

祁连山水源区主要树种耐旱性研究*

党宏忠^{1**} 周泽福¹ 赵雨森²

(¹ 中国林业科学研究院林业研究所 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091; ² 东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

【摘要】 应用 P-V 技术对祁连山水源涵养林主要树种水分参数进行测定分析. 结果表明, 不同水分参数在树种上的变化规律各异, 反映了植物耐旱机理的复杂性; 对 10 项水分参数的主成分分析结果显示, 以 $| \frac{1}{100} - \frac{1}{100} |$ 、RCV、ROWC₀ 和 $\frac{1}{100} - \frac{1}{100}$ 分析植物的耐旱性能具有可靠性. 用两种几何数学方法的分析结果表明, 按照耐旱性大小可将供试树种分为耐旱性强树种(青海云杉和千里香杜鹃)、耐旱性较强树种(祁连圆柏、烈香杜鹃、头花杜鹃和青海杜鹃)、耐旱性较弱树种(金露梅、绣线菊和红桦)和耐旱性弱树种(青杨). 苗木清晨叶水势与土壤含水率间变化趋势可以用双曲线方程、幂函数式(或指数函数式)取得满意的拟合. 通过逐步聚类分析, 按照树种主要耐旱机理可分为高水势延迟脱水耐旱树种(红桦和青海杜鹃)、亚高水势延迟脱水型树种(青海云杉、千里香杜鹃和头花杜鹃)、亚低水势忍耐脱水耐旱树种(祁连圆柏)与低水势忍耐脱水型耐旱树种(金露梅、绣线菊和烈香杜鹃).

关键词 祁连山 水源区 耐旱 水分参数

文章编号 1001 - 9332(2005) 12 - 2241 - 07 **中图分类号** Q945.79 **文献标识码** A

Drought resistibility of main tree species in water conservation forest of Qilian Mountains. DANG Hongzhong¹, ZHOU Zefu¹, ZHAO Yusen² (¹ Key Laboratory of Forest Silviculture of the State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China; ² Northeast Forestry University, Harbin 150040, China). - Chin. J. Appl. Ecol., 2005, 16(12): 2241 ~ 2247.

With P-V techniques, this paper determined and analyzed the water parameters of main tree species in the water conservation forest of Qilian Mountains. The results showed that the test water parameters varied with tree species, reflecting the complicity of the drought-resistance mechanism of trees. Among 10 parameters, $| \frac{1}{100} - \frac{1}{100} |$, RCV, ROWC₀ and $\frac{1}{100} - \frac{1}{100}$ could reflect most information of drought resistibility. Based on their drought resistibility, the test tree species could be classified into 4 groups, i. e., high drought resistibility (*Picea crassifolia* and *Rhododendron thymifolium*), sub-high drought resistibility (*Sabina przewalskii*, *Rhododendron anthopogonoides*, *Rhododendron capitatum* and *Rhododendron przewalskii*), low drought resistibility (*Populus cathayana*), and inferior drought resistibility (*Potentilla fruticosa*, *Spiraea salicifolia* and *Betula albosinensis*). The relationships between predawn leaf water potential and soil water content could be well modeled by hyperbola function, power function or exponent function. Meanwhile, the test tree species could be also grouped as high potential delay dehydration species (*Betula albosinensis* and *Rhododendron przewalskii*), sub-high potential delay dehydration species (*Picea crassifolia*, *Rhododendron thymifolium* and *Rhododendron capitatum*), inferior potential tolerance species (*Sabina przewalskii*), and low potential tolerance species (*Potentilla fruticosa*, *Spiraea salicifolia* and *Rhododendron anthopogonoides*), based on their drought-resistance mechanism.

Key words Qilian Mountains, Water source area, Drought resistibility, Water parameters.

1 引言

在干旱、半干旱地区, 水分逆境对植物生理活动的影响持久而频繁, 常常是决定植物分布与生长的主要因子之一^[8, 19]. 在长期的进化中, 植物形成了各种不同的形态特征与复杂的生理生态活动以适应与抵御水分胁迫, 耐旱就成为植物最为普遍的抗逆性之一. 科学家们长期致力于植物耐旱机理的科学解释, 以及对植物所能忍耐与承受的水分亏缺之范围与阈值的探询^[1]. 20 世纪以来, 水势及其组分概念的运用促进了植物水分生理生态的研究重大突

破. 人们不仅对植物在胁迫下体内水分状况的运动状态有了更深入的认识(特别是渗透调节), 而且统一了 SPAC 连续体中水分运动状态的度量, 为选择稳定而可靠的植物耐旱性指标提供了重要依据^[2, 6, 15, 26, 27].

祁连山位于我国西北三大高原(黄土高原、青藏高原和内蒙古高原)的交汇处, 水源涵养林分布海拔高、气温低, 植物区系及林分结构受青藏高原影响显

* 国家“十五”科技攻关资助项目(2001BA510B-02-05).
* * 通讯联系人.

2004 - 10 - 12 收稿, 2005 - 02 - 28 接受.

著, 水热资源及群落的垂直分布明显, 水分生境与干旱、荒漠区植物有较大差异, 林木的旱生形态和旱生结构也有较大不同^[9]. 本文以该地区的主要树种(包括乔木分布线以上的灌木树种)为研究材料, 通过运用 P-V 技术测定水分参数, 比较分析不同树种的耐旱能力与耐旱机理; 通过测定清晨叶水势与土壤含水率, 分析植物水分亏缺与土壤含水率间的响应关系, 为全面地分析水源涵养林植被的演替规律, 以及水源涵养林水分平衡的调节能力与调节机制, 深化对群落系统水文特征的认知, 提高自然保护区建设和管理水平提供重要理论基础.

