

土壤含水量对麻疯树幼苗生长及其 生理生化特征的影响

焦娟玉^{1,2}, 陈珂², 尹春英^{1,*}

(1. 中国科学院成都生物研究所 生态恢复重点实验室, 成都 610041; 2. 西南科技大学生命科学与工程学院, 四川绵阳 621010)

摘要:以麻疯树(*Jatropha curcas* L.)1年生盆栽幼苗为材料,通过设置3个土壤水分(分别为80%、50%和30%田间持水量(FC))处理,研究土壤含水量对麻疯树幼苗生长及生理生化指标的影响,探讨麻疯树的水分适应性。结果表明:随土壤含水量的降低,麻疯树的株高、生物量等均呈下降趋势,根重比、根冠比和比叶面积无显著变化;蒸腾速率和气孔导度显著降低,净光合速率和PSII的光能转换效率无明显变化;叶片色素含量显著升高。在80% FC下,丙二醛和过氧化氢含量、可溶性糖和游离脯氨酸含量、超氧化物歧化酶活性和抗坏血酸含量均呈现最大值。在本实验条件下:麻疯树作为一种抗旱性较强的树种,30% FC没有对其造成干旱胁迫;而从生理生化代谢方面看,80% FC不能为麻疯树生长提供最适宜的条件,主要体现在体内自由基积累、膜脂过氧化程度加重以及叶绿体色素含量的降低,但体内抗氧化防御系统的积极防御和渗透调节物质含量的增加缓解了水分过多对麻疯树造成的伤害,从而没有对净光合速率造成影响。因此,在当地土壤养分状况下,以30%—50% FC的土壤含水量栽培,更有利于麻疯树的生长。

关键词:麻疯树; 土壤含水量; 气体交换; 渗透调节; 膜质过氧化

Effects of soil moisture content on growth, physiological and biochemical characteristics of *Jatropha curcas* L.

JIAO Juanyu^{1,2}, CHEN Ke², YIN Chunying^{1,*}

1 ECORES Laboratory, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 College of Life Science and Engineering, Southwest University of Science and Technology, Mianyang 621010, China

Abstract: In order to explore different water adaptation capacity of *Jatropha curcas* L., we investigated changes of the plant in growth, physiological and biochemical characteristics after 3 month experiment. Seedlings were subjected to 3 watering regimes which were watered to 80%, 50% and 30% field capacity (FC), respectively. Accompanying with decrease of soil water content, significant decreases in height, biomass accumulation, transpiration rate and stomatal conductance, and increases in leaf/area ratio, biomass accumulation and the content of pigments were detected at the end of experiment. However, there was no significant difference in root/shoot ratio, root/weight ratio, specific leaf area, net photosynthesis rate and maximal quantum yield of PS II. In addition, the content of malondialdehyde, hydrogen peroxide (H_2O_2), soluble sugar, free proline and ascorbic acid, and activity of superoxide dismutase were highest under 80% FC. The results suggested that *J. curcas*, as a drought tolerance species, could decrease water losing by closing stoma and decreasing transpiration rate, and therefore 30% FC were not caused drought stress to it. However, excessive water supply (80% FC) was not the optimum condition for its physiological metabolize due to the accumulation of H_2O_2 , aggravation membrane lipid peroxidation and the degradation of chlorophyll. So we think that under the local soil nutrient condition 30%—50% FC is the optimum soil moisture content for *J. curcas*.

基金项目:国家科技支撑计划项目(2007BAD50B01);国家自然科学基金项目(40701181)

收稿日期:2009-07-10; 修订日期:2009-12-01

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

Key Words: *Jatropha curcas* L; soil moisture content; gas exchange; osmotic adjustment; lipid oxidation

麻疯树(*Jatropha curcas* L.)又名小桐子,是大戟科(Euphorbiaceae)麻疯树属(*Jatropha*)的一种油料植物,广泛分布于热带及亚热带地区,在我国的云南、四川、贵州、广东、广西、海南、福建、台湾等地有大量分布,尤其繁茂生长于四川、云南的金沙江干热河谷地带^[1]。麻疯树具有生长快、耐贫瘠等特点,可作为保水固土、防止沙化、构建防护林的优良树种^[2]。麻疯树种子可以入药,有清热解毒、消肿散瘀等作用;麻疯树的乳汁中含有多种药用成分,在生物病虫害防治、新药开发等方面有潜在的应用价值^[3]。特别是近年来,麻疯树作为生物能源树种受到了国内外的广泛关注。但是目前麻疯树作为一种野生树种,对其生物学特性了解不多,特别是大面积人工栽培后,麻疯树对水、肥等的管理要求更不清楚。

