

不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与解剖结构及生理指标的关系

张元恺¹, 王 飞^{1,2*}, 郭树江^{1,3}, 杨雪梅¹, 张卫星¹, 张晓娟¹, 韩福贵^{1,2}, 张裕年^{1,2}

(1. 甘肃省治沙研究所, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省荒漠化与风沙灾害防治国家重点实验室(培育基地), 甘肃 武威 733000;
3. 甘肃民勤荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 甘肃 民勤 733300)

摘 要:植物叶片的稳定碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)指示了其水分利用效率的高低,反映植物对干旱环境的适应能力。以民勤梭梭为试验材料,通过测定不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 、解剖结构、含水量、叶绿素含量、渗透调节物质(脯氨酸、可溶性糖)含量和 C、N、P、K 含量等,分析梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 随年代变化规律及其与解剖结构、生理指标之间关系。结果表明:1)梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化范围在 $-0.1565\% \sim -0.1385\%$,随着年代的增加,梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈先升高后降低再升高的趋势,在 20 世纪 70 年代出现峰值。2)除角质层和导管孔径,不同年代梭梭同化枝解剖结构指标差异显著($P < 0.05$),变异系数变化范围为 $5.19\% \sim 21.53\%$;不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与解剖结构各指标之间相关性均未达到显著水平($P > 0.05$)。3)不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与全氮含量呈显著负相关($P < 0.05$)。以上研究结果表明,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值可以反映植物生长环境及本身水分的亏缺程度;N 含量显著影响民勤不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值。

关键词:梭梭;稳定碳同位素;解剖结构;生理指标;民勤

中图分类号:S718.43 文献标志码:A 文章编号:1001-7461(2022)04-0043-07

The Relationship Between $\delta^{13}\text{C}$ Values and Anatomical Structure and Physiological Indexes of Assimilating Shoots of Different-Aged *Haloxylon ammodendron*

ZHANG Yuan-kai¹, WANG Fei^{1,2*}, GUO Shu-jiang^{1,3}, YANG Xue-mei¹, ZHANG Wei-xing¹,
ZHANG Xiao-juan¹, HAN Fu-gui^{1,2}, ZHANG Yu-nian^{1,2}

(1. Gansu Desert Control Research Institute, Lanzhou 730070, Gansu, China;

2. State Key Laboratory Breeding Base of Desertification and Aeolian Sand Disaster Combating, Wuwei 733000, Gansu, China;

3. Gansu Minqin National Studies Station for Desert Steppes Ecosystem, Minqin 733300, Gansu, China)

Abstract: The stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) of plant leaves indicates the water use efficiency of plants and reflects the adaptability of plants to arid environment. In this study, *Haloxylon ammodendron* occurring in Minqin of Gansu Province was used as experimental material, the $\delta^{13}\text{C}$ value, water content, chlorophyll content, contents of osmotic regulatory substances (proline and soluble sugar), carbon, nitrogen, phosphorus and potassium of *H. ammodendron* assimilating shoots in different ages were determined, and the relationships between the $\delta^{13}\text{C}$ and physiological indexes were analyzed. The results showed that 1) the $\delta^{13}\text{C}$ values of *H. ammodendron* assimilating shoots varied from -0.1565% to -0.1385% . With the increase of age, the $\delta^{13}\text{C}$ values increased first, then decreased and then increased, and peaked in the 1970s. 2) Except for cuticular and pore of catheter, there were significant differences in anatomical structure indexes of the shoots in different ages ($P < 0.05$), and the variation coefficient ranged from 5.19% to 21.53% .

收稿日期:2021-12-27 修回日期:2022-01-25

基金项目:国家青年科学基金(31700339);国家地区基金(32060373;31960334;31860238;32060378;32060246);省青年科技基金计划(20JR10RA469,20JR10RA465);中科院“西部之光”项目。

第一作者:张元恺,高级工程师。研究方向:荒漠化防治。E-mail:289611088@qq.com

*通信作者:王 飞,助理研究员。研究方向:荒漠化防治。E-mail:zmffei@126.com

There was no significant correlation between the $\delta^{13}\text{C}$ values of the shoots in different ages and anatomical structure indexes ($P>0.05$). 3) There was a significant negative correlation between the $\delta^{13}\text{C}$ values of the shoots in different ages and total nitrogen content ($P<0.05$). The $\delta^{13}\text{C}$ values of the leaves could reflect the growing environment and the degree of water deficit in plants. Nitrogen content significantly affected the $\delta^{13}\text{C}$ values of *H. ammodendron* assimilating shoots with different ages.

