

干旱胁迫下巨尾桉的形态可塑性和生理响应特征

邓 云^{1,2}, 王 冰^{2,3}, 苏文华^{2*}, 张光飞², 邓晓保¹

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 2 云南大学 生态学 与地植物学研究所, 昆明 650091; 3 普洱市环境保护局环境检查支队, 云南普洱 665000)

摘 要: 以 1 月龄巨尾桉组培苗为材料, 通过模拟雨季和旱季的土壤水分条件试验探讨干旱胁迫下巨尾桉幼苗形态的可塑性及生理响应特征。结果表明: 与高水 和中水处理相比, 低水 处理(13% 左右土壤体积分水含量, 模拟旱季土壤水分) 导致巨尾桉幼苗生物量减少, 叶片形态发生明显变化, 总叶面积、叶片数、平均叶面积和比叶面积减少, 而且叶片可溶性糖含量增加; 但水分胁迫下巨尾桉生物量分配模式不变, 叶片脯氨酸含量变化也不明显, 叶片最大光化学量子效率(F_v/F_m) 仍维持在正常水平。研究发现, 干旱并未对巨尾桉光合能力和水分吸收策略造成过多影响, 巨尾桉能通过限制生长、减少水分消耗来应对干旱胁迫, 保证植株安全度过干旱同时又不会过度消耗当地环境水分, 以利于维持当地旱季的水分平衡。

关键词: 巨尾桉; 表型可塑性; 水分胁迫; 生理响应

中图分类号: Q945. 79 文献标识码: A

Phenotypic Plasticity and Physiological Responses of *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* Seedling under Drought Stress

DENG Yun^{1,2}, WANG Bing^{2,3}, SU Wenhua^{2*}, ZHANG Guang-fei², DENG Xiao-bao¹

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; 2 Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University, Kunming 650091, China; 3 Environmental Inspection Detachment, Puer Environmental Protection Bureau, Puer, Yunnan 665000, China)

Abstract: The effect of simulated soil moisture gradient on phenotypic plasticity and physiological responses of *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* seedlings was studied in this paper. One month-old seedlings were grown under high/medium/low soil moisture condition (high/medium/low water treatment, HW/MW/LW) in greenhouse. Compared with HW and MW, under LW (about 13% volumetric soil water content) treatment, the biomass, total leaf area, average leaf area, leaf number and specific leaf area were significantly lower, while the content of foliar soluble sugar was obviously increased. The change of biomass allocation and free proline content were not obvious, optional/maximal photochemical efficiency of PS II still maintained a normal level. The results indicated that drought had less effect on the photosynthesis and water absorption of *E. grandis* × *E. urophylla* seedlings. *E. grandis* × *E. urophylla* adapt drought stress by limited growth and decreased water consume. This strategy might allow *E. grandis* × *E. urophylla* seedlings to survive through the dry season, which is advantageous to maintain the water balance in the local area.

Key words: *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*; phenotypic plasticity; water stress; physiological responses

①收稿日期: 2009 08 21; 修改稿收到日期: 2010 03 23

基金项目: 云南省政府科技专项项目资助

作者简介: 邓 云(1983–), 男(汉族), 硕士, 研究实习员, 主要从事植物生理生态学及生态水文学方面研究。E-mail: dy@xtbg.org.cn

* 通讯作者: 苏文华, 教授, 硕士生导师, 主要从事植物生理生态学及人类生态学方面研究。E-mail: whsu@ynu.edu.cn

水分是影响植物生长的重要因子,尤其在中国西南和华南地区,由于受季风影响强烈,虽然降水充沛,但由于旱雨两季分明,每年 11 月至次年 5 月漫长的旱季成为本区生态环境最为脆弱的时期。近年来中国人工林发展迅速,就面积而言已居世界首位^[1],但由于人工林物种较为单一,不恰当的树种选择很有可能极大地增加当地环境负担。因此,在人工林抚育时判明所选树种对当地环境脆弱期的适应策略,对当地经济与环境的可持续发展显得尤为重要。