水分是植物生长发育的一个重要环境因子,只有在适宜的水分条件下,植物的正常生命活动才能顺利进行。土壤水分过少,满足不了植物需求就会造成旱害,抑制植物的生长;同样,水分过多,即造成根际缺氧,产生涝害,植物生长不好,甚至超过植物的忍受阈值导致烂根死苗。植物水分胁迫包括干旱胁迫与淹涝胁迫,以往人们更多关注干旱对植物生长发育的影响,近十多年来,因水分过多引起的淹涝胁迫对植物生长发育的危害以及植物对淹涝胁迫应答过程的研究逐步受到重视^[4]。不同植物在其长期的进化过程中,表现出了对水分的不同适应性。土壤水分含量远离植物水分适宜范围时将对植物的生理、形态、结构各方面产生影响^[5]。植物的有些形态、生理指标与植物水分状况密切相关、非常敏感,而有些指标则不太敏感,且不同植物表现出不同的敏感排序^[6]。本文以麻疯树1年生幼苗作为试验材料,系统研究了其在不同水分处理下的生长、生理适应性,旨在为麻疯树的大面积推广和栽培管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与方法

麻疯树种子于2007年10月采自四川省攀枝花市,2008年3月播种于攀枝花市米易县小得石林场的实验样地里,待其发芽后在自然水分和光照下生长,定期浇水并除去样地中的杂草,于5月下旬选择长势一致的健壮、无病虫害的幼苗移栽到装有12.4kg匀质土壤的10L的塑料花盆中,待其缓苗后置于半控制(只遮雨水)的塑料棚中进行水分处理。试验所用土壤直接取自实验地,为燥红土,其有机质、氮、磷及钾含量分别为23.97、1.17、0.98、16.9 g·kg⁻¹。实验采用单因子(水分)完全随机设计,水分处理分别为80%、50%和30%田间持水量(field capacity, FC)。每处理25盆,隔天对其称重,补充盆中土壤水分,田间持水量的测定及土壤含水量的维持参照Li^[7]的方法。随着植株的生长,用苗重(Y, g)和苗高(X, cm)之间的关系式: $Y = 3.061X - 13.533$, ($R^2 = 0.874$, $P < 0.001$)来校正。为减少由于棚内不同地方环境造成的系统误差,实验期间每10d转动植株的位置。

1.2 生理生化指标测定

在幼苗生长季节中,于水分处理3个月后,选择晴朗无云无风的天气,用便携式光合仪Li-6400测量叶片的净光合速率(Pn)、气孔导度(g_s)和蒸腾速率(E),测量时选择植株上部完全展开的功能叶,每株测量5次;每处理选择5株进行测量。同时用调谐式荧光仪(PAM 2100, Walz, Effeltrich, Germany)测定黎明前叶片的PSII最大光化学效率(Fv/Fm),测定前叶片暗适应至少30min。每处理选择10株,采取相同部位的叶片带回实验室,叶绿素含量参照Inskeep and Bloom^[8]的方法测定;丙二醛(MDA)含量参照Hodges等^[9]的方法测定;过氧化氢(H_2O_2)含量参照Brennan^[10]的方法测定;游离脯氨酸的测定采用Bates等^[11]的方法;可溶性糖含量参照Renaut等^[12]的方法测定;超氧化物歧化酶(SOD)活性参照Giannopolitis等^[13]用氮蓝四唑(NBT)法测定;抗坏血酸(AsA)含量参照Ma等^[14]的方法测定。

试验结束后,采用直尺法测量株高;游标卡尺法测量基径。然后将每处理未受采样影响的幼苗按照叶、茎和根分别收获,叶面积通过便携式激光叶面积仪(CI-203, CID Inc, USA)进行测量,收获的样品先在105℃下杀青20min,然后将其在75℃条件下连续烘72h直至恒重,称重,并计算根冠比、根重比(根生物量/总生物

