# 干热河谷9种造林树种在旱季的水分 关系和气孔导度

高 洁<sup>1,2</sup> 曹坤芳<sup>1\*</sup> 王焕校<sup>3</sup> (1中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部,昆明 650223) (2西南林学院资源学院,昆明 650224) (3云南大学生化学院,昆明 650091)

摘要 对元谋干热河谷人工混交林中9个树种叶片的水势、饱和渗透势、气孔导度、渗透调节和季节变化进行了 测定,同时对树高和胸径也进行了比较。水分生理特征表明:1)随着旱季的深入,除刺槐(Robinia pseudoacacia)、黄 荆(Vitex negundo)、滇榄仁(Termindia franchetii)落叶外,其余常绿树种叶片的气孔导度、水势和饱和渗透势都呈下降 的趋势,在最旱的三、四月份,它们适应干旱的方式有4种:①低水势、气孔导度近似关闭的厚荚相思(Acacia leptocarpa)、大叶相思(A. auricul formis)和肯氏相思(A. cunning hamii);②低水势、低气孔导度的赤桉(Eucalyptus dulebsis)、 娟毛相思(A. holosericea)和车桑子(Dodonaea wiscosa);③较高水势、低气孔导度的柠檬桉(Eucalyptus citriodora)和新 银合欢(Leucaena leucocp hala);④较高水势、气孔导度近似关闭的马占相思(Acacia mangium)。2)在干旱胁迫过程 中,主要渗透调节物质出现的先后顺序是K<sup>+</sup>、游离脯氨酸、游离氨基酸和可溶性糖,K<sup>+</sup>和可溶性糖贡献最大,分别 在干旱的前后期起渗透调节作用,游离脯氨酸和游离氨基酸在干旱的中期起渗透调节作用。大多数树种适应干热 河谷生境的主要抗旱途径是有效的吸水能力和完善的保水机制。

关键词 干热河谷 水分胁迫 水分关系 渗透调节 气孔导度

# WATER RELATIONS AND STOMATAL CONDUCTANCE IN NINE TREE SPECIES DURING A DRY PERIOD GROWN IN A HOT AND DRY VALLEY

GAO Jie<sup>1,2</sup> CAO Kun\_Fang<sup>1\*</sup> and WANG Huan\_Xiao<sup>3</sup>

(1 Kunning Section, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunning 650223, China)
 (2 School of Forest Resources, Southwest Forestry college, Kunning 650224, China)
 (3 College of Life Science and Chemistry, Yunnan University, Kunning 650091, China)

Abstract The valleys along the rivers in southwestern China are hot and dry because of the rain shadow effect. The primary vegetation on the slopes in these valleys is savanna. However, due to heavy human disturbance, the vegetation on these slopes has been devastated or severely degraded, resulting in severe water and soil erosion. Rehabilitation or revegetation of these slopes is urgently needed. Some euclypt and legume trees have been introduced for the purpose of revegetation, and these have shown fast growth during the first seven years. However, it is not known how these trees cope with the hot and dry stresses during the dry period. In the present study, we monitored the water status, stomatal conductance and osmotic regulation, and their seasonal changes of 9 tree species in a hot and dry valley. The height and diameter of these trees attained over 5 years of growth also were compared. The mean height of the 9 species ranged from 0.7 to 7.6 m, the diameter from 2.6 to 6.7 cm. Four species (Eucalyptus dulebsis, Acacia leptocarpa, A. auricult ormis and A. cunninghamii) showed fast growth, two species (E. citriodora, Leucaena leucocephala) had intermediate growth and the remaining species (A. mangium and Robinia pseudoacacia) had slow growth. The physiological measurements showed that as drought conditions progressed, all species decreased their leaf water potentials and stomatal conductance. However, the decrease was more rapid in A. leptocarpa, A. auriculiformis, A. cunninghamii and Eucalyptus dulebis. During the peak drought period (March and April), these species also reached the lowest water potentials (predawn water potential lower than -1.0 MPa) and nearly closed their stomata (A. leptocarpa, A. auriculiformis, A. Cunninghamii) or remained at low stomatal conductance (Eucalyptus dulebsis, A. holosericea and Dodonaea wiscosa) while the remaining species maintained relatively high water potentials and a low stomatal conductance (*Eucalyptus citriodora* and *Leucaena leucocephala*) or