作为优良的速生树种之一,巨尾桉由于其速生丰产特性以及伴随而来的巨大经济效应,在中国许多地方都有大面积种植^[2]。但由于系外来引种树种,目前对它是否能够长期适应引种地环境仍存在较大争议,而对水分的过渡利用又是其争论的焦点之一^[3,4]。在中国人工林种植面积日益扩大的今天,巨尾桉或类似的桉树林发展是否能与当地生态环境协调共存问题备受人们关注。

表型可塑性是植物适应异质环境的策略之一,尤其对人工林而言,恰当的表型特征能够在遗传多样性有限的前提下拓宽物种的生态幅和耐受力^[5,6],是人工林中特定品系适应环境的主要手段。本研究通过对不同水分处理下巨尾桉形态及生理指标的比较,希望了解巨尾桉在典型土壤水分供给条件下的生物量积累与分配模式,对巨尾桉生长与水分需求间相互关系进行深入探讨,为评价巨尾桉的水分消耗对区域水分平衡的影响和桉树人工林发展的科学决策提供基础材料。

1 材料和方法

1.1 材料培养与处理

于 2007 年 8 月 7 日~10 月 30 日在昆明云南大学生态学与地植物学研究所温室内对巨尾桉(JG-3 品系)进行了人工水分控制条件下的对比试验。实验所用幼苗自云南省西南部的澜沧带回,均为移栽 1 月左右组培苗。将巨尾桉幼苗分 3 组栽种于 250 mm × 250 mm 塑料盆中,培养基质为本地红壤,每个处理至少 5 次重复。每盆供水量参考澜沧各季节野外土壤含水量及温室具体状况而定:低水处理(Low water treatment, LW)约 200 mL,中水处理(Medium water treatment, MW)约 400 mL,高水处理(High water treatment, HW)约 800 mL。具体浇水量因季节和温度、湿度环境不同而有一定差异,每 3 d 浇水 1 次(实际控水效果见图 1)。实验结束前 1 d 测定各处理下植株叶片

PS II 最大光化学量子产量,生物量和渗透调节物质含量在实验结束时测量。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 土壤含水量 每次浇水前使用美国产 HH2 土壤水分速测仪进行土壤含水量测定,结果以体积水分含量(VWC)表示。

1.2.2 生物量参数 人工计数全株所有完全展开的成熟叶片数量,用 Li3000 型叶面积仪(LiCor Inc. USA)测叶面积。每处理 5~7 次重复。将植株按根、茎、叶三部分进行分离,在 60 °C~70 °C 烘 48 h,0.01% 电子天平称重并按下式计算各参数:

根生物量比(RMR) = 根重/植株总重

叶生物量比(LMR) = 叶重/植株总重

支持结构生物量比(SBR) = 茎生物量/植株总重

叶面积比(LAR) = 总叶面积/植株总重

根冠比(R/C) = 根生物量/地上部分生物量

比叶面积(SLA) = 总叶面积/总叶重

平均叶面积(MLA) = 总叶面积/叶片数

1.2.3 PS II 最大光化学量子产量 使用 PAM-2100(Walz, Germany) 便携式荧光仪对实验室内培养的植物幼苗进行植物 PS II 最大光量子产量测定。取植株第 3~4 层完全展开的成熟叶片进行测量,于 10 月 30 日早 7:00 左右(北京时,地方时约 5:50 左右,无自然光照)测定最大光化学效率 F_v/F_m , $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ^[7],每处理取 10 次重复。测量期间环境温度约 15 °C~16 °C。

1.2.4 可溶性糖和脯氨酸含量 取植株由上至下第 3~4 层成熟叶片,分别使用醌酮显色法和茚三酮显色法^[8]对叶片可溶性糖和游离脯氨酸含量进行测定,每处理重复 5 次。

