第 39 卷 第 5 期
2019 年 9 月

中 国 沙 漠
JOURNAL OF DESERT RESEARCH

Vol.39 No.5
Sep. 2019

降雨量对科尔沁沙地 3 种沙生植物生长和生理的影响

陈娟丽[1,2]，赵学勇[1]，刘新平[1]，张雅秋[3]，罗永清[1]，张 蕊[1,2]，张润霞[1,2]，于海伦[1,2]

(1.中国科学院西北生态环境资源研究院，甘肃 兰州 730000; 2.中国科学院大学，北京 100049; 3.汉中市农业技术推广中心，陕西 汉中 723000)

摘要: 对降水格局变化的响应是植物适应环境的重要方面。通过野外增减雨试验，研究了降水变化对科尔沁沙地 3 种沙生植物生长特性和生理特征的影响。结果表明: (1) 6 月植被平均密度最大，7 月平均盖度最大，降雨量增加 60%时，植被盖度最大，为 58.0%。(2) 增雨区的主要植物为雾冰藜(*Bassia dasyphylla*) 和猪毛菜(*Salsola collina*)，减雨区主要植物为蒺藜(*Tribulus terrestris*)，降雨量减少 60%时，蒺藜在 6、7、8 月密度分别为 70%、80%、79%，显著高于其他植物。(3) 降雨量减少时，3 种沙生植物的相对含水量(RWC) 减少，而细胞膜透性增加; 蒺藜 RWC 高于雾冰藜和猪毛菜，但是丙二醛(MDA) 正好相反; 蒺藜的耐脱水能力和细胞膜的耐伤害程度强于雾冰藜和猪毛菜。(4) 随着降雨量的增加，3 种植物的光能转化效率(F_v/F_m、ΦPSⅡ) 逐渐增加，但随干旱天数的增加而减小。

关键词: 沙生植物; 降雨量增减; 生长特性; 叶绿素荧光特性; 抗氧化酶

文章编号: 1000-694X(2019)05-163-11 **DOI:** 10.7522/j.issn.1000-694X.2019.00051

中图分类号: Q948.11 **文献标志码:** A

0 引言

全球约有 1/3 的面积为干旱和半干旱区，中国国土面积的 1/2 属于干旱半干旱区[1]。在干旱半干旱环境中，水分主要来源于降水，植物定植、发育繁衍和群落物种组成及物种演替均受到降水的影响[2]，植物的光合蒸腾特征、抗氧化酶活性和渗透调节物质含量等与降水密切相关[3]。水分是影响干旱半干旱区植物生存和生长的重要因子。不同植物的抗旱能力有很大差异。干旱环境下，耐旱植物存活而不耐旱植物可能被淘汰，从而改变了群落组成[4]。物种丰富度在年降水量较小年份极度减少，一年生草本植物种在群落中的定植或消失随降水量的增加或减少而发生改变[5]。

随着干旱的加剧，杠柳[6]和沙地云杉[7]叶片叶绿素含量先增加后降低，而决明叶绿素含量下降[8]。干旱胁迫后云杉[7]和膜荚黄芪[9]的光能转化效率(F_v/F_m、ΦPSⅡ) 均降低。在人工控制水分条件下，沙米和芦苇叶片抗氧化酶活力随干旱胁迫程度的增加而增加[10-11]。蒙古岩黄芪在中度和重度干旱胁迫下抗氧化酶活力、丙二醛(MDA) 含量和细胞膜膜透性均增加[12]。乌丹蒿的膜透性随胁迫时间的延长而增加[13]。干旱复水后差不嘎蒿和白草的相对含水率(RWC) 增加，MDA 含量和细胞膜透性降低[10]。在土壤反复人工干旱复水处理后，杠柳、狗尾草和马唐的抗氧化酶活力随干旱程度的增加而增加，复水后降低[14-15]。沙生植物抗御恶劣自然条件的能力与其细胞具有较强的抗氧化能力密切相关[16]。

目前对沙生植物的抗旱性多集中于用人工模拟的方法对土壤水分进行短期调控，很难系统地反映自然状态下植物的响应机制[17]。科尔沁沙地位于内蒙古东部半干旱半湿润地区过渡带，当地多年平均降雨量低，并且不同年份间差异较大，地下水位下降，年降水量呈现减少趋势[18-19]。植物的种类、密

收稿日期: 2019-01-27; **改回日期:** 2019-07-08

资助项目: 国家重点研发计划项目(2017FY100200); 国家自然科学基金项目(31500369,41371053); 中国科学院西北生态环境资源研究院“科尔沁沙生植物资源调查”项目

作者简介: 陈娟丽(1988—)，女，甘肃定西人，博士研究生，主要研究方向为沙地植物生理。E-mail: juanlic@163.com

通信作者: 赵学勇(E-mail: zhaoxy@lzb.ac.cn)

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

度、高度、生物量和生理生态学特征与该区域降水变化有密切关系。因此,系统地研究自然条件下降雨量对沙生植物生长特性及生理特征的影响尤为必要。本研究以科尔沁沙地蒺藜(*Tribulus terrestris*)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)和猪毛菜(*Salsola collina*)为对象,揭示其生长特性和生理适应机制,为植被恢复和生态重建提供理论指导。

1 数据与方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古通辽市奈曼旗,地处科尔沁沙地腹地(42°55′—42°57′N、120°41′—120°45′E,海拔340~370 m)。该区属于半干旱大陆性气候,年均降水量351.7 mm,年均蒸发量1 900 mm,年均气温6.5 ℃,无霜期151 d。地貌以高低起伏的沙丘地和平缓草甸或农田交错分布为特征,土壤多为风沙土或沙质草甸土。研究区天然植物群落以中旱生植物为主,有沙米(*Agriophyllum squarrosum*)、差巴嘎蒿(*Artemisia halodendron*)、小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、大果虫实(*Corispermum macrocarpum*)、猪毛菜、雾冰藜、蒺藜等[20-21]。

1.2 试验设计

2011年4月,在奈曼野外试验站的固定沙地上安装12套增减雨装置,此装置由支撑架、截雨槽、集雨箱、增雨管构成。截雨槽为透光率可达到95%的有机玻璃,增雨管为等距开孔的铝塑管(装置专利号:ZL201220126834.3)。减雨是利用截雨槽截留部分降雨从而减少进入下方减雨区的降雨量。同时截留的雨水进入集雨箱,最后截留的雨水通过增雨管流入前方增雨区来实现同步增雨(图1)。根据此装置特性和当地降水特征,设置5个处理,即降雨量增加30%(+30%)和60%(+60%),降雨量减少30%(-30%)和60%(-60%)以及对照(CK),每个处理4个重复。装置下方的对照、增雨区和减雨区均为2 m×2 m的面积,且装置周边余留2 m的过渡带,避免相互干扰[19]。

