

草原沙漠化过程中植物的耐胁迫类型研究

朱志梅, 杨 持*

(内蒙古大学生命科学学院 生态与环境科学系, 内蒙古呼和浩特 010021)

摘要:以内蒙古锡林郭勒盟多伦县草原沙漠化过程中不同梯度共有种群为研究对象,探讨植物的受损机理,综合 2001~2003 年的研究结果表明:随着沙漠化的进展,共有种群的①叶片含水量及叶绿素 a、b 和总叶绿素含量均呈降低趋势。叶片含水量高低顺序为扁蓿豆 (*Melilotoides ruthenica*) > 冷蒿 (*Artemisia frigida*) > 羊草 (*Leymus chinensis*) > 糙隐子草 (*Cleistogenes squarrosa*),反映了共有种群水分状况的不同。②质膜相对透性、游离脯氨酸含量均呈上升趋势,其中羊草、糙隐子草和冷蒿变化表现出先升后降再升的规律。③MDA 含量变化均表现出先升后降再升的规律,不同植物不同阶段 MDA 积累程度(积累率大小顺序为沙漠化初期:冷蒿 29.59% > 羊草 18.14% > 扁蓿豆 13.68% > 糙隐子草 3.77%;沙漠化后期:糙隐子草 80.11% > 冷蒿 77.29% > 羊草 39.31% > 扁蓿豆 8.56%)的不同反映了不同阶段细胞受伤害程度的差异。④SOD、CAT 活性变化总体上均呈上升趋势,其中羊草 CAT 活性呈降低趋势;酶活性均梯度间差异显著($P < 0.001$)。⑤内源激素 ABA 含量的变化因不同种群抗逆性强弱而异。糙隐子草、冷蒿和扁蓿豆 ABA 增幅小,而羊草 ABA 增幅大。综合各种生理特征及其对沙漠化环境的响应,对共有种群分类:羊草为敏感型,糙隐子草和冷蒿为积极忍耐型,扁蓿豆为迟钝型。

关键词:沙漠化;受损机理;共有种群;叶片生理反应;ABA 含量;草原

Researches on the stress resistant types of the plants during the grassland sandy desertification process

ZHU Zhi-Mei, YANG Chi* (Ecology and Environment Science Department of Life Science College, Inner Mongolia University, Huhhot 010021, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1093~1100.

Abstract: Three-year's researching work began in 2001 in DUNLUN County, Xilin Gol, Inner Mongolia. To discuss the plants damaged mechanism the common populations of the different gradients during the grassland sandy desertification process was used as the study's object. The results showed as follows: ① With developing of the grassland sandy desertification, the leaf water contents(LWC) of the common populations were decreased overall. The change of that of *Leymus chinensis* was different from others. Their LWC were sized down in order: *Melilotoides ruthenica* > *Artemisia frigida* > *Leymus chinensis* > *Cleistogenes squarrosa*, It was revealed their differences of water regime. ② With developing of the grassland sandy desertification, chlorophyll a and b and total chlorophyll contents of the common populations were decreased. Total chlorophyll contents of the common populations had significant differences in the different desertification gradients ($P < 0.001$). And that of *Leymus chinensis* had the most significant difference, then *Melilotoides ruthenica* had the least significant difference. Except chlorophyll a/b of *Leymus chinensis* that of the common populations were increased. And that of *Leymus chinensis* were decreased firstly and then increased and finally decreased from OV to MD stage. That of the common populations had significant difference in the different desertification gradients ($P < 0.01$), and their differences were that: *Artemisia frigida* > *Melilotoides ruthenica* > *Cleistogenes squarrosa* > *Leymus chinensis*, So the stress resistance of *Artemisia frigida* was stronger than others on chlorophyll level; and that of *Leymus chinensis* was weaker than others. ③ During the grassland sandy

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目 (G2000048704)

收稿日期:2004-01-05; **修订日期:**2004-03-14

作者简介:朱志梅 (1972~), 女, 内蒙古包头市人, 博士生, 主要从事植物生态学研究。E-mail: zhzhmx@126.com

* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: Yangchi@mail.imu.edu.cn

Foundation item: the National Key Basic Research Special Foundation Project (No. G2000048704)

Received date: 2004-01-05; **Accepted date:** 2004-03-14

Biography: ZHU Zhi-Mei, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant ecology. E-mail: zhzhmx@126.com

desertification process, the relative membrane permeabilities and the free proline contents of the common populations were increased. And that of *Leymus chinensis* and *Artemisia frigida* and *Cleistogenes squarrosa* were increased firstly and then decreased and finally increased. The changes of two indexes were uniform. The responses of the relative membrane permeabilities of *Leymus chinensis* were advanced that of *Artemisia frigida* and *Cleistogenes squarrosa* about one gradient. That of *Melilotoides ruthenica* was increased firstly and then decreased. These two indexes of *Leymus chinensis* had significant difference in the different desertification gradients ($P < 0.01$). The relative membrane permeabilities of *Artemisia frigida* and the free proline contents of *Cleistogenes squarrosa* had significant difference in the different desertification gradients ($P < 0.05$). These two indexes of *Melilotoides ruthenica* had not significant difference in the different desertification gradients ($P > 0.05$). Their proline contents were sized down in order: *Artemisia frigida* > *Melilotoides ruthenica* > *Cleistogenes squarrosa* > *Leymus chinensis*. It was revealed specificity of the different species in the sandy desertification environment. ④ During the grassland sandy desertification process, the Contents of MDA in the common populations were increased firstly and then decreased and finally increased. The cumulants of the different plants were different in the different stage, in the early sandy desertification stage was: *Artemisia frigida* (29.59%) > *Leymus chinensis* (18.14%) > *Melilotoides ruthenica* (13.68%) > *Cleistogenes squarrosa* (3.77%), in the late sandy desertification stage was: *Cleistogenes squarrosa* (80.11%) > *Artemisia frigida* (77.29%) > *Leymus chinensis* (39.31%) > *Melilotoides ruthenica* (8.56%). It was revealed that their cell damages were different in the different stage. ⑤ During the grassland sandy desertification process, SOD activity of the common populations were increased overall. But that of them were decreased a little on LD and HD stage. CAT activity of *Leymus chinensis* was increased firstly and then decreased. And others were increased overall. The activities of the protective enzymes had significant difference in the different desertification gradients ($p < 0.001$). ⑥ The changes of endogenous hormone ABA contents of the common populations were different because of the strength of every population of stress resistance. The resistance of *Melilotoides ruthenica* and *Artemisia frigida* and *Cleistogenes squarrosa* were stronger, and the increased ranges of their ABA contents were lower. But the resistance of *Leymus chinensis* was weaker, and the increased ranges of its ABA were higher.

Concludingly, the physiological reactions in the plants were not independence, but usually they were acting together. We classified the four common populations through synthesizing various physiological reactions and the response to sandy desertification were as follows. *Leymus chinensis* was a sensitive type. It was really damaged plant in sandy desertification. *Artemisia frigida* and *Cleistogenes squarrosa* actively were a resistant type. They damaged to certain extent in sandy desertification. But their adaptive capacity was stronger. They took active reactions to sandy desertification. *Melilotoides ruthenica* was a retarded type. They had a little impact on sandy desertification, and damaged relatively light.