1.3 数据分析

文中所有数据与平均值的偏离程度均用标准差(Standard deviation, SD)表示。平均值和标准差用 SPSS 13.0 软件进行计算。用单因素方差分析(One-way ANOVA)结合 LSD 差异性检验对组间差异显著性进行判断。用 Excel 2003 完成作图。所有统计学计算均取 95% 置信区间。

2 结果与分析

2.1 不同处理的土壤水分含量状况

图 1 显示,各水分处理的土壤体积含水量间存在显著差异($P < 0.05$)。其中,高水处理(29.6%)和低水处理(13.5%)含水量分别接近野外雨季(25.4%~31.6%)和旱季(13.6%~19.3%)的对应

水平(雨季、旱季土壤含水量分别为2006年10月和2007年4月野外实测结果,原始数据未列出)。室内实验设计与野外不同季节水分状态接近,实验中的水分梯度能够代表野外土壤含水量的一般状况。

2.2 水分处理对巨尾桉生物量分配比例的影响

从表1可知,随水分供应量的减少,巨尾桉幼苗

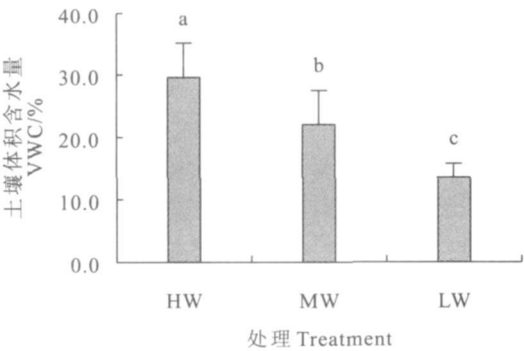


图1 不同水分处理下土壤体积含水量
LW. 低水处理; MW. 中水处理; HW. 高水处理; 不同小写字母表示处理间在0.05水平差异显著。误差线表示平均数的标准差。下同

Fig. 1 Volumetric water content (VWC) of soil under different water supplies(n= 15)
LW. Low water treatment; MW. Medium water treatment; HW. High water treatment; Different normal letters indicate significant differences among treatments at 0.05 level; Bars indicated the standard deviation of the means; The same as below

根冠比、叶生物量比、根生物量比、支持结构生物量比、叶生物量比均无明显变化,各参数在不同处理间均无显著差异($P>0.05$);但从器官生物量绝对值上来看,随着水分供应量降低,根、茎、叶的干重均明显逐渐降低,且高水处理与低水处理间均存在显著差异($P<0.05$),而中水处理和高、低水分处理组的差异均不显著。可见,水分供应量对巨尾桉幼苗的根茎叶的干物质积累有显著影响,但没有改变植物内部物质分配情况。

2.3 水分处理对巨尾桉叶片形态的影响

表2显示,随水分供应的减少,巨尾桉幼苗总叶面积、叶片数量、平均叶面积、比叶面积均匀出现显著下降的趋势。其中,中水处理下巨尾桉总叶面积、叶片数、平均叶面积相对高水处理有一定程度降低(分别为高水处理的74.34%、81.26%、94.52%),叶面积比和比叶面积略有增加(分别为高水处理的107.18%和103.91%),但此时各参数相对高水处理均无显著差异($P>0.05$);而低水处理下巨尾桉幼苗总叶面积、叶片数、平均叶面积、比叶面积5个指标分别降至高水处理的37.47%、48.30%、80.94、78.20%和77.38%,且均达到显著水平($P<0.05$)。可见,水分供应状况导致巨尾桉采取不同的叶形态适应策略。

表1 不同供水处理下巨尾桉幼苗器官生物量和相关比值变化

指标 Characteristic	高水处理 HW	中水处理 MW	低水处理 LW
叶片干重 Leaf dry weight/g	10.308±3.999a	7.493±2.273ab	5.058±1.083b
茎干重 Stem dry weight/g	10.946±5.063a	7.724±2.547ab	5.287±1.498b
根干重 Root dry weight/g	5.635±3.475a	3.485±1.117ab	2.336±0.352b
叶生物量比 Leaf mass ratio	0.398±0.066a	0.404±0.051a	0.401±0.057a
支持结构生物量比 Support biomass ratio	0.405±0.041a	0.408±0.032a	0.413±0.061a
根生物量比 Root mass ratio	0.197±0.066a	0.189±0.037a	0.186±0.014a
根冠比 Root mass/ Crown mass	0.253±0.105a	0.235±0.059a	0.229±0.021a

