

陕北沙地3种典型灌木根木质部解剖结构及水力特性*

艾绍水¹ 李秧秧^{2,3**} 陈佳村³ 陈伟月¹

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

摘要 比较了陕北沙地沙柳、柠条和沙棘3种典型灌木不同土壤深度(0~20和30~50 cm)根木质部解剖结构和水力特性。结果表明:沙柳具有较高的叶水势,根木质部导管平均最大直径(d_{\max})、平均最小直径(d_{\min})、平均导管面积(A_{lum})以及导管面积占木质部面积比例($A_{\text{ves}}/A_{\text{xy1}}$)显著高于柠条和沙棘,根导管密度(VD)与沙棘相当但显著高于柠条;沙柳根的比导水率分别为柠条和沙棘的5.0和2.8倍;沙柳根栓塞脆弱性指数与柠条根相当,但显著高于沙棘根。表明沙柳属耗水型水分利用策略,而柠条和沙棘属节水型水分利用策略,且柠条更耐旱。3种灌木在2个土层深度的 d_{\max} 、 d_{\min} 和 A_{lum} 无显著差异,但30~50 cm土层根VD和 $A_{\text{ves}}/A_{\text{xy1}}$ 显著高于表层;30~50 cm土层根比导水率显著高于表层根,但脆弱性指数小于表层根,深层根具有高的水分传输效率和低的水力脆弱性。

关键词 沙地; 灌木根; 木质部解剖结构; 水力特性

文章编号 1001-9332(2015)11-3277-08 中图分类号 Q945.79 文献标识码 A

DOI:10.13287/j.1001-9332.20150921.045

Root anatomical structure and hydraulic traits of three typical shrubs on the sandy lands of northern Shaanxi Province, China. AI Shao-shui¹, LI Yang-yang^{2,3}, CHEN Jia-cun³, CHEN Wei-yue¹ (¹College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ²Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ³Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2015, 26(11): 3277-3284.

Abstract: Root xylem anatomical structure and hydraulic traits of three typical shrubs, *i.e.*, *Salix psammophila*, *Caragana korshinskii* and *Hippophae rhamnoides*, within two soil layers (0-20 cm and 30-50 cm) were compared. The results showed that *S. psammophila* had a higher leaf water potential than *C. korshinskii* and *H. rhamnoides*, the average maximum and minimum lumen diameter (d_{\max} and d_{\min} , respectively), the average lumen area of vessels (A_{lum}) and the ratio of lumen area of all vessels to xylem area ($A_{\text{ves}}/A_{\text{xy1}}$) in *S. psammophila* roots were also significantly higher than those in *C. korshinskii* and *H. rhamnoides*, and the root vessel density (VD) in *S. psammophila* was the same as that in *H. rhamnoides* but significantly higher than that in *C. korshinskii*. Root hydraulic conductivity in *S. psammophila* was 5 times of *C. korshinskii* and 2.8 times of *H. hamnoides*. The vulnerability index in *S. psammophila* roots was similar to that in *C. korshinskii* but higher than that in *H. hamnoides*. *S. psammophila* belonged to a water-spending species, whereas both *C. korshinskii* and *H. rhamnoides* were water-saving species, and *C. korshinskii* was more drought-resistant than *H. rhamnoides*. There was no difference of d_{\max} , d_{\min} and A_{lum} between roots in two soil layers, but roots within in the 30-50 cm soil layer had larger VD and $A_{\text{ves}}/A_{\text{xy1}}$. The root specific hydraulic conductivity within the 30-50 cm soil layer was significantly higher than within the surface soil layer, whereas the vulnerability index within the 30-50 cm soil layer was smaller, indicating roots in deep soil layers had higher hydraulic transport efficiency and lower hydraulic vulnerability.

Key words: sandy land; shrub root; xylem anatomical structure; hydraulic trait.

* 国家自然科学基金项目(41371507)资助。

** 通讯作者。E-mail: yyli@ms.iswc.ac.cn

2015-01-15 收稿, 2015-09-03 接受。

在陕北水蚀风蚀交错带,水分是限制该区植物生长、繁殖和存活的首要因素。灌木林为当地生态系统的主要植被单元,在防止沙漠南侵和土壤沙漠化、水土保持、增加农民收入等方面发挥了重要作用,因而典型灌木林的水分生理生态是该地生态系统研究的重点。这方面研究对于该地植被建设中耐旱树种的选择及其合理经营等具有重要的指导意义。沙柳(*Salix psammophila*)、柠条(*Caragana korshinskii*)和沙棘(*Hippophae rhamnoides*)是该地典型的3种灌木。沙柳是杨柳科中生灌木,较耐旱,抗沙埋,生长迅速,为优良的固沙树种^[1]。柠条是豆科锦鸡属的旱生落叶灌木,沙棘为胡颓子科沙棘属灌木或小乔木,二者具有很强的抗旱、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。目前,关于3种灌木的水分生理生态特性研究,主要集中在根系分布^[2]、叶解剖结构^[3]、叶水分关系、光合与蒸腾特性^[4-7]、叶细胞稳定性及渗透调节^[8]等方面,而对根水分生理生态特性研究较少。