收稿日期: 2002-12-25 接受日期: 2003-08-03

基金项目:中国科学院"百人计划"项目

西南林学院胡小龙同学进行了部分测定工作, 谨致谢意

<sup>\*</sup> 通讯作者 Author for correspondence E mail: caokf@ xtbg ac. cn ② 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

nearly closed stomata (A. mangium). Nevertheless, during the drought period, no species showed leaf wilting, except R. pseudoacacia and the native species Vitex negundo and Terminalia franchetii, which were deciduous. All species increased osmoregulation capacity, as indicated by the decrease of osmotic potentials at full saturation, and the increase of osmoregulation substances. Osmoregulatory substances increased over time in the following sequence:  $K^+$ , free Pro, other free amino acids and soluble sugars. It appeared that  $K^+$  was important in osmoregulation at the beginning of the drought, while soluble sugars were important in the late drought period. E. dulebsis, A. auriculiformis and A. cunninghamii exhibited the highest osmoregulation capacities. Our results show that most of the introduced species are suitable to grow in these hot and dry habitats because of, among other things, they have strong capacities of water\_absorption and water conservation. **Key words** Hot and dry valley, Water stress, Water relations, Osmoregulation, Stomatal conductance

干热河谷光热资源丰富,但降雨量少,年蒸发量 是年降雨量的6倍左右,降雨分配不均匀,旱季长达 半年以上,雨季短,水分严重匮乏,土壤干旱瘠薄,水 土流失极为严重,成为历史上造林和生态恢复困难 地带。现存自然植被以草丛为主,杂以灌木,稀少乔 木,被称为"河谷型萨王纳植被",是世界植被中萨王 纳植被的干热河谷残存者(金振洲等,2000)。

在干旱胁迫条件下, 植物群落中不同物种水分 适应的多样性是维持生态系统平衡的重要因素。叶 片气孔导度与植物的蒸腾作用呈正相关(Lange et al., 1985), 植物蒸腾在植物水分关系研究中是起支 配作用的一个过程,它反映了水分在植物体内的运 输情况和水分利用效率,同时也影响植物光合作用。 低气孔导度低蒸腾是植物在干旱环境中生存的一个 有效途径。植物黎明水势是植物一昼夜中水势稳定 恢复到最大值时的水势,此水势是土壤水分的有效 性,甚至是根系活力的标志(曾凡江等,2002),较好 地反映了植物水分状况的一个方面。饱和渗透势、 失膨点渗透势虽受体内水分和渗透调节物质的影 响,但需较长时间的适应才能形成,比较稳定,是植 物较理想的水分适应参数(Larcher, 1995; 董学军, 1998),利用渗透调节维持细胞膨压是植物在低水势 状态下耐旱的一种重要方式。综合利用多种水分生 理参数,分析人工林中不同树种对干热河谷环境条 件变化适应的论述并未见报道。在西南林学院引种 并营造的试验林中,对树种叶片气孔导度(G<sub>s</sub>)、黎明 水势(Ψ<sub>nd</sub>)、饱和渗透势(Ψ<sup>100</sup>)、失膨点渗透势  $(\Psi_{s}^{0})$ 、渗透调节物质 $(K^{*}$ 、Pro、游离氨基酸和可溶 性糖)等水分生理特征方面进行了测定,试图探索不 同树种对干热河谷水分胁迫的水分生理适应策略, 为进一步在金沙江干热河谷适地适树的树种选择和 人工林合理经营方面提供理论依据,这对长江上游 干热河谷的退耕还林和生态恢复具有一定的理论实 践意义。

