

荒漠植物的适应策略

石兆勇¹, 王发园¹, 魏艳丽² (1. 河南科技大学农学院资源环境科学系, 河南洛阳 471003; 2. 山东省科学院生物研究所, 山东省应用微生物重点实验室, 山东济南 250014)

摘要 从荒漠植物对荒漠干旱、盐渍化和养分贫瘠的适应策略方面进行了阐述, 并概述了荒漠植物种群延续的适应策略; 同时, 对荒漠植物适应策略问题的研究进行了展望。

关键词 荒漠植物; 适应策略; 干旱; 盐渍化; 养分

中图分类号 Q949.99 文献标识码 A 文章编号 0517-6611(2007)17-05222-03

Adaptive Strategies of Desert Plants

SHI Zhao-yong et al (Department of Resources and Environmental Science, College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003)

Abstract Desert plants were species growing in extremely dry habitats with nutrient-impoverted and high saline soils. Living in a desert environment for a long time, desert plants formed adaptive strategies to deserted environment. And they played important roles in maintaining the stability of the fragile desert ecosystem and in restoring the damaged desert environment. Comprehension of desert plant adaptive strategies to deserted environment would benefit the conservation of species diversity in desert ecosystem and the reconstruction of deserted environment by desert plants. Adaptive strategies of desert plants to dry, saline and poor soil and the adaptive ability of community reproduction to desert environment were reviewed in the paper. In addition, research on desert plant adaptive strategies to deserted environment was prospected.

Key words Desert plants; Adaptive strategies; Drought; Salinization; Nutrient

荒漠化问题是困扰人类的全球性问题, 大面积的土地因此退化。各种防止荒漠化策略的实施对象都是以生物防治为基础的荒漠植物。荒漠植物是在荒漠化的极端干旱、贫瘠条件下生长发育的一些植物种类; 其长期生活在荒漠环境中, 起着极其重要的生态作用; 长期的荒漠生活, 必定使它们有一套能够适应荒漠极端环境的策略。笔者从荒漠植物对荒漠环境的干旱、养分贫瘠和盐渍化特征的适应性方面, 探讨了荒漠植物对荒漠环境的适应策略; 并阐述了荒漠植物在极端荒漠环境中, 完成种群繁衍的适应策略。通过荒漠植物适应策略的探讨, 以为荒漠化的生物防治提供生物学基础。

1 荒漠植物对荒漠干旱的适应策略

干旱是决定植被地理分布和限制作物产量的主要因素, 是荒漠化最主要的原因和特征。因此, 荒漠植物要在荒漠环境中生存, 就必须对荒漠的干旱环境具有独特的适应策略。

1.1 避旱机制 植物的避旱是指植物能够逃避干旱的环境或干旱的时期。荒漠生境中具体表现为, 植物在较为干旱时期处于休眠状态或其种子不萌发; 并且在萌动后, 在水分条件稍好的小生境中其植株的分布要远多于在相对较干旱小生境中的分布。生长在甘肃河西砾质荒漠上的泡泡刺 (*Nitraria sphaerocarpa*), 在夏季极端干旱来临时, 植株就落叶, 处于一种“假死”的休眠状态, 而到了秋天, 水分条件好转时, 又恢复常态。生长在荒漠中的短命植物则更是用避旱机制来适应荒漠的干旱环境; 该类植物在早春利用冰雪融水迅速萌发, 并利用春季荒漠中温度不高且有降水的有利条件, 迅速地生长发育, 在夏季干旱来临前完成生命周期。因此, 短命植物能够在极端干旱的荒漠和沙漠环境中生存下来。更有甚者, 其生活史仅仅为 40 多天的时间。例如, 笔者 2005

年对顶冰花进行了观测, 发现其幼苗叶片开始露出地面 (2005 年 3 月 16 日), 经过 20 d 后 (2005 年 4 月 2 日~13 日) 达到了盛花期, 到了 5 月 3 日, 其已经完成了开花、结籽等的种群繁衍, 并且地上部已经全部干枯死亡; 生活史相对较长的小车前 (*Plantago minita*) 也仅仅在不足 3 个月的时间里, 于荒漠中极端干旱来临前, 完成其生活史^[1]。可见, 荒漠生境中, 植物通过逃避极端干旱的时期, 来适应荒漠环境, 是其能生存下来的一个重要策略。

