

不同灌溉量对头状沙拐枣幼苗 生长和生理特性的影响

黄彩变^{1,2}, 曾凡江^{1,2}, 雷加强^{1,2}, 高欢欢^{1,2}, 徐立帅^{1,2}

(1 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; 2 新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测研究站, 新疆策勒 848300)

摘要: 采用盆栽试验, 分析了不同水分梯度下(田间持水量的 30%、40%、50%、60% 和 85%) 头状沙拐枣幼苗的干物质累积分配特征及生理生化特性, 以探明头状沙拐枣幼苗能够良好生长的土壤水分条件。结果表明: (1) 随灌溉量增加, 沙拐枣幼苗同化枝的干物质累积量显著增加, 但在最高灌溉量下同化枝出现严重病害。(2) 在生长旺季, 增加灌溉量后, 同化枝的干物质分配比例也均显著增加, 平均可占整株的 39.5%; 季末, 分配比例受灌溉量的影响明显减弱, 平均占整株的 12.3%。(3) 在整个生长季同化枝的全氮和硝态氮含量均处于较高水平, 随灌溉量增加全氮含量有降低趋势, 硝态氮含量则波动变化。(4) 灌溉量对植株同化枝生理特性的影响主要表现在生长旺季。在最低灌溉量下, 同化枝丙二醛含量明显较高, 但植物可通过大量累积脯氨酸和可溶性糖来降低体内水势, 以提高植物抗旱性; 在最高和最低灌溉量下, 同化枝硝酸还原酶活性和叶绿素含量均显著下降。研究认为, 沙拐枣幼苗虽具有较强的抗旱性, 但灌溉量过低或过高对同化枝的生长、氮素还原和叶绿素累积均有明显的抑制, 因此中等灌溉量(田间持水量的 50%~60%) 对头状沙拐枣幼苗生长更有利。

关键词: 头状沙拐枣幼苗; 灌溉; 同化枝; 干物质; 生理特性

中图分类号: Q945.79 **文献标志码:** A

Effect of Irrigation on Plant Growth and Physiological Characteristics of *Calligonum caput-medusae* Seedlings

HUANG Caibian^{1,2}, ZENG Fanjiang^{1,2}, LEI Jiaqiang^{1,2}, GAO Huanhuan^{1,2}, XU Lishuai^{1,2}

(1 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, CAS, Urumqi 830011, China; 2 Cele National Field Science Observation and Research Station for Desert-Grassland Ecology, Cele, Xinjiang 848300, China)

Abstract: A pot experiment was carried out to study the growth, N nutrition, and physiological characteristics of *Calligonum caput-medusae* seedlings under different irrigation treatments (30%, 40%, 50%, 60%, and 85% field water capacity (FWC)), and further to find out the suitable water condition to improve the plant growth. The results showed that: (1) Dry weight of the assimilating branches significantly increased with increasing amounts of irrigation. However, *C. caput-medusae* seedlings were infected with powdery mildew at the high irrigation level (85% FWC). (2) During the early growth stage, the assimilating branches, as growth center, accounted for 39.5% of the average whole-plant dry matter accumulation. Irrigation significantly promoted dry matter allocation to assimilating branches. During the late growth stage, the plants allocated less dry matter into assimilating branches, accounting for an average of 12.3% of whole-plant dry matter accumulation. In addition, the allocation proportion was not correlated with irrigation amounts. (3) The assimilating branches had high N and nitrate-N concentrations throughout the whole growth season. The N concentration of assimilating branches decreased, but the nitrate-N concentration had

收稿日期: 2014-04-17; 修改稿收到日期: 2014-10-29

基金项目: 国家自然科学基金(31200352); 中国科学院西部博士项目(XBBS201002); 中国博士后面上基金(20100471680)

作者简介: 黄彩变(1982—), 女, 助理研究员, 主要从事植物营养生理生态方面的研究。E-mail: huangcaibian@tom.com

a fluctuation change with increasing amounts of irrigation. (4) The effects of irrigation on physiological characteristics of *C. caput-medusae* seedlings mainly occurred in the early growth stage. The nitrate reductase activity and chlorophyll content of assimilating branches were significantly limited under the low and high irrigation treatments (30% and 85% FWC). The plants had great MDA, soluble sugar and proline contents, but lower water potential under the lowest irrigation treatment. The MDA and proline contents decreased, but water potential and soluble sugar content increased with increasing amounts of irrigation. This suggested that *C. caput-medusae* seedlings had strong osmotic adjustment capacity to adapt to water stress. However, medium irrigation levels (50%~60% FWC) were recommended for establishing *C. caput-medusae* seedlings in this area due to plant growth, N assimilation and chlorophyll accumulation could be limited by over-irrigation and water stress.

