



唐徐一,游芳,彭溢濠,等.油茶不同砧木嫁接苗对干旱胁迫的形态和生理响应[J].江西农业大学学报,2025,47(6):1559–1572.

TANG X Y, YOU F, PENG Y H, et al. Morphological and physiological responses of grafted *Camellia oleifera* seedlings with different rootstocks to drought stress[J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2025, 47(6): 1559–1572.

油茶不同砧木嫁接苗对干旱胁迫的形态和生理响应

唐徐一,游芳,彭溢濠,张浩林,邹婷婷,任可为,朱鸿洋,胡冬南,刘娟*

(江西农业大学 亚热带森林资源培育江西省重点实验室/林学院,江西 南昌 330045)

摘要:【目的】探究油茶不同砧木嫁接苗对干旱胁迫的形态和生理响应,评价并筛选耐旱型砧木类型,为油茶良种高效栽培提供材料和技术支撑。【方法】研究以江西省主推油茶良种“赣无1”、“赣无2”、“长林3”和多倍体油茶“高州油茶”的种子繁育的芽苗作为砧木,以“长林4”为接穗,培育同穗不同砧2年生嫁接苗,开展盆栽控水试验,研究不同程度干旱胁迫对油茶嫁接苗苗期生长、根系特征和光合特性的影响,分析不同砧木对干旱胁迫的响应差异,探讨油茶嫁接苗在干旱胁迫下的砧木效应。【结果】轻度干旱下,以“赣无1”为砧木的嫁接苗表现出较高的生长增幅、相对含水率和叶绿素含量,“赣无2”和“高州油茶”在这些指标上受到较大抑制。中度干旱下,各嫁接苗的生长增幅、净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度和蒸腾速率均显著下降。重度干旱下,“赣无1”嫁接苗能保持较高的株高和地径增长量,其叶绿素a和总叶绿素含量也显著高于其他品种,“高州油茶”的株高和地径增幅下降最为显著,其次为“赣无2”。主成分分析结果显示,“赣无1”砧木在干旱胁迫下表现出较高的资源利用效率和耐旱性,而“赣无2”和“高州油茶”的耐旱性相对较差,尤其是“高州油茶”对水分亏缺最为敏感。【结论】嫁接苗砧木类型的不同对干旱胁迫的生理响应也不同。以“赣无1”和“长林3”为砧木的嫁接苗在干旱胁迫下表现出较强的耐旱性,以“赣无2”和“高州油茶”为砧木的嫁接苗对土壤水分较为敏感。

关键词:油茶;嫁接苗;砧木;干旱胁迫;光合特性

中图分类号:S723.2 文献标志码:A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):

文章编号:1000-2286(2025)06-1559-14

CSTR:32399.14.aauj.2025135



Morphological and physiological responses of grafted *Camellia oleifera* seedlings with different rootstocks to drought stress

TANG Xuyi, YOU Fang, PENG Yihao, ZHANG Haolin, ZOU Tingting,
REN Kewei, ZHU Hongyang, HU Dongnan, LIU Juan*

收稿日期:2025-03-12 修回日期:2025-04-17

基金项目:江西省重点研发计划“揭榜挂帅”项目(20223BBF61012)和江西省赣鄱俊才主要学科学术和技术带头人培养项目(20243BCE51086)

Project supported by Key R&D Plan Unveiling and Leading Projects in Jiangxi Province(20223BBF61012)and the Ganpo Talents Program-Major Academic and Technical Leaders Training Project(20243BCE51086)

作者简介:唐徐一,硕士生,orcid.org/0000-0001-6070-9538,18358360759@163.com;*通信作者:刘娟,副教授,博士,主要从事林木遗传改良、林木抗逆分子机制研究,orcid.org/0000-0002-6912-1068;liu_juan1122@163.com。

©《江西农业大学学报》编辑部,开放获取CC BY-NC-ND协议

(Jiangxi Provincial Key Laboratory of Subtropical Forest Resources Silviculture/College of Forest, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China)

Abstract: [Objective] This study aims to investigate the morphological and physiological responses of different rootstocks of *Camellia oleifera* grafting seedlings to drought stress, evaluate and screen drought-tolerant rootstock types, thus providing materials and technical support for the efficient cultivation of high-quality *C. oleifera* varieties. [Method] This study used seedlings propagated from seeds of the main promoted *C. oleifera* varieties in Jiangxi Province, including “Ganwu 1,” “Ganwu 2,” “Changlin 3,” and the high-ploidy *C. oleifera* “Gaozhou,” as rootstocks, and “Changlin 4” as the scion to cultivate 2-year-old grafted seedlings with the same scion but different rootstocks. A pot-controlled water experiment was conducted to study the effects of different levels of drought stress on the growth, root characteristics, and photosynthetic properties of *C. oleifera* grafting seedlings during the seedling stage. The differences in responses to drought stress among different rootstocks were analyzed, and the rootstock effects of *C. oleifera* grafting seedlings under drought stress were explored. [Result] Under mild drought conditions, the grafting seedlings with “Ganwu 1” as the rootstock exhibited higher growth increments, relative water content, and chlorophyll content. In contrast, “Ganwu 2” and “Gaozhou” were more significantly inhibited in terms of these indicators. Under moderate drought conditions, the growth increments, net photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration, and transpiration rate of all grafting seedlings significantly decreased. Under severe drought conditions, the grafting seedlings with “Ganwu 1” as the rootstock maintained higher stem height and ground diameter increments, and their chlorophyll a and total chlorophyll contents were significantly higher than those of other varieties. The grafting seedlings with “Gaozhou” showed the most significant decline in stem height and ground diameter increments, followed by “Ganwu 2.” Principal component analysis results indicated that the rootstock “Ganwu 1” exhibited higher resource utilization efficiency and drought tolerance under drought stress, while “Ganwu 2” and “Gaozhou” had relatively poorer drought tolerance, especially “Gaozhou,” which was most sensitive to water deficit. [Conclusion] Different rootstock types of grafting seedlings have different physiological responses to drought stress. The grafting seedlings with the rootstocks “Ganwu 1” and “Changlin 3” showed stronger drought tolerance under drought stress, while the grafting seedlings with the rootstocks “Ganwu 2” and “Gaozhou” were more sensitive to soil moisture.

Keywords: *Camellia oleifera*; grafting seedling; rootstock; drought stress; photosynthetic properties

【研究意义】油茶(*Camellia oleifera* Abel.)是我国南方重要的木本油料树种,具有极高的经济价值和生态效益^[1-2]。南方红壤丘陵区为油茶的主要种植地,该区域8—10月,极易发生季节性持续干旱^[3-4]。俗语“七月干果,八月干油”,说的就是干旱对油茶产量和品质的影响。砧木在提高嫁接植株抗逆性方面发挥着重要作用^[5-6]。在更新高产油茶良种和山地灌溉都有困难的情况下,通过筛选耐旱型砧木类型来提高油茶抗旱能力,是减轻干旱灾害对油茶生产不利影响的一条有效而快捷的途径。【前人研究进展】在长期进化过程中,油茶形成了一系列形态和生理机制来应对或适应干旱胁迫^[7]。例如,在轻度干旱胁迫下,油茶会通过关闭部分叶片气孔、降低光合色素含量和抑制光合效率来减缓植株生长,从而减少水分消耗,同时促进根系生长,提高根冠比,以增强水分吸收能力,维持植株的水分平衡^[8-9]。王志超等^[10]研究油茶“湘林210”和“衡东2号”在干旱胁迫下的光合特性和生理响应,发现随着干旱胁迫的加剧,2个油茶品种的净光合速率、气孔导度、胞间CO₂浓度和蒸腾速率均显著下降。罗梓琼等^[11]研究干旱胁迫下油茶“华鑫”“华硕”“长林40”“长林4号”的生理特性,发现随着干旱程度的加重和时间的延长,4个油茶品种苗木叶片叶绿素含量存在不同程度的降低。申帅帅等^[12]利用PEG-6000模拟干旱,研究海南油茶幼苗的生理特性,发现干旱胁迫下油茶叶片相对含水量减少,光合色素含量呈先升高后降低的趋势。大量研究表明,砧木在提高嫁接植株抗逆性方面发挥着重要作用,其中嫁接苗的砧木差异对地上部抗性存在较大影响。例如,Balfagón等^[13]研究发现砧木品种会改变穗条的生理生化特性,进而使植物能更适应干旱与高

温环境。然而,在油茶芽苗砧嫁接生产实践中,通常接穗应用的是良种,而砧木的选择则较为随意,砧木差异将对油茶嫁接苗和幼树的生长发育和抗性特征产生较大的影响。

【本研究切入点】当前有关油茶应对干旱胁迫相关的研究多集中于实生苗、良种嫁接苗或无性系扦插育苗等研究材料,对不同砧木来源的油茶嫁接耐旱性的研究较为匮乏,尚不清楚不同砧木类型对接穗耐旱能力的响应差异。【拟解决的关键问题】本研究以同穗不同砧木的油茶嫁接苗为试验材料,在盆栽控水条件下对供试材料的抗旱性进行评价,筛选较耐旱砧木类型,为油茶良种高效栽培提供理论依据和技术支撑,研究结果将对未来气候变化下油茶良种的集约化经营管理和生产具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于江西农业大学林学综合实践基地(28°68'N、115°92'E),属于亚热带季风气候,年平均降水量 1 556.4 mm,年日照为 1 903.9 h,年平均温度 17.5 ℃。试验地地势平坦,排水通风良好。