Key words: *Haloxylon ammodendron*; $\delta^{13}\text{C}$; anatomical structure; physiological index; Minqin

叶片作为植物的主要光合器官,对外界环境变化较为敏感,其特征能够反映植物对环境的适应性^[1]。植物碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)指示与植物光合、蒸腾强度相关联的水分利用效率,被公认为是一种估测植物长期水分利用效率的可靠途径,综合反映出植物生长期内的生理生态适应特性^[2-3],与其长期受环境影响形成的解剖结构及生理特征之间必然存在一定的相关性。但是,有关荒漠植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与解剖结构及生理特征之间关系的研究鲜见报道。

民勤地区位于石羊河流域下游,三面被沙漠包围,属干旱的大陆性气候区,具有降水量少、降水变率大、年内分配不均、蒸发量大和干旱时段明显等特点。梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为藜科梭梭属植物,其抗旱、抗热、抗寒、耐盐碱性都很强,适应性强,根系发达,叶退化为同化枝进行光合作用,防风固沙能力强,是中国西部荒漠化地区固沙造林优良树种。梭梭也是民勤荒漠地区主要物种之一,自20世纪60年代以来,陆续在流动沙丘上营造梭梭防风固沙林,对该区生态环境保护具有重要作用。目前,有关梭梭的研究主要集中在分类学^[4-6]、分子生物学^[7-9]及生理生态学^[10-12]等方面,但针对不同年代梭梭同化枝稳定碳同位素与解剖结构、生理指标之间关系的研究未见报道。为此,本研究以民勤不同年代梭梭为研究对象,分析梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值随生长年限变化的规律,探讨梭梭在长期适应环境中所形成的结构特征、生理特征对 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响以及相互间的关系,以期揭示梭梭对荒漠生态环境的适应策略,为干旱荒漠区生态环境保护和梭梭资源的保护与利用提供理论依据。

表1 不同年代梭梭林基本概况

Table 1 General status of *Haloxylon ammodendron* forests in different ages

年代	高度/cm	冠幅/cm		土壤含水量(%)	土壤有机质(%)	土壤 pH
		长度	宽度			
1960s	220.00±7.58	182.60±6.58	182.20±15.34	0.27±0.06	0.221±0.021	9.05±0.06
1970s	270.33±2.34	196.67±26.70	200.00±20.02	0.45±0.01	0.323±0.037	8.42±0.10
1980s	262.00±13.87	251.60±16.91	211.20±19.78	0.37±0.02	0.193±0.049	9.04±0.15
1990s	176.60±20.26	142.40±8.02	117.80±10.70	0.17±0.01	0.234±0.005	9.17±0.13
2007	116.67±14.83	99.00±5.87	98.33±5.79	0.44±0.09	0.142±0.026	9.03±0.09
2016	103.80±6.06	100.80±5.83	85.00±6.83	0.45±0.05	0.125±0.018	8.86±0.04

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于巴丹吉林沙漠东南缘的民勤治沙综合试验站周边(103°05'E, 38°35'N, 海拔 1 378.5 m),该区属于典型的温带大陆性干旱气候,降水量小,蒸发量大,气候干燥,年均降水量 113.2 mm,年均气温 7.7 °C,年均蒸发量 2 604.3 mm;光热充足,年均日照时数 2 799.4 h;冬季盛行西北风,多集中在 2—5 月,年均风速 2.5 m/s,是我国沙尘暴发生的重要策源地;自然土壤类型风沙土为主,现有的植被主要包括天然和人工 2 种类型,主要的灌木植物有梭梭、白刺(*Nitraria tangutorum*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)等,其中人工梭梭林群落伴生植物主要有盐生草(*Halogeton glomeratus*)、猪毛菜(*Salsola collina*)和沙米(*Agriophyllum squarrosus*)。

1.2 试验设计与方法

试验设置在民勤治沙综合试验站附近,分别选择 20 世纪 60—90 年代、2007 年和 2016 年生人工梭梭群落为研究对象,测定梭梭样株高度、冠幅及样地土壤的基本概况(表 1)。在每个样地随机选择 3 株生长健康,株高、冠幅、基径等基本一致的植株,采集植株中上部向阳处同化枝,用于各指标的测定。

1.2.1 稳定碳同位素与生理指标的测定 将梭梭同化枝及其着生小枝一同剪下,装入保鲜箱后立即带回实验室称鲜重,然后将其放入铝盒中,105 °C 杀青 30 min,65 °C 烘干至恒重,得到干重。叶片含水量($L_{wc}, \%$)=(鲜质量-干质量)/鲜质量 $\times 100\%$ 。

