自然状况下头状沙拐枣对水分条件变化的响应

李向义^{1,2} Frank M. THOMAS³ Andrea FOETZKI³

曾凡江¹ 张希明¹ 何兴元²

(1 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

(2 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011)

(3 德国哥廷根大学生态与生态系统研究所, 哥廷根 D-37073)

摘要 对塔克拉玛干沙漠南缘沙漠-绿洲过渡带前沿人工植被头状沙拐枣(*Calligonum caput-medusae*)水分关系的研究表明:头状沙拐枣在生长季节中一直保持着正的膨压,水分亏缺的发展并不严重,植被所受水分胁迫在正常范围内,因而在现存条件下干旱引起的水分胁迫不足以威胁植被的存在。在生长进程中,随着环境胁迫的加剧,头状沙拐枣依然维持了比较高的水势和渗透势,实验结果也显示植株体内可溶性物质(N_sDM)的累积程度并没有升高,因而其生理过程仍然在比较宽松的环境中进行。相对含水量(RWC_p)在生长季节一直保持很高的水平,这对植株保持体内水分防止水分过度损失有利。头状沙拐枣在干旱胁迫下表现出的这些生理特点说明,植物对于干旱环境的生理适应类型属于抵抗型。在叶水平上植株对于干旱胁迫的水分生理适应主要表现为质外体水比例的增高,细胞壁弹性的增加,持续较高的相对含水量(RWC_p)以及灌水后 RWC_p 和枝条水分比值(WC_{sat})的增加上。夏季的引洪灌溉有助于头状沙拐枣水分状况的恢复,并很可能是植被免于严重水分胁迫的原因之一。

关键词 头状沙拐枣 干旱胁迫 塔克拉玛干沙漠 水势 灌溉效果

THE RESPONSES OF *CALLIGONUM CAPUT-MEDUSAE* TO CHANGES OF WATER CONDITIONS UNDER NATURAL ENVIRONMENT

LI Xiang-Yi^{1,2} Frank M. THOMAS³ Andrea FOETZKI³ ZENG Fan-Jiang¹

ZHANG Xi-Ming¹ and HE Xing-Yuan²

(1 Shenyang Institute of Applied Ecology, the Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China)

(2 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, the Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China)

(3 Department of Ecology and Ecosystem Research, Albrecht-von-Haller-Institute of Plant Sciences, University of Göttingen, D-37073 Göttingen, Germany)

Abstract In the Taklamakan desert region, water is the most important limiting factor to influence plant growth and distribution. The study of water relations is necessary to provide an ecological basis for the sustainable management of the vegetation at the transition between oasis and sandy desert to protect oasis environments. At the same time, the study also provided theory about how to use the limited water resources to regenerate vegetation. In the southern fringe of the Taklamakan desert *Calligonum caput-medusae* Schrenk. (Polygonaceae) is a introduced species which serves as important shelter vegetation against sand drift at the foreland of the oasis. We investigated: 1) the degree to which plants suffered water stress during flooding conditions in summer; 2) the adaptability of physiological characters in water relations to this extreme environment; 3) the effect of irrigation on water status of vegetation (utilizing summer flooding). From April to October in 1999, around the 20th of each month, the predawn water potential (Ψ_p ; between 5:00 and 6:00) and the afternoon water potential (Ψ ; between 13:00 and 14:00) were measured using pressure chambers on six plants with three measurements per plant. Following the measurements of water potential, the pressure and volume (PV) curves from three or four samples were established. The results showed *C. caput-medusae* kept positive turgor during the growing season. Development of water deficit was not severe and the water stress that plants suffered was still in the normal range. Thus, the water stress induced by drought is not severe enough to threaten the survival of the artificial vegetation. During the growing season, *C. caput-medusae* still maintained relatively high water potential and osmotic potential as the environmental stress increased. At the same time, no experimental evidence indicated that the accumulation of solute (N_sDM) reached high levels either. Therefore, the

