

DOI: 10.5846/stxb202001070059

张国帅, 买尔当·克依木, 焦磊, 高光耀, 李宗善, 王晓春. 黄土高原多年生草本物种根部导水结构及空间分异特征. 生态学报, 2020, 40(14): 4883-4893.

Zhang G S, Maierdang Keyimu, Jiao L, Gao G Y, Li Z S, Wang X C. Spatial variability of hydraulic conductivity traits of perennial herbaceous species in the Loess Plateau of China. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(14): 4883-4893.

# 黄土高原多年生草本物种根部导水结构及空间分异特征

张国帅<sup>1</sup>, 买尔当·克依木<sup>2</sup>, 焦磊<sup>3</sup>, 高光耀<sup>2</sup>, 李宗善<sup>2,\*</sup>, 王晓春<sup>1</sup>

1 东北林业大学生态研究中心, 哈尔滨 150040

2 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

3 陕西师范大学, 西安 710119

**摘要:**植物茎干导水系统起着植株水分长距离输导功能, 深入了解植物导水解剖结构和功能对于认识植物水分、养分输导和分配策略具有重要意义, 然而相关研究还是主要集中在木本乔、灌木物种上, 而对于多年生草本物种的相关研究还未引起人们的重视。以黄土高原多年生草本物种为研究对象, 在黄土高原沿降雨梯度(250—530 mm)布设 12 个采样点, 采集了 30 种多年生草本物种的主根解剖材料, 并分析了该地区草本物种根部导管解剖结构及空间分异特征。研究结果表明 1) 多年生草本物种根部导管特征参量具有较大的变异性, 在固定测量范围内导管数量、导管直径、导管分数、总水分传导效率的变化范围分别为 25—295 个、24.46—54.58  $\mu\text{m}$ 、2.42%—33.16%、0.034—25.357  $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ 。2) 多年生草本根部导管直径、导管分数和导水效率均沿降雨量的增加呈不断下降趋势, 其中以导水效率下降趋势最为明显( $R = -0.3$ — $-0.362$ ,  $P < 0.05$ ), 这表明水分条件是限制黄土高原草本物种根部导水特征空间变异的主要因素。3) 多年生草本根部导管直径和导水效率以半荒漠分布为主的藜科草本物种中数值最高, 其次是人工种植为主的豆科草本物种, 而以自然分布为主的菊科草本物种的导管参量数值最低, 这表明黄土高原不同类群草本物种的导水特征和输水策略存在较大差异性。

**关键词:**多年生草本; 主根导管; 导水效率; 黄土高原

## Spatial variability of hydraulic conductivity traits of perennial herbaceous species in the Loess Plateau of China

ZHANG Guoshuai<sup>1</sup>, MAIERDANG Keyimu<sup>2</sup>, JIAO Lei<sup>3</sup>, GAO Guangyao<sup>2</sup>, LI Zongshan<sup>2,\*</sup>, WANG Xiaochun<sup>1</sup>

1 Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Science, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

3 Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China

**Abstract:** Plant stem xylem system of woody species has an important role in long-distance water transport, and the scientific description of anatomical xylem structure and functions are essential for understanding the transportation mechanism and allocation strategies of water and nutrient of woody species. However, the related research on perennial herbaceous species has received scant attention. In this study, the main root samples of 30 perennial herbaceous along the precipitation gradient (from 250 mm to 530 mm) in the Loess Plateau were collected. We measured eight hydraulic conductivity traits and analyzed their spatial variability. The results indicated that 1) the value of xylem traits had comparatively large magnitude of variability. The number of vessel, vessel fraction, mean vessel diameter and total water

基金项目: 国家自然科学基金项目(41877539); 国家重点研发计划项目(2016YFC0501602)

收稿日期: 2020-01-07; 修订日期: 2020-04-26

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zslst@rcees.ac.cn

transfer efficiency ranged from 25 to 295, 24.46  $\mu\text{m}$  to 54.58  $\mu\text{m}$ , 2.42% to 33.16%, and 0.034  $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$  to 25.357  $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ , respectively. 2) The vessel diameter, vessel fraction and water transfer efficiency of xylem conduits roughly kept steady decreasing trend with the increasing precipitation. In particular, the negative relationship between water transfer efficiency and precipitation approached the significant levels ( $r = -0.3$ — $-0.362$ ,  $P < 0.05$ ). This emphasized the fact that moisture availability exerted significant influence on spatial variability of hydraulic conduct traits of the perennial herbaceous species in the Loess Plateau. 3) The value of vessel diameter and water transfer efficiency were the highest of the herbaceous species in the family of Zygophyllaceae that mainly distributed in sub-desert regions, followed by the herbaceous species (planted species) of Leguminosae family, and the lowest value were found in the herbaceous species (native species) of Compositae family, indicating the heterogeneous hydraulic traits and diverse water transfer strategies of different phyto-groups of perennial herbaceous species on the Loess Plateau.

**Key Words:** perennial herbaceous species; hydraulic conductivity traits; water transfer efficiency; the Loess Plateau

越来越多的证据表明,全球气候变暖及其导致的干旱胁迫已导致世界范围,特别是干旱半干旱区出现大面积森林生长衰退和树木死亡问题<sup>[1]</sup>,从而对区域森林植被生产力和碳固定产生显著负面影响<sup>[2]</sup>。干旱胁迫气候条件能够使得树木木质部空穴化和栓塞(Xylem embolism)并导致水分输导故障(Hydraulic failure),从而严重制约树木正常的生长发育<sup>[3-4]</sup>。有研究表明,世界范围森林植被对干旱胁迫响应的敏感性被明显低估,不同类型森林在干旱胁迫下产生水分输导障碍的水分安全阈值范围较窄,区域差异性不大,这表明在森林植被在气候变暖背景下的干旱胁迫风险正在不断加剧<sup>[5]</sup>。树木木质部导水解剖特征(导管大小、数量及密度等)作为反映树木的水分的输导能力和用水策略的主要参量,不仅被广泛应用于树木生长对干旱胁迫响应特征<sup>[6-7]</sup>,还被应用于植物生理过程模型,用于预测森林生长对干旱胁迫的响应和适应方式<sup>[5, 8]</sup>。

