



# 古尔班通古特沙漠梭梭木射线 径向运输特征研究

周朝彬<sup>1,2</sup>, 谭岷山<sup>2</sup>, 龚伟<sup>1\*</sup>

(1 四川农业大学 林学院 林业生态工程省级重点实验室, 成都 611130; 2 石河子大学 农学院, 新疆石河子 832000)

**摘要:** 以古尔班通古特沙漠地区优势植物种梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为试验材料, 通过观察测定不同树龄、不同季节梭梭木质部解剖结构, 计算梭梭木质部非结构性碳水化合物(NSC)及其组分的径向运输速率, 分析NSC运输特征与木质部射线和导管解剖结构之间的相关性。结果表明:(1)随着树龄的增加, 梭梭导管和射线解剖特征均表现出增加趋势; 5月梭梭导管长度和导管直径高于其他季节, 10月梭梭射线高度、射线宽度和射线细胞壁厚度均高于其他季节。(2)梭梭木质部NSC、可溶性糖和淀粉的径向运输速率随树龄增长呈显著递增趋势, 但13年生与18年生树龄间的NSC、可溶性糖和淀粉的径向运输速率差异不显著。(3)5月和10月的梭梭木质部NSC径向运输速率显著高于7月( $P<0.05$ ); 可溶性糖径向运输速率表现为5月最高、7月最低; 淀粉径向运输速率从5月到10月呈显著递减趋势。(4)相关分析结果显示, 可溶性糖径向运输速率与导管长度( $P<0.05$ )、导管直径和射线高度呈显著正相关关系( $P<0.01$ ); 淀粉径向运输速率与导管长度、导管直径间呈极显著正相关关系( $P<0.01$ ); NSC径向运输速率与导管直径、射线高度间呈极显著正相关关系。研究认为, 梭梭木质部径向运输功能与木射线和导管解剖结构有关, 且呈明显季节动态变化。

**关键词:** 梭梭; 非结构性碳水化合物(NSC); 射线; 导管; 径向运输速率

**中图分类号:** Q944.55; Q945.18      **文献标志码:** A

## Radial Transportation Characteristics of Xylem Rays in *Haloxylon ammodendron* of the Gurbantunggut Desert, China

ZHOU Chaobin<sup>1,2</sup>, TAN Minshan<sup>2</sup>, GONG Wei<sup>1\*</sup>

(1 Sichuan Provincial Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering, College of Forestry, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2 College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China)

**Abstract:** The radial transport of nutrients in xylem ray tissues is very important for plant growth and development. At present, there are few studies on the radial transport rate of xylem ray tissues. With the dynamic changes of the age/seasonal growth and development of *Haloxylon ammodendron*, the characteristics of radial transport of xylem assimilation products are not clear. In this paper, *H. ammodendron*, a dominant species in the Gurbantunggut desert, was used as a test material to study the radial transport rate of non-structural carbohydrates (NSC) in xylem of different ages and seasons. The relations between the NSC and anatomy of the xylem rays as well as vessels were analyzed. The results showed that: (1) the anatomical features of vessel and ray were increased with the tree age. The vessel length and vessel diameter

收稿日期: 2018-06-22; 修改稿收到日期: 2018-09-19

基金项目: 国家自然科学基金(31500471)

作者简介: 周朝彬(1980—), 男, 在读博士研究生, 副教授, 主要从事荒漠木本植物生理生态的研究。E-mail: zhcbasicau@126.com

\* 通信作者: 龚伟, 教授, 博士生导师, 主要从事经济林高效栽培、经济林地水土保持的研究。E-mail: gongwei@sicau.edu.cn

of *H. ammodendron* were higher in May than that in July and October. The ray height, ray width and wall thickness of ray cell of *H. ammodendron* were higher in October than that in May and July. (2) The radial transport rate of NSC, soluble sugar and starch in *H. ammodendron* xylem increased significantly with the tree age ( $P < 0.05$ ). There was no obvious difference between 13-year-old and 18-year-old trees in the radial transport rate of NSC, soluble sugar and starch ( $P > 0.05$ ). (3) In different seasons, the radial transport rate of NSC was higher in May and October than that in July ( $P < 0.05$ ). The radial transport rate of soluble sugar in *H. ammodendron* was the highest in May, followed in October, and then in July, and the difference between seasons was significant ( $P < 0.05$ ). The starch radial transportation rate was decreased from May to October, and the seasonal difference was significant. (4) There was a significant positive correlation between vessel length and the radial transport rate of soluble sugar, vessel diameter and the radial transport rate of soluble sugar ( $P < 0.01$ ), ray height and the radial transport rate of soluble sugar ( $P < 0.01$ ), vessel diameter and the radial transport rate of NSC ( $P < 0.01$ ) as well as ray height and the radial transport rate of NSC ( $P < 0.01$ ). The radial transport function of *H. ammodendron* xylem was related to the anatomical structure of wood ray and vessel, and shows obvious seasonal dynamics.