注:数据为平均值±标准差;同行不同小写字母表示处理间在0.05水平差异显著;下同。
Note: The figures are means ±SD; The different normal letters in the same row indicate significant differences among treatments at 0.05 level; The same as below.

表2 不同供水处理下巨尾桉幼苗叶片性状变化

指标 Characteristic	高水处理 HW	中水处理 MW	低水处理 LW
总叶面积 Total leaf area/cm²	2391.383±991.868a	1777.697±504.208ab	896.102±166.530b
叶片数 Leaf number	130.857±42.010a	106.333±32.580ab	63.200±14.906b
平均叶面积 Mean leaf area/cm²	17.850±1.969a	16.872±1.860ab	14.447±2.407b
叶面积比 Leaf area ratio	90.994±12.467a	97.523±19.282a	71.158±7.487b
比叶面积 Specific leaf area/(cm²/g)	230.708±25.881a	239.722±21.861a	178.514±15.710b

2.4 水分处理对巨尾桉叶片 PSⅡ 最大光化学量子效率的影响

图 2 显示,低水处理下巨尾桉幼苗叶片 F_0 虽表现为一定量的增加,但变化并不显著($P>0.05$),暗示此时叶绿素含量随水分胁迫增强而出现太大变化,甚至还略有增加;但由于此时 F_m 随水分供应的减少而表现出降低趋势,与 F_0 变化相反,导致 PSⅡ 最大光化学量子效率 F_v/F_m 随水分胁迫加强而逐渐降低。其中低水处理的 F_v/F_m 与高水处理有显著差异($P<0.05$),低水胁迫导致植物 PSⅡ 最大光化学量子效率下降。不过由于此时 F_v/F_m 仍高于一般标准 0.8,因此可认为植物 PSⅡ 运行效率虽受

水胁迫影响而降低,但还未受到不可逆损伤^[7,9],基本光合生产能够保证。

2.5 水分处理对巨尾桉叶片渗透调节物质含量的影响

由图 3 可见,低水处理下巨尾桉叶片可溶性糖含量显著高于中水和高水处理($P<0.05$),分别为中水和高水处理含量的 188.36% 和 163.55%,即 15% 左右土壤体积含水量下巨尾桉已开始积累可溶性糖;而脯氨酸含量测定结果表明,虽然低水处理能诱导巨尾桉叶片产生更多脯氨酸,但这种差异在各处理间并不显著($P>0.05$),试验中的水分胁迫程度还不足以引起巨尾桉体内脯氨酸的大量积累。

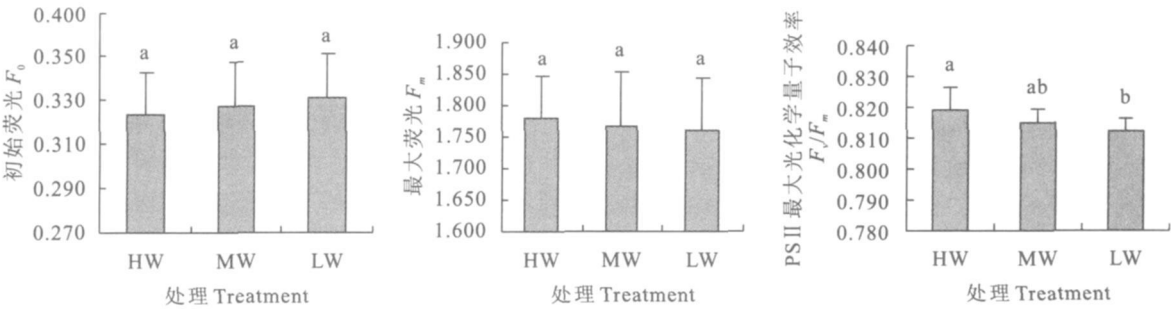


图 2 不同水分处理下巨尾桉叶片 PSⅡ 最大光化学量子效率
Fig. 2 Optional/maximal photochemical efficiency of PSⅡ in the dark (F_v/F_m) of *E. grandis*×*E. urophylla* under different water supplies($n=10$)