1.2 试验材料

本研究选用了江西主推油茶良种赣系列的“赣无 1(GW1)”和“赣无 2(GW2)”、抗旱能力较好的“长林 3(CL3)”,以及南缘的十倍体油茶“高州油茶(GZ)”为研究材料。2022 年 11 月,在江西农业大学校内油茶种质资源圃内收集 3 个油茶品系(GW1,GW2,CL3)的成熟果实。高州油茶果来自韶关市曲江国有小坑林场,为仲恺农业工程学院高州油茶研究团队培育的优良无性系。将果实晾晒后剥离种仁,12 月底沙藏。2023 年 5 月,以 4 个油茶半同胞家系芽苗砧作为砧木,与良种接穗“长林 4”进行芽苗砧嫁接并培育。翌年 2 月,待嫁接苗长出两片新叶后移栽至以沙土混合[m(沙):m(红土)=1:2]为基质的长条形园艺花盆(70 cm×40 cm×26.3 cm)中。所有油茶苗在基地阳光棚内培养 5 个月,其间保证水肥条件充足,培育健壮的油茶嫁接苗。于 2024 年 8 月开展盆栽控水试验。

1.3 试验设计

课题组前期油茶抗旱预试验结果显示,当土壤体积含水量低于 20% 时,叶片出现轻度卷曲,土壤体积含水量约 12% 时,叶片出现萎蔫,且嫩叶生长受到影响,部分老叶脱落;当土壤体积含水量低于 8% 时,油茶叶片出现永久萎蔫、脱落,且干旱持续超过 2 d 时,植株出现死亡。因此,本研究设置 4 个处理,即 CK(田间最大持水量 52% 以上)、D1(田间最大持水量的 33%~48%)、D2(田间最大持水量的 25%~33%)和 D3(田间持水量的 20%~25%)(表 1)。每个砧木类型每个处理设置 3 个重复,每个重复 12 株苗,土壤相对湿度采用土壤温湿度仪(S21A,徐州法拉电子科技有限责任公司)测定。干旱胁迫试验持续 90 d。

表 1 各处理土壤水分梯度

Tab.1 The soil water gradient of all treatments

处理 Treatment	占田间持水量的比例/% Proportion of field capacity	土壤质量含水量/% Soil mass water content	土壤体积含水量/% Soil volumetric water content
充分供水 CK	>52	>14	>19
轻度干旱胁迫 D1	33~48	9~13	11~17
中度干旱胁迫 D2	25~33	7~9	9~11
重度干旱胁迫 D3	20~25	5~7	6~9

1.4 试验设计

1.4.1 嫁接苗株高地径的测定

使用游标卡尺和钢卷尺在 0,30,60,90 d 时测量对照组和胁迫组嫁接苗的地径和株高。将卷尺平行放置于植株旁,确保与植株保持平行。记录从基部至最高生长点的高度。选择离基部约 3~5 cm 处,打开游标卡尺,将卡尺的固定爪轻轻夹住茎干的测量位置,确保卡尺的测量面与植株表面垂直,以避免测量误差。

1.4.2 嫁接苗生物量、植株含水量测定

干旱处理 90 d 后,将样品清洗干净后,吸干表面水分,小心分离不同组织部位,用电子天平分别测定地上部(茎、叶)和地下部(根)的鲜重;放置烘箱中 105 ℃杀青 20 min,80 ℃烘干至恒重,分别测定地上和地下部分干重。

总生物量(干)=冠生物量(干重)+根生物量(干重) (1)

冠生物量(干)=叶生物量(干重)+茎生物量(干重) (2)

根冠比(干)=根生物量(干重)/冠生物量(干重) (3)

植株相对含水率=(植株鲜重-植株干重)/植株鲜重 $\times 100\%$ (4)

1.4.3 嫁接苗根系形态指标测定

干旱胁迫90 d后,选取完整油茶苗,蒸馏水洗净后,用镊子将根解剖,采用Expression 10000XL 3.49扫描仪扫描根系,Win RHIZO(Pro2012b)软件分析根长、根表面积、平均根直径和根总体积,并将根系数据划分为一级根(0~2 mm)、二级根(2~4 mm)、三级根(≥ 4 mm),分析统计不同根级别的根系形态指标。

1.4.4 叶片叶绿素含量

干旱胁迫30 d和90 d时,各处理随机选取3株幼苗,从中选取长势和大小一致的叶片,避开叶脉剪取0.2 g,采用乙醇法测定不同处理、不同砧木和不同胁迫时间下的叶绿素a(Chl a)和叶绿素b(Chl b)的含量。

1.4.5 叶片光合特性

采用便捷式光合荧光测量系统(LI-6400X,美国),于8月、9月、10月晴朗天气的09:00—11:00,每个处理随机选择5株油茶苗,每株选取5片叶测定叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和气孔导度(G_s)。

1.4.6 PCA分析

本研究选取与油茶耐旱性相关的生长指标(株高增幅、地径增幅、冠生物量、根生物量、总生物量、根冠比、各级根长度、各级根体积)、光合参数指标(叶绿素含量、净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度、蒸腾速率)共计13项,采用主成分分析法筛选出较耐旱砧木类型。

1.5 数据分析及统计

采用Excel软件对试验数据进行初步整理,利用SPSS27.0软件统计分析数据,并对所有指标的抗旱系数进行主成分分析(principal components analysis, PCA)。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对油茶嫁接苗生长的影响

2.1.1 对嫁接苗生长及生物量的影响

干旱胁迫对不同砧木油茶嫁接苗株高影响的结果显示,轻度干旱胁迫能够促进油茶嫁接苗的生长,而中度和重度干旱胁迫则显著抑制了其生长(表2)。此外,随着干旱胁迫时间的延长,对植株生长的抑制作用在一定程度上进一步加剧。试验处理过程中,4个同穗不同砧木油茶嫁接苗在对照(CK)和轻度干旱(D1)下的株高增长较大,但在中度(D2)和重度(D3)干旱胁迫下,株高增幅明显降低。其中,GW2砧木在中度和重度干旱胁迫下的株高降幅最大,其次是GZ砧木。例如,在干旱90 d后,与CK相比,D2和D3处理下砧木GW1嫁接苗株高增幅分别下降了40.20%和83.59%;砧木GW2下降了91.26%和90.30%;砧木CL3下降了61.86%和94.10%;砧木GZ下降了67.20%和91.31%。由此表明,砧木GW2与GZ的嫁接苗对中度 and 重度干旱较为敏感,其生长受到显著抑制。

干旱胁迫对油茶地径生长的影响结果分析显示,轻度干旱能促进不同砧木油茶嫁接苗的地径生长,但中度和重度干旱则显著抑制了地径的增加(表2)。且随着干旱胁迫程度的加剧和持续时间的延长,地径增长受到的抑制作用愈发明显。整体来看,砧木GW1和CL3对轻度干旱较不敏感;砧木GW2嫁接苗的地径生长对水分变化最为敏感;砧木GZ油茶嫁接苗的地径生长对中度 and 重度干旱胁迫较为敏感。

干旱胁迫下油茶嫁接苗生物量含量变化的结果表明,随着干旱程度的增加,嫁接苗的地上部和地下部生物量呈下降趋势,且根冠比呈现先上升后下降的趋势(表3)。与CK相比,在D1处理下,砧木GW1、GW2、CL3和GZ嫁接苗根冠比分别增加了44.83%、114.83%、61.55%和84.74%;D2处理下,4种砧木类型嫁接苗根冠比分别增加了45.98%、88.02%、19.43%和57.62%;D3处理下,砧木GW1、GW2和CL3嫁接苗根冠比分别增加了22.66%、29.69%和14.25%,砧木GZ下降了1.61%。由此表明,不同砧木类型对不同程度干旱胁迫下的生物量分配策略不同。其中,砧木GW2和GZ嫁接苗对水分变化更为敏感,它们在轻度和中度干旱胁迫下会分配更多生物量到根系,重度干旱下根系生长显著降低。

表 2 不同砧木油茶嫁接苗平均株高、地径等指标结果

Tab.2 The average height and ground diameter .etc of *Camellia oleifera* grafted seedlings

