

文章编号: 1000-5692(2004)02-0138-06

7种造林树种木质部栓塞脆弱性研究

谢东锋¹, 马履², 王华田¹

(1. 山东农业大学 林学系, 山东 泰安 271018; 2. 北京林业大学 资源与环境学院, 北京 100083)

摘要: 以中国北方地区7种造林树种刺槐 *Robinia pseudoacacia*, 杜梨 *Pyrus betulaefolia*, 麻栎 *Quercus acutissima*, 苦楝 *Melia azedarach*, 银杏 *Ginkgo biloba*, 黄连木 *Pistacia chinensis* 和元宝枫 *Acer mono* 为研究对象, 于秋季测定1年生枝条水势变化及其对木质部导水性和栓塞的影响, 并绘制出各树种的枝条脆弱性曲线。研究发现: ①利用冲洗法获得的7种被测树种苦楝、麻栎、杜梨、刺槐、元宝枫、黄连木、银杏的枝条木质部最大导水率依次为0.054 3, 0.036 2, 0.022 0, 0.018 4, 0.014 1, 0.013 3, 0.011 0 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。②枝条水势与栓塞程度相关显著, 随着枝条水势的下降, 被测树种枝条木质部栓塞程度加重。③以导水率损失50%对应的枝条水势为临界值评价各树种栓塞脆弱性, 苦楝、黄连木最大栓塞脆弱性最大, 其次为刺槐和麻栎, 银杏、杜梨和元宝枫3种树种栓塞脆弱性最小。④当水势下降到一定程度后, 各树种相继出现极限导水率, 其中麻栎、刺槐、黄连木和苦楝4种树种最大导水率损失高达94%~96%, 银杏和杜梨90%左右, 元宝枫仅为78%。⑤多数被测树种栓塞脆弱性拟合曲线为倒数形式, 苦楝和麻栎为指数形式。拟合方程均为极显著。图2表1参20

关键词: 树木生理学; 木质部; 木质部栓塞脆弱性; 脆弱性曲线; 导水率损失; 水势
中图分类号: S718.43 **文献标识码:** A

在限制林木及农作物达到最大生产力的因子中, 以水分胁迫最为常见, 而世界上大约有1/3的地区属于受水分供应限制的干旱和半干旱地区^[1]。因而对于植物水分关系的研究, 尤其是水分在植物体内的运输是目前植物生理及生态学家研究的热点。根据内聚力学说, 木本植物木质部管道(导管或管胞)内的水分处于一定的张力(负压)之下, 且木质部内的水柱是连续的^[2]。但实际上木质部内的水柱具有在负压下的不稳定性和在木质部内存在空穴和栓塞化现象, 而且大量的研究都证明了空穴和栓塞化现象是植物体上很易发生的现象^[3~5]。Zimmernann^[6]提出了“气种(air seed)假说”, 用于解释植物木质部空穴和栓塞化的产生。这一假说自提出后, 得到越来越多学者的支持^[7~9]。木质部栓塞与木质部水势之间存在着直接的联系, 木质部栓塞脆弱性即反映了这种水势与栓塞程度之间的关系^[2, 10], 这种关系可用“脆弱曲线”(vulnerability curve, 缩写为VC)来描述, VC即根据导水率损失的百分数与相对应水势绘制而成的曲线。脆弱曲线可提供有关植物生理生态行为的信息^[2, 11, 12]。此外通过已建立的许多植物的栓塞脆弱性曲线可以发现, 不同种类的植物都有一个引起导水率明显下降的水势阈值^[2, 11, 13, 14]。在水势接近这一阈值时, 植物栓塞程度明显增加, 阈值越高, 栓塞脆弱性越大。本文即

收稿日期: 2004-02-08; 修回日期: 2004-03-15

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30371147, 2003); 山东农业大学博士基金资助项目

