

塔里木河下游干旱胁迫条件下柽柳生理代谢的响应

庄丽 陈亚宁*

(中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011. * 联系人, E-mail: chenyn@ms.xjb.ac.cn)

摘要 以塔里木河荒漠河岸林的主要建群种之一柽柳为研究对象, 分析了塔里木河下游不同区段、不同地下水位状况下柽柳体内叶绿素、可溶性糖、脯氨酸(PRO)、丙二醛(MDA)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、生长素(IAA)、赤霉素(GA₃)和脱落酸(ABA)等主要生理指标的变化特点. 研究表明, 这些生理指标和地下水位存在着比较密切的相关关系; 在干旱胁迫条件下, 柽柳通过协调自身生理代谢过程以共同抵御干旱胁迫; 在塔里木河下游, 柽柳正常生长的合理生态水位在 2~4 m, 地下水埋深超过 4 m 时, 柽柳生长开始受到胁迫, 6 m 以下则受到严重胁迫, 10 m 为柽柳死亡的临界地下水位. 这一结论为探讨荒漠植被的抗旱机理和实现塔里木河流域输水效益的最大化提供了重要依据.

关键词 柽柳 生理指标 地下水位 塔里木河

塔里木河是中国最长的内陆河, 位于新疆境内, 全长 2300 km(其中干流长 1321 km). 近 50 年以来, 由于人口的不断增加、源流及上中游大规模的水土开发以及水资源的不合理利用, 致使塔里木河下游 320 km河道自 20 世纪 70 年代开始断流, 天然荒漠植被急剧退化, 土地沙漠化加剧发展. 塔里木河下游已成为中国西部生态与环境问题最为突出的地区之一, 引起了各级政府部门和社会的高度重视^[1].

柽柳属(*Tamarix L.*)植物广布于中国西北干旱地区, 能够在干旱、盐碱化、多风沙的恶劣环境下生长, 以其显著的生态效益、经济效益和独特的生态适应性引起了广大学者的关注. 但是国内外学者对柽柳的研究大多集中在系统分类学^[2-8]、药理成分^[9-11]和形态解剖等方面的研究^[12-15], 而对其抗逆性的研究比较少^[16,17], 对塔里木河下游不同地下水位条件下柽柳属植物生理特性的研究尚未见报道. 再者, 柽柳属(*Tamarix L.*)植物在荒漠非河岸区的自然侵移现象已经被发现^[18], 柽柳群落有可能在缺乏洪灌的沙区进行自然更新的这一特性更是值得研究.

本文以塔里木河流域的主要建群种之一——柽柳为研究对象, 结合塔里木河下游生态输水工程, 通过分析不同区段、不同地下水位状况下柽柳主要生理指标的变化, 揭示柽柳的抗旱机理, 探索维系塔里木河下游柽柳生存的合理生态水位、胁迫水位以及危及其生存的临界地下水位, 为柽柳群丛的扩展和塔里木河流域受损生态系统的恢复与保育提供理论依据.

1 研究区梗概与试验方法

1.1 研究区概况

塔里木河下游系指从干流区恰拉向下至台特玛湖, 全长 428 km, 地处塔克拉玛干大沙漠与库鲁克沙漠之间, 过去河流两侧植被良好, 素有“绿色走廊”之称. 塔里木河下游属大陆性暖温带、极端干旱沙漠性气候, 昼夜温差大, 热量资源比较丰富, 气候干燥, 风沙较多. 地貌类型为新月型沙丘链、复合新月沙丘链、纵向沙垄与灌丛沙堆等. 地面物质组成以细粒沙壤土为主. 河道呈东南走向穿行于塔克拉玛干沙漠与库鲁克沙漠之间狭窄的冲积平原上, 河床受风沙作用, 风蚀、风积强烈, 河床形变严重. 近年来, 由于水资源的不合理利用, 致使河道长期断流, 30 多年来无任何地表径流, 地下水位大幅度下降, 生态系统严重受损, 胡杨林大面积枯死, 以柽柳、铃铛刺、芦苇、罗布麻等为主的灌草植被多处于枯萎状态.

