

# 立地条件和树龄对刺槐和小叶杨叶水力性状及抗旱性的影响\*

李俊辉<sup>1,3</sup> 李秧秧<sup>1,2\*\*</sup> 赵丽敏<sup>4</sup> 左力翔<sup>4</sup>

(<sup>1</sup>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, 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>中国科学院研究生院, 北京 100049; <sup>4</sup>西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100)

**摘要** 以形成黄土高原“小老树”的2种典型树种刺槐和小叶杨为对象,研究了立地条件(沟谷台地和沟间坡地)和树龄对两种树木叶水力学性质和抗旱性的影响,探讨“小老树”形成的水力生理机制。结果表明:水分较好的沟谷台地上生长的两种树木的叶最大水力导度( $K_{\max}$ )明显大于水分较差的沟间坡地,叶水力脆弱性( $P_{50}$ )也较高;随树龄增加,两种树木的 $K_{\max}$ 明显下降,但 $P_{50}$ 差异不大。台地上生长的两种树木的叶表皮导度和PV曲线参数(膨压损失点时的相对含水量 $RWC_{tlp}$ 、膨压损失点时的水势 $\psi_{tlp}$ 、饱和含水量时的渗透势 $\psi_{sat}$ )均大于坡地;随树龄增加,两种树木的叶表皮导度显著下降,PV曲线参数出现不同程度的下降。两种树木 $K_{\max}$ 与 $\psi_{tlp}$ 呈显著正相关, $P_{50}$ 与PV曲线参数之间存在一定的相关性,表明 $K_{\max}$ 与抗旱性之间存在一种权衡关系, $P_{50}$ 是反映两种树木的抗旱性特征之一。

**关键词** 刺槐 小叶杨 立地 树龄 叶水力性状 抗旱性

文章编号 1001-9332(2012)09-2397-07 中图分类号 Q945.79 文献标识码 A

**Effects of site conditions and tree age on *Robinia pseudoacacia* and *Populus simonii* leaf hydraulic traits and drought resistance.** LI Jun-hui<sup>1,3</sup>, LI Yang-yang<sup>1,2</sup>, ZHAO Li-min<sup>4</sup>, ZUO Li-xiang<sup>4</sup> (<sup>1</sup>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, Shaanxi, China; <sup>2</sup>Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; <sup>3</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>4</sup>College of Resources and Environment, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shaanxi, China). -Chin. J. Appl. Ecol. 2012 23(9): 2397-2403.

**Abstract:** In order to elucidate the hydro-physiological mechanisms of the formation of ‘dwarf and aged’ trees, two typical tree species *Robinia pseudoacacia* and *Populus simonii* on the Loess Plateau were chosen as the test objects to study their leaf hydraulic traits and drought resistance under effects of site conditions (gully bottom tableland and inter-gully slopeland) and tree age. For both *R. pseudoacacia* and *P. simonii*, the trees growing on the wet tableland had higher leaf maximum hydraulic conductance ( $K_{\max}$ ) and hydraulic vulnerability ( $P_{50}$ ), and the  $K_{\max}$  decreased with tree age but the  $P_{50}$  had less difference, as compared with the trees growing on the dry slopeland. The trees growing on the tableland also had higher leaf epidermal conductance and PV curve parameters (including relative water content at turgor pressure loss point  $RWC_{tlp}$ , water potential at turgor pressure loss point  $\psi_{tlp}$ , and osmotic potential at saturated water content  $\psi_{sat}$ ), and the leaf epidermal conductance decreased significantly with tree age whereas the PV curve parameters had definite decrease. The  $K_{\max}$  was significantly positively correlated with  $\psi_{tlp}$ , and the  $P_{50}$  had definite correlations with PV curve parameters, suggesting that there existed a tradeoff relationship between  $K_{\max}$  and drought resistance, and  $P_{50}$  was an important drought-resistant trait for the two tree species.

\* 国家自然科学基金项目(3107054)和国家林业局公益行业科研专项(200904056)资助。

\*\* 通讯作者。E-mail: yyli@ms.iswc.ac.cn

2011-10-31 收稿 2012-06-27 接受。

**Key words:** *Robinia pseudoacacia*; *Populus simonii*; site condition; tree age; leaf hydraulic traits; drought resistance.

在黄土高原年降雨量 350 ~ 550 mm 地区,由于不合理的人工植被建设,存在大量的“小老树”,这些“小老树”突出表现为树木个体矮小、生长缓慢、枯梢严重、病虫害普遍,直接影响其在改善生态环境、防风固沙、保持水土、提高群众收入等方面效益的发挥<sup>[1-3]</sup>。探索这些“小老树”形成的机理对于预防其发生和进行改造具有重要的理论和实践指导价值。“小老树”多生长在峁顶、峁坡及沟坡中上部,在沟谷平缓地上的树木生长相对良好<sup>[1]</sup>,主要与土壤水分不足有关。水分亏缺是导致黄土高原“小老树”形成的主导因素<sup>[1-3]</sup>。目前关于“小老树”形成机制方面的研究主要集中在土壤水分环境的影响及其调控上<sup>[4]</sup>,对植物本身水分运动特性考虑不多。在整个植物水分传输系统(根、茎和叶)中,叶水流阻力占整株植物水流阻力的 30% ~ 80%<sup>[5]</sup>,且叶水分传输能力与光合作用之间存在高度协调性<sup>[6]</sup>,因而研究叶水力学特性有助于揭示“小老树”形成的原因。

