

干旱胁迫下梭梭水力性状调整与非结构性碳水化合物动态

陈图强 徐贵青* 刘深思 李彦

中国科学院新疆生态与地理研究所, 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011; 中国科学院阜康荒漠生态国家野外科学观测研究站, 新疆阜康 831505; 中国科学院大学, 北京 100049

摘要 梭梭(*Haloxylon ammodendron*)是古尔班通古特沙漠的主要建群种, 在生物多样性保护和防止旱地退化等生态系统服务方面有重要作用。气候变化引起的频发干旱对梭梭生存有显著的影响, 明晰干旱胁迫下梭梭的抗旱策略, 对于荒漠生态系统的可持续发展至关重要。水力性状和碳收益作为抗旱机制中的重要部分, 目前对干旱胁迫下梭梭生存的水力性状阈值尚不明确。该研究以成年梭梭为对象, 分别设置对照组和干旱处理组, 对梭梭上、中、下3个高度的同化枝水分状况、枝条木质部导度损失率、气体交换特征、非结构性碳水化合物含量和形态特征等进行了测定, 利用单因素方差分析检验不同处理及枝条高度间的各项性状差异, 结合线性回归了解梭梭气孔敏感性, 通过主成分分析解析梭梭的抗旱策略。研究表明: (1)梭梭的黎明和正午同化枝水势、同化枝含水量和枝条含水量均因干旱胁迫而下降, 但并未随高度增加而降低; P50和P88 (最大导水度损失50%和88%的木质部水势)未因干旱胁迫和枝条高度的增加显著变化, 两个处理下3个枝条高度的P50平均值为-4.12 MPa, P88为-7.10 MPa, 而水力安全边界在干旱胁迫下显著降低; (2)梭梭的气孔行为对水分亏缺敏感性低, 干旱胁迫和枝条高度增加总体上未对其净光合速率和气孔导度产生显著影响; (3)同化枝和枝条非结构性碳水化合物含量未因干旱胁迫和枝条高度的增加而降低, 反而略有升高, 干旱胁迫下同化枝和枝条非结构性碳水化合物含量相对对照组分别升高22.11%和13.10%; (4)梭梭在干旱胁迫下的胡伯尔值相对对照组升高73.78%; 比叶面积相对对照组降低14.60%, 但两者均与对照组无显著差异。总之, 梭梭的水力性状受干旱胁迫影响显著, 但不受枝条高度的影响, 并不存在随枝条高度增加的水力限制; 干旱胁迫下, 梭梭树冠外缘枝条同时发生水力失效的风险较大, 水力安全边界(正午同化枝水势与P88的差值)只有对照组的40.85%; 但由于梭梭气孔对水分亏缺的低敏感性, 这使得其光合固碳并未受到影响, 反而同化枝和枝条的非结构性碳水化合物含量会有所升高。

关键词 干旱胁迫; 抗旱策略; 水力性状; 非结构性碳水化合物; 树木死亡; 梭梭

陈图强, 徐贵青, 刘深思, 李彦 (2023). 干旱胁迫下梭梭水力性状调整与非结构性碳水化合物动态. 植物生态学报, 47, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0276

Hydraulic traits adjustments and nonstructural carbohydrate dynamics of *Haloxylon ammodendron* under drought stress

CHEN Tu-Qiang, XU Gui-Qing*, LIU Shen-Si, and LI Yan

Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Ürümqi 830011, China; National Field Scientific Observation and Research Station of Desert Ecology, Chinese Academy of Sciences, Fukang, Xinjiang 831505, China; and University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims *Haloxylon ammodendron* is the major dominated species in the Gurbantünggüt Desert, which plays a key role in ecosystem services: such as biodiversity conservation and prevention of dryland degradation. Frequent droughts have a significant impact on the survival of *H. ammodendron*, thus understanding the drought resistant strategies of *H. ammodendron* is essential for the sustainability and stability of desert ecosystems. Robust hydraulic system and carbon balance are important parts of the drought resistance mechanism, but the hydraulic threshold for survival of *H. ammodendron* under drought stress are still unquantified.

Methods We set up a control group and a drought treatment group for adult *H. ammodendron*, and determined the water status of assimilation twigs, the loss rate of xylem hydraulic conductivity in branches, gas exchange

收稿日期Received: 2022-07-04 接受日期Accepted: 2023-03-13

基金项目: 国家自然科学基金(32171874)和新疆天山青年计划优秀青年科技人才项目(2020Q025)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (32171874) and the Xinjiang Uygur Autonomous Region Tianshan Youth Program Project (2020Q025).

* 通信作者Corresponding author (xugq@ms.xjb.ac.cn)

characteristics, nonstructural carbohydrate (NSC) contents and morphological characteristics at upper, lower and middle branches of *H. ammodendron*. We used one-way ANOVA for each trait among different treatments and heights, linear regression for stomatal sensitivity and principal component analysis for drought resistance of *H. ammodendron*, respectively.

Important findings (1) The predawn and midday water potential of assimilation twig, assimilation twig water content and branch water content of *H. ammodendron* decreased under drought stress, but did not affected by the increase of height; *P50* and *P88* (xylem tension causing 50% and 88% loss of maximum hydraulic conductivity) did not change significantly under drought and with increasing height, and the mean value of *P50* was -4.12 MPa and *P88* was -7.10 MPa for each height and treatment groups, while the hydraulic safety margin was significantly reduced under drought. (2) The stomatal opening of *H. ammodendron* was not sensitive to drought stress, and thus drought stress and branch height increase did not significantly affect net photosynthetic rate and stomatal conductance in general. (3) The NSC contents of assimilation twigs and branches did not decrease under drought stress or with increasing branch height; the value of NSC contents in the assimilation twigs and branches were 22.11% and 13.10% higher, compared to the control group. (4) The Huber value of *H. ammodendron* increased by 73.78% in the drought treatment group compared to the control group; the specific leaf area decreased by 14.60% compared to the control group, but there were no significant difference between the two treatment groups. In conclusion, the hydraulic traits of *H. ammodendron* were significantly affected by drought stress, but not by the increase of branch height, and there was no hydraulic limitation with increasing branch height. Under drought stress, the risk of simultaneous hydraulic failure of the peripheral branches at the crown edge was high, the hydraulic safety margin (difference between midday assimilation twig water potential and *P88*) was only 40.85% of that of the control group. Due to the low sensitivity of stomata to water stress, the shrub can maintain the capacity of photosynthetic carbon fixation under drought stress, and even slightly increased NSC contents of the assimilation twigs and branches.

Key words drought stress; drought resistant strategy; hydraulic trait; nonstructural carbohydrate; tree mortality; *Haloxylon ammodendron*

Chen TQ, Xu GQ, Liu SS, Li Y (2023). Hydraulic traits adjustments and nonstructural carbohydrate dynamics of *Haloxylon ammodendron* under drought stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0276

全球气候变化改变了降水的时空格局, 预计干旱事件发生的频率、强度和持续时间会进一步增加(Dai, 2013; Giorgi *et al.*, 2014)。而在全球范围内, 由干旱引发的树木死亡事件持续发生(Allen *et al.*, 2010)。如干旱胁迫下小青杨(*Populus pseudosimonii*)的顶端枯死(Fang *et al.*, 2021), 沙丘上黄柳(*Salix gordejewii*)的死亡(Gong *et al.*, 2021)等。荒漠灌木在维系荒漠-绿洲共生关系中作用重大, 关乎我国西北干旱区乃至中亚地区生态安全和经济社会的可持续发展(李彦等, 2021)。水是该地区植物生长的最主要限制因子, 控制着荒漠植物的生长与分布(Noy-Meir, 1973)。虽然近50年来, 我国西北地区的降水有增加的趋势(Li *et al.*, 2013)。但由于人类活动对水资源和土地利用方式的改变(Yu *et al.*, 2022), 使土壤水分在空间和时间上的分布发生变化, 直接影响植物对土壤有效水的利用, 而由此带来的负面影响可能会在干旱区被进一步放大(Huang *et al.*, 2016; Tiemuerbieke *et al.*, 2018)。水分环境的微小变

化可能导致严重的生态后果, 若植物不适应这些新条件, 将对生态系统水平平衡和植物生存产生深远的影响(Hoover *et al.*, 2015; Grossiord *et al.*, 2017), 加剧旱地退化和荒漠化风险(Huang *et al.*, 2019; Yu *et al.*, 2022)。认识气候变化下干旱区荒漠植物的生存策略, 对于生物多样性保护、碳中和以及生态系统结构功能变化的预测具有重要作用。

干旱胁迫下植物如何有效减少水分流失、维持体内水分环境的稳态, 成为决定其生长及生存的重要因素(Yang *et al.*, 2021)。植物可通过一系列的生理响应及表型适应来应对干旱胁迫(Cooper *et al.*, 2003)。气孔被认为是植物响应干旱胁迫的第一道防线, 叶水势下降引发的叶片膨压降低将导致气孔关闭, 以减少水分的流失(Chaves *et al.*, 2002)。但植物的光合生产将会受限, 由此可能对植物不同组织中的非结构性碳水化合物含量及组分产生影响。通常植物会生成更多的可溶性糖来参与渗透调节, 以维持细胞膨压的稳定(Hartmann & Trumbore, 2016)。此

外, 植物可通过表型可塑性适应土壤水分环境变化(Yang *et al.*, 2021)。叶片对于干旱胁迫较为敏感, 植物可通过抑制叶片的生长, 形成厚而小的叶来适应干旱(Werner *et al.*, 1999)。并且, 植物可通过调节导水和失水面积的比值来维持体内水分环境的稳态, 如增加胡伯尔值(Carter & White, 2009)。对于干旱生境中的植物而言, 在严重干旱期间, 选择性地死亡部分或全部地上组织(top-kill), 但保留具有再生能力的地下器官, 这可能有助于植物在干旱胁迫下的生存(Bond & Midgley, 2001; Chen *et al.*, 2021)。如乔木小青杨树冠上部树枝死亡, 有效地降低了树木活体部分的高度, 减少了用水量并延缓了导水系统受损(Fang *et al.*, 2021)。许多灌木在极端干旱生境中由于边材的不对称生长, 会形成相对独立且冗余的模块化导水系统, 呈现出基部多分枝的形态(Schenk *et al.*, 2008; Anest *et al.*, 2021), 且分枝水平随着干旱致死风险的加剧而增加(Schenk *et al.*, 2008), 这降低了植物整株死亡的风险。如Chen等(2021)对40种木本植物的研究发现, 灌木在干旱事件中会选择部分枝条或顶梢的枯死。然而, 乔木灌木化过程中生长型的变化将会影响植物的抗旱策略(Beikircher & Mayr, 2008; Schenk *et al.*, 2008), 当前我们对灌木化后植物的抗旱策略变化认识有限。

