

# 沙柳和柠条茎水力学特性对模拟降雨改变的响应

陈丽茹<sup>1</sup> 李秧秧<sup>2,3\*</sup>

(<sup>1</sup>西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; <sup>2</sup>西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; <sup>3</sup>中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

**摘要** 利用模拟降雨控制试验(对照、降雨增加45%和减少50%),研究了黄土高原水蚀风蚀交错带典型灌木沙柳和柠条茎水力学特性对模拟降雨改变的响应,以揭示两种灌木对未来降雨改变的适应性。结果表明:沙柳茎比导水率( $K_s$ )、比叶导水率( $K_l$ )和Huber值对增水有显著响应,而对干旱无显著响应;柠条黎明前和正午叶水势、水分传输效率( $K_s$ 及 $K_l$ )对干旱有显著响应,但对增水无响应。两种灌木不同处理间抵抗栓塞能力无显著差异,沙柳不同处理间正午原位栓塞程度亦无显著差异,而柠条干旱处理正午原位栓塞程度显著增大。沙柳增水处理导管直径和导管面积占边材面积的比例显著增加,干旱导致沙柳导管密度显著增大,水力直径变小;柠条增水处理的木质部结构无明显改变,干旱导致其导管密度和木材密度显著增加。说明增水提升了沙柳的水力功能,而长期干旱显著降低了柠条水力功能,预测在未来气候旱化条件下,柠条的水力适应性可能不如沙柳。

**关键词** 沙柳; 柠条; 茎水力学特性; 降雨改变

**Responses of stem hydraulic traits in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* to manipulated precipitation variation.** CHEN Li-ru<sup>1</sup>, LI Yang-yang<sup>2,3\*</sup> (<sup>1</sup>College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; <sup>2</sup>Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; <sup>3</sup>Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China).

**Abstract:** With a precipitation manipulation experiment (Control, +45% and -50%), the responses of stem hydraulic traits in two dominant shrubs (*Salix psammophila* and *Caragana korshinskii*) of water-wind erosion crisscross region of the Loess Plateau to projected precipitation variation were examined to elucidate their adaptability to future precipitation changes. Results showed that the specific hydraulic conductivity ( $K_s$ ), leaf specific conductivity ( $K_l$ ) and Huber value in *S. psammophila* increased significantly by irrigation but showed no responses to drought. The predawn and midday leaf water potential and water transport efficiency ( $K_s$  and  $K_l$ ) in *C. korshinskii* decreased significantly by drought, and showed no responses to irrigation. The embolism resistance across different treatments did not differ in the two shrubs. The midday native embolisms across treatments in *S. psammophila* were almost the same. Drought increased midday native embolism in *C. korshinskii*. Irrigation increased conduit diameter and conduit area per stem sap area while drought increased the vessel density and decreased the hydraulic diameter in *S. psammophila*. Irrigation had no effect on xylem anatomy, whereas drought increased the vessel density and wood density in *C. korshinskii*. These results indicated that irrigation promoted stem hydraulic function in *S. psammophila*, and drought decreased stem hydraulic function in *C. korshinskii*. *C. korshinskii* may be less resistant to future dry climate than *S. psammophila*.

**Key words:** *Salix psammophila*; *Caragana korshinskii*; stem hydraulic trait; precipitation variation.

本文由国家自然科学基金项目(41371507/41530854)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41371507, 41530854).

2017-07-05 Received, 2017-12-01 Accepted.

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

全球气候变化必然会导致降雨格局的改变<sup>[1-2]</sup>, 从而对生态系统结构和功能产生影响. 黄土高原水蚀风蚀交错带地处半干旱区, 年降水量仅 400 mm 左右, 潜在蒸发量达 1200 mm<sup>[3]</sup>, 是对全球气候变化相对敏感的区域<sup>[4]</sup>. 灌木林是该地典型的植被单元, 研究典型灌木林对降雨改变的响应有助于揭示其水分利用策略及对未来降雨改变的适应性.

植物的水力特征在植物的适应性中起着十分关键的作用, 已被广泛用来预报森林生态系统对未来气候变化的耐受力<sup>[5-7]</sup>. 植物木质部水分传输是整个土-叶系统水分传输的重要组成部分, 当土壤干旱诱导木质部张力低于某一临界值时会导致木质部导管内形成栓塞, 降低植物的水力导度, 进而影响气孔导度和光合作用<sup>[8]</sup>. 植物木质部水分传输效率(比导水率)和抵抗栓塞形成的能力是植物重要的水力特征, 二者会随土壤水分条件的变化发生适应性改变.

在大的降雨尺度上, 一些物种如西黄松(*Pinus ponderosa*)的茎比导水率以及欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的比叶导水率在干旱生境中更高<sup>[9-10]</sup>, 而铁心木(*Metrosideros polymorpha*)在湿润生境中的茎比导水率和比叶导水率更高<sup>[11]</sup>; 降水量下降 260 mm 时, 欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)当年茎比导水率未发生变化, 但比叶导水率下降 40%<sup>[12]</sup>. 一些物种如西黄松、欧洲赤松、铁心木、活栎(*Quercus wislizenii*)和海岸松(*Pinus pinaster*)在大降雨梯度上抵抗栓塞能力与气候干燥度间并无关系<sup>[9-14]</sup>, 但欧洲山毛榉和两种温带灌木(*Ligustrum vulgare*和*Viburnum lantana*)抵抗栓塞能力显著增加, 表现出对干旱的高度可塑性<sup>[12, 15]</sup>. 由此看来, 不同物种的水力性质沿降雨梯度的变化是不同的. 大降雨梯度上的植物水力学特性不仅受土壤水分的影响, 还受土壤其他性质及环境条件的综合影响, 因此很难判别是基因型的作用还是可塑性的影响.