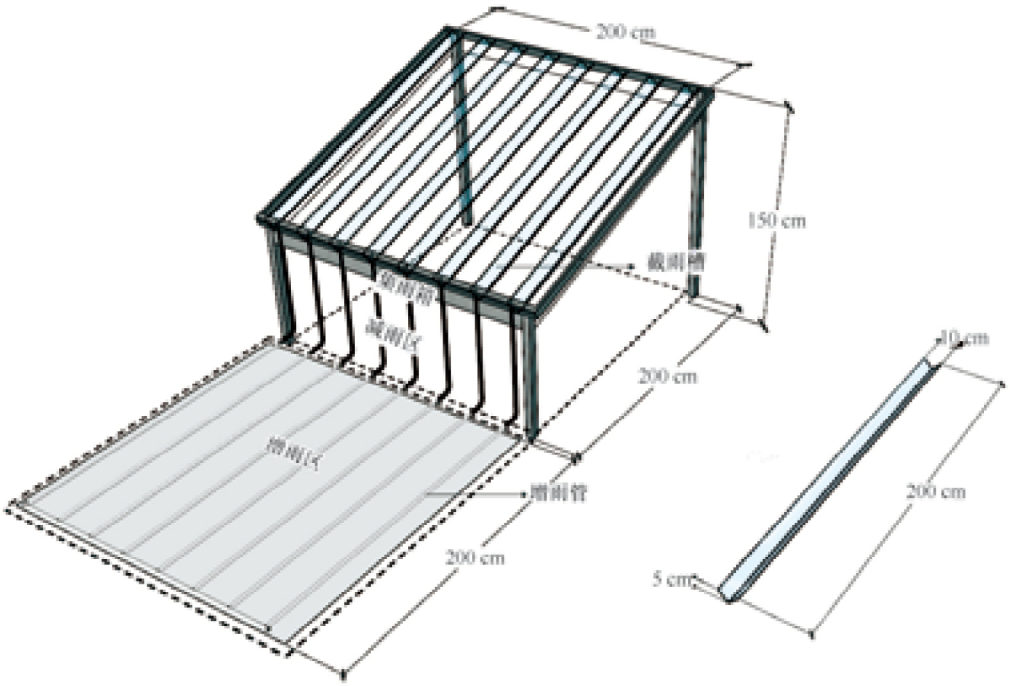

图1 增减雨试验装置

Fig.1 Precipitation-addition-reduction apparatus

从2016年4月25日开始,按照常规植被调查方法,每月对每个样地的盖度、种类、株数、密度调查一次。2016年7月28日降雨量为34.4 mm,雨后半月无降水。在雨后第1、5、10天,测定各样地土壤含水量。然后从每一样地中随机选取蒺藜、雾冰藜和猪毛菜的部分植株,测定叶绿素荧光参数,最后用剪刀剪取植株叶片。一部分叶片即刻带回实验室测定叶绿素含量、相对含水量(RWC)和膜透性,另一部分叶片迅速用信封包裹后放于液氮罐中,用于生理指标的测定。

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

1.3　研究方法

1.3.1　土壤含水量、叶片相对含水量(RWC)的测定

采用烘干法测定土壤含水量,采用称重法[22]测定叶片相对含水量。

1.3.2　叶绿素含量和叶绿素荧光参数的测定

采用分光光度法[23]测定叶绿素含量。叶绿素荧光参数的测定: 叶片暗适应 30 min 后,使用 Hansatech 叶绿素荧光仪进行测定。根据仪器自动记录数据及相关公式[24],计算出最大光化学效率(F_v/F_m)和实际光化学效率(ΦPSⅡ)。

1.3.3　生理指标的测定

膜透性采用电导率法测定[25]。

酶液的提取: 称取液氮中固定的植物样品,放入已提前预冷的研钵中,加入少许石英砂和 7 mL 磷酸缓冲液(PBS,pH7.8)冰浴上研磨成匀浆,经 4 层纱布过滤至离心管中,用 8 mL PBS 清洗研钵,清洗液随后倒入离心管中。将研磨液在 4 ℃ 下 15 000 r·min^{-1}离心 15 min,上清液用于抗逆生理指标的测定[26]。各处理的酶液制备均重复 3 次。丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法测定[27];过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定;过氧化氢酶(CAT)活性采用碘量法测定;超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氯化硝基四氮唑蓝还原法测定[28-29]。各生理指标重复测定6 次。

1.3.4　数据分析

利用 SigmaPlot12.5 及 sketchup8.0 作图,采用 Microsoft Excel 2007 对数据进行计算。利用 SPSS20 软件对不同处理之间的观测变量进行单因素方差分析,用最小显著差异法(LSD)来确定降水变化对沙生植物生长特性和生理特征影响的差异($P<0.05$)。

2　结果与分析

2.1　沙生植物群落特征对降雨量变化的响应

2016 年,研究区的年降水量为 392.8 mm,5、6、7、8、9 月是当地植物的生长季,降水量分别是 21.4、84.2、128、60.2、57.2 mm,共占年降水量的 89.36%(图 2)。

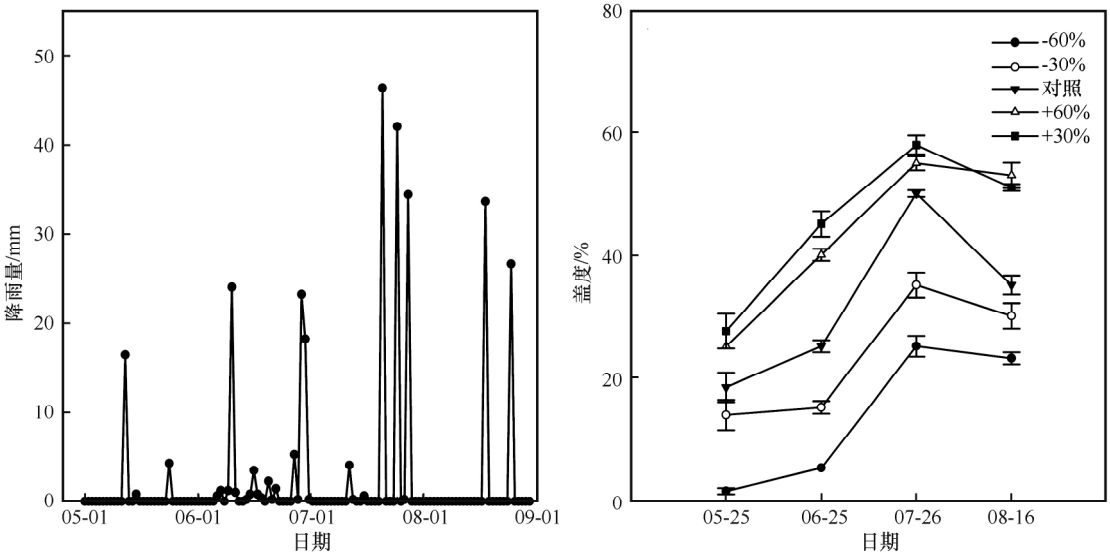

图 2　研究期降雨量和植被盖度变化

Fig.2　Precipitation during the study period and changes on plant coverage

5—7 月,不同降水处理下植被平均盖度均增加,7 月时达到了最大值,不同降水格局的植被盖度变化表现为 +60% > +30% > 对照 > −30% > −60%(图 2B)。5 月−60%时,植被盖度最小,仅为 1.3%。7 月+60%时,植被盖度达到最大,为 58.0%。8 月不同降水处理下植被盖度均降低,不同降水格局的植被盖度变化表现为+30%>+60%>对照>−30%>−60%。

