

## 刺槐和油松干旱胁迫响应研究进展

金思雨, 彭祚登\*

(北京林业大学 林学院 省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

**摘要:**刺槐和油松由于其具有适应性强、成活率高等优点被作为我国北方地区的主要先锋造林树种,其栽培分布范围广泛。随着全球变暖和水资源短缺日益加剧,干旱已成为刺槐和油松生长中面临的主要非生物胁迫,引发了人工林林分退化、自然更新差、“小老树”和树梢干枯等问题。了解干旱胁迫对刺槐和油松生长的影响及响应机制对改进抗旱栽培技术、提高林分生产力、促进育种和发挥森林生态系统功能有重要的意义。从生长形态特征、生理生化变化方面概述刺槐和油松对干旱胁迫的响应机制,从选育新品种、抗旱栽培技术及基因工程方面总结提高两者抗旱性的途径,并对未来刺槐和油松耐干旱研究的方向进行展望,为刺槐和油松的耐旱研究及种植和抚育管理提供理论参考。

**关键词:**干旱胁迫;刺槐;油松;生理响应;研究进展

**中图分类号:**S718.43

**文献标志码:**A

**文章编号:**1001-7461(2022)04-0079-13

Research Progress on Drought Stress on *Robinia pseudoacacia* and *Pinus tabulaeformis*

JIN Si-yu, PENG Zuo-deng\*

(College of Forestry, Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education,  
Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** *Robinia pseudoacacia* and *Pinus tabulaeformis* are regarded as the main pioneer tree species in north China because of their strong adaptabilities and high survival rates. With the increase of global warming and water shortage, drought has become the main abiotic stress in the growth of the two species, leading to the degradation of artificial forest stand, poor natural regeneration, "small old trees", tree top dying and other problems. Understanding the effects and response mechanisms of drought stress on the growth of the two species is of great significance for improving drought-resistant cultivation techniques, increasing stand yield, promoting breeding and exerting forest ecosystem functions. This study summarized the response mechanism of *R. pseudoacacia* and *P. tabulaeformis* to drought stress in terms of growth morphological characteristics, physiological and biochemical changes. The ways to improve drought resistance were summarized from the aspects of breeding new varieties, drought resistance cultivation techniques, and genetic engineering. The research direction of drought tolerance of *R. pseudoacacia* and *P. tabulaeformis* in the future was prospected in order to provide theoretical reference for drought tolerance research, planting and rearing management of the two species.

**Key words:** drought stress; *Robinia pseudoacacia*; *Pinus tabulaeformis*; physiological response; research progress

树木的生长、发育和繁殖都需要足够的水,水分严重短缺会导致树木大面积死亡,带来巨大的经济

收稿日期:2021-07-23 修回日期:2021-10-10

基金项目:国家“十三五”重点研发课题(2017YFD0600503);国家“十三五”重点研发计划(2017YFD0600500)。

第一作者:金思雨。研究方向:森林培育理论与技术。E-mail:jinsiyu397775@163.com

\*通信作者:彭祚登,博士,副教授。研究方向:森林培育理论与技术。E-mail:zuodeng@sina.com

损失和不良的社会影响。全球气候变化导致部分地区降雨格局发生变化,大部分土地面积将经历越来越多的干旱事件。据预测,到 21 世纪末,全球遭受干旱影响的总面积将增长 15%~44%<sup>[1]</sup>。在未来 30~90 a 内,由于降水减少和蒸发增加,许多土地上将出现严重而普遍的干旱,在大部分美洲地区,尤其是美国西部和巴西,还有南欧,非洲南部和中部,澳大利亚和东南亚,可能会出现严重干旱<sup>[2]</sup>。降雨模式的变化和气温升高很可能导致干旱时间和程度增加的地区森林广泛衰退<sup>[3]</sup>。气温升高会加剧本植物的死亡从而引发大面积植被转移,进而加剧日益严重的干旱的影响<sup>[4]</sup>。目前在很多森林大洲都观察到与干旱有关的树木死亡和森林衰败现象,影响着未来生物圈-大气层之间碳-水的平衡<sup>[5]</sup>。干旱对生态系统功能产生了深远的影响,例如降低地上净初级生产力,抑制光合作用和改变土壤呼吸,这些生态系统层面的过程受到极端干旱事件的压力,使其超出了其生理阈值和快速适应环境的能力,干旱事件后,生态系统可能会变得脆弱,这需要漫长的恢复过程<sup>[6]</sup>。森林生态系统储存了陆地生态系统中 45% 的碳,广泛的森林死亡和树木死亡率的增加可能会影响陆地生态系统的生产力和碳封存,而干旱导致的森林树木死亡现象会对生物多样性、森林生态系统功能和森林生态系统服务效能产生多方面的影响<sup>[7]</sup>。因此,干旱缺水被认为是紧迫的全球和环境问题。

在过去的 20 多年中,干旱缺水引起了人们很大的关注,科学家们进行了大量的研究,包括对植物形态特征、地上/地下部分的结构、生理生化和分子调控的研究,以阐明不同植物干旱响应的机制和抗旱机制。随着近些年分子遗传学、基因组学、蛋白质组学和代谢组学等现代生物科学技术的飞速发展,科学家们将基因组测序、功能基因组学、遗传标记和基因工程等方面的技术应用到植物干旱响应的生化、遗传、分子和信号转导方面的研究,来揭示植物干旱响应以及抗旱节水的潜在复杂机制,并作为鉴定提高植物抗旱性的关键基因及工具<sup>[8]</sup>。

刺槐 (*Robinia pseudoacacia*) 和油松 (*Pinus tabulaeformis*) 由于其具有适应性强、生长速度快、成活率高、耐旱等优点被作为中国北方地区的主要先锋造林树种,其栽培分布范围很广。由于水土保持作用的能力强,刺槐和油松在黄土高原生态环境治理保护中发挥了重要的作用。近些年随着区域全球变暖加剧,中国华北地区干旱频发,加之刺槐栽植密度过高,随着生长的增加导致森林对土壤水分的过度消耗,土壤又长期无法得到自然降水的有效补偿,

进一步引发植被覆盖减少和树木长期存活率低,从而导致刺槐人工林退化<sup>[9-10]</sup>。据统计,在中国东部大规模的干旱在过去 500 a 内发生过多次;从 1900 年到现在干旱普遍发生,而且通常首先在华北地区 (34°—40°N) 发展,然后向南扩展或向长江上游河谷 (27°—34°N) 和东南沿海地区的北部 (22°—27°N) 转移<sup>[11]</sup>。自 1990 年代后期以来,大多数华北地区 (中国西北部地区除外) 经历了严重而漫长的干旱时期,而且受干旱影响的地区每 10 a 增加 4.49%,1951—2003 年呈上升趋势,由于这些地区是相对干旱的地区,因此近几十年来频繁的干旱压力将变得更加严重<sup>[12]</sup>。长期干旱频发加上造林地及密度选择不当,种植的刺槐树种和抗旱的油松树种也出现了人工林林分退化、自然更新差、“小老树”、树梢干枯和林下植被稀疏等现象,进一步导致了该区域内水分生态环境的恶性循环和森林资源枯竭<sup>[13-14]</sup>。刺槐和油松在应对干旱胁迫时会启动自身的干旱响应机制,如通过降低生长速度、调整叶片和根系的形态结构、降低光合速率、启动抗氧化防御体系和渗透调节机制来适应干旱,并通过降低气孔导度、保持最小叶水势、优先针叶栓塞来减轻木质部水力传导性损失,利用非结构性碳水化合物来缓解修复栓塞以抵抗干旱胁迫<sup>[15]</sup>。本研究主要从形态学特征和生理学特征方面探讨刺槐和油松应对干旱的响应和适应机制,简要讨论两者衰败死亡机制的研究进展,并对研究中可能存在的问题进行探讨,关注提高抗旱性的方式方法,以期为华北地区刺槐和油松人工林的种植和抚育管理提供一定的参考。

## 1 树木形态对干旱胁迫的响应

植物在轻度或中度干旱胁迫条件下,可以通过调整生长速度、改变形态结构来避免干旱胁迫引起的负面影响,维持基本正常的生理过程。植物对干旱胁迫的响应可以通过植物的根系、叶片结构的变化等来鉴定<sup>[16]</sup>。干旱胁迫的强度和持续时间都对植物耐受胁迫的方式产生影响,从而导致了不同的适应策略,此外不同的树种也会产生不同的耐受策略:刺槐为深根系、高耗水、低水势忍耐脱水耐旱性树种;油松为浅根系、低耗水、高水势延迟脱水避旱性树种。

### 1.1 树木生长对干旱胁迫的响应

干旱条件下,植物生长往往是最先受到影响的,而植物适应环境的主要途径是减缓生长,降低水分消耗。干旱胁迫是限制人工林油松和刺槐生长的主要原因,降低了树木各器官生物量和森林总生物量的积累<sup>[17-18]</sup>。随着干旱胁迫加剧,油松的株高生长

及针叶长度均呈递减趋势<sup>[19]</sup>。在干旱、半干旱地区的油松径向生长主要受当年春季干旱程度及前一年夏季干旱的显著限制作用<sup>[20]</sup>,为了适应春季土壤干旱,形成在春季减缓甚至停止生长,储存水分用于夏季生长季生长的适应机制<sup>[21-22]</sup>;而在气候极干旱的地区,为了应对生长季初期严重干旱,油松径向生长形成在雨季减弱,积累光合产物保证下一年春季生长的适应机制<sup>[23]</sup>。研究表明,随着水分胁迫程度的增大,刺槐株高和地径的增加量逐渐减少,根、茎、叶干重显著下降<sup>[24-25]</sup>;但冠幅的生长反而在轻度干旱条件下得到了促进,这可能是由于干旱增加叶片促生长类激素的增加而影响了器官的差异生长<sup>[26]</sup>。在半干旱地区刺槐人工林的深层土壤水分严重亏缺,生长依赖当季降水量,结果刺槐林地净连年生产力较低,林地生物量不断下降,刺槐生长趋于衰退<sup>[27]</sup>。干物质分配变化是植物适应环境变化的一种重要策略,在长期干旱胁迫下刺槐根系干物质分配显著高于地上部分,根冠比增大,生长中心向根系转移,缓解刺槐水分胁迫下水分、养分的供求矛盾<sup>[28]</sup>。

