

## 热带喀斯特森林常绿和落叶榕树的水力特征和水分关系与抗旱策略

刘金玉<sup>1 2</sup>, 付培立<sup>1 2</sup>, 王玉杰<sup>1 3</sup>, 曹坤芳<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. 中国科学技术大学, 合肥 230027)

**摘 要:** 以热带喀斯特地区的直脉榕(*Ficus orthoneura*)和豆果榕(*F. pisocarpa*)为实验材料,研究了常绿和落叶树木枝条和叶片的解剖结构特征、光合水分特征和耐旱性的差异,目的在于探讨不同生活型榕树适应干旱生境的策略。直脉榕和豆果榕的叶片都有两层栅栏组织、游离状的海绵组织和钟乳体等旱生结构,同时叶片角质层蒸腾速率( $g_{\min}$ )和气孔导度( $g_s$ )相对较低。但与落叶的豆果榕相比,常绿的直脉榕的枝条木质部失去50%传导率的水势( $P_{50}$ )和 $g_{\min}$ 更低,表现出更保守的水分利用策略。总体上,两种榕树都表现出了对喀斯特干旱生境的良好适应,但是它们的适应策略表现出一定的差别。豆果榕通过落叶度过旱期,而直脉榕在结构和功能上比豆果榕更耐旱。抗旱策略和水分利用策略的不同导致两种榕树的生态位分异,减少了彼此间的水分竞争,有利于它们在喀斯特生境中共存。

**关键词:** 热带喀斯特森林; 榕树; 抗旱性; 解剖结构特征; 生理生态特征

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2012)05-0484-10

## Different Drought-adaptation Strategies as Characterized by Hydraulic and Water-relations Traits of Evergreen and Deciduous Figs in a Tropical Karst Forest

LIU Jin-Yu<sup>1 2</sup>, FU Pei-Li<sup>1 2</sup>, WANG Yu-Jie<sup>1 3</sup>, CAO Kun-Fang<sup>1\*</sup>

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; 2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. University of Science and Technology of China, Hefei 230027, China)

**Abstract:** To investigate drought adaptation of evergreen and deciduous fig species occurring in dry karst forests, we compared anatomical traits, stem hydraulic conductivity, leaf water relation traits, photosynthesis, drought-resistance, and seasonal changes in physiology in evergreen *Ficus orthoneura* and deciduous *F. pisocarpa*, both of which belong to *F.* subgen. *urostigma*. Results showed that the two fig species have adapted to drought in different ways. Both have typical xeromorphic leaf structures, as shown by their two-layered palisade cells, highly-defused sponge cells and cystolith in leaves. They have a low cuticular evaporation ( $g_{\min}$ ) and stomatal conductance ( $g_s$ ) to alleviate water loss. However, *F. orthoneura* possesses a xylem structure more resistant to cavitation and lower  $g_{\min}$  and adopts conserved water use to adapt to drought stress and maintains its leaves all year. In contrast, *F. pisocarpa* escapes from extreme drought stress by shedding leaves at the beginning of the dry season. To compensate the loss of carbon gain in the leafless period, *F. pisocarpa* has a particularly high rate in hydraulic and photosynthesis during the rainy season. The diversification of drought adaptation and water use reduces their competition for water and makes it possible for these

收稿日期: 2012-04-12, 修回日期: 2012-05-14。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31170399)。

作者简介: 刘金玉(1986-), 女, 硕士研究生, 主要从事生理生态学研究(E-mail: liujinyu0110@hotmail.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: caokf@xtbg.ac.cn)。

fig species to coexist in the karst topography.

Key words: Tropical karst forests; *Ficus*; Drought-resistance; Anatomical traits; Ecophysiological traits

自2009年起云南省连续三年遭遇旱灾,2009年1月至2011年12月,全省降水累积距平为-528 mm,与多年平均年降水量1086 mm相比,过去的三年里云南全省降水总共减少了接近半年的降水量<sup>[1]</sup>。在全球气候变化大背景和当地森林植被过度开发的双重作用下,类似极端天气和异常天气的出现已不可避免,对当地植被的维持提出了挑战,植物对水分胁迫的适应将影响其生存和分布。

云南是世界上连片分布面积最大的碳酸盐岩地区的重要组成部分<sup>[2]</sup>,西双版纳的喀斯特地貌面积高达19%(3600 km<sup>2</sup>)<sup>[3]</sup>,喀斯特森林是组成西双版纳地区植被的主要类型之一<sup>[4]</sup>。喀斯特地区土层薄、岩石空隙多,水分流失严重,生境保水性差<sup>[5]</sup>;同时西双版纳地区受热带季风气候影响,全年1493 mm降水中1256 mm集中于5-10月的雨季,从11月到次年4月长达半年之久的旱季降水量却不足全年的20%<sup>[6]</sup>。喀斯特生境土层薄弱、保水能力差,当地喀斯特森林植物如何应对这种干旱生境特别是旱季的严重缺水,对其生存有着重要意义。

干旱胁迫会引起植物细胞膨压的下降,进而引起气孔的关闭以及光合能力的降低<sup>[7]</sup>,严重的干旱会导致植物水分运输系统的破坏、细胞代谢紊乱甚至死亡<sup>[8]</sup>。当遭受干旱胁迫时,限制叶片失水和提高对水分利用的效率对植物有重要意义。旱生植物的叶片气孔密度小,气孔蒸腾失水少,且气孔对干旱敏感,失水时较早关闭气孔以降低气孔蒸腾失水;同时比叶重(leaf dry mass per area, LMA)大、叶片厚度和蜡质层厚度大,从结构上降低叶片角质层的蒸腾失水速率<sup>[9,10]</sup>。从水分利用的角度讲,采取保守的水分利用策略的植物,通常具有较低的蒸腾速率、净光合速率、生长速率和较高的光合水分利用效率,有利于植物在严重干旱的胁迫条件下生存;而采取冒险的水分利用策略的植物,具有较高的蒸腾速率、净光合速率、生长速率和较低的光合水分利用效率,有利于植物在水分较好的条件下发挥出较强的竞争力<sup>[11,12]</sup>。植物对干旱的适应策略可以分为耐旱和避旱两种,其中避旱是指在空间和时间上避开

