

DOI: 10.5846/stxb202007151859

王国华,陈蕴琳,缙倩倩.荒漠绿洲过渡带不同年限雨养梭梭(*Haloxylon ammodendron*)对土壤水分变化的响应.生态学报, 2021, 41(14): 5658-5668.

Wang G H, Chen Y L, Gou Q Q. Responses of *Haloxylon ammodendron* with different plantation ages to changes of soil moisture in a desert-oasis ecotone. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(14): 5658-5668.

荒漠绿洲过渡带不同年限雨养梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 对土壤水分变化的响应

王国华^{1,2,3,*}, 陈蕴琳¹, 缙倩倩¹

1 山西师范大学, 地理科学学院, 临汾 041004

2 中国科学院西北生态环境资源研究院, 中国生态系统研究网络临泽内陆河流域研究站, 兰州 730000

3 中国科学院沙漠与沙漠化重点实验室 中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000

摘要:通过调查分析河西走廊荒漠绿洲过渡带不同种植年限(5、10、20、30 和 40a)人工梭梭生理生化变化(叶片渗透调节物质、丙二醛和叶绿素含量,根系活力)和个体形态特征(叶片、枝条和茎干生物量、枯枝落叶比、株高、冠幅等)以揭示不同种植年限雨养梭梭对土壤水分变化的响应机制。研究结果表明:随着梭梭种植年限增加,人工梭梭林内深层 100—120cm 和 180—200cm 土壤水分变化明显,在 5—20a 保持在 3%—4%,而在种植后期(30—40a)土壤水分下降到 1%—2%左右。在 5—20a,梭梭主要通过显著提高叶片渗透调节物质可溶性糖和可溶性蛋白含量,维持叶片较低的丙二醛含量和较高的叶绿素含量,保持新叶光合能力;同时,显著提高 0—20cm 根系的活力,增强对表层土壤水分的吸收能力;但在 30—40a,梭梭叶片渗透调节物质明显减少,梭梭叶片丙二醛含量增加,叶绿素含量下降,同时叶绿素 a、b 比例失调,渗透调节作用失效,梭梭叶片老化,老叶比例明显增加,光合作用能力下降,枝条和茎干退化严重,个体生物量进一步减少,在 40a 梭梭叶片、枝条和茎干生物量下降到最低值。研究表明在年降水 100mm 左右的荒漠绿洲过渡带,在种植梭梭 5—20a 土壤水分为 3%—4%,梭梭可以通过生理调节适应土壤干燥,但是从 30a 土壤水分下降到 1%—2%时,梭梭主要通过枯枝落叶降低个体蒸腾耗水量,在 40a 梭梭进入休眠(假死)状态,这暗示土壤水分下降到 1%—2%,可能是梭梭的临界吸收土壤水分。

关键词:干旱荒漠绿洲过渡带;梭梭;生态生理响应;个体形态调整;土壤干燥化

Responses of *Haloxylon ammodendron* with different plantation ages to changes of soil moisture in a desert-oasis ecotone

WANG Guohua^{1,2,3,*}, CHEN Yunlin¹, GOU Qianqian¹

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

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

3 Key Laboratory of Desert and Desertification, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

Abstract: In a typical desert-oasis ecotone of the Hexi Corridor, we examined the eco-physiological and individual morphological responses of artificial rain-fed *Haloxylon ammodendron* in different plantation ages (5, 10, 20, 30, and 40a) under different soil water stresses imposed by high evapotranspiration and limited precipitation. The results showed that the soil moisture in 100—120 cm and 180—200 cm decreased sharply with the increase of *Haloxylon ammodendron*

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);中国科学院沙漠与沙漠化重点实验室开放基金(KLDD-2020-05)

收稿日期:2020-07-15; 网络出版日期:2021-05-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gimi123@126.com

plantation age, especially after 30—40 years, the soil moisture decreased from 3%—4% to 1%—2%. In the early stages of 5—20a, *Haloxylon ammodendron* could respond to the fluctuations of soil moisture by increasing the osmotic adjustment substances (i.e. soluble sugar and soluble protein) and chlorophyll content and decreasing the Malondialdehyde (MDA) content of leaves to maintain the photosynthetic capacity of young leaves. Meanwhile, the vitality of feeder roots in the 0—20 cm increased significantly to absorb soil water at shallow depths. However, from 30 to 40 years, the osmotic adjustment substance and chlorophyll content in *Haloxylon ammodendron* leaves significantly decreased with the increase of MDA content, indicating that the function of eco-physiological regulation failed. The morphological adjustments of *Haloxylon ammodendron* occurred when the soil moisture decreased to 1%—2% after 30—40 years through reducing the biomass of leaf, branches and stems to lower the values of transpiration water consumption amount. These results indicated that in the arid desert-oasis ecotone with annual precipitation about 100 mm, *Haloxylon ammodendron* could alleviate the stress of soil moisture through physiological responses when the soil moisture kept at 3%—4% at the early ages of 5—20 years; however, after 30—40 years when the soil moisture decreased to 1%—2%, *Haloxylon ammodendron* could lose the old leaves, branches and stem to keep a dormant state (fake death).

Key Words: arid desert oasis ecotone; *Haloxylon ammodendron*; eco-physiological response; morphological adjustment; soil desiccation

干旱地区约占全球整个陆地面积的 30%, 涉及到全球近 20 多个国家, 是陆地生态系统重要的组成部分^[1]。我国干旱地区主要包括分布在 35°N 以北、106°E 以西的干旱荒漠地区, 也包括年降水量在 300—400mm 左右的农牧交错地区, 这些地区一个显著的地理特征是形状和大小各异的天然或人工绿洲沿河流发育, 在广袤的荒漠中呈斑块状或带状分布^[2]。近 50 年来, 随着我国西北地区人口快速增加, 绿洲边缘天然灌木林地和草地被大面积开垦, 人工绿洲过度扩张, 从而导致荒漠与绿洲之间过渡带严重萎缩, 绿洲边缘人工固沙植被种植面积不断向荒漠扩展^[3]。然而, 由于远离河流, 种植密度过大, 加之干旱荒漠地区降水稀少且时空分布极其不均, 干旱造成的土壤水分亏缺导致绿洲边缘人工林在种植后期普遍出现退化现象^[4]。

在目前全球气候变化的背景下, 北半球地区可能会面临更多、更严重的极端强降水事件^[5-6], 年内年际间的降水波动更加频繁^[7], 区域降水不平衡和水资源短缺的局面也将更为严峻^[8-9], 尤其是对于降水稀少、植被稀疏、生态环境最为脆弱的干旱荒漠地区^[10]。尽管荒漠植物在长期进化过程中已形成一系列生态适应策略^[11], 但剧烈的环境变化仍有可能导致植物在生理或个体形态特征极度不适应, 影响植物的生长, 造成种群适合度下降, 增加植物物种区域性灭绝的风险, 尤其是对于干旱荒漠地区大面积种植的雨养固沙植物类群而言这种风险更大。

