



# 陕北黄土丘陵区撂荒群落共存种活性氧清除指标对水分胁迫的响应

张贊贊<sup>1</sup>,杜峰<sup>1,2\*</sup>,周敏<sup>1</sup>,潘天辉<sup>1</sup>

(1 西北农林科技大学,陕西杨陵 712100;2 中国科学院水利部水土保持研究所,陕西杨陵 712100)

**摘要:**群落共存种对环境变化的生理生态响应差异是群落演替的重要因素,其中活性氧清除是生理生态响应的重要方面。该研究以黄土丘陵区 10 个常见撂荒群落共存种(阿尔泰狗娃花、猪毛蒿、铁杆蒿、茭蒿、小花棘豆、达乌里胡枝子、白羊草、冰草、中华隐子草和无芒隐子草)为研究对象,测定了不同水分处理条件下(适宜水分、中度胁迫及重度胁迫)生长季中 3 个月份(8、9 和 10 月)个体和种群的生长表现(个体株高、生物量和种群存活率),及主要活性氧清除指标[类胡萝卜素含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性和谷胱甘肽(GSH)含量],分析群落共存种的生态适合度和活性氧清除指标对水分处理的响应差异及其相互关系,以明确演替生态位置上各指标的变化趋势。结果表明:(1)随水分胁迫程度的增加,演替前期种——猪毛蒿的适合度有所下降,后期种——白羊草有所上升。(2)GSH 和类胡萝卜素含量均随水分胁迫程度增强显著升高。(3)类胡萝卜素含量、SOD 活性和 GSH 含量存在显著的种间差异,其中达乌里胡枝子的类胡萝卜素含量、小花棘豆的 SOD 活性、中华隐子草的 SOD 活性和 GSH 含量、无芒隐子草的类胡萝卜素含量和 GSH 含量均相对较高,且这 3 个指标的生长季变化也较为明显,8 月份类胡萝卜素含量和 GSH 含量相对较高,而 10 月份 GSH 含量和 SOD 活性相对较高。(4)演替生态位置上,10 个共存种在演替序列上以前期种的适合度和类胡萝卜素含量相对较低,而演替后期种相对较高,表明演替后期的植物较为耐旱。

**关键词:**群落共存种;生理指标;耐旱性;适合度;水分胁迫

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

## Responses of Reactive Oxygen Quenching Indexes among Co-existing Species of Old-Field Communities in Loess Plateau of Northern Shaanxi Province to Water Deficits

ZHANG Yunyun<sup>1</sup>, DU Feng<sup>1,2\*</sup>, ZHOU Min<sup>1</sup>, PAN Tianhui<sup>1</sup>

(1 Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** The difference of ecophysiological and ecological response of community coexisting species to environmental is the important factor of community succession, of which, reactive oxygen scavenging is an important aspect of eco-physiology response. This paper takes on 10 kinds of common abandoned co-existing species in the Loess Plateau as study object, Ten co-existing species include *Heteropappus hispidus*, *Artemisia scoparia*, *Artemisia sacrorum*, *Artemisia giraldii*, *Oxytropis glabra*, *Lespedeza dahurica*, *Bothriochloa ischaemum*, *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes chinensis* and *Cleistogenes songorica*. We determines the growth performance of individuals and populations, the main active oxygen removal indicators in the three months (August, September and October) of the growing season under different water treat-

收稿日期:2019-05-20;修改稿收到日期:2019-08-04

基金项目:国家重点研发计划项目(2017YFC0504504)和国家自然科学基金(41771322)

作者简介:张贊贊(1993—),女,在读硕士研究生,主要从事群落共存种生理生态研究。E-mail:982825846@qq.com

\*通信作者:杜峰,副研究员,硕士生导师,主要从事种群、群落及植物生理生态研究。E-mail:dufeng@ms.iswc.ac.cn

ment conditions (suitable water, moderate and severe stress). The measured growth performance indicators are individual plant height, biomass and population survival rate, active oxygen quenching indicators contain carotenoid content, superoxide dismutase (SOD) activity and glutathione (GSH) content. In this paper, the response differences and their interrelation of community coexisting species to water treatment on ecological suitability and reactive oxygen scavenger index are calculated and analyzed. The variation trend of the above indicators in succession ecological position is also demonstrated. The results show: (1) with the increase of water stress degree, the fitness of *Artemisia scoparia* in the succession early stage decreased, while the late growth of *Bothriochloa ischaemum* increased. (2) GSH and carotenoid enhanced with the water stress degree, both contents increased significantly. (3) There are prominent varietals diversities between carotenoids content, SOD activity and GSH content. Among them, the carotenoid content of *Lespedeza dahurica*, the SOD activity of *Oxytropis glabra*, the SOD activity and GSH content of *Cleistogenes chinensis*, and the carotenoid content and GSH content of *Cleistogenes songorica* were relatively high. Besides, the growth season variation of the above three indicators was also relatively obvious, the carotenoid and GSH contents in August were relatively high, while the GSH content and SOD activity in October were relatively high. (4) In the successional ecological position, ten co-existing species had relatively low levels of fitness and carotenoid content in the previous succession sequence, while the post-successive species were relatively higher, which indicates that the plants in the later stage of succession are more drought-tolerant.

**Key words:** co-existing species; physiological index; drought tolerance; fitness; water stress

全球范围内的气候变化形势已相当严峻<sup>[1]</sup>,中国西北干旱气候环境的演化是全球气候变化的重要组成部分<sup>[2]</sup>。地处西北的黄土丘陵区,降雨少但蒸发量大,植被退化严重,水土流失频繁,自然环境恶劣<sup>[3]</sup>,土壤水分成为制约当地生态系统功能的一个重要因素。土壤水分降低引起的干旱胁迫对植物生长与繁殖、群落演替、生物和生态系统多样性等有深远影响<sup>[4-5]</sup>。对群落结构与动态来说,因群落共存种对水分胁迫的生理生态响应差异最终会影响到其适合度的相对变化<sup>[6]</sup>,及其在群落中的相对多度或地位,进而引起群落动态变化乃至群落演替,故种-环境作用是群落演替与维持的决定性因素之一<sup>[7]</sup>。适合度是指生物体在其生活的环境中生存和繁殖的能力<sup>[8]</sup>,当前主要有株高、生物量和存活率等指标用于估算植物种适合度<sup>[9]</sup>。在干旱半干旱等水分限制区域,逐步旱化的区域环境条件有利于较为耐旱的共存种在群落中形成优势地位。前期研究也表明,在黄土丘陵区伴随着土壤旱化的撂荒演替过程中,演替后期种较前期种在活性氧清除物质的活性和含量方面水平更高<sup>[10]</sup>。

植物对干旱环境有多种生理生态响应机制,其中活性氧清除系统是植物应对干旱逆境的第一道屏障。干旱胁迫时,活性氧(ROS)在植物体累积,重度的干旱会导致过量的ROS无法清除,不利植物生长<sup>[11]</sup>。而植物体内的活性氧自由基可以被保护系统有效防御和清除,使细胞内脂质不受过氧化伤害

或死亡<sup>[12]</sup>。保护系统主要有活性氧清除酶(如SOD、APX和CAT等)和抗氧化剂(类胡萝卜素、抗坏血酸和GSH等)。其中超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)主要清除多余的O<sub>2</sub><sup>-</sup>,并转移活跃电子给过氧化氢(H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>),是植物体首道清除活性氧的防线<sup>[9]</sup>。还原性谷胱甘肽是非蛋白质硫醇化合物,在生物细胞中含量丰富,与谷胱甘肽还原酶和氧化酶构成谷胱甘肽抗氧化系统<sup>[13-14]</sup>。类胡萝卜素与单线态氧相互作用生成类胡萝卜素氧化物,是一种重要的抗氧化剂。植物的耐旱性与植物体内保护系统清除活性氧的能力大小有关<sup>[15]</sup>。

如前所述,种-环境作用是群落演替的重要机理<sup>[16]</sup>,在变化的环境条件下,群落共存种的生理生态响应差异,及这种差异引至的适合度变化是群落演替的驱动机制之一。因此研究群落共存种对不同水分胁迫的响应差异,对理解群落演替规律、机理与环境调控具有重要意义。本文通过比较10个黄土丘陵区撂荒群落共存种在不同土壤水分环境条件下的生理生态响应差异,主要包括相对生态适合度和耐旱性生理指标的差异,以比较其耐旱性以及耐旱性在演替序列上的变化趋势,以期了解种-环境作用对植物群落的演替方向和规律的影响。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