植物的死亡机制同抗旱策略密切相关(Chen *et al.*, 2021)。认识植物抗旱策略有助于详细了解由干旱所引起的树木死亡机制(McDowell, 2011; Chen *et al.*, 2021)。有研究表明, 木本植物栓塞抗性与其在持续干旱中的生存能力密切相关(Brodribb & Cochard, 2009; Choat *et al.*, 2012)。随着干旱时间的延长, 植物的水势可能会持续下降, 最终诱发木质部产生栓塞, 植物从土壤中获取水分的能力下降, 从而导致树木的死亡(Choat *et al.*, 2012)。水力性状作为植物响应干旱的重要预测因子(Anderegg *et al.*, 2018), 通过木质部对栓塞抵抗能力($P50/P88$ (最大导水度损失50%和88%的木质部水势))和水力安全边界等水力性状的测定, 可合理预测特定物种的干旱胁迫死亡阈值(Choat *et al.*, 2012)。尽管在短时间和高强度的干旱事件中, 水力失效可能是导致死亡的主要因素之一(Chen *et al.*, 2021), 但由于树木的死亡过程涉及许多相互作用和关联的机制, 并不能被及时追踪到(Anderegg *et al.*, 2012; Trugman *et al.*, 2021)。通常, 植物死亡期间的碳动态和水力性状变化高度

相关, 不应将两者孤立看待(Anderegg *et al.*, 2012)。McDowell等(2008)提出碳饥饿假说, 认为树木受到干旱胁迫后的气孔关闭将影响光合固碳, 导致碳收支失衡, 而当存储的非结构性碳水化合物难以支撑其生理过程时, 将发生碳饥饿, 诱发树木的死亡。此外, 植物的死亡机制与其气孔行为相关。等水势植物在干旱胁迫下关闭气孔, 以维持恒定的正午叶水势, 但光合固碳能力会下降, 易发生碳饥饿; 而非等水势植物的气孔在干旱期间始终保持开放, 正午叶水势随干旱胁迫加剧而下降, 具有较高的固碳能力, 但木质部更易产生栓塞而诱发水力失效(Zhang *et al.*, 2020)。然而, 关闭气孔以维持较高叶水势的植物并不意味着要以牺牲碳同化为代价, 如Garcia-Forner等(2016)发现等水势植物*Pinus edulis*和非等水势植物*Juniperus monosperma*在干旱胁迫下几乎同时关闭了其气孔。这也意味着如果等水势植物没有表现出比非等水势植物更大的碳消耗需求, 则等水势植物并不一定会发生碳饥饿(McDowell *et al.*, 2008)。且Garcia-Forner等(2016)的研究指出, 非等水势植物具备较高的栓塞抗性, 也使得它们并不会经历水力失效。因此, 需要进一步明确植物在干旱胁迫下的抗旱策略及气孔行为如何影响其死亡机制, 尤其是对于极端干旱生境中的物种而言。

梭梭(*Haloxyylon ammodendron*)是一种具有肉质叶片的旱生耐盐多年生 C_4 植物(Lü *et al.*, 2019), 广泛分布于中亚, 是古尔班通古特沙漠的建群种, 在生物多样性保护和防止水土流失等方面具有很高的价值(Wu *et al.*, 2019)。近年来, 由于气候变化、地下水位下降和人类干扰, 梭梭林正在逐年退化, 甚至有模型预测未来新疆地区的梭梭将消失(Li *et al.*, 2019), 这将直接威胁到干旱荒漠区生态系统服务功能的可持续性。当前, 有许多学者对干旱胁迫下梭梭的生理及表型调整进行了探究, 如光合特性(Gong *et al.*, 2015)、渗透调节(Lü *et al.*, 2019)、水分利用动态(Dai *et al.*, 2015)、根系性状(Xu & Li, 2008)等。此外, Xu等(2016)对不同个体大小的梭梭研究指出, 幼龄梭梭抗旱策略发育不完全, 水力失效是其死亡的主要原因, 而老龄梭梭由于抗旱策略过度发育导致生长受限可能引发碳饥饿。然而, 由于梭梭等荒漠植物具有极强的耐旱性, 其关键水力性状的测量难度较大, 尚未明确干旱胁迫下水力性状变化的阈值, 这直接阻碍了对荒漠植物生存前景的预测

以及死亡机制的探究。此外, 树高与水力性状和碳水化合物产生与运输相关(Liu *et al.*, 2019)。并且树高被认为与植物的栓塞脆弱性以及死亡率存在协变, 大量研究表明随树高的增加, 更易诱发植物在干旱期间的死亡, 尤其是枯梢(Trugman *et al.*, 2021)。其中, 由树高引起的水力限制假设得到了广泛的验证(Koch *et al.*, 2004; Stovall *et al.*, 2019; Fang *et al.*, 2021)。然而, 梭梭生长型可表现为灌木或乔木, 灌木形态的成年梭梭树体矮小, 通常高2–3 m (Song *et al.*, 2021), 而乔木形态的梭梭株高可达10 m (Sage & Sultmanis, 2016)。乔木灌木化过程, 树体结构发生调整, 由原来直立向上生长且具有明显的主干, 发展为相对矮小且具有模块化导水系统的结构, 这将导致水力结构多样性的增加(Beikircher & Mayr, 2008)。然而灌木化后, 由株高和树体主干结构变化带来的水力限制作用如何, 不得而知。干旱胁迫下灌木型的梭梭可能与乔木(如小青杨(Fang *et al.*, 2021))并不一样, 并不存在随树体高度增加的水力性状变化, 使得树冠外缘枝条枯死存在高度上的先后顺序。因此, 本研究通过调查梭梭在干旱胁迫下不同高度枝条的功能性状表达, 认识干旱胁迫下梭梭水力性状调整和非结构性碳水化合物含量动态, 分析其抗旱策略和潜在死亡原因, 为梭梭林保护和潜在分布区预测提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

实验地位于古尔班通古特沙漠南缘, 中国科学院阜康荒漠生态系统观测试验站的盐生植物园内(44.28° N, 87.93° E)。该地有典型的温带大陆气候, 夏季炎热干燥, 冬季寒冷。冬季最低气温-42.2 °C, 夏季最高气温44.4 °C, 年平均气温6.6 °C; 年降水量70–180 mm, 年蒸发量1 000 mm (Xu *et al.*, 2017)。该地土壤类型为盐碱土, 浅层土壤因蒸发而极度干燥。优势种植物有梭梭、白梭梭(*Haloxylon persicum*)、多枝柽柳(*Tamarix ramosissima*)等(Tiemuerbieke *et al.*, 2018)。

1.2 实验设计

以成年的梭梭为研究对象, 株高为(2.95 ± 0.24) m。选取两块样地, 一块样地作为对照, 另一块样地用作干旱处理。从2019年4月至2021年10月, 对照组内的梭梭在生长季内每月灌溉一次, 每次灌溉至土表

以上存在明显水层时停止, 让其始终保持相对湿润的土壤水分环境; 干旱处理组在实验期间则停止灌溉, 但并未遮除降水。在对照组和干旱处理组各选取4株梭梭, 对照组的梭梭生长健康, 未出现明显的枯枝; 而干旱处理组的梭梭长势衰弱, 植株更为矮小, 并且树冠外缘存在明显枯死的枝条。将每株梭梭个体冠缘外围的枝条划分为3个取样高度, 下部(0.3–0.6 m)、中部(1.3–1.6 m)和上部(2.3–2.6 m)。于2021年7–10月, 对所选择的梭梭进行实验。

1.3 实验方法

1.3.1 土壤含水量测定

在7月15日, 利用土钻分别对对照组和干旱处理组每株梭梭下方0–220 cm的土壤进行取样。0–100 cm土层每隔20 cm取样一次, 100–220 cm每隔40 cm取样一次。取样后立即装入铝盒, 带回实验室称其质量, 随后放入105 °C烘箱, 烘干至恒质量。

1.3.2 水分状况的测定

在7月20–25日, 该期间及其前一周并无降雨事件出现。对两块样地中选定的4株梭梭, 取上、中、下部带有同化枝(即具有光合能力的绿色细棒状叶)的枝条3–4根, 将其装入放有湿纸球的冰盒中, 随后带回实验室用压力室(Soil Moisture Equipment, Santa Barbara, USA)测定水势。该运输过程可近似认为同化枝的水势与枝条的水势达到平衡状态(Fang *et al.*, 2021)。黎明同化枝水势的测定时间为日出前的30 min, 正午同化枝水势(Ψ_{md})的测定在13:00–15:00。在测定黎明同化枝水势的同时, 选择枝条和同化枝进行含水量的测定。用万分之一天平称取鲜质量后, 将其放入65 °C烘箱烘干至恒质量, 用于计算含水量。

