

# 干旱条件下臭柏的生理生态对策

温国胜<sup>1</sup>,张明如<sup>2</sup>,张国盛<sup>3</sup>,王林和<sup>3</sup>

(1. 浙江林学院 林业与生物技术学院,浙江,临安 311300; 2. 浙江林学院 旅游学院,浙江,临安 311300;  
3. 内蒙古农业大学 林学院,呼和浩特 010018)

**摘要:**为了探讨臭柏(*Sabina vulgaris*)的耐旱生理生态适应对策,进行了长期的野外调查和室内模拟实验。野外调查是在毛乌素沙地的天然臭柏分布区内,设置固定样方,调查分析;室内实验是将臭柏插穗带往日本冈山大学,移植于砾耕栽培装置中,设置对照区,弱干旱胁迫区,强干旱胁迫区(培养液渗透势分别为 0 MPa, - 0.1 MPa 和 - 0.3 MPa)3 种处理进行长期的干旱胁迫室内模拟实验,研究各处理区臭柏的生理生态学特性,结果表明,在干旱胁迫条件下,臭柏表现出积极的生理生态适应对策:(1)在生长方面,通过降低密度、自然稀疏及下部枝叶干枯的方式,以牺牲局部,确保个体生存的生态策略,有效地利用资源,维持种群的生存。(2)在气体交换方面,气孔关闭,气体交换速率减缓,光合速率和蒸腾速率都下降,但是,与光合速率相比,由于蒸腾速率受到更强烈的抑制,水分利用率提高。(3)在吸水保水方面,通过渗透调节能力的增强,细胞壁弹性的降低,增强忍耐脱水能力和吸水能力;通过增加气孔密度,提高气孔调节的敏感性,增加角质层厚度,减少水分的散失;增强耐旱性。

**关键词:**干旱胁迫;臭柏;气体交换;渗透调节

**文章编号:**1000-0933(2006)12-4059-07 **中图分类号:**Q948; S780.55 **文献标识码:**A

## Ecophysiological strategy of *Sabina vulgaris* under drought stress

WEN Guo-Sheng<sup>1</sup>, ZHANG Ming-Ru<sup>2</sup>, ZHANG Guo-Sheng<sup>3</sup>, WANG Lin-He<sup>3</sup> (1. School of Forestry and Biological Technology, Zhejiang Forestry College, Linan 311300, Zhejiang, China; 2. School of Tourism, Zhejiang Forestry College, Linan 311300, Zhejiang, China; 3. School of Forestry, Inner Mongolia Agriculture University, Huhhot 010019, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(12): 4059 ~ 4065.

**Abstract:** To understand ecophysiological adaptation of *Sabina vulgaris* under drought stress, the ecophysiological characteristics of this species were studied in the field and laboratory. Investigation in the field was done at Mowusu Sand Land in Inner Mongolia of China, and laboratory experiment was done at Okayama University of Japan. The lab experiment consisted of three treatments: control with 0 MPa, light drought stress with - 0.1 MPa, and strong drought stress with - 0.3 MPa in gravel culture box. The field and laboratory experiment results show that the efficiency of water utility is increased while increasing drought stress by the following aspect: (1) In growth. It increases the survival of individual by withering away the lower branches and leaves of the individual plant and increases the survival of population by thinning. (2) In gas exchange. The stomas closes, and all of the gas exchange rate, photosynthetic rate and transpiration rate decrease. The ratio of photosynthesis and water utility is increased under drought stress, since transpiration was inhibited more strongly than photosynthesis. (3) In water absorption and protection. The plant increases water absorption and dehydration capability by adjusting osmotic openings and decreasing the elasticity of cell walls; the adaptability to drought stress is also strengthened by increasing the density of stoma, increasing the sensitivity of stoma adjustment to drought stress, and increasing the thickness of the cuticular layer and reducing transpiration.

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(30240033);国家教育部留学回国基金资助项目(2004-527)

**收稿日期:**2005-09-25; **修订日期:**2006-02-15

**作者简介:**温国胜(1959~),男,内蒙古丰镇人,博士,教授,从事树木生理生态学研究. E-mail: wgs@zjfc.edu.cn

**致谢:**本研究得到了日本冈山大学农学部吉川贤教授的帮助,在此表示感谢。

**Foundation item:** This work was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30240033) and by the Scientific Research Foundation for the Returned Overseas Chinese Scholars, State Education Ministry (No. 2004-527)

