

水分胁迫对沙棘 (*Hippophae rhamnoides*) 和中间锦鸡儿 (*Caragana intermedia*) 蒸腾作用影响的比较

郭卫华^{1,2} 李 波² 张新时^{2,3,*} 王仁卿¹

(1. 山东大学生命科学院, 济南 250100; 2. 北京师范大学资源学院, 环境演变与自然灾害教育部重点实验室, 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: 多年生灌木沙棘和中间锦鸡儿是黄土高原生态重建的重要物种, 设计人工模拟水分胁迫实验, 测量沙棘和中间锦鸡儿蒸腾作用的各种指标, 研究其蒸腾特性对水分胁迫的适应方式。结果表明, 同等水分处理条件下, 中间锦鸡儿单叶水平上的蒸腾速率高于沙棘。沙棘和中间锦鸡儿的蒸腾速率日进程在晴天、阴雨天和生长发育的不同阶段明显不同。夜间蒸腾占全天蒸腾的比例相当大, 夜间蒸腾在不同物种之间、不同供水量之间存在明显差异, 而且越干旱的环境比例越大。两种植物气孔阻力的季节变化格局在不同水分处理间大体相似。沙棘的昼夜蒸腾节律在各种水分处理条件下都表现出明显的气孔振荡现象, 而中间锦鸡儿没有。叶片温度、光合有效辐射和气孔阻力是各种水分条件下沙棘和中间锦鸡儿蒸腾作用的共同的限制因子, 相对于沙棘, 中间锦鸡儿还更多地受到空气相对湿度的影响。

关键词: 模拟水分胁迫; 沙棘; 中间锦鸡儿; 蒸腾速率; 气孔阻力; 气孔振荡

文章编号: 1000-0933 (2007) 10-4132-09 中图分类号: Q142.2, Q945.1, Q948 文献标识码: A

The impact of water stress on transpiration indices in *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia*

GUO Wei-Hua^{1,2}, LI Bo², ZHANG Xin-Shi^{2,3,*}, WANG Ren-Qing¹

1 College of Life Science, Shandong University, Jinan 250100, China

2 Key Laboratory of Environmental Change and Natural Disaster of Ministry of Education, College of Resources Science, 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 2007 27 (10) 4132 ~ 4140.

Abstract: Two perennial temperate shrubs, *Hippophae rhamnoides* Linn. and *Caragana intermedia* Kuang et H. C. Fu, are used extensively for ecological reconstruction in the Loess Plateau, China. In this study, a water gradient experiment was conducted to assess the ability of *H. rhamnoides* and *C. intermedia* to acclimate to water stress by measuring changes in various transpirational indices. Research results showed that transpiration rate per leaf area of *C. intermedia* was higher than that of *H. rhamnoides* under the same condition. Diurnal patterns in transpiration rate for both species differed between sunny, cloudy and rainy days, between day and night-time, and decreased in relation to drought stress. The proportion of transpiration quantity in the night-time to that in the whole day was considerable. It varied clearly with species and with

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目 (G2000018607); 山东省优秀中青年科学家科研奖励基金资助项目 (2005BS08010)

收稿日期: 2006-08-11; 修订日期: 2007-03-28

作者简介: 郭卫华 (1968 ~), 女, 山东汶上人, 博士, 副教授, 主要从事生理生态学和生物多样性研究。E-mail: guo_wh@yahoo.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xinshiz@yahoo.com

Foundation item: The project was financially supported by State Key Basic Research and Development Plan of China (No. G2000018607) and the Research Award Program for Outstanding Young Scientists in Shandong Province (No. 2005BS08010)

Received date 2006-08-11; **Accepted date** 2007-03-28

Biography: GUO Wei-Hua, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant physio-ecology and biodiversity. E-mail: guo_wh@yahoo.com

water supply conditions, and furthermore, it increased with the drought degree. Seasonal patterns of stomatal resistance were similar for both species under varying degrees of drought stress. In *H. rhamnoides*, stomatal conductance showed a strong diurnal-nocturnal pattern and displayed oscillations. Leaf temperature, photosynthetically active radiation and stomatal resistance often limited transpiration in both species. The transpiration rate of *C. intermedia* was more sensitive to relative humidity than *H. rhamnoides*.

Key Words: simulated water stress; *Hippophae rhamnoides*; *Caragana intermedia*; transpiration rate; stomatal resistance; stomatal oscillations

在干旱半干旱地区,降水稀少,水分蒸发强烈,植物长期生活在水分胁迫之中。水分胁迫是制约植物生长发育与植被分布的主要逆境因子^[1,2],植物的水分特性决定了植物的蒸腾耗水及对干旱环境的适应性。气孔在植物胁迫响应中发挥着重要作用,植物在受到干旱胁迫时,可以通过气孔调节使植物以有限的水分蒸腾,换取尽可能大的 CO₂同化量,从而使一天中对水分的利用达到最优化^[3],这是植物适应干旱的重要机制,但不同植物对水分变化的适应性可能有较大不同。

沙棘 (*Hippophae rhamnoides* Linn.) 和中间锦鸡儿 (*Caragana intermedia* Kuang et H. C. Fu) 因其具有防风固沙、水土保持和改良土壤的作用及可观的经济效益,成为黄土高原生态重建的重要物种^[4,5]。但在 1999 ~ 2001 年的 3a 大旱中,在黄土高原大面积种植的沙棘连片死亡,而中间锦鸡儿却较好地生存下来。沙棘和中间锦鸡儿的水分生理生态、抗旱机理和生态应对策略等方面的研究引起人们的广泛关注,但尚存许多争议。本研究特设计正常降雨、偏旱、干旱和极端干旱 4 种水分处理水平,在位于黄土高原的内蒙古皇甫川野外定点实验站进行人工模拟水分胁迫实验,系统研究不同程度的水分胁迫对沙棘和中间锦鸡儿蒸腾作用的日变化、昼夜变化、季节变化规律的影响及其限制因子,以期比较两种植物在蒸腾作用方面适应干旱的方式,并为生态建设提供依据。