黄土高原地区位于我国干旱半干旱区,是典型生态脆弱区与气候变化响应敏感区,该地区植被生长主要受到水分条件胁迫影响<sup>[9-10]</sup>。利用木质部导水特征参量反映黄土高原植被对水分胁迫条件影响的响应特征的研究也逐渐受到了人们的关注,李荣等<sup>[11]</sup>分析了黄土高原6个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系,发现导管密度对木质部栓塞脆弱性影响最大,而导管直径次之,导管长度影响最小;艾绍水等<sup>[12]</sup>则对比了陕北沙地3种典型灌木根木质部解剖结构及水力特征,发现沙柳的木质部导管平均最大直径、平均最小直径、平均导管面积以及导管面积占木质部面积比例显著高于柠条(*Caragana korshinskii*)和沙棘(*Hippophae rhamnoides*),具有最优的导水效率;李秧秧等(2010)<sup>[13]</sup>则研究了黄土丘陵区典型树木抵抗空穴化能力及与木质部结构的关系,黄刺玫(*Rosa xanthina*)、山杨(*Populus davidiana*)和山桃(*Amygdalus davidiana*)的导管直径较小而导管密度较大,导水安全性和抗干旱胁迫能力均较强;而辽东栎(*Quercus wutaishanica*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)的导管直径较大而导管密度较小,导水效率较高但抗干旱胁迫能力较弱。纵观黄土高原基于木质部导管特征对输水和抗旱能力的研究还是主要集中在木本乔木和灌木物种,而对多年生草本物种的研究还没有引起人们的关注。

现在有足够证据表明多年生草本根部次生组织中具有明显的导管结构,并可依据导管直径在生长季前后大小变化规律辨识年轮界限,多年生草本根部解剖材料的气候学和生态学价值正引起人们的关注<sup>[14-16]</sup>。草地是黄土高原地区分布最为广泛的植被类型,总面积达20多万 $\text{km}^2$ ,占区域总面积的32.6%;在退耕还林还草与封山禁牧工程在1999年大规模实施以来,黄土高原草地面积进一步扩大<sup>[17-18]</sup>。利用多年生草本根部解剖材料探讨黄土高原草本物种对水分胁迫条件的响应特征具有重要的生态学价值,且已经受到人们的关注。Shi等<sup>[19-20]</sup>和任丽媛等<sup>[21-22]</sup>在黄土高原已经初步收集了10余种多年生草本根部年轮资料,发现其中大多数都具有清晰的年轮结构,并发现多年生草本根部导管大小与水分胁迫条件关系最为密切,并根据根部导管大小随年龄变化特征探讨了黄土高原自然和人工草本物种生活史策略的差异性。

但是,黄土高原目前开展的草本解剖学方面的相关研究还是较为零散和初步的,有待进一步深入研究。

本研究在黄土高原沿降雨梯度设置调查样地,并较为系统地采集多年生草本物种根部解剖材料,提取其根部导管解剖特征参量(包括导管面积、导管分数和水力传导效率等),并阐明黄土高原多年生草本物种导水特征沿干旱胁迫梯度的变化特征,无疑将为黄土高原草地植被对气候变化的响应和适应等方面研究提供科学依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 研究区概况

黄土高原地处我国西北地区,位于中国黄河中上游地区,是世界上最大的黄土沉积区,东西绵延约 1000 km,南北地跨 750 km,平均海拔在 1500—2000 m 间,面积约 62 万 km<sup>2</sup>(图 1)<sup>[23]</sup>。区域气候为暖温带大陆性季风气候,从西北到东南依次为干旱、半干旱和半湿润气候。黄土高原年均气温从西北区的 3.6℃ 上升到东南区的 14.3℃,降雨量 300—800 mm,植被依次为风沙草原、草原和森林草原<sup>[24]</sup>。黄土高原生态环境脆弱,土壤侵蚀和水土流失严重,地表破碎、沟壑纵横,区域植被总体覆盖度较低。自封山育林和退耕还林(草)工程实施以来,黄土高原植被覆盖率明显提高,植被持续改善的面积占整个区域的 67.08%,区域整体生态环境有很大好转<sup>[25]</sup>。

### 1.2 样品采集与处理

在黄土高原地区,沿年平均降雨量等值线(东南至西北方向)设置调查样带,共布设 12 个草本植物调查样点采集在该区域分布广泛的多年生草本物种(表 1)。在采样点选取具有明显主根多年生草本物种,挑选出 3—5 株健康成熟植株,挖取其主根并清洗干净,用刀片裁取 2—3 cm 深近地面的样品,放入体积 50 倍以上的 FAA(70%乙醇:甲醛:乙酸=9:0.5:0.5)固定液中固定。

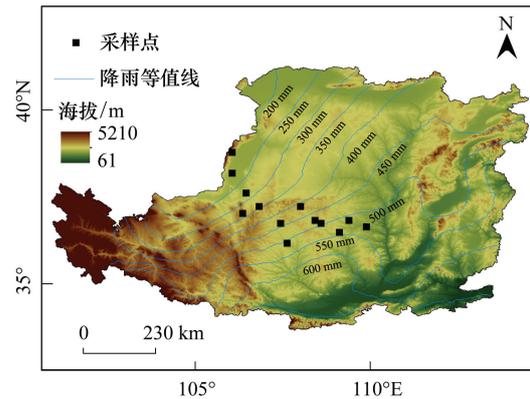


图 1 黄土高原多年生草本样品空间分布图  
Fig. 1 Locations of sampling sites of perennial forbs species across the Loess Plateau, China

表 1 黄土高原多年生草本物种采样点信息

Table 1 Site characteristics of perennial herbaceous species sampled in Loess Plateau of China

采样点序号 Site ID	采样点 Site	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔/m Altitude	降雨量/mm Precipitation	物种数量 Species numbers
S1	阿拉善右旗	101°40'	39°13'	1495	250	4
S2	阿拉善左旗	105°40'	38°50'	1565	250	4
S3	下马关	106°27'	37°07'	1569	330	4
S4	李旺	106°05'	36°41'	1418	350	3
S5	铁边城	107°51'	36°59'	1405	430	4
S6	环县	107°18'	36°34'	1235	450	1
S7	白豹	108°07'	36°39'	1428	490	6
S8	曹李源	107°17'	36°05'	1354	480	2
S9	同湾	108°19'	36°39'	1526	500	7
S10	吕梁	111°09'	37°31'	957	510	5
S11	永宁	108°46'	36°33'	1129	5100	6
S12	永和	110°38'	36°46'	892	530	1

将采集的草根样品进行石蜡切片前处理,即脱水、透明、浸蜡、包埋、切片、染色和观察测量等操作<sup>[26]</sup>,脱水是将草根样品从固定液中取出,放入不同浓度(80%、85%、90%、95%、100% I 和 100% II)的乙醇溶液中逐

级进行脱水,目的在于用梯度乙醇溶液替换植物组织中的水分,以保证后续透明和包埋时二甲苯和石蜡完全渗进植物组织。透明是指用二甲苯作为媒介将脱水后组织中的乙醇置换出来。用石蜡取代透明剂,使二甲苯浸入植物组织,在切片时起支持作用,称为浸蜡。包埋是指把浸蜡处理后的样品用石蜡溶液包裹并晾干的过程。

