

中南林业科技大学学报

Journal of Central South University of Forestry & Technology

ISSN 1673-923X，CN 43-1470/S

《中南林业科技大学学报》2026年第6期

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923X.2026.06.010

论文标题： 持续干旱下氮添加对马尾松苗木抗旱性的影响

作　　者： 陶青红，付远洪，丁贵杰

收稿日期： 2025-04-01

引文格式： 陶青红,付远洪,丁贵杰.持续干旱下氮添加对马尾松苗木抗旱性的影响[J].中南林业科技大学学报,2026,46(6):103-111.

TAO Q H, FU Y H, DING G J. The impact of nitrogen addition on the drought resistance of *Pinus massoniana* seedlings under continuous drought conditions[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(6):103-111.

相关论文推荐

Recommended articles

氮添加对华北落叶松人工林土壤和凋落物酶活性的影响

Effect of nitrogen addition on soil and litter enzyme activity in a *Larix principis-rupprechtii* plantation

马尾松纯林阔叶化改造对土壤碳氮固持的短期效应

The short-term effects of converting pure *Pinus massoniana* forests into mixed broadleaved forests on soil carbon and nitrogen sequestration

黔中不同发育阶段马尾松人工林土壤团聚体及碳氮含量特征

Distribution characteristics of soil aggregate and its carbon and nitrogen in *Pinus massoniana* plantation with different development stages in central Guizhou Province

不同混交比例马尾松和红锥人工混交林水土流失特征和土壤理化性质

Quality evaluation of mixed plantations of *Pinus massoniana* and *Castanopsis hystrix* based on the soil erosion characteristics and soil physical and chemical properties

氮添加对柳杉人工林土壤异养呼吸组分的影响

Effects of nitrogen addition on soil heterotrophic respiratory components in *Cryptomeria japonica* var. *sinensis* forest

氮添加对米槁林下土壤养分及酶活性的影响

Effects of nitrogen addition on soil nutrients and enzyme activities under *Cinnamomum migao* forest

Doi:10.14067/j.cnki.1673-923x.2026.06.010
http: //qks.csuft.edu.cn

持续干旱下氮添加对马尾松苗木抗旱性的影响

陶青红，付远洪，丁贵杰

（贵州大学 a. 贵州省森林资源与环境研究中心；b. 林学院，贵州 贵阳 550025）

摘　要：【目的】研究氮添加对持续干旱及复水下马尾松苗木水分利用及相关酶活性的影响，为探究氮添加是否提高马尾松抗旱能力提供参考。【方法】以 1 年生马尾松苗木为试验材料，设置施氮组（N）和对照组（CK，不施氮肥），通过盆栽进行持续干旱及复水试验。于持续干旱第 0、20、40、60 天及复水后第 2 天取样，测定土壤含水量、苗木生理生化指标及耗水量，并进行抗旱性综合评价。【结果】1）施氮组提高了干旱胁迫期间土壤含水量、茎水势、氨基酸含量和严重 - 极端干旱阶段（20 ～ 60 d）的苗木耗水量，降低了极端干旱阶段（40 ～ 60 d）的可溶性蛋白、超氧阴离子和丙二醛含量；2）在持续干旱 40 ～ 60 d，施氮组氨基酸、脯氨酸含量和过氧化氢酶活性大幅升高；3）复水后，施氮组的可溶性蛋白、超氧阴离子和丙二醛含量及超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性显著降低，而对照组仍维持较高水平，表明其干旱后恢复能力较弱；4）采用隶属函数法对生理生化指标进行抗旱性综合评价，结果表明在极端干旱阶段（40 ～ 60 d），施氮组表现出较强的抗旱性。【结论】施氮能提高干旱期间土壤的保水性能，增加马尾松苗木渗透调节物质含量并增强抗氧化酶活性，从而减少细胞脱水，减轻苗木的氧化损伤，以提高其在干旱胁迫下的抗旱性及干旱后恢复能力。

关键词：马尾松；苗木；干旱 - 复水；氮添加；生理生化；耗水量

中图分类号：S791.248　　**文献标志码：**A　　**文章编号：**1673-923X(2026)06-0103-09

The impact of nitrogen addition on the drought resistance of *Pinus massoniana* seedlings under continuous drought conditions

TAO Qinghong, FU Yuanhong, DING Guijie

(a. Guizhou Forest Resources and Environment Research Center; b. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, Guizhou, China)

Abstract:【Objective】To investigate the effects of nitrogen addition on water use efficiency and related enzyme activities of *P. massoniana* seedlings under continuous drought and re-watering, and to provide reference for exploring whether nitrogen addition improves drought resistance of *P. massoniana*.【Method】One-year-old *P. massoniana* seedlings were used as experimental materials, and a nitrogen application group (N) and a control group (CK, no nitrogen fertilizer applied) were set up. Continuous drought and re-watering experiments were conducted through potted plants. Samples were collected at 0, 20, 40, and 60 days during continuous drought, as well as two days after re-watering. Soil water content, physiological and biochemical indices, and water consumption were measured for drought resistance evaluation.【Result】1) The nitrogen application group increased soil moisture content, stem water potential, amino acid content, and water consumption of seedlings during the severe extreme drought stage (20-60 days), while reducing soluble protein, superoxide anion, and malondialdehyde content during the extreme drought stage (40-60 days); 2) During 40-60 days of drought, the nitrogen application group showed a significant increase in amino acid, proline content, and CAT activity; 3) After re-watering, the soluble protein, superoxide anion, and malondialdehyde content, as well as the activities of superoxide dismutase and catalase, were significantly reduced in the nitrogen application group, while the control group maintained high levels, indicating weak recovery ability after drought; 4) The comprehensive evaluation of drought resistance was conducted on physiological and biochemical indicators using the membership function method. The results showed that during the extreme drought stage (40-60 days), the nitrogen application group exhibited strong drought resistance.【Conclusion】Nitrogen application can improve soil water retention during drought periods, increase the content of osmoregulatory substances in *P. massoniana* seedlings, and enhance antioxidant enzyme activity, thereby reducing cell dehydration and mitigating oxidative damage to seedlings, thus improving their drought resistance and post-drought recovery ability under drought stress.

Keywords: *Pinus massoniana;* seedlings; drought-rewatering; nitrogen addition; physiology and biochemistry; water consumption

收稿日期（Received）：2025-04-01　　**修订日期**（Revised）：2025-07-17

基金项目：国家自然科学基金联合基金项目（U24A20431）；贵州省科技计划项目（黔科合中引地〔2024〕044）。

第一作者：陶青红（18385904033@163.com ），硕士研究生。

通信作者：丁贵杰（gjdinggzu@126.com），教授，博士，博士研究生导师。

引文格式：陶青红 , 付远洪 , 丁贵杰 . 持续干旱下氮添加对马尾松苗木抗旱性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2026,46(6):103-111.