Key words: *Calligonum caput-medusae* seedling; irrigation; assimilating branches; dry matter; physiological characteristics

在塔里木盆地南缘的荒漠-绿洲过渡带,自然植被稀疏,风沙危害频繁,年降雨量平均约 35 mm,而年蒸发量接近 2 600 mm,干旱成为当地植被生长、存活、繁殖和更新的重要限制因子^[1]。引进抗旱性强并具有一定防风固沙功能的植物种已成为当地植被恢复和重建以及绿洲生态环境改善的重要途径之一。头状沙拐枣(*Calligonum caput-medusae*),属于藜科沙拐枣属灌木,具有抗风蚀、耐沙埋、抗干旱、耐瘠薄等特点,由于其生活力强、生长迅速、防风固沙效果突出,被广泛用于防护林体系建设。但是头状沙拐枣到底能承受多大程度的干旱胁迫,已成为其大面积栽培迫切需要解决的关键问题。因此,在引种区域开展头状沙拐枣对不同强度干旱胁迫的响应和适应研究十分重要。

干旱主要损伤植物的生理代谢和光合作用^[2-3],导致植株生长受阻。抗旱性强的植物可以通过减慢生长速度^[4]、调整生物量积累和分配^[5]、增强保护酶活性^[6]、增加渗透调节物质含量^[7]等方式减轻逆境伤害。抗旱性是植物自身形态特征、生理生化特性与环境因素相互作用而构成的一个复杂性状。目前对头状沙拐枣抗旱性的研究还主要集中在多年生植株的水分生理特征^[8]、光合作用和生理生化响应等方面^[9-10],而针对苗期的研究则主要集中于幼苗生物量累积、分配及形态变化特征等^[11-12]方面,但关于不同水分胁迫条件下头状沙拐枣幼苗的生长、生理适应特征和抗旱阈值等方面却鲜有报道。

苗期是种子植物生活史中最为脆弱的阶段,苗期干旱易使植株生长受抑,且难形成壮苗,会对后期生长带来一系列不可逆的负效应^[13]。在塔里木盆地南缘策勒绿洲外围生态学试验场,采用水分控制试验,考察了头状沙拐枣幼苗对土壤水分条件变化的生理生化和生长适应特征,以探明头状沙拐枣幼

苗生长的适宜水分条件,为当地防护林树种筛选和头状沙拐枣幼苗定居过程中水分管理提供借鉴。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

试验区位于塔克拉玛干沙漠南缘策勒绿洲外围荒漠试验场(80°43'45.9"E~37°01'20.7"N),海拔为 1 340~1 380 m,属于暖温带极端干旱区。年平均风速 $1.9 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$,年平均大于 8 级大风天数为 40 d,沙尘暴频繁,年均 30 d。年平均气温 11.9 °C,极端最高气温 41.9 °C,极端最低气温 -23.9 °C,植物生长季(4~9月)的平均气温为 21.8 °C。年均降水量仅 35.1 mm,且主要集中在 4~9 月份,年均蒸发量高达 2 595.3 mm,无霜期平均约为 209 d。策勒境内有 9 条季节性河流,均属于降雨、积雪融水和冰川融水综合补给性河流,年径流总量为 $5.85 \times 10^8 \text{ m}^3$,约 68.6%左右集中在夏季(6~8月)。该区域地下水位约在 16 m,因此,策勒绿洲前缘植被的生长过程中水资源补给主要依赖于夏季洪水灌溉。绿洲外围植被稀少,以骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)群落为主,并伴生有少量的怪柳(*Tamarix ramosissima*)和花花柴(*Karelinia caspica*)。

1.2 研究方法

试验材料为头状沙拐枣种子当年萌发的实生幼苗。采用盆栽试验,试验用盆为白色塑料桶,高 60 cm,上口口径 50 cm,下口径 40 cm。盆底开 5 个直径 1 cm 的圆形小孔,小孔上盖 2 层 0.25 mm 纱网。供试土壤为风沙土,采自绿洲外围荒漠区 0~60 cm 土层,风干后,过筛除去枯枝杂草,混匀备用。土壤有机质含量为 $2.18 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,全量氮、磷、钾平均含量分别为 0.17、0.49、14.6 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效氮、速效磷、速效钾含量相应为 17.6、1.7、145.7 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

2011年4月20日开始装盆,每盆装土85 kg,土层深度为50 cm。由于夏季气温较高,蒸发较快,因此将塑料盆埋于地下,盆上缘距地面约3 cm。播种前将沙拐枣种子浸泡2~3 d后,沙藏催芽,待部分种子吐白后播种。盆土进行一次充分灌溉后,每盆播种6~8粒,播种深度为3 cm左右。出苗后及时疏苗,待幼苗生长稳定后每盆留苗1株,5月中旬开始水分处理。

土样采集区0~60 cm土层平均含水量为2.71%,据此本试验设置5个灌水梯度,即单次灌水量使土壤水分含量分别达到5.4%、7.2%、9.0%、10.8%和15.3%,分别相当于田间持水量(18%)的30%(W_1)、40%(W_2)、50%(W_3)、60%(W_4)和85%(W_5)。每个处理20次重复。灌溉处理前先进行预实验,在各处理水分含量达到预定值后实施持续干旱胁迫,发现在 W_1 和 W_2 处理0~10 cm土层完全变干时,沙拐枣幼苗同化枝有明显脱落,而其它处理仍能正常生长。同时,采用土壤水分测定仪测量土壤10 cm以下土层水分含量, W_1 至 W_5 处理平均质量含水量分别为3.3%、4.5%、5.1%、6.5%和7.2%,这说明10 cm以下土层土壤含水量低于4.5%时植物已出现严重干旱胁迫。因此,将 W_1 处理作为对照以确定沙拐枣的适宜灌溉量,并据此来确定沙拐枣幼苗的灌溉周期。

每天20:00采用TDR300土壤水分测定仪(soil moisture equipment, Santa Barbara, CA, USA)测定 W_1 至 W_5 处理盆中10 cm以下土层水分含量,在土壤质量含水量分别降至3.3%、4.5%、5.1%、6.5%和7.2%时,计算损失的水分,并及时补灌使含水量分别达到各预定值。

