

塔里木沙漠公路防护林 3 种植物 光合特性对干旱胁迫的响应

闫海龙^{1, 2, 3}, 张希明^{1, 2, *}, 许浩⁴, 刘英¹

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 策勒 848300;
3. 新疆维吾尔自治区发展和改革委员会经济研究院, 乌鲁木齐 830002; 4. 宁夏农林科学研究院水土保持研究所, 银川 750002)

摘要:利用 Li-6400 光合作用系统在沙漠腹地测定分析塔里木沙漠公路防护林植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)和乔木状沙拐枣(*Calligonum arborescens*)光合特性对干旱胁迫的响应,探讨了水分亏缺对防护林植物光合积累的影响作用。结果显示:沙拐枣的净光合速率、蒸腾速率、水分利用效率、光能利用效率及潜在光合作用能力对水分亏缺最敏感,而柽柳则最不敏感;不同处理下 3 种植物光合特性变化的差异表明,不同植物对水分亏缺有着不同的响应变化和适应方式;此外,干旱胁迫未提高 3 种植物的水分利用效率,反而降低了其光能利用效率;C₃植物多枝柽柳在干旱高温条件下保持着比 C₄植物梭梭和沙拐枣更为稳定的光合积累和水分利用效率,说明部分 C₃植物具备不弱于 C₄荒漠植物的干旱耐受适应能力;虽然水分亏缺对 3 种植物的光合作用能力均存在不同程度抑制作用,但未对其光合积累造成不可逆转的影响。可见 3 种植物都有很强的干旱适应与耐受能力,这种能力表明沙漠公路防护林的灌溉管理还有进一步的节水空间。

关键词:水分亏缺;梭梭;多枝柽柳;乔木状沙拐枣;光合特性;水分利用效率;光能利用效率

Photosynthetic characteristics responses of three plants to drought stress in Tarim Desert Highway shelterbelt

YAN Hailong^{1,2,3}, ZHANG Ximing^{1,2,*}, XU Hao⁴, LIU Ying¹

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

2 Cele National Field Station of Desert-Oasis Ecosystem, Cele 848300, China

3 Academy of Economy Research, Xinjiang Uygur Autonomous Region, Development and Reform Commission Urumqi 830002, China

4 Institute of Desertification Control, Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Science, Yinchuan 750002, China

Abstract: The plants growing at the Tarim Desert Highway shelterbelt has been safe-guarding the highway located in hinterland of Taklimakan Desert, by preventing sand erosion and sand intrusion. Thus, the sustainability of the green belt is vital to the maintenance of the highway. The objective of this study is on the impact of drought stress to the photosynthetic accumulation of shelterbelt plants. LI-6400 portable photosynthesis system was used to measure the photosynthetic characteristics of three plants (*Haloxylon ammodendron*, *Tamarix ramosissima* and *Calligonum arborescens*) under different water conditions. The results showed that: the net photosynthetic rate, transpiration rate, water use efficiency, light use efficiency and potential photosynthesis capacity of *C. arborescens* are most sensitive to water deficit, while *T. ramosissima* was the least sensitive among the three species. The differences in photosynthetic responses of these three species to drought stress indicated that the three species have different adaptive mechanisms to water deficit. In addition, under drought stress, water use efficiency of all three species did not improve and their light use efficiency was even reduced. Under drought and high temperature conditions, *T. ramosissima*, the only C₃ species, maintained more stable photosynthetic accumulation and water use efficiency than *H. ammodendron* and *C. arborescens*, the two C₄ species, which demonstrated that C₃ plants also

基金项目:中国科学院知识创新工程重要方向性资助项目(KZCX3-SW-342-02);新疆维吾尔自治区科技攻关和重点科技资助项目(200633130);新疆维吾尔自治区重大科技专项资助项目(200733144-2)

收稿日期:2009-03-06; 修订日期:2009-04-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhxm@ms.xjb.ac.cn

could have high ability of drought resistance than C_4 plants under desert conditions. Although water deficit has inhibited, to certain degree, the photosynthesis ability of all three species, it did not have irreversible impact on their photosynthetic accumulation. Therefore, all plants have demonstrated high ability of drought tolerance, and this ability implies that there might still room for water-saving in shelterbelts irrigation.

Key Words: water deficit; *Haloxylon ammodendron*; *Tamarix ramosissima*; *Calligonum arborescens*; photosynthetic characteristics; water use efficiency; light use efficiency

积沙风蚀一直是塔里木沙漠公路防护的一大威胁^[1],在公路建设和养护过程中,科研工程人员先后尝试了物理、化学、机械等许多防护方法,在综合考虑施工难度、维护成本、抗风沙掩埋能力及使用期限等多种因素后,最终选择了生物防沙法^[2-4],即在沙漠公路两侧营造人工防护林带,来有效遏制风沙危害,确保沙漠公路的畅通无阻。

鉴于沙漠公路沿线干旱少雨、炎热多风、地下水矿化度过高的生境特点,在多年选育试验的基础上,确定了梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、怪柳(*Tamarix* spp.)和沙拐枣(*Calligonum* spp.)等具有高度耐盐耐旱特性的荒漠区优势植物为防护林主要构成物种。这类植物长期生长于干旱荒漠环境中,形成了自己独特的生理生态适应特性,可通过根系形态分布的变化^[5-8]、生理生化过程的调节^[9-13]、地上/地下生物量分配及外部形态的改变^[14-15]完成逆境中的生存和繁殖。但在塔克拉玛干沙漠这样严酷的极端环境区域内^[16],对大规模人工种植并直接利用地下咸水灌溉管理的防护林来说,植物如何适应生长并有效发挥其防护功能尚在进一步摸索研究中,目前已对干旱胁迫状态下防护林植物苗木的生长动态^[14]、茎干液流、蒸腾耗水^[17-18]、气体交换特性^[12]及根系分布特征^[19-20]等进行了深入研究。结果表明:人工灌溉管理条件下防护林植物能够很好的保持正常生长,现行灌溉管理制度为其提供了较为优裕的生长条件,尤其是水分条件。

