

多枝怪柳气体交换特性研究

邓 雄^{1,2}, 李小明^{1,*}, 张希明¹, 叶万辉², Andrea Foezki³, Michael Runge³

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广州 510650; 2. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; 3. Institute of Ecology and Ecosystem, Göttingen University, Göttingen 37073 Germany)

摘要:在美国怪柳(*Tamarix* L.)被列为臭名昭著的十大外来杂草之一,而在中国,它则作为一种濒危物种生存状况堪忧。对多枝怪柳(*Tamarix ramosissima* Lbd.)气体交换进行研究,探讨其蒸汽压差(VPD)、叶水势、气孔导度(g_s)和水分利用效率(WUE)之间的联系,结果表明,怪柳之所以能在沙漠生存又能在美国河岸地带疯狂扩展,主要原因可能是:①怪柳属地下水湿生植物,发达的根系能直达地下水。②怪柳适应性生境很广,作为一种阳性树种,怪柳非常耐旱,能够在很低的叶水势(ψ)条件下(-4.59MPa)进行光合作用,而较低的光补偿点和暗呼吸速率又反映出其耐阴湿的特点。③灵敏的气孔适应性调整:其 g_s 对VPD的灵敏性随着干湿季其体内的水分状况变化而变化,调整蒸腾速率,从而影响其WUE; g_s 与 ψ 成显著正相关($P \leq 0.05$); g_s 与WUE显著相关($P \leq 0.05$),但只有当 g_s 处于正在下降的时候,光合作用和蒸腾作用两个交换过程受轻微限制时,可得到水消耗和 CO_2 吸收的最优协调,WUE达到最大值。这些适应性调整可能是怪柳能在美国河岸地带疯狂扩展的主要原因。实验结果表明,怪柳完全能够适应荒漠生长环境,因而导致怪柳在我国处于濒危状况的根本原因不是传统认为的干旱的自然环境,而主要是人为因素造成地下水位下降以及过度砍伐所致。

关键词:气体交换;水势;气孔导度;水分利用效率;地下水湿生植物

Studies on gas exchange of *Tamarix ramosissima* Lbd.

DENG Xiong^{1,2}, LI Xiao-Ming^{1,*}, ZHANG Xi-Ming¹, YE Wan-Hui², Andrea Foezki³ and Michael Runge³ (1. South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650; 2. Xinjiang Institute of Ecology & Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; 3. Institute of Ecology and Ecosystem, Göttingen University, Göttingen 37073 Germany). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(1): 180~187.

Abstract: *Tamarix* Lbd., common name Saltcedar, one of the ten worst noxious invading weeds in USA, is classified as an endangered plant in China. We studied the gas exchange of *T. ramosissima*, and analysed the relationships among its leaf water potential (ψ), stomatal conductance (g_s), vapor pressure deficit (VPD) and water use efficiency (WUE). The results showed, the reasons that saltcedar can both exist in

基金项目:国家重点基础研究与发展资助项目(G199904350504);中欧政府间科技合作资助项目(INCO-DC972774);国家自然科学基金资助项目(39870154);中国科学院资源与生态环境研究重大资助项目(KZ951-B1-231)

收稿日期:2001-12-17; **修订日期:**2002-08-20

作者简介:邓雄(1975~),男,湖南人,博士。主要从事植物生理生态与入侵生物学研究。E-mail: xiongzhd@scib.ac.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. Email: lixm@mail.xj.cninfo.net

Foundation item: Supported by State key basic research and development plant of China(G199904350504); EU-China co-operation programme (ERBIC18CT 980275); National Natural Science Foundation of China(39870154); Key resource and environment program of Chinese Academy of Sciences (KZ951 B1-231-02-02)

Received date: 2001-12-17; **Accepted date:** 2002-08-20

Biography: Dengxiong, Ph.D. Working on plant ecophysiology and invasive biology. E-mail: xiongzhd@scib.ac.cn

the desert and spread rampantly in the riparian area in America may be: ①Saltcedar is a phreatophyte, whose roots can reach the deep groundwater. ②It has a good adaptability to different niches. Saltcedar is a heliophyte plant with good drought resistance, able to perform gas exchange at very low ψ (-4.59MPa). We inferred that it can adapt itself to wet and shade environments from its low light compensation point (LCP) and dark respiration (R_d). Also it is salt-tolerant. ③It has a sensitive regulation of stomatal. G_s had a significant negative correlation ($P \leq 0.05$) with from leaf to air VPD . The sensitivity of g_s to VPD varied with the water condition of the leaves in dry or wet seasons, and regulated its transpiration, which affected WUE . G_s had a significant positive correlation with ψ , and was significantly related to WUE ($P \leq 0.05$). When g_s was about to decline, maximum WUE occurred and photosynthesis and transpiration were being limited slightly by VPD . All these adaptive regulations probably help to explain the rampant spread of saltcedar in the riparian region in America. Traditionally, people have thought the dry natural conditions are the ultimate reason that endanger the existence of saltcedar in the desert, while our results suggest the main reason are artificial factors including over-use of water causing a lowering of groundwater and excessive harvest.

Key words: gas exchange; water potential; stomata conductance; water use efficiency; phreatophyte

文章编号:1000-0933(2003)01-0180-08 中图分类号:Q945.1 文献标识码:A

怪柳科怪柳属(*Tamarix* L.),因其耐盐也称为 Saltcedar,源于地中海、中亚和北非等地,1800 年作为一种观赏植物引入美国的一些苗圃后该植物疯狂入侵至很多河流及其支流,使得以前以三白杨-柳树林占优势的河岸林 90% 以上被其替代,其发达的根系造成河道堵塞,大量耗水引起水位下降,盐度升高,导致生物多样性急剧减少,被列为美国臭名昭著的十大外来杂草之一^[1,2]。近年来,怪柳成为外来种研究的热点,当地科学家对怪柳迅速蔓延的机理以及控制方法做了大量研究,当地政府也采取了很多控制措施,大都收效甚微^[3~5]。相反,在中国,怪柳却作为维持中亚荒漠生态系统的关键植物种,主要分布在新疆,甘肃和内蒙古等西北部干旱半干旱地区。怪柳属植物在我国有 20 种,其中新疆天然分布的有 16 种,而且怪柳的分布面积占全国的首位^[6]。近年来的环境恶化,加之人为破坏和过度利用,对这种植物的生存已经成为构成严重的威胁,其中沙生怪柳等种已经被列为一级濒危保护植物^[7]。荒漠地区干旱少雨高温低湿的恶劣气候等自然环境被认为是导致怪柳分布日趋减少的主要原因。国内有关怪柳的研究比较多,主要集中在分类学和抗旱特性方面^[6,8~11]。但是由于测试条件以及实验仪器的限制,对怪柳的光合作用的研究很少。本文在测定光合日变化的同时观测枝怪柳的水势日进程的季节变化,以及 g_s 和 VPD 、 ψ 以及 WUE 的关系,以探讨其气体交换适应特性和机制,阐明威胁其在中国荒漠地区生存的主要原因。同时,可以为欧美等受外来种怪柳侵害的国家和地区的科学家提供该植物在原产地的一些生理生态指标作为参照,以利于制订相应的防治方针和政策。

