绿洲前沿地区多枝桧柳水分关系的特征及灌溉的影响

李向义^{1,2} 张希明¹ 何兴元² 曾凡江¹ THOMAS F. M.³ FOETZKI A.³

(1 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011)

(2 中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016) (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策勒绿洲前沿地区多枝桧柳(*Tamarix ramosissima*)进行了研究,生长季节和灌溉前后水分关系的特征表明:多枝桧柳在生长季节保持了较高较稳定的清晨水势,植物能够平衡白天水分损失造成的水分亏缺,水分恢复状况良好。环境气候变化对渗透势等水分参数的影响不及植物水分恢复状况对它们的影响。除了个别数据,多枝桧柳水势和渗透势的降低幅度很小,更像是生长过程的结果,植物水分胁迫的特征并不明显。对比水分生理上对干旱胁迫的适应——渗透势的迅速降低和质外体水含量的增加,膨压消失点相对含水量(RWC_p)和渗透势差值($\Delta\Pi$)等参数显示的生理特征表明,植物更加依靠稳定充足的水分供应来适应生长环境中极端的高水压差和与此相应的高大气蒸发要求。与此适应,植物和地下水发生了联系,并且一次性灌溉对植物水分状况的恢复基本没有帮助,保持地下水位稳定在根系的可吸收范围内成为保护绿洲前沿多枝桧柳长期存在的关键。多枝桧柳的水分特征属于中生植物的范畴,对极端环境的适应属于躲避的类型。

关键词 水分关系 干旱胁迫 PV 技术 灌溉效果 地下水

DROUGHT STRESS AND IRRIGATION EFFECTS ON WATER RELATIONS OF *TAMARIX RAMOSISSIMA* IN THE QIRA OASIS

LI Xiang-Yi^{1,2} ZHANG Xi-Ming¹ HE Xing-Yuan² ZENG Fan-Jiang¹

THOMAS F. M.³ and FOETZKI A.³

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

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

(3 University of Goettingen, Albrecht-von-Haller-Institute for Plant Sciences, Department of Ecology and Ecosystem Research, Untere Karspuele 2, D-37073 Goettingen, Germany)

Abstract The southern rim of the Taklimakan Desert is the most arid region in central of Asia where mean annual precipitation is less than 40 mm and the potential evaporation is about 2 600 mm. The Qira (Cele) oasis is located in this region, and the perennial tree, *Tamarix ramosissima* is the dominant and most important indigenous species that grows along the margins of the Qira oasis. Besides sheltering the oasis against wind blown sand, this species is used by local people as construction material for houses and fences and as a fuel source. In view of large population increases in Qira, the maintenance of the vegetation belt by *T. ramosissima* is of high ecological and economical importance. Generally, water is the limiting factor that restricts vegetation regeneration and restoration in desert areas, and investigations into the water relations of plants can provide valuable information on the capability of plants to cope with the harsh conditions. Moreover, it can also provide information on how to restore and regenerate vegetation in the arid lands surrounding the oases. Therefore, the objectives of our investigation were as follows: 1) To assess the status of drought stress in *T. ramosissima* during the growing season; 2) To assess the importance of physiological and morphological features in acclimatization and adaptation to this extreme environment; and 3) To investigate the response of the water status in *T. ramosissima* to a single irrigation event in the summer that imitated natural flooding. In order to achieve these goals, water-relation parameters of twigs were derived from pressure-volume curves (PV curves) measured each month from April to October using a pressure chamber. In addition, the daily course of twig water potentials, including predawn potentials, were measured using a pressure chamber. The effect of flooding on soil water content was monitored using Time Domain Reflectometry (TDR) with sensors at five different soil depths. An automatic weather station was installed and climatic variables were recorded continuously.

The results showed that *T. ramosissima* was able to balance water deficits that developed during the day

and maintained nearly constant and rather high predawn water potentials during the growing season. Except for one measurement, the water and osmotic potentials decreased only moderately during the growing season, and this seemed to be an endogenous process that was not caused by drought stress. *T. ramosissima* did not show any physiological adaptations to drought stress; the rapid decreases in osmotic potential and increased apoplastic water, incipient plasmolysis at relatively high water content and very small differences in osmotic potential are not characteristic drought responses. *T. ramosissima* depends on having a constant water supply to cope with the extremely high water pressure deficits and the relatively high evaporative demand of its environment which it obtains by maintaining contact with deep water sources through the production of an extensive root system. Hence, a single artificial flooding event had no effect on plant water relations. Since *T. ramosissima* depends on ground water availability, the long-term survival of this species at the Qira oasis will require that the ground water table is maintained at a depth that can be accessed by the roots of *T. ramosissima*. The water and osmotic potentials of *T. ramosissima* were higher than those of typical desert plants and were more similar to mesophytic plants. The primary mechanism of *T. ramosissima* to cope with arid environments is through drought avoidance.