当蜡块充分凝固后,用轮转式切片机切出大约 8—14  $\mu\text{m}$  厚度的横切面腊带,后粘连到载破片上。为了区分韧皮部、形成层、木质部等区域,采用复染的方法进行染色。首先经过脱蜡过程,逐级复水后依次放入 1% 番红水溶液和 0.5% 固绿乙醇溶液<sup>[27]</sup>。封片后使用 Olympus DP73 (Olympus, Tokyo, Japan) 在同一倍数 ( $\times 40$ ) 下观察、拍照,并用 PTGui 全景拼接软件将不完整的图片拼接在一起。

### 1.3 数据处理与统计分析

利用 ImageJ 专业图像分析软件,选取切片上固定面积 ( $500 \times 500$  像素, 1 像素 =  $2.63 \mu\text{m}$ ) 测量木质部导管区域,自动读取被测量切片的导水解剖特征并获取参量数值 (图 2), 并获取以下 9 种导管参量。依次为 1) 导管数量 (Number of vessel,  $NV$ ) (个): 测量区内导管的总数量; 2) 导管分数 (Vessel fraction,  $VF$ ) (%): 测量区内导管总面积占测量区面积的比例; 3) 导管平均面积 (Mean vessel area,  $MVA$ ) ( $\mu\text{m}^2$ ): 测量区内所有导管面积的平均数值; 4)

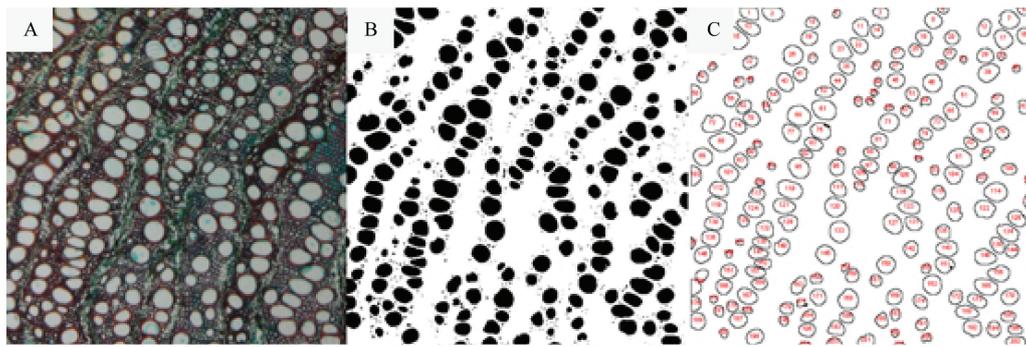


图 2 使用 ImageJ 专业图像分析软件,随机选取切片上固定面积测量木质部导管区域

Fig. 2 Using professional image analysis software, ImageJ, and selecting a fixed area on the slice to measure the xylem vessel area randomly

A: 使用 Olympus DP73 直接获取的图片; B: 经过 ImageJ 软件处理之后待测量的图片; C: 经过 ImageJ 测量之后输出的图片。(骆驼蓬, 图中比例尺为  $1\text{cm} = 100 \mu\text{m}$ )

导管最大面积 (Maximum vessel area,  $MAX.VA$ ) ( $\mu\text{m}^2$ ): 测量区内导管的面积; 5) 导管总面积 (Total vessel area,  $TVA$ ) ( $\mu\text{m}^2$ ): 测量区内导管总面积; 6) 总体水力传导率 (Total hydraulic conductivity,  $TKp$ ) ( $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ): 测量区导管水力传导率之和; 7) 平均水力传导率 (Mean hydraulic conductivity,  $MKp$ ) ( $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ): 测量区导管平均水力传导率; 8) 最大水力传导率 (Maximum hydraulic conductivity,  $MAX.Kp$ ) ( $\text{kg m}^{-1} \text{MPa}^{-1} \text{s}^{-1}$ ): 测量区最大导管水力传导率。

由于导管大多数是椭圆的, 导管的理论直径  $D = [3(ab)^3 / (2a^2 + 2b^2)]^{1/4}$ , 其中  $a$  和  $b$  分别表示长轴和短轴的长度<sup>[28]</sup>, 根据 Tyree 和 Zimmermann (2002)<sup>[29]</sup> 的水力传导概念, 理论水力传导率 (The theoretical hydraulic conductivity,  $K_p$ ) 可由每个导管 (等效圆) 直径通过改进的哈根泊肃叶方程 (Hagen-Poiseuille) 计算。

$$K_p = \left( \frac{\pi \rho}{128 \eta} \right) \sum_{i=1}^n (d_i)^4$$

式中,  $\rho$  是  $20^\circ\text{C}$  水 ( $998.2 \text{ kg/m}^3$ ) 的密度,  $\eta$  是  $20^\circ\text{C}$  ( $1.002 \times 10^{-9} \text{ MPa s}$ ) 水的粘度,  $d_i$  是在第  $i$  年测量的第  $n$  个导管 (等效圆) 直径。

本研究中相关数据用 Microsoft Excel 2014 进行记录和整理; 数据分析主要采用 SPSS 22.0 (SPSS Inc.

Chicago, USA)软件和 R 语言程序(R Core Team 2016);图形绘制采用 R 语言程序(R Core Team 2016)和 ArcGIS 9.2(ESRI, Redlands, CA, USA)软件完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 草根导管特征参量数值变化趋势

本研究在黄土高原采集多年生草本物种 30 种,分属于 12 科 23 属(表 2),种类最多的是菊科,一共有 9 个草本物种,分属于 7 个属,分别为小苦买属(*Ixeridium*)、大丁草属(*Gerbera*)、狗娃花属(*Heteropappus*)、蓟属(*Cirsium*)、蓝刺头属(*Echinops*)、泥胡菜属(*Hemistepta*)和祁州漏芦(*Hemistepta*);其次是豆科,一共有 8 个草本物种,分属于 5 个属,分别为棘豆属(*Oxytropis*)、草木犀属(*Melilotus*)、黄耆属(*Astragalus*)、苜蓿属(*Medicago*)和沙打旺属(*Astragalus*);其他科的草本种类均较少,多为 1—2 个草本物种。

