

文章编号:1001-7380(2017)02-0034-06

干旱胁迫对植物光合生理影响研究进展

倪霞^{1,2}, 周本智^{2,3}, 曹永慧^{2,3}, 鲁小珍^{1*}

(1. 南京林业大学生物与环境学院, 江苏 南京 210037; 2. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400;
3. 国家林业局钱江源森林生态系统定位观测研究站, 浙江 杭州 311400)

摘要:水分作为植物生存、生长和发育的主要限制因子,会通过植物生理过程 and 状态的变化来影响植物生长和产量。为阐明植物在干旱环境下适应性变化,该文主要综述了植物在干旱胁迫下生长、叶绿素含量、光合参数、保护酶活性的变化情况,并提出了几点研究展望,如在今后的试验中可采用顶棚法模拟干旱,使试验环境更真实,结果更可靠;探究在严重干旱或持久干旱下,植物光合作用代谢机制的变化情况;以及探究长期干旱胁迫下常绿植物在不同季节下光合能力的变化。

关键词:干旱胁迫;光合生理;植物生长;叶绿素含量;光合参数;保护酶活性;进展

中图分类号:Q945.11 **文献标志码:**A **doi:**10.3969/j.issn.1001-7380.2017.02.008

Impact of drought stress on plant photosynthetic physiology: A review

NI Xia^{1,2}, ZHOU Ben-zhi^{2,3}, CAO Yong-hui^{2,3}, LU Xiao-zhen^{1*}

(1. College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China;
2. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China;
3. Qianjiangyuan Forestry Ecosystem Research Station, State Forestry Administration, Hangzhou 311400, China)

Abstract: Water is a main limiting factor in plant survival, growth and development, as which can affect plant growth and yield through the physiological process and state. In order to clarify the adaptations of plants in drought environment, the changes in growth, the chlorophyll content, photosynthetic parameters and protective enzyme activities under drought stress were mainly reviewed in this article. In addition, such several research prospects were focused on as to simulate drought by using throughfall exclusion in future experiments in order to make experimental environment more real and results more reliable, to explore the changes in plant photosynthetic metabolism in serious drought or in continuous drought, and to inquire the changes in photosynthetic ability of evergreen plants in different season during continuous drought.

Key words: Drought stress; Photosynthetic physiology; Plant growth; Chlorophyll content; Photosynthetic parameter; Protective enzyme activity; Progress

植物叶片光合生理过程是植物生长的基本代谢过程,对水分、温度等外界生存环境的变化高度敏感^[1-2]。近几十年来,极端气候事件频繁发生,给全球生态系统造成了严重的影响。干旱是世界性环境问题,全球干旱、半干旱耕地占世界总耕地面积的42.9%^[3]。气候变化背景下的极端干旱事件,对生态系统结构和功能形成了前所未有的挑战,已

引起各国科学家的高度重视。而水分作为植物生长的重要条件,与植物生产力有着密切联系,因此干旱胁迫对植物光合作用过程具有十分重要的影响^[4]。干旱环境下,植物的适应性会导致植物形态和生理生化发生变化,故本文从干旱胁迫下植物生长、叶绿素含量变化、光合参数变化、保护酶活性等几个方面的变化情况,阐述植物在干旱环境下的适

收稿日期:2016-12-01;修回日期:2016-12-16

基金项目:引进国际先进林业科学技术项目“植物对环境的光合响应模型及其模拟技术引进”(2014-4-57);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项“典型人工竹林生态系统碳水耦合循环过程及碳收支机理”(RISF2013002)

作者简介:倪霞(1992-),女,江苏盐城人,硕士研究生。从事森林生态研究。

* **通信作者:**鲁小珍(1963-),女,浙江常山人,副教授,硕士生导师。从事森林生态研究。E-mail:188089555@qq.com。

应性。

1 干旱胁迫对植物生长和形态结构的影响

干旱胁迫发生时不单会引起植物个体大小的变化,还会引起植物生物量的改变。对甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)^[5]、槐树(*Sophora japonica* Linn.)^[6]、欧美杨(*Populus × euramericana*)^[7]等的研究均发现,干旱胁迫发生后,植物生长受到抑制,地上茎叶部分和地下根茎生物量随着土壤含水量的递减呈下降趋势;干旱胁迫下黄瓜(*Cucumis sativus* Linn.)^[8]幼苗叶面积减小,根冠比增加;干旱胁迫处理下,真桦(*Betula maximowicziana* Regel.)^[9]根系细而长,主根系上根毛浓密,而对照根系较粗短,根毛相对较少。这些研究结果表明,植物受到逆境胁迫时,具有调节自身结构来主动适应环境的能力。

