

塔里木河流域荒漠河岸植物对应急输水的生理响应

阮 晓¹, 王 强¹, 陈亚宁^{2*}, 李卫红², 许宁一¹

(1. 浙江大学宁波理工学院, 生物与制药工程系, 宁波 315100; 2. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011)

摘要:选择塔里木河沿岸典型样地,以乔木树种胡杨(*Populus euphratica*)、灌木柽柳(*Tamarix* spp.)和草本植物罗布麻(*Apocynum venetum*)为研究材料,垂直距离输水河道 500m 范围内,间隔 100m 设置一个采样断面。监测并分析塔里木河下游应急输水前后 5 个断面地下水位、地下水含盐量及 3 种植物叶片游离脯氨酸、可溶性糖、内源植物激素脱落酸(ABA)和细胞分裂素(CTK)含量的变化。研究 3 种荒漠植物对水盐双重胁迫环境的生理响应及适应策略。结果表明:盐胁迫显著增加 3 种植物叶片或同化枝的可溶性糖浓度,断面间不同植物叶片或同化枝可溶性糖积累存在差异;输水后断面间随地下水位不同程度的抬升,胡杨和柽柳叶片或同化枝脯氨酸含量出现了成比例的下降;柽柳同化枝可溶性糖与脯氨酸积累相关性最小,发展了不同于另外两种植物的通过有机溶剂积累适应胁迫环境的策略,即同化枝可溶性糖与脯氨酸作为响应于地下水位变化的功能物质独立地起作用,可溶性糖积累对盐胁迫的响应明显,而脯氨酸积累对干旱胁迫的响应更为明显;对与胁迫抗性有关的植物内源激素 ABA、CTK 浓度及浓度增长量变化进行分析,发现胡杨具有不同于其他两种植物的内源 ABA、CTK 浓度增量变化趋势;胡杨和罗布麻叶片 ABA 积累量与脯氨酸积累百分量(Δ [脯氨酸])而柽柳中 ABA 积累量与可溶性糖积累百分量(Δ [可溶性糖])显著相关。

关键词:可溶性糖;游离脯氨酸;内源 ABA;CTK;地下水位;水盐胁迫

文章编号:1000-0933(2005)08-1966-08 中图分类号:Q948.1 文献标识码:A

Physiological response of desert plants to watering in hyper arid areas of Tarim River

RUAN Xiao¹, WANG Qiang¹, CHEN Ya-Ning^{2*}, LI Wei-Hong², XU Ning-Yi¹ (1. Ningbo Institute of Technology, Zhejiang University, Ningbo 315100, China; 2. Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Science, Urumqi 830011, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1966~1973.

Abstract: The physiological responses and adaptive strategies to water and salinity stress of *Populus euphratica* (arbor species), *Tamarix* spp (bush species), and *Apocynum venetum* (herbaceous species) were studied in hyper-arid environment of Tarim River. The groundwater table, saline content of groundwater as well as the content of free proline, soluble sugars, plant endogenous hormone (ABA, CTK) of leaves in three species were monitored and analyzed at the lower reaches of Tarim River in study area where five transections were fixed at 100 m intervals along a vertical sampling line at pre- and post-watering. Saline stress dramatically increased soluble sugars concentration of three species. Differences in sugar accumulation were determined among species at different transactions. The free proline concentration of leaves in *Tamarix* spp and *Populus euphratica* underwent a proportional decrease with differently elevated degree of groundwater table after watering. There was least correlation between the soluble sugars and proline stimulation in *Tamarix* spp. It was strongly suggested that *Tamarix* spp developed the different strategy to accumulate organic solutes to adapt stress environment; the soluble sugars and proline accumulation responded to the changes of groundwater table independently; the soluble sugars accumulation occurred under salt stress, whereas proline accumulation was more significant under drought stress. The concentration and concentration

资助项目:国家重点基础研究(973)发展计划资助项目(2004CB720201);中国科学院知识创新资助项目(KZCX1-08-03)

收稿日期:2004-12-17;修订日期:2005-04-14

作者简介:阮晓(1969~),女,浙江绍兴人,硕士,副教授,主要从事植物生理生态学研究. E-mail: wangqiangsky@263.net

通讯作者 Author for correspondence. E-mail: Chenyn@ms.xjb.ac.cn

Foundation item: 973 Project of China(No. 2004CB720201); Program for Knowledge Innovation Project CAS(No. KZCX1-08-03)

Received date: 2004-12-17; **Accepted date:** 2005-04-14

Biography: RUAN Xiao, Master, Associate Professor, mainly engaged in plant ecophysiology. E-mail: wangqiangsky@263.net

increment of ABA and CTK involved in stress resistance of three species were also determined. The trend of ABA and CTK concentration increment in *Populus euphratica* had a different pattern with other two species. Expressed as a function of ABA concentration increment in leaves, *Apocynum venetum* and *Tamarix spp* showed the different solute accumulation in response to groundwater table. There was a significant correlation between ABA accumulation and Δ [proline] in *Apocynum venetum* as well as between ABA accumulation and Δ [sugar] in *Tamarix spp*.