但就沙漠公路防护林来说,在追求防护功能的同时降低其维护成本也是一个急需关注的焦点问题^[21],大量的水分供应势必会产生高额的管理维护成本,这就需要在保证防护林植物正常生长的前提下合理的减少水分供应,因此研究水分亏缺时植物生理生态特性的响应将是必须和关键的。光合作用作为绿色植物唯一的物质积累途径,能有效表征植物生长环境的变化,通过研究水分亏缺状态下植物光合特性的响应,进而了解防护林植物的干旱耐受能力和适应方式,将是在保证防护林植物正常生长,发挥有效防护功能的基础上实现减少水分供应,降低维护成本的有效途径。

由于光合碳同化类型、干旱耐受能力及其它生理生态特性的区别,水分亏缺对3种植物光合特性的影响势必不同,为此,本研究采用人工控制试验,探寻在水分亏缺状态下(即长期干旱处理),防护林主要构成植物光合特性的响应变化,进而认识3种植物对水分亏缺的耐受能力和适应特点,分析3种防护林植物对水分供应减少的适应调节过程,同时进一步结合防护林植物的其它生理生态学研究结果,探明其对水分的需求和利用状况,为极端环境条件下沙漠公路防护林的可持续管理和沙漠腹地地下水资源的合理开发利用提供参考和依据。

1 研究区概况

研究区位于中国科学院新疆生态与地理研究所塔克拉玛干沙漠研究站园区的防护林内($N39^{\circ}06'$, $E83^{\circ}40'$),该区地处塔克拉玛干沙漠腹地,年均气温 12.4°C , 7月平均气温 28.2°C , 1月平均气温 -8.1°C , 极端最高气温 45.6°C , 极端最低气温 -22.2°C , 全年 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温 4621.8°C , 无霜期 283d, 年日照时数 2571.3h。年降水量 36.6mm。平均相对湿度 29.4%, 潜在蒸发量 3638.6mm, 平均风速 $2.5\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, 最大瞬时风速 $24.0\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 。每年4—8月份为风季, 平均风速 $3.2\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, 风热同期, 浮尘扬沙天气频繁。地面景观多为流动性高大复合沙垄, 土壤绝大部分为流动风沙土, 盐分含量为 $1.26\text{--}1.63\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 下层偶尔出现亚粘土, 夹杂在风沙土中间, 一般只有 20—60 cm 厚。地下水埋深在 6—10m 之间, 盐分含量为 $4\text{--}5\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

2 研究方法

2.1 样地及样株的选择

实验对象为 5 年生人工防护林带,构成植物为多枝怪柳 (*Tamarix ramosissima*)、梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 和乔木状沙拐枣 (*Calligonum arborescens*),林带为 1m × 2m 行间混交,平均郁闭度 0.4 左右,林分平均高 1.8m。防护林采用直接利用地下水滴灌的方式,灌溉周期为 10—15d,每次灌溉量约为 35 kg·株⁻¹。

在综合考虑地形及样株均匀度等因素后,分别选取两段 100m 长,植株大小相对一致且长势良好的林带作为干旱胁迫处理和常规灌溉对照样地。在不同样地内,3 种植物各标记长势、大小相对一致的 6 株,作为固定观测样株。

2.2 试验设计

由于实验是在育成多年的防护林带内进行,土壤水分较为充足,为形成有效干旱胁迫,干旱处理是采用完全停止灌溉的方法,即从 2005 年 4 月中旬植物萌发到 10 月中旬试验结束期间停止一切人工水分供给,来持续减少土壤水分含量;而常规灌溉对照则是依照现行的防护林灌溉标准,每 10—15 d 灌溉 1 次,每次每株灌水 35 kg 左右。观测选择在水分亏缺效果明显的时期进行(2005 年 8 月 15—17 日,晴好天气),在样株冠层上部向阳的当年新生同化枝中标记固定一簇,利用 Li-6400 (LI-COR, Lincoln, USA) 便携式光合作用系统测定其相关的光合生理生态参数。

2.3 参数测定

2.3.1 光合日变化测定

利用 Li-6400 的 2 cm × 6 cm 狭长叶室,在北京时间 8:00—20:00 期间每隔 2h 进行 1 次活体测定,每次测定时,记录该时段内所标记同化枝的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度等生理指标,同时自动记录测定部位的光合有效辐射、气温、叶温、空气湿度、环境 CO₂ 浓度等微气象参数,每次测定同种植物重复 4 次,为减少读数误差,测定时均保持一定平衡时间且读数重复 5 次。

2.3.2 光响应曲线测定

光响应曲线的测定使用 2 cm × 3 cm 红蓝光源叶室,依据沙漠腹地高温高辐射的环境气候特点,设置恒定温度为 30℃,参比室 CO₂ 浓度以环境 CO₂ 浓度 (380 mmol·mol⁻¹) 为准,光强从 2000—0 μmol m⁻² s⁻¹ 分 11 个梯度逐渐降低;然后由仪器的自动观测程序读取记录各项数据,每种植物重复 3 次。

光响应曲线的相关参数利用非直角双曲线模型^[22]和 P_n 与 PAR 拟合的二次方程求导^[23]计算,非直角双曲线模型表达式为:

$$P_n = \frac{\Phi \cdot PAR + P_{\max} - \sqrt{(\Phi \cdot PAR + P_{\max})^2 - 4K \cdot \Phi \cdot PAR \cdot P_{\max}}}{2k} - R_{\text{day}}$$

式中, P_n 为净光合速率; Φ 为表观量子效率; $P_{\max}$ 为最大光合速率; K 为曲角; R_{day} 为暗呼吸速率; PAR 为光合有效辐射。

先利用模型逐步回归,得出最大净光合速率 ($P_{\max}$), 表观量子效率 (Φ), 暗呼吸速率 (R_{day}) 等模型参数, 然后求出光合有效辐射在 200 μmol·m⁻² s⁻¹ 以下时净光合速率变化的直线方程, 其与 X 轴的交点即为光补偿点 (LCP); 光饱和点 (LSP) 则利用 P_n 与 PAR 拟合的二次方程求导得到。

2.3.3 水分利用效率和光能利用效率的测定

不同时间段的瞬时水分利用效率 (WUE) 用各时段 P_n 与 T_r 的比值^[24] 求算; 光能利用效率 (LUE) 用光量子效率法表示^[25], 是各时段 P_n 与 PAR 的比值。