**Received date:** 2005-09-25; **Accepted date:** 2006-02-15

**Biography:** WEN Guo-Sheng, Ph. D., Professor, mainly engaged in tree ecophysiology. E-mail: wgs@zjfc.edu.cn

**Key words:** *Sabina vulgaris*; drought stress; gas exchanges; osmotic adjustment

在自然条件下,由于降水与土壤水分的时空动态变化,使大多数植物都不同程度地受到干旱胁迫,在所有的环境胁迫中,干旱胁迫给人类带来的危害与影响是最大的。生长在干旱环境中的自然界各种各样的植物经过自然选择、协同进化,形成了各种微妙的耐旱生理生态适应对策<sup>[1]</sup>。臭柏(*Sabina vulgaris*)又名叉子园柏、爬地柏、沙地柏、新疆园柏、天山园柏等,因鲜叶和小枝揉之则发出特殊的气味,故名臭柏。它在毛乌素沙地大面积成片分布,盖度达 90%以上,四季常绿,在区域可持续发展中扮演着神奇的角色,从而吸引着许多学者进行广泛的研究<sup>[2,3]</sup>,在雌株和雄枝叶结构和功能、叶型变化的生态意义、对养分资源的反应、群落景观动态、群落地下水位的变化、不定根发生的特性等方面进行了报道<sup>[4~11]</sup>。本课题组前期对干旱胁迫条件下臭柏的生长、气体交换与荧光反应、水分特性分别进行了研究<sup>[12~15]</sup>,但在回答臭柏为什么能够在严酷的沙漠环境中保存有高覆盖度大面积的天然林时,仍然缺乏深刻广泛的认识。本文在对天然臭柏群落野外调查和室内长期干旱模拟实验的基础上,试图揭示干旱胁迫条件下臭柏生理生态适应对策的某个侧面,为臭柏资源的扩大和合理利用提供科学依据。

## 1 实验概况

实验由野外实验和室内实验两部分组成。

野外实验是在毛乌素沙地的天然臭柏群落试验地内进行的,该区位于内蒙古毛乌素沙地开发整治中心北试验地,地理位置为北纬 38°57'~39°1',东经 109°2'~109°17',海拔 1200~1350 m;该地区流动沙地占 65%,固定、半固定沙地占 10%,滩地占 25%;属温带大陆型半干旱气候区,年平均降水量 360 mm,降水主要集中于 7、8、9 三个月,约占年降水量的 60%~70%;年平均蒸发量 2 300 mm,是年平均降水量的 6 倍多;风大沙多,年平均风速 3.3 m s<sup>-1</sup>,大风多发生在 4~5 月间<sup>[9]</sup>。试验区内选择 24 个固定臭柏灌丛进行生长的测定。生理生态测定选取臭柏固定、半固定沙丘上部(UD)和沙丘下部(LD)的 2 个样地,取样枝基部距地下水的距离分别为 5.86 m、2.57 m。测定当日,在 2 个样地沙面以下 30~60 cm 深的沙层内各取 5 个土壤样品分析,土壤含水量分别为 1.5%±0.12%,4.9%±0.16%。

室内干旱胁迫模拟实验是在日本冈山大学农学部实验室内进行的。实验材料取自于砾耕栽培装置中干旱胁迫连续处理的臭柏苗。实验是将臭柏插穗从中国带往日本冈山大学扦插,生根扦插苗移植于砾耕栽培装置中,该装置中采用直径 1~2 cm 的砾石为基质,用 Hongland 培养液,1h 自动灌水 1 次,循环利用。通过调整加入培养液中 PEG(polyethylene glycol, 分子量为 6 000)的浓度,设对照区(C)、弱干旱胁迫区(LDS)、强干旱胁迫区(SDS),培养液中分别加入 PEG 0 g L<sup>-1</sup>、50 g L<sup>-1</sup>、100 g L<sup>-1</sup>,培养液渗透势分别为 0.0 MPa、-0.1 MPa 和 -0.3 MPa。为了减少由于蒸发、植物营养的吸收所引起的培养液浓度及养分构成的变化的影响,每 6 周更换一次培养液<sup>[10]</sup>。

## 2 材料和方法

实验材料取自于毛乌素沙地的天然臭柏群落和干旱胁迫实验处理装置中的臭柏苗木。

生长的测定是在毛乌素沙地试验区内选择 24 个固定臭柏灌丛,在各个灌丛中心和边缘设置 50 cm×50 cm 的固定样方,每年 7~8 月份调查一次臭柏小枝的密度和枝下枯枝长。干旱胁迫模拟实验是 1 个月左右测定一次砾耕栽培装置中臭柏苗的苗高、地径,年终统计每木全年生长量,计算苗高与地径之比,求出各个处理区的平均值。

