

强旱生小灌木绵刺劈裂生长过程中的水分特征

王迎春 李 晓*

(内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021)

摘 要 绵刺 (*Potania mongolica*) 是西鄂尔多斯-东阿拉善地区特有的单种属残遗植物。选取内蒙古磴口县境内具有绵刺群落的草原化荒漠区为研究样区, 于 2002~2003 年每年 8 月 1~5 日采集未劈裂、正在劈裂和已劈裂植株, 运用 PV 技术对不同劈裂生长状态绵刺的多种水分关系参数 (φ_s^{sat} 、 φ_s^{tlp} 、 $ROWC^{\text{tlp}}$ 、 RWC^{tlp} 、 $\Delta\varphi$ 、 ϵ^{max} 等) 进行了测定, 从绵刺保持膨压的能力和途径两方面进行了深入探讨, 同时结合同一项目研究中绵刺劈裂生长过程中抗氧化酶系统和内源激素方面的研究成果, 综合分析并探讨了绵刺劈裂生长的发生机理及其环境适应性。结果表明: 1) 未劈裂绵刺主要通过增加细胞内溶质(如脯氨酸), 减少细胞内的水分丧失来进行渗透调节, 从而在干旱胁迫下能够维持正常的膨压。2) 已劈裂绵刺通过渗透调节和高的组织弹性两条途径来共同保持膨压, 以抵抗不良的生存环境, 同时对环境水分胁迫具有较高的敏感性。3) 不同状态绵刺保持膨压的能力由强到弱依次为: 未劈裂绵刺、正在劈裂绵刺、已劈裂绵刺。4) 劈裂的发生导致绵刺保持膨压能力的降低, 同时耐旱方式和途径发生了变化。

关键词 绵刺 劈裂生长 PV 技术 水分参数 耐旱性

WATER CHARACTERISTICS OF THE XEROPHYTIC SHRUBLET, *POTANIA MONGOLICA*, DURING FISSURATE GROWTH

WANG Ying-Chun and LI Xiao*

College of Life Sciences, Inner Mongolia University, Huhhot 010021, China

Abstract Aims *Potania mongolica* is a xerophytic shrublet in the East Alashan-West Erdos Region of Inner Mongolia. It is an ancient species in its own genus and well-adapted to drought environments with fissurate growth and summer dormancy.

Methods We selected Dengkou as our research site and collected three stages of *P. mongolica* (before, during and after fissuration) during August 1–5, 2002 and 2003. We used PV technique and measured several water relations parameters (φ_s^{sat} , φ_s^{tlp} , $ROWC^{\text{tlp}}$, RWC^{tlp} , $\Delta\varphi$, ϵ^{max} etc.) in different stages of fissurate growth for comparison and analysis of drought tolerance and its mechanisms.

Important findings Different stages of *P. mongolica* had different abilities and pathways to maintain turgor pressure. Fissurate growth decreased the species' drought tolerance and involved multiple adaptations to drought. Before fissuration, osmotic adjustment occurred by the addition of solute to cells (such as, proline) and decreasing the loss of water in the body, so that it could maintain normal turgor pressure during drought. After fissurate growth, turgor pressure was maintained by higher cell and tissue elasticity (lower ϵ^{max}) and by osmotic adjustment for normal plant development in dry conditions and to avoid dehydration under water stress during the drought period, but it also became more sensitive to water stress. The ability to maintain turgor pressure varied from strong to weak during the period before, during and after fissuration. Fissurate growth decreased the ability of *P. mongolica* to maintain turgor pressure and led to changes in walls related to drought tolerance.

Key words *Potania mongolica*, fissurate growth, PV technique, water parameters, drought tolerance

鄂尔多斯高原作为典型的生态过渡带, 拥有非常丰富的灌木资源, 这在生态学研究具有重要意义。生活于这一地区的植物类群, 对于干旱高温多风沙的恶劣气候环境, 不仅具有各自独特的适应方

式, 部分旱生小灌木还具有共同的形态特征——劈裂生长。这种劈裂生长的特点在内蒙古西鄂尔多斯地区的一些强旱生植物如绵刺 (*Potania mongolica*)、红沙 (*Reaumuria soongorica*)、长叶红沙 (*R.*

trigyna) 珍珠柴(*Salsola passerina*) 狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)等中均有发生,因此,劈裂生长是该地区一些强旱生小灌木对干旱环境的一种特殊适应方式。为什么在干旱荒漠地区生长的多种旱生小灌木会有共同的劈裂式生长特点?劈裂式生长对其生理生态特性的影响如何?劈裂生长发生的原因是什么?是由于外界作用(风蚀、水分胁迫等)造成的?还是植物自身的一种进化适应机制?对于植物在干旱环境中生存具有何种生态意义?针对荒漠旱生植物劈裂生长这一特殊适应方式的研究,除侯艳伟等(2004a, 2004b, 2006)外,国内外还未见有关报道。

绵刺是蔷薇科一个古老的单种属残遗物种,为西鄂尔多斯-东阿拉善地区特有的单种属强旱生小灌木,对环境具有极强的适应性,在长期进化中形成了“夏眠”特性和典型“劈裂生长”的生长方式。近年来有关绵刺种群的研究工作已经逐步展开,主要是形态解剖和生殖方面的研究(王迎春等, 2001, 2002; 刘果厚等, 2000)。侯艳伟等(2004a, 2004b, 2006)从形态发生及内部解剖结构特征、内源激素和抗氧化酶系统对劈裂发生前后绵刺进行了研究,发现绵刺劈裂生长的发生方式与水分存在相关性,并推测水分条件会在一定程度上影响劈裂生长的发生过程。但她并未从水分生理指标做进一步的深入研究。