干旱对其的影响,如落叶植物和沙漠地区的一年生植物<sup>[7]</sup>;耐旱策略指通过结构和生理性机制应对干旱伤害,常常表现出保守的水分利用、较强的膨压维持和抗栓塞化能力等<sup>[13]</sup>。常绿与落叶植物在旱生生态系统共存,有利于解决在旱季用水的矛盾,而常绿树在旱季提供隐蔽条件,有利于林下幼苗存活。

前人利用常绿和落叶植物进行抗旱性研究得到完全不同的结果,有些研究中落叶植物枝条有较高的导水率和低的抗栓塞化能力<sup>[14-16]</sup>,有些研究报道常绿和落叶植物的水力传导和抗栓塞化能力没有差异<sup>[17,18]</sup>,而有些研究发现常绿植物具有更高的水分传导能力<sup>[19]</sup>。因而利用同一生境下、亲缘关系相近的常绿和落叶植物进行对比研究,有利于对植物抗旱性的进一步了解。

榕属植物是热带植物区系中最大的木本属之一,是构成热带亚热带雨林标志性景观的主要类群,对森林生态系统生态平衡的维持、群落演替以及恢复起着十分重要的作用,被认为是热带雨林的关键类群<sup>[20-22]</sup>。而目前关于榕属植物的研究多集中于榕树-榕小蜂协同进化以及榕树次生代谢产物等方面,有关榕树对水分胁迫的研究,特别是在原生境下的研究,仍很有限。加强这方面的研究,不仅有利于理解热带雨林关键种榕树的适应性,对于理解当地植被物种共存机制和生态保护,也有一定帮助。

本实验选取在西双版纳热带喀斯特森林常见的两种榕树,直脉榕和豆果榕为实验材料。这两种榕树同属于榕属榕亚属,常常同时出现在干旱的喀斯特生境,却表现出截然不同的物候类型:直脉榕四季常绿,而豆果榕在旱季初期落叶。叶片物候的不同反映了枝条水力结构和水分关系等方面可能存在差异。我们通过对解剖结构、光合、水力等方面的研究,从生理生态特征和叶片习性上探讨这两种榕树如何适应热带喀斯特干旱生境。

## 1 研究区域自然概况

研究地点位处中国科学院西双版纳热带植物园(21°09'~22°36'N, 99°58'~101°50'E, 平均海拔

600 m) 附近3公里处的“绿石林”喀斯特森林。这里碳酸盐岩风化强烈,岩石裸露,土壤为在石灰岩基质上发育的石灰岩砖红壤类型(淋溶腐殖质碳酸盐土)。在岩石露头地段,地面土壤覆盖物少,土层薄,土壤结构坚固,核粒状至核块状,有机质层薄<sup>[4]</sup>。树木生长于石缝之中,根系盘旋于岩石之上或往来于岩石孔隙之中以吸收有限的水分和养分。

本实验选取生长在喀斯特山顶的常绿植物直脉榕(*Ficus orthoneura*)和落叶植物豆果榕(*F. pisonia*)的成熟个体为研究对象,探讨这两种榕树在结构、功能以及适应性上的异同。直脉榕和豆果榕同属于榕属榕亚属,是热带喀斯特森林中常见的两种榕树,生长在十分干旱的石灰山裸岩上,环境光照强烈,其中豆果榕在旱季初期12月份落叶,在旱季末期3-4月份展叶。

## 2 研究方法

### 2.1 叶片和枝条的解剖结构

在雨季选取6个不同个体的成熟阳生叶片,用LI-3000A叶面积仪(LI-COR, USA)测定叶片面积,计算比叶重(LMA)。避开主脉,取叶片中部做成徒手切片,在显微镜(DM2500, Leica, Germany)下观察拍照(DFC295, Leica, Germany)后,用ImageJ(<http://rsb.info.nih.gov/ij/index.html>)测量叶片横截面上各个层次的层数和厚度,及叶片总厚度。采用指甲油印迹法制片测定气孔密度和保卫细胞长度。

选取来自3个不同植株的6个阳生枝条,用滑走切片机制成厚度40 mm的临时水装片,拍照后测定导管的直径大小和数目。

### 2.2 生理生态特征测定

选取4~6个成熟个体,分别在雨季和旱季用便携式光合仪(LI-6400, Li-CO, USA)于上午9:00-12:00测定叶片的最大净光合速率(A)和气孔导度( $g_s$ )等光合指标,其中豆果榕叶片凌晨水势和光合特征的旱季指标在旱季末期(4-5月份)长出新叶后测定。用自然干燥法绘制叶片的压力-容积曲线(PV曲线)并计算相关参数<sup>[23-25]</sup>,用自然干燥法绘制叶片失水曲线并计算角质层蒸腾速率( $g_{min}$ )<sup>[26-27]</sup>。用冲洗法测定枝条导水率<sup>[28]</sup>,用充气法测定枝条的脆弱型曲线并按照 $PLC\% = 100 /$

$[1 + \exp(a(\psi_x - P_{50}))]$ 拟合曲线,其中PLC代表枝条导水率降低的百分比, $\psi_x$ 代表木质部水势, $a$ 代表曲线的最大斜率<sup>[29-30]</sup>。

### 2.3 数据分析

用两个独立样本的t检验比较各个指标在两个物种间以及两个季节间的差异,用线性回归分析参数间的相关性(SPSS 17.0 SPSS Inc., USA),在OriginPro 8.0 (OriginLab, USA)下进行绘图和PLC曲线拟合计算。

