DOI: 10.5846/stxb202205161377

张富崇,于明含,何莹莹,王春媛,丁国栋,唐颖.毛乌素沙地降水格局变化对油蒿木质部解剖特征的影响.生态学报,2023,43(16):6661-6669. Zhang F C, Yu M H, He Y Y, Wang C Y, Ding G D, Tang Y.Influence of changing precipitation patterns on the xylem anatomical characteristics of *Artemisia ordosica* in Mu Us Sandy Land.Acta Ecologica Sinica,2023,43(16):6661-6669.

毛乌素沙地降水格局变化对油蒿木质部解剖特征的 影响

张富崇^{1,2},于明含^{1,2,*},何莹莹^{1,2},王春媛^{1,2},丁国栋^{1,2},唐 颖¹

1 北京林业大学水土保持学院,北京 100083

2 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站,盐池 751500

摘要:探究不同降水处理对荒漠植物木质部解剖特征的影响,可以为理解未来降水格局变化下荒漠植物适应性和预测荒漠植被 演替趋势提供理论依据。以毛乌素油蒿灌丛植被为对象,通过野外人工控制降水的方法,模拟半干旱气候区降水格局变化趋 势,设置3个降水量梯度(减水30%、自然降水、增水30%)以及2个降水间隔梯度(降水间隔5d、降水间隔15d)开展双因素完 全随机试验,监测油蒿木质部各个解剖特征参数对不同降水处理的响应。结果表明:(1)随着降水量减少,油蒿的导管数量显 著增多,导管密度、导管壁厚度显著增大(P<0.05)。降水间隔时间延长将显著增加油蒿的导管数量、导管密度和平均导管直径 (P<0.05)。降水量与降水间隔期对油蒿木质部解剖学特征影响的交互效应不显著。(2)降水量减少和降水间隔时间延长弱化 了油蒿潜在最大导水率对导管直径的响应敏感度。(3)在降水量减少和延长降水间隔时间的背景下,油蒿可以通过调整木质 部导管参数兼顾水分运输的安全与效率。本研究表明,通过改变木质部解剖学特征参数来适应降水格局改变是油蒿的重要耐 旱策略,未来气候变化的大背景下,荒漠植物的水力特征变化需要综合考量降水量和降水间隔的双重影响。 关键词:油蒿;降水格局;木质部导管;毛乌素沙地

Influence of changing precipitation patterns on the xylem anatomical characteristics of *Artemisia ordosica* in Mu Us Sandy Land

ZHANG Fuchong^{1,2}, YU Minghan^{1,2,*}, HE Yingying^{1,2}, WANG Chunyuan^{1,2}, DING Guodong^{1,2}, TANG Ying¹ 1 School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China 2 Yanchi Ecology Research Station of Mu Us Desert, Yanchi 751500, China

Abstract: Investigating the effects of different precipitation treatments on xylem anatomical characteristics of desert plants can provide a theoretical basis for understanding the adaptation mechanism and predicting the desert ecosystem process responses to precipitation change in the future. In this study, we simulated the precipitation change in semi-arid climate zone by artificial precipitation controlling experiment in the desert ecosystem established mainly by *Artemisia ordosica* in Mu Us Sandy Land. A two-factor completely randomized experiment was conducted with three precipitation gradients (Precipitation reduce by 30%, natural precipitation, and Precipitation increase by 30%) and two precipitation interval gradients (precipitation interval 5 days and precipitation interval 15 days). The response of various anatomical characteristic parameters of the xylem of *A. ordosica* to different precipitation were monitored. The results indicated that: (1) the number of xylem vessels in *A. ordosica* increased significantly with decreasing precipitation amount, and the density and thickness of xylem vessels increased significantly (P<0.05). A longer precipitation interval would significantly increase the number of

基金项目:国家自然科学基金项目(31700639);国家重点研发计划(2019YFC0507601)

收稿日期:2022-05-16; 网络出版日期:2023-06-06

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: ymh_2012tai@163.com

xylem vessels, thickness of the xylem vessel' walls and mean diameter of xylem vessels (P < 0.05). The interaction effect of precipitation and precipitation interval on xylem anatomical characteristics of A. ordosica was not significant. (2) The decreased precipitation amount and extended precipitation interval weakened the sensitivity of potential hydraulic conductance in response to xylem vessels' diameter in A. ordosica. (3) A. ordosica could balance the safety and efficiency of water transport strategy by adjusting xylem vessels characteristics in response to the decreased precipitation amount and extended precipitation interval. This study indicated that by changing xylem anatomical parameters is an important strategy for A. ordosica to adapt to precipitation changes. Both precipitation amount and precipitation interval had effects on hydraulic characteristics of desert plants.

