

毛乌素沙地中间锦鸡儿幼苗生长、气体交换和叶绿素荧光对模拟降水量变化的响应*

肖春旺** 周广胜 (中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093)

【摘要】 选择毛乌素沙地优势灌木中间锦鸡儿为研究对象, 人为控制 4 种降水量水平来测定中间锦鸡儿幼苗的形态、生物量干重、气体交换和叶绿素荧光参数。结果表明, 不同施水量显著影响幼苗株高、茎径、叶数、叶面积、生物量干重、净光合速率、蒸腾速率、气孔导度以及水分利用效率。157.5mm 和 630mm 施水的幼苗以上参数显著低于 472.5mm 施水的幼苗; 157.5mm 和 630mm 施水量的幼苗 PSII 光化学效率和最大荧光与初始荧光比显著小于 472.5mm 施水量的幼苗; 不同施水量对幼苗生物量干重分配有显著影响, 随着施水量增加, 根冠生物量干重比显著减小。

关键词 模拟降水量 毛乌素沙地 中间锦鸡儿 形态 生物量 气体交换 叶绿素荧光

文章编号 1001-9332(2001)05-0692-05 **中图分类号** Q145+.2 **文献标识码** A

Effect of simulated precipitation change on growth, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Caragana intermedia* in Maowusu sandland. XIAO Chunwang and ZHOU Guangsheng (*Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*). *-Chin. J. Appl. Ecol.*, 2001, 12(5): 692~696.

Morphology, biomass, gas exchange and chlorophyll fluorescence were measured for seedlings of *C. intermedia*, a dominant shrub, to the change of global precipitation by artificially controlling the water supply at four levels. The results showed that the seedling variables, such as plant height, stem diameter, leaf number, leaf area and dry biomass, photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance, and water use efficiency, were affected by different water supply, and those variables of the seedlings treated by the 157.5mm or 630mm water supply were significantly less than those of the seedlings treated by the 472.5mm water supply. PSII photochemical efficiency and maximal fluorescence/initial fluorescence of the seedlings treated by 157.5mm and 630mm water supply were much significantly lower than those of the seedlings treated by 472.5mm water supply. Water supply obviously affected dry biomass distribution of the seedlings, and the root / shoot dry biomass clearly decreased with the increase of water supply.

Key words Simulated precipitation, Maowusu sandland, *Caragana intermedia*, Morphology, Biomass, Gas exchange, Chlorophyll fluorescence.

1 引言

当前, CO₂ 浓度增加和气候变暖对陆地生态系统的影响是研究全球变化的重要内容^[24, 25]。然而, 对 CO₂ 浓度增加和气候变暖所造成的全球降水变化对陆地生态系统的研究较少^[1, 2, 13]。众所周知, 水分是限制植物的生长、发育和繁殖以及陆地生态系统分布和生产力最重要的因素之一。因此, 开展全球降水变化对陆地生态系统尤其是对干旱和半干旱的地区生态系统的研究具有重要意义^[19]。

毛乌素沙地地处中国北部沙区系列中部, 属干旱和半干旱沙区。这里的自然条件恶劣, 沙漠化严重, 蒸发强烈, 水分是影响该地区生态系统的最大限制因子^[23]。同时, 该沙区生态系统以灌木为主^[4]。中间锦鸡儿(*Caragana intermedia*) 是当地的优势灌木, 过去对自然状况下的中间锦鸡儿光合生理和水分平衡作了一定的研

究^[4, 26], 但对水分因子对中间锦鸡儿生长、气体交换和叶绿素荧光的影响未见报道。而有关这一领域的研究国内外已做了大量报道^[3, 5, 6, 9, 10, 12, 14, 16~18, 21, 22]。因此, 本研究以中间锦鸡儿幼苗为对象, 采用人工控制施水法, 开展毛乌素沙区灌木生长季节内的降水量较现在减少、相当、增多和极增多 4 种水分条件下的生长模拟实验, 来探讨中间锦鸡儿幼苗生长、气体交换以及光化学效率对水分变化的响应策略, 进而为科学地预测毛乌素沙地生态系统变化趋势和有效地防止沙漠化等问题提供理论依据。同时也为全局变化下的中间锦鸡儿生产力模拟及其对该地区大气-沙地-植物之间的水分平衡研究提供参数。