模拟降雨试验由于土壤背景和林分结构的相对均一性, 因而提供了一个研究成龄树木对降雨改变响应的理想平台, 但目前仅在少数树木如意大利南部的欧洲黑松(*Pinus laricio*)<sup>[16]</sup>、地中海圣栎(*Quercus ilex*)<sup>[17]</sup>及美国西南部松树(*Pinus edulis*)和柏树(*Juniperus monosperma*)<sup>[18]</sup>上报道过其水力性质的适应性. 沙柳(*Salix psammophila*)和柠条(*Caragana korshinskii*)是黄土高原水蚀风蚀交错区的两种典型灌木, 沙柳为杨柳科中生灌木, 较耐旱, 抗沙埋, 生长迅速, 为优良的固沙树种; 柠条是豆科

锦鸡属的旱生落叶灌木, 具有很强的抗旱、抗寒、抗风沙特性, 是干旱半干旱地区防风固沙和保持水土的主要树种. 关于二者水力特性已有一些报道, 沙柳属恒水型植物, 而柠条属异水型植物, 沙柳茎抵抗栓塞能力不如柠条<sup>[19-20]</sup>, 但二者水力性质对长期模拟降雨改变的响应尚不明确. 为此, 本文采用补灌 45% (增水) 和遮雨 50% (干旱) 处理, 研究了沙柳和柠条茎水力特性对模拟降雨改变的响应差异, 以期揭示两种灌木对降雨改变的水力适应性.

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于陕西省神木县六道沟小流域(38°46′—38°51′ N, 110°21′—110°23′ E, 海拔 1081~1274 m), 属典型的黄土高原水蚀风蚀交错带. 该地属中温带半干旱气候, 冬春季干旱少雨、多风沙, 夏秋多雨, 年平均降水量为 422.7 mm (1957—2011 年), 其中, 最大年降水量为 818.1 mm (1967 年), 最小年降水量为 108.4 mm (1965 年)<sup>[21]</sup>, 70% 以上的降水集中在 7—9 月. 年均气温 8.4 °C,  $\geq 10$  °C 活动积温 3248 °C, 全年无霜期 153 d, 年日照时数 2836 h, 年总太阳辐射 5922 MJ·m<sup>-2</sup><sup>[22]</sup>. 土壤主要有绵沙土、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, 以小叶杨(*Populus simonii*)和旱柳(*Salix matsudana*)等人工乔木林, 及柠条、沙柳、紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)等人工灌木林为主.

### 1.2 试验设计

选择位于地势相对平坦(<5°)的梁顶上生长良好、高度均匀的成龄沙柳和柠条样地各一块, 其面积分别为 0.25 和 0.34 hm<sup>2</sup>, 栽植年限为 30 年左右, 其中, 沙柳密度为 1600 株·hm<sup>-2</sup>, 柠条为 2100 株·hm<sup>-2</sup>. 林下土壤均为风沙土, 沙柳林下植物主要为沙蒿(*Artemisia desertorum*)、小画眉草(*Eragrostis poaeoidea*)、硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)、砂珍珠豆(*Oxytropis gracillima*)、狗哇花(*Heteropappus hispidus*)等, 柠条林下的植物主要为长芒草(*Stipa bungeana*)、狗哇花、刺藜(*Chenopodium aristatum*)、狗尾草(*Setaria viridis*)和苦苣菜(*Ixeris denticulate*)等.

每块样地设 3 个处理: 对照、增水和干旱处理, 其中, 对照水分输入量为当地自然降雨; 干旱处理在冠层上方 1.5 m 高处搭建遮雨棚进行遮雨, 遮雨棚为透明的聚碳酸酯板并加工成 V 形, 每隔 20 cm 均匀布设在支撑架上, 遮雨面积占小区面积的 50%,

遮去的雨存贮在贮水桶中,用作增水处理的水源;增水处理比对照水分增加 45%,每次降雨后(<5 mm 的次降雨除外)将遮雨处理汇集的雨水全部补灌到增水处理小区,补灌时将小区分成网格,然后根据汇集的水量平均分配给各网格单元,浇水时用洒水壶均匀喷洒到地表。降水量改变的设计原则是基于两种灌木在黄土高原和毛乌素沙漠均有广泛分布,因而以毛乌素沙漠西北部鄂多克旗的多年平均降水量 220 mm (1980—2005 年)为降水量改变的下限,以黄土高原森林草原带南缘子午岭(陕西富县)的多年平均降水量(600 mm)为降水量改变的上限。每处理设 3 个重复,每个重复小区面积 50 m<sup>2</sup>,各小区随机排列。小区之间设 2 m 宽保护行,并用 60 cm 深石棉瓦隔绝地表和土壤浅层水分运动。每个小区布设 2 根中子管,用于土壤水分的测定。

试验于 2014 年 5 月布设,在 2016 年(降水改变的第 3 年)生长盛期的 7 月进行相关生理指标测定。

### 1.3 测定项目与方法

**1.3.1 叶水势和木质部水势** 每小区选取 2 株生长良好的植株上 2 片健康的完全展开叶,用压力室(美国 PMS 公司)测定叶水势。黎明前叶水势( $\Psi_{pd}$ )和正午叶水势( $\Psi_{md}$ )采样时间分别为 5:00 和 13:00 左右。正午木质部水势( $\Psi_{x,md}$ )测定前一天,用锡箔纸将要测定茎段上的叶进行包裹,使叶水势和木质部水势达到平衡,第二天正午对包裹叶水势进行测定,用来估算正午木质部水势。

