

DOI: 10.5846/stxb201706201123

龚容, 徐霞, 田晓宇, 江红蕾, 李霞, 关梦茜. 三种锦鸡儿属植物水力结构特征及其干旱适应策略. 生态学报, 2018, 38(14): - .

Gong R, Xu X, Tian X Y, Jiang H L, Li X, Guan M X. Hydraulic architecture characteristics and drought adaption strategies for three *Caragana* genus species. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(14): - .

三种锦鸡儿属植物水力结构特征及其干旱适应策略

龚 容^{1,2}, 徐 霞^{1,2,*}, 田晓宇^{1,2}, 江红蕾^{1,2}, 李 霞^{1,2}, 关梦茜^{1,2}

1 北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875

2 北京师范大学地理科学学部资源学院, 北京 100875

摘要: 水分胁迫是干旱半干旱区限制植物生长的主要因素。以干旱半干旱区的 3 种锦鸡儿属植物为研究对象, 从生态适应策略角度来分析 3 种锦鸡儿植物产生生态分离的原因。对三种锦鸡儿属植物茎干叶片的显微结构、生理功能(导水率、光合速率以及水分利用效率)进行测定, 并统计了 3 种锦鸡儿植株的形态特征, 如一、二级枝的直径、长度、末端叶面积。结果表明: 三种锦鸡儿属植物都能形成较小的导管直径来适应旱生环境, 但是在导水结构上又表现出一定的差异性。中间锦鸡儿的导管直径最小, 次脉密度和最大净光合速率最大; 柠条锦鸡儿的导管直径、叶片厚度和比叶重(LMA)最大。小叶锦鸡儿在导水率下降 50% 时的水势(P_{50})最大, 水分胁迫时极易发生栓塞, 但正是由于导管的栓塞降低了水分运输效率, 使其在旱生环境中能够通过减少水分的供应来降低水分的丧失, 从而保证自身生长的水分需求; 而中间锦鸡儿则主要通过减小导管直径来适应旱生环境; 柠条锦鸡儿的水分利用效率最高, 抗栓塞能力最强, 抗旱性最好, 同时柠条锦鸡儿可以通过减少蒸腾面积来减少水分的丧失。植物的导管直径大小、叶片厚度、LMA、叶脉密度对植物导水速率、光合速率等生理功能都有一定的影响。

关键词: 形态特征; 导水结构; 导水率; 干旱适应策略

Hydraulic architecture characteristics and drought adaption strategies for three *Caragana* genus species

GONG Rong^{1,2}, XU Xia^{1,2,*}, TIAN Xiaoyu^{1,2}, JIANG Honglei^{1,2}, LI Xia^{1,2}, GUAN Mengxi^{1,2}

1 State Key Laboratory of Earth Surface Process and Resources Ecology, Beijing, 100875, China

2 School of Natural Science, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing, 100875, China

Abstract: Water stress is a main growth-limiting factor for plants in arid and semi-arid regions. In this study, we evaluated the hydraulic architecture traits and physiological functions of three *Caragana* genus species (*Caragana microphylla*, *Caragana intermedia*, *Caragana korshinskii*) in different drought environments. The aim was to explore causes of ecological separation from ecological adaption strategies of three *Caragana* species. Field methods were used to survey morphological traits such as the first and secondary branch diameters and lengths. Measured hydraulic architecture traits included xylem conduit, leaf vein density, leaf thickness, and leaf mass area. The physiological functions included hydraulic conductance, photosynthesis, and water use efficiency. Our results showed that all three *Caragana* species had small conduit diameter structures to adapt to xeric environments, but also showed some differences in other hydraulic architecture traits. Conduit diameters of *C. intermedia* were smaller than those of the other species, whereas leaf minor vein density and maximum photosynthesis rates were the highest. Leaf thickness, leaf mass area, and conduits diameter of *C. korshinskii* were larger than those of the other species. *Caragana microphylla* showed the largest P_{50} , suggesting that embolism was easier under

基金项目: 国家自然科学基金创新团队资助项目(41621061); 国家重大科学研究计划资助项目(2014CB954300); 地表过程与资源生态国家重点实验室资助项目(2014-zy-04); 中央科研业务费专项资金资助项目(310421103)

收稿日期: 2017-06-20; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xuxia@bnu.edu.cn

water stress and xylem embolism reduced water transportation efficiency to maintain the requirements for growth by reducing the water supply in an arid environment. *Caragana intermedia* had reduced xylem conduit diameters to adapt to drought conditions. *Caragana korshinskii* exhibited the strongest ability to resist embolism and drought tolerance and reduced the water supply by decreasing the transpiration area. Xylem conduit size, leaf thickness, leaf mass area, and leaf vein density have important effects on plant physiology, such as hydraulic conductance and photosynthetic rate.

Key Words: morphological traits; hydraulic architecture characteristics; hydraulic conductance; drought adaption strategies

水分和温度是干旱半干旱区植物生长的最大环境限制因子。水分决定了植物的生长速度与分布,温度决定了植物生长季的长度。小叶锦鸡儿、中间锦鸡儿、柠条锦鸡儿是内蒙古沙漠地区分布最广泛的几个灌木物种,3个物种具有很强的近缘关系,但是很难在同一个地区找到两种锦鸡儿属植物,这是对水分和温度的长期适应性结果^[1]。植物的形态结构和干旱适应策略会随着环境的变化而发生相应的改变^[2]。在形态结构方面,灌木的多支形态特征可以避免叶密度太大,有利于光的穿透。一级分枝的直径越大,能够从主干上分出更多的水流用于各项生理活动的进行。植物通过光合作用积累的干物质多少直接表现在株高、茎粗和叶面积等形态特征上。在水分胁迫下,随着胁迫程度的增加,叶面积减少,叶片数量增加缓慢,枝条节间变短。生长在干旱胁迫生境中的灌木物种为了保证自身的碳水收支平衡而具有较慢的生长速率,而湿生环境中的植物由于不受水分的限制而具有较大的导管直径来运输水分,以保证自身的快速生长。