TAO Q H, FU Y H, DING G J. The impact of nitrogen addition on the drought resistance of *Pinus massoniana* seedlings under continuous drought conditions[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2026,46(6):103-111.

全球气候变暖导致极端干旱事件频发，造成森林大面积死亡[1]。干旱是影响植物生长发育的主要非生物因子，严重时会导致植物死亡[2]。干旱胁迫下土壤有效水缺失，短期胁迫主要影响植物的渗透调节物质，而长期胁迫对碳供应和分配都有一定影响[3]。植物在自然条件下存在持续干旱和降水交替的情况，干旱强度和植物自身的抗逆性是决定植物能否存活的关键因素。干旱胁迫下，植物根系首先接收到土壤水势降低的信号，进而降低自身水势和产生 ABA 信号物质，调节气孔关闭[4]以降低蒸腾，减少植物水分的散失。同时，植物通过调节可溶性蛋白（SP）、可溶性糖（SS）和脯氨酸（Pro）等物质的累积来降低细胞渗透势[5]，增强根系对土壤水分的吸收能力。干旱胁迫导致植物活性氧类物质增多，会打破与抗氧化酶清除系统之间的平衡，造成蛋白类物质和细胞膜脂过氧化伤害[6]。综上表明，植物的生理生化活动既受自然环境因子影响，也受植物有限的调节功能所控制，其在干旱条件下的状况反映了抗旱能力的差异。

氮素是核酸和蛋白质合成的关键物质，被视为植物的生命元素。国内外研究发现氮素在植物抗旱过程中发挥着重要作用，Sepaskhah 等[7]发现氮肥达到一定量能增强土壤的保水性，在轻度干旱条件下能提高作物的水分利用效率。马晓东等[8]研究表明在轻度干旱胁迫下添加适量氮素能够增强植株对氮素的吸收分配能力，说明水和氮是对植物生长具有协同效应的 2 个因子[9]，不仅能独立限制植物生长发育，两者也能产生耦合作用。因此，适量的氮肥施入对干旱条件下植物的水分生理可能产生积极影响。

马尾松 *Pinus massoniana* Lamb. 是耐瘠薄、速生丰产的工业用材树种，广泛分布于中国南方 17 个省（市、自治区），在森林资源发展及森林生态服务功能中占据重要地位，具有重要的生态和经济价值[10]。近年来，已从生理、细胞结构、分子机制[11-13]、菌根化幼苗[14]等方面对马尾松苗木如何响应干旱胁迫进行了大量研究。但关于氮添加对干旱条件下马尾松苗木水分利用、渗透调节能力、活性氧含量以及旱后恢复能力的研究较少。基于此，本研究以 1 年生马尾松苗木为材料，采用盆栽试验，设置施氮组（N）和对照组（CK，不施氮肥）进行持续干旱和复水试验，监测土壤含水量、茎水势、苗木耗水量、可溶性蛋白含量和活性氧含量等指标，旨在研究马尾松苗木水分利用及渗透调节策略，为探究氮添加是否提高马尾松抗旱能力提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验在贵州大学林学院试验苗圃大棚内进行。供试材料为 1 年生马尾松播种苗，种子采自都匀市马鞍山林场马尾松国家良种基地，为同一家系半同胞种子。以马尾松林下黄心土、泥炭土和珍珠岩（体积比为 3∶1∶1）的混合材料作为供试基质，基质加入多灵菌后拌均匀，灭菌后装入高为 18 cm、上口径为 15 cm 的塑料盆内进行育苗，每盆干基质质量为 2.1 kg。试验前测得混合基质的基本理化性质为：有效氮 93 mg/kg，有效磷 19.02 mg/kg，速效钾 420.44 mg/kg，pH 值 4.65，田间持水量 47.3%。

1.2 试验设计及方法

2021 年 5 月 1 日，选取长势一致的 1 年生马尾松苗木进行试验。试验分为 3 个阶段，首先将苗木移栽在盆内进行 3 个月的控肥试验，每盆 1 株，之后进行 2 个月的持续干旱试验，最后再进行 2 d 复水（Re-watering）试验，试验期间仅进行施氮、称重和补水工作。控肥试验设置施氮组（N，氮源为尿素）和对照组（CK，不施氮肥）2 个处理，每个处理各设 10 盆，每个处理各重复 3 次。施肥前，在每盆苗木基茎边缘 3 cm 处打 1 个孔，深度为 7 cm，于 2021 年 5 月 1 日和 2021 年 6 月 24 日分 2 次将含有 0.4 g 尿素的 50 mL 水溶肥用针筒沿孔施入施氮组苗木根系周围，对照组施入 50 mL 水，处理组和对照组分别再补充浇水 50 mL。干旱试验开始前，盆栽口用保鲜膜覆盖以防止水分蒸发，每 2 d 进行称重补水，使土壤含水量保持在田间持水量的 80% ～ 85%。于 2021 年 8 月 1 日停止浇水并进行自然持续干旱试验。在持续干旱的第 0、20、40、60 天（对照组部分苗木出现死亡），以及复水后的第 2 天进行采样。测定指标包括土壤含水量、苗木茎水势、苗木耗水量、渗透调节物质、活性氧、抗氧化酶等。

1.3 指标测定

1.3.1 茎水势

用便携式植物水势压力室 3115 于中午 12:00—13:00 测定马尾松苗木茎秆水势，参照邵畅畅等[13]的测定方法，处理组和对照组分别选择 4 株标准株

（株高为 53.3±4.6 cm；地径为 6.36±0.38 mm）进行测定。

1.3.2　土壤含水量

将测定水势后的苗木小心取出，取根际土测定土壤含水量，根际土通过“抖根分离法”[15] 去除根系周围土壤，并用刷子收集根表面的土壤。测定方法为烘干称量法 [16]，称取约 10 g 新鲜土壤，放入干净且干燥的铝盒中。在 105 ℃下烘 2 h 后，将土壤样品在 80 ℃下烘箱烘 48 h 至恒质量并记为 W_d，每处理 4 个重复。土壤含水率 =（10−W_d）/ 10×100%。

1.3.3　苗木耗水量

持续干旱试验开始后停止浇水，采用盆栽称质量法每隔 20 d（0、20、40、60 d）连续对各个盆称质量并记录，重复 4 次，间隔期间（0 ～ 20、20 ～ 40、40 ～ 60 d）盆栽质量变化视为苗木耗水量，施氮组和对照组的盆栽表面积相同，可视土壤蒸发量相同。

