

西鄂尔多斯地区强旱生小灌木的水分参数*

李 晓 王迎春** 征 荣

(1 内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021)

摘 要 应用 PV 技术研究了西鄂尔多斯地区绵刺、红沙、四合木和霸王柴 4 种超旱生灌木的水分关系参数膨压(ψ_p)、细胞弹性模量(ε)、细胞体积比(RCV)及其相互关系. 结果表明: 在 4 种荒漠旱生灌木中, 红沙保持最大膨压的能力最强($a = 2.4593$). 不同荒漠旱生灌木保持膨压的方式不同: 绵刺通过弹性调节保持膨压($\varepsilon_{\max} = 8.4005$ MPa); 红沙通过渗透调节来保持膨压($\psi_{\pi 100} = -3.1302$ MPa; $\psi_0 = -3.5074$ MPa); 四合木通过渗透调节和弹性调节的协同作用来维持膨压; 霸王柴通过渗透调节来保持膨压, 而弹性调节能力较弱. 绵刺具有柔软而高弹性的细胞壁, 是构成其根茎系统快速吸收和传导水分能力的因素之一. 四合木具有较柔软而高弹性的细胞壁且 ψ_p 的变化随 RCV 减小而趋于缓慢, 说明四合木具有较强的持水能力和抗脱水能力.

关键词 强旱生小灌木 渗透调节 弹性调节 耐旱性

文章编号 1001-9332(2007)05-0963-05 **中图分类号** Q945.1, Q948.1 **文献标识码** A

Water parameters of desert xeric shrubs in west Erdos region. LI Xiao, WANG Ying-chun, ZHENG Rong (College of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2007, 18(5): 963-967.

Abstract: By using PV technique, this paper studied the turgor pressure (ψ_p), cell elastic modulus (ε), and relative cell volume (RCV) of super xerophytes *Potaninia mongolica*, *Reaumuria soongorica*, *Tetraena mongolica* and *Zygophyllum xanthoxylon* in west Alashan, with the relationships among the parameters analyzed. The results showed that *R. soongorica* had the strongest ability to maintain maximum turgor pressure ($a = 2.4593$). The four plants maintained their turgor pressure by different ways, *i. e.*, *P. mongolica* maintained it by elastic adjustment ($\varepsilon_{\max} = 8.4005$ MPa), *R. soongorica* by osmotic adjustment ($\psi_{\pi 100} = -3.1302$ MPa; $\psi_0 = -3.5074$ MPa), *T. mongolica* by both osmotic and elastic adjustment, and *Z. xanthoxylon* by osmotic adjustment, which had weak adjustment ability. The cell wall of *P. mongolica* was soft and highly elastic, benefiting to the water absorption by root and stem and to the fast water transmission. *T. mongolica* also had relatively soft and high elastic cell wall, and its ψ_p and ε changed slowly with decreasing RCV , suggesting that this plant had strong ability of holding water and resisting dehydration.

Key words: desert xeric shrub; osmotic adjustment; elastic adjustment; drought tolerance.

1 引 言

绵刺(*Potaninia mongolica*)、红沙(*Reaumuria soongorica*)、四合木(*Tetraena mongolica*)和霸王柴(*Zygophyllum xanthoxylon*)是内蒙古西鄂尔多斯草原化荒漠区的强旱生灌木, 具有明显的旱生特性, 为该地区的建群种和优势种, 对维持该地区的生态环

境具有重要意义, 近年来已引起国内外学者的广泛关注^[15, 23-25, 27, 29]. 由于人为因素和环境因素的影响, 绵刺、红沙、四合木和霸王柴逐年减少, 濒临灭绝. 因此, 加强对该地区濒危物种的耐旱机理及环境适应性的研究具有重要意义.

研究表明, 当水势下降时, 植物通过低的渗透势(由于自然的高渗质浓度或是渗质的积累而产生)和高的组织弹性两个途径来维持膨压^[1, 5, 9-10]. 本文在前文^[12]工作的基础上, 通过研究膨压(ψ_p)、细胞弹性模量(ε)和细胞体积比(RCV)及其相互关系,

* 国家自然科学基金资助项目(30060006, 30460033).