植物导水率是指单位压力梯度下植物的水分传导通量^[3],其大小对植物光合作用、气孔导度等生理功能具有重要的影响。影响植物导水率的因素主要有两方面:一是内在因素包括形态结构和水力结构,二是外在因素包括土壤和大气因素。木质部导管结构能够调节干旱或冰冻引起的栓塞阻力与导水率之间的权衡(trade-off)关系,而这种权衡关系是纹孔膜特征(包括纹孔大小、纹孔膜厚度、导管之间纹孔的数量)^[4-5]和木质部导管特征(包括导管直径、导管长度)^[6]共同决定的。已有研究表明导管直径的大小决定了水分运输系统的安全性和有效性,木质部导管的安全性越高抗胁迫能力越强^[7]。导管直径越大水分运输效率越高,导水率越大,但更容易形成栓塞^[8-9]。叶片的水力性状(如叶片大小、叶片厚度、叶脉密度等)对植物的功能性状有很大的影响。水分在植物叶片木质部中的运输阻力占到整个植物的30%—60%^[10]。水分在叶片系统的分布主要由主脉支配,而次脉则决定了叶片导水能力。通常次脉密度越高其水分供应能力或导水率也就越大^[11]。植物的导管结构和叶脉结构共同决定着植物的抗旱能力和各项生理功能。

小叶锦鸡儿是内蒙古高原锦鸡儿属植物分布面积最大数量最多的物种之一,中间锦鸡儿是荒漠草原带、干草原带地区的建群植物种,柠条锦鸡儿是荒漠草原地带固定和半固定沙地的优势种。先前的研究主要集中在从生理功能方面来阐述这3种锦鸡儿植物的干旱适应途径,而对其水力结构的研究较少。因此本文以干旱半干旱区分布较为广泛的3种典型锦鸡儿植物为研究对象,探究锦鸡儿植物在不同的干旱环境中其水力结构的差异以及其在结构上表现出的适应性策略。从形态结构特征的角度来阐明这3种锦鸡儿植物发生自然分布隔离现象的原因。

1 材料与方法

1.1 研究位点概况

3个研究位点位于北方干旱半干旱区,属温带大陆性季风干旱气候,具有明显的干(每年10月到次年5月)、湿(6月到九月)季,大多数植物的生长季在每年的5月到9月。小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)灌丛位于内蒙古通辽市奈曼旗科尔沁沙地的东南端(42°59′02.2″N, 120°25′54.4″E, 海拔380 m),年均降水量(355.8±97.6) mm,年均气温(7.4±0.6) °C,为半干旱草原地带。研究区地势平坦,为砂质土壤,95%以上为粒径≥0.05 mm的砂粒,保水性较差,零星分布有半灌木羊柴(*Hedysarum leave*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)、黄柳

(*Salix gordejvii*)。中间锦鸡儿(*Caragana.intermedia*)灌丛位于内蒙古鄂尔多斯市伊金霍洛旗(39°15'07" N, 109°46'12" E, 海拔 1348 m), 年均降水量为(340.3±81.5) mm, 年均温度为(6.9±0.7)℃, 该区位于毛乌素沙地东北端, 属半干旱草原地带。研究区具有一定的坡度(约为 10°的东南坡), 砂质土壤, 选取坡中的中间锦鸡儿植株进行相关研究。柠条锦鸡儿(*Caragana.korshinskii*)灌丛位于宁夏中卫市沙坡头(37°26'49.4"N, 104°47'33.2"E, 海拔 1621 m), 年均降水量为(176.5±53.1) mm, 年均温度为(9.2±0.6)℃, 该区位于腾格里沙漠的东南端, 是干旱草原荒漠地带。样地地势平缓, 柠条锦鸡儿多长在沙丘上, 为风沙土, 研究区内分布有半灌木油蒿。

1.2 研究方法

(1) 光响应曲线的测定

于晴天选取长势健康成熟的锦鸡儿属植株, 在植株顶端选取 3 个功能叶片用 Li-6400XT 便携式光合仪于 9:00—11:30 对待测植株叶片进行光响应曲线的测定。对 Li-6400XT 便携式光合仪的 02B-LED 红蓝光源设置 1800、1600、1400、1100、800、500、200、100、600、40、20、0 μmol m⁻² s⁻¹ 的光合有效辐射梯度后测定锦鸡儿植物的光合速率。最后用非直角双曲线模型拟合光响应曲线, 得到光响应曲线的最大净光合速率($A_{\max}$)。为减小误差取各测量结果的平均值作为最终结果。叶片尺度上的水分利用效率(WUE; g/kg)采用光合速率与蒸腾速率之比的方法来进行计算。

非直角双曲线模型:

$$A(I) = \frac{aI + A_{\max} - \sqrt{(aI + A_{\max})^2 - 4\theta IA_{\max}}}{2\theta} - R_d$$

式中, A 为光合作用速率(μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), I 为光合有效辐射(PAR, μmol m⁻² s⁻¹), a 为表观量子效率, $A_{\max}$ 为光饱和点时的最大光合速率(μmolCO₂ m⁻² s⁻¹), R_d 为暗呼吸速率(μmol m⁻² s⁻¹)。