将梭梭同化枝干样研磨粉碎,过 0.125 mm(120 目)筛,用于同化枝养分含量及碳同位素的测定。将采集的新鲜梭梭同化枝用锡箔纸包裹后,立刻放入液氮罐速冻,用于各指标的测定。

梭梭同化枝稳定碳同位素 ($\delta^{13}\text{C}$, ‰) 采用 Picarro G2131-ICO₂ 激光碳同位素分析仪(美国 Picarro 公司)测定。采用分光光度法测量梭梭同化枝叶绿素质量分数(ChlC, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$), ChlC = 叶绿素 a + 叶绿素 b^[13]。脯氨酸(Pro, $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)质量分数采用茚三酮法测定^[13]。可溶性糖(%)质量分数采用蒽酮法测定^[13]。全碳质量分数(LCC, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)与全氮质量分数(LNC, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)采用 Costech ECS4024 元素分析仪(意大利 NC Technologies)测定;叶全磷质量分数(LPC, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)采用钼锑抗比色法测定^[14];叶全钾质量分数(LKC, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)采用火焰光度法测定^[13]。

1.2.2 同化枝解剖结构的测定 用解剖刀截取植株中上部向阳处同化枝,截成 5 mm 小段后立即放入 FAA 固定液(50%酒精:福尔马林:冰醋酸 = 90:5:5)中进行固定,以保证植物组织结构完整,固定时间为 24 h 以上。取固定好的同化枝进行脱水、透明、浸蜡、包埋,用轮转式切片机横向切割,将得到的石蜡切片进行番红-固绿对染,中性树胶封片,在 ZEISSImager.A2(蔡司,德国)光学显微镜下观察拍照,选择有代表性的石蜡切片,记录同化枝的横切面特征。用 ZEN2012 测量软件分别测量同化枝直径、角质层、表皮、栅栏组织、贮水组织、维管柱厚度和导管孔径等指标,测量值为 10 个数值的平均值。

1.3 数据分析

采用 Excel2003 和 SPSS19.0 软件对数据进行统计分析。变异系数(C_V) = 标准差/均值。采用单因素(one-way ANOVA)和 Duncan 法进行方差分析和多重比较,用 Pearson 法对梭梭同化枝各指标间的相关性进行分析。利用 Excel2003 软件作图。图表中数据为平均值 ± 标准差。

2 结果与分析

2.1 不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 特征

如图 1 所示,不同年代梭梭同化枝的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在 -0.1565% ~ -0.1385% 变动,随着年代的增加,梭梭同化枝的 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈先升高后降低再升高的趋势,在 20 世纪 70 年代出现峰值,20 世纪 80 年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值降低,之后从 20 世纪 90 年代逐渐升高。其中,20 世纪 70 年代梭梭同化枝的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著($P < 0.05$)高于 60、80、90 年代,与 2007、2016 年差异不显著($P > 0.05$)。

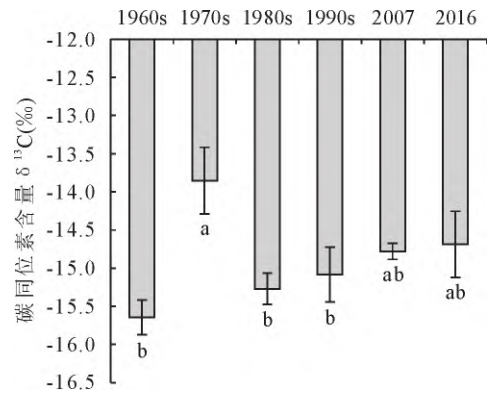


图 1 不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值

Fig.1 $\delta^{13}\text{C}$ values of assimilating shoots of different-aged *H. ammodendron*

2.2 不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与解剖结构的关系

2.2.1 不同年代梭梭同化枝解剖结构特征比较

对不同年代梭梭同化枝解剖结构特征进行比较(表 2),不同年代梭梭同化枝直径变化范围 428.73 ~ 611.65 μm ,变异系数 14.13%,其中 2016 年梭梭同化枝直径显著($P < 0.05$)高于其他年代,其他年代差异不显著($P > 0.05$);角质层差异不显著($P > 0.05$),变化范围 1.36 ~ 1.57 μm ,变异系数最小,为 5.19%。随着生长年限的增加,梭梭同化枝角质层厚度占半径比例呈先升高再降低趋势,其中 80 年代同化枝角质层厚度占半径比例最大,为 0.69%,2016 年最小,为 0.47%;栅栏组织差异显著($P < 0.05$),变化范围 14.05 ~ 17.04 μm ,变异系数 6.23%,栅栏组织厚度占半径比例变化趋势与角质层变化相似;贮水组织差异显著($P < 0.05$),变化范围 91.48 ~ 120.05 μm ,变异系数 10.95%,20 世纪 80 年代占半径比例最大;维管柱直径差异显著($P < 0.05$),变化范围 150.41 ~ 276.68 μm ,变异系数 21.53%,2007 年占半径比例达到最大;导管孔径差异不显著($P > 0.05$),变化范围 5.04 ~ 7.43 μm ,变异系数 15.96%,80 年代占半径比例最大。