## 3 结果分析

### 3.1 枝条和叶片结构

直脉榕和豆果榕的枝条和叶片结构具有明显差异(表1)。

与落叶树豆果榕相比,常绿树直脉榕的导管和气孔直径较小、密度更大。直脉榕叶片的角质层+上表皮+皮下层厚度比豆果榕高出一倍以上,海绵组织厚度是豆果榕的4倍多,栅栏组织和下表皮厚度与豆果榕无明显差异。两种榕树叶片都有很大比例的海绵组织,这种海绵组织呈现一种高度游离的松散状态,里面细长丝状的叶肉细胞相互连成网状结构,网孔间形成大量空腔。与豆果榕相比,直脉榕具有较大的叶片总厚度以及较小的栅栏组织厚度/海绵组织厚度(P/S)的比值。两种榕树的横切面都有明显的皮下层(hypodermal cells)和钟乳体结构,直脉榕叶片有大量叶脉鞘向上下表皮延伸(bundle-sheath extensions)。在雨季直脉榕叶片的比叶重(LMA)高出豆果榕叶片77%。

### 3.2 枝条水力传导、叶片水分关系和光合特征

直脉榕的枝条导水率远远低于豆果榕,胡伯尔值(HV)高于豆果榕。直脉榕的边材比导率( $K_s$ )、叶比导率( $K_l$ )和HV均没有显著的季节变化(图1: a~c)。豆果榕的 $K_s$ 在旱雨季差异不显著(图1: a)。

雨季两个种叶片凌晨水势( $\psi_{PreD}$ )相近,旱季直脉榕叶片凌晨水势显著降低,而豆果榕 $\psi_{PreD}$ 没有季节差异(表2)。

直脉榕和豆果榕单位叶面积的最大光合速率( $A_a$ )在旱季差异不显著,但在雨季差异显著。两个种的单位干重的叶片最大光合速率( $A_m$ )在旱季和雨季均存在显著差异。同时,两个物种雨季的 $A_a$ 和 $A_m$

表 1 直脉榕和豆果榕枝条和叶片解剖结构和功能性状差异  
Table 1 Comparison of structural and functional traits between *Ficus orthoneura* and *F. pisocarpa* in rainy season

性状 Traits	单位 Units	直脉榕 <i>F. orthoneura</i>	豆果榕 <i>F. pisocarpa</i>	差异显著性 Significance
<i>Dmv</i>	$\mu\text{m}$	$53.44 \pm 3.38$	$90.70 \pm 2.06$	*
<i>VN</i>	$\text{No. mm}^{-2}$	$59.88 \pm 9.62$	$13.27 \pm 3.07$	***
<i>Lst</i>	$\mu\text{m}$	$21.47 \pm 0.78$	$30.08 \pm 1.00$	***
<i>Nst</i>	$\text{No. mm}^{-2}$	$487.43 \pm 34.37$	$178.07 \pm 12.74$	***
<i>C + UP + HC</i>	$\mu\text{m}$	$84.46 \pm 3.61$	$41.00 \pm 2.32$	***
<i>P</i>	$\mu\text{m}$	$85.79 \pm 3.94$	$85.83 \pm 4.18$	ns
<i>S</i>	$\mu\text{m}$	$473.47 \pm 25.91$	$103.12 \pm 6.33$	***
<i>LE</i>	$\mu\text{m}$	$22.16 \pm 2.00$	$23.08 \pm 0.76$	ns
<i>LT</i>	$\mu\text{m}$	$658.00 \pm 24.22$	$255.67 \pm 10.22$	***
<i>P/S</i>	—	$0.19 \pm 0.01$	$0.85 \pm 0.06$	***
<i>LMA</i>	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$	$139.22 \pm 14.81$	$78.83 \pm 7.45$	***
<i>g<sub>min</sub></i>	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$4.13 \pm 0.18$	$9.87 \pm 1.00$	**
<i>P<sub>50</sub></i>	MPa	-1.85	-0.81	—

注：枝条导管直径 (*Dmv*)、导管密度 (*VN*)、叶片气孔大小 (*Lst*)、气孔密度 (*Nst*)、角质层 + 上表皮 + 下皮层厚度 (*C + UP + HC*)、栅栏组织厚度 (*P*)、海绵组织厚度 (*S*)、下表皮厚度 (*LE*)、叶片厚度 (*LT*)、栅栏组织/海绵组织 (*P/S*)、比叶重 (*LMA*)、角质层蒸腾速率 (*g<sub>min</sub>*)、导管丧失 50% 导水率时的水势 (*P<sub>50</sub>*)。最后一列标注两种榕树的特征差异显著性 (*t*-test)：“ns”表示  $p > 0.05$ ，“\*”表示  $p < 0.05$ ，“\*\*”表示  $p < 0.01$ ，“\*\*\*”表示  $p < 0.001$ 。

Notes: *Dmv*, mean lumen vessel diameter; *VN*, vessel number per square millimeter sapwood; *Lst*, mean diameter length of stomatal; *Nst*, stomatal density; *C + UP + HC*, thickness of cuticle + upper epidermis + hypodermal cells; *P*, thickness of palisade; *S*, thickness of sponge; *LE*, thickness of lower epidermis; *LT*, leaf thickness; *P/S*, palisade/sponge ratio; *LMA*, leaf dry mass per area; *g<sub>min</sub>*, epidermal conductance; *P<sub>50</sub>*, xylem water potential at 50% loss of stem hydraulic conductivity. The last column shows the *t*-test results “ns” means  $p > 0.05$ , “\*” means  $p < 0.05$ , “\*\*” means  $p < 0.01$ , “\*\*\*” means  $p < 0.001$ .

