

凝结水对干旱胁迫下羊草和冰草生理生态特征及叶片形态的影响

岑宇^{1,2} 刘美珍^{1,2*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 为了探讨凝结水对植物生长的作用, 该文研究了干旱处理下模拟凝结水对羊草(*Leymus chinensis*)和冰草(*Agropyron cristatum*)生理性状和叶片表面结构的影响。试验设计了干旱无凝结水、干旱每周发生3次和5次凝结水以及正常浇水不发生凝结水4个处理, 通过超声波加湿器模拟凝结水的发生, 研究凝结水对两种植物叶片相对含水量、水势、净光合速率、水分利用效率、生物量以及叶片表面结构等的影响。结果表明: 凝结水显著增加了干旱胁迫下两种植物的叶片相对含水量和水势($p < 0.05$); 凝结水显著提高了冰草的净光合速率、气孔导度与蒸腾速率($p < 0.05$); 而羊草的气孔导度和蒸腾速率随凝结水的变化不明显。羊草和冰草的地上生物量和根系生物量随凝结水的发生有增加的趋势, 但是各处理间差异不显著。凝结水降低了羊草和冰草黄叶数与总叶数的比值, 这表明凝结水对干旱胁迫下植物叶片表面结构遭到的破损有一定的保护和修复作用。该研究证实羊草和冰草的叶片可以吸收凝结水, 并对其光合作用、水分生理以及生长具有正效应。

关键词 凝结水; 羊草; 冰草; 叶片表面结构; 干旱胁迫

引用格式: 岑宇, 刘美珍 (2017). 凝结水对干旱胁迫下羊草和冰草生理生态特征及叶片形态的影响. 植物生态学报, 41, 1199–1207. doi: 10.17521/cjpe.2017.0114

Effects of dew on eco-physiological traits and leaf structures of *Leymus chinensis* and *Agropyron cristatum* grown under drought stress

CEN Yu^{1,2} and LIU Mei-Zhen^{1,2*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims To investigate the effects of dew on plants, we conducted the experiment to determine the physiological characteristics and leaf structures of *Leymus chinensis* and *Agropyron cristatum* in response to increasing dew under drought stress.

Methods Four treatments (no dew, three times dew and five times dew per week under drought stress, and well-watering) were designed to examine leaf relative water content, water potential, net photosynthetic rate, water use efficiency, biomass, and leaf structures of *L. chinensis* and *A. cristatum*.

Important findings There was a significant increase in the relative water content and water potential by simulated dew increase for two plants species under drought stress ($p < 0.05$). For *A. cristatum*, simulated dew increase significantly enhanced the net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration rate of plants under drought stress ($p < 0.05$). On the other hand, there was no significant difference in the stomatal conductance and transpiration rate for *L. chinensis* among treatments. Simulated dew increase improved the aboveground biomass and root biomass of two species. The ratio of yellow leaves to the total leaves was decreased by simulated dew increase for two species. Dew increase also protected leaf structures against the drought stress, suggesting that the dew increase can slow down the death process of leaves resulted from drought stress. Therefore, the study demonstrated that dew increased the available water for the leaves of *L. chinensis* and *A. cristatum* grown in the drought stress and thus had positive effects on the photosynthesis, water physiology and plant development.

Key words dew; *Leymus chinensis*; *Agropyron cristatum*; leaf structure; drought stress

Citation: Cen Y, Liu MZ (2017). Effects of dew on eco-physiological traits and leaf structures of *Leymus chinensis* and *Agropyron cristatum* grown under drought stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1199–1207. doi: 10.17521/cjpe.2017.0114

收稿日期Received: 2017-05-03 接受日期Accepted: 2017-10-16

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: liumzh@ibcas.ac.cn)

凝结水是指大气或土壤孔隙中的水汽在地面或物体表面温度低至露点时凝结生成的液态水(冯起和高前兆, 1995; 庄艳丽和赵文智, 2008)。在干旱、半干旱区, 凝结水作为除降水以外最主要的可持续的补充水源, 对植物、动物以及人类的生命活动具有重要的、不可替代的生态作用(Kidron *et al.*, 2000; Munné-Bosch, 2010; Hill *et al.*, 2015; Tomaszewicz *et al.*, 2015)。目前国外对凝结水的研究比较广泛深入, 探讨了多种植物叶片对凝结水的吸收利用, 比如对地中海乡土常绿灌木 *Lavendula stoechas* 的光合作用、气孔导度以及CO₂同化率等生理指标的研究发现, 该植物的叶片能够吸收并利用凝结水(Munné-Bosch *et al.*, 1999); Martin和von Willert (2000)对非洲西南部大西洋沿岸干旱区的纳米布沙漠46种景天科植物的调查发现其中有27种植物能够吸收叶片表面的凝结水; Limm等(2009)研究发现红树林中80%的优势种可以通过叶片吸收凝结水; 另有研究发现需水量少的地衣、苔藓、附生植物等同样可以吸收利用凝结水(Eller *et al.*, 2013; Gotsch *et al.*, 2014)。国内关于凝结水的研究尚处于起步阶段, 有少数研究者探讨植物对凝结水的吸收与利用, 如郑玉龙和冯玉龙(2006)通过蒸馏喷雾法模拟凝结水发现西双版纳地区的10种附生植物和非附生植物的叶片都能够吸收凝结水; 庄艳丽和赵文智(2009, 2010)发现干旱条件下, 凝结水对一年生荒漠植物雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)的水分关系、光合速率、气孔导度等生理特性具有重要作用。在全球变化大背景下, 干旱的区域和面积不断地扩展, 凝结水对全球不同生境类型的生态系统, 尤其是干旱区生态系统的意义越来越重要(Rahimi *et al.*, 2013)。