(2) 导水率和水势的测定

剪取当年生健康锦鸡儿植物枝条, 枝条直径约 3—5 mm, 长约 25 cm。用黑塑料袋沾水遮住枝条, 其切口浸没在装有蒸馏水的桶中带回室内。在室内选取 12 根枝条在自然状态下进行干燥, 12 根枝条则完全浸泡在水中复水, 每隔 2h 分别测定干燥和复水枝条的导水率和水势。枝条的导水率用植物导水率高压测量仪(HPFM-Gen3, Dynamax, Houston, USA)进行测定。根据去气蒸馏水的流速随压力的变化关系, 反应植物内部阻力和导水率的变化关系, 其曲线斜率表示导水率, 即流速与压力之间的比值。测定时压力变化率为 4—6 Kpa/s, 将去气蒸馏水压至植物茎干中, 当压力增加到大约 500Kpa 时停止加压。水势则用露点水势仪(Psypro, Wescor Company, USA)进行测定。将茎段剪碎后平铺于样品室中, 待样品室内温度稳定后测定茎段水势。

(3) 土壤含水量的测定

用铝盒提取 3 个连续剖面土层土样(0—15, 15—40, 40—80 cm)带回实验室置于烘箱中在 105℃下烘干, 冷却后称其干重, 按下面公式计算土壤质量含水量。

$$W = \frac{G_1 - G_3}{G_2 - G_3} \times 100\%$$

式中, W : 土壤质量含水量(%); G_1 : 土壤和铝盒湿重(g); G_2 : 土壤和铝盒烘干后干重(g); G_3 : 铝盒重量(g)。

(4) 形态指标统计

灌丛内随机选取 3 株植株, 将主干上着生的枝条定义为一級枝, 一级枝上着生的枝条定义为二级枝。对一级枝的直径(计算边材面积, AW , cm²)、长度、一级枝末端所承担的叶面积(LA , m²)、二级枝直径、长度进行统计。去皮后进行直径测量时, 用电子游标卡尺测量茎段横截面上相互垂直的两个数值后取平均值。用叶面积仪(LI-3100C Area Meter, I-COR, Nebraska, USA)测定锦鸡儿植物的叶面积。胡伯尔值(H_v)反映出可供单位茎末端叶片水分供应的边材面积。它测定的是每单位叶面积的茎组织大小, 胡伯尔值越大, 说明需要越粗的茎干组织来维持单位叶面积的水分供应。胡伯尔值(H_v , cm²/m²) = AW/LA 。

(5) 茎干木质部结构的解剖

对测定完导水率的枝条,取中间的 3—4 cm 茎段于固定液 FAA 中保存。带回实验室后采用石蜡切片(切片厚度 10—12 μm)的方法进行茎干木质部的结构解剖研究。染好色后的切片采用光学显微镜(Nikon H600L)进行结构的观测,拍照,用拍照软件自带的测量功能对三种锦鸡儿植物的导管直径的大小、导管数量、木质部横截面积、叶片厚度进行统计。每个物种随机选取 5 个枝条茎段和 5 个叶片进行显微结构的解剖测定,取其平均值进行结果分析。

水力直径(D_h)和 D_{95} 能提供导管对总导水率的贡献率信息^[12-13]。其中 $D_h = \sum d^5 / \sum d^4$ (d 为单个导管直径); D_{95} 是先将每个导管直径按降序排序后计算导管直径的四次方,对导管直径的四次方求和到等于总导管直径四次方之和的 95% 为止,最后计算这些导管的平均直径; D_{100} 是所有导管的平均直径。导管密度(D_v): 为单位次生木质部面积的导管个数。

(6) 叶脉显微结构特征

将固定在 FAA 中的叶片用清水洗净,把叶片浸泡在装有 7% 的 NaOH 溶液试管中水浴(100℃) 1 h,去除叶片上的叶肉,留下叶脉骨架。再用次氯酸钠漂白 5 min 后进行酒精梯度脱水,最后用番红染色。显微镜下(Nikon H600L)观察拍照。本研究中将一级脉和二级脉的总和统计为主脉密度,三级脉以下为次脉密度。每个物种选 5 个叶片,计算其平均值。

(7) 干燥度指数的计算

用干燥度指数来衡量 3 个研究位点植物受到的水分胁迫程度。干燥度指数(Aridity index, AI)的计算以可能蒸散(Potential Evapotranspiration, PE)与降水的对比关系获得, $AI = PE/P$ 。用 Thornthwaite 方法计算可能蒸散量^[14-15]。

2 结果

2.1 3 个研究位点环境因子之间的差异

比较 3 个地区的年均降水量差异,发现中卫的年均降水量((150.79±46.08) mm)显著小于赤峰((355.8±97.6) mm)和伊金霍洛旗((340.3±81.5) mm) ($P<0.05$),而赤峰和伊金霍洛旗之间的年均降水量无显著差异($P>0.05$)。3 个地区的年均温度中卫((9.2±0.6)℃)高于赤峰((7.4±0.6)℃)和伊金霍洛旗((6.9±0.7)℃),且这 3 个地区的年平均温度之间具有显著差异($P<0.05$)。中卫的年均干燥度((3.9±1.4) mm/mm)指数显著大于赤峰((1.9±0.5) mm/mm)和伊金霍洛旗((2.0±1.1) mm/mm)。说明生活在中卫的柠条锦鸡儿植物受到的水分胁迫最为严重。比较 3 个地区的土壤含水量,其中奈曼旗 0—15, 15—40, 40—80 cm 的土壤含水量依次为 1.27%, 1.61%, 3.13%;伊金霍洛旗 0—15, 15—40, 40—80 cm 的土壤含水量依次为 1.6%, 2.36%, 4.11%;中卫 0—15, 15—40, 40—80 cm 的土壤含水量依次为 0.36%, 0.98%, 1.88%。中卫地区各土层的土壤含水量都显著小于奈曼旗和伊金霍洛旗,3 个地区都表现为 40—80 cm 的土壤含水量显著大于 0—15, 15—40 cm 的土壤含水量。