**Key words:** *Haloxylon ammodendron*; non-structural carbohydrates (NSC); ray; vessel; radial transport rate

木质部由导管(管胞)、纤维、轴向薄壁组织以及射线构成,其中导管或管胞负责矿质养分及同化物(氨基酸、激素等)的向上轴向运输;木射线担负径向输导和贮藏养分的作用<sup>[1-2]</sup>。同化物经木质部的长/短距离运输,将光合产物从光合器官运输到非光合器官中贮藏或用于组织生长,对于植物生长发育及其对逆境的适应等都具有重要意义<sup>[3-4]</sup>。

已有的木质部运输研究报道中,主要围绕导管分子性状与轴向运输的关系展开<sup>[5-9]</sup>。研究明确了不同物种导管运输中存在着运输安全性和有效性的权衡:窄导管运输效率低,但水力安全性高<sup>[10]</sup>;导管直径大,有利于水分运输,但安全性差<sup>[11]</sup>。木射线是木材横切面上径向排列的束状薄壁细胞组织,木射线与导管、无穿孔管状分子组成水分运输聚合体,完成木质部径向运输<sup>[12]</sup>。在木射线的水分运输功能方面,Zimmermann的假说为多数学者接受:即边缘两侧的射线细胞纹孔大,参与水分运输;中间的射线细胞纹孔小,不参与水分运输。但上述研究结论是从具单列或多列射线的植物中得出的,对于宽射线的划分和解释显然不适用<sup>[13]</sup>。目前,仅有极少数学者研究了木射线的径向运输。Sauter等通过测量淀粉积累速率,估算了糖在杨树木射线中的运输速率,并发现必须通过胞间连丝才能完成木射线径向运输<sup>[14]</sup>。

梭梭(*Haloxylon ammodendron*)为苋科(Amaranthaceae)梭梭属植物,主要分布在中亚和西伯利亚地区,是极具生态价值的固沙植物。在中国主要分布于宁夏、内蒙古、甘肃西部、青海北部、新疆等西北地区<sup>[15]</sup>。梭梭是一种耐盐碱、抗旱、抗寒的固沙

植物,常生于沙丘、盐碱土荒漠、河边沙地等处<sup>[16]</sup>,对于干旱荒漠区生态系统维持以及生物多样性保持等方面发挥着重要作用。根部可寄生名贵中药肉苁蓉(*Cistanche deserticola*),具有很高的经济价值<sup>[17]</sup>。目前,关于梭梭的研究主要集中在群落结构<sup>[18-19]</sup>、生理生态<sup>[20-21]</sup>、幼苗更新<sup>[22-24]</sup>和解剖结构<sup>[25-26]</sup>等方面。

许多研究证实,春季来临时,秋季大量贮存在木射线细胞内的淀粉通过扩散或其他机制进入导管,形成径向运输<sup>[27]</sup>。有(无)机养分分解、运输等进程会导致木射线细胞中养分物质的动态变化。换言之,通过测定木质部养分物质的变化可以反映木质部的径向运输特征。在梭梭年生长过程中,春季梭梭的萌芽开花主要利用上一年树体内的贮藏物质,而生长期梭梭同化枝的同化产物则是树体各器官生长的主要碳水化合物来源。在年龄和季节变化中,随着生长发育速度的加快或减缓的改变,梭梭木质部同化产物的径向运输有什么特征,目前尚不清楚。鉴于此,本研究探讨不同树龄、不同季节梭梭木质部NSC及其组分的径向运输速率的变化动态,分析NSC及其组分的径向运输速率与木射线和导管解剖结构的相关性,以便为古尔班通古特沙漠梭梭木质部解剖结构及其运输功能研究提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

古尔班通古特沙漠位于N 44°15'~46°50',E 84°50'~91°20',是中国第二大沙漠,面积4.88万km<sup>2</sup>,海拔300~600 m。古尔班通古特沙漠远离海

洋,为温带干旱荒漠气候,年降水量70~150 mm之间。夏季酷热,最高温可达40 °C以上。冬季寒冷而漫长,最低温可至-40 °C以下。1月平均气温为-15~-20 °C。7月平均气温为23~26 °C,年蒸发量2 000~2 800 mm。沙漠内部绝大部分为固定和半固定沙丘,其面积占整个沙漠面积97%,形成中国面积最大的固定、半固定沙漠。固定沙丘上植被覆盖度40%~50%,半固定沙丘达15%~25%。沙漠内植物种类较丰富,可达百余种。沙漠的西部和中部以中亚荒漠植被区系的种类占优势,广泛分布白梭梭(*H. persicum*)、梭梭、苦艾蒿(*Artemisia santolina*)、白蒿(*A. terraalbae*)、蛇麻黄(*Ephedra distachya*)和多种短命植物等。

## 1.2 材料与取样

2016年5、7和10月的月初及月末在149团(N 44°58', E 86°13')选择较少受人为干扰样地,选取2~4 cm、6~8 cm、10~12 cm、14~16 cm基径范围的成年梭梭并测量树高和基径。采用宋于洋等<sup>[28]</sup>的梭梭年龄估算模型,求得树龄分别为8年生(2~4 cm)、13年生(6~8 cm)、18年生(10~12 cm)、23年生(14~16 cm)。挂牌标记后,截取直径2~3 cm的梭梭枝条,去掉树皮,截成长度15~20 cm的小段封袋带回实验室,分别进行处理:用作木质部石蜡切片观测的材料,进行FAA固定处理后转入70%乙醇中保存;用作非结构性碳水化合物(NSC)及其组分含量测定的材料先进行杀青(105 °C, 20 min)处理,使其体内酶变性失活,然后80 °C烘干,粉碎,制成分析样品。