1.2 材料和方法

() 样品采集. 采样位置: 本文分析样品分别在塔里木河下游上段、中段、下段区域的亚哈甫马汗、阿拉干和考干三个断面上采集(图 1)^[1]. 采样点依据地下水监测井的位置布局, 分别依次距离河岸 100, 200, 300, 400 和 500 m 等, 以便根据地下水盐状况, 对柽柳的生理代谢情况进行分析.

采样方法: 在确定的等距离样带上随机选取若干样株, 在样株全株随机采集叶片后组成混合样, 作为代表某一距离上的样品. 在样株选择过程中尽量

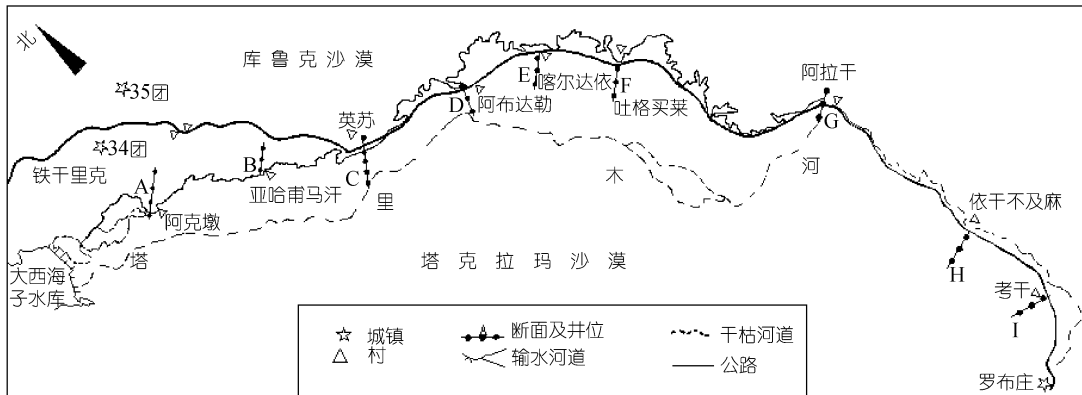


图 1 塔里木河下游观测断面示意图

考虑灌木的地径相似，以保证是在相同龄级或生长期的植物之间进行比较。

采样时间：第一次(第四次输水前)2003 年 7 月 20 日，第二次(输水中期)2003 年 9 月 30 日，两次采样的

地点和对象不变，并同期测定地下水位和水质情况。生理指标和地下水位均取两次试验数据的平均值。

() 样品分析。测试方法：具体测定内容和方法见表 1。柽柳叶片生理指标见表 2。

表 1 柽柳叶片生理指标测定的内容和方法

序号	测定内容	测定方法
1	叶绿素含量	赵世杰方法 ^[19]
2	可溶性糖含量	KNAUER半微量渗透压计法 ^[20]
3	脯氨酸含量	朱广廉方法 ^[21]
4	渗透势	渗透压计法 ^[22]
5	丙二醛(MDA)	杨淑慎方法 ^[23]
6	超氧化物歧化酶(SOD)	杨淑慎方法 ^[23]
7	过氧化物酶(POD)	杨淑慎方法 ^[23]
8	生长素(IAA)	高效液相色谱法 ^[24]
9	赤霉素(GA ₃)	高效液相色谱法 ^[24]
10	脱落酸(ABA)	高效液相色谱法 ^[24]