2.3.4 叶面积测定

由于 3 种植物的测定部位均为形状不规则的同化器官或叶片, 所以测定时尽量将其平铺于叶室内, 避免相互遮挡光线。待实验结束后, 将固定观测的同化枝或叶片剪下, 利用扫描仪扫描后再经面积分析软件

Delta-T Scan (Cambridge, UK) 计算实际的叶表面积,最后按照实际光合叶面积回算得出真实的各项生理指标参数。

2.3.5 试验样地水分的测定

光合特性测定的当天,在样地内随机选取 3 点用土钻分层钻取土样,自表层开始,20cm 为一层,测定 0—360cm 范围内的土壤水分变化情况,土样取回后立即称重得土样的湿重,后在 105℃ 下烘干至恒重,计算得到每层土壤中的重量百分比含水率。

2.4 数据分析

所有数据的处理和统计分析均用 Excel 2003 和 SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 统计软件完成,处理间土壤水分及光合特征参数用方差分析 (One-way ANOVA) 进行检验比较。

3 结果分析

3.1 样地土壤水分变化

由于在处理实施之前(4 月份),两个样地采用的是相同灌溉管理方式,因此处理间土壤水分差别不大,各层土壤含水率的比较结果表明,处理间无显著差异 ($F = 2.114, P = 0.159$) (图 1A);但实验处理中后期(8 月 15 日),干旱处理样地的土壤水分明显降低,尤其是地表以下 200cm 范围内的土壤含水率均低于 2.5% (图 1B),与同期的灌溉对照样地相比,该范围内土壤含水率差异达到了极显著水平 ($F = 18.457, P = 0.000$),其中 0—100cm 土层内的水分含量下降更为明显,土壤含水率不足 1.5%,而防护林植物根系的研究结果表明,3 种植物的所有根系几乎都分布在 0—100cm 的土层范围内^[7-8, 19-20],所以干旱胁迫处理确实在植物根系主要分布区内减少了水分供应,对植物的生长产生了预期的水分亏缺效果。

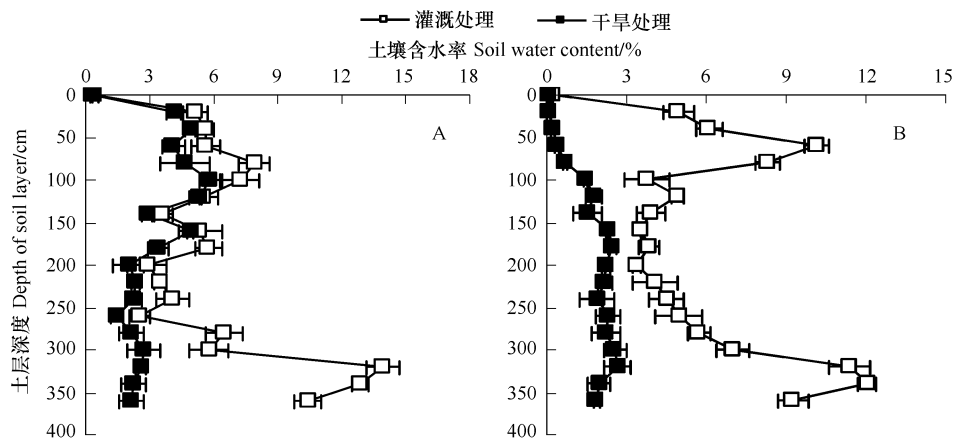


图 1 处理前后样地土壤水分含量变化(A:4 月份; B: 8 月份)

Fig. 1 Soil water content under different treatments at different times (A: April; B: August)

3.2 干旱胁迫处理对光合作用日变化的影响

不同处理下 3 种植物净光合速率的日变化趋势一致,均为典型的单峰型变化,12:00—16:00 期间是一天中净光合速率较高的时段,最大值出现在正午时分;但干旱胁迫对 3 种植物净光合速率有明显的影响和限制,常规灌溉处理下,沙拐枣观测到的最大净光合速率为 $16.1 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而干旱胁迫处理下则锐降至 $5.6 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,降幅达 65.2% (图 2A),梭梭与怪柳也下降严重,降幅也分别为 41.5% (图 2B) 和 43.0% (图 2C);不同处理下 3 种植物各时段蒸腾速率的结果表明,处理间除了统计上的差异外(梭梭: $t = -2.468, P = 0.049$;怪柳: $t = -3.397, P = 0.015$;沙拐枣: $t = -4.199, P = 0.006$),日过程的变化趋势也不相同,干旱胁迫下沙拐枣和梭梭的蒸腾速率在正午时分会出现一定程度的降低,为“双峰型”变化(图 2D、E),但怪柳在两种处理下都是单峰,只是干旱胁迫处理下蒸腾速率的峰值出现的更早(图 2F)。