水分特征参数应用 PV 技术测定,测试材料选自枝条中上部向阳方向的正常发育的当年生小枝,为防止空气从切口进入导管而影响吸水,在水中截取约 10~12 cm,截后放入盛清水的杯中置于阴暗高温条件下进行饱和吸水处理。当小枝吸水达到饱和后(约 12~15 h),将小枝表面水分擦干,称重(饱和鲜重)后,立即装入压力室(日本昭和商事制),在室温(20~25℃)下,用逐渐升压法测定并绘制 PV 曲线,根据 PV 曲线,求出水分特征参数。测定重复 3 次,结果取平均值。毛乌素沙地的供试样品取自臭柏固定、半固定沙丘上部和沙丘下部

的 2 个样地中。干旱胁迫模拟实验的供试样品取自对照区、弱干旱胁迫区、强干旱胁迫区中栽培的臭柏苗<sup>[14]</sup>。

气体交换的测定,一般 1 个月测定 1 次日变化曲线。日变化测定从 6:00 ~ 18:00 结束,1 h 测定 1 次。净光合速率、蒸腾速率乘以相应的时间段求和,得到日光合量及日蒸腾量,根据日光合量与日蒸腾量求出日水分利用率。气体交换的测定采用便携式光合作用系统(LF6400, LFCOR, 美国),每次测定在每个处理区选 3 株个体,每株个体重复 3 次,结果取平均值。

气孔蒸腾和角质层蒸腾,用切枝蒸腾法测定<sup>[15]</sup>。实验材料的来源与水分特征参数测定时一致。

### 3 结果与分析

#### 3.1 生长适应对策

在干旱胁迫条件下,细胞分裂减慢,生长抑制,苗高与地径均受到限制,而且随着干旱胁迫时间的持续,抑制加大,直至枯死<sup>[12]</sup>。为了研究营养物质在高生长和径生长的分配关系,求出每年的苗高与地径的生长比值( $H/D$ ) (图 1),无论哪个处理区  $H/D$  值均有逐渐增加的趋势,即相对于地径,苗高增长更快。各个处理区比较时,与对照区、弱干旱胁迫区比较,强干旱胁迫区更低,也就是说,在强干旱胁迫条件下,臭柏的苗高、地径生长均受到抑制,但与地径生长相比,苗高生长受到更强的抑制。即苗高生长优先被抑制。

在自然条件下,也证实干旱胁迫对臭柏生长的抑制作用。在毛乌素沙地的臭柏分布区内,臭柏灌丛的扩大与地下水位关系密切。随着地下水距地表距离的增大,灌丛半径生长量减小<sup>[8]</sup>。毛乌素沙地毛细管水上升高度为 60 cm,臭柏的根系分布集中于 120 cm 以内,毛乌素沙地的地下水丰富,丘间低地一般埋深为 1 ~ 3 m,个别地段为 0.5 m<sup>[8]</sup>。试验地内丘间低地地下水位在地表下 0 ~ 90 cm 范围内随季节变化而变动<sup>[8]</sup>。因此一般认为,除了高大沙丘上部外,在沙丘中下部及丘间低地分布的臭柏灌丛均可利用地下水,来减缓干旱胁迫,影响灌丛的生长。臭柏新枝每年匍匐向外生长过程中,遇到沙埋,产生不定根,直接利用地下水,吸收水分养分,加速克隆生长。这可以缓冲局域的资源紧缺和环境胁迫,对臭柏灌丛的维持与拓展具有非常重要的生态学意义。另一方面根据臭柏的克隆生长特性,在自然界臭柏灌丛

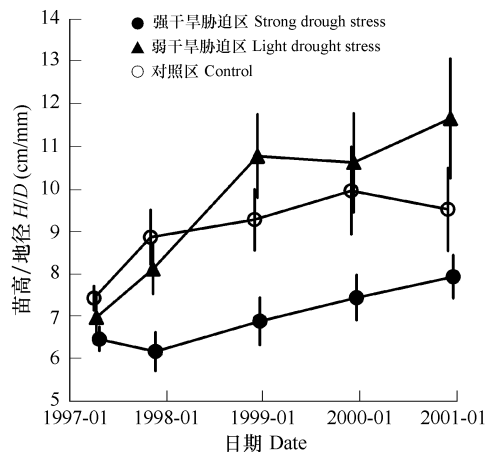


图 1 苗高与地径比的年变化

Fig. 1 Annual changes of  $H/D$

●:强干旱胁迫区 Strong drought stress, ▲:弱干旱胁迫区 Light drought stress; ○:对照区 Control

是随着葡萄枝的向外生长,灌丛逐渐向外扩大,整个灌丛在资源的分配上是不同的。臭柏的枝下枯枝长和小枝密度在灌丛的中心与灌丛边缘存在显著的差异(见表 1)。枝下枯枝长,灌丛的中心高于灌丛的边缘,且随着时间的延伸,差异增大。小枝密度,灌丛边缘大于中心;随着时间变化,小枝密度在灌丛边缘逐渐在增加,而在灌丛的中心则逐渐减小。在逆境条件下,臭柏为了保持个体的生存,通过降低密度、自然稀疏及增加枝下枯枝长的方式,以牺牲局部,保全全株的生存策略,维持种群的生存。