2.2.2 不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与解剖结构的相关性 由表 3 可知,不同年代梭梭同化枝直径与栅栏组织呈显著正相关($P < 0.05$),与贮水组织、维管柱直径呈极显著正相关($P < 0.01$);栅栏组织与维管柱直径呈显著正相关($P < 0.05$);维管柱直径与导管孔径呈显著正相关($P < 0.05$)。不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与解剖结构各指标之间相关性均未达到显著水平($P > 0.05$),这就表明不同年代梭梭解剖结构的差异不是影响其稳定碳同位素分馏的主要因素。

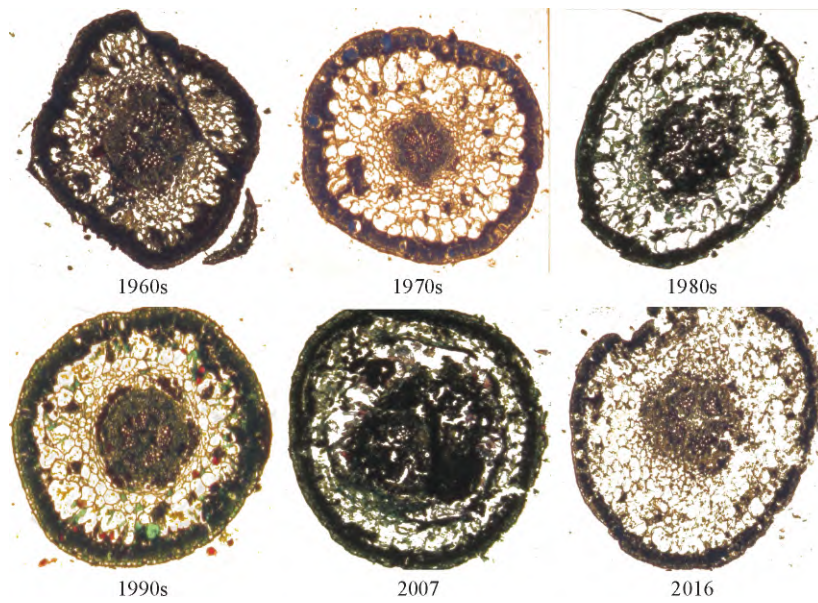


图 2 不同年代梭梭同化枝的横切解剖结构

Fig.2 The anatomical structures of assimilating shoots of different-aged *H.ammodendron*

表 2 不同年代梭梭同化枝解剖结构特征值比较

Table 2 Eigenvalues of assimilating shoots anatomical structure of different-aged *H.ammodendron*

年代	同化枝直径	角质层		栅栏组织		贮水组织		维管柱直径		导管孔径	
		厚度/ μm	占半径(%)	厚度/ μm	占半径(%)	厚度/ μm	占半径(%)	厚度/ μm	占半径(%)	厚度/ μm	占半径(%)
1960s	486.30±0.23b	1.36±0.18a	0.56	14.05±0.26c	5.78	91.48±4.53b	37.62	215.36±9.79ab	88.57	6.60±0.08ab	2.71
1970s	450.10±10.01b	1.41±0.10a	0.63	15.58±0.40b	6.92	102.43±2.38b	45.51	150.41±16.19b	66.84	5.10±0.36b	2.26
1980s	439.73±1.31b	1.52±0.09a	0.69	15.91±0.45ab	7.24	103.31±2.30b	46.99	191.84±10.46b	87.25	7.43±0.62a	3.38
1990s	428.73±6.55b	1.44±0.09a	0.67	15.47±0.05b	7.22	93.16±4.39b	43.46	173.53±3.71b	80.95	5.04±0.13b	2.35
2007	459.58±45.76b	1.57±0.14a	0.68	16.07±0.47ab	6.99	91.81±6.19b	39.95	224.78±40.83ab	97.82	6.71±1.07ab	2.92
2016	611.65±1.98a	1.44±0.11a	0.47	17.04±0.49a	5.57	120.05±8.40a	39.25	276.68±22.39a	90.47	5.67±0.34ab	1.85
F	11.27**	0.41		5.04*		4.36*		4.16*		2.85	
变异系数 CV(%)	14.13	5.19		6.23		10.95		21.53		15.96	