“小老树”叶片净光合速率和蒸腾速率显著低于对照树种<sup>[7]</sup>,间接表明其水分传输能力受到限制。在叶水分传输过程中,由于干旱引起的木质部张力增加,可能导致木质部导管发生空穴化<sup>[8]</sup>。此外,干旱还可能致叶木质部壁的破裂和细胞塌陷<sup>[9-10]</sup>或木质部以外叶肉阻力的增加<sup>[11]</sup>,引起叶水分传输能力的部分丧失,从而影响其光合作用和生长。叶抵抗水力功能障碍的能力,即叶的水力脆弱性一般用叶最大水力导度损失 50% 时所对应的叶水势( $P_{50}$ )表示,大的  $P_{50}$ (绝对值小)表明植物在高水势下即丧失水分传输功能,因而其水力脆弱性也高。 $P_{50}$ 与干旱下植物的存活有着密切联系<sup>[12]</sup>。在大的降雨尺度上, $P_{50}$ 决定植物的分布<sup>[13]</sup>,因而  $P_{50}$ 是植物的一个重要水力学特征。随裸子植物道格拉斯杉树(*Pseudotsuga menziesii*)高度的增加,其叶水力脆弱性显著降低<sup>[14]</sup>,但关于被子植物叶水力脆弱性随树龄或树木高度的变化则少见报道。

随树木高度或树龄增加,叶亦发生了一系列形态变化,如叶重增加、叶面积减小、叶厚度及/或叶密度增加、表面角质层厚度增加等<sup>[15]</sup>,相应的叶功能也发生了明显改变,如净光合速率降低、水分利用效率增加等<sup>[16]</sup>。但是,叶的抗旱功能(如叶表皮导度和压力-容积曲线参数)发生了怎样的变化目前尚不清楚。为此,本研究选择“小老树”现象发生普遍的

两种典型速生树种刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和小叶杨(*Populus simonii*)为研究对象,分析了不同立地(较好土壤水分的沟谷台地、较差土壤水分的沟间坡地)和树龄对两树种叶水力学特性和抗旱性的影响及二者之间的相互关系,以期揭示黄土高原“小老树”形成的水力生理机制提供理论依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 试验区概况

试验在位于陕北榆林市米脂县城北 20 km 的高西沟生态旅游区(37°51' N, 110°11' E)内进行。该地位于黄土高原丘陵沟壑区,在自然地理分区中属温带半干旱半湿润森林草原带。该区年均气温 8.4 °C,极端最低和最高气温分别为 -26 °C 和 37.2 °C,年均日照时数 2761 h,年均无霜期 162 d,年均降水量 451.6 mm<sup>[17]</sup>。当地自然植被主要为长芒草原,组成简单,人工植被以落叶阔叶树以及农业植物群落为主,乔木林分布于水分条件较好的地段和一些峁坡上,有刺槐林、杨树林以及柳树林等<sup>[17]</sup>。本试验于 2011 年 7 月中旬树木旺盛生长期进行。

### 1.2 样地设置

以人工栽植的刺槐、小叶杨为研究对象,设置 4 块样地,分别为沟谷纯刺槐林地、坡面纯刺槐林地、沟谷纯小叶杨林地和坡面纯小叶杨林地。2011 年 7 月上旬,刺槐和小叶杨沟谷台地(台地) 2 m 土层平均含水量分别为 7.8% 和 6.5%,沟间坡地(坡地) 2 m 土层平均含水量分别为 4.5% 和 3.4%。试验前 2 天降水 13.4 mm,导致 0 ~ 1 m 土层的土壤含水量明显增加,但台地土壤水分仍优于坡地(图 1)。沟谷的刺槐林台地相对平坦,坡度仅为 6°,林下分布有少量榆树(*Ulmus pumila*)、椿树(*Ailanthus altissima*)、枣树(*Zizyphus jujuba*),以及臭蒿(*Artemisia annua*)、长芒草(*Stipa bungeana*)等草本植物,刺槐密度为 1400 株·hm<sup>-2</sup>;坡地刺槐林位于西南坡,接近峁顶,坡度 22°,林下有针茅(*Stipa capillata*)、苦菜(*Sonchus oleraceus*)等草本植物,刺槐密度为 1200 株·hm<sup>-2</sup>。沟谷小叶杨林台地地势相对平坦,林下分布有羊草(*Aneurolepidium chinense*)、紫花苜蓿(*Medicago sativa*)等草本植物,小叶杨密度为 1000 株·hm<sup>-2</sup>;坡地小叶杨林位于东北坡,坡度 31°,林下主要分布有紫花苜蓿、针茅等草本植物,小叶杨密

度为 1300 株 · hm<sup>-2</sup>. 在每块样地进行树龄调查, 然后标记相近树龄范围的植株, 从中随机选择低龄、中龄和高龄的样株各 3 棵, 调查其生长情况(表 1), 然后采集样株顶端向阳的、健康生长的叶片供测定使用.