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publi

# 1 材料和方法

# 1.1 自然概况

试验位于干热河谷典型地段元谋县城西北约 20 km 处的苴林乡后山, 地处 25°49′N, 101°4 E, 海拔 约 1 080 m, 缓坡。气候炎热, 干湿季分明。年均温 21.8℃, 最热月均温 27.1℃, 极端高温 42.0℃, 最 冷月均温 14.5℃; 年均降雨量 634.0 mm, 雨季(6~ 10月)降雨量占 92%, 旱季(11~5月)长达 6~7个 月, 年均蒸发量 3 847.8 mm, 为降雨量的 6.1倍, 年 均相对湿度为 54%, 年均干燥度 2.08。土壤为燥红 土, pH 6.1~6.4。西南林学院于 1997 年6 月营养袋 苗造林, 环山水平撩壕整地, 规格为 60 cm×60 cm。 试验林约2 hm<sup>2</sup>, 半阳坡, 每个树种带状混交, 以株行 距 1.0 m×3.0 m 小区的树种为测定对象, 每一小区 约 200株。

1.2 材料

供试的引进造林树种有大叶相思(Acacia auriculiformis)、厚荚相思(A. leptocarpa)、肯氏相思(A. cunninghamii)、马占相思(A. mangium)、娟毛相思 (A. holosericea)、赤桉(Eucalyptus dulebsis)、柠檬桉 (E. citriodora)、新银合欢(Leucaena leucocephala)、刺 槐(Robinia pseudoacacia)和乡土树种车桑子(Dodonaea wiscosa),同时与元谋县城旁翠峰山的残留乡土 树种 黄荆(Vitex negundo)、滇榄仁(Terminalia franchetii)进行比较,翠峰山海拔约1080 m,地处25° 42 N, 101°52 E。刺槐、黄荆、滇榄仁旱季落叶。

# 1.3 方法

#### 1.3.1 取样及处理

各指标分别于 2000 年 9 月至 2001 年 7 月逐月 月底进行测定和采样。在邻近小区中,每种树种选 6 棵标准木为定点取样树,每个指标重复 3 次,测定 和采样部位在树高 1.5 m 处,取向阳处的功能叶,部 分叶片放入湿纱布中、部分叶片放入液氮罐、部分叶 片烘干粉碎过筛孔,,==0,25 mm 筛待用。,黎明水势 (Ψ<sub>pd</sub>)于黎明采样,其余采样时间为清晨 8:00~ 9:00,叶片采后用潮湿纱布包回住地进行测定。叶 片在蒸馏水中浸泡 10 h 用滤纸擦干, - 30 ℃下冰冻 24 h,取出放入 50 ml 医用注射器中,压出细胞汁液 测饱和渗透势 Ψ<sup>100</sup>,但肯氏相思、马占相思和车桑 子汁液有胶体,不能用于测 Ψ<sup>100</sup>,改用 PV\_技术测 定。气孔导度测定时间为 8:00~16:00,每 2 h 活体 测定叶片正反面气孔导度 1 次,重复 10~12 次,取 日平均值。

#### 1.3.2 测定内容

冰点渗透法(国产 FM\_8 型全自动冰点渗透压 计)测叶片  $\Psi_s^{100}, \Psi_s^{100}(MPa) = -0.101$  3 Rt iC(张海 燕等, 1998), 压力室法测定黎明水势(ZLZ\_5 型植物 水分状况测定仪, 兰州) 和 PV-曲线(李吉跃, 1989), 利用 PV\_曲线求出  $\Psi_s^0$ 和  $\Psi_s^{100}$ 。*AP* 4(澳大利亚) 气 孔计测定气孔导度(mmol•m<sup>-2</sup>•s<sup>-1</sup>)。可溶性糖测 定用蒽酮比色法、游离 Pro 测定用酸性水合茚三酮 显色法, 游离氨基酸测定用水合茚三酮显色法, K<sup>+</sup> 含量测定用原子吸收分光光度法(WFX\_IE2, 北京)。

### 2 结 果

# 2.1 参试树种的生长状况

从表 1 可知, 赤桉、厚荚相思、大叶相思和肯氏 相思生长最好, 其次是柠檬桉、新银合欢和马占相 思,刺槐生长最差,娟毛相思和乡土树种车桑子和黄 荆是灌木,后两者高分别约为0.8m和1.5m左右, 滇榄仁是小乔木,高约2.5m。

