

文章编号:1001-1498(2004)06-0796-08

梭梭对干旱的适应及抗旱机理研究进展

郭泉水¹, 谭德远², 刘玉军², 王春玲³

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所,北京 100091;

2. 北京林业大学生物科学与技术学院,北京 100083; 3. 国家林业局野生动植物保护司,北京 100043)

摘要:综合国内外对梭梭抗旱胁迫的研究成果,从水分生理、光合生理、解剖结构、渗透调节、膜系统保护酶、激素等方面阐述了梭梭对干旱的适应及抗旱机理,在此基础上提出了有关领域应重点研究的工作。

关键词:梭梭;生理生态特性;解剖结构;膜系统保护酶;研究进展

中图分类号:S793.9 **文献标识码:**A

梭梭(*Haloxylon Bunge.*)属藜科(*Chenopodiaceae*)超旱生小乔木,呈高大灌木状,植株高度一般在2~3 m,个别植株可高达10 m,为国家渐危三级保护植物^[1]。以其为建群种的梭梭荒漠,在亚、非荒漠区有大面积分布,并形成水平地带性独特景观。在我国,主要分布在西北荒漠地区,约占全国荒漠总面积(不包括山地)的十分之一^[2]。梭梭是极好的薪炭材和饲用植物,其根部寄生的肉苁蓉(*Cistanche deserticola* Y. C. Ma)是名贵的中药材,有“沙漠人参”之称,为国家濒危三级保护植物^[1]。梭梭主侧根发达,叶退化,靠绿色同化枝进行光合作用,对干旱有较强的适应性,是西部荒漠化地区造林首选树种。多年来,我国生物学界对梭梭的干旱适应及抗旱机理的研究一直都非常关注,特别是对梭梭抗干旱胁迫方面的研究取得了很多研究成果。这些成果不仅丰富了植物抗逆境生理方面的研究内容,而且为生产上创造有利于梭梭生长的条件奠定了理论基础。基于梭梭的优良特性和在生产上广阔的发展前景,特将梭梭对干旱的适应及抗旱机理方面的研究进展予以综述,以期推动有关研究领域向更深层次的方向发展。

1 梭梭的生理生态特性

1.1 梭梭的水分生理

1.1.1 束缚水/自由水与相对含水量 束缚水含量及其所占比例是植物重要的一项抗旱指标。通常认为束缚水及其比例越大,植物的抗旱性越强。束缚水/自由水比值的大小影响原生质的物理性质,进而影响植物的生长速度。梭梭的束缚水/自由水的比值一般在1.83左右,在生长季后期,可增加到2.79。远远大于其它旱生植物种类^[3~5]。干旱程度对该比值的大小有一定的影响,一般规律是随着干旱程度增加而增加^[6~8]。

收稿日期:2003-11-06

基金项目:国家林业局动植物保护司专项(2002)“珍稀濒危植物肉苁蓉和寄主植物梭梭资源开发及其对环境的影响”课题和国家林业局森林生态环境重点实验室资助项目的一部分。

作者简介:郭泉水(1954—),男,河北易县人,研究员。

梭梭同化枝的相对含水量一般是随着干旱程度增加而减少^[5,7]。同化枝的相对含水量变化与水分亏缺变化不完全一致。生长正常的梭梭在水分较充足或较干旱时,水分亏缺并无明显变化^[8];而生长衰退的梭梭则不同,当同化枝的相对含水量下降5%~15%时,水分亏缺则可以达到20%左右^[9]。

1.1.2 水势 植物的水势是反映植物吸水能力与保水能力大小的综合指标,其变化状况可以从一个侧面较为客观地反映植物体内水分运转及平衡状况。大量研究表明,梭梭属于低水势树种,最低值可达-3.48 MPa,日平均值在-2.87 MPa左右。在1 d之中,一般是早晚较高,中午较低^[3,10,11]。在土壤含水率相同的条件下,梭梭同化枝的水势比柠条(*Caragana microphylla* Lam.)、杨柴(*Hedysarum mongolicum* Turcz.)和花棒(*Hedysarum scoparium* Fisch. et Mey.)低^[3,4]。这是梭梭适应干旱环境较为重要的水分生理特征^[11]之一。