** 通讯作者. E-mail: yc.wang@263.net

2006-06-08 收稿, 2007-02-14 接受.

从植物渗透调节、细胞壁弹性以及细胞体积的变化等方面阐明4种旱生灌木的耐旱特性及其环境适应性。

2 研究地区与研究方法

2.1 自然概况

研究样地位于内蒙古磴口县境内(40°14'58"N, 107°05'11"E, 海拔1150 m),属西鄂尔多斯草原化荒漠区。该地区大陆性气候明显,冬季寒冷,夏季酷热,干旱少雨,风大沙多,热量丰富。年均日照总时数为3264 h,年均气温9.7℃,年均降水量为100 mm左右,湿润系数在0.13以下。样地土壤为表面覆沙的沙砾质土,土壤pH值为8.4~8.6;土壤有机质含量为3.71 g·kg⁻¹。2003年7月12—27日采集植物的南端向阳面顶端带叶小枝,在50 m×50 m的样方内随机取样,样本重复数为3。每次均为清晨日出前取样。采样后,立即将样品放入密封保鲜袋内,并置于保鲜冰盒内(防止水分散失),随即回到室内用精密天平(0.001/200 g)称取鲜质量,进行茎干环切处理之后浸入水中(24 h以上)。

2.2 研究方法

2.2.1 计算方法

$$\text{膨压}^{[1]}: \psi_p = a + b\psi_{wp}$$

式中, ψ_p 为膨压, ψ_{wp} 为叶水势, a 为树木充分膨胀时叶子细胞达到的最大膨压, b 为树木渗透调节能力的大小, b 值越小,渗透调节能力越强。

$$\text{细胞体积比}^{[11]}: RCV = (V_o - V_e) / V_p$$

式中, RCV 为细胞体积比, V_o 为共质体水体积, V_e 为受压后排出的水量, V_p 为膨压为零时的渗透水含量。在干旱胁迫条件下, RCV 值越大,表明植物细胞渗透水含量越高,植物体内受到的水分亏缺越轻,维持的膨压越大,因而越有利于抵抗干旱胁迫的影响^[8]。

$$\text{细胞弹性模量}^{[4]}: \varepsilon = V \cdot (d_p / d_v)$$

式中, ε 为细胞弹性模量, V 为细胞共质体水的体积, p 为压力势。 ε 不是一个常数,故常取最大体积弹性模量(ε_{\max})表示细胞壁的物理特性^[4]。 ε_{\max} 为细胞体积改变时单位面积受到的最大力。 ε_{\max} 值越高,表示细胞壁越坚硬,弹性越小;反之,则说明细胞越柔软,弹性越大。

2.2.2 测定方法 采用Hammel法^[22],用ZLZ-5型植物水分状况测定仪(压力室)进行实验测定和P-V曲线制作(P-V曲线部分相关系数为 $P < 0.01$,直线部分为 $P < 0.001$),并依所绘P-V曲线求得各水分

关系参数 a 、 b 、 RCV 、 ε_{\max} ,同时绘制 ψ_p - RCV 图和 ε - ψ_p 图^[21-22]。细胞弹性模量 ε_{\max} 的计算采用沈繁宜等^[17]的方法。本实验中, $\psi_p = a + b\psi_{wp}$ 的直线相关系数均为 $P < 0.005$ 。

2.2.3 数据处理 运用Excel 2003和SPSS 11.0软件进行数据处理,采用ANOVA方法进行数据分析,采用S-N-K检验平均值间差异显著性($P < 0.05$)。

3 结果与分析

3.1 强旱生小灌木膨压(ψ_p)与叶水势(ψ_{wp})的关系

由图1可以看出,4种灌木的 a 值为:红沙(2.4593 MPa) > 霸王柴(1.2814 MPa) > 四合木(1.1955 MPa) > 绵刺(0.9082 MPa)。经方差检验,红沙的 a 值与霸王柴、四合木和绵刺的 a 值间具有显著性差异,而其它3种植物之间差异不显著,说明红沙叶细胞达到的最大膨压大于其它3种植物的叶细胞。与前文的实验结果相一致^[12]。