* 国家重点基础研究发展规划项目(G1999043407)、中国科学院知识创新工程项目(KSCW2-1-07)和国家自然科学基金重点资助项目(49835010)。

** 通讯联系人。

2000-09-07 收稿, 2001-01-16 接受。

2 研究地区与方法

2.1 自然概况

研究地点设在中国科学院植物研究所内蒙古伊克昭盟鄂尔多斯沙地草地生态研究定位站(新站)院内,地理位置 $39^{\circ}29.66'N$, $110^{\circ}11.47'E$,海拔1295m,年均温 $6.0\sim 8.5^{\circ}C$,最冷月(1月)均温 $-10^{\circ}C$,最热月(7月)均温 $22^{\circ}C$,年平均降水量 $250\sim 450mm$,从西北至东南增加,且60%~70%以上的降水集中于7~9月。该地区是荒漠-草原、草原-森林过渡地带,土壤以淡栗钙土和沙性淡栗钙土为主^[23]。

中间锦鸡儿是豆科锦鸡儿属落叶灌木,高 $0.7\sim 3m$,长枝上的托叶硬化成针刺,羽状复叶,小叶3~8对,小叶椭圆形或倒卵状椭圆形,主要分布于我国宁夏、内蒙、山西和陕西,具有良好的固沙性能,耐沙埋、抗风蚀,能在沙地上形成稳定的群落,是毛乌素沙地高原防护林的主要灌木树种,也是本区草-林-农复合系统中灌木带的优势组成者。

2.2 实验方法

1999年5月1日,将中间锦鸡儿种子分别种植于4个深67cm、宽1.5m、长2m的长方体水泥沙池(下部有1个可控出水管)。池顶部挂有防水布阻碍自然降水,四周漏风,以保持其它因子接近自然状况。池内被装入60cm深的邻近沙丘沙土,中间锦鸡儿种子在3~5d开始萌发,5月23日,将每个施水处理保留50株幼苗以供实验。

在1999年5月24日至9月5日实验期间,依据毛乌素沙地降水自然情况,加之全球变化可能造成该地区降水量增多或减少等基本条件,设计出157.5、315、472.5和630mm 4种施水量处理,它们分别相当于温带典型荒漠地带、温带典型草原地带、草甸草原地带和温带落叶阔叶林地带的降水量。中间锦鸡儿幼苗在4种施水量处理下培养105d(5月24日至9月5日)。不同处理的总施水次数和时间均相同,从第1次施水后,每隔2d继续施水1次,每次4种施水处理的施水量分别为4.5、9、13.5和18mm水。实验期间,白天晴天将防水布全打开,阴天和夜晚将防水布遮盖,以防自然降水;同时经常除草和防除病虫害。

2.3 实验沙池内沙基质水分环境条件

1999年5月24日~9月5日期间,每15d,在每个沙池中抽取沿对角排列成S型的7个砂柱,每土柱至上而下按15cm分成4层,共计每个沙池抽取28个土样,用烘干称重法测定沙基质湿度,然后将所有湿度平均得到沙基质总体湿度(图1)。从图1可见,随着施水量的增加,沙基质湿度显著增大。

2.4 中间锦鸡儿生理、形态特征及生物量的测定

1999年7月23日13:00至14:00,在每施水处理随机选取5片上位成熟叶片进行暗适应30min,后用植物效能计(PEA, UK)测定叶片初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、达到最大荧光所需的时间(T_m)、PSII光化学效率(F_v/F_m)和最大荧光与初始荧光比(F_m/F_0)。

1999年8月12日,在每施水处理随机选取3~5株幼苗,用LCA4型便携式光合分析仪对其中5~6片上位成熟叶测定

幼苗净光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)、气孔导度(g_s),并计算水分利用效率($WUE, P_n/E$)(净光合速率与蒸腾速率之比)。

1999年9月5~9日,在每施水处理随机选取10个固定幼苗作为观测株,测定幼苗株高、基径和记录叶片数。通过CI-203型面积仪(CID Inc USA)测得叶片面积。最后,收割所有幼苗,测定根、茎、叶生物量鲜重和用烘干法测得其干重。

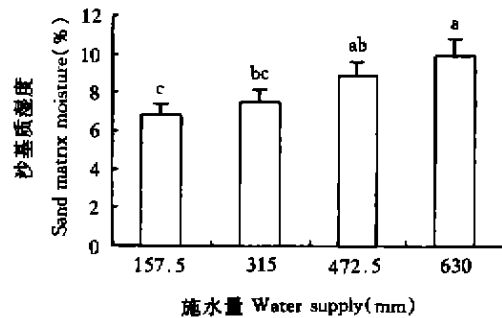


图1 不同施水量的中间锦鸡儿幼苗生长池内沙基质湿度平均值(1999.05.24~09.05)

Fig. 1 Average value of sand matrix moisture in sand pools of *C. intermedia* seedlings under different water supply.