梭梭水势对环境条件的变化是可逆的^[10]。对龟裂地和蓄水沟种植的梭梭研究表明,随着土壤含水量的递减,梭梭水势趋于下降,而当土壤水分条件改善以后,梭梭水势又趋于增加^[5]。

1.1.3 蒸腾作用 蒸腾作用是植物维持体内水分平衡的主要环节。目前对梭梭蒸腾作用的研究主要集中在蒸腾强度的日变化和适应干旱或高温的蒸腾特性方面。现已研究表明,梭梭的蒸腾强度对土壤水分含量的变化可塑性很大。当土壤水分条件较好时,其蒸腾强度较高,并随季节的变化呈典型的单峰曲线^[5,12~14],日进程呈典型的双峰曲线^[15,16];当土壤水分条件较差时,其蒸腾强度大为降低,并随季节变化呈递减趋势,日进程曲线呈平缓波动型^[11,15,17]。若土壤水分条件较好,梭梭的蒸腾速率也高。土壤水分充足时,梭梭的蒸腾速率主要受光照强度的影响;土壤水分不足时,蒸腾速率主要受土壤质地及含水率所控制,两者之间有着极显著的线性关系^[14],并且不随外界环境条件和季节变化而变化^[3,5,11,13,15,17]。生长衰退的梭梭,蒸腾速率对环境因子的变化则相当敏感,这是其本身抵抗不利环境影响能力减弱的一种表现^[18]。一些观点认为,蒸腾速率的调节主要是通过气孔的改变来实现^[11,19];但通过解剖发现,梭梭气孔半下陷,气室不明显,所以不能认定梭梭蒸腾速率的调节完全是由气孔改变来完成的^[20]。当水分条件较好时,梭梭能够以高蒸腾方式抵御高温;当水分条件较差时,则能以低蒸腾方式抵御高温和干旱^[11]。

从梭梭的水分生理研究可以看出,梭梭较其他旱生植物具有组织含水量高且稳定、束缚水/自由水比值大、低水势、蒸腾速率调节能力强、水分利用效率高^[8,11,21~23]等特点。尽管如此,水分仍然是限制梭梭生长的主要因子^[24]。水分状况对梭梭生长(如新枝生长量、株高、冠幅、生物量等)的影响还是很大的^[5,12,13,25~27]。

1.2 梭梭的光合生理

1.2.1 叶绿素含量和气孔特性 梭梭同化枝6~9月的叶绿素平均含量为0.76 mg·g⁻¹(干质量)。在1 a内的变化幅度不大,一般在0.09 mg·g⁻¹(干质量)左右^[19,22]。

梭梭气孔密度为131.5个·mm⁻²,界于多浆汁旱生植物气孔密度100~200个·mm⁻²之间。气孔面积为19.7×5.1 μm²(长轴×短轴);气孔清晨微开,中午最热时关闭,傍晚时又全部开放,夜间关闭。这些特性与梭梭具有的抗逆性强、水分丧失少、光合效能高等特性是相符合的^[19,22]。

1.2.2 光合特性 梭梭光合能力较强。6—9月份平均光合强度为CO₂ 8.022 mg·g⁻¹(干质量)

h^{-1} 。通常情况下,梭梭的光合大于呼吸,有时还可高出20多倍;在高温干旱季节,其净光合强度急剧下降,呼吸强度大为上升。这种消耗大于积累的生理特性与梭梭具有“休眠”的生物学特性相吻合^[19,22]。梭梭同化枝净光合速率的日变化曲线在旱季和雨季都呈双峰型,有明显的光合午休特点。其午休原因可能是午间光合有效辐射和大气温度较高、大气相对湿度较低所致。在旱季,梭梭的光合午休主要是由非气孔因素引起的^[28];在雨季,主要是由气孔因素引起的^[29]。梭梭同化枝在1d中的气体交换主要发生在上午和下午光合较高而蒸腾较低的时间里。这也是梭梭对干旱生境的一种适应^[23]。梭梭存在Kranz结构^[30],被确定为C₄植物。梭梭较高的光合效率可能也是一种抵抗干旱的一个重要特性^[31]。

