

DOI: 10.5846/stxb202006211616

席璐璐, 缙倩倩, 王国华, 宋冰. 荒漠绿洲过渡带一年生草本植物对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2021, 41(13): 5425-5434.

Xi L L, Gou Q Q, Wang G H, Song B. The responses of typical annual herbaceous plants to drought stress in a desert-oasis ecotone. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(13): 5425-5434.

荒漠绿洲过渡带一年生草本植物对干旱胁迫的响应

席璐璐¹, 缙倩倩^{1,*}, 王国华^{1,2}, 宋 冰¹

1 山西师范大学, 地理科学学院, 临汾 041004

2 中国科学院西北资源与环境研究院 中国生态系统研究网络临泽内陆河流域研究站, 兰州 730000

摘要: 选取河西走廊荒漠绿洲过渡带典型一年生草本植物雾冰藜 (*Bassia dasyphylla*)、虎尾草 (*Chloris virgata*) 和狗尾草 (*Setaria viridis*) 为研究对象, 设置 5 个水分梯度 (正常水分 (CK), 轻度干旱 (5d)、中度干旱 (10d)、重度干旱 (15d), 重度干旱 (15d) 复水), 分析了 3 种一年生草本植物生理和形态等性状对干旱胁迫的响应。结果表明: 一年生草本植物可以通过生理反应 (渗透调节) 适应轻度和中度干旱胁迫, 而通过个体形态来适应重度干旱胁迫。在轻度和中度干旱处理下, 一年生草本植物通过调控叶片渗透调节物质脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖维持叶片渗透压, 提高保水能力, 叶绿素含量增加, 使丙二醛含量维持在较低的水平, 同时, 根系活力增强, 有效促进了根系水分吸收; 而在重度胁迫下, 渗透调节物质作用降低, 丙二醛含量迅速增加, 导致可溶性蛋白含量下降, 叶绿素分解加速, 植物生长受到抑制, 在有限的生物量下, 一年生草本植物主要通过根系伸长、根长与茎长的比增加和减小茎长来适应重度干旱胁迫, 最终导致了种子百粒重和结种数量下降。

关键词: 一年生草本植物; 干旱胁迫; 荒漠绿洲过渡带; 个体形态响应; 生理适应

The responses of typical annual herbaceous plants to drought stress in a desert-oasis ecotone

XI Lulu¹, GOU Qianqian^{1,*}, WANG Guohua^{1,2}, SONG Bing¹

1 College of Geographical Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041004, China

2 Linze Inland River Basin Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

Abstract: We selected three typically annual herbaceous plants *Bassia dasyphylla*, *Chloris virgata*, and *Setaria viridis* as study subjects in a typical desert-oasis ecotone in the Hexi Corridor, and analyzed their responses under five drought gradients which included normal water supply (CK), light drought stress (5 d), moderate drought stress (10 d), severe drought stress (15 d), and re-watering after severe drought stress (15 d). The results showed that the annual herbaceous plants adapted to mild and moderate drought stress through physiological response (osmotic regulation), but through individual morphology for severe drought stress. Under mild and moderate drought conditions, the annual herbaceous plants maintained leaf osmotic pressure by regulating leaf osmoregulation substances proline, soluble protein and soluble sugar, and improved the water holding capacity. Meanwhile the chlorophyll content increased, so that the malondialdehyde content was maintained at a low level. Moreover, the root activity was enhanced, which effectively promoted the increase of the root water absorption. Under the severe drought condition, the function of osmoregulation substances decreased. The increase of malondialdehyde content caused the decrease of soluble protein content and the acceleration of chlorophyll decomposition. Thus, the plant growth was slow and the biomass was very limited. The annual herbaceous plants adapted to severe drought

基金项目: 国家自然科学基金青年基金 (41701045, 41807518); 山西省面上青年基金 (201801D221336)

收稿日期: 2020-06-21; **网络出版日期:** 2021-04-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gqqqianqian@163.com

stress by elongating the root length, increased the ratio of root length and reduced the stem length. Under severe drought stress, the 100 seed weight and the seed number of the annual herbaceous plants also decreased significantly.

Key Words: annual herbaceous plants; drought stress; desert-oasis ecotone; individual morphological response; physiological adaptation

一年生草本植物是干旱半干旱荒漠生态系统植物区系的恒有层片^[1],广泛分布于荒漠区土质、沙质、砾质、石质、盐碱土等生境,对于荒漠生态系统生物多样性的维持和生态系统功能稳定发挥着不可替代的作用^[2]。目前,国内外关于荒漠地区一年生草本植物的研究已有大量报道。国外主要对一年生草本植物的生态意义和生存对策、物种丰富度和多样性、生长、繁殖和生产力以及季节动态等方面开展了研究^[3-6]。例如, Madon 和 Medail^[3]对地中海一年生草本植物研究发现一年生植物具有高度的耐胁迫能力; Brown^[4]在科威特荒漠发现,在三个生长季节一年生草本植物的生物量受初雨的发生时间,生长期的降雨量及时间分布影响; Krieger 等^[5]发现一年生草本植物生命周期短,繁殖率高,对于干旱有很强的适应能力; Robinson^[6]发现在阿曼干旱林地荒漠,多年生植物可以通过叶片截留并重新分配降雨对一年生草本植物的生长和丰度的空间格局产生影响。我国学者主要研究了荒漠地区一年生植物层片组织格局、生态适应模式^[1]、物种多样性^[7]、分布特征^[8-9]、丰富度的季节变化及不同生活型植物生物量特征^[10]、叶片对凝结水响应^[11],更多关注干旱与半干旱地区荒漠群落一年生层片对于荒漠生态系统稳定和防止土地荒漠化的重要作用^[1,7-18]。同时学者们还对荒漠地区一年生草本植物种子萌发^[12-14]和土壤种子库^[15-16]、一年生植物的生理生态特征,例如光合速率^[17]、蒸腾速率和气孔导度^[18]进行研究,阐释了一年生植物在生理特性上对环境的生态适应性,而目前探讨一年生植物对干旱胁迫的适应机制的研究还相对有限。

