

杉科植物枝/根木质部水分运输功能、机械强度与解剖结构的关系

陈 森^{1,2}, 陆世通^{1,2}, 李 彦^{1,2}, 谢江波^{1,2,3}, 叶琳峰^{1,2}, 王忠媛^{1,2}

(1. 浙江农林大学 省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 浙江 杭州 311300; 2. 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 杭州 311300; 3. 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, 新疆 乌鲁木齐 830011)

摘要: 【目的】研究湿润地区杉科 Taxodiaceae 北美红杉 *Sequoia sempervirens*、落羽杉 *Taxodium distichum*、池杉 *T. distichum* var. *imbricatum* 木质部水分运输、解剖结构和机械强度的定量关系, 探讨木质部解剖结构与功能在器官和物种水平的权衡。【方法】以浙江省天目山北美红杉、落羽杉、池杉为研究对象, 用空气注入法测量 3 种植物枝/根的比导率 (K_s) 和栓塞抗性 (P_{50}), 测量管胞壁厚度 (T_t)、纹孔膜面积 (A_{pm})、纹孔口面积 (A_{pa})、纹孔膜直径 (P_d)、纹孔口直径 (A_d)、水力直径 (D_h)、管胞密度 (N_t)、纹孔开口比 (R_{ap})、纹孔密度 (N_{pm}) 等指标与水分运输有关的解剖结构, 以及木质部密度 (D_w)、厚度跨度比 (T_{lob}) 等与机械强度相关的指标, 同时分析了水力功能与结构的关系。【结果】3 种植物根的输水效率高于枝, 栓塞抗性低于枝; 北美红杉枝和根、落羽杉根以及池杉枝和根的 K_s 与 P_{50} 均为正相关, 落羽杉枝的 K_s 与 P_{50} 有微弱的负相关, 差异不显著 ($R^2=0.03$, $P=0.35$), 因此, 3 种植物在种内水平上没有效率-安全权衡; 在跨物种间, K_s 与 P_{50} 存在权衡, 遵循指数为 -2.23 的负幂函数关系 ($R^2=0.91$, $P<0.001$); 北美红杉枝的 K_s 与 D_w ($R^2=0.37$, $P<0.01$)、 K_s 与 T_{lob} ($R^2=0.20$, $P<0.01$)、 P_{50} 与 T_{lob} ($R^2=0.20$, $P<0.01$) 均有显著的负相关关系。【结论】3 种植物枝与根的木质部安全性和效率均较低, 在种内水平上没有效率-安全权衡, 这是因为 3 种植物对高安全性和高效率的结构需求不同, 即效率-安全权衡的结构基础并不存在。图 7 表 1 参 48

关键词: 湿润区; 北美红杉; 落羽杉属; 水力效率; 栓塞抗性; 效率-安全权衡

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2022)02-0233-11

Relationships among water transport, mechanical strength and anatomical structure in branch and root xylem of Taxodiaceae species

CHEN Sen^{1,2}, LU Shitong^{1,2}, LI Yan^{1,2}, XIE Jiangbo^{1,2,3}, YE Linfeng^{1,2}, WANG Zhongyuan^{1,2}

(1. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 2. College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China; 3. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China)

Abstract: [Objective] This study, with *Sequoia sempervirens*, *Taxodium distichum* and *T. distichum* var. *imbricatum* in humid regions selected as subjects, is aimed at an analysis of the quantitative relationships among the water transport, anatomical structure, and mechanical strength of the xylem of the branches and roots of the Taxodiaceae species and a discussion of the trade-off between the anatomy and function of the xylem at the

收稿日期: 2021-03-28; 修回日期: 2021-09-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31770651, 41730638, 31901280); 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开放基金资助项目

作者简介: 陈森 (ORCID: 0000-0002-4753-1437), 从事植物生态学研究。E-mail: csdshuaibi@163.com。通信作者: 王忠媛 (ORCID: 0000-0001-6018-4647), 讲师, 博士, 从事植物生态学研究。E-mail: wangzhongyuan2014@163.com

organ and cross-species levels. [Method] Targeting the *S. sempervirens*, *T. distichum* and *T. distichum* var. *imbricatum* grown in Mount Tianmu, Zhejiang Province, with air injection method employed, efforts were made to measure the specific sapwood conductivity (K_s) and cavitation resistance (P_{50}) before the indexes regarding the water transport such as tracheid wall thickness (T_t), pit membrane area (A_{pm}), pit aperture area (A_{pa}), pit membrane diameter (P_d), pit aperture diameter (A_d), hydraulic diameter (D_h), tracheid density (N_t), aperture opening ratio (R_{ap}) and pit density (N_{pm}) were measured and calculated. Then, the wood density (D_w) and thickness-to-span ratio (T_{tob}) related to mechanical strength were calculated. Finally, an analysis was conducted of the correlation between water transport and anatomical structure. [Result] The roots demonstrated higher hydraulic conductivity yet weaker cavitation resistance than the branches and K_s in branches of *S. sempervirens* and *T. distichum*, and roots of *S. sempervirens*, *T. distichum* and *T. distichum* var. *imbricatum* was positively correlated with P_{50} , while K_s in branches of *T. distichum* was slightly negatively correlated with P_{50} ($R^2=0.03$, $P=0.35$), showing no efficient-safety trade-off at the organ level. There was a trade-off between K_s and P_{50} across species, following a negative power function of -2.23 ($R^2=0.91$, $P<0.001$). There was significant negative correlation between K_s and D_w ($R^2=0.37$, $P<0.01$), K_s and T_{tob} ($R^2=0.20$, $P<0.01$), P_{50} and T_{tob} ($R^2=0.20$, $P<0.01$) in branches of *S. sempervirens*. [Conclusion] The safety and efficiency of the xylem of the branches and roots of the three plants were all low, and given the different structural requirements for high safety and high efficiency of the three plants, there was no efficiency-safety trade-off at the organ level. [Ch, 7 fig. 1 tab. 48 ref.]