2 梭梭器官结构

对梭梭器官结构的研究主要集中在对同化枝的形态解剖和抗旱性结构特征等方面。

对同化枝的显微结构研究表明,梭梭的同化枝是由叶退化而成的,同化枝的形成是梭梭在干旱条件下进化的顶峰^[30];肉质化的枝具有增强水分保持的作用^[32]。梭梭同化枝的维管束为外韧性,维管束被纤维组织所包围^[33]。表皮由细胞壁较厚的单细胞所构成,表皮下面有1~2个下皮层,下皮层内为单层排列的栅栏组织,其中富含叶绿素。梭梭具有发达的薄壁贮存体液的组织,起着贮水保水作用^[20,33~35]。一些学者解剖发现,皮层内具粘液细胞,髓部具有含晶细胞^[33,36]。也有一些学者观察到同化枝中普遍存在含晶细胞^[34,37],且多呈花簇形^[34]。他们认为,粘液细胞起到了增大细胞内的渗透势,提高细胞的吸水与保水能力,并在周围形成湿润小环境作用;含晶细胞的出现是植物体内多余盐碱的一种积累方式,它可以减少植物体内的有害物质,对植物的抗盐碱有着特殊作用^[31,34];同化枝表皮层下的海绵组织和在发达的栅栏组织细胞间,分布着由栅栏组织和海绵组织细胞分泌出的盐结晶粒。其泌盐结构是由栅栏细胞和海绵细胞及几个位于薄壁组织与海绵组织之间的厚壁小细胞群构成。发达的泌盐显微结构和薄壁贮存组织内的高含盐量的细胞液,可导致梭梭体内的水势始终低于土壤水势^[38],同时,结晶盐的存在,维持了细胞间较低的水势,对向空气中蒸腾失去的水分也会产生较强的拉力,从而减弱了水分子由细胞间隙逸出的数量,起到了抗旱作用^[20]。也有研究发现,梭梭同化枝具第二层光合细胞,其特点是:叶绿体基粒不发达,基粒片层与间质片层无显著区别,叶绿体呈囊泡状。该层细胞向栅栏细胞层有球形或弧形突起,接触处具发达的胞间连丝^[39]。叶绿体囊泡化是植物在多种逆境因子胁迫下产生的普遍现象,是植物在细胞结构水平上产生的适应性变化,这些结构特征为梭梭适应干旱环境奠定了结构基础。对梭梭结构与干旱的适应研究发现,恶劣的干旱环境促进了表皮角质层的发育,角质层变厚,气孔密度下降且气孔下陷,含晶细胞增多^[36]。可见,干旱可以诱导其形态结构发生适应性变化。在对离体同化枝缓慢失水处理后观察发现,其主要变化在两层光合细胞中,其它结构变化不明显。缓慢失水对植物结构的影响不大。缓慢失水可以诱导植物的耐旱性。在对离体的同化枝进行浸水处理发现,浸水24h后,光合细胞发生变化;浸水42h后整个细胞结构都将发生根本性改变^[39]。

3 梭梭在干旱胁迫下的生理反应和适应性

梭梭在干旱胁迫下的生理反应和适应性与其它植物有所不同,其显著区别可以从渗透调节、膜系统保护酶、激素作用等方面反映出来。

3.1 渗透调节

Hsiao^[40]将渗透调节定义为:在干旱胁迫下,植物生长受到抑制,植物组织可以通过降低细胞的渗透势适应外界环境,这一现象称为渗透调节。渗透调节是植物抵抗干旱胁迫的一种重要方式。通过渗透调节可使植物在干旱条件下吸水和持水能力增强,维持一定的膨压,保持细胞生长、气孔开放和光合作用等生理过程^[41]。有关干旱胁迫下植物的渗透调节研究尤为引人注目,脯氨酸和甜菜碱已被证明是维管植物的两类最为重要的渗透调节物质,另外,可溶性糖含量多时也有利于植物适应干旱生境^[42,43]。