渗透调节是细胞对渗透势变化所表现出的调节作用,是植物对渗透胁迫的一种生理反应。本实验通过绘制典型“劈裂生长”植物绵刺的PV曲线并求得多种水分关系参数,比较绵刺在劈裂生长发生前后的渗透调节能力和保持膨压能力,以探明劈裂生长对绵刺在水分胁迫下生理状况的影响。

1 研究区自然条件

本文研究样地位于内蒙古磴口县境内,属西鄂尔多斯草原化荒漠区。该地区大陆性气候明显,冬季寒冷、夏季酷热、干旱少雨、土壤贫瘠、风大沙多、热量丰富。全年日照总时数为3 264 h,年均温9.7℃,年降水量平均为100 mm左右,湿润系数0.13以下。样地土壤为表面覆沙的沙砾质土壤,土壤pH值为8.4~8.6;土壤有机质含量为0.371%。该地区绵刺荒漠群落有如下几种类型:绵刺典型荒漠、绵刺-丛生禾草荒漠、绵刺-半灌木荒漠、绵刺-肉质叶小半灌木荒漠和绵刺-小灌木荒漠。

2 材料与方法

2.1 实验材料

2002~2003年,每年8月1~5日采集未劈裂的植株(简称A)、正在劈裂植株(简称B)和已劈裂植株(简称C)的南端向阳面顶端带叶小枝(其中未劈裂的植株为整株),研究样地属于绵刺典型荒漠,地形为高原,在50 m×50 m的样方内随机取样,样本重复数为3。每次均为清晨日出前取样。采样后,立即将样品放入密封保鲜袋内,并置于保鲜冰盒内(防止水分散失),随即回到室内用精密天平(0.001/200 g)称取鲜重,进行茎干环切处理之后浸入水中(24 h以上)。

2.2 实验方法

采用王万里(1984)介绍的Hammel法,用ZLZ-5型植物水分状况测定仪(压力室)进行实验测定和P-V曲线的制作(所作P-V曲线的曲线部分相关系数均在0.99以上,直线部分相关系数均在0.999以上),并依所绘P-V曲线求得各水分关系参数: φ_s^{sat} (充分膨胀的渗透势)、 φ_s^{tp} (初始失膨点的渗透势)、 φ_p (膨压)、 $\Delta\varphi$ (充分膨胀的渗透势与初始失膨点的渗透势之差)、 RWC^{tp} (初始失膨点的相对含水量)、 $ROWC^{tp}$ (初始失膨点的相对渗透水含量)、 a (充分膨胀时叶细胞最大膨压)、 b (膨压随叶水势下降而下降的速率)、 φ_{wp} (叶水势)、 ϵ^{max} (细胞最大弹性模量)、 TW (枝饱和重)、 DW (枝干重)、 TW/DW (相对紧胀度)、 SWC (样地土壤含水量)、 $\mu(\chi)$ (隶属函数)和 FV (模糊综合评判值)。

具体详见Tyree和Hammel(1972)及王万里(1984)的方法。 ϵ^{max} 的计算采用沈繁宜和李吉跃(1994)的新方法。本实验中, $\varphi_p = a + b\varphi_{wp}$ 的直线相关系数均在0.995以上。运用软件Excel和SPSS11.0进行数据处理,采用ANOVA方法进行数据分析,均值间差异显著性检验采用S-N-K检验($p \leq 0.05$)。

文中 φ_s^{sat} 、 φ_s^{tp} 、 $ROWC^{tp}$ 、 RWC^{tp} 、 ϵ^{max} 和 b 值6个水分参数与保持膨压的能力呈负相关关系,所以用反隶属函数的方法来计算每个水分参数在保持膨压方面的贡献大小。具体计算公式为(陈贻源, 1992; 李吉跃等, 1994): $\mu(\chi_j) = 1 - (\chi_j - \chi_{min}) / (\chi_{max} - \chi_{min})$,式中: χ_j 表示水分参数, $\mu(\chi_j) \in [0, 1]$; $FV = (1/6) \sum \mu(\chi_j)$ 。

本实验在压力室测定中,吸水小管重以及样品饱和重和干重均用Sartorius电子分析天平(0.000 1/200 g)测定。

3 结果与分析

3.1 充分膨胀的渗透势和初始失膨点的渗透势

φ_s^{sat} 值说明某生长阶段细胞中可溶性物质可能达到的浓度,它与植物的抗旱和抗寒能力有关, φ_s^{sat} 值越低,细胞浓度就越大,因此,植物的抗旱性与抗寒性越强。

从表 1 中可以看到,3 种状态绵刺的 φ_s^{sat} 值大小排序为:2002 年, A (- 1.846 8 MPa) < C (- 1.596 9 MPa) < B (- 1.358 5 MPa); 2003 年, A (- 1.397 2 MPa) < C (- 1.218 8 MPa) < B (- 1.047 2 MPa)。经方差分析,2002 年 3 种状态绵刺的 φ_s^{sat} 值间具有显著性差异,2003 年 A 与 B 之间差异性显著。绵刺细胞浓度总体表现为: A > C > B。