Key Words: Artemisia ordosica; precipitation patterns; xylem vessels; Mu Us Sandy Land

水资源是干旱、半干旱地区荒漠生态系统中植物生长的主要限制性因素,降水变化对该气候区植物生存 和生长的影响尤为显著^[1]。据 IPCC 预测,未来中高维度地区降水量年际变异将增加,由此引发的极端降水 和极端干旱事件的发生频率增大^[2],该趋势也在我国干旱半干旱地区的降水变化研究中被多次证明^[3-4]。在 此气候背景下,荒漠植物应对降水时间格局变化的生理调节机制成为理解和预测区域植被演替和发展的研究 基础。

植物的水力学特性是植物维持生理活动和适应环境的重要生物学基础,也是应对气候变化的一个重要生 理调节机制。植物水力学特性指的是植物内部水分运输和存储的特性^[5],由植物水力学结构来实现。水力 学结构包括根系从土壤中吸收水分传输到叶子的整个运输网络,该网络通过木质部导管相互连通构成^[6-7], 因此,导管的解剖性状是水力学结构的重要研究手段。

导管解剖性状在水力安全性和有效性之间权衡或兼顾的反应了植物不同的水力学特性。水力安全性是 指木质部水分运输时保证导管或管胞分子免受空穴或者栓塞损害的性质^[8]。水力有效性是指木质部水分运 输的效率^[9]。Zimmermann认为,水力安全性与有效性之间存在一种权衡关系,即具有大的导管直径的植物其 水分运输更为高效,但是容易发生栓塞,安全性较低;小直径导管其水分运输效率低,但是不容易发生栓塞,安 全性较高^[10]。然而,另有研究表明,旱生植物通过小而密的导管结构,在兼顾导管安全性的基础上增大了木 质部横截面的有效导水面积,实现了水力安全性和有效性之间的协同^[11-14]。由此可见,植物的木质部导管解 剖学特征因物种不同产生巨大差异^[15]。

导管解剖学特征一方面是物种自身遗传特征的体现,另一方面还受到土壤含水率的显著影响^[11]。以往研究表明,植物在干旱环境下导管壁厚度会增大,导管密度增大,导管面积减小^[16];在湿润环境下,则表现出导管面积增大、导管密度减小的变化趋势^[17]。这种木质部水力结构的可塑性调节直接影响植物的水分利用策略,已成为植物响应气候变化机制的研究热点^[18]。然而,现阶段大部分研究集中于乔木水力学响应的研究^[19—22],而关于荒漠灌木的水力学研究相对较少^[23—24]。与此同时,尚不清楚降水格局的改变是否对植物水力特性产生影响。基于植物木质部解剖学结构的荒漠植物应对降水格局变化的水分适应策略的研究亟待补充。

油蒿(Artemisia ordosica)是毛乌素沙地优势种,对毛乌素沙地植被稳定、生态系统健康具有重要意义。本研究以油蒿为研究对象,通过人工降水控制试验模拟区域未来降水时间格局变化情境,系统剖析油蒿木质部导管特征,拟解决以下科学问题:在未来降水量和降水间隔期时间分配的双重变异下,(1)油蒿木质部导管解剖特征发生了何种适应性改变?(2)油蒿木质部导管的解剖特征参数对导水率的调控能力是否受到影响?(3)油蒿如何调节水分运输的效率与安全之间的关系?研究结果以期对未来区域降水时间格局变化下荒漠植被生存发展的预测与管理提供理论依据。

1 材料与方法

16 期

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏回族自治区东部盐池县毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站,处于毛乌素沙地的西南部边缘(E107°40',N37°78'),海拔1530m,属于半干旱大陆性季风气候。昼夜温差大,年均降水量338mm,降水大部分集中在6—9月份,占全年降水的80%左右,其中8月降水量最多。年均温6.0—8.5℃,最低温-26℃左右,最高温35℃左右。研究区主要植物包括油蒿(Artemisia ordosica)、赖草(Leymus secalinus)、中亚白草(Pennisetum centrasiaticum)、短花针茅(Stipa breviflora)等。土壤以灰钙土为主,其次是黑垆土与风沙土,土壤结构松散,肥力较低,易受侵蚀^[25]。

1.2 试验设计

试验模拟毛乌素沙地年际降水量和降水间隔期双因素变化情境。以研究区小气象站近 30 年(1990—2019 年)区域降水数据为依据,设置降水量和降水间隔期处理水平。当地近 30 年年均降水量 338mm,最大年降水量 449mm,最小年降水量 212mm,最大年降水量、最小年降水量与年均降水量的差值浮动在±30% 范围内,因此试验设置 W-(减水 30%)、W(自然降水量)、W+(增水 30%)三个降水量处理水平。

统计降水事件发生期可知,降水间隔时间为5d的降水事件发生频率最大,占64.01%,降水间隔为15d以上的降水事件发生频率大幅度减少,占7.59%,因此设置T(降水间隔5d)、T++(降水间隔15d)两个降水间隔期处理水平。

按照双因素完全随机试验设计,本实验共设置 W-T、WT、W+T、W-T++、WT++、W+T++六个处理,每组处 理设置三个重复,具体降水处理如表1所示。

试验 2020 年起在盐池县毛乌素沙地开展布设。选取地形平坦、植被均质的典型油蒿灌丛群落,在样地内选取 5m×5m 试验小区 18 块。每个小区设置透光遮雨棚,小区边界地表下埋设 0.6m 深隔水板,以消除相邻小区的土壤水分相互影响。通过人工降雨器连续两年(2020—2021 年)在油蒿的生长期(5—9月)进行人工模拟降水,月降水量如表 1 所示。