根系是作物吸水的主要器官,根系吸收的水分直接决定着地上部的水分状况及生理功能。根系吸收水分取决于从根表面到根木质部导管的径向水分传输和沿木质部导管向上的轴向水分传输能力。根比导水率是指单位根木质部面积单位压力梯度下的水流量,反映了根木质部中的水分传输效率。在水分沿根木质部向上传输的过程中,因干旱、冻融等可能导致根木质部导管中的张力增加,发生空穴化或栓塞,从而降低根水分传输能力,因而根比导水率和对栓塞的脆弱性是根重要的水力学特性,二者均与根木质部解剖结构如根木质部导管腔大小、导管个数等有关^[9]。为此,本文比较了3种典型灌木单根木质部解剖结构和水力特征的差异,对3种灌木水分利用策略及耐旱性机制进行分析。

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

1081.0~1273.9 m)。该流域地处黄土高原向毛乌素沙漠的过渡地带,属典型的水蚀风蚀交错带。研究区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437.4 mm,70%以上的降水集中在7—9月,年均气温8.4℃,≥10℃活动积温3248℃,全年无霜期153 d,年日照时数2836 h,年总太阳辐射5922 MJ·m⁻²。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,属森林草原带向干草原过渡地带。流域内除残存的少量天然灌木如山榆(*Ulmus macrocarpa*)、文冠果(*Xanthoxerces sorbifolia*)、黄刺玫(*Rose xanthina*)和绣线菊(*Spiraea salicifolia*)等以外,主要以小叶杨(*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

试验于2014年7—8月植物生长最旺盛的季节进行。选取栽植年限为15~20年的3块灌木林地,每种灌木选1块,沙柳和柠条样地位于该流域东南方向的阶坡地上,坡度<6°,沙棘样地位于该流域沟道西北方向的坡地上,坡度为12°左右。3种灌木林下土壤均为风沙土,沙柳林下植物以沙蒿(*Artemisia desertorum*)、小画眉草(*Eragrostis poaeoidea*)、硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)、砂珍珠豆(*Oxytropis gracilima*)、小花鬼针草(*Bidens parviflora*)、狗娃花(*Heteropappus hispidus*)等为主;柠条林下植物以长芒草(*Stipa bungeana*)、狗娃花、刺藜(*Chenopodium aristatum*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、苦苣菜(*Ixeris denticulate*)等为主;沙棘林下植物以牛皮消(*Cynanchum auriculatum*)、芫蒿(*Artemisia giraldii*)、茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)、草木犀状黄芪(*Astragalus melilotoides*)等为主。在每块林地内设面积为10 m×10 m的样方1个,调查其保存密度;在每个样地内随机抽取10丛,调查植株生长情况,包括冠幅、株高和距地面10 cm高处各分枝直径(表1)。

在每个样地选取代表性植株5棵,以植株为中

表1 3种灌木生长状况

Table 1 Growth status of three shrubs ($n=10$)

物种 Species	密度 Density (ind·hm ⁻²)	冠幅 Canopy size (m×m)	分枝直径 Branch diameter (mm)	株高 Height (m)
沙柳 <i>Salix psammophila</i>	900	(4.97±0.25)×(3.70±0.35)	19.8±6.6	3.89±0.57
柠条 <i>Caragana korshinskii</i>	3200	(1.98±0.25)×(2.15±0.45)	10.5±3.8	1.84±0.25
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	4500	(1.06±0.18)×(1.02±0.16)	20.2±3.0	1.78±0.16

心, 环绕每个植株 20 cm 外挖 0.6 m 深的坑, 在每个坑从地面向下每 10 cm 选取水平方向生长的直径约 3 mm 的侧根 3 条, 直至 50 cm. 取出的根用水冲洗, 吸水纸擦干, 放入 FAA 溶液(90 mL 70%乙醇+5 mL 冰乙酸+5 mL 40%甲醛)中固定保存约半月, 然后进行显微结构测定.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶水势日变化 在 2014 年 8 月 5—6 日(晴天), 每个样地随机选 4 株植株, 每株上随机取健康生长和充分照光的成熟叶 3 片, 用压力室(美国 PMS 仪器公司, PMS 600)每隔 2 h 测定一次叶水势.

1.3.2 根解剖结构 FAA 中固定保存的根用徒手切片或用切片机切片, 然后用间苯三酚试剂染色, 洗脱后放入甘油中在 100 倍光学显微镜下(日本 Olympus 公司, CX-31 型), 用像素为 500 万的数码显微成像系统(广州明美电子有限公司)拍照, 图片用 Image-J 软件进行根木质部解剖结构特征分析(图 1). 测定的木质部结构特征包括: 平均最大导管直径(d_{\max}), 平均最小导管直径(d_{\min}), 平均导管面积(A_{lum}), 平均导管圆度($V_{\text{round}} = d_{\max}/d_{\min}$, 该值越接近

1, 导管腔横截面越趋于圆形, 比值越大越趋向于椭圆形)、导管密度(单位根木质部横截面积上的导管数, VD)、导管面积占整个根木质部横截面积的比例($A_{\text{ves}}/A_{\text{xy}}, \%$).

1.3.3 根水力特征 根导水率 K_{hp} ($\text{kg} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) 利用 Hagen-Poiseuille 公式^[10]计算:

$$K_{\text{hp}} = \sum_{i=1}^n \frac{\pi \rho}{8 \eta} r_{\text{lum},i}^4 \quad (1)$$

式中: ρ 为水在 20 °C 时的密度($998.205 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$); η 为水在 20 °C 时的粘滞系数($1.002 \times 10^{-9} \text{ MPa} \cdot \text{s}$); r_{lum} 为木质部导管半径; n 为导管个数.

