

DOI: 10.20103/j.stxb.202302280364

赵娜, 吕建魁, 李少宁, 徐晓天, 李斌, 赵加辉, 鲁绍伟. 不同干旱处理刺槐、侧柏光合特性与内源脱落酸含量的相关关系. 生态学报, 2024, 44(5): 2100-2114.

Zhao N, Lü J K, Li S N, Xu X T, Li B, Zhao J H, Lu S W. Relationship between photosynthetic characteristics and endogenous abscisic acid content of *Robinia pseudoacacia* and *Platyclus orientalis* under different drought treatments. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(5): 2100-2114.

# 不同干旱处理刺槐、侧柏光合特性与内源脱落酸含量的相关关系

赵 娜<sup>1</sup>, 吕建魁<sup>1,2</sup>, 李少宁<sup>1,2</sup>, 徐晓天<sup>1</sup>, 李 斌<sup>1</sup>, 赵加辉<sup>1,2</sup>, 鲁绍伟<sup>1,2,\*</sup>

1 北京市农林科学院林业果树研究所, 北京燕山森林生态系统定位观测研究站, 北京 100093

2 沈阳农业大学林学院, 沈阳 110866

**摘要:**为揭示干旱介导植物光合同化能力的内源脱落酸(ABA)调控机制,以北京地区典型树种刺槐和侧柏为研究对象,探讨土壤快速干旱-复水(T1)和慢速干旱-复水(T2)处理下,树木碳同化与ABA器官分配模式间相关关系。结果表明:(1)刺槐与侧柏在T1和T2干旱处理阶段的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )均随土壤体积含水量(SWC)下降显著降低( $P < 0.05$ )。T1两树种 $P_n$ 降幅(99.18%和57.30%)大于T2(91.97%和36.69%),且T1、T2刺槐 $P_n$ 、 $G_s$ 降幅均大于侧柏。T1和T2旱后复水阶段,T1两树种 $P_n$ 、 $G_s$ 恢复程度大于T2,刺槐光合能力恢复至胁迫处理前水平,而侧柏仅部分恢复。(2)T1和T2两树种叶片、小枝、粗根、细根ABA均随SWC下降显著上升( $P < 0.05$ ),且T2两树种全株ABA上升幅度(21.21%和26.01%)均大于T1(13.71%和8.91%)。T1和T2两树种粗根在旱后复水阶段ABA显著低于干旱阶段,其它器官ABA均维持干旱阶段水平。(3)探究两树种光合特性与ABA相关关系随土壤水分变化的规律发现,T1和T2处理下两树种光合参数与ABA含量呈显著负相关( $P < 0.05$ )。SWC下降速度越慢,两树种光合参数与器官ABA协同变化程度越高,且刺槐光合、ABA两者相关系数高于侧柏。综上所述,光合参数、器官ABA含量变幅及其二者相互关系程度均显著受到土壤干旱节律的影响作用,且存在种间特异性。研究旨在揭示植物应对不同干旱胁迫的碳同化与内源激素调控响应机制,为区域城市园林耐旱林木的选培与管理提供理论参考。

**关键词:**干旱节律;旱后复水;光合特性;内源脱落酸

## Relationship between photosynthetic characteristics and endogenous abscisic acid content of *Robinia pseudoacacia* and *Platyclus orientalis* under different drought treatments

ZHAO Na<sup>1</sup>, LÜ Jiankui<sup>1,2</sup>, LI Shaoning<sup>1,2</sup>, XU Xiaotian<sup>1</sup>, LI Bin<sup>1</sup>, ZHAO Jiahui<sup>1,2</sup>, LU Shaowei<sup>1,2,\*</sup>

1 Institute of Forestry and Pomology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing Yanshan Forest Ecosystem Research Observation Station, Beijing 100093, China

2 College of Forestry, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

**Abstract:** This paper aims to reveal the endogenous abscisic acid (ABA) regulatory mechanism of drought mediated plant photosynthetic capacity, the typical tree species of *Robinia pseudoacacia* and *Platycladus orientalis* in Beijing were used to explore the relationship between carbon assimilation and organ ABA allocation modet of young trees under rapid drought-rehydration (T1) and slow drought-rehydration (T2). The results showed that: (1) the net photosynthetic rates ( $P_n$ ),

**基金项目:**国家自然科学基金项目(32171537,32071834);北京市农林科学院创新能力建设项目(KJCX20220412)

**收稿日期:**2023-02-28; **网络出版日期:**2023-12-11

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hblsw8@163.com

stomatal conductances ( $G_s$ ), and transpiration rates ( $T_r$ ) of *R. pseudoacacia* and *P. orientalis* decreased significantly with the decrease of soil volume water content (SWC) during the T1 and T2 drought treatment stages ( $P < 0.05$ ). The decrease amplitudes of  $P_n$  of two tree species in T1 (99.18% and 57.30%) were greater than those in T2 (91.97% and 36.69%). The decrease in  $P_n$  and  $G_s$  of *R. pseudoacacia* T1 and T2 were greater than those of *P. orientalis*. At the stage of post-drought rehydration in T1 and T2, the recovery degrees of  $P_n$  and  $G_s$  of two tree species in T1 were higher than that in T2. The photosynthetic capacities of *R. pseudoacacia* recovered to the level before water stress treatments of T1 and T2, while these of *P. orientalis* only partially recovered. (2) The ABA content in leaves, twigs, coarse and fine roots of two tree species increased significantly with the decrease of SWC ( $P < 0.05$ ). The increase amplitudes of ABA at the whole plant level of two tree species T2 (21.21% and 26.01%) were higher than those of T1 (13.71% and 8.91%). The coarse roots of T1 and T2 tree species showed significantly lower ABA levels in the rehydration stage after drought compared to the drought stage, while ABA levels in other organs remained at the drought stage level. (3) By exploring the relationship between photosynthetic characteristics and ABA of Two tree species and discovering the regularity of changes in soil moisture, significantly negative correlations were found between photosynthetic parameters and ABA content of two tree species in T1 and T2 ( $P < 0.05$ ). The slower the decline rate of SWC, the higher the degree of synergistic changes between photosynthetic parameters and organ ABA of the two tree species. And the correlation coefficient between photosynthesis and ABA of *R. pseudoacacia* is higher than that of *P. orientalis*. In conclusion, photosynthetic parametersthe, ABA and their relationship in the organs of the two tree species were significantly affected by the soil drought rhythm. This study can reveal the carbon assimilation and endogenous hormone regulation response mechanisms of plants in response to different drought stresses, providing theoretical reference for the selection, cultivation, and management of drought tolerant trees in regional urban landscaping.

**Key Words:** drought rhythms; rehydration; photosynthetic characteristics; endogenous abscisic acid

干旱是植物最常遭遇的非生物逆境之一,是我国北方半干旱地区绿化树种生长的重要制约因素。当干旱发生时,植物自身能够通过一系列的调节策略来适应干旱环境。光合作用是植物最基础、最重要的生理活动,它提供了物质来源和能量来源<sup>[1]</sup>。当植物遭受到干旱胁迫时,光合能力会受到抑制,因此光合作用是判断植物抗逆性强弱的重要指标之一<sup>[2-3]</sup>。光合能力的降低主要受气孔限制和非气孔限制调控<sup>[4-5]</sup>。通常认为轻度干旱胁迫下,光合速率的下降主要是由气孔限制主导。为了维持水分平衡,植物调节气孔关闭从而减少了CO<sub>2</sub>从大气到羧化位点的扩散<sup>[6]</sup>;而中度和重度干旱胁迫下,气孔因素和非气孔因素会同时限制光合同化过程的进行<sup>[7]</sup>,由于水分胁迫程度的增大或者胁迫处理时间的延长,气孔的关闭已经不能维持植物体内水分平衡,此时植物光合器官将受到破坏,从而造成光合速率下降<sup>[8-9]</sup>。经历水分胁迫处理后进行复水,植物受气孔限制主导的光合参数下降现象会很快恢复到处理前水平,甚至超过处理前水平,产生补偿效应<sup>[10]</sup>;而受到非气孔限制因素造成的植物光合器官破坏,即使进行充分的旱后复水恢复后也很难恢复到未遭受胁迫处理前的光合能力<sup>[11]</sup>。

植物内源激素作为植物自身代谢产生的有机物,与植物的生长发育和抗逆性紧密联系<sup>[12]</sup>。其中脱落酸(ABA)被认为是植物响应水分胁迫最重要的信号调节物质之一,能够促进气孔关闭以及抗胁迫基因的表达<sup>[13]</sup>。作为调控气孔开闭的主要化学信号<sup>[14-15]</sup>,植物体内 ABA 积累是一种重要的脱水感知和水分平衡维持机制<sup>[16]</sup>。根系是植物吸收水分和感知土壤水分亏缺的直接器官,是最先感受干旱胁迫并发出信号的敏感部位,当土壤水分降低至植物耐受阈值时,根系首先会产生大量 ABA,然后通过木质部运输到地上部分,在叶片中积累,从而调节气孔关闭以减少水分散失<sup>[17]</sup>。干旱胁迫时,植物内源激素 ABA 会升高,从而抑制叶片的气孔张开,降低植物的光合速率,以维持植物的水分平衡,减少干旱对植物造成的损伤。