2.2 木质部导管结构大小和导管直径分布特征

对 3 种锦鸡儿植物木质部上所有导管数量进行统计(表 1),中间锦鸡儿木质部上导管密度最大(136.36±42.16),柠条锦鸡儿的导管密度最少(72.26±9.96),柠条锦鸡儿与中间锦鸡儿和小叶锦鸡儿导管密度之间的差异显著($P<0.05$)。柠条锦鸡儿平均导管直径、 D_{95} 最大,中间锦鸡儿最小,且这两者之间具有显著差异($P<0.05$);小叶锦鸡儿的水力导管直径(D_h)最大,小叶锦鸡儿与柠条锦鸡儿和中间锦鸡儿的平均导管直径(D_{100})、水力直径(D_h)、 D_{95} 之间都没有显著差异。

表 1 三种锦鸡儿属植物木质部导管特征
Table 1 The xylem conduit features of three *Caragana* species

物种 Species	平均导管直径 Average vessel diameter/ μm	贡献 95% 导水率 的导管直径 Vessel diameter of contributed 95% hydraulic conductance/ μm	水力直径 Hydraulic diameter/ μm	木质部面积 Xylem area/ mm^2	导管密度 Vessel density/ (n/mm^2)
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	$31.5 \pm 5.1\text{ab}$	$40.4 \pm 6.1\text{ab}$	$52.5 \pm 7.8\text{ab}$	0.31 ± 0.16	$123.12 \pm 31.14\text{a}$
中间锦鸡儿 <i>Caragana intermedia</i>	$26.7 \pm 3.5\text{a}$	$34.14 \pm 3.4\text{a}$	$38.7 \pm 3.1\text{a}$	0.21 ± 0.09	$136.36 \pm 42.16\text{a}$
柠条锦鸡儿 <i>Caragana korshinskii</i>	$35.4 \pm 1.4\text{b}$	$41.9 \pm 2.1\text{b}$	$47 \pm 2.3\text{b}$	0.29 ± 0.12	$72.26 \pm 9.96\text{b}$

不同字母表示具有显著差异

导管直径分布特征如图 1 所示,柠条锦鸡儿的平均导管直径最大,导管直径不大于 $80\ \mu\text{m}$,小叶锦鸡儿的水力直径(D_h)最大,小叶锦鸡儿和柠条锦鸡儿 90% 的导管都小于 $50\ \mu\text{m}$ 。中间锦鸡儿的最大导管直径不超过 $70\ \mu\text{m}$,98% 以上的导管直径都小于 $50\ \mu\text{m}$ 。3 种锦鸡儿植物超过 90% 的导管被分为小导管。

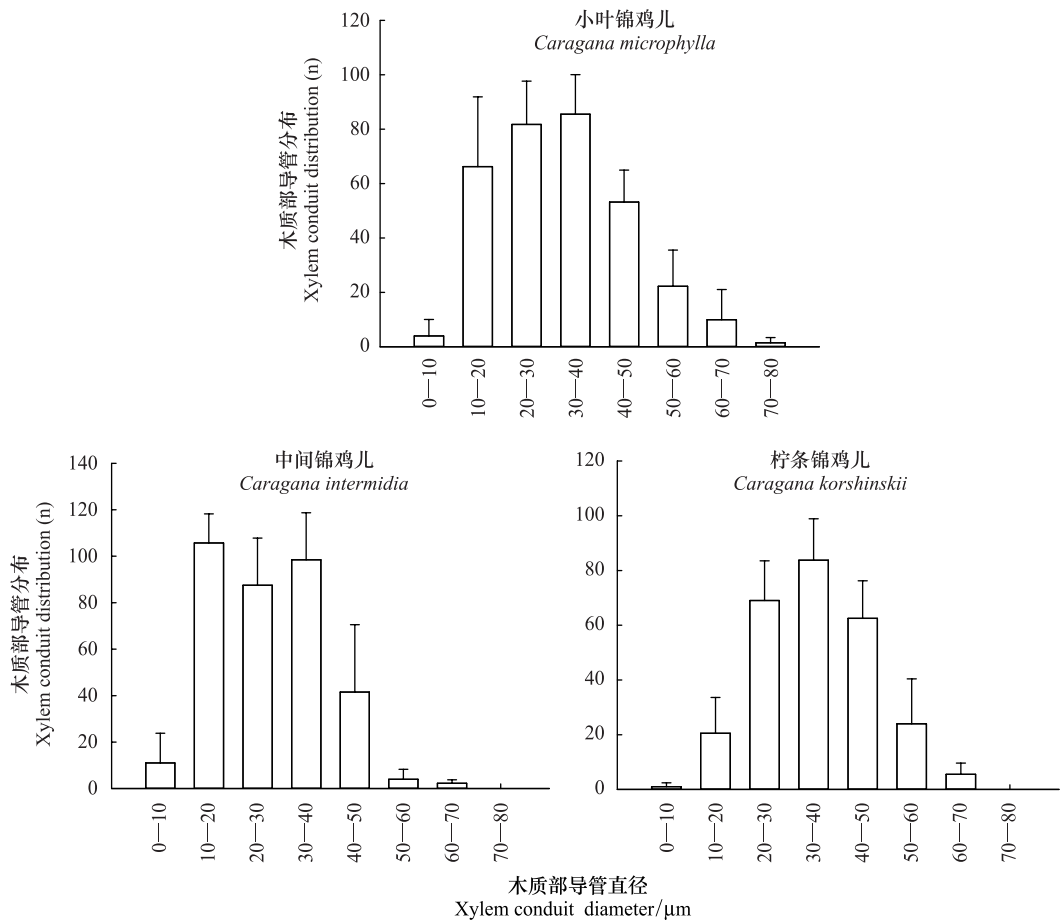


图 1 3 种锦鸡儿植物木质部导管直径分布特征
Fig.1 The xylem conduit distribution features of three *Caragana* species

