

文章编号: 1000-5692(2007)05-0538-06

印楝在干热河谷的适应性

林文杰^{1,2}, 伍建榕¹, 马焕成¹

(1. 西南林学院 西南地区生物多样性保育国家林业局重点实验室, 云南 昆明 650224;

2. 贵州省环境科学研究设计院, 贵州 贵阳 550002)

摘要: 通过印楝 *Azadirachta indica* 在干热河谷地区造林试验, 分别研究根际土壤水分动态、植物在雨季和旱季时的生长和光合生理特性, 以探讨印楝对干热气候适应性的机制。研究表明, 土壤含水量与吸力成幂函数关系。当土壤含水量下降到 5.9%, 土壤吸力上升到 1.5 MPa 达 3 个月的条件下, 印楝仍然能维持生存, 表明该植物具有极强的耐旱性。在旱季时, 印楝受到土壤和大气干旱胁迫, 生长基本停止, 顶芽枯死, 大部分叶片脱落, 以减少水分蒸腾, 保持植物体内的水分平衡; 在雨季时, 印楝能迅速生长, 整个生长周期呈现曲折性生长规律。印楝在旱季的气孔导度、净光合速率和蒸腾速率分别为雨季的 23.8%, 47.1% 和 64.9%。在旱季时, 水分利用率明显下降。在旱季时, 印楝的光合生理明显下降, 其主要原因是叶片的光合系统受到明显的破坏。通过生长和生理上的适应, 在经过 6 个月旱季后, 印楝的保存率达 90% 以上, 表明印楝适应于干热河谷地区生长。图 7 表 1 参 16

关键词: 植物学; 印楝; 干热河谷; 生长; 光合生理

中图分类号: S718.4 **文献标志码:** A

干热河谷是中国西南地区横断山区一种非常特殊的气候类型, “干”和“热”是该地区的气候特点, 同西北的干旱区相比, 它具有较大的降水量, 大多数干热河谷地区的年降水量在 600 mm 以上。由于河谷深切形成的焚风效应及其他因素的影响, 因而河谷地区热量充足, 年平均大于等于 10 °C 的有效积温均在 7 000~8 000 °C。该地区辐射较强, 年蒸发量高达 3 000 mm 以上, 水分严重亏缺。同时, 干热河谷地区降水量分配不均, 80%~90% 集中在 6~10 月。该地区的植物要遭受半年的严重干旱, 尤其是 3~5 月, 干旱的土层常达 1 m 以上, 导致该地区植被恢复相当困难。又由于人为破坏, 该地区的森林覆盖率相当低, 水土流失严重, 直接影响长江中上游水体, 干热河谷地区的植被恢复是长江中上游地区生态防护林建设的难点和关键。印楝 *Azadirachta indica* 属楝科 Meliaceae, 原产于印度、巴基斯坦、斯里兰卡、马来西亚和印度尼西亚等国家, 是热带亚热带地区的造林树种^[1]。印楝各部位含有印楝素等多种杀虫活性物质, 是一种高效的生物农药^[2], 具有较高的经济价值和很强的耐干旱能力。在干热河谷地区进行引种和植被的恢复试验获得成功^[3,4]。文章就印楝在金沙江干热河谷地区的适应性进行初步研究, 探讨印楝适应干热河谷的生长和生理机制, 为在干热河谷地区的植被恢复提供科学依据。

收稿日期: 2007-01-08; 修回日期: 2007-05-08

基金项目: 国家林业局资助项目(2001061); 云南省昆明市科技局计划项目(2002201007); 西南林学院研究基金重点项目(110502)

作者简介: 林文杰, 博士研究生, 从事恢复生态学研究。E-mail: lwjzvc@163.com。通信作者: 马焕成, 教授, 博士, 从事干热河谷植被恢复等研究。E-mail: mahuancheng@yahoo.com.cn