量)、叶面积/生物量和比叶面积。

2 结果与分析

2.1 土壤含水量对麻疯树幼苗生长指标的影响

不同土壤水分处理对麻疯树幼苗生长和干物质积累与分配有着不同的影响。从表1、表2可以看出:随土壤含水量的降低,麻疯树幼苗株高、基径和生物量均呈现下降趋势,而且水分条件显著影响了这些形态特征;叶面积/总生物量呈现增加趋势,30% FC的叶面积/生物量显著高于80%和50% FC;但土壤含水量对根冠比、根重比和比叶面积无显著影响。

表1 土壤水分含量对麻疯树幼苗生物量积累与分配的影响

Table 1 Effects of soil moisture content on biomass accumulation and distribution in *J. curcas* L. seedlings (mean \pm SE)

田间持水量/% Field capacity(FC)	干重 Dry mass/g				
	叶 Leaf	叶柄 Leaf stalk	茎 Stem	根 Root	总生物量 Total
80	18.20 \pm 2.69 a	5.88 \pm 0.44 a	43.29 \pm 1.41 a	30.51 \pm 2.09 a	97.88 \pm 5.05 a
50	9.88 \pm 0.85 b	4.03 \pm 0.28 b	26.13 \pm 2.20 b	17.97 \pm 0.74 b	58.00 \pm 1.53 b
30	7.43 \pm 0.40 b	2.73 \pm 0.18 c	10.94 \pm 0.80 c	7.72 \pm 0.87 c	28.83 \pm 2.19 c
P > Fw	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000

同列中不同字母表示水分处理间差异显著($P < 0.05$)

表2 土壤水分含量对麻疯树幼苗形态特征的影响

Table 2 Effects of soil moisture content on morphological characteristics in *J. curcas* L. seedlings (mean \pm SE)

田间持水量/% Field capacity (FC)	株高 Plant height /cm	基径 Basal diameter /mm	叶面积/生物量 Leaf area/dry mass /(cm ² ·g ⁻¹)	根冠比 Root/shoot ratio	根重比 Root/weight ratio	比叶面积 Specific leaf area /(cm ² ·g ⁻¹)
80	51.86 \pm 1.66 a	30.82 \pm 0.50 a	31.12 \pm 0.75 b	0.46 \pm 0.03 a	0.31 \pm 0.01 a	188.88 \pm 11.00 a
50	44.20 \pm 0.78 b	27.44 \pm 0.36 b	31.35 \pm 1.59 b	0.46 \pm 0.04 a	0.31 \pm 0.02 a	192.02 \pm 6.08 a
30	39.20 \pm 1.53 c	19.82 \pm 0.35 c	82.53 \pm 19.5 a	0.36 \pm 0.02 a	0.27 \pm 0.01 a	219.23 \pm 10.77 a
P > Fw	0.000	0.000	0.011	0.118	0.100	0.180

同列中不同字母表示水分处理间差异显著($P < 0.05$)

2.2 土壤含水量对麻疯树叶片气体交换的影响

在80%到30% FC范围内,土壤含水量对麻疯树幼苗PSII最大光化学效率(Fv/Fm)和 Pn 无显著影响(图1A、B),但显著影响着麻疯树幼苗的 g_s 和 E 。随土壤含水量的减少 g_s 呈下降趋势,并达到 $P < 0.001$ 显著水平,从图1C可以看出:土壤水分由80%下降到50%时麻疯树幼苗的 g_s 下降了33.33%,土壤水分由50%降到30%时又下降了30%。 E 随土壤含水量的降低显著降低(图1D),50%和30% FC下分别较80% FC下降了25.77%和43.46%。

2.3 土壤含水量对麻疯树叶片色素含量的影响

不同土壤水分条件下麻疯树叶片中叶绿体各种色素含量的变化如图2,麻疯树幼苗叶片叶绿素a+b(chla+b)、叶绿素a(chla)、叶绿素b(chlb)随土壤含水量的减少而迅速升高,达到了 $P < 0.001$ 显著水平。与50% FC相比,30% FC下chla+b、chla和chlb含量分别增加了44.68%、42.11%和36.82%;80% FC下chla+b、chla和chlb含量分别下降了40.43%、40.13%和41.67%,麻疯树叶片的叶绿素总量下降,说明此时光合器官的生理功能遭到破坏。研究结果还显示,类胡萝卜素含量随土壤含水量的减少而显著升高。与50% FC相比,30% FC其含量增加了28.95%;而80% FC其含量下降了44.74%,可能是因为自由基积累超过了抗氧化剂的清除能力,使细胞受到损伤,自由基积累增加,活性氧自由基代谢失调,从而导致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。但是随土壤含水量的降低,叶绿素a/b(chla/b)比值呈减小的变化趋势,但未达显著影响,因而减少了叶片对光能的捕获,降低光合机构遭受光氧化破坏的风险,是麻疯树幼苗适应水分的一种光保护调节机制。