植被平均密度在 6 月达到最大值(表 1)。蒺藜、雾冰藜和猪毛菜 3 种植物在每个样地均有分布,但密度有很大差异。蒺藜是减雨区的主要优势种,降雨量减少 60%时,蒺藜在 6、7、8 月所占比例分别为 70%、80%、79%,显著高于其他植物密度。而增雨区的主要植被为雾冰藜和猪毛菜,显著高于蒺藜和其他植物密度。

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

表1 不同降水处理对植被密度的影响

Table 1 Influence of different precipitation treatment on plant density

日期	增减雨处理	蒺藜		雾冰藜		猪毛菜		其他植物		数量合计
		数量/(株·m^{-2})	比例	数量/(株·m^{-2})	比例	数量/(株·m^{-2})	比例	数量/(株·m^{-2})	比例	
05-25	-60%	123±6.64^{B}	0.32	141±6.27^{C}	0.37	115±5.55^{B}	0.30	5±1.53^{A}	0.01	384
	-30%	110±9.05^{B}	0.27	155±4.93^{D}	0.38	127±8.08^{C}	0.31	17±8.14^{A}	0.04	442
	对照	71±6.60^{B}	0.18	164±4.00^{C}	0.40	151±5.72^{C}	0.37	19±7.51^{A}	0.05	454
	+30%	55±8.08^{B}	0.13	168±2.17^{C}	0.40	178±6.69^{C}	0.42	23±7.50^{A}	0.05	424
	+60%	57±1.14^{B}	0.13	176±2.38^{C}	0.39	197±8.16^{D}	0.43	25±4.02^{A}	0.05	455
06-25	-60%	217±3.06^{D}	0.70	30±1.73^{B}	0.10	52±2.65^{C}	0.17	11±3.00^{A}	0.04	309
	-30%	185±1.53^{D}	0.47	84±8.14^{B}	0.21	107±3.06^{C}	0.27	18±4.16^{A}	0.05	394
	对照	159±2.00^{C}	0.35	151±6.24^{C}	0.33	130±5.03^{B}	0.28	19±2.08^{A}	0.04	460
	+30%	136±3.61^{B}	0.24	180±4.51^{C}	0.32	213±3.61^{D}	0.39	26±6.00^{A}	0.05	556
	+60%	104±2.65^{B}	0.19	157±3.61^{C}	0.29	238±5.29^{D}	0.44	39±3.00^{A}	0.07	538
07-26	-60%	186±3.21^{D}	0.80	16±3.61^{B}	0.07	23±2.08^{C}	0.10	7±2.65^{A}	0.03	233
	-30%	138±5.69^{D}	0.53	69±2.31^{C}	0.26	35±2.65^{B}	0.13	21±8.74^{A}	0.08	264
	对照	96±3.06^{D}	0.36	72±2.65^{B}	0.27	80±4.04^{C}	0.30	18±1.73^{A}	0.07	267
	+30%	76±3.21^{B}	0.24	114±4.04^{D}	0.35	87±3.51^{C}	0.27	45±5.86^{A}	0.14	321
	+60%	87±2.65^{C}	0.22	148±2.08^{E}	0.38	113±3.79^{D}	0.29	45±6.66^{B}	0.12	394
08-16	-60%	144±3.06^{D}	0.79	12±1.15^{B}	0.06	18±3.06^{C}	0.10	7±1.15^{A}	0.04	182
	-30%	108±2.08^{D}	0.47	67±2.65^{C}	0.29	42±2.65^{B}	0.18	13±3.21^{A}	0.06	231
	对照	58±7.00^{B}	0.26	79±1.53^{D}	0.35	69±1.53^{C}	0.31	18±3.51^{A}	0.08	224
	+30%	26±2.08^{A}	0.11	82±6.08^{B}	0.34	91±2.08^{B}	0.37	45±5.57^{A}	0.19	243
	+60%	17±2.08^{A}	0.06	120±4.58^{C}	0.45	77±1.73^{B}	0.29	54±6.66^{A}	0.20	267

同行不同字母表示差异显著($P<0.05$)。

2.2 土壤含水量、沙生植物RWC、MDA和膜透性对降雨量变化的响应

雨后第1天,+60%处理下土壤含水量达到最大值,为12.5%,显著高于其他处理的土壤含水量(表2)。随着干旱天数的增加,土壤含水量均减少,干旱后期(第5~10天)的下降幅度大于干旱初期(第1~5天)。雨后第5天,土壤含水量表现为+60%>+30%>对照>-30%>-60%,增雨区的土壤含水量显著大于减雨区。雨后第10天,不同降水处理下的土壤含水量没有显著差异。

表2 增减雨处理下土壤含水量(%)的变化

Table 2 Change in soil water content

干旱天数/d	增减雨处理				
	-60%	-30%	对照	+30%	+60%
1	8.7±0.51^{A}	10.0±0.67^{B}	10.9±0.40^{BC}	11.5±0.71^{C}	12.5±0.92^{D}
5	6.5±0.25^{A}	7.1±0.55^{B}	7.9±0.27^{B}	8.4±0.69^{C}	8.8±0.31^{C}
10	3.1±0.17^{A}	3.4±0.38^{A}	3.2±0.22^{A}	3.6±0.12^{A}	3.5±0.01^{A}

同行不同字母表示差异显著($P<0.05$)。

随着降雨量的减少,3种沙生植物的相对含水量(RWC)均减少(图3)。RWC明显呈现出2个阶段特征,最初变化较小,后期急剧下降。在相同降雨条件下,蒺藜的RWC总是高于雾冰藜和猪毛菜的RWC。雨后第10天,降雨量增加30%时,3种植物的RWC大于对照,但无显著差异;降雨量增加60%时,3种植物的RWC达到最大值,显著高于对照

