

白枪杆生长特性及光合特性对不同土壤水分的响应

黄俊威^{1,2}, 孙永磊^{1,2}, 周金星^{1,2}, 刘玉国³, 万 龙^{1,2}

(1. 北京林业大学 水土保持学院 云南建水荒漠生态系统国家定位观测研究站, 北京 100083; 2. 北京林业大学 水土保持国家林业局重点实验室, 北京 100083; 3. 中国林业科学研究院 荒漠化研究所, 北京 100091)

摘要: 中国西南喀斯特地区石漠化现象日益严重。白枪杆 *Fraxinus malacophylla* 作为该地区的乡土物种, 被广泛应用于当地的植被恢复工程中, 研究白枪杆对不同土壤水分的响应规律, 明确白枪杆对西南喀斯特区土壤水分时空分布不均的适应方式, 有助于推动西南石漠化地区植被恢复进程。以 1 年生白枪杆实生苗为材料, 通过盆栽控制试验, 测定土壤含水量为 40%, 34%, 28%, 22% 和 16% 条件下白枪杆生物量、净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳摩尔分数、蒸腾速率等参数, 探究白枪杆对不同土壤水分的响应情况。结果表明: ①白枪杆在 5 种土壤水分条件下均能存活, 其生长的最适土壤含水量为 28%, 总生物量为 17.16 g。土壤含水量过多或不足都会显著降低白枪杆的净光合速率和生物量积累。②土壤含水量不足 28% 时, 白枪杆将生物量优先分配到根系生长以适应干旱环境, 当土壤含水量低至 16% 时, 根生物量比例超过 50%。在一定的土壤水分范围内, 白枪杆通过关闭一部分气孔保证植物光合作用的正常进行, 表现出较强的抗旱能力, 但土壤含水量低至 16% 时, 白枪杆受到干旱胁迫影响, 总生物量、净光合速率和水分利用效率均显著降低。③土壤含水量高于 28% 时, 白枪杆根系生长受阻, 进而导致地上生物量显著降低, 净光合速率显著下降。白枪杆的耐涝能力稍逊于其抗旱能力, 多雨季节应当注意排水防涝。④除土壤含水量 16% 处理以外, 白枪杆在不同土壤水分条件下的水分利用效率均能保持在 $2.40 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 以上, 能极大适应西南喀斯特地区土壤水分时空分布不均的现状。图 4 表 2 参 21

关键词: 植物学; 白枪杆; 土壤含水量; 生长特性; 光合特性

中图分类号: S718.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2019)06-1254-07

Growth and photosynthetic characteristic responses of *Fraxinus malacophylla* to different soil moisture conditions

HUANG Junwei^{1,2}, SUN Yonglei^{1,2}, ZHOU Jinxing^{1,2}, LIU Yuguo³, WAN Long^{1,2}

(1. Jianshui Research Station, College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 3. Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: To promote the process of vegetation restoration due to rocky desertification in southwest China, *Fraxinus malacophylla*, a native species in southwest China, has been widely used in local vegetation restoration projects. To determine its response to different soil moisture conditions, one-year-old *F. malacophylla* seedlings were used in a pot experiment to study responses to different soil moisture conditions. The biomass, net photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular carbon dioxide concentration, and transpiration rate were measured for five soil moisture conditions: 40%, 34%, 28%, 22%, and 16% split-plot design with treatments of W_1 , W_2 , W_3 , W_4 , W_5 and 10 replications. The growth characteristic of seedlings was measured by steel tape and balance while the photosynthetic characteristic was measured by Li-6400. Results showed that (1) *F. malacophylla* could survive under five soil moisture conditions, and its growth was most suitable at 28% soil moisture content, with a total biomass of 17.16 g. Too much or too little soil moisture would significantly reduce the net photosynthetic rate and biomass accumulation of *F. malacophylla*. (2) When soil moisture content was less than 28%, *F. malacophylla* prioritized biomass allocation to root growth to adapt to dry environment. When soil moisture content was as low as 16%, root biomass proportion exceeded 50%. Within a certain range of soil moisture content, *F. malacophylla* ensured the normal progress of plant photosynthesis by closing part of the stomata, showing strong drought resistance. However, when soil moisture content was as low as 16%, *F. malacophylla* was affected by drought stress, and total biomass, net photosynthetic rate, and water use efficiency were significantly reduced. (3) When soil moisture content was higher than 28%, *F. malacophylla* root growth was hindered, leading to a significant reduction in above-ground biomass and a significant decrease in net photosynthetic rate. *F. malacophylla*'s tolerance to waterlogging was slightly inferior to its drought resistance. In rainy seasons, attention should be paid to drainage and waterlogging prevention. (4) Except for the 16% soil moisture content treatment, *F. malacophylla* could maintain a water use efficiency above $2.40 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ under different soil moisture conditions, which could greatly adapt to the uneven spatial and temporal distribution of soil moisture in the karst region of southwest China. Fig. 4 Table 2 Ref. 21