同时,不同处理下,3 种植物的气孔导度也有显著差异(梭梭: $t = 5.131, P = 0.002$;怪柳: $t = -3.627, P =$

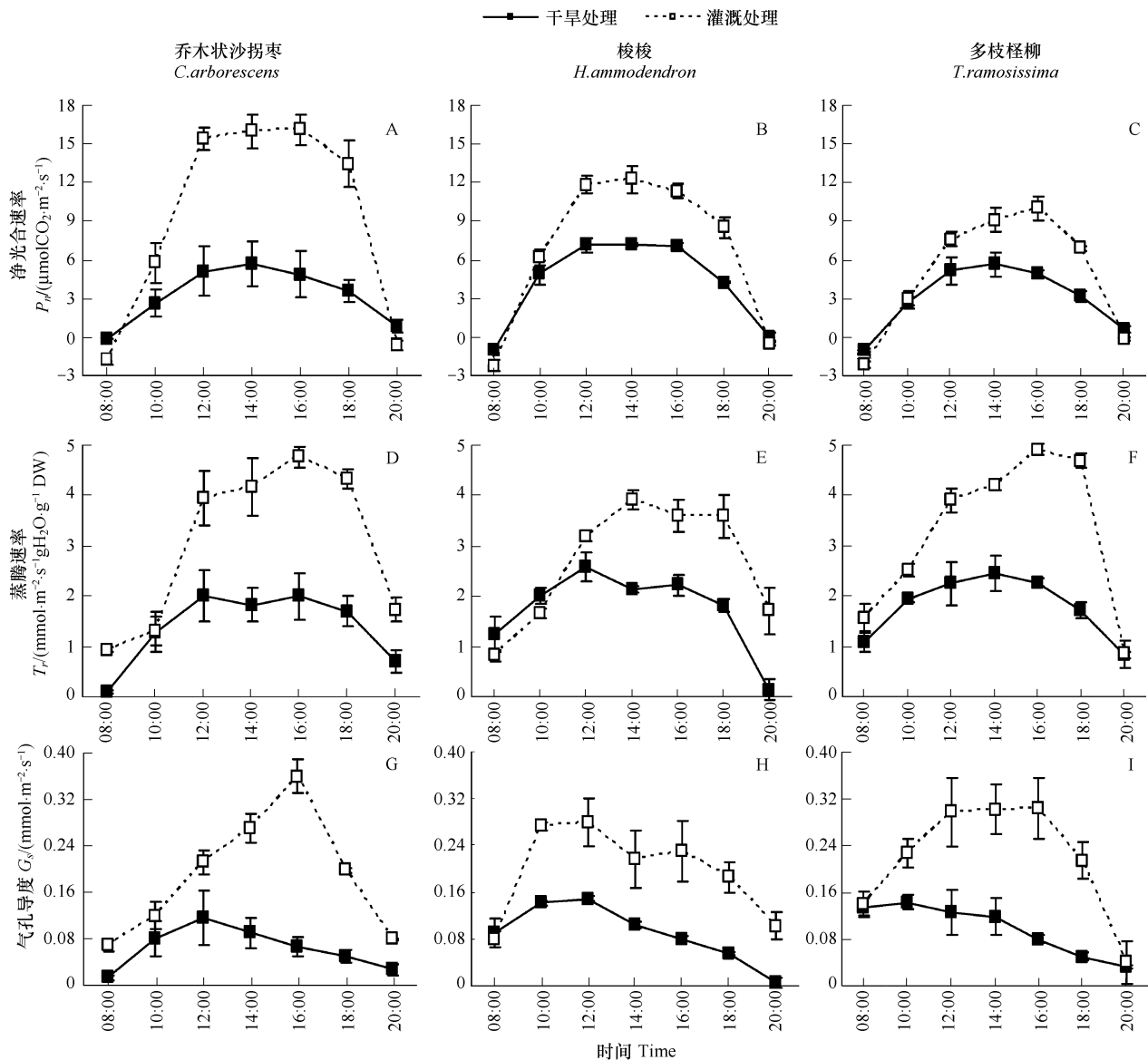


图2 不同水分处理下3种植物光合日变化比较

Fig.2 Diurnal course of photosynthesis of three plants under different treatments

0.011; 沙拐枣: $t = -3.577, P = 0.012$), 干旱胁迫处理下3种植物的气孔在10:00左右开放程度最大, 此后一路降低, 20:00左右到达最低水平, 且日过程变化趋势相同, 但常规灌溉条件下, 种间差异明显, 沙拐枣是剧升后剧降的单峰型变化, 气孔导度最大值(16:00, $G_s = 0.36 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)是最小值(08:00, $G_s = 0.068 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的5.3倍(图2G), 梭梭为双峰型变化, 正午时有一个比较明显的降低过程(图2H), 而怪柳则在12:00—16:00期间一直维持较大的气孔开度(图2I)。

3.3 3种植物光响应曲线比较

干旱胁迫对3种植物的潜在光合作用能力也有影响, 随着光合有效辐射的增加, 植物净光合速率的增加幅度远远小于正常灌溉处理条件下的(图3); 光响应曲线各参数的计算分析表明: 沙拐枣和梭梭变化相似, 干旱胁迫处理下的 P_{amax} 、 Φ 、 K 和 R_{day} 均低于正常灌溉处理, 而且处理间差异显著, 同时 LCP 和 LSP 也较正常灌溉处理明显降低; 怪柳稍显特别, 因为在干旱胁迫下 P_{amax} 、 Φ 和 LSP 显著降低的同时 K 、 R_{day} 和 LCP 却有不同程度的升高(表1)。

3.4 干旱胁迫对水分利用效率和光能利用效率的影响

因为清晨和傍晚有效光合辐射不足,植物一般表现为呼吸作用,因此为了便于说明水分亏缺对3种植物WUE及LUE的影响,只选取光合积累较大的时段(10:00—18:00)进行比较,结果表明:在WUE和LUE的日过程中,沙拐枣对水分供应变化的反应最为敏感,处理间各时段的WUE和LUE均存在显著甚至极显著差异;梭梭和怪柳的敏感性较低,两种处理下的WUE几乎不存在显著差异,但水分亏缺对LUE的影响作用明显(图4)。

表1 不同处理下3种植物潜在光合作用能力的比较

Table 1 Comparison of the potential photosynthetic capacity of three plants under different treatment

		$P_{amax}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	$\Phi/$ ($\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	K	$R_{ady}/$ ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	$LCP/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	$LSP/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
沙拐枣	干旱(DT)	$11.02 \pm 1.15\text{A}$	$0.023 \pm 0.001\text{A}$	$0.74 \pm 0.24\text{A}$	$1.55 \pm 0.28\text{A}$	$73.76 \pm 8.58\text{A}$	$1476.50 \pm 55.51\text{A}$
<i>C. arborescens</i>	灌溉(IT)	$18.55 \pm 0.11\text{B}$	$0.029 \pm 0.002\text{B}$	$0.79 \pm 0.08\text{A}$	$2.32 \pm 0.06\text{B}$	$84.21 \pm 3.98\text{a}$	$1557.83 \pm 34.43\text{A}$
梭梭	干旱(DT)	$6.53 \pm 0.55\text{A}$	$0.017 \pm 0.001\text{A}$	$0.92 \pm 0.08\text{A}$	$1.42 \pm 0.16\text{A}$	$86.40 \pm 6.76\text{A}$	$1279.17 \pm 81.86\text{A}$
<i>H. ammodendron</i>	灌溉(IT)	$13.92 \pm 1.16\text{B}$	$0.023 \pm 0.002\text{a}$	$0.91 \pm 0.03\text{A}$	$4.30 \pm 0.56\text{B}$	$189.95 \pm 12.61\text{B}$	$1444.74 \pm 70.95\text{a}$
怪柳	干旱(DT)	$9.59 \pm 0.68\text{A}$	$0.029 \pm 0.002\text{A}$	$0.64 \pm 0.18\text{A}$	$2.16 \pm 0.19\text{A}$	$90.96 \pm 4.82\text{A}$	$1348.75 \pm 81.12\text{A}$
<i>T. ramosissima</i>	灌溉(IT)	$16.56 \pm 0.83\text{B}$	$0.040 \pm 0.002\text{B}$	$0.52 \pm 0.03\text{A}$	$2.12 \pm 0.24\text{A}$	$62.27 \pm 6.45\text{B}$	$1441.35 \pm 70.54\text{A}$