目前国内外已有研究仅单独研究了干旱胁迫下植物光合特性或 ABA 含量变化特征,而有关水分动态变

化条件下,尤其是当植物解除水分胁迫后,植物器官 ABA 含量将如何变化及其对气孔行为和光合碳吸收有何影响尚不清晰。且自然条件下干旱的发生多数是由于降水量减少和植物耗水量增加,形成土壤水分逐步减少的土壤慢速干旱现象,而多数研究中对植物快速停止供水的实验处理往往与实际干旱发生过程存在差异。因此,本研究根据《北京城市森林建设树种选择导则》,选择北京市典型落叶树种-刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和常绿树种-侧柏(*Platycladus orientalis*)盆栽幼苗作为研究对象,分别设置土壤水分快速干旱-复水组(T1)和慢速干旱-复水组(T2),测定分析不同水分动态背景下植物净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO<sub>2</sub>浓度等光合参数以及植物各器官(叶、枝、茎、粗根、细根)内源 ABA 变化趋势,探讨不同干旱处理下植物光合同化能力的差异及其受 ABA 调控的内部机制。旨在为水资源匮乏的北京以及其他干旱和半干旱地区抗旱耐旱树种的选择以及制定科学合理的灌溉措施提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

本试验研究区设于北京市农林科学院林业果树研究所(39°59'35"N,116°13'13"E)资源圃冷棚内,西邻北京市西山国家森林公园。气候类型属于北半球温带大陆性季风气候,年平均气温 10—13℃,年均日照时数 2000—2800 h。年均降水量 600 mm,年降水量分配不均,夏季降水量占全年的 80%以上,属于典型的半干旱地区。

试验材料选择北京市典型绿化树种刺槐和侧柏的三年生盆栽幼树做为研究对象,花盆高 35 cm,上口直径 35 cm,培养基质为当地大田栽培土,并保证每盆的土壤容重基本相同(1.21 g/cm<sup>3</sup>)。上述试验盆栽幼树于前一年放置于遮雨棚内缓苗培养,进行常规的苗木管理与养护,于次年 6 月份每个树种各选取 50 株长势良好、规格一致的苗木进行试验。

表 1 试验苗木基本情况

Table 1 Basic information in test seedlings of *Robinia pseudoacacia* and *Platycladus orientalis*

树种 Species	苗龄 Forest age/a	平均地径 Average base diameter/mm	平均株高 Average tree height/cm
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	3	15.12±1.95	181.24±17.37
侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	3	12.14±1.71	123.63±8.65

### 1.2 试验设计

试验开始前各选取 5 株土壤含水量长期维持在田间持水量(FC)的刺槐和侧柏盆栽幼树,停止供水进行自然干旱。当幼树顶部叶片初现萎蔫时,测量幼苗的叶水势,获得两树种各自萎蔫点处土壤体积含水量,确定各树种萎蔫节点。

将刺槐和侧柏两种树种盆栽幼树分别随机各分成两组试验处理组,试验初期保持两组试验苗的盆栽土壤水分为土壤田间持水量(FC)。其中一组处理为快速干旱-复水组(T1),即首先对此处理组的盆栽幼树停止灌溉,进行棚内自然干旱处理,直至植株水力失衡达到萎蔫点处的土壤体积含水量;其次,在各盆栽幼树分别达到各自萎蔫点时,立即复水灌溉幼树直至土壤水分达到田间持水量。另一组为慢速干旱-复水组(T2),对此处理组的盆栽幼树采取阶梯减水灌溉模式,即每天浇水量为前一天水分消耗的 95%(根据盆土称重法计算),使盆栽土壤逐步慢速干旱;当各盆栽幼树分别达到各自萎蔫点处的土壤体积含水量时(T1 和 T2 两树种达到各自萎蔫点时的土壤体积含水量相同,但到达时间不同),立即复水灌溉幼树直至盆栽土壤水分达到田间持水量。

取样节点设置,即在两组试验处理组进行干旱胁迫前,选择晴天进行两个处理的指标测定与取样,时间记录为 S1;两处理组干旱后各自达到萎蔫点的时间记录为 S2;午后复水至田间持水量的第 3 天时间记录为 S3;午后复水至田间持水量的第 6 天时间记录为 S4。试验期间每天 17:00 利用土壤温湿盐度测定仪 WET-2 K1

(Delta T, 英国) 监测植株盆栽 SWC, 并根据各处理和阶段进行水分供给。

如图 1 所示, 两种干旱-复水处理下, T1 和 T2 刺槐、侧柏幼苗盆栽 SWC 在干旱阶段不断下降, 直至各自达到预实验萎蔫点叶水势时暂停干旱处理, T1 和 T2 在 S2 观测节点刺槐、侧柏 SWC 分别为 9.8%、9.6% 和 8.4%、8.8%。旱后复水恢复阶段, 两树种盆栽幼树 SWC 恢复并维持在田间持水量 (26.5%—28.2%)。

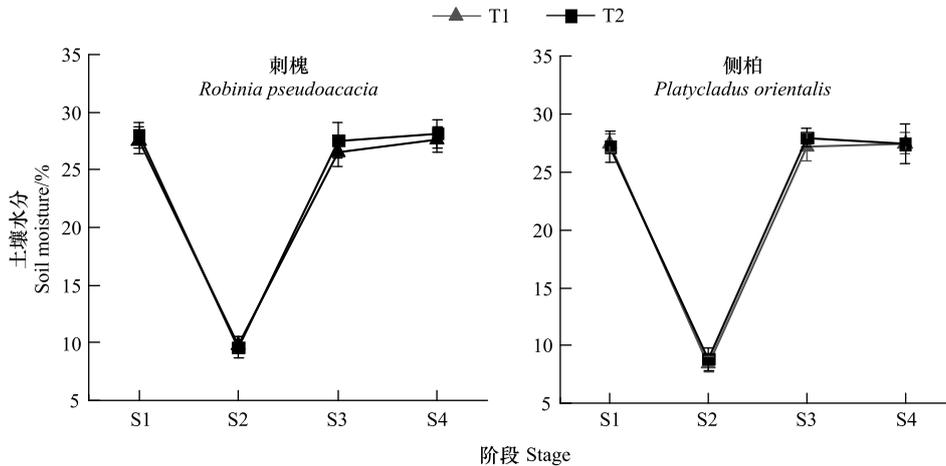


图 1 不同干旱处理下刺槐与侧柏土壤含水量变化

Fig.1 Soil water content changes of *R. pseudoacacia* and *P. orientalis* under different drought treatments

T1 为快速干旱-复水组, T2 为慢速干旱-复水组; S1 为 T1 和 T2 组的干旱处理前采样时刻, S2 为 T1 和 T2 受到干旱胁迫后的萎蔫点采样时刻, S3 为旱后复水第 3 天采样时刻, S4 为旱后复水第 6 天采样时刻

### 1.3 测定指标与方法

#### 1.3.1 光合参数

于两树种到达对应的水分处理阶段时, 选择典型的晴朗天气, 于 9:00—11:00 使用手持式 CI-340 便携式光合测定仪 (CID, 美国) 测定不同阶段 T1 和 T2 盆栽幼树的净光合速率 ( $P_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、气孔导度 ( $G_s$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 和胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol/mol}$ ) 等光合参数。每个处理选择 3 株幼苗, 每株选择中上部分生长良好的 3 片向阳成熟叶片, 测定时采用开放式气路, 尽量较少外界环境对光合仪测量气流的影响。根据预实验所模拟出的光饱和点, 使用外接光源模拟光照强度 (光合有效辐射 PAR 为  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。

#### 1.3.2 内源 ABA 含量

在测定完光合特性之后, 将植株按照叶片、小枝、茎、粗根和细根 (直径  $\geq 2 \text{ mm}$  为粗根, 直径  $< 2 \text{ mm}$  为细根) 分开, 立即用锡箔纸包裹, 置于液氮中, 然后带回实验室。使用高速粉碎机迅速对鲜样进行粉碎处理, 保存在  $-80^\circ\text{C}$  冰箱中供后续 ABA 含量测定使用。采用酶联免疫吸附检测法 (ELISA) 测定植株各器官的 ABA 含量, 称取 0.2 g 样品, 加入 1.6 mL 的磷酸缓冲液磨样至匀浆,  $8000 \times g$  离心 10 min, 取上清液用于 ABA 的测定。试验设置 3 次生物学重复。其中植株全株的 ABA 含量通过各器官的 ABA 含量和各器官生物量占比加权求得。

### 1.4 数据分析

使用 Excel 2019 软件进行数据整理, 采用 SPSS 25.0 软件, 利用独立样本 T 检验和单因素方差分析, 对两个处理之间以及同一处理各个时间段的光合特性和 ABA 含量的差异进行显著性分析 ( $P < 0.05$ ), 对光合特性和 ABA 含量进行 Pearson 相关性分析, 采用 Origin Pro 2021 软件进行绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同干旱处理下刺槐与侧柏光合特性

#### 2.1.1 不同干旱处理对刺槐与侧柏净光合速率( $P_n$ )的影响

如图 2 所示, T1 和 T2 干旱处理均会使刺槐幼树的净光合速率( $P_n$ )急剧下降, T1 和 T2 刺槐 S2 时刻  $P_n$  分别比 S1 时刻下降了 99.18% 和 91.97%, T1 刺槐  $P_n$  降幅显著大于 T2 ( $P < 0.01$ )。T1 和 T2 刺槐旱后复水恢复阶段刺槐  $P_n$  显著上升, 且 T1 和 T2 恢复程度存在显著差异 ( $P < 0.01$ ), 其中 T1 刺槐在复水 S3 和 S4 时刻均表现出比其干旱胁迫前更高的水平, 即出现超补偿现象, 其刺槐净光合能力比 S1 时刻分别上升了 48.74% 和 38.05%; 而 T2 刺槐在 S3 时刻恢复至 S1 水平, 在 S4 时刻比 S1 上升了 21.01%。

