $\pm$ 0.2b	195.6 $\pm$ 14.3a	253.8 $\pm$ 20.5a	91.0 $\pm$ 5.8b	79.9 $\pm$ 2.5a	1.2 $\pm$ 0.2a	16.6 $\pm$ 0.5a	14.1 $\pm$ 1.2a
20	1.1 $\pm$ 0.1c	196.2 $\pm$ 21.0a	236.5 $\pm$ 27.6a	87.2 $\pm$ 8.3b	72.5 $\pm$ 7.0c	1.2 $\pm$ 0.2a	17.2 $\pm$ 1.7a	14.1 $\pm$ 0.6a

同列不同小字母表示水分梯度之间差异显著 Different letters within a column indicate significant differences among drought stress gradient ($n = 4$, $P < 0.05$)

表 2 不同干旱胁迫梯度下白刺花幼苗的光合色素含量 (平均值 $\pm$ 标准误, $n = 4$) 的变化

Table 2 Variations in photosynthetic pigment content (means $\pm$ S. E) of *Sophora davidii* (Franch.) Skeels seedlings along different drought stress gradients

处理 Treatment (% WHC)	Chla (mg g ⁻¹)	Chlb (mg g ⁻¹)	Chl a + b (mg g ⁻¹)	Chla/b	Car (mg g ⁻¹)	Chl/Car
100	2.04 $\pm$ 0.09ab	0.42 $\pm$ 0.02a	2.46 $\pm$ 0.11a	4.88 $\pm$ 0.04a	0.32 $\pm$ 0.01a	7.28 $\pm$ 0.25a
80	2.10 $\pm$ 0.09b	0.55 $\pm$ 0.01b	2.75 $\pm$ 0.10b	3.81 $\pm$ 0.13b	0.37 $\pm$ 0.03ab	7.43 $\pm$ 0.20a
60	2.05 $\pm$ 0.11b	0.68 $\pm$ 0.03c	2.73 $\pm$ 0.15ab	3.01 $\pm$ 0.04c	0.45 $\pm$ 0.04b	6.06 $\pm$ 0.45b
40	2.28 $\pm$ 0.09c	0.72 $\pm$ 0.03c	3.00 $\pm$ 0.12bc	3.16 $\pm$ 0.05c	0.53 $\pm$ 0.01c	5.77 $\pm$ 0.32b
20	2.49 $\pm$ 0.08c	0.84 $\pm$ 0.03d	3.33 $\pm$ 0.10c	2.97 $\pm$ 0.07c	0.59 $\pm$ 0.03c	5.64 $\pm$ 0.21b

同列不同小字母表示水分梯度之间差异显著 Different letters within a column indicate significant differences across drought stress gradients ($P < 0.05$)

表 3 干旱胁迫下白刺花幼苗叶片形态结构、光合色素含量、生物量分配和水分利用效率之间的 Spearman 相关矩阵 ($n = 20$)

Table 3 Spearman's correlation matrix of leaf morph-anatomical characteristics, photosynthetic pigments content, biomass partitioning and WUE on *Sophora davidii* (Franch.) Skeels seedlings under drought stress gradients ($n = 20$)

	La	Bm	WUE	Rm/Bm	La/Rm	Rd	Pth	Sth	Chla + b	Chla/b
Bm	0.96 **	—								
WUE	0.78 **	0.77 **	—							
Rm/Bm	-0.71 **	-0.77 **	-0.62 **	—						
La/Rm	0.83 **	0.79 **	0.61 **	-0.80 **	—					
Rd	0.83 **	0.80 **	0.67 **	-0.48 *	0.59 **	—				
Pth	-0.51 *	-0.47 *	-0.34ns	0.33ns	-0.32ns	-0.48 *	—			
Sth	0.65 **	0.67 **	0.58 **	-0.44ns	0.52 *	0.68 **	-0.16ns	—		
Chla + b	-0.66 **	-0.70 **	-0.36ns	0.55 *	-0.67 **	-0.60 **	0.35ns	-0.59 **	—	
Chla/b	0.81 **	0.80 **	0.75 **	-0.80 **	0.79 **	0.62 **	-0.29ns	0.53 *	-0.47 *	—
Chl/Car	0.65 **	0.69 *	0.65 **	-0.72 **	0.57 **	0.73 **	-0.48 *	0.50 *	-0.51 *	0.78 **