表 2 三个断面距河道不同距离柽柳叶片生理指标^{a)}

样品名称	位置/m	叶绿素 /%	可溶性糖 / $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	Pro/ $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	丙二醛 / $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	SOD (unit/g)	POD (unit/g)	IAA (ng/gFW)	GA ₃ (ng/gFW)	ABA (ng/gFW)
亚哈甫马汗	100	50.1	121.645	22.48	3.565	0.259	1.013	137.88	68.28	7.855
	200	51.45	183.305	25.65	4.265	0.362	0.943	119.67	115.9	12.89
	300	66.8	189.73	31.76	10.5	0.44	0.77	60.12	86.48	14.98
	400	70.7	160.83	38.92	10.83	0.476	0.844	45.89	94.03	18.23
	500	76.85	170.18	27.65	14.29	0.561	0.742	35.675	97.49	29.10
阿拉干	100	58.95	113.725	4.57	6.83	0.298	0.985	123.86	86.28	8.185
	200	59.05	139.485	10.58	8.46	0.329	0.909	57.49	82.42	16.41
	300	56.25	226.69	10.6	8.955	0.369	0.802	53.075	82.03	22.35
	400	58.8	167.84	5.135	11.41	0.416	0.955	45.1	66.33	23.4
考干	500	47.35	161.885	7.11	16.81	0.498	0.807	44.085	65.81	32.07
	100	39.3	167.32	53.37	10.99	0.472	0.393	22.17	17.05	27.29
	200	53.7	169.365	29.79	12.08	0.428	0.539	35.125	22.59	27.65
	300	50.8	215.18	148.9	14.62	0.733	0.337	17.39	6.24	34.12
	400	53.95	153.065	94.06	16.22	0.685	0.554	23.55	24.69	29.56
	500	41.2	206.17	168.2	20.25	0.798	0.345	10.47	2.05	38.09

a) 各项指标均取平均值

2 结果与分析

2.1 柽柳叶绿素含量变化与地下水位关系分析

在塔里木河下游上段的亚哈甫马汗断面, 地下水埋深较浅, 柽柳叶绿素含量由最小值 50.10 $\mu\text{g/g}$ 逐渐增加到最大值 76.85 $\mu\text{g/g}$ (图 2), 是一个增加过程, 说明在亚哈甫马汗地区, 距河道 500 m 范围内的地下水基本适合柽柳生长. 这可能还与当地充沛而长时间的日照弥补了地下水对柽柳光合作用的影响有关; 在塔里木河下游中、下段的阿拉干和考干断面, 地下水埋深较大, 叶绿素含量变化表现为随地下水埋深加大而减小的趋势(图 2). 其中, 在阿拉干断面, 叶绿素含量在地下水埋深 6 m 附近已经出现减小趋势, 在地下水埋深 10 m 附近出现显著减小; 考干断面在距离河道 400~500 m 处(地下水位 10.11~10.32 m)也表现出类似特点.

由于叶绿素含量是反映光合强度的重要生理指标. 植物在受到环境因素伤害时, 其正常的生理状态遭到破坏, 叶绿素含量会出现下降现象, 其下降幅度反映植物受胁迫程度^[25]. 由此推断, 塔里木河下游地

下水位超过 6 m 时, 柽柳生长受到的胁迫加重, 而当地下水位埋深在 10 m 以下时, 则受到极度胁迫, 处于死亡的临界状态.

2.2 柽柳可溶性糖、脯氨酸(Pro)含量变化与地下水位关系分析

塔里木河下游不同区段断面的柽柳可溶性糖含量均呈现出相同的变化规律, 即在地下水不断下降的过程中, 可溶性糖含量均呈先升后降态势(图 3). 其中, 亚哈甫马汗断面和阿拉干断面的可溶性糖含量变化稍有不同的是距离河道 100 m~200 m~300 m 处, 可溶性糖含量增加幅度分别为 50.79%~3.51%和 22.65%~62.52%, 曲线呈上扬态势. 考干断面的可溶性糖含量变化和阿拉干断面的很相似, 但是距河道较远处, 可溶性糖含量波动较大; 亚哈甫马汗断面和阿拉干断面的脯氨酸变化幅度非常小, 相比之下, 考干断面的脯氨酸含量变化非常显著, 每两点之间的增幅或降幅都比较大, 呈明显的“W”型, 其中有两个明显的剧增点, 分别位于地下水 9.54~9.97 和 10.11~10.32 m, 但是后者的增幅(372.19 $\mu\text{g/g/m}$)远大于前