#### 3.2 气体交换的适应对策

臭柏的日光合量、日蒸腾量、日水分利用率的季节变化见图 2。日光合量的变化,在 11 月 ~ 翌年 2 月份较低,从 2 月开始上升,对照区新枝生长旺盛,日光合量在 5 月份达到最高,然后开始下降直到冬季。而干旱胁迫区早春新枝生长较慢,直到 7 月份,日光合量才达到高峰。日平均光合量,在强干旱胁迫区、弱干旱胁迫区分别比对照区减少 46 %、24 %。日光合量不仅随着干旱胁迫的加剧而减少,而且干旱胁迫使早春生长开始缓慢,旺盛生长期缩短。

日蒸腾量,2 月份开始上升,对照区 6 月份达到高峰,干旱胁迫区 7 月份达到高峰。8 月份的高温季节,代

谢减慢,日蒸腾量开始下降,9月以后随着气温的逐渐下降,日蒸腾量持续下降。日平均蒸腾量,在强干旱胁迫区、弱干旱胁迫区分别比对照区减少52%、40%。

根据日光合量与日蒸腾量之比,求出日水分利用率。在生长季(4~11月份),水分利用率在处理区间差异较小,从11月份开始,水分利用率上升,处理差异明显。日平均水分利用率,在强干旱胁迫区、弱干旱胁迫区分别比对照区增加55%、31%。干旱胁迫条件下,气孔关闭,日蒸腾量与光合量都受到抑制,但是在非生长季节日蒸腾量的抑制相对于日光合量更明显,所以水分利用率上升,处理区间的差异增大。这在冬季严寒、干旱的沙漠环境中对臭柏的生存是有利的。

表1 灌丛中心与边缘枝下枯枝长、小枝密度的变化(平均值 $\pm$ 标准误差)

Table 1 Changes of dead shoot length and shoot density in centre and edge of patches ( $\bar{x} \pm s$ )

| 年份<br>Year | 枝下枯枝长度 Deed shoot length(cm) |                | 小枝密度 Shoot density(No. m <sup>-2</sup> ) |                   |
|------------|------------------------------|----------------|------------------------------------------|-------------------|
|            | 中心 Centre                    | 边缘 Edge        | 中心 Centre                                | 边缘 Edge           |
| 1996       | 24.7 $\pm$ 5.0a              | 0b             | 48 $\pm$ 8.0a                            | 117.3 $\pm$ 8.3b  |
| 1997       | 44.9 $\pm$ 5.0a              | 6.8 $\pm$ 1.0b | 13.7 $\pm$ 3.0a                          | 136.8 $\pm$ 17.2b |
| 1998       | —                            | —              | 10.8 $\pm$ 2.0a                          | 150.7 $\pm$ 16.1b |

根据LSD法检验( $p < 0.05$ ),相同的字母表示处理间差异不显著,表2~4与表1相同 Figures with the same letters are not significantly different among treatments at the  $p < 0.05$  by LSD; The table 2~4 and table 1 are same

### 3.3 水分特性的适应对策

毛乌素沙地沙丘上部和沙丘下部的臭柏小枝的 $\psi_s$ (膨压为0时渗透势)、 $\psi_w$ (饱和含水时的最大水势)、 $\epsilon$ (最大体积弹性模量)、 $V_p/V_o$ (膨压为0时细胞内液量与饱和含水时的细胞内液量的比)如表2所示。在不同的立地条件下,小枝的水分特性不同。在较干旱的沙丘上部,与较湿润的沙丘下部相比较, $\psi_s$ 、 $\psi_w$ 值分别减小0.53 MPa、0.25 MPa, $\epsilon$ 、 $V_p/V_o$ 值则增大0.37 MPa, $V_p/V_o$ 则差异不显著。这表明,在沙丘上部生长的臭柏长期适应干旱胁迫,渗透调节能力增强,细胞壁的弹性降低。臭柏的这种耐旱机制在干旱胁迫模拟实验条件下得到进一步的验证。即在干旱胁迫模拟实验条件下, $\psi_s$ 和 $\psi_w$ 减小, $\epsilon$ 增大, $V_p/V_o$ 差异不显著(表2)。这就是说,臭柏的这种耐旱特性是可以改变的,通过抗旱锻炼可提高其耐旱性,增强适应干旱生态环境的能力。