1 研究地点与研究方法

1.1 试验地自然概况

试验地为金沙江上游的小江岸边, 是典型的干热河谷区, 海拔 1 160~1 270 m, 坡度 25°, 土壤呈酸性, 质地为中壤土, 土壤贫瘠。该试验区植被以稀树灌草为主, 常见的有车桑子 *Dodonaea viscosa*, 苦刺 *Sophora viciifolia*, 杭子梢 *Campylotropis delavayi*, 扭黄茅 *Heteropogon contortus*, 芸香草 *Cymbopogon disans*, 剑麻 *Agave sisalana perriae*, 蟋蟀草 *Eleusine indica*, 画眉草 *Enagrositis picosa* 和余甘子 *Phyllanthus emblica*。年平均气温 20.0 °C, 最高气温 40.0 °C 以上, 最低气温 -2.0 °C, 年降水量为 650 mm 左右, 蒸发量为 3 700 mm 左右。土壤的有机质为 1.66 g·kg⁻¹, 碱解氮为 24.6 mg·kg⁻¹, 有效磷为 7.0 mg·kg⁻¹, 速效钾为 1 133.2 mg·kg⁻¹, 土壤比较贫瘠^[3]。

1.2 试验设计

试验地先采用带状水平阶整地, 阶宽为 100 cm, 深度为 30 cm, 带间的行距为 3 m。在水平阶的内侧进行规格为 80 cm×80 cm×80 cm 块状整地, 外侧有土埂, 穴间距为 4 m。每个坑中加入 300 g 钙镁磷肥、10 kg 有机农家肥料, 与土拌匀填入穴内, 最后使穴面低于地表 10~15 cm。保持充分集水, 减少水土流失。选取苗高、长势基本一致的 1 年生印楝苗营造试验林, 设置重复 3 个, 每个重复为 20 株。在试验地上进行随机试验, 试验林营造于 2002 年 7 月下旬完成。

1.3 分析方法

生长指标分析: 在苗木栽植完成时(2002 年 7 月), 测定所有植株的高度、地径和冠幅。在经过一个生长期后, 分别于 2003 年 1 月、2003 年 5 月和 2003 年 9 月测定各林木的成活率、高度、地径和冠幅。

土壤含水量的测定: 分别在 2002 年 9 月、2003 年 1 月、2003 年 3 月、2003 年 5 月和 2003 年 9 月采用烘干法测定植株的根际土壤含水量。

土壤水分特征曲线: 在田间试验地取土壤带回实验苗圃, 装入 5 个塑料盆, 充分浇水后, 停止浇水, 使其自然蒸发。在充分浇水后, 每隔 5 d 取土壤样品进行分析。整个试验取样 5 次, 第 3 次取样时, 土壤水分含量基本稳定。每盆取 1 个样品, 同时测定土壤含水量和吸力。土壤含水量采用烘干法测定, 土壤吸力采用 WP4 露点水势仪测定换算。通过对样品的土壤含水量与土壤吸力进行回归分析, 建立土壤水分特征曲线。

光合特性测定: 采用 Li-6400 光合测定系统分别在 2003 年 5 月(旱季)、2003 年 9 月(雨季)选定晴天, 测定植物的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度和空气相对湿度等指标。测定时间为 8:00~18:00, 2 h 测定 1 次。每个重复测定 3 株, 每株选择中上部有代表性的叶 3 片。水分利用率(E_{wu})计算公式为: $E_{wu} = P_n / T_r$ 。

2 结果与分析

2.1 根际土壤水分动态

图 1 表示, 根际土壤含水量在不同季节的动态变化过程。3~5 月是干热河谷最干旱的季节, 降水量几乎为零, 根际土壤含水量很低, 其土壤含水量基本不变, 均维持在 5.9%。在雨季(9 月)和干旱初期(1 月), 土壤含水量在 10% 以上。土壤水分特征曲线(图 2)分析表明, 土壤水分与水势为幂函数关系。根据土壤特征曲线的回归方程, 雨季时土壤含水量大于 10%, 其对应的土壤吸力小于 0.20 MPa。在这一土壤水势下, 并未造成明显的土壤干旱胁迫。在 3~5 月时, 土壤含水量为 5.9%, 根据土壤特征曲线的回归方程, 此时的土壤吸力达到了 1.5 MPa。在这个水势值时, 大多数植物已经萎焉, 印楝能在这个状态下生存达 3 个月, 表明印楝具有较强的耐旱能力。

2.2 印楝生长规律

表 1 表示印楝幼林的生长规律。2003 年 1 月, 干热河谷地区已进入干旱季节的初期阶段, 树木经过一个雨季的生长, 树木成活率、生长状况已基本稳定下来, 进入休眠阶段。在这个过程中, 成活的

