

# 内蒙古高原不同生境三种锦鸡儿属植物的水力 结构特征及其对环境因子的响应

李 晶 ,高玉葆\* ,郑志荣 ,高增璐

(南开大学生命科学学院 ,天津 300071 )

**摘要** :以生长在内蒙古高原不同生境条件下的小叶锦鸡儿、中间锦鸡儿和柠条锦鸡儿为研究对象 ,通过定点观测 1 年生枝条水力结构特征在不同季节的日变化 ,结合气候因子的相关性分析 ,比较不同环境条件下 3 种锦鸡儿植物输水效率与调节能力的高低 ,进一步分析旱生植物如何通过调整水分传输来适应变化着的环境条件。结果表明 ,在一定范围内 ,3 种供试植物的水力结构参数都与气温呈显著的线性负相关 ,与大气相对湿度呈线性正相关关系。同种锦鸡儿植物在不同季节的输水效率比较 ,总的趋势是夏季 > 春季 > 秋季 ;比较同一季节不同种锦鸡儿的输水效率 ,基本上是柠条锦鸡儿 > 中间锦鸡儿 > 小叶锦鸡儿 ;在比导率对环境因子的敏感度方面 ,季节之间的差异是夏季 > 春季 > 秋季 ,物种之间是柠条锦鸡儿 > 中间锦鸡儿 > 小叶锦鸡儿。一方面日变幅的差异可以体现敏感度的不同 ,另一方面比导率与大气温度、湿度线性回归方程的斜率也可以体现敏感度的相对高低。这些结果证实了栓塞引起的导水率的下降并不都产生负面影响 ,相反它具有有限流节水的积极作用。

**关键词** :小叶锦鸡儿 ,中间锦鸡儿 ,柠条锦鸡儿 ,水力结构 ,日变化 ,气候因子

文章编号 :1000-0933 (2007)03-0837-09 中图分类号 :Q142 ,Q945 文献标识码 :A

## The hydraulic architecture of three *Caragana* species and its relationship with environmental factors in different habitats of the Inner Mongolia Plateau

LI Jing ,GAO Yu-Bao\* ,ZHENG Zhi-Rong ,GAO Zeng-Lu

College of Life Science ,Nankai University ,Tianjin 300071 ,China

*Acta Ecologica Sinica* 2007 27 (3) 0837 ~ 0845.

**Abstract** : We studied the diurnal dynamics of the hydraulic architecture parameters of *Caragana microphylla* Lam. , *C. davazamcii* Sancz and *C. korshinskii* Kom. , which grew in different habitats of the Inner Mongolia plateau , and their relationship with environmental factors affecting water relations. The research was conducted on 1-year-old twigs *in situ* in order to compare the hydraulic efficiency and regulating abilities of the three *Caragana* species. We also analyzed how plants , subjected to drought stress , regulated water transportation to cope with variable environments. The relationship between hydraulic architecture parameters and air temperature followed a linear function with negative slope , while the relationships between these parameters with atmospheric humidity were positive. Comparing the hydraulic efficiency among the three seasons , the descending order was summer > spring > autumn. In the same season , the hydraulic efficiency of *C. korshinskii* was higher than that of *C. microphylla* which was in turn higher than *C. microphylla*. It can be concluded from the range of  $K_s$  , and the slope of two linear functions , that there were significant differences in the sensitivity of specific

基金项目 :国家重点基础研究发展规划资助项目 (2007CB106802)

收稿日期 :2006-02-20 ;修订日期 :2006-09-20

作者简介 :李晶 (1975 ~ ) ,女 ,山东东平人 ,博士生 ,主要从事植物生理生态学研究。E-mail :crystal\_lj@eyou.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail :ybgao@nankai.edu.cn

**Foundation item** :This work was financially supported by National Key Basic Research Special Foundation Project (No. 2007CB106802)

**Received date** 2006-02-20 ; **Accepted date** 2006-09-20

**Biography** :LI Jing , Ph. D. candidate , mainly engaged in plant physiological ecology. E-mail :crystal\_lj@eyou.com

conductivity to environmental factors, both among species and in different seasons, with the sensitivity order being summer > spring > autumn. In the same season, *C. korshinskii* was the most sensitive to the changes of environment, and the sensitivity of *C. davazamcii* was higher than *C. microphylla*. The results also supported the view that the reduction of hydraulic efficiency due to embolism in xylem could benefit the plants subjected to water deficit, by means of limiting water loss.

**Key Words:** *Caragana microphylla*; *C. davazamcii*; *C. korshinskii*; hydraulic architecture; diurnal variation; climatic factor

锦鸡儿属隶属豆科,落叶灌木,是欧亚大陆温带的特有属,高山灌丛的建群成分之一。全属 90 余种,其中有 70 多种分布于我国,主要分布于黄河流域以北的干旱地区、青藏高原和喜马拉雅山等地<sup>[1]</sup>。由于锦鸡儿植物对于干旱半干旱区的水土保持、防风固沙具有良好的生态环境效益,因此以往研究很多,包括区系划分<sup>[2]</sup>、种属划分<sup>[3]</sup>、形态解剖学<sup>[4~6]</sup>、生理生态学<sup>[7,8]</sup>和分子生物学<sup>[9]</sup>等各个方面。锦鸡儿植物分布的天然生境多为干旱半干旱区,水分是其生境中占主导地位的环境因子,因此,锦鸡儿植物水分关系的研究至关重要。

我国从 20 世纪 80 年代就展开了对锦鸡儿植物耐旱生理特性的研究,特别是近年来随着新的实验方法和手段的运用,对于锦鸡儿植物光合和水分生理特性等的研究更为深入<sup>[10~12]</sup>。然而,植物对水分胁迫的反应不是一个或者几个单独过程简单的组合,而是一个复杂的具有综合反馈能力的调节系统<sup>[13]</sup>。由于光合器官能够最直接地反映干旱的危害,因此研究较多;又由于水分的吸收器官-根系的分布、类型等与植物耐旱性关系密切,也有报道<sup>[14]</sup>。然而对于干旱胁迫下水分在植物体内的运输状况以及对于水分生理生态行为影响的研究较少,而且多集中于树木,对于旱生灌木少有涉及。