基于国内外对凝结水的研究进展, 本研究提出以下两个科学问题, 凝结水是否可以缓解干旱胁迫对植物生理和生长的影响? 凝结水是否可以减缓和修复植物叶片由于干旱造成的破损? 基于这样的科学问题, 本研究选取内蒙古半干旱区草原的优势植物种羊草(*Leymus chinensis*)和冰草(*Agropyron cristatum*)为研究对象, 通过模拟凝结水的方法来探讨植物叶片对凝结水的吸收和利用, 研究凝结水对干旱胁迫下植物碳同化作用、水分生理和生长的影响, 为深入了解全球变化背景下植物对干旱胁迫的适应策略提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验在中国科学院植物研究所内的大型可控环境条件的玻璃温室中进行, 该温室可以自动调控温度、湿度以及光照等环境条件。试验期间, 温室内放置了一个长×宽×高为5 m × 1.5 m × 1 m的暗室, 暗室内放置两个超声波加湿器来模拟凝结水的发生, 并且使用温湿度探头(Onset Computer Corporation, Bourne, USA)同步记录暗室内外的温度和湿度等气象数据。

1.2 试验物种选择

羊草和冰草都属于禾本科植物, 因其具有较强的耐寒、耐旱性, 是干旱半干旱草原生态系统中重要的优势植物种, 分布广泛。2015年8月在内蒙古浑善达克沙地收集这两种植物的成熟种子。

1.3 试验方法

1.3.1 试验设计

试验于2016年3月下旬至7月上旬进行。3月下旬对羊草和冰草种子进行发芽育苗, 待幼苗生长2周左右, 高度达到约10 cm后移栽至下口直径为13 cm、上口直径为18 cm、高为18 cm的花盆中, 花盆中放置草炭土与蛭石以体积比3:1混合后的土壤, 每盆移栽一株植物, 两种植物各40盆。试验前期, 所有植物处理均保持一致, 在此期间用便携式土壤水分仪(HH2- ML3, Delta-T, Cambridge, UK)测定土壤最大持水量。待移栽后的植物生长8周, 选择生长状态基本一致、长势良好的羊草和冰草各28盆进行试验。试验开始初期, 先对所有植物进行2周的干旱处理控制土壤含水量, 使土壤含水量维持在5%–6% (土壤最大持水量的11%左右), 之后对干旱处理的植物进行模拟凝结水的试验。试验设置4种处理, 即干旱胁迫下无凝结水发生(W0)、干旱每周发生3次凝结水(W3)、干旱每周发生5次凝结水(W5)以及正常浇水(W), 每种处理7个重复。正常浇水(W), 保持土壤含水量约为18% (土壤最大持水量的30%左右), 不发生凝结水。试验共进行4周。

试验中凝结水是在暗室中通过超声波加湿器来产生。根据野外试验结果表明, 浑善达克沙地草地凝结水通常在20:00左右发生, 到22:00左右凝结水量开始显著增加, 直到第二日6:00–7:00达到最大值(Wang *et al.*, 2017), 因此在室内试验中选择该时间

段为凝结水喷施的时间。处理日的夜间22:00开始产生凝结水,直到第二天早晨6:00,共持续8 h。在凝结水发生期间,用空气温度和湿度探头同步记录温室中暗室内外的温度和湿度(图1)。数据表明,试验期间暗室内大气相对湿度保持在95%–100%,暗室内外的温度差值小于1℃,所以可以忽略温度差异对试验结果产生的影响。凝结水发生期间为防止水分流入土壤,每个花盆用锡纸包裹覆盖。在试验进行的第三周选择晴朗天气的上午测定叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)以及水势(Ψ_{leaf}),连续测定两天;相对含水量(RWC)的测定从试验开始前第一次测定,试验第二周和第四周选取晴朗天气的上午测定,共测定3次。试验结束之前,计数每株植物叶片中黄叶数和绿叶数,并取W0、W3以及W处理的植物叶片进行电镜扫描观察叶片的表面结构。待以上指标测定完毕,将植株收获,分别测定地上和地下生物量。

1.3.2 测定方法

1.3.2.1 叶片相对含水量(RWC)和叶片水势(Ψ_{leaf})的测定 RWC 和 Ψ_{leaf} 的测定时间为10:00左右,待叶片上的凝结水完全消退后,采集植物成熟叶片,装入手提冰箱里,迅速带回实验室进行测定。 Ψ_{leaf} 用WP4C露点水势仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定。 RWC 用称质量法测定,取完全展开的成熟叶片2–3片,称其鲜质量(M),之后在蒸馏水中浸泡24 h使其达到恒质量后测定叶片的饱和鲜质量(M_0),再将植物叶片置于烘箱中在65℃下烘48 h至恒质量后称其干质量(M_1),用以下公式计算相对含水量。

$$RWC = (M - M_1) / (M_0 - M_1) \times 100\%$$

1.3.2.2 净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)的测定 P_n 、 G_s 和 T_r 采用LI-6400便携式光合作用测定系统(LI-COR, Lincoln, USA)选择红蓝光源来测定。每株植物选择3片完全展开的成熟叶片于每个测定日10:00左右测定,每个处理7个重复。用 P_n 与 T_r 之比表示植物水分利用效率(WUE)。

1.3.2.3 生物量的测定 在试验进行4周后,对羊草和冰草4个处理的每株植物分别统计其黄叶数与绿叶数,计算黄叶数与总叶数的比值。之后将两种植物4个处理的每个重复分别进行收获,花盆中取出植物时尽量减少对根的损伤,将地上部分剪下,并对根进行冲洗,然后将每株植物的地上和地下部分分别在65℃下烘48 h至恒质量,称质量后得到地上生物量和地下生物量干质量。