收稿日期: 2018-12-11; 修回日期: 2019-03-11

基金项目: “十三五”国家重点研发计划项目(2016YFC0502502); 国家自然科学基金资助项目(31700640)

作者简介: 黄俊威, 从事石漠化治理与生态修复研究。E-mail: hjw9409@163.com。通信作者: 万龙, 讲师, 从事水土保持与荒漠化防治、喀斯特生态水文研究。E-mail: wanlong255@sina.com

phylla seedlings could survive in the five soil moisture conditions. The optimum soil moisture treatment for seedling growth was 28% with a total seedling biomass of 17.16 g. When water conditions were excessive or inadequate, growth and photosynthesis of *F. malacophylla* seedlings decreased ($P < 0.05$). (2) When soil moisture was $< 28\%$, biomass was preferentially allocated to root growth to help in adapting to a drought environment, and when soil moisture was 16%, root biomass was over 50%. With low soil moisture, *F. malacophylla* improved its drought resistance by closing some stomata to ensure normal photosynthesis. Also, when soil moisture was 16%, drought stress reduced the photosynthetic capacity resulting in a significant decrease in total biomass, net photosynthetic rate, and water use efficiency ($P < 0.05$). (3) When the soil moisture condition was 34% and 40%, root growth of *F. malacophylla* was hindered leading to a strong decrease in aboveground biomass and net photosynthetic rate ($P < 0.05$). (4) Except for the 16% soil moisture treatment, water use efficiency of *F. malacophylla* with the different soil moisture conditions was $> 2.40 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$. Thus, *F. malacophylla* could adapt to the uneven spatial and temporal distribution of soil moisture in the southwest karst region, but drainage and water logging prevention were necessary during the rainy season. [Ch, 4 fig. 2 tab. 21 ref.]

Key words: botany; *Fraxinus malacophylla*; soil moisture content; growth characteristics; photosynthetic characteristics

西南喀斯特地区是中国主要的生态脆弱区之一, 虽然地处亚热带, 热量充足, 雨量充沛, 但降雨集中在 5–9 月, 占全年降雨量的 75%~90%, 而 9 月到次年 5 月易持续干旱成灾, 旱涝交替现象明显^[1]。由于碳酸盐岩化学溶蚀作用强烈, 岩层孔隙、孔洞十分发达, 喀斯特表层岩溶带就像布满“筛孔”的“筛子”, 地表水漏失严重^[2]。研究表明: 喀斯特地区土壤水分空间分布不均, 呈斑块状分布格局, 存在明显的空间异质性^[3–4]。土壤水分是影响植物生长的主要因素之一, 西南喀斯特地区旱涝交替现象和土壤水分空间分布不均导致该地区植被恢复困难, 对造林树种的适应性有较高要求。白枪杆 *Fraxinus malacophylla* 为木犀科 Oleaceae 梣属 *Fraxinus* 植物, 主要分布于云南、广西石灰岩为主的山地次生林中, 具有喜光、耐热等特点。多年的造林试验结果表明: 白枪杆在云南石漠化地区造林成活率高, 植被恢复效果好, 为乔木层阔叶首选物种, 已被广泛应用于当地的植被恢复工程中^[5]。目前, 有关白枪杆的研究主要集中在造林技术^[5]、化学成分^[6–7]和肥料及激素对其生长发育的影响^[8–9]等方面, 而对其如何适应喀斯特地区旱涝交替、土壤水分时空分布不均的研究还未见报道。因此本研究测定了不同土壤水分条件下白枪杆生长和光合参数, 旨在探究白枪杆对不同土壤水分的响应规律, 明确白枪杆对西南喀斯特区土壤水分时空分布不均的适应方式, 为西南喀斯特地区植被恢复提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