φ_s^{tlp} 亦称为初始质壁分离时的渗透势, φ_s^{tlp} 值越

低(越负),则表明植物叶片能在更严重的干旱胁迫下保持正的膨压。按一般的观点(李庆梅和徐化成,1992), φ_s^{tlp} 值是衡量植物抗旱性的最佳指标, φ_s^{tlp} 值越低,意味着植物的抗旱性越强。 φ_s^{tlp} 值反映了组织细胞内部忍耐低水势的能力。

2002 年 3 种状态绵刺的 φ_s^{tlp} 值为: A (- 2.631 7 MPa) < C (- 2.010 0 MPa) < B (- 1.690 9 MPa); 2003 年为: A (- 2.221 1 MPa) < B (- 1.668 6 MPa) < C (- 1.565 1 MPa) (表 1)。经方差分析,A 与 B、C 间具有显著性差异,而 B 和 C 之间差异性不显著。在两年的数据中均取得一致性结果。说明未劈裂绵刺(A)组织细胞内部忍耐低水势的能力要强于正在劈裂绵刺(B)和已劈裂绵刺(C)。依照 φ_s^{tlp} 值进行耐旱性强弱排序可得:未劈裂绵刺(A)的耐旱性要强于正在劈裂绵刺(B)和已劈裂绵刺(C)。

表 1 3 种状态绵刺水分关系参数值(Mean \pm SE)

Table 1 The main water relation parameters in the three stages of *Potaninia mongolica* (Mean \pm SE)

年份 Year	类别 Type	φ_s^{sat} (- MPa)	φ_s^{tlp} (- MPa)	ROWC ^{tlp} (%)	RWC ^{tlp} (%)
2002	A	1.846 8 \pm 0.151 6 ^a	2.631 7 \pm 0.441 6 ^a	70.83 \pm 5.97 ^a	96.68 \pm 0.66 ^a
	B	1.358 5 \pm 0.071 9 ^b	1.690 9 \pm 0.017 0 ^b	80.32 \pm 3.51 ^a	96.11 \pm 1.81 ^a
	C	1.596 9 \pm 0.025 9 ^c	2.010 0 \pm 0.077 3 ^b	79.49 \pm 1.94 ^a	96.01 \pm 1.91 ^a
2003	A	1.397 2 \pm 0.152 4 ^a	2.221 1 \pm 0.223 6 ^a	62.89 \pm 0.70 ^b	90.83 \pm 1.49 ^a
	B	1.047 2 \pm 0.037 9 ^b	1.668 6 \pm 0.076 9 ^b	62.92 \pm 3.13 ^b	90.53 \pm 2.24 ^a
	C	1.218 8 \pm 0.064 8 ^{ab}	1.565 1 \pm 0.084 7 ^b	77.88 \pm 1.64 ^a	91.10 \pm 1.55 ^a

采用 S-N-K ($p \leq 0.05$) 检验,每一栏的平均数后字母相同则表明差异不显著,表中值均为 3 条 P-V 曲线所得参数的平均值。Averages followed by the same letters in the same column are not significantly different ($p \leq 0.05$) according to S-N-K, and the values in table are averages of parameters derived from P-V curve. A: 未劈裂 Before fissuration; B: 正在劈裂 During fissuration; C: 已劈裂 After fissuration. φ_s^{sat} : 充分膨胀的渗透势 Water potential in saturated point; φ_s^{tlp} : 初始失膨点的渗透势 Water potential in turgor loss point; ROWC^{tlp}: 初始失膨点的相对渗透水含量 Relative osmotic water content in turgor loss point; RWC^{tlp}: 初始失膨点的相对含水量 Relative water content in turgor loss point

3.2 初始失膨点的相对渗透水含量和初始失膨点的相对含水量

一般认为(李庆梅和徐化成,1992),ROWC^{tlp}和 RWC^{tlp} 值越低,表明植物忍耐水分胁迫能力越强。ROWC^{tlp} 和 RWC^{tlp} 值体现了植物细胞中内质体水(自由水)与质外体水(束缚水)的变化,这两者之间的变化是植物渗透调节(Turner & Jones, 1980; Tyree & Jarvis, 1982; 张建国等,1994)的原因之一。

如表 1 中示,2002 年的 ROWC^{tlp} 值为: A (70.83%) < C (79.49%) < B (80.32%); 2003 年的 ROWC^{tlp} 值为: A (62.89%) < B (62.92%) < C (77.88%)。经方差分析,2002 年 3 种状态绵刺的 ROWC^{tlp} 值间无显著性差异,而在 2003 年中 C 与 A、B 间具有显著性差异。

而 RWC^{tlp} 值未体现出与 ROWC^{tlp} 值一致性的结果,2002 年为: C (96.01%) < B (96.11%) < A

(96.68%) 2003 年为: B (90.53%) < A (90.83%) < C (91.10%)。方差检验表明,3 种状态绵刺的 RWC^{tlp} 值间均无显著性差异,因而不足以说明问题。另据有关报道(郭连生和田有亮,1998),ROWC^{tlp} 和 RWC^{tlp} 值指标测定误差较大,因而在植物耐旱性评价中仅起辅助作用。

3.3 充分膨胀的渗透势与初始失膨点的渗透势之差

植物叶片在自然状态下的失水过程中,叶水势要发生变化,如果叶水势的降低主要是由压力势的变化而形成的,那么渗透势的改变就较小,因而组织的水分得以保持。 $\Delta\varphi$ 值的大小指示了渗透水丢失的相对量。如图 1 所示, $\Delta\varphi$ 值为: 2002 年, A (0.784 9 MPa) > C (0.413 1 MPa) > B (0.332 4 MPa); 2003 年, A (0.823 8 MPa) > B (0.621 4 MPa) > C (0.346 3 MPa)。经方差检验,2002 年, $\Delta\varphi_A$ 值显著高

