

DOI: 10.5846/stxb201212121794

陈佳村, 李秧秧, 左力翔. 陕北沙地小叶杨“小老树”的水力适应性. 生态学报, 2014, 34(15): 4193-4200.

Chen J C, Li Y Y, Zuo L X. The hydraulic acclimation of old and dwarf *Populus simonii* trees growing on sandy soil in northern Shaanxi Province, China. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(15): 4193-4200.

陕北沙地小叶杨“小老树”的水力适应性

陈佳村^{1,2}, 李秧秧^{1,3,*}, 左力翔⁴

(1. 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100;

2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 西北农林科技大学水土保持研究所, 杨凌 712100;

4. 西北农林科技大学资源环境学院, 杨凌 712100)

摘要:以黄土高原“小老树”发生面积最大的树种-小叶杨为例,研究了不同水分生境下(水分相对好的沟道和干旱的梁坡片沙地,分别标记为生境 A 和生境 B)小叶杨的生长、光合、水力学特性等,试图探讨小叶杨“小老树”对干旱生境的适应机制。结果表明:生境 B 小叶杨树高、地径、1 m 树高处直径明显小于生境 A,同时其主茎顶端枯枝长度大于生境 A;生境 B 小叶杨叶净光合速率和气孔导度明显低于生境 A。两种生境下小叶杨黎明前和正午叶水势无显著差异,生境 B 小叶杨正午时小枝枝干的比导水率明显低于生境 A,但两种生境的比叶导水率则无显著差异,生境 B 小叶杨的 Huber 值明显大于生境 A。生境 B 小叶杨枝干的 P_{50} (导水率损失 50%时所对应的木质部水势)比生境 A 低约 0.76 MPa 左右,其气孔关闭的水势比生境 A 晚 0.2 MPa 左右,生境 B 小叶杨水分传输安全距离明显大于生境 A。表明干旱生境下小叶杨高 Huber 值和低气孔导度有助于其叶水分关系维持相对稳定,低光合速率和维持大的水分传输安全距离所需的木质部碳投资增加是小叶杨形成“小老树”的重要原因。

关键词:小老树; 小叶杨; 抵抗空穴化能力; 气孔调节; 水分传输安全距离

The hydraulic acclimation of old and dwarf *Populus simonii* trees growing on sandy soil in northern Shaanxi Province, China

CHEN Jiacun^{1,2}, LI Yangyang^{1,3,*}, ZUO Lixiang⁴

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

4 College of Resources and Environment, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: One of the most serious problems occurring during the rehabilitation of vegetation in the Loess Plateau in China is the existence of large areas of old and dwarf trees as a result of irrational afforestation measures. These old and dwarf trees not only are not effective in soil and water conservation, as windbreaks and in stabilizing blowing sand, but also do not provide direct economic benefits to local farmers. *Populus simonii* trees make up the largest area of old and dwarf tree plantations on the Loess Plateau, so information related to how this species adapts to habitats with differing levels of water availability is critical for predicting their survival, growth and water use, for preventing the planting of additional low productivity forest plantations, and for providing theoretical guidance for the future transformation of these old and dwarf trees. Hence, the growth, photosynthesis and hydraulic traits of planted *Populus simonii* trees were studied with the aim of elucidating the hydraulic acclimation mechanisms of old and dwarf trees growing in two habitats, wet gully-channels (habitat

基金项目:国家自然科学基金项目(31070541);国家林业局公益行业科研专项(200904056)

收稿日期:2012-12-12; 网络出版日期:2014-03-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yyli@ms.iswc.ac.cn

A) and dry gully-slope sandy soils (habitat B). The results indicated that tree height, basal diameter and diameter at 1 m of tree height for poplar trees in habitat B were significantly lower and branch dieback length on the major trunk was longer than those for trees in habitat A. Poplar trees in habitat B had a lower leaf photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (g_s) than trees in habitat A, while no difference in leaf-level intrinsic water use efficiency was found. Predawn and midday leaf water potential were the same for trees in both habitats. Field midday specific hydraulic conductivity (K_s) of branches of trees in habitat B was lower than that of those in habitat A, but leaf-level specific conductivity (K_l) was almost the same; the Huber value of poplar trees in habitat B was higher than that for trees in habitat A. Stem xylem water potential at 50% loss of conductivity (P_{50}) for poplar trees growing in habitat A was -1.85 MPa, and for two plots in habitat B was -2.54 and -2.68 MPa respectively, indicating that poplar trees on dry gully-slope sandy soils had stronger cavitation resistance. Stomata of poplar trees in habitat B showed lower sensitivity to leaf water potential and closed 0.2 MPa later than trees in habitat A. Poplar trees growing in habitat B had a greater safety margin than trees in habitat A. These results showed that a larger Huber value and a lower stomatal conductance in dry habitats help this species to maintain hydraulic homeostasis in their leaves; meanwhile, lower carbon assimilation rates and a larger carbon investment of the trees for maintaining a greater safety margin in dry habitat are probably the important reasons of formation of areas with old and dwarf trees in the Loess region.