于云南省建水县南庄镇荒漠生态系统国家定位观测研究站塑料大棚内进行盆栽试验, 地理坐标为 23°40'N, 102°55'E, 海拔约 1 500 m。大棚骨架为钢筋, 覆盖材料为聚氯乙烯薄膜, 内部温度为 20~30 °C, 空气湿度为 30%~50%, 大气二氧化碳质量分数为 410 mg·kg⁻¹, 光照充足, 正午光合有效辐射达 1 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。试验材料为 1 年生白枪杆实生苗。2017 年 4 月将上一年采集后低温储藏的白枪杆种子用 60 °C 温水浸泡, 自然冷却 1 d 后, 挑选健康、饱满的种子放入直径 20 cm, 高 25 cm 的塑料花盆中进行容器育苗, 1 颗·盆⁻¹。土壤为粉碎块状土块后均匀混合压实的当地红壤, 容重为 1.24 g·cm⁻³, 土壤田间持水量为 40%, 无其他处理。

1.2 试验方法

本研究中土壤含水量均以土壤质量含水率的方式计算, 即土壤含水量=(土壤水质量/干土质量)×100%^[10]。生态研究站监测数据表明: 建水县土壤含水量为 15%~40%, 降雨时空分布不均。根据建水地区土壤含水量波动范围, 平均设计 5 个土壤水分梯度处理: W₁, W₂, W₃, W₄ 和 W₅, 对应的土壤含水量分别为 40%, 34%, 28%, 22%和 16%。2017 年 9 月中旬, 选取健康、长势一致的白枪杆幼苗 50 盆 [株高(23.76±1.06) cm], 随机分成 5 组, 每处理 10 盆, 开始水分处理, 每天 18:00 左右进行逐盆称量

补水。

水分处理2个月后,选择晴朗无云天气,使用便携式光合仪(Li-6400XT,美国Li-COR)测定8:00, 10:00, 12:00, 14:00, 16:00, 18:00时白枪杆叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)和蒸腾速率(T_r),测定时使用标准叶室,光照条件为自然光强,大气二氧化碳摩尔分数,温度为20~30℃,重复3次。光合测定结束后,将植物分叶、茎、根全株采取,带回实验室放入烘箱105℃杀青后,80℃烘至恒量,用百分之一天平测定各部分生物量。

1.3 数据处理

试验数据用SPSS 18.0进行显著性检验,用Origin 2018制图,数据采用平均值±标准差表示。

2 结果与分析

2.1 土壤水分对白枪杆生长特性的影响

2.1.1 土壤水分对白枪杆生物量的影响 植物生物量是评价植物生长的重要指标,通常用植物干物质质量来表示生物量。白枪杆生物量对不同土壤水分的响应结果如表1所示。随土壤水分降低,白枪杆总生物量呈先增后减的趋势,峰值出现在 W_3 处理,各处理间差异显著($P<0.05$);各器官生物量变化规律与总生物量变化规律一致,叶、根生物量峰值也出现在 W_3 处理,茎生物量峰值出现在 W_2 处理,但 W_2 和 W_3 处理间没有显著差异($P>0.05$)。从生物量积累看,白枪杆生长的最适土壤水分处理为 W_3 。

表1 土壤水分对白枪杆生物量的影响

土壤水分梯度	叶生物量/g	茎生物量/g	根生物量/g	总生物量/g
W_1	6.32 ± 0.13 c	2.52 ± 0.04 b	3.54 ± 0.07 d	12.38 ± 0.23 d
W_2	7.26 ± 0.12 b	2.74 ± 0.04 a	5.39 ± 0.09 c	15.39 ± 0.23 b
W_3	7.62 ± 0.13 a	2.65 ± 0.04 a	6.89 ± 0.09 a	17.16 ± 0.19 a
W_4	5.79 ± 0.06 d	2.11 ± 0.05 c	6.59 ± 0.07 b	14.49 ± 0.08 c
W_5	3.85 ± 0.10 e	1.22 ± 0.06 d	5.51 ± 0.15 c	10.58 ± 0.27 e

说明:同列不同字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$)

2.1.2 土壤水分对白枪杆生物量分配的影响 不同土壤水分对白枪杆生物量的分配比例影响如图1所示。随着土壤水分降低,白枪杆叶、茎生物量比例逐渐降低,根生物量比例不断升高。 W_1 , W_2 和 W_3 处理下,生物量在各器官的比例大小依次为:叶、根、茎。土壤水分超过 W_3 后,白枪杆生物量向地上部分分配, W_2 处理较 W_3 处理叶比例增加2.8%,茎比例增加2.3%,根比例降低5.1%; W_1 处理较 W_3 处理叶比例增加6.6%,茎比例增加4.9%,根比例降低11.5%。 W_4 和 W_5 处理下,生物量在各器官的比例大小依次为:根、叶、茎,土壤水分过低使白枪杆生物量向地下部分分配, W_4 处理较 W_3 处理根比例增加5.4%,叶比例降低4.4%,茎比例降低1.0%; W_5 处理较 W_3 处理根比例增加12.0%,叶比例降低8.0%,茎比例降低4.0%。不同器官生物量对土壤水分变化的敏感程度不同。在本试验范围内,土壤水分对根生物量的影响程度最大,其次是叶生物量,对茎生物量的影响程度最小。各处理根冠比依次为0.40, 0.54, 0.67, 0.84和1.09。