表中数据为平均值±标准误差,不同字母表示处理间存在极显著差异($P<0.01$),相同字母的大小写形式表示处理间存在显著性差异($P<0.05$)

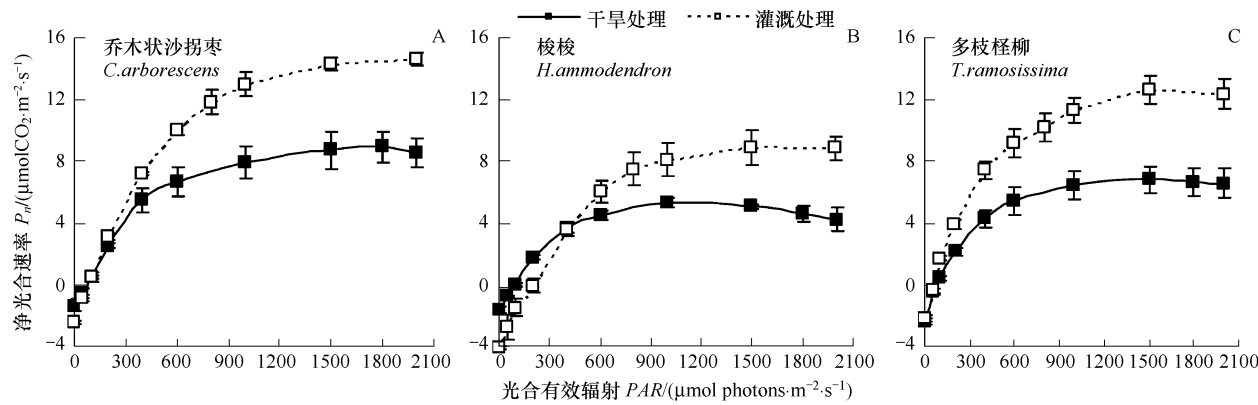


图3 不同处理下3种植物的光响应曲线变化

Fig. 3 Light response curve of three plants under different treatment

4 讨论

梭梭、怪柳和沙拐枣作为沙漠公路防护林的主要构成物种,其超强的环境适应能力毋庸置疑^[26],但与其它相关研究结果一样,水分亏缺依然对3种植物的表观光合特性及潜在光合作用能力有着不同程度的抑制^[10,11,23],这也说明水分在该区域植物生长过程中的重要作用^[27]。不过水分亏缺状态下,3种植物光合作用日过程的变化趋势、潜在光合作用能力及水分利用效率、光能利用效率的差异又表明它们对干旱有着不同的响应和适应能力。

一般认为,C₄植物在干旱、强光、高温及低CO₂浓度环境下具有保持高效光合的特点,与C₃植物相比,对干旱高温环境有着更强的适应耐受能力^[28-30]。但本研究中梭梭和沙拐枣两种典型的C₄荒漠植物在干旱胁迫下高光合优势表现并不明显,沙拐枣净光合速率下降的幅度反而超过了C₃植物怪柳,可见干旱对其抑制更加明显。虽然植物的根系分布特征也会影响其光合特性对水分亏缺的敏感程度,如怪柳深根的特性能使其生长主要依赖浅层地下水而基本不受到上层土壤水分亏缺的影响^[6,31],但在本研究中,由于样地的地下水埋深在8m左右,下层土壤含水率有限(图1),此外人工灌溉管理下怪柳根系分布也不太深,多集中在地表以下0—