1.3 样品采集及指标测定

沙拐枣在生长过程中有老枝不断枯落、新枝不断产生的现象,这种现象也具有明显季节性差异,因此分别在生长旺季(7月)和季末(10月)进行取样。2011年7月底和10月初分别在每处理中随机选取4株幼苗并做标记。为能充分反映沙拐枣幼苗对水分条件变化的响应特征,生理指标测定分别在下次灌溉的前一天进行,生物量收集则在次日进行。

1.3.1 生理指标 同化枝水势采用WP4-T露点水势仪测定,具体操作方法参见刘爱荣等^[14];硝态氮含量、硝酸还原酶活性、叶绿素含量、丙二醛(MDA)含量、脯氨酸(Pro)含量、可溶性糖含量等的测定方法参见李合生等^[15]。

1.3.2 生物量及氮素含量 剪下标记植株地上部

后将同化枝分开。根系直接用水冲洗后,将主根和侧根分开。样品按器官分开装入纸袋,在75℃烘至恒重后称取生物量。所有样品粉碎后过筛,采用浓 $H_2SO_4-H_2O_2$ 消解后,用凯氏定氮法测定同化枝全氮含量。

1.4 数据处理

用SPSS 16.0软件,选择单因素方差分析(one-way ANOVA)进行不同处理间差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 灌溉对同化枝生物量累积和分配的影响

沙拐枣幼苗不同月份同化枝干物质累积量均随灌溉量增加而逐渐增加,但在最高灌溉量下有白粉病出现(图1)。其中,两月份的 W_1 和 W_2 处理干物质累积量差异较小,且均显著低于其它处理。与 W_1 处理相比,7月 W_3 ~ W_5 处理干物质累积分别显著增加了86.4%、142.0%和223.9%,10月相应显著增加了110.9%、148.4%和506.3%。

同时,7月份同化枝干物质分配比例也受到灌溉量明显影响,且随灌溉量表现出先升后降的趋势,其平均为39.5%; W_1 和 W_2 处理干物质分配比例差异较小,平均为30.7%;与 W_1 处理相比, W_3 ~ W_5 处理分别增加了31.2%、58.1%和40.2%。与7月份相比,灌溉量对10月份干物质分配比例的影响明显降低,其随灌溉量的增加呈波动变化,且波幅较小;各处理干物质分配比例也明显下降,平均为12.3%;各处理中, W_2 和 W_4 处理较低且差异不显著, W_5 和 W_3 处理较高,且与前两处理间差异显著。以上结果说明,在较低灌溉量下同化枝生长明显受到抑制,增加灌溉量后对其生长虽有显著促进作用,但最高灌溉量下并未获得最高干物质分配比例。

2.2 灌溉对同化枝全氮及硝态氮含量的影响

干旱处理下沙拐枣幼苗同化枝具有较高的氮浓度,增加灌溉量后则有降低趋势(图2)。7月份, W_1 和 W_2 处理氮浓度差异不明显,平均为1.59%;与 W_1 处理相比,在 W_3 和 W_5 处理下分别降低了7.0%和38.4%,而在 W_4 处理下却比 W_1 显著升高。与7月份相比,10月份各处理同化枝氮素含量普遍有所下降,并表现出随灌溉量增加而下降的趋势; W_1 和 W_2 处理同化枝全氮含量差异也不显著,平均为1.45%,但两者显著高于其它处理。

同时,7月份同化枝硝态氮含量和灌溉量没有明显相关关系,随着灌溉量增加呈波动变化; W_1 处理的硝态氮含量最高,并且与其余处理有显著差异;

W₃ 和 W₅ 处理的硝态氮含量居中, W₂ 和 W₄ 处理的含量较低。与 7 月份相比, 10 月份同化枝硝态氮含量在 W₁、W₄ 和 W₅ 处理分别下降了 16.9%、4.6% 和 24.9%, 在 W₂ 和 W₃ 处理却增加了 0.2% 和 10.4%; 10 月份硝态氮含量在 W₁ 和 W₃ 处理下较高, 而在 W₂、W₄ 和 W₅ 处理下较低, 且 W₃ 处理显著高于 W₂、W₄ 和 W₅ 处理。以上结果表明, 在干旱条件下沙拐枣幼苗具有较高的氮素保持能力, 这

对其适应干旱贫瘠环境具有重要作用。

2.3 灌溉对同化枝氮素还原能力的影响

随着灌溉量的增加, 7 月份沙拐枣幼苗同化枝硝酸还原酶活性与上述硝态氮含量变化趋势相反, 基本表现为先升后降, 内源和外源酶活性均在 W₁ 和 W₅ 处理下明显较低, 而在 W₂ 和 W₄ 处理下相对较高(图 3)。与 7 月份相比, 10 月份同化枝内源酶活性在 W₁~W₄ 处理下分别降低了 18.5%、63.0%、

