

沙棘苗期叶水势与气孔导度对水分胁迫的响应

郭冰寒 王若水* 肖辉杰

(北京林业大学水土保持学院, 北京 100083)

摘要: 为研究沙棘苗期叶水势和气孔导度对不同程度水分胁迫的响应规律, 本研究通过盆栽控水试验, 以1年生沙棘实生苗为试验材料, 设置了4种土壤田间含水量: 75%~80% (W_1 , 充分供水)、55%~60% (W_2 , 轻度水分胁迫)、35%~40% (W_3 , 中度水分胁迫)、25%~30% (W_4 , 重度水分胁迫), 选择晴朗无风的天气, 于6:00~18:00 每隔2 h 测量叶水势、气孔导度(G_s)、气象因子和叶温。结果表明, 各处理日平均叶水势差异显著($P < 0.05$): $W_1(-1.77 \text{ MPa}) > W_2(-1.90 \text{ MPa}) > W_3(-2.11 \text{ MPa}) > W_4(-2.34 \text{ MPa})$ 。沙棘日平均叶水势与土壤含水量, 平均叶水势与气孔导度均呈显著线性正相关关系($P < 0.05$)。本研究结果有助于进一步认识沙棘苗期的抗旱机理, 为西北荒漠地区沙棘造林提供技术支撑。

关键词: 水分胁迫; 沙棘; 叶水势; 气孔导度; 土壤含水量

DOI: 10.11869/j.issn.100-8551.2018.03.0609

沙棘(*Hippophae rhamnoides* Linn.) 具有耐干旱、耐贫瘠、抗风沙等特性, 是一种常见的水土保持树种, 广泛种植于我国西北干旱荒漠地区^[1]。目前, 干旱环境下的沙棘造林技术仍不完善, 存在一定困难, 如陕北半干旱黄土区的沙棘人工林, 平均苗木死亡率达39%^[2]; 毛乌素沙地的许多地段由于水分短缺, 沙棘易发生病理效应以及抗性减弱等生理变化, 使沙棘的抗旱性降低, 出现早衰现象^[3]。沙棘苗期的耐旱性较弱, 干旱环境下的水分胁迫严重影响了沙棘苗木的生长, 苗木萌芽先于生根, 苗木在移植过程中, 根系受损, 吸水功能减弱, 而地上部分的萌芽和表皮在干旱多风的环境下大量失水, 使苗木因失水大于吸水而干枯^[4]。研究沙棘苗期耐旱性以及水分胁迫的响应机理有助于改进干旱荒漠区沙棘造林技术, 提高沙棘存活率。沙棘的耐旱性主要通过植物叶片的生理指标来体现, 叶水势与气孔导度对水分胁迫的响应是衡量植物是否适应干旱环境能力的重要依据。王丁等^[5]对干旱胁迫条件下6种喀斯特主要造林树种的叶片水势变化进行研究, 结果发现随着干旱胁迫强度的增加, 6种树种的叶片水势均表现出下降趋势。罗英等^[6]在

干旱胁迫对丹参幼苗气体交换特征的研究中发现, 小叶型丹参的气孔导度在轻度、中度和重度干旱胁迫下比充分供水条件下分别降低了9.07%、39.06%和61.43%。目前, 在沙棘造林方面, 沙棘叶水势与气孔导度在水分胁迫下的关系尚未有进一步的研究报道, 且在水分胁迫下叶水势、气孔导度及环境因素对沙棘耐旱性的影响的研究并不多见。

本研究通过盆栽控水试验, 旨在探究沙棘苗期叶水势、气孔导度对不同程度水分胁迫的响应规律及不同程度水分胁迫下叶水势与气孔导度的相关性, 以期进一步认识沙棘的耐旱性, 为干旱荒漠地区沙棘的培育、栽培、水分利用效率的提高提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

盆栽试验于2013年8~9月在北京林业大学开放式苗圃内进行, 苗圃地理坐标39°46'N, 116°19'E, 属半湿润大陆季风气候, 年平均温度12.1℃, 年平均相对湿度56%, 年平均降水量503 mm, 无霜期21 d左

收稿日期: 2016-12-19 接受日期: 2017-05-04

基金项目: 北京高等学校青年英才计划(YETP0752)

作者简介: 郭冰寒, 女, 主要从事生态水文研究。E-mail: 15652290887@163.com

* 通讯作者: 王若水, 男, 副教授, 主要从事盐碱地水盐调控、复合农林研究。E-mail: wrsily_2002@163.com

右,平均风速 $1.7\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$,年平均日照时数 $2\,778.9\text{ h}$,年总辐射量为 $5\,283\text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}$ 。试验所用土壤取自苗圃,田间持水量(体积)为 30% 。

1.2 试验材料

沙棘造林一般选用 $1\sim 2$ 年生实生苗或扦插苗^[5],但苗期的抗旱性较差,因此本研究以 1 年生沙棘实生苗为试验材料,所用沙棘苗均来自北京林业大学苗圃,选取长势良好,无病虫害的沙棘苗进行试验,平均高 30 cm ,平均地径 1.2 cm 。试验所用盆栽塑料花盆直径 20 cm ,高 17 cm 。