### 1.3 测定项目及方法

**1.3.1 叶最大水力导度及 P<sub>50</sub>** 采用 Brodribb 和 Holbrook<sup>[18]</sup> 的方法制作叶的水力脆弱性曲线. 清晨采集不同样株的大分枝至少 3 枝, 将其置于塑料袋中防止水分散失, 迅速带回实验室并去除生长位置和

性状差异大的叶, 让剩余叶慢慢失水不同时间, 以形成不同的叶水势梯度. 用压力室测定(美国 PMS 仪器公司, Model 600 型)每一水势梯度下的叶水势, 叶水力导度的测定通过叶片的复水过程来实现, 即测定待测叶片附近叶的水势作为待测叶片的初始水势( $\psi_0$ ), 然后将待测叶片置于水下剪断, 使其复水一定时间( $T$  0 ~ 300 s), 复水时间根据初始水势来设定, 复水结束后取出叶片, 迅速擦干, 然后测定叶片的最终水势( $\psi_f$ ). 由于干燥叶的复水过程与通过单个电阻的单个电容的充电过程类似, 因而叶水力导度( $K_{leaf}$ , mmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> · MPa<sup>-1</sup>)的算式为<sup>[18]</sup>:

$$K_{leaf} = C_{leaf} \ln(\psi_0 / \psi_f) / T$$

式中:  $C_{leaf}$  为叶水容( mmol · m<sup>-2</sup> · MPa<sup>-1</sup>);  $T$  为复水时间( s ).

$C_{leaf}$  通过压力-容积( PV )曲线来确定. 以相对含水量( RWC )与叶水势( $\psi_1$ )作图, 可得到两条相交叉的直线(交叉点为膨压损失点), 利用两段直线的斜率可求得膨压损失点前后的水容. 计算公式如下:

$$C_{leaf} = \Delta RWC / \Delta \psi_1 \times (DM/LA) \times (WM/DM) / M$$

式中:  $\Delta RWC / \Delta \psi_1$  为膨压损失点前后 RWC 与  $\psi_1$  线性拟合的斜率( MPa<sup>-1</sup>);  $DM$  为叶片干质量( g );  $LA$  为叶面积( m<sup>2</sup> );  $WM$  为饱和时叶片含水量( g );  $M$  为水的摩尔质量( g · mol<sup>-1</sup> ).

将所有测得的  $\psi_0 > -0.1$  MPa 的叶水力导度取平均值作为叶最大水力导度( $K_{max}$ ), 不同叶水势下测定的叶水力导度与  $K_{max}$  的比值为相对水力导度( % ). 叶水势和相对水力导度关系的曲线为叶的脆弱性曲线. 用“S”型曲线进行拟合, 可求得相对水力导度损失 50% 时对应的叶水势( $P_{50}$ )<sup>[13, 19]</sup>. “S”型曲线拟合方程如下:

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

式中:  $x$  为叶水势;  $y$  为相应叶水势下的相对叶水力导度;  $a$ 、 $b$ 、 $x_0$  为常数, 通过拟合求得.

**1.3.2 叶表皮导度** 叶表皮导度可用来度量当气孔开度处于最低时水分通过叶片角质层和未完全关闭的气孔进行残余蒸腾的大小<sup>[20]</sup>. 将带叶的枝条在日落后剪下, 然后带回实验室在水下取叶, 叶柄在水中浸泡 12 h 以上并抑制蒸腾使叶片吸水达到饱和. 饱和后取出叶片, 擦干, 快速称量, 测得叶片饱和时的质量, 然后将叶片置于温湿度相对稳定的黑暗环境中, 每隔一段时间测定叶片鲜质量(刺槐为 10 min, 小叶杨为 50 min), 当叶相对含水量降至 60% ~ 65% 时称量结束(刺槐 3 h、小叶杨 8 h). 测定结束

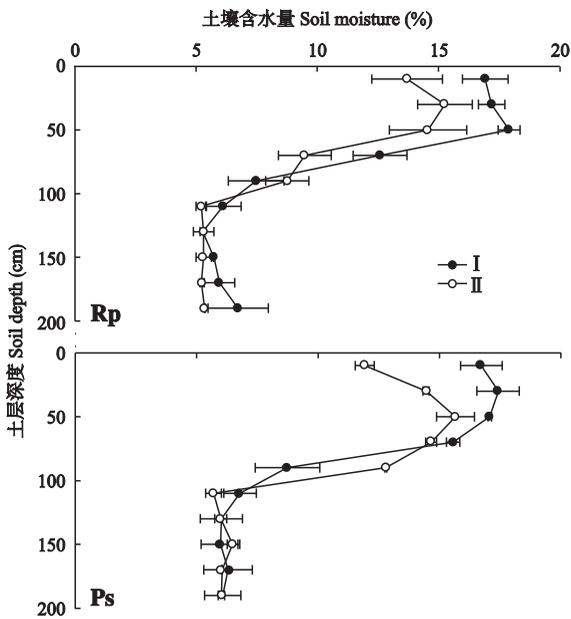


图 1 不同样地的土壤含水量剖面变化

Fig. 1 Profile dynamics of soil moisture at two sites ( mean ± SE, n = 3 ).

Rp: 刺槐 *R. pseudoacacia*; Ps: 小叶杨 *P. simonii*. 下同 The same below. I: 台地 Tableland; II: 坡地 Slope land.

