

梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 生理与 个体用水策略对降水改变的响应

许 皓^{1,2}, 李 彦¹, 邹 婷^{1,2}, 谢静霞^{1,2}, 蒋礼学^{1,2}

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:随着全球变化的加剧,降水改变正导致荒漠生态系统中植物用水策略的适应性变化;对降水变化响应的种间差异性影响着荒漠植物群落组成。研究将生理生态与个体形态尺度相结合,调查中亚荒漠关键种梭梭 *Haloxylon ammodendron* 对降水变化导致的自然生境中水分条件改变的响应与适应。实验于 2005 年生长期开展,在古尔班通古特沙漠南缘原始盐生旱生荒漠中设置 3 个降水梯度(自然、双倍和无降水);观测并比较不同降水条件下光合作用、蒸腾作用、叶水势、水分利用效率、地上生物量累积和根系分布的变化。结果表明,梭梭主要利用降水形成的浅层土壤水维持生存;有效的形态调节和较强的气孔控制是其维持光合能力以及适应降水变化的主要机制;降水增多对其产生正效应,预示着梭梭可能在未来种间竞争和群落演替中占有优势。

关键词:梭梭;降水改变;光合作用;叶水势;生物量累积;根系分布;用水策略;形态调节

文章编号:1000-0933(2007)12-5019-10 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Ecophysiological response and morphological adjustment of *Haloxylon ammodendron* towards variation in summer precipitation

XU Hao^{1,2}, LI Yan¹, ZOU Ting^{1,2}, XIE Jing-Xia^{1,2}, JIANG Li-Xue^{1,2}

1 Fukang Station of Desert Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

2 Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica, 2007, 27(12): 5019 ~ 5028.

Abstract: As part of global climate change, variation in precipitation in arid ecosystems is leading to plant adaptation in water use strategies; significant interspecific differences in responses will change the plant composition of desert communities. This integrated study on the ecophysiological and individual morphological scales investigated the response, acclimation, and adaptation of a native dominant desert shrub, *Haloxylon ammodendron*, to variation in water conditions. The experiments were carried out under three manipulated precipitation treatments (natural, double and no precipitation), in its original habitat on the southern periphery of Gurbantonggut Desert, during the growing season in 2005. Changes in its photosynthesis, transpiration, leaf water potential, water use efficiency, above-ground biomass accumulation, and root distribution were examined and compared under the contrasting precipitation treatments. The results indicate that its efficient morphological adjustment, combined with strong stomatal control, contributes to its maintenance of photosynthesis and acclimation to variation in precipitation. On account of its positive responses to increased precipitation, *H. ammodendron* is predicted to succeed in interspecific competition in a future, moister habitat.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40471048)

收稿日期:2007-01-11; 修订日期:2007-10-30

作者简介:许皓(1980~),女,河北人,博士生,主要从事植物生理生态学研究。E-mail: joycie@ms.xjb.ac.cn, mexmasjoycie@163.com

Foundation item: This work was financially supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (No. 40471048)

Received date: 2007-01-11; **Accepted date:** 2007-10-30

Biography: XU Hao, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecophysiology of desert plants. E-mail: joycie@ms.xjb.ac.cn, mexmasjoycie@163.com

Key Words: *Haloxylon ammodendron*; variation in precipitation; photosynthesis; leaf water potential; biomass accumulation; root distribution; water use strategy; morphological adjustment

降水是全球植被类型和分布的主要决定因素之一;它在不同尺度上影响着植物的各种生理和生态过程。降水有效性直接影响着植物的光合作用和生存,以及群落生产力^[1]。降水季节性影响着建群种的水分利用方式,从而决定着植物群落组成和结构。Schwinning 和 Ehleringer^[2]认为,在干旱区,年降水格局在塑造植物用水策略和决定植物群落组成方面起到关键作用。

然而目前,在全球变化与植物响应领域,受到普遍关注的仍是大气 CO₂ 浓度增加、气温升高、辐射增强等环境因素对植物的影响;虽然植物水分关系一直是生理生态研究的一个重要内容,但是降水的不可预测性及其作用的复杂性,始终制约着降水改变与植物响应方面的研究。有限的证据表明,降水变化对植物生长和生态系统生产力的影响是复杂而广泛的,因植物物种和生态系统不同而差异显著^[3,4]。

干旱区生态系统被认为是对全球气候变化响应最为剧烈的生态系统类型之一^[5]。以荒漠为例,由于水分极为受限,夏季降水是植物光合作用和生长、养分循环、群落生产力和更新的关键限制因素^[6,7],因而荒漠生态系统和植物对降水变化将是极为敏感的。荒漠植物对水分匮乏的生理和形态适应性,又使其对降水变化的响应具有特殊性^[8,9]。

荒漠灌木对降水变化的响应是物种功能型与生境相互作用的结果。通常,根系是决定荒漠灌木功能型的主要特征^[10],其形态结构与土壤水分有效性以及植物水分关系密切相关^[11]。

近 50a 来,中亚干旱区降水表现出显著增多的趋势^[12,13]。然而,近 20a 来国内外生理生态学研究尚未涉及到降水增多对该区域优势种的影响,而是集中在梭梭(*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge)等建群种现有的植物水分关系和抗旱生理方面^[14~18]。已有研究表明,梭梭的水分利用策略及其对降水事件的响应与其根系功能型紧密相关^[19];浅层土壤水分状态的变化对梭梭生理水平的光合能力没有显著影响。相关的水分生理数据无法解释光合的不响应,这暗示着梭梭很可能通过形态调节来维持自身水分平衡和碳收支。

荒漠灌木个体形态(根系分布和同化器官生长)与环境水分有效性之间的关系决定着植物的存活。然而,由于实验困难,个体形态适应的相关理论很少得到验证;以原始生境中荒漠灌木为对象的生理生态学与形态学相结合的研究仍然不足。随着全球气候变化对中亚荒漠区环境造成日益显著的影响,此类研究已成为认识荒漠植物水分适应机理、预测干旱生态系统未来的关键环节。本研究旨在调查适应性的水分利用策略怎样影响梭梭对降水变化的生理与形态响应。