2.3 叶脉密度结构特征

对 3 种锦鸡儿植物叶脉显微结构进行观察和统计。叶片次脉密度占总脉密度的比例超过 80% (图 2)。小叶锦鸡儿的主脉密度为 $19.06\ \text{cm}/\text{cm}^2$,中间锦鸡儿的主脉密度为 $24.03\ \text{cm}/\text{cm}^2$,柠条锦鸡儿的主脉密度为 $23.66\ \text{cm}/\text{cm}^2$,中间锦鸡儿与柠条锦鸡儿主脉密度之间具有显著差异 ($P<0.05$)。中间锦鸡儿的次脉密度显著大于小叶锦鸡儿,与柠条锦鸡儿之间的差异不显著。中间锦鸡儿的总叶脉密度则显著大于小叶锦鸡儿和柠

条锦鸡儿($P<0.05$)。3 种锦鸡儿植物的叶脉呈网状结构(图 3 所示)。(不同字母表示具有显著差异)

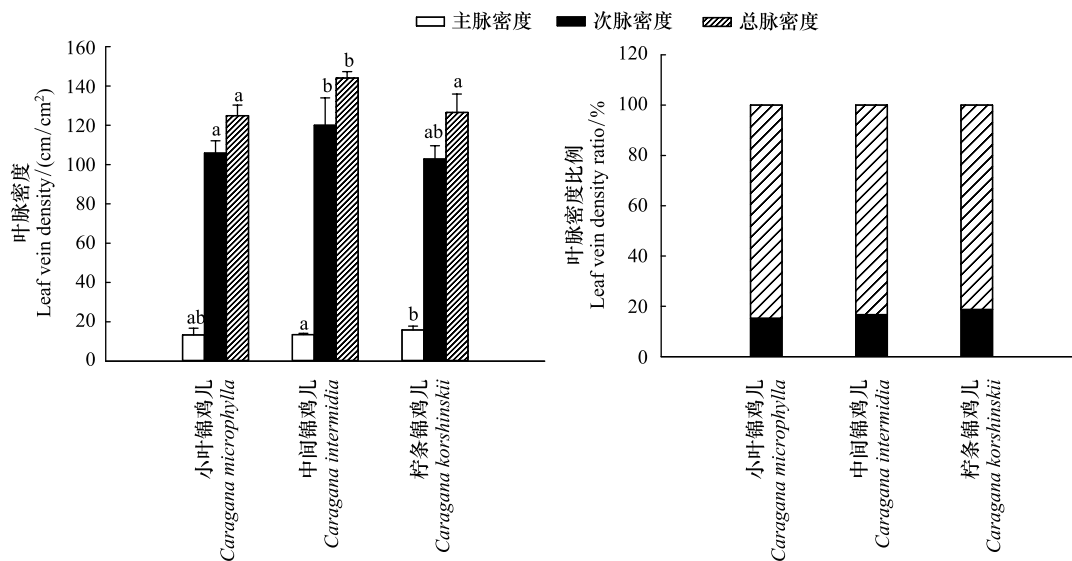


图 2 3 种锦鸡儿植物叶脉数量特征

Fig.2 The leaf vein density features of three *Caragana* species

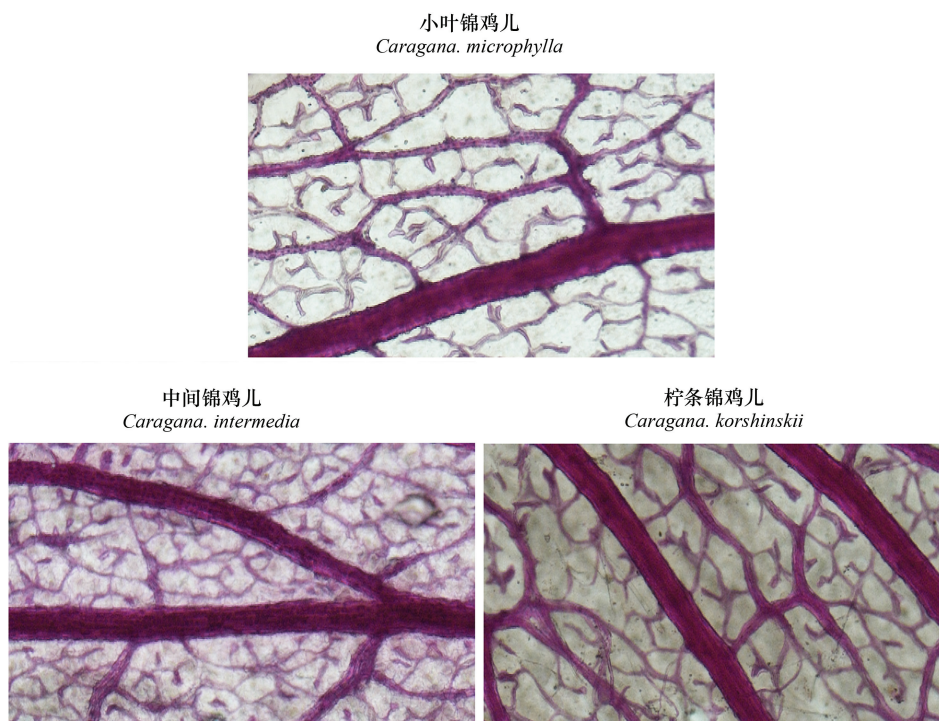


图 3 3 种锦鸡儿植物叶脉显微结构

Fig.3 The leaf microstructure of three *Caragana* species

(a) 小叶锦鸡儿(*Caragana .microphylla*) (b) 中间锦鸡儿(*Caragana .intermedia*) (c) 柠条锦鸡儿(*Caragana .korshinskii*)

2.4 叶片厚度与比叶重

比较三种植物的叶片厚度和比叶重(图 4)。发现柠条锦鸡儿的叶片最厚(284.39 ± 25.71) μm),中间锦鸡儿的叶片最薄(181.1 ± 28.85) μm),三种锦鸡儿植物的叶片厚度具有显著差异($P<0.05$)。柠条锦鸡儿的比叶重(LMA)最大(176.08 ± 30.91) g/m^2),小叶锦鸡儿的比叶重(LMA)最小(86.08 ± 13.67) g/m^2)。

