

DOI: 10.11686/cyxb2024393

http://cyxb.magtech.com.cn

张兴隆, 单立山, 王红永, 等. 干旱胁迫对珍珠猪毛菜水力特征的影响. 草业学报, 2025, 34(9): 87-96.

ZHANG Xing-long, SHAN Li-shan, WANG Hong-yong, et al. Effect of drought stress on the hydraulic traits of *Salsola passerina*. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(9): 87-96.

干旱胁迫对珍珠猪毛菜水力特征的影响

张兴隆, 单立山*, 王红永, 解婷婷, 马静

(甘肃农业大学林学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 水分是干旱区植物生存和生长的主要限制因子, 可利用土壤水分的降低直接影响植物的水分运输能力和栓塞抗性。但是在干旱胁迫下荒漠植物水力性状动态变化特征的相关研究仍不清晰。因此, 本研究以干旱、半干旱地区优势种和建群种珍珠猪毛菜为研究对象, 设置对照组(充分供水)和干旱处理(不浇水), 测定干旱胁迫至不同时间珍珠猪毛菜的水力参数。结果表明: 1) 随干旱胁迫时间增加, 珍珠猪毛菜的叶比导率显著降低, 栓塞抗性显著增加, 水力安全边界显著降低, 边材比导率无显著差异; 2) 与对照相比, 干旱处理的珍珠猪毛菜水分调节对策更趋向于变水行为; 3) 干旱处理的珍珠猪毛菜栓塞抗性和水分运输效率之间解耦; 4) 水力安全边界和边材比导率是珍珠猪毛菜响应干旱胁迫的主要性状, 可通过调控以上指标来适应土壤水分变化。总之, 珍珠猪毛菜的水力性状受干旱胁迫影响显著, 干旱胁迫下以栓塞抗性为代价维持较高的水分运输效率, 但存在较高的水力风险。

关键词: 干旱胁迫; 珍珠猪毛菜; 水力性状; 水力效率-安全权衡; 水力策略

Effect of drought stress on the hydraulic traits of *Salsola passerina*

ZHANG Xing-long, SHAN Li-shan*, WANG Hong-yong, XIE Ting-ting, MA Jing

College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

Abstract: Moisture is a major limiting factor for plant survival and growth in arid zones, and reductions in available soil moisture directly affect the water transport capacity and embolism vulnerability of plants. Nevertheless, related studies on the dynamic change characteristics of hydraulic traits in desert plants under drought stress are still unclear. Therefore, in this research *Salsola passerina*, a dominant species in arid, semi-arid regions, was studied. Control (sufficient water supply) and drought treatments (no watering) were set up to determine the hydraulic parameters of *S. passerina* subjected to drought stress to different growth stages. The results demonstrated that, with increase in drought stress duration: 1) the leaf specific hydraulic conductivity of *S. passerina* exhibited a notable decline, embolism vulnerability notably increased, and the hydraulic safety boundary showed a significant decline, while sapwood-specific hydraulic conductivity did not differ significantly between control and drought treatments; 2) the water regulation responses of *S. passerina* subjected to drought stress exhibited a proclivity towards water-variable behavior, in comparison to the control; 3) decoupling between embolism resistance and water transport efficiency of drought-treated *S. passerina*; 4) hydraulic safety boundary and sapwood-specific hydraulic conductivity are the main adaptive traits of *S. passerina* in response to drought stress. Furthermore, these responses can be modulated to adapt

收稿日期: 2024-10-12; 改回日期: 2024-12-25

基金项目: 国家自然科学基金(32160253, U23A2061), 甘肃省重点研发计划项目(22YF7FA117)和甘肃省科技重大专项计划(22ZD6FA052)资助。

作者简介: 张兴隆(1995-), 男, 甘肃临夏人, 在读硕士。E-mail: zhangxingl@st.gsau.edu.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: shanls@gsau.edu.cn

to soil moisture changes. In conclusion, the hydraulic traits of *S. passerina* were significantly modified by drought stress, with higher water transport efficiency maintained at the cost of embolism vulnerability under drought stress. Thus, higher hydraulic risk exists.

Key words: drought stress; *Salsola passerina*; hydraulic traits; hydraulic efficiency-safety trade-off; hydraulic strategies

植物通过根系从土壤中吸收水分,利用水分子之间的内聚力形成连续的水柱,以亚稳定状态通过木质部向上运输^[1]。植物遭受干旱胁迫时,从木质部的周边组织液或空气空间逸出的气体通过纹孔进入导管(管胞),破坏水柱连续性造成空穴化栓塞^[2],降低植物生产力,最终导致死亡。水力系统的完整性依赖于木质部栓塞抗性(embolism vulnerability, P_{50})^[3],植物越耐旱 P_{50} 越小,能够在干旱条件下保持导管功能^[4]。预计未来的干旱事件发生的频率、强度和持续时间将进一步增加^[5-6],因此,有必要了解干旱胁迫下植物的水力特性。

目前国内外学者就植物水力性状对干旱胁迫的响应已做了大量研究^[7-8]。一些学者发现干旱胁迫降低植物的 P_{50} ,从而增加栓塞抗性^[9]。另一些学者认为 P_{50} 的可塑性较低,干旱胁迫对其无显著影响^[8]。此外,水力运输效率(sapwood-specific hydraulic conductivity, K_s)是保证植物水分供应和光合生长的基础,干旱胁迫显著降低 K_s ^[10],但也可能存在促进作用^[11]。 K_s 与 P_{50} 之间的权衡关系是植物在演化过程中对环境适应的结果^[12]。一些研究已经证明它们之间存在权衡关系^[13],即水分运输效率较低的物种具有较高的栓塞抗性^[14-15]。然而,谭凤森等^[16]研究发现,荒漠灌木木质部具有小而密集的导管,这有利于在维持水力效率的同时提高安全性。因此,进一步探索水分运输效率和栓塞抗性的关系,对于理解和预测气候变化背景下植物的生存和生长具有重要意义。