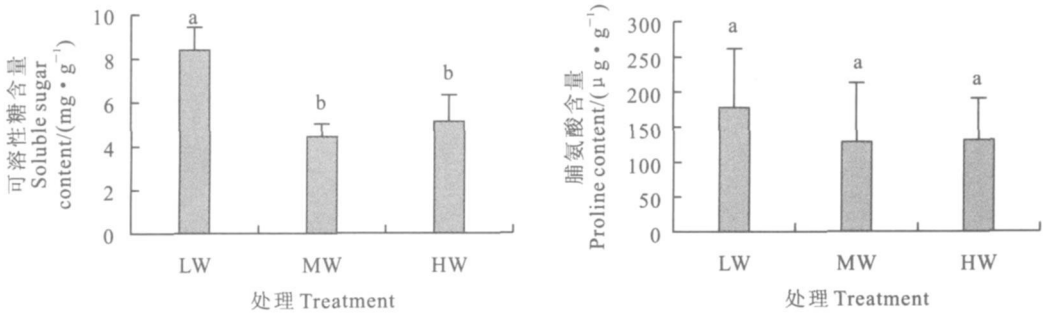


图 3 不同水分处理的可溶性糖含量和游离脯氨酸含量
Fig. 3 Foliar soluble sugar and free proline contents of *E. grandis*×*E. urophylla* under different water supplies($n=5$)

3 讨论

3.1 巨尾桉对水分胁迫的形态适应

水分胁迫下植物通常的适应对策之一是将更多的同化物分配于根,以增强对水分的吸收^[10,11],这在生物量分配上直接的表现就是叶比重的减少和根比重的增加^[12-15]。但在本实验中,巨尾桉根冠比及各部分生物量分配比例并未随胁迫的增强而发生显

著性变化,这一方面可能由于水分胁迫对植物物质分配差异贡献一般较养分或光照胁迫更小^[16],而实验胁迫强度尚未严重到诱导巨尾桉各部分形态特征的全面响应;另一方面也暗示在实验模拟的类似干旱强度下,巨尾桉并不会增加对根系部分的投入,消耗更多水分。

叶片形态相对内部生理机制而言具有更强的可塑性^[17,18]。试验发现干旱能够降低巨尾桉叶片数

量、总叶面积和平均叶面积, 这与 Ngugi 等^[19] 报道的 *E. cloeziana* 和 *E. argophloia* 幼苗对干旱的反应一致。这是由于干旱下的叶片数量与面积的降低能够减少植物的蒸腾面积, 减少水分丧失, 而小叶还有利于空气对流和保持叶温稳定^[20]; 而在叶片保水能力提高的同时, 光合面积的减少也减少了碳水化合物的获取, 直接导致了水分胁迫下各部分生物量的降低。

SLA 是反映植物适应策略的常用指标^[21]。试验中巨尾桉的比叶面积 (SLA) 和叶面积比 (LAR) 因干旱而出现降低, 此结果类似于前人对 *E. globulus*、*E. nitens*^[22]、*E. microtheca*^[13]、*E. camaldulensis*^[23]、*E. cloeziana* 和 *E. argophloia*^[19] 等同属其他品种的研究。水分充足时巨尾桉保持较大 SLA 有利于降低叶片建成成本, 提高碳的利用效率^[24]; 而干旱来临时 SLA 的减少则是单位面积叶片物质量增加的结果。本实验同时发现巨尾桉叶片可溶性糖含量随水分减少而增加, 说明此时叶肉细胞内储存物质增加, 细胞壁加厚^[25], 植物对叶片输导和结构组织投入比例增加^[26], 这有助于提高干旱情况下植物叶片的水分利用效率^[27]。