1.3.2.4 叶片表面结构 对W0、W3以及W三个处理下的成熟叶片进行取样,用刀片将叶片切成约2 mm × 2 mm的小块(切块时要避开叶片的中脉,以免影响电镜下的观察),然后将切成小块的叶片放入FAA固定液中固定,保存3天,之后将固定的小叶片取出用不同浓度的酒精和乙酸异戊酯进行脱水、置换,然后用CO₂临界点干燥法进行干燥、粘台、镀膜后在S-4800日立场发射扫描电镜(Hitachi, Tokyo, Japan)下进行观察和拍摄。

1.4 数据处理

数据前期整理使用Excel 2016,对 P_n 、 G_s 、 T_r 、 Ψ_{leaf} 以及生物量等的测定结果进行汇总,之后用SPSS 22.0软件对不同处理下的植物光合指标、水分生理指标和生长指标的数据进行单因素方差分析,显著性水平 $\alpha = 0.05$ 。作图采用Excel 2016。

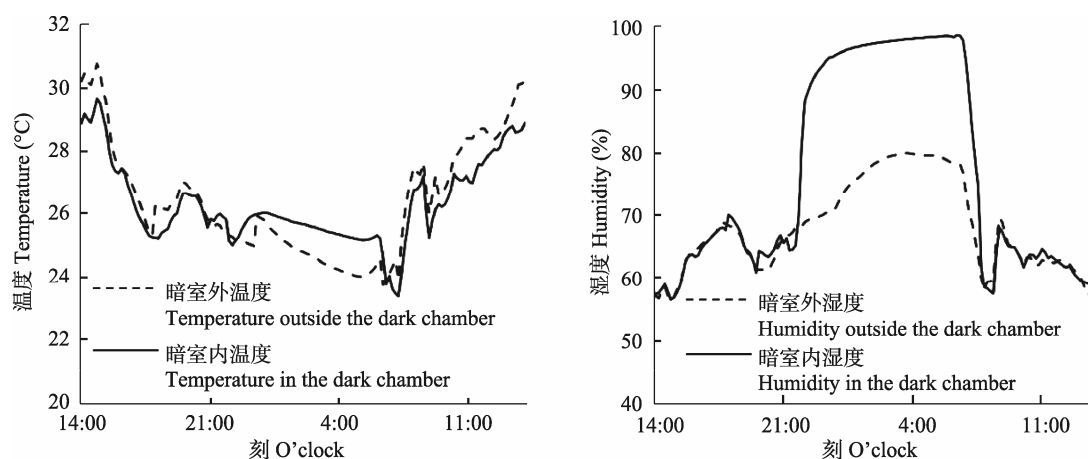


图1 试验期间暗室内外的温度和湿度动态。

Fig. 1 Dynamics of temperature and humidity in and outside of the dark chamber during the experiment.

2 结果和分析

2.1 凝结水对叶片RWC和 Ψ_{leaf} 的影响

干旱胁迫下, 两种植物叶片RWC都显著低于正常浇水处理($p < 0.05$), 且干旱胁迫的时间越长, 叶片RWC越低; 凝结水发生的频率越高, RWC降低得越少。试验第四周, 羊草W3 (50%)和W5 (54%)处理与W0 (46%)相比, 叶片RWC分别提高了8%和16%, 处理间差异不显著($p > 0.05$)(图2A); 冰草W3 (47%)和W5 (57%)处理与W0 (33%)相比, 叶片RWC分别提高了41%和71%, 差异显著($p < 0.05$)(图2B)。

统计分析数据表明, 与W处理相比, 干旱胁迫显著降低了羊草和冰草的 Ψ_{leaf} ($p < 0.05$); 干旱胁迫下, 凝结水可以提高两种植物的 Ψ_{leaf} , 但是与凝结水发生的频率有关, 凝结水发生次数越多, 叶片水

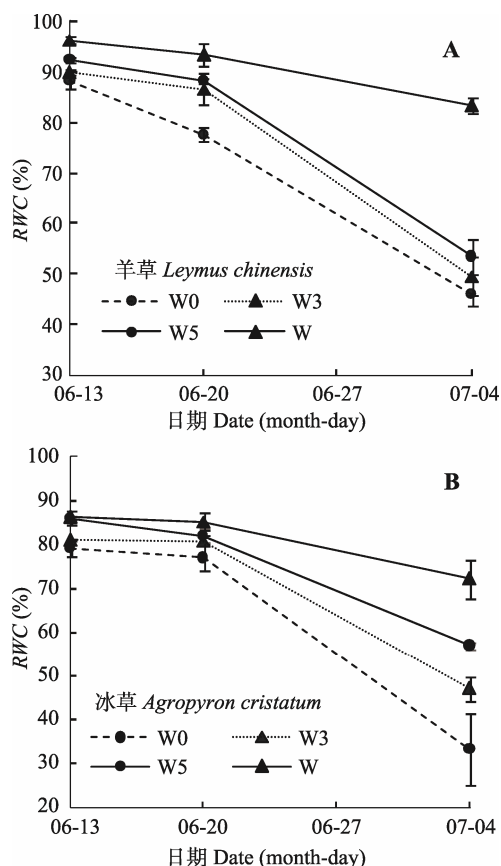


图2 凝结水对羊草和冰草叶片相对含水量(RWC)的影响(平均值±标准误差)。W0, 干旱胁迫无凝结水; W3, 干旱胁迫每周3次凝结水; W5, 干旱胁迫每周5次凝结水; W, 正常浇水无凝结水。