本研究以广泛分布在内蒙古高原东部与中西部的 3 种锦鸡儿属植物,即小叶锦鸡儿、中间锦鸡儿、柠条锦鸡儿为研究对象,在水分生理生态学研究基础上,进行水力结构的研究,并且结合大气温度、湿度等环境因子,试从水分运输的角度更深入地理解锦鸡儿植物的耐旱机理。

## 1 材料和方法

### 1.1 自然概况

实验区分别选在(1)中国科学院内蒙古草原生态系统研究定位站(以下简称内蒙古草原站)(116°04'~117°05'E, 43°26'~44°08'N),该站位于内蒙古东部锡林郭勒草原,年平均降雨量为 350 mm,年平均温度为 0.2℃,属大陆性温带半干旱草原气候;(2)内蒙古水利科学研究所准格尔旗皇甫川试验站(简称皇甫川试验站)(111°07'E, 39°45'N),该站位于内蒙古西部鄂尔多斯高原和黄土高原的过渡带,年平均降雨量为 369 mm,蒸发量为 1949.6 mm,年平均温度为 6.2℃,属典型半干旱气候;(3)中国科学院植物研究所鄂尔多斯沙地草地生态研究站(简称内蒙古沙地)(109°51'E, 39°02'N),位于鄂尔多斯高原南部毛乌素沙地东北,年平均降雨量 360 mm,年平均温度为 6.3℃,属典型半干旱气候。

实验期间,3 个实验区的主要气候因子,即光合辐射、气温、空气相对湿度等,都存在明显的日变化和季节变化,而且地区之间存在差异。一天当中,光合辐射和气温都是早晚低,中午最高,空气相对湿度则相反。不同季节间,草原站和皇甫川试验站的光合辐射都是夏季稍高于春、秋两季,沙地站则是夏季略低于另两个季节,3 个定位站的气温都是夏季最高,午间最高温达到 40℃;草原站夏季空气相对湿度最高,皇甫川试验站春季略高于夏、秋两季,沙地站则是秋季最高。3 个定位站中,沙地站的气温始终高于另外两站,草原站的气温最低,尤其是在秋季,光合辐射则是草原站稍高于另两站,夏季草原站的空气相对湿度大于皇甫川试验站和沙地站,春季皇甫川试验站最大,秋季沙地站的空气湿度最大。

### 1.2 实验材料与方法

观测植物分别为草原站的小叶锦鸡儿,皇甫川试验站的中间锦鸡儿和沙地站的柠条锦鸡儿。每种植物都选取无灌溉正常生长的 15~20 年生健康植株 4~6 株,进行定株测定。所测枝条为 1 年生小枝,待测茎段长

约 5 cm ,直径约 3 mm。

实验于 2005 年的 5 月、7 月和 9 月份 (分别代表锦鸡儿生长的春季、夏季、秋季) ,对 3 种植物的 1 年生枝条木质部水力结构参数进行日变化的观测 ,测定选择在晴天进行。选取生长在树冠中部向阳方向的 1 年生健康枝条 ,每次测定 6 ~ 8 个重复 ,测量从 6 :00 开始 ,直到 20 :00 ,间隔时间为 2h。

水力结构参数的测定采用改良的冲洗法<sup>[15~17]</sup> ,所用冲洗液为 10 mmol/L 的草酸溶液 ,压力梯度 ( $\Delta P$ ) 定义为水压 MPa 除以茎段长度 (L)。

使用 Li-6400 光合仪同步测量光照、温度、空气相对湿度等气候因子。

## 2 结果与分析

### 2.1 小叶锦鸡儿、中间锦鸡儿和柠条锦鸡儿 1 年生枝条水力结构随时间的变化

#### 2.2.1 不同季节观测日导水率的日变化

单位压力梯度下的导水率 ( $K_h$ ) 是植物水力结构研究中常用的指标之一 ,能够直接反映植物茎段导水能力的强弱 ,在数值上等于通过一个离体茎段的水流量与该茎段引起水流动的压力梯度的比值<sup>[18~22]</sup>。在同一植株内 ,导水率主要受茎段直径大小的影响 ,直径越大 ,导水率越高 ,水分传输速度越快<sup>[23~24]</sup>。

由图 1 可以看出 ,3 种锦鸡儿植物在不同季节测定日导水率的日变化趋势相似 ,都是清晨的导水率较高 ,日出以后随着光照增强、气温升高 ,再加上空气湿度的下降 ,输导组织内蒸腾拉力不断加大 ,连续运输的水柱产生不同程度的栓塞 ,导水率下降 ,通常在 12 :00 ~ 14 :00 降到最低 ,此时由大气干旱造成的水分胁迫也最为严重。午后随着光照和气温的下降 ,导水率开始回升 ,夜晚恢复到与清晨相近的水平。

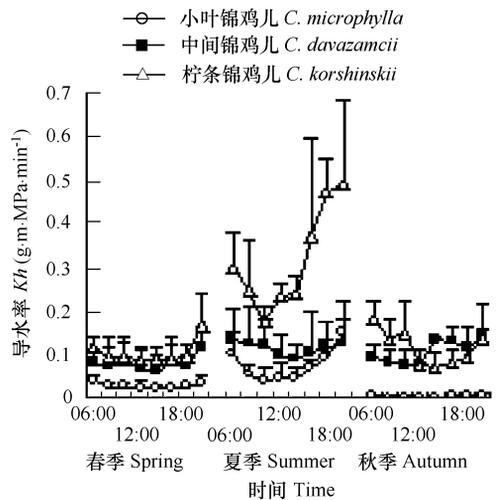


图 1 不同季节观测日 3 种锦鸡儿植物导水率的日变化

Fig. 1 The diurnal variation of hydraulic conductivity in 1-year-old twigs of the *Caragana* species in different seasons  $K_h$ : hydraulic conductivity