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

($P<0.05$); -60%处理下,蒺藜、雾冰藜和猪毛菜的 RWC 降到最低,分别为 62.2%、43.95%、54.14%,3 种植物的 RWC 存在显著差异。

随着干旱天数的增加,3 种植物的丙二醛(MDA)含量均增加(图 3),但蒺藜 MDA 的增加量小于雾冰藜和猪毛菜的增加量。雨后第 10 天,降雨量减少 60%时,雾冰藜的 MDA 含量比对照含量增加了 1.58 倍,显著高于蒺藜和猪毛菜的含量; 降雨量减少 30%、60%时,蒺藜的 MDA 含量分别增加 78.47%、115.72%,显著高于对照和降雨量增加的 MDA 含量。

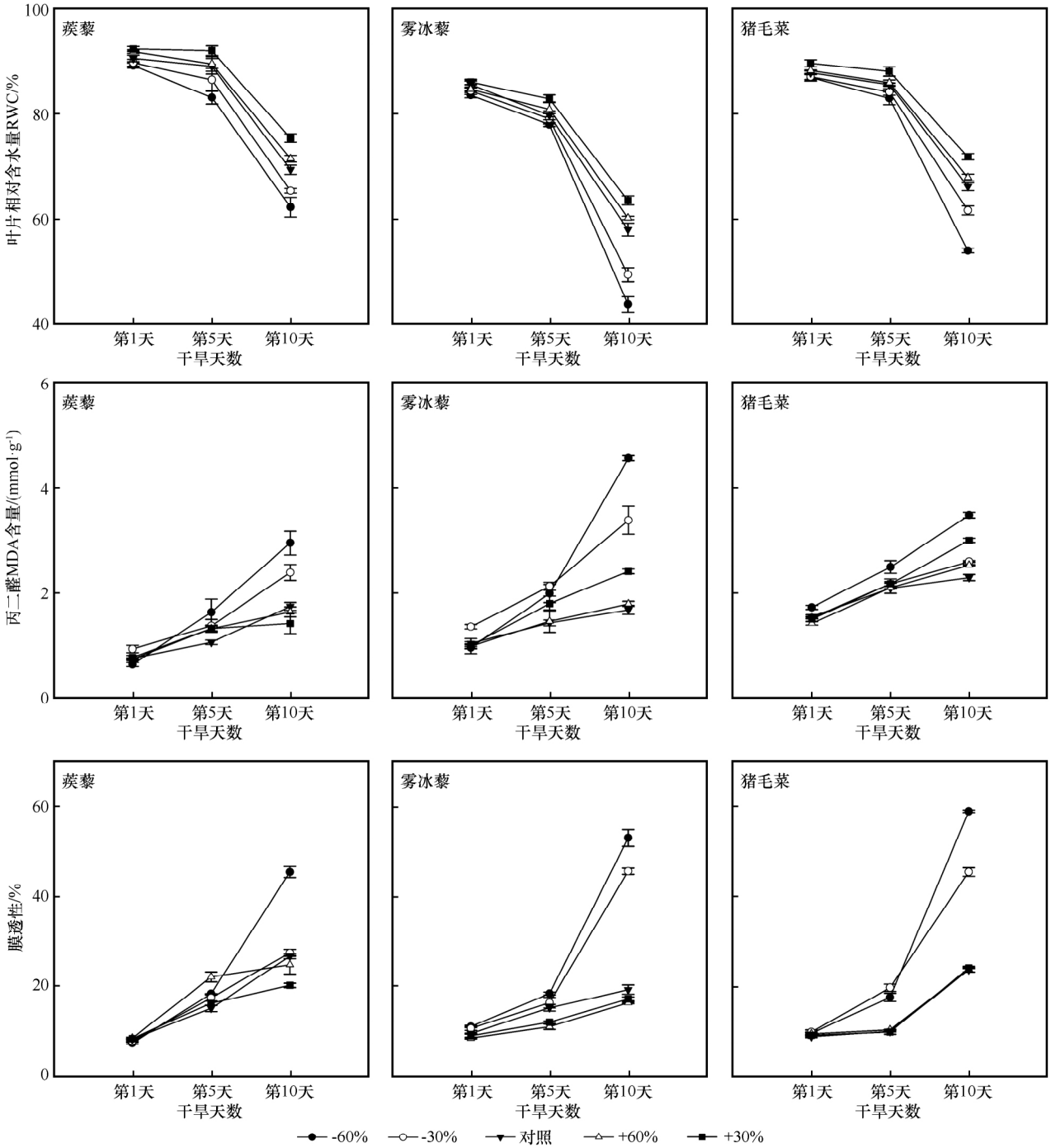

图 3　增减雨处理下植物叶片相对含水量、丙二醛含量、膜透性

Fig.3　Changes of RWC, MDA and Membrane permeability

从图 3 可以看出,雨后第 1 天,不同降水处理下,3 种植物的膜透性均无显著差异。随着干旱天数的增加,3 种植物的膜透性均增加。雨后第 10 天,-30%、-60%处理下,雾冰藜的膜透性分别是对照的 2.38、2.76 倍,猪毛菜的膜透性分别是对照的

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

1.91、2.48 倍; -30%处理下,蒺藜的膜透性与对照无显著差异; -60%处理下,蒺藜的膜透性较对照增加了 70.45%,但是显著低于雾冰藜和猪毛菜的膜透性。+30%、+60%处理下,蒺藜的膜透性比对照分别低 7.15%、24.34%,雾冰藜的膜透性比对照分别低 15.27%、10.61%,降雨量的增加对猪毛菜的膜透性没有显著影响。

2.3 沙生植物叶绿素含量及叶绿素荧光特性对降雨量变化的响应

同一降雨处理下,蒺藜的叶绿素含量显著大于雾冰藜和猪毛菜的含量($P<0.05$,图 4)。雨后第 1 天,不同降水处理下,3 种植物的叶绿素含量均无显著差异。随着干旱天数的增加,雾冰藜和猪毛菜