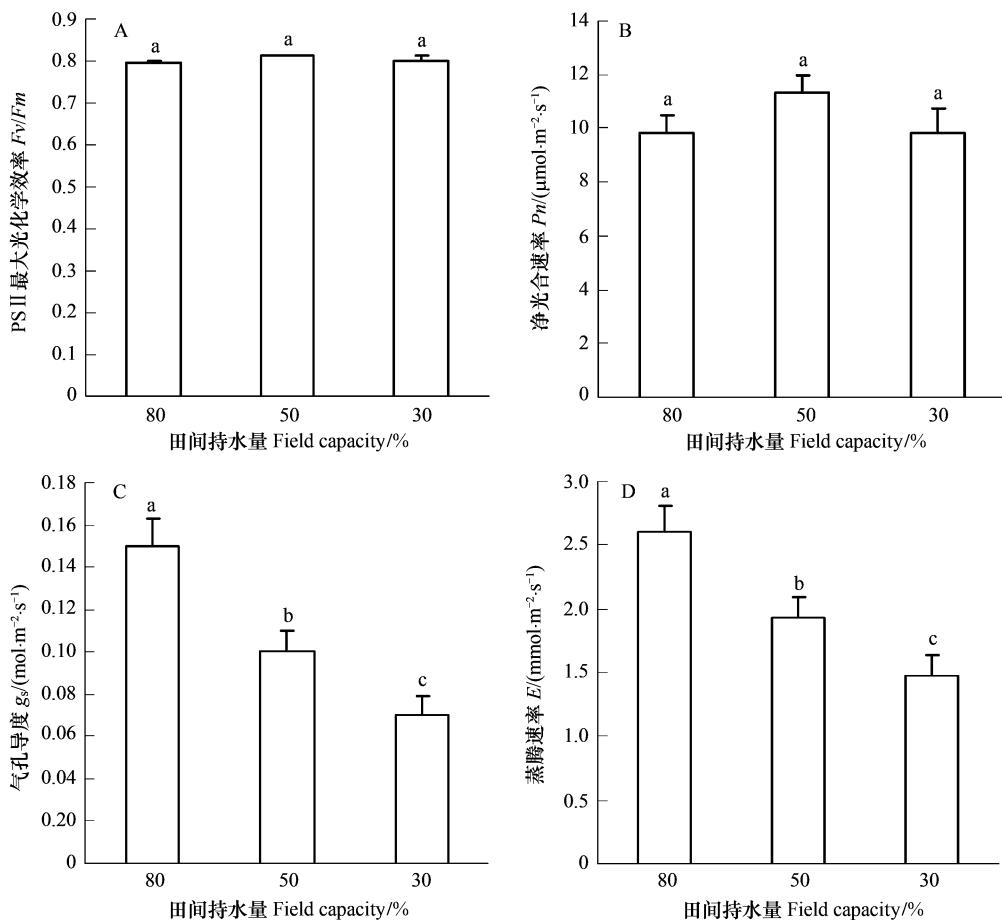


图1 土壤水分含量对麻疯树幼苗叶片气体交换和叶绿素荧光参数的影响

Fig. 1 Effects of soil moisture content on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in *J. curcas* L. seedlings (mean and SE bar)

图中不同小写字母表示有显著性差异($P < 0.05$)

2.4 土壤含水量对麻疯树叶片膜脂过氧化作用的影响

随着土壤含水量的降低,MDA含量先显著降低了31.92%后又升高了6.44%,但未达到显著水平;而 H_2O_2 含量先降低了11.61%,降幅较小,未达到显著水平,后又显著降低了54.66%(表3)。这说明水分过多对麻疯树幼苗造成了一定的伤害,这种伤害主要是由活性氧引起的。