2.2 土壤水分对白枪杆光合特性的影响

2.2.1 土壤水分对白枪杆光合特征参数(P_n , G_s , C_i , T_r)的影响 对不同土壤水分处理的白枪杆叶片光合特征参数进行测定,结果表明:白枪杆 P_n , G_s 和 T_r 日变化规律均呈双峰曲线特征(图2A, B, C)8:00–

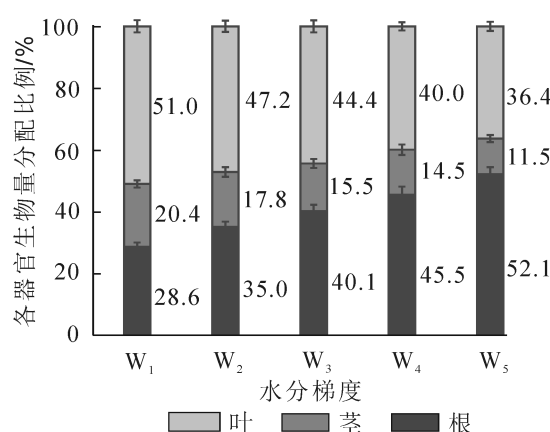


图1 不同土壤水分对白枪杆生物量分配的影响
Figure 1 Effect of different soil moisture content on biomass allocation of *Fraxinus malacophylla*

10:00 间 P_n , G_s 和 T_r 不断增大, 在 10:00 达第 1 个峰值; 10:00–12:00 间 P_n , G_s 和 T_r 均下降, 12:00 后有所回升, 并在 14:00 达第 2 个峰值, 该峰值较第 1 个峰值要低; 14:00 以后缓慢下降。白枪杆 C_i 日变化规律与 P_n , G_s 和 T_r 日变化规律相反(图 2D)。8:00–10:00, 随着 P_n 的增大, C_i 逐渐降低; 10:00 后气孔关闭, P_n 降低, C_i 有所回升, 在 12:00 时达到峰值; 12:00–14:00, 气孔再次打开进行光合作用, C_i 再次下降; 14:00 后, P_n 缓慢下降, C_i 持续上升, 在 18:00 达到最高水平。对白枪杆光合特征参数进行显著性检验, 结果表明: 不同土壤水分处理对 P_n , C_i 和 T_r 有显著影响($P < 0.05$), W_1 , W_2 和 W_3 处理间 G_s 没有显著差异($P > 0.05$), W_4 和 W_5 处理 G_s 显著下降($P < 0.05$)。

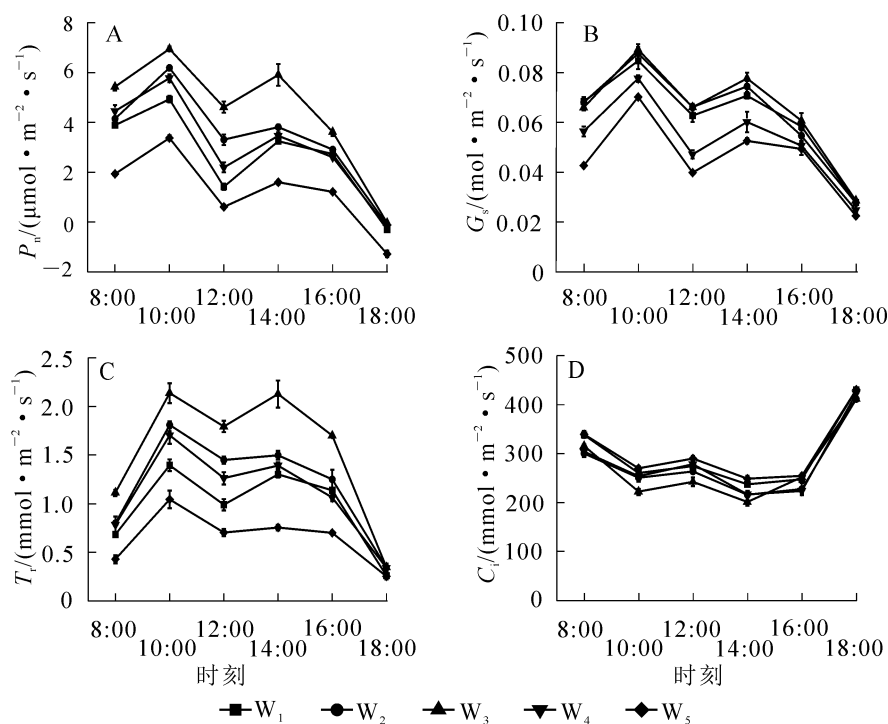


图 2 不同土壤水分对白枪杆光合特征参数的影响

Figure 2 Effect of different soil moisture content on photosynthetic characteristic parameters of *Fraxinus malacophylla*

