

# 梭梭个体形态调整在环境定居中的适应\*

田媛<sup>1,2,3</sup> 塔西甫拉提·特依拜<sup>1,4\*\*</sup> 李彦<sup>2,3</sup> 徐贵青<sup>2,3</sup>

(<sup>1</sup>新疆大学资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046; <sup>2</sup>中国科学院新疆生态与地理研究所, 荒漠与绿洲生态国家重点试验室, 乌鲁木齐 830011; <sup>3</sup>中国科学院阜康荒漠生态系统研究站, 新疆阜康 831500; <sup>4</sup>新疆大学绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046)

**摘要** 近几十年来, 全球气候变化以及人类活动的加剧导致古尔班通古特南缘荒漠地区的降水与地下水位发生显著改变, 这些改变必然导致荒漠植物用水策略的适应性变化。本实验以古尔班通古特沙漠南缘原始沙漠中建群种梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为研究对象, 从种子萌发起, 对气象因子、梭梭地上高度、地下根系深度、生物量等进行了连续监测, 直至梭梭完成定居, 以期探明梭梭定居过程中的个体形态调整特征。结果表明: 在遭遇干旱时, 梭梭以同化枝凋落的形态调节方式有效地维持了根系供水与地上部分需水之间的平衡, 保证了存活同化器官的光合能力; 同时, 梭梭以牺牲地上部分生长为代价将更多的光合产物转向根系, 使得根系能够获得更多的水分保证其生长、生存。

**关键词** 地上部分; 根系; 降雨; 生物量; 凋落

**中图分类号** Q945 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2014)5-1164-06

**Effects of morphological adjustment on establishment of *Haloxylon ammodendron*.** TIAN Yuan<sup>1,2,3</sup>, TASHPOLAT Tiyp<sup>1,4\*\*</sup>, LI Yan<sup>2,3</sup>, XU Gui-qing<sup>2,3</sup> (<sup>1</sup>College of Resources and Environmental Science, Xinjiang University, Urumqi 830046, China; <sup>2</sup>State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; <sup>3</sup>Fukang Station of Desert Ecology, Chinese Academy of Sciences, Fukang 831500, Xinjiang, China; <sup>4</sup>Key Laboratory of Oasis Ecology, Xinjiang University, Urumqi 830046, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(5): 1164–1169.

**Abstract:** Due to climate change and heavy human activities, the precipitation and groundwater at the southern edge of the Gurbantunggut desert have significantly changed, which would affect the water use strategy of local plants. In this study, *Haloxylon ammodendron*, which is the constructive species in the southern edge of the Gurbantunggut desert, was taken as the study object. A consecutive investigation on seed germination, meteorological factors, aboveground height, belowground depth and plant biomass was carried out until the establishment of plant, to reveal its growth traits and adaptability during the whole establishment process. The results showed that diebacks of the assimilating branches in drought period could maintain the balance between water supply of roots and water consumption of the assimilating organs. This morphological adjustment ensured the photosynthetic ability of survival organs. Furthermore, the allocation of more photosynthates toward roots could ensure *H. ammodendron* survival during drought and recovering when water conditions become better.

**Key words:** underground part; root; precipitation; biomass; wither.

人类活动的加剧以及对自然资源的不合理开发和利用, 正使全球生态环境发生剧烈的变化, 主要体

现在 CO<sub>2</sub> 浓度升高、全球温暖化与降雨格局的改变。这些变化正在对生态系统的结构和功能产生广泛而深远的影响, 突出表现在净初级生产力、凋落物分解、水分有效性、碳汇功能等方面 (McCarty, 2001; Canadell *et al.*, 2002; Walther *et al.*, 2002)。而全球降雨格局的改变将对占全球面积 20% 多的干旱区

\* 国家自然科学基金项目 (41130531 和 31000166)、西部之光项目 (XBBS201001) 和国家国际科技合作项目 (2011DFA31070) 资助。