## 1.3 指标测定

### 1.3.1 木质部解剖结构测量

① 射线组织解剖观察:将包埋材料制成长宽1 cm、厚1~3 mm左右的

小块,染色10~30 min(番红溶液)后不需脱水,直接采用石蜡包埋。蜡块凝固后,使用滑走切片机(MICROM HM430, German)切取弦切面和横切面,切片厚度分别为5 μm和9~11 μm,用2种染色剂复染(苏木精试剂,番红试剂)。于光学显微镜下观察射线高度、宽度、壁厚及导管等解剖特征(图1)。

② 导管结构观察:将固定液中的样品取出用蒸馏水冲洗后,劈成火柴棍大小放入试管中,加入适量离析液(10%铬酸液+10%硝酸液,等量混合),使材料完全浸泡,离析约12 h,摇匀,取上清液制成临时装片,于光学显微镜下观察导管长度、直径等形态特征。

③ 木质部解剖结构测量:使用尼康4500数码相机拍摄射线和导管解剖结构,WinCell木细胞成像系统测量射线高度、宽度、射线细胞壁厚度、导管长度以及导管直径(各指标均重复50次)。可溶性糖和淀粉含量的测定均用蒽酮比色法进行测定<sup>[29]</sup>,两者含量之和为NSC。

**1.3.2 径向运输速率计算** 参照Sauter等<sup>[14]</sup>方法进行。首先求得梭梭树干密度( $D, g \cdot cm^{-3}$ ),测量单位切面上射线细胞内腔面积( $A, cm^2 \cdot cm^{-2}$ ),然后求得可溶性糖、淀粉和NSC的月积累量( $C, g \cdot g^{-1} \cdot 月^{-1}$ ,生长季节淀粉在分解,月积累量为负值,此处取绝对值),那么,1 cm<sup>3</sup>树干( $V$ )中通过切面为1 cm<sup>2</sup>表面的径向传输速率(radial translocation rate,  $RTR, g \cdot cm^{-2} \cdot 月^{-1}$ )为: $RTR = C \times D \div A$

其中,不同树龄径向运输速率为该树龄3个季节径向运输速率的平均值,不同季节径向运输速率为该季节4个树龄径向运输速率的平均值。

## 1.4 数据分析

采用SPSS19.0软件进行数据统计分析。两因素方差分析不同树龄以及不同季节木质部导管长度、

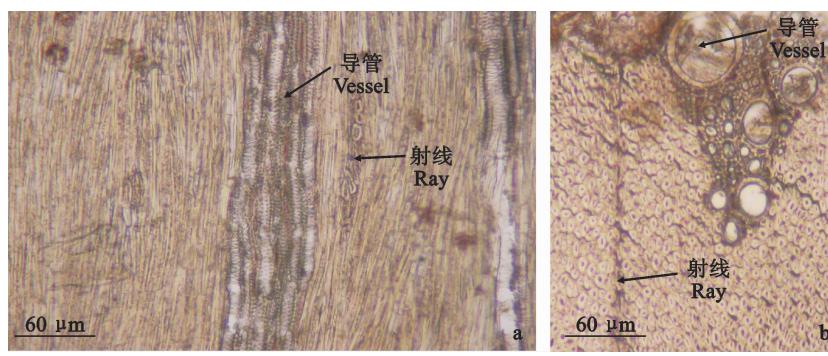


图1 梭梭木质部射线和导管解剖特征  
a. Tangential section; b. Cross section

Fig. 1 Anatomical features of vessel and ray in *H. ammodendron* xylem

导管直径、射线高度、射线宽度和射线细胞壁厚度、NSC、淀粉和可溶性糖运输速率的差异显著性 (Tukey,  $\alpha = 0.05$ ), 采用 Pearson(两尾) 相关性 (Pearson 相关系数) 分析 4 个树龄 3 个季节的 NSC、淀粉和可溶性糖的径向运输速率与射线、导管组织解剖特征间的相关性。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同树龄、不同季节梭梭木质部解剖结构观察

随着树龄的增加, 梭梭导管和射线解剖特征均表现出增加趋势(表 1)。不同树龄间导管长度、射线宽度和射线细胞壁厚度差异不显著( $P > 0.05$ ), 23 年生的导管直径显著高于 13 年生和 18 年生( $P < 0.05$ ), 23 年生的射线高度显著高于 8 年生( $P < 0.05$ )。不同季节梭梭木质部解剖结构表现出显著差异(表 2)。导管长度和导管直径表现为 5 月最高的规律, 而射线高度、射线宽度和射线细胞壁厚度则