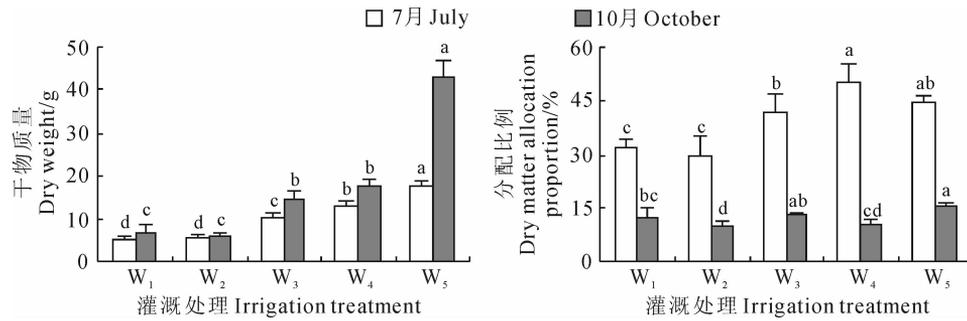


图 1 不同灌溉处理下同化枝干物质累积和分配差异
处理 W₁、W₂、W₃、W₄ 和 W₅ 分别代表田间持水量的 30%、40%、50%、60% 和 85%。不同小写字母表示同期处理间在 0.05 水平存在差异显著。下同

Fig. 1 The differences in dry matter accumulation and allocation of the assimilating branches under different irrigation treatments

W₁, W₂, W₃, W₄, and W₅ treatments meant 30%, 40%, 50%, 60% and 85% of maximum field capacity.

Different small letters meant significant difference among treatments at 0.05 level within the same stage. The same as below

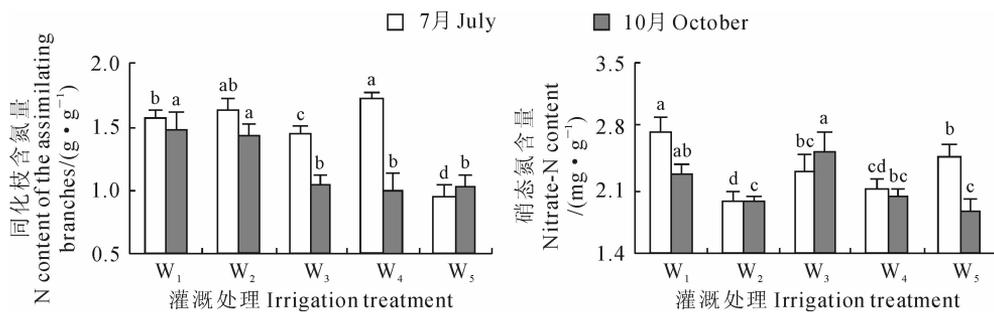


图 2 不同灌溉处理下同化枝全氮和硝态氮含量差异

Fig. 2 The differences in total N and nitrate-N concentrations of the assimilating branches under different irrigation treatments

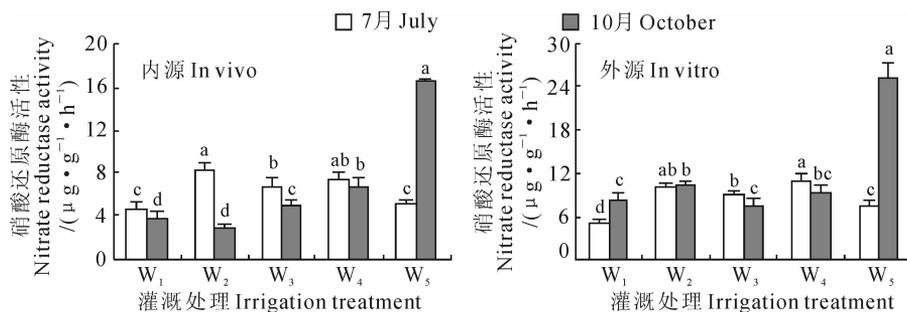


图 3 不同灌溉处理下同化枝氮素还原能力差异

Fig. 3 The differences in nitrate reductase activity (NRA) of the assimilating branches under different irrigation treatments

28.4%和8.8%,W₅处理却增加了224.7%;外源酶活性在W₁、W₂和W₅处理下分别增加了61.3%、2.0%和239.2%,W₃和W₄处理下却分别降低了16.0%和15.9%;内源酶活性随灌溉量增加显著增加,外源酶活性仅在W₅处理下有显著增加。以上结果说明,干旱对沙拐枣幼苗的氮素还原能力有明显抑制作用,但生长旺季在最高灌溉量下氮素还原能力也明显受到限制。

2.4 灌溉对同化枝叶绿素含量的影响

灌溉量对同化枝叶绿素含量的影响因季节而异(图4),7月份灌溉量过高和过低均有降低叶绿素含量的趋势,各处理大小顺序为W₂>W₄>W₃>W₁>W₅。10月份除W₃处理同化枝叶绿素含量显著较低外,其它处理间差异均不显著;与7月相比,叶绿素含量有明显增加趋势,平均增加了87.2%。这表明在旺长期灌溉量过高和过低均不利于沙拐枣幼苗光合潜力的发挥,但在季末灌溉量的影响明显降低。

2.5 灌溉对同化枝水势和MDA含量的影响

沙拐枣幼苗同化枝水势在7月份平均为-2.3MPa,各处理大小顺序为W₅>W₄>W₂>W₁>W₃,其中W₅与W₄间、W₁与W₃间差异均不显著,而前两者显著高于后两者(图5)。与7月份相比,10月份同化枝水势有明显升高,平均为-1.6MPa,同样是W₃处理最低,W₅处理最高,其它处理间差异不显著。

7月份同化枝MDA含量大小顺序为W₂>W₁>W₅>W₄>W₃,除W₂处理显著较高外,其它处理间差异均不明显。10月份干旱处理(W₁和W₂)同化枝MDA含量显著较高,两者差异也较小。与W₁处理相比,W₃~W₅处理分别显著降低了30.8%、20.8%和17.5%。与7月份相比,10月份同化枝MDA含量除在W₃处理下有小幅下降外,其它处理

