

DOI: 10. 11913/PSJ. 2095-0837. 2017. 30344

朱成刚, 李卫红, 马建新, 周莹莹. 极端干旱生境下胡杨克隆水分整合特征及其生态意义[J]. 植物科学学报, 2017, 35(3): 344-353
 Zhu CG, Li WH, Ma JX, Zhou YY. Clonal water integration characteristics and ecological significance of *Populus euphratica* Oliv. in hyper-arid habitats[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(3): 344-353

极端干旱生境下胡杨克隆水分整合特征及其生态意义

朱成刚^{1*}, 李卫红¹, 马建新¹, 周莹莹²

(1. 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;

2. 新疆师范大学地理科学与旅游学院, 乌鲁木齐 830054)

摘要: 克隆水分整合是克隆植物有效利用异质性生境资源的重要对策, 也是在恶劣生境下得以定植、存活的重要生存策略。本研究以塔里木河下游的胡杨 (*Populus euphratica* Oliv.) 为对象, 结合野外调查、稳定同位素技术、生理生态监测实验, 调查胡杨的克隆水分整合特征并分析其生态意义。结果显示, 胡杨母株与其克隆幼株间存在显著水分生理整合, 水分整合以顶向传输为主, 水分整合过程与整合水量受到母株生理节律及母株到幼株间隔子长度的影响; 克隆幼株因水分整合而能够获取与母株相似的深层土壤水分, 比同一区域实生幼株拥有更好的水分获取能力, 并使胡杨克隆幼株比实生幼株保持相对更高的水力导度、叶片水分含量及叶水势; 在极端干旱生境下的这种水分获取及利用策略使胡杨克隆幼株比实生幼株具有更高的光化学效率与光合性能, 有助于克隆幼株在不利生境下定植、存活并保持更高的生存优势。

关键词: 克隆整合; 稳定同位素示踪; 水力导度; 水势; 光合活性; 干旱生境

中图分类号: Q945.17

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)03-0344-10

Clonal water integration characteristics and ecological significance of *Populus euphratica* Oliv. in hyper-arid habitats

Zhu Cheng-Gang^{1*}, Li Wei-Hong¹, Ma Jian-Xin¹, Zhou Ying-Ying²

(1. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China; 2. College of Geographic Sciences and Tourism, Xinjiang Normal University, Urumqi 830054, China)

Abstract: Clonal integration is one of the most important strategies of clonal plants to effectively use heterogeneous resources and adapt to adverse habitats for colonization and survival. Using *Populus euphratica* Oliv. from the lower reaches of Tarim River as research material, we studied its clonal water integration and ecological significance based on multiple field investigation methods, stable isotopic tracing, and ecophysiology monitoring experiments. Results showed obvious water integration between adult mother *P. euphratica* and young daughter ramets, which was characterized by acropetal water transport. Water integration was influenced by the physiological rhythm of the mother trees and spacer length connecting the adult and young daughter trees. Compared with *P. euphratica* seedlings, the young ramets could take more water from deep soil layers, like its adult mother tree, due to clonal integration. This, in turn, contributed to better water acquisition capability, better hydraulic conductivity performance, higher leaf water content, and higher leaf water potential

收稿日期: 2016-10-17, 退修日期: 2016-11-23。

基金项目: 新疆维吾尔自治区优秀青年科技人才培养项目(qn2015yx032)。

This work was supported by a grant from the Distinguished Young Talents Training of Xinjiang Uygur Autonomous Region (qn2015yx032).

作者简介: 朱成刚(1976-), 男, 助理研究员, 研究方向为干旱区植物生态与生理生态(E-mail: zhuchg@ms.xjb.ac.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zhuchg@ms.xjb.ac.cn)。

of young ramets than that of seedlings. This water acquisition strategy in hyper-arid habitats allows young ramets to maintain higher photochemical efficiency and photosynthetic activity than that of seedlings, and consequently contributes to higher survival advantages for young ramets than for seedlings.

Key words: Clonal integration; Stable isotopic tracing; Hydraulic conductivity; Water potential; Photosynthetic activity; Dry habitats

克隆整合是克隆植物最重要的特征之一,也是其适应异质性、多变与不利生境的重要策略^[1, 2]。克隆植物分株间通过相互连接的生理结构(间隔子)传递资源和信号,使具空间异质性的生境资源得以共享,实现资源的生理整合^[3, 4]。克隆生理整合包括水分、光合产物和矿物质的整合,它不仅可以使植物更有效地利用异质性资源^[5],还有助克隆植物缓解环境胁迫,减少生物和非生物胁迫带来的负面影响^[6, 7],使克隆幼株在恶劣生境下保持较高的生存力^[2, 8, 9],在实生幼株难以存活的地方和资源匮乏的生境下定植、生长^[5, 10]。水分生理整合是克隆整合中极为重要的一部分^[11],被认为在荒漠生态系统或者干旱等不利生境下克隆植物群落动态、种群扩张与个体适应过程中扮演着重要角色^[12]。在水分异质性环境中,具有较好水分条件的分株常常向水分亏缺分株进行水分传输以共享资源^[11],而当克隆植物处于均质水分环境中时,分株间很少有水分交换^[13]。当新克隆幼株产生时,母株经常通过顶向流动给克隆幼株提供所需的资源,这对于幼株的定植、成活有重要意义^[14, 15]。但是,克隆植物的生理整合也并非普遍存在,且并非总是有益,它可能会因为物种、生境差异以及植物损耗-收益的权衡过程而异^[3, 4, 16]。一些紫菀属克隆植物的生理整合程度很低^[17],而沙生苔草^[13]、沙鞭^[6]和结缕草^[16, 18]等则发生广泛的生理整合。对于某些物种或某些环境下,生理整合会对植物产生负面影响^[19, 20]。关于克隆植物克隆性特征与克隆整合一直是生态学、进化生态学以及植物行为生态学等学科的研究热点,它有助于我们更好地了解植物群落的演替规律和克隆植物应对生境变化的适应策略。

胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)是中国西北干旱区荒漠河岸林生态系统的优势建群种^[21],对于维持干旱区生态系统及保障绿洲生态安全发挥着重要作用^[22]。在全球变化以及人为活动影响下,中国西北干旱区胡杨的生境与更新繁殖对策发生了巨