砧木品种 Rootstock varieties	处理 Treatment	0 d			30 d			60 d			90 d				
		株高/cm	地径/mm	株高/cm	较初期 增幅/%	地径/mm	较初期 增幅/%	株高/cm	较初期 增幅/%	地径/mm	较初期 增幅/%	株高/cm	较初期 增幅/%		
		Plant height	Ground diameter	Plant height	Increase rate com- pared with the initial stage	Ground diameter	Increase rate com- pared with the initial stage	Plant height	Increase rate com- pared with the initial stage	Ground diameter	Increase rate com- pared with the initial stage	Plant height	Increase rate com- pared with the initial stage		
GW1	CK	27.82±6.04 ^{Aa}	3.41±0.22 ^{Aa}	31.32±8.05 ^{Aa}	11.83	3.85±0.39 ^{Aa}	12.96	31.47±7.54 ^{Aa}	12.70	4.37±0.40 ^{Ab}	28.12	32.97±7.76 ^{Aa}	18.16	4.65±0.45 ^{Aa}	36.20
	D1	25.2±6.51 ^{Aa}	3.46±0.62 ^{Aa}	30.46±7.68 ^{Ab}	21.28	3.97±0.69 ^{Aa}	15.02	31.91±6.85 ^{Aa}	28.25	4.55±0.50 ^{Aa}	32.99	32.38±6.91 ^{Aa}	30.21	4.60±0.49 ^{Aa}	34.61
	D2	25.73±4.00 ^{Aa}	3.53±0.54 ^{Aa}	26.78±4.05 ^{Ab}	4.16	3.94±0.49 ^{Aa}	11.30	28.14±5.26 ^{Ab}	8.94	4.30±0.36 ^{Ab}	21.87	28.57±4.84 ^{Ab}	10.86	4.49±0.38 ^{Ab}	27.13
	D3	24.44±3.34 ^{Aa}	3.52±0.54 ^{Aa}	24.64±3.36 ^{Ab}	0.81	3.92±0.72 ^{Aa}	8.04	25.02±3.23 ^{Ab}	2.48	3.92±0.72 ^{Ab}	11.01	25.14±3.18 ^{Ab}	2.98	4.01±0.74 ^{Ab}	13.47
GW2	CK	24.14±5.47 ^{Aa}	3.50±0.71 ^{Aa}	26.83±5.80 ^{Aa}	11.41	3.90±0.78 ^{Aa}	11.68	27.21±6.18 ^{Aa}	12.78	4.15±0.82 ^{Aa}	18.88	27.65±6.45 ^{Aa}	14.53	4.39±0.86 ^{Aa}	25.98
	D1	22.93±5.93 ^{Aa}	3.34±0.49 ^{Aa}	26.26±6.88 ^{Aa}	14.72	3.59±0.58 ^{Aa}	7.27	26.83±6.21 ^{Aa}	18.26	3.8±0.57 ^{Ba}	13.92	26.88±6.74 ^{Aa}	17.84	3.86±0.59 ^{Ab}	15.87
	D2	24.58±5.15 ^{Aa}	3.30±0.55 ^{Aa}	24.78±5.24 ^{Aa}	0.81	3.42±0.51 ^{Ba}	3.75	24.80±5.25 ^{Aa}	0.87	3.62±0.50 ^{Ba}	10.23	24.90±5.30 ^{Aa}	1.27	3.78±0.52 ^{Ab}	14.83
	D3	25.23±4.91 ^{Aa}	3.55±0.68 ^{Aa}	25.41±4.71 ^{Aa}	0.94	3.65±0.58 ^{Aa}	3.57	25.45±4.69 ^{Aa}	1.08	3.67±0.57 ^{Aa}	4.08	25.53±4.67 ^{Aa}	1.42	3.69±0.55 ^{Aa}	5.01
CL3	CK	27.44±3.57 ^{Aa}	3.37±0.52 ^{Aa}	30.85±3.97 ^{Aa}	12.44	3.59±0.53 ^{Aa}	6.57	31.50±4.27 ^{Aa}	14.83	3.82±0.64 ^{Ab}	13.20	32.59±4.85 ^{Aa}	18.64	3.92±0.65 ^{Ab}	16.35
	D1	25.16±6.67 ^{Aa}	3.34±0.41 ^{Aa}	27.41±7.94 ^{Ab}	8.28	3.70±0.44 ^{Aa}	10.74	27.78±7.65 ^{Ab}	10.13	4.32±0.55 ^{Ab}	29.40	28.11±7.84 ^{Ab}	11.52	4.38±0.47 ^{Ab}	31.41
	D2	25.31±4.71 ^{Aa}	3.48±0.61 ^{Aa}	25.63±4.82 ^{Ab}	1.25	3.80±0.59 ^{Ab}	9.51	26.20±4.71 ^{Ab}	3.70	4.22±0.53 ^{Ab}	22.37	26.99±4.34 ^{Ab}	7.29	4.23±0.40 ^{Aa}	22.70
	D3	23.27±6.19 ^{Aa}	3.47±0.34 ^{Aa}	23.41±6.24 ^{Ab}	0.57	3.61±0.37 ^{Aa}	4.00	23.71±6.32 ^{Ab}	1.87	3.66±0.31 ^{Ac}	5.48	24.14±6.21 ^{Ab}	3.97	3.69±0.30 ^{Ab}	6.41
GZ	CK	25.58±5.49 ^{Aa}	3.35±0.56 ^{Aa}	28.60±5.70 ^{Aa}	12.28	3.79±0.44 ^{Aa}	14.33	28.99±6.70 ^{Aa}	13.08	4.22±0.48 ^{Aa}	27.43	29.68±6.33 ^{Aa}	16.27	4.51±0.59 ^{Ab}	33.99
	D1	24.28±3.60 ^{Aa}	3.43±0.74 ^{Aa}	27.56±3.93 ^{Aa}	13.81	3.80±0.80 ^{Aa}	10.84	27.58±3.61 ^{Aa}	13.87	4.24±0.82 ^{Ab}	24.16	28.13±3.91 ^{Aa}	16.05	4.25±0.80 ^{Ab}	24.61
	D2	26.06±4.24 ^{Aa}	3.40±0.25 ^{Aa}	26.52±4.33 ^{Aa}	1.76	3.56±0.36 ^{Ab}	4.59	26.72±4.48 ^{Aa}	2.46	3.62±0.29 ^{Ba}	6.39	27.19±4.43 ^{Aa}	4.34	3.77±0.33 ^{Bb}	10.85
	D3	25.5±4.84 ^{Aa}	3.50±0.59 ^{Aa}	25.81±5.01 ^{Aa}	1.15	3.61±0.59 ^{Aa}	3.59	25.87±4.98 ^{Aa}	1.40	3.68±0.56 ^{Ab}	5.56	25.92±4.96 ^{Aa}	1.61	3.72±0.55 ^{Ab}	7.03

对同一油茶品种而言,同列中不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著;对不同油茶品种而言,相同水分梯度下同列中不同大写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

For the same *Camellia oleifera* variety ,different lowercase letters in the same column indicate significant differences at the 0.05 level ;for different *Camellia oleifera* varieties ,different upper-case letters in the same column under the same water gradient indicate significant differences at the 0.05 level.

干旱胁迫对不同砧木油茶嫁接苗植株相对含水率影响的结果显示,随着干旱程度的增加,油茶嫁接苗植株相对含水率呈下降的趋势(图 1)。其中,砧木 GZ 嫁接苗的植株相对含水率在中度干旱下显著低于砧木 CL3 嫁接苗($P<0.05$),在重度干旱下显著低于砧木 GW1 嫁接苗($P<0.05$)。由此表明,与砧木 CL3 和 GW1 相比,砧木 GZ 在干旱条件下保持水分的能力较弱。

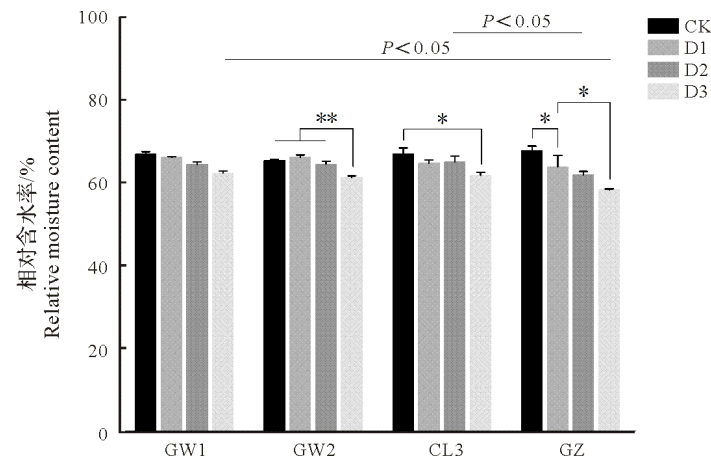
表 3 干旱胁迫对嫁接苗叶生物量、茎生物量、根生物量等影响

Tab.3 The effects of drought stress on leaf biomass,stem biomass,and root biomass of grafting seedlings