梭梭(*Haloxylon ammodendron*)作为藜科(*Chenopodiaceae*)、梭梭属(*Haloxylon* Bge)多年生小乔木, 超旱生、耐盐、抗风蚀, 在中亚地区和我国西北干旱荒漠、半荒漠地区自然分布极广^[12]。梭梭, 作为优秀的防风固沙先锋植物种, 在我国西北荒漠地区种植面积十分庞大, 仅仅在阿拉善地区, “蚂蚁森林”就计划种植一亿棵梭梭。然而近几十年来我国西北干旱荒漠地区, 例如新疆区甘家湖天然梭梭林国家自然保护区^[13], 古尔班通古特沙漠^[14]、张掖^[15]和民勤^[16]绿洲边缘等, 天然梭梭和人工种植梭梭都普遍出现大面积衰退和死亡的现象^[17], 生理和生长形态变化及其对梭梭生长适合度敏感性影响一直被视为是其脆弱性评估的重要指标, 一直是梭梭研究关注的焦点问题之一。

近年来, 学者们主要对梭梭抗旱性^[18]、盐胁迫^[19]、种子萌发特性^[20]、梭梭幼苗存活^[21]、梭梭生理特征与环境的关系^[22]、以及梭梭的光合水分关系^[23]等方面开展了大量研究, 为揭示梭梭生存和退化机制以及群落稳定性提供了大量依据。例如, 李彦、徐皓等^[24-26]研究发现, 梭梭主要利用浅层土壤水分维持生长和存活; 许强^[27]通过研究梭梭不同生长阶段的分支特征, 认为梭梭主要通过形态建成改变来适应环境胁迫; 田媛^[28]研究梭梭种子萌发到梭梭定居的过程, 表明梭梭个体形态调整对其幼苗生长存活至关重要; 赵文智^[29]等从不

同年限的梭梭种群尺度说明了梭梭种群的适应性演变特征;周海^[30]等发现梭梭根系空间分布具有显著的二态性特征;梭梭具有广泛分布的表层和浅层根系,能够大量吸收由降水和凝结水补给的浅层土壤水分;另一方面,梭梭具有发达的主根系,在地下水较浅的生境下可以利用地下水来满足植物的水分生理需求;王亚婷^[31]等研究表明,梭梭对 5mm 小降水没有明显的生理响应;而吴玉^[32]等对 1mm 单次降水对梭梭影响的研究发现,梭梭可以间接利用小降水。以上研究认为梭梭通过较强的气孔控制机制和个体形态调节来适应干旱、盐分等胁迫环境。但是,关于梭梭的生理和个体适应机制也存在不同的观点和认识,这可能与梭梭的林龄、具体生境差异有关。同时,人工固沙植被对干旱的适应过程是一个连续长期的过程,然而迄今为止,尚未有研究系统论述梭梭退化死亡原因及其与环境胁迫因素的关系,也并未充分考虑不同生境下或不同生长阶段植物生理特性与适应对策之间、生理特征与个体形态之间的复杂联系。

河西走廊作为我国西北主要的粮食生产基地,地处我国内陆干旱荒漠地区,气候干燥,风沙活动强烈,生态环境脆弱,是我国风沙活动危害最为严重的地区之一,也是西北地区建立防风固沙生态屏障的重点区域^[33]。多年来为了有效遏制风沙危害,该地区开展了一系列以人工植被建设为主要生态修复措施的生态建设工程,有效促进了局地生境恢复^[34]。梭梭作为当地关键的人工固沙植被建群种,种植面积最大,分布范围最广,是维持和保护河西走廊荒漠绿洲稳定的关键植被。近 50a 来,随着绿洲面积不断扩张,荒漠绿洲过渡带的人工梭梭生境破碎化严重,种植梭梭大量出现退化、死亡以及种群无法天然更新等问题,这直接影响了绿洲边缘风沙区生态恢复以及人工固沙林防风固沙效益的可持续性^[35]。但目前对于人工梭梭林长期观测数据较少,对不同种植年限梭梭生理和生长特征及其与主导制约因素(土壤水分)的关系还并不清楚,这不仅影响着利用特有植物建立固沙植被实践的开展,也是荒漠生态系统生态水文研究的知识缺陷。本文拟通过在 5、10、20、30 和 40a 固沙梭梭林地调查取样,还原一个长时间序列的梭梭人工林的土壤和植被变化过程,分析不同种植年限梭梭不同土壤干旱条件下梭梭的生理和形态特征,并阐明梭梭生理和个体形态对不同水平土壤干旱的适应机制,研究结果有助于更加准确地预测土壤干旱对荒漠绿洲过渡带人工固沙植被的潜在影响。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省河西走廊临泽县北部荒漠绿洲边缘,地处巴丹吉林沙漠边缘和临汾绿洲的交汇处(39°09′—39°21′N, 100°02′—100°21′E, 海拔 1350—1367 m),是风沙入侵临泽绿洲的主要通道。气候属于典型的温带大陆性干旱荒漠气候,年温差大,年均温为 7.6℃;年均降水量为 116.8 mm,降水集中于 7—9 月份;日照充足,昼夜温差大;春季风沙活动强烈,主要集中于 3—5 月,以西北风为主,最大风速可达 21 m/s;土壤类型主要为非地带性的风沙土、盐土。绿洲边缘沙丘上主要分布有沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、红砂(*Reaumuria soongorica*)、泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)等天然植被,梭梭是人工固沙植被的建群种和优势种,梭梭林下常常伴生有一年生草本植物例如雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)、沙米(*Agriophyllum squarrosum*)、刺沙蓬(*Salsola ruthenica*)等。从 20 世纪 70 年代开始,绿洲边缘开始大面积种植梭梭防治沙漠化,并在 2000 年以后,又在荒漠进行了多期的固沙造林建设,逐渐形成了从绿洲到荒漠大约 5km×10km 的人工固沙植被带,同时也为本研究提供一个长时间序列梭梭防护林体系。

1.2 调查取样

植被调查于 2019 年 7—9 月进行,在种植 5、10、20、30 和 40a 的典型梭梭林内选择 3 个典型梭梭种植样点作为植物和土壤取样点,同时,在未栽种梭梭的流动沙地作为对照样点(0a)。由于梭梭都栽种在流动沙地,土壤质地、养分和结构基本一致。取样方法采用巢式取样法,在不同种植年限梭梭林每个样点设置 3 个 25×25 m²的样方,样方位置均为平坦沙地,且每个灌木样方之间的距离大于 20m。在每个样方内,各选取 5 株长势良好,高度冠幅接近于样方内平均高度冠幅的林内植株,同时避免边缘效应,摘取每株梭梭的新叶(即绿叶)与老叶(即黄叶),保证叶片足量,且上中下部位的叶子均匀采集(从 20a 开始新叶即绿叶主要集中在梭梭

