

# 不同程度的水分胁迫对中间锦鸡儿 幼苗气体交换特征的影响

郭卫华<sup>1, 2</sup>, 李 波<sup>2</sup>, 黄永梅<sup>2</sup>, 张新时<sup>2, 3\*</sup>

(1. 山东大学生命科学院, 济南 250100; 2. 北京师范大学资源学院, 北京师范大学中国生态资产评估中心, 北京 100875;  
3. 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093)

**摘要:**为探讨未来降水减少对内蒙古皇甫川流域人工栽培主要灌木树种中间锦鸡儿气体交换特征的影响,特设计正常降雨水平、偏旱、干旱和极端干旱 4 种水分处理水平,进行人工模拟水分胁迫实验。结果表明,不同的水分处理显著影响土壤含水量、土壤温度、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、资源利用效率和叶片水势。适度的水分胁迫(干旱环境)能够提高中间锦鸡儿的水分利用效率和抗旱性,同时也降低了净光合速率与蒸腾速率。随水分胁迫的增强,中间锦鸡儿的净光合速率日变化曲线逐渐从典型的单峰型转变成双峰型,出现光合“午睡”现象。根据 Farquhar 和 Sharkey 提出的判别标准,干旱和极端干旱下光合“午睡”的原因分别以气孔因素和非气孔因素(叶肉细胞光合能力下降)为主。中间锦鸡儿通过自身的生理调节以抵抗干旱,是其能够适应干旱环境、历经 3a 大旱而幸存下来的重要原因。

**关键词:**模拟水分胁迫;中间锦鸡儿;气体交换;水势;资源利用效率;光合“午睡”

## Effects of severity of water stress on gas exchange characteristics of *Caragana intermedia* seedlings

GUO Wei-Hua<sup>1, 2</sup>, LI Bo<sup>2</sup>, HUANG Yong-Mei<sup>2</sup>, ZHANG Xin-Shi<sup>2, 3\*</sup> (1. College of Life Science, Shandong University, Ji'nan 250100, China; 2. College of Resources Science, China Ecological Capital Assessment Research Center, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; 3. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2716~2722.

**Abstract:** Water availability is one of the major limits for the plant growth and development, and the way an environmental factor such as water can affect plant growth is to influence plant physiological process and conditions. The physical environment in arid and semi-arid areas may become more and more severe because of global warming and local drying. Experimental evidences for the effects of precipitation change, especially of severity of water stress, on plant individuals are important basis for further understanding interactions between ecosystems and climatic system. *Caragana intermedia*, a dominant planting shrub in Huangfuchuan Watershed in Inner Mongolia, survived the three-year severe droughts from 1999 to 2001, while other planted shrubs such as *Hippophae rhamnoides* died back then. We conducted a controlled experiment to simulate variable water stress, including normal precipitation, slight drought, drought and extreme, in order to examine the effects of the eco-physiological characteristics and eco-physiological adaptive strategies of *C. intermedia* under different water supply conditions.

The experiment site was located at the Ecological Field Experiment Station of Beijing Normal University in Huangfuchuan

**基金项目:**国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000018607);教育部博士点基金资助项目(20030422030)

**收稿日期:**2003-12-18; **修订日期:**2004-04-19

**作者简介:**郭卫华(1968~),女,山东汶上人,博士生,主要从事植物生理生态学研究. E-mail: weihuaguo@263.net

\* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhxsh@public.bta.net.cn

**致谢:**本文承蒙高琼教授给予帮助,特致谢意

**Foundation item:** State Key Basic Research and Development Plan of China (No. G2000018607); Ministry of Education on Doctorial Discipline (No. 20030422030)

**Received date:** 2003-12-18; **Accepted date:** 2004-04-19

**Biography:** GUO Wei-Hua, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant physio-ecology. E-mail: weihuaguo@263.net

Watershed (39°45.10'N, 111°07.49'E, 1 099 m), built in April 2002. One hundred and sixty of one-year-old *C. intermedia* seedlings of approximately the same size from the Shagedu Nursery near the Experiment Station were randomly divided into eight groups, and then were planted respectively in eight cement pools. There is an approximate 20% of precipitation as a loss in the forms of runoff and seepage under the same natural conditions according to a runoff experiment done locally. The annual average precipitation of 40 years (1961~2000) in Huangfuchuan Watershed was 389.75 mm. We use 315mm of artificial water-supply amount to simulate normal condition of annual precipitation. According to the criteria given by the National Climate Center of China, the designed water-supply levels of 315mm represent normal precipitation, marked as W4. Similarly 227.5, 167, 115mm were used for slight drought (W3), drought (W2) and extreme drought (W1) conditions respectively. A replicated group was set relative to the above different water treatments respectively. The water supply proportion of each treatment in each month of the year was determined based on the mean precipitation in each month during 1961~2000 in the study area. Soil water content and soil temperature were measured during the experimental period. Photosynthesis rate, transpiration rate, environmental factors and leaf water potential were measured on July 10, 2002.

Soil temperature decreased distinctly with the increase of the water supply. Generally, soil water content increased with the water supply, but that of the highest water supply (W4), was not the largest, due to the increases in total leaf area and transpiration rate, which resulted in the significant increase in total transpiration and much excessive water consumption.

$C_i/C_a$ , an indicator of drought-resistance, implied that the moderate water stress (W2) could improve the drought-resistance ability, and furthermore, the drought-resistance ability under extreme drought was higher than those under the other two treatments. The moderate water stress could improve  $WUE$  at the cost of net photosynthetic rate and transpiration rate. As an early indicator of water stress, premature closure of stomata of *C. intermedia* seedlings under all water conditions from extreme drought to normal precipitation indicated that they were all affected by water stress to different extents. With increases in water stress, transpiration water loss and leaf water potential, stomatal conductance, transpiration rate and net photosynthesis rate decreased accordingly. This mechanism helps plants by avoiding the injury to mesophyll tissues under excessive water loss.