Key words: humid region; *Sequoia sempervirens*; *Taxodium*; hydraulic efficiency; cavitation resistance; efficiency-safety trade-off

气候变暖加剧了全球范围内干旱程度^[1]。CHOAT等^[2]基于全球尺度对植物水力性状进行的Meta分析表明：所有的森林群落都易受到水力破坏的影响。然而，以往的研究主要集中于干旱区和半干旱区，对湿润地区植物的研究较少。不同环境中植物木质部性状的变异和性状权衡与组合的不同，反映植物个体及其群落获取环境资源方式的不同，因此植物采取的生活策略也存在差异^[3]。植物生理生态功能，如光合速率、木质部输水效率和栓塞抗性，与木质部结构密切相关^[4-9]。对植物生理生态变化与木质部解剖结构在不同环境的变异规律进行研究，有助于理解植物响应气候变化的机制和物种分布的限制。植物的生长受木质部水力效率与栓塞抗性权衡的制约^[10]。对于裸子植物来说，木质部管胞很大程度上决定了水力效率^[11]，但是单位面积木质部管胞直径越大，数量越少，就更易发生水力障碍。此外，管胞壁上的纹孔膜面积也会随着管胞直径的增加而增加，进一步降低植物的栓塞抗性^[12]。因此“安全”的水力系统通常以降低水力效率为代价^[13]。然而，关于植物对水力效率和栓塞抗性适应机制的研究仍存在争议。早期的植物干旱敏感性研究发现：木质部性状反映了植物水分利用上的效率-安全权衡^[14]。木本植物不存在效率-安全权衡或存在较弱的权衡^[15]，大多数物种在不同生境和生理状态下表现出低效率和低安全性，这与木质部性状间的权衡相矛盾^[15-17]。木质部效率-安全权衡可能与一系列甚至单个解剖性状的权衡有关^[18]。然而，木质部在不考虑效率-安全权衡情况下的结构-功能关系尚未得到研究。权衡可能存在与木质部安全、水力效率和机械强度之间^[19-20]。LENS等^[18]研究表明：许多物种的平均栓塞抗性与木质部密度 (D_w) 和管道厚度跨度比 (T_{tob}) 密切相关^[21-22]。这3种特性之间似乎存在复杂的权衡^[23]，而且没有一个有说服力的结果来解释相当数量的低效率和低安全性物种，是理解植物木质部进化时的挑战^[15]。此外，在干旱胁迫下，植物的枝和根都会采取各自的适应策略。有研究发现：植物的叶比枝条更容易发生栓塞现象^[24-25]。然而，一些对潮湿生境中生长的木本植物的研究表明：叶和枝的栓塞抗性几乎没有差别^[26]，甚至叶片栓塞抗性比枝更强^[27-28]。然而，WU等^[29]研究发现：欧亚槭 *Acer pseudoplatanus*、栓皮槭 *A. campestre*、欧榛 *Corylus avellana* 根系的栓塞抗性大于枝条。枝的栓塞抗性低于根可能是植物对干旱胁迫的适应策略，通过保留根部的完整性来优化复水后的栓塞修复能力。相较于生长在干旱环境中的植物，北美红杉 *Sequoia sempervirens* 和落羽杉属 *Taxodium* 植物的木质部栓塞抗性可能较弱，因此

在全球变暖导致干旱强度和频度增加的背景下,湿润地区植物可能会面临更大的威胁。本研究对杉科 Taxodiaceae 北美红杉、落羽杉 *Taxodium distichum*、池杉 *T. distichum* var. *imbricatum* 的木质部水力功能、解剖结构性状和机械强度进行了测定,比较了 3 种植物枝/根木质部水力功能和解剖结构的差异,探讨了木质部水分运输、解剖结构和机械强度的定量关系,以期在器官水平和种内水平上,为评估木质部解剖学基础与木质部功能的权衡是否存在因果关系提供依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于浙江省西北部的天目山 (30°18'30"~30°24'55"N, 119°24'47"~119°28'27"E)。该区位于东南沿海丘陵山区,气候具有中亚热带向北亚热带过渡的特征,受海洋暖湿气流的影响,形成四季分明、雨水充沛、光照适宜且复杂多变的气候。年均气温为 15.6 ℃,年均降水量为 1 420 mm,月平均气温最高为 7 月 (24 ℃),最低为 1 月 (3 ℃),无霜期为 209~235 d,年雨日为 159.2~183.1 d,年均相对湿度为 76%~81%,年日照时数为 1 550~2 000 h,年太阳辐射为 3 270~4 460 MJ·m⁻²。

1.2 研究方法

1.2.1 试验材料与取样 于 2021 年 2 月,选取生长状况良好的北美红杉、落羽杉和池杉,各选择树高、胸径和冠幅相近的 15 株植物,具体见表 1。8:00—11:00 采集目标植株向阳部分健康生长且有充分光照的枝条 2~3 根,枝条长度大于 1 m,长枝条上有 1、2 年生的小枝可用于测量导水率,小枝长为 10~20 cm,直径为 4~6 mm。在对应方位树冠下,10~20 cm 土层小心挖取直径为 4~6 mm、长为 20~40 cm 的根 1~2 根,尽量不损伤根尖和根毛。将已取的枝条和根迅速放入装有湿纸巾的黑色塑料袋中,防止水分流失和外部空气进入已经切开的管胞,立即带回实验室。木质部水力功能、解剖结构性状和机械强度指标测定来自于同一物种 15 个不同的个体,共 45 株植物。

表 1 采样树种形态和生境

Table 1 Overview of trees and their habitat

物种	海拔/m	坡度/(°)	树龄/a	树高/m	胸径/cm	冠幅/m
北美红杉	40.43±0.14	0.62±0.07	20.79±0.64	17.21±0.46	18.14±0.31	2.70±0.09
落羽杉	40.42±0.12	0.48±0.03	16.89±0.31	23.26±0.48	16.73±0.47	2.45±0.09
池杉	42.33±0.51	1.83±0.06	17.28±0.54	23.78±0.34	17.44±0.46	2.61±0.09

说明:数值为平均值±标准误

1.2.2 枝/根木质部导水率和脆弱性曲线测定 了解植物水力功能性状的变化,有助于探索不同植物在气候变化背景下的适应性与竞争力^[30]。比导率 (K_s) 和栓塞抗性 (P_{50}) 是评价木质部水分运输的 2 个重要水力功能性状。 K_s 为木质部单位边材面积导水率,最直接地反映物种的输水效率, P_{50} 为导水损失率达 50% 时的水势,代表着物种的栓塞抗性。脆弱性曲线描述了不同水势梯度下导水率损失比例。不同的植物栓塞抗性差异很大,即使在相同环境下生长的近缘物种,栓塞抗性也存在很大差异。