1 实验方法

1.1 物种生境与降水梯度

位于天山北坡洪积冲积扇与古尔班通古特沙漠南缘的大面积原始盐生旱生荒漠植被,属于欧亚大陆腹地典型的温带大陆性荒漠,其地表分布着以梭梭、多枝怪柳和琵琶柴等典型荒漠灌木、半灌木为优势种的单生或混生植物群落。该区域受大陆性干旱气候的控制,年均温 6.6℃,年均降水量 160 mm,年均蒸发量 2000 mm。

研究实验于 2005 年生长期,在中国科学院新疆生态与地理研究所阜康荒漠生态系统观测试验站(44°17'N, 87°56'E, 海拔 475m)附近的原始盐生旱生荒漠开展。选择距离古尔班通古特沙漠南缘 8km 的荒漠灌木原始生境,土壤为中度盐碱土,地下水位 5.2m 左右,梭梭为建群种,少有伴生种。以长势良好的梭梭植株为研究对象;在追踪夏季自然降雨过程的同时,利用人为制造的降水梯度(遮雨棚与降水模拟),研究其根系功能型与其用水策略的关系,以及降水变化造成的生理活动响应与个体形态调整。2005 年生长期降水量与潜在蒸发量数据由 Campbell 自动气象站获取(图 1);所示潜在蒸发量为 10d 的日平均值。降水量与历年平均值接近(约 70mm),7 月降水量最大。

实验在 3 个降水梯度下开展,分别是自然降水、通过挡雨实现的无降水以及通过雨后立即灌溉达到的双倍于自然雨量的降水,每个实验区面积均为 20m × 20m。

在每个降水处理下,随机选取 5 株树龄一致、长势良好的个体进行生理监测与生物量观测。实验开始时,15 株个体冠幅及生理状况均近似,株高(1.70 ± 0.10)m,冠幅(1.05 ± 0.11)m。实验贯穿整个生长期,以 15d 为一个周期。取样和重复均依照各实验的要求进行。通常,选取长势良好的器官,同一组实验重复 3~5 次。

1.2 叶水势、蒸腾速率与光合速率测定

实验于晴天进行。利用 PMS Model3500 植物水分压力室测定叶水势(ψ_l);分别于日出前 20min 和正午测定黎明前叶水势(ψ_{pd})和正午叶水势(ψ_m),每个降水处理重复取样 10 次。

利用补偿式热脉冲系统测定茎流速率;在直径 8~15mm 的小枝上安装热脉冲探头,每个降水处理设置 10 个重复。每 2 周用 6×10^8 像素数码相机拍摄所选小枝上的同化枝,并用 CI-400CIAS 图像分析软件计算同化枝面积。结合茎流速率和同化枝面积,计算同化枝蒸腾速率(T_r)。

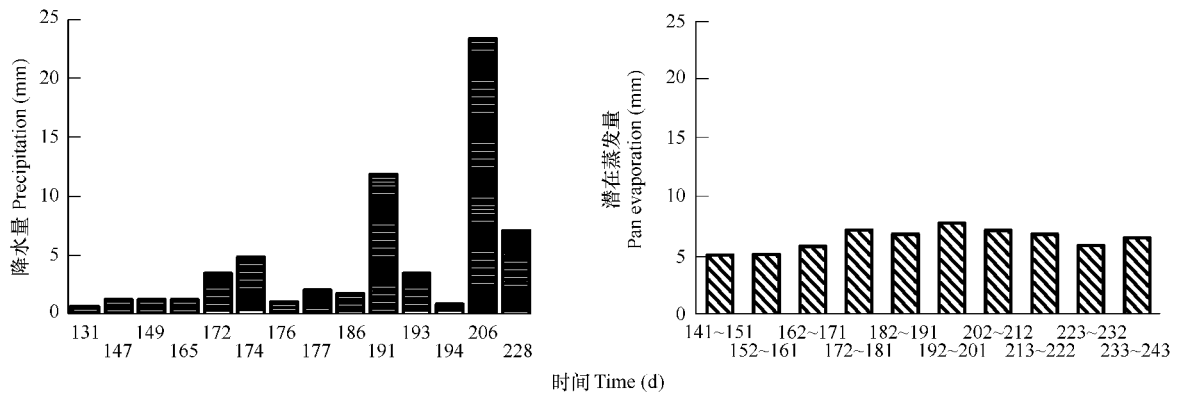


图 1 2005 年生长期降水量与潜在蒸发量

Fig. 1 Precipitation and pan evaporation in the studied sites during the growing season of 2005

在不同的降水处理下,利用 LI-COR6400 光合作用仪观测光合作用光响应曲线。分别使用 $2 \times 3 \text{ cm}^2$ 自带红蓝光源叶室和二氧化碳注射器控制光强和二氧化碳浓度。叶室内光量子通量密度 (PPFDi, in-chamber Photosynthetic Photo Flux Density) 设置在 $0 \sim 2200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,间隔 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。流量设定为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ 以控制叶室内相对湿度在 20% 至 30% 之间。叶室控温为 30°C 。参照二氧化碳浓度设为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。在实验日的 10:00~16:00 (北京时间) 间测定,每样株选取 3 组长势良好、适值成熟的同化枝进行测定。使所有暴露于叶室中的同化枝不相互重叠,从而所有同化枝的叶表面积的总和可被视为光合有效面积。光合测定后,用游标卡尺测量同化枝直径,计算总同化枝面积,再根据算出的实际同化枝面积折算光合速率。