Fig. 2 Effects of dew increase on leaf relative water content (RWC) of *Leymus chinensis* and *Agropyron cristatum* (mean \pm SE). W0, no dew under drought; W3, simulated dew increase three times a week under drought; W5, simulated dew increase five times a week under drought; W, well watering no simulated dew.

www.plant-ecology.com

势提高也越多, 越能有效地减缓植物受到的干旱胁迫。对于羊草, 处理W3 (−2.51 MPa)和W5 (−2.27 MPa)与W0 (−2.88 MPa)相比, Ψ_{leaf} 显著提高了13%和21% ($p < 0.05$), 但是W3和W5处理间差异不显著; 冰草W3 (−1.82 MPa)和W5 (−1.67 MPa)处理与W0 (−2.13 MPa)相比, Ψ_{leaf} 分别提高了14%和22%, 其中, W5处理与W0达到显著差异($p < 0.05$) (图3)。

2.2 凝结水对植物光合生理的影响

处理W0、W3以及W5与W相比, 羊草和冰草的 P_n 、 G_s 和 T_r 都显著降低($p < 0.05$)。对于冰草, 干旱胁迫下, 凝结水对其 P_n 、 G_s 与 T_r 都有显著提高($p < 0.05$); 凝结水发生的频率越高, P_n 、 G_s 与 T_r 越大, 处理W3和W5与W0相比, P_n 分别提高了0.58倍和1.73倍, G_s 分别提高了0.73倍和1.44倍, 差异显著($p < 0.05$)。干旱胁迫下, 羊草 P_n 对凝结水的响应趋势与冰草类似, 处理W3和W5与W0相比, P_n 分别提高了0.37倍和1.33倍, W3和W0处理间差异不显著, 其他处理差异均显著($p < 0.05$); 干旱胁迫下, 羊草的 G_s 和 T_r 随凝结水的变化基本没有提高, 这一点与冰草的变化趋势不同(图4A、4B、4C)。

干旱胁迫下, 两种植物WUE对凝结水的响应趋势不同(图4D)。凝结水发生频率的增加显著提高了羊草的WUE, 其中W5处理下的WUE最高; 冰草的WUE对凝结水发生频率的增加变化不显著。

2.3 凝结水对生物量的影响

与W处理相比, 干旱胁迫显著降低了两种植物

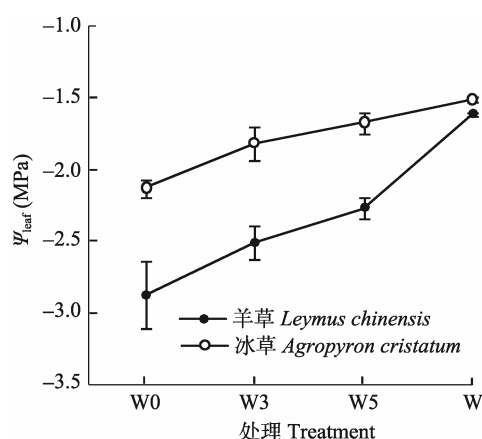


图3 凝结水对羊草和冰草叶片水势(Ψ_{leaf})的影响(平均值±标准误差)。W0, 干旱胁迫无凝结水; W3, 干旱胁迫每周3次凝结水; W5, 干旱胁迫每周5次凝结水; W, 正常浇水无凝结水。

Fig. 3 Effects of dew increase on leaf water potential (Ψ_{leaf}) of *Leymus chinensis* and *Agropyron cristatum* (mean \pm SE). W0, no dew under drought; W3, simulated dew increase three times a week under drought; W5, simulated dew increase five times a week under drought; W, well watering no simulated dew.

