

# 施肥对干旱胁迫下幼龄期小粒咖啡光合特性及生长的影响<sup>\*</sup>

张珍贤<sup>1,2</sup> 王 华<sup>3</sup> 蔡传涛<sup>1\*\*</sup> 刘贵周<sup>1</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园 昆明 650223; 2. 中国科学院大学 北京 100049;  
3. 普洱绿洲科技有限公司 普洱 665000)

**摘 要** 为明确氮、磷肥对幼龄期小粒咖啡抗旱性的影响,采用盆栽试验,研究了干旱胁迫下 3 种施氮水平 [ $N_0$  (0 g·株<sup>-1</sup>),  $N_1$  (2.5 g·株<sup>-1</sup>),  $N_2$  (7.5 g·株<sup>-1</sup>)] 和 3 种施磷水平 [ $P_0$  (0 g·株<sup>-1</sup>),  $P_1$  (2.5 g·株<sup>-1</sup>),  $P_2$  (7.5 g·株<sup>-1</sup>)] 的完全处理组合对幼龄期小粒咖啡光合及生长的影响。结果表明:干旱胁迫下小粒咖啡的叶片相对含水量(LRWC)、最大净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、叶绿素含量、比叶面积及生物量均较正常供水时低。干旱胁迫时,施氮、磷肥均能减缓咖啡 LRWC 的下降速度,其中中氮( $N_1$ )和磷肥( $P_1$ 、 $P_2$ )单施及其配施处理下的 LRWC 均在 72% 以上,显著大于  $N_0P_0$  处理的 LRWC。施氮、磷肥有利于改善干旱胁迫下咖啡的光合特性,其中  $N_0P_1$ 、 $N_0P_2$  和  $N_1P_2$  处理的最大净光合速率和水分利用效率显著大于其他处理,分别是  $N_0P_0$  处理的 2.09 倍、2.09 倍、2.40 倍和 1.37 倍、1.46 倍、1.58 倍。施氮、磷肥皆可增加叶绿素含量,还能缓解干旱下叶绿素的降解速度,且氮磷配施的效应优于氮磷单施。施氮、磷肥有利于小粒咖啡各器官生物量的积累,而干旱胁迫能促进光合产物向地下部的分配,各处理的根重比(RMF)和根冠比(R/S)都大于正常供水时的对应值,其中  $N_0P_1$  和  $N_0P_2$  处理的 RMF 和 R/S 最大,其次是  $N_1P_2$  处理,且  $N_1P_2$  处理的根干重大于正常供水时的对应值。因此得出,氮肥和磷肥在改善幼龄期小粒咖啡抗旱性方面发挥着重要作用,而磷肥的效果优于氮肥,增强小粒咖啡抗旱性的最佳施肥处理为  $N_1P_2$ 。

**关键词** 小粒咖啡 氮肥 磷肥 抗旱性 光合 水分利用效率

中图分类号: S571.2.1; Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2015)07-0832-09

## Effects of fertilization on photosynthetic characteristics and growth of *Coffea arabica* L. at juvenile stage under drought stress

ZHANG Zhenxian<sup>1,2</sup>, WANG Hua<sup>3</sup>, CAI Chuantao<sup>1</sup>, LIU Guizhou<sup>1</sup>

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Pu'er Oasis Technology Ltd., Pu'er 665000, China)

**Abstract** To understand the enhancing effects of nitrogen (N) and phosphorus (P) on drought resistance of *Coffea arabica* L. at juvenile stage, a pot experiment was conducted at the Division of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan Province, China. The experiment consisted of eighteen treatments (in  $3 \times 3 \times 2$  design) with three N rates [ $N_0$  (0 g·plant<sup>-1</sup>),  $N_1$  (2.5 g·plant<sup>-1</sup>) and  $N_2$  (7.5 g·plant<sup>-1</sup>)], three P rates [ $P_0$  (0 g·plant<sup>-1</sup>),  $P_1$  (2.5 g·plant<sup>-1</sup>) and  $P_2$  (7.5 g·plant<sup>-1</sup>)] and two water treatments (normal water supply and drought stress). To learn the effects of different fertilizer and water treatments on various coffee traits, we mainly investigated coffee leaf relative water content (LRWC), photosynthetic characteristics, chlorophyll content, morphology and biomass allocation. The results showed that LRWC, maximum net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), chlorophyll content, specific leaf area (SLA) and biomass allocation under drought stress were lower than those under normal water supply. Both N and P slowed down LRWC depression induced by drought stress. The LRWC of *C. arabica* under fertilizer treatments (both single applications of  $N_1$ ,  $P_1$  and  $P_2$  and combined applications of  $N_1$  with  $P_1$  or  $P_2$ ) exceeded 72%, and was significantly higher than that of non-fertilizer

\* 国家科技部科技富民强县专项和云南省科技富民兴边项目(2012EB043)资助

\*\* 通讯作者: 蔡传涛, 主要研究方向为资源植物(药用植物)、民族生态及区域持续发展。E-mail: caict@xtbg.ac.cn

张珍贤, 主要从事资源植物学研究。E-mail: zhangzhenxian@xtbg.ac.cn

收稿日期: 2015-01-20 接受日期: 2015-04-01

treatment ( $N_0P_0$ ). Both N and P enhanced photosynthetic characteristics of *C. arabica*. The maximum  $P_n$  and water use efficiency (WUE) of fertilizer treatments ( $N_0P_1$ ,  $N_0P_2$  and  $N_1P_2$ ) were significantly higher than those of other treatments.  $P_n$  of  $N_0P_1$ ,  $N_0P_2$  and  $N_1P_2$  fertilizer treatments were 2.09 times, 2.09 times and 2.40 times that of  $N_0P_0$  (non-fertilizer treatment), while the corresponding WUEs were 1.37 times, 1.46 times and 1.58 times that of  $N_0P_0$ . Compared with  $N_0P_0$ , both  $g_s$  and  $T_r$  of fertilizer treatments increased obviously, but with no significant difference among treatments. N and P increased chlorophyll content of coffee leaves and eased chlorophyll degradation rate caused by drought stress. Moreover, combined application of N and P performed better than single application of N or P. The morphology and biomass allocation of *C. arabica* were obviously influenced by both N and P. And drought stress promoted the distribution of photosynthetic products to underground system, increasing root mass fraction (RMF) and root-to-shoot ratio (R/S), all fertilizer treatments had higher RMF and R/S under drought stress than under normal water supply.  $N_0P_1$  and  $N_0P_2$  had the largest RMF and R/S, followed by  $N_1P_2$  treatment, and root dry weight of  $N_1P_2$  under drought stress was bigger than under normal water supply. The findings demonstrated that both N and P fertilization were critical for improving drought-resistance of *C. arabica* at juvenile stage, and  $N_1P_2$  was the optimum treatment for *C. arabica*.