La 叶片面积 Leaf area per plant; Bm 生物量 Biomass; Rm/Bm 根生物量/总生物量之比 root mass/total biomass ratio; La/Rm 叶片面积/根生物量 Leaf area/root mass ratio; Rd 根密度 root density; Pth 栅栏组织厚度 Palisade mesophyll thickness; Sth 海绵组织厚度 Spongy mesophyll thickness; “—”表示负相关 “—” indicate negative correlation; ** 表示极显著相关 ($P < 0.01$); * 表示显著相关 ($P < 0.05$); ns 无显著相关性 ($P > 0.05$) ** indicate significant correlation at the 0.01 level; * indicate significant correlation at the 0.05 level; ns indicate no significant correlation at the 0.05 level

3.2 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的适应对策

在持续干旱胁迫下,白刺花幼苗的基径、分枝数、叶片面积和根生长等均明显减小,但相比而言,叶面积及分枝对轻度干旱胁迫的响应比基径与根生长更加敏感。叶面积及分枝减小的主要原因在于水分短缺时细胞生长与分化受到抑制,因而顶端分生组织及侧生分生组织发育缓慢^[7]。其中,叶面积减小被认为是幼苗对干旱胁迫的最初反应过程之一^[19,20],植物受到干旱胁迫时,通常表现出叶发生缓慢、单叶面积减小、成熟叶凋落等现象,使得单株冠层叶面积减小^[17,18],直接导致幼苗光合作用能力下降,这是幼苗生长率与生产力重要原因之一。因此,在干旱胁迫梯度上白刺花幼苗的总叶面积与生物量之间具有显著的正相关关系(表3)。不过冠层叶面积的减小直接减少了幼苗地上部分的蒸发面积,从而降低了植物体水分散失,这可能是幼苗对干旱胁迫的形态适应机制。

不同器官之间生物量分配与植物的干旱适应能力密切相关^[5,21],土壤干旱时,地上与地下生物量的合理分配有利于增加植物的水分利用效率及干旱适应能力。一般地,在干旱胁迫下植物通过地增大地下部分比例来提高水分及养分的利用效率^[4,14,18,24]。但是,干旱胁迫下植物的生物量分配特征在不同物种之间存在较大的差异,如沙地柏(*Sabina vulgaris*)实生苗的根对土壤水分变化的敏感性高于叶及茎,因而随着水分减小地下生物量所占的比例下降^[22]。而华茅苧(*Moslach inensis*)生物量在根、枝及叶之间的分配比例与水分胁迫强度有关,中等干旱胁迫下(60% 相对含水量)根及茎生物量比例最大,叶生物量比例最小^[23]。本研究的结果证明,白刺花幼苗的根、茎、叶的生物量都随着干旱胁迫增强而减小,但是根生物量所占的比例明显增大(图2),严重胁迫下根的比例增加了150%。维管束植物对土壤水分吸收能力与根系发育程度及分布特点有关,它们共同受土壤水分有效性的影响^[20],在水分有效性较高时,细根较发达,土壤中根密度较大,植物能够充分吸收大量的水分^[6]。不过根的生长依赖于地上部分碳水化合物供应^[7],在干旱胁迫下,由于光合产物积累下降而导致向根部供应的碳水化合物短缺,从而限制了根的生长及其吸收能力。另外,研究结果表明白刺花幼苗的叶对土壤湿度变化较为敏感,在干旱胁迫减小的比例相对较大,使叶面积/根生物量比值显著减小(图3A),这种变化有利于维持水分吸收器官与水分蒸发器官之间平衡,是幼苗对干旱环境的适应对策。