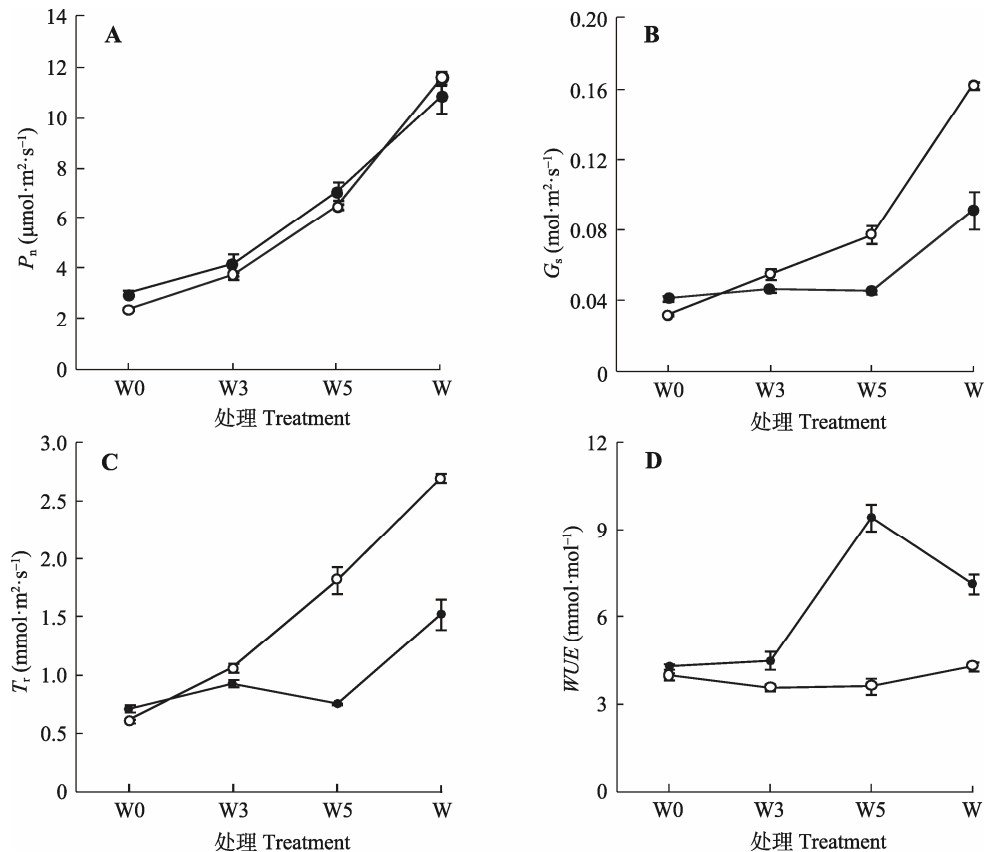


图4 凝结水对羊草(●)和冰草(○)净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)与水分利用效率(WUE)的影响(平均值±标准误差)。W0, 干旱胁迫无凝结水; W3, 干旱胁迫每周3次凝结水; W5, 干旱胁迫每周5次凝结水; W, 正常浇水无凝结水。

Fig. 4 Effects of dew increase on photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and water use efficiency (WUE) of *Leymus chinensis* (●) and *Agropyron cristatum* (○) (mean ± SE). W0, no dew under drought; W3, simulated dew increase three times a week under drought; W5, simulated dew increase five times a week under drought; W, well watering no simulated dew.

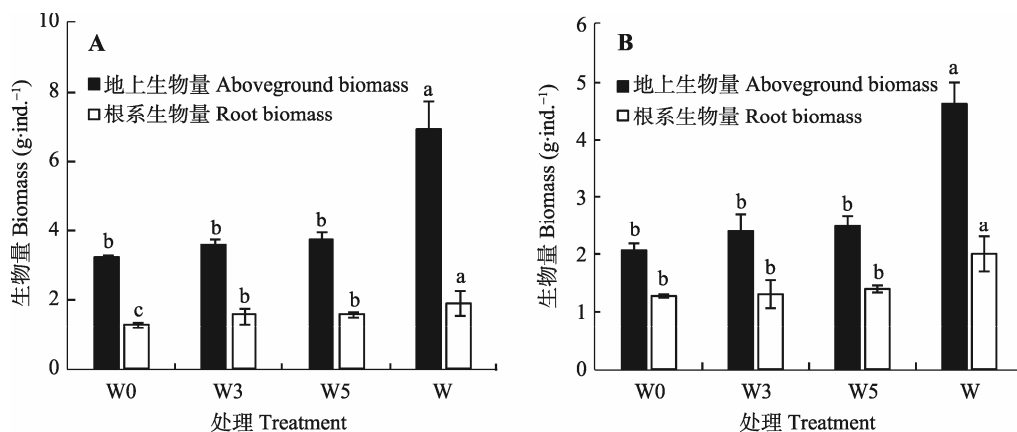


图5 凝结水对羊草(A)和冰草(B)地上和地下生物量的影响(平均值±标准误差)。W0, 干旱胁迫无凝结水; W3, 干旱胁迫每周3次凝结水; W5, 干旱胁迫每周5次凝结水; W, 正常浇水无凝结水。同种植物不同小写字母表示在 $p < 0.05$ 水平上各处理间差异显著。

Fig. 5 Effects of dew increase on biomass of *Leymus chinensis* (A) and *Agropyron cristatum* (B) (mean ± SE). W0, no dew under drought; W3, simulated dew increase three times a week under drought; W5, simulated dew increase five times a week under drought; W, well watering no simulated dew. Different lowercase letters indicate the difference is significant among the treatments at $p < 0.05$ level.

的地上生物量和根系生物量($p < 0.05$); 处理W3和W5与W0相比, 羊草的地上生物量分别提高了9%和12%, 冰草的地上生物量分别提高6%和14%, 差异

不显著($p > 0.05$)。

干旱胁迫下, 处理W3和W5与W0相比, 羊草的根系生物量分别提高了20%和23% ($p < 0.05$); 而凝

结水的发生对冰草的根系生物量影响不显著($p > 0.05$)。

2.4 凝结水对黄叶数与总叶数的影响

与正常浇水处理相比, 干旱胁迫下, 羊草和冰草的总叶数和绿叶数逐渐下降, 黄叶数逐渐增加(图6)。干旱胁迫下, 随着凝结水发生频率的提高, 植株总叶数和绿叶数增加, 而黄叶数减少, 最终导致黄叶数与总叶数的比值有所降低。对于羊草, 处理W3 (35%)和W5 (32%)与W0 (37%)相比, 黄叶数与总叶数的比值分别降低了5%和14% ($p > 0.05$); 对于冰草, 处理W3 (26%)和W5 (21%)与W0 (31%)相比, 黄叶数与总叶数的比值分别降低了16%和32%, W5和W0处理间差异显著($p < 0.05$), 其他各处理间差异不显著。

2.5 凝结水对叶片表面结构的影响

在电镜下观察羊草和冰草的叶片表面结构发现, W处理下, 两种植物的叶片表面结构光滑、完整, 可以清晰地观察到叶片表面的气孔、毛状突起等(图7A、7D); W0处理下, 两种植物叶片表面粗糙, 有不同程度的损伤(图7B、7E), 且观察发现羊草的叶片表面气孔下陷, 冰草的叶片表面毛状突起减少, 两种植物是通过不同的保护措施来减少水分蒸发并降低由于干旱缺水造成的叶片表面破坏; W3处理下, 羊草和冰草的叶片表面仍有不同程度的损伤(图7C、