干旱影响植物形态结构发生的变化,主要集中于根系和茎叶上^[10];而叶片是在环境中暴露面积最大的器官,作为高等植物光合作用的活动中心,也是衡量植物抗旱能力的重要指标^[11-12]。干旱胁迫会导致植物叶片解剖结构发生改变,主要表现在叶片厚度、栅栏组织、海绵组织等方面的变化^[13-14]。对不同抗旱性花生品种的叶片形态研究表明,干旱条件下不同品种花生叶片厚度变化不一,其中品种79266的叶片厚度增加,而品种A596、山花9号、如皋西洋生的叶片厚度大幅下降^[15]。王顺才等^[16]对干旱胁迫下苹果属3种植物叶片解剖结构变化研究发现,随着干旱程度的增加,楸子、新疆野苹果、平邑甜茶的叶片厚度均下降,其中楸子叶厚下降最明显,在轻度、中度和高度胁迫下分别下降了2.6%、8.5%和10.9%,总体上这3种植物叶片及栅栏组织厚度逐渐减小,海绵组织厚度逐渐增加(重度胁迫下平邑甜茶除外),栅栏组织/叶厚值逐渐减小,而海绵组织/叶厚值逐渐增加。而李芳兰等^[17]对不同干旱强度下白刺花幼苗形态与生理响应的研究发现,经过96 d持续性胁迫后,叶片厚度并无明显变化,这可能与白刺花具有较强的干旱忍受性有关。由此可以看出,植物在胁迫条件下会因耐旱程度的不同,叶片结构变化情况有所差异。

2 干旱胁迫对植物叶绿素含量的影响

叶绿素在光合作用的光能吸收、传递和转化中发挥着不可或缺的重要作用,叶绿素含量的变化反

映了植物在干旱胁迫下的抵抗能力。在干旱胁迫下,植物体内积累了大量的活性氧,导致膜结构发生变化,从而影响叶绿素含量的变化,因此,叶绿素含量的测定,可用来衡量植物的干旱适应能力^[18]。

对沙棘(*Hippophae rhamnoides* Linn.)^[4]、黄瓜(*Cucumis sativus* Linn.)^[8]、香樟(*Cinnamomum camphora*)^[19]、玉米(*Zea mays* L.)^[20]、大麦^[21]、桂花(*Osmanthus fragrans* Lour.)^[22]、紫花苜蓿(*Medicago sativa*)^[23]等植物胁迫条件下,叶片叶绿素含量的研究,发现植物叶片叶绿素含量降低,但也有报道与其存在差异。张路等^[24]指出随干旱时间的不断延长,菊花叶片Chl含量呈显著下降趋势;时丽冉等^[25]发现随着干旱程度的增加,菊花叶片中Chl含量先上升后下降;而赵夏陆等^[26]得出菊花叶片Chl含量随干旱胁迫程度加重呈上升趋势,在轻度胁迫下Chl含量与对照差异不显著,而中度和重度胁迫极显著提高了Chl含量。以上研究结果不同,可能是由于采用的地被菊品种不同,也有可能是由于干旱胁迫发生及持续时间长短不同所致^[27]。

3 干旱胁迫对植物光合参数的影响

植物的光合作用过程对水分胁迫最为敏感,这主要通过光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率等指标来反映^[28]。

3.1 光合速率

植物叶片净光合速率主要用来反映单位叶面积的物质生产力^[29]。一般情况下,干旱胁迫会减弱植物的光合作用,导致植物光合速率下降^[30-33]。采用PEG-6000处理小青杨^[34]、香蕉^[35]等时发现,干旱胁迫下,植物光合速率都会随胁迫增强而明显下降;用田间持水量法处理槐树^[6]、黄栌^[36]、菊花^[37]、红叶石楠^[38]等植物时发现,随着干旱胁迫程度的加剧,光合速率也会相应的下降。植物在胁迫条件下光合速率降低,同时也会表现出明显的日进程变化。有研究表明^[39-40],在干旱胁迫下,植物光合日变化会出现光合“午休”现象,光合速率呈现出双峰曲线,而在水分充足条件下呈现单峰曲线;对山杏^[41]、四翅滨藜^[42]等光合日变化研究发现,在轻度和中度干旱胁迫下,植物光合速率日变化呈双峰型曲线,在中午前后出现光合“午休”,在重度干旱胁迫下呈单峰曲线。但对沙漠藜^[43]研究发现,7月轻度和中度干旱胁迫的 P_n 都为双峰“旗形”曲线,重度干旱胁迫的 P_n 仅出现1个峰值,而沙漠藜8、9月各

处理的 P_n 均呈单峰“旗形”曲线,这与已有的研究成果有所差异^[40-44]。这可能是由气温降低或者干旱时间较长而引起。另外,研究表明,不同干旱胁迫对植物的 P_n 有明显的影响。干旱胁迫越严重, P_n 越小,在重度干旱胁迫下变化更为显著。