表现为 10 月最高的规律。

### 2.2 不同树龄非结构性碳水化合物(NSC)及其组分的径向运输速率

不同树龄对梭梭木质部 NSC 及其组分的径向运输速率有显著影响( $P < 0.05$ , 表 3), 总体表现为 NSC 及其组分的径向运输速率随树龄增长呈现递增的规律。13 年生和 18 年生树龄间的 NSC、可溶性糖和淀粉的径向运输速率差异不显著( $P > 0.05$ )。NSC 径向运输速率最高为 23 年生的梭梭, 达  $0.153 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{月}^{-1}$ , 分别比 8 年生、13 年生和 18 年生高 91.25%、36.61% 和 25.41%。可溶性糖径向运输速率最高为 23 年生的梭梭, 达  $0.267 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{月}^{-1}$ , 分别比 8 年生、13 年生和 18 年生高 52.57%、24.19% 和 17.11%。淀粉径向运输速率最高也为 23 年生的梭梭, 达  $0.114 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{月}^{-1}$ , 分别比 8 年生、13 年生和 18 年生高 20.0%、10.68% 和 7.55%。

表 1 不同树龄梭梭木质部解剖结构特征

Table 1 Anatomical features of the *H. ammodendron* xylem in different tree age

项目 Item	8 年生 8-year-old	13 年生 13-year-old	18 年生 18-year-old	23 年生 23-year-old
导管长度 Vessel length/ $\mu\text{m}$	$71.07 \pm 0.74\text{a}$	$69.64 \pm 2.51\text{a}$	$72.95 \pm 1.43\text{a}$	$73.05 \pm 1.56\text{a}$
导管直径 Vessel diameter/ $\mu\text{m}$	$67.99 \pm 1.09\text{ab}$	$67.41 \pm 2.68\text{b}$	$67.37 \pm 4.19\text{b}$	$73.72 \pm 0.72\text{a}$
射线高度 Ray height/ $\mu\text{m}$	$170.11 \pm 5.88\text{b}$	$182.21 \pm 4.05\text{ab}$	$189.11 \pm 7.90\text{ab}$	$195.52 \pm 4.91\text{a}$
射线宽度 Ray width/ $\mu\text{m}$	$12.03 \pm 3.02\text{a}$	$13.49 \pm 1.61\text{a}$	$12.17 \pm 1.68\text{a}$	$15.82 \pm 1.85\text{a}$
射线细胞壁厚度 Wall thickness of ray cell/ $\mu\text{m}$	$2.81 \pm 0.37\text{a}$	$2.82 \pm 0.29\text{a}$	$2.89 \pm 0.09\text{a}$	$3.11 \pm 0.31\text{a}$

注: 数据表示为平均值土标准误, 不同树龄解剖结构为该树龄 3 个季节解剖结构的平均值; 不同字母表示同一指标不同树龄间差异显著( $P < 0.05$ )

Note: Data are mean  $\pm$  SE, the anatomical structures of different tree ages are the average anatomical structure of the three season in the same tree age. Different letters indicate a significant difference among different tree ages at the level of 0.05

表 2 不同季节梭梭木质部解剖结构特征

Table 2 Anatomical features of the *H. ammodendron* xylem in different seasons

项目 Item	5 月 May	7 月 July	10 月 October
导管长度 Vessel length/ $\mu\text{m}$	$75.34 \pm 0.72\text{a}$	$69.79 \pm 1.96\text{b}$	$69.90 \pm 0.74\text{b}$
导管直径 Vessel diameter/ $\mu\text{m}$	$75.25 \pm 0.69\text{a}$	$61.35 \pm 2.54\text{b}$	$70.76 \pm 0.58\text{a}$
射线高度 Ray height/ $\mu\text{m}$	$188.20 \pm 7.40\text{a}$	$171.35 \pm 3.88\text{b}$	$193.17 \pm 2.37\text{a}$
射线宽度 Ray width/ $\mu\text{m}$	$9.15 \pm 1.04\text{b}$	$14.22 \pm 1.95\text{ab}$	$16.77 \pm 1.68\text{a}$
射线细胞壁厚度 Wall thickness of ray cell/ $\mu\text{m}$	$2.37 \pm 0.17\text{b}$	$3.02 \pm 0.24\text{ab}$	$3.34 \pm 0.23\text{a}$

注: 数据表示为平均值土标准误, 不同季节木质部解剖结构为该季节 4 个树龄解剖结构的平均值; 不同字母表示同一指标不同季节间差异显著( $P < 0.05$ )

Note: Data are mean  $\pm$  SE, the anatomical structures of different seasons are the average anatomical structure of the four tree ages in the same season. Different letters indicate a significant difference among different seasons at the level of 0.05

### 2.3 不同季节 NSC 及其组分的径向运输速率

在不同季节中 NSC 及其组分的径向运输速率差异显著( $P<0.05$ ,表 4)。5 月和 10 月的梭梭木质部 NSC 径向运输速率间差异不显著( $P>0.05$ ),7 月梭梭木质部 NSC 径向运输速率显著低于 5 月和 10 月( $P<0.05$ )。可溶性糖径向运输速率表现为 5 月最高、10 月次之、7 月最低的规律,且不同月之间差异显著( $P<0.05$ )。从 5 月到 10 月,淀粉径向运输速率呈递减规律,5 月份径向运输速率最高( $0.1385 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{月}^{-1}$ ),10 月最低( $0.082 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{月}^{-1}$ ),且不同季节之间的差异显著( $P<0.05$ )。