首先将采回的样品放入水中暗适应 60 min,在水下再次剪取,将切口修平,用电子游标卡尺测量所剪枝条或者根段的长度和直径。茎段平均长度为 162.43 mm (标准误为 2.94 mm),平均直径为 3.57 mm (标准误为 0.06 mm);根段平均长度为 170.03 mm (标准误为 3.80 mm),平均直径为 3.79 mm (标准误为 0.09 mm)。然后将样品置于压力腔中且两端露出,压力腔上连接压力表,样品近轴端与木质部导水率与栓塞测量仪 (XYL'EM-Plus, Bronkhorst, Montigny-les-Cormeilles, 法国) 连接^[31]。在高压 (120 kPa) 冲刷 20 min,以确保消除原位栓塞,直至达到最大液压导水率 (K_{hmax} , kg·m·s⁻¹·MPa⁻¹)。冲刷溶液为 20 mmol·L⁻¹ 氯化钾+1 mmol·L⁻¹ 氯化钙^[32]。随后在低压 (6 kPa) 下测量枝条和根段的 K_{hmax} ^[33]。通过最大导水率除以边材横截面积再乘以样本长度,得到比边材导水率 (简称比导率, K_s , kg·s⁻¹·m⁻¹·MPa⁻¹),边材面积用显微镜 (Leica DM3000, Leica, Wetzlar, 德国) 和图像分析软件 (Image J) 测量。采用空气注入法测量脆弱性曲线^[34],在给定压力下施压 5 min,以诱导栓塞的形成,然后测量相应的导水率 (K_h , kg·m·s⁻¹·MPa⁻¹)。接下来以 0.2 或 0.3 MPa (取决于不同的植物或器官) 的增量重复此过程,直至导水损失率达 90% 以上。

导水损失率 (P_{LC}) 的计算公式为:

$$P_{LC} = (1 - K_h/K_{hmax}) \times 100\%。 \quad (1)$$

所用压力与相应导水损失率之间的曲线即为样本的脆弱性曲线。使用 R 中 fitplc 包拟合导水损失率与水势之间的脆弱性曲线^[35-36], 并从曲线中提取相应的 P_{50} 。

1.2.3 枝/根木质部解剖结构测定 从用于测量脆弱性曲线的枝段或根段剪下 2 cm 长的木段, 接着将其切成 4 小段 (约 0.5 cm), 根段木质部解剖结构测定方法与枝条相同。将剪下的样品放入 FAA 固定液保存 48 h, 再将植物样品从固定液中取出制作成永久装片, 使用 Leica DM 3000 显微镜拍照, 分别在 50 和 400 倍镜下拍摄管胞结构和纹孔结构照片 (图 1)。使用 Image J 软件测量管胞直径 (D , μm)^[21]、管胞壁厚度 (T_t , μm)、纹孔膜直径 (P_d , μm)、纹孔口直径 (A_d , μm)。计算水力直径 (D_h , μm)、管胞密度 (N_t , 个 $\cdot\text{mm}^{-2}$)、纹孔开口比 (R_{ap})、纹孔密度 (N_{pm} , 个 $\cdot\text{mm}^{-2}$)^[37]。水力直径计算公式为:

$$D_h = \sum D^5 / \sum D^4。 \quad (2)$$

管胞密度计算公式:

$$N_t = n_t/S_t。 \quad (3)$$

式 (3) 中: n_t 为横切面上的管胞数量 (个); S_t 为横切面面积 (mm^2)。

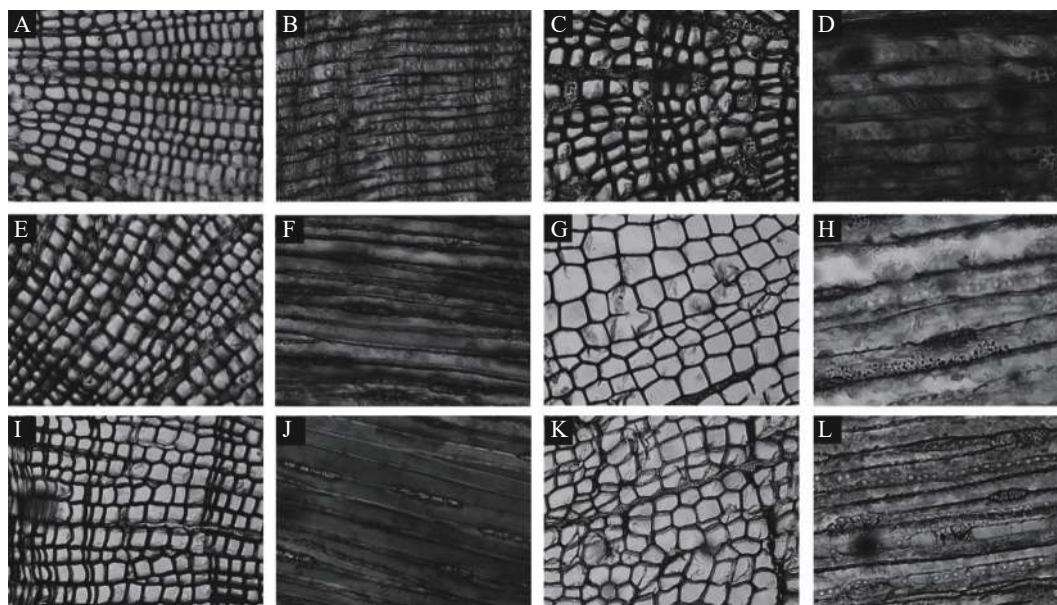
纹孔开口比计算公式为:

$$R_{ap} = A_d/P_d。 \quad (4)$$

纹孔密度计算公式为:

$$N_{pm} = n_p/S_v。 \quad (5)$$

式 (5) 中: n_p 为纵切面上的纹孔数量 (个); S_v 为纵切面面积 (mm^2)。



A. 北美红杉枝管胞; B. 北美红杉枝纹孔; C. 北美红杉根管胞; D. 北美红杉根纹孔; E. 落羽杉枝管胞; F. 落羽杉枝纹孔; G. 落羽杉根管胞; H. 落羽杉根纹孔; I. 池杉枝管胞; J. 池杉枝纹孔; K. 池杉根管胞; L. 池杉根纹孔。其中, A、C、E、G、I、K 为 50 倍显微镜下拍摄; B、D、F、H、J、L 为 400 倍显微镜下拍摄

图 1 3 种植物枝/根木质部管胞和纹孔照片

Figure 1 Tracheid and pit photographs of the branch and root xylem in the three species

1.2.4 枝/根木质部机械强度测定 从用于测量脆弱性曲线的枝条上剪下 3 段 3~5 cm 长的木段, 用于测量木质部密度。首先用排水法测量所剪木段的体积 (V , cm^3), 接着将木段放入信封中并置于烘箱中, 在

75 ℃ 温度下烘干 72 h, 烘干后利用天平 (精度 0.000 1 g) 称量木段干质量 (M , g), 最后计算木质部密度 (D_w , $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$) 以及厚度跨度比 (T_{tob})。木质部密度计算公式为:

$$D_w = M/V. \quad (6)$$

厚度跨度比计算公式为:

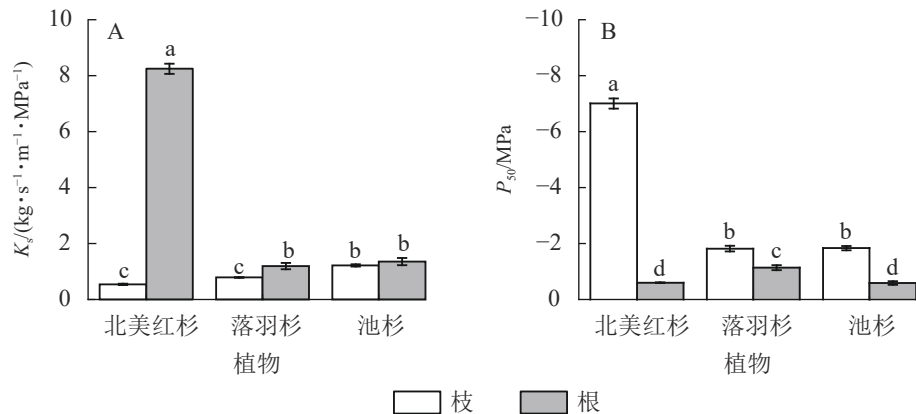
$$T_{\text{tob}} = 4(T_t/D)^2. \quad (7)$$

1.2.5 统计分析 所有数据均在 Excel 2019 汇总整理。统计分析、图片制作在 R 3.5 (version 3.5.3, R Core Team 2019) 和 Origin 2018 中完成。在分析之前, 取同株树个体的子样本平均值, 在树的水平上进行重复。然后对这些数据进行 Shapiro-Wilk 正态性检验, 必要时对其进行对数转换。

2 结果与分析

2.1 水力功能特征

北美红杉、落羽杉和池杉枝的 K_s 分别为 0.54、0.79 和 1.22 $\text{kg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$, 根的 K_s 分别为 8.25、1.19、1.36 $\text{kg} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$, 3 种植物根的 K_s 均高于枝 (图 2A)。北美红杉、落羽杉和池杉枝的 P_{50} 分别为 -7.01、-1.82 和 -1.84 MPa, 根的 P_{50} 分别为 -0.60、-0.14 和 -0.59 MPa, 3 种植物枝的 P_{50} 均小于根 (图 2B)。



数值为平均值±标准差 ($n=7$)。不同小写字母表示同一器官在不同物种间差异显著 ($P<0.05$)

图 2 3 种植物枝/根的比导率 (K_s) 和栓塞抗性 (P_{50})

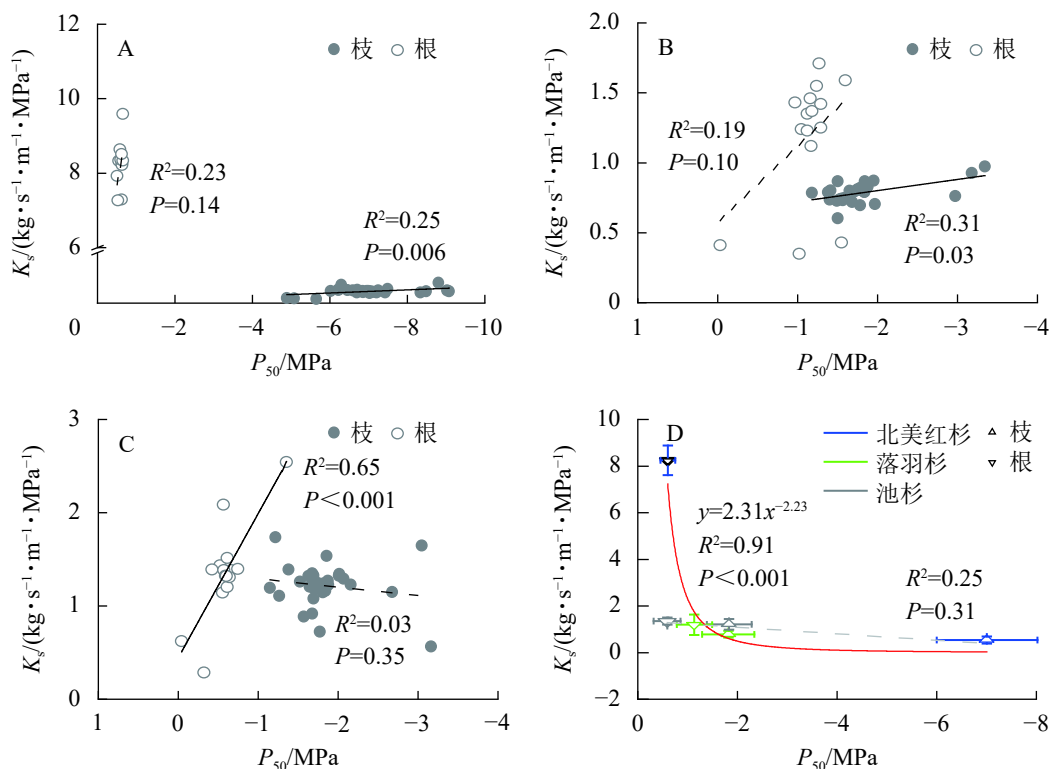
Figure 2 Specific sapwood conductivity (K_s) and cavitation resistance (P_{50}) in the branches and roots

种内水平上, 北美红杉枝的 K_s 和 P_{50} 呈显著正相关 ($R^2=0.25$, $P<0.01$), 根的 K_s 和 P_{50} 呈正相关但不显著 ($R^2=0.23$, $P=0.14$, 图 3A); 落羽杉枝的 K_s 和 P_{50} 呈显著正相关 ($R^2=0.31$, $P<0.01$), 根的 K_s 和 P_{50} 呈正相关但不显著 ($R^2=0.19$, $P=0.10$, 图 3B); 池杉枝的 K_s 和 P_{50} 呈负相关但不显著 ($R^2=0.03$, $P=0.35$), 根的 K_s 和 P_{50} 呈显著正相关 ($R^2=0.65$, $P<0.001$, 图 3C)。结果表明: 3 种植物枝和根的木质部不存在效率-安全权衡。跨物种 K_s 与 P_{50} 呈负相关, 但差异不显著 ($R^2=0.25$, $P=0.31$, 图 3D)。通过幂函数拟合发现: 两者存在显著的幂函数关系 ($R^2=0.91$, $P<0.001$), 幂指数为 -2.23 (95% 的置信区间为 -3.33~-1.14), 说明在跨物种水平上, 3 种植物存在效率-安全权衡。