珍珠猪毛菜(*Salsola passerina*)是一种广泛分布于中国西北干旱、半干旱区的优势种和建群种。在长期自然选择下,珍珠猪毛菜对干旱生境表现出较强的适应能力,具有抗旱抗寒、耐风蚀等特性,是一种优良的防风固沙植物^[17]。先前已有团队对珍珠猪毛菜的水力特性开展试验,研究发现干旱胁迫对 K_s 无显著影响,但 P_{50} 显著增加或无显著变化,与干旱时间相关^[11,18]。然而,研究缺少动态变化特征的证据。因此,本研究通过盆栽控水试验,测定干旱胁迫至不同时间珍珠猪毛菜的水分运输效率和栓塞抗性,试图回答以下问题:1)随干旱胁迫时间增加,珍珠猪毛菜如何调控水力性状以响应胁迫? 2)珍珠猪毛菜的水分运输效率和栓塞抗性是否存在权衡? 3)水力性状中哪些是珍珠猪毛菜响应干旱胁迫的主要指标? 回答以上问题,将有助于进一步揭示持续干旱对珍珠猪毛菜水分生理特性的影响,为深入理解未来气候变化下珍珠猪毛菜响应干旱的水力调节策略,并为理解荒漠灌木的生长或生存提供参考。

1 材料与方法

1.1 植物材料

试验在甘肃农业大学校内进行。于2021年4月,选取株高10 cm、株幅10 cm左右,生长于甘肃省景泰县山前戈壁的珍珠猪毛菜幼苗数株,移栽至上径30 cm,下径18 cm,高38 cm且底部有孔的花盆中,每盆1株。幼苗移栽后定期浇水、除草等,保证植株生长良好。每盆填装培养基质约10 kg。培养基质由珍珠猪毛菜自然群落的表层沙壤土和珍珠岩按照4:1的比例均匀混合,土壤有机碳、总氮和总磷含量分别为 $(3.16 \pm 0.91) \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、 $(0.18 \pm 0.02) \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 和 $(0.18 \pm 0.05) \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,田间持水量为17.41%。最后,将盆栽幼苗置于透光的遮雨棚内,棚四周无遮挡物。

1.2 试验设计

处理开始于2021年8月,选取株高和基径较为一致(平均株高26.85 cm,基径4.20 cm)的18株幼苗随机分配到2个水分处理:对照和干旱(株高或基径无显著差异, $P > 0.05$, $n=9$),每个处理18株。对照组的个体土壤含水量维持在田间持水量的80%。干旱组的个体不浇水,使其自然干旱。使用称重控水的方法,每2 d监测所有个体的土壤水分变化状况。持续水分处理至15、27和37 d时测定珍珠猪毛菜的水力参数,每个取样点每个处理3株。

1.3 指标测定

叶水势的测定分别选择在清晨(4:00—6:00)和午后(12:00—14:00),用于表示幼苗的最大和最小叶水势。剪取灌木上部 10 cm 左右带叶顶梢,用压力室(Model 1505D; PMS Instrument Company, Albany, OR, 美国)测量。

导水率的测定要求枝条的长度大于最大导管长度。本研究使用注气法^[19]分别测量 7~8 根珍珠猪毛菜枝条,取最大导管长度,为 7.8 cm。茎木质部导水率的测定使用低压液流法^[20]。首先,在黎明前截取枝条 25 cm,然后用湿毛巾包裹密封,并在冷藏箱中立即带回实验室(20~25 °C)处理。在蒸馏水中重新切割枝条两端 2~3 cm。使用 5 kPa 的压力测定 20 min 水流通过枝条的质量,计算出自然导水率(branch hydraulic conductivity, K_h , $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$):

$$K_h = \frac{mL}{Pt}$$

式中: m 是水流通过枝条的质量(kg); L 是测定样品长度(m); $P=0.005$ MPa; $t=1200$ s。

将上述测量结束后的枝条用 200 kPa 压力冲洗木质部 20 min,测定最大导水率(maximum hydraulic conductivity, K_{\max} , $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$),方法同上。然后将枝条置于两端突出的气穴室(PMS, Corvallis, OR, 美国),通过逐梯度加压测量不同压力下的导水率(initial hydraulic conductivity, K_i , $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$),计算导水率损失百分比(percentage loss of conductivity, PLC, %):

$$PLC = 100(K_{\max} - K_i)/K_{\max}$$

脆弱性曲线使用公式拟合^[21]:

$$PLC_i = 100 / \{1 + \exp[a(\psi - b)]\}$$

式中: PLC_i 是每次加压下茎的导水率损失百分比; ψ 是木质部水势;参数 a 和 b 分别是在导水率损失 50% 时曲线的最大斜率和木质部水势(P_{50})。

水力安全阈值的计算使用正午叶水势和 P_{50} 的差值,用于评估树木的水力安全性。测量每根枝条的边材面积(sapwood area, A_s , m^2),计算单位茎段边材横截面积的导水率表示该茎段边材比导率(sapwood-specific hydraulic conductivity, K_s , $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$, $K_s = K_h/A_s$)。分别收集上述枝条的全部叶片,用 WinRHIZO Basic 2008a (Regent Instruments Inc., Quebec City, QC, 加拿大)扫描,得到该枝条上叶片的总叶面积(total leaf area, A_L , m^2),计算出叶比导率(leaf specific hydraulic conductivity, K_L , $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$, $K_L = K_h/A_L$)来反映单位叶片的水分供应情况。

1.4 统计分析

使用 Excel 2019 整理试验数据,采用 SPSS 26.0 中的双因素方差分析(two-way ANOVA)比较水分、处理时间及其交互作用对水力性状的影响,单因素方差分析(one-way ANOVA)解释不同处理时间下各水力参数的变异,独立样本 t 检验比较同一时间下对照组和干旱组间的差异。运用 OriginPro 2024 进行主成分分析和相关性分析, R 4.2.1 中的 factoextra 包对主成分前 2 个轴作重要性排序。各图数据均为平均值±标准误差,显著性水平为 0.05。

2 结果与分析

2.1 叶水势

水分和处理时间及两者的交互作用对清晨和正午叶水势有极显著影响($P < 0.01$, 表 1)。随

表 1 水分和处理时间对水力性状的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA of water content and treatment time on hydraulic traits

性状 Traits	水分 Water	处理时间 Treatment time	交互作用 Interac- tion
清晨叶水势 Predawn leaf water potential	106.72**	17.50**	30.97**
正午叶水势 Midday leaf water potential	361.94**	34.84**	165.05**
叶比导率 Leaf specific hydraulic conductivity	25.88**	6.03*	5.33**
边材比导率 Sapwood-specific hydraulic conductivity	6.68*	0.06	2.02
栓塞抗性 Embolism vulnerability	47.39**	14.47**	4.16*
水力安全阈值 Hydraulic safety margin	600.11**	73.90**	200.19**

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$. 下同 The same below.