2.2 气孔导度的动态变化

从图1可知,各个树种的气孔导度存在着差异, 同时有明显的季节变化,但变化趋势相似,雨季7月 气孔导度最大,随着雨量的减少,气孔导度呈逐渐降 低的趋势,最干旱的4月气孔导度最小,这些树种在 环境水分减少时能调节气孔阻力,使气孔开度减至 最小,减少蒸腾以适应干旱胁迫。新银合欢、柠檬桉 和赤桉在旱季气孔导度最大,其次是车桑子、娟毛相 思、大叶相思和肯氏相思,而马占相思和厚荚相思气 孔导度最小。

2.3 叶片 Ψ<sub>pd</sub>和 Ψ<sup>100</sup>的动态变化

图 2 表明, 各树种的水势随着旱季的深入呈下 降(绝对值增加) 的趋势, 降低水势是植物对干旱环 境的一种生理性适应, 。从图 3 可知, 在最旱的 4 月 份各树种失膨点渗透势都小于水势, 说明即使在最 干旱的条件下, 这些树种仍能保持一定的膨压, 维持 一定的生理生化过程。在植物未受伤害和小环境条 件基本一致的前提下, 维持较低的水势, 就具备了从 土壤中吸取水分的能力, 植物水势越低, 吸水的能力 越强, 为保证植物体内水分平衡打下了基础。在旱 季4月份, 新银合欢水势最高, 其次是马占相思、柠

树种		保存率 Survival rate(%)	树高	胸径 <sup>1)</sup> Diameter breast_eight (m) <sup>1)</sup>
Tree species			Height of tree $(m)^{1}$	
1 赤桉	1	84	$4.02 \pm 0.38$	1. 49 ±0. 75
Eucalyptus dulebsis	2		$7.55 \pm 1.25$	6. 65 ±2. 16
2 柠檬桉	1	78	$3.69 \pm 1.74$	$1.05 \pm 1.05$
E. citriadora	2		$5.01 \pm 1.34$	3.37±1.36
新银合欢	1	78	$2.40 \pm 0.48$	0. 62 ±0. 79
eucaena leucocephala	2		4. $38 \pm 0.45$	3. 71 ±0. 83
大叶相思	1	90	$3.22 \pm 0.57$	0. 77±0. 21
cacia auriculiformis	2		6.22±1.16	5.04±1.76
厚荚相思	1	84	2.78±1.05	0. 80 ±0. 55
. leptocarpa	2		6.66±1.09	5. 20±1. 72
肯氏相思	1	85	2. $43 \pm 0.44$	0. 63 ±0. 33
. aunninghamii	2		5.58±1.33	4.84±2.22
马占相思	1	65	$2.02 \pm 0.65$	0. 62 ±0. 38
. mangium	2		$3.78 \pm 0.17$	3. 69±1. 84
娟毛相思	1	85	$2.03 \pm 0.42$	0. 33±0. 61
. holosericea)	2		$3.23 \pm 0.36$	2.60±0.66
0 刺槐	1	50	$0.60 \pm 0.35$	
Robinia pseudoacacia	2		$0.70 \pm 0.42$	

表 1 参试树种的生长状况和保存率 Fable 1 Growth state and survival rate of tree specie

7) 树高札胸径数据为半均值 1 标准差 Data of the height and diameter breast\_height are means 1 SD ① n = 100, 3 年生树 3\_year old ② n = 30, 5 年生树 5\_year old ③ 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

188

檬桉、厚荚相思和车桑子,而大叶相思、肯氏相思、娟 毛相思和赤桉水势最低,但所有树种都未出现萎蔫 现象。

图4表明,叶片的 型,<sup>100</sup>在雨季时较高(绝对值 较小),渗透调节能力较弱,随着干旱胁迫的加剧 型<sup>100</sup>逐渐下降(绝对值增加),其渗透调节能力逐渐 上升,但在最旱的4月有所下降,这意味着干旱胁迫 过于严重时渗透调节能力反而有所减弱。抗旱性强 的赤桉和大叶相思其渗透调节能力最强。