**Keywords** *Coffea arabica* L.; Nitrogen fertilization; Phosphorus fertilization; Drought resistance; Photosynthesis; Water use efficiency

(Received Jan. 20, 2015; accepted Apr. 1, 2015)

干旱是影响咖啡生长和生产的主要环境胁迫因子<sup>[1]</sup>。轻度干旱即可导致咖啡叶片水势下降, 气孔开张率降低, 光合速率下降<sup>[2]</sup>。随着干旱胁迫程度的加剧, 会引起膜解体, 并导致叶绿素降解, 光抑制增强<sup>[3]</sup>, 碳代谢酶活性发生变化, 糖类物质增加而淀粉含量减少<sup>[1]</sup>, 生物量减少<sup>[4]</sup>等不利于咖啡植株生长的应激反应。小粒咖啡(*Coffea arabica* L.)属于对干旱很敏感的植物<sup>[5]</sup>, 云南小粒咖啡主要种植于山地, 无灌溉条件<sup>[6]</sup>, 冬春干旱和夏秋间歇性干旱在云南咖啡种植区普遍发生, 这对小粒咖啡的生产造成不同程度的影响。据报道, 2010 年 4 月中旬, 由于严重干旱, 云南省有近 2 400 hm<sup>2</sup> 咖啡树受灾, 造成的经济损失近 6 亿元, 而此次干旱对 3 年内栽种的幼龄咖啡树影响最大, 2009 年新定植的咖啡树枯死率高达 40%<sup>[7]</sup>。因此, 探讨如何提高小粒咖啡的水分利用效率, 增强其抗旱性对云南咖啡生产具有重要意义。

植物的抗旱性是一种由遗传特性及外部环境条件共同作用的复杂生理功能<sup>[8]</sup>。施肥与植物抗旱性有密切关系<sup>[9]</sup>。干旱胁迫时, 施氮肥能提高植物的叶绿素含量、降低气孔密度、升高叶片束缚水含量, 缓解干旱对植物生长的抑制<sup>[10-11]</sup>。但氮肥对改善作物抗旱能力的作用也会因施用量、物种及干旱程度而发生改变<sup>[12-13]</sup>。磷肥对增强植物抗旱性则一直表现为良好的正效应<sup>[9]</sup>。磷肥能促进植物根系的生长, 使其保持体内水分及其代谢的平衡, 也能降低气孔对光合的限制, 从而保证在干旱下的光合能力<sup>[14]</sup>。同时, 磷肥还能降低叶绿素的降解速度, 提高水分利用效率, 改善作物的抗旱性, 在严重干旱时效果更

明显<sup>[15]</sup>。

目前, 国内外对咖啡的干旱研究大多集中于干旱胁迫下咖啡的调节机制<sup>[2-4]</sup>和抗旱品种选育<sup>[16]</sup>, 而关于通过合理施用氮、磷肥改善小粒咖啡本身的抗旱能力, 减轻干旱对其生长和光合特性抑制的相关报道较少。为此, 本试验通过研究氮肥、磷肥对干旱胁迫下幼龄期小粒咖啡光合、生长和生物量分配的影响, 旨在寻求合理的施肥组合, 提高旱地小粒咖啡的水分利用效率, 为咖啡的可持续发展提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况及试验材料

试验在中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部(25°3'N, 101°42'E, 海拔 1 915 m)的避雨棚内进行。试验期间棚内温度为 12~40 °C, 湿度为 35%~80%, 咖啡植株在自然光下生长, 平均光照强度(PPF)为 1 200  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

试验材料为 3 月龄小粒咖啡品种‘卡蒂姆 P<sub>7963</sub>’ (抗旱性较强)的营养袋苗[定植时测得株高为 (8.5±0.47) cm, 基径(2.26±0.22) mm], 移栽至塑料盆(上口直径 26 cm, 下底直径 17 cm, 高 20 cm)中, 每盆定植 1 株, 装土 7 kg, 土壤为燥红壤土和腐殖土以 3:1 混合均匀而成。供试土 pH 为 6.12, 有机质含量 18.45 g·kg<sup>-1</sup>, 全氮含量 1.17 g·kg<sup>-1</sup>, 全磷含量 1.24 g·kg<sup>-1</sup>, 全钾含量 4.34 g·kg<sup>-1</sup>, 水解性氮 299 mg·kg<sup>-1</sup>, 有效磷 0.12 mg·kg<sup>-1</sup>, 速效钾 184.17 mg·kg<sup>-1</sup>。

### 1.2 试验设计

2014 年 8 月 1 日移栽后进行施肥处理 100 d, 氮

肥、磷肥的施用量各设 3 个水平的完全试验, 分别为:  $N_0$  ( $0 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ )、 $N_1$  ( $2.5 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ )、 $N_2$  ( $7.5 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ ),  $P_0$  ( $0 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ )、 $P_1$  ( $2.5 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ )、 $P_2$  ( $7.5 \text{ g} \cdot \text{株}^{-1}$ ), 共  $3 \times 3$  个处理, 每个处理 10 盆。施肥处理中肥料均分两次等量施用, 氮肥分别在定植后 15 d、45 d 时水溶施入; 磷肥则 50% 在定植时作为基肥, 其他 50% 在定植 30 d 后开挖环状浅沟施入。在施肥处理期间保证水分的供应, 以确保咖啡正常生长。氮肥、磷肥的施肥量以纯 N 和  $P_2O_5$  计, 氮肥为尿素(含 N 46.4%), 磷肥为过磷酸钙(含  $P_2O_5$  12%)。

11 月 10 日开始进行干旱胁迫, 干旱处理时将每个施肥处理的植株随机分为两组, 每组 5 盆: 一组用于干旱胁迫, 另一组用于对照。胁迫组自干旱处理开始时停止浇水, 共胁迫 30 d, 采用土样烘干称重法测得土壤水分含量为 17.73%~19.28%(即田间持水量为 40%~45% 中度干旱胁迫); 对照组采用称重法控制灌水, 隔天称重、浇水 1 次, 使土壤水分含量保持在 33.84%(即田间持水量为 80% 左右)。12 月 10 日试验结束取样, 并进行相应指标的测定。

### 1.3 观测指标及方法

#### 1.3.1 光合生理指标

选取植株自顶端起向下第 3 轮完全伸展的阳生叶作为光合特性的测定, 每个处理 5 个重复。用便携式光合仪 Li 6400(Li-COR, USA)于 12 月 9 日上午 9:00—11:30 测定叶片净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $g_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )等光合生理指标。测量时红蓝光源的光量子通量密度(PPF)均设为  $900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 空气相对湿度为 50%~65%, 叶片温度为 25~27<sup>[17]</sup>。并计算叶片的瞬时水分利用效率( $WUE = P_n/T_r$ )。

#### 1.3.2 叶片相对含水量

摘下测量完光合指标后的叶片(每个处理 5 片), 用打孔器在每个叶片上叶脉稀少处打 4 个直径为 2 cm 的小叶盘, 迅速称取鲜重  $M_f$ , 然后将这些小叶盘浸入蒸馏水中 24 h, 使叶片吸水成饱和状态。取出后用吸水纸吸取表面的水分, 称取饱水重  $M_t$ , 再将这些小叶盘在 70<sup>°</sup> 下烘 12 h 至恒重, 称其干重  $M_d$ <sup>[18]</sup>。并计算叶片相对含水量(LRWC):

$$LRWC = (M_f - M_d) / (M_t - M_d) \times 100\% \quad (1)$$

#### 1.3.3 叶绿素含量

12 月 10 日随机选取叶片, 用 95% 乙醇提取叶绿素, 测定提取液在 665 nm、649 nm 和 470 nm 处的吸光值, 按公式(2)和(3)计算出叶绿素 a(Chla)和叶