Key words Water relations, *Tamarix ramosissima*, Qira oasis, Drought stress, Pressure-volume technique, Irrigation effect, Ground water

植物水分状况的定量研究始于 18 世纪 Hales 对根压和蒸腾作用的测定,但直到提出了土壤-植物-大气连续体系和 Scholander 等人创立压力-容积技术之后,植物和环境特别是和土壤水分关系的研究才有了迅速的发展(Scholander *et al.*, 1965; Stephen *et al.*, 1991; 韩德儒等, 1996)。在荒漠地区,降雨量和潜在蒸发量反差巨大,植物长期处于干旱胁迫之下,水分成为制约植物存活、生长、繁殖和分布的最主要因素。因此,植物水分生理生态的研究对这一地区植被的恢复与重建具有重要意义。国内外对干旱地区植物的水分生理做了大量的研究工作,对指导荒漠化防治很有益处(Cheung *et al.*, 1975; 王孟本等, 1996; Wickens, 1998; Jiang & He, 1999; Li *et al.*, 2002)。

多枝桤柳(*Tamarix ramosissima*)是塔克拉玛干沙漠南缘策勒绿洲中广泛用于水土保持、防风固沙、薪炭和建材的植物种。随着绿洲人口的增长,植被保护和利用之间的矛盾愈加尖锐。如何恢复、扩大现有的植被面积,满足人们利用植被的同时,保证绿洲防护体系对植被的需求,是绿洲环境建设所面临的主要难题(Thomas *et al.*, 2000)。研究绿洲前沿地区自然条件下多枝桤柳的水分状况,包括不同季节的水分胁迫程度和变化幅度、植物对干旱环境的适应特点、应对方式以及灌溉对植物水分状况的影响等,将为绿洲前沿多枝桤柳植被的保护与可持续利用提供科学依据。国内对桤柳生理生态上的研究很多(柴宝峰等, 1998; 王霞等, 1999; 曾凡江等, 2002; 邓雄等, 2003),但塔克拉玛干沙漠南缘绿洲前沿地区多枝桤柳水分生理的资料依然很缺乏。为此,在 1999 年研究了多枝桤柳在整个生长季节的水

分变动状况,并模拟洪水来确定引洪灌溉对植物群落的影响。

1 材料和方法

1.1 样地与自然条件

实验区位于新疆策勒县,属典型内陆暖温带极端干旱的荒漠气候。夏季炎热、干旱少雨、光热充足、日照时间长、昼夜温差大。年均日照时数 2 697 h,日照率为 61%,年总辐射为 144.4 kcal·cm⁻²。平原区多年平均降水量小于 40 mm,年潜在蒸发量达 2 600 mm。年均温 11.9℃,极端最高气温 41.9℃,极端最低气温 -23.9℃;风沙灾害频繁;每年 8 级以上大风 3~9 次。地表年径流量 1.45 亿 m³,但季节分配极不均衡,春季占 9.3%、夏季占 76.8%。

选择绿洲前沿多枝桤柳分布的典型地区建立实验样地。样地地形有一定的起伏,分布有大量红柳包,土壤类型为风沙土。植物群落种类组成较单一,主要为多枝桤柳。具体位置在 80°44' E、37°04' N。在样地 5 个不同的深度各埋设一个时域反射仪(TDR)传感头 20~30 cm、90~100 cm、190~200 cm、340~350 cm、650~660 cm 测量土壤水分。4 月初在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

1999 年 4~10 月,每月 20 日左右用压力室(PMS. Instrument Co. Model 1000, USA)测定植物小枝的水势日变化,包括清晨水势(ψ_p),选取最低值为午后水势(ψ_A),随后制作压力-容积(PV)曲线。选 TDR 周围植株上部的多年生枝条为实验对象,水势测定每株 3 个样品共 6 株, PV 曲线每次 3 到 4 个