2.2.2 土壤水分对白枪杆水分利用效率(E_{wu})的影响 水分利用效率是评价植物对水分利用能力的指标。在生态学中水分利用效率主要有 3 种尺度水平: 叶片水平、植株水平、生态系统水平^[11]。本研究主要探讨叶片水平的水分利用效率, 即叶片消耗单位水量所产出的同化量: $E_{wu} = P_n / T_r$ 。研究发现: 不同土壤水分处理白枪杆 E_{wu} 日变化规律均呈先降后增再降的趋势(图 3)。8:00–10:00, 随着 G_s 增大, T_r 迅速上升, E_{wu} 逐渐下降; 10:00–12:00, 白枪杆进入“光合午休”, P_n 下降导致 E_{wu} 降低; 12:00–16:00, 白枪杆通过调节气孔的张开程度控制耗水量和同化量, E_{wu} 有所回升; 16:00 后 P_n 与 T_r 均下降, 但 P_n 下降速率更快, 因此 E_{wu} 呈下降趋势。 W_1 , W_2 , W_3 和 W_4 处理 E_{wu} 日均值分别为 2.40, 2.58, 2.58, 2.53 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 处理间差异不显著($P > 0.05$), W_5 处理 E_{wu} 日均值为 1.23 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 显著低于其他处理($P < 0.05$)。

2.3 不同土壤水分下白枪杆净光合速率 (P_n)与气孔导度 (G_s)的关系

对白枪杆光合特征参数进行相关性分析(表 2)结果表明: 各参数间均存在极显著相关关系($P < 0.01$), 其中 P_n 与 G_s 为正相关, 相关性最高; C_i 与其他参数为负相关; T_r 与 P_n 及 G_s 呈正相关关系; E_{wu} 与 P_n , G_s 和 T_r 亦均呈正相

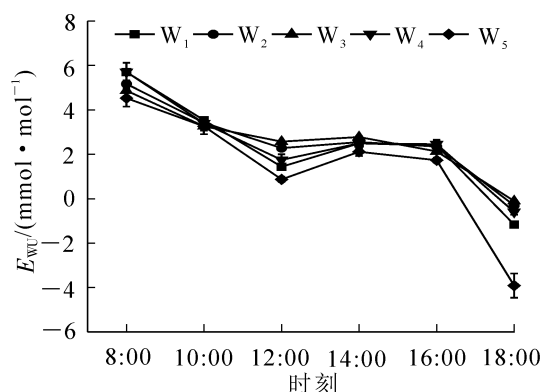


图 3 不同土壤水分对白枪杆水分利用效率的影响

Figure 3 Effect of different soil moisture content on water use efficiency of *Fraxinus malacophylla*

关关系。

本研究着重对相关性的最高的 P_n 与 G_s 进行分析, 绘制不同土壤水分处理白枪杆 P_n 与 G_s 关系图(图 4)并进行线性拟合。由图 4 可知, W_3 和 W_4 处理回归直线基本重合, 位于所有处理最上方, 且 2 个处理拟合优度均极高, 因此认为土壤水分从 W_3 降至 W_4 时, 白枪杆的光合能力并没有降低, 只是由于气孔导度的下降导致净光合速率下降; W_1 , W_2 和 W_5 处理回归直线位于 W_3 和 W_4 的下方, 说明相同的气孔导度下, 这 3 个处理的白枪杆净光合速率达不到 W_3 和 W_4 处理水平, 即水分处理导致了植物光合能力的受损。线性拟合结果表明: W_3 和 W_4 处理拟合优度均高于 0.95, 回归系数分别为 117.27 和 111.83, 与此相比, W_1 , W_2 和 W_5 处理拟合优度和回归系数均有不同程度的减小, 同样说明在这 3 个水分处理下白枪杆 P_n 与 G_s 的相关关系受到其他因子的影响, 导致植物光合能力受损。