注:不同小写字母表示 $P < 0.05$ 差异显著性。下同。

表 3 不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与解剖结构的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between $\delta^{13}\text{C}$ values and anatomical structures of assimilating shoots of different-aged *H.ammodendron*

指标	同化枝直径	角质层	栅栏组织	贮水组织	维管柱直径	导管孔径	稳定碳同位素
同化枝直径	1						
角质层	-0.278	1					
栅栏组织	0.540*	-0.095	1				
贮水组织	0.725**	-0.342	0.465	1			
维管柱直径	0.818**	-0.119	0.538*	0.343	1		
导管孔径	0.094	0.024	0.147	-0.089	0.502*	1	
稳定碳同位素	0.046	0.054	0.297	0.260	-0.303	-0.430	1

2.3 不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生理指标的关系

2.3.1 不同年代梭梭同化枝生理特征比较 经方差分析表明(表 4),不同年代梭梭同化枝含水量差异极显著($P < 0.01$),其中 2016 年与 70 年代梭梭同化枝含水量显著高于其他年代($P < 0.05$)。不同年

代梭梭同化枝脯氨酸含量差异极显著($P < 0.01$),其中 20 世纪 80 年代梭梭同化枝脯氨酸含量显著高于其他年代($P < 0.05$)。不同年代梭梭同化枝全钾含量差异极显著($P < 0.01$)。不同年代梭梭同化枝可溶性糖含量差异显著($P < 0.05$),其中 2007 年与 20 世纪 90 年代显著高于 20 世纪 70 年代与 2016 年(P

<0.05)。不同年代梭梭同化枝全氮含量差异显著($P < 0.05$),叶绿素与全磷含量差异不显著($P > 0.05$)。不同年代梭梭同化枝生理指标变异范围在 2.11%~42.43%,其中含水量的变异系数最小(2.11%),脯氨酸的变异系数最大(42.43%)。

2.3.2 不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生理指标的

相关性 由表 5 可知,不同年代梭梭同化枝叶绿素含量与全钾含量呈显著正相关($P < 0.05$);全氮含量与全磷含量呈显著正相关($P < 0.05$), $\delta^{13}\text{C}$ 值与全氮含量呈显著负相关($P < 0.05$),其余各指标之间相关性未达到显著水平($P > 0.05$)。这就表明不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值受全氮含量的影响较大。

表 4 不同年代梭梭同化枝生理特征比较

Table 4 Comparison of physiological characteristics of assimilating shoots of different-aged *H. ammodendron*

指标	含水量 (%)	叶绿素 /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	脯氨酸 /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	可溶性糖 (%)	TC /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	TN /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	TP /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	TK /($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)
1960s	80.36±0.74b	0.041±0.006a	14.23±0.12bc	0.93±0.06ab	350.26±3.80ab	40.58±2.90a	1.64±0.11a	11.05±1.70cd
1970s	82.01±0.75a	0.043±0.003a	11.55±0.15bc	0.66±0.02b	348.74±9.14ab	26.01±0.78b	1.21±0.03b	20.74±1.34a
1980s	79.18±1.09b	0.039±0.006a	28.50±0.30a	0.96±0.18ab	379.71±5.02a	38.21±1.76a	1.59±0.03a	9.54±0.19d
1990s	78.50±0.77b	0.044±0.008a	10.05±0.15c	1.11±0.20a	363.80±7.99ab	32.61±3.26ab	1.47±0.19ab	15.26±1.97bc
2007	80.31±0.55b	0.049±0.002a	13.35±1.55bc	1.27±0.11a	349.05±8.31ab	36.33±2.13a	1.42±0.04ab	21.68±2.65a
2016	83.02±0.78a	0.048±0.013a	16.35±0.05b	0.58±0.03b	338.04±17.43b	37.28±2.97a	1.67±0.16a	19.63±0.75ab
F	6.42**	0.26	22.39**	3.89*	2.23	4.49*	2.27	9.96**
变异系数(%)	2.11	8.44	42.43	28.52	4.13	14.76	11.47	31.73

表 5 不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生理指标的相关系数

Table 5 Correlation coefficients between $\delta^{13}\text{C}$ values and physiological indexes of assimilating shoots of different-aged *H. ammodendron*

指标	含水量	叶绿素	脯氨酸	可溶性糖	TC	TN	TP	TK	稳定碳同位素
含水量	1								
叶绿素	0.467	1							
脯氨酸	-0.169	-0.508	1						
可溶性糖	-0.787	0.038	-0.062	1					
TC	-0.809	-0.719	0.621	0.413	1				
TN	-0.190	-0.091	0.476	0.259	0.109	1			
TP	-0.050	-0.077	0.458	-0.049	0.056	0.902*	1		
TK	0.587	0.846*	-0.591	-0.136	-0.706	-0.548	-0.553	1	
稳定碳同位素	0.586	0.384	-0.345	-0.447	-0.401	-0.859*	-0.776	0.793	1