1.3 试验方法

1.3.1 水分处理 2013 年 4 月将预先准备好的沙棘苗移栽至盆中,每个花盆栽植 1 株,共 30 株。为使苗木正常生长,每盆沙棘均充分浇水,土壤体积含水量维

持在 24% (田间持水量的 80%)左右。由于移栽会影响沙棘苗木的生长,且苗木恢复正常生长需要一定时间,8 月份沙棘苗生长较为旺盛,因此 8 月中旬(10 日)开始进行控水试验。控水方法参照 Hsiao^[6]的植物水分梯度划分法,并结合沙棘对水分的需求特点^[7],设置 4 个处理。选取 20 株长势、株高相似沙棘苗,每个处理重复 5 次,水分处理如表 1 所示。每天 18:00 对各盆栽补水,用量杯取水,应用公式(1)计算加水量。用塑料膜覆盖土壤,以减少土壤水分蒸发,使各处理的土壤含水量稳定在设计范围内。

$$V_{\text{加}} = H \times (W_{\text{设}} - W_0) \times n \tag{1}$$

式中, $V_{\text{加}}$ 为加水量,mL;H 为湿润层深度,即花盆高度 17 cm ; $W_{\text{设}}$ 为设计土壤体积含水量,%; W_0 为当前土壤体积含水量,%; n 为土壤孔隙率,即 59% 。

表 1 水分处理
Table 1 Water treatment /%

处理 Treatment	胁迫程度 Stress degree	占田间持水量百分比 Percentage of field capacity	含水量下限 Minimum water content
W_1	充分供水	75 ~ 80	22.5
W_2	轻度水分胁迫	55 ~ 60	16.5
W_3	中度水分胁迫	35 ~ 40	10.5
W_4	重度水分胁迫	25 ~ 30	7.5

1.3.2 试验监测 处理开始一周后选择晴朗无云少风的天气,分别于 8 月 17、18、24、25、30 日,进行土壤含水量、叶水势、气孔导度的测量。各指标从 6:00 – 18:00 每隔 2 h 测量 1 次,8 月 24 日从 6:00 – 次日 6:00 每隔 2 h 测量 1 次,以监测沙棘叶水势和气孔导度的昼夜变化。土壤体积含水量(soil water content, SWC)采用高精度土壤水分测量仪(探头型号 ML2X,手持读数表型号 HH2,DELTA-T 公司,英国)进行监测,随机测量每个盆栽 3 个不同位置的土壤含水量,取平均值。叶水势(leaf water potential, ψ)采用 PSYPRO 型露点水势仪及 C52 样品室(WESCOR 公司,美国)进行测量,选取沙棘苗中上部完好且具有代表性的叶片进行测定,每次测量相同部位的叶片。用 LI-1600 稳态气孔计(LI-COR 公司,美国)测定气孔阻力(G)、叶室温度(T)、叶室相对湿度(relative humidity, RH)及光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR),测量部位与叶水势相同,根据下式计算气孔导度(stomatal conductance, G_s):

$$G_s = 1/G \tag{2}$$

式中,G 为气孔阻力, $\text{m}^2\cdot\text{s}\cdot\text{mmol}^{-1}$ 。

1.4 数据处理

采用 SPSS 16.0 软件分析不同供水条件下叶水势及气孔导度的显著性,并分析叶水势、气孔导度与土壤含水量,叶水势、气孔阻力与气象因子,叶水势与气孔导度的相关性,并用 Excel 2010 作图。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对沙棘叶水势的影响

2.1.1 不同程度水分胁迫下沙棘叶水势日变化规律

通过对沙棘叶水势日变化均值进行分析,结果表明不同程度水分胁迫下,沙棘叶水势在白天(6:00 – 18:00)呈先下降后升高的趋势(图 1)。6:00 左右叶水势最高,处理 $W_1\sim W_4$ 叶水势的最大值分别为 -1.19 、 -1.32 、 -1.44 和 -1.51 MPa ;此时的叶水势可反映植物水分恢复状况,依此判断植物水分亏缺的状况^[10],且能够反映土壤水分有效性及植物根系活力^[11]。当植物受到水分胁迫时,清晨叶水势会发生明显下降^[12]。因此充分供水条件下沙棘水分恢复最好,重度水分胁迫下水分恢复较差。日出后,随着光照强

度的增强,气温逐渐升高,蒸腾加快,沙棘体内水分消耗较大,6:00–14:00 叶水势逐渐降低;14:00 左右各处理叶水势达到最低值,此时沙棘水分消耗最大。水势降低是沙棘对环境做出的生理反应,水势值越低,越有利于根系吸收水分,利于适应干旱环境,提高土壤水分的利用效率^[13]。此后叶水势逐渐升高,18:00 的叶水势低于 6:00 叶水势,这是由于植物消耗水分的速率和根系的水分供应能力之间的差异造成的^[14]。多重比较可知,4 种供水条件下的白天叶水势平均值两处理之间差异均显著 ($P < 0.05$),其中 W_1 与 W_4 、 W_2 与 W_4 之间的差异极显著 ($P < 0.01$)。 W_1 (−1.96 MPa) $> W_2$ (−2.10 MPa) $> W_3$ (−2.39 MPa) $> W_4$ (−2.68 MPa),该结果表明土壤含水量越低,沙棘叶水势越低。叶水势白天变化幅度(最大叶水势与最小叶水势值之差)随水分胁迫的加剧而增大, W_4 (2.20 MPa) $> W_3$ (1.59 MPa) $> W_2$ (1.31 MPa) $> W_1$ (1.23 MPa)。