大改变,由种子和根蘖两种方式混合繁殖的生活史正逐渐演变成基本单一根蘖繁殖(克隆繁殖)的生活史,种群更新乏力^[23],以胡杨为主要建群种的荒漠河岸林生态系统退化严重,胡杨林面积大幅减少^[23]。近些年针对胡杨的生长及水分关系^[22, 24]、胡杨群落的退化机制^[25]、胡杨应对环境胁迫的各种生理生态响应与调节机制(光合、径流、水势、根际微生物等)^[26-28]等科学问题的研究开展较多,对胡杨的克隆性特征及克隆整合研究的报道相对较少。目前,对克隆植物生理整合的研究多集中在草本植物,以及枝源或匍匐茎克隆植物^[12, 29-31],对于极端干旱生境下的根源木本克隆植物涉及不多。干旱区极端生境条件下胡杨的克隆整合特征及其生态效应尚不清楚,加强这一研究,对于认识极端干旱环境下胡杨无性繁殖策略,胡杨种群对生境的适应及对限制资源的利用对策有很大帮助。

我们选择塔里木河流域这一最大天然胡杨林分布区作为研究地,以塔里木河下游的胡杨种群为研究对象,针对极端干旱、恶劣生境下胡杨有性繁殖被限制,却仍能够通过有限的克隆繁殖支撑种群更新这一现象,结合野外调查和生态实验去探明胡杨是否存在克隆水分整合,其克隆水分整合特征如何,以及胡杨的克隆水分整合对克隆幼株的影响及生态意义。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

研究区位于塔里木河下游(39°8' ~ 41°45'N, 85°42' ~ 89°17'E),地处塔克拉玛干沙漠和库鲁克沙漠之间,整个区域属典型的极端干旱温带大陆气候,区内荒漠河岸林生态系统物种生境的脆弱性和不稳定性较强。研究区年均降水量 < 50 mm,潜在蒸发量 > 2500 mm,多风且干燥,全年太阳辐射 5692 ~ 6360 MJ/m²,每年的日照时间在 2780 ~ 2980 h,年积温(> 10°C) 4040 ~ 4300°C,日平均气温 13 ~ 17°C^[32]。自 20 世纪 70 年代以来由于下

游河道长期断流, 地下水水位下降, 以胡杨为主的塔里木河下游荒漠河岸生态系统退化显著。

1.2 野外调查

胡杨克隆性特征调查与实验主要在 2015 年的夏季 6 - 8 月间完成, 在野外选择塔里木河下游胡杨种群发育相对较好的库姆吐格、英苏、阿拉干等地监测断面, 对河岸边 500 m 范围内的胡杨种群开展调查, 调查采用 50 m × 50 m 植物调查样地, 依据胡杨种群的发育状况, 每处重复 3 ~ 5 个样地。调查选择种群内株高小于 1.5 m, 基径小于 2 cm 的胡杨幼株为对象, 对调查样地内的胡杨幼株通过根系与根形特征调查方法确定其繁殖方式。实生胡杨幼株根系多呈双根型, 两主根呈 120° ~ 160° 夹角向两侧斜下方延伸扎入土中, 并逐渐变细且分出次级细根; 克隆繁殖胡杨幼株多根蘖于地面以下 30 ~ 40 cm 成年胡杨直径 1 ~ 3 cm 的水平根上, 水平根前后不见细根, 根型粗细均等, 根蘖处萌发多个不定芽发育成胡杨幼株。在确定胡杨幼株繁殖方式的同时, 调查胡杨克隆繁殖的克隆构型特征。在 3 个断面调查基础上, 最终确定并选择克隆幼株和实生幼株均有较多分布并能满足后期监测重复的英苏断面做进一步的生态监测实验, 分别测定胡杨母株与其克隆幼株间的水分整合根流特征及实生幼株根流特征、母株与克隆幼株及实生幼株的水分来源特征、克隆幼株及实生幼株的枝条木质部水力导度、水势及叶片水分特征、各幼株光合生理特征等, 用以研究胡杨克隆水分整合特征并对比分析克隆水分整合对克隆幼株的影响与生态意义。

1.3 生理生态监测实验与取样分析

胡杨水分生理整合的定量测量在 2015 年 7 月和 8 月完成, 采用具有双向测流功能的 SFM1 SAP 径流仪 (ICT 公司, 澳大利亚) 对胡杨母株与克隆幼株间间隔子 (水平根) 实施 10 min 间隔、持续 5 d 的连续液流测定而得。监测实验选择的间隔子直径 2.3 ~ 2.8 cm, 长度分别为 3 ~ 5 m 及 25 ~ 30 m, 不同间隔子长度各重复 3 株。同步对同区域 30 m 范围内长势相近实生幼株主根进行液流测定, 重复 3 株。径流仪测点位置分别位于克隆幼株近母株侧距克隆幼株根蘖处 20 cm 间隔子上和实生幼株地表下 20 cm 主根上, 所选待测的克隆幼株与母株间再无其他分株。

借助稳定同位素技术, 对成年胡杨母株与其克隆幼株及同一区域长势相近的实生幼株木质部内水

分来源进行分析。取样于 2015 年 7 月完成。取样调查工作采集了英苏断面距河 100 m 范围内、3 个 50 m × 50 m 调查样地中的 3 株胡杨母株与其克隆幼株, 以及同一样地内实生幼株的枝条木质部样品, 对每个研究对象每株取 3 根冠层中部向阳面枝条, 枝条剪下后快速去除表皮, 并截取距离断口 15 cm 以上部位木质部多段, 装入玻璃取样瓶并用密封胶条密封后冷藏保存; 同时在调查样地内通过土钻对 3 个土壤剖面进行调查, 以 50 cm 间隔从地表到地下水埋深处分层采集不同深度层土壤样, 同深度层每层取混合土样 3 个, 装入玻璃取样瓶密封冷藏保存, 同步进行土壤水分的铝盒取样与鲜重称量。胡杨枝条木质部样品及样地内土壤样品冷藏保存带回实验室, 用 LGR 液态水稳定同位素仪 (LGR DLT-100 LWIA, 理加联合科技有限公司, 美国) 配套真空水分抽提设备进行真空加热水分抽提, 再用液氮将真空加热抽提水分冷凝还原成液态水, 通过 LGR 稳定同位素分析仪测定枝条木质部及土壤中水分的 $\delta^2\text{H}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 值, 每个样品重复测量 5 次; 土壤水分含量 (SWC) 通过铝盒烘干称重法计算获取, 将野外称量过鲜重的土壤铝盒放入烘箱 105°C 烘干至恒重, 称量干重, 计算土壤含水量。

