

沙漠-绿洲过渡带四种多年生植物水分关系特征

李向义^{1,2}, 张希明¹, 何兴元², 曾凡江¹, Andrea FOETZKI³, Frank M THOMAS³

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016;

3 德国哥廷根大学生态与生态系统研究所, 哥廷根 D-37073)

摘要:沙漠-绿洲过渡带地区植被的可持续性在防止绿洲沙漠化的过程中非常重要。对过渡带主要植物种骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap)、多枝怪柳(*Tamarix ramosissima* Lebed.)、胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)和头状沙拐枣(*Calligonum caput-medusae* Schrenk.)水分关系的研究表明:4种植物的水分恢复状况良好,清晨水势一直较高,水分亏缺并不严重。渗透势和正午水势的降低幅度不大,变化比较平稳,更像是一种生长过程中的结果,植物的水分胁迫状况并不明显。4种植物的水势和渗透势都高于典型的荒漠植物,属于中生植物的范围。水分参数的变化显示在同样的环境节律下,四种植物在水分生理的变化特征上有一致性。一直很高的RWC_p值表明植物不能适应剧烈的水分损失和较低的水分含量,植物需要稳定充足的水分供应来适应塔克拉玛干极端气候条件下的生长环境。植物对环境胁迫也有各自不同的生理适应特点,胡杨的 $\Delta\Pi$ 值大,能忍受较多的水分损失维持气孔的开放;骆驼刺的 Ψ_p 值最高,水分亏缺的平衡与恢复效果明显;C₄植物头状沙拐枣能维持较高的水势和渗透势,而盐土植物多枝怪柳能忍受水势的很大降低。夏季一次性灌溉对骆驼刺、多枝怪柳和胡杨水分状况的改善基本没有影响,对头状沙拐枣有一定的帮助。植物群落和地下水关系密切,过渡带地区地下水位稳定在植物可接触的范围内是保证植物长期存活的关键。4种植物对于干旱胁迫的适应为躲避型。

关键词:水分关系;干旱胁迫;灌溉效果;地下水;塔克拉玛干沙漠

Water relation characteristics of four perennial plant species growing in the transition zone between oasis and open desert

LI Xiang-Yi^{1,2}, ZHANG Xi-Ming¹, HE Xing-Yuan², ZENG Fan-Jiang¹, Andrea FOETZKI³, Frank M THOMAS³

(1. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; 2. Shenyang Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; 3. University of Goettingen, Albrecht-von-Haller-Institute for Plant Sciences, Dep. of Ecology and Ecosystem Research, Untere Karspuele 2, D-37073 Göttingen, Germany). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24 (6): 1164~1171.

Abstract: Qira (Cele) oasis is located at the southern fringe of the Taklimakan Desert, the most arid region in northwest of China, where the mean annual precipitation is less than 40 mm and the potential evaporation is about 2600 mm. The perennials *Alhagi sparsifolia* Shap., *Tamarix ramosissima* Lebed. and *Populus euphratica* Oliv. are dominant and important indigenous species in the transition zone between open desert and the Qira oasis. *Calligonum caput-medusae* Schrenk., which is native to Xinjiang, but not to the region of Qira, has been planted. Besides sheltering the oases against wind blown sand, these species are used for grazing, as livestock forage, as material for house and fence construction, and as fuel. In view of the strong population increase in Qira, the restoration and extension of the vegetation formed by these species is of high ecological and

基金项目:中国-欧盟合作资助项目(ERBIC18CT 980275);国家重点基础研究发展规划资助项目(G199904350504);中国科学院西部之光资助项目;中国科学院创新领域前沿资助项目(KZCX-XJLQ-05)

收稿日期:2003-05-03; **修订日期:**2003-11-15

作者简介:李向义(1969~),男,新疆乌鲁木齐市人,博士生,副研究员。主要从事干旱地区植物生态学、生理生态学研究。

Foundation item: Supported by Project of European Community (No. ERBIC18CT980275); State Key Basic Research and Development Plan of China (No. G199904350504); Project of Chinese Academy of Sciences to Young Scientists in Western China; Project of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX-XJLQ-05)

Received date: 2003-05-03; **Accepted date:** 2003-11-15

Biography: LI Xiang-Yi, Ph. D. candidate, Associate professor, mainly engaged in fields of plant ecology and ecophysiology in arid region. E-mail: xiangyi@yahoo.com

economical importance. Generally, water is the limiting factor that restricts vegetation restoration and regeneration in desert areas. Investigations into the water relations of plants can provide valuable information on the capability of plants to cope with the harsh conditions. Moreover, they can be helpful in planning the most effective use of the limited water resources for vegetation regeneration in the transition zone of the oases. Therefore, the intentions of our investigation were as follows: (1) to assess the occurrence of drought stress in the above named species during the growing season; (2) to assess the significance of physiological and morphological features as adaptations to the extreme environment; 3) to investigate the effect of a short irrigation in summer, performed in order to simulate a natural flood, on water relations of the species. In order to achieve these goals, water-relation parameters of twigs were derived from pressure-volume curves (pV curves) that were established at four-weekly intervals from April to October by applying the pressure chamber method. In addition, daily courses of twig water potentials, including predawn potentials, were measured using pressure chambers, too. The effect of flooding on the soil water content was monitored using Time Domain Reflectometry (TDR) with sensors in five different soil depths. An automatic weather station was installed both at the *Alhagi* and at the *Tamarix* site, and climatic variables were continuously recorded.

The results showed that only moderate water deficits occurred in *A. sparsifolia*, *T. ramosissima*, *P. euphratica* and *C. caput-medusae*. All species were able to balance the deficits that developed during a day until the next morning, and maintained nearly constant and rather high predawn water potentials during the growing season. Except for *T. ramosissima* at one date, the water and osmotic potentials decreased only moderately during the growing season, and this seemed to be an endogenous process that was not caused by drought stress. Generally, the water and osmotic potentials of the investigated species were higher than those of typical desert plants and were within the range of mesophytes. Under similar environmental conditions, the investigated plant water relation parameters of the species varied in a similar way during the growing season. Incipient plasmolysis occurred in all species at high relative water contents, indicating that these plants are not adapted to strong water loss and low water contents. Rather, they are depending on a constantly sufficient water supply to cope with the extremely high water pressure deficit and the correspondingly high evaporative demand of the atmosphere at their growing sites. Besides this general characteristic, the individual species show special features: *C. caput-medusae*, being a C4-plant with extremely reduced leaves, maintains particularly high mean water potentials during daily courses as well as during the growing season; *A. sparsifolia* is particularly effective in balancing daily water deficits during the night and reaches the highest predawn water potentials; *T. ramosissima*, being a salt accumulating halophyte, exhibits comparably low water potentials; *P. euphratica* shifts the threshold water potentials for stomata closure to relatively low values. Effects of a single artificial flooding on the plant water relations were negligible in *A. sparsifolia*, *T. ramosissima*, and *P. euphratica*. A weak positive effect was observed in *C. caput-medusae*. Since sufficient water supply to the plants depends on ground water availability, a long-term survival of the four species in the transition zone of Qira requires that the ground water table is kept at a depth that can be reached by the roots of these species. Adaptations of four species to arid environments are more like drought-evading species.