### 1.2 根系对干旱胁迫的响应

植物通过根系来吸收水分及养分,因此根系最先且最直接感知干旱胁迫,并迅速产生化学信号向上传递,信号被保卫细胞识别,保卫细胞通过细胞内信号传导触发气孔关闭,并削弱与植物生长相关的代谢活动。根系通过调整和改变自身根系架构来适应周围土壤水分变化<sup>[29]</sup>。有研究表明,在干旱条件下,刺槐和油松细根长度、根表面积增加,总根系吸水能力总体上增加<sup>[28,30]</sup>,同时土壤的干旱使光合产物向地下部分,尤其是侧根迁移,使刺槐和油松的根生物量增加以适应干旱。短期干旱胁迫下,刺槐细根的相对生长得到促进,以吸收更多的水分缓解干旱,但长期干旱胁迫对刺槐叶片生长的抑制使得根系获得光合产物量受到严重限制,细根相对增长放缓;而粗根的相对生长受到的影响要小于细根,但在长期干旱下仍然保持增长<sup>[28]</sup>。唐洋等<sup>[25]</sup>研究表明,刺槐在水分胁迫条件下通过增大根组织密度来提高根系导水率,并通过增大根冠比来增加其在相对干旱的环境中对防御组织的投资,有利于其在较为严重的干旱条件下保持体内的水分平衡,保证其存活率;在张怡等<sup>[31]</sup>有关刺槐的研究中也证明了这一结论。同时油松在干旱胁迫下生长中心也向根系转移,细根增多,粗度增加,根系吸水表面积扩大,根冠比增大,生物量的积累量减少,通过促进水分利用效率的提高来适应干旱条件<sup>[32]</sup>,这与马飞等<sup>[33]</sup>的研究一致。这有可能是黄土高原等缺水地区刺槐和

油松形成“小老树”的重要原因之一。此外也有研究表明,在黄土高原的地区,由于降水减少及林分密度较大,油松和刺槐的深层根系水分运输效率增大,虽然满足了旱季植物水分的需要,但导致深层土壤干燥化,特别是在降水量较少和干旱易发地区,进而形成永久性干土层,对林分的生长及该地区的水分生态环境带来严重的影响<sup>[34-35]</sup>。

### 1.3 叶片对干旱胁迫的响应

叶片对干旱胁迫的形态和生理反应对于减少水分流失和提高水分利用效率至关重要<sup>[36]</sup>。叶片作为主要的蒸腾和同化的主要器官,收到干旱信号后进行气孔关闭,以降低蒸腾作用,来减少叶片水分丧失<sup>[29]</sup>。当植物感觉到严重缺水时,它们的叶子会因为细胞膨胀压力的损失而下垂或卷曲,这种现象称为萎蔫,萎蔫是植物叶子的被动运动,以防止在干旱胁迫条件下过度消耗水分<sup>[37]</sup>。常绿和落叶植物由于叶片形态结构、寿命和功能等方面的差异,在干旱环境下存在着不同生存策略<sup>[38]</sup>。在干旱胁迫条件下油松针叶增长速率呈单峰趋势,胁迫初期针叶长度的增长速率增大,到达峰值后针叶长度的增长速率随干旱胁迫的持续则不断下降<sup>[39]</sup>。干旱胁迫的持续明显抑制了油松针叶表面积和直径的增长,通过减少气孔开度,增大气孔阻力,来减少针叶的水分散失,这说明油松具有一定的适应和抵抗干旱的能力<sup>[32]</sup>。但是大叶片需要更多的水分蒸腾来降低叶表面温度,而水分供给不足时,植物会通过减小叶面积来减少水分消耗<sup>[40]</sup>。刺槐随着干旱胁迫的加重,叶面积减小,气孔长度变短、密度增加,叶片气孔通过密度与长度的互补变化,以更好应对水分亏缺;同时次脉密度增大、直径减小,有利于增强叶片的导水能力,提高水分利用效率<sup>[41]</sup>。叶片的运动及结构变化都有助于减少入射太阳辐射,从而降低叶片表面温度,保护植物免受过多水分流失。

## 2 干旱胁迫的生理响应

植物在经受干旱胁迫后,会发生一系列生理生化变化来适应和抵抗干旱,例如关闭气孔、发挥渗透调节、氧化还原平衡和活性氧(ROS)清除的作用,平衡水力运输的安全性和有效性、增加非结构性碳水化合物(nonstructural carbohydrate, NSC)的储存等方式来响应干旱胁迫。

### 2.1 光合生理

干旱胁迫条件下植物光合作用的生理生化变化导致植物出现光抑制、光系统失活和光合机构光损伤等问题,最终导致光合碳同化减少<sup>[42]</sup>。植物受干旱胁迫时,叶片的光合生理最直接反应之一就是气



孔关闭,减少水分散失,随后气孔导度( $G_s$ )降低,阻碍了  $\text{CO}_2$  进入叶绿体内部,导致光合速率( $P_n$ )降低,这时气孔因素是导致光合速率下降的主要原因<sup>[43]</sup>。然而,长期和严重的干旱可能会增加叶片内活性氧的产生,加剧氧化应激反应,活性氧大量产生,导致严重的光抑制;此外气孔关闭导致的叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )的长期降低可能导致羧化酶活性和数量的降低,进一步降低光合能力<sup>[44-45]</sup>。研究表明,干旱初期,刺槐气孔导度开始降低时光合速率并未降低,当叶片相对含水量大幅度下降时,光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾速率( $T_r$ )显著降低<sup>[46]</sup>;即随着干旱程度的加深,导致膜脂过氧化伤害,叶绿体内类囊体膨胀,扭曲变形,基质片层紊乱或消失,基粒和基质类囊体结构模糊不可见;光合机构结构损伤逐渐严重,光化学活性限制等非气孔因素导致刺槐光合能力下降<sup>[47]</sup>。而油松幼苗的  $P_n$ 、 $T_r$  和  $G_s$  随土壤干旱程度的增加呈先上升后下降的趋势,而  $C_i$  呈先下降后上升的趋势,说明光合作用的降低主要受气孔因素的影响,而随着干旱程度严重增加,非气孔限制变得越来越重要,从而对植物光合机构造成伤害<sup>[48-49]</sup>。研究表明,刺槐和油松人工林在干早期,各光合生理参数降低、光能利用减弱,光合能力也受到限制,但刺槐更容易出现光抑制,光合作用受影响更大<sup>[50]</sup>;而油松的适应性较强,随着土壤干旱的加剧,气孔导度和蒸腾速率下降的幅度高于光合速率下降的幅度,从而提高了油松对有限水分的瞬时利用效率,在干旱的生境下仍能维持比较高的光合能力<sup>[33,51]</sup>。

叶绿素是光合色素的主要组成部分,主要作用是吸收光和产生还原力,而叶片叶绿素含量是光合能力的重要指标,直接影响光合潜力,在一定程度上可以反映植物对干旱胁迫的能力<sup>[52]</sup>。刺槐叶片内的叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量随干旱进程呈现先升高后降低的趋势<sup>[53]</sup>;油松针叶内的叶绿素 a、叶绿素 b 含量随着干旱胁迫强度的增大呈现出缓慢下降的趋势<sup>[54]</sup>,而且在干旱胁迫初期,变化幅度不大,当叶片内相对含水量较对照下降超过 1/2 时,叶绿素含量才明显下降<sup>[55]</sup>;说明刺槐对干旱胁迫更敏感,反应迅速,导致叶绿素“浓缩”现象,而油松对干旱胁迫不如刺槐敏感,叶绿素含量变化也比较稳定,抗旱性也强于刺槐。

叶片内叶绿素荧光参数是反应植物应对干旱胁迫能力的最重要生理性状之一<sup>[56]</sup>,通常用于快速估计干旱条件下植物叶片的光合性能。 $F_v/F_m$  是 PS II 最大光化学量子产量,反映了反应中心内禀光能转换效率; $F_v'/F_m'$  为光下 PS II 的实际光能转换效

率, $F_v/F_0$  表示最大光能转化潜力。在轻度至干旱胁迫下,刺槐油松针叶的  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_0$  有所下降,但降幅不大,随着胁迫程度加剧下降幅度有所加大,表明水分胁迫对油松最大 PS II 光能转换效率和转化潜力有一定的影响<sup>[57]</sup>。刺槐在轻度干旱下, $F_v'/F_m'$  变化不明显, $F_v/F_m$  明显下降,说明虽然实际光能转换效率受到影响不大,但 PS II 反应中心内禀光能转换效率受到水分胁迫的影响,而且随着干旱程度逐渐加剧,实际光能转换效率下降也会越来越明显<sup>[58]</sup>。此外油松的实际光量子产量( $\Phi\text{PS II}$ )和表观光合电子传递速率(ETR)在轻度干旱下降不明显甚至出现上升趋势,说明此时 PS II 的电子传递活性大,对干旱适应性强;在严重干旱胁迫  $\Phi\text{PS II}$  和 ETR 大幅下降,PS II 反应中心的开放比例下降,同时叶绿体受损导致吸收的光能用于光化学转换的比例减少,光合电子传递能力降低,光合能力降低,与  $P_n$  变化一致<sup>[59]</sup>。研究表明,干旱条件下,刺槐  $\Phi\text{PS II}$  和 ETR 也显著降低,说明随水分胁迫的加剧导致用于光合作用的能量所占的比例逐渐减小,光呼吸所维持的线性电子传递降低,同时反映热耗散的 NPQ 也降低,即抵御光伤害的能力逐渐降低,光抑制程度逐渐增加,严重影响了刺槐幼苗的生长<sup>[60]</sup>。