试验地位于陕西省杨陵区西北农林科技大学水

土保持研究所,属暖温带半湿润半干旱季风气候,春季多风,夏季炎热多雨。试验所用土壤为黄土丘陵区安塞县撂荒试验地黄绵土,质地轻壤,持水量为凋萎湿度4.5%,田间最大持水量18.75%,毛管断裂水含量10%。试验期8月最热平均温度30.5℃,10月最冷平均温度16.5℃,年均降水量635.1mm,生长季降雨量为全年降雨量的79%。

## 1.2 试验材料

试验选取的植物为黄土丘陵区撂荒地群落共存种,为演替各阶段序列种,分别是演替前期序列种阿尔泰狗娃花(*Heteropappus hispidus*)和猪毛蒿(*Artemisia scoparia*),中期序列种铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、茭蒿(*Artemisia giraldii*)和冰草(*Agropyron cristatum*),后期序列种达乌里胡枝子(*Lespedeza dahurica*)和白羊草(*Bothriochloa ischaemum*),伴生种小花棘豆(*Oxytropis glabra*)、中华隐子草(*Cleistogenes chinensis*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)。

## 1.3 试验设计

试验采用控水槽恒水处理,水分处理设3个水平为适宜水分、中度胁迫及重度胁迫(分别为田间持水量的75%、60%和45%),生长季为8,9和10月份,植物种类为上述10个共存种。控水槽规格为200 cm × 200 cm × 60 cm,水分处理重复3次,共9个控水槽。于2017年5月中旬植物返青后,将上述10种植物从野外试验研究区(陕西省延安市安塞区)各选取大小一致的植株个体5株移栽入控水槽,每个控水槽含群落共存种个体50株(10种×5株),各植株等间距随机分布。3个月份中每月于15日前后对群落共存种随机选取3个个体,取其功能叶测定SOD活性和GSH与类胡萝卜素含量。试验土壤黄绵土取自安塞县,NO<sub>3</sub><sup>-</sup>为31.64 mg·kg<sup>-1</sup>,NH<sub>4</sub><sup>+</sup>为4.39 mg·kg<sup>-1</sup>,全N、全P、全K分别为0.27 g·kg<sup>-1</sup>、0.14 g·kg<sup>-1</sup>、19.56 g·kg<sup>-1</sup>,有机质为4.68 g·kg<sup>-1</sup>,最大田间持水量18.75%,风干土含水量9.2%。经一月左右的恢复期,于7月进行控水处理。

## 1.4 试验方法

**1.4.1 生态适合度指标的测定** 植物相对生态适合度用生物量、株高和存活率估算。于水分处理之前统计植株存活数量,生长季末再次统计植株存活数量。在试验初期(8月)和末期(10月)分种分株测量植株高度,试验结束时测定植株地上部分鲜重。厘米刻度尺测定株高,百分之一天平测定生物量。

公式如下:

$$F_{ij} = \frac{X_{ij}^2}{\sum_{i=1}^m x_{ij} \times \sum_{j=1}^n x_{ij}} \quad (1-1)$$

上式中, $F_{ij}$ 表示为第*i*个群落共存种在第*j*水分处理水平上的生态适合度。 $x_{ij}$ 为第*i*个群落共存种在第*j*水分处理水平上平均株高、生物量和存活率的乘积。*m*为共存种数;*n*为水分处理水平数。存活率用生长季末植株存活数量占水分处理之前植株存活数量的比例来计算。

**1.4.2 生理指标的测定** SOD活性采用核黄素-NBT光还原法<sup>[17]</sup>。GSH活性采用分光光度计法测定。类胡萝卜素含量的测定:先采用浸提法得到叶绿素a、b和类胡萝卜素的吸光值<sup>[18]</sup>,再根据朗伯-比尔定律计算得到类胡萝卜素的浓度。

**1.4.3 各共存种生理生态指标对干旱胁迫的敏感度** 计算公式如下:

$$C_v = \frac{\sigma}{\mu} \quad (1-2)$$

上式中, $\sigma$ 为标准差, $\mu$ 为平均值, $C_v$ 表示为10个共存种的生理生态指标含量的敏感度,说明10个共存种的适合度、GSH和类胡萝卜素含量随演替生态位置的增加对干旱胁迫是否敏感。因10个共存种的SOD活性不随水分胁迫的增强(降低)而变化,故本文不对各植物种的SOD活性总体水平和变化幅度(变异系数)与其演替生态位置的关系进行分析。

## 1.5 数据处理

本文使用Origin8.5绘图。使用ANOVAs二元方差分析土壤水分处理和植物种类(自变量)对适合度(因变量)的影响;三元方差分析土壤水分、植物种类和生长季3个自变量对SOD活性,及GSH和类胡萝卜素含量等3个因变量各自的影响。分析了各植物种的干旱敏感性指标适合度、类胡萝卜素和GSH含量整体水平和变化范围(变异系数)与其演替生态位置的关系,以明确耐旱性在演替序列上的变化趋势。多重比较使用LSD法。多元方差分析使用SPSS 19.0中的一般线性模型(GLM)分析数据。

## 2 结果与分析

### 2.1 水分胁迫对10个共存种适合度的影响

适合度是指生物体在其生活的环境中生存和繁殖的能力<sup>[8]</sup>。本文所用相对生态适合度反映了在不同水分胁迫条件下各共存种其营养阶段的生长表现,当受到水分胁迫时,植物会在生理生态等方面作

出适应性调节,改变其适合度来适应环境的变化。不同植物适合度对水分胁迫的响应各不相同。试验历经3个月的控水处理,总体上不同水分胁迫条件下的适合度在各物种间没有显著差异( $P>0.05$ ,表1)。10个共存种在不同水分处理条件下经标准化后的生态适合度在适宜水分胁迫下(0.19)较高,而中度(0.14)和重度(0.11)水分胁迫都有不同程度降低,但是差异均未达显著水平( $P>0.05$ )。

从不同水分胁迫下各植物适合度来看,适宜水分条件下,猪毛蒿适合度相对较高,小花棘豆适合度相对较低;中度水分胁迫下,白羊草适合度相对较高,中华隐子草和阿尔泰狗娃花的适合度相对较低;重度水分胁迫下,白羊草适合度相对较高,小花棘豆、铁杆蒿和阿尔泰狗娃花的适合度相对较低。从各植物适合度随水分胁迫程度增强的响应来看,无芒隐子草、猪毛蒿、茭蒿和铁杆蒿的适合度随水分胁迫程度增强呈下降趋势,白羊草相反呈上升趋势;其余植物没有明显的规律性,阿尔泰狗娃花和达乌里胡枝子适合度在适宜水分条件下较高,小花棘豆和冰草适合度在中度水分胁迫下较高,中华隐子草适合度在重度水分胁迫下较高。

## 2.2 水分胁迫对10个共存种生理指标的影响

### 2.2.1 10个共存种的类胡萝卜素含量对水分胁迫的响应

根据表2方差分析表明,类胡萝卜素含量在不同生长季、水分胁迫和物种间均差异显著。8月类胡萝卜素含量相对较高,平均为 $4.10\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,9月和10月类胡萝卜素含量相对较低且无明显差异,平均分别为 $3.70\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $3.88\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

$\text{g}^{-1}$ (图1)。中度胁迫和重度胁迫条件下的类胡萝卜素含量相对较高,平均为 $4.15\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $4.00\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ,适宜水分相对较低,平均为 $3.53\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。 $10$ 个共存种之间的类胡萝卜素含量存在种间差异,无芒隐子草和达乌里胡枝子的类胡萝卜素含量相对较高,平均为 $5.28\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $5.44\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。阿尔泰狗娃花的类胡萝卜素含量相对较低,平均为 $2.78\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (图1)。

生长季、物种、水分胁迫两两之间交互作用对类胡萝卜素含量存在显著影响(表2),说明水分胁迫在不同月份对各物种类胡萝卜素含量的影响存在差异。不同的生长月份与水分胁迫的交互作用表明,9月的类胡萝卜素含量在3种水分胁迫下均无明显差异;8月份,类胡萝卜素含量在重度胁迫下相对较高,适宜水分相对较低;10月份,类胡萝卜素含量在中度胁迫下相对较高,重度胁迫次之,适宜水分相对较低。从不同水分胁迫对群落共存种的影响来看,中度胁迫下中华隐子草和白羊草的类胡萝卜素含量相对较高;相对适宜水分胁迫,无芒隐子草和茭蒿的类胡萝卜素含量在中度胁迫和重度胁迫相对较高;小花棘豆的类胡萝卜素含量在中度胁迫相对较高,适宜水分次之,重度胁迫相对较低;类胡萝卜素含量在阿尔泰狗娃花、冰草、铁杆蒿、猪毛蒿和达乌里胡枝子这些物种间无明显差异。从不同月份群落共存种的生长表现来看,8月无芒隐子草、阿尔泰狗娃花、冰草和茭蒿的类胡萝卜素含量都相对较高,9和10两个月相对较低且差异不明显,8、9和10三个月白羊草和猪毛蒿的类胡萝卜素含量均无明显差异。