表 1 样株的树龄、树高及胸径

Table 1 Tree age, height and diameter at breast height of the sample trees ( mean ± SE, n = 3 )

树种 Species	立地 Sites	树龄 Age ( a )	树高 Height ( m )	胸径 Diameter ( cm )
刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>	坡地 Slope land	2 ~ 3	2.33 ± 0.20	3.0 ± 0.2
		7 ~ 9	5.87 ± 0.26	11.5 ± 0.2
	台地 Tableland	2 ~ 3	2.88 ± 0.31	2.8 ± 0.1
		7 ~ 9	6.30 ± 0.23	7.6 ± 0.6
小叶杨 <i>P. simonii</i>	坡地 Slope land	23 ~ 25	8.93 ± 0.72	18.9 ± 1.5
		3 ~ 5	3.20 ± 0.12	4.4 ± 0.3
	台地 Tableland	13 ~ 15	4.55 ± 0.18	6.9 ± 0.1
		23 ~ 25	7.30 ± 0.12	13.4 ± 0.4
	台地 Tableland	3 ~ 5	6.27 ± 0.12	4.9 ± 0.3
		13 ~ 15	10.10 ± 0.75	12.7 ± 0.2
		23 ~ 25	19.20 ± 1.53	27.2 ± 0.2

后将样品置于 75 °C 烘箱中烘 48 h, 称其干质量. 叶鲜质量与失水时间作图, 选取气孔关闭后的直线部分数据进行线性回归, 求得叶表皮导度 ( $g_e$ ,  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) [20]. 计算公式如下:

$$g_e = 2.31 \times 10^6 \times \frac{\Delta w}{t} \times \frac{1}{A} \times \frac{1}{\Delta e}$$

式中:  $\Delta w/t$  为单位时间的失水量 (即回归直线的斜率  $g \cdot \text{s}^{-1}$ );  $A$  为叶面积 ( $\text{m}^2$ );  $\Delta e$  为叶片与大气的绝对湿度差 ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-3}$ );  $2.31 \times 10^6$  为单位转换系数.

**1.3.3 PV 曲线参数** 利用 Tyree 和 Hammel [21] 提出的自然风干法制作 PV 曲线. 叶片置于水中饱和后取出, 擦干, 快速称量, 求得叶片饱和时的质量, 然后将叶片置于压力室中测其平衡势. 取出叶片, 放置在室内自然干燥, 每隔一段时间测定其质量和平衡势, 重复上述过程直至样品严重萎蔫, 然后置于烘箱中 75 °C 烘干 48 h, 称干质量. 利用 Schulte 和 Hinkley [22] 编制的 PV 曲线程序进行拟合, 求得 PV 曲线各参数: 饱和含水量时的渗透势 ( $\psi_{\text{sat}}$ ), 膨压损失点对应的水势 ( $\psi_{\text{lp}}$ ), 膨压损失点对应的相对含水量 ( $\text{RWC}_{\text{lp}}$ ).

**1.4 数据处理**

采用二因素方差分析检验立地、树龄及其交互作用对两树种叶水力性状及抗旱性的影响; 当树龄的影响达到显著后, 用单因素方差分析来分析相同立地下树龄的效应, 用 LSD 法进行多重比较. 叶水力学和抗旱性状均采用 Shapiro-Wilk 法进行正态分布检验, 用 Pearson 相关分析对二者间的相关关系进行分析, 显著水平为  $\alpha = 0.05$ . 所有统计分析均用 SPSS 11.5 软件进行.

**2 结果与分析**

**2.1 立地和树龄对刺槐与小叶杨叶最大水力导度的影响**

叶最大水力导度 ( $K_{\text{max}}$ ) 反映了叶片的水分传输能力, 直接决定叶片的最大光合速率 [6]. 从图 2 可知, 两个树种相同树龄下, 湿润的沟谷台地的  $K_{\text{max}}$  均高于干旱的沟间坡地; 台地刺槐低龄、中龄和高龄时的  $K_{\text{max}}$  分别比坡地相应树龄高 35.7%、18.5% 和 17.8%, 台地小叶杨低龄、中龄和高龄时的  $K_{\text{max}}$  分别比坡地相应树龄高 67.0%、32.4% 和 33.1%. 随树龄增加, 两个树种的  $K_{\text{max}}$  均有不同程度下降, 台地和坡地刺槐高龄时的  $K_{\text{max}}$  分别为低龄时的 64.4% 和 74.2%, 台地和坡地小叶杨高龄时的  $K_{\text{max}}$  分别为低