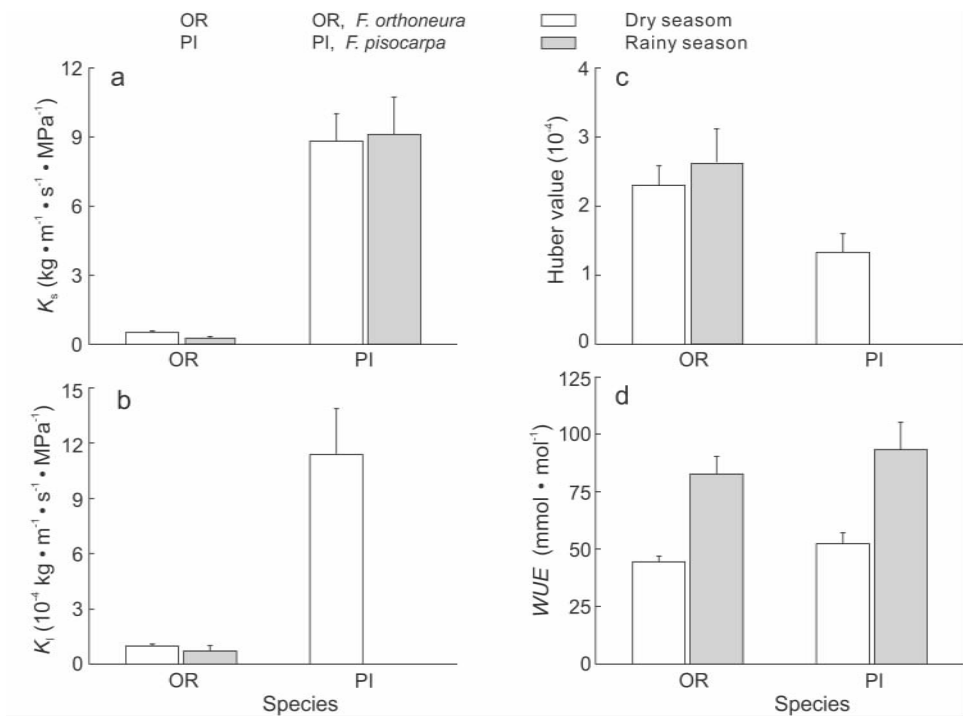


图 1 不同季节直脉榕和豆果榕的边材比导率 ( $K_s$ )、叶比导率 ( $K_l$ )、胡伯尔值 (HV) 以及光合水分利用效率 (WUE)  
Fig. 1 Sapwood-specific hydraulic conductivity ( $K_s$ ), leaf-specific hydraulic conductivity ( $K_l$ ), Huber value (HV) and water use efficiency (WUE) of *F. orthoneura* (OR) and *F. pisocarpa* (PI)

均高于旱季。气孔导度( $g_s$ ) (图 2) 和胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ ) (直脉榕旱季  $0.13 \pm 0.02 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol air}^{-1}$ , 雨季  $0.29 \pm 0.02 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol air}^{-1}$ ; 豆果榕旱季  $0.12 \pm 0.02 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol air}^{-1}$ , 雨季  $0.32 \pm 0.02 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol air}^{-1}$ ) 在旱季和雨季两个季节的种间差异均不显著, 但两个种的旱季指标均显著降低。光合水分利用效率(water use efficiency,  $WUE$ ) (图 1: d) 在两个季节的种间差异不显著, 但两个种的  $WUE$  在旱季有显著升高。直脉榕和豆果榕的最大光合速率都随  $g_s$  在旱季的降低而降低, 两者气孔关闭程度相似, 但豆果榕光合速率下降的更多(图 2)。

表 2 直脉榕和豆果榕叶片水分关系特征  
Table 2 Leaf water relation traits between *F. orthoneura* and *F. pisocarpa* in rainy and dry season

性状 Traits	季节 Seasons	直脉榕 <i>F. orthoneura</i>	豆果榕 <i>F. pisocarpa</i>	差异显著性 Significance
$\psi_{\text{PreD}}$ (MPa)	D	$-0.53 \pm 0.03$ a	$-0.14 \pm 0.01$ a	ns
	R	$-0.16 \pm 0.02$ b	$-0.16 \pm 0.02$ a	
$\pi^{100}$ (MPa)	D	$-1.31 \pm 0.06$	$-1.26 \pm 0.05$	ns
	R	$-1.26 \pm 0.04$		
$\pi^0$ (MPa)	D	$-1.40 \pm 0.06$	$-1.51 \pm 0.05$	ns
	R	$-1.42 \pm 0.03$		
$RWC_{\text{TLP}}$ (%)	D	$94.88 \pm 0.27$	$89.50 \pm 1.10$	**
	R	$93.55 \pm 0.65$		
$\epsilon$ (MPa)	D	$27.61 \pm 1.44$	$12.71 \pm 0.89$	**
	R	$24.71 \pm 3.48$		
$C_{\text{leaf}}$ ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{MPa}^{-1}$ )	D	$1.14 \pm 0.07$	$0.48 \pm 0.06$	***
	R	$1.03 \pm 0.11$		

注: 凌晨水势( $\psi_{\text{PreD}}$ ), 饱和渗透势( $\pi^{100}$ ), 膨压丧失点的水势( $\pi^0$ ), 膨压丧失点的含水量( $RWC_{\text{TLP}}$ ), 细胞壁弹性模数( $\epsilon$ ), 叶片持水量( $C_{\text{leaf}}$ )。不同的小写字母表示同种榕树某一特征在旱雨季间有显著差异, 最后一列标注两种榕树的某一特征差异显著性 “ns” 表示  $p > 0.05$ , “\*\*” 表示  $p < 0.01$ , “\*\*\*” 表示  $p < 0.001$ 。  
Notes:  $\psi_{\text{PreD}}$ , predawn leaf water potential;  $\pi^{100}$ , leaf osmotic potential at full turgor;  $\pi^0$ , leaf potential at turgor loss point;  $RWC_{\text{TLP}}$ , leaf water content at turgor loss point;  $\epsilon$ , bulk modulus of elasticity;  $C_{\text{leaf}}$ , leaf absolute capacitance. Different letters indicate the difference between dry and rainy season. The last column shows the  $t$ -test results “ns” means  $p > 0.05$ , “\*\*” means  $p < 0.01$ , “\*\*\*” means  $p < 0.001$ .