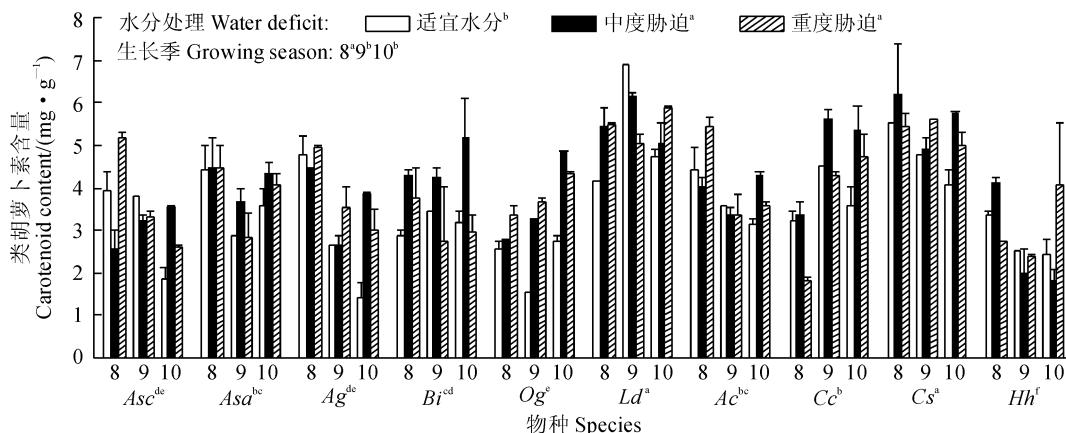
表1 10个共存种适合度对水分胁迫的响应

Table 1 Fitness responses of ten co-existing species to water deficits

物种 Species	适宜水分 Suitable	中度胁迫 Moderate	重度胁迫 Severe	平均值 Average
中华隐子草 <i>Cleistogenes chinensis</i>	0.06	0.01	0.11	0.06a
无芒隐子草 <i>Cleistogenes songorica</i>	0.16	0.08	0.06	0.10a
小花棘豆 <i>Oxytropis glabra</i>	0.02	0.08	0.03	0.04a
达乌里胡枝子 <i>Lespedeza dahurica</i>	0.30	0.21	0.23	0.25a
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	0.42	0.12	0.08	0.21a
茭蒿 <i>Artemisia giralddii</i>	0.26	0.23	0.06	0.18a
铁杆蒿 <i>Artemisia sacrorum</i>	0.31	0.19	0.03	0.18a
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0.10	0.11	0.07	0.09a
白羊草 <i>Bothriochloa ischaemum</i>	0.27	0.38	0.44	0.36a
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus hispidus</i>	0.05	0.02	0.04	0.04a
平均值 Mean	0.19a	0.14a	0.11a	—

注:不同小写字母表示差异达显著水平( $P<0.05$ )

Note: Different normal letters mean significant difference at 0.05 level



Asc. 猪毛蒿; Asa. 铁杆蒿; Ag. 芥蒿; Bi. 白羊草; Og. 小花棘豆; Ld. 达乌里胡枝子; Ac. 冰草; Cc. 中华隐子草; Cs. 无芒隐子草; Hh. 阿尔泰狗娃花; 下同。图中所有上标英文字母表示生长季、物种和水分处理三者主效应多重比较的结果,两两之间交互作用多重比较结果如下:(1)水分处理×物种(适宜:C<sub>c</sub><sup>fghijk</sup> C<sub>s</sub><sup>b</sup> B<sub>i</sub><sup>jklm</sup> H<sub>h</sub><sup>lmn</sup> A<sub>c</sub><sup>ef</sup> A<sub>s</sub><sup>fgh</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>ghijkl</sup> A<sub>g</sub><sup>klm</sup> L<sub>d</sub><sup>ab</sup> O<sub>g</sub><sup>g</sup>; 中度:C<sub>c</sub><sup>bc</sup> C<sub>s</sub><sup>a</sup> B<sub>i</sub><sup>cde</sup> H<sub>h</sub><sup>mnn</sup> A<sub>c</sub><sup>ef</sup> A<sub>s</sub><sub>a</sub><sup>def</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>hijklm</sup> A<sub>g</sub><sup>ef</sup> L<sub>d</sub><sup>a</sup> O<sub>g</sub><sup>ef</sup>; 重度:C<sub>c</sub><sup>efghij</sup> C<sub>s</sub><sup>a</sup> B<sub>i</sub><sup>jklm</sup> H<sub>h</sub><sup>lm</sup> A<sub>c</sub><sup>de</sup> A<sub>s</sub><sup>efg</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>efghi</sup> A<sub>g</sub><sup>ef</sup> L<sub>d</sub><sup>a</sup> O<sub>g</sub><sup>n</sup>); (2)生长季×物种(8: C<sub>c</sub><sup>clm</sup> C<sub>s</sub><sup>ab</sup> B<sub>i</sub><sup>hi</sup> H<sub>h</sub><sup>ijk</sup> A<sub>c</sub><sup>cdef</sup> A<sub>s</sub><sub>a</sub><sup>fg</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>hi</sup> A<sub>g</sub><sup>def</sup> L<sub>d</sub><sup>cdef</sup> O<sub>g</sub><sup>kl</sup>; 9: C<sub>c</sub><sup>cdef</sup> C<sub>s</sub><sup>cd</sup> B<sub>i</sub><sup>hi</sup> H<sub>h</sub><sup>m</sup> A<sub>c</sub><sup>ijk</sup> A<sub>s</sub><sup>lm</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>ijkl</sup> A<sub>g</sub><sup>l</sup> L<sub>d</sub><sup>a</sup> O<sub>g</sub><sup>lm</sup>, 10: C<sub>c</sub><sup>ef</sup> C<sub>s</sub><sup>cde</sup> B<sub>i</sub><sup>hi</sup> H<sub>h</sub><sup>lm</sup> A<sub>c</sub><sup>hijk</sup> A<sub>s</sub><sub>a</sub><sup>ghi</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>ijkl</sup> A<sub>g</sub><sup>lm</sup> L<sub>d</sub><sup>bc</sup> O<sub>g</sub><sup>gh</sup>); (3)水分处理×生长季(8: 适宜<sup>cde</sup> 重度<sup>abc</sup> 重度<sup>ab</sup>; 9: 适宜<sup>e</sup> 重度<sup>cde</sup> 重度<sup>de</sup>; 10: 适宜<sup>f</sup> 中度<sup>a</sup> 重度<sup>bed</sup>)