长期水分利用效率(WUE)的高低决定于植物生物量积累过程中耗水量的多少。在给定耗水量的条件下,WUE会随着生物量积累增加而上升。面临干旱胁迫时,一些植物受干旱胁迫(尤其是中度干旱)时WUE升高^[5,25];而另一些物种则表现为降低或者不变^[6,26,27]。干旱胁迫下不同植物WUE的变化特点与干旱胁迫的强度及植物的水分利用对策密切相关。Zhao等^[28]认为干旱胁迫下WUE降低归因于生物量的迅速减小。本研究结果显示,当土壤水分低于80% WHC时,白刺花幼苗的WUE显著下降(图3),表明60%~20% WHC干旱胁迫对幼苗生物量的限制比耗水更加严重,与Zhao的观点基本一致。Singh等也发现,干旱胁迫下印度黄檀(*Dalbergia sissoo*)幼苗的光合速率(P_n)下降比蒸腾速率(T_r)快,导致WUE下降。另外,严重的干旱胁迫下参与光合反应的酶活性下降,限制了 P_n ,最终导致WUE降低^[24]。Akhter等^[29]认为WUE与蒸腾速率(消耗水分)在干旱胁迫下均降低,二者与生物量的变化趋势相同,则该植物采用浪费型水分利用对策;如果蒸腾速率与生物量随着土壤水分减小而下降,但WUE升高,则说明该植物具有保守型水分利用对策。当年生白刺花的WUE随着生物量积累及耗水量减少而明显降低,证明其在干旱胁迫下采用浪费型水分利用对策。

植物对生长环境的长期适应过程中常常形成特定的组织结构^[32,33]。白刺花幼苗叶片具有中生结构特征,叶肉中长柱形栅栏细胞及排列较紧密海绵组织,这是其适应干旱与强光生态环境的结构基础^[30,31]。前期的研究发现,干旱河谷地区自然条件下生长的白刺花叶表气孔器数量多,且下陷于表皮细胞之下,叶表面被有发达角质与毛被等附属物^[11]。这些特征都是该物种能够在严重的干旱胁迫环境中生长及分布的重要原因之一。研究结果表明,与生长参数相比,干旱胁迫下叶片解剖结构参数的变化较小,持续96d的干旱胁迫未引起叶片内细胞组成、排列方式等发生本质性改变,充分证明白刺花叶片解剖结构参数对短时间干旱胁迫响应不敏感,这可能与白刺花具有较强的干旱忍受性有关。叶肉是叶片进行光合作用的主要场所,白刺花叶肉组织

厚度与幼苗生物量及 WUE 之间的相关关系表明,叶肉组织厚度的变化对植物生长及水分利用有较大的影响,并且干旱胁迫下叶肉细胞大小改变是叶肉厚度发生变化的主要原因。对干旱河谷海拔梯度上的相关研究^[11]也得到了类似的结论。

大量的研究表明,干旱胁迫通过抑制叶绿素合成,并加速其分解,导致叶绿素含量直线下降^[6,34~36]。关保华^[23]认为华茅苧(*M. inensis*)的总绿素含量随土壤含水量增加先直线上升,在 60% 相对含水量条件下最高,随后又下降,在 30% 处理条件下最低。但是,在本实验条件下,随着干旱程度的增强,白刺花幼苗叶绿素及类胡萝卜素含量都呈增加趋势。橡树(*Quercus pubescens*)等在干旱胁迫下叶片中的色素含量也表现了相类似特点^[37~39]。干旱胁迫下叶绿素含量增加可能与叶片含水量减小有关^[16,40],这种变化可能是对叶面积减小有补偿作用,是幼苗维持光合速率的生理适应机制^[41]。

光合色素格局的改变证明白刺花幼苗的光合器官的生理活性也受到干旱胁迫影响。其中 Chla/b 急剧减小,一方面说明幼苗光捕获复合体(LHC II)受到了损伤^[16],这是干旱胁迫下幼苗生物量积累迅速减小的原因之一;另一方面表明叶绿素 a 在干旱胁迫下增加程度较低,也体现了白刺花幼苗较强的干旱忍受能力。干旱胁迫下 Chl/Car 降低可能与叶片中自由基代谢所产生的活性氧的积累有关,因为干旱环境中氧胁迫使光系统受到伤害^[42]。对叶绿素荧光参数的测定结果也证明,在 40%~20% WHC 条件下光化学淬灭参数(qP)减小而非化学淬灭参数(qN)增加,进一步说明光系统 II(PS II)受到了干旱损害。干旱胁迫梯度上白刺花幼苗的 Chla/b 及 Chl/Car 与生长参数、生物量和 WUE 之间的正相关关系为这些观点提供了充分的证据。