重复。PV 曲线所用样品在下午采取,枝条长约 18 cm,采下的样品在水面下再剪去 1~2 cm,盛入容器中密闭运回实验室后饱和吸水,直到小枝水势小于 0.2 MPa,为避免过饱和吸水,在不同时间阶段测定小枝水势以确定所需的准确时间。PV 曲线的测量方法和操作中的具体细节见相关文献描述(Scholander *et al.*, 1965; Li *et al.*, 2002)。根据 PV 曲线结果计算下列水分参数: Π_0 (MPa)饱和含水枝条的渗透势; Π_p (MPa)膨压消失(质壁分离)点的渗透势; $\Delta\Pi$ (MPa) Π_0 和 Π_p 的差值; RWC_p 膨压消失点的相对含水量; RWC_{sym} 共质体水在总水分中的相对含量; WC_{sat} (%)饱和含水枝条水分与干物质之比; ϵ_{max} (MPa)组织最大体积弹性模量,由膨压对应相对含水量直线部分的斜率计算而来: $\epsilon_{max} = dP/dRWC \times (RWC_{mean} - RWC_{apo})$, P :膨压; 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(Koide *et al.*, 1989)。根据 Π_0 和 V_0 ,计算叶干物质中可溶性物质的摩尔数 N_sDM (osmole $\cdot$ kg $^{-1}$ DM): $N_sDM = \Pi_0 \times V_0 / (R \times T) / DM$, V_0 :饱和含水枝条的共质体水体积; DM :枝条干物质(Tyree *et al.*, 1978)。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)。土壤水分含量每周测定 1 次,每个深度读取 5 次数值,灌溉前后增加 TDR 测定的次数。另外,在 8 月初对样地进行灌溉,模拟洪水对植物的影响。灌溉后,样地被水覆盖近 24 个小时,但灌溉总量难以估计。

2 实验结果

2.1 PV 参数的季节变化

对比其它月份,渗透势(Π_0 、 Π_p)只在 7 月间有显著下降($p < 0.05$, $p < 0.01$),并达到了生长季的最低值。除了这一下降过程,其余时间 Π_0 、 Π_p 保持着升高的趋势且变化比较平稳,在整体上没有大的降低(图 1)。 Π_0 、 Π_p 的变化规律大致相同,尤其是在 8 月前,变化的相关性达到 0.98。可溶性物质含量(N_sDM)的变化在 6 月后和渗透势的变化有一定的负相关($R = -0.83$)。 N_sDM 值在 7 月最大,植物叶中可溶性物质的积累在这一时期最多,这时外界环境对植物的胁迫程度也最高——主要表现在温度和光辐射上(表 1,图 1)。

质壁分离点的相对含水量反映了植物在膨压消失时水分亏缺的情况。 RWC_p 值在整个生长季节的

图 1 渗透势 Π_0 、 Π_p 和 N_sDM 的季节变化
Fig. 1 Changes of osmotic potential Π_0 , Π_p and N_sDM in growing season
 Δ : 饱和小枝渗透势 Osmotic potential at full turgor (Π_0) $\square$: 膨压消失点渗透势 Osmotic potential at zero turgor (Π_p) $\circ$: 叶干物质中可溶性物质的摩尔数 The foliar dry mass-related number of osmoles of solute (N_sDM) 每点 3 个样品的平均值和标准偏差 Mean of three replications and standard error

表 1 样地气象数据(每 10 min. 平均值)
Table 1 Data of weather in study site (means of each ten minutes)

月 份 Month	相对湿度 RH (%)	气温 T_a (°C)	光合辐射密度 PPFD	土壤温度 T_s (°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

RH: 相对湿度 Relative humidity T_a : 气温 Air temperature T_s : 土壤温度 Soil temperature PPFD: 光合辐射密度 Photosynthetic photon flux density ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

大部分时间里都维持在一个比较高的水平上,并且变化幅度很小,只在 6 月有较多的下降。但 RWC_{sym} 值变化幅度较大,总体上呈单峰形态,显示共质体水和质外体水的比例在整个生长期间有很大的变化,质外体水的比例和植物的抗旱能力有关(图 2)。