Key words: sandy desertification; damaged mechanism; common population; leaf physiological reaction; ABA content; grassland

文章编号:1000-0933(2004)06-1093-08 中图分类号:Q143,Q948.11,S812 文献标识码:A

土地沙漠化已成为当今人类面临的突出环境问题,我国的沙漠化土地面积亦在日益扩大,对人民的生产生活以及社会经济的发展造成了严重的危害,同时成为危及我国干旱、半干旱地区社会经济可持续发展的重要因素。多伦县属于我国北方半干旱区农牧交错带。近年来,农牧交错带受到各方面的普遍关注,从国家社会经济发展和生态环境建设的角度讲有两点原因,一是该区是我国沙漠化最严重的地区;二是该区是我国最贫困的地区之一。从现代生态学角度讲,该区具有典型的生态脆弱性^[1]。以往人们对沙漠化的研究多集中在沙漠化过程的研究,而针对草原沙漠化受损机理的研究还不多见。关于一些生理指标如脯氨酸、保护酶和激素等与植物逆境胁迫机理与适应的研究,多是在人为胁迫条件下进行的,其结果存在一定的局限性。有鉴于此,本文从自然条件下的沙漠化过程中植物体内存在的一系列生理代谢反应及其内源激素水平的沙漠化效应,探讨其受损机理,为沙漠化治理提供一定的理论基础。

1 研究区概况及研究方法

1.1 研究区概况

研究区多伦县位于内蒙古锡林郭勒盟东南部,东经 115°51'~116°54',北纬 41°46'~42°36',海拔 1150~1800m。拥有大面积的草原景观,面向京津,是内蒙古距北京最近的旗县。处于内蒙古高原南部,阴山山脉北坡,浑善达克沙地南缘,东部与大兴安岭余脉衔接。由于受地形的影响,地貌类型较复杂,从形态上可分为低山丘陵、丘陵、河谷洼地及沟谷洼地、山前倾斜平原及高平台和堆积类型沙丘 5 类。县境内土壤属栗钙土区,土壤类型主要可分为:灰褐土、黑钙土、栗钙土、草甸土和风沙土。所占面积由高

到低依次为栗钙土 70.1%,风沙土 16.6%,草甸土 6.95%,黑钙土 3.38%。土壤养分状况是:缺 P、少 N、K 有余,有机质含量一般为 2%~4%,平均 3.02%。

区内气候属我国东部季风区,中温带,半干旱向半湿润过渡区,大陆性气候显著,主要受蒙古南下的冷高压气候影响,冬季严寒而漫长,夏季不明显,春季干旱多大风。年平均气温 1.6℃左右,气温年较差 36.8℃,日较差 14.1℃,平均无霜期 100d。年均降水量 385.5mm,夏季雨量集中,平均为 258.4mm,占年降水量的 67.0%,冬季降水最少为 14.1mm,占年降水量的 3.7%。年蒸发量 1748.0mm,是年降水量的 4.5 倍。年平均风速 3.6m/s,大风日数 67.3d,且多在春季。研究区湿润度为 0.54,属半干旱向半湿润过渡地带中温型草原植被带。由于受东西向水分、热量和人类活动的影响,县境内主要分为典型草原、森林草原、干草原、草甸草原、沙丘沙地等植被类型。研究在选择的沙漠化梯度上进行。

1.2 研究方法

1.2.1 梯度的选择 2001 年梯度的选择是在 2001 年 8 月对多伦县 10 个乡 28 个村 35 个样地(均匀布点)的生态学调查基础上,在对取得的群落、种群和土壤数据进行聚类分析、PCA、DCA 排序及 TWINSpan 数量分类结果相结合的基础上划分为 I、II、III、IV、V 梯度的。2002 年 8 月在县境内沙质草原地带选取有明显沙漠化梯度的样地 10 个,每个样地分为 4 个梯度,即 II、III、IV、V(表 1)。2003 年 8 月在县境内沙质草原地带依据 4 个不同群落类型(I、II、III、IV),重复 3 次选取 12 个样地(表 1)。

表 1 沙质草原沙漠化过程中不同阶段群落类型
Table 1 Stand structure of different desertification gradients during desertification process

沙化梯度 Desertification gradients	沙漠化阶段 Desertification stage	群落类型 Stand structure	建群种 Constructive species
I	原生植被 Original vegetation(OV)	羊草+克氏针茅+丛生禾草	羊草
II	潜在沙漠化 Potential desertification(PD)	隐子草+冰草	隐子草
III	轻度沙漠化 Light desertification(LD)	冷蒿+冰草+隐子草+杂类草	冷蒿
IV	中度沙漠化 Moderate desertification(MD)	沙蒿+杂类草	沙蒿
V	重度沙漠化 Heavy desertification(HD)	1 年生植物	藜

1.2.2 取样方法 选取不同梯度共有种群羊草(*Leymus chinensis*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)和扁蓿豆(*Melilotoides ruthenica*),随机采集新鲜植物叶片,分种混合,一部分液氮固定,回实验室后转入-80℃冰箱,用于测试酶和激素含量,一部分用于测试叶绿素和膜透性,其余样品 105℃杀青 1h,然后 65℃烘干 24 h,用于测试叶片含水量和脯氨酸。V 梯度植物样量较少,故一些指标只能测试 4 个梯度。

1.2.3 测定方法

①叶片含水量的测定,采用烘干称重法,由下式计算: $LWC(\%) = [(FW - DW) / DW] \times 100\%$,FW 为鲜重,DW 为干重。
②叶绿素含量测定,采用混合液(V(丙酮):V(无水乙醇))=8:2)法。
③细胞质膜相对透性的测定,参照李锦树^[2]的方法,以样品煮前电导率占煮后电导率的百分比表示。
④脯氨酸含量测定,采用磺基水杨酸提取、酸性茚三酮显色法^[3]。单位为 ug/gDW。
⑤酶液提取,准确称取 1.0000g 样叶,加 7ml 预冷 50mmol/L BPS(pH7.8),分 2~3 次加入,快速冰浴研磨至匀浆,4℃,12000 r/min 离心 10 min,取上清液待测试用。
⑥SOD 活性测定,采用光化学抑制法^[3],以单位反应时间内抑制氮蓝四唑(NBT)光化还原 50%为一个酶活性单位(U),单位为 U/g DW。
⑦CAT 活性测定,采用高锰酸钾滴定法^[3],根据 H₂O₂ 的消失量计算 CAT 活性,酶活性单位 umol/(g DW·min)。
⑧MDA 含量测定,采用硫代巴比妥酸(TBA)显色法^[3]。单位 nmol/(g DW)。
⑨内源 ABA 含量的测定,采用酶联免疫吸附测定法(ELISA)(Enzyme-linked Immunosorbent Assays),具体操作按吴颂如等^[4]的方法进行。单位为 ng/(g DW)。

以上指标均重复测定 3 次。

1.2.4 数据处理 综合 2001~2003 年的测试数据,进行方差分析和 LSD 多重比较。

2 结果与分析

2.1 叶片含水量的变化

叶片含水量反映了植物的水分状况。沙漠化过程中,4 个共有种群水分平衡遭到不同程度的干扰,总体上,其叶片含水量是在下降;含水量的降低必然影响其体内物质合成与代谢,因而也是植物生长、发育的一个重要原因。

