

彭兰, 周晓兵, 陶冶, 尹本丰, 李永刚, 张静, 张元明. 2023. 干旱对梭梭水力性状及生理生化特性的影响. 生态学杂志, 42(2): 257–265.

Peng L, Zhou XB, Tao Y, Yin BF, Li YG, Zhang J, Zhang YM. 2023. Effects of drought on hydraulic traits and physio-biochemical characteristics of *Haloxylon ammodendron*. Chinese Journal of Ecology, 42(2): 257–265.

## 干旱对梭梭水力性状及生理生化特性的影响

彭兰<sup>1,2</sup> 周晓兵<sup>1</sup> 陶冶<sup>1</sup> 尹本丰<sup>1</sup> 李永刚<sup>1</sup> 张静<sup>1\*</sup> 张元明<sup>1\*</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要** 以荒漠优势种梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为对象, 基于2017年在新疆古尔班通古特沙漠南缘布设的降水量变化(减少100%和对照)的野外原位实验, 开展了连续3年干旱处理下梭梭茎的水力特性以及同化枝(叶片)生理生化特性的研究。结果表明: 干旱处理对梭梭茎的水分传输效率(比导水率、叶比导水率)、栓塞程度以及枝叶性状并没有产生显著影响。干旱处理下, 梭梭通过显著提高同化枝脯氨酸和可溶性蛋白含量来维持其渗透压, 提高保水能力; 同时, 通过显著提高超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性使丙二醛含量维持在较低的水平。相关性分析结果表明, 梭梭茎的比导水率与栓塞程度呈显著负相关, 与比叶重呈显著正相关; 木材横截面积与叶比导水率和栓塞程度呈显著正相关。由此可见, 梭梭主要通过增加渗透调节能力和保护酶活性协同抵御干旱胁迫, 以维持正常的生理活动, 而较高的自然栓塞程度可能也是梭梭长期在荒漠区极端干旱生境中所形成的一种耐旱策略。

**关键词** 干旱; 荒漠灌木; 水分传输效率; 气穴化栓塞; 古尔班通古特沙漠

**Effects of drought on hydraulic traits and physio-biochemical characteristics of *Haloxylon ammodendron*.** PENG Lan<sup>1,2</sup>, ZHOU Xiao-bing<sup>1</sup>, TAO Ye<sup>1</sup>, YIN Ben-feng<sup>1</sup>, LI Yong-gang<sup>1</sup>, ZHANG Jing<sup>1\*</sup>, ZHANG Yuan-ming<sup>1\*</sup> (<sup>1</sup>State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

**Abstract:** *Haloxylon ammodendron* is a dominant desert species. A three-year experiment of precipitation treatments (100% reduction and control) was conducted in the southern margin of the Gurbantunggut Desert, Xinjiang, to examine the changes of stem hydraulic traits and physio-biochemical characteristics of *H. ammodendron*. Our results showed that drought did not affect water transport efficiency (specific hydraulic conductivity, leaf-specific hydraulic conductivity), embolism degree, and branch and leaf traits of *H. ammodendron*. Under drought stress, *H. ammodendron* maintained osmotic pressure and improved water holding capacity by increasing the contents of proline and soluble protein. Meanwhile, the content of malondialdehyde was kept at a low level by significantly increasing the activities of superoxide dismutase and catalase. The results of correlation analysis showed that stem specific hydraulic conductivity of *H. ammodendron* was significantly negatively correlated with embolism degree and positively correlated with specific leaf weight, while wood cross-sectional area was significantly positively correlated with leaf-specific hydraulic conductivity and embolism degree. It is concluded that *H. ammodendron* could resist drought stress and maintain normal physiological activities by increasing osmotic regulation ability and protective enzyme activity. High degree of natural embolism could also be a drought tolerant strategy of *H. ammodendron* in extreme arid habitats of desert areas.

**Key words:** drought; desert shrub; water transport efficiency; embolism; Gurbantunggut Desert.

全球气候变化的加剧导致极端气候事件频发, 气温变暖和降水格局的变化导致干旱区面积呈现加

速扩张的趋势(Huang *et al.* 2016)。我国西北干旱半干旱区是典型的生态脆弱区, 具有生态系统稳定性差、抗干扰能力弱等特点, 且对全球变化响应十分敏感(于贵瑞等 2017)。降水作为干旱半干旱区陆地生态系统植物生长的主要限制因子, 与土壤水分的有效性密切相关, 是制约干旱半干旱区植物生长、

国家自然科学基金(U2003214)、中国科学院“西部之光-西部青年学者”项目(2021-XBQNZZ-006)和中国科学院青年创新促进会项目(2020437)资助。

收稿日期: 2021-10-21 接受日期: 2022-07-08

\* 通讯作者 E-mail: zhangjing@ms.xjbc.ac.cn; zhangym@ms.xjbc.ac.cn

繁殖以及植被群落组成和物种多样性的重要因素 (Ramirez-Valiente *et al.*, 2017)。因此,在西北干旱半干旱区典型生态系统开展降水变化的效应研究有助于为未来气候变化背景下植被动态变化及群落稳定性的预测提供重要的科学依据。

植物水力性状 (plant hydraulic trait) 是植物在长期演化过程中形成的适应生境水分条件的形态结构和生理功能,是反映陆地植物水分适应机制的关键特征 (McDowell *et al.*, 2019)。由于水分在木质部张力状态下常处于亚稳定状态,当植物受到干旱胁迫时,空穴化和栓塞可以打破木质部导管内水柱的连续性,植物长距离水分运输受阻,水分运输的有效性 (比导水率) 降低,进而影响植物正常的生长发育和生理活动 (金鹰等, 2016)。大多数研究认为干旱是导致全球树木死亡最主要的非生物因素之一。然而,干旱本身的复杂性增加了干旱对植物水力性状影响的不确定性 (Choat *et al.*, 2018), 主要表现为,干旱对不同物种、不同功能型 (裸子植物和被子植物、阔叶和针叶)、不同生活史阶段 (幼苗和成株) 植物水力性状的影响不同,即使同一物种,不同强度、不同持续时间和不同干旱指数的研究结果也存在较大差异 (Fang *et al.*, 2014; Gleason *et al.*, 2016; Yao *et al.*, 2021)。目前,有关干旱对植物水力性状影响的研究手段主要有室内盆栽模拟实验、野外原位降水变化的控制实验、大尺度的样带研究以及全球尺度的 Meta 分析等 (Blackman *et al.*, 2019; He *et al.*, 2020a)。其中野外原位降水变化的控制实验主要是通过人为控制降水量,并通过与自然降水 (对照) 进行比较,直接测定植物水力性状对干旱的响应特征。相较于室内模拟实验而言,野外原位控制实验的周期较长,因而此方面的研究还相对缺乏,尤其是连续降水变化 (生长季和非生长季) 的研究更少见报道。因此,通过开展野外原位降水变化对植物水力性状的研究,有助于进一步揭示未来降水变化影响下植物的响应特征与适应策略。