非线性回归分析表明,在响应曲线中,净光合速率 P_n 与 PPFDi 的关系符合 MnMolecular 指数函数关系 (Monomolecular Growth Model) $y = A (1 - e^{-k(x-x_c)})$ 。关系式中 x 为 PPFDi, y 为 P_n , 参数 A 为光饱和点的 P_n (P_s), x_c 是光补偿点的 PPFDi (I_c), $k \times A$ 是光合表观量子效率 (Φ)。用重复实验的平均值作拟合曲线,平均拟合优度大于 0.9, 得到 P_s , I_c 和 Φ 等参数用以衡量梭梭光合能力。使用 ANOVA 方差分析比较 3 个降水处理下梭梭光合能力差异的显著性。

通过 $\text{PPFDi} = 1600 \mu\text{mol photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时的 P_n 和 T_r 值,计算瞬时水分利用效率 [$WUE (\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O})$]。

1.3 同化枝面积与枝条生物量观测

在每株个体上标记 10 个同化枝长势良好的枝条,每 2 周用数码相机拍照,跟踪其生长的季节变化,并利用图像分析软件 CIAS 计算同化枝表面积;实验结束后,剪下标记的枝条,称量鲜重与干重以计算组织含水率;计算表面积与重量之间的函数关系;根据该函数关系,通过表面积推算选定枝条的干重的季节变化,并通过整个植株同化枝的干重计算总同化枝面积。基于第一次测量的数据,进行 3 个降水处理间数据的标准化,

以消除个体间的差异;根据每 2 次相邻测量的数据计算枝条生长速率。用 50 个重复所得的平均值,体现每个降水处理下同化枝表面积和枝条生物量累积的季节变化。

1.4 土壤含水量与根系分布调查

降水处理结束后,进行土壤水分状况与梭梭根系分布调查(9 月初, Julian Day 第 248 日至 256 日)。在每个降水处理下,从地表至地下 3m 每隔 0.25m 取土样,重复 5 次,用称重法测定土壤含水量。平均值大致体现了降水处理对土壤水分状况的影响。

将根系深挖、取出,以调查根系形态结构与水分利用策略。每个处理下选取样本以外的冠幅相似的植株 3 株。主要记录主根深度、侧根数量及分布深度范围、根直径及地下潜水层深度。3 次重复的平均值反映了不同处理下根系分布特点。将每一吸收根近似为圆柱体,通过测得的直径和长度计算其侧表面积,即吸收面积。结合侧根数量及分布深度范围的值,计算在每个 0.1 m 的土壤深度区间中分布的根系吸收面积,并利用 Origin7.0 作根系吸收面积垂直分布的条形图。

通过称重法实测不同降水梯度下植株的生物量累积(根系、同化枝和其它地上部分干重),计算植株根冠干重比,并用这个指标反映降水变化造成的光合产物分配比例的改变。

1.5 数据分析

利用 Origin7.0 进行数据分析与作图。描述性统计用于计算重复的平均值和标准方差,单因素方差分析(ANOVA)用于处理间差异的显著性检验。平均值的标准方差用误差线表示。

2 实验结果

2.1 生理生态响应

梭梭的 ψ_i 表现出季节波动。在自然降水事件后, ψ_i 上升(图 2a)。在无降水的处理下,随着时间推移和土壤水分耗竭, ψ_{pd} , ψ_m 和 T_r 逐渐下降。双倍降水处理下, ψ_i 和 T_r 的值明显高于自然降水下的值($P = 0.05$; 图 2a, b)。处理间 ψ_i 值的差异暗示着梭梭的水分状况受到降水变化的影响。然而,自然降水下的 T_r 值没有明显的季节变化(图 2b),暗示着梭梭具有较强的气孔控制。 P_i 明显的季节变化说明梭梭的生长高峰发生在 6 月中旬,与降水事件没有直接关系(图 3a)。另外,3 个光合作用的参数均表明,梭梭光合能力在处理间没有显著差异($P = 0.01$; 图 3a, b, c),暗示着梭梭生理水平的碳同化没有受到降水的影响。

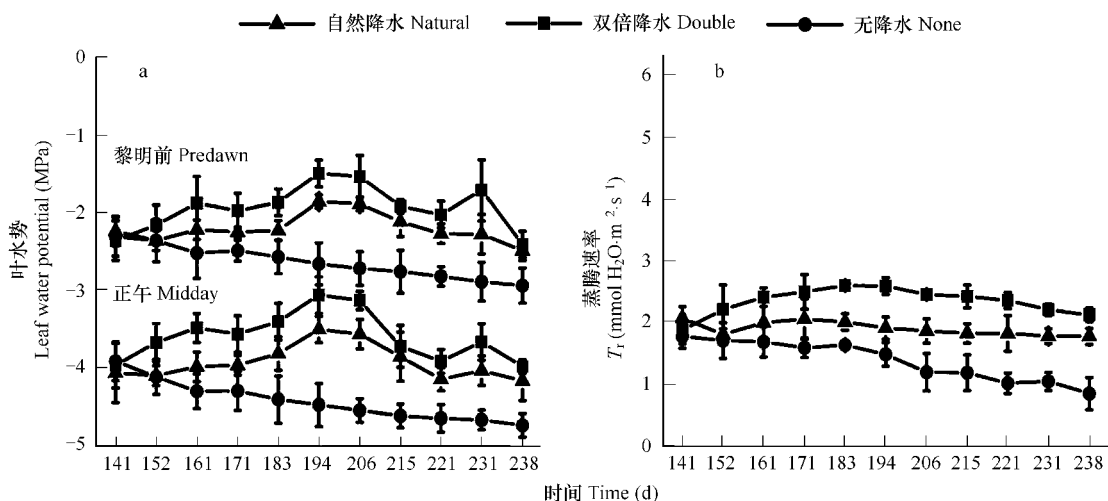


图 2 降水处理下梭梭叶水势(a)与最大蒸腾速率(b)的季节变化

Fig. 2 Seasonal changes in leaf water potential (a) and maximal transpiration rate (b) of *H. ammodendron* under three precipitation treatments