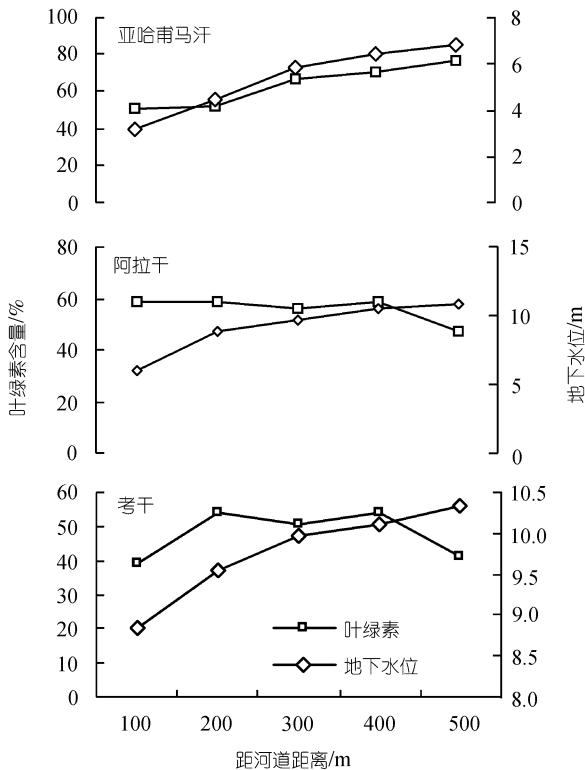


图 2 柽柳叶绿素含量与地下水位的关系

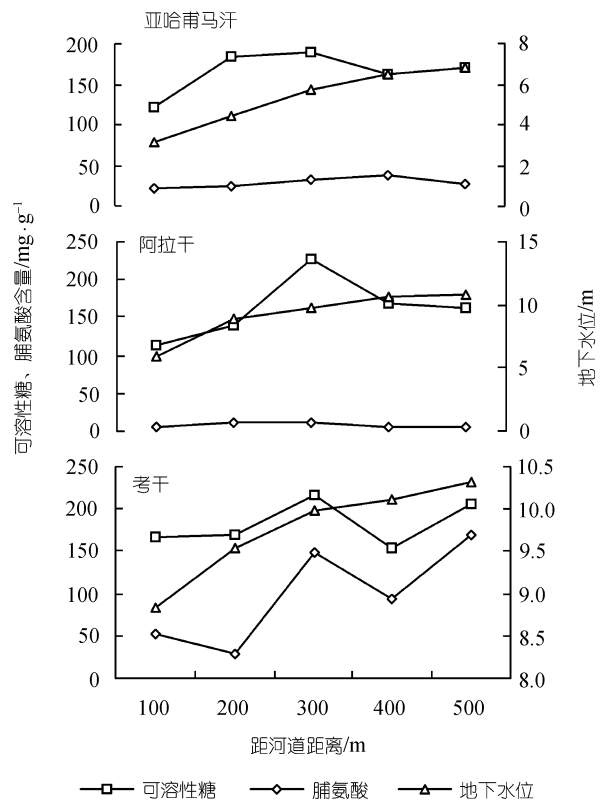


图 3 柽柳可溶性糖、脯氨酸含量与地下水位的关系

者(277.07 $\mu\text{g/g/m}$). 植物在逆境下往往通过游离脯氨酸及可溶性糖的积累来降低植物组织的渗透势^[26], 提高植物的抗旱能力, 这表明, 柽柳死亡的临界地下水位可能为 10 m 左右.