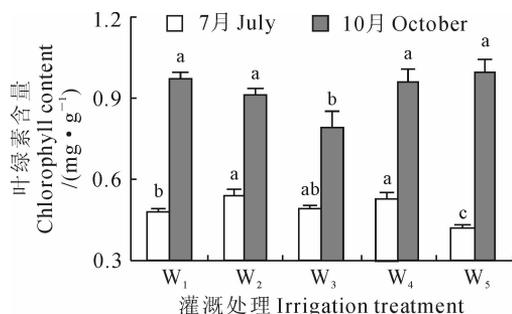


图4 不同灌溉处理下同化枝叶绿素含量差异
Fig. 4 The differences in chlorophyll content of the assimilating branches under different irrigation treatments

均有不同程度增加。以上结果表明,在W₁和W₂处理下,沙拐枣幼苗已受到明显水分胁迫;在W₃处理下植物的水分状况虽然最差,但质膜损伤程度却较低,说明在此处理下沙拐枣幼苗具有一定的耐受性;随灌溉量的继续增加植物的水分状况明显好转,质膜损伤程度也较低。

2.6 灌溉对同化枝可溶性糖和脯氨酸含量的影响
与W₁处理相比,7月份W₂~W₅同化枝可溶

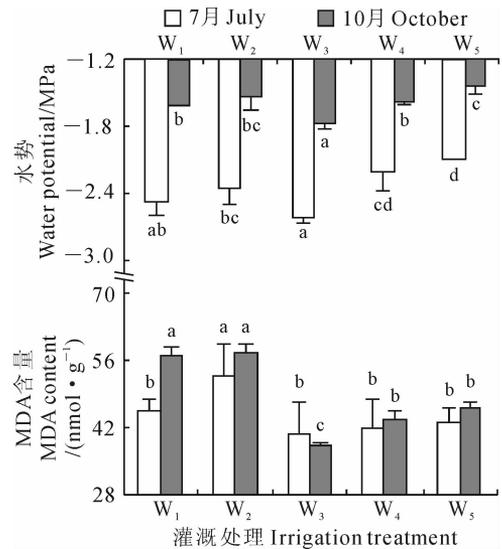


图5 不同灌溉处理下同化枝水势和MDA含量差异
Fig. 5 The differences in water potential and MDA contents of the assimilating branches under different irrigation treatments

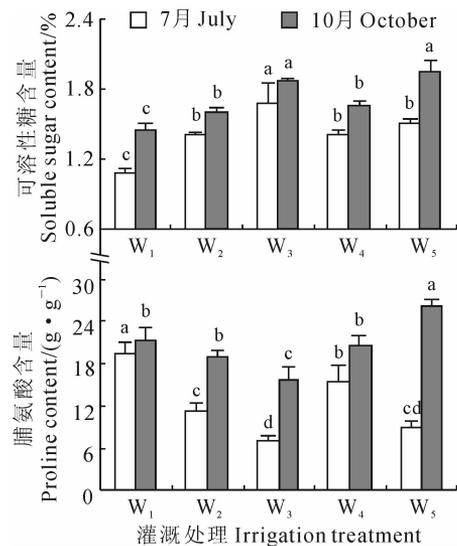


图6 不同灌溉处理下同化枝可溶性糖和脯氨酸含量差异
Fig. 6 The differences in soluble sugar and proline contents of the assimilating branches under different irrigation treatments

性糖含量分别增加了 30.7%、57.4%、30.8% 和 39.3%，其中的 W_2 、 W_4 和 W_5 处理间差异较小，且均显著低于 W_3 (图 6)。10 月份 $W_2 \sim W_5$ 同化枝可溶性糖含量分别比 W_1 相应增加了 11.0%、29.4%、16.0% 和 34.6%，其中的 W_2 和 W_4 间、 W_3 和 W_5 处理间差异均不显著，但前两者显著低于后两者。

灌溉量对同化枝脯氨酸含量的影响则不同，与 W_1 处理相比， $W_2 \sim W_5$ 同化枝脯氨酸含量在 7 月份分别降低了 42.8%、64.2%、20.2% 和 54.1%，在 10 月份 $W_2 \sim W_4$ 处理也分别降低了 10.8%、26.8% 和 4.0%，而 W_5 处理却显著增加了 22.4%。与 7 月相比，10 月份同化枝可溶性糖含量和脯氨酸含量均有不同程度增加，平均分别增加了 20.6% 和 66.5%。以上结果说明，生长旺季在干旱至中等灌溉处理下植物可通过累积大量的脯氨酸和可溶性糖进行渗透调节，且二者间存在明显的相互补偿作用。季末二者含量均有增加，尤其是在最高灌溉量下增加更为明显，这可能是为了提高沙拐枣幼苗在低温环境下的生存能力。