1.3.3 光合参数测定

在7月20–25日, 在测定完同化枝水势的同一天, 对梭梭同化枝的最大净光合速率进行测定。测定的时间在正午的11:00–13:00之间。同样对两块样地中的4株梭梭, 选择同一枝条上、中、下部的3–5片同化枝, 取下后将其放入装有蒸馏水的瓶中, 立即用LI-6400便携式光合仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定光合速率和气孔导度。光合仪2 cm × 3 cm叶室内的光强由红蓝光源提供, 光强设置为1 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 流速设置为500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ 。使用以下公式(Johnson *et al.*, 2011)对梭梭的气孔敏感性进行分析:

$$g_s = -m \ln VPD + b \quad (1)$$

式中, g_s 为气孔导度, b 为饱和水汽压差(VPD) = 1 kPa时的参考电导率, $-m$ 量化了 g_s 对VPD的敏感性。

1.3.4 枝条木质部导度损失率曲线与水力安全边界测定

在7月25日至8月30日期间, 使用空气注入法测定对照组和干旱处理组梭梭上、中及下部的枝条木质部导度损失率曲线。在6:30–7:30, 对两块样地中的3–4株梭梭上、中、下部各取1根大小基本一致无分枝的枝条。取样枝条的长度为0.8–1.2 m。取样后立即放入装有蒸馏水的桶里, 在水下重新剪去一小截(约1 cm), 并用黑色的塑料袋包裹住枝条。在实验开始前, 我们使用空气注入法(Brodribb & Feild, 2000)确定了梭梭的最大导管长度为(16.99 ± 1.57) cm。随后, 从取样枝条上剪一段长度为(20.90 ± 2.33) cm的枝条(Fang *et al.*, 2021), 将枝条两端的皮层去除, 随后将该枝条形态学下端连接至流速测定装置。该装置由65 cm高的水柱提供流速测定所需的压力, 流速的测定使用微流量计(Liqui-Flow ML120, Bronkhorst High-Tech BV, Ruurlo, The Netherlands), 由此可测得枝条的初始导度(K_i)。随后将枝条连接到冲洗装置, 冲洗液为20 mmol·L⁻¹ KCl溶液, 冲洗压力为130 kPa, 冲洗20–30 min后, 将其再次连接到流速测定装置测定最大导水度(K_{max})。

使用空气注入法让枝条产生栓塞(Chen *et al.*, 2021)。在测定前, 我们使用自然干燥法对空气注入法的可靠性进行了验证, 自然干燥法测得的P50为–3.20 MPa, P88为–7.09 MPa, 这与空气注入法的结果接近。将测定完最大导水度的枝条用刀片在其中间轻划, 以便让气体进入导管内, 随后放入压力室(Model 1505D-EXP, PMS Instrument Company, Albany, USA)的双头压力套中加压, 加压的时间为1 min (Rosner *et al.*, 2019)。随后将加压完的枝条放入去气蒸馏水中平衡30 min (Rosner *et al.*, 2006)。再次将其连接到流速测定装置测定其导水度(K_h)。然后, 重复该过程直到导度损失率(PLC)超过90% (Zolfaghar *et al.*, 2015)。PLC = $(K_{max} - K_h)/K_{max} \times 100$ 。枝条导度损失率曲线由枝条导度损失率和压力室所施加压力的函数关系得到, 使用sigmoidal拟合该函数关系, 该拟合过程使用R软件“fitplc”包完成 (Duursma & Choat, 2017)。拟合函数具体如下:

$$PLC = 100 / (1 + \exp[a(\Psi - b)]) \quad (2)$$

水力安全边界(HSM)的计算如下:

$$HSM50 = \Psi_{md} - P50 \quad (3)$$

$$HSM88 = \Psi_{md} - P88 \quad (4)$$

1.3.5 非结构性碳水化合物含量测定

在8月1–5日, 取每个处理3–4株梭梭上、中、下部的同化枝和枝条。取样后带回实验室, 放入105 °C烘箱30 min, 随后将烘箱温度调至65 °C烘48 h。将烘完的样品使用球磨仪(MM400, Retsch, Hann, Germany)粉碎装入自封袋。使用硫酸苯酚比色法测定非结构性碳水化合物含量(Zhang *et al.*, 2014)。使用UV -2401PC分光光度计(Shimadzu Corporation, Kyoto, Japan)在490 nm处测定组织中的可溶性糖和淀粉含量。非结构性碳水化合物含量为淀粉与可溶性糖含量之和。

1.3.6 比叶面积和胡伯尔值测定

在9月1–5日, 测定梭梭的比叶面积和胡伯尔值。各取对照组和干旱处理组4株梭梭上、中、下部的枝条1–2根。用扫描仪(Epson Perfection 2400 Photo, Seiko Epson, Nagano, Japan)扫描枝条末端的同化枝, 使用Image J软件计算扫描图片的同化枝面积。随后, 将同化枝放入65 °C烘箱烘干至恒质量, 并称其干质量。同时, 用游标卡尺测定枝条切口处的直径, 用于计算边材面积(由于所取枝条未形成明显的木髓, 可认为枝条的切面为边材面积)。比叶面积为同化枝面积与其干质量之比, 胡伯尔值为边材面积与其末端的同化枝面积之比。

1.4 数据分析

利用SPSS 21.0对土壤含水量、P50、P88、黎明同化枝水势、正午同化枝水势、同化枝含水量、枝条含水量、水力安全边界、净光合速率、气孔导度、同化枝非结构性碳水化合物含量、枝条非结构性碳水化合物含量、比叶面积和胡伯尔值进行单因素方差分析, 用Duncan法进行多重比较, 利用R 4.1.2中的“ggplot2”包进行绘图。气孔敏感性分析, 非结构性碳水化合物含量与导度损失率之间的关系在R中使用lm函数进行线性回归。采用R中的prcomp函数对梭梭各性状进行主成分分析, 用“ggbiplot”包展示主成分分析结果。

2 结果和分析

2.1 土壤含水量

除20和40 cm土层深度, 对照组其余土层的含水量均高于干旱处理组(图1)。此外, 对照组和干旱

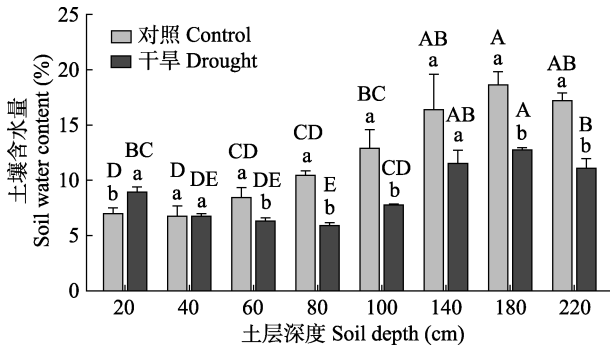


图1 梭梭样地不同土层深度的土壤含水量(平均值±标准误)。不同大写字母表示同一处理不同土层深度存在显著差异($p < 0.05$), 不同小写字母表示同一土层深度不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Soil water content at different depths in *Haloxylon ammodendron* sampling plot (mean ± SE). Different uppercase letters indicate significant differences among soil depths of the same treatment ($p < 0.05$), and different lowercase letters indicate significant differences between treatments of the same soil depth ($p < 0.05$).

处理组的土壤含水量均随土层深度的增加有上升的趋势。

2.2 水力性状

对照组梭梭各高度枝条的P50和P88与干旱处理组之间无显著差异(图2; 表1)。对照组梭梭各高度间的P50和P88无显著差异, 上、中和下部的平均P50为-4.15 MPa, 上、中、下部的平均P88为-7.28 MPa。

此外, 干旱处理组梭梭上、中、下部的P50和P88同样无显著差异, 上、中、下部的平均P50为-4.08 MPa, 而P88为-6.92 MPa。

对照组梭梭各高度的黎明同化枝水势、正午同化枝水势、同化枝含水量和枝条含水量均要高于干旱处理组, 但并不都存在显著性差异(图3)。无论是对照组还是干旱处理组, 各高度间的这些水分生理指标也无显著差异, 上、中、下部的的水分状况表现一致。此外, 对照组和干旱处理组的梭梭黎明同化枝水势普遍要高于P50, 而正午同化枝水势则均要低于P50, 且干旱处理组上部的正午同化枝水势要低于P88。具体而言, 对照组上、中、下部的平均黎明同化枝水势、正午同化枝水势、同化枝含水量和枝条含水量分别为: -2.53 MPa、-5.14 MPa、75.15%、30.26%, 而干旱处理组上、中、下部的平均黎明同化枝水势、正午同化枝水势、同化枝含水量和枝条含水量分别为: -3.99 MPa、-6.04 MPa、70.80%、25.39%。

不管是正午同化枝水势与P50之差(HSM50)或是正午同化枝水势与P88之差(HSM88)得到的水力安全边界, 均是干旱处理组要显著低于对照组(图4)。对照组上、中、下部的HSM50平均值为-1.00 MPa,

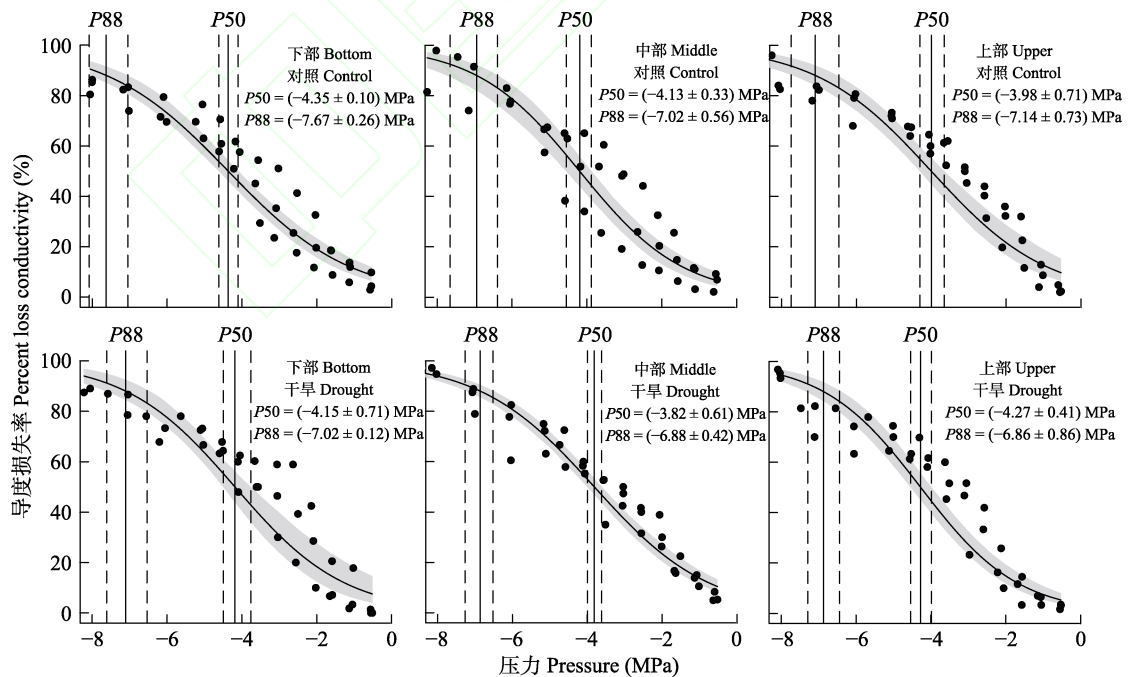


图2 梭梭木质部导度损失率曲线。垂直的实线分别表示最大导度损失50%和88%时木质部受到的压力(即木质部的水势)(P50、P88); 虚线和阴影为95%的置信区间。

Fig. 2 Percent loss of xylem conductivity for *Haloxylon ammodendron*. The vertical solid lines indicate the pressure on the xylem (i.e. the water potential of the xylem) for 50% and 88% loss of maximum hydraulic conductivity (P50, P88) respectively; the dashed lines and shaded areas are 95% confidence intervals.

