

植物的水分阈值与全球变化

许振柱^{1,2}, 周广胜^{1,2}, 王玉辉¹

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点研究实验室, 北京 100093; 2. 中国气象局沈阳大气环境研究所, 沈阳 110016)

摘要: 近年来, 全球变化和区域响应引起全球温度升高, 降水格局发生变化, 研究水问题显得日益迫切。淡水资源在世界特别在我国变得越来越匮乏, 研究植物的水分关系显得更加重要, 而对水分变化影响植物的生长、生理生态过程进行定量分析是解决问题的重要途径。论文对近年来国内外在植物生长和生理生态变化过程中的水分阈值研究进行了评述, 对有关温度等关键因素的阈值也进行了讨论, 最后提出了应着重加强研究的4个科学问题。

关键词: 水资源; 土壤水分; 植物生长; 生理生态; 生态需水

中图分类号: Q945.17 **文献标识码:** A **文章编号:** 1009-2242(2003)03-0155-04

Water Threshold of Plant and Global Change

XU Zhen-zhu^{1,2}, ZHOU Guang-sheng^{1,2}, WANG Yu-hui¹

(1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences,

Beijing 100093; 2. Institute of Atmospheric Environment, China Meteorological Administration, Shenyang 110016)

Abstract: Rising global temperature and changing precipitation distribution was caused by global change and regional response. Water issue became a key research program with severe deficiency of fresh water resources all over the world, especially in China. The quantitative analysis of the effects of water change on the process of plant growth and eco-physiology may provide an important route researched relationship between plant and water. This paper reviewed the progress on the water threshold related to plant growth and eco-physiology, and discussed the threshold of the temperature change. Finally, the four key scientific issues were put forward.

Key words: water resources; soil water; plant growth; eco-physiology; ecological water consumption

以气候变暖为标志的全球环境变化已经发生, 温室气体排放引发的温室效应促使全球温度升高, 降水格局发生变化, 干旱等极端气候事件频繁发生(Wigley & Raper, 2001; Wallace, 2000)。我国人均水量为2 350 m³, 只有世界人均占有水量的27%, 是一个水资源十分贫乏的国家。研究分析植物与水分的关系, 特别是明确变化过程中的一些关键值即阈值, 对于理解植物水分变化的响应机制, 制定节约用水策略具有十分重要的科学意义。

生态阈值(Ecological threshold)是指某一或一系列生态参数达到某一点的值, 当低于或高于这个点时将引起某个或某些性状或过程的急剧变化。不同尺度不同生态因子都存在着生态阈值问题, 如在组织、叶片和个体水平上的有效水阈值(Sadras & Milroy, 1996)和基于区域间生态需水的最低阈值等(Kolars, 2000)。本文就近年来植物的生长、生理生态和生态系统等响应于水分变化等关键因子的阈值问题进行评述, 以期激发研究兴趣, 为展开深入研究奠定基础。

1 植物对水分变化的响应

1.1 植物的生长与水分

水分亏缺是限制植物个体生长和植被生产力的主要因子之一。细胞伸展、细胞壁的合成和蛋白质的合成等在植物的快速生长组织中对水分亏缺最敏感(Sadras & Milroy, 1996)。在细胞机制上对水分胁迫的响应展开了许多研究, 经典的细胞扩张生长过程是用 Lockhart 方程进行分析(Lockhart, 1965; 张希彪, 2001)。细胞数量的增加(dV/dt)与细胞壁的松弛有关, 受超过临界值(Y)的膨压(P_c)控制, 当水分吸收恰好与原生质体积增加引起的膨压相似时, 细胞延伸生长达到稳态, 这时单个细胞稳态生长的控制方程为:

收稿日期: 2003-04-17 通讯联系人: 周广胜

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

作者简介: 许振柱, 男, 生于1965年, 副研究员。主要从事陆地生态系统与全球变化、植物水分关系方面的研究。

$$\frac{dV}{dt} \left(\frac{1}{mV} + \frac{1}{LpA} \right) = \psi_0 + \pi_c - Y \quad (1)$$