3 讨 论

干物质分配变化被认为是植物适应干旱胁迫的重要策略之一，但植物不同器官对干旱胁迫的反应并不相同，其中叶片和根系最敏感^[16-17]。由于沙拐枣叶片已退化成鳞片状，主要依靠同化枝进行光合作用，为此本研究主要分析了沙拐枣幼苗同化枝干物质分配变化。结果表明，干旱处理明显降低了同化枝干物质累积量和分配比例，随灌溉量增加同化枝干物质累积量显著升高，但在最高灌溉量下出现严重白粉病；同时，灌溉量增加后，干物质分配比例仅在生长旺季(7 月)有明显增加，季末(10 月)变化幅度却较小。这与前人研究结果一致，水分胁迫对光合器官生长的抑制，致使光合总面积减少，光合产物总量也随之降低，从而使植物生长受到限制^[18-19]。生长旺季同化枝具有较高干物质分配比例，是沙拐枣的生长中心，因此更能反映整株生长状况；季末由于生长中心转移，其分配比例明显降低，所以受水分条件的影响也变小。

关于葡萄^[20]、水稻等^[21]作物的研究表明，叶片氮含量或植株氮含量与叶片干物质分配比例之间存在显著的正相关，并认为氮素对叶分配指数的影响间接地调节地上部干物质向茎和生殖器官的分配。赵红洋等^[22]对科尔沁沙地 52 种植物研究却发现叶片干物质量与叶氮含量呈显著负相关。因此，有研

究认为叶氮含量也是影响植物干物质分配的重要因素之一^[20]。本研究也有类似发现，干旱处理(W_1 和 W_2 处理)下沙拐枣同化枝具有较高的氮含量，增加灌溉量后有降低趋势，并在季末降低更明显，这与生长旺季同化枝干物质分配差异相反。Wright 等^[23]对全球尺度叶片性状研究发现，叶氮含量随降水减少而增加。叶氮含量的增加不仅能提高叶片光合能力^[24]，同时可以提高植物水分利用效率^[25]。因此，干旱条件下沙拐枣幼苗同化枝保持较高的含氮量，可能是其在长期进化过程中对于干旱贫瘠环境所采取的主要适应对策之一，这也可能是其不同于农作物物质分配策略的主要原因。

土壤水分条件不但对植物生长有明显影响，对植物养分吸收和代谢也有明显作用。严重干旱胁迫将限制植物氮素吸收，引起细胞内氮代谢紊乱，造成无机氮积累^[26-27]。有研究表明在通气良好的土壤环境中，硝态氮是植物主要的无机氮源，其含量可灵敏地反映植物氮素营养状况^[28]。本研究也发现在不同生长季沙拐枣同化枝均具有较高硝态氮含量，但和水分条件没有明显相关性，说明沙拐枣幼苗在整个生长季氮素营养状况良好。不少研究表明硝酸还原酶作为植物氮素代谢的关键酶，与硝态氮含量高低密切相关^[29]。本研究表明沙拐枣生长旺季在最低和最高灌溉量下，同化枝内源和外源酶活性均较低，同时该处理下硝态氮含量明显偏高；季末干旱胁迫对氮素还原能力有明显限制，造成硝态氮大量累积，增加灌溉量后内源酶活性显著升高，外源酶活性仅在最高灌溉量下有明显增加。这表明在沙拐枣生长旺季中等灌溉量可促进植物氮素代谢，季末则在充分灌溉下才有明显促进作用。孙园园等^[30]却发现，轻度干旱胁迫不影响水稻幼苗硝酸还原酶活性，并对硝态氮吸收和累积有一定刺激作用，严重干旱胁迫下二者均显著下降。Steingröver 等^[31]认为植物累积的硝态氮在夜间可替代可溶性碳水化合物作为渗透调节物质，促进植物吸水，维持正常膨压。因此，在干旱处理下硝态氮在沙拐枣体内大量累积可能还与其所扮演的渗透调节角色有关。

植物氮素营养水平直接或间接地影响到植物光合作用。有研究表明，氮素可显著提高植物的光合速率和叶绿素含量，并延缓叶绿素降解^[32]。但也有研究指出叶氮含量高的植物叶绿素含量虽高，光合速率却不一定高^[33]。本研究却发现，沙拐枣同化枝叶绿素含量与植物的氮素营养状况没有明显相关性。在生长旺季，最低和最高灌溉处理的叶绿素含量均较

低。通常认为水分胁迫会降低叶绿素含量^[34],但也有研究认为叶绿素含量会出现升高现象^[35],这可能与植物的补偿或超补偿效应差异有关^[36]。过量灌溉处理叶绿素含量出现降低可能是因为同化枝水分条件较好,生长量相对较高,从而产生稀释效应引起的。季末同化枝叶叶绿素含量明显升高,且不受灌溉量影响,但在中等灌溉处理下含量较低,这可能与该处理下植物水分条件也明显较差有关。可以看出,在无外界氮素投入条件下,水分对沙拐枣幼苗叶绿素含量的影响比氮素营养水平更突出。

植物在遭受逆境胁迫时,细胞膜发生过氧化作用而受到损伤,产生MDA,引起细胞内水溶性物质外渗^[37]。因此,MDA含量可作为检测植物膜脂过氧化作用强弱的一项重要指标,也可反映植物受逆境伤害的程度^[34]。本研究表明,干旱处理使沙拐枣幼苗同化枝质膜遭到严重损伤,增加灌溉量后质膜损伤明显减轻,并在生长旺季MDA含量稳定在较低水平,季末则在中等灌溉量下达到最低。植物在遭受逆境伤害时,会发生一系列的生理应激反应,其中渗透调节是植物适应逆境的一种重要的生理调节机制。脯氨酸、可溶性糖等是植物遭受干旱胁迫时产生的重要渗透调节物质,这对维持细胞膨压、提高植物的保水性能等具有重要作用^[38]。本研究发现,在干旱至中等灌溉量下,植物水势均明显较低,脯氨酸含量显著下降,可溶性糖含量则显著上升,二者具