按 2 种方法计算 r_{lum} : 第一种方法 r_{lum} 近似地按同木质部导管腔横截面积相等的圆的半径计算得出^[11]; 第 2 种方法认为木质部导管横截面近似椭圆形, 其修正公式^[12]为:

$$r_{\text{lum}}^4 = d_{\max}^3 d_{\min}^3 / (8d_{\max}^2 + 8d_{\min}^2) \quad (2)$$

式中: d_{\max} 和 d_{\min} 分别为木质部导管腔的最大和最小直径.

根比导水率(K_s):

$$K_s = K_{\text{hp}} / A_{\text{xy}} \quad (3)$$

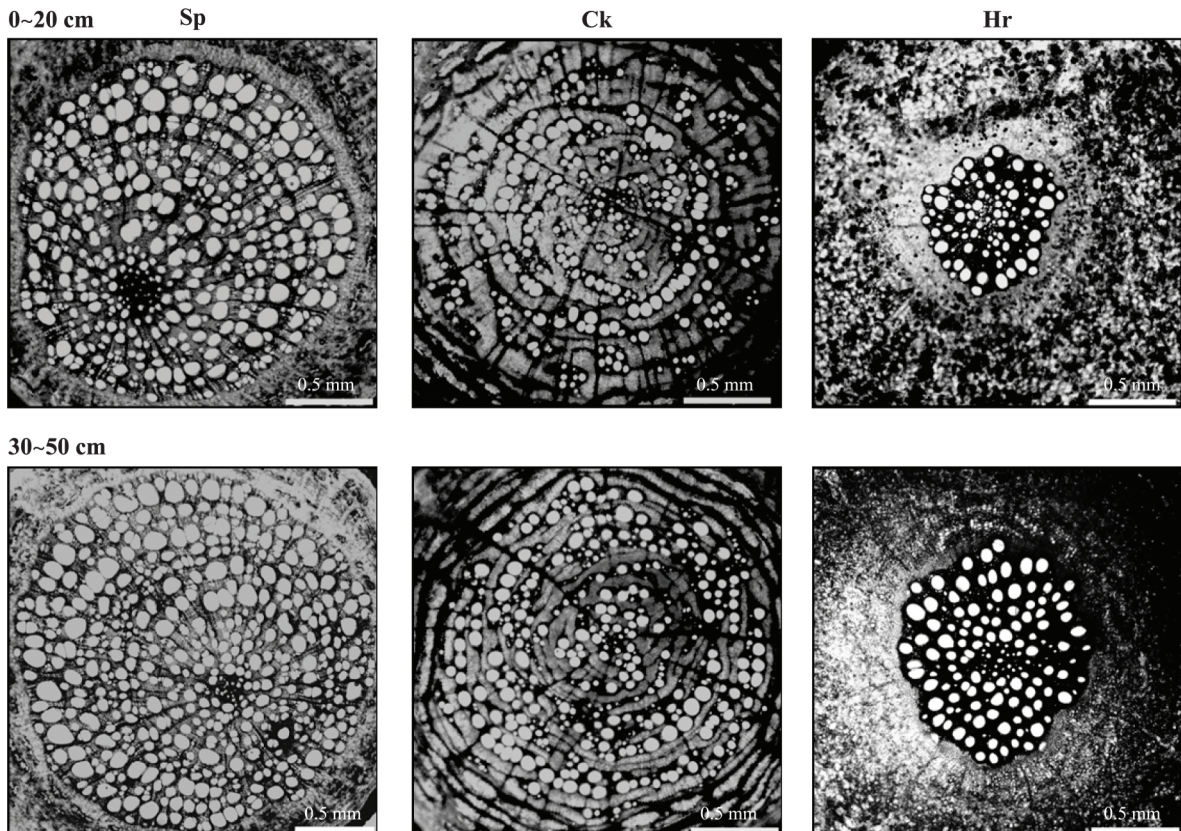


图 1 3 种灌木根木质部解剖结构图

Fig.1 Root xylem anatomical photos of three shrubs.

Sp: 沙柳 *Salix psammophila*; Ck: 柠条 *Caragana korshinskii*; Hr: 沙棘 *Hippophae rhamnoides*. 下同 The same below.

式中: $A_{\text{xy}}l$ 为根横截面上木质部所占面积。

根木质部对栓塞的脆弱性用脆弱性指数 VI 来衡量, VI 为导管腔平均直径与导管密度之比^[13]。

1.4 数据处理

为比较不同土壤深度对根解剖结构和水力性质的影响, 将 0~10 和 10~20 cm 土层根数据混合作为 0~20 cm 土层根数据, 30~40 和 40~50 cm 土层根数据混合作为 30~50 cm 土层根数据。用双因素方差分析检验物种、土壤深度及其交互作用对根木质部导管解剖和水力特征的差异显著性, 用单因素方差分析同一深度不同物种解剖和水力特征及一日中相同时间叶水势的差异, Tukey 法进行多重比较。独立样品的 t 检验用来分析同一物种 2 个深度解剖和水力特征及 2 种计算导水率方法之间的差异。不同土壤深度根水力特征与解剖结构之间以及解剖结构特征之间的相关关系用 Pearson 相关分析法进行。所有统计分析均采用 SPSS 11.5 软件。图表中数据为平均值 \pm 标准误差。