砧木品种	处理	叶生物量/g	茎生物量/g	根生物量/g	冠生物量/g	根冠比/(g·g ⁻¹)	总生物量/g
Rootstock varieties	Treatment	Leaf biomass	Stem biomass	Root biomass	Crown biomass	Root/Shoot ratio	Total biomass
GW1	CK	3.60±0.46 ^{Aa}	2.46±0.67 ^{Aa}	2.54±0.53 ^{Aa}	6.06±1.06 ^{Aa}	0.42±0.02 ^{Ab}	8.61±1.00 ^{Aa}
	D1	2.17±0.28 ^{Ab}	1.51±0.07 ^{Aa}	2.12±0.30 ^{Aa}	3.67±0.23 ^{Ab}	0.60±0.03 ^{Aa}	5.79±0.52 ^{Ab}
	D2	2.22±0.12 ^{Ab}	1.49±0.20 ^{Aa}	2.05±0.35 ^{Aa}	3.72±0.30 ^{Ab}	0.61±0.05 ^{Aa}	5.77±0.59 ^{Ab}
	D3	1.62±0.55 ^{Ab}	1.21±0.32 ^{Aa}	1.39±0.43 ^{Aa}	2.83±0.85 ^{Ab}	0.51±0.07 ^{Ab}	4.23±0.69 ^{Ab}
GW2	CK	1.85±0.29 ^{Aa}	1.57±0.27 ^{Aa}	1.09±0.19 ^{Bb}	3.42±0.12 ^{Aa}	0.32±0.05 ^{Bc}	4.51±0.31 ^{Ba}
	D1	1.70±0.36 ^{Aa}	1.46±0.07 ^{Ab}	2.19±0.47 ^{Aa}	3.15±0.39 ^{Ab}	0.68±0.07 ^{Aa}	5.35±0.86 ^{Aa}
	D2	1.33±0.10 ^{Aa}	1.00±0.10 ^{Ab}	1.32±0.39 ^{Ab}	2.40±0.13 ^{Bb}	0.59±0.08 ^{Ab}	3.65±0.26 ^{Ba}
	D3	1.38±0.22 ^{Aa}	1.25±0.14 ^{Ab}	1.05±0.09 ^{Ab}	2.44±0.30 ^{Ab}	0.41±0.04 ^{Abc}	3.69±0.42 ^{Aa}
CL3	CK	2.55±0.69 ^{Aa}	1.79±0.41 ^{Aa}	1.96±0.47 ^{ABab}	4.34±1.02 ^{Aa}	0.45±0.00 ^{Ab}	6.30±0.94 ^{ABa}
	D1	1.97±0.18 ^{Aa}	1.67±0.12 ^{Aa}	2.66±0.42 ^{Aa}	3.64±0.17 ^{Aa}	0.73±0.10 ^{Aa}	6.31±0.55 ^{Aa}
	D2	1.94±0.39 ^{Aa}	1.36±0.18 ^{Aa}	1.70±0.12 ^{Ab}	3.30±0.53 ^{ABa}	0.54±0.07 ^{Ab}	4.99±0.61 ^{ABa}
	D3	1.32±0.14 ^{Aa}	1.45±0.06 ^{Aa}	1.44±0.19 ^{Ab}	2.77±0.20 ^{Aa}	0.51±0.03 ^{Ab}	4.21±0.38 ^{Aa}
GZ	CK	2.59±0.62 ^{Aa}	1.73±0.35 ^{Aa}	1.71±0.34 ^{ABab}	4.32±0.95 ^{Aa}	0.40±0.02 ^{ABb}	6.03±0.79 ^{ABa}
	D1	1.91±0.28 ^{Aa}	1.46±0.32 ^{Aa}	2.33±0.06 ^{Aa}	3.38±0.60 ^{Aa}	0.74±0.13 ^{Aa}	5.70±0.55 ^{Aa}
	D2	1.63±0.36 ^{Aa}	1.01±0.06 ^{Aa}	1.69±0.35 ^{Ab}	2.64±0.42 ^{ABa}	0.63±0.04 ^{Ab}	4.33±0.76 ^{ABab}
	D3	1.38±0.31 ^{Aa}	1.10±0.16 ^{Aa}	0.93±0.06 ^{Ab}	2.48±0.45 ^{Aa}	0.39±0.05 ^{Ab}	3.42±0.50 ^{ABb}

对同一油茶品种而言,同列中不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著;对不同油茶品种而言,相同水分梯度下同列中不同大写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

For the same *Camellia oleifera* variety, different lowercase letters in the same column indicate significant differences at the 0.05 level; for different *Camellia oleifera* varieties, different uppercase letters in the same column under the same water gradient indicate significant differences at the 0.05 level.



*表示有显著差异($P<0.05$);**表示有极显著差异($P<0.01$)。

* indicated significant difference at 5% level; ** indicated significant difference at 1% level.

图 1 干旱胁迫对嫁接苗植株相对含水率的影响

Fig.1 Effect of drought stress on relative moisture content of grafted seedlings

2.1.2 对嫁接苗根系形态的影响

干旱胁迫对不同砧木油茶嫁接苗植株根系形态影响的结果显示,干旱胁迫会抑制嫁接苗根系的生长,但会促进细根的伸长(图2)。试验处理过程中,4个同穗不同砧油茶嫁接苗在对照(CK)和轻度干旱(D1)下的二、三级根长与根体积较大,在中度(D2)和重度(D3)干旱胁迫下,各级根长与根体积显著减少,尤其是二级和三级根。砧木 GW1、CL3 和 GZ 在干旱胁迫下的一级根长和根体积均低于对照(CK),而砧木 GW2 在轻度(D1)和重度干旱(D3)的一级根长均高于对照。对于二、三级根长和根体积,4个同穗不同砧油茶嫁接苗在对照或轻度干旱下达到最大,在重度干旱下处于最低值。由此表明,面对干旱胁迫,嫁接苗会优先发展 2~4 mm 的细根以提高水分的获取效率。

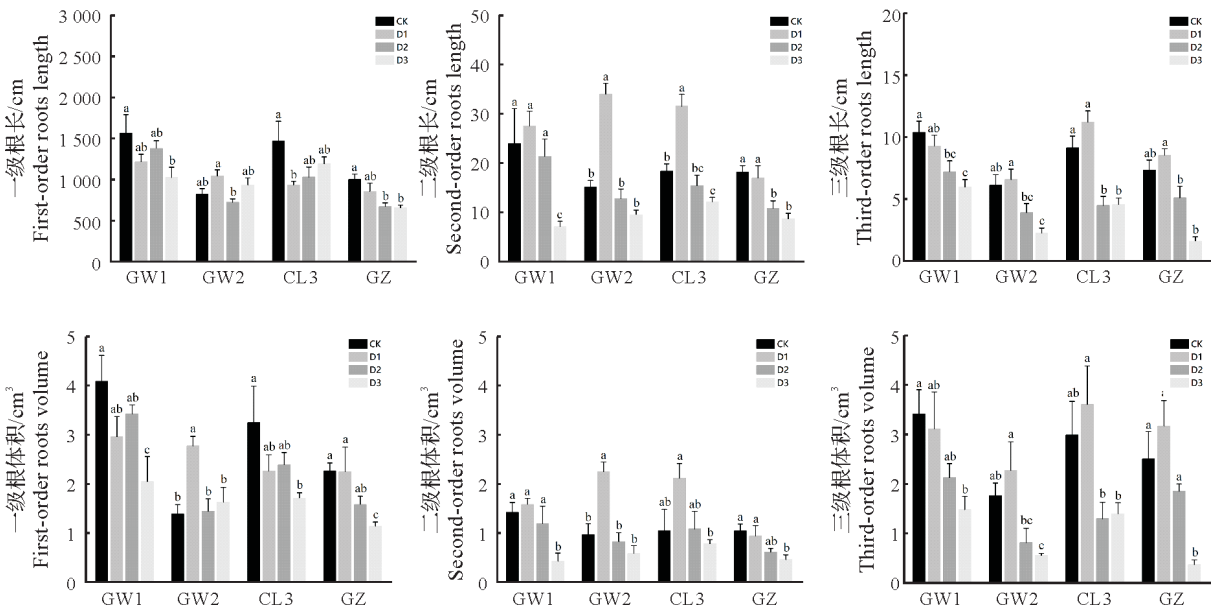


图2 干旱胁迫对嫁接苗根系形态的影响

Fig.2 Effect of drought stress on root morphology of grafted seedlings

2.2 干旱胁迫对叶片光合特性的影响

2.2.1 对叶片叶绿素含量的影响

干旱胁迫对不同砧木油茶嫁接苗叶片叶绿素影响的结果显示(图3),干旱胁迫会降低嫁接苗叶片叶绿素含量,并且对叶绿素b的影响大于叶绿素a。试验处理过程中,砧木 GW1 和 GW2 嫁接苗的叶片 Chl a 含量呈先升高后降低的趋势,在轻度干旱(D1)下达到最高;砧木 CL3 和 GZ 嫁接苗的叶片 Chl a 含量呈先降低后升高的趋势,砧木 CL3 嫁接苗在中度干旱(D2)下最高,砧木 GZ 嫁接苗在对照(CK)下最高。对于叶绿素b,砧木 GW1 呈先降低后升高的趋势,其余嫁接苗叶片 Chl b 含量均呈先上升后降低的趋势。其中,D3处理下的砧木 GW2、CL3 和 GZ 受抑制程度最为严重,总叶绿素含量也显著低于砧木 GW1 嫁接苗。由此表明,砧木 GW2、CL3 和 GZ 叶片叶绿素对于重度干旱的耐受性较差,砧木 GW1 的叶绿素在干旱下较为稳定。