2 研究地区与研究方法

2.1 研究地区概况

试验地位于祁连山东端旱泉沟流域, 行政隶属于天祝县朵什乡 (102°58'04"~103°01'04"E, 37°14'40"~37°20'13"N), 海拔 2 420~3 306 m, 年平均气温 1.2℃, 生长期 120~170 d, 生长季积温 733~2 000℃, 年均降水量 400 mm, 蒸发量 1 600 mm, 属大陆性寒温半湿润半干旱气候. 流域面积 1 884 hm², 森林植被以分布在阴坡、半阴坡的青海云杉 (*Picea crassifolia*) 纯林为主, 海拔 2 900 m 左右的阴坡、半阴坡分布有云杉灌木混交林. 在青海云杉林分布上限的阳坡、半阳坡小块状分布有祁连圆柏 (*Sabina przewalskii*), 海拔 2 980 m 以上主要分布有以杜鹃属 (*Rhododendron*)、高山柳 (*Salix gilashanica*) 等为主的湿性亚高山灌丛. 中、低山地带分布有绣线菊 (*Spiraea salicifolia*)、金露梅 (*Potentilla fruticosa*)、箭叶锦鸡儿 (*Caragana jubata*) 等干性灌木.

供试树种 (表 1) 选自当地天然更新地实生带坨大苗, 生长健壮、无病虫害, 各树种均选择 10 株 (苗龄相同, 苗高相近), 于 2002 年 3 月份移栽于盆内, 盆规格 40 cm (口径) ×35 cm (底径) ×45 cm (高). 试验点地界开阔, 光照充足. 试验树种以每 3 株为一组进行分组 (剩余一株供备用), 选其中第一组用于 P-V 曲线水分参数的测定, 第二组用于叶水势与土壤含水率测定.

表 1 供试树种概况

Table 1 Main information of testing species

树 种 Species	年 龄 Age (yr)	苗 高 Height (cm)
青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>	12	110
祁连圆柏 <i>Sabina przewalskii</i>	12	120
红 桦 <i>Betula albosinensis</i>	3	100
青 杨 <i>Populus cathyana</i>	3	250
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	12	60
绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	12	58
千里香杜鹃 <i>Rhododendron thymifolium</i>	12	62
头花杜鹃 <i>Rhododendron capitatum</i>	12	60
烈香杜鹃 <i>Rhododendron anthopogonoides</i>	12	61
青海杜鹃 <i>Rhododendron przewalskii</i>	12	61

2.2 研究方法

试验前保证苗木在充分供水条件下生长. P-V 曲线测定于 2002 年 6 月 23~24 日进行. 从树冠中部向阳处选择生长良好的枝 (叶), 截取长 15 cm 的枝梢 (或带柄的叶) 用潮湿纱布包裹放于塑料盆带入实验室, 插入盛有清水的广口瓶并放入桶内, 在阴暗高湿的条件下充分吸水一昼夜后取出, 用滤纸迅速吸干枝叶表面附着的水分, 立即用十万分之一光电天平称重, 随即装入压力室在室温 (20~25℃) 下, 用 Hammel 逐步升压法^[4]测定枝条排除的水量 V (ml) 与相应的平衡压值 P (MPa), 在相邻两次 V 值几乎无差别时, 取出枝条烘干 (80℃) 称干重. 每个树种做 2~3 个重复. 以渗透水相对失水量 (v/v_0) 为横坐标, 平衡压倒数 ($1/P$) 为纵坐标绘制 P-V 曲线, 曲线失去膨压前的部分通过各测定值连接而成. 曲线与直线的交点 (初始质壁分离点) 通过计算机判定^[18]. 选择一条最优 P-V 曲线求解水分参数. 连续每天清晨测定苗木叶水势与土壤含水率 (用篷布防降水进入), 直至土壤含水率、叶水势变化很小, 并记载苗木的叶片萎蔫进程. 水势测定采用压力室 (ZTL-5 型, 兰州大学制造), 土壤含水率测定采用常规土钻取样烘干法.

3 结果与分析

3.1 树种水分参数比较

3.1.1 V_a/V_0 在水分胁迫的历程中, 植物体中自由水含量 V_0 的变化较大, 而束缚水 V_a 相对稳定 (表 2). 在溶质含量不变的情况下, V_a 值越大, 组织的渗透势越低, 吸水能力越强, 植物的耐旱性就越大. 从本试验结果来看, 各供试树种束缚水含量均较高, 其中尤以青海云杉、祁连圆柏的 V_a/V_0 值最高, 说明针叶树种束缚水含量较阔叶树种高^[13, 21], 其原因可能与针叶树细胞原生质粘滞性及原生质胶体亲水性更强、吸水能力更大有关^[23]. 绣线菊的 V_a/V_0 值仅次于青海云杉与祁连圆柏两种针叶树种, 为阔叶树种中最高, 表明绣线菊在水分胁迫时的吸水能力较强, 通过自由水与束缚水转换进行渗透调节的能力也较强. 4 种杜鹃的 V_a/V_0 值相对较低, 可能与长期处于水分较优越、高寒低温的环境, 体内渗透调节物质相对缺乏有关. 红桦 (*Betula albosinensis*)、青杨 (*Populus cathyana*) 与金露梅的 V_a/V_0 最低, 吸水能力、自由水与束缚水转换能力最差. 4 种杜鹃种内在吸水、持水能力的差别不明显, 相比而言, 千里香杜鹃 (*Rhododendron thymifolium*) 与烈香杜鹃 (*R. anthopogonoides*) 的 V_a/V_0 值较大, 反映了青海杜鹃 (*R. przewalskii*) 与头花杜鹃 (*R. capitatum*) 持水能力更强, 而千里香杜鹃与烈香杜鹃吸水能力更大.