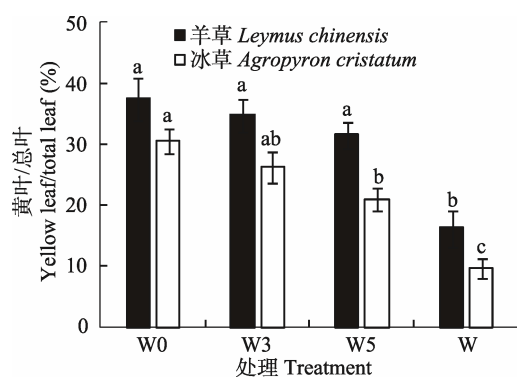


图6 凝结水对羊草和冰草黄叶数与总叶数比值的影响(平均值±标准误差)。W0, 干旱胁迫无凝结水; W3, 干旱胁迫每周3次凝结水; W5, 干旱胁迫每周5次凝结水; W, 正常浇水无凝结水。同种植物不同小写字母表示在 $p < 0.05$ 水平上各处理间差异显著。

Fig. 6 Effects of dew increase on the ratio of yellow leaves to total leaves of *Leymus chinensis* and *Agropyron cristatum* (mean ± SE). W0, no dew under drought; W3, simulated dew increase three times a week under drought; W5, simulated dew increase five times a week under drought; W, well watering no simulated dew. Different lower case letters indicate the difference is significant among the treatments at $p < 0.05$ level.

7F), 但是相对于W0处理, 叶片表面破损程度大大减小, 说明干旱胁迫下, 凝结水的发生对植物叶片表面有一定的保护作用, 凝结水可以有效地缓解干旱对植物叶片表面造成的损伤。

3 讨论

研究者在不同生态系统中对凝结水是否能够补充植物生长所需水分进行的研究已经证实, 地中海气候区的植物、热带雨林植物、针叶树、需水量少的地衣、苔藓以及附生植物都可以吸收叶片表面的凝结水来补充植物生长过程中对水分的需求。早期的研究发现, 凝结水的发生可以减弱甚至避免干旱胁迫下植物光合速率的下降(Grammatikopoulus & Manetas, 1994); 凝结水可以提高干旱胁迫下 *Melissa officinalis* 的含水量, 并且对受到干旱胁迫的植物代谢有重要的恢复作用(Munné-Bosch & Alegre, 1999)。并且Munné-Bosch等(1999)在模拟凝结水的研究中发现, 干旱胁迫下, 凝结水发生3天和6天后, *Melissa officinalis* 的水势分别提高了18%和76%。Limm等(2009)的研究证实, *Sequoia sempervirens* 的叶片可以通过吸收凝结水来减轻植株受到的水分胁迫, 并且使叶片的相对含水量增加了2%–11%; Zhuang和Sophia (2012)的研究发现, 凝结水的发生增加了雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)枝条的相对含水量、水势以及总生物量, 并且可以使叶片的气孔导度和光合速率达到干旱胁迫下的最大值。我们的研究表明, 干旱胁迫下, 每周发生3次和5次凝结水与无凝结水处理相比, 羊草的叶片相对含水量分别提高了8%和16%, 冰草的叶片相对含水量分别提高了41%和71%; 相应地, 相同处理下羊草的叶水势分别提高了13%和21%, 冰草的叶水势分别提高了14%和22%, 这一点与前人的研究结果类似, 表明凝结水的发生可以适当缓解植物因干旱胁迫导致的叶片水分亏缺状况。羊草和冰草相比, 干旱胁迫下, 叶水势随凝结水发生的变化趋势基本一致; 而在相对含水量方面, 冰草叶片含水量变化受到凝结水影响较大, 说明冰草吸收的这些凝结水主要是用来提高碳同化等代谢作用, 而不是用来维持水细胞膨压, 这一点可以通过冰草净光合速率、气孔导度和蒸腾速率都显著增加得以证实; 与冰草不同的是, 羊草的气孔导度和蒸腾速率随凝结水的发生没有显著提高, 但是水分利用效率变化显著。我们的