表 1 不同季节 3 种锦鸡儿植物 1 年生枝条导水率日变化

Table 1 The diurnal variation of hydraulic conductivity in 1-year-old twigs of the three *Caragana* species in different seasons

| 季节<br>Season | 导水率<br>Hydraulic conductivity | 植物名称 Name of species        |                            |                             |
|--------------|-------------------------------|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|
|              |                               | 小叶锦鸡儿 <i>C. microphylla</i> | 中间锦鸡儿 <i>C. davazamcii</i> | 柠条锦鸡儿 <i>C. korshinskii</i> |
| 春季 Spring    | $K_{h_{max}}$                 | 0.0424                      | 0.1189                     | 0.1661                      |
|              | $K_{h_{min}}$                 | 0.0241                      | 0.0629                     | 0.0886                      |
|              | $K_{h_{max}} - K_{h_{min}}$   | 0.0183                      | 0.0560                     | 0.0775                      |
|              | 日平均值 Mean                     | 0.0309 <sup>c</sup>         | 0.0843 <sup>b</sup>        | 0.1048 <sup>a</sup>         |
| 夏季 Summer    | $K_{h_{max}}$                 | 0.1507                      | 0.1348                     | 0.4899                      |
|              | $K_{h_{min}}$                 | 0.0399                      | 0.0912                     | 0.1778                      |
|              | $K_{h_{max}} - K_{h_{min}}$   | 0.1108                      | 0.0436                     | 0.3120                      |
|              | 日平均值 Mean                     | 0.0762 <sup>c</sup>         | 0.1159 <sup>b</sup>        | 0.3172 <sup>a</sup>         |
| 秋季 Autumn    | $K_{h_{max}}$                 | 0.0081                      | 0.1451                     | 0.1530                      |
|              | $K_{h_{min}}$                 | 0.0041                      | 0.0772                     | 0.0747                      |
|              | $K_{h_{max}} - K_{h_{min}}$   | 0.0040                      | 0.0679                     | 0.0783                      |
|              | 日平均值 Mean                     | 0.0062 <sup>b</sup>         | 0.1078 <sup>a</sup>        | 0.1178 <sup>a</sup>         |

$K_{h_{max}}$ 、 $K_{h_{min}}$ 、 $K_{h_{max}} - K_{h_{min}}$  分别是导水率的最大值、最小值和日变幅 ,角标中字母相同差异不显著 ,字母不同差异显著 ; ( $\alpha = 0.05$  ) ,下同

$K_{h_{max}}$  ,  $K_{h_{min}}$  , and  $K_{h_{max}} - K_{h_{min}}$  presenting in the format represent the maximum , minimum , and the diurnal range respectively ; Same letter denotes non-significant difference while different letter denotes a significant difference ( $\alpha = 0.05$ ) the same below

虽然 3 种锦鸡儿在不同季节都表现出相同的日变化趋势 ,但是不同种锦鸡儿植物之间 ,由于自身结构特

点与所处环境条件的不同,导水率也存在一定程度的差异。由图 1 和表 1 可知,在春、夏、秋 3 个季节,柠条锦鸡儿的导水率均高于小叶锦鸡儿和中间锦鸡儿,尤其是在夏季,柠条锦鸡儿的导水率最大值为  $0.4899 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ,最小值为  $0.1778 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ,日平均值为  $0.3172 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ ,而小叶锦鸡儿和中间锦鸡儿的日变化值分别在  $0.0399 \sim 0.1507 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ 、 $0.0912 \sim 0.1348 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$  范围内,显著低于柠条锦鸡儿。3 种锦鸡儿植物当中,小叶锦鸡儿的导水率最低,特别是在秋季,小叶锦鸡儿导水率的日变化值在  $0.0041 \sim 0.0081 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$  之间,日平均值为  $0.0062$ ,比中间锦鸡儿和柠条锦鸡儿低两个数量级;中间锦鸡儿在春、夏两季的导水率显著低于柠条锦鸡儿,秋季则差异不大,日平均值分别为  $0.1078 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ 、 $0.1178 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

对于同一种锦鸡儿植物,由于季节间环境条件的差异,导水率日变化也存在不同程度的差异:其中变化幅度最大的是柠条锦鸡儿,夏季测定日导水率明显高于春秋两季;其次是小叶锦鸡儿,秋季测定日导水率显著低于春夏两季;中间锦鸡儿导水率的季节变化不显著。

### 2.2.2 不同季节比导率的日变化

在水力结构参数里,比导率 ( $K_s$ ) 是单位茎段边材横截面积的导水率,可以直接反映茎段孔隙值的大小。

由于研究过程中所选取的茎段直径差别不大,都在  $2 \sim 3 \text{ mm}$  之间,因此不论是不同季节的日变化趋势,还是不同种锦鸡儿之间比导率绝对数值的比较,都和导水率的情形相似。从图 2 可以看出,3 种锦鸡儿比导率的日变化都是早晚高、中午低,这种变化规律和李吉跃<sup>[19, 25, 26]</sup>等人的研究结果一致。

不同种锦鸡儿之间的比较结果与导水率情形大致相同:夏季柠条锦鸡儿的比导率显著高于小叶锦鸡儿和中间锦鸡儿,日变化值为  $3.2115 \sim 5.8584 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$ ,小叶锦鸡儿最小,为  $0.8013 \sim 1.9465 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$ ,中间锦鸡儿的比导率处于两者之间,日变化值为  $1.7798 \sim 2.3570 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$ ;春、秋两季都是小叶锦鸡儿的比导率最低,分别为  $0.3422 \sim 0.4518$ 、 $0.0685 \sim 0.1393 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$ ;在这两个季节中间锦鸡儿和柠条锦鸡儿的比导率无显著差异。同种锦鸡儿在不同季节的比较,3 种锦鸡儿植物都是夏季比导率最高,小叶锦鸡儿在秋季的比导率最低,中间锦鸡儿和柠条锦鸡儿则是春季最低。

较大的比导率日变幅预示着植物发生了较严重的栓塞<sup>[19, 20, 27]</sup>。柠条锦鸡儿夏季比导率最高,但日变幅也最大,如表 2 所示,夏季日变幅达到了  $2.6269 \text{ g}\cdot\text{m}\cdot$