\*\* 通讯作者 E-mail: tash@xju.edu.cn

收稿日期: 2013-12-16 接受日期: 2014-01-08

生态系统产生剧烈的影响 (Melillo *et al.*, 1993; Zhang *et al.*, 2002)。

干旱区生态系统组成较为单一,抵御外界环境变化能力较弱,被认为是对全球变化响应最为剧烈的生态系统类型之一 (Smith *et al.*, 2000)。以荒漠为例,降雨量和潜在蒸发量反差巨大,使荒漠地区长期处于水分匮乏的状态,降雨是植物生长、光合作用、养分循环、群落生产力和更新的主要限制因素 (Boyer, 1982; Woodward, 1987),因此,荒漠生态系统的植物对降水的变化极为敏感。而在长期的干旱下,荒漠区植物在生理和形态上形成了一系列对水分匮乏的适应特性和调节能力又使其对降水变化的响应具有特殊性 (Smith *et al.*, 1997; Lawlor & Cornic, 2002)。荒漠植物对降水变化的响应是物种功能型与生境相互作用的结果。通常,根系是决定荒漠植物功能型的主要因素 (Rundell & Nobel, 1991),其形态结构与水分有效性以及植物水分关系密切相关,不同功能型的植物具有特殊的根系形态特征,通过不同途径避免干旱胁迫 (Sperry & Hacke, 2002)。

位于天山北坡洪积冲积扇与古尔班通古特沙漠南缘之间的大面积区域,在近 20 年表现出降水增多的明显趋势 (徐贵青和魏文寿, 2004)。与此同时,节水灌溉的推广,使得古尔班通古特沙漠南缘绿洲-荒漠交错区的地下水位显著下降 (罗格平等, 2003)。现有植物群落对该区降水和地下水位的变化将做出何种响应,成为亟待清楚认识的重要环境问题。梭梭是古尔班通古特沙漠盐生、旱生荒漠植物群落的建群种,同时也广泛分布在亚非大陆温带和亚热带的干旱区,具有极强的抗旱性及适应性 (薛莘莘等, 2008)。梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 从种子萌发到幼苗能生长发育成熟并繁殖后代即完成定居需要 3~5 年,这一时期也是梭梭生活史上最脆弱的阶段。

近年来,由于全球气候的变化,植物个体形态适应的相关理论研究已成为认识荒漠植物水分适应机理、预测干旱生态系统植物群落组成及更新的关键环节。对梭梭个体形态适应性的研究表明:降雨能极大改变梭梭幼苗的个体形态与用水策略 (李小明等, 1993; 刘国军等, 2012); 成年梭梭可以通过形态调节维持自身水分平衡和碳收支渡过干旱 (许皓等, 2005, 2007; 邹婷等, 2011)。但由于降水的不可预测性与野外实验的实际困难,使自然状态下,梭梭从种子萌发到定居过程中的形态适应的相关理论尚

未得到验证。本文以生长在古尔班通古特沙漠南缘中的梭梭为研究对象,从种子萌发起监测梭梭的生长、生存等各项指标,研究梭梭在自然条件下的生长动态,直至梭梭完成定居,以期探明个体形态调整在梭梭定居过程中的作用。

## 1 材料与方法

### 1.1 物种生境与水分梯度

位于天山北坡洪积冲积扇与古尔班通古特沙漠南缘的大面积原始盐生荒漠,属于欧亚大陆腹地典型的温带大陆性荒漠,其地表分布着以梭梭等典型荒漠小乔木、灌木、半灌木为优势种的单生或混生植物群落,是中亚干旱区生态过程与生态安全的关键区域。

实验在位于中国科学院阜康荒漠生态系统国家野外科学试验研究站 (44°22'N, 87°55'E, 海拔 448 m) 附近的古尔班通古特沙漠南缘开展。该区处于欧亚大陆腹地,夏季炎热干燥,冬季寒冷,年均温 6.6℃,年均降水量 160 mm,年日照时数为 3079 h, 6—8 月日照时数超过 10 h,年均蒸发量超过 1000 mm。降水和地下水供给的土壤水,是该区域自然植被的主要水源。从山区到平原所形成的自然降雨梯度,使得古尔班通古特沙漠南缘成为研究物种对降水变化形态适应性的天然实验场。