Key words: water relations; drought stress; irrigation effect; ground water; Taklimakan Desert

文章编号:1000-0933(2004)06-1164-08 中图分类号:Q948.112+.3 文献标识码:A

亚洲中部的塔克拉玛干沙漠是严重干旱的地区,在其南缘的策勒绿洲,平原区多年降水量只有 40mm 左右,水分成为影响植物分布和生长最重要的限制因子。在该地区,植物对干旱的忍耐与抵抗以及它获得水分供给的稳定程度是决定植被能否存在的关键,因而在研究塔克拉玛干沙漠南缘沙漠-绿洲过渡带植被可持续管理的生态学基础——以维护绿洲脆弱的生态平衡时,对植物水分关系的研究十分必要,同时这种研究也为合理利用有限水资源进行植被恢复更新提供了理论上的依据^[1~3]。在植物水分关系的研究中,压力-容积(pV)技术有着非常重要的作用。自 Scholander 等创立这项技术以来,pV 技术在植物水分状况的研究中颇受重视,目前广泛应用于干旱条件下植物水分关系变化的研究中^[2~10]。骆驼刺、多枝怪柳、胡杨是塔克拉玛干沙漠-绿洲过渡带地区广泛分布的植物群落,是重要的用于水土保持、防风固沙、薪炭和饲料的植物。头状沙拐枣则是塔南重建人工植被中引入的外来种,其植被主要建立在沙化严重的风口地带。随着绿洲人口的日益增长,植被需求和绿洲防护需要之间的矛盾愈加尖锐^[1]。如何协调这一矛盾,实现过渡带植被的可持续,是防止绿洲沙漠化面临的重要课题。因此,实验的目的①了解自然条件下沙漠-绿洲过渡带 4 种植物的水分状况,包括不同季节的水分胁迫程度和变化特点;②植物在水分生理生态学上对干旱环境的适应特点和应对方式;③灌溉(利用夏季的洪水)对植物水分状况的影响;以便为实施可持续的生态学管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 样地及其自然条件

实验区位于新疆塔克拉玛干沙漠南缘的策勒县,属典型内陆暖温带荒漠气候。夏季炎热,干旱少雨,光热充足,日照时间长,昼夜温差大。平原区多年平均降水量 35.1mm,年潜在蒸发量接近 2600mm;极端最高气温 41.9℃,极端最低气温-23.9℃;风沙灾害频繁,每年 8 级以上大风 3~9 次。策勒境内年总径流量为 5.85 亿 m³,但流量的季节分配极不均匀,春季占 9.3%、夏季占 76.8%。

在沙漠-绿洲过渡带,选择骆驼刺、多枝怪柳、胡杨的自然植被和头状沙拐枣的人工植被建立实验样地。具体位置:骆驼刺、头状沙拐枣:东经 80°45′,北纬 37°01′;胡杨、多枝怪柳:80°44′E,北纬 37°04′N。样地植被组成较单一,植物群落状况描述见 Thomas 等的介绍^[1]。土壤类型为风沙土,但胡杨样地土壤浅层黏土含量较高,多枝怪柳样地为丘间地,地形有较大起伏,其余样地地势平坦。每个样地中埋设 5 个时域反射仪(Time Domain Reflectometry, TDR)探头探测土壤水分,前 4 个探头的深度各样地一致,分别为:20~30cm、90~100cm、190~200cm、340~350cm。第 5 个探头,各样地分别为:骆驼刺 750~760cm、头状沙拐枣 450~460cm、多枝怪柳 650~660cm、胡杨 456~466cm。选取 TDR 周围长势良好的植株为实验对象。在骆驼刺、多枝怪柳样地设立自动气象站(Campbell Scientific, Shepshed, Leicestershire, UK),记录气象数据。根据打井观测,骆驼刺的地下水位为 15.5m,怪柳 6.4m,胡杨 4.7m,头状沙拐枣在 10m 以下。

1.2 研究方法

每月中下旬晴朗日,用压力室(PMS; Corvallis, OR, USA)测定四种植物小枝的水势日变化,日出前的最高值为清晨水势(Ψ_p),日最低值为正午水势(Ψ_A),每次 6 株 3 个重复。随后制作压力-容积曲线,3 个重复,全部选植物上部朝阳的枝条。PV 曲线的制作采用固定时间逐步升压收集水分的方法,每次测量点数不少于 12 个,具体步骤和细节见 Scholander、Turner 和李向义等的介绍^[2,4,6]。7~8 月间对样地灌溉,以了解灌溉对植被的影响。根据 PV 曲线结果计算下列水分参数:饱和枝条的渗透势 Π_o (MPa);膨压消失点的渗透势 Π_p (MPa); Π_o 和 Π_p 的差值 $\Delta\Pi$ (MPa);膨压消失点的相对水含量 RWC_p ;共质体水在总水分中的相对含量 RWC_{sym} ;由下述公式计算: $RWC = (V_t - V)/V_t$, V_t : 叶失去的水分, V_t : 总水分;饱和枝条水分与干物质之比 WC_{sat} (%)。实验结束后立即称取测试小枝重量,以样品测试前后和水分收集器中水分的差值来校正各点的失水量值以减小测定的误差^[11]。

2 结果与分析

2.1 4 种植物水势的变化

清晨水势(Ψ_p)和正午水势(Ψ_A)的变化可以反映植物水分亏缺在生长季节中发展的状况,用来判断植物受干旱胁迫的程

表 1 样地气象数据(每 10 min 平均值)

Table 1 Data of weather in the plot (means of each 10 minutes)						
月 Month	RH (%)	Ta (℃)	PPFD	Ts (℃)		
				50cm	100cm	200cm
4	17.93	10.84	186.9	10.96	14.01	12.80
5	22.86	22.15	215.8	23.79	19.95	14.99
6	26.28	25.09	242.4	28.15	23.44	16.96
7	42.43	25.68	236.0	30.07	25.91	18.58
8	40.42	24.82	220.7	25.37	24.60	21.12
9	27.97	21.21	230.2	23.25	23.03	21.85