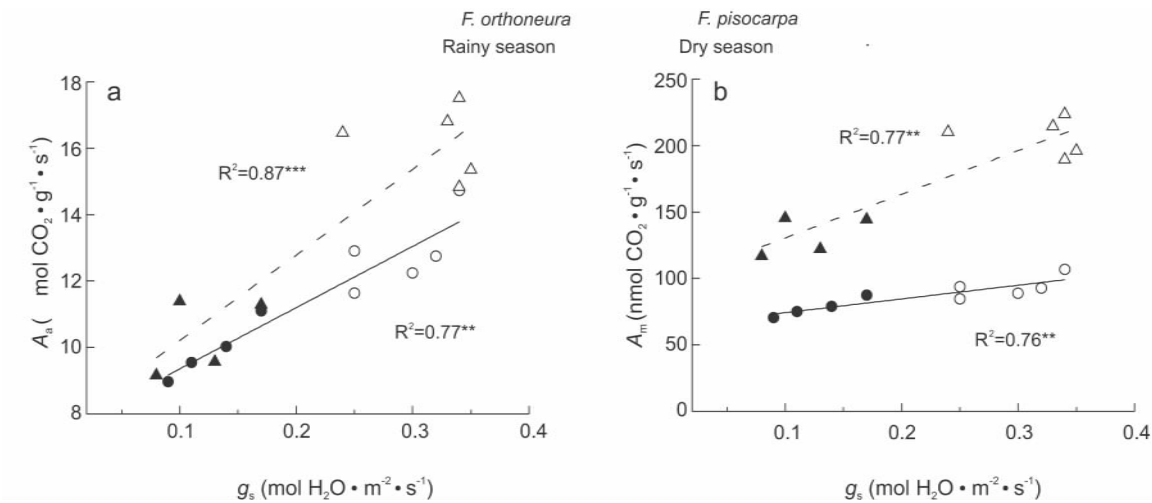


图 2 不同季节直脉榕和豆果榕气孔导度( $g_s$ )与单位叶面积最大光合速率( $A_a$ )、单位干重最大光合速率( $A_m$ )的关系  
Fig. 2 Maximum stomata conductance ( $g_s$ ) versus maximum leaf area-based photosynthesis rate ( $A_a$ ) and maximum leaf mass-based photosynthesis rate ( $A_m$ ) in two seasons

### 3.3 枝条和叶片的抗旱性

叶片的 PV 曲线特征(表 2)显示,雨季直脉榕和豆果榕叶片的饱和渗透势( $\pi^{100}$ )和膨压丧失点( $\pi^0$ )均无显著差异,但直脉榕有更高的细胞壁弹性模数( $\epsilon$ )和叶片持水量( $C_{\text{leaf}}$ )。直脉榕叶片的 $\pi^{100}$ 、 $\pi^0$ 、 $\epsilon$ 和 $C_{\text{leaf}}$ 的季节变化不显著。

通过叶片自然失水过程(图 3)计算得到的角质

层蒸腾速率( $g_{\text{min}}$ )(表 1),在相同的无风、室温、黑暗条件下,直脉榕叶片水分通过角质层散失的速率不到豆果榕的一半,直脉榕叶片失水过程明显慢于豆果榕。

直脉榕枝条的  $P_{50}$  明显低于豆果榕(表 1),说明直脉榕枝条有更强的抗气穴化能力,豆果榕枝条更脆弱,易发生气穴化使其枝条导水能力降低(图 4)。

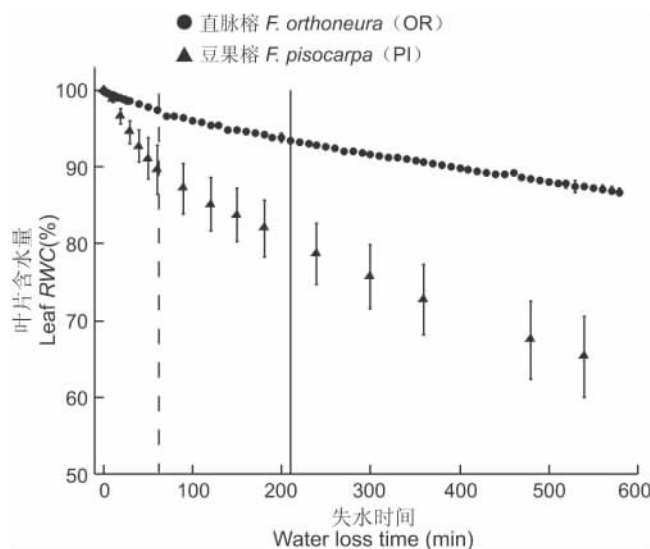


图 3 叶片失水曲线,显示直脉榕和豆果榕雨季叶片在黑暗无风的室温条件下缓慢失水,叶片相对含水量(RWC)随时间的变化

(垂直直线表示直脉榕叶片到达膨压丧失点的时间,垂直虚线表示豆果榕叶片到达膨压丧失点的时间)

Fig.3 Water loss curves for leaves of *F. orthoneura* and *F. pisocarpa* in rainy season  
(Vertical solid and dash lines indicate the time when leaf relative water content (RWC) reached the turgor loss point in *F. orthoneura* and *F. pisocarpa*, respectively)

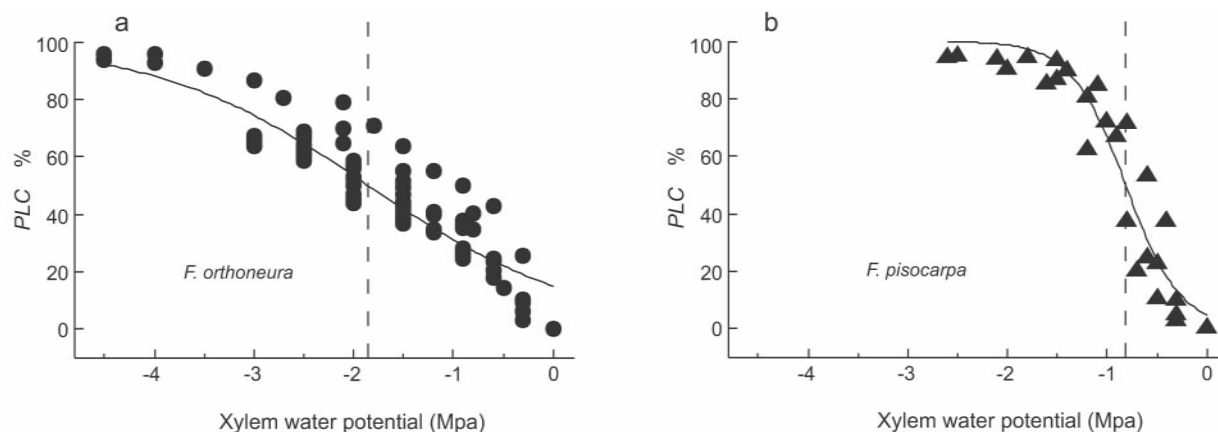


图 4 枝条导水率的脆弱性曲线,显示木质部水势变化所引起的枝条导水率丧失百分比(PLC)的变化  
[垂直虚线表示枝条导水率丧失 50% 时的木质部水势( $P_{50}$ )]