1 材料与方法

1.1 实验地点及实验设计

研究地点位于黄土高原的北部、皇甫川流域“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)。该流域年均温度 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^①。

根据皇甫川流域近 40a 的降水资料、径流实验结果^[6,7]、气候学的常规标准以及国家气候中心的规则,特设计 4 种不同水平的模拟水分处理: 极端干旱 W1 (115mm 降水)、干旱 W2 (167mm 降水)、偏旱 W3 (227.5mm 降水) 和正常降水水平 W4 (315mm 降水)。各种水分处理分别设置一组重复, 每次的浇水量根据多年平均降水总量在各月的分配比例来确定。在野外定点实验站建设人工控制供水的水泥池设施, 进行两个生长季的人工模拟水分胁迫实验。具体设计原理及模拟实验处理参照文献^[4,5]。

1.2 实验材料

两种实验材料均为多年生落叶灌木。沙棘 *Hippophae rhamnoides* Linn. 又名醋柳、酸刺、黑刺, 胡颓子科沙棘属, 广泛分布于欧亚大陆温带地区^[8]。中间锦鸡儿 *Caragana intermedia* Kuang et H. C. Fu 又名柠条, 蝶形花科锦鸡儿属, 常组成沙地灌丛或灌丛化草原群落^[9]。2002 年 5 月初, 从实验站附近的沙圪堵苗圃各选取 160 株生长良好、大小一致的 1 年龄幼苗, 将其各自随机分成 8 组, 分别等距离植入 16 个独立的水泥池内。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

① 数据来源于内蒙古准格尔旗沙圪堵国家基本气象站

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。水泥池中植物生长期间进行除草和防止病虫害等田间管理。

1.3 蒸腾作用及环境因子测定

2002年6月初开始,在每个生长池中分别选择3株健康幼苗,采用LI-COR 1600稳态气孔仪(LI-COR 1600 Portable Steady State Porometer, LI-COR Inc., USA)在6:00~18:00对其中上位成熟完好叶片进行蒸腾作用日进程测定。实验期间测定沙棘和中间锦鸡儿步长0.5h蒸腾作用昼夜进程各1次。主要参数为气孔气体流量(F_{flow} , $\mu\text{m}^3\text{s}^{-1}$)、叶室温度(T_c , $^{\circ}\text{C}$)、叶片温度(T_l , $^{\circ}\text{C}$)、空气湿度(RH , %)、光合有效辐射(PAR , $\mu\text{Es}^{-1}\text{m}^{-2}$)、气孔阻力(R_s , s cm^{-1})和蒸腾速率(Tr , $\mu\text{g cm}^{-2}\text{s}^{-1}$)等。

蒸腾叶面积用CI-203型便携式激光叶面积仪(Laser Area Meter CI-203, CID Inc., USA)同步测定。蒸腾测定期间,用地温表同步记录土壤5、10、15、20cm处的温度,然后计算平均土壤温度。

实验期间,每个生长池中各埋设FDR(Frequency Domain Reflectometry, Delta-T Inc., UK)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5测定每个水泥池的10、20、30、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^[10]。

1.4 数据分析

采用统计分析软件SPSS进行方差分析、相关分析和逐步回归分析,用Duncan法进行多重比较,并用字母法标记。

2 结果与分析

2.1 土壤含水量在供水量及物种之间的差异

供水水平对土壤含水量有显著影响(图1)。土壤含水量总的趋势是随供水水平的升高而显著增加,但因叶面积和蒸腾速率的差异,最高的水分处理W4的土壤含水量并非最高。由于总体蒸腾量的不同,同一供水水平的土壤含水量在沙棘和中间锦鸡儿之间差异显著(图1)。

2.2 蒸腾作用在物种之间的差异

单叶水平的蒸腾速率,沙棘显著小于中间锦鸡儿;气孔阻力,沙棘显著大于中间锦鸡儿,二者的差异均达到 $p < 0.001$ 的水平。气体流量仅在 $p < 0.05$ 的水平上差异显著,而两种植物的叶片温度没有显著差异(表1)。Duncan多重比较检验显示各种参数在两两之间的差异(表1)。

2.3 蒸腾作用的日变化及季节变化

整个生长季不同水分处理下植物蒸腾速率的日变化过程显示,在同样的环境条件下,蒸腾速率随供水量降低而降低,蒸腾作用日进程格局在不同的物种、不同的水分处理、不同的生长阶段、不同的天气状况之间也有一定差异(图2、图3)。

整个生长季多次测定的蒸腾速率平均值的日变化

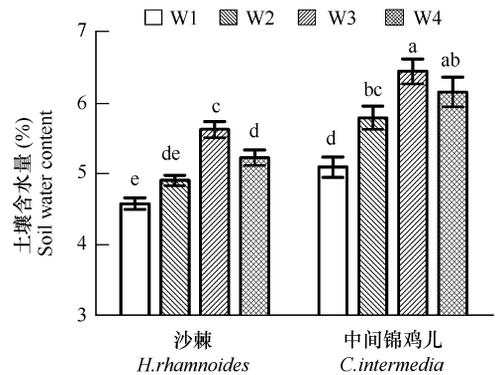


图1 沙棘和中间锦鸡儿土壤含水量沿水分梯度的变化

Fig. 1 Changes in soil water content of *H. rhamnoides* and *C. intermedia* with gradient in water supply