2.5 土壤含水量对麻疯树叶片渗透调节物质的影响

麻疯树叶片渗透调节物质随土壤含水量的变化如表3。在80% FC时,麻疯树叶片可溶性糖和游离脯氨酸含量均呈现最大值,与50% FC和30% FC相比差异达到了显著水平。与80% FC相比,50% FC各含量分别降低了13.56%、39.44%;在30% FC时,可溶性糖和游离脯氨酸含量继续呈现下降趋势,与50% FC相比分别下降了3.47%、19.16%,降幅较小。80% FC下渗透调节物质含量显著高于50% 和30% FC,可能在渗透调节协同作用下,抗氧化酶才能够更好的清除活性氧,从而减少了其对膜的伤害。

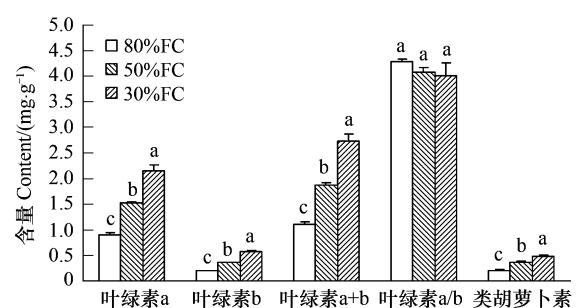


图2 土壤水分含量对麻疯树幼苗叶绿素含量的影响

Fig. 2 Effects of soil moisture content on leaf pigment content in *J. curcas* L. seedlings (mean and SE bar)

图中不同小写字母表示有显著性差异($P < 0.05$)

2.6 土壤含水量对麻疯树叶片抗氧化防御系统的影响

由表3可见,叶片SOD活性随着土壤含水量的降低呈下降趋势,并达到了显著影响。在80%FC下为 $(755.01 \pm 25.37) \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (平均值±标准误),50%FC与80%FC相比SOD活性下降了6.23%,降幅较小;而30%FC下降幅度较大,与50%FC相比下降了26.30%,达到了显著水平。AsA含量在80%FC累积量最大,随土壤含水量的减少而显著降低,在50%、30%FC下分别降低了30.02%、20.35%。由此可见,SOD和AsA等抗氧化剂的升高对麻疯树细胞内由于水分过多而产生的活性氧起到了积极地清除作用。

表3 土壤水分含量对麻疯树幼苗生理生化指标的影响

Table 3 Effects of soil moisture content on physiological and biochemical parameters in *J. curcas* L. seedlings

田间持水量/% Field capacity (FC)	丙二醛含量 MDA content /(nmol·g ⁻¹)	过氧化氢含量 H ₂ O ₂ content /(μmol·g ⁻¹)	可溶性糖含量 Soluble sugar content /(μmol·g ⁻¹)	游离脯氨酸含量 Free proline content /(μg·g ⁻¹)	超氧化物歧化酶活性 SOD activity /(U·g ⁻¹ h ⁻¹)	抗坏血酸含量 AsA content /(μg·g ⁻¹)
80	57.70 ± 3.58 a	2.67 ± 0.04 a	194.67 ± 5.72 a	13.36 ± 0.63 a	755.01 ± 25.37 a	394.13 ± 14.27 a
50	39.28 ± 2.49 b	2.36 ± 0.10 a	168.27 ± 7.16 b	8.09 ± 0.47 b	707.96 ± 14.00 a	275.80 ± 18.56 b
30	41.82 ± 0.51 b	1.07 ± 0.18 b	162.43 ± 8.90 b	6.54 ± 0.63 b	521.74 ± 40.52 b	219.68 ± 10.18 c
P > Fw	0.004	0.000	0.045	0.000	0.001	0.000

同列中不同字母表示水分处理间差异显著($P < 0.05$)

3 讨论

植株生长和产量等指标是植物受多种环境因子综合作用的最终表现^[15]。麻疯树干物质的积累与分配、株高和基径的生长明显受到土壤含水量的影响;但根冠比、根重比和比叶面积均未发生显著变化(表1、表2)。说明30%FC对麻疯树幼苗没造成干旱胁迫,因此认为麻疯树的株高、基径和生物量对土壤水分环境表现出很大的可塑性。