T1 和 T2 侧柏幼树  $P_n$  在受到干旱胁迫之后,  $P_n$  在 S2 时刻分别比 S1 时刻下降了 57.30% 和 36.69%, 即 T1 侧柏  $P_n$  降幅显著大于 T2 ( $P < 0.01$ )。与刺槐相比, T1 和 T2 侧柏的  $P_n$  降幅没有刺槐强烈, 分别只有刺槐 T1 和 T2 干旱阶段降幅的 57.77% 和 39.89%。T1 和 T2 侧柏旱后复水恢复阶段, T1 和 T2 侧柏  $P_n$  在干旱胁迫解除后存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), 其中 T1 侧柏  $P_n$  获得部分恢复, S3 和 S4 时刻侧柏  $P_n$  分别只有 S1 的 78.83% 和 75.73%, 同时, 旱后复水后侧柏  $P_n$  恢复程度小于刺槐; 而 T2 侧柏  $P_n$  仍继续下降, 未得到恢复, S3 和 S4 分别只有 S1 的 45.63% 和 47.98%。

综上, 干旱胁迫会显著降低两树种的净光合速率, T1 降幅大于 T2, 刺槐降幅大于侧柏; 旱后复水两树种净光合速率会恢复, T1 恢复程度大于 T2, 刺槐恢复程度大于侧柏。

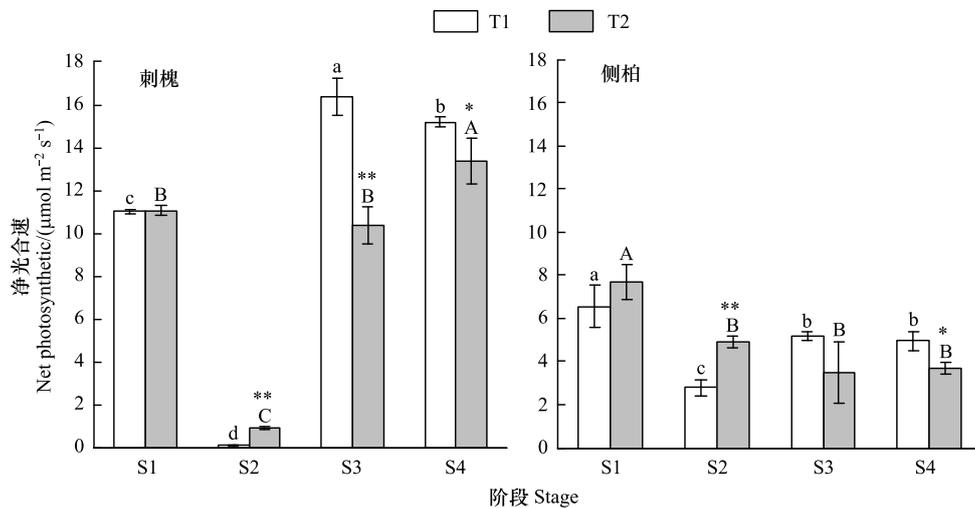


图 2 不同干旱处理对刺槐与侧柏净光合速率的影响

Fig. 2 Effects of different drought treatments on net photosynthetic rates of *R. pseudoacacia* and *P. orientalis*

\* 表示 T1 和 T2 同一阶段间差异显著 ( $P < 0.05$ ); \*\* 表示 T1 和 T2 同一阶段间差异极显著 ( $P < 0.01$ ); 同一颜色柱形图上的不同字母表示该处理组不同阶段测量指标间差异显著 ( $P < 0.05$ ); 小写字母表示 T1 处理不同阶段差异, 大写字母表示 T2 处理不同阶段差异

#### 2.1.2 不同干旱处理对刺槐与侧柏气孔导度( $G_s$ )的影响

如图 3 所示, T1 和 T2 干旱胁迫均会使刺槐幼树的气孔导度( $G_s$ )急剧下降, 与 S1 时刻相比, T1 和 T2 刺槐 S2 时刻的  $G_s$  分别下降了 98.92% 和 93.59%, T1 刺槐  $G_s$  降幅显著大于 T2 ( $P < 0.01$ )。T1 和 T2 刺槐旱后复水恢复阶段  $G_s$  显著上升, 且 T1 和 T2 恢复程度存在差异 ( $P < 0.01$ ), 其中 T1 刺槐的  $G_s$  在 S3 时刻表现出超补偿效应, 比 S1 时刻高 258.81%, 持续复水第 6 天 (S4 时刻) 刺槐  $G_s$  恢复至 S1 水平; 而 T2 刺槐  $G_s$  对干旱解除后土壤水分恢复至 FC 的敏感性低于 T1,  $G_s$  在 S3 时刻恢复至 S1 水平, 持续复水第 6 天 (S4 时刻) 表现出补偿效应,  $G_s$  比 S1 时刻高 113.46%。

T1 和 T2 侧柏幼树  $G_s$  在受到干旱胁迫后,  $G_s$  分别比处理前水平下降了 30.05% 和 70.91%, T2 侧柏  $G_s$  下降幅度显著大于 T1 ( $P < 0.01$ )。且与刺槐相比, 侧柏  $G_s$  干旱胁迫后下降幅度分别只有刺槐 T1 和 T2 降幅的 30.38% 和 79.93%。T1 和 T2 侧柏旱后复水恢复阶段, T1 和 T2 侧柏  $G_s$  在干旱胁迫解除存在显著差异 ( $P < 0.01$ ), T1 侧柏  $G_s$  在 S3 和 S4 时刻得到了部分恢复(分别恢复至 S1 时刻的 82.44% 和 88.97%); T2 侧柏  $G_s$  并未因旱后复水至田间持水量而恢复, 其在 S3 和 S4 时刻仍呈下降趋势, 分别比 S1 时刻降低了 86.67% 和 85.93%。

综上, 干旱胁迫会显著降低两树种的气孔导度, T1 刺槐降幅大于 T2, T1 侧柏降幅小于 T2, 刺槐降幅大于侧柏; 旱后复水 T1 和 T2 刺槐及 T1 侧柏的气孔导度会恢复, T1 恢复程度大于 T2, 而 T2 侧柏气孔导度不会得到恢复, 刺槐恢复程度大于侧柏。

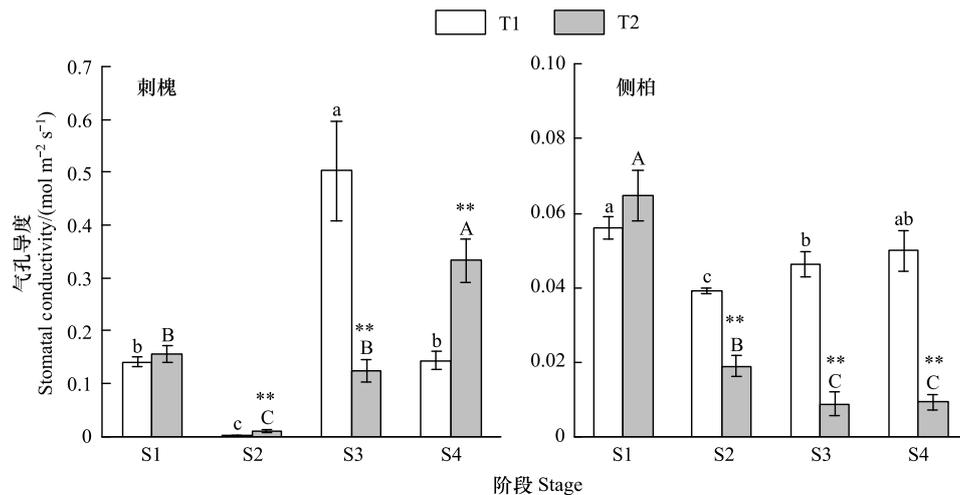


图3 不同干旱处理对刺槐与侧柏气孔导度的影响

Fig.3 Effects of different drought treatments on stomatal conductances of *R. pseudoacacia* and *P. orientalis*

### 2.1.3 不同干旱处理对刺槐与侧柏蒸腾速率 ( $T_r$ ) 的影响

由图 4 可知, T1 和 T2 干旱处理均会使刺槐幼树的蒸腾速率 ( $T_r$ ) 显著下降, T1 和 T2 刺槐 S2 时刻  $T_r$  分别比 S1 时刻下降 94.75% 和 71.89%, T1 刺槐  $T_r$  降幅显著大于 T2 ( $P < 0.01$ )。T1 和 T2 刺槐旱后复水恢复阶段刺槐  $T_r$  显著上升, 但其恢复程度存在显著差异 ( $P < 0.01$ ), T1 刺槐  $T_r$  只得到部分恢复,  $T_r$  在 S3 和 S4 时刻分别为

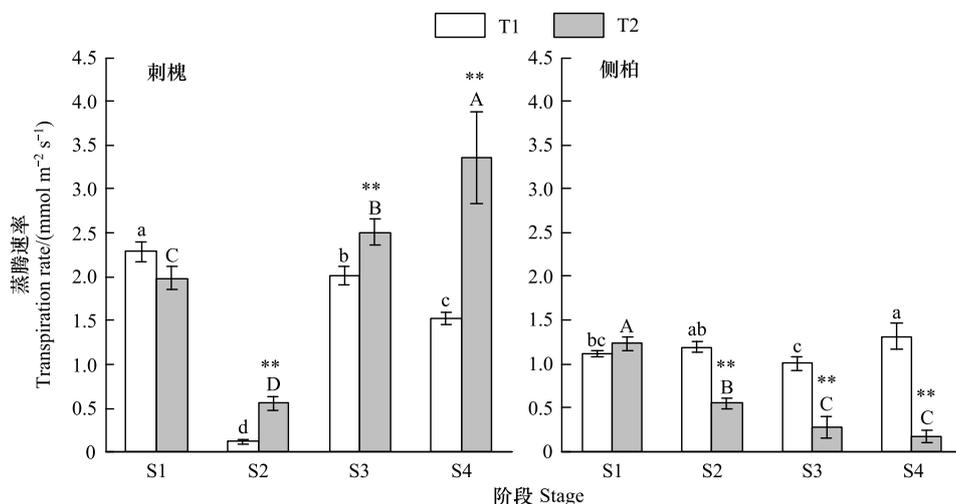


图4 不同干旱处理对刺槐与侧柏蒸腾速率的影响

Fig.4 Effects of different drought treatments on transpiration rates of *R. pseudoacacia* and *P. orientalis*

