

# 不同气温条件下旱柳 (*Salix matsudana* Koidz) 幼苗的水分和构型特征

何维明<sup>1,2</sup>, 董 鸣<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093; 2. 北京师范大学资源科学研究所; 环境演变与自然灾害教育部重点实验室, 北京 100875)

**摘要:** 利用小温棚升高气温, 探讨气温升高对半干旱毛乌素沙地乡土旱生乔木旱柳幼苗的影响, 以揭示像旱柳这样的乡土沙生乔木如何缓冲气温升高所带来的不利影响。水分饱和和亏缺和失水系数均表现出随气温升高而降低的趋势, 组织密度的变化趋势恰好相反; 气温升高显著影响枝茎截面积比、叶干重茎截面积比、叶面积茎截面积比、叶干重枝截面积比和叶面积枝截面积比; 叶死亡率和叶周转随气温升高呈现出降低趋势, 而叶出生率和叶面积的变化格局为“钟形”曲线; 气温升高促进分枝产生、增加分枝长度和角度, 这利于增大植冠郁闭度。

**关键词:** 旱柳; 气温升高; 水分特征; 水力结构; 叶种群; 分枝

## Features of both water and architecture of *Salix matsudana* seedlings under various air temperature regimes

HE Wei-Ming<sup>1,2</sup>, DONG Ming<sup>1\*</sup> (1. *Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*; 2. *Key Laboratory of Environmental Change and Natural Disaster, the Ministry of Education of China, Beijing Normal University, Beijing 100875, China*)

**Abstract:** The Mu Us Sandland (107°20'~111°30'E, 37°30'~39°20'N, 1 300~1 600 m a. s. l.) is a very vulnerable ecotone. Climate change has been occurring dramatically in this area. For example, the mean annual air temperature increased by 0.5~1.8°C. Based on the prediction of GCM, if atmospheric CO<sub>2</sub> concentration were doubled, the future mean annual air temperature would increase by 3.5~5.0°C in the Mu Us Sandland. As a dominant xeric tree species, *Salix matsudana* will be intensively affected by the future climate change such as increased temperature and decreased precipitation. To explore how the species alleviate the disadvantages of air temperature rise that may occurs in the near future, a controlled experiment was done in which the air temperature was elevated by using small solar dome. We compared the effects of air temperature rise on the features of both water and architecture of *S. matsudana*.

In April 1999, the authors collected two-year-old twigs (15 cm length) from the same maternal plant of *S. matsudana* in the Mu Us Sandland, then cut each twig into a growth container (about 9 dm<sup>3</sup>) filled with homogenized topsoil from local natural habitats. Thus, the obtained *S. matsudana* cuttings shared the same genotype. 45 days following the start of cutting, we selected the seedlings with similar size as experimental materials and put them into following treatments randomly. The full experimental design consisted of four treatments, namely, (1) whole plant growing under natural climate condition (T<sub>0</sub>), which was considered as a control; (2) whole plant growing under the solar dome with 15 pores (T<sub>1</sub>), in which air temperature in-

基金项目: 国家重点基础研究发展规划 (G2000018607)、国家杰出青年科学基金 (39825106)、中国科学院“九五”重大研究 (KZ 951-B1-108) 资助

收稿日期: 2000-05-11; 修订日期: 2001-02-10

作者简介: 何维明 (1970-), 男, 四川省南溪县人, 博士。主要从事植物生态学研究。

\* 通讯作者

creased by about 0.5°C; (3) whole plant growing under the solar dome with 10 pores (T2), in which air temperature increased by about 1.0°C; and (4) whole plant growing under the solar dome with 5 pores (T3), in which air temperature increased by about 1.5°C. The experiment ran from 17 May to 15 August, 1999. During the experiment, the plants were watered and provided with nutrient solution as necessary. Leaf birth and death were recorded weekly. At the end of the experiment, water traits (i. e. water saturation deficit, tissue density, coefficient of water loss and succulence index), hydraulic architecture (i. e. ratio of branch area to stem area, ratio of leaf dry mass to stem area, ratio of leaf area to stem area, ratio of leaf dry mass to branch area, ratio of leaf area to branch area), and branching pattern (i. e. branch length, branching ratio and number of branches) were determined.