Key Words: old and dwarf trees; *Populus simonii*; cavitation resistance; stomatal adjustment; hydraulic safety margin

土壤水分不足是导致黄土高原“小老树”形成的主要因素^[1-2],这些“小老树”突出表现为:植株生长矮小、顶端枯梢严重、病虫害普遍、生产力低下。探索这些“小老树”的形成机制对于其预防及改造有重要的理论和实践指导价值。以往这方面的研究主要集中在土壤水分的影响和调控上^[3],而从植物水分运动特性方面探讨其形成机制极少。

大量研究表明:植物木质部水分传输能力与光合作用之间呈显著正相关^[4-5]。“小老树”叶净光合速率和气孔导度显著低于正常水分下生长的树木^[6-7],间接表明其水分传输能力受到限制。土壤干旱时植物木质部导管会发生空穴化,从而导致部分输水通道栓塞而失去运输水分的功能,进而影响叶片气孔导度,降低植物的生长速率,严重情况下甚至会造成死亡。杨树是一类需水较多且对干旱敏感的树种,其对空穴化亦很敏感^[8-9]。空穴化是导致水滨边生长的杨树树冠出现大量枯枝的重要原因^[10],但不同杨树树种抵抗空穴化形成的能力并不相同。迄今为止,关于黄土高原“小老树”分布面积最大的速生树种小叶杨对栓塞的脆弱性尚无报道。植物除通过木质部投资的增加来增强其抵抗空穴化形成的能力以外,还常常通过气孔关闭来使叶水势维持在木质部发生大量栓塞的临界水势之上,从而保持一定的水分传输安全距离(safety margin)^[11-12]。因而植

物抵抗空穴化能力和气孔调节能力是植物重要的水分关系参数。故本文重点研究了不同水分生境下小叶杨抵抗空穴化形成的能力和气孔调节等水力特性,试图揭示小叶杨对干旱生境的适应机制。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验在位于陕西省榆林市神木县的六道沟流域($38^{\circ}46'$ — $38^{\circ}51'N$, $110^{\circ}21'$ — $110^{\circ}23'E$,海拔 1094 — 1274 m)进行。该流域地处黄土高原向毛乌素沙漠的过度地带,属典型的水蚀风蚀交错带。研究区属中温带半干旱气候,冬春季干旱少雨、多风沙,夏秋多雨,多年平均降水量为 437.4 mm,70%以上的降水集中在7—9月,年均气温 8.4 °C, ≥ 10 °C活动积温为 3248 °C,全年无霜期为 153 d,年日照时数为 2836 h,年总太阳辐射为 5922 MJ/m²。主要土壤类型有绵沙土、新黄土、红土及在沙地发育起来的风沙土和沙地淤土。植被为沙生植物和黄土区植物交错出现,属森林草原带向干草原过度地带^[13]。流域内除残存的少量天然灌木如山榆(*Ulmus macrocarpa*)、文冠果(*Xanthoceras sorbifolia*)、黄刺玫(*Rose xanthina*)和绣线菊(*Spiraea salicifolia*)等以外,主要以人工林为主,包括柠条(*Caragana korshinskii*)、沙柳(*Salix psammophila*)、紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)等人工灌

木林, 及小叶杨 (*Populus simonii*) 和旱柳 (*Salix matsudana*) 为主的人工乔木林。

1.2 试验设计

试验在 2012 年 8 月进行, 试验的小叶杨树龄约为 38 年左右。在水分相对好的沟道(生境 A)和干旱的梁坡片沙地(生境 B)上布设样地, 其中生境 A 布设 1 块样地(CK), 生境 B 布设 2 块样地(S1 和 S2), 样地基本情况见表 1。试验开始时每个样地打 5 钻, 用烘干法测定土壤含水量(图 1), 生境 A 的 CK

样地 1.6 m 以上大部分土层的水分明显好于生境 B 的两块样地。各样地的土壤表层养分含量无显著差异, 0—20 cm 有机质含量为 1.65—1.82 g/kg, 全 N 为 0.16—0.31 g/kg, 矿质氮 12.4—18.3 mg/kg, Olsen-P 为 0.53—0.64 mg/kg。整个试验持续近 1 月, 期间有 18.7 mm(8 月 14 日)和 16 mm(8 月 17 日)的降雨各 1 次。除脆弱性曲线和气孔导度对叶水势的反应曲线外, 其它测定项目均在雨前完成。

表 1 样地基本情况

Table 1 Basic characteristics of sample plots

生境 Habitat	样地 Plot	位置 Position	面积 Area /m ²	坡度 Slope /(°)	土壤 Soil type	密度 Density /(株/hm ²)	林下植被 Understory vegetation
A: 水分相对好的沟道 Wet gully-channel	CK	沟道	20×30	0	绵沙土	420	阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i> 、冰草 <i>Agropyron cristatum</i> 和芨芨蒿 <i>Artemisia giraldii</i> 等
B: 干旱的梁坡片沙地 Dry gully-slope sandy soil	S1	六道沟西侧	25×25	3	风沙土	356	少量的柠条和沙蒿 <i>Artemisia desertorum</i>
	S2	六道沟沟头	25×25	5	风沙土	311	少量的柠条、沙蒿和花棒 <i>Hedysarum scoparium</i>