2 结果与分析

2.1 3 种灌木叶水势日变化

由图 2 可以看出, 3 种灌木叶水势日变化呈现明显的“V”型。沙柳一日中叶水势不超过 -1 MPa, 日变化幅度约为 0.5 MPa, 而柠条和沙棘一日中最低水势分别为 -1.8 和 -1.7 MPa, 日变化幅度均超过 1 MPa。沙柳一日中 9:00—17:00 叶水势显著高于柠条和沙棘, 沙棘在 7:00、11:00、15:00 和 17:00 叶水势显著高于柠条, 表明沙柳叶水分状况优于柠条和沙棘, 沙棘水分状况优于柠条。柠条和沙棘忍耐低土壤水势能力显著强于沙柳。

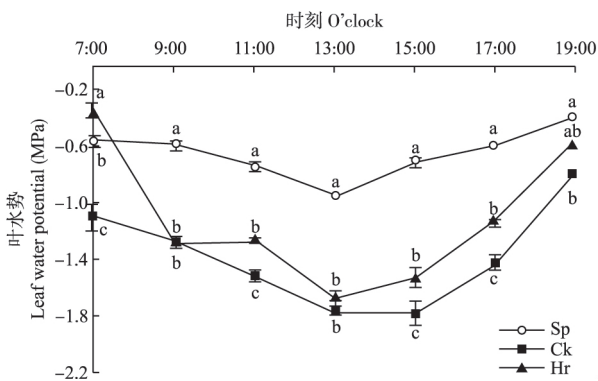


图 2 3 种典型灌木叶水势的日变化

Fig.2 Daily changes of leaf water potential in three shrubs.

不同字母表示物种间差异显著 ($P < 0.05$) Different letters indicated significant difference among different species at 0.05 level.

2.2 3 种灌木根的木质部导管特征

双因素方差分析表明, 物种对木质部解剖结构特征参数的影响达到显著水平, 土层对根木质部导管的平均最大直径 (d_{max})、平均最小直径 (d_{min})、平均导管面积 (A_{lum}) 和圆度 (V_{round}) 无显著影响, 但对导管密度 (VD) 和导管腔面积占根木质部面积的比例 ($A_{\text{ves}}/A_{\text{xy}l}$) 影响显著。物种和土层的交互作用对根木质部结构特征参数的影响不显著。由图 3 可以看出, 各灌木根木质部导管 d_{max} 和 d_{min} 均表现为: 沙柳 > 沙棘 > 柠条, A_{lum} 和 V_{round} 表现为: 沙柳 > 沙棘 = 柠条。柠条和沙棘的导管形状比沙柳更趋于圆形。沙柳和沙棘根的 VD 无显著差异, 但均显著高于柠条; 沙柳根 $A_{\text{ves}}/A_{\text{xy}l}$ 显著高于柠条和沙棘, 且沙棘的 $A_{\text{ves}}/A_{\text{xy}l}$ 显著高于柠条。3 种灌木 30~50 cm 土层根木质部 VD 和 $A_{\text{ves}}/A_{\text{xy}l}$ 显著高于 0~20 cm 土层。

Pearson 相关分析表明, 不同土层沙柳和沙棘根的 VD 与 d_{max} 、 d_{min} 和 A_{lum} 之间均呈显著负相关 (沙柳: r 分别为 -0.948、-0.983、-0.966; 沙棘: r 分别为 -0.947、-0.945 和 -0.915; $P < 0.05$, $n = 5$), 不同土层柠条根的 VD 与 d_{max} 、 d_{min} 、 A_{lum} 和 $A_{\text{ves}}/A_{\text{xy}l}$ 之间均呈显著正相关 (r 分别为 0.813、0.879、0.893 和 0.940, $P < 0.05$, $n = 5$)。表明不同土层沙柳和沙棘导管密度与导管大小之间存在一定的制约关系, 但柠条根不存在这种制约关系。导管密度增加, 提高了柠条根导管面积占木质部面积的比例。

2.3 3 种灌木根水力特征

由表 2 可以看出, 2 种方法计算出的 3 种灌木根的比导水率差异不显著, 由于导管腔形状按圆形处理计算更简单, 故用该方法比较了 3 种灌木根水力性质的差异及各径级导管对导水率的贡献 (某径级内所有导管导水率之和占该根所有导管导水率之和的百分比)。

双因素方差分析表明, 物种和土层对根比导水率和脆弱性指数均有显著影响, 但二者的交互作用仅对比导水率的影响显著。由图 4 可以看出, 不同物种之间, 沙柳根的比导水率显著大于沙棘和柠条, 且沙棘根的比导水率显著大于柠条, 沙棘根的比导水率为沙柳根的 37.0%, 柠条根的比导水率为沙柳根的 20.0%。不同物种之间, 柠条和沙柳根的脆弱性指数相当, 但均高于沙棘, 反映出柠条和沙柳根对栓塞的脆弱性高于沙棘。3 种灌木 30~50 cm 土层内根的比导水率显著高于 0~20 cm 土层, 但脆弱性指数低于 0~20 cm 土层, 反映出深层根具有高的水分传输效率和相对强的抵抗栓塞形成的能力。