表 2 黄土高原多年生草本物种组成信息表

Table 2 Species composition of perennial herbaceous species in the Loess Plateau

物种名称 Species	科名 Family	属名 Genera	物种名称 Species	科名 Family	属名 Genera
香青兰 <i>Dracocephalum moldavica</i>	唇形科	香青兰属	大丁草 <i>Gerbera anandria</i>	菊科	大丁草属
益母草 <i>Leonurus artemisia</i>	唇形科	益母草属	阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	菊科	狗娃花属
砂珍珠豆 <i>Oxytropis racemosa</i>	豆科	棘豆属	蓟 <i>Cirsium japonicum</i>	菊科	蓟属
白花草木犀 <i>Melilotus alba</i>	豆科	草木犀属	蓝刺头 <i>Echinops sphaerocephalus</i>	菊科	蓝刺头属
草木犀 <i>Melilotus officinalis</i>	豆科	草木犀属	砂蓝刺头 <i>Echinops gmelinii</i>	菊科	蓝刺头属
草木樨状黄耆 <i>Astragalus melilotoides</i>	豆科	黄耆属	泥胡菜 <i>Hemistepta lyrata</i>	菊科	泥胡菜属
甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>	豆科	甘草属	祁州漏芦 <i>Rhaponiticum uniflorum</i>	菊科	祁州漏芦属
黄花苜蓿 <i>Medicago falcata</i>	豆科	苜蓿属	龙胆 <i>Gentiana scabra</i>	龙胆科	龙胆属
紫苜蓿 <i>Medicago sativa</i>	豆科	苜蓿属	牻牛儿苗 <i>Erodium stephanianum</i>	牻牛儿苗科	牻牛儿苗属
沙打旺 <i>Astragalus adsurgens</i>	豆科	黄芪属	菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	蔷薇科	委陵菜属
骆驼蒿 <i>Peganum nigellastrum</i>	蒺藜科	骆驼蓬属	翻白草 <i>Potentilla discolor</i>	蔷薇科	委陵菜属
骆驼蓬 <i>Peganum harmala</i>	蒺藜科	骆驼蓬属	柴胡 <i>Bupleurum chinense</i>	伞形科	柴胡属
沙参 <i>Adenophora stricta</i>	桔梗科	沙参属	异叶败酱 <i>Patrinia heterophylla</i>	败酱科	败酱属
抱茎小苦荬 <i>Ixeridium sonchifolium</i>	菊科	小苦买属	野亚麻 <i>Linum stelleroides</i>	亚麻科	亚麻属
苦苦菜 <i>Ixeridium dentatum</i>	菊科	小苦买属	大果琉璃草 <i>Cynoglossum divaricatum</i>	玄参科	琉璃草属

从多年生草本根部导管特征参量频度特征来看(图 3),导管数量频度呈正态分布特征,在测量面积内导管数量(NV)最多的物种为益母草(*Leonurus artemisia*)、菊叶委陵菜(*Potentilla tanacetifolia*)、柴胡(*Bupleurum chinense*),导管数量分别为 295 个、233 个、227 个;导管分数(VF)频度呈偏正态分布特征,在固定面积内导管分数数值最高的物种为沙打旺(*A. adsurgens*)、骆驼蓬(*Peganum nigellastrum*)、骆驼蒿(*Peganum harmala*),数值分别为 33.16%、30.44%、28.91%;最大导管面积(MAX.VA)频度呈偏正态分布特征,数值较大的物种有骆驼蓬、大果琉璃草(*Cynoglossum divaricatum*)、紫苜蓿(*Medicago sativa*),导管面积为 7340—7930  $\mu\text{m}^2$ ,导管直径约为 100  $\mu\text{m}$ ;平均导管面积(MVA)频度呈偏正态分布特征,数值较大的物种有沙打旺、砂蓝刺头(*Echinops gmelinii*)和骆驼蒿,导管面积约为 2300  $\mu\text{m}^2$ ,导管直径约为 50  $\mu\text{m}$ ;最大水分传导率(MAX.Kp)、总水分传导率(TKp)、平均水分传导率(MKp)频度分布以负指数曲线为主,水分传导效率较高的物种有骆驼蓬、骆驼蒿、砂蓝刺头、紫苜蓿、沙打旺和大果琉璃草等。

从多年生草本根部导管特征参量间相关特征来看(图 4),多年生草本物种的水分传导率(MAX.Kp、TKp、MKp)与导管分数( $R=0.595-0.866$ ,  $P<0.01$ )和导管平均面积( $R=0.615-0.9$ ,  $P<0.01$ )具有显著相关关系,而与导管数量无明显的相关特征( $R=-0.011-0.213$ ,  $P>0.05$ )。

### 2.2 草根导管特征参量在降雨梯度上的变化趋势

从各导管特征参量随降雨梯度上的变化趋势来看(图 5),多年生草本的根部导管数量(NV)在固定面积

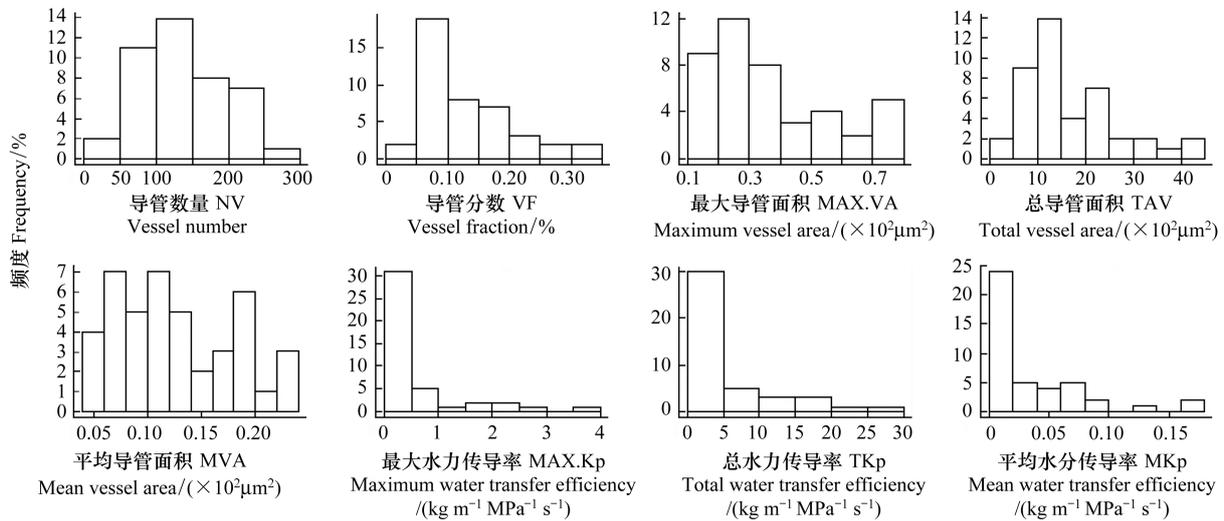


图3 黄土高原多年生草本根部导管特征参量频度图

Fig.3 Frequency Diagram of the major hydraulic traits in secondary root xylem for perennial herbaceous species in the Loess Plateau

NV: 导管数量, Vessel number; VF: 导管分数, Vessel fraction; MAX.VA: 最大导管面积, Maximum vessel area; TAV: 总导管面积, Total vessel area; MVA: 平均导管面积, Mean vessel area; MAX.Kp: 最大水力传导率, Maximum water transfer efficiency; TKp: 总水力传导率, Total water transfer efficiency; MKp: 平均水分传导率, Mean water transfer efficiency