胡杨克隆幼株、实生幼株叶水势 (LWP) 利用 SAPS II 便携式压力室水势仪 (3115, SEC 公司, 美国) 分别在 7 月 21 日黎明前和正午测定, 选择已测根流的 3 个幼株为待测个体, 每株每个时段随机选择 3 片健康叶片进行测量。胡杨叶片的水分含量在叶水势测量同日正午采集获取, 每株个体采集 3 份叶片, 每份 6 片叶片, 称取鲜重后带回实验室于 70°C 烘箱烘干至恒重, 称取干重并计算叶片含水量 (LWC)。幼株枝条水力导度利用木质部导水率及栓塞测量系统 (Xylem embolism meter, Bronkhorst, Montigny-les-cormeilles, France) 对两种幼株枝条木质部导水率及栓塞化程度进行测定。在黎明前取测过水势的各待测幼株直径 4 ~ 5 mm、长 30 ~ 40 cm 的新鲜枝条 3 根, 剪下后迅速插入水中并用黑色塑料袋包裹, 带回室内依照周洪华等^[33]的方法测定起始导水率 K_0 ($\text{kg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) 和最大导水率 K_{max} ($\text{kg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$)。样品比导率 (K_s) 和枝条木质部导管自然栓塞程度 PLC (水力导度损失比率, percentage loss of hydraulic conductivity) 分别通过公式^[34]来计算,

$K_s = K \times \text{样品长度 (m)} / \text{样品横截面积 (m}^2\text{)}$;
 $PLC = 100 (1 - K_{s0} / K_{smax})$, 式中 K_{s0} 和 K_{smax} 分别为初始及最大比导率。每株待测样品每次测定5个重复, 取平均值。

表征胡杨叶片光合性能的叶绿素荧光参数使用便携式叶绿素荧光仪 (Mini-Pam, Walz 公司, 德国) 于7月10 - 20日晴朗天气条件下测定。测量光选用光强小于 $0.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的红光, 饱和脉冲光强大于 $10000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 作用时间0.8 s。在每个测量日上午9:00 - 11:00进行测量, 随机选择3株待测植株南侧向阳面叶片, 重复测定6组光响应曲线。测定时段的叶片稳态荧光 F_s 和光适应下最大荧光 F_m' 由仪器自动测量记录; 叶片暗适应下初始荧光值 F_0 和最大荧光值 F_m 在黎明前、正午和测量时段用黑布遮盖20 min 暗适应后测得, 重复6次; 电子传递速率 (ETR)、光适应下光系统 II (PS II) 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 依据以下公式计算并由仪器自动给出, 光适应下初始荧光值 F_0' 、暗适应下 PS II 最大光化学效率 F_v/F_m 和潜在活性 F_v/F_0 、PS II 捕获光能分配用于光化学反应份额 (P)、热耗散份额 (D) 及过剩激化能份额 (X) 等参数分别由以下公式算出。

$$\Phi_{PSII} = (F_m - F_s) / F_m' \quad [35] \quad (1)$$

$$ETR = (F_m' - F_s) / F_m' \times PAR \times 0.5 \times 0.84 \quad (2)$$

$$F_0' = F_0 / ((F_m - F_0) / F_m + F_0 / F_m') \quad [36] \quad (3)$$

$$F_v / F_m = (F_m - F_0) / F_m \quad (4)$$

$$F_v / F_0 = (F_m - F_0) / F_0 \quad [37] \quad (5)$$

$$P = (F_m' - F_0') / F_m' \times qP \times 100\% \quad [38] \quad (6)$$

$$D = 1 - ((F_m' - F_0') / F_m') \times 100\% \quad (7)$$

$$X = (F_m' - F_0') / F_m' \times (1 - qP) \times 100\% \quad (8)$$

1.4 数据统计与分析

调查及实验数据通过 Excel 2010 进行初步统计与计算, 采用 SPSS 13.0 (IBM 公司, 美国) 软件中的均值方差比较进行克隆幼株与实生幼株各生理生态指标数据间差异显著性分析判别, 图形绘制与快速光响应曲线拟合采用 Sigmaplot 11.0 (Systat Software 公司, 美国) 软件完成。

2 结果与分析

2.1 胡杨克隆水分整合特征

调查发现, 塔里木河下游胡杨克隆幼株的分布构型多为游击型, 发生根蘖的母株一般自然状态下只产生1~2株克隆幼株 (图1)。由径流仪监测的胡杨母株与其克隆幼株间间隔子中液流特征显示 (表1, 图2), 胡杨成年母株与其克隆幼株间水分生理整合显著, 整合以顶向传输为主, 未监测到由克隆幼株向母株的基向水分传输。母株与克隆幼株间的距离会明显影响水分整合, 随着间隔子长度的增大, 胡杨母株对其克隆幼株的水分整合强度显著减小。间隔子2~3 m的克隆幼株每天可获取由母株提供的约1.09 kg水分, 而间隔子长度25~30 m处的克隆幼株每日只获得0.22 kg水分整合, 略高于实生幼株主根每日的液流量 (表1)。

胡杨母株对克隆幼株的水分整合还会受到母株自身生理节律的影响, 除了夜间水分整合显著下降外, 在每日正午时段, 胡杨母株对克隆幼株的水分整合也会显著下降, 平均水分整合日变化曲线均表现为双峰型 (图2: B, D), 第一个峰值均出现在8:00 - 9:00, 之后开始下降, 至正午14:00

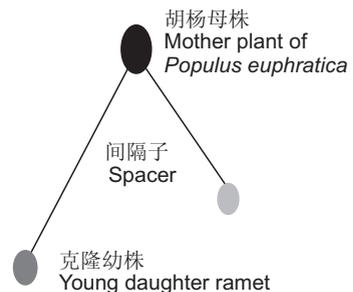


图1 胡杨克隆幼株游击型分布的克隆构型

Fig. 1 *Populus euphratica* clonal architecture characterized by guerilla growth form of daughter ramets

表 1 胡杨实生幼株主根及连接母株与克隆幼株的间隔子中液流平均日流量
Table 1 Mean daily sap flow in roots of *Populus euphratica* seedlings and spacers connecting mother plants and young ramets

实验植株 Experimental objects	待测植株平均株高(m)/ 平均基径(cm) Experiment objects mean height (m) / Mean basal diameter (cm)	间隔子(根)平均直径(cm) Mean diameter of spacer (roots) of ramets (seedlings)	间隔子长度(m) Spacer length	平均单日流量(kg/d) Average daily flow
胡杨克隆幼株 <i>P. euphratica</i> young ramets	1.24 ± 0.25 / 1.65 ± 0.18	2.56 ± 0.24	25~30 3~5	0.22 ± 0.09a 1.09 ± 0.46b
胡杨实生幼株 <i>P. euphratica</i> seedlings	1.30 ± 0.14 / 1.79 ± 0.13	2.45 ± 0.19		0.20 ± 0.08a

注：表中流量数据为平均值 ± 标准差，数据后不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Data of flow are means ± sd, different lowercase for each column indicates significance at $P < 0.05$. Same below.