上部,老叶即黄叶集中在梭梭的下部,图 1);不同种植年限梭梭的根系调查主要通过挖土法完成,在 5 株梭梭取样植株根茎附近分层提取,每层深度为 10 cm,提取两次取到 20cm。取样后筛出健康的毛细根,用游标卡尺测量根系直径,将小于等于 2mm 的根系认定为吸收根系。将新鲜叶片(新叶和老叶)和毛细根均匀保存在铺有干冰的泡沫保温箱内,以备实验室测定叶片和根系各项生理指标。记录取样梭梭植株个体的株高、冠幅、茎干枝条生物量、叶片生物量和枯枝比例。生物量采用烘干法测定,即将取回的植物样品放入定温 80℃ 的烘干箱内烘干至恒重。

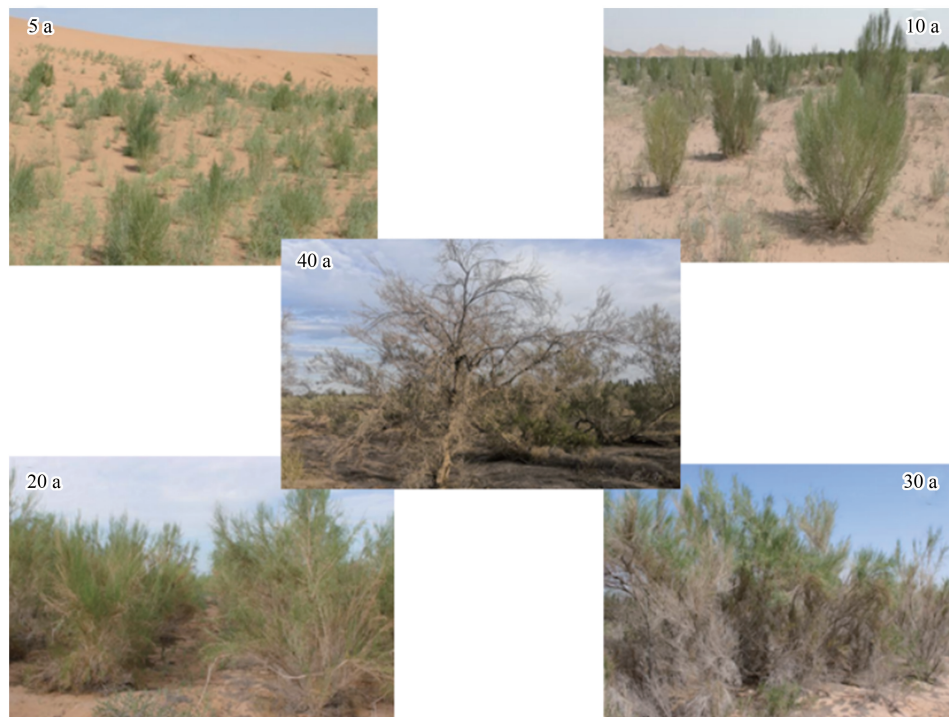


图 1 不同种植年限的梭梭生长状态

Fig.1 Growth status of *Haloxylon ammodendron* with different plantation ages

新叶即绿叶,主要集中在梭梭植株上部,老叶即黄叶,主要集中在梭梭植株下部;从 30a 开始,梭梭枯枝落叶明显增加,40a 梭梭生物量明显减少

1.3 土壤水分测定与植物样品测定

在 5、10、20、30 和 40a 梭梭林内选择 3 个典型梭梭定位样点,在梭梭植株茎干 10cm 左右用土钻取不同土壤深度 20—40cm,100—120cm 和 180—200cm 土壤,放入铝盒,然后将铝盒带回实验室立即称重,在 105℃ 恒温箱内烘干至恒重,移到干燥器内冷却至室温,称重,通过计算得到土壤水分含量,同时,在流动沙丘取样作为对照(0a),并结合中国科学院临泽内陆河流域研究站对 20a 梭梭林龄固定监测样点连续近 20 年土壤水分监测,还原 0—40a 人工雨养梭梭林土壤水分状况特征。

梭梭叶片(新叶和老叶)生理指标测定:选取植物上部和下部枝条上的叶片,立即称量新鲜样品 0.1g,剪碎,用 95%乙醇和 80%丙酮(1:1)混合溶液室温黑暗浸提 24h 直接测量,提取液分别在波长 663nm 和 645nm 下测定吸光度,通过 Lambert-Bee 定律计算出提取液中叶绿素 a、b 含量的浓度(mg/g);叶片(新叶和老叶)渗透调节物质指标用蒽酮比色法测定可溶性糖含量;用考马斯亮蓝 G-250 法测定可溶性蛋白含量;用茚三酮显色法测定游离脯氨酸含量;采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛(MDA)含量;根系生理指标测定:用 TTC 法测定 0—10cm 和 10—20cm 毛细根的根系活力。

1.4 数据处理与分析

实验数据分析采 SPSS21 软件进行数据整理和分析,通过在 One-Way ANOVA 在 95%的置信水平上,采用

Duncan 法进行显著检验。文中所有图均利用 Origin8 软件完成。

2 结果

2.1 不同年限梭梭林土壤水分变化

随着梭梭种植年限的增加,沙土浅层 20—40cm 土壤水分呈波动状态,土壤水分含量保持在 2%—3% 左右;而在 100—120cm 和 180—200cm,土壤水分在前期(0—20a)基本保持在 3%—4% 左右,而从 30—40a 开始土壤水分下降到只有 1%—2% 左右,并且保持低含水量稳定状态。

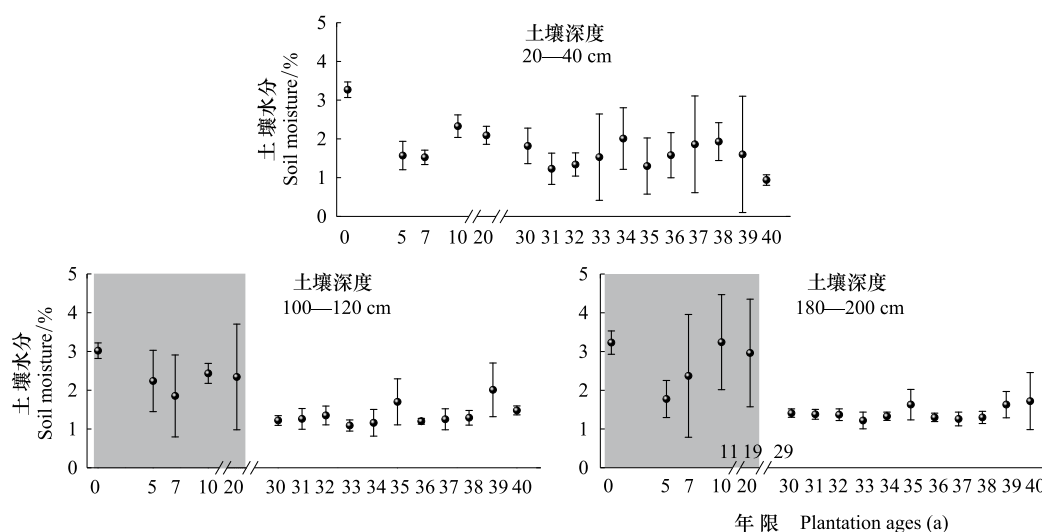


图2 不同种植年限梭梭林不同土壤深度土壤水分变化

Fig.2 Soil moisture changes in different soil depths of *Haloxylon ammodendron* with different plantation ages