3.2 蒸腾速率

土壤含水量会直接影响叶片的水分亏缺程度,植物通过气孔从而影响蒸腾速率^[45-47]。植物受到水分胁迫时会伴随着高温辐射,因此气孔完全关闭并不能完全适应逆境环境,而植物蒸腾作用有利于植物降温,故少量的蒸腾丢失会有益于植物的生长^[48]。一般地,当植物受到水分胁迫时,降低光合速率的同时,也会引起植物蒸腾速率的下降,这在槐树^[6]、香蕉^[35]、枫杨^[49]、银杏^[50]、毛竹^[51]、文冠果^[52]等植物研究中都有报道。叶面蒸腾与植物根系供水状况有着紧密联系。轻度干旱处理时土壤水分较多,植物仍能维持较高蒸腾速率和活跃的生理水平,而中度和重度干旱处理时土壤水分较少,尤其是重度干旱,植物只能通过减小气孔开度,降低气孔导度,降低蒸腾速率来减少失水,以维持自身水分的平衡。

3.3 气孔活动

气孔是植物与外界进行水气交换的重要通道,其大小、密度及数量会对植物的光合作用和蒸腾作用产生影响。干旱胁迫下植物体会受到伤害,引起气孔关闭,叶片萎蔫^[48]。由于植物适应环境的特征差异,植物在干旱条件下光合作用下降主要受到 2 方面的影响:气孔限制和非气孔限制^[53-56]。干旱胁迫会造成植物体内水分亏缺,使气孔开度减少甚至关闭,从而影响植物对 CO_2 的吸收,使植物光合速率下降,此时主要是受气孔限制;严重的水分胁迫条件下,植物叶片的形态结构改变,光系统 II 活性下降,此时主要受非气孔限制^[57-59]。有研究指出^[54],植物在轻度干旱胁迫下 P_n 下降主要是气孔限制,在中度和重度干旱胁迫时 P_n 下降受非气孔限制,这在对真桦苗木^[9]、紫花苜蓿^[23]、文冠果^[52]、红叶桃^[60]等植物的研究中均有涉及。

植物品种的抗旱性有所不同,其气孔导度在干旱胁迫下受影响的程度也有所不同。张世昌等^[61]对小麦的研究以及徐利霞等^[62]对银荆的研究指出,抗旱性越强的植物品种,干旱胁迫下气孔导度下降的幅度越大。

3.4 水分利用效率

植物水分利用效率(WUE)是评价植物生长适宜程度的综合生理指标。从叶片尺度上来说,WUE 是光合速率和蒸腾速率的比值,因此光合速率和蒸腾速率是决定植物 WUE 的关键因素^[63]。大量研究表明,适当的水分亏缺可以提高植物 WUE,因为土壤水分亏缺会降低植物的气孔导度和植物的蒸腾作用,故会明显提高植物的 WUE^[64-67]。葛晋纲等^[68]、褚建民等^[69]的研究均表明,植物在干旱胁迫下 WUE 显著降低,而单长卷等^[70]对冬小麦研究发现,随着干旱胁迫程度的增加,冬小麦 WUE 会不断升高,与吴海卿等^[71]提出的高土壤水分下冬小麦存在奢侈蒸腾耗水现象这一结论相符合。

4 干旱胁迫对植物保护酶系统的影响

干旱胁迫下,植物细胞内的活性氧代谢平衡会遭到破坏,细胞内积累大量的活性氧,引发膜脂过氧化,细胞膜受到损伤,严重时会导致植物死亡^[72-74]。植物细胞内保护酶系统主要包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等,在植物活性氧清除系统中处于重要地位,维持着活性氧自由基的产生与清除系统的平衡^[3]。

4.1 干旱胁迫对植物超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响

SOD 主要位于叶绿体、过氧化物酶体以及细胞质中,在清除活性氧自由基作用上居于首要地位,能够催化超氧化物阴离子自由基($\text{O}_2^{\cdot-}$)的歧化作用,消除 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 以维持活性氧代谢的平衡,保护膜结构,使得植物能够在一定程度上减缓或抵抗水分胁迫的影响^[75]。干旱胁迫下,SOD 活性因植物种类的不同而有所差异^[48]。目前对沙棘^[3]、黄瓜^[8]、香樟^[19]、桂花^[22]、苹果^[76]等许多植物在干旱胁迫下 SOD 活性变化情况已有许多研究。对桂花^[22]进行干旱处理,SOD 活性在不同干旱胁迫处理下经历了升——降——升——降的“双峰”变化曲线;用 PEG 对不同苹果品种^[76]进行水分胁迫处理,在 0—15% PEG 处理过程中 SOD 活性呈直线上升,15%—25% PEG 处理过程中迅速下降;降香黄檀^[77]随着干旱程度的增加,SOD 活性呈显著的先增加后降低趋势,并且在中度干旱处理达到最大值,比对照提高了 19.94%,到重度干旱处理时降到最低,比对照降低了 8.02%。丁玲^[78]、张弢^[79]用 PEG 对黄瓜模拟干