诸多研究表明,植物多种性状能够以最优组合的方式来适应外界变化的环境,例如,植物在干旱胁迫下通过减少光合叶面积或者关闭气孔来减少水分散失 (Liu *et al.*, 2018); 通过积累渗透调节物质以降低其渗透势,从而有效维持植物体内的水分平衡,缓解水分胁迫 (周瑞莲等, 2015)。近年来,越来越多的研究发现,在木质部栓塞修复过程中需要通过渗透调节作用驱动水分流向栓塞导管,即“新的再充水” (Zwieniecki *et al.*, 2015)。此外,这些适应策略

均表现出植物的水分调节策略与其形态结构、光合等性状之间存在一定的关联性 (罗丹丹等, 2017)。通过研究水力性状及生理生化特性与环境的相互协调可为植物与环境的协同适应机制提供重要的理论依据,并将显著提高我们预测植物抵御外界环境变化的能力 (Li *et al.*, 2018)。

荒漠生态系统作为对全球气候变化响应最敏感的生态系统类型之一,干旱对其的威胁也将随全球气候持续变暖而持续增强 (Báez *et al.*, 2013)。梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 是藜科梭梭属植物,在新疆古尔班通古特沙漠具有广泛分布,常形成大面积纯林。在长期环境选择下,梭梭对不同生境表现出较强的适应能力,具有抗旱抗寒、耐高温、耐盐碱、耐风蚀等诸多特性,因此是一种优良的防风固沙植物。目前关于梭梭生长适应性方面的研究主要集中于个体形态与用水策略 (许皓等, 2007)、光合生理特性 (杨淇越等, 2014)、根系构型 (徐贵青等, 2009)、种群动态 (宋于洋等, 2010) 等方面。然而,有关干旱如何影响梭梭的水力性状,包括与水分运输相关的形态学 (叶面积)、解剖学 (木材密度)、生理生态学 (渗透调节物质含量和抗氧化酶活性) 等多种性状,以及这些性状之间的内在协调关系等方面还值得进一步探讨。为此,本研究在古尔班通古特沙漠南缘通过野外原位控制实验,研究连续 3 年干旱处理 (以下简称为干旱处理) 对梭梭水力性状和生理生化特性的影响,为充分认识梭梭木质部水力性状对干旱的响应与适应机制提供基础数据,并为深入理解未来气候变化背景下梭梭应对干旱的水分调节机理提供一定的理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院阜康荒漠生态系统研究站的新疆古尔班通古特沙漠南缘北沙窝样地 (44.37°N 87.91°E, 海拔 448 m)。该区域属于温带大陆性荒漠气候,冬季寒冷多雪,夏季炎热干燥,年平均气温为 6.6 °C, 1 月平均气温 -17 °C, 7 月平均气温 25.6 °C, 年降水量不超过 150 mm, 潜在蒸发量约为 2000 mm。降水主要集中在夏季, 4—9 月降水占全年降水量的 70%~80%, 11 月—次年 3 月积雪覆盖, 雪深 20~30 cm, 78.8%~92% 的积雪可转化为土壤水, 为沙漠植被生长提供稳定的水源 (周宏飞等, 2009)。研究区主要物种有梭梭、白梭梭 (*Haloxylon persicum*)、沙拐枣 (*Calligonum mongolicum*)、多

枝桠柳(*Tamarix ramosissima*)、沙蒿(*Artemisia arena-ria*)、角果藜(*Ceratocarpus arenarius*)、对节刺(*Horaninovia ulicina*)等。

## 1.2 实验设计

于2017年5月在古尔班通古特沙漠南缘的丘间低地选择地势平坦样地对优势种梭梭进行干旱处理。干旱处理采用在植物冠层上方1.5 m处利用自制的遮雨棚进行全年遮雨(雪)。每个遮雨棚的面积为20 m×10 m,均由高透光聚碳酸酯板搭建成倒“V”形,安装在距地面2~3.5 m高的不锈钢架上。为了防止样方内外土壤水分交换,减少侧向径流,在每个遮雨棚的四周均埋有约70 cm深的PVC隔板。相邻遮雨棚之间设置5 m的缓冲带。以自然降水为对照,样方大小均为20 m×10 m。每个处理4个重复,共计8个样方。

## 1.3 样品的采集及指标测定

于2020年8月降水改变后的第3年进行样品的采集和测定,因此为连续3年干旱处理。为了减小样方的边际效应,采样区设置在每个样方的中心区5 m×5 m的范围内。在干旱处理和对对照样方中选取长势良好、无病虫害和动物啃食、株高冠幅较为一致的梭梭各5株,并进行挂牌标记。为避免采样部位的差异,选择梭梭3/4株高以上部位南面向阳的同化枝进行样品的采集与测定。其中,将用于生理生化指标测定的同化枝样品放入液氮罐中带回实验室,置于-80℃超低温冰箱中待测。

**1.3.1 木质部导水率及栓塞的测定** 于傍晚蒸腾拉力较小时,每一植株以当年新生同化枝为一级枝条,每株采集3级枝条各两根(长度60~80 cm,直径8~10 mm),置于盛有水的收纳箱中。为避免栓塞,在水下将枝条截取成长度为50 cm左右的茎段,水平浸没在水中,放入冰袋后运回实验室,置于4℃冰箱中冷藏待测。同时收集每根枝条上的全部同化枝(叶片),置于样品袋中带回,用于同化枝面积的测定(孙逸翔等,2020)。