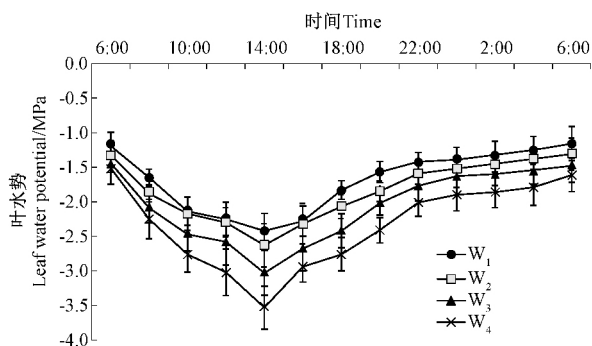


图1 水分胁迫下沙棘叶水势日变化规律

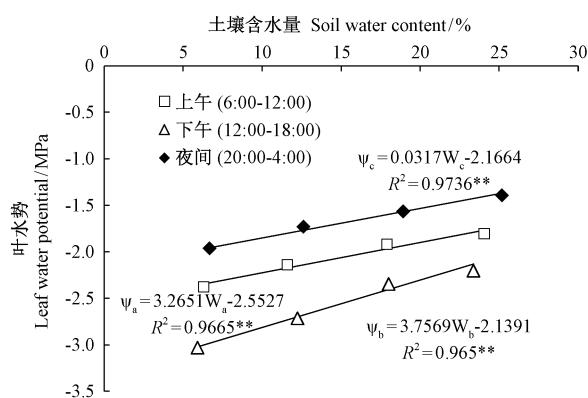
Fig. 1 Diurnal variation of water potential of sea-buckthorn leaves under water stress

夜间(20:00–4:00)不同处理叶水势均呈升高趋势,20:00–0:00 升高速率较快,0:00 以后升高速率变缓,6:00 左右恢复至最高水平。夜间各处理叶水势平均值显著高于白天 ($P < 0.05$),这可能是因为夜间温度降低,蒸腾作用微弱,水分消耗减少,沙棘体内的水分亏缺得到补偿,因此叶片水势逐渐升高。夜间叶水势平均值随水分胁迫的加剧而降低, W_1 (−1.39 MPa) $> W_2$ (−1.56 MPa) $> W_3$ (−1.71 MPa) $> W_4$ (−1.99 MPa)。夜间 W_1 叶水势变化幅度最小, W_2 和 W_3 的变化幅度差异不显著 ($P > 0.05$), W_4 的变化幅度最大, W_1 (0.41 MPa) $< W_2$ (0.54 MPa) $< W_3$ (0.54 MPa) $< W_4$ (0.8 MPa)。

2.1.2 沙棘日平均叶水势与土壤体积含水量关系

由图2可知,沙棘各时段的平均叶水势与土壤体积含

水量呈显著线性正相关 ($P < 0.05$),其中土壤体积含水量一天中的变化范围在 7.5% ~ 24%,叶水势一天中的变化范围在 −3.53 ~ −1.19 MPa。夜间各处理的叶水势平均值为 −1.67 MPa,显著高于上午和下午的平均叶水势,其中上午和下午的叶水势平均值分别为 −2.07 MPa 和 −2.58 MPa。徐林娟等^[15]对水稻分蘖期叶水势的研究与本研究结论相同,即在一定含水量范围内,叶水势与土壤含水量呈显著的线性正相关。叶水势值随土壤含水量的升高而升高,当土壤含水量较高时,在蒸腾拉力下,水分不断从土壤运移至叶片,使叶水势维持在较高水平。土壤水分不足时,植物根系吸水速率逐渐降低,体内水分出现亏缺,直至满足不了叶片蒸腾失水的需要,导致叶水势的降低。



注: ψ 代表沙棘叶水势平均值 (MPa), W_a 为上午各处理土壤体积含水量 (%), W_b 为下午各处理土壤体积含水量, W_c 为夜间各处理土壤含水量; * 代表在 $P < 0.05$ 水平上相关性显著; ** 代表在 $P < 0.01$ 水平上相关性显著。下同。

Note: ψ represents average water potential of the sea-buckthorn leaves (MPa). W_a is the soil water content in the morning (%).

W_b is the soil water content in the afternoon. W_c is the soil water content at night. * represents the difference was significant at 0.05 level. ** represents the difference was significant at 0.01 level. The same as following.