收稿日期: 2002-07-19 接受日期: 2003-03-05

基金项目: 中国-欧盟合作项目(ERBIC18CT980275)、中国科学院重大项目(KZ951-B1-231-02-02)、国家重点基础研究发展规划项目(G199904350504)、新疆“山川秀美”计划(980108001-04-01)及中国科学院创新领域前沿项目(KZCX-XJLQ-05)

E-mail: xiangyi@yahoo.com

physiological process of plants still worked in normal conditions. The relative water content (RWC_p) always remained high during the growing season, which was helpful to plants to prevent excess water loss in drought environments. Maintaining high level RWC_p would be the adaptability of the plant to the extreme environment of the Taklamakan desert. Those adaptabilities of physiological characters exhibited in *C. caput-medusae* indicated the type of the plant to adapt drought environmental stress is resistance. The drought-adapted physiology of *C. caput-medusae* at the leaf level was mainly shown in an increase in the proportion of apoplasm, bulk modulus of elasticity (ϵ_{max}), long standing high relative water content (RWC_p), and increased RWC_p and WC_{sat} after irrigation. Irrigation in summer by flooding is helpful to recover the water status of *C. caput-medusae* and is probably one of the important reasons that the vegetation avoids serious water stress.

Key words *Calligonum caput-medusae*, Drought stress, Taklamakan desert, Water potential, Irrigation effect

植物在极端环境下对水分胁迫的生理反应和适应机制是植物水分关系研究中的重要课题之一。在荒漠化地区,植物水分生理生态的研究对指导荒漠化防治很有益处(韩德儒等,1996)。在植物水分关系的研究中,压力-容积(PV)技术有着非常重要的作用。自 Scholander 等(1965)创立这项技术以来,在植物水分状况的研究中颇受重视。目前广泛应用于干旱条件下植物水分关系变化的研究中(Scholander *et al.*, 1965; Tyree *et al.*, 1978; Thomas, 2000)。国内在这方面也有一些很好的工作(李吉跃, 1989; 田有亮等, 1990; 李庆梅等, 1992; 董学军, 1998),但目前用类似方法对塔克拉玛干沙漠一些重要固沙植物水分状况的研究报道尚不多见。在塔克拉玛干沙漠,水分是影响植物分布和生长最重要的限制因子之一。因而在研究塔克拉玛干南缘沙漠-绿洲过渡带植被可持续管理的生态学基础——以维护绿洲脆弱的生态平衡时,对植物水分关系的研究十分必要,同时这种研究也为合理利用有限水资源进行植被恢复更新提供了理论上的依据(Thomas *et al.*, 2000)。头状沙拐枣(*Calligonum caput-medusae*)是塔南重建人工植被中引入的外来种,其植被的建立在当地防治沙化中,特别是在沙化严重的风口地带是至关重要的。在绿洲普遍面临风沙侵蚀、沙漠化程度加剧、绿洲面积缩小等诸多生态难题时,头状沙拐枣人工植被的建立对维护绿洲脆弱的生态平衡,防止沙漠化的进一步发生非常重要。因而本研究的目的在于揭示: 1) 夏季一次性灌溉条件下过渡带前沿地区头状沙拐枣植被所受水分胁迫的状况; 2) 头状沙拐枣在水分生理上对塔克拉玛干沙漠极端环境的适应特点; 3) 灌溉(利用夏季发生的洪水)对头状沙拐枣植被水分状况的影响。

1 材料和方法

1.1 样地条件

实验区位于塔克拉玛干沙漠南缘策勒绿洲。气候特征为:暖温带荒漠气候,夏季炎热、干旱少雨、光热充足。平原区多年平均降水量为 35.1 mm,年蒸发量达 2 595.3 mm,水分亏值较大。极端最高气温 41.9 ℃,极端最低气温 - 23.9 ℃;风沙灾害频繁。地表径流春季占 9.3%、夏季占 76.8%,洪枯悬殊。选择沙漠-绿洲过渡带长势良好的头状沙拐枣植被建立实验样地,样地土壤为风沙土,地下水位在 10 m 以下。样地面积 50 m × 50 m,具体位置为:东经 80°45',北纬 37°01'。在样地中埋设时域反射仪(Time Domain Reflectometry, TDR)来测定土壤水分(容积),探头位于地表下 20 ~ 30 cm、90 ~ 100 cm、190 ~ 200 cm、340 ~ 350 cm、450 ~ 460 cm 5 个不同的深度。样地设立自动气象站(Campbell Scientific, Shephed, Leicestershire, UK)记录气象数据。