### 1.2 样地设计与管理

于 2010 年 3 月,在古尔班通古特沙漠南缘,选择地势平坦的丘间沙地 (梭梭天然分布地),设置了 30 块 1 m×1 m 的样地。并在春季融雪开始前,人工播种梭梭种子。播种方法:点播种,行、列间距均为 0.2 m,在每个行列交叉处积雪上下种约 5 粒,然后覆盖 0.5~1 cm 厚的沙土。实验所用梭梭种子是 2009 年秋季采集,为了在冬季抵御鼠害的同时又不破坏种子的自然萌发过程,在经过初步筛选后,保存在 -18℃ 的冰箱中至第 2 年播种前。种子萌发后,梭梭一直在自然条件下生长。4 月中旬,梭梭幼苗数量基本稳定,约 3500 棵。从 2010 年 6 月起,每年一次,采用整株挖掘的方法 (挖掘其完整的地上与地下部分) 监测梭梭生长动态直至梭梭根系到达地下水 (2013 年 6 月)。

### 1.3 观测方法

**1.3.1 梭梭个体形态监测** 实验于 2010—2013 年,每年的 6 月 27 日,随机选取样地中高度和冠幅具有代表性的 9 株梭梭,在离植株根茎为 10~50

cm(随苗龄增加)处挖开半圆型坑,沿坑壁将根系(主根与侧根)慢慢从上到下挖出,将幼苗植株完整的取出。利用普通卷尺,测量梭梭根长、根幅、株高、侧根长,用游标卡尺测量基径。测量完成后,带回实验室,用水洗去附着在幼苗上的泥土,将地上光合部分采集,放入烘箱 105 ℃ 杀青 2 h,65 ℃ 烘干 48 h,用天平称取其生物量。采集每株梭梭的地下根系后,直接 65 ℃ 烘干 48 h,用天平称取地下部分生物量。

**1.3.2 气象因子** 气象因子的监测由自动气象站完成,测量项目包括气温、相对湿度、水气压、风速、风向、总辐射与降水量等。每 30 s 测量一次,每 30 min 取一个平均值,数据由 CR10 数据采集器(Campbell Scientific Co., USA)记录。

**1.4 数据分析**

利用 SPSS 13.0 进行数据分析,计算平均值和标准方差,单因素方差分析(ANOVA)用于处理间差异的显著性检验( $\alpha=0.05$ ),平均值的标准方差用误差棒表示。

**2 结果与分析**

**2.1 2010—2013 年际降雨**

由图 1 可知,2010—2013 年的降雨总体呈现出丰水/欠水年的交替出现,分别为 103.9、167.4、102.1 和 151.7 mm。丰水年与欠水年降雨量差异显著( $P<0.05$ ),相差约 60 mm,超过欠水年 50% 的降雨量。这表明,在古尔班通古特沙漠南缘,降雨量的年际变化巨大。