于 $\Delta\varphi_C$ 和 $\Delta\varphi_B$ 值,而 $\Delta\varphi_C$ 和 $\Delta\varphi_B$ 值间差异性不显著 2003 年, $\Delta\varphi_A$ 、 $\Delta\varphi_B$ 、 $\Delta\varphi_C$ 值间均具有显著性差异。渗透调节能力表现为 A 大于 B 和 C。所以,我们可以得到如下结论:在 3 种状态绵刺中,未劈裂绵刺(A)具有较大的渗透调节范围,因而具有较强的渗透调节能力。

3.4 膨压和叶水势的关系

许多研究结果均表明, φ_p 与 φ_{wp} 呈良好的线性关系($\varphi_p = a + b\varphi_{wp}$),其中,参数 a 值表示树木充分膨胀时叶子细胞能达到的最大膨压,参数 b 值则反映树木渗透调节能力的大小, b 值越小,渗透调节能力越强(Jones *et al.*, 1981; 李吉跃, 1991)。

由表 2 可得, a 值为:2002 年, $A(1.8788 \text{ MPa}) > C(1.3900 \text{ MPa}) > B(1.0718 \text{ MPa})$;2003 年, A

(1.2991 MPa) $> C(1.0422 \text{ MPa}) > B(0.9903 \text{ MPa})$ 。经方差检验, A 与 C 、 B 间具有显著性差异。这体现出,在 3 种状态绵刺中,未劈裂绵刺(A)的叶细胞具有最大保持膨压的能力。

而 3 种状态绵刺的参数 b 值为:2002 年, $C(0.7840) > A(0.7732) > B(0.6818)$;2003 年, $B(0.7726) > C(0.7490) > A(0.7457)$ 。两年均表现为未劈裂绵刺(A)的 b 值小于已劈裂绵刺(C)的 b 值。但方差检验表明,3 种状态绵刺间 b 值差异性不显著。植物的渗透调节是由多因素共同作用的结果,因此,对于具有劈裂生长特性的强旱生小灌木绵刺在干旱胁迫下通过渗透调节保持膨压的机理研究,应结合多种水分参数、植物内源激素和抗氧化酶系统等多种植物生理性指标的研究来综合分析。

表 2 3 种状态绵刺水分关系参数值(Mean \pm SE)

Table 2 The main water relation parameters in three stages of *Potaninia mongolica* (Mean \pm SE)

年份 Year	类别 Type	a (MPa)	b (-MPa)	TW/DW	SWC (%)	8 月降雨量 Rainfall in August (mm)	月均降雨量 Monthly average rainfall (mm)
2002	A	1.878 8 \pm 0.308 9 ^a	0.773 2 \pm 0.971 5 ^a	2.381 5 \pm 0.294 0 ^a	2.017	3.0	10.817
	B	1.071 8 \pm 0.161 1 ^b	0.681 8 \pm 0.114 5 ^a	2.171 7 \pm 0.221 1 ^a			
	C	1.390 0 \pm 0.855 1 ^{ab}	0.784 0 \pm 0.877 6 ^a	2.235 7 \pm 0.333 9 ^a			
2003	A	1.299 1 \pm 0.949 5 ^a	0.745 7 \pm 0.549 8 ^a	2.396 9 \pm 0.120 9 ^a	2.208	4.1	12.175
	B	0.990 3 \pm 0.022 5 ^b	0.772 6 \pm 0.289 9 ^a	2.144 2 \pm 0.276 7 ^{ab}			
	C	1.042 2 \pm 0.600 3 ^b	0.749 0 \pm 0.007 1 ^a	2.729 8 \pm 0.660 6 ^b			

表注同表 1 Notes see Table 1 表中的降雨量数据来自于国家气象局气象站 The data of rainfall come from the weather station of China Meteorological Administration TW/DW : 相对紧张度 Tugor weight/Dry weight SWC: 土壤含水量 Soil water content

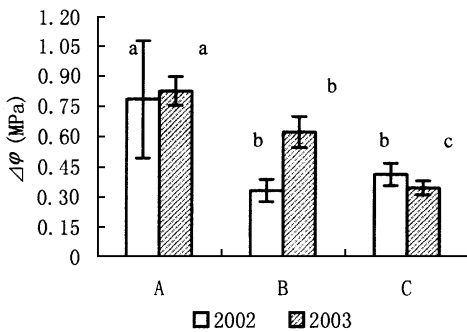


图 1 3 种状态绵刺的 $\Delta\varphi$ 值

Fig. 1 $\Delta\varphi$ of three states of *Potaninia mongolica*

数据点为平均值 \pm 标准误 ($n = 3$), 具有相同字母平均值没有显著性差异 ($p > 0.05$) Bars are mean \pm SE ($n = 3$), and the mean values indicated by the same letter are not significantly different ($p > 0.05$) A、B、C 见表 1 Table 1

3.5 相对紧张度

TW/DW 表示干旱胁迫下植物细胞体积的变化,是植物在干旱条件下进行渗透调节的 3 种重要

途径之一(Wilson *et al.*, 1980; 汤章城, 1983)。低的 TW/DW 值是植物对干旱逆境的一种适应特点(李吉跃, 1989)。 TW/DW 值越低,说明植物细胞体积变化越小,因而失水越少,渗透调节能力越强。