	Tab	le 1 Setting of precipitat	tion amounts a	nd precipitation	intervals	
月份	月平均降水量 Average monthly	降水间隔期	Average	平均每次降水量 precipitation per	月降水频次 Monthly precipitation	
Month	precipitation/mm	Precipitation interval –	W-	W	W+	Frequency
5	33.09	Т	3.86	5.52	7.17	6
		T++	11.58	16.55	21.51	2
6	41.08	Т	4.79	6.85	8.90	6
		T++	14.38	20.54	26.70	2
7	72.39	Т	8.45	12.07	15.68	6
		T++	25.34	36.20	47.05	2
8	63.51	Т	7.41	10.59	13.76	6
		T++	22.23	31.76	41.28	2
9	52.71	Т	6.15	8.79	11.42	6
		T++	18.45	26.36	34.26	2

表1 降水量与降水间隔时间设置

W:自然降水量 Natural precipitation;W-:减水 30% Precipitation reduce by 30%;W+:增水 30% Precipitation increase by 30%;T:降水间隔 5d Precipitation interval 5 days;T++:降水间隔 15d Precipitation interval 15 days

1.3 采样与指标监测

1.3.1 油蒿枝条的采样与处理

在经过两年的人工降水处理后于 2021 年 8 月份早上 8:00—10:00 对油蒿进行取样。在每个试验小区选

取3株长势良好、冠幅相当的同龄油蒿,每一株油蒿取三个不同的当年生营养枝作为重复,营养枝的直径控制在0.08—0.10cm,用剪刀取枝条中上部分,枝条切口处用湿巾包裹,取下后迅速带回实验室处理,用于木质部切片的制作。切片厚度控制在0.1mm左右。然后对切片进行染色,染色所采用的试剂是0.1%番红—阿尔新蓝混合染液,染色时间为30min。之后采用90%乙醇、75%乙醇、50%乙醇依次进行脱色,每种浓度梯度下脱色2min。在光学显微镜下观察,选取清晰视野并拍照。

1.3.2 土壤含水率的测定

在 2021 年 6—8 月份,每进行完 1 个月降水处理后对土壤进行取样,对每个处理小区选取 3 个随机土壤 取样点。每个土壤取样点分别取 0—10cm、10—20cm、20—30cm、30—40cm、40—50cm、50—60cm 层的土壤, 通过烘干法测定土壤质量含水率(%)。

1.4 数据分析

采用 Image-J 软件对木质部解剖结构指标进行测量和分析。具体指标测量和计算方法如下:

导管壁厚度(*t*):任意选取 6 个导管分子进行描边处理,把导管分子近似看为圆形,利用同心圆的面积公式计算出两个圆半径的差值即为导管壁厚度。

导管直径(D):

$$D = \sqrt{4A/\pi} \tag{1}$$

潜在最大导水率^[26](Kp):

$$Kp = \pi \rho_{\omega} / 128\eta \times VD \times (D_h)^4$$
⁽²⁾

导管水力直径(Dh):

$$Dh = \left(\sum D^{4}/n\right)^{\frac{1}{4}}$$
(3)

导管密度(VD):

$$D = n/A \tag{4}$$

式中, A:导管横切面积; Kp:最大导水率; ρ_{ω} :纯水密度,取 998.2kg/m³; η :粘滞系数,取10⁻⁹MPa/s; n:导管 数量

对不同降水格局下油蒿木质部解剖特征参数和不同土层含水率进行单因素方差分析(One-way ANOVA),采用 Games-Howell-test 进行多重比较。用一般线性模型检验降水量和降水间隔期对木质部解剖参数影响的交互效应。采用 Pearson 相关性分析检验油蒿木质部各解剖特征参数的相关性。数据统计采用 SPSS 26.0 进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同降水处理下油蒿群落土壤分层含水率特征

40—60cm 土层土壤含水率受降水格局处理影响显著(P<0.05)(表 2),W+T++处理的土壤含水率显著高 于其他处理(P<0.05),W-T处理的土壤含水率显著低于其他处理(P<0.05)。其他降水格局处理之间差异不 显著(P>0.05)。W-处理相较W、W+处理组土壤含水率分别减少了 5.6%、17%。总体而言,降水量的增加和 降水间隔时间延长,显著增加 40—60cm 深层土壤含水率,而其他土层土壤含水率对降水格局变化响应不显 著。另外降水量和降水间隔的交互作用对不同土层土壤含水率无显著影响(P>0.05)。