作者简介: 谢东锋(1978-), 男, 山东济宁人, 从事林木水分生态生理学研究。E-mail: xiedongfengdl@tom.com。通讯作者: 王华田(1960-), 男, 山东海阳人, 教授, 博士研究生导师, 从事树木生态生理学等研究。E-mail: wanght@sdau.edu.cn

通过建立各树种木质部栓塞性曲线来分析各树种在不同水势条件下的水分传输规律, 进而分析其蒸腾耗水规律, 分清高水势环境下耗水树种和低水势环境下耗水树种。我国很多地区水分匮乏, 测定造林树种木质部栓塞脆弱性的类型, 对于了解木质部输水特性, 选择树种和提高造林成活率具有至关重要的意义。

1 材料与方 法

1.1 研究材料

试验地点位于山东农业大学校园, $36^{\circ}11'N$, $117^{\circ}08'E$, 海拔 150 m, 属暖温带季风大陆性气候。年平均气温为 $12.8^{\circ}C$, 极端最高气温 $40.0^{\circ}C$, 极端最低气温 $-22.0^{\circ}C$, 无霜期 186.6 d, 年降水量 600~800 mm, 降水多集中于 7~8 月份, 期间降水量占年降水量的 53%, 6~9 月份占 74%, 因此春秋季节严重干旱, 年均相对湿度 65%。土壤为沙壤土, 容重为 $1.29 g \cdot cm^{-3}$ 。试验材料取自山东农业大学校园内银杏 *Ginkgo biloba*, 刺槐 *Robinia pseudoacacia*, 苦楝 *Melia azedarach*, 麻栎 *Quercus acutissima*, 杜梨 *Pyrus betulaefolia*, 元宝枫 *Acer mono*, 黄连木 *Pistacia chinensis* 7 种木本植物的 1 年生枝条。枝条要求粗度 0.6~0.8 cm, 长度 60.0 cm 以上。

1.2 研究方法

于 2002 年 9 月至 10 月期间, 选择当地常见的 7 个树种, 于日出前 6:00 在采样单株上部树冠外围剪下 1 年生小枝, 立刻插入盛有清水的水桶中, 带回实验室, 剪成长 16 cm 左右的枝段, 放入装满水的烧杯, 上罩塑料袋, 使枝条水分充分饱和。约 4 h 后取出一部分枝条, 用 10 m 高的龙头冲洗后测定最大导水率 (冲洗方法见 Sperry, 1988)。其余枝条放于实验桌上使其自然脱水, 依照脱水时间的长短不同来获得不同的水势。然后放入广口瓶中密封, 使枝条平衡 2 h, 取出后将枝条截成 10 cm 和 6 cm 长的枝条。10 cm 长的枝条用于测导水率 (冲洗法), 6 cm 长的枝条用于压力室法测水势。冲洗液为 $10 mmol \cdot L^{-1}$ 的柠檬酸溶液, 每次冲洗过程有 8 次重复, 以导水率损失百分数来量化表示栓塞程度的大小。计算公式如下: $J(J_{max}) = W / (3600 A \Delta t)$; $J(\%) = J / J_{max} \times 100$; $J_{loss}(\%) = (J_{max} - J) / J_{max} \times 100$ 。其中 J 为切段的初始导水率; J_{max} 为反复冲洗后枝条最大导水率 ($g \cdot cm^{-2} \cdot s^{-1}$); W 为枝条在一定时段内的导水量 (g), t 为导水历时 (s), A 为枝条横截面积 (cm^2)。 $J(\%)$ 是相对导水率, $J_{loss}(\%)$ 是导水率损失百分率。

2 结果与分析

2.1 水势下降对枝条木质部导水率的影响

树木长期适应环境的结果, 形成了特有的生态生理习性。木质部导水特性随水势的变化, 反映了不同树种在干旱环境下维持输导组织持续导水性的能力。从图 1 中可以看出, 在不同的水势范围内, 不同树种的导水率变化趋势不一致, 杜梨、苦楝在水势低于 $-2 MPa$ 时, 枝条导水率就几乎降到最低值, 黄连木、银杏和麻栎在水势低于 $-3 MPa$ 时, 枝条导水率降到最低值, 而刺槐和元宝枫在水势低于 $-4 MPa$ 时, 枝条还保持着一定的导水率。