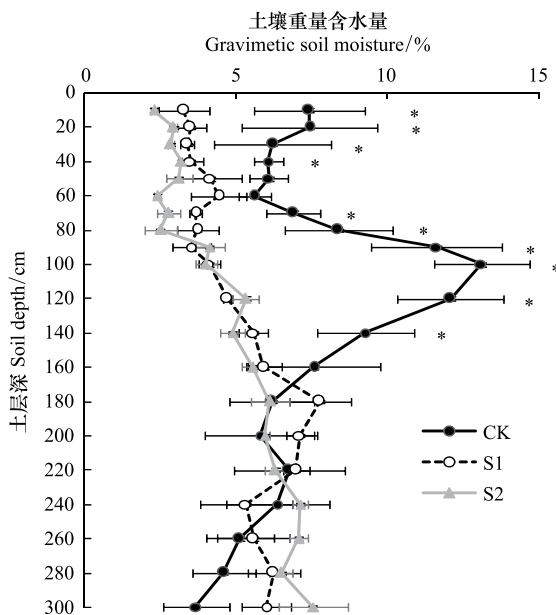


图 1 各样地土壤含水量随深度的变化

Fig.1 Changes of soil moisture with depth for different plots

图中 * 代表同一深度 3 个样地土壤含水量单因素方差分析达到显著 ($P < 0.05$), 数据为平均值 ± 标准误差 ($n = 5$)

1.3 测定项目及方法

(1) 生长

树高、枯枝起始高度、枯枝结束高度均用测高仪

(哈尔滨光学仪器厂, CGQ-1 型) 测定, 枯枝结束高度与起始高度之差为顶端枯枝长度。由于沙地树木在 1.3 m 以下已分叉形成树冠, 故本研究用地径和 1 m 树高处直径来说明生长状况。每个样地随机调查 20 棵树。

(2) 净光合速率 (P_n)、气孔导度 (g_s) 和潜在水分利用效率 (WUE_i)

每块样地随机选 6 棵树, 每棵树选取树冠南部充分照光的健康叶 3 片, 在晴天 10:00—12:00 用光合仪(美国 CID 公司, CI-340 型)测量其净光合速率和气孔导度, 测定时光强为 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $380\text{—}400 \mu\text{mol/mol}$, 温度为 $28\text{—}35 \text{ }^\circ\text{C}$, 湿度为 $30\%\text{—}40\%$ 。其中沙地小叶杨为原位测量, 而沟道小叶杨用修枝剪剪取枝条后, 在水中剪去末端 20 cm 左右, 然后放入水中, 测量离体光合, 5 min 内完成。潜在 WUE_i 为净光合速率与气孔导度之比。

(3) 黎明前和正午叶水势、正午木质部水势

每块样地随机选 6 棵树, 每棵树随机选取树冠南部健康叶 9 片, 分别用作黎明前叶水势、正午叶水势、正午木质部水势(各 3 片叶)的测定。黎明前叶水势和正午叶水势分别在 4:30—5:30 和 12:00—

14:00 用压力室(美国 PMS 仪器公司, Model 600 型)测定;在木质部水势测定前一天下午,用锡箔纸包裹叶,以使叶水势和木质部水势平衡,第 2 天 12:00—14:00 测定包裹叶的水势来代表木质部水势。

(4) 枝干原位水分传输效率

每块样地随机选 5 棵树,每棵树在树冠南侧选取 3 个 2—3 年生枝条,水中修剪多余枝叶后用移液管法^[14]在晴天 12:00—14:00 测定枝干的导水率(K_b),边材面积(A_s)用游标卡尺测量去皮枝干直径,然后求得面积(枝干心材面积太小故忽略);叶用扫描仪扫描后,用 DT-scan 软件计算叶面积(A_l)。导水率与边材面积之比为比导水率(K_s),与叶面积之比为比叶导水率(K_l)。Huber 值为边材面积与叶面积之比。

(5) 脆弱性曲线

采样株数和枝条数与测定枝干原位水分传输效率的相同。采集的枝条用湿报纸包裹后带回实验室,水中修剪多余的枝叶后取 25 cm 左右长枝干,用空气注入法测定脆弱性曲线^[15-16]。所用溶液为 20 mmol/L KCl+1 mmol/L CaCl₂ 的混合液。

脆弱性曲线用 S 型函数

$$PLC = 100 / (1 + e^{a(P+b)}) \quad [17] \text{ 拟合}$$

式中,PLC 为导水率损失百分数(代表了枝干的栓塞程度), P 为所用压力, a 与曲线斜率有关的常数, b 为导水率损失 50% 所对应的茎木质部水势(P_{50})。