### 3.4 离体小枝的蒸腾速率

用切枝蒸腾法测定了干旱胁迫条件下离体小枝的蒸腾速率(表3)。干旱胁迫条件下,蒸腾速率受到抑制。尤其是气孔蒸腾速率差异更加显著。毛乌素沙地不同的立地条件下生长的臭柏的切枝蒸腾速率是不同的。在远离地下水位的沙丘上部,和接近地下水位的沙

丘下部相比,蒸腾速率低,气孔开始关闭时的相对含水率(RWCSCP)和气孔完全关闭时的相对含水率(RWCCP)较高。这表明,在沙丘上部生长的臭柏,长期适应较强的干旱胁迫环境,气孔的开闭反应更加敏感,以减少水分消耗。这一特征在室内模拟干旱胁迫条件下得到进一步的验证,即在干旱胁迫区,气孔蒸腾速率及角质层蒸腾速率都有减小的趋势,而气孔关闭开始时的相对含水率和气孔完全关闭时的相对含水率则有增

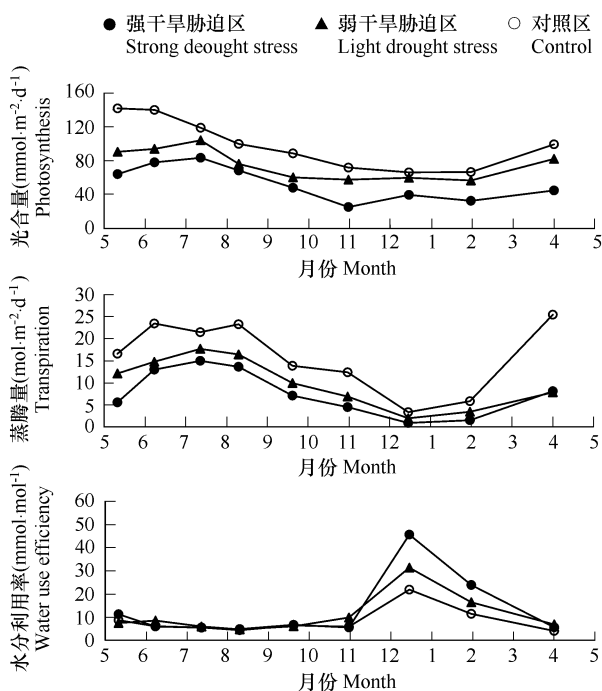


图2 光合量、蒸腾量、水分利用率的季节变化

Fig. 2 Seasonal changes in the photosynthesis, transpiration, water use efficiency

●:强干旱胁迫区 strong drought stress, ▲:弱干旱胁迫区 light drought stress, ○:对照区 control

大的趋势。因此,在干旱胁迫条件下,臭柏以其敏感的气孔反应,减少水分的散失,作为适应干旱的生存战略之一,使其在干旱条件下生存成为可能。

表2 不同水分条件下水分特性的比较(平均值 ±标准误差)

| Table 2 The comparison of water relations characteristics under different water conditions( $\bar{x} \pm s$ ) |                         |               |                                   |               |                |               |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|---------------|-----------------------------------|---------------|----------------|---------------|
| 项目<br>Item                                                                                                    | 毛乌素沙地 Mowosu Sandy Land |               | 干旱胁迫处理区 Drought stress treatments |               |                |               |
|                                                                                                               | 沙丘下部 LD                 | 沙丘上部 UD       | 对照区 C                             | 弱干旱胁迫区 LDS    | 强干旱胁迫区 SDS     |               |
| $\Psi_s$                                                                                                      | MPa                     | - 2.04 ±0.19  | - 2.57 ±0.10b                     | - 1.92 ±0.21a | - 2.04 ±0.07ab | - 2.39 ±0.01b |
| $\Psi_w$                                                                                                      | MPa                     | - 0.77 ±0.07a | - 1.02 ±0.08b                     | - 0.92 ±0.04a | - 1.07 ±0.06ab | - 1.27 ±0.06b |
| $\varepsilon$                                                                                                 | MPa                     | 0.60 ±0.08a   | 0.97 ±0.16b                       | 0.72 ±0.03a   | 1.37 ±0.21ab   | 1.81 ±0.27b   |
| $v_p/v_o$                                                                                                     | %                       | 38 ±0a        | 40 ±2a                            | 48 ±3a        | 53 ±1a         | 53 ±3a        |