渗透势 Π_0 、 Π_p 的差值 $\Delta\Pi$ 在 5~6 月间和 8~9 月间有较明显的上升($p < 0.01$),但在整个夏季 6~8 月中 $\Delta\Pi$ 基本没有变化,并且 $\Delta\Pi$ 值在大多数时间里都处于比较低的水平。最大体积弹性模量 ϵ_{max} 在 7 月前基本保持着升高的趋势,7 月后则转为下降,但除了 7 月的变动较显著($p < 0.05$)并达到极值外,其余月份的变化并不大且 ϵ_{max} 值也较低(图 3)。

2.2 清晨水势(ψ_p)和午后水势(ψ_A)

植物的清晨水势(ψ_p)和午后水势(ψ_A)在生长季节中的变化规律并不一致。清晨水势在 7 月下降的程度最大,幅度为 41.9%,是生长季节中的最低

图2 相对含水量 RWC_p 、 RWC_{sym} 的季节变化
Fig.2 Changes of relative water content RWC_p , RWC_{sym} in growing season
◇ 膨压消失点的相对含水量 The relative water content at turgor loss point (RWC_p) □ 共质体水在总水分中的相对含量 Relative water content of the saturated symplast (RWC_{sym}) 每点 3 个样品的平均值和标准偏差 Mean of three replications and standard error

图3 $\Delta\Pi$ 和 ϵ_{max} 的季节变化
Fig.3 Changes of $\Delta\Pi$ and ϵ_{max} in growing season
□ 渗透势 Π_o 和 Π_p 的差值 Difference between osmotic potential Π_o and Π_p ($\Delta\Pi$) ◇ 最大体积弹性模量 The bulk elastic modulus at maximum turgor (ϵ_{max}) 每点 3 个样品的平均值和标准偏差 Mean of three replications and standard error

值 植物在这个月的水分恢复状况最差。但 ψ_p 在 8 月就有了明显的回升 ($p < 0.01$) 并没有出现持续下降的情况。除 7 月, 清晨水势的变化幅度并不大, 保持了一个比较平稳的水平。午后水势的最低值出现在 8 月, 植物的水分胁迫状况有所加剧, 在此之前 ψ_A 的变动幅度非常小 (图 4)。午后水势的变化趋势和清晨水势、渗透势 (Π_p) 均不一致, 但 ψ_p 和 Π_p 的季节变化有很高的一致性 ($R = 0.95$), 说明植物晚间水分恢复对白天水分消耗的补给程度和植株渗透势的变化关系密切。

2.3 灌溉前后土壤和植物水分参数

灌溉前样地土壤上层的水分含量(容积比)一直

很低, 表层水分几乎为零, 3.5 m 以上土层的含水量不足 3.5% (图 5)。但 6.5 m 处土壤水分含量已接近饱和 (数据未显示), 地下水位应处在这一范围。灌溉后水分覆盖样地近 24 h, 土壤表层含水量增加明显, 由于 TDR 位于红柳包上 (反映桧柳分布区域典型的地形特点), 表层水分的变化没有得到很好反映 (图 5)。但土壤 1~2 m 处的含水量在灌溉后的增加程度和时间都非常有限, 2 m 以下土壤含水量基本没有增加, 已有的实验结果证实, 即使是特大降雨和很大的灌溉量, 水分也难以渗透到 2 m 以下的土壤中 (杨文斌等, 1997; Li *et al.*, 2002)。灌溉后, 渗透势 Π_o 、 Π_p 显著升高 ($p < 0.05$, $p < 0.01$), WC_{sat} 值有一定程度的上升, ϵ_{max} 值下降明显 (表 2), 清晨水势 φ_p 有较明显的回升, 但午后水势 φ_A 明显降低, 相对含水量 RWC_p 保持不变 (表 2)。

图4 清晨和午后水势的季节变化
Fig.4 Changes of predawn and afternoon water potential in growing season
□ 清晨水势 Predawn water potential (φ_p) ◇ 午后水势 Afternoon water potential (φ_A) φ_p 和 φ_A 18 个样品的平均值 Mean of eighteen replications and standard error in φ_p and φ_A

图5 不同深度土壤容积含水量的季节变化
Fig.5 Changes of volumetric water content of soil at different depths 每点 5 次测量的平均值 Mean of five measurements

表 2 灌水前后 PV 参数、水势的变化
Table 2 Changes of PV parameters and water potential before and after irrigation