综合分析表明,不同强度的干旱胁迫对当年生白刺花幼苗的生长、生物量积累和光合色素格局产生了显著的影响。在 100% WHC 土壤水分条件下,幼苗生长、生物量积累及 WUE 均最大;80% WHC 处理仅对幼苗叶面积和分枝等产生轻度限制;而 60% WHC 左右土壤含水量是幼苗生长、生物量积累及 WUE 受到明显限制的干旱胁迫强度阈值,并且叶片中的光合色素含量格局也发生了显著的变化;在 20% WHC 干旱胁迫下幼苗的生长、生物量、WUE 及光捕获能力均受到了严重抑制。土壤水分维持在 20% WHC 以上则有利于提高当年生幼苗的生理活性、生长及物量积累。然而,在严重干旱胁迫下,未出现叶片凋落及幼苗死亡现象。这说明当年生白刺花幼苗具有较强的干旱胁迫适应能力,作为乡土豆科固氮灌木,该物种在岷江干旱河谷等干旱、半干旱区退化生态系统植被恢复重建中具有较大应用潜力。面临不同强度的干旱胁迫,幼苗表现出了形态与生理多方面的适应对策,如通过减小地上部分的蒸发面积及增加根系的生长以保持水分蒸发与吸收器官之间的平衡;叶片中 Chl/Car 比值下降及叶绿素含量增加能够在一定程度上缓解氧胁迫对光系统的伤害,也可能是对叶面积减小的一种补偿机制。因此,从本研究的结果来看,自然条件下白刺花幼苗缺乏不能仅仅归因于干旱胁迫对当年幼苗存活的限制。在野外的调查及种子生态学研究中发现,白刺花种子受虫害的影响较为严重,硬实种子比例达 30% 左右;并且干旱条件下种子的发芽能力很低,水势从 -0.8 下降到 -1.2 Pm 时,种子发芽率从 65% 降低到 13%。可见,土壤种子库密度及有效种子缺乏,以及干旱胁迫对种子发芽的限制等也可能是影响自然界该种群更新的重要因素,需要进一步在干旱河谷自然条件下种群种子库大小、有效种子密度以及种子发芽能力等方面开展系统的研究。

References:

- [1] IPCC. Climate Change: The Scientific Basis. In Contribution of Working Group I. Third Assessment Report of Intergovernmental Panel on Climate Change eds. Houghton JT, Dung Y, Griggs DJ, Noguer M, Van der Linden PJ, Dui X, Maskell K, and Johson CA. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [2] Bouwman A F, Van Vuuren D P, Derwent R G, Posch M. A global analysis of acidification and eutrophication of terrestrial ecosystems. Water, Air and Soil Pollution, 2002, 141:349—382.
- [3] Bosabalidis A M, Kofidis G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive cultivars. Plant Science, 2002, 163: 375—379.
- [4] Wang Y L, Xu Z Z, Zhou G S. Changes in biomass allocation and gas exchange characteristics of leymus chinensis in response to soil water stress. Acta Phytocologica Sinica, 2004, 28: 803—809.
- [5] Yin C Y, Wang X, Duan B L, Li C. Early growth, dry matter allocation and water use efficiency of two sympatric Populus species as affected by