2.2 木质部解剖结构

落羽杉和池杉根的水力直径 (D_h) 显著大于枝 ($P<0.05$, 图 4A)。北美红杉根的管胞壁厚度 (T_t) 显著大于枝 ($P<0.05$, 图 4B), 北美红杉枝的 D_h 、 T_t 显著大于落羽杉和池杉 ($P<0.05$, 图 4A 和图 4B), 3 种植物枝的管胞密度 (N_t) 均显著大于根 ($P<0.05$, 图 4C)。北美红杉根的 T_t 、 N_t 显著大于落羽杉和池杉 ($P<0.05$, 图 4B 和图 4C)。

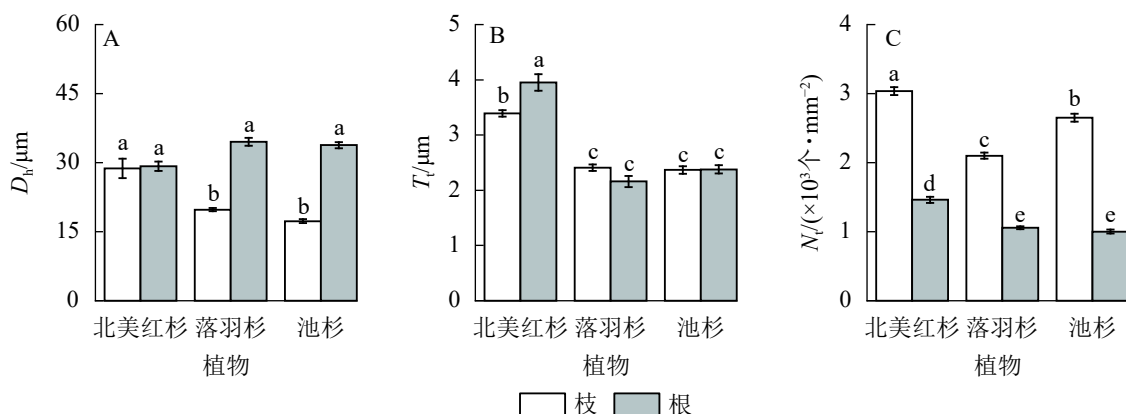
池杉根的纹孔口直径 (A_d) 显著大于枝 ($P<0.05$, 图 5A), 北美红杉和池杉根的纹孔膜直径 (P_d) 均显著大于枝 ($P<0.05$, 图 5B), 北美红杉根的 P_d 显著大于落羽杉和池杉 ($P<0.05$, 图 5B), 北美红杉枝的纹孔开口比 (R_{ap}) 显著大于根 ($P<0.05$, 图 5C)。池杉枝的纹孔密度 (N_{pm}) 显著大于北美红杉和落羽杉, 北美红杉和池杉枝的 N_{pm} 显著大于根, 落羽杉和池杉根的 N_{pm} 显著大于北美红杉 ($P<0.05$, 图 5D)。



A. 北美红杉; B. 落羽杉; C. 池杉; D. 跨物种。实线表示相关显著 ($P < 0.05$), 虚线表示相关不显著 ($P > 0.05$)

图3 物种内和种间枝/根的比导率 (K_s) 和栓塞抗性 (P_{50}) 关系

Figure 3 Relationships between specific sapwood conductivity (K_s) and cavitation resistance (P_{50}) for the branches and roots within and between species



不同小写字母表示同一器官在不同物种间差异显著 ($P < 0.05$)

图4 3种植物枝/根的水力直径 (D_h)、管胞壁厚度 (T_l) 和管胞密度 (N_t)

Figure 4 Hydraulic diameters (D_h), tracheid wall thickness (T_l) and tracheid density (N_t) of the branches and roots in the three species

北美红杉枝与根的木质部密度 (D_w) 和厚度跨度比 (T_{lob}) 之间无显著差异 ($P > 0.05$), 而落羽杉和池杉枝的 D_w 和 T_{lob} 均显著高于根 ($P < 0.05$, 图 6A 和图 6B)。在枝中, 池杉枝的 D_w 最大, 其次是北美红杉, 落羽杉最低; 3 种植物枝的 T_{lob} 没有显著差异 ($P > 0.05$)。而在根中, 北美红杉根的 D_w 最大, 其次是落羽杉, 池杉最低; 北美红杉根的 T_{lob} 显著大于落羽杉和池杉 ($P < 0.05$), 而落羽杉和池杉无显著差异 ($P > 0.05$)。

2.3 木质部解剖结构与功能性状的定量关系

在种内水平上, 北美红杉枝的 K_s 与 D_h 、 N_t 、 A_d 、 R_{ap} 呈显著正相关 ($P < 0.05$), 与 N_{pm} 、 D_w 、 T_{lob} 呈显著负相关 ($P < 0.05$); 枝的 P_{50} 与 D_h 、 N_t 呈显著正相关 ($P < 0.05$), 与 N_{pm} 、 T_{lob} 呈显著负相关 ($P < 0.05$, 图 7A)。北美红杉根的 K_s 与 D_h 呈显著正相关 ($P < 0.05$), 根的 P_{50} 与 N_t 呈显著正相关 ($P < 0.05$,