**2.2 生物量变化**

2010—2013 年 1~4 龄梭梭的株高、根长、侧根长、基径及地上地下生物量的生长状况如图 2。其

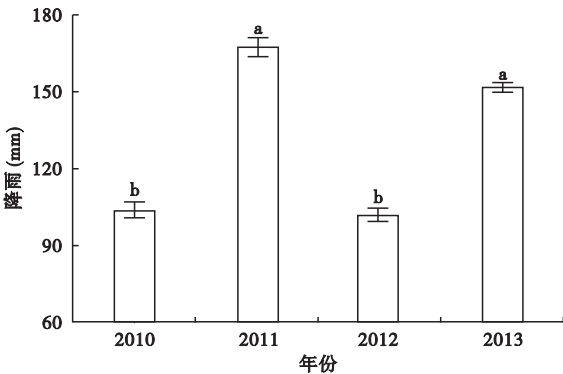


图 1 2010—2013 年际降雨量  
Fig. 1 Annual rainfall of 2010—2013

中图 2 显示梭梭株高在梭梭萌生初期的丰水年(2011 年)增长迅速( $P<0.05$ ),而在 2012 与 2013 年,虽然年降雨量相差巨大,但梭梭的株高生长都很缓慢。根系的垂直深度总体呈现出逐年递增的趋势(图 2),尤其在 2011 与 2013 丰水年增长显著( $P<0.05$ )。而梭梭侧根生长呈波动趋势(图 2),在水分较为充沛的年份增长显著,而在遭遇干旱时则出现了一定程度的萎缩( $P<0.05$ )。图 2 显示,梭梭基径呈现出与根长相同的生长趋势,同样在在雨水较充沛的 2011 与 2013 增长迅速( $P<0.05$ )。在图 2 中,梭梭地上生物量在 2011 年快速增加( $P<0.05$ ),并达到峰值,但随着 2012 年降雨量减少,水分胁迫加剧,梭梭地上生物量显著降低( $P<0.05$ ),在随后的丰水年,地上生物量虽略有增加,但仍然处于较低水平。地下生物量生长趋势与地上生物量基本一致,但是在欠水年后的丰水年地下部分生物量增长非常迅速( $P<0.05$ ,图 2)。同时,从图 2 可以得知,干旱胁迫造成的梭梭地下生物量减少主要源自侧根的萎缩。

**2.3 生物量的年均长量变化**

从图 3 可以看出,梭梭的根长、地上地下生物量的年增长量与降雨量显著相关,株高的生长与降雨无显著关系。降雨量对于梭梭的地下部分及地上部分生物量有显著影响。

梭梭株高和根长的年增长量如图 4,其中在 2011 丰水年梭梭株高生长最为迅速,增高了 28.59 cm·株<sup>-1</sup>,在其后的欠水年和丰水年梭梭株高生长均缓慢,平均每年只生长了 1.4 cm·株<sup>-1</sup>。根长在丰水年都显著增长( $P<0.05$ ),尤其在 2012 欠水年后的丰水年,增长了 136.88 cm·株<sup>-1</sup>,到达地下水层。数据表明,在第 1 个丰水年,株高根长都快速增长,但是在欠水年遭遇干旱时,增长速度都有不同程度的降低,随后当水分条件转好时,株高生长依旧缓慢,根长却大幅增加。暗示着在遭遇干旱时梭梭可能通过有效的调节机制保证水分和碳收支的平衡来维持生存。

由图 5 可知,梭梭地上和地下部分的生物量在丰水年(2011)都显著增长,而在欠水年(2012)干旱来临时,都显著降低。数据表明,在土壤水分充沛的前期,地上和地下部分的生物量均快速增长( $P<0.05$ ),呈现相似的趋势。进入欠水年后,随着降雨的减少,地上和地下部分的生物量开始显著下降( $P<0.05$ )。但从减少的幅度来看,地上部分生物量的