Water stress reduced the net photosynthesis rate. With increases in water stress, the diurnal pattern of net photosynthetic rate shifted from a typical single-peaked curve gradually to a double-peaked one that signifies midday depression of photosynthesis. According to the criteria suggested by Farquhar and Sharkey, the midday depression of photosynthesis in the drought and extreme drought conditions may be attributed to stomatal limitation or non-stomatal limitation, i. e. decline of the photosynthetic capacity of mesophyll cells, respectively.

During the whole growing season, *C. intermedia* grew well under normal precipitation, ordinarily under slight drought conditions. Under drought and extreme drought conditions, it adapted itself to environment through intrinsic physiological regulation. In comparison with *H. rhamnoides*, a widely artificially planting shrub species in the western Loess Plateau in the past years, it had better potential to adapt to arid environment and is expected to play a more important role in ecological construction.

**Key words:** simulated water stress; *Caragana intermedia*; gas exchange; water potential; resource use efficiency; midday depression of photosynthesis

文章编号:1000-0933(2004)12-2716-07 中图分类号:Q948.1 文献标识码:A

近年来,对植物水分关系的探讨已成为植物生理生态学研究领域的重要课题之一<sup>[1]</sup>。水分是植物生存、生长和发育的限制因子,而水分能够影响植物生长的唯一途径是通过影响其生理过程和状态<sup>[2]</sup>。全球变暖和局部变干现象的存在,可能使干旱半干旱地区的生态环境更加严峻,一些机理性的科学问题需要深入的实验才能逐步回答<sup>[3]</sup>。降水变化、尤其是不同程度的水分胁迫对植物个体水平的影响方面的实验证据有助于进一步深入理解生态系统和气候系统的相互作用关系。

内蒙古皇甫川流域地处典型的半干旱的北方农牧交错带,生态环境脆弱。自1999年起,该流域连续3a大旱,整个流域内植物连片死亡,而人工栽培主要灌木树种中间锦鸡儿却较好地生存下来,这引发人们思考:中间锦鸡儿对水分胁迫是否存在特殊的生理生态调节机制?以前针对中间锦鸡儿的生理生态研究较少,有限的研究又大多为野外调查,更没有进行过有关定点模拟方面的实验研究。

本研究特设计正常降雨水平、偏旱、干旱和极端干旱4种不同水平的水分处理,开展人工模拟的水分胁迫实验,以探讨不同

程度的水分胁迫对中间锦鸡儿气体交换特征的影响及其生理生态适应对策,进而为该流域优化生态-生产范式的建立<sup>[4]</sup>提供部分理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地点和物种

皇甫川是黄河中游的一级支流,流域内土壤主要由栗钙土、沙黄土和风积沙组成,年均温度 6.2~7.2℃,年均降雨量 390mm,雨热同期,6~9 月份的降雨量平均占全年降雨量的 77%,且多为暴雨;流域内天然林及原始暖温带本氏针茅(*Stipa bungeana*)草原已所剩无几,现有的人工乔木植被主要是油松(*Pinus tabulaeformis*)和小叶杨(*Populus simonii*),人工灌木林以中间锦鸡儿(*Caragana intermedia*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、沙柳(*Salix psammophyla*)等为主,另有大面积的百里香-胡枝子(*Thymus mongolicus* - *Lespedeza bicolor*)退化草原。

中间锦鸡儿 *Caragana intermedia* Kuang et H. C. Fu (又名柠条)豆科锦鸡儿属落叶灌木,广泛分布于山西、内蒙古、陕西、甘肃<sup>[5]</sup>。在我国,一般将锦鸡儿属植物栽培种称为柠条<sup>[6]</sup>。中间锦鸡儿是草原沙生旱生灌木,常作为建群植物,组成沙地灌丛;也常散生于沙质荒漠草原群落中,组成灌丛化草原群落<sup>[7]</sup>。

### 1.2 实验设施设计及实验材料

2002 年 4 月 16 日起,在皇甫川流域水土保持试验场建立起“国家重点基础项目 G2000018600 北京师范大学皇甫川野外生态实验观测场”(39°45.10'N, 111°07.49'E,海拔 1099m)。在观测场建 40 个独立的水泥池(每池深 0.6m、长 2m、宽 1m),下部各有一个可控出水管。水泥池上修建有铁架,其顶部有防雨布,晴天将防雨布打开,使水泥池暴露在自然环境中;阴雨天和夜晚在铁架顶部遮盖上防雨布,以防天然降水进入,四周通风,以使铁架下除水分以外的其它自然因子尽量接近自然状况。5 月 7 日,各水泥池装入 50cm 深的均一的沙黄土。5 月 8 日,选取 160 株来自实验场附近沙圪堵苗圃的生长良好、大小一致的 1 年中间锦鸡儿幼苗,将其随机分成 8 组,分别等距离植入 8 个水泥池内。生长期间进行除草和防止病虫害等田间管理。

### 1.3 模拟水分胁迫处理

设 4 种不同水平的模拟水分处理:极端干旱 W1(115mm 降水)、干旱 W2(165mm 降水)、偏旱 W3(227.5mm 降水)、正常降水水平 W4(315mm 降水)。