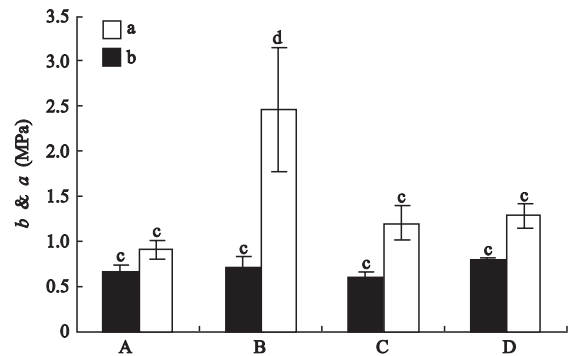


图1 4种旱生灌木的膨压(a)和斜率(b)

Fig. 1 Turgor pressure (a) and slope (b) of four desert xeric shrubs (mean \pm SD, $n = 3$).

A: 绵刺 *P. mongolica*; B: 红沙 *R. soongorica*; C: 四合木 *T. mongolica*; D: 霸王柴 *Z. xanthoxylon*. 相同字母表示处理间无显著差异($P > 0.05$) The same letter meant no significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

4种旱生灌木的 b 值为:四合木(0.6069) < 绵刺(0.6628) < 红沙(0.7169) < 霸王柴(0.7896)。方差分析显示,4种旱生灌木的 b 值间差异不显著。

3.2 强旱生小灌木膨压(ψ_p)与细胞体积比(RCV)的关系

由于 RCV 不是一个常数,所以通过 RCV 与膨压(ψ_p)和细胞弹性模量(ε)的关系来研究4种旱生灌木在干旱胁迫条件下的耐旱特性^[11]。

由图2可以看出,在相同膨压条件下,4种旱生灌木的 RCV 值是:四合木 > 绵刺 > 霸王柴 > 红沙。

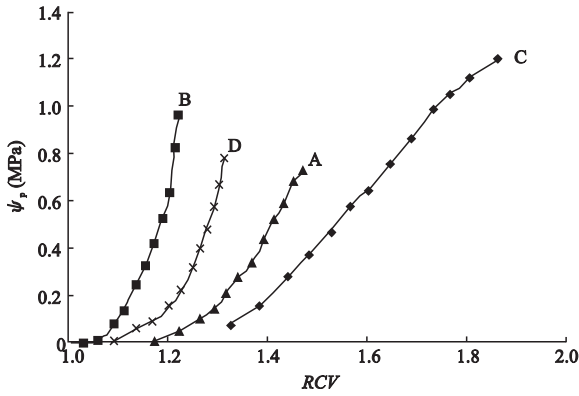


图2 4种旱生灌木 ψ_p 与RCV的关系曲线

Fig. 2 Curve of relationship between ψ_p and RCV in the four desert xeric shrubs.

其中,四合木的细胞体积比最大(细胞渗透水含量最高),绵刺其次,红沙的细胞体积比最小。这与前文^[12]中 F_0 值、AWC以及 V_a/V_0 所得结果基本一致,均反映出四合木具有非常强的持水和耐脱水能力。

3.3 强旱生小灌木植物细胞弹性模量(ε_{\max})

随着组织含水量和水势的下降,高弹性的组织具有更大的保持膨压的能力^[1,8]。由图3可以看出,绵刺的 ε_{\max} 值最小(8.4005 MPa),霸王柴最大(25.1322 MPa),四合木和红沙的 ε_{\max} 值居中,分别为12.5787和18.9919 MPa。方差分析表明, ε_{\max} 值在绵刺和红沙、霸王柴、四合木和霸王柴之间具有显著性差异;而在绵刺和四合木,四合木和红沙,红沙和霸王柴间差异性不显著。这说明与红沙和霸王柴相比,绵刺细胞具有较柔软、高弹性的细胞壁;四合木细胞的细胞壁弹性高于霸王柴。

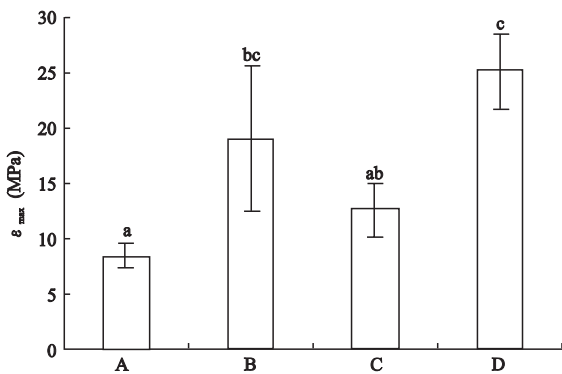


图3 4种旱生灌木的 ε_{\max} 值

Fig. 3 ε_{\max} of the four desert xeric shrubs.