误差棒代表平均值的标准误(SE, $n = 40$);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:W1 15mm降水, W2 167mm降水, W3 227.5mm降水, W4 315mm降水

Boxes represent means and error bars represent \pm SE of the means ($n = 40$); Values with different letters are significantly different at the 0.05 level (Duncan multiple range test); W1~W4 represent four water treatments: W1 15mm precipitation, W2 167mm precipitation, W3 227.5mm precipitation, W4 315mm precipitation;下同 the same below

曲线(图2)显示,沙棘 W1 有明显的午休现象,W2 在9:00左右达到峰值后即缓慢降低,W3 和 W4 具有宽大的单峰现象(图2)。中间锦鸡儿 W1、W2、W3 均属于午前高峰型,W4 具有明显的蒸腾高原现象。在单位叶面积水平上中间锦鸡儿的蒸腾速率均高于同等水分处理条件下的沙棘的蒸腾速率(图2)。

表1 植物种类对蒸腾作用的影响

Table 1 Effects of plant species on transpiration

| 特征 Characteristics | 物种 Species | | | |
|------------------------------------|---------------------------|----------------------------|---------|---------------------|
| | 沙棘 <i>H. rhamnoides</i> | 中间锦鸡儿 <i>C. intermedia</i> | F | Sig. |
| 蒸腾速率 Transpiration rate (Tr) | 6.19 ± 0.10 ^b | 8.46 ± 0.19 ^a | 110.849 | 0.000*** |
| 气孔阻力 Stomatal resistance (R_s) | 1.80 ± 0.05 ^b | 2.09 ± 0.08 ^b | 74.161 | 0.000*** |
| 气体流量 Flow (F_{low}) | 3.09 ± 0.08 ^a | 2.08 ± 0.10 ^a | 6.068 | 0.014* |
| 叶温 Leaf temperature (T_l) | 26.36 ± 0.24 ^a | 26.54 ± 0.15 ^a | 0.374 | 0.541 ^{ns} |

表中数据为平均值 ± 标准误(物种水平 $n=2184$,水分处理水平 $n=1092$);显著水平 Level of significance *** $p < 0.001$ * $p < 0.05$ ns $p > 0.05$,经 Duncan 多重比较检验,不同字母表示差异显著($\alpha=0.05$),a 依次显著大于 b, c, d. Values with different letters are significantly different, a larger than b, c, d in turn, at the 0.05 level (Duncan multiple range test)

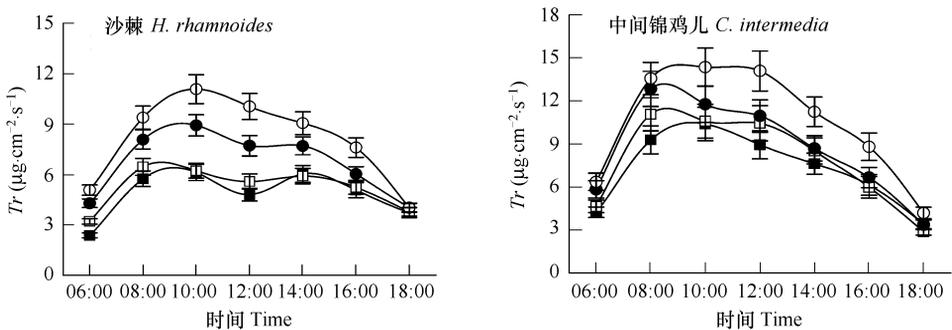
图2 不同水分处理条件下沙棘和中间锦鸡儿蒸腾速率(Tr)平均值的日变化

Fig. 2 Diurnal changes of average transpiration rate (Tr) under different water supply treatments of W1 (■), W2 (□), W3 (●) and W4 (○) for *H. rhamnoides* and *C. intermedia*

误差棒为平均值的标准误, $n=78$ The error bars represent standard errors (SE) of the means of 78 measurements

各个测定日沙棘和中间锦鸡儿的蒸腾速率的日进程,在晴天和阴雨天有显著的差异,不同的生长季节也有明显的不同,如图3所示。在有阵雨出现的阴雨天(6月18日和7月3日),两种植物的蒸腾速率均大幅度降低且具有相似的日动态变化格局。在生长初期,蒸腾速率的日进程曲线较陡,而在生长末期,蒸腾速率的日进程曲线波动较为平缓。不同水分处理植物的蒸腾速率日变化过程在生长旺季的晴朗无云天气差异明显,而在阴雨天和生长末期则比较近似。同种植物不同供水水平的蒸腾速率具有大体相似的季节动态变化格局。沙棘蒸腾速率及其日进程格局随供水量及其它环境因子变化的强度略大于中间锦鸡儿(图3)。

整个生长季内不同水分处理植物气孔阻力 R_s 平均值的日变化过程(图略)显示,在同样的环境条件下,气孔阻力随供水量降低而降低,气孔阻力日进程在不同的物种和不同的供水量之间也有一定差异。气孔阻力的季节变化格局在沙棘和中间锦鸡儿之间有明显的差异,但在同种植物的不同水分处理间大体相似。