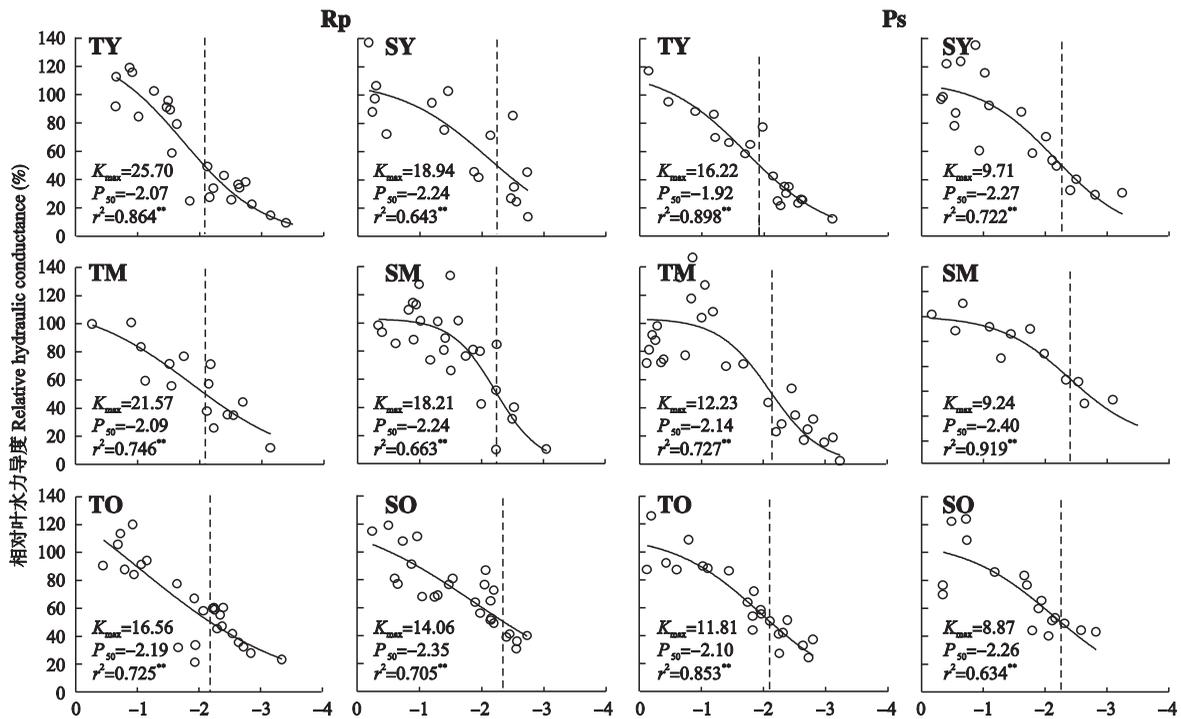


图 2 不同立地和树龄下刺槐和小叶杨的叶水力脆弱性曲线

Fig. 2 Leaf hydraulic vulnerability curves of *Robinia pseudoacacia* and *Populus simonii* for different sites and tree ages.

T: 台地 Tableland; S: 坡地 Sloped land; Y: 低龄树 Young tree; M: 中龄树 Mid-age tree; O: 高龄树 Old tree. 虚线代表  $P_{50}$ . 下同 The same below.

龄时的 72.8% 和 91.3%; 台地刺槐和小叶杨的  $K_{max}$  随树龄增加一直呈下降趋势, 但坡地刺槐和小叶杨在中龄时  $K_{max}$  下降不明显, 仅在高龄时才明显下降.

2.2 立地和树龄对刺槐与小叶杨叶水力脆弱性的影响

刺槐和小叶杨叶的水力脆弱性曲线均可用 S 型曲线模拟, 且模拟效果较好(图 2). 两个树种的叶  $P_{50}$  为湿润的台地均高于干旱的坡地, 不同树龄的刺槐高 0.15 ~ 0.17 MPa, 小叶杨高 0.16 ~ 0.35 MPa. 两种立地条件下, 刺槐低龄、中龄和高龄树的叶  $P_{50}$  相差 -0.12 MPa(台地)和 -0.11 MPa(坡地); 小叶杨低龄、中龄和高龄树的叶  $P_{50}$  相差 0.22 MPa(台地)和 0.13 MPa(坡地). 表明随树龄增加, 相同立地条件下刺槐和小叶杨的水力脆弱性差异不大.

2.3 立地和树龄对刺槐与小叶杨叶抗旱性的影响

立地和树龄对刺槐和小叶杨叶表皮导度的影响都达到了显著或极显著水平, 且二者交互作用的影响也达到极显著水平. 两种树的叶表皮导度均表现为台地大于坡地. 随树龄增加, 台地和坡地刺槐的叶表皮导度均表现为: 低龄树 > 中龄树 > 高龄树. 台地和坡地小叶杨的叶表皮导度随树龄增加亦呈下降趋势, 低龄与中龄的差异不显著, 而高龄的叶表皮导度显著降低(图 3).

立地和树龄对 PV 曲线各参数( $RWC_{tlp}$ 、 $\psi_{tlp}$ 、 $\psi_{sat}$ )的影响均达显著或极显著水平. 两个树种均表现为台地的  $RWC_{tlp}$ 、 $\psi_{tlp}$  和  $\psi_{sat}$  高于坡地. 随着树龄增加, 台地刺槐的  $\psi_{tlp}$  和  $\psi_{sat}$  显著降低, 坡地刺槐的

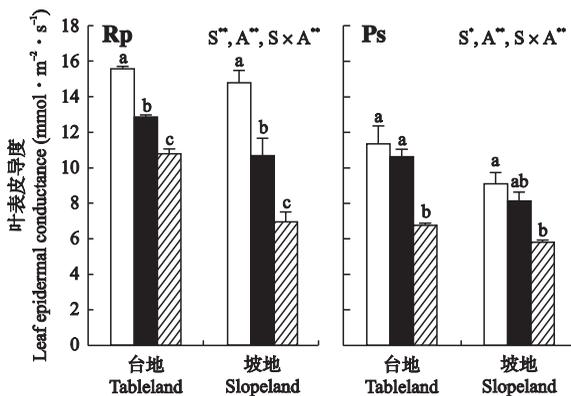


图 3 立地和树龄对刺槐和小叶杨叶表皮导度的影响  
Fig. 3 Effects of sites and age on leaf epidermal conductance of *Robinia pseudoacacia* and *Populus simonii* ( mean ± SE, n = 3 ).

S: 立地 Sites; A: 树龄 Age; S × A: 立地与树龄的交互作用 Interaction. \* P < 0.05; \*\* P < 0.01; ns: P > 0.05. 不同小写字母表示同一立地不同树龄间差异显著 Different small letters meant significant difference among different ages at 0.05 level. 下同 The same below.