	Π_o	Π_p	RWC_p	WC_{sat}	φ_p	φ_A
BI	-2.41 ± 0.12	-2.71 ± 0.12	0.90 ± 0.01	160 ± 16.2	-1.04 ± 0.16	-2.12 ± 0.35
AI	$-1.69 \pm 0.10^*$	$-2.02 \pm 0.1^{**}$	0.90 ± 0.01	214.9 ± 14.0	$-0.83 \pm 0.11^{**}$	$-3.02 \pm 0.20^{**}$

* : $p < 0.05$ ** : $p < 0.01$ BI 灌溉前 Before irrigation AI 灌溉后 After irrigation Π_o, Π_p : 同图 1 See Fig. 1 RWC_p : 同图 2 See Fig. 2
 WC_{sat} : 饱和含水枝条水分与干物质之比 φ_p, φ_A : 同图 4 See Fig. 4

3 讨 论

水势、渗透势的变化与植物受干旱胁迫的程度和它承受胁迫能力的大小密切相关。在整个生长季,多枝桤柳的渗透势只在 7 月有较大幅度的下降,其余时间渗透势呈上升趋势。因而,除了 7 月的极值,植物的渗透势在整体上降低的程度非常有限, Π_o 、 Π_p 的平均值分别高于 -1.60 MPa 和 -1.95 MPa ,且变化比较平缓。根据 Tyree 对植物个体发育和水分关系在生长季节中变化特点的研究(Tyree *et al.*, 1978),多枝桤柳渗透势变化更像是植物本身的生长过程造成的。清晨水势和渗透势在生长季节中变化规律一致性的特点,也证明环境胁迫对渗透势的影响不及植物水分恢复对渗透势的影响。7 月多枝桤柳的水分恢复状况最差时, φ_p 降幅最多值最低,环境胁迫也接近或达到了最高程度(表 1),植物的渗透势出现了生长季节中最大的下降, Π_p 为 61%; Π_o 高达 74%。到 8 月,尽管外界胁迫程度依然持续,但植物的清晨水势明显恢复,由于 φ_p 和渗透势之间变化的相关性, Π_o 和 Π_p 得到了很大程度的回升, Π_p 的降幅只有 19.7%, Π_o 为 22%。午后水势在 8 月前下降的也很少,外界气温的升高等对 φ_A 并无明显的影响,也像是一种生长过程中的变化。尽管 φ_A 在 8 月后大幅下降,可能和盐土植物盐分的聚集有关,但植物的水分恢复状况在此时得到了明显的改善,水分亏缺的发展趋势得到了扭转,胁迫程度得到了遏制。从午后水势和渗透势的变化分析,气候因子对植物水分参数变化的影响并不是主要的。生长季节中较高较稳定的清晨水势也说明植物在夜间能较好地平衡白天蒸腾作用引起的水分亏缺,水分恢复状况良好。因而从整体上看极端气候引起的植物水分胁迫特征并不明显,水分胁迫不是威胁绿洲前沿地区多枝桤柳群落存在的主因。根据 Larcher 对植物渗透势和水势的描述(Larcher, 1995),多枝桤柳的渗透势和水势要高于典型温带荒漠灌木植物的渗透势和水势,其水势特征属于中生植物的范围。