旱胁迫发现,SOD 活性呈现先上升后下降的趋势;王玉珏等^[8]发现黄瓜在轻度干旱胁迫后,SOD 活性没有显著改变;严重干旱胁迫处理后,SOD 活性显著提高。阎成仕等^[80]对冬小麦研究表明,在不同抗旱性品种中,SOD 活性均呈现出一直下降的趋势,且抗旱性强的品种下降幅度较小。以上结果不同,可能是由植物品种、对水分亏缺的敏感程度或者抗旱性程度不同等原因所引起。

4.2 干旱胁迫对植物过氧化物酶(POD)活性的影响

POD 广泛存在于植物体内,是一种活性较高的酶,具有双重效应:一方面在胁迫初期表达,清除过氧化氢,即保护效应;另一方面在胁迫后期表达,参与活性氧的生成,即伤害效应。对沙棘^[3]、苜蓿^[81]、黄芩^[82]、三叶草^[83]等研究表明,在土壤干旱加重过程中,POD 活性表现出先上升后下降的趋势。孙骏威等^[84]在研究水分亏缺下水稻发现,在干旱条件下,品种 IR1552 的 POD 活性上升,而品种 Azucena 的 POD 活性下降;研究不同耐旱性品种菜苔的 POD 活性发现,耐旱品种在干旱条件下,POD 活性先上升后降低,而不耐旱品种表现出下降趋势^[85]。由此可以看出,POD 活性也会受到植物品种耐旱性的影响。但也有与此不同的观点。如何冰等^[86]用 PEG 溶液处理甘薯,模拟干旱发现,不同耐旱品种的 POD 活性在干旱各时期均呈下降趋势。

4.3 干旱胁迫对植物过氧化氢酶(CAT)活性的影响

CAT 是专一性清除过氧化氢,存在于线粒体中,在植物抗氧化胁迫中不占重要地位。干旱胁迫下,CAT 活性下降的主要原因有以下 2 个方面:一是过氧化氢积累使其失去活性,二是发生光失活现象^[87-88]。干旱胁迫下,CAT 保护酶活性会随着胁迫方式与强度等不同而有所差异^[89]。在对沙棘^[3]、香樟^[19]、降香黄檀^[77]、樱花^[88]等的研究表明,随着干旱程度的增加,CAT 活性呈现先升高后下降的趋势。但也有与之相矛盾的研究结果,如对冬小麦旗叶^[80]的研究表明,水分胁迫促进了 CAT 活性下降;对甘薯^[86]的研究发现,无论品种是否耐旱,CAT 活性均呈升高趋势;对黄瓜^[8]的研究发现,干旱胁迫导致 CAT 活性显著升高。

5 研究展望

干旱胁迫下植物各光合生理指标的适应性研

究,时间较长,并已取得许多有意义的进展,但有很多研究结果存在着差异,例如干旱处理下水分利用率的变化、保护酶活性的变化等很多实验结果有所差异,无法对干旱胁迫下植物的适应能力进行较为全面的评估。就实验处理方法而言,国外在 20 世纪就有研究者采用林内隔离降水来干旱幼苗的方法^[90],而国内一直采用的盆栽处理或者 PEG 溶液处理来模拟干旱的方法,无法反映林分年龄、郁闭度及生育期等林分特征对土壤水分的影响^[91],故幼苗试验不能反映林分对干旱的响应,有必要在森林进一步开展模拟干旱研究。在光合作用研究方面,国内研究集中于光合参数、光合色素、叶片表观变化等,对于细胞内部结构以及气孔导度等机理研究甚少。针对干旱胁迫时间,国内一般是研究短期干旱较多,对于长期干旱下叶片光合能力的季节性变化研究较少^[92-93]。

因此,今后的研究应着重以下方面:采用顶棚法野外实地模拟干旱,即采用塑料面板和木制排水沟截雨,地面四周开挖壕沟阻断地下水^[94-95],将试验材料(如乔木幼苗)放置野外,或野外实地栽培,这样使试验环境更真实,结果才更可靠;严重或持久干旱的情况下,进一步探究植物光合作用代谢机制变化情况,如 Rubisco 活性和 RuBP 再生能力等,干旱胁迫下植物在不同光环境下光合机构的变化,以及常绿植物不同干旱程度下光合能力的季节性变化。

参考文献:

- [1] 李迎春,杨清平,陈双林,等.厚壁毛竹春季光合日变化及其与主要环境因子的关系初探[J].林业科学研究,2009,22(4):608-612.
- [2] 葛滢,常杰,陈增鸿,等.青冈(*Quercus glauca*)净光合作用与环境因子的关系[J].生态学报,1999,19(5):683-688.
- [3] 武维华.植物生理学[M].北京:科学出版社,2003.
- [4] 裴斌,张光灿,张淑勇,等.土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作作用和抗氧化酶活性的影响[J].生态学报,2013,33(5):1386-1396.
- [5] 刘长利,王文全,崔俊茹,等.干旱胁迫对甘草光合特性与生物量分配的影响[J].中国沙漠,2006,26(1):142-145.
- [6] 柴胜丰,蒋运生,韦霄,等.干旱胁迫对槐树幼苗生长和生理生态特征的影响[J].浙江林业科技,2008,28(2):43-47.
- [7] 钱莲文,郭建宏,杨智杰.干旱胁迫对常绿杨光合特性及生长量的影响[J].福建林学院学报,2009,29(1):57-61.
- [8] 王玉珏,付秋实,郑禾,等.干旱胁迫对黄瓜幼苗生长、光合生理及气孔特征的影响[J].中国农业大学学报,2010,15(5):12-18.