Key words:soluble sugars; free proline; Endogenous ABA; CTK; groundwater table;water and saline stress

塔里木河位于新疆首府乌鲁木齐南部,该地区气候特点为典型极端干旱型。塔里木河(中国最长内陆河水系)输入塔里木盆地过程中,流域水资源成为构建两岸荒漠植被与生态系统的支柱。近 30a 来,由于上中游地区大规模的农牧业生产活动而引发的对水资源的过度利用^[1]以及全球气候变化造成的可利用水资源总量的变化^[2]等原因,使塔里木河下游 300 多公里河床出现断流,两岸植被萎缩、生态系统严重退化。中央与地方政府对此高度重视,投资 107 亿元人民币用于该地区的生态恢复与重建。而从博斯腾湖向塔里木河下游每年保证输送 3.0 亿 m³ 的生态水,是该计划的重要措施之一,于 2000 年施行^[3]。输水引起了地下水的变化,各种荒漠河岸植物产生了不同的响应机制,了解并揭示不同类型植物生存所需的最适生态水位,能够大大提高输水的生态效益。

渗透调节(OA)作为一种胁迫适应机制,已被多个实验证实^[4]。可溶性糖^[5~8]和游离脯氨酸^[9~11]在胁迫条件下积累,是重要的渗透调节物质,也已被实验证实。干旱逆境直接影响植物气孔调节响应机制,导致叶片气孔导度受抑制,不依赖于植物液流变化而是依赖于脱落酸(ABA)的积累^[12~14]。Tardieu、Jarvis 在 *Cedrella odorata* 的抗性机制研究中,发现气孔导度与 ABA 含量间呈负指数相关,当气孔关闭时这种相关关系受植物液流减少的控制^[15,16]。除 ABA 外,Hubick 等在筛选向日葵抗性种质资源的研究中发现,胁迫发生时向日葵细胞液中的总 CTK 活性显著降低^[17]。Blackman 认为生长在干旱土壤中的植物,从根部向地上部分连续供给 CTK 是维持其细胞最大气孔开放所必需^[18]。国内外学者针对栽培作物渗透调节适应水分胁迫的机制作了大量研究,对荒漠河岸植物在水、盐胁迫相伴发生的极端干旱生境中的生理响应研究主要集中在我国的塔里木河流域^[19]和美墨边境地区的 Colorado 河流域^[20,21]。陈亚宁等研究了塔里木河下游胡杨脯氨酸积累对地下水位变化的响应,Colorado 河流域的研究主要集中在原生树种自然更新过程和耐盐性与周期性洪水变化的关系。生态输水后,伴随着地下水位与地下水盐含量的动态变化,荒漠河岸植物是如何调节生理过程以响应和适应非生物胁迫因子的作用,而对这一科学问题研究较少。

本文通过分析 3 种不同类型荒漠河岸植物输水前后各种生理指标与地下水水位和地下水盐含量变化之间的关系,阐明了不同植物调节生理过程以响应和适应非生物胁迫因子作用的机制。找到了极端干旱区水盐双重胁迫下 3 种植物的最适生态位,为塔里木河下游受损生态系统得以迅速恢复和合理输水方案的设计提供科学借鉴。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地位于塔里木盆地北部(41°45'17"N; 85°42'35"E),降雨主要出现在 6~7 月份,年降雨量 35~50mm,潜在蒸发量为降雨量的 50~60 倍,气候特征为典型的极端干旱型,植物生长所需水分主要从地下水获得。

1.2 植物材料

输水前植物样本采集于 2000 年 7 月 1~20 日,输水后采集于 2002 年 7 月 1~20 日。以生长在样地不同断面乔木树种胡杨(*Populus euphratica*)、灌木怪柳(*Tamarix spp.*)和草本植物罗布麻(*Apocynum venetum*)3 种植物为研究材料。每个断面挑选树龄长势接近且健康无病虫害的 3 种植物植株各 10~15 株为研究样本,每株采集朝南接受充足光照的叶片或同化枝 20~30 片进行检测分析。

1.3 地下水位测量

样地中垂直于输水河道每隔 100m 设置一个研究断面,共取 5 个研究断面。每断面挖 3 口探井观测地下水位的变化。同时取植物和地下水样本进行实验室分析。

1.4 地下水含盐量测定

地下水含盐量通过电导法测定。K⁺,Mg²⁺,Ca²⁺和 Na⁺离子经 HNO₃ 消化后,氩等离子体发射分光光度法(Jobin-Yvon JY 48)分析其含量。Cl⁻根据 Guerrier 和 Patolia 的硫酸亚铁铈和硫氰化汞法测定^[22]。水中 SO₄²⁻据离子色谱法测定。

1.5 叶片游离脯氨酸分析

脯氨酸含量测定参照 Troll 和 Lindsley 方法^[23]。植物材料 3%磺基水杨酸溶液匀浆,8000×g 离心 10 min,上清液用于测定脯氨酸含量。反应混合液中加入 0.2mL 离心上清液,2mL 水合茚三酮,2mL 冰乙酸,100℃沸水浴中反应 1h,冰浴终止反应,混和液 4mL 甲苯萃取,520nm 测定吸光度值。