处理时间的增加,对照组的幼苗正午和清晨叶水势先减少后增加,27 d时最小,分别为-3.13和-4.04 MPa;干旱处理下的幼苗正午和清晨叶水势持续降低,37 d时最小,分别为-5.92和-6.65 MPa。对比同一时间两种处理下的叶水势发现,干旱处理下的幼苗清晨和正午叶水势始终小于对照组,27 d时干旱处理下的幼苗清晨叶水势显著低于对照组,37 d时清晨和正午叶水势均显著低于对照组(图1)。

使用等水面积评价法^[22]对对照组和干旱组的幼苗在等水/变水连续谱中进行评价,水力面积越大,植物的水分调节方式越偏向于变水行为。相较于对照组,干旱胁迫下的幼苗在变水行为调控机制中表现更为突出(图2)。

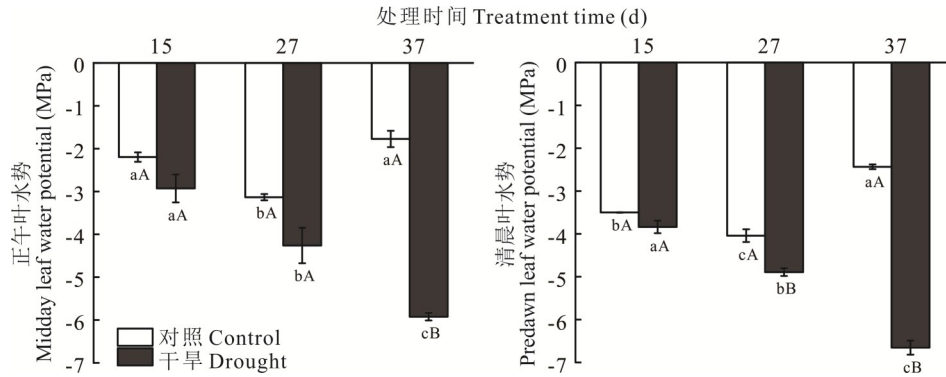


图1 叶水势的变化

Fig. 1 Variation of leaf water potential

不同大写字母表示同一时间对照组和干旱组间差异显著($P < 0.05$);不同小写字母表示同一处理组不同时间差异显著($P < 0.05$)。下同。Different uppercase letters indicate significant difference between the control and drought group at the same time ($P < 0.05$); different lowercase letters indicate significant difference among different time at the same treatment group ($P < 0.05$). The same below.

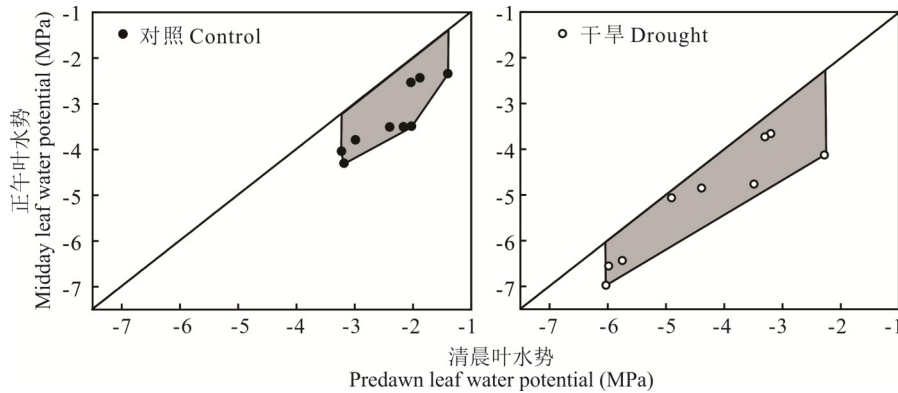


图2 对照组和干旱处理珍珠猪毛菜幼苗的水力面积

Fig. 2 Hydraulic area of *S. passerina* seedlings under adequate water supply and drought treatment

灰色区域表示水力面积。The gray area represents the hydraulic area.

2.2 导水率、栓塞抗性和水力安全阈值

水分以及水分和处理时间的交互作用对叶比导率有极显著影响($P < 0.01$,表1),处理时间对叶比导率,以及水分对边材比导率有显著影响($P < 0.05$,表1)。随处理时间的增加,对照组的叶比导率和边材比导率无显著变化;干旱组的边材比导率也无显著变化,而叶比导率在37 d时显著降低。对比同一时间两种处理下的叶比导率和边材比导率发现,37 d时干旱处理下的叶比导率显著低于对照组(图3)。

水分和处理时间对 P_{50} 、水力安全阈值均产生极显著影响($P < 0.01$,表1),两者的交互作用对水力安全阈值影响极显著($P < 0.01$,表1),对 P_{50} 有显著影响($P < 0.05$,表1)。随处理时间的增加,对照组和干旱处理的 P_{50} 均显

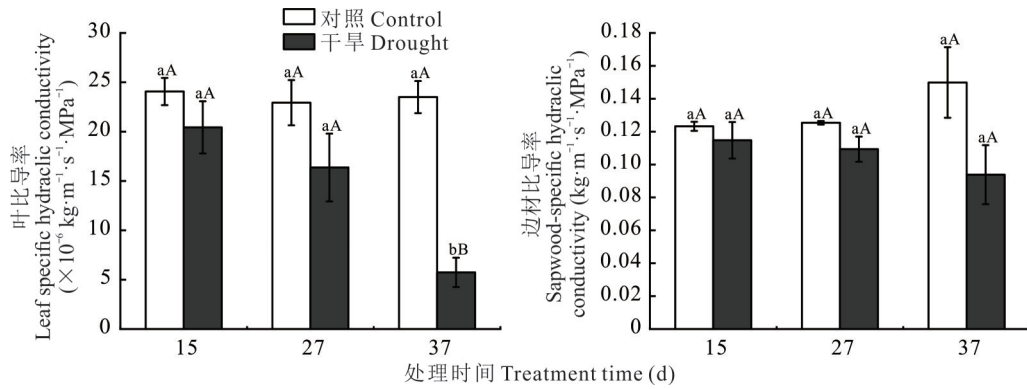


图 3 叶比导率和边材比导率的变化特征

Fig. 3 Variation characteristics of leaf specific hydraulic conductivity and sapwood-specific hydraulic conductivity