- [9] 王晓冬. 真桦苗木对干旱胁迫的生长和生理响应[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2008.
- [10] 尹永强, 胡建斌, 邓明军. 植物叶片抗氧化系统及其对逆境胁迫的响应研究进展[J]. 中国农学通报, 2007, 23(1): 105-110.
- [11] DONG X, ZHANG X. Some observations of the adaptations of sandy shrubs to the arid environment in the Mu Us Sandland: leaf water relations and anatomic features[J]. Journal of Arid Environments, 2001, 48(1): 41-48.
- [12] 刘 球, 吴际友, 李志辉. 干旱胁迫对植物叶片解剖结构影响研究进展[J]. 湖南林业科技, 2015, 42(3): 101-104.
- [13] CAVENDER-BARES J, SACK L, SAVAGE J. Atmospheric and soil drought reduce nocturnal conductance in live oaks[J]. Tree Physiology, 2007, 27(4): 611-620.
- [14] 卞付萍. 干旱胁迫下水榆花楸生长及生理特性的研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2014.
- [15] 厉广辉, 张 昆, 刘凤珍, 等. 不同抗旱性花生品种的叶片形态及生理特性[J]. 中国农业科学, 2014, 47(4): 644-654.
- [16] 王顺才, 邹养军, 马锋旺. 干旱胁迫对 3 种苹果属植物叶片解剖结构、微形态特征及叶绿体超微结构的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2014, 32(3): 15-23.
- [17] 李芳兰, 包维楷, 吴 宇. 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应[J]. 生态学报, 2009, 29(10): 5406-5416.
- [18] 陆新华, 叶春梅, 孙光明. 干旱胁迫下菠萝苗期叶绿素含量变化研究[J]. 安徽农业科学, 2010, 38(8): 3972-3973, 3976.
- [19] 胡 义, 胡庭兴, 陈 洪, 等. 干旱胁迫及复水对香樟幼树生理特性及生长的影响[J]. 西北植物学报, 2015, 35(2): 294-301.
- [20] 李秋祝. 干旱胁迫对春玉米主要生理参数及产质量影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2005.
- [21] GHOTBI-RAVANDI A A, SHAHBAZI M, SHARIATI M, et al. Effects of mild and severe drought stress on photosynthetic efficiency in tolerant and susceptible Barley (*Hordeum vulgare* L.) Genotypes[J]. Journal of Agronomy & Crop Science, 2014, 200(6): 403-415.
- [22] 卓礼丰. 干旱胁迫对桂花生长及生理生态的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2011.
- [23] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 等. 紫花苜蓿(*Medicago sativa*)对干旱胁迫的光合生理响应[J]. 生态学报, 2007, 27(12): 5229-5237.
- [24] 张 路, 张启翔, 高亦珂, 等. 转基因地被菊晚粉抗旱生理特性研究[J]. 华北农学报, 2011, 26(5): 181-185.
- [25] 时冉冉, 王玉平, 刘国荣, 等. 干旱胁迫对地被菊光合生理特性及水分利用率的影响[J]. 河南农业科学, 2011, 40(3): 119-121.
- [26] 赵夏陆, 任 磊, 梁丽宝, 等. 地被菊‘火焰’对干旱胁迫的响应研究[J]. 山西农业大学学报(自然科学版), 2014, 34(5): 458-463.
- [27] ROSALES-SERNA R, KOHASHI-SHIBATA J, ACOSTA-GALLEGOS J A, et al. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars[J]. Field Crops Research, 2004, 85(2-3): 203-211.
- [28] CHAVES M M, FLEXAS J, PINHERIRO C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. Annals of Botany, 2008, 103(4): 551-60.
- [29] 尹伟伦. 不同种类杨树苗木的生长和光合性能的比较研究[J]. 北京林学院学报, 1983, (2): 41-53.
- [30] 孙景宽, 张文辉, 陆兆华, 等. 沙枣和孩儿拳头幼苗气体交换特征与保护酶对干旱胁迫的响应[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1330-1340.
- [31] 李永华, 翟 敏, 李颖旭, 等. 干旱胁迫下牡丹叶片光合作用与抗氧化酶活性变化[J]. 河南农业科学, 2007, (5): 91-93.
- [32] 张明生, 谈 锋. 水分胁迫下甘薯叶绿素 a/b 比值的变化及其与抗旱性的关系[J]. 种子, 2001, (4): 23-25.
- [33] 尹 丽. 麻疯树幼苗对干旱胁迫及施氮的生理生态响应[D]. 雅安: 四川农业大学, 2011.
- [34] 付士磊, 周永斌, 何兴元, 等. 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响[J]. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2016-2019.
- [35] 王 蕊, 李新国, 李绍鹏, 等. 干旱胁迫下香蕉幼苗光合生理特性变化[J]. 西南林学院学报, 2010, 30(4): 44-49.
- [36] 孔艳菊, 孙明高, 胡学俭, 等. 干旱胁迫对黄栌幼苗几个生理指标的影响[J]. 中南林学院学报, 2008, 26(4): 42-46.
- [37] 孔德政, 于红芳, 李永华, 等. 干旱胁迫对不同品种菊花叶片光合生理特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2010, 38(11): 103-108.
- [38] 吕春华, 陈 芬, 王伟伟, 等. 干旱胁迫对小红叶石楠光合及其他生理作用的影响[J]. 江苏林业科技, 2015, 42(1): 11-15.
- [39] 张锦春, 赵 明, 张应昌, 等. 灌溉植被梭梭、白刺光合蒸腾特性及影响因素研究[J]. 西北植物学报, 2005, 25(1): 70-76.
- [40] 高清竹, 杨 劫, 乌力吉, 等. 库布齐沙地油蒿光合作用特性与环境因子的关系[J]. 中国沙漠, 1999, 19(3): 276-279.
- [41] 魏 磊. 干旱胁迫对山杏生理特性的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2008.
- [42] 康才周. 四翅滨藜在不同土壤水分胁迫下的生理生态响应[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2006.
- [43] 尉秋实, 李得禄, 赵 明, 等. 土壤水分胁迫下沙漠蒿的光合生理特征[J]. 西北植物学报, 2007, 27(12): 2531-2539.
- [44] 江天然, 张立新, 毕玉蓉, 等. 水分胁迫对梭梭叶片气体交换特征的影响[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2001, 37(6): 57-62.
- [45] IDSO S B, ALLEN S B. Problems with porometry: measuring stomatal conductances of transpiration of Plants[J]. Agricultural & Forest Meteorology, 1988, 43(1): 49-58.
- [46] HAGEMEYER J, WASEL Y. Phase-shift and memorization of the circadian rhythm of respiration of *Yammarix aphylla*[J]. Cellular & Molecular Life Sciences, 1990, 46(8): 876-877.
- [47] EHLENGER J R, PHILIPS S L. Differential utilization of summer rains by desert plants[J]. Oecologia, 1991, 88(3): 430-434.
- [48] 郭 璟. 毛竹幼苗干旱胁迫生理响应机制研究[D]. 杭州: 浙江林学院, 2009.
- [49] 吕 茜, 魏 虹, 李昌晓. 土壤水分条件对枫杨幼苗光合生理的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2010, 32(3): 116-123.

