Botanical Research 植物学研究, 2022, 11(6), 641-651
Published Online November 2022 in Hans. http://www.hanspub.org/journal/br
https://doi.org/10.12677/br.2022.116078

Hans汉斯

胡杨枝条水力结构特征在雌雄间的比较分析

张晋龙[1,2,3]，李小东[2]，海　瑞[4]，蔺胜权[5]，翟军团[1,2,3]，李志军[1,2,3*]

[1]塔里木盆地生物资源保护利用兵团重点实验室，新疆 阿拉尔
[2]塔里木大学生命科学与技术学院，新疆 阿拉尔
[3]塔里木大学胡杨研究中心，新疆 阿拉尔
[4]新疆甘家湖梭梭林国家级自然保护区管理局精河管理分局，新疆 博乐
[5]新疆生产建设兵团第一师十团农业发展服务中心，新疆 阿拉尔

收稿日期：2022年10月2日；录用日期：2022年10月25日；发布日期：2022年11月2日

摘　要

植物枝条水力结构特征能够反映植物水分运输能力，对了解树木生存与竞争乃至森林稳定性具有重要的生态学意义。在同一生境中比较胡杨雌、雄株枝条水力结构特征随冠层高度变化的雌雄差异，探讨胡杨雌雄株比导率(K_s)、叶比导率(K_l)、导水率丧失百分比(percent loss of hydraulic conductivity, PLC)、胡伯尔值(Hv)等水力结构参数与冠层高度的关系。结果表明：1) 随着冠层高度的增加，胡杨雌雄株枝条平均PLC随高度变化各异，变化范围在30%~55%之间，K_s和K_l逐渐增加，Hv表现出减少的趋势。2) 在同一冠层高度下，雄株枝条K_s、K_l显著高于雌株，表现出雄株水分运输效率较雌株高，且枝条末端叶片供水情况较好；雌株枝条Hv显著高于雄株，表明雌株枝条用于维持叶片水分的茎干组织在数量上较雄株多。说明在相同冠层高度下，雄株枝条导水效率显著高于雌株。3) 相关分析表明，胡杨雌雄株水力结构参数的变化和冠层高度密切相关，此外，这种变化与木质部横截面积大小有关。总之，胡杨雌雄株枝条导水率随不同冠层高度而变化，雄株比雌株表现出的导水能力更强。

关键词

胡杨，冠层，水力结构，雌雄

Comparative Analysis of the Hydraulic Structure Characteristics of *Populus euphratica* Oliv. Branches between Male and Female

Jinlong Zhang[1,2,3], Xiaodong Li[2], Rui Hai[4], Shengquan Lin[5], Juntuan Zhai[1,2,3], Zhijun Li[1,2,3*]

*通讯作者。

文章引用: 张晋龙, 李小东, 海瑞, 蔺胜权, 翟军团, 李志军. 胡杨枝条水力结构特征在雌雄间的比较分析[J]. 植物学研究, 2022, 11(6): 641-651. DOI: 10.12677/br.2022.116078

[1]Key Laboratory of Biological Resource Protection and Utilization of Tarim Basin, Xinjiang Production and Construction Group, Alaer Xinjiang
[2]College of Life Science and Technology, Tarim University, Alaer Xinjiang
[3]Desert Poplar Research Center of Tarim University, Alaer Xinjiang
[4]Jinghe Management Branch, Xinjiang Ganjiahu *Haloxylon ammodendron* National Nature Reserve Administration, Bole Xinjiang
[5]Ten Mission Agricultural Development Service Center, First Division, Xinjiang Production and Construction Corps, Alaer Xinjiang

Received: Oct. 2nd, 2022; accepted: Oct. 25th, 2022; published: Nov. 2nd, 2022

Abstract

The hydraulic structural characteristics of plant branches can reflect the water transport capacity of plants, which is of great ecological importance for understanding tree survival and competition and even forest stability. We compared the differences between male and female branches of *Populus euphratica* Oliv. with canopy height in the same habitat, and investigated the relationship between hydraulic structural parameters such as specific conductivity (K_s), leaf specific conductivity (K_l), percent loss of hydraulic conductivity (PLC), and Huber value (Hv) and canopy height in both male and female *Populus euphratica* plants. The results showed that: 1) With the increase of canopy height, the mean PLC of branches of both male and female *Populus euphratica* plants varied with height, ranging from 30% to 55%, K_s and K_l gradually increased, and Hv showed a decreasing trend. 2) Under the same canopy height, K_s and K_l of male branches were significantly higher than those of female plants, showing that male plants had higher water transport efficiency than female plants and better water supply to the leaves at the end of branches; Hv of female branches was significantly higher than that of male plants, indicating that female branches had more stem tissues for maintaining water in the leaves in terms of quantity than male plants. This indicates that the water conductivity of male branches is significantly higher than that of female branches under the same canopy height. 3) Correlation analysis showed that the variation of hydraulic structural parameters in both male and female *Populus euphratica* plants was closely related to canopy height, and in addition, this variation was related to the size of xylem cross-sectional area. In conclusion, the hydraulic conductivity of branches of male and female poplar plants varied with different canopy heights, and male plants exhibited better hydraulic conductivity than female plants.