## 2.2 抗氧化防御系统

干旱胁迫会引发植物细胞中活性氧(ROS)的大量积累,如单线态氧( $\text{O}_2$ )、超氧阴离子自由基( $\cdot\text{O}_2^-$ )、 $\text{H}_2\text{O}_2$  和羟基自由基( $\cdot\text{OH}$ ),进而攻击植物中最敏感的生物大分子,导致脂质过氧化、蛋白质变性和 DNA 突变和各种类型的细胞氧化损伤,而植物有抗氧化防御系统来应对 ROS 诱导的氧化应激反应<sup>[61]</sup>。当 ROS 积累增加时,植物的抗氧化活性会增加,并执行酶促和非酶促抗氧化机制,减少 ROS 积累的负面影响<sup>[62]</sup>;抗氧化酶如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽还原酶(GR)等,小分子非酶抗氧化剂如谷胱甘肽、抗坏血酸、黄酮类化合物和  $\alpha$ -生育酚,它们在控制 ROS 水平起着关键作用<sup>[63]</sup>。SOD 可催化 2 分子  $\text{O}_2^-$  歧化为分子氧( $\text{O}_2$ )和  $\text{H}_2\text{O}_2$ ,POD 和 CAT 再催化  $\text{H}_2\text{O}_2$  歧化为  $\text{H}_2\text{O}$  和  $\text{O}_2$ ,过量的 ROS 也可以被其他抗氧化酶如 GR 和 APX 清除,这两种抗氧化酶在抗坏血酸-谷胱甘肽循环(ASC-GSH)中起作用,是负责绿色植物叶绿体中  $\text{H}_2\text{O}_2$  解毒的主要途径<sup>[64]</sup>。

抗氧化剂对活性氧积累的抑制能力与植物在干旱胁迫下的耐受性有关。随着干旱胁迫的加剧,刺

槐幼苗叶片中的 SOD、POD、CAT 的活性呈先增强后减弱的趋势, APX 和 GR 活性也呈现增强趋势<sup>[47,65]</sup>;说明在轻度干旱和中度干旱胁迫下, 刺槐诱导抗氧化酶活性的增强, 有效清除了刺槐中过量 ROS, 但干旱胁迫强度持续增加破坏了抗氧化酶系统的协调性, 使活性氧防御系统失衡, 清除能力明显减弱, 导致植物发生膜脂过氧化作用, 细胞代谢紊乱, 对植物造成了伤害<sup>[66-67]</sup>。在中度和重度干旱胁迫下, APX 在刺槐根和叶片中的活性显著增加, 表明 APX 是刺槐中主要的 ROS 清除剂, APX 的过度表达可提高刺槐在干旱条件下的耐受性<sup>[68]</sup>。还原型的谷胱甘肽和抗坏血酸(GSH 和 ASA)向氧化型转变的反应是植物体内重要的非酶促抗氧化过程, 土壤水分含量降低引起刺槐叶片的 GSH、ASA 含量显著升高, 且在重度干旱下仍能保持较高水平<sup>[69]</sup>。因此, 在干旱胁迫前期和中期, 刺槐叶片内主要通过酶促反应来清除 ROS, 但在胁迫后期, 抗氧化酶的活性受到抑制, 叶片主要依靠小分子非酶抗氧化剂来应对 ROS 诱导的氧化应激反应。油松幼苗在干旱胁迫下, SOD 和 POD 活性迅速升高以抵抗水分胁迫, 在干旱处理初期、中期一直处于上升状态, SOD 较早达到活性峰值<sup>[55]</sup>;随着胁迫加剧, 油松体内抗氧化酶不同程度受损, 但 POD 至处理末期仍具有较高的生理活性, 避免了细胞内活性氧自由基的大量积累使活性氧的生成和清除处于动态平衡状态, 避免细胞膜脂质过氧化, 表明油松具有较强的忍受严重水分胁迫的能力<sup>[70]</sup>。

### 2.3 渗透调节

渗透调节(OA)是植物应对干旱胁迫的主要生理适应机制。植物遭受水分胁迫时, 细胞水势会降低, 细胞会通过主动积累有机溶质或吸收离子来降低渗透势, 促进水分的吸收和保留, 维持细胞和组织的膨胀, 延迟脱水损失, 稳定细胞的结构和功能, 增强植物的耐旱能力<sup>[71-72]</sup>。植物体内有两种类型的渗透调节剂, 有机溶质和无机离子, 在渗透调节剂中起着不同的作用, 无机离子有钾离子、镁离子、氯化物和硝酸盐等, 它们通过相关的离子和离子通道帮助离子传输, 调节液泡的渗透势以维持膨压;有机溶质有可溶性糖(SS)、脯氨酸(Pro)、甘氨酸、甜菜碱等, 调节胞质渗透势保护细胞器、蛋白质和质膜的功能。葡萄糖、果糖、蔗糖和海藻糖等可溶性糖不仅为植物的生长代谢提供物质和能量, 也是植物忍受干旱胁迫的重要渗透调节物质;植物在面临早期水分亏缺时, 其生长受到抑制而光合作用未降低, 这时光合产物糖类主要向渗透调节方向释放, 维持细胞膨压来维持光合作用, 而且在不同植物中 SS 渗透调节贡

献程度不同<sup>[73]</sup>。研究表明, 刺槐叶中 SS 含量随着干旱胁迫的增加呈现先增加后下降的趋势, 在轻度胁迫时大量积累, 中度胁迫时达到最大值, 重度胁迫后, SS 含量开始大幅度下降<sup>[74-75]</sup>。而刺槐叶片 Pro 含量随着干旱胁迫程度的加剧一直呈升高趋势<sup>[76]</sup>, 在轻度干旱胁迫积累不明显, 在重度胁迫时积累达到最高值, 以维持叶片和其他组织细胞渗透势<sup>[77]</sup>, 表明可溶性糖的积累早于 Pro, 对干旱胁迫的敏感度更大。在渗透调节上, 刺槐在干旱胁迫初期 SS 起主要作用<sup>[78]</sup>, 脯氨酸和甘氨酸-甜菜碱的增加对渗透势变化的影响很小, 但它们的贡献随着干燥周期变慢和变长而增加, 以改变细胞质的渗透势以平衡液泡渗透势的变化, 保护稳定蛋白质和细胞膜<sup>[79]</sup>。研究表明, 油松各器官 SS 含量均显著高于正常供水组, 且非常严重干旱胁迫组可溶性糖含量与正常供水组相比增加的幅度高于中度和严重干旱胁迫<sup>[80]</sup>;随着干旱胁迫加剧, Pro 含量的增加幅度大于 SS 含量, 有助于油松叶片的渗透调节, 起到抵御和适应干旱的作用。干旱胁迫能显著增加刺槐和油松幼苗整株可溶性糖含量, 油松可溶性糖含量高于刺槐, 具有更强的渗透调节能力, 更能忍耐干旱胁迫<sup>[80]</sup>。

### 2.4 水力结构

“水力学失败”假说认为, 当干旱和高温来临时, 为了维持叶片组织的水合作用和光合作用, 植物必须进行水分传输填补因蒸腾而散失的水分, 光合器官的蒸腾速率大于植物根系吸水的速率, 造成木质部上“上拉下拽”的水柱张力增大, 水柱产生断裂导致“气穴化”, 空气就会由纹孔进入导管, 产生栓塞, 从而阻碍植物体内的水分运输, 导致枝条导水率降低, 使植物发生不可逆的干化现象<sup>[81-82]</sup>。干旱引起的植株死亡现象中, 木质部水力衰竭普遍存在于多个树木类群中, 气孔关闭可将干旱期间的水力衰竭减至最小, 从而导致光合作用 C 的吸收下降至较低水平。随着碳水化合物对代谢和防御的持续需求而促进碳饥饿, 同时蒸腾作用的下降未能使植物保持木质部水张力而低于其空化阈值会进一步导致栓塞, 栓塞引起的水力传导率损失超过临界值时, 木质部系统不再能够保持植物充分的水合作用, 并可能导致植物干燥和死亡<sup>[83-84]</sup>。研究表明, 在被子植物中, 当木质部的水力导度降低 80% 以上时, 通常会发生这种情况;在黄土高原的半干旱地区, 刺槐的土壤水分长期受到限制, 观察到已有枯死现象, 可能是长期或严重干旱下刺槐树空化不可逆的证据<sup>[85]</sup>。研究表明, 高温干旱胁迫下刺槐的木质部导水率、比导率呈现显著下降趋势, 为了限制水分丧失又通过



栓塞机制来降低导水率,提升其生存能力,但当导水率降低一定程度时,水力运输失效影响正常生理活动,引发刺槐死亡<sup>[86]</sup>。而在水分充足的条件下,茎部 SS 有助于重新填充栓塞的木质部管道,使刺槐木质部的水力运输在短期内部分恢复<sup>[87]</sup>。刺槐木质部解剖结构研究表明,在干旱年份下,刺槐的导管数量明显增多,导管明显较小,且在环内分散分布,说明刺槐在干旱条件下会优先考虑水力运输安全性而非效率,通过实现较低的水力传导性来抵抗栓塞<sup>[88]</sup>;此外刺槐具有等水性质,当土壤发生干旱时,立即降低气孔导度,保持最小叶水势以避免木质部栓塞<sup>[89]</sup>。裸子植物通过管胞输送水,与被子植物树木相比,它们具有更高的水力安全裕度,可以防止茎栓塞,并且具有更高的抗旱能力。油松可以通过减少单位面积管胞数量和管胞直径来抵御干旱胁迫,同时木质部的导水率也在下降,油松可能通过这种方式来实现水力运输有效性和安全性的折衷<sup>[90]</sup>。在严重干旱条件下,一些针状褐变发生在大树枝导电性损失之前,这可能意味着针状水力传导性的损失先于枝条水力传导性的损失,这在某种程度上揭示了干旱条件是油松冠层褐变的主要原因<sup>[7]</sup>。