脯氨酸的积累百分量 Δ [脯氨酸]=[脯氨酸]_{输水后}—[脯氨酸]_{输水前}/ [脯氨酸]_{输水前}

1.6 叶片可溶性糖分析

冻干叶片(50mg)1mL 体积比为 80%乙醇磨碎抽提,加已知含量核糖醇作为内标。提取液煮沸 15min,10000g 离心 5min,同上步骤提取 2 次,合并上清液。45℃真空干燥,1.0mL 蒸馏水溶解,离子交换色谱 Sephadex QAE-A-25 (Pharmacia Biotech, Sweden)纯化。洗脱液(1.0mL 提取液+2.0mL 水洗液)真空干燥,300 μ L 蒸馏水溶解。HPLC 法分析,柱 300mm \times 7.8mm (carbohydrate-H⁺, HYDERSIL, UK),柱温 35℃,流动相 H₂SO₄ 0.005M,流速 0.6mL/min。

可溶性糖积累百分量 Δ [可溶性糖]=[可溶性糖]_{输水后}—[可溶性糖]_{输水前}/ [可溶性糖]_{输水前}

1.7 内源植物激素提取和 HPLC 定量

植物叶片(0.5g)液氮中磨碎,250 μ L 甲醇 4℃震荡过夜,12000g 离心 10min,上清 40℃真空干燥,30 μ L 10% CH₃CN 溶解。提取液 HPLC 法定量分析,检测器 LC-10A TVP(PDA),柱 Shim pack CLC-C₈(0.15m \times 6.0m ϕ),流速 1.5mL/min,检测波长 250nm;A 泵流动相 10% CH₃CN(CF₃COOH 调节 pH=3.0),B 泵 60% CH₃CN;脱落酸(ABA)和细胞分裂素(CTK)标准物质购于 Aldrich 公司,外标法峰鉴定和定量。

1.8 统计分析

每个断面所获数据为 10 次测量的平均值,每次测量设置 3 个重复。数据分析采用 SPSS 统计分析软件。样地各断面地下水位、地下水盐含量、植物提取液浓度标准差采用 ANOVA 法分析。

2 结果

2.1 地下水位与地下水盐含量变化

由表 1 可见输水前后样地各断面地下水位与地下水盐分的变化。输水后地下水位明显抬升,距输水河道 100m 的断面地下水位从-5.82m 升到-1.73m,地下水的总盐含量从 43.61mmol/L 增加到 72.54mmol/L(增加量为输水前的 66.34%);类似地,距河道 300m 断面地下水位从-7.66m 上升到-5.56m,地下水的总盐含量从 71.02mmol/L 增加到 93.48mmol/L(增加量为输水前的 31.62%);与以上两个断面比较,距河道 200m 断面地下水位从-7.25m 上升到-3.39m,而地下水的总盐含量却从 38.56mmol/L 下降到 36.59mmol/L(增加量为输水前的-5.11%);输水后胡杨、柽柳、罗布麻从 300m 到 100m 范围内受到依次降低的水胁迫,同时所受盐胁迫增强。300m 断面盐胁迫最大,200m 断面盐胁迫最小。

距河道 400m 和 500m 断面地下水位分别略有上升从-6.64m 上升到-6.08m、-7.05m 上升到-6.80m,地下水的总盐含量分别从 41.15mmol/L 上升到 42.17mmol/L、71.83mmol/L 上升到 72.55mmol/L 略有增加(增加量分别为输水前的 2.48%和 1.00%)。输水后此范围内地下水位与地下水总盐含量的增加量变化不显著。

由表 2 结果可知 3 种植物主根系分布深度与植物生长状况于对应的地下水水位之间的关系。

表 1 样地不同断面地下水位与地下水盐分

Table 1 Groundwater table and salinity of groundwater at study area in different transections from riverbank									
距离(m) Distance	地下水位(m) ^① Groundwater table	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	总盐浓度 Total ^②
(mmol)									
100	5.82 a	7.08	11.32	3.57	1.85	3.08	16.33	0.38	43.61
	1.73 b	3.65	22.14	10	2.83	6.42	26.65	0.85	72.54
200	7.25 a	2.56	10.87	5.52	1.60	3.50	14.13	0.38	38.56
	3.39 b	1.19	10.99	5.10	0.83	2.75	15.22	0.51	36.59
300	7.66 a	7.13	20.45	8.13	2.08	7.04	25.57	0.62	71.02
	5.56 b	7.02	29.52	11.56	3.99	10.79	29.91	0.69	93.48
400	6.64 a	7.04	10.37	3.54	1.65	2.92	15.22	0.41	41.15
	6.08 b	6.52	9.72	4.90	1.15	4.25	15.22	0.41	42.17
500	7.05 a	3.58	22.14	10.10	2.93	7.29	25.00	0.79	71.83
	6.80 b	3.65	22.14	10.01	2.83	6.42	26.65	0.85	72.55

a,b 表示输水前与输水后 a, b meaning pre- and post-watering; ①地下水位值为 3 个重复的平均值 The values of groundwater table are means of three replications.; ②总盐浓度依据 7 大离子浓度计算,每个断面的地下水盐浓度值为 3 个重复的平均值 The concentration of total salt was calculated on the basis of these seven ions;The values of salinity groundwater in each transection are means of three replications

2.2 3种植物可溶性糖与游离脯氨酸的积累

图 2 表示不同地下水位和地下水盐浓度条件下 3 种植物可溶性糖浓度变化。输水使地下水位迅速抬升,而地下水总盐含量增加,尤其在 100m 和 300m 断面,地下水总盐含量增加量分别达到输水前的 66.34%和 31.62%。盐胁迫显著增加了 3 种植物