自然降水下,梭梭的瞬时 WUE 在降水较多的月份有所下降(图 4)。降水处理之间,瞬时 WUE 差异显著($P = 0.05$),暗示着降水变化对其产生的影响:双倍降水下,瞬时 WUE 的值低于另 2 个处理。无降水的处理下,瞬时 WUE 随着土壤水分的耗竭而增加,其值明显高于另 2 个处理(图 4)。

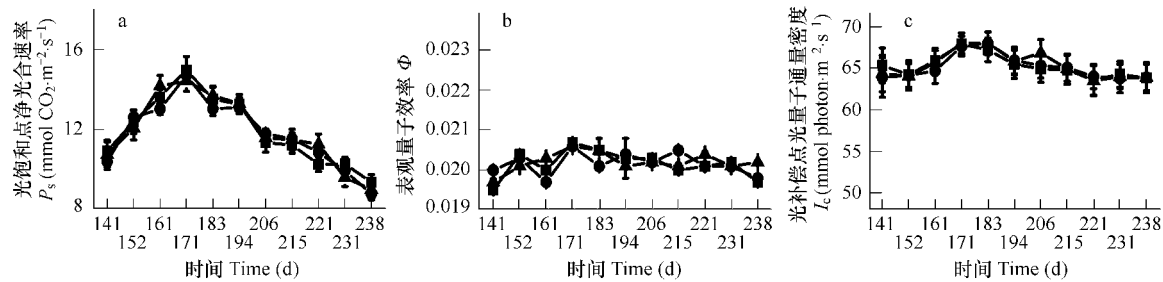


图3 光饱和点净光合速率(a)、光合表观量子效率(b)及光补偿点光量子通量密度(c)的季节变化

Fig. 3 Seasonal changes in net photosynthetic rate at light saturation point (a), apparent quantum efficiency of photosynthesis (b) and PPFD at light compensation point (c) of *H. ammodendron* under three precipitation treatments

2.2 地上部分生物量累积与根系分布的变化

降水变化显著影响到梭梭小枝生物量的积累($P = 0.05$;图 5a, b)。自然降水下,枝条生长速率的峰值出现在 7 月初(图 5b),与光合作用一致(图 3a);同化枝面积随时间而稳定增加;8 月中旬,小枝生物量累积逐渐停止。双倍降水下,枝条生长速率和同化枝面积均高于另 2 个处理;组织含水率亦然(表 1)。

没有降水,梭梭枝条生物量的累积受到严重抑制,随着土壤水分的耗竭,枝条生长速率下降。6 月下旬,生长速率呈负值,表示同化枝开始脱落(图 5b)。

0 ~ 1.5 m 土层的土壤含水量受到降水的显著影响($P = 0.05$;表 2)。在无降水的处理下,0 ~ 1 m 土层的平均土壤含水量小于 4%,明显低于自然降水下的 6.6%和双倍降水下的 9.2%。2.5 m 以下土层的土壤含水量较为稳定,且处理间差异不明显(表 2)。

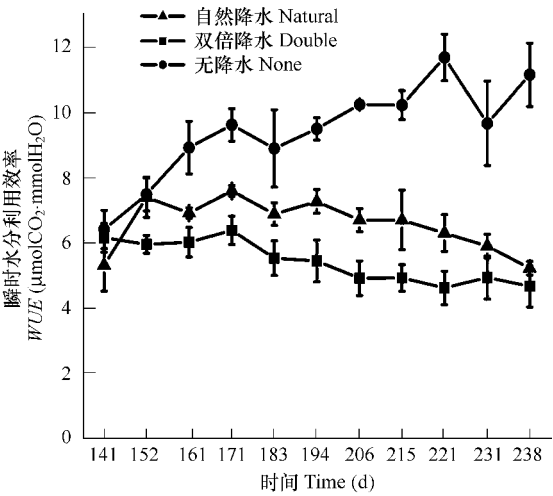


图4 降水处理下瞬时水分利用效率的季节变化

Fig. 4 Seasonal changes in photosynthetic water-use efficiency in *H. ammodendron*

表1 降水处理下梭梭组织含水率

Table 1 Tissue water content of *H. ammodendron* under three treatments at the end of the growing season

项目 Item	降水处理 Precipitation		
	自然 Natural	双倍 Double	无 None
同化枝 Leaf (%)	78.3 ± 1.6a	87.5 ± 1.9b	77.5 ± 1.5a
茎 Stem (%)	32.7 ± 2.5a	39.6 ± 0.6b	33.1 ± 2.3a

表中值为平均值 ± 标准误。同一行标有相同字母的数据在 $P = 0.01$ 没有显著差异;标有不同字母的数据在 $P = 0.05$ 有显著差异
Values are mean ± standard error. Values in the same row labeled with the same letter are not significantly different at $P = 0.01$, and values with different letters are significantly different at $P = 0.05$

表2 降水处理后梭梭生境的土壤含水量

Table 2 Soil moisture content in the habitat of *H. ammodendron* at the end of the precipitation treatments

