

干旱胁迫和复水下不同薄壳山核桃品种的生长和光合特性

杨 标, 刘壮壮, 彭方仁, 曹 凡, 陈 涛, 邓秋菊, 陈文静

(南京林业大学 林学院, 江苏 南京 210037)

摘要: 为研究干旱胁迫和复水下不同薄壳山核桃 *Carya illinoensis* 品种水分状态和光合特性变化规律, 以‘波尼’ ‘Pawnee’ ‘马罕’ ‘Mahan’ ‘斯图尔特’ ‘Stuart’ ‘莫汉克’ ‘Mohawk’ ‘金华’ ‘Jinhua’ ‘绍兴’ ‘Shaoxing’ ‘钟山 25 号’ ‘Zhongshan 25’ 为材料, 测定光合参数、叶绿素质量分数、水分利用效率(E_{wU})等指标。结果表明: 干旱胁迫抑制了不同薄壳山核桃品种株高、地径生长及生物量积累, 一定程度上提高根冠比。随着干旱胁迫程度的加深, 所有植株的净光合速率(P_n), 气孔导度(G_s), 蒸腾速率(T_r), 叶片相对含水量(C_{RW})和叶绿素质量分数逐渐降低; 水分利用效率逐渐升高, 且在第 17 天时达到最高值。复水 3 d 后, 不同品种薄壳山核桃各项指标均有不同程度的恢复, ‘波尼’ 和 ‘马罕’ 恢复速率最快, 其净光合速率分别恢复了 76.1% 和 69.4%; 复水 8 d 后, 所有植株的各项指标基本恢复至或接近对照水平。不同薄壳山核桃品种耐旱性表现为 ‘马罕’ > ‘波尼’ > ‘绍兴’ > ‘钟山 25 号’ > ‘金华’ > ‘斯图尔特’ > ‘莫汉克’。图 1 表 3 参 30

关键词: 经济林学; 薄壳山核桃; 干旱胁迫与恢复; 光合作用; 水分状态

中图分类号: S664.1; S718.4 文章标志码: A 文章编号: 2095-0756(2017)06-0991-08

Growth and photosynthetic characteristics for pecan cultivars during drought stress and recovery

YANG Biao, LIU Zhuangzhuang, PENG Fangren, CAO Fan, CHEN Tao, DENG Qiuju, CHEN Wenjing

(College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China)

Abstract: This study was to determine the changes of water status and photosynthetic characteristics in different pecan cultivars during drought stress and recovery. Pecan cultivars ‘Pawnee’ ‘Mahan’ ‘Stuart’ ‘Mohawk’ ‘Jinhua’ ‘Shaoxing’ and ‘Zhongshan 25’ were selected to consider indicators of photosynthetic characteristics, chlorophyll, and water use efficiency (W_{UE}). Results showed that with prolonged drought, net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s), relative water content (R_{WC}) and chlorophyll content of all plants decreased. However, water use efficiency for all plants increased gradually reaching a peak on day 17. After 3 d of watering, all these parameters showed signs of recovery. The fastest recovery rates were ‘Pawnee’ (P_n had recovered 76.1%) and ‘Mahan’ (P_n had recovered 69.4%). After watering for 8 d, all tested parameters were restored to almost equivalent levels of the control (ck). Drought resistance of different pecan cultivars was in the order of ‘Mahan’ > ‘Pawnee’ > ‘Shaoxing’ > ‘Zhongshan 25’ > ‘Jinhua’ > ‘Stuart’ > ‘Mohawk’. [Ch, 1 fig. 3 tab. 30 ref.]

Key words: non timber forest products (NTFP); pecan; drought and recovery; photosynthesis; water status

全球有 1/3 以上土地处于干旱和半干旱状态, 干旱胁迫导致的植物减产甚至超过其他因素造成的减产的总和^[1-2]。干旱胁迫下, 植物会受到不同程度的影响, 其中光合作用是受影响最明显的生理过程之

收稿日期: 2016-12-26; 修回日期: 2017-03-15

基金项目: 江苏省林业“三新”工程资助项目(LYSX[2016]44); 国家林业局引进国际先进农业科学技术计划(948 计划)项目(2015-4-16)

作者简介: 杨标, 从事经济林栽培研究。E-mail: yangjm1026@163.com。通信作者: 彭方仁, 教授, 博士生导师, 从事森林培育与经济林栽培的教学与研究。E-mail: frpeng@njfu.edu.cn