图 1 8~10月 10个共存种类胡萝卜素含量对水分胁迫的响应

Asc. *Artemisia scoparia*; Asa. *Artemisia sacrorum*; Ag. *Artemisia giralda*; Bi. *Bothriochloa ischaemum*; Og. *Oxytropis glabra*; Ld. *Lespedeza dahurica*; Ac. *Agropyron cristatum*; Cc. *Cleistogenes chinensis*; Cs. *Cleistogenes songorica*; Hh. *Heteropappus hispidus*; The same as below. The superscript English letters are multi-comparison results of growing season, species and water deficit, The results of multi-comparison of water deficit × species, Growing Season × species and water deficit × growing season are as follows: (1) Water Deficit × species(Mild: C<sub>c</sub><sup>fghijk</sup> C<sub>s</sub><sup>b</sup> B<sub>i</sub><sup>jklm</sup> H<sub>h</sub><sup>lmn</sup> A<sub>c</sub><sup>ef</sup> A<sub>s</sub><sup>fgh</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>ghijkl</sup> A<sub>g</sub><sup>klm</sup> L<sub>d</sub><sup>ab</sup> O<sub>g</sub><sup>g</sup>; Moderate: C<sub>c</sub><sup>bc</sup> C<sub>s</sub><sup>a</sup> B<sub>i</sub><sup>cde</sup> H<sub>h</sub><sup>mnn</sup> A<sub>c</sub><sup>ef</sup> A<sub>s</sub><sub>a</sub><sup>def</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>hijklm</sup> A<sub>g</sub><sup>ef</sup> L<sub>d</sub><sup>a</sup> O<sub>g</sub><sup>ef</sup>; Severe: C<sub>c</sub><sup>efghij</sup> C<sub>s</sub><sup>a</sup> B<sub>i</sub><sup>jklm</sup> H<sub>h</sub><sup>lm</sup> A<sub>c</sub><sup>de</sup> A<sub>s</sub><sup>efg</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>efghi</sup> A<sub>g</sub><sup>ef</sup> L<sub>d</sub><sup>a</sup> O<sub>g</sub><sup>n</sup>); (2) Growing Season × species: (August C<sub>c</sub><sup>lm</sup> C<sub>s</sub><sup>ab</sup> B<sub>i</sub><sup>hi</sup> H<sub>h</sub><sup>ijk</sup> A<sub>c</sub><sup>cdef</sup> A<sub>s</sub><sub>a</sub><sup>fg</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>hi</sup> A<sub>g</sub><sup>def</sup> L<sub>d</sub><sup>cdef</sup> O<sub>g</sub><sup>kl</sup>; September: C<sub>c</sub><sup>cdef</sup> C<sub>s</sub><sup>cd</sup> B<sub>i</sub><sup>hi</sup> H<sub>h</sub><sup>m</sup> A<sub>c</sub><sup>ijk</sup> A<sub>s</sub><sup>lm</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>ijkl</sup> A<sub>g</sub><sup>l</sup> L<sub>d</sub><sup>a</sup> O<sub>g</sub><sup>lm</sup>; October: C<sub>c</sub><sup>ef</sup> C<sub>s</sub><sup>cde</sup> B<sub>i</sub><sup>hi</sup> H<sub>h</sub><sup>lm</sup> A<sub>c</sub><sup>hijk</sup> A<sub>s</sub><sub>a</sub><sup>ghi</sup> A<sub>s</sub><sub>c</sub><sup>ijkl</sup> A<sub>g</sub><sup>lm</sup> L<sub>d</sub><sup>bc</sup> O<sub>g</sub><sup>gh</sup>); (3) Water Deficit × Growing Season (August: Mild<sup>cde</sup> Moderate<sup>abc</sup> Severe<sup>ab</sup>, September: Mild<sup>e</sup> Moderate<sup>cde</sup> Severe<sup>de</sup>, October: Mild<sup>f</sup> Moderate<sup>a</sup> Severe<sup>bed</sup>)

Fig. 1 Responses of carotenoid content of the ten co-existing species to water deficit on August, September and October

**2.2.2 10个共存种的 SOD 含量对水分胁迫的响应** 方差分析表明,除水分处理对 SOD 活性影响不显著外,不同生长季和物种间的 SOD 活性都存在显著差异(表 2)。10月 SOD 活性相对较高,平均为 319.82  $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ,8月和9月的 SOD 活性相对较低且没有明显差异,平均分别为 270.38  $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  和 280.65  $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。SOD 活性在 10 个共存种之间差别显著,中华隐子草和小花棘豆的 SOD 活性相对较高,平均分别为 321.50  $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  和 313.22  $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 。白羊草的 SOD 活性相对较低,平均为 209.89  $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (图 2)。

生长季、物种、水分胁迫之间交互作用对 SOD 活性存在显著影响(表 2),说明水分胁迫在不同月份对各物种 SOD 活性的影响存在差异。不同的生长月份与水分胁迫的交互作用表明,8月的 SOD 活性重度胁迫相对较高;适宜水分和中度胁迫下,9月和10月的 SOD 活性相对较高(图 2)。从不同水分胁迫对群落共存种的影响来看,多数种 SOD 活性随

水分胁迫程度增强而增加,对水分胁迫响应积极。差别显著的有铁杆蒿,在重度胁迫其 SOD 活性相对较高,适宜水分和中度胁迫相对较低;在中度和重度胁迫下无芒隐子草的 SOD 活性相对较高,适宜水分相对较低;狗娃花的 SOD 活性在重度胁迫相对较高。猪毛蒿、冰草、芥蒿和中华隐子草的 SOD 活性在 3 种水分胁迫下虽无明显差异,但随水分胁迫程度的增加同样有所增加。少数种 SOD 活性在 3 种水分胁迫下反而有所下降,如达乌里胡枝子的 SOD 活性在重度胁迫相对较低,适宜水分和中度胁迫反而相对较高;小花棘豆的 SOD 活性在适宜水分相对较高。从不同月份群落共存种的生长表现来看,中华隐子草和冰草的 SOD 活性随生长月份呈上升趋势;白羊草和无芒隐子草的 SOD 活性在 10 月相对较高,8月和9月相对较低。

**2.2.3 10个共存种的谷胱甘肽含量(GSH)对水分胁迫的响应** 根据表 2 方差分析表明,GSH 含量在不同生长季、水分胁迫和物种间均差异显著。随着

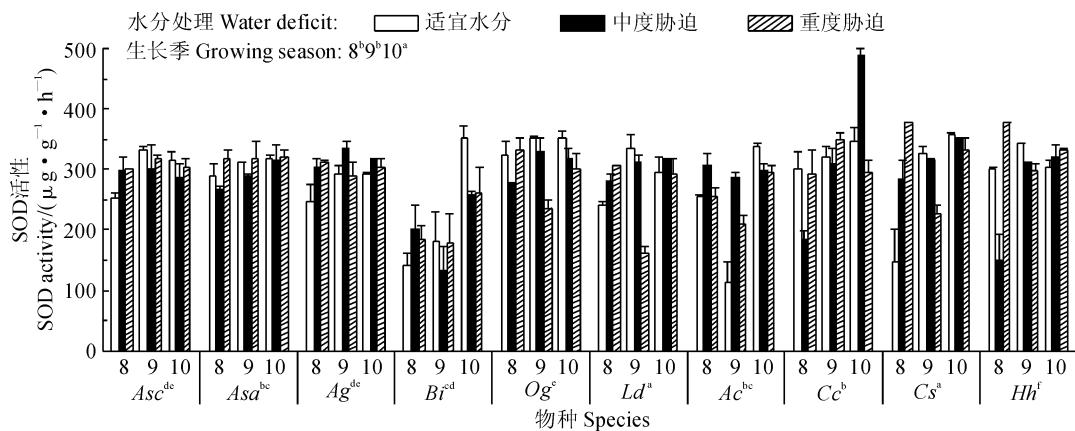
表 2 10个共存种的SOD活性、类胡萝卜素、GSH含量和适合度对水分处理的响应

Table 2 Responses of carotenoid content, SOD activity, GSH content and fitness of ten co-existing species to three water treatments

变异来源 Sources	自由度 Df	类胡萝卜素 Carotenoid				SOD				GSH				适合度 Fitness	
		平方和 Quadratic sum	F 值 F value	P 值 P value	平方和 Quadratic sum	F 值 F value	P 值 P value	平方和 Quadratic sum	F 值 F value	P 值 P value	平方和 Quadratic sum	F 值 F value	P 值 P value		
水分 Water	2	12.41	18.31	2.13E-07	183.30	0.16	0.85	35 768.43	18.96	1.34E-07	0.03	1.04	0.99		
月份 Month	2	4.81	7.10	1.00E-03	81 488.28	72.70	1.62E-19	115 122.23	61.03	1.78E-17	—	—	—		
物种 Species	9	117.49	38.52	3.84E-27	171 851.20	34.07	2.67E-25	378 415.16	44.58	2.12E-29	0.29	2.07	0.99		
水分×月份 Water×Month	4	11.02	8.13	1.21E-05	59 666.14	26.62	1.41E-14	96 985.53	25.71	3.20E-14	—	—	—		
水分×物种 Water×Species	18	17.59	2.88	5.02E-04	63 458.18	6.29	1.15E-9	123 428.12	7.27	4.34E-11	0.13	0.47	0.99		
物种×月份 Species×Month	18	50.86	8.34	1.54E-12	91 816.03	9.10	1.61E-13	587 164.32	34.59	1.13E-32	—	—	—		
水分×月份×物种 Water×Month×Species	36	34.31	2.81	4.06E-05	193 062.10	9.57	2.70E-18	282 654.24	8.33	2.18E-16	—	—	—		

注:测定了10个共存种的类胡萝卜素含量、SOD活性、GSH含量和计算得出相对生态适合度。表中显示为多元方差分析结果,自变量为生长季、水分处理和物种,因变量为类胡萝卜素含量、SOD活性、GSH含量和适合度

Note: The carotenoid content, SOD activity, GSH content of ten co-existing species were measured and the relative ecological fitness was calculated, respectively. The table shows the results of the Multivariate analysis of variance, the independent variables are growing season, water deficit and species, the dependent variables are carotenoid content, SOD activity, GSH content and fitness