## 2.5 非结构性碳水化合物

非结构性碳水化合物(NSC)经常在树木对压力事件的反应中进行量化,因为它们充当了生长和呼吸的碳库,并提供了重要的碳在不同环境条件下维持渗透力和导管运输的渗透功能<sup>[91]</sup>。研究表明,轻度至中度干旱胁迫下,各器官的 NSC 含量随时间而变化,而随着干旱持续时间的延长,NSC 逐渐接近控制值,这意味着树木激活了生理调节过程,以增加碳储量并减少碳饥饿的风险<sup>[92]</sup>;但是长期的严重干旱时为防水分流失可能会严重限制气孔导度,进而影响叶片光合作用,并导致碳摄取受阻,而植物本身的呼吸代谢消耗并没有发生很大的变化时,会导致植物出现负的碳平衡,最终导致林木因缺乏代谢所需的 NSC 而死亡<sup>[93]</sup>。研究表明,干旱胁迫引起刺槐叶片光合能力的下降;植物通过降低叶片、枝条和细根的生长量使叶片维持较高的 SS 含量;通过降低叶片中淀粉含量,将有限的碳水化合物分配给茎干、粗根和细根,以维持这些非光合器官较高 NSC 的含量;表明在干旱胁迫诱导下,刺槐的碳水化合物从生长转向积累,以适应外部干旱的环境条件<sup>[94-95]</sup>。而油松幼苗在干旱胁迫初期,叶片中可溶性糖和淀粉的合成减少,NSC 向细根转移以促进水分吸收;在胁迫中期,淀粉在油松幼苗各器官中累积以备环境适宜时供给形态建成所需;胁迫末期,NSC 向根系运输受阻,引起油松根系 NSC 含量下降,导致根

系生长及吸收功能受限<sup>[96]</sup>。研究表明刺槐叶片、枝条、茎干和根系的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量随干旱胁迫强度的增加而降低<sup>[97]</sup>;而油松叶淀粉和 NSC 含量随干旱胁迫强度的增加而增加,枝、干、细根的先增加后降低。这些说明刺槐 NSC 对于干旱胁迫的响应没有油松敏感;刺槐维持其 NSC 相对稳定的时间尺度没有油松长;刺槐 NSC 倾向于向干的分布,油松 NSC 倾向于向叶和细根的分布,这些可能是刺槐抗旱性弱于油松的重要机制之一<sup>[80]</sup>。

## 3 提高刺槐和油松抗旱的途径

如何提高植物的抗旱性,目前最常用的解决方案主要是:1)通过研究植物耐旱机理、选育耐旱品种等手段,培育出能生长于干旱半干旱环境中的耐旱植物品种;2)通过耕作方式、水肥管理、抗逆锻炼、化学调控等技术手段,治理和改良种植环境,提高植物抗旱性;3)研究抗旱分子机制,发掘与抗旱相关的因素和基因,利用分子生物学等技术手段提高抗旱性。

### 3.1 选育耐旱品种与抗旱育种

近年来我国选育出‘民刺 1 号’、‘豫刺 1 号’、‘皖槐 1 号’等抗旱能力较强的刺槐品种<sup>[98]</sup>,其中‘皖槐 1 号’刺槐具有较强的抗旱性,更适宜在淮北平原等弱碱性或近中性土壤中生长<sup>[99]</sup>。研究发现,持续干旱胁迫下,‘民刺 1 号’的叶片水分利用率(WUE)和  $P_n$  高于‘豫刺 1 号’,其抗干旱能力更强<sup>[100]</sup>。四倍体刺槐因其高抗逆性与广泛的立地适应性等优良特征,具有较大的干旱抗逆性良种选育潜力。研究表明,相比于传统二倍体刺槐,干旱胁迫下“速生型四倍体刺槐 K2”和“饲料型四倍体刺槐 K3”能维持相对较高的  $P_n$  和 WUE<sup>[31,101]</sup>;同时 2 个四倍体刺槐品种,尤其是饲料型能维持较高的抗氧化酶活性<sup>[102]</sup>;冯玥<sup>[103]</sup>研究也表明,四倍体刺槐表现出了较高的叶片水分利用率和生长量积累,在干旱条件下具有更为良好的恢复能力;说明四倍体刺槐更能忍耐干旱逆境,在西北干旱地区及严重干旱缺水的地区,选用抗旱性强的四倍体刺槐进行更新发挥其经济效益非常重要。目前关于四倍体刺槐引种栽培及组培快繁技术研究取得大量科研成果<sup>[104]</sup>,但存在青贮加工技术不成熟、组培体系不完善、成本高等问题未广泛使用,有待进一步研究。同时采用分子生物学技术与育种紧密结合也是推进刺槐遗传育种创新、优质种质资源开发与大面积推广利用的关键环节。

因环境条件和种内的遗传变异,不同种源油松表现为不同的群体类型,在适应性、生产力等方面存在显著差异<sup>[105]</sup>。在考察全国油松天然林分布的基

础上,徐化成等<sup>[106]</sup>通过种源试验将42个种源划分7个生态型,即西北型、东北型、西南型、中西型、中部型、东部型、南部型;不同生态型油松种源的抗旱性强弱也不同,彭祚登等<sup>[107]</sup>对7个生态型种源的种子水分胁迫下的发芽情况研究表明,东部型、东北型、中部型抗旱性较弱,西北型和南部型抗旱性较强。狄晓艳等<sup>[48]</sup>在对水分胁迫下5个种源油松(山西中条山,山西吕梁山,山西太行山,陕西洛南和陕西黄陵)光合特性变化研究中发现,山西种源油松抗旱性强于陕西种源,其中山西太行山油松种源的 $P_n$ 和WUE比较高,在轻度和中等干旱的地方,可以采用该种源,从而获得最大生物产量和较高的水分利用效率抗旱能力。王琰等<sup>[59]</sup>研究发现,辽宁千山种源的 $P_n$ 随着水分胁迫增强逐渐升高,在严重胁迫与多数种源差异显著;且SOD活性在严重胁迫时达到最大,表现出强的抗旱能力,可用于严重干旱区造林<sup>[70]</sup>。因此,为了更客观地判断不同种源的抗旱性,需要在各地区建立种源试验地,对更多的量化指标进行长期、系统的研究,从而更科学地选择适宜的油松种源,应对更干旱的气候条件。

### 3.2 应对干旱的栽培调控技术

合理利用整地、灌溉施肥、育苗新技术与化控技术是提高造林成活率、克服干旱缺水等问题的主要途径之一。在干旱半干旱黄土高原丘陵沟壑区采用覆盖和水平阶整地相结合措施,可以增加蓄水量,有效提高土壤的水分和养分的含量,提高油松和刺槐造林成活率<sup>[108-109]</sup>。黄土坡地径流收集及膜下自流出滴灌溉技术可有效地收集丰雨期地表径流,就地储存,旱季利用自然高差灌入集水袋,经自流管进行膜下自流灌溉,可有效地提高刺槐和油松的成活率及生长量<sup>[110]</sup>。在干旱的条件下,蒸腾作用会使刺槐水分大量丢失,引起水分亏缺和脱水的伤害,喷施叶面积肥可以降低蒸腾速率、控制植物叶片叶水势的降低,有效增强刺槐的抗旱性<sup>[111]</sup>。在油松种植过程中,采用抗旱剂拌种、营养杯种植技术可显著提高油松的抗旱性,提高油松成活率与高生长<sup>[112-114]</sup>。研究发现,苗木移植前采用保水剂、生根粉、磷酸二氢钾等化学试剂进行灌根或蘸根处理可以增强植株的抗旱能力,提高苗木栽植成活率和树高生长量<sup>[115]</sup>。西北农林科技大学鼠害治理研究中心研制的纳米型植物抗逆剂(NPA)和多效抗旱驱鼠剂(RPA)对油松苗木抗旱均有较好的促进作用,对苗木保存率、苗高、地径和根长有促进作用<sup>[116-117]</sup>。涂永成等<sup>[118]</sup>选择保水剂、植物生长调节剂(GGR)、菌根剂、有机肥等抗旱材料组成8种材料组合均能使油松的保存率、株高生长量得到明显

的提高,土壤含水量、叶片相对含水量以及叶绿素含量均有明显的上升,具有一定的抗旱效果。

化控技术在减少干旱对植物的影响中的研究越来越广泛。研究人员发现,干旱条件下外源NO处理可以增强刺槐和油松幼苗SOD和POD的活性,高效清除细胞内的活性氧,显著降低MDA含量,以维持细胞膜的完整性,从而增强抗旱性<sup>[119-120]</sup>。同时氯化镧处理可以显著提高干旱胁迫条件下刺槐幼苗的光合速率、抗氧化酶活性,显著降低膜透性和丙二醛含量,缓解干旱胁迫对刺槐幼苗所造成的伤害,提高了刺槐幼苗的抗旱性<sup>[121]</sup>。外源活性氧清除剂(Vc、VE、MT、a-SA)能有效清除干旱条件下油松幼苗体内产生ROS,提高SOD与CAT的活性,降低丙二醛(MDA)的含量和膜质过氧化含量,提高油松的抗旱性<sup>[122]</sup>。

### 3.3 基因工程

应用基因工程技术使抗旱调节基因(转录因子、蛋白酶基因)、抗旱功能蛋白基因(LEA蛋白基因、甜菜碱合成酶基因、海藻糖合成酶基因等)过表达是提升植物耐旱性的有效途径之一。干旱胁迫下,转录因子(TF)与胁迫相关基因启动子区域的顺式作用元件特异性结合,改变整个基因级联,调控胁迫响应基因的表达,增强植物的耐旱性<sup>[123]</sup>。DREB基因家族与顺式作用的DRE/CRT序列相互作用,激活水分胁迫响应和耐受性下游基因的表达,构成水分胁迫信号网络中的主要枢纽<sup>[124]</sup>。研究表明,在刺槐中过表达*FpDREB2A*,干旱条件下,转基因植物叶片SS和Pro水平急剧升高,脱落酸和IAA的植物激素水平较高,抗旱性和存活率明显增强<sup>[125]</sup>。而油松在干旱胁迫下转录因子MYB4、MYB77、MYB3高表达,以持续响应干旱胁迫;表明大量的MYB TFs增加了松叶在干旱胁迫下的耐受性<sup>[126]</sup>。目前还没有刺槐和油松全基因组序列和基因注释,基于参考的转录组分析也不行。因此,从头组装似乎是研究干旱调控下该物种表达变化的一种很好的方法。