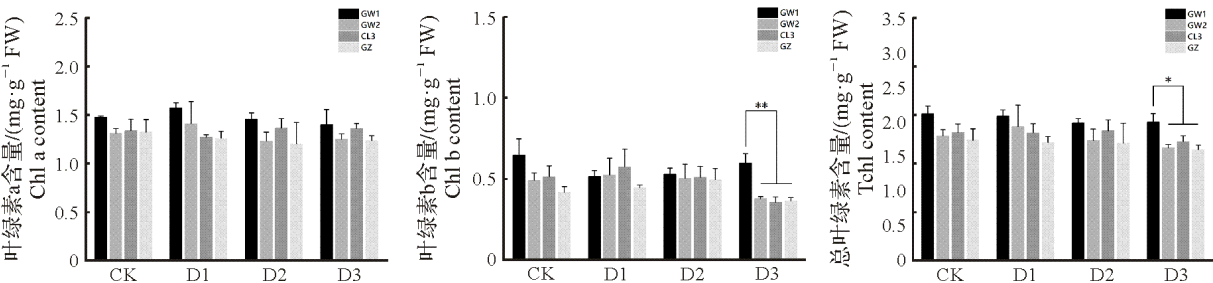
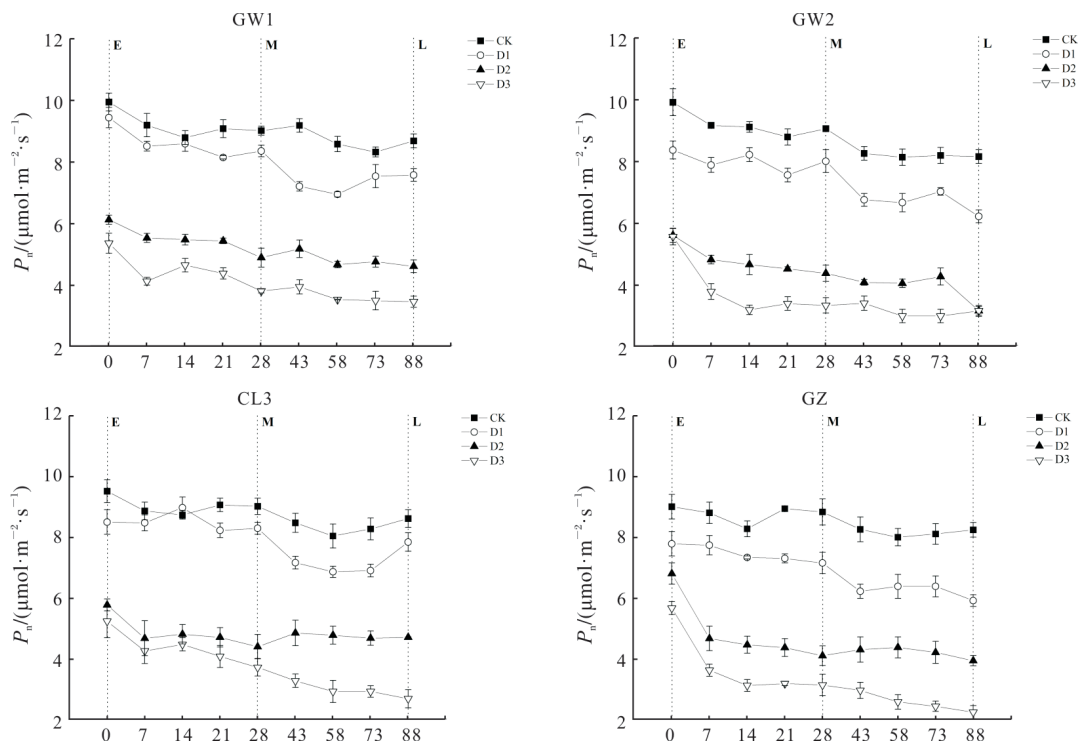


图3 干旱胁迫对嫁接苗叶片叶绿素含量的影响

Fig.3 Effect of drought stress on leaf chlorophyll content of grafted seedlings

2.2.2 对叶片净光合速率的影响

干旱胁迫对不同砧木油茶嫁接苗叶片净光合速率影响的结果显示(图4),随着干旱胁迫的加剧各嫁接苗叶片净光合速率均呈下降趋势。其中,砧木GW1和CL3轻度干旱处理下的净光合速率下降幅度较小,中度和重度干旱下降幅度显著增大,且随着胁迫时间的延长,干旱对植株净光合速率的抑制作用在一定程度上进一步加剧。而砧木GZ嫁接苗净光合速率在干旱初期降幅最大,其次是砧木GW2。在干旱90 d后,与CK相比,D2和D3处理下砧木GZ嫁接苗净光合速率分别下降了52.18%和72.82%;砧木GW2分别下降了61.43%和61.55%。由此表明,砧木GW1和CL3嫁接苗在叶片净光合速率上对水分变化的响应较为不敏感,而砧木GZ的嫁接苗对土壤水分变化的响应更为敏感,特别是在水分缺乏的情况下,其光合速率的下降会更加迅速。



EM: 每7 d测一次光合; ML: 每12 d测一次光合。

EM: Photosynthesis measured every 7 days; ML: Photosynthesis measured every 12 days.

图4 干旱胁迫对嫁接苗叶片净光合速率的影响

Fig.4 Effect of drought stress on net photosynthetic rate of grafted seedlings

2.2.3 对气孔导度的影响

干旱胁迫对不同砧木油茶嫁接苗叶片气孔导度影响的结果显示,在干旱初期,嫁接苗通过气孔开闭的快速响应以减少水分的损失,随着干旱时间的延长,气孔导度的降幅趋于平缓(图5)。其中,砧木GZ嫁接苗的气孔导度在中度(D2)与重度(D3)处理下的下降幅度最大,其次为砧木GW2。试验处理末期,与对照相比,砧木GW1、GW2、CL3和GZ嫁接苗气孔导度在胁迫组的平均降幅分别为60.32%、64.04%、59.85%和72.51%。由此说明,砧木GZ和GW2的气孔开闭对于土壤水分的变化更为敏感,而砧木GW1和CL3对水分变化较为不敏感。

2.2.4 对叶片胞间二氧化碳浓度的影响

干旱胁迫对不同砧木油茶嫁接苗叶片胞间二氧化碳浓度影响的结果显示(图6),4个同穗不同砧木的油茶嫁接苗的胞间二氧化碳浓度在干旱初期呈下降趋势,在干旱胁迫中后期出现不同程度的上升和下降。试验处理过程中,砧木GW1和GW2嫁接苗的胞间二氧化碳浓度在轻度干旱(D1)下略高于对照(CK),砧木CL3与GZ略低于CK;在中度(D2)与重度干旱(D3)下,叶片胞间二氧化碳浓度数值出现较大的波动。这一变化可能是嫁接苗在干旱初期为了减少水分散失而关闭气孔,导致进入叶片的二氧化碳减少,中后期阶段,胞间二氧化碳浓度的波动可能指示了植物在维持光合作用与水分利用之间的平衡过程中遭遇了限制。