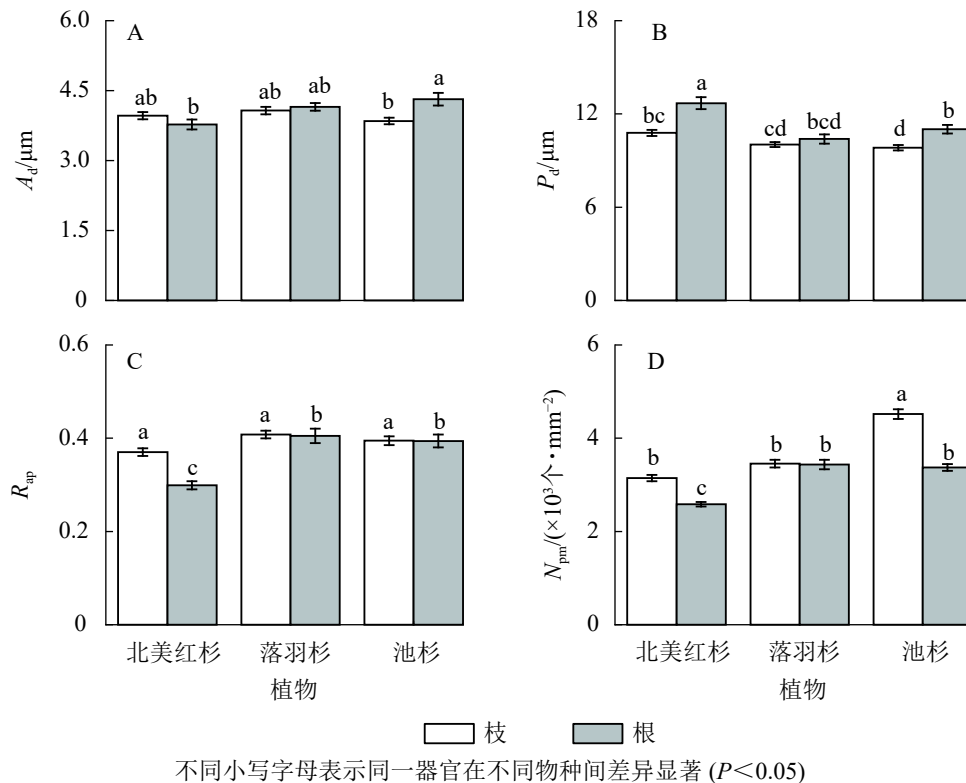


图 5 3 种植物枝/根的纹孔口直径 (A_d)、纹孔膜直径 (P_d)、纹孔开口比 (R_{ap}) 和纹孔密度 (N_{pm})
Figure 5 Pit aperture diameters (A_d), pit membrane diameters (P_d), aperture opening ratio (R_{ap}), and pit density (N_{pm}) of the branches and roots in three species

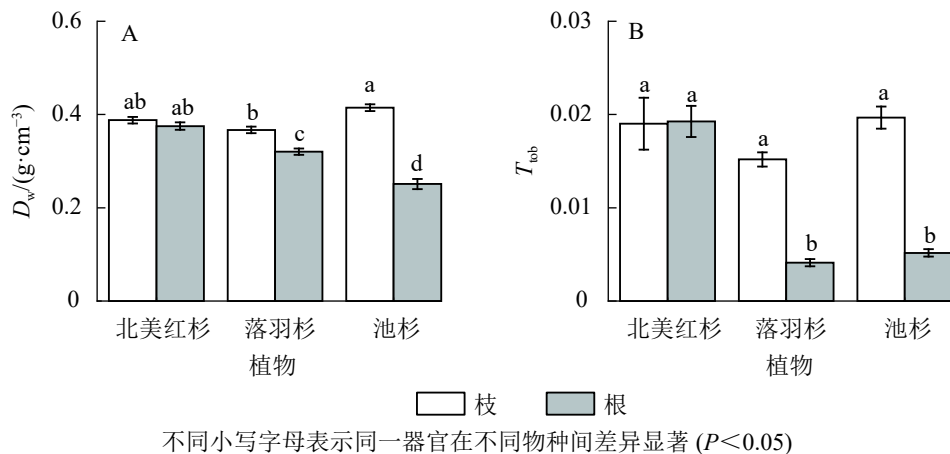


图 6 3 种植物枝/根木质部密度 (D_w) 和厚度跨度比 (T_{tob})
Figure 6 Wood density (D_w) and thickness-to-span ratio (T_{tob}) of the branches and roots in the three species

图 7D)。落羽杉枝的 K_s 与 D_h 呈显著正相关，与 N_{pm} 呈显著负相关 ($P < 0.05$ ，图 7B)。落羽杉根的 K_s 与 D_h 、 P_d 呈显著正相关 ($P < 0.05$)，与 N_t 、 R_{ap} 呈显著负相关 ($P < 0.05$ ，图 7E)。池杉枝的 K_s 与 D_h 、 T_t 呈显著正相关 ($P < 0.05$)； P_{50} 与 T_t 呈显著正相关 ($P < 0.05$ ，图 7C)。池杉根的 P_{50} 与 N_{pm} 呈显著正相关 ($P < 0.05$)，与 D_h 呈显著负相关 ($P < 0.05$ ，图 7F)。

3 讨论

3.1 枝/根水力功能性状差异

本研究表明：3 种植物根的导水率均高于枝条。根系吸收水分是土壤-植物-大气连续体的关键环节^[38-39]。被子植物和裸子植物的根比枝更容易受到干旱的影响^[13, 40]，这与本研究结果一致。有研究表