绿素 b(Chlb)的含量  $C_a$  和  $C_b$ , 并求 Chla/Chlb 值。每个处理 5 个重复。

$$C_a = 13.95 \times D_{665} - 6.88 \times D_{649} \quad (2)$$

$$C_b = 24.96 \times D_{649} - 7.32 \times D_{665} \quad (3)$$

#### 1.3.4 生物量及其分配

12 月 10 日将各处理植株全部挖出洗净并将根、茎、叶小心分开。首先每个处理随机选取 9 片叶子, 先用扫描仪扫描图像后, 再用 imageJ 图像分析软件进行分析得到叶面积, 然后将叶片与其他部分放入烘箱内用 105<sup>°</sup> 杀青 30 min, 调温至 80<sup>°</sup> 烘至恒重, 取出冷至室温, 用电子天平测量各部分的干重。并按公式计算下面各值:

$$\text{比叶面积(SLA)} = \text{叶面积} / \text{叶干重} \quad (4)$$

$$\text{叶重比(LMR)} = \text{叶干重} / \text{总生物量} \quad (5)$$

$$\text{根重比(RMR)} = \text{根干重} / \text{总生物量} \quad (6)$$

$$\text{根冠比(R/S)} = \text{根干重} / \text{地上部分生物量} \quad (7)$$

### 1.4 数据分析

运用 SPSS 19.0(SPSS, Chicago, IL, USA)进行数据分析, 并使用 LSD 法进行多重比较, 显著水平  $\alpha = 0.05$ ; 采用 Sigmaplot 12.5(Systat Software Inc)作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫下施肥对小粒咖啡叶片相对含水量的影响

干旱胁迫显著降低了幼龄期小粒咖啡的叶片相对含水量(LRWC)( $P < 0.05$ ), 施肥对正常供水条件下的 LRWC 无显著影响( $P > 0.05$ ), 但对干旱胁迫下的 LRWC 影响显著, 且与干旱的交互作用对 LRWC 影响显著( $P < 0.05$ )(图 1)。在各施肥处理下, 干旱胁迫的 LRWC 均小于正常供水,  $N_0P_0$  处理的降幅最大(33.33%), 处理  $N_0P_1$  和  $N_0P_2$  的降幅最小, 分别为 10.90% 和 10.91%。正常供水时, 处理  $N_2P_1$  的 LRWC 最高, 为 89.33%,  $N_0P_0$  处理的 LRWC 最低, 为 82.00%, 但各处理间的 LRWC 差异不明显; 而在 30 d 的干旱胁迫后, 各处理间的 LRWC 差异显著, 其中  $N_0P_0$  处理的 LRWC 最低, 仅为 54.67%, 而处理  $N_1P_0$  的 LRWC 最高, 达 79.33%, 其次为处理  $N_0P_1$ 、 $N_0P_2$ 、 $N_1P_1$  和  $N_1P_2$ , 其 LRWC 均高于 70%。说明在干旱胁迫下, 中氮( $N_1$ )和施磷肥( $P_1$ 、 $P_2$ )都能增强咖啡叶片的保水能力, 且磷肥的效果优于氮肥。

### 2.2 干旱胁迫下施肥对小粒咖啡光合特性的影响

施肥、干旱胁迫及其交互作用均显著影响幼龄期小粒咖啡的最大净光合速率( $P_n$ )( $P < 0.05$ )(图 2)。在各施肥处理下, 干旱胁迫的  $P_n$  均小于正常供水,

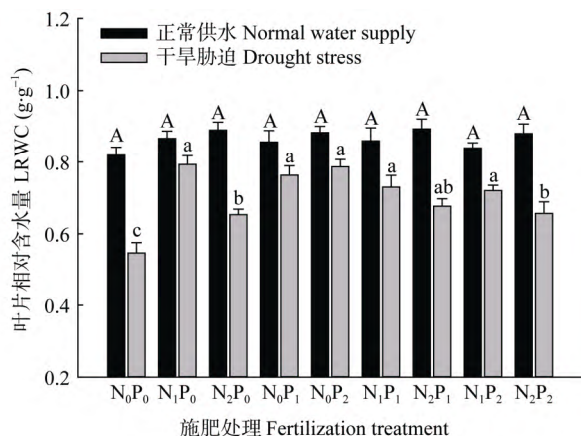


图 1 干旱胁迫下各施肥处理小粒咖啡的叶片相对含水量(LRWC)

Fig. 1 Leaf relative water content (LRWC) of *Coffea arabica* L. of different fertilization treatments under drought stress

数据为平均值±标准差,  $n=5$ 。柱状图上不同大写字母表示正常供水时各施肥处理间的差异显著( $P<0.05$ ), 不同小写字母表示干旱胁迫时各施肥处理间的差异显著( $P<0.05$ )。N<sub>0</sub>P<sub>0</sub>~N<sub>2</sub>P<sub>2</sub> 分别表示施肥处理(其中 N<sub>0</sub>、N<sub>1</sub> 和 N<sub>2</sub> 的施氮量分别为 0 g·株<sup>-1</sup>、2.5 g·株<sup>-1</sup> 和 7.5 g·株<sup>-1</sup>; P<sub>0</sub>、P<sub>1</sub> 和 P<sub>2</sub> 的施磷量分别为 0 g·株<sup>-1</sup>、2.5 g·株<sup>-1</sup> 和 7.5 g·株<sup>-1</sup>)。下同。Each value is mean ± SD,  $n=5$ . Different capital and small letters on the histogram indicate significant difference ( $P < 0.05$ ) among different fertilization treatments under normal water supply and drought stress, respectively. While N<sub>0</sub>P<sub>0</sub>~N<sub>2</sub>P<sub>2</sub> are the fertilization treatments (N<sub>0</sub>, N<sub>1</sub> and N<sub>2</sub> individually are the nitrogen rates of 0 g·plant<sup>-1</sup>, 2.5 g·plant<sup>-1</sup> and 7.5 g·plant<sup>-1</sup>; P<sub>0</sub>, P<sub>1</sub> and P<sub>2</sub> are the phosphorus rates of 0 g·plant<sup>-1</sup>, 2.5 g·plant<sup>-1</sup> and 7.5 g·plant<sup>-1</sup>). The same below.

N<sub>2</sub>P<sub>0</sub> 处理的降幅最大(66.27%), 降幅最小的是 N<sub>0</sub>P<sub>1</sub> 处理(5.72%)。正常供水时, 各施肥处理间的  $P_n$  差异显著, 其中处理 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 最小, 仅为 2.66  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 最大, 达 4.93  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 其  $P_n$  是处理 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 的 1.85 倍, 其次为处理 N<sub>2</sub>P<sub>2</sub>、N<sub>2</sub>P<sub>1</sub>、N<sub>2</sub>P<sub>0</sub> 和 N<sub>1</sub>P<sub>0</sub>, 再次为处理 N<sub>1</sub>P<sub>1</sub>、N<sub>0</sub>P<sub>1</sub> 和 N<sub>0</sub>P<sub>2</sub>, 而这些处理的  $P_n$  均在 3.37  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  以上。说明正常供水时, 氮、磷肥都能提高小粒咖啡的  $P_n$ , 且施氮肥对  $P_n$  的增效大于磷肥。干旱胁迫时, 各施肥处理间的  $P_n$  差异也明显, 其中处理 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 的  $P_n$  还是最小, 为 1.52  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 最大, 为 3.66  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 是处理 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 的 2.41 倍, 其次为处理 N<sub>0</sub>P<sub>2</sub> 和 N<sub>0</sub>P<sub>1</sub>, 它们与 N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 差异不明显, 再次为处理 N<sub>2</sub>P<sub>1</sub>、N<sub>2</sub>P<sub>2</sub>、N<sub>1</sub>P<sub>0</sub> 和 N<sub>1</sub>P<sub>1</sub>,  $P_n$  均在 2.22  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  以上, 而处理 N<sub>2</sub>P<sub>0</sub> 的  $P_n$  则与处理 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 差异不明显, 仅为 1.6  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。说明在干旱胁迫时, 磷肥单施及氮、磷配施都能缓解干旱对小粒咖啡光合作用的抑制, 而高氮(N<sub>2</sub>)单施则加重了干旱对小粒咖啡光合的抑制。