Fig.4 Stem vulnerability curves of *F. orthoneura* and *F. pisocarpa* show the relationship between percent loss of stem hydraulic conductivity (PLC) and xylem water potential (Vertical dashed lines indicate xylem water potential at 50% loss of stem hydraulic conductivity ( $P_{50}$ ))

## 4 讨论

研究结果表明,直脉榕和豆果榕在枝条和叶片的解剖结构、枝条水力传导和叶片水分关系以及光合能力等方面都表现出较大差异,两个种采取不同的适应干旱的策略,常绿树直脉榕采取了耐旱的策略,而落叶树豆果榕采取了避旱的策略。

### 4.1 枝条结构与抗旱性

维管系统水力结构特征决定水分在植物体内的传导过程,导管密度和导管大小是枝条水分运输效率和安全性的结构基础。直脉榕和豆果榕的枝条导管直径分别接近于同一生境下几种常见常绿和落叶植物的平均导管直径<sup>[14 31]</sup>,表现出适应当地热带喀斯特生境下水分运输的解剖结构特征;两者枝条  $P_{50}$  分别接近同一生境下部分常绿和落叶植物<sup>[14 31]</sup>且低于水分条件较好生境下的其他榕属植物<sup>[9 32 33]</sup>,说明这两种榕树在同属植物中有较高的木质部抗旱能力,适应于当地干旱生境。与落叶树豆果榕相比,常绿的直脉榕具有较小的导管直径和较高的导管密度。导管直径小密度大的植物,水分运输和储水功能常常受限,但是具有较强的抵抗水分亏缺引起的生理伤害的能力<sup>[28]</sup>。抗栓塞化能力对于常绿植物尤其重要,因为它们要经历一年中最干旱的季节并维持体内水分运输。直脉榕的枝条导水率和  $P_{50}$  都远远低于豆果榕,说明与结构差异是相对应的,直脉榕具有较低的水分运输能力和较高的水分运输安全性,直脉榕枝条比豆果榕枝条更能抵抗水分亏缺引起的气穴化,在失水过程中能更好地保持水分运输能力,具有比豆果榕更强的耐旱性。豆果榕较高的水分传导能力,为维持高光合速率、提高竞争力提供了基础。

直脉榕的  $K_s$ 、 $K_t$ 、 $H_v$  和豆果榕的  $K_s$  没有明显的季节变化。直脉榕具有深根系,在雨季也基本利用深层土壤水源,推测其旱季更是使用深层地下水<sup>[34]</sup>,水分来源稳定。同时,旱季直脉榕气孔导度显著降低以减少蒸腾失水;加之导水率极低、抗气穴化能力强,因而在旱季可以维持导水能力不降低。而豆果榕在旱季初期就已经落叶,减少了蒸腾失水,表现出逃避干旱的策略,此时储存在茎干中的水分保持枝条不发生空穴化、边材比导率不降低的同时,

还能为旱季末期发出新叶提供水源。

### 4.2 叶片结构与抗旱性

直脉榕和豆果榕叶片都呈厚革质,叶片总厚度和各层厚度大于生长在水分条件较好地区的其他5种地生榕, $P/S$  小于这5种榕树<sup>[9 32 33]</sup>,而与当地喀斯特森林中其他植物的叶片结构相近<sup>[31 35]</sup>。直脉榕和豆果榕都有高度角质化的表皮,表皮下有明显的皮下层,有两层栅栏组织以及大面积的游离状海绵组织;第一层栅栏组织竖直排列紧密,第二层栅栏组织排列较松,与网状的游离海绵组织相连,表现为一个过渡区(transition zone, Sammelzellen)。这样的结构是典型的旱生榕属叶片结构<sup>[36]</sup>。同时直脉榕叶片比豆果榕叶片表现出更多有利于抗旱的特征,如大量的叶脉鞘向上下表皮延伸有助于维持叶片形态,更厚的上表皮和皮下层以减少水分散失,更大的松散海绵组织有利于  $CO_2$  气体在叶片内部扩散到达光合作用的部位,更多更小的气孔以加强气孔调节能力等等。

因而在叶片失水过程中,直脉榕和豆果榕  $g_{min}$  和  $\pi^0$  都低于这5种地生榕树的平均值<sup>[9 32 33]</sup>,在通过结构防御降低失水速率的同时,还能够通过渗透调节保持在较低水势下进行正常的生理活动,降低干旱造成的伤害。

两种榕树相比,直脉榕高出一倍的  $C + UP + HC$  厚度能更好地防止水分散失,延长到达膨压丧失点的时间。虽然两个种的  $\pi^{100}$  和  $\pi^0$  没有显著差异,直脉榕的膨压丧失点的相对含水量(relative water content at turgor loss point,  $RWC_{tip}$ )、 $\epsilon$  和叶片持水量( $C_{leaf}$ )明显高于豆果榕。较高的  $C_{leaf}$  在面临干旱时为叶片提供缓冲有重要作用,有助于应对外界环境的波动<sup>[32 37]</sup>。直脉榕较高的  $\epsilon$  可能源于叶片大量的叶脉鞘延伸和钟乳体结构,大大加强了细胞壁的刚性,在失水过程中有利于细胞形态的维持。但刚性大的结果是在相对较高含水量时失去膨压,即可能较早地关闭气孔( $RWC_{tip}$  较高),体现出保守的水分利用策略;在两个季节间直脉榕叶片水分关系没有表现出明显的变化,可能和它的枝条导水率没有明显下降以及保守的水分利用策略有关,使得叶片在旱季仍可以维持一定的水分平衡。豆果榕较大细胞壁弹性(即较低的  $\epsilon$ ),有利于维持膨压