叶片或同化枝可溶性糖的浓度,100m 和 300m 断面较 200m 断面积累量更多。100m 到 300m 断面范围内 3 种植物可溶性糖积累有所不同,罗布麻于 100m 而桉柳于 300m 断面积累最多,胡杨积累量在这两个断面相近且达到最大;在 400m 与 500m 断面,响应于低的可利用性地下水,胡杨叶片可溶性糖浓度增加明显高于罗布麻和桉柳。

表 2 3 种植物生长状况于对应的地下水水位

Table 2 The data of growth state of three species to the groundwater table				
植物种 Species	主要根系分布深度 Distributing depth of main-root(m)	生长良好的地下水位 Groundwater table of promoting growth(m)	生长不良的地下水位 Groundwater table of inhibiting growth(m)	大部分死亡的地下水位 Lethal groundwater table of growth(m)
<i>Abocynum venetum</i>	2~3	1.5~4	>5	>6
<i>Tamarix</i> spp.	<5	1~6	>7	>10
<i>Populus euphratica</i>	<7	1~4	5~6	>8

数据由本研究项目组收集 Data are collected by our group

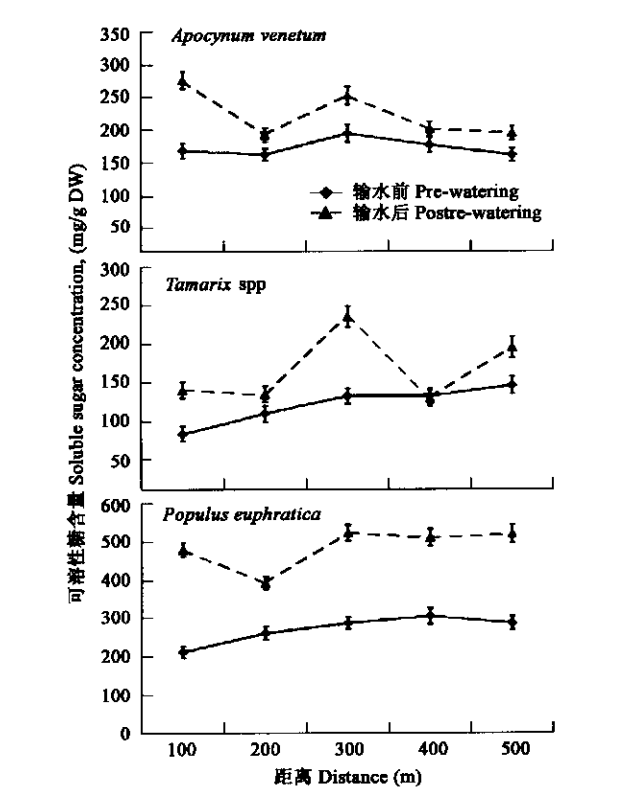


图 2 输水前后不同断面 3 种植物叶片或同化枝可溶性糖含量变化
Fig. 2 Changes of Soluble sugar concentration in leaves of three species at different trsections of study area with watering (Each point represents the average of 10 measurements \pm S. D.)

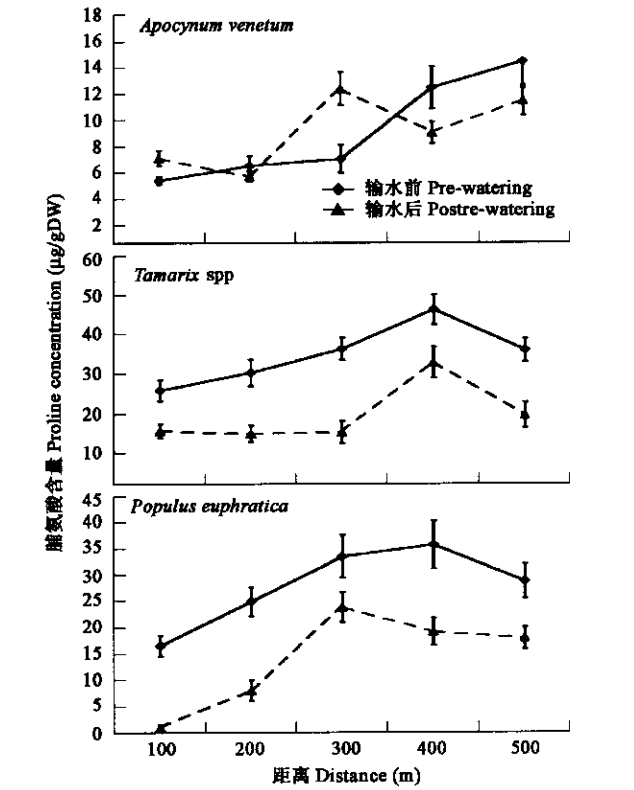


图 3 输水前后不同断面 3 种植物叶片或同化枝脯氨酸含量的变化
Fig. 3 Changes of free proline concentration in leaves of three species (Each point represents the average of 10 measurements \pm S. D.)