在干旱荒漠地区,降水稀少、不连续、不可预测,且小降水事件发生频率高、降水间隔期长^[19],一年生草本植物作为机会主义者,高度顺应气候波动,对干旱胁迫和水分供应高度敏感,并能够在高温干旱时期通过调节生理、生长和繁殖策略,快速完成生活史,虽植株生长矮小,但结实较多^[7,18]。生长在干旱半干旱荒漠生态系统的一年生草本植物,在长期进化中形成了复杂多样的干旱胁迫适应对策,因此,一年生草本植物对干旱胁迫的响应机制研究一直是干旱荒漠生态系统研究的重点内容。例如,宋士伟等^[20]通过对野大麦 (*Hordeum brevisubulatum*) 幼苗进行生理指标测定,研究表明,野大麦在遭受干旱胁迫的情况下,野大麦叶片脯氨酸含量呈连续上升趋势,可溶性糖呈先上升后下降趋势;郭郁频^[21]也通过设置不同干旱胁迫条件,研究表明,随着干旱胁迫的加剧,早熟禾 (*Poa*) 幼苗叶片叶绿素含量呈下降趋势,脯氨酸含量、丙二醛含量总体呈上升趋势;李秋艳等^[22]通过人工控制降水量处理水平模拟幼苗生长对生长季节内降水量变化的响应,研究表明,5 种荒漠植物能够调节对地上地下生物量的分配来适应环境变化;徐贵青等^[23]对 3 种荒漠植物根系研究表明,根系在一定程度上具有向土壤湿润区域发展的向水特性。目前,更多学者关注植物对增温和控制降水量导致的干旱胁迫的响应,而天然环境下过长的降水间隔是影响植物的生理和生长的直接因素,但目前相关研究鲜有报道,导致我们还无法系统全面了解一年生草本植物对气候干旱的响应。

河西走廊地处我国西北干旱内陆地区,是重要的农业生产基地,但由于深居内陆、干旱少雨、风沙活动频繁,绿洲沙漠化严重,该区也是中国西北主要的沙漠化防治区^[24]。该区通过在荒漠绿洲过渡带建立人工固沙植被,保持绿洲生态环境稳定。经过近 50 年人工固沙植被的建立,人工林内灌木和多年生草本植物入侵稀少,而大量一年生草本植物入侵并定居,并成为人工固沙植被群落中草本层片的优势植物层片,对防治近地表风沙活动和保持沙面稳定发挥着至关重要的作用^[25]。该地区一年生植物主要由一年生禾本科、一年生藜科、十字花科组成,其中一年生禾本科虎尾草 (*Chloris virgata*) 和狗尾草 (*Setaria viridis*) 与一年生藜科雾冰藜 (*Bassia dasyphylla*) 是主要的优势种。由于降水匮乏,蒸发强烈,年际降水量波动大,年内降水分布极度不均匀,干旱胁迫成为该地区一年生草本植物最关键的影响因素。本文以河西走廊荒漠绿洲过渡带典型一年生草

本植物(雾冰藜、虎尾草和狗尾草)为研究对象,通过模拟不同降水间隔期对其进行胁迫处理,研究 3 种一年生草本植物在不同干旱胁迫下生理、生长和繁殖的响应规律,探讨植物生理指标之间的关系,以期揭示干旱半干旱地区一年生草本植物的抗旱机制,进而为荒漠生态系统的科学管理提供理论支撑。

1 研究区概况与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃河西走廊中部临泽县北部荒漠绿洲过渡带($39^{\circ}22'—39^{\circ}23'N$, $100^{\circ}07'—100^{\circ}08'E$),是临泽绿洲和巴丹吉林沙漠的交汇处^[26],该地海拔约 1386m,气候类型属于典型的温带大陆性荒漠气候,年平均气温为 7.6℃,多年平均降水量为 118.4mm,降水稀少,且分布不均匀,集中在 5—8 月,年平均蒸发量为 2400mm,干旱指数达到 20^[27]。地带性土壤均为灰棕漠土、沙壤土及沙土。地貌景观类型有流动、半流动、固定、半固定沙丘以及丘间低地。为了防止风沙侵袭及恢复绿洲边缘生态环境,在当地种植梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii* Kom),红柳(*Tamarix ramosissima*)等人工固沙植被,在人工林内雾冰藜、虎尾草和狗尾草等一年生草本植物不断侵入,成为人工固沙植被草本层的优势植物种,并在防止近地表风蚀发挥着不可忽略的作用。

1.2 试验设计

试验用种子于 2018 年 9 月采自河西走廊中国科学院临泽内陆河流域研究站附近的半固定沙丘上,同一物种的种子在 20—30 个植株个体上收集,自然风干并充分混合(图 1)。实验室盆栽试验时间为 2019 年 6 月 1 日—9 月 15 日。花盆内直径为 30cm,深 20cm。每盆装中沙(粒径 0.5—0.25mm)3kg,将纱布铺在花盆底部,阻止沙子漏出,同时可保持通气。选取子粒饱满、大小基本一致且无病虫的 3 种一年生草本植物种子,每种单独播种于花盆内,每种植物播种 20 盆,共 60 盆,每盆播种 50 粒,行距 3cm,播深 2cm(图 2),为了防止系统误差,60 个花盆随机摆放,并在每盆上用标签纸进行标号。用烧杯等量浇水至花盆底部渗出水,控制实验室温度为 15/25℃,以保证种子顺利出苗。自播种后每天记录出苗数,在停止出苗 3 天后,每盆留 10 株长势良好、生长情况相近的植物进行正常浇水种植。