3 结论与讨论

3.1 不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值特征

一般认为 C_4 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-0.06\% \sim -0.19\%$ [15],本研究中民勤不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围 $-0.1565\% \sim -0.1385\%$,其同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值落在 C_4 植物区。研究表明,植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值能够指示植物的长期水分利用效率,其正值越大,水分利用效率就越高[2,16]。民勤地区梭梭同化枝具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 组成特性,表现出其较高的水分利用效率,这也是梭梭可以作为干旱荒漠区防风固沙优良树种的原因之一。研究表明,环境影响使得植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值大概在 $0.03\% \sim 0.05\%$ 变化[17]。本研究中,不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化幅度为 0.018% ,与 O'leary[17] 的研究结果一致,进一步说明了植物稳定碳同位素组成是植物自身遗传特性与环境因子共同作用的结果[18]。

3.2 梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与解剖结构的关系

梭梭是典型的超旱生植物,其同化枝取代叶片行使同化功能,是梭梭进化的顶峰。梭梭表皮外有角质层,连续紧密的栅栏组织、花环结构、黏液细胞、含晶细胞和贮水组织等解剖特征,有效地提高了光合效率,同时使体内水势始终低于土壤水势,提高了植物保水和吸水能力,在一定程度上增强同化枝的抗旱性。本研究中,不同年代梭梭同化枝直径、栅栏组织、贮水组织、维管柱直径差异显著($P < 0.05$),这反映出随着梭梭生长年限的增加,这些结构更容易受到外界环境的影响;而角质层、导管孔径不同年代差异不显著($P > 0.05$),表明这 2 个特征相对稳定,受环境条件的影响不大。

通过对不同年代梭梭同化枝解剖结构和 $\delta^{13}\text{C}$ 值的相关分析表明, $\delta^{13}\text{C}$ 值与解剖结构各指标之间相关性均未达到显著水平($P > 0.05$),这与张有福等[19]的研究结果相同,说明不同年代梭梭同化枝解剖结构的差异不是影响其稳定碳同位素分馏的主要

因素。这可能是因为植物光合作用是自然界产生碳同位素分馏的主要过程, $\delta^{13}\text{C}$ 值变化的主要因素是光合过程相关酶的变化所致,而与解剖结构相关性不明显。

3.3 梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生理指标的关系

叶绿素是植物吸收太阳能进行光合作用的最重要物质,在一定范围内,叶绿素含量越高,光合越强,从而促进植物生长发育。有研究认为,植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与光合色素含量不存在相关性^[20-21];但也有研究表明,光合色素含量与 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的关系较为复杂,因植物种而异^[22-23]。本研究中,叶绿素含量与 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈正相关关系,但未达到显著水平($P > 0.05$)。然而,植物的光合速率并不完全取决于光合色素的含量,所以有关植物叶绿素含量与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的关系有待进一步研究。

干旱环境条件下,植物通过改变 $\delta^{13}\text{C}$ 值提高水分利用效率的同时,也会增加有机溶质积累量来改善细胞渗透调节能力,以降低植物水势而延缓失水^[24-26]。脯氨酸、可溶性糖是植物体内重要的有机渗透调节物质^[27]。本研究中,梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与可溶性糖、脯氨酸含量之间未达到显著的相关性($P > 0.05$),说明在逆境环境条件下植物水分利用效率的提高和渗透调节物质在植物体内的积累不是协同变化的,是植物自身的遗传性和复杂外部环境共同综合作用的结果。各种生理因子综合对梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 分馏的作用和影响机制可能比较复杂,还需进一步深入研究。

植物养分状况主要是通过作用于光合速率或气孔导度,从而影响水分利用效率。本研究中,不同年代梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与全碳含量的相关性未达显著性水平($P > 0.05$),说明了在进行光合固碳的过程中对于水分的变化敏感性较低。植物叶片氮含量在一定程度上可以反映叶片吸收和固定大气 CO_2 的能力进而影响 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[28-29]。研究认为,当植物叶片氮含量较高时,光合作用增强,叶片-大气之间碳的同位素丰度梯度增加^[2];也有研究认为,叶片氮含量增加会提高内部扩散限制^[30],使水分利用效率降低。本研究中,梭梭同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值与全氮含量呈显著负相关($P < 0.05$),这可能是一方面与叶片的生理结构有关;另一方面与叶片氮含量在光合器官和非光合器官的分配,以及氮在光合器官内部各组分之间的分配比例等有关。

参考文献:

[1] 苏培玺,严巧娣.内陆黑河流域植物稳定碳同位素变化及其指示意义[J].生态学报,2008,28(4):1616-1624.