沙漠化过程中,4 个共有种群叶片含水量由高到低依次为扁蓿豆、冷蒿、羊草和糙隐子草(图 1),反映了不同植物水分状况的不同及对水资源的潜在利用能力的差异。随着沙漠化的进展羊草叶片含水量的变化为一直线下降,说明其因水分供应不足而受损较其它 3 种突出,扁蓿豆和冷蒿及糙隐子草和冷蒿分别在 II、IV 梯度略有上升,说明沙漠化初期扁蓿豆和冷蒿会增加对水

分的吸收,而后又下降,发展到中度沙漠化时,糙隐子草和冷蒿通过叶片含水量的增大,以利于增强对环境胁迫的抵抗,从而提高对胁迫的忍耐能力。糙隐子草和冷蒿的这种抗性增大是不均匀的,它不是随着沙漠化强度的增加而平均地增大。且这种增加范围小而迟缓。

2.2 叶绿素的变化规律

沙漠化过程中 4 个共有种群叶绿素 a、b 和总叶绿素含量均呈下降趋势(表 2),具体来说,沙漠化对 4 种植物叶绿素的影响不尽相同。羊草叶绿素 a、b 和总量随着沙漠化的进展一直在下降,与其叶片含水量的变化一致,其下降幅度较叶片含水量的大,说明叶绿素水平的受损程度要大于水分的不足。方差分析表明,羊草叶绿素 a($F=19.60$)、b($F=17.79$)和总量($F=19.76$)各沙漠化梯度间差异显著($n=198$, $P<0.001$)。糙隐子草叶绿素 a 随沙漠化的进展一直下降,而叶绿素 b 和叶绿素总量波动式下降,叶绿素总量在 III 梯度有一小升,叶绿素 b 在 III、IV 梯度有回升,且在沙漠化初期叶绿素下降显著($P<0.001$),方差分

析表明其叶绿素 a($F=5.51$), 叶绿素 b($F=11.76$)和总叶绿素含量($F=7.02$)各沙漠化梯度间差异显著($n=264$, $P<0.001$)。冷蒿叶绿素的下降过程中在潜在、中度沙漠化阶段略升,与其叶片含水量的变化一致,叶片水分的不损失,维持了一定的气孔开度,保证了叶绿体膜的完整,促进叶绿素合成,同时表明其抗性、适应性的增强,通过方差分析可知,总叶绿素含量($F=8.48$), 叶绿素 a($F=5.56$)和叶绿素 b($F=18.32$)各沙漠化梯度间差异显著($n=321$, $P<0.001$),且叶绿素 a($F=5.56$)的下降小于叶绿素 b($F=18.32$)的下降。扁蓿豆的叶绿素降低过程中在潜在沙漠化阶段略升,与冷蒿有相同之处,方差分析表明叶绿素 a($F=5.03$, $n=287$, $P<0.01$)、b($F=9.74$, $n=287$, $P<0.001$)和总叶绿素含量($F=6.15$, $n=287$, $P<0.001$)各沙漠化梯度间差异显著。可以看出,沙漠化对叶绿素水平的影响,羊草>冷蒿>糙隐子草>扁蓿豆。

表 2 沙漠化过程中共有种群叶绿素含量(平均值±标准误;mg/g·DW)变化

Table 2 Changes of chlorophyll content (Mean±SE, mg/g·DW) of four common populations under different desertification gradients

		I	II	III	IV	V	F	P
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	CHLa	2.38±0.01a	1.99±0.12ab	1.74±0.06b	1.16±0.10c	—	19.60	<0.001
	CHLb	0.67±0.04a	0.59±0.04ab	0.46±0.02b	0.35±0.03c	—	17.79	<0.001
	CHLa+b	3.05±0.14a	2.58±0.16ab	2.20±0.08b	1.51±0.13c	—	19.76	<0.001
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	CHLa/b	3.69±0.13ab	3.39±0.04ab	3.82±0.08a	3.39±0.06b	—	5.92	<0.01
	CHLa	3.78±0.20ab	3.11±0.20ab	3.07±0.08a	3.04±0.06b	2.83±0.10ab	5.51	<0.001
	CHLb	1.21±0.08a	0.84±0.05b	0.89±0.03b	0.89±0.02b	0.72±0.03c	11.76	<0.001
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	CHLa+b	4.99±0.27a	3.95±0.25b	3.96±0.10b	3.93±0.07b	3.55±0.14b	7.02	<0.001
	CHLa/b	3.21±0.07a	3.65±0.03b	3.55±0.04b	3.48±0.06b	3.99±0.05c	11.87	<0.001
	CHLa	2.99±0.09ab	3.34±0.12a	2.97±0.04b	3.01±0.04ab	2.90±0.06b	5.56	<0.001
扁蓿豆 <i>Melilotoides ruthenica</i>	CHLb	0.94±0.02ac	1.07±0.03b	0.87±0.02a	0.87±0.01a	0.76±0.02d	18.32	<0.001
	CHLa+b	3.92±0.11ab	4.41±0.15a	3.84±0.05b	3.88±0.05b	3.66±0.08b	8.48	<0.001
	CHLa/b	3.19±0.06a	3.11±0.05a	3.47±0.04b	3.48±0.04b	3.84±0.05c	20.71	<0.001
	CHLa	3.67±0.21ab	3.75±0.20ab	3.69±0.08a	3.37±0.08b	3.01±0.10c	5.03	<0.01
	CHLb	1.16±0.07a	1.21±0.07a	1.06±0.03a	0.99±0.03a	0.77±0.03b	9.74	<0.001
	CHLa+b	4.82±0.28a	4.97±0.27ab	4.75±0.11a	4.35±0.10a	3.78±0.12b	6.15	<0.001
	CHLa/b	3.23±0.05a	3.18±0.07a	3.53±0.04b	3.59±0.08b	3.93±0.02c	12.01	<0.001

— 样地中无该种植物 Means there is no this plant in the plot;同一行字母不同者差异显著($P<0.05$) The different alphabets in the same row have significant difference ($P<0.05$)

随着干旱胁迫的增加,抗旱性强的植物叶绿素 a/b 比值呈上升趋势。沙漠化过程中,共有种群糙隐子草、冷蒿和扁蓿豆叶绿素 a/b 比值均呈上升趋势;羊草叶绿素 a/b 比值先降后升再降,对沙漠化初期胁迫即表现敏感,叶绿素受损,光能转化效率降低,从而影响了碳的同化,使光合作用受抑;Ⅱ梯度羊草叶绿素 a/b 比值升高,表明冷蒿阶段有利于羊草的光能转化。方差分析显示共有种群叶绿素 a/b 比值梯度间差异显著($P<0.01$),梯度间差异性冷蒿>扁蓿豆>糙隐子草>羊草。