干旱胁迫及其与施肥的交互作用对幼龄期小粒咖啡的气孔导度( $g_s$ )影响显著( $P<0.05$ )。在各施肥处

理下, 干旱胁迫处理的  $g_s$  均显著小于正常供水处理, 且降幅高达 39.74%~52.63%。正常供水时, 处理 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 的  $g_s$  明显小于其他处理, 但其他各施肥处理间差异不明显。干旱胁迫时, 各施肥处理间的  $g_s$  差异显著, 其中处理 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 最小, 其他各处理的  $g_s$  分别是 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 处理的 1.30~1.68 倍, 且在 N<sub>2</sub> 水平下各处理的  $g_s$  小于其他施肥处理。说明不论有无干旱胁迫, 施肥都能增大小粒咖啡的  $g_s$ , 但高氮(N<sub>2</sub>)会加重干旱胁迫对小粒咖啡  $g_s$  的影响。

施肥、干旱胁迫及其交互作用均对幼龄期小粒咖啡的蒸腾速率( $T_r$ )影响显著( $P<0.05$ )。在各施肥处理下, 干旱胁迫的  $T_r$  均显著小于正常供水, 且降幅高达 32.59%~48.34%。正常供水时, 各施肥处理间的  $T_r$  差异明显, 处理 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 为 1.158  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 显著小于其他处理, N<sub>2</sub>P<sub>0</sub> 处理最高, 为 1.718  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 其次为处理 N<sub>2</sub>P<sub>2</sub>(1.615  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )。说明正常供水时, 施肥能增大小粒咖啡的  $T_r$ , 高氮(N<sub>2</sub>)处理对  $T_r$  的影响较为显著。干旱胁迫时, 各施肥处理间的  $T_r$  差异也显著, N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 处理为 0.598  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 明显小于其他处理, 其中 N<sub>0</sub>P<sub>1</sub> 和 N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 处理的  $T_r$  分别为 0.913  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  和 0.911  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 大于其他施肥处理, 而其他施肥处理的  $T_r$  也均在 0.808  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  以上。说明在干旱胁迫下, 施肥能增大小粒咖啡的  $T_r$ 。

施肥和干旱胁迫的交互作用对幼龄期小粒咖啡的水分利用效率(WUE)影响显著( $P<0.05$ ), 但施肥对 WUE 的影响因干旱胁迫的状况而不同。处理 N<sub>0</sub>P<sub>1</sub>、N<sub>0</sub>P<sub>2</sub> 和 N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 的 WUE 在干旱胁迫时分别为 3.48  $\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 、3.70  $\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$  和 4.01  $\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ , 显著高于正常供水时的对应值, 而干旱胁迫下处理 N<sub>1</sub>P<sub>0</sub> 和 N<sub>2</sub>P<sub>0</sub> 的 WUE 较正常供水时分别降低了 13.49% 和 28.29%。说明磷肥单施及与中氮(N<sub>1</sub>)配施能提高干旱胁迫时小粒咖啡的 WUE, 而氮肥单施降低了干旱胁迫下咖啡的 WUE。

### 2.3 干旱胁迫下施肥对小粒咖啡叶绿素含量的影响

施肥、干旱胁迫及其交互作用对幼龄期小粒咖啡的叶绿素含量影响显著( $P<0.05$ )(图 3)。在各施肥处理下, 干旱胁迫的叶绿素含量均小于正常供水的叶绿素含量, 处理 N<sub>1</sub>P<sub>0</sub> 和 N<sub>2</sub>P<sub>0</sub> 的降幅最大(分别为 13.26% 和 13.23%), 降幅最小的是 N<sub>0</sub>P<sub>1</sub> 处理(2.15%), 其他处理的降幅分别为 3.98%~10.06%。正常供水时, 各施肥处理间的叶绿素含量差异显著, N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 处理的叶绿素含量最高, 为 2.77  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ , 处理 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 最低, 为 1.91  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ , 且显著小于其他处理, 而其中处理 N<sub>0</sub>P<sub>1</sub> 和 N<sub>0</sub>P<sub>2</sub> 分别为 2.21  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$  和 2.31  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ , 略小

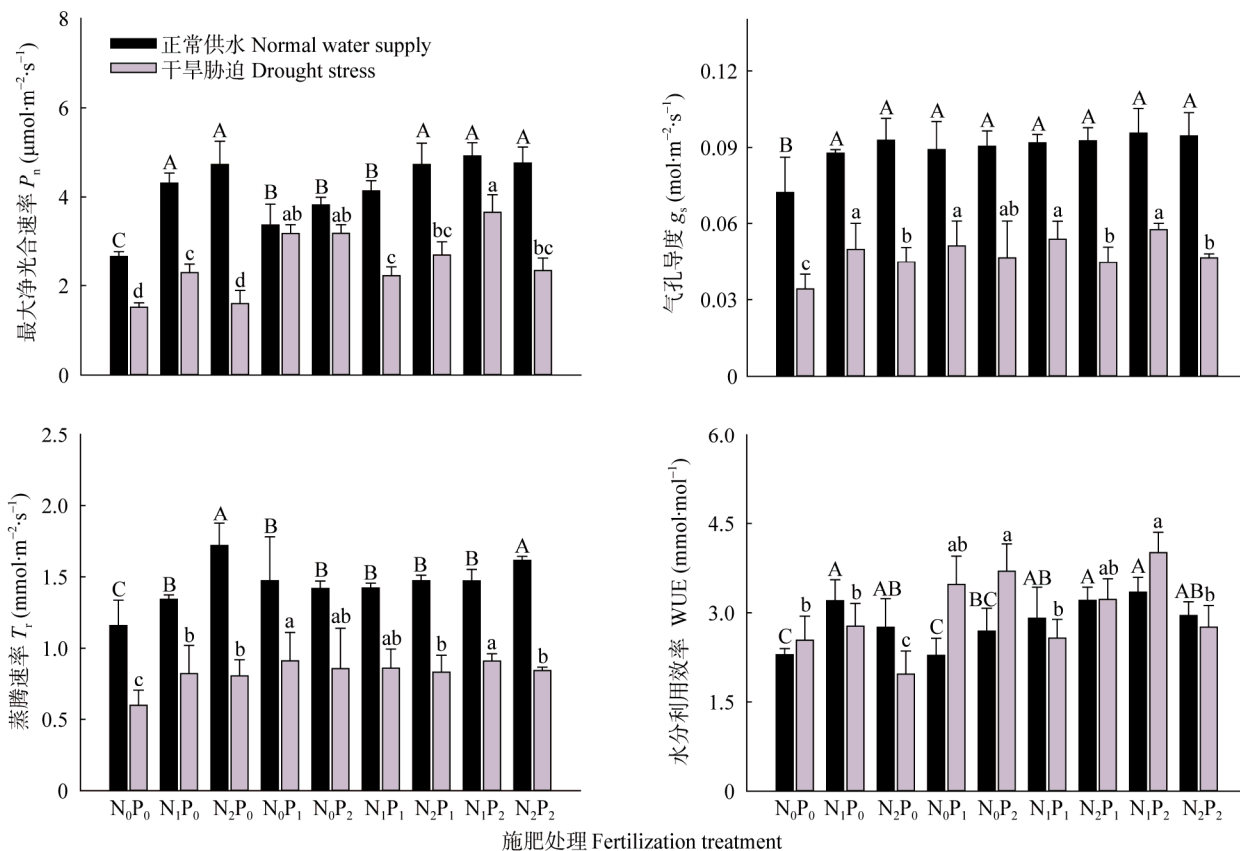


图 2 干旱胁迫下各施肥处理小粒咖啡的最大净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $g_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )和水分利用效率(WUE)