表1 对照组和干旱处理组梭梭上、中和下部枝条最大导水度损失50%和88%的木质部水势(P_{50} 和 P_{88}) (平均值 \pm 标准误)**Table 1** Xylem water potential for 50% and 88% loss of maximum hydraulic conductivity (P_{50} , P_{88}) in upper, middle and lower branches of control and drought-treated *Haloxylon ammodendron* (mean \pm SE)

	P_{50} (MPa)			P_{88} (MPa)		
	下部 Bottom	中部 Middle	上部 Upper	下部 Bottom	中部 Middle	上部 Upper
对照组 Control	-4.35 ± 0.10^{Aa}	-4.13 ± 0.33^{Aa}	-3.98 ± 0.17^{Aa}	-7.67 ± 0.26^{Aa}	-7.02 ± 0.56^{Aa}	-7.10 ± 0.07^{Aa}
干旱组 Drought	-4.15 ± 0.17^{Aa}	-3.82 ± 0.16^{Aa}	-4.27 ± 0.14^{Aa}	-7.03 ± 0.21^{Aa}	-6.88 ± 0.24^{Aa}	-6.86 ± 0.09^{Aa}

不同大写字母表示同一处理不同高度间存在显著差异($p < 0.05$), 不同小写字母表示同一高度不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Different uppercase letters indicate significant differences among different heights of the same treatment ($p < 0.05$) and different lowercase letters indicate significant differences between treatments of the same height ($p < 0.05$).

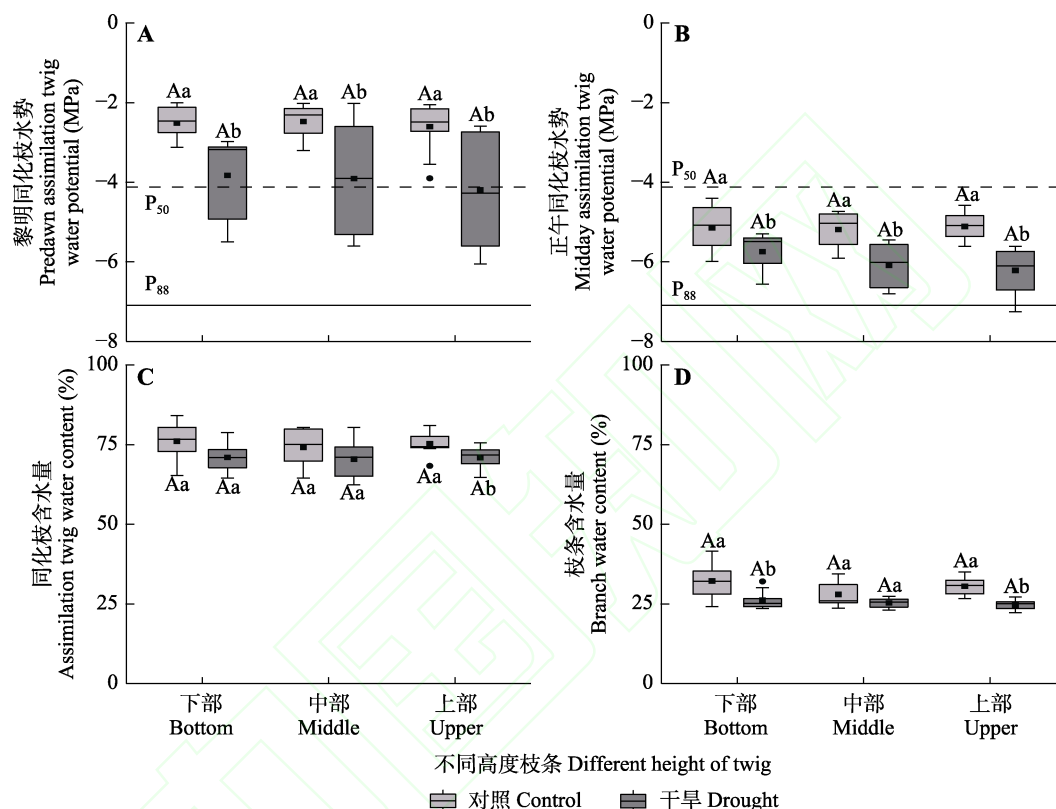


图3 对照组和干旱处理组梭梭不同高度枝条的黎明同化枝水势、正午同化枝水势、同化枝含水量和枝条含水量(平均值 \pm 标准误)。 P_{50} 和 P_{88} 分别为最大导水度损失50%和88%的木质部水势。不同大写字母表示同一处理不同高度水平间存在显著差异($p < 0.05$), 不同小写字母表示同一高度水平不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Predawn assimilation twig water potential, midday assimilation twig water potential, twig water content and branch water content among different heights of *Haloxylon ammodendron* in control and drought treatment groups (mean \pm SE). P_{50} and P_{88} are the xylem water potentials for 50% and 88% loss of maximum hydraulic conductivity, respectively. Different uppercase letters indicate significant differences among different heights of the same treatment ($p < 0.05$) and different lowercase letters indicate significant differences between different treatments of the same height ($p < 0.05$).

而HSM88的平均值为2.13 MPa。对于干旱处理组, 上、中、下部的HSM50以及HSM88的平均值分别为: -1.97 MPa、 0.87 MPa。此外, 虽然干旱处理组的HSM50以及HSM88随高度的增加有显著变化, 但在不同高度带间差异较小。

2.3 光合特性

与对照处理组相比, 除下部的净光合速率外, 干旱组梭梭各高度的净光合速率和气孔导度无显著差异。无论是对照组还是干旱处理组, 上、中、下部

间的净光合速率和气孔导度无显著差异(图5)。对照组上、中、下部的净光合速率和气孔导度的平均值分别为: $17.94 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $0.09 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。而干旱处理组上、中、下部的净光合速率和气孔导度的平均值分别为: $22.01 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $0.07 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

图6展示了梭梭的气孔导度与饱和水汽压差之间的关系。结果表明, 气孔导度与饱和水汽压差的线性回归结果并不显著, 表明气孔导度对饱和水汽压差的增加并不敏感。

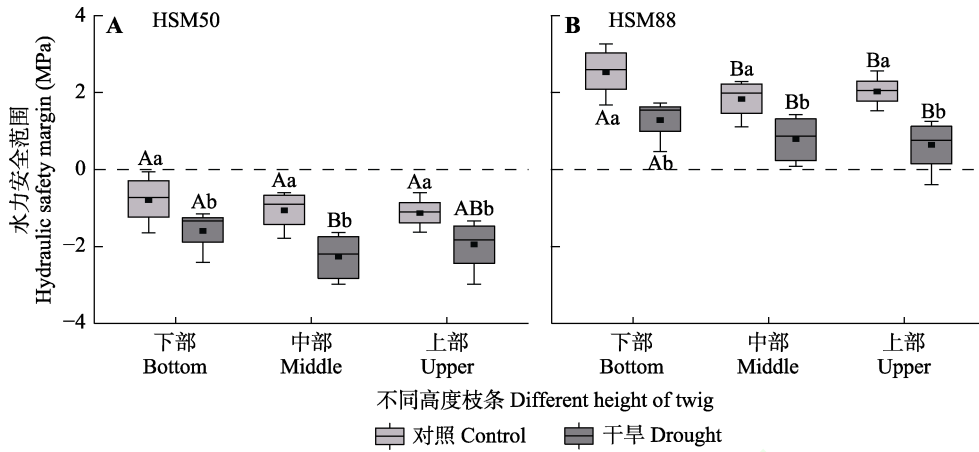


图4 对照组和干旱处理组梭梭不同高度枝条的水力安全边界(平均值±标准误)。HSM50和HSM88分别为正午同化枝水势与P50和P88之差。不同大写字母表示同一处理不同高度水平间存在显著差异($p < 0.05$), 不同小写字母表示同一高度水平不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 4 Hydraulic safety margin among different heights of *Haloxylon ammodendron* in control and drought treatment groups (mean \pm SE). HSM50 and HSM88 are the difference between the midday assimilation twig water potential and P50 and P88, respectively. Different uppercase letters indicate significant differences among different heights of the same treatment ($p < 0.05$) and different lowercase letters indicate significant differences between different treatments of the same height ($p < 0.05$).

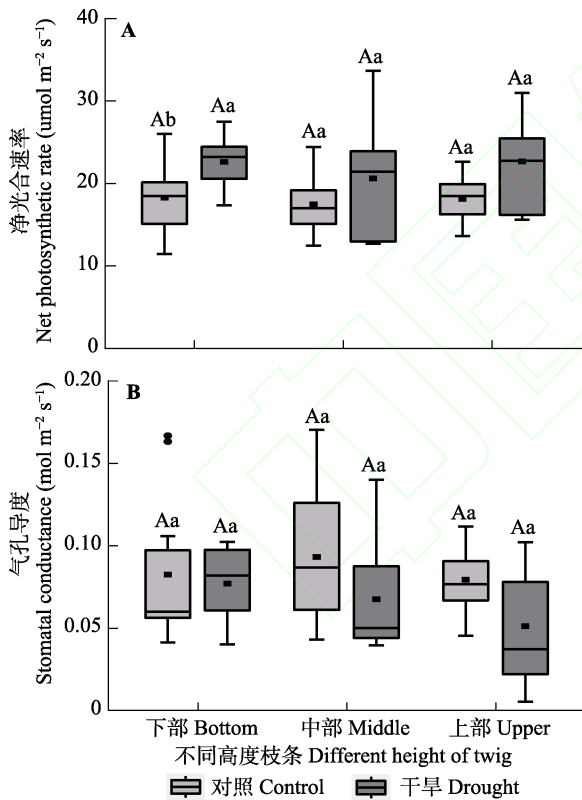


图5 对照组和干旱处理组梭梭不同高度枝条的光合速率和气孔导度(平均值±标准误)。不同大写字母表示同一处理不同高度水平间存在显著差异($p < 0.05$), 不同小写字母表示同一高度水平不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 5 Photosynthetic rate and stomatal conductance among different heights of *Haloxylon ammodendron* in control and drought treatment groups (mean \pm SE). Different uppercase letters indicate significant differences among different heights of the same treatment ($p < 0.05$) and different lowercase letters indicate significant differences between different treatments of the same height ($p < 0.05$).