Water saturation deficit and coefficient of water loss tended to decrease with increasing air temperature whereas tissue density followed the opposite pattern. Succulence index was not significantly affected by the air temperature rise. These results indicate that the capability of plants to forbear drought stress tend to increase with increasing air temperature.

Hydraulic architecture was significantly affected by air temperature rise. Specifically, the ratios of branch area to stem area, leaf dry mass to stem area and leaf area to stem area increased with increasing air temperature; the ratios of leaf dry mass to branch area and leaf area to branch area decreased with increasing air temperature. Our data suggest that the plants' potential to transport water may tend to increase with increasing air temperature.

Leaf mortality and leaf turnover tended to decrease with increasing air temperature, and leaf natality and leaf area showed "bell-shaped" responses to air temperature rise. These results suggest that air temperature rise within the range of 0.5~1.0°C can increase leaf natality and leaf area to a greater extent, while reduce leaf mortality and leaf turnover.

Air temperature rise could enhance branch intensity, branch elongation and branching angles to some extent. This is beneficial to augment crown closure of the species, and indicates that there are differences in architecture of plants under the four treatments.

**Key words:** air temperature rise; branch; hydraulic architecture; leaf populations; *Salix matsudana* Koidz; water traits

文章编号: 1000-0933(2001)07-1084-07 中图分类号: Q948 文献标识码: A

尽管未来大气 CO<sub>2</sub>、CH<sub>4</sub>、N<sub>2</sub>O、CFCs 等温室气体的变化仍具有许多不确定性,但这些温室气体含量的增加必将导致全球性气候变化<sup>[1,2]</sup>。根据大气环流模型预测,21 世纪全球气温将可能平均升高 1.5~4.5°C<sup>[3]</sup>。这将深刻影响植物及其群落的结构和功能<sup>[1,2]</sup>。另一方面,生态适应幅度较宽的物种将通过改变适应性相关特征而适应不断变化的新环境<sup>[4]</sup>。

毛乌素沙地是一个多层次的生态过渡带;该沙地辐射相对丰富,温差较大,潜在蒸散率为 0.8~2.5;植被结构简单,对环境变化较为敏感<sup>[5,6]</sup>。在 1951~1989 年的约 40a 间,中国半干旱区的平均气温升高了 0.5~1.8°C;基于大气环流模型的预测,大气 CO<sub>2</sub> 含量增加 1 倍,中国半干旱区的气温将可能升高 3.5~5.0°C<sup>[7]</sup>。假如这种预测变为现实,那不仅将深刻影响毛乌素沙地的气候条件,还将通过对沙生植物多方面的影响而改变整个沙地生态系统的结构与功能。

旱柳(*Salix matsudana* Koidz.)是毛乌素沙地的乡土优势乔木,对半干旱、干旱沙地环境具有较强适应性。毛乌素沙地气温升高的后果之一是蒸散加剧,环境胁迫增大。作者基于 1951~1989 年毛乌素沙地的气温升高情况,利用小温棚升高气温,以揭示小幅度气温升高对旱柳叶片水分特征、水力结构特征、叶种群特征和分枝特征的影响。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究物种和实验地点

旱柳为杨柳科落叶乔木;天然分布于中国东北、华北地区,全国各地普遍栽培;为优良的护岸、防风固沙、庭园绿化树种<sup>[8]</sup>。实验地点位于中国科学院植物研究所鄂尔多斯沙地草地生态站(简称生态站,110°15'E, 39°34'N)。该站海拔 1 247 m, 年均气温 6 C, 1 月份平均气温 -12.5 C, 7 月份平均气温 24 C, 年均降水 388 mm<sup>[6]</sup>。

### 1.2 实验材料和实验设计

1999 年 4 月 6 日,从生态站附近的同一成熟、健壮旱柳上剪取长约 15 cm 的 2 年生枝,扦插于塑料钵中培养,以保证所有旱柳幼苗具有相同的遗传背景(即同一基因型)。40 d 后将大小相近的幼苗作为实验植株。