- [50] 景茂, 曹福亮, 汪贵斌, 等. 土壤水分含量对银杏光合特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2005, 29(4): 83-86.
- [51] 应叶青, 郭璟, 魏建芬, 等. 水分胁迫下毛竹幼苗光合及叶绿素荧光特性的响应[J]. 北京林业大学学报, 2009, 31(6): 128-133.
- [52] 郭佳宝, 马明科, 张刚, 等. 文冠果对干旱胁迫的光合生理响应[J]. 干旱地区农业研究, 2014, 32(5): 55-60.
- [53] 尤毅, 孙映波, 吕复兵, 等. 干旱胁迫对文心兰生长及光合特性的影响[J]. 热带作物学报, 2011, 32(7): 1245-1248.
- [54] FLEXAS J, BOTA J, LORELO F, et al. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in *C₃* plant [J]. *Plant Biology*, 2004, 6(3): 269-279.
- [55] FLEXAS J, RIBAS-CARBO M, BOTA J, et al. Decreased rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration[J]. *New Phytologist*, 2006, 172(1): 73-82.
- [56] WU F Z, BAO W K, LI F L, et al. Effects of water stress and nitrogen supply on leaf gas exchange and fluorescence parameters of *Sophora davidii* seedlings [J]. *Photosynthetica*, 2008, 46(1): 40-48.
- [57] 郭卫华, 李波, 黄永梅. 不同程度的水分胁迫对中间锦鸡儿幼苗气体交换特征的影响[J]. 生态学报, 2004, 24(12): 2716-2722.
- [58] 张光灿, 刘霞, 贺康宁, 等. 金矮生苹果叶片气体交换参数对土壤水分的响应[J]. 植物生态学报, 2004, 8(1): 66-72.
- [59] WANG Q C, SUN Z H. Adaptive responses of *Acer ginnala*, *Pyrus ussuriensis* and *Prunus davidiana* seedlings to soil moisture stress [J]. *Journal of Forestry Research*, 2003, 14(4): 280-284.
- [60] 王虹. 夏秋季节干旱胁迫对红叶桃光合特性及相关生理指标的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2008.
- [61] 张士昌, 郭进考, 底瑞耀, 等. 不同水分条件下不同抗旱基因型小麦的产量及旗叶光合特性比较[J]. 河北农业科学, 2009, 13(8): 4-6.
- [62] 徐利霞, 姚小华, 杨水平, 等. 旱胁迫条件下3树种幼苗光合特性比较研究[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2007, 29(5): 168-172.
- [63] 黄刚, 赵学勇, 崔建垣, 等. 水分胁迫对2种科尔沁沙地植物光合和水分利用特性的影响[J]. 西北植物学报, 2008, 28(11): 2306-2313.
- [64] KRAMER P J, KOZLOWSKI T T. *Physiology of woody plants* [M]. London: London Academic Press, 1979: 443-444.
- [65] MIDGLEY G F, MOLL E J. Gas exchange in arid-adapted shrubs: When is efficient water use a disadvantage? [J]. *South African Journal of Botany*, 1993, 59(5): 491-495.
- [66] 山仑, 徐萌. 节水农业及其生理生态基础[J]. 应用生态学报, 1991, 2(1): 70-76.
- [67] 山仑. 提高农田水分利用效率的途径[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(6): 475-476.
- [68] 葛晋纲, 蔡庆生, 周兴元, 等. 土壤干旱胁迫对2种不同光合类型草坪草的光合特性和水分利用率的影响[J]. 草业科学, 2005, 22(4): 103-107.
- [69] 褚建民, 孟平, 张劲松, 等. 土壤水分胁迫对欧李幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 林业科学研究, 2008, 21(3): 295-300.
- [70] 单长卷. 土壤干旱对小麦幼苗光合、蒸腾速率及水分利用效率的影响[J]. 河南农业科学, 2006(11): 23-25.
- [71] 吴海卿, 段爱旺, 杨传福. 冬小麦对不同土壤水分的生理和形态响应[J]. 华北农学报, 2000, 15(1): 92-96.
- [72] 毛培利, 曹帮华, 张明如. 干旱胁迫下刺槐保护酶活性的研究[J]. 内蒙古农业大学学报, 2004, 25(1): 106-108.
- [73] 刘志梅. 3种金银花的光合生理特性及耐旱性研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2012.
- [74] 杨广远. 三个品种络石的光合生理特性及耐旱性研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2013.
- [75] 山仑. 提高旱地农田生产力的若干生态生理问题[J]. 干旱地区农业研究, 1985, 4: 71-80.
- [76] 姚允聪, 张大鹏. 水分胁迫条件下苹果幼苗叶绿体抗氧化代谢研究[J]. 果树科学, 2000, 17(1): 1-6.
- [77] 贾瑞丰, 徐大平, 杨曾奖, 等. 干旱胁迫对降香黄檀幼苗光合生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2013, 33(6): 1197-1202.
- [78] 丁玲. 干旱胁迫对黄瓜幼苗抗氧化系统及光合特性的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2013.
- [79] 张戩. 干旱胁迫对黄瓜幼苗生理指标的影响[J]. 南方农业学报, 2011, 42(12): 1466-1468.
- [80] 阎成仕, 李德全, 张建华. 冬小麦旗叶早促衰老过程中氧化伤害与抗氧化系统的响应[J]. 西北植物学报, 2000, 20(4): 568-576.
- [81] 张新兰. 不同品种苜蓿叶片离体干旱胁迫过程中抗氧化酶活性动态[J]. 草业科学, 2008, 25(2): 77-83.
- [82] 王兴顺. 黄芩(*Scutellaria baicalensis*)幼苗对干旱胁迫的生理适应性反应[J]. 西北林学院学报, 2014, 29(1): 55-59.
- [83] 冯淑华. 三叶草对干旱胁迫的反应及适应性研究[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2012.
- [84] 孙骏威, 杨勇, 蒋德安. 水分亏缺下水稻的光化学和抗氧化应答[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2004, 30(3): 278-284.
- [85] 章崇玲, 曾国平, 陈建勋. 干旱胁迫对菜苔叶片保护酶活性和膜脂过氧化的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2000, 9(4): 23-26.
- [86] 何冰, 许鸿源, 陈京. 干旱胁迫对甘薯叶片质膜透性及抗氧化酶类的影响[J]. 基因组学与应用生物学, 1997(4): 287-290.
- [87] ASADA K. The water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons [J]. *Annual Review of Plant Biology*, 1999, 50(4): 601-639.
- [88] 李书平. 福建山樱花和日本樱花对干旱胁迫的生理响应研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2014.
- [89] 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[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2008, 32(3): 131-134.