Fig. 2 Maximum net photosynthesis rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $g_s$ ), transpiration rate ( $T_r$ ) and instantaneous water use efficiency (WUE) of *Coffea arabica* L. of different fertilization treatments under drought stress

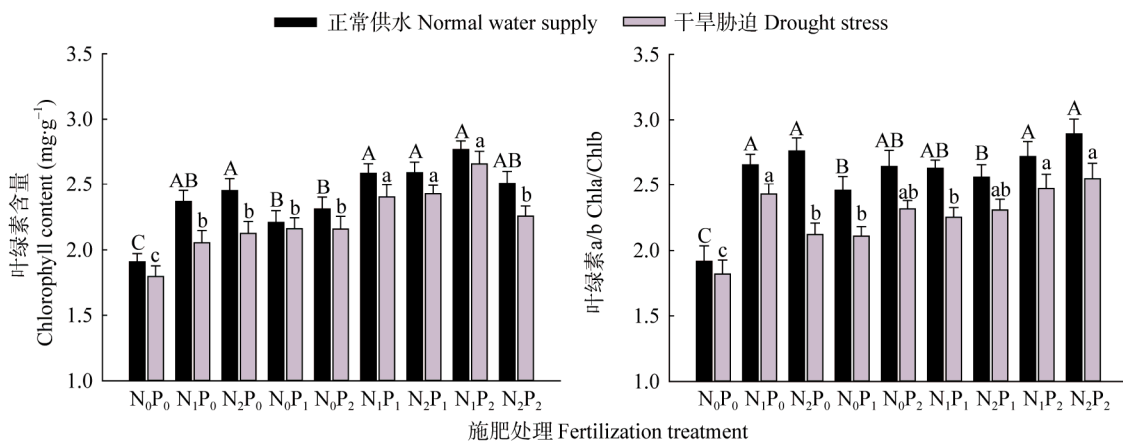


图 3 干旱胁迫下各施肥处理小粒咖啡的叶绿素含量和叶绿素 a/b

Fig. 3 Chlorophyll content and Chla/Chlb of *Coffea arabica* L. of different fertilization treatments under drought stress

于其余施肥处理。干旱胁迫时, N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 的叶绿素含量依旧最高, 为  $2.66 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ , 其次为处理 N<sub>1</sub>P<sub>1</sub> 和 N<sub>2</sub>P<sub>1</sub>, 但与 N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 差异不明显, 再次为处理 N<sub>2</sub>P<sub>2</sub>、N<sub>0</sub>P<sub>1</sub>、N<sub>0</sub>P<sub>2</sub>、N<sub>1</sub>P<sub>0</sub> 和 N<sub>2</sub>P<sub>0</sub>, 叶绿素含量均在  $2.02 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$  以上, 而对照处理 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 的叶绿素含量仅为  $1.79 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。说明正常供水时, 施用氮、磷肥均能提高小粒咖啡的叶绿素含量, 而单施氮肥对叶绿素含量的增大效应大于单施磷肥, 在干旱胁迫下, 氮肥、磷肥配施对缓

解叶绿素含量降低的效应大于单施。

干旱胁迫会引起植物体内活性氧的积累, 进而引发稳定性较差的叶绿素 a(Chla)降解, 因而常用 Chla/Chlb 比值下降的程度作为评价植物抗旱性强弱的指标之一。施肥、干旱胁迫及其交互作用对幼龄期小粒咖啡的 Chla/Chlb 的影响显著( $P<0.05$ )。在各施肥处理下, 干旱胁迫的 Chla/Chlb 均小于正常供水, 处理 N<sub>2</sub>P<sub>0</sub> 的降幅最大(23.18%), 而其他处理的

降幅仅在 10% 左右。正常供水时,  $N_0P_0$  处理的  $Chla/Chlb$  比值最小, 为 1.91, 显著小于其他处理, 而其他各施肥处理间差异不显著, 其  $Chla/Chlb$  为 2.11~2.55。干旱胁迫时,  $N_0P_0$  处理的  $Chla/Chlb$  最小, 为 1.82, 显著小于其他处理, 处理  $N_2P_2$ 、 $N_1P_2$ 、 $N_1P_0$  和  $N_0P_2$  的  $Chla/Chlb$  均在 2.31 以上。说明氮肥、磷肥都能缓解小粒咖啡叶绿素的降解速度, 且在干旱胁迫时氮、磷肥配施的效果优于单施, 磷肥的效果又大于氮肥。

#### 2.4 干旱胁迫下施肥对小粒咖啡植株形态特征的影响

干旱胁迫及其与施肥的交互作用对幼龄期小粒咖啡的比叶面积(SLA)影响显著( $P<0.05$ )(图 4)。在各施肥处理下, 干旱胁迫的 SLA 均小于正常供水, 其中  $N_1P_2$  处理的降幅最大(40.9%), 而处理  $N_2P_2$  的降幅最小(9.96%)。不论正常供水还是干旱胁迫, 小粒咖啡的 SLA 均随施肥量的增加而减少, 且  $N_0P_0$  处理的 SLA 最大。正常供水时, 与  $N_0P_0$  处理相比, 其他各施肥处理分别下降 6%~10%, 干旱胁迫时则分别下降 9%~19%, 且干旱胁迫下  $N_0P_2$ 、 $N_2P_1$  和  $N_1P_2$  处理的 SLA 分别为  $110.66 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $101.59 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$  和

$91.66 \text{ cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ , 较其他施肥处理小。说明施肥能有效促进咖啡叶片致密增厚。

施肥、干旱胁迫及其交互作用对幼龄期小粒咖啡的叶重比(LMF)影响显著( $P<0.05$ )(图 4)。正常供水时, 处理  $N_0P_0$  显著小于其他处理, 其中处理  $N_2P_2$  最大, 为  $0.68 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ , 其次为处理  $N_1P_0$ 、 $N_2P_0$ 、 $N_1P_1$ 、 $N_2P_1$  和  $N_1P_2$ , 但与  $N_2P_2$  差异不明显, 且 LMF 均在  $0.62 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$  以上, 而处理  $N_0P_1$  和  $N_0P_2$  则小于上述处理。干旱胁迫时, 各处理的 LMF 均小于正常供水的对应值, 但各处理的变化规律与正常供水时一致。说明不论有无干旱胁迫, 施肥均能增大小粒咖啡的 LMF, 但单施氮肥和氮、磷肥配施对 LMF 的效果更显著。