图2 沙棘叶水势与土壤体积含水量的关系

Fig. 2 The relationship between leaf water potential and soil water content of sea-buckthorn

2.1.3 不同程度水分胁迫下气象因子对叶水势的影响 以每天各时刻环境因子 (T 、 RH 、 PAR) 为自变量,以对应的叶水势 ψ 为因变量建立线性回归方程。由表2可知,不同程度水分胁迫下, T 、 RH 和 PAR 与沙棘叶水势均有显著的线性相关性,其中叶水势 ψ 与 T 、 PAR 呈负相关关系,与 RH 呈线性正相关关系。本研究中,测量的温度范围为 20.8 ~ 32.5℃,相对湿度范围为 42% ~ 63%,光合有效辐射范围为 58 ~ 1547

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。根据 R^2 值判断各处理的叶水势与 T、RH 均有显著相关性 ($P < 0.05$)。处理 $W_1 \sim W_3$, ψ 与 PAR 有显著相关性 ($P < 0.05$),但在重度胁迫下二者的相关性不显著。这可能是当水分胁迫程度较强时,作物根系吸水满足不了蒸腾的需要,此时叶水势与土壤含水量密切相关^[6]。

表 2 水分胁迫下叶水势与气象因子的关系
Table 2 The relationship between leaf water potential and meteorological factors under water stress

处理方法 Treatment methods	气象因子 Meteorological factors	数量关系 Quantitative relationship	决定系数 R^2	显著性 Significance
W_1	T	$\psi = -0.0883T + 0.7027$	0.943	**
	RH	$\psi = 5.9460h - 4.8970$	0.839	*
	PAR	$\psi = -0.0010p - 1.5330$	0.714	*
W_2	T	$\psi = -0.0838T + 0.4360$	0.937	**
	RH	$\psi = 5.9300h - 5.0210$	0.918	**
	PAR	$\psi = -0.0010p - 1.6960$	0.679	*
W_3	T	$\psi = -0.1004T + 0.6481$	0.906	**
	RH	$\psi = 7.1720h - 5.9220$	0.906	**
	PAR	$\psi = -0.0010p - 1.9123$	0.638	*
W_4	T	$\psi = -0.1259T + 1.1240$	0.881	*
	RH	$\psi = 9.2500h - 7.2550$	0.923	**
	PAR	$\psi = -0.0010p - 2.1100$	0.594	ns

注: T 代表叶室温度; h 代表空气相对湿度; p 代表光合有效辐射; ns 代表在 $P < 0.05$ 水平上差异不显著。下同。
Note: T represents leaf temperature, h represents air relative humidity, p represents photosynthetically active radiation, ns represents no significant difference at 0.05 level. The same as following.

2.2 水分胁迫对沙棘气孔导度的影响
2.2.1 水分胁迫下沙棘气孔导度的日变化平均值规律 由图 3 可知,白天(6:00–18:00)不同程度水分胁迫下的气孔导度变化规律基本相同,6:00–8:00 随着光照和温度的升高,气孔导度不断增大;8:00–14:00 气孔导度逐渐减小,这是由于8:00 以后光照强度继续增强,导致气温升高,体内外的蒸汽压梯度增大,蒸腾加快,沙棘体内出现水分亏缺,叶水势降低导致^[7]。

14:00 时气孔导度最小,气孔几乎关闭。气孔的关闭有利于保持植物体内水分的平衡,推迟水分亏缺发展到有害或致死程度的时间^[7]。14:00–16:00 气孔导度再次增大,16:00–18:00 气孔导度降低速率较快,此时光照强度减弱,气温降低,气孔逐渐关闭。处理 $W_1 \sim W_4$ 的白天平均气孔导度差异显著 ($P < 0.05$),其中 W_1 与 W_4 、 W_2 与 W_4 之间的差异极显著 ($P < 0.01$), W_1 (265.02) > W_2 (235.10) > W_3 (193.94) > W_4

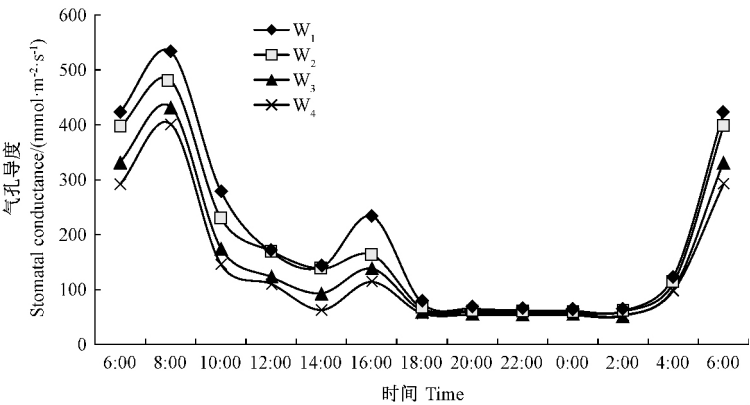
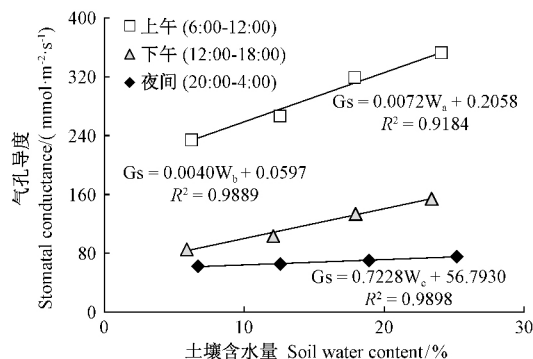