根据该流域内 1961~2000 年的年均降水(389.75mm),确定 4 种人工水分处理水平。本实验地点附近的径流实验<sup>[8,9]</sup>结果表明,同等立地自然条件下约有 20%左右的降雨以径流、入渗方式流失,因此生长池中的年人工供水量 315mm,即可相当于自然条件下正常年景的有效供水量,标记为 W4,即正常降水水平。

气候学中一般将一个气候要素的 30a 平均值作为正常的标准;国家气候中心规定凡降水量距平高 50%或 20%算多或偏多,距平少 50%或 20%算少或偏少,距平±20%以内,可认为正常。本实验据此设定另外 3 种供水水平:227.5mm, W3,偏旱;165mm, W2,干旱;115mm, W1,极端干旱。4 种水分处理分别设置一组重复。

根据研究区域 40a 的月平均降水比例,即 1~12 月份分别占年降雨量的 0.6%、0.9%、2.7%、4.6%、7.6%、11.4%、26.0%、26.7%、12.6%、5.0%、1.6%和 0.3%,确定各水分处理在各月份的比例。

2002 年 5 月下旬起开始模拟水分梯度,每隔 5d 一次浇水,每次浇水在当日 16:00~18:00 完成。各生长池每次的浇水量根据各水分处理降雨总量及其在各月份的比例确定。

### 1.4 蒸腾作用、光合作用、环境因子和叶片水势测定

2002 年 7 月 10 日,采用 Li-cor 6400 便携式光合测定系统(Li-cor 6400 Portable Photosynthesis System)(LI-COR, Inc., USA)从 6:00 至 18:00 每隔 2h 测定一次中间锦鸡儿的净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $Tr$ )、气孔导度( $g_s$ )、叶片温度( $T_l$ )、气体流量( $Flow$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )、大气  $CO_2$  浓度( $C_a$ )、光合有效辐射( $PAR$ )等的日进程。另外计算气孔限制值( $L_s$ ) =  $1 - C_i/C_a$ <sup>[10]</sup>,水分利用效率( $WUE$ ) =  $P_n/Tr$ <sup>[11]</sup>,光能利用效率( $LUE$ ) =  $P_n/PAR$ <sup>[12]</sup>和  $CO_2$  利用效率( $CUE$ ) =  $P_n/C_i$ <sup>[13]</sup>。

叶片水势( $\Psi$ )日进程用 HR-33T 露点水势仪(HR-33T Dew Point Microvoltmeter)(Wescor, Inc., USA)同步测定。蒸腾和光合叶面积用 CI-203 型便携式激光叶面积仪(Laser Area Meter CI-203)(CID, Inc., USA)同步测定。

### 1.5 土壤水分含量和土壤温度测定

实验期间,每个生长池中各埋设 FDR(Frequency Domain Reflectometry)频域反射仪 ATS1 PR1/4 型探管(Delta-T Devices Ltd, UK)1 根。用 PR1/4 型剖面水分仪每半月连续 5d 测定每个水泥池的 10cm、20cm、30cm、40cm 4 个层次的土壤体积含水量,结合土壤质量含水量(烘箱法)与土壤容重(环刀法)的测定,校正和换算土壤体积含水量。本文在校正中用烘箱法测得的土壤水分值作为标准值,与 FDR 测定值同步测定 180 对数据,进行回归分析,求出回归方程  $y = -0.01 + 0.36x$  ( $r = 0.88$ ,  $f = n - 1 = 179$ ,  $p < 0.001$ ,  $y$  为烘箱法测得的土壤水分值,  $x$  为 FDR 测定值),用于本研究中的相关校正计算<sup>[14]</sup>。

在整个生长季节,每日 8:00、14:00、20:00 分别用地温表记录土壤 5cm、10cm、15cm、20cm 处的温度,然后计算平均土壤温度。

1.6 数据分析

将水分作为独立因素,用一元方差分析(One-way ANOVA)揭示水分变化对生理特征的影响。若主效应显著,用 Duncan 法进行多重比较,检验每个生理指标在处理间的差异显著性,并用字母法标记。

2 结果

2.1 土壤温度与土壤含水量

供水水平对土壤含水量、土壤温度都有显著影响(表 1)。土壤温度随供水水平的升高而明显降低;土壤含水量( $\theta$ )总的趋势是随供水水平的升高而增加,而且差异显著;但最高的水分处理 W4 的土壤含水量并非最高(图 1)。

2.2 气体交换过程

供水水平显著影响净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$ /大气  $\text{CO}_2$ ,但对气体流量和叶片温度影响不显著(表 1)。气体交换特征在两两之间的差异表现及其随供水水平变化的趋势如图 2 所示。

净光合速率日动态变化对不同水分处理的响应格局表现出明显的不同(图 3)。随供水水平的升高,净光合速率日动态变化曲线逐渐从双峰型转变成典型的单峰型。W1 与 W2 的净光合速率日变化出现光合“午睡”现象,即表现为午间降低的双峰型,其峰值均出现在 8:00 和 14:00,且午前的峰值均大于午后的峰值;W3 的净光合速率则为单峰型,曲线较为平坦,出现在 14:00;W4 的净光合速率则表现为午间高峰型,曲线陡峭,峰值出现在 12:00。

气孔导度在各供水水平下具有相似的日变化趋势,峰值均出现在 8:00,傍晚迅速下降(图 3)。

各水分处理的蒸腾速率日动态变化曲线明显不同:W1 与 W2 的蒸腾速率一直较低,W2 午间有一微弱低谷,W3 为宽大的单峰型曲线,W4 为陡峭的单峰型曲线,峰值明显(图 3)。

胞间  $\text{CO}_2$ /大气  $\text{CO}_2$  在不同的水分处理间差异显著,W1、W2 显著低于 W3、W4 的  $C_i/C_a$ ;W2(干旱条件)的  $C_i/C_a$  最低(图 2)。