RH 相对湿度 Relative humidity; Ta 气温 Air temperature; Ts 土壤温度 Soil temperature; PPFD 光有效辐射 photosynthetic photon flux density ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)

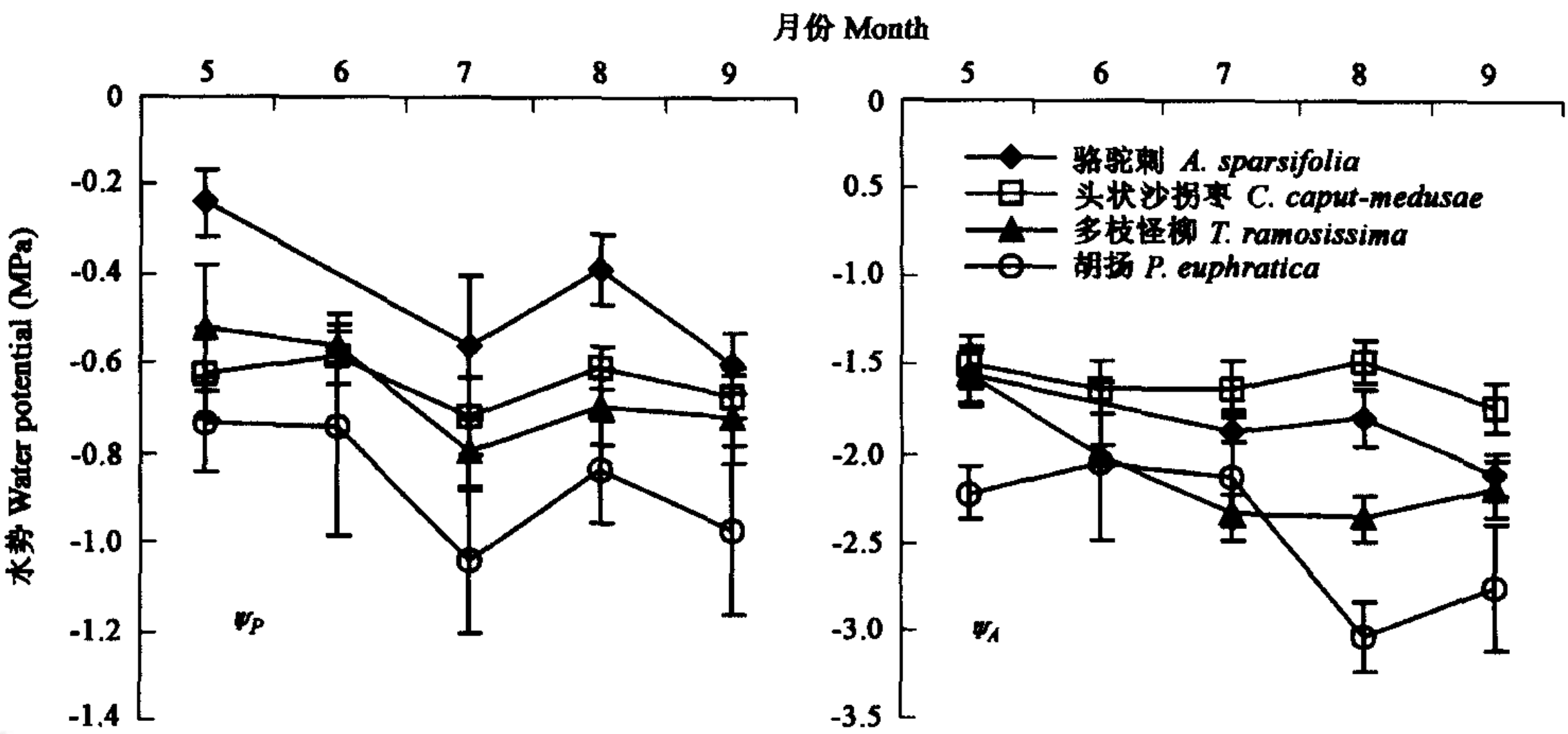


图 1 4 种植物清晨水势(Ψ_p)和正午水势(Ψ_A)的季节变化
Fig. 1 The seasonal changes of predawn water potential, Ψ_p , and the afternoon water potential, Ψ_A , in four species

度^[2,12]。4种植物清晨水势(Ψ_p)的变化有较好的一致性。从生长季节初期到7月, Ψ_p 都呈下降的趋势,8月后有较明显的回升。 Ψ_p 值的变化幅度不大,在53.8%到22.3%之间,骆驼刺最大达到148.5%,但最低仅为-0.59 MPa(图1 Ψ_p),植物水分亏缺的发展并不严重。4种植物的正午水势在7、8月分达到了生长季节中的最低值,和气候因子的胁迫程度在这两个月达到最大一致。骆驼刺和胡杨的 Ψ_A 和 Ψ_p 的变化有很好的对应,相关系数分别达到0.92和0.87,说明这两种植物夜间水分的恢复状况和日间受到水分胁迫的程度密切相关。多枝怪柳 Ψ_p 和 Π_p 季节变化的相关性很高(0.95),而头状沙拐枣 Ψ_p 和 Ψ_A 变化的一致性较高(0.78)。另外,多枝怪柳的 Ψ_A 和 Ψ_p 值是4种植物中最低的,骆驼刺的 Ψ_p 值最高,但 Ψ_A 值最高的却是头状沙拐枣(图1 Ψ_A)。

2.2 4种植物PV参数的变化

骆驼刺、头状沙拐枣和胡杨的渗透势 Π_p 基本呈下降的趋势,有利于植物吸收水分和防止细胞过度脱水^[2];增强了植物对干旱胁迫的抵御能力。头状沙拐枣和胡杨的渗透势 Π_o 在夏季后有轻微的上升(图2A,B,D)骆驼刺 Π_o 值的下降较缓慢稳定。因而,除了骆驼刺和头状沙拐枣个别不规则的变化,渗透势的差值 $\Delta\Pi$,在这3种植物中一直呈上升的趋势,其中胡杨 $\Delta\Pi$ 值的增幅较大, $\Delta\Pi$ 值增大有利于植物在失水状态下调节气孔关闭的阈值维持一定的蒸腾作用^[13]。多枝怪柳的渗透势 Π_o 、 Π_p 在7月份有极大的下降,其余月份则呈上升的趋势, $\Delta\Pi$ 值虽然也大致在上升,但直到8月后才有明显的增高(图2C)。