2.3 柽柳 MDA, SOD, POD 含量变化与地下水位关系分析

随着地下水埋深的不断增大, MDA 含量呈增加趋势(图 4): 亚哈甫马汗断面的 SOD 含量在地下水位 3.12~4.42 m 和在 5.78~6.46 m 时的增加幅度比较小, 而在 4.42~5.78 和 6.46~6.79 m 时的增加幅度比较大, 分别为 4.59 和 5.09 $\mu\text{g/g/m}$, 由此说明当地下水位埋深在 4 m 附近时, 柽柳的生长即开始受到水分胁迫, 地下水位 6 m(6.46~6.79 m)附近时, 水分胁迫加重. 距河道 100~400 m 处, 阿拉干断面和考干断面的 MDA 含量平稳增加, 在距河道 400~500 m 时, 地下水位埋深达到 10 m 附近时(地下水位分别为 10.56~10.78 和 10.11~10.32 m), MDA 含量出现明显增加现象, 说明柽柳已受到严重胁迫, 处于临界状态. 另外, 在距河道相同距离处, 考干断面的 MDA 含量高于阿拉干断面的, 阿拉干断面的又高于亚哈甫马汗断面的, 即越往下游区段, MDA 含量越高, 这是由于亚哈甫马汗断面位于输水河道的上游区段, 水分条件比

其他河道要好, 柽柳受干旱胁迫程度较小. 说明随着地下水位的下降, 水分条件逐渐恶化, 柽柳叶片的水分趋于减少, 柽柳叶细胞膜膜脂过氧化产物 MDA 逐渐增多, 柽柳受伤害的程度不断加深.

三个断面的 SOD 含量变化规律基本一致: 随着地下水位的不断下降, SOD 含量近乎呈线性增加, 亚哈甫马汗断面的 SOD 含量增加了 0.08 unit/g/m, 阿拉干断面和考干断面的分别增加了 0.04 和 0.22 unit/g/m. SOD 含量的增加, 正是柽柳在干旱环境下的一种生理反应: 在干旱胁迫下, 耐旱植物 SOD 活性升高, 抑制脂类过氧化, 防止膜损伤^[27]. 各个断面 POD 含量的变化规律与 SOD 的相反, 即随着地下水位的不断下降, POD 含量近乎呈直线减少. 相对于阿拉干断面和考干断面, 亚哈甫马汗断面的 POD 含量减少幅度大一些. 柽柳叶片 POD 活性下降可能有两个原因: 干旱胁迫导致柽柳细胞内 POD 调控系统反应迟钝或蛋白质合成能力下降. 三个断面的 MDA 含量明显增加, SOD 含量虽也增加但幅度不大, POD 则呈减少趋势. 这可能是膜脂过氧化作用加剧, 超过了 SOD、POD 的抗氧化能力, 产生了氧化胁迫, 脂膜受到了损伤.

2.4 柽柳生长调节物质含量变化与地下水位关系分析

IAA, GA_3 和 ABA 是植物体的内源激素, 植物处于不同生长发育时期、不同环境条件下的生长发育状况, 往往受这些激素含量, 特别是它们在植物体内所含比例的影响.

通过柽柳 IAA, GA_3 和 ABA 活性与地下水位的实测数据关系曲线(图 5)可以看出: 三个断面的 IAA 含量随着地下水埋深的不断增大而减少, 其中考干断面的 IAA 含量变化很不稳定, 急剧增加或是急剧减少. GA_3 含量先是急剧增加到最高值 115.90 ng/gFW, 尔后迅速减少到 86.48 ng/gFW, 又逐渐增加至 97.49 ng/gFW, 总体来说呈增加趋势. 阿拉干断面和考干断面的 GA_3 含量却呈减少态势, 阿拉干断面的 GA_3 含量与地下水位关系曲线比较平缓, 而考干断面每两个观测点之间的曲线起伏比较大. 横向上, 三个断面的 ABA 含量表现为随着距河道距离的增加, 地下水位的下降, 柽柳 ABA 含量也逐渐增加的趋势. 纵向上, 在距离河道相同距离处, 越往下游区段的 ABA 含量越高. ABA 常被称作“应急激素”, 是因为