表3 不同水分条件下蒸腾特性的比较

| Table 3 The comparison of transpiration characteristics under different water conditions |                         |         |                                   |            |            |
|------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------|---------|-----------------------------------|------------|------------|
| 项目<br>Item                                                                               | 毛乌素沙地 Mowosu Sandy Land |         | 干旱胁迫处理区 Drought stress treatments |            |            |
|                                                                                          | 沙丘下部 LD                 | 沙丘上部 UD | 对照区 C                             | 弱干旱胁迫区 LDS | 强干旱胁迫区 SDS |
| RWCSP( %)                                                                                | 72a                     | 82b     | 76a                               | 83b        | 93c        |
| RWCCP( %)                                                                                | 68a                     | 78b     | 72a                               | 77ab       | 85c        |
| CT(mmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )                                            | 0.25a                   | 0.04b   | 0.11a                             | 0.11a      | 0.08b      |
| ST(mmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )                                            | 0.74a                   | 0.05b   | 2.83a                             | 1.21b      | 1.57b      |

3.5 气孔密度与角质层厚度

在干旱胁迫模拟实验区内取样,测定臭柏气孔密度与角质层厚度(表4)。经统计检验,各处理区间差异显著。在干旱胁迫条件下,气孔密度增大,增加气孔调节能力;角质层增厚,减少水分的散失。

4 结论与讨论

毛乌素沙地保存了大面积的臭柏天然林。面对半干旱的沙地生境,臭柏形成了独特的生态适应方式。在生长方面,通过降低密度、自然稀疏及增加枝下枯枝长的方式,以牺牲局部,保全全株的生存策略,有效地利用资源,维持种群的生存。资源分配是一个消耗资源的过程,分配对策体现了植物对不同环境压力作出的响应<sup>[6]</sup>,水分变化可显著影响臭柏生物量分配,表现在实生苗根重比根冠比随着土壤水分可利用性提高而显著提高<sup>[16]</sup>,也就是说,有限的水分供应在地上、地下生物量之间,优先投资于地下生长;当水分不足时,在地上生长的苗高和地径投资方面,苗高生长优先受到抑制(图1),在枝条生长方面,优先供应顶端的新枝生长而使基部枝叶枯死(表1);在更大尺度的灌丛的中心和边缘,优先投资于灌丛的边缘(表1),导致灌丛边缘比中心有高的小枝密度和低的枝下枯枝长(表1)。也就是说,臭柏生长对策的物质分配,不仅反映在地上与地下分配方面,在地上的苗高与地径、小枝的不同部位、灌丛的不同部位都表现出来。这种投资格局,有利于缓解水分胁迫,更加节约经济地利用水分资源,长时间维持灌丛的生存。

在气体交换方面,干旱胁迫条件下,气孔关闭,气体交换速率减缓,光合速率和蒸腾速率都下降,但是,与光合速率相比,由于蒸腾速率受到更强烈的抑制,水分利用率提高。在毛乌素沙地的天然臭柏群落的研究中曾有报道,水分梯度显著影响臭柏气体交换与资源利用效率<sup>[17]</sup>;模拟山羊啃食所作的除叶干扰<sup>[18]</sup>和匍匐茎断裂干扰<sup>[19]</sup>实验表明,随干扰强度的增加,气孔导度减少,资源利用率提高。干旱胁迫室内模拟实验,验证了在天然臭柏群落中的研究结果,并且认为干旱胁迫不仅在量上影响气体交换,而且影响峰值日变化和季节出现

表4 干旱胁迫条件下气孔密度与角质层厚度的变化(平均值 ±标准误差)

Table 4 Changes of stoma density and cuticular layer thickness under drought stress( $\bar{x} \pm s$ )

| 项目<br>Item                                | 对照区 CK        | 弱干旱胁迫区 LDS    | 强干旱胁迫区 SDS    |
|-------------------------------------------|---------------|---------------|---------------|
| 气孔密度 Stoma density (no./mm <sup>2</sup> ) | 143 ±8a       | 157 ±7b       | 178 ±4c       |
| 角质层厚度 Cuticular layer thickness(mm)       | 0.01 ±0.0009a | 0.02 ±0.0009b | 0.03 ±0.0006c |