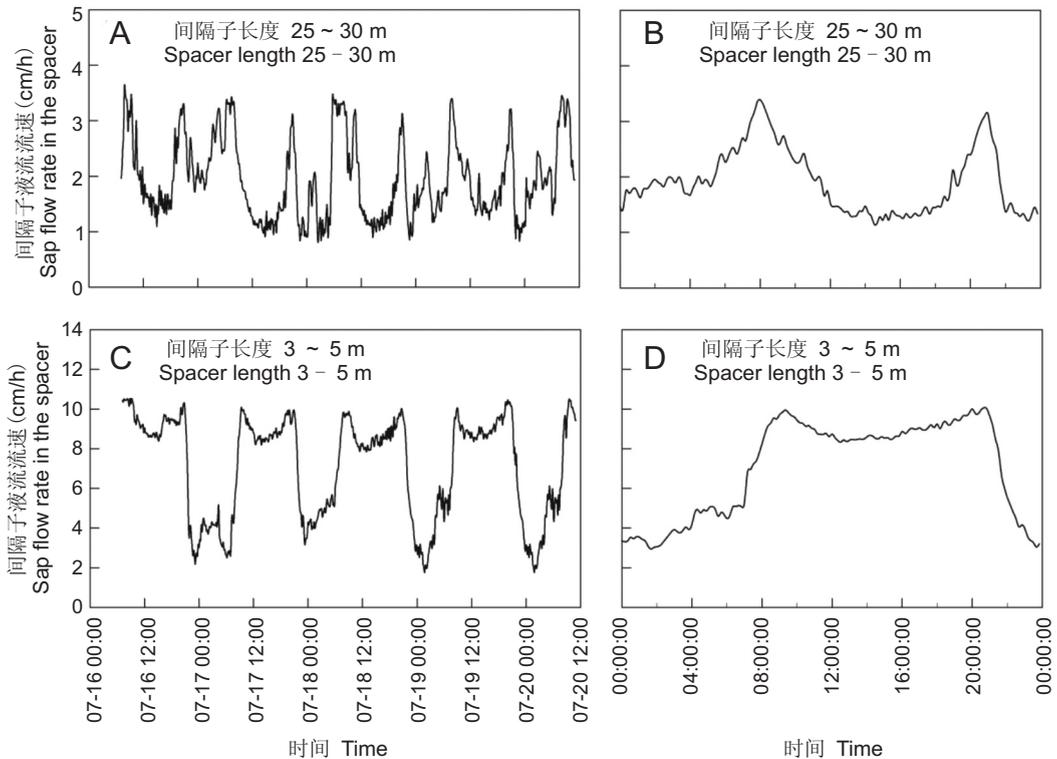


图 2 连接胡杨母株与克隆幼株不同长度间隔子多日液流流速特征(A, C)和日变化(B, D)

Fig. 2 Characteristics of sap flow rate (A, C) and its diurnal variation (B, D) in spacers connecting *Populus euphratica* mother plants and young daughter ramets

左右降至两峰值间的低点，20:00 - 21:00 达到第二峰值，之后下降至夜间最低点。水分整合正午的下降趋势在相对更长间隔子的母株与克隆幼株间更为明显。

2.2 胡杨木质部水分来源

由不同深度土壤水分与胡杨木质部水分氢氧稳定同位素特征显示(图 3: A, B)，由深及浅，土壤水分含量逐渐减小，土壤水分的 $\delta^2\text{H}$ 与 $\delta^{18}\text{O}$ 值均呈单调上升趋势，即土壤水分含量较高的深层土壤中的水有相对更小的 $\delta^2\text{H}$ 与 $\delta^{18}\text{O}$ 值。通过提取并

分析调查点胡杨种群内成年胡杨母株与其克隆幼株以及同区域实生幼株木质部中水分的氢氧稳定同位素特征发现，胡杨克隆幼株与其母株枝条木质部内水分有着基本一致的 $\delta^2\text{H}$ 与 $\delta^{18}\text{O}$ 值。相比同区域 30 m 范围内的实生胡杨幼株，胡杨克隆幼株木质部水分的 $\delta^2\text{H}$ 与 $\delta^{18}\text{O}$ 值显著更低，这与相对更深层土壤中水分的氢氧稳定同位素特征值更为接近。

2.3 胡杨克隆幼株与实生幼株水力导度及叶片水分状态

相比胡杨实生幼株，同一区域生境下长势相当

的克隆幼株有更好的水力传导性能，表现在枝条木质部比导率显著高于实生幼株 50.33%，表征木质部栓塞程度的 PLC 也显示，实生幼株枝条木质部水力导度损失要显著高于克隆幼株。此外，胡杨克隆幼株比实生幼株叶片含水量更高，并且无论是黎明前还是正午，实生幼株叶水势比克隆幼株更低。胡杨母株叶片含水量与克隆幼株无显著差异，但显著高于实生幼株，母株木质部导水率介于两种幼株之间，叶水势在黎明前及正午均与克隆幼株无显著差异，但显著高于实生幼株(表 2)。

2.4 胡杨幼株叶片 PS II 光化学特征

对同一区域相同生境下长势与株龄相当的胡杨克隆幼株与实生幼株的叶绿素荧光参数进行对比，结果显示(图 4，表 3)，在叶片尺度上，胡杨克隆幼株表现出比实生幼株更高的光合活性，表现在克隆幼株叶片光系统 II (PS II) 在相同的外在温度和光照条件下，比实生幼株有更高的电子传递速率 (ETR) ($P < 0.05$) 和光适应下实际光化学效率

(Φ_{PSII})。特别是在高光强时段，当光合有效辐射 (PAR) 大于 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，两种幼株叶片光化学指标差异逐渐增大。相似的规律在胡杨叶片最大光化学效率 (F_v/F_m) 和 PS II 潜在活性 (F_v/F_0) 上也同样可见，黎明前两种幼株相应参数的差异并不显著，但到正午高光强时段，克隆幼株的最大光化学效率与 PS II 潜在活性显著大于实生幼株。同时，相比实生幼株而言，胡杨克隆幼株有将叶片 PS II 所捕获的光能更多地用于光化学反应的趋势，同时通过热耗散消耗过剩激能进行光保护的活性也相对较好，光系统中过剩激能的比例显著减少，光化学活性相应更高(表 3)。