3.1.1 膨压和渗透势 植物细胞为了维持正常的功能,细胞内必须含有一定量的水分,维持一定的膨压。但在干旱条件下,要维持膨压就需要有较低的水势或较低的渗透势,以便从土壤中吸取更多的水分。由于渗透调节能帮助维持膨压,增强吸水能力,而膨压又能在总水势低的情况下调节某些生理过程,所以有时也把这种机理看作是一种抗旱能力。对于一种植物而言,具有低的 ψ^0 (充分膨胀时的渗透势),则说明该种植物吸收水分的潜力大,耐旱性强。对10多种干旱区树种测定的结果表明,以梭梭的 ψ^0 值最低。通过梭梭与柠条的膨压对比实验分析,当土壤水势降到-1.60 MPa时,柠条膨压基本消失,而梭梭在土壤水势降到-2.00 MPa时,其膨压仍可维持在0.68 MPa,为充分膨压的28%,一直到土壤水势降到-2.70 MPa时,其膨压才基本消失^[3]。对大量旱生植物同化枝的渗透能力对比发现,梭梭的渗透调节能力比其它旱生植物强^[44]。梭梭在水分轻度亏缺时,能以极低的渗透势吸收水分,以达到其维持膨压的目的;当水分严重亏缺时,梭梭将迅速且显著地降低膨压,极大地减少体内水分的散失,以达到维持生命的目的^[3]。Jones等^[45]曾指出,受干旱胁迫,植物能够下降水势,保持膨压,这对于细胞伸长及许多有关的生物生化过程是很重要的。

3.1.2 渗透调节物质 干旱胁迫条件下,参与渗透调节的物质可分为两类:一类是由外界进入植物细胞的无机离子;一类是在细胞内合成的有机溶质。在有机溶质中起渗透调节作用的化合物主要是含羧基化合物(蔗糖、多元醇和寡糖等)和偶极含N化合物(脯氨酸、其它氨基酸和多胺等)。

3.1.2.1 无机离子 干旱胁迫时,植物可以通过累积细胞内的无机离子作为渗透调节物质。对浸水后梭梭同化枝渗出的无机元素分析发现,同化枝中的常量元素有6种,微量元素为12种^[46]。但这些物质与梭梭的抗性有何关系?在干旱胁迫下,哪些离子会发生累积?目前尚不清楚。

3.1.2.2 脯氨酸 脯氨酸是水溶性较大的氨基酸,它具有较强的水合力,当植物受到干旱胁迫时,脯氨酸的增加有助于细胞或组织持水。因此,很多人把它作为植物抗旱性选择的指标^[47,48]。但也有人认为,脯氨酸的积累可能与细胞的存活状况和蛋白质代谢情况有关^[49]。目前,关于脯氨酸积累与抗旱性之间的关系仍有争论。在对梭梭幼苗进行渗透胁迫处理后发现,梭梭幼苗体内游离脯氨酸含量有显著增加,甚至比对照高出10倍^[50~52]。但也有研究表明,梭梭同化枝在受到干旱胁迫时,其体内脯氨酸含量只有少量增加^[36,44]。关于梭梭幼苗与成年梭梭进行渗透胁迫处理后,脯氨酸含量增幅差异显著,因此梭梭体内脯氨酸含量的变化依然可以作为反映其渗透胁迫的一个指标。

3.1.2.3 甜菜碱 甜菜碱的化学性质与脯氨酸相似,属于小分子量化合物,具有较强的溶解度,在生理pH值范围内不带净电荷,对植物无毒害作用,局限分布在细胞溶质内。一般认为,

甜菜碱是通过与蛋白的相互作用,保护生物大分子在高电解质浓度下不致变性,同时,作为渗透调节物质维持细胞膨压。梭梭幼苗甜菜碱含量会随干旱胁迫的程度加重而增加。干旱可以促进梭梭幼苗体内甜菜碱的积累^[53]。

3.1.2.4 可溶性糖 作为渗透调节物质的可溶性糖,主要有蔗糖、葡萄糖、果糖、半乳糖等。在逆境条件下,植物体内可溶性糖增加的原因主要是因为大分子碳水化合物的分解作用加强,使合成受到抑制^[54]。对梭梭幼苗的测定结果表明:在渗透胁迫条件下,梭梭体内可溶性糖含量有明显的积累,这反映出可溶性糖对于梭梭适应干旱环境有重要的调控作用^[52]。