$RWC_{tlp}$  显著降低; 随树龄增加, 台地小叶杨  $RWC_{tlp}$ 、 $\psi_{tlp}$ 、 $\psi_{sat}$  均显著降低, 坡地小叶杨的  $\psi_{tlp}$  和  $\psi_{sat}$  显著降低(图 4), 反映了不同树种在不同立地条件下, 随树龄的增加, 其抗旱性增加的机制不同.

2.4 刺槐和小叶杨叶水力学性质与抗旱性的关系

使用 Pearson 线性相关分析分别对刺槐和小叶杨  $K_{max}$ 、 $P_{50}$  与各抗旱性参数之间进行相关分析. 由表 2 可以看出, 两种树木的  $K_{max}$  与  $\psi_{tlp}$  均呈显著正相关, 表明  $K_{max}$  越大,  $\psi_{tlp}$  越高, 植物的抗旱性愈弱; 刺槐  $K_{max}$  还与  $\psi_{sat}$  呈显著正相关, 小叶杨  $K_{max}$  还与  $RWC_{tlp}$  呈显著正相关, 说明刺槐的高水分传输能力与饱和渗透势的增加有关, 而小叶杨的水分传输能力亦与膨压损失点时相对含水量的增加有关.

刺槐和小叶杨  $P_{50}$  与叶表皮导度的相关性均不显著. 刺槐  $P_{50}$  与 PV 曲线各参数( $RWC_{tlp}$ 、 $\psi_{tlp}$ 、 $\psi_{sat}$ )均呈显著正相关; 小叶杨  $P_{50}$  仅与  $RWC_{tlp}$  显著正相关, 与其他参数的相关性不显著.

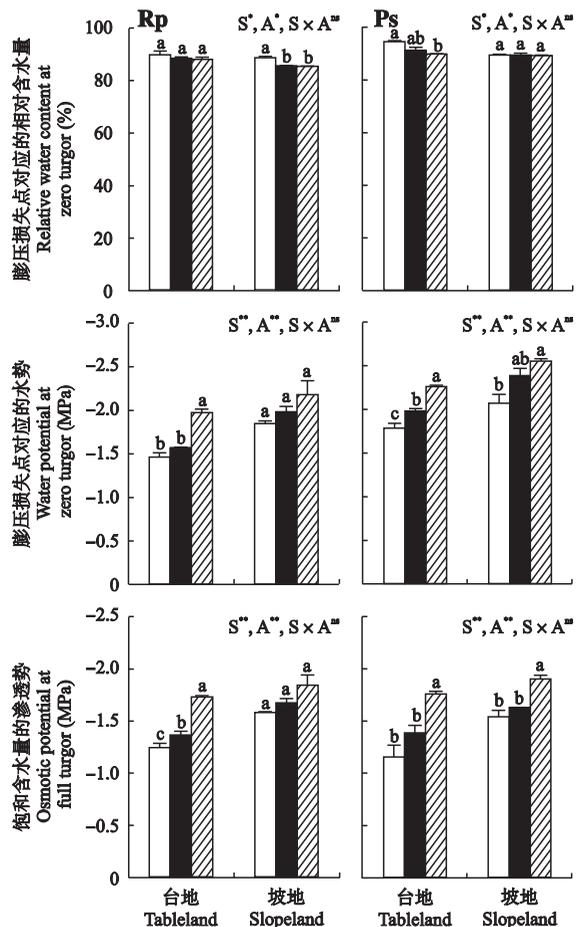


图 4 立地和树龄对刺槐和小叶杨 PV 曲线参数的影响  
Fig. 4 Effects of sites and age on pressure-volume curve parameters of *Robinia pseudoacacia* and *Populus simonii* ( mean ± SE, n = 3 ).

表 2 叶最大水力导度 ( $K_{\max}$ )、水力脆弱性 ( $P_{50}$ ) 与抗旱性参数之间的相关系数Table 2 Correlation coefficients between leaf maximum hydraulic conductance ( $K_{\max}$ ), leaf hydraulic vulnerability ( $P_{50}$ ) and parameters of drought resistance ( $n=6$ )

树种 Species	叶水力性状 Leaf hydraulic traits	叶表皮导度 Leaf epidermal conductance	膨压损失点 对应的相对含水量 Relative water content at zero turgor	膨压损失点 对应的水势 Water potential at zero turgor	饱和含水量 时的渗透势 Osmotic potential at full turgor
刺槐	$K_{\max}$	0.511	0.787	0.968 **	0.982 **
<i>R. pseudoacacia</i>	$P_{50}$	0.092	0.829*	0.943*	0.911*
小叶杨	$K_{\max}$	-0.026	0.961 **	0.839*	-0.064
<i>P. simonii</i>	$P_{50}$	-0.289	0.848*	0.729	-0.277