2.3 蒸腾作用的昼夜变化

如表2所示,植物夜间的蒸腾占相当大的比例,物种之间有差异,不同供水量的植物之间也存在明显差异,而且越干旱的环境植物夜间蒸腾所占的比例越大。

如图4所示,不同水分处理的沙棘具有不同的蒸腾速率昼夜动态格局,但在夜间的蒸腾速率普遍较低,一般在黎明之前降到极低的水平,然后随着太阳有效辐射的增强而逐渐升高。中间锦鸡儿的蒸腾速率昼夜动态曲线具有相似的响应格局。各种水分处理的中间锦鸡儿都比同等水分处理的沙棘在夜间的蒸腾速率以及夜间蒸腾占全天的比例要小(图4)。

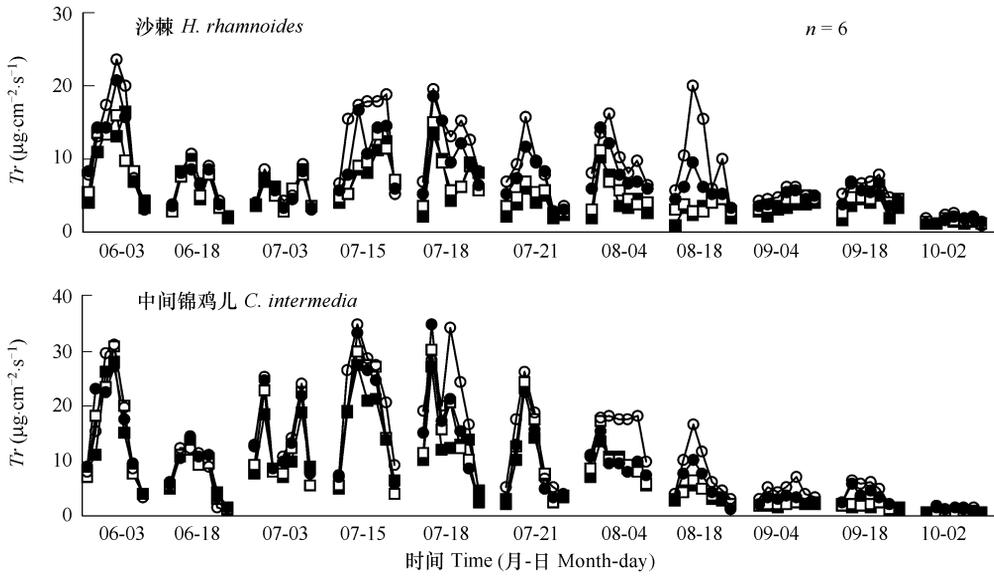


图3 不同水分处理条件下沙棘(H)和中间锦鸡儿(C)蒸腾速率(T_r)的日变化和季节变化

Fig. 3 Diurnal and seasonal changes of transpiration rate (T_r) under different water supply treatments of W1 (■), W2 (□), W3 (●) and W4 (○) for *H. rhamnoides* and *C. intermedia*

表2 不同程度水分胁迫下沙棘和中间锦鸡儿的昼夜蒸腾特征

Table 2 Transpiration characteristics under severity of water stress day and night

| 特征 Characteristics | 沙棘 <i>H. rhamnoides</i> | | | | 中间锦鸡儿 <i>C. intermedia</i> | | | |
|---|-------------------------|--------|--------|--------|----------------------------|--------|--------|--------|
| | W1 | W2 | W3 | W4 | W1 | W2 | W3 | W4 |
| 白天蒸腾量 Transpiration quantity in the daytime (mg cm^{-2}) | 210.67 | 194.04 | 407.74 | 468.22 | 167.33 | 212.18 | 298.37 | 437.98 |
| 白天蒸腾速率 Transpiration rate in the daytime ($\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) | 4.18 | 3.85 | 8.09 | 9.29 | 3.32 | 4.21 | 5.92 | 8.69 |
| 夜间蒸腾量 Transpiration quantity in the night-time (mg cm^{-2}) | 101.52 | 102.96 | 120.24 | 130.32 | 64.8 | 57.96 | 66.6 | 72.36 |
| 夜间蒸腾速率 Transpiration rate in the night-time ($\mu\text{g cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) | 2.82 | 2.86 | 3.34 | 3.62 | 1.80 | 1.61 | 1.85 | 2.01 |
| 夜间蒸腾占全天的比例 Percent of transpiration quantity in the night-time to that in the whole day (%) | 32.5 | 34.64 | 22.77 | 21.79 | 27.9 | 21.44 | 18.24 | 14.15 |

沙棘和中间锦鸡儿的气孔阻力 R_s 的昼夜动态格局 (图4)显示, R_s 一般在夜间和早晨较小,在 6:00 至 8:00 左右到达一天中的低谷,然后逐渐上升。与蒸腾速率的昼夜变化格局相对应,沙棘的各种水分处理,尤其是 W1 和 W2 表现出明显的气孔振荡现象,至 21:00 左右仍有较大起伏。中间锦鸡儿的各种水分处理的 R_s 对环境因子表现出大体一致的昼夜响应格局,没有明显的气孔振荡现象。

2.4 蒸腾速率的影响因子分析

各环境因子对植物蒸腾速率的影响程度不同,这种差异可以通过因子间的相关性表现出来。表3为各种水分处理的沙棘和中间锦鸡儿蒸腾速率与环境因子及其它生理变量的相关系数,表中所列相关系数为简单线性相关,而对于与蒸腾速率呈非线性相关的因子,则有可能低估其相关关系。