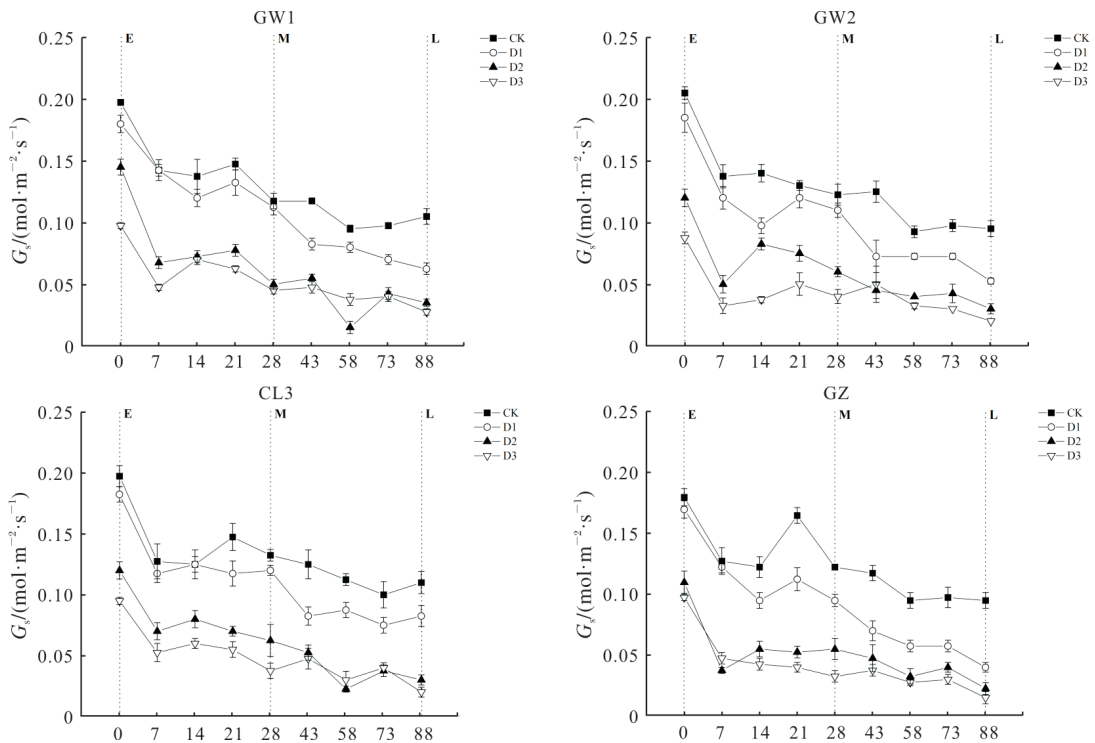


图5 干旱胁迫对嫁接苗叶片气孔导度的影响

Fig.5 Effect of drought stress on stomatal conductance of grafted seedlings

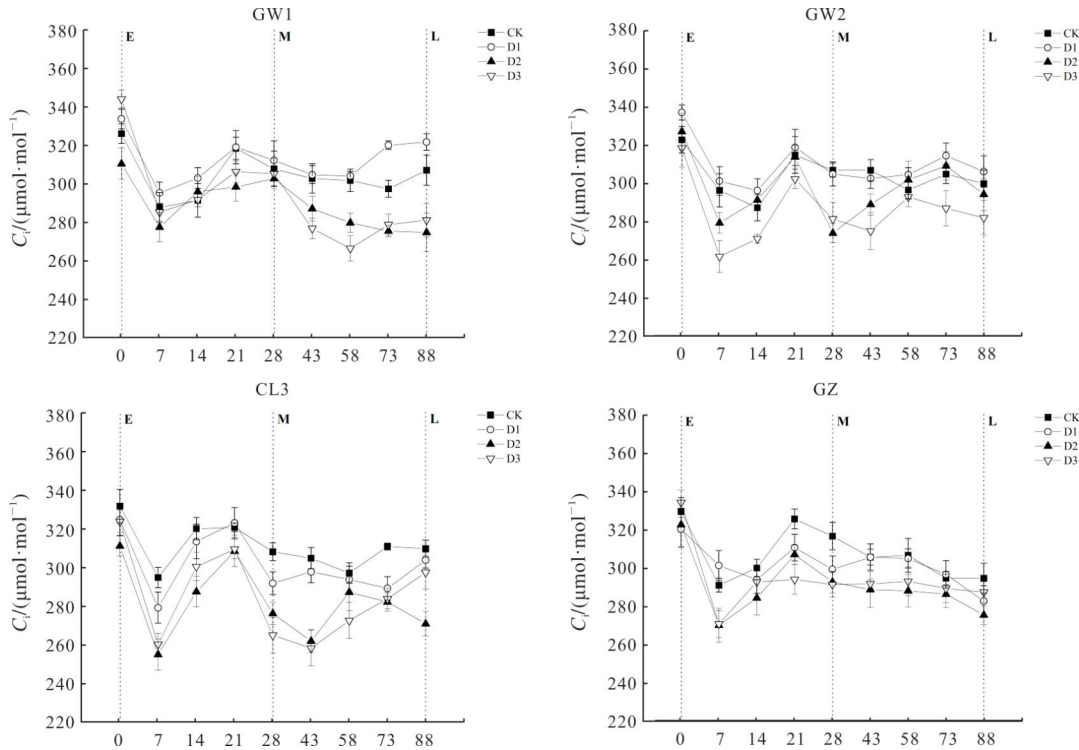


图6 干旱胁迫对嫁接苗叶片胞间二氧化碳浓度的影响

Fig.6 Effect of drought stress on intercellular CO₂ concentration of grafted seedlings

2.2.5 对叶片蒸腾速率的影响

干旱胁迫对不同砧木油茶嫁接苗叶片蒸腾速率影响的结果显示(图7),干旱程度的加重会导致嫁接苗叶片的蒸腾速率逐渐下降,其变化趋势与其气孔导度相似。在干旱 28 d 时,各嫁接苗叶片的蒸腾速率均呈显著下降趋势,在 D2 处理下,与 CK 相比,各嫁接苗叶片蒸腾速率分别降低了 32.72%、37.86%、38.80% 和 35.76%,砧木 CL3 降幅最大;在 D3 处理下,各嫁接苗叶片蒸腾速率分别降低了 52.14%、

61.87%、61.70%、52.74%，砧木 GW2 降幅最大。在干旱 90 d 时，在中度 D2 处理下，与 CK 相比，各嫁接苗叶片蒸腾速率分别降低了 42.95%、55.29%、52.42%、46.59%，砧木 GW2 降幅最大；在 D3 处理下，各嫁接苗叶片蒸腾速率分别降低了 60.57%、68.04%、73.79%、68.05%，砧木 CL3 降幅最大。这一结果可能是油茶气孔导度的下降导致了蒸腾速率的降低。

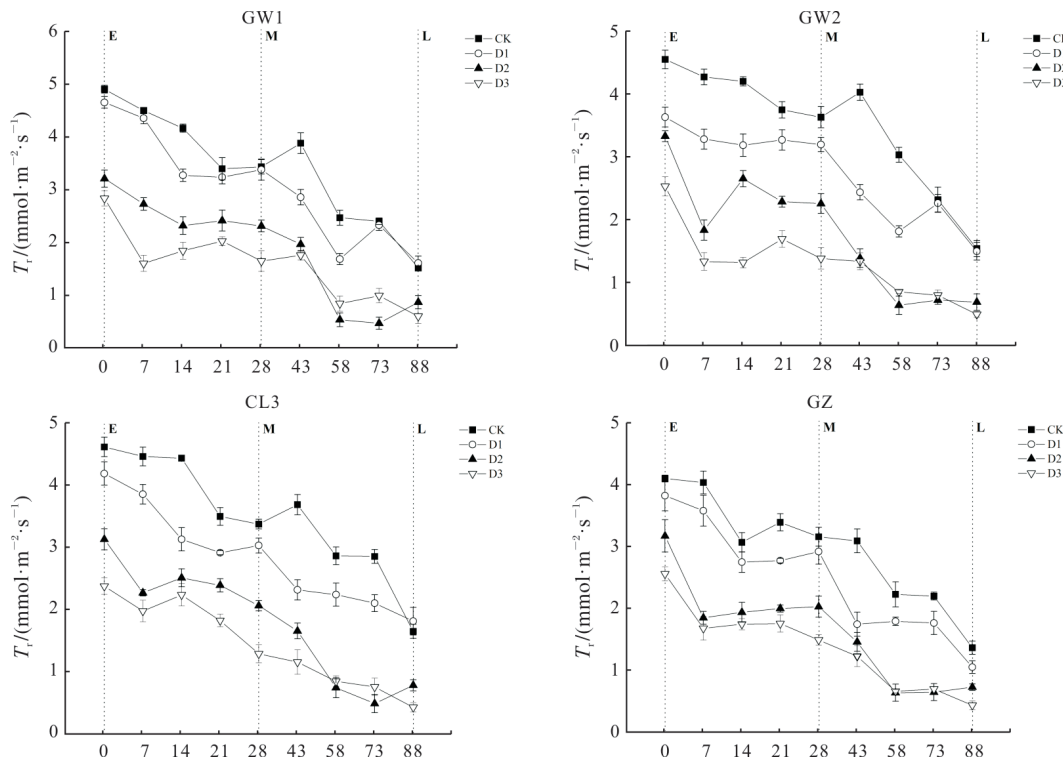


图 7 干旱胁迫对嫁接苗叶片蒸腾速率的影响

Fig.7 Effect of drought stress on transpiration rate of grafted seedlings

2.3 主成分分析

干旱胁迫下各油茶嫁接苗对干旱响应功能性状的主成分分析结果显示，随着干旱程度的加剧，4 个同穗不同砧木的油茶嫁接苗的功能性状存在显著差异，中度(D2)和重度干旱(D3)显著抑制了油茶嫁接苗的形态生长与生理特性(图 8)。其中，砧木 GW1 嫁接苗在轻度干旱(D1)下的适应性较强，随着干旱程度的增加，功能性状偏向于负轴，但变化幅度较小，表明其具有一定的耐旱能力。砧木 CL3 在轻度(D1)与中度干旱(D2)表现出较好的适应性，但在重度干旱下，耐旱性较砧木 GW2 弱。相比之下，砧木 GW2 在胁迫组下的功能性状得分变化较大，尤其是重度干旱下，对低土壤湿度的适应性显著减弱。砧木 GZ

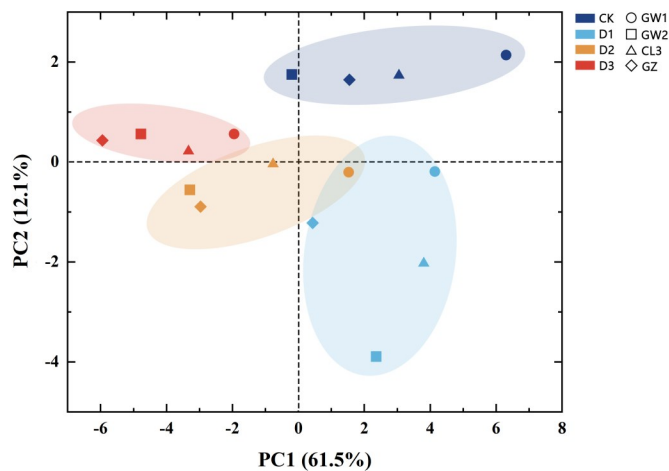


图 8 嫁接苗对干旱响应功能性状的主成分分析

Fig.8 Principal component analysis of functional traits of grafted seedlings in response to drought

在中度(D2)和重度干旱(D3)下,表现出较高的干旱敏感性。由此说明,砧木GW1在不同干旱程度下的耐受性相对较强,CL3次之。砧木GW2和GZ的耐旱性相对较差,其中砧木GZ在重度干旱下的适应性最为脆弱。

3 讨论与结论

干旱胁迫是全球生物多样性和生态系统功能面临的主要威胁之一^[14]。油茶作为我国南方丘陵地带的乡土树种,一般认为其具有较强的适应能力,属于中度耐旱树种,但长期的高温和干旱仍会对油茶的生长和结实产生不利影响,导致油茶在集约化栽培管理过程中造林成活率下降和产量减少等问题。油茶嫁接砧木不仅能有效保持母树的优良特性,还能增强植株的抗逆性,帮助其应对非生物胁迫环境。因此,在高产油茶良种更新和山地灌溉条件受限的情况下,选择合适的砧木类型以提高油茶的抗旱能力,成为减轻干旱对油茶生产负面影响的一条高效且可行的途径。本研究主要关注不同砧木类型对油茶嫁接苗在干旱胁迫下形态和光合生理的响应差异,以期筛选水分不敏感的砧木类型,为油茶良种高效栽培和油茶产业高质量发展奠定基础 and 提供技术支撑。