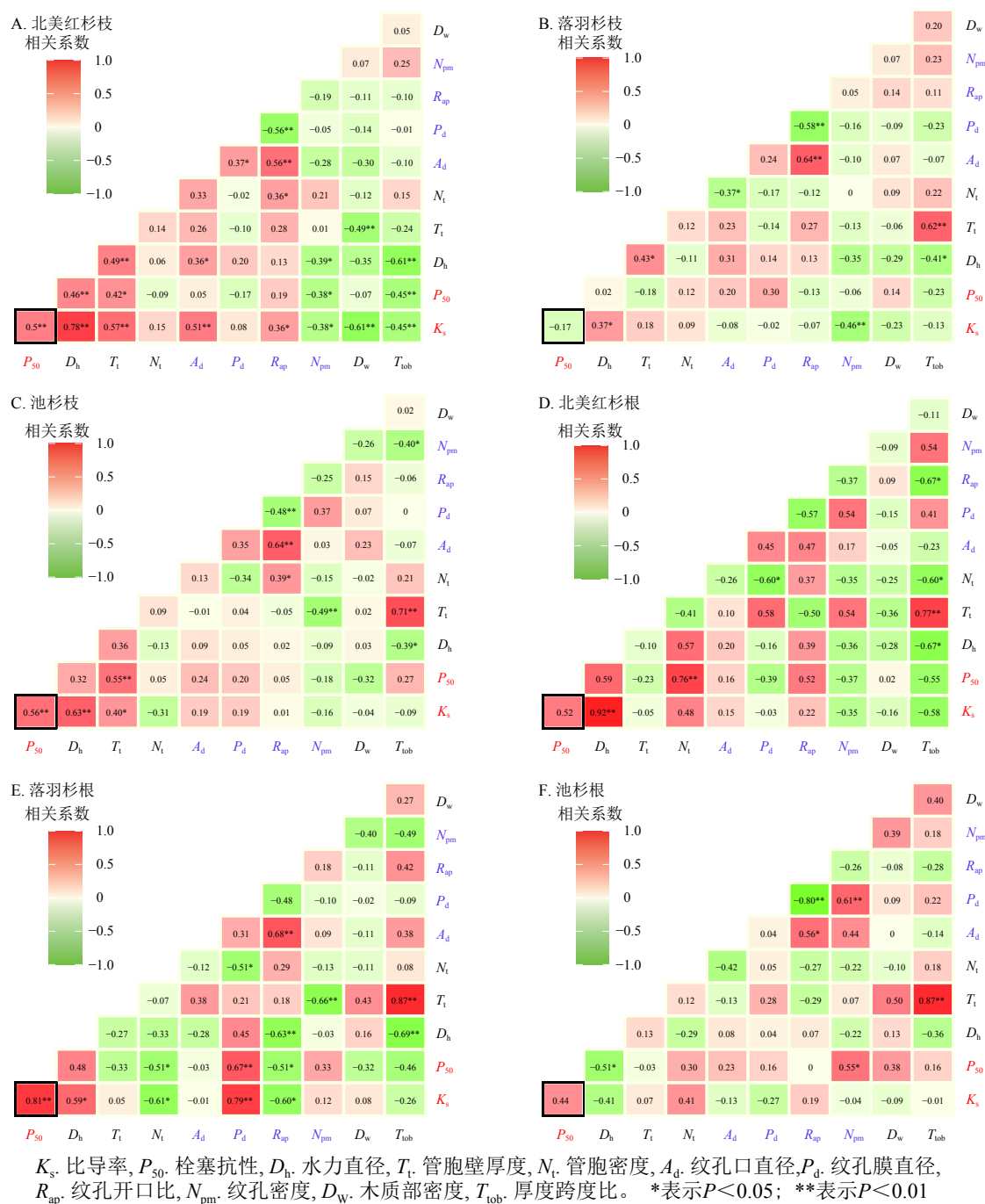


图7 种内枝/根的木质部结构性状与功能性状的相关性

Figure 7 Correlations between the xylem structural traits and functional traits in the branches and roots within species

明：在干旱胁迫发生时，植物更倾向于增加地下生物量分配，发展根系，提高根冠比以增加抗旱性^[41-42]。植物在严重干旱条件下保存根系的活力，提高了干旱胁迫过后的恢复能力^[43]。生长在湿润地区的树木木质部栓塞抗性(尤其是根栓塞抗性)比干旱地区的树木弱，面对愈发严重、频繁的干旱，湿润地区的树木面临水力失效的风险更高。

3.2 效率-安全权衡

本研究表明：3种植物枝/根均不存在效率-安全权衡，但是在跨物种间发现了权衡。GLEASON等^[15]的研究发现了许多既低效又不安全的植物。与松科 Pinaceae 植物的 K_s 和 P_{50} 相比^[44]，3种植物都属于低效率、低安全的物种。有研究表明：在管胞系统中构建冗余^[45]或者新的木质部^[15, 21]，可以在栓塞积累的情况下维持叶片的水分供应。叶经济学光谱表明：一些物种具备“缓慢投资-收益”能力，即这些

物种获取和利用资源的速度很慢, 因此只需要低效率和低安全性^[23-24, 46]。此外, 大量研究表明: 北美红杉和落羽杉属植物除了具有效率-安全权衡以外还有其他重要性状(如木质部的机械支持)的解剖学基础^[15, 23], 本研究结果也证实了这一观点。北美红杉枝的 K_s 与 D_w 呈显著负相关, 根的 K_s 与厚度跨度比的相关系数为-0.55; 落羽杉根的 P_{50} 与厚度跨度比的相关系数为-0.46; 池杉根的 P_{50} 与木质部密度相关系数为 0.38。这些结果表明: 3 种植物水力效率与机械强度之间存在着平衡, 这与 PRATT 等^[23]的研究结果一致。这是湿润区树种对水分充足生境适应的结果, 因为水分充足, 植物木质部输送水分安全性方面的威胁弱; 反而高大的裸子植物其机械强度的需求在增加。此外, 在跨物种水平上的幂函数曲线有助于解释本研究种内和其他研究中不存在效率-安全权衡的原因: 幂函数的左端斜率为 0, 右端斜率为无穷大, 因此, 当所测量的数据处于幂函数两端时, 效率-安全之间的权衡会因测量误差的微小变化而产生剧烈波动; 只有当研究物种的 K_s 和 P_{50} 处于幂函数曲线的中心部分, 或所研究物种的 K_s 和 P_{50} 变化范围很大时, 这种权衡才会变得显著^[47]。

一系列甚至单个解剖性状的权衡都有可能对效率-安全权衡进行解释。LENS 等^[18]研究了 7 种槭属 *Acer* 植物的解剖性状以及水力性状和解剖性状的相关关系网络发现: 几乎所有测量到的解剖特征都是效率-安全权衡的因果基础。在本研究中, 3 种植物的枝和根都没有发现权衡关系。北美红杉枝的 K_s 和 P_{50} 与 D_h 、 T_t 、 A_d 呈正相关, 根的 K_s 和 P_{50} 也随着 D_h 、 N_t 的增加呈升高的趋势。落羽杉根的 K_s 和 P_{50} 与 D_h 、 P_d 有较强的正相关关系。池杉枝的 K_s 和 P_{50} 也与 D_h 、 T_t 存在正相关关系。

由于导水率和栓塞抗性的结构需求不同, 无法实现效率-安全权衡。这种对结构需求的独立性仅在本研究的 3 种植物中发现, 然而, 这种独立的物种特异性增加了对水力系统进化的理解^[48]。

4 结论

本研究表明: 3 种杉科植物不存在效率-安全权衡。效率-安全权衡不存在的原因是植物对高安全性和高效率的结构需求不同, 表明效率-安全权衡的结构基础并不存在。跨物种间输水效率与栓塞抗性存在的负幂函数关系或许存在于更多物种。效率、安全性和机械强度之间的权衡关系表明了木质部水力功能是由多种木质部共同决定的。为全面了解木质部导水系统, 需要在整株水平(包括根、茎、枝、叶柄和叶)上进行更多的系统研究。