1 材料和方法

(1)试验在中国科学院新疆生态与地理研究所策勒野外沙漠站绿洲-荒漠过渡带中国-欧共体项目所设立的多枝怪柳(*Tamarix ramosissima* Lbd.) 样地选取。地理位置: $80^{\circ}03'24''\text{E} \sim 82^{\circ}10'34''\text{E}$, $35^{\circ}17'55''\text{N} \sim 39^{\circ}30'00''\text{N}$ 。(2)土壤水分含量测定,在不同深度(20~30cm, 90~100cm, 190~200cm, 340~350cm, 587~597cm)土层安装 TDR sensor(Time Domain Reflectometry, TRIME-FM2P2 AND TRIME-IT, IMKO, Ettlingen, Germany)对样地土壤水分含量变化进行动态监测^[12]。(3)气体交换日变化观测,有关气体交换参数的日变化测定分别在 2000 年 6 月、8 月、9 月选晴朗天气进行。利用 Li-6400 便携式光合作用测定仪(Li-cor, USA)在当地时间 6:00~19:00 每小时观测 1 次。试验时取同一样地内生长良好、向阳的植物叶进行光合作用的定枝活体测定。每次测定均随机或固定选取 6 个样品重复测定。其中包括植物的净光合速率(A_n)、蒸腾速率(E)、气孔导度(g_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等生理指标,以及植物所测部位光合有效辐射($PPFD$)、气温(T_a)、叶温(T_l)空气湿度(RH)等微气象参数。由于多枝怪柳叶形不规则,气体交换实验结

束后将观测的植物样品剪下,用扫描仪扫描后,使用软件 Delta-T Scan (Cambridge, CB50EJ, UK) 计算叶面积,按计算后的新面积重新计算得出新的气体交换参数^[13]。(4)光合响应曲线测定,测定了4种植物的光响应曲线和 CO_2 响应曲线。光响应曲线设定温度为 25°C , CO_2 浓度为 $350\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光强从 $2000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\sim 0\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 分9个梯度逐步降低,设置最大和最小等待时间,由仪器自动记录数据; CO_2 响应曲线设定温度为 25°C , 光强为 $1500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (鉴于新疆太阳辐射普遍较强), 参照 CO_2 浓度从 $400\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 降到 $0\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (提供植物对 CO_2 浓度的变化适应过程的缓冲) 再从 $0\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 升至 $2000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 共设置12个浓度水平。每次有6次重复测定。根据取得的数据建立模型以求得光饱和点 (LSP)、光补偿点 (LCP)、光合量子效率 (Φ)、 CO_2 饱和点 (CSP)、 CO_2 补偿点 (Γ) 以及羧化速率 (CE) 等气体交换参数。利用非线性和线性回归来解释气体交换和变量之间的关系。其中非线性回归用 Sigmaplot 来分析。当 $P\leq 0.05$ 为显著。气体交换数据处理中的模型选配及参数计算方法如邓雄等所述^[14-16]。(5)水势的测定,水势 (ψ) 日变化与光合作用日变化的测定同一天进行,采用与光合作用测定同一植株的向阳的成熟健康叶,每2h测1次水势,每次6个重复。水势的测定使用了 Water Potential Meter (Tru Psi, Decagon, USA)。

2 结果与分析

2.1 土壤含水量

2000年多枝怪柳样地的表层土壤含水量极低,20~30cm的土壤含水量有时甚至接近0,随着土层加深土壤含水量略有增加,但在3.5m以上的土层中土壤含水量都低于5%,在近6m左右土壤含水量显著增高,这是因为开始接近地下水。土壤含水量的季节变化也不大(图1)。

2.2 光合响应曲线

怪柳的 A_n 随 $PPFD$ 的增强而很快升至最高(图2和表1),然后随着 $PPFD$ 的增高 A_n 趋于平衡,在 $PPFD$ 大于 $1000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后开始下降。通过非线性回归计算它的光合响应曲线,得到其 LSP ($637\pm 190\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和 V_c ($38.8\pm 2.2\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 较低, CSP 则很高 ($1457\pm 312\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 而且 Γ 也较高 ($55.61\pm 7.86\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 这些都符合 C_3 植物 LSP 和 α 较低、且 Γ 、 CSP 较高的特征。它的 LCP 比较低为 $33.87\pm 8.24\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 同时它的 R_d 相对同样条件下其它荒漠植物较低^[13]。一般来说,能利用很弱光强的植物较耐阴,同温度下同一类群个体中阳性植物的呼吸强度比阴性植物大,也就是说具有低 R_d 和 LCP 的植物较为耐阴湿^[17]。怪柳属于喜光植物,但同时又能耐

受一定程度阴湿。这也能从一个方面解释为什么怪柳 *ramosissima* 这种喜光耐旱的荒漠植物又能在美国西部的河岸沟谷地带生长旺盛而且速扩散。

2.2 光合作用日变化和水势日变化

分别在6月份,8月份和9月份观测了怪柳的光合作用和水势的日变化。怪柳的光合速率和蒸腾速率日变化比较一致:9月份为单峰曲线,6月份和8月份都出现双峰(图3)。光合作用的下降大致可以归纳为气孔因素和非气孔因素,即气孔关闭造成的 CO_2 供应不畅和叶绿体光合效率下降(如光抑制,