2.5 数据分析

所有数据均利用SPSS统计软件进行One-way ANOVA方差分析,用Duncan法进行多重比较,并用字母法标记^[11]。

3 结果与分析

3.1 幼苗形态特征

不同施水量的中间锦鸡儿幼苗株高、基径、叶数和叶面积有明显差异(图2)。472.5mm施水量处理的幼苗,以上参数生长最好,其次是315mm施水量处理的幼苗,而157.5mm和630mm施水量处理的幼苗最差。由此表明施水明显影响中间锦鸡儿幼苗形态可塑性,施水过多或过少都将阻碍中间锦鸡儿幼苗形态增长,而适当增加施水有利幼苗形态增长。

3.2 生物量干重及其分配特征

由图3可见,不同施水量处理的幼苗叶、茎、根和总生物量干重有显著性差异(显著水平达1%),且它们对施水的响应均表现出相同的趋势。其中,472.5mm施水量处理的幼苗生物量干重最大,其次是315mm施水量处理的幼苗,而157.5mm和630mm施水量处理的幼苗最小。而根冠生物量干重比却随着施水量的增加而降低,其中157.5mm和315mm施水量处理的比值显著大于472.5和630mm施水量处理的比值(显著水平达5%)(图4),表明减少施水使得中间锦鸡儿幼苗将生物量相对多地投资于根部。

3.3 生理特征

不同施水量处理显著影响中间锦鸡儿幼苗净光合

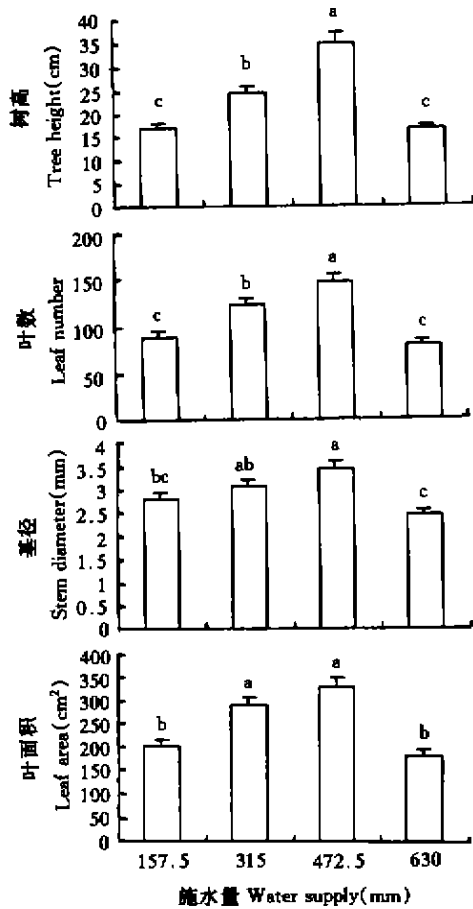


图2 不同施水量处理的毛乌素沙地中间锦鸡儿幼苗的形态特征 (1999.09.05)
Fig.2 Morphological characters of *C. intermedia* seedlings under different water supply.

速率(P_n)、蒸腾速率(E)和气孔导度(g_s) (显著水平达1%) (图5)。随着施水量的增大, P_n 、 E 和 g_s 均先增后减, 其中472.5mm施水量处理的 P_n 、 E 和 g_s 最高, 其次是315mm施水量处理, 再次是157.5mm施水量处理, 最差是630mm施水量处理。显然, 适当增加施水量有利于中间锦鸡儿幼苗光合和蒸腾作用, 而过高或过低施水量却抑制气孔导度, 限制光合和蒸腾作用, 进而影响生物量干重的积累。水分利用效率(WUE)也明显受到不同施水量的影响(显著水平达1%) (图5)。幼苗对水分资源利用随着施水量增加而先增后减, 472.5mm施水量处理的WUE最高, 其次是315和157.5mm施水量处理, 最差是630mm施水量处理。