和细胞活性,可以忍受失水到更低的含水量仍保持气孔开放,与直脉榕相比表现出较为冒险的水分策略;在水分胁迫更为严重的旱季,豆果榕较早脱落叶片以逃避干旱胁迫。

#### 4.3 光合作用

气孔对干旱的响应也是植物抗旱性的重要方面。虽然直脉榕和豆果榕在气孔解剖特征上有明显差异,两者的气孔导度( $g_s$ )始终处于同一水平,胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )和光合水分利用效率( $WUE$ )相近,说明他们的气孔对季节性干旱都有一定的调节能力。但豆果榕表现出更高的最大光合速率,同时在旱季,气孔关闭程度相似的状况下,豆果榕最大光合速率下降得更多(图2)。

$\psi_{\text{PreD}}$ 的结果表明,在豆果榕长新叶的旱季末期,土壤已经不像直脉榕叶片经历的旱季中期那么干旱,此时最大光合速率下降很多说明豆果榕的光合作用可能对干旱更为敏感。廖德宝等<sup>[38]</sup>提出,在干旱和低温条件下,落叶阔叶树尽管可以通过气孔和光系统II的调节来适应环境的变化,但还是无法避免严重的光抑制从而导致叶片脱落。与直脉榕相比,豆果榕的枝条和叶片耐旱性均较低,因而在旱季初期早早脱落叶片以避免干旱对叶片和枝条的进一步伤害,对豆果榕的生存无疑更有利。豆果榕较小的比叶重( $LMA$ )和较高的最大光合速率,保证其在较短的生长季可以捕获更多光能并积累更多的光合产物,以弥补长达半年之久的落叶期不能进行光合作用所造成的损失,增强竞争力。

前人的研究中提出,常绿阔叶树的 $g_s$ 较低而 $WUE$ 更高,落叶树种以高水分散失为代价获得高光合效率<sup>[39]</sup>。在本研究中并没有表现出这样的趋势,两者在 $g_s$ 和 $WUE$ 上没有表现出显著差异,推测由于这两种榕树都生长在石灰岩山顶裸岩上,生境十分干旱,生长于此的榕树与其他水分状况较好地区的地生榕相比,在光合过程中都已经表现出更低的 $g_s$ 和更高的 $WUE$ <sup>[9, 32, 33]</sup>。

#### 4.4 结论

本研究中直脉榕和豆果榕在结构和功能上都表现出适应喀斯特干旱生境的特征。两种榕树导管大小与同一生境下其他物种相近,枝条结构对环境适应,较厚的叶片物理屏障,较强的渗透调节能力,较

低又对干旱敏感的 $g_s$ 和较高的 $WUE$ 等,都说明了直脉榕和豆果榕对干旱生境的适应性。

两种榕树采取了不同的水分利用策略和干旱适应策略。常绿植物直脉榕表现出保守的水分利用和耐旱的策略:其枝条木质部导水率低且有较强的抗栓塞化能力,保证水力传导的安全性;叶片的结构特征使 $g_{\text{min}}$ 极低,在干旱过程中可以减少叶片水分散失;通过叶片持续的碳固定以补偿其较低的光合能力。而落叶植物豆果榕采取冒险的水分利用方式和避旱策略:通过弹性调节维持叶片膨压直至叶片失水到含水量过低,干旱初期就脱落叶片以避免水分的蒸腾散失和导管气穴化的产生,在雨季凭借较高的水分传导和光合能力快速积累光合产物,以弥补旱季的损失和维持全年生长的需要。适应干旱和水分利用策略的不同使这两种榕树生态位有差异,减少了两对水分利用的竞争,有利于在喀斯特干旱生境中共存。

#### 参考文献:

- [1] 云南省气候中心. 云南干旱简析及近期气象干旱情况分析[EB/OL]. 云南泸西县气象局, 2012-02-25 [2012]. [http://www.stats.yn.gov.cn/canton\\_model1/newsview.aspx?id=1696371.532527-003313-20120225-0003](http://www.stats.yn.gov.cn/canton_model1/newsview.aspx?id=1696371.532527-003313-20120225-0003).
- [2] Yuan D X. Karst of China [M]. Beijing: Geological Publishing House, 1991.
- [3] 王洪, 朱华, 李宝贵. 西双版纳石灰山森林植被[J]. 广西植物, 1997, 17(2): 101-117.
- [4] Zhu H. Ecology and biogeography of the limestone vegetation in southern Yunnan, SW China [M]. Yunnan: Yunnan Science and Technology Press, 2002.
- [5] 李阳兵, 侯建筠, 谢德体. 中国西南岩溶生态研究进展[J]. 地理科学, 2002, 22(3): 365-370.
- [6] 西双版纳热带森林生态研究组. 西双版纳勐仑地区气候特征[J]. 热带植物研究, 2000, 47: 62-65.
- [7] Levitt J. Responses of plants to environmental stresses (Volume II). Water, Radiation, Salt, and other Stresses [M]. New York: Academic Press, 1980.
- [8] Hartmann H. Will a 385 million year-struggle for light become a struggle for water and for carbon? —How trees may cope with more frequent climate