大量研究^[15,18-19]表明,干旱会显著影响植物根系的形态特征和生理特性,从而对其生长发育产生重要影响。当植物处于逆境条件下时,通常会倾向于将更多资源分配给根系,以增强水分和矿质营养的吸收能力,从而提高对不利环境的适应能力^[16-17]。因此,较高的根冠比通常意味着植物具有更强的抗逆性。但是不同植物类型对不同干旱胁迫的应对策略存在一定差异。例如,大豆(*Glycine max* L.)^[20]和伊犁绢蒿(*Seriphidium transiliense*)^[21]通过增加地下生物量和促进根系生长来增强水分获取能力。橡树(*Quercus* L.)幼苗则通过扩大比叶面积、提升光合效率以及优化氮素利用和碳储存能力,来适应干旱环境^[22]。油茶“湘林210”在重度干旱初期,通过高效调控组织器官的生理功能,来减缓体内水分的蒸发,并维持较高的光合强度^[10]。而油茶“兴46”通过降低株高、地径增长量和干物质积累量来减少水分的消耗,并借助落叶减少地上部分的水分消耗,从而应对土壤水分亏缺的环境^[4]。在本研究中,干旱胁迫下各油茶嫁接苗的根冠比均呈现不同程度的增加。砧木“赣无1”嫁接苗的根冠比在中度干旱下达到最大,这表明其对中度干旱具有一定的适应能力,而其他3种砧木油茶嫁接苗的根冠比均在轻度干旱条件下达到最高值。此外,根系形态的可塑性也是植物适应干旱环境的重要机制之一。根系的总长度和表面积不仅能体现植物对土壤资源的获取能力,还揭示了其在土壤和大气水分变化中的适应性,以及不同物种间的生态适应差异。根表面积的增大和根尖数量的增加能显著拓展根系的水分吸收范围,从而优化水分利用效率^[23]。例如,油茶“无12”在干旱胁迫下通过缩短总根长并增加侧根数量,优化了水分获取效率^[4]。耐旱型紫花苜蓿在水分亏缺条件下表现出更为健壮的根系和更高的生物量,这表明其根系结构的优化有助于增强对干旱环境的适应能力^[24]。在本研究中,轻度干旱胁迫下,4个同穗不同砧木的嫁接苗最大限度地将光合产物分配给新根,促使根直径变细且根长增加。这一现象与Bloom等^[25]提出的最佳分配理论相一致,即植物会优先将生物量分配到负责吸收限制性资源的器官。在本研究中,限制性资源为水分,而根系作为关键器官,承担了获取水分的重要功能。

长期干旱胁迫会导致植物光合系统受损,进而影响光合作用的正常进行^[26]。研究^[27]表明,叶绿素含量是衡量植物光合能力的关键指标,其稳定性是评估植物耐旱性的重要生理参数之一。干旱胁迫导致嫁接苗的叶绿素a、叶绿素b及总叶绿素含量下降,并且长期的水分缺乏对于叶绿素b的抑制效应高于叶绿素a^[28]。例如,Yan等^[29]研究发现,在轻度干旱胁迫下,蓝靛果(*Lonicera caerulea* L.)的叶绿素a和叶绿素b含量均有所增加,但在中度和重度干旱胁迫下,叶绿素b含量显著下降,而叶绿素a含量相对稳定。在本研究中,重度干旱胁迫下,砧木“赣无1”嫁接苗表现出较高的叶绿素b和总叶绿素含量,说明其在干旱胁迫下能够更好地维持叶绿素合成和光合机构的稳定性,从而减轻干旱对光合作用的负面影响。另有研究指出,植物响应干旱胁迫的策略为先适应后受害^[30]。例如,在干旱低温复合胁迫下,茶树的光合效率显著下降,且随着胁迫强度的增加,光合效率的下降幅度增大^[31]。在本研究中,随着干旱胁迫的持续,油茶嫁接苗的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)显著降低。干旱初期,砧木“赣无1”“长林3”嫁接苗在中度与重度干旱下能保持较高的 P_n 和 G_s ,表明其光合机构受干旱影响较小,且气孔调节能力较

强。干旱后期,砧木“高州油茶”嫁接苗的叶绿素含量下降,净光合速率受到明显抑制。这表明不同砧木品种的油茶嫁接苗在干旱胁迫下表现出不同的适应性,但总体上随着胁迫的加剧,光合作用受到不可逆的损害。

干旱胁迫下,植物胞间二氧化碳浓度(C_i)通常表现出较大的波动,这一现象可能与气孔调节机制和光合作用的动态平衡密切相关。干旱胁迫会导致植物气孔部分或完全关闭,以减少水分流失,但同时也会限制二氧化碳的供应,导致胞间二氧化碳浓度下降^[32-33]。然而,随着光合作用的进行,二氧化碳被不断消耗, C_i 可能会进一步降低,尤其是在气孔导度显著下降的情况下。此外,干旱胁迫还可能影响植物细胞的光合碳同化能力,导致二氧化碳在胞间的积累或消耗速率发生变化,从而加剧 C_i 的波动^[34]。在干旱胁迫后期,随着气孔逐渐关闭,油茶嫁接苗胞间二氧化碳浓度升高,这可能是光合速率降低,二氧化碳消耗速度减慢,导致 C_i 逐渐积累;光合碳同化能力显著下降,Rubisco酶活性降低,导致二氧化碳的固定效率下降;呼吸作用释放的二氧化碳相对增强,气孔关闭状态下,二氧化碳无法及时排出^[35-37]。前人研究表明,轻度干旱下,气孔因素是光合作用降低的主要原因,中度或重度干旱下,光合作用更多地受非气孔因素的影响。植物遭受干旱后,叶片光合作用受抑制的主要原因会从气孔因素逐渐转向非气孔因素,这一转变的具体时间因植物的抗旱能力、干旱程度及干旱施加方式等因素而有所不同^[38]。

综上所述,嫁接苗砧木类型的不同对干旱胁迫的生理响应也不同。砧木赣无1和长林3嫁接苗在干旱胁迫下表现出较强的耐旱性,株高和地径受抑制程度较低,根系生长和叶绿素含量变化相对稳定。砧木赣无2和高州油茶嫁接苗对土壤水分较为敏感,株高和地径受抑制程度较高,叶绿素含量、光合指标变化较为显著。但是,本试验采用的材料为幼年期嫁接苗,其抗旱性可能与成年期油茶树存在差异。因此,对于这些方面的研究有待于进一步深入,以更全面地理解不同砧木嫁接苗的抗旱机制。

致谢:江西省林业局油茶研究专项项目[YCYJZX(2023)114号]、亚热带森林资源培育江西省重点实验室与江西省油茶专项同时对本研究给予了资助,谨致谢意!

参考文献 References:

- [1] 王金凤,谭新建,吴喜昌,等.我国油茶产业发展现状与对策建议[J].世界林业研究,2020,33(6):80-85.
WANG J F, TAN X J, WU X C, et al. Development status and suggestions of *Camellia* industry in China[J]. World forestry research, 2020, 33(6): 80-85.
- [2] 曹永庆,姚小华,龙伟.高温干旱对油茶生长的影响[J].林业科技开发,2014,28(4):34-37.
CAO Y Q, YAO X H, LONG W. Temperature and drought stress on growth of oil-tea *Camellia* [J]. Journal of forestry engineering, 2014, 28(4): 34-37.
- [3] 严茂林,郭丹,周晓亮,等.中国油茶增产格局及其贡献因素分析[J].中国油料作物学报,2025,47(1):9-19.
YAN M L, GUO D, ZHOU X L, et al. Analysis on the pattern and contributing factors of increasing *Camellia oleifera* production in China[J]. Chinese journal of oil crop sciences, 2025, 47(1): 9-19.
- [4] 何小三,周文才,邱凤英,等.不同油茶品种对干旱胁迫的响应及其抗旱性综合评价[J].中南林业科技大学学报,2023,43(9):1-14.
HE X S, ZHOU W C, QIU F Y, et al. Responses of different *Camellia oleifera* varieties to drought stress and the comprehensive evaluation of their drought resistance[J]. Journal of central south university of forestry & technology, 2023, 43(9): 1-14.
- [5] 曹林青.油茶对干旱胁迫的生理生态响应[D].北京:中国林业科学研究院,2017.
CAO L Q. Eco-physiology responses of *Camellia oleifera* to the drought stress[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017.
- [6] 赵君茹,朱周俊,肖诗鑫,等.高州油茶无性系叶片解剖结构及抗旱性评价[J].分子植物育种,2022,20(16):5435-5443.
ZHAO J R, ZHU Z J, XIAO S X, et al. Drought resistance evaluation and leaf anatomical structure of *Camellia gauchowensis* chang clone[J]. Molecular plant breeding, 2022, 20(16): 5435-5443.
- [7] 陈圣天,袁雅琪,晏巢,等.江西省中部地区野生油茶种质资源收集与产区评价[J].江西农业大学学报,2024,46(6):1509-1521.
CHEN S T, YUAN Y Q, YAN C, et al. Collection and production area evaluation of wild *Camellia oleifera* Abel. germplasm resources in central Jiangxi Province[J]. Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis, 2024, 46(6): 1509-1521.
- [8] 廖志鹏,邹中华,胡冬南,等.环割时间和弧度对盛果期油茶树体营养分配及结实的影响[J].江西农业大学学报,