—^[3]。干旱胁迫时沙棘 *Hippophae rhamnoides* 的净光合速率显著降低^[4]。干旱胁迫限制植物生长,会引起生物量分配和形态的变化^[5]。李冬琴等^[6]研究表明,随着干旱胁迫程度的加剧,3种灌木的生物量下降,根冠比增加,水分利用效率明显提高。干旱胁迫解除后的研究表明,复水能够弥补干旱对植物造成的损失,对植物的生长产生补偿效应甚至超补偿效应;但不同植物或同一植物的不同品种,复水后其恢复速度和能力却存在明显差异^[7-9]。因此,研究植物耐旱能力和旱后恢复能力均有重要生产意义。薄壳山核桃 *Carya illinoensis* 又名美国山核桃、长山核桃,是胡桃科 Juglandaceae 山核桃属 *Carya* 落叶乔木,原产于美国和墨西哥北部,具有种仁营养丰富,种子油脂以及不饱和脂肪酸含量高特性^[10-11];其树形高大,树干通直,木材坚固强韧,是具有显著生态效益的优良树种。目前,关于干旱胁迫对植物光合生理影响的研究集中在苹果 *Malus domestica*^[12],樟树 *Cinnamomum camphora*^[13]和沙棘^[14]等树种中,而对于干旱胁迫下薄壳山核桃光合特性的研究相对较少,且主要集中在实生苗或单一品种^[15-17]。本试验选择7个薄壳山核桃品种1年生嫁接苗为试材,研究持续干旱胁迫和复水下,不同薄壳山核桃品种生长特性、水分状态、光合参数等变化规律,评价其耐旱差异性,筛选耐旱品种,以期为薄壳山核桃在干旱地区的推广提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料采自南京林业大学薄壳山核桃试验基地(31° 52' 45"N, 119° 09' 06"E),分别为‘波尼’‘Pawnee’‘马罕’‘Mahan’‘斯图尔特’‘Stuart’‘莫汉克’‘Mohawk’‘金华’‘Jinhua’‘绍兴’‘Shaoxing’‘钟山25号’‘Zhongshan 25’等1年生嫁接苗。

1.2 试验设计

2016年3月底,试验苗萌动前,选取大小、长势基本一致的不同品种幼苗,移植于相同规格的盆中(高26 cm,上口直径34 cm,下口直径28 cm),1株·盆⁻¹;基质质量约8 kg,配方为 *m*(蛭石):*m*(珍珠岩):*m*(草炭土):*m*(黄土)=3:3:4:10,盆底放置托盘,防止正常灌溉过程中土壤流失。

2016年6月初,待嫁接芽已萌发成枝条时将苗木移入南京林业大学人工气候室,保持2次·周⁻¹充分灌溉,适应1个月。设置人工气候室环境为温度35℃,相对湿度75%,光照12 h·d⁻¹,光强为560 μmol·m⁻²·s⁻¹。设对照组(ck)和试验组(干旱胁迫, ds)2个处理,10株·处理⁻¹,试验方法为完全随机设计。对照组于每天17:00充分浇水至底部有水排出,并将流失到托盘内土壤倒回盆中。试验组连续干旱17 d后恢复正常浇水。分别于第0天,第11天,第17天,复水第3天,复水第8天的9:00-11:00取样,获取植株中上部复叶第3~5片完全展开的健康成熟叶并测定各指标。

1.3 指标测定

利用土壤水分传感器(SM-2, 康拉德, 中国)于每天17:00测定各盆土壤体积含水量(CSW),测量深度≥8 cm。测定试材在试验前和试验后的株高和地径,计算株高相对增长率和地径相对增长率。株高相对增长率(%)=(试验后株高-试验前株高)/试验前株高;地径相对增长率(%)=(试验后地径-试验前地径)/试验前地径。

试验结束后随机选取试材4株·处理⁻¹,测定根、茎和叶干质量,计算总生物量与根冠比。根冠比=(根干质量/茎叶总干质量)。

利用Ciras-2便携式光合仪(PP-system, 英国)测量光合参数。以红蓝光为光源,叶室二氧化碳摩尔分数为380 μmol·mol⁻¹,光强为1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹。测定净光合速率(P_n),气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r),计算水分利用效率(E_{wu}), $E_{wu}=P_n/T_r$ 。测量时,使叶片均匀夹于叶夹内,并保持叶片方向、角度基本相同。采用浸提法^[18]测定叶绿素质量分数(w_{chl})。利用CI-203激光叶面积仪(CID, 美国)测定叶面积,烘干后测定叶片干质量(m_{DW1});计算比叶面积(A_{SL}), $A_{SL}=\text{叶面积}/m_{DW1}$ 。取大小一致的叶片称量,记录鲜质量(m_{FW});随后浸泡于超纯水中,24 h后取出,擦干水分并称量其饱和质量(m_{TW});放置于70℃烘箱24 h烘至恒质量,记录干质量(m_{DW2})。计算叶片相对含水量(C_{RW}), $C_{RW}=(m_{FW}-m_{DW2})/(m_{TW}-m_{DW2})\times 100\%$ 。

1.4 数据处理

所得数据通过SPSS 22.0软件进行单因素方差分析(one-way ANOVA),通过Duncan法($P<0.05$)进

行多重比较。采用隶属函数法, 对不同薄壳山核桃品种的耐旱能力进行综合评价。若所测指标与耐旱性为正相关时计算公式为: $R(x_i) = (x_i - x_{\min}) / (x_{\max} - x_{\min})$ 。若所测指标与耐旱性为负相关时计算公式为: $R(x_i) = 1 - (x_i - x_{\min}) / (x_{\max} - x_{\min})$ 。 $i = 1, 2, 3, \dots, n$ 。其中: $R(x_i)$ 为每个生理指标的隶属值, x_i 为某一指标的测定值, x_{\min} 和 x_{\max} 分别表示测定指标的最小值和最大值^[19]。

2 结果与分析

2.1 土壤体积含水量的变化

试验期间, 测得对照组土壤体积平均含水量为 24.8%。试验组土壤体积含水量随干旱胁迫程度增加而逐渐下降; 试验第 11 天, 试验组平均含水量为 13.4%, 此时部分植株叶片出现萎蔫症状; 第 17 天, 试验组平均含水量仅为 8.1%, 部分植株叶片重度萎蔫, 枯死, 甚至脱落。对试验组植株进行复水后, 各盆含水量陆续恢复至对照水平。