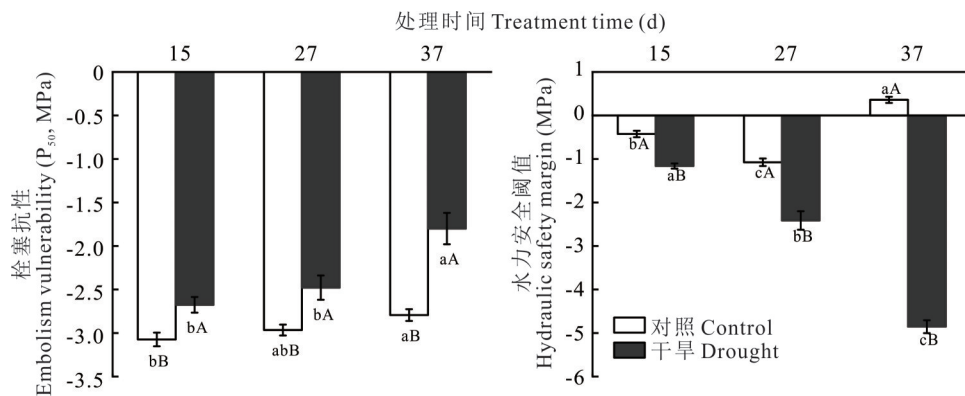


图 4 栓塞抗性和水力安全阈值的变化

Fig. 4 Embolism vulnerability (P_{50}) and variation of hydraulic safety margin

著增加, 37 d 时最大, 分别为 -2.79 和 -1.80 MPa。随着处理时间的增加, 干旱处理的水力安全阈值显著降低, 37 d 时最小, 为 -4.85 MPa; 对照组先减小后增加, 27 d 时最小, 为 -1.08 MPa。对比同一时间两种处理的 P_{50} 和水力安全阈值发现, 15~37 d 干旱处理的 P_{50} 显著高于对照组, 水力安全阈值显著低于对照组 (图 4)。

2.3 水力性状间的关系

清晨叶水势与正午叶水势、叶比导率呈极显著正相关 ($P < 0.01$, 图 5)。 P_{50} 与清晨叶水势、正午叶水势、叶比导率呈极显著负相关 ($P < 0.01$), 与边材比导率呈显著负相关 ($P < 0.05$)。水力安全阈值与清晨叶水势、正午叶水势、叶比导率、边材比导率呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 P_{50} 呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。正午叶水势与叶比导率呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。边材比导率与清晨叶水势呈显著正相关 ($P < 0.05$), 与正午叶水势呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。干旱胁迫下, 珍珠猪毛菜幼苗 K_S 与 P_{50} 无显著相关性 ($P >$

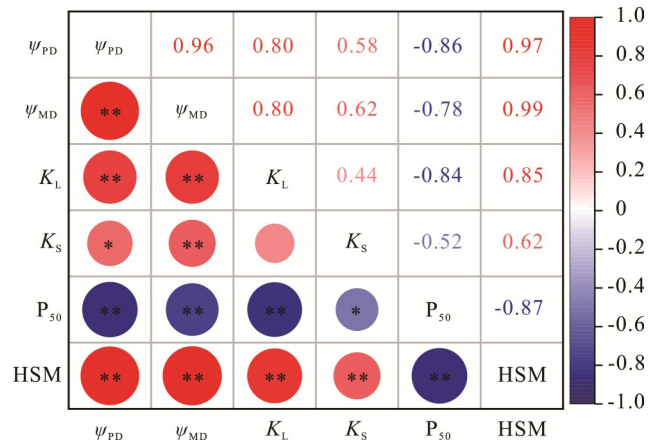


图 5 水力性状间的相关关系

Fig. 5 The correlation between hydraulic traits

*表示相关性显著 ($P < 0.05$); **表示相关性极显著 ($P < 0.01$); 红色代表正相关; 蓝色代表负相关。* indicates significant correlation ($P < 0.05$), ** indicates extremely significant correlation ($P < 0.01$), red represents positive correlation, blue represents negative correlation. ψ_{PD} : 清晨叶水势 Predawn leaf water potential; ψ_{MD} : 正午叶水势 Midday leaf water potential; K_L : 叶比导率 Leaf specific hydraulic conductivity; K_S : 边材比导率 Sapwood-specific hydraulic conductivity; P_{50} : 最大导水度损失 50% 时的木质部水势 Xylem tension causing 50% loss of maximum hydraulic conductivity; HSM: 水力安全阈值 Hydraulic safety margin. 下同 The same below.

0.05), 对照组下 K_s 与 P_{50} 呈显著正相关 ($P < 0.05$, 图6)。

2.4 主成分分析

PC1 和 PC2 分别解释了总变异的 81.50% 和 10.60% (图7)。决定 PC1 轴的主要性状是清晨叶水势、正午叶水势、 P_{50} 、水力安全阈值, 载荷值分别是 0.44、0.43、-0.41、0.45; 决定 PC2 轴的主要指标是边材比导率, 载荷值为 0.90 (表2)。沿着 PC1 轴正方向, 对照组的个体位于叶比导率、叶水势、HSM 增强一侧, 而干旱处理则大部分位于 PC1 轴的负方向, P_{50} 值较大。对水力性状的重要性排序发现, 水力安全阈值和边材比导率是珍珠猪毛菜性状变异的主要指标 (图7)。