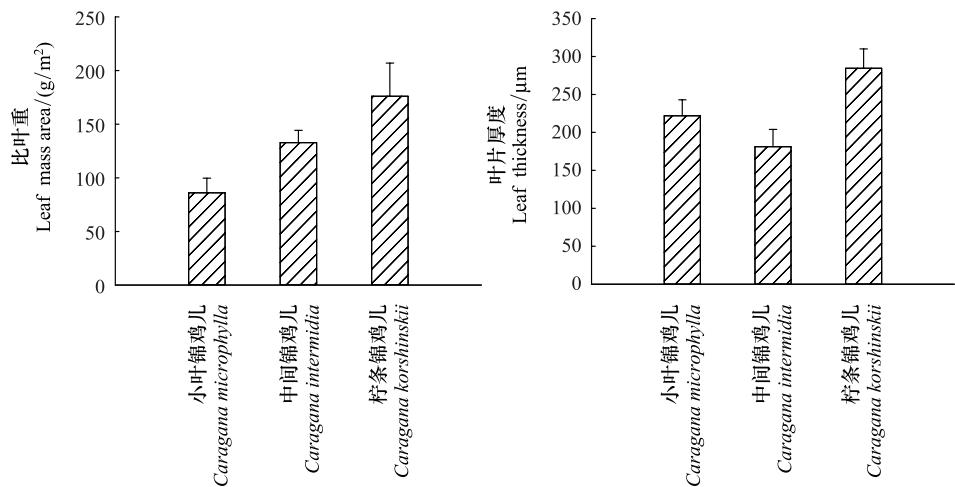


图 4 3 种锦鸡儿植物叶片厚度和比叶重的比较

Fig.4 The contrast of leaf thickness and leaf mass area of three *Caragana* species

2.5 形态特征结果

灌木具有多支的形态特征,这也是灌木在长期的环境演变过程中所形成的适应性特点。在受到水分胁迫时,更多的分支可以降低导管栓塞脆弱带来的风险,增加水流路径,为叶片的各项生理活动提供水分。3 种锦鸡儿植物的一级枝直径($P<0.05$)、二级枝直径($P<0.05$)及胡伯尔值($P<0.01$)都具有显著的差异。一级枝上分布的二级枝的数量之间没有显著的差异($P>0.05$)。胡伯尔值的排序为小叶锦鸡儿>柠条锦鸡儿>中间锦鸡儿,且三者之间都存在显著的差异($P<0.05$)。造成物种间形态学指标差异的原因有:①与环境对形态结构的长期影响有关;②与物种各自的生态学特征相关;③与物种本身的输水结构特征相关。

表 2 三种锦鸡儿植物形态指标特征分析

Table 2 The morphological characteristics of three *Caragana* species

物种 Species	一级枝直径 First branch diameter/mm	一级枝长度 First branch length /cm	二级枝数量 Secondary branch numbers/n	二级枝直径 Secondary branch diameter/mm	二级枝长度 Secondary branch length/cm	胡伯尔值 Huber value/ (cm^2/m^2)
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	6.67±0.58a	41.24±15.08a	6±2.16a	2.78±1.06a	38.64±10.13a	13.18±1.77a
中间锦鸡儿 <i>Caragana intermedia</i>	5.71±0.61b	28.87±13.04b	4.71±0.76a	3.22±0.7b	45.77±12.16b	3.74±0.36b
柠条锦鸡儿 <i>Caragana korshinskii</i>	8.6±1.28c	56.1±26.49c	5.83±1.47a	4.03±2.22c	43.52±13.48b	8.18±2.06c

2.6 光响应曲线与导水率拟合

采用非直角双曲线模型拟合得到 3 种锦鸡儿植物的最大光合速率(图 5 所示),中间锦鸡儿的最大光合速率为 $8.55 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,小叶锦鸡儿为 $5.09 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,柠条锦鸡儿为 $7.91 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$;小叶锦鸡儿的水分利用效率($(4.28\pm0.33) \text{ g/kg}$)显著小于中间锦鸡儿($(6.12\pm0.36) \text{ g/kg}$)和柠条锦鸡儿($(6.37\pm0.36) \text{ g/kg}$)。指数曲线拟合得到 3 种锦鸡儿植物的导水率随水势的变化曲线,导水率下降 50%时的水势即为 P_{50} 值,结果如图 6 所示:小叶锦鸡儿的 P_{50} 值最大,柠条锦鸡儿的 P_{50} 最小。

3 讨论

3.1 植物功能结构对环境因子的响应

对于大多数生长在干旱半干旱地区的植物来说,水分决定了物种的生存与分布。水分胁迫导致茎干木质部产生栓塞,直接后果是植物导水率的显著下降^[16]。3 个研究位点中,中卫的年均降水量及土壤含水量都显

著小于奈曼旗和伊金霍洛旗。年均干燥度指数最大,水分胁迫最为严重。从图 6 中结果表明,中卫柠条锦鸡儿的 P50 小于奈曼旗的小叶锦鸡儿和伊金霍洛旗的中间锦鸡儿。植物为了适应环境在其结构上会表现出一定的适应性特征。3 个研究位点的锦鸡儿植物,其生存环境的温度具有显著差异,叶片厚度也随着年均气温的增加叶片逐渐加厚。在较为干旱的腾格里沙漠东南缘,造成植物水分胁迫的主要是地上部分的大气干旱,因此柠条锦鸡儿形成了小而厚的叶片,减小了蒸腾面积,降低了蒸腾速率。