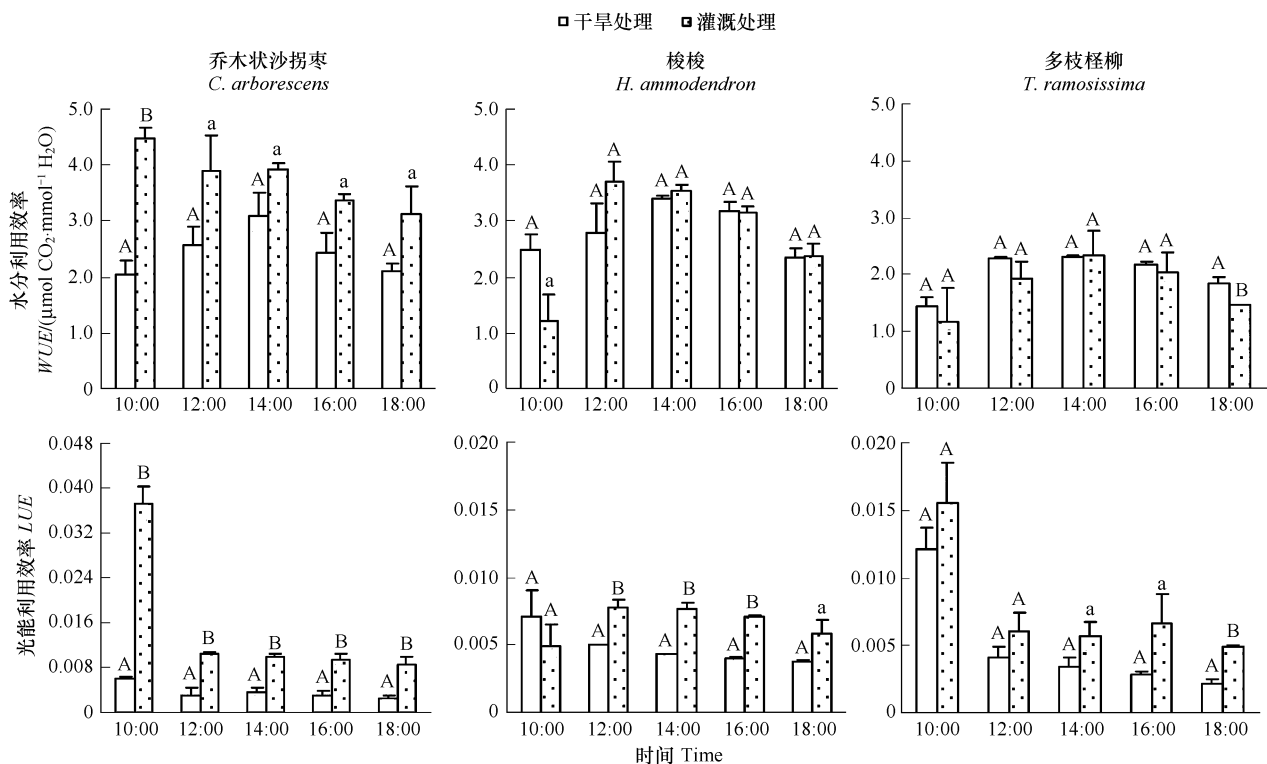


图4 不同水分条件下3种植物的水分利用效率和光能利用效率

Fig.4 WUE and LUE of three plants in different treatment

不同字母表示处理间差异极显著 ($P < 0.01$), 相同字母的大小写表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)

100cm 的范围内^[7, 20], 因此特殊的研究对象和环境条件决定了防护林植物的水分来源只能依靠地面灌溉, 深层水分的利用是非常有限的。所以在此环境中怪柳依然保持相对较高的光合生理活动水平, 一定程度上说明了部分生长于干旱荒漠地区的 C_3 植物也具有高效光合的特征, 对于干旱高温的生长环境同样表现出很强的耐受适应能力。

水分利用效率作为植物气体交换的一个重要指标, 表征了植物在等量水分消耗情况下, 固定 CO_2 的能力, 它不仅体现了植物自身光合能力大小, 也能反映植物有效利用水分的能力。很多研究认为, 荒漠植物具有较高的水分利用效率, 尤其是在水分亏缺时能以高水分利用效率来抵御干旱胁迫^[11, 15, 32-33]。但本研究结果却显示, 干旱胁迫并未提高植物水分利用效率, 相反沙拐枣还有着显著的下降, 因为水分亏缺对其光合速率的抑制比蒸腾速率更加明显; 另外, 干旱荒漠地区多具有高温、高辐射、高蒸发的气候特点, 植物为有效抵御高温对叶片的灼伤, 必须通过维持一定的蒸腾速率来降低叶片温度^[12], 这可能也是植物主动适应干旱高温环境的一种有效方式。此外处理间不同时段水分利用效率的变化还充分显示了3种植物对水分亏缺的敏感程度, 梭梭作为一种高光合低蒸腾类型的荒漠植物, 在水分亏缺状态下, 可一直保持较高水分利用效率, 并且还能够充分利用环境资源, 如在上午温度相对较低, 空气湿度较大时, 加速有效光合积累, 表现出超过正常灌溉处理的水分利用效率(图4), 这种较高的水分利用效率和适宜的水分利用策略使其能够很好的适应干旱缺水的生活环境^[15]; 沙拐枣的水分利用效率变化则非常明显, 干旱胁迫使其各个时段的水分利用效率均大幅下降, 这种敏感除了因为沙拐枣属高蒸腾型植物外^[12], 与沙拐枣的根系分布特征也有很大关系, 因为沙拐枣属浅根性植物, 根系多为水平分布且集中在地表50cm以内^[10], 土壤水分亏缺对其影响最为直接。怪柳作为典型的高蒸腾型中生植物, 水分利用效率水平原本不高, 但在干旱胁迫过程中, 蒸腾速率的显著降低和相对较高光合速率的维持, 使其水分利用效率变化反而最稳定, 而且大部分时段还出现升高的趋势, 这也再次证明怪柳对水分亏缺的超强适应能力。另外, 干旱胁迫下防护林植物水分利用效率并未提高甚至有所下降的现象也间接表明人

工植被与自然植被间存在着一定的区别,在生态恢复或人工引种过程中不能过于模式化。

干旱胁迫使梭梭和沙拐枣的 P_{amax} 、 Φ 、 K 、 R_{day} 及 LCP 、 LSP 等各指标参数均有不同程度的下降,可有效利用的光合辐射范围减小,但是 LCP 的降低,却使两种植物的弱光利用能力有所提高,这在一定程度上增强了其对资源的有效利用能力^[12];柽柳不同,其 P_{amax} 、 Φ 和 LSP 降低的同时, K 、 R_{day} 和 LCP 在不同程度的升高,其中 LCP 的升高,更是降低了柽柳对弱光的利用程度,不过干旱胁迫下较高水平 P_{amax} 和 Φ 的维持也表明,即使水分亏缺,柽柳依然具有较强的潜在光合作用能力。

由于光合途径的不同,不同植物间光能利用效率存在很大差异,一般认为 C_4 植物更高^[25],正常灌溉处理下 3 种植物的光能利用效率变化也验证了这一结论,但在干旱胁迫状态,不同植物对辐射敏感程度的差异却表明,沙拐枣和梭梭的光能利用率受干旱胁迫影响更大,这从另一角度再次证明 C_3 植物柽柳对沙漠腹地的极端环境和干旱胁迫均具有超强适应能力。

干旱胁迫下,植物除了光合生理生态特性的响应变化外,个体形态上也有相应变化,与正常灌溉处理相比,干旱胁迫处理过程中 3 种植物都轻微的出现诸如叶色发黄、脱落等症状,从表面看,这是水分胁迫所导致的不可避免的结果,但同时这些症状也是植物进行个体形态调节的一种方式^[33],因为水分亏缺在使植株上部枝叶减少的同时,也会使植株个体的地下吸收根呈增加的趋势^[6-7,15],而通过个体形态水平上的这种交易和平衡,可有效地保证水分亏缺条件下,植物同化器官的正常光合作用,使个体生存得以维持^[33],可见 3 种防护林植物的这种形态调节对其抵御干旱也有着积极的作用。