式中: t ——时间; m ——细胞壁的扩张常数; Lp ——细胞的水分导性; A ——细胞的表面积; V ——体积; π_c ——细胞汁液的渗透势; ψ_0 ——水势值。上式可简化为:

$$\frac{dV}{dt} \left(\frac{1}{mV} \right) = P_c - Y \quad (2)$$

这表明细胞延伸生长与有效膨压 ($P_c - Y$) 的维持有关, 水分亏缺下溶质向根部生长区运输的速度是细胞延伸生长期的限速步骤 (Frensch & Hsiao, 1995)。以此为依据利用 PV 曲线求得的膨压为零时的渗透势 (Ψ_{ip}) 和饱和含水量时的最大渗透势 (Ψ_{sat}) 作为一类衡量植物抗旱性能强弱的指标已得到一致认可, 其值愈低, 植物的抗旱性愈强 (李洪建, 2000)。

研究表明, 生长过程对缺水最为敏感。在植株水平上叶片的扩展是最敏感的 (Acevedo, 1971), 然而由于植物生长在不同部位所受到的环境影响不同, 例如在根系的生长过程中受到土壤质地、坚实度等的影响, 使得根系的细胞壁加厚。组织或器官的生长与单个细胞的延伸相比更加复杂, 这时, 就不能用式(1)、(2)来完满表达其生长规律 (张希彪, 2001)。有研究表明, 细胞的延伸生长与膨压无关, 而与细胞壁的硬化有关, 认为这是植物对水分胁迫的一种适应, 特别在极端干旱环境中更加明显 (李连朝和王学臣, 1998)。

1.2 植物土壤水分阈值分析

植物生长和光合速率可以表述为植物土壤有效水 (PAW : Plant-available soil water content) 的非线性方程, 它们呈显著的负相关 (Sadras & Milroy, 1996)。叶片伸展和气体交换速率对 PAW 的响应类型可用 Logistic 方程式表示 (Milroy & Moyné, 1995):

$$R = \frac{1}{1 + a \exp(b \times PAW)} \quad (3)$$

这里 R 表示植物受到胁迫与未受到胁迫的比率。最近 Soltani 等 (2000) 采用相对可蒸发土壤含水量 ($FTSW$) 分析了一种植物叶片伸展和蒸腾速率的土壤水分阈值, 相对可蒸发土壤含水量可用下式获得:

$$FTSW = ATSW/TTSW \quad (4)$$

式中: $ATSW$ ——实际可蒸腾土壤水 (当受旱植物的蒸腾速率降为充足供水植株 10% 时的土壤含水量); $TTSW$ ——总可蒸腾土壤水 (土壤田间含水量与实际可蒸腾土壤水之差)。

叶片伸展或蒸腾速率变化参数 (R) 与 $FTSW$ 的关系仍以 Logistic 方程表示:

$$R = \frac{2}{1 + \exp[B \times (FTSW - A)]} - 1 \quad (5)$$

$$R = \begin{cases} 1 - (C_i - C_i)/(A - C_i) & FTSW > C_i \\ 1 - (FTSW - C_i)/(A - C_i) & FTSW \leq C_i \end{cases} \quad (6)$$

式中: B ——曲线回归系数; A ——当 R 为零时的 $FTSW$ 值; C_i ——土壤水分阈值。

土壤水分阈值因不同环境条件而异。就一些品种叶片伸展的平均阈值而言, 在不同的土壤质地条件下差异显著, 粗质土壤和细质土壤的值分别是 0.70 和 0.43。不同植物的需水量、根系分布、土壤密度及土壤中微生物的活动等都影响植物的土壤水分阈值 (Connor & Sadras, 1992; Doerra & Thomasb, 2000)。Soltani 等 (2000) 指出, 鹰嘴豆叶片伸展和蒸腾的土壤水分阈值在长期和强度较高的水分亏缺下升高, 反之降低。因此, 土壤含水量的阈值与植物所处的环境密切相关。