图 1 三种一年生草本植物采集种子照片

Fig.1 Seed photos of three annual herbaceous plants

根据临泽站 40 年降水资料统计,该区多年平均降水量为 118.4mm,因此按照多年平均降水量设定试验期间正常水分条件(对照);此外,资料还显示,<10d 的降水间隔期占比率最大,为年无降水期的 67.56%,10—20d 间隔期占 13.23%,且频率基本稳定,但>20d 的间隔期频率明显下降且变异较大,因而本试验设定 5d 间隔期(轻度干旱)、10d 间隔期(中度干旱)、15d 间隔期(重度干旱)来模拟自然降水频率^[28]。为减少水分蒸发,尽量保证土壤接受的实际降水量与设定的模拟降水量一致,模拟降水均在同一天 19:00—20:00 内完成,并将试验设定的降水量均匀地洒在花盆中。3 种植物正常生长至生长期与繁殖期转换期时开始进行干旱胁迫模拟试验并停止浇水,每隔 5d 采样一次,干旱处理到 15d 为止,为了测定植物在重度干旱胁迫下的恢复能力,对于干旱胁迫 15d 的植物进行自然复水(DS)并于复水第二天取样。取样时先用水将盆土充分浸泡,将土壤连

同植株轻轻倒出,然后用流水慢慢冲洗,洗净根系上所有附泥,样品迅速带回实验室,放入 4℃ 以下低温冰箱保存,测定各项指标。

1.3 测定指标与方法

生理参数:采用 TTC 法测定根系活力^[29];采用 80% 丙酮法测定叶绿素含量^[29];用硫代巴比妥酸法测定丙二醛含量^[29];采用酸性茚三酮法测量脯氨酸含量^[29];采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量^[30];用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白质含量^[30]。

形态参数:茎长、根长用直接测量法,用精确到 0.01cm 的直尺测量。茎长是测量根部以上至穗以下的部分;根长是测量植物的主根根长。

繁殖参数:收集全部种子,于实验室晾干至恒重,测定百粒重;并测出单株结种数。以上指标均重复 3 次,取平均值。

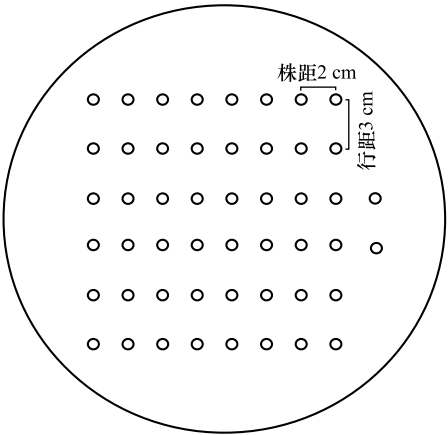


图 2 盆栽种植(行距、株距)示意图
Fig.2 The schematic diagram of pot planting (row spacing, plant spacing)

表 1 研究区 40 年降水量、降水事件、降水间隔期频率分布

	降水量级 Rainfall class/mm					
	≤5	5.1—10	10.1—15	15.1—20	20.1—25	>25
降水量频率/% Frequency of rainfall	44.57±10.96	27.68±8.87	13.03±7.28	4.83±2.96	3.93±2.21	5.96±3.01
降水事件频率/% Frequency of rainfall events	72.97±15.39	18.02±8.16	3.6±2.01	2.7±1.56	0.9±0.16	1.81±0.73
	降水间隔期 Inter-rainfall period/d					
	<10	10—20	20—30	30—40	>40	
频率 Frequency/%	68.65±8.62	13.68±6.53	10.01±4.31	3.84±2.49	3.82±2.26	

1.4 数据分析

采用 SPSS 21.0 进行单因素方差分析和 Duncan's 多重比较分析同一植物不同胁迫水平各个参数的差异显著性($P<0.05$),用相关性分析方法分析植物各生理之间的相关性。利用 Origin 2018 作图软件完成图形绘制。

2 结果与分析

2.1 3 种一年生草本植物对干旱胁迫的生理响应

在不同干旱胁迫下叶片渗透调节物质(脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白)差异显著($P<0.05$),脯氨酸、可溶性糖含量基本趋势为随着干旱胁迫天数的增加而增加,可溶性蛋白含量随干旱胁迫天数增加呈先增大后减小;干旱胁迫 5d 时,叶片脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量均上升,脯氨酸含量上升幅度最大(190.81%、184.62%、51.80%);干旱胁迫 10d 时,与对照相比可溶性蛋白含量增幅(652.80%、1045.85%、1333.48%)较大,并达到峰值;干旱胁迫 15d 时,叶片可溶性蛋白含量有所下降,可溶性糖增幅(584.49%、197.12%、635.47%)较大(图 3)。

不同干旱胁迫下叶片丙二醛含量差异显著($P<0.05$),随着干旱胁迫天数增加呈上升趋势;干旱胁迫 15d 时,叶片丙二醛含量增大到最高值(7.41μmol/g、14.16μmol/g、10.34μmol/g)(图 4)。