1.3.4　生理生化指标测定

分别在干旱试验开始后第 0、20、40、60 d 和复水后 2 d 进行取样，取样时间均为上午 9:00—10:00，环状采取主干中间部位的松针，重复 4 次，混合后装入自封袋中，用液氮暂存并转入 -80 ℃冰箱保存，用于生理生化指标测定。采用茚三酮比色法测定氨基酸含量；考马斯亮蓝染色法测定可溶性蛋白含量；磺基水杨酸法测定脯氨酸含量；硫代巴比妥酸显色（TBA）法测定丙二醛（MDA）含量；氮蓝四唑（NBT）法测定过氧化物歧化酶（SOD）活性 [17]。采用紫外分光比色法测定过氧化氢酶（CAT）活性 [18] 和过氧化物酶（POD）活性 [19]。采用硝基四氮唑篮还原法测定超氧阴离子含量 [20]，分光光度计法 [21] 测定过氧化氢含量。

1.3.5　抗旱性评价

苗木耐旱性受到多种因素影响，单一指标难以对苗木抗旱性进行全面的评价。因此，采用抗旱胁迫指数（DRI）= 胁迫处理 / 对照组 ×100%、隶属度函数对多指标进行综合评价 [22]。

正隶属度函数：

$$\mu(X_{ij})=(X_{ij}-X_{j\min})/(X_{j\max}-X_{j\min}) \quad (1)$$

反隶属度函数：

$$\mu(X_{ij})=(X_{j\max}-X_{ij})/(X_{j\max}-X_{j\min}) \quad (2)$$

标准差系数：

$$V_k=\frac{\sqrt{\sum_{i=1}^{n}(X_{ik}-\overline{X_k})^2}}{\overline{X_k}} \quad (3)$$

权重：

$$W_k=\frac{V_k}{\sum_{j=1}^{m}V_k} \quad (4)$$

综合评估值：

$$D=\sum_{j=1}^{n}\mu X_k\times W_k \quad (5)$$

式中：X_{ij} 为测定值；$X_{j\max}$、$X_{j\min}$、$\overline{X_k}$ 依次为指标 j 测定值的最大值、最小值和平均值；$\mu(X_k)$ 为 i 处理第 j 个指标隶属度值；V_k 为标准差系数；W_k 为权重；D 为综合评价值。指标与抗旱性强弱呈正相关时采用公式（1）计算，指标与抗旱性强弱呈负相关时采用公式（2）计算。

1.4　数据处理

用 Excel 2016 软件对所得数据进行计算和绘图；用 R 语言对数据进行双因素方差分析（ANOVA）、采用 Pearson 相关性分析评估性状间的关系（α=0.05）和多重比较（LSD 法）。

2　结果与分析

2.1　施氮对干旱及复水下马尾松苗木土壤含水量、茎水势和耗水量的影响

随着干旱持续，土壤含水量和茎水势逐渐降低，对照组整体低于施氮组（表 1 和图 1）。持续干旱前 20 天，施氮组和对照组的土壤含水量均大幅下降，20 d 后土壤含水量下降减缓，仅第 20 天差异显著。复水后，施氮组和对照组的土壤含水量均显著升高，其中对照组显著低于施氮组。参照相对土壤含水量（RSC）等级标准 [23]，施氮组苗木在持续干旱第 20 天进入严重干旱胁迫状态（35% ＜ RSC ＜ 45%），RSC 平均为 39.95%，对照组第 20 天表现出极端干旱的胁迫状态（RSC ＜ 35%），RSC 平均为 33.02%，在 40 ～ 60 d 所有苗木都处在极端干旱胁迫状态。施氮组的茎秆水势在前 20 天无显著变化，20 d 后显著降低，复水后对照组和施氮组的苗木耗水量均减少，其中对照组苗木耗水量随试验时间延长而下降，且施氮组与对照组差异显著，而施氮组不同时间点差异不显著。施氮组苗木耗水量在持续干旱 0 ～ 20 d 显著低于对照组，而在 20 ～ 60 d 高于对照组。

2.2　施氮对干旱及复水下马尾松苗木渗透调节物质的影响

随着干旱持续，对照组针叶中的可溶性蛋白

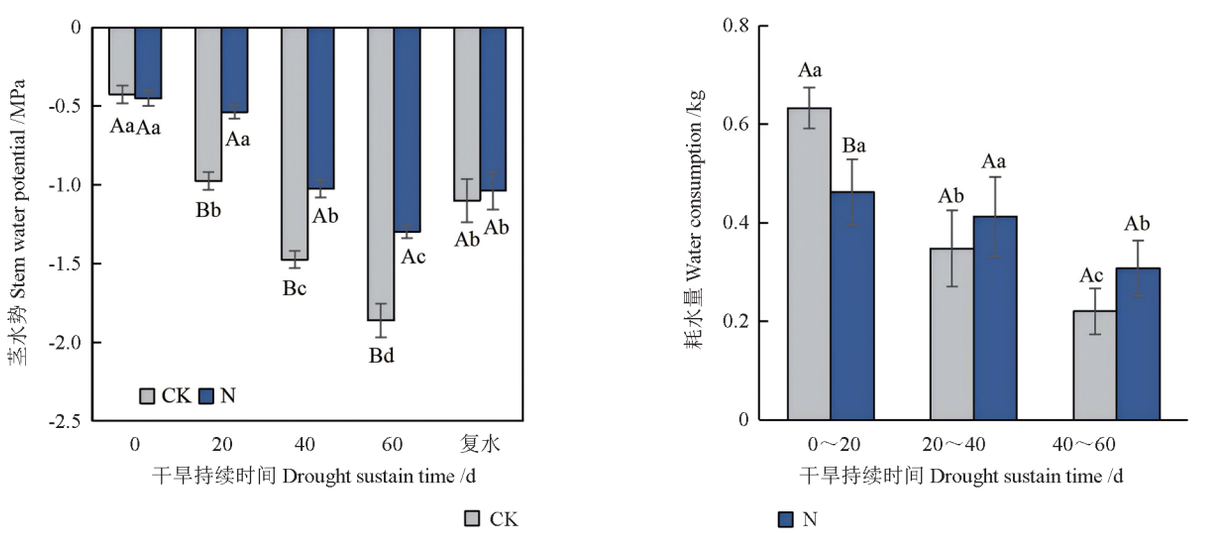
含量逐渐升高，施氮组呈先升后降的变化趋势（图 2）。持续干旱前 20 天，施氮组和对照组的可溶性蛋白含量无显著差异；但施氮组第 20 天后显著升高，40 d 时达到峰值（含量为 59.3 mg/g），且显著高于对照，之后显著低于对照。复水后施氮组和对照组的可溶性蛋白含量均无显著变化，施氮组和对照组针叶中的氨基酸含量随干旱持续均显著上升，且施氮组的氨基酸含量整体高于对照组，第 60 天时高出对照组 4.85 倍。复水后施氮组的氨基酸含量显著降低，而对照组明显升高，但均未恢复到干旱前的水平。脯氨酸含量随干旱持续整体呈上升趋势。施肥组和对照组脯氨酸含量在干旱第 60 天大量累积，分别为 0.78 mg/g 和 0.93 mg/g，分别是第 40 天的 6.27 倍和 5.45 倍，施氮组与对照组无显著差异。复水后施氮组的脯氨酸含量恢复到较低水平，对照组较复水前也降低了 53.43%，但其含量仍高于干旱前。