3.4 强旱生小灌木植物细胞弹性模量(ε)与膨压(ψ_p)的关系

由图4可以看出,在相同的膨压变化下,4种旱生灌木细胞弹性模量的变化顺序是红沙>霸王柴>

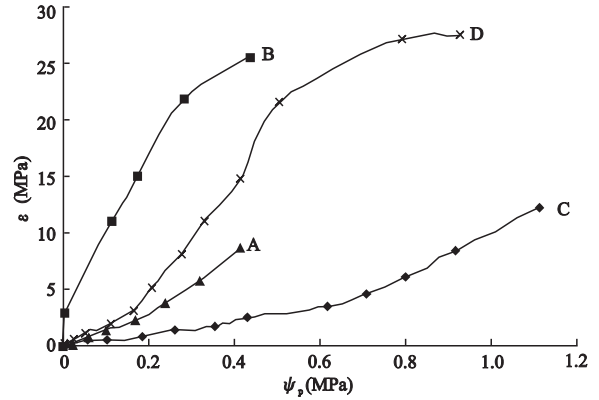


图4 4种旱生灌木植物细胞弹性模量(ε)与膨压(ψ_p)的关系

Fig. 4 Relationship between ε and ψ_p in the four desert xeric shrubs.

绵刺>四合木。细胞弹性模量反映了植物细胞细胞壁的柔软程度和弹性大小,随着膨压的变化(细胞质膜对细胞壁压力的变化)而发生变化。

在4种荒漠旱生灌木中,红沙的总体细胞弹性模量较高,说明红沙的细胞壁较其他3种旱生灌木要坚硬、弹性小;而四合木的总体细胞弹性模量较低。随着膨压的变化,四合木细胞弹性模量的变化非常小,说明四合木的细胞壁非常柔软而又富有弹性;霸王柴的细胞弹性模量与膨压呈现“S”型曲线,说明随着膨压的变化,霸王柴的细胞壁存在一个“低弹性维持大膨压”和“高弹性维持大膨压”的现象。

4 讨 论

当干旱环境使植物组织含水量下降时,植物若能保持一定的膨压将对其维持生长和其他生理功能具有极其重要的意义,因而植物保持膨压被视为一种重要的耐旱机理^[28]。在低水势条件下,植物主要通过渗透调节和增加细胞弹性(弹性调节)两条途径来保持膨压^[1,7,16]。

前人的研究多集中于中生或偏旱生树种^[2,11,18]。与其相比较,4种荒漠旱生小灌木总体 ψ_{m100} (饱和含水量时的最大渗透势)值和 ψ_0 (初始质壁分离时的渗透势)值偏低,最低可达-3.1302和-3.5074 MPa^[12];而 ε_{\max} 值总体相对较高,最高可达25.1322 MPa;因而总体上表现为充分膨胀细胞浓度高、保持最大膨压能力强、零膨压点的渗透势低以及细胞坚硬厚实的特征。依照树种对于旱胁迫反映和适应方式的耐旱机理^[20],总体表现为低水势忍耐脱水的特性。