增温实验共设 4 种处理,即对照、分别在小温棚塑料膜上开 15 个、10 个和 5 个通气孔,并用 T<sub>0</sub>、T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 分别表示这 4 种处理。将实验植株随机放置在 4 种处理中,每种处理有 15 株幼苗。选择不同天气状况,用温度自动记录仪测定每种处理下 24 h 的平均气温(每 20 min 测定一次)。就多次测定的日均气温而言,T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub> 和 T<sub>3</sub> 的平均气温分别比 T<sub>0</sub> 约升高 0.5 C、1.0 C 和 1.5 C。

实验从 1999 年 5 月 17 日至 8 月 15 日在生态站进行。在培育幼苗的塑料钵中装有等量有机肥,每天浇水 1 次;在实验期喷洒农药 2 次。

### 1.3 数据收集

#### 1.3.1 叶种群特征

每周记录 1 次 4 种处理中旱柳植株的叶出生和死亡情况。叶出生标准是叶片完全展开,叶死亡则以叶片变黄脱落为准。1999 年 8 月 15 日收获实验植株的所有叶片,用激光面积仪(CI-203 Area Meter, CID Inc, USA)确定叶面积。计算如下各项指标:

叶出生率(Leaf natality) = 实验期新增叶片数 / 实验时间;

叶死亡率(Leaf mortality) = 实验期死亡叶片数 / 实验时间;

叶周转(Leaf turnover) = 实验期死亡叶片数 / 实验期总叶片数。

#### 1.3.2 叶片水分特征

1999 年 8 月 13 日,分别从 4 种处理的旱柳植株上摘取 20 片叶,用电子分析天平(精度为 0.0001 g)称其鲜重,随后放入水中饱和 24 h,第 2 天称其饱和重,然后放在室温下自然干燥,每 24 h 称一次叶样品重量,直至重量保持基本不变,最后放入 85 C 干燥箱烘至恒重。整个失水过程便形成失水量对时间的曲线。用激光面积仪确定叶片面积。计算如下指标:

水分饱和和亏缺(Water Saturation Deficit, WSD) = (叶片饱和重 - 叶片鲜重) / (叶片饱和重 - 叶片干重)<sup>[9]</sup>;

组织密度(Tissue Density, TD) = 叶片干重 / 叶片饱和重<sup>[10]</sup>;

失水系数(Coefficient of water loss, *k*)为失水曲线斜率;

肉质化指数(Succulence Index, SI) = (叶片鲜重 - 叶片干重) / 叶片面积。

水分饱和和亏缺越小,叶片受水分胁迫的程度越小;失水系数值越大,叶片保水力越差;肉质化指数越大,抗旱性越强。

#### 1.3.3 水力结构特征

1999 年 8 月 14 日,用数显游标卡尺(精度为 0.01 mm)测量每种处理中 10 株旱柳上分枝的基部直径和基茎直径。计算如下各项指标:

枝茎截面积比(Ratio of branch area to stem area, BA/SA) = 分枝总截面积 / 基茎截面积<sup>[11]</sup>;

叶干重茎截面积比(Ratio of leaf dry mass to stem area, LDM/SA) = 叶干重 / 基茎截面积<sup>[11]</sup>;

叶面积茎截面积比(Ratio of leaf area to stem area, LA/SA) = 叶面积 / 基茎截面积;

叶干重分枝截面积比(Ratio of leaf dry mass to branch area, LDM/BA) = 叶干重 / 分枝总截面积<sup>[11]</sup>;

叶面积枝截面积比(Ratio of leaf area to branch area, LA/BA) = 叶面积 / 分枝总截面积。

### 1.3.4 分枝特征

1999年8月14日,调查每种处理下10株旱柳的分枝长度、分枝角度和分枝数。分枝率的计算方法如下:

$$\text{分枝率(Branching ratio)} = (N - N_s) / (N - N_l)^{[12]}$$

其中, $N$ 为分枝总数, $N_s$ 为最高级分枝数, $N_l$ 为最低级分枝数。分枝等级的划分原则详见参考文献12。

### 1.4 数据分析

将气温作为独立因素,用一元方差分析揭示不同气温对旱柳植株叶片水分特征、水力结构特征、叶种群特征和分枝特征的影响<sup>[13]</sup>。若主效应显著,用LSD进行多重比较,以确定相应特征在处理间的差异是否显著<sup>[13]</sup>。