### 3 讨 论

本研究中刺槐、小叶杨叶的  $K_{\max}$  分别为 14.06 ~ 25.70、8.87 ~ 16.22  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ , 与 Brodribb 等<sup>[23]</sup> 报道的被子植物叶最大水力导度范围 (3.9 ~ 36  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ ) 基本一致。坡地上生长的两种树木  $K_{\max}$  均明显低于台地, 反映了两种树木的叶片对不同立地条件的长期适应。两种立地条件下, 随树龄增加,  $K_{\max}$  均显著下降, 这与裸子植物道格拉斯杉树的结果<sup>[14]</sup> 一致。 $K_{\max}$  主要取决于叶中脉的木质部导管直径、叶脉分枝结构及叶肉细胞结构, 如叶上表皮的厚度、栅栏组织的厚度和叶片厚度、栅栏/海绵组织相对比例、叶水容等<sup>[5]</sup>。干旱生境下, 叶木质部导管直径减小, 叶脉密度、叶厚度和上表皮细胞厚度等均增加<sup>[13]</sup>; 随树龄增加, 叶也趋向于旱生性状, 如比叶片质量增加, 叶脉密度和叶厚度、角质层厚度增加等<sup>[15]</sup>, 这些结构的变化导致  $K_{\max}$  随干旱程度和树龄增加而降低。

叶水力脆弱性反映了低水势下植物叶维持其水分传输的能力。本研究中刺槐和小叶杨叶的  $P_{50}$  分别为 -2.07 ~ -2.35、-1.92 ~ -2.44 MPa。Blackman 等<sup>[19]</sup> 结果表明, 在 20 种不同抗旱性的被子植物中, 大多数植物的  $P_{50}$  在 -1 ~ -3 MPa 之间, 本研究中两种树木的  $P_{50}$  也在该范围内。两种树木的  $P_{50}$  在湿润的沟谷台地均高于干旱的沟间坡地; 有研究表明, 降雨量较高地区的植物叶  $P_{50}$  更高<sup>[13]</sup>, 与本研究结果一致。随树龄增加, 同一立地条件下刺槐和小叶杨  $P_{50}$  的变化不大, 这与裸子植物道格拉斯杉树上的结果 (随树高的增加, 道格拉斯杉树叶的水力脆弱性明显降低<sup>[14]</sup>) 不同。有研究表明, 2 ~ 3 年幼苗叶的水力脆弱性不比同一树种田间生长的成熟植株更脆弱<sup>[12]</sup>, 表明  $P_{50}$  可能是树木生长不同阶段抗旱性的共同决定者。另一方面, 说明其他水力调节方式, 如边材面积/叶面积值的增加、枝干边材导水率和抵抗

空穴化能力的增加、叶最低水势的降低和茎水容的增加、气孔对蒸汽压亏缺敏感性的增加等可能在树木随树高或树龄变化中发挥作用<sup>[24-25]</sup>。

在干旱的坡地上生长的刺槐和小叶杨的叶表皮导度及 PV 曲线参数 ( $\text{RWC}_{\text{tlp}}$ 、 $\psi_{\text{tlp}}$ 、 $\psi_{\text{sat}}$ ) 均显著低于水分较好的台地, 较低的叶表皮导度有助于减少叶的水分散失, 较低的  $\text{RWC}_{\text{tlp}}$ 、 $\psi_{\text{tlp}}$ 、 $\psi_{\text{sat}}$  亦有助于维持叶片的水分状况和膨压、增加植物吸收水分的能力。随树龄的变化, 同一立地条件下小叶杨和刺槐的叶表皮导度均显著降低, 但其 PV 参数降低的程度不同, 说明同一立地条件下树龄引起的抗旱性增加的机制不同。道格拉斯杉树木高度从 15 m 增加到 55 m 时  $\psi_{\text{tlp}}$  从 -2.85 MPa 降到 -3.52 MPa,  $\psi_{\text{sat}}$  从 -2.42 MPa 降到 -2.77 MPa<sup>[14]</sup>, 表明树木抗旱性趋于增强。这与大多数研究中发现当树龄或树高增加时叶性状的变化 (如比叶片质量、叶厚度、叶角质层厚度增加以及叶面积减小等<sup>[15]</sup>) 一致。

刺槐和小叶杨的叶水力学性质 ( $K_{\max}$ 、 $P_{50}$ ) 与叶表皮导度并无显著相关关系, 表明同一树种上二者的变化可能相互独立。叶表皮导度主要取决于叶表面蜡质含量、蜡质晶体的形态结构和化学组成, 以及气孔特征等, 但  $K_{\max}$  主要与叶内部木质部结构有关。两个树种  $K_{\max}$  均与  $\psi_{\text{tlp}}$  呈显著正相关, 表明叶水分传输能力越高, 耐旱性越弱, 二者存在一种权衡关系。对半附生榕树和地生榕树的研究发现,  $K_{\max}$  与抗旱性之间存在权衡关系<sup>[26]</sup>, 但不同温带物种之间叶水分传输能力与抗旱性之间并无显著相关性<sup>[27]</sup>, 可能与试验时这些物种生长在湿润土壤环境中有关。刺槐叶的  $P_{50}$  与所有 PV 曲线参数 ( $\text{RWC}_{\text{tlp}}$ 、 $\psi_{\text{tlp}}$ 、 $\psi_{\text{sat}}$ ) 都呈显著正相关, 而小叶杨  $P_{50}$  仅与  $\text{RWC}_{\text{tlp}}$  呈显著正相关, 表明  $P_{50}$  是植物的重要抗旱性特征之一。