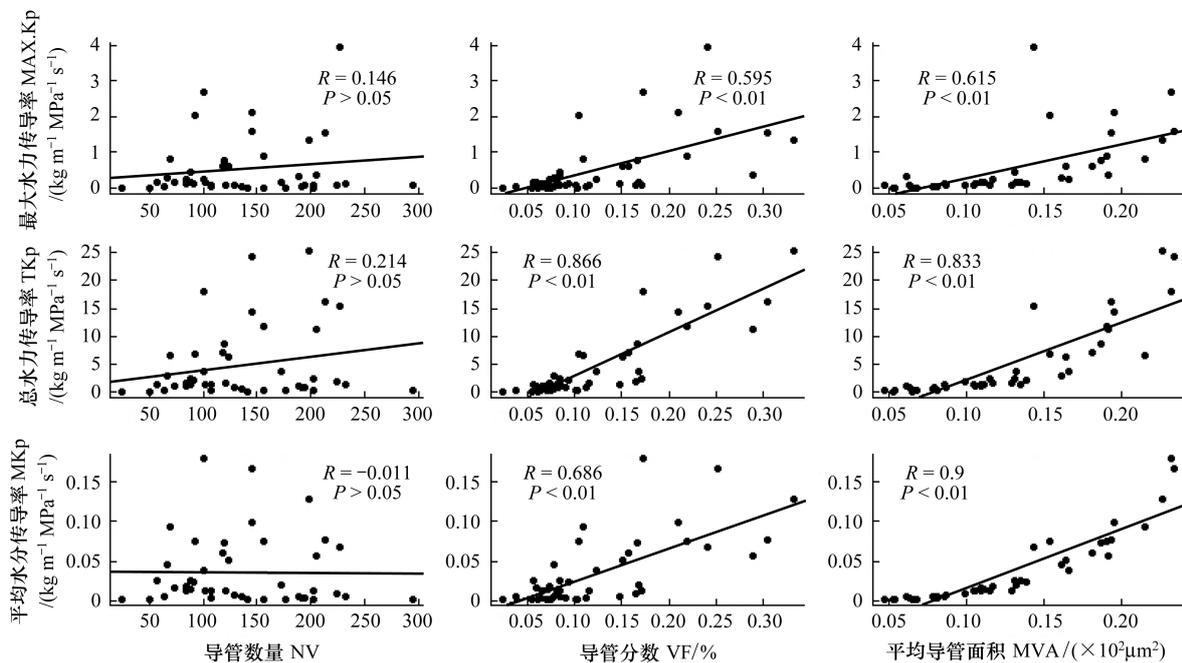


图4 黄土高原多年生草本根部导管特征参量间相关特征

Fig.4 Correlations of the major hydraulic traits in secondary root xylem for perennial herbaceous species in the Loess Plateau

内随降雨量增加无明显上升趋势,基本维持在150个导管左右,而导管分数(VF)则随降雨量增加有不断下降趋势,从250 mm的16%下降到530 mm的11%。最大导管面积(MAX.VA)、总导管面积(TVA)、平均导管面积(MVA)均沿降雨梯度有不断下降的趋势,其中下降趋势最为明显的是平均导管面积,从250 mm的1700  $\mu\text{m}^2$  (直径约为50  $\mu\text{m}$ )下降到530 mm的1000  $\mu\text{m}^2$  (直径约为30  $\mu\text{m}$ )。最大水分传导率(MAX.Kp)沿降雨梯

度呈稳定波动特征,无明显变化趋势,而总水分传导率(TKp)和平均水分传导率(MKp)随着降雨量的增加则均有明显下降趋势,相关系数也达到了显著性水平( $R = -0.3 \sim -0.362$ ,  $P < 0.05$ )。

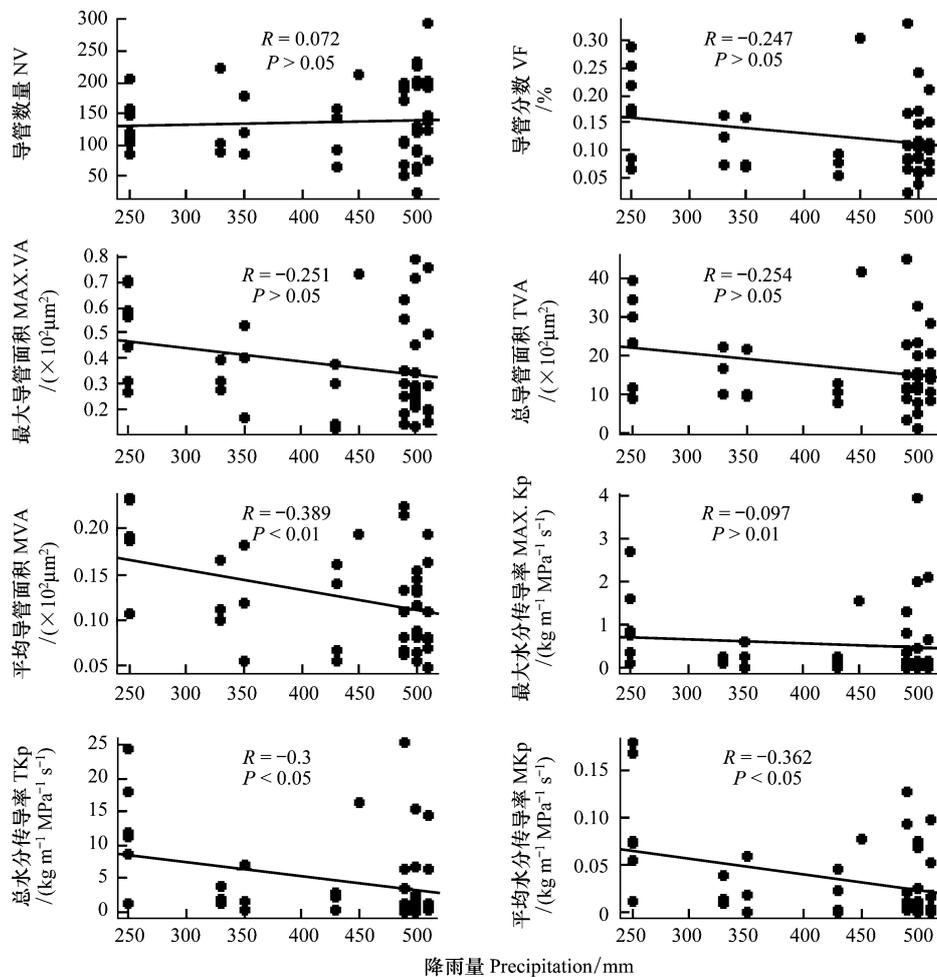


图5 黄土高原多年生草本根部导管特征参量随降雨梯度变化特征

Fig.5 The changing trend of the major hydraulic traits in secondary root xylem for perennial herbaceous species along the precipitation gradient in the Loess Plateau

### 2.3 草根导管特征参量在不同科属间的差异性

对本研究中种类较多或采样点较多菊科、豆科和蒺藜科物种根部导管特征参量进行了比较分析(图6),结果发现各种类型的导管参量,包括导管数量、导管分数、最大导管面积、总导管面积、平均导管面积、最大水分传导率、总水分传导率、平均水分传导率,均以菊科草本物种数值最低,其次是豆科草本物种,而蒺藜科草本物种各导管参量数值均处于最高水平。