林木经过了迅速的生长，林木的树高、地径和冠幅明显增加。2003年5月是干热河谷地区雨季来临前的时期，也是该地区最干旱的季节。此时林木已经历长达6个月的干旱期(11月开始进入旱季)。从2003年1月至2003年5月这段时间，林木停止生长。2003年5月测定的树高比2003年1月平均减少了约12.87 cm，减少率为26.27%；这时所测定的地径相对于2003年1月平均增加了0.57 mm，增加率为7.7%；冠幅比2003年1月减少184.42 cm²，减少率为23.22%；平均保存率减少2.78%。从各生长指标来看，整个旱季时期，印楝树高和冠幅明显减少，而地径略有增加，保存率略有减少。

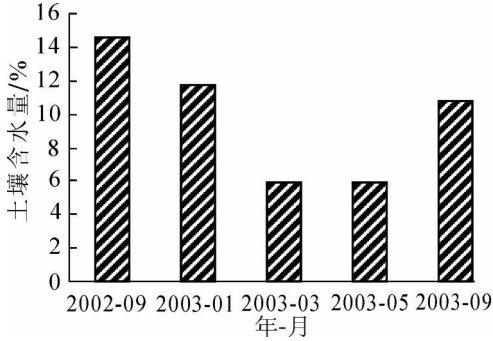


图1 干热河谷区土壤含水量动态变化
Figure 1 The soil water dynamics in dry-hot valley

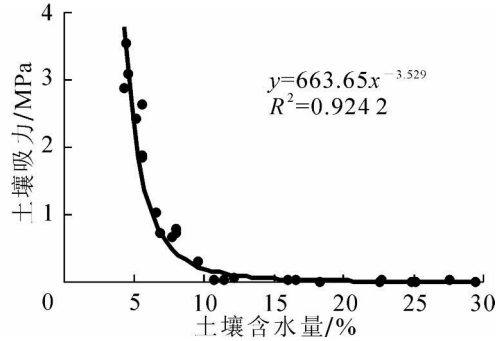


图2 干热河谷区土壤水分特征曲线
Figure 2 Soil water characteristic curve in dry-hot valley

表1 印楝生长规律

Table 1 The growth rule of *Azadirachta indica*

年月	项目	树高/cm	地径/cm	冠幅/cm ²	保存率/%	年月	项目	树高/cm	地径/cm	冠幅/cm ²	保存率/%
2002-07	平均值	11.69	2.90	227.70		2003-05	平均值	35.85	7.95	590.37	91.11
	标准差	1.76	0.30	24.77			标准差	2.60	0.88	58.54	7.70
2003-01	平均值	48.94	7.43	765.70	97.78	2003-09	平均值	71.92	14.68	1413.20	91.11
	标准差	4.86	0.76	71.67	3.85		标准差	13.67	2.08	401.64	5.98

在5月份测定各生长指标时，所有的林木的顶芽都已经枯死，甚至林木顶芽下的一段茎以及下部的枝叶也一同枯死，保留的叶片明显变黄，在茎干下部，也有部分枝叶干枯凋落。因而在这段干旱的过程中，树高和冠幅明显减少。在这段时间，虽然有部分枝叶枯死，但保留的枝叶仍然能进行光合作用，在保留的茎部积累有机物，导致林木的地径有所增加。

2003年6月雨季来临。2003年9月，林木已经过4个月的迅速生长阶段，这时的林木与2003年5月相比，树高、地径和冠幅分别增加了113.03%，80.58%和118.59%，林木的保存率没有变化，说明在这段时间，没有林木的枯死。相对于2003年1月林木枯死前，林木的树高、地径和冠幅增加了56.62%，118.26%和67.83%。这些数据表明，在干热河谷地区，虽然林木在干旱期为了生存而枯死部分枝叶，但林木在雨季时能迅速生长，年净生长量较大。