3.2 膜系统保护酶

植物体内的超氧化歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(ASP)等统称为膜系统保护酶。研究发现,植物体内 SOD 和 CAT 酶在清除 O_2^- 和 H_2O_2 ,减轻膜脂过氧化中起着重要作用^[53]。因此,SOD、POD、CAT 等一起被认为是体内有毒物的清除剂^[55]。对于氧化的产物,膜脂过氧化产物有多种,但其中丙二醛(MDA)作为脂质过氧化产物指标更为适宜和方便。MDA 含量高低和细胞质膜透性变化是反映细胞膜脂过氧化作用强弱和质膜破坏程度的重要指标^[56]。对梭梭幼苗 SOD 酶活性研究发现,没有经过任何胁迫处理的梭梭体内 SOD 活性随着生长过程会不断提高,其膜透性下降,这说明,随着梭梭的生长,膜的保护酶系统功能在不断完善^[57]。在对 10 种荒漠植物叶(或同化枝)的 SOD 的活性进行研究时发现,梭梭同化枝中的 SOD 活性最高。可以认为,SOD 活性高低与植物所生存的环境相适应,植物体内 SOD 活性越高,其抗旱能力越强^[58]。Levill 曾指出,抗旱性较强的植物品种体内能维持较高的清除活性氧的酶活性^[59]。对梭梭幼苗的保护酶系统研究表明:在渗透胁迫小于 -1.50 MPa 情况下,梭梭幼苗具有较高的 SOD 活性,CAT 和 POD 活性随渗透胁迫加强而升高;MDA 和膜透性将在较低的水平^[60]。对梭梭幼苗进行适当的渗透胁迫处理,细胞膜的相对透性下降^[50-52,61]。在其它植物的实验中也有类似的结论^[62,63]。对这些现象的解释是:轻度的渗透胁迫可能减弱膜脂的过氧化作用,对膜质过氧化起到一定的防御作用,但严重的渗透胁迫明显会引起干旱胁迫效应^[62,63]。但作者认为,对植物幼苗来说,轻度的渗透胁迫引起膜透性的轻微下降,是植物幼苗随生长发育的进程,保护酶系统不断完善,清除自由基能力增加的结果。在梭梭同化枝的相对含水量发生少量变化时,对膜的差别透性影响并不大^[64]。

3.3 激素作用

有关梭梭植物体内激素作用的研究报道甚少,只是对脱落酸(ABA)有少量研究。梭梭体内 ABA 含量,大致为 $0.64 \sim 0.90 \mu\text{g g}^{-1}$ 鲜质量^[65]。对梭梭离体同化枝失水 20% 后测定,梭梭的 ABA 的含量比对照增加了 5.2 倍^[66]。尽管干旱能引起 ABA 的积累,但在干旱胁迫下,如何促进 ABA 的合成,其合成的 ABA 是否与抗旱性有直接关系,其作用机制如何?目前尚不清楚。对外源 ABA 与梭梭幼苗生理状况的关系研究发现,外源 ABA 可加强梭梭幼苗的抗渗透胁迫和抗脱水能力^[50,51,61]。但 ABA 是不是梭梭幼苗渗透胁迫与生理代谢发生变化之间的信号分子以及外源 ABA 与内源 ABA 对梭梭幼苗生理代谢调节作用是否相同,均有待进一步研究。

4 今后应重点加强的研究工作

(1) 从梭梭对干旱适应的水分、光合生理特性研究发现,梭梭对干旱具有较强的适应能力,今后应进一步加强从细胞和分子水平上探讨梭梭适应环境变化的机制,特别是要追踪研究与

梭梭抗旱本质有关的基因表达调节方式。利用基因工程技术,克隆并转出这些优良的抗旱基因,这对于培育适应旱生生境的农作物、经济树种、牧草等将具有十分重要的实践意义。

(2) 植物形态解剖学研究是植物抗旱性研究的重要内容,是揭示植物适应外部环境内在机理的有效方法。目前有关方面的研究还很不深入,结合梭梭的形态结构特征深入探讨它的生理生态机能和抗旱机理,是今后应加强的工作。

(3) 由于梭梭是名贵中药材肉苁蓉的寄主,无计划的乱采滥挖肉苁蓉势必对梭梭和肉苁蓉资源构成威胁。积极开展研究梭梭被肉苁蓉寄生或人工接种以及采挖过程对梭梭的生长发育及生理代谢的影响。对于指导我国西北部地区开展以肉苁蓉为主的“沙产业”和梭梭肉苁蓉资源保护具有重要意义。