表 1 干旱及复水条件下土壤含水量变化 †

Table 1 Changes of soil water content under drought and re-watering conditions

干旱持续时间 Drought sustain time /d	土壤含水量 Soil moisture content /%		相对土壤含水量 Relative soil moisture content /%	
	CK	N	CK	N
0	36.63±4.07 Aa	37.61±5.25 Aa	77.44±8.60 Aa	79.51±11.10 Aa
20	15.62±1.62 Bc	18.90±1.38 Ab	33.02±3.42 Bb	39.96±2.92 Ab
40	11.01±0.19 Ac	12.27±1.02 Ac	23.27±0.40 Ac	25.94±2.16 Ac
60	4.36±1.21 Ad	6.73±0.99 Ac	9.22±2.56 Bd	14.23±2.09 Ac
复水 Re-watering	33.87±0.17 Ab	41.62±1.56 Aa	71.62±0.36 Ba	87.99±3.30 Aa

† 不同大写字母表示处理间差异显著，不同小写字母表示同一处理不同时间点之间差异显著（$P < 0.05$）。
Different capital letters indicate significant differences between treatments, Different small letters indicate significant differences among different time points of the same treatment ($P < 0.05$).



不同大写字母表示同一时间不同处理间差异显著，不同小写字母表示同一处理不同时间点之间差异显著（$P < 0.05$）。下同。
Different capital letters indicate significant differences between treatments at the same treatment. Different small letters indicate significant differences among different time points of the same treatment ($P < 0.05$). The same below.

图 1 干旱处理下马尾松茎水势和苗木耗水量变化

Fig. 1 Changes in stem water potential and seedling water consumption of *Pinus massoniana* under drought treatment

2.3 施氮对干旱及复水下马尾松苗木活性氧 ROS 和丙二醛的影响

随着干旱持续，对照组超氧阴离子（O_2^-）和丙二醛（MDA）含量显著上升，施氮组超氧阴离子表现出波动变化，丙二醛（MDA）呈先升后降的趋势（图 3）。复水后，各处理超氧阴离子含量均显著降低，对照组降至干旱前水平，而施氮组显著低于干旱前；施氮组丙二醛含量显著降低，对照组仍较高，为施氮组的 4.49 倍。各处理过氧化氢（H_2O_2）含量在干旱及复水期间无明显变化。

2.4 施氮对干旱及复水下马尾松苗木抗氧化酶活性的影响

随着干旱持续，对照组超氧化物歧化酶（SOD）活性整体呈上升趋势，施氮组呈先增后减的变化趋势（图 4）。持续干旱期间，施氮组与对照组的 SOD 活性差异显著。复水后，各处理 SOD 活性无

明显变化。对照组过氧化物歧化酶（POD）活性随干旱延长呈“先升后降”的变化趋势；施氮组则呈“先降后升”的变化趋势，第 20 天后持续升高。复水后，对照组的 POD 活性降低，较干旱前降低 96.05%，施氮组恢复至干旱前水平。各处理过氧化氢酶（CAT）活性随干旱持续逐渐升高，于干旱第 40 天产生显著差异，施氮组是对照组的 2.30 倍。复水后施氮组 CAT 活性恢复到干旱前水平，而对照组仍较高，是干旱前的 13.34 倍。

2.5　指标间的相关性分析和苗木抗旱性综合评价

对本研究的 9 个指标进行了相关性分析，从表 2 中可以看出，SOD 与 CAT、Pro、SP、MDA、O_2^- 均呈显著相关（$P < 0.05$），MDA 与 SP、SO、O_2^- 呈极显著相关（$P < 0.01$），其中 SOD 与 MDA 的相关系数最大，为 0.88。单一指标难以评价苗

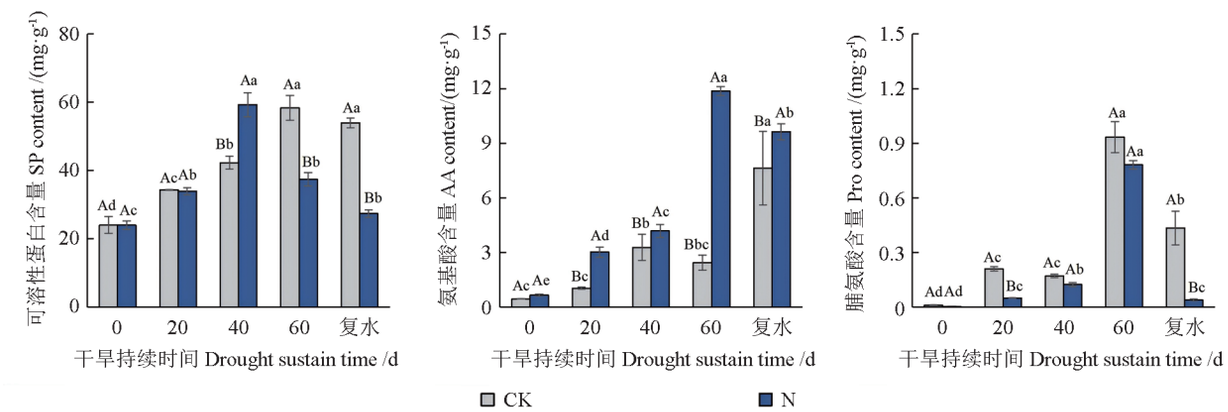


图 2　干旱及复水期间马尾松针叶可溶性蛋白、氨基酸和脯氨酸含量变化

Fig. 2　Changes of soluble protein, amino acids, and proline contents in needles of *P. massoniana* during drought and re-watering