2.3 印楝在不同季节的光合生理特性

2003年5月是干热河谷区最为干旱的季节。印楝净光合速率日变化表现为双峰曲线(图3)，在10:00，林木的净光合速率达到最大值，随后逐渐下降，在14:00达到了最低值，以后有所回升，表现为明显的光午休现象。气孔导度(图4)在上午8:00达到最大值，以后逐渐下降，16:00有所回升。图5可见，蒸腾速率的最大值出现在10:00，在14:00下降到最低点，在16:00形成一个小峰值。从日进程来看，在14:00为最低值，有明显的光午休现象。气孔导度最高峰出现在8:00，净光合速率和蒸腾速率最高峰出现在10:00。以上3个生理指标都呈双峰曲线，显然是负反馈调节机制的表现，提高水分利用效率，是对干热河谷干热气候有效适应的生态对策之一^[6,7]。2003年9月，净光合速率日进程表现为单峰曲线，光合速率的最大值出现在10:00(图3)。蒸腾速率和气孔导度的日

进程表现为双峰曲线, 即在 10:00 达到最大值, 在 16:00 形成小峰(图 4 和图 5)。在上午 8:00 和 10:00, 林木叶片的水分利用率旱季比雨季高; 在其他时段, 林木叶片的水分利用率旱季低于雨季, 林木叶片日平均水分利用率比雨季低(图 6)。

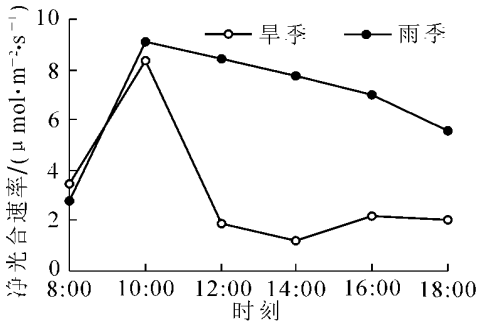


图 3 印楝净光合速率日变化

Figure 3 Diurnal variation of net photosynthetic rate of *Azadirachta indica*

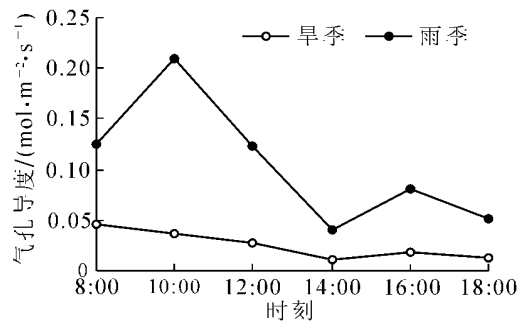


图 4 印楝气孔导度日变化

Figure 4 Diurnal variation of stomatal rate conductance

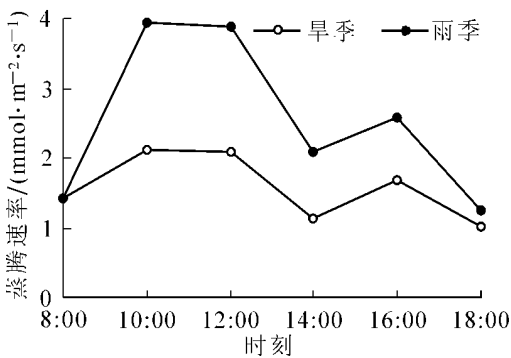


图 5 印楝蒸腾速率日变化

Figure 5 Diurnal variation of transpiration rate of *Azadirachta indica*

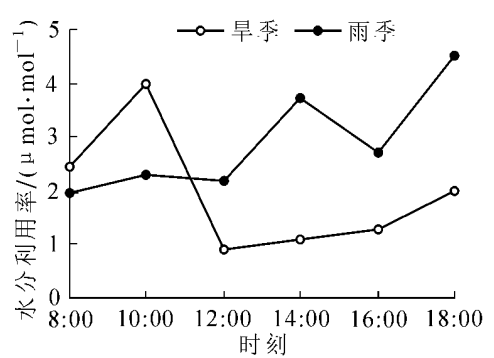


图 6 印楝水分利用率日变化

Figure 6 Diurnal variation of water use efficiency of *Azadirachta indica*

5 月是干旱末期, 土壤和大气是最干燥的(图 1, 图 7), 大气平均相对湿度为 11%。9 月是雨季后期, 降水量较大, 大气平均相对湿度为 50%, 此时的林木已经历了 4 个月的雨季, 林木已经恢复到良好的生长状况。林木在旱季时的气孔导度、净光合速率和蒸腾速率相对于雨季明显下降, 分别为雨季时的 23.8%, 47.1%和 64.9%, 其中气孔导度对干旱胁迫最为敏感。