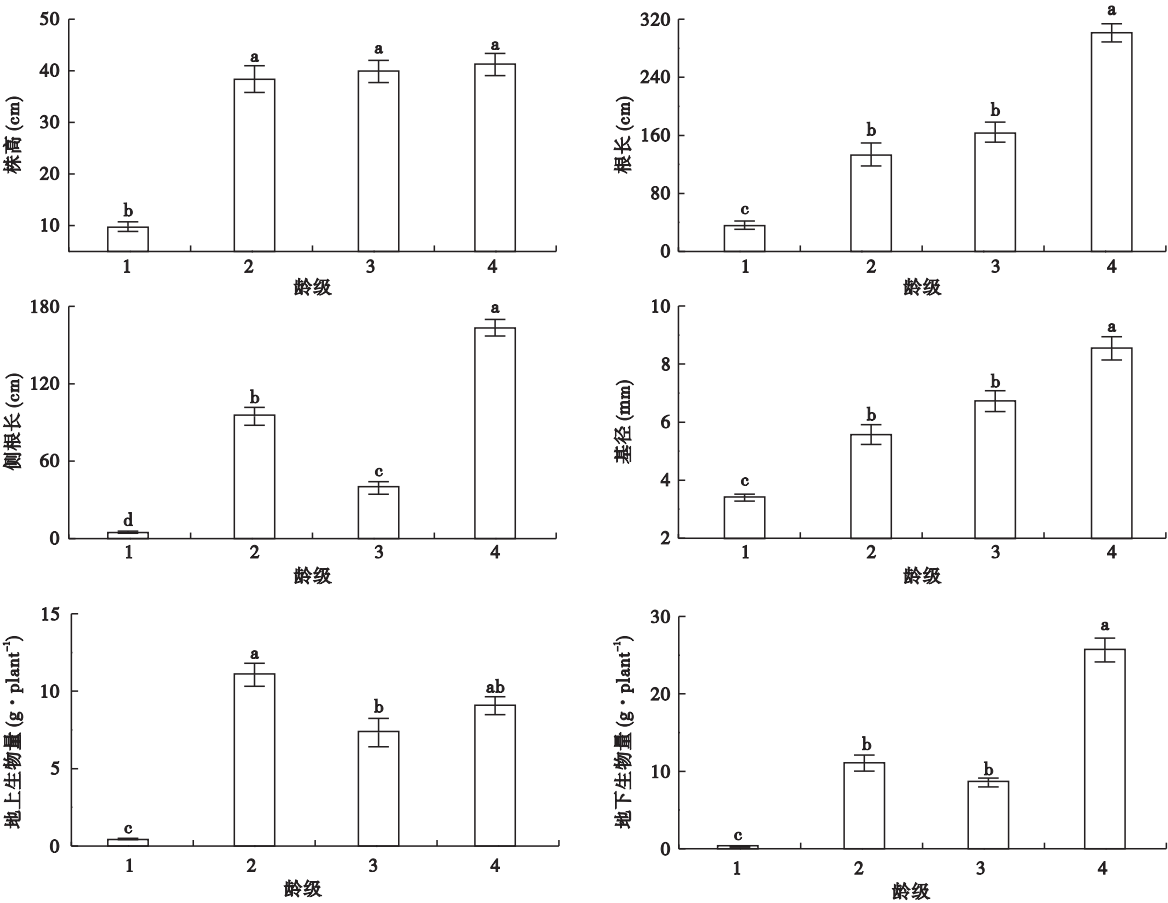


图2 2010—2013年梭梭株高、根长、侧根长、基径、地上生物量和地下生物量的变化动态  
Fig.2 Dynamic changes of aboveground biomass, underground biomass, plant height, rooting depth, lateral root length and diameter of *Haloxylon ammodendron* from 2010 to 2013  
2010—2013年分别对应梭梭1~4苗龄。

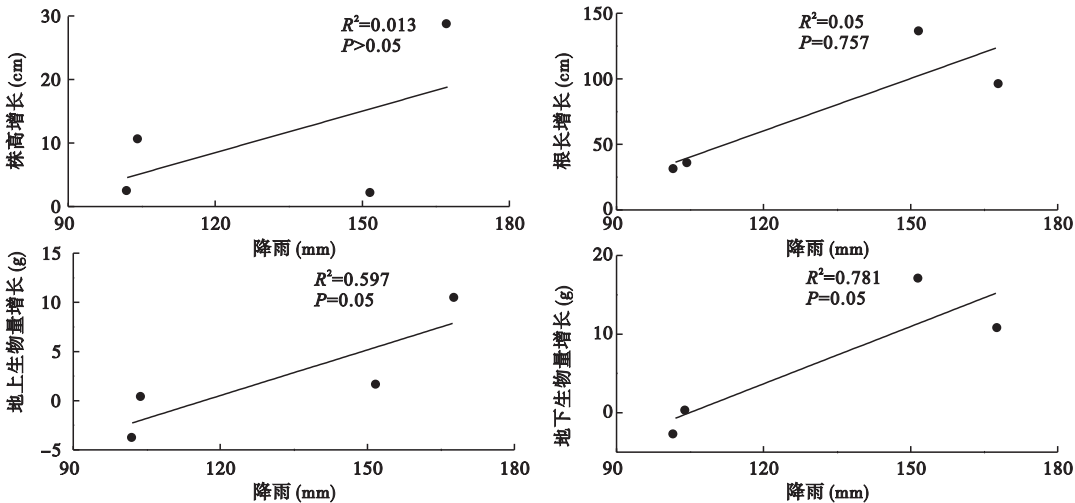


图3 1~4龄梭梭的株高、根长、地上、地下生物量年均增长量与年降雨的关系  
Fig.3 Relationship between increment of *Haloxylon ammodendron* plant height, rooting depth, aboveground part biomass, underground part biomass and annual rainfall

