

中国科学院治沙队 1962 年科学研究总结会议

长期土地干旱对小叶杨
幼苗的生理和生长发育
的影响及提高其抗旱性

执笔人：鲁作民 蒲锦春 王国校

（中国科学院治沙队）

1962年12月 呼和浩特

提 要

经过短期土壤干旱的影响，使小叶杨幼苗得到了有利于抗旱的生理和生长发育因素，因而，在土壤干旱条件下，它的抗旱性有了显著提高。

目 录

一、引 言	1
二、试验情况	2
三、测定方法	4
四、试验结果	5
I、短期土壤干旱对小叶杨幼苗的生理影响：	5
(1) 对叶片水分状况及抗性生理的影响：	5
(2) 对光合生产率的影响：	9
(3) 淀粉含量的影响：	9
II、短期土壤干旱对小叶杨幼苗根透性的影响	10
III、短期土壤干旱对小叶杨幼苗生长发育的影响	12
IV、干旱致死	15
五、讨 论	16
六、结 论	18

短期土壤干旱对小叶楊(*Populus Simonii* Carr.) 幼苗的生理和生长发育的影响及提高其抗旱性。

一. 前 言

大家知道, 祖国的西北、华北及内蒙地区为大陆性气候。降雨量少, 风沙大, 温度差异大, 造成了严重的干旱(包括土壤干旱和空气干旱); 该地区有大片的沙漠, 干旱问题则更加突出。因此, 农作物产量低, 树木生长不良是必然的。所以, 研究干旱对植物的影响及提高它的抗旱性是有一定意义的。

抗旱性问题是其复杂的现象。前人早已有过研究。(1-5)(26)

国外以苏联研究得较多。早在一八九二年, K. A. 季米里亚席夫就作了“植物的抗旱”(Борьба растений с засухой)的讲演。后来, H. A. 马克西莫夫(1916, 1926)对植物的抗旱生理问题作了全面的论述。近年来 H. M. Сидоркин, Л. С. Ливинюв, Ч. Д. Сказкин, А. М. Алексеев, П. А. Гелькелб等在抗旱性方面作了深刻的研究。

植物生理学不仅是说明科学, 而且要掌握植物的生命活动规律, 改造植物, 造福于人类。这点, 季米里亚席夫早就告诉我们。早在1921年左右, 美国学者哈维(Harvey)及罗查(Rosa)就运

① 1. 本试验是在刘斌心、黄兆年二先生的指导下进行的, 本文经黄先生阅过。

2. 参加本文讨论者: 刘家珍、陈必寿

3. 本所土壤组、林业组和巴盟治沙站对试验帮助很大, 表示谢意。

用了低温、高浓度盐溶液、干旱等条件处理植物，发现能提高对低温的忍耐力。⁽⁴⁾⁽²⁾ 从米丘林的幼嫩植株具有最大可塑性原理出发，M. И. 杜曼诺夫 (1923) 创造了植物幼苗重复萎蔫锻炼法，提高了植株的抗旱性。⁽²⁾ 全德里教授 (1934) 进一步提出了“种子提前锻炼法” (干旱)，提高了植物的抗旱性。M. Я. Урков и Г. К. (1939) 等也研究了用微量元素提高植物抗旱性的新途径⁽⁵⁾。上述这些方法，已取得了一定的成绩，但仍未得到全面的推广。

国内有关这方面的研究是很少的。在解放前无人问津；解放后略有进展，如余叔文等 (1956) 做了不少的工作。⁽⁴⁾⁽³⁾⁽⁶⁾

无论从迅速发展农业生产、林业生产而说，无论从改造沙漠绿化祖国而说，或者从发展祖国这方面的科学而说，开展这方面的科学研究工作都是十分迫切的。为此，我们以小叶杨 (是固沙造林的主要树种之一) 幼苗为对象，以土壤干旱为手段，探讨短期土壤干旱对它的生理和生长发育的影响，并通过土壤干旱二次锻炼达到提高抗旱性的目的。

二. 試驗情况

1. 环境条件

1962年6月18日至10月5日，在内蒙古自治区西部乌兰布和沙漠边缘露天的条件下，进行了本试验的研究。气象条件与往年同，唯今年降雨量更少。

本试验采用盆栽法。盆 (未土抽) 的直径为30厘米，高为33厘米。每盆装土^① 22市斤 (折称绝对烘干土)，掺沙子11市斤；有机肥料 (风干重) 500克，无机肥料有：硫酸铵5克，过磷酸