的时间(图 2)<sup>[13]</sup>,进而影响气体交换的日变化和季节变动格局,显著影响生理指标的总平均值。

在吸水保水方面,通过渗透调节能力的增强,细胞壁弹性的降低,增强忍耐脱水能力和吸水能力;通过增加气孔密度,提高气孔调节的敏感性,增加角质层厚度,减少水分的散失;增强耐旱性。董学军等曾比较了毛乌素沙地臭柏群落沙丘顶部和低地的水分特征参数、群落外貌、地下水位<sup>[17]</sup>。指出沙丘顶部的臭柏处于严重的水分饥饿当中,导致臭柏群落的退化乃至成片死亡。张国盛等对毛乌素沙地臭柏、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、沙柳(*Salix psamophila*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)的蒸腾速率研究表明,臭柏是对土壤含水量变化反应最敏感的植物<sup>[20]</sup>;何维明通过比较臭柏雌株和雄株的叶结构和功能,讨论了臭柏的繁殖分配对策,表明雌株对干旱胁迫更敏感<sup>[4]</sup>。这些研究成果说明了臭柏对水分的敏感性与耐旱性呈正相关。干旱胁迫条件下,臭柏通过气孔密度增加(表 4)、相对含水率高时就关闭气孔(表 3)等对策,增加对干旱胁迫的敏感性,是一种主动的耐旱适应对策。而增加角质层厚度(表 4),是一种被动的耐旱适应对策。反应适应对策的生理生态指标又随着干旱胁迫程度的变化而变化。

根据臭柏耐旱的生理生态适应机制,在臭柏的开发利用实践中,提出几点建议供讨论:第一,臭柏的耐旱性是可变的,在育苗、引种过程中,通过逐渐的抗旱锻炼,可提高其耐旱适应性,以提高育苗质量及引种成功率;第二,臭柏在逆境条件下以牺牲局部来保证供给种群生存必需的资源。在天然条件下,不同的生境下有不同的反应。在臭柏资源开发利用中,要优先选择沙丘下部、灌丛边缘生长旺盛的枝条,加以利用开发;而对于沙丘上部及灌丛中心的枝条,加强监测,采用适当的保护对策,防止灌丛衰退。在臭柏造林实践中,在沙丘上部,要控制造林规模和密度,以减轻干旱胁迫;在沙丘下部及丘间低地逐渐扩大其造林面积。

## References:

- [1] Larcher W. Physiological plant ecology. Tokyo: Springer-Verlag, 1999. 234 ~ 258.
- [2] Wen G S, Wang L H, Yoshikawa K. Physiological and ecological characteristics of *Sabina vulgaris* in semi-arid region of China. Journal of the Japanese Society of Revegetation Technology, 2002, 27(3): 526 ~ 532.
- [3] Zhang G S, Dong Z, Wang L H. Review on biological and ecological characteristics in *Sabina vulgaris*. Journal of Inner Mongolia Forestry College (Natural Science), 1997, 19(1): 69 ~ 75.
- [4] He W M, Zhang X S. Comparison of leaf structure and function between female and male plants in *Sabina vulgaris*. Acta Botanica Yunnanica, 2002, 24(1): 64 ~ 67.
- [5] He W M, Zhang X S. Ecological significance of change of leaf form in *Sabina vulgaris*. Acta Botanica Yunnanica, 2001, 23(4): 433 ~ 438.
- [6] He W M, Zhang X S. Responses of *Sabina vulgaris* to nutrient resources in the contrasting habitats in the Maowusu Sand Land. Scientia Sive Sinicae, 2002, 38(5): 1 ~ 6.
- [7] Wen G S. Dynamics of *Sabina vulgaris* community landscape in Maowusu Sand Land. Journal of Zhejiang Forestry College, 2005, 22(2): 129 ~ 132.
- [8] Wen G S, Wang L H, Yoshikawa K. Changes of groundwater level in *Sabina vulgaris* community in Maowusu Sand Land. Journal of Natural Resources, 2005, 20(2): 266 ~ 271.
- [9] Wang L H, Liu M Z, Zhang G S. Study on sprouting of adventitious roots of *Sabina vulgaris* in Maowusu Sand Land. Scientia Sive Sinicae, 2002, 38(5): 156 ~ 159.
- [10] Wen G S, Zushi M, Sakamoto K. Study on growth of *Sabina vulgaris* under long term water stress. Journal of the Japanese Society of Revegetation Technology, 2000, 25(3): 242 ~ 248.
- [11] Jiang G M, He W M. Species and habitat variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu Sand Land. Acta Botanica Sinica, 1999, 41(10): 1114 ~ 1124.
- [12] Wen G S, Yoshikawa K, Zhang G S, et al. Growth of *Sabina vulgaris* Ant. under drought stress. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science), 2004, 25(1): 5 ~ 10.
- [13] Wen G S, Wang L H, Zhang G S. Gas exchanges and chlorophyll fluorescence characteristics of *Sabina vulgaris* under drought stress. Journal of Zhejiang Forestry College, 2004, 21(4): 361 ~ 365.
- [14] Wen G S, Zhang G S, Yoshikawa K. Effect of drought stress on water characteristics of *Sabina vulgaris*. Scientia Sive Sinicae, 2004, 40(5): 84 ~ 87.
- [15] Wen G S, Wang L H, Zhang M R, et al. Stomatal transpiration and cuticular transpiration of *Sabina vulgaris* under drought stress. Journal of Zhejiang Forestry College, 2003, 20(3): 268 ~ 272.