3 种状态绵刺的参数 TW/DW 值表现为:2002 年, $B(2.1717) < C(2.2357) < A(2.3815)$;2003 年, $B(2.1442) < A(2.3969) < C(2.7298)$ 。方差检验结果表明,2002 年,3 种状态绵刺间的差异性不显著,而在 2003 年, C 与 A 、 B 间具有显著性差异。这是否就说明已劈裂绵刺(B)的渗透调节能力较未劈裂绵刺(A)和正在劈裂绵刺(B)差,还需结合其它参数来综合分析。

3.6 细胞最大弹性模量

如图 2 所示,3 种状态绵刺的 ϵ^{\max} 值为:2002 年, $A(16.8940) > C(11.8023) > B(7.5574)$;2003 年, $A(17.8164) > C(14.0508) > B(8.1702)$ 。经方差检验,两年的重复实验中, ϵ^{\max} 值在 3 种状态绵刺间均具有显著性差异。这表明,未劈裂绵刺(A)的

细胞壁较坚硬,弹性最小,而正在劈裂绵刺(B)细胞壁较柔软,弹性最大。

从表2和图2中我们可以看到,2002和2003年两年采样期土壤含水量发生了变化,随着环境土壤含水量的减少,绵刺 ϵ^{\max} 在下降,且 $\Delta\epsilon^{\max}$ 为:C(2.2485)>A(0.9224)>B(0.6128),这说明在水分胁迫下3种状态绵刺的组织弹性增大了,劈裂发生后要高于劈裂发生前。

3.7 3种状态绵刺耐旱性综合评价

植物的耐旱性是受形态、解剖和生理生化特征控制的复合遗传性状,任何单一的水分生理指标都不能作为评价其耐旱性的唯一指标。因此,为了全面

而客观的评价不同劈裂程度绵刺的耐旱性差异,我们选取了生态学意义较明确的 φ_s^{sat} 、 φ_s^{lp} 、 $ROWC^{\text{lp}}$ 、 $ROWC^{\text{lp}}$ 、 ϵ^{\max} 和 b 值6个水分参数指标为依据,用模糊数学隶属函数方法(陈贻源,1992;李吉跃等,1994)对3种状态绵刺的耐旱能力进行综合评判。

从表3中可以看到,3种状态绵刺的模糊综合评判值分别为:2002年,A(0.4578)>B(0.3748)>C(0.3522);2003年,A(0.5855)>B(0.4897)>C(0.3172)。两年均取得一致性结果。排序结果见表中,未劈裂绵刺(A)具有最强的保持膨压的能力,即具有最强的耐旱性,其次为正在劈裂绵刺(B),而已劈裂绵刺(C)的耐旱性最差。

表3 3种状态绵刺水分参数综合评判结果

Table 3 The comprehensive appraisal of water parameters in three types of *Potaninia mongolica*

项目 Item	2002			2003		
	A	B	C	A	B	C
模糊综合评判值 Fuzzy comprehensive value (FV)	0.4578	0.3748	0.3522	0.5855	0.4897	0.3172
保持膨压能力(排序) Ability to maintain turgor (Sequence)	1	2	3	1	2	3

A, B, C:见表1 See Table 1

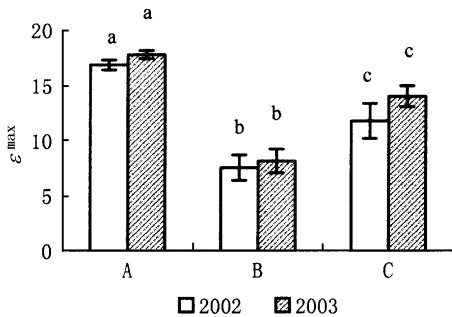


图2 3种状态绵刺的 ϵ^{\max} 值

Fig. 2 ϵ^{\max} of three kinds of *Potaninia mongolica*

数据点为平均值 \pm 标准误($n=3$),具有相同字母平均值没有显著性差异($p>0.05$)。Bars are mean \pm SE($n=3$), and the mean values indicated by the same letter are not significantly different($p>0.05$)。A、B、C:见表1 See Table 1

4 讨论

在干旱地区,水分是植物生存、繁衍的重要条件,如果不能够有效地节水、保水和吸水,则植物就会面临“死亡”。绵刺对水分具有极强的依赖性和敏感性(王继和等,2000),而劈裂生长的繁殖方式又是其长期进化中适应环境的结果,因此,如何在劈裂

生长过程中有效地改善体内组织间的水分分配,形成最佳的耐旱适应方式,对于其生存、繁衍具有决定性意义。在干旱胁迫条件下,旱生植物只有保持一定的膨压,才能获得生长的物理力量。当环境中的水势下降时,有两个过程在保持膨压方面发挥了积极的作用:植物的渗透调节和高的组织弹性(Patakas & Noitsakis, 1997; Lemcoff *et al.*, 2002; Martínez *et al.*, 2004)。

φ_s^{sat} 值和 φ_s^{lp} 值反映了植物组织细胞中可溶性物质的浓度(DaMatta *et al.*, 2003)以及组织细胞耐低水势的能力(李庆梅和徐化成,1992)。3种状态绵刺的 φ_s^{sat} 值由低到高依次为:A<C<B; φ_s^{lp} 值表现为:A小于C和B。这说明细胞中可溶性物质浓度为:A>C>B。对旱生植物而言,植物细胞中可溶性物质主要指渗透调节物质(如脯氨酸、无机离子、可溶性糖等)。Wang等(2004)研究发现,游离脯氨酸在旱生植物渗透调节中具有非常重要的作用。侯艳伟等¹⁾通过研究绵刺劈裂生长过程中的渗透调节物质含量,发现在3种状态绵刺中脯氨酸在未劈裂绵刺体内积累量为最大。由此推测,脯氨酸的积累可能是造成未劈裂绵刺 φ_s^{sat} 值较低的主要原因