5 结论

水分亏缺对 3 种防护林植物的光合日进程、光合作用能力及水分、光能利用效率都具有一定的抑制作用,且不同光合途径植物的抑制程度不同。本研究中,典型的旱生超旱生植物梭梭和沙拐枣在干旱环境中并未表现出 C_4 植物特有的高光合优势,反而是中生 C_3 植物柽柳表现出更强的干旱耐受与适应能力。

综合比较 3 种植物光合特征参数对干旱胁迫的响应变化,柽柳对干旱胁迫的耐受能力最强,沙拐枣最弱。但目前的胁迫水平下,3 种植物均能维持正常的光合作用,干旱胁迫未对植物的生长造成不可逆转的影响。

现行的灌溉管理为防护林植物提供了充足的水分供应,因此在今后的管理中可适当延长灌溉周期,减小灌溉量,以调整优化灌溉管理制度,在此基础上,还可根据植物干旱耐受能力的差异,对不同植物采用不同的灌溉方式,如沙拐枣可用少量多次的灌溉方式,而柽柳则可使用大量但长周期的灌溉方式,从而一方面保证不同植物对水分的必要需求,另一方面确保水分的充分利用,减少水分在土壤中的无效蒸发,达到节水灌溉,降低管护成本的目的。

References:

- [1] Lei J Q, Wang X Q, Wang D. The Formation of the Blown Sand Disaster to the Tarim Desert Highway, Xinjiang, China. *Arid Zone Research*, 2003, 20(1): 1-6.
- [2] Xu X W, Hu Y K, Pan B R. Analysis on Protection Effect of Various Measures of Combating Drifting Sand on Tarim Desert Highway. *Arid Zone Research*, 1998, 15(1): 21-26.
- [3] Gong F H, He X D, Peng X Y, Zheng L H, Han Z W, Zhao A G, Duan Z H. Comparison of Properties and Cost of Different Sand-fixing System along Tarim Desert Highway. *Journal of Desert Research*, 2001, 21(1): 45-49.
- [4] He X D, Gao Y B, Duan Z H, Zhao A G, Chen H. The Comparison of Irrigation Manners for Constructing Sand-fixing Plantation along Tarim Desert Highway. *Scientia Geographica Sinica*, 2002, 22(2): 213-218.
- [5] Noble P S. Root distribution and seasonal production in the northwestern Sonoran Desert for a C_3 shrub, a C_4 bunchgrass, and a CAM leaf succulent. *American Journal of Botany*, 1997, 84: 949-955.
- [6] 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.
- [7] Shan L S, Zhang X M, Chai Z P, Wei J, Yan H L, Xu H. Response of the Distribution of Roots of *Tamarix ramosissima* Seedlings to Irrigation with Different Volumes. *Arid Zone Research*, 2007, 24(2): 213-218.
- [8] Yang X L, Zhang X M, Li Y L, Li S C, Sun H L. Analysis of root architecture and root adaptive strategy in the Taklimagan Desert area of China.

- Journal of Plant Ecology, 2008, 32(6): 1268-1276.
- [9] Deng X, Li X M, Zhang X M, Ye W H. A study of the gas exchange characteristics of four desert plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(5): 605-612.
- [10] Su P X, Zhao A F, Zhang L X, Du M W, Chen H S. Characteristic in photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* of desert species. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2003, 23(1): 11-17.
- [11] Gong J R, Zhao A F, Huang Y M, Zhang X S, Zhang C L. Water relations, gas exchange, photochemical efficiency, and peroxidative stress of four plant species in the Heihe drainage basin of Northern China. *Photosynthetica*, 2006, 44(3): 355-364.
- [12] Yan H L, Zhang X M, Xu H, Yao S J. Responses of *Calligonum arborescens* Photosynthesis to Water Stress in Tarim Highway Shelterbelt. *Journal of Desert Research*, 2007, 27(3): 460-465.
- [13] Yan Q D, Su P X, Chen H B, Zhang L M. Comparative studies on crystal idioblasts of five desert C₄ plants. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(4): 873-882.
- [14] Wei J, Zhang X M, Shan L S, Yan H L, Liang S M. Seedling growth dynamic of *Haloxylon ammodendron* and its adaptation strategy to habitat condition in hinterland of desert. *Science in China (Series D: Earth Sciences)*, 2007, 50 (Supp. 1): 107-114.
- [15] Xu H, Li Y, Xu G Q, Zou T. Ecophysiological response and morphological adjustment of two Central Asian desert shrubs towards variation in summer precipitation. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30: 399-409.
- [16] Stefan K A, Christina A, Andrea F, Li X Y, Zeng F J, Zhang X M. Contrasting patterns of leaf solute accumulation and salt adaptation in four phreatophytic desert plants in a hyperarid desert with saline groundwater. *Journal of Arid Environments*, 2004, 59: 259-270.
- [17] Xu H, Zhang X M, Yan H L, Sun H Y, Shan L S. Water consumption and transpiration of *Haloxylon ammodendron* in hinterland of Taklimakan desert. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3713-3720.
- [18] Xie T T, Zhang X M, Liang S M, Shan L S, Yang X L, Hua Y H. Effects of different irrigations on the water physiological characteristics of *Haloxylon ammodendron* in Taklimakan Desert hinterland. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(4): 711-716.
- [19] Shan L S, Zhang X M, Hua Y H, Wei J, Yan H L, Xie T T. Response of root distribution of *Haloxylon ammodendron* seedlings to irrigation amounts in the Taklimakan Desert, China. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(5): 769-776.
- [20] Shan L S, Zhang X M, Wei J, Yan H L, Hua Y H, Zhang J J. Distribution characteristics of effective roots density of two shrubs in hinterland of Taklimakan Desert. *Arid Land Geography*, 2007, 30(3): 400-405.
- [21] Hu Y K, Xu X W, Pan B R. Economic Analyzes on Irrigation Types of Bio-Shelter Belt Construction in Taklamagan Desert. *Journal of Land Resources and Environment*, 2002, 16(2): 45-49.
- [22] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: A critical analysis of the methods used. *Annals of Botany*, 1977, 41: 789-800.
- [23] Su P X, Chen G D, Yan Q D, Liu X M. Photosynthetic regulation of C₄ desert plant *Haloxylon ammodendron* under drought stress. *Plant Growth Regulation*, 2007, 51: 139-147.
- [24] Casper B B, Forseth I N, Wait D A. A stage-based study of drought response in *Cryptantha flava* (Boraginaceae): Gas exchange, water use efficiency, and whole plant performance. *American Journal of Botany*, 2006, 93(7): 978-987.
- [25] Tong X J, Li J, Wang L. A review on radiation use efficiency of the cropland. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(6): 1021-1028.
- [26] Zhou Z B, Xu X W. Experiment on Planting the Introduced Plants in the Hinterland of the Taklimakan Desert. *Arid Zone Research*, 2004, 21(4): 363-368.
- [27] Stefan K A. Integrated research of plant functional traits is important for the understanding of ecosystem processes. *Plant and Soil*, 2006, 285: 1-3.
- [28] Li W H, Hao N B, Ge Q Y, Zhang Q D. Advances in study on C₄ pathway in C₃ plant. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(2): 97-106.
- [29] Pan R C, Dong Y D. *Plant Physiology*, 4th edn. Beijing: Higher Education Press, 2001: 91-95.
- [30] Gong C M, Ning P B, Wang G X, Liang Z S. A review of adaptable variations and evolution of photosynthetic carbon assimilating pathway in C₃ and C₄ plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(1): 206-221.
- [31] Sala A, Smith S D. Water use by *Tamarix ramosissima* and associated phreatophytes in a Mojave desert flood plain. *Ecological Applications*, 1996, 6(3): 888-898.
- [32] Rouhi V, Samson R, Lemeur R, Van Damme P. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(2): 117-129.
- [33] Xu H, Li Y, Zou T, Xie J X, Jiang L X. Ecophysiological response and morphological adjustment of *Haloxylon ammodendron* towards variation in summer precipitation. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5019-5028.