表 2 由 P-V 曲线求解的水分参数值
Table 2 Water parameters of testing trees by P-V methods

树 种 Species	水 分 参 数 Water parameters									
	V_d / V_0	V_d / wd	Wsat %	RWC ₀	ROWC ₀	100	0	/	100	RCV
								-	0 /	max
青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>	3. 214	2. 292	3. 028	0. 920	0. 667	- 1. 267	- 1. 900	0. 633	1. 500	3. 809
祁连圆柏 <i>Sabina przewalskii</i>	1. 410	1. 564	2. 681	0. 906	0. 786	- 1. 374	- 1. 756	0. 383	1. 278	6. 738
红 桦 <i>Betula albosinensis</i>	0. 311	0. 610	2. 607	0. 866	0. 830	- 1. 163	- 1. 405	0. 241	1. 207	7. 049
青 杨 <i>Populus cathyana</i>	0. 274	0. 439	2. 037	0. 921	0. 899	- 1. 300	- 1. 447	0. 147	1. 112	13. 323
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	0. 196	0. 342	2. 171	0. 849	0. 822	- 1. 515	- 1. 930	0. 415	1. 219	8. 738
绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	1. 207	1. 171	2. 166	0. 922	0. 830	- 1. 461	- 1. 760	0. 299	1. 206	8. 762
千里香杜鹃 <i>R. thymifolium</i>	0. 924	0. 975	2. 194	0. 859	0. 731	- 1. 100	- 1. 506	0. 407	1. 378	4. 334
头花杜鹃 <i>R. capitatum</i>	0. 646	0. 963	2. 635	0. 864	0. 780	- 1. 268	- 1. 627	0. 359	1. 285	6. 012
烈香杜鹃 <i>R. anthopogonoides</i>	0. 710	0. 875	2. 221	0. 867	0. 778	- 1. 503	- 1. 933	0. 429	1. 288	6. 952
青海杜鹃 <i>R. przewalskii</i>	0. 620	1. 035	2. 626	0. 866	0. 784	- 1. 206	- 1. 538	0. 333	1. 276	5. 589

3.1.2 ROWC₀ 与 RWC₀ 试验结果表明,在发生质壁分离前,各供试树种的渗透水相对含量 ROWC₀ 均较高(60 %以上). 这与水源涵养林树种水分生境相对优越,在长期的进化中并没有形成很强的耐旱机制有关,同时也说明水源涵养林树种保持水分的能力较强,高水势延迟脱水特征明显. 4 种乔木树种的 ROWC₀ 从小到大依次为青海云杉、祁连圆柏、红桦与青杨,表明耐旱能力从强至弱的次序. 阔叶树种中千里香杜鹃的 ROWC₀ 值较低,具有延迟脱水能力. 这与它有较广阔的分布生境,长期进化中形成了较宽广的生态适应性有关. 本次试验中各供试树种在发生质壁分离时 RWC₀ 值较高,主要与各树种高的束缚水含量和持水能力有关,也表明在表达树种的耐旱能力上参数 ROWC₀ 要较 RWC₀ 更灵敏.

3.1.3 ψ_0 是细胞初始质壁分离时的渗透势,反映了树木维持最低膨压的极限渗透势值,是植物生命活动发生质变的界线. ψ_0 越低,则在水分胁迫条件下植物体的膨压越易维持,细胞壁的弹性调节和维持膨压能力越强,对干旱的忍耐性也越强^[16]. 从本试验结果来看,针叶树种青海云杉、祁连圆柏及阔叶树种金露梅、绣线菊和烈香杜鹃具有较低水平的 ψ_0 (< - 1. 75 MPa),青海云杉低于祁连圆柏,金露梅低于绣线菊,反映青海云杉、金露梅在较更低的渗透势值下才发生质壁分离,有利于叶片在干旱胁迫下保持膨压,推迟萎蔫进程,避免造成不可逆转的伤害;红桦的 ψ_0 高于青杨,说明红桦较青杨对干旱胁迫敏感,原生质易于发生脱水伤害

ψ_{100} 是充分紧张组织中的原初渗透势. 植物叶片具有较低的 ψ_{100} ,细胞中渗透溶质的浓度高,则植物保持最大膨压的能力越强,越利于植物在水分胁迫条件下继续保持细胞伸长. 植物组织在经充分饱和后的失水历程中, $|\psi_{100} - \psi_0|$ 的大小与渗透水损失的相对量间密切相关,常用来指示一定时期

渗透调节能力的大小, $|\psi_{100} - \psi_0|$ 值越大,该植物的渗透调节能力就越强. 本实验结果表明,青海云杉的 $|\psi_{100} - \psi_0|$ 最大,其次依次为烈香杜鹃、金露梅与千里香杜鹃,表明这些树种细胞的伸缩能力强,渗透调节范围幅度广. 青杨、红桦的渗透调节能力较弱,其中青杨最低,说明它在失去相对较少渗透水后会发生质壁分离. 这与它们有较高的 ROWC₀ 值是一致的.