3.2 导管结构特征分析

3 种锦鸡儿植物在其导管直径上都表现为趋于 90% 的导管为小导管。这是长期的水分限制导致的植物茎干形态解剖结构发生的适应性变化,即植物木质部导管直径会变小^[17],一方面小导管直径能使植物在受到水分胁迫时承受更低的负压而不发生栓塞,保证了植物水分运输系统的安全性。另一方面,在干旱半干旱地区,植物没有更多的物质成本来用于导管的修复,也会促使其形成小导管的适应性特征。

木质部比导率(Ks)与导管平均直径的 4 次方成正比,相关研究结果也表明植物木质部导管直径与最大导水率之间存在较为密切的关系^[18]。柠条锦鸡儿的 D_{100} 和 D_{95} 都最大,中间锦鸡儿最小,因此比导率顺序为柠条锦鸡儿>小叶锦鸡儿>中间锦鸡儿。小叶锦鸡儿的水力导管直径(Dh)最大,其最大导水率也最大。而导管密度与导水率之间的存在一定的负相关关系。这也就解释了为什么柠条锦鸡儿的平均导管直径最大,而最大导水率最小的原因。因为虽然柠条锦鸡儿的平均导管直径最大,但柠条锦鸡儿的导管密度最小,同时 90% 的导管被分为小导管,对导水率的贡献较小。

3.3 叶片结构特征分析

已有的研究表明植物叶片结构的改变是为了给水分运输系统及叶肉细胞中提供更多的水分来保证自身的碳水收支平衡^[19]。叶脉密度的大小决定了水分在叶肉间隙中运输距离的长短,低叶脉密度增加了水分运输到蒸腾部位的距离,延长了水分运输的时间而降低了光合速率。而高叶脉密度缩短了水分运输时间而具有较高的光合速率^[17]。本文的研究结果显示中间锦鸡儿的叶脉密度最大,显著高于小叶锦鸡儿和柠条锦鸡儿,因此中间锦鸡儿的净光合速率也最大。同时叶脉密度高的物种其生态优势度也越高。LMA 的大小受叶片厚度和密度的影响,反映出植物叶片的光捕获能力和自我保护能力^[20],LMA 越高表明单位叶面积积累的干物质越多,植物具有更多的物质成本用于叶脉的构建。本研究中柠条锦鸡儿的比叶重最大但 P_{50} 最小,这就表明植物具有更强的抗栓塞能力就需要更多的碳投入。金鹰等^[21]的研究结果也表明树木水力特性的变化受叶片结构特性的影响,树木对水力系统的安全性需要在其结构上增加碳的投资。3 种锦鸡儿植物叶脉都呈网状结构(图 3),网状的叶脉结构更有利于水分在叶片系统中的分布,这也是锦鸡儿植物对干旱环境在结构

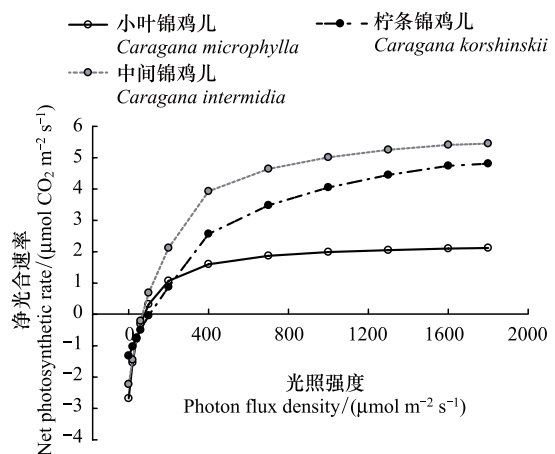


图 5 3 种锦鸡儿植物光响应曲线的拟合

Fig.5 The light response curve fitting of three *Caragana* species

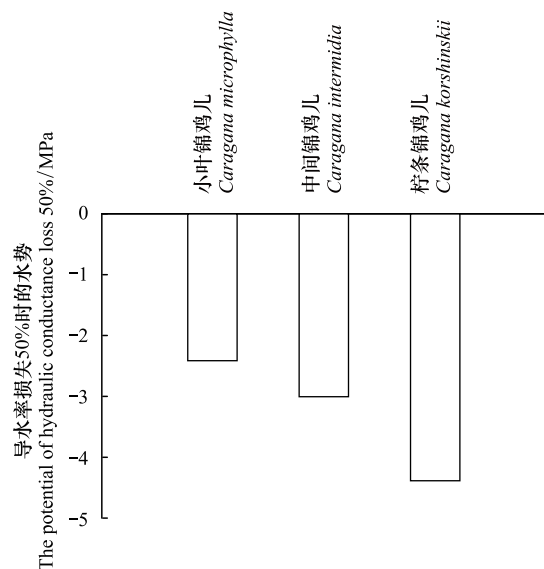


图 6 3 种锦鸡儿植物的 P_{50} 值的比较

Fig.6 The P_{50} contrast of three *Caragana* species

上表现出的一种适应性特征。

3.4 植物的抗旱性

当植物受到水分胁迫时,木质部导管栓塞的直接后果是导致导水率的快速下降^[22]。导水率下降 50% 时所对应的水势(P_{50} , MPa)是衡量植物水分运输系统脆弱性的一个重要指标。 P_{50} 越小(绝对值越大)表明植物的抗栓塞能力越强,在干旱环境中的水分供应能力越强^[23]。本研究中,小叶锦鸡儿的 P_{50} 值最高,因此其抗栓塞能力最弱,在干旱环境中抗旱性最差;柠条锦鸡儿的 P_{50} 值最低,在干旱环境中能忍受更低的水势,抗旱性最好。这与水分利用效率表征的植物抗旱能力相一致,本研究中柠条锦鸡儿的水分利用效率最大,小叶锦鸡儿的水分利用效率显著小于柠条锦鸡儿。也有研究结果指出抗栓塞能力与抗旱性之间并没有直接的相关性,抗栓塞能力较低的植物也可以通过其他方式来减少水分的流失而表现出较强的抗旱能力^[24]。比如周洪华等^[25]的研究发现在干旱胁迫较为严重时,植物的自身调节能力会优先将水流供给优势枝条来保证植株整体的生存。