2.2 不同年限梭梭叶片和根系生理特征

2.2.1 叶片渗透调节物质含量变化

不同年限梭梭叶片(新叶和老叶)的渗透调节物质可溶性糖和可溶性蛋白含量差异显著;可溶性糖和可溶性蛋白含量在 5—20a 含量较低,而在 30—40a 时含量较高。游离脯氨酸含量变化未达到显著水平,但也呈现和其他两种渗透调节物质相类似的结果,在 20—40a 时含量处于高值。同时,本文发现在 0—40a 中新叶的渗透调节物质含量要普遍低于老叶(图 3)。

2.2.2 叶片丙二醛含量变化

不同年限梭梭新叶丙二醛含量远远低于老叶含量,新叶丙二醛含量基本保持在 0.01 μ mol/g,而老叶除了在 20a 保持在较低水平,其他年限梭梭老叶丙二醛含量基本在 0.16—0.02 μ mol/g 左右(图 4)。

2.2.3 叶片叶绿素含量变化

不同年限梭梭新叶叶绿素含量远远高于老叶含量,新叶总叶绿素含量保持在 400—600 mg/g,而老叶总叶绿素含量低于 100mg/g。同时,新叶叶绿素 a、b 和总含量都随着种植年限的增加而呈现显著的增加,而老叶叶绿素含量都保持在较低的水平,没有显著变化(图 5)。

2.2.4 根系活力含量变化

不同年限梭梭,0—10cm 土壤深度的根系活力存在显著差异($P < 0.05$),根系活力的变化趋势近似抛物线型;5—20a 间整体是增加的趋势,20a 时梭梭的根系活力达到了最大值(为 8.51mg/g),30—40a 逐年下降,40a 时根系活力最低(1.20mg/g);10—20cm 土壤深度的根系活力变化幅度较小,5—20a 相对来说是高值区,10a 时达到最大值(为 3.42mg/g),30—40a 是低值区(图 6)。

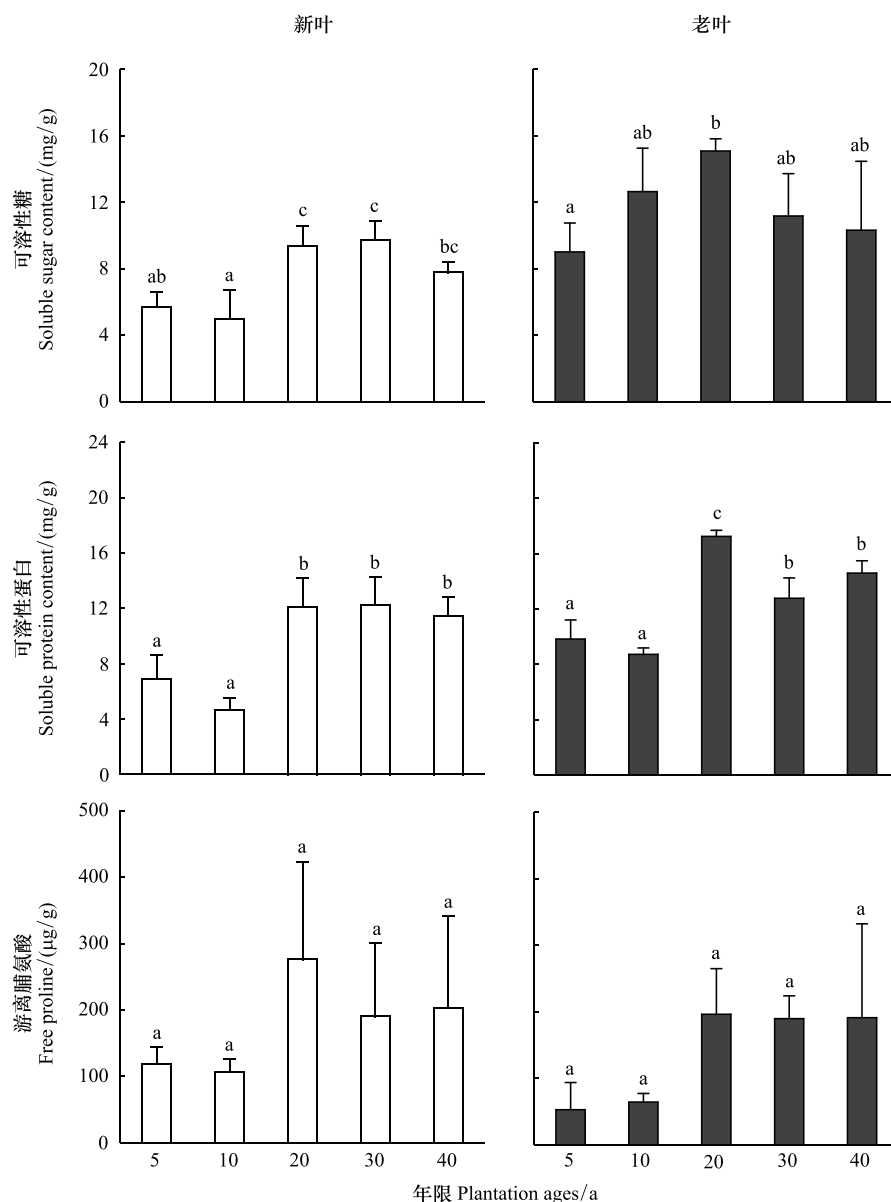


图3 不同种植年限梭梭新叶和老叶叶片可溶性糖、可溶性蛋白和游离脯氨酸含量变化

Fig.3 Changes in soluble sugar, soluble protein and free proline contents in young leaves and old leaves of *Haloxylon ammodendron* at different plantation ages

不同字母代表叶片在不同年限的差异显著, $P < 0.05$

2.3 不同年限梭梭个体生物量和形态变化

2.3.1 个体生物量

单株梭梭新叶老叶总生物量的变化趋势是:先增加后减少,5—30a 不断增加,在 20—30a 时达到最大值(588 g),40a 迅速下降,在 40a 叶片总生物量最低(为 218 g)。单株新叶生物量在 5—30a 逐年上升,在 20—30a 时达到了最大值(为 205 g),到 40a 时迅速下降到了最低值(为 56 g);单株老叶生物量在 5—30a 持续上升,30a 时达到了峰值(401 g),在 40a 时下降到了最低值(163g)。单株梭梭枝条生物量的变化呈现先增加后减少的趋势,5—20a 间不断上升,5a 时生物量最小,在 20a 时达到了最大值,20—40a 阶梯式下降;单株梭梭茎干生物量的变化趋势也是:先上升后下降,5—30a 间呈现不断上升的趋势,5a 时生物量最小(85g),在达到 20—30a 时快速生长,茎干乔木化,30a 时生物量达到了最大值(8742 g),40a 茎干干枯,生物量严重下降