**1.3.2 茎水分传输效率及 Huber 值** 黎明前每小区采集沙柳和柠条 2 年生枝条 4 根,在水下从基部剪取,然后将基部放入水中再套入黑塑料袋后带回实验室。在水下剪取用作测定导水率的茎段,茎段的长度必须超过木质部最大导管长度(空气注入法确定),然后茎段与木质部栓塞测定仪(XYL'EM,法国 Bronkhorst 公司)相连,在大约 3 kPa 压力下用过 0.22  $\mu\text{m}$  过滤膜的 20 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup> KCl+1 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup> CaCl<sub>2</sub> 溶液测定导水率( $K_h$ ),导水率与木质部横截面积之比即为比导水率( $K_s$ ),与叶面积之比为比叶导水率( $K_l$ ),茎木质部横截面积与其上承载的所有叶面积之比即为 Huber 值。

**1.3.3 茎脆弱性曲线** 采用空气注入法测定脆弱性曲线。黎明前每小区采 2 年生茎段 2 个(样品长度必须超过最大木质部导管长度),置于水中带回实验室,在水下修剪茎段两端,然后用过 0.22  $\mu\text{m}$  过滤膜的 20 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup> KCl+1 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup> CaCl<sub>2</sub> 溶液在大约 0.1 MPa 压力下冲洗 30 min,用重力水头法测定

最大导水率( $K_{max}$ ),完后放入压力腔(美国 PMS 公司)中加压,在不同压力梯度下测定相应的导水率( $K_i$ ),直至导水率损失程度 [ $PLC = (1 - K_i / K_{max}) \times 100$ ] 达 85% 以上。导水率损失程度和对应压力之间的关系即为脆弱性曲线。

**1.3.4 正午原位栓塞程度** 采样和运输方法与导水率测定的相同,采样时间为晴天 13:00—14:00。枝条带回实验室后,在距基端约 120% 木质部最大导管长度处于水下取 5~6 个约 3 cm 长的茎段,然后与 XYL'EM 仪器相连,用过 0.22  $\mu\text{m}$  的 20 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup> KCl+1 mmol  $\cdot$  L<sup>-1</sup> CaCl<sub>2</sub> 溶液在大约 3 kPa 压力下测定初始导水率( $K_i$ ),然后在 0.1 MPa 压力下冲刷 3 min,测定冲刷后的最大导水率( $K_{max}$ ),冲刷所用溶液与导水率测定相同,栓塞程度计算同脆弱性曲线。

**1.3.5 木质部解剖结构** 测定完脆弱性曲线的枝干样,取中部 3 cm 进行解剖结构研究。采用轮转切片机(德国 Leica RM2235)进行切片,然后用 0.1% 番红染色,在数码显微镜摄像系统(日本 Olympus 公司 Olympus BX41 型显微镜+中国广州明美电子有限公司 CCD)下照相,用图像处理软件 Image-J 统计木质部导管个数、木质部导管腔面积及两个木射线之间茎横截面积。导管密度( $VD$ )为单位边材面积的导管个数,导管腔直径( $D$ )为同面积圆的直径,水力权重直径( $D_h$ )按照  $\sum D^5 / \sum D^4$  计算<sup>[23]</sup>。导管面积所占比例为总导管面积( $A_{xyl}$ )占边材面积( $A_{sap}$ )的百分数。每个茎段至少选取 20 个导管对,量取导管对连接部分的双层细胞壁厚度( $t$ )和导管腔跨距( $b$ ),求得  $(t/b)^2$ ,即导管壁加厚程度( $C$ ),用以衡量导管壁抵抗爆破的能力。

**1.3.6 木材密度** 每一条枝干脆弱性曲线测定以后,分别从枝干两端截取 2~3 cm 茎段测定木材密度。将所截取茎段于水中浸泡使之饱和,然后用排水法测定体积( $V$  cm<sup>3</sup>)。取出后置于 75  $^{\circ}\text{C}$  烘箱中烘干,测得干质量( $M$  g)。木材密度( $WD$  g  $\cdot$  cm<sup>-3</sup>) =  $M/V$ 。

### 1.4 数据处理

所有测定指标均用平均值 $\pm$ 标准差表示。用单因素方差分析检验同一物种不同处理之间的差异显著性,若方差分析达到显著,用 LSD 法进行多重比较;用独立样品  $t$  检验比较物种间的差异显著性( $\alpha = 0.05$ )。所有统计分析均用 SPSS 16.0 软件进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同处理土壤含水量和叶水势

2014 年 5 月至 2016 年 7 月的降雨改变导致土

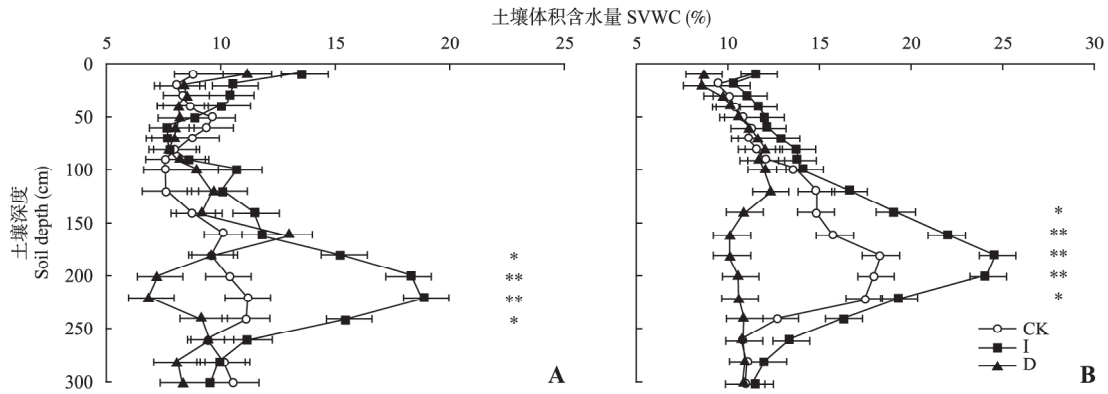


图1 沙柳和柠条不同处理的土壤体积含水量

Fig.1 Soil volumetric water content (SVWC) in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* plots under different treatments (2016-07).