3 结论与讨论

在干热河谷区旱季, 植物生存和生长的胁迫因子表现为土壤干旱和大气干旱。旱季时, 土壤水分减少, 水势下降, 引起植物光合生理活动受到明显抑制, 导致植物的生长受阻。作为一种速生乔木树种, 印楝具有适应干旱环境的特性, 其途径包括形态适应和生理适应。

从形态解剖上看, 印楝叶片具有典型的旱生结构特征, 有效地减少水分蒸发, 属于避旱型植物^[4]。本研究表明, 印楝在造林后, 迅速生长, 11 月以后, 随着温度下降和降水量减少, 生长逐渐减缓。林木部分枝叶枯死以减少水分散失, 从而使林木保持水分平衡, 能够在极端干旱条件下生存, 这是林木通过节约用水来适应干旱的一种方式^[8]。印楝在雨季的生长量远远大于旱季的枯死量, 表现

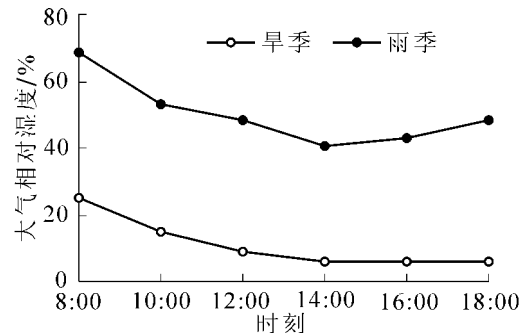


图 7 干热河谷区大气相对湿度日变化

Figure 7 Diurnal variation of atmosphere relative humidity in dry-hot valley

为周期性的曲折生长规律,是干热河谷的速生造林树种。

叶片在旱季时光合特性下降的幅度表现为气孔导度 $>$ 净光合速率 $>$ 蒸腾速率,表明植物最早、最敏感的反应就是气孔的部分关闭,以防止植物过度失水^[9,10],这是该植物适应干旱的重要生理方式。植物叶片蒸腾速率大小取决于气孔阻力和叶内外的水汽压差^[11]。该研究中,旱季时的气孔导度下降导致蒸腾阻力的增大,引起蒸腾速率下降,但蒸腾速率下降的幅度小于气孔导度,这可能是因为在旱季时大气相对湿度减少增加了叶内外水汽压差,加快蒸腾速率。光合作用的限制因子可以分为气孔因子和非气孔因子,在许多轻度和中度水分胁迫下,叶片光合速率降低的主要原因是气孔的部分关闭,由于气孔导度减少时,叶片内部扩散阻力对二氧化碳吸收的限制程度比蒸腾的限制程度小,因而植物的蒸腾速率下降幅度大于光合速率,导致叶片水分利用率升高^[12,13]。在严重干旱胁迫下,由于细胞和叶绿体失水,叶绿体间质离子浓度增加,间质酸化,叶绿体中一些参与碳固定的酶活性受到抑制,光合系统受到破坏^[9],这时的叶片光合速率降低的主要原因是非气孔因子^[14]。研究中,相对于雨季而言,印楝在旱季时净光合速率和蒸腾速率均明显下降,但是净光合速率下降的幅度更大,导致叶片水分利用效率比雨季低。从以上依据可以推断,旱季时,光合速率受到抑制的主要原因是植物的光合系统受到破坏,导致叶片的光合能力下降。从印楝叶片的形态来看,叶片明显黄化,表明大量的叶绿素已分解,这可能是光合速率下降,叶片水分利用效率下降的重要原因。

在干热河谷造林中,采用合理的造林技术措施,很大一部分植物在雨季时能成活,但是旱季以后,保存率极低。众所周知,抗高温的热带树种很多,抗干旱的树种也不少,但同时具备2种特性的树种却并不很丰富,对于干热河谷造林树种的选择是一个难题^[15]。印楝的引种地属热带亚热带的干旱半干旱地区,造林极端困难^[16]。印楝移植后,成活率和保存率均为90%以上,表明了该植物具有较强的耐干旱和耐高温的能力,并且在雨季时能迅速生长,形成郁闭林分,是干热河谷地区良好的造林树种。

参考文献:

- [1] BISWAS S A S. Neem; a versatile multipurpose tree [J]. *Indian For*, 1995 (11): 1 062—1 075.
- [2] SUNDARAM K M S, CAMPBELL R. Uptake translocation, persistence and fate of azadirachtin in aspen plants (*Populus tremuloides* Michx.) and its effect on pestiferous two-spotted spider mite (*Tetranychus urticae* Koch) [J]. *Crop Prot*, 1995, 14 (5): 415—420.
- [3] 廖声熙, 刘娟, 和菊, 等. 印楝叶解剖结构与抗旱性关系初步研究[J]. 林业科学研究, 2001, 14 (4): 435—440.
- [4] 彭兴民, 张燕平, 赖永祺, 等. 印楝生物学特性及引种栽培[J]. 林业科学研究, 2003, 16 (1): 75—80.
- [5] 林文杰. 保水剂在小江干热河谷植被恢复中的应用研究[D]. 昆明: 西南林学院, 2004.
- [6] 张明如, 翟明普, 温国胜, 等. 太行山退化生境主要乔木树种光合日进程分析[J]. 浙江林学院学报, 2005, 22 (5): 475—580.
- [7] 马焕成, 吴延熊, MCCONCHIE J A. 元谋干热河谷几种外来树种在旱季的光合特点[J]. 浙江林学院学报, 2001, 18 (1): 46—49.
- [8] 刘祖祺, 张石成. 植物抗性生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994: 84—97.
- [9] 余叔文, 汤章成. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 262—267.
- [10] 崔晓阳, 宋金凤, 张艳华. 不同土壤水势条件下水曲柳幼苗的光合作用特征[J]. 植物生态学报, 2004, 28 (6): 794—802.
- [11] 王淼, 李秋荣, 郝占庆, 等. 土壤水分变化对长白山主要树种蒙古栎幼树生长的影响[J]. 应用生态学报, 2004, 15 (10): 1 765—1 770.
- [12] 田晶会, 贺康宁, 王百田, 等. 黄土半干旱区侧柏气体交换和水分利用效率日变化研究[J]. 北京林业大学学报, 2005, 27 (1): 42—46.
- [13] 杨建伟, 梁宗锁, 韩蕊莲, 等. 不同干旱土壤条件下杨树的耗水规律及水分利用效率研究[J]. 植物生态学报, 2004, 28 (5): 630—636.
- [14] 文建雷, 刘志龙, 王姝清. 水分胁迫条件下元宝枫的光合特征及水分利用效率[J]. 西北林学院学报, 2003, 18

- [15] 马焕成. 干热河谷造林新技术[M]. 昆明: 云南科技出版社, 2001: 8— 11.
- [16] 彭兴民, 赖永祺, 张燕平, 等. 印楝人工幼林生长规律的研究[J]. 林业科学研究, 2002, 15 (4): 469— 473.

Adaptability of *Azadirachta indica* in dry-hot valley

LIN Wen-jie^{1,2}, WU Jian-rong¹, MA Huan-cheng¹

(1. Key Laboratory of Biodiversity Conservation in Southwest China of The State Forestry Administration, Southwest Forestry College, Kunming 650224 Yunnan, China; 2. Guizhou Researching and Designing Institute of Environmental Science, Guiyang 550002 Guizhou, China)

Abstract: After afforestation with *Azadirachta indica* (Neem tree) in a dry-hot valley of upriver of Jinshajiang, soil water dynamics, growth characteristics, and physiology during the rainy and dry seasons were studied to explore the tree's drought adaptation mechanisms by random test with three replication. Results showed an exponential relationship between soil water content and water potential. When soil water content decreased to 5.9% with a soil water potential of -1.5 MPa for 3 months, *A. indica* still survived. *A. indica* grew very slowly, peak buds died, and most leaves fell in the dry season; however, it grew quickly in the rainy season. The tree presented a bent growth pattern. Compared to the dry season, in the rainy seasons there was a decrease in stomatal conductance (76.2%), net photosynthetic rate (52.9%), and transpiration rate (35.1%); also water use efficiency increased. In addition, the photosynthetic physiology of *A. indica* decreased in the dry season, because drought damaged the photosynthetic system. Through growth and physiological changes, such as reduced transpiration to maintain water balance, *A. indica* was adaptable to dry-hot valley. [Ch, 7 fig. 1 tab. 16 ref.]

Key words: botany; *Azadirachta indica* (Neem tree); dry-hot valley; growth; photosynthetic physiology