S1 时刻的 88.19% 和 66.76%; 而 T2 刺槐  $T_r$  得到全部恢复, 并出现补偿效应,  $T_r$  在 S3 和 S4 时刻分别为 S1 时刻的 133.33% 和 178.72%。

T1 和 T2 侧柏幼树  $T_r$  在受到干旱胁迫之后, T1 侧柏  $T_r$  在 S2 时刻并未出现下降趋势, T2 侧柏  $T_r$  在 S2 时刻比 S1 时刻下降了 55.56%, T1 侧柏  $T_r$  干旱敏感性显著低于 T2 ( $P < 0.01$ ), 且侧柏  $T_r$  干旱敏感性显著低于刺槐。T1 和 T2 侧柏旱后复水恢复阶段, T1 侧柏  $T_r$  仍未有太大波动; 而 T2 侧柏  $T_r$  依然呈下降趋势, 并未因复水出现回升,  $T_r$  在 S3 和 S4 时刻分别只有 S1 时刻的 22.22% 和 13.82%。

综上, 干旱胁迫会显著降低 T1 和 T2 刺槐及 T2 侧柏的蒸腾速率, T1 刺槐降幅大于 T2, 刺槐降幅大于侧柏; 旱后复水 T1 和 T2 刺槐的蒸腾速率会恢复, T2 刺槐恢复程度大于 T1, 而侧柏的蒸腾速率并未得到恢复。

#### 2.1.4 不同干旱处理对刺槐与侧柏胞间 $CO_2$ 浓度 ( $C_i$ ) 的影响

如图 5 所示, T1 和 T2 干旱胁迫会对刺槐幼树胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ) 造成显著影响 ( $P < 0.01$ ), 其中 T1 和 T2 刺槐表现相反, 即 T1 在 S2 时刻上升 35.36%, T2 在 S2 时刻下降 12.09%。T1 和 T2 刺槐旱后复水恢复阶段  $C_i$  表现也存在差异 ( $P < 0.05$ ), T1 侧柏  $C_i$  降低, 但仍然高于 S1 时刻, T1 在 S4 时刻为 S1 时刻的 122.18%; T2 侧柏  $C_i$  上升, T2 在 S4 时刻为 S1 时刻的 128.92%。

T1 和 T2 侧柏幼树  $C_i$  在受到干旱胁迫之后, T1 和 T2 也呈现出相反的表现, T1 侧柏  $C_i$  在 S2 时刻上升 12.14%, T2 侧柏  $C_i$  在 S2 时刻下降 45.50%。T1 和 T2 侧柏旱后复水恢复阶段  $C_i$  存在显著性差异 ( $P < 0.05$ ), 表现趋势与刺槐相同, T1 侧柏  $C_i$  降低, 在 S3 和 S4 时刻分别为 S1 时刻的 71.95% 和 91.76%; T2 侧柏  $C_i$  上升, 但仍然低于 S1 时刻, 在 S3 和 S4 时刻分别为 S1 时刻的 75.36% 和 96.74%。

综上, 两树种 T1 和 T2 干旱阶段及旱后复水阶段胞间  $CO_2$  浓度表现均截然相反, 干旱胁迫会显著增加两树种 T1 胞间  $CO_2$  浓度, 降低 T2 胞间  $CO_2$  浓度, 说明干旱阶段 T1 两树种受到更多的非气孔限制, T2 两树种受到更多的气孔限制; 旱后复水两树种 T1 胞间  $CO_2$  浓度下降, T2 胞间  $CO_2$  浓度上升。

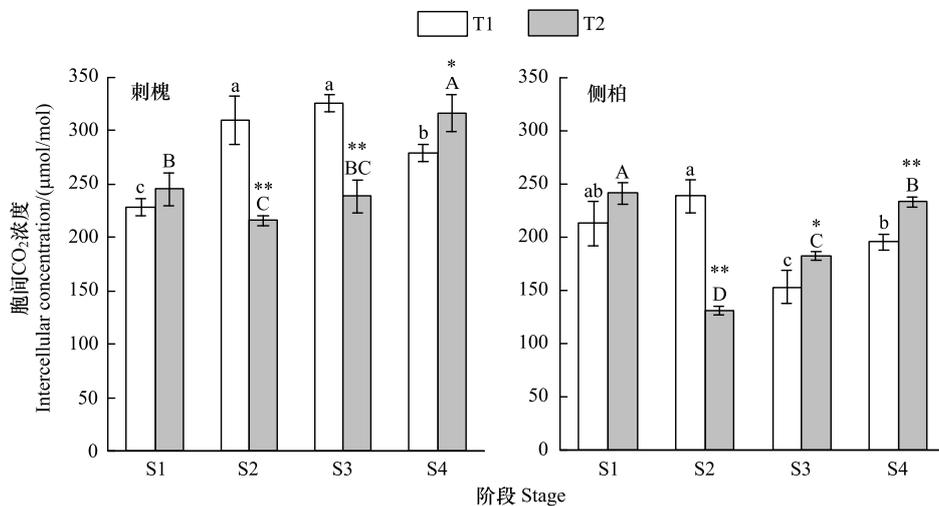


图 5 不同干旱处理对刺槐与侧柏胞间  $CO_2$  浓度的影响

Fig.5 Effects of different drought treatments on intercellular  $CO_2$  concentrations of *R. pseudoacacia* and *P. orientalis*

## 2.2 不同干旱处理对刺槐与侧柏内源激素 ABA 含量的影响

### 2.2.1 不同干旱处理对刺槐与侧柏全株 ABA 含量的影响

对刺槐幼树全株 ABA 含量的测定结果表明(图 6), T1 和 T2 干旱胁迫均会使刺槐全株 ABA 含量显著上升 ( $P < 0.05$ ), T1 和 T2 刺槐 S2 时刻全株 ABA 含量分别比 S1 时刻上升了 13.71% 和 21.21%, T2 刺槐全株 ABA 含量的上升幅度大于 T1。T1 和 T2 刺槐旱后复水恢复阶段全株 ABA 含量都略有降低, 其中 T1 复水 S3 和 S4 时刻全株 ABA 含量分别下降至 S2 时刻的 94.94% 和 91.28%; 而 T2 复水 S3 和 S4 时刻全株 ABA 含量分别下

降至 S2 时刻的 95.86% 和 97.50%, T1 刺槐全株 ABA 含量的降幅大于 T2。

T1 和 T2 侧柏幼树在遭受干旱胁迫后,侧柏全株 ABA 含量也会显著上升 ( $P < 0.05$ , 图 6), T1 和 T2 侧柏 S2 时刻全株 ABA 含量分别比 S1 时刻上升了 8.91% 和 26.01%, T2 侧柏全株 ABA 含量的上升幅度大于 T1。T1 和 T2 侧柏旱后复水恢复阶段, T1 侧柏全株 ABA 含量持续上升, T1 复水 S3 和 S4 时刻全株 ABA 含量分别上升至 S2 时刻的 103.30% 和 109.40%; 而 T2 复水 S3 和 S4 时刻全株 ABA 含量分别下降至 S2 时刻的 98.45% 和 95.42%, T1 和 T2 侧柏在干旱胁迫解除后全株 ABA 含量表现存在显著差异。

综上,干旱胁迫会显著增加两树种全株的 ABA 含量, T2 干旱阶段两树种 ABA 上升幅度大于 T1 干旱阶段; T1 和 T2 旱后复水阶段刺槐及 T2 侧柏的全株 ABA 含量会下降, 而 T1 侧柏的全株 ABA 含量仍然上升。

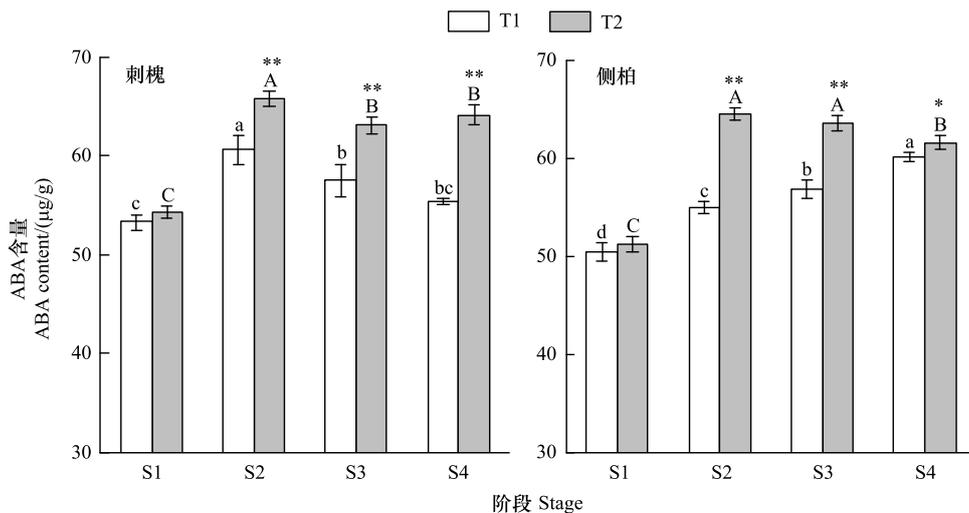


图 6 不同干旱处理对刺槐与侧柏全株内源脱落酸含量的影响

Fig.6 Effects of different drought treatments on ABA content of *R. pseudoacacia* and *P. orientalis*