表 3 不同树龄梭梭可溶性糖、淀粉和 NSC 的径向运输速率

Table 3 The radial transport rate of soluble sugar, starch and NSC in different tree ages /( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ )

项目 Item	8 年生 8-year-old	13 年生 13-year-old	18 年生 18-year-old	23 年生 23-year-old
非结构性碳水化合物 NSC	$0.080 \pm 0.008\text{c}$	$0.112 \pm 0.022\text{b}$	$0.122 \pm 0.025\text{b}$	$0.153 \pm 0.026\text{a}$
可溶性糖 Soluble sugar	$0.175 \pm 0.007\text{c}$	$0.215 \pm 0.019\text{b}$	$0.228 \pm 0.020\text{b}$	$0.267 \pm 0.022\text{a}$
淀粉 Starch	$0.095 \pm 0.006\text{c}$	$0.103 \pm 0.008\text{b}$	$0.106 \pm 0.009\text{b}$	$0.114 \pm 0.011\text{a}$

注:数据表示为平均值±标准误,不同树龄径向运输速率为该树龄 3 个季节径向运输速率的平均值;不同字母表示同一指标不同树龄间差异显著( $P<0.05$ )

Note: Data are mean ± SE, the radial transport rates of different tree ages are the average radial transport rates of the three seasons in the same tree age. Different letters indicate a significant difference among different tree ages at the level of 0.05

表 4 不同季节梭梭 NSC 及其组分径向运输速率

Table 4 The radial transport rate of the NSC and its components in different seasons /( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$ )

项目 Item	5 月 May	7 月 July	10 月 October
非结构性碳水化合物 NSC	$0.139 \pm 0.013\text{a}$	$0.069 \pm 0.010\text{b}$	$0.142 \pm 0.034\text{a}$
可溶性糖 Soluble sugar	$0.277 \pm 0.056\text{a}$	$0.162 \pm 0.016\text{c}$	$0.225 \pm 0.036\text{b}$
淀粉 Starch	$0.138 \pm 0.013\text{a}$	$0.093 \pm 0.007\text{b}$	$0.082 \pm 0.001\text{c}$

注:数据表示为平均值±标准误,不同季节径向运输速率为该季节 4 个树龄径向运输速率的平均值;不同字母表示同一指标不同季节间差异显著( $P\leq 0.05$ )

Note: Data are mean ± SE, the radial transport rates of different seasons are the average radial transport rates of the four tree ages in the same season. Different letters indicate a significant difference among different seasons at the level of 0.05

表 5 NSC 及其组分的径向运输速率与射线和导管解剖结构的相关性

Table 5 The correlations between radial transport rates of soluble sugar, starch as well as NSC and anatomical characteristics of ray and vessel tissue

项目 Item	导管 Vessel			射线 Ray		
	长度 Length	直径 Diameter	高度 Height	宽度 Width	细胞壁厚度 Cell wall thickness	
可溶性糖 Soluble sugar	0.378 *	0.751 **	0.657 **	-0.275	-0.242	
淀粉 Starch	0.467 **	0.552 **	0.263	-0.406 *	-0.331 *	
非结构性碳水化合物 NSC	0.236	0.679 **	0.718 **	-0.136	-0.134	

注: \*\* 表示在 0.01 水平(双侧)显著相关; \* 表示在 0.05 水平(双侧)显著相关

Note: \*\* indicate a significant correlation at the level of 0.01 (bilateral); \* indicates a significant correlation at the 0.05 level (bilateral)

### 3 讨 论

#### 3.1 梭梭木质部 NSC 及其组分径向运输速率特征

本研究表明梭梭木质部可溶性糖、淀粉以及 NSC 的径向运输速率均随树龄增长而增大 ( $P < 0.01$ )。这可能是随着树龄的增加, 有机物合成、梭梭生长所需的有机无机养分、水分等也在不断增加的缘故。已有的研究表明, 梭梭个体的生命周期中, 从幼年期、成年期到衰老期, 随着树龄的增加, 新梢生长量发生显著变化<sup>[30]</sup>。当新梢生长量明显减少且出现枯枝时, 表明梭梭开始从成年期过渡到衰老期, 此时林分生长状况变差。对民勤绿洲人工梭梭林生长状况的研究表明, 26~31a 生梭梭林新梢生长量明显减少, 生长状况差<sup>[30]</sup>。表明 26a 时梭梭从成年期开始进入衰老期。在本研究中, 23a 生时梭梭 NSC 及其组分的径向运输速率显著高于其他龄级 ( $P < 0.05$ ), 表明在古尔班通古特沙漠中, 23a 生梭梭仍处于成年期, 梭梭个体仍能保持良好的新梢生长和光合同化能力, 合成大量 NSC 并运输到各器官用于植株个体生长发育。这与王继和等<sup>[30]</sup>的研究结果一致。至于古尔班通古特沙漠中梭梭何时从成年期开始进入衰老期, 还有待进一步研究。