3 讨论

水是植物生存、生长和众多关键生态-生理过程最重要的限制因子^[39]，尤其在塔里木河下游这样极端干旱的生境下，植物对水分的依赖更加突出。极低的年降水难有生态意义，地表水文过程也

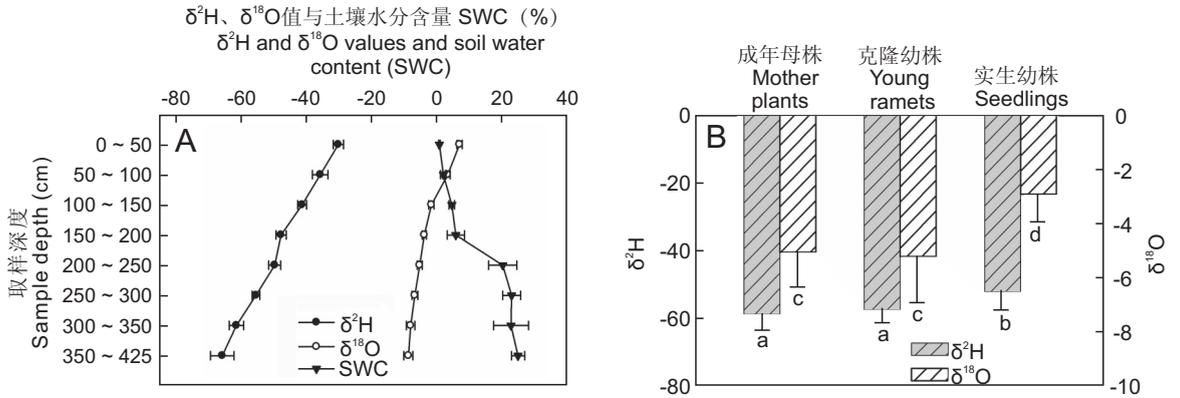


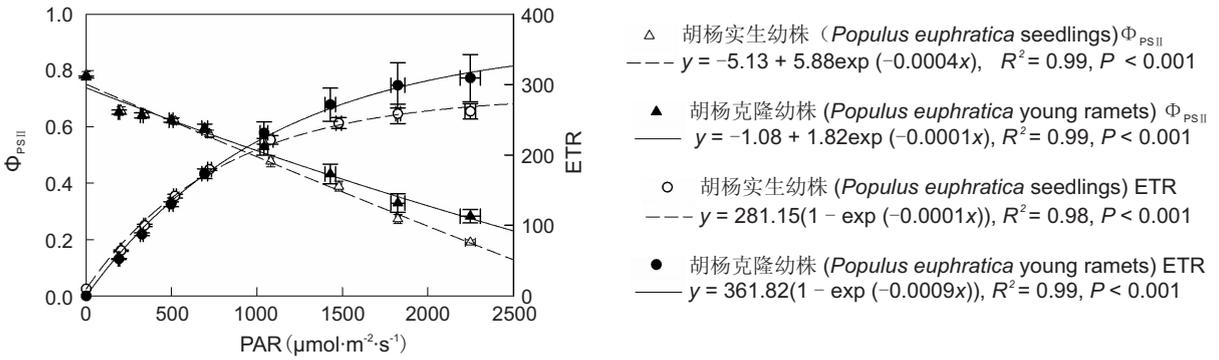
图 3 不同深度土壤水分含量与土壤水 δ²H、δ¹⁸O 值特征 (A)，胡杨母株、克隆幼株、实生幼株枝条木质部中水 δ²H、δ¹⁸O 值特征 (B)

Fig. 3 Characteristics of soil moisture and δ²H and δ¹⁸O values of soil water at different depths (A) and water in xylem of *Populus euphratica* mother and young daughter ramets and seedlings (B)

表 2 调查点同一生境下胡杨克隆幼株与实生幼株枝条水力导度、叶片含水量及叶水势特征

Table 2 Characteristics of leaf water content and water potential of *Populus euphratica* seedlings and young ramets in the same population

实验植株 Experimental objects	叶片含水量 Leaf water content (%)	枝条水力传导性能 Hydraulic conductivity performance of shoots		叶水势 Leaf water potential (MPa)	
		初始比导率 K_{s0} Initial specific conductivity ($\text{kg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$)	导水率损失率 PLC (%) Percentage loss of hydraulic conductivity	黎明前 Predawn	正午 Midday
克隆幼株 Young ramets	67.00 ± 0.48a	6.93 ± 1.45a	28.21 ± 8.11a	-0.45 ± 0.03a	-1.04 ± 0.06a
实生幼株 Seedlings	60.76 ± 0.56b	4.61 ± 0.62b	45.27 ± 8.13b	-0.50 ± 0.04b	-1.48 ± 0.08b
母株 Mother plants	64.92 ± 0.61a	5.47 ± 1.61c	38.16 ± 13.90c	-0.42 ± 0.05a	-1.18 ± 0.13a



Φ_{PSII} : 光适应下叶片光系统 II 实际光化学效率; ETR: 光系统 II 电子传递速率; PAR: 光合有效辐射。
 Φ_{PSII} : Actual photochemical efficiency of light-adapted leaf photosystem II; ETR: Electron transportation rate of photosystem II; PAR: Photosynthetically active radiation.