在水下将采集枝条剪取成15 cm长度的茎段,自基部环剥2 cm左右的树皮,用刀片将两端切平整后,与木质部栓塞测定仪(XYL'EM Plus, France)相连。在0.5~1.0 kPa稳定压强下用过0.45 μm滤膜的去气纯净水测得茎段自然导水率( $K_h$ ),在0.2 MPa高压下,用同样的去气纯净水冲洗液冲洗茎段,冲洗3次,每次15 min,直至导水率不再增加。然后在0.5~1.0 kPa低压下再次测定木质部的导水率,即为最大导水率( $K_{max}$ )。最大导水率( $K_{max}$ )与

木质部横截面积(WA)之比即为比导水率( $K_w$ ),与同化枝面积(LA)之比为叶比导水率( $K_L$ )。木质部导管栓塞程度用导水率损失百分数(PLC)来衡量, $PLC = 100 \times (K_{max} - K_h) / K_{max}$ (孙逸翔等,2020)。

**1.3.2 枝叶性状的测定** 同化枝含水量的测定采用称重法,采集3级枝条上的同化枝,迅速称其鲜重 $W_{鲜}$ ,置于70℃烘箱中,48 h烘干至干重 $W_{干}$ 。

同化枝含水量 =  $\frac{W_{鲜} - W_{干}}{W_{鲜}} \times 100\%$ 。

木材密度的测定:截取用于测定导水率的茎段两端约2 cm的小段,将其浸泡在水中过夜,测定前擦拭干表面多余的水分,利用排水法进行木材密度的测定。木材密度为木材的烘干重与木材体积的比值。

比叶面积和比叶重的测定:用扫描仪(CanoScan 9000F)对测定导水率的3级枝条上的所有同化枝进行扫描,利用ImageJ图片分析软件测定同化枝面积。之后,将同化枝置于70℃烘箱中烘48 h后称取其干重。比叶面积为同化枝面积与其干重的比值,比叶重为比叶面积的倒数。

**1.3.3 生理生化指标的测定** 每一样品称取0.1 g鲜重用于生理生化指标的测定,参照李合生等(2000)的方法,可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法;游离脯氨酸含量的测定采用酸性茚三酮法;可溶性蛋白质含量的测定采用考马斯亮蓝G-250染色法。过氧化物酶(POD)活性的测定采用愈创木酚法;超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定采用氮蓝四唑(NBT)光化学还原法;过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外分光光度法;丙二醛(MDA)含量的测定采用硫代巴比妥酸法。

## 1.4 环境因子监测

在样地附近2 km处采用小型气象站进行降水量(mm)数据的收集,并用数据采集器(CR-1000, Campbell Scientific, Logan, USA)每30 min记录一次数据。

## 1.5 数据处理

采用Excel 2010对所得数据进行整理分析,采用SPSS 26.0统计软件进行独立样本t检验(independent-samples t-test)分析干旱处理和对照(自然降水)各性状指标之间的差异显著性( $P < 0.05$ ),并采用Pearson相关分析方法分析各水力性状之间的关系。采用Origin 2019进行水力性状与枝叶性状及生理生化指标对应关系的主成分分析(Principal Component Analysis, PCA)。采用Origin 2019作图软件进行绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 研究区降水量的变化特征

2017—2019年研究区各年的总降水量分别为117.6、94.9和101.5 mm,其中2018年相对干旱(图1)。2017—2019年植物生长季4—9月的降雨量分别为87.0、80.7和73.1 mm,分别占各年总降水量的73.98%、85.03%、72.02%。由此可以看出,研究区70%以上的降水都集中在植物生长季的4—9月。此外,2017—2019年冬季积雪深度分别为28.7、21.0和24.8 mm。春季积雪融水对自然降水(对照)条件下的土壤水分具有一定的补给作用。可见,与对照相比,干旱处理显著降低了植物生长期可获得的降水量。

### 2.2 干旱处理下梭梭茎的水力学特性

如图2所示,与对照(自然降水)相比,干旱处理后,梭梭茎的比导水率( $K_w$ )和叶比导水率( $K_L$ )有所下降,分别降低了34.6%和23.6%;而茎的栓塞程度(导水率损失百分数,PLC)较对照增加了9.4%。但干旱处理对 $K_w$ 、 $K_L$ 和PLC的影响均不显著( $P>0.05$ )。

### 2.3 干旱处理下梭梭的枝叶特性

由表1可知,干旱处理使木材密度(WD)、枝条末端同化枝面积(LA)、木材面积(WA)和比叶重(SLW)出现不同程度的降低,分别较对照减少了4.3%、4.2%、1.2%和2.4%;而同化枝含水量、同化枝与木材面积之比(LA/WA)和比叶面积(SLA)较对照分别增加了1.3%、9.6%和1.9%。但各性状指标在干旱处理和对照(自然降水)间均无显著性差异

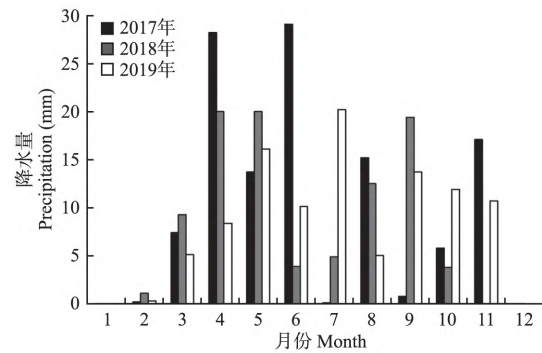


图1 研究区2017年至2019年月降水量的变化特征  
Fig.1 Monthly variations of precipitation in the study area from 2017 to 2019

( $P>0.05$ )。

### 2.4 干旱处理下梭梭同化枝生理生化特性

干旱处理均提高了梭梭同化枝渗透调节物质的含量(图3),其中可溶性蛋白和游离脯氨酸含量分别为对照(自然降水)的1.95倍和5.78倍。成对 $T$ 检验结果表明,除可溶性糖含量外,干旱处理对可溶性蛋白和游离脯氨酸含量具有显著( $P<0.05$ )和极显著( $P<0.01$ )的影响(图3b,3c)。