2.2 干旱胁迫对不同薄壳山核桃品种生长特征的影响

与对照组相比, 试验组各试材株高增长率显著降低 ($P < 0.05$), 其中受干旱胁迫影响最大的是‘金华’, 最小的是‘绍兴’。除‘马罕’外, 试验组地径增长率显著低于对照组 ($P < 0.05$), 其中‘斯图尔特’受影响最大, ‘马罕’最小。与对照组相比, ‘波尼’‘马罕’‘绍兴’试验组根冠比差异达到显著水平 ($P < 0.05$)。总体而言, 干旱胁迫下, 不同薄壳山核桃品种株高、地径、生物量均减小, 根冠比增大, 说明干旱胁迫对不同薄壳山核桃品种生长有显著的抑制作用(表 1)。

表 1 干旱胁迫下不同薄壳山核桃品种生长特性的变化

Table 1 Changes of growth characteristics in different pecan cultivars during drought stress and recovery phase

品种	处理	株高增长率/%	地径增长率/%	生物量/g	根冠比/%
‘波尼’	ck	26.48 ± 1.63 a	16.58 ± 0.62 a	48.13 ± 2.34 a	41.61 ± 2.22 b
	ds	16.50 ± 0.92 b	8.19 ± 0.54 b	45.26 ± 1.62 a	51.42 ± 3.82 a
‘马罕’	ck	27.19 ± 1.58 a	9.47 ± 0.37 a	45.81 ± 1.63 a	38.71 ± 2.23 b
	ds	18.03 ± 0.91 b	9.16 ± 0.55 a	43.24 ± 1.42 a	49.10 ± 3.12 a
‘斯图尔特’	ck	23.13 ± 2.11 a	14.52 ± 0.32 a	39.71 ± 3.72 a	37.41 ± 2.91 a
	ds	17.34 ± 1.62 b	4.48 ± 0.38 b	30.83 ± 1.31 b	35.33 ± 2.63 a
‘莫汉克’	ck	17.18 ± 2.13 a	9.03 ± 0.67 a	36.89 ± 4.54 a	39.67 ± 4.12 a
	ds	9.22 ± 0.72 b	6.87 ± 0.51 b	29.21 ± 3.12 b	43.21 ± 3.21 a
‘金华’	ck	28.51 ± 1.82 a	13.38 ± 0.66 a	41.78 ± 1.71 a	35.22 ± 2.92 a
	ds	16.32 ± 0.91 b	11.55 ± 0.32 a	35.22 ± 1.92 b	37.41 ± 3.32 a
‘绍兴’	ck	28.29 ± 1.98 a	11.86 ± 0.27 a	37.31 ± 2.81 a	39.52 ± 5.24 b
	ds	22.61 ± 1.51 b	9.65 ± 0.21 a	35.23 ± 3.63 a	46.18 ± 3.83 a
‘钟山 25 号’	ck	24.72 ± 0.31 a	14.24 ± 0.81 a	34.91 ± 3.11 a	37.56 ± 3.22 a
	ds	18.03 ± 0.27 b	6.87 ± 0.17 b	34.62 ± 2.62 a	38.12 ± 4.23 a

说明: ck 表示对照; ds 表示干旱处理。同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

2.3 干旱胁迫和复水对不同薄壳山核桃品种光合特征的影响

由表 2 可知: 随着干旱胁迫程度的加深, 所有植株的 P_n , T_r , G_s 均逐渐降低; 复水后, 所有参数均逐渐恢复。同一品种不同时期光合参数变幅差异明显。干旱胁迫第 17 天时, 所有试材 G_s 和 T_r 都接近于 0, P_n 也达到最低值。与对照相比, ‘莫汉克’和‘斯图尔特’ P_n 最低, 分别降低了 84.6% 和 79.8%, 降幅显著高于其他品种 ($P < 0.05$); ‘波尼’和‘马罕’分别仅降低了 56.7% 和 57.1%。与对照相比, ‘莫汉克’的 G_s 下降 89.5%, 而‘波尼’和‘马罕’的 G_s 分别降低了 69.0% 和 79.4%。与对照相比, ‘莫汉克’ T_r 降低 86.6%, 而‘金华’和‘马罕’分别降低了 67.2% 和 71.6%。综合来看, 干旱胁迫条件下, ‘马罕’光合作用受影响最小, 其次是‘波尼’; 而‘莫汉克’所受影响最大。

复水 3 d 后所有植株叶片的光合指标均有不同程度的回升。其中, ‘波尼’‘金华’‘马罕’恢复速率相对较快, P_n 分别为各自对照的 76.1%, 69.4% 和 67.7%。复水 8 d 后, 所有植株 P_n 均恢复至接近对照水平, 其中‘马罕’‘莫汉克’‘金华’均恢复至对照值的 95% 以上。试验期间, 除‘马罕’外,

其余各品种 E_{wU} 均呈现先升高后降低的趋势；除‘金华’‘斯图尔特’‘绍兴’外，其他品种不同时期 E_{wU} 差异均达到显著水平 ($P < 0.05$)。第 17 天时，‘钟山 25 号’的 T_r 和 G_s 虽然接近于 0，但却保持最高的水分利用效率；而‘斯图尔特’的 E_{wU} 在试验期间变化较小，始终保持着较低的水平。总体而言，经历短期干旱胁迫后，不同品种薄壳山核桃光合指标在复水后均能恢复至对照或接近对照水平。