借鉴 Thomthwaite 和 Penman 提出的潜在蒸腾及孙鹏森 (2000) 和王华田 (2002) 提出的潜在耗水量的概念, 本文提出了木质部潜在导水率的概念, 用于比较不同树种在最优条件下导水率的大小。

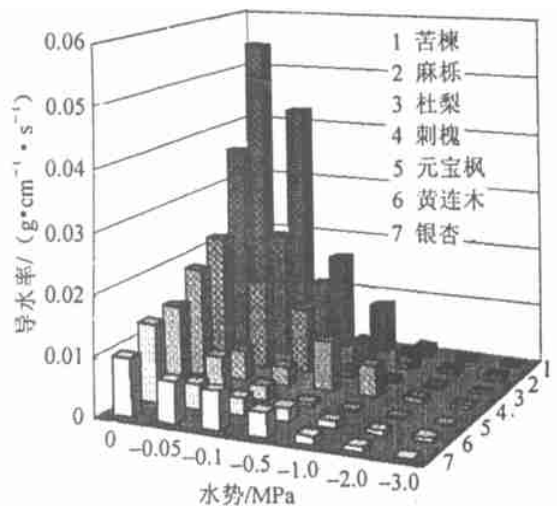


图 1 7 种造林树种枝条木质部导水率随水势的下降过程

Figure 1 Relation of twig hydraulic conductivity and water potential of seven tree species

所谓潜在导水率是指树木在体内水分状况良好，外部环境水分供应充足的情况下输导组织所能达到的最大导水率。成熟的1年生枝条木质部组织经过“冲洗”以后，其稳定的最大导水率能够在一定程度上反映枝条木质部潜在导水率。从图1中可以看出银杏的最大导水率最小，苦楝的最大导水率最大，高于银杏5倍之多，麻栎的最大导水率仅次于苦楝，而刺槐与杜梨，元宝枫与黄连木的最大导水率相差不大；上述7种树种最大导水率为苦楝>麻栎>杜梨>刺槐>元宝枫>黄连木>银杏，依次为0.0543, 0.0362, 0.0220, 0.0184, 0.0141, 0.0133, 0.0110 g·cm⁻²·s⁻¹。

2.2 不同树种枝条木质部栓塞脆弱性

以水势为自变量，以导水率损失百分率（代表木质部栓塞程度）为因变量，利用曲线回归的方法，构建了7种被测树种的“VC”模型（表1）。从表中可以看出树木枝条水势与木质部栓塞程度之间关系密切（图2），各树种木质部水势与栓塞程度呈负相关，随着水势降低，导水率损失率加大，即木质部栓塞程度增大。

不同树种导水率损失百分率随水势变化趋势有较大差异，Domec^[12]应用 Logistic 生长方程对成龄大树主干的栓塞脆弱性曲线特征进行了分析，认为曲线的凹点处水势为导管空气进入点水势，曲线的凸点处水势为完全栓塞点水势，曲线的拐点即为导水率损失50%对应的水势。依据 Domec 理论，测定和分析导水率损失最大值时的枝条临界水势和导水率损失50%时对应的枝条水势，可以很好地描述不同树种木质部的栓塞脆弱性，比较不同树种枝条木质部抗栓塞的能力。从表1中看出，被测7个树种导水率损失50%时的临界水势阈值都在-0.1 MPa 以上，其中苦楝、黄连木和元宝枫栓塞脆弱性最大，50%导水率损失时的木质部水势为-0.05 MPa 左右；刺槐、杜梨和麻栎导水率损失50%时的木质部水势为-0.08 MPa 左右；银杏抗栓塞能力最强，导水率损失50%时的木质部水势高于-0.09 MPa。