$\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$ ,这表明输水效率相对容易随着水分胁迫程度的增加而降低,也证实了输水结构的有效性和安全性不可兼得的理论<sup>[16, 17, 28, 29]</sup>。小叶锦鸡儿的日变幅最低,与之对应的是较低的比导率,这可能与植物本身输水结构的特点有关,根据 Poiseuille 方程,比导率与导管平均直径的 4 次方成正比<sup>[18]</sup>,推测小叶锦鸡儿的木质部导管直径和数目要比中间锦鸡儿和柠条锦鸡儿的小,而且窄导管所占比例较大。

### 2.2.3 不同季节 3 种锦鸡儿叶比导率的比较

叶比导率 ( $LSC$ ) 是描述茎段末端叶供水状况的重要指标,等于导水率 ( $K_h$ ) 除以茎段末端的叶面积 ( $LA$ ,  $\text{m}^2$ ) 或者叶干重 ( $LW$ ,  $\text{g}$ ),数值越高说明茎段末端单位叶面积的供水情况越好,反之越差<sup>[18, 19, 23, 24]</sup>。

如图 3 所示,3 种锦鸡儿植物在不同季节叶比导率的日变化趋势,也是早晚高,中午低,这就意味着随气温升高和空气相对湿度的下降,茎段末端叶片的供水量呈下降趋势,达到一定程度后,会直接影响叶片的光合作用、蒸腾与气孔导度<sup>[30, 31]</sup>。季节变化方面,3 种锦鸡儿植物的叶比导率基本上都是夏季最高,秋季最低,尤

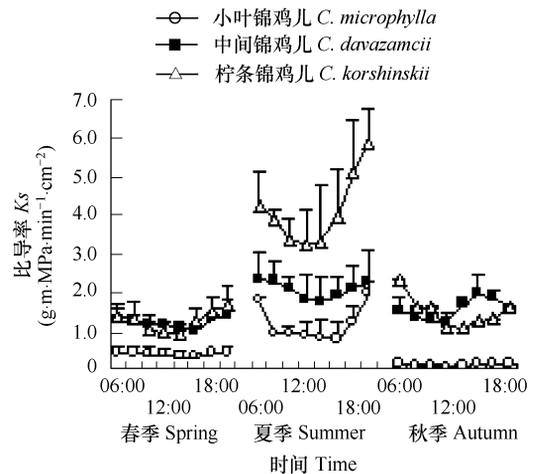


图 2 3 种锦鸡儿植物在不同季节的比导率日变化

Fig. 2 The diurnal variations of specific conductivity in 1-year-old twigs of three *Caragana* species  $K_s$

其是小叶锦鸡儿,秋季的叶比导率远低于春夏两季。

表 2 3 种锦鸡儿植物在不同季节比导水率的日变化

Table 2 The diurnal variations of specific conductivity in 1-year-old twigs of three *Caragana* species

| 季节<br>Season | 比导率<br>Specific conductivity | 植物名称 Name of species        |                            |                             |
|--------------|------------------------------|-----------------------------|----------------------------|-----------------------------|
|              |                              | 小叶锦鸡儿 <i>C. microphylla</i> | 中间锦鸡儿 <i>C. davazancii</i> | 柠条锦鸡儿 <i>C. korshinskii</i> |
| 春季 Spring    | $Ks_{max}$                   | 0.4518                      | 1.4018                     | 1.6821                      |
|              | $Ks_{min}$                   | 0.3422                      | 1.0478                     | 0.9357                      |
|              | $Ks_{max} - Ks_{min}$        | 0.1096                      | 0.3540                     | 0.7464                      |
|              | 日平均值 Mean                    | 0.4085 <sup>b</sup>         | 1.2085 <sup>a</sup>        | 1.2670 <sup>a</sup>         |
| 夏季 Summer    | $Ks_{max}$                   | 1.9465                      | 2.3570                     | 5.8584                      |
|              | $Ks_{min}$                   | 0.8013                      | 1.7798                     | 3.2115                      |
|              | $Ks_{max} - Ks_{min}$        | 1.1452                      | 0.5772                     | 2.6469                      |
|              | 日平均值 Mean                    | 1.1683 <sup>c</sup>         | 2.0775 <sup>b</sup>        | 4.1287 <sup>a</sup>         |
| 秋季 Autumn    | $Ks_{max}$                   | 0.1393                      | 1.9581                     | 2.3593                      |
|              | $Ks_{min}$                   | 0.0685                      | 1.2199                     | 1.0530                      |
|              | $Ks_{max} - Ks_{min}$        | 0.0708                      | 0.7382                     | 1.3063                      |
|              | 日平均值 Mean                    | 0.0708 <sup>b</sup>         | 1.5616 <sup>a</sup>        | 1.5009 <sup>a</sup>         |

$Ks_{max}$ 、 $Ks_{min}$ 、 $Ks_{max} - Ks_{min}$  分别是比导率的最大值、最小值和日变幅,角标字母同表 1。  $Ks_{max}$ 、 $Ks_{min}$  和  $Ks_{max} - Ks_{min}$  in the format represent the maximum, minimum, and the diurnal range respectively. The letters have the same meaning as in Table 1

不同种锦鸡儿植物的叶比导率具有较大差异。生长于鄂尔多斯高原的柠条锦鸡儿叶比导率最高,尤其是在夏季,清晨最高叶比导率为  $0.3304 \text{ g} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ,显著高于小叶锦鸡儿和中间锦鸡儿 ( $0.1085$ ,  $0.1293 \text{ g} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ );中间锦鸡儿的叶比导率在春夏两季低于柠条锦鸡儿,秋季与之大体相同;小叶锦鸡儿生长于水分胁迫程度相对较小的锡林郭勒草原,其叶比导率始终最低,尤其是在秋季,最大值只有  $0.0079 \text{ g} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ 。

#### 2.2.4 不同种锦鸡儿植物胡伯尔值的比较

胡伯尔值 ( $HV$ ) 被定义为边材横截面积 (对于 1 年生枝条即为茎段横截面积) 除以茎段末端的叶干重,表示对单位叶生物量的茎组织投入量,其值越大,说明维持单位叶生物量水分供给所需的茎干组织投入就越大。

