

不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征

高 丽^{1,2}, 杨 劫^{1,*}, 刘瑞香^{1,3}

(1. 内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021; 2. 中国农业科学院草原研究所, 呼和浩特 010010;

3. 内蒙古农业大学生态环境学院, 呼和浩特 010019)

摘要: 采用 LI-6400 便携式光合系统对野外不同生境(沟底、坡面)和田间不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株的净光合速率和蒸腾速率及水分利用效率特征进行了观测, 结果表明, 中国沙棘雌雄株在水分条件较好的生境中均表现较强的生活力, 净光合速率和蒸腾速率主要受光照强度和大气温度的影响, 雄株表现出更高的光合、蒸腾、水分利用效率; 在水分条件较差的生境中, 雌雄株均通过降低蒸腾和提高水分利用效率来适应逆境, 净光合速率和蒸腾速率的影响因子增多, 雄株的光合速率大幅度下降, 雌株仍保持较高的光合速率, 雌株的水分利用效率高于雄株。可见, 在反映植物瞬时生理变化的性状方面, 雌株对土壤水分减少表现出了更强的适应性, 雄株对土壤水分变化表现出了更大的敏感性。

关键词: 沙棘; 中国沙棘; 雌雄异株; 水分; 净光合速率; 蒸腾速率; 水分利用效率

文章编号: 1000-0933(2009)11-6025-10 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Effects of soil moisture levels on photosynthesis, transpiration, and moisture use efficiency of female and male plants of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*

GAO Li^{1,2}, YANG Jie^{1,*}, LIU Rui-Xiang^{1,3}

1 College of Life Science, Inner Mongolia University, Huhhot 010021, China

2 Grassland Research Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences, Huhhot 010010, China

3 College of Ecology and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010019, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(11): 6025 ~ 6034.

Abstract: Net photosynthesis and transpiration rates of female and male individuals of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* were measured under different soil moisture conditions using the LI-6400 portable photosynthesis system. We studied two habitats corresponding to high (gully) and low (slope) soil moisture. We also applied four levels of soil moisture to plants grown in our experimental farm. The results showed that *H. rhamnoides* ssp. *sinensis* performed better under higher soil moisture conditions. Net photosynthesis and transpiration rates were mainly affected by photosynthetically active radiation (PAR) and air temperature (TA). Male plants were characterized by higher photosynthesis and transpiration rates and higher moisture use efficiency. When soil conditions were drier, female and male individuals adapted by reducing transpiration and increasing moisture use efficiency. During these periods more factors affected Net photosynthetic and transpiration rates. Photosynthetic rate of male individuals decreased greatly, whereas female plants maintained higher photosynthetic rate and exhibited higher moisture use efficiency. We conclude that female individuals of *H. rhamnoides* ssp. *sinensis* are more adaptable to lower soil moisture. In contrast, male plants are much more sensitive to changes in soil moisture.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40841018); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目

收稿日期: 2008-03-14; 修订日期: 2009-08-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jyang@imu.edu.cn

Key Words: Sea-buckthorn; *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*; dioecious; moisture; net photosynthesis rate; transpiration rate; water use efficiency

中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis*)是胡颓子科沙棘属的模式种——沙棘的一个亚种,也是我国特有的、分布最广的一个亚种^[1]。中国沙棘的生存能力很强,在我国环境恶劣的地区,特别是在干旱、水土流失严重的黄土高原地区仍能顽强生长、开花结实,发挥了显著的保持水土、改善生态环境的功能。近年来,学者们对中国沙棘做了大量的研究,主要集中在形态解剖结构^[1~11]、水分生理生态^[12~20]、抗逆生理生化^[21~23]、遗传^[24~27]、性别差异^[1,28~31]、大面积死亡原因^[32~35]等方面。中国沙棘是典型的雌雄异株植物,据研究^[28],雄株不仅持水力强,而且叶绿素含量、光合速率和呼吸速率均比雌株高。在雨水较多的年份,7~8月份中国沙棘雄株的生长速率为0.69cm/d,雌株为0.52cm/d,在雌雄株扦插试验中,发现雌株的成活率比雄株约高15%左右。那么中国沙棘雌雄株在水分生理生态适应性上到底存在什么样的差异?雌雄株在环境水分状况发生变化时,各自采取的适应对策是什么?本文从不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株的光合作用、蒸腾作用以及水分利用效率特征入手,对中国沙棘雌雄株的水分生理生态适应性机理做进一步的探讨,从而为水土流失治理等实践中更好的利用中国沙棘雌雄株性别之间的资源差异提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 野外试验地自然概况

试验地设在内蒙古皇甫川流域五分地沟试验区。五分地沟试验区是国家1980~2000年国民经济和社会发展规划中科技攻关项目“黄土高原综合治理”定位试验区之一。五分地沟试验区地处北纬39°46′,东经111°07′,海拔1130m。气候属典型温带半干旱气候,年平均气温6.2~7.2℃,极端低温-32.8℃,极端高温39.1℃;平均年降水量379~420mm,集中于6~8月份的降水量占年降水量的61%;年均蒸发量达1098.7mm;冬春季风力强盛而频繁,年均风速2~3m·s⁻¹,大风日数10~30d。土壤为以砒砂岩为母质的栗钙土。因受黄土母质影响,还有大面积的黄绵土和黄土分布。在该试验区分布有中国沙棘的典型地段,对生长在两个不同生境下的中国沙棘雌雄株进行研究,这两个生境分别是水分条件相对较好的沟底(土壤含水量15.77%)和水分条件较差的坡面(土壤含水量5.62%)。选择生长正常、有代表性的中国沙棘雌雄株进行测定。

1.2 田间试验设计

田间试验在内蒙古大学生命科学学院温室院内进行,试验地气候条件属于温带半干旱大陆性气候,年平均气温6.1℃,年降雨量400mm左右,雨量最多为7、8月份,日照充足,降雨集中,土壤为栗钙土。

采用小环刀法测定土壤田间持水量为27.19%,依此设定以土壤含水量为田间持水量的75%为水分适宜即土壤含水量20.4%作为对照、55%为轻度干旱胁迫即土壤含水量14.96%、40%为中度干旱胁迫即土壤含水量10.88%、30%为重度干旱胁迫即土壤含水量8.16%,小区间用埋入土壤中的塑料布隔开,每天用中子仪监测土壤水分含量,不同处理给以不同的灌溉水量达到试验设计的相应土壤含水量,对2年生中国沙棘雌雄株幼苗进行处理,每个处理3次重复。干旱胁迫处理10d后进行净光合速率、蒸腾速率的测定。