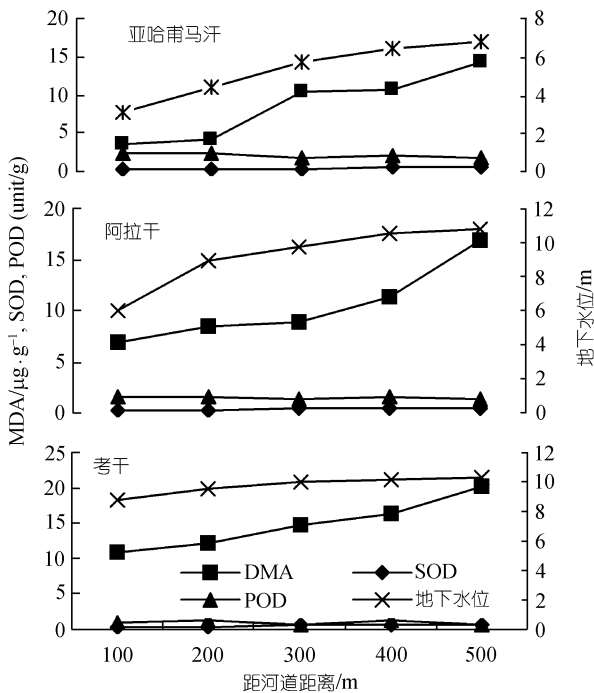


图 4 柽柳 MDA, SOD 和 POD 活性与地下水的关系

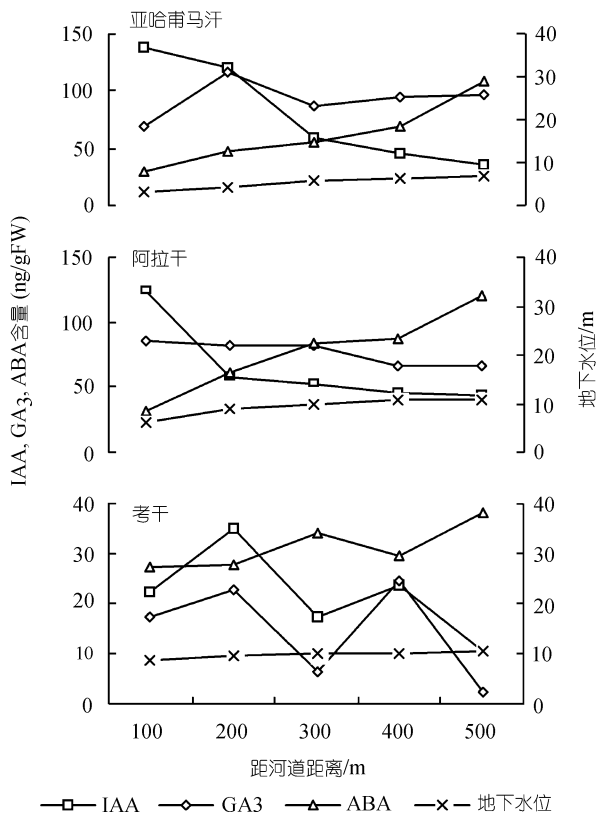


图5 柽柳 IAA, GA₃ 和 ABA 含量与地下水的关系

ABA 对各种胁迫的反应迅速而且显著。更重要的是 ABA 具有交叉适应的特性，因此 ABA 常被用于作为衡量植物抗逆性的指标之一。在亚哈甫马汗断面，ABA 含量在距河道 400~500 m 处出现明显增加(地下水水位为 6 米附近)；阿拉干断面的 ABA 含量变化和亚哈甫马汗断面的很相似；考干断面的 ABA 含量总的来说呈增加趋势，在地下水水位 9.54~9.97 和 10.11~10.32 m 处有两个明显增加点，增幅分别为 23.40% 和 28.82%。由三个断面的 ABA 含量变化分析可以推断出：地下水水位达到 4 m 附近时，柽柳的生长即开始受到胁迫，6 m 时胁迫加重，9~10 m 则危及生命。