## 3 讨论

### 3.1 黄土高原多年生草本物种根部导管基本表现特征

由于黄土高原空间范围大、气候条件多样,区域内的多年生草本物种根部导管参量数值也具有较大的变化幅度,在固定测量面积内导管数量(NV)、导管分数(VF)、最大导管面积(MAX.VA)、平均导管面积(MVA)的变化范围分别为25—295个、2.42%—33.16%、1280—7930  $\mu\text{m}^2$ (导管直径约为40—100  $\mu\text{m}$ )、470—2300  $\mu\text{m}^2$ (导管直径约为25—55  $\mu\text{m}$ )。固定测量面积内导管数量最多的物种是益母草(295个),导管分数最大的物种是沙打旺(33.16%),最大导管面积最大的物种是紫苜蓿(直径约为100  $\mu\text{m}$ ),平均导管面积最大的物种

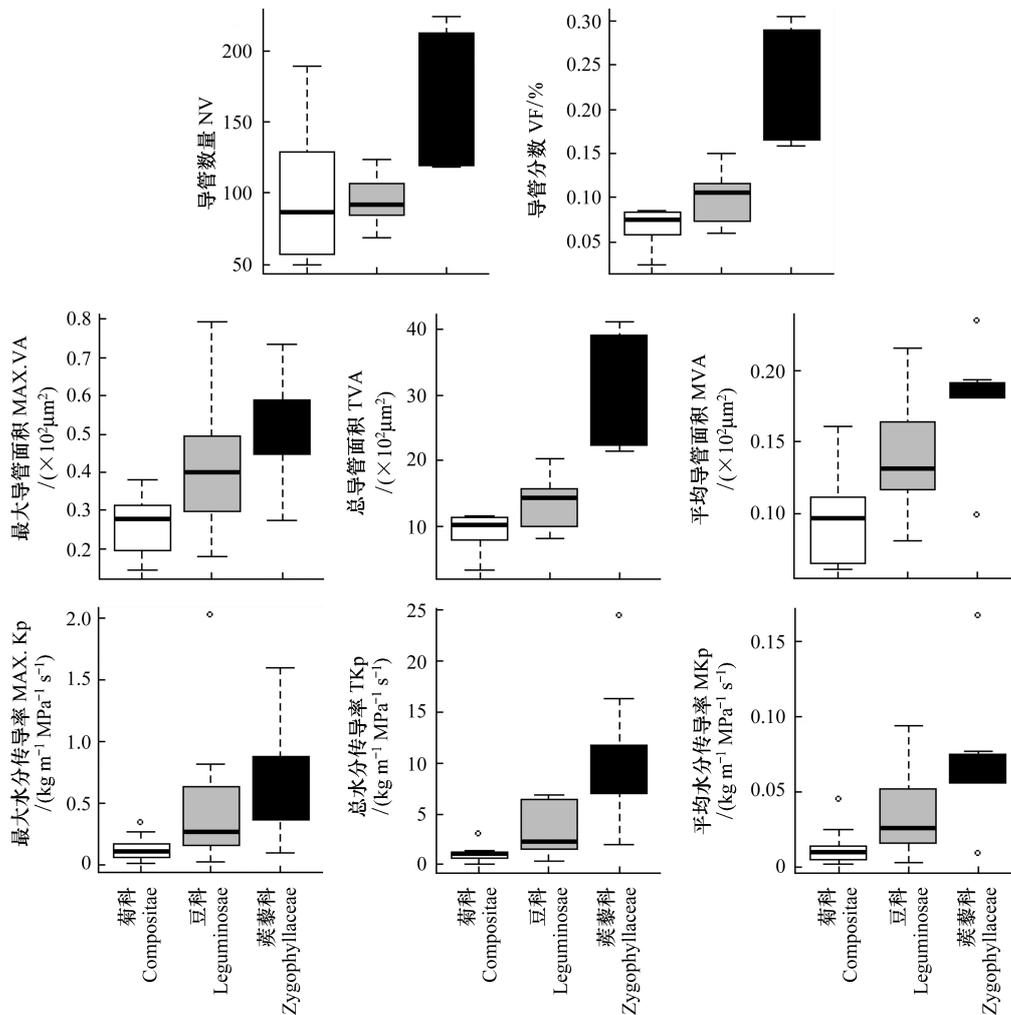


图 6 黄土高原多年生草本根部导管特征参量在优势科之间的差异性

Fig.6 The difference of the major hydraulic traits in secondary root xylem for perennial herbaceous species among the major families in the Loess Plateau

是骆驼蒿(直径约为  $55 \mu\text{m}$ )。李荣等<sup>[11]</sup>发现黄土高原主要耐旱树种刺槐、榆树(*Ulmus pumila*)、旱柳(*Salix matsudana*)、元宝枫(*Acer truncatum*)、榛(*Corylus heterophylla*)、沙棘的木质部导管的直径约为  $56.96 \mu\text{m}$ 、 $49.48 \mu\text{m}$ 、 $32.11 \mu\text{m}$ 、 $31.26 \mu\text{m}$ 、 $26.81 \mu\text{m}$ 、 $23.57 \mu\text{m}$ ,并发现导管径级较大的物种木质部较易发生栓塞,而导管径级较小的物种木质部不易发生栓塞。由此可见,黄土高原多年生草本物种根部导管尺寸与主要抗旱树种木质部导管尺寸大致相当,大约介于  $20\text{--}60 \mu\text{m}$ ,其中沙打旺、骆驼蓬、紫苜蓿的导管大小( $50\text{--}60 \mu\text{m}$ )与刺槐、榆树相当,阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、草木樨状黄耆(*Astragalus melilotoides*)、菊叶委陵菜的导管大小( $30\text{--}35 \mu\text{m}$ )与旱柳、元宝槭相当,而益母草、龙胆、砂珍珠豆(*Oxytropis racemosa*)的导管大小与榛、沙棘相当。

### 3.2 黄土高原多年生草本物种根部导管特征沿降雨梯度变化规律

黄土高原多年生草本根部主要导管大小和导管分数随降雨量减少呈不断上升的趋势(图5),导管平均直径和导管分数分别从  $530 \text{ mm}$  的  $30 \mu\text{m}$ 、 $11\%$  上升到  $250 \text{ mm}$  的  $50 \mu\text{m}$ 、 $16\%$ ,表征导管水分传导效率(MAX.Kp、TKp、MKp)的三个参量随降雨量也具有持续上升趋势。可见,黄土高原多年生草本物种沿降雨梯度的导管输水策略发生了明显的变化,在较为干旱的地区,多年生草本物种导管较大、导水效率较高,在较为湿润的地区,多年生草本物种导管较小、导水效率较低。基于大尺度遥感植被归一化指数(NDVI)和气候栅格数据,