1.3 净光合速率和蒸腾速率的测定

2004年7月中旬,采用LI-6400便携式光合系统,不同生境和不同处理各选择3个代表性植株,在每株中部3个方向各选取1个代表性叶片,从6:00~18:00每2h测定1次。净光合速率(net photosynthesis rate, NP)、蒸腾速率(transpiration rate, TR)及光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)、气孔导度(stoma conductivity, COND)、细胞间CO₂浓度(intercellular CO₂ concentration, CI)、叶温(leaf temperature, TL)、气温(air temperature, TA)、空气相对湿度(relative humidity of atmosphere, RH)等环境参数由LI-6400便携式光合系统同步测出,水分利用效率(water use efficiency, WUE) = NP/TR。测定结束后摘下叶片用LI-3000A便携式光电叶面积仪测定叶面积。

1.4 数据的统计分析

测定数据采用Microsoft Excel和SPSS10.0软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 光合作用特征

2.1.1 野外不同生境下光合作用特征

由图 1 可以看出,在水分条件较好的生境,雌雄株的净光合速率均较高,日均值分别为 $13.138\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $17.937\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。清晨雌雄株的净光合速率没有差异,10:00 到 18:00 雄株的净光合速率高于雌株。雌株的日进程呈双峰曲线,两个峰值出现在 10:00 和 16:00;雄株的日进程呈单峰曲线,峰值出现在 12:00。在水分条件较差的生境,雌雄株的净光合速率的日均值分别降低到 $5.399\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $3.81\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。雌株的净光合速率高于雄株。雌株的日进程呈双峰曲线,8:00 时达到一天中的最大值,14:00 时出现一个不太明显的峰值;雄株的净光合速率一直处于下降的状态,最大值出现在 6:00,午后净光合速率变化不大。可见,土壤水分含量的变化对中国沙棘雌雄株净光合速率的影响较大。

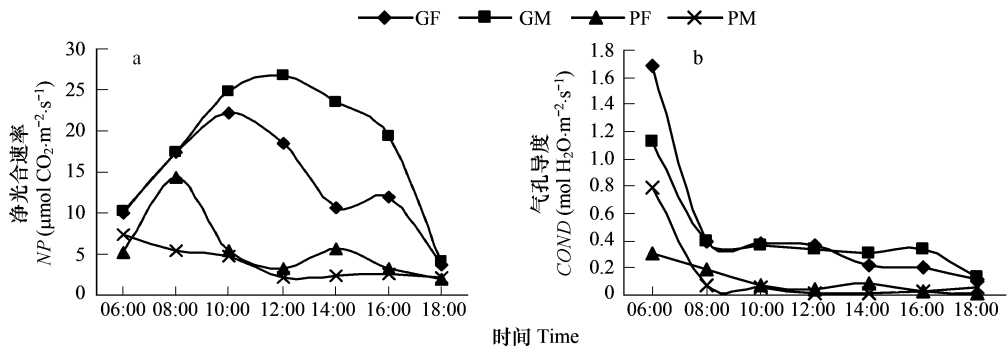


图 1 五分地沟试验区不同生境中国沙棘雌雄株净光合速率(a)及气孔导度(b)日进程

Fig. 1 Diurnal dynamics of NP (a) and COND (b) of female and male individuals of *H. rhamnoides* ssp. *sinensis* in different habitats in Wufen-di-gou study area

G: 沟底 Gully, P: 坡面 Slope, F: 雌株 Female, M: 雄株 Male,下同 the same below

相关分析(表 1)表明:在水分条件较好时,中国沙棘雌雄株的 *NP* 与 *PAR*、*TA* 呈极显著正相关,说明在该生境条件下,*PAR*、*TA* 是影响雌雄株 *NP* 的主要因子,*NP* 还与 *CI* 呈极显著负相关,分析其原因是,随着 *NP* 的上升,消耗的 CO_2 增多,胞间 CO_2 不能及时得到补足,所以导致 *CI* 的下降,反之,*NP* 下降,则 *CI* 就会增加;在水分条件较差时,中国沙棘雌雄株 *NP* 与 *COND*、*CI*、*RH* 呈极显著或显著正相关,与 *TA* 呈极显著负相关,与 *PAR* 不相关。许大全等^[17]认为水分胁迫对植物光合的抑制包括气孔抑制和非气孔抑制,前者指水分胁迫使 *COND* 下降, CO_2 进入叶片受阻而使光合下降;后者指水分胁迫诱发的活性自由基代谢失调而导致光合器官光合活性的下降。气孔限制的重要判据是 *CI* 的降低;非气孔限制的判据是 *CI* 值的增加。据此可以判断出,在水分条件较差的生境,雌雄株净光合速率下降的主要原因是干旱胁迫导致的 *COND* 下降,即受到了气孔限制,

表 1 五分地沟试验区不同生境中国沙棘雌雄株净光合速率与各因子的相关性分析

Table 1 Correlations between net photosynthesis rate and factors affecting photosynthesis rate for female and male individuals of *H. rhamnoides* ssp. *sinensis* in two habitats of the Wufendigou study area

项目 Item		气孔导度 COND	胞间二氧化碳 浓度 CI	大气温度 TA	大气相对湿度 RH	光合有效辐射 PAR
净光合速率 NP	沟底雌株 GF	-0.026	-0.514 **	0.257 **	-0.140	0.826 **
	沟底雄株 GM	-0.212 *	-0.832 **	0.684 **	-0.530	0.933 **
	坡面雌株 PF	0.543 **	0.271 *	-0.373 **	0.404 **	-0.035
	坡面雄株 PM	0.616 **	0.409 **	-0.651 **	0.699 **	-0.066

* 表示在 0.05 水平显著相关 * Correlation is significant at the 0.05level (2-tailed); ** 表示在 0.01 水平显著相关 ** Correlation is significant at the 0.01level (2-tailed)