图 4 胡杨克隆幼株与实生幼株光适应下叶片光系统 II 电子传递速率与实际光化学效率
 Fig. 4 Electron transportation rate and actual photochemical efficiency in light-adapted leaf photosystem II of *Populus euphratica* seedlings and young ramets

表 3 胡杨克隆幼株与实生幼株 PS II 内激化能分配于光化学反应 (P)、热耗散 (D)、过剩激化能 (X) 的份额, 暗适应下叶片 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 及潜在活性 (F_v/F_0)

Table 3 Fractions of excited energy in PS II allocated to photochemistry (P), lost by thermal dissipation (D), and excess excitation energy (X); maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) and potential activity (F_v/F_0) of dark-adapted leaf PS II of *Populus euphratica* seedlings and young ramets

实验植株 Experimental objects	P (%)	D (%)	X (%)	F_v/F_m		F_v/F_0	
				黎明前 Predawn	正午 Midday	黎明前 Predawn	正午 Midday
克隆幼株 Young ramets	0.54 ± 0.02a	0.31 ± 0.02a	0.15 ± 0.02a	0.82 ± 0.01a	0.79 ± 0.02a	4.73 ± 0.34a	3.72 ± 0.54a
实生幼株 Seedlings	0.50 ± 0.04a	0.29 ± 0.03a	0.21 ± 0.03b	0.81 ± 0.01a	0.74 ± 0.03b	4.37 ± 0.42a	2.92 ± 0.52b

因为河道断流基本丧失, 目前这一区域的胡杨主要依赖地下水与相对深层的土壤水^[22, 32]。在本研究中, 胡杨成年母株对其克隆幼株有显著的水分整合, 这一点不仅从克隆幼株木质部水分来源分析可以看出, 同样也能从母株与克隆幼株间间隔子液流定量反映出来。胡杨克隆幼株木质部内的水分来源与其成年母株相似, 均来自水分有效性较好的相对更深层土壤。这是胡杨母株对其克隆幼株水分整合的结果与间接证明, 它使得胡杨克隆幼株得以获取实生幼株根系无法触及的深层土壤水, 在地下水埋深较深的区块具备生存的可能。在水分获取层面, 这有效增加了克隆幼株的生态位纵向幅度, 直接改善了胡杨克隆幼株的水分获取能力。虽然胡杨母株与其克隆幼株间间隔子的长度以及母株的生理节律会影响水分整合, 但是从日平均水分整合量来看, 母株对克隆幼株的水分整合均大于实生胡杨幼株根系获取的水量。这些都进一步显示出胡杨克隆幼株在极端干旱区最重要生境资源——水分的获取上比

实生幼株有更大的优势。相比幼株而言, 胡杨成株所处的水分条件相对更好, 身处较好水分条件的母株向水分条件相对较差的幼株进行顶向水分传输也就可以理解, 相似的结论在 Mao 等^[11]的研究中也有发现, 这是对纵向上空间异质性分布的水分资源的有效利用对策^[5]。母株向其克隆幼株提供的水分整合对于幼株存活具有的重要意义在前人的研究中也已被证明^[9, 14]。虽然一些研究显示, 在基株内部, 水势差可能是水分整合的驱动力^[11], 但是我们的实验中并未发现母株与其克隆幼株间存在显著的叶水势差, 无论黎明前还是正午。因此, 母株与幼株因水分获取能力不同形成的源汇动力可能是造成胡杨母株对其克隆幼株水分整合的驱动力^[13]。

木质部的水分传导是陆生维管植物维持生存的基础^[33], 其水力导度与植物的生存能力及抗旱性关系密切^[40, 41]。本研究发现克隆水分整合不仅改善了克隆幼株在极端干旱生境下的水分获取能力, 也有助于其较实生幼株保持更好地木质部水力传导性

能, 表现在克隆幼株枝条木质部初始比导率显著高于同区域相同生境下的实生幼株。这主要是因为克隆幼株在母株对其水分整合的作用下, 夏季极端干旱炎热时发生水分亏缺及干旱胁迫的几率会比实生幼株下降, 而水分亏缺及干旱胁迫下植物木质部导管会因为其内部水张力增大形成气穴, 栓塞导管造成木质部水力导度损失^[42, 43]。这一点在本研究中从实生幼株枝条木质部水力导度损失率 PLC 显著大于克隆幼株和其母株的结果中也能证实。而胡杨母株木质部水力导度损失要显著($P < 0.05$)高于其克隆幼株却显著($P < 0.05$)低于实生幼株, 这是因为胡杨母株的水分获取能力与水分状态显著好于同一生境下实生幼株, 但由于植株整体蒸腾面积与水分需求远大于克隆幼株, 且由此产生的木质部导管内部张力较大, 形成气穴较克隆幼株更多的缘故。相对更好的水力传导性能与水分获取能力, 使得克隆幼株具有更高的叶片含水量, 并且在夏季干旱少雨及高温下, 也能够比实生幼株保持相对更高的叶水势, 无论黎明前还是正午。这也证明了克隆幼株较实生幼株具有更好的从水分亏缺状态恢复的性能, 而实生幼株在正午时段水分亏缺的程度相对克隆幼株更高^[20]。这些水分生理机能上的差异将可能影响到幼株一些重要的生理生态过程, 比如光合作用。

水分有效性及获取能力与相应的水分生理机能对植物光合作用会有明显影响^[44], 前人研究也显示, 克隆水分整合可以显著改善克隆幼株的生长与光合性能, 进而改善并促进克隆幼株在非最适生境下的生存与生长^[11, 45]。上述讨论证明, 胡杨母株对克隆幼株的水分整合有助于其获取更多水分并保持相比实生幼株更好的水分状态与水力传导, 这将有利于在光合作用过程中, 克隆幼株叶片光系统保持正常功能与电子传递链的连续和稳定, 进而保障光合作用的能量供给^[46, 47]。而水分亏缺, 将直接导致光合作用的重要原料——水的供应不足, 并会因为水分亏缺诱发的叶片气孔控制增大空气中二氧化碳进入叶片的阻力, 进而导致光合作用另一重要原料——二氧化碳的不足, 光合作用中物质的亏缺又会反馈到能量过程, 并降低光化学作用对能量的需求而降低光化学效率^[48], 这些都将直接影响并降低植物的光合作用。本研究中实生幼株表现出的较克隆幼株显著下降的光化学效率与电子传递速率也很好地说明了这点。而水分的不足对光合作用中

一些关键酶活性的影响, 会限制开尔文循环, 降低光合效率^[49]。特别是在干旱区, 水分亏缺导致的光合性能与光化学效率下降常常和高光强、高温相互叠加, 致使光系统中激能过剩, 引发光抑制, 损伤光系统, 加重胁迫^[50, 51]。本研究监测实验中实生幼株正午显著比克隆幼株降低的光系统 II 活性与显著增加的光系统过剩激化能比例(X)都印证了以上这些结论, 也指示了实生幼株比克隆幼株有更高的发生光抑制的危险。

4 结论

(1) 在塔里木河下游极端干旱的生境下, 胡杨母株与其克隆幼株间具有显著的水分生理整合过程, 整合以母株向克隆幼株的顶向水分传输为主, 整合会受到母株生理节律及母株到克隆幼株间隔子长度的影响, 表现为双峰型的日变化特征。(2) 母株对克隆幼株的水分生理整合改善了克隆幼株的水分获取能力, 使其能够获得与其相连的成年母株相似的土壤层水分, 这有助于克隆幼株比同区域实生幼株保持更好的木质部水力导度及叶片水分含量、叶水势。这些有利于克隆幼株在极端干旱生境下比实生幼株保持更优的叶片光系统性能, 具有更高的光化学效率, 并因此具有相对更高的生存优势。