在不同干旱胁迫下叶片叶绿素含量差异显著($P<0.05$),随着干旱胁迫天数的增加,呈下降趋势;在对照

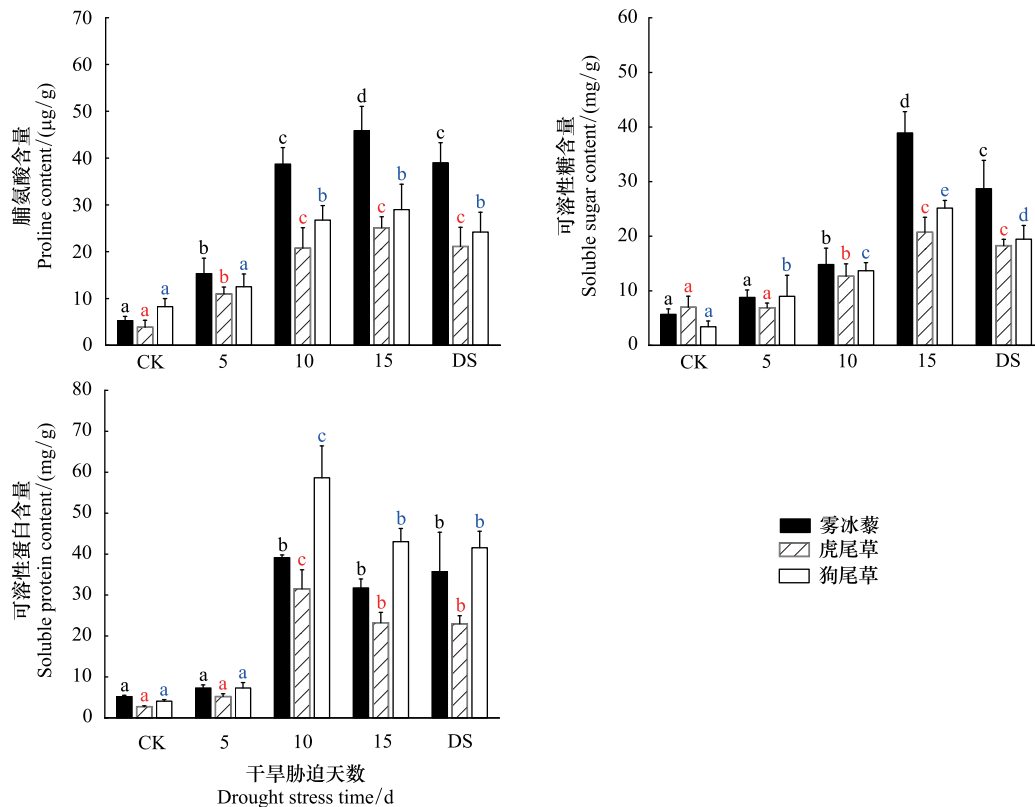


图 3 雾冰藜、虎尾草和狗尾草渗透调节物质对干旱胁迫的响应

Fig.3 Response of osmoregulation substances in *Bassia dasyphylla*, *Chloris virgata* and *Setaria viridis* to drought stress

不同黑色字母代表雾冰藜不同干旱胁迫处理差异显著 ($P < 0.05$), 相同黑色字母代表雾冰藜不同干旱胁迫处理差异不显著 ($P > 0.05$); 不同红色字母代表虎尾草不同干旱胁迫处理差异显著 ($P < 0.05$), 相同红色字母代表虎尾草不同干旱胁迫处理差异不显著 ($P > 0.05$); 不同蓝色字母代表狗尾草不同干旱胁迫处理差异显著 ($P < 0.05$), 相同蓝色字母代表狗尾草不同干旱胁迫处理差异不显著 ($P > 0.05$); CK: 对照; DS: 重度干旱胁迫后复水

组, 叶绿素含量分别为 0.83mg/g 、 0.48mg/g 和 0.58mg/g ; 干旱胁迫 15d 时, 叶片叶绿素含量降至最低值, 与对照相比分别下降了 46.21%、39.69% 和 33.34% (图 5)。

在不同干旱胁迫下根系活力差异显著 ($P < 0.05$), 呈先上升后下降趋势; 在干旱胁迫 5d 时, 各植物根系活力有所上升并达到最大值, 分别升高 31.77%、17.89% 和 20.91%; 随后逐渐降低, 干旱胁迫 15d 时, 根系活力下降至最低值 (图 6)。

15d 干旱胁迫复水后, 叶片脯氨酸含量、可溶性糖含量和丙二醛含量均有所下降, 叶绿素含量和根系活力均有所上升。

2.2 3 种一年生草本植物对干旱胁迫的形态响应

随着干旱胁迫天数增加, 3 种植物根长伸长; 虎尾草和狗尾草的茎长呈现出下降趋势, 雾冰藜茎长呈上升趋势; 雾冰藜根长与茎长度的比呈现下降趋势, 虎尾草和狗尾草根长与茎长度的比呈现上升趋势。干旱胁迫

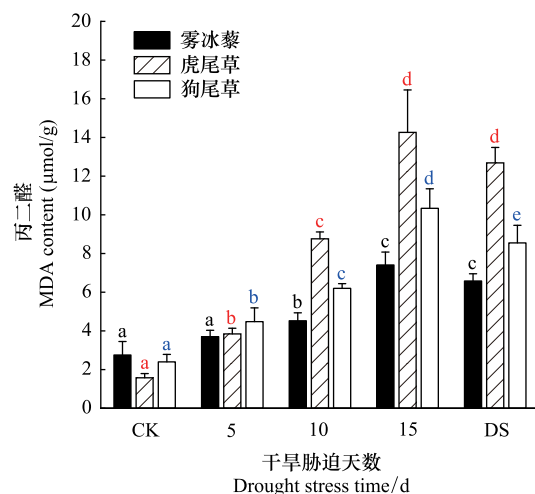


图 4 雾冰藜、虎尾草和狗尾草丙二醛含量对干旱胁迫的响应

Fig.4 Response of Malondialdehyde (MDA) contents in *Bassia dasyphylla*, *Chloris virgata* and *Setaria viridis* to drought stress

15d时,虎尾草、狗尾草茎长分别减少了25.25%和26.59%,雾冰藜茎长上升了44.61%,3种植物根长较对照处理下伸长了18.86%、26.38%和21.74%(图7)。