根据实地测量结果,胡伯尔值没有出现明显的日变化,但季节差异依然存在。3 种锦鸡儿植物都是春季胡伯尔值最高,小叶锦鸡儿秋季略高于夏季,柠条锦鸡儿的胡伯尔值夏季高于秋季,中间锦鸡儿夏秋两季相差不大。这与植物在不同测定月份枝端叶片的生长节律密切相关。正是由于枝条末端叶生物量具有明显的季节变化,而 1 年生枝条横截面积比较稳定,因此在生长旺盛的夏秋两季,单位叶生物量得到的供水组织相对较小,春季由于锦鸡儿植物在展叶完成后正值花期,营养生长相对缓慢,造成地上部生物量不高,单位叶生物量能够得到较多的供水组织,即胡伯尔值较大。

不同种锦鸡儿之间,胡伯尔值也有很大差异。如图 4 所示,春季,小叶锦鸡儿的胡伯尔值最大,日平均值为  $0.1828 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ,柠条锦鸡儿稍高于中间锦鸡儿,分别为  $0.0981 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$  和  $0.0745 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ;夏季中间锦鸡儿的胡伯尔值最小,小叶锦鸡儿和柠条锦鸡儿差异不显著;秋季 3 种锦鸡儿的胡伯尔值顺序为小叶锦鸡儿 > 柠条锦鸡儿 > 中间锦鸡儿,这是由于小叶锦鸡儿所处地区生长季节短,秋季落叶早于中间锦鸡儿和柠条锦鸡儿,因此胡伯尔值显著高于后两种锦鸡儿。

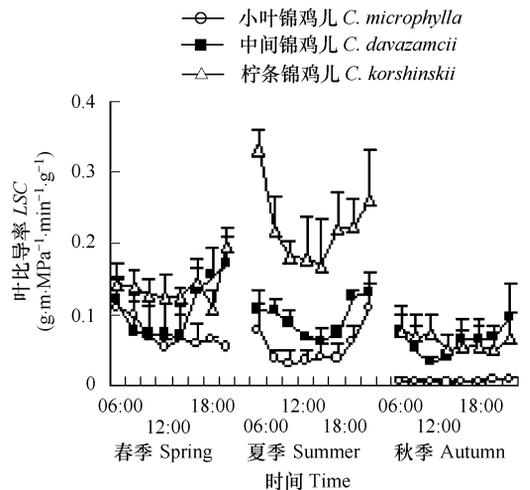


图 3 3 种锦鸡儿植物叶比导率在不同季节的日变化

Fig. 3 The diurnal variations of leaf specific conductivity in 1-year-old twigs of three *Caragana* species LSC

### 2.3 水力结构参数与环境因子的关系

由以上实验结果可知(图 1~4;表 1~2),水力结构参数不仅因物种而异,而且与环境因子密切相关,在一定范围内,导水率、比导率和叶比导率都会随着光照强度和气温的升高、空气湿度的下降而呈下降趋势。但是不同植物输水效果对于环境条件变化的敏感程度又有所差异,即使是同一植物,在生长季的不同时段,木质部输水效率对环境变化的敏感程度也不相同。

环境因子中最能影响植物水分平衡的因子包括空气温度、空气相对湿度和土壤含水量,由于所研究区域土壤均为风沙土,表层干沙层的存在有效阻隔了土壤下层水分的蒸发,因此含水量没有发生明显的日变化。由此可以认为造成植物水分胁迫的主要是地上部的大气干旱,从而本研究只分析气温和湿度对于水力结构的影响。

根据前面的结果,运用回归分析,以水力结构中的比导率为例,建立多种植物在不同季节与气温和相对湿度之间关系的数学模型。结果表明,比导率与环境温度、空气相对湿度均呈现显著的线性回归关系, $R^2$ 在 0.7473~0.9655 之间。分别用通式表示:

$$\text{温度回归} \quad y = ax + b$$

$$\text{相对湿度回归} \quad y = mx + n$$

式中  $a$ 、 $b$ 、 $m$ 、 $n$  是与物种和季节有关的常数。

表 3 3 种锦鸡儿植物在不同季节比导率与气温、相对湿度线性回归方程常数

Table 3 Constants in linear equations of relationships between  $K_s$  and air temperature, and between  $K_s$  and relative humidity in different seasons

| 植物名称<br>Name of species     | 季节<br>Season | 常数 Constants          |       |                      |                      |
|-----------------------------|--------------|-----------------------|-------|----------------------|----------------------|
|                             |              | $-a (\times 10^{-3})$ | $b$   | $m (\times 10^{-3})$ | $n (\times 10^{-2})$ |
| 小叶锦鸡儿 <i>C. microphylla</i> | 春季 Spring    | 1.244                 | 0.047 | 0.498                | 0.294                |
|                             | 夏季 Summer    | 3.389                 | 0.163 | 1.244                | 1.678                |
|                             | 秋季 Autumn    | 0.199                 | 0.009 | 0.100                | 0.284                |
| 中间锦鸡儿 <i>C. davazamcii</i>  | 春季 Spring    | 10.105                | 0.345 | 4.380                | -0.358               |
|                             | 夏季 Summer    | 4.729                 | 0.258 | 3.036                | 3.833                |
|                             | 秋季 Autumn    | 1.792                 | 0.108 | 0.896                | 3.524                |
| 柠条锦鸡儿 <i>C. korshinskii</i> | 春季 Spring    | 3.883                 | 0.208 | 1.941                | 6.008                |
|                             | 夏季 Summer    | 12.842                | 0.682 | 5.774                | -0.368               |
|                             | 秋季 Autumn    | 4.629                 | 0.197 | 2.290                | -0.577               |

如表 3 所示,比导率与气温呈负相关,与空气相对湿度呈正相关关系。其中  $a$  值的绝对值越大, $m$  值越大,植物的输水效率越容易受空气温度和湿度的影响。

根据不同月份的观察结果可知,小叶锦鸡儿和柠条锦鸡儿的  $a$  值绝对值和  $m$  值都是夏季显著高于春秋两季,而且在春季小叶锦鸡儿的值明显大于秋季,柠条锦鸡儿则是秋季略高于春季,中间锦鸡儿则是春季 > 夏季 > 秋季。这说明小叶锦鸡儿和柠条锦鸡儿的木质部输水效率都是在夏季最易受环境条件的影响,中间锦鸡儿则是春季对环境条件的变化更敏感一些。不同植物在同一季节的敏感度也不一样,由表 3 可知,春季中间锦鸡儿的水分传输最易随环境条件的变化而变化,柠条锦鸡儿在夏、秋两季的敏感度都要显著高于中间锦鸡儿,小叶锦鸡儿敏感度最低。