3.4 叶绿素荧光特征

叶绿素荧光参数中, 初始荧光(F_0)是光系统II (PSII)反应中心处于完全开放时的荧光产量, 它与叶片叶绿素浓度有关; 最大荧光(F_m)是PSII反应中心处于完全关闭时的荧光产量; 可变荧光($F_v = F_m -$

F_0)反映了 Q_A 的还原情况。达到最大荧光所需的时间(T_m)是光系统II中达到最大荧光所需时间; F_m/F_0 反映了通过PSII的电子传递情况; F_v/F_m 是PSII最大光化学量子产量, 反映PSII反应中心内禀光能转换效率或称最大PSII的光能转换效率。

在本研究中, 施水量对中间锦鸡儿幼苗 F_0 、 F_m 、 F_v 和 T_m 影响不显著($\alpha > 0.05$), 但却显著影响幼苗

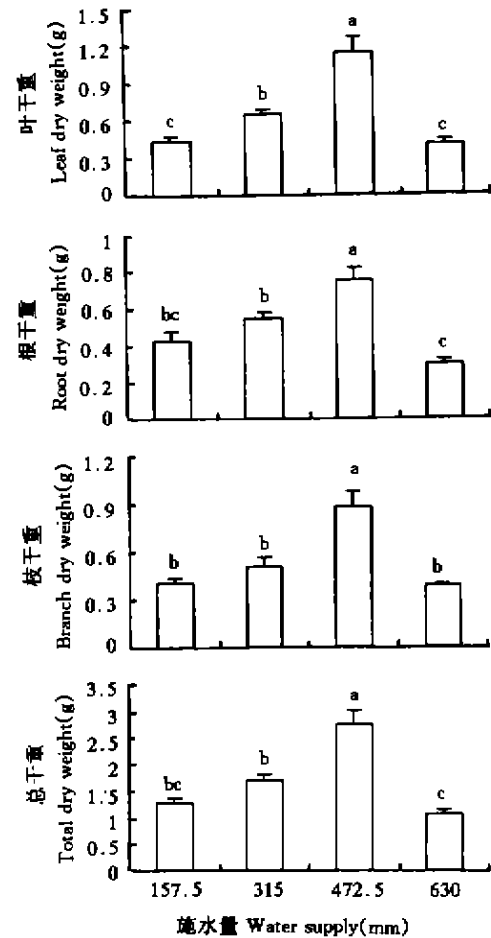


图3 不同施水量处理的毛乌素沙地中间锦鸡儿幼苗的生物量干重 (1999.09.05)
Fig.3 Dry biomass of *C. intermedia* seedlings under different water supply.

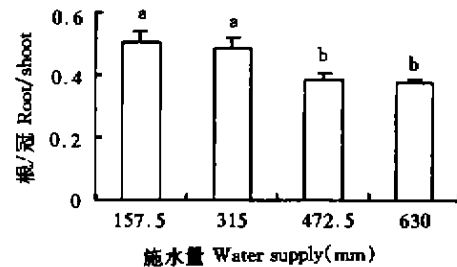


图4 不同施水量处理的毛乌素沙地中间锦鸡儿幼苗的根冠生物量干重比 (1999.09.05)
Fig.4 Root/shoot dry biomass of *C. intermedia* seedlings under different water supply.