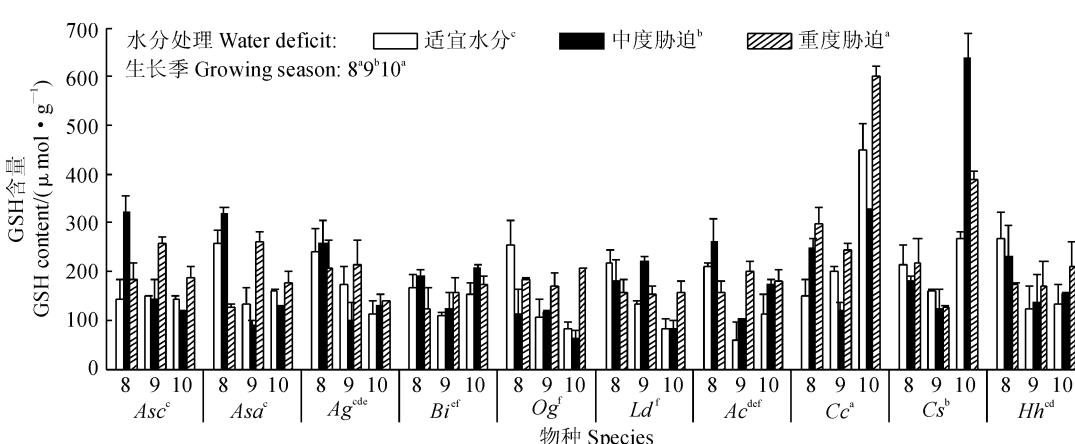


图中所有上标英文字母表示生长季、物种和水分处理三者主效应多重比较的结果,两两之间交互作用多重比较结果如下:1)水分处理×物种:  
 (适宜:  $Cc^{abc} Cs^{gh} Bi^{jk} Hh^{lmn} Ac^{ij} Asa^{fg} Asc^{defg} Ag^{gh} Ld^{fg} Og^{ga}$ , 中度:  $Cc^{abc} Cs^{abdef} Bi^{l} Hh^{hi} Ac^{hij} Asa^{fg} Asc^{efg} Ag^{abdefe} Ld^{cddef} Og^{edf}$ ,  
 重度:  $Cc^{bdef} Cs^{bcdfe} Bi^{kl} Hh^{ab} Ac^{hi} Asa^{abcde} Asc^{bdef} Ag^{cddef} Ld^{hi} Og^{fg}$ );2)生长季×物种:8:  $Cc^k Cs^{jk} Bi^{im} Hh^{ijk} Ac^{jk} Asa^{defghi} Asc^{hijk} Ag^{ghij}$   
 $Ld^{ijk} Og^{edfgh}$ ;9:  $Cc^{bc} Cs^{ghij} Bi^{im} Hh^{cde} Ac^{l} Asa^{cddefg} Asc^{cddef} Ag^{cddefgh} Ld^{ik} Og^{cddefgh}$ ,10:  $Cc^a Cs^a Bi^{efghij} Hh^{cd} Ac^{cddefg} Asa^{cd} Asc^{cddefgh} Ag^{cddefgh} Ld^{cddefgh}$   
 $Og^{abc}$ ;3)水分处理×生长季:8:适宜<sup>d</sup> 重度<sup>d</sup> 重度<sup>b</sup>,9:适宜<sup>e</sup> 重度<sup>bc</sup> 重度<sup>a</sup>,10:适宜<sup>a</sup> 中度<sup>a</sup> 重度<sup>bc</sup>

图 2 8~10月 10个共存种 SOD 活性对水分胁迫的响应

The superscript English letters are multi-comparison results of growing season, species and water deficit, The results of multi-comparison of water deficit  $\times$  species, Growing Season  $\times$  species and water deficit  $\times$  growing season are as follows: 1) Water Deficit  $\times$  species:  
 Mild:  $Cc^{abcd} Cs^{gh} Bi^{jk} Hh^{lmn} Ac^{ij} Asa^{fg} Asc^{defg} Ag^{gh} Ld^{fg} Og^{ga}$ , Moderate:  $Cc^{abc} Cs^{abdef} Bi^{l} Hh^{hi} Ac^{hij} Asa^{fg} Asc^{efg} Ag^{abdefe} Ld^{cddef} Og^{edf}$ ,  
 Severe:  $Cc^{bdef} Cs^{bcdfe} Bi^{kl} Hh^{ab} Ac^{hi} Asa^{abcde} Asc^{bdef} Ag^{cddef} Ld^{hi} Og^{fg}$ ; 2) Growing Season  $\times$  species: August:  $Cc^k Cs^{jk} Bi^{im} Hh^{ijk} Ac^{jk} Asa^{defghi} Asc^{hijk} Ag^{ghij}$   
 $Ld^{ijk} Og^{edfgh}$ ; September:  $Cc^{bc} Cs^{ghij} Bi^{im} Hh^{cde} Ac^{l} Asa^{cddefg} Asc^{cddef} Ag^{cddefgh} Ld^{ik} Og^{cddefgh}$ , October:  $Cc^a Cs^a Bi^{efghij} Hh^{cd} Ac^{cddefg} Asa^{cd} Asc^{cddefgh} Ag^{cddefgh} Ld^{cddefgh}$   
 $Og^{abc}$ ; 3) Water Deficit  $\times$  Growing Season:  
 August: Mild<sup>d</sup> Moderate<sup>d</sup> Severe<sup>b</sup>, September: Mild<sup>c</sup> Moderate<sup>bc</sup> Severe<sup>d</sup>, October: Mild<sup>a</sup> Moderate<sup>a</sup> Severe<sup>bc</sup>

Fig. 2 Responses of SOD activity of the ten co-existing species to water deficit on August, September and October



图中所有上标英文字母表示生长季、物种和水分处理三者主效应多重比较的结果,两两之间交互作用多重比较结果如下:1)水分处理×物种:(适宜:  $Cc^c Cs^{de} Bi^{kl} Hh^{ghijkl} Ac^{lm} Asa^{efgh} Asc^{jkl} Ag^{ghijkl} Ld^{kl} Og^{jkl}$ , 中度:  $Cc^d Cs^b Bi^{ghijkl} Hh^{ghijkl} Asa^{fg} Asc^{efg} Ag^{ghijkl} Ld^{ghijkl} Og^{gm}$ ,  
 重度:  $Cc^a Cs^{cd} Bi^{ijkl} Hh^{efgh} Ac^{fg} Asa^{efgh} Asc^{def} Ag^{efgh} Ld^{hijkl} Og^{efgh}$ );2)生长季×物种:8:  $Cc^b Cs^{bcd} Bi^{ghijkl} Hh^b Ac^{bcd} Asa^b Asc^{bc} Ag^{bdef}$   
 $Ld^{defg}$ ;9:  $Cc^{cdef} Cs^{ijklmn} Bi^{ijklmn} Hh^{hijklm} Ac^{lmn} Asa^{ghijkl} Asc^{cddefg} Ag^{ghijkl} Ld^{efghi} Og^{ijklmn}$ ,10:  $Cc^a Cs^a Br^{defgh} Hh^{fg} Ac^{ghijkl} Asa^{ghijkl} Ag^{klmn} Ld^n Og^{mn}$ ;3)水分处理×生长季:8:适宜<sup>bc</sup> 重度<sup>ab</sup> 重度<sup>de</sup>,9:适宜<sup>f</sup> 重度<sup>f</sup> 重度<sup>cd</sup>,10:适宜<sup>e</sup> 中度<sup>c</sup> 重度<sup>a</sup>