小粒咖啡的根重比(RMF)和根冠比(R/S)受施肥、干旱胁迫及其交互作用的影响均显著( $P<0.05$ )(图 4)。在各施肥处理下, RMF 和 R/S 的变化规律一致, 干旱胁迫下的 RMF 和 R/S 均大于正常供水时的对应值, 其中  $N_0P_1$ 、 $N_0P_2$  的 RMF 和 R/S 都显著大于其他处理, 分别为  $0.254 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $0.258 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ (RMF)和  $0.349 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $0.355 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$ (R/S), 其次为处理  $N_1P_1$ 、 $N_1P_2$  和  $N_2P_2$ , 其 RMF 均在  $0.198 \text{ g}\cdot\text{g}^{-1}$  以上, R/S 均在

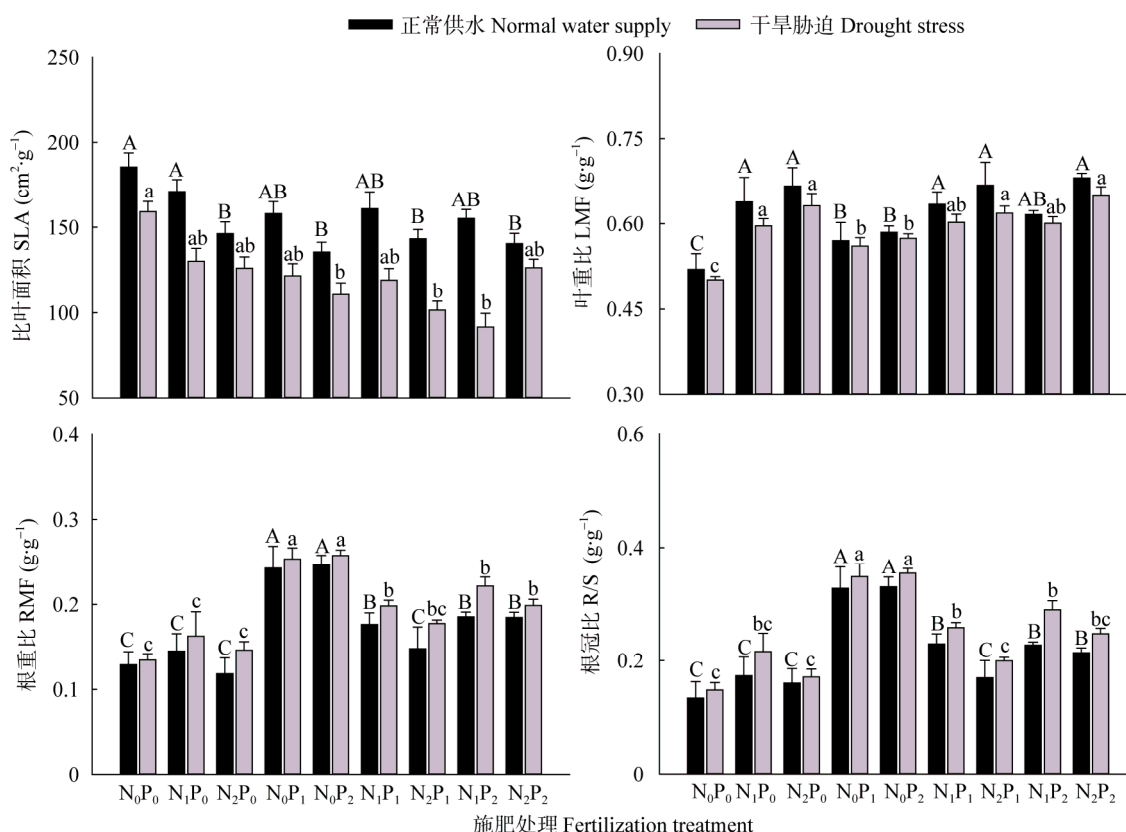


图 4 干旱胁迫下各施肥处理小粒咖啡的比叶面积(SLA)、叶重比(LMF)、根重比(RMF)和根冠比(R/S)

Fig. 4 Specific leaf area (SLA), leaf mass fraction (LMF), root mass fraction (RMF) and root to shoot ratio (R/S) of *Coffea arabica* L. of different fertilization treatments under drought stress

0.258 g·g<sup>-1</sup> 以上。说明磷肥单施和氮、磷肥配施能促进小粒咖啡地下部分的生长。

## 2.5 干旱胁迫下施肥对小粒咖啡生物量分配的影响

干旱胁迫下施肥对幼龄期小粒咖啡生物量积累及分配的统计分析(表 1)表明, 施肥及其与干旱胁迫的交互作用对小粒咖啡叶、茎、根及总生物量影响显著( $P<0.05$ ), 干旱胁迫对咖啡叶、茎及总生物量影响也显著( $P<0.05$ ), 而对根的生物量影响不显著( $P>0.05$ )。在各施肥处理下, 干旱胁迫的咖啡叶及总生物量较正常供水均降低, 降幅分别为 14.01%~20.55%和 11.28%~16.72%。正常供水时, 咖啡叶干重及总生物量均随施肥量的增加而增加, 处理 N<sub>2</sub>P<sub>2</sub> 的单株叶干重及总生物量均最高, 分别为 10.50 g 和 15.43 g, 是 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 的 1.94 倍和 1.48 倍; 干旱胁迫下,

咖啡叶干重及总生物量的变化规律与正常供水时基本一致, 处理 N<sub>2</sub>P<sub>2</sub> 的单株叶干重及总生物量依然最高, 分别为 8.90 g 和 13.69 g, 是 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 的 2.05 倍和 1.58 倍。施肥对小粒咖啡根干重的影响因干旱胁迫的状况而不同。N<sub>2</sub>P<sub>0</sub>、N<sub>2</sub>P<sub>1</sub> 和 N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 处理干旱胁迫时的根干重大于正常供水时的对应值, 而其他处理则与之相反。同时, 正常供水时, 处理 N<sub>0</sub>P<sub>1</sub>、N<sub>0</sub>P<sub>2</sub>、N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 和 N<sub>2</sub>P<sub>2</sub> 的单株根干重显著大于其他处理, 分别为 3.03 g、3.13 g、2.73 g 和 2.85 g, 是 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 的 2.26 倍、2.34 倍、2.04 倍和 2.13 倍; 干旱胁迫下, 咖啡根干重的变化规律与正常供水时也一致, 处理 N<sub>0</sub>P<sub>1</sub>、N<sub>0</sub>P<sub>2</sub>、N<sub>1</sub>P<sub>2</sub> 和 N<sub>2</sub>P<sub>2</sub> 的单株根干重分别为 2.72 g、2.82 g、2.87 g 和 2.72 g, 是 N<sub>0</sub>P<sub>0</sub> 的 2.34 倍、2.43 倍、2.35 倍和 2.34 倍。

表 1 干旱胁迫下各施肥处理小粒咖啡的生物量积累与分配

Table 1 Biomass accumulation and distribution of *Coffea arabica* L. of different fertilization treatments under drought stress g·plant<sup>-1</sup>