1) Hou YW (侯艳伟) (2003). *Morphogenesis and Ecological Adaptation Study of Fissurate Growth in Potaninia mongolica* (绵刺劈裂生长的形态发生及其生态适应性研究). Master's degree dissertation. Inner Mongolia University, Huhhot, 1-106. (in Chinese with English abstract)

之一。因此,通过增加细胞质浓度来进行渗透调节的能力表现为:A>C>B。最近,李景平等(2005)通过对阿拉善荒漠区的刺蓬(*Cornulaca alaschanica*)、红砂和白刺(*Nitraria sibirica*) 3种旱生植物体内主要渗透调节物质含量及其分配特征的研究表明:Na⁺对植物渗透调节的贡献要大于脯氨酸。而Song等(2006)的研究表明,NO₃⁻在植物渗透调节中具有较脯氨酸更为重要的作用。

充分膨胀的渗透势与初始失膨点的渗透势之差 $\Delta\varphi = \varphi_s^{\text{sat}} - \varphi_s^{\text{lp}}$ 。渗透势只有在 $\varphi_s^{\text{sat}} \sim \varphi_s^{\text{lp}}$ 范围内,植物才具有渗透调节的能力。因此, $\Delta\varphi$ 值反映出植物进行渗透调节的幅度大小。 $\Delta\varphi$ 值越大,植物进行渗透调节的范围就越大。Cheung等(1975)指出, $\Delta\varphi$ 值大小可以作为渗透调节能力的指标。从渗透调节的幅度来看,总体表现为A>B>C,这说明未劈裂绵刺(A)进行渗透调节的范围较大,在失去相对较多的渗透水后才发生质壁分离;随着劈裂的发生,绵刺进行渗透调节的范围在减小。此外, α 值也总体表现为:A>C>B,说明植物充分膨胀时叶细胞能达到的最大膨压为:A>C>B。总体上,劈裂发生后绵刺的渗透调节能力和幅度较劈裂前都下降了。

细胞弹性模量(ϵ)决定着细胞膨压随着体积而变化的速率,其定义为组织在失去一部分水后细胞部分压力势的变化(Tyree & Hammel, 1972; 郭连生和田有亮, 1990)。 $\epsilon = V \cdot (d_p / dV)$,其中: V 是细胞共质体水的体积; p 是压力势; ϵ 不是一个常数,故在分析中常取最大体积弹性模量(ϵ^{max})来表示细胞壁的物理特性(李吉跃, 1989)。 ϵ^{max} 表示细胞体积改变时,单位面积上受到的最大的力。 ϵ^{max} 值越高,表示细胞壁越坚硬,弹性越小;反之,则说明细胞越柔软,弹性越大。Noy-Meir和Ginzburg及Weatherley指出,随着组织含水量和水势的下降,高弹性的组织较低弹性组织具有更大的保持膨压的能力(Jones *et al.*, 1981; 李吉跃, 1989)。3种状态绵刺间 ϵ^{max} 值差异性显著:B<C<A,这说明正在劈裂绵刺(B)具有柔软的细胞壁和高的组织弹性,已劈裂绵刺(C)次之,而未劈裂绵刺(A)的细胞壁最硬,组织弹性也最低。具有高弹性细胞壁的植物细胞在环境胁迫下能够较快地收缩,从而使细胞能够维持高的膨压并防止细胞壁破裂(Joly & Zaerr, 1987)。通过高组织弹性来保持膨压的能力体现为:B>C>A,表明了劈裂发生后绵刺的组织弹性提高了。

为了能更为准确地显示劈裂发生前后绵刺的耐

旱性差异,作者通过测定的多个水分参数,运用模糊数学隶属函数方法对3种状态绵刺耐旱性进行了综合评价。通过FV值排序结果,我们得到:劈裂生长导致绵刺保持膨压能力降低,顺序是:A>B>C。而保持膨压在旱生植物耐旱性方面具有及其重要的作用(章应峰等, 2001)。因此,通过本文的研究我们得出:在绵刺劈裂生长过程中,伴随着劈裂的发生,耐旱性逐渐降低。

本研究发现劈裂后绵刺的耐旱性要低于劈裂发生前,劈裂生长使得绵刺在渗透调节和保持膨压方面的能力都降低了,这是否说明劈裂后绵刺就不适应干旱环境呢?作者认为绵刺发生劈裂是对干旱环境的适应表现。有关研究表明,绵刺通过劈裂式克隆生长构型形成多个分株,扩大了资源利用面积,同时提高了水分利用效率(高润宏, 2003),这一劈裂生长的特性是其长期环境适应的结果。此外,从2002和2003年两年间土壤含水量的变化可以看到,随着环境土壤含水量的减少,绵刺 ϵ^{max} 在下降,且 $\Delta\epsilon^{\text{max}}$ 为:C>A>B,这说明在水分胁迫下3种状态绵刺的组织弹性增大了,劈裂发生后要高于劈裂发生前。通常植物维持膨压可通过增加组织弹性来获得,组织弹性的提高使植物能在低水势下继续发育而不受水分亏缺的影响(Kramer & Boyer, 1995; Bacelar *et al.*, 2006)。较大的组织弹性增加量($\Delta\epsilon^{\text{max}}$)一方面使劈裂后绵刺能够更快地适应环境的变化,作出生理调整以维持膨压;另一方面也说明劈裂后绵刺对环境水分胁迫具有较高的敏感性。本结论印证了王继和等(2000)的研究结论:绵刺对水分具有极强的依赖性和敏感性。西鄂尔多斯草原化荒漠区干旱少雨、风大沙多,绵刺通过劈裂生长形成多个分株及环状集群不仅提高了对资源和水分的利用(高润宏, 2003),而且有利于抵抗风蚀、沙埋(马全林等, 2003; 侯艳伟等, 2004a),同时也提高了对环境水分的敏感程度,因此可以得到:绵刺发生劈裂后更适应于其生存环境。