参考文献:

- [1] 董鸣. 资源异质性环境中的克隆植物生长: 觅食行为[J]. 植物学报, 1996, 38(10): 828–835.
Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(10): 828–835.
- [2] Moola FM, Vasseur L. The importance of clonal growth to the recovery of *Gaultheria procumbens* L. (Ericaceae) after forest disturbance[J]. *Plant Ecol*, 2009, 201: 319–337.
- [3] Lopp J, Sammul M. Benefits of clonal propagation: impact of imported assimilates from connected ramets [J]. *Plant Ecol*, 2016, 217(3): 315–329.
- [4] Zhang HJ, Liu FH, Wang RQ, Liu J. Roles of clonal integration in both heterogeneous and homogeneous habitats [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 551. doi: 10.3389/fpls.2016.00551.
- [5] Otfinowski R, Kenkel NC. Clonal integration facilitates the proliferation of smooth brome clones invading northern fescue prairies [J]. *Plant Ecol*, 2008, 199: 235–242.
- [6] Yu FH, Dong M, Krusi B. Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland

- dune[J]. *New Phytol*, 2004, 162: 697–704.
- [7] Adonsou KE, DesRochers A, Tremblay F. Physiological integration of connected balsam poplar ramets [J]. *Tree Physiol*, 2016, 36(7): 797–806.
- [8] Yu FH, Wang N, He WM, Chu Y, Dong M. Adaptation of rhizome connections in drylands; increasing tolerance of clones to wind erosion[J]. *Ann Bot*, 2008, 102: 571–577.
- [9] Lu HZ, Song L, Liu WY, Yu FH. Survival and growth of epiphytic ferns depend on resource sharing [J]. *Front Plant Sci*, 2016, 7: 416. doi: 10.3389/fpls.2016.00416.
- [10] Lovett DL. Population dynamics and local specialization in a clonal plant (*Ranunculus repens*): I. The dynamics of ramets in contrasting habitats[J]. *J Ecol*, 1981, 69(3): 743–755.
- [11] Mao SY, Jiang CD, Zhang WH, Shi L, Zhang JZ, Chow WS, Yang JC, Jiang CD. Water translocation between ramets of strawberry during soil drying and its effects on photosynthetic performance[J]. *Physiol Plantarum*, 2009, 137: 225–234.
- [12] de Kroon H, Franssen B, Van Rheenen JWA, Kreulen R. High levels of inter-ramet translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labeling [J]. *Oecologia*, 1996, 106(1): 73–84.
- [13] Pauliukonis N, Gough L. Effects of the loss of clonal integration on four sedges that differ in ramet aggregation [J]. *Plant Ecol*, 2004, 173: 1–15.
- [14] Touchette BW, Moody JW, Byrne CM, Marcus SE. Water integration in the clonal emergent hydrophyte, *Justicia americana*: benefits of acropetal water transfer from mother to daughter ramets[J]. *Hydrobiologia*, 2013, 702: 83–94.
- [15] Luo WC, Zhao WZ, Zeng FJ, Liu B. Water but not photosynthates integration exists between mother and daughter ramets of a root-derived clonal shrub [J]. *Plant Ecol*, 2015, 216: 331–342.
- [16] 朱志玲, 李德志, 王绪平, 盛丽娟, 石强. 克隆植物的水分生理整合及其生态效应[J]. *西北植物学报*, 2006, 26(12): 2602–2614.
- Zhu ZL, Li DZ, Wang XP, Sheng LJ, Shi Q. Water physiology integration and its ecological effect of clonal plants [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006, 26(12): 2602–2614.
- [17] Ashmun JW, Thomas RJ, Pitelka LF. Translocation of photoassimilates between sister ramets in 2 rhizomatous forest herbs[J]. *Ann Bot*, 1982, 49: 403–415.
- [18] 程立丽, 李德志, 朱志玲, 何莹莹, 王浩, 纪倩倩, 刘微, 陈慧娟, 赖苏雯. 克隆植物结缕草的水分生理整合格局特征及其生态效应分析[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(7): 1442–1451.
- Cheng LL, Li DZ, Zhu ZL, He YY, Wang H, Ji QQ, Liu W, Chen HJ, Lai SW. Analysis on the characteristics of water physiological integration pattern and the ecological effects in clonal plant species *Zoysia japonica* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(7): 1442–1451.
- [19] Schenk HJ, Espino S, Goedhart CM, Nordenstahl M, Cabrera HM, Jones CS. Hydraulic integration and shrub growth form linked across continental aridity gradients[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 11248–11253.
- [20] Li JJ, Peng PH, He WM. Physical connection decreases benefits of clonal integration in *Alternanthera philoxeroides* under three warming scenarios [J]. *Plant Biology*, 2011, 14: 265–270.
- [21] Thevs N, Zerbe S, Schnittler M, Succow M. Structure, reproduction and flood-induced dynamics of riparian Tugai forests at the Tarim River in Xinjiang, NW China [J]. *Forestry*, 2008, 81(1): 45–57.
- [22] Thomas FM, Foetzkki A, Arndt SK, Bruelheide H, Gries D, Li XY, Zeng FJ, Zhang XM, Runge M. Water use by perennial plants in the transition zone between river oasis and desert in NW China [J]. *Basic Appl Ecol*, 2006, 7: 253–267.
- [23] Westermann J, Zerbe S, Eckstein D. Age structure and growth of degraded *Populus euphratica* floodplain forests in North-west China and perspectives for their recovery [J]. *J Int Plant Biol*, 2008, 50(5): 536–546.
- [24] Gries D, Zeng F, Foetzkki A, Arndt SK, Bruelheide H, Thomas FM, Zhang X, Runge M. Growth and water relations of *Tamarix ramosissima* and *Populus euphratica* on Taklamakan desert dunes in relation to depth to a permanent water table [J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 725–736.
- [25] Liu JZ, Chen YN, Chen YJ, Zhang N, Li WH. Degradation of *Populus euphratica* community in the lower reaches of the Tarim River, Xinjiang, China [J]. *J Environ Sci*, 2005, 17(5): 740–747.
- [26] Chen YP, Chen YN, Li WH, Xu CC. Characterization of photosynthesis of *Populus euphratica* grown in the arid region [J]. *Photosynthetica*, 2006, 44(4): 622–626.
- [27] Ma JX, Huang X, Li WH, Zhu CG. Sap flow and trunk maximum daily shrinkage (MDS) measurements for diagnosing water status of *Populus euphratica* in an inland river basin of Northwest China [J]. *Ecohydrology*, 2013, 6(6): 994–1000.
- [28] Yang Y, Chen Y, Cai B, Jie W, Lv D. The arbuscular mycorrhizal symbiotic status of *Populus euphratica*, a drought resistant tree species from arid lands [J]. *Ecohydrology*, 2013, 6(6): 1001–1008.
- [29] Xu CY, Schooler SS, Van Klinken RD. Effects of clonal integration and light availability on the growth and physiology of two invasive herbs [J]. *J Ecol*, 2010, 98: 833–844.
- [30] Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A. Effects of resource