深度 Depth (m)		0 ~ 0.25	0.25 ~ 0.5	0.5 ~ 0.75	0.75 ~ 1	1 ~ 1.25	1.25 ~ 1.5
土壤含水量 Soil water content (%)	自然 Natural	5.80 ± 0.19	6.40 ± 0.09	6.70 ± 0.13	7.46 ± 0.14	7.50 ± 0.04	7.62 ± 0.07
	双倍 Double	8.97 ± 0.56	9.37 ± 0.20	9.87 ± 0.56	8.62 ± 0.59	7.79 ± 0.46	7.52 ± 0.40
	无 None	3.54 ± 0.54	3.76 ± .46	4.04 ± 0.77	5.24 ± 1.48	5.14 ± 1.10	5.96 ± 1.06
深度 Depth (m)		1.5 ~ 1.75	1.75 ~ 2	2 ~ 2.25	2.25 ~ 2.5	2.5 ~ 2.75	2.75 ~ 3
土壤含水量 Soil water content (%)	自然 Natural	7.60 ± 0.14	7.71 ± 0.11	8.17 ± 0.17	8.63 ± 0.18	8.70 ± 0.23	8.51 ± 0.21
	双倍 Double	7.33 ± 0.64	7.51 ± 0.71	7.51 ± 0.44	8.51 ± 0.67	8.50 ± 0.60	8.53 ± 0.25
	无 None	6.23 ± 1.61	7.67 ± 1.30	7.32 ± 1.24	8.21 ± 1.65	8.53 ± 0.72	8.92 ± 0.52

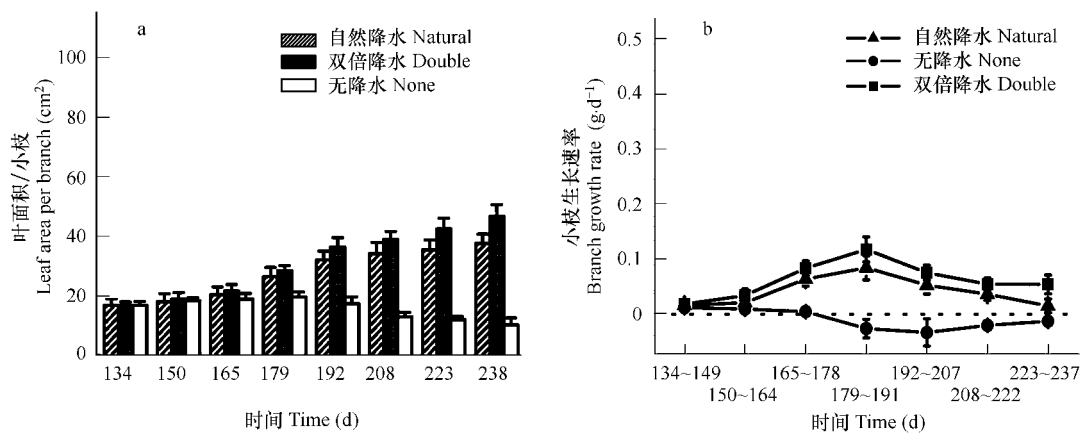


图5 降水处理下梭梭同化枝面积(a)和枝条生长速率(b)的季节变化

Fig. 5 Seasonal changes in leaf area per branch (a) and growth rate of branch biomass (b) of *H. ammodendron*, under precipitation treatments

自然降水下,梭梭主根平均深度为3.32m(图6a),远离地下水(5.2m)。90%以上的吸收根分布在0~0.9m深的土层中,3.5m以下的土层中没有吸收根分布。根系大部分聚集在浅土层,表明梭梭以降水为主要水源。

降水处理对梭梭吸收根分布产生了显著影响。双倍降水处理下,0.5m以下土层中根系分布特征与自然降水下没有显著差异,而0~0.5m土层中根系表面积显著增多,约占总面积的80%(图6b)。

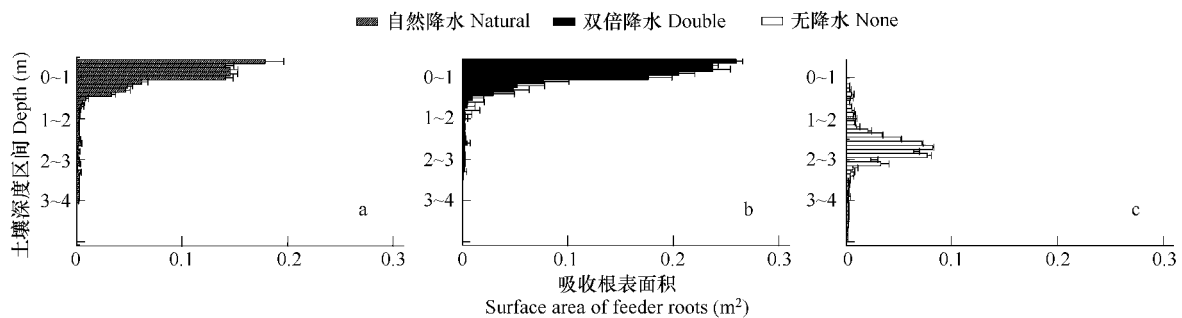


图6 降水处理后梭梭吸收根垂直分布

Fig. 6 Vertical distribution of feeder roots of *H. ammodendron* at the end of the three precipitation treatments

无降水的处理下,0~0.7m深土层中根系大量萎缩,几乎没有活跃吸收根存在(图6c);1.6~2.7m深土层中根系表面积显著增多,约占总面积85%,吸收根有向着3.5~4.5m土层伸展的趋势,暗示着当极度干旱发生时,梭梭可能通过重粘土毛细管吸水作用利用深层土壤水或地下水。另外,地上/地下干重比和同化枝/根面积比均显著低于另2个处理($P = 0.05$;表3),暗示单位根面积所能供给的同化枝面积减小,原有的根系水分供应和地上部分水分需求之间的平衡被破坏。

2.3 生理生态响应与形态调节的关系

T_r 与 ψ_m 的相关性取决于 ψ_m 的值(图7a):当 ψ_m 低于-4MPa时, T_r 与 ψ_m 高度相关($R^2 = 0.9$),暗示着 ψ_m 对气孔导度的直接影响。当 ψ_m 值相对较高时,该相关性显著下降($R^2 = 0.4$)。

在整个生长期,光合作用与 ψ_m 的相关性在统计学上不显著($R^2 < 0.1$);地上生物量累积与 ψ_m 存在正相关(图7c)。 WUE 与 ψ_m 之间存在显著负相关(图7b),表示随着干旱胁迫的加重, WUE 增加。