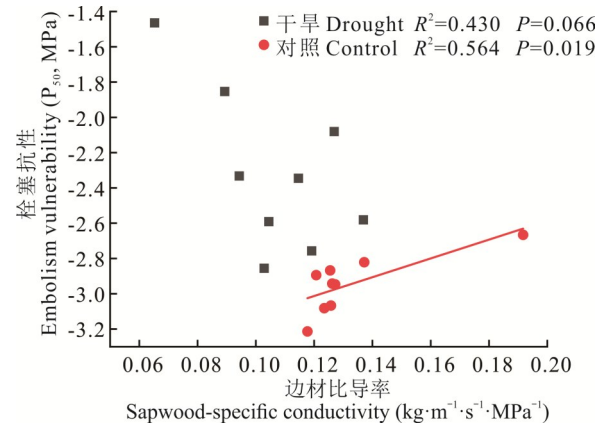


图6 不同水分处理下珍珠猪毛菜边材比导率与栓塞抗性的关系
Fig. 6 Correlation between the sapwood-specific hydraulic conductivity (K_s) and embolism vulnerability (P_{50}) of *S. passerina* seedlings under different treatments

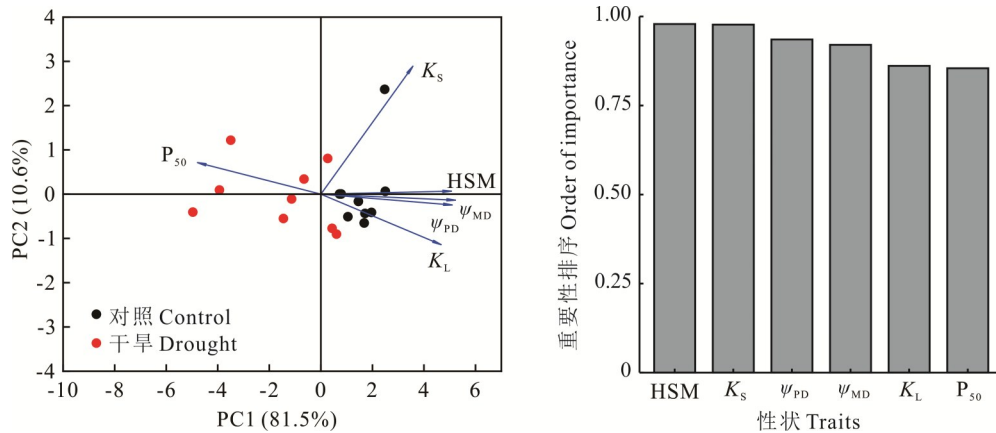


图7 珍珠猪毛菜水力策略的主成分分析

Fig. 7 Principal component analysis of the hydraulic strategy of *S. passerina*

表2 主成分分析变量因子载荷值

Table 2 Principal component analysis variable factor loading values

主成分 Principal component	ψ_{PD}	ψ_{MD}	K_L	K_s	P_{50}	HSM
PC1	0.44	0.43	0.40	0.31	-0.41	0.45
PC2	-0.08	0.02	-0.36	0.90	0.22	-0.04

ψ_{PD} : 清晨叶水势 Predawn leaf water potential; ψ_{MD} : 正午叶水势 Midday leaf water potential; K_L : 叶比导率 Leaf specific hydraulic conductivity; K_s : 边材比导率 Sapwood-specific hydraulic conductivity; P_{50} : 最大导水度损失 50% 时的木质部水势 Xylem tension causing 50% loss of maximum hydraulic conductivity; HSM: 水力安全阈值 Hydraulic safety margin.

3 讨论

3.1 干旱胁迫下珍珠猪毛菜水力性状的动态变化

叶水势是植物水分生理特征研究的重要指标之一, 其高低反映了植物从外部环境吸收水分维持正常生长的能力, 可用于确定植物的受旱程度和抗旱能力。有研究发现, 干旱胁迫增加导致植物叶水势降低^[23-24]。本试验中, 干旱胁迫处理下清晨和正午叶水势持续降低, 这与冯树林等^[25]对胡枝子 (*Lespedeza bicolor*) 幼苗的研究结果一致。因为干旱导致土壤水势降低^[26], 且干旱胁迫下的珍珠猪毛菜水分调节行为更倾向于非等水行为 (图2), 有

利于植物从土壤中吸收水分^[27]。可见,珍珠猪毛菜通过降低叶水势来调节对土壤有限水分的吸收潜力。

水力运输效率作为表征植物水分吸收与长距离传输效能的关键水力性状参数^[28],其导水能力越强,木本植物越能够抵御干旱等环境因素对其造成的威胁^[29]。研究发现叶比导率随干旱胁迫时间的增加而显著降低,这与胥生荣等^[30]对3种枸杞(*Lycium barbarum*)水分运输特性的研究结果一致。在遭受干旱胁迫时,木质部张力增加,液态水容易转变为气体并形成气泡,使木质部导管空穴化,阻碍水分的运输^[31]。然而,彭兰等^[32]对梭梭(*Haloxylon ammodendron*)水力性状的研究发现,干旱对梭梭的叶比导率无显著影响。这可能是因为珍珠猪毛菜和梭梭在受到干旱胁迫影响时采取了不同的抗旱策略。随着干旱时间增加,珍珠猪毛菜维持较高的边材比导率(图3),被认为是叶水势降低导致从土壤至枝叶的水压增加(图6),增强根部吸水的驱动力,才能从土壤含水量不断降低的环境中吸取更多的水分来适应干旱胁迫,而梭梭主要通过增加渗透能力和保护酶活性协同抵御干旱胁迫^[33]。