3 讨论与结论

植物的光合特性主要反映了植物利用光能合成有机物的能力, 对环境变化十分敏感^[12-13], 植物光合同化物会优先分配到最能缓解环境胁迫的部位, 在水分受限时生物量优先分配到根系^[14]。赵长明等^[15]对祁连圆柏 *Sabina przewalskii* 和青海云杉 *Picea crassifolia* 的研究表明: 在不同土壤含水量条件下, 2 种植物根冠比为 0.55~0.70, 耐旱性较强的祁连圆柏的根冠比随干旱加剧逐渐升高, 而青海云杉幼苗根冠比随干旱加剧逐渐降低。牛素贞等^[16]对贵州喀斯特地区野生茶树幼苗的抗旱性进行了研究, 4 种茶树根冠比为 0.45~0.68, 随土壤水分降低, 茶树根冠比呈先增后减或维持不变的趋势。白枪杆根冠比随土壤含水量的降低不断增大, 在土壤含水量为 22% 时, 根冠比高达 1.09, 表现出较强的抗旱能力。

在干旱缺水地区, 无法高效吸收利用水分的植物很难存活。白灵娜等^[17]对青海 4 种抗旱树种的水分利用效率进行了观测, 红砂 *Reaumuria songarica*, 洛基山刺柏 *Juniperus scopulorum* 和沙地柏 *Sabina vulgaris* 的水分利用效率在土壤含水量为 23% 时达最大值, 水分利用效率依次为 2.99, 1.97, 1.48 mmol·mol⁻¹; 沙枣 *Elaeagnus angustifolia* 的水分利用效率在土壤含水量为 12% 时达最大值, 水分利用效率为 3.56 mmol·mol⁻¹, 测量时间为 8:30-10:30。上午 10:00, 白枪杆在土壤含水量为 22% 时水分利用效率为 3.40 mmol·mol⁻¹, 在土壤含水量为 16% 时水分利用效率为 3.26 mmol·mol⁻¹, 仅低于沙枣的最大土壤水分利用效率。在相同土壤水分条件下, 白枪杆水分利用效率高于西南喀斯特地区其他抗旱树种^[18-19], 构树 *Broussonetia papyrifera* 作为喀斯特地区植被恢复的主要先锋树种之一, 具有较高的水分利用效率, 但随着土壤含水量的降低, 构树水分利用效率迅速降低^[19], 而白枪杆除土壤含水量 16% 处理以外, 在不同土壤水分条件下均保持着较高的水分利用效率, 能极大适应西南喀斯特地区干旱缺水的环境。

净光合速率与气孔导度间有显著正相关关系^[20]。通过分析两者之间的关系可探讨植物的光合能力。刘金玉等^[21]对热带喀斯特地区 2 种榕树 *Ficus orthoneura* 最大净光合速率与气孔导度的关系进行了研究, 结果表明: 土壤含水量降低后榕树光合能力有显著下降, 表现为相同气孔导度下, 单位叶面积最大光合速率下降约 15%, 单位干质量最大光合速率下降近 50%。本研究表明: 土壤含水量从 28% 降至 22% 时,

表 2 白枪杆光合特征参数间相关关系

Table 2 Correlation between photosynthetic characteristic parameters of *Fraxinus malacophylla*

指标	P_n	G_s	C_i	T_r	E_{wu}
P_n	1	0.921**	-0.686**	0.839**	0.758**
G_s		1	-0.759**	0.830**	0.689**
C_i			1	-0.809**	-0.529**
T_r				1	0.411**
E_{wu}					1

说明: * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$

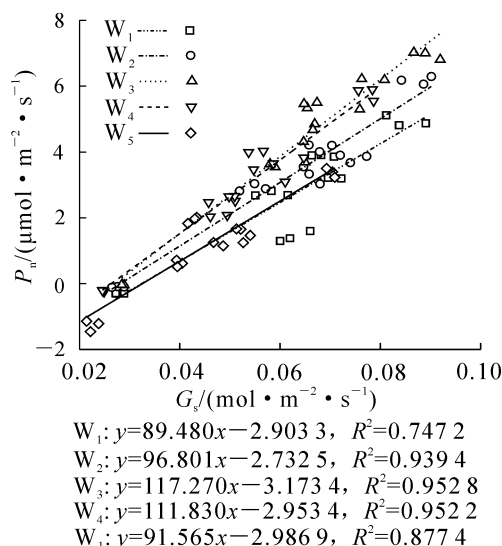


图 4 不同土壤水分处理白枪杆净光合速率与气孔导度关系图

Figure 4 Relationship between net photosynthetic rate and stomatal conductance of *Fraxinus malacophylla* under different soil moisture conditions