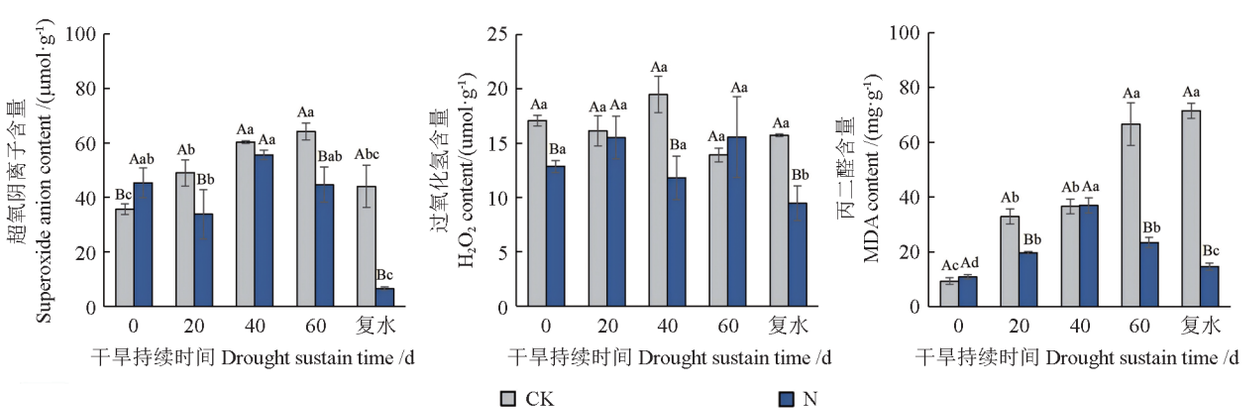


图 3　干旱及复水期间马尾松针叶超氧阴离子、过氧化氢和丙二醛含量变化

Fig. 3　Changes in superoxide anion, hydrogen peroxide and malondialdehyde in needles of *P. massoniana* during drought and re-watering

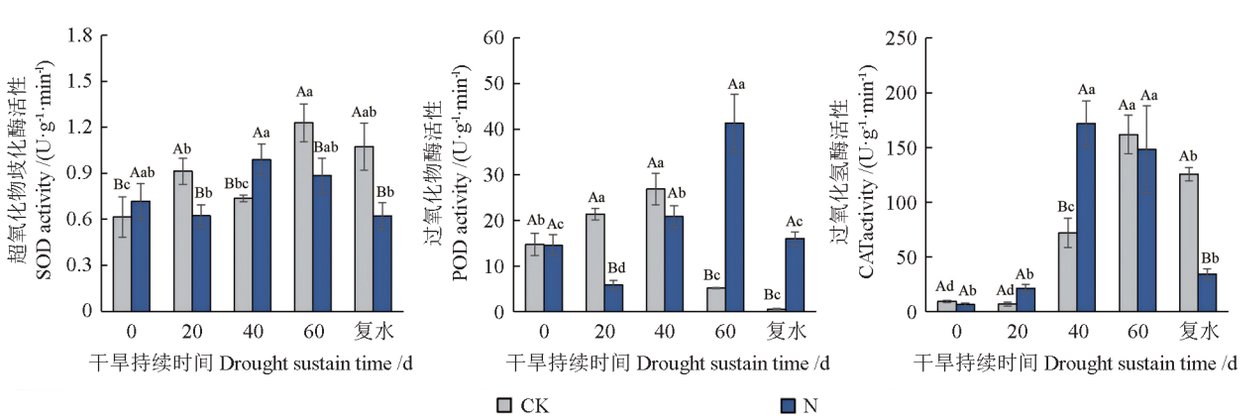


图 4　干旱及复水期间马尾松针叶 SOD、POD 和 CAT 活性变化

Fig. 4　Changes of SOD, POD and CAT activities in needles of *P. massoniana* during drought and re-watering

木的抗旱性，基于多指标测定，采用隶属度函数分析法对马尾松苗木 9 个指标进行综合评价。如表 3 所示，由多指标抗旱性综合评价 *D* 值可以看出，在持续干旱第 20 天时施氮组抗旱性低于对照组，第 40 天和第 60 天时施氮组抗旱性高于对照组。施氮提高了重度干旱胁迫（40 ～ 60 d）下马尾松苗木的抗旱性。

表 2　苗木生理生化指标间的相关性 †

Table 2　Correlation between physiological and biochemical indicators of seedlings

指标 Indicator	AA	CAT	Pro	SP	SOD	POD	MDA	O_2^-	H_2O_2
AA	1								
CAT	0.61	1							
Pro	0.57	0.70	1						
SP	0.23	0.86**	0.52	1					
SOD	0.19	0.75*	0.76*	0.81*	1				
POD	0.75*	0.28	0.21	-0.05	-0.02	1			
MDA	0.05	0.66	0.68	0.86**	0.88**	-0.18	1		
O_2^-	0.03	0.62	0.49	0.77*	0.77*	0.07	0.85**	1	
H_2O_2	-0.01	-0.37	-0.1	-0.34	-0.09	0.27	-0.12	-0.09	1

† * 表示差在 $P < 0.05$ 水平显著相关，** 表示差在 $P < 0.01$ 水平极显著相关；SP. 可溶性蛋白；Pro. 脯氨酸；AA. 氨基酸；SOD. 超氧化物歧化酶；POD. 过氧化物酶；CAT. 过氧化氢酶；O_2^-. 超氧阴离子；H_2O_2. 过氧化氢；MDA. 丙二醛。

"*" indicates a significant correlation at the $P < 0.05$ level, "**" indicates a highly significant correlation at the $P < 0.01$ level. SP.Soluble protein; Pro. Proline; AA. Amino acids; SOD. Superoxide dismutase; POD. Peroxidase; CAT. Catalase; O_2^-. Hydrogen anion; H_2O_2. Hydrogen peroxide; MDA. Malondialdehyde.

表 3　不同施氮处理在持续干旱期间的抗旱性隶属度函数分析

Table 3　Analysis of drought resistance membership functions under different nitrogen application treatments during sustained drought periods

干旱持续时间 Drought sustain time /d		抗旱指数的隶属函数值 Membership function value of DRI									*D* 值 *D* value	排名 Order
		SP	Pro	AA	SOD	POD	CAT	O_2^- DRI	H_2O_2	MDA		
20	C	0.02	0.05	0.01	0.03	0.07	0.00	0.02	0.02	0.06	0.26	1
	N	0.02	0.01	0.04	0.00	0.00	0.01	0.05	0.02	0.06	0.21	2
40	C	0.03	0.04	0.03	0.01	0.09	0.09	0.00	0.00	0.05	0.34	2
	N	0.07	0.03	0.05	0.03	0.07	0.15	0.01	0.03	0.00	0.48	1
60	C	0.06	0.23	0.02	0.06	0.00	0.21	0.00	0.03	0.00	0.61	2
	N	0.02	0.22	0.16	0.02	0.16	0.13	0.03	0.02	0.05	0.82	1

† SP. 可溶性蛋白；Pro. 脯氨酸；AA. 氨基酸；SOD. 超氧化物歧化酶；POD. 过氧化物酶；CAT. 过氧化氢酶；O_2^-. 超氧阴离子；H_2O_2. 过氧化氢；MDA. 丙二醛。SP. Soluble protein; Pro. Proline; AA. Amino acid; SOD. Superoxide dismutase; POD. Peroxidase; CAT. Catalase; O_2^-. Superoxide anion; H_2O_2. Hydrogen peroxide; MDA. Malondialdehyde.