A: 沙柳 *Salix psammophila*; B: 柠条 *Caragana korshinskii*. CK: 对照 Control; I: 增水 Increased water; D: 干旱 Dry. 下同 The same below. \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ .

壤含水量呈现明显的差异.沙柳样地在 1.8~2.4 m、柠条样地在 1.4~2.2 m 处理间土壤含水量存在显著差异,表现为增水>对照>干旱(图1),1.4 m 以上土壤含水量不存在显著差异的原因可能与风沙土高的土壤入渗性能和蒸发强度有关.

柠条  $\Psi_{pd}$  和  $\Psi_{md}$  显著低于沙柳.降水改变对沙柳  $\Psi_{pd}$  无显著影响,但显著影响柠条的  $\Psi_{pd}$ ; 两种灌木  $\Psi_{md}$  对降雨改变均有显著的响应.与对照相比,增水对两种灌木叶水势影响不大,但干旱导致柠条  $\Psi_{pd}$  及两种灌木  $\Psi_{md}$  显著下降(图2).表明两种灌木叶水

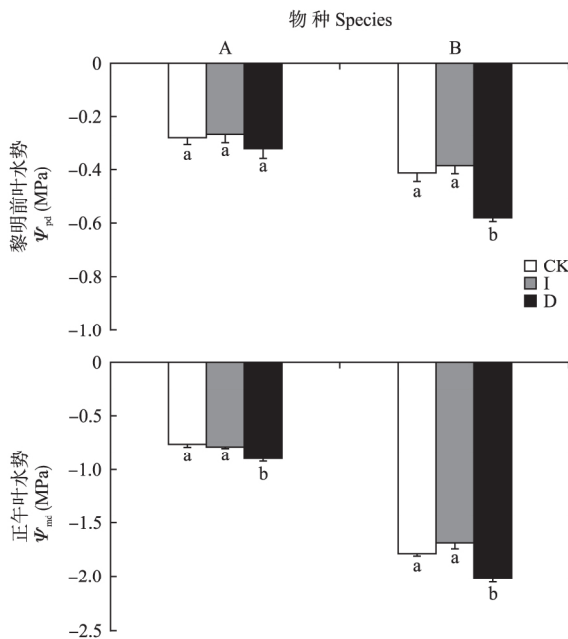


图2 沙柳和柠条不同处理黎明前和正午的叶水势

Fig.2 Predawn and midday leaf water potential in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* under different treatments.

不同小写字母表示同一物种各处理之间差异显著( $P < 0.05$ ) Different small letters indicated significant difference among different treatments in the same species at 0.05 level. 下同 The same below.

势对增水响应强度小,而对干旱的响应强度大.

### 2.2 不同处理水分传输效率

柠条的  $K_s$  高于沙柳,但 Huber 值显著低于沙柳,导致两种灌木的  $K_1$  差异不大.沙柳处理间的  $K_s$ 、 $K_1$  和 Huber 值均达到显著差异水平,增水处理的  $K_s$ 、 $K_1$  和 Huber 值显著高于对照,但干旱处理的  $K_s$ 、 $K_1$  和 Huber 值与对照相比无显著差异.柠条处理间的  $K_s$  和  $K_1$  达到显著差异水平,但 Huber 值无显著差异.柠条增水处理的  $K_s$  和  $K_1$  与对照相比无显著差异,但干旱显著降低了柠条的  $K_s$  和  $K_1$ (图3).表明沙柳水分传输效率( $K_s$  和  $K_1$ ) 对增水有显著响应,其  $K_1$  增加与  $K_s$  增加和 Huber 值增加均有关;干旱显著降低了柠条的水分传输效率,  $K_1$  降低主要是由于  $K_s$  降低所致.

### 2.3 不同处理茎水力脆弱性

两种灌木的脆弱性曲线均为 S 型(图4),对其用 Weibull 函数  $PLC = 100 \times [1 - \exp(-(-x/b)^c)]$  进行模拟.其中,参数  $b$  表示导水率损失 63.4% 时所对应的木质部负压的绝对值,  $b$  值越小木质部对栓塞越脆弱;参数  $c$  为在木质部负压等于  $-b$  时曲线的斜率,  $c$  值越大曲线越陡<sup>[24]</sup>.据此可计算出导水率损失 12%、50% 和 88% 时所对应的茎木质部水势  $P_{12}$ 、 $P_{50}$  和  $P_{88}$ (表1),其中  $P_{12}$  对应空穴化刚开始启动时的木质部水势,  $P_{50}$  对应栓塞大量发生时的木质部水势,  $P_{88}$  则对应于完全水力失败时的木质部水势<sup>[25]</sup>.沙柳的  $P_{12}$  与柠条相比差异不大,但  $P_{50}$  和  $P_{88}$  显著高于柠条,表明沙柳抵抗栓塞的能力不如柠条.沙柳和柠条不同处理间的  $P_{12}$ 、 $P_{50}$  和  $P_{88}$  均无显著差异,但干旱处理  $P_{12}$ 、 $P_{50}$  和  $P_{88}$  值与增水处理相比,均表现出增大趋势,这可能与干旱导致的“空穴化疲惫”现象有关.