- heterogeneity on nitrogen translocation within clonal fragments of *Sasa palmata*: an isotopic (^{15}N) assessment [J]. *Ann Bot*, 2006, 98: 657–663.
- [31] Pinno BD, Wilson SD. Nitrogen translocation between clonal mother and daughter trees at a grassland-forest boundary[J]. *Plant Ecol*, 2014, 215: 347–354.
- [32] Chen YN, Wang Q, Li WH, et al. Rational groundwater table indicated by the eco-physiological parameters of the vegetation: A case study of ecological restoration in the lower reaches of the Tarim River [J]. *Chinese Sci Bull*, 2006, 51: 8–15.
- [33] 周洪华, 李卫红, 穆巴热克阿尤普, 徐倩. 荒漠河岸林植物木质部导水与栓塞特征及其对于干旱胁迫的响应[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(1): 19–29.
- Zhou HH, Li WH, Ayup M, Xu Q. Xylem hydraulic conductivity and embolism properties of desert riparian forest plants and its response to drought stress [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(1): 19–29.
- [34] Ayup M, Hao X, Chen Y, Li W, Su R. Changes of xylem hydraulic efficiency and native embolism of *Tamarix ramosissima* Ledeb. seedlings under different drought stress conditions and after rewatering [J]. *S Afr J Bot*, 2012, 78: 75–82.
- [35] Genty B, Briantais JM, Baker NR. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *BBA General Subjects*, 1989, 990: 87–92.
- [36] Oxborough K, Baker NR. Resolving chlorophyll fluorescence images of photosynthetic efficiency into photochemical and non-photochemical components-calculation of qP and F_v/F_m without measuring F_0' [J]. *Photosynth Res*, 1997, 54: 135–142.
- [37] Roháček K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships [J]. *Photosynthetica*, 2002, 40: 13–29.
- [38] Demmig-Adams B, Adams III WW, Barker DH, Logan BA, Bowling DR, Verhoeven AS. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation [J]. *Plant Physiol*, 1996, 98: 253–264.
- [39] Ribas-Carbo M, Taylor NL, Giles L, Busquets S, Finnegan PM, Day DA, Lambers H, Medrano H, Berry JA, Flexas J. Effects of water stress on respiration in soybean leaves [J]. *Plant Physiol*, 2005, 139: 466–473.
- [40] McCulloh KA, Sperry JS, Adler FR. Murray's law and the hydraulic versus mechanical functioning of wood [J]. *Funct Ecol*, 2004, 8(6): 931–938.
- [41] Ennajeh M, Tounekti T, Vadel AM, Khemira H, Cochard H. Water relations and drought-induced embolism in olive (*Olea europaea* L.) varieties 'Meski' and 'Chemlali' during severe drought [J]. *Tree Physiol*, 2008, 28: 971–976.
- [42] Ladjal M, Huc R, Ducrey M. Drought effects on hydraulic conductivity and xylem vulnerability to embolism in diverse species and provenances of Mediterranean cedars [J]. *Tree Physiol*, 2005, 25: 1109–1117.
- [43] 张树斌, 张教林, 曹坤芳. 季节性干旱对白皮乌口树 (*Tarennia depauperata* Hutchins) 水分状况、叶片光谱特征和荧光参数的影响 [J]. *植物科学学报*, 2016, 34(1): 117–126.
- Zhang SB, Zhang JL, Cao KF. Effects of seasonal drought on water status, leaf spectral traits and fluorescence parameters in *Tarennia depauperata* Hutchins, a Chinese savanna evergreen species [J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(1): 117–126.
- [44] Lambers H, Chapin FS, Pons TL. *Plant Physiological Ecology* [M]. 2nd ed. New York: Springer-Verlag, 1998: 8–68.
- [45] Liu J, He WM, Zhang SM, Wang RQ. Effects of clonal integration on photosynthesis of the invasive clonal plant *Alternanthera philoxeroides* [J]. *Photosynthetica*, 2008, 36(2): 299–302.
- [46] Peltzer D, Dreyer E, Polle A. Differential temperature dependencies of antioxidative enzymes in two contrasting species: *Fagus sylvatica* and *Coleus blumei* [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2002, 40: 141–50.
- [47] Bellot J, Maestre FT. Spatio-temporal dynamics of chlorophyll fluorescence in a semi-arid Mediterranean shrubland [J]. *J Arid Environ*, 2004, 58(3): 295–308.
- [48] 朱成刚, 陈亚宁, 李卫红, 付爱红, 杨玉海. 干旱胁迫对胡杨 PS II 光化学效率和激能耗散的影响 [J]. *植物学报*, 2011, 46(4): 413–424.
- Zhu CG, Chen YN, Li WH, Fu AH, Yang YH. Effect of drought stress on photochemical efficiency and dissipation of excited energy in photosystem II of *Populus euphratica* [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2011, 46(4): 413–424.
- [49] Tezara W, Mitchell VJ, Driscoll SD, Lawlor DW. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP [J]. *Nature*, 1999, 1401: 914–917.
- [50] Sofo A, Dichio B, Montanaro G, Xiloyannis C. Shade effect on photosynthesis and photoinhibition in olive during drought and rewatering [J]. *Agr Water Manage*, 2009, 96: 1201–1206.
- [51] Remorini D, Melgar JC, Guidi L, DeglInnocenti E, Castelli S, Traversi ML, Massai R, Tattini M. Interaction effects of root-zone salinity and solar irradiance on the physiology and biochemistry of *Olea europaea* [J]. *Environ Exp Bot*, 2009, 65: 210–219.