## 4 展望

刺槐是我国北方面积最大的落叶林的优势种和荒山荒地造林的先锋树种<sup>[127]</sup>,油松是我国北方干旱半干旱地区常用的先锋造林针叶树种<sup>[128]</sup>。随着气候干旱问题的日益加剧,它们的耐旱能力受到干旱时间和干旱严重程度的限制,因此在干旱地区重新造林时应谨慎使用这两类树种,根据对水分的需求选择适当的造林地点<sup>[129]</sup>。目前有关学者在树木的形态、生理、细胞、分子水平方面对干旱的响应

做了大量的研究和探讨,并进行了抗旱品种的筛选及提高抗旱性等研究,人们对避旱、耐旱等复杂机制的认识不断加深。但由于研究年限较短、野外条件多变、控制周期短、研究林分及材料存在差异,相关理论方法、指标数据难以在生产实践中应用。因此,今后学者们对造林树种刺槐和油松的研究应可以重点关注以下几个方面。

完善抗旱鉴定体系。植物的抗旱性与其种类、形态性状、生理生化及不同品种的基因型等密切相关,此外还受到干旱强度、干旱时期及干旱持续时间长短的影响;但目前关于刺槐和油松抗旱性的研究由于使用的材料不同和侧重点的差异造成抗旱鉴定体系缺乏整体性,因此需进一步探索总结干旱胁迫刺槐和油松形态、生理的变化,完善总结两者的抗旱鉴定体系<sup>[130]</sup>

深入研究人工林对气候变化的响应及树木衰败死亡机制,结合植物生理参数构建区域植被模型来预测干旱。近些年针对干旱驱动相关树木死亡的机制国际上进行了大量研究,并提出了几种假说,包括碳饥饿假说和水力学失败假说。目前有研究采用了水力安全相关性指标构建模型来预测刺槐人工林死亡率,但与碳饥饿有关的指标来预测死亡率比较少<sup>[131]</sup>,而且以往的研究主要集中在叶片水平上的气体交换和水力学,很少有研究关注全植物碳平衡和组织间的权衡。因此,有必要进一步在全株水平上研究碳平衡和水力限制的动态,依据相关指标构建区域模型。此外较高的温度被认为增加了水力失效的风险和碳饥饿风险,因此研究干旱和高温相互作用下的水分性状和碳动态是了解气候变化下干旱致树木衰败的必要条件<sup>[87]</sup>。

关注有效的森林经营管理措施研究。研究调查显示,几乎 1/2 的刺槐人工林为中等质量,优质林占总林的比例不到 40%。近些年研究表明,造成这一结果的主要原因是刺槐和油松林分密度的不合理导致单株生物量降低、竞争激烈,进一步导致深层土壤逐渐干燥;加上种植品种单一,经营管理不当,引发树木长期存活率低,群落结构失调,人工林退化<sup>[132-133]</sup>。一旦它们的水土保持和生态服务功能在几代之后下降,刺槐和油松人工林就被认为是低效的。因此开展密度调节、林分配置等森林经营管理措施研究,对减轻此类生态问题十分重要<sup>[35,134-135]</sup>。

探索从分子水平上进行抗旱遗传改良。将现代遗传学、基因组学、蛋白质组学、代谢组学结合起来,研究油松和刺槐抗旱性机制,发掘刺槐和油松抗旱的相关因素和基因,从分子水平提高两者的抗旱性的脚步将会更全面和深入。

## 参考文献:

- [1] WANG Y J, HUANG J K, CHEN X H. Do forests relieve crop thirst in the face of drought? empirical evidence from South China[J]. *Global Environmental Change*, 2019, 55: 105-114.
- [2] DAI A G. Increasing drought under global warming in observations and models[J]. *Nature Climate Change*, 2013, 3(1): 52-58.
- [3] CHOAT B, JANSEN S, BRODRIBB T J, *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought[J]. *Nature*, 2012, 491(7426): 752-755.
- [4] ADAMS H D, GUARDIOLA-CLARAMONTE M, BARRON-GAFFORD G A, *et al.* Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences-PNAS*, 2009, 106(17): 7063-7066.
- [5] ADAMS H D, ZEPPEL M J B, ANDEREGG W R L, *et al.* A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(9): 1285-1291.
- [6] GAO J B, ZHANG L L, TANG Z, *et al.* A synthesis of ecosystem aboveground productivity and its process variables under simulated drought stress[J]. *Journal of Ecology*, 2019, 107(6): 2519-2531.
- [7] ANDEREGG W R L, ANDEREGG L D L. Hydraulic and carbohydrate changes in experimental drought-induced mortality of saplings in two conifer species[J]. *Tree Physiology*, 2013, 33(3): 252-260.
- [8] FANG Y J, XIONG L Z. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants[J]. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2015, 72(4): 673-689.
- [9] SU B Q, SHANGGUAN Z P. Response of water use efficiency and plant-soil C : N : P stoichiometry to stand quality in *Robinia pseudoacacia* on the Loess Plateau of China[J]. *Catena*, 2021, 206: 105571.
- [10] ZHANG Z D, HUANG M B, ZHAO X F, *et al.* Adjustments of leaf traits and whole plant leaf area for balancing water supply and demand in *Robinia pseudoacacia* under different precipitation conditions on the Loess Plateau[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 279: 107733.
- [11] DAI A G. Drought under global warming: a review[J]. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 2011, 2(1): 45-65.
- [12] ZOU X K, ZHAI P M, ZHANG Q. Variations in droughts over China: 1951-2003 [J]. *Geophysical Research Letters*, 2005, 32(4): L04707.
- [13] KANG D, ZOU S Z. Factors limiting the recruitment of artificial black locust forests in extremely arid environment[J]. *Ecological Engineering*, 2020, 150: 105813.
- [14] WANG H Q, CHEN F, ZHANG R B, *et al.* Seasonal dynamics of vegetation of the central Loess Plateau (China) based on tree rings and their relationship to climatic warming[J]. *Environment, Development and Sustainability*, 2017, 19(6): 2535-2546.



- [15] 王凯悦,陈芳泉,黄五星. 植物干旱胁迫响应机制研究进展[J]. 中国农业科技导报,2019,21(2):19-25.
- [16] 温琦,赵文博,张幽静,等. 植物干旱胁迫响应的研究进展[J]. 江苏农业科学,2020,48(12):11-15.
- [17] 高瑾,包光,吴买利,等. 辽宁西部人工林油松径向生长对气候要素的响应[J]. 地球环境学报,2020,11(6):629-638.  
GAO J,BAO G,WU M L,*et al.* Response of radial growth of planted *Pinus tabulaeformis* in western Liaoning to climatic factors[J]. Journal of Earth Environment,2020,11(6):629-638. (in Chinese)
- [18] 单长卷,梁宗锁,郝文芳,等. 黄土高原不同立地条件下刺槐生长与水分关系研究[J]. 西北林学院学报,2004,19(2):9-14.  
SHAN C J,LIANG Z S,HAO W F,*et al.* Relationship Between Growth of Locust and Soil Water in the Different Habitats on the Loess Plateau[J]. Journal of Northwest Forestry University,2004,19(2):9-14. (in Chinese)
- [19] 王秀丽,柳昱旻,高润梅. 外生菌根真菌对干旱条件下油松幼苗生长的影响[J]. 中国水土保持科学,2019,17(2):70-76.
- [20] 王利娜,朱清科,严登华,等. 黄土高原油松人工林干旱风险评价[J]. 南水北调与水利科技,2017,15(6):179-186.
- [21] 李文卿,范宽,刘颖慧,等. 六盘山地区油松(*Pinus tabulaeformis*)径向生长对气候因子的响应[J]. 北京师范大学学报:自然科学版,2014,50(1):105-110.  
LI W Q,FAN K,LIU Y H,*et al.* Response of *Pinus tabulaeformis* radial growth to climate factors in Liupan Mountain areas[J]. Journal of Beijing Normal University: Natural Science,2014,50(1):105-110. (in Chinese)
- [22] 宋慧明,刘禹,梅若晨,等. 甘肃陇南山油松树轮宽度气候响应[J]. 地球环境学报,2017,8(2):119-126.  
SONG H M,LIU Y,MEI R C,*et al.* The climatic response of *Pinus tabulaeformis* Carr. in Mt. Zhuni,Gansu[J]. Journal of Earth Environment,2017,8(2):119-126. (in Chinese)
- [23] 梁非凡,朱清科,王露露,等. 陕北黄土区油松径向生长对气候因子的响应[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2015,43(5):33-41.  
LIANG F F,ZHU Q K,WANG L L,*et al.* Influence of climate factors on radial growth of *Pinus tabulaeformis* in Loess area of Northern Shaanxi[J]. Journal of Northeast A&F University: Nat. Sci. Ed.,2015,43(5):33-41. (in Chinese)
- [24] 杨建伟,梁宗锁,韩蕊莲. 不同土壤水分状况对刺槐的生长及水分利用特征的影响[J]. 林业科学,2004(5):93-98.  
YANG J W,LIANG Z S,HAN R L. Characteristics of growth and water use of *Robinia pseudoacacia* under different soil water conditions[J]. Scientia Silvae Sinicae,2004(5):93-98. (in Chinese)
- [25] 唐洋,温仲明,王杨,等. 土壤水分胁迫对刺槐幼苗生长、根叶性状和生物量分配的影响[J]. 水土保持通报,2019,39(6):98-105.  
TANG Y,WENG Z M,WANG Y,*et al.* Effects of soil water stress on growth, root and leaf traits, and biomass allocation of *Robinia pseudoacacia* seedlings[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation,2019,39(6):98-105. (in Chinese)
- [26] 陈克利,孟敏,张鹏,等. 黄土高原降雨梯度对刺槐不同器官内源激素分布格局及生长的影响[J]. 水土保持研究,2020,27(1):298-304.  
CHEN K L,MENG M,ZHANG P,*et al.* Effects of rainfall gradients on the distribution pattern and growth of endogenous hormones in different organs of *Robinia pseudoacacia* on the Loess Plateau[J]. Research of Soil and Water Conservation,2020,27(1):298-304. (in Chinese)
- [27] 李军,王学春,邵明安,等. 黄土高原半干旱和半湿润地区刺槐林地生物量与土壤干燥化效应的模拟[J]. 植物生态学报,2010,34(3):330-339.  
LI J,WANG X C,SHAO M A,*et al.* Simulation of biomass and soil desiccation of *Robinia pseudoacacia* forestlands on semi-arid and semi-humid regions of China's Loess Plateau[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2010,34(3):330-339. (in Chinese)
- [28] 高小锋,王进鑫,张波,等. 不同生长期干旱胁迫对刺槐幼树干物质分配的影响[J]. 生态学杂志,2010,29(6):1103-1108.  
GAO X F,WANG J X,ZHANG B,*et al.* Effects of drought stress on dry matter partitioning of young *Robinia pseudoacacia* at its different growth stages[J]. Chinese Journal of Ecology,2010,29(6):1103-1108. (in Chinese)
- [29] 赵燕吴,曹跃芬,孙威怡,等. 小麦抗旱研究进展[J]. 植物生理学报,2016,52(12):1795-1803.  
ZHAO Y H,CAO Y F,SUN W Y,*et al.* The research advances in drought resistance in wheat[J]. Plant Physiology Journal,2016,52(12):1795-1803. (in Chinese)
- [30] 陈明涛,赵忠. 干旱对4种苗木根系特征及各部分物质分配的影响[J]. 北京林业大学学报,2011,33(1):16-22.  
CHEN M T,ZHAO Z. Effects of drought on root characteristics and mass allocation in each part of seedlings of four tree species[J]. Journal of Beijing Forestry University,2011,33(1):16-22. (in Chinese)
- [31] 张怡,沈应柏,罗晓芳. 水分胁迫对四倍体刺槐苗生长和光合作用的影响[J]. 林业科学研究,2010,23(6):920-923.
- [32] 王巧,刘秀梅,王华田,等. 干旱和水涝胁迫对幼龄油松生长及光合作用的影响[J]. 中国水土保持科学,2015,13(6):40-47.
- [33] 马飞,姬明飞,陈立同,等. 油松幼苗对干旱胁迫的生理生态响应[J]. 西北植物学报,2009,29(3):548-554.  
MA F,JI M F,CHEN L Y,*et al.* Responses of *Pinus tabulaeformis* seedlings to different soil water moistures in ecophysiological characteristics[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2009,29(3):548-554. (in Chinese)
- [34] SU B Q,SHANGGUAN Z P. Decline in soil moisture due to vegetation restoration on the Loess Plateau of China[J]. Land Degradation & Development,2019,30(3):290-299.
- [35] KEYIMU M D,LI Z S,FU B J,*et al.* Spatial differences in the radial growth responses of black locust (*Robinia pseudoacacia* Linn.) to climate on the Loess Plateau, China[J]. Dendrochronologia,2021,67:125832.
- [36] 向艳丽. 磷酸酶 ZMPP2CA10 和反向重复序列 IR-8 在玉米抗旱中的功能鉴定、自然变异及其机理研究[D]. 武汉:华中农业大学,2019.
- [37] LOURENS P,LARS M. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species[J]. Biotropica,2008,40(3):321-331.
- [38] 王凯,赵成姣,邓杰,等. 成年侧柏和刺槐对春季干旱的适应策略[J]. 生态学杂志,2017,36(11):3176-3181.