表 1 沙柳和柠条茎脆弱性曲线用 Weibull 函数模拟计算的  $P_{12}$ 、 $P_{50}$  和  $P_{88}$ Table 1 Calculated  $P_{12}$ ,  $P_{50}$  and  $P_{88}$  by Weibull modelling of stem vulnerability curves in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* (MPa)

植物 Plant	处理 Treatment	$P_{12}$	$P_{50}$	$P_{88}$
沙柳 <i>S. psammophila</i>	对照 CK	-1.45±0.03	-1.74±0.05	-1.95±0.06
	增水 Increased water	-1.44±0.21	-1.81±0.05	-2.15±0.15
	干旱 Dry	-1.36±0.14	-1.63±0.03	-1.91±0.02
柠条 <i>C. korshinskii</i>	对照 CK	-1.39±0.01	-2.63±0.02	-3.84±0.34
	增水 Increased water	-1.44±0.03	-2.78±0.05	-3.95±1.28
	干旱 Dry	-1.23±0.03	-2.50±0.01	-3.72±0.50

为进一步确定用空气注入法测定长木质部导管脆弱性曲线时可能存在的栓塞被高估问题<sup>[26]</sup>, 我们同时测定了不同处理正午原位的木质部水势和栓塞(表 2), 发现尽管沙柳干旱处理的正午木质部水势显著低于对照, 但其原位栓塞程度和对照相比并无显著差异; 干旱显著降低了柠条正午木质部水势, 其原位栓塞程度显著大于对照和增水处理。增水并未影响两种灌木正午木质部水势和原位栓塞程度。

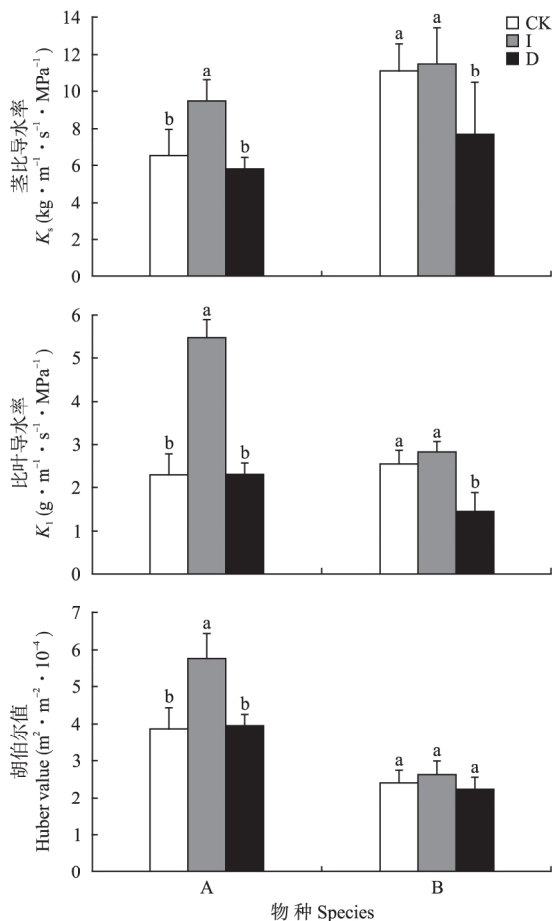


图 3 沙柳和柠条不同处理木质部比导水率、比叶导水率和 Huber 值

Fig. 3 Specific hydraulic conductivity ( $K_s$ ), leaf specific hydraulic conductivity ( $K_l$ ) and Huber value in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* under different treatments.

表 2 沙柳和柠条各处理的正午原位栓塞程度

Table 2 Midday native embolism of stems in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* under different treatments

植物 Plant	处理 Treatment	正午木质部水势 $\Psi_{x,md}$ (MPa)	正午栓塞实测值 PLC <sub>md</sub> (%)
沙柳 <i>S. psammophila</i>	对照 CK	-0.76±0.02a	12.8±1.6a
	增水 Increased water	-0.78±0.01a	10.2±1.2a
	干旱 Dry	-0.89±0.02b	17.0±2.5a
柠条 <i>C. korshinskii</i>	对照 CK	-1.77±0.03a	39.3±5.2b
	增水 Increased water	-1.69±0.03a	35.8±4.4b
	干旱 Dry	-2.01±0.03b	61.5±4.4a

不同小写字母表示同一植物不同处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ) Different small letters indicated significant difference among different treatments in the same species at 0.05 level. 下同 The same below.

## 2.4 不同处理茎木质部解剖结构和木材密度

从茎解剖结构上看, 影响木质部水分传输效率和水力脆弱性的主要因素有茎导管大小、密度和导管壁加厚程度等。沙柳的导管腔直径和导管密度高于柠条, 但水力直径和木材密度小于柠条。沙柳的导管腔直径、导管密度、导管面积占边材面积比例和水力直径对降雨改变有显著响应, 其中, 增水处理的导管腔直径和导管面积占边材面积比例显著高于对照, 而干旱处理的导管密度显著高于对照, 且水力直径低于对照。对柠条茎解剖结构特征而言, 不同处理间的导管腔直径、导管面积占边材面积比例、水力直径和导管壁加厚程度均无显著差异, 干旱显著增大了柠条的导管密度和木材密度(表 3), 但增水的影响不显著。

## 3 讨论

### 3.1 沙柳和柠条水分传输效率对模拟降雨改变的响应

增水显著提高沙柳水分传输效率 ( $K_s$  和  $K_l$ ) 和 Huber 值, 而干旱对水分传输效率和 Huber 值影响不大, 表明增水条件下沙柳通过增加  $K_s$  和 Huber 值来增加叶水平的水分传输效率, 从而维持良好的水