3 讨论与结论

() 由柽柳生理指标与地下水水位的相关分析可以看出(表 3)，柽柳的各项生理指标与地下水水位之间

存在着密切的相关关系。其中，可溶性糖、Pro, MDA, SOD 和 ABA 与地下水水位之间呈正相关性，而叶绿素、POD 和 IAA 与之呈负相关性。在塔里木河下游，水分胁迫是限制植物生长、发育的最直接、也是最主要的因素。柽柳在受到水分胁迫时会做出相应的生理响应以减少其受伤害程度，并且其各种生理代谢具有协同作用的特点，共同抵御干旱胁迫以维持正常生长发育。

() 从三个断面距河道不同距离处柽柳各项生理指标与地下水水位的关系可以看出，亚哈甫马汗断面和阿拉干断面的生理指标变化比较有规律，而且很相似；而考干断面的某些生理指标变化与理论上应有的变化规律不相吻合，关系曲线变化比较突兀，忽高忽低。这可能是因为考干断面位于塔里木河下游的尾间，在向塔里木河下游间歇性输水过程中，得到的水量比较小，由自然河道输水对地下水水位和土壤水分变化产生的影响不甚明显所造成。

() 通过对柽柳叶片的叶绿素、可溶性糖、MDA、Pro 和 ABA 等生理指标的测试，并结合野外样地调查结果综合比较分析，初步推断，在塔里木河下游，适宜柽柳生存的合理生态水位为 2~4 m，而当地下水埋深超过 4 m 时，柽柳生长开始受到胁迫，6 m 以下即受到严重胁迫，低于 10 m 则危及其生存，为柽柳死亡的临界地下水水位。这一实验研究结果为在塔里木河下游生态输水过程中，确立维系生态安全的合理或最低生态输水量提供了科学依据。

() 塔里木河下游断流近 30 年的特殊生存条件造就了该地区一些天然植被特殊的生存方式：当洪水漫灌的时候，随风飘散在地面的柽柳种子迅速萌发，而且地下部分的生长速度大于地上部分的生长速度，这样，经过几次洪水漫灌，柽柳的根部就生长到能够汲取到地下水，当洪水改道，不再有地上水供给时，柽柳也能靠地下水的补给而生存下去。自 2000 年实施生态输水工程以来，河道附近地下水水位明显抬升^[28]，有效地挽救了塔里木河下游这种特殊条件下发育的天然植被，对促进河道两岸附近以柽柳、胡杨为主的天然植被生长起到了重要作用。

表3 柽柳生理指标与地下水水位的相关系数

	叶绿素	可溶性糖	Pro	MDA	SOD	POD	IAA	GA ₃	ABA
地下水水位	-0.3208	0.4156	0.3399	0.7464**	0.5531*	-0.5518*	-0.8085**	-0.6093*	0.8031**