图 3 水分胁迫下沙棘气孔导度日变化
Fig. 3 Diurnal variation of stomatal conductance of seabuckthorn under water stress

(169.12),表明沙棘气孔导度随着水分胁迫的加剧而减小,通过减少体内的水分消耗以适应干旱环境。

夜间(20:00–次日4:00),各处理的沙棘气孔导度均较小, W_1 和 W_2 的平均气孔导度显著高于 W_3 和 W_4 的平均气孔导度,4个处理平均气孔导度分别为74.46、70.25、64.91、62.24 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, W_1 与 W_2 、 W_3 与 W_4 的平均气孔导度差异均不显著($P>0.05$),夜间气孔未完全关闭,因叶片仍进行呼吸作用和微弱的蒸腾作用,通过气孔与外界进行气体交换。

2.2.2 气孔导度和土壤含水量的关系 由图4可知,各时段的气孔导度平均值随土壤体积含水量的增加而增大,两者呈显著的线性正相关关系($P<0.01$)。有研究表明,土壤含水量影响植物体内激素合成情况,进而影响气孔导度,当植物受到外界水分胁迫时,根部能合成大量的脱落酸(abscisic acid, ABA),并随蒸腾流运到地上部分,为叶片提供水分亏缺信号,调节植物的生长发育和气孔导度,从而使气孔关闭^[8],同时增加根系对水分的透性,减少叶片水分的散失,促进根系的吸水^[9]。上午的气孔导度平均值显著高于下午和夜间的气孔导度平均值,夜间最小,且上午气孔导度的变化幅度最大,夜间变化幅度最小,可能是因为上午光照、温度等环境因子变化较大,影响了气孔导度的变化。各时段的气孔导度均随土壤含水量的升高而增大,可能是因为当植物受到水分胁迫时,根系吸水减少,植物通过降低气孔导度来减少水分散失,以保持体内的水分平衡^[10]。因此沙棘气孔导度随土壤含水量的降低而减小。



注: G_s 代表沙棘气孔导度平均值($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。下同。

Note: G_s represents the mean value of stomatal conductance of seabuckthorn ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). The same as following.

图4 不同时段气孔导度与土壤含水量关系

Fig. 4 The relationship between stomatal conductance and soil water content at different stages

2.2.3 水分胁迫下环境因子与叶温对沙棘气孔导度的影响 由表3可知,不同程度水分胁迫下,沙棘气孔

导度与叶温(T)的相关性显著($P<0.05$);除 W_4 外, $W_1\sim W_3$ 的气孔导度与光合有效辐射PAR的相关性显著($P<0.05$);不同程度水分胁迫下,气孔导度与RH的相关性不显著,本研究中 T 范围是20.8~32.8℃,PAR的范围是58~1513 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,RH的范围是43%~63%。由气孔导度与 T 的数量关系可知,气孔导度随着 T 的升高先增大后减小。在20~35℃范围内, $W_1\sim W_4$,当 T 分别为25.4、25.0、25.2、25.3℃时,气孔导度最大,表明室温在25℃左右时气孔导度最大。由气孔导度和PAR的数量关系可知,在测量范围内,气孔导度随PAR的增大呈先增加后减小的趋势, $W_1\sim W_3$,当PAR分别为754、756、671、740 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,气孔导度最大,这表明当PAR在730 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时,沙棘气孔导度最大。各处理下的气孔导度与RH的相关性不显著,表明沙棘叶片对空气湿度的变化不敏感,即沙棘的气孔反应不属于前反馈调节。本研究与司建华等^[2]在极端干旱条件下对胡杨叶片气孔导度影响的研究结果一致。

2.3 沙棘叶水势与气孔导度的相关性分析

沙棘适应半干旱地区的气孔调节机制是反馈式反应,即由于叶水势降低导致气孔导度减小,从而减小蒸腾耗水,达到适应干旱的目的^[4]。由图1和图3可知,白天叶水势和气孔导度均变化明显,夜间叶水势值缓慢提高,而气孔导度基本不变,因此主要探讨白天(6:00–18:00)叶水势与气孔导度的相关性。以白天各时刻叶水势平均值为自变量,以所测各时刻气孔导度平均值为因变量,建立叶水势与气孔导度的相关关系。由图5可知, W_1 、 W_2 和 W_3 ,叶水势与气孔导度呈显著的线性正相关关系($P<0.05$),其中 W_1 下两者的相关性最大, W_2 次之, W_3 下两者的相关性最小。 W_4 的叶水势与气孔导度的相关性不显著($P>0.05$)。表明气孔导度的变化受叶水势的影响,且随着水分胁迫的加剧,气孔导度与叶水势的相关密切程度降低。根据高洁等^[2]在干旱环境下干热河谷造林树种的水分生理特征研究对植物干旱胁迫方式的分类,本研究中沙棘属于低水势、低气孔导度物种。