裴婷婷等<sup>[30]</sup>发现黄土高原草地植被水分利用效率与 NDVI 具有显著相关性,且沿东南-西北随降水量的减少,草地植被水分利用效率有不断下降趋势,这是与本研究结果相类似的。Zhang 等<sup>[31]</sup>发现黄土高原南部秦岭地区栓皮栎(*Quercus variabilis*)早材导管大小对干旱胁迫较为敏感,春季降雨较少的年份,早材导管直径较小,水分输导效率较低;而春季降雨较多的年份,早材导管直径较大,水分输导效率较高,而这也是与本研究相类似的。

一般认为,树木木质部导管的导水率与导管直径的四次方成正比(Hagen-Poiseuille 方程),即导管直径越大,木质部的导水能力和输效率就越强<sup>[29]</sup>。在面临干旱胁迫环境时,树木生长一般都会面对木质部导水效率和导水安全上的权衡问题<sup>[32]</sup>,一部分物种会采取扩大导管大小、提升导水效率的粗放式用水策略,发生导管栓塞的风险也随之增加<sup>[33]</sup>;一部分物种会采取减小导管大小、降低导水效率的保守型用水策略,虽然植物输水能力总体下降,但是导管导水安全性得到提升<sup>[34]</sup>。本研究结果可以看出,黄土高原在降雨量较少地区的多年生草本物种导管直径和导管总面积明显较大、导水效率明显较高,可见草本物种采用的一种导水效率优先策略来适应干旱胁迫环境。虽然较干旱地区草本物种根部导管较大,但是发生导管栓塞的风险应该比木本植物物种要明显偏低。一般认为,草本物种比木本物种有更小的叶组织密度以及更大的叶面积、比叶面积、叶片氮含量、根氮含量和比根长,从而比木本植物表现出更强的干旱环境适应能力,因而草本植物导管输水安全性相对较高<sup>[35]</sup>。

### 3.3 黄土高原不同类群多年生草本物种水分利用策略的差异性

黄土高原不同类群多年生草本物种根部导管参量特征具有较大差异性,其中以菊科物种数值最低,以自然分布的狗娃花属、苦苣菜属、泥胡菜属植物为主,导管直径、导水效率为  $37.34 \mu\text{m}$ 、 $2.887 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ;豆科物种的数值居中,以人工种植的紫花苜蓿和沙打旺为主,导管直径、导水效率为  $45.58 \mu\text{m}$ 、 $5.109 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ;蒺藜科物种的数值最高,以半荒漠分布的骆驼蓬和骆驼蒿为主,导管直径、导水效率为  $47.85 \mu\text{m}$ 、 $11.655 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$ 。菊科植物物种多为黄土高原自然分布物种,多为浅根系矮小植株,生长速率较慢,对土壤水分消耗量有限,因而这类植物的导管参量数值较低。豆科植物导管参数数值较高,主要是因为紫花苜蓿和沙打旺是黄土高原优质牧草,生长速度快、植株高大;但是它们属于多年生深根系植物,对土壤水分消耗十分强烈易造成土壤干化,从而造成其生长后期生物量明显下降而出现生长衰退<sup>[36-37]</sup>。已有研究表明黄土高原人工种植物种(紫花苜蓿)和自然物种(委陵菜)的用水策略随年龄增长有明显变异特征,紫花苜蓿导管直径和生长量在生长后期明显下降,生长出现衰退;委陵菜的导管直径和生长量则持续增长,生长可以持续<sup>[19-22]</sup>。

蒺藜科骆驼蓬属草本物种根部导管径级最大,其导水效率也处于最高水平,这应是其适应半荒漠干旱气候条件的直接表现。骆驼蓬属多年生草本物种(骆驼蓬、骆驼蒿)是典型的半荒漠和荒漠植物,根系强大,主根和侧根系统都非常发达,能够吸收深达 6—7m 土壤中的水分<sup>[38]</sup>;根周皮发达,茎叶肉质,内有发达的贮水组织,叶栅栏组织发达,呈环栅型、叶片表面积与体积之比较小<sup>[38]</sup>;茎的皮层、髓部及叶肉组织有大量含晶细胞;轴器官中厚壁组织发达,围绕维管组织,维管组织内部也有发达的厚壁组织<sup>[39]</sup>。由此可见,骆驼蓬属植物通过发达的根系系统和特殊的抗旱解剖特征,维持其高效水分输导特性来适应干旱环境条件。

## 4 结论

本研究在黄土高原沿东南至西北方向布设 12 个采样点(降雨量从 250 mm 到 530 mm),并系统性采集了多年生草本主根解剖材料,进而分析了黄土高原草本物种根部导管解剖结构及空间分异特征。黄土高原多年生草本物种根部导管特征参量具有较大的变异性,在固定测量范围内导管数量、导管直径、导管分数、总水分传导效率的变化范围分别为 25—295 个、 $24.46—54.58 \mu\text{m}$ 、 $2.42\%—33.16\%$ 、 $0.034—25.357 \text{ kg m}^{-1} \text{ MPa}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ;草本根部导管各种参量(导管面积、导管分量、水力传导效率等)均沿降雨梯度具有明显的空间分异特征,这表明黄土高原草本物种根部导管结构和输水能力主要是由水分条件制约;黄土高原草本物种根部导管各参量