并且 TA 和 RH 也是该生境下雌雄株光合作用的限制因子。

2.1.2 田间不同土壤水分条件下光合作用特征

在水分适宜条件下,中国沙棘雌雄株的净光合速率都较高,日均值分别为 $10.641 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $11.283 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,差异不显著,雌雄株净光合速率日进程都呈近似双峰曲线,午休现象均不明显;在轻度干旱胁迫条件下,雌雄株的净光合速率比水分适宜时有所下降,日均值分别为 $9.104 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $9.402 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,雌雄株间差异仍不显著,雌株的日进程呈较明显的双峰曲线,雄株的日进程起伏不大;在中度干旱胁迫条件下,雌雄株的净光合速率又较轻度干旱胁迫时有所降低,日均值分别为 $8.087 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $4.768 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,雄株的净光合速率下降幅度明显大于雌株,雌株的日进程呈现出上午高、午后低的特点,雄株的日进程呈单峰曲线;在重度干旱胁迫条件下,雌雄株的净光合速率日均值降低到 $7.145 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $3.683 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,此时雌株的净光合速率接近于雄株的 2 倍,雌雄株均出现了明显的光合午休现象(图 2)。

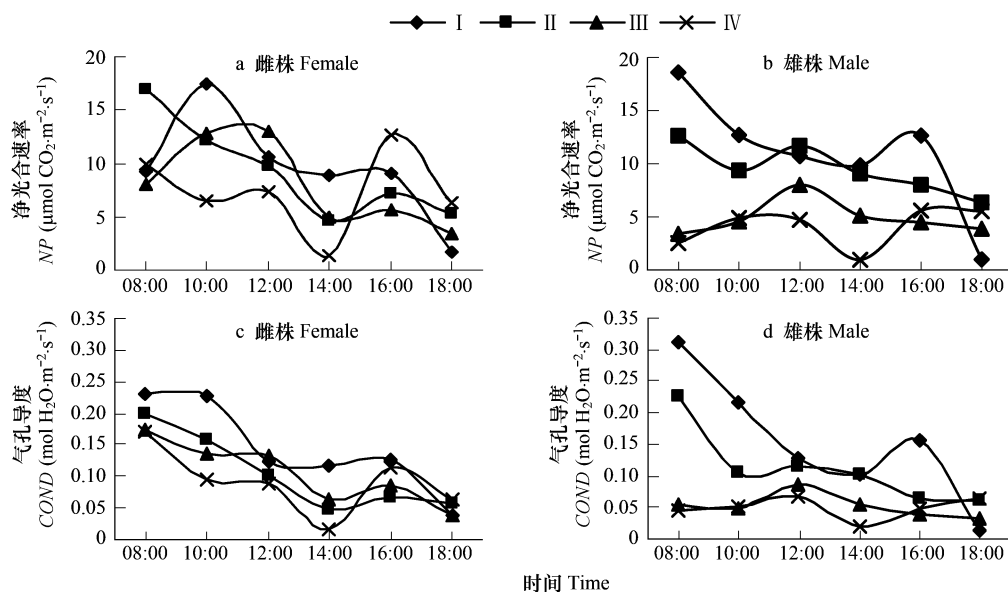


图2 田间不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株净光合速率(a, b)及气孔导度(c, d)日进程

Fig. 2 Diurnal dynamics of NP and COND of female and male individuals of *H. rhamnoides* ssp. *sinensis* under four levels of soil moisture in the experimental farm

I: 水分适宜 Appropriate moisture, II: 轻度干旱胁迫 Mild drought stress, III: 中度干旱胁迫 Moderate drought stress, IV: 重度干旱胁迫 Severe drought stress, 下同 the same below

相关分析表明(表 2):在不同土壤水分条件下,中国沙棘雌雄株的净光合速率都与 $COND$ 呈极显著正相关, $COND$ 是影响 NP 的重要生理因子。在水分适宜条件下, PAR 是影响 NP 的主要环境因子,雄株的 NP 受气孔因素的影响;在轻度干旱胁迫下,雌雄株的 NP 均受到了气孔限制;在中度干旱胁迫条件下, TA 、 PAR 是影响雌雄株 NP 的主要环境因子,雌株的 NP 还受非气孔因素的影响,雄株的 NP 受 RH 的限制;在重度干旱胁迫下, TA 在此时成为了雌株 NP 的限制因子,雄株的 NP 受非气孔因素的影响,同时还受 TA 、 PAR 的限制。

2.2 蒸腾作用特征

2.2.1 野外不同生境下蒸腾作用特征

在水分条件较好的生境,中国沙棘雌雄株的蒸腾速率较高,日均值分别为 $8.766 \mu\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $9.948 \mu\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,雌雄株的蒸腾速率日进程均为单峰曲线,峰值分别出现在 12:00 和 14:00,午后雄株的蒸腾速率高于雌株;在水分条件较差的生境,中国沙棘雌雄株的蒸腾速率明显低于沟底的雌雄株,日均值分别为 $2.439 \mu\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $2.065 \mu\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,雌株的日进程仍为单峰曲线,峰值出现在 14:00,峰

值出现时间比沟底的雌株推后,雄株的蒸腾速率全天处于下降状态,6:00 蒸腾速率最大(图 3)。

表 2 田间不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株净光合速率与各因子的相关性分析

Table 2 Correlations between NP and factors affecting photosynthesis rate for female and male individuals of *H. rhamnoides* ssp. *sinensis* under four levels of soil moisture in the experimental farm

项目 Item		气孔导度 COND	胞间二氧化碳 浓度 CI	大气温度 TA	大气相对 湿度 RH	光合有效辐射 PAR
净光合速率 NP	水分适宜雌株 I F	0.824 **	-0.439 **	0.286	0.083	0.843 **
	水分适宜雌株 I M	0.953 **	0.576 **	-0.275	0.370 *	0.231
	轻度胁迫雌株 II F	0.985 **	0.723 **	-0.423 *	0.708 **	0.426 *
	轻度胁迫雌株 II M	0.847 **	0.589 **	-0.104	0.596 **	0.483 **
	中度胁迫雌株 III F	0.616 **	-0.356 *	0.449 **	-0.106	0.711 **
	中度胁迫雌株 III M	0.708 **	-0.307	0.525 **	-0.385 *	0.785 **
	重度胁迫雌株 IV F	0.824 **	0.014	-0.564 **	0.374	0.015
	重度胁迫雌株 IV M	0.874 **	-0.712 **	-0.598 **	0.022	-0.621 **