Fig. 1 The seasonal variation of stomatal conductance (G<sub>s</sub>)
X 轴测定月份排列顺序为 2001 年 7 月, 2000 年 9, 10, 11, 12 月, 2001 年 2, 3, 4 月 The months of X axis are arranged in order: July 2001, Sept. 2000, Oct. 2000, Nov. 2000, Dec. 2000, Jan. 2001, Feb. 2001, Mar. 2001, Apr. 2001 1 ~ 8, 10: 同表 1 See Table 1 9: 车桑子 Dodonaea wiscosa 11: 黄荆 Vitex negundo 12: 滇榄仁 Terminalia franchetii. The follows as the same



Fig. 2 The seasonal variation of predawn water potential (Ψ<sub>pd</sub>)
x 轴同图 1 x axis are the same as Fig. 1 1~ 8, 10: 同表 1 See Table
9, 11, 12: 同图 1 See Fig. 1



2.4 渗透调节物质的动态变化

时, 渗透调节物质: Pro、K<sup>+</sup>、游离氨基酸和可溶性糖 也发生了不同的变化(图 5), 但增减趋势与 Ψ<sup>100</sup>相 似。K<sup>+</sup> 在干旱前期增加, 随后降低, K<sup>+</sup> 在马占相思 中不起调节作用; 游离 Pro 和氨基酸在干旱中期增 加较大, 前后期增加较小; 可溶性糖前期增加较小, 后期增加较大, 但在新银合欢、车桑子中不起调节作 用, 这说明不同植物对逆境的反应不同, 因而细胞内







渗透调节物质积累也不同,但这些物质在不同时间 和不同程度上对渗透调节起作用。

3 结论和讨论

植物对干旱的不同适应方式是植物抗旱性的重 要组成,并取决于自身的遗传特性。不同树种其水 分生理指标的动态变化和水分生理特性不同,其适 应方式也不同,但都强烈地受到干旱环境的影响。 刺槐、黄荆和滇榄仁以落叶方式度过旱季,其它常绿 树种度过旱季最旱的 3、4 月份的方式分为 4 类:1) 低水势、气孔导度近似关闭的大叶相思、厚荚相思、 肯氏相思。2)低水势、低气孔导度的赤桉、娟毛相思 和车桑子。3)较高水势、低气孔导度的新银合欢和 柠檬桉。4)较高水势、气孔导度近似关闭的马占相 思。1),2)类生长最好,其次是 3)类,4)类生长较 差。

各树种的水分生理指标,如气孔导度、ų。和 ų<sup>100</sup>在雨季最大,旱季最小,从雨季到旱季都呈逐渐 降低的趋势。旱季气孔导度的降低,说明这些树种 能通过调节气孔阻力,减少和防止体内水分散失,有 利于保持体内良好的水分平衡,改善体内的水分状 况。当环境相当干旱而引起植物水势下降的情况 下,植物组织能保持膨压,调节植物的生理生化过 程,从而保证了各种生命活动的进行,这是一种相当 重要的耐旱机理。植物在膨压丧失以前,一方面以 降低的 ų。和 ų<sup>100</sup>维持了根部对土壤的吸水能力, 另一方面通过细胞中溶质的积累保持了膨压,使植 物能够忍耐脱水,这与低水势忍耐脱水耐旱现象相 吻合(Jones *et al.*, 1981),这是树种对干旱胁迫的一 种自我调节和自我保护反应。