Keywords

***Populus euphratica* Oliv., Canopy, Hydraulic Structure, Male and Female**

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.
This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).
http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/
Open Access

1. 引言

胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)是杨柳科胡杨亚属植物，是典型的潜水旱中生树种，其具备较强的抗逆特性。植物对自身水力结构以及功能的调整是其适应环境水分变化的重要途径。植物的水力结构影响了水分从根到叶片的传输速率，从而影响叶片的水分状态，最终影响植物的碳同化能力[1]。因为植物对

干旱压力的生理适应反应需要消耗额外的碳水化合物[2]，例如，随着干旱胁迫的加剧，植物需要积累更高浓度的可溶性糖，以增加渗透调节能力[3]。所以，植物水力结构和环境水分条件共同制约了胡杨的物种分布范围。前人研究表明，不同地区森林生态系统树木死亡与全球背景下干旱事件增加导致的植物导水能力丧失密切相关[4] [5]。近 60 年来，在以水资源开发为核心的人类、社会活动作用下，荒漠河岸林退化严重，胡杨林大面积衰败，引起了政府和社会各界的广泛关注[6]。因此，研究胡杨雌雄株水力结构特征的差异，对理解胡杨在水分相对匮乏的情况下不同性别间生态适应策略以及推动林业的发展都具有重要的生态学意义。

水分是影响植物生理功能的关键环境因子之一，植物光合作用、蒸腾作用以及水分利用效率与土壤水分条件和空气湿度密切相关[7]。为此，树木具备一套完备的水分吸收、运输和散失的系统，其目的在于维持自身体内的水分平衡。杨属植物是木本植物中水力脆弱性最高的物种[8] [9]。水分在整个运输过程中，木质部导水能力随环境水分条件的变化是植物调控体内水分平衡的关键过程，也是植物水分传导系统中最重要的环节[10]。目前解释水分沿着木质部上升运输机制主要的理论是“内聚力－张力学说”(The Cohesion-Tension Theory)。该理论认为水从叶片的蒸发表面到根吸水表面，由于水分子与水分子之间氢键的存在提供了较大的内聚力，形成一个通过被水饱和的细胞壁和木质部成分的连续水柱。叶片蒸腾作用使得叶水势降低，叶水势与大气水势之差产生了蒸腾拉力，蒸腾越强，丢失水分越多，水势就越低，从导管拉水的力量也越大。可将导管的水柱向上拖动，使得水分源源不断地向上运输。在干旱地区，植物更多依赖的是地下水，同时面临着大气水分匮乏而导致的高蒸腾压力。这种环境压力迫使胡杨需要适应出更高水平的水分传输效率以及更低的水分蒸腾损耗的水力结构特性。有研究表明，在地下水位不同的荒漠河岸生境中，地下水的可获取性和大气蒸腾压力是植物环境选择的主要压力来源[11] [12]。“脆弱性分割假说”[13]认为，树木在面临干旱胁迫时，牺牲相对不是那么重要的末端器官，以此来保护主要茎干的生物学策略，即通过叶片作为安全阀，保护树体水力通路，最终达到避免枝条栓塞化的目的。同时，对气穴脆弱性极高的胡杨而言，如何精准避免植物体内水势过度下降对于维持木质部导水功能至关重要。权衡关系(trade-off)指的是由于植物需要把有限的资源分配给相互竞争的不同功能，或者是在避免风险和加快生长间的折中关系[14]。有研究显示，植物通过水力结构的调整，可以形成一个高效的水分传输与控制机制，使植物能够在不同的水分条件下，平衡水力安全与效率之间的关系[15]。翟洪波等(2002)认为，导水率的大小受茎端所在区域的影响，即限速区与非限速区，限速区不仅对植物的生存竞争有利，同时增大了水分在多级分枝中的运输阻力，此外，导水率还受茎端功能木质部直径、小枝水势的影响[16]。研究表明，胡杨水力结构可塑性调节，是胡杨维持高水分传输效率、低水分蒸腾损耗的重要方式[12] [17]。然而，目前国内外尚未报道胡杨雌雄株水力结构特征是否存在雌雄间差异。因此，在如今全球气候变化的影响下，深入研究胡杨水力结构特征在雌雄间的差异，有利于为研究胡杨雌雄间的不同适应机制奠定理论基础。

目前，对胡杨枝条的研究主要集中在形态结构特征、水分生理等方面[18] [19] [20]，然而尚未针对不同性别间水力结构特征是否存在差异开展研究。本试验拟通过比较研究胡杨雌、雄株枝条水力结构参数随着树冠层高度变化及雌雄差异，探讨胡杨雌雄株枝条导水率等水力结构参数与冠层高度的关系，旨在深入了解胡杨雌雄株随树高增加其水分运输及利用策略，这对揭示胡杨雌雄株生长与生态适应机制具有重要意义。

2. 研究地点与研究方法

2.1. 研究区概况

本实验样地位于塔里木盆地西北缘(81˚17′56.52″E, 40˚32′36.90″N)新疆阿拉尔市人工胡杨、灰胡杨混交林，受塔克拉玛干沙漠的影响，属暖温带极端大陆性干旱荒漠气候，地表蒸发强烈，全年降雨稀少，