* 表示在 0.05 水平显著相关 * Correlation is significant at the 0.05level (2-tailed); ** 表示在 0.01 水平显著相关 ** Correlation is significant at the 0.01level (2-tailed)

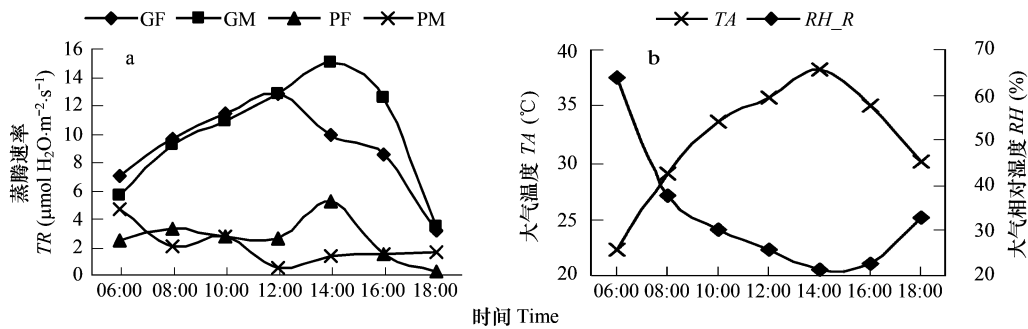


图 3 五分地沟试验区不同生境中国沙棘雌雄株蒸腾速率(a)、大气温度(b)和大气相对湿度(b)日进程
Fig 3 Diurnal dynamics of TR (a), TA (b), and RH (b) for female and male individuals of *H. rhamnoides* ssp. *sinensis* in two habitats of the Wu-fen-di-gou study area

相关分析表明(表 3):在水分条件较好时,雌雄株的 TR 与 TA 、 PAR 呈极显著正相关,与 RH 呈极显著负相关, PAR 的增强可以提高 TA , TA 的升高又促使气孔下腔蒸汽压增大,从而使 TR 加快,而 RH 的增大,使得叶内外蒸汽压差变小, TR 下降;在水分条件较差时,雌株的 TR 与 $COND$ 、 PAR 呈极显著正相关, PAR 的增减可以促使 $COND$ 的升降,从而影响雌株的蒸腾作用,坡面雄株的 TR 与 $COND$ 、 RH 呈极显著正相关,与 TA 、 PAR 呈极显著和显著负相关,显然此时各环境因子均会影响雄株的 TR ,这些环境因子通过改变 $COND$ 进一步影响 TR 。

2.2.2 田间不同土壤水分条件下蒸腾作用特征

水分适宜时,中国沙棘雌雄株的蒸腾速率无明显差异,日均值分别为 $7.036\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $6.844\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,雌雄株的日进程为近似双峰曲线;轻度干旱胁迫下,雌雄株的蒸腾速率日均值分别下降到 $4.782\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $5.049\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,雌雄株间差异不显著,雌株蒸腾速率日进程曲线走势与水分适宜时的雌株大致相同;中度干旱胁迫下,雌株的蒸腾速率仍维持在轻度干旱胁迫时的水平,日均值为 $4.833\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,而雄株的蒸腾速率下降到轻度干旱胁迫时的 1/2,日均值为 $2.492\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,雌株的日进程为完全的双峰曲线,雄株的日进程呈单峰曲线;重度干旱胁迫下,雌雄株的蒸腾速率日均值分别下降到 $4.334\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $2.171\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,下降幅度不大,此时雌株的蒸腾速率接近于雄株的 2 倍,雌株的蒸腾速率日变化较大,14:00 骤降到一天中的最小值,16:00 又陡升到一天中的最大

值,雄株的蒸腾速率日变化不大,不过 14:00 也处于一天中的最小值(图 4)。

表 3 五分地沟试验区不同生境中国沙棘雌雄株蒸腾速率与各因子的相关性分析

Table 3 Correlations between TR and factors affecting TR of female and male individuals of *H. rhamnoides* ssp. *sinensis* in two habitats of the Wufendigou study area

项目 Item		气孔导度 COND	大气温度 TA	空气相对湿度 RH	光合有效辐射 PAR
蒸腾速率 TR	沟底雌株 GF	-0.034	0.435 **	-0.282 **	0.768 **
	沟底雄株 GM	-0.182	0.807 **	-0.667 **	0.855 **
	坡面雌株 PF	0.387 **	0.221	-0.014	0.473 **
	坡面雄株 PM	0.846 **	-0.661 **	0.717 **	-0.232 *

* 表示在 0.05 水平显著相关 * Correlation is significant at the 0.05level (2-tailed); ** 表示在 0.01 水平显著相关 ** Correlation is significant at the 0.01level (2-tailed)

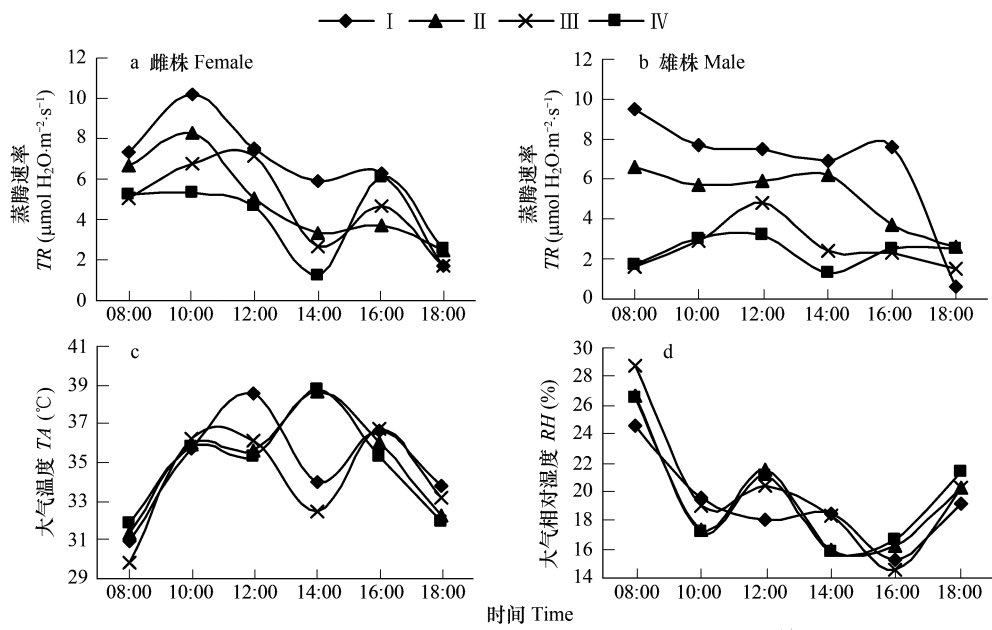


图 4 田间不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株蒸腾速率(a, b), 大气温度(c)和大气相对湿度(d)日进程