- 碳水化合物含量的影响[J].上海农业学报,2006,22(3):21-24.
- [15] 梁 蕴,刘 燕.森林公园中的植物景观设计探讨[J].亚热带植物科学,2004,33(2):47-50.
- [16] 史宝胜.紫叶李叶色生理变化及影响因素研究[D].哈尔滨:东北林业大学,2006:43-50.
- [17] 李秋红,隋瑞芬.火焰绣线菊叶色多变的原因[J].林业科技,1998(4):49-50.
- [18] 洪 丽,王金刚,龚束芳.彩叶植物叶色变化及相关影响因子研究进展[J].东北农业大学学报,2010,41(6):152-156.
- [19] TSUKAYA H, OHSHIMA T, NAITO S, et al. Sugar-dependent expression of CHS-A gene for chalcone synthase from *Petunia* in Transgenic *Arabidopsis* [J]. Plant Physiology, 1991, 97(4):1414-1421.
- [20] 褚桂棠.南京栖霞山环境地质问题的研究[J].江苏地质,1986,10(4):40-44.
- [21] 沙翠芸.铅胁迫对两种彩叶植物生理特性及叶色的影响[D].保定:河北农业大学,2011.
- [22] 储彬彬,罗立强.南京栖霞山铅锌矿地区土壤重金属污染评价[J].岩矿测试,2010,29(1):5-8.
- [23] 苏继申,赵永艳.南京栖霞山风景区色叶树种资源的利用与保护[J].南京林业大学学报(人文社会科学版),2003,3(1):16-18.
- [24] 赵永艳.南京市近郊典型森林群落结构特征与恢复技术研究[D].南京:南京林业大学,2007.
- [25] 周肖红.红叶风景林营建和管理策略的探讨——以香山红叶风景林为例[J].中国园林,2010,26(10):87-90.