沙漠化过程中,4 个共有种群叶绿素均受到不同程度的损伤,其中羊草受损最为严重,叶绿素总量降幅最大,IV 梯度降至 I

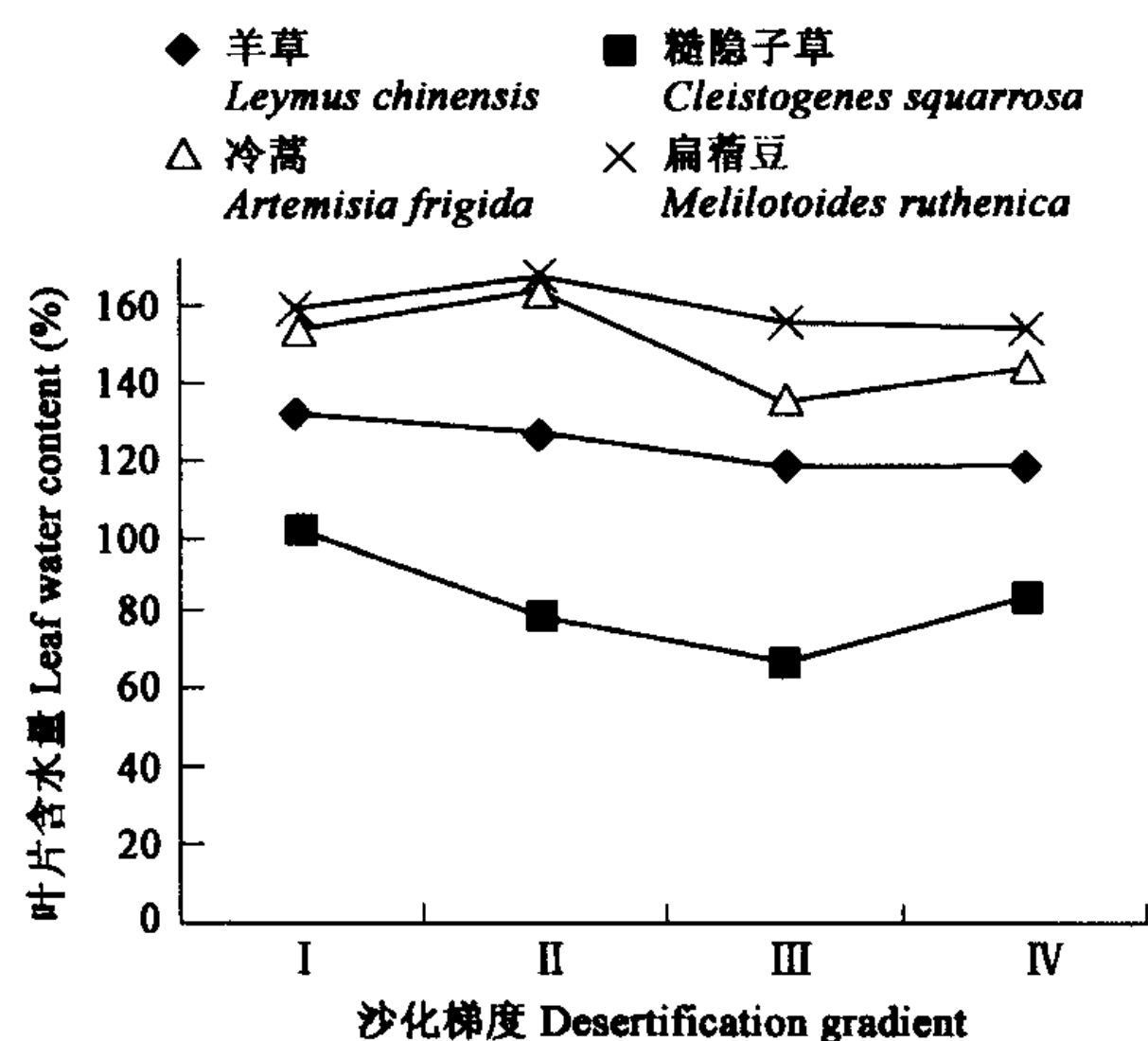


图 1 不同沙化梯度共有种群叶片含水量的变化

Fig. 1 Changes of relative leaf water content of the common populations under different desertification gradients

梯度的 50%, 糙隐子草和冷蒿在沙漠化中期(III、IV 梯度)叶绿素略微回升或保持平稳, 这与糙隐子草和冷蒿在放牧干扰下的变化有相同之处, 说明其忍耐沙漠化能力较强, 受损的过程中, 通过补偿生长, 提高光能转化效率, 以维持光合作用。扁蓿豆平缓下降, 受损的程度小于羊草。叶绿素含量回升的阶段多集中在 III 梯度, 这与植物对光的利用有关, I、II 梯度, 高大植株(羊草、针茅等)较多, 沙漠化发展到冷蒿阶段, 植被变得稀疏, 随着高大植株的减少, 抵抗力强的低矮植物对光的利用能力增强, 导致叶绿素含量回升, 但这种回升是有限度的, 与环境胁迫的强度、植物的抗性有关; 同时表明一些植物适度干扰有利于光能转化效率的提高, 进而也揭示冷蒿阶段在草原沙化和恢复过程中的重要性。这与适度的放牧干扰有利于草地土壤系统营养物质的循环, 腐殖质的形成和碳的截存^[5]相呼应, 植被和土壤相互依存, 从而有利于系统生态功能的恢复。

2.3 质膜相对透性的变化

质膜相对透性也称作电解质外渗率, 可以间接反应细胞膜受伤害的程度。当植物受到逆境影响时, 细胞膜遭到破坏, 膜透性增大, 从而使细胞内的电解质外渗, 以致植物细胞浸提液的电导率增大。膜透性增大程度与逆境胁迫强度有关, 也与植物抗逆性强弱有关。沙漠化过程中, 共有种群质膜相对透性均呈上升趋势(图 2), 表明随着沙漠化的进展, 共有种群细胞膜不同程度地受到损伤。

具体地讲, 随沙化梯度增加羊草、糙隐子草和冷蒿膜透性的变化均表现为先升后降再升的规律, 羊草在 III 梯度略降, 在 IV 梯度膜透性增幅最大, 此时叶片含水量最低。很可能是其细胞对缺水的敏感性增加, 导致膜透性增幅加大, 冷蒿和糙隐子草在 IV 梯度略有降低, 在 V 梯度增幅明显, 因此推测羊草细胞膜水平的受损反应比冷蒿和糙隐子草大致提前一个阶段。扁蓿豆从 I 到 III 梯度略升, 而后略降, 方差分析显示, 羊草($F=4.13$, $n=70$, $P<0.01$)和冷蒿($F=5.3$, $n=146$, $P<0.01$)各沙化梯度间差异显著, 糙隐子草和扁蓿豆梯度间差异不显著($P>0.05$)。说明糙隐子草细胞膜受损程度介于冷蒿和扁蓿豆之间, 而扁蓿豆细胞膜基本上对沙漠化不敏感。

羊草膜透性在 III 梯度略有降低, 研究发现其叶绿素 a/b 比值相应地在此阶段升高, 从而有利于光能转化效率的提高, 减轻了对细胞膜的伤害, 2 个结果得到相互验证。这与李明等对干旱处理的研究是一致的, 他认为胁迫初期膜透性的降低过程, 可能是植物的一种避旱反应^[6]。

2.4 游离脯氨酸含量的变化

脯氨酸是水溶性最大的氨基酸, 在细胞渗透调节过程中起作用。环境胁迫下, 会引起植物体内脯氨酸累积, 起渗透调节作用。图 3 显示, 沙漠化过程中, 羊草、糙隐子草和冷蒿脯氨酸含量从 I 到 IV 梯度, 变化均为先升后降再升, 与其膜透性变化一致。扁蓿豆的变化与其膜透性变化相似, 从 I 到 III 梯度逐渐升高, 到 IV 梯度降低。方差分析表明, 羊草($F=4.56$)、糙隐子草($F=3.83$)脯氨酸含量梯度间差异显著($P<0.05$), 冷蒿和扁蓿豆梯度间差异不显著($P>0.05$), 梯度间差异性大小顺序为羊草>糙隐子草>冷蒿>扁蓿豆。