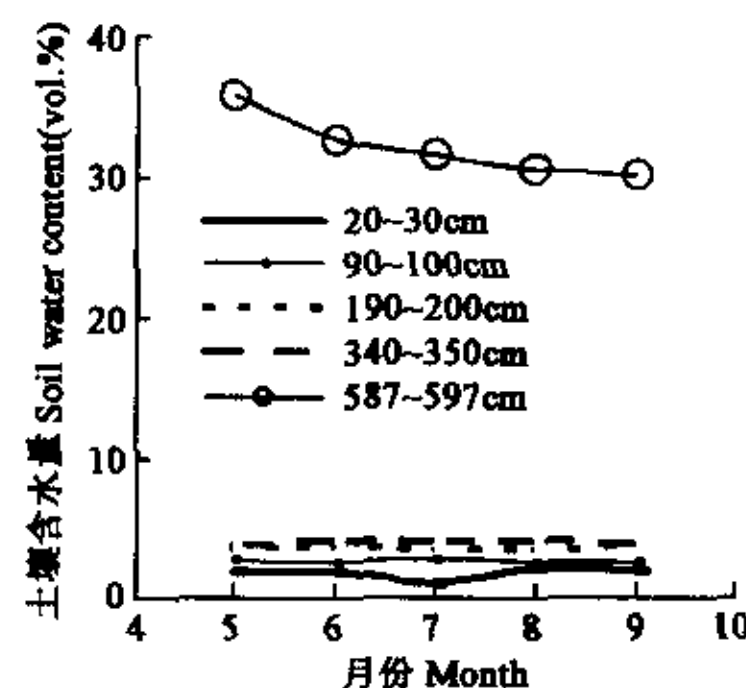


图1 2000年怪柳生长季节样地不同深度土壤含水量
Fig. 1 The soil water contents at different depths of *Tamrix ramosissima* stand in the vegetation period of 2000

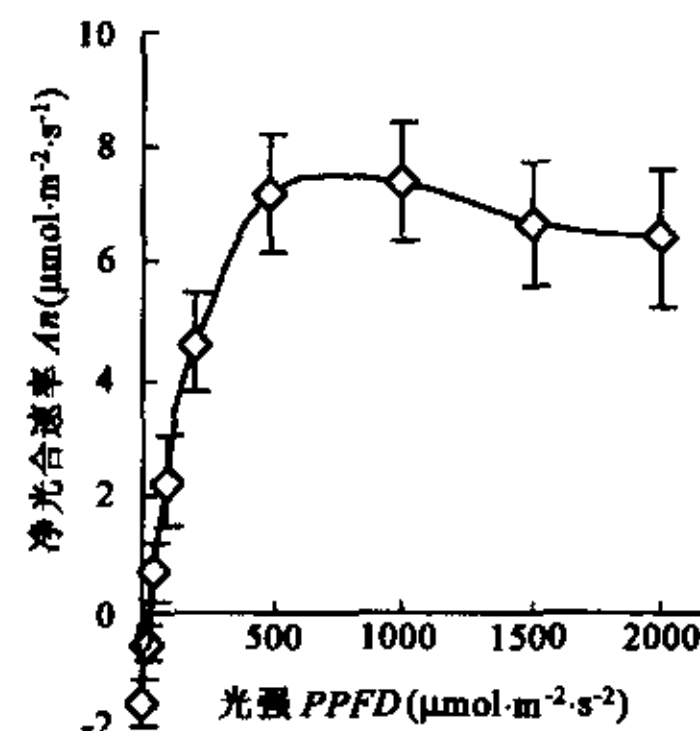


图2 多枝怪柳的光响应曲线

Fig. 2 The light response curve of *Tamarix ramosissima*

photoinhibition)两种情况。根据 Farquhar 和 Sharkey 的观点^[18,19],只有当 A_n 和 C_i 变化方向相同,两者同时减小,且气孔限制值(L_n)增大时,才可以认为光合速率的下降主要是由气孔导度引起的,否则光合速率的下降要归因于叶肉细胞羧化能力的降低。得出怪柳 6 月份和 8 月份 A_n 在 13:00 则出现明显“午休”,主要是由气孔因子决定的^[13]。至于午间蒸腾速率的下降可能是空气湿度降低而引起气孔关闭,蒸腾大幅度下降。这是荒漠植物减少水分散失的一种适应方式。

表 1 多枝怪柳光响应曲线的气体交换参数

Table 1 Gas exchange parameters in light response curve of *Tamarix ramosissima*

气体交换参数 Parameters	多枝怪柳 <i>Tamarix ramosissima</i>
A_m ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	9.58 ± 3.21
LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	33.87 ± 8.24
LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	637 ± 190
α ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol}^{-1} \text{Photon}$)	0.0345 ± 0.0032
R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1.83 ± 0.15
F ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	55.61 ± 7.86
CSP ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	1457 ± 312
V_c ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	38.8 ± 2.2

A_m 光响应曲线最大光合速率 assimilation rate at saturating PPFD; LCP 光补偿点 light compensation point; LSP 光饱和点 light saturating point; α 光量子效率 photo quantum yield; R_d 暗呼吸速率 dark respiration rate; F CO_2 补偿点 CO_2 compensation point; CSP CO_2 饱和点 CO_2 saturating point; V_c 羧化速率 carboxylation efficiency

怪柳的叶水势值日变化趋势在所测的 3 个月都是从早晨最高值随太阳辐射的增强蒸腾失水增多而开始下降,在当地时间 13:00~14:00 达到最低,然后随着太阳辐射的降低,蒸腾减少而有所恢复。怪柳的水势 3 个月以 8 月份水势值最高,6 月份和 9 月份的水势较低,主要是因为 8 月份的蒸腾速率最低。同时怪柳的水势值相对于当地其它荒漠植物也比较低(绝对值大),这是因为作为 C_4 植物它为了保持较高的光合速率,只有保持较高的气孔导度,而较高的气孔导度不可避免地导致植物体大量的蒸腾失水,表现出很低的叶水势。有资料证明怪柳在受水分胁迫时^[19],体内的 K^+ 浓度升高,而 K^+ 可以诱导或者有利于某些与水分胁迫有关的物质合成基因表达,如多胺的合成,脯氨酸(Pro)的累积,从而提高植物渗透胁迫能力。能够在干旱时维持低水势和低渗透势,从而对维持体内细胞生命活动所需水分极为有利。柴宝峰等^[20]的研究表明怪柳的组织细胞在一个很低的渗透势值才表现出质壁分离,说明怪柳组织细胞能耐受很低的渗透势。Li X M 等的实验^[20]表明怪柳能在很低的水势条件下(低于 -3.5 MPa)进行光合作用,而本文的结果甚至更低,所测的多枝怪柳 9 月份水势日变化的最低值达 -4.59 MPa 。但如果过多蒸腾造成叶水势过低,仍会引起气孔的关闭以减少蒸腾,如 8 月 13:00 出现的蒸腾低谷。总的来说怪柳属于低水势忍耐脱水植物^[13]。