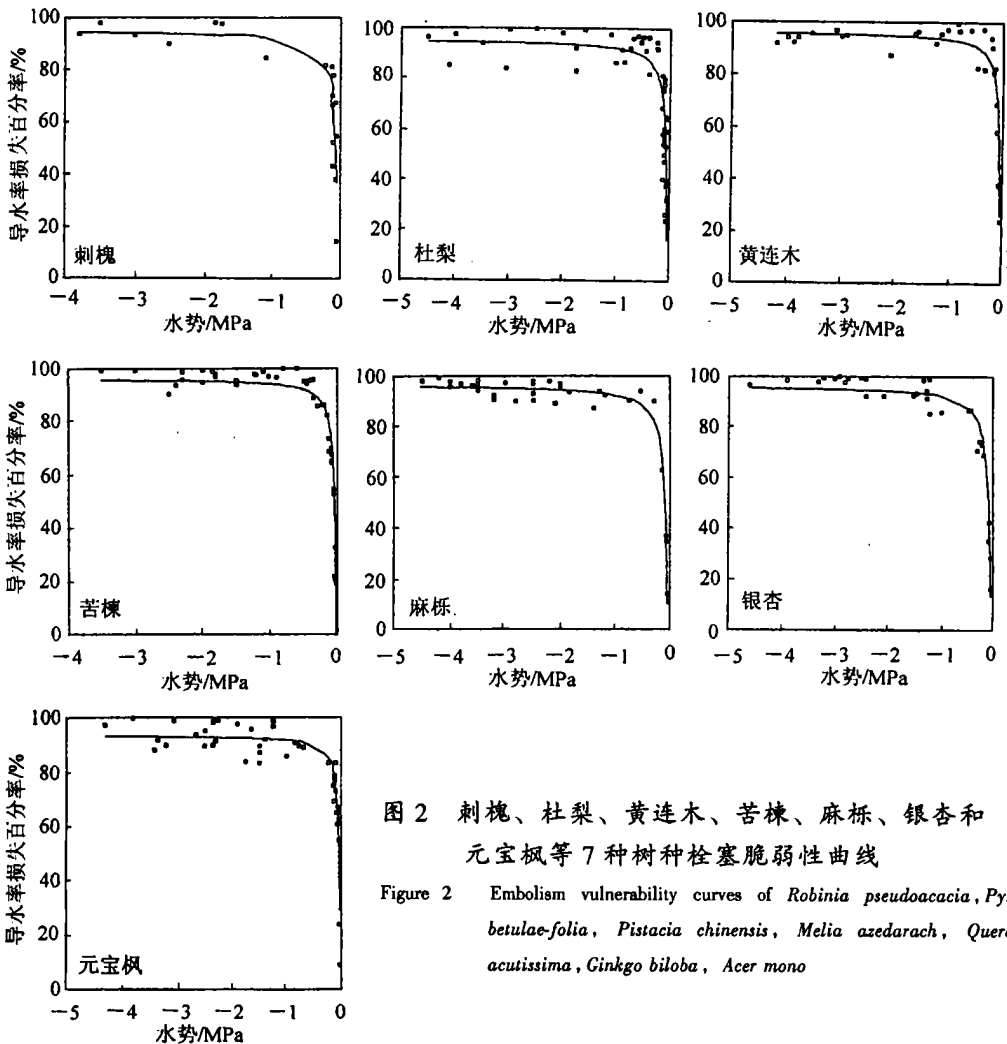


图2 刺槐、杜梨、黄连木、苦楝、麻栎、银杏和元宝枫等7种树种栓塞脆弱性曲线

Figure 2 Embolism vulnerability curves of *Robinia pseudoacacia*, *Pyrus betulae-folia*, *Pistacia chinensis*, *Melia azedarach*, *Quercus acutissima*, *Ginkgo biloba*, *Acer mono*