减少幅度大于地下部分。此后,当又一个丰水年来临时,梭梭的生长有所恢复,地上与地下部分的生物

量都开始增加。从增加的幅度来看,地下部分生物量的增加量远大于地上部分生物量的增加量(地上



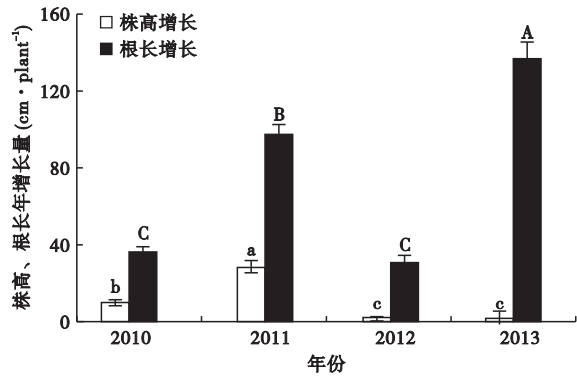


图 4 梭梭幼苗株高和根长年增长量  
Fig. 4 Annual increases in height and rooting depth of *Haloxylon ammodendron*

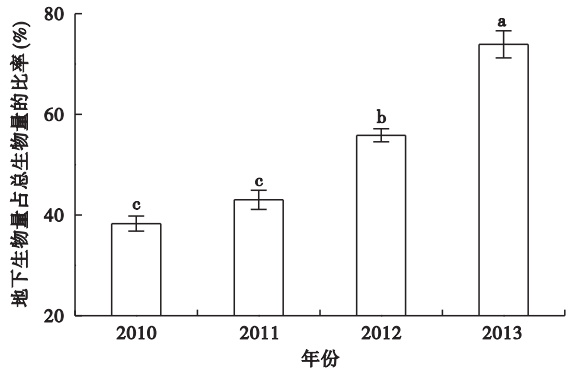


图 6 2010—2013 梭梭地下生物量占总生物量的比率  
Fig. 6 Ratio of underground biomass to total biomass of *Haloxylon ammodendron* from 2010 to 2013

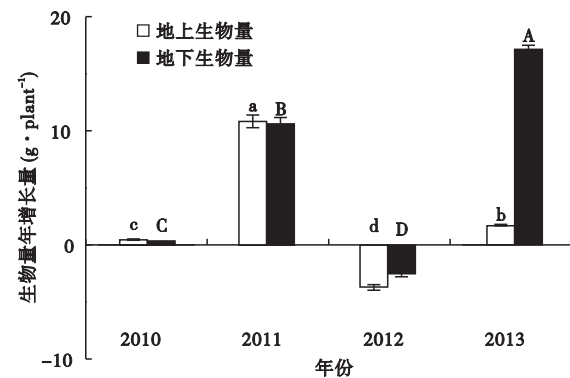


图 5 梭梭地上和地下生物量年增长量  
Fig. 5 Annual increases in aboveground and underground biomass of *Haloxylon ammodendron*

和地下部分的生物量增加分别为 1.73 和 17.11 g · 株<sup>-1</sup>,  $P < 0.05$ )。表明,随着水分的减少,在干旱胁迫的压力下,梭梭会向根系分配更多的光合产物。

