

# 三树种 $P - V$ 曲线水分参数的比较研究\*

柴宝峰 王孟本 李洪建

(山西大学黄土高原研究所·太原市·030006)

**摘要** 应用  $P - V$  技术研究了野外条件下海红、山杏和沙枣三个树种的水分参数( $\psi_s^{ms}$ ,  $\psi_s^{lp}$ ,  $ROWC_{lp}$ ,  $RWC_{lp}$  和  $AWC$ )及其季节变化规律。探讨了树种对于干旱胁迫的适应性反应。结果表明:树木各水分参数的季节变化规律与气候条件,尤其是水分条件相关,并与树木长期适应当地气候条件而形成的物候节律有关。嫩枝生长阶段是树木抗旱性最弱的时期,随着干旱锻炼过程的进行及小枝木质化程度的提高,树木的抗旱性不断增强。树木的抗旱性具有一定的波动性。应用  $\psi_s^{lp}$  与综合抗旱性指数可以作为判别树木抗旱性的指标。

**关键词** 海红 山杏 沙枣  $P - V$  曲线水分参数 适应性反应

## A Comparative Study on Water Parameters of Three Species of Trees by Using $P - V$ Curve

Chai Baofeng Wang Mengben Li Hongjian

(Institute of Loess Plateau, Shanxi University, 030006, Taiyuan Municipality)

**Abstract** The water parameters and their seasonal changes of *Malus micromalus*, *Prunus ameniaca* var. *ansu* and *Elacagnus angustifolia* are studied by using  $P - V$  technique under field condition. The adaptive responses of the tested trees are explored under drought stress condition. The results show that the regular patterns of the seasonal change of water parameters for these species are related to climate conditions, especially the water element, and the phenological characteristics formed by adapting to the climate condition over a long period. Within growing season, the weakest point of drought tolerance of these species is in spring and early summer when young branches and leaves are growing. The drought tolerance becomes stronger with drought hardening and branches maturing. The index of drought tolerance fluctuates during the growing season. The value of  $\psi_s^{lp}$  and drought tolerance index can be used as an indicator for judging the drought tolerance of the three species.

**Keywords** *Malus micromalus*; *Prunus ameniaca* var. *ansu*; *Elacagnus angustifolia*;  $P - V$  curve water parameter; adaptive response

关于植物的抗旱性研究历来受到人们的重视,  $P - V$  技术的发明(Scholander, 1964)为进一步研究植物的水分关系开辟了新的途径。利用这项技术对树木的抗旱性进行研究,国内已有

诸多报道<sup>[1~3]</sup>,但是这些研究多限于实验室及苗圃条件下,野外条件下的研究尚且不多。本文应用  $P-V$  技术研究了晋西北造林树种的水分参数,旨在从水分生理的角度来探讨不同树种对干旱胁迫的适应性反应和耐旱性特点与差异,为选择适应于本地区立地条件的造林树种、发展地区经济和优化生态环境提供科学的依据。

## 1 研究概况

### 1.1 试验地自然条件

试验地位于晋、陕、蒙交界处河曲县境内黄河一级支流的砖窑沟流域(39°11'06"~39°13'47"N,111°12'03"~111°19'28"E)。样地设置于村东一阳坡上,坡度 20°左右,海拔 1 100m。本区属暖温带半干旱气候,年平均气温 8.8℃,≥0℃积温 3 733.5℃,≥10℃积温 3 160.2℃,极端最高气温 38.4℃,最低气温 -25.4℃,无霜期 166.5d。多年平均降水量 447.5mm,年变率大且年内分配不均。年平均相对湿度 48%。年蒸发量达 1 463mm,干燥度 1.5。