同时, 植物的避旱适应策略也表现在植物对水分条件较好小生境的趋向性。笔者 4 月初对新疆古尔班通古特沙漠中一年生植物尖喙牻牛儿苗 (*Eremurus inderinsis*) 和多年生植物粗柄独尾草 (*Erodium oxyrrhynchum*) 在沙丘顶和沙丘底部的分布情况进行了调查, 发现 2 种植物在沙丘底部的分布都要远远多于沙丘顶部。

1.2 抗耐旱机制 荒漠植物对荒漠干旱的抵抗或忍耐, 主要是由其结构和本身的生理功能所决定的。荒漠植物无论是地上部的枝、叶形态、组织结构, 还是地下部的根系发育状况, 以及其生理特性都表现出对干旱的抗耐性。荒漠中的植物要生存, 就必须有获得足够水分的能力。否则, 即使其保水能力再强, 也是无济于事。因此, 这些植物首要的特点就是具有发达的根系, 且根系为深根系, 足可达到吸收地下水的位置。这就能保证植物在大气及土壤干旱的条件下, 能吸收到充足的水分。王勋陵和马骥研究表明, 荒漠中骆驼刺的根, 深可达 15 m, 扩展范围达到 62.3 m²。

植株根系吸收到地下水后, 植株还必须要有发达的输导组织, 才能确保水分迅速的运达地上部, 以满足植株正常的生理需求。对 19 种旱生植物幼茎的研究发现, 它们都具有纤维及发达的输导组织, 木质部导管发达, 管腔大, 壁厚。

植物要在荒漠中生存, 除了保证根系能够吸收到水分并迅速地运输到地上部外, 其枝叶还必须有很强的保水能力。荒漠植物为了实现其较强的保水能力, 也具有一些典型的适应策略。其主要特征是: ①叶片、枝条变形, 叶面积变小、变厚或退化以至完全消失, 以减少植物的被动失水。例

基金项目 河南科技大学人才科学研究基金 06-34。

作者简介 石兆勇 (1975-), 男, 山东章丘人, 博士, 讲师, 从事菌根及植物生态学研究。

收稿日期 2007-03-08

如,荒漠植物梭梭和沙拐枣叶片就退化为针状,从而缩小受光面积,减少水分散失来抵御炎热和干旱环境,由同化枝进行光合作用。②茎、叶表面被覆较厚的角质层,以减少蒸发造成植物的被动失水。如沙冬青,叶片上就覆盖着特别厚的角质膜,其厚度可达 15 μm ,而同样被有角质层的小叶杨不是旱生植物,角质层就薄得多,仅为 2.4~2.6 μm 。③气孔陷型,既保证了植物蒸腾作用与光合作用正常进行,又防止水分的大量丧失。如沙蓬、小叶锦鸡儿、苦马豆等以气孔器下陷来抑制叶的水分蒸腾。④组织、细胞储水,一些植物的茎或同化枝内具储水组织细胞,这些细胞在外界水分状况良好时,可以充分吸收水分储存起来,供周围细胞在植物缺水时需用。如盐生草、油蒿、白刺、骆驼蓬等都有发达的贮水组织,可占叶片厚度的 70% 左右。

除了以上结构上的适应特征外,荒漠植物的生理生态上也有一些适应策略。胡小文等对荒漠草原植物抗旱的策略总结为水势和渗透调节、活性氧代谢与生物膜、光合和水分利用效率、蒸腾速率和气孔导度以及种群与群落特征等 5 个方面的生理生态适应策略^[9]。此外,苏培玺和严巧娣研究表明,光抑制现象也是适应荒漠干旱环境的一种策略,梭梭和沙拐枣在干旱环境下就有此现象;而强光并不是引起光抑制的主导因子,其主导因子却是水分胁迫;这就保护了在干旱、高温的环境中,植株不会受到损伤^[4]。