年均蒸发量 1876.6~2558.9 mm，年均降水量 40.1~82.5 mm，海拔 997~1340 m，年平均气温 10.7℃，≥5℃积温 4325℃，全年太阳总辐射量 141 Kcal/cm^2，无霜期平均 210d，年均风速 2.1 m/s。研究区内具有伴生物种：柽柳(*Tamarix chinensis* Lour.)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis* Fisch.)、芦苇(*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.)和小獐毛(*Aeluropuspungens* (M. Bieb.) C. Koch)。

2.2. 研究方法

在同一生境中，随机选取相同树龄的成年胡杨雌、雄株各 3 棵，胡杨雌雄株平均胸径(D)和平均年龄(A)适合关系式：$A = 13.679 \div \left[1 + 3.3476 \times \exp\left(-0.2099D\right)\right]$ [21]，沿样株树基部向顶部的方向以 2 m 为间隔设置采样点(2 m、4 m、6 m、8 m、10 m 处，即采样点的冠层高度)。考虑到光照等因子对不同方位枝生长的影响，选取东、南、西、北四个方向各采集 3 个枝条(尽量选择健康、笔直、分叉较少、长度在 20 cm 以上)。采集完成后立刻浸水保持湿润，并套上黑色塑料袋，带回实验室，进行枝条导水率、比导率、叶比导率等水力结构参数的测量(具体测量方法见第 2.3 节)。

2.3. 水力结构特征的指标参数测定

2.3.1. 枝条导水率、导水率损失百分比的测定

将枝条完全没入水中，在水下剪取枝条中部 20 cm 长的茎段，放入水中，将枝条的一端与带有 0.2 μm 的过滤器的具有 0.005 MPa 压力梯度的氯化钾溶液连接，另一端与带有刻度的移液管连接，氯化钾溶液通过枝条木质部导管流入移液管，记录移液管内液体通过的刻度和时间，可以得到溶液通过枝条木质部的流速(单位时间内流过液体的体积，Jv)，枝条导水率(K_h; kg·m·s^{-1}·MPa^{-1})的计算方法如下：

① $K_h = \mathrm{Jv} \div \left(\Delta P / \Delta L\right)$ [22]

其中，Jv 为通过该段枝条的水流速度；ΔP 为 50 cm 高的水柱所提供的压力(50 cm = 0.005 MPa)；ΔL 为该枝条的长度(m)。

测完初始导水率的枝条，在水中切去两端 1 mm 的切片(防止伤流堵塞枝条两端)，然后将枝条一端与除气的氯化钾溶液相连，对氯化钾溶液施加 15 PSI 的压力，使得氯化钾溶液通过枝条木质部流出，冲洗 15~20 min，之后取下枝条，再测定一次导水率(方法同测初始导水率)，即为枝条木质导管的最大导水率($K_{h\max}$; kg·m·s^{-1}·MPa^{-1})。枝条导水率损失百分比(PLC, %)计算公式为：

② $\mathrm{PLC} = 100 \times \left(1 - K_h / K_{h\max}\right)$ [22]

其中，K_h 为枝条导水率；$K_{h\max}$ 为最大导水率。

2.3.2. 枝条比导率、叶比导率和胡伯尔值的测定

初始导水率测定完毕后，将剩下的两端枝条每端剪取 5 cm，泡在水中。配置浓度为 0.01%的品红溶液，在 50 cm 高度的压力梯度下，使品红溶液持续流经 5 cm 枝条的一端，24 小时后，取下枝条，在枝条中部切去 2 um 的切片，扫描仪扫为图片，用 Image-J 软件计算得到每个枝条初始边材面积(SA)。用初始导水率(K_h)除以对应的初始边材面积即为枝条比导率(K_s)。茎段末端叶片用扫描仪(HP Scanjet G3110, Hewlett-Packard Development Co., Beijing, China)扫描和计算其叶面积(LA, cm^2)。

枝条比导率(kg·m^{-1}·s^{-1}·MPa^{-1})、叶比导率(kg·m^{-1}·s^{-1}·MPa^{-1})、胡伯尔值计算公式分别为：

③ $K_s = K_h \div \mathrm{SA}$ [22]

其中，K_h 为枝条导水率；SA 为枝条初始边材面积。

④ $K_l = K_h \div \mathrm{LA}$ [22]

其中，K_h 为枝条导水率；LA 为枝条末端总叶面积。

⑤ $Hv = SA \div LA$ [22]

其中，SA 为枝条初始边材面积；LA 为枝条末端总叶面积。

2.4. 数据处理

采用 SPSS25.0 软件进行单因素方差分析，显著性水平为 $P < 0.05$，同时利用 Pearson 相关系数检验各指标间相关性，所有数据取平均值，用 Microsoft Excel 2019 进行计算和作图。

3. 结果与分析

3.1. 枝条水力结构参数的雌雄差异

植物枝条气穴化栓塞程度可以用导水率损失百分比(PLC)来表征。如图 1 所示，随着冠层高度的增加，胡杨雌雄株枝条导水率损失百分比(PLC)的变化趋势都是呈“单峰”型，雌株在 4 m 冠层处 PLC 最高，为 53.76%，雄株在 6 m 冠层处 PLC 最高，为 53.10%。雌雄株 PLC 均在冠层高度为 10 m 处达到最小值，相较于 2 m 处，雌株减少了 11.17%，雄株减少了 11.77%。方差分析表明，在冠层 4 m 处，雌株 PLC 显著高于雄株，在冠层 2 m、6 m、8 m、10 m 下，雌雄株 PLC 并无显著性差异。胡杨雌雄株枝条普遍存在着较高程度的栓塞，并且在冠层 6 m 处栓塞最严重。