2.3 气孔导度(g_s)与蒸汽压差(VPD)

怪柳 3 个月的 g_s 都随着 VPD 的增大而下降(图 4)。3 个月 g_s 下降的陡度差异显著($P < 0.01$),其中 8 月份 g_s 降幅最小,9 月份最大。Franks 等 1999 年的研究^[21]了包括草本作物、湿润地区的蕨类植物、热带雨林树种以及温带落叶树种,表明温带落叶树种的 g_s 对 VPD 的升高最为敏感。同时发现继续升高 VPD 其蒸腾速率几乎保持恒定。但是保持良好的光照和灌溉条件而且 VPD 在 $0.8 \sim 2.7 \text{ kPa}$ 范围内变动时,对一系列 C_3 植物如大豆、太阳花、小麦的研究表明植物对于 VPD 的变化几乎没有响应。可以这样认为,为了实现产量最大化,人们不自觉地选用了 g_s 较高的作物,例如半矮化的小麦品种,但同时消耗了大量水分。国外关于怪柳的研究^[21]表明,河岸水分供应充足的怪柳和这些作物一样气孔导度很高,对 VPD 反应不灵敏,消耗大量水分,以至于导致水位严重下降。而本文在极度干旱的塔克拉玛干沙漠的研究表明,怪柳 g_s 对 VPD 反应比较灵敏,而且灵敏度随着其各月水分状况变化而变化。8 月份其水势平均植最高($-3.57 \pm 0.53 \text{ MPa}$),灵敏度最低;反之,9 月份水势平均值最低($-4.06 \pm 0.40 \text{ MPa}$),其灵敏度最高。这是怪柳对于外界环境水分胁迫的一种适应性调整。

2.4 水势(ψ)与气孔导度(g_s)

分析了 ψ 与同一时间所测的 g_s 的关系,发现怪柳 3 个月的 g_s 均随 ψ 的下降(负值更大)而下降。两者呈显著正相关(Fig. 5, $P \leq 0.05$)。植物的 ψ 决定于土壤水分供应及其蒸腾失水量,而蒸腾速率又和 g_s 密切相关。根据 TDR 所得的数据,在干旱沙漠,土壤含水量很低而且日变化幅度很小,怪柳主要是依靠强大的根系直接从地下水吸收水分,这样地下水的供给相对稳定,植物叶 ψ 主要决定于植物的蒸腾失水的多少。 g_s 较高时,蒸腾失水也增多,导致植物叶 ψ 下降。 ψ 下降引起气孔的保卫细胞及表皮细胞的膨压的一系

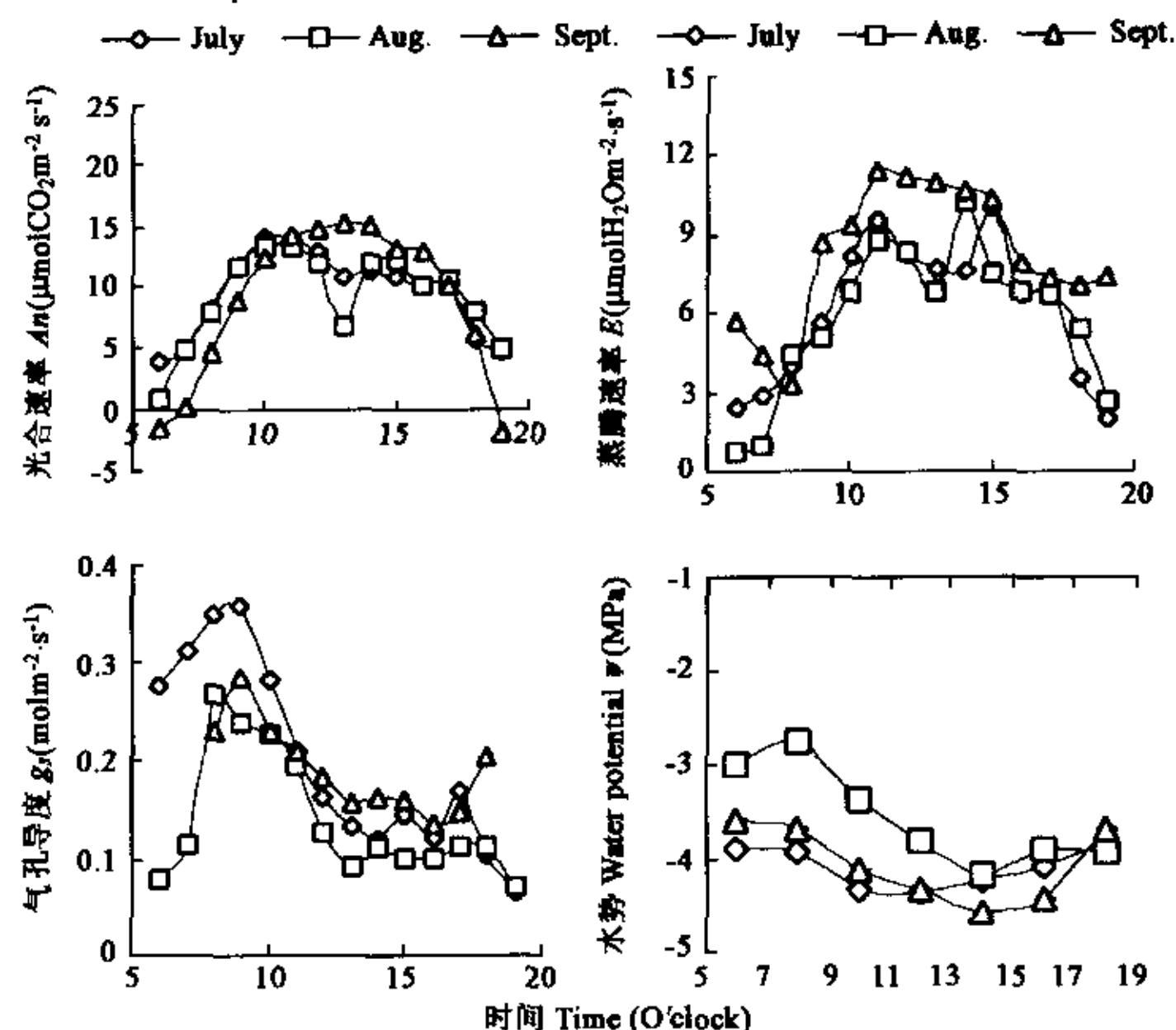


图3 柽柳光合速率(A_n)、蒸腾速率(E)、气孔导度(g_s)和水势(ψ)日变化的季节变化

Fig. 3 The seasonal changes of photosynthesis (A_n), transpiration (E), stomata conductance (g_s) AND water potential (ψ) diurnal courses of *Tamarix ramosissima*