## 2 结果

### 2.1 叶片水分特征

除肉质化指数(图1D)外,气温升高显著影响旱柳叶片的水分饱和和亏缺、组织密度和失水系数(图1A、B、C)。就变化趋势而言,水分饱和和亏缺和失水系数均随气温升高而降低,组织密度随气温升高而增大。水分饱和和亏缺越小,叶片的抗旱性越强;组织密度越大,叶片的保水性越强。水分饱和和亏缺、组织密度和失水系数随气温升高的变化趋势暗示:旱柳叶片的抗旱保水能力随气温升高而呈现增大趋势。

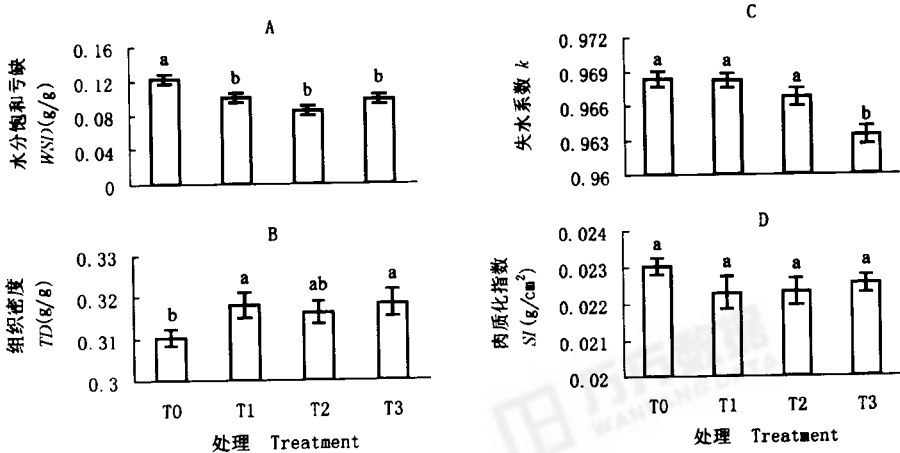


图1 (A)水分饱和和亏缺、(B)组织密度、(C)失水系数和(D)肉质化指数的平均值(±1 SE,  $n=20$ )。相同字母表示无差异( $P=0.05$ )。T0、T1、T2和T3分别表示对照、日均气温约升高0.5°C、1.0°C和1.5°C。

Fig. 1 Mean values (±1 SE,  $n=20$ ) of (A) water saturation deficit (WSD), (B) tissue density (TD), (C) Coefficient of water loss ( $k$ ), and (D) succulence index (SI). The bars sharing the same letter are not significantly different ( $P=0.05$ ). Treatments of T0, T1, T2, and T3 stand for control, elevating daily mean air temperature of c. 0.5°C, c. 1.0°C, and c. 1.5°C, respectively.

### 2.2 水力结构

从图2可知,枝茎截面积比、叶干重茎截面积比和叶面积茎截面积比随气温升高的变化趋势为逐渐增大(图2A、B、C),而叶干重枝截面积比和叶面积枝截面积比随气温升高的变化趋势却为逐渐降低(图2D、E)。5个水力结构特征对气温升高的差别反应表明,光合器官(叶片)与输导组织(分枝和主茎)之间的匹配关系随气温升高的变化存在差异。

### 2.3 叶种群特征

图3是不同气温条件下旱柳叶种群特征。旱柳植株的叶出生率和叶面积均随气温升高而呈现出“钟形”反应曲线(图3A、B),叶死亡率和叶周转随气温升高则表现为单调递减(图3B、C)。出生率和死亡率是影响叶种群数量动态的重要因素,两者的差别反应指示:不同处理下叶种群的数量变化存在差异。此外,气

温升高对旱柳叶片的出生率和面积有促进作用,而对叶片死亡率和周转具有明显的抑制作用。

### 2.4 分枝特征

图 4 表明:升高气温可显著影响旱柳幼苗的分枝特征;分枝率、分枝长度和分枝角度随气温升高的变化趋势均为“钟形”曲线(图 4A、B、C)。分枝率、分枝长度和分枝角度与植冠构型有关,由此初步推知,4 种气温条件下旱柳幼苗的植冠构型可能存在差异。