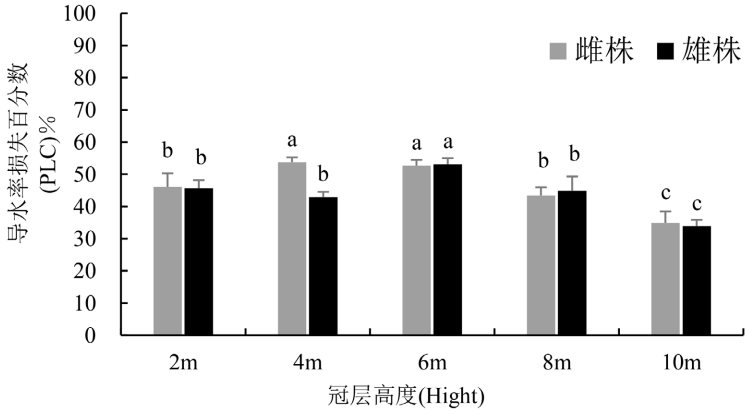

Figure 1. Comparison of percent loss of hydraulic conductivity in male and female *Populus euphratica* in different canopies
图 1. 胡杨雌雄株导水率损失百分数在不同冠层的比较

比导率是指边材比导率(K_s)，它是指通过单位边材横截面积的导水率，反映的是一段枝条的导水功能。如图 2 所示，随冠层高度的增加，雌雄株比导率(K_s)呈现持续增加的趋势，但增长不显著。雌株与雄株枝条 K_s 均在 10 m 处达到最大值，与冠层 2 m 处相比，雌株增加了 15.79%，雄株增加了 18.02%，雄株的增长幅度大于雌株。方差分析表明，在任一冠层高度下，雄株枝条 K_s 均显著大于雌株，结果表明，雄株枝条水分传输效率高于雌株，同时，雄株在调节枝条输水效率的能力上也大于雌株。

叶比导率(K_l)是指导水率和枝条末端叶片面积总和的比值，是枝条末端叶供水情况的关键指标，反映了单位叶片面积的枝条木质部的供水能力大小。从图 3 可以看出，随冠层高度的增加，雌雄株枝条叶比导率(K_l)呈现持续增大的趋势，雌雄株枝条 K_l 均在 10 m 处达到最大值，与冠层 2 m 处相比，雌株增加了 12.60%，雄株增加了 30.24%，雄株的增幅大于雌株。方差分析表明，在冠层高度为 8 m 和 10 m 时，雄株 K_l 显著大于雌株，其余冠层雌雄株间 K_l 无显著差异。结果表明，在较低冠层(2 m、4 m、6 m)中，枝条末端叶片的供水情况在雌雄株间并无显著差异，在冠层 8 m、10 m 处，雄株枝条末端叶片供水情况显著大于雌株。

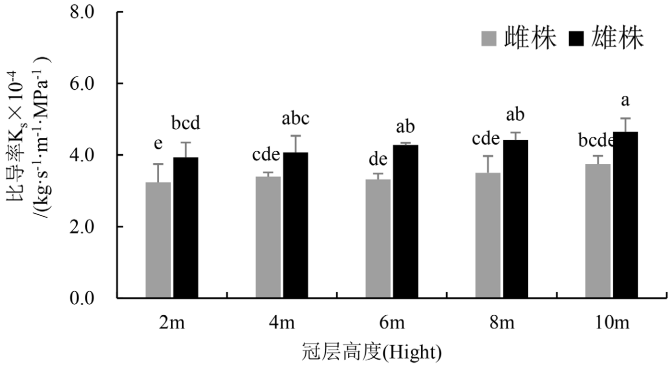

Figure 2. Comparison of specific conductance of male and female *Populus euphratica* in different canopies
图 2. 胡杨雌雄株比导率在不同冠层的比较

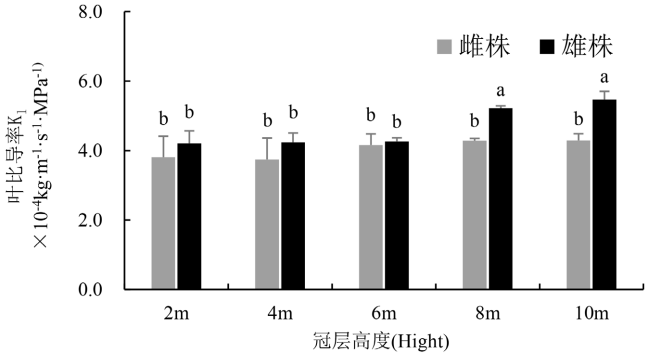

Figure 3. Comparison of leaf specific conductance of male and female *Populus euphratica* in different canopies
图 3. 胡杨雌雄株叶比导率在不同冠层的比较