(6) 气孔导度对叶水势的反应曲线

每个样地随机选 5 棵树。降雨过后的晴天,当一日中气孔导度达到最大时(10:00 左右)每棵树砍下 3 个枝条,砍下的枝条置于田间原位条件下离体

慢慢失水,失水过程中同时测定叶水势和气孔导度,直至气孔完全关闭。测定用的水势仪同上,气孔导度用光合仪(美国 Li-cor 公司, Li-6400 型)测定。

气孔导度对叶水势的反应曲线用 S 型函数 $y = a / (1 + e^{-\frac{(x-x_0)}{b}})$ 拟合。气孔导度下降为最大气孔导度 90% 时的叶水势作为气孔关闭的水势(ψ_{sc})^[18]。水分传输安全距离为 ψ_{sc} 与 P_{50} 之差^[18-19]。

1.4 统计分析

不同样地小叶杨生长、光合、水力特性等的差异均用单因素方差分析进行,当差异达到显著($P < 0.05$)或极显著($P < 0.01$)时,使用 LSD 法进行多重比较。所用软件为 SPSS 12.0。

2 结果

2.1 生境 A 和生境 B 小叶杨的生长与光合

生境 B 小叶杨的生长状况明显不如生境 A。其地径和 1 m 树高处直径只有生境 A 小叶杨的 1/2 左右,其树高仅为 1/3 左右。生境 B 小叶杨在 1.2—1.5 m 就开始有枯梢出现,且其枯梢长度长于生境 A,表现出明显的“小老树”特征(表 2),但生境 B 的两块样地小叶杨生长差异不大。

生境 B 小叶杨的净光合速率显著低于生境 A,气孔导度也表现出同样的趋势;尽管生境 B 小叶杨的潜在 WUE_i 稍高,但它们之间的差异并不达到显著(表 3)。生境 B 中 S1 样地小叶杨净光合速率高于 S2 样地,但二者的气孔导度和潜在 WUE_i 差异并不达到显著(表 3)。

表 2 生境 A 和生境 B 小叶杨的生长状况

Table 2 Growth status of *P. simonii* in habitats A and B

生境 Habitat	样地 Plot	地径 Basal diameter /cm	1m 树高处直径 Diameter at 1m of tree height /cm	树高 Height /m	枯枝起始高度 Beginning height of dead branch /m	主茎枯枝长 Dieback length /m
A	CK	29.0 ± 1.1 a	26.3 ± 1.0 a	18.9 ± 0.6 a	17.2 ± 1.3 a	0.5 ± 0.8 a
B	S1	11.9 ± 0.3 b	10.5 ± 0.3 b	5.6 ± 0.2 b	1.2 ± 0.2 b	1.4 ± 0.3 b
	S2	16.7 ± 0.5 b	13.9 ± 0.6 b	6.5 ± 0.2 b	1.5 ± 0.3 b	2.0 ± 0.4 b

表中数据为平均值±标准误差($n = 20$);同一列中的小写字母表示样地间差异达到显著水平($P < 0.05$)

2.2 生境 A 和生境 B 小叶杨的叶水势及枝干水分传输效率

生境 B 小叶杨的黎明前叶水势、正午叶水势和

生境 A 相比无显著差异(图 2)。3 个样地黎明前叶水势为 -0.10 — -0.14 MPa,正午叶水势为 -1.64 — -1.96 MPa。生境 B 的 S2 样地正午叶水势低于 S1

样地, 并且差异显著。

表 4 为不同样地上小叶杨田间原位正午的水分传输效率。生境 A 小叶杨枝干比导水率(K_s)显著高于生境 B, 但比叶导水率(K_l)并无显著差异, 生境 B

小叶杨的 Huber 值明显高于生境 A。生境 B 的两块样地之间比导水率、比叶导水率和 Huber 值并无显著差异。

表 3 生境 A 和生境 B 小叶杨的光合

Table 3 Photosynthesis of *P. simonii* in habitats A and B

生境 Habitat	样地 Plot	净光合速率(P_n) Net photosynthetic rate $\text{}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	气孔导度(g_s) Stomatal conductance $\text{}/(\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	潜在水分利用效率(WUE_i) Intrinsic WUE $\text{}/(\times 10^{-1} \mu\text{mol}/\text{mmol})$
A	CK	18.51 ± 0.61 a	169 ± 10 a	1.10 ± 0.09 a
B	S1	14.79 ± 0.48 b	112 ± 8 b	1.33 ± 0.11 a
	S2	11.64 ± 0.62 c	92 ± 7 b	1.27 ± 0.03 a

表中数据为平均值±标准误差($n=6$); 同一列中的小写字母表示样地间差异达到显著水平($P<0.05$)

表 4 生境 A 和生境 B 小叶杨正午时原位的水分传输效率

Table 4 Branch water transport efficiency of *P. simonii* in habitats A and B

生境 Habitat	样地 Plot	导水率(K_h) Hydraulic conductivity $\text{}/(\times 10^{-6} \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1})$	比导水率(K_s) Specific hydraulic conductivity $\text{}/(\text{kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1})$	比叶导水率(K_l) Specific leaf conductivity $\text{}/(\times 10^{-4} \text{ kg m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1})$	Huber 值 Huber value $\text{}/(\times 10^{-4})$
A	CK	21.06 ± 1.63 a	1.16 ± 0.07 a	2.50 ± 0.25 a	2.17 ± 0.09 a
B	S1	19.83 ± 1.53 ab	0.73 ± 0.09 b	2.46 ± 0.19 a	3.40 ± 0.13 b
	S2	15.17 ± 2.35 b	0.70 ± 0.05 b	2.47 ± 0.16 a	3.54 ± 0.19 b