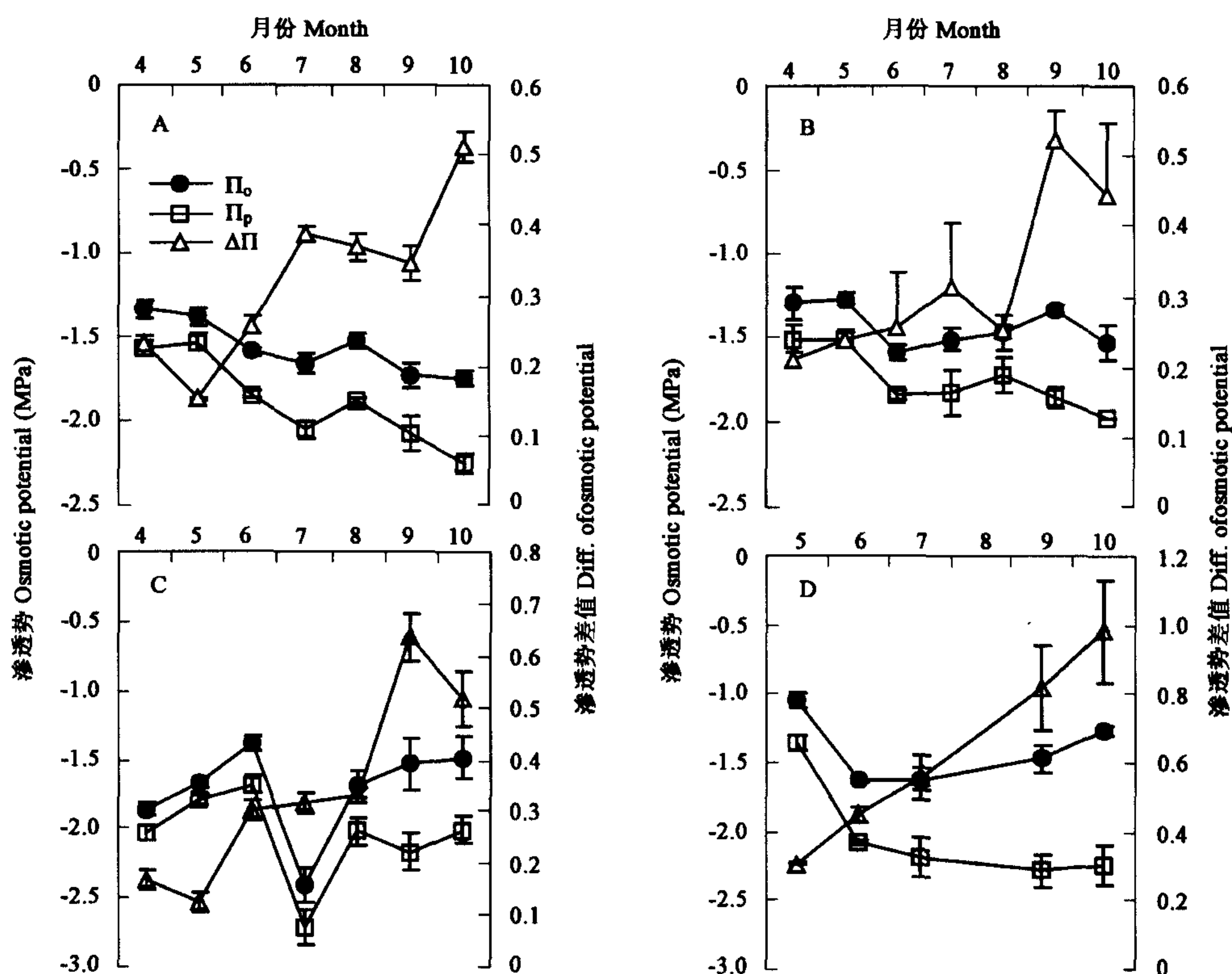


图2 4种植物饱和枝条和膨压消失点渗透势(Π_o 、 Π_p)及其差值($\Delta\Pi$)的季节变化

Fig. 2 The seasonal changes of the original osmotic pressure, Π_o , the osmotic pressure at incipient plasmolysis, Π_p , and difference between Π_o and Π_p , $\Delta\Pi$, in four species

A 骆驼刺 *A. sparsifolia*; B 头状沙拐枣 *C. caput-medusae*; C 多枝怪柳 *T. ramosissima*; D 胡杨 *P. euphratica*; 下同 the same below

质外体水比例的变化和植物的抗旱能力有关, RWC_{sym} 的变化幅度很大并且不同月份的变化特点在四种植物中各不相同,但总体上 RWC_{sym} 值在6月份开始下降,呈单峰的形态,这在多枝怪柳和胡杨上表现的较为明显。 RWC_p 值反映了植物在膨压消失时水分亏缺的状况。 RWC_p 的季节过程比较平稳,除多枝怪柳和骆驼刺在6、7月有较多下降外,变化很小,并且 RWC_p 值大都保持在86%~90%的高水平上(图3)。