3.1.4 ϵ_{max} 细胞最大体积弹性模量 ϵ_{max} 是衡量树种细胞弹性状态,表征细胞渗透调节能力强弱的重要指标. ϵ_{max} 值越低表示细胞壁越柔软,弹性越高. 通常认为,当组织含水量和水势下降时,弹性较大的组织比弹性小的组织能保持较大的膨压. 本次试验中,乔木树种 ϵ_{max} 的排序从小到大依次为青海云杉(3. 809 MPa)、祁连圆柏(6. 738 MPa)、红桦(7. 049 MPa)与青杨(13. 323 MPa),青海云杉的弹性最好,较柔软的细胞有利于其在低水势下保持膨压. 这可能与青海云杉细胞壁结构特性和细胞的紧张度有关,渗透调节能力最强,青杨的弹性模量最大,细胞壁相对坚硬,弹性较小. 4 种杜鹃中千里香杜鹃的 ϵ_{max} 最低(4. 334 MPa),细胞弹性最好,其次为青海杜鹃(5. 589 MPa),烈香杜鹃 ϵ_{max} 最高(6. 952 MPa),细胞弹性最差. 金露梅与绣线菊的细胞最大体积弹性模量也处于较高水平,细胞伸缩能力较差.

此外,水分参数 V_d / wd 、Wsat %、 ψ_{100} 、RCV 等都从不同侧面反映了植物的水分特征.

3.2 树种耐旱性综合比较

利用 P-V 技术求得的水分参数是表达树木水分生理特性的重要指标,且随树木生长发育状况、区域的影响而变化^[3,27]. 依据几何数学降维思想,用两种数学方法进行植物耐旱性分析.

方法一:借助于数学变换和绘制调和曲线图(D. F. Andrews, 1972),把高维空间中的样品点(x

= $x_1, x_2, x_3 \dots x_p$) 对应于二维平面上的一条曲线来直观地表达样品(树种)间(耐旱性)相近程度,数学式:

$$f_i(t) = \frac{x_1}{\sqrt{2}} + x_2\sin t + x_3\cos t + x_4\sin 2t + x_5\cos 2t +$$

由图 1 可以看出,各曲线间位置的相对关系可以分为:强耐旱性树种(青海云杉、千里香杜鹃)、耐旱性较强树种(祁连圆柏、青海杜鹃、头花杜鹃、烈香杜鹃)、耐旱性较弱树种(红桦、金露梅、绣线菊)和耐旱性弱树种(青杨)。

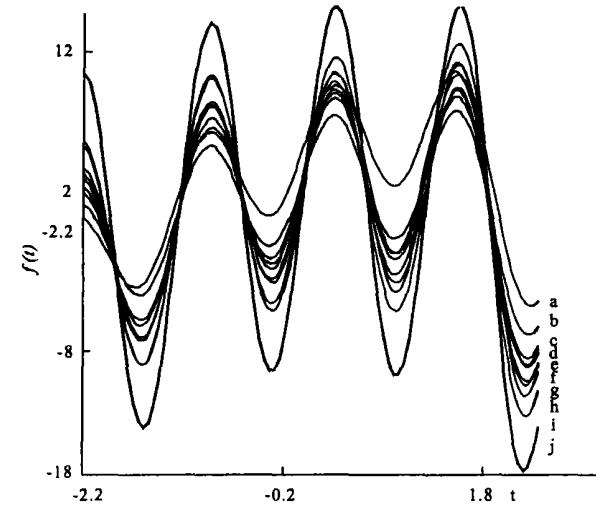


图 1 树种耐旱综合能力调和曲线图
Fig. 1 Regularity curve of all tree species.
a) 青海云杉 *Picea crassifolia*; b) 祁连圆柏 *Sabina przewalskii*; c) 红桦 *Betula albosinensis*; d) 金露梅 *Potentilla fruticosa*; e) 绣线菊 *Spiraea salicifolia*; f) 千里香杜鹃 *Rhododendron thymifolium*; g) 头花杜鹃 *Rhododendron capitatum*; h) 烈香杜鹃 *Rhododendron anthopogonoides*; i) 青海杜鹃 *Rhododendron przewalskii*; j) 青杨 *Populus cathyana*. 下同
The same below.