输水前后,胡杨和桉柳 300m、400m 及 500m 断面叶片或同化枝脯氨酸含量高于 100m、200m 断面,随地下水位不同程度的抬升,叶片或同化枝脯氨酸含量成比例下降;输水后罗布麻响应于 200m、400m 及 500m 断面地下水位抬升,叶片脯氨酸含量下降,而 100m 和 300m 断面,由于地下水总盐的影响,叶片脯氨酸含量显著增加(图 3)。

图 4 结果表明了 3 种植物叶片或同化枝脯氨酸积累百分量与可溶性糖积累百分量之间的相关关系。

2.3 3 种植物脱落酸(ABA)与细胞分裂素(CTK)含量变化

由图 5 可见输水前后植物叶片或同化枝 ABA 与 CTK 浓度增加量的变化。不同断面罗布麻与桉柳变化趋势相似,100m 和 300m 断面叶片或同化枝 ABA 与 CTK 浓度均为正增加量,而 200m、400m 及 500m 断面为负增加量;胡杨叶片 CTK 浓度在五个断面均为正增加量,ABA 浓度均为负增加量。

图 6 表示不同断面 3 种植物叶片或同化枝脯氨酸积累百分量、可溶性糖积累百分量与 ABA 浓度增加量的相关分析结果。

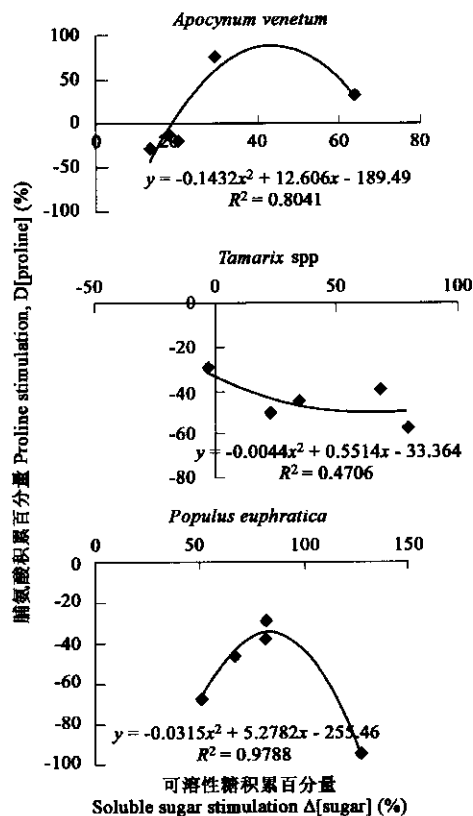


图4 不同断面3种植物叶片或同化枝脯氨酸积累百分量与可溶性糖积累百分量相关分析

Fig. 4 Relationship between free proline stimulation and soluble sugar stimulation in leaves of three species at different transections (Each point represents the average of 10 measurements \pm S. D.)

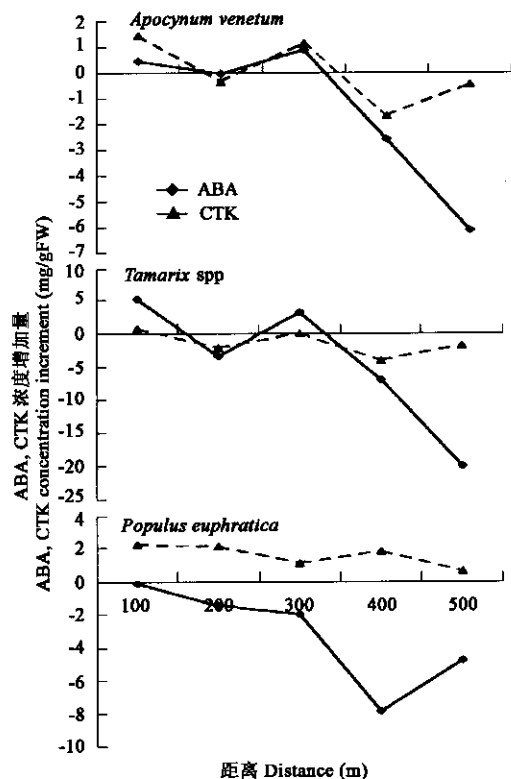


图5 输水前后不同断面3种植物叶片或同化枝 ABA, CTK 浓度增加量的变化

Fig. 5 Changes of concentration increment of ABA and CTK in leaves of three species at different transactions (Each point represents the average of 10 measurements \pm S. D.)

3 讨论

从表2可知3种荒漠植物生长状态于相对应的地下水水位。输水前,样地区地下水埋深超过草本植物罗布麻的主根分布深度并接近其致死深度,致使罗布麻种群严重衰败。而该地区最大的天然植被种群胡杨,也因地下水位下降到抑制其生长的深度,可利用水量减少而群落严重退化。输水后距河道300m范围内,由于地下水位上升到了适宜的深度,3种植物生长良好,此范围内植物群落(尤其是罗布麻)得到迅速恢复。

研究中发现,生态输水后纵向上输水中心距离不同的研究样地间,地下水水位抬升幅度有所不同;研究样地中横向上河道中心距离不同的断面间,近河道地下水水位抬升幅度大,远河道地下水水位抬升幅度小。输水后,地下水的盐分升高及其变化规律远比地下水水位的变化复杂,这可能与地下水在迁移和抬升过程中淋溶并携带土壤大量盐分有关,另外,地下水盐含量变化还受环境、地理、地质、土壤特性、输水方式等多种因素影响,其机制有待进一步研究。