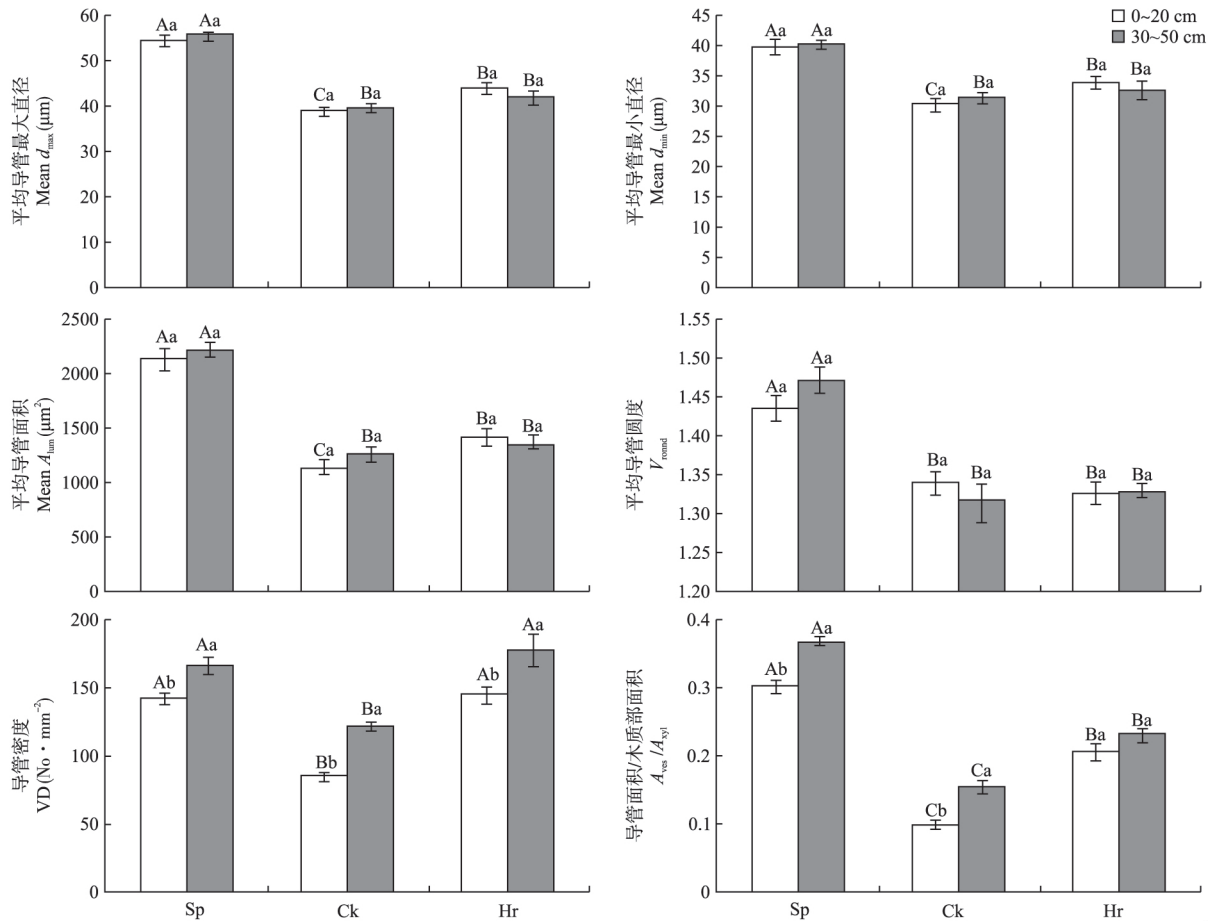


图 3 3 种灌木根木质部导管特征

Fig.3 Root xylem anatomical traits of three shrubs.

不同大写字母表示不同物种间差异显著, 不同小写字母表示不同土层间差异显著 ($P < 0.05$) Different capital letters indicated significant difference among different species, and different small letters indicated significant difference among different soil layers at 0.05 level.下同 The same below.

表 2 3 种灌木根的比导水率

Table 2 Root specific hydraulic conductivity of three shrubs

物种 Species	根深 Root depth (cm)	K_{s-1} ($kg \cdot m^{-1} \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}$)	K_{s-2} ($kg \cdot m^{-1} \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}$)	P
沙柳 <i>Salix psammohila</i>	0~20	47.71±2.98	48.53±2.91	0.659
	30~50	64.52±3.81	61.75±3.67	0.609
柠条 <i>Caragana korshinskii</i>	0~20	7.72±0.70	7.48±0.69	0.810
	30~50	14.82±1.52	14.45±1.50	0.867
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	0~20	19.52±2.00	18.91±1.96	0.830
	30~50	22.29±2.52	21.72±2.48	0.874

K_{s-1} : 导管形状为圆形计算出的比导水率 Calculated specific hydraulic conductivity regarding conduits as circle; K_{s-2} : 导管形状为椭圆形计算出的比导水率 Calculated specific hydraulic conductivity regarding conduits as ellipse.

对于 2 个深度的沙柳根, 72.0% 的导管分布在 10~60 μm , 且有部分导管直径 >100 μm , 对导水率贡献较大的是 >60 μm 的导管, 其对导水率的贡献率可达 84.9%, 其中 >100 μm 的导管对导水率的贡献率为 16.5% (0~20 cm) 和 37.4% (30~50 cm). 0~20 cm 土层柠条根 92.0% 导管处于 10~60 μm , 且以 40~70 μm 导管对导水率的贡献最大, 可达 72.9%; 30~50 cm 土层柠条根 86.0% 导管处于 10~60 μm ,

但 50~80 μm 导管对导水率的贡献最大, 可达 71.9%. 沙棘 2 个土层的根中约 87.0% 导管处于 10~60 μm , 但对导水率贡献大的为 50~80 μm 导管, 其贡献率分别为 74.5% (0~20 cm) 和 59.1% (30~50 cm), 90~100 μm 导管对 30~50 cm 土层根导水率的贡献达 12.0% (图 5). 柠条和沙棘 10~60 μm 导管的比高于沙柳, 但 >80 μm 导管对导水率的贡献率, 沙柳明显高于柠条和沙棘.