Fig. 4 Diurnal dynamics of TR (a, b), TA (c), and RH (d) of female and male of *H. rhamnoides* ssp. *sinensis* under four levels of soil moisture in the experimental farm

相关分析表明(表 4):不同土壤水分条件下,中国沙棘雌雄株的蒸腾速率与 COND 呈极显著正相关,说明 COND 是影响中国沙棘雌雄株 TR 的重要因子,COND 又会随着各环境因子的变化而变化。在水分适宜和轻度干旱胁迫条件下,雌雄株的 COND 随着 PAR 的增减而升降,进而导致 TR 的变化;中度干旱胁迫下,雌雄株的 TR 同时受 TA 和 PAR 的影响;重度干旱胁迫下,雌雄株为了避免过多失水,所以 COND 会随着 TA 的升高而降低,导致 TR 的下降,而此时的 PAR 对雌雄株的 TR 会产生不同的影响,随着 PAR 的增强,雌株的 TR 上升,而雄株的 TR 下降。

2.3 水分利用效率(WUE)

水分利用效率(WUE)是植物水分生理的一个重要指标。根据植物日均光合速率及蒸腾速率,可以计算出植物的瞬时水分利用效率(NP/TR),反映的是植物消耗单位 mol 水分所固定 CO₂的 mol 数。WUE 越高,植物体对水资源利用就越充分,消耗较少的水分产生较多的干物质,高 WUE 对处在干旱环境中的植物非常重要。不同土壤水分条件下中国雌雄株的水分利用效率见表 5。

表 4 田间不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株蒸腾速率与各因子的相关性分析

Table 4 Correlations between *TR* and factors affecting *TR* of female and male individuals of *H. rhamnoides* ssp. *sinensis* under four levels of soil moisture in the experimental farm

项目 Item		气孔导度 <i>COND</i>	大气温度 <i>TA</i>	空气相对湿度 <i>RH</i>	光合有效辐射 <i>PAR</i>
蒸腾速率 <i>TR</i>	水分适宜雌株 I F	0.876 **	0.246	0.168	0.836 **
	水分适宜雄株 I M	0.902 **	-0.120	0.234	0.254
	轻度胁迫雌株 II F	0.887 **	-0.027	0.278	0.681 **
	轻度胁迫雄株 II M	0.738 **	0.238	0.279	0.715 **
	中度胁迫雌株 III F	0.690 **	0.475 **	-0.136	0.618 **
	中度胁迫雄株 III M	0.778 **	0.558 **	-0.323	0.718 **
	重度胁迫雌株 IV F	0.838 **	-0.369 *	0.245	0.413 *
	重度胁迫雄株 IV M	0.881 **	-0.368 *	-0.047	-0.514 **

* 表示在 0.05 水平显著相关 * Correlation is significant at the 0.05level (2-tailed); ** 表示在 0.01 水平显著相关 ** Correlation is significant at the 0.01level (2-tailed)

由表 5 可以看出,在皇甫川五分地沟试验区,在水分条件较好的生境,雌雄株的 *WUE* 较低,且雌株低于雄株;在水分条件较差的生境,雌雄株的 *WUE* 较高,且雌株高于雄株。田间的雌雄株的 *WUE*,在水分适宜时较低,雄株大于雌株;轻度干旱胁迫下,*WUE* 有所上升,雌株的上升幅度大于雄株,雌雄株间无差异;中度干旱胁迫下,雌株的 *WUE* 上升,雄株的 *WUE* 下降,使得雌株高于雄株;重度干旱胁迫下,雌雄株的 *WUE* 均下降,雌株仍高于雄株。由此可以得出,在水分条件较好时,中国沙棘雌雄株的 *WUE* 相对较低,且雄株高于雌株,雄株能更好的利用水资源;在水分条件较差时,雌雄株的 *WUE* 较高,且雌株高于雄株,雌株对水资源的利用更充分。

表 5 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株的水分利用效率的统计描述

Table 5 Descriptive statistics of water use efficiency of female and male of *Hippophae rhamnoides* ssp. *sinensis* under different soil moisture conditions

项目 Item	平均值 Mean	最小值 Min	最大值 Max	标准偏差 Std. Deviation
沟底雌株 GF	1.47	1.04	1.97	0.31
沟底雄株 GM	1.79	1.23	2.31	0.37
坡面雌株 PF	2.69	1.07	5.94	1.78
坡面雄株 PM	2.10	1.38	3.93	0.90
水分适宜雌株 I F	1.39	1.04	1.71	0.22
水分适宜雄株 I M	1.62	1.42	1.96	0.20
轻度胁迫雌株 II F	1.90	1.39	2.53	0.43
轻度胁迫雄株 II M	1.92	1.45	2.39	0.34
中度胁迫雌株 III F	2.00	1.57	2.52	0.34
中度胁迫雄株 III M	1.72	1.20	1.97	0.29
重度胁迫雌株 IV F	1.72	1.11	2.48	0.52
重度胁迫雄株 IV M	1.59	0.54	2.20	0.61

3 讨论与结论

中国沙棘雌雄株在光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特性上对水分条件的改变所做出的响应反映出了趋同的适应方式。在水分条件较好时,雌雄株均表现为充分的利用各种环境资源,保持高的生活力,净光合速率和蒸腾速率的主要受光照强度和大气温度的影响;在水分条件较差时,雌雄株均采取降低蒸腾、提高水分利用效率来适应逆境,但植株光合生产能力下降,雌雄株净光合速率和蒸腾速率的影响因子增多。

雌雄异株植物由于适应自然界而长期进化的结果表现在,这类植物的雌雄植株在生长、存活、生殖格局、空间分布等方面表现出明显的不同^[36~46]。研究表明,*Acer negundo* 雌性比雄性有显著的更好的防御功能,在田间和控制环境条件下,雄性一向比雌性有更高的伤害率,雄株较雌株有更低的气孔导度、蒸腾、净碳同化及