从表3可以看出,除中间锦鸡儿 W1 的蒸腾速率与光合有效辐射 PAR 相关不显著之外,蒸腾速率与上述各种影响因子显著相关,其中 RH 、 R_s 与蒸腾速率负相关,其它环境生理因素与蒸腾速率均呈正相关。

从表3还可以看出,蒸腾速率与生理生态因子之间的关系显然受到不同物种和不同供水量的影响。虽然

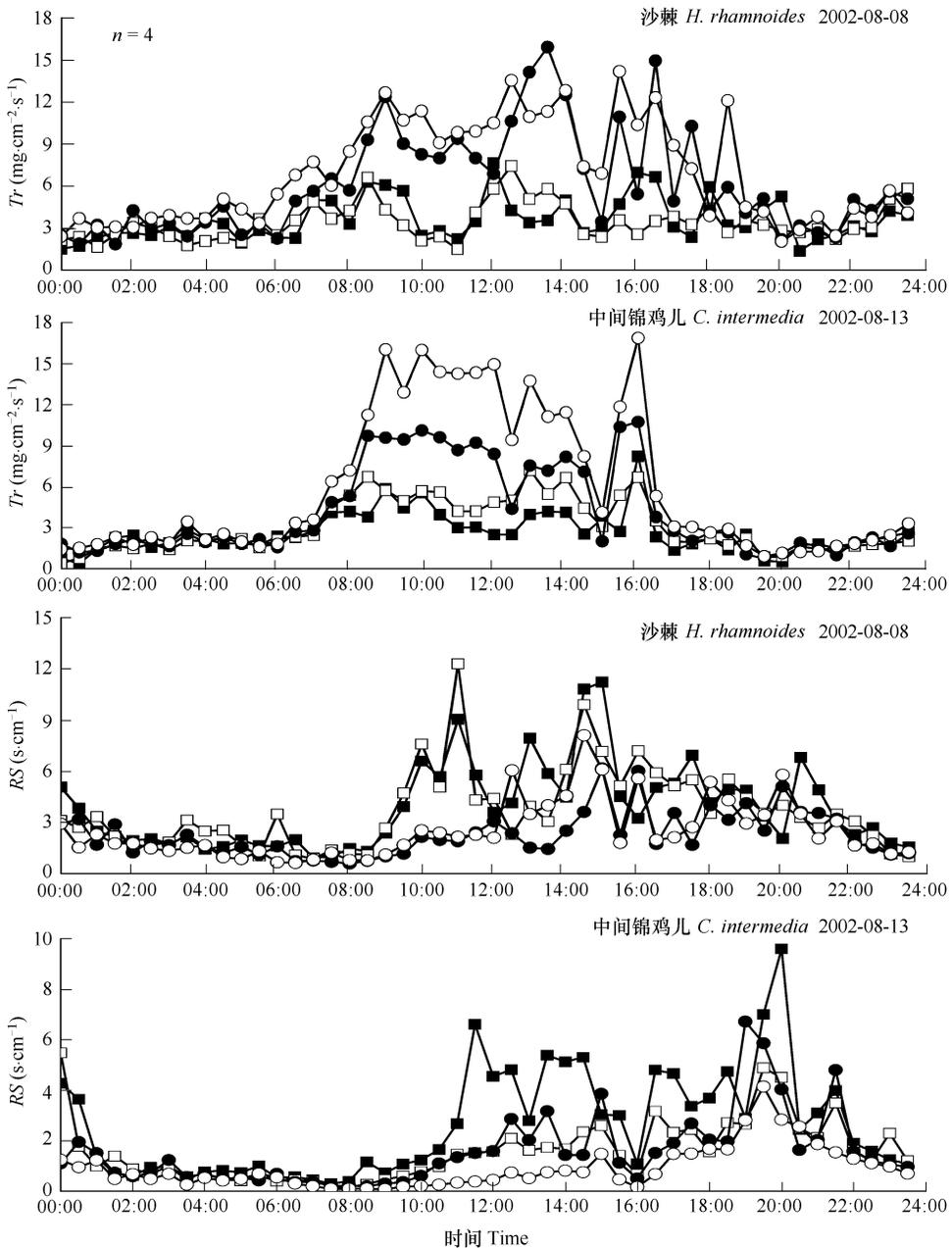


图4 不同水分处理条件下沙棘(H)和中间锦鸡儿(C)蒸腾速率(T_r)和气孔阻力(R_s)的昼夜变化

Fig. 4 Diurnal-nocturnal changes of transpiration rate (T_r) and stomatal resistance (R_s) under different water supply treatments of W1 (■), W2 (□), W3 (●) and W4 (○) for *H. rhamnoides* and *C. intermedia*

影响植物蒸腾作用的生理生态因子是多种多样的,但在特定水分条件下,其蒸腾作用可能主要受到几种因子的共同限制。因此,本节采用逐步回归分析法,试图找出不同的水分条件下,影响沙棘和中间锦鸡儿蒸腾作用的最主要限制因子。根据以上同步测定的生理生态因子数据,进行逐步回归分析,得到如表4所示逐步回归方程及其模型综述。

经显著性检验,这8个回归方程均达到极显著水平(表4)。回归方程显示:叶片温度 T_l 、光合有效辐射 PAR (除沙棘W2之外)、气孔阻力 R_s 是各种水分条件下沙棘和中间锦鸡儿蒸腾作用的共同的限制因子。中间锦鸡儿还更多地受到空气相对湿度 RH 的影响,这可能是沙棘的蒸腾速率比较耐大气干旱的一种表现。虽然其它因子没有被包含在回归方程中,但这并不表明它们不影响沙棘和中间锦鸡儿的蒸腾作用,这只能说明这些因子对蒸腾作用的影响相对较小或者是这些因子对蒸腾作用的影响已被那些显著因子所包含、反映。如