2.2 不同降水处理下油蒿木质部解剖特征的差异

不同降水处理下油蒿木质部导管的横切图像具有明显差异(图1),提取其中导管结构数据可知(表3), 降水量对油蒿木质部导管数量有显著影响(P<0.05),W-、W、W+处理组导管数量依次减少。相较于W-处理 组,W、W+处理组导管数量分别减少了7.78%、30.0%。降水间隔时间对油蒿木质部导管数量有显著影响(P< 0.05),相较于T处理组,T++处理组导管数量增加了34.2%。由此可知,降水量的减少和降水间隔时间的延 长均显著增加木质部导管数量。

富崇	等 :	毛鸟	素沙	

	表 2

16 期

降雨格局变化对油蒿群落不同土层土壤含水率的影响

Table 2	Effects of precipitation	pattern change on so	l moisture content in	different soil layers of	f Artemisia ordosica community
---------	--------------------------	----------------------	-----------------------	--------------------------	--------------------------------

降水处理	不同层次土壤质量含水率 Soil quality water content at different levels/%						
Precipitation treatment	0—10cm	10—20cm	20—30cm	30—40cm	40—50cm	50—60cm	
W-T	1.6±0.5Ca	1.9±0.2BCa	2.1±0.2ABCa	2.7±0.1ABa	$2.9 \pm 0.1 \mathrm{Ab}$	2.7±0.2ABc	
WT	1.4±0.2Ca	2.2±0.6BCa	2.8±0.8ABCa	3.5±0.6ABCa	$4.4 \pm 0.8 \mathrm{ABab}$	5.2±0.4Aa	
W+T	2.2±0.7Aa	2.6±0.5Aa	2.9±0.5Aa	3.2±0.1Aa	$3.4 \pm 0.2 \text{Aab}$	$3.2 \pm 0.4 \mathrm{Abc}$	
W-T++	1.5±0.001Ca	2.3±0.4BCa	2.6±0.4BCa	3.9±0.2ABa	4.8±0.3Aab	4.5±0.5Aab	
WT++	2.1±0.6Ca	2.5±0.4BCa	2.5±0.3BCa	3.1±0.3ABCa	$3.9 \pm 0.3 \mathrm{Aab}$	$3.6{\pm}0.3{\rm ABbc}$	
W+T++	1.5±0.1Ba	2.5±0.7ABa	3.3±1.2ABa	4.2±1.5ABa	5.5±1.5Aa	5.3±0.6Aa	
降水量和降水间隔对不同土层土壤含水率的交互效应(F值)							
W×T	0.255 ^{ns}	0.132 ^{ns}	0.421 ^{ns}	0.050^{ns}	0.007 ^{ns}	1.222 ^{ns}	

不同大写字母表在同一降水格局处理下不同土层具有显著差异(P<0.05);同列不同小写字母表示同一土层不同降水格局处理间具有显著 差异(P<0.05);*:P<0.05;ns:P>0.05;W-T:降水量减少 30%下降水间隔 5d 处理 Precipitation reduce by 30% and Precipitation interval 5 days; WT:自然降水量下降水间隔 5d 处理 Natural precipitation and Precipitation interval 5 days; W+T:降水量增加 30%下降水间隔 5d 处理 Precipitation increase by 30% and Precipitation interval 5 days; W-T++; 降水量减少 30%下降水间隔 15d 处理 Precipitation reduce by 30% and Precipitation interval 15 days; WT++: 自然降水量下降水间隔 15d 处理 Natural precipitation and Precipitation interval 15 days; W+T++: 降水量增加 30%下降水间隔 15d 处理 Precipitation increase by 30% and Precipitation interval 15 days; W×T:降水量与降水间隔交互效应 precipitation quantity×precipitation interval interaction effect



 $500 \ \mu m$

图1 不同降水处理下油蒿木质部解剖图像

Fig.1 Anatomical images of the xylem of Artemisia ordosica with different precipitation treatments

W-T:降水量减少30%下降水间隔5d处理;WT:自然降水量下降水间隔5d处理;W+T:降水量增加30%下降水间隔5d处理;W-T++:降水 量减少 30%下降水间隔 15d 处理;WT++:自然降水量下降水间隔 15d 处理;W+T++:降水量增加 30%下降水间隔 15d 处理

降水量对油蒿木质部平均导管直径并无显著影响(P>0.05),但是降水间隔时间的延长显著减小了油蒿 木质部平均导管直径(P<0.05),相较于T处理组,T++处理组平均导管直径减少了10.8%。降水量的减少显 著增加了油蒿木质部导管壁厚度(P<0.05),相较于W处理组,W-处理组导管壁厚度增加了56.8%。降水间 隔时间对油蒿木质部导管壁厚度并无显著影响(P>0.05)。

降水量以及降水间隔时间的改变均显著影响了油蒿木质部导管密度(P<0.05)。降水量的减少增加了油

6665

蒿木质部导管密度,相较于 W-处理组,W、W+处理组导管密度分别减少了 7.91%、29.86%。降水间隔时间延 长增加了油蒿木质部导管密度,相较于 T 处理组,T++处理组导管密度增加了 34.11%。降水量的减少或降水 间隔时间延长,均会使油蒿的导管密度显著增大。