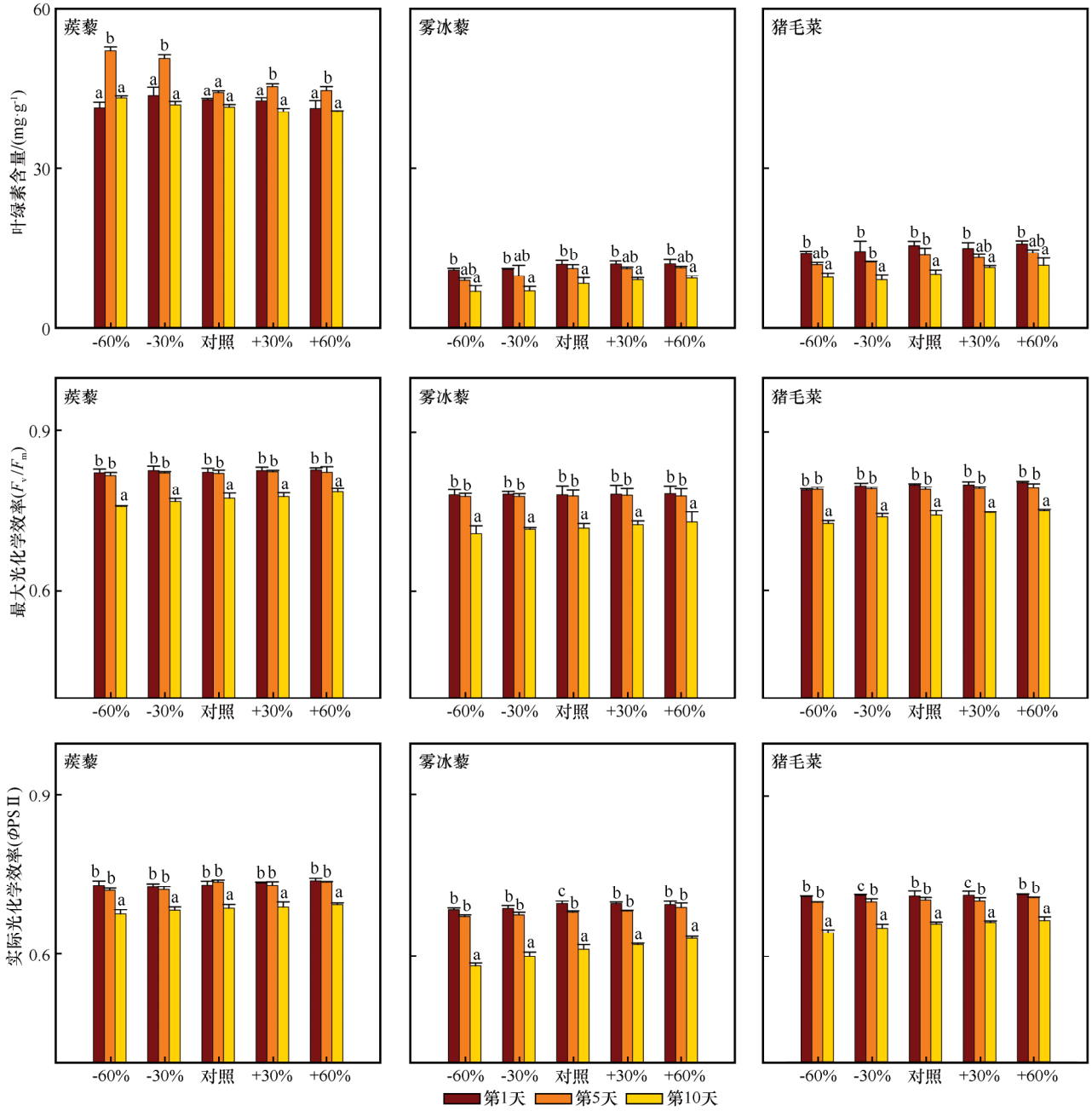

图 4 增减雨处理下植物叶绿素含量、最大光化学效率和实际光化学效率

Fig.4 Changes of leaf chlorophyll content, F_v/F_m and ΦPSⅡ

的叶绿素含量均降低,而蒺藜的叶绿素含量呈先增加(第 1~5 天)后降低(第 5~10 天)的趋势。雨后第 5 天,减雨 60%时蒺藜的叶绿素含量达到了最大值 52.15 mg·g^{-1}。雨后第 10 天,雾冰藜和猪毛菜的叶绿素含量显著低于雨后第 1 天的含量,+30%、+60%处理下的叶绿素含量高于-30%、-60%处理。

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

随着降雨量的减少，3 种沙生植物的最大光化学效率（F_v/F_m）均降低，蒺藜的 F_v/F_m 均大于雾冰藜和猪毛菜（图 4）。随着干旱天数的增加，3 种植物的 F_v/F_m 呈现出 2 个阶段特征，最初缓慢降低（第 1~5 天），接着降幅较大（第 5~10 天）。雨后第 1 天和第 5 天的 F_v/F_m 无显著差异，雨后第 10 天，3 种植物 F_v/F_m 显著小于雨后第 1 天和第 5 天的 F_v/F_m，-30%、-60% 处理下 F_v/F_m 低于对照和+30%、+60%处理。

随着降雨量的减少，3 种沙生植物的实际光化学效率（ΦPSⅡ）均降低。随着干旱天数的增加，3 种植物的 ΦPSⅡ 均降低（图 4），雾冰藜和猪毛菜的 ΦPSⅡ 均小于蒺藜的 ΦPSⅡ。雨后第 1 天和第 5 天 3 种植物的 ΦPSⅡ 显著大于雨后第 10 天的 ΦPSⅡ，对照和+30%、+60%的 ΦPSⅡ 大于-30%、-60%的 ΦPSⅡ。