渗透调节(OA)被认为是在水分极其亏缺,植物生存受到严重威胁时起作用的干旱耐受机制的重要组成部分^[24,25]。通过渗透调节降低植物的致死水势而延缓失水^[26]。OA即植物响应于细胞周围下降的水势而在细胞内主动积累无机与有机溶剂,继而降低细胞渗透势,吸收水分进入细胞以维持其膨压。植物在不同环境胁迫下积累的小分子有机溶剂,主要为游离脯氨酸和可溶性糖,通过对它们的大量合成增强细胞渗透势,从而保持组织稳定的水分状态。可溶性糖与脯氨酸对植物细胞渗透调节有重要贡献^[27]。

塔里木河沿岸荒漠植物发展了不同的水盐抗性生理过程以维持一定程度的组织水分状态,使其能够存活于极端缺水的环境中。程亚宁研究表明3.63~5.14m是塔里木河下游胡杨正常生长的胁迫水位。Marschner认为,地下水盐含量达50mmol/L时,植物将不适应该生境,而受到伤害^[28]。研究结果表明:100和300m断面,响应于高水平总盐含量的地下水,3种植物借助叶片可溶性糖的积累降低渗透势,建立了适应低可利用水环境的调节机制;研究范围内地下水位沿河岸依次抬升,随着水分胁迫缓解胡杨和柽柳叶片或同化枝脯氨酸含量发生了成比例的下降;另外,通过响应于100、300m断面盐胁迫罗布麻叶片脯氨酸含量

增加及响应于 400、500m 断面的水分胁迫胡杨叶片可溶性糖含量增加,分别增强了两种植物对盐和缺水的抗性(图 2,图 3);5 个断面 3 种植物叶片或同化枝可溶性糖和脯氨酸含量检测结果还表明,罗布麻、柽柳和胡杨中可溶性糖积累百分量分别达到 13.58%~63.71%, -2.49%~78.75%和 50.52%~127.04%,脯氨酸的积累百分量为 -12.40%~75.21%, -39.44%~-58.12%和 -28.91%~-94%。相关分析表明除柽柳以外,罗布麻与胡杨叶片中可溶性糖与脯氨酸积累百分量显著相关(图 4)。罗布麻通过快速积累可溶性糖及脯氨酸克服了盐胁迫的影响,但由于地下水位埋深超过其主根分布深度(表 1,表 2),使其生长主要受到可利用水量的限制。野外观察也表明,输水后距河道 300m 范围内,罗布麻比胡杨和柽柳恢复得更好;相同水盐胁迫条件下,胡杨比罗布麻和柽柳积累更多的叶片或同化枝可溶性糖与脯氨酸,响应于地下水位升高的叶片可溶性糖含量增加及脯氨酸含量下降过程,胡杨比罗布麻与柽柳发生得更快,表明胡杨对地下水位抬升变化更敏感,输水后在 400、500m 断面,前者也比后两者恢复得更好(图 2,图 3),这也与野外观察结果相吻合;与罗布麻和胡杨相比较,柽柳同化枝可溶性糖与脯氨酸含量变化相关性最小(图 4),表明柽柳发展了不同于这两种植物的通过有机溶剂积累适应胁迫环境的策略,即同化枝可溶性糖与脯氨酸作为响应于地下水位变化的功能物质在独立地起作用,可溶性糖积累发生在盐胁迫时(300m 断面)而脯氨酸的积累在干旱胁迫下更明显(400、500m 断面)(图 2,图 3)。由此可见,在水盐胁迫相伴发生的极端干旱地区,3 种植物中柽柳更适合在严酷环境中生存。

受到胁迫时植物维持水分状态的共同反应是关闭气孔,使组织水分散失最小。研究表明,只要部分根系暴露于干旱土壤中所产生的化学信息就足以影响植物的气孔行为^[29,30]。植物激素类物质,可能参与了向地上部分传导有关土壤及根部水分状况信息的过程。细胞分裂素(CTK)与脱落酸(ABA)作为化学信使从干旱的根部移动到叶片,内源 ABA 含量直接影响叶片气孔导度^[31]。干旱胁迫下的 CTK 研究表明,虽然 CTK 作为从根部到地上部分交流的信号作用还没有被清楚地证明,但因其主要在根部合成,所以水分胁迫会强烈地影响植物 CTK 的含量^[32,33]。Masia 等认为干旱胁迫期间 CTK 从根部向地上部分运输减少。干旱可以引起耐旱品种西红柿^[34]和水稻实生苗^[35]叶片 CTK 含量下降,这与对胡杨研究所得结果一致。输水后胡杨叶片 CTK 含量出现正增加而 ABA 含量出现负增加,ABA 含量降低而 CTK 含量显著增加进一步证实了 CTK 浓度增加有利于气孔开放的结论^[36],叶片 CTK 含量增加放大了降低的 ABA 信号效应。与此同时,随地下水位抬升脯氨酸积累下降,脯氨酸积累百分量与 ABA 积累量显著相关。响应于地下水位变化的脯氨酸积累,是一种依赖于 ABA 敏感性的维持胡杨叶片膨压和调节其气孔行为的方式;罗布麻叶片 CTK 和 ABA 间相互作用的变化趋势与柽柳中相似,100、300m 断面叶片 ABA 和 CTK 含量为正增加量而 200、400 和 500m 断面为负增加量。100、300m 断面两种植物叶片 CTK 和 ABA 浓度变化达到新的平衡,以利其对盐胁迫的适应。由于 CTK 含量增加减弱了增加的 ABA 信号效应,使叶片连续保持一定程度的气孔活性从而提高植物的耐盐性(图 3)。同时由图 6 可见,两种植物叶片可溶性糖和脯氨酸对 ABA 响应的敏感性不同,作为 ABA 浓度增加量的功能物质进行表达时,表现出不同的响应于地下水位的溶剂积累趋势,罗布麻叶片 ABA 积累量与脯氨酸积累百分量(Δ[脯氨酸])而柽柳中 ABA 积累量与可溶性糖积累百分量(Δ[可溶性糖])显著相关。