4 结论

植物个体在长期进化的过程中通过环境因子的驯化、遗传因素的影响而形成不同的形态结构和适应性策略。3 种锦鸡儿属植物在旱生环境中都能形成较小的导管直径来适应环境。小而厚的叶片可以减小蒸腾面积,降低水分的丧失。但是相比较而言 3 种植物在导水结构上又表现出一定的差异,柠条锦鸡儿的抗栓塞能力最强,高的抗栓塞能力意味着更高的碳投入。中间锦鸡儿通过增加次脉密度和降低导管直径来适应干旱环境,小叶锦鸡儿最容易产生栓塞,但正是由于导管的栓塞降低了水分运输效率,使其在旱生环境中能够通过减少水分的供应来降低水分的丧失。灌木的多枝特征有一定的偶然性,但宏观上看就不是偶然性作为主导了,生长环境的修饰必然会体现在其外在形态特征上。在受到水分限制的环境中,一级枝的主干必须分出更多的二级枝来分散水流,以增加在导管受到栓塞时的水流路径,为叶片的各项生理活动提供水分。正是由于长期的干旱驯化使植物形成了自身特有的水力系统结构及生理特征,使其只能在特定的环境中才能生存。因此 3 种锦鸡儿植物很少在同一环境中出现,这是它们出现生态分离的原因之一。

参考文献(References):

- [1] Li J, Gao Y B, Zheng Z R, Gao Z L. Water relations, hydraulic conductance, and vessel features of Three *Caragana* species of the Inner Mongolia Plateau of China. *Botanical Studies*, 2008, 49(2): 127-137.
- [2] 龚容, 高琼. 叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展. *植物生态学报*, 2015, 39(3): 300-308.
- [3] 杨启良, 张富仓, 刘小刚, 张楠, 戈振扬. 环境因素对植物导水率影响的研究综述. *中国生态农业学报*, 2011, 19(2): 456-461.
- [4] Lens F, Sperry J S, Christman M A, Choat B, Rabaey D, Jansen S. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 2011, 190(3): 709-723.
- [5] Lens F, Tixier A, Cochard H, Sperry J S, Jansen S, Herbette S. Embolism resistance as a key mechanism to understand adaptive plant strategies. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16(3): 287-292.
- [6] Martinez-Vilalta J, Mencuccini M, Álvarez X, Camacho J, Loeffe L, Piñol J. Spatial distribution and packing of xylem conduits. *American Journal of Botany*, 2012, 99(7): 1189-1196.
- [7] Choat B. Predicting thresholds of drought-induced mortality in woody plant species. *Tree Physiology*, 2013, 33(7): 669-671.
- [8] Pittermann J, Sperry J. Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing-induced embolism in conifers. *Tree Physiology*, 2003, 23(13): 907-914.
- [9] Stuart S A, Choat B, Martin K C, Holbrook N M, Ball M C. The role of freezing in setting the latitudinal limits of mangrove forests. *New Phytologist*, 2007, 173(3): 576-583.
- [10] Nardini A, Luglio J. Leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: possible trade-offs and correlations with climate across three major biomes. *Functional Ecology*, 2014, 28(4): 810-818.
- [11] Sack L, Scoffoni C. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 2013, 198(4): 983-1000.

- [12] Hacke U G, Sperry J S, Pittermann J. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*, 2000, 1(1): 31-41.
- [13] Jacobsen A L, Agenbag L, Esler K J, Pratt R B, Ewers F W, Davis S D. Xylem density, biomechanics and anatomical traits correlate with water stress in 17 evergreen shrub species of the mediterranean-type climate region of South Africa. *Journal of Ecology*, 2007, 95(1): 171-183.
- [14] Thornthwaite C W. An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, 1948, 38(1): 55-94.
- [15] 孟猛, 倪健, 张治国. 地理生态学的干燥度指数及其应用评述. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 853-861.
- [16] Johnson D M, Meinzer F C, Woodruff D R, McCulloh K A. Leaf xylem embolism, detected acoustically and by cryo-SEM, corresponds to decreases in leaf hydraulic conductance in four evergreen species. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(7): 828-836.
- [17] Nardini A, Salleo S. Water stress-induced modifications of leaf hydraulic architecture in sunflower: co-ordination with gas exchange. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(422): 3093-3101.
- [18] 木巴热克·阿尤普, 陈亚宁, 郝兴明, 李卫红, 苏芮. 极端干旱环境下的胡杨木质部水力特征. *生态学报*, 2012, 32(9): 2748-2758.
- [19] Nardini A, Pedá G, Salleo S. Alternative methods for scaling leaf hydraulic conductance offer new insights into the structure-function relationships of sun and shade leaves. *Functional Plant Biology*, 2012, 39(5): 394-401.
- [20] Witkowski E T F, Lamont B B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 1991, 88(4): 486-493.
- [21] 金鹰, 王传宽. 九种不同材性的温带树种叶水力性状及其权衡关系. *植物生态学报*, 2016, 40(7): 702-710.
- [22] Sperry J S. Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 104(1): 13-23.
- [23] Cai J, Tyree M T. The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(7): 1059-1069.
- [24] de Dios Miranda J, Padilla F M, Martínez-Vilalta J, Pugnaire F I. Woody species of a semi-arid community are only moderately resistant to cavitation. *Functional Plant Biology*, 2010, 37(9): 828-839.
- [25] 周洪华, 李卫红, 木巴热克·阿尤普, 徐茜. 荒漠河岸林植物木质部导水与栓塞特征及其对于干旱胁迫的响应. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 19-29.