光合作用是植物产量形成的重要生理过程,对水分反应灵敏。叶绿素荧光参数可灵敏地反映植物叶片光合机构的功能, Fv/Fm 代表PSII原初光能转化效率,是研究植物胁迫的重要参数^[16]。本研究中,随土壤含水量的降低虽然 E 和 g_s 显著降低,说明在较低的土壤水分条件下麻疯树叶片能及时关闭气孔、降低蒸腾速率减少水分消耗,进而提高水分利用效率,这与Dickmann^[17]、Seiler^[18]和陈年来等^[19]的研究结果一致。 Fv/Fm 没受到土壤含水量降低的影响,说明麻疯树确实有较强的水分适应能力,FC 30%—80%土壤含水量的变化不会影响其叶绿体PSII的光能转化效率。光合作用对环境的响应主要取决于叶肉和气孔导度,同时与叶绿体色素含量、叶绿体结构及氮含量等也密切相关^[20],在本研究中50%FC和30%FC下 Pn 并没有随 g_s 的下降而降低,这与叶绿素含量的升高有很大关系。

干旱或水涝导致叶绿素降解,甚至叶绿体结构破坏,叶绿素含量下降^[21]。本试验结果显示,随着土壤含水量的减少,麻疯树叶片叶绿素含量逐渐升高,并且达到了显著影响,说明80%FC不是麻疯树生理代谢的最适水分条件。有研究发现^[22],抗旱性强的树种,即使在较低的土壤含水量下,也能保持较高的叶绿素含量,从而保持较高的生长速率,这与本试验的研究结果一致,也进一步证明了麻疯树是一种抗旱性较强的植物,30%FC没有对它造成干旱胁迫。类胡萝卜素反映植物光能吸收和光保护的关系,其含量高低与植物耐受逆境的能力有关,随着土壤水分含量的增加,叶片光合色素遭到破坏,类胡萝卜素含量下降,并且达到了显著水平。说明80%FC对麻疯树造成了轻微的积水涝害。

生理生化指标的变化可作为植物对逆境条件的适应性反映,表现得比形态指标更为迅速,因此作物体内部分生理生化物质含量的变化,可以反映作物受伤害的程度^[23]。MDA和H₂O₂含量在80%FC时均显著高于50%FC和30%FC,说明水分过多(80%FC)导致麻疯树幼苗体内自由基产生和清除的不平衡而出现自由基的积累,并由此引发或加剧了细胞的膜脂过氧化,造成了膜的损伤。而在不同土壤水分条件下,植物通过渗透调节,提高组织可溶性糖、游离脯氨酸含量,以缓解水分过多对其造成的伤害。80%FC时,麻疯树幼苗的游离脯氨酸和可溶性糖含量显著高于50%FC和30%FC,这与阮成江^[24]对沙棘的研究结果一致,说明麻疯树体内

高含量的渗透调节物质是通过调节细胞内渗透势缓解了水分过多对它造成的伤害。而且随着土壤水分含量的增加,麻疯树幼苗体内抗氧化能力(SOD活性和AsA含量)随之提高,可以有效地清除一部分活性物质而减轻自身伤害。这与对鹅掌楸、木榄、秋茄等的研究结果一致^[25-26],说明麻疯树幼苗叶片具有合成大量SOD和AsA等抗氧化剂的能力,能有效防御自由基对细胞膜的伤害。

综合本研究结果可知,麻疯树的生长和生理生化代谢受到土壤水分的显著影响,其水分适应性也较强。在土壤水分含量较低时,麻疯树主要通过个体变小、部分地关闭气孔等策略来降低蒸腾量,利用有限的可利用水分维持生命活动;水分过多(80% FC)不能为麻疯树的生理代谢等提供最适条件,主要体现在体内活性氧积累,膜脂过氧化程度加重以及叶绿体色素含量降低,但由于体内渗透调节物质含量的增加和抗氧化防御系统的积极防御可以缓解水分过多对麻疯树造成的伤害,从而没有对Fv/Fm和Pn造成影响。虽然80% FC没有对麻疯树的生长和生物量积累有影响,但考虑到麻疯树是以种子为主要经济产量的树种,结合本研究中土壤水分对其生理生化代谢的影响,过多的土壤水分可能导致麻疯树的徒长,进而影响其结果。费世民等^[27]报道麻疯树在雨量较多的地区结实较少,本研究表明在50% FC和30% FC下,其生长变的矮小,但并没有其他明显的伤害,而且长势也较好,或许这更有利于以后的结果。因此,在当地土壤养分状况下,以土壤田间持水量的30%—50%栽培,更有利于麻疯树的生长结实。但鉴于本试验只是一个生长季的短期效果,尚无法得出土壤水分对麻疯树结实的影响,尚需深入研究。