- WANG K,ZHAO C J,DENG J,*et al.* Adaptive strategies of adult *Platycladus orientalis* and *Robinia pseudoacacia* to spring drought[J]. Chinese Journal of Ecology,2017,36(11): 3176-3181. (in Chinese)
- [39] 陈龙涛. 华北落叶松和油松幼苗对干旱胁迫的响应及其抗旱性评价[D]. 太原:山西农业大学,2017.
- [40] 高海强. 城乡梯度下植被生长状况分异实测与遥感研究[D]. 长沙:中南林业科技大学,2020.
- [41] 张蒙蒙. 干旱胁迫下 3 个刺槐类型植物叶脉网络结构与光合特性的变化[D]. 合肥:安徽农业大学,2019.
- [42] LI P D,ZHU Y F,SONG X L,*et al.* Negative effects of long-term moderate salinity and short-term drought stress on the photosynthetic performance of *Hybrid pennisetum*[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2020,155:93-104.
- [43] REIS L A C,DE OLIVERIA J A,FARNESE F D S,*et al.* Chlorophyll fluorescence and water content parameters are good biomarkers for selecting drought tolerant eucalyptus clones [J]. Forest Ecology and Management, 2021, 481: 118682.
- [44] YU S X,ZHANG N Y,KAISER E,*et al.* Integrating chlorophyll fluorescence parameters into a crop model improves growth prediction under severe drought[J]. Agricultural and Forest Meteorology,2021,303:108367.
- [45] VARGES-ORTIZ E,MAGDALENO RAMIREZ-TOBIAS H,LUIS GONZALEZ-ESCOBAR J,*et al.* Biomass, chlorophyll fluorescence, and osmoregulation traits let differentiation of wild and cultivated *Amaranthus* under water stress[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B-biology,2021,220.
- [46] YAN W M,ZHONG Y Q W,SHANGGUAN Z P. Responses of different physiological parameter thresholds to soil water availability in four plant species during prolonged drought[J]. Agricultural and Forest Meteorology,2017,247:311-319.
- [47] 唐琪,姜天华,韩丛聪,等. 干旱胁迫对刺槐品种抗氧化酶、光合特性及叶绿体超微结构的影响[J]. 山东农业大学学报:自然科学版,2018,49(5):731-737.
- TANG Q,JIANG T H,HAN C C,*et al.* Effects of drought stress on the antioxidant enzyme activities, photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructures of *Robinia pseudoacacia* cultivars[J]. Journal of Shandong Agricultural University: Natural Science Edition,2018,49(5):731-737. (in Chinese)
- [48] 狄晓艳,朱小琪,马建平,等. 土壤水分胁迫对 5 个种源油松光合特性的影响[J]. 植物研究,2009,29(5):539-543.
- DI X Y,ZHU X Q,MA J P,*et al.* Effects of soil water stress on photosynthetic characteristics in five provenances of Chinese pine(*Pinus tabulaeformis* Carr.)[J]. Bulletin of Botanical Research,2009,29(5):539-543. (in Chinese)
- [49] 王巧,刘秀梅,王华田,等. 干旱和水涝胁迫对幼龄油松生长及光合作用的影响[J]. 中国水土保持科学,2015,13(6):40-47.
- [50] 吴旭,唐亚坤,陈晨,等. 黄土丘陵区沙棘、油松和刺槐光合生理特性及其环境适应性[J]. 生态学报,2019,39(21):8111-8125.
- WU X,TANG Y K,CHEN C,*et al.* Photosynthesis light response characteristics and environmental adaptability of *Hippophae rhamnoides*, *Pinus tabuliformis*, and *Robinia pseudoacacia* in the Loess hilly region of China[J]. Acta Ecologica Sinica,2019,39(21):8111-8125. (in Chinese)
- [51] 郑淑霞,上官周平. 黄土高原油松和刺槐叶片光合生理适应性比较[J]. 应用生态学报,2007,18(1):16-22.
- ZHENG S X,SHANGGUAN Z P. Photosynthetic physiological adaptabilities of *Pinus tabuliformis* and *Robinia pseudoacacia* in the Loess Plateau[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2007,18(1):16-22. (in Chinese)
- [52] LIU B H,LIANG J,TANG G M,*et al.* Drought stress affects on growth, water use efficiency, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Juglans rootstocks*[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 250(250): 230-235.
- [53] 何明,翟明普,曹帮华. 水分胁迫下增施氮、磷对刺槐无性系苗木光合特性的影响[J]. 北京林业大学学报,2009,31(6): 116-120.
- HE M,ZHAI M P,CAO B H. Effects of increased nitrogen and phosphorus on photosynthetic characteristics of *Robinia pseudoacacia* clonal seedlings under water stress[J]. Journal of Beijing Forestry University,2009,31(6):116-120. (in Chinese)
- [54] 陈龙涛,高润梅,石晓东. 干旱胁迫对华北落叶松和油松幼苗叶绿素含量与根系活力的影响[J]. 农学学报,2017,7(3):67-72.
- CHEN L T,GAO R M,SHI X D. Drought stress on chlorophyll content and root activity in seedlings of *Larix principis-rupprechtii* and *Pinus tabuliformis*[J]. Journal of Agriculture,2017,7(3):67-72. (in Chinese)
- [55] 吴芹,张光灿,裴斌,等. 3 个树种对不同程度土壤干旱的生理生化响应[J]. 生态学报,2013,33(12):3648-3656.
- WU Q,ZHANG G C,PEI B,*et al.* Physiological and biochemical responses to different soil drought stress in three tree species[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(12): 3648-3656. (in Chinese)
- [56] CHIANGO H,FIGUERIREDO A,SOUSA L,*et al.* Assessing drought tolerance of traditional maize genotypes of Mozambique using chlorophyll fluorescence parameters [J]. South African Journal of Botany,2021,138:311-317.
- [57] 刘立国. 辽西地区土壤水分胁迫对油松荧光特性的影响[J]. 防护林科技,2016(4):34-37.
- [58] 文瑛,廖飞勇. 不同水分胁迫对刺槐生理的影响[J]. 基因组学与应用生物学,2011,30(6):714-721.
- WEN Y,LIAO F Y. The effect of water stress on the physiology of *Robinia pseudoacacia*[J]. Genomics and Applied Biology,2011,30(6):714-721. (in Chinese)
- [59] 王琰,陈建文,狄晓艳. 不同油松种源光合和荧光参数对水分胁迫的响应特征[J]. 生态学报,2011,31(23):46-53.
- WANG Y,CHEN J W,DI X Y. Characterization of the responses of photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters to water stress in seedlings of six provenances of Chinese pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.) [J]. Acta Ecologica Sinica,2011,31(23):46-53. (in Chinese)
- [60] 徐飞,郭卫华,徐伟红,等. 刺槐幼苗形态、生物量分配和光合特性对水分胁迫的响应[J]. 北京林业大学学报,2010,32(1): 24-30.
- XU F,GUO W H,XU W H,*et al.* Effects of water stress on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Robinia pseudoacacia* seedlings[J]. Journal of Beijing Forestry U-

