

文章编号:1001-4675(2003)04-0241-06

羊草干物质积累及叶片气体交换对土壤水分的响应*

许振柱, 周广胜, 李 晖, 王玉辉, 赵 敏, 袁文平

(中国科学院植物研究所 植被数量生态学重点实验室, 北京 100093)

摘 要: 采用盆栽方法模拟羊草干物质积累和叶片气体交换参数对5个水分梯度的响应表明: 轻度、中度干旱与对照相比, 羊草叶片的相对含水量(RWC)有所升高; 严重和极严重干旱使RWC显著降低。干旱降低植株生物量, 后期的降低幅度远远大于前期, 反映出羊草叶片水分状况对适度的土壤干旱具有良好的适应性, 而过度干旱对羊草的生长造成威胁。鞘的分配随时间呈下降趋势, 而根茎的趋势与鞘相反, 表明鞘的暂储物质有可能向根茎转移。干旱促进早期根的分配和根冠比增加, 后期降低, 表明羊草在受到持续干旱后, 通过增加根部的比重来提高抗旱性的能力逐渐降低。干旱降低了光合速率, 增加了胞间CO₂浓度, 但对水分利用率(WUE)的影响随日进程而波动, 在上午10时干旱促进了WUE升高, 其他时间无显著影响, 表明光合参数对干旱的响应受日进程影响。

关键词: 羊草; 干物质积累; 气体交换参数; 器官; 土壤水分梯度

中图分类号: Q948.1 **文献标识码:** A

干旱是干旱与半干旱区限制植物生长的重要因素^[1]。近年来, 我国草地生态系统由于过度放牧和干旱等导致退化面积不断扩大, 退化速度不断加快^[2-4]。全球变化引起的温度升高及降水格局的变化, 必将对我国西北干旱半干旱区的干旱问题带来影响^[5, 6]。羊草草原是我国北方重要的畜牧业基地, 有关羊草植物与生态环境的关系一直是我国草原生态学家研究的重点, 并已经开展了羊草对水分^[7, 8]、盐分^[9]、CO₂浓度^[8]、火因子^[10]、营养元素^[11]和综合环境因子^[12, 13]等响应的研究。但是, 关于羊草在不同土壤水分梯度下干物质积累动态变化、气体交换参数的日变化特征还未见报道^[14-17]。

本研究试图通过羊草对5个土壤水分梯度响应的模拟试验, 分析羊草各器官的干物质积累动态及不同水分梯度下, 羊草气体交换参数的日进程, 增进羊草对水分胁迫的理解, 以阐明羊草资源与生态环境的关系, 揭示其对干旱化的响应与适应机制。

1 材料和方法

实验材料所用羊草(*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.)种子, 于2001年秋季在内蒙古锡林浩特天

然草地采集。播种前种子在5%的高锰酸钾溶液中消毒8分钟, 于零下低温中贮存7d后用水冲洗备播。实验所用盆均为聚乙烯塑料盆(0.56L), 内衬塑料薄膜以防水。每盆内装有0.64kg取自天然草地的烘干土, 每个盆留苗6株。所有的盆放温室中, 直到幼苗的第5片叶展开时, 采用称重法于每天下午5时左右进行水分控制。

实验控制设5个土壤水分水平: 对照(RWC为75%~80%)、轻度干旱(RWC为60%~65%)、中度干旱(RWC为50%~55%)、严重干旱(RWC为35%~40%)和极度干旱(RWC为25%~30%), 分别用Control、LD、MD、SD和VD表示, 每处理24个重复。

根据Wilkinson等(2001)^[18]的方法测定叶片的RWC: 取大约鲜重1g的叶片, 称其鲜重(FW)后放入25mL的烧杯于暗中过夜, 得到饱和鲜重(TW), 80℃下烘24h得其干重(DW)。叶片的RWC可用下式计算:

$$RWC(\%) = \frac{FW - DW}{TW - DW} \times 100$$

选择晴朗天气, 以刚展开的、最上部的连体叶片为材料测定气体交换参数, 每个处理测定5~6次

* 收稿日期: 2003-05-29; 修订日期: 2003-06-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(40231018, 30070642, 30028001, 49905005, 39730110)和国家重点基础研究发展规划项目(973, G1999043407); 中国科学院创新工程项目(KZCX1-SW-01-12, KSCX2-1-07)