植物在干旱胁迫下的生理反应对植物适应环境

条件的变化十分重要。7 月,当环境胁迫达到或接近最高程度、植物水分的恢复状况也最差时,多枝桤柳的渗透势 Π_o 、 Π_p 迅速降低(图 1)。根据水势组成原理(Larcher, 1995),渗透势(Π_p)的降低对低水势下细胞维持膨压、防止原生质过度脱水和从环境中吸收水分有利。同一时期,叶中可溶性物质(N_sDM)量的累积也达到了整个生长期的最大值,并且 N_sDM 值的变化和渗透势的变化从 6 月起呈明显的负相关性(图 1),尽管还不能证明是植物产生渗透调节引起了渗透势的变化,但渗透势的变化的确与叶中可溶性物质质量的累积程度有关。共质体水相对含水量(RWC_{sym})在 6 月后逐渐减少,在 RWC_p 值不变的情况下,细胞中质外体水所占的比重在逐渐增加,根据已有的研究(李吉跃, 1989;李庆梅等, 1992),这会增强植物对干旱的抵御能力。 $\Delta\Pi$ 的大小代表了植物从水分饱和到水分亏缺状态渗透势降低的幅度和植物气孔关闭水势阈值大小的调节能力有关(Loesch, 1993)。多枝桤柳的 $\Delta\Pi$ 值只在 8~9 月间有过较大的增加,其余时间 $\Delta\Pi$ 值都很小,在 0.3 MPa 左右,显示在水分缺失的情况下,植物的膨压会很快消失,不能维持气孔的开放。 ϵ_{max} 值在 7 月的显著增高也显示在水分亏缺得不到良好恢复时,植物细胞壁的弹性下降,维持膨压的能力减弱。 $\Delta\Pi$ 、 ϵ_{max} 的变化特点和植物在质壁分离点很高的相对含水量(RWC_p)所表现出的生理特征是一致的。多枝桤柳的 RWC_p 值除 6 月较低外,其它月份都保持在 90% 左右,这样少量的水分缺失就会引起膨压消失,导致蒸腾作用难以维持。因此,植物不能适应强烈的水分损失和低的水分含量,需要有充分的水分供应才能保证蒸腾等生理过程的顺利进行。对比渗透势变化等显示出的水分生理上对干旱胁迫的适应,植物更加依靠稳定充足的水分供应来适应生长环境中极端的高水压差和与此相应的高大气蒸发要求。需要获得大量水分来适应干旱环境避免胁迫发生的植物,属于躲避干旱胁迫的类型(Larcher, 1995; Wickens, 1998),多枝桤柳显示的水分生理特点应该也属于这种类型。

夏季的洪水几乎是策勒绿洲唯一能用来进行植

被恢复的水源。灌溉前,桉柳样地表层到 3.5 m 处的平均含水量非常低,小于 3.5%。植物在生长季节中较好的清晨水势恢复,渗透势、相对含水量(RWC_p)值的平稳变动和土壤中的低水分含量形成了反差。杨文斌等人对柠条(*Caragana korshinskii*)的研究表明土壤水分含量与植物的水势、含水率等密切相关,沙土含水率降到 3.5%(重量比,高于容积比水分含量)时,柠条的清晨水势为 -2.18 MPa (杨文斌等, 1997; 汪孟本等, 1996)。桉柳清晨水势的最低值为 -1.04 MPa ,清晨水势和其它水分参数与土壤含水率变化之间没有相关性,这和土壤含水量太低植物难以利用有关。清晨水势从某种程度上代表着土壤的水分状况(Lambers *et al.*, 1998), ψ_p 的连续变化可以反映植物的水分供给状况(Sobrado & Turner, 1983)。从 φ_p 值分析,植物根系有效吸收范围内的土壤水分要好于上层土壤的水分,植物应该获得了地下水的供应。Gries 对样地生物量与水分利用效率的研究也证明,土壤上层的水分不足以供应植物的需要¹⁾,同样支持植物利用地下水的结论。这和 $\Delta\Pi$ 、 RWC_p 等参数显示植物依赖充足的水分供应来适应干旱环境的水分生理特征是一致的。有研究表明桉柳的根系能深入地下 30 m(Wickens, 1998),样地 6 m 左右的地下水位应该仍处在植物根系的有效吸收范围内。这种结果也对灌溉效果形成了影响。灌溉后多枝桉柳的渗透势 Π_o 、 Π_p 和 WC_{sat} 有不同程度的升高(表 2),但这种变化是在清晨水势升高的情况下发生的。从灌溉后水分的渗透深度和渗透量分析, φ_p 的升高并不是灌溉造成的。由于清晨水势和渗透势变化的相关性、水分恢复对枝条含水量(WC_{sat})的影响,很难说水分参数的变化是灌溉造成的,因而一次性灌溉对多枝桉柳水分状况的恢复基本没有帮助。造成这种结果的原因,除了一次性灌溉的强度、水分的渗透与持续时间外,土壤上层长期缺水对植物浅层根系发育的制约,同样影响了灌溉的效果。因此,保持绿洲前沿地区地下水位稳定在植物根系的可触及范围内成为保护这一地区多枝桉柳植被长期存在的关键。