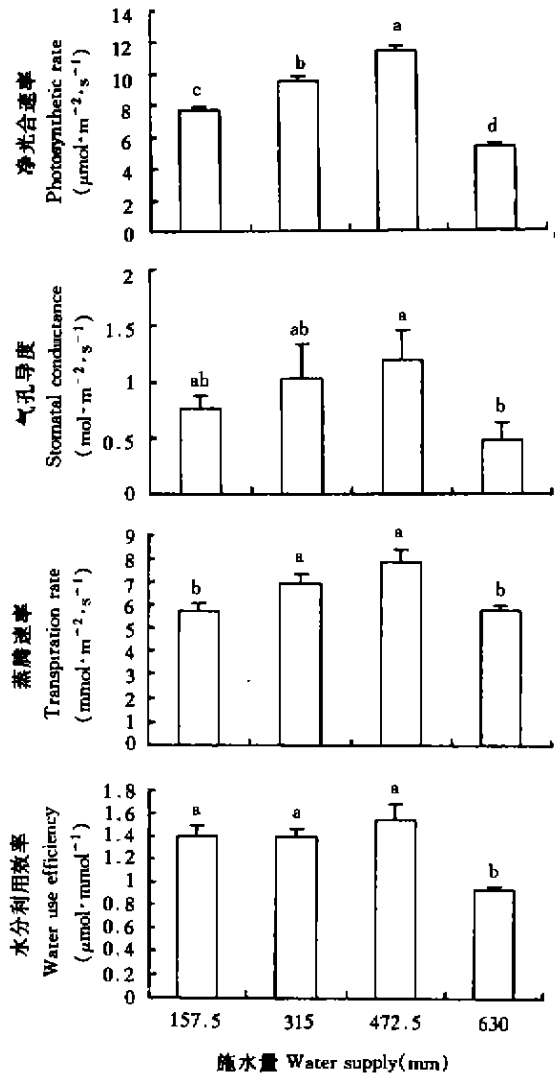


图5 不同施水量处理的毛乌素沙地中间锦鸡儿幼苗的生理特征 (1999.08.12)

Fig.5 Physiological characters of *C. intermedia* seedlings under different water supply.

的 F_m/F_0 和 F_v/F_m (显著水平达 1%) (图 6), 其中, 472.5mm 施水量处理的 F_m/F_0 和 F_v/F_m 最大, 均显著高于 157.5 和 630mm 施水量处理, 而 315mm 施水量处理居中. 这些结果表明中间锦鸡儿幼苗的叶绿素浓度、最大荧光产量及 Q_A 还原情况并不受施水量的显著影响, 但电子传递效率和最大光能转换效率却明显受到施水的影响. 显然, 适当增加施水有利于最大光能转换, 从而提高光合作用, 进而增加生物量.

4 讨 论

施水量显著影响中间锦鸡儿幼苗生长和气体交换. 157.5 和 630mm 施水量的幼苗生长缓慢, 幼苗矮小, 叶片和叶面积少, 生物量积累缓慢, 并且降低了净

光合速率、蒸腾速率、气孔导度和水分利用效率. 而 472.5mm 的施水量, 最有利于幼苗生长和气体交换, 幼苗具有最高的株高, 最多叶片和叶面积, 生物量积累较快, 显著提高了净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和水分利用效率. 315mm 施水量的幼苗生长居二者之间. 很多植物都是降低生长和气体交换来适应干旱压力 [16-18].

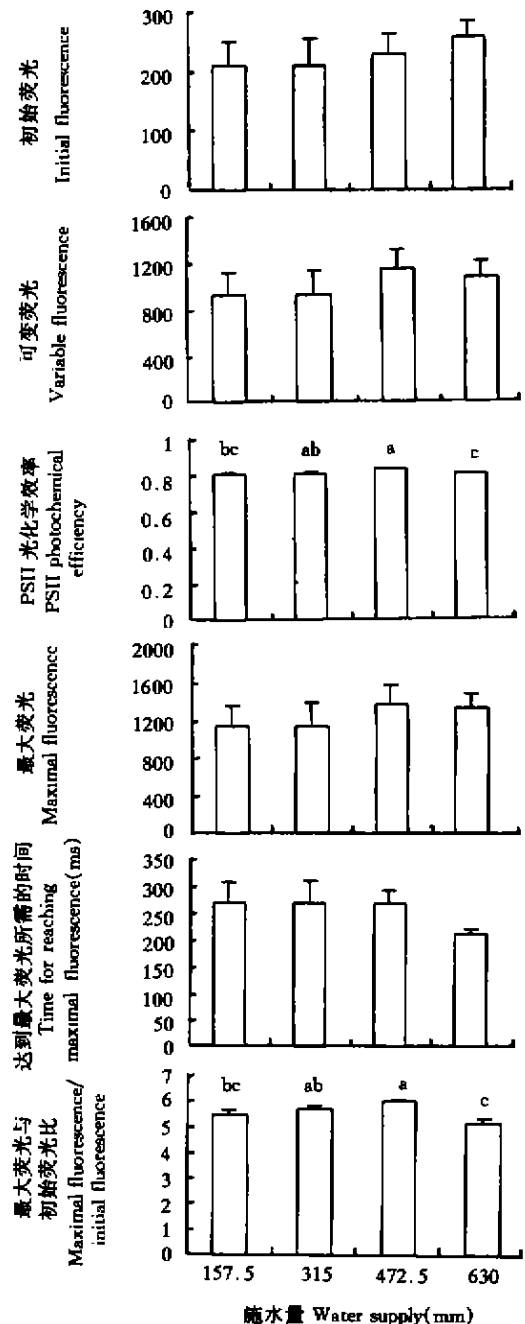


图6 不同施水量处理的毛乌素沙地中间锦鸡儿幼苗的荧光特征 (1999.07.23)