2 荒漠植物对荒漠养分贫瘠的适应策略

2.1 与土壤微生物形成共生体

2.1.1 菌根。菌根是真菌与植物根形成的共生联合体。据估计,世界上高等植物 95% 以上的种属于具有菌根的科。根据菌根真菌的菌丝体在寄主植物根部形成的形态结构,以及它们同寄主之间的营养关系,菌根主要可分为内生菌根 (Endomycorrhiza 或 Endotrophic mycorrhiza, 简称 AM) 和外生菌根 (Ectomycorrhiza 或 Ectotrophic mycorrhiza, 简称 ECM) 2 种,此外还有具有外生、内生双方向特征的内外生菌根 (Ecten-domycorrhiza 或 Ectoendotrophic mycorrhiza), 具有类似病原菌侵入方式的拟菌根 (Pseudomycorrhiza), 与根无密切联系的只生活在根表面上的周生菌根 (Peritrophic mycorrhiza), 以及其他如浆果鹃类菌根、水晶兰类菌根、欧石楠类菌根和兰科菌根等。但是,自然界中以形成丛枝菌根的植物最多,占到整个陆生植物的 80% 以上。

AM 真菌在改善植物矿质养分方面,已经有大量的研究,尤其是在 P 吸收与转运方面的研究最透彻^[9]。根据李晓林和冯固总结的丛枝菌根与植物 P 营养的关系和新的研究进展,丛枝菌根对 P 素营养改善的机制主要体现在以下方面:①AM 真菌生物体对 P 的贮藏作用。研究表明,AM 真菌吸收 P 的 40% 以颗粒形式贮存在菌丝的液泡中。②丛枝菌根扩大宿主植物的吸收面积。③丛枝菌根可以降低植物对 P 吸收的临界浓度,因此,可以利用植物不能吸收的浓度较低的 P 源。④促进土壤中 P 的活化。⑤菌根对 P 的吸收和转运更直接更快^[6]。

AM 真菌也改善宿主植物的 N 素营养,其途径概括为以下几个方面:①AM 真菌促进 N 的运输;同时,AM 真菌也可以直接把吸收的铵同化成氨基酸,然后再运输到植物体内。②AM 真菌的侵染可改变植物根系分泌物的组成,提高某些固氮生物的活性。③AM 真菌能产生某些水解酶,如磷

酸酶、果胶酶、纤维素酶、木醇糖酶和几丁质酶等,也可以提高植物体内硝酸还原酶的活性。④对于豆科植物,AM 真菌能促进豆科植物根瘤菌的生长发育增加其数量,提高其固氮能力。

此外,AM 真菌对其他矿质养分,例如,K、Fe、Mn、Zn、Cu、S、Ni 和 Mo 等也都有改善作用^[6]。

荒漠植物大都是菌根植物,例如,笔者对我国准噶尔盆地的短命植物的研究就表明,菌根植物占到约 90%^[7];对古尔班通古特沙漠植物种类的调查也显示绝大多数植物为菌根植物^[8];还有众多的研究也都表明荒漠植物多数为菌根植物。

2.1.2 根瘤。除了菌根共生关系外,还有一个与人类关系比较密切的共生关系就是豆科植物与根瘤菌形成的根瘤。根瘤的固氮能力强,是陆地生态系统中重要的供氮系统,固氮量每年可达 3.5×10^3 万~ 4.4×10^3 万 t 氮,占生物固氮量的 80%。

根瘤在荒漠中的分布也非常广泛,并且在荒漠化的恢复与重建中有着重要的作用。王岚等就指出,当不毛之地生态重建时,第一限制因子不是水,而是肥,特别是氮肥,因为它是生命的基本组成元素,只有它才能组建起新的生物体;沙棘之所以能作为生态重建的先锋植物,根瘤起了非常重要的作用^[9]。

2.2 植株形态的适应策略

2.2.1 排根。排根是植物适应贫瘠养分环境的又一重要策略,Skene 认为排根是继生物固氮、菌根之后植物对养分吸收的第 3 种适应方式^[6]。

排根的功能为:①增加吸收面积,以促进养分的吸收;②分泌碳水化合物,活化土壤中的磷;③分泌酸性磷酸酶等酶类,水解 Fe、Ca、P、Mn 和 Zn;④释放酚类以及粘胶物质,以创造湿润的根际环境,有利于根毛的发育。

形成排根是植物适应低磷土壤、增强对磷吸收的一种重要机制,并已受到越来越多的关注。同时,具有排根的植物往往也是初生演替、次生演替的先锋植物,比如 Frase 岛以及澳大利亚的那些最年轻的风积沙丘就是被具有根瘤共生结构的拔克西木属 (Banksia) 和木麻黄属 (Casuarina) 的植物所占据。