3 讨论

前期实验表明,梭梭同化器官光合能力对某次降水事件或持续干旱没有响应^[19]。本研究表明,梭梭通过生理与个体水平适应机制的协调,能够利用有限的、变动的浅层土壤水来维持同化器官稳定的光合作用。较

强的气孔控制和有效的形态调节,是其适应降水变化的两个主要机制。

表 3 降水处理下梭梭个体生物量地上/地下分配与同化枝/根面积比的变化

Table 3 Biomass allocation pattern and leaf:root area ratio in the individual *H. ammodendron* plant, under three treatments

降水处理 Precipitation	根干重 Root dry mass (g)	根表面积 Root surface area (m ²)	地上干重 Shoot dry mass (g)	同化枝表面积 Leaf surface area (m ²)	地上/地下干重比 Shoot : Root (dry mass)	同化枝/根面积比 Leaf:Root (surface area)
自然 Natural	2242 ± 261	1.02 ± 0.07	3180 ± 376	0.42 ± 0.03	1.42 a	0.41 a
双倍 Double	2573 ± 305	1.38 ± 0.11	4014 ± 575	0.55 ± 0.03	1.56 b	0.40 a
无 None	1809 ± 194	0.55 ± 0.06	1845 ± 142	0.10 ± 0.01	1.02 c	0.18 b

根干重、根表面积和地上部分干重为生长期末测得原始数据的平均值;同化枝表面积根据同化枝干重计算;表中值为平均值 ± 标准误;同一列标有相同字母的数据在 $P = 0.01$ 没有显著差异;标有不同字母的数据在 $P = 0.05$ 有显著差异 Values are mean ± standard error. Root dry mass, root surface area and shoot dry mass are averages of original data from measurement at the end of the growing season. Leaf surface area was calculated from the original data of leaf dry mass. Values in the same column labeled with the same letter are not significantly different at $P = 0.01$, and values with different letters are significantly different at $P = 0.05$

3.1 气孔控制与光合特性

梭梭的 ψ_i , T_r 和 WUE 值均依赖于降水。降水事件后与双倍降水处理下 WUE 值较低,暗示着水分条件较好时气孔有盈余(图 4)。在无降水的处理下,随着水分消耗, T_r 下降(图 2b),表示干旱时气孔控制更为有效。梭梭的蒸腾作用没有受到大气蒸发力季节变化(图 1)的显著影响,暗示着其同化器官有较好的保水能力,这是该物种的强抗旱特征之一。

WUE 与 ψ_m ($R^2 = 0.6$, 图 7b) 之间的负相关性说明,对水分有效性的高度敏感性保证了干旱胁迫下 WUE 的升高。当 ψ_i 低于 -4MPa 时, T_r 与 ψ_i 之间的密切相关性($R^2 = 0.9$) (图 7a) 表明在极度干旱下 ψ_i 对气孔导度的直接控制。当 ψ_i 值相对较高时此相关性的下降,暗示着当水分条件较缓和时,气孔导度直接受到除 ψ_i 之外其他因素的影响。根源脱落酸(ABA)可能先于 ψ_i 的下调,在梭梭气孔关闭与同化器官脱落过程中起到关键作用。当根系感受到干旱时,产生 ABA 并通过蒸腾流运送到同化器官。ABA 引导渗透液外溢,从而减小膨压并直接减小气孔开度^[20,21]。随着水分缓慢耗竭,往往当 ψ_i 尚未发生任何变化,气孔导度就已经感受到 ABA 信号而减小^[22,23]。而且,气孔关闭和部分同化器官脱落有助于延缓 ψ_i 的降低。可推测,若根系无法及时接近新的水源,可利用的浅层土壤水将被耗尽,现存活同化器官的 ψ_i 值将降至下限,梭梭的光合能力与生存将受到威胁。

梭梭表现出典型 C_4 光合特征,如较高的 I_c (图 3c)、较高的 WUE (图 4) 和低 PPFD 时较低的 Φ (图 3b),都有利于抗旱性的提高。 I_c 与 Φ 随季节变化而保持相对稳定(图 3b, c),表示当 ψ_i 大幅波动(在 -4.7 至 -1.5MPa 之间),梭梭可以维持光合能力(图 7b),这在一定程度上归因于叶肉细胞有效的渗透调节作用^[24]。

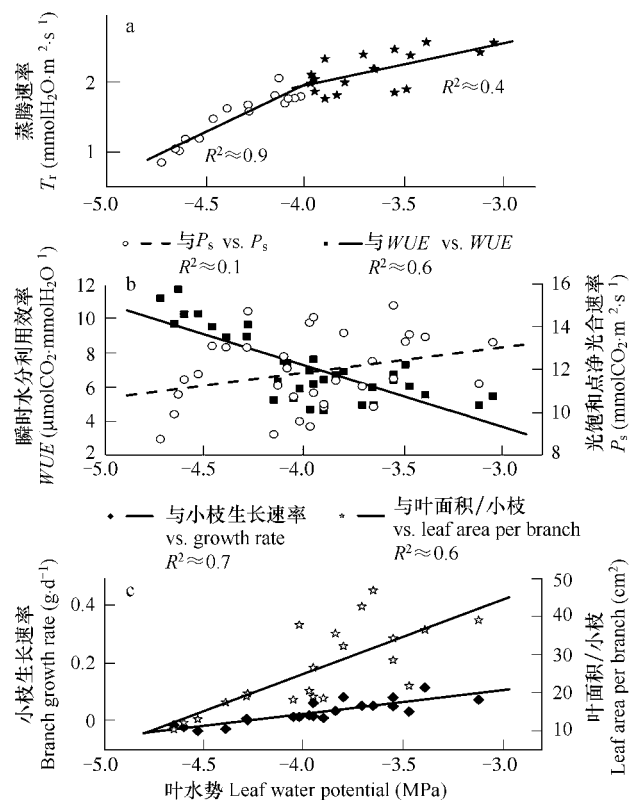


图 7 梭梭对午间叶水势的生理和形态响应

Fig. 7 Physiological and morphological responses to midday leaf water potential in *H. ammodendron*