环境胁迫下, 脯氨酸的累积已为许多学者所证实, 其累积有多种生理意义, 其一是植物的适应性反应^[7~9], 其二是细胞结构和功能遭受伤害的反应^[10,11]。本文中羊草叶片游离脯氨酸含量与质膜相对透性呈极显著的正相关关系($r=0.563$, $P<0.001$), 说明羊草叶片游离脯氨酸的累积是一种受损表现, 而糙隐子草和冷蒿脯氨酸的累积倾向于适应性反应, 将这两种植物叶片脯氨酸含量与反映细胞膜伤害程度的膜相对透性进行比较, 发现在膜透性降低的阶段, 脯氨酸却在累积, 说明这两种植物脯氨酸的累积抑制了细胞膜的受损过程。扁蓿豆在沙漠化初期脯氨酸含量有累积现象, 而随着沙漠化的发展, 脯氨酸含量又降低, 且其变化梯度间差异不显著, 结合其膜透性的变化可以说明在沙漠化初期反而不利于扁蓿豆的生长, 而随着沙化梯度的增加并没有使扁蓿豆受到生理伤害, 这与野外观察到的现象相吻合。

沙漠化过程中共有种群游离脯氨酸含量由高到低依次为冷蒿、扁蓿豆、糙隐子草和羊草, 同时它们的脯氨酸含量相对较低, 反映了沙漠化环境中物种的特异性。

2.5 MDA 含量的变化

MDA 是膜脂氧化的主要产物, 环境胁迫下, 膜脂氧化程度的变化可反应植物细胞受损伤的程度。随着沙漠化梯度的增加, 共有种群 MDA 含量变化均表现为先升后降再升的规律性(图 4-a), II、IV 梯度的增加, 表明在沙漠化初期和后期, 膜脂过氧化物增多, 细胞受损伤的程度较严重, 而 III 梯度的降低, 表明在沙漠化中期, 细胞受损有所缓解。这与多数共有种群膜透性及

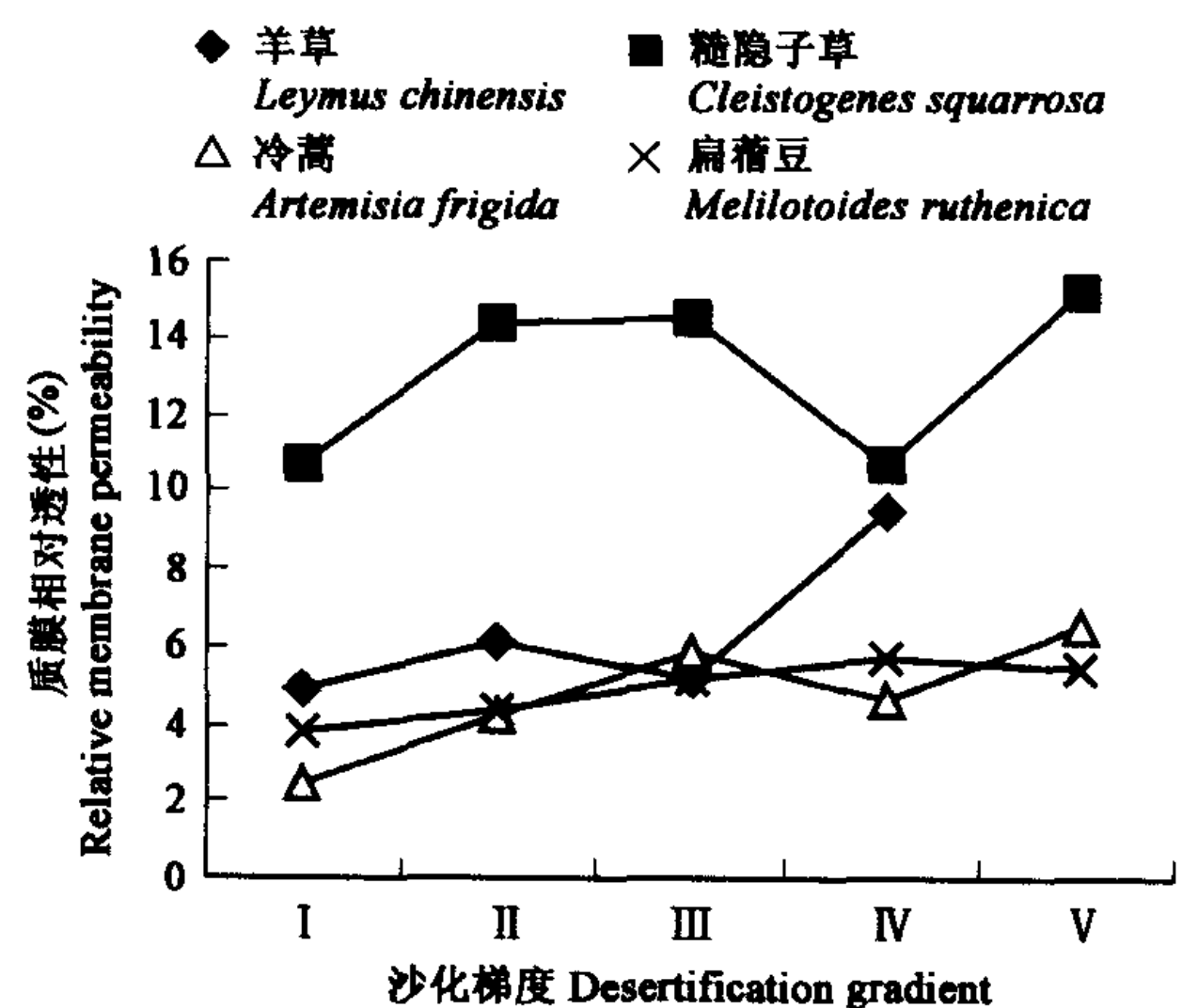


图 2 不同沙化梯度 4 个共有种群质膜相对透性变化

Fig. 2 Changes of relative membrane permeability of the common populations under different desertification gradients

脯氨酸含量的变化相吻合。并且在沙漠化过程中只有冷蒿阶段在 4 个共有种群中存在显著差异 ($P < 0.05$)。羊草、冷蒿和扁蓿豆各沙漠化梯度间差异极显著 ($P < 0.01$)，糙隐子草梯度间差异显著 ($P < 0.05$)。

不同植物不同阶段 MDA 积累程度不同，沙漠化初期(II 梯度)积累率大小顺序为：冷蒿 29.59% > 羊草 18.14% > 扁蓿豆 13.68% > 糙隐子草 3.77%，沙漠化后期(IV 梯度)为：糙隐子草 80.11% > 冷蒿 77.29% > 羊草 39.31% > 扁蓿豆 8.56%，反映了不同阶段细胞受伤害程度的差异。

2.6 保护酶活性的变化

2.6.1 SOD 活性的变化 SOD 可以抑制膜脂氧化，减少膜系统的伤害，在保护酶系统清除氧自由基过程中起核心酶的作用，其反应催化 $O_2^{\cdot-}$ 歧化为分子氧和 H_2O_2 ，处于清除氧自由基反应中的第一步。沙漠化过程中，共有种群 SOD 活性从 I 到 IV 梯度均有攀升趋势，在 V 梯度均有所降低，其中扁蓿豆的变化与其