- change-type drought events [J]. *Global Change Biol*, 2011, 17: 642–655.
- [9] Hao G Y, Wang A Y, Liu Z H, Franco A C, Goldstein G, Cao K F. Differentiation in light energy dissipation between hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* species with contrasting xylem hydraulic conductivity [J]. *Tree Physiol*, 2011, 31: 626–636.
- [10] Nautiyal S, Badola H K, Pal M, Negi D S. Plant responses to water stress changes in growth, dry matter production, stomatal frequency, and leaf anatomy [J]. *Biologia Plantarum*, 1994, 36: 91–97.
- [11] Passioura J. Water in the Soil-plant-atmosphere Continuum [M]. New York: Springer, 1982.
- [12] Heilmeier H, Wartinger A, Erhard M, Zimmermann R, Horn R, Schulze E D. Soil drought increases leaf and whole-plant water use of *Prunus dulcis* grown in the Negev Desert [J]. *Oecologia*, 2002, 130: 329–336.
- [13] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. Plant Physiology Ecology [M]. New York: Springer, 1998: 154–209.
- [14] Fu P L, Jiang Y J, Wang A Y, Brodribb T, Zhang J L, Zhu S D, Cao K F. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are coordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry forest [J]. *Ann Bot*, 2012, 111(1): 189–199.
- [15] Fan D Y, Jie S L, Liu C C. The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area [J]. *Tree Physiol*, 2011, 31: 865–877.
- [16] Markesteijn L, Poorter L, Bongers F, Paz H, Sack L. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species' drought and shade tolerance [J]. *New Phytol*, 2011, 191: 480–495.
- [17] Markesteijn L, Poorter L, Paz H, Sack L, Bongers F. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits [J]. *Plant Cell Environ*, 2011, 34: 137–148.
- [18] Ishida A, Harayama H, Yazaki K. Seasonal variations of gas exchange and water relations in deciduous and evergreen trees in monsoonal dry forests of Thailand [J]. *Tree Physiol*, 2010, 30: 935–945.
- [19] Goldstein G, Rada F, Rundel P, Azocar A, Orozco A. Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees [J]. *Ann For Sci*, 1989, 46: 448s–453s.
- [20] Wu Z Y, Zhou Z K, Michael G G. Flora of China [M]. Beijing: Science Press, 2003: 37–71.
- [21] 魏作东, 杨大荣, 彭艳琼, 徐磊. 榕树在西双版纳热带雨林生态系统中的作用 [J]. 生态学杂志, 2005, 24(3): 233–237.
- [22] Berg C C. Classification and distribution of *Ficus* [J]. *Experientia*, 1989, 45: 605–611.
- [23] Scholander P F, Hammel H T, Bradstreet E D, Hemmington E A. Sap pressure in vascular plants [J]. *Science*, 1965, 148: 339–346.
- [24] Tyree M T, Hammel H T. The measurement of the turgor pressure and the water relation of the plants by the pressure-bomb technique [J]. *J Exp Bot*, 1972, 23: 267–282.
- [25] Kubiske M E, Abrams M D. Seasonal, diurnal and rehydration-induced variation of pressure-volume relationship in *Pseudotsuga menziesii* [J]. *Physiol plantarum*, 1991, 83: 107–116.
- [26] Muchow R C, Sinclair T R. Epidermal conductance, stomatal density and stomatal size among genotypes of *Sorghum bicolor* (L.) Moench [J]. *Plant Cell Environ*, 1989, 12: 425–432.
- [27] Holbrook H M, Putz F E. From epiphyte to tree: differences in leaf structure and leaf water relations associated with the transition in growth form in eight species of hemiepiphytes [J]. *Plant Cell Environ*, 1996, 19: 631–642.
- [28] Santiago L S, Goldstein G, Meinzer F C, Fisher J B, Maehado K, Woodruff D, Jones T. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees [J]. *Oecologia*, 2004, 140: 543–550.
- [29] Cochard H, Cruzat P, Tyree M T. Use of positive pressures to establish vulnerability curves. Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis [J]. *Plant Physiol*, 1992, 100: 205–209.
- [30] Salleo S, Hinckley T M, Kikuta S B, Lo Gullo M A,

- Weilgony P ,Yoon T M ,Richter H. A method for inducing xylem emboli *in situ*: experiments with a field-grown tree [J]. *Plant Cell Environ* ,1992 ,15: 491–497.
- [31] 王爱英,姜艳娟,郝广友,曹坤芳. 季节性干旱胁迫对石灰山三种常绿优势树种的水分和光合生理的影响[J]. 云南植物研究,2008,30(3): 325–332.
- [32] Hao G Y ,Sack L ,Wang A Y ,Cao K F ,Goldstein G. Differentiation of leaf water flux and drought tolerance traits in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* tree species [J]. *Funct Ecol* ,2010 ,24: 731–740.
- [33] Hao G Y ,Gullermo G ,Lawren S. Michele H ,Liu Z H ,Wang A Y ,Rhett H ,Su Z H ,Cao K F. Ecology of hemiepiphytism in fig species is based on evolutionary correlation of hydraulics and carbon economy[J]. *Ecology* ,2011 ,92: 2117–2130.
- [34] Nie Y P ,Chen H S ,Wang K L ,Tan W ,Deng P Y ,Yang J. Seasonal water use patterns of woody species growing on the continuous dolostone outcrops and nearby thin soils in subtropical China [J]. *Plant Soil* ,2011 ,341: 399–412.
- [35] 董蕾,曹洪麟,叶万辉,徐志防,吴林芳,陈贻竹. 5种喀斯特生境植物叶片解剖结构特征[J]. 应用与环境生物学报,2011,17(5): 747–749.
- [36] Philpott J. A blade tissue study of leaves of forty-seven species of *Ficus* [J]. *Botanical gazette* ,1953 ,115: 15–35.
- [37] Sack L ,Cowan P D ,Jaikumar N ,Holbrook N M. The ‘hydrology’ of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species [J]. *Plant Cell Environ* ,2003 ,26: 1343–1356.
- [38] 廖德宝,白坤栋,曹坤芳,蒋得斌. 广西猫儿山中山森林共生的常绿和落叶阔叶树光合特性的季节变化[J]. 热带亚热带植物学报,2008,16(3): 205–211.
- [39] 白坤栋,蒋得斌,曹坤芳,万贤崇,廖德宝. 哀牢山和猫儿山中山常绿和落叶阔叶树光合特性对季节温度变化的响应[J]. 生态学报,2010,30(4): 905–913.

(责任编辑: 王豫鄂)