作者简介: 许振柱(1965-), 男, 副研究员, 从事陆地生态系统全球变化与植物水分关系方面的研究。

重复。测定仪器为英国产便携式光合测定系统 (ADC BioScientific LCI Analyser, UK)。于羊草的4个生长季节收获取样,时间分别为:处理初期(2002年5月8日),处理前期(2002年5月21日),处理中期(2002年6月13日)和处理末期(2002年7月12日)。每期处理收获3盆植株,以每盆为单位分叶片、茎鞘、根茎和根部4个部分进行分样。取样后立即放入烘箱,于80℃下烘至恒重,以每盆为单位计算植株和各器官的生物量。某一器官的分配是指此器官生物量占整株生物量的百分数。采用SPSS 10.0统计软件进行ANOVA和二维方差分析。

2 结果和分析

随着生育期进程,不同水分处理下的羊草叶片RWC均呈下降趋势(图1)。以所有水分处理平均计算,羊草叶片的RWC由处理初期95.26%降为末期85.90%。不同水分处理的RWC差异较大,

其中,LD、MD和Control相比,羊草叶片的RWC有所升高,但无显著差异;SD和VD的RWC显著降低。这反映出羊草叶片水分状况对适度的土壤干旱具有良好的适应性,而过度干旱则可能导致羊草叶片RWC的减少,从而对羊草的生长造成威胁。

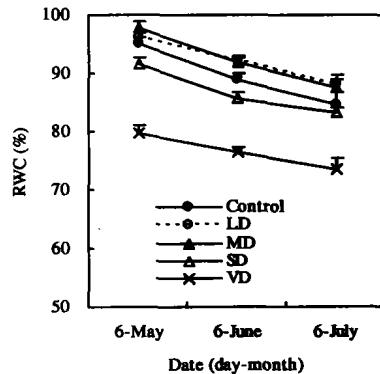


图1 土壤水分对羊草叶片RWC的影响

Fig.1 Influence of soil moisture content on the leaf water capacity of *Leymus chinensis*

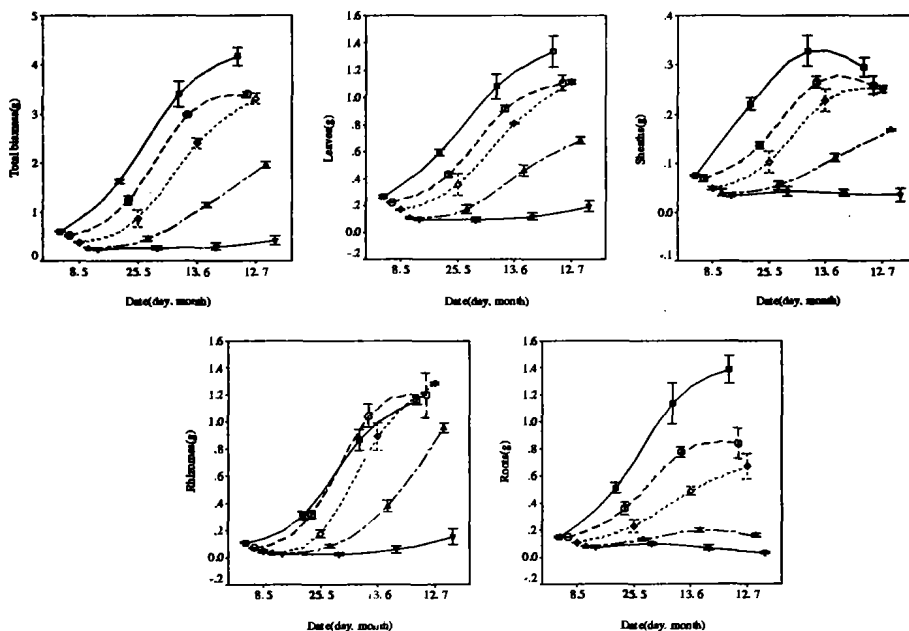


图2 土壤水分对羊草各器官干物质积累动态的影响

Fig.2 Influence of soil moisture content on the dry matter accumulation of all the organs of *Leymus chinensis*