4 小 结

多枝桉柳的水分参数显示植物不能忍受较多的水分损失来维持膨压,对比植物表现出的水分生理适应——渗透势的迅速降低、质外体水含量比例的

增加等,植物更需要稳定充分的水分供应来适应生长环境中极端的气候条件。在试验地区,不足 40 mm 的年地表降水对植被不具有生物学意义,植物必需和地下水发生联系才能保证水分稳定供应的要求。因此,拥有发达的能接触到地下水的根系是多枝桉柳适应环境胁迫最关键的形态特征,这也是多枝桉柳水分恢复比较稳定、水分恢复对渗透势的影响超过了气候、水分胁迫特征在整体上并不明显的原因。从以上特征看,多枝桉柳是作为(根系深达地下潜水层的)依靠地下水的植物类型生活在塔克拉玛干沙漠南缘绿洲前沿地区的。

参 考 文 献

- Chai, B. F. (柴宝峰) & C. Li (李磊). 1998. Study on drought resistance of *Tamarix austro* and *Hippophae rhamnoides*. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology (应用与环境生物学报), 4: 24 ~ 27. (in Chinese with English abstract)
- Cheung, Y. N. S., M. T. Tyree & J. Dainty. 1975. Water relations parameter on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. Canadian Journal of Botany, 53: 1342 ~ 1346.
- Deng, X. (邓雄), X. M. Li (李小明), X. M. Zhang (张希明), W. H. Ye (叶万辉), A. Foetzki & M. Runge. 2003. Studies on gas exchanges of *Tamarix ramosissima* Lbd. Acta Ecologica Sinica (生态学报), 23: 180 ~ 187. (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)
- Jiang, G. M. & W. M. He. 1999. Species- and habitat-variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu sand area. Acta Botanica Sinica (植物学报), 41: 1114 ~ 1124.
- Koide, R. T., R. H. Robichaux, S. R. Morse & C. M. Smith. 1989. Plant water status, hydraulic resistance and capacitance. In: Pearcy, 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. 1995. Physiological plant ecology. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. 245 ~ 257.
- Li, Q. M. (李庆梅) & H. C. Yu (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., X. M. Zhang, F. J. Zeng, A. Foetzki, F. M. Thomas, X. M. Li, M. Runge & X. Y. He. 2002. Water Relations on

1) Gries, D., A. Foetzki, S. K. Arndt, H. Bruehlheide, F. M. Thomas, X. M. Zhang & M. Runge. Allometric production estimates of the foreland vegetation of a Taklamakan desert river oasis. Plant Ecology (submitted)

- Alhagi sparsifolia* SHAP in the Southern Fringe of Taklamakan Desert. Acta Botanica Sinica (植物学报), **44**: 1219 ~ 1224.
- Loesch, R. 1993. Plant water relations. Progress in Botany, **54**: 102 ~ 133.
- Scholander, P. F., H. 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.
- Stephen, P., J. P. Lassoie & T. M. Hinckley. 1991. Measuring the state of water in tree systems. In: Lassoie, J. P. & T. M. Hinckley eds. Techniques and approaches in forest tree ecophysiology. Boston: CRC Press. 16 ~ 27.
- Thomas, F. M., S. K. Arndt, H. Bruelheide, A. Foetzki, 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.
- 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.
- Wang, M. B. (王孟本), H. J. Li (李洪建) & B. F. Chai (柴宝峰). 1996. Water ecophysiological characteristics of *Caragana korshinskii*. Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报), **20**: 494 ~ 501. (in Chinese with English abstract)
- Wang, X. (王霞), P. Hou (侯平), L. K. Yin (尹林克), D. Q. Feng (冯大千) & B. R. Pan (潘伯荣). 1999. Effect of tissue relative water content and membrane permeation of *Tamarix* under soil-water stress slowly. Arid Zone Research (干旱区研究), **16**: 12 ~ 15. (in Chinese with English abstract)
- 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 dew-point-hygroscopy techniques for determining the water relations characteristic of grass and legume leaves. Oecologia, **41**: 77 ~ 80.
- Yang, W. B. (杨文斌), J. M. Ren (任建民) & C. P. Jia (贾翠萍). 1997. Studied on the relationship between physiological ecology of drought-resistance in *Caragana korshinskii* and soil water. Acta Ecologica Sinica (生态学报), **17**: 239 ~ 244. (in Chinese with English abstract)
- Zeng, F. J. (曾凡江), A. Foetzki, X. Y. Li (李向义), X. M. Zhang (张希明), X. M. Li (李小明) & M. Runge. 2002. A preliminary study on the effect of irrigation on water physiology of *Tamarix ramosissima* in Cele oasis. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报), **13**: 849 ~ 853. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 张丽赫