Fig.6 Fluorescence characters of *C. intermedia* seedlings under different water supply.

荧光参数,如初始荧光、最大荧光、可变荧光、达到最大荧光所需的时间、PSII光化学效率和最大荧光与初始荧光比等,反映了光能向光系统II反应中心的传递能力和光系统II反应中心的原初光能转换效率^[8,21],是研究植物光抑制的主要生理方法^[21]。本研究中,中间锦鸡儿幼苗的初始荧光、最大荧光、可变荧光和达到最大荧光所需的时间对施水量变化不敏感,但157.5mm和630mm施水量的幼苗叶片PSII光化学效率分别为0.810和0.806,明显低于很多C3植物的PSII光化学效率(0.832)^[21],也显著低于315和472.5mm施水量的幼苗PSII光化学效率(分别为0.825和0.833),这表明少量施水和过多施水的幼苗受到显著的光抑制。其原因可能是少量施水导致沙地水分缺少,使得幼苗受到一定的干旱胁迫,进而降低光合碳代谢活性。Methy等^[14]和Filella等^[6]也得出类似结果。而过多施水造成沙地持水过量,沙地内空气流通不畅,可能使得幼苗根系受到氧胁迫,进而限制叶片的光合生理过程。

与以上结果不同,幼苗的根冠生物量干重比随着施水量的增加而减少,表明中间锦鸡儿幼苗在不同水分条件下的资源分配的不同适应策略。在水分充足条件下,幼苗将生物量干重相对多地分配到地上叶和枝的生长上,以便有利于幼苗分配更多的资源去捕获更多的光能,提高光合能力,以满足植物本身消耗和生长的需要,而在水分缺少时,幼苗将更多的资源分配到根系生长,以适应在水分胁迫下吸收更多的水分和营养物质,提高竞争生长能力。许多植物对资源限制都做出了类似的反应^[7,15]。

总之,不同施水量对毛乌素沙地中间锦鸡儿幼苗沙基质湿度有明显的影响。随着施水量的增加,中间锦鸡儿幼苗沙基质湿度显著增大,造成了中间锦鸡儿幼苗对沙地水分利用有效性的差异,进而幼苗表现出不同的生态响应。预计,随着全球变化日益加剧,未来的鄂尔多斯高原中间锦鸡儿生态系统必将发生很大变化。然而,植物的生长不仅受到水分的影响,还受到气温和CO₂浓度变化等的影响^[20],因此不同环境因子之间对中间锦鸡儿幼苗的复合影响尚有待进一步研究。

致谢 张新时导师、董鸣、郑元润、蒋高明等老师及内蒙古伊克昭盟林业局广大同志大力帮助,在此一并致谢!

参考文献

- Dahlman RC. 1985. Modelling needs for prediction responses to CO₂ enrichment: Plants, communities and ecosystems. *Ecol Model*, 29: 77-106
- Dahlman RC. 1993. CO₂ and plants: Revisited. *Vegetatio*, 104/415: 339-355
- Damesin C, Rambal S. 1995. Field study of leaf photosynthetic performance by a Mediterranean deciduous oak tree (*Quercus pubescens*) during a severe summer drought. *Plant Cell Environ*, 131: 159-167