叶片内在 CO_2 浓度。此外,雄株较雌株对于土壤水分含量的降低和叶-空气蒸汽压的增加梯度都表现出更大的气孔敏感性^[47,48]。本项研究表明,在水分条件较好时,中国沙棘雄株的净光合速率、蒸腾速率、 WUE 高于雌株;水分条件较差时,雄株的净光合速率和蒸腾速率下降幅度大于雌株,雌株的 WUE 高于雄株。雄株对土壤水分条件的改变表现出了更大的敏感性。中国沙棘雌株的净光合速率和蒸腾速率的日进程多呈双峰曲线,水分条件越差,午休现象越明显;雄株的日进程或呈单峰曲线或起伏不大,只在重度干旱胁迫下,出现午休现象。午休是植物在长期进化过程中形成的一种自我保护方式,通过减少水分损失,减轻光破坏,以求得在不利的环境下继续生存^[49]。雌株对土壤干旱表现出了更强的适应性。

英国生态学家 J. P. Grime 等^[50]在 r-对策和 k-对策的基础上对生活史式样的分类作了有益的扩充。在资源丰富的可预测生境,称竞争型(C);在资源胁迫生境中,称胁迫忍耐型(S)。C 来源于竞争一词,该对策者把大部分可利用资源分配给生长,是最佳的竞争者,它们适合生存于资源丰富的生境,在资源丰富的生境,它们具有从环境中迅速提取资源的能力,生长快速;在资源递减的生境中,植物虽然在资源比较丰富的时期内快速生长,但当胁迫出现时将表现出易受胁迫、受伤害的特征。S 来源于胁迫一词,在资源有限或由于生理胁迫限制了资源利用的生境中,植物将主要的资源用于维持存活。S-对策者虽然在资源丰富的生境生长速率较慢,但在资源有限的生境中具有较强的抗胁迫能力。在土壤水分条件发生变化时,中国沙棘雌雄株在反映植物瞬时生理变化的性状方面表现出了趋异的适应能力,雌株趋向于 S-对策者,雄株趋向于 C-对策者。中国沙棘雌株承担着繁育后代的重任,雌株的这种稳健的适应性对策对整个物种的繁衍是有利的,但雄株的这种激进的适应性对策对其长期生存是不利的,可能会进一步影响到整个物种的生存和进化。中国沙棘雌雄株之间的这种生态适应性差异是否为雌雄异株植物的普遍规律,甚至是自然界所有有性别分化生物的普遍规律还有待于进一步研究。

References:

- [1] Lian Y S. Biology and chemistry of *Hippophae*. Lanzhou: Gansu Scientific and Technological Press, 2000.
- [2] Li D Q, Liang Y M, Huang J, Jiang J. Study on the Characteristic of Anatomy of Seabuckthorn on the Semiarid Loess Region. *Hippophae*, 2004, 17 (1): 8—13.
- [3] Li D Q, Liang Y M, Huang J, Jiang J. Study on the characteristic of anatomy in *Hippophae rhamnoides* ssp. *Sinensis*. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin*, 2003, 23(7): 1224—1230.
- [4] Li D W, Wang Y C, Jin K Z. Relationship between the morphological anatomy of nutritive organ and habitat of Chinese Sea Buckthorn. *Journal of Northwest University (Natural Science Edition)*, 1996, 26(3): 247—249.
- [5] Zhang Z X, Gao Z Q, Zhang Y. A SEM study on the morphology of foliar surface of Seabuckthorn and *Elaeagnus* and their implication on taxonomy I. *Bulletin of Botanical Research*, 1992, 12(2): 169—176.
- [6] Zhang J K, Zhang X M, Zhang G W. A study on morphology distribution and classification of downiness of *Hippophae rhamnoides* ssp. *Sinensis*. *Scientia Silvae Sinicae*, 1995, 31(5): 408—413.
- [7] Zhang Z X. Observation of shield down of foliar surface of *Hippophae rhamnoides* ssp. *Sinensis*. *Hippophae*, 1989, 2: 20—22.
- [8] Zhang J K, Lin W. Formation and nitrogen fixation ability of root nodule of Seabuckthorn. *Hippophae*, 1995, 8(3): 3—9.
- [9] Jin K Z, Yin H, Yan Y C. Development and structure of root nodules and Endophytes Frankia in the Chinese Sea Buckthorn. *Journal of Northwest University (Natural Science Edition)*, 1995, 25(2): 155—157.
- [10] Liu H Z, Qi J, Li Y. Studies on Seabuckthorn root distribution and root nodules. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2005, 27(6): 631—633, 638.
- [11] Wu L, Huo Y, Nie X L. Studies on leaf tissue parameters and their relations to drought resistance of Sea Buckthorn. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2003, 25(4): 390—393.
- [12] Ruan C J, Li D Q, Jiang J, Huang J. Study on the characteristics of moisture physiological ecology of seabuckthorn and the communities in the semiarid loess hilly region. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin*, 2000, 20(4): 621—627.
- [13] Ruan C J, Li D Q. Study on the characteristic of moisture physiology ecology of Seabuckthorn in the semiarid loess hilly region. *Journal of Soil Erosion and Soil and Moisture Conservation*, 1999, 5(5): 25—31.
- [14] Xu B C, Shan L, Huang J. ComPARson diurnal course of photosynthesis characteristics of seabuckthorn at different site conditions in semiarid Loess Hilly-gully Region. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin*, 2003, 23(6): 949—953.
- [15] Ruan C J, Li D Q. Study on several hydrological and Ecological Characteristics of *Hippophae rhamnoides* in the Loess Hilly Region. *Forest*