2.3 灌溉对4种植物水分状况的影响

灌溉后4种植物样地表层土壤水分含量都有较大幅度的增加,但除了骆驼刺外,1m以下土壤含水量的增加非常有限,3.5m以下基本不受灌水的影响(图4)。

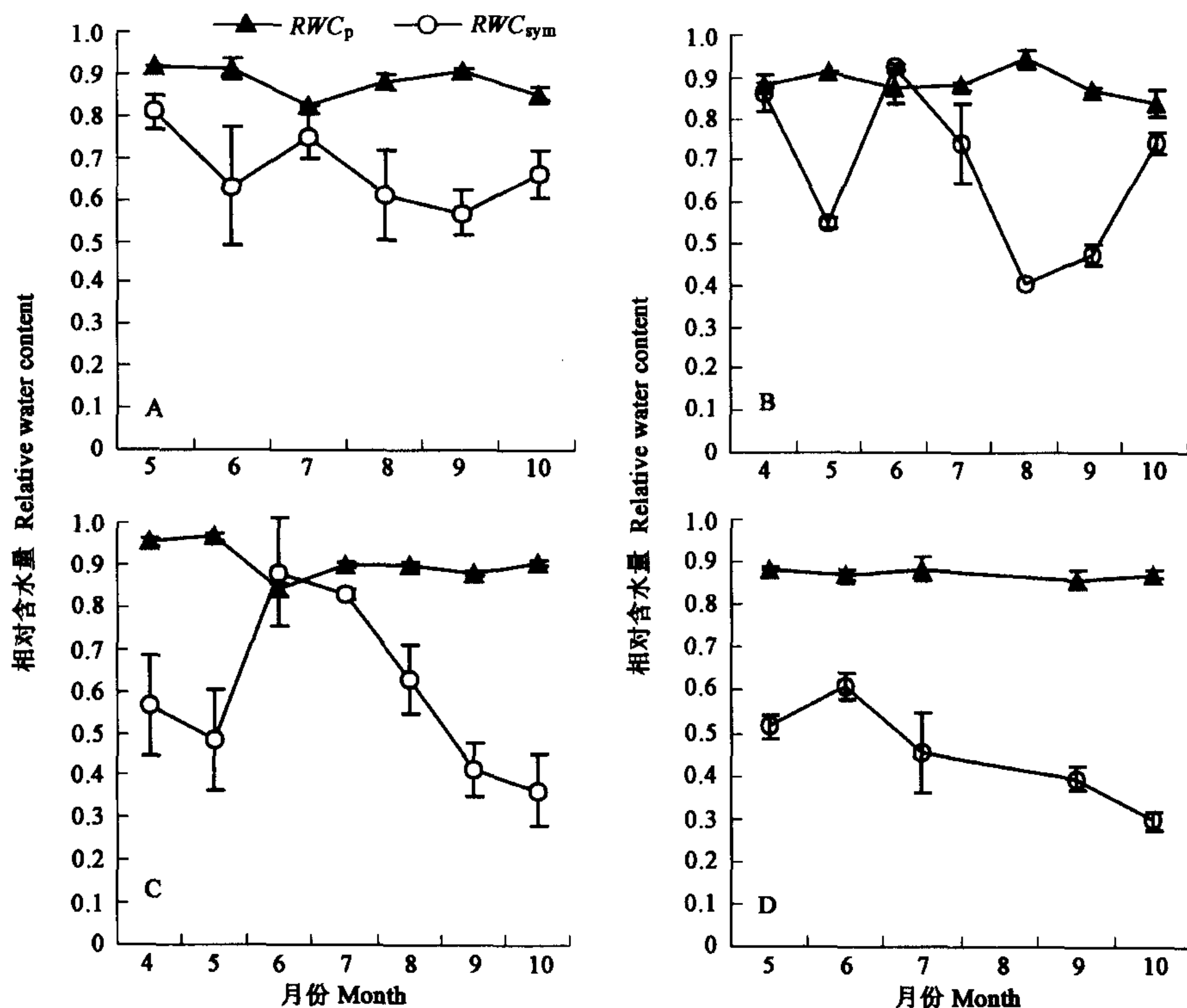


图3 4种植物共质体水分和膨压消失点水分相对含量的季节变化

Fig. 3 The seasonal changes of relative water content at turgor loss point, RWC_p , relative water content of the saturated symplast, RWC_{sym} in four species

头状沙拐枣的渗透势 Π_0 、 Π_p 值在灌溉后升高, 渗透势的变化趋势有所改变, 水势 Ψ_p 、 Ψ_A 值、枝条含水比率 WC_{sat} 和 RWC_p 值的测定结果也有程度不同的上升(表2, 图2B), 灌溉后水分参数较一致性的变化显示灌溉对头状沙拐枣有的影响。多枝怪柳的渗透势 Π_0 、 Π_p 在灌溉后显著升高, WC_{sat} 值也有一定程度的回升, Ψ_p 值回升明显, 但 RWC_p 值没有变化, Ψ_A 值依然降低(表2), 水分参数对灌溉效果的反应不一致。尽管灌溉的水分覆盖样地近24h, 但由于TDR处于典型的红柳包上, 对表层土壤水分变化的测定有一定影响。骆驼刺的 Π_0 、 RWC_p 值在灌溉后继续下降, Π_p 值下降明显, 7月份的 Ψ_p 、 Ψ_A 值也低于8月份的, 只有 WC_{sat} 值有所增大(表2)。灌溉后骆驼刺样地有大量猪毛菜属(*Salsola*. L)植物发生, 并在秋季开花结实。尽管样地中有大量的骆驼刺种子, 但并未观察到骆驼刺的实生苗。对骆驼刺根系的观测显示, 从地表到地下3米, 根系上很少有细小的侧根发生, 植物并未利用灌溉增加的水分。胡杨样地土壤浅层的黏土含量较高, 影响了灌溉水分的下渗, 但样地2m以下土壤的水分状况一直很好(图4C)。灌溉后胡杨的渗透势 Π_0 、 Π_p 和 RWC_p 值依然保持了原有的下降趋势, 并未因灌水而改变(图2D, 图3D), 水势 Ψ_p 、 Ψ_A 的变化与灌溉前相比也没有明显的不同(表2)。

表2 灌水前后部分PV参数、水势的变化和比较

Table 2 Changes before and after irrigation of PV parameters and water potential

		Π_0	Π_p	WC_{sat}	RWC_p	Ψ_p	Ψ_A
Al	BI	-1.59 ± 0.03	-1.85 ± 0.02	245.3 ± 7.9	0.91 ± 0.03	Missing	Missing
	AI	-1.65 ± 0.06	$-2.05 \pm 0.05^*$	281.8 ± 5.0	0.83 ± 0.01	-0.56 ± 0.14	-1.86 ± 0.07
Ca	BI	-1.58 ± 0.05	-1.84 ± 0.03	164.9 ± 0.3	0.87 ± 0.04	-0.71 ± 0.09	-1.63 ± 0.15
	AI	-1.50 ± 0.06	-1.82 ± 0.13	$220.1 \pm 16.3^*$	0.88 ± 0.01	$-0.61 \pm 0.05^{**}$	$-1.47 \pm 0.13^{**}$
Ta	BI	-2.41 ± 0.12	-2.71 ± 0.12	160 ± 16.2	0.90 ± 0.01	-1.04 ± 0.16	-2.12 ± 0.35
	AI	$-1.69 \pm 0.10^*$	-2.02 ± 0.1	$214.9 \pm 14.0^*$	0.90 ± 0.01	-0.83 ± 0.11	$-3.02 \pm 0.20^*$
Po	BI	-1.62 ± 0.08	-2.2 ± 0.14	168.0 ± 10.2	0.88 ± 0.03	-0.79 ± 0.08	-2.32 ± 0.14
	AI	-1.47 ± 0.10	-2.3 ± 0.12	181.4 ± 9.1	0.86 ± 0.02	-0.69 ± 0.09	-2.36 ± 0.12