2.4　沙生植物抗氧化酶对降雨量变化的响应

降雨量减少 30%、60%时，随着干旱天数的增加，3 种植物的过氧化物酶（POD）活性均增加（图 5），-30%、-60%处理的 POD 活性总是高于+30%、

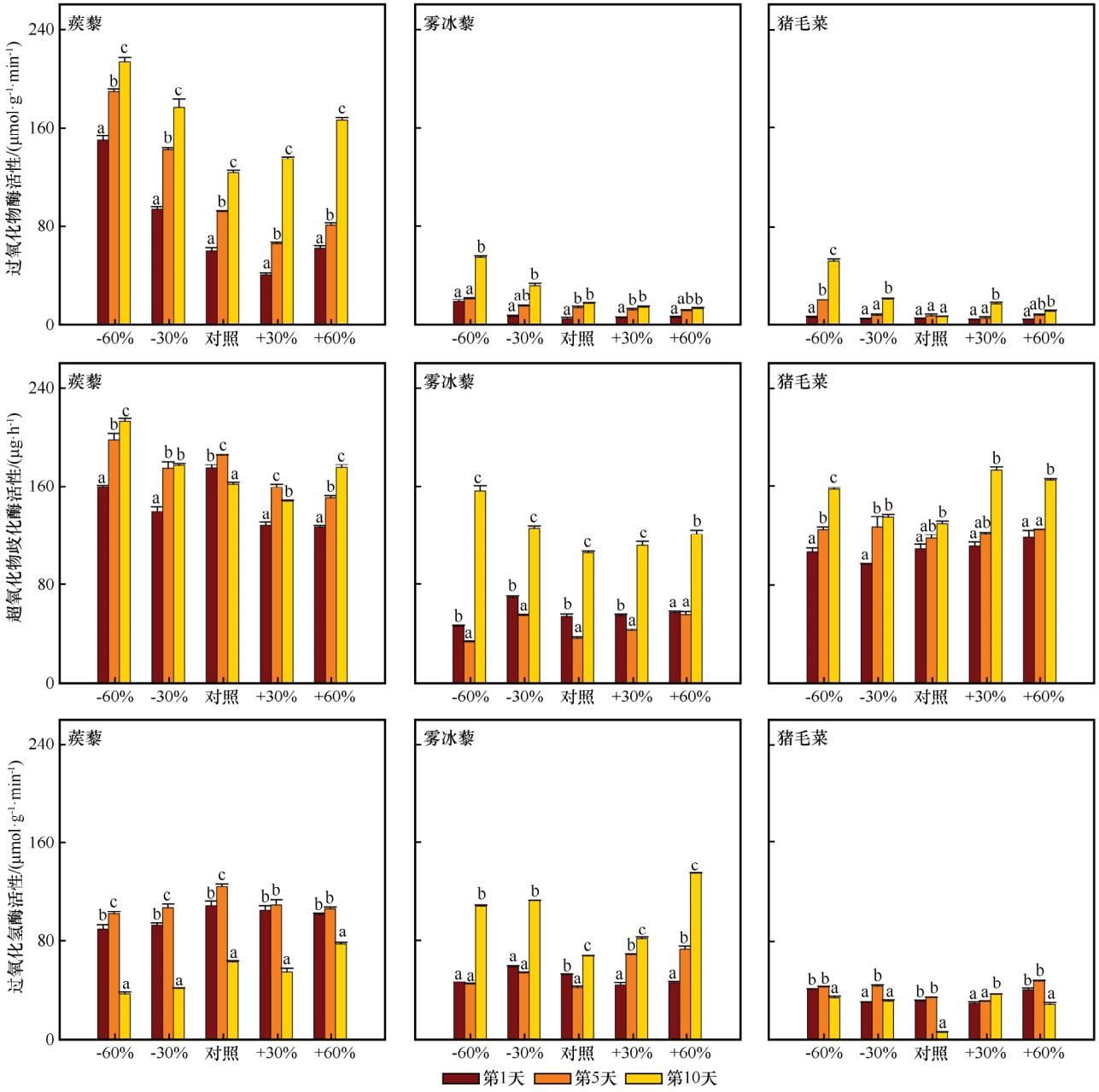

图 5　增减雨处理下过氧化物酶、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性

Fig.5　Changes of POD, CAT and SOD activities

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

+60%的活性。在相同降雨条件下,蒺藜的POD活性总是显著高于雾冰藜和猪毛菜的活性。雨后第10天,-60%处理下,3种植物的POD活性均达到最大值,蒺藜、雾冰藜和猪毛菜的POD活性分别为213.893、54.800、52.000 μmol·g^{-1}·min^{-1}。

-30%、-60%处理下,随着干旱天数的增加,蒺藜和猪毛菜的超氧化物歧化酶(SOD)活性均增加(图5),而雾冰藜的SOD活性呈先降低后增加的趋势,蒺藜的SOD活性大于雾冰藜和猪毛菜。雨后第10天,降雨量减少30%、60%时,蒺藜的SOD活性较对照分别增加了9.33%、31.55%,而且显著大于雾冰藜和猪毛菜($P<0.05$);降雨量增加时,雾冰藜和猪毛菜的SOD活性均大于对照。

随着干旱天数的增加,除了降雨量增加30%时猪毛菜的过氧化氢酶(CAT)活性、蒺藜和猪毛菜的CAT活性呈先增加后降低的趋势(图5);降雨量增加或减少时,雾冰藜CAT活性呈增加趋势。雨后第10天,雾冰藜的CAT活性显著高于蒺藜和猪毛菜;降雨量增加60%时,雾冰藜的CAT活性达到最大值(135.374 μmol·g^{-1}·min^{-1})。

3 讨论

降水是影响沙地植被组成及发展的主要因素,降水变化使得沙地生态系统结构和功能发生变化[30]。大部分植物在生长季前期(5月)萌发成长,受降雨量直接影响,6—8月的降雨量是影响荒漠草原植被盖度和生物量等的重要因素[19]。2016年该区域的降雨主要发生于6—9月,占年降雨量的83.91%。5月植物萌发生长时植被密度和盖度均受到降雨变化的显著影响。5—7月不同降水处理下植被平均盖度均增加,7月时达到了最大值,且依-60%、-30%、对照、+30%和+60%依次增加。这与Da等[31]研究短命植物结果一致,即在智利北部沙漠降雨量增加时植被盖度增大。降雨量增减影响土壤含水量,增加土壤水分促进植物对养分的吸收和后续生长,物种竞争能力发生转变,从而改变物种群落组成及植被盖度和密度。8月+60%处理下,植被的密度、盖度均下降,虽大于对照却小于+30%的处理。适量降水促进植物生长,但过量增雨影响沙生植物的正常代谢,抑制植物生长,进而影响物种群落组成和植被盖度、密度[32]。研究发现,植被平均密度在6月达到最大值,可能是适量降水后储存在土壤种子库中种子大量萌发生长。这与朴世龙等[33]研究的降水较多年份土壤中的大多数一年生植物种子快速萌发的结果一致。植被调查发现,增雨区的主要植被为雾冰藜和猪毛菜,蒺藜是减雨区的主要优势种,说明与雾冰藜和猪毛菜相比,蒺藜能更好地适应干旱环境。

叶片相对含水量(RWC)反映植物所处的干旱环境及细胞的脱水程度[34]。植物遭受到高温[35]、沙埋[26]、干旱[10]、低温[36]等胁迫时,其细胞内氧自由基的产生与消除之间的平衡被破坏,大量氧自由基积累并引发细胞膜脂过氧化,使得细胞膜损伤和丙二醛(MDA)大量积累,因而MDA和细胞膜透性是判定细胞膜脂过氧化作用强弱及脂膜破坏程度的重要衡量指标。本研究发现,干旱前期,土壤含水量和3种植物的叶片相对含水量缓慢下降,MDA和膜透性的增幅较小;干旱后期,土壤含水量和叶片相对含水量快速下降,MDA和膜透性的快速增加;降雨量减少时蒺藜的MDA和膜透性均低于雾冰藜和猪毛菜。这说明3种植物均受到干旱胁迫且干旱后期对细胞膜的损伤增强,但蒺藜的破坏程度低于雾冰藜和猪毛菜。在相同降雨条件下,蒺藜的RWC总是高于雾冰藜和猪毛菜的RWC,蒺藜叶片保水性强于雾冰藜和猪毛菜,是蒺藜能更好地适应干旱环境的一个原因。降雨量增加时3种植物的膜透性和MDA含量降低或无显著变化,说明增雨缓解了干旱对细胞膜的伤害。