2.4 干旱胁迫和复水对不同薄壳山核桃品种叶绿素质量分数、比叶面积、相对含水量的影响

干旱胁迫和复水阶段，除‘斯图尔特’外，其余各试材叶绿素质量分数均呈现先下降后上升的趋势，不同时期不同品种变幅存在差异(图 1)。干旱胁迫第 11 天，与对照相比，‘斯图尔特’‘绍兴’叶绿素质量分数显著降低 ($P < 0.05$)。第 17 天，‘金华’‘斯图尔特’‘钟山 25 号’‘莫汉克’‘绍

表 2 干旱胁迫及复水下不同薄壳山核桃品种光合特性变化

Table 2 Changes of photosynthetic characteristics in different pecan cultivars during drought stress and recovery phase

品种	天数	净光合速率/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	蒸腾速率/ $(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	气孔导度/ $(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	水分利用效率/ $(\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1})$
‘波尼’	0 d(ck)	10.91 ± 0.92 a	6.24 ± 0.14 a	0.24 ± 0.03 a	1.75 ± 0.09 b
	11 d	7.52 ± 0.37 b	4.20 ± 0.21 b	0.13 ± 0.02 b	1.79 ± 0.16 b
	17 d	4.32 ± 0.26 c	1.69 ± 0.17 c	0.07 ± 0.02 c	2.51 ± 0.13 a
	复水 3 d	8.30 ± 0.57 b	3.57 ± 0.42 b	0.12 ± 0.01 b	2.32 ± 0.22 a
	复水 8 d	10.11 ± 0.32 a	6.25 ± 0.13 a	0.20 ± 0.01 a	1.60 ± 0.09 b
‘马罕’	0 d(ck)	12.24 ± 1.02 a	6.31 ± 0.56 a	0.22 ± 0.02 a	1.94 ± 0.11 b
	11 d	8.33 ± 0.22 b	4.44 ± 0.45 b	0.13 ± 0.02 b	1.90 ± 0.14 b
	17 d	5.25 ± 0.24 c	1.79 ± 0.03 c	0.06 ± 0.01 c	2.87 ± 0.15 a
	复水 3 d	8.29 ± 0.43 b	3.71 ± 0.23 bc	0.12 ± 0.01 b	2.25 ± 0.10 a
	复水 8 d	11.66 ± 0.88 a	6.29 ± 0.11 a	0.19 ± 0.02 a	1.85 ± 0.93 b
‘斯图尔特’	0 d(ck)	8.85 ± 0.78 a	5.74 ± 0.12 a	0.15 ± 0.02 a	1.54 ± 0.11 a
	11 d	4.66 ± 0.27 b	2.96 ± 0.18 b	0.09 ± 0.02 b	1.58 ± 0.15 a
	17 d	1.82 ± 0.16 c	1.11 ± 0.36 c	0.02 ± 0.01 c	1.84 ± 0.88 a
	复水 3 d	4.51 ± 0.26 b	4.04 ± 0.08 b	0.08 ± 0.01 b	1.09 ± 0.08 a
	复水 8 d	7.91 ± 0.49 a	5.63 ± 0.21 a	0.11 ± 0.02 a	1.41 ± 0.12 a
‘莫汉克’	0 d(ck)	9.21 ± 0.54 a	4.99 ± 0.13 a	0.13 ± 0.02 a	1.85 ± 0.13 b
	11 d	5.47 ± 0.28 b	2.47 ± 0.35 b	0.08 ± 0.01 b	2.23 ± 0.21 a
	17 d	1.42 ± 0.13 c	0.67 ± 0.25 c	0.01 ± 0.01 c	2.42 ± 1.16 a
	复水 3 d	5.45 ± 0.29 b	2.51 ± 0.52 b	0.07 ± 0.01 b	2.28 ± 0.60 a
	复水 8 d	8.81 ± 0.16 a	4.89 ± 0.32 a	0.09 ± 0.01 bc	1.8 1 ± 0.15 b
‘金华’	0 d(ck)	11.78 ± 0.81 a	5.53 ± 0.31 a	0.20 ± 0.01 a	2.13 ± 0.14 a
	11 d	8.71 ± 0.42 b	3.26 ± 0.23 b	0.15 ± 0.01 b	2.68 ± 0.22 a
	17 d	4.50 ± 0.25 c	1.81 ± 0.14 c	0.06 ± 0.02 c	2.41 ± 0.17 a
	复水 3 d	8.18 ± 0.08 b	3.94 ± 0.11 b	0.07 ± 0.02 c	2.08 ± 0.16 a
	复水 8 d	11.21 ± 0.33 a	5.56 ± 0.32 a	0.15 ± 0.03 b	2.02 ± 0.17 a
‘绍兴’	0 d(ck)	10.13 ± 0.71 a	5.65 ± 0.18 a	0.18 ± 0.02 a	1.77 ± 0.13 a
	11 d	6.70 ± 0.40 b	3.38 ± 0.37 b	0.11 ± 0.02 b	2.03 ± 0.34 a
	17 d	2.65 ± 0.31 c	1.33 ± 0.18 c	0.02 ± 0.01 c	2.04 ± 0.03 a
	复水 3 d	5.95 ± 0.25 b	3.44 ± 0.32 b	0.09 ± 0.01 b	1.73 ± 0.09 a
	复水 8 d	9.56 ± 0.46 a	5.23 ± 0.16 a	0.12 ± 0.01 b	1.83 ± 0.11 a
‘钟山 25 号’	0 d(ck)	10.40 ± 0.69 a	5.46 ± 0.46 a	0.15 ± 0.02 a	1.92 ± 0.23 b
	11 d	6.10 ± 0.18 b	3.04 ± 0.08 b	0.10 ± 0.02 b	2.02 ± 0.15 b
	17 d	3.00 ± 0.18 c	1.01 ± 0.14 c	0.04 ± 0.01 c	3.01 ± 0.40 a
	复水 3 d	6.93 ± 0.43 b	2.71 ± 0.08 b	0.08 ± 0.01 b	2.55 ± 0.18 a
	复水 8 d	9.25 ± 0.13 a	5.23 ± 0.16 a	0.14 ± 0.01 a	1.77 ± 0.11 b