干旱胁迫下, 渗透调节的关键是通过代谢活动 使细胞内溶质的主动增加而导致细胞渗透势的下 降, 从而降低体内水势, 保证植物可从外界水势降低 的环境中继续吸水并保持一定的膨压, 以维持细胞 内各种生理生化代谢的正常进行(Hsiao, 1973; Morgan, 1984; 李德全等, 1992), 从而提高植物对干旱胁 迫适应的能力。但水分亏缺过于严重时渗透调节能 力会变小甚至丧失(Jones & Turnex, 1978), 因此植物 的渗透调节能力具有一定的范围, 我们的测定结果 也表明, 从雨季到旱季随着水分胁迫的加剧, 渗透调 节能力逐渐上升, 但在最旱的 4 月份渗透调节反而 有所下降。渗透调节物质对渗透调节的贡献随物 种、干旱胁迫时间的进程和渗透调节物质的种类而 异,可溶性糖和 K<sup>+</sup> 贡献最大,游离 Pro 和氨基酸贡 献较小。在干旱胁迫过程中,渗透调节物质出现的 先后顺序是 K<sup>+</sup>、Pro、游离氨基酸和可溶性糖,它们 协同作用共同提高树种的抗旱性。无机 K<sup>+</sup>由环境 中进入细胞而增加, Pro 增加的途径可能是促进 Pro 合成、抑制 Pro 的氧化、阻碍蛋白质合成所致,可溶 性糖的积累可能是淀粉的水解,或者是光合产物积 累的结果。无机离子如 Ca<sup>2+</sup>、 $Mg^{2+}$ 、CF、 $SO_4^{2-}$ 、NO<sup>-</sup> 和有机溶质:甜菜碱、有机酸等在不同植物中也可能 参与了渗透调节作用。

#### 参考文献

- Dong, X. J. (董学军). 1998. Experimental measurement of the water relation parameters of nine shrub and some ecological interpretations. Acta Botanica Sinica (植物学报), **40**: 657~664. (in Chinese with English abstract)
- Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. Annual Review of Plant Physiology, 24: 519~ 570.
- Jin, Z. Z. (金振洲) & X. K. Ou (欧晓昆). 2000. Vegetation of dry\_hot valley. Yunnan: Yunnan Uiversity & Yunnan Science and Technology Press. 1~ 10. (in Chinese)
- Jones, M. M. & N. C. Turner. 1978. Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. Plant Physiology, 61: 122~ 126.
- Jones, M. M., N. C. Tumer & C. B. Osmond. 1981. Mechanisms of dronght resistance. In: Paleg, L. G. & D. Aspinall eds. The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Sydney: Academic Press. 15~ 37.
- Lange, O. L., L. Kappen & E. D. Schulze (translated by Fan, M. K. (樊梦康), Z. D. Tang (汤兆达), S. E. Zhao (赵素 娥), L. J. Zhu (朱亮基) & J. M. Xing (刑金铭)). 1985. Water and plant life. Beijing: Science Press. 113~124. (in Chinese)
- Larcher, W. 1995. Physiological plant ecology. 3rd ed. Berlin: Springer\_Verlag. 215~ 264.
- Li, D. Q. (李德全), Q. Zou (邹琦) & B. S. Cheng (程炳 嵩). 1992. Osmotic adjustment and osmotica of wheat cultivars with different drought resistance under soil drought. Acta Phytophysiologica Sinica (植物生理学报), 18: 37~44. (in Chinese with English abstract)
- Li, J. Y. (李吉跃). 1989. An application of PV technique to study drought resistance of *Pinus tabulad ormis* and *Platycladus orientalis* seedlings. Journal of Beijing Forestry University (北京 林业大学学报), 11: 3~11. (in Chinese with English abstract)
- Morgan, J. M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Annual Review of Plant Physiology, 35: 299~ 319.
- Zhang, H. Y. (张海燕) & K. F. Zhao(赵可夫). 1998. Effects of salt and water stresses on osmotic adjustment of suaeda salsa seedlings. Acta Botanica Sinica (植物学报), 40: 56~ 61. (in Chinese with English abstract)
- Zeng, F. J. (曾凡江), X. M. Li (李小明) & X. M. Zhang(张 希明). 2002. A preliminary study on the moisture physiological characteristics of long and short shoot leaves of *Populus alba* var. *pyramidalis* in the south marginal zone of Taklamakan desert. Arid Zone Research (干旱区研究), **19** (1): 44~ 48. (in Chinese with English abstract)

#### 责任编委: 蒋高明 责任编辑: 姜联合

190