1.2 实验方法

在 1999 年 4 ~ 10 月头状沙拐枣生长期,选 TDR 附近植株为试验材料,每月 20 日左右用压力室(PMS. Instrument Co. Model 1000, USA)在当地时间 5:00 ~ 6:00 测定小枝的清晨水势(Ψ_p),13:00 ~ 14:00 测定午后水势(Ψ_A),并对当日水势日变化(Ψ)进行观测,每次 6 株 3 个重复。随后制作压力-容积曲线,3 ~ 4 个重复。PV 曲线的制作采用固定时间逐步升压收集水分的方法,每次测量点数不少于 12 个。7 月中下旬对样地灌溉,以了解土壤水分变化对植被的影响。根据 PV 曲线结果计算下列水分参数:饱和枝条的渗透势 Π_0 (MPa);膨压消失点的渗透势 Π_p (MPa); Π_0 和 Π_p 的差值 $\Delta\Pi$ (MPa);膨压消失点的相对水分含量 RWC_p (%);共质体水在总水分中的相对含量 RWC_{sym} (%);饱和枝条水分与干物质之比 WC_{sat} (%);组织最大体积弹性模量 ϵ_{max} (MPa),由膨压对应相对含水量直线部分的斜率(Koide *et al.*, 1989)计算而来: $\epsilon_{max} = dP/dRWC \times (RWC_{mean} - RWC_{apo})$, RWC_{mean} : 相对含水量直线部分

的平均值; RWC_{apo} : 质外体水的相对含水量。根据 Π_o 和 V_o , 计算叶干物质中可溶性物质的摩尔数量 N_sDM ($osmole \cdot kg^{-1} DW$) (Tyree *et al.*, 1978): $N_sDM = \Pi_o \times V_o / (R \times T) / W$, V_o : 饱和状态下的共质体水体积。实验结束后立即称取测试小枝重量, 以样品测试前后和水分收集器中水分的差值来校正各点的失水量值以减小测定值的误差 (Wilson *et al.*, 1979)。

2 实验结果

2.1 PV 参数的季节变化

渗透势 Π_o 、 Π_p 和植物的抗旱能力密切相关。 Π_o 、 Π_p 的季节变化趋势几乎是相同的。渗透势在 5~6 月间有明显的下降 ($p < 0.05$), 和外界环境胁迫程度的升高——主要表现在温度和光辐射的增强上 (表 1) 是一致的。7~8 月, Π_o 、 Π_p 下降的趋势停止并转变为上升, 显示植物体内水分状况有所好转, 遭受干旱胁迫的程度有所减轻, 但 7 月渗透势的测定是在样地灌水之后。 Π_p 在 8 月后即恢复了下降的趋势而 Π_o 直到 9 月才又降低 (图 1), 显示水分变动对 Π_o 、 Π_p 的影响是不完全相同的。 $\Delta\Pi$ 值和植物在失水状态下对气孔阈值调节能力的大小密切相关 (Lösch, 1993)。 $\Delta\Pi$ 值除 8 月外, 基本呈升高的趋势, 显示随干旱胁迫的增加和积累, 植物调节气孔阈值的能力有所加强。但除了 9~10 月外, $\Delta\Pi$ 值一直很小 (图 1), 说明植物在失水下维持气孔开放的能力并不强。

图 1 渗透势 (Π_o 、 Π_p) 及其差值 ($\Delta\Pi$) 的季节变化

Fig. 1 Change of osmotic pressure (Π_o 、 Π_p) and its difference ($\Delta\Pi$) in growing season