The data from three treatments are all plotted

在自然降水下, P_n 发生在 6 月下旬的峰值(图 3a), 并非由降水后气孔导度的增大所引起, 因为 P_n 没有随着 T 发生季节变化, 降水处理间亦无显著差异。考虑到 I_c 与 Φ 始终较为稳定, 造成 P_n 季节变化的最大可能是叶绿体数量、体积或组成的季节变化, 属于长期进化过程中形成的物候学特征^[25 26]。在另外 2 个降水处理下, 光合作用表现出相似的季节变化特点。处理间光合能力明显的同步性, 间接证明了个体形态调节的有效作用。

3.2 根系与同化器官的形态调节

在棉花和一些灌木物种的研究中发现, 通过植株根系与地上部分的形态调节, 水分供应与需求之间的平衡得以维持^[27 28]。一方面, 在根系周围土壤水分耗竭或降水后水分恢复的过程中, 浅土层内吸收根可以持续地有效调节; 另一方面, 地上部分的调节可以表现为萎缩——部分同化器官随根系周围水分耗竭而脱落, 或增加——土壤水分恢复时老叶伸展和新叶萌生。研究表明, 荒漠灌木可以调节根系向着最优(最有利)表现型发展, 从而最大程度地获取水分^[2]。另外, 根据 Eagleson 的生态最优化理论^[29], 植物趋向于优化同化器官密度以适应环境水分有效性。

本研究表明, 在整个生长期 ψ_i 值随着降水事件而波动, 并在降水处理间存在显著差异($P = 0.05$), 暗示着梭梭水分状态受到浅层土壤水耗竭的显著影响, 且根系可以感受到雨后水分条件的缓解。根系集中在浅土层分布, 远离地下水, 造成了 ψ_i 对降水的依赖(图 6), 表明梭梭以降水为主要水源。

降水增多, 使更多吸收根在浅土层萌生, 并得以支持更多同化器官的正常光合作用, 表现为光合表面积的增加(图 5a, 表 3)。双倍降水下, 光合速率与自然降水下的值相比没有显著差异, 而个体水平的碳同化显著增加, 更多的光合产物分配到地上(表 3)。然而, 同化器官/根面积比与自然降水下的值相似($P = 0.01$)。可以认为比值 0.4 是梭梭在水分条件较为缓和时的常数: 当水分有效性在一定范围内波动时, 该值不变, 代表单位面积的根能够供给必需水分的同化器官的面积。

夏季降水的减少抑制梭梭生理活动与生长, 显著缩短其生长期(图 5)。无降水的处理下, 极度干旱导致同化枝面积/根面积比明显下降($P = 0.05$; 表 3), 暗示单位根面积所能供给的同化器官面积减小, 原有的根系水分供应和地上部分水分需求之间的平衡被破坏。虽然吸收根向着较深土层发育, 从而在极度干旱尚未损害存活同化器官光合能力之前, 增加获得新水源的机会(图 6c), 但是, 较深土层中根系的增加并不能弥补浅土层的损失。吸收根面积及供水能力的下降伴随着同化器官面积的下降, 即同化枝脱落(图 5)。这种形态调节避免了根系供水与地上部分需水之间平衡的进一步恶化, 并维持了存活同化器官的光合能力。然而, 个体水平的碳同化显著减少(表 3); 地上/地下干重比减小, 说明以地上部分为代价, 更多的产物向较深的根系分布, 暗示着梭梭在一定程度上存在着利用地下水的潜力。

小枝生长速率和同化器官面积均与 ψ_m 呈正相关(图 7c)。当 ψ_m 低于 -4.3 MPa 时, 同化器官开始脱落。小枝生长速率和同化器官面积对 ψ_m 的敏感性, 直接反映了土壤水分状况变化时梭梭有效的形态调节。

同化器官脱落和根系配额的增加, 表面上是水分胁迫导致的不可避免的结果, 实际上, 它们是个体形态调节的两个方面。通过个体形态水平的交易和平衡(trade-off), 在一定时期内, 梭梭正常的同化器官光合作用和个体生存得以维持, 同时根系得以接近新的水源。这样的形态调节对其抗旱性极为有利。这些现象与 Eagleson 的生态最优化理论一致^[29]。

基于上述降水处理间的比较, 可得出以下结论: 降水变化显著影响梭梭个体水平碳获取和生物量分配模式; 降水减少对其生物量累积有害; 降水增多对其产生正效应; 降水变化将改变现存的根系水分利用策略, 进而改变植株个体结构。

另外, 基于计算得出的整株同化器官面积和实测的平均小枝同化器官面积, 可以计算整株小枝数量。自然降水、双倍降水与无降水的处理下, 标准化后的平均值分别是 110、118 和 100; 这表明双倍降水下新枝萌生, 无降水的处理下原有枝条脱落。由此可见, 不同方法获取的数据之间有一致性且互为补充。这证明了本研究方法的可靠性, 并再次证实了梭梭地上部分形态调节的发生。

生理生态响应与形态调节的综合研究,加深了对降水变化下荒漠灌木生理响应与形态适应性的认识,并有助于预测全球气候变化与人类活动影响下中亚荒漠植物群落的未来。不同水平的调节适应机制之间存在着一定的内在协调性。现存的用水策略旨在维持当前环境下的水分平衡和最大碳获取。随着全球气候变化加剧,降水改变正导致荒漠植物用水策略的适应性变化。根系功能型将直接决定植物对未来水分条件变化的响应与适应。降水变化扰动着梭梭生理与个体水平上已有的水分平衡与碳收支。较强的气孔控制和基于生理特性的有效形态调节,是其维持光合能力及适应降水变化的关键;后者表现为根系形态结构的可塑性改变、地上部分生物量累积和光合器官面积的调整以及光合产物在根冠之间分配比例的变化;这些特性有利于梭梭在未来种间竞争和群落演替中占优势。