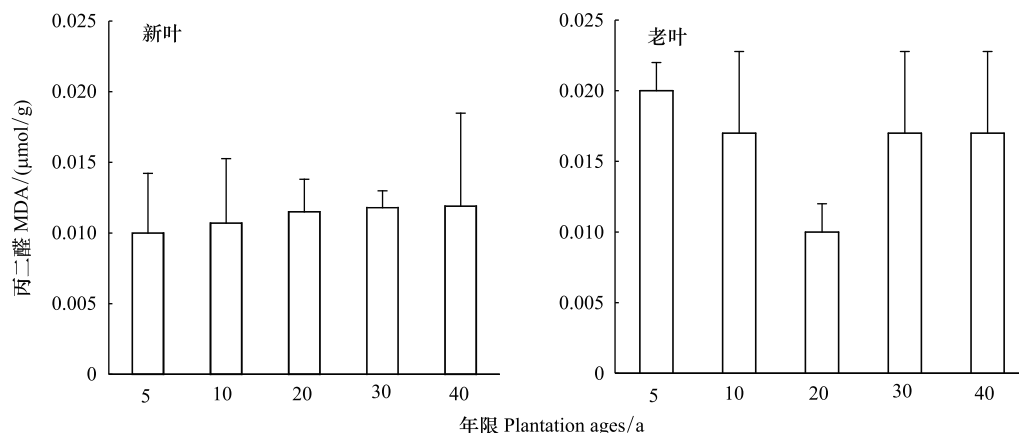


图4 不同种植年限梭梭新叶和老叶叶片丙二醛含量变化

Fig.4 Changes in MDA in young leaves and old leaves of *Haloxylon ammodendron* with different plantation ages

(891g)(图7)。

2.3.2 个体形态变化

梭梭株高的变化呈现不断上升的趋势,5—20a 上升幅度较大,20—40a 上升幅度较缓,最大值是在 40a (为 379cm);梭梭冠幅的变化趋势,先上升后下降,5—20a 间呈上升趋势,20a 时是最大冠幅(为 4.94m²),20—40a 间梭梭冠幅缓慢下降;梭梭枯枝比的变化呈现不断上升的趋势,5a 时梭梭枯枝比最低(35%),40a 时达到最大比例(74%)(图8)。

3 讨论

3.1 不同种植年限人工梭梭林土壤水分变化

本研究发现种植 30a 后,雨养梭梭林内 100—120cm 和 180—200cm 土壤含水量下降明显,从 3%—4% 下降到 1%—2%;而 20—40cm 土壤含水量呈波动状态,无明显下降。和本研究相类似,马全林^[36]等研究发现在民勤人工梭梭林土壤含水量在种植 30a 后,林地土壤含水量保持在 1%左右。一般认为,人工梭梭林土壤干燥化的原因主要有两个;一方面,干旱荒漠地区降水稀少,而蒸发强烈,同时降水主要以小降水事件为主,降水入渗主要分布在 60cm 以内,浅层土壤能够得到降水补给,而深层土壤水分补给不显著^[37];同时,梭梭的蒸腾耗水量远大于降水量^[38],尤其是在梭梭种植 30a 后,梭梭根系对根际土壤水分的过度消耗利用,进一步导致人工梭梭林土壤水分状况恶化^[39]。

3.2 不同种植年限梭梭生理特征

叶片,作为植物与空气接触总面积最大的器官,对环境胁迫因子的敏感性和感知力最强,对抵抗外界胁迫和实现抵抗后的功能恢复有着重要的作用^[40]。本研究发现,5—20a 梭梭生长前期,土壤水分保持在 3%—4%,梭梭叶片各渗透调节物质的含量整体不断上升积累,在 20a 的时候达到峰值,而从 30a 土壤水分下降到 1%—2% 时,叶片渗透调节物质并没有显著提高,这暗示着在前期 5—20a,梭梭叶片主要通过渗透调节抵御干旱胁迫,而到了后期 30—40a 叶片渗透调节功能下降,由此可以看出,梭梭叶片渗透调节能力是有限的,只能在一定的干旱胁迫阈值范围内发挥缓冲作用。

同时,本研究发现在种植前期 5—20a,梭梭老叶的可溶性糖、可溶性蛋白的含量是新叶含量的近 2 倍,这说明老叶水分含量较低,渗透调节主要发生在老叶。虽然很多研究认为渗透调节物质可溶性糖、可溶性蛋白对植物是有益的,但过度的渗透调节物质可能会导致植物叶片中蛋白质、叶绿素和酶等其他有机物质减少,特别是与光合作用相关的物质,例如叶绿素 a、b,因此,叶片渗透调节物质可溶性糖、可溶性蛋白积累的过程其实也是叶片退化的过程,即新叶(绿叶)向老叶(黄叶)转化的过程。