3　讨论与结论

3.1　讨　论

土壤含水量反映植物受干旱胁迫的程度，是制约林木生长的重要因素之一。本研究表明，随着持续干旱时间的延长，施氮组和对照组的土壤含水量和茎水势持续降低，与何凤等 [24] 和邵畅畅等 [13] 的研究结果相似。持续干旱前 20 天，施氮组和对照组的土壤含水量均有较大降幅，之后降低缓慢，说明水分充足状况下植物用水量较高。持续干旱 20 ～ 60 d，施氮组的土壤含水量和茎水势皆高于对照组，说明施氮肥促使苗木提高重度干旱条件下的茎水势并改变对土壤水分的吸收特性，继而增强马尾松苗木的抗旱能力。已有研究表明，高水势能促进植物通过快速吸水或减少蒸腾来维持水分平衡，从而提高抗旱能力 [25]。较低的土壤含水量是限制植物水分吸收的主要因素，施氮对植物的耗水量也有所影响。徐剑等 [26] 和马新超等 [27] 研究发现打瓜和黄瓜的耗水量随氮肥施入量的增加呈先升后降的变化趋势。本研究中，苗木耗水量随干旱时间的延长逐渐减少，施氮组在整个干旱期间无明显变化，但在前 20 天显著低于对照组，后 40 天高于对照组，说明氮肥促使苗木减少了土壤水分充足时的耗水量，同时提高了土壤水分不足时的吸水量，其原因可能是施氮促进了苗木干旱胁迫期间渗透调节物质的累积，维持了较为稳定的细胞膨压 [28]，同时施氮缓解了细胞过氧化损伤，保护了细胞膜结构，间接降低了修复性耗水 [29]，使苗木在持续干旱过程中维持相

对较低且较为稳定的耗水量。

植物在干旱胁迫下会累积多种渗透调节物质和改变碳氮代谢酶活性来维持细胞较低的渗透势，起到促进植物根系吸水和提高细胞保水力的作用 [30]。本研究中，对照组马尾松针叶中的可溶蛋白含量随持续干旱时间延长逐渐升高，这与王好运等 [31] 和张金凤等 [32] 的研究一致。施氮组可溶性蛋白含量在持续干旱第 20 天后升高且显著高于对照组，并于第 40 天后降低，同时游离氨基酸含量在第 40 天后大量累积，远高于对照组。在曹让等 [33] 对棉花干旱的研究中也观察到可溶性蛋白和氨基酸类似的变化，说明在重度干旱胁迫下，施氮组苗木会通过自主累积大量可溶性蛋白的方式维持较低的渗透势，以保持针叶的保水能力，该策略使苗木在严重干旱胁迫（20 ～ 40 d）阶段仍维持较高耗水量。目前，已经在许多研究中观察到重度干旱胁迫会使可溶性蛋白降解 [12,34-35]，原因可能是重度干旱胁迫减弱了可溶性蛋白合成相关酶的活性而增强了分解酶的活性，致使可溶性蛋白的降解大于合成，是干旱胁迫达到一定程度时植物生理调节能力减弱的现象。施氮组在极端干旱胁迫阶段（40 ～ 60 d）的可溶性蛋白降解现象也可能与氨基酸大量累积相关，即通过分解可溶性蛋白为氨基酸协助维持低渗透势，该策略使施氮组苗木耗水量在重度干旱阶段高于对照组。有研究发现，在干旱胁迫发生后脯氨酸在氨基酸中的占比会上升 [36]，起到一定的抗旱作用。本研究发现，施氮组的脯氨酸在氨基酸中的占比低于对照组，其中极端干旱（40 ～ 60 d）阶段施氮组脯氨酸在氨基酸中的占比约为对照组的 1/10，说明施氮降低了脯氨酸参与渗透调节的比重，其方式可能是增加了其他类型氨基酸的含量。复水后施氮组可溶性蛋白、氨基酸和脯氨酸含量都有所降低，而对照组仍较高，说明氮肥处理下苗木在干旱后的渗透调节能力较强，其恢复正常生理水平的速度较快。

干旱胁迫会引起植物活性氧物质累积，过多的活性氧会损伤植物细胞膜的完整性 [37]。丙二醛是膜质过氧化的产物，其含量变化可以作为植物在逆境胁迫下氧化损伤程度的检测指标 [6]，SOD、POD 和 CAT 作为控制活性氧物质平衡的主要酶在干旱胁迫下活性增强。本研究中，随着干旱持续，对照组超氧阴离子含量、丙二醛含量和 SOD 活性逐渐升高，施氮组于第 40 天时达到最高，而后降低，说明干旱对马尾松苗木细胞膜造成损伤。干旱第 0 天，施氮组超氧阴离子含量和 SOD 活性显著高于对照组，施氮组苗木 ROS 以及丙二醛含量均低于对照，说明施氮能缓解严重干旱胁迫对马尾松造成的氧化损伤。这可能是马尾松的一种主动适应策略，使其通过增加渗透调节物质（可溶性蛋白）含量和耗水量，维持较好的水分状况，从而降低氧化损伤。过氧化物酶（POD）和过氧化氢酶（CAT）是清除过氧化氢（H_2O_2）的主要酶 [26]。本研究发现，POD 酶随持续干旱活性逐渐增强，其中对照组 POD 活性在第 40 天后骤降，复水后仍是降低趋势，这与丁龙等 [38] 对金露酶研究结果类似。推测对照组 POD 酶已经失活，原因是持续干旱的第 40 ～ 60 天土壤含水量已经降低至 4.36%，为极端干旱胁迫状态，对 POD 酶活性造成了不可逆的损害。CAT 酶在轻、中度干旱胁迫阶段（0 ～ 20 d）活性不高，而在严重、极端干旱阶段（20 ～ 60 d）大量累积，这与胡义等 [39] 对香樟的研究一致，说明施氮组 CAT 酶活性增速较快，对苗木适应重度和极端干旱胁迫起到重要作用。复水后，超氧阴离子和丙二醛含量减少，SOD 酶和 CAT 酶活性降低，其中施氮组恢复较快，表现出更强的调节能力。

3.2　结　论

施氮能有效地增加干旱期间土壤的保水性能，改变马尾松苗木的用水策略，同时增强渗透调节能力和抗氧化酶活性，从而缓解干旱对马尾松造成的氧化损伤，提高抗旱性和恢复能力。施氮能提高干旱胁迫下苗木的可溶性蛋白含量、CAT 和 SOD 酶活性，促进抗氧化酶和渗透调节物质协同互作，缓解氧化损伤，从而增强马尾松幼苗的耐旱性。施氮组通过促进氨基酸小分子物质的大量累积，减少极端干旱胁迫下苗木的水分消耗，以更好地适应干旱；同时复水后，施氮组苗木的丙二醛、抗氧化酶活性均能恢复，而对照组很难恢复。采用隶属函数分析法进行苗木抗旱性综合评价，发现极端干旱阶段（40 ～ 60 d），氮肥组的多数指标优于对照组，即综合抗旱性更强。

参考文献：

[1] OBLADEN N, DECHERING P, SKIADARESIS G, et al. Tree mortality of European beech and Norway spruce induced by 2018-2019 hot droughts in central Germany[J]. Agricultural and Forest Meteorology,2021,307:108482.