胡伯尔值(Hv)是指木质部边材面积和枝条末端所有叶片面积的比值，表示维持每单位叶面积水分供给所投入茎段组织多少。由图 4 可知，随冠层高度的增加，胡杨雌雄株胡伯尔值(Hv)呈现出减少的趋势。其中，雌株和雌株 Hv 均在 10 m 处达到最小值，相较于 2 m 处，雌株减少了 6.33 × 10^{-3} cm^2·cm^{-2}，雄株减少了 4.64 × 10^{-3} cm^2·cm^{-2}。方差分析表明，雌雄株 Hv 在冠层 6 m 处均显著高于冠层 10 m 处；在冠层 2 m、4 m、6 m、8 m 处，雌株 Hv 均显著大于雄株 Hv。结果表明，在冠层 2 m、4 m、6 m、8 m 处，雌株枝条维持单位叶面积水分供给的茎干组织数量显著大于雄株，但在近顶层(10 m)，枝条维持单位叶面积水分供给所需茎干组织的数量在雌雄间无显著差异。

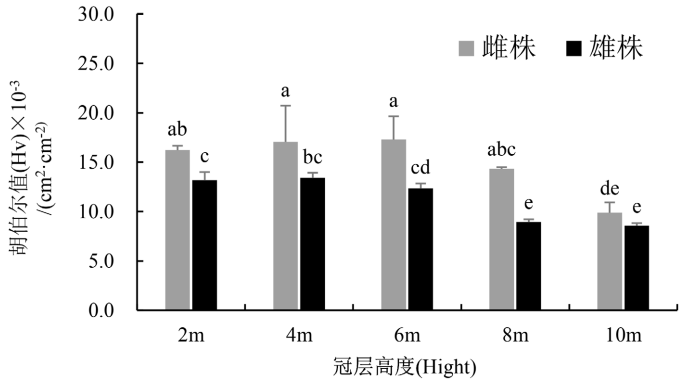

Figure 4. Comparison of Huber values of male and female *Populus euphratica* in different canopies
图 4. 胡杨雌雄株胡伯尔值在不同冠层的比较

3.2. 枝条水力结构特征与冠层高度、木质部横截面积的关系

由表 1 可知，雌株 PLC 与冠层高度呈显著负相关，K_s 与其功能木质部横截面积呈极显著正相关；雄株 K_s、K_l 与冠层高度呈极显著正相关，K_l 与木质部横截面积呈极显著正相关，Hv 与木质部横截面积呈极显著负相关。雌雄株 Hv 均与冠层高度呈极显著负相关。

Table 1. Correlation analysis of hydraulic structure parameters with canopy height and functional xylem cross-sectional area in male and female plants
表 1. 雌雄株水力结构参数与冠层高度、功能木质部横截面积的相关性分析

		PLC	K_s	K_l	Hv
雌株	冠层高度	−0.636*	0.484	0.507	−0.681**
	木质部横截面积	−0.366	0.962**	0.280	−0.208
雄株	冠层高度	−0.468	0.669**	0.850**	−0.904**
	木质部横截面积	−0.495	0.313	0.837**	−0.734**

注:*：表示显著($P < 0.05$)，**：表示极显著($P < 0.01$)，下同。

3.3. 雌雄株枝条水力结构参数之间的关系

由表 2 中可知，胡杨雌株只有 PLC 与 Hv 间呈极显著正相关，其余各参数之间无显著相关性；胡杨雄株 PLC 与 K_l 呈极显著负相关，PLC 与 Hv 呈显著正相关，K_s、K_l 与 Hv 间均呈极显著负相关，其余各参数间无显著相关性。

Table 2. Correlation analysis between the hydraulic structure parameters of branches of male and female *Populus euphratica*
表 2. 胡杨雌雄株枝条水力结构参数之间的相关性分析

		PLC	K_s	K_l
雌株	K_s	−0.465		
	K_l	−0.379	0.379	
	Hv	0.737**	−0.313	−0.428
雄株	K_s	−0.274		
	K_l	−0.657**	0.421	
	Hv	0.526*	−0.699**	−0.879**

4. 讨论

4.1. 枝条水力结构特征随冠层高度的变化特征

栓塞是枝条内部形成空穴或有气泡存在而引起的木质部功能障碍，使其导水率下降并影响抗旱能力[23]。徐新武等(2009)的研究表明，植物能够从自身木质部栓塞程度上获取一系列有关干旱胁迫的生理生态信息，认为植物木质部栓塞与植物抗旱性有关[24]。就乔木而言，最重要的叶往往是顶端的叶，但最高的叶同时也会遭受最严重的水分胁迫。事实却并非如此，因为植物的不同部位存在着“水流限制区”，一般位于节部、枝杈处、从根到茎的过渡区，“水流限制区”使得冠层中下端具有比顶端枝叶更大的水力阻力，在干旱胁迫下，首先遭受伤害的并非顶端枝叶，从而使树木保持顶端优势，有利于其生存与竞