(上接第 27 页)

这一结果与大多数木本作物的研究结果并不一致。这可能是因为牡丹是一种小型灌木,枝梢每年的生长量不大,而顶部果实的存在,增加了生长类激素如生长素和赤霉素的合成与供给,促进了果实下部枝梢的生长和营养的积累。

3.2 夏季修剪对幼年凤丹生长结果的影响

刘吉祥等^[4]研究表明,各种夏季修剪方法均能不同程度地抑制梨树新梢的生长,提高其成花率;黄志琼等^[5]研究表明对密蔽东魁杨梅开展不同程度的夏季修剪,树冠内膛成枝量、内膛坐果量、单株产量及果实品质均受影响,其中以修剪量控制在全树枝干量的20%左右单株产量最高,果实品质较好。

作者对凤丹进行了4种修剪程度的试验结果表明,随着修剪程度的加大,树体当年的花芽数量依次下降,树体翌年的营养生长也受到相应抑制,产量相应下降。说明幼年凤丹的修剪反应与其他木

本植物存在差异,通过控制牡丹当年枝梢生长量,来促进当年花芽分化和提高翌年种籽产量,是不可行的。

因此,凤丹的整形修剪不能按照果树修剪的方法进行。幼年凤丹的枝条适宜采取任其自然生长的缓放处理,这样不仅节省用工成本,而且能提高牡丹早期产量。

参考文献:

- [1] 李育材.中国油用牡丹工程的战略思考[J].中国工程科学,2014(10):58-63.
- [2] 胡三英,宋保林,崔淑琴.油用牡丹栽培技术[J].陕西林业科技,2014(6):116-117.
- [3] 马会萍,彭正锋.牡丹秋季修剪[J].中国花卉园艺,2012(16):11.
- [4] 刘吉祥,阎永齐,刘照亭.夏季修剪对梨树新梢生长及成花的影响[J].江苏农业科学,2013,41(7):149-151.
- [5] 黄志琼,李顺辉,卫双荣,等.密蔽东魁杨梅园夏季修剪的坐果效应[J].南方农业学报,2011,42(1):79-81.
- sonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest[J].Tree Physiology,2000,20(9):565-578.
- [94] TANG Z, MAS S, CHAMBERS J L, et al. Interactive effects of fertilization and throughfall exclusion on the physiological responses and whole-tree carbon uptake of mature loblolly pine[J].Canadian Journal of Botany,2011,82(6):850-861.
- [95] JEAN-MARC L, LAURENT M, ANNE-VIOLETTE L, et al. Do photosynthetic limitations of evergreen *Quercus ilex* leaves change with long-term increased drought severity? [J]. Plant Cell & Environment, 2010, 33(5):863-875.
- [90] OOLER P A, FRANKIE G W, BAKER H G. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica[J]. Journal of Ecology,1980,68(1):167-188.
- [91] 张国盛.干旱、半干旱地区乔灌木树种耐旱性及林地水分动态研究进展[J].中国沙漠,2000,20(4):363-368.
- [92] LIMOUSIN J M, LONGEPIERRE D, HUC R, et al. Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion [J]. Tree Physiology, 2010, 30(8):1026-1036.
- [93] WILSON K B, BALDOCCHI D D, HANSON P J. Spatial and sea-

(上接第 39 页)