- [16] He W M. Effects of water factor on hydraulic and growth characteristics of *Sabina vulgaris* seedlings. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(1): 11 ~ 16.
- [17] Dong X J, Chen Z X, Bao A. A preliminary study on the water regimes of *Sabina vulgaris* in Maowusu Sand Land, *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23(4): 311 ~ 319.
- [18] He W M. Physiological and growth responses of *Sabina vulgaris* to disturbance of leaf removal. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001 12(2): 175 ~ 178.
- [19] Zhang G S, Wang L H, Li Y L, *et al.* Effects of severing stolon on chlorophyll fluorescence characteristics of *Sabina vulgaris* in Maowusu Sand Land. *Scientia Sive Sinicae*, 2004, 40(3): 60 ~ 65.
- [20] Zhang G S, Wang L H, Dong Z, *et al.* The character of seasonal change in transpiration of four plants in Maowusu Sand Land. *Journal of Inner Mongolia Forestry College (Natural Science)*, 1998, 20(1): 7 ~ 12.

#### 参考文献:

- [3] 张国盛, 董智, 王林和. 臭柏生物生态学特性及生长繁殖的研究综述. *内蒙古林学院学报*, 1997, 19(1): 69 ~ 75.
- [4] 何维明, 张新时. 沙地柏雌株与雄株的叶结构和功能比较. *云南植物研究*, 2002, 24(1): 64 ~ 67.
- [5] 何维明, 张新时. 沙地柏叶型变化的生态意义. *云南植物研究*, 2001, 23(4): 433 ~ 438.
- [6] 何维明, 张新时. 沙地柏对毛乌素沙地 3 种生境中养分资源的反应. *林业科学*, 2002, 38(5): 1 ~ 6.
- [7] 温国胜. 毛乌素沙地臭柏群落景观动态. *浙江林学院学报*, 2005, 22(2): 129 ~ 132.
- [8] 温国胜, 王林和, 吉川贤. 毛乌素沙地臭柏群落地下水位的变化. *自然资源学报*, 2005, 20(2): 266 ~ 271.
- [9] 王林和, 刘美珍, 张国盛. 毛乌素沙地臭柏不定根发生特性的研究. *林业科学*, 2002, 38(5): 156 ~ 159.
- [11] 蒋高明, 何维明. 毛乌素沙地若干植物光合作用、蒸腾作用和水利用效率种间及生境间差异. *植物学报*, 1999, 41(10): 1114 ~ 1124.
- [12] 温国胜, 吉川贤, 张国盛, 等. 干旱胁迫条件下臭柏的生长. *内蒙古农业大学学报(自然科学版)*, 2004, 25(1): 5 ~ 10.
- [13] 温国胜, 王林和, 张国盛. 干旱胁迫条件下臭柏的气体交换与荧光特征. *浙江林学院学报*, 2004, 21(4): 361 ~ 365.
- [14] 温国胜, 张国盛, 吉川贤. 干旱胁迫对臭柏水分特性的影响. *林业科学*, 2004, 40(5): 84 ~ 87.
- [15] 温国胜, 王林和, 张明如, 等. 干旱胁迫条件下臭柏的气孔蒸腾与角质层蒸腾. *浙江林学院学报*, 2003, 20(3): 268 ~ 272.
- [16] 何维明. 水分因素对沙地柏实生苗水分和生长特征的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(1): 11 ~ 16.
- [17] 董学军, 陈仲新, 阿拉腾宝, 等. 毛乌素沙地沙地柏 (*Sabina vulgaris*) 的水分生态初步研究. *植物生态学报*, 1999, 23(4): 311 ~ 319.
- [18] 何维明. 沙地柏对除叶干扰的生理和生长响应. *应用生态学报*, 2001, 12(2): 175 ~ 178.
- [19] 张国盛, 王林和, 李玉灵, 等. 切断匍匐茎对臭柏叶绿素荧光特性的影响. *林业科学*, 2004, 40(3): 60 ~ 65.
- [20] 张国盛, 王林和, 董智, 等. 毛乌素沙地几种植物蒸腾速率的季节变化特征. *内蒙古林学院学报(自然科学版)*, 1998, 20(1): 7 ~ 12.