3.2 巨尾桉对水分胁迫的生理适应

植物光系统 II 对水分胁迫非常敏感^[28], 而凌晨的 F_v/F_m 可以作为是否发生长期光抑制的指标^[9]。本实验中随水分供应的减少, 巨尾桉凌晨 F_v/F_m 有所降低, 但仍然高于 0.8 的正常值^[7]。这说明实验中的水分胁迫并未对 PS II 反应中心活性造成严重的不可逆损伤^[29, 30], 植物能够稳定适应此时的干旱环境。

随水分胁迫的加剧, 巨尾桉叶片内可溶性糖含量成倍增加, 这是植物为应对环境水胁迫而做出的渗透调节反应^[31]。增加的渗透调节物质能够降低

气孔保卫细胞渗透势, 促使其关闭, 在不改变叶肉细胞光合能力前提下减少干旱下的水分丧失^[32], 而在此过程中, 可溶性糖往往较其他渗透调节物质具有更大贡献^[33, 34]。同时, 此时巨尾桉叶片脯氨酸含量未见显著变化, 则可能是由于此时干旱胁迫程度仍未足以引起其相应生理反应所致, 类似情况还见于对木荷^[35]、云杉^[36] 以及其他桉树品种^[37] 的研究之中。由于脯氨酸的积累在标志植物适应同时也可能是细胞结构和功能受到损伤的结果^[38], 因此仅通过可溶性糖含量的局部变化即完成对试验中水分梯度的适应, 也是巨尾桉对干旱稳定适应的表现之一。

3.3 巨尾桉对干旱的适应策略

Clavel 等^[39, 40] 认为植物干旱适应策略可分为两类: 一是散失大量的水分以保持稳定的光合速率, 耗用更多能量以完成正常情况下的相同代谢; 二是降低光合速率和蒸发散, 牺牲一部分机能 (如碳固定) 以减少水分损失, 维持存活^[41]。本试验中, 模拟的旱季干旱条件下的巨尾桉并未增加根系部分的投入比例, 且渗透调节物质积累有限, 植物对水分的主动吸收能力增加有限; 另一方面, 干旱导致了巨尾桉单叶面积、总叶面积、比叶重的减小, 这表明此时巨尾桉虽然对水分的吸收环节未有过多增强, 但已开始增加在控制蒸腾方面的物质投入。由于此时干旱并未导致植物 PS II 最大光化学量子效率明显降低, 巨尾桉光合系统未受到严重的不可逆损伤, 因此可以得出判断, 巨尾桉能够适应本地旱季的长期干旱, 其适应策略主要通过减少水分丧失而非增加水分吸收的方式, 属于 Clavel 等的第二种策略; 此结果也正支持 Lane 等对中国华南地区桉树林的研究结论^[42], 本地旱季干旱不会导致巨尾桉对环境水分的过度消耗。

参考文献:

- [1] PAMELA J. The role of trees for sustainable management and less favored lands: the cue of *Eucalyptus* in Ethiopia[J]. *Forest Policy and Economics*, 2003, 5: 83–95.
- [2] 祁述雄. 中国桉树[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002.
- [3] WANG ZH H (王震洪), DUAN CH Q (段昌群), QI L CH (起联春) ZHANG SH B (张世彪), XU Y H (徐以宏). A preliminary investigation of ecological issues arising in the man made forest of *Eucalyptus* in China[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 1998, 17 (6): 64–68 (in Chinese).
- [4] XIE ZH X (谢直兴) YAN D B (严代碧). The present situation and sustainable development of *Eucalyptus* plantations[J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), 2006, 27(1): 75–81 (in Chinese).