施肥处理 Fertilization treatment	水分处理 Water treatment	叶干重 Leaf dry weight	茎干重 Stem dry weight	根干重 Root dry weight	总生物量 Total biomass
N <sub>0</sub> P <sub>0</sub>	正常供水 Normal water supply	5.41±0.36D	3.66±0.25A	1.34±0.14C	10.41±0.32C
	干旱胁迫 Drought stress	4.35±0.06d	3.16±0.23a	1.16±0.17c	8.67±0.16c
N <sub>1</sub> P <sub>0</sub>	正常供水 Normal water supply	7.42±0.21C	2.52±0.37B	1.68±0.12B	11.63±0.38B
	干旱胁迫 Drought stress	5.89±0.02c	2.39±0.41b	1.61±0.16b	9.89±0.26b
N <sub>2</sub> P <sub>0</sub>	正常供水 Normal water supply	8.34±0.29BC	2.69±0.21B	1.48±0.25BC	12.51±0.13B
	干旱胁迫 Drought stress	6.80±0.11bc	2.40±0.16b	1.57±0.19b	10.77±0.09b
N <sub>0</sub> P <sub>1</sub>	正常供水 Normal water supply	7.11±0.03C	2.33±0.32B	3.03±0.21A	12.47±0.14B
	干旱胁迫 Drought stress	6.02±0.22c	1.99±0.20bc	2.72±0.27a	10.73±0.19b
N <sub>0</sub> P <sub>2</sub>	正常供水 Normal water supply	7.42±0.04C	2.14±0.22B	3.13±0.29A	12.68±0.24B
	干旱胁迫 Drought stress	6.28±0.29c	1.84±0.17c	2.82±0.20a	10.94±0.11b
N <sub>1</sub> P <sub>1</sub>	正常供水 Normal water supply	8.86±0.23B	2.65±0.25B	2.47±0.31AB	13.98±0.07A
	干旱胁迫 Drought stress	7.37±0.32b	2.45±0.21b	2.43±0.17ab	12.24±0.25a
N <sub>2</sub> P <sub>1</sub>	正常供水 Normal water supply	8.98±0.16B	2.48±0.14B	1.99±0.08B	13.44±0.32AB
	干旱胁迫 Drought stress	7.23±0.20b	2.39±0.04b	2.08±0.11b	11.70±0.13ab
N <sub>1</sub> P <sub>2</sub>	正常供水 Normal water supply	9.06±0.15B	2.93±0.03B	2.73±0.18A	14.72±0.06A
	干旱胁迫 Drought stress	7.79±0.26b	2.31±0.12b	2.87±0.09a	12.98±0.28a
N <sub>2</sub> P <sub>2</sub>	正常供水 Normal water supply	10.50±0.33A	2.08±0.23B	2.85±0.14A	15.43±0.37A
	干旱胁迫 Drought stress	8.90±0.21a	2.07±0.15b	2.72±0.22a	13.69±0.15a

同列数据后的不同大、小写字母分别表示正常供水和干旱胁迫下各施肥处理间的差异显著( $P<0.05$ )。Different capital and small letters in the same column indicate significant difference ( $P < 0.05$ ) among different fertilization treatments under normal water supply and drought stress, respectively.

## 3 讨论与结论

根系的生长状况直接影响植物对水、肥的吸收利用, 抗旱性强的植物通常会发展强大的根系, 促进对水分和营养物质的吸收利用, 提高植物抗旱性<sup>[16]</sup>。本试验结果表明, 干旱胁迫下, 磷肥单施和氮肥、磷肥配施能显著提高咖啡的根重比(RMF)、根冠比(R/S)

和根生物量, 说明氮肥、磷肥能促进小粒咖啡根系生长, 增大对下层土壤水分的吸收, 改善植株体内的水分状况, 从而缓解干旱胁迫对其造成的危害。贺正山等<sup>[18]</sup>和朱再标等<sup>[13]</sup>报道了干旱胁迫下低量施氮和增施磷肥可促进植物根系生长, 提高根重比, 使植株在干旱胁迫下保持体内水分及其代谢的平衡, 从而增强植株的抗旱能力; 而高量施氮则会增加植

株对干旱的敏感性。叶片相对含水量(LRWC)是衡量植物水分状况的重要指标,其量的变化可以反映组织的抗脱水能力和干旱胁迫程度<sup>[19]</sup>。同时LRWC与质膜相对透性有关。本研究中小粒咖啡经过30 d的干旱胁迫后,中氮(N<sub>1</sub>)和磷肥(P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>)单施及其配施处理下的LRWC均在72%以上,即只受到干旱的中轻度影响<sup>[20]</sup>,而高氮(N<sub>2</sub>)水平下各处理的LRWC低至65.33%~67.67%。说明施适量氮肥和增施磷肥能减缓干旱对咖啡质膜系统的伤害,进而提高其抗旱性,这与张岁岐等<sup>[21]</sup>对春小麦(*Triticum aestivum* L.)抗旱能力研究结果一致。

比叶面积(SLA)反映了植物获取资源的能力,植物受到干旱胁迫时会降低SLA来适应恶劣环境,而SLA的变化受叶片厚度和叶片密度的共同影响<sup>[22]</sup>。本试验中干旱胁迫下,小粒咖啡的SLA与施氮、磷量呈负相关,而叶绿素含量与氮、磷的施用量正相关,说明施肥能使叶片增厚,增加叶肉细胞数量,并能缓解干旱胁迫对叶绿素的降解速度,从而使小粒咖啡的光合能力增加。贺正山等<sup>[18]</sup>在催吐萝芙木(*Rauvolfia vomitoria* Afzel.), Tesha等<sup>[10]</sup>在小粒咖啡、曲东等<sup>[15]</sup>在小麦上的研究都得出了相似的结论。通过数据分析发现,正常供水时,施氮肥、磷肥能提高小粒咖啡的最大净光合速率( $P_n$ ),而对气孔导度( $g_s$ )没有显著影响,这与DaMatta等<sup>[17]</sup>对中粒咖啡(*Coffea canephora* Pierre ex Forehn.)的研究结果一致,即咖啡在施肥处理下的SLA都较小,而叶绿素含量较高,从而增强单位叶面积的光合能力使 $P_n$ 提高。气孔对干旱反应较为灵敏,气孔关闭通常被认为是缺水的一个主要指标<sup>[1]</sup>。试验中干旱胁迫时,中氮(N<sub>1</sub>)和磷肥(P<sub>1</sub>、P<sub>2</sub>)单施及其配施处理下的 $P_n$ 较N<sub>0</sub>P<sub>0</sub>及N<sub>2</sub>P<sub>0</sub>处理都升高,而 $g_s$ 除N<sub>0</sub>P<sub>0</sub>处理较低外,其他各处理间无明显差别,这说明施肥能促进小粒咖啡叶肉细胞的光合活性,也能在一定程度上降低气孔阻力,进而保证小粒咖啡在干旱胁迫下的光合作用,这与大多数的研究结果相似<sup>[5,18,23]</sup>。同时,干旱胁迫下各施肥处理的蒸腾速率( $T_r$ )都显著大于处理N<sub>0</sub>P<sub>0</sub>的 $T_r$ ,这与干旱下施肥增大了小粒咖啡的 $g_s$ 有关。但干旱胁迫下磷肥单施处理(N<sub>0</sub>P<sub>1</sub>、N<sub>0</sub>P<sub>2</sub>)及N<sub>1</sub>P<sub>2</sub>处理的水分利用效率(WUE)较正常供水时高,这可能是磷肥对促进干旱胁迫下小粒咖啡的 $P_n$ 较 $g_s$ 和 $T_r$ 大的结果<sup>[5]</sup>。高氮(N<sub>2</sub>)水平下各处理的WUE和 $P_n$ 都大幅降低,且低于其他施肥处理,这可能是施氮量较高时,植物根系主要分布在上层土壤,而上层根系极易受干旱危害而死亡,反而加重