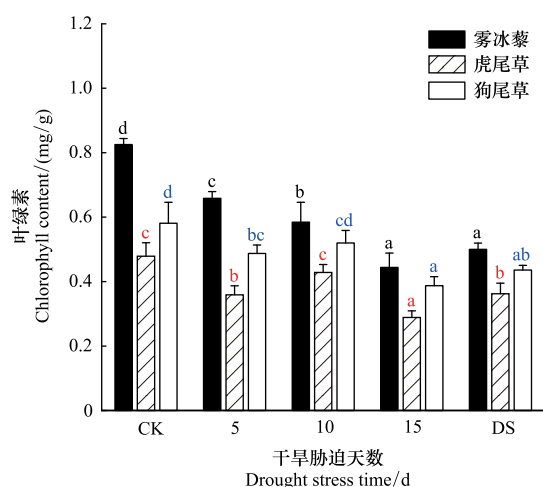


图5 雾冰藜、虎尾草和狗尾草叶绿素含量对干旱胁迫的响应

Fig.5 Response of chlorophyll contents in *Bassia dasyphylla*, *Chloris virgata* and *Setaria viridis* to drought stress

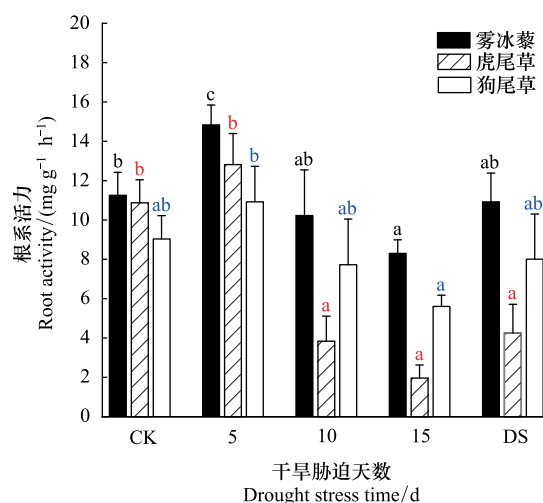


图6 雾冰藜、虎尾草和狗尾草根系活力对干旱胁迫的响应

Fig.6 Response of root activity in *Bassia dasyphylla*, *Chloris virgata* and *Setaria viridis* to drought stress

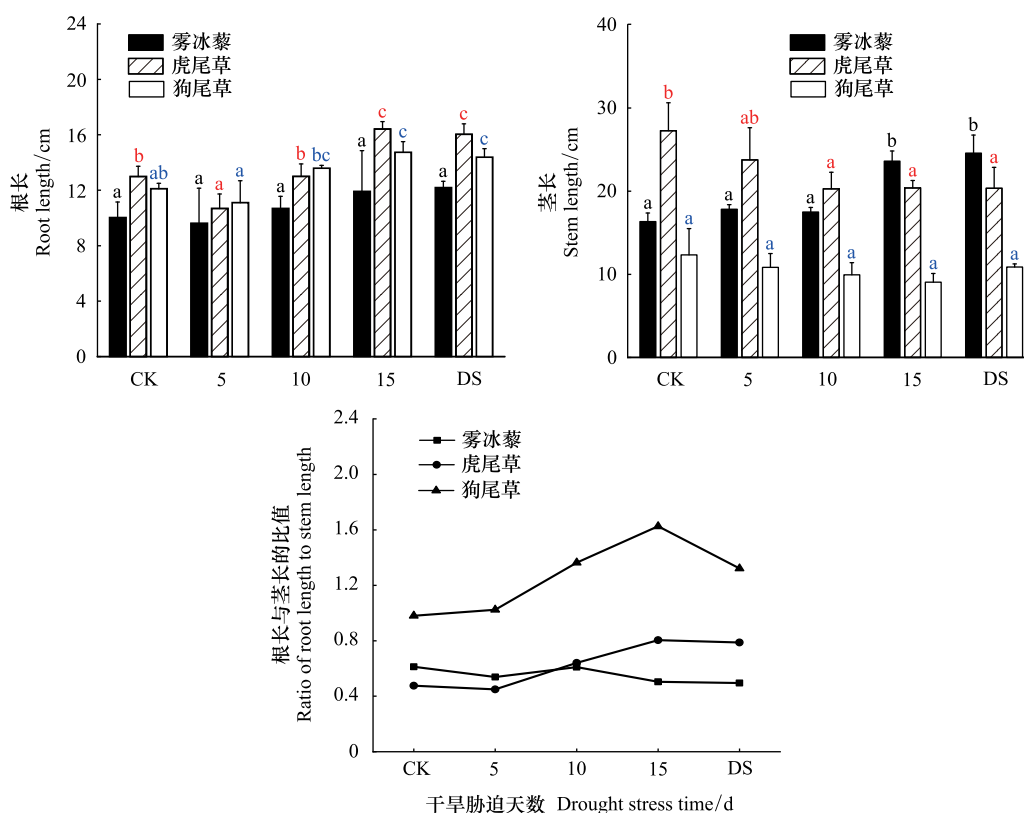


图7 雾冰藜、虎尾草和狗尾草生长对干旱胁迫的响应

Fig.7 Response of the growing in *Bassia dasyphylla*, *Chloris virgata* and *Setaria viridis* to drought stress

2.3 3 种一年生草本植物对干旱胁迫的繁殖响应

在不同干旱胁迫下,结种数和百粒重均差异显著($P<0.05$):随着干旱胁迫天数的增加,结种数和百粒重总体呈下降趋势。干旱胁迫 15d 时,结种数均降为最小值,与对照相比,分别降低了 67.82%、45.82% 和 46.97%,百粒重降幅为 52.53%、61.52% 和 55.49% (图 8)。