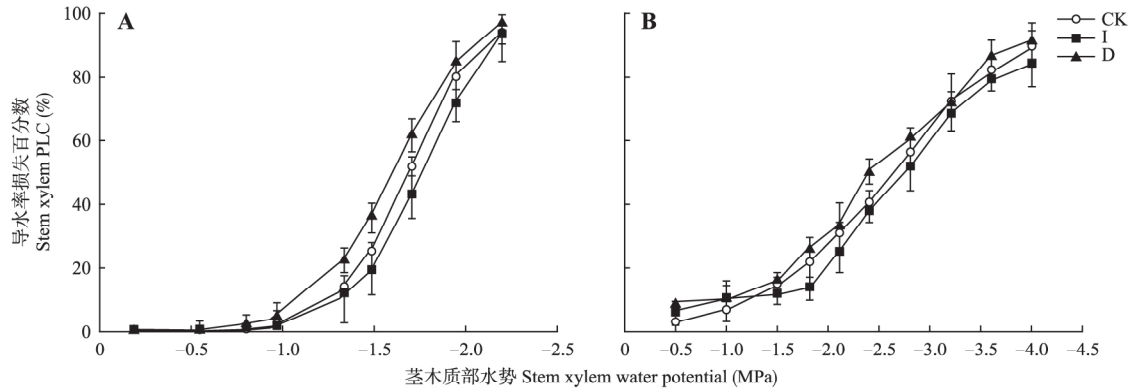


图 4 沙柳和柠条不同处理的茎脆弱性曲线

Fig.4 Stem hydraulic vulnerability curves in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* under different treatments.

表 3 沙柳和柠条不同处理茎木质部解剖结构和木材密度

Table 3 Anatomical traits and wood density of stems in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* under different treatments

植物 Plant	处理 Treatment	导管腔直径 <i>D</i> ( $\mu\text{m}$ )	导管密度 <i>VD</i> ( $\text{ind} \cdot \text{mm}^{-2}$ )	导管面积 所占比例 $A_{\text{xyl}}/A_s$ (%)	水力直径 $D_h$ ( $\mu\text{m}$ )	导管壁加厚 程度 <i>C</i>	木材密度 <i>WD</i> ( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ )
沙柳 <i>S. psammophila</i>	对照 CK	28.24±0.62b	224±12b	11.6±0.8b	33.39±1.12a	0.07±0.01a	0.42±0.03a
	增水 Increased water	30.44±0.66a	222±5b	13.7±0.5a	36.05±1.01a	0.06±0.01a	0.41±0.03a
	干旱 Dry	26.82±0.65b	267±16a	11.3±0.4b	29.92±0.73b	0.08±0.01a	0.44±0.01a
柠条 <i>C. korshinskii</i>	对照 CK	23.32±1.18a	145±4b	10.9±1.4a	40.02±2.63a	0.07±0.01a	0.59±0.02ab
	增水 Increased water	23.60±1.36a	140±11b	12.9±1.0a	43.89±1.43a	0.05±0.01a	0.56±0.03b
	干旱 Dry	23.20±1.11a	183±5a	10.5±0.5a	37.02±1.65a	0.07±0.01a	0.65±0.02a

分供应; 干旱下沙柳水分传输效率和 Huber 值并无显著改变, 但叶  $\Psi_{\text{md}}$  显著下降, 说明土壤-植物连续体中其他部分的水流阻力可能限制其水分传输。沙柳为等水植物<sup>[19]</sup>, 等水植物有较强的气孔调节能力, 干旱时主要通过调节气孔来使叶水势维持相对恒定, 本研究中沙柳干旱处理正午叶水势虽有一定下降, 但下降程度相对较小。此外, 等水植物常通过 Huber 值调整来影响对叶的供水效率。在西黄松和欧洲赤松上的研究表明, 干旱生境中的种群具有高的 Huber 值<sup>[9, 14]</sup>, 而在长叶松 (*Pinus palustris*) 及地中海松 (*Pinus halepensis*) 上, 旱生生境中的 Huber 值明显降低<sup>[27-28]</sup>, 本研究并未发现沙柳干旱处理的 Huber 值发生改变, 反映每种植物自身对干旱的水力适应策略各异。柠条叶水势 ( $\Psi_{\text{pd}}$  和  $\Psi_{\text{md}}$ ) 和水分传输效率 ( $K_s$  和  $K_t$ ) 在干旱条件下显著降低, 但增水处理对二者影响不大, 无论是增水还是干旱处理对 Huber 值均无显著影响, 表明干旱下柠条叶水平水分传输效率的降低主要是由茎比导水率降低造成的。

### 3.2 沙柳和柠条水力脆弱性对模拟降雨改变的响应

两种灌木水力脆弱性对降雨改变有相似的反应, 即不同处理间  $P_{12}$ 、 $P_{50}$  和  $P_{88}$  无显著差异, 但干旱

处理  $P_{12}$ 、 $P_{50}$  和  $P_{88}$  分别比增水处理增加约 0.2 MPa, 表明干旱处理茎水力脆弱性更高, 这可能与其发生“空穴化疲惫”现象<sup>[29]</sup>有关, 即反复干旱后植物木质部抵抗空穴化能力明显降低, 从而导致其对栓塞更敏感。干旱生境中假山毛榉属物种茎和叶抵抗栓塞能力均弱于湿润生境中的同种植物<sup>[30]</sup>, 长期干旱濒临死亡的杨树 (*Populus tremuloides*) 抵抗栓塞能力更弱<sup>[31]</sup>, 但在部分穿透雨被排除 6 年后, 地中海圣栎抵抗栓塞能力与对照相比并未达到显著差异<sup>[17]</sup>, 表明植物栓塞脆弱性随土壤水分有效性长期改变产生的可塑性因物种和土壤水分改变的程度而异。