- water stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 53: 315—322
- [6] Wu F Z, Bao W K, Li F L, Wu N. Effects of drought stress and N supply on the growth, biomass partitioning and water-use efficiency of *Sophora davidii* seedlings. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 63: 248—255.
- [7] Ogbonnaya C I, Nwalozie M C, Roy-Macauley H, Annerose D J M. Growth and water relations of Kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) under water deficit on a sandy soil. *Industrial Crops and Products*, 1998, 8: 65—76.
- [8] Wei L L, Zhang X Q, Hou Z H, Xu D Y, Yu X B. Effects of water stress on photosynthesis and carbon allocation in *cunninghamia lanceolata* seedlings. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29 (3): 394—402.
- [9] Dias P C, Araujo W L, Moraes G A B K, Celin E F, Cunha R L. Morphological and physiological responses of two coffee progenies to soil water availability. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(12): 1639—1647.
- [10] Wang H Z, Ling Z S, Han R L, Han L. Effect of soil drought on seedling growth and dry matter allocation of four native tree species on Loess Plateau. *Journal of Plant Resource and Environment*, 2005, 14 (1): 10—15.
- [11] Li F L, Bao W K, Wu N. An eco-anatomical characteristics of *sophora davidii* leaves along an elevation gradient in upper Minjiang River dry valley. *China Journal of Apply Ecology*, 2006, 17: 5—10.
- [12] Wang H Z, Lang Z S, Hao W F, Han L. Physiological mechanism of *Sophora viciifolia* to adapt to soil drought. *Agriculture Research of Arid Areas*, 2005, 13(1): 106—110.
- [13] Grubb P J. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: with special reference to mineral distribution. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1977, 8: 83—107.
- [14] Sánchez-Coronado M E, Coates R, Castro-Colina L, de Buen A G, Paez-Valencia J. Improving seed germination and seedling growth of *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae) for restoration projects in tropical rain forests. *Forest Ecology and Management*, 2007, 243 (1): 144—155.
- [15] Li H S. Principles and Techniques of Plant Physiological Biochemical Experiment. Beijing: Higher Education Press, 2003. 135
- [16] Jeon M W, Ali M B, Hahn E J, Paek K Y. Photosynthetic pigments, morphology and leaf gas exchange during ex vitro acclimatization of micropropagated CAM *Doritaenopsis* plantlets under relative humidity and air temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 55: 183—194.
- [17] Anyia A O, Herzog H. Water-use efficiency, leaf area and leaf gas exchange of cowpeas under mid-season drought. *European Journal of Agronomy*, 2004, 20: 327—339.
- [18] Guo W, Li B, Zhang X, Wang R. Architectural plasticity and growth responses of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* seedlings to simulated water stress. *Journal of Arid Environment*, 2007, 69 (3): 385—399.
- [19] Rodiyati A, Arisoelaningsih E, Isagi Y, Nakagoshi N. Responses of *Cyperus brevifolius* (Rottb.) Hassk. and *Cyperus kyllingia* Endl. to varying soil water availability. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, 53: 259—269.
- [20] Singh B, Singh G. Biomass partitioning and gas exchange in *Dalbergia sissoo* seedlings under water stress. *Photosynthetica*, 2003, 41(3): 407—414.
- [21] Qiu J, Tan D Y, Fan D Y. Characteristics of photosynthesis and biomass allocation of spring ephemerals in the Junggar Desert. *Journal of Plant Ecology*, 07, 31 (5): 883—891.
- [22] He W M. Effects of water factor on hydraulic and growth characteristics of *Sabina vulgaris* seedlings. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(1): 11—16.
- [23] Guan B H, Ge Y, Fan M Y, Niu X Y, Lu Y J, Shang J. Phenotypic plasticity of growth and morphology in *Mosla chinensis* is responds to diverse relative soil water content. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23 (2): 259—263.
- [24] Liu F, Stützel H. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp) in response to drought stress. *Science Horticultural*, 2004, 102: 15—27.
- [25] Bacelar E A, Moutinho-Pereira J M, Gonçalves B C, Ferreira, H F, Correia, C M. Changes in growth, gas exchange, xylem hydraulic properties and water use efficiency of three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60 (2): 183—192.
- [26] Hubick K T, Farquhar G D, Shorter R. Correlation between water use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis*) germplasm. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1986, 13: 803—816.
- [27] Li F L, Bao W K, Wu N, You C. Growth, biomass partitioning, and water-use efficiency of a leguminous shrub (*Bauhinia faberi* var. *microphylla*) in response to various water availabilities. *New Forests*, 2008, 36: 53—65.
- [28] Zhao B Z, Kondo M, Maeda M, Ozaki Y, Zhang J B. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in two cultivars of upland rice during different developmental stages under three water regimes. *Plant and Soil*, 2004, 26: 61—75.
- [29] Akhter J, Mahmood K, Tasnweem M A, Malik KA, Naqvi MH, Hussain F, Serraj R. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination of