双因素方差分析表明(表 3),降水量与降水间隔期对油蒿木质部解剖学特征影响的交互效应不显著(P> 0.05)。

表 3 降水量和降水间隔对油蒿木质部各个解剖特征参数影响的双因素方差分析结果(F值)

 Table 3
 Two-way ANOVA results (F-values) for the effects of precipitation and precipitation interval on each anatomical characteristic

 parameter of Artemisia ordosica xylem

化标 [1,1]	变量 Variables				
1日小 Index -	W	Т	W×T		
导管数量 n Number of vessels	6.899 *	15.047 ***	1.177		
平均导管面积 A Average vessel area/µm ²	1.236	1.061	0.989		
平均导管直径 D Average vessel diameter/µm	0.643	10.941 *	0.433		
最大导管直径 Dm Maximum vessel diameter/µm	0.189	2.883	0.388		
导管水力直径 Dh Hydraulic diameter of vessel/µm	1.069	2.091	0.904		
导管壁厚度 t Vessel wall thickness/µm	9.333 **	0.102	0.221		
导管密度 VD Vessel density/(n/cm ²)	6.899 *	15.074 ***	1.177		
潜在最大导水率 Kp Potential hydraulic conductance/(kg m ⁻¹ MPa ⁻¹ s ⁻¹)	0.254	0.025	2.869		

*:P<0.05; **:P<0.01; ***:P<0.001; W:降水量效应 precipitation quantity effect; T:降水间隔效应 precipitation interval effect; W×T:降水 量与降水间隔交互效应 precipitation quantity × precipitation interval interaction effect

2.3 油蒿木质部解剖参数与潜在最大导水率的相关性

如表 4 所示,不同降水量处理下,油蒿的平均导管面积、导管水力直径与潜在最大导水率均存在显著正相关关系(P<0.05)。

表 4 不同降水量条件下油蒿木质部解剖参数与潜在最大导水率的相关性

 Table 4
 Correlation between xylem anatomical parameters and potential maximum hydraulic conductivity of Artemisia ordosica under different precipitation conditions

降水量水平		指标 Index						
Precipitation levels	n	А	D	Dm	Dh	t	VD	
W-	0.73 **	0.80 ***	0.30	0.25	0.64 *	-0.10	0.73 **	
W	0.07	0.86 ***	0.93 ***	0.87 ***	0.93 ***	0.31	0.07	
W+	0.13	0.77 **	0.74 **	0.75 **	0.85 **	-0.22	0.13	

*:P<0.05; **:P<0.01; ***:P<0.001; n:导管数量 Number of vessels; A:平均导管面积 Average vessel area; D:平均导管直径 Average vessel diameter; Dm:最大导管直径 Maximum vessel diameter; Dh:导管水力直径 Hydraulic diameter of vessel; t:导管壁厚度 Vessel wall thickness; VD:导管密度 Vessel density

W-处理组油蒿的导管数量、导管密度与潜在最大导水率存在显著正相关关系(P<0.05),然而该相关关系在W和W+处理组并不存在。W和W+降水量处理组油蒿的平均导管直径、最大导管直径与潜在最大导水率存在显著正相关关系(P<0.05),而W-组该相关关系不存在。以上结果表明降水减少的条件下,油蒿可以通过改变导管数量调节水分运输能力,而在在自然降水量以及降水增加的条件下,油蒿的水分运输调节主要通过改变导管直径来实现。由此可知,降水量的改变会影响油蒿木质部水分运输调节机制。

在降水间隔 5d 与 15d 的条件下,油蒿的各个木质部解剖学参数均与潜在最大导水率均存在显著正相关 关系(P<0.05)。其中,油蒿在降水间隔 15d 处理组导管直径、最大导管直径,导管水力直径与潜在最大导水 率的相关关系弱于降水间隔 5d 处理组,说明降水间隔时间延长减弱了导管直径与导水能力的相关性(表 5)。

在各降水量和降水间隔时间的处理条件下,油蒿的导管壁厚度与潜在最大导水率均不存在显著相关性。

表 5 不同降水间隔期条件下油蒿木质部解剖参数与潜在最大导水率的相关性 Table 5 Correlation between xylem anatomical parameters and potential maximum hydraulic conductivity of *Artemisia ordosica* under different

precipitation interval conditions								
降水间隔水平								
Precipitation interval levels	n	А	D	Dm	Dh	t	VD	
T	0.49 **	0.82 ***	0.85 ***	0.76 ***	0.83 ***	-0.14	0.49 *	
T++	0.47 *	0.65 **	0.60 **	0.43 *	0.69 ***	0.21	0.47 *	
D.0.0		0.04						

* :P<0.05; * * :P<0.01; * * * :P<0.001

3 讨论

3.1 降水量对油蒿木质部解剖特征的影响

荒漠生态系统对降水极为敏感,降水量大小被认为是荒漠生态系统的主要驱动因素^[27],显著影响着荒漠 植物形态、结构和生长过程^[28]。对于木质部水力学结构而言,大部分荒漠植物的导管都具有小直径、大密度 的特征^[29]。在遇到干旱环境时,植物会通过增加增多导管数量与导管密度、减少导管直径以及增大导管壁厚 度等多种调节方式来维持导水能力^[14,29]。在本研究中,在降水量减少的情境下,油蒿木质部表现出导管数量 增多、导管壁厚度增大、导管密度增大的趋势,这与以往相关的研究结果大致相似。