### 1.2 材料与方法

实验材料取中龄的海红 (*Malus micromalus*) (40 年)、山杏 (*Prunus ameniaca* var. *ansu*) (20 年) 和沙枣 (*Elaeagnus angustifolia*) (15 年)。1995 年林木生长季节(5~10 月)测定各树种小枝  $P-V$  曲线。小枝取自树冠中部向阳方向发育良好的枝条,截取 15cm 左右长的枝梢。将小枝切口插入盛有清水的广口瓶放入暗桶,使其在阴暗高湿的条件下经一昼夜饱和吸水。当其达到饱和状态时取出,用电子天平(感量 0.0001g)先称其鲜重  $W_1$ ,立即装入压力室(兰州大学制造 ZLZ-4 型)在室温条件下(20℃~25℃),用 Hammel 逐步升压法<sup>[4]</sup>测定枝条排出水量的累积数  $V_e$  与测定的平衡压值一一对应,以出水量累积数  $V_e$  为横坐标,平衡压倒数  $1/\psi$  为纵坐标作图便得  $P-V$  曲线(Pressure volume curve)如图 1。最后取出枝条烘干(80℃),称干重  $W_T$ 。整个  $P-V$  曲线由两部分组成:失去膨压前的曲线部分通过各测定点串联而成。失去膨压后的直线部分用回归直线(BC)方程(相关系数大于 0.99)表示。其与横轴相交于 D 点,根据绘制的  $P-V$  曲线可以求出以下水分参数:  $V_s$ , 饱和枝条全含水量,即(E 点)( $W_1 - W_T$ );  $V_p$ , 受压后排出水累积量;  $V_o$ , 饱和枝条渗透水含量(D 点);  $V_p$ , 初始质壁分离时渗透水含量,即( $V_o - V_p$ );  $\psi_s^{sat}$ , 饱和含水量时的渗透势(A 点);  $ROWC_{ip}$ , 初始质壁分离时相对渗透水含量 ( $(V_o - V_p)/V_o$ );  $\psi_s^{ip}$ , 初始质壁分离时的渗透势(B 点);  $AWC$ , 质外体水相对含量 ( $(V_o - V_p)/V_s$ );  $RWC_{ip}$ , 初始质壁分离时小枝相对含水量 ( $(V_p + V_s - V_o)/V_s$ )。

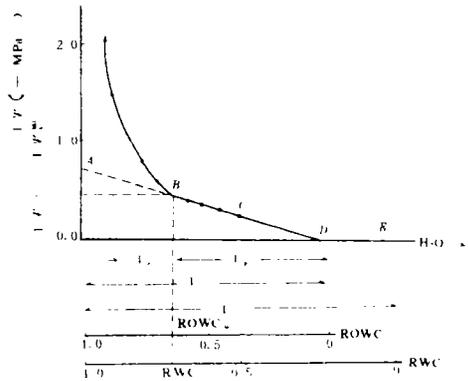


图 1  $P-V$  曲线及其水分参数

其与横轴相交于 D 点,根据绘制的  $P-V$  曲线可以求出以下水分参数:  $V_s$ , 饱和枝条全含水量,即(E 点)( $W_1 - W_T$ );  $V_p$ , 受压后排出水累积量;  $V_o$ , 饱和枝条渗透水含量(D 点);  $V_p$ , 初始质壁分离时渗透水含量,即( $V_o - V_p$ );  $\psi_s^{sat}$ , 饱和含水量时的渗透势(A 点);  $ROWC_{ip}$ , 初始质壁分离时相对渗透水含量 ( $(V_o - V_p)/V_o$ );  $\psi_s^{ip}$ , 初始质壁分离时的渗透势(B 点);  $AWC$ , 质外体水相对含量 ( $(V_o - V_p)/V_s$ );  $RWC_{ip}$ , 初始质壁分离时小枝相对含水量 ( $(V_p + V_s - V_o)/V_s$ )。

## 2 研究结果

海红、杏树、沙枣三个树种各水分参数值的季节变化进程如图 2 所示:

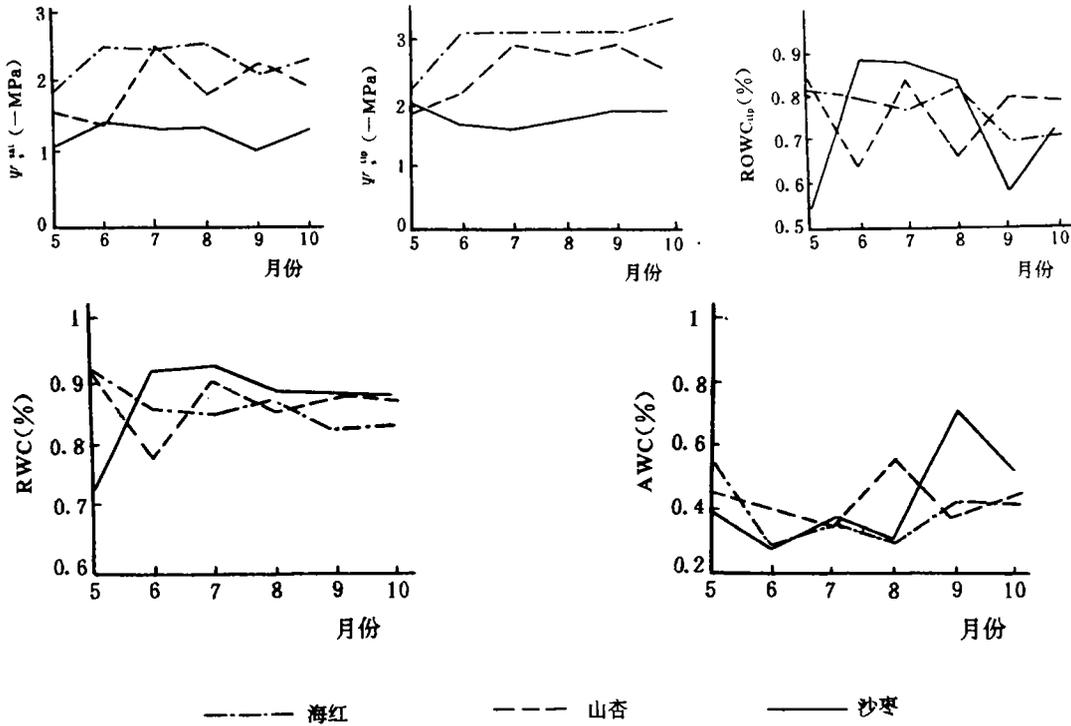


图2 三树种水分参数季节变化进程

## 2.1 水分参数的季节变化

2.1.1 饱和含水量时的最大渗透势  $\psi_s^{sat}$  图2表明,三个树种的  $\psi_s^{sat}$  值的季节变化进程。5月份第一次测定时,海红和沙枣的  $\psi_s^{sat}$  值处于一年中的最高值,分别为-1.768 0MPa和-1.071 6MPa。杏树的  $\psi_s^{sat}$  值至6月份时才升至最高值-1.348 6MPa,而这时海红和沙枣的  $\psi_s^{sat}$  值却急剧下降,6月中旬时沙枣的最低值为-1.417 0MPa,海红降至-2.427 0MPa,这时两树种均趋于稳定。7月中旬时杏树  $\psi_s^{sat}$  值也降至一个最低值-2.427 1MPa,8月份时又迅速回升。到生长期末9月时海红和沙枣的  $\psi_s^{sat}$  升高,但杏树却再次降低,10月份时海红和沙枣降低而杏树却又升高。饱和含水量时的最大渗透势  $\psi_s^{sat}$  值指示树木某个生长阶段细胞中可溶性物质能达到的浓度,其与树木的抗旱性与抗寒性有关,  $\psi_s^{sat}$  值越低,说明细胞液浓度就越大,其抗旱性与抗寒性就越强。由此可知,春季嫩枝生长阶段是三个树种的抗旱性处于相对较弱的时期,而这一时期是本区干旱最严重的时期。随着气温的升高,树木枝条进一步的发育,树木开始强烈的光合和蒸腾作用,在这一过程中树木的抗旱性得到进一步的锻炼而迅速增强。然而由于树木对环境条件(光照、水分、气温等)的适应性反应<sup>[4]</sup>及其滞后作用,表现出  $\psi_s^{sat}$  值的波动性。这种波动性还与树种自身的物候节律有关。