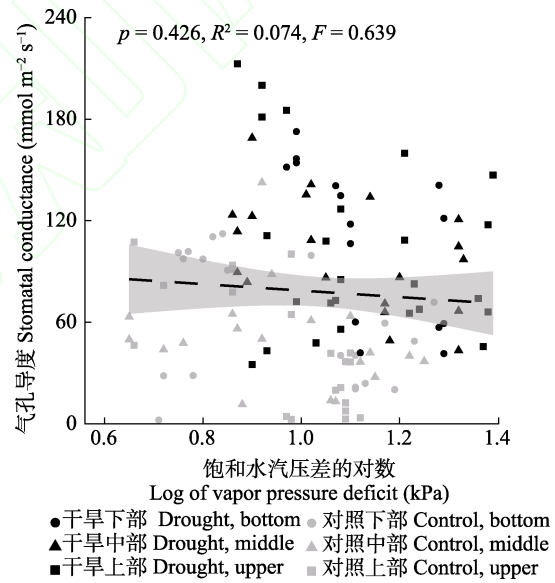


图6 梭梭气孔导度对饱和和水汽压差的响应。阴影为95%的置信区间。

Fig. 6 Response of *Haloxylon ammodendron* stomatal conductance to vapor pressure deficit. The shaded areas are 95% confidence intervals.

2.4 非结构性碳水化合物含量

干旱处理组各高度的同化枝和枝条非结构性碳水化合物含量均要高于对照组(图7)。对照组和干旱处理组上、中、下部间的同化枝和枝条非结构性碳水化合物含量均无显著差异。对照组上、中、下部的同化枝和枝条非结构性碳水化合物含量平均值分别为: 6.06%、3.97%, 而干旱处理组上、中、下部的同化枝和枝条非结构性碳水化合物含量平均值分别

为: 7.40%、4.49%。干旱处理组的同化枝和枝条非结构性碳水化合物含量的升高主要是由可溶性糖含量的升高所引起(表2)。

为了进一步探究梭梭的死亡是否存在碳饥饿和水力失效的耦合作用, 检验了干旱处理组梭梭枝条木质部导度损失率与枝条非结构性碳水化合物之间的线性关系(图8)。结果表明, 导度损失率与可溶性糖、淀粉以及非结构性碳水化合物含量间的相关关系均不显著, 不存在碳饥饿和水力失效间的相互作用。

2.5 胡伯尔值和比叶面积

干旱处理组各高度的胡伯尔值要普遍高于对照组, 而比叶面积要普遍低于对照组(图9)。此外, 无论

是对照组还是干旱处理组, 其上、中、下部间的比叶面积和胡伯尔值均无显著性差异。对照组上、中、下部的胡伯尔值和比叶面积的平均值分别为: 6.33 $\text{cm}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ 、43.14 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$, 而干旱处理组上、中、下部的胡伯尔值和比叶面积的平均值分别为: 11.00 $\text{cm}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ 、36.84 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 。

2.6 梭梭的抗旱策略

PC1和PC2分别解释了47.2%和13.1%的性状变异(图10A)。沿PC1轴正向, 干旱处理组梭梭位于水力性状与碳收益增强一侧(胡伯尔值、P50、P88、同化枝和枝条非结构性碳水化合物含量), 而对照组则位于PC1轴的负向, 有较好的水分状况, 维持较高的水势及水力安全边界(如 Ψ_{pd} 、 Ψ_{md} 、HSM50和

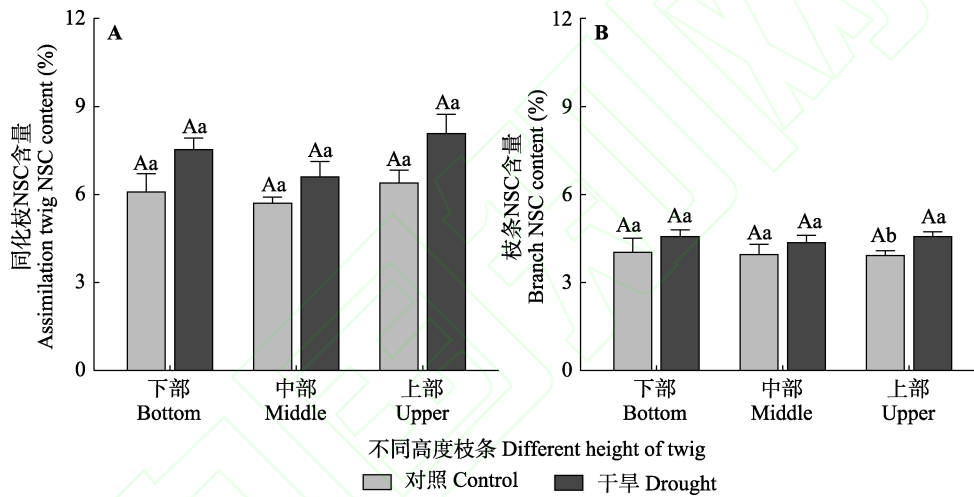


图7 对照组和干旱处理组梭梭不同高度枝条的同化枝和枝条的非结构性碳水化合物(NSC)含量(平均值±标准误)。不同大写字母表示同一处理不同高度水平间存在显著差异($p < 0.05$), 不同小写字母表示同一高度水平不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 7 Nonstructural carbohydrate (NSC) content of assimilation twigs and branches among different heights of *Haloxylon ammodendron* in control and drought treatment groups (mean ± SE). Different uppercase letters indicate significant differences among different heights of the same treatment ($p < 0.05$) and different lowercase letters indicate significant differences between different treatments of the same height ($p < 0.05$).

表2 对照组和干旱处理组梭梭不同高度枝条的同化枝和枝条的可溶性糖和淀粉含量(平均值±标准误)

Table 2 Soluble sugar and starch contents of assimilation twigs and branches among different heights of *Haloxylon ammodendron* in control and drought treatment groups (mean ± SE)

处理 Treatment	高度 Height	同化枝 Assimilation twig		枝条 Branch	
		可溶性糖 Soluble sugar (%)	淀粉 Starch (%)	可溶性糖 Soluble sugar (%)	淀粉 Starch (%)
对照 Control	下部 Bottom	2.48 ± 0.45 ^{Ab}	3.61 ± 0.62 ^{Aa}	2.62 ± 0.70 ^{Aa}	1.41 ± 0.17 ^{Aa}
	中部 Middle	2.57 ± 0.14 ^{Ab}	3.13 ± 0.30 ^{Aa}	2.21 ± 0.39 ^{Ab}	1.75 ± 0.28 ^{Aa}
	上部 Upper	2.83 ± 0.24 ^{Ab}	3.57 ± 0.59 ^{Aa}	2.22 ± 0.20 ^{Ab}	1.71 ± 0.29 ^{Aa}
干旱 Drought	下部 Bottom	3.81 ± 0.37 ^{Aa}	3.72 ± 0.56 ^{Aa}	3.01 ± 0.27 ^{Aa}	1.56 ± 0.07 ^{Aa}
	中部 Middle	3.48 ± 0.58 ^{Aa}	3.12 ± 0.59 ^{Aa}	3.01 ± 0.14 ^{Aa}	1.34 ± 0.33 ^{Aa}
	上部 Upper	4.43 ± 0.49 ^{Aa}	3.65 ± 0.71 ^{Aa}	3.03 ± 0.19 ^{Aa}	1.53 ± 0.13 ^{Aa}

不同大写字母表示同一处理不同高度水平间存在显著差异($p < 0.05$), 不同小写字母表示同一高度水平不同处理间差异显著($p < 0.05$)。Different uppercase letters indicate significant differences among different heights of the same treatment ($p < 0.05$) and different lowercase letters indicate significant differences between different treatments of the same heights ($p < 0.05$).

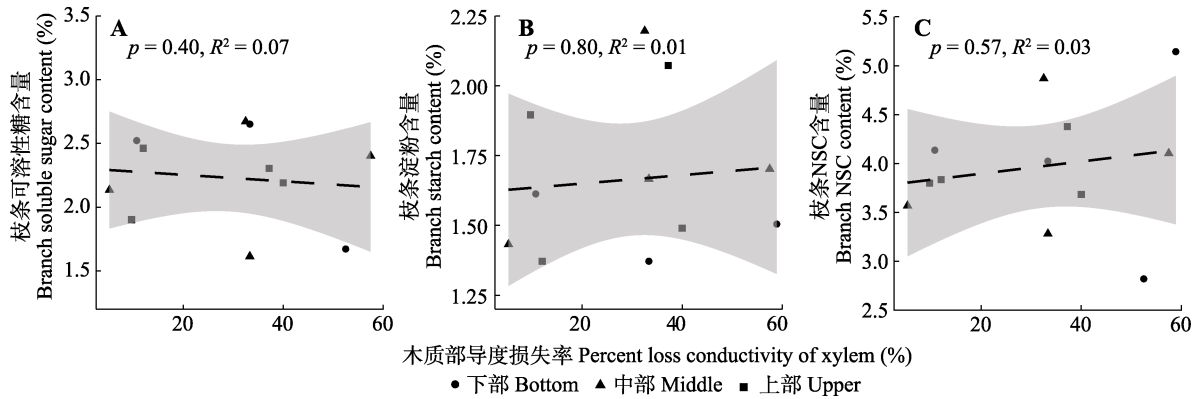


图8 干旱处理组梭梭枝条木质部导度损失率与枝条非结构性碳水化合物(NSC)含量之间的关系。
Fig. 8 Relationship between branch xylem hydraulic conductivity loss rate and nonstructural carbohydrate (NSC) content of *Haloxylon ammodendron* indrought treatment group.