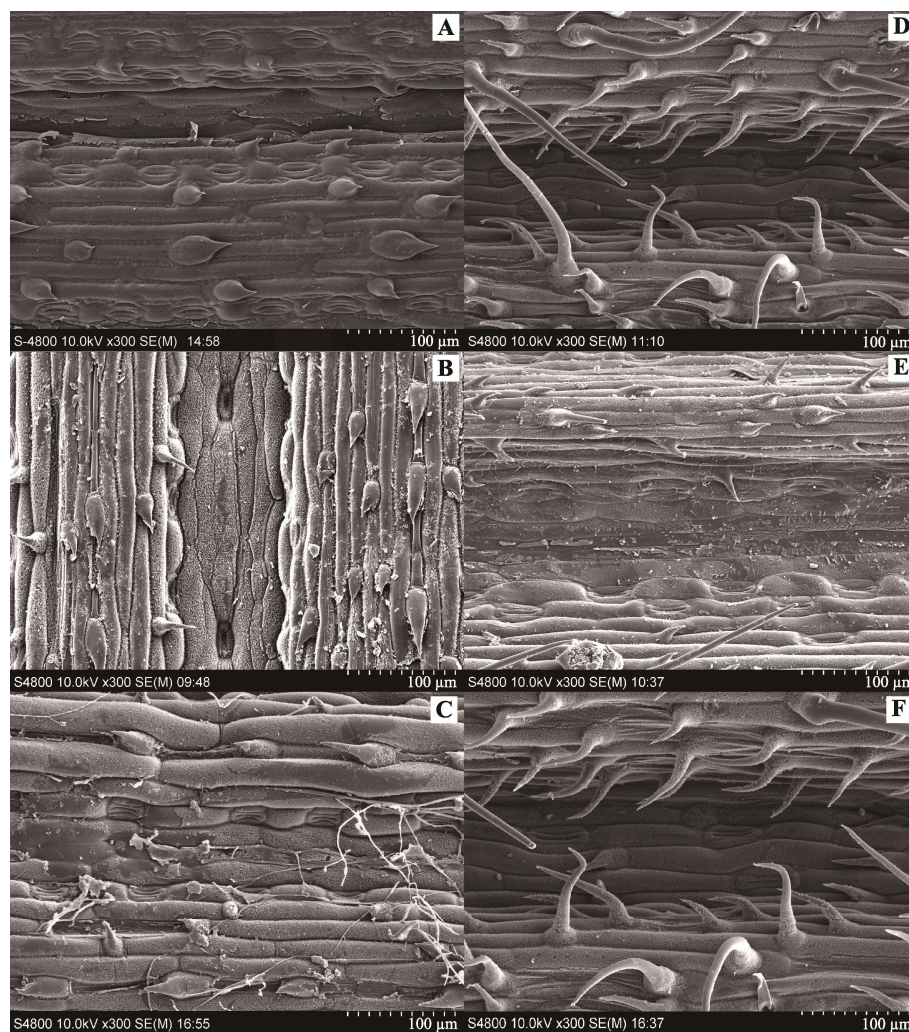


图7 凝结水对羊草和冰草叶片表面结构的影响。A、B、C分别是羊草W、W0以及W3处理的叶片表面结构电镜扫描图; D、E、F分别是冰草W、W0以及W3处理的叶片表面结构电镜扫描图。W0, 干旱胁迫无凝结水; W3, 干旱胁迫每周3次凝结水; W, 正常浇水无凝结水。

Fig. 7 Effects of dew increase on leaf structures of *Leymus chinensis* and *Agropyron cristatum*. A, B and C were TEM micrographs of the leaf structures for *Leymus chinensis* at treatments of W, W0 and W3, respectively. D, E and F were TEM micrographs of the leaf structures for *Agropyron cristatum* at treatments of W, W0 and W3, respectively. W0, no dew under drought; W3, simulated dew increase three times a week under drought; W, well watering no simulated dew.

研究发现, 干旱胁迫下, 凝结水对羊草和冰草光合生理影响不同, 表明两种植物是通过不同的调节机制来维持体内的水分, 保持细胞内环境的相对稳定, 羊草水分利用效率的提高表现出更强的抗旱性, 而冰草气孔导度和蒸腾速率的提高可以更好地吸收凝结水, 更好地缓解干旱胁迫造成的大量缺水。本试验测定的净光合速率和气孔导度都低于野外自然状态下羊草和冰草的净光合速率和气孔导度, 主要是由于温室的光照以及花盆种植的影响, 但是这种条件对试验中所有植物的影响是一致的, 所以并不影响试验结果。观察羊草和冰草叶片的电镜扫描图发现, 凝结水对叶片表面结构有一定的保护作用。

本研究表明, 干旱胁迫下, 每周发生3次凝结水

和每周发生5次凝结水与无凝结水处理相比, 羊草的地上生物量分别提高了9%和12%, 冰草的地上生物量分别提高了6%和14%; 羊草的根系生物量分别提高了20%和23%, 冰草的根系生物量分别提高了3%和9%, 凝结水对两种植物生物量影响的变化趋势与前人的研究结果一致(Boucher *et al.*, 1995; 庄艳丽和赵文智, 2009, 2010)。羊草和冰草相比, 在生物量和根系生物量方面都有相对较大比例的提高, 而在气孔导度和蒸腾速率方面没有显著的变化, 充分地表明了羊草和冰草两个物种之间具有不同的干旱适应策略。干旱胁迫下, 凝结水的发生虽然增加了冰草的净光合速率和气孔导度, 但是光合作用积累的生物量运输以及分配会受到水分的限制。在

相同水分胁迫下, 羊草光合产物传输到根部的生理过程受到的影响较小。干旱胁迫下, 羊草主要通过调节气孔导度降低蒸腾失水的过程保持体内细胞水分的相对稳定; 而冰草在干旱胁迫下, 只要有少量凝结水发生, 就可以吸收利用来维持体内水分的相对稳定。羊草和冰草生物量对凝结水的响应说明, 干旱胁迫下, 羊草和冰草都能够吸收利用凝结水, 提高光合和水分生理代谢效率, 进而促进其生物量的积累。本研究发现, 干旱胁迫下, 羊草和冰草的总叶数和绿叶数逐渐下降, 黄叶数逐渐增加, 随着凝结水发生频率的提高, 植株总叶数和绿叶数增加, 而黄叶数减少, 最终导致黄叶数与总叶数的比值有所降低。Duvdevani (1964)在野外研究豆类、黄瓜 (*Cucumis sativus*)、玉米 (*Zea mays*)等发现凝结水的发生不仅可以增加植物的果实数目与质量, 同时可以增加植物的绿叶数。本研究表明植物对凝结水的响应因物种不同而差异较大, 而且不同物种对凝结水的响应策略与物种本身的抗逆性有很大关系。

4 结论

通过研究干旱胁迫下羊草和冰草生理生态特征和叶片表面结构对凝结水的响应, 可以得出以下结论:

(1)干旱胁迫下, 羊草和冰草的叶片可以吸收并利用凝结水; 植物对凝结水的响应因物种不同而差异较大。

(2)干旱胁迫下, 凝结水的发生可以提高羊草和冰草的叶片相对含水量和叶水势。每周发生3次凝结水和5次凝结水与无凝结水处理相比, 羊草的叶片相对含水量分别提高了8%和16%, 冰草的叶片相对含水量分别提高了41%和71%; 羊草的叶水势分别提高了13%和21%, 冰草的叶水势分别提高了14%和22%。

(3)干旱胁迫下, 凝结水显著地提高了冰草的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率; 而羊草的气孔导度和蒸腾速率随凝结水的变化不显著。

(4)干旱胁迫下, 凝结水的发生可以减缓植物叶片衰老变黄的速率, 并且对植物叶片表面结构的完整性有一定的保护和修复作用。

基金项目 国家自然科学基金(41371056)。

参考文献

Boucher JF, Munson AD, Bernier PY (1995). Foliar absorption
www.plant-ecology.com

- of dew influences shoot water potential and root-growth in *Pinus-strobus* seedlings. *Tree Physiology*, 15, 819–823.
- Duvdevani S (1964). Dew in Israel and its effect on plants. *Soil Science*, 2, 14–21.
- Eller CB, Lima AL, Oliveira RS (2013). Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). *New Phytologist*, 199, 151–162.
- Feng Q, Gao QZ (1995). Preliminary study on condensation water in semi-humid sandyland. *Arid Zone Research*, 12(3), 72–77. (in Chinese with English abstract) [冯起, 高前兆 (1995). 半湿润沙地凝结水的初步研究. 干旱区研究, 12(3), 72–77.]
- Gotsch SG, Sybil G, Heidi Asbjornsen, Friso Holwerda, Goldsmith GR, Weintraub AE, Dawson TD (2014). Foggy days and dry nights determine crown-level water balance in a seasonal tropical montane cloud forest. *Plant, Cell & Environment*, 37, 261–272.
- Grammatikopoulus G, Manetas Y (1994). Direct absorption of water by hairy leaves of *Phlomis fruticosa* and its contribution to drought avoidance. *Canadian Journal of Botany*, 72, 1804–1811.
- Hill AJ, Dawson TE, Shelef O, Rachmilevitch S (2015). The role of dew in Negev desert plants. *Oecologia*, 178, 317–327.
- Kidron GJ, Yair A, Danin A (2000). Dew variability within a small arid drainage basin in the Negev Highlands, Israel. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 126, 63–80.
- Limm EB, Simonin KA, Bothman AG, Dawson TE (2009). Foliar water uptake, a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia*, 161, 449–459.
- Martin CE, von Willert DJ (2000). Leaf epidermal hydathodes and the ecophysiological consequences of foliar water uptake in species of *Crassula* from the Namib Desert in southern Africa. *Plant Biology*, 2, 229–242.
- Munné-Bosch S (2010). Direct foliar absorption of rainfall water and its biological significance in dryland ecosystems. *Journal of Arid Environments*, 74, 417–418.
- Munné-Bosch S, Alegre L (1999). Role of dew on the recovery of water-stressed *Melissa officinalis* L. plants. *Journal of Plant Physiology*, 154, 759–766.
- Munné-Bosch S, Nogues S, Alegre L (1999). Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytology*, 144, 109–119.
- Rahimi J, Ebrahimpour M, Khalili A (2013). Spatial changes of extended De Martonne climatic zones affected by climate change in Iran. *Theoretical and Applied Climatology*, 112, 409–418.
- Tomaszkiewicz M, Abou Najm M, Beysens D, Alameddine I, EI-Fadel M (2015). Dew as a sustainable non-conventional

- water resource: A critical review. *Environmental Reviews*, 23, 425–442.
- Wang CD, Cen Y, Liu MZ, Bowler P (2017). Formation and influencing factors of dew in sparse elm woods and grassland in a semi-arid area. *Acta Ecologica Sinica*, 37(3), 125–132.
- Zheng YL, Feng YL (2006). Fog water absorption by leaves of epiphytes and non-epiphytes in Xishuangbanna. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 977–981. (in Chinese with English abstract) [郑玉龙, 冯玉龙 (2006). 西双版纳地区附生与非附生植物叶片对雾水的吸收. 应用生态学报, 17, 977–981.]
- Zhuang YL, Sophia A (2012). Relationship between dew presence and *Bassia dasyphylla* plant growth. *Journal of Arid Land*, 4, 11–18.
- Zhuang YL, Zhao WZ (2008). Advance in the condensation water of arid regions. *Advances in Earth Science*, 23(1), 31–38. (in Chinese with English abstract) [庄艳丽, 赵文智 (2008). 干旱区凝结水研究进展. 地球科学进展, 23(1), 31–38.]
- Zhuang YL, Zhao WZ (2009). Study on the ecological effects of condensed water on an annual plant in a temperate desert. *Arid Zone Research*, 26, 526–532. (in Chinese with English abstract) [庄艳丽, 赵文智 (2009). 凝结水对温带荒漠一年生植物生态作用研究. 干旱区研究, 26, 526–532.]
- Zhuang YL, Zhao WZ (2010). Experimental study of effects of artificial dew on *Bassia dasyphylla* and *Agriophyllum squarrosum*. *Journal of Desert Research*, 30, 1068–1074. (in Chinese with English abstract) [庄艳丽, 赵文智 (2010). 荒漠植物雾冰藜和沙米叶片对凝结水响应的模拟实验. 中国沙漠, 30, 1068–1074.]
- 责任编辑: 李 彦 责任编辑: 李 敏



扫码向作者提问