- 2024,46(5):1244-1255.
- LIAO Z P, ZOU Z H, HU D N, et al. Effects of ring-cutting time and arc on nutrient allocation and fruiting of *Camellia oleifera* trees in full-fruited season[J]. *Acta agriculturae universitatis Jiangxiensis*, 2024, 46(5): 1244-1255.
- [9] 叶宝鉴, 苏春连, 曾钦滕, 等. 油茶干旱胁迫研究进展[J]. *福建农业学报*, 2020, 35(3): 351-358.
- YE B J, SU C L, ZENG Q M, et al. Research progress of drought stress to *Camellia oleifera* [J]. *Fujian journal of agricultural sciences*, 2020, 35(3): 351-358.
- [10] 王志超, 何之龙, 陈永忠, 等. 油茶‘湘林210’抗干旱特性研究[J]. *中南林业科技大学学报*, 2024, 44(1): 37-48.
- WANG Z C, HE Z L, CHEN Y Z, et al. Study on drought resistance characteristics of ‘Xianglin 210’ *Camellia oleifera* [J]. *Journal of central south university of forestry & technology*, 2024, 44(1): 37-48.
- [11] 罗梓琼, 王慧, 陈铭, 等. 干旱胁迫对4个油茶品种苗木生理生化指标的影响[J]. *经济林研究*, 2019, 37(2): 104-113.
- LUO Z Q, WANG H, CHEN M, et al. Effects of drought stress on physiological and biochemical characteristics of four *Camellia oleifera* varieties seedlings[J]. *Non-wood forest research*, 2019, 37(2): 104-113.
- [12] 申帅帅, 姚广龙, 于靖, 等. PEG诱导的干旱胁迫对海南油茶苗期生理特性的影响[J]. *分子植物育种*, 2022, 20(17): 5806-5815.
- SHEN S S, YAO G L, YU J, et al. Effects of PEG induced drought stress on physiological characteristics of *Camellia oleifera* Hainan at seedling stage[J]. *Molecular plant breeding*, 2022, 20(17): 5806-5815.
- [13] BALFAGÓN D, TERÁN F, DE OLIVEIRA T D R, et al. Citrus rootstocks modify scion antioxidant system under drought and heat stress combination[J]. *Plant cell reports*, 2022, 41(3): 593-602.
- [14] 董斌, 洪文泓, 黄永芳, 等. 广西4个油茶品种苗期对干旱胁迫的生理响应[J]. *中南林业科技大学学报*, 2018, 38(2): 1-8.
- DONG B, HONG W H, HUANG Y F, et al. Physiological responses of four *Camellia oleifera* clones of Guangxi Province in seedling stage under drought stress[J]. *Journal of central south university of forestry & technology*, 2018, 38(2): 1-8.
- [15] ZENG W J, PENG Y L, ZHAO X Q, et al. Comparative proteomics analysis of the seedling root response of drought-sensitive and drought-tolerant maize varieties to drought stress[J]. *International journal of molecular sciences*, 2019, 20(11): 2793.
- [16] 周超凡, 宋旸昕, 颜宏金, 等. 荞麦种子萌发期耐旱和耐盐碱性综合评价[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2025, 53(8): 45-54.
- ZHOU C F, SONG X Y, YAN H J, et al. Comprehensive evaluation of drought and saline-alkali tolerance of Buckwheat varieties during seed germination[J]. *Journal of northwest A & F university*, 2025, 53(8): 45-54.
- [17] 程云霞, 谭占明, 郭玲, 等. 不同干旱胁迫对野生山杏和人工栽培山杏品种根茎叶解剖结构的影响[J]. *新疆农业科学*, 2024, 61(11): 2684-2692.
- CHENG Y X, TAN Z M, GUO L, et al. Effects of different drought stresses on anatomical structure of roots, stems and leaves of two apricot varieties[J]. *Xinjiang agricultural sciences*, 2024, 61(11): 2684-2692.
- [18] HIKINO K, DANZBERGER J, RIEDEL V P, et al. Dynamics of initial carbon allocation after drought release in mature Norway spruce—Increased belowground allocation of current photoassimilates covers only half of the carbon used for fine-root growth[J]. *Global change biology*, 2022, 28(23): 6889-6905.
- [19] LI X Y, ZUO X A, YUE P, et al. Drought of early time in growing season decreases community aboveground biomass, but increases belowground biomass in a desert steppe[J]. *BMC ecology and evolution*, 2021, 21(1): 106-113.
- [20] CUI Y, NING S W, JIN J L, et al. Quantitative lasting effects of drought stress at a growth stage on soybean evapotranspiration and aboveground BIOMASS[J]. *Water*, 2021, 13(1): 18.
- [21] 韩喆, 张永强, 张浩浩, 等. 干旱胁迫对伊犁绢蒿幼苗叶绿体超微结构及生理特性的影响[J]. *草业科学*, 2025, 42(6): 1403-1413.
- HAN Z, ZHANG Y Q, ZHANG H H, et al. Effects of drought stress on chloroplast ultrastructure and physiological characteristics of *Seriphidium transiliense* seedlings[J]. *Pratacultural science*, 2025, 42(6): 1403-1413.
- [22] RAMÍREZ-VALIENTE J A, CAVENDER-BARES J. Evolutionary trade-offs between drought resistance mechanisms across a precipitation gradient in a seasonally dry tropical oak (*Quercus oleoides*) [J]. *Tree physiology*, 2017, 37(7): 889-901.
- [23] 刘巧玲, 李王成, 贾振江, 等. 干旱胁迫下植物根系适应性机制研究进展与热点分析[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(9): 34-40.
- LIU Q L, LI W C, JIA Z J, et al. Research progress and hotspot analysis of plant root adaptation mechanisms under drought stress[J]. *Jiangsu agricultural sciences*, 2023, 51(9): 34-40.

- [24] PRINCE S, ANOWER M R, MOTES C M, et al. Intraspecific variation for leaf physiological and root morphological adaptation to drought stress in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. *Frontiers in plant science*, 2022, 13: 795011.
- [25] BLOOM A J, CHAPIN F S, MOONEY H A. Resource limitation in plants: an economic analogy [J]. *Annual review of ecology and systematics*, 1985, 16: 363-392.
- [26] YANG X L, LI Y Y, CHEN H B, et al. Photosynthetic response mechanism of soil salinity-induced cross-tolerance to subsequent drought stress in tomato plants [J]. *Plants*, 2020, 9(3): 363.
- [27] GUJJAR R S, BANYEN P, CHUEKONG W, et al. A synthetic cytokinin improves photosynthesis in rice under drought stress by modulating the abundance of proteins related to stomatal conductance, chlorophyll contents, and rubisco activity [J]. *Plants*, 2020, 9(9): 1106.
- [28] 柴成武, 王方琳, 赵鹏, 等. 干旱胁迫对沙蒿叶片水分含量、光合特性及抗氧化酶的影响 [J]. *西北林学院学报*, 2025, 40(1): 42-50.
- CHAI C W, WANG F L, ZHAO P, et al. Effects of drought stress on water content, photosynthetic characteristics and antioxidant enzymes of *Artemisia desertorum* leaves [J]. *Journal of northwest forestry university*, 2025, 40(1): 42-50.
- [29] YAN W J, LU Y C, GUO L C, et al. Effects of drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in blue honeysuckle [J]. *Plants*, 2024, 13(15): 2115.
- [30] HAGHPANAH M, HASHEMIPETROUDI S, ARZANI A, et al. Drought tolerance in plants: physiological and molecular responses [J]. *Plants*, 2024, 13(21): 2962-2962.
- [31] 赵茜, 刘倩, 蔡何佳奕, 等. 干旱低温复合胁迫对茶树光合生理特性的影响及模拟预测 [J]. *茶叶科学*, 2024, 44(6): 901-916.
- ZHAO Q, LIU Q, CAI H J Y, et al. Effects of combined drought and low-temperature stress on photosynthetic physiological characteristics of tea plants and simulation prediction [J]. *Journal of tea science*, 2024, 44(6): 901-916.
- [32] 张蕾, 姜鹏飞, 王一鸣, 等. 苦杨×小叶杨杂交 F1 代苗期抗旱性比较研究 [J]. *植物学报*, 2023, 58(4): 519-534.
- ZHANG L, JIANG P F, WANG Y M, et al. Comparative study on the drought resistance of young seedling from *Populus laurifolia* × *P. simonii* F1 progeny [J]. *Chinese bulletin of botany*, 2023, 58(4): 519-534.
- [33] SARADADEVI R, PALTA J A, SIDDIQUE K H M. ABA-mediated stomatal response in regulating water use during the development of terminal drought in wheat [J]. *Frontiers in plant science*, 2017, 8: 1251.
- [34] LI X R, TANG Y, ZHOU C J, et al. Contributions of glume and awn to photosynthesis, ¹⁴C assimilates and grain weight in wheat ears under drought stress [J]. *Heliyon*, 2023, 9(10): e21136.
- [35] FELLER U. Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: reversible and irreversible impacts [J]. *Journal of plant physiology*, 2016, 203: 84-94.
- [36] LONG B M, HEE W Y, SHARWOOD R E, et al. Carboxysome encapsulation of the CO₂-fixing enzyme Rubisco in tobacco chloroplasts [J]. *Nature communications*, 2018, 9(1): 3570.
- [37] PERDOMO J A, CAPÓ-BAUÇA S, CARMO-SILVA E, et al. Rubisco and rubisco activase play an important role in the biochemical limitations of photosynthesis in rice, wheat, and maize under high temperature and water deficit [J]. *Frontiers in plant science*, 2017, 8: 490.
- [38] 张东, 刘艳, 张晗, 等. 甘草叶片形态结构和光合作用对于干旱胁迫的响应 [J]. *植物研究*, 2021, 41(3): 449-457.
- ZHANG D, LIU Y, ZHANG H, et al. Response of photosynthesis and leaf morphological characteristics to drought stress in *Glycyrrhiza uralensis* [J]. *Bulletin of botanical research*, 2021, 41(3): 449-457.

(责任编辑: 刘玉香)