- [5] GENG Y P(耿宇鹏), ZHANG W J(张文驹), LI B(李 博), CHEN J K(陈家宽). Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants [J]. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 2004, **12**(4): 447– 455(in Chinese).
- [6] FENG Y L(冯玉龙), LIAO ZH Y(廖志勇), ZHANG R(张 茹), ZHENG Y L(郑玉龙), LI Y P(李杨萃), LEI Y B(类延宝). Adaptive evolution in response to environmental gradients and enemy release in invasive alien plant species[J]. *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 2009, **17**(4): 340– 352(in Chinese).
- [7] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence a practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, **51**(345): 659– 668.
- [8] 张志良, 瞿伟箐. 植物生理学试验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- [9] BJORKMAN O, DEMMIG B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77k among vascular plants of diverse origins[J]. *Planta*, 1987, 170: 489– 504.
- [10] PALLARDY S G, RHOADS J L. Morphological adaptations to drought in seedling of deciduous angiosperms[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, 23: 1 766– 1 774.
- [11] SINGH B, SINGH D. Biomass partitioning and gas exchange in *Dalbergia sissoo* seedlings under water stress[J]. *Photosynthetica*, 2003, 41: 407– 414.
- [12] DELUCIA E H, MAHERALI H, CAREY E V. Climate driven changes in biomass allocation in pines[J]. *Global Change Biology*, 2000, **6**(5): 587– 593.
- [13] LI C, WANG K. Differences in drought responses of three contrasting *Eucalyptus microtheca* F. Muell. populations[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, **179**(1– 3): 377– 385.
- [14] SUN ZH H(孙志虎), WANG Q CH(王庆成). Effects of soil moisture on gas exchange and biomass allocation of three broad leaved species seedlings[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2004, **10**(1): 7– 11(in Chinese).
- [15] DUAN B L(段宝利), YI CH Y(尹春英), LI CH Y(李春阳). Responses of conifers to drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2005, **11**(1): 115– 122(in Chinese).
- [16] 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]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27: 595– 607.
- [17] NIINEMETS Ü. Components of leaf dry mass per area thickness and density alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants[J]. *New Phytologist*, 1999, **144**(1): 35– 47.
- [18] MA CH C(马成仓), GAO Y B(高玉葆), GUO H Y(郭宏宇), WU J B(吴建波), WANG J L(王金龙). Morphological adaptation of four dominant *Caragana* species in the desert area of the Inner Mongolia Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, 26: 2 308– 2 312(in Chinese).
- [19] NGUGI M R, HUNT M A, DOLEY D, RYAN P, DART P. Dry matter production and allocation in *Eucalyptus cloeziana* and *Eucalyptus argophloia* seedlings in response to soil water deficits[J]. *New Forests*, 2003, **26**(2): 187– 200.
- [20] GIBSON A C. Photosynthetic organs of desert plants[J]. *Bio. Science*, 1998, **48**(11): 911– 920.
- [21] WILSON P J, THOMPSON K, HODGSON J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies [J]. *New Phytologist*, 1999, **143**(1): 155– 162.
- [22] BATTAGLIA M, CHERRY M L, BEADLE C L, HINGSTON A. Prediction of leaf area index in eucalypt plantations: effects of water stress and temperature[J]. *Tree Physiology*, 1998, 18: 521– 528.
- [23] GINDABA J, ROZANOV A, NEGASH L. Photosynthetic gas exchange, growth and biomass allocation of two *Eucalyptus* and three indigenous tree species of Ethiopia under moisture deficit[J]. *Forest Ecology and Management*, 2005, **205**(1– 3): 127– 138.
- [24] BARUCH Z, GOLDSTEIN G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii[J]. *Oecologia*, 1999, **121**(2): 183– 192.
- [25] YAMASHITA N, KOIKE N, ISHIDA A. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2002, **25**(10): 1 341– 1 356.
- [26] FENG Y L(冯玉龙), CAO K F(曹坤芳), FENG ZH L(冯志立), MA L(马 玲). Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2002, **22**(6): 901– 910(in Chinese).
- [27] QUERO J L, VILLARR, MARA N T, ZAMORA R. Interactions of drought and shade effects on seedlings of four *Quercus* species: phys-