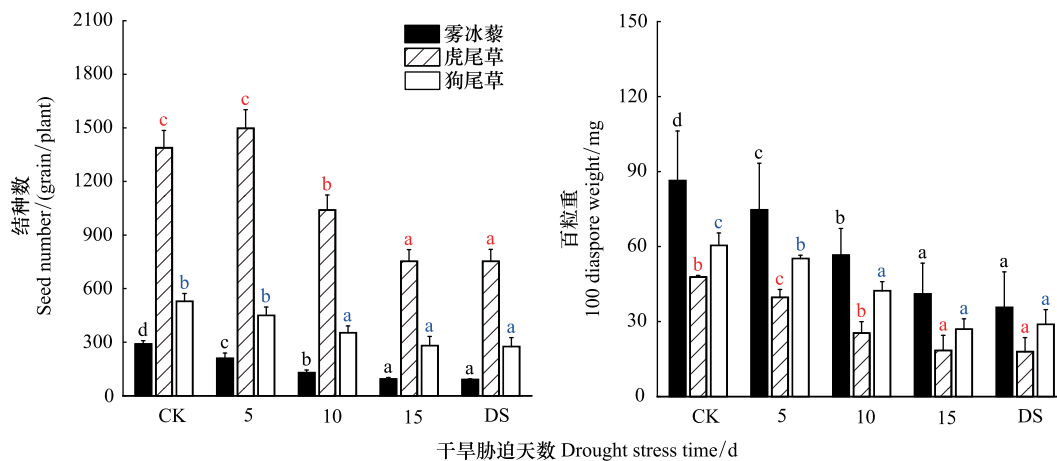


图 8 雾冰藜、虎尾草和狗尾草繁殖体对干旱胁迫的响应

Fig.8 Response of propagules in *Bassia dasyphylla*, *Chloris virgata* and *Setaria viridis* to drought stress

3 讨论

3.1 3 种一年生草本植物对干旱胁迫的生理响应

本研究发现,当 3 种一年生草本植物受到干旱胁迫时,叶片内会产生大量的渗透调节物质(脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖),轻度干旱脯氨酸含量增加 190.81%、184.62%、51.80%,中度干旱可溶性蛋白含量增加 652.80%、1045.85%、1333.48%;而重度干旱复水后,干旱胁迫被解除,3 种一年生草本植物的脯氨酸和可溶性糖含量向正常水平恢复,这说明这 3 种一年生草本植物在叶片渗透调节方面对复水表现出明显的响应,对于重度干旱胁迫的损伤仍具有较高的修复能力。很多研究表明,植物受到干旱胁迫时,叶片的细胞通过吸收无机离子(例如, Na^+ 、 Ca^{2+})^[31]或产生有机质溶质^[32-34]维持渗透势,保持细胞继续吸水,维持叶片细胞组织具有一定的持水力或免于脱水,从而对干旱胁迫起到了缓冲保护的作用。3 种一年生草本受到干旱胁迫时,在植物叶片内会主动积累脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖来提高提高渗透调节能力,维持细胞内外渗透平衡,保证细胞的保水能力,增强其抗旱性,尤其是脯氨酸,是一年生草本植物对干旱胁迫反应最为敏感的一种渗透调节物质^[35]。在本研究区,年降水量只有大约 100mm, <10d 降水间隔期占比率(68%),降水发生时间和持续时间多变,荒漠一年生草本植物在荒漠区长期处于干旱胁迫状态,增加叶片的脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖含量,维持稳定渗透势,是荒漠一年生草本应对荒漠环境中干旱的关键生理适应策略。

同时,本研究发现 3 种一年生草本植物叶片内丙二醛含量也会随着干旱程度增加而增加(169.13%、804.65%、330.69%);3 种一年生草本植物叶片内叶绿素含量也会随着干旱程度增加而减少(下降 46.21%、39.69%和 33.34%)。一般认为,当干旱对植物的胁迫程度较轻时,植物体内丙二醛在较低水平,一旦超过植物的耐受极限,导致脂质过氧化产物丙二醛的大量产生^[36]。丙二醛含量上升会加速叶绿素的分解,从而抑制植物光合作用和个体生长^[37]。在本研究中,轻度干旱胁迫下,丙二醛与渗透调节物质、叶绿素含量关系不显著,而随着干旱胁迫程度增加,丙二醛与渗透调节物质、叶绿素含量之间呈显著负相关关系(表 2),这是由于轻度干旱时一年生草本植物叶片渗透调节物质上升,叶片丙二醛含量维持在较低水平,叶绿素含量增加;而中度和重度干旱胁迫时,丙二醛含量逐渐增加,丙二醛具有细胞毒性,与膜结构上的蛋白质结合,使蛋白质含量

下降^[21],导致一年生草本植物的渗透调节作用不显著,同时叶绿素分解加速,从而使植物生长受到抑制。

表 2 干旱胁迫下 3 种一年生草本植物生理指标间的相关性分析

Table 2 Correlation analysis of physiological indexes of three annual herbaceous plants under drought stress

干旱胁迫程度 Drought stress degree	指标 Indicators	渗透调节物质 Osmoregulation substance			丙二醛 Malondialdehyde content	叶绿素 Chlorophyll content
		脯氨酸 Proline content	可溶性糖 Soluble suger content	可溶性蛋白 Soluble protein content		
轻度干旱胁迫 Light drought stress	脯氨酸	1				
	可溶性糖	-0.253	1			
	可溶性蛋白	0.140	0.641 **	1		
	丙二醛	0.142	-0.316	-0.179	1	
	叶绿素	0.544 *	0.389	0.711 **	-0.214	1
中度干旱胁迫 Moderate drought stress	脯氨酸	1				
	可溶性糖	0.119	1			
	可溶性蛋白	0.076	0.051	1		
	丙二醛	-0.865 **	-0.474 *	-0.361	1	
	叶绿素	0.759 **	0.592 **	0.267	-0.305	1
重度干旱胁迫 Severe drought stress	脯氨酸	1				
	可溶性糖	0.887 **	1			
	可溶性蛋白	0.080	0.131	1		
	丙二醛	-0.792 **	-0.750 **	-0.539 *	1	
	叶绿素	0.827 **	0.831 **	0.477 *	-0.898 **	1

$n=18$, *:表示显著相关($P<0.05$), **:表示极显著相关($P<0.01$)