从不同季节梭梭可溶性糖、淀粉和 NSC 径向运输速率研究结果中发现, 5 月的 NSC 及其组分的径向运输速率最高 ( $P < 0.01$ )。这是由于梭梭在年生长动态中, 春季(5 月)水热条件好, 3 月中旬梭梭开始萌动, 4 月上旬芽大部分开放、开花, 5 月份同化枝进入迅速生长期。随后由于夏季高温、干旱、强光等原因梭梭进入胚胎休眠和夏休眠期, 同化枝减缓生长以适应恶劣环境。秋季环境条件改善后, 梭梭完成结实和种子成熟, 同化枝开始脱落, 随后进入冬季休眠<sup>[31]</sup>。5 月梭梭萌芽、展叶开花时期需要大量的 NSC 等能量物质, 这些有机物质主要来源于上一年树体内的贮藏物质。5 月的 NSC 及其组分的径向运输速率最高表明此时梭梭生长发育旺盛, 同化枝生长、开花结实以及根系生长需要消耗大量的有机物质。有研究表明, 7 月梭梭同化枝光合速率高于 10 月<sup>[32]</sup>, 依此推理 7 月的 NSC 运输速率应该高于 10 月。然而, 本研究表明 NSC 和可溶性糖的径向运输速率均表现出 10 月高于 7 月的规律。在古尔班通古特沙漠中, 7 月由于沙漠气温高、降水少、蒸发蒸腾强烈等不利因素导致梭梭生理水分亏缺, 梭梭通过同化枝脱落方式以适应恶劣环境<sup>[33]</sup>; 推测此时由于同化枝的部分脱落导致同化产物的合成总量

可能并不高。然而, 9 月下旬随着气温日趋平稳, 梭梭进入结实盛期<sup>[33]</sup>, 10 月梭梭营养生长基本停止, 开始积累营养物质进入休眠期。此季节梭梭种子的成熟需要大量的营养物质供应, 推测此时的径向运输速率反而较高。

#### 3.2 NSC 及其组分径向运输速率与木质部解剖结构关系

在木质部中, 导管作为轴向运输系统, 与径向运输系统的射线构建成一个完整的运输体系, 负责植株体内的养分、水分以及激素的运输。一般说来, 导管直径越大、射线越高, 运输能力越强<sup>[34-35]</sup>。本研究发现, 梭梭 NSC、可溶性糖以及淀粉的径向运输速率均与木质部导管直径呈显著相关 ( $P < 0.01$ ), 表明较大的导管直径更有利于物质运输。然而, 射线高度仅与可溶性糖和 NSC 的径向运输速率显著相关 ( $P < 0.01$ ), 与淀粉的径向运输速率间相关性不显著 ( $P > 0.05$ ), 这是否由于淀粉分子大不能在细胞间自由移动<sup>[36]</sup> 引起, 还是存在其他原因, 还需要进一步研究。导管长度与可溶性糖和淀粉的径向运输速率分别呈显著 ( $P < 0.05$ ) 和极显著 ( $P < 0.01$ ) 正相关, 推测可能是由于导管分子越长, 在一定运输距离内, 可减少导管分子间通过穿孔板连接的频率, 进而提高运输效率。

### 4 结 论

(1) 随着树龄的增加, 梭梭导管和射线解剖特征均表现出增加趋势。导管长度和导管直径表现为 5 月份最高的规律, 而射线高度、射线宽度和射线细胞壁厚度则表现为 10 月份最高的规律。

(2) 梭梭木质部 NSC、可溶性糖和淀粉的径向运输速率随树龄增长呈不断增大的规律。13 年生和 18 年生树龄间的 NSC、可溶性糖和淀粉的径向运输速率差异不显著 ( $P > 0.05$ )。

(3) 5 和 10 月份的梭梭木质部 NSC 径向运输速率显著高于 7 月份 ( $P < 0.05$ )。可溶性糖径向运输速率表现为 5 月份最高、7 月份最低的规律 ( $P < 0.05$ )。从 5 月到 10 月, 淀粉径向运输速率呈递减规律, 且不同季节之间的差异显著 ( $P < 0.05$ )。

(4) 可溶性糖径向运输速率与导管长度 ( $P < 0.05$ )、导管直径和射线高度呈显著正相关 ( $P < 0.01$ ); 淀粉径向运输速率与导管长度、导管直径间呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ ), 与射线宽度和射线细胞壁厚度呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ); NSC 径向运输速率与导管直径、射线高度间呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ )。