随着生育期的进展,羊草生物量逐渐增多(图2)。对所有水分处理而言,植株总生物量由处理初期0.239g增加到末期2.658g,增加了5.689倍;但不同水分处理的羊草植株总生物量差异较大。与水分处理初期相比,Control、LD、MD、SD和VD

处理的羊草植株总生物量在处理末期分别增加了5.958、5.64、7.839、6.621、0.737倍。除SD外,与水分处理初期相比,不同水分处理导致的处理末期羊草植株总生物量增加的倍数并无显著差异。这可能是在水分处理初期,SD已经达到了严重限制羊

草生长的程度,所供水分仅能维持羊草的生存,亦即其净生产力相当于,甚至低于植物的呼吸作用;而其它水分处理尽管也受到水分胁迫作用,但水分还能使羊草保持一定的生长,充分反映了羊草对水分亏缺的较强适应性。

随着土壤水分含量的降低,植株生物量亦降低,但不同时期降低的程度不同,后期的降低幅度远远大于前期。处理初期与 Control 相比, LD、MD、SD 和 VD 分别降低了 14.47%、37.36%、56.97% 和 60.20%; 而处理末期则分别降低 18.43%、20.43%、52.87%、90.06%。二维方差分析表明(表 1),不同生长时期、不同土壤水分处理,对植株生物量的影响都达到了极显著水平 ($p < 0.01$); 不同生长时期和不同土壤水分处理之间的羊草生物量,相互之间亦达极显著差异 ($p < 0.01$)。羊草不同器官生物量的变化与总植株生物量相似,只是根

茎生物量在处理后期, LD、MD 的生物量有增加的趋势。表明,一定程度的水分胁迫对于羊草生物量的促进作用是通过羊草的根茎反映出来的。这是因为根茎是羊草进行克隆繁殖的重要器官,适度的水分亏缺有利于根茎的生长,从而使得生长于干旱半干旱区的羊草植被具有重要的适应性。

表 1 植株生物量的二维方差分析
Tab.1 Two-dimensional variance analysis on the biomass of plants

变异来源	自由度	平方和	F	Sig.
截距	1	134.987	4721.638	0.000
时期	3	16.174	565.743	0.000
处理	4	8.998	314.733	0.000
时期 * 水分	12	1.248	43.648	0.000
误差	40	0.029		
合计	60			