- Dong X-J(董学军), Zhang X-S(张新时), Yang B-Z(杨宝珍). 1997. A preliminary study on the water balance for some sandland shrubs based on transpiration measurements in field conditions. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), 21(3): 208-225 (in Chinese)
- Epron D, Dreyer E, Ausseil G. 1993. A comparison of photosynthetic responses to water stress in saplings from three oak species: *Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. rubra* L. and *Q. cerris* L. *Ann Sci For*, 50: 48-60
- Filella I, Llusi J, Piñol J, Peñuelas J. 1998. Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions. *Environ Exp Bot*, 39: 213-220
- Hsiao TC. 1993. Effect of drought and elevated CO₂ on plant water use efficiency and productivity. In: Jackson MB & Black CR eds. Interaction Stresses on Plants in a Changing Climate. NATO ASI Series 1: Global Environmental Change Volume 16. Berlin: Springer-Verlag, 435-465
- Hao L-B(郝乃斌). 1990. The study progress of applied base and technology in cultivating bean. Nanjing: Jiangsu Science and Technology Press, 28-35 (in Chinese)
- Ishida A, Toma T. 2000. Leaf gas exchange and canopy structure in wet and drought years in *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. In: Guhardja E, Fatawa M eds. Rainforest Ecosystems of East Kalimantan: El Nino, Drought, Fire, and Human Impacts. Tokyo: Springer-Verlag, 129-142
- Kooten OV, Snel JFH. 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth Res*, 25: 147-150
- Lu W-D(卢纹岱), Chu Y-L(朱一力), Sha J(沙捷) et al. 1997. SPSS for Windows from Rudiment to Mastery. Beijing: Electronics Industry Publishing House, 214-314 (in Chinese)
- Luquez VM, Guamet JJ, Montaldi ER. 1997. Net photosynthetic and transpiration rates in a chlorophyll-deficient isolate of soybean under well-watered and drought conditions. *Photosynthetica*, 34: 125-131
- Malanson GP. 1993. Comment on modelling ecological response to climatic change. *Climatic Change*, 23: 95-109
- Methy M, Damesin C, Rambal S. 1996. Drought and photosystem II activity in two Mediterranean oaks. *Ann Sci For*, 53: 255-262
- Pearson RW. 1966. Soil environment and root development. In: Peirre WH, Kirkham D, Pesek J, Shaw R eds. Plant Environment and Efficient Water Use. Madison: Am Soc Agron And Soil Sci Am, 95-126
- Save R, Biel C, Domingo R, Ruiz-Sanchez MC, Torrecillas A. 1995. Some physiological and morphological characteristics of citrus plants for drought resistance. *Plant Sci*, 110: 167-172
- Torrecillas A, Alarcón JJ, Domingo R et al. 1996. Strategies for drought resistance in leaves of two almond cultivars. *Plant Sci*, 118: 135-143
- Torrecillas A, Galego R, Pérez-Pastor A et al. 1999. Gas exchange and water relations of young apricot plants under drought conditions. *J Agr Sci*, 132: 445-452
- Watson R. 1999. Common themes for ecologists in global issues. *J Appl Ecol*, 36: 1-10
- Wurr DCE, Hand DW, Edmondson RN et al. 1998. Climate change: a response surface study of the effects of CO₂ and temperature on the growth of beetroot, carrots and onions. *J Agr Sci*, 131: 125-133
- Xu D-Q(许大全), Zhang Y-Z(张玉忠), Zhang R-X(张荣统). 1992. Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 28(4): 237-243 (in Chinese)
- Yang M-S(杨敏生), Pei B-H(裴保华), Zhu Z-D(朱之辨). 1999. Physiological study of double cross hybrid clones of white poplar under water stress. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 19(3): 312-317 (in Chinese)
- Zhang X-S(张新时). 1994. Principles and optimal models for development of Maowusu sandy grassland. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), 18(1): 1-16 (in Chinese)
- Zhang X-S(张新时), Zhou F-S(周广胜), Gao Q(高琼) et al. 1997. Study of global change and terrestrial ecosystems in China. *Earth Sci Front* (地学前缘), 4(1-2): 145-151 (in Chinese)
- Zhou G-S(周广胜). 1999. Impact of climate change on NPP of agriculture and animal husbandry in ecologically vulnerable areas: Mechanism and modeling. *Resour Sci* (资源科学), 21(5): 46-52 (in Chinese)
- Zhou H-Y(周海燕), Huang Z-C(黄子琛). 1996. Changes in photosynthesis and transpiration of main constructive plants in Maowusu desert. *Acta Phytocool Sin* (植物生态学报), 20(2): 120-131 (in Chinese)

作者简介 肖春旺,男,1969年生,博士,讲师,主要从事全球变化研究,已发表论文20多篇。E-mail: cwxciao@public2.east.net.cn