- Research, 2002, 15(1): 47—53.
- [16] Li L X, Liang Z S, Han R L. Effect of soil drought on the growth and moisture use efficiency of seabuckthorn. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2002, 22(2): 296—302.
- [17] Xu D Q. Some problems in stomata limitation analysis of photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33(4): 241—244.
- [18] Han R L, Liang Z S, Zou H Y. Study on characteristics of consuming moisture of seabuckthorn under different soil conditions. *Hippophae*, 1991, (4): 33—38.
- [19] Yang J, Li G Q, Cao Y. Analysis of *Hippophae rhamnoides* subsp. *Sinensis* photosynthesis characteristics under different moisture conditions in Huangfuchuan Basin. *Journal of Soil and Moisture Conservation*, 2004, 18(2): 148—151.
- [20] Han R L, Liang Z S, Hou Q C, Zou H Y. Moisture consumption properties of adaptable nursery stocks on Loess plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1994, 5(2): 210—213.
- [21] Ruan C J, Xie Q L. Effect of soil moisture on survival rate of seabuckthorn and its stress-resistance physiological characteristics. *Chin J Appl Environ Bio*, 2002, 8(4): 341—345.
- [22] Han R L, Li L X, Liang Z S. Seabuckthorn relative membrane conductivity and osmotic adjustment under drought stress. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2003, 23(1): 23—27.
- [23] Han R L, Li L X, Liang Z S, Xue Z D, Du Z K. Seabuckthorn membrane-lipid peroxidation system under drought stress. *Journal of Northwest Forestry University*, 2002, 17(4): 1—5.
- [24] Xing M S, Xue C J. Karyotype analysis of seabuckthorn. *Journal of Shanxi University (Nat. Sci. ed.)*, 1989, 12(3): 323—330.
- [25] Pu X L, Li M X, Xu B S. Karyotype and sex chromosome of three species of seabuckthorn. The compilation of summaries of academic papers of the 55th anniversary of China Plant Society. Beijing: China Plant Society, 1988. 463—464.
- [26] Wang B Q, Wang Y H. Study on chromosome karyotypes of *Hippophae rhamnoides* ssp. *Sinensis*. *Journal of Beihua University (Natural Science)*, 2000, 1(5): 407—409.
- [27] Sun K, Chen W, Ma R J, Chen X L. A study on the genetic diversity of subpopulations of *Hippophae rhamnoides* ssp. *Sinensis* at Ziwuling, Gansu. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2004, 40(3): 72—75.
- [28] Lu C E, Xiao H, Wang W Y, Yan J M. Differences of some physiological and biochemical indicators of female and male of seabuckthorn. *Hippophae*, 1995, 8(2): 16—18.
- [29] Gao S S. Identification of female and male of seabuckthorn. *Hippophae*, 2003, 16(4): 1.
- [30] Li F. Discussion on rules of scatter by themselves and passive competition of seabuckthorn forest. The second technical report about demonstration of model cultivation of high-yielding forest of seabuckthorn, 1989, 58—60.
- [31] Jin K Z, Yin H, Li D W, Chen M J. Studies on seedling early enzymatic diagnosis of morphologically unknown sex in seabuckthorn. *Journal of Northwest University*, 1992, 22(4): 441—444.
- [32] Li X Z, Li G Q, Wei Y, He B. Causes of seabuckthorn death in large acreage in China. *Hippophae*, 2005, 18(1): 24—28.
- [33] Zhang L X, Hui X X, Huang L H, Lu T G. Causes of death in large area and measures of management of seabuckthorn forest in Jianping County. *Hippophae*, 2002, 15(3): 26—29.
- [34] Gong H Z, Wang J. Causes of death in large area and measures of management of seabuckthorn forest in Jianping county. *Chinese Moisture and Soil Conservation*, 2003(4): 17—18.
- [35] Hui X X, Zhang L X, Kong F S, Lu T G. Causes of death in large area and measures of management of seabuckthorn forest in Jianping County. *Protection Forest Science and Technology*, 2002, (2): 53—55.
- [36] Jin J, Jiang H, Yu S Q, Zhou G M. Sex-linked photosynthesis physiologic research and the evolutionary ecological analysis in relict plant, *Ginkgo biloba* L. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(3): 1128—1136.
- [37] Allen G A and Antos J A. Sex ratio variation in the dioecious shrub *oemleria cerasifoxnis*. *The American Naturalist*, 1993, 141(4): 537—553.
- [38] Bullock S H, Bawa K. S. Sexual Dimorphism and the Annual Flowering Pattern in *Jacaratia Dolichaula* (D. Smith) woodson (Caricaceae) in a costa rican rain forest. *Ecology*, 1981, 62(6): 1494—1504.
- [39] Cipollini M L and Whigham D F. Sexual dimorphism and cost of reproduction in the dioecious shrub *Lindera Benzoin* (Laumceae). *American Journal of Botany*, 1994, 81(1): 65—75.
- [40] Delph L F. Sex-differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe subalpina*. *Ecology*, 1990, 71(4): 1342—1351.
- [41] Gross K L, Soule J D. Differences in biomass allocation to reproductive and vegetative structures of male and female plants of a dioecious perennial herb, *Silene Alba* (Miller) Knuse. *American Journal of Botany*, 1981, 68 (6): 801—807.
- [42] Lovett Doust J, Lovett Doust L. Modules of production and reproduction in a dioecious clonal shrub, *Rhus Typhina*. *Ecology*, 1988, 69(30): 741—750.
- [43] Ramp P F, Stephenson S N. Gender dimorphism in growth and mass partitioning by box-elder (*Aver negando* L.). *American Midland Naturalist*, 1988, 119(2): 420—430.
- [44] Sakai A K, Sharik T L. Clonal growth of male and female bigtooth aspen (*Populus grandidentata*). *Ecology*, 1988, 69(6): 2031—2033.

- [45] Thomas S C, Lafrankie J V. Sex, Size and interyear variation in flowering among dioecious trees of the malayan rain forest. *Ecology*, 1993, 74(5): 1529—1537.
- [46] Vitale J J, Freeman D C, Merlotti L A. Patterns of biomass allocation in *Spinacia oleracea* (chenopodiaceae) across a salinity gradient; evidence for a niche. *American Journal of Botany*, 1987, 74 (7): 1049—1054.
- [47] Jing S W, Coley P D. Dioecy and herbivory: the effect of growth rate on plant defense in *Acer negundo*. *Oikos*, 1990, 58: 369—377.
- [48] Dawson T E, Ehleringer J R. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination and habitat distribution in box-elder, *Acer negundo*. *Ecology*, 1993, 74: 798—815.
- [49] Xu D Q. Siesta of photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 1997, (6): 466—467.
- [50] Li B. *Ecology*. Beijing: Higher Education Press, 2000. 79.