## 参考文献:

- [1] VAN BEL A J E. Xylem-phloem exchange via the rays: the undervalued route of transport[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1990, **41**(6): 631-644.
- [2] HARMS U, SAUTER J J. Localization of a storage protein in the wood ray parenchyma cells of *Taxodium distichum* (L.) L. C. Rich. by immunogold labeling[J]. *Trees*, 1992, **6**(1): 37-40.
- [3] 杜建雄,侯向阳,刘金荣.草地早熟禾对干旱及旱后复水的生理响应研究[J].草业学报,2010, **19**(2): 31-38.
- DU J X, HOU X Y, LIU J R. A study on physiological response to drought and re-watering treatments in Kentucky bluegrass [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, **19** (2): 31-38.
- [4] WÜRTH M K, PELAEZ-RIEDL S, WRIGHT S J, et al. Non-structural carbohydrate pools in a tropical forest [J]. *Oecologia*, 2005, **143**(1): 11-24.
- [5] 殷笑寒,郝广友.长白山阔叶树种木质部环孔和散孔结构特征的分化导致其水力学性状的显著差异[J].应用生态学报,2018, **29**(2): 352-360.
- YIN X H, HAO G Y. Divergence between ring- and diffuse-porous wood types in broadleaf trees of Changbai Mountains results in substantial differences in hydraulic traits[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 352-360.
- [6] 党维,姜在民,李荣,等.6个树种1年生枝木质部的水力特征及与栓塞修复能力的关系[J].林业科学,2017, **53**(3): 49-59.
- DANG W, JIANG Z M, LI R, et al. Relationship between hydraulic traits and refilling of embolism in the xylem of one-year-old twigs of six tree species[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2017, **53**(3): 49-59.
- [7] 木巴热克·阿尤普,荆卫民,伊丽米努尔,等.柽柳属6种植物侧枝木质部导水率与纹孔数量特征关系[J].西北林学院学报,2017, **32**(2): 106-111.
- MUBAREK A, JING W M, YILIMINUER, et al. Relations between xylem hydraulic efficiency and inter-vessel pit features of six *Tamarix* L. species[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2017, **32**(2): 106-111.
- [8] 刘春鹏,马长明,王连春,等.酸枣荆条耗水特征及其木质部解剖构造[J].水土保持通报,2017, **37**(5): 92-97.
- LIU C P, MA C M, WANG L C, et al. Water-consumption characteristics and stem xylem anatomical structure of *Zizyphus jujube* and *Vitex negundo* var. *heterophylla*[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2017, **37**(5): 92-97.
- [9] 刘萌萌,TYREE M T.水杉和柳杉抗栓塞能力与管胞解剖结构及机械性的关系[J].西北植物学报,2017, **37**(4): 744-750.
- LIU M M, TYREE M T. Relationship between cavitation resistance and tracheid anatomy & mechanical traits in *Metasequoia glyptostroboides* and *Cryptomeria fortunei* [J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2017, **37**(4): 744-750.
- [10] CORCUERA L, CAMARERO J J, GIL-PELEGREN E. Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy[J]. *Trees*, 2004, **18**: 83-92.
- [11] AL-KHALIFAH N S, KHAN P R, AL-ABDULKADER A M, et al. Impact of water stress on the sapwood anatomy and functional morphology of *Calligonum comosum*[J]. *IAWA J*, 2006, **27**: 299-312.
- [12] 林金星,李正理.壳斗科次生木质部水分输导分子间连接通道结构的研究[J].植物学报,1995, **37**(8): 618-623.
- LIN J X, LI Z L. Study on the convergent passages of water conducting elements in secondary xylem of Fagaceae [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1995, **37**(8): 618-623.
- [13] SHIMAJI K. Anatomical studies on the phylogenetic interrelationships of the genera in the Fagaceae[J]. *Bull Tokyo Univ Forest*, 1962, **57**: 1-64.
- [14] SAUTER J J, KLOTH S. Plasmodesmatal frequency and radial translocation rates in ray cells of poplar (*Populus × canadensis* Moench 'robusta') [J]. *Planta*, 1986, **168**: 377-380.
- [15] 吴建国,吕佳佳,周巧富.气候变化对6种荒漠植物分布的潜在影响[J].植物学报,2010, **45**(6): 723-738.
- WU J G, LÜ J J, ZHOU Q F. Potential effects of climate change on the distribution of six desert plants in China[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2010, **45**(6): 723-738.
- [16] 罗明,单娜娜,文启凯,等.几种固沙植物根际土壤微生物特性研究[J].应用与环境生物学报,2002, (6): 618-622.
- LUO M, SHAN N N, WEN Q K, et al. Microbial characteristics of rhizospheric soil of some sand-fixing plants[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2002, (6): 618-622.
- [17] 谭德远,郭泉水,王春玲,等.寄生植物肉苁蓉对寄主梭梭生长及生物量的影响研究[J].林业科学研究,2004, (4): 472-478.
- TAN D Y, GUO Q S, WANG C L, et al. Effects of the parasite plant (*Cistanche deserticola*) on growth and biomass of the host plant (*Haloxylon ammodendron*) [J]. *Forest Research*, 2004, (4): 472-478.
- [18] 吕朝燕,张希明,刘国军,等.准噶尔盆地西北缘梭梭种群结构和空间格局特征[J].中国沙漠,2012, **32**(2): 380-387.
- LÜ C Y, ZHANG X M, LIU G J, et al. Population structure and spatial pattern of *Haloxylon ammodendron* population along northwestern edge of Junggar Basin[J]. *Journal of Desert Research*, 2012, **32**(2): 380-387.
- [19] 李宜科,赵成义,杨瑞红.准噶尔盆地南缘梭梭(*Haloxylon ammodendron*)群落种内竞争关系[J].中国沙漠,2016, **36**(2): 335-341.
- LI Y K, ZHAO C Y, YANG R H. Population structure and spatial pattern of *Haloxylon ammodendron* population along northwestern edge of Junggar Basin[J]. *Journal of Desert Research*, 2016, **36**(2): 335-341.
- [20] 鲁艳,雷加强,曾凡江,等.NaCl处理对梭梭生长及生理生态特征的影响[J].草业学报,2014, **23**(3): 152-159.
- LU Y, LEI J Q, ZENG F J, et al. Effects of salt treat-