不同物种的水分阈值下限不同, 高粱的光合、气孔、叶水势 3 种生理指标在大于田间持水量的 42%~45% 以上的土壤湿度时无变化, 谷子的这个指标是 50% 左右, 冬小麦是 60% 左右, 而夏玉米的则更高。这表明高粱具有比其它 3 种作物更强的适应土壤水

表1 不同植物的生长和蒸腾速率的水分阈值

物种或类型	相对生长速率 RGR	相对蒸腾速率 RTR	水分指标	材料来源
鹰嘴豆	0.48	0.34	相对可蒸发土壤含水量 FTSW	Soltani, et al. (1996)
豌豆	0.50	0.50	土壤有效水 PAW	Lecoeur & Sinclair (2000)
豇豆	0.30	0.26	土壤有效水 PAW	Sinclair, et al. (1987)
大豆	0.25	0.33	土壤有效水 PAW	Sinclair (1986)
黑鹰嘴豆	0.35	0.42	土壤有效水 PAW	Sinclair & Ludlow (1986)
冬小麦	0.4	0.60	土壤有效水 PAW	Mitchell, et al. (2001)
马铃薯	0.87	0.60	土壤有效水 PAW	Sadras & Milroy (1996)
单子叶植物	0.50		土壤有效水 PAW	Sadras & Milroy (1996)
双子叶植物	0.66		土壤有效水 PAW	Sadras & Milroy (1996)

分变化的能力(张喜英等,2000)。表1列出了不同物种的土壤水分阈值及其来源。

1.3 生态需水阈值

生态需水量是指为遏制生态环境恶化趋势,并逐步改善生态环境质量所需要的水量。干旱区植物需水量可划分为临界需水量、最适需水量和饱和需水量。临界需水量是指维持干旱区植物生存的最小耗水量;最适需水量是指干旱区植物具有正常的功能特别是防护功能的耗水量;饱和需水量指干旱区光温生产潜力得以最大发挥时的植物耗水量(赵文智和程国,2001)。植被建设生态环境用水是指在一定的气候和土壤水分条件下植被所消耗的水量,其计算公式为(刘霞等,2001):

$$W_i = A_i \times W_{fi} \quad (6)$$

式中: W_i ——植被类型 i 的生态环境用水量; A_i ——植被类型 i 的面积; W_{fi} ——植被类型 i 在特定自然条件下的耗水定额。由于影响植被耗水的因子非常多,耗水量很难测定和计算,至今没有统一的公式或模型可以准确地计算分布在各种自然条件下的植被耗水量。最近崔保山和杨志峰(2002)的研究表明,湿地生态环境需水量存在临界阈值,主要从水的年际变化来研究和判定其阈值,在3类水平年不同需水量的基础上,加入湿地生态环境的理想需水量和最小需水量中,其排序为:丰水年极端用水量($Q_{极大}$) > 丰水年需水量($Q_{丰}$) ≥ 理想需水量($Q_{理}$) ≥ 平水年需水量($Q_{平}$) ≥ 最小需水量($Q_{小}$) ≥ 枯水年需水量($Q_{枯}$) > 枯水年极端用水量($Q_{极小}$)。最终的湿地生态环境需水量的临界阈值为: $Q = (Q_{小}, Q_{理})$ 。

资料表明,一株阔叶乔木和一株常绿乔木每天蒸腾耗水量分别相当于33 m²和27 m²的草坪蒸腾耗水量。按一株乔木的地面覆盖面积平均8~15 m²计算,森林植被蒸腾耗水量是草地植被的2~4倍。这表明干旱区草(灌)植被更适应干旱区的缺水状况,其节水能力是森林植被不可代替的(付明胜等,2002)。因此,综合考虑植物个体、群落、生态系统、景观和区域等尺度转换问题,研究生态系统需水特征,确定影响生态环境发展演变的关键需水量,特别是加强我国草地生态系统、森林生态系统等需水阈值的研究,对于遏制日益退化的自然生态系统提供理论依据十分迫切(王让会等,2001;赵文智和程国,2001;许振柱和周广胜,2003)。