* 代表交互作用

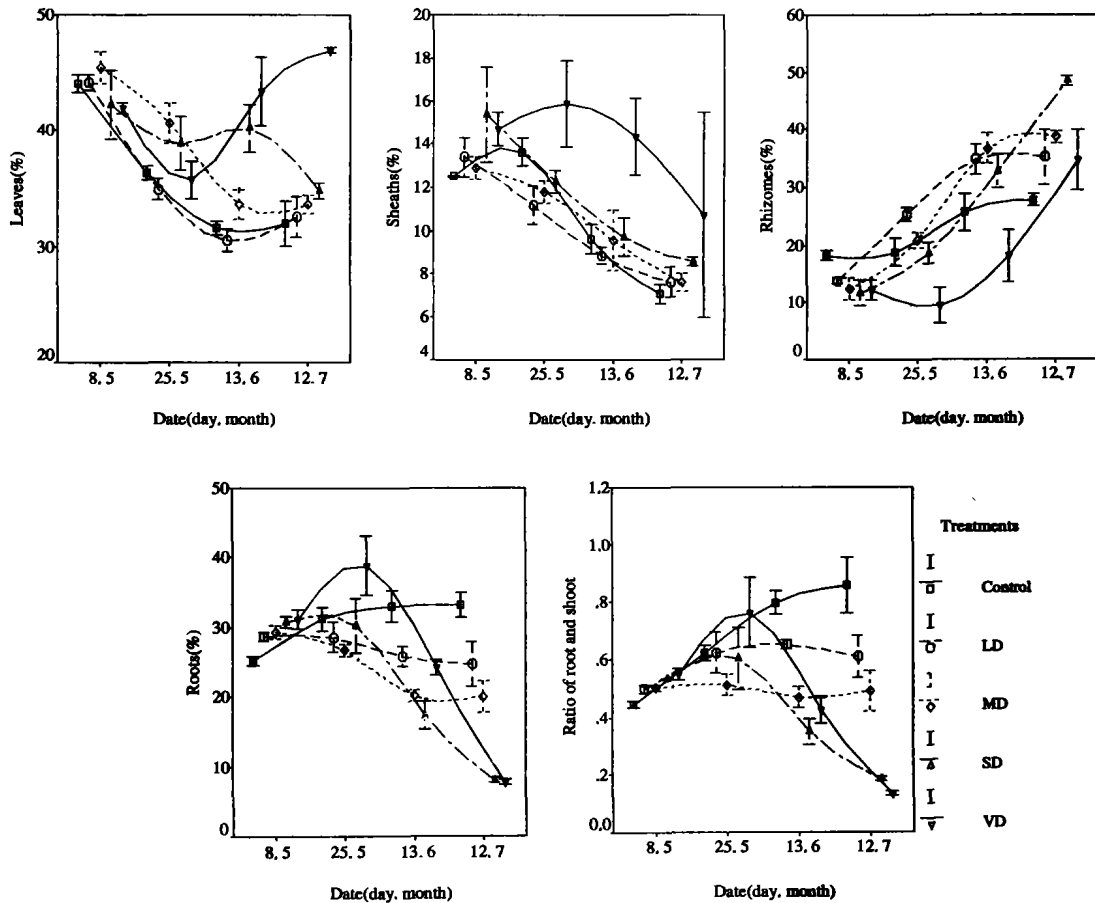


图 3 土壤水分对羊草各器官干物质分配的影响

Fig.3 Effects of soil moisture on dry matter of allocations of various organs of *Leymus chinensis*.

Vertical bars represent \pm SE of the mean (n=3) where these exceed the size of the symbol.

不同水分处理下羊草植株各器官干物质的分配,表现出较大的差异(图3)。在不同生长期,羊草植株鞘的分配随时间的延续呈下降趋势,而根茎的变化趋势与鞘相反,叶片变化因土壤水分条件的不同而异。根的分配随时间的变化不同,Control和LD根的分配变化较平稳,前者有所增加,后者有下降趋势;MD的初期稍升高,而后降低;SD和VD的初期和前期升高后则显著降低,根冠比的变化与根分配的趋势类似。不同水分处理的比较表明,对于叶片的分配,Control和VD的变化无规律,但LD、MD、SD则呈下降的趋势;干旱促进鞘分配增加;对于根的分配,干旱增加了处理初期根

的分配,后期则使之减少,根冠比与根的分配相类似。这表明羊草在经历较长期的持续干旱后,通过增加根部的比重来提高抗旱性的能力逐渐降低。

不同水分处理下的羊草叶片,光合参数的日变化过程呈现出相同的变化规律(图4),光合速率(A)随着日进程呈逐渐下降的趋势。早晨8时,羊草叶片A下降,10时略有升高,至11时降低后再升高,13时下降后呈波动式平稳状态,与光照的日进程变化并不同步。气孔导度与A有着相同的变化趋势,胞间CO₂浓度则表现出相反的趋势。蒸腾速率从开始测定就升高,至11时略降低后升高,至13时后下降,此趋势与光合量子密度的变化相关。