①，经初步改良后的白垩土。

多(农家肥)6克, 硫酸钾2克, 将土肥拌匀放入盆中。試驗結束时, 分別測定了各处理土壤的全氮, 全磷等, 証明不缺肥。

于6月18日播种, 20日出苗, 在出苗后15天内, 因中午酷热, 曾用油布(黄已)盖上。一般苗株整齐健壮。

試驗期間均用渠道內的黄河水澆灌。澆水量及次数基本上按各个时期的气候, 生长状况而定。每次灌水均是用定量的杯子逐一倒入盆中, 做到使水不触及叶片或不淹没植株, 以免影响生理測定。这样可使土壤含水量(烘干法)保持在11.3—13.8%, 約当最大持水量(該土为25.6%)的45.6—56.0%。在整个試驗过程中未发现缺水或多水现象。

2. 試驗经过:

試驗期間曾进行两次干旱。第一次是从7月16日开始不浇水, 20日又恢复浇水, 这就謂之干旱一次。从8月2日至7日, 干旱一次, 即謂之干旱二次。^{20日第一次复水}前两次干旱試驗的天数, 曾先期經預备試驗和当时的干旱状况而定。最后, 为了鑑定試驗植株的抗旱性提高与否, 于9月1日至10日进行了干旱总考驗。[干旱二次之植株再受一次干旱总考驗即謂之干旱三次, 余类推] 因温度表1各次短期土壤干旱时的情况,

处 理 植 株 叶 片 数		土 壤 水 分	
		绝对干旱%	占最大持水量
干旱一次	4—5	7.9	31.1
干旱二次	7	6.3	25.6
干旱考驗	干旱一次	9	26.8
	干旱二次	8	29.6
	对 照	12	26.8
对 照	—	11.3—13.8	45.6—56.0

低 植株大，故干旱总考验的时间较长。现将各次干旱时植株和土壤水分状况列于表1。

三、测定方法

在干旱期间，恢复灌水以后和干旱考验三个试验过程中，分别进行了以下几个项目的测定。每项目测定，一般重复2—3次。

Ⅰ. 生理方面：

(一) 水分及抗性生理方面：

1. 蒸腾强度：A. A. Ибрагимов 称重法。

2. 总含水量、自由水：求束缚水百分含量⁽¹¹⁾(12) 先将样品的叶片由主脉处剪成等量的两半，一半作总含水量测定；另一半作自由水百分含量测定（用马林契克改进法）。总含水量减去自由水即得束缚水含量。

3. 保水力及残存水：用 Наваробов 干燥法。

4. 粘滞性⁽¹³⁾：用解剖刀刮去叶片的其余部分，把剩下的下表^反浸放入1/5000 中性红液中，染色10分钟，然后取出，再加0.4 M蔗糖溶液，立即置显微镜下观察细胞的质壁分离（约占细胞的10—30%），并同时计算由加蔗糖直到细胞质壁分离的时间。其时间长短表示细胞原生及粘滞性大小。

5. 抗热性：用马兹柯夫法⁽¹⁴⁾。将样品放入预先试过的50℃水浴中，十分钟后，取出再放入0.2N HCl 溶液中20分钟，分叶层比较其褐色斑点的大小，褐色斑点大小以“+”号表示。“+”号的多少则说明了抗热性的强弱。

(二) 光合生产率：根据已知干重和叶面积，再按 Боровинский 公式⁽¹⁵⁾求而得⁽¹⁶⁾。

(三) 淀粉含量⁽¹⁴⁾：在中午11—12小时，把取下的叶片置暗处

3-4小时，以后再置外浴锅中煮沸5-10分钟，再放到沸酒精中脱色，至无色为止，取出后加入碘-碘化钾溶液，分叶层比较蓝色程度。蓝色越深，则“+”号越多（后表中直接以“+”号的数字表示），即表示淀粉含量多；反之，蓝色浅，则“+”号的数字亦小。这是相对比较的。

II. 根的一般观察：每次取样，都是用河水慢慢冲洗而得。

III. 生长发育方面：

1. 叶面积：用求积仪而测得。

2. 干重：在100-105℃上烘箱中至烘恒重。

有个别的方法，留用后面补述。

四. 试验结果：

I. 短期土壤干旱对小叶杨幼苗的生理影响：

(一) 对叶片水分状况及抗性生理的影响：

1. 对小叶杨幼苗蒸腾作用的影响：

蒸腾作用与土壤的小分含量是密切相关的。在表2资料表明：在土壤干旱时，蒸腾强度显著减小。在恢复浇水后，试验植株各

表2 短期土壤干旱对小叶杨幼苗蒸腾作用的影响(毫克/厘米²/厘米²/小时)