干旱处理显著提高了梭梭同化枝超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)活性( $P<0.05$ )(图4a,4c),而对过氧化物酶(POD)活性和丙二醛(MDA)含量无显著性影响( $P>0.05$ )(图4b,4d)。与对照(自然降水)相比,干旱处理下SOD和CAT活性分别增加了37.8%(图4a)和46.8%(图4c)。

### 2.5 水力性状与生理生化特性的关系

相关性分析结果表明,梭梭的比导水率( $K_w$ )与导水率损失百分数(PLC)呈显著负相关关系

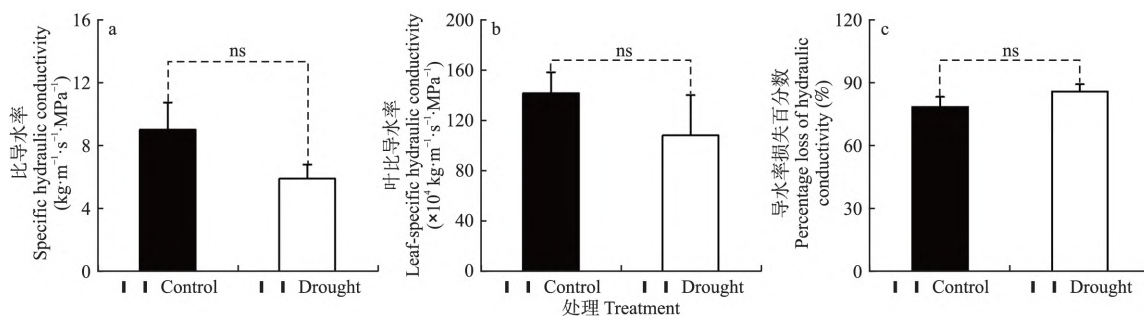


图2 干旱处理对梭梭茎的比导水率(a)、叶比导水率(b)和导水率损失百分数(c)的影响( $n=5$ )

Fig.2 Effects of drought on wood-specific hydraulic conductivity (a), leaf-specific hydraulic conductivity (b) and percentage loss of hydraulic conductivity (c) of *Haloxylon ammodendron* ( $n=5$ )

注: Control和Drought分别表示对照(自然降水)和干旱处理。ns、\*和\*\*分别表示两个处理间各指标无显著性差异( $P>0.05$ )、存在显著性差异( $P<0.05$ )和极显著性差异( $P<0.01$ ),下同。 $n=5$ 。

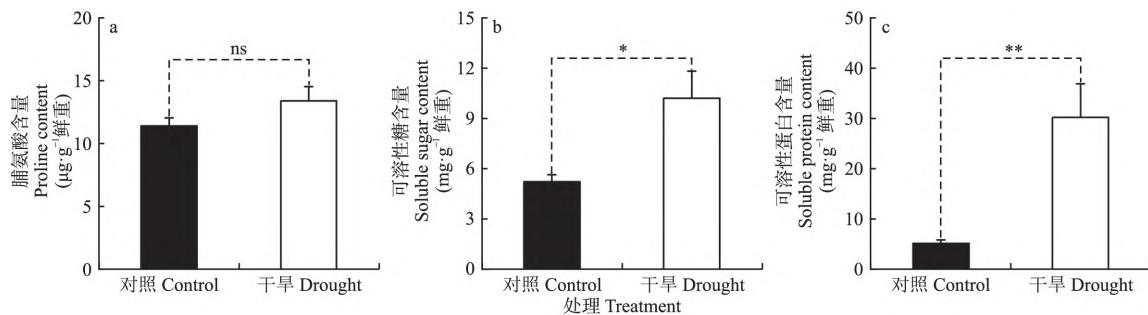
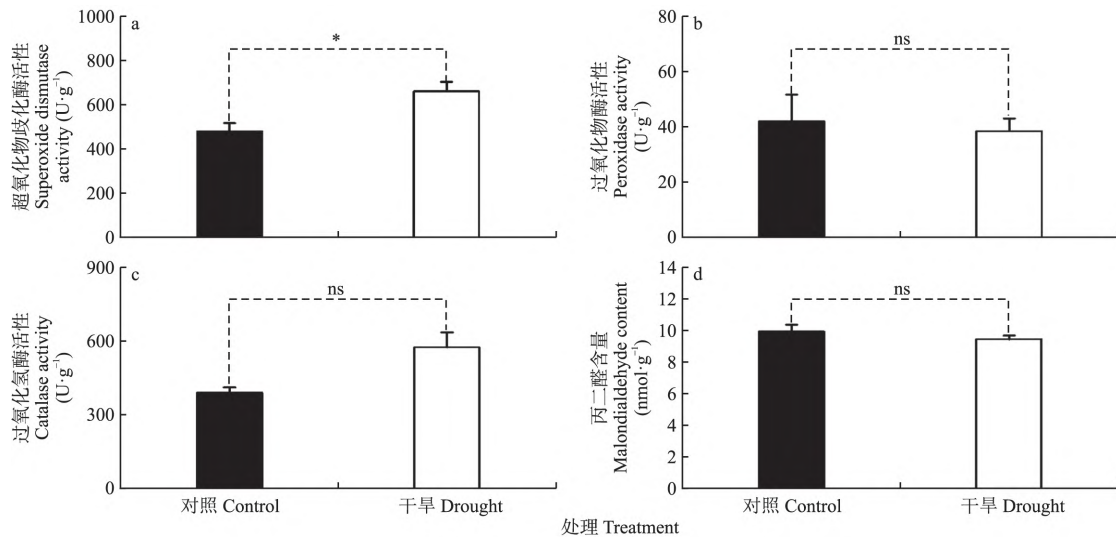
Note: Control and Drought represent natural precipitation and three consecutive years of drought, respectively. ns, \* and \*\* indicate no significant difference ( $P>0.05$ ), significant difference ( $P<0.05$ ) and extremely significant difference ( $P<0.01$ ) of indices between drought and control treatments, respectively. The same below.  $n=5$ .