各层土壤温度等都与蒸腾速率显著相关,但它们与气温和光合有效辐射等更加显著单相关。因此,叶温、光合有效辐射和气孔阻力等综合地反映了内外因子对蒸腾速率的影响。其中,气孔阻力是生理指标,可能与蒸腾作用共轭(Conjugate)(负向);叶温与气温有很大关系,但植物通过蒸腾与气孔可调节气温的影响,因而叶温亦可能是生理作用的结果。

表3 各种水分处理的植物蒸腾速率与环境因子及其它生理变量的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between transpiration rate and meteorological variables and other physiological variables under different water supply treatments

| 因子 Factors | 沙棘 <i>H. rhamnoides</i> | | | | 中间锦鸡儿 <i>C. intermedia</i> | | | |
|---------------|-------------------------|-----------|-----------|-----------|----------------------------|-----------|-----------|-----------|
| | W1 | W2 | W3 | W4 | W1 | W2 | W3 | W4 |
| PAR | 0.412 ** | 0.376 ** | 0.523 ** | 0.612 ** | 0.036 ns | 0.489 ** | 0.464 ** | 0.471 ** |
| RH | -0.340 ** | -0.307 ** | -0.321 ** | -0.332 ** | -0.193 ** | -0.186 ** | -0.172 ** | -0.136 ** |
| Rs | -0.420 ** | -0.420 ** | -0.409 ** | -0.371 ** | -0.417 ** | -0.403 ** | -0.242 ** | -0.402 ** |
| Ta | 0.513 ** | 0.458 ** | 0.500 ** | 0.510 ** | 0.493 ** | 0.468 ** | 0.415 ** | 0.493 ** |
| Tc | 0.542 ** | 0.481 ** | 0.533 ** | 0.609 ** | 0.562 ** | 0.568 ** | 0.543 ** | 0.635 ** |
| Tl | 0.167 ** | 0.484 ** | 0.573 ** | 0.606 ** | 0.564 ** | 0.570 ** | 0.545 ** | 0.638 ** |
| Ts_5 | 0.392 ** | 0.338 ** | 0.362 ** | 0.359 ** | 0.368 ** | 0.323 ** | 0.280 ** | 0.383 ** |
| Ts_10 | 0.417 ** | 0.355 ** | 0.363 ** | 0.329 ** | 0.403 ** | 0.362 ** | 0.318 ** | 0.377 ** |
| Ts_15 | 0.403 ** | 0.350 ** | 0.397 ** | 0.366 ** | 0.449 ** | 0.399 ** | 0.385 ** | 0.428 ** |
| Ts_20 | 0.408 ** | 0.389 ** | 0.430 ** | 0.386 ** | 0.480 ** | 0.461 ** | 0.453 ** | 0.470 ** |
| Ts | 0.427 ** | 0.373 ** | 0.403 ** | 0.375 ** | 0.440 ** | 0.395 ** | 0.366 ** | 0.429 ** |

PAR: 光合有效辐射 photosynthetically active radiation; RH: 空气湿度 Relative humidity; Rs: 气孔阻力 Stomatal resistance; Ta: 气温 atmosphere temperature; Tc: 叶室温度 cuvette temperature; Tl: 叶片温度 leaf temperature; Ts_5, Ts_10, Ts_15, Ts_20: 5、10、15cm 和 20cm 处的土壤温度 soil temperature at 5, 10, 15cm and 20cm depth, respectively; Ts: 土壤平均温度 mean soil temperature; 显著性水平 ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, ns $p > 0.05$; * * Correlation is significant at the 0.01 level; * Correlation is significant at $p < 0.05$; ns Correlation is not significant at the 0.05 level; $n = 463$

表4 各种水分处理的沙棘(H)和中间锦鸡儿(C)蒸腾速率与生理生态因子之间的逐步回归方程

Table 4 Stepwise regression equations of transpiration rate and eco-physiological factors of *H. rhamnoides* and *C. intermedia* under different water supply treatments

| 物种 Species | 水分梯度 Gradient | 逐步回归方程 Stepwise regression equation |
|-------------------------------|------------------|--|
| 沙棘 <i>H. rhamnoides</i> | W1 | $Tr = 4.874 + 0.0102Tl + 0.052RH + 0.001353PAR - 0.464Rs + 0.152Ta$, $R^2 = 0.515$, $F = 36.133$, $f_1 = 1$, $f_2 = 456$ $p < 0.001$ |
| | W2 | $Tr = 4.779 + 0.447Tl - 0.777Rs - 0.0757Ta - 0.27Ts_{20}$, $R^2 = 0.514$, $F = 26.053$, $f_1 = 1$, $f_2 = 457$ $p < 0.001$ |
| | W3 | $Tr = 0.642 + 0.265Tl + 0.002807PAR - 0.871Rs$, $R^2 = 0.584$, $F = 24.583$, $f_1 = 1$, $f_2 = 458$ $p < 0.001$ |
| | W4 | $Tr = -0.00343 + 0.304Tl + 0.004492PAR - 0.891Rs$, $R^2 = 0.592$, $F = 17.932$, $f_1 = 1$, $f_2 = 458$ $p < 0.001$ |
| 中间锦鸡儿 <i>C. intermedia</i> | W1 | $Tr = 4.031 + 0.762Tl - 0.123RH - 1.327Rs - 0.318Ta$, $R^2 = 0.522$, $F = 12.178$, $f_1 = 1$, $f_2 = 457$ $p = 0.001$ |
| | W2 | $Tr = -7.81 + 0.5Tl - 0.158RH + 0.00194PAR - 1.394Rs + 1.808Ts_{20} - 1.349Ts$, $R^2 = 0.588$, $F = 27.863$, $f_1 = 1$, $f_2 = 455$ $p < 0.01$ |
| | W3 | $Tr = -21.603 - 0.038Tl - 0.081RH + 0.007348PAR - 0.364Rs + 1.301Ts_{20}$, $R^2 = 0.492$, $F = 97.511$, $f_1 = 1$, $f_2 = 456$ $p < 0.01$ |
| | W4 | $Tr = -9.901 + 0.836Tl + 2.074RH + 0.00216PAR - 1.994Rs$, $R^2 = 0.553$, $f = 92.257$, $f_1 = 1$, $f_2 = 457$ $p < 0.01$ |