处理	时期 = 干旱期 向(期) 恢复浇水后 (八月十九日)				单株总计
	3-4	5-6	5-6	8	
对 照	67.6	64.5	96	84	3665.2
干旱一次	—	—	114	90	2198.5
干旱二次	31.7	209	180	236	1352.4

各层叶（由下往上数，后同）的蒸腾强度均高于对照，且干旱二次的为最高，对照最低，如果以单株总计计算其蒸腾量（即单株叶面积乘以各叶层蒸腾强度之平均值而得），则得到相反的情况，即对照的蒸腾量最大，干旱二次的为最小。这主要由于试验植株叶面积减小的缘故。（见生长发育一节）

我们认为这种情况是合理的，因为单位叶面积蒸腾强度加大可以降低叶面温度，避免灼伤，可以使水分、矿质养料供应充分，光合作用加强；而单株蒸腾量降低，则又可以节约水分的消耗。这样可以更好地适应干旱环境。

蒸腾作用与抗旱性的关系颇多，我们认为单凭蒸腾强度的高低，或单凭单株蒸腾量的大小来判断植物的抗旱性是片面的，应该把二者结合起来，且还应与根系的吸水结合起来。这与马克西莫夫的观点相一致。（2）

2. 对叶面的水分状况的影响：

由下表可见，干旱期间试验植株的叶面含水量显著减少，以

表：相同土壤下不同植株叶面水分状况的影响（干旱×）

项目	日期	恢复期 小春 8月13日				
		总含水量	自由水	束缚水	自由水/束缚水	差 额
对 照	7月7日	75.3	52.5	22.8	2.30	
干旱一次	—	75.0	51.6	23.4	2.21	
干旱二次	7月20日	74.7	48.6	26.1	1.86	
9月10日		9月25日				
对 照	—	68.9	52.7	16.2	3.25	3.25-2.30=0.95
干旱一次	—	62.8	51.1	11.7	2.73	2.73-2.30=0.43
干旱三次	—	72.9	50.8	21.7	2.34	2.34-1.86=0.48

* 此植株仅在7月10日受干旱一次。

8月7日为例，约亏缺4.3%；在恢复浇水后十天或十天以上，总含水量已接近（8月13日）对照水平或者超过对照水平（9月2日）。上表还表明在恢复浇水后，试验植株的自由水含量减少而束缚水含量高于对照。这两个指标与植物抗旱性密切相关。

Lum B H B 认为中生植物（小叶杨属于中生植物）在干旱条件下保持较多的水分是有利于抗旱的。⁽¹⁰⁾ 一般作者认为：植物体内有大量的束缚水存在是具有抗旱性的标志。由此可以说明短期土壤干旱的影响，并为提高小叶杨幼苗的抗旱性提供了有利的因素。

由表3还可以看出：自由水和束缚水比值随着干旱的次数增加而减少，以对照为最高。近年来，Baculbeba 认为在干旱环境下，……如植物向着自由水减小的方向进行，则该植株生命力降低。⁽¹¹⁾ 本试验里，受干旱植株的生长受到了抑制，这就证实了这种看法的正确性。

由表3还可以看出：在九月二十五日和八月十三日比较一下对照和试验植株处理后的自由水和束缚水比值差额的变化，则对照的差额为0.95，而受干旱的差额分别为0.43和0.40。这说明了对照的差额变化大，而试验植株的差额变化小较稳定。Baculbeba 证明了较抗旱的植物能保持自由水的适当比例几乎达到生长末期……从而说明了试验植株是较抗旱的。

3. 对叶失水力和残存水的影响：

由图1α表明：试验植株和对照植株叶片的失水量，在0时均为100%。到最初小时，则干旱和对照二线相交。在交点前，对照的失水量均高于干旱，交点后相反，即对照的失水量低于干旱，且达到恒量的时间为12小时，短于干旱的。由此说明了对照叶片开始失水量快，而干旱的失水量较慢，所以到交点后，干旱的仍保持住较多的水分。故证明了对照叶片的保水力小于干旱植株。