### 2.2.2 不同干旱处理对刺槐与侧柏各器官 ABA 含量的影响

不同干旱处理对刺槐幼树各器官 ABA 含量的影响如图 7 所示。T1 和 T2 干旱胁迫均会使刺槐叶片、小枝、粗根、细根的 ABA 含量显著上升 ( $P < 0.05$ ), 其中 T1 干旱阶段刺槐各器官 ABA 含量上升幅度分别为叶 3.55%、小枝 21.74%、粗根 44.10%、细根 33.53%, T2 干旱阶段刺槐各器官 ABA 含量的上升幅度大于 T1, 即 T2 刺槐各器官 ABA 含量上升幅度分别为叶 23.54%、小枝 27.21%、粗根 66.38%、细根 49.24%。而 T1 和 T2 干旱胁迫会使刺槐茎的 ABA 含量下降, T1 和 T2 刺槐茎 S2 时刻分别比 S1 时刻下降了 7.40% 和 12.21%, T2 刺槐茎的 ABA 含量降幅要大于 T1。T1 和 T2 刺槐旱后复水恢复阶段, 两处理各器官的 ABA 含量表现存在差异。T1 刺槐旱后复水 S4 时刻小枝、茎、粗根的 ABA 含量较干旱阶段 S2 时刻小幅下降 (分别下降了 89.63%、94.34%、81.70%), 但仍显著高于干旱胁迫前的 S1 水平。而 T1 刺槐旱后复水阶段叶、细根的 ABA 含量未发生显著变化 ( $P > 0.05$ ), 即 T1 刺槐叶、细根 ABA 含量未受到解除干旱水分信号的影响。T2 刺槐旱后复水阶段各器官中仅粗根的 ABA 含量下降, 粗根在复水 S3 和 S4 时刻分别为 S2 时刻的 87.75% 和 89.62%。较干旱胁迫 S2 时刻, T2 刺槐旱后复水阶段叶、小枝、茎、细根的 ABA 含量无显著差异 ( $P > 0.05$ )。

T1 和 T2 干旱胁迫均会使侧柏叶片、小枝、粗根、细根的 ABA 含量显著上升 ( $P < 0.05$ ), 其中 T1 侧柏各器官 ABA 含量上升幅度分别为叶 8.39%、小枝 32.37%、粗根 12.11%、细根 33.83%, T2 侧柏各器官 ABA 含量的上升幅度大于 T1, T2 侧柏各器官 ABA 含量上升幅度分别为叶 27.71%、小枝 55.92%、粗根 39.89%、细根 50.34%。T1 侧柏茎 ABA 含量在遭受干旱胁迫之后没有变化, 而 T2 侧柏茎干旱阶段比胁迫前上升了 10.63%。T1 和 T2 侧柏旱后复水恢复阶段, T1 侧柏旱后复水 S4 时刻叶、小枝、茎的 ABA 含量较干旱阶段 S2 时刻小幅上升 (分别为 S2 时刻的 111.95%、100.75%、117.47%), 而粗根和细根的 ABA 含量未发生显著变化 ( $P >$

0.05)。T2 侧柏叶、茎的 ABA 含量先下降后上升,叶在复水 S3 和 S4 时刻的 ABA 含量分别为干旱阶段 S2 时刻的 94.94%和 110.76%,茎在复水 S3 和 S4 时刻的 ABA 含量分别为 S2 时刻的 90.00%和 106.93%。T2 侧柏小枝、粗根的 ABA 含量下降,复水 S4 时刻小枝、粗根的 ABA 含量分别为干旱阶段 S2 时刻的 93.12%、87.10%,但仍显著高于干旱胁迫前 S1 水平,而 T2 侧柏细根 ABA 含量未发生显著变化( $P>0.05$ )。

总的来说,T1 和 T2 两树种各器官的 ABA 含量在受到干旱胁迫之后,叶片、小枝、粗根、细根均呈显著上升趋势,且 T2 的上升幅度要显著大于 T1;而茎的 ABA 含量未做出大幅度的显著性变化。在旱后复水恢复阶段,T1 和 T2 两树种的叶片、小枝、茎、细根均未做出显著性变化,而粗根则呈下降趋势。

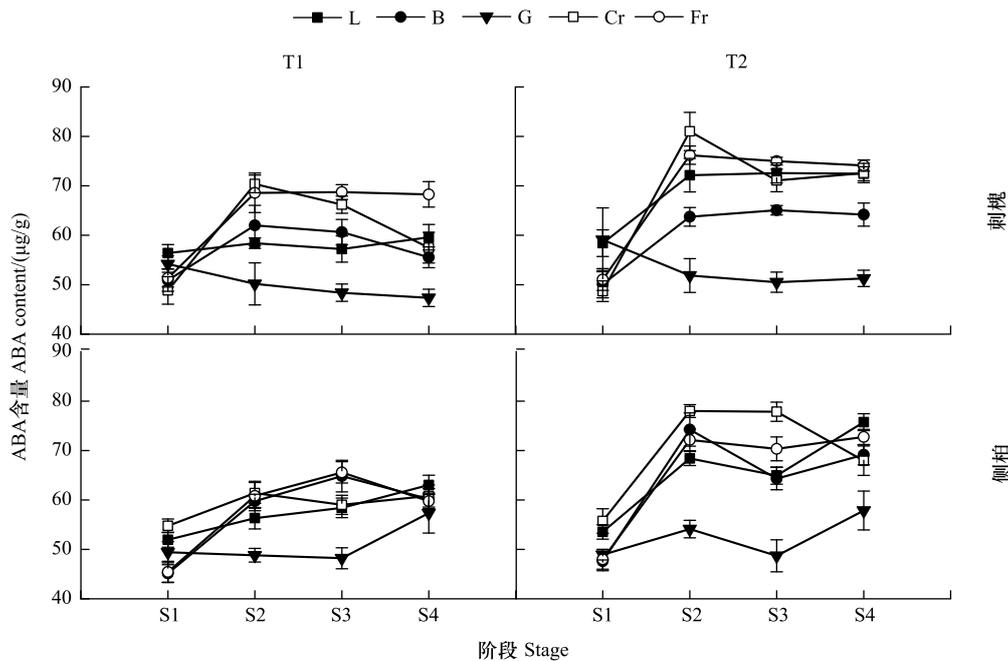


图7 不同干旱处理对刺槐与侧柏各器官 ABA 含量的影响

Fig.7 Effects of different drought treatments on ABA content in various organs of *R. pseudoacacia* and *P. orientalis*

L 为叶片;B 为小枝;G 为茎;Cr 为大于 2 mm 根系;粗根;Fr 为小于等于 2 mm 根系,细根

### 2.3 刺槐和侧柏光合特性和 ABA 含量的相关性

T1 和 T2 两树种光合特性与 ABA 含量相关性如表 2 和图 8 所示。干旱阶段,T1 和 T2 刺槐光合参数与各器官 ABA 含量均存在较强的相关性。除叶和茎外,T1 刺槐各器官 ABA 含量与  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  呈显著负相关( $P<0.05$ ),与  $C_i$  呈显著正相关( $P<0.05$ )。除茎外,T2 刺槐各器官 ABA 含量与  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、 $C_i$  均呈显著负相关( $P<0.05$ )。T1 和 T2 刺槐茎 ABA 含量与各光合参数均无显著相关( $P>0.05$ )。地下器官 ABA 含量与光合参数的相关系数大于地上器官 ABA 含量与光合参数的相关系数,T2 刺槐各器官 ABA 含量与光合参数的相关系数大于 T1 刺槐的相关系数。复水阶段,除 T1 刺槐粗根 ABA 含量与  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  呈显著正相关( $P<0.05$ ),其余 T1 和 T2 刺槐各器官 ABA 含量与光合参数均无显著相关( $P>0.05$ )。

干旱阶段,T1 和 T2 侧柏光合参数与各器官 ABA 含量均存在较强的相关性。除茎外,T1 侧柏各器官 ABA 含量与  $P_n$ 、 $G_s$  呈显著负相关( $P<0.05$ ),各器官 ABA 含量与  $T_r$ 、 $C_i$  无显著相关( $P>0.05$ )。T2 侧柏各器官 ABA 含量与  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$ 、 $C_i$  均呈显著负相关( $P<0.05$ )。T2 侧柏各器官 ABA 含量与光合参数的相关系数大于 T1 侧柏的相关系数。复水阶段,T1 和 T2 侧柏各器官 ABA 含量与光合参数均无显著相关( $P>0.05$ )。

综上,干旱阶段 T1 和 T2 两树种光合特性与 ABA 含量存在较强的负相关关系,T2 两树种光合特性与 ABA 含量的相关系数大于 T1 两树种光合特性与 ABA 含量的相关系数。复水阶段 T1 和 T2 两树种光合特性与 ABA 含量无显著相关关系。

表 2 刺槐和侧柏光合特性与 ABA 含量的相关性  
Table 2 Correlation between photosynthetic characteristics and ABA content of *R. pseudoacacia* and *P. orientalis*