表 1 干旱处理对梭梭枝叶性状的影响( $n=5$ )Table 1 Effects of drought on stem and leaf traits of *Haloxylon ammodendron* ( $n=5$ )

| 指标 Index  | 干旱 Drought  | 对照 Control  |
|---|-------------|-------------|
| 木材密度(WD) Wood density ( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ )   | 0.89±0.02   | 0.93±0.01   |
| 枝条末端总同化枝面积(LA) Assimilating shoot area distal to the segment for hydraulic conductivity measurement ( $\text{cm}^2$ ) | 279.14±73.5 | 291.36±48.5 |
| 同化枝含水量 Assimilating shoot water content (%)   | 72.59±2.13  | 71.66±1.7   |
| 木材面积(WA) Wood area ( $\text{mm}^2$ )  | 41.99±8.3   | 47.84±8.9   |
| 同化枝面积与木材面积之比(LA/WA) The ratio of assimilating shoot area and wood area ( $\text{cm}^2 \cdot \text{mm}^{-2}$ )         | 8.12±2.39   | 7.41±2.63   |
| 比叶面积(SLA) Specific leaf area ( $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ )  | 23.22±1.12  | 22.79±1.34  |
| 比叶重(SLW) Specific leaf weight ( $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ )  | 434.96±21.9 | 445.65±30.1 |

注: 干旱和对照处理间各性状指标在 0.05 水平无显著差异。

Note: There was no significant difference between drought and control treatments at 0.05 level.

图 3 干旱处理对梭梭同化枝脯氨酸(a)、可溶性糖(b)和可溶性蛋白(c)含量的影响( $n=7$ )Fig.3 Effects of drought on soluble sugars (a), soluble protein (b) and proline (c) content of *Haloxylon ammodendron* ( $n=7$ )图 4 干旱处理对梭梭同化枝超氧化物歧化酶活性(a)、过氧化物酶活性(b)、过氧化氢酶活性(c)和丙二醛含量(d)的影响( $n=6$ )Fig.4 Effects of drought on superoxide dismutase (a), peroxidase (b), catalase (c) activity and malondialdehyde content (d) of *Haloxylon ammodendron* assimilating shoots ( $n=6$ )

( $P<0.05$ ) 与比叶重(SLW)呈显著正相关关系( $P<0.05$ ) (图 5a 5b); 木材横截面积(WA)与叶比导水率( $K_L$ )和导水率损失百分数(PLC)均呈显著正相关关系( $P<0.05$ ) (图 5c 5d)。

由主成分分析可以看出,两个典范轴(PC1和PC2)累计方差解释率为60.4%(图6)。通过负荷

值可知,轴PC1主要受比导水率( $K_W$ )、导水率损失百分数(PLC)、过氧化氢酶(CAT)的驱动,PC2轴主要受可溶性蛋白含量(Pro)、叶比导水率( $K_L$ )和游离脯氨酸含量(Pr)的驱动。此外,干旱处理与对照(自然降水)两个处理在PC2轴上具有明显的区分。

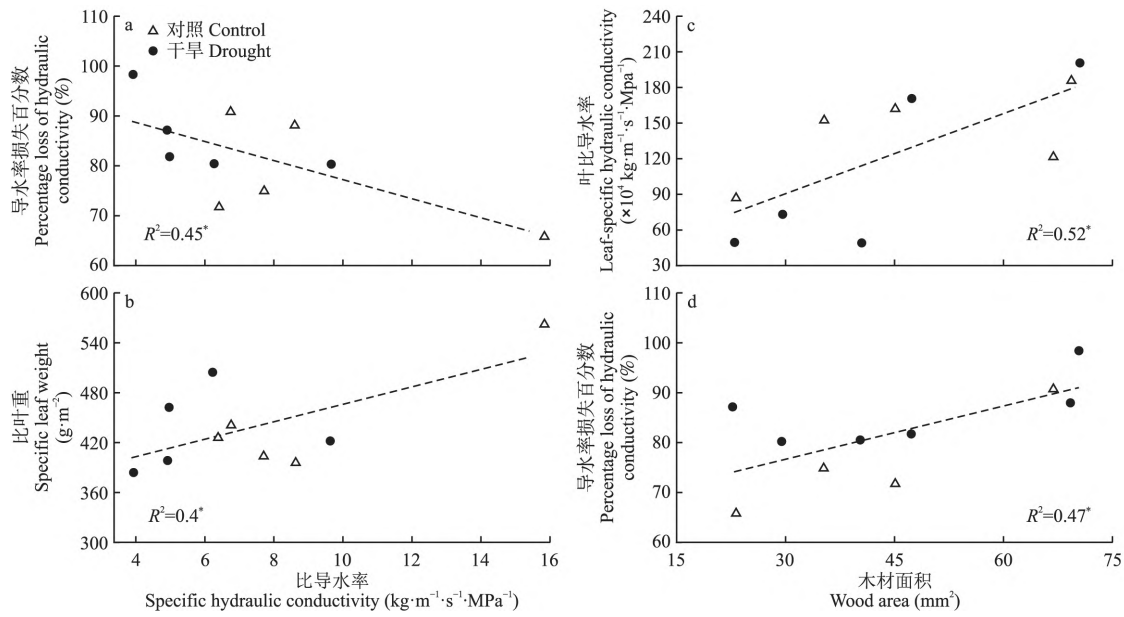


图 5 梭梭茎比导水率与导水率损失百分数 (a)、比叶重 (b) 以及木材面积与叶比导水率 (c)、导水率损失百分数 (d) 的相关关系

Fig.5 Relationships between  $K_w$  and PLC (a) and SLW (b), as well as the relationship between WA and  $K_L$  (c) and PLC (d) of *Haloxylon ammodendron*