2.4 总生物量的变化

从图 6 可以看出,在梭梭的生长过程中,地下生物量所占比例持续增加,且这种增加会随着降雨量的多寡波动。2011 年,降雨量较多,梭梭地下生物量占总生物量比率增长并不明显。但进入 2012 年欠水年后,随着降雨减少,梭梭地下生物量分配比率呈现明显的增长趋势 ( $P < 0.05$ ),在随后的 2013 年丰水年这种趋势更加明显,最终地下生物量占到了梭梭总生产力的 73.9%。图 6 表明,在梭梭萌生初期地上部分占有数多的生物量配额,但随着梭梭的生长,会持续地增加地下生物量所占比率,并且随着水分的减少,梭梭将通过减缓地上部分生长而将更多的光合产物分配到根系的策略,维持了植株的水分平衡和生长。

3 讨论

年降水量在一定程度上起到塑造植物用水策略、适应类型及决定干旱区植物群落组成的作用 (Phoenix *et al.*, 2001)。土壤水分条件的改变影响到植物根系拥有地下营养空间的大小和对土壤营养及水分的利用,也直接影响到地上部分产量的高低 (杨培岭等, 1993)。通常认为,当水分条件变化时,若植物的水分和碳收支能够保持稳定,则在个体形态方面势必发生了一定程度的适应性调整来满足正常生理活动的维持 (Lin *et al.*, 1996)。荒漠灌木也通过调节根系向着最优表现型发展,从而最大程度地获取水分 (Schwinning & Ehleringer, 2001)。

古尔班通古特沙漠南缘,降雨的年际变化较大 (图 1),降雨是梭梭生长、光合作用和群落生产力的关键限制因素 (图 3)。在梭梭生长的第 1 个丰水年 (2011 年),水分较为充沛,梭梭快速生长,地上和地下部分生长趋势也基本一致 (图 2),地上部分高度及生物量迅速增长至峰值 (图 2),此时,梭梭的地下生物量分配率还处于较低水平 (图 6)。随着 2012 欠水年的来临,土壤水分减少,干旱胁迫加剧,梭梭生长受到了限制,地上地下部分都出现了一定程度的衰退 (图 5)。这表明,随着水分的减少,虽然根系在不断向下层土壤扩展 (图 4),但并不能满足同化枝蒸腾的需求。原有的地下部分 (根系) 供水与地上部分 (同化枝) 耗水之间的平衡被打破。在水分胁迫的压力下,梭梭的同化枝开始凋落以减少水分消耗,这与许皓的研究结果一致 (许皓等, 2007)。由于同化枝凋落导致光合产物减少 (图 4),造成了地下部分生物量的减少 (图 5),主要表现在侧根的萎缩 (图 2),但此时梭梭分配给地下部分的生物量

已大于地上部分的生物量(图6)。根据 Eagleson (1982)的生态水文平衡假说,在短期内,植株通过调节冠层密度,能够最大程度地减少平均年需水量,以维持水分平衡,即叶片密度可以根据水分有效性而优化。所以梭梭的这种形态调节使其可以维持地下部供水与地上部分耗水之间的平衡,进而保证了存活同化器官的活性,使梭梭能够渡过干旱年。随着2013丰水年的到来,梭梭的地上地下部分都恢复了生长,但地上部分仍然生长缓慢(图2、4、5)。而此时,梭梭地下生物量的分配比率占到了总生物量的74%(图6),根系迅速生长到达地下水。这说明,在遭遇干旱时,梭梭通过大量减少地上部分生物量和将更多地光合产物分配给地下部分,使其达到地下水,保证了植株的存活。

由此可见,梭梭能有效地在个体水平上调节水分平衡,对特殊自然生境的长期遗传适应使其具有极强的个体调节能力。在萌生初期,地上地下部分均迅速生长,随后梭梭会逐年增加根系的生物量配额,但这种增加又会随着降雨的变化而波动:一方面,在萌生初期水分条件较好时,相对于地下部分,梭梭地上部分生长更为迅速,快速增加的光合面积保证了梭梭的光合产物。另一方面,在水分条件恶化时,地上部分的凋落使梭梭大幅度降低耗水,同时持续加深主根深度以获得更多的水分,从而迅速建立植株耗水与供水的平衡。更多的光合产物向地下部分分配,使根系迅速靠近并到达地下水,保证了水分供给。通过这种个体形态水平的交易和权衡(trade-off),在干旱期时,梭梭同化器官正常的光合作用和个体生存得以维持,同时根系得以获得更多水分。这样的形态调节表现出了梭梭对环境水分胁迫与改变的高效自我协调以及对荒漠气候的适应能力,这将有利于梭梭在未来的群落演替中占优势。