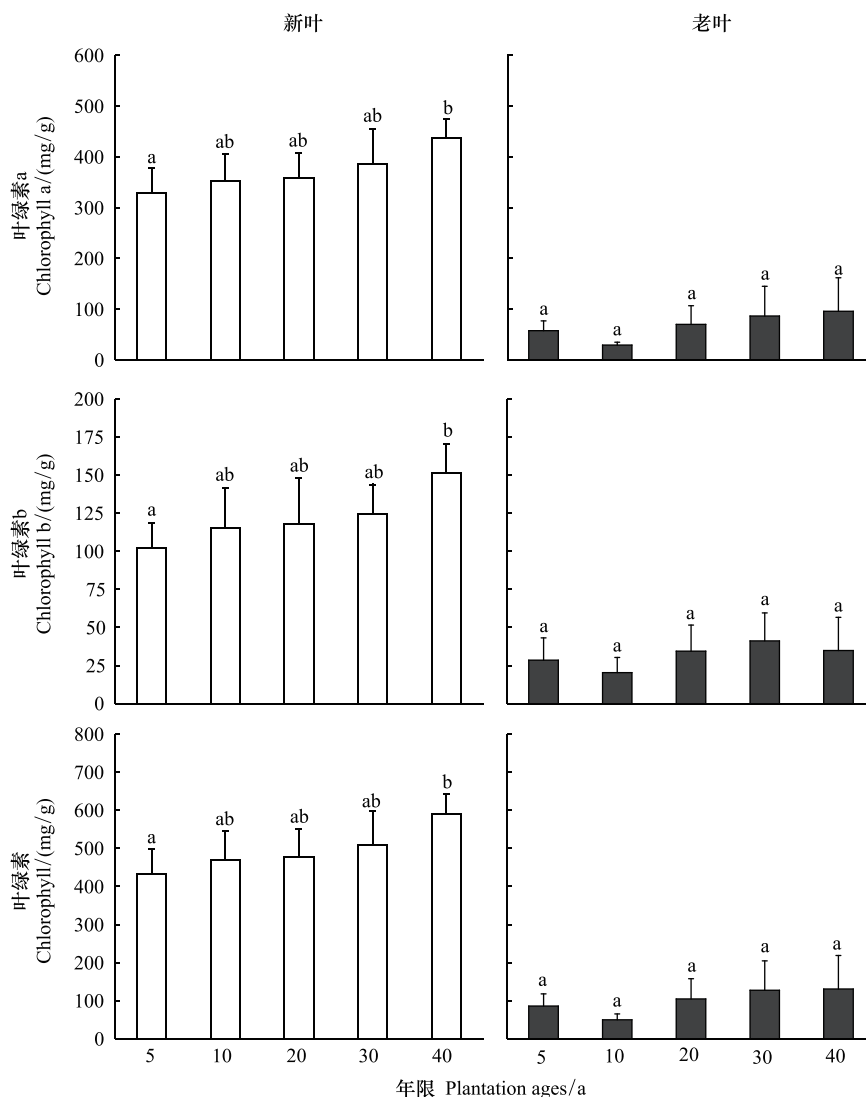


图 5 不同种植年限梭梭新叶和老叶叶绿素 a、b 和总含量的变化

Fig.5 Changes in chlorophyll a, b and total contents of young leaves and old leaves of *Haloxylon ammodendron* with different plantation ages

丙二醛是植物在逆境下产生的膜质氧化的主要产物之一,对细胞产生毒害,造成细胞膜的功能紊乱。它的积累会对植物造成一定的伤害,因此其含量可以反映植物遭受干旱伤害的程度,即膜脂过氧化作用越强,丙二醛的含量越高,则对叶片的损伤就越大^[41]。本研究发现:不同年限梭梭新叶丙二醛含量保持低水平,说明梭梭在新叶状态下,由于叶片渗透调节物质的作用,梭梭叶片的细胞膜是完整的,而在老叶中丙二醛积累比新叶高 60%—100%,说明老叶受到干旱胁迫的影响更大,老叶原生质膜结构受到破坏远远大于新叶。

叶绿素作为植物叶绿体类囊体膜上重要的光合吸收和转化分子,是植物光合结构的重要组成部分,能灵敏反映光合作用的变化情况,为植物抗逆生理、作物增产潜力预测等方面的研究提供依据,因而被视为揭示植物光合作用与环境关系的内在探针^[42]。通常,干旱胁迫会直接损伤植株的生理代谢,导致叶绿素含量减少、光合作用下降、植株生长受阻,进而影响植物正常生长发育。本研究发现,梭梭新叶和老叶的叶绿素 a、叶绿素 b 及总叶绿素含量随着年限的增加不断增加,说明梭梭在生长过程中叶片光合能力不断提高;但同一年限的梭梭新叶老叶的叶绿素 a、叶绿素 b 及总叶绿素含量对比差异明显,新叶的叶绿素含量接近于老叶的 5 倍,这说明梭梭主要光合发生在新叶,而老叶的光合作用能力相对来讲是很低的。同时通常植物叶绿素 a:b

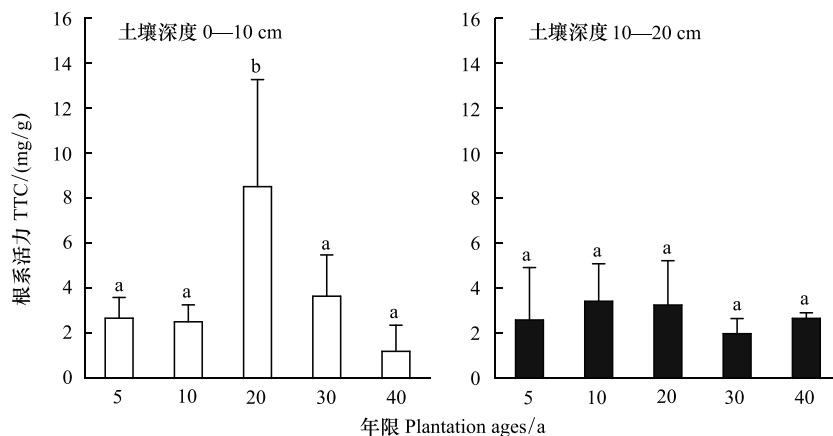


图6 不同种植年限梭梭根系活力的变化

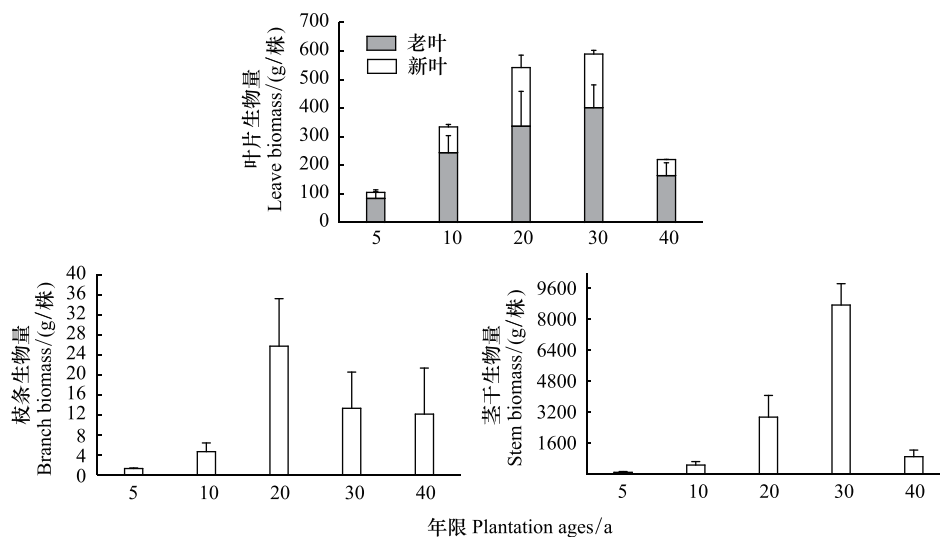
Fig.6 Changes in feeder root activity of *Haloxylon ammodendron* with different plantation ages at 0–10 cm and 10–20 cm

图7 不同年限梭梭叶片、枝条、茎干的单株生物量(平均值±标准误差)

Fig.7 The biomass of leaves, branches and stems of *Haloxylon ammodendron* with different ages (mean±SD)