参考文献:

- [1] 雷加强, 王雪芹, 王德. 塔里木沙漠公路风沙危害形成研究. 干旱区研究, 2003, 20(1): 1-6.
- [2] 徐新文, 胡玉昆, 潘伯荣. 塔里木沙漠公路防沙体系的防护效益. 干旱区研究, 1998, 15(1): 21-26.
- [3] 龚福华, 何兴东, 彭小玉, 郑力辉, 韩致文, 赵爱国, 段争虎. 塔里木沙漠公路不同固沙体系的性能和成本比较. 中国沙漠, 2001, 21(1): 45-49.
- [4] 何兴东, 高玉葆, 段争虎, 赵爱国, 陈珩. 塔里木沙漠公路植物固沙灌溉方式比较研究. 地理科学, 2002, 22(2): 213-218.
- [7] 单立山, 张希明, 柴仲平, 魏疆, 闫海龙, 许浩. 多枝怪柳幼苗根系分布对灌溉量的响应. 干旱区研究, 2007, 24(2): 213-218.
- [8] 杨小林, 张希明, 李义玲, 李绍才, 孙海龙. 塔克拉玛干沙漠腹地 3 种植物根系构型及其生境适应策略. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1268-1276.
- [9] 邓雄, 李小明, 张希明, 叶万辉. 4 种荒漠植物气体交换特征的研究. 植物生态学报, 2002, 26(5): 605-612.
- [10] 苏培玺, 赵爱芬, 张立新, 杜明武, 陈怀顺. 荒漠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.
- [12] 闫海龙, 张希明, 许浩, 姚世军. 塔里木沙漠公路防护林植物沙拐枣气体交换特性对干旱胁迫的响应. 中国沙漠, 2007, 27(3), 460-465.
- [13] 严巧娣, 苏培玺, 陈宏彬, 张岭梅. 五种 C_4 荒漠植物光合器官中含晶细胞的比较分析. 植物生态学报, 2008, 32(4): 873-882.
- [17] 许浩, 张希明, 闫海龙, 孙红叶, 单立山. 塔克拉玛干沙漠腹地梭梭(*Haloxylon ammodendron*)蒸腾耗水规律. 生态学报, 2008, 28(8): 3713-3720.
- [18] 解婷婷, 张希明, 梁少民, 单立山, 杨小林, 花永辉. 不同灌溉量对塔克拉玛干沙漠腹地梭梭水分生理特性的影响. 应用生态学报, 2008, 19(4): 711-716.
- [19] 单立山, 张希明, 花永辉, 魏疆, 闫海龙, 解婷婷. 塔克拉玛干沙漠腹地梭梭幼苗根系分布特征对不同灌溉量的响应. 植物生态学报, 2007, 31(5): 769-776.
- [20] 单立山, 张希明, 魏疆, 闫海龙, 花永辉, 张建军. 塔克拉玛干沙漠腹地两种灌木有效根系密度分布规律的研究. 干旱区地理, 2007, 30(3): 400-405.
- [21] 胡玉昆, 徐新文, 潘伯荣. 塔克拉玛干沙漠腹地不同灌溉形式(投入)生物防护林建设效果分析. 干旱区资源与环境, 2002, 16(2): 45-49.
- [25] 同小娟, 李俊, 王玲. 农田光能利用效率研究进展. 生态学杂志, 2008, 27(6): 1021-1028.
- [26] 周智彬, 徐新文. 塔克拉玛干沙漠腹地植物引种试验. 干旱区研究, 2004, 21(4): 363-368.
- [28] 李卫华, 郝乃斌, 戈巧英, 张其德. C_3 植物中 C_4 途径的研究进展. 植物学通报, 1999, 16(2): 97-106.
- [29] 潘瑞炽, 董恩得. 植物生理学(第四版). 北京: 高等教育出版社, 2001, 91-95.
- [30] 龚春梅, 宁蓬勃, 王根轩, 梁宗锁. C_3 和 C_4 植物光合途径的适应性变化和进化. 植物生态学报, 2009, 33(1): 206-221.
- [33] 许皓, 李彦, 邹婷, 谢静霞, 蒋礼学. 梭梭(*Haloxylon ammodendron*)生理与个体用水策略对降水改变的响应. 生态学报, 2007, 27(12): 5019-5028.