3 讨论

沙棘叶水势和气孔导度与环境因子有显著相关性,本研究揭示了沙棘苗期叶水势、气孔导度与气象因子的相关性,其中由于土壤水分胁迫对沙棘苗期的生长发育有重要影响。本研究中沙棘叶水势随水分胁迫的加剧而降低,与杨鑫光等^[23]对霸王叶水势与土壤含

表 3 水分胁迫下气孔导度与气象因子的关系
Table 3 The relationship between stomatal conductance and meteorological factors under water stress

处理 Treatment	气象因子 Meteorological factors	数量关系 Quantitative relationship	决定系数 R^2	显著性 Significance
W ₁	T	$G_s = -4.874T^2 + 247.68T - 2613.3$	0.876	*
	RH	$G_s = 1633.5h - 530.95$	0.329	ns
	PAR	$G_s = -0.0006p^2 + 0.9049p + 62.132$	0.624	*
W ₂	T	$G_s = -3.9468T^2 + 197.19T - 1990.2$	0.837	*
	RH	$G_s = 1477.2h - 495.04$	0.417	ns
	PAR	$G_s = -0.0005p^2 + 0.7561p + 67.858$	0.523	*
W ₃	T	$G_s = -3.9346T^2 + 198.24T - 2081.2$	0.814	*
	RH	$G_s = 0.0003h + 0.4343$	0.421	ns
	PAR	$G_s = -0.0005p^2 + 0.6713p + 59.257$	0.530	*
W ₄	T	$G_s = -3.9415T^2 + 199.95T - 2154.9$	0.804	*
	RH	$G_s = 1259.6h - 453.46$	0.405	ns
	PAR	$G_s = -0.0004p^2 + 0.5916p + 55.872$	0.482	ns

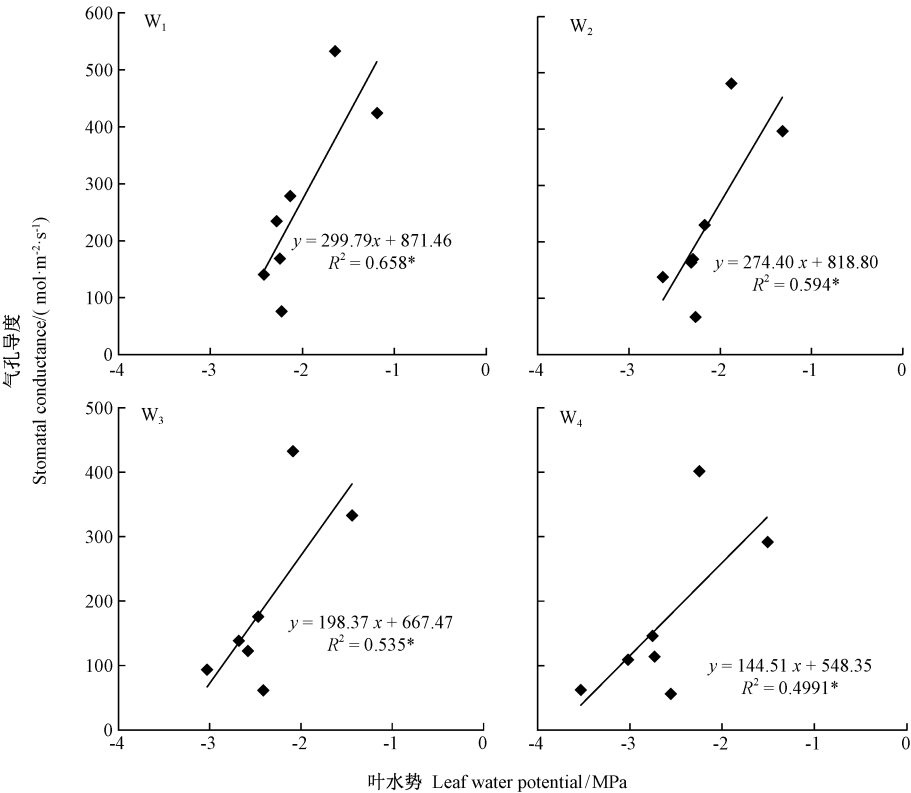


图 5 气孔导度与叶水势相关性分析

Fig. 5 Correlation analysis between stomatal conductance and leaf water potential

水量的研究结果一致。因此沙棘适应土壤干旱胁迫方式模型属于亚低水势忍耐脱水耐旱树种,同时兼有非典型高水势延迟脱水耐旱树种的某些特性,是一种比较耐旱的树种^[24]。本研究中重度水分胁迫下叶水势、

气孔导度与 PAR 的相关性均不显著($P > 0.05$),而其他处理下叶水势与 PAR、气孔导度与 PAR 均有显著相关性($P < 0.05$),表明水分胁迫改变了某些气象因子对叶水势和气孔导度的相关性。左应梅等^[20]在土壤