5 参考文献

- [1] HUANG Jianping, YU Haipeng, GUAN Xiaodan, *et al.* Accelerated dryland expansion under climate change [J]. *Nat Clim Change*, 2016, 6(2): 166 – 171.
- [2] CHOAT B, JANSEN S, BRODRIBB T J, *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought [J]. *Nature*, 2012, 491(7426): 752 – 755.
- [3] 曹嘉瑜, 刘建峰, 袁泉, 等. 森林与灌丛的灌木性状揭示不同的生活策略[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(7): 715 – 729.
CAO Jiayu, LIU Jianfeng, YUAN Quan, *et al.* Traits of shrubs in forests and bushes reveal different life strategies [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2020, 44(7): 715 – 729.
- [4] CASTILLO R, VAZQUEZ A, KONKOL J L, *et al.* Sap flow, xylem anatomy and photosynthetic variables of three *Persea* species in response to laurel wilt [J]. *Tree Physiol*, 2021, 41(6): 1004 – 1018.
- [5] PRISLAN P, ČUFAR K, de LUIS M, *et al.* Precipitation is not limiting for xylem formation dynamics and vessel development in European beech from two temperate forest sites [J]. *Tree Physiol*, 2018, 38(2): 186 – 197.
- [6] SKELTON R, DIAZ J. Quantifying losses of plant hydraulic function: seeing the forest, the trees and the xylem [J]. *Tree Physiol*, 2020, 40(3): 286 – 289.
- [7] JINLONG Y, JOSEPH M M, STEVEN J, *et al.* Dynamic surface tension of xylem sap lipids [J]. *Tree Physiol*, 2020, 40(4): 433 – 444.
- [8] 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水力学抗旱性[J]. *生态学报*, 2021, 41(1): 69 – 78.
LI Zedong, CHEN Zhicheng, CAO Zhen, *et al.* Xylem anatomical and hydraulic drought resistance characteristics of

- common tree species in hilly areas of north China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2021, **41**(1): 69 – 78.
- [9] 李志民, 王传宽. 木本植物木质部的冻融栓塞应对研究进展[J]. *植物生态学报*, 2019, **43**(8): 635 – 647.
- LI Zhimin, WANG Chuankuan. Research progress on responses of xylem of woody plants to freeze-thaw embolism [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2019, **43**(8): 635 – 647.
- [10] MARTIN-BENITO D, ANCHUKAITIS K J, EVANS M N, *et al*. Effects of drought on xylem anatomy and water-use efficiency of two co-occurring pine species[J/OL]. *Forests*, 2017, **8**(9): 332[2021-02-20]. doi: [10.3390/f8090332](https://doi.org/10.3390/f8090332).
- [11] JORDAN G J, BRODRIBB T J, BLACKMAN C J, *et al*. Climate drives vein anatomy in Proteaceae [J]. *Am J Bot*, 2013, **100**(8): 1483 – 1493.
- [12] CHEN Junwen, ZHANG Qiang, LI Xiaoshuang, *et al*. Independence of stem and leaf hydraulic traits in six Euphorbiaceae tree species with contrasting leaf phenology [J]. *Planta*, 2009, **230**(3): 459 – 468.
- [13] SPERRY J S. Coordinating stomatal and xylem functioning-an evolutionary perspective [J]. *New Phytol*, 2010, **162**(3): 568 – 570.
- [14] CARLQUIST S. Wood anatomy of Onagraceae: further species; root anatomy; significance of vested pits and allied structures in dicotyledons [J]. *Ann Missouri Bot Gard*, 1982, **69**(4): 755 – 769.
- [15] 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 [J]. *New Phytol*, 2016, **209**(1): 123 – 136.
- [16] MAHERALI H, POCKMAN W T, JACKSON R B. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation [J]. *Ecology*, 2004, **85**(8): 2184 – 2199.
- [17] TYREE M T, COCHARD H, DAVIS S D. Biophysical perspectives of xylem evolution: is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? [J]. *Iawa J*, 1994, **15**(4): 335 – 360.
- [18] LENS F, SPERRY J S, CHRISTMAN M A, *et al*. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer* [J]. *New Phytol*, 2011, **190**(3): 709 – 723.
- [19] HOLSTE E K, JERKE M J, MATZNER S L. Long-term acclimatization of hydraulic properties, xylem conduit size, wall strength and cavitation resistance in *Phaseolus vulgaris* in response to different environmental effects [J]. *Plant Cell Environ*, 2006, **29**(5): 836 – 843.
- [20] MCCULLOH K A, SPERRY J S. Patterns in hydraulic architecture and their implications for transport efficiency [J]. *Tree Physiol*, 2005, **25**(3): 257 – 267.
- [21] HACKE U G, SPERRY J S, POCKMAN W T, *et al*. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure [J]. *Oecologia*, 2001, **126**(4): 457 – 461.
- [22] JACOBSEN A L, PRATT R B, EWERS F W, *et al*. Cavitation resistance among 26 chaparral species of southern California [J]. *Ecol Monographs*, 2007, **77**(1): 99 – 115.
- [23] PRATT R B, JACOBSEN A L. Conflicting demands on angiosperm xylem: tradeoffs among storage, transport and biomechanics [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, **40**(6): 897 – 913.
- [24] SCHOLZ F G, BUCCI S J, GOLDSTEIN G. Strong hydraulic segmentation and leaf senescence due to dehydration may trigger die-back in *Nothofagus dombeyi* under severe droughts: a comparison with the co-occurring *Austrocedrus chilensis* [J]. *Trees*, 2014, **28**(5): 1475 – 1487.
- [25] NOLF M, CREEK D, DUURSMA R, *et al*. Stem and leaf hydraulic properties are finely coordinated in three tropical rain forest tree species [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, **38**(12): 2652 – 2661.
- [26] BUCCI S J, SCHOLZ F G, GOLDSTEIN G, *et al*. Water relations and hydraulic architecture in Cerrado trees: adjustments to seasonal changes in water availability and evaporative demand [J]. *Braz J Plant Physiol*, 2008, **20**(3): 233 – 245.
- [27] JOHNSON D M, MCCULLOH K A, WOODRUFF D R, *et al*. Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: why are conifers and angiosperms so different? [J]. *Plant Sci*, 2012, **195**: 48 – 53.
- [28] JOHNSON D M, DOMEK J C, WOODRUFF D R, *et al*. Contrasting hydraulic strategies in two tropical lianas and their host trees [J]. *Am J Bot*, 2013, **100**(2): 374 – 383.
- [29] WU Min, ZHANG Ya, OYA T, *et al*. Root xylem in three woody angiosperm species is not more vulnerable to embolism than stem xylem [J]. *Plant Soil*, 2020, **450**(1): 479 – 495.
- [30] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, *et al*. The world-wide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, **428**(6985):

821 – 827.

- [31] SPERRY J S, SALIENDRA N Z. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis* [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, **17**(11): 1233 – 1241.
- [32] 陈志成, 姜丽娜, 冯锦霞, 等. 木本植物木质部栓塞测定技术的争议与进展[J]. *林业科学*, 2018, **54**(5): 143 – 151.
CHEN Zhicheng, JIANG Lina, FENG Jinxia, *et al.* Progress and controversy of xylem embolism determination techniques in woody plants [J]. *Sci Silv Sin*, 2018, **54**(5): 143 – 151.
- [33] PRATT R B, JACOBSEN A L, GOLGOTIU K A, *et al.* Life history type and water stress tolerance in nine California chaparral species (Rhamnaceae) [J]. *