空气注入法测定长导管的脆弱性曲线时可能存在高估其栓塞脆弱性的问题<sup>[26]</sup>, 为此, 我们将正午木质部水势代入脆弱性曲线的模拟方程, 得到了两种灌木的正午栓塞程度, 发现计算出的沙柳各处理正午栓塞程度与实测值减去黎明前栓塞值接近, 而柠条各处理计算出的值较实测值减去黎明前栓塞值偏大, 表明空气注入法测定的柠条栓塞程度偏大, 导致茎水力脆弱性被高估。沙柳和柠条对照黎明前原位栓塞程度分别为 14.8% 和 39.7%<sup>[19]</sup>, 本研究中沙柳不同处理正午原位栓塞程度实测值为 10.2% ~ 17.0%, 与对照黎明前原位栓塞程度接近; 柠条对照

和增水处理正午原位栓塞程度为 39.3% 和 35.8% , 与对照黎明前原位栓塞程度接近 , 而干旱处理正午原位栓塞程度达到 61.5% , 比黎明前原位栓塞程度增加了 21.8% , 表明在经历 25 个月降雨排除试验后 , 沙柳的栓塞程度基本不变 , 而柠条栓塞程度显著增加 , 说明长期干旱对柠条水力功能的威胁大于沙柳。从两种灌木适应干旱的水力策略来看 , 沙柳为等水植物 , 它通过比较强的气孔调节能力来使木质部水势维持在发生空穴化的临界水势上 , 从而降低栓塞的发生水平 , 而柠条为异水型植物 , 主要通过耐负压能力强的木质部来降低空穴化的发生<sup>[19]</sup>。本研究证实异水型柠条长期干旱后其栓塞程度高于等水型沙柳 , 这与美国西南部生长的异水型柏树的原位栓塞程度显著高于等水型松树<sup>[32]</sup> 结果相似。

### 3.3 降雨改变下茎水分传输效率和水力脆弱性与木质部解剖结构的关系

降水改变导致两种灌木木质部解剖结构发生明显变化 , 沙柳增水处理导管直径和导管面积所占边材面积比例显著高于对照 , 这可以部分解释其比导水率增加的原因。干旱处理导管密度显著高于对照 , 但水力直径显著低于对照 , 表明干旱导致小径级导管比例显著增加 , 二者相互作用 , 可能导致对茎比导水率影响并不大。按照“气种学说” , 植物木质部水力脆弱性主要与导管间纹孔膜上的微孔大小等有关 , 此外 , 纹孔直径和深度、壁的光滑度、纹孔膜的孔度、厚度和纹孔膜总表面积也影响水力脆弱性<sup>[33]</sup> , 尽管降水改变影响木质部导管直径、导管密度和导管面积所占比例等 , 但并未对纹孔膜性质产生影响 , 因而不同处理水力脆弱性并无明显差别。

柠条增水处理茎解剖结构与对照差异不大 , 干旱导致柠条的导管密度和木材密度显著增加。导管密度的增加在一定程度上可增加比导水率 , 但本研究并未出现此种结果 , 可能与干旱下小直径导管比例增加导致水力直径减小有关。干旱下导管密度增加意味着导管发生冗余 , 这样在大的导管发生栓塞时水分依旧通过其他导管进行 , 从而降低了栓塞的发生几率<sup>[34]</sup>。尽管前人研究表明 , 木质部导管密度和木材密度增加可能增加抵抗栓塞的能力<sup>[12, 35]</sup> , 但这些研究多为物种间比较。本研究中 , 干旱处理的抗栓塞能力并未增加 , 可能与空穴化疲惫导致其纹孔膜的微纤丝受干旱后较易拉伸或断裂从而较易被破坏<sup>[29]</sup> 有关 , 空穴化疲惫导致导管密度和木材密度与抗空穴化能力之间的联系减弱。

### 参考文献

- [1] Arnell NW. Climate change and global water resources. *Global Environmental Change*, 1999, **9**: 31-49
- [2] Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, et al. Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. *Science*, 2000, **289**: 2068-2074
- [3] Fan J, Gao Y, Wang QJ, et al. Mulching effects on water storage in soil and its depletion by alfalfa in the Loess Plateau of northwestern China. *Agricultural Water Management*, 2014, **138**: 10-16
- [4] de Dios VR, Fischer C, Colinas C. Climate change effects on Mediterranean forests and preventive measures. *New Forest*, 2007, **33**: 29-40
- [5] Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 2012, **491**: 752-755
- [6] Delzon S, Cochard H. Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist*, 2014, **203**: 355-358
- [7] Anderegg WRL, Flint A, Huang C, et al. Tree mortality predicted from drought-induced vascular damage. *Nature Geoscience*, 2015, **8**: 367-371
- [8] Tyree MT, Sperry JS. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 1989, **40**: 19-38
- [9] Maherali H, De Lucia EH. Xylem conductivity and vulnerability to cavitation of ponderosa pine growing in contrasting climates. *Tree Physiology*, 2000, **20**: 859-867
- [10] Lamy JB, Delzon S, Bouche PS, et al. Limited genetic variability and phenotypic plasticity detected for cavitation resistance in a Mediterranean pine. *New Phytologist*, 2014, **201**: 874-886
- [11] Cornwell WK, Bhaskar RL, Sack S, et al. Adjustment of structure and function of Hawaiian *Metrosideros polymorpha* at high vs. low precipitation. *Functional Ecology*, 2007, **21**: 1063-1071
- [12] Schuldt B, Knutzen F, Delzon S, et al. How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New Phytologist*, 2016, **210**: 443-458
- [13] Matzner SL, Rice KJ, Richards JH. Intra-specific variation in xylem cavitation in interior live oak (*Quercus wislizenii* A. DC.). *Journal of Experimental Botany*, 2001, **52**: 783-789
- [14] Martinez-Vilalta J, Cochard H, Mencuccini M, et al. Hydraulic adjustment of Scots pine across Europe. *New Phytologist*, 2009, **184**: 353-364
- [15] Beikircher B, Mayr S. Intraspecific differences in drought tolerance and acclimation in hydraulics of *Ligustrum vulgare* and *Viburnum lantana*. *Tree Physiology*, 2009, **29**: 765-775
- [16] Cinnirella S, Magnani F, Saracino A, et al. Response of a mature *Pinus laricio* plantation to a three-year restriction of water supply: Structural and functional acclimation to drought. *Tree Physiology*, 2002, **22**: 21-30