致谢:感谢中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室与生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室的支持。

References:

- [1] Mao J J, Ni T, Wang S H, Chen F. Effects of exogenous calcium on some physiological characteristics of *Jatropha curcas* L. under drought stress. Journal of Sichuan University (Natural Science Edition), 2008, 45(3): 669-673.
- [2] Zhang M S, Fan W G, Yin J, Li J Q, Yuan Q F, Yang Y H. Biological characteristic, resource distribution, exploitation and utilization of *Jatropha curcas* L. Guizhou Agricultural Sciences, 2005, 33(6): 97-98.
- [3] Lin J, Zhou X W, Tang K X, Chen F. A survey of the studies on the resources of *Jatropha curcas*. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2004, 12(3): 285-290.
- [4] Li R Q, Wang J B. Plant Stress Cytology and Physiology, Wuhan: Wuhan University Press, 2002: 54.
- [5] Meyer W S, Walker S. Leaflet orientation in water-stressed soybeans. American Society of Agronomy, 1981, 73(6): 1071-1074.
- [6] Xia S G, Zhang J C, Liang S Y. Relationship between drought resistance and physiological change of three elm trees seedling under water stress. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Science Edition), 2008, 32(3): 131-134.
- [7] Li C Y. Variation of seedling traits of *Eucalyptus microtheca* origins in different watering regimes. Silvae Genetica, 1998, 47(2/3): 132-136.
- [8] Inskeep W P, Bloom P R. Extinction coefficients of chlorophyll a and b in N, N-Dimethylformamide and 80% acetone. Plant Physiology, 1985, 77(2): 483-485.
- [9] Hodges D M, DeLong J M, Forney C F, Prange R K. Improving the thiobarbituric acid-reactive- substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds. Planta, 1999, 207(4): 604-611.
- [10] Brennan T, Frekel C. Involvement of hydrogen peroxide in the regulation of senescence in pear. Plant Physiology, 1977, 59(3): 411-416.
- [11] Bates L S, Waldren R P, Teare I D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and Soil, 1973, 39(1): 205-207.
- [12] Renaut J, Lutts S, Hoffmann L, Hausman J-F. Responses of poplar to chilling temperatures: proteomic and physiological aspects. Plant Biology, 2004, 6(1): 81-90.
- [13] Giannopolitis C N, Ries S K. Superoxide dismutase I. Occurrence in higher plants. Plant Physiology, 1977, 59(2): 309-314.
- [14] Ma F W, Cheng L L. Exposure of the shaded side of apple fruit to full sun leads to up-regulation of both the xanthophyll cycle and the ascorbate-glutathione cycle. Plant Science, 2004, 166(6): 1479-1486.
- [15] Hall D O, Seurlock J M O, Bolhar-Nordenkampf H R, Leegood R C, Long S P. Photosynthesis and production in a changing environment: A field and laboratory manual. London: Chapman and Hall, 1993: 195-202.
- [16] Kitao M, Lei T T, Koike T, Tobita H, Maruyama Y. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. Plant Cell & Environment, 2000, 23(1): 81-89.