图 3 8~10月 10个共存种 GSH 含量对水分胁迫的响应

The superscript English letters are multi-comparison results of growing season, species and water deficit, The results of multi-comparison of water deficit  $\times$  species, Growing Season  $\times$  species and water deficit  $\times$  growing season are as follows: 1) Water Deficit  $\times$  species:  
 Mild:  $Cc^c Cs^{de} Bi^{kl} Hh^{fghijkl} Ac^{lm} Asa^{efghi} Asc^{jkl} Ag^{fghijkl} Ld^{kl} Og^{jkl}$ , Moderate:  $Cc^d Cs^b Bi^{ghijkl} Hh^{ghijkl} Asa^{fg} Asc^{efg} Ag^{ghijkl}$ , Severe:  
 $Cc^a Cs^{cd} Bi^{ijkl} Hh^{efgh} Ac^{fg} Asa^{efgh} Asc^{def} Ag^{efgh} Ld^{hijkl} Og^{efgh}$ ; 2) Growing Season  $\times$  species: August:  $Cc^b Cs^{bcd} Bi^{ghijkl} Hh^b Ac^{bcd} Asa^b Asc^{bc} Ag^{bdef}$   
 $Ld^{defg}$ , September:  $Cc^{cdef} Cs^{ijklmn} Bi^{ijklmn} Hh^{hijklm} Ac^{lmn} Asa^{ghijkl} Asc^{cddefg} Ag^{ghijkl} Ld^{efghi} Og^{ijklmn}$ , October:  $Cc^a Cs^a Bi^{defgh}$   
 $Hh^{fg} Ac^{ghijkl} Asa^{ghijkl} Ag^{klmn} Ld^n Og^{mn}$ ; 3) Water Deficit  $\times$  Growing Season: August: Mild<sup>bc</sup> Moderate<sup>ab</sup>  
 Severe<sup>de</sup>, September: Mild<sup>d</sup> Moderate<sup>f</sup> Severe<sup>cd</sup>, October: Mild<sup>c</sup> Moderate<sup>c</sup> Severe<sup>a</sup>

Fig. 3 Responses of GSH content of the ten co-existing species to water deficit on August, September and October

水分胁迫的增加, GSH 含量明显增加, 平均分别为  $172.50 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $186.78 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$  和  $206.87 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ , 说明水分亏缺可以激发 GSH 含量增加。8月和10月的 GSH 含量相对较高, 平均分别为  $208.43 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$  和  $204.70 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ , 9月的 GSH 含量相对较低, 平均为  $153.02 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ (图 3)。GSH 含量在 10 个共存种之间存在显著种间差异, 中华隐子草和无芒隐子草的 GSH 含量相对较高, 平均分别为  $293.06 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$  和  $257.72 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ ; 冰草、白羊草、达乌里胡枝子和小花棘豆的 GSH 含量相对较低, 平均分别为  $162.00 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $155.67 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ 、 $153.28 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$  和  $144.17 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ (图 3)。

生长季、物种、水分胁迫之间交互作用对 GSH 含量存在显著影响(表 2), 说明水分胁迫在不同月份对各物种 GSH 含量的影响存在差异。不同的水分胁迫与生长月份的交互作用下, 8 月生长旺季, 适宜水分和中度胁迫条件下的 GSH 含量相对较高, 重度胁迫反而相对较低; 相比适宜水分和中度胁迫, 9 月的 GSH 含量在重度胁迫相对较高; 随着水分胁迫的增加, 10 月份 GSH 含量明显增加(图 3)。从不同水分胁迫对群落共存种的影响来看, 多数种随水分胁迫程度增加, GSH 含量增加。如, 重度胁迫下中华隐子草和小花棘豆的 GSH 含量相对较高, 适宜水分次之, 中度胁迫相对较低; 中度胁迫和重度胁迫下猪毛蒿、白羊草和冰草的 GSH 含量相对较高, 适宜水分相对较低; 阿尔泰狗娃花、铁杆蒿、菱蒿和达乌里胡枝子的 GSH 含量在 3 种水分胁迫虽无明显差异, 但也有不同程度增加。个别种, 如无芒隐子

草在适宜和重度胁迫下的 GSH 含量相对较低, 中度胁迫相对较高。从不同月份群落共存种的生长表现来看, 中华隐子草和无芒隐子草的 GSH 含量在 10 月相对较高, 8 月次之, 9 月相对较低; 达乌里胡枝子的 GSH 含量在 8 月和 9 月相对较高, 10 月相对较低; 小花棘豆的 GSH 含量在 8 月相对较高, 9 月和 10 月相对较低; 菱蒿的 GSH 含量在 8、9 和 10 月 3 个月中呈降低趋势; 阿尔泰狗娃花、冰草、铁杆蒿和猪毛蒿的 GSH 含量在 8 月相对较高, 9 月和 10 月相对较低; 8、9 和 10 三个月白羊草的 GSH 含量没有明显差异。

### 2.3 10 个共存种生理生态指标在演替序列上对水分胁迫响应的变化趋势

本试验通过测定生态适合度指标和活性氧清除

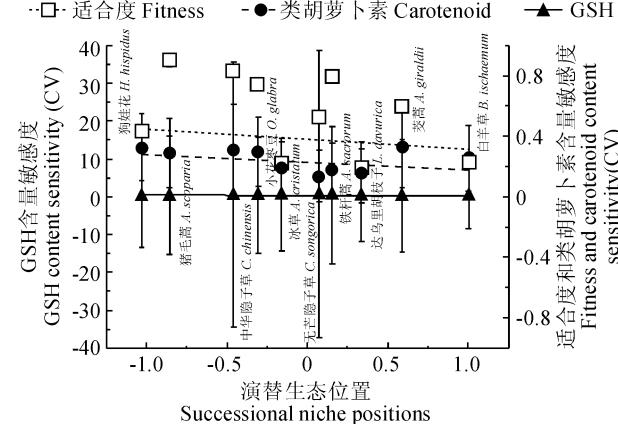


图 5 10 个共存种的 GSH、类胡萝卜素含量和适合度

在演替生态位置上对水分胁迫的敏感性变化趋势

Fig. 5 Responsive sensitivities of GSH, carotenoid contents and fitness of ten co-existing species to water deficit in the succession ecological position

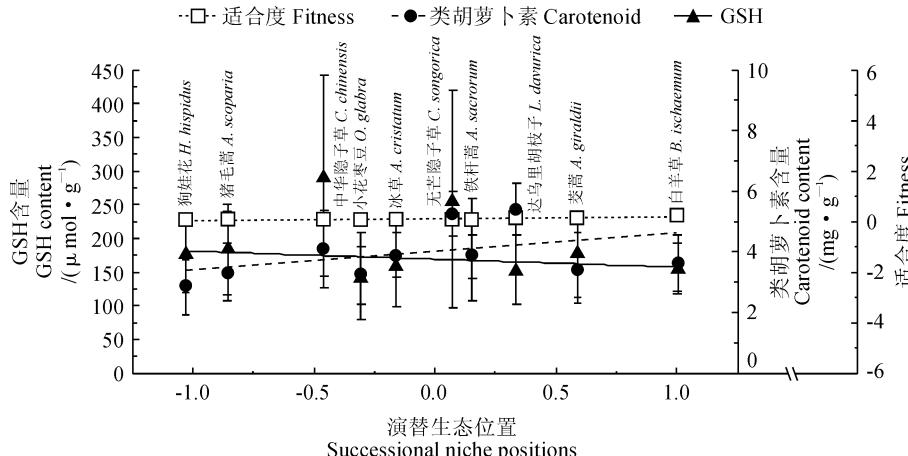


图 4 10 个共存种的 GSH、类胡萝卜素含量和适合度总体水平在演替生态位置上对水分胁迫响应的变化趋势

Fig. 4 Responsive tendencies of GSH, carotenoid contents and fitness of ten co-existing species to water deficit in the succession ecological position

能力为核心的耐旱性生理指标,比较群落共存种的干旱敏感性在演替生态位置上的变化趋势。结果发现,10个共存种的适合度和类胡萝卜素含量在其相应演替生态位置上呈增加趋势(斜率分别为0.09和0.60),GSH含量呈下降趋势(斜率为-11.7)(图4);而其敏感度均呈下降趋势(斜率分别为-0.07、-0.05和-0.06)(图5)。在演替序列上前期种(如狗娃花和猪毛蒿)的适合度和类胡萝卜素含量相对较低,而演替后期种(如达乌里胡枝子、茭蒿和冰草)相对较高。