表中数据为平均值±标准误差($n=5$); 同一列中的小写字母表示样地间差异达到显著水平($P<0.05$)

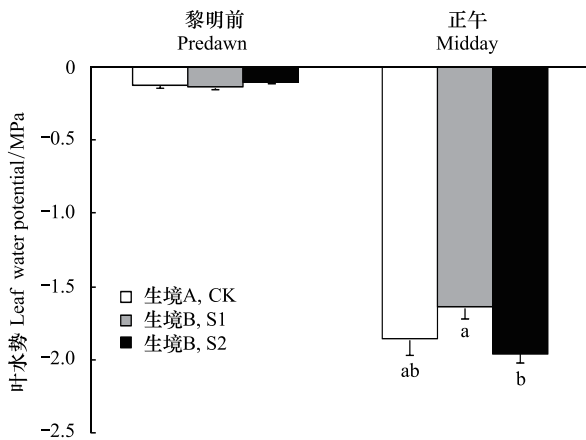


图 2 生境 A 和生境 B 小叶杨黎明前和正午叶水势

Fig.2 Predawn and midday leaf water potential of *P. simonii* in habitats A and B

图中数据为平均值±标准误差($n=6$); 小写字母表示样地间差异达到显著水平($P<0.05$)

2.3 生境 A 和生境 B 小叶杨枝干对栓塞的脆弱性

枝干水分传输能力的降低可能与栓塞形成有关, 图 3 为不同样地小叶杨的脆弱性曲线。从中可看出: S 型曲线 $PLC = 100/(1 + e^{a(P+b)})$ 较好地模拟了小叶杨的脆弱性曲线, 拟合方程都达到了极显著

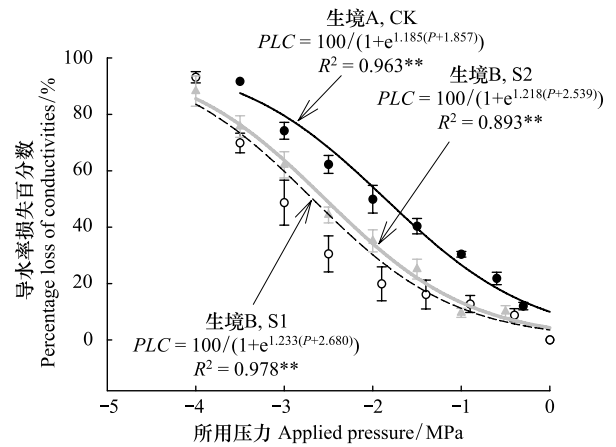


图 3 生境 A 和生境 B 小叶杨枝干的脆弱性曲线

Fig.3 Vulnerability curves of *P. simonii* stems in habitats A and B

图中数据为平均值±标准误差($n=5$), * * 表示拟合方程达到极显著($P<0.01$)

水平。利用模拟函数可求得各样地小叶杨的 P_{50} 。生境 B 的两块样地 S1 和 S2 的 P_{50} 分别为 -2.68 和 -2.54 MPa, 明显低于生境 A 的 CK 样地 (-1.85 MPa), 表明干旱生境导致小叶杨枝干抵抗空穴化形成能力明显增加, 但生境 B 两个样地之间的 P_{50} 并无

显著差异。将测定的正午木质部水势代入脆弱性曲线模拟方程中,可求得各样地小叶杨正午导水率损失程度。样地 CK、S1 和 S2 小叶杨正午枝干导水率损失百分数分别为 18.6%、9.2% 和 8.4%,表明小叶杨枝干正午时的栓塞程度并不高。

2.4 生境 A 和生境 B 小叶杨的气孔调节及水分传输安全距离

气孔导度对叶水势的反应曲线用 S 型函数:

$$y = \frac{a}{1 + e^{-\frac{(x-x_0)}{b}}}$$

式中, a 为最大气孔导度; b 与曲线的斜率有关,其值越小,气孔导度下降越快; x_0 为气孔导度下降 50% 所对应的叶水势) 拟合效果较好, R^2 均在 0.89 以上(图

4)。生境 B 小叶杨的气孔导度明显低于生境 A (a 值,图 4)。生境 A 小叶杨气孔导度的下降速率要超过生境 B (b 值,图 4),表明其气孔对干旱的敏感性要高于生境 B。不同生境小叶杨气孔导度下降 50% 所对应的叶水势无明显差异,均在 -1 MPa 左右 (x_0 ,图 4)。生境 A 的 CK 样地小叶杨气孔关闭的水势为 -1.31 MPa,而生境 B 的 S1 和 S2 样地小叶杨气孔关闭的水势分别为 -1.51 和 -1.54 MPa,生境 A 小叶杨气孔关闭的水势要早于生境 B,但差异只有 0.2 MPa 左右。样地 CK、S1 和 S2 小叶杨的水分传输安全范围 ($\psi_{sc} - P_{50}$) 分别为 0.54、1.17 和 1.00 MPa (图 4),生境 B 小叶杨水分传输的安全性要明显高于生境 A。