2.1.2 初始质壁分离时的渗透势  $\psi_s^{wp}$  图2表明,海红和杏树的  $\psi_s^{wp}$  值的季节变化与其  $\psi_s^{sat}$  值的变化趋势基本一致。5月份二树种的  $\psi_s^{wp}$  值最大,分别为-2.169 0MPa和-1.816 0MPa。随着锻炼过程的进行,二树种的  $\psi_s^{wp}$  值呈迅速降低的趋势,海红6月份到达一个较低值-3.084MPa,之后趋于稳定,一直到10月份降至一个最低值-3.337MPa。杏树到7月份降至一个最低值-2.930 7MPa。沙枣  $\psi_s^{wp}$  值的变化趋势与其  $\psi_s^{sat}$  值相反,其最低值有5月份,最高值

(7月份)为 $-1.5545\text{MPa}$ ,之后才呈下降趋势一直至10月份。

初始质壁分离时的渗透势 $\psi_s^{\text{ip}}$ 值被认为是衡量植物抗旱性强弱的最佳指标<sup>[5]</sup>。M. T. Tyree(1978)认为植物的耐旱性特征表现在其组织细胞出现初始质壁分离时具有一个低渗透势值。它表示植物组织细胞内部忍耐高渗透压(低渗透势)的能力。 $\psi_s^{\text{ip}}$ 值越低,说明植物的抗旱性越强。因为植物的一切生命活动都是在一定的渗透环境中进行的,当渗透势低于某一限度时,植物细胞的内部结构(主要是膜系统)将受到破坏,即发生质壁分离现象,植物生命活动就要受到影响甚至停止,所以 $\psi_s^{\text{ip}}$ 值可以作为植物由生活向死亡转化的界限值。这个值是植物对环境条件长期适应而形成的,是由植物自身的遗传学特性所决定的。由此可知,在整个生长季节树木的抗旱性波动幅度及其趋势。本区干旱月份的 $\psi_s^{\text{ip}}$ 值反映的三个树种的抗旱性强弱,海红最强,杏树次之,沙枣相对较弱。

2.1.3 初始质壁分离时的渗透水相对含量 $\text{ROWC}_{\text{ip}}$ 和相对含水量 $\text{RWC}_{\text{ip}}$  由图2可以看出,三个树种的 $\text{ROWC}_{\text{ip}}$ 值与其 $\text{RWC}_{\text{ip}}$ 值的季节变化趋势基本一致。一般地认为 $\text{ROWC}_{\text{ip}}$ 值和 $\text{RWC}_{\text{ip}}$ 值越低,表明植物忍耐水分胁迫的能力就越强,也就是说植物组织细胞质壁分离时所能忍耐的最低含水量。

从整个生长季节来看:海红有两个峰和两个谷。7月、9月为谷值。两个参数的最小值均在9月份,分别为0.6920和0.8230;5月、8月为峰值,最大 $\text{ROWC}_{\text{ip}}$ 值在8月份为0.8170。最大 $\text{RWC}_{\text{ip}}$ 值在5月份为0.9180。杏树有三峰和两个谷,6月、8月为谷值,两个参数的最小值均在6月,分别为0.6338和0.7787;5月、7月、9月为峰值,最大值在5月份,分别为0.8440和0.9146。沙枣有两个峰和两个谷,5月、9月为谷值,最低值在5月份,分别为0.5396和0.7213;6月、10月为峰值, $\text{ROWC}_{\text{ip}}$ 的最大值在6月为0.8851,而 $\text{RWC}_{\text{ip}}$ 最大值在7月为0.9233。这两个参数表示的抗旱性与树种对当地气候条件,尤其降水条件的适应性有关。