(4) 目前对梭梭保护酶系统在干旱胁迫条件下反应的研究,主要集中在模拟干旱胁迫对梭梭幼苗的影响上,而对自然环境条件下土壤干旱对成年梭梭保护酶系统的影响研究还很不深入。加强有关方面的研究工作,将更有助于揭示梭梭对干旱的适应及抗旱机理。

参考文献:

- [1] 国家环境保护局自然保护司保护区与物种管理处. 珍稀濒危植物保护与研究[M]. 北京:中国环境科学出版社,1991,157~170
- [2] 胡式之. 中国西北地区的梭梭荒漠[J]. 植物生态学与地植物学从刊,1963(1~2):83~109
- [3] 韩德儒,杨文斌,杨茂仁. 干旱半干旱区沙地灌(乔)木种水分动态关系及其应用[M]. 北京:中国科学技术出版社,1995
- [4] 杨明,董怀军. 四种沙生植物的水分生理生态特征及其在固沙造林中的意义[J]. 内蒙古林业科技,1994(2):4~7
- [5] 李银芳. 龟裂地蓄水沟梭梭种植水分平衡的研究[J]. 干旱区研究,1986(2):19~25
- [6] 黄子琛,刘家琼,鲁作民,等. 民勤地区梭梭固沙林衰亡原因的初步研究[J]. 林业科学,1983,19(1):82~87
- [7] 黄子琛. 干旱对固沙植物的水分平衡和氮素代谢的影响[J]. 植物学报,1979(4):324~329
- [8] 魏良民. 几种旱生植物水分生理特性的比较研究[J]. 新疆大学学报(自然科学版),1991,8(2):75~78
- [9] 杨文斌. 风成沙丘上梭梭林衰亡的水分特性研究[J]. 干旱区研究,1991(1):30~33
- [10] 梁远强,侯天贞,张洪峰. 干旱地区不同生境的梭梭有关水分因子的测定[J]. 新疆林业科技,1983(3):17~19
- [11] 蒋进. 极旱环境中两种梭梭蒸腾的生理生态学特点[J]. 干旱区研究,1992,9(4):14~17
- [12] 李银芳. 两种灌溉方式下的梭梭造林试验[J]. 干旱区研究,1992,9(4):38~41
- [13] 高海峰,李银芳,张海波,等. 几种旱生植物蒸腾强度的变化[J]. 干旱区研究,1984,(2):49~53
- [14] 赵明,郭志中,李爱德. 渗漏型蒸渗仪对梭梭和柠条蒸腾蒸发的研究[J]. 西北植物学报,1997,17(3):305~314
- [15] 杨文斌,包雪峰,杨茂仁,等. 梭梭抗旱的生理生态水分关系研究[J]. 内蒙古林业科技,1996,(3~4):58~62
- [16] 李银芳. 不同水分生境对梭梭耗水量的影响[J]. 干旱区研究,1992,9(4):45~50
- [17] 杨文斌,任建民. 不同立地梭梭林生长状况、蒸腾速率及其影响因素初探[J]. 内蒙古林业科技,1994(2):1~3
- [18] 韩永伟,王,张汝民. 乌兰泰地区退化梭梭蒸腾生态生理学特性[J]. 草地学报,2002,10(1):41~44
- [19] 侯天贞,梁远强. 新疆甘家湖梭梭林的光合、水分生理生态的研究[J]. 植物生态学与地植物学学报,1991,15(2):141~149
- [20] 董占元,姚云峰,赵金仁,等. 梭梭(*Haloxylon ammodendrom* (C. A. Mey) Bunge) 光合枝细胞组织学观察及其抗逆性特征[J]. 干旱区资源与环境,2000,14(增刊):78~83
- [21] 刘家琼,蒲锦春,刘新民. 我国沙漠中部地区主要不同生态类型植物的水分关系和旱生结构比较研究[J]. 植物学报,1987,29(6):662~673
- [22] 侯天贞,梁远强. 新疆荒漠梭梭林光合生物特性研究初报[J]. 新疆林业科技,1982(2):15~18
- [23] 江天然,张立新,毕玉蓉,等. 水分胁迫对梭梭叶片气体交换特征的影响[J]. 兰州大学学报(自然科学版),2001,37(6):57~62