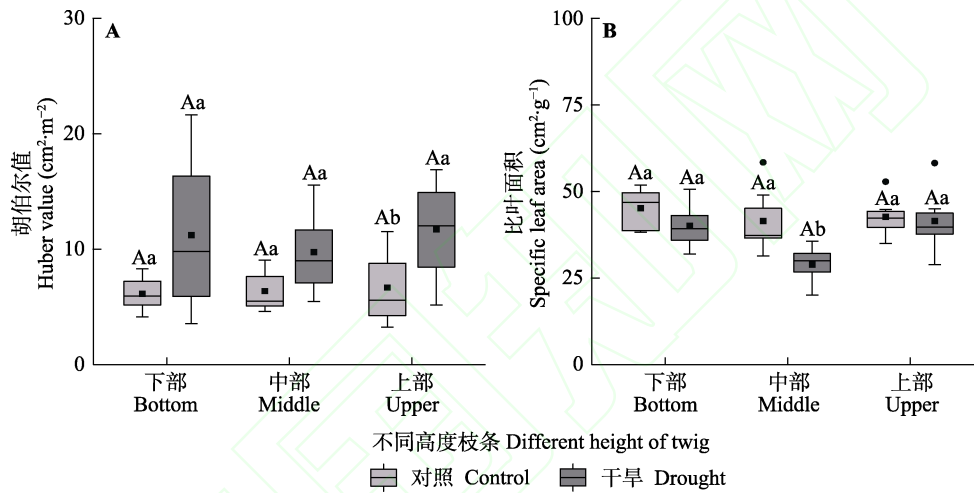


图9 对照组和干旱处理组梭梭不同高度枝条的胡伯尔值和比叶面积(平均值±标准误)。不同大写字母表示同一处理不同树高水平间存在显著差异($p < 0.05$), 不同小写字母表示同一树高水平不同处理间差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 9 Huber value and specific leaf area among different heights of *Haloxylon ammodendron* in control and drought treatment groups (mean \pm SE). Different uppercase letters indicate significant differences among different heights of the same treatment ($p < 0.05$) and different lowercase letters indicate significant differences between different treatments of the same heights ($p < 0.05$).

HSM88)。t检验表明, 干旱处理组和对照组的PC1得分存在着显著的差异, 干旱处理组得分高于对照组, 表明其水力性状与碳收益增强, 但同化枝水势和水力安全边界等会下降(图10B)。此外, 对于干旱处理组和对照组各高度各项性状PC1得分的ANOVA检验发现, 不同高度间的得分不存在显著差异, 即干旱处理虽增强了碳收益和水力性状, 但树冠外缘枝条上、中、下部在干旱胁迫下会同时降低水势, 由此可能引发水力失效, 而不具有高度上的先后顺序(图10C、10D)。

3 讨论

3.1 干旱胁迫下梭梭的水力性状变化

水力性状已被证明是理解干旱事件中树木死亡

机制的有效指标(Trugman *et al.*, 2021)。如Anderegg等(2016)通过对全球475个物种的meta分析, 证明水力性状是预测植物死亡率的最佳方法, 解释了70%的死亡率。P50和P88以及水力安全边界是水力性状中树木死亡的重要预测因子, 分别表征了木质部导水度损失50%和88%时的水势(Anderegg *et al.*, 2016; Powers *et al.*, 2020)。一般而言, P50和P88越大(越接近于0), 水力安全边界越窄, 树木的栓塞脆弱性越高(Anderegg *et al.*, 2016)。在本研究中, 对照组和干旱处理组之间的P50、P88并不存在显著差异, 干旱后的梭梭并没有获得更高的栓塞抗性。而有研究指出, 树木的栓塞抗性在种内的变异较小, 而在种间由于不同性状之间的权衡使得其存在较大的变异(Mayr *et al.*, 2010; L'opez *et al.*, 2021)。对此, 可能的

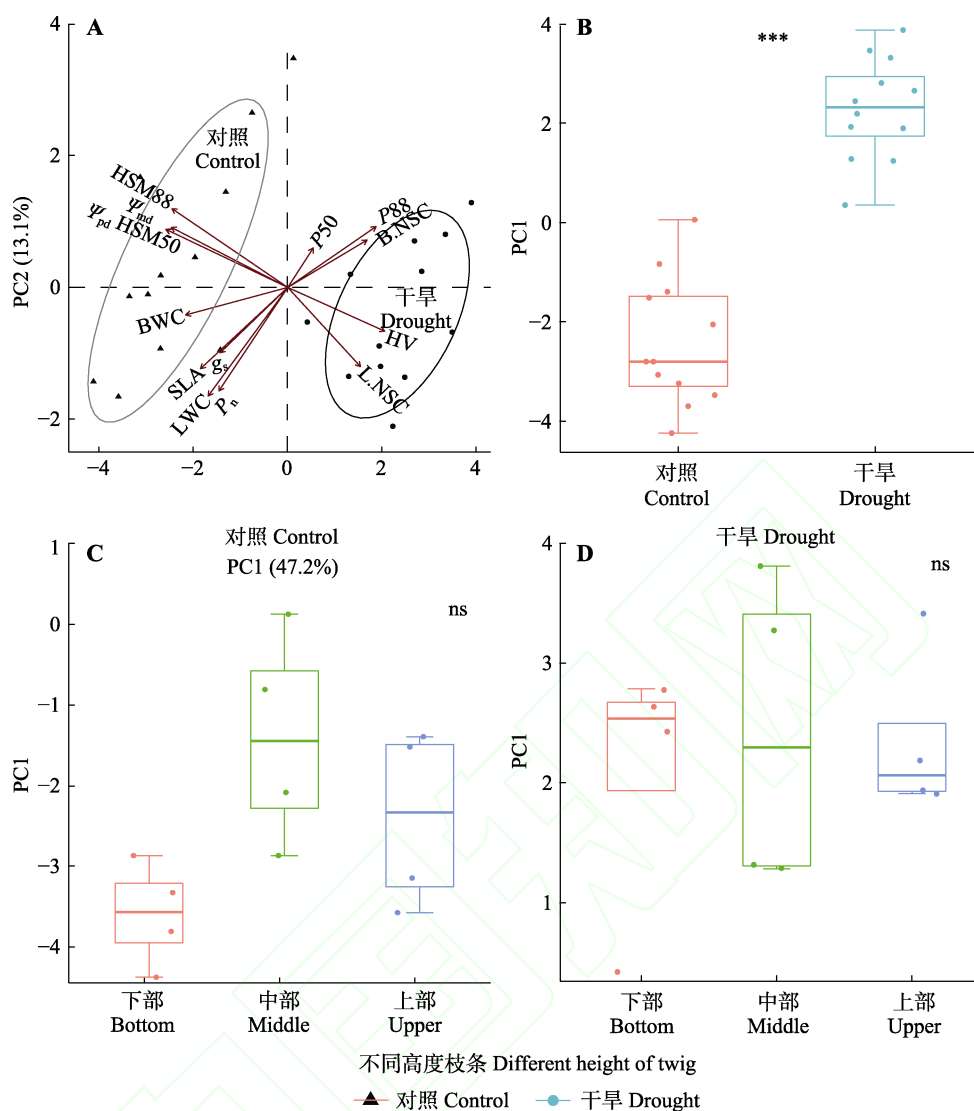


图10 梭梭抗旱策略的主成分(PC)分析。ns, 无显著差异; ***, $p < 0.001$ 。 Ψ_{md} , 正午同化枝水势; Ψ_{pd} , 黎明同化枝水势; B.NSC, 枝条非结构性碳水化合物含量; BWC, 枝条含水量; g_s , 气孔导度; HSM50, $\Psi_{md} - P50$; HSM88, $\Psi_{md} - P88$; HV, 胡伯尔值; L.NSC, 同化枝非结构性碳水化合物含量; LWC, 同化枝含水量; $P50$, 导水度损失50%时的木质部水势; $P88$, 导水度损失88%时的木质部水势; P_n , 净光合速率; SLA, 比叶面积。

Fig. 10 Principal component (PC) analysis of each trait of drought resistance strategies for *Haloxylon ammodendron*. ns, no significant difference; ***, $p < 0.001$. Ψ_{md} , midday assimilation twig water potential; Ψ_{pd} , predawn assimilation twig water potential; B.NSC, nonstructural carbohydrate content of branch; BWC, branch water content; g_s , stomatal conductance; HSM50, $\Psi_{md} - P50$; HSM88, $\Psi_{md} - P88$; HV, Huber value; L.NSC, nonstructural carbohydrate content of assimilation twigs; LWC, assimilation twig water content; $P50$, xylem water potentials for 50% loss of maximum hydraulic conductivity; $P88$, xylem water potentials for 88% loss of maximum hydraulic conductivity; P_n , net photosynthetic rate; SLA, specific leaf area.