[2] SINGH M, KUMAR J, SINGH S, et al. Roles of osmoprotectants in improving salinity and drought tolerance in plants: a review[J]. Reviews in Environmental Science and Bio/Technology,2015,14: 407-426.

[3] LI Y, YANG L Y, WANG H, et al. Nutrient and planting modes strategies improve water use efficiency, grain-filling and hormonal changes of maize in semi-arid regions of China[J]. Agricultural Water Management,2019,223:105723.

[4] MCADAM S A M, BRODRIBB T J. The evolution of mechanisms driving the stomatal response to vapor pressure deficit[J]. Plant Physiology,2015,167:833-843.

[5] HUSSAIN M B, ALI S, AZAM A, et al. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to nickel stress: a review[J]. African Journal of Agricultural Research,2013,8(17): 1596-1602.

[6] ZHANG C M, SHI S L. Physiological and proteomic responses of contrasting alfalfa (*Medicago sativa* L.) varieties to PEG-induced osmotic stress[J]. Frontiers in Plant Science,2018,9:242.

[7] SEPASKHAH A R, BARZEGAR M. Yield, water and nitrogen-use response of rice to zeolite and nitrogen fertilization in a semi-arid environment[J]. Agricultural Water Management, 2010,98:38-44.

[8] 马晓东 , 钟小莉 , 桑钰 . 干旱胁迫下胡杨实生幼苗氮素吸收分配与利用 [J]. 生态学报 ,2018,38(20):7508-7519.
MA X D, ZHONG X L, SANG Y. Characteristics of nitrogen absorption, distribution, and utilization by *Populus euphratica* seedlings under drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica,2018,38(20):7508-7519.

[9] 周罕觅 , 张富仓 ,Roger Kjelgren, 等 . 水肥耦合对苹果幼树产量、品质和水肥利用的效应 [J]. 农业机械学报 ,2015, 46(12):173-183.
ZHOU H M, ZHANG F C, KJELGREN R, et al. Effects of water and fertilizer coupling on yield, fruit quality and water and fertilizer use efficiency of young apple tree[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery,2015,46(12): 173-183.

[10] 丁贵杰 , 周志春 , 王章荣 , 等 . 马尾松纸浆用材林培育与利用 [M]. 北京 : 中国林业出版社 ,2006:1-34.
DING G J, ZHOU Z C, WANG Z R, et al. Cultivation and utilization of pulpwood stand for *Pinus massoniana*[M]. Beijing: China Forestry Publishing House,2006:1-34.

[11] 杜明凤 , 丁贵杰 , 赵熙州 . 不同家系马尾松对持续干旱的响应及抗旱性 [J]. 林业科学 ,2017,53(6):21-29.
DU M F, DING G J, ZHAO X Z. Responses to continuous drought stress and drought resistance of different masson pine families[J]. Scientia Silvae Sinicae,2017,53(6):21-29.

[12] 莫荣海 , 丁贵杰 , 罗仙英 , 等 . 不同家系马尾松苗木对持续干旱的响应 [J]. 森林与环境学报 ,2018,38(4):473-480.
MO R H, DING G J, LUO X Y, et al. Response to sustained drought of seedlings of different families of *Pinus massoniana*[J]. Journal of Forest and Environment,2018,38(4):473-480.

[13] 邵畅畅 , 罗仙英 , 丁贵杰 , 等 . 干旱对马尾松茎叶水力特征及解剖特性的影响 [J]. 植物生理学报 ,2022,58(5):937-945.
SHAO C C, LUO X Y, DING G J, et al. Effects of drought on hydraulic and anatomical characteristics of stem and leaf in *Pinus massoniana*[J]. Plant Physiology Journal,2022,58(5):937-945.

[14] 王艺 , 涂桂英 . 干旱复水对 5 种马尾松菌根化苗木生理特性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 ,2021,41(4):20-30,46.
WANG Y, TU G Y. Effects of drought and rewatering on physiological properties of five species of *Pinus massoniana* seedlings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology,2021,41(4):20-30,46.

[15] 张英 , 张常洪 , 汪其同 , 等 . 氮沉降下西南山地针叶林根际和非根际土壤微生物养分限制特征差异 [J]. 植物生态学报 , 2022,46(4):473-483.
ZHANG Y, ZHANG C H, WANG Q T, et al. Difference of microbial nutrient limiting characteristics in rhizosphere and bulk soil of coniferous forests under nitrogen deposition in southwest mountain, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2022,46(4): 473-483.

[16] 张学礼 , 胡振琪 , 初士立 . 土壤含水量测定方法研究进展 [J]. 土壤通报 ,2005,36(1):118-123.
ZHANG X L, HU Z Q, CHU S L. Methods for measuring soil water content: a review[J]. Chinese Journal of Soil Science,2005, 36(1):118-123.

[17] 王学荃 , 黄间良 . 植物生理生化实验原理与技术 [M].3 版 . 北京 : 高等教育出版社 ,2015:168-287.
WANG X Q, HUANG J L. Principles and techniques of plant physiology and biochemistry experiments[M]. 3rd ed. Beijing: Higher Education Press,2015:168-287.

[18] JOHANSSON L H, BORGE L A H. A spectrophotometric method for determination of catalase activity in small tissue samples[J]. Analytical biochemistry,1988,174:331-336.

[19] DOERGE D R, DIVI R L, CHURCHWELL M I. Identification of the colored guaiacol oxidation product produced by peroxidases[J]. Analytical Biochemistry,1997,250:10-17.

[20] 王爱国 , 罗广华 . 植物的超氧物自由基与羟胺反应的定量关系 [J]. 植物生理学通讯 ,1990(6):55-57.
WANG A G, LUO G H. Quantitative relation between the reaction of hydroxylamine and superoxide anion radicals in plants[J]. Plant Physiology Communications,1990(6):55-57.