水分、光照和空气湿度对木薯气孔导度的影响研究中发现,当土壤相对含水量较低时,土壤相对含水量是影响气孔导度的主导因子,而当土壤相对含水量较高时,光合有效辐射是影响气孔导度的主导因子。田丽等^[23]在环境因子对侧柏的影响研究中发现侧柏在充分供水条件下,光照强度和空气相对湿度的影响明显小于气温对叶水势的影响,而在水分胁迫条件下叶水势对光照的敏感性较差。因此,水分胁迫造成气孔导度或叶水势对环境因子的响应规律有所差异。

本研究中,除重度水分胁迫外,其他处理沙棘气孔导度与叶水势均呈显著线性正相关,这种气孔运动属于反馈式反应^[24]。反馈式反应为植物提供了稳定水势的机制,对植物适应干旱环境具有非常重要的意义。本研究中沙棘叶水势与气孔导度呈显著的线性相关关系,通过指数关系模拟可知,充分供水条件下两者有显著的指数关系($R^2 = 0.5339^*$),但其他处理下两者的指数相关性并不显著($R^2 < 0.5$)。阮成江等^[27]研究表明沙棘叶水势与气孔导度有显著的指数关系,与本研究结果有一定差异,可能是因其所用试验材料为4~8龄的沙棘,本试验所用材料为1年生沙棘,不同时期沙棘气孔导度与叶水势的相关性有所不同。司建华等^[21]对胡杨气孔导度的影响因子进行研究,发现胡杨叶水势与气孔导度呈显著的指数关系,这些研究均表明气孔导度均随着叶水势的升高而增加。此外,有些研究表明气孔导度的变化也能够引起叶水势的变化,使外界因子对叶水势的影响减少^[28]。

沙棘气孔导度和叶水势均随土壤含水量的降低而减小,有利于减缓植物体内的水分散失,以适应干旱环境。但当水分胁迫严重时,就会影响沙棘苗木的正常生长。因此,造林过程中土壤要保持一定的水分,不同季节的土壤含水量差异较大,选择合适的季节造林尤为重要,如黄土高原秋季的土壤含水量最高,最适合沙棘造林^[7];苗木移植过程中根系受损,吸水功能减弱,可通过截梢或截干等方式以减少苗木地上部分的水分散失,确保苗木成活。本研究进一步揭示了沙棘叶水势和气孔导度在不同程度水分胁迫下的相互作用机制,为干旱、半干旱地区的沙棘造林提供了理论依据。

4 结论

本研究结果表明,4种供水条件下的叶水势平均值差异显著($P < 0.05$),充分供水条件下的叶水势最高,轻度水分胁迫的次之,重度水分胁迫的最低。叶水势随土壤体积含水量和空气相对湿度的增加而升高,

随温度、光照及有效辐射的增加而降低。不同程度水分胁迫的气孔导度平均值差异显著,充分供水条件下的气孔导度最大,轻度水分胁迫的次之,重度水分胁迫的最小。沙棘气孔导度受环境因子的影响,随土壤体积分含水量的增加而增大,且与温度相关性显著($P < 0.05$),但与相对湿度的相关性不显著($P > 0.05$)。在充分供水和轻度、中度水分胁迫下,沙棘的气孔导度随叶水势的升高而增大。沙棘叶片对水分条件的反应属于反馈式反应。

参考文献:

- [1] 陈贝贝,曾诚,高海银,刘春红,李根前,代光辉. 中国沙棘人工林持久性对土壤水分状况的响应 [J]. 中南林业科技大学学报, 2016, 36(7): 67-71
- [2] 陈文思,朱清科,刘蕾蕾,马欢,赵维军,王瑜. 陕北半干旱黄土区沙棘人工林的死亡率及适宜地形因子 [J]. 林业科学, 2016, 52(5): 9-16
- [3] 张增悦,姜准,李甜江,肖智勇,李根前. 毛乌素沙地中国沙棘人工林早衰原因与特点 [J]. 西北林学院学报, 2016, 31(6): 1-6
- [4] 李丽霞,梁宗锁,王俊峰. 土壤水分和风速对沙棘苗木水分状况和成活率影响的实验研究 [J]. 沙棘, 1999, 12(4): 18-21
- [5] 王丁,姚健,杨雪,薛建辉. 干旱胁迫条件下6种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化 [J]. 生态学报, 2011, 31(8): 2216-2226
- [6] 罗英,罗明华. 干旱胁迫对丹参幼苗气体交换特征和保护酶活性的影响 [J]. 核农学报, 2011, 25(2): 375-381
- [7] 杨茂生,高国雄. 沙棘造林技术 [J]. 沙棘, 2004, 17(3): 42-46
- [8] Hsiao T C. Plant responses to water stress [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1973, 24: 519-570
- [9] 阮成江,李代琼. 黄土丘陵区沙棘抗旱性的分析 [J]. 植物资源与环境学报, 2000, 9(3): 54-56
- [10] 李继文,王进鑫,张慕黎,吉增宝,薛设. 干旱及复水对刺槐叶水势的影响 [J]. 西北林学院学报, 2009, 24(3): 33-36
- [11] Teskey R O, Hinckley T M. Influence of temperature and water potential on root growth of white oak [J]. Physiologia Plantarum, 1981, 52(3): 363-369
- [12] Sobrado M A, Turner N C. Comparison of the water relations characteristics of *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolaris* when subjected to water deficits [J]. Oecologia, 1983, 58(3): 309-313
- [13] 蒋瑾,戴枫年. 沙坡头地区主要固沙植物生物学、生理学特性的研究 [J]. 林业科学, 1983, 19(2): 113-121
- [14] 巩玉霞. 库布齐沙地基于SPAC系统的主要造林灌木耐旱特性研究 [J]. 北京: 北京林业大学, 2007
- [15] 徐林娟,徐正浩,李舸,何勇,谢法权,孙映宏,袁侠凡. 不同土壤水分供给下水稻叶水势的变化规律 [J]. 核农学报, 2011, 25(3): 553-558
- [16] 曹庆平,赵平,倪广艳,朱丽薇,牛俊峰,曾小平. 华南荷木林