列变化,当 ψ 下降到一定程度时,最终气孔关闭或者部分关闭, g_s 下降。如此形成一种反馈循环。

2.5 气孔导度(g_s)与水分利用效率(WUE)

由光合速率和蒸腾速率比值 A_n/E 得到光合作用的 WUE,柽柳 6 月份和 8 月份的 g_s 与同一时间所测的 WUE 成显著正相关,而 9 月份则呈显著负相关(图 6, $P \leq 0.05$)。这是因为 WUE 是水消耗和 CO_2 吸收两个过程的对比,而 g_s 却对两个过程都有影响,为了吸收 CO_2 ,植物必须释放出水并且水量损失减少时, CO_2 的流入也减少。但是 CO_2 和 H_2O 这两种交换过程的扩散条件是不同的。只要外界空气不被水所饱和,叶内部和空气之间的水和水汽的梯度就要比外界空气和叶绿体之间的 CO_2 浓度差要陡得多。水分蒸发要比 CO_2 吸收快得多。同时扩散途径也存在基本差异,首先 CO_2 扩散的路径长,它必须行进入到叶绿体内;其次, CO_2 在溶液里移动速度非常缓慢^[22]。同时这两个过程又受到其它因子如温度,VPD,光照等的影响。各个时期的 g_s 和 WUE 的相关关系则决定于 g_s 对 A_n 和 E 作用大小的对比。这样出现不同时期有时呈正相关有时呈负相关,但是各个时期 g_s 和 WUE 都显著相关。

2.6 水势 ψ 与水分利用效率 WUE

分析了日变化中 ψ 所对应的同一时间测得的光合 WUE 和 g_s 的相互关系(图 7, $P \leq 0.05$)。但是 3 个月得到的结果并不一致,6 月份和 8 月份 WUE 随着 ψ 降低(负值更大)而降低,9 月份则随 ψ 下降而 WUE 提高,这似乎很矛盾,但是综合分析 g_s 与 ψ 、 g_s 与 WUE 的关系(图 5,图 6),可知柽柳的 ψ 与 g_s 呈正相关, ψ

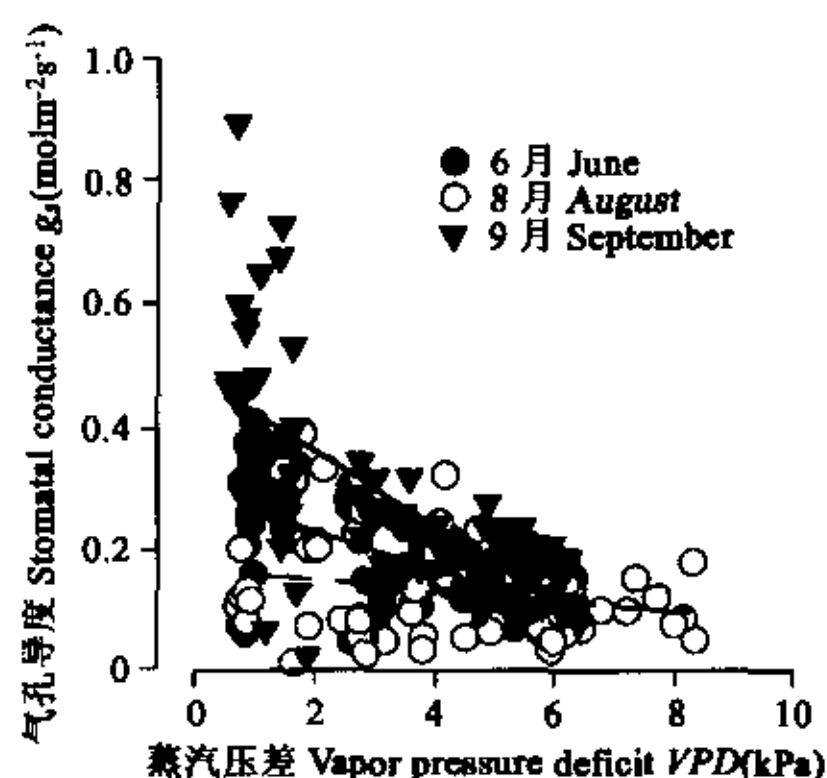


图4 多枝柽柳气孔导度(g_s)对蒸汽压差(VPD)响应的季节性变化

Fig. 4 The seasonal changes of stomata conductance (g_s) response to vapor pressure deficit (VPD)

要先通过影响气孔的活动才能影响水分利用效率。6 月份 g_s 值随 ψ 降低也逐步降低(图 5), 二者成正相关, 而如图 6 所示, g_s 值升高, WUE 也相应较高, 所以该月 ψ 也与 WUE 成正相关。8 月份的情况与 6 月份相同。9 月份的 ψ 与 g_s 成正相关而 g_s 与 WUE 成负相关(图 6), 因此 9 月份 ψ 与 WUE 也成负相关。