### 3 讨论与结论

#### 3.1 10个共存种的生理指标对干旱胁迫的响应差异

正常情况下,植物体内的各种活性氧自由基可以被保护系统有效地清除。但是干旱胁迫程度或植物种类的不同,抗氧化剂和活性氧清除酶的活性变化也各不相同<sup>[19]</sup>。通过综合分析对水分胁迫的各项生理指标可以看出,SOD酶活性,和类胡萝卜素、GSH含量2种活性氧清除物质在各群落共存种中高低并不同步一致。这可能与活性氧清除底物、功能和季节变化等有关。一般认为SOD功能单一,主要通过歧化超氧根阴离子,在活性氧清除方面起关键作用。其存在于叶绿体和细胞质中<sup>[20]</sup>,多数情况下因环境胁迫使得光合电子传递受阻时得到诱导与激活。进入生长季后期SOD活性有所升高,推测是由于生长季后期叶片光合生理活动下降不均等所致:相对于电子传递,通过天线色素捕获光子功能下降程度较低,自由基积累相对较多,SOD活性得到诱导相应较高。类胡萝卜素主要存在于叶绿体和有色体中<sup>[21]</sup>,在氧自由基清除方面功能广泛,其功能在植物整个生长季中都有所体现。主要通过猝灭激发态电子化合物(例如单线态氧)和活性基团化合物(例如烷氧基化合物)来防止光合前体细胞的光氧化<sup>[22]</sup>。另外类胡萝卜素作为对外界刺激的信号前体物质,参与非光化学抑制反应<sup>[23-24]</sup>,及激素的生物合成(如脱落酸和独角金内酯),与促进光形态发生<sup>[25-26]</sup>。GSH是一种还原型三肽类小分子物质,疏水亲电化合物与其谷胱甘肽-S-转移酶(GST)发生亲电取代反应,经由ABC转运蛋白转入液胞<sup>[27]</sup>,达到去毒作用<sup>[28-29]</sup>。GST的表达主要发生在植物细胞分裂及衰老变化较快的生长过程中,因而与之相伴的GSH在生长旺季和生长季末期合成会较多。这也与本文结果一致,即8月和10月的GSH含量相对较高。

从10个共存种的生理指标对水分胁迫的响应

来看,SOD活性不随水分胁迫的增强(降低)而变化,GSH和类胡萝卜素含量随水分胁迫的增强而增加,类胡萝卜素和GSH这两个生理指标比SOD对水分胁迫的响应好。可能原因:1)长期或过度的水分胁迫时,SOD的合成可能被抑制,组装SOD的亚基和与之合成相关的酶蛋白等被破坏或改变<sup>[9]</sup>。适度干旱在增加活性氧自由基数量的同时也提高其清除系统的清除能力,维持活性氧代谢平衡并保护细胞,但重度的干旱胁迫会使清除酶的活性下降或失活<sup>[30]</sup>。2)底物(单线态氧)的产生与SOD的诱导合成存在细胞器阻隔。有些ROS的生成部位不具有某种保护酶,或有些带电ROS分子不能跨越生物膜等<sup>[9]</sup>。3)SOD主要清除多余的O<sub>2</sub><sup>-</sup>。生长季末期气孔开度和光合作用强度下降,经由强光激发通过光合电子传递产生的O<sub>2</sub><sup>-</sup>减少,因此SOD酶的活性会降低。

综合以上生理生态指标发现,白羊草适合度相对较高但SOD活性和GSH含量相对较低;阿尔泰狗娃花的适合度和类胡萝卜素含量都相对较低;达乌里胡枝子的适合度和类胡萝卜素含量相对较高;小花棘豆的适合度和GSH含量相对较低。推测阿尔泰狗娃花耐旱性较弱,达乌里胡枝子的耐旱性相对较强。

#### 3.2 演替序列上10个共存种对干旱胁迫响应

水分胁迫下,植物的耐旱性与植物体内保护系统清除活性氧的能力大小有关<sup>[31]</sup>,非致死胁迫条件下表现出较好胁迫耐性的植物具有较高活性氧清除剂浓度<sup>[32]</sup>。适应对策理论认为,植物的适应策略有3种类型:竞争型植物C(Competitors),适合资源丰富的环境,竞争能力强;耐胁迫植物S(Stress tolerators),适合资源较少的环境;杂草型植物R(Ruderals),适合临时资源丰富的环境。CSR理论表明:在资源稀缺或遭受严重干扰的环境中,竞争与有关适合度的因素相比重要性降低<sup>[33]</sup>。Grime认为特定时间和空间的植物状况是胁迫、竞争和干扰间平衡的结果,演替是有规律可循的,演替初期种多为R对策,中期种多为C对策,而顶级群落多为S对策<sup>[34]</sup>。群落共存种对干旱胁迫的敏感性和耐受程度,决定了它们的生态适合度和相对竞争能力,以及相应的演替途径和方向。10个共存种中演替前期序列种有猪毛蒿和阿尔泰狗娃花,中期序列种有铁杆蒿、冰草和茭蒿,后期序列种有达乌里胡枝子和白羊草,小花棘豆、中华隐子草和无芒隐子草为伴生种,根据其在演替过程中多度出现的峰值,它们的演替生态位置分别为-0.86、-0.13、0.15、-0.16、0.59、0.34、1.00、

-0.31、-0.46 和 0.07<sup>[35]</sup>。试验结果发现 10 个共存种在演替序列上前期种(如狗娃花和猪毛蒿)的适合度和类胡萝卜素含量相对较低,而演替后期种(如达乌里胡枝子、茭蒿和冰草)相对较高。表明演替前期种对干旱胁迫敏感,耐旱性相对较弱;演替后期种对干旱胁迫反应不敏感,耐旱性相对较强。这也与前期研究结果一致,即土壤水分随着撂荒演替进程呈下降趋势,演替后期种耐旱性相对较强<sup>[10]</sup>。

在生物与非生物环境的长期选择下,演替前、后期植物形成不同于种群增长及后代能量投入相关的生物学特性,其中在环境稳定且资源丰富的长期选择下发展出的生物多数为 K 型策略,有竞争能力强、个体大、生活史长等特性;而在环境多变且资源贫瘠的长期选择下发展出对环境变化比较敏感,个体小、繁殖率高和生活史短等特性的生物,为 R 型策略<sup>[36]</sup>。通常演替前期植物个体相对较小,如 1 年生、2 年生植物,在生态策略上更多选择“R”型策略(R-strategy),表现在水分利用策略上为主要采用高吸收-高消耗的方式适应干旱胁迫,对水分吸收速率快但利用效率低,植物体内自由水含量高,对水分变化较敏感,容易受到胁迫伤害,耐旱性较差<sup>[9]</sup>;而演替后期植物个体相对较大且根际范围广,在水分

吸收能力上相对具有竞争优势,为多年生植物,在生态策略上较多选择“K”型策略(K-strategy)<sup>[36]</sup>,在干旱胁迫期间,这些植物通常具有较高的水分利用效率,生长速率和光合速率相对较低<sup>[6]</sup>,主要采用低吸收-低消耗的方式适应干旱胁迫,植物体内的束缚水含量高、原生质具有相当强的耐脱水性<sup>[37]</sup>,对水的透性值小,细胞内水分环境受外界水分变化影响小,对水分变化不敏感,耐旱性较强。这也与本研究结果一致,即演替后期植物比前期植物耐旱性相对较强。

群落共存种是群落的基本组成单元,通过研究水分胁迫对群落共存种生态适合度和生理响应机制的影响,以期了解群落共存种多度在环境变化后的情况,预判群落演替可能的途径与方向,为植被恢复重建的环境调控及生态系统稳定维持提供理论依据。黄土丘陵区属于中国西北部脆弱的生态环境区域,水土流失严重,水分成为植物生长和生存的限制因素。群落中的共存种随着演替的进行,演替后期种(如达乌里胡枝子、茭蒿和冰草)可能代替演替前期种(如狗娃花和猪毛蒿)成为群落中的优势种。群落演替趋势除植物竞争因素外<sup>[34]</sup>、种-环境作用,特别是资源有限条件下的种-环境作用是群落演替的另一个重要机制。