总之,在劈裂发生前,绵刺主要通过渗透调节来保持膨压,而劈裂发生后,绵刺通过渗透调节和高的组织弹性两条途径来共同保持膨压,以抵抗不良的生存环境。劈裂的发生导致绵刺保持膨压的途径多元化。

5 结 论

通过对处于劈裂生长不同阶段绵刺的多项水分参数的测定和研究,得到如下结论:未劈裂绵刺(A)

主要通过增加细胞内溶质(如脯氨酸),减少细胞内的水分丧失来进行渗透调节,从而在干旱胁迫下能够维持正常的膨压。已劈裂绵刺(C)通过渗透调节和高的组织弹性两条途径来共同保持膨压,以抵抗不良的生存环境;同时对环境水分胁迫具有较高的敏感性。3种状态绵刺保持膨压的能力由强到弱依次为:A>B>C。劈裂的发生导致绵刺保持膨压能力的降低,同时耐旱方式和途径发生了变化。

参 考 文 献

- Bacelar EA, Santos DL, Moutinho-Pereira JM, Goncalves BC, Ferreira HF, Correia CM (2006). Immediate responses and adaptive strategies of three olive cultivars under contrasting water availability regimes: changes on structure and chemical composition of foliage and oxidative damage. *Plant Science*, 170, 596 – 605.
- Chen YY (陈贻源) (1992). *Fuzzy Math (模糊数学)*. Huazhong Industry Institute Press, Wuhan, 41 – 51. (in Chinese)
- Cheung YNS, Tyree MT, Dainty J (1975). Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. *Canadian Journal of Botany*, 53, 1342 – 1346.
- DaMatta FM, Chaves ARM, Pinheiro HA, Ducatti C, Loureiro ME (2003). Drought tolerance of two field-grown clones of *Coffea canephora*. *Plant Science*, 164, 111 – 117.
- Gao RH (高润宏) (2003). *Study on Response of Potaninia mongolica Maxim. to Environment Stress (阿拉善荒漠特有植物绵刺对环境胁迫响应研究)*. PhD dissertation. Beijing Forestry University, Beijing, 1 – 137. (in Chinese with English abstract)
- Guo LS (郭连生), Tian YL (田有亮) (1990). Application and development of pressure-volume analysis in research of plant moisture and dry resistance. *Journal of Inner Mongolia Forestry College (内蒙古林学院学报)*, (1), 37 – 43. (in Chinese with English abstract)
- Guo LS (郭连生), Tian YL (田有亮) (1998). Study on drought-resistance evaluation of common afforestation species in North China by PV technique. *Journal of Inner Mongolia Forestry College (内蒙古林学院学报)*, 20(3), 1 – 8. (in Chinese with English abstract)
- Hou YW (侯艳伟), Wang YC (王迎春), Yang C (杨持) (2004a). Changes in the endogenous phytohormone content of the super-xerophytic shrublet, *Potaninia mongolica*, during fissurate growth. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, 28, 198 – 203. (in Chinese with English abstract)
- Hou YW (侯艳伟), Wang YC (王迎春), Yang C (杨持) (2004b). Changes of enzymatic antioxidant system of *Potaninia mongolica* in the process of growth and development. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol (内蒙古大学学报 (自然科学版))*, 35, 404 – 407. (in Chinese with English abstract)
- Hou YW (侯艳伟), Wang YC (王迎春), Yang C (杨持), Zheng R (征荣) (2006). Morphogenesis and anatomy of fissurate growth of *Potaninia mongolica*. *Journal of Desert Research (中国沙漠)*, 26, 254 – 258. (in Chinese with English abstract)
- Joly R, Zaerr JB (1987). Alteration of cell-wall water content and elasticity in Douglas-fir during periods of water deficit. *Plant Physiology*, 83, 418 – 422.
- Jones MM, Turner NC, Osmand CB (1981). Mechanism of drought resistance. In: Palag LG, Aspinall D eds. *Physiology and Biochemistry of Drought Resistance in Plants*. Academic Press, Sydney, 15 – 37.
- Kramer PJ, Boyer JS (1995). *Water Relation of Plants and Soil*. Academic Press, San Diego.
- Lemcoff JH, Guarnaschelli AB, Garau AM, Prystupa P (2002). Elastic and osmotic adjustments in rooted cuttings of several clones of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. from southeastern Australia after a drought. *Flora*, 197, 134 – 142.
- Li JP (李景平), Yang XG (杨鑫光), Fu H (傅华), Zhang BL (张宝林) (2005). The content and distribution characteristics of some osmotic adjusting materials in three species of desert plants in Alashan Desert of Northwest China. *Pratacultural Science (草业科学)*, 22(9), 35 – 38. (in Chinese with English abstract)
- Li JY (李吉跃) (1989). An application of PV technique to study drought resistance of *Pinus tabulaeformis* and *Platycladus orientalis* seedlings. *Journal of Beijing Forestry University (北京林业大学学报)*, 11(1), 3 – 11. (in Chinese with English abstract)
- Li JY (李吉跃) (1991). Study on drought-resistance character of main afforestation species in Taihang Mountains Areas (III) — Water parameters. *Journal of Beijing Forestry University (北京林业大学学报)*, 13(2), 230 – 239. (in Chinese with English abstract)
- Li JY (李吉跃), Zhang JG (张建国), Jiang JP (姜金璞) (1994). A study on water parameter of plantation in the western mountain area of Beijing, China (II). *Journal of Beijing Forestry University (北京林业大学学报)*, 16(2), 1 – 8. (in Chinese with English abstract)
- Li QM (李庆梅), Xu HC (徐化成) (1992). The changes of main water parameters in *Pinus tabulaeformis* with season and provenance. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica (植物生态学与地植物学学报)*, 16, 326 – 335. (in Chinese with English abstract)
- Liu GH (刘果厚), He X (贺晓), Tian J (田靖), Zhao PY (赵培英) (2000). The biological characters and protection of *Potaninia mongolica*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica (西北植物学报)*, 20, 123 – 128. (in Chinese with English abstract)
- Ma QL (马全林), Wang JH (王继和), Jin HX (金红喜), Wu CR (吴春荣), Zhang DM (张吨明) (2003). Biological and ecological characteristics of the national secondary protection species—*Potaninia mongolica* Maxim. *Bulletin of Botanical*