有明显的相互补偿作用,这在其它研究中也类似发现^[39]。随灌溉量继续升高,同化枝水势明显增加,可溶性糖含量仍保持较高水平,脯氨酸含量也有所回升。主要原因可能是水分状况转好时植物体内分解代谢和合成代谢发生变化引起的^[40],这也说明不能单靠渗透调节物质累积来评判沙拐枣幼苗抗旱性的强弱。

综上所述,沙拐枣幼苗同化枝的生长在灌溉量较低条件下明显受到抑制,增加灌溉量对其生长虽有明显促进作用,但是过量灌溉却引起严重植物病害。生长旺季增加灌溉量可促使植物将更多干物质分配到同化枝中;季末由于生长中心的转移,同化枝干物质分配比例显著下降,分配比例与灌溉量也没有明显相关性。灌溉对沙拐枣幼苗生理特性的影响主要表现在生长旺季,灌溉量过高和过低对同化枝氮素还原及光合色素合成具有明显抑制作用;最低灌溉处理下,同化枝水势明显较低,质膜也受到严重损伤,但同化枝氮素浓度明显较高,并通过累积大量脯氨酸和可溶性糖等渗透调节物质以提高其抗旱性。可见,在干旱胁迫条件下头状沙拐枣具有较强生理适应能力,但是为了充分发挥其自身生长特性及在研究区域的防护效益,中等灌溉量(土壤田间水量的50%~60%)应为沙拐枣幼苗在定植过程中的推荐灌溉量。

参考文献:

- [1] LI X M(李小明),ZHANG X M(张希明). Water condition and restoration of natural vegetation in the southern margin of the Taklimakan Desert[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报),2003,23(7):1 449-1 453(in Chinese).
- [2] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出版社,2002.
- [3] BAI L P,SUI F G,GE T D, *et al.* Effect of soil drought stress on leaf water status,membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize[J]. *Pedosphere*,2006,16:326-332.
- [4] XU F(徐飞),GUO W H(郭卫华),XU W H(徐伟红), *et al.* Effects of water stress on morphology,biomass allocation and photosynthesis in *Robinia pseudoacacia* seedlings[J]. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报),2010,32(1):24-30(in Chinese).
- [5] GENG Y P(耿宇鹏),ZHANG W J(张文驹),LI B(李博). Phenotypic plasticity and invasiveness of alien plants[J]. *Biodiversity Science* (生物多样性),2004,12(4):447-455(in Chinese).
- [6] LI ZH(李州),PENG Y(彭燕), *et al.* Physiological responses of white clover by different leaf types associated with anti-oxidative enzyme protection and osmotic adjustment under drought stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报),2013,22(2):257-263(in Chinese).
- [7] LIU J N(刘建宁),SHI Y H(石永红),HOU ZH H(侯志宏), *et al.* Drought resistance evaluation of four seedling chicory[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报),2012,21(2):241-248(in Chinese).
- [8] ZENG F J(曾凡江),LI X Y(李向义),ZHANG X M(张希明), *et al.* Water physiological characteristics of four perennial plant species around Cele Oasis in Xinjiang[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报),2009,20(11):2 632-2 638(in Chinese).
- [9] SU P X(苏培玺),ZHAO A F(赵爱芬),ZHANG L X(张立新), *et al.* Characteristic in photosynthesis,transpiration and water use efficiency of haloxylon ammodendron and *Calligonum mongolicum* of desert species[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报),2003,23(1):11-17(in Chinese).
- [10] LI X Y(李向义),THOMAS F M,FOETZKI A, *et al.* The responses of *Calligonum caput-medusae* to changes of water conditions under natural environment[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报),2003,27(4):516-521(in Chinese).
- [11] SONG C(宋聪),ZENG F J(曾凡江),LIU B(刘波), *et al.* Influence of water condition on morphological characteristics and biomass of *Calligonum caput-medusae* Schrenk seedlings[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志),2012,31(9):2 225-2 233(in Chinese).