- niversity, 2010, 32(1): 24-30. (in Chinese)
- [61] NAHAR S, VEMIREDDY L R, SAHOO L, *et al.* Antioxidant protection mechanisms reveal significant response in drought-induced oxidative stress in some traditional rice of Assam, India[J]. *Rice Science*, 2018, 25(4): 185-196.
- [62] SISWOYO T A, ARUM L S, SANJAYA B R L, *et al.* The growth responses and antioxidant capabilities of melinjo (*Gnetum gnemon* L.) in different durations of drought stress [J]. *Annals of Agricultural Sciences*, 2021, 66(1): 81-86.
- [63] QAYYUM A, AL AYOUBI S, SHER A, *et al.* Improvement in drought tolerance in bread wheat is related to an improvement in osmolyte production, antioxidant enzyme activities, and gaseous exchange [J]. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2021, 28(9): 5238-5249.
- [64] LAXA M, LIEBTHAL M, TELMAN W, *et al.* The role of the plant antioxidant system in drought tolerance[J]. *Antioxidants*, 2019, 8(4).
- [65] HE F, SHENG M, TANG M. Effects of *Rhizophagus irregularis* on photosynthesis and antioxidative enzymatic system in *Robinia pseudoacacia* L. under drought stress[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 183.
- [66] 肖姣娣. 不同强度干旱胁迫对刺槐幼苗生理生化特性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2015(8): 23-26.
- XIAO J D. Physiological and biochemical influences of different drought stress on *Robinia pseudoacacia* seedlings [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2015(8): 23-26. (in Chinese)
- [67] 薛设, 王进鑫, 吉增宝, 等. 旱后复水对刺槐苗木叶片保护酶活性和膜质过氧化的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2009, 37(7): 81-85.
- XUE S, WANG J X, JI Z B, *et al.* Effect of rewatering on activity of protect enzymes and membrane peroxidation in *Robinia pseudoacacia* seedling [J]. *Journal of Northeast A&F University: Nat. Sci. Ed.*, 2009, 37(7): 81-85. (in Chinese)
- [68] LI Q, WANG N, LIU X, *et al.* Growth and physiological responses to successional water deficit and recovery in four warm-temperate woody species [J]. *Physiologia Plantarum*, 2019, 167(4): 645-660.
- [69] 庄飞. 沙棘和刺槐叶片对土壤水分和氮素有效性的生理生化响应[D]. 杨陵: 西北农林科技大学, 2013.
- [70] 王琰, 陈建文, 狄晓艳. 水分胁迫下不同油松种源 SOD、POD、MDA 及可溶性蛋白比较研究[J]. 生态环境学报, 2011, 20(10): 1449-1453.
- WANG Y, CHEN J W, DI X Y. A comparative study on the SOD, POD, MDA and dissoluble protein of six provenances of Chinese pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.) under water stress [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2011, 20(10): 1449-1453. (in Chinese)
- [71] TURNER N C. Turgor maintenance by osmotic adjustment: 40 years of progress [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2018, 69(13): 3223-3233.
- [72] AL-YASI H, ATTIA H, ALAMER K, *et al.* Impact of drought on growth, photosynthesis, osmotic adjustment, and cell wall elasticity in *Damask rose* [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 150: 133-139.
- [73] BLUM A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2017, 40(1): 4-10.
- [74] 杨斌, 彭长辉, 张贤, 等. 干旱胁迫对刺槐幼苗叶片氮含量、光合速率及非结构性碳水化合物化合物的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2019, 25(6): 1261-1269.
- YANG B, PENG C H, ZHANG X, *et al.* Effects of drought stress on leaf nitrogen content, rate of photosynthesis, and non-structural carbohydrates in *Robinia pseudoacacia* L. seedlings [J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2019, 25(6): 1261-1269. (in Chinese)
- [75] 张婷, 曹扬, 陈云明, 等. 生长季末期干旱胁迫对刺槐幼苗非结构性碳水化合物化合物的影响[J]. 水土保持学报, 2016, 30(5): 297-304.
- ZHANG T, CAO Y, CHEN Y M, *et al.* Effects of drought stress on non-structural carbohydrates of *Robinia pseudoacacia* saplings at the end of the growing season [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2016, 30(5): 297-304. (in Chinese)
- [76] 马惠芳, 王进鑫, 张青, 等. 干旱和铅双重胁迫对刺槐叶片有机渗透调节物质的影响[J]. 西北林学院学报, 2012, 27(3): 1-6.
- MA H F, WANG J X, ZHANG Q, *et al.* Influence of drought and lead stress on organic osmolytes in the leaves of *Robinia pseudoacacia* [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2012, 27(3): 1-6. (in Chinese)
- [77] 陈丽培, 刘瑞霞, 杨玉珍, 等. 干旱胁迫对刺槐、皂荚叶片渗透调节物质含量及保护酶活性的影响[J]. 河南农业科学, 2017, 46(10): 122-127.
- [78] 毛培利, 李丕军, 刘华, 等. 干旱胁迫下刺槐生理适应特性研究[J]. 新疆农业科学, 2008, 45(4): 704-706.
- [79] NIO S A, CAWTHRAY G R, WADE L J, *et al.* Pattern of solutes accumulated during leaf osmotic adjustment as related to duration of water deficit for wheat at the reproductive stage [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, 49(10): 1126-1137.
- [80] 张婷. 干旱胁迫对刺槐和油松幼苗非结构性碳水化合物化合物的影响[D]. 北京: 中国科学院大学(中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心), 2018.
- [81] 鄯亚栋. 水盐影响下的梭梭生理响应机制及其生态适应[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2018.
- [82] SPERRY J S, DONNELLY J R, TYREE M T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1988, 11(1): 35-40.
- [83] NATE G M, SANNA S. The mechanisms of carbon starvation: how, when, or does it even occur at all? [J]. *New Phytologist*, 2010, 186(2).
- [84] TRIFILÒ P, CASOLO V, RAIMONDO F, *et al.* Effects of prolonged drought on stem non-structural carbohydrates content and post-drought hydraulic recovery in *Laurus nobilis* L.: the possible link between carbon starvation and hydraulic failure [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 120: 232-241.
- [85] TRIFILÒ P, KIORAPOSTOLOU N, PERTRUZZELLIS F, *et al.* Hydraulic recovery from xylem embolism in excised branches of twelve woody species: Relationships with parenchyma cells and non-structural carbohydrates [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 139: 513-520.