表 1 不同树种栓塞脆弱性拟合曲线及其参数

Table 1 The embolism vulnerability-curve of different tree species

树 种	拟合方法	保证系数	自由度	均方比	显著性水平	常数项	系 数	导水率损失	导水率损失 50%
								最大值/ %	枝条水势/ MPa
刺槐	倒数	0.739	16	45.21	0.000	95.1410	3.4221	95.14	-0.076
杜梨	倒数	0.820	33	150.49	0.000	89.6801	3.1004	89.68	-0.078
黄连木	倒数	0.706	37	88.72	0.000	94.8533	2.4612	94.85	-0.055
苦楝	指数	0.820	39	177.69	0.000	94.6677	1.9770	94.67	-0.044
麻栎	指数	0.927	43	549.94	0.000	96.3651	3.7555	96.37	-0.081
银杏	倒数	0.787	36	132.90	0.000	91.4932	3.7636	91.49	-0.091
元宝枫	倒数	0.791	25	94.69	0.000	78.1052	2.1180	78.11	-0.056

由各树种的“VC”模型可以看出(表1,图2),当 x 趋向于 $-\infty$ 时, $y = b_0$ 即为各树种导水率损失最大值,其中麻栎、刺槐、黄连木和苦楝4个树种最大导水率损失高达94%~96%,银杏和杜梨90%左右,元宝枫仅为78%,相应的水势分别是-4.5, -3.8, -4.2, -3.6, -4.7, -4.5, -4.3 MPa。这一试验结果与各树种导水率损失50%木质部水势试验分析结果有一定差异,说明在低水势下抗栓塞的树种,在高水势下其抗栓塞能力会发生一定变化。如元宝枫和银杏,在高水势下易发生较大幅度的栓塞,但在低水势下依然能够保持较高的导水性。从图1中可以清楚地看出这一特征。

3 讨论

空穴和栓塞引起的木质部功能障碍可影响植物的气孔运动及它的抗旱能力^[9,15-17]。有研究表明耐旱树种没有避旱树种脆弱,其木质部能忍受很低的水势而不产生栓塞^[9,11],倾向于认为耐旱树种木质部对栓塞化的抵抗能力强^[7,9],甚至认为树种耐旱性可部分由其木质部栓塞的脆弱性来决定。但是笔者并不同意这种论点,树种耐旱性应该由其生理生态特性及其自身的耐旱类型所决定,而不能单独决定于栓塞脆弱性,耐旱树种也并不一定就是抗栓塞能力强的树种。例如Cochard等^[11]对4种栎类的研究发现,有个抗旱的欧洲栎类在水分传导结构上具有降低其导管内空穴化危险性的某些特征,但也是一个很抗旱的树种,从抗空穴化的角度来说其结构上的优点较少。

与以往同类研究相比,本研究所选的7种树种诱导产生栓塞的水势阈值较高。以导水率损失50%为指标,则苦楝、黄连木、刺槐、麻栎、银杏、杜梨和元宝枫的水势阈值分别为-0.044, -0.055, -0.076, -0.081, -0.091, -0.078, -0.056 MPa。据Cochard等人^[11]对4种栎类(*Quercus petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*, *Q. erubra*)的研究,前3个树种的水势阈值均为-2.5 MPa,只有比较抗旱的*Q. nubra*的水势阈值较高,为-1.5 MPa。Domec等人^[18]对21年生的北美黄杉*Pseudotsuga menziesii*的研究发现,其早材导水率损失50%时枝条水势-2.2 MPa;相对于早材而言,在高水势范围内晚材极易栓塞,但是随着水势的下降,晚材的栓塞性则远低于早材,其导水率损失50%时枝条水势低于-5.0 MPa。申卫军等^[19]对3种耐旱树种榛木*Corylus avellana*、白榆*Ulmus pumila*和沙棘*Hippophae rhamnoides*的栓塞脆弱性研究也发现,这3个树种的水势阈值都很高,在-0.1~-0.3 MPa之间,其中沙棘的耐旱能力高于白榆,但其抗栓塞能力却显著低于白榆。由此可知,树种不同,同一树种其生长期不同,所产生栓塞的水势阈值也不同;耐旱性树种其木质部抗栓塞化能力并非就强。