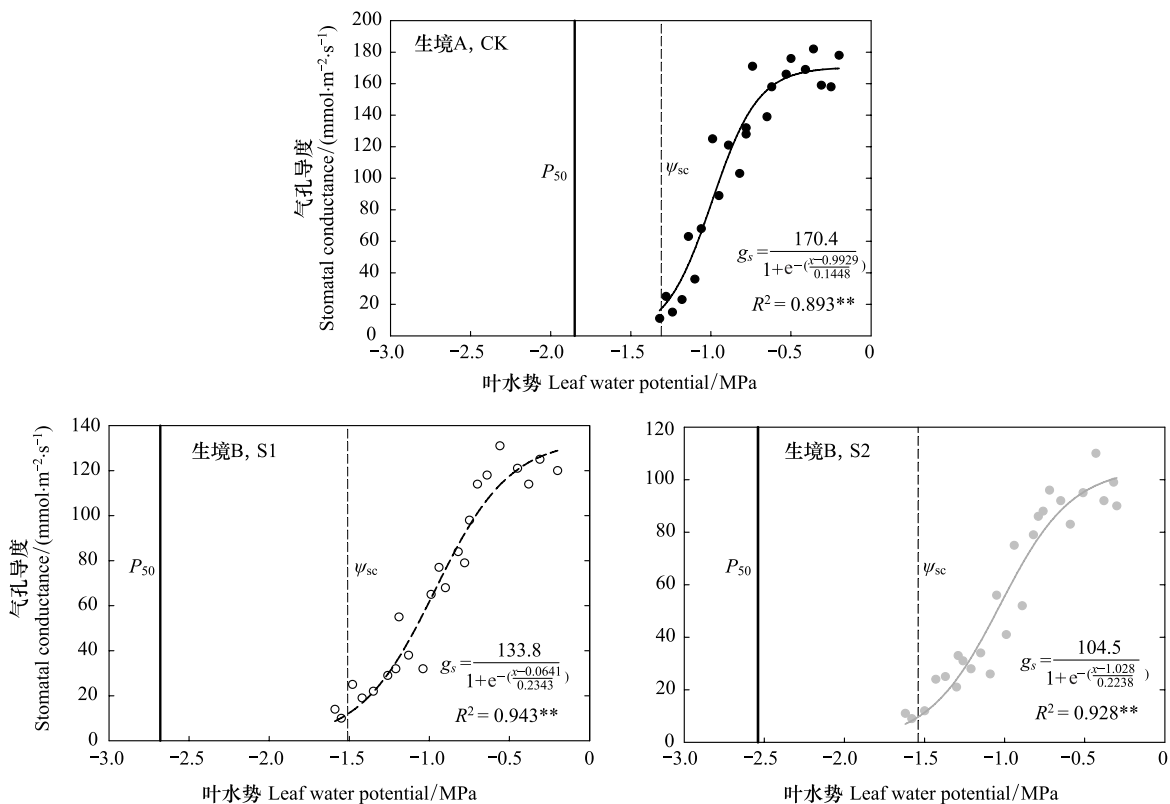


图 4 生境 A 和生境 B 小叶杨叶气孔导度随叶水势的变化及水分传输安全距离

Fig. 4 Decline of leaf stomatal conductance with leaf water potential and hydraulic safety margin of *P. simonii* in habitats A and B

图中 P_{50} 为枝干导水率损失 50% 所对应的木质部水势, ψ_{sc} 为气孔关闭时的水势, $\psi_{sc} - P_{50}$ 为水分传输安全距离; * * 为模拟方程达到极显著 ($P < 0.01$)

3 讨论

干旱生境中的小叶杨“小老树”其黎明前叶水势和正午叶水势与正常水分生境中的并无差异,反映了其叶水分状况处于相对供需平衡状态。田间原位

水力学性质测定表明:尽管干旱生境中茎水分传输能力降低,但叶水分传输能力并未受到限制,干旱生境中小叶杨有高的 Huber 值。Huber 值反映了承载单位叶面积水分供给的枝干组织量,高的 Huber 值增加了枝干向叶的水分传输能力,有助于干旱生境

中小叶杨叶维持水分平衡,在澳洲生长的桉树上也发现如此^[20];另一方面,增加的 Huber 值有助于降低栓塞的发生程度^[21],干旱生境中小叶杨正午时的栓塞程度低于水分好的生境可能也与其高 Huber 值有关。此外,干旱生境下其它形态学特征,如树高降低、直径减少、冠层上部枯稍增多等均可能有助于维持小叶杨的水分平衡。通过一系列实验证实:水滨边生长的杨树 *P. deltoids* 和 *P. fremontii* 茎空穴化是导致其枯稍出现的重要原因,并认为枯稍的出现有助于降低蒸腾水分损失,从而使剩余树枝保持较好的水分关系^[10]。由于本研究并未单独测定枯枝的水分关系,尚不能证明空穴化是导致枯枝出现的原因。但从正常枝的测定结果看,其水分关系确实并未受到影响。