白枪杆净光合速率与气孔导度的拟合直线接近重合, 即土壤含水量在一定区间内降低时, 白枪杆仍能保持较强的光合能力, 对一定程度的干旱有较强的适应能力。

西南喀斯特地区土壤水分不足导致该地区植被恢复困难, 白枪杆作为西南喀斯特地区的乡土物种之一, 被广泛应用于当地的植被恢复工程中。本研究通过对白枪杆生长特性及光合特性的分析, 发现白枪杆具有根系发达、水分利用效率高、光合能力强等特点, 能较好适应西南喀斯特地区土壤水分时空分布不均的现状, 适合作为该地区植被恢复工程的首选物种。本研究找到了白枪杆最适生长的土壤水分条件, 对西南喀斯特地区育苗及森林抚育有一定的现实指导意义。

4 参考文献

- [1] 严再蓉, 黄有林. 西南部喀斯特地区旱灾-涝灾规律与抗灾对策探讨[J]. 生态经济(学术版), 2011(1): 393 – 395.
YAN Zairong, HUANG Youlin. Southwest karst areas drought-waterlog and fight natural calamities laws and explore countermeasures [J]. *Ecol Econ*, 2011(1): 393 – 395.
- [2] 张信宝, 王世杰, 曹建华, 等. 西南喀斯特山地水土流失特点及有关石漠化的几个科学问题[J]. 中国岩溶, 2010, 29(3): 274 – 279.
ZHANG Xinbao, WANG Shijie, CAO Jianhua, *et al.* Characteristics of water loss and soil erosion and some scientific problems on karst rocky desertification in Southwest China karst area [J]. *Carsol Sin*, 2010, 29(3): 274 – 279.
- [3] 张继光, 陈洪松, 苏以荣, 等. 湿润和干旱条件下喀斯特地区洼地表层土壤水分的空间变异性[J]. 应用生态学报, 2006, 17(12): 2277 – 2282.
ZHANG Jiguang, CHEN Hongsong, SU Yirong, *et al.* Spatial variability of surface soil moisture content in depression area of karst region under moist and arid conditions [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, 17(12): 2277 – 2282.
- [4] 张伟, 陈洪松, 王克林, 等. 喀斯特地区典型峰丛洼地旱季表层土壤水分空间变异性初探[J]. 土壤学报, 2006, 43(4): 554 – 562.
ZHANG Wei, CHEN Hongsong, WANG Kelin, *et al.* Spatial variability of surface soil water in typical depressions between hills in karst region in dry season [J]. *Acta Pedol Sin*, 2006, 43(4): 554 – 562.
- [5] 黄春良, 陈强. 半干旱暖热石漠化地区白枪杆造林技术[J]. 林业科技通讯, 2014(12): 20 – 22.
HUNAG Chunliang, CHEN Qiang. Afforestation technology of *Fraxinus malacophylla* in semi-arid subtropical rocky desertification area [J]. *For Sci Technol*, 2014(12): 20 – 22.
- [6] 谭兴起, 郭良君, 郑巍, 等. 白枪杆的化学成分研究 (I) [J]. 中国药房, 2013, 24(43): 4081 – 4083.
TAN Xingqi, GUO Liangjun, ZHENG Wei, *et al.* Study on chemical components of *Fraxinus malacophylla* (I) [J]. *China Pharm*, 2013, 24(43): 4081 – 4083.
- [7] 郭良君, 谭兴起, 郑巍. 白枪杆化学成分的研究 [II] [J]. 中南药学, 2012, 10(9): 661 – 663.
GUO Liangjun, TAN Xingqi, ZHENG Wei. Chemical constituents of *Fraxinus malacophylla* Hemsl. [II] [J]. *Cent South Pharm*, 2012, 10(9): 661 – 663.
- [8] 何祯, 徐云鹏, 张晓敏, 等. 不同浓度赤霉素对白枪杆种子萌发的影响[J]. 山东林业科技, 2012, 42(2): 20 – 23.
HE Zhen, XU Yunpeng, ZHANG Xiaomin, *et al.* Effect of different concentration of GA on the *Fraxinus malacophylla* seed germination [J]. *Shandong For Sci Technol*, 2012, 42(2): 20 – 23.
- [9] 夏泽源, 何祯, 徐云鹏, 等. 氮磷钾配比施肥和激素处理对白枪杆生长的影响[J]. 林业调查规划, 2016, 41(3): 82 – 86.
XIA Zeyuan, HE Zhen, XU Yunpeng, *et al.* Effect of N/K/P fertilization and hormone treatment on the growth of *Fraxinus malacophylla* Hemsl. [J]. *For Invent Plan*, 2016, 41(3): 82 – 86.
- [10] 黄昌勇, 徐建明. 土壤学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2010: 61 – 62.
- [11] 罗亚勇, 赵学勇, 黄迎新, 等. 植物水分利用效率及其测定方法研究进展[J]. 中国沙漠, 2009, 29(4): 648 – 655.
LUO Yayong, ZHAO Xueyong, HUANG Yingxin, *et al.* Research progress on plant water use efficiency and its measuring methods [J]. *J Desert Res*, 2009, 29(4): 648 – 655.
- [12] 宁虎森, 罗青红, 吉小敏, 等. 3 种沙地植物光合碳同化对环境因子的生理响应[J]. 林业科学, 2014, 50(9): 173 – 179.
NING Husen, LUO Qinghong, JI Xiaomin, *et al.* Physiological responses of the photosynthetic carbon assimilation to