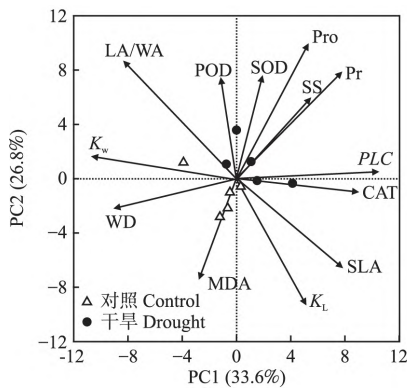


图 6 水力性状与生理生化特性的主成分分析  
Fig.6 Principal component analysis (PCA) of the hydraulic traits and the physio-biochemical indexes of assimilating shoots

注:  $K_w$ 、 $K_L$  和 PLC 分别代表比导水率、叶比导水率和导水率损失百分数; WD、SLA 和 LA/WA 分别代表木材密度、比叶面积和同化枝面积与木材面积之比; SS、Pro 和 Pr 分别代表可溶性糖、可溶性蛋白质和游离脯氨酸含量; POD、SOD 和 CAT 分别代表过氧化物酶、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性; MDA 代表丙二醛含量。

Note:  $K_w$ ,  $K_L$  and PLC represent wood-specific hydraulic conductivity, leaf-specific hydraulic conductivity and percentage loss of hydraulic conductivity, respectively; WD, SLA and LA/WA represent wood density, specific leaf area and the ratio of assimilating shoot area and wood area, respectively; SS, Pro, Pr represent soluble sugar, soluble protein and proline content, respectively; POD, SOD and CAT represent peroxidase, superoxide dismutase and catalase enzyme activity, respectively; MDA represents malondialdehyde content.

### 3 讨论

在全球气候变化背景下 随着温度的持续升高,

土壤水分的可利用性逐渐减少,干旱化加剧。水分被认为是限制荒漠生态系统生产力的最关键因子,植物能否对水分高效传输和利用直接影响植物在干旱半干旱区的竞争优势。植物水力性状作为反映陆地植物水分适应机制的关键特征,能有效表征环境变化下植物对水分传输和利用特征,在预测植物的适应机理和分布格局等方面发挥着重要作用(Li *et al.* 2018)。植物通过调节水力性状以应对气候变化尤其是干旱的环境(Bittencourt *et al.*, 2020)。有研究表明,因干旱加剧,中国北方科尔沁沙地的松树面临着更大的水力传输失败风险,相对于生长在半湿润区的同种树木,半干旱区的樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)和油松(*Pinus tabulaeformis*)表现为较低的导水率和较高的木质部栓塞程度(Li *et al.* 2020)。本研究中,干旱处理后梭梭茎的比导水率( $K_w$ )和叶比导水率( $K_L$ )相比对照(自然降水)降低,木质部栓塞程度(PLC)较对照增加。这与干旱胁迫影响下针对胡杨(*Populus euphratica*)和欧洲黑杨(*Populus nigra*)的木质部导水与栓塞特征的结论一致(周洪华等 2012; Brunetti *et al.* 2020)。然而,植物水力性状对降水变化的响应也具有种间差异性。研究发现,沙柳(*Salix psammophila*)的水分传输效率( $K_s$ 和 $K_L$ )对降雨增加 45%有显著响应,对干旱(降雨减少 50%)无显著响应;而柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)的水分传输效率( $K_s$ 和 $K_L$ )对干

早有显著响应,但对增水无响应(陈丽茹等,2018)。本研究发现,干旱处理并未对梭梭茎的水分传输效率( $K_w$ 和 $K_L$ )和栓塞程度产生显著性影响,这可能与梭梭在荒漠生境中长期形成的水分利用策略有关。有研究表明,梭梭在缺乏降雨的干旱时期表现出显著降低的蒸腾速率和显著增加的水分利用效率,在干旱发生时梭梭采取更加保守的水分利用策略,例如减少光合叶面积或者关闭气孔来减少水分散失从而缓解植物的水分胁迫(Liu *et al.*, 2018)。此外,生长在沙土上的梭梭在土壤深层发育了更深更庞大的根系,易于获取和利用地下水,并能够根据浅层土壤含水量的多少调节根系对浅层土壤水和地下水的利用比例(许皓等,2007;戴岳等,2014)。有研究指出,该区域具有稳定的地下水水源供应,地下水的 $\delta^{18}O$ 值在整个生长季的变化较小(戴岳等,2014),从而导致梭梭茎木质部水力性状对干旱处理的响应并不敏感。然而,有关降水对梭梭水分运输安全性方面的影响还有待于进一步研究。

干旱诱导的栓塞导致木质部水力功能部分或完全丧失,阻碍水分运输,从而导致树木因水力衰竭而死亡,即水力失衡假说,是干旱导致树木死亡的主要生理机制之一(McDowell *et al.*, 2019)。但也有些学者认为,在干旱胁迫环境下,适当的木质部栓塞可防止植物体过度蒸腾失水,有利于保持其体内的水分平衡,并且一些树木能够在接近完全水力失败的情况下存活(木巴热克·阿尤普等,2012)。据报道,干旱胁迫下火炬松(*Pinus teada*)在栓塞程度(PLC)高达80%时仍能存活,且在复水后通过径向生长,形成具有活性的木质部从而恢复水分传输效率(Hammond *et al.*, 2019)。龚容等(2018)对3种锦鸡儿属植物水力结构特征及其干旱适应策略的研究发现,与中间锦鸡儿(*Caragana intermedia*)和柠条锦鸡儿相比,小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)在导水率下降50%时的木质部水势( $P_{50}$ )最大,水分胁迫时极易发生栓塞,但正是由于导管的栓塞降低了水分运输效率,使其在干旱环境中能够通过减少水分的供应来降低水分的丧失。本研究发现,梭梭在生长季具有较高的PLC,这可能也是梭梭长期在干旱生境中所形成的适应策略之一。植物体内的渗透调节物质对植物渗透调节能力以及抵御干旱胁迫具有重要的作用。研究表明,当植物受到干旱胁迫时,植物通过增加渗透调节物质含量使得细胞能够保持一定的含水量和膨压势。其中,可溶性糖类被认为是许多植物重要的渗透调节物质之一,大多数