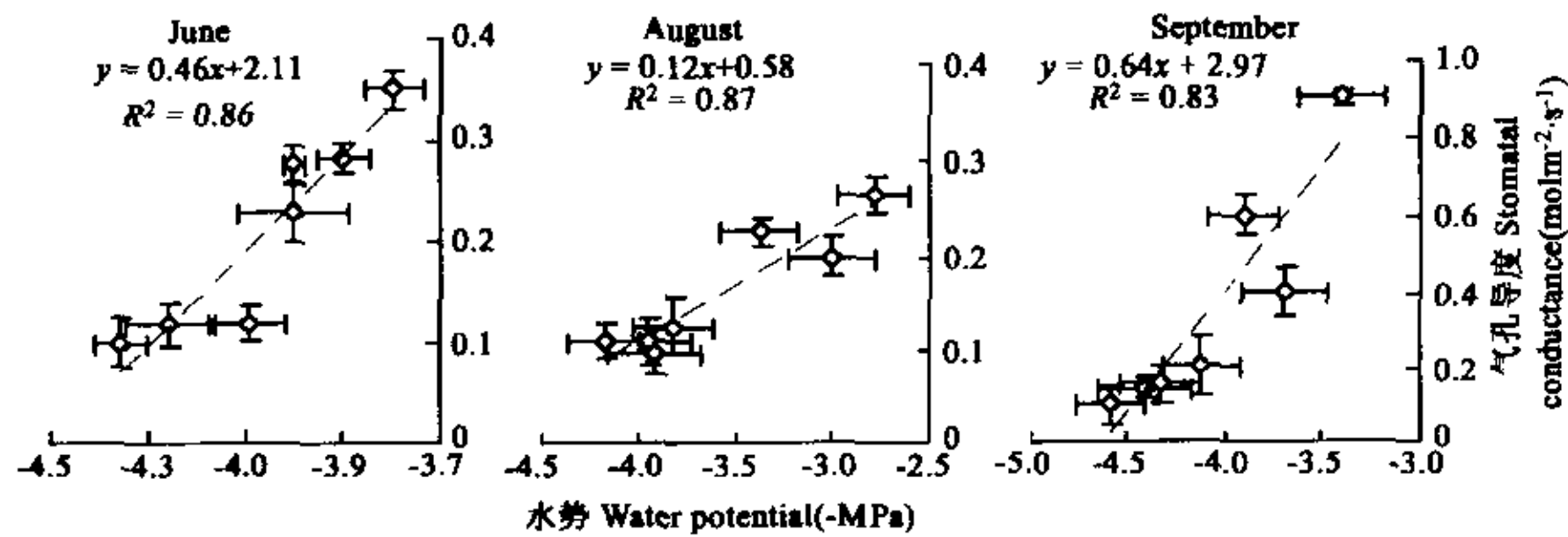


图 5 水势(ψ)与气孔导度(g_s)关系

Fig. 5 The relationship between water potential(ψ) and stomatal conductance(g_s)

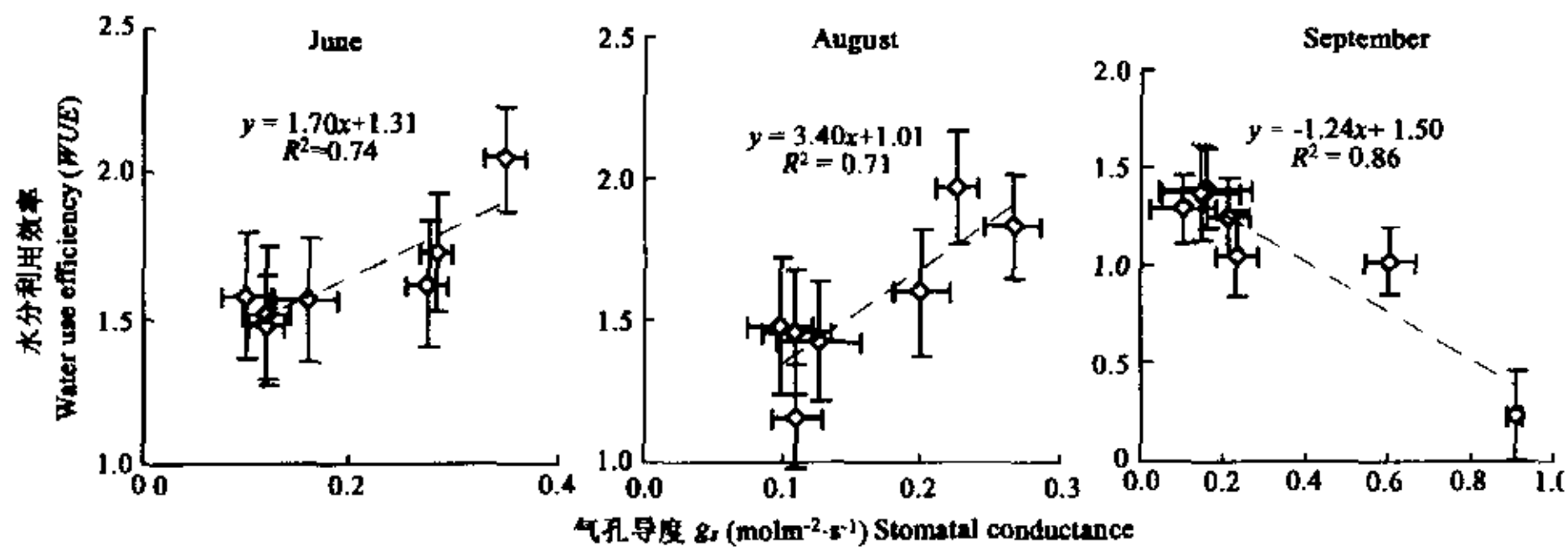


图 6 气孔导度(g_s)与水分利用效率(WUE)关系

Fig. 6 The relationship between stomatal conductance(g_s) and water use efficiency(WUE)