- [17] Dickmann D I, Liu Z J, Nguyen P V, Pregitzer K S. Photosynthesis, water relations, and growth of two hybrid *Populus* genotypes during a severe drought. Canadian Journal of Forest Research, 1992, 22(8) : 1094-1106.
- [18] Seiler J R, Johnson J D. Physiological and morphological responses of three half-sib families of loblolly pine to water -stress conditioning. Forest Science, 1988, 34(2) : 487-495.
- [19] Chen N L, Huang H X, Gao H J, An L Z. Responses of gas exchange and seedling growth of *Cucumis melo* L. to soil moisture and air humidity. Journal of Lanzhou University (Natural Sciences Edition), 2009, 45(4) : 73-77.
- [20] Mitchell A K, Hinckley T M. Effects of foliar nitrogen concentration on photosynthesis and water use efficiency in Douglas-fir. Tree Physiology, 1993, 12(4) : 403-410.
- [21] Wang H T, Sun M G, Cui M G, Yu W S. Studies on growth and physiological characteristics of the seedlings of *Ginkgo biloba* in different soil moisture conditions. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition), 2000, 31(1) : 74-78.
- [22] Wang X J, He W, Yang S H, Ding X, Zhu Y L. Changes of chlorophyll content in four kinds of *Catalpa bungei* grafting seedlings under drought stress. Nonwood Forest Research, 2008, 26(1) : 20-24.
- [23] Liang X H, Shi D G. Effect of drought stress on the content of malondialdehyde and activity of cell defense enzymes in *Glycyrrhiza glabra* seedlings roots. Agricultural Research in the Arid Areas, 2006, 24(3) : 108-110.
- [24] Ruan C J, Xie Q L. Effect of soil moisture on survival rate of *Hippophae rhamnoides* L. and its stress-resistance physiological characteristics. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2002, 8(4) : 341-345.
- [25] Pan X Y, Ji K S, Fang Y. Changes in enzyme activities in different clones of *Liriodendron chinense* × *L. tulipifera* under flooding stress. Journal of Northwest Forestry University, 2007, 22(3) : 43-46.
- [26] Ye Y, Lu C Y, Tan F Y. Studies on differences in growth and physiological responses to waterlogging between *Bruguiera gymnorhiza* and *Kandelia candel*. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(10) : 1654-1661.
- [27] Fei S M, He Y D, Chen X M. Prospects of Studies on *Jatropha curcas* biodiesel in Sichuan. Biomass Chemical Engineering, 2006, 40(B12) : 193-199.

参考文献：

- [1] 毛俊娟, 倪婷, 王胜华, 陈放. 干旱胁迫下外源钙对麻疯树相关生理指标的影响. 四川大学学报(自然科学版), 2008, 45(3) : 669-673.
- [2] 张明生, 樊卫国, 尹杰, 李金强, 袁启凤, 杨永华. 麻疯树资源概况及其开发利用. 贵州农业科学, 2005, 33(6) : 97-98.
- [3] 林娟, 周选围, 唐克轩, 陈放. 麻疯树植物资源研究概况. 热带亚热带植物学报, 2004, 12(3) : 285-290.
- [4] 利容千, 王建波. 植物逆境细胞及生理学. 武汉: 武汉大学出版社, 2002: 54.
- [6] 夏尚光, 张金池, 梁淑英. 水分胁迫下3种榆树幼苗生理变化与抗旱性的关系. 南京林业大学学报(自然科学版), 2008, 32(3) : 131-134.
- [19] 陈年来, 黄海霞, 高慧娟, 安黎哲. 甜瓜叶片气体交换特性和幼苗生长对土壤水分和大气湿度的响应. 兰州大学学报(自然科学版), 2009, 45(4) : 73-77.
- [21] 王华田, 孙明高, 崔明刚, 于文胜. 土壤水分状况对苗期银杏生长及生理特性影响的研究. 山东农业大学学报(自然科学版), 2000, 31(1) : 74-78.
- [22] 王新建, 何威, 杨淑红, 丁鑫, 朱延林. 干旱胁迫下4种楸树嫁接苗叶绿素含量的变化. 经济林研究, 2008, 26(1) : 20-24.
- [23] 梁新华, 史大刚. 干旱胁迫对光果干草幼苗根系MDA含量及保护酶POD、CAT活性的影响. 干旱地区农业研究, 2006, 24(3) : 108-110.
- [24] 阮成江, 谢庆良. 土壤水分对沙棘成活率及抗逆生理特性的影响. 应用与环境生物学报, 2002, 8(4) : 341-345.
- [25] 潘向艳, 季孔庶, 方彦. 淹水胁迫下杂交鹅掌楸无性系几种酶活性的变化. 西北林学院学报, 2007, 22(3) : 43-46.
- [26] 叶勇, 卢昌义, 谭凤仪. 木榄和秋茄对水渍的生长与生理反应的比较. 生态学报, 2001, 21(10) : 1654-1661.
- [27] 费世民, 何亚平, 陈秀明. 四川麻疯树生物柴油研究展望. 生物质化学工程, 2006, 40(B12) : 193-199.