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$. Al 骆驼刺 *A. sparsifolia*; Ca 头状沙拐枣 *C. caput-medusae*; Ta 多枝怪柳 *T. ramosissima*; Po 胡杨 *P. euphratica*; BI 灌溉前 Before irrigation; AI 灌溉后 After irrigation

3 讨论

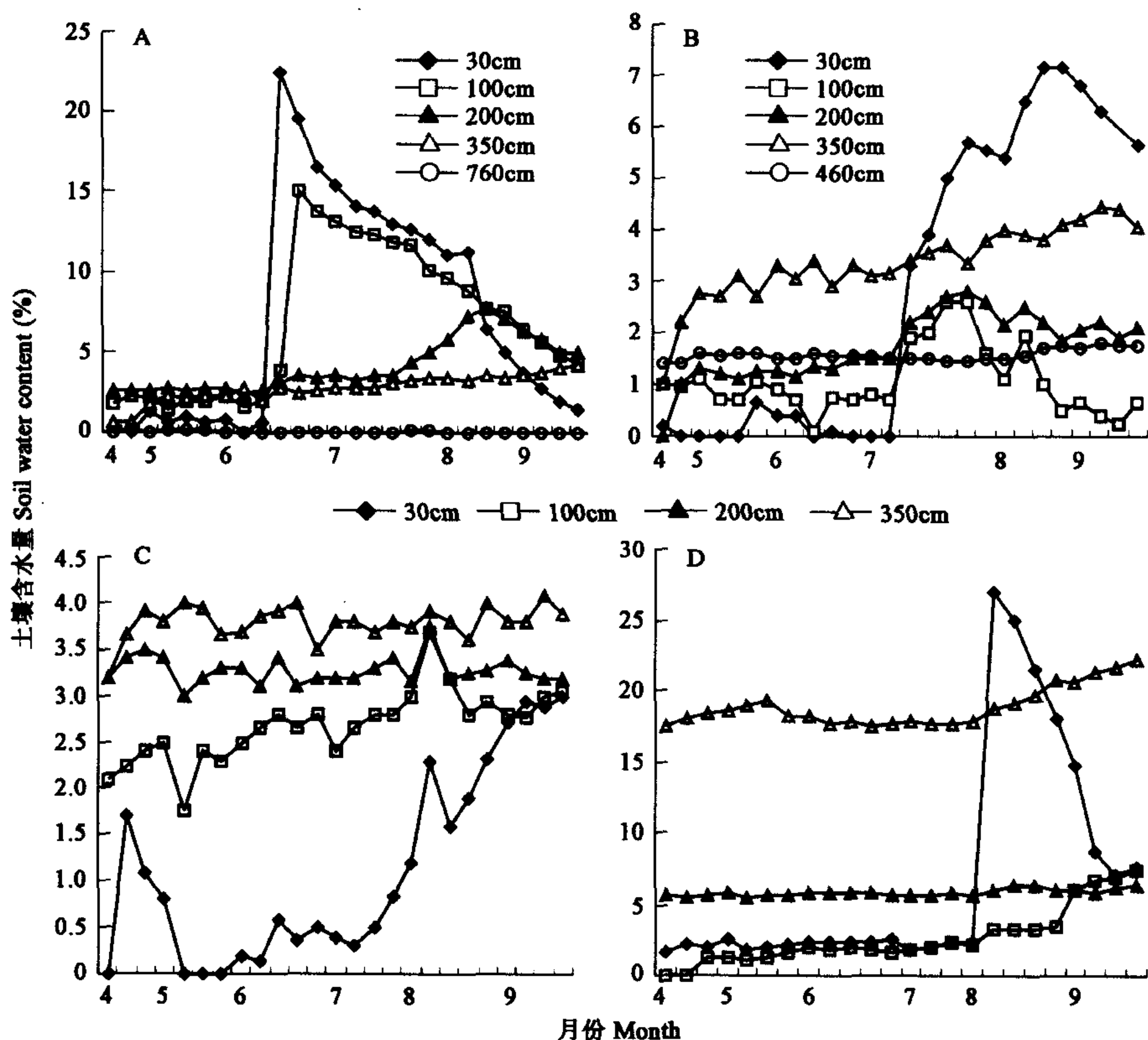


图 4 4 种植物样地不同土壤深度含水量季节变化

Fig. 4 Changes of volumetric water content of soil at different depths in different plots

C 650 cm 处含水量为 100% (数据未显示) Water content of volumetric nearly 100% in 650 cm (data not shown) in C; D 466 cm 处含水量为 50% (数据未显示) Water content of volumetric at 466cm above 50% in D (data not shown)

3.1 4 种植物的水分状况

植物清晨水势的下降是植物水分供应缺乏时很明显的实验现象^[7,10,12]。4 种植物的清晨水势在生长季节中变化幅度不大,基本在一个比较平稳的水平上。多枝桤柳的 Ψ_p 下降最多,也只降低了一 0.31 MPa。虽然骆驼刺的 Ψ_p 降幅较大,但最小值仅为 -0.59 MPa。植物都基本能平衡白天水分消耗造成的水分亏缺,处于较好的水分恢复状况。从清晨水势分析,4 种植物并未在生长季节显示明显的缺少水分供给的迹象。水势和渗透势的变化与植物对于干旱胁迫的抵御密切相关,根据植物水势组成的原理^[14],在干旱胁迫下,渗透势的降低,尤其是 Π_p 值,有助于植物在低水势下保持膨压和从土壤中吸取水分。骆驼刺渗透势 Π_p 和正午水势 Ψ_A 的最低值出现在生长季末环境胁迫已经大为减弱的时期,而不是 7、8 月份,这种变化特点应该是自身生理过程而不是环境胁迫所导致的(图 1, 2)。头状沙拐枣生长季节中 Π_p 的最大降幅只有 23.1%,并从未低于 -1.85 MPa, Ψ_A 变化的幅度更小,只有 17.7%。多枝桤柳的 Π_p 只在 7 月有较多的下降,但 8 月就得到了很好的恢复,其余时间 Π_p 的变化很平缓。 Ψ_A 值的变化幅度还要小于 Π_p ,最低值是在 8 月(图 1, 2),因而干旱胁迫只在短时间内有一定的影响。胡杨的 Π_p 和 Ψ_A 在整个生长季节中呈下降的趋势,但变化很平稳(图 1, 图 2)。根据 Tyree 对植物个体发育和水分关系在生长季节中变化特点的研究^[5],胡杨的这种变化规律应是植物本身的生长过程造成的,干旱引起的水势和渗透势的降低并不大。从清晨、正午水势和膨压消失点渗透势的季节变化过程分析,4 种植物的水分胁迫状况并不明显。和一般的看法有所不同,干旱引起的水分胁迫并不是威胁到沙漠-绿洲过渡带这 4 种植物群落存在的主因。骆驼刺、头状沙拐枣和胡杨的饱和渗透势 Π_s 在生长季节中大多高于 -1.6 MPa, Π_p 大多数时间都在 -2.0 MPa 左右,正午水势要稍低一些。多枝桤柳除了极值外,渗透势和正午水势的范围也大致如此, Π_s 、 Π_p 和 Ψ_A 的极值分别为 -2.41 MPa、-2.71 MPa 和 -3.02 MPa,但极值只在一个月中出现过。考虑到多枝桤柳盐土植物的特点,这一极值并非很低。根据 Larcher 对木本和灌木渗透势和水势的描述^[14],4 种植物的渗透势和水势要高于典型温带荒漠植物的渗透势和水势,其水势特征属于中生植物的范畴。