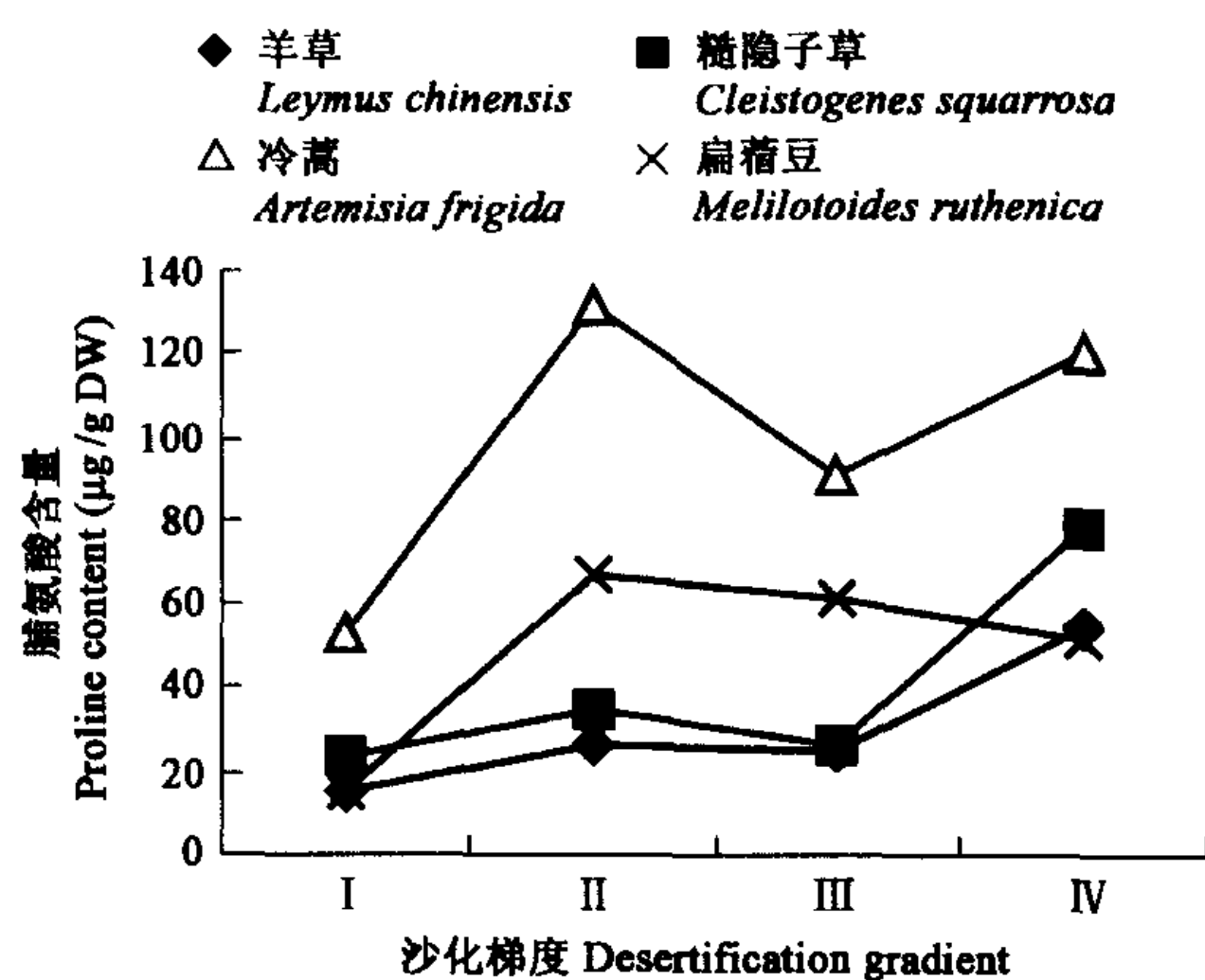


图 3 不同沙化梯度 4 个共有种群脯氨酸含量变化

Fig. 3 Changes of proline content of the common populations under different desertification gradients

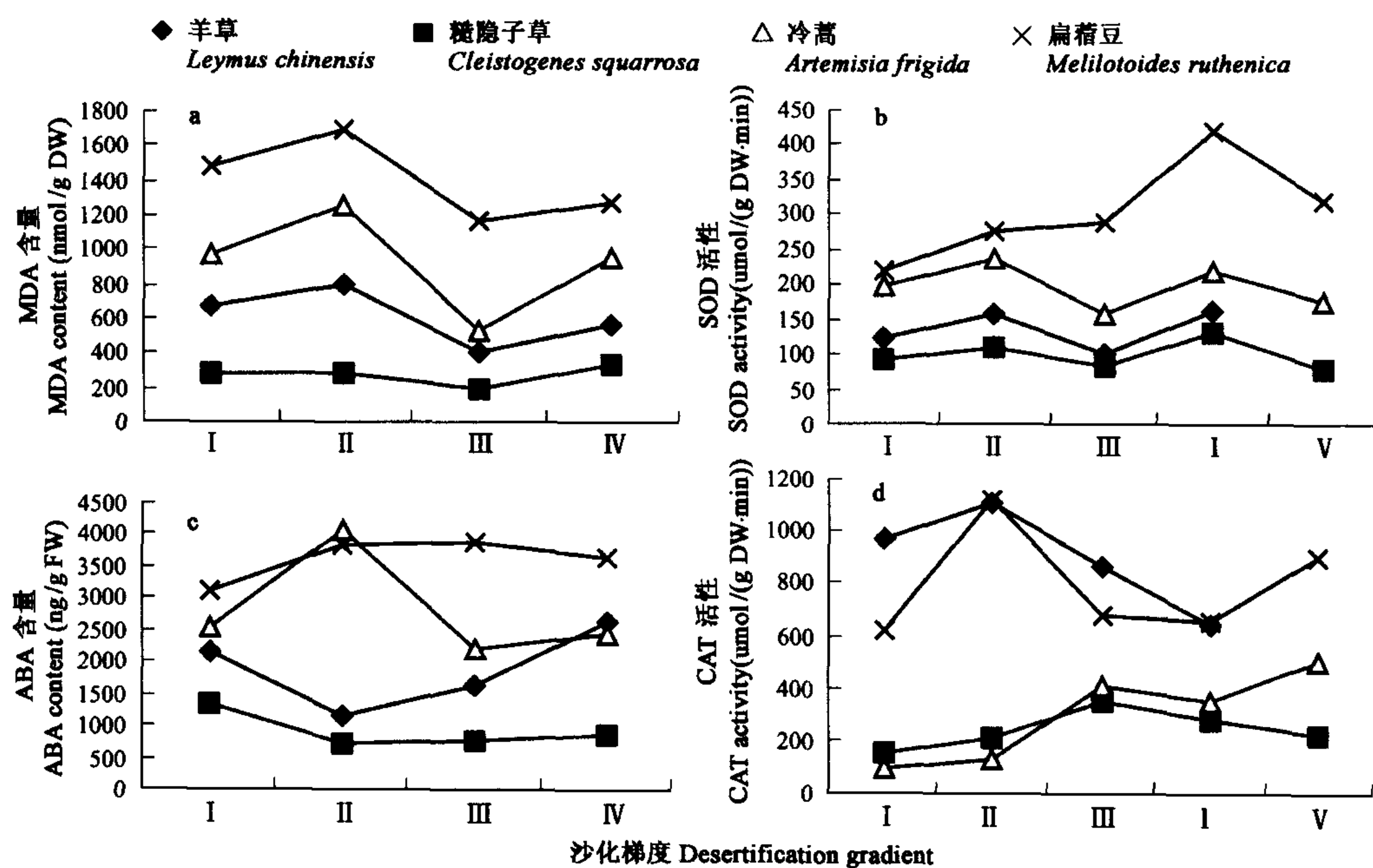


图 4 不同沙化梯度共有种群 MDA、ABA 含量和保护酶活性变化

Fig. 4 Changes of MDA and ABA contents and the activities of the protective enzymes of common populations under different desertification gradients