说明：ck 表示对照。同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

兴’叶绿素质量分数显著降低($P<0.05$)。干旱阶段,‘莫汉克’和‘斯图尔特’叶绿素质量分数下降幅度最大,降幅分别为 35.0%和 32.6%。复水 8 d 后,除‘斯图尔特’‘金华’外,其余各品种叶绿素质量分数基本恢复至对照水平。整个试验期间,‘马罕’‘波尼’叶绿素质量分数差异不显著,说明其维持叶绿素稳定的能力较强。

干旱胁迫和复水对各试材叶片相对含水量和比叶面积都有明显影响,除‘斯图尔特’ C_{RW} 先上升后下降再上升外,其余各品种 C_{RW} 和 A_{SL} 均呈现先下降后上升的趋势(图 1)。干旱第 17 天,不同品种薄壳山核桃试验组和对照组叶片相对含水量和比叶面积差异均达到显著水平($P<0.05$),与对照相比,‘钟山 25 号’ C_{RW} 下降幅度最大,为 27.8%, A_{SL} 降幅为 27.3%;而‘金华’仍保持较高的 C_{RW} 和 A_{SL} ,降幅分别仅为 14.8%和 15.4%。复水 8 d 后,所有品种 C_{RW} 和 A_{SL} 均得到恢复,但都低于对照。

2.5 不同薄壳山核桃品种耐旱性评价

植物的抗旱性是多种指标综合作用的结果,评价植物的抗旱性时,为避免单项指标评价的片面性,通常采用多种指标综合评价的方法,隶属函数法是目前被普遍应用于树种抗旱性评价的一种方法,其均值越大,抗旱性越强^[20]。对不同品种薄壳山核桃各指标进行隶属函数分析,结果表明:耐旱性从强到弱依次为‘马罕’>‘波尼’>‘绍兴’>‘钟山 25 号’>‘金华’>‘斯图尔特’>‘莫汉克’(表 3)。