阶段 Stages	树种 Species	光合参数 Photosynthesis parameters	ABA 含量 ABA content											
			T1						T2					
			L	B	G	Cr	Fr	L	B	G	Cr	Fr		
干旱阶段 Drought stage	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	$P_n$	-0.644	-0.897*	0.609	-0.983**	-0.957**	-0.947**	-0.967**	0.641	-0.990**	-0.988**		
		$G_s$	-0.670	-0.898*	0.614	-0.992**	-0.959**	-0.928**	-0.958**	0.728	-0.980**	-0.987**		
	$T_r$	-0.674	-0.905*	0.581	-0.982**	-0.964**	-0.914*	-0.939**	0.642	-0.973**	-0.988**			
	$C_i$	0.462	0.957**	-0.591	0.942**	0.910*	-0.701	-0.677	0.538	-0.784	-0.860*			
	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	$P_n$	-0.862*	-0.960**	0.051	-0.916*	-0.951**	-0.910*	-0.936**	-0.784	-0.966**	-0.895*		
复水阶段 Rewatering stage	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	$G_s$	-0.765	-0.948**	0.305	-0.878*	-0.926**	-0.971**	-0.966**	-0.877*	-0.947**	-0.978**		
		$T_r$	0.321	0.585	-0.408	0.406	0.487	-0.987**	-0.988**	-0.898*	-0.966**	-0.983**		
	$C_i$	0.740	0.711	0.189	0.730	0.748	-0.991**	-0.983**	-0.908*	-0.972**	-0.990**			
	$P_n$	-0.524	0.346	0.020	0.826*	-0.082	-0.467	-0.647	-0.211	0.342	-0.705			
	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	$G_s$	-0.603	0.653	0.339	0.911*	0.201	-0.235	-0.468	0.042	0.337	-0.567		
	刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	$T_r$	-0.518	0.714	0.357	0.918**	0.289	-0.054	-0.301	0.209	0.391	-0.665		
		$C_i$	-0.349	0.819*	0.312	0.796	0.163	-0.104	-0.414	0.173	0.359	-0.651		
	$P_n$	-0.259	0.250	-0.007	0.234	0.298	0.230	-0.403	0.186	0.051	0.652			
	$G_s$	0.470	-0.284	0.642	0.774	-0.245	0.314	-0.177	0.486	0.198	0.780			
	侧柏 <i>Platycladus orientalis</i>	$T_r$	0.693	-0.657	0.887*	0.650	-0.722	-0.339	-0.692	-0.105	0.693	0.248		
		$C_i$	0.801	-0.654	0.782	0.576	-0.714	0.949**	0.765	0.784	-0.928**	0.582		

\* 相关性在 0.05 水平上显著(双尾); \*\* 相关性在 0.01 水平上显著(双尾); 干旱阶段为 S1—S2 阶段, 复水阶段为 S3—S4 阶段; ABA: 脱落酸 Abscisic acid; T<sub>1</sub>: 快速干旱-复水组 Fast-drought-rehydration group; T<sub>2</sub>: 慢速干旱-复水组 Slow drought-rehydration group; L: 叶片 Leaf; B: 小枝 Branchlet; G: 茎 Stem; Cr: 粗根 Coarse root; Fr: 细根 Fine root; P<sub>n</sub>: 净光合速率 Net photosynthetic rate; G<sub>s</sub>: 气孔导度 Stomatal conductance; T<sub>r</sub>: 蒸腾速率 Transpiration rate; C<sub>i</sub>: 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 Intercellular CO<sub>2</sub> concentration

根据表2两树种各器官 ABA 含量与各光合参数的相关性结果,选定 T1 和 T2 两树种干旱阶段叶片、细根 ABA 含量与净光合速率  $P_n$  和气孔导度  $G_s$  做拟合曲线,结果如图8所示。除 T1 刺槐叶片 ABA 含量与  $P_n$ 、 $G_s$  和 T1 侧柏叶片 ABA 含量与  $G_s$  的回归方程不显著外 ( $P>0.05$ ),其它拟合曲线的回归方程均具有显著性 ( $P<0.05$ )。由回归方程可知,刺槐和侧柏 T2 的 ABA 含量与光合特性的相互关系更为显著,即两树种 T2 叶片、细根 ABA 含量与  $P_n$ 、 $G_s$  拟合曲线的拟合度优于 T1;刺槐和侧柏两处理细根的 ABA 含量与光合特性的相互关系更为显著,即刺槐和侧柏 T1 和 T2 细根 ABA 含量与  $P_n$ 、 $G_s$  拟合曲线的拟合度优于叶片 ABA 含量。

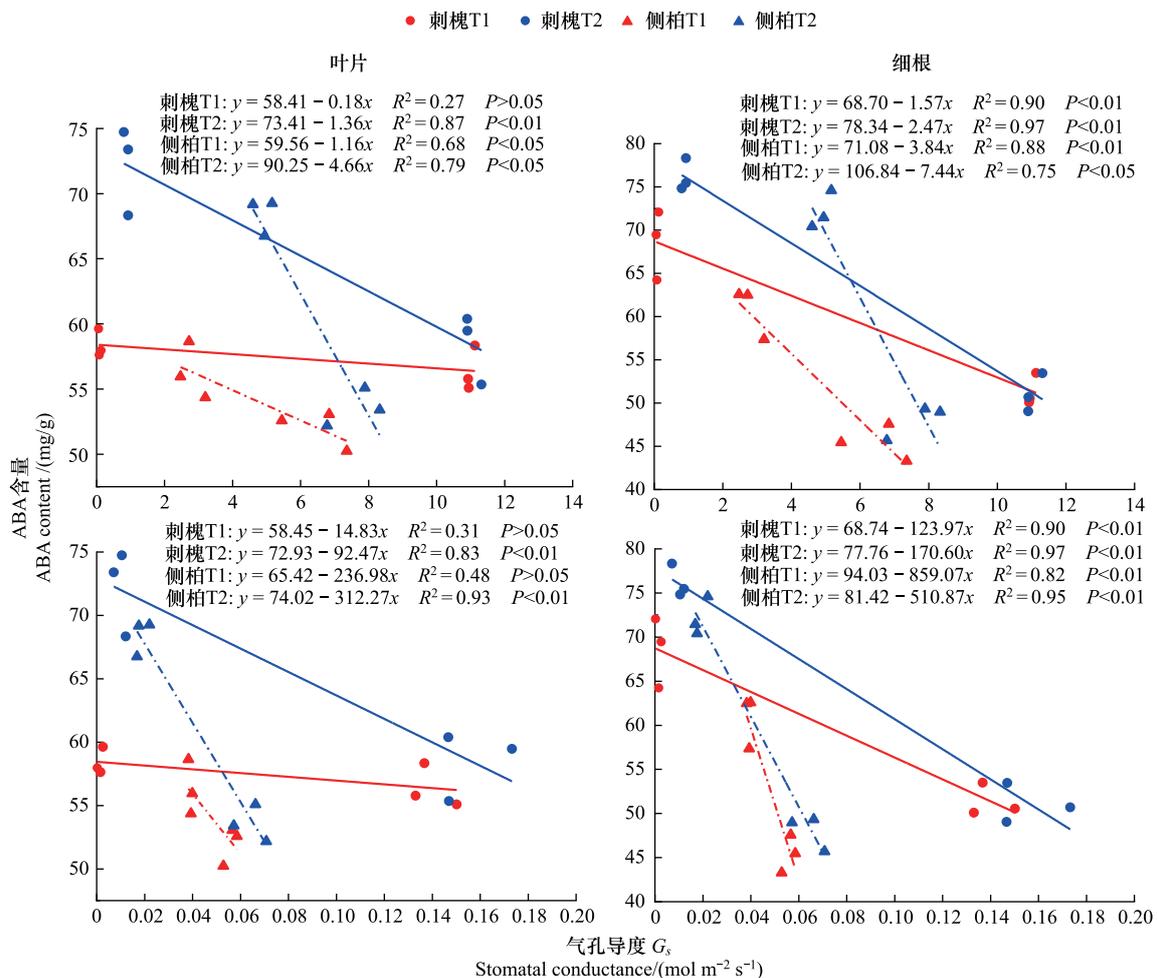


图8 干旱阶段刺槐与侧柏光合特性与内源脱落酸含量的拟合曲线

Fig.8 Fitting curve of photosynthetic characteristics and ABA content of *R. pseudoacacia* and *P. orientalis* in drought stage

图中回归方程加粗字体为拟合曲线显著 ( $P < 0.05$ ), 回归方程非加粗字体为拟合曲线不显著 ( $P > 0.05$ )

### 3 讨论

#### 3.1 刺槐和侧柏光合特性对不同于干旱处理的响应特征

植物在遭受干旱胁迫时,光合作用受抑制是最显著的生理变化<sup>[18]</sup>。本研究中,T1 和 T2 刺槐与侧柏在受到干旱胁迫之后,净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ ) 均显著降低,表明刺槐和侧柏的光合特性对水分都很敏感,而  $G_s$  与  $P_n$ 、 $T_r$  的变化趋势基本一致,表明其光合能力的降低受到了气孔限制的影响<sup>[19]</sup>,同时  $G_s$  的显著降低有助于减少植物的蒸腾失水,说明刺槐和侧柏能适应一定的干旱胁迫<sup>[20]</sup>。此外,T1 刺槐和侧柏的  $P_n$  降幅要比 T2 的降幅大,这是由于两树种幼树在 T1 剧烈快速干旱处理下能够迅速感知干旱,维持较低光合机制以降低光合器官损伤,且 T1 水分的快速散失限制了植物的生长并阻碍了呼吸作用<sup>[21]</sup>,并未降低两