- 冠层气孔导度对水汽压亏缺的响应 [J]. 生态学杂志, 2013, 32(7): 1770 - 1779
- [7] 徐莲珍. 三个树种抗旱生理生态特性的研究 [D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2008: 6 - 7
- [8] 陈德龙, 叶映微, 刘丽红, 张敏, 刘天宇, 汪俏梅. 植物保卫细胞的激素信号转导网络研究进展 [J]. 核农学报, 2016, 30(1): 65 - 71
- [9] 汤章城. 植物对水分胁迫的反应和适应性 - II 植物对干旱的反应和适应性 [J]. 植物生理学通讯, 1983(4): 1 - 7
- [10] 左应梅, 陈秋波, 邓权权, 唐建, 罗海伟, 巫铁凯, 杨重法. 土壤水分、光照和空气湿度对木薯气孔导度的影响 [J]. 生态学杂志, 2011, 30(4): 689 - 693
- [11] 司建华, 常宗强, 苏永红, 席海洋, 冯起. 胡杨叶片气孔导度特征及其对环境因子的响应 [J]. 西北植物学报, 2008, 28(1): 125 - 130
- [12] 高洁, 曹坤芳, 王焕校. 干热河谷 9 种造林树种在旱季的水分关系和气孔导度 [J]. 植物生态学报, 2004, 28(2): 186 - 190
- [13] 杨鑫光, 傅华, 张洪荣, 赵纪东. 水分胁迫对霸王苗期叶水势和生物量的影响 [J]. 草业学报, 2006, 15(2): 37 - 41
- [14] 李吉跃, 张建国. 北方主要造林树种耐旱机理及其分类模型的研究 (I) — 苗木叶水势与土壤含水量的关系及分类 [J]. 北京林业大学学报, 1993, 15(3): 1 - 11
- [15] 田丽, 王进鑫, 庞云龙. 不同供水条件下气象因素对侧柏和刺槐叶水势的影响 [J]. 西北林学院学报, 2008, 23(3): 25 - 28
- [16] 张岁岐, 李金虎, 山仑. 干旱下植物气孔运动的调控 [J]. 西北植物学报, 2001, 21(6): 1263 - 1270
- [17] 阮成江, 李代琼. 黄土丘陵区沙棘气孔导度及其影响因子 [J]. 西北植物学报, 2001, 21(6): 1078 - 1084
- [18] Davies W J, Kozłowski T T. Stomatal responses of five woody angiosperms to light and humidity [J]. Canadian Journal of Botany - revue Canadienne de Botanique, 1974, 52: 1525 - 1534

Response of Leaf Water Potential and Stomatal Conductance of Sea-buckthorn to Water Stress During Seedling Stage

GUO Binghan WANG Ruoshui* XIAO Huijie

(School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Abstract: In order to study the response of leaf water potential and stomatal conductance to different degree of water stress in sea - buckthorn at the seedling stage, four kinds of soil water content were set up by potted water control experiment with 1 year old sea - buckthorn seedling, which were 75% ~ 80% of field capacity (W₁, full water supply), 55% ~ 60% of field capacity (W₂, light water stress), 35% ~ 40% of field capacity (W₃, medial water stress), 25% ~ 30% of field capacity (W₄, severe water stress). The leaf water potential, stomatal conductance, leaf temperature and meteorological factors were measured every 2 hours from 6:00 to 18:00 in cloudless and windless days. The results showed that the difference in leaf water potentials of four treatments was significant ($P < 0.05$), following the order of $W_1 (-1.77\text{MPa}) > W_2 (-1.90\text{MPa}) > W_3 (-2.11\text{MPa}) > W_4 (-2.34\text{MPa})$. Moreover, positive linear correlation was found between the mean values of leaf water potential and soil water content ($P < 0.05$). The values of stomatal conductance and leaf water potential had a significant linear correlation ($P < 0.05$). The study contributes to better understanding on drought resistance mechanism of sea-buckthorn and provides technical support for sea-buckthorn afforestation in the northwest desert region.

Keywords: water stress, sea-buckthorn, leaf water potential, stomatal conductance, soil water content