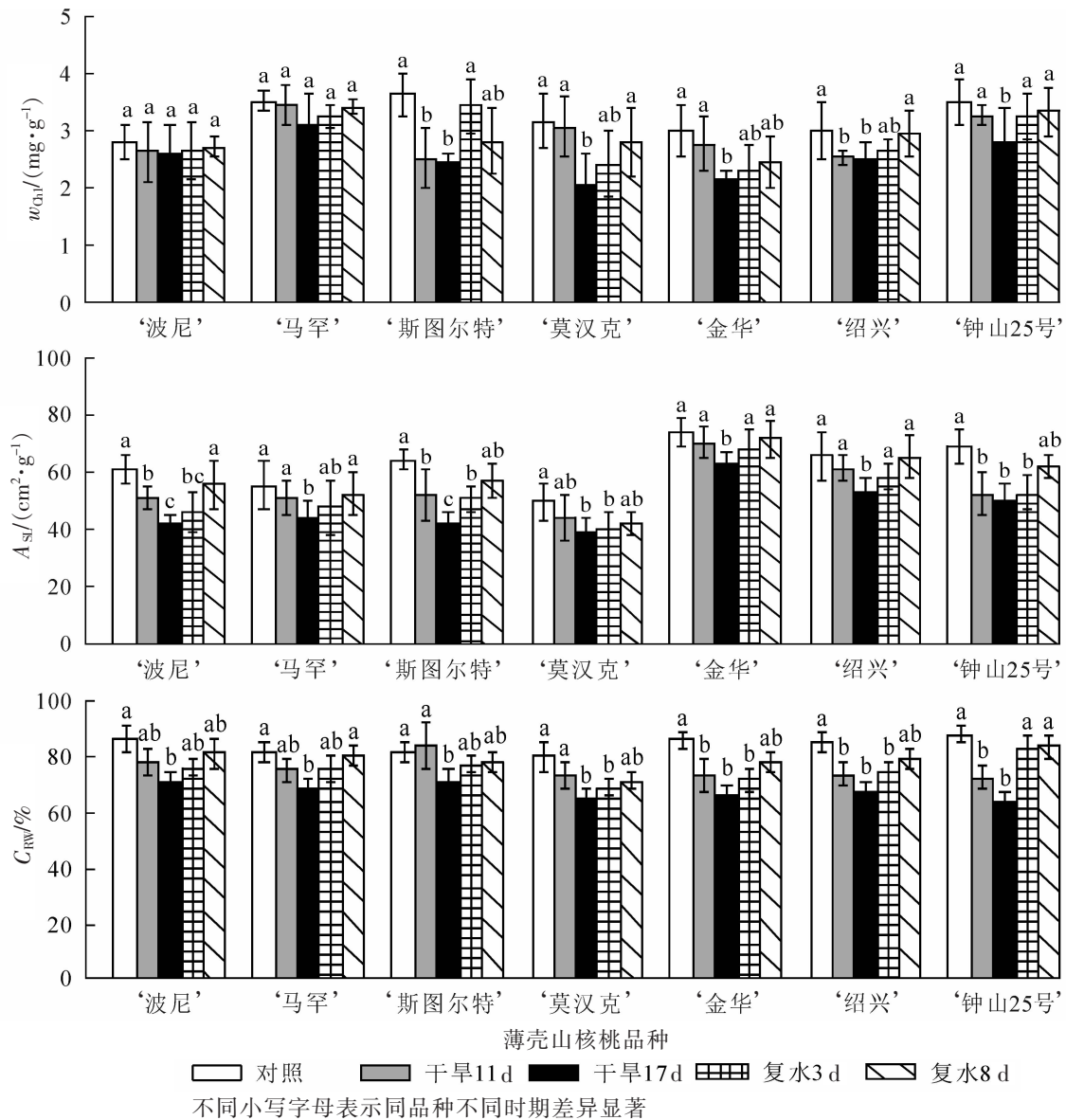


图 1 干旱胁迫以及复水过程中不同薄壳山核桃品种叶绿素、比叶面积和叶片相对含水量变化

Figure 1 Changes of w_{chl} , A_{sl} and C_{rw} in different pecan cultivars during drought stress and recovery

表3 不同薄壳山核桃品种各测定指标的隶属函数值

Table 3 Subordinate function values of different pecan cultivars

品种	净光合速率	气孔导度	蒸腾速率	水分利用效率	相对水含量	比叶面积	叶绿素质量分数	$R(x_i)$
‘波尼’	0.722	0.481	0.593	0.443	0.678	0.490	0.545	0.565
‘马罕’	0.558	0.517	0.601	0.305	0.916	0.545	0.598	0.577
‘斯图尔特’	0.531	0.518	0.602	0.535	0.565	0.510	0.443	0.529
‘莫汉克’	0.597	0.547	0.564	0.504	0.436	0.364	0.460	0.496
‘金华’	0.601	0.495	0.580	0.357	0.591	0.580	0.541	0.535
‘绍兴’	0.581	0.522	0.573	0.489	0.646	0.597	0.466	0.553
‘钟山25号’	0.559	0.530	0.557	0.388	0.837	0.382	0.610	0.552

3 讨论与结论

生物量是植物应对干旱胁迫的综合反映,也是评估干旱胁迫程度下植物抗旱能力强弱的可靠标准。干旱胁迫时,植物生长受到抑制,胁迫程度越高,受抑制现象越明显^[21]。本研究表明:随着土壤体积含水量的下降,各试材试验组株高和地径显著低于对照,同时生物量也有不同程度的降低;除‘斯图尔特’外,其余品种根冠比均有不同程度的提升,其中:‘波尼’‘马罕’根冠比得到显著提高,表明干旱胁迫促进了‘波尼’‘马罕’的根系发育,通过地上与地下生物量的合理分配,植物的水分利用效率及干旱适应能力均有了提高。

叶片相对含水量是植株叶片细胞水分生理状态的反映,可以评估不同基因型植物抗旱性程度^[22]。已有研究表明:一些果树品种,如杏仁 *Amygdalus commnis*^[23]和葡萄 *Vitis vinifera*^[24]等在干旱下 C_{RW} 降低。本试验中,干旱胁迫条件下,土壤中可利用水分减少,植株组织水分亏缺,叶片相对含水量逐渐降低,但仍维持在较高水平。干旱胁迫下,含量较高的 C_{RW} 可能是保持叶绿体结构完整的基础。

光合作用是植物生长最基本的生理过程,干旱逆境下,净光合速率是植物光合能力最直接的体现,其大小决定着植物光合作用的强弱^[25]。孙龙等^[3]对多花怪柳 *Tamarix hohenackeri* 和沙枣 *Elaeagnus angustifolia* 的研究发现,随着干旱胁迫程度加重,多花怪柳和沙枣的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度均呈下降的趋势;干旱胁迫达到中度时,净光合速率和蒸腾速率下降更为明显。本试验发现,干旱胁迫过程中,不同薄壳山核桃品种 G_s 逐渐降低, T_r 下降,光合能力变弱,叶片 C_{RW} 降低,导致叶片形态发生变化, A_{SL} 逐渐减小;而 E_{wu} 却呈现上升的状态,并在干旱处理 17 d 时达到最高水平。 A_{SL} 的减少和 E_{wu} 的提高可能使叶片受光面积减小、避免高温损伤^[26]。此外,叶绿素作为植物光合作用的物质基础,其质量分数的高低直接影响光合能力^[27]。研究发现,不同薄壳山核桃品种叶绿素质量分数在干旱胁迫时均有不同程度的降低,与 KHOYERDI 等^[22]和肖姣娣^[28]的研究结果一致;推测原因可能是干旱胁迫影响叶绿素的合成,加快了叶绿素的降解导致叶绿素质量分数的减少。但本研究发现叶绿素总体上仍维持在较高水平,且在复水后迅速升高,以此推测,干旱胁迫下维持较高水平的 C_{RW} 和叶绿素质量分数、 E_{wu} 与根冠比的增大可能是不同薄壳山核桃品种应对干旱胁迫的光合与形态策略。