了干旱对植株的胁迫作用,使植株生长受到更严重的抑制<sup>[24]</sup>。

总之,氮肥、磷肥都能增强小粒咖啡的抗旱性,且中氮(N<sub>1</sub>)能明显增强咖啡叶片的保水能力,缓解干旱对其光合的抑制,可高氮(N<sub>2</sub>)对增加小粒咖啡抗旱性的效果不如中氮(N<sub>1</sub>)强,在一定程度上高氮(N<sub>2</sub>)反而会加强小粒咖啡对干旱的敏感性。而增施磷肥则既能提高小粒咖啡的耐脱水能力,也能有效促进根的生长,增强根对干旱土壤中水分的吸收,提高小粒咖啡的水分利用效率,从而增强其抗旱性,且高磷(P<sub>2</sub>)的抗旱能力略大于中磷(P<sub>1</sub>)。同时,对试验结果的综合分析发现,氮肥、磷肥配施对缓解水分胁迫下小粒咖啡生长和光合的抑制作用效果更佳,尤其是中氮高磷(N<sub>1</sub>P<sub>2</sub>)处理对增强幼龄期小粒咖啡抗旱性的效果最好。

## 参考文献

- [1] Da Matta F M, Maestri M, Barros R S. Photosynthetic performance of two coffee species under drought[J]. *Photosynthetica*, 1997, 34(2): 257-264
- [2] 董建华, 王秉忠. 土壤干旱对小粒种咖啡有关生理参数的影响[J]. *热带作物学报*, 1996, 17(1): 50-56  
Dong J H, Wang B Z. Effects of drying soil on relevant physiological parameters of *Coffea arabica*[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 1996, 17(1): 50-56
- [3] Cai Z Q, Chen Y J, Cao K F, et al. Responses of two field-grown coffee species to drought and re-hydration[J]. *Photosynthetica*, 2005, 43(2): 187-193
- [4] Paulo C D, Wagner L A, DaMatta F M, et al. Morphological and physiological responses of two coffee progenies to soil water availability[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164(12): 1639-1647
- [5] 蔡传涛, 蔡志全, 解继武, 等. 田间不同水肥管理下小粒咖啡的生长和光合特性[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(7): 1207-1212  
Cai C T, Cai Z Q, Xie J W, et al. Growth and photosynthetic characteristics of field-grown *Coffea arabica* under different watering and fertilization managements[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(7): 1207-1212
- [6] 朗关富, 韩东亮, 李德义, 等. 旱地小粒咖啡栽培中存在的问题与对策[J]. *中国热带农业*, 2012(1): 32-34  
Lang G F, Han D L, Li D Y, et al. The problems and solutions of *Coffea arabica* cultivated in dry-land[J]. *China Tropical Agriculture*, 2012(1): 32-34
- [7] 伍平. 云南咖啡产业因旱损失 6 亿[N]. *云南科技报*, 2010-05-18(5)  
Wu P. Drought caused the 600 million loss of Yunnan coffee[N]. *Yunnan Science and Technology Newspaper*, 2010-05-18(5)
- [8] Turner N C. Adaptation to water deficits: A changing

- perspective[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1986, 13(1): 175–190
- [9] 吕金岭, 吴儒刚, 范业泉, 等. 干旱条件下施肥与作物抗旱性的关系[J]. 江西农业学报, 2012, 24(2): 6–10  
Lü J L, Wu R G, Fan Y Q, et al. Relationship between fertilization and drought resistance of crop under drought condition[J]. Acta Agriculturae Jiangxi, 2012, 24(2): 6–10
- [10] Tesha A J, Kumar D. Effect of fertilizer nitrogen on drought resistance in *Coffea arabica* L.[J]. Journal of Agricultural Science, 1978, 90(3): 625–631
- [11] Brueck H. Effects of nitrogen supply on water-use efficiency of higher plants[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2008, 171(2): 210–219
- [12] Guehl J M, Fort C, Ferhi A. Differential response of leaf conductance, carbon isotope discrimination and water-use efficiency to nitrogen deficiency in maritime pine and pedunculate oak plants[J]. New Phytologist, 1995, 131(2): 149–157
- [13] 朱再标, 梁宗锁, 王渭玲, 等. 氮磷营养对柴胡抗旱性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(2): 95–99  
Zhu Z B, Liang Z S, Wang W L, et al. Effects of nitrogen and phosphorous on the drought resistance of *Bupleurum chinense*[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2005, 23(2): 95–99
- [14] 张蕊, 张富平, 郝艳丽. 水分胁迫条件下磷素营养对小麦抗旱性影响的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(11): 3313–3314  
Zhang R, Zhang F P, Hao Y L. Research progress in the effect of phosphorus nutrition on wheat drought resistance under water stress[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2007, 35(11): 3313–3314
- [15] 曲东, 王保莉, 山仑, 等. 干旱条件下磷对小麦叶片光合色素的影响[J]. 干旱地区农业研究, 1998, 16(3): 71–77  
Qu D, Wang B L, Shan L, et al. Effects of phosphorus on photosynthetic pigment of wheat leaves under water stress[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 1998, 16(3): 71–77
- [16] Pinheiro H A, DaMatta F M, Chaves A R M, et al. Drought tolerance in relation to protection against oxidative stress in clones of *Coffea canephora* subjected to long-term drought[J]. Plant Science, 2004, 167(6): 1307–1314
- [17] DaMatta F M, Loos R A, Silva E A, et al. Limitations to photosynthesis in *Coffea canephora* as a result of nitrogen and water availability[J]. Journal of Plant Physiology, 2002, 159(9): 975–981
- [18] 贺正山, 蔡志全, 蔡传涛. 不同水分和施氮量对催吐萝芙木光合特性和生长的影响[J]. 中国生态农业学报, 2010, 18(4): 758–764  
He Z S, Cai Z Q, Cai C T. Effect of water and nitrogen on photosynthetic characteristics and growth of *Rauvolfia vomitoria*[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2010, 18(4): 758–764
- [19] 葛体达, 隋方功, 张金政, 等. 玉米根、叶质膜透性和叶片水分对土壤干旱胁迫的反应[J]. 西北植物学报, 2005, 25(3): 507–512  
Ge T D, Sui F G, Zhang J Z, et al. Response of leaf and root membrane permeability and leaf water to soil drought in maize[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(3): 507–512
- [20] Chaves M M, Oliveira M M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water-saving agriculture[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(407): 2365–2384
- [21] 张岁岐, 山仑. 磷素营养对春小麦抗旱性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 1998, 4(2): 115–119  
Zhang S Q, Shan L. The effect of phosphorus nutrition on drought resistance of spring wheat[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 1998, 4(2): 115–119
- [22] 李伟, 曹坤芳. 干旱胁迫对不同光环境下的三叶漆幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 26(2): 266–275  
Li W, Cao K F. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in seedlings of *Terminthia paniculata* grown under different light level[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 26(2): 266–275
- [23] 张岁岐, 李秧秧. 施肥促进作物水分利用机理及对产量影响的研究[J]. 水土保持研究, 1996, 3(1): 185–191  
Zhang S Q, Li Y Y. Study on effects of fertilization on crop yield and its mechanism to raise water use efficiency[J]. Research of Soil and Water Conservation, 1996, 3(1): 185–191
- [24] 王法宏, 任德昌, 王旭清, 等. 施肥对小麦根系活性延缓旗叶衰老及产量的效应[J]. 麦类作物学报, 2001, 21(3): 51–54  
Wang F H, Ren D C, Wang X Q, et al. Effect of applying fertilizer on root activity, delaying the senescence of the flag leaf and yield in winter wheat[J]. Journal of Triticeae Crops, 2001, 21(3): 51–54