## 参考文献

- 李小明, 李取俊, 大政, 次. 1993. 人工环境下两种梭梭幼苗光合水分关系的比较研究. 植物学报, **35**(10): 758-765.
- 刘国军, 张希明, 吕朝燕, 等. 2012. 不同供水条件下梭梭幼苗生长动态研究. 中国沙漠, **32**(2): 388-394.
- 罗格平, 周成虎, 陈曦. 2003. 干旱区绿洲土地利用与覆被变化过程. 地理学报, **58**(1): 63-72.
- 徐贵青, 魏文寿. 2004. 新疆气候变化及其对生态环境的影响. 干旱区地理, **27**(1): 4-18.
- 许皓, 李彦, 邹婷, 等. 2007. 梭梭生理与个体用水策略对降水改变的响应. 生态学报, **27**(12): 5019-5028.
- 许皓, 李彦. 2005. 3种荒漠灌木的用水策略及相关的叶片生理表现. 西北植物学报, **25**(7): 1309-1316.
- 薛萃, 何兴东, 高玉葆, 等. 2008. 沙丘先锋植物——沙蓬生长可塑性的研究. 中国沙漠, **28**(2): 284-288.
- 杨培岭, 罗远培, 石元普. 1993. 土壤-植物根系统的水分传输. 北京农业大学学报, **19**(2): 25-30.
- 邹婷, 李彦, 许皓. 2011. 不同生境梭梭对降水变化的生理响应及形态调节. 中国沙漠, **31**(2): 428-435.
- Boyer JS. 1982. Plant productivity and environment. *Science*, **218**: 443-448.
- Canadell JG, Steffen WL, White PS. 2002. IGBP/GCTE terrestrial transects: Dynamics of terrestrial ecosystems under environmental change: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, **13**: 298-300.
- Eagleson PS. 1982. Ecological optimality in water limited natural soil vegetation systems. *Water Resources Research*, **18**: 325-354.
- Lawlor DW, Cornic G. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, **25**: 275-294.
- Lin G, Phillips SL, Ehleringer JR. 1996. Monsoonal precipitation responses of shrubs in a cold desert community on Colorado Plateau. *Oecologia*, **106**: 8-17.
- McCarty JP. 2001. Ecological consequences of recent climate change. *Conservation Biology*, **15**: 320-331.
- Melillo JM, McGuire AD, Kicklighter DW, et al. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, **363**: 234-240.
- Phoenix GK, Gwynn-Jones D, Callaghan TV, et al. 2001. Effects of global change on a sub-Arctic heath: Effects of enhanced UV-B radiation and increased summer precipitation. *Journal of Ecology*, **89**: 256-267.
- Rundel PW, Nobel PS. 1991. Structure and function of desert root systems// Atkinson D, ed. *Plant Root Growth: An Ecological Perspective*. Oxford: Blackwell Scientific Publications: 349-378.
- Schwinning S, Ehleringer JR. 2001. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology*, **89**: 464-480.
- Smith SD, Huxman TE, Zitzer SF, et al. 2000. Elevated CO<sub>2</sub> increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature*, **408**: 79-82.
- Smith SD, Monson RK, Anderson JE. 1997. *Physiological ecology of North American desert plants*. Berlin: Springer-Verlag: 27-33.
- Sperry JS, Hacke UG. 2002. Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology*, **16**: 367-378.
- Walther GR, Post E, Convey P, et al. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, **416**: 389-395.
- Woodward FI. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Zhang LX, Li WR, Bi YR. 2002. Water availability affects photosynthetic gene expression in desert plant *Ammopiptanthus mongolicus*. *Israel Journal of Plant Science*, **50**: 243-250.

作者简介 田媛,女,1983年生,博士研究生,主要从事干旱区植物生态研究。E-mail: tiany@ms.xjb.ac.cn  
责任编辑 魏中青