### 3 讨论

大量野外控制实验结果已经证实,气温变化明显影响植物及其群落的结构和功能,不同植物对气温变化的反应格局存在很大差异<sup>[14,15]</sup>。在本增温实验中,升温处理能够影响所测指标,然而,不同指标随气温升高的变化格局存在差异(图 1~图 4)。

温度是影响毛乌素沙地的主要环境因素。气温升高的后果之一可能导致该沙地变得更加干旱。叶片的水分状况指标反映植物对环境变化的结构响应,而气体交换则是表现性生理反应。因此,前者比后者更能稳定地反映植物对环境变化的适应性。水分状况指标(如水分饱和和亏缺、组织密度、肉质化指数、失水系数等)是植物忍耐干旱胁迫弱弱的指标<sup>[9]</sup>。气温升高通常提高叶片表面温度,而提高蒸腾速率以降低叶片表面温度则是植物的一种保护性反应<sup>[9]</sup>。旱柳叶片气体交换结果表明,蒸腾速率随气温升高而增大。这在一定程度上加速了水分消耗,使水分胁迫更容易发生。由于水分饱和和亏缺、失水系数和组织密度与叶片的抗旱保水性有关,因此,这三者随气温升高的变化趋势(图 1A、B、C)指示:在气温相对较高的条件下,旱柳叶片的抗旱保水能力和抵抗水分胁迫的能力较强。

管道模型学说(Pipe model theory)认为:植物体的输水组织是一个网状管道系统,光合器官与输水组织之间是相互匹配的,光合器官越发达,输水组织也越发达<sup>[11,16]</sup>。水力结构(Hydraulic architecture)是建立在管道模型基础上的。升高气温实验表明,气温升高显著影响旱柳的水力结构特征(图 2)。与对照相比,升高气温后旱柳植株的枝茎截面积比、叶干重茎截面积比和叶面积茎截面积比均有所增大,而叶干重枝截面积比和叶面积枝截面积比对气温升高的反应恰好相反。这些结果表明:升高气温能够不同程度地提高单位面积基茎所支持的分枝和光合器官数量,而降低了单位面积分枝所支持的光合器官数量。气温升高提高了旱柳叶片的蒸腾速率,意味着旱柳叶片对水分的需求增大。

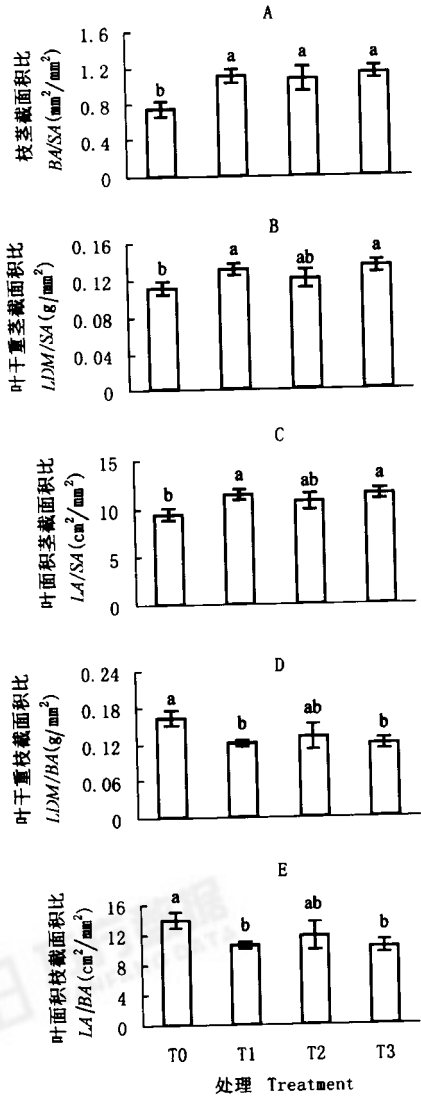


图 2 (A)枝茎截面积比、(B)叶干重茎截面积比、(C)叶面积茎截面积比、(D)叶干重枝截面积比和(E)叶面积枝截面积比的平均值(±1 SE, n=10)。相同字母表示无差异(P=0.05)。T0、T1、T2、T3 的含义如图 1 Fig. 2 Mean values (±1 SE, n=10) of the ratios of (A)branch area to stem area (BA/SA), (B)leaf dry mass to stem area (LDM/SA), (C)leaf area to stem area (LA/SA), (D)leaf dry mass to branch area(LDM/BA), and (E)leaf area to branch area (LA/BA). The bars sharing the same letter are not significantly different (P=0.05). The treatment codes are the same as in Fig. 1