3.2 4 种植物的水分生理适应特点

4 种植物 PV 参数和水势的季节变化有一致性,特别是在大的时间尺度上呈现出较一致的规律。渗透势和正午水势在 7、8

月份基本为整个生长季节中的最低值,这和环境胁迫——大气、土壤温度增高、光辐射增强并在 7、8 月份达到或接近最大值的过过程一致(表 1,图 1,图 2),当然清晨水势在同一时间段的下降可能是造成这种结果的主要原因。在相对含水量 RWC_p 值变化不大的情况下, RWC_{sym} 值在 6 至 8 月下降显示 4 种植物外体水的比例有较大幅度的增加; $\Delta\Pi$ 值在生长季节中也大致呈一直增加的趋势;这些都有助于植物对干旱胁迫的抵御。4 种植物在相对含水量很高时发生质壁分离现象, RWC_p 值在生长季节中一直很高并且变化很小,显示植物不能适应强烈的水分损失和低的水分含量。相反地,植物更加依靠稳定充足的水分供应来适应生长环境中极端的高水压差和与此相应的大气的高蒸发要求。以上这些共同的变化特点表明,在相同的环境条件与变化节律下,植物对环境的适应在总体上有一致性。但各参数变化程度的不同、在不同时间段内变化规律的不同则反映了不同植物种对环境胁迫在水分生理适应方式上的不同。6 至 7 月,头状沙拐枣的清晨水势下降很多但正午水势基本没有下降(图 1A,B)。在水分亏缺加剧、外界环境胁迫强度上升的情况下(表 1),植物依然保持了较高的水势,维持了细胞生理过程所需的宽松环境。这和头状沙拐枣作为 C_4 植物,绿色同化枝取代了叶片,蒸腾面积大缩小减少了水分的损失有关。同样情况下,作为能累积盐分的盐土植物,多枝怪柳的渗透势 Π_o 、 Π_p 迅速降低,植物能在更低的水势下维持膨压保持正常的生理过程,同时从土壤中吸收水分的能力大大加强。与此对应,头状沙拐枣的渗透势和正午水势在 4 种植物中最高而多枝怪柳最低。胡杨一直升高的 $\Delta\Pi$ 值展示了在水分损失的过程中,渗透势 Π_p 降低的能力持续增强,植物的气孔能在相对更低的水势阈值内才关闭,蒸腾作用在更低的水势下得以维持。与此适应,胡杨 RWC_p 的平均值在 4 种植物中也最低,能忍受相对多的水分损失。骆驼刺拥有 4 种植物中最高的 Ψ_p 和 WC_{sat} 值,在平衡白天蒸腾作用造成的水分亏缺上效果明显,主要依靠夜晚良好的水分恢复能力来应对干旱环境。

3.3 土壤水分与灌溉效果

夏季的洪水是策勒绿洲能用来进行植被恢复的主要水源。灌溉前,骆驼刺、头状沙拐枣和多枝怪柳样地表层到 3.5 m 处的平均含水量非常低,小于 3%,胡杨样地 2 m 以上土层的含水量也很低,小于 5%(容积比)。植物在生长季节中较好的清晨水势恢复,渗透势、相对含水量 RWC_p 值的平稳变动和土壤中的低水分含量形成了反差。杨文斌、王孟本等人对柠条(*Caragana korshinskii* komar)的研究表明土壤水分含量与植物的水势、含水率等密切相关,沙土含水率降到 3.5%(重量比,高于容积比的含水量)时,柠条的 Ψ_p 值为 -2.18MPa ,3.86%含水量下沙土的水势平均值为 -1.54MPa ^[9,15]。但 4 种植物水分参数的变化和土壤含水率之间并无联系,尤其是从某种程度上代表土壤水分状况的清晨水势^[12]和土壤含水率之间没有相关性,这和土壤上层含水量太低植物难以利用有关。从 Ψ_p 值分析,4 种植物根系有效吸收范围内的土壤水分要远远好于上层土壤的水分,植物应从更深层的土壤中获得了水分的供应。清晨水势一致性的季节规律(应与过渡带地下水位的变动规律有关)和相对含水量在质壁分离点所表现出的植物对环境的适应特征都支持植物与地下水联系的推论。Gries 对样地生物量与水分利用效率的研究也证明,土壤上层水分不足以供应植物的生产需要^[16],同样支持植物利用地下水的结论。4 种植物之所以没有发生明显的水分胁迫,和地下水发生了联系应是主要的原因。这种情况也对灌溉效果形成了影响。骆驼刺、胡杨的水势和主要的 pV 参数在灌溉后依然降低,或保持原有趋势,表明灌溉对骆驼刺和胡杨水分状况的好转和水分胁迫程度的减少没有帮助(表 2)。除了一次性灌溉的强度、水分的渗透与持续时间外,土壤上层长期缺水对植物浅层根系发育的制约,同样影响了灌溉的效果。对骆驼刺根系的观测也证实植株未能有效利用增加的土壤水分。灌溉后多枝怪柳的渗透势 Π_o 、 Π_p 和 WC_{sat} 有不同程度的升高,但这种变化是在清晨水势 Ψ_p 升高的情况下发生的。从植物 Ψ_p 的季节变化特点、灌溉后水分的渗透深度和渗透量分析,清晨水势 Ψ_p 的升高并不是灌溉造成的,由于多枝怪柳 Ψ_p 和渗透势的变化相关性很高,因而很难说是灌溉影响了水分参数的变化。当 7 月份清晨、正午水势下降时,头状沙拐枣的渗透势 Π_o 、 Π_p 在灌溉后有了明显的回升,渗透势下降的趋势得到了扭转,并且 Π_o 的上升一直持续到了 9 月份, RWC_p 值也有所增加。灌溉后测定的 Ψ_p 、 Ψ_A 值也同样升高(表 2),并且 Ψ_A 值是整个生长季节中最高的。在 7、8 两个月温度、光强持续升高的情况下(表 1),水分参数的这种变化和环境因子胁迫增强的过程是相反的。尽管 Ψ_p 的变化不能完全归结于灌溉,但从植株水分参数整体的变化分析,灌溉对改善植物的水分状况是有一定效果的。作为引种的植物,头状沙拐枣和其它 3 种植物不同,在 60~120cm 的范围内分布有较多的水平根系,这或许是造成灌溉效果不同的原因。夏季一次性的灌溉对骆驼刺、多枝怪柳、胡杨植被水分状况的恢复基本没有帮助,因而,保持地下水位的稳定成为保护这些过渡带天然植被长期存在的关键,这一点对同样需要地下水维持的头状沙拐枣人工植被也很重要。根据 Wickens 和 Larcher 等对植物适应类型的描述,在干旱期间能获得大量水分的植物,例如根系深达地下潜水层的地下水湿生植物,属于躲避干旱胁迫的类型^[14,17],4 种植物对干旱环境的适应特点也显示属于这种类型。