树种对水分胁迫的敏感性。而 T2 慢速干旱下,两树种幼树能够逐步感知土壤水分胁迫,逐步形成干旱生境的适应能力,对水分胁迫的敏感性逐渐降低。因此 T1 与 T2 达到相同干旱萎蔫点时,T1 对植株净光合速率的影响要大于 T2。干旱胁迫会显著增加两树种 T1 的  $C_i$ ,降低 T2 的  $C_i$ ,两树种 T1 和 T2 胞间  $CO_2$  浓度相反的变化趋势说明两树种 T1 和 T2 受到的限制因素具有差异<sup>[22]</sup>,T2 比 T1 受到了更多的气孔限制。此外,T1 和 T2 刺槐的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  的降幅要显著大于侧柏,且刺槐的各光合参数也要大于侧柏,这是因为刺槐具有更多的等水调节行为,水分调节方式更加保守,当发生干旱时会立即降低气孔导度,保持最小叶水势以避免木质部栓塞<sup>[23]</sup>,并且由于侧柏鳞叶气孔小,气孔导度相对恒定,不易受到外界环境的影响,有着更强的抗旱性<sup>[24]</sup>。

在复水后,刺槐的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  都得到了恢复,甚至出现了补偿效应,表明刺槐自身具有较强的调节能力,干旱并未对刺槐造成不可逆的氧化损伤,一旦解除干旱胁迫,其光合能力便会恢复<sup>[20]</sup>。其中 T1 和 T2 对复水的响应又有差异,T1 在得到复水后各光合参数立即急剧升高,随着复水的继续又有所下降,而 T2 在复水后,一直呈上升趋势。这种差异与两处理干旱时期受到的限制因素有关,T1 受到了更多的非气孔限制,因此在复水后气孔导度会瞬间恢复且出现“饥饿”后的超补偿效应,以弥补干旱胁迫造成的损失<sup>[25]</sup>,而随着复水的继续,损失弥补完成光合作用逐渐恢复至正常水平;而 T2 受到了比 T1 更多的气孔限制,因此其在复水后并未出现断崖式上升,而是随着复水的继续逐渐上升。侧柏的光合特性虽然在干旱胁迫下的下降幅度比刺槐小,但旱后恢复程度不如刺槐。具体表现为在复水后,侧柏各光合参数的恢复能力要远远小于刺槐,这是因为土壤水分胁迫进程中,刺槐比侧柏首先出现萎蔫现象,即侧柏萎蔫系数低于刺槐,一旦侧柏受到萎蔫干旱胁迫,其光合器官损伤比刺槐萎蔫更难以修复。这均是由于刺槐与侧柏应对水分胁迫具有不同的水分利用策略所导致的。侧柏 T1 和 T2 对旱后复水的响应也不同,T1 各光合参数在复水后得到了恢复,而 T2 在复水后仍在下降,这是因为侧柏 T1 在受到干旱时光合器官受损较小,侧柏可以通过调节自身的光保护机制对旱后复水作出积极响应<sup>[26]</sup>,因此其复水后光合能力得到了恢复;而 T2 在受到干旱时,光合器官遭受到了更多的损伤,这种不可逆的损伤不会随着复水而得到恢复。

### 3.2 刺槐和侧柏内源激素 ABA 含量对不同干旱处理的响应特征

ABA 是植物响应干旱胁迫最重要的调节物质,干旱胁迫下植物合成大量 ABA 调节叶片气孔关闭以减少水分散失<sup>[27]</sup>,而且 ABA 含量的升高能促进植物根系伸长达到土壤深水层,这些变化有利于增强植物的抗旱性<sup>[28-29]</sup>。本研究中,刺槐和侧柏在受到干旱胁迫之后,全株 ABA 含量显著增加,这对刺槐和侧柏的抗旱具有积极的作用,有利用刺槐和侧柏的叶片气孔关闭,减少蒸腾,减轻细胞膜的受损程度,以提高自身的保水性<sup>[12]</sup>。此外,T2 处理刺槐和侧柏全株 ABA 的积累量要显著高于 T1 处理,这是由于虽然 T1 和 T2 的胁迫程度一样,但 T2 受到的胁迫持续时间要更久,ABA 的积累时间也要更长。此外土壤水分在快速减少的情况下,蒸腾作用的改变可能导致植物木质部导水速率缓慢,阻碍了 ABA 的产生和运输<sup>[30]</sup>。而土壤水分的缓慢损失致使植物长时间处于干旱胁迫状态未得到恢复,植物为了应对缓慢干旱需不断释放干旱信号合成 ABA 运输至叶片维持细胞渗透势<sup>[31]</sup>。在旱后复水阶段,T1 和 T2 刺槐和 T2 侧柏的全株 ABA 含量略微下降,说明干旱胁迫解除后植物受化学信号调控减弱,ABA 合成减少。但其 ABA 下降幅度较小,相比胁迫前仍保持较高水平,甚至 T1 侧柏全株 ABA 含量仍在持续上升,说明植物在复水时期生理活性较强仍可通过 ABA 含量的升高调节叶片气孔,或者是受到了其它信号物质的调节使得 ABA 含量对于旱后的复水存在滞后效应,这与罗宏海等<sup>[32]</sup>的研究结果一致。

根系具有感知土壤水分环境变化的能力,当根系遭受干旱胁迫时,ABA 做为一种向上部输运的信号物质传向地上部,从而调节地上部分的生理功能<sup>[33]</sup>。本研究中,T1 和 T2 刺槐与侧柏在受到干旱胁迫之后,叶片、小枝、粗根、细根的 ABA 含量均明显上升,但 T1 和 T2 两处理及各器官的上升幅度存在差异。T2 处理刺槐和侧柏叶片、小枝、粗根、细根 ABA 的上升幅度均要显著高于 T1 处理,原因是 T2 比 T1 受胁迫时间长,植物长时间处于胁迫状态,受到更多的化学信号调控,ABA 积累也就更多。干旱处理前,刺槐 T1 和 T2 两处理的 ABA 含量为叶片 ABA 含量最高,受到干旱胁迫之后刺槐两处理的 ABA 含量转为粗根 ABA 含量最高,这是因为根

系做为最先感受到干旱的器官,在刺槐感受到水力信号之后,ABA 在根部大量产生,然后才会向上传输,因此造成了干旱处理后刺槐转为粗根的 ABA 含量最高。而侧柏在干旱处理前后,ABA 含量最高的器官没有发生变化,均为粗根的 ABA 含量最高,这是由于刺槐和侧柏木质部解剖结构的差异,侧柏较窄的管胞和螺纹膜的塞缘结构使得侧柏木质部传输效率较低,具有比较保守的资源利用策略<sup>[34]</sup>,干旱处理前后侧柏根部的 ABA 向上运输和 ABA 含量再分配能力均弱于刺槐。在旱后复水恢复阶段,T1 和 T2 刺槐及 T2 侧柏粗根的 ABA 含量呈下降趋势,而其它各器官的 ABA 含量则未做出显著的规律性变化,说明复水后粗根的胁迫得到部分缓解,粗根的恢复能力较其它器官强,有研究表明复水后由于干旱的解除,根系 ABA 合成减少,这也有助于植物旱后的快速生长<sup>[35]</sup>。在整个试验中,相较于其它器官,茎的 ABA 含量未做出显著性变化,较为稳定,说明茎对水分变化不敏感。

### 3.3 不同干旱处理下光合特性和内源激素 ABA 的相互关系

干旱会诱导内源激素的含量发生变化,并调控气孔行为,有研究认为气孔导度与叶片中 ABA 的含量呈极显著负相关,ABA 调节了气孔在干旱条件下的开闭状态<sup>[36]</sup>。除调节气孔开闭外,ABA 还对光合作用过程产生直接影响,降低叶绿体细胞膜的电势,从而降低光合电子的传递<sup>[37]</sup>。本研究中,刺槐与侧柏在遭受到干旱胁迫之后,从光合特性和 ABA 的变化关系来看, $P_n$ 、 $G_s$ 和 ABA 存在显著的负相关关系,ABA 的升高会导致净光合速率和气孔导度的降低。这与大多数研究结果一致。在土壤干旱情况下,植物以化学信号 ABA 的形式将干旱信息传递到地上,主动降低气孔导度,从而减少净光合速率、蒸腾速率等光合特性,平衡植物的水分利用<sup>[38]</sup>。此外,两树种不同处理的光合特性对 ABA 变化的敏感性存在差异,刺槐和侧柏的 T2 比 T1 更加敏感,即刺槐和侧柏 T2 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  与 ABA 含量的相关系数大于 T1。刺槐和侧柏两树种的光合特性对 ABA 变化的敏感性也存在差异,刺槐比侧柏更加敏感,即刺槐 T1 和 T2 的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $T_r$  与 ABA 含量的相关系数大于侧柏。说明在不同树种的不同干旱节律下,水力信号和化学信号发挥调控作用的效应存在差异,在刺槐和慢速干旱胁迫下,做为化学信号的 ABA 在调控光合特性的过程中起到的作用大于侧柏和快速干旱胁迫。

而在复水阶段,光合特性和 ABA 含量的变化趋势并不完全一致,这与干旱胁迫阶段植物体内器官受到了损伤从而影响了复水阶段的恢复有关,也表明在旱后复水恢复阶段,气孔行为除受 ABA 含量调控外,还与其它物质的信号调节有关<sup>[32]</sup>。另外,有研究表明,植物叶片的气孔行为不仅与内源激素含量有关,而且各激素之间的平衡更为重要<sup>[39]</sup>,在复水阶段,光合特性受到了除 ABA 以外其它激素的调控。水力信号和化学信号发挥调控作用的先后与主次也是影响光合特性和 ABA 含量相互关系的重要因素,有研究发现水力信号先于气孔关闭前响应干旱胁迫,是诱发气孔关闭的主要因子,而 ABA 浓度在  $G_s$  降低后才发生变化<sup>[40]</sup>。