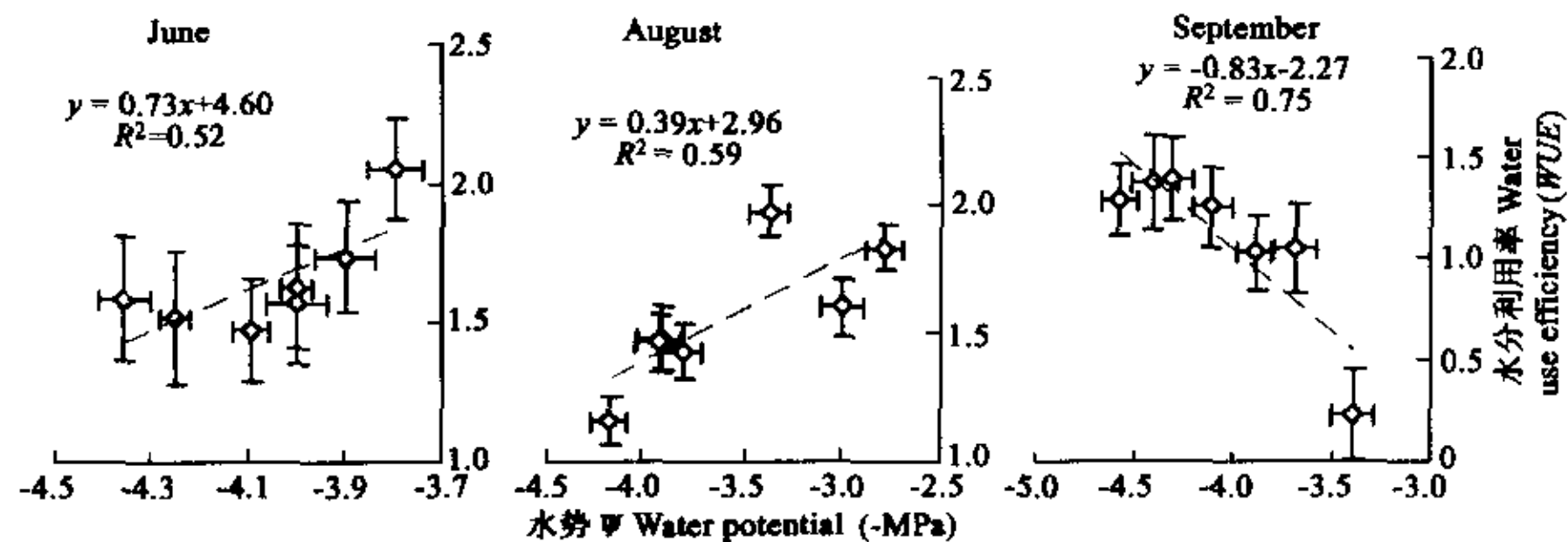


图 7 水势(ψ)与水分利用效率(WUE)关系

Fig. 7 The relationship between water potential(ψ) and water use efficiency(WUE)

3 探讨与结论

3.1 桉柳之所以既能够在荒漠地区生存又能在河岸地区疯狂入侵的原因

(1) 地下水湿生植物 根据本文设置的埋深从 10cm 到 600cm 的时域反射器(TDR)的数据显示, 土壤表层(3.5m 以上)水分含量极低, 而它为降低叶表温度使光合酶能在其适宜的范围内作用, 大量蒸腾, 甚至每小时的蒸腾耗水量要大于自身的叶鲜重, 土壤水分远远不能负担桉柳的蒸腾耗水^[21]。植物要想维持在荒

漠地区高温低湿下的强烈的蒸腾耗水,必定要和地下水发生联系,从而进一步证实怪柳属于一种地下水湿生植物(phreatophyte)^[1]。依靠强大的根系为其迅速生长提供足够的水分。在荒漠这是其生存的关键因素,而在河岸地带,这是与其它种竞争时取得优势的重要手段。

(2)生境适应范围广,较宽的生态位 从光合响应结果来看,怪柳是典型的阳性喜光植物,但又能耐一定的阴湿环境。本文研究也表明怪柳能在很低的叶水势下(-4.59MPa)进行光合作用。而且怪柳很耐盐,能够在盐生环境生长良好。

(3)灵敏的气孔适应性调整 旱生植物怪柳之所以能够在河岸成功入侵可能在很大程度归因于气孔的适应性调整。包括气孔对VPD的灵敏度效应、气孔对光照的响应以及 g_s 与水势的相互影响,而这些最终都会导致蒸腾速率以及WUE变化。植物的稳态 g_s 随着VPD的升高而递减已经解释为植物单位碳同化量水分损失最小化的策略,并在很多植物的研究中得到验证^[15]。对怪柳的研究结果也支持这一观点。怪柳 g_s 对VPD反应比较灵敏,而且灵敏度随着其各月水分状况变化而变化,水分状况越差时灵敏度最高。这可能是怪柳对于外界环境水分胁迫的一种适应性调整。但是对于其内在的机制却了解甚少,仍需要做进一步的探讨。

气孔对其光照的调节也是其对干旱适应性的一种体现,怪柳和大多数植物刚好相反,在光强降低时,气孔关闭很快,光强升高时气孔开放很慢^[2]。这是怪柳遭遇水分胁迫所采取的减少蒸腾的对策。

研究证明,干旱生境下,怪柳的 g_s 与 ψ 成正显著正相关(图5)。这样怪柳能针对外界水热环境变化迅速作出反应,一旦出现水分胁迫便能很快调整气孔状态。而且前人报导怪柳能吸收高浓度盐并且大部分运输至叶中,叶内盐浓度大大高于茎和根,其表皮细胞内也有大量的盐腺^[23,24]。当组织水势下降时有聚盐能力的树木能维持其膨压和叶 g_s ,而其它植物则需要关闭气孔以保持膨压^[25]。这种聚盐的行为,对周围的植物产生毒害,从而在种间竞争中取得优势。

以上的气孔调节最终都会影响到植物的蒸腾速率从而改变其WUE。Cleverly等^[26]认为怪柳之所以能在河岸成功入侵是因为它既能在涝季迅速生长,又能在水分受限时迅速减少蒸腾,耐受旱季极端的高温和水分胁迫,而且其表皮的季节性发育也是它适应干旱的重要原因^[23]。植物 g_s 轻微下降时,植物的WUE达到最大值。干旱区植物能否适应当地的极限环境条件,最主要的看它们能否很好地协调碳同化和水分耗散之间的关系,也就是说WUE是其生存的关键因子。怪柳大量耗水造成河岸地区水位下降,土壤盐渍化,不适应其它植物生长,生物多样性骤减,其水分利用效率更是倍受关注。研究表明 g_s 与WUE显著相关(图6),但什么情况下的 g_s 能得到最高的WUE则错综复杂。Cowan等^[22]认为,植物对环境的适应使得WUE达到最高。即气孔的开度对植物得到 CO_2 和失去水分的调节中符合最优控制的原则。所以光合作用的WUE在任何时候都随着影响因素的改变而变化。作者发现有时植物 g_s 值很高,气孔几乎完全开放时,植物当时的WUE反而特别低。而当植物的 g_s 猛地下降,气孔几乎完全闭合时,植物当时的WUE急剧下降,当气孔完全开放时,叶内部的扩散阻力对 CO_2 吸收的限制程度比蒸腾的限制程度大,因而WUE很低;当气孔几乎闭合时,因为 CO_2 的流入的降低比蒸腾的降低更为强烈,也因为水汽可通过角质层继续散失, A_n/E 比率急剧下降;只有当 g_s 处于正在下降的时候,当两个交换过程受轻微限制时,可得到水消耗和 CO_2 吸收的最优协调,WUE达到最大值^[27]。

3.2 人为原因是威胁当前怪柳生存的根本原因

综合前人和以上研究结果表明,怪柳在气体交换和水分关系方面都具有很强的适应干旱环境的能力,只要能接触到地下水,怪柳的生存基本不成问题。由此可见,荒漠地区干旱少雨高温低湿的恶劣自然环境并不是怪柳在我国处于濒危的现状的主要原因,最主要原因是由于当地人过度利用地下水造成地下水位下降以及大量将怪柳用于薪炭、编织及建筑用材,从根本上造成怪柳大面积减少。当地政府部门应制订相应的政策防止地下水位进一步降低以及怪柳的过度砍伐。

Reference

- [1] Ginzburg C. Organization of the adventitious root apex in *Tamarix aphylla*. *Amer. J. Bot.*, 1967, 54(1): 4~8.