式中  $b$  值和  $n$  值基本决定了输水效率的高低。总的来看  $b$  值大小的顺序为柠条锦鸡儿 > 中间锦鸡儿 >

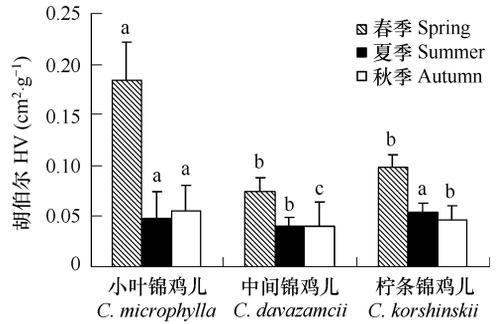


图 4 3 种锦鸡儿植物胡伯尔值的季节变化

Fig. 4 The seasonal variations of Huber Value in 1-year-old twigs of three *Caragana* species

小叶锦鸡儿  $\eta$  值中虽然部分数值为负值,但由于对应着较高的斜率,因此输水效率依然很高,在正值范围内,也是柠条锦鸡儿 > 中间锦鸡儿 > 小叶锦鸡儿。

综合以上分析,3种锦鸡儿当中,柠条锦鸡儿的输水效率最高,对环境因子的变化也最为敏感;中间锦鸡儿的输水效率与敏感性都处于中间;小叶锦鸡儿木质部输水效率最低,但是相对比较稳定,并不随环境条件的变化产生较大的变动。这些分析进一步说明了植物在水分运输方面,有效性和安全性是不可兼得的。

### 3 讨论

水力结构理论是由 Zimmermann 于 20 世纪 70 年代创立的,指的是植物在特定的环境条件下,为适应生存竞争的需要,形成的不同形态结构和水分运输供给策略<sup>[29]</sup>。随着水力结构学说的提出与广泛应用,特别是近几年与解剖学和生理生态学相结合,从中探索植物新的耐旱机理已经成为近几年国内外研究的热点<sup>[22, 32-34]</sup>。本文从水分传输的角度出发,通过比较不同生境条件下的小叶锦鸡儿、中间锦鸡儿和柠条锦鸡儿的水力结构特征(包括不同季节的日变化)以及与环境因子(主要是空气温度和空气相对湿度)的相关性分析,讨论了不同种锦鸡儿植物如何根据环境条件的改变及时调整自身的水分运输策略,满足植物在不同阶段的需水要求。

由前面的分析可知,3种锦鸡儿植物的水分传输在不同季节都存在明显的日变化。在一天当中,导水率、比导率和叶比导率都是早晚高,中午低,这对于降低植物午间蒸腾,减少水分丧失具有一定的积极作用。不同季节相比较,3种锦鸡儿都是夏季测定日的导水率、比导率和叶比导率最大,中间锦鸡儿和柠条锦鸡儿秋季稍高于春季,小叶锦鸡儿则是秋季最低,胡伯尔值基本上是春季最大,夏秋季节相对较小。水力结构的这种季节性差异与植物的生长节律相吻合,在植物生长的旺盛时期,水分传输效率也较大。

不同种锦鸡儿植物水力结构特征相比较,在导水率、比导率和叶比导率的日平均值和日变幅方面,总的趋势是柠条锦鸡儿 > 中间锦鸡儿 > 小叶锦鸡儿,胡伯尔值则是小叶锦鸡儿最大,中间锦鸡儿和柠条锦鸡儿差异不显著。种间输水效率的差异主要是由植物自身输水结构的特征决定的。

比导率与气温以及环境湿度的相关关系研究进一步表明,在一定的温度、相对湿度范围内,比导率和气温呈线性负相关,与相对湿度呈正相关。在3种锦鸡儿植物中,柠条锦鸡儿的输水效率对环境因子的变化最为敏感,尤其是在夏季大气干旱较为严重的条件下最容易产生栓塞从而降低导水率。根据张硕新等人<sup>[25, 26]</sup>对多个树种的水力结构研究结果证明,耐旱树种普遍会产生栓塞导致输水效率下降,这对于干旱胁迫条件下的植物限制水分丧失、增强抗旱性有积极作用。这也说明柠条锦鸡儿更能根据环境胁迫的变化,及时调整水分运输策略,在满足枝端叶片不同需水要求的前提下,尽量减少水分丧失,达到节水的目的。

以往研究都证实了引起导水率和比导率下降的主要原因是水分胁迫引起的栓塞,程度表现在变化幅度上,其数值大小由植物自身的木质部输导组织特性,即导管微观构造决定的,例如导管的直径大小、排列、导管壁厚、管间纹孔的大小、纹孔膜特征等都会不同程度地影响植物的输水效率<sup>[25, 35-37]</sup>。在 Poiseuille 方程中,木质部比导率与导管分子直径的4次方成正比。根据前面3种锦鸡儿植物水力结构特征的比较结果,可以推断,柠条锦鸡儿的输水结构最发达,导管分子直径大于小叶锦鸡儿和中间锦鸡儿,但也最容易发生栓塞;小叶锦鸡儿输水组织最不发达,输水效率最低,但也最不易产生栓塞,由此可以证明水分传输的有效性和安全性确实不可兼得。但容易产生栓塞并不等于植物的耐旱性差,植物可以在干旱胁迫条件下通过降低水分运输以减少叶端供水,最终避免过度失水。

综合以上分析,可以得出这样的解释:在水分条件较好的内蒙古中东部地区,小叶锦鸡儿由于大气干旱胁迫程度相对较小,而且由胡伯尔值的分析可知,末端叶片的输导组织投入量大,因此输水组织相对较不发达;在相对干旱的鄂尔多斯地区,由于生长季中水分条件变化幅度较大,气温高,大气蒸发强烈,这就需要植物具有发达而安全的输水组织,在水分条件较好的时候,能够具有较高的水分输导能力,提供给光合器官较多的水分,加快生长,而在干旱时段,较大导管组织的栓塞可以防止水分过度传输和丧失,利用不易发生栓塞的小导管进行有限的水分运输,满足植物在供水不足情况下的正常生长与存活,这也是植物限流抗旱特性的具体体现。该种解释是否合理还需要进行解剖学方面的分析做进一步的验证。