参考文献:

- [1] 廉永善. 沙棘属植物生物学和化学. 兰州: 甘肃科学技术出版社, 2000.
- [2] 李代琼, 梁一民, 黄瑾, 姜峻. 半干旱黄土区沙棘的形态解剖学特性研究. *沙棘*, 2004, 17(1): 8~13.
- [3] 李代琼, 梁一民, 黄瑾, 姜峻. 沙棘的形态解剖学特性研究. *西北植物学报*, 2003, 23(7): 1224~1230.
- [4] 李多伟, 王义潮, 晋坤贞. 中国沙棘营养器官结构特征及其与生境关系的研究. *西北大学学报*, 1996, 26(3): 247~249.
- [5] 张志翔, 高宗庆, 张勇. 沙棘属和胡颓子属叶表皮形态与分类的扫描电镜研究 I. *植物研究*, 1992, 12(2): 169~176.
- [6] 张吉科, 张小民, 张国伟. 中国沙棘表皮毛的形态分布和类群研究. *林业科学*, 1995, 31(5): 408~413.
- [7] 张志翔. 中国沙棘叶片表面盾状毛观察. *沙棘*, 1989, 2: 20~22.
- [8] 张吉科, 林伟. 沙棘根瘤的形成与固氮能力. *沙棘*, 1995, 8(3): 3~9.
- [9] 晋坤贞, 殷红, 严宜昌. 中国沙棘根瘤内生菌的观察和根瘤结构与发育的研究. *西北大学学报*, 1995, 25(2): 155~157.
- [10] 刘洪章, 齐洁, 李玉. 沙棘根系分布及根瘤研究. *吉林农业大学学报*, 2005, 27(6): 631~633, 638.
- [11] 吴林, 霍焰, 聂小兰. 沙棘叶片组织结构观察及其与抗旱性关系的研究. *吉林农业大学学报*, 2003, 25(4): 390~393.
- [12] 阮成江, 李代琼, 姜峻, 黄瑾. 半干旱黄土丘陵区沙棘的水分生理生态及群落特性研究. *西北植物学报*, 2000, 20(4): 621~627.
- [13] 阮成江, 李代琼. 半干旱黄土丘陵区沙棘水分生理生态特性研究. *土壤侵蚀与水土保持学报*, 1999, 5(5): 25~31.
- [14] 徐炳成, 山仑, 黄瑾. 黄土丘陵区不同立地条件下沙棘光合生理日变化特征比较. *西北植物学报*, 2003, 23(6): 949~953.
- [15] 阮成江, 李代琼. 黄土丘陵区沙棘林几个水分生理生态特征研究. *林业科学研究*, 2002, 15(1): 47~53.
- [16] 李丽霞, 梁宗锁, 韩蕊莲. 土壤干旱对沙棘苗木生长及水分利用的影响. *西北植物学报*, 2002, 22(2): 296~302.
- [17] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. *植物生理学通讯*, 1997, 33(4): 241~244.
- [18] 韩蕊莲, 梁宗锁, 邹厚远. 在不同土壤条件下沙棘耗水特性研究. *沙棘*, 1991, (4): 33~38.
- [19] 杨劭, 李国强, 曹云. 皇甫川流域中国沙棘光合特征分析. *水土保持学报*, 2004, 18(2): 148~151.
- [20] 韩蕊莲, 梁宗锁, 侯庆春, 邹厚远. 黄土高原适生树种苗木的耗水特性. *应用生态学报*, 1994, 5(2): 210~213.
- [21] 阮成江, 谢庆良. 土壤水分对沙棘成活率及抗逆生理特性的影响. *应用与环境生物学报*, 2002, 8(4): 341~345.
- [22] 韩蕊莲, 李丽霞, 梁宗锁. 干旱胁迫下沙棘叶片细胞膜透性与渗透调节物质研究. *西北植物学报*, 2003, 23(1): 23~27.
- [23] 韩蕊莲, 李丽霞, 梁宗锁, 薛志德, 杜正科. 干旱胁迫下沙棘膜脂过氧化保护体系研究. *西北林学院学报*, 2002, 17(4): 1~5.
- [24] 邢茂生, 薛彩娟, 李日平. 沙棘的核型分析. *山西大学学报*, 1989, 12(3): 323~330.
- [25] 普晓兰, 李懋学, 徐炳声. 三种沙棘的核型和性染色体. *中国植物学会 55 周年年会学术论文摘要汇编*. 北京: 中国植物学会, 1988, 463~464.
- [26] 王柏青, 王耀辉. 中国沙棘的染色体核型分析. *北华大学学报*, 2000, 1(5): 407~409.
- [27] 孙坤, 陈纹, 马瑞君, 陈学林. 子午岭中国沙棘亚居群的遗传多样性研究. *兰州大学学报*, 2004, 40(3): 72~75.
- [28] 卢崇恩, 肖虹, 王文英, 同晋民. 沙棘雌雄株部分生理生化指标的差异. *沙棘*, 1995, 8(2): 16~18.
- [29] 高尚士. 沙棘雌雄株识别. *沙棘*, 2003, 16(4): 1.
- [30] 李峰. 沙棘林自疏规律及被动竞争探讨. *沙棘丰产林模式化栽培示范技术报告二*, 1989. 58~60.
- [31] 晋坤贞, 殷红, 李多伟, 陈满江. 沙棘幼苗雌雄植株的酶学鉴别. *西北大学学报*, 1992, 22(4): 441~444.
- [32] 李秀寨, 李根前, 韦宇, 贺斌. 中国沙棘大面积死亡原因的探讨. *沙棘*, 2005, 18(1): 24~28.
- [33] 张连翔, 惠兴学, 黄立华, 陆天阁. 建平县沙棘林大面积死亡原因及其治理对策. *沙棘*, 2002, 15(3): 26~29.
- [34] 宫海志, 王军. 建平县沙棘林大面积死亡成因分析及经营对策. *中国水土保持*, 2003(4): 17~18.
- [35] 惠兴学, 张连翔, 孔繁斌, 陆天阁. 建平县沙棘林大面积死亡成因调查分析及对策. *防护林科技*, 2002, (2): 53~55.
- [36] 金静, 江洪, 余树全, 周国模. 子遗植物银杏(*Ginkgo biloba* L.) 伴性光合生理特征与进化生态. *生态学报*, 2008, 28(3): 1128~1136.
- [49] 许大全. 光合作用的“午睡”现象. *植物生理学通讯*, 1997, (6): 466~467.
- [50] 李博. *生态学*. 北京: 高等教育出版社, 2000. 79.