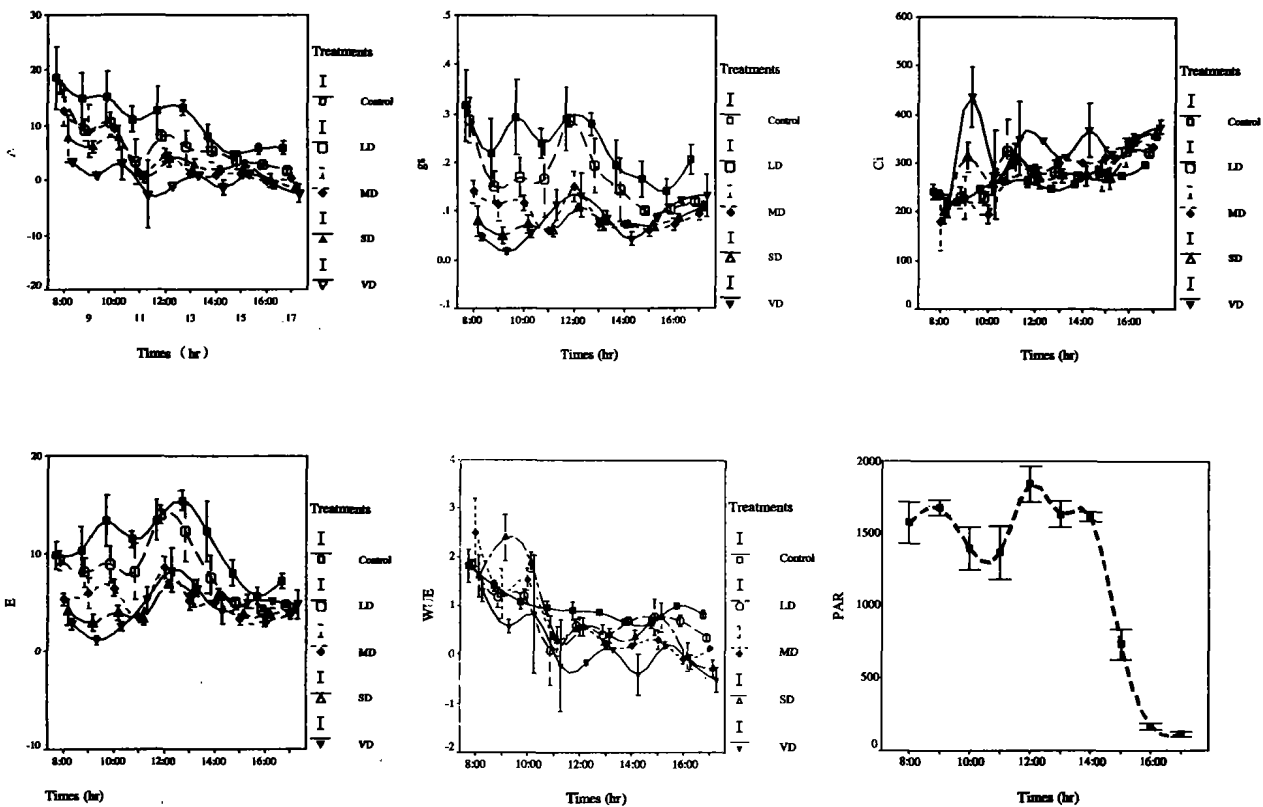


图4 土壤水分对羊草叶片气体交换参数的

Fig.4 Effects of soil moisture on leaf gas-exchange parameters of *Leymus chinensis*.

(A, photosynthetic rate, $m^{-2}s^{-1}$, gs, stomatal conductance of CO₂, $mol m^{-2}s^{-1}$, Ci, sub-stamatal CO₂ $\mu mol mol^{-1}$, E, transpiration rate, $mmol m^{-2}s^{-1}$, WUE, water use efficiency, $\mu mol CO_2 mol^{-1} H_2O$, PPFD, photosynthetic photon flux density, $\mu mol m^{-2}s^{-1}$). Vertical bars represent \pm SE of the mean (n=3) where these exceed the size of the symbol.

不同土壤水分处理,影响羊草叶片光合参数的日变化进程。对照处理下,羊草叶片保持着较高的

A,特别是在15时之前差异较显著,且在11时降低较少。VD条件下羊草叶片的A最低,11时后接

近于负值。对于气孔导度,在 13 时以前, *Control* 和 *LD* 一直保持较高水平,其他 3 种处理则一直较低;胞间 CO_2 浓度则随着土壤干旱程度的增加而增加,但变化趋势不如 A 明显;对照的 *WUE* 呈下降趋势,在 *SD* 处理下一开始就升高,至上午 9 时升至最高,至 11 时降至最低点,而后变化较平稳且稍有波动。而 *VD* 处理下一直较低,其他 2 个处理则表现出与 A 的趋势基本相同,即早晨 8 时,羊草叶片 A 呈下降趋势,10 时略有升高,至 11 时降低至最低点,此后较平稳偶有波动。可以看出,在 10 时的 *SD*、*MD*、*LD* 处理下,羊草叶片的 *WUE* 均较高,反映出适度的干旱可以提高在 10 时的 *WUE*,而在其他时间则变得较复杂。