以蒺藜科物种(半荒漠分布物种)数值最高,其次是豆科物种(人工种植物种),而以菊科物种(自然分布物种)的导管参量数值最低,这主要是因为不同科属草本物种所处的具体生境条件不同导致的。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Allen C D, Breshears D D, McDowell N G. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 2015, 6(8): 1-55.
- [ 2 ] Babst F, Bouriaud O, Poulter B, Trouet V, Girardin M P, Frank D C. Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth. *Science Advances*, 2019, 5(1): eaat4313.
- [ 3 ] Anderegg W R L, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini A F A, Choat B, Jansen S. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(18): 5024-5029.
- [ 4 ] Gazol A, Camarero J J, Anderegg W R L, Vicente-Serrano S M. Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(2): 166-176.
- [ 5 ] Anderegg W R L, Konings A G, Trugman A T, Yu K L, Bowling D R, Gabbitas R, Karp D S, Pacala S, Sperry J S, Sulman B N, Zenes N. Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature*, 2018, 561(7724): 538-541.
- [ 6 ] Castagneri D, Regev L, Boaretto E, Carrer M. Xylem anatomical traits reveal different strategies of two Mediterranean oaks to cope with drought and warming. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 133: 128-138.
- [ 7 ] Fonti P, Tabakova M A, Kirilyanov A V, Bryukhanova M V, Von Arx G. Variability of ray anatomy of *Larix gmelinii* along a forest productivity gradient in Siberia. *Trees*, 2015, 29(4): 1165-1175.
- [ 8 ] Klein T, Zeppel M J B, Anderegg W R L, Bloemen J, De Kauwe M G, Hudson P, Ruehr N K, Powell T L, Von Arx G, Nardini A. Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs. *Ecological Research*, 2018, 33(5): 839-855.
- [ 9 ] 傅伯杰, 邱扬, 王军, 陈利顶. 黄土丘陵小流域土地利用变化对水土流失的影响. *地理学报*, 2002, 57(6): 717-722.
- [ 10 ] 邵明安, 郭忠升, 夏永秋, 王延平. 黄土高原土壤水分植被承载力研究. 北京: 科学出版社, 2010.
- [ 11 ] 李荣, 党维, 蔡靖, 张硕新, 姜在民. 6个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系. *植物生态学报*, 2016, 40(3): 255-263.
- [ 12 ] 艾绍水, 李秧秧, 陈佳村, 陈伟月. 陕北沙地3种典型灌木根木质部解剖结构及水力特性. *应用生态学报*, 2015, 26(11): 3277-3284.
- [ 13 ] 李秧秧, 石辉, 邵明安. 黄土丘陵区典型树木抵抗空穴化能力及与木质部结构的关系. *北京林业大学学报*, 2010, 32(3): 80-13.
- [ 14 ] Büntgen U, Psomas A, Schweingruber F H. Introducing wood anatomical and dendrochronological aspects of herbaceous plants: applications of the Xylem Database to vegetation science. *Journal of Vegetation Science*, 2014, 25(4): 967-977.
- [ 15 ] Dietz H, Von Arx G, Dietz S. Growth increment patterns in the roots of two alpine forbs growing in the center and at the periphery of a snowbank. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2004, 36(4): 591-597.
- [ 16 ] Von Arx G, Archer S R, Hughes M K. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. *Annals of Botany*, 2012, 109(6): 1091-1100.
- [ 17 ] 程积民, 程杰, 杨晓梅, 刘伟, 陈芙蓉. 黄土高原草地植被碳密度的空间分布特征. *生态学报*, 2012, 32(1): 226-237.
- [ 18 ] 肖胜生, 董云社, 齐玉春, 彭琴, 何亚婷, 杨智杰. 草地生态系统土壤有机碳库对人为干扰和全球变化的响应研究进展. *地球科学进展*, 2009, 24(10): 1138-1148.
- [ 19 ] Shi S L, Li Z S, Wang H, Wu X, Wang S, Wang X C, Liu G H, Fu B J. Comparative analysis of annual rings of perennial forbs in the Loess Plateau, China. *Dendrochronologia*, 2016, 38: 82-89.
- [ 20 ] Shi S L, Li Z S, Wang H, von Arx G, Lü Y H, Wu X, Wang X C, Liu G H, Fu B J. Roots of forbs sense climate fluctuations in the semi-arid Loess Plateau: herb-chronology based analysis. *Scientific Reports*, 2016, 6: 28435, doi: 10.1038/srep28435.
- [ 21 ] 任丽媛, 李宗善, 王晓春. 基于根部年轮与导管特征的黄土高原苜蓿生长衰退分析. *生态学报*, 2019, 39(3): 1041-1051.
- [ 22 ] 任丽媛, 李宗善, 王晓春, 石松林, 顾卓欣, 杨婧雯. 黄土高原多年生草本根部年轮特征. *生态学报*, 2018, 38(9): 3195-3207.
- [ 23 ] 李宗善, 杨磊, 王国梁, 侯建, 信忠保, 刘国华, 傅伯杰. 黄土高原水土流失治理现状、问题及对策. *生态学报*, 2019, 39(20): 7398-7409.
- [ 24 ] 杨磊, 张子豪, 李宗善. 黄土高原植被建设与土壤干燥化: 问题与展望. *生态学报*, 2019, 39(20): 7382-7388.
- [ 25 ] 刘静, 温仲明, 刚成诚. 黄土高原不同植被类型 NDVI 对气候变化的响应. *生态学报*, 2020, 40(2): 678-691.
- [ 26 ] 张军周, 勾晓华, 赵志千, 刘文火, 张芬, 曹宗英, 周非飞. 树轮生态学研究中的微树芯石蜡切片制作的方法探讨. *植物生态学报*, 2013, 37(10): 972-977.

- [27] 李凤英, 马姜明, 梁士楚, 唐绍清, 薛跃规. 低毒高效的植物石蜡切片方法. 农学学报, 2014, 4(4): 83-85, 103-103.
- [28] Lewis A M, Boose E R. Estimating volume flow rates through xylem conduits. American Journal of Botany, 1995, 82(9): 1112-1116.
- [29] Tyree M T, Zimmermann M H. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Berlin; Springer, 2002.
- [30] 裴婷婷, 李小雁, 吴华武, 吴秀臣, 陈英, 谢保鹏. 黄土高原植被水分利用效率对气候和植被指数的敏感性研究. 农业工程学报, 2019, 35(5): 119-125.
- [31] Zhang Y P, Xu J L, Su W, Zhao X P, Xu X L. Spring precipitation effects on formation of first row of earlywood vessels in *Quercus variabilis* at Qinling Mountain (China). Trees, 2019, 33(2): 457-468.
- [32] Hacke U G, Sperry J S, Wheeler J K, Castro L. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. Tree Physiology, 2006, 26(6): 689-701.
- [33] Prendin A L, Mayr S, Beikircher B, Von Arx G, Petit G. Xylem anatomical adjustments prioritize hydraulic efficiency over safety as Norway spruce trees grow taller. Tree Physiology, 2018, 38(8): 1088-1097.
- [34] Castagneri D, Carrer M, Regev L, Boaretto E. Precipitation variability differently affects radial growth, xylem traits and ring porosity of three Mediterranean oak species at xeric and mesic sites. Science of The Total Environment, 2019, 699: 134-285.
- [35] 丁曼, 温仲明, 郑颖. 黄土丘陵区植物功能性状的尺度变化与依赖. 生态学报, 2014, 34(9): 2308-2315.
- [36] 韩瑞宏, 卢欣石, 高桂娟, 杨秀娟. 紫花苜蓿(*Medicago sativa*)对干旱胁迫的光合生理响应. 生态学报, 2007, 27(12): 5229-5237.
- [37] 李文静, 王振, 韩清芳, 任曾辉, 闫明科, 张鹏, 贾志宽, 杨宝平. 黄土高原人工苜蓿草地固碳效应评估. 生态学报, 2013, 33(23): 7467-7477.
- [38] 马骥, 王勋陵, 王燕春. 骆驼蓬属营养器官的旱生结构. 西北植物学报, 1997, 17(4): 478-482.
- [39] 黄振英, 吴鸿, 胡正海. 30种新疆沙生植物的结构及其对沙漠环境的适应. 植物生态学报, 1997, 21(6): 521-530.