本研究还发现,在轻度干旱条件下,3 种一年生草本植物根系活力为最大值,而随着干旱程度增加,根系活力逐渐降低。根系活力影响水分吸收,活力越强,越有益于水分吸收^[38]。一年生草本植物在轻度干旱胁迫时,除了进行渗透调节以及光合作用调节,还会通过增加根系活力,保证根系从土壤中吸收更多水分,以缓解干旱对生长的抑制,从而表现出适应干旱环境的能力。

3.2 3 种一年生草本植物对干旱胁迫的形态响应

本研究发现,当降水的时间间隔增大,干旱程度加剧时,3 种一年生草本植物还可以通过个体形态调节进行适应,尤其在重度干旱胁迫时,茎长下降明显,植物增加地下根系投入,通过延伸主根系长度,增加根长来适应严重干旱。在荒漠生态系统,许多旱生植物对资源限制都可以做出类似的个体形态反应,根系会向较深土层延伸,在深层土壤吸收土壤水分^[22-23,39]。而对于浅根系的一年生草本植物,根系对降水和浅层土壤水分变化极为敏感,最先感知干旱胁迫,因而,在干旱胁迫时,根系最先反应,这是一种典型的“开源”策略^[40]。

3.3 3 种一年生草本植物对干旱胁迫的繁殖响应

本研究还发现,轻度干旱和中度干旱时,一年生植物最大限度地提高繁殖输出,百粒重及结种数均维持在较高水平,而重度干旱胁迫时,一年生草本植物株的地上部生长受到抑制作用,直接导致了百粒重和结种数量下降,结种数分别下降 67.82%、45.82%和 46.97%,百粒重分别下降 52.53%、61.52%和 55.49%。有研究表明,植物受到严重干旱胁迫时,繁殖分配低即可保证其存活,如果提高繁殖分配,则会危及一年生草本植物的生存。资源利用学说认为,生境中的可利用资源是影响植物种群繁殖分配比例的重要因素,当资源不足时,植物会将更多的资源分配给营养结构以提高资源的获取能力^[41]。有研究表明,荒漠植物权衡种子数量和质量资源分配,是荒漠植物适应干旱环境的一种机制^[42]。许多研究都预测干旱荒漠地区未来的极端干旱和极端降雨事件将更频繁^[43-44],使降水间隔期更大,干旱荒漠地区植物可能经受更为严重干旱胁迫。在全球气候变化的背景下,一年生草本植物作为机会主义者,比多年生草本植物可能更具有优势,一年生草本植物在应对干旱时具有更灵活的生长和繁殖适应策略,在荒漠生态系统中作用将更加明显。

4 结论

本研究发现轻度和中度干旱胁迫时一年生草本植物主要通过生理调整:增加叶片脯氨酸含量、可溶性蛋白含量和可溶性糖含量维持叶片渗透压,提高保水能力,并增加叶绿素含量,使丙二醛含量维持在较低水平,从而使植物维持正常体内生长环境;同时,轻度干旱时根系活力增强,有效促进根系水分吸收与生长。由于生理调整作用,轻度和中度干旱时百粒重及结种数均维持在较高水平。而在重度干旱胁迫下,叶片丙二醛含量迅速增加达到最高值,加速叶绿素分解使可溶性蛋白含量下降,渗透调节作用达到了极限,从而抑制植物有效生长,植物开始启动个体形态响应(增加根系投入,减少地上茎干投入),根系延伸反应出一年生草本植物适应干旱逆境的一种“开源”策略。同时,重度干旱胁迫时,一年生草本植物植物地上部生长受到抑制,从而导致结种数和百粒重下降。

参考文献(References):