此图a为干旱二次的植株5—6叶片的失水情形。在干旱一次的5—6等叶片中，也得到了类似结果：

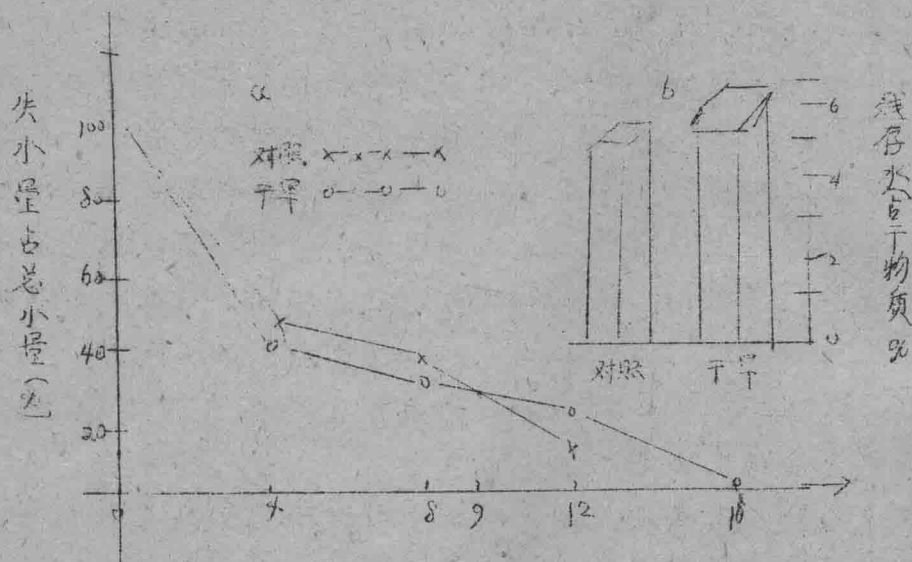


图1 a对照 土壤干旱对小叶杨幼苗保水力的影响；

b短期 土壤干旱对小叶杨幼苗残存水的影响。

本试验结果反表示方法与余叔文⁽¹⁸⁾略有不同。他的资料是一直失水慢者为保水力大。

由图1b中看干旱植株的残存水含量稍高于对照。说明了试验植株原生及胶体亲水性程度强于对照。在干旱一次叶片的测定中也得到了类似结果。

此结果与上述自由水、束缚水含量的资料相符合。同样为提高小叶杨幼苗的抗旱性提供了有利的因素。

4. 对粘滞性及抗热性的影响 叶全德⁽¹⁹⁾早已指出粘滞性和抗热性的紧密关系以及它们与抗旱的关系。⁽¹⁸⁾⁽²⁰⁾这里为了方便起见，将二生理指标列入表4。由表4可见，对于同层叶片而言，干旱二次，干旱一次的粘滞性都大于对照，抗热性测定结果也类似，即干旱二次耐热性最小，其次干旱一次，以对照最大。这说明干

旱影响粘滞性、抗热性有了显著提高。在测定过程中，对于

表4 短期土壤干旱对小叶杨幼苗(第五叶)粘滞性、抗热性的影响：

上部上层叶子则效果不明显，有时会有相反情况出现，其原因何在，留待后面讨论。

测定日期	粘滞性	抗热性
处理	八月廿四日	八月廿五日
对照	24'15"	++++
干旱一次	33'0"	+++
干旱二次	65'25"	++

通过上面的资料，可以知道，短期土壤干旱引起了叶片深刻的生理变化。在下面的生理、生化指标上亦得到了一致的结果。

(二) 对光合生产率的影响：

所谓光合生产率是指单位叶面积上在一段时间内(一昼夜内)所实际生产干物质之意。光合生产率是和周围的环境条件(如矿质养料、水分、阳光、温度等)密切相联系的。当然在短期土壤干旱条件下其变化是显著的。由表4看出，在干旱条件下，对照光合生产率为负值，其他各处理也略有减少。这一结果已为许多人(2)(21)所证实。

表5表明在恢复浇水后，试验植株的光合生产率比对照高。以9月4日—10日为例，以对照为100%，则干旱一次的为107.6%，干旱二次的为142.9%。9月10日—10月5日也得到了类似的结果。至于为什么干旱二次的低于干旱一次的，可能由于此时干旱

表5 恢复浇水后小叶杨幼苗光合生产率的变化：
干物质(克)/米²/一昼夜

生长日期 项目	9月4—9月10日	9月10—10月5日		
处理	光合生产率	对照%	光合生产率	对照%
对照	1.0.5	100.0	6.4	100.0
干旱一次	1.1.3	126	12.8	200.0
干旱二次	1.5.0	142.9	12.0	187.5