它 3 种略显不同(图 4-b)。表明随着沙漠化的发展，共有种 SOD 活性升高，在沙漠化中期(III 梯度)有所缓解，与其膜透性、脯氨酸含量和 MDA 含量的变化相吻合。而重度沙漠化时的降低，表明环境胁迫下酶活的增加是有限度的，严重胁迫时酶活会损失，体内自由基大量积累，使膜脂过氧化，质膜受到伤害。梯度间差异性大小顺序为扁蓿豆 > 羊草 > 糙隐子草 > 冷蒿，均差异显著 ($P < 0.001$)。

2.6.2 CAT 活性的变化 CAT 在植物体内主要是清除过氧化物和线粒体中 H_2O_2 。从图 4-d 中可以看出共有种群 CAT 活性变化呈现 2 种趋势，羊草在沙漠化初期酶活较高，而随着沙漠化的发展，酶活逐渐降低，其它 3 种植物呈上升趋势，均为先升后降再升，其中糙隐子草在 V 梯度降低，说明重度沙漠化扁蓿豆和冷蒿适应性较强，还能维持酶活的升高，减轻膜脂过氧化。梯度间差异性扁蓿豆 > 冷蒿 > 糙隐子草 > 羊草，均差异显著 ($P < 0.001$)。

糙隐子草和冷蒿 CAT 活性在沙漠化中期(IV 梯度)的有所降低与其 SOD 活性变化有相似之处，但比 SOD 反应大约滞后一个梯度。

2.7 内源激素 ABA 含量的变化

激素对植物逆境适应的潜在作用已为人们所肯定,尤其是 ABA 作为逆境胁迫的传导信号近年来更是受到人们的普遍关注。沙漠化过程中共有种群 ABA 含量的变化各不相同,反映了不同种类和不同生态类型植物对沙漠化环境的反应的复杂性。干旱胁迫等逆境下生物体 ABA 的积累已被大量研究所证实^[10,11],我们的研究发现随沙漠化的加剧羊草和糙隐子草 ABA 含量先降低后升高(图 4-c),总体上羊草在升,糙隐子草在降,冷蒿先升后又回落再略升,扁蓿豆先升后降,升的幅度(25.57%)大于降的幅度(5.85%),在 III 梯度达最大,方差分析显示,冷蒿($F=13.33$, $n=105$, $P<0.001$)、羊草($F=4.08$, $n=90$, $P<0.01$)和糙隐子草($F=6.29$, $n=108$, $P<0.01$)梯度间差异显著,扁蓿豆梯度间差异不显著($F=0.58$, $n=108$, $P>0.05$),表明对沙漠化抗性较强或较敏感的植物 ABA 的变化显著,而对沙漠化较迟钝或适应沙漠化环境的植物 ABA 的变化不明显。

不同植物在同一阶段 ABA 的表达方式不同,在 II 梯度冷蒿和扁蓿豆升高,而羊草和糙隐子草下降,相反,在 IV 梯度冷蒿和扁蓿豆下降,羊草和糙隐子草升高。说明沙漠化过程中羊草和糙隐子草、冷蒿和扁蓿豆分别对 ABA 水平的反应有相似之处。

ABA 对植物的影响是多方面的,如降低气孔导性,抑制光合作用,减少叶片生长等,ABA 参与植物对环境胁迫的响应,既有有利的一面,又有不利的一面,如干旱时植物 ABA 对叶片伸展的抑制可以降低蒸腾面积,减少水分消耗,维持一定的生长速度,增加逆境存活机会^[11],但是,过高的 ABA 合成能力所造成的气孔完全关闭,会使植物生长缓慢或处于饥饿状态,还加重光氧化对光合器官的破坏,如叶绿体的超微结构,增加的 ABA 浓度会导致外膜破裂,完全破坏结构^[12],近年来又发现 ABA 诱导气孔关闭的过程中,诱导保卫细胞产生 H_2O_2 ,并且 H_2O_2 的产生有可能是信号转导链中的一个中间环节。羊草在沙漠化发展后期,ABA 含量急剧增加,即是其叶绿素含量下降的信号表达。冷蒿 ABA 的累积诱导了脯氨酸的累积,可能是对 ABA 增加的一种反映;作为抗逆性激发机制的一部分,抑制了与活跃生长有关的基因,并活化了与抗逆诱导有关的基因。

崔素霞等认为抗旱性较强的植物具有相对较高的 ABA 含量^[13],本文对 4 个共有种群 ABA 含量的排序:扁蓿豆>冷蒿>羊草>糙隐子草,认为在一定程度上 ABA 与植物抗逆性有关,表现为较高 ABA 含量的植物一般抗性较强,但植物依赖多种抗逆途径,因此,反过来抗性强的植物不一定有较高的 ABA 含量。

3 讨论

植物在逆境胁迫下的生理代谢变化一直是逆境生理的研究热点。细胞膜不仅是细胞与环境发生物质交换的主要通道,也是感受胁迫最敏感的组分。并可能是干旱胁迫对植物造成伤害的初始部位。沙漠化过程中,ABA 作为“胁迫激素”,通过信号传导使膜脂发生过氧化作用,使质膜透性增大,目前大多数人认为脱落酸合成的主要场所是叶绿体,环境胁迫对原主质膜、叶绿体膜有伤害作用,导致叶绿体膜对各种物质透性的增加,也使脱落酸从叶绿体中渗漏出来。实验证明水分胁迫能产生一种对叶绿体有破坏作用的物质(fernesot)^[14],使叶绿体膜对脱落酸透性增加,从而引起 ABA 的累积,进而可能诱导脯氨酸的增加。另外的实验证明膜脂氧化的主要因子 $\cdot OH$ 可引起脯氨酸灵敏而大量的积累,积累的脯氨酸具有明显的抗氧化作用^[15]。我们的实验也充分肯定了这种认识。沙漠化过程中糙隐子草、冷蒿 CAT 活性及膜透性反应比羊草滞后一个梯度,结合共有种群的膜脂过氧化产物 MDA 累积程度看,说明羊草对沙漠化的响应要比其它 3 种植物敏感、迅速一些,其受到的伤害程度可能要高于其它 3 种植物。ROS(活性氧)对有机体的损伤机理主要与 DNA 损伤有关,特别是 mtDNA 的过氧化损伤^[16],因此共有种群 SOD、CAT 活性的增高与 MDA 含量的积累可能是植物受损的主要原因。