3 讨 论

干旱限制植物生长和发育已众所周知,不同的水分含量所影响的程度不同。羊草具有某些旱生植物的特点^[19],研究表明, *LD* 至 *VD* 都将对其生长造成显著影响,且越到后期影响越大,反映出旱生植物与其他中生植物一样,其生长都受水分限制的影响^[20]。随着生长期的推进,羊草植物总的植株生物量升高,但鞘减少,根茎增加显著,揭示出根茎这一重要的羊草无性繁殖器官像大田作物(如小麦)籽粒一样的“库”器官,证实了水分亏缺也将促进像鞘这样的暂储器官向根茎“库”转移的现象;揭示羊草对土壤干旱在光合产物转运方面的适应性响应。有报道指出,干旱条件下增加植物的根冠比,是对干旱的一种适应性响应^[8, 21],本研究表明,干旱促进早期根的分配和根冠比增加,但到后期却使他们降低,羊草在受到较长的干旱持续期后,通过增加根部的比重来提高抗旱性的能力逐渐降低。

本实验是在温室盆栽中进行的,由于实验条件与野外不同,所测定的 A 日进程曲线并未呈现出较好的规律性。但由于是在同一环境下测定的结果,所研究的 5 个水分梯度对他们影响仍然具有十分重要的意义。一般认为, A 曲线总是响应于光合光通量密度日进程的变化^[22],但本实验表明二者的变化并非十分合拍(图 4),揭示出 A 受综合因素影响。但蒸腾速率的变化曲线似乎与光合光通量密度的日进程较为密切,说明蒸腾作用主要受物理变量的影响,而受诸如光合作用等生理生化过程的

影响较弱。有研究表明,羊草叶片的蒸腾速率在水分条件良好时呈午后单峰型,与温度、湿度呈极显著的线性相关^[23]。本研究证实了这一点,揭示出在干旱条件下的蒸腾速率变化较平稳,说明干旱降低了蒸腾速率对环境变化的调节能力。并发现只是在中午 10 时才观察到叶片的瞬时 *WUE* 在土壤水分亏缺时升高,但在其他时间的表现则较复杂,甚至出现相反的趋势,这可能是 A 与蒸腾速率二者不同的日变化趋势所造成的。气孔导度的变化反映了气孔在调节气体交换过程的作用和地位,它对光照最为敏感^[12]。本研究表明,在 *Control* 和 *LD* 条件下气孔的变化曲线波动较大,受光照的影响敏感;而在中度乃至更严重干旱时则变化不敏感,揭示出气孔调节作用受土壤水分状况的影响,指出土壤干旱导致了气孔调节作用的减弱,也暗示干旱对光合参数变化的影响受非气孔因素的制约。

参考文献(References):

- [1] 王霞,侯平,尹林克.植物对干旱胁迫的适应机理[J].干旱区研究,2001,18(2):42-46.
- [2] 李政海,王炜,刘钟龄.退化草原围封恢复过程中草场质量动态的研究[J].内蒙古大学学报(自然科学版),1995,26(3):334-327.
- [3] 梁存柱,祝廷成,王德利,等.21 世纪初我国草地生态学展望[J].应用生态学报,2002,13(6):743-746.
- [4] 唐立松,张佳宝,程心俊,等.干旱区绿洲荒漠交错带土地退化及生态重建[J].干旱区研究,2002,19(3):44-48.
- [5] 赵文智,程国栋.干旱区生态水文过程研究若干问题评述[J].科学通报,2001,46:1851-1857.
- [6] 秦大河,丁一汇,王绍武.环境变化及其对中国西部的影响[J].地学前缘,2002(9):321-328.
- [7] 任文伟,钱吉,马骏,等.不同地理种群羊草在聚乙二醇胁迫下含水量和游离氨基酸含量的比较[J].生态学报,2000,20(2):349-352.
- [8] 周广胜,王玉辉,高素华,等.羊草对 CO_2 倍增和水分胁迫的适应机制[J].地学前缘,2002,9(1):93-94.
- [9] 石德成,盛艳敏,赵可夫.不同盐浓度的混合盐对羊草苗的胁迫效应[J].植物学报,1998,40(12):1136-1142.
- [10] 鲍雅静,李政海,刘钟龄.火因子对羊草群落物种多样性的初步研究[J].内蒙古大学学报(自然科学版),28(4):516-520.
- [11] 常杰,葛滢.羊草群落主要营养元素吸收相关性分析[J].植物学通报,1995,12(生态学专辑):136-141.
- [12] 王玉辉,周广胜.羊草气孔导度对环境因子的响应模拟[J].植物生态学报,2000,24(6):379-743.