解释是由于成熟维管植物的导管组织是由失去活性的细胞组成, 通常可塑性有限, 因此在物理结构方面决定了 $P50$ 或 $P88$ 的相对稳定(Choat *et al.*, 2012)。此外, 梭梭 $P50$ 和 $P88$ 并未随高度发生变化(表1)。这与Fang等(2021)对小青杨等乔木的研究结果不同, 他们的研究发现, $P50$ 随树高的增加而升高, 且高度的增加加剧了小青杨的水力限制, 使得随高度增加的栓塞脆弱性提高。但这种认识并不是对所有生境

中的树木都适用, 有学者指出在受干旱胁迫的生境, 这种树高与栓塞脆弱性的协变较小, 不同高度器官死亡的风险均较高(Trugman *et al.*, 2021)。Liu等(2019)对1 281种木本植物的水力性状与树高之间关系的研究指出, 灌木的 $P50$ 不随树木高度发生变化。梭梭属灌木或小乔木, 多分枝, 顶端优势不明显, 有记录的高度达10 m (Sage & Sultmanis, 2016)。本研究中的梭梭高度较低(2.95 ± 0.24 m), 属灌木形态,

可能并不会改变树体垂直高度上的导管结构, 不同高度的枝条木质部均具有相对较高的栓塞抵抗力, 因此P50和P88并未随高度发生变化。Beikircher和Mayr (2008)的研究同样发现灌木形态的*Juniperus communis* ssp. *communis*上、中、下部的P50无显著的差异。但本研究结果是否可以拓展到乔木化的梭梭个体, 仍有待商榷。

叶片水分状况很大程度受茎干水力性状的限制 (Fu *et al.*, 2012)。水势与水力性状密切相关, 是反映树木水分亏缺状况的重要指标, 其值高低可以直接表征树木受到环境胁迫程度的大小 (Breshears *et al.*, 2009)。Koch等(2004)对北美红杉 (*Sequoia sempervirens*) (高达112.7 m)的研究指出, 木质部的水势随树高的增加而降低, 存在明显的水力限制; Fang等(2021)对小青杨(树高约10 m)的研究同样指出其水势随树高的增加显著下降。在本研究中, 表征梭梭水分状况的性状(黎明同化枝水势、正午同化枝水势、同化枝含水量以及枝条含水量)均未随高度增加发生显著变化(图3)。按照 $0.01 \text{ MPa} \cdot \text{m}^{-1}$ 的水势梯度 (Scholander *et al.*, 1965), 可能不会对梭梭产生明显的水力限制。同化枝或枝条的水分状况随树高变化不显著的结果, 符合水力限制假说的基本假定。同化枝水势和P50或P88之差所得到的水力安全边界表明, 干旱胁迫下梭梭的水力安全边界要显著降低, 且在不同枝条高度间的差异较小。此外, 通过主成分分析发现, 干旱胁迫下不同高度的枝条木质部发生水力失效的风险并无显著差异(图10D)。这表明在极端干旱事件下, 梭梭树冠外缘不同高度枝条水势可能会同时接近P88, 并引发栓塞导致水力失效, 出现树冠外缘枝条同时枯死的现象。这与Davis等(2002)对*Ceanothus crassifolius*的研究结果相似。许多灌木树种, 在干旱生境下由于边材的不对称生长形成独立且冗余的分枝, 导致边材水力结构分裂成独立的水力模块 (Schenk *et al.*, 2008), 而我们推测这是梭梭的一种自我保护机制。这种树冠外缘枝条的枯死与水力分割理论一致, 即植物的长期生存受益于在干旱胁迫下选择性的脱落部分外缘或末端器官, 以防止进一步的水分流失, 从而保护更多碳昂贵的近端器官 (Fang *et al.*, 2021), 这被认为对缺水环境中的树木更有利 (Hochberg *et al.*, 2017)。

3.2 干旱胁迫下梭梭的碳收支权衡

植物死亡过程中的碳收支和水力性状高度相关,

并且可能相互作用 (Anderegg *et al.*, 2012)。之前的研究表明, 受干旱胁迫的影响, 气孔关闭来防止水势的进一步下降, 由此可能带来碳收支的不平衡 (Sevanto *et al.*, 2014)。然而, 在本研究中, 梭梭的净光合速率以及气孔导度普遍没有受干旱胁迫的影响, 且不存在高度上的差异。通过对梭梭的气孔敏感性分析发现, 梭梭的气孔对一定程度的干旱胁迫并没有表现出气孔导度下降的现象(图6), 这表明梭梭的气孔行为对水分亏缺不敏感, 与Wu等(2019)的研究结果一致。这也使得梭梭能够在干旱胁迫下维持气孔导度来保证光合作用。此外, 由于干旱胁迫下梭梭的胡伯尔值有所增加(相比对照组上、中、下部平均值提高73.4%), 比叶面积有所减小(相对于对照组上、中、下部平均值减小14.6%) (图9), 这减少了同化枝的水分散失, 同时还增加了枝条向同化枝的水分供给能力, 这使得梭梭在干旱胁迫下可以维持一定的气孔导度进行固碳。

非结构性碳水化合物作为光合作用的主要产物, 参与了包括运输、能量代谢和渗透调节等生理过程 (Hartmann & Trumbore, 2016)。当前对于干旱胁迫下植物的非结构性碳水化合物含量动态的理解是多样的 (Martinez-Vilalta *et al.*, 2016)。通常, 在干旱胁迫初期, 由于植物生长先于光合停止, 非结构性碳水化合物含量前期会有所升高, 而在后期由于生理代谢过程的能量消耗, 其含量将会下降 (McDowell, 2011; Zhang *et al.*, 2015)。但有研究指出, 干旱期间树木体内的非结构性碳水化合物含量并不会下降 (Anderegg *et al.*, 2012), 甚至最后会升高 (Fang *et al.*, 2021; Gong *et al.*, 2021)。本研究中的非结构性碳水化合物含量在干旱期间并没有降低, 甚至有所升高, 各器官的非结构性碳水化合物含量也未随枝条高度的增加发生显著变化(图7)。通常, 等水势植物较早地关闭气孔以减少水分散失来降低栓塞的风险, 而非等水势植物能维持一定的气孔导度来最大程度进行光合固碳 (Martinez-Vilalta & Garcia-Forner, 2017)。因此, 梭梭同化枝在干旱胁迫期间维持气孔导度来获取碳是其非结构性碳水化合物含量维持稳定的重要原因(图5), 这表明碳饥饿不是梭梭干旱期间死亡的主要原因。此外, Sevanto等(2014)对*Pinus edulis*的研究指出, 在干旱期间碳饥饿与水力失效同时发生, 水力失效导致韧皮部运输功能受阻, 从而引发植物的碳饥饿, 这为树木的死亡机制提供了

一种新的见解。对此, 为了避免碳饥饿和水力失效的耦合, 混淆梭梭实际的死亡原因, 本研究分析了非结构性碳水化合物含量与水力性状之间的关系, 而最终的结果表明水力失效与碳饥饿之间并不存在耦合作用(图8)。虽然本研究的结果表明梭梭树冠外缘枝条的枯死是由于水力失效, 但由于当前对树木的死亡尚无统一定义(Hartmann *et al.*, 2018)。因此, 未来研究需要加强长期干旱下梭梭的功能性状观测, 探究其抗旱过程中的生理以及表型变化以明确可用于预测梭梭生存时限的阈值参数。

4 结论

综上所述, 同化枝和枝条水分状况受干旱胁迫的影响明显下降, 并且正午叶水势趋近于P88, 水力安全边界显著降低, 但不随高度变化, 树冠外缘枝条存在较大的枯死风险。此外, 梭梭的同化枝的气孔对水分亏缺的敏感性低, 在一定程度的水分亏缺下可正常进行光合作用, 这使得梭梭同化枝和枝条中的非结构性碳水化合物含量能在干旱期间维持稳定, 甚至略有升高。而对梭梭枝条水力性状和非结构性碳水化合物含量之间的关系研究发现, 水力失效与碳饥饿之间并不存在相互作用。

致谢 感谢新疆师范大学陈家祯、任佳宝在实验工作中给予的帮助。

参考文献

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, *et al.* (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684.
- Anderegg WRL, Berry JA, Smith DD, Sperry JS, Anderegg LDL, Field CB (2012). The roles of hydraulic and carbon stress in a widespread climate-induced forest die-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109, 233-237.
- Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini AFA, Choat B, Jansen S (2016). Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 5024-5029.
- Anderegg WRL, Konings AG, Trugman AT, Yu KL, Bowling DR, Gabbitas R, Karp DS, Pacala S, Sperry JS, Sulman BN, Zenes N (2018). Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature*, 561, 538-541.
- Anest A, Charles-Dominique T, Maurin O, Millan M, Edelin C, Tomlinson KW (2021). Evolving the structure: climatic and developmental constraints on the evolution of plant architecture. A case study in *Euphorbia*. *New Phytologist*, 231, 1278-1295.
- Beikircher B, Mayr S (2008). The hydraulic architecture of *Juniperus communis* L. ssp. *communis*: shrubs and trees compared. *Plant, Cell & Environment*, 31, 1545-1556.
- Bond WJ, Midgley JJ (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 45-51.
- Breshears DD, Myers OB, Meyer CW, Barnes FJ, Zou CB, Allen CD, McDowell NG, Pockman WT (2009). Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 185-189.
- Brodribb TJ, Cochard H (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*, 149, 575-584.
- Brodribb TJ, Feild TS (2000). Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell and Environment*, 23, 1381-1388.
- Carter JL, White DA (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.
- Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, Rodrigues ML, Ricardo CP, Osório ML, Carvalho I, Faria T, Pinheiro C (2002). How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany*, 89, 907-916.
- Chen, YJ, Choat B, Sterck F, Maenpuen P, Katabuchi M, Zhang SB, Tomlinson KW, Oliveira RS, Zhang YJ, Shen JX, Cao KF, Jansen S (2021). Hydraulic prediction of drought-induced plant dieback and top-kill depends on leaf habit and growth form. *Ecology Letters*, 24, 2350-2363.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG, Jacobsen AL, Lens F, Maherali H, Martínez-Vilalta J, Mayr S, *et al.* (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752-755.
- Cooper DJ, D'Amico DR, Scott ML (2003). Physiological and morphological response patterns of *Populus deltoides* to alluvial groundwater pumping. *Environmental Management*, 31, 215-226.
- Dai AG (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 3, 52-58.
- Dai Y, Zheng XJ, Tang LS, Li Y (2015). Stable oxygen isotopes reveal distinct water use patterns of two *Haloxylon*