- [12] LIU ZH(刘 镇), ZENG F J(曾凡江), AN G X(安桂香), *et al.* Influence of irrigation amounts on seedling growth and biomass allocation of *Calligonum caput-medusae* at the southern fringe of the Taklimakan desert[J]. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2012, **32**(6): 1 655—1 661(in Chinese).
- [13] MA F J(马富举), LI D D(李丹丹), CAI J(蔡 剑), *et al.* Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(3): 724—730(in Chinese).
- [14] LIU A R(刘爱荣), ZHANG Y B(张远兵), ZHONG Z H(钟泽华), *et al.* Effects of salt stress on the growth and osmotica accumulation of *Coleus blumei*[J]. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2013, **22**(2): 211—218(in Chinese).
- [15] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [16] LI Y(李 阳), QIMAN Y N(齐曼·尤努斯), ZHU Y(祝 燕). Effects of water stress on photosynthetic characteristics and biomass partition of *Elaeagnus moorcroftii*[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2006, **26**(12): 2 493—2 499(in Chinese).
- [17] GAO X F(高小锋), WANG J X(王进鑫), ZHANG B(张 波), *et al.* Effects of drought stress on dry matter partitioning of young *Robinia pseudoacacia* at its different growth stages[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2010, **29**(6): 1 103—1 108(in Chinese).
- [18] WEI L L(韦莉莉), ZHANG X Q(张小全), HOU ZH H(侯振宏), *et al.* Effects of water stress on photosynthesis and carbon allocation in *Cunninghamia lanceolata* seedlings[J]. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2005, **29**(3): 394—402(in Chinese).
- [19] CAYÓN M G, EL-SHARKAWY M A, CADAVID I F. Leaf gas exchange of cassava as affected by quality of planting material and water stress[J]. *Photosynthetica*, 1997, **34**: 409—418.
- [20] WILHELM W W. Dry-matter partitioning and leaf area of winter wheat grown in a long-term fallow tillage comparisons in the US Central Great Plains[J]. *Soil & Tillage Research*, 1998, **49**: 49—56.
- [21] MENG Y L(孟亚利), CAO W X(曹卫星), LIU X W(柳新伟), *et al.* A preliminary study of simulation on shoot dry matter partitioning in rice[J]. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2004, **30**(4): 376—381(in Chinese).
- [22] ZHAO H Y(赵红洋), LI Y L(李玉霖), WANG X Y(王新源), *et al.* Variations in leaf traits of 52 plants in Horqin sand land[J]. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2010, **30**(6): 1 292—1 298(in Chinese).
- [23] WRIGHT I J, REICH P B, *et al.* Assessing the generality of global leaf trait relationships[J]. *New Phytologist*, 2005, **166**: 485—496.
- [24] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S. From tropics to tundra convergence in plant functioning[J]. *Proceedings National Academy of Science, USA*, 1997, **94**: 13 730—13 734.
- [25] LI Y H(李永华), LUO T X(罗天祥), LU Q(卢 琦), *et al.* Comparisons of leaf traits among 17 major plant species in Shazhuyu Sand Control Experimental Station of Qinghai Province[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, **25**(5): 994—999(in Chinese).
- [26] WUNNA H, JOGLOY S, TOOMSAN B, *et al.* Response to early drought for traits related to nitrogen fixation and their correlation to yield and drought tolerance traits in peanut (*Arachis hypogaea* L.)[J]. *Asian Journal of Plant Sciences*, 2009, **8**: 138—145.
- [27] HAO J H(郝敬虹), YI Y(易 畅), SHANG Q M(尚庆茂). Effect of exogenous salicylic acid on nitrogen assimilation of cucumber seedling under drought stress[J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2012, **39**(1): 81—90(in Chinese).
- [28] CRAWFORD N M. Nitrate: nutrient and signal for plant growth[J]. *The Plant Cell*, 1995, **7**: 859—868.
- [29] BARBER M J, DESAI S K, MAROHNIC C C, *et al.* Synthesis and bacterial expression of a gene encoding the heme domain of assimilatory nitrate reductase[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 2002, **402**: 38—50.
- [30] SUN Y Y(孙园园), SUN Y J(孙永健), *et al.* Effects of water stress on activities of nitrogen assimilation enzymes and photosynthetic characteristics of rice seedlings[J]. *Plant Nutrition and Fertilizers Science* (植物营养与肥料学报), 2009, **15**(5): 1 016—1 022(in Chinese).
- [31] STEINGRÖVER E, WOLDENDORP J, SIJTSMA L. Nitrate accumulation and its relation to leaf elongation in spinach leaves[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1986, **37**: 1 093—1 102.
- [32] ZHANG SH J(张生杰), HUANG Y J(黄元炯), REN Q CH(任庆成). Effects of nitrogen fertilization on leaf senescence, photosynthetic characteristics, yield, and quality of different flue-cured tobacco varieties[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(3): 668—674(in Chinese).
- [33] ZHU J T(朱军涛), LI X Y(李向义), ZHANG X M(张希明), *et al.* Comparison of photosynthetic characteristics of three species growing at the southern fringe of the Taklimakan Desert[J]. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 2012, **35**(1): 171—176(in Chinese).
- [34] FAN S L(范苏鲁), YUAN ZH H(苑兆和), FENG L J(冯立娟), *et al.* Effects of drought stress on physiological and biochemical parameters of *Dahlia pinnata*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(3): 651—657(in Chinese).
- [35] BAO Y(包 玉), WANG ZH T(王志泰). Growth and physiological response of *Euonymus japonicus* to soil gradient moisture stress[J]. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 2011, **34**(2): 208—214(in Chinese).
- [36] ZOU CH J(邹春静), HAN SH J(韩士杰), XU W D(徐文铎), *et al.* Eco-physiological responses of *Picea mongolica* ecotypes to drought stress[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(9): 1 446—1 450(in Chinese).
- [37] ZHOU ZH B(周智彬), XU X W(徐新文), YANG L Y(杨兰英). Physiological response and high-temperature resistance of three species of psammophytes under high-temperature stress[J]. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 2005, **28**(6): 824—830(in Chinese).
- [38] ELSHEERY N I, CAO K F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2008, **30**: 769—777.
- [39] PENG SH L(彭守兰), ZENG F J(曾凡江), LIU B(刘 波), *et al.* Water physiological characteristics of introduced plants under extreme drought conditions in Cele Oasis[J]. *Arid Land Geography* (干旱区地理), 2013, **36**(3): 457—466(in Chinese).
- [40] WU N, ZHANG Y M, ALISON D, *et al.* Membrane stability of the desert moss *Syntrichia caninervis* Mitt. during desiccation and rehydration[J]. *Journal of Bryology*, 2012, **34**: 1—8.