2.2.2 Dauciform 根。dauciform 根最早是由 Selivanov 和 Utemova 于 1969 年在莎草科 (Cyperaceae) 植物上发现的;Davies 等 1973 年对该结构作了进一步的观察并进行了详细的描述,并发现该结构能够帮助植物在低磷的沙丘上吸收 P 素营养;接下来 1974 年 Lamont 经过观察,发现该结构像胡萝卜状,又取拉丁语 "Daucus carota" 为胡萝卜的意思,所以将此结构定义为 dauciform 根。发现该结构后,对于其功能进行了大量研究,并一致认为该结构具有帮助植物适应低磷环境的功能。因此,有人认为 dauciform 根结构与排根的结构扮演着相同的角色^[10]。笔者对我国古尔班通古特沙漠中的莎草科植物,例如囊果苔草的调查表明,该植物也具有 dauciform 根结构。

2.2.3 克隆植物。克隆植物是指在自然生境条件下,能通过营养繁殖产生与其母性个体在基因上完全一致的新个体的植物。克隆植物之所以能够适应荒漠中贫瘠的养分环境,其原因有 2 个。首先,克隆植物的克隆形态,即各个克隆分株之间的角度、节间长度等都能够根据养分的供应状况进行调

解,已达到适应养分的目的;且众多的研究已证明了克隆植物对于土壤养分的这种可塑性。更重要的是克隆植物的整合作用,即在克隆植物各个克隆分株之间,营养物质通过连接的匍匐茎或根茎能够实现互相转移。这种克隆植物的整合现象,通过分株间的养分传递,就无形中扩大了植株对资源的占有空间,同时,通过衰老分株向营养分株养分的转移,又能够提高养分的利用效率。并且,克隆分株之间的整合,不仅仅是无机养分的交流,其光合产物也可以相互的传递。研究表明,在植被恢复中起重要作用的沙棘,能作为先锋植物出现就与其克隆和整合的特性密不可分。

3 荒漠植物对荒漠盐渍化的适应策略

盐渍化是荒漠环境中的一大特点,严重影响着植物的生长发育。荒漠植物在适应荒漠盐渍化方面同样也存在一些适应策略。

荒漠植物的第一个适应策略是避/拒盐策略,主要表现是植物的根系不吸收盐分,或吸收后贮存在根部而不运输到地上部;或者是仅仅运输一部分,从而降低整体或地上部分的盐浓度,免遭离子伤害。研究表明,其作用机理有的认为主要是质膜的作用,细胞质膜中单半乳糖二甘油含量低,质膜透性低,盐离子不易透过;膜质的不饱和脂肪酸指数小,盐离子不易透过。还有的认为是内皮层凯氏带的作用。其次,荒漠植物对盐渍化的适应是植物具有稀/聚盐作用。植物稀盐的策略往往伴有植物器官形态的肉质化,来辅助其完成;其作用是通过叶片或茎等器官的薄壁细胞大量增加,以吸收和储存大量水分,使体内的盐分得到稀释,保持体内盐分含量的相对恒定。研究表明,当 NaCl 浓度增加到 600 mmol/L 时,戟叶滨藜 *Atriplex hastata* 叶片厚度就会从 0.4 mm 增加到 0.9 mm,厚度增加了一倍多。邓彦斌等对新疆 10 种藜科植物叶片或同化枝的结构进行了研究,发现在叶和同化枝中,普遍存在含晶细胞,并认为这些细胞可能是植物体内多余盐分的 1 种积累形式^[1]。Weber 等对盐角草研究发现,在多汁液中盐分离子含量很高,其元素区隔在多汁茎中,且中柱细胞的离子浓度高于栅栏细胞。荒漠植物还有一种对盐渍环境的适应策略就是泌盐机制,通过叶片或茎部的表皮细胞分化而成的盐腺将胞内盐分分泌到胞外。生活在盐渍化环境中的植物,好多都具有泌盐的能力^[2]。

4 荒漠植物种群延续的适应策略

荒漠植物种群要得到成功的繁衍,首先要能使种子很好的散布,种子散布后还要有适当的保护策略,以及萌发对策。马森等通过对前人工作的总结指出,荒漠中的植物种子大部分都具有适风传播的特性^[3]。植物种子成功散布后,由于种子的特性不同,有的有休眠期,有的则没有休眠期。然而,当种子不能遇到合适的萌发条件时,种子就会强迫休眠。荒漠中的干旱环境为种子的储藏创造了有利条件;同时,由于风沙的吹动,也为种子提供了更适合隐蔽的场所;并且由于荒漠植物的种子多数体积都比较小,难以被啮齿类动物取食,也为种子成功保存下来提供了更多机会。但是,有些植物的种子则是能够自己埋藏于地下。笔者观察到尖喙牻牛儿苗的种子有一个羽毛状的结构,并且种子特别尖,因此在散布时,它就可以随风传播的较远,并能插入