2.3 资源利用效率

资源利用效率受到供水水平的显著影响(表 1)。水分利用效率在两两之间差异显著( $p<0.001$ ),其大小排序为: $WUE_{W2}>WUE_{W1}>WUE_{W3}>WUE_{W4}$ ,干旱环境中的中间锦鸡儿水分利用效率高于其它 3 种处理(图 2)。表观光能利用效率的总趋势是随供水水平的升高而增加(图 2)。CO<sub>2</sub> 利用效率无一例外随供水水平的升高而显著增加(图 2)。

2.4 叶片水势

中间锦鸡儿的叶片水势受供水水平的显著影响(表 1)。中间锦鸡儿叶片水势( $\Psi$ )随供水水平的减少而降得很低(图 2)。各水分处理叶片水势的日变化格局相似,早晨最高,随后在波动中逐渐降低,直至傍晚又有所回升(图 3)。

3 讨论

水分胁迫是制约植物生长发育的主要逆境因子。本实验结果表明,不同程度的水分胁迫显著影响了中间锦鸡儿的微生境因子及主要的生理生态过程,中间锦鸡儿表现出对干旱

表 1 水分梯度对中间锦鸡儿幼苗气体交换特征影响的方差分析  
Table 1 ANOVA results of the effects of water gradient on the eco-physiological characteristics of *C. intermedia* seedlings

| 特征<br>Characteristics                                                                                 | F 值<br>F value | 显著性<br>Significance |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|---------------------|
| 土壤温度 $T_s$ , Soil temperature                                                                         | 8.695          | ***                 |
| 土壤含水量 $\theta$ , Soil water content                                                                   | 4.529          | **                  |
| 净光合速率 $P_n$ , Net photosynthesis rate                                                                 | 7.941          | ***                 |
| 气孔导度 $g_s$ , Stomatal conductance                                                                     | 40.718         | ***                 |
| 蒸腾速率 $T_r$ , Transpiration rate                                                                       | 52.547         | ***                 |
| 气体流量 $Flow$ , Flow                                                                                    | 0.645          | ns                  |
| 叶片温度 $T_l$ , Leaf temperature                                                                         | 0.353          | ns                  |
| 胞间 $\text{CO}_2$ /大气 $\text{CO}_2$ $C_i/C_a$ , Intercellular $\text{CO}_2$ /atmospheric $\text{CO}_2$ | 8.325          | ***                 |
| 水分利用效率 $WUE$ , Water use efficiency                                                                   | 27.327         | ***                 |
| 光能利用效率 $LUE$ , Light use efficiency                                                                   | 3.366          | *                   |
| CO <sub>2</sub> 利用效率 $CUE$ , CO <sub>2</sub> use efficiency                                           | 5.449          | **                  |
| 气孔限制值 $L_s$ , Stomatal conductance limitation                                                         | 8.325          | ***                 |
| 叶片水势 $\Psi$ , Leaf water potential                                                                    | 16.760         | ***                 |

显著水平 Level of significance: \*\*\*  $p<0.001$ , \*\*  $p<0.01$ , \*  $p<0.05$ , ns  $p>0.05$ ;  $n$  of  $\Psi$  is 28, and  $n$  of others is 126