References:

- [1] Phoenix G K, Gwynn-Jones D, Callaghan T V, *et al.* Effects of global change on a sub-Arctic heath: effects of enhanced UV-B radiation and increased summer precipitation. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 256—267.
- [2] Schwinning S, Ehleringer J R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 464—480.
- [3] Vitousek P M. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, 1994, 75: 1861—1876.
- [4] McCarty J P. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, 2001, 15: 320—331.
- [5] Smith S D, Huxman T E, Zitzer S F, *et al.* Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature*, 2001, 408: 79—82.
- [6] Brown J H, Valone T J, Curtin C G. Reorganization of an arid ecosystem in response to recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94: 9729—9733.
- [7] Weltzin J F, McPherson G R. Implications of precipitation redistribution for shifts in temperature savanna ecotones. *Ecology*, 2000, 81: 1902—1913.
- [8] Smith S D, Monson R K, Anderson J E. *Physiological ecology of North American desert plants*. Berlin: Springer, 1997. 27—33.
- [9] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 275—294.
- [10] Rundell P W, Nobel P S. Structure and function of desert root systems. In: D Atkinson ed. *Plant Root Growth, An Ecological Perspective*. Blackwell, Oxford, 1991. 349—378.
- [11] Sperry J S, Hacke U G. Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology*, 2002, 16: 367—378.
- [12] Folland C K, Karl T R, Christy J R, *et al.* Observed climate variability and change. In: J. T. Houghton, Y. Ding, D. J. Griggs, M. Noguer, P. J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell & C. A. Johnson, eds. *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, USA, 2001. 29—30.
- [13] Qian W, Zhu Y. Climate change in China from 1880 to 1998 and its impact on the environmental condition. *Climatic Change*, 2001, 50: 419—444.
- [14] Su P X, Zhao A F, Zhang L X, *et al.* Characteristic in photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* of desert species. *Acta Botanica Boreo-Occidentalia Sinica*, 2003, 23(1): 11—17.
- [15] Li X M, Natoli T, Kenji O. Comparative studies on relation of photosynthesis to water status of two species of *Haloxylon* under controlled environments. *Acta Botanica Sinica*, 1993, 35(10): 758—765.
- [16] Jiang T R, Zhang L X, Bi Y R, *et al.* Effects of water stress on gas exchange characteristics of *Haloxylon Ammodendron* leaves. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2001, 37(6): 57—62.
- [17] Yang W B, Yang M R, Yang M. Research on relationship of physio-ecological water to drought resistance for *Saxaul*. *Acta Ecologica Sinica*, 1991, 11(4): 318—323.
- [18] Hou T Z, Liang Y Q. Research on physiological ecology of photosynthesis and water relation of *Saxaul* forests in Gua Jia Hu area of Xinjiang. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1991, 15(2): 141—150.
- [19] Xu H, Li Y. Water use strategy of three central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events. *Plant and Soil*, 2006, 285: 5—17.
- [20] Dodd I C. Hormonal interactions and stomatal responses. *Journal of Plant Growth Regulators*, 2003, 22: 32—46.

- [21] Buckley T N. The control of stomata by water balance. *New Phytologist*, 2005, 168: 275 — 292.
- [22] Gollan T, Schurr U, Schulze E D. Stomatal response to drying soil in relation to changes in xylem sap composition of *Helianthus annuus* I. The concentration of cations, anions, amino acids in, and pH of, the xylem sap. *Plant, Cell and Environment*, 1992, 15: 551 — 559.
- [23] Zhang M W, Davies W J. Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant, Cell and Environment*, 1990, 13: 277 — 285.
- [24] Pyankov V I, Black C C, Artyusheva E G, *et al.* Features of photosynthesis in *Haloxylon* species of Chenopodiaceae that are dominant plants in Central Asian deserts. *Plant Cell Physiology*, 1999, 40: 125 — 134.
- [25] Muller O, Hikosaka K, Hirose T. Seasonal changes in light and temperature affect the balance between light harvesting and light utilisation components of photosynthesis in an evergreen understory shrub. *Oecologia*, 2005, 143: 501 — 508.
- [26] Yamori W, Noguchi K, Terashima I. Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28: 536 — 547.
- [27] Donovan L A, Ehleringer J R. Water stress and use of summer precipitation in a Great Basin shrub community. *Functional Ecology*, 1994, 8: 289 — 297.
- [28] Li Y, Xu H, Cohen S. Long-term hydraulic acclimation to soil texture and radiation load in cotton. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28: 492 — 499.
- [29] Eagleson P S. Ecological optimality in water limited natural soil-vegetation systems. *Water Resources Research*, 1982, 18: 325 — 354.

参考文献:

- [14] 苏培玺, 赵爱芬, 张立新, 等. 荒漠区植物梭梭和沙拐枣光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征. *西北植物学报*, 2003, 23 (1): 11 ~ 17.
- [15] 李小明, 名取俊树, 大政敏次. 人工环境下两种梭梭幼苗光合水分关系的比较研究. *植物学报*, 1993, 35 (10): 758 ~ 765.
- [16] 江天然, 张立新, 毕玉蓉, 等. 水分胁迫对梭梭叶片气体交换特征的影响. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2001, 37(6): 57 ~ 62.
- [17] 杨文斌, 包雪峰, 杨茂仁, 等. 梭梭抗旱的生理生态水分关系研究. *生态学报*, 1991, 11(4): 318 ~ 323.
- [18] 侯天侦, 梁远强. 新疆甘家湖梭梭林的光合、水分生理生态的研究. *植物生态学与地植物学学报*, 1991, 15(2): 141 ~ 150.