争。同时，Miranda 等(2010)认为，植物对干旱环境的适应性，并不完全表现在发育抗栓塞能力强的木质部，较低的抗栓塞能力是通过其他水分利用策略来得到补充[25]，这一点在中高冠层雌雄株 PLC 值的变化中得以体现。木巴热克•阿尤普等(2012)的研究表明，改变木质部导水能力是胡杨应对不同水分环境的生理可塑性反应之一[26]。也有研究表明，在极端干旱环境中，虽然胡杨木质部水力结构特征上并没有表现出较强的抗旱能力，但是，在干旱胁迫环境下适当的木质部栓塞可防止其自身过度蒸腾失水，是有利于胡杨维持其自身体内水分平衡的[25]。胡杨枝条栓塞程度在生长旺季期间表现出的先增大后减小的趋势，意味着胡杨枝条在应对干旱胁迫时，在提高输水效率的同时，也提高了其自身栓塞程度来减缓体内水分丧失的速率。笔者认为，胡杨在近顶层次表现出的 PLC 减小的趋势，旨在满足新生枝叶对水分的需求，在提高输水效率的同时降低了枝条栓塞程度，让新生枝叶能够更好地获取水分。虽然徐茜等(2012)的研究表明削弱木质部导水的能力，会影响叶片固碳能力[27]。但是，正是依靠着这类途径，使得胡杨能够在极端干旱的生境中，最大限度地保持体内水分平衡。

有研究表明，在不同地下水条件下，植物可通过对胡伯尔值(Hv)和叶片气孔导度的可塑性调节，来实现对叶片水分关系平衡的稳定[28]。植物向枝条末端叶片的供水能力通常用 K_l 表征，其大小由 K_s 和 Hv 决定，同时干旱生境中物种往往具有高 Hv 值[29]，王丁等(2009)认为枝条 Hv 值越高，意味着其用于维持单位叶面积水分供给的茎干组织越粗[30]。树木木质部的变化在于其自身的水分运输安全性和有效性，而前者是对木质部对抗栓塞形成的抗性的描述[31]。对气穴脆弱性极高的胡杨而言，如何在干旱生境中通过对水力结构的调节来应对环境胁迫是极其重要的。在本研究中，胡杨枝条 K_s 和 K_l 均随着冠层高度的升高而增加，枝条 Hv 是随着冠层高度的升高而相应减少。李端等(2020)认为，叶片是植物水分传输的终端部分，水分在叶片中的传输效率限制了整株的水分传输[32]。因此，初步推测，在生长旺季期间，面对新生枝叶对水分的需求，枝条导水效率随着冠层高度的升高不断地增加，同时为了避免自身体内水分因蒸腾而过度丧失，胡杨雌雄株通过调整维持叶面积水分供给的茎干组织数量，进而限制枝条向其末端叶片的供水状况，从而减缓了植物水分运送至叶片的传输速率，最终限制整株的水分传输，以此来防止在极端干旱条件下水分的大量丧失。

4.2. 枝条水力结构特征的性别差异

相关研究表明，雌雄异株植物在形态特征、资源利用率等会出现性别差异，这种差异可能与繁殖成本有关[33] [34]。许多学者认为，雌株具有较雄株更高的生殖消耗，同时雌株在保水与抵御干旱的能力上不如雄株[35] [36]。翟军团等(2022)研究表明，不同冠层高度胡杨雌雄株枝、叶形态间存在异速生长关系，随着冠层高度的变化，雌株枝叶形态转变较快，而雄株生物量转化效率更高[37]。李秀等(2022)研究表明，胡杨雄株具有较强的资源利用、运输及防御能力，雄株可能具有更强的适应干旱环境能力[38]。本试验研究结果可知，胡杨 PLC 总体上在雌雄间表现为无显著差异；胡杨雄株 K_s 和 K_l 在各个冠层中总体上显著大于雌株 K_s 与 K_l。表明无论是在枝条水分运输效率上，还是在枝条末端叶片水分供给情况上，胡杨雄株均优于雌株；但是，胡杨雌株枝条 Hv 在各个冠层中均显著大于雄株，唯有近顶层雌雄间的 Hv 无显著差异，表明雌株枝条用于维持单位叶面积水分茎干组织数量多于雄株，但在近顶层雌雄株维持叶水分的茎干组织数量趋于平衡。造成胡杨雌雄株这种水力结构参数在初始数值以及变化幅度上差异的原因，可能是雌雄株之间的形态特征以及对干旱环境的响应策略不同。

翟洪波等(2003)的研究表明，随着功能木质部直径的增加，胡伯尔值呈现增加的趋势[39]。在本实验中，只有 K_s 与 K_l 的变化规律与其相符，而雌雄株的 Hv 值变化趋势与其却是截然相反的。笔者认为，这与本实验在设计之初并未考虑到实验使用枝条是否属于同一分枝级所导致。不过从相关分析结果中可以看出，雌雄株水力结构参数与功能木质部面积是具有密切联系的，并且，枝条水力结构特征参数与功能

木质部之间的相关性在雌雄间也存在着差异。在分别对雌雄株的水力结构参数之间做相关性分析发现，在雌株中，枝条维持单位叶面积水分供给的茎干组织越多，其枝条栓塞程度就会越高。而在雄株中，枝条末端叶片的供水情况越好，枝条栓塞程度就会越高；枝条维持单位叶面积水分供给的茎干组织越多，枝条的栓塞程度也会越高；但是，枝条维持其单位叶面积水分供给的茎干组织越多，它的枝条水分传输效率却会越低，而且其枝条末端叶片的供水情况越差。从本试验结果可知，伴随着输水茎干组织数量的增加，枝条的空穴化与栓塞化现象更易产生。分析认为，植物为了限制由高蒸腾拉力引起的水分丧失现象，通过增加自身枝条的栓塞程度，来达到降低枝条水分运输效率、限制叶片水分供给的目的，继而减少蒸腾、增大水分的利用效率[39]，以此来应对干旱胁迫。这是胡杨雌雄株为了维持体内水分、应对水分过度丧失等方面，共同适应出的生理学策略。然而从相关性分析结果中可以看出，雄株的水力结构参数间表现的相关性特征包含了雌株参数之间所具有的所有特征，其还具有区别于雌株独特的特征，枝条水力结构参数之间的相关性在雌雄株间也具有差异。