许多研究表明^[3,13-14,26],4种荒漠旱生灌木具

有共同的耐旱结构和特性,如叶面积均较小而直立,多数为等面叶,有增厚的角质层和表皮细胞壁,气孔都有不同程度的下陷,形成孔下室;均具有保持低水势耐旱的特性.而且,在长期的环境适应与历史进化中,又各自形成了独特的耐旱机理及特性.在4种灌木中,红沙的叶细胞达到的最大膨压的 α 值最大,且与其它3种旱生灌木差异显著.然而红沙的 ε_{\max} 值较大,在维持相同膨压条件下, R_{CV} 值最小,弹性模量最高,说明红沙弹性调节能力较弱,主要通过渗透调节来维持膨压($\psi_{\pi 100} = -3.1302$ MPa, $\psi_0 = -3.5074$ MPa);霸王柴的 $\psi_{\pi 100}$ 值和 ψ_0 值较低, ε_{\max} 值最大,在维持相同膨压条件下, R_{CV} 值和弹性模量与红沙更为接近,说明在干旱胁迫下,霸王柴能够通过渗透调节来维持膨压,而坚硬、厚实的细胞壁使其弹性调节能力较弱.因而红沙和霸王柴主要体现为充分膨胀细胞浓度高、保持最大膨压能力强、细胞坚硬厚实等低水势忍耐脱水的特性.

在4种旱生灌木中,绵刺的 ε_{\max} 值最小,而 $\psi_{\pi 100}$ 值和 ψ_0 值最大,说明弹性调节在绵刺维持膨压方面占有主导地位,绵刺具有较高的细胞壁弹性.而具有高弹性细胞壁的植物细胞在环境胁迫下能够较快地收缩,从而使细胞能够维持高的膨压并防止细胞壁破裂^[6].绵刺主要表现为细胞壁弹性大、持水力强的延迟脱水特性.此外,绵刺具有劈裂式生长的克隆生长构型及“夏眠”特性^[19],高弹性的组织细胞使绵刺具有非常强的保持膨压的能力,从而保证了它在干旱胁迫下劈裂部位的生长发育.

四合木的 ε_{\max} 值相对较小,在维持相同膨压条件下, R_{CV} 值最大,弹性模量最低;此外,四合木的 $\psi_{\pi 100}$ 值和 ψ_0 值相对较低,仅次于红沙,说明在维持膨压方面,弹性调节和渗透调节均起着重要的作用,因而综合表现为强的持水能力和耐脱水能力.总体上,四合木既具有细胞壁弹性大、细胞束缚水含量高^[12]、细胞持水力强的延迟脱水特性,同时又具有零膨压点的渗透势低的忍耐脱水特性.

致谢 感谢内蒙古大学宋炳煜教授和内蒙古农业大学田有亮副教授的悉心指导和审阅.

参考文献

- [1] Aspinell D, Paleg LG. 1981. Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants. Sydney: Academic Press: 15-37
- [2] Dang H-Z (党宏忠), Zhou Z-F (周泽福), Zhao Y-S (赵雨森). 2005. Drought resistibility of main tree species in water conservation forest of Qilian Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), **16**(12): 2241-2247 (in Chinese)
- [3] Dong X-J (董学军). 1998. Experimental measurement of the water relations parameters of nine shrubs and some ecological interpretations. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **40**(7): 657-664 (in Chinese)
- [4] Guo L-S (郭连生), Tian Y-L (田有亮). 1990. Application and development of pressure-volume analysis in research of plant moisture and dry resistance. *Journal of Inner Mongolia Forestry College* (内蒙古林学院学报), (1): 37-43 (in Chinese)
- [5] Guo L-S (郭连生), Tian Y-L (田有亮). 1998. Study on drought-resistance evaluation of common afforestation species in North China by PV technique. *Journal of Inner Mongolia Forestry College* (内蒙古林学院学报), **20**(3): 1-8 (in Chinese)
- [6] Joly R, Zaerr JB. 1987. Alteration of cell-wall water content and elasticity in Douglas-fir during periods of water deficit. *Plant Physiology*, **83**: 418-422
- [7] Lemcoff JH, Guarnaschelli AB, Garau AM, et al. 2002. Elastic and osmotic adjustments in rooted cuttings of several clones of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. from southeastern Australia after a drought. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **197**(2): 134-142
- [8] 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): 3-11 (in Chinese)
- [9] Li J-Y (李吉跃). 1991. Study on drought-resistance character of main afforestation species in Taihang Mountains Areas (III). Parameters. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), **13**(2): 230-239 (in Chinese)
- [10] Li J-Y (李吉跃). 1991. The drought-resistance and mechanism of plant. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), **13**(3): 92-100 (in Chinese)
- [11] Li J-Y (李吉跃), Zhang J-G (张建国), Jiang J-P (姜金璞). 1994. A study on water parameter of plantation in the western mountain area of Beijing, China (II). *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), **16**(2): 1-8 (in Chinese)
- [12] Li X (李 骁), Wang Y-C (王迎春), Zheng R (征 荣). 2005. A study on water parameters of desert xeric shrub in west Erdos region (I). *Journal of Desert Research* (中国沙漠), **25**(4): 581-586 (in Chinese)
- [13] Liu G-H (刘果厚), He X (贺 晓), Tian J (田 靖). 2000. The biological characters and protection of *Potaninia mongolica*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **20**(1): 123-128 (in Chinese)
- [14] Liu J-Q (刘家琼), Qiu M-X (邱明新), Pu J-J (蒲锦春). 1982. The typical super xerophyte in China—*Reaumuria soongorica*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **24**(5): 485-488 (in Chinese)