旱后复水下植物能快速恢复生长,解除干旱对植物生长的抑制,甚至产生超补偿效应,弥补干旱对植物造成的损失^[27]。复水 3 d 后,‘波尼’‘马罕’‘金华’的 P_n 恢复最快,展现出更强的恢复潜力,能更好地进行光合作用,相比于其他品种,生物量累积更高。复水 8 d 后,各试材各项指标均恢复至接近对照水平,说明薄壳山核桃旱后复水的恢复相对迅速;但不同品种间恢复能力差异明显,‘马罕’恢复速率明显高于其他品种,说明干旱胁迫过程中,‘马罕’叶片形态、光合系统等方面受到的伤害更小,从而恢复更快。总体而言,复水后不同薄壳山核桃品种各项指标均有不同程度的恢复,表现出一定的耐旱潜力;耐旱性越强,则恢复能力越强。

综上所述,干旱和复水对不同薄壳山核桃品种的生长、水分状态以及光合参数产生显著的影响。干旱抑制植株地上部分生长和生物量积累,提高根冠比,促进根系发育,降低叶绿素含量,影响光合生理。复水后不同薄壳山核桃品种各项指标均有不同程度的恢复。隶属函数分析表明,不同薄壳山核桃品种抗旱性强弱顺序为‘马罕’>‘波尼’>‘绍兴’>‘钟山25号’>‘金华’>‘斯图尔特’>

‘莫汉克’; 相比其他品种, ‘马罕’和‘波尼’抗旱性更强。

4 参考文献

- [1] LOMBARDINI L, RESTREPO-DIAZ H, VOLDER A. Photosynthetic light response and epidermal characteristics of sun and shade pecan leaves [J]. *J Am Soc Hortic Sci*, 2009, **134**(2): 372 – 378.
- [2] FGHIRE R, ANAYA F, ALI O I, *et al.* Physiological and photosynthetic responses of quinoa to drought stress [J]. *Chilean J Agric Res*, 2015, **75**(2): 174 – 183.
- [3] 孙龙, 彭祚登, 王冲, 等. 干旱胁迫对2种沙地灌木能源树种光合特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2014, **38**(2): 99 – 104.
SUN Long, PENG Zuodeng, WANG Chong, *et al.* Effect of drought stress on photosynthetic characteristics of two energy resource sandy shrubs [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2014, **38**(2): 99 – 104.
- [4] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2013, **33**(5): 1386 – 1395.
PEI Bin, ZHANG Guangcan, ZHANG Shuyong, *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33**(5): 1386 – 1395.
- [5] 洪震, 练发良, 刘术新, 等. 3种乡土园林地被植物对干旱胁迫的生理响应[J]. 浙江农林大学学报, 2016, **33**(4): 636 – 642.
HONG Zhen, LIAN Faliang, LIU Shuxin, *et al.* Physiological response of three native garden ground cover plant seedlings to increasing drought stress [J]. *J Zhejiang A & F Univ*, 2016, **33**(4): 636 – 642.
- [6] 李冬琴, 曾鹏程, 陈桂葵, 等. 干旱胁迫对3种豆科灌木生物量分配和生理特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2016, **36**(1): 33 – 39.
LI Dongqin, ZENG Pengcheng, CHEN Guikui, *et al.* Effects of drought stress on biomass distribution and physiological characteristics in three kinds of leguminous shrubs [J]. *J Cent South Univ For Technol*, 2016, **36**(1): 33 – 39.
- [7] COREIA B, PINTÓ-MARIJUAN M, NEVES L, *et al.* Water stress and recovery in the performance of two *Eucalyptus globulus* clones: physiological and biochemical profiles [J]. *Physiol Plant*, 2014, **150**(4): 580 – 592.
- [8] EFEÖĞLU B, EKMEKÇI Y, ÇIÇEK N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery [J]. *South African J Bot*, 2009, **75**(1): 34 – 42.
- [9] TOSCANO S, SCUDERI D, GIUFFRIDA F, *et al.* Responses of Mediterranean ornamental shrubs to drought stress and recovery [J]. *Sci Hortic*, 2014, **178**(8): 145 – 153.
- [10] LOMBARDINI L, RESTREPO-DIAZ H, VOIDER A. Photosynthetic light response and epidermal characteristics of sun and shade pecan leaves [J]. *J Am Soc Hortic Sci*, 2009, **134**(3): 372 – 378.
- [11] do PRADO A C P, MANION B A, SEETHARAMAN K, *et al.* Relationship between antioxidant and chemical composition of the oil and shell of pecan nuts [*Carya illinoensis* (Wangenh.) C. Koch] [J]. *Industr Crop Prod*, 2012, **45**: 64 – 73.
- [12] ALIZADEH A, ALIZADE V, NASSERY L, *et al.* Effect of drought stress on apple dwarf rootstocks [J]. *Tech J Eng Appl Sci*, 2011, **1**(3): 86 – 94.
- [13] 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): 249 – 301.
HU Yi, HU Tingxing, CHEN Hong, *et al.* Physiological properties and growth of *Cinnamomum camphora* saplings under drought stress and rewatering [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2015, **35**(2): 294 – 301.
- [14] 何彩云, 李梦颖, 罗红梅, 等. 不同沙棘品种抗旱性的比较[J]. 林业科学研究, 2015, **28**(5): 634 – 639.
HE Caiyun, LI Mengying, LUO Hongmei, *et al.* Comprehensive evaluation on drought resistance of *Hippophae rhamnoides* [J]. *For Res*, 2015, **28**(5): 634 – 639.
- [15] 常君, 姚小华, 杨水平, 等. 水分胁迫对美国山核桃苗木生长的影响[J]. 林业科学研究, 2009, **22**(1): 134 – 138.
CHANG Jun, YAO Xiaohua, YANG Shuiping, *et al.* Effect of water stress on the growth of pecan [J]. *For Res*, 2009, **22**(1): 134 – 138.