植物进行光合作用时,叶绿素对光能吸收、传递及转换发挥了重要作用。叶绿素含量与光合作用的固碳效率和植物的抗旱性紧密相关[37]。叶绿素荧光技术常被用来分析植物光合作用及逆境环境下植物光合生理[38]。同一降雨处理下,蒺藜的叶绿素含量、F_v/F_m和ΦPSⅡ均大于雾冰藜和猪毛菜。干旱胁迫后蒺藜的叶绿素含量呈先增加后降低的趋势,说明干旱前期蒺藜自我调整可维持光合作用正常进行。干旱后期胁迫加剧,叶绿素快速降解,这与靳月等研究闵楠的结果一致[39]。干旱胁迫后雾冰藜和猪毛菜的叶绿素含量均下降,且以+60%、+30%、对照、-30%和-60%依次降低。这说明干旱胁迫后雾冰藜和猪毛菜的叶绿素合成受阻,分解速率增大,叶绿素含量降低。干旱胁迫后,3种植物的F_v/F_m和ΦPSⅡ均降低,且-30%、-60%处理的F_v/F_m和ΦPSⅡ低于对照和+30%、+60%处理。这说明胁迫

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

后 PSⅡ反应中心受到损伤,降低了 PSⅡ反应中心 QA-QB 传递电子的能力抑制了光合作用的正常进行[38],降雨量增加减轻了此伤害,对光合作用的抑制作用得到缓解。

逆境下植物体内积累的氧自由基会激活抗氧化酶保护系统,使得过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和超氧化物歧化酶(SOD)等抗氧化酶的活性增强,可清除多余活性氧并保持活性氧代谢平衡,从而减轻了活性氧对细胞膜的伤害[40-42]。轻度干旱时,积累的氧自由基及膜脂过氧化程度均较低,但抗氧化酶属于诱导酶,使得抗氧化酶增加,反过来减轻了对细胞膜的伤害,使得细胞膜透性和 MDA 含量较低。重度干旱时膜脂过氧化作用增强,大量的氧自由基诱导抗氧化酶活性持续增加来维持代谢平衡。总体来看,干旱胁迫后蒺藜和猪毛菜的 POD 和 SOD 活性增加,CAT 活性下降,雾冰藜的 3 种酶活性增加,但蒺藜的 POD 和 SOD 这两种酶活性显著大于雾冰藜和猪毛菜的活性。相比雾冰藜和猪毛菜,干旱环境下蒺藜的抗氧化酶系统更强,有效地抑制了膜脂过氧化作用,从而减弱了对细胞膜的损伤。

干旱前期,胁迫强度较弱,土壤含水量和 3 种植物的 RWC 缓慢下降,MDA 含量、膜透性和抗氧化酶活性变化缓慢;干旱后期,土壤含水量和 RWC 快速下降,MDA 和膜透性的快速增加,对细胞膜的损伤增强,3 种沙生植物呈现出不同的生理特征。同一处理下,蒺藜的 RWC、叶绿素含量、POD 和 SOD 活性、F_v/F_m 和 ΦPSⅡ均大于雾冰藜和猪毛菜,缓解了对细胞膜的损伤。这 3 种沙生植物对降雨量变化的生理响应特征受到基因影响,因此还需在分子水平上研究他们的抗旱机制。

4　结论

降雨量减少 60% 处理下的植被密度和盖度均小于对照和其他处理。6 月研究区植被平均密度达到最大值,而平均盖度在 7 月达到最大值。

增雨区的主要植被为雾冰藜和猪毛菜,蒺藜是减雨区的主要优势种,蒺藜比雾冰藜和猪毛菜能更好地适应干旱环境。

同一降雨处理下,蒺藜的 RWC、叶绿素含量、F_v/F_m 和 ΦPSⅡ均大于雾冰藜和猪毛菜,是蒺藜的抗旱性强于雾冰藜和猪毛菜的一个原因。

蒺藜耐旱的又一原因是其 POD 及 SOD 活性显著大于雾冰藜和猪毛菜的活性,有效地抑制了膜脂过氧化作用,从而减弱了对细胞膜的损伤。

参考文献:

[1] 邱汉学,王秉忱,Adams B.干旱区水资源开发利用与可持续发展[J].海洋地质与第四纪地质,1998,18(4):97-108.

[2] Dodd M B,Lauenroth W K,Welker J M.Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community[J].Oecologia,1998,117(4):504-512.

[3] Wilhelmi O V,Wilhite D A.Assessing vulnerability to agricultural drought: a nebraska case study[J].Natural Hazards,2002,25:37-58.

[4] Danin A.Plants of Desert Dunes[M].Berlin,Germany: Springer,1996.

[5] 常学礼,赵爱芬,李胜功.科尔沁沙地固定沙丘植被物种多样性对降水变化的响应[J].植物生态学报,2000,24(2):147-151.

[6] 安玉艳.杠柳适应黄土丘陵干旱环境的生产生态策略[D].陕西杨凌: 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心,2011.

[7] 王飞,刘世增,康才周,等.干旱胁迫对沙地云杉光合、叶绿素荧光特性的影响[J].干旱区资源与环境,2017,31(1):142-147.

[8] 姚春娟,郭圣茂,马英超,等.干旱胁迫对 4 种决明属植物光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J].草业科学,2017,34(9):1880-1888.

[9] 马瑞丽,胥生荣,陈垣,等.干旱胁迫对黄芪叶片光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J].中药材,2018,41(3):531-534.

[10] 周瑞莲,王海鸥.在干旱、高温胁迫中沙生植物抗脱水性与膜脂过氧化关系的研究[J].中国沙漠,1999,19(增刊 1):59-64.

[11] 刘玉冰,李新荣,谭会娟,等.荒漠地区两种生态型芦苇叶片的抗氧化生理特性分析[J].中国沙漠,2011,31(2):277-281.

[12] 吕娥娥,周向睿,周志宇,等.荒漠灌木蒙古岩黄芪对干旱胁迫的生理响应[J].草业学报,2016,25(6):42-50.

[13] 石文宏,宛涛,蔡萍,等.乌丹蒿幼苗对干旱胁迫的生理响应[J].中国草地学报,2018,40(1):115-120.

[14] 张玉曼,王月,李乔,等.AM 真菌影响入侵植物黄顶菊与本土物种狗尾草竞争生长的机理研究[J].西北植物学报,2015,35(6):1215-1221.

[15] An Y Y,Liang Z S,Zhao R K,et al.Organ-dependent responses of *Periploca sepium* to repeated dehydration and rehydration[J].South African Journal of Botany,2011,77(2):446-454.

[16] 周瑞莲,侯玉萍,左进城,等.不同沙地共有种沙生植物对环境的生理适应机理[J].生态学报,2015,35(2):340-349.