每点 3~4 个样品的平均值和标准偏差 Each point represents the mean of three or four replications; bars indicate S. E. (图 2 和图 3 同此 Fig. 2 and Fig. 3 are the same as Fig. 1) Π_o : 饱和枝条渗透势 The original osmotic potential Π_p : 膨压消失点渗透势 The osmotic potential at incipient plasmolysis $\Delta\Pi$: Π_o 和 Π_p 的差值 Difference between Π_o and Π_p

相对含水量 RWC_p 是植物在膨压消失时的水分含量。在整个生长季节中 RWC_p 值的变化幅度都很小, 最大只有 4%, 并且除了 10 月, RWC_p 值一直都保持在 88% 以上, 显示头状沙拐枣一直维持着很高的体内水分含量。在塔克拉玛干南缘得不到地表降水补充的环境中, 高的 RWC_p 值对植物保持存活很有利。 RWC_{sym} 值变化幅度较大, 显示共质体水和质外体水的比例在整个生长期有很大的变化。尤其是在 6~8 月, RWC_p 值变化不大的情况下 RWC_{sym} 值明显减少显示质外体水比例有较大增加——利于植物增强抗旱能力, 并且质外体水比例增加的趋势并没有受到灌溉的影响 (图 2)。植物细胞壁弹性的变化和植物在干旱下维持膨压的能力关系密切 (李吉跃, 1989; Larcher, 1997)。体积弹性模量 ϵ_{max} 的变化过程和 RWC_{sym} 的变化过程有较大的一致性 (图 2)。从试验结果分析, 细胞壁弹性的变化明显和共质体水、质外体水含量的变化有关。共质体水含量增加时细胞壁的弹性就减弱, 质外体水含量增加时细胞壁的弹性则加强。

图 2 相对含水量 RWC_p 、 RWC_{sym} 和最大体积弹性模量 (ϵ_{max}) 的季节变化

Fig. 2 Changes of relative water content RWC_p , RWC_{sym} and ϵ_{max} in growing season

RWC_p : 膨压消失点的相对含水量 The relative water content at turgor loss point RWC_{sym} : 共质体水在总水分中的相对含量 Relative water content of the saturated symplast ϵ_{max} : 最大体积弹性模量 The bulk elastic modulus at maximum turgor

WC_{sat} 值是枝条中总水分所占的比例。 WC_{sat} 值 5~6 月间下降迅速 ($p < 0.01$), 可能和植物细胞壁的成熟加厚有关 (Tyree *et al.*, 1978)。 WC_{sat} 7 月前变化幅度很大, 显示枝条在幼嫩时期与水分结合的能力还不是很稳定。但 WC_{sat} 值在 7 月回升后到 9 月都保持了相对的稳定, 说明成熟枝条的水分含量趋于稳定 (图 3), 也说明头状沙拐枣维持枝条水分比例平衡的能力很强。植物体内可溶性物质含量的变化影响着植物的生理过程和渗透势的变化 (黎裕,

1994;胡新生等,1998)。N_sDM 的值除 5~7 月微有升高外,在整个生长期的变化趋势可视为一种下降的过程。N_sDM 生长季末的显著升高($p < 0.001$)很可能是自身生理过程造成的——这时期头状沙拐枣的同化枝明显枯黄并有脱落,而和外界环境胁迫无关(图 3)。

图3 总水分比值(WC_{sat})和可溶性物质的摩尔数量(N_sDM)的季节变化

Fig.3 Changes of WC_{sat} and N_sDM in growing season

WC_{sat} : 饱和枝条水分与干物质之比 The percentage of dry mass-related water content at water saturation N_sDM : 叶干物质中可溶性物质的摩尔数量 The foliar dry mass-related number of osmoles of solute