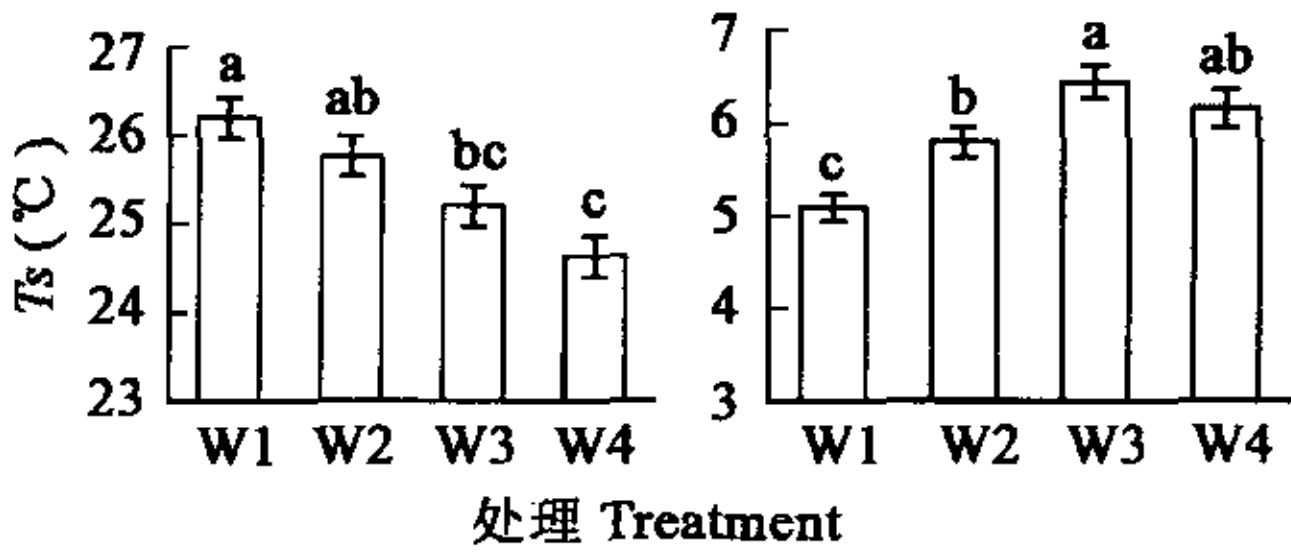


图 1 土壤温度( $T_s$ )和土壤含水量( $\theta$ )沿水分梯度的变化  
Fig. 1 Changes of soil temperature ( $T_s$ ) and soil water content ( $\theta$ ) along with water gradient  
误差棒代表平均值的标准误( $SE$ ),土壤温度( $T_s$ )为 363 次测定值的平均值( $\pm SE$ ),土壤含水量( $\theta$ )40 次测定值的平均值( $\pm SE$ );经 Duncan 多重比较检验,不同字母表示差异显著( $p=0.05$ );W1~W4 代表 4 种水分处理(下同)The error bars represent standard errors ( $SE$ ) of the means. Values of soil temperature ( $T_s$ ) are means of 363 values  $\pm SE$  and values of soil water content ( $\theta$ ) are means of 40 values  $\pm SE$ . According to Duncan multiple range test, the values with different letters are significantly different, at the 0.05 level. W1~W4 represent four water treatments(the same below)

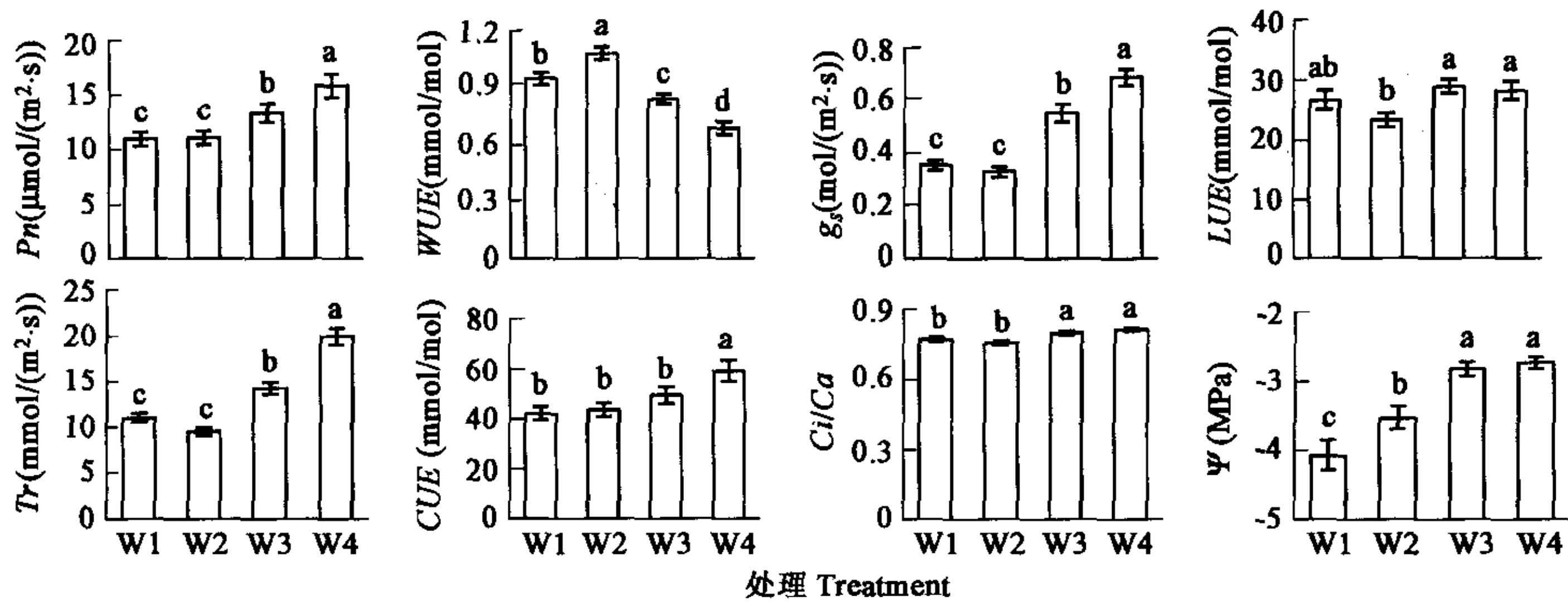


图2 气体交换特征、资源利用效率和叶片水势随水分梯度的变化

Fig. 2 Changes of characteristics of gas exchange, resource use efficiency and leaf water potential along with water gradient  
误差棒为平均值的标准误(SE), 除叶片水势(ψ)为28次测定值外, 其余数值为126次测定值的平均值; 经 Duncan 多重比较检验, 不同字母表示差异显著(p=0.05) The error bars represent standard errors (SE) of the means; Values shown are means of 126 leaves ± SE, with the exception of ψ of 28 leaves ± SE; According to Duncan multiple range test, the values with different letters are significantly different, at the 0.05 level