2.1.4 质外体相对含水量 图2表明三个树种的AWC季节变化动态。海红有三个峰两个谷。5月、7月、9月为峰值,最大值在5月为0.6640;6月、8月为谷值,最小值在6月份,为0.2850。杏树有三个峰两个谷,5月、8月、10月为峰值,最大值在8月份,为0.5642;7月、9月为谷值,最小值在7月份,为0.3428。沙枣有三个峰三个谷,5月、7月、9月为峰值,最大值在9月份为0.7124;6月、8月、10月为谷值,最小值在6月份为0.2725。质外体含水量AWC是指存在于原生质体以外的水分,与其相对应的是存在于细胞质和液胞中的渗透水。质外体水主要与某些大分子物质结合或存在于细胞壁中。组织中的质外体水的含量一般被认为对植物的抗旱性有很重要的意义。溶质含量不变的情况下,AWC值越大,组织的渗透势越低,其吸水能力和保水能力就越强,植物的抗旱性也就愈强。AWC值所指示的三个树种的抗旱性及其对环境条件的适应性反应与其 $\psi_s^{\text{ip}}$ 值基本一致。值得注意的是三个树种的AWC值的波动幅度都很大,说明三个树种在整个生长季节要靠水分形态的变化来调节其抗旱能力。由图2中还可看出,三个树种在夏季时的AWC值都较低,这是因为较低的原生质浓度有利于树木各种旺盛的生理活动顺利进行,也就是说相应的质外体水含量就须维持在一个较低的水平。

## 2.2 供试树种耐旱能力的综合评价

树木的耐旱性是受形态、解剖和生理生化特性控制的复合遗传性状。任何单一指标都不能作为评判树木抗旱性的唯一指标。本文在对各水分参数比较的基础上,以一种综合抗旱指数(DI)<sup>[3]</sup>来比较不同树种之间抗旱性的差别。

$$DI = \sqrt{\sum_{i=1}^n \left(\frac{P}{P_0}\right)^2}$$

式中:  $DI$  为综合抗旱指数。对于  $\psi_s^{sm}$ ,  $\psi_s^{lp}$  AWC,  $P$  为某一树种各水分参数测定值,  $P_0$  为各树种中该水分参数在各次测定中绝对值最大者。对于  $ROWC_{up}$  和  $RWC_{up}$  这两个参数, 首先用 1 减去实际值, 则  $P = 1 - \text{实际值}$ , 而  $P_0 = (1 - \text{实际值})_{\text{最大值}}$ 。1995 年生长季节三树种各月抗旱性综合评判指数如表 1 所列。由各月份抗旱性综合指数大小可知三个树种抗旱性最强的是海红, 杏树次之, 沙枣相对较弱。

表 1 海红、杏树和沙枣的综合抗旱性指数(DI)

树种	5月	6月	7月	8月	9月	10月
海红	1.580 4	1.775 5	1.859 2	1.950 9	2.045 3	2.067 9
杏树	1.322	1.826 5	1.668 4	1.941 2	1.718 7	1.613 3
沙枣	1.969 4	1.401 9	1.943 9	1.459 2	1.850 4	1.686 5