2.2 清晨水势、午后水势和渗透势

清晨水势(Ψ_p)可以反映植物水分平衡的恢复状况,从而可以用来判断植物水分亏缺的程度。 Ψ_p 在整个生长季节中的最大变动幅度为 22.3%,最低值出现在 7 月,说明 7 月是植物水分恢复状况最差的 1 个月,从清晨水势看植物在 7 月前的水分状况要大致好于 7 月后的。午后水势(Ψ_A)则可以反映植物当天所受水分胁迫的程度。 Ψ_A 变化的幅度更小,只有 17.7%。另外, Ψ_A 和 Ψ_p 的季节性变化趋势并不一致,相关系数只有 0.476,而且在清晨水势变化最剧烈的 6~7 月(22.3%),午后水势的变化幅度却最小(0.2%)。渗透势(Π_p)和午后水势(Ψ_A)变化的一致性($R = 0.778$)要好于它和清晨水势($R = 0.291$)的一致性,表明午间水分胁迫对植株渗透势的影响更大。尽管 Ψ_A 和 Π_p 的测定不在同一月的同一天中,但从两者在生长季节中的变化过程仍不难看出渗透势一直低于午后水势(图 4)。

2.3 灌溉后土壤水分条件和头状沙拐枣水分状况的变化

灌溉前只有地表下 3.5 m 处的含水量稍高,这可能和土壤中存在粘土层有关,但地表到地下 4.6 m 处的含水量不足 4%(容积百分比)。7 月样地灌水后,TDR 数据显示样地从地表到地下 2 m 处土壤

水分含量很快发生了变化($p < 0.01$)(图 5),但 3.5~4.6 m 处水分含量的变动很小,基本不受灌水的影响。8 月末,除表层 30 cm 处水分含量仍很高外,1.0~2.0 m 处的水分含量已大致恢复到灌溉前的

表 1 样地气象数据

Table 1 Data of weather station in the plot

月份 Month	RH(%)	$T_a(^{\circ}C)$	PPFD	$T_s(^{\circ}C)$		
				50 cm	100 cm	200 cm
4	17.93	10.84	186.9	10.96	14.01	12.80
5	22.86	22.15	215.8	23.79	19.95	14.99
6	26.28	25.09	242.4	28.15	23.44	16.96
7	42.43	25.68	236.0	30.07	25.91	18.58
8	40.42	24.82	220.7	25.37	24.60	21.12
9	27.97	21.21	230.2	23.25	23.03	21.85

每 10 min 平均值 Means of ten minutes RH: 相对湿度 Relative humidity T_a : 气温 Air temperature T_s : 不同深度土壤温度 Soil temperature in different depths PPFD: 光合辐射密度 Photosynthetic photon flux density ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)

图4 清晨水势(Ψ_p)和正午水势(Ψ_A)的季节变化及与渗透势(Π_p)的对比

Fig.4 Changes of predawn water potential, Ψ_p , and the afternoon water potential, Ψ_A , in growing seasons and compare with osmotic potential

Π_p , 3~4 个样品的平均值, Ψ_p 和 Ψ_A , 18 个样品的平均值 Points of Π_p represent the mean of three or four replications, points of Ψ_p and Ψ_A represent the mean of eighteen replications

图5 不同深度土壤含水量季节变化

Fig.5 Changes of season water content of soil at different depths

每点 3 次测量的平均值 Each point represents the mean of three measurements

表 2 灌水前后 PV 参数、水势的变化和比较
Table 2 Compare changes before and after irrigation of PV parameters and water potential

月份 Month	Π_0	Π_p	RWC_p	WC_{sat}	Ψ_p	Ψ_A
6	-1.58 ± 0.05	-1.84 ± 0.03	0.87 ± 0.04	164.9 ± 0.31		
7	-1.50 ± 0.06	-1.82 ± 0.13	0.88 ± 0.01	$220.1 \pm 16.3^*$	-0.71 ± 0.09	-1.63 ± 0.15
8	-1.46 ± 0.1	-1.71 ± 0.11	0.94 ± 0.02	$209.6 \pm 0.59^{**}$	$-0.61 \pm 0.05^{**}$	$-1.47 \pm 0.13^{**}$

* : $p < 0.05$ ** : $p < 0.005$ Ψ_p 、 Ψ_A 测定 7 月在灌溉前, 8 月在灌溉后; PV 参数 3~4 次重复, 水势 18 次重复 Ψ_p and Ψ_A were measured before irrigation in July and after irrigation in August. Three to four replicates of PV parameters, eighteen replicates of water potential