- environmental factors in three sandy plants [J]. *Sci Silv Sin*, 2014, **50**(9): 173 – 179.
- [13] 郭自春, 曾凡江, 刘波, 等. 疏叶骆驼刺和多枝怪柳不同时期光合特性日变化及其与环境因子的关系[J]. 西北植物学报, 2015, **35**(1): 189 – 198.
- GUO Zichun, ZENG Fanjiang, LIU Bo, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Alhagi sparsifolia* and *Tamarix ramosissima* and the relevant environment factors in different periods [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2015, **35**(1): 189 – 198.
- [14] POORTER H, NAGEL O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review [J]. *Aust J Plant Physiol*, 2000, **27**(6): 595 – 607.
- [15] 赵长明, 高贤良, 马仁义, 等. 祁连圆柏和青海云杉幼苗生理生态特征对土壤干旱胁迫的响应[J]. 冰川冻土, 2012, **34**(1): 147 – 154.
- ZHAO Changming, GAO Xianliang, MA Renyi, *et al.* Responses of *Sabina przewalskii* and *Picea crassifolia* seedlings to different draught stress of soil in ecophysiological characteristics [J]. *J Glaciol Geocryol*, 2012, **34**(1): 147 – 154.
- [16] 牛素贞, 宋勤飞, 樊卫国, 等. 干旱胁迫对喀斯特地区野生茶树幼苗生理特性及根系生长的影响[J]. 生态学报, 2017, **37**(21): 7333 – 7341.
- NIU Suzhen, SONG Qinfei, FAN Weiguo, *et al.* Effects of drought stress on leaf physiological characteristics and root growth of the clone seedlings of wild tea plants [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37**(21): 7333 – 7341.
- [17] 白灵娜, 王占林, 贺康宁, 等. 青海4种抗旱树种水分利用效率对水分和光照的响应[J]. 中国农学通报, 2016, **32**(16): 12 – 17.
- BAI Lingna, WANG Zhanlin, HE Kangning, *et al.* Responses of water use efficiency of 4 drought resistant tree species to water and light in Qinghai [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2016, **32**(16): 12 – 17.
- [18] 赵湘江, 王妍, 田昆. 清香木叶片光合荧光特性对土壤水分胁迫的响应[J]. 干旱区资源与环境, 2015, **29**(1): 83 – 88.
- ZHAO Xiangjiang, WANG Yan, TIAN Kun. Response of photosynthetic fluorescence characteristics to the soil drought stress of *Pistacia weinmannifolia* leaf [J]. *J Arid Land Resour Environ*, 2015, **29**(1): 83 – 88.
- [19] 魏媛, 喻理飞. 西南喀斯特地区构树苗木对土壤干旱胁迫的生理响应[J]. 水土保持研究, 2010, **17**(2): 164 – 167.
- WEI Yuan, YU Lifei. Physiological responses of *Broussonetia papyrifera* seedlings to soil drought stress in southwest karst region [J]. *Res Soil Water Conserv*, 2010, **17**(2): 164 – 167.
- [20] COLLATZ G J, BALL J T, GRIVET C, *et al.* Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis, and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer [J]. *Agric For Meteorol*, 1991, **54**(2/4): 107 – 136.
- [21] 刘金玉, 付培立, 王玉杰, 等. 热带喀斯特森林常绿和落叶榕树的水力特征和水分关系与抗旱策略[J]. 植物科学学报, 2012, **30**(5): 484 – 493.
- LIU Jinyu, FU Peili, WANG Yujie, *et al.* Different drought-adaptation strategies as characterized by hydraulic and water-relation traits of evergreen and deciduous figs in a tropical karst forest [J]. *Plant Sci J*, 2012, **30**(5): 484 – 493.