## References :

- [1] Li Z H , Bao Y J . Study on changes of population pattern and inter-species relationship of *Caragana* in Inner Mongolia steppe and desert region. *Journal of Arid Land Resources and Environment* ,2000 ,14 ( 1 ) :64 — 68.
- [2] Zhang M L . A preliminary analytic biogeography in *Caragana* (Fabaceae) . *Acta Botanica Yunnanica* ,1998 ,20 ( 1 ) :1 — 11.
- [3] Zhou D W , Wang A X , Li H . Classification and distribution of Sect *Caragana* of genus *Caragana* Fabr. (fabaceae) . *Journal of Northeast Normal University* ,1994 ,2 :64 — 68.
- [4] Chang Z Y , Zhang M L . Anatomical structures of young stems and leaves of some *Caragana* species with their ecological adaptabilities. *Bulletin of Botanical Research* ,1997 ,17 ( 1 ) :65 — 72.
- [5] Wang Z , Gao H W , Han J G , *et al.* Study on morphological variation of different populations of *Caragana korshinskii*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* ,2005 ,25 ( 1 ) :118 — 123.
- [6] Yang J Y , Yang J , Yang M B , *et al.* Leaf anatomical structures and ecological adaptabilities of 8 *Caragana* species on Ordos Plateau. *Journal of Arid Land Resources and Environment* ,2005 ,19 ( 3 ) :175 — 179.
- [7] Ma C C , Gao Y B , Jiang F Q , *et al.* The comparison studies of ecological land water regulation characteristics of *Caragana microphylla* and *Caragana stenophylla*. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 ( 7 ) :1442 — 1451.
- [8] Guo W H , Li B , Huang Y M , *et al.* Effects of severity of water stress on gas exchange characteristics of *Caragana intermedia* seedlings. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 ( 12 ) :2716 — 2722.
- [9] Wei W , Wang H X , Hu Z A , *et al.* Primary studies on molecular ecology of *Caragana* spp. populations distributed over Maowusu sandy grassland : from RAPD data. *Acta Ecologica Sinica* ,1999 ,19 ( 1 ) :16 — 22.
- [10] Liu M Z , Jiang G M , Li Y G , *et al.* Hydrological characteristics of different species in three habitats of Hunshandak Sandland. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 ( 7 ) :1465 — 1471.
- [11] Yang J , Gao Q Z , Li G Q , *et al.* A study on the water ecology of some dominant plants in Huangfuchuan basin. *Acta Ecologica Sinica* ,2004 ,24 ( 11 ) :2387 — 2394.
- [12] Zhou H Y , Li X R , Fan H W , *et al.* Physiological characteristics of several *Caragana* shrub species under extreme conditions. *Journal of Desert Research* ,2005 ,25 ( 2 ) :182 — 190.
- [13] Shen W J , Peng S L , Zhang S X . Studies on the xylem draught-tolerant characteristics of three draught-tolerant tree species. *Chinese Journal of Ecology* ,2000 ,19 ( 6 ) :1 — 6.
- [14] Liang J S , Zhang J H , Cao X Z . Effect of changes of temperature around roots in relation to water uptake by roots and leaf transpiration. *Acta Botanica Sinica* ,1998 ,40 ( 12 ) :1152 — 1158.
- [15] Zhai H B , Li J Y , Li B H , *et al.* Application of Darcy 's laws in testing water conductivity characteristics of *Pinus tabulaeformis* xylem. *Journal of Beijing Forestry University* ,2001 ,23 ( 4 ) :6 — 9.
- [16] Zimmermann M H . Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany* ,1978 ,56 :2286 — 2295.
- [17] Tyree M T , Graham M E D . The hydraulic architecture of *Thuja occidentalis* . *Canadian Journal of Botany* ,1983 ,61 :2105 — 2111.
- [18] Li J Y , Zhai H B . Hydraulic architecture and drought resistance of woody plants. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,2000 ,11 ( 2 ) :301 — 305.
- [19] Li J Y , Zhai H B , Liu X Y . Day and night change of hydraulic architecture characteristics. *Journal of Beijing Forestry University* ,2002 ,24 ( 4 ) :39 — 44.
- [20] Nijse J , Keijzer C J , Meeteren U V , *et al.* Xylem hydraulic conductivity related to conduit dimensions along chrysanthemum stems. *Journal of Experimental Botany* ,2001 ,355 ( 52 ) :319 — 327.
- [21] Tyree M T , Snyderman D A , Wilmot T R , *et al.* Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera marototoni*) . *Plant Physiology* ,1991 ,96 :1105 — 1113.
- [22] Zotz G , Tyree M T , Patino S . Hydraulic architecture and water relations of a flood-tolerant tropical tree , *Annona glabra*. *Tree Physiology* ,1997 ,17 :359 — 365.
- [23] Liu X Y , Li J Y , Zhai H B , *et al.* Discussion on drought resistance through hydraulic architecture of trees. *Journal of Beijing Forestry University* ,2003 ,25 ( 3 ) :48 — 54.
- [24] Liu X Y , Li J Y , Zhai H B . Change law of hydraulic architecture characteristics in ten woody plants in spring. *Journal of Beijing Forestry University* ,2004 ,26 ( 1 ) :35 — 40.
- [25] Zhang S X , Shen W J , Zhang Y Y . Ecophysiological effect of xylem embolism in six tree species. *Acta Ecologica Sinica* ,2000 ,20 ( 5 ) :788 — 794.
- [26] Zhang D , Zhang S X , Huang J Y , *et al.* The study of xylem embolism in some woody plants by controlling water gradient. *Journal of Northwest Forestry University* ,2004 ,19 ( 2 ) :18 — 21.
- [27] Melcher P J , Zwieniecki M A , Holbrook N M . Vulnerability of xylem vessels to cavitation in sugar maple , scaling from individual vessels to whole branches. *Plant Physiology* ,2003 ,131 :1775 — 1780.
- [28] Cao W H , Zhang X Y . The secondary xylem anatomy of 6 desert plants of *Caragana*. *Acta Botanica Sinica* ,1991 ,33 ( 3 ) :181 — 187.
- [29] Zimmermann M H . Xylem structure and the ascent of sap. Berlin :Spring-Verlag ,1983. 2 — 20.
- [30] Mencuccini M , Comstock J . Vulnerability to cavitation in populations of two desert species , *Hymenoclea salsola* and *Ambrosia dumosa* , from

different climate regions. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48 : 1323 – 1334.