### 2.3 树木对水分胁迫的适应性反应及其波动性

植物的“适应性反应”(adaptive response)是指植物在受到某种环境因子的胁迫后所表现出的保护性调节反应。这种反应在接受刺激信号后产生,当胁迫撤去后一段时间内即可消失。其与“适应”(adaptation)或“适应性”(adaptability)的概念有所区别。适应是植物本身结构和功能上的可遗传的饰变,这种饰变增加植物在某一特定环境中存活和繁殖的机率(Kramer, 1980)<sup>[8]</sup>,是长期进化过程中形成的相对稳定的特征;而适应性反应是经诱导或刺激在短期内产生的特征,通常在诱导因素去除后不会保持下来。Steponkus 等(1980)<sup>[6]</sup>指出:植物对干旱的适应是种内不同生态型长期系统进化与植物生活史中响应某一环境刺激作出的短期反应的结果。适应性反应就是指后者。长期的周期性环境胁迫可以使后者转化为前者。图 2 和表 1 表明了三个树种在田间条件下对水分胁迫反应的波动格式。5 月底以前是本区春旱最严重的时期。本年度 1~5 月份降水量仅 19.2mm, 0~3m 土壤含水量加权平均为 3.460%。这一时期正是树木枝条萌发,处于迅速的伸长生长阶段,为了保证树木各种生理活动的顺利进行,  $\psi_s^{sm}$  值便处于较高的水平,而潜在的细胞浓度最低,使植物受到水分胁迫时有较低的渗透势,保持细胞的膨胀。以使植物叶片的伸长生长及相关的生理过程能够在较低的水势条件下进行,相应的  $ROWC_{up}$ ,  $RWC_{up}$  和 AWC 值也保持在高水平。这时  $\psi_s^{lp}$  值所表示的三个树种的抗旱性海红和杏树较弱,沙枣相对较强。至 6 月份时降水增多,本年度降水量 61.9mm。随着气温的升高树木木质化程度的提高和干旱锻炼过程的进行,  $\psi_s^{sm}$ ,  $ROWC_{up}$ ,  $RWC_{up}$  和 AWC 值也迅速减小。7、8、9 月份为降水集中月份,本年度降水量分别为 280.9mm, 132.6mm, 130.3mm。水分不再是限制树木生长的胁迫因子,这时由于光照的增强,蒸腾作用和光合作用也不断增强,  $\psi_s^{sm}$ ,  $ROWC_{up}$ ,  $RWC_{up}$  和 AWC 呈现较强的波动,而这时  $\psi_s^{lp}$  却相对稳定,即抗旱性相对稳定,保持在较强的水平。需要指出的是,沙枣的物候期比海红和杏树相对迟 15 天左右,表现在其各水分参数的波动格式与其它两个树种的差异上。整个生长季节各树种抗旱性的波动也可由  $DI$  的年均值标准差得出,沙枣的波动性最大,其抗旱性最弱。总之,树木抗旱性的波动反映树木对于干旱条件的适应性反应的强弱。这种波动性是由环境气候条件、树木自身的生理生化特性和其自身的物候节律所决定的。另一方面,树木的二次高生长<sup>[7]</sup>对其抗旱性波动也有一定的影响。

### 3 结 论

(1)三个树种的5种水分参数都具有明显的季节变化规律,这种规律与林木长期适应本区季节性干旱而形成的物候节律有关。嫩枝生长时期是树木生长周期中耐旱力最弱的时期。随着小枝的成熟和木质化程度的提高,树木的抗旱性逐渐增强。由于物候期的差异,沙枣水分参数的季节变化规律与海红、杏树具有一定差异。

(2)水分参数及其综合抗旱指数的季节波动表明树木对干旱条件的适应性反应及其抗旱性。水分参数的波动性说明树木具有自我调节能力来提高其对不良环境条件的抵御能力。这种波动性与环境胁迫条件产生和解除有一定的关系。

(3)用 $\psi$ 值,DI值及其波动性大小作为判定树木抗旱性的指标依据具有一定的可靠性。三个指标判定的树木抗旱性顺序一致。由强至弱分别为海红、杏树、沙枣。

(4)由树种各水分参数变化格式的差异可以推测,树种的抗旱机理可能有所不同,对此问题有待进一步研究。

#### 参 考 文 献

- 1 郭连生. 对几种针阔叶树种耐旱性生理指标的研究. 林业科学, 1989, 25(2): 289~394
- 2 李吉跃. PV技术在油松侧柏苗木抗旱特性研究中的应用. 北京林业大学学报, 1989, 11(1): 3~11
- 3 李庆梅等. 油松P-V曲线主要水分参数随季节和种源的变化. 植物生态学与地植物学报, 1992, 16(4): 326~335
- 4 Tyree M T, Hammel H T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. J. Exp. Bot., 1972, 23: 267~282
- 5 Tyree M T et al. The characteristics of seasonal and ontogenetic changes in the tissue water relation of *Acer*, *Populus*, *Tsuga*, and *Picea*. Can. J. Bot., 1978(56): 637~647
- 6 Stepomkus P L, Cutler J M, O'toole J C. Adaptation to water stress in rice. In: N. C. Turner & P. J. Kramer (eds), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature stress*. John Wiley & sons. Inc. 1980, 401~418
- 7 李敦法等. 十个树种生长节律与环境. 生态学杂志, 1986, 5(1): 22~25
- 8 Kramer P J. Drought stress and the origin of the adaptations. In: N. C. Turner & Kramer P. J. (eds), *Adaptation of plants to Water and High Temperature Stress*. John Wiley & Sons, Lnc. 1980. 7~20