木质部导管结构与潜在最大导水率具有直接关系,根据 Hagen-Poiseuille 理论,木质部导管直径越大水分运输效率越高^[30]。然而本研究发现,导管直径与潜在最大导水率之间的相关关系受到降水量的显著影响(表4)。在自然降水和增水 30%条件下表现为导管直径与潜在最大导水率的正相关关系,在减水 30%条件下这种相关性消失,证明此时 Hagen-Poiseuille 理论不再适用。导管直径与潜在最大导水率相关关系的失效可能与木质部栓塞有关^[10],在水分亏缺的条件下,大直径导管具有较高的栓塞发生率,使得木质部丧失部分导水能力^[31],进而导致油蒿的潜在最大导水率降低,故减水 30%的处理组油蒿导管直径与潜在最大导水率不存在正相关性。虽然导管直径对导水能力的调节失效,但本研究发现,减水 30%的处理组油蒿通过增大导管密度维持了潜在最大导水率,以此弥补了栓塞造成的导水能力的下降。

3.2 降水间隔对油蒿木质部解剖特征的影响

降水时间格局的变化对植物生理过程的影响已经被广泛关注^[32]。降水间隔时间延长可通过改变土壤水 的垂直分配对植物生理活动产生影响^[33—34],诸多荒漠地区的研究表明,降水间隔时间延长促使深层土壤含水 率增加、表层土壤遭受干旱的周期增长,进而对浅层根系的植物产生干旱胁迫^[35—36]。在本研究中,降水间隔 时间的延长显著增加了油蒿群落 40—60cm 的土壤含水率,对表层土壤含水率无显著影响,结合实地调查和 已有文献可知,成年油蒿吸收根主要分布于表层 40cm 以内^[37—38],根系生物量的峰值出现在沿土壤剖面 30cm 深度处^[39],因此,降水间隔时间延长导致的深层土壤含水量增大对油蒿吸水影响并不显著,然而本研究发现, 降水间隔时间延长增大了油蒿的导管数量和密度,减小了平均导管直径,这与植物在遭受干旱胁迫时木质部 导管的适应性调节表现相同,并且由相关性分析可知(表 5),延长降水间隔时间后,油蒿导管直径、最大导管 直径、导管水力直径与潜在最大导水率之间的相关关系减弱,即导管直径对导水率的调控能力下降,该响应与 降水量减少情境下的油蒿表现一致(表 4),由此可以推测,降水间隔时间延长对油蒿产生了更严重的胁迫效 应。这可能是降水间隔期延长导致了表层土壤干旱周期延长,导致油蒿表现出受干旱胁迫后的响应。已有研 究也曾证明,降水间隔时间延长在一定程度上减少了油蒿吸收根所在土壤层次的可利用水资源^[28,40]。

3.3 油蒿在不同水分条件下水力学效率-安全关系

植物的木质部导管结构的可塑性本质上体现了植物的水力学有效性和安全性间的权衡^[41]。拥有较小的导管直径、较大的导管密度和导管壁厚度的植物,其抗栓塞能力强^[26,42–46],往往具有较高的水力学安全性;而大导管直径代表着更高的水力学有效性^[10]。本研究发现,降水量减少和降水间隔时间延长造成的表层干旱 生境,显著增加了油蒿导管壁厚度、减小了导管直径,表明油蒿在少水生境增加了抗栓塞能力,从而保证了水 分运输的安全性;与此同时,油蒿通过增大导管数量与导管密度,进而维持了有效导水面积和潜在最大导水能 力不下降^[11],即维持了水力学有效性。由此可知,油蒿在干旱生境下可以通过木质部解剖结构的可塑性调节 实现对水力学有效性和安全性的兼顾。类似的水力学可塑性调节方式在其他荒漠植物如锦鸡儿^[47]、柽柳属 植物^[48]等有所证明。

4 结论

降水量和降水间隔期的改变显著影响了油蒿木质部导管解剖特征和水力学功能的实现,降水量减少使得 油蒿导管数量显著增多,且导管密度、导管壁厚度显著增大。降水间隔期的延长使得油蒿导管数量显著增多, 导管直径、导管密度显著增大。降水量减少和降水间隔时间延长弱化了油蒿潜在最大导水率对导管直径的响 应敏感度。降水量与降水间隔期对油蒿木质部解剖学特征影响的交互效应不显著。

降水量减少和长降水间隔期下油蒿木质部导管解剖特征均表现出受干旱胁迫后的响应。油蒿通过增加 导管数量、导管密度来维持有效导水面积和潜在最大导水率,同时增加导管壁厚度来保证水分运输安全,实现 了水力运输的安全性与有效性的兼顾。

参考文献(References):