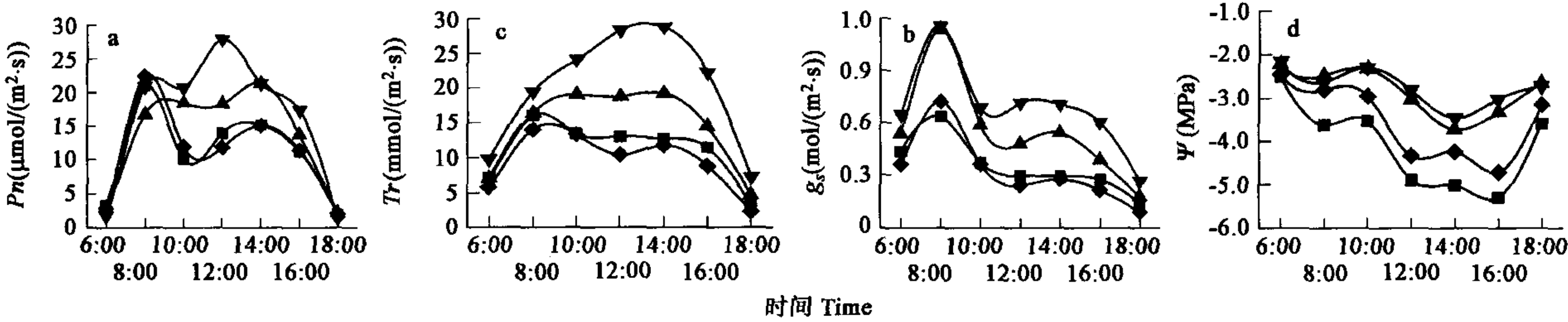


图3 各水分处理中间锦鸡儿的气体交换特征和叶片水势的日变化

Fig. 3 Diurnal changes of characteristics of gas exchange and leaf water potential of *C. intermedia* under different water supply treatments of W1 (■), W2 (◆), W3 (▲) and W4 (▼)  
除叶片水势为4次测定值外, 其余数值为18次测定值的平均值; Symbols of Pn, gs and Tr represent the means of 18 leaves, symbols of ψ the means of 4 leaves

环境的良好适应。

不同的供水水平改变了土壤的微生境因子,进而对中间锦鸡儿的生理生态过程产生影响。土壤温度随供水水平的升高而明显降低。因为蒸发能消耗大量的热量,土壤水分的蒸发具有强大的冷却效应。土壤中可供蒸发的水分随供水水平的升高而增加,土壤蒸发强烈,土壤温度降低。另外,由于植物的长势不同、植被覆盖度不同而对太阳辐射的荫蔽程度造成的差异,对土壤温度也起到一定作用。尽管土壤含水量(θ)总的趋势是随供水水平的升高而增加,但最高的水分处理(正常降水水平)W4的土壤含水量(θ)并非最高。由于净光合速率(Pn)随供水水平的升高而显著增大,W4(正常降水水平下)的幼苗生长旺盛、进行生长(光合作用)和耗水(蒸腾作用)的叶面积急剧增加,同时蒸腾速率(Tr)也随供水水平的升高而显著增大。W4总体叶面积的增加与单位叶面积蒸腾速率的增加共同导致蒸腾总量显著增加、耗水过多。

胞间CO<sub>2</sub>/大气CO<sub>2</sub>(Ci/Ca)是一个抗旱性指标,表征植物对水分变化的响应,Ci/Ca值越小,抗旱性越强<sup>[15]</sup>。实验表明,适度的水分胁迫能引起其抗旱性响应(本研究4种处理中,干旱条件下的中间锦鸡儿抗旱性最高),极端干旱环境下(W1)的抗旱性也明显高于其它两种处理。以Pn/Tr计算的叶片水平的瞬时水分利用效率WUE表征植物对其本身蒸腾耗水量的利用能力。Heitholt<sup>[16]</sup>和Jensen<sup>[17]</sup>认为适度水分胁迫能使植物水分利用效率显著提高,本研究的结果支持这一观点。但在适度水分胁迫条件下,植物水分利用效率的提高,是以在降低光合作用的同时通过更大程度地降低蒸腾作用而实现的。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消耗之间的关系,也就是说WUE是其生存的关键因子<sup>[18]</sup>。Cowan等<sup>[19]</sup>认为,植物对环境的适应使得WUE达到最高,即气孔导度对植物得到CO<sub>2</sub>和失去水分的调节中符合最优控制的原则,WUE在不同程度的水分胁迫下的变化说明中间锦鸡儿比较适应该流域干旱的环境。

在本实验中,从极端干旱水平到正常降雨水平,气孔在上午都过早地关闭,这是水分胁迫发展的一个相当灵敏的指标,说明 4 种水分处理的中间锦鸡儿都程度不同地受到了水分胁迫的影响。随水分胁迫程度的增强,蒸腾失水、叶片水分亏缺相应地引起叶片水势( $\Psi$ )下降,气孔导度下降,蒸腾失水降低,同时净光合速率降低。在植物蒸腾失水的过程中,植物导管内的水柱承受着巨大的负压,而植物叶片水势( $\Psi$ )与土壤水势的差异正是植物蒸腾的驱动力<sup>[20]</sup>。维持较低的水势,就具备了较强的从土壤中吸取水分的能力,这是中间锦鸡儿适应干旱环境的一种表现。干旱和极端干旱下受水分胁迫,气孔导度明显下降,避免了因过多蒸腾失水而造成叶肉组织受到伤害,这也反映了中间锦鸡儿对于旱条件的一种生态适应策略。

随水分胁迫的增强,中间锦鸡儿的净光合速率日变化曲线逐渐从典型的单峰型转变成双峰型,出现光合“午睡”现象。光合双峰现象的出现,说明其光合作用受到水分的胁迫。很多植物的光合作用日变化过程中,都有“午睡”现象。造成的原因是复杂的,主要涉及到植物的生理生化以及生态等诸方面的问题。根据 Farquhar 与 Sharkey<sup>[21]</sup>的观点,只有当净光合速率( $P_n$ )和胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )变化方向相同,两者都减,且气孔限制值( $L_s$ )增大,才可认为光合速率的下降主要由气孔导度( $g_s$ )引起的。如胞间  $\text{CO}_2$  浓度和净光合速率变化方向相反,气孔限制值减小,则净光合速率下降应归因于叶肉细胞同化能力的降低。图 4 显示 W1 (极端干旱环境) $P_n$  在午间下降的同时, $C_i$  呈上升趋势, $L_s$  呈下降趋势,表明引起光合速率降低的主要原因是非气孔因素,但也不排除气孔因素的影响,在这种情况下,气孔导度的降低至多是与光合速率下降相伴随的结果(光合速率对气孔开闭的反馈调节)。W2 在 10:00 和 12:00 左右  $P_n$  呈下降趋势, $C_i$  同时下降,而  $L_s$  呈上升趋势,可见,W2 午间光合作用受抑制为气孔因素的影响。同样可知,W3 和 W4 光合作用在午后的下降是由于非气孔因素的影响。