- [31] Tognetti R, Michelozzi M, Giovannelli A. Geographical variation in water relations, hydraulic architecture and terpene composition of Aleppo pine seedlings from Italian provenances. *Tree Physiology*, 1999, 17 : 241 – 250.
- [32] Alder N N, Sperry J S, Pockman W T. Root and stem xylem embolism, stomatal conductance, and leaf turgor in *Acer grandidentatum* along a soil moisture gradient. *Oecologia*, 1996, 105 : 293 – 301.
- [33] Jordi M V, Ester P, Imma O, et al. Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine *Mediterranean* species. *Oecologia*, 2002, 133 (1) : 19 – 29.
- [34] Kolb K J, Davis S D. Drought tolerance and xylem embolism in co-occurring species of coastal sage and chaparral. *Ecology*, 1994, 75 : 648 – 659.
- [35] Tyree M T, Dixon M A. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Plant Physiology*, 1986, 66 : 397 – 405.
- [36] Sperry J S, Tyree M T. Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology*, 1988, 88 : 581 – 587.
- [37] Rieger M, Litvin P. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 331 (50) : 201 – 209.

#### 参考文献：

- [1] 李政海, 鲍雅静. 内蒙古草原与荒漠区的锦鸡儿属植物种群格局动态和种间关系的研究. *干旱区资源与环境*, 2000, 14 (1) : 64 ~ 68.
- [2] 张明理. 锦鸡儿属分析生物地理学的研究. *云南植物研究*, 1998, 20 (1) : 1 ~ 11.
- [3] 周道玮, 王爱霞, 李宏. 锦鸡儿属锦鸡儿组植物分类与分布的研究. *东北师范大学学报(自然科学版)*, 1994, 2 : 64 ~ 68.
- [4] 常朝阳, 张明理. 锦鸡儿属植物幼茎及叶的解剖结构及其生态适应性. *植物研究*, 1997, 17 (1) : 65 ~ 71.
- [5] 王赞, 高洪文, 韩建国 等. 柠条锦鸡儿不同居群形态变异研究. *西北植物学报*, 2005, 25 (1) : 118 ~ 123.
- [6] 杨九艳, 杨劫, 杨明博. 鄂尔多斯高原锦鸡儿属植物叶的解剖结构及其生态适应性. *干旱区资源与环境*, 2005, 19 (3) : 175 ~ 179.
- [7] 马成仓, 高玉葆, 蒋福全 等. 小叶锦鸡儿和狭叶锦鸡儿的生态和水分调节特性比较研究. *生态学报*, 2004, 24 (7) : 1442 ~ 1451.
- [8] 郭卫华, 李波, 黄永梅 等. 不同程度的水分胁迫对中间锦鸡儿幼苗气体交换特征的影响. *生态学报*, 2004, 24 (12) : 2716 ~ 2722.
- [9] 魏伟, 王洪新, 胡志昂. 毛乌素沙地柠条群体分子生态学初步研究: RAPD 证据. *生态学报*, 1999, 19 (1) : 16 ~ 22.
- [10] 刘美珍, 蒋高明, 李永庚 等. 浑善达克沙地三种生境中不同植物的水分生理生态特征. *生态学报*, 2004, 24 (7) : 1465 ~ 1471.
- [11] 杨劫, 高清竹, 李国强 等. 皇甫川流域几种主要植物水分生态特征. *生态学报*, 2004, 24 (11) : 2387 ~ 2394.
- [12] 周海燕, 李新荣, 樊恒文 等. 极端条件下几种锦鸡儿属灌木的生理特性. *中国沙漠*, 2005, 25 (2) : 182 ~ 190.
- [13] 申卫军, 张硕新. 3 个耐旱树种木质部栓塞化的脆弱性及其恢复能力. *生态学杂志*, 2000, 19 (6) : 1 ~ 6.
- [14] 梁建生, 张建华, 曹显祖. 根系环境温度变化对根系吸水和叶片蒸腾的影响. *植物学报*, 1998, 40 (12) : 1152 ~ 1158.
- [15] 翟洪波, 李吉跃, 李保华 等. Darcy 定律在测定油松木质部导水特征中的应用. *北京林业大学学报*, 2001, 23 (4) : 6 ~ 9.
- [16] 李吉跃, 翟洪波. 木本植物水力结构与抗旱性. *应用生态学报*, 2000, 11 (2) : 301 ~ 305.
- [17] 李吉跃, 翟洪波, 刘晓燕. 树木水力结构特征的昼夜变化规律. *北京林业大学学报*, 2002, 24 (4) : 39 ~ 44.
- [18] 刘晓燕, 李吉跃, 翟洪波 等. 从树木水力结构特征探讨植物耐旱性. *北京林业大学学报*, 2003, 25 (3) : 48 ~ 54.
- [19] 刘晓燕, 李吉跃, 翟洪波. 10 种木本植物水利结构特征春季变化规律. *北京林业大学学报*, 2004, 26 (1) : 35 ~ 40.
- [20] 张硕新, 申卫军, 张远迎. 六种木本植物木质部栓塞化生理生态效应的研究. *生态学报*, 2000, 20 (5) : 788 ~ 794.
- [21] 张丹, 张硕新, 黄菊莹 等. 不同水分梯度下几个树种木质部栓塞的研究. *西北林学院学报*, 2004, 19 (2) : 18 ~ 21.
- [22] 曹宛虹, 张新英. 锦鸡儿属 6 种沙生植物次生木质部解剖. *植物学报*, 1991, 33 (3) : 181 ~ 187.