- [2] Anderson J E. Factors controlling transpiration and photosynthesis in *Tamarix chinensis* Lour. *Ecology*, 1982, **63** (1):48~56.
- [3] Smith S D, Herr C A, Leary K L, et al. Soil-plant water relations in a Mojave Desert missed shrub community: a comparison of three geomorphic surfaces. *Journal of arid environments*, 1995, **29**:339~351.
- [4] Devitt D A, Sala A, Mace K A, et al. The effect of applied water on the water use of saltcedar in a desert riparian environment. *Journal of hydrology*, 1997, **192**:233~246.
- [5] Smith S D, Devitt D A, Sala A, et al. Water relations of riparian plants from warm desert regions. *Wetlands*, 1998, **18**(4):687~696.
- [6] Zhang Y M, Pan B R, Yin L K. Seed morphology of *Tamaricaceae* in China arid areas and its systematic evolution. *Journal of plant resource and environment*, 1998, **7**(2):22~27.
- [7] Tao L, Li X R, Liu X M, et al. Quantitative study if conservation grading of rare and endangered desert plant in China. *Science silval sinic*, 2001, **37**(1):52~57.
- [8] Cai B F and Li C. Study on drought resistance of *Tmarix austro* and *hippophae rhamnoides*. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.*, 1998, **4**(1):24~27.
- [9] Wang X, Hou P, Yin L K, et al. Effect of soluble substance of *Tamarix* under soil-water slowly. *Arid zone research*, 1999, **16**(2):6~11.
- [10] Yao X L and Huang P Y. Study on the physiology of water about the seeding of *Tamarix Laxa*. *Journal of Xingjiang University*, 1999, **1**:86~89.
- [11] Ma J Z, Zhu Z H, Li J J. The role of groundwater in the fragile ecologyine the south of Taklamak Desert. *Journal of Lanzhou University*, 2000, **36**(4):88~95.
- [12] Frank M T, Stefan K A, Helge B, et al. Ecological basis for a sustainable management of indigenous vegetation in a ventral-asian desert: presentation and first results. *Journal of Applied Botany*, 2000, **74**:212~219.
- [13] Deng X, Li X M, Zhang X M, et al. The study of the gas exchange characteristics of the four desert plants. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26**(5):33~39.
- [14] Deng X, Li X M, Zeng F J, et al. Comparison of leaf characteristics between two genotypes of cotton in four growth stages at Cele high yield cotton field. *Cotton Sciences*, 2001, **13**(6):361~365.
- [15] Franks P J and Farquhar G D. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in C3 plants. *Plant cell and environmental*, 1999, **22**:1337~1349.
- [16] Leverenz, J W. Factors determining the nature of the light dosage response curve of leaves. In: *Photoinhibition of Photosynthesis from molecular mechanisms to the field*. Bios-Scientific Publishers Ltd. Oxford, UK, 1994. 239~254.
- [17] Skre O and Oechel W C. Most functioning in different Taiga ecosystems in interior Alasca. 1. Seasonal, phenotypic and drought effects on photosynthesis and response patterns. *Oecologia*, 1981, **48**:50~59.
- [18] Farquhar P J, Cowan I R, Farquhar G D. The apparent feed-forward response of stomata to air vapor pressure deficit: information revealed by different experimental techniques with two rain forest trees. *Plant cell and environment*, 1998, **21**:94~100.
- [19] Sharkey T D. Estimation the rate of photorespiration in leaves. *Physiol. Plant*, 1988, **73**:147~52.
- [20] Li X M, Toshiki N, Kenji O, et al. The physio-ecological characteristics of eight species of desert plants in the central Asia area of China under controlled environment. *Journal of Arid Land Research*, 1997, **10**:151~157.
- [21] Anderson, J E Transpiration and Photosynthesis in saltcedar. *Hydrology and water resources in Arizona and the Southwest* 1977, **7**:125~131.
- [22] Cowan I R, pLange O L, Green T G A. Carbon-dioxide exchange in lichens: determination of transport and carboxylation characteristics. *Planta*, 1992, **187**:282~294.
- [23] Wilkinson R E. Seasonal development of anatomical structures of saltcedar foliage. *Bot. Gaz.*, 1966, **127**(4):231~234.
- [24] Greenway H and Munns R. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, **31**:149~190.
- [25] Osonubi O and Davies W J. Solute accumulation in leaves and roots of woody plants subjected to water stress. *Oecologia*, 1978, **32**:3223~332.
- [26] Cleverly J R, Smith S D, Sala A, et al. Invasive capacity of *Tamarix ramosissima* in a Mojave Desert floodplain: the role of drought. *Oecologia*, 1997, **111**:12~18.
- [27] Ni B R and Palardy St G. Response of gas exchange to water stress in seedlings of woody angiosperms. *Tree Physiol*, 1991, **8**:1~9.

参考文献

- [6] 张元明,潘伯荣,尹林克. 中国干旱区怪柳科植物种子形态特征及其系统学意义. *植物资源与环境学报*, 1998, **7** (2):22~27.
- [7] 陶玲,李新荣,刘新民,等. 中国珍稀濒危植物保护等级的定量研究. *林业科学*, 2001, **37**(1):52~57.
- [8] 柴宝峰,李鑫. 甘蒙怪柳与沙棘抗旱性研究. *应用与环境生物学报*, 1998, **4**(1):24~27.
- [9] 王霞,侯平,尹林克,等. 水分胁迫对怪柳组织含水量和膜透性的影响. *干旱区研究*, 1999, **16**(2):6~11.
- [10] 姚晓玲,黄培佑. 短穗怪柳幼苗水分状况研究. *新疆大学学报*, 1999, **1**:86~89.
- [11] 马金珠,朱中华,李吉均. 塔克拉玛干沙漠南缘地下水在脆弱生态环境中的作用. *兰州大学学报*, 2000, **36**(4):88~95.
- [13] 邓雄,李小明,张希明,等. 四种荒漠植物气体交换特性的研究. *植物生态学报*, 2002, **26**(5):33~39.
- [14] 邓雄,李小明,曾凡江,等. 策勒高产棉实验区两种棉花叶片不同生育期气体交换特征的比较. *棉花学报*, 2001, **13** (6):361~365.