[17] 周瑞莲,解卫海,侯玉平,等.东北沙地 7 种植物高温时段的生理适应对策[J].林业科学,2014,50(6):74-81.

[18] Zuo X A,Zhang J,Zhou X,et al.Changes in carbon and nitrogen storage along a restoration gradient in a semiarid sandy grassland

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

[J].Acta Oecologica,2015,69:1-8.

[19] 张腊梅,刘新平,赵学勇,等.科尔沁固定沙地植被特征对降雨变化的响应[J].生态学报,2014,34(10):2737-2745.

[20] Zhao H L,Zhou R L,Zhang T H,et al.Effects of desertification on soil and crop growth properties in Horqin sandy cropland of Inner Mongolia,north China[J].Soil and Tillage Research,2006,87:175-185.

[21] Li J,Qu H,Zhao H L,et al.Growth and physiological responses of *Agriophyllum squarrosum* to sand burial stress[J].Journal of Arid Land,2017,7(1):94-100.

[22] Jaleel C A,Manivannan P,Wahid A,et al.Drought stress in plants:a review on morphological characteristics and pigments composition[J].International Journal of Agriculture & Biology,2009,11(1):100-105.

[23] Pavlovič A.Photosynthetic characterization of Australian pitcher plant *Cephalotus follicularis*[J].Photosynthetica,2011,49(2):253-258.

[24] Roháček K.Chlorophyll fluorescence parameters:the definitions,photosynthetic meaning,and mutual relationships[J].Photosynthetica,2002,40(1):13-29.

[25] 丁雷,王学臣.干旱胁迫下ABA对气孔运动的作用机制[J].干旱地区农业研究,1993,11(2):50-56.

[26] 周瑞莲,杨淑琴,黄清荣,等.小叶锦鸡儿抗沙埋生长与抗氧化酶及同工酶变化的关系[J].生态学报,2015,35(9):3014-3022.

[27] Heath R L,Packer L.Photoperoxidation in isolated chloroplasts I.kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation[J].Archives of Biochemistry and Biophysics,1968,125(1):189-198.

[28] Drazkiewicz M,Skórzyńska-Polit E,Krupa Z.Copper-induced oxidative stress and antioxidant defence in *Arabidopsis thaliana*[J].Biometals,2004,17:379-387.

[29] Sundar D,Perianayaguy B,Reddy A R.Localization of antioxidant enzymes in the cellular compartments of sorghum leaves[J].Plant Growth Regulation,2004,44:157-163.

[30] Easterling D R,Meehl G A,Parmesan C,et al.Climate extremes:observations,modeling,and impacts[J].Science,2000,289(5487):2068-2074.

[31] Da M P K,Milstead W B,Gutierrez J R.Thirteen years of shifting top-down and bottom-up control[J].Bioscience,2003,53(7):633-646.

[32] 李才才.水分和养分对退化荒漠草原植被恢复及碳储量的影响[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2012.

[33] 朴世龙,方精云,贺金生,等.中国草地植被生物量及其空间分布格局[J].植物生态学报,2004,28(4):491-498.

[34] Gong J R,Zhao A F,Huang Y M,et al.Water relations,gas exchange,photochemical efficiency,and peroxidative stress of four plant species in the Heihe drainage basin of northern China[J].Photosynthetica,2006,44(3):355-364.

[35] 周智彬,徐新文,杨兰英.三种固沙植物对高温胁迫的生理响应及其抗热性研究[J].干旱区地理,2005,28(6):824-830.

[36] 王小丽,裴玉贺,郭新梅,等.低温胁迫下玉米幼苗的几种生理生化指标的变化[J].植物生理学报,2009,45(5):487-490.

[37] 何广礼,忠乃.干旱胁迫对盆栽小黑麦生物学特性及叶绿素含量的影响[J].畜牧与饲料科学,2010,31(10):54-56.

[38] 杨锐,郎莹,张光灿,等.野生酸枣光合及叶绿素荧光参数对土壤干旱胁迫的响应[J].西北植物学报,2018,38(5):922-931.

[39] 靳月,李铁华,文仕知,等.干旱胁迫对闽楠幼苗的生长和生理特性的影响[J].中南林业科技大学学报,2018,38(9):50-57.

[40] Qayyum A.Water stress causes differential effects on germination indices,total soluble sugar and proline content in wheat(*Triticum aestivum* L.)genotypes[J].African Journal of Biotechnology,2011,10(64):14038-14045.

[41] Ron M.Oxidative stress,antioxidants and stress tolerance[J].Trends in Plant Science,2002,7(9):405-410.

[42] Sergi M B,Leonor A.Drought-induced changes in the redox state of alpha-tocopherol,ascorbate,and the diterpene carnosic acid in chloroplasts of Labiatae species differing in carnosic acid contents[J].Plant Physiology,2003,131(4):1816-1825.

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Effects of Precipitation on Growth and Physiology of Three Psammophytes in the Horqin Sandy Land, China

Chen Juanli[1,2], Zhao Xueyong[1], Liu Xinping[1], Zhang Yaqiu[3], Luo Yongqing[1], Zhang Rui[1,2], Zhang Runxia[1,2], Yu Hailun[1,2]

(1.Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, *China; 2.University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China; 3.Hanzhong Agricultural Technology Extension Center, Hanzhong* 723000, *Shaanxi, China)*

Abstract: The response of plant to the change of precipitation pattern is one of the important contents of the study on the mechanism of plant adapting to environmental changes, while the comparative study on the response of plant to the change of precipitation gradient in arid and semi-arid regions is rarely reported. Effects of precipitation on growth and physiology of three psammophytes were conducted with a precipitation-addition-reduction device in Horqin Sandy Land. The results showed that (1) The average density reached the maximum in June, but the average coverage reached the maximum value in July, and the coverage reached the highest of 58.0% under +60% treatment. (2) The main vegetation in precipitation addition region were *Bassia dasyphylla* and *Salsola collina*, while the main vegetation in precipitation reduction region was *Tribulus terrestris*. Under −60% treatment, the density of *T. terrestris* in the period from June to August was 70%, 80% and 79%, which was significantly higher than other plants. (3) The relative water content (RWC) of the studied species decreased and the membrane permeability increased as precipitation decreased. RWC of *T. terrestris* was higher than those of *B. dasyphylla* and *S. collina*, but the malondialdehyde (MDA) was opposite, which indicated that the ability of *T. terrestris* to withstand dehydration and damage was stronger than those of *B. dasyphylla* and *S. collina*. (4) F_v/F_m and ΦPSⅡ of three psammophytes gradually increased with the increase of precipitation, but decreased with the increase of drought days.

Key words: psammophytes; precipitation addition or reduction; growth properties; chlorophyll fluorescence; antioxidant enzymes

(C)1994-2019 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net