- [24] Noy-meir I. Desert ecosystems: environment and products[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1973 (4) :25 ~ 51
- [25] 李银芳, 杨戈. 梭梭固沙林水分平衡研究 . 梭梭柴秋灌固沙林的水分状况[J]. 干旱区研究, 1996, 13(2) :44 ~ 50
- [26] 李银芳, 杨戈. 梭梭固沙林水分平衡研究 . 白梭梭人工积雪固沙林的水分状况[J]. 干旱区研究, 1996, 13(2) :51 ~ 56
- [27] 李银芳, 杨戈. 梭梭固沙林水分平衡研究 . 梭梭柴径流集水固沙林的水分状况[J]. 干旱区研究, 1996, 13(2) :57 ~ 62
- [28] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4) :241 ~ 244
- [29] 关义新. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(4) :293 ~ 297
- [30] Lyshede O B. Xeromorphic features of three stem assimilating in relation to their ecology[J]. Botanica journal of the linnean Society, 1979, 78:85 ~ 98
- [31] Li Zheng-Li (李正理), Li Rong-Ao (李荣敖). Anatomical observes of the assimilating twigs of nine xerophytes growing in Gansu[J]. Acta Bot Sin, 1981, 23(3) :181 ~ 183
- [32] 李正理, 李荣敖. 我国甘肃九种旱生植物同化枝的解剖观察[J]. 植物学报, 1981, 23(3) :181 ~ 185
- [33] 杨戈, 王铎. 9 种珍稀濒危保护植物营养器官解剖学的观察[J]. 干旱区研究, 1991, (3) :39 ~ 45
- [34] 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研究[J]. 植物生态学报, 1998, 22(2) :164 ~ 170
- [35] 沙坡头沙漠科学研究所. 流沙治理研究[M]. 银川:宁夏人民出版社, 1965
- [36] 李洪山, 张晓岚, 侯新霞, 等. 梭梭适应干旱环境的多样性研究[J]. 干旱区研究, 1995, 12(2) :15 ~ 17
- [37] Zhao Cui-Xian (赵翠仙) Huang Zi-Chen (黄子琛). A preliminary study on xeromorphisms of some important xerophytes in Tunlgi Desert [J]. 植物学报, 1981, 23(4) :278 ~ 283
- [38] 董占元. 吉兰泰地区梭梭林退化、死亡原因的生态生理学研究[J]. 干旱区资源与环境, 1997, 11(增刊) :66 ~ 74
- [39] 侯彩霞, 周培之. 水分胁迫下超旱生植物梭梭的结构变化[J]. 干旱区研究, 1997, 14(4) :23 ~ 25
- [40] Hsiao T C. Plant responses to water stress[J]. Ann Rer Plant Physiol, 1973, 24:519 ~ 570
- [41] Morgan J M Osmo regulation and water stress in higher plants[J]. Ann Rer Plant Physiol, 1984(1) :299 ~ 319
- [42] 徐东翔, 张汝民, 刘素梅, 等. 沙生植物抗旱生理学问题[J]. 干旱区资源与环境, 1990, 1(增刊) :9
- [43] 汤章城. 对渗透胁迫和淹水胁迫的适应机理. 植物生理与分子生物学[M]. 北京:科学出版社, 1998. 739 ~ 747
- [44] 周培之. 超旱生小乔木梭梭对水分胁迫反应的某些生理生化特殊性(初报) [J]. 干旱区研究, 1988, 5(1) :1 ~ 7
- [45] Jones M M, Turner N C. Mechanism of droughty resistance [A]. In: Paleg L G & Aspinall D. The Physiology and Biochemistry of Droughty Resistance in Plants[M]. Sydney:Academic Press, 1981. 15 ~ 25
- [46] 夏里帕提, 侯彩霞, 张晓发, 等. 浸水后梭梭同化枝渗出物的无机元素[J]. 干旱区研究, 1996(1) :56 ~ 58
- [47] Levitt J. Respones of Plants to Environmental Stress[M]. New York:Academic Press, 1972
- [48] 汤章城. 植物对水分胁迫的反应和适应性 . 植物对干旱的反应和适应性[J]. 植物生理学通讯, 1983(4) :1 ~ 7
- [49] 周瑞莲, 孙国钧, 王海鸥, 等. 沙生植物渗透调节物对干旱、高温的响应及其在抗逆性中的作用[J]. 中国沙漠, 1999, 19(增刊) :18 ~ 20
- [50] 郭新红, 姜孝成, 潘晓玲. 渗透胁迫和外源脱落酸对梭梭幼苗生理特性的影响[J]. 生命科学研究, 2000, 4(4) :337 ~ 342
- [51] 姜孝成, 潘晓玲, 郭新红. 渗透胁迫和外源 ABA 对旱生植物梭梭幼苗某些生理性状的影响[J]. 首都师范大学学报(自然科学版), 2001, 23(3) :65 ~ 69
- [52] 郭新红, 姜孝成, 潘晓玲. 旱生植物梭梭幼苗信使核糖核酸(mRNA)的分离与纯化[J]. 湖南师范大学学报(自然科学版), 2001, 24(2) :70 ~ 72
- [53] 陈鹏, 潘晓玲. 干旱和 NaCl 胁迫下梭梭幼苗中甜菜碱含量和甜菜碱醛脱氢酶活性的变化(简报) [J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(6) :520 ~ 522
- [54] Munns R, Bracely C J, Barlow E W R. Solate accumulation in the apex and leaves of wheat during water stress[J]. Aust. J. Plant Physiol, 1979(6) :379 ~ 389
- [55] Alskog G, Huss-Danell K. Superoxide dismutase, catalase and nitrogenase activities of symbiotic Frankin in response to different oxygen tensions. Physiol, Plant, 1997, 99:286 ~ 292
- [56] Chen S Y(陈少裕). Relationship between membrane lipid peroxidation and the stressed plants[J]. 植物学通报, 1989, 6(4) :211 ~ 217
- [57] 张晓岚, 李洪山. 梭梭幼苗抗旱性与生物自由基、膜伤害关系初探[J]. 新疆大学学报(自然科学版), 1994, 11(3) :87 ~ 90