- [16] 孙凡, 赵靖明, 姚小华, 等. 水分胁迫逆境处理对水土保持经济树种长山核桃的生理特性的影响[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2014, **36**(4): 1 - 7.
SUN Fan, ZHAO Jingming, YAO Xiaohua, *et al.* Effect of water stress on physiological characteristics of *Carya illinoensis*: an economical plant for soil and water conservation [J]. *J Southwest Univ Nat Sci Ed*, 2014, **36**(4): 1 - 7.
- [17] 刘广勤, 朱海军, 周蓓蓓, 等. 旱涝胁迫对薄壳山核桃光合特性和叶绿体超微结构的影响[J]. 江苏农业学报, 2012, **28**(6): 1429 - 1433.
LIU Guangqin, ZHU Haijun, ZHOU Beibei, *et al.* Effects of drought and flooding stress on photosynthetic characteristics of pecan *Carya illinoensis* Wangenh. and ultrastructure of its chloroplasts [J]. *Jiangsu J Agric Sci*, 2012, **28**(6): 1429 - 1433.
- [18] 李合生. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [19] 刘杜玲, 彭少兵, 孙红梅, 等. 早实核桃不同品种抗旱性综合评价[J]. 园艺学报, 2014, **41**(5): 967 - 974.
LIU Duling, PENG Shaobing, SUN Hongmei, *et al.* Comprehensive evaluation on drought resistance of early fruiting walnut cultivars [J]. *Acta Horticult Sin*, 2014, **41**(5): 967 - 974.
- [20] 马芳蕾, 陈莹, 聂晶晶, 等. 4种芒属观赏草对干旱胁迫的生理响应[J]. 森林与环境学报, 2016, **36**(2): 180 - 187.
MA Fanglei, CHEN Ying, NIE Jingjing, *et al.* Physiological response of 4 species of *Miscanthus* ornamental grass to drought stress [J]. *J For & Environ*, 2016, **36**(2): 180 - 187.
- [21] 桑子阳, 马履一, 陈发菊. 干旱胁迫对红花玉兰幼苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2011, **31**(1): 109 - 115.
SANG Ziyang, MA Lüyi, CHEN Faju. Growth and physiological characteristics of *Magnolia wufengensis* seedlings under drought stress [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2011, **31**(1): 109 - 115.
- [22] KHOYERDI F F, SHAMSHIRI M H, ESTAJI A. Changes in some physiological and osmotic parameters of several pistachio genotypes under drought stress [J]. *Sci Horticult*, 2016, **198**(11): 44 - 51.
- [23] KARIMI S, YADOLLAHI A, ARZANI K. Responses of almond genotypes to osmotic stress induced in vitro [J]. *J Nuts*, 2013, **4**(4): 1 - 7.
- [24] JOGAIAH S, RAMTEKE S D, SHARMA J, *et al.* Moisture and salinity stress induced changes in biochemical constituents and water relations of different grape rootstock cultivars [J]. *Int J Agron*, 2014(2): 1 - 8.
- [25] 何海洋, 彭方仁, 张瑞, 等. 不同品种美国山核桃嫁接苗光合特性比较[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2015, **39**(4): 19 - 25.
HE Haiyang, PENG Fangren, ZHANG Rui, *et al.* Photosynthetic characteristics of grafting plants of different pecan varieties [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2015, **39**(4): 19 - 25.
- [26] 施钦, 殷云龙, 王芝权, 等. 中山杉及其父母本幼苗对干旱胁迫和复水的响应[J]. 应用生态学报, 2016, **27**(11): 3435 - 3443.
SHI Qin, YIN Yunlong, WANG Zhiqian, *et al.* Response in cuttings of *Taxodium* hybrid 'Zhongshanshan' and their parents to drought and re-hydration [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, **27**(11): 3435 - 3443.
- [27] 曹丹, 陈道锴, 吴茜, 等. 复水对旱后不同玉米品种植株生长恢复能力及其生理响应特性的影响[J]. 西北植物学报, 2015, **35**(6): 1222 - 1228.
CAO Dan, CHEN Daoqian, WU Xi, *et al.* Research on rewatering post-drought growth recovery capacity and physiological characteristics of different maize varieties [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2015, **35**(6): 1222 - 1228.
- [28] 肖姣娣. 3种刺篱植物对干旱胁迫的生理生化响应[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2015, **43**(7): 155 - 160.
XIAO Jiaodi. Physiological and biochemical responses of three spiny plants to drought stress [J]. *J Northwest A & F Univ Nat Sci Ed*, 2015, **43**(7): 155 - 160.