的值约为 3:1^[43],而本研究发现,不同年限梭梭新叶的叶绿素 a:b 的值约为 3:1,而老叶的叶绿素 a:b 的值下降到了 2:1,这也说明老叶叶绿素比例失调,光合作用下降。这些现象表明了梭梭应对土壤干燥的策略,即尽量保持或提高植株上部新叶的叶绿素含量,保持新叶较高的光合能力,而生理胁迫主要发生在光合作用较弱的老叶,这样一方面可以减少蒸腾水分消耗,抵御干旱,另一方面提高梭梭个体光合作用水分利用效率,保证梭梭正常生长和生理过程所需要的水分和生物量积累。

本研究还发现,在种植前期 5—20a 梭梭随着种植年限的增加,表层土壤(0—10cm)根系活力明显增加,在 20a 时达到了最大值,说明 20a 的梭梭根系在表层土壤中是最有活力,对降水吸收能力增强,而在后期 30—40a,表层根系活力下降,对降水吸收能力减弱,因此干旱胁迫进一步加剧。

3.3 不同种植年限梭梭个体生长和形态特征

在干旱胁迫下,植物的生长和个体形态会发生一系列调整。很多的相关研究表明,干旱胁迫会对树木的生长形态产生抑制作用,其株高、基径、冠幅面积等指标成为衡量抗旱的能力的重要参考^[44-45]。本研究发现,在种植前期,梭梭株高、冠幅、生物量随着种植年限的增加而增加,20 年的梭梭是其生长过程中的最佳时期,

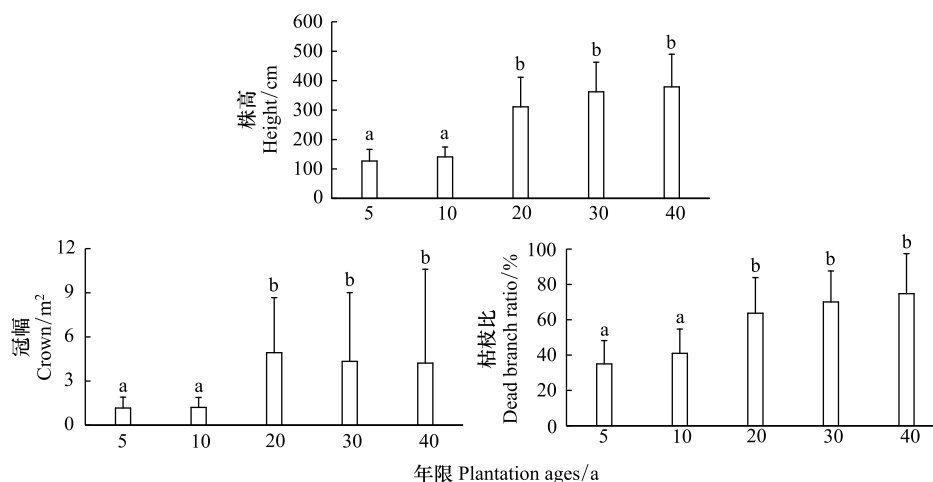


图8 不同年限梭梭个体形态(高度、冠幅、枯枝比)的变化(平均值±标准误差)

Fig.8 Changes of individual morphological characteristics (height, crown and ratio of dead branches) of *Haloxylon ammodendron* with different plantation ages (mean ± SD)

在种植后期 30—40 年,梭梭老叶(黄叶)比例增加,叶片和枝条也出现了大量脱落的现象。梭梭老叶黄化和同化枝脱落,一方面保证梭梭正常的水分生长代谢,并减少低效的光合器官(老叶)水分消耗,另一方面保证新叶(绿叶)生物量,提高光合水分利用效率,这与许皓^[26]的观点较为一致。

梭梭在干旱荒漠环境下长期的生态适应过程中,不断进化,逐渐形成了适应荒漠干旱生境的生态型。在本研究中,我们发现当梭梭种植 30—40a 土壤水分下降到 1%—2% 时,梭梭枝条叶片大量脱落减缓了蒸腾作用水分过度消耗,维持植物体内水碳平衡。但同时同化枝条和叶片大面积脱落也导致光合作用急剧下降,个体生物量显著降低。这与赵兴梁对沙坡头固沙植物沙土水分研究结果类似,即在沙漠环境下土壤水分在 2% 以上时,固沙植物生长正常;而当土壤水分在 1%—2% 时,固沙植物出现衰退现象;而在 1% 左右固沙植物大量死亡。尽管梭梭可以用凋落叶片和枝条的方法来降低老化光合器官水分消耗,但老叶、枝条以及茎干水分匮乏极其严重,基本已经达到了极限,而大量叶片和枝条脱落进一步减少其个体生物量,恶化其生存能力,最后茎干也由于植株体内的水分过少也出现干枯断裂。因此,基于以上研究结果,我们提出在梭梭种植 30—40a 后通过适度人工干预,例如修剪枯枝、适当灌溉、一定程度的平茬或间伐,可能会对人工雨养梭梭复活和复壮具有积极的意义。

4 结论

本文研究发现,在典型荒漠绿洲过渡带种植梭梭 5—20a,雨养林土壤水分保持在 3%—4%,梭梭叶片渗透调节物质和叶绿素含量的显著增加,说明梭梭内在水分利用效率(WUE)随着干旱程度增加而明显提高。但是,种植后期 30—40a,土壤水分降低到 1%—2%,严重干旱造成叶片叶肉结构不可复原的破坏,当叶片水势下降到一定阈值范围内,叶片叶绿素含量下降,叶片生理调节失效,叶片开始死亡并随后脱落。最后在种植 40a 后,多数梭梭进入休眠状态(假死)。

参考文献(References):

- [1] 赵文智,周宏,刘鹄. 干旱区包气带土壤水分运移及其对地下水补给研究进展. 地球科学进展, 2017, 32(9): 908-918.
- [2] Su Y Z, Wang X F, Yang R, Lee J. Effects of sandy desertified land rehabilitation on soil carbon sequestration and aggregation in an arid region in China. Journal of Environmental Management, 2010, 91(11): 2109-2116.
- [3] 何志斌,赵文智,屈连宝. 黑河中游绿洲防护林的防护效应分析. 生态学杂志, 2005, 24(1): 79-82.
- [4] Li X R, Ma F Y, Xiao H L, Wang X P, Kim K C. Long-term effects of revegetation on soil water content of sand dunes in arid region of Northern