水平。PV 的测定结果显示渗透势 Π_0 、 Π_p 的值在灌水后有了升高, 渗透势变化的趋势得到了改变(图 1, 表 2)。 WC_{sat} 和 RWC_p 值也有程度不同的上升。在 7、8 两个月环境温度、光照强度持续升高的情况下, 这些水分参数的变化和外界环境因子胁迫增强的程度是相反的(表 1)。水势的测定结果也显示灌溉后 8 月清晨、午后水势的值都要高于 6、7 两个月, 清晨水势甚至高于 5 月的值。随着 8 月 1~2 m 间含水量的降低, 渗透势和水势值在 9 月重又降低(图 4, 图 5)。

3 讨 论

Sobrado 和 Turner(1983)的试验表明, 受到水分胁迫的植物其清晨水势会发生明显的下降。头状沙拐枣清晨水势的变化幅度不大, 基本在一个比较平稳的水平上。从清晨水势分析, 头状沙拐枣并未在生长季节显示明显的水分亏缺迹象, 同时, RWC_p 值显示植物在零膨压点到来时一直保持着很高的体内水分含量。这表明如果水分匮乏, 少部分的失水就会导致头状沙拐枣的气孔关闭, 以保持体内水分, 这和较低的 $\Delta\Pi$ 值也吻合。但在生长季节中, 头状沙拐枣的渗透势(Π_p)一直都低于午后水势(Ψ_A)(图 4), 植株一直保持着正的膨压, 不存在因水分亏缺而导致膨压消失的现象。另外, 渗透势 Π_p 到 9 月末的增加幅度只有 23.1%, 并从未低于 -1.85 MPa, 午后水势变化的幅度更小, 只有 17.7%, 说明植物对干旱胁迫的反映仍在正常范围内。因而, 在现有管理条件下, 干旱胁迫并未威胁到头状沙拐枣植被的存在。

在对于干旱环境的适应上, 整个生长季节中头状沙拐枣一直维持很高的 RWC_p 值(图 2), 这表明在塔克拉玛干沙漠这种极端干旱条件下, 保持体内水分防止水分亏缺的进一步发生, 是头状沙拐枣对于干旱胁迫的适应性选择。Lösch (1993) 和 Thomas (2000)对 $\Delta\Pi$ 值的研究表明, 高的 $\Delta\Pi$ 值有利于植物在干旱下维持气孔的开放, 头状沙拐枣的 $\Delta\Pi$ 值一直很小说明在水分缺失的情况下, 植株保持气孔开放的能力不强, 植物难以在干旱条件下维持蒸腾作用, 但这却有利于植物停止或减少蒸腾作用保持