方法二:主成分分析. 以 $100 - \frac{V_a}{V_0}$ 、 $\frac{V_a}{w d}$ 、 RWC_0 、 $ROWC_0$ 、 max 、 $Ws_{at} \%$ 、 $\frac{1}{100 - \frac{V_a}{V_0}}$ 和 RCV 10 项水分参数为变量,用 Statistica 5.0 软件进

表 3 主成分分析结果
Table 3 Results by principal components analyse methods

参 数 Parameter	因子载荷量 Factor load			第一特征 向量 1 st eigenvector	树 种 Species	因子载荷量 Factor load			评估指数 Evaluate index	排序 Rank
	F ₁	F ₂	F ₃			F ₁	F ₂	F ₃		
V_a/V_0	0.4893	0.8239 *	- 0.0419	0.627	青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>	1.548	1.902	- 0.433	17.759	1
$V_a/w d$	0.4426	0.8827 *	0.049	0.572	千里香杜鹃 <i>R. thymifolium</i>	0.894	- 0.63	1.153	4.984	2
Ws_{at}	0.2881	0.6092 *	0.1825	0.345	祁连圆柏 <i>Sabina przewalskii</i>	- 0.026	0.846	- 0.251	2.018	3
RWC_0	- 0.4272	0.8566 *	0.0654	- 0.269	烈香杜鹃 <i>R. anthopogonoides</i>	0.219	- 0.396	- 1.02	1.656	4
$ROWC_0$	- 0.9773 *	- 0.1616	0.008	- 0.967	头花杜鹃 <i>R. capitatum</i>	0.247	- 0.299	0.463	0.804	5
$100 - \frac{V_a}{V_0}$	0.2795	0.0976	0.9407 *	0.075	青海杜鹃 <i>R. przewalskii</i>	0.210	- 0.275	0.867	0.243	6
$\frac{V_a}{w d}$	- 0.3219	- 0.0031	0.9446 *	- 0.520	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	- 0.175	- 0.982	- 1.09	- 3.082	7
$\frac{1}{100 - \frac{V_a}{V_0}}$	0.9044 *	0.1325	- 0.3567	0.970	绣线菊 <i>Spiraea salicifolia</i>	- 0.768	0.629	- 0.587	- 4.149	8
RCV	0.9585 *	0.1896	0.0105	0.950	红 桦 <i>Betula albosinensis</i>	- 0.378	- 0.532	1.303	- 5.601	9
max	- 0.9249 *	- 0.068	- 0.2202	- 0.849	青 杨 <i>Populus cathyana</i>	- 1.842	0.004	0.493	- 15.344	10
方差 Ratio of variance	44.30 %	26.57 %	19.95 %							

*因子载荷绝对值最大 Max. of the factor load.

行主成分分析,分析各树种间耐旱性强弱以及各参数指标间的关系.表 3 结果表明,前 3 个主成分的累积贡献率达到 90.81%.其中第一主成分综合了水分参数 $\frac{1}{100 - \frac{V_a}{V_0}}$ 、RCV、 $ROWC_0$ 和 max 等因子的变异信息,其因子载荷均超过 90%以上.参数 $\frac{1}{100 - \frac{V_a}{V_0}}$ 、RCV 在第一主成分上有很高的正载荷量.它们从渗透势的变化范围和渗透水的变化(细胞体积的变化)方面表达了树种渗透调节、维持膨压的能力. $ROWC_0$ 、 max 在第一主成分上有高的负载荷量,主要表达了树种所能维持膨压的相对渗透水含量的阈值以及细胞弹性的强弱.植物组织的 $\frac{1}{100 - \frac{V_a}{V_0}}$ 、RCV 值越大, $ROWC_0$ 、 max 值越低,越有利于维持膨压,两组参数虽然表达了两种方向,但均反映了树种维持膨压的能力,因此可以认为,第一主成分主要综合了树种通过细胞伸缩维持膨压能力的信息.第一主成分解释了总方差的 44.30%,在 3 个主成分中的贡献率最高,各参数按载荷值绝对值的大小依次为 $ROWC_0$ 、RCV、 max 和 $\frac{1}{100 - \frac{V_a}{V_0}}$.

第二主成分方差贡献率为 26.57%. V_a/V_0 、 $V_a/w d$ 、 $Ws_{at} \%$ 、 RWC_0 等因子在第二主成分上有较大的正载荷.其中 V_a/V_0 、 $V_a/w d$ 和 RWC_0 的载荷值在 82%以上,按大小依次为 $V_a/w d$ 、 RWC_0 、 V_a/V_0 ,而植物组织的饱和持水能力指标 $Ws_{at} \%$ 以 60.92%的载荷排列第 4 位.由此可以看出,第二主成分主要代表了树种水分含量特别是束缚水相对含量及其与自由水转换能力的信息.植物组织高的持水能力特别是高的束缚水含量将有利于减轻植物组织水分胁迫,4 参数均为正值.

各参数在第三主成分上的方差分量为 19.95%, $\frac{1}{100 - \frac{V_a}{V_0}}$ 在第三主成分有高的正载荷量,其中以 $\frac{1}{100 - \frac{V_a}{V_0}}$ 的载荷量较高. $\frac{1}{100 - \frac{V_a}{V_0}}$ 较低(绝对值越大),说明在充分紧张时细胞液浓度更大,保持最大