5. 结论

本研究中，胡杨雌雄株枝条水力结构特征随着树冠层高度的变化发生显著变化，且在雌雄间存在显著性差异。一方面，随冠层高度的增加，雌雄株枝条栓塞程度显著降低，具体表现在单位时间枝条水分通过量的增加，这与木质部横截面积、冠层高度密切相关。另一方面，雄株枝条水分运输效率显著高于雌株，且在近顶层枝条叶片供水情况显著优于雌株，而雌株枝条在维持叶水分的茎干组织数量上显著大于雄株。本试验进一步为揭示胡杨雌雄株水分运输的策略奠定了生理基础。

基金项目

感谢国家自然科学基金项目(U1803231、31860198)；中央引导地方科技发展资金资助项目“塔里木盆地荒漠河岸林生态系统野外科学观测研究站建设项目”的资助。

参考文献

[1] Mayr, S., Beikircher, B., Obkircher, M.A., *et al*. (2010) Hydraulic Plasticity and Limitations of Alpine Rhododendron Species. *Oecologia*, **164**, 321-330. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1648-7

[2] He, W.Q., *et al*. (2020) Patterns in Nonstructural Carbohydrate Contents at the Tree Organ Level in Response to Drought Duration. *Global Change Biology*, **26**, 3627-3638. https://doi.org/10.1111/gcb.15078

[3] Sapes, G., *et al*. (2019) Plant Water Content Integrates Hydraulics and Carbon Depletion to Predict Drought-Induced Seedling Mortality. *Tree Physiology*, **39**, 1300-1312. https://doi.org/10.1093/treephys/tpz062

[4] Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., *et al*. (2010) A Global Overview of Drought and Heat-Induced Tree Mortality Reveals Emerging Climate Change Risks for Forest. *Forest Ecology and Management*, **259**, 660-684. https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001

[5] Barigah, T.S., Charrier, O., Douris, M., *et al*. (2013) Water Stress-Induced Xylem Hydraulic Failure Is a Causal Factor of Tree Mortality in Beech and Poplar. *Annals of Botany*, **112**, 1431-1437. https://doi.org/10.1093/aob/mct204

[6] 陈亚宁. 新疆塔里木河流域生态水文问题研究[M]. 北京: 科学出版社, 2010: 11-12.

[7] Lambers, H., Chapin III, F.S. and Pons, T.L. (2008) Plant Physiological Ecology. Springer, New York, 163-223. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3_5

[8] 付爱红, 陈亚宁, 李卫红, 等. 新疆塔里木河下游不同地下水位的胡杨水势变化分析[J]. 干旱区地理, 2004, 27(2): 207-211.

[9] 尹春英, 李春阳. 雌雄异株植物与性别比例有关的性别差异研究现状与展望[J]. 应用与环境生物学报, 2007, 6(3): 419-425.

[10] Tyree, M.T. and Zimmermann, M.H. (2002) Xylem Structure and the Ascent of Sap. 2nd Edition, Springer-Verlag, Berlin, 1-257. https://doi.org/10.1007/978-3-662-04931-0_1

[11] Venturas, M., López, R., Gascó, A., *et al*. (2013) Hydraulic Properties of European Elms: Xylem Safety-Efficiency

Tradeoff and Species Distribution in the Iberian Peninsula. *Trees*, **27**, 1691-1701. https://doi.org/10.1007/s00468-013-0916-7

[12] 蒋少伟, 周多多, 吴桂林, 等. 不同地下水埋深下胡杨枝条水力导度及其季节变化[J]. 干旱区研究, 2017, 34(3): 648-654.

[13] Tyree, M.T. and Ewers, F.W. (1991) The Hydraulic Architecture of Trees and Other Woody Plants. *New Phytologist*, **119**, 345-360. https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1991.tb00035.x

[14] Hao, G.Y., Wang, A.Y., Liu, Z.H., *et al*. (2011) Differentiation in Light Energy Dissipation between Hemiepiphytic and Non-Hemiepiphytic Ficus Species with Contrasting Xylem Hydraulic Conductivity. *Tree Physiology*, **31**, 626-636. https://doi.org/10.1093/treephys/tpr035

[15] Hukin, D., Cochard, H., Dreyer, E., *et al*. (2005) Cavitation Vulnerability in Roots and Shoots: Does *Populus euphratica* Oliv., a Poplar from Arid Areas of Central Asia, Differ from Other Poplar Species. *Journal of Experimental Botany*, **56**, 2003-2010. https://doi.org/10.1093/jxb/eri198

[16] 翟洪波, 李吉跃, 姜金璞. 干旱胁迫对油松侧柏苗木水力结构特征的影响[J]. 北京林业大学学报, 2002, 24(4): 45-50.