- [17] Limousin JM , Longepierre D , Huc R , *et al.* Change in hydraulic traits of Mediterranean *Quercus ilex* subjected to long-term throughfall exclusion. *Tree Physiology* , 2010 , **30**: 1026–1036
- [18] Garcia-Forner N , Adams HD , Sevanto S , *et al.* Responses of two semiarid conifer tree species to reduced precipitation and warming reveal new perspectives for stomatal regulation. *Plant , Cell and Environment* , 2015 , **39**: 38–49
- [19] Li YY , Chen WY , Chen JC , *et al.* Vulnerability to drought-induced cavitation in shoots of two typical shrubs in the southern Mu Us Sandy Land , China. *Journal of Arid Land* , 2016 , **8**: 125–137
- [20] Ai S-S ( 艾绍水 ) , Li Y-Y ( 李秧秧 ) , Chen J-C ( 陈佳村 ) , *et al.* Root anatomical structure and hydraulic traits of three typical shrubs on the sandy lands of northern Shaanxi Province. *Chinese Journal of Applied Ecology ( 应用生态学报 )* , 2015 , **26**( 12 ) : 3277–3284 ( in Chinese )
- [21] Wu S-Y ( 吴胜勇 ) . A analysis on climatic features of Shenmu country in recent 55 years. *Journal of Shaanxi Meteorology ( 陕西气象 )* , 2013 ( 2 ) : 20–23 ( in Chinese )
- [22] Wang J-G ( 王建国 ) , Fan J ( 樊 军 ) , Wang Q-J ( 王全九 ) , *et al.* Vegetation above-ground biomass and its affecting factors in water/wind erosion crisscross region on Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology ( 应用生态学报 )* , 2011 , **22**( 2 ) : 556–564 ( in Chinese )
- [23] Davis SD , Sperry JS , Hacke UG . The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany* , 1999 , **86**: 1367–1372
- [24] Neufeld HS , Grantz DA , Meinzer FC , *et al.* Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane. *Plant Physiology* , 1992 , **100**: 1020–1028
- [25] Fichot R , Brignolas F , Cochard H , *et al.* Vulnerability to drought-induced cavitation in poplars: Synthesis and future opportunities. *Plant , Cell and Environment* , 2015 , **38**: 1233–1251
- [26] Cochard H , Badel E , Herbette S , *et al.* Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: A critical review. *Journal of Experimental Botany* , 2013 , **64**: 4779–4791
- [27] Tognetti R , Michelozzi M , Giovannelli A . Geographical variation in water relations , hydraulic architecture and terpene composition of Aleppo pine seedlings from Italian provinces. *Tree Physiology* , 1997 , **17**: 241–250
- [28] Addington RN , Donovan LA , Mitchell RJ , *et al.* Adjustments in hydraulic architecture of *Pinus palustris* maintain similar stomatal conductance in xeric and mesic habitats. *Plant , Cell and Environment* , 2006 , **29**: 535–545
- [29] Hacke UG , Stiller V , Sperry JS , *et al.* Cavitation fatigue: Embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiology* , 2001 , **125**: 779–786
- [30] Bucci SJ , Scholz FG , Campanello PI , *et al.* Hydraulic differences along the water transport system of South American Nothofagus species: Do leaves protect the stem functionality? *Tree Physiology* , 2012 , **32**: 880–893
- [31] Anderegg WRL , Plavcová L , Anderegg LD , *et al.* Drought's legacy: Multiyear hydraulic deterioration underlies widespread aspen forest die-off and portends increased future risk. *Global Change Biology* , 2013 , **19**: 1188–1196
- [32] West AG , Hultine KR , Sperry JS , *et al.* Transpiration and hydraulic strategies in a piñon-juniper woodland. *Ecological Applications* , 2008 , **18**: 911–927
- [33] Zwieniecki MA , Secchi F . Threats to xylem hydraulic function of trees under 'new climate normal' conditions. *Plant , Cell and Environment* , 2015 , **38**: 1713–1724
- [34] Carlquist S , Hoekman DA . Ecological wood anatomy of the woody southern California flora. *IAWA Bulletin* , 1985 , **6**: 319–347
- [35] Hacke UG , Sperry JS , Pockman WT , *et al.* Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* , 2001 , **126**: 457–461

作者简介 陈丽茹,女,1992年生,硕士研究生.主要从事植物水分生理生态研究. E-mail: 493705238@qq.com

责任编辑 杨 弘

陈丽茹,李秧秧.沙柳和柠条茎水力学特性对模拟降雨改变的响应.应用生态学报,2018,29(2):507–514

Chen L-R , Li Y-Y . Responses of stem hydraulic traits in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* to manipulated precipitation variation. *Chinese Journal of Applied Ecology* , 2018 , **29**( 2 ) : 507–514 ( in Chinese )