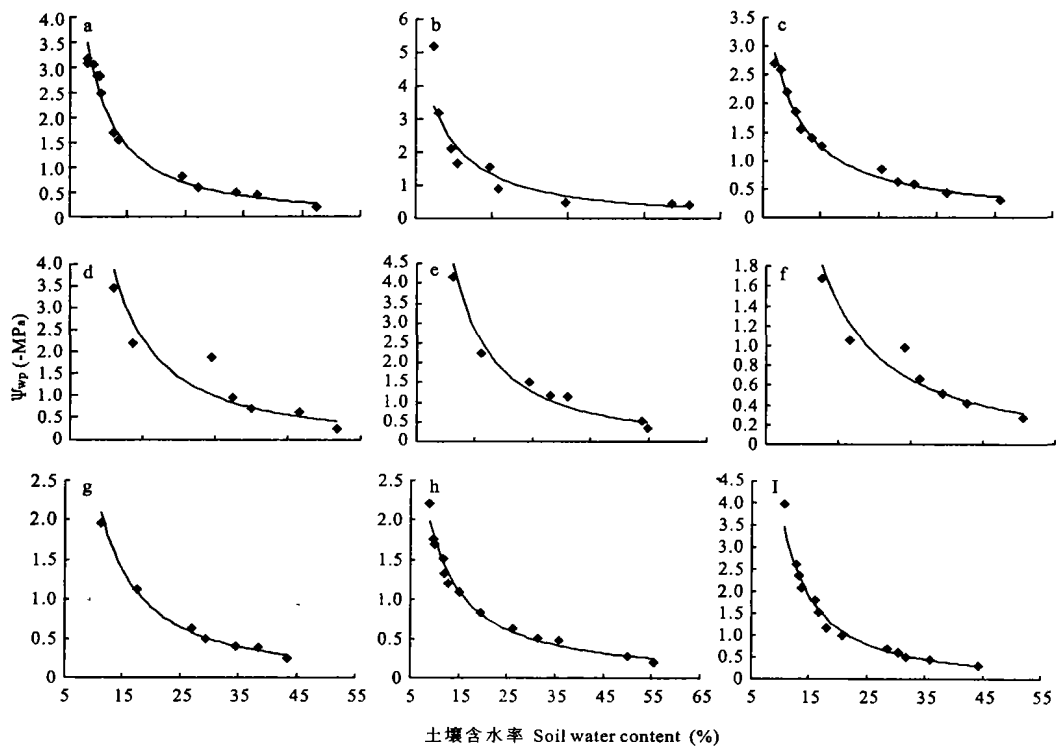


图 2 苗木叶水势 (Ψ_{wp}) 与土壤含水率 (SWC) 之间的关系
Fig. 2 Relations between water potential of leaf (Ψ_{wp}) and soil water content (SWC).

膨压的能力更强; Ψ_0 越低 (绝对值越大), 表明组织细胞在一个较低的渗透势值下才出现质壁分离, 在更严重的干旱胁迫下保持正的膨压, 有助于使叶片不至于发展到永久萎蔫而造成不可逆的伤害, 表现出较强的耐旱性. 因此可以认为第三主因子主要代表了树种渗透调节信息. Ψ_0 参数对于评价树木维持膨压的能力有重要作用, 但从本试验结果来看, 它在第一主成分的贡献值较小 (32.19%). 这是因为进行主成分分析时, 选择的各主成分要求方差最大且相互不相关, 在第一主成分中有较大载荷的 $|\Psi_{100} - \Psi_0|$ 已经反映了 Ψ_0 参数的绝大部分方差信息. 在实际应用中可以由 $|\Psi_{100} - \Psi_0|$ 代替 Ψ_{100} 、 Ψ_0 参数来简化分析.

利用主成分结果进行变量间的排序时, 为克服主成分特征向量各分量符号不一致带来的构造评估指数的困难, 统计上常用的方法是以各指标变量在第一主成分上的载荷值 a 为权数, 以 $1 + |a|$ 值乘以标准化变量, 使在系统评估中那些更为重要的变量被赋予更大的权数, 这些指标变量的变差被拉长, 在求第一主成分时得到更多的重视. 对标准化又加权后的数据阵计算协差阵, 求最大特征根和对应的特征向量, 以特征向量去乘标准向量的结果作为评估指数进行排序比较或分类划级. 由表 3 中对各树种

耐旱能力的排序结果可以进行以下分类: 耐旱性强树种 (青海云杉、千里香杜鹃)、耐旱性较强树种 (祁连圆柏、烈香杜鹃、头花杜鹃、青海杜鹃)、耐旱性较弱树种 (金露梅、绣线菊、红桦) 和耐旱性弱树种 (青杨). 可见两种数学降维分析即用含有 $|\Psi_{100} - \Psi_0|$ 、RCV、ROWC₀ 和 Ψ_{max} 等 4 项水分参数的第一主成分对样本分类的结果与用 10 项水分参数进行分类的结果基本一致.

3.3 清晨叶水势与土壤含水率间的相关关系

叶水势是指示植物水分状况最合理的指标^[7,10,11]. 清晨叶水势因与气候环境相对独立的特点及指示植物水分状况方面的有效性, 成为评价土壤水分有效性、植物根系活力的良好标志和可靠指标, 不仅能反映土壤水分的变化, 也可反映根系伸展的面积及局部根系阻力^[17,20].

由图 2 可见, 随着土壤含水率的降低, 各树种 (青杨缺) 苗木叶水势开始都呈缓慢下降趋势, 土壤水分相对盈余, 根系活动能力强, 水分传输通畅. 当含水率降到一定程度 (35% ~ 40%) 时, 水势下降较快, 土壤水分运动能力减弱, 根围根-土水势差虽在增大, 但实际传输的水分数量减少, 树木渐出现水分亏缺. 当土壤含水率只有 15% ~ 20% 时, 根系吸收能力受阻, 叶水势急剧下降. 李吉跃^[14]、张建国^[23]

等认为,土壤含水率与叶水势之间的这种变化趋势符合“双曲线”、“反 J 形”关系. 本次研究结果也证明,用双曲线方程拟合,各树种都能取得精度很高的拟合,幂函数、指数方程拟合精度也较高.