2 CO₂浓度、温度与水分阈值

CO₂浓度升高条件下植物对水分变化的响应特性业已引起人们的关注。有研究表明在高CO₂浓度环境下由于促进了植物根系的生长,有利于植物对水分的利用(Kinball,1995),但也有不同的研究结果(Hurley & Rowarth,1999)。最近,Mitchell等(2001)的实验表明,当植物土壤有效水(PAW)降为0.6时,蒸腾作用开始下降;而冠层的光合作用和生长速率开始下降时的PAW阈值均为0.4。但在CO₂浓度升高条件下植物叶片生长和气体交换参数响应于土壤有效水分的曲线类型没有改变,CO₂浓度的增加并没有改变它们的阈值,但对不同物种、不同环境条件的交互作用的综合分析仍需研究阐明。

温度升高、CO₂浓度升高和水分变化对植物的影响存在交互作用。Taub等(2000)的研究表明,在28~42℃的温度范围内,处在正常CO₂浓度条件下 *Cucumis sativus* 叶片的PS I 光化学效率(F_v/F_m)随着温度的升高显著降低,在36~42℃的温度范围内各处理都是高CO₂浓度的 F_v/F_m 值大。把此值下降到50%的温度作为一个阈值,植物的叶片在正常CO₂浓度和高CO₂浓度条件下的平均温度阈值分别是37.9℃和40.5℃,后者比前者提高了2.6℃。这表明CO₂水平的提高增强了植物对高温的适应性,提高了其引起生理活性衰变的阈值。这与Faria等(1996)对树苗 *Quercus suber* 的研究结果一致。

在未来气候变化条件下,气温升高对植被的影响是有一定限度的,当温度在这个阈值之下时,温度升高可激发植被的生长和碳吸收,减轻气候变暖的负面影响,但当超过这个阈值时就引起区域间的干旱,变为碳的净排放,进一步引起气候变暖。Bachelet等(2001)采用一个平衡模型(MAPSS: Mapped Atmosphere-Plant-Soil system)和一个动态模型(MC1)相结合的模拟结果表明,当温度升高4.5℃将使得美国主要生态系统面临干旱的威胁,并将此值定为影响此生态系统的温度阈值。

生态系统既受水分、温度等自然因素的影响,也受人类活动和土地利用方式或强度的影响。对内蒙古半干旱草原气候生态相互作用的研究表明,人类活动干预下草原退化与恢复演替表现出该区域普遍的规律及对气候的依赖,可提供人类对自然草原放牧强度的阈值(吕达仁等,2002)。濒危物种灭绝在空间尺度和生物多样性的方面都有一些关键指标问题,而这些关键指标就是针对这个问题的阈值(Kohn,1999)。Cooper & Huffaker(1997)用数学模型的方法提出了草地生态系统的连续阈值概念,并以草地生态系统的生态因子及其社会经济因素相互作用为关联基础,评价了草地生态系统在保持连续放牧条件下得以维持基本生态功能的阈值。

3 小结和研究展望

气候变化导致的温度升高、降水格局变化已成为科学研究的热点,亦是影响世界政治经济和外交政策格局的重要因素之一。水资源匮乏加速了典型生态系统的退化,温度升高导致的蒸发散增加则更促使极端水分胁迫事件的频繁发生。(1)以往的研究主要集中于干旱、高 CO₂ 和高温对植物生长和生理特性的影响等方面。但在综合环境条件下特定区域生态系统中主要优势植物的生长、气体交换参数响应于土壤有效水分阈值的研究较少,这将直接为预测因缺水导致的关键生态系统退化演变趋势提供定量参数,这方面研究应成为未来研究的重点之一。(2)生态系统群落组分和生产力变化的土壤水分阈值将提供生态系统尺度上的关键水分参数,亦应引起重视。(3)利用野外控制实验、遮雨棚栽培、温室栽培和全自动人工气候室等手段模拟植物生长环境,综合分析各关键生态因子的作用和地位,阐明各自的阈值,则是揭示植物对于环境胁迫响应的基础。(4)控制全球变化和区域响应过程中关键因素的变化阈值及其相互关系如何?应是未来全球变化研究的重点,也是揭示陆地生态系统对全球变化适应机理的关键。