- iological and structural leaf responses[J]. *New Phytologist*, 2006, **170**(4): 819– 834.
- [28] GLYNN C P, COLIN N. Identification of drought tolerant woody perennial using chlorophyll fluorescence[J]. *Journal of Arboriculture*, 2002, **28**(5): 215– 223.
- [29] ARAUS J L, HOGAN K P. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season[J]. *American Journal of Botany*, 1994, **81**(6): 726– 738.
- [30] LI W(李 伟), CAO K F(曹昆芳). Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in seedlings of *Terminthiapaniculata* grown under different light level[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2006, **26**(2): 266– 272(in Chinese).
- [31] 余叔文, 汤章城. 植物生理与分子生物学(第二版)[M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [32] CHAVES M M. Effects of water deficits on carbon assimilation[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1991, **42**(1): 1– 16.
- [33] WANG J(王 娟), LI D Q(李德全). The accumulation of plant osmoticum and activated oxygen metabolism under stress[J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 2001, **18**(4): 459– 465(in Chinese).
- [34] HU J J(胡景江), WEN J L(文建雷), WANG SH Q(王姝清). Effect of soil drought stress on osmotic adjustment ability of maple leaves [J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2004, **24**(10): 1 832– 1 836(in Chinese).
- [35] SONG A Q(宋爱琴), CHEN SH B(陈圣宾), LI ZH J(李振基), WANG X F(汪秀芳). Effects of water stress on the seedlings of two key species for ecological restoration: *Schima superba* and *Mallotuspaniculatus* [J]. *Journal of Xiamen University* (Nat. Sci. Edi.) (厦门大学学报·自然科学版), 2006, **45**(s1): 109– 113(in Chinese).
- [36] YANG Y(杨 燕), LIU Q(刘 庆), LIN B(林 波), WU Y(吴 彦), HE H(何 海). Effects of water supply on the growth and ecophysiology of seedlings of the dragon spruce *Picea asperata* Mast[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, **25**(9): 2 152– 2 158(in Chinese).
- [37] LI K(李 昆), ZENG J M(曾觉民), ZHAO H(赵 虹). Drought resistance in relation to tree proline in the major tree species in dry and hot river valley of Jinsha[J]. *Forest Research* (林业科学研究), 1999, **12**(1): 103– 107(in Chinese).
- [38] GAO W J(高武军), LI SH F(李书粉), CHANG SH H(常生辉), LI S P(李锁平). The endogenous protective substances and their functional mechanisms in plant resistance to abiotic stress[J]. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 2006, **42**(2): 337– 342(in Chinese).
- [39] CLAVEL D, DRAME N K, ROY-MACAULEY H, BRACONNIER S, LAFFRAY D. Analysis of early responses to drought associated with field drought adaptation in four Sahelian groundnut (*Arachishypogaea* L.) cultivars[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, **54**: 219– 230.
- [40] TANG H Q(唐汉勤), XU X F(徐小锋), SONG X(宋 霞). Drought impacts on terrestrial ecosystem productivity[J]. *Journal Plant Ecology* (植物生态学报), 2007, **31**(2): 231– 241(in Chinese).
- [41] LAW B E, GOLDSTEIN A H, ANTHONI P M, UNSWORTH M H, PANEK J A, BAUER M R, FRACHEBOUD J M, HULTMAN N. Carbon dioxide and water vapor exchange by young and old ponderosa pine ecosystems during a dry summer[J]. *Tree Physiology*, 2001, **21**(5): 299– 308.
- [42] LANE PNJ, MORRIS J, NINGN AN Z, GU ANYI Z, GUOYI Z, DAPING X. Water balance of tropical eucalypt plantations in southern China[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, **124**: 253– 267.