除此之外, 整株植物还可能通过其他途径来增强其耐旱性。在刺槐和小叶杨生长季中遇到干旱时, 可能通过落叶或根系深度的增加来增强整株植物抵

御干旱的能力,因而需要对不同植物组织水力结构和抗旱性的综合研究,才可揭示两种树种形成“小老树”的机理。

#### 参考文献

- [1] Hou Q-C (侯庆春), Huang X (黄旭), Han S-F (韩仕峰), *et al.* 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'. *Journal of Soil and Water Conservation (水土保持学报)*, 1991, **5**(1): 64-72 (in Chinese)
- [2] Hou Q-C (侯庆春), Huang X (黄旭), Han S-F (韩仕峰), *et al.* 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-olded-tree' stands and impact on tree growth. *Journal of Soil and Water Conservation (水土保持学报)*, 1991, **5**(2): 75-83 (in Chinese)
- [3] Han R-L (韩蕊莲), Hou Q-C (侯庆春). An analysis of genesis of small aged trees on the loess plateau. *Agricultural Research in the Arid Areas (干旱地区农业研究)*, 1996, **14**(4): 104-108 (in Chinese)
- [4] Wang L (王力), Shao M-A (邵明安), Wang Q-J (王全九), *et al.* Review of research on soil desiccation in the Loess Plateau. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (农业工程学报)*, 2004, **20**(5): 27-32 (in Chinese)
- [5] Sack L, Holbrook NM. Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, **57**: 361-381
- [6] Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ. Leaf hydraulics and drought stress: Response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species. *Plant, Cell and Environment*, 2009, **32**: 1584-1595
- [7] Han R-L (韩蕊莲), Hou Q-C (侯庆春). Water metabolism characters and photosynthesis capacity of old small *Populus* trees in growth season. *Journal of Northwest Forestry College (西北林学院学报)*, 1996, **11**(3): 36-40 (in Chinese)
- [8] Johnson DM, Meinzer FC, Woodruff DR, *et al.* Leaf xylem embolism, detected acoustically and by cryo-SEM, corresponds to decreases in leaf hydraulic conductance in four evergreen species. *Plant, Cell and Environment*, 2009, **32**: 828-836
- [9] Cochard H, Froux F, Mayr FFS, *et al.* Xylem wall collapse in water-stressed pine needles. *Plant Physiology*, 2004, **134**: 401-408
- [10] Brodribb TJ, Holbrook NM. Water stress deforms tracheids peripheral to the leaf vein of a tropical conifer. *Plant Physiology*, 2005, **137**: 1139-1146
- [11] Brodribb TJ, Holbrook NM. Stomatal protection against hydraulic failure: A comparison of coexisting ferns and angiosperms. *New Phytologist*, 2004, **162**: 663-670
- [12] Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ. Leaf hydraulics and drought stress: Response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species. *Plant, Cell and Environment*, 2009, **32**: 1584-1595
- [13] Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ. Leaf hydraulic vulnerability influences species' bioclimatic limits in a diverse group of woody angiosperms. *Oecologia*, 2012, **168**: 1-10
- [14] Woodruff DR, McCulloh KA, Warren JM, *et al.* Impacts of tree height on leaf hydraulic architecture and stomatal control in Douglas-fir. *Plant, Cell and Environment*, 2007, **30**: 559-569
- [15] Steppe K, Niinemets Ü, Teskey RO. Tree size-and age-related changes in leaf physiology and their influence on carbon gain// Meinzer FC, Lachenbruch B, Dawson TE, eds. Size- and Age-related Changes in Tree Structure and Function. New York: Springer, 2011: 235-253
- [16] Tanaka-Oda A, Kenzo T, Koretsune S, *et al.* 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**: 953-957
- [17] Zhang H-J (张红娟). The Study on Interactive Pattern of Ecology and Economy in Hilly and Gully Area of Loess Plateau: A Case Study in Mizhi Country of Northern Shaanxi. Master Thesis. Xi'an: Shaanxi Normal University, 2007 (in Chinese)
- [18] Brodribb TJ, Holbrook NM. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology*, 2003, **132**: 2166-2173
- [19] Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytologist*, 2010, **188**: 1113-1123
- [20] Muchow RC, Sinclair TR. Epidermal conductance, stomatal density and stomatal size among genotypes of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Plant, Cell and Environment*, 1989, **12**: 425-431
- [21] Tyree MT, Hammel HT. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany*, 1972, **23**: 267-282
- [22] Schulte PJ, Hinckley TM. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques. *Journal of Experimental Botany*, 1985, **36**: 1590-1602
- [23] Brodribb TJ, Holbrook NM, Zwieniecki MA, *et al.* Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: Impacts on photosynthetic maxima. *New Phytologist*, 2005, **165**: 839-846
- [24] Ambrose AR, Sillett SC, Dawson TE. Effects of tree height on branch hydraulics, leaf structure and gas exchange in California redwoods. *Plant, Cell and Environment*, 2009, **32**: 743-757
- [25] Liu X-J (刘晓静), Zhao P (赵平), Wang Q (王权), *et al.* Effects of tree height on whole-tree water use of *Acacia mangium*. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2009, **20**(1): 13-19 (in Chinese)
- [26] Hao GY, Sack L, Wang AY, *et al.* Differentiation of leaf water flux and drought tolerance traits in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* tree species. *Functional Ecology*, 2010, **24**: 731-740
- [27] Sack L, Cowan PD, Jaikummar N, *et al.* The 'hydrology' of leaves: Coordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell and Environment*, 2003, **26**: 1343-1356

作者简介 李俊辉,男,1987年生,硕士.主要从事植物水分生理生态研究. E-mail: lijh1987@163.com

责任编辑 杨弘