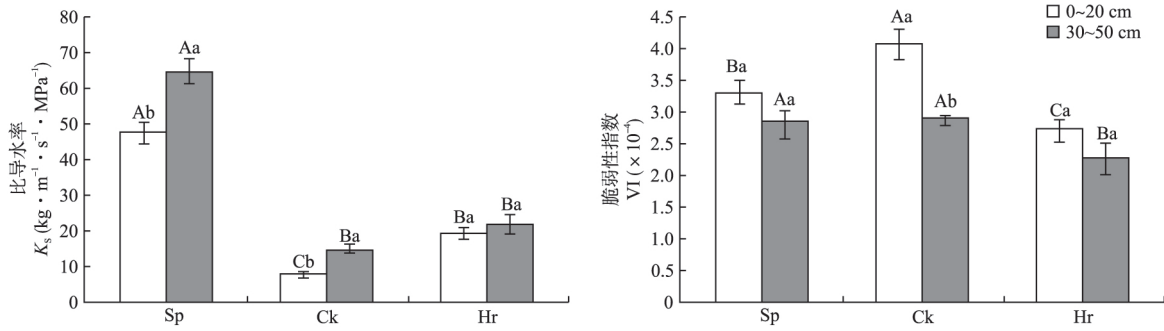


图 4 3 种灌木的根比导水率和脆弱性指数

Fig.4 Root specific hydraulic conductivity and vulnerability index of three shrubs.

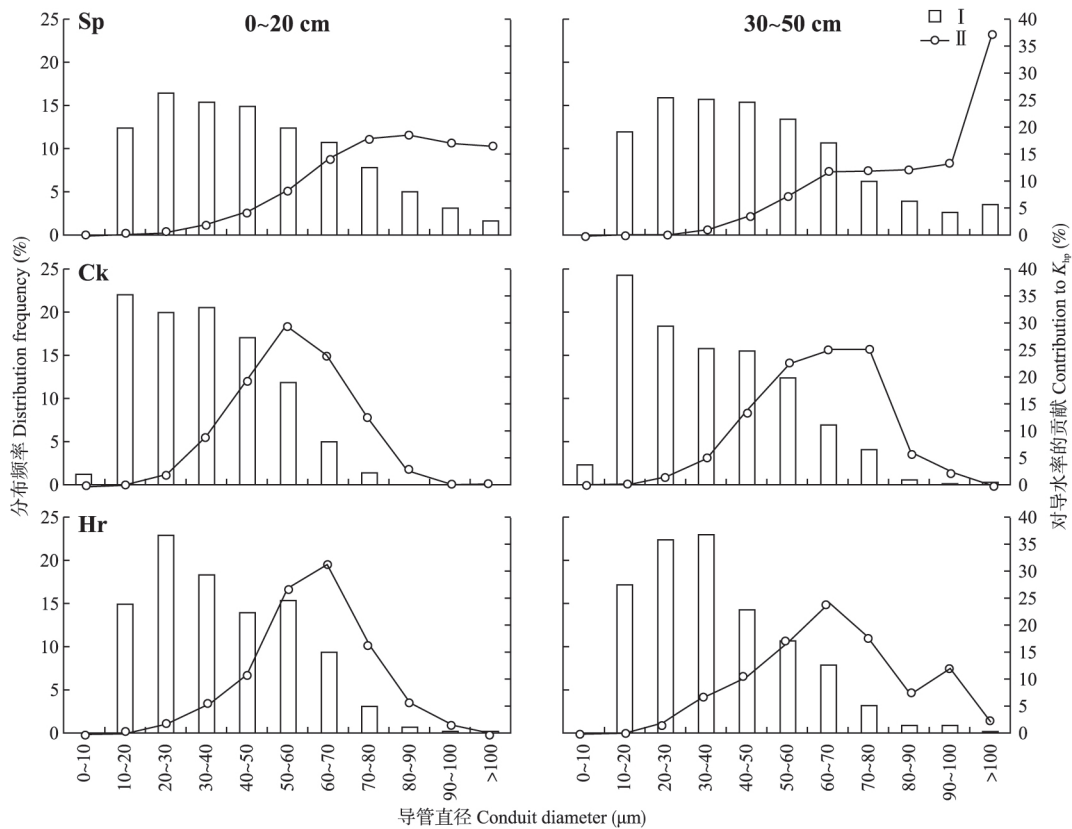


图 5 3 种灌木导管直径大小分布及对导水率的相对贡献

Fig.5 Root xylem conduit diameter distribution frequency and contribution to hydraulic conductivity of three shrubs.

I: 导管大小分布频率 Frequency distribution of conduit diameter; II: 某一径阶导管对总导水率的贡献百分数 Contribution of a certain class of conduits to root hydraulic conductivity.