研究认为,可溶性糖含量越高植物抗逆性越强(周瑞莲等,2015)。近年来,越来越多的研究发现,木质部栓塞及修复是植物应对张力状态下水分运输的内在调节机制(Hacke *et al.*, 2003)。栓塞修复过程中需要一些生理活动促进水分流向栓塞导管,栓塞导管再充水所需要的驱动力来自于栓塞导管壁上薄液流层溶质浓度增加所产生的渗透压,其中的溶质来源于相邻薄壁细胞中无机离子和淀粉水解过程所产生的糖等(金鹰等,2016)。可见,可溶性糖在木质部栓塞修复中也起着十分重要的作用。本研究发现,干旱处理下梭梭同化枝可溶性糖含量较对照(自然降水)虽有所增加,但差异并不显著。我们推断可能有两方面的原因:首先,干旱处理下,梭梭将更多的光合产物(可溶性糖)用于根系生长,使得根系能够获得更多的水分保证其生长、生存,保持它们在干旱环境中的竞争优势(田媛等,2014);其次,长期严重的水分亏缺可能导致一定程度的机械损伤,代谢紊乱或形成栓塞,使得可溶性糖不能发挥其渗透调节作用而转化为淀粉储存,当环境条件适宜时用于组织和器官的重建(He *et al.*, 2020b)。此外,可溶性蛋白和脯氨酸与植物细胞的渗透调节也有关。苏志豪等(2021)研究发现,随着土壤干旱程度的加剧,沙生柽柳(*Tamarix taklamakanensis*)种群叶片内可溶性蛋白呈上升趋势,表明干旱胁迫下沙生柽柳通过大量积累渗透调节物质来降低细胞渗透势,增强其吸水能力。本研究结果与之相似,干旱处理显著提高了可溶性蛋白和游离脯氨酸含量。可见,脯氨酸和可溶性蛋白是梭梭应对干旱胁迫的主要渗透调节物质。

为了抵御干旱等逆境胁迫条件,植物在长期的进化过程中形成了复杂的抗氧化防御系统,逆境发生时植物体通常会通过自身的抗氧化酶系统清除过量的活性氧,保护细胞膜结构与功能不受破坏,增强其抗逆性。植物体内抗氧化酶种类较多,但超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)以及过氧化氢酶(CAT)是植物体内主要的抗氧化酶类(Zhao *et al.*, 2012)。本研究发现,在干旱处理下梭梭为了清除活性氧伤害,SOD和CAT活性显著提高,而POD无显著性变化,这表明SOD和CAT可能是梭梭应对干旱的关键抗氧化酶类,这在王利界等(2018)研究结果中也得到证实。丙二醛是膜脂过氧化的最终产物,其含量的高低可以用于表示细胞膜损伤程度以及植物抗逆性的大小。张维等(2018)研究发现,与对照相比,增雨显著降低了梭梭丙二醛含量,说明

自然生境下的梭梭细胞膜损伤程度较高。本研究发  
现,梭梭同化枝丙二醛含量在干旱与对照(自然降  
水)之间无显著性差异,说明梭梭同化枝细胞膜未  
受到明显损伤,这可能是由于受到抗氧化保护酶系  
统和渗透调节的协同作用,保护其细胞膜免受干旱  
胁迫的伤害。

#### 4 结 论

干旱处理对梭梭茎的水分传输效率(比导水  
率、叶比导水率)、栓塞程度以及枝叶性状影响不显  
著;但其渗透调节物质(脯氨酸和可溶性蛋白含量)  
以及抗氧化酶活性(超氧化物歧化酶和过氧化氢  
酶)显著增加,说明梭梭主要通过增加渗透调节能  
力和保护酶活性协同抵御干旱胁迫,以维持正常的  
生理活动。此外,梭梭自然栓塞程度较高,是其适应  
荒漠区极端干旱生境的一种适应策略。鉴于植物水  
力性状对降水格局变化响应与适应机制的复杂性,  
今后的研究除了要考虑木质部水分传输效率和生理  
生化特性外,还需结合与水分运输安全性、气孔调  
节、以及碳代谢等其他生理生态过程之间的关系,为  
系统揭示荒漠植物水力性状对全球气候变化的响应  
与适应机制提供理论基础。

致谢 由衷感谢中国科学院阜康荒漠生态国家野外科学观  
测研究站在野外原位实验过程中提供的帮助!

#### 参考文献

- 陈丽茹,李秧秧. 2018. 沙柳和柠条茎水力学特性对模拟降  
雨改变的响应. 应用生态学报, **29**(2): 507-514.
- 戴 岳,郑新军,唐立松,等. 2014. 古尔班通古特沙漠南缘  
梭梭水分利用动态. 植物生态学报, **38**(11): 1214-  
1225.
- 龚 容,徐 霞,田晓宇,等. 2018. 三种锦鸡儿属植物水力  
结构特征及其干旱适应策略. 生态学报, **38**(14): 4984-  
4993.
- 金 鹰,王传宽,周正虎. 2016. 木本植物木质部栓塞修复  
机制: 研究进展与问题. 植物生态学报, **40**(8): 834-  
846.
- 李合生. 2000. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教  
育出版社: 148-219.
- 罗丹丹,王传宽,金 鹰. 2017. 植物水分调节对策: 等水与  
非等水行为. 植物生态学报, **41**(9): 1020-1032.
- 木巴热克·阿尤普,陈亚宁,郝兴明,等. 2012. 极端干旱环  
境下的胡杨木质部水力特征. 生态学报, **32**(9): 2748-  
2758.
- 宋于洋,李园园,张文辉. 2010. 梭梭种群不同发育阶段的  
空间格局与关联性分析. 生态学报, **30**(16): 4317-  
4327.
- 苏志豪,周晓兵,姜小龙,等. 2021. 不同土壤水分条件下沙