## 4 结论

(1) 干旱胁迫下刺槐和侧柏光合特性降低,复水后光合特性得到恢复或部分恢复。其中快速干旱和慢速干旱相比,慢速干旱胁迫下光合特性的下降程度较低,但旱后复水恢复程度也较弱。刺槐和侧柏相比,干旱胁迫下刺槐的光合特性下降程度较高,但旱后复水恢复程度也较强。(2) 刺槐与侧柏快速干旱和慢速干旱胁迫下 ABA 含量均显著上升,慢速干旱 ABA 含量的上升幅度高于快速干旱。旱后复水两树种的 ABA 含量略微下降,但下降幅度较小,仍高于干旱胁迫前水平。根系 ABA 含量对水分变化最为敏感,而茎 ABA 含量则是对水分最不敏感的器官。(3) 快速干旱和慢速干旱胁迫下,光合特性和内源激素 ABA 含量存在显著负相关关系,且慢速干旱胁迫下 ABA 含量和光合特性的协同变化程度大于快速干旱,刺槐的 ABA 含量和光合特性的协同变化程度大于侧柏。复水阶段 ABA 含量和光合特性的协同调控作用相对较小。综上所述,ABA 含量、光合参数变幅及其二者相互关系程度均显著受到土壤干旱节律的影响作用,但也受到器官受损、水力信号和其它化学信号调节等因素的影响,未来需针对植株内部结构和多种信号与光合特性的协同调控作用等方面进行研究。

## 参考文献(References):

- [ 1 ] 冯延芝, 赵阳, 王保平, 段伟, 周海江, 杨超伟, 乔杰. 干旱复水对楸叶泡桐幼苗光合和叶绿素荧光的影响. 中南林业科技大学学报, 2020, 40(4): 1-8.
- [ 2 ] 潘瑞炽. 植物生理学. 5 版. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [ 3 ] Hipkins M F, Malcolm B, Wilkins. Photosynthesis In: Advanced plant physiology. Pitman publishing Pty Ltd, Melbourne, 1984.
- [ 4 ] Mitchell C. Book review: plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology. hamlyn G. Jones. Quarterly Review of Biology, 1992, 66(s 3-4): 267-268.
- [ 5 ] Cornic G, Massacci A. Leaf photosynthesis under drought stress. Springer Netherlands, 1996.
- [ 6 ] Park S H, Lee B R, La V H, Al Mamun M, Bae D W, Kim T H. Characterization of salicylic acid- and abscisic acid-mediated photosynthesis,  $Ca^{2+}$  and  $H_2O_2$  accumulation in two distinct phases of drought stress intensity in *Brassica napus*. Environmental and Experimental Botany, 2021, 186: 104434.
- [ 7 ] 曹林青. 油茶对干旱胁迫的生理生态响应[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- [ 8 ] 樊荣, 孙慧彦, 刘艳平, 闫志平, 云桂枝, 宋强. 树木对水分胁迫响应机理研究进展. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 2009, 30(3): 281-286.
- [ 9 ] Ahmadi A. Stomatal and nonstomatal limitations of photosynthesis under water stress conditions in wheat plant. Iranian Journal of Agricultural Sciences, 2000, 31: 813-825.
- [ 10 ] 刁兆龙, 陈辉, 冯金玲, 刘伟, 王遥. 水分胁迫对油茶苗生理生化特性的影响. 安徽农业大学学报, 2014, 41(4): 642-646.
- [ 11 ] Lang Y, Wang M, Zhang G C, Zhao Q K. Experimental and simulated light responses of photosynthesis in leaves of three tree species under different soil water conditions. Photosynthetica, 2013, 51(3): 370-378.
- [ 12 ] 张世英, 刘易超, 李泳潭, 黄印冉, 张军. 干旱胁迫对中华金叶榆盆栽苗内源激素的影响. 西部林业科学, 2021, 50(6): 40-45.
- [ 13 ] Ali S, Hayat K, Iqbal A, Xie L N. Implications of abscisic acid in the drought stress tolerance of plants. Agronomy, 2020, 10(9): 1323.
- [ 14 ] Davies W J. ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(2): 195-210.
- [ 15 ] 李冀南, 李朴芳, 孔海燕, 熊俊兰, 王绍明, 熊友才. 干旱胁迫下植物根源化学信号研究进展. 生态学报, 2011, 31(9): 2610-2620.
- [ 16 ] Sack L, John G P, Buckley T N. ABA accumulation in dehydrating leaves is associated with decline in cell volume, not turgor pressure. Plant Physiology, 2018, 176(1): 489-495.
- [ 17 ] Belfiore N, Nerva L, Fasolini R, Gaiotti F, Lovat L, Chitarra W. Leaf gas exchange and abscisic acid in leaves of Glera grape variety during drought and recovery. Theoretical and Experimental Plant Physiology, 2021, 33(3): 261-270.
- [ 18 ] 赵娜, 李少宁, 徐晓天, 王伟娜, 鲁绍伟. 北京地区典型绿化树种水分利用效率及其影响因素. 北京林业大学学报, 2021, 43(3): 44-54.
- [ 19 ] 胡艳, 艾力江·麦麦提, 安尼瓦尔·艾木都, 古丽买然木·吐尼亚孜, 阿不都外力·吐尔洪, 买尔开那·赛买提江. 土壤逐渐干旱及复水对黑果腺肋花楸光合特性的影响. 广东农业科学, 2020, 47(1): 39-47.
- [ 20 ] 郑鹏丽, 黄晓蓉, 费永俊, 周明芹. 水分胁迫对桢楠幼树光合生理特性的影响. 中南林业科技大学学报, 2019, 39(10): 64-70.
- [ 21 ] 沈超, 纪若璇, 于笑, 白雪卡, 常远, 刘超. 蒙古莢幼苗干旱致死过程中非结构性碳水化合物化合物的变化. 应用生态学报, 2019, 30(8): 2541-2548.
- [ 22 ] 张金政, 张起源, 孙国峰, 何卿, 李晓东, 刘洪章. 干旱胁迫及复水对玉簪生长和光合作用的影响. 草业学报, 2014, 23(1): 167-176.
- [ 23 ] Rötzer T, Moser-Reischl A, Rahman M A, Hartmann C, Paeth H, Pauleit S, Pretzsch H. Urban tree growth and ecosystem services under extreme drought. Agricultural and Forest Meteorology, 2021, 308/309: 108532.
- [ 24 ] 刘诗莹, 鲁绍伟, 李少宁, 徐晓天, 孙芷郁, 赵娜. 北京市七种园林树种叶水势动态特征及其影响因素分析. 北方园艺, 2022(7): 75-82.
- [ 25 ] 赵娜, 刘诗莹, 李少宁, 徐晓天, 温佳美, 鲁绍伟. 北京典型绿化树种幼苗对干旱-复水的光合生理响应. 森林与环境学报, 2022, 42(4): 374-383.
- [ 26 ] 张玉玉, 王进鑫, 马戌, 吕国利, 冯树林. 不同干旱胁迫历时及复水对侧柏叶绿素荧光的影响. 江苏农业科学, 2021, 49(14): 127-132.
- [ 27 ] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra S. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. Agronomy for Sustainable Development, 2011, 29: 185-212.
- [ 28 ] Kuromori T, Seo M, Shinozaki K. ABA transport and plant water stress responses. Trends in Plant Science, 2018, 23(6): 513-522.
- [ 29 ] Ullah A, Manghwar H, Shaban M, Khan A H, Akbar A, Ali U, Ali E, Fahad S. Phytohormones enhanced drought tolerance in plants: a coping strategy. Environmental Science and Pollution Research, 2018, 25(33): 33103-33118.

- [30] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, Breshears D D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D G, Yezzer E A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *The New Phytologist*, 2008, 178(4): 719-739.
- [31] Will R E, Wilson S M, Zou C B, Hennessey T C. Increased vapor pressure deficit due to higher temperature leads to greater transpiration and faster mortality during drought for tree seedlings common to the forest-grassland ecotone. *The New Phytologist*, 2013, 200(2): 366-374.
- [32] 罗宏海, 韩焕勇, 张亚黎, 张旺锋. 干旱和复水对膜下滴灌棉花根系及叶片内源激素含量的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(4): 1009-1016.
- [33] Itai C, Richmond A, Vaadia Y. Role of root cytokinins during water and salinity stress. *Israel J Bot*, 1968, 17: 187-195.
- [34] 牛存洋, 寿文凯, 杨喜田, 张志华, 乔永胜. 太行山区栓皮栎、刺槐和侧柏对干旱的适应策略研究. *林业科学研究*, 2022, 35(6): 73-82.
- [35] 王晓凌, 李晓倩, 赵威, 施江, 亓琳, 张有福, 张利霞. 细胞分裂素调控的玉米旱后复水补偿性生长机制研究. *水土保持研究*, 2016, 23(4): 300-305, 312.
- [36] 周宇飞, 王德权, 陆樟镛, 王娜, 王艺陶, 李丰先, 许文娟, 黄瑞冬. 干旱胁迫对持绿性高粱光合特性和内源激素 ABA、CTK 含量的影响. *中国农业科学*, 2014, 47(4): 655-663.
- [37] Ward J M, Pei Z M, Schroeder J I. Roles of ion channels in initiation of signal transduction in higher plants. *The Plant Cell*, 1995, 7(7): 833-844.
- [38] Davies W J, Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 55-76.
- [39] 刘瑞显, 郭文琦, 陈兵林, 周治国. 氮素对花铃期干旱及复水后棉花叶片保护酶活性和内源激素含量的影响. *作物学报*, 2008, 34(9): 1598-1607.
- [40] Huber A E, Melcher P J, Piñeros M A, Setter T L, Bauerle T L. Signal coordination before, during and after stomatal closure in response to drought stress. *The New Phytologist*, 2019, 224(2): 675-688.