- Acacia ampliceps* and *Eucalyptus camaldulensis* at different soil moisture regimes under semi-arid conditions. *Biologia Plantarum*, 2005, 49 (2): 269–272.
- [30] Klich M G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany*, 2000, 44: 171–83.
- [31] Cai Y L, Sun Y C. Daptive ecology of lianas in tianton evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China I. Leaf anatomical characters. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25 (1): 9–98.
- [32] Niu S L, Jiang G M, Wan S Q, Li Y G, Gao L M, Liu M Z. Ecophysiological acclimation to different soil moistures in plants from a semi-arid sandland. *Journal of Arid Environment*, 2005, 63: 353–365.
- [33] Fei S L, Fang J Y, Pan Y J, Cui K M. Anatomical characteristics of leaves and woods of *Fagus lucida* and their relationship to ecological factors in Mountain Fanjingshan, Guizhou, China. *Acta Botany Sinica*, 1999, 41: 1002–1009.
- [34] Gratani L, Varone L. Leaf key traits of *Erica arborea* L., *Erica multiflora* L. and *Rosmarinus officinalis* L. co-occurring in the Mediterranean maquis. *Flora*, 2004, 199: 58–69.
- [35] Ha S G E L, Sun Y M, Li J, Zhou Z F. The Influence of draught stress on the physiological indexes of seedlings of four tree species in Maowusu. *Forest Research*, 2006, 19 (3): 358–364.
- [36] Zhou Z M, Yang C. Researches on the stress resistant types of the plants during the grassland sandy desertification process. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1093–1100.
- [37] Gallé A, Haldimann P, Feller U. Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery. *New Phytologist*, 2007, 174: 799–810.
- [38] Qaderi M M, Kurepin L V, Reid D M. Growth and physiological responses of canola (*Brassica napus*) to three components of global climate change: temperature, carbon dioxide and drought. *Physiology Plantarum*, 2006, 128: 710–721.
- [39] Schurr U, Heckenberger U, Herdel K, Walter A, Feil R. Leaf development in *Ricinus communis* during drought stress: dynamics of growth processes, of cellular structure and of sink-source transition. *Journal of Experiment Botany*, 2000, 51: 1515–1529.
- [40] Jun-ya Y, Aiko O, Yuko H, Eriko N, Soji K, Takaya K, Takehisa O, Emiko M and Yasumaro K. Effects of high light and low temperature during winter on needle photodamage of *Abies mariesii* growing at the forest limit on Mt. Norikura in Central Japan. *Plant Science*, 2003, 165: 257–264.
- [41] Rigoberto R S, Josue K S, Jorge A A G, Calros T L, Joaquin O C, James D K. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. *Field Crops Research*, 2004, 85: 203–211.
- [42] Gratani L, Varone L. Leaf key traits of *Erica arborea* L., *Erica multiflora* L. and *Rosmarinus officinalis* L. co-occurring in the Mediterranean maquis. *Flora*, 2004, 199: 58–69.

参考文献:

- [4] 王云龙, 许振株, 周广胜. 水分胁迫对羊草光合产物分配及气体交换特征的影响. *植物生态学报*, 28: 803–809.
- [8] 韦莉莉, 张小全, 侯振宏, 徐德应, 余雪标. 杉木苗木光合作用及其产物分配对水分胁迫的响应. *植物生态学报*, 2005, 29 (3): 394–402.
- [10] 王海珍, 梁宗锁, 韩蕊莲, 韩路. 土壤干旱对黄土高原乡土树种生长及干物质分配的影响. *植物资源与环境学报*, 2005a, 14 (1): 10–15.
- [11] 李芳兰, 包维楷, 吴宁. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上白刺花叶片生态解剖特征. *应用生态学报*, 2006, 17: 5–10.
- [12] 王海珍, 梁宗锁, 郝文芳, 韩路. 白刺花(*Sopora viciifolia*) 适应土壤干旱的生理学机制. *干旱地区农业研究*, 2005b, 13(1): 106–110.
- [15] 李合生. 植物生理生化实验原理与技术. 北京: 高等教育出版社, 135.
- [21] 邱娟, 谭敦炎, 樊大勇. 准噶尔荒漠早春短命植物的光合特性及生物量分配特点. *植物生态学报*, 2007, 31 (5): 883–891.
- [22] 何维明. 水分因素对沙地柏实生苗水分和生长特征的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 11–16.
- [23] 关保华, 葛滢, 樊梅英, 牛晓音, 卢毅军, 常杰. 华茅苧响应不同土壤水分的表型可塑性. *生态学报*, 2003, 23(2): 259–263.
- [31] 蔡永立, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林藤本植物的适应生态学 I. 叶片解剖特征的比较. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 90–98.
- [33] 费松林, 方精云, 樊拥军, 崔克明. 贵州梵净山亮叶水青冈叶片和木材的解剖学特征及其与生态因子的关系. *植物学报*, 1999, 41: 1002–1009.
- [35] 哈申格日乐, 宋云民, 李吉跃, 周泽福. 水分胁迫对毛乌素地区 4 树种幼苗生理特性的影响. *林业科学研究*, 2006, 19 (3): 358–364.
- [36] 朱志梅, 杨持. 草原沙漠化过程中植物的耐胁迫类型研究. *生态学报*, 2004, 24(6): 1093–1100.