SU P X, YAN Q D. Stable carbon isotope variation in plants and their indicating significances along the inland Heihe River basin of Northwestern China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4):1616-1624. (in Chinese)

[2] FARQUHAR G D, EHLERINGER J R, HUBICK K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Biology, 1989, 40(1):503-537.

[3] 曹生奎,冯起,司建华,等.植物叶片水分利用效率研究综述[J].生态学报,2009,29(7):3883-3892.
CAO S H, FENG Q, SI J H, et al. Summary on the plant water use efficiency at leaf level[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7):3883-3892. (in Chinese)

[4] 努尔古丽·阿木提.新疆藜科植物系统分类学研究[D].乌鲁木齐:新疆大学,2013.

[5] 何静,高翔,吕光辉,等.艾比湖自然保护区植物群落的数量分类及土壤环境解释[J].新疆农业科学,2010,47(5):1030-1035.
HE J, GAO X, LÜ G H, et al. The numerical classification of vegetation community and soil interpretation of nature reserve in the Ebinur Lake Wetland[J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2010, 47(5):1030-1035. (in Chinese)

[6] 周志强,魏晓雪,刘彤.新疆奇台荒漠植物群落的数量分类及土壤环境解释[J].生物多样性,2007,15(3):264-270.
ZHOU Z Q, WEI X X, LIU T. The numerical classification of desert vegetation and soil interpretation in Qitai County, Xinjiang[J]. Biodiversity Science, 2007, 15(3):264-270. (in Chinese)

[7] 甘晓燕,巩楠,石磊,等.梭梭液泡膜焦磷酸酶 HaVVP 基因克隆及序列分析[J].西北农业学报,2014,23(11):198-203.
GAN X Y, GONG L, SHI L, et al. Cloning and sequence analysis of a cDNA encoding vacuolar H^+ -PPase gene from *Haloxylon ammodendron* [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2014, 23(11):198-203. (in Chinese)

[8] 张萍,董玉芝,魏岩,等.利用 ISSR 标记对新疆梭梭遗传多样性的研究[J].西北植物学报,2006,26(7):1337-1341.
ZHANG P, DONG Y Z, WEI Y, et al. ISSR analysis of genetic diversity of *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge in Xinjiang[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2006, 26(7):1337-1341. (in Chinese)

[9] 石磊,甘晓燕,夏兴雷,等.梭梭 CMO 基因的克隆与植物表达载体的构建[J].西北植物学报,2010,30(8):1514-1519.
SHI L, GAN X Y, XIA X L, et al. Cloning of choline monoxygenase gene from *Haloxylon ammodendron* and construction of its plant expression vector [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(8):1514-1519. (in Chinese)

[10] 巩楠,甘晓燕,石磊,等.梭梭 NAC 转录因子 HaNAC1 克隆及序列分析[J].西北农业学报,2014,23(12):168-174.
GONG L, GAN X Y, SHI L, et al. Cloning and sequence analysis of a NAC-like gene HaNAC1 from *Haloxylon ammodendron* [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2014, 23(12):168-174. (in Chinese)

[11] 陈芳,纪永福,张锦春,等.民勤梭梭人工林天然更新的生态条件[J].生态学报,2010,29(9):1691-1695.
CHEN F, JI Y F, ZHANG J C, et al. Ecological conditions for natural regeneration of artificial *Haloxylon ammodendron* plantations in Minqin oasis [J]. Chinese Journal of Ecology,