- ments on the growth and ecophysiological characteristics of *Haloxylon ammodendron* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, **23**(3): 152-159.
- [21] 杨司睿, 范伟孙, 孙永强, 等. 罗布泊腹地人工植被梭梭的光学特性及其对干旱胁迫的响应[J]. 干旱区研究, 2018, **35**(2): 379-386.
- YANG S R, FAN J W, SUN Y Q, et al. Photosynthetic characteristics and response of *Haloxylon ammodendron* to drought stress in hinterland of the Lop Nur [J]. *Arid Zone Research*, 2018, **35**(2): 379-386.
- [22] 刘国军, 张希明, 吕朝燕, 等. 不同供水条件下梭梭幼苗生长动态的研究[J]. 中国沙漠, 2012, **32**(2): 388-394.
- LIU G J, ZHANG X M, LÜ C Y, et al. Seedling growth dynamic of *Haloxylon ammodendron* under different water supply [J]. *Journal of Desert Research*, 2012, **32**(2): 388-394.
- [23] ZHOU C B, SONG Y Y. Influence of different longitudinal dune positions in the Gurbantunggut Desert on the reproduction of *Haloxylon ammodendron* seedlings[J]. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2015, **13**(1): 99-113.
- [24] 谢江波, 彭历芝, 李艳明, 等. 两种梭梭属幼苗在土壤N和P梯度下的竞争能力研究[J]. 干旱区地理, 2018, **41**(1): 83-91.
- XIE J B, PENG L Z, LI Y M, et al. Competitive interactions between two desert shrub seedlings towards variation in soil nitrogen and phosphorus content [J]. *Arid Land Geography*, 2018, **41**(1): 83-91.
- [25] 周朝彬, 辛慧慧, 宋于洋. 梭梭次生木质部解剖特征及其可塑性研究[J]. 西北林学院学报, 2014, **29**(2): 207-212.
- ZHOU C B, XIN H H, SONG Y Y. Secondary xylem anatomical structure and its plasticity of *Haloxylon ammodendron* [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2014, **29**(2): 207-212.
- [26] 丁俊杰, 张鑫, 楚光明, 等. 三种荒漠植物导管特征及其可塑性研究[J]. 干旱区资源与环境, 2016, **30**(9): 171-177.
- DING J J, ZHANG X, CHU G M, et al. Vessel characteristics and their plasticity in three desert plants[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2016, **30**(9): 171-177.
- [27] BAKER D A, MILBURN J A. Photo assimilate transport [M]//BASRA A S. Mechanisms of Plant Growth and Improved Productivity: Modern Approaches. New York: M. Dekker, 1994: 1-38.
- [28] 宋于洋, 楚光明, 胡晓静. 古尔班通古特沙漠梭梭年龄估算模型评价[J]. 干旱区资源与环境, 2011, **25**(1): 166-170.
- SONG Y Y, CHU G M, HU X J. Evaluation on age estimation model of *Haloxylon ammodendron* in the Gurbantongut Desert [J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2011, **25**(1): 166-170.
- [29] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [30] 王继和, 马全林. 民勤绿洲人工梭梭林退化现状、特征与恢复对策[J]. 西北植物学报, 2003, **23**(12): 2107-2112.
- WANG J H, MA Q L. Study on restoration strategies, characteristics and status of degenerated artificial *Haloxylon ammodendron* communities at the edge of Minqin oasis[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2003, **23**(12): 2107-2112.
- [31] 张立运. 新疆荒漠中的梭梭和白梭梭(上)[J]. 植物杂志, 2002, (4): 4-6.
- ZHANG L Y. *Haloxylon ammodendron* and *H. persicum* [J]. *Plant Journal*, 2002, (4): 4-6.
- [32] 苏培玺, 赵爱芬, 张立新, 等. 荒漠植物梭梭和沙拐枣光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征[J]. 西北植物学报, 2003, **23**(1): 11-17.
- SU P X, ZHAO A F, ZHANG L X, et al. Characteristic in photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* of desert species [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2003, **23**(1): 11-17.
- [33] 盛晋华, 刘宏义, 潘多智, 等. 梭梭(*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge)物候期的观察[J]. 中国农业科技导报, 2003, **5**(3): 60-63.
- SHENG J H, LIU H Y, PAN D Z, et al. Study on pheno-logical phases of *Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge [J]. *Review of China Agricultural Science and Technology*, 2003, **5**(3): 60-63.
- [34] WILLIGEN C V, SHERWIN H W, PAMMENTER N W. Xylem hydraulic characteristics of subtropical trees from contrasting habitats grown under identical environmental conditions[J]. *New Physiologist*, 2000, **145**(1): 51-59.
- [35] ROMBERGER J A, HEJNOWICZ Z, HILL J F. Plant Structure: Function and Development; a Treatise on Anatomy and Vegetative Development, with Special Reference to Woody Plants[M]. Blackburn Press, Caldwell, 2004.
- [36] HACKE U. Functional and Ecological Xylem Anatomy[M]. Springer Cham, Heidelberg, New York, Dordrecht, London. DOI 10.1007/978-3-319-15783-2, 2015.

(编辑:潘新社)