参考文献:

- [1] Bachelet D, Neilson R P, Lenihan J M, et al. Climate change effects on vegetation distribution and carbon budget in the United States[J]. *Ecosystems*, 2001, 4: 164—185.
- [2] Connor D J, Sadras V O. Physiology of yield expression in sunflower[J]. *Field Crop Res.*, 1992, 30: 333—389.
- [3] Faria T, Wilkins D, Besford R T, et al. Growth at elevated CO₂ leads to down-regulation of photosynthesis and altered response to high temperature in *Quercus suber* L. seedlings[J]. *J. Exp. Bot.*, 1996, 47: 1755—1761.
- [4] Mitchell R A C, Mitchell V J, Lawlor D W. Response of wheat canopy CO₂ and water gas-exchange to soil water content under ambient and elevated CO₂[J]. *Global Change Biology*, 2001, 7: 599—611.
- [5] Sadras V O, Milroy S P. Soil-water threshold for the responses of leaf expansion and gas exchange[J]. *Field Crop Res.*, 1996, 47: 253—266.
- [6] Sinclair T R, Muchow R C, Ludlow M M. Field and model analysis of the effect of water deficits on carbon and nitrogen accumulation by soybean, cowpea and black gram[J]. *Field Crops Res.*, 1987, 17: 121—140.
- [7] Soltania A, Khoobeh F R, Ghassemi-Golezani K, et al. Thresholds for chickpea leaf expansion and transpiration response to soil water[J]. *Field Crops Res.*, 2000, 68: 205—210.
- [8] Taub D R, Seemann J R, Coleman J S, et al. Growth in elevated CO₂ protects photosynthesis against high-temperature damage[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23: 649—656.
- [9] Wallace J S. Increasing agricultural water use efficiency to meet future food production[J]. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 2000, 82: 105—119.
- [10] 付明胜, 张金柱, 等. 论植被建设在改善黄河生态环境中的地位和作用[J]. *水土保持学报*, 2002, 10(5): 127—132.
- [11] 李连朝, 王学臣. 水分亏缺下细胞延伸生长与细胞壁膨压特性的关系[J]. *植物生理学通讯*, 1998, 34(3): 161—167.
- [12] 刘霞, 王礼先, 张志强. 生态环境用水研究进展[J]. *水土保持学报*, 2001, 15(6): 68—61.
- [13] 王让会, 宋郁东, 樊自立, 等. 塔里木流域“四源一干”生态需水估算[J]. *水土保持学报*, 2001, 15(1): 19—22.
- [14] 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—120.
- [15] 张希彪. 植物根系和叶片生长对水分亏缺的反应[J]. *西北植物学报*, 2001, 21(4): 805—810.
- [16] 张喜英, 裴东, 由懋正. 几种作物的生理指标对土壤水分变动的阈值反应[J]. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 280—283.
- [17] 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.

上接第114页

参考文献:

- [1] 史培军. 土地利用/覆被变化研究的方法和实践[M]. 北京: 科学出版社, 2000.
- [2] Jean-Picre Cottozen, Anver Ghazi. The role of European union in global change research[J]. *AMBIO*, 1994, 23(1): 101—103.
- [3] Meyer W B, Turner B L. Change in Land Use and Landcover: A Global Perspective[C]. Cambridge: Cambridge University Press, 1998. 1—12.
- [4] 赵清山. 通榆县志[M]. 长春: 吉林人民出版社, 1994. 63—66.
- [5] 张建华, 等. 川中丘陵区耕地水土保持与农业生产的发展[J]. *水土保持学报*, 2001, 15(1): 81—84.
- [6] 陈奇伯, 等. 黄土丘陵区宁夏西吉县土地利用动态与坡耕地生产力变化[J]. *水土保持学报*, 2002, 16(3): 28—31.
- [7] 黄云, 等. 基于 GIS 的区域土地利用动态变化研究[J]. *水土保持学报*, 2002, 16(4): 54—57.