2.4 3 种灌木根比导水率和木质部导管特征间的关系

由表 3 可以看出,不同深度 3 种灌木根比导水率和平均 d_{max} 、 d_{min} 、 A_{lum} 及 A_{ves}/A_{xyl} 均呈显著正相关, 但与 V_{round} 无相关性, 仅柠条的比导水率和 VD 呈显著正相关, 表明影响不同深度灌木根比导水率的主要因素是导管大小. 沙柳和沙棘的脆弱性指数与 d_{max} 、 d_{min} 、 A_{lum} 均呈显著正相关, 但柠条根脆弱性指数与 d_{max} 、 d_{min} 、 A_{lum} 无显著相关性; 脆弱性指数与 V_{round} 无

相关关系; 沙柳和沙棘的脆弱性指数均与 VD 呈显著负相关, 但柠条的脆弱性指数与 VD 无显著相关性.

3 讨 论

3.1 3 种灌木根木质部解剖结构和水力特性比较

沙柳叶具有较高的叶水势(图 2), 其根木质部导管平均最大直径(d_{max})、平均最小直径(d_{min})、平均导管面积(A_{lum})和导管面积占木质部面积的比例(A_{ves}/A_{xyl})显著高于柠条和沙棘, 沙柳根导管密度

表 3 3 种灌木根水力功能和木质部解剖结构之间的相关性

Table 3 Correlation between root hydraulic and xylem anatomical traits in three shrubs

物种 Species	水力特征 Hydraulic trait	最大导管 直径 d_{\max}	最小导管 直径 d_{\min}	导管面积 A_{lum}	导管圆度 V_{round}	导管密度 VD	导管面积占根 木质部横截 面积的比例 $A_{\text{ves}}/A_{\text{xyl}}$
沙柳 <i>Salix psammohila</i>	比导水率 K_s	0.959*	0.921*	0.956*	-0.287	-0.856	0.965**
柠条 <i>Caragana korshinskii</i>	脆弱性指数 VI	0.954*	0.985**	0.970**	-0.713	-0.999**	0.762
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	比导水率 K_s	0.956*	0.987**	0.989**	-0.343	0.904*	0.993**
	脆弱性指数 VI	0.625	0.701	0.679	-0.498	0.278	0.583
	比导水率 K_s	0.942*	0.943*	0.969**	-0.721	-0.789	0.990**
	脆弱性指数 VI	0.982**	0.970**	0.966**	-0.678	-0.970**	0.813

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

(VD) 与沙棘相当但显著高于柠条(图 3), 导致沙柳根的比导水率显著高于沙棘和柠条, 是柠条的 5.0 倍, 沙棘的 2.8 倍(图 4), 反映出沙柳根具有高的水分传输效率。前人对沙柳叶的解剖结构研究发现, 其叶木质部导管直径大, 蒸腾速率高, 属于耗水型的用水策略^[3]。本研究对根解剖结构和水力学特性的研究支持这点。沙柳属弱旱生植物, 一般生长在水分相对充足或有地下水供应的地方, 为满足高蒸腾速率对水分的需求, 其根和叶都进化出了利于水分吸收和传输的木质部解剖结构, 如大的木质部导管直径和高的导管密度。

与沙柳相比, 柠条和沙棘都生长在低土壤水分环境中, 但沙棘的叶水势高于柠条(图 2), 表明沙棘的水分状况优于柠条。沙棘根的 d_{\max} 、 d_{\min} 、 $A_{\text{ves}}/A_{\text{xyl}}$ 和 VD 显著高于柠条(图 3), 导致沙棘根的平均比导水率比柠条高 1.0 倍(图 4), 沙棘比柠条根有相对高的水分传输能力。从单根解剖结构看, 沙棘根不仅具有大的导管直径和导管密度, 同时其皮层厚度亦大(图 1), 因而可以有效地减少根中水分的散失。前人研究认为: 柠条主要通过强大根系的大量吸水以延迟脱水发生, 属于高水势延迟脱水机理; 而沙棘不仅具有较强的水分吸收和减少水分丧失的能力, 同时具有很强的忍耐脱水能力(干旱胁迫下细胞膜较稳定、脯氨酸累积等), 属于低水势忍耐脱水机理^[4]。从叶水势、根解剖结构和水力性质看, 柠条比沙棘更倾向于低水势下的节水型耐旱策略。柠条和沙棘耐旱性策略的差异可能与不同研究中生境和生长年限等的差异有关。

柠条根和沙柳根的脆弱性指数高于沙棘, 表明沙棘抵抗栓塞形成的能力更强。沙柳属散孔材树种, 且根系分布相对浅, 根木质部导管直径大, 对干旱诱导的栓塞脆弱性更大, 而柠条和沙棘同属环孔材树种, 对冰冻/消融的要求高, 柠条抵抗冰冻/消融过程中形成栓塞的能力不如沙棘。

3.2 3 种灌木木质部解剖结构和水力性质随深度变化

比较 3 种灌木 2 个深度木质部解剖结构的差异, 发现 3 种灌木不同深度的 d_{\max} 、 d_{\min} 和 A_{lum} 都无显著差异, 但 30~50 cm 土层 3 种灌木的导管密度 VD 和 $A_{\text{ves}}/A_{\text{xyl}}$ 显著高于表层(图 3)。由于比导水率主要与导管大小(d_{\max} 、 d_{\min} 和 A_{lum}) 和 $A_{\text{ves}}/A_{\text{xyl}}$ 呈显著正相关(表 3), 因而导致 30~50 cm 土层根比表层根比导水率高的主要原因可能是 $A_{\text{ves}}/A_{\text{xyl}}$ 的增加。