- [86] 刘璇,吴永波,邵维. 高温干旱复合胁迫及复水对刺槐幼苗水分运输的影响[J]. 生态科学, 2018, 37(2): 100-105.
- [87] YAN W M, ZHONG Y Q W, SHANGGUAN Z P. Elevated temperature exacerbates the effects of drought on the carbon and hydraulic characteristics of *Robinia pseudoacacia* seedlings[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2020, 280: 107794.
- [88] NOLA P, BRACCO F, ASSINI S, *et al.* Xylem anatomy of *Robinia pseudoacacia* L. and *Quercus robur* L. is differently affected by climate in a temperate alluvial forest[J]. Annals of Forest Science, 2020, 77(1): 8.
- [89] RÖTZER T, MOSER-REISCHL A, RAHMAN M A, *et al.* Urban tree growth and ecosystem services under extreme drought[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2021, 308-309: 108532.
- [90] 刘娟娟,李吉跃,庞静. CO<sub>2</sub> 浓度倍增与干旱胁迫对油松(*Pinus tabulaeformis*)相对分枝级水力结构的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(9): 4136-4143.
- [91] GRİČAR J, ZAVADLAV S, JYSKE T, *et al.* Effect of soil water availability on intra-annual xylem and phloem formation and non-structural carbohydrate pools in stem of *Quercus pubescens*[J]. Tree Physiology, 2018, 39(2): 222-233.
- [92] HE W Q, LIU H Y, QI Y, *et al.* Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration[J]. Global Change Biology, 2020, 26(6).
- [93] 王林,代永欣,郭晋平,等. 刺槐苗木干旱胁迫过程中水力学失败和碳饥饿的交互作用[J]. 林业科学, 2016, 52(6): 1-9.
- WANG L, DAI Y X, GUO J P, *et al.* Interaction of hydraulic failure and carbon starvation on *Robinia pseudoacacia* seedlings during drought[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2016, 52(6): 1-9.
- [94] 王昕,孙永林,刘西平. 土壤含水量对刺槐光合能力和碳水化合物分配的影响[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(1): 20-25, 45.
- WANG X, SUN Y L, LIU X P. Effects of soil water contents on leaf photosynthesis and carbohydrate partitioning in *Robinia pseudoacacia*[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(1): 20-25, 45. (in Chinese)
- [95] YAN W M, ZHONG Y Q W, SHANGGUAN Z P. Rapid response of the carbon balance strategy in *Robinia pseudoacacia* and *Amorpha fruticosa* to recurrent drought[J]. Environmental and Experimental Botany, 2017, 138: 46-56.
- [96] 王宗琰,王凯,姜涛,等. 油松幼苗非结构性碳水化合物对干旱胁迫的阶段性响应[J]. 植物研究, 2018, 38(3): 460-466.
- WANG Z Y, WANG K, JIANG T, *et al.* Staged responses of non-structural carbohydrates of *Pinus tabulaeformis* seedlings to drought stress[J]. Bulletin of Botanical Research, 2018, 38(3): 460-466. (in Chinese)
- [97] 张庆印. 半湿润黄土区坡面刺槐林对干旱胁迫的生理响应[D]. 杨陵:西北农林科技大学, 2017.
- [98] 杨淑红,张江涛,赵蓬晖,等. 干旱胁迫对速生刺槐‘民刺1号’光合及生理特征的影响[J]. 上海农业学报, 2021, 37(1): 53-59.
- YANG S H, ZHANG J T, ZHAO P H, *et al.* Effects of drought stress on photosynthetic and physiological characteristics of fast growing *Robinia pseudoacacia* ‘Minci No. 1’[J]. Acta Agriculturae Shanghai, 2021, 37(1): 53-59. (in Chinese)
- [99] 夏尚光,苏守香,蔡懿苒. 安徽省不同立地条件对刺槐良种“皖槐1号”生长的影响[J]. 安徽林业科技, 2020, 46(5): 7-11.
- [100] 张江涛,杨淑红,赵蓬晖,等. 速生刺槐‘民刺1号’选育[J]. 河南林业科技, 2021, 41(1): 1-6.
- [101] 张怡,罗晓芳,沈应柏. 干旱胁迫下四倍体刺槐幼苗水分利用效率及稳定碳同位素组成的研究[J]. 西北植物学报, 2009, 29(7): 1460-1464.
- ZHANG Y, LUO X F, SHEN Y B. Water use efficiency and carbon isotopic compositions in tetraploid clones of black locust under drought resistance[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(7): 1460-1464. (in Chinese)
- [102] 张怡,罗晓芳,沈应柏. 土壤逐渐干旱过程中刺槐新品种苗木抗氧化系统的动态变化[J]. 浙江林学院学报, 2005, 22(2): 166-169.
- ZHANG Y, LUO X F, SHEN Y B. Dynamic changes of anti-oxidation system in new cultivars of *Robinia pseudoacacia* under gradual drought stress of soil[J]. Journal of Zhejiang Forestry College, 2005, 22(2): 166-169. (in Chinese)
- [103] 冯玥. 四倍体刺槐的人工诱导及抗旱性评价[D]. 北京:北京林业大学, 2018.
- [104] 聂琳,彭杰,常军,等. 四倍体刺槐研究现状及进展[J]. 中国农学通报, 2013, 29(4): 1-4.
- [105] 杜保国. 油松种源差异性及其响应干旱胁迫的代谢组学研究展望[J]. 绵阳师范学院学报, 2017, 36(5): 63-67.
- [106] 徐化成,唐谦,张淑娟,等. 油松气候生态型的研究[J]. 林业科学, 1986(1): 10-20.
- XU H C, TANG Q, ZHANG S J, *et al.* A study on climatic ecotypes in *Pinus tabulaeformis* Carr. [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1986(1): 10-20. (in Chinese)
- [107] 彭祚登,任云卯,林平. 种子萌发胁迫下不同生态型油松抗旱性的评价[J]. 种子, 2009, 28(7): 14-17.
- [108] 李萍,朱清科,谢静,等. 半干旱黄土区水平阶整地人工油松林地土壤水分和养分状况[J]. 水土保持通报, 2012, 32(1): 60-65.
- LI P, ZHU Q K, XIE J, *et al.* Soil moisture and nutrient levels in artificial *Pinus tabulaeformis* forest by level terracing in semiarid Loess Plateau[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2012, 32(1): 60-65. (in Chinese)
- [109] 李军慧,谢云,袁秀娟. 浅谈黄土高原沟壑区治理荒山荒坡抗旱树种的栽植技术[J]. 农业科技与信息, 2017(6): 39-40.
- [110] 张海,易永华,杨荣惠. 黄土地坡径流收集膜下自流出滴灌溉系统设计及其生态效益研究[J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(5): 118-122.
- ZHANG H, YI Y H, YANG R H. A study on the design of runoff-collecting system for auto-flowing drip irrigation under film and its ecological benefit in slope land of the Loess Plateau[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2009, 27(5): 118-122. (in Chinese)
- [111] 曹晓霞,郭建斌,李文斌,等. 抗蒸腾叶面肥对苗木抗旱性的调节作用研究[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版, 2010, 38(9): 61-65.
- CAO X X, GUO J B, LI W B, *et al.* Anti-transpiration foliar

- fertilization on regulatory function of drought resistance[J]. Journal of Northeast A&F University: Nat. Sci. Ed., 2010, 38(9): 61-65. (in Chinese)
- [112] 李爱萍. 油松营养杯育苗抗旱造林技术分析[J]. 种子科技, 2021, 39(11): 91-92.
- [113] 张友春. 辽西半干旱地区油松营养钵育苗及造林技术[J]. 现代化农业, 2020(2): 38-39.
- [114] 李建春, 贺亚东, 张斌善, 等. 多效抗旱驱鼠剂(RPA)飞播油松拌种成效分析[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(6): 119-125.  
LI J C, HE Y D, ZHANG B S, *et al.* Analysis on the effectiveness of the application of RPA in the aerial seeding of *Pinus tabulaeformis* [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(6): 119-125. (in Chinese)
- [115] 王志雄, 白文瑗, 李森林. 黄土高塬沟壑区油松、侧柏抗旱造林技术研究[J]. 人民黄河, 2006(8): 84-85.
- [116] 李健康, 王培新, 孟惠荣, 等. 2种植物抗逆剂对苗木抗旱促长作用研究[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(5): 111-117.  
LI J K, WANG P X, MENG H R, *et al.* Promotion effects two plant anti-adversity agents on seedling growth[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(5): 111-117. (in Chinese)
- [117] 李建春, 张斌善, 党齐域, 等. 多效抗旱驱鼠剂(RPA)对飞播油松高生物量的影响[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(1): 164-169.  
LI J C, ZHANG B S, DANG Q Y, *et al.* Effects of RPA on the height biomass of *Pinus tabulaeformis* in the aerial seeding[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2016, 31(1): 164-169. (in Chinese)
- [118] 涂永成, 裴宗平, 周江, 等. 八种抗旱材料组合对于旱矿区油松抗旱性的影响[J]. 北方园艺, 2014(9): 63-66.
- [119] 李建新, 任永信. 外源NO对于旱下刺槐幼苗抗氧化特性的影响[J]. 河南农业科学, 2012, 41(11): 129-131.
- [120] 裴乐乐. 外源一氧化氮对油松种子萌发和幼苗抗逆性的效应[D]. 杨陵: 西北农林科技大学, 2012.
- [121] 李庆华. 稀土元素镧对刺槐幼苗抗旱性的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2014, 34(12): 62-65.  
LI Q H. Effects of rare earth element lanthanum on drought tolerance of *Robinia pseudoacacia* L. seedlings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2014, 34(12): 62-65. (in Chinese)
- [122] 胡景江, 左仲武, 周自云. 外源活性氧清除剂对油松幼苗的抗旱性效应[J]. 西北林学院学报, 2005, 20(4): 18-20.  
HU J J, ZUO Z W, ZHOU Z Y. The effect of exogenous active oxygen scavenger on seedling growth and drought resistance of Chinese pine[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2005, 20(4): 18-20. (in Chinese)
- [123] 段俊枝, 齐学礼, 冯丽丽, 等. 抗旱基因在小麦抗旱基因工程中的应用进展[J]. 作物杂志, 2020(3): 1-9.  
DUAN J Z, QI X L, FENG L L, *et al.* Progress on application of drought tolerance genes in Wheat drought tolerance genetic engineering[J]. Crops, 2020(3): 1-9. (in Chinese)
- [124] MATSUKURA S, MIZOI J, YOSHIDA T, *et al.* Comprehensive analysis of rice DREB2-type genes that encode transcription factors involved in the expression of abiotic stress-responsive genes [J]. Molecular Genetics and Genomics, 2010, 283(2): 185-196.
- [125] XIU Y, IQBAL A, ZHU C, *et al.* Improvement and transcriptome analysis of root architecture by overexpression of *Fraxinus pennsylvanica* DREB2A transcription factor in *Robinia pseudoacacia* L. 'Idaho' [J]. Plant Biotechnology Journal, 2016, 14(6): 1456-1469.
- [126] PERVAIZ T, LIU S W, UDDIN S, *et al.* The transcriptional landscape and hub genes associated with physiological responses to drought stress in *Pinus tabulaeformis*. [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(17).
- [127] 尹达, 杜宁, 徐飞, 等. 外来物种刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.) 在中国的研究进展[J]. 山东林业科技, 2014, 44(6): 92-99.
- [128] 吴芹, 张光灿, 裴斌, 等. 3个树种对不同程度土壤干旱的生理生化响应[J]. 生态学报, 2013, 33(12): 3648-3656.
- [129] HE Q Y, YAN M J, MIYAZAWA Y, *et al.* Sap flow changes and climatic responses over multiple-year treatment of rainfall exclusion in a sub-humid black locust plantation[J]. Forest Ecology and Management, 2020, 457: 117730.
- [130] 侯丽媛, 董艳辉, 李亚莉, 等. 藜麦抗旱性研究进展与展望[J]. 江苏农业科学, 2021, 49(11): 22-28.
- [131] ZHANG Z D, HUANG M B, YANG Y N, *et al.* Evaluating drought-induced mortality risk for *Robinia pseudoacacia* plantations along the precipitation gradient on the Chinese Loess Plateau [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2020, 284: 107897.
- [132] ZHAO Q X, YU S C, ZHAO F, *et al.* Comparison of machine learning algorithms for forest parameter estimations and application for forest quality assessments[J]. Forest Ecology and Management, 2019, 434: 224-234.
- [133] 宋爱云, 董林水, 周金星, 等. 晋西黄土丘陵边缘区油松人工林密度调控与生物量特征[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(4): 7-11, 66.  
SONG A Y, DONG L S, ZHOU J X, *et al.* Suitable density management and biomass characters of *Pinus tabulaeformis* plantations in the ecotone between bedrock region and Loess hill area of West Shanxi Province [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2016, 31(4): 7-11, 66. (in Chinese)
- [134] WEI X, LIANG W J. Regulation of stand density alters forest structure and soil moisture during afforestation with *Robinia pseudoacacia* L. and *Pinus tabulaeformis* Carr. on the Loess Plateau [J]. Forest Ecology and Management, 2021, 491: 119196.
- [135] 段高辉, 赵鹏祥, 周远博, 等. 黄龙山林区油松人工林立地质量评价研究[J]. 西北林学院学报, 2019, 34(5): 161-166.  
DUAN G H, ZHAO P X, ZHOU Y B, *et al.* On site quality evaluation of *Pinus tabulaeformis* plantation in the forest region of Huanglong Mountain [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2019, 34(5): 161-166. (in Chinese)