- 2010,29(9):1691-1695.(in Chinese)
- [12] 楚新正,马倩,马晓飞,等.梭梭(*Haloxylon ammodendron*)主根周围土壤特征[J].中国沙漠,2014,34(1):170-175.
CHU X Z, MA Q, MA X F, et al. Characteristics of the soil around the main root of *Haloxylon ammodendron*[J]. Journal of Desert Research, 2014, 34(1): 170-175. (in Chinese)
- [13] 张志良.植物生理学实验指导[M].北京:高等教育出版社,1990.
- [14] KUO S. Phosphorus[C]//SPARKS D L ed. Methods of soil analysis, part 3, chemical methods. Soil Science Society of America, Madison, Wisconsin, USA., 1996: 869-919.
- [15] 韩家懋,王国安,刘东生. C₄植物的出现与全球环境变化[J].地学前缘,2002,9(1):233-243.
HAN J M, WANG G A, LIU D S. Appearance of C₄ plants and global changes[J]. Earth Science Frontiers, 2002, 9(1): 233-243. (in Chinese)
- [16] MARSHALL J D, ZHANG J W. Carbon isotope discrimination and water use efficiency in native plants of the North-central rockies[J]. Ecology, 1994, 75(7): 1887-1895.
- [17] O'LEARY M H. Carbon isotopes in photosynthesis (fractionation techniques may reveal new aspects of carbon dynamics in plants)[J]. Bio. Science, 1988, 38(5): 328-336.
- [18] FRANCEY R J, GIFFORD R M, SHARKEY T D. Physiological influences on carbon isotope discrimination in huonpine [J]. Oecologia, 1985, 66(2): 211-218.
- [19] 张有福,陈拓,张满效,等.锦鸡儿属植物抗旱性与叶片显微结构稳定性碳同位素和脯氨酸质量分数的关系研究[J].兰州大学学报:自然科学版,2006,42(5):140-141.
ZHANG Y F, CHEN T, ZHANG M X, et al. Study on the relationship between drought resistance and leaf microstructure, stable carbon isotope and proline mass fraction[J]. Journal of Lanzhou University: Natural Sciences, 2006, 42(5): 140-141. (in Chinese)
- [20] 马剑英,陈发虎,夏敦胜,等.荒漠植物红砂叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生理指标的关系[J].应用生态学报,2008,19(5):1166-1171.
MA J Y, CHEN F H, XIA D S, et al. Correlations between leaf $\delta^{13}\text{C}$ and physiological parameters of desert plant *Reaumuria soongorica*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(5): 1166-1171. (in Chinese)
- [21] WU C C, PENG G Q, ZHANG Y B, et al. Physiological responses of *Abies faxoniana* seedlings to different non-growing-season temperatures as revealed by reciprocal transplantations at two contrasting altitudes[J]. Canadian Journal of Forest Research, 2011, 41(3): 599-607.
- [22] 何春霞,李吉跃,张燕香,等.5种绿化树种叶片比叶重、光合色素含量和 $\delta^{13}\text{C}$ 的开度与方位差异[J].植物生态学报,2010,34(2):134-143.
HE C X, LI J Y, ZHANG Y X, et al. Differences in leaf mass per area, photosynthetic pigments and $\delta^{13}\text{C}$ by orientation and crown position in five greening tree species[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(2): 134-143. (in Chinese)
- [23] 朱林,梁宗锁,许兴,等.土壤水分对春小麦碳同位素分馏与矿物质元素 K、Ca 和 Mg 含量的影响[J].核农学报,2008,22(6):839-845.
ZHU L, LIANG Z S, XU X, et al. The effect of soil water conditions on carbon isotope discrimination and minerals contents in spring-planted wheat[J]. 2008, 22(6): 839-845. (in Chinese)
- [24] BASNAYAKE J, LUDLOW M M, COOPER M. Genotypic variation of osmotic adjustment and desiccation tolerance in contrasting sorghum inbred lines[J]. Field Crops Research, 1993, 35(1): 51-62.
- [25] 张海燕,范哲峰.运城盐湖十种耐盐植物体内无机及有机溶质含量的比较研究[J].生态学报,2002,22(3):352-358.
ZHANG H Y, FAN Z F. Comparative study on the content of inorganic and organic solutes in ten salt-tolerant plants in Yuncheng Saltlake[J]. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(3): 352-358. (in Chinese)
- [26] 张满效,陈拓,肖雯.不同盐碱环境中宁夏枸杞叶生理特征和 RAPD 分析[J].中国沙漠,2005,25(3):391-396.
ZHANG M X, CHEN T, XIAO W. Physiological features and RAPD analysis of *Lycium barbarum* leaves in different saline habitats[J]. Journal of Desert Research, 2005, 25(3): 391-396. (in Chinese)
- [27] 武维华.植物生理学[M].北京:科学出版社,2003.
- [28] ZHAO C M, CHEN L T, MA F, YAO B Q, LIU J Q. Altitudinal differences in the leaf fitness of juvenile and mature alpine spruce trees (*Picea crassifolia*)[J]. Tree Physiology, 2008, 28(1): 133-141.
- [29] EVANS J. Photosynthesis and nitrogen relationship in leaves of C₃ plants[J]. Oecologia, 1989, 7(8): 1-19.
- [30] EHLERINGER J R, WILLIAMS D G. Carbon isotope discrimination and water relations of oak hybrid populations in southwestern Utah[J]. Western North American Naturalist, 2000, 60: 121-129.