缩写符号的含义同表3; The meanings of abbreviations are same to Table 3

3 讨论

蒸腾速率作为一个重要的水分参数,反映了植物的耗水能力。气孔通过调节蒸腾,降低或抵抗水分胁迫对植物生理活动的影响^[1]。在干旱胁迫下,沙棘与中间锦鸡儿的蒸腾速率随干旱胁迫的增强而降低,气孔阻力随干旱胁迫的增强而升高,不同物种变化幅度各不相同。

一般文献所测定的蒸腾速率日动态变化情况只能反映测定当天或相近几天与其周围环境因子之间的规律^[2,12]。要了解一种植物的蒸腾特性,仅仅测定一次、或一月测定一次是远远不够的。由于本研究是顶部遮蔽条件下的人工模拟实验,能够测量野外条件下无法测量的雨天的蒸腾作用。正如本实验结果表明,沙棘和中间锦鸡儿蒸腾速率的日动态过程为单峰还是双峰,不同月份可能不同,相邻几天内,如果环境因子差别较大,可能也有所不同。蒸腾速率的日动态变化格局,在晴天、阴雨天以及生长发育的不同阶段也有明显的不同。

许多作者在研究植物的蒸腾特征、尤其是在计算植物的蒸腾总量时,往往把夜间的蒸腾视为零或忽略夜间蒸腾^[3,14]。本研究首次测定了沙棘和中间锦鸡儿的昼夜蒸腾进程,发现植物夜间的蒸腾占相当大的比例,物种之间、不同供水量的植物之间存在明显差异,而且越干旱的环境,植物夜间蒸腾所占的比例趋向于越大。这可能因为随着供水水平降低,植物受到更为严重的水分胁迫,白天的蒸腾作用受到较大程度的抑制,不同供水水平上植物的白天蒸腾速率差异显著;而在夜间,各种供水水平上植物的蒸腾速率普遍较低所致。

提高蒸腾速率以降低叶片温度是植物的一种保护性反应^[5]。同等水分处理条件下,中间锦鸡儿单叶水平上的蒸腾速率高于沙棘。沙棘和中间锦鸡儿蒸腾速率与光合有效辐射(PAR)、大气温度(T_a)、相对湿度(RH)、土壤各层温度(T_s)、气孔阻力(R_s)、叶片温度(T_l)等显著相关。中间锦鸡儿则更多地受到空气相对湿度的影响。这可能是沙棘的蒸腾速率比较耐大气干旱的一种表现。沙棘和中间锦鸡儿在不同的水分处理条件下表现出弹性的水分消耗特点,叶片的内部调节能力使其在水分胁迫下得以生存。

有研究发现,植物在相对稳定的环境条件下,气孔以数分钟或数十分钟为周期的节律开合现象,不但能降低蒸腾,提高水分利用效率,而且可使光合速率几乎不受影响。人们形象地称这种现象为气孔振荡(stomatal oscillation),以区别于其正常的昼夜节律或其它与环境变化同步的气孔开合现象^[6-18]。沙棘的昼夜蒸腾节律在各种水分处理条件下都表现出明显的气孔振荡现象。廖建雄和王根轩^[9]认为气孔振荡是由于蒸腾与茎流量之间的时滞造成的;一旦土壤中含水丰富或大气湿度适宜,这种时滞就很难出现或很小,因而不会出现气孔振荡或振荡不明显。这也说明皇甫川流域的沙棘在各种水分处理条件下,从极端干旱($W1$)到正常年景的降雨量水平($W4$)都受到水分胁迫的影响。而中间锦鸡儿在水分正常年景的降雨量水平($W4$)长时间几乎处于完全开放的状态。

土壤含水量的变化一般随着供水水平的提高而逐渐增加,但例外的是,沙棘和中间锦鸡儿在其中最高的降水水平下($W4$),由于供水相对充分,前期幼苗生长迅速,叶面积指数增长较快,枝繁叶茂,导致蒸腾总量显著增加,耗水过多,土壤的含水量在同一物种内并非最高。这也从一个方面说明,在干旱半干旱区,由于生态系统水平平衡失调(常表现在过多的水分消耗)而引发的干旱性(aridity)的增加是其中不可忽视的原因。极端干旱环境($W1$)已经不能维持沙棘的基本生存,在历经两年的人工水分控制实验结束时,沙棘在极端干旱状态下($W1$)的完全死亡率高达42.5%,另有部分早衰并干枯。