干旱生境中的物种通常有高的抵抗空穴化能力^[22-23],但同一物种干旱后其抵抗空穴化能力的变化常因物种不同而异。对干旱敏感的柳树品种受旱后抵抗空穴化能力稍有增加^[24],3 个地中海雪松品种中的 2 个其抵抗空穴化能力对于干旱并无显著的反应^[25],一些物种如 *P. angustifolia*、*P. tremuloides* 反复干旱后其抵抗空穴化能力明显降低,发生所谓“空穴化疲惫”现象(cavitation fatigue)^[26],干旱生境中的假山毛榉属物种茎和叶抵抗空穴化能力均弱于湿润生境中的同种植物^[27]。本研究表明:干旱导致小叶杨 P_{50} 显著降低,这与在其它杨树(毛果杨 *P. trichocarpa* 和一种杂交杨 *P. tremula* × *P. alba*) 上^[11,28]的结果一致。生长在沙地上的小叶杨尽管经历反复干旱,但并未出现“空穴化疲惫”现象,可能与小叶杨纹孔膜的微纤丝经受干旱后不易拉伸或断裂从而不易被破坏有关。干旱生境中小叶杨枝干抵抗空穴化能力的增加可能主要与木质部导管大小、密度、导管壁及纹孔膜性质等的改变有关。

除长期的形态结构改变来适应干旱生境外,植物在短时段内常常通过气孔调节来适应干旱。干旱生境中小叶杨气孔导度明显小于沟道小叶杨,在正午叶水势时,两个干旱生境中小叶杨气孔导度仅为沟道小叶杨的 17% 和 4%,气孔关闭导致其光合速率明显降低。本研究中不同生境小叶杨气孔关闭的水势高于木质部发生大量栓塞的水势,表明小叶杨具有较强的气孔调节能力来避免发生大量栓塞。干旱生境中的植物通常有大的水分传输安全距离^[19,29],

这种大的水分传输安全距离为缓和气孔关闭后水势的进一步下降所必需。本研究中干旱生境的小叶杨也如此,但干旱生境中小叶杨气孔关闭水势比水分生境好的沟道小叶杨仅降低 0.2 MPa,表明不同生境中小叶杨气孔调节能力有限,小叶杨主要通过增加木质部抵抗空穴化能力来保证其水分传输的安全性,大的水分传输距离保证了水分传输的安全性,导致光合同化碳更多用来建造抵抗空穴化能力强的木质部,降低了光合碳的投资效率,从而影响生长。因此,从本研究结果看,低的光合速率和为保证水分传输安全性所需的木质部碳投资成本增加是影响小叶杨生长的重要原因。

除木质部水分传输功能和气孔调节外,植物也可能采取其他策略,如落叶、水分贮存、根与茎生物量分配比例的改变、根系吸收深层水比例增加和栓塞修复等来适应干旱,因而有必要对这些策略进行进一步研究,以全面揭示小叶杨“小老树”形成机制。

References:

- [1] Hou Q C, Huang X, Han S F, Zhang X Z. Study on the forming of “small olded-tree” and the transforming way in the Loess Plateau I. the distribution and growth nature of small olded-tree. Acta Conservationis Soli Et Aquae Sinica, 1991, 5(1): 64-72.
- [2] Hou Q C, Huang X, Han S F, Zhang X Z. Study on the forming of “small olded-tree” and the transforming way in the Loess Plateau II. The status of soil moistures and nutrients in small-old-tree stands and impact on tree growth. Acta Conservationis Soli Et Aquae Sinica, 1991, 5(2): 75-83.
- [3] Wang L, Shao M A, Wang Q J, Jia Z K, Li J. Review of research on soil desiccation in the Loess Plateau. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2004, 20(5): 27-32.
- [4] Hubbard R M, Stiller V, Ryan M G, Sperry J S. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine. Plant Cell and Environment, 2001, 24(1): 113-121.
- [5] Brodribb T J, Field T S. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. Plant Cell and Environment, 2000, 23(12): 1381-1388.
- [6] Han R L, Hou Q C. Water metabolism characters and photosynthesis capacity of old small *Populus* trees in growth season. Journal of Northwest Forestry College, 1996, 11(3): 36-40.
- [7] Tanaka-Oda A, Kenzo T, Koretsune S, Sasaki H, Fukuda K.