- China. Journal of Arid Environments, 2004, 57(1): 1-16.
- [5] Allan R P. Climate change: human influence on rainfall. Nature, 2011, 470(7334): 344-345.
- [6] Trenberth K E. Changes in precipitation with climate change. Climate Research, 2011, 47: 123-138.
- [7] Peterson T C, Taylor M A, Demeritte R, Duncombe D L, Burton S, Thompson F, Porter A, Mercedes M, Villegas E, Semexant Fils R, Klein Tank A, Martis A, Warner R, Joyette A, Mills W, Alexander L, Gleason B. Recent changes in climate extremes in the Caribbean region. Journal of Geophysical Research, 2002, 107(D21): 4601.
- [8] Xu C C, Chen Y N, Yang Y H, Hao X M, Shen Y P. Hydrology and water resources variation and its response to regional climate change in Xinjiang. Journal of Geographical Sciences, 2010, 20(4): 599-612.
- [9] Min S K, Zhang X B, Zwiers F W, Hegerl G C. Human contribution to more-intense precipitation extremes. Nature, 2011, 470(7334): 378-381.
- [10] 慈龙骏. 极端干旱荒漠的“荒漠化”. 科学通报, 2011, 56(31): 2616-2626.
- [11] Tadey M, Tadey J C, Tadey N. Reproductive biology of five native plant species from the Monte Desert of Argentina. Botanical Journal of the Linnean Society, 2009, 161(2): 190-201.
- [12] 刘斌心. 中国沙漠植物志. 北京: 科学出版社, 1992.
- [13] 马婕, 杨爱霞, 马晓飞. 甘家湖梭梭林国家级自然保护区退化梭梭的光合特性研究. 干旱环境监测, 2012, 26(1): 22-27.
- [14] 李中赫, 刘彤. 古尔班通古特沙漠西部退化梭梭群落多样性与土壤理化性质的关系. 应用与环境生物学报, 2018, 24(5): 1165-1170.
- [15] Yu K L, Wang G H. Long-term impacts of shrub plantations in a desert-oasis ecotone: accumulation of soil nutrients, salinity, and development of herbaceous layer. Land Degradation & Development, 2018, 29(8): 2681-2693.
- [16] 丁爱强, 徐先英, 刘江, 崔文天, 张荣娟, 赵鹏, 付贵全. 民勤绿洲自然稀疏人工梭梭林土壤水分动态. 水土保持研究, 2018, 25(5): 192-198.
- [17] 马全林, 王继和, 赵明, 詹科杰, 刘虎俊. 退化人工梭梭林的恢复技术研究. 林业科学研究, 2006, 19(2): 151-157.
- [18] 咎丹丹, 庄丽. 新疆干旱荒漠区梭梭同化枝解剖结构的抗旱性比较. 干旱区资源与环境, 2017, 31(5): 146-152.
- [19] 李宏, 程平, 郑朝晖, 等. 盐胁迫对3种新疆造林树种种子萌发的影响. 西北植物学报, 2011, 31(7): 1466-1473.
- [20] 吕朝燕, 张希明, 吕薇, 高智席, 王加真. 梭梭种子萌发对干旱和盐胁迫的响应. 北方园艺, 2016, (1): 55-60.
- [21] 田媛, 李建贵, 潘丽萍, 赵岩. 梭梭萌生与初期存活的关键影响因素. 生态学报, 2010, 30(18): 4898-4904.
- [22] 鞠强, 贡璐, 杨金龙, 潘晓玲. 梭梭光合生理生态过程与干旱环境的相互关系. 干旱区资源与环境, 2005, 19(4): 201-204.
- [23] 苏培玺, 严巧娣. C₄荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征. 生态学报, 2006, 26(1): 75-82.
- [24] 李彦, 许皓. 梭梭对降水的响应与适应机制——生理、个体与群落水平碳水平衡的整合研究. 干旱区地理, 2008, 31(3): 313-323.
- [25] 许皓, 李彦, 邹婷, 谢静霞, 蒋礼学. 梭梭(*Haloxylon ammodendron*)生理与个体用水策略对降水改变的响应. 生态学报, 2007, 27(12): 5019-5028.
- [26] Xu H, Li Y. Water-use strategy of three central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events. Plant and Soil, 2006, 285(1/2): 5-17.
- [27] 许强, 杨自辉, 郭树江, 王强强. 梭梭不同生长阶段的枝系构型特征. 西北林学院学报, 2013, 28(4): 50-54.
- [28] 田媛, 塔西甫拉提·特依拜, 李彦, 徐贵青. 梭梭个体形态调整在环境定居中的适应. 生态学杂志, 2014, 33(5): 1164-1169.
- [29] 赵文智, 郑颖, 张格非. 绿洲边缘人工固沙植被自组织过程. 中国沙漠, 2018, 38(1): 1-7.
- [30] Zhou H, Zhao W Z, Zhang G F. Varying water utilization of *Haloxylon ammodendron* plantations in a desert-oasis ecotone. Hydrological Process, 2017, 31(4): 825-835.
- [31] 王亚婷, 唐立松. 古尔班通古特沙漠不同生活型植物对小雨量降雨的响应. 生态学杂志, 2009, 28(6): 1028-1034.
- [32] 吴玉, 郑新军, 李彦. 不同功能型原生荒漠植物对小降雨的光合响应. 生态学杂志, 2013, 32(10): 2591-2597.
- [33] 张立运. 新疆荒漠中的梭梭和白梭梭(下). 植物杂志, 2002, (5): 4-5.
- [34] 盛晋华, 乔永祥, 刘宏义, 翟志席, 郭玉海. 梭梭根系的研究. 草地学报, 2004, 12(2): 91-94.
- [35] 王国华, 赵文智. 埋藏深度对梭梭(*Haloxylon ammodendron*)种子萌发及幼苗生长的影响. 中国沙漠, 2015, 35(2): 338-344.
- [36] 马全林, 王继和, 纪永福, 刘虎俊. 固沙树种梭梭在不同水分梯度下的光合生理特征. 西北植物学报, 2003, 23(12): 2120-2126.
- [37] 杨淇越, 赵文智. 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, 2014, 34(2): 419-425.
- [38] 常学向, 赵文智, 张智慧. 荒漠区固沙植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)耗水特征. 生态学报, 2007, 27(5): 1826-1837.
- [39] 范广洲, 贾志军. 植物物候研究进展. 干旱气象, 2010, 28(3): 250-255.
- [40] 鄯亚栋. 水盐影响下的梭梭生理响应机制及其生态适应[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2018.
- [41] 李盈. 梭梭在干旱胁迫下的生理反应. 甘肃农业, 2014, (17): 90-91.
- [42] 赵昕, 吴雨霞, 赵敏桂, 何建新. NaCl胁迫对盐芥和拟南芥光合作用的影响. 植物学通报, 2007, 24(2): 154-160.
- [43] 史胜青, 齐力旺, 孙晓梅, 韩素英, 张守攻. 梭梭抗旱性相关研究现状及对今后研究的建议. 世界林业研究, 2006, 19(5): 27-32.
- [44] 郭慧, 吕长平, 郑智, 刘飞, 丁丁. 园林植物抗旱性研究进展. 安徽农学通报, 2009, 15(7): 53-55.
- [45] 张洁明, 孙景宽, 刘宝玉, 刘新成, 张文辉. 盐胁迫对刺条、白蜡、沙枣种子萌发的影响. 植物研究, 2006, 26(5): 595-599.