- [1] 何季. 荒漠植物白刺对模拟增雨的生理生态响应及适应策略[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2015.
- [2] Climate change 2013. The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [3] 张永胜,杨访弟,杜晓霞,尚小平.甘肃定西市城区降雨特征与水情分析.黄河水利职业技术学院学报,2018,30(2):7-10.
- [4] 傅洁, 佘维维, 白宇轩, 张宇清, 乔艳桂, 秦树高. 氮水添加对油蒿群落 2 种优势植物叶片氮磷化学计量比的影响. 林业科学, 2020, 56 (5): 12-18.
- 5] Liu Y L, Holtzman N, Konings A. Global ecosystem-scale plant hydraulic traits retrieved using model data fusion. Hydrology and Earth System Sciences, 2021, 25: 2399-2417.
- [6] Scoffoni C, Albuquerque C, Brodersen C R, Townes S V, John G P, Cochard H, Buckley T N, McElrone A J, Sack L. Leaf vein xylem conduit diameter influences susceptibility to embolism and hydraulic decline. New Phytologist, 2017, 213(3): 1076-1092.
- [7] 王雅芸. 梭梭与骆驼刺水分运输和碳代谢特征对干旱胁迫的响应[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2021.
- [8] 潘瑞华.导管与气孔特征对植物输水能力的影响[D].杨凌:西北农林科技大学,2017.
- [9] 潘天天,李彦,王忠媛,陆世通,叶琳峰,陈森,谢江波.湿润区3种杉科植物枝和根木质部的水力功能与解剖结构的关系.林业科学, 2020, 56(12):49-59.
- [10] Zimmermann M H. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. Canadian Journal of Botany, 1978, 56(18): 2286-2295.
- [11] 龚容,徐霞,江红蕾,田晓宇,李霞,关梦茜.干旱半干旱区几种典型灌木半灌木茎叶水分传导系统的结构特征.北京师范大学学报:自然科学版,2018,54(4):534-542.
- [12] 木巴热克・阿尤普,伊丽米努尔, 荆卫民. 不同水分处理下几种柽柳属植物幼株木质部栓塞及其解剖结构特征. 北京林业大学学报, 2017, 39(10):42-52.
- [13] 徐茜,陈亚宁.胡杨茎木质部解剖结构与水力特性对干旱胁迫处理的响应.中国生态农业学报,2012,20(8):1059-1065.
- [14] 李泽东,陈志成,曹振,车路平,刘舒文,张永涛.华北低山丘陵区常用树种木质部解剖特征及水其力学抗旱性.生态学报,2021,41 (1):69-78.
- [15] 陈森,陆世通,李彦,谢江波,叶琳峰,王忠媛. 杉科植物枝/根木质部水分运输功能、机械强度与解剖结构的关系. 浙江农林大学学报, 2022, 39(2): 233-243.
- [16] 程瑞梅,刘泽彬,封晓辉,肖文发.气候变化对树木木质部生长影响的研究进展.林业科学, 2015, 51(6): 147-154.
- [17] Nola P, Bracco F, Assini S, Arx G, Castagneri D. Xylem anatomy of Robinia pseudoacacia L. and Quercus robur L. is differently affected by climate in a temperate alluvial forest. Annals of Forest Science, 2020, 77(8): 1-16.
- [18] 李文海. 胡杨枝条木质部导管结构与导水特征对叶片形态变化和光合作用的影响[D]. 北京:北京林业大学, 2020.
- [19] Nardini A, Savi T, Losso A, Petit G, Pacilè S, Tromba G, Mayr S, Trifilò P, Lo Gullo M A, Salleo S. X-ray microtomography observations of xylem embolism in stems of *Laurus nobilis* are consistent with hydraulic measurements of percentage loss of conductance. New Phytologist, 2017, 213(3): 1068-1075.
- [20] Beikircher B, Cesare C D, Mayr S. Hydraulics of high-yield orchard trees: a case study of three Malus domestica cultivars. Tree Physiology, 2013, 33(12): 1296-1307.
- [21] Klepsch M, Zhang Y, Kotowska M M, Lamarque L J, Nolf M, Schuldt B, Torres-Ruiz J M, Qin D W, Choat B, Delzon S, Scoffoni C, Cao K F,

Jansen S. Is xylem of angiosperm leaves less resistant to embolism than branches? Insights from microCT, hydraulics, and anatomy. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(22): 5611-5623.