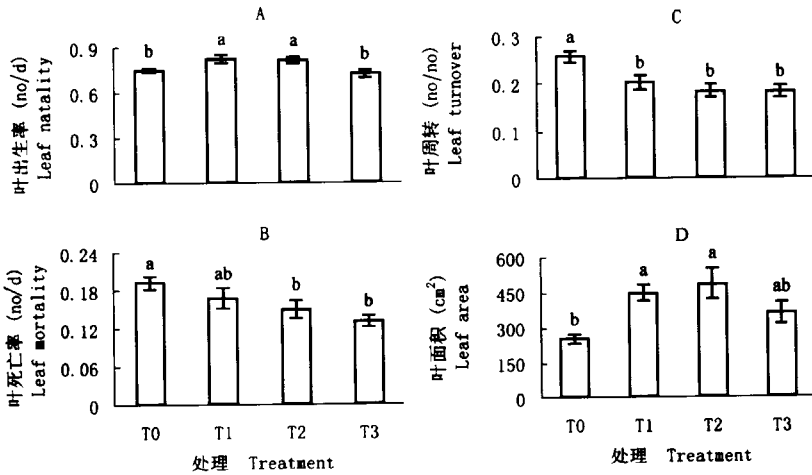


图3 叶出生率(A)、叶死亡率(B)、叶周转(C)和叶面积(D)的平均值( $\pm 1$  SE,  $n=10$ )。相同字母表示无差异( $P=0.05$ )。T0、T1、T2、T3 的含义如图1

Fig. 3 Mean values ( $\pm 1$  SE,  $n=10$ ) of leaf natality(A), leaf mortality(B), leaf turnover(C), and leaf area(D). The bars sharing the same letter are not significantly different ( $P=0.05$ ). The treatment codes are the same as in Fig. 1

水力结构的这些变化一方面提高了旱柳植株主茎木质部的水分运输效率,另一方面增大了分枝对叶片的供水潜力,能更好地满足气温升高后叶片对水分需求的增加。Palmroth 等在对松科植物的研究中发现:枝茎截面积比随温度升高而增大,叶质量枝截面积比随温度升高而降低<sup>[11]</sup>。本文研究结果与之吻合。虽然水力结构的生理意义并不非常清楚<sup>[11]</sup>,但气体交换(水汽和  $\text{CO}_2$  交换)与木质部水分运输潜力密切相关<sup>[17]</sup>。因此,水力结构研究有益于更好地理解植物对不同水分或温度环境的适应性反应。

叶周转速率反映叶种群数量变化过程中消耗资源状况。旱柳植株的叶周转、分枝率和分枝长度结果(图3C和图4A、B)指示,在气温较高条件下,旱柳植株通过降低叶周转速率而减少叶产生所导致的资源消耗,将更多的资源分配到分枝产生,因此升高气温后旱柳植株的分枝率和分枝长度均大于对照植株。高出生和低死亡的叶种群特征有利于提高整个旱柳植株的现存叶面积(图3A、B、D)。

升高气温后,旱柳植株的叶面积、分枝率、分枝长度和分枝角度均不同程度地大于对照植株(图3D、图4)。这些变化可能与增大植冠郁闭度、减小整个植株受强光辐射的有效面积、降低叶片表面温度,从而在一定程度上降低蒸腾、减少水分消耗有关。