一些研究发现, 深层根具有大的导管直径。Pate 等^[14]报道, 班克木(*Banksia prionotes*) 的深层吸收根(2 m) 的木质部导管直径和比导水率大于侧根; 3 种被子植物黑荚蓬(*Bumelia lanuginosa*) 及 2 种栎树(*Quercus fusiformis* 和 *Q. sinuata*) 浅根(5~10 cm) 和深根(7~20 m) 木质部导管直径平均比茎中木质部导管直径大 1.5 和 2.3 倍^[15], 2 种橡树(*Quercus pubescens* 和 *Q. robur*) 50 和 100 cm 深根的导管直径显著大于表层根^[16]。深根中导管直径比浅根和茎的导管直径大, 与植物需要克服深根水分运输距离增加而导致的水流阻力增加有关; 此外, 深根有土壤做机械支持, 因而其木质部用于机械支持的投资减少, 从而允许深根专一的进行水分传输, 深根有少的木质部纤维, 少的木射线, 单位横截面积上有很多导管或管胞。这些结构的改变使水分吸收效率更加有效, 同时降低了单位根长的碳分配^[15, 17]。本研究中, 可能由于取根的深度比较浅, 并未发现不同深度根的导管直径有显著差异, 但 30~50 cm 土层根比表层根具有较高的导管密度。

一般认为, 表层土壤中的根之所以进化出窄的木质部导管, 与其为防止干旱和冻融等诱导形成的栓塞有关。本研究中, 3 种灌木表层根的水力脆弱性相对大于 30~50 cm 土层根, 表明表层根更易受干旱、冻融等诱导形成的栓塞威胁。深层根受这种威胁较小, 主要与其具有高的导管密度有关。本研究对根

水力脆弱性的研究是基于解剖结构推测出的,仅考虑了导管大小和密度等,其他因素,如导管长度、导管之间的连接度、导管分布方式等对根木质部栓塞脆弱性也有很大影响,这需要进一步研究。

参考文献

- [1] Huang Z-Y (黄振英), Dong X-J (董学军), Jiang G-M (蒋高明), *et al.* Primary studies on the daily dynamic changes of photosynthesis and transpiration of *Salix psammophila*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2002, **22**(4): 817-823 (in Chinese)
- [2] Zhang L (张莉), Wu B (吴斌), Ding G-D (丁国栋), *et al.* Root distribution characteristics of *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* in Mu Us sandy land. *Journal of Arid Land Resources and Environment* (干旱区资源与环境), 2010, **24**(3): 158-161 (in Chinese)
- [3] Dong XJ, Zhang XS. Some observations of the adaptations of sandy shrubs to the arid environment in the Mu Us sand land: Leaf water relations and anatomic features. *Journal of Arid Environments*, 2001, **48**: 41-48
- [4] Xu B-C (徐炳成), Shan L (山仑). A comparative study on water use characteristics and eco-adaptability of *Hippophae rhamnoides* and *Caragana korshinskii* in semi arid loess hilly-gully region. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(11): 2025-2028 (in Chinese)
- [5] Wang M-B (王孟本), Li H-J (李洪建), Chai B-F (柴宝峰). Water ecophysiological characteristics of *Caragana korshinskii*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1996, **20**(6): 494-501 (in Chinese)
- [6] Dong X-J (董学军), Yang B-Z (杨宝珍), Guo K (郭柯), *et al.* An investigation on the water physiological characteristics of some psammophytes. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1994, **18**(1): 86-94 (in Chinese)
- [7] Fang X-W (方向文), Li F-M (李凤民), Zhang H-N (张海娜), *et al.* The comparison of drought resistance between *Caragana* species (*Caragana arborescens*, *C. korshinskii*, *C. microphylla*) and two chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(9): 2437-2443 (in Chinese)
- [8] Han R-L (韩蕊莲), Li L-X (李丽霞), Liang Z-S (梁宗锁). Seabuckthorn relative membrane conductivity and osmotic adjustment under drought stress. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2003, **23**(1): 23-27 (in Chinese)
- [9] Wang Z-F (王周锋), Zhang S-Q (张岁岐), Liu X-F (刘小芳). Root system hydraulic conductivity of different genotype maize and its relationship with root anatomy. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(12): 2349-2352 (in Chinese)
- [10] Tyree MT, Ewers FW. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 1991, **119**: 345-360
- [11] 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
- [12] Martre P, Durand JL, Cochard H. Changes in axial hydraulic conductivity along elongating leaf blades in relation to xylem maturation in tall fescue. *New Phytologist*, 2000, **146**: 235-247
- [13] Carlquist S. Ecological factors in wood evolution: A floristic approach. *American Journal of Botany*, 1977, **64**: 887-896
- [14] Pate JS, Jeschke WD, Aylward MJ. Hydraulic architecture and xylem structure of the dimorphic root systems of south west Australian species of the Proteaceae. *Journal of Experimental Botany*, 1995, **46**: 907-915
- [15] McElrone AJ, Pockman WT, Martínez-Vilalta J, *et al.* Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytologist*, 2004, **163**: 507-517
- [16] Gebauer R, Volárik D. Root hydraulic conductivity and vessel structure modification with increasing soil depth of two oak species: *Quercus pubescens* and *Quercus robur*. *Trees*, 2013, **27**: 523-531
- [17] Nobel GB. A long drink of water: How xylem changes with depth. *New Phytologist*, 2004, **163**: 447-449

作者简介 艾绍水 男,1989年生,硕士研究生.主要从事植物水分生理生态研究. E-mail: aishaoshui@163.com

责任编辑 孙 菊