- Ontogenetic changes in water-use efficiency ($\delta^{13}\text{C}$) and leaf traits differ among tree species growing in a semiarid region of the Loess Plateau, China. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(5): 953-957.
- [8] Tyree M T, Kolb K J, Rood S B, Patiño S. Vulnerability to drought-induced cavitation of riparian cottonwoods in Alberta: a possible factor in the decline of the ecosystem? *Tree Physiology*, 1994, 14(5): 455-466.
- [9] Cochard H, Casella E, Mencuccini M. Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiology*, 2007, 27(12): 1761-1767.
- [10] Rood S B, Patiño S, Coombs K, Tyree M T. Branch sacrifice: cavitation-associated drought adaptation of riparian cottonwoods. *Trees*, 2000, 14(5): 248-257.
- [11] Sparks J P, Black R W. Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. *Tree Physiology*, 1999, 19(7): 453-459.
- [12] Sperry J S, Hacke U G. Desert shrub water relations with respect to soil characteristics and plant functional type. *Functional Ecology*, 2002, 16(3): 367-378.
- [13] Wang J G, Fan J, Wang Q J, Wang L. Vegetation above-ground biomass and its affecting factors in water/wind erosion crisscross region on Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(3): 556-564.
- [14] Melcher P J, Holbrook N M, Burns M J, Zwieniecki M A, Cobb A R, Brodribb T J, Choat B, Sack L. Measurements of stem xylem hydraulic conductivity in the laboratory and field. *Methods in Ecology and Evolution*, 2012, 3(4): 685-694.
- [15] Sperry J S, Saliendra N Z. Intra- and Inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell and Environment*, 1994, 17(11): 1233-1241.
- [16] Zuo L X, Li J H, Li Y Y, Zhao L M. Comparison of hydraulic traits in branches and leaves of diffuse- and ring-porous species. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(16): 5087-5094.
- [17] Pammenter N W, Willigen C V. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, 1998, 18(8/9): 589-593.
- [18] Brodribb T, Hill R S. The importance of xylem constraints in the distribution of conifer species. *New Phytologist*, 1999, 143(2): 365-372.
- [19] Mayr S, Beikircher B, Obkircher M A, Schmid P. Hydraulic plasticity and limitations of alpine *Rhododendron* species. *Oecologia*, 2010, 164(2): 321-330.
- [20] Carter J L, White D A. Plasticity in the Huber value contributes to homeostasis in leaf water relations of a mallee Eucalypt with variation to groundwater depth. *Tree Physiology*, 2009, 29(11): 1407-1418.
- [21] DeLucia E H, Maherali H, Carey E V. Climate-driven changes in biomass allocation in pines. *Global Change Biology*, 2000, 6(5): 587-593.
- [22] Pockman W T, Sperry J S. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American Journal of Botany*, 2000, 87(9): 1287-1299.
- [23] Maherali H, Pockman W T, Jackson R B. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 2004, 85(8): 2184-2199.
- [24] Wikberg J, Ögren E. Variation in drought resistance, drought acclimation and water conservation in four willow cultivars used for biomass production *Tree Physiology*, 2007, 27(9): 1339-1346.
- [25] Ladjal M, Huc R, Ducrey M. Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars. *Tree Physiology*, 2005, 25(9): 1109-1117.
- [26] Hacke U G, Stiller V, Sperry J S, Pittermann J, McCulloh K A. Cavitation fatigue: embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiology*, 2001, 125(2): 779-786.
- [27] Bucci S J, Scholz F G, Campanello P I, Montti L, Jimenez-Castillo M, Rockwell F A, Manna L L, Guerra P, Bernal P L, Troncoso O, Enricci J, Holbrook M N. Hydraulic differences along the water transport system of South American *Nothofagus* species: do leaves protect the stem functionality? *Tree Physiology*, 2012, 32(7): 880-893.
- [28] Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S. Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiologia Plantarum*, 2010, 139(3): 280-288.
- [29] Holloway-Phillips M M, Brodribb T J. Contrasting hydraulic regulation in closely related forage grasses: implication for plant water use. *Functional Plant Biology*, 2011, 38(7): 594-605.

参考文献:

- [1] 候庆春, 黄旭, 韩仕峰, 张孝中. 黄土高原地区小老树成因及其改造途径的研究. I 小老树的分布及其生长特点. *水土保持学报*, 1991, 5(1): 64-72.
- [2] 候庆春, 黄旭, 韩仕峰, 张孝中. 黄土高原地区小老树成因及其改造途径的研究. II 土壤水分和养分状况及其与小老树生长的关系. *水土保持学报*, 1991, 5(2): 75-83.
- [3] 王力, 邵明安, 王全九, 贾志宽, 李军. 黄土区土壤干化研究进展. *农业工程学报*, 2004, 20(5): 27-32.
- [6] 韩蕊莲, 候庆春. 小叶杨“小老树”生长季内水分特征及光合能力. *西北林学院学报*, 1996, 11(3): 36-40.
- [13] 王建国, 樊军, 王全九, 王力. 黄土高原水蚀风蚀交错区植被地上生物量及其影响因素. *应用生态学报*, 2011, 22(3): 556-564.
- [16] 左力翔, 李俊辉, 李秧秧, 赵丽敏. 散孔材与环孔材树种枝干、叶水力学特性的比较研究. *生态学报*, 2012, 32(16): 5087-5094.