4 结论

(1)4 种植物的水分胁迫并不明显,干旱下的水分胁迫不是威胁沙漠-绿洲过渡带现有 4 种植物群落存在的主要因素。(2)4 种植物对环境胁迫有各自不同的生理适应特点,但在同样的环境条件下,在总的水分生理变化特征上有一致性。(3)植物群落和地下水关系密切,植物需要稳定充分的水分供应来适应生长环境中的极端气候条件,保持过渡带地下水位在植物根系的可接触范围内是确保植物长期存活的关键。(4)一次性灌溉对骆驼刺、多枝怪柳和胡杨的水分状况基本没有帮助,对头状沙拐枣则有

帮助。(5)4种植物的水分生理特征属于中生植物的范围;对干旱胁迫的适应属于躲避的类型。

References:

- [1] Thomas F M, Arndt S K, Bruelheide H, *et al.* Ecological basis for sustainable management of the indigenous vegetation in a central-Asian desert: presentation and first results. *J. Appl. Bot.*, 2000, **74**: 212~219.
- [2] Li X Y, Zhang X M, Zeng F J, *et al.* Water Relations on *Alhagi sparsifolia* SHAP in the Southern Fringe of Taklamakan Desert. *Acta Botanica Sinica*, 2002, **44**(10): 1219~1224.
- [3] Han D R, Yang W B, Yang M R. *The dynamic water relationship of brushes growing in arid and semi-arid aeolian sandy soil and its application*. Beijing: Science and Technology Press, 1996. 1~8.
- [4] Scholander P F, Hammer H A T, Bradstreet E D, *et al.* Sap pressure in vascular plants. *Science*, 1965, **148**: 339~346.
- [5] Tyree M T, Cheung Y N S, MacGregor M E, *et al.* The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue-water relations of *Acer*, *Populus*, *Tsuga*, and *Picea*. *Can. J. Bot.*, 1978, **56**: 635~647.
- [6] Turner N C. Measurement of plant water status by pressure chamber technique. *Irrig. Sci.*, 1988, **9**: 289~308.
- [7] Li J Y. An application of PV technique to study drought resistance of *Pinus tabulaeformis* and *Platycladus orientalis* seedlings. *J. Beijing Forestry University*, 1989, **11**(1): 1~11.
- [8] Li Q M, Yu H C. The changes of water parameters in *Pinus tabulaeformis* with season and provenance. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 1992, **16**(4): 326~335.
- [9] Wang M B, Li H J, Chai B F. Water ecophysiological characteristics of *Caragana korshinskii*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1996, **20**(6): 494~501.
- [10] Thomas F M. Growth and water relations of four deciduous tree species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* [Matt.] Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Sorbus aria* [L.] Cr.) occurring at central-European tree-line site on shallow calcareous soil: physiological reaction of seedlings to severe drought. *Flora*, 2000, **195**(2): 104~115.
- [11] Wilson J R, Fisher M J, Schulze E D, *et al.* Comparison between pressure-volume and dewpoint-hygrometry techniques for determining the water relations characteristic of grass and legume leaves. *Oecologia*, 1979, **41**: 77~80.
- [12] Sobrado M A, Turner N C. A comparison of the water relations characteristics of *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolaris* when subjected to water deficits. *Oecologia*, 1983, **58**: 309~313.
- [13] Lösch R. Plant water relations. Progress in Botany 54. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1993. 102~133.
- [14] Larcher W. *Physiological Plant Ecology*. 3 Edition. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1995. 252~260.
- [15] Yang W B, Ren J M, Jia C P. Studied on the relationship between physiological ecology of drought-resistance in *Caragana korshinskii* and soil water. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17**(3): 239~244.
- [16] Gries D, Foetzki A, Arndt S K, *et al.* Allometric production estimates of the foreland vegetation of a Taklamakan Desert river oasis. *Plant Ecology*.
- [17] Wickens G E. *Ecophysiology of economic plants in arid and semi-arid lands*. New York: Springer-Verlag, 1998. 111~122.

参考文献:

- [2] 李向义, 张希明, 曾凡江等. 塔干南缘骆驼刺植被水分关系的研究. *植物学报*, 2002, **44**(7): 1219~1224.
- [3] 韩德儒, 杨文斌, 杨茂仁. 干旱半干旱区沙地灌乔(木)种水分动态关系及其应用. 北京: 中国技术出版社, 1996. 1~8.
- [7] 李吉跃. PV 技术在油松侧柏苗木抗旱特征研究中的应用. *北京林业大学学报*, 1989, **11**(1): 1~11.
- [8] 李庆梅, 徐化成. 油松 P-V 曲线主要水分参数随季节和种源的变化. *植物生态学与地植物学学报*, 1992, **16**(4): 326~335.
- [9] 王孟本, 李洪建, 柴宝峰. 柠条的水分生理生态学特征. *植物生态学报*, 1996, **20**(6): 494~501.
- [15] 杨文斌, 任建民, 贾翠萍. 柠条抗旱的生理生态与土壤水分关系的研究. *生态学报*, 1997, **17**(3): 239~244.