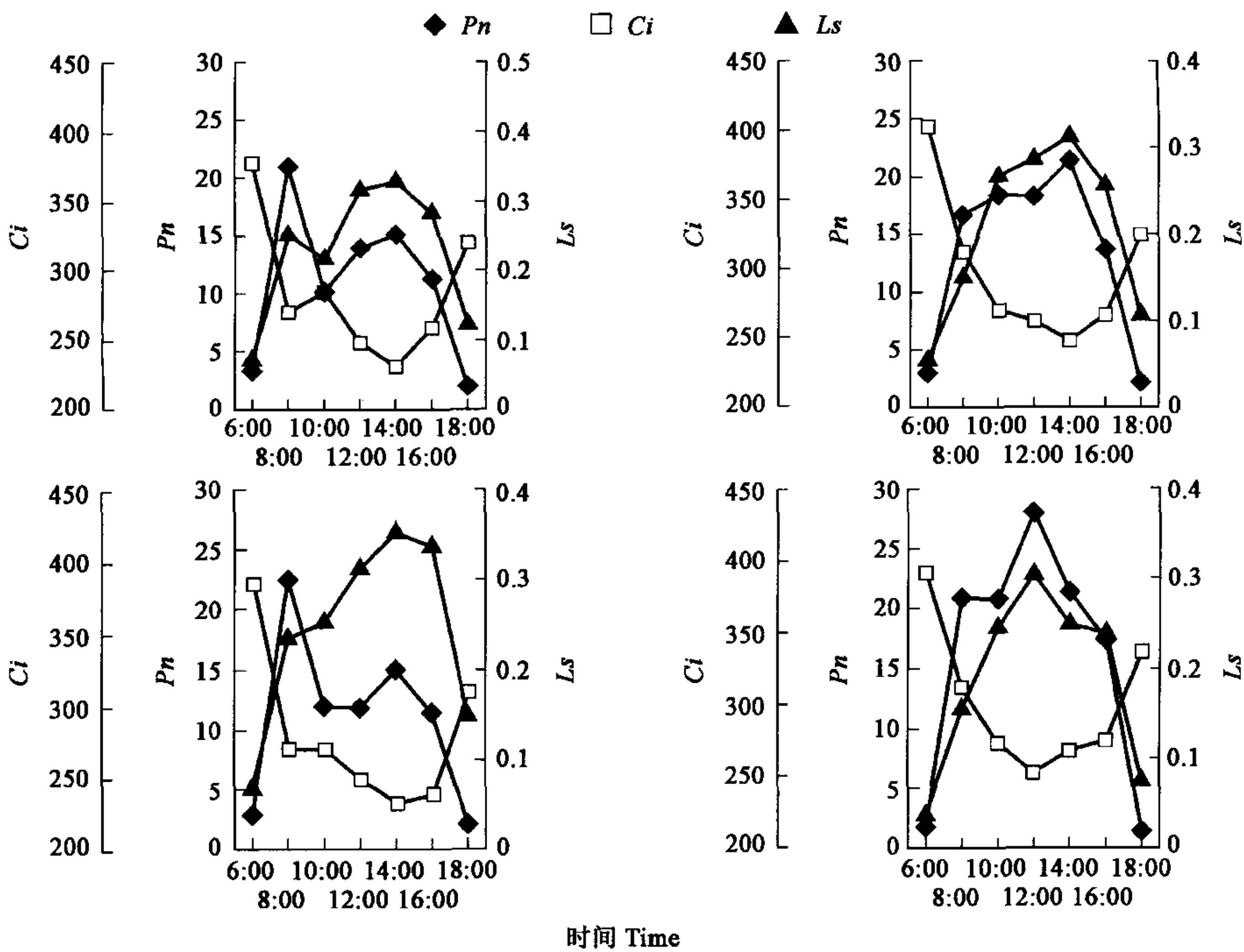


图 4 各水分处理中间锦鸡儿的净光合速率( $P_n$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )与气孔限制值( $L_s$ )的变化

Fig. 4 Changes of net photosynthetic rate ( $P_n$ ), substomatal  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) and stomatal limitation values ( $L_s$ ) of *C. intermedia* under different water supply treatments

本研究表明,中间锦鸡儿在皇甫川流域正常降水水平时生长旺盛;在偏旱时可以正常生长;在干旱和极端干旱环境下以降低叶片水势( $\Psi$ )来增强吸水能力,以进行光合“午睡”、降低光合生长和蒸腾耗水、提高水分利用效率、增强抗旱性来适应环境、维持生命,但长势较弱。中间锦鸡儿在不同的水分供应水平下生理生态特征参数的差异表明它对不同水分环境的弹性适应现象,即在供水充足时以较高的水分消耗换取生物量,在供水不足时以较低的水分来维系生命。其生理生态特征参数因水分条件的不同而发生了相应变化,这反映了中间锦鸡儿叶片的内部调节能力,使其在水分胁迫下得以生存。与同步所测实验材料、广泛种植于黄土高原的灌木沙棘相比<sup>[22]</sup>,中间锦鸡儿具有更好的生理调节机制,在水分生态上具有明显的竞争优势。中间锦鸡儿通过自身的生理调节以抵抗干旱,是其能够适应干旱环境、历经 3a 大旱而幸存下来的重要原因,可望成为当地生态建设的优选物种。