P_{50} 是水力性状中树木受胁迫程度的重要预测因子,表征木质部水力运输效率损失50%时的水势^[34-35], P_{50} 值越大植物抗栓塞能力越弱。随干旱胁迫时间增加, P_{50} 值显著增加,这与李美琦等^[36]对加杨(*Populus × canadensis*)的研究结果相悖,加杨 P_{50} 值随着土壤水分含量的降低而减小,即土壤水分含量越低,枝条的抗栓塞性越强,更不易栓塞。这可能是因为干旱胁迫引起植物水势下降,当水势下降超过水力安全阈值时,持续增加的木质部张力可能会导致木质部导管中的水柱中断而引发空穴化和栓塞的形成。随着干旱胁迫时间的延长,植物的水力系统可能受到更严重的损害,进一步降低其抗栓塞能力^[37-38]。然而,陈图强等^[39]在对干旱胁迫下梭梭水力性状调整研究中发现,干旱胁迫对梭梭 P_{50} 无显著影响。可能的解释是成熟维管植物的导管组织细胞失去活性,较低的可塑性决定了其 P_{50} 的相对稳定^[40]。此外,HSM随干旱胁迫时间增加而降低表明珍珠猪毛菜经历严重的栓塞,存在潜在的水力风险,这与曹宇等^[41]对科尔沁沙地刺榆(*Hemiptelea davidii*)的研究结果一致。因为 P_{50} 越大,水力安全边界越窄,植物的抗栓塞能力越弱,水力脆弱性越高^[42]。

3.2 水力效率—安全权衡关系

一项基于全球424个树种的研究数据发现,目前并没有进化出兼具高水力效率和水力安全的物种,绝大多数物种的水力导度和抗干旱栓塞能力之间存在弱相关性^[43]。研究发现干旱胁迫下珍珠猪毛菜 K_s 和 P_{50} 之间解耦。本试验的抗旱树种在经历干旱化过程中,通过木质部结构的优化和维持较高的木质部边材比导率来实现对胁迫环境的适应。这与李泽东等^[44]对5种抗旱树种枝条木质部水力学抗旱性的研究结果相似。然而,该研究结果与韩旭丽等^[45]对雪松(*Cedrus deodara*)的研究结果相悖,自然生境下的雪松 K_s 与 P_{50} 显著负相关,表明其在增大水力效率和增强栓塞抗性间存在权衡关系。此外,对照组 K_s 与 P_{50} 均呈上升趋势,表明其在增大水力效率和增强栓塞抗性间存在权衡关系,这与叶琳峰等^[46]对湿润地区3种松属植物的研究结果一致。然而,方菁等^[47]对3种被子植物的研究发现,种内不存在效率—安全权衡关系。这可能是因为 P_{50} 的可塑性较小而掩盖了其权衡关系。

植物通过调节水力性状以应对气候变化尤其是干旱的环境^[48]。有研究表明,干旱加剧了中国北方科尔沁沙地小青杨(*Populus pseudo-simonii*)的水力失败风险^[49]。本研究中,对照组的个体具有较高的叶水势、叶比导率、水力安全边界,较小的 P_{50} ;干旱处理的个体相反,说明干旱胁迫不仅降低了珍珠猪毛菜的叶片供水效率,而且降低了栓塞抗性和水力安全边界。然而,这与安锋等^[50]对自然生境下8种木本植物的研究结果相悖,耐旱的刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和沙棘(*Hippophae rhamnoides*)在水势下降时枝条木质部的导水能力急剧下降,可能是因为耐旱树种通过栓塞降低其导水能力以限流耐旱、保持机体内水分平衡。而珍珠猪毛菜在适应胁迫环境的过程中始终维持较高的水分运输效率来保障植株水分供应。此外,本研究通过对水力性状的重要性排序发现,水力安全阈值和边材比导率是珍珠猪毛菜水力性状响应水分变化的重要指标,表明珍珠猪毛菜幼苗在受到干旱胁迫时能通过调控以上指标来适应土壤水分的变化。这与周洁等^[51]对梭梭干旱适应性策略差异的研究相似,研究指出梭梭在应对干旱胁迫时水分利用效率、枝叶水势和枝比导率性状之间的关系更为密切,而较高的枝比导率和水分利用效率意味着植物有更高的水分运输效率和水分利用能力,可以提高植物抗干旱能力。这可能与所研究的物种特性相关,或者是因为不同植物在各自的水分环境条件下发展出了不同的适应机制。

4 结论

珍珠猪毛菜在土壤水分充足时存在水分运输效率和栓塞抗性的权衡,但在干旱胁迫下解耦,需要维持较高的边材比导率,与叶水势的降低促进吸收土壤水分的潜力有关。栓塞抗性在干旱胁迫下较对照组显著降低,表明珍珠猪毛菜在应对干旱胁迫时以牺牲栓塞抗性为代价。此外,干旱胁迫下水力安全边界的降低表明珍珠猪毛菜存在潜在的水力风险,可通过调控水力安全边界和边材比导率来适应土壤水分变化。

参考文献 References:

- [1] Li R, Jiang Z M, Zhang S X, *et al.* A review of new research progress on the vulnerability of xylem embolism of woody plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(8): 838–848.
李荣, 姜在民, 张硕新, 等. 木本植物木质部栓塞脆弱性研究新进展. *植物生态学报*, 2015, 39(8): 838–848.
- [2] Tyree M T, Zimmermann M H. *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlin, Germany: Springer Science & Business Media, 2013.
- [3] Choat B, Jansen S, Brodribb T J, *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 2012, 491(7426): 752–755.
- [4] Awad H, Barigah T, Badel E, *et al.* Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiologia Plantarum*, 2010, 139(3): 280–288.
- [5] Dai A. Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 2013, 3(1): 52–58.
- [6] Giorgi F, Coppola E, Raffaele F. A consistent picture of the hydroclimatic response to global warming from multiple indices: Models and observations. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2014, 119(20): 11695–11708.
- [7] Kavanagh K L, Bond B J, Aitken S N, *et al.* Shoot and root vulnerability to xylem cavitation in four populations of Douglas-fir seedlings. *Tree Physiology*, 1999, 19(1): 31–37.
- [8] Smith-Martin C M, Muscarella R, Hammond W M, *et al.* Hydraulic variability of tropical forests is largely independent of water availability. *Ecology Letters*, 2023, 26(11): 1829–1839.
- [9] Cochard H, Barigah S T, Kleinhentz M, *et al.* Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(9): 976–982.
- [10] Zhai H B, Li J Y, Jiang J P. Effect of drought stress on hydraulic architecture characteristics of *Pinus tabulaeformis* and *Platycladus orientalis* seedlings. *Journal of Beijing Forestry University*, 2002, 24(5): 45–49.
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. *北京林业大学学报*, 2002, 24(5): 45–49.
- [11] Wang Y, Wang H, Xie T, *et al.* Response of hydraulic and photosynthetic characteristics of *Caroxylon passerinum* (Bunge) Akhani and Roalson to prolonged drought and short-term rehydration. *Forests*, 2023, 14(10): 1961.
- [12] Jin Y, Wang C, Zhou Z, *et al.* Co-ordinated performance of leaf hydraulics and economics in 10 Chinese temperate tree species. *Functional Plant Biology*, 2016, 43(11): 1082–1090.
- [13] Nardini A, Pedà G, La Rocca N. Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences. *New Phytologist*, 2012, 196(3): 788–798.
- [14] Bucci S J, Scholz F G, Goldstein G, *et al.* Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29(12): 2153–2167.
- [15] Hacke U G, Sperry J S, Wheeler J K, *et al.* Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 2006, 26(6): 689–701.
- [16] Tan F S, Li Q H. Anatomical structure and functional trade-offs of the xylem in desert shrubs in China: a case study with 18 shrubs in Western Inner Mongolia. *Scientia Silvae Sinicae*, 2025, 61(1): 81–94.
谭凤森, 李清河. 荒漠灌木的木质部解剖结构与功能权衡——以内蒙西部18种灌木为例. *林业科学*, 2025, 61(1): 81–94.
- [17] Yan Q F, Shan L S, Xie T T, *et al.* Morphological characteristics of the leaves and roots of *Caroxylon passerinum* seedlings in response to drought-induced stress. *Arid Zone Research*, 2024, 41(1): 92–103.
颜巧芳, 单立山, 解婷婷, 等. 珍珠柴幼苗叶片和根系形态特征对干旱胁迫的响应. *干旱区研究*, 2024, 41(1): 92–103.
- [18] Wang H, Ma J, Xie T, *et al.* Hydraulic traits and non-structural carbon responses to drought stress in *Reaumuria soongorica* (Pall.) Maxim. and *Salsola passerina* Bunge. *Forests*, 2024, 15(2): 287.
- [19] Brodribb T J, Feild T S. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell & Environment*, 2000, 23(12): 1381–1388.

- [20] Sperry J S, Donnelly J R, Tyree M T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, 1988, 11(1): 35–40.
- [21] Pammenter N W, Van der Willigen C. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, 1998, 18(8/9): 589–593.
- [22] Wu M, Tian Y, Fan D Y, *et al.* Hydraulic regulation of *Populus tomentosa* and *Acer truncatum* under drought stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(9): 1086–1097.
伍敏, 田雨, 樊大勇, 等. 干旱胁迫下毛白杨和元宝槭的水力学调控. *植物生态学报*, 2022, 46(9): 1086–1097.
- [23] Sun Q X, Yang X D, Li B R, *et al.* Effects of hydraulic traits on the species abundance distribution pattern of desert plant communities. *Arid Zone Research*, 2023, 40(3): 412–424.
孙启兴, 杨晓东, 李博睿, 等. 水力性状对荒漠植物群落物种多度分布格局的影响. *干旱区研究*, 2023, 40(3): 412–424.
- [24] Liu S S, Xu G Q, Mi X J, *et al.* Effects of groundwater depth and seasonal drought on the physiology and growth of *Haloxylon ammodendron* at the southern edge of Gurbantonggut desert. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(21): 8881–8891.
刘深思, 徐贵青, 米晓军, 等. 地下水埋深和季节性干旱对古尔班通古特沙漠南缘梭梭生理和生长的影响. *生态学报*, 2022, 42(21): 8881–8891.
- [25] Feng S L, Zhou T, Wang J L, *et al.* Response characteristics of leaf water potential in different growth stages of *Lespedeza bicolor* seedlings to drought stress and rewatering. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(7): 2077–2085.
冯树林, 周婷, 王军利. 胡枝子幼苗不同生长阶段叶水势对干旱—复水的响应特征. *草地学报*, 2023, 31(7): 2077–2085.
- [26] Wang J Y, Wang X P, Xu C Y, *et al.* Response of hydraulic architecture in *Fraxinus velutina* street trees to the percentage of impervious pavement in Beijing. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(7): 998–1009.
王嘉仪, 王襄平, 徐程扬, 等. 北京市行道树绒毛柃的水力结构对城市不透水表面比例的响应. *植物生态学报*, 2023, 47(7): 998–1009.
- [27] Liu L M, Qi H, Luo X L, *et al.* Coordination effect between vapor water loss through plant stomata and liquid water supply in soil—plant—atmosphere continuum (SPAC). *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(9): 2067–2073.
刘利民, 齐华, 罗新兰, 等. 植物气孔气态失水与SPAC系统液态供水的相互调节作用研究进展. *应用生态学报*, 2008, 19(9): 2067–2073.
- [28] Yang Q L, Zhang F C, Liu X G, *et al.* Research progress in plant hydraulic conductance under different environmental factors. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2011, 19(2): 456–461.
杨启良, 张富仓, 刘小刚, 等. 环境因素对植物导水率影响的研究综述. *中国生态农业学报*, 2011, 19(2): 456–461.
- [29] Li J P, Li H B, Wang L. Response of root tip function characteristics of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi to slope position and herbivores grazing on branches and leaves. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(17): 7118–7127.
李俊鹏, 李海波, 王林. 中国沙棘根尖功能特征对坡位和动物啃食枝叶的响应. *生态学报*, 2023, 43(17): 7118–7127.
- [30] Xu S R, Zhang E H, Ma R L, *et al.* Hydraulic characteristics of *Lycium barbarum* L. seedlings under drought stress and rewatering conditions. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2017, 25(8): 1190–1197.
胥生荣, 张恩和, 马瑞丽, 等. 干旱胁迫及复水对耐旱枸杞水力学特性的影响. *中国生态农业学报*, 2017, 25(8): 1190–1197.
- [31] Choat B, Brodribb T J, Brodersen C R, *et al.* Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 2018, 558(7711): 531–539.
- [32] Peng L, Zhou X B, Tao Y, *et al.* Effects of drought on hydraulic traits and physio-biochemical characteristics of *Haloxylon ammodendron*. *Chinese Journal of Ecology*, 2023, 42(2): 257–265.
彭兰, 周晓兵, 陶冶, 等. 干旱对梭梭水力性状及生理生化特性的影响. *生态学杂志*, 2023, 42(2): 257–265.
- [33] Li X, Ma Y Q, Song Y X, *et al.* Effects of *Cistanche deserticola* parasitization on *Haloxylon ammodendron* seedlings' protective enzyme activities and osmotic adjustment substance contents. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(8): 1531–1536.
李霞, 马永清, 宋玉霞, 等. 肉苁蓉寄生对梭梭幼苗保护酶活性及渗透调节物质的影响. *生态学杂志*, 2009, 28(8): 1531–1536.
- [34] Powers J S, Vargas G G, Brodribb T J, *et al.* A catastrophic tropical drought kills hydraulically vulnerable tree species. *Global Change Biology*, 2020, 26(5): 3122–3133.
- [35] Anderegg W R L, Klein T, Bartlett M, *et al.* 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*, 2016, 113(18): 5024–5029.
- [36] Li M Q, Jiang Z M, Zhao H, *et al.* Study on the adaptability of hydraulic and physiological characteristics to different soil