* 显著性水平为 0.05, ** 显著性水平为 0.01

致谢 本项研究受国家重点基础研究发展计划(批准号: 2004CB720201)和中国科学院知识创新项目资助。

参 考 文 献

- 1 陈亚宁, 张小雷, 祝向民, 等. 新疆塔里木河下游断流河道输水的生态效应分析. 中国科学, D 辑, 2004, 34(5): 475~482
- 2 陈孝泉. 植物化学分类学. 北京: 高等教育出版社, 1990. 53~66
- 3 斯特斯 A C. 植物分类学和生物系统学. 北京: 科学出版社, 1986. 102~185
- 4 史密斯 P M. 胡昌序译. 植物化学分类学. 北京: 科学出版社, 1980. 52~56
- 5 张元明. 中国干旱区柽柳科植物种子形态特征及其系统学意义. 植物资源与环境, 1998, 7(2): 22~27
- 6 张道远, 尹林克, 潘伯荣. 柽柳属系统学研究历史及现状. 干旱区研究, 2002, 19(2): 41~46
- 7 冯纛, 尹林克. 柽柳属植物镜下器官描述及分类学意义. 干旱区研究, 2000, 17(3): 40~45
- 8 刘铭庭. 新疆柽柳属植物研究及推广应用. 中国沙漠, 1996, 16(4): 428~429
- 9 姜岩青, 左春旭. 柽柳化学成分的研究. 药学报, 1988, 23(10): 749~755
- 10 张秀尧, 凌罗庆. 西河柳化学成分的研究. 中草药, 1989, 20(3): 4~5; 1991, 22(7): 299
- 11 吉力. 西河柳化学成分的 GC-MS 分析. 中国中药杂志, 1977, 22(6): 360~362
- 12 马瑞君, 吴树明. 6 种沙拐枣属植物茎次生木质部的解剖及其对沙生环境的适应. 植物学报, 1994, (11): 55~60
- 13 翟诗虹. 柽柳属植物抱茎叶形态结构的比较观察. 植物学报, 1983, 25(6): 42~44
- 14 Zhang Y L, Xi Y Z. Pollen Morphology of *Xylem* and Its Meaning in Stratum Research. Acta Botanica Sinica, 1997, 39(11): 1053~1057
- 15 魏岩, 谭敦炎, 尹林克. 柽柳科植物叶解剖特征与分类关系的探讨. 西北植物学报, 1999, 19(1): 113~118
- 16 Babitha M P, Bhat S G, Prakash H S, et al. Differential Induction of Superoxide Dismutase in Downy Mildew-Resistant and -Susceptible Genotypes of Pearl Millet. Plant Pathology, 2002, 51(4): 480~492[DOI]
- 17 Gries D, Zeng F J, Foetzkil S K, et al. Growth and Water Relations of *Tamarix ramosissima* and *Populus euphratica* on Taklamakan Desert Dunes in Relation to Depth to a Permanent Water Table. Plant Cell and Environment, 2003, 26(5): 725~736[DOI]
- 18 黄培佑, 姚晓玲. 在古尔班通古特沙漠中柽柳(*Tamarix* L)群落的侵移与更新研究. 植物生态学与地植物学学报, 1991, 15(2): 151~158
- 19 赵世杰, 邹琦, 郑国生. 调制后的烟叶中叶绿体色素测定方法的研究. 中国烟草, 1993, (3): 17~19
- 20 中国科学院上海植物生理研究所, 上海市植物生理学会主编. 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 1998. 127
- 21 朱广濂. 植物体内游离脯氨酸的测定. 植物生理学通讯, 1983,(4): 1~7
- 22 赵可夫, 冯立田, 张圣强. 黄河三角洲不同生态型芦苇对盐度适应机理的研究. 生态学报, 1998, 18(5): 463~469
- 23 杨淑慎, 高俊凤, 李学俊, 等. 杂交春性小麦叶片衰老与保护酶系统活性的研究. 中国农业科学, 2004, 37(3): 460~463
- 24 阮晓, 王强. 香梨果实成熟衰老过程中 4 种内源激素的变化. 植物生理学报, 2000, 26(5): 402~406
- 25 殷立娟, 石德成. 东北碱化草地的主要盐分 Na_2CO_3 对羊草危害因素分析. 草业学报, 1993, 2(1): 1~5
- 26 陈亚宁, 陈亚鹏, 李卫红, 等. 塔里木河下湖胡杨脯氨酸累积对地下水位变化的响应. 科学通报, 2003, 48(9): 958~961
- 27 Hindsa R S, Dhindsa P P, Thorpe T A. Leaf Senescence, Correlated With Increased Levels of Membrane Permeability and Lipid Peroxidation, and Decreased Levels of Superoxide Dismutase and Catalase. Jour Exp Bot, 1980, 32: 93
- 28 Chen Y N, Li W H, Xv H L, et al. The Influence of Groundwater on Vegetation in the Lower Reaches of Tarim River, China. Acta Geographica Sinica, 2003, 58(4): 542~549

(2005-10-23 收稿, 2006-01-09 接受)