- [13] 杨允菲, 杨利民, 张宝田, 等. 东北草原羊草种群种子生产力与气候波动的关系[J]. 植物生态学报, 2001, 25(3): 337 - 343.
- [14] Evans LT, Wardlaw LE. Comparative physiology of grain yield in cereals [J]. *Adv. Agron.*, 1976, 28: 301 - 359.
- [15] 许振柱, 李长荣, 陈平, 等. 土壤干旱对冬小麦生理特性和干物质积累的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2000, 18(2): 113 - 118, 123.
- [16] Yang JC, Zhang JH, Wang ZQ, et al. Hormonal changes in the grains of rice subjected to water stress during grain filling [J]. *Plant Physiol.*, 2001, 127: 315 - 323.
- [17] Ntanos DA, Koutroubas SD. Dry matter and N accumulation and translocation for Indica and Japonica rice under Mediterranean conditions [J]. *Field Crops Res.*, 2002, 74: 93 - 101.
- [18] Wilkinson S, Clephan AL, Davies WJ. Rapid low temperature - induced stomatal closure occurs in cold - tolerant *Commelina communis* leaves but not in cold - sensitive tobacco leaves, via a mechanism that involves apoplastic calcium but not abscisic acid [J]. *Plant Physiol.*, 2001, 126: 1566 - 1578.
- [19] 周智彬, 李培军. 我国旱生植物的形态解剖学研究[J]. 干旱区研究, 2002, 19(1): 35 - 40.
- [20] Hsiao TC. Plant response to water stress [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1973, 24: 519 - 570.
- [21] 许振柱, 周广胜. 陆生植物对全球变化的适应性研究进展[J]. 自然科学进展, 2003, 13(2): 113 - 119.
- [22] 李霞, 刘友良, 焦德茂. 不同高产水稻品种叶片的荧光参数的日变化和光适应特性的关系[J]. 作物学报, 2002, 28(2): 145 - 153.
- [23] 杜占池, 杨宗贵. 不同土壤类型羊草光合和蒸腾作用特性的比较研究[J]. 植物学报, 1995, 37(1): 66 - 73.

Response of the Dry Matter Accumulation and Leaf Gas Exchange of *Leymus chinensis* to Soil Moisture Content

XU Zhen-zhu ZHOU Guang-sheng LI Hui WANG Yu-hui ZHAO Min YUAN Wen-ping

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: An experiment is carried out to study the dry matter accumulation and leaf gas exchange of *Leymus chinensis* and their response to 5 levels of soil moisture content. Leaf relative water content (RWC) increases sensitively under the light and moderate soil drought, but reduces significantly under the severe drought. Soil drought reduces the biomass of plants, especially at the later growth stage. It is suggested that the leaf water status may be regulated adaptively by soil drought, and the growth of plants is limited by extreme soil drought. The sheath allocation decreases gradually with the plant growth, but conversely for rhizome, suggesting the translocation from the matter in stored sheath to rhizome. Soil drought increases the root allocation and the ratio of roots shooting in the earlier stage, which reveals that the plants' capability of drought resistance by increasing roots decreases gradually after the soil suffers droughts for a long time. Soil drought reduces the leaf photosynthetic rate, increases the intercellular CO₂ content, but raises the water use efficiency only at about 10 a.m., these reveal that the responses of photosynthetic parameters to soil drought may change with time.

Key words: *Leymus chinensis*; dry matter accumulation; gas exchange parameter; organ; gradient of soil moisture content.