- 生柽柳(*Tamarix taklamakanensis*)的生理生化特征及适  
应性. 干旱区研究, **38**(1): 198-206.
- 孙逸翔,张 静,周晓兵,等. 2020. 伊犁河谷退化野果林中  
新疆野苹果茎的水力结构. 应用生态学报, **31**(10):  
3340-3348.
- 田 媛,塔西甫拉提·特依拜,李 彦,等. 2014. 梭梭个体  
形态调整在环境定居中的适应. 生态学报, **33**(5):  
1164-1169.
- 王利界,周智彬,常 青,等. 2018. 盐旱交叉胁迫对灰胡杨  
(*Populus pruinose*) 幼苗生长和生理生化特性的影响. 生  
态学报, **38**(19): 7026-7033.
- 徐贵青,李 彦. 2009. 共生条件下三种荒漠灌木的根系分  
布特征及其对降水的响应. 生态学报, **29**(1): 130-  
137.
- 许 皓,李 彦,邹 婷,等. 2007. 梭梭(*Haloxylon ammo-  
dendron*) 生理与个体用水策略对降水改变的响应. 生态  
学报, **27**(12): 5019-5028.
- 杨淇越,赵文智. 2014. 梭梭(*Haloxylon ammodendron*) 叶片  
气孔导度与气体交换对典型降水事件的响应. 中国沙  
漠, **34**(2): 419-425.
- 于贵瑞,徐兴良,王秋凤,等. 2017. 全球变化对生态脆弱区  
资源环境承载力的影响研究. 中国基础科学, **19**(6):  
19-35.
- 张 维,赵文勤,谢双全,等. 2018. 模拟降水和氮沉降对准  
噶尔盆地南缘梭梭光合生理的影响. 中国生态农业学  
报, **26**(1): 106-115.
- 周宏飞,李 彦,汤 英,等. 2009. 古尔班通古特沙漠的积  
雪及雪融水储存特征. 干旱区研究, **26**(3): 312-317.
- 周洪华,李卫红,木巴热克·阿尤普,等. 2012. 荒漠河岸林  
植物木质部导水与栓塞特征及其对干旱胁迫的响应. 植  
物生态学报, **36**(1): 19-29.
- 周瑞莲,侯玉平,左进城,等. 2015. 不同沙地共有种沙生植  
物对环境的生理适应机理. 生态学报, **35**(2): 340-  
349.
- Báez S, Collins SL, Pockman WT, et al. 2013. Effects of exper-  
imental rainfall manipulations on Chihuahuan Desert grass-  
land and shrubland plant communities. *Oecologia*, **172**:  
1117-1127.
- Bittencourt PRL, Oliveira RS, da Costa ACL, et al. 2020. Ama-  
zonian trees have limited capacity to acclimate plant hydrau-  
lic properties in response to long-term drought. *Global  
Change Biology*, **26**: 3569-3584.
- Blackman CJ, Creek D, Maier C, et al. 2019. Drought response  
strategies and hydraulic traits contribute to mechanistic un-  
derstanding of plant dry-down to hydraulic failure. *Tree  
Physiology*, **39**: 910-924.
- Brunetti C, Savi T, Nardini A, et al. 2020. Changes in abscisic  
acid content during and after drought are related to carbohy-  
drate mobilization and hydraulic recovery in poplar stems.  
*Tree Physiology*, **40**: 1043-1057.
- Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, et al. 2018. Triggers of  
tree mortality under drought. *Nature*, **558**: 531-539.
- Fang XW, Turner NC, Palta JA, et al. 2014. The distribution of  
four *Caragana* species is related to their differential respon-  
ses to drought stress. *Plant Ecology*, **215**: 133-142.



- Gleason SM , Westoby M , Jansen S , *et al.* 2016. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist* , **209**: 123–136.
- Hacke UG , Sperry JS. 2003. Limits to xylem refilling under negative pressure in *Laurus nobilis* and *Acer negundo*. *Plant , Cell and Environment* , **26**: 303–311.
- Hammond WM , Yu K , Wilson LA , *et al.* 2019. Dead or dying? Quantifying the point of no return from hydraulic failure in drought-induced tree mortality. *New Phytologist* , **223**: 1834–1843.
- He P , Gleason SM , Wright IJ , *et al.* 2020a. Growing-season temperature and precipitation are independent drivers of global variation in xylem hydraulic conductivity. *Global Change Biology* , **26**: 1833–1841.
- He W , Liu H , Qi Y , *et al.* 2020b. Patterns in nonstructural carbohydrate contents at the tree organ level in response to drought duration. *Global Change Biology* , **26**: 3627–3638.
- Huang JP , Yu HP , Guan XD , *et al.* 2016. Accelerated dryland expansion under climate change. *Nature Climate Change* , **6**: 166–171.
- Li MY , Fang LD , Duan CY , *et al.* 2020. Greater risk of hydraulic failure due to increased drought threatens pine plantations in Horqin Sandy Land of northern China. *Forest Ecology and Management* , **461**: 117980.
- Li S , Su P , Zhang H , *et al.* 2018. Hydraulic conductivity characteristics of desert plant organs: Coping with drought tolerance strategy. *Water* , **10**: 1036.
- Liu YY , Wang AY , An YN , *et al.* 2018. Hydraulics play an important role in causing low growth rate and dieback of aging *Pinus sylvestris* var. *mongolica* trees in plantations of Northeast China. *Plant , Cell and Environment* , **41**: 1500–1511.
- McDowell NG , Brodrribb TJ , Nardini A. 2019. Hydraulics in the 21st century. *New Phytologist* , **224**: 537–542.
- Ramirez-Valiente JA , Cavender-Bares J. 2017. Evolutionary trade-offs between drought resistance mechanisms across a precipitation gradient in a seasonally dry tropical oak (*Quercus oleoides*). *Tree Physiology* , **37**: 889–901.
- Yao GQ , Li FP , Nie ZF , *et al.* 2021. Ethylene , not ABA , is closely linked to the recovery of gas exchange after drought in four *Caragana* species. *Plant , Cell and Environment* , **44**: 399–411.
- Zhao C , Liu Q. 2012. Effects of soil warming and nitrogen fertilization on leaf physiology of *Pinus tabulaeformis* seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum* , **34**: 1837–1846.
- Zwieniecki MA , Secchi F. 2015. Threats to xylem hydraulic function of trees under ‘new climate normal’ conditions. *Plant , Cell and Environment* , **38**: 1713–1724.
- 
- 作者简介 彭 兰,女,1997年生,硕士研究生,主要研究方向为植物水分生理。E-mail: penglan105@163.com  
责任编辑 张 敏
-