体内的水分。质外体水在增强植物对干旱的抵御当中也起着重要的作用(李吉跃, 1989; 李庆梅等, 1992; 李向义等, 2001)。在生长季节中头状沙拐枣 RWC_{sym} 值变化幅度较大, 特别是 6~8 月间 RWC_p 值增加时 RWC_{sym} 值明显下降(图 2), 显示质外体水所占比例有显著的增加, 这表明头状沙拐枣是通过提高质外体水的比例来增加抗旱能力的。头状沙拐枣 ϵ_{max} 值的变化和质外体水的变化有较好的对应性(图 2), 细胞壁弹性的这种变化规律符合植物抗性增加的特征, 但共质体水和质外体水比例的变化造成细胞壁弹性性质改变的原因还需要进一步的研究。 ϵ_{max} 值在 6~9 月的降低有助于植物膨压的维持, 而在干旱胁迫下保持膨压是植物维持正常生理活动的需要(Lambers *et al.*, 1998)。植物体内可溶性物质的变化对研究植物在干旱胁迫下的生理过程, 如渗透调节等十分重要(黎裕, 1994)。头状沙拐枣 N_sDM 值的季节变化显示细胞中可溶性物质的累积并未随季节因子的变化而有明显增加的趋势, N_sDM 值的这种变化表明外界的干旱胁迫并未导致植株体内可溶性物质的积累, 外界环境胁迫变化和头状沙拐枣体内可溶性物质的积累间并无明显的相关性(图 3, 表 1)。另外, N_sDM 的变化和渗透势的变化也不一致, 例如 7~9 月间 N_sDM 值明显下降时($p < 0.01$), 渗透势(Π_p)却有升有降(图 2、图 3)。同样, N_sDM 的变化和共质体水(RWC_{sym})含量的变化也无一致性(图 2, 图 3), 表明植物细胞内水分含量比例的变化对可溶性物质的变化影响不大。 N_sDM 在生长期和同时期渗透势、 RWC_{sym} 值的变化特点表明头状沙拐枣不具备累积大量可溶性物质调节渗透势来对抗干旱。此外 6~7 月, 尽管头状沙拐枣清晨水势的降低幅度达到了 22.3%, 但正午水势的降低幅度只有 0.2%(图 4), 这反映出即使在外界环境胁迫强度上升的情况下(表 1), 头状沙拐枣依然能保持体内水势的稳定使细胞内的生理过程维持在宽松的环境下。Wickens(1998)的论著中将植物对于干旱环境的适应类型划分为 3 种。根据头状沙拐枣清晨、正午水势的这种变化特点、高的 RWC_p 值和 N_sDM 值的季节变化, 植物对于干旱胁迫的适应类型

属于抵抗型,即头状沙拐枣通过水分生理的调节来保持体内宽松的生理环境以适应环境的胁迫。

灌溉后渗透势 Π_o 、 Π_p 的升高、 WC_{sat} 和 RWC_p 值的升高都说明头状沙拐枣的水分状况得到了改善,表明灌溉补充的水分对缓解头状沙拐枣水分胁迫的进一步发生有一定的帮助(表 2)。特别是灌溉后渗透势的变化明显和气候因子胁迫的增强过程发生了背离(图 1,表 1),渗透势 Π_o 、 Π_p 下降的趋势得到了扭转。另外,灌溉后水势 Ψ_p 、 Ψ_A 也转为升高(图 4,表 2), Ψ_A 在 8 月的值是整个生长季节中最高的, Ψ_p 也仅次于 6 月的值,这和环境胁迫的发展程度并不吻合(图 4,表 1)。9 月随着地下 0.3~2 m 处含水量的下降,渗透势和水势又重新开始了下降的过程(图 1,图 4)。这些结果都说明夏季灌溉有助于缓解头状沙拐枣所受干旱胁迫的程度、有助于维持植物正常的水分状况,并且这很可能也是头状沙拐枣免于严重水分胁迫的重要原因。

4 结 论

1) 头状沙拐枣水分生理指标的季节变化表明它没有受到明显的水分胁迫,现存生境条件下的干旱胁迫并不对沙漠-绿洲过渡带前沿人工头状沙拐枣植被的存在构成威胁。

2) 在干旱胁迫下头状沙拐枣植株不具备累积大量可溶性物质降低渗透势来抗御干旱的能力。植株对干旱胁迫的适应在叶水平上主要表现为质外体水所占比例的显著增加;持续较高的 RWC_p 值; ϵ_{max} 值的降低和灌水后 RWC_p 值和 WC_{sat} 值的升高上。

3) 保持体内较高的相对水分含量是植物对干旱环境的适应性选择。在塔克拉玛干的极端气候条件下,头状沙拐枣选择了保持体内水分,防止水分亏缺的进一步发生来对应干旱胁迫维持植株的存活。

4) 根据植物对环境胁迫适应的不同方式,头状沙拐枣对干旱环境胁迫的生理适应类型应属于抵抗型。

5) 灌溉对沙漠-绿洲过渡带头状沙拐枣水分状况的恢复有益。

参 考 文 献

Dong, X. J. (董学军). 1998. Experimental measurement of the water relations parameters of nine shrubs and some ecological interpretations. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **40**: 657~664. (in Chinese with English abstract)