- species in the Gurbantonggut Desert. *Plant and Soil*, 389, 73-87.
- Davis SD, Ewers FW, Sperry JS, Portwood KA, Crocker MC, Adams GC (2002). Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure. *American Journal of Botany*, 89, 820-828.
- Duursma R, Choat B (2017). fitple-an R package to fit hydraulic vulnerability curves. *Journal of Plant Hydraulics*, 4, e002. DOI: 10.20870/jph.2017.e002.
- Fang LD, Ning QR, Guo JJ, Gong XW, Zhu JJ, Hao GY (2021). Hydraulic limitation underlies the dieback of *Populus pseudosimonii* trees in water-limited areas of Northern China. *Forest Ecology and Management*, 483, 118764. DOI: 10.1016/j.foreco.2020.118764.
- Fu PL, Jiang YJ, Wang AY, Brodribb TJ, Zhang JL, Zhu SD, Cao KF (2012). Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany*, 110, 189-199.
- Garcia-Forner N, Adams HD, Sevanto S, Collins AD, Dickman LT, Hudson PJ, Zeppel MJB, Jenkins M, Powers H, Martinez-Vilalta J, McDowell NG (2016). Responses of two semiarid conifer tree species to reduced precipitation and warming reveal new perspectives for stomatal regulation. *Plant, Cell & Environment*, 39, 38-49.
- Giorgi F, Coppola E, Raffaele F (2014). A consistent picture of the hydroclimatic response to global warming from multiple indices: models and observations. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 119, 11695-11708.
- Gong CM, Wang JJ, Hu CX, Wang JH, Ning PB, Bai J (2015). Interactive response of photosynthetic characteristics in *Haloxylon ammodendron* and *Hedysarum scoparium* exposed to soil water and air vapor pressure deficits. *Journal of Environmental Sciences (China)*, 34, 184-196.
- Gong XW, Guo JJ, Fang LD, Bucci SJ, Goldstein G, Hao GY (2021). Hydraulic dysfunction due to root-exposure-initiated water stress is responsible for the mortality of *Salix gordejvii* shrubs on the windward slopes of active sand dunes. *Plant and Soil*, 459, 185-201.
- Grossiord C, Sevanto S, Dawson TE, Adams HD, Collins AD, Dickman LT, Newman BD, Stockton EA, McDowell NG (2017). Warming combined with more extreme precipitation regimes modifies the water sources used by trees. *New Phytologist*, 213, 584-596.
- Hartmann H, Moura CF, Anderegg WRL, Ruehr NK, Salmon Y, Allen CD, Arndt SK, Breshears DD, Davi H, Galbraith D, Ruthrof KX, Wunder J, Adams HD, Bloemen J, Cailleret M, et al. (2018). Research frontiers for improving our understanding of drought induced tree and forest mortality. *New Phytologist*, 218, 15-28.
- Hartmann H, Trumbore S (2016). Understanding the roles of nonstructural carbohydrates in forest trees—from what we can measure to what we want to know. *New Phytologist*, 211, 386-403.
- Hochberg U, Windt CW, Ponomarenko A, Zhang YJ, Gersony J, Rockwell FE, Holbrook NM (2017). Stomatal closure, basal leaf embolism, and shedding protect the hydraulic integrity of grape stems. *Plant Physiology*, 174, 764-775.
- Hoover DL, Duniway MC, Belnap J (2015). Pulse-drought atop press-drought: unexpected plant responses and implications for dryland ecosystems. *Oecologia*, 179, 1211-1221.
- Huang JP, Ma JR, Guan XD, Li Y, He YL (2019). Progress in semi-arid climate change studies in China. *Advances in Atmospheric Sciences*, 36, 922-937.
- Huang JP, Yu HP, Guan XD, Wang GY, Guo RX (2016). Accelerated dryland expansion under climate change. *Nature Climate Change*, 6, 166-171.
- Johnson DM, McCulloh KA, Meinzer FC, Woodruff DR, Eissenstat DM, Phillips N (2011). Hydraulic patterns and safety margins, from stem to stomata, in three eastern US tree species. *Tree Physiology*, 31, 659-668.
- Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, Davis SD (2004). The limits to tree height. *Nature*, 428, 851-854.
- Li BF, Chen YN, Shi X, Chen ZS, Li WH (2013). Temperature and precipitation changes in different environments in the arid region of northwest China. *Theoretical and Applied Climatology*, 112, 589-596.
- Li JY, Chang H, Liu T, Zhang C (2019). The potential geographical distribution of *Haloxylon* across Central Asia under climate change in the 21st century. *Agricultural and Forest Meteorology*, 275, 243-254.
- Li Y, Zheng XJ, Wang YG, Xu GQ, Liu R (2021). Experiment and simulation platform for oasis-desert symbiotic relationship (ODP). *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 36, 1506-1514. [李彦, 郑新军, 王玉刚, 徐贵青, 刘冉 (2021). 绿洲-荒漠共生关系实验模拟平台(绿洲-荒漠平台). 中国科学院院刊, 36, 1506-1514.]
- Liu H, Gleason SM, Hao GY, Hua L, He PC, Goldstein G, Ye Q (2019). Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale. *Science Advances*, 5, eaav1332. DOI: 10.1126/sciadv.aav1332.
- López R, Cano FJ, Martin-StPaul NK, Cochard H, Choat B (2021). Coordination of stem and leaf traits define different strategies to regulate water loss and tolerance ranges to aridity. *New Phytologist*, 230, 497-509.
- Lü XP, Gao HJ, Zhang L, Wang YP, Shao KZ, Zhao Q, Zhang JL (2019). Dynamic responses of *Haloxylon ammodendron* to various degrees of simulated drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 139, 121-131.
- Martinez-Vilalta J, Garcia-Forner N (2017). Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought: deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell & Environment*, 40, 962-976.
- Martinez-Vilalta J, Sala AN, Asensio D, Galiano L, Hoch G, Palacio S, Piper FI, Lloret F (2016). Dynamics of non-

- structural carbohydrates in terrestrial plants: a global synthesis. *Ecological Monographs*, 86, 495-516.
- Mayr S, Beikircher B, Obkircher MA, Schmid P (2010). Hydraulic plasticity and limitations of alpine *Rhododendron* species. *Oecologia*, 164, 321-330.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yeepez EA (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719-739.
- McDowell NG (2011). Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology*, 155, 1051-1059.
- Noy-Meir I (1973). Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4, 25-51.
- Powers JS, Vargas GG, Brodrribb TJ, Schwartz NB, Pérez-Aviles D, Smith-Martin CM, Becknell JM, Aureli F, Blanco R, Calderón-Morales E, Calvo-Alvarado JC, Calvo-Obando AJ, Chavarría MM, Carvajal-Vanegas D, Jiménez-Rodríguez CD, et al. (2020). A catastrophic tropical drought kills hydraulically vulnerable tree species. *Global Change Biology*, 26, 3122-3133.
- Rosner S, Heinze B, Savi T, Dalla-Salda G (2019). Prediction of hydraulic conductivity loss from relative water loss: new insights into water storage of tree stems and branches. *Physiologia Plantarum*, 165, 843-854.
- Rosner S, Klein A, Wimmer R, Karlsson B (2006). Extraction of features from ultrasound acoustic emissions: a tool to assess the hydraulic vulnerability of Norway spruce trunkwood? *New Phytologist*, 171, 105-116.
- Sage RF, Sultmanis S (2016). Why are there no C₄ forests? *Journal of Plant Physiology*, 203, 55-68.
- Schenk HJ, Espino S, Goedhart CM, Nordenstahl M, Cabrera HIM, Jones CS (2008). Hydraulic integration and shrub growth form linked across continental aridity gradients. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 11248-11253.
- Scholander PF, Bradstreet ED, Hemmingsen EA, Hammel HT (1965). Sap pressure in vascular plants. *Science*, 148, 339-346.
- Sevanto S, McDowell NG, Dickman LT, Pangle R, Pockman WT (2014). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment*, 37, 153-161.
- Song CW, Li CJ, Halik Ü, Xu XW, Lei JQ, Zhou ZB, Fan JL (2021). Spatial distribution and structural characteristics for *Haloxylon ammodendron* plantation on the southwestern edge of the gurbantünggüt desert. *Forests*, 12, 633. <https://doi.org/10.3390/f12050633>.
- Stovall AEL, Shugart H, Yang X (2019). Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications*, 10, 4385. DOI: 10.1038/s41467-019-12380-6.
- Tiemuerbieke B, Min XJ, Zang YX, Xing P, Ma JY, Sun W (2018). Water use patterns of co-occurring C₃ and C₄ shrubs in the Gurbantonggut Desert in northwestern China. *Science of the Total Environment*, 634, 341-354.
- Trugman AT, Anderegg LDL, Anderegg WRL, Das AJ, Stephenson NL (2021). Why is tree drought mortality so hard to predict? *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 520-532.
- Werner C, Correia O, Beyschlag W (1999). Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica*, 20, 15-23.
- Wu X, Zheng XJ, Li Y, Xu GQ (2019). Varying responses of two *Haloxylon* species to extreme drought and groundwater depth. *Environmental and Experimental Botany*, 158, 63-72.
- Xu GQ, Li Y (2008). Rooting depth and leaf hydraulic conductance in the xeric tree *Haloxylon ammodendron* growing at sites of contrasting soil texture. *Functional Plant Biology*, 35, 1234-1242.
- Xu GQ, McDowell NG, Li Y (2016). A possible link between life and death of a xeric tree in desert. *Journal of Plant Physiology*, 194, 35-44.
- Xu GQ, Yu DD, Li Y (2017). Patterns of biomass allocation in *Haloxylon persicum* woodlands and their understory herbaceous layer along a groundwater depth gradient. *Forest Ecology and Management*, 395, 37-47.
- Yang XY, Lu MQ, Wang YF, Wang YR, Liu ZJ, Chen S (2021). Response mechanism of plants to drought stress. *Horticulturae*, 7, 50. DOI: 10.3390/horticulturae7030050.
- Yu X, Lei JQ, Gao X (2022). An over review of desertification in Xinjiang, Northwest China. *Journal of Arid Land*, 14, 1181-1195.
- Zhang HY, Wang CK, Wang XC (2014). Spatial variations in non-structural carbohydrates in stems of twelve temperate tree species. *Trees*, 28, 77-89.
- Zhang L, Liu L, Zhao H, Jiang ZM, Cai J (2020). Differences in near isohydric and anisohydric behavior of contrasting poplar hybrids (I-101 (*Populus alba* L.) × 84K (*Populus alba* L. × *Populus glandulosa* Uyeki)) under drought-rehydration treatments. *Forests*, 11, 402. DOI: 10.3390/f11040402.
- Zhang T, Cao Y, Chen YM, Liu GB (2015). Non-structural carbohydrate dynamics in *Robinia pseudoacacia* saplings under three levels of continuous drought stress. *Trees*, 29, 1837-1849.
- Zolfaghar S, Villalobos-Vega R, Zeppel M, Eamus D (2015). The hydraulic architecture of *Eucalyptus* trees growing across a gradient of depth-to-groundwater. *Functional Plant Biology*, 42, 888-898.

责任编辑: 王锁民 责任编辑: 李 敏