本研究结果提示,3 种典型荒漠河岸植物具有不同的抗旱避害机制。以应急输水为主要手段的塔里木河下游生态恢复与重建过程中,保持地下水位在 -1.73~-5.56m,地下水盐含量在 36.39~93.48mmol/L 范围内变化,草本植物罗布麻种群恢复效果最佳;地下水位在 -6.08~-6.80m,地下水盐含量在 42.17~72.55mmol/L 范围内,乔木胡杨对水位变化响应最为明显;地下水位在 -1.73~-7.05m,地下水盐含量在 36.39~93.48mmol/L 范围内,柽柳对环境适应能力很强,它是最适合生存于极端干旱区内内陆沿岸水盐胁迫相伴发生环境中的植物种。

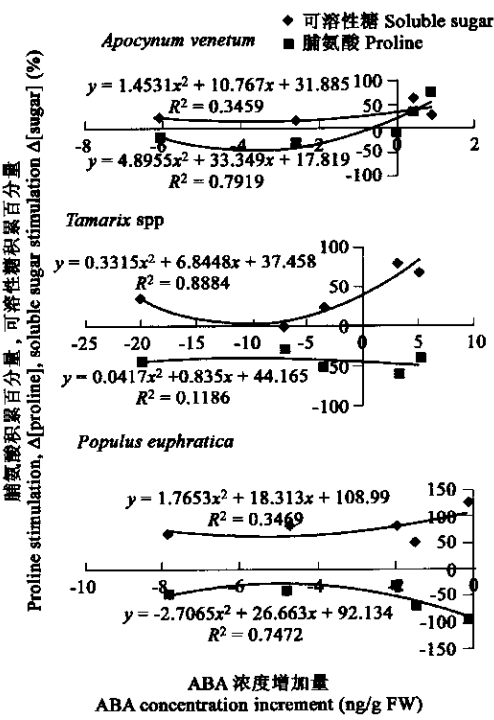


图 6 不同断面 3 种植物叶片脯氨酸积累百分量、可溶性糖积累百分量与 ABA 浓度增加量相关分析
Fig. 6 Relationship between ABA concentration increment and free proline stimulation, soluble sugar stimulation in leaves of three species at different transections (Each point represents the average of 10 measurements ± S. D.)

References:

- [1] Yang J P. A study of ecology question in Tarim river of Xinjiang. *Forest Economy*, 2000, **2**: 1~10.
- [2] Ragab R and Prudhomme C. Climate change and water resources management in arid and semi-arid regions: prospective and challenges for the 21st century. *Bio-systems Engineering*, 2002, **81** (1): 3~34.
- [3] Chen Y N, Chen Y P, Li W H, *et al.* Response of proline accumulation to the change of groundwater table in lower reaches of Tarim River. *Chinese Science Bulletin*, 2003, **48**(9): 958~961.
- [4] Cushman J C. Osmoregulation in plants: implications for agriculture. *Am. Zool.*, 2001, **41**: 758~769.
- [5] Munns R and Weir R. Contribution of sugars to osmotic adjustment in elongating and expanded zones of wheat during moderate water deficits at two light levels. *Aust. J. Plant. Physiol.*, 1981, **8**: 93~105.
- [6] Kameli A and Lösel D M. Contribution of carbohydrates and other solutes to osmotic adjustment in wheat leaves under water stress. *J. Plant. Physiol.*, 1995, **145**: 363~366.
- [7] Johnson R C, Nguyen H T and Croy L I. Osmotic adjustment and solute accumulation in two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop. Sci.*, 1984, **24**: 957~962.
- [8] Rekika D, Nachit M M, Araus J L, *et al.* Effects of water deficit on photosynthetic rate and osmotic adjustment in tetraploid wheats. *Photosynthetica*, 1998, **35**: 129~138.
- [9] Tan B H and Halloran G M. Variation and correlations of proline accumulation in spring wheat cultivars. *Crop. Sci.*, 1982, **22**: 459~463.
- [10] Ali Dib T, Monneveux P, Acevedo E, *et al.* Evaluation of proline analysis and chlorophyll fluorescence quenching measurements as drought tolerance indicators in durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum). *Euphytica*, 1994, **79**: 65~73.
- [11] Mattioni C, Lacerenza N G, Troccoli A, *et al.* Water and salt stress-induced alterations in proline metabolism of *Triticum durum* seedlings. *Physiol. Plant*, 1997, **101**: 787~792.
- [12] Correia M J and Pereira J S. The control of leaf conductance of white lupin by xylem ABA concentration decreases with the severity of water deficits. *J. Exp. Bot.*, 1995, **46**: 101~110.
- [13] Dodd I C, Stikic R, and Davies W J. Chemical regulation of gas exchange and growth of plants in drying soil in the field. *J. Exp. Bot.*, 1996, **47**: 1475~1490.
- [14] Aguilar M L, Espadas F L, Coello J, *et al.* The role of abscisic acid in controlling leaf water loss, survival and growth of micropropagated *Tagetes erecta* plants when transferred directly to the field. *J. Exp. Bot.*, 2000, **51**: 1861~1866.
- [15] Tardieu F and Davies W J. Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiol.*, 1992, **98**: 540~545.
- [16] Jarvis A J and Davies W J. Whole plant ABA flux and the regulation of water loss in *Cedrella odorata*. *Plant Cell Environ.*, 1997, **20**: 521~527.
- [17] Hubick K T, Taylor J S and Reid D M. The effect of drought on levels of abscisic acid, cytokinins, gibberellins and ethylene in aeroponically grown sunflower plants. *Plant Growth Regulation*, 1986, **4**: 139~151.
- [18] Blackman P G and Davies W J. Root to shoot communication in maize plants of the effects of soil drying. *Journal of Experimental Botany*, 1985, **36**: 39~48.
- [19] Chen Y N, Zhang X L and Cui W C. Ecological problems and proposals in Tarim River Basin, Xinjiang. *J. Chinese Science*, 2004, **3**: 191~195.
- [20] Francisco Z A, Pawela L N, Mark B, *et al.* Regeneration of native trees in response to flood releases from the United States into the delta of the Colorado River, Mexico. *J. Arid Environment*, 2001, **49**: 49~64.
- [21] Matthew W V, Edward P G and James L W. Tolerance of five riparian plants from the lower Colorado River to salinity drought and inundation. *J. Arid Environment*, 2001, **49**: 147~149.
- [22] Guerrier G and Patolia J S. Comparative salt responses of excised cotyledons and seedlings of pea to various osmotic and ionic stresses. *J. Plant. Physiol.*, 1989, **135**: 330~337.
- [23] Troll W and Lindsley J. A photometric method for the determination of proline. *J. Biol. Chem.*, 1955, **215**: 655~660.
- [24] Serraj R and Sinclair T R. Osmolyte accumulation: Can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant Cell Environ.*, 2002, **25**: 333~341.
- [25] Zhang J, Nguyen H T and Blum A. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J. Exp. Bot.*, 1999, **50**: 291~302.
- [26] Basnayake J, Ludlow M M, Cooper M, *et al.* Genotypic variation of osmotic adjustment and desiccation tolerance in contrasting sorghum

inbred lines. *Field Crops Res.* , 1993, **35**: 51~62.

[27] Elhaak M A, El-Din A S and Sammour R H. Response of *Phragmites australis* to water stress from flooding to drought. *Pak. J. Bot.* , 1993,**25**: 41~46.

[28] Marshner H. *Mineral nutrition of higher plants*. London: Academic Press, 1995. 889.

[29] Davies W J and Zhang J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991,**42**: 55~76.

[30] Davies W J, Tardieu F and Trejo C L. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil. *Plant Physiology*,1994,**104**: 309~314.

[31] Masia A, Pitacco Braggio L and Giulivo C. Hormonal responses to partial drying of the root system of *Helianthus annuus*. *Journal of Experimental Botany*, 1994,**45**: 69~76.

[32] Blackman P G and Davies W J. Cytokinins, abscisic acid and the control of plant water balance. *Acta Hort*, 1985b,**171**: 255~261.

[33] Incoll L and Jewer P C. Cytokinins and the water relations of whole plants. In: Horgan R and Jeffcoat B, Eds. *Cytokinins: Plant Hormones in Search of a Role, Monograph 14*. British Plant Growth Regulator Group, Bristol, 1987. 85~97.

[34] Pillay I and Beyl C. Early responses of drought-resistant and -susceptible tomato plants subjected to water stress. *Plant Growth Regulation*, 1990,**9**: 213~220.

[35] Bano A, Dprffling K, Bettin D, *et al.* Absciscic acid and cytokinins as possible root-to-shoot signals in xylem sap of rice plants in drying soil. *Aust. J. Physiol.* , 1993, **20**: 109~115.

[36] Jewer P C and Incoll L D. Promotion of stomatal opening in the grass *Antheophora pubescens* Nees. by a range of natural and synthetic cytokinins. *Planta*, 1980,**150**: 218~281.

参考文献:

[1] 杨继平. 新疆塔里木河流域生态建设问题研究. 林业经济,2000,(2):1~10.

[3] 陈亚宁,陈亚鹏,李卫红,等. 塔里木河下游胡杨脯氨酸累积对地下水位变化的响应. 科学通报,2003,**48**(9):958~961.

[19] 陈亚宁,张小雷,崔旺诚. 塔里木河主要生态问题与对策研究. 中国科学,2004,**3**:191~195.