二次的叶面积生长稍快于干旱一次，因而就单位叶面积所生产的干物质少于干旱一次的。但干旱二次的光合生产率仍然大于对照。

(三) 对叶片淀粉含量的影响：

今年，我们根据金傑里的淀粉試驗法原理，分別比較了：干旱各处理的叶淀粉含量（引表6）。

表6 短期土壤干旱对小叶楊幼苗叶片淀粉含量的影响。

时期 叶层 处理	干旱期间 (8月6日)								恢复浇水后 (8月13日)									
	三	四	五	六	七	八	估计	估对照 的%	四	五	六	七	八	九	十	合计	估对照 的%	
对照	3	4	6	14	18	11	56	100	0	3	5	6	12	14	2	32	100	
干旱一次	—	—	—	—	—	—	—		1	2	2	6	9	8	8	36	112.5	
干旱二次	2	2	3	2	1	—	10	17.9	1	3	7	7	9	9	7	43	134.4	

表6表明：干旱期间試驗植株淀粉含量显著减少，如以对照合计为100%，则試驗植株合计仅是对照的17.9%，而在恢复浇水后，各层之叶淀粉含量都显著增加。同样以对照合计为100%，则干旱一次为112.5%，干旱二次约为134.4%。结果干旱二次为最高，对照最少。这与金傑里在蕃茄种子播种前的结果相一致。(19)

通过上述二生理、生化指标，说明了試驗植株的合成能力提高了。

II. 短期土壤干旱对小叶楊幼苗根活性的影响：

大家知道，近年来证明根系不仅是水分和养料的吸收器官，而且也是新陈代謝重要物质的合成器官。至于根系在抗旱中的巨大作用，雪木里亚提夫、李特维诺夫、马克西莫夫、萨比宁等早已指出。所以在本試驗中探討一下根活性的变化，更有意义。

表7. 短期土壤干旱对小叶楊幼苗根系活性的影响:

处理	十月五日				
	单根重(克)	粗根重(克)	细根干重(克)	细根单根重(克)	颜色
对照	1.914	1.484	0.429	22.4	黄色
干旱一次	1.776	1.385	0.411	22.9	黄白色
干旱二次	1.188	0.905	0.283	23.8	白色
干旱三次	0.606	0.438	0.168	27.7	白色

由表7可知, 干旱試驗植株的根重量均低于对照。这说明了根系的生长受到了抑制。

前人告诉我们, 并不是全部根系都活吸收水分和矿质养料的, 主要靠细而白色根。

上表7表明: 試驗植株的细根(直径1毫米以下的白色根)占全根的百分比值大于对照, 且干旱三次的比值大于干旱二次的, 干旱二次的又大于干旱一次的, 以对照为最小。

从颜色上来看, 表上的结果告诉我们, 对照的根为黄色, 干旱处理的则为白色, 以干旱二次和干旱三次的最为明显。根据干旱处理的细根占的百分比值大和颜色为白色, 可以推断干旱处理后的根活性强于对照。

许多作者指出, 恢复水后的根有较大的渗透压、吸取力, 有较多的伤流量⁽²⁰⁾。这就说明了该根系吸收水分和养料的本领提高了。在恢复灌水后, 有的作者⁽²⁰⁾指出根系的代谢活性也加强了, 如氨基酸含量增加, 根呼吸加强等, 这也证明了恢复灌水后, 根系的活性确实是加强了。

所以在恢复灌水后, 小叶楊幼苗的蒸腾强度提高, 光合生产率提高, 淀粉含量增加等。这不仅与叶片本身的生理变化有关, 而且与根系活性的加强是分不开的。所以在后期的干旱考验下,

干旱植株能显出较大的抗旱性。

我们觉得，只有这样辩证的而不是孤立的来观察根、茎、叶的相互关系，才能真正说明清楚干旱对小叶杨幼苗影响的本质，才能真正地确定其抗旱性提高与否。

遗憾的是，由于人力和条件的限制，故今年的研究多偏重于地上部叶器官，而对根系的生理活动规律研究得太少了，或者说还没有进行研究。今仅作一个方面提出来，许多问题还待以后进一步研究。