综上所述可以推知,旱柳植株中可能具有一些能够抵抗气温升高不利影响的缓冲机制。例如,增强叶片的抗旱保水能力、提高枝系的输水效率和供

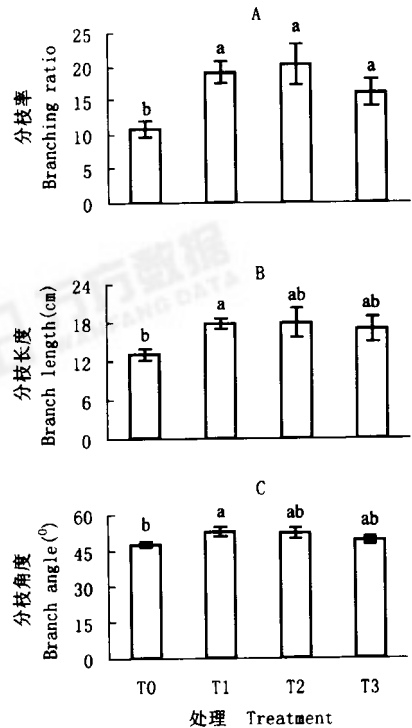


图4 分枝率(A)、分枝长度(B)和分枝角度(C)的平均值( $\pm 1$  SE,  $n=10$ )。相同字母表示无差异( $P=0.05$ )。T0、T1、T2、T3 的含义如图1

Fig. 4 Mean values ( $\pm 1$  SE,  $n=10$ ) of branching ratio (A), branch length (B), and branch angle (C). The bars sharing the same letter are not significantly different ( $P=0.05$ ). The treatment codes are the same as in Fig. 1

水潜力、降低叶生产消耗、增大植冠郁闭度等适应大气温度的升高。

## 参考文献

- [1] Vitousek P M. Beyond global warming; Ecology and global change. *Ecology*, 1994, **75**: 1861~1876.
- [2] Mcleod A R, Long S P. Free-air carbon dioxide enrichment in global change research: A review. In: Fitter A H, Raffaelli M eds. *Advances in Ecological Research*. Vol. 28. San Diego: Academic Press, 1999. 1~56.
- [3] Houghton J T, et al. *Climate Change 1995: The Science of Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [4] Farnsworth E J, et al. Phenology and growth of three temperate forest life forms in response to artificial soil warming. *J Ecol.*, 1995, **83**: 967~977
- [5] 北京大学地理系,等. 毛乌素沙区自然条件及其改良利用. 北京: 科学出版社,1983.
- [6] 张新时. 毛乌素沙地生态背景及草地管理的原则与最优模式. *植物生态学报*, 1994, **18**(1): 1~16.
- [7] Zao Z C. Climate change and sustainable development in China's semi-arid regions. In: Ribot J C, Magalhaes A R, Panagides S S eds. *Climate Variability, Climate Change and Social Vulnerability in the Semi-arid Tropics*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 92~108.
- [8] 中国植物志编辑委员会. 中国植物志. Vol 20 (2). 北京:科学出版社, 1984. 132 .
- [9] Beadle C L, Ludlow M M, Honeysett J L. Water relations. In: Hall E O, Scurlock J M O, Bolhar-Norderkamp H R eds. *Photosynthesis and Production in a Changing Environment. A Field and Laboratory Manual*. London: Chapman & Hall. 1993. 113~128.
- [10] Wright I J, Westoby M. Differences in seedling growth behavior among species trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *J Ecol.*, 1999, **87**: 85~97.
- [11] Palmroth S, Berninger F, Nikinmaa E. Correlations of pipe model parameters with climatic variables and stand characteristics. In: Mohren G M J, Kramer K, Sabate S eds. *Impacts of Global Change on Tree Physiology and Forest Ecosystems*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1997. 287~291.
- [12] Fisher J B. Branching patterns and angles in trees. In: Givnish T J ed. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. 493~523.
- [13] SAS. SAS/ATAT Guide for Personal Computer. 6th edition. Cray; SAS Institute. 1985.
- [14] Morison J I L, Lawlor D W. Interactions between increasing CO<sub>2</sub> concentration and temperature on plant growth. *Plant Cell Environment*, 1999, **22**: 659 ~ 682.
- [15] Arft A M, et al. Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecol Monogr.*, 1999, **69**:491~511.
- [16] Shinozaki K, et al. A quantitative analysis of plant form-The pipe model theory. I. Basic analysis. *Jap J Ecol.*, 1964, **14**: 97~105.
- [17] Hari P, et al. Trees as water transport systems. *Silva Fennica*, 1986, **20**: 205~210.