- [22] Losso A, Bär A, Dämon B, Dullin C, Ganthaler A, Petruzzellis F, Savi T, Tromba G, Nardini A, Mayr S, Beikircher B. Insights from in vivo micro-CTanalysis: testing the hydraulic vulnerability segmentation in Acer pseudoplatanus and Fagus sylvatica seedlings. New Phytologist, 2019, 221(4): 1831-1842.
- [23] Ganthaler A, Mayr S. Dwarf shrub hydraulics: two Vaccinium species (Vaccinium myrtillus, Vaccinium vitis-Idaea) of the European Alps compared. Physiologia Plantarum, 2015, 155(4): 424-434.
- [24] Mayr S, Beikircher B, Obkircher M A, Schmid P. Hydraulic plasticity and limitations of alpine *Rhododendron* species. Oecologia, 2010, 164(2): 321-330.
- [25] 聂明鹤, 沈艳, 陆颖, 王科鑫, 张小菊. 宁夏盐池县荒漠草原区不同群落优势植物叶片-土壤生态化学计量特征. 草地学报, 2021, 29 (1): 131-140.
- [26] Ewel K C, Parendes L A. Usefulness of annual growth rings of cypress trees (Taxodium distichum) for impact analysis. Tree-Ring Bull, 1984 (44): 39-43.
- [27] 黄绪梅,张翼,李建平.毛乌素荒漠草原植被特征对降水变化的响应.草地学报,2022,30(1):178-187.
- [28] Cheng X L, An S Q, Li B, Chen J Q, Lin G H, Liu Y H, Luo Y Q, Liu S R. Summer rain pulse size and rainwater uptake by three dominant desert plants in a desertified grassland ecosystem in northwestern China. Plant Ecology, 2006, 184(1): 1-12.
- [29] 丁俊杰,张鑫,楚光明,刘娜. 三种荒漠植物导管特征及其可塑性研究. 干旱区资源与环境, 2016, 30(9): 171-177.
- [30] Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona J C, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. New Phytologist, 2010, 185(2): 481-492.
- [31] 王兆成,王磊,周梦钰,何的明,毕慧慧,葛翔,沈军城,傅松玲.3个薄壳山核桃品种叶片结构特征和枝条导水功能比较.植物资源与 环境学报,2021,30(3):38-45.
- [32] Zhang Z Z, Shan L S, Li Y. Prolonged dry periods between rainfall events shorten the growth period of the resurrection plant *Reaumuria soongorica*. Ecology and Evolution, 2017, 8(2): 920-927.
- [33] 段桂芳,单立山,李毅,张正中,张荣. 降水格局变化对红砂幼苗生长的影响. 生态学报, 2016, 36(20): 6457-6464.
- [34] 张军红. 毛乌素沙地油蒿群落土壤水分分布与动态[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2013.
- [35] 岳永寰, 靳瑰丽, 宫珂, 董乙强, 韩万强, 刘文昊, 吴雪儿. 人工模拟降水格局变化对醉马草种子萌发和幼苗生长的影响. 生态学杂志, 2020, 39(3): 838-846.
- [36] Zhang C C, Li X Y, Wang Y, Wu H W, Wang P, Li W, Bai Y, Li E G, Wang S, Miao C Y, Wu X C. Responses of two desert shrubs to simulated rainfall pulses in an arid environment, northwestern China.Plant and Soil, 2019, 435(1/2): 239-255.
- [37] 王庆锁,李博.鄂尔多斯沙地油蒿群落生物量初步研究.植物生态学报,1994,18(4):347-353.
- [38] 吴国玺. 毛乌素沙地臭柏、油蒿根系分布特征与细根动态[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2006.
- [39] Zhao Y, Zhou W, Sun B, Yang Y, Li J, Li J, Cao B, Zhong H. Root distribution of three desert shrubs and soil moisture in Mu Us sand land. Research of Soil and Water Conservation, 2010, 17: 129-133.
- [40] 何莹莹,于明含,丁国栋,高广磊,刘伟,周子渊.油蒿(Artemisia ordosica)幼苗生长及生物量分配对降雨量和降雨间隔的响应.中国沙漠,2021,41(5):183-191.
- [41] 郑勤莹,张国帅,赵彬清,王晓春.不同坡位水曲柳木质部解剖特征及其与气候关系.应用生态学报,2021,32(10):3428-3436.
- [42] 李泽东.山东低山丘陵区不同类型树种木质部与叶片解剖特征及水力特征分析[D].泰安:山东农业大学,2020.
- [43] Larter M, Pfautsch S, Domec J C, Trueba S, Nagalingum N, Delzon S. Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. New Phytologist, 2017, 215(1): 97-112.
- [44] 邓传远,林鹏,郭素枝. 榄李属(Lumnitzera)红树植物的木材解剖学研究. 厦门大学学报: 自然科学版, 2004, 43(3): 406-411.
- [45] Yamaguchi D K. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. Canadian Journal of Forest Research. 1991, 21(3): 414-416.
- [46] 方菁,叶琳峰,陈森,陆世通,潘天天,谢江波,李彦,王忠媛.自然和人工生境被子植物枝木质部结构与功能差异.植物生态学报, 2021,45(6):650-658.
- [47] Yao G Q, Nie Z F, Turner N C, Li F M, Gao T P, Fang X W, Scoffoni C. Combined high leaf hydraulic safety and efficiency provides drought tolerance in *Caragana* species adapted to low mean annual precipitation. New Phytologist, 2021, 229(1): 230-244.
- [48] 木巴热克・阿尤普, 荆卫民, 伊丽米努尔, 王希勇. 柽柳属 6 种植物侧枝木质部导水率与纹孔数量特征关系. 西北林学院学报, 2017, 32 (2): 106-111.