[17] Thomas, F.M. (2014) Ecology of Phreatophytes. In: Lüttge, U., Beyschlag, W. and Cushman, J., Eds., *Progress in Botany*, Vol. 75, Springer-Verlag, Berlin, 335-375. https://doi.org/10.1007/978-3-642-38797-5_11

[18] Chen, Y.N., Xu, C.C., Chen, Y.P., *et al*. (2013) Progress, Challenges and Prospects of Eco-Hydrological Studies in the Tarim River Basin of Xinjiang, China. *Environment Management*, **51**, 138-153. https://doi.org/10.1007/s00267-012-9823-8

[19] 郑亚琼, 冯梅, 李志军. 胡杨枝芽生长特征及其展叶物候特征[J]. 生态学报, 2015, 35(4): 1198-1207.

[20] 白雪, 张淑静, 郑彩霞, 等. 胡杨多态叶光合和水分生理的比较[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(6): 6.

[21] 顾亚亚, 张世卿, 李先勇, 等. 濒危物种胡杨胸径与树龄关系研究[J]. 塔里木大学学报, 2013, 25(2): 66-69.

[22] Niu, C.Y., Menizer, F.C. and Hao, G.Y. (2017) Divergence in Strategies for Coping with Winter Embolism among Co-Occurring Temperate Tree Species: The Role of Positive Xylem Pressure, Wood Type and Tree Stature. *Functional Ecology*, **31**, 1550-1560. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12868

[23] 谢东锋, 马履一, 王华田. 7 种造林树种木质部栓塞脆弱性研究[J]. 浙江林学院学报, 2004, 21(2): 138-143.

[24] 徐新武, 樊大勇, 谢宗强, 等. 不同冲洗液对毛白杨油松枝条水力导度和抵抗空穴化能力测定值的影响[J]. 植物生态学报, 2009, 33(1): 150-160.

[25] Miranda, J.D., Padilla, F.M., Martínez-Vilalta, J., *et al*. (2010) Woody Species of a Semi-Arid Community Are Only Moderately Resistant to Cavitation. *Functional Plant Biology*, **37**, 828-839. https://doi.org/10.1071/FP09296

[26] 木巴热克·阿尤普, 陈亚宁, 郝兴明, 等. 极端干旱环境下的胡杨木质部水力特征[J]. 生态学报, 2012, 32(9): 2748-2758.

[27] 徐茜, 陈亚. 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[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(9): 1059-1065.

[28] Carter, J.L. and White, D.A. (2009) Plasticity in the Huber Value Contributes to Homeostasis in Leaf Water Relations of a Mallee Eucalypt with Variation to Groundwater Depth. *Tree Physiology*, **29**, 1407-1418. https://doi.org/10.1093/treephys/tpp076

[29] Togashi, H.F., Prentice, I.C., Evans, B.J., *et al*. (2015) Morphological and Moisture Availability Controls of the Leaf Area-to-Sapwood Area Ratio: Analysis of Measurements on Australian Trees. *Ecology and Evolution*, **5**, 1263-1270. https://doi.org/10.1002/ece3.1344

[30] 王丁, 薛建辉, 姚健. 林木水力结构与抗旱性研究综述[J]. 中国沙漠, 2009, 29(4): 711-717.

[31] 刘娟娟, 李吉跃, 张建国. 干旱胁迫对油松和侧柏水分运输安全性和有效性的影响[J]. 生态学报, 2010, 30(9): 2507-2514.

[32] 李端, 司建华, 张小由, 等. 胡杨(*Populus euphratica*)对干旱胁迫的生态适应[J]. 中国沙漠, 2020, 40(2): 17-23.

[33] Juvany, M. and Munne-Bosch, S. (2015) Sex-Related Differences in Stress Tolerance in Dioecious Plants: A Critical Appraisal in a Physiological Context. *Journal of Experimental Botany*, **66**, 6083-6092. https://doi.org/10.1093/jxb/erv343

[34] Lei, Y., Jiang, Y.L., Chen, K., *et al*. (2017) Reproductive Investments Driven by Sex and Altitude in Sympatric Populus and Salix Trees. *Tree Physiology*, **37**, 1503-1514. https://doi.org/10.1093/treephys/tpx075

[35] 夏振华, 陈亚宁, 朱成刚, 等. 干旱胁迫环境下的胡杨叶片气孔变化[J]. 干旱区研究, 2018, 35(5): 1111-1117.

[36] 刘一凡, 冯俊鑫, 王斌强, 等. 胡杨雌雄株叶片气孔特征差异比较[J]. 甘肃林业, 2022, 7(1): 39-41.

[37] 翟军团, 陈向向, 李秀, 等. 胡杨(*Populus euphratica*)枝叶异速生长关系随发育阶段及冠层高度变化的性别差异[J]. 中国沙漠, 2023(1): 1-12.

[38] 李秀, 翟军团, 金禧凤, 等. 胡杨雌雄株叶片形态差异的比较分析[J]. 干旱区资源与环境, 2022, 36(7): 180-186.

[39] 翟洪波, 李吉跃. 元宝枫苗木的水力结构特征[J]. 应用生态学报, 2003, 14(9): 1411-1415.