3.4 林木对土壤水分胁迫的适应方式

苗木叶水势随土壤含水率下降而下降反映了土壤水分对 SPAC 连续系统水分状况的重要影响^[12]. 树种间 ψ_{wp} 随 SWC 变化的特征差异很大,表明不同树种对土壤干旱胁迫的反应和适应方式与机理不尽相同. 在相同的土壤水分胁迫下(10%),水势以绣线菊(-3.77 MPa)、烈香杜鹃(-3.57 MPa)、金露梅(-3.24 MPa)为低,祁连圆柏(-2.60 MPa)、青海云杉(-2.57 MPa)、头花杜鹃(-2.24 MPa)、千里香杜鹃(-2.21 MPa)处于中等,而红桦(-1.94 MPa)、青海杜鹃(-1.75 MPa)相对较高.

目前,关于树种对干旱胁迫的反应和适应方式(或途径)普遍分为高水势延迟脱水耐旱机理和低水势耐脱水耐旱机理^[22]. 张建国等^[23~25]根据每一类群树种间不同程度的差异进一步划分出亚类. 基于此,对各树种测定的清晨叶水势进行逐步聚类分析,结果表明,青海云杉、红桦、千里香杜鹃、头花杜鹃和青海杜鹃属于高水势延迟脱水型耐旱树种. 其中,青海云杉、千里香杜鹃和头花杜鹃属于亚高水势延迟脱水型耐旱树种,同时兼有低水势延迟脱水型耐旱树种的某些特征,而红桦、青海杜鹃典型的高水势延迟脱水耐旱树种;祁连圆柏、金露梅、绣线菊和烈香杜鹃属于低水势延迟脱水型耐旱树种,其中除祁连圆柏同时兼有高水势延迟脱水型耐旱树种的一些特性外,其余均为典型的低水势忍耐脱水耐旱树种. 但高水势延迟脱水耐旱与低水势延迟脱水耐旱两种方式并不是互相排斥的,许多植物往往具有综合几种适应干旱的方式. 植物以什么方式适应干旱是在自然环境中长期选择的结果.

4 结 论

4.1 对由 P-V 曲线取得的水分参数的比较分析结果表明,水分参数是反映植物耐旱性机理的稳定而良好的指标. 植物的耐旱机理丰富而复杂,因而水分参数在不同树种上的变化并不完全一致,但从不同角度表达了树种的耐旱特征. 总体上,祁连山主要的水源涵养林树种束缚水含量普遍较高,具有在严重水分胁迫时通过渗透调节与耐干化来维持膨压的潜力. 主要的建群树种青海云杉具有较低的 ROWC₀

和 ψ_0 ,较大的 $|\psi_{100} - \psi_0|$ 和 ψ_{max} ,在水分胁迫下能通过壁的收缩有效地抵御干旱. 祁连圆柏也具有较高的耐旱能力,但参数 $|\psi_{100} - \psi_0|$ 值较低,表明它主要以低水势耐脱水方式抵御干旱. 4 种高山杜鹃束缚水与自由水的比例均较低,高水势特征明显.

4.2 树种水分参数的两种数学降维分析结果表明,祁连山水源涵养林树种耐旱性能的相对大小次序为:耐旱性强树种(青海云杉、千里香杜鹃)、耐旱性较强树种(祁连圆柏、烈香杜鹃、头花杜鹃、青海杜鹃)、耐旱性较弱树种(金露梅、绣线菊、红桦)和耐旱性弱树种(青杨).

4.3 对水分参数的主成分分析结果表明,水分参数按解释方差的大小可分为 3 组:第一主成分(包含参数 $|\psi_{100} - \psi_0|$ 、RCV、ROWC₀和 ψ_{max})因子载荷都大于 90%,主要综合了树种通过细胞伸缩维持膨压能力的变异信息;第二主成分(V_a/V_0 、 V_a/wd 、 $W_{sat}\%$ 、RWC₀)主要代表了树种水分含量变化信息;第三主成分(ψ_{100} 、 ψ_0)主要代表了树种渗透调节信息. 以第一主成分所含参数进行耐旱性对比分析具有可靠性.

4.4 苗木清晨叶水势与土壤含水率间变化趋势可以用双曲线方程、幂函数式(或指数函数式)取得满意的拟合. 对供试树种主要的耐旱机理进行聚类分类结果为:高水势延迟脱水耐旱树种(红桦、青海杜鹃);亚高水势延迟脱水型树种(青海云杉、千里香杜鹃、头花杜鹃);亚低水势忍耐脱水耐旱树种(祁连圆柏)与低水势忍耐脱水型耐旱树种(金露梅、绣线菊、烈香杜鹃).