## References:

- [1] Li H J, Chai B F, Wang M B. Study on the water physio-ecological characteristics of *Populus beijingensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20** (3): 417~422.
- [2] Kramer P J. *Water Relations of Plants*. New York: Academic Press, 1983.
- [3] Jiang G M, Zhu G J. Effects of natural high temperature and irradiation on photosynthesis and related parameters in three arid sandy shrub species. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**: 525~531.
- [4] Zhang X S, Shi P J. Theory and practice of marginal ecosystem management —— Establishment of optimized eco-productive paradigm of grassland and farming-pastoral zone of North China. *Acta Botanica Sinica*, 2003, **45** (10): 1135~1138.
- [5] Editorial Committee for Flora of China. *Flora of China*. Beijing: Science Press, 1993.
- [6] Niu X W. The distribution and description of *Caragana Fabr.* in China. *Acta Bot Boreal-Occident Sin.*, 1999, **19** (5): 107~133.
- [7] Li Z H, Bao Y J. Study on changes of population pattern and inter-species relationship of *Caragana* in Inner Mongolia steppe and desert region. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2000, **14** (1): 64~68.
- [8] Jin Z P, Shi P J, Hou F C, et al. *Soil erosion systematical model and administrant pattern in Huangfuchuan Watershed of Yellow River*. Beijing: Oceanic Press, 1992.
- [9] Wang X D, Xie S N, Chen H C. Study on mathematical model of runoff sediment yield and analysis on reasons for changes of runoff and sediment yields in Huangfuchuan Watershed. *Journal of Sediment Research*, 1999, **10**: 56~66.
- [10] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis. In: Govindjee ed. *Photosynthesis*. New York: Academic Press, 1982. 263~343.
- [11] Nijs I, Ferris R, Blum H. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATL) and free air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE). *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 1041~1050.
- [12] Long S P, Baker N R, Rains C A. Analyzing the responses of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation to long-term elevation of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Vegetatio*, 1993, **104**: 33~45.
- [13] He W M, Ma F Y. Effects of water gradient on fluorescence characteristics and gas exchange in *Sabina vulgaris* seedlings. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**: 630~634.
- [14] Guo W H, Li B, Zhang X S, et al. FDR system and its application in dynamically sequential measurement for soil moisture content. *Arid Zone Research*, 2003, **20** (4): 247~251.
- [15] Saith K, Kikuiri M, Ishihara K. Relationship between leaf movement of trifoliolate compound leaf and environmental factors in the soybean canopy. *Japanese Journal Crop Science*, 1995, **64**: 259~265.
- [16] Heitholt J J. Water use efficiency and dry matter distribution in nitrogen-and water-stressed winter wheat. *Agron. J.*, 1989, **81**: 464~469.
- [17] Jensen M E. Water consumption by agricultural plant. In: Kozlowski T, *Water Deficit and Plant Growth*. New York: Academic Press. 1976.
- [18] Deng X, Li X M, Zhang X M, et al. Studies on gas exchange of *Tamarix ramosissima* Lbd. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23** (1): 180~187.
- [19] Cowan I R, Lange O L, Green T G A. Carbon-dioxide exchange in lichens: determination of transportand carboxylation characteristics. *Planta*, 1992, **187**: 282~294.
- [20] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. *Plant Physiological Ecology*. New York: Springer-verlag, 1998.
- [21] Farquhar G D and Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Physiol.*, 1982, **33**: 317~345.
- [22] Guo W H, Li B, Huang Y M, et al. Effects of different water stresses on eco-physiological characteristics of *Hippophae rhamnoides* Seedlings. *Acta Botanica Sinica*, 2003, **45** (10): 1238~1244.

## 参考文献:

- [9] 李洪建, 柴宝峰, 王孟本. 北京杨水分生理生态特性研究. 生态学报, 2000, **20** (3): 417~422.
- [3] 蒋高明, 朱桂杰. 高温强光环境条件下 3 种沙地灌木的光合生理特点. 植物生态学报, 2001, **25**: 525~531.
- [5] 中国科学院中国植物志编辑委员会, 中国植物志(第 42 卷, 第 1 分册). 北京: 科学出版社, 1993.
- [6] 牛西午. 中国锦鸡儿属植物资源研究——分布及分种描述. 西北植物学报, 1999, **19** (5): 107~133.
- [7] 李政海, 鲍雅静. 内蒙古草原与荒漠区的锦鸡儿属植物种群格局动态和种间关系的研究. 干旱区资源与环境, 2000, **14** (1): 64~68.
- [8] 金争平, 史培军, 侯福昌, 等. 黄河皇甫川流域土壤侵蚀系统模型和治理模式. 北京: 海洋出版社, 1992.
- [9] 王向东, 谢树南, 陈海迟. 皇甫川流域产流产沙数学模型及水沙变化原因分析, 泥沙研究, 1999, **10**: 56~66.
- [13] 何维明, 马风云. 水分梯度对沙地柏幼苗荧光特征和气体交换的影响. 植物生态学报, 2000, **24**: 630~634.
- [14] 郭卫华, 李波, 张新时, 等. FDR 系统在土壤水分连续动态监测中的应用. 干旱区研究, 2003, **20** (4): 247~251.
- [18] 邓雄, 李小明, 张希明, 等. 多枝怪柳气体交换特性研究. 生态学报, 2003, **23** (1): 180~187.