Ⅲ. 短期土壤干旱对小叶杨幼苗的生长发育的影响：

短期土壤干旱对小叶杨幼苗的生理影响是很明显的。当然对生长发育的影响也是无疑的。干旱对它的生长影响的详细研究见蒋锦春等一文。本文只作简单的有关的内容报导。

表 8 短期土壤干旱对小叶杨幼苗叶面积的影响

处 理	单株叶面积 (厘米 ²)	单株主茎叶 片数 (片)	各层叶扩展(厘米 ²)				
			五	七	九	十二	十四
对 照	109.8	14.0	0.80	3.54	8.15	11.01	11.15
干旱一次	51.8	9.2	0.36	1.97	6.16	8.22	3.72
干旱二次	38.0	—	0.38	1.43	4.47	6.95	2.54
干旱三次	33.2	8.0	0.16	1.25	4.00	4.75	2.30

表 9 短期土壤干旱对小叶杨幼苗茎的影响 (厘米)

处 理	茎 长	茎 节 间 距 离					
		三	四	五	六	七	八
对 照	10.7	0.25	0.38	0.50	0.70	0.91	1.05
干 旱 一 次	9.5	0.21	0.24	0.41	0.63	0.88	1.05
干 旱 二 次	6.8	0.17	0.22	0.29	0.48	0.71	0.84
干 旱 三 次	4.7	0.15	0.17	0.21	0.38	0.50	0.60

表 10 短期土壤干旱对小叶杨幼苗根系的影响:

处 理	测定日期 项 目	八 月 十 九 日		
		根 长 (厘米)	根 颈 (厘米)	侧 根 数
对 照		12.0	0.20	37
干 旱 一 次		—	0.14	29
干 旱 二 次		7.4	0.09	20

表 11 短期土壤干旱对小叶杨幼苗分枝面积的影响

处 理	测定日期 项 目	八 月 十 九 日		
		总 株 数	有 分 枝 数 株	分枝面积占 株数 %
对 照		176	42	23.9
干 旱 一 次		120	17	14.2
干 旱 二 次		188	8	4.3

由表 8 看出, 单株叶面积远低于对照, 从单株的主茎叶片数和各层叶的扩展看来, 也显著低于对照。

由表 9 看出, 茎长和节间距离也短于对照。

由表 7 和表 10 看出根的重量, 根颈 (用游标卡尺测得)、根

长以及侧根数均比对照差。

由表 11 看出，由于干旱，分枝数和分枝叶面积也明显的低于对照。

总之，一句话，由于短期土壤干旱的影响，使小叶杨幼苗的生长发育受到了显著的抑制。且干旱次数越多，抑制程度愈大。从下面的照片*，可完全反映了这种情况。

照 片

短期土壤干旱对小叶杨

幼苗生长发育的影响：

但是从表 12 的资料指出：虽然由于土壤干旱，使干旱处理的单株干重均低于对照；而从干重的增长百分数看来，干旱一次的为 397.4%，干旱二次的为 426.7%。

表 12 恢复浇水后单株干重(克)增长百分数的比较。

处 理 \ 日 期	九月十日	十月五日	增长百分数%
对 照	1.538	3.110	202.2
干 旱 一 次	0.641	2.547	397.4
干 旱 二 次	0.468	1.997	426.7

* 本照片由仇保铭同志拍摄，在此表示谢忱。

对照仅为202.2%，由此说明了干旱处理的生长速度快于对照。这与恢复浇水后，合成能力加强的一致。这就证实了季米里亚兹夫所说的“抑制是为了更大的跃进”。

IV. 在于旱考验（即土壤干旱）条件下试验植株的表现。

通过上面对“短期土壤干旱对小叶杨幼苗的生理和生长发育的影响”分析研究后，可以认为这种影响是为提高它的抗旱性提供了充分的根据。早在1923年，在曼诺夫的工作就已经得出结论了。今年，我们按照金杰里、马克西莫夫等人的理论，把试验植株和对照植株置于同一土壤干旱条件下，视其生长和生理活性如何？也就是本文所说的干旱考验。其详细情况见表1，此处不再重复。

1. 在土壤干旱条件下，干物重的增减情况：

由表13可见，在土壤干旱条件下，对照的干重显著减少达到负值。这一事实和许多作者的工作（如伊林等）结果一致。⁽²⁾

Нундпобуу认为负值的原因有以下几种：①枯叶的失落，②根毛的死亡，③呼吸加强，消耗去的干物质较多等。这与我们观察的结果相一致。这说明，对于对照植株在干旱条件下，生长受到了显著地破坏。

表13. 在土壤干旱条件下植株干物重的增减情况 [克]

处理 \ 测定日期	9月4日	9月10日	增 减
对 照	0.857	0.828	- 0.029
干旱一次	0.330	0.648	+ 0.318
干旱二次	0.171	0.426	+ 0.250

相反的，在于旱条件下，试验植株的干重非但没有减少，