综上所述,相对于中间锦鸡儿而言,沙棘的蒸腾速率不受空气相对湿度的制约,比较耐大气干旱,但沙棘的气孔对水分胁迫很敏感,对生境要求严格,当环境条件发生变化时,它的生理功能很快受到干扰,沙棘对水分条件的敏感度大于中间锦鸡儿,以水分为植物生长关键因子的干旱半干旱地区^[20],沙棘对土壤水分胁迫的适应敏感而脆弱。尽管在同等供水条件下,中间锦鸡儿单叶水平上的蒸腾速率高于沙棘,但同步进行的沙棘和中间锦鸡儿的生物量分布格局研究显示^[21],由于生物量分配的显著差异,导致同等条件下中间锦鸡儿叶面积小而根生物量大,中间锦鸡儿依靠强大的深根系以增加吸水能力来支持蒸腾耗水的需求^[21]。这意味着在水分条件稍好的状态下,沙棘对周围环境水资源的利用比中间锦鸡儿更为充分;而在干旱条件下,相对而言,中间锦鸡儿在具有更好的生理调节机制,在水分利用上比沙棘更具有竞争优势。但如果将中间锦鸡儿用于大规模的植被建设,仍然需要确立适宜的种植密度,以免产生持续的水分亏缺现象。

References :

[1] Larcher W. *Physiological Plant Ecology : Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*, 3rd ed. Berlin, Heidelberg, New York :

Springer-Verlag, 1995. 175—230.

- [2] Zheng S H, Yan C R. The ecophysiological and morphological characteristics of maize in seedling stage under water stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (4): 1138—1143.
- [3] Cowan I R, Raven J A, Hartung W, et al. Possible role for abscisic acid in coupling stomatal conductance and photosynthetic carbon metabolism in leaves. *Aust J Plant Physiol*, 1982, 9: 489—498.
- [4] 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.
- [5] Guo W H, Li B, Huang Y M, et al. Effects of severity of water stress on gas exchange characteristics of *Caragana intermedia* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24 (12): 2716—2722.
- [6] 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.
- [7] 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.
- [8] Editorial Committee for Flora of China. *Flora of China* (Vol. 52, No. 2). Beijing: Science Press, 1983.
- [9] Editorial Committee for Flora of China. *Flora of China* (Vol. 42, No. 1). Beijing: Science Press, 1993.
- [10] 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.
- [11] Monteith J L, Unsworth M H. *Principles of Environmental Physics*. London: Edward Arnold, 1990. 1—291.
- [12] Tong C, Jiang Q H, Wu Y Q, et al. Comparison on Water Ecology of Plant Community, Artificial Grassland and Shrub Forest Land in Zhungeer Hilly Region. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2002, 16 (2): 96—98.
- [13] Hebert M T, Steven J B. Leaf area index and site water balance of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) across a precipitation gradient in East Texas. *Forest Ecology and Management*, 1998, 105 (1-3): 273—282.
- [14] Xiao C W, Zhou G S. Study on the water balance in three dominant plants with simulated precipitation change in Maowusu Sandland. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43 (1): 82—88.
- [15] Beadle C L, Ludlow M M, Honeysett J L. Water relations. In: Hall E O, Scurlock J M O, Bolhar-Norderkamp H R eds. *Photosynthesis and Production in a Changing Environment: A Field and Laboratory Manual*. London: Chapman & Hall, 1993. 113—128.
- [16] Cowan I R. Oscillations in stomatal conductance and plant function in gas associated with stomatal conductance: observations and a model. *Planta*, 1972, 106: 185—219.
- [17] Wang G X, Zhang J, Liao J X, et al. Hydropassive evidence and effective factors in stomatal oscillations of *Glycyrrhiza inflata* under desert conditions. *Plant Science*, 2001, 160: 1007—1013.
- [18] Yang H M, Zhang X Y, Wang G X, et al. Cytosolic calcium oscillation may induce stomatal oscillation in *Vicia faba*. *Plant Science*, 2003, 165: 1117—1122.
- [19] Liao J X, Wang G X. Stomatal oscillations of plant and its application prospect. *Plant Physiol Commun*, 2000, 36 (3): 272—276.
- [20] Yang J W, Liang Z S, Han R L. Water use efficiency characteristics of four tree species under different soil water conditions in the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica* 2006, 26 (2): 558—565.
- [21] Guo W H, Li B, Zhang X S, et al. Architectural plasticity and growth responses of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana intermedia* seedlings to simulated water stress. *J Arid Environ*, 2007, 69 (3): 385—399.

参考文献:

- [2] 郑盛华, 严昌荣. 水分胁迫对玉米苗期生理和形态特性的影响. *生态学报*, 2006, 26 (4): 1138~1143.
- [5] 郭卫华, 李波, 黄永梅, 等. 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. *生态学报*, 2004, 24 (12): 2716~2722.
- [6] 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.
- [7] 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.
- [8] 中国科学院中国植物志编辑委员会, 中国植物志 (第五十二卷, 第二分册). 北京: 科学出版社, 1983.
- [9] 中国科学院中国植物志编辑委员会, 中国植物志 (第四十二卷, 第一分册). 北京: 科学出版社, 1993.
- [10] 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.
- [12] 全川, 姜庆宏, 吴雅琼, 等. 准格尔丘陵区植物群落、人工草地和灌木林地水分生态特征比较. *水土保持学报*, 2002, 16 (2): 96~98.
- [19] 廖建雄, 王根轩. 植物的气孔振荡及其应用前景. *植物生理学通讯*, 2000, 36 (3): 272~276.
- [20] 杨建伟, 梁宗锁, 韩蕊莲. 黄土高原常用造林树种水分利用特征. *生态学报*, 2006, 26 (2): 558~565.