## 参考文献:

- 王 琰. 全球气候变化背景下中国北方半干旱区气候带边界变化趋势分析[D]. 山东烟台:鲁东大学,2013.
- 范广洲,李洪权,陈芳丽. 西北干旱环境对全球气候变化可能影响的数值模拟[J]. 高原气象,2004,23(s1): 89-96.
- FAN G Z, LI H Q, CHEN F L. Preliminary numerical simulation of influence of drought environment over northwest China on global climate change [J]. *Plateau Meteorology*, 2004, 23(s1): 89-96.
- 张 超,董淑琦,刘国彬,等. 黄土丘陵区植被演替中不同草本植物间的化感效应[J]. 草地学报,2012,20(5): 848-854.
- ZHANG C, DONG S Q, LIU G B, et al. Allelopathic effect of different herbaceous plants during vegetation succession in the Hilly-Gully region of Loess Plateau [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2012, 20(5): 848-854.
- DU F, SHI H J, ZHANG X C, et al. Responses of reactive oxygen scavenging enzymes, proline and malondialdehyde to water deficits among six secondary successional seral species in Loess Plateau [J]. *Plos One*, 2014, 9(6): e98872-e98872.
- LEDGER M E, EDWARDS F K, BROWN L E, et al. Impact of simulated drought on ecosystem biomass production: an experimental test in stream mesocosms [J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(7): 2 288-2 297.
- 张馨月. 黄土丘陵区撂荒群落共存种的相对竞争能力与其耐旱特性比较研究[D]. 陕西杨陵:西北农林科技大学,2018.
- LEMOS J M, VENDRUSCOLO E C G, SCHUSTER I, et al. Physiological and biochemical responses of wheat subjected to water deficit Stress at different phenological stages of development [J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2011, 1(8): 1 116-1 124.
- PRIMACK R B, HYESOON K. Measuring fitness and natural selection in wild plant populations [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1989, (20): 367-396.
- 李伟伟. 黄土丘陵区撂荒群落共存种水分利用特性比较研究[D]. 陕西杨陵:西北农林科技大学,2017.
- 李伟伟,杜 峰,张馨月,等. 黄土丘陵区 9 种群落共存种的抗氧化酶对干旱胁迫的响应[J]. 西北植物学报,2017,37(6): 1 145-1 154.
- LI W W, DU F, ZHANG X Y, et al. Response of reactive oxygen scavenging enzymes among nine co-existing species in Loess Plateau to water deficit [J]. *Acta Botanica Boreal-Occidentalis Sinica*, 2017, 37(6): 1 145-1 154.
- 易小林. 干旱、高温及其双重胁迫对紫御谷(*Pennisetum glaucum* ‘Purple Majesty’)生理特性的影响及外源 SA 缓解效应[D]. 重庆:西南大学,2011.
- 赵雅静. 干旱胁迫下圆叶决明(86134R1)生理代谢及蛋白质组学研究[D]. 福州:福建农林大学,2009.
- 侯婧英,方升佐,薛建辉,等. 干旱胁迫对青檀等树种苗木生长及生理特性的影响[J]. 南京林业大学学报,2003,27(6): 103-106.
- HOU C Y, FANG S Z, XUE J H, et al. The effects of drought stress on the one-year seedling growth and physiology properties of *Pteroceltis tatarinowii*, *Taxodium distichum* and *Quercus ilex* [J]. *Journal of Arid Land Research*, 2003, 27(6): 103-106.

- chum and *Fraxinus velutina* [J]. *Journal of Nanjing Forestry University*, 2003, **27**(6): 103-106.
- [14] KOCSY G, SZALAI G, GALIBA G. Induction of glutathione synthesis and glutathione reductase activity by abiotic stresses in maize and wheat [J]. *Scientific World Journal*, 2002, **21**(2): 1 699-1 705.
- [15] BOOY G, HENDRIKS R, SMULDERS M, et al. Genetic diversity and the survival of populations [J]. *Plant Biology*, 2000, **2**(4): 379-395.
- [16] OLFF H, DE L J, BAKKER J, et al. Vegetation succession and herbivory in a salt marsh: changes induced by sea level rise and silt deposition along an elevation gradient [J]. *Journal of Ecology*, 1997, **85**(6): 799-814.
- [17] 李丽,高建华.几种食用菌子实体中SOD活性测定方法的比较[J].山西农业科学,2015,43(11):1 411-1 415.
- LI L, GAO J H. Comparative research on assay methods of SOD activity in several edible fungus fruiting bodies [J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2015, **43** (11): 1 411-1 415.
- [18] 任红,罗红,许彦,等.菜心叶绿素测定方法比较研究[J].安徽农业科学,2012,40(3):1 455-1 456.
- REN H, LUO H, XU Y, et al. Comparison on methods of chlorophyll extraction in flowering chinese cabbage [J]. *Journal of Anhui Agri Sci*, 2012, **40**(3): 1 455-1 456.
- [19] 王红涛,赵玉珉.水分胁迫对植物活性氧代谢的影响[J].通化师范学院学报,2011,32(2):52-54.
- WANG H T, ZHAO Y M. Effects of water stress on active oxygen metabolism in plants [J]. *Journal of Tonghua Teachers College*, 2011, **32**(2): 52-54.
- [20] 赵丽英,邓西平,山仑.活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制[J].西北植物学报,2005,25(2):413-418.
- ZHAO L Y, DENG X P, SHAN L. The response mechanism of active oxygen species removing system to drought stress [J]. *Acta Botanica Boreal-Occidentalia Sinica*, 2005, **25** (2): 413-418.
- [21] 霍培,季静,王罡,等.植物类胡萝卜素生物合成及功能[J].中国生物工程杂志,2011,31(11):107-113.
- HUO P, JI J, WANG G, et al. Biosynthesis and function of carotenoid in plant [J]. *China Biotechnology*, 2011, **31** (11): 107-113.
- [22] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis [J]. *Trends in Plant Science*, 1996, **1**(1): 21-26.
- [23] FRANCO A C, MATSUBARA S, ORTHEN B. Photoinhibition carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees [J]. *TreePhysiol*, 2007, **27**(5): 717-725.
- [24] MCNULTY H P, BYUN J, LOCKWOOD S F, et al. Differential effects of carotenoids on lipid peroxidation due to membrane interactions: X-ray diffraction analysis [J]. *Biochim Biophys Acta*, 2007, **1 768**(1): 167-174.
- [25] GOMEZ-ROLDAN V, FERMAS S, BREWER P B, et al. Strigolactone inhibition of shoot branching [J]. *Nature*, 2008, **455**(7 210): 189-U22.
- [26] UMEHARA M, HANADA A, YOSHIDA S, et al. Inhibition of shoot branching by new terpenoid plant hormones [J]. *Nature*, 2008, **455**(7 210): 195-U29.
- [27] 段喜华,唐中华,郭晓瑞.植物谷胱甘肽的生物合成及其生物学功能[J].植物研究,2009,30(1): 98-105.
- DUAN X H, TANG Z H, GUO X R. Biosynthesis and function of glutathione in plant [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2009, **30**(1): 98-105.
- [28] 闫慧芳,毛培胜,夏方山.植物抗氧化剂谷胱甘肽研究进展[J].草地学报,2013,21(3): 428-434.
- YAN H F, MAO P S, XIA F S. Research progress in plant antioxidant glutathione [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2013, **21** (3): 428-434.
- [29] 马森.谷胱甘肽过氧化物酶和谷胱甘肽转硫酶研究进展[J].动物医学进展,2008,29(10): 53-56.
- MA S. Progress on GSH-Px and GST[J]. *Progress in Veterinary Medicine*, 2008, **29**(10): 53-56.
- [30] 时忠杰,胡哲森,李荣生.水分胁迫与活性氧代谢[J].贵州大学学报,2002,21(2): 140-145.
- SHI Z J, HU Z S, LI R S. Water stress and active oxygen metabolism [J]. *Journal of Guizhou University*, 2002, **21** (2): 140-145.
- [31] 解备涛,王庆美,张立明.不同水分条件下植物生长调节剂对甘薯移栽后根系的影响[J].青岛农业大学学报,2008,25 (4): 247-252.
- XIE B T, WANG Q M, ZHANG L M. The effect of plant growth regulator on the root of sweet potato (*Iponoea Batatas L.*) after transplantation under drought stress [J]. *Journal of Qingdao Agricultural University*, 2008, **25** (4): 247-252.
- [32] 胡晓健.水分胁迫下不同种源马尾松苗木生理特性的研究[D].南京:南京林业大学,2007.
- [33] 刘志民,赵晓英,范世香. Grime的植物对策思想和生态学研究理念[J].地球科学进展,2003,18(4): 603-608.
- LIU Z M, ZHAO X Y, FAN S X. Grime's CSR model and his philosophy of ecological research [J]. *Advance in Earth Sciences*, 2003, **18**(4): 603-608.
- [34] 杜峰.陕北黄土丘陵区撂荒演替及主要植物种内、种间竞争研究[D].陕西杨凌:西北农林科技大学,2004.
- [35] 杜峰,徐学选,张兴昌,等.陕北黄土丘陵区撂荒群落排序及演替[J].生态学报,2008,28(11): 5 418-5 427.
- DU F, XU X X, ZHANG X C, et al. The ordination of abandoned old-field communities and secondary succession rate, successional divergence or convergence in the Loess Hilly Region of Northern Shaanxi Province [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(11): 5 418-5 427.
- [36] 王雁南,杜峰,隋媛媛,等.黄土丘陵区撂荒群落演替序列种根系对氮素施肥方式和水平的形态响应[J].生态学报,2017,37(9): 2 913-2 925.
- WANG Y N, DU F, SUI Y Y, et al. Morphological responses of six successional plant species in old-fields of the Loess Plateau to the pattern and level of nitrogen application in a pot experiment [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(9): 2 913-2 925.
- [37] PALEG L G, ASPINALL D. The Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants [M]. Academic Press, 1981: 15-37.