- [1] 梁存柱, 王伟, 朱宗元, 刘钟龄. 荒漠区一年生植物层片的组织格局与生态适应模式. 干旱区资源与环境, 2002, 16(1): 77-83.
- [2] 李雪华, 李晓兰, 蒋德明, 刘志民, 于庆和. 干旱半干旱荒漠地区一年生植物研究综述. 生态学杂志, 2006, 25(7): 851-856.
- [3] Madon O, Médail F. The ecological significance of annuals on a Mediterranean grassland (Mt Ventoux, France). Plant Ecology, 1997, 129(2): 189-199.
- [4] Brown G. Species richness, diversity and biomass production of desert annuals in an ungrazed *Rhanterium epapposum* community over three growth seasons in Kuwait. Plant Ecology, 2003, 165(1): 53-68.
- [5] Krieger A, Porembski S, Barthlott W. Temporal dynamics of an ephemeral plant community: species turnover in seasonal rock pools on Ivorian inselbergs. Plant Ecology, 2003, 167(2): 283-292.
- [6] Robinson M D. Growth and abundance of desert annuals in an arid woodland in Oman. Plant Ecology, 2004, 174(1): 137-145.
- [7] 梁存柱, 刘钟龄, 朱宗元, 王伟. 阿拉善荒漠区一年生植物层片物种多样性及其分布特征. 应用生态学报, 2003, 14(6): 897-903.
- [8] 何明珠. 阿拉善高原荒漠植被组成分布特征及其环境解释 V. 一年生植物层片物种多样性及其分布特征. 中国沙漠, 2010, 30(3): 528-533.
- [9] 张德魁, 马全林, 刘有军, 李亚, 陈芳. 河西走廊荒漠区一年生植物组成及其分布特征. 草业科学, 2009, 26(12): 37-41.
- [10] 陶冶, 张元明. 3 种荒漠植物群落物种组成与丰富度的季节变化及地上生物量特征. 草业学报, 2011, 20(6): 1-11.
- [11] 庄艳丽, 赵文智. 荒漠植物雾冰藜和沙米叶片对凝结水响应的模拟实验. 中国沙漠, 2010, 30(5): 1068-1074.
- [12] 张继恩, 梁存柱, 付晓玥, 闫建成. 阿拉善荒漠一年生植物种子萌发特性及生态适应性分析. 干旱区资源与环境, 2009, 23(2): 175-179.
- [13] 何玉惠, 赵哈林, 刘新平, 张铜会. 沙地恢复过程中两种一年生植物种子萌发和幼苗种群动态研究. 中国沙漠, 2010, 30(6): 1331-1335.
- [14] 刘志民, 李雪华, 李荣平, 蒋德明, 曹成有, 常学礼. 科尔沁沙地 31 种 1 年生植物萌发特性比较研究. 生态学报, 2004, 24(3): 648-653.
- [15] 鲁延芳, 马力, 占玉芳, 甄伟玲, 滕玉凤, 钱万建. 河西走廊中部沙漠人工植被中土壤种子库特征. 草业科学, 2019, 36(9): 2334-2341.
- [16] 赵丽娅, 李元哲, 陈红兵, 张劲, 张晓雨. 科尔沁沙地恢复过程中地上定植群落与土壤种子库特征及其关系研究. 生态环境学报, 2018, 27(2): 199-208.
- [17] 周晓兵, 张元明, 王莎莎, 张丙昌. 模拟氮沉降和干旱对准噶尔盆地两种一年生荒漠植物生长和光合生理的影响. 植物生态学报, 2010, 34(12): 1394-1403.
- [18] 张景光, 周海燕, 王新平, 李新荣, 王刚. 沙坡头地区一年生植物的生理生态特性研究. 中国沙漠, 2002, 22(4): 350-353.
- [19] 刘冰, 常学向, 李守波. 黑河流域荒漠区降水格局及其脉动特征. 生态学报, 2010, 30(19): 5194-5199.
- [20] 宋士伟, 焦德志, 陈旭, 赵泽龙, 杨允菲. 野大麦对干旱胁迫的生理响应与转录组分析. 干旱区研究, 2019, 36(4): 909-915.
- [21] 郭郁频, 米福贵, 闫利军, 任永霞, 吕世杰, 伏兵哲. 不同早熟禾品种对干旱胁迫的生理响应及抗旱性评价. 草业学报, 2014, 23(4): 220-228.
- [22] 李秋艳, 赵文智. 5 种荒漠植物幼苗对模拟降水量变化的响应. 冰川冻土, 2006, 28(3): 414-420.
- [23] 徐贵青, 李彦. 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, 2009, 29(1): 130-137.
- [24] 张建永, 李扬, 赵文智, 史晓新. 河西走廊生态格局演变跟踪分析. 水资源保护, 2015, 31(3): 5-10.
- [25] 王国华, 郭文婷, 缙倩倩. 钠盐胁迫对河西走廊荒漠绿洲过渡带典型一年生草本植物种子萌发的影响. 应用生态学报, 2020, 31(6): 1941-1947.
- [26] 周海, 赵文智, 何志斌. 两种荒漠生境条件下泡泡刺水分来源及其对降水的响应. 应用生态学报, 2017, 28(7): 2083-2092.
- [27] 赵文智, 常学礼. 河西走廊水文过程变化对荒漠绿洲过渡带 NDVI 的影响. 中国科学: 地球科学, 2014, 44(7): 1561-1571.

- [28] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性. 生态学报, 2010, 30(15): 4019-4026.
- [29] 刘新. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2015.
- [30] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. 植物生理学实验指导(第四版). 北京: 高等教育出版社, 2009: 32-227.
- [31] Kang J J, Zhao W Z, Zheng Y, Zhang D M, Zhou H, Sun P C. Calcium chloride improves photosynthesis and water status in the C_4 succulent xerophyte *Haloxylon ammodendron* under water deficit. Plant Growth Regulation, 2017, 82(3): 467-478.
- [32] 王利界, 周智彬, 常青, 范敬龙, 范文鹏. 盐旱交叉胁迫对灰胡杨(*Populus pruinosa*)幼苗生长和生理生化特性的影响. 生态学报, 2018, 38(19): 7026-7033.
- [33] Ashraf M, Foolad M R. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(2): 206-216.
- [34] 安玉艳, 梁宗锁, 郝文芳. 杠柳幼苗对不同强度干旱胁迫的生长与生理响应. 生态学报, 2011, 31(3): 716-725.
- [35] Mahajan S, Tuteja N. Cold, salinity and drought stresses: an overview. Archives of Biochemistry and Biophysics, 2005, 444(2): 139-158.
- [36] 谢志玉, 张文辉. 干旱和复水对文冠果生长及生理生态特性的影响. 应用生态学报, 2018, 29(6): 1759-1767.
- [37] 余玲, 王彦荣, Garnett T, Auricht G, 韩德梁. 紫花苜蓿不同品种对于干旱胁迫的生理响应. 草业学报, 2006, 15(3): 75-85.
- [38] 韩建秋, 王秀峰, 张志国. 表土干旱对白三叶根系分布和根活力的影响. 中国农学通报, 2007, 23(3): 458-461.
- [39] 王文, 蒋文兰, 谢忠奎, 张德罡, 宫旭胤, 寇江涛. 黄土丘陵地区唐古特白刺根际土壤水分与根系分布研究. 草业学报, 2013, 22(1): 20-28.
- [40] 李文晓, 张岁岐, 丁圣彦, 山仑. 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系. 生态学报, 2010, 30(19): 5140-5150.
- [41] Willson M F. Plant Reproductive Ecology. New York: John Wiley & Sons, 1983: 1-44.
- [42] 张景光, 王新平, 李新荣, 张志山, 王刚, 王桑, 马风云. 荒漠植物生活史对策研究进展与展望. 中国沙漠, 2005, 25(3): 306-314.
- [43] David R. Easterling, Gerald A. Meehl, Camille Parmesan, Stanley A. Changnon, Thomas R. Karl, Linda O. Mearns. Climate Extremes: Observations, Modeling, and Impacts. Science, 2000, 289(5487): 2068-2074.
- [44] Gerald A. Meehl, Claudia Tebaldi. More Intense, More Frequent, and Longer Lasting Heat Waves in the 21st Century. Science, 2004, 305(5686): 994-997.