Han, D. R. (韩德儒), W. B. Yang (杨文斌) & M. R. Yang (杨茂仁). 1996. The dynamic water relationship of brushes growing in arid and semi-arid aeolian sandy soil and its application. Beijing: Chinese Science and Technology Press. 1~8. (in Chinese)

Hu, X. S. (胡新生) & S. J. Wang (王世绩). 1998. A review of studies on water stress and drought tolerance in tree species. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **34**: 77~89. (in Chinese with English abstract)

Koide, R. T., R. H. Robichaux, S. R. Morse & C. M. Smith. 1989. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. In: Percy, R. W., J. R. Ehleringer, H. A. Mooney & P. W. Rundel eds. *Plant physiological ecology: field methods and instrumentation*. London: Chapman. 161~183.

Lambers, H., F. S. Chapin III & T. L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. New York: Springer-Verlag. 155~156.

Larcher, W., Z. X. Zhai (翟志席), Y. H. Guo (郭玉海), Y. Z. Ma (马永泽) & C. Q. Bai (柏长青). 1997. *Plant ecophysiology*. 5th ed. Beijing: China Agricultural University Press. 173~193. (in Chinese)

Li, Q. M. (李庆梅) & H. C. Xu (徐化成). 1992. The changes of water parameters in *Pinus tabulaeformis* with season and provenance. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), **16**: 326~335. (in Chinese with English abstract)

Li, J. Y. (李吉跃). 1989. An application of PV technique to study drought resistance of *Pinus tabulaeformis* and *Platycladus orientalis* seedlings. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), **11**: 1~11. (in Chinese with English abstract)

Li, X. Y. (李向义) & X. M. Zhang (张希明). 2001. The discussion on the concept of symplastic water and apoplastic water of PV parameters. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), **37**: 545~546. (in Chinese)

Li, Y. (黎裕). 1994. The relations of osmotic adjustment and other physiological processes in plant and its application in agrobology. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), **30**: 377~385. (in Chinese)

Lösch, R. 1993. Plant water relations. *Progress in Botany*, **54**: 102~133.

Scholander, P. F., H. A. T. Hammer, E. D. Bradstreet & E. A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science*, **148**: 339~346.

Sobrado, M. A. & N. C. Turner. 1983. A comparison of the water relations characteristics of *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolaris* when subjected to water deficits. *Oecologia*, **58**: 309~313.

Thomas, F. M. 2000. Growth and water relations of four deciduous tree species (*Fagus sylvatica* L., *Quercus petraea* [Matt.] Liebl., *Q. pubescens* Willd., and *Sorbus aria* [L.] Cr.) occurring at central-European tree-line site on shallow calcareous soil: physiological reaction of seedlings to severe drought. *Flora*, **195**: 104~115.

Thomas, F. M., S. K. Arndt, H. Bruehlheide, A. Foetzkki, D. Gries, J. Huang, M. Popp, G. Wang, X. Zhang & M. Runge. 2000. Ecological basis for sustainable management of the indigenous vegetation in a Central-Asian desert: presentation and first results. *Journal of Applied Botany*, **74**: 212~219.

Tian, Y. L. (田有亮) & L. S. Guo (郭连生). 1990. Study on dry resistance of seven young coniferous and broad-leaved trees with PV-technology. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **1**: 114~119. (in Chinese with English abstract)

Tyree, M. T., Y. N. S. Cheung, M. E. MacGregor & A. J. B. Talbot. 1978. The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue-water relations of *Acer*, *Populus*, *Tsuga*, and *Picea*. *Canadian Journal of Botany*, **56**: 635~647.

Wickens, G. E. 1998. *Ecophysiology of economic plants in arid and semi-arid lands*. New York: Springer-Verlag. 105~113.

Wilson, J. R., M. J. Fisher, E. D. Schulze, G. R. Dolby & M. M. Ludlow. 1979. Comparison between pressure-volume and dewpoint-hygrometry techniques for determining the water relations characteristic of grass and legume leaves. *Oecologia*, **41**: 77~80.