共有种群中内源激素 ABA 水平的沙漠化效应不尽相同。在沙漠化中、后期,伴随着的羊草的叶片含水量和叶绿素含量的急剧降低,ABA 含量大量增加,说明其 ABA 累积有伤害倾向;冷蒿、糙隐子草伴随着部分阶段叶片含水量和叶绿素含量的增加,其 ABA 累积提高了它们的抗逆性;扁蓿豆 ABA 变化的差异不显著,ABA 是环境胁迫下内源激素的反应中最敏感的一种,这一点也说明扁蓿豆对沙漠化不敏感。

沙漠化过程中有机体的生理作用并非是单一的,它们是整体的在起作用,如保护酶协调一致,共同清除活性氧的侵害;内源激素水平也是整体配合,达到较为平衡的状态。综合不同的生理指标可以看出,糙隐子草的反应多数介于羊草和冷蒿之间,但与冷蒿较为接近,因此将糙隐子草和冷蒿列为一类,而羊草较明显地区别于糙隐子草和冷蒿,冷蒿和扁蓿豆虽也有相似之处,但综合这些指标,冷蒿和扁蓿豆差异明显,故把羊草和扁蓿豆各列为一类。

不同阶段的生理指标对沙漠化的响应不同,综观各种指标有两点最明显,一是随着沙漠化的加剧,植物体内出现一系列的生理受损表现,二是多数指标在 III 梯度有一转折,其生理作用在此阶段有所缓解,因此可以把冷蒿阶段看作是草原沙化恢复与稳定的关键阶段。

4 结论

4.1 草原沙漠化过程中伴随着共有种群叶片含水量和叶绿素含量的降低,其质膜相对透性、游离脯氨酸含量上升,MDA、ABA 含量增加,SOD、CAT 活性升高,表现出沙漠化过程中植物受损的生理共性。不同植物在不同阶段对沙漠化的响应不同,表现出植物受损程度的不同及对沙漠化抗性、适应性的差异。从叶绿素 a/b 比值变化的差异看,冷蒿叶绿素水平的抗性较强,羊草抗性

较弱。从膜透性、脯氨酸及 MDA 累积看,扁蓿豆受损最少。

4.2 沙漠化过程中,共有种群内源激素 ABA 含量的变化因种群的抗逆性强弱而异。糙隐子草、冷蒿和扁蓿豆抗性较强,其 ABA 增幅小,而羊草抗性较弱,ABA 增幅大。

4.3 综合各种生理特征及对沙漠化环境的响应,对共有种群进行分类:①羊草为敏感型,是一真正的沙漠化受损植物,其在沙漠化过程中受损严重,以致到中度沙漠化时数量极少,重度沙漠化时已完全消失,不能生存。②糙隐子草和冷蒿为积极忍耐型,受到一定程度的沙漠化损伤,但适应能力较强,忍耐沙漠化环境,采取主动的应变反应。即沙漠化胁迫是在这两种植物体耐受范围之内。③扁蓿豆为迟钝型,因其叶片含水量、脯氨酸含量较高,且多数生理指标差异不显著,所以沙漠化对其影响较小,受损表现不突出。

References:

- [1] Cheng X. Frontier issue of modern ecology in the study of ecotone between agriculture and animal husbandry. *Resources Science*, 1999, **21** (5): 2~8.
- [2] Li J S, Wang H C and Wang W Y. Effect of drought stress on cell membrane-lipid and membrane permeability in maize leaves. *Acta Physiol Sinica*, 1983, **9** (3): 223~229.
- [3] Li H S ed. *Principle and technique of plant physiological biochemical experiment*. Beijing: Higher Educational Press, 2000.
- [4] Wu S R, Chen A F and Chen G C. Enzyme linked immunosorbent assay for endogenous plant hormones. *Plant Physiology Communications*, 1988, **24** (5): 53~57.
- [5] Reeder J D and Schuman G E. Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environmental Pollution*, 2000, **116**: 457~463.
- [6] Li M, Wang G X. Effect of drought stress on activities of cell defense enzymes and lipid peroxidation in *Glycyrrhiza uralensis* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, **22** (4): 503~507.
- [7] Treichel S, Brinckman E, Vcheitler B, et al. Occurrence and changes of proline content in plants in the southern Namib Desert in relations to increasing and decreasing drought. *Planta*, 1984, **162**: 236~242.
- [8] Keller F and Ludlow M M. Carbohydrate metabolism in drought stressed leaves of Pigeon pea (*Cajanus cajan*). *Journal of Experimental Botany*, 1993, **44**: 1351~1359.
- [9] Ibarra-Caballero J, Villanueva-Verduzco C, Molina-Galan J, et al. Proline accumulations as a symptom of drought stress in maize: a tissue differentiation requirement. *Journal of Experiment Botany*, 1988, **39**: 889~897.
- [10] Hsiao T C. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant Physiol*, 1973, (24): 519~570.
- [11] Liang J S, Zhang J H. Production, transport and physiological functions of stress signal abscisic acid in roots. *Plant Physiology Communications*, 1998, **34** (5): 329~338.
- [12] Pastor A, Lopez-Carbonell M and Alegre L. Absciscic acid immunolocalization and ultrastructural changes in water-stressed lavender (*Lavandula stoechas* L.) plants. *Physiol. Plant*, 1999, **105**: 272~279.
- [13] Cui S X, Wang W, Chen G C, et al. Seasonal changes of endogenous phytohormones, fatty acid composition of chloroplast membrane and enzymes of membrane lipids antioxidant system in two desert plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24** (1): 96~101.
- [14] Smirnoff N and Cumbes Q J. Hydroxyl radical scavenging activity of compatible solutes. *Phytochemistry*, 1989, **28**: 1057~1060.
- [15] Jiang M Y, Guo S C and Zhang X M. Proline accumulation in rice seedlings exposed to hydroxyl radical stress in relation to antioxidation. *Chin. Sci. Bull.*, 1997, **42**: 855~859.
- [16] Zeng Z H, Zhang Z Y. The oxidative damage of mitochondrial DNA by free radicals and aging. *Progress in Biochemistry and Biophysics*, 1995, **22**: 429~432.

参考文献:

- [1] 程序. 农牧交错带研究中的现代生态学前沿问题. 资源科学, 1999, **21** (5): 2~8.
- [2] 李锦树, 王洪春, 王文英. 干旱对玉米叶片细胞透性及膜脂的影响. 植物生理学报, 1983, **9** (3): 223~229.
- [3] 李合生主编. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [4] 吴颂如, 陈婉芬, 周燮. 酶联免疫法(ELISA)测定内源植物激素. 植物生理学通讯, 1988, (5): 53~57.
- [8] 李明, 王根轩. 干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响. 生态学报, 2002, **22** (4): 503~507.
- [11] 梁建生, 张建华. 根系逆境信号 ABA 的产生和运输及其生理作用. 植物生理学通讯, 1998, **34** (5): 329~338.
- [14] 崔素霞, 王蔚, 陈国仓, 等. 两种沙生植物内源激素、叶绿素膜脂脂肪酸组成和膜脂抗氧化系统酶类的季节变化. 植物生态学报, 2000, **24** (1): 96~101.
- [15] 蒋明义, 郭绍川, 张学明. ·OH 胁迫下稻苗体内脯氨酸积累及其抗氧化作用. 科学通报, 1997, **42** (6): 855~859.
- [16] 曾昭惠, 张宗玉. 自由基对线粒体 DNA 的氧化损伤与衰老. 生物化学与生物物理进展. 生物化学与生物物理进展, 1995, **22**: 429~432.