- [58] 高浦新. 10种荒漠植物叶片超氧化歧化酶活性与植物抗旱性关系的研究[J]. 江西农业大学学报(自然科学版), 2002, 24(4): 537~540
- [59] 李天然. 寄生被子植物的种子生理及其与寄主的相互关系[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(6): 450~457
- [60] 姚云峰, 高岩, 张汝民. 渗透胁迫对梭梭幼苗体内保护酶活性的影响及其抗旱性研究[J]. 干旱区资源与环境, 1997, 11(3): 70~74
- [61] 潘晓玲, 姜寿成, 郭新红, 等. 梭梭和水稻种子萌发初期对渗透胁迫和外源 ABA 反应敏感性研究[J]. 种子, 2000(3): 16~18
- [62] 阎秀峰, 李晶, 祖元刚. 干旱胁迫对红松幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响[J]. 生态学报, 1999, 19(6): 850~854
- [63] 李明, 王根轩. 干旱胁迫对甘草幼苗保护酶活性及脂质过氧化作用的影响[J]. 生态学报, 2002, 22(4): 503~507
- [64] 艾尼莫明. 几种植物细胞膜的差别透性及其与抗旱性的关系[J]. 干旱区研究, 1994, 11(1): 57~60
- [65] 徐东翔, 张新华. 十三种干旱区植物叶细胞膜脂组分及 ABA 含量与抗旱性的分析[J]. 干旱区资源与环境, 1988, 2(4): 75~79
- [66] 曹仪植, 吕忠恕. 天然生长抑制物质的累积与植物对不良环境适应性的关系[J]. 植物学报, 1983, 25(2): 123~129

Advance in Studies of *Haloxylon Bunge*'s Mechanism of Adaption and Resistance to Drought

GUO Quarshui¹, TAN De'yan², LIU Yurjun², WANG Chur'ling³

(1. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, CAF, Beijing 100091, China;

2. College of Bioscience and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

3. Department of Wild Animal and Plant Protection, State Forestry Administration, Beijing 100043, China)

Abstract: According to these results of *Haloxylon Bunge*'s adaption and resistance to drought at home and abroad, the article discussed the mechanism of *Haloxylon Bunge*'s adaption and resistance to drought from its physioecological characters of water, photosynthesis, anatomical structure, osmotic adjustment, protective enzyme of membrane system to hormone. Base on these, the research focus in the further were forecasted.

Key words: *Haloxylon Bunge*; physioecological character; anatomical structure; protective enzyme of membrane system; research advance