笔者认为植物对水分胁迫的反应不是一个单独的过程,也不仅是某些部位的反应,而是一个复杂的具有综合反馈机制的调节系统。当植物遇到干旱胁迫时,它们首先通过强大的根系保持水分吸收,通过气孔调节和木质部栓塞减少水分散失来维持植物体内水分平衡,进而通过渗透调节和细胞壁的弹性变化来保持一定的膨压,并通过提高原生质的耐脱水能力实现植物的综合耐旱能力。Kramer^[20]及李吉跃等^[1]人把植物的耐旱性分为避旱和耐旱2种类型,而李吉跃^[1]又将植物耐旱性分为2个类型,即高水势延迟脱水耐旱和低水势忍耐脱水耐旱。第1类主要通过保持水分吸收和减少水分散失如通过气孔调节,增强木质部栓塞来耐旱,第2类主要是通过保持膨压和忍耐脱水来耐旱。因为根水势普遍比

茎枝水势高一个数量级,当茎枝发生栓塞而避免丧失过多水分时,高水势延迟脱水耐旱型树种的根系仍能保持较高吸收和运输水分的能力,从而达到延迟脱水,避免伤害。

在一定水势范围内,植物一方面通过栓塞机制降低木质部导水率以限制水分丧失,提高其干旱环境下的生存能力,但当导水率降低到一定程度后,栓塞又会对植物的正常生理活动造成危害,所以植物在长期适应赖以生存的自然环境的过程中,形成了一套最适宜自身生长发育的生理生态行为,采取各种不同的方式来抵御或忍耐干旱胁迫的影响。由水分胁迫引起的树木木质部栓塞化,其脆弱性不仅反映了木质部对水分胁迫的抵御能力,而且也反映了树种对水分胁迫的适应能力。因此,对树木耐旱性的比较,要全面分析其生理学和生态学特性,而不是单纯比较哪一方面的特征。单纯通过比较树木的栓塞脆弱性以说明树种的耐旱性大小是没有意义的。

本文所研究的7种树种,在水势较高时导水率较高;在低水势时导水率损失则迅速达到最大值。导水率损失越大,说明水分在木质部中传导时所遇到的阻力就越大,从而限制了水分的丧失。因此这7种树种属于高水势环境下的耗水树种和高水势延迟脱水耐旱树种,它们通过强有力的吸收水分和减少水分散失来抵御干旱。树种的抗旱性与木质部栓塞脆弱性之间存在着一定的关系。导管空穴化和木质部栓塞在树木的抗旱性和抗生境干扰中的作用值得进一步研究。探明树种抗旱性与抗栓塞化之间的关系在树木抗性生理生态研究中具有很重要的理论意义和实践价值。

参考文献:

- [1] 李吉跃. 植物耐旱性及机理[J]. 北京林业大学学报, 1994, 13(3): 92-100.
- [2] Tyree M T, Sperry J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism[J]. *Ann Rev Plant Phys*, 1989, 40: 19-38.
- [3] Millum J A, McLaughlin M. Studies of cavitation in isolated vascular bundles and whole leaves of *Platanus major* [J]. *New Phytol*, 1974, 73: 86-87.
- [4] Tyree M T, Dixon M A. Cavitation events in *Thuja occidentalis* L. ultrasonic acoustic emissions from the sapwood can be measured [J]. *Plant Physiol*, 1983, 72: 1 094-1 099.
- [5] Sperry J S, Donnelly J R, Tyree M T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem [J]. *Plant Cell Environ*, 1988, 11: 35-40.
- [6] Zimmermann M H. *Xylem Structure and the Ascent of Sap* [M]. London: Springer-Verlag, 1983.
- [7] Sperry J S, Tyree M T. Mechanism of water stress-induced xylem embolism [J]. *Plant Physiol*, 1988, 88: 581-587.
- [8] Lewis A M. A test of the air-seeding hypothesis using *Sphagnum hyalocysts* [J]. *Plant Physiol*, 1988, 87: 577-582.
- [9] Sperry J S, Tyree M T. Water stress-induced xylem embolism in three species of conifers [J]. *Plant Cell Environ*, 1990, 13: 127-143.
- [10] Cochard H, Cruziat P, Tyree M T. Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support of the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis [J]. *Plant Physiol*, 1992, 100: 205-209.
- [11] Cochard H, Breda N, Granier H, et al. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L.) [J]. *Ann Sci For*, 1992, 49: 225-233.
- [12] Domec J C, Gartner B L. Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young douglas-fir trees [J]. *Trees*, 2001, 15: 204-214.
- [13] Sperry J S, Donnelly J R, Tyree M T. Seasonal occurrence of xylem embolism in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh) [J]. *Am J Bot*, 1988, 75 (8): 1 212-1 218.
- [14] Cochard H. Vulnerability of several conifer to air embolism [J]. *Tree Physiol*, 1992, 11: 73-83.
- [15] Lo Gullo M A, Salleo S, Rosso R. Drought avoidance strategy in *Ceratonia siligua* L.: a mesomorph-leaved tree in the xeric Mediterranean area [J]. *Ann Bot*, 1988, 58: 745-756.
- [16] Sperry J S, Tyree M T, Donnelly J R. Vulnerability of xylem to embolism in a mangrove vs an inland species of Rhizophoraceae [J]. *Physiol Plant*, 1988, 74: 236-283.
- [17] Tyree M T, Ewers F W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants [J]. *New Phytol*, 1991, 119: 345-360.
- [18] Domec J C, Gartner B L. How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and laterwood? [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53: 2 369-2 379.
- [19] 申卫军, 彭少麟, 张硕新. 3个耐旱树种木质部栓塞化的脆弱性及其恢复能力[J]. 生态学杂志, 2000, 19(6): 1-6.
- [20] Kramer P J. *Water Relation of Plants* [M]. New York: Academic Press, 1983.

Study on vulnerability of xylem embolism in twigs of seven tree species

XIE Dong-feng¹, MA Lü-yi², WANG Hua-tian¹

(1. Forestry College, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China; 2. School of Resources and Environment, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China))

Abstract: The xylem embolism and moisture potential of one-year-old twigs of 7 tree species including *Robinia pseudoacacia*, *Pyrus betulaefolia*, *Quercus acutissima*, *Melia azedarach*, *Ginkgo biloba*, *Pistacia chinensis* and *Acer mono* in the north of China were studied with the 'flushing method' in autumn. Embolism vulnerability curves of all 7 species were drawn. The results were as follows: (1) Maximum twig water conductivity of 7 tree species were 0.054 3, 0.036 2, 0.022 0, 0.018 4, 0.014 1, 0.013 3 and 0.011 0 $\text{g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; (2) Branch moisture potential had a magnificent affect on xylem embolism. With the decrease in moisture potential, the xylem embolism became serious; (3) Taking 50% hydraulic conductance loss as the critical value of the embolism vulnerability, we found out that *M. azedarach* and *P. chinensis* were of the most embolism vulnerability; and *R. pseudoacacia* and *Q. acutissima* came in second; the other three species were of least embolism vulnerability; (4) When the twig moisture potentials descend to -4.5, -3.8, -4.2, -3.6, -4.7, -4.5 and -4.3 MPa respectively, the maximum hydraulic conductivities of *Q. acutissima*, *R. pseudoacacia* and *M. azedarach* were about 94%~96%, *G. biloba* and *P. betulaefolia* about 99%, and *P. chinensis* only 78%; (5) The embolism vulnerability curves of most species under test were in reciprocal forms; those of *R. pseudoacacia* and *M. azedarach* were in index forms. They all had significantly fitting formulas. [Ch, 2 fig. 1 tab. 20 ref.]

Key words: tree physiology; xylem; xylem embolism vulnerability; vulnerability curve; hydraulic conductivity loss; moisture potential