土壤中,当有风时,露在地上部的羽毛状的结构就会转动,这样土壤中的种子也随之转动,就使种子深深的插入土壤中。种子的萌发则是种群繁衍的关键,观察发现,荒漠中植物的种子即使遇到合适的条件,也不是全部的萌发,而是分批的萌发,这就是荒漠植物适应不确定因素的一个机制。还有人研究表明,要使荒漠植物的种子萌发,需要一次足够量的水量,而不是积累一定的水量^[13]。

5 展望

纵观国内外的研究,荒漠植物对荒漠环境的适应策略是研究的热点问题,并且以后将仍是关注的焦点。这是因为荒漠化的问题,不仅仅是一个国家或地区的现象,而对全球有着至关重要的影响,是一个世界性的问题。同时,荒漠化问题不仅是一个十分严重的环境问题,而且能够引发一系列的社会与生态问题。幸运的是人们已经清醒的认识到荒漠化造成危害的严重性,并于 1994 年签署了《联合国防治荒漠化公约》来指导和督促防治荒漠化的行动。

我国是荒漠化大国,土地荒漠化面积占国土面积的 27.32%。对荒漠化的研究也不断深入,包括荒漠化的过程、原因以及防治措施等方面;然而,荒漠化地区的生态恢复与重建仍是亟待解决的问题,所以选择对荒漠环境适应性强的植物资源就成为研究的必然,这就要求研究者必须了解荒漠植物对荒漠环境的适应策略,这方面的研究有着极其广阔的前景。我国有着丰富的植物资源,尤其是在荒漠环境中造就了一批具有独特适应策略的植物资源,这必将给研究工作带来光明的前景。

参考文献

- [1] SHI Z Y,ZHANG L Y,LI X L, et al. Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi associated with desert ephemerals in plant communities of Junggar Basin, northwest China[J]. *Appl. Soil Ecol.* 2007, 35: 10-20.
- [2] 王勋陵,马骥. 从旱生植物叶结构探讨其生态适应的多样性[J]. *生态学报*, 1999, 19(6): 787-792.
- [3] 胡小文,王彦荣,武艳培. 荒漠草原植物抗旱生理生态学研究进展[J]. *草业学报*, 2004, 13(3): 9-15.
- [4] 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特征[J]. *生态学报*, 2006, 26(1): 75-82.
- [5] 李晓林,冯固. 丛枝菌根生态生理[M]. 北京: 华文出版社, 2001.
- [6] SHI Z Y, FENG G, CHRISTIE P, et al. Arbuscular mycorrhizal status of spring ephemerals in the desert ecosystem of Junggar Basin, China[J]. *Mycorrhiza*, 2006, 16(4): 269-275.
- [7] TIAN C Y, Shi Z Y, Chen Z C, et al. Arbuscular mycorrhizal associations in the Gurbantonggut Desert[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51(1): 140-146.
- [8] 王岚,张小民,林美珍等. 先锋植物沙棘 I——共生体是实现先锋作用的根本因素之一[J]. *国际沙棘研究与开发*, 2006, 4(1): 10-17.
- [9] SKENE K R. Cluster roots: some ecological considerations [J]. *J Eco.* 1998, 86: 1060-1064.
- [10] SHANE M W, CAWTHRAY G R, CRAMWELL M D, et al. Specialized 'dauciform' roots of Cyperaceae are structurally distinct, but functionally analogous with 'cluster' roots [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29(10): 1989-1999.
- [11] 邓彦斌,姜彦成,刘健. 新疆 10 种藜科植物叶片和同化枝的旱生和盐生结构的研究[J]. *植物生态学报*, 1998, 22(2): 164-170.
- [12] WEBER D J, RASMUSSEN H P, HESS W M. Electron microprobe analyses of salt distribution in the halophyte *Salicornia pacifica* var. *utahensis* [J]. *Can J Bot.* 1977, 55: 1516-1523.
- [13] 马森,李博,陈家宽. 植物对荒漠生境的趋同适应[J]. *生态学报*, 2006, 26(11): 3861-3869.