- Research (植物研究)*, 23, 106 – 111. (in Chinese with English abstract)
- Martínez JP, Lotts S, Schanck A, Bajji M, Kinet JM (2004). Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus* L.? *Journal of Plant Physiology*, 161, 1041 – 1051.
- Patakas A, Noitsakis B (1997). Cell wall elasticity as a mechanism to maintain favorable water relations during leaf ontogeny in grapevines. *American Journal of Enology and Viticulture*, 48, 352 – 356.
- Shen FY (沈繁宜), Li JY (李吉跃) (1994). New calculation methods of elastic modulus in plant leaf tissue. *Journal of Beijing Forestry University (北京林业大学学报)*, 16(1), 35 – 39. (in Chinese with English abstract)
- Song J, Feng G, Tian CY, Zhang FS (2006). Osmotic adjustment traits of *Suaeda physophora*, *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon persicum* in field or controlled conditions. *Plant Science*, 170, 113 – 119.
- Tang ZC (汤章城) (1983). Responses and adaptations of plant to water stress. II. Responses and adaptations of plant to drought. *Plant Physiology Communications (植物生理学通讯)*, (4), 1 – 7. (in Chinese)
- Turner NC, Jones MM (1980). Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. In: Turner NC, Kramer PJ eds. *Adaptation of Plant to Water and High Temperature Stress*. John Wiley & Sons, New York, 87 – 98.
- Tyree MT, Hammel HT (1972). The measurement of the turgor pressure and the water relation of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany*, 23, 267 – 282.
- Tyree MT, Jarvis PG (1982). Water in tissues and cells. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H eds. *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series*, Volume 12B. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 35 – 77.
- Wang JH (王继和), Wu CR (吴春荣), Zhang DM (张昞明), Ma QL (马全林) (2000). Study on eco-physiological characteristics of endangered plant *Potaninia mongolica* Maxim. *Journal of Desert Research (中国沙漠)*, 20, 397 – 403. (in Chinese with English abstract)
- Wang SM, Wang YR, Chen H, Zhou ZY, Fu H, Sosebee RE (2004). The characteristics of Na, K and free praline distribution in several drought-resistant plants of the Alxa Desert. *Journal of Arid Environments*, 56, 525 – 539.
- Wang WL (王万里) (1984). The application of pressure chamber in the study of water situation in plant. *Plant Physiology Communications (植物生理学通讯)*, (3), 52 – 57. (in Chinese)
- Wang YC (王迎春), Qin XC (秦晓春), Yang C (杨持) (2001). Study on microsporogenesis and development of male gametophyte in *Potaninia mongolica*. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimongol (内蒙古大学学报(自然科学版))*, 32, 453 – 456. (in Chinese with English abstract)
- Wang YC (王迎春), Tian H (田虹), Yang C (杨持) (2002). Embryological study on apomixes in *Potaninia mongolica*. *Journal of Desert Research (中国沙漠)*, 22, 267 – 272. (in Chinese with English abstract)
- Wilson JR, Ludlow MM, Fisher MJ, Schulze ED (1980). Adaption to water stress of the leaf water relation of four tropical species. *Australian Journal of Plant Physiology*, 7, 208 – 220.
- Zhang JG (张建国), Li JY (李吉跃), Jiang JP (姜金璞) (1994). A study on water parameter of plantation in the western mountain area of Beijing, China (I). *Journal of Beijing Forestry University (北京林业大学学报)*. 16(1), 1 – 12. (in Chinese with English abstract)
- Zhang YF (章应峰), Fei SM (费世民), Wang P (王鹏), Qin ZG (覃志刚) (2001). A discussion on researches of the drought tolerance characteristics of trees in arid areas. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology (四川林业科技)*, 22(4), 24 – 31. (in Chinese with English abstract)

责任编辑:王政权 责任编辑:刘丽娟