- moisture conditions in *Populus × canadensis* Moench. *Plant Physiology Journal*, 2017, 53(4): 632–640.
- 李美琦, 姜在民, 赵涵, 等. 加杨水力学与生理特性对不同土壤水分条件响应研究. *植物生理学报*, 2017, 53(4): 632–640.
- [37] Hoffmann W A, Marchin R É E M, Abit P, *et al.* Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology*, 2011, 17(8): 2731–2742.
- [38] Mantova M, Herbette S, Cochard H, *et al.* Hydraulic failure and tree mortality: from correlation to causation. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(4): 335–345.
- [39] Chen T Q, Xu G Q, Liu S S, *et al.* Hydraulic traits adjustments and nonstructural carbohydrate dynamics of *Haloxylon ammodendron* under drought stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(10): 1407–1421.
- 陈图强, 徐贵青, 刘深思, 等. 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*, 2023, 47(10): 1407–1421.
- [40] Han L, Zhao H, Wang W, *et al.* Hydraulic vulnerability segmentation and its correlation with growth in hybrid poplar. *Scientia Silvae Sinicae*, 2023, 59(3): 94–103.
- 韩璐, 赵涵, 王薇, 等. 白杨杂交子代栓塞脆弱性分割及与生长的关系. *林业科学*, 2023, 59(3): 94–103.
- [41] Cao Y, Chao L, An Y N, *et al.* Response of hydraulic architecture of *Hemiptelea davidii* to soil water conditions in Horqin sandy land. *Scientia Silvae Sinicae*, 2021, 57(7): 32–42.
- 曹宇, 巢林, 安宇宁, 等. 科尔沁沙地刺榆水力结构特征对土壤水分环境的响应. *林业科学*, 2021, 57(7): 32–42.
- [42] Cheng L, Li Y L, Ning Z Y, *et al.* Response mechanisms of woody plants to drought stress: a review based on plant hydraulic traits. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(7): 2688–2705.
- 程莉, 李玉霖, 宁志英, 等. 木本植物应对干旱胁迫的响应机制: 基于水力学性状视角. *生态学报*, 2024, 44(7): 2688–2705.
- [43] Gleason S M, Westoby M, Jansen S, *et al.* Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, 2016, 209(1): 123–136.
- [44] Li Z D, Chen Z C, Cao Z, *et al.* Xylem anatomical and hydraulic drought resistance characteristics of common tree species in hilly areas of North China. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(1): 69–78.
- 李泽东, 陈志成, 曹振, 等. 华北低山丘陵区常用树种木质部解剖特征及其水力学抗旱性. *生态学报*, 2021, 41(1): 69–78.
- [45] Han X L, Zhao M S, Wang Z Y, *et al.* Adaptation of xylem structure and function of three gymnosperms to different habitats. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(4): 440–450.
- 韩旭丽, 赵明水, 王忠媛, 等. 三种裸子植物木质部结构与功能对不同生境的适应. *植物生态学报*, 2022, 46(4): 440–450.
- [46] Ye L F, Li Y, Wang Z Y, *et al.* Efficiency-safety relationships of hydraulic conducting system for branch and root of three *Pinus* species growing in humid area. *Scientia Silvae Sinicae*, 2021, 57(7): 194–204.
- 叶琳峰, 李彦, 王忠媛, 等. 湿润地区3种松属植物枝和根导水系统的效率-安全关系. *林业科学*, 2021, 57(7): 194–204.
- [47] Fang J, Ye L F, Chen S, *et al.* Differences in anatomical structure and hydraulic function of xylem in branches of angiosperms in field and garden habitats. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(6): 650–658.
- 方菁, 叶琳峰, 陈森, 等. 自然和人工生境被子植物枝木质部结构与功能差异. *植物生态学报*, 2021, 45(6): 650–658.
- [48] Bittencourt P R L, Oliveira R S, da Costa A C L, *et al.* Amazonia trees have limited capacity to acclimate plant hydraulic properties in response to long-term drought. *Global Change Biology*, 2020, 26(6): 3569–3584.
- [49] Fang L D, Ning Q R, Guo J J, *et al.* Hydraulic limitation underlies the dieback of *Populus pseudo-simonii* trees in water-limited areas of northern China. *Forest Ecology and Management*, 2021, 483: 118764.
- [50] An F, Zhang S X, Zhao P J. Relations between xylem embolisms and physiological indexes in eight woody plants I. Relationships with xylem water potentials. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(8): 1595–1600.
- 安锋, 张硕新, 赵平娟. 8种木本植物木质部栓塞变化与生理生态指标关系的研究 I. 与植物木质部水势的关系. *西北植物学报*, 2005, 25(8): 1595–1600.
- [51] Zhou J, Yang X D, Wang Y Y, *et al.* Difference in adaptation strategy between *Haloxylon ammodendron* and *Alhagi sparsifolia* to drought. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2022, 46(9): 1064–1076.
- 周洁, 杨晓东, 王雅芸, 等. 梭梭和骆驼刺对干旱的适应策略差异. *植物生态学报*, 2022, 46(9): 1064–1076.