- [15] Ma Q-L (马全林), Wang J-H (王继和), Jin H-X (金红喜). 2003. Biological and ecological characteristics of the national secondary protection species—*Potania mongolica* Maxim. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), **23**(1):106–111 (in Chinese)
- [16] Martínez JP, Lotts S, Schanck A, *et al.* 2004. Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus* L. *Journal of Plant Physiology*, **161**: 1041–1051
- [17] Shen F-Y (沈繁宜), Li J-Y (李吉跃). 1994. New calculation methods of elastic modulus in plant leaf tissue. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), **16**(1): 35–39 (in Chinese)
- [18] Shi J-Y (施积炎), Ding G-J (丁贵杰), Yuan X-F (袁小凤). 2004. Study on water parameters in *Pinus massoniana* seedlings of different families. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), **40**(3): 51–55 (in Chinese)
- [19] The Inner Mongolia and Ningxia Research Expedition Team of the Chinese Academy of Sciences (中国科学院内蒙古宁夏综合考察队). 1985. The Vegetation of Inner Mongolia. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- [20] Turner NC. 1986. Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, **13**: 175–190
- [21] Tyree MT, Hammel HT. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relation of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany*, **23**: 267–282
- [22] Wang W-L (王万里). 1984. The application of pressure chamber in the study of water situation in plant. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), (3): 52–57 (in Chinese)
- [23] Wang Y-C (王迎春). 2000. A comparative study on life history strategies of ancient relic species in west Er-dos region. Ph. D. dissertation. Hohhot: Inner Mongolia University: 1–106 (in Chinese)
- [24] Wang Y-C (王迎春), Hou Y-W (侯艳伟), Zhang Y-J (张颖娟). 2001. Reproductive strategies of *Tetraena mongolica* Maxim. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), **25**(6): 699–703 (in Chinese)
- [25] Wang Y-C (王迎春), Tian H (田 虹), Yang C (杨持). 2002. Embryological study on apomixes in *Potania mongolica*. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), **22**(3): 267–272 (in Chinese)
- [26] Wu L-Z (吴丽芝), Liu G-H (刘果厚), Ma X-Z (马秀珍). 1998. An anatomic comparison on leaves structure of four desert plants in *Zygophyllaceae* and its systematic significance. *Journal of Inner Mongolia Forestry College* (内蒙古林学院学报), (4): 20–25 (in Chinese)
- [27] Yang C (杨 持), Wang Y-C (王迎春), Liu Q (刘强). 2002. Conservation Biology of *Tetraena mongolica* Maxim. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- [28] Zhang Y-F (章应峰), Fei S-M (费世民), Wang P (王 鹏), *et al.* 2001. A discussion on researches of the drought tolerance characteristics of trees in arid areas. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology* (四川林业科技), **22**(4): 24–31 (in Chinese)
- [29] Zeng Y-J (曾彦军), Wang Y-R (王彦荣), Zhang B-L (张宝林). 2002. Reproductive characteristics of *Reaumuria soongorica* population. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), **11**(2): 66–71 (in Chinese)

作者简介 李 骁,男,1978 年生,博士研究生.主要从事植物生理生态学研究,发表论文 5 篇. E-mail: lx_leexiao@163.com

责任编辑 李凤琴