[21] NAG S, SAHA K, CHOUDHURI M A. A rapid and sensitive assay method for measuring amine oxidase based on hydrogen peroxide-titanium complex formation[J]. Plant Science,2000,157: 157-163.

[22] 叶甜甜 , 左继林 , 周文才 , 等 . 干旱 - 复水处理对 3 个油茶良种的生长与光合生理特性的影响 [J]. 中南林业科技大学学报 , 2025,45(11):42-54.
YE T T, ZUO J L, ZHOU W C, et al. Effects of drought and rehydration treatment on the growth, photosynthesis and physiological characteristics of three *Camellia oleifera* cultivars[J]. Journal of Central South University of Forestry &

Technology,2025,45(11):42-54.

[23] 李芳花 , 尹刚吉 , 刘迪 . 黑龙江省旱田节水灌溉信息系统土壤干旱指数分级标准的确定 [J]. 黑龙江水利科技 ,2003(4):11-12.
LI F H, YIN G J, LIU D. Determination of grading standard of soil drought index in water-saving irrigation information system of dry land in Heilongjiang Province[J]. Heilongjiang Science and Technology of Water Conservancy,2003(4):11-12.

[24] 何凤 , 刘攀峰 , 王璐 , 等 . 干旱胁迫及复水对杜仲苗生理特性的影响 [J]. 植物生理学报 ,2021,57(3):661-671.
HE F, LIU P F, WANG L, et al. Effect of drought stress and rewatering on physiological characteristics of *Eucommia ulmoides* seedling[J]. Plant Physiology Journal,2021,57(3):661-671.

[25] 付爱红 , 陈亚宁 , 李卫红 , 等 . 干旱、盐胁迫下的植物水势研究与进展 [J]. 中国沙漠 ,2005,25(5):744-749.
FU A H, CHEN Y N, LI W H, et al. Research advances on plant water potential under drought and salt stress[J]. Journal of Desert Research,2005,25(5):744-749.

[26] 徐剑 , 赵经华 , 洪明 , 等 . 膜下滴灌不同灌水定额及水氮耦合对打瓜耗水规律的影响 [J]. 水资源与水工程学报 ,2019,30(2):231-238.
XU J, ZHAO J H, HONG M, et al. Effects of different irrigation quota and water and nitrogen coupling on water consumption of seeding-watermelon under mulch drip irrigation[J]. Journal of Water Resources and Water Engineering,2019,30(2):231-238.

[27] 马新超 , 轩正英 , 闵昊哲 , 等 . 水氮耦合对沙培黄瓜叶片抗氧化酶及水氮利用的影响 [J]. 节水灌溉 ,2022(7):58-64.
MA X C, XUAN Z Y, MIN H Z, et al. Effects of water-nitrogen coupling on antioxidant enzymes and water-nitrogen utilization in sand-cultivated cucumber leaves[J]. Water Saving Irrigation,2022(7):58-64.

[28] GILL S S, TUTEJA N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Plant Physiology and Biochemistry,2010,48:909-930.

[29] IQBAL A, GUI H P, ZHENG C S, et al. Phosphorus supplementation enhances growth and antioxidant defense against cadmium stress in cotton[J]. Antioxidants,2025,14:686.

[30] PATAKAS A, NIKOLAOU N, ZIOZIOU E, et al. The role of organic solute and ion accumulation in osmotic adjustment in drought-stressed grapevines[J]. Plant Science,2002,163:361-367.

[31] 王好运 , 吴峰 , 吴昌明 , 等 . 马尾松不同叶型幼苗对干旱及复水的生长及生理响应 [J]. 东北林业大学学报 ,2018,46(1):1-6.
WANG H Y, WU F, WU C M, et al. Growth and physiological responses of seedlings with different leaf shapes to drought and re-watering in *Pinus massoniana*[J]. Journal of Northeast Forestry University,2018,46(1):1-6.

[32] 张金凤 , 陈佩珍 , 孙晓波 , 等 . 干旱对马尾松幼苗光合作用及相关生理的影响 [J]. 中国农学通报 ,2021,37(1):32-38.
ZHANG J F, CHEN P Z, SUN X B, et al. Effects on photosynthetic and resistant physiological characteristics of *Pinus massoniana* seedlings under drought stress[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin,2021,37(1):32-38.

[33] 曹让 , 梁宗锁 , 吴洁云 , 等 . 干旱胁迫及复水对棉花叶片氮代谢的影响 [J]. 核农学报 ,2013,27(2):231-239.
CAO R, LIANG Z S, WU J Y, et al. Effect of progressive drought stress and the subsequent re-watering on leaf nitrogen metabolism cotton seedlings[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences,2013,27(2):231-239.

[34] 祁伟亮 , 冯鸿 , 刘松青 , 等 . 不同桑品种在干旱胁迫下脯氨酸及可溶性蛋白质含量的变化规律研究 [J]. 中国野生植物资源 ,2017,36(5):34-36,39.
QI W L, FENG H, LIU S Q, et al. Effects of drought stress on free proline and soluble protein content of different mulberry varieties[J]. Chinese Wild Plant Resources,2017,36(5):34-36,39.

[35] 徐梦琦 , 高艳菊 , 张志浩 , 等 . 干旱胁迫对疏叶骆驼刺幼苗生长和生理的影响 [J]. 干旱区研究 ,2023,40(2):257-267.
XU M Q, GAO Y J, ZHANG Z H, et al. Effects of drought stress on growth and physiology of *Alhagi sparsifolia* seedlings[J]. Arid Zone Research,2023,40(2):257-267.

[36] 汤章城 . 逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能的意义 [J]. 植物生理学通讯 ,1984,20(1):15-21.
TANG Z C. Accumulation of proline in plants under adversity and its possible significance[J]. Plant Physiology Communications,1984,20(1):15-21.

[37] MØLLER I M, JENSEN P E, HANSSON A. Oxidative modifications to cellular components in plants[J]. Annual Review of Plant Biology,2007,58:459-481.

[38] 丁龙 , 赵慧敏 , 曾文静 , 等 . 五种西北旱区植物对干旱胁迫的生理响应 [J]. 应用生态学报 ,2017,28(5):1455-1463.
DING L, ZHAO H M, ZENG W J, et al. Physiological responses of five plants in northwest China arid area under drought stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2017,28(5):1455-1463.

[39] 胡义 , 胡庭兴 , 陈洪 , 等 . 干旱胁迫及复水对香樟幼树生理特性及生长的影响 [J]. 西北植物学报 ,2015,35(2):294-301.
HU Y, HU T X, CHEN H, et al. Physiological properties and growth of *Cinnamomum camphora* saplings under drought stress and rewatering[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2015,35(2):294-301.

[本文编校：吴　彬]