参考文献

- Barbara J. 1999. Stomata behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiol*, **19**:503~510
- Millikin Ishikawa. 2000. Seasonal and diurnal patterns of soil water potential in the rhizosphere of blue oaks: Evidence for hydraulic lift. *Oecologia*, **125**:459~465
- Guo L-S(郭连生), Tian Y-L(田有亮). 1989. Research on the physiological index of drought-endurance for several species of needle-leaves and broad-leaves trees. *Sci Silvae Sin*(林业科学), **25**(5):389~394(in Chinese)
- Guo L-S(郭连生), Tian Y-L(田有亮). 1992. Transpiration rate of coniferous and broadleaf young trees as a function of water potential of their leaves and of environmental factors. *Acta Ecol Sin*(生态学报), **12**(1):47~62(in Chinese)
- Guo L-S(郭连生), Tian Y-L(田有亮). 1992. Relationship between leaf potential of eight broadleaved coniferous young trees in early morning and soil moisture content and drought resistance of these trees. *Chin J Ecol*(生态学杂志), **11**(2):4~7(in Chinese)
- Guo L-S(郭连生), Tian Y-L(田有亮). 1994. Relations of four coniferous young trees' photosynthetic and transpiration rates to

- soil moisture content and their drought resistance. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **5**(1):32~36(in Chinese)
- 7 Hsiao TC. 1973. Plant responses to water stress. *Ann Rev Plant Physiol*, **24**:519~570
 - 8 Hu X-S(胡新生), Wang S-J(王世绩). 1998. A review of studies on water stress and drought tolerance in tree species. *Sci Silvae Sin* (林业科学), **34**(2):77~89(in Chinese)
 - 9 Huang Z-C(黄子琛), Shen W-S(沈渭寿). 2000. Study on Water Relationships and Tolerance of Plants in Arid Area. Beijing:China Environment Science Press. 1~10(in Chinese)
 - 10 Boucher JF, Munson AD, Bernier PY. 1995. Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiol*, **15**:819~823
 - 11 Donovan ÁLA, et al. 1999. Predawn disequilibrium between plant and soil water potentials in two cold-desert shrubs. *Oecologia*, **120**:209~217
 - 12 Donovan LA, Linton MJ, Richards JH. 2001. Predawn plant water potential does not necessarily equilibrate with soil water potential under well-watered conditions. *Oecologia*, **129**:328~335
 - 13 Li J-Y(李吉跃). 1989. An application of P-V technique to study drought resistance of *Pinus tabulaeformis* and *Platycladus orientalis* seedlings. *J Beijing For Univ* (北京林业大学学报), **11**(1):3~11(in Chinese)
 - 14 Li J-Y(李吉跃). 1991. Mechanisms of drought tolerance in plants. *J Beijing For Univ* (北京林业大学学报), **13**(3):92~100(in Chinese)
 - 15 Nagel LM, O'Hara KL. 2002. Diurnal fluctuations of gas exchange and water potential in different stand structures of *Pinus ponderosa*. *Trees*, **16**:281~290
 - 16 Li Y(李岩), Li D-Q(李德全), Pan H-C(潘海春), et al. 1996. Use of P-V technique in studying cell wall elastic adjustment. *Plant Physiol Comm* (植物生理学通讯), **32**(3):201~203(in Chinese)
 - 17 Mielke MS, Oliva MA, Barros NF, et al. 2000. Leaf gas exchange in a clonal eucalypt plantation as related to soil moisture leaf water potential and microclimate variables. *Trees*, **14**:263~270
 - 18 Su Y-Q(苏印泉), Li H(李瀚), Li J-H(李际红). 1989. Measure of water in plants - Application of P-V curve. *J Northwest For Coll* (西北林学院学报), **4**(2):35~38(in Chinese)
 - 19 Tang Z-C(汤章城). 1983. Study on drought eco-physiology of plants. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **3**(3):196~204(in Chinese)
 - 20 Teskey RO, Hinckley TM. 1981. Influence of temperature and water potential on root growth white oak. *Plant Physiol*, **52**:303~369
 - 21 Tian Y-L(田有亮). 1992. Study on the relationship between the water potential and the turgor pressure of several species of conifer and broadleaf trees and the application of it in research of dry resistance. *J Inner Mongolia For Coll* (内蒙古林学院学报), (2):49~53(in Chinese)
 - 22 Turner NC. 1986. Adaptation to water deficits: A changing perspective. *Aust J Plant Physiol*, **13**:175~190
 - 23 Zhang J-G(张建国), Li J-Y(李吉跃), Jiang J-P(姜金璞). 1994. A study on water parameter of plantation in the western mountain area of Beijing, China. *J Beijing For Univ* (北京林业大学学报), **16**(1):1~12(in Chinese)
 - 24 Zhang J-G(张建国), Li J-Y(李吉跃), Jiang J-P(姜金璞). 1994. A study on water parameter of plantation in the western mountain area of Beijing, China. *J Beijing For Univ* (北京林业大学学报), **16**(2):1~9(in Chinese)
 - 25 Zhang J-G(张建国), Li J-Y(李吉跃), Jiang J-P(姜金璞). 1994. A study on water parameter of plantation in the western mountain area of Beijing, China. *J Beijing For Univ* (北京林业大学学报), **16**(4):46~54(in Chinese)
 - 26 Zhang J-G(张建国), Li J-Y(李吉跃). 1995. Studies on classification models and mechanisms of drought tolerance of major afforestation species in North China - Water-holding ability and maintenance of turgor. *J Hebei For Coll* (河北林学院学报), **10**(3):187~193(in Chinese)
 - 27 Zhang J-G(张建国), Li J-Y(李吉跃), Shen G-F(沈国舫). 2000. Studies on the Drought Tolerance Characteristics and Mechanism in Wood Plants. Beijing:China Forestry Press. 1~173(in Chinese)

作者简介 党宏忠,男,1971年出生,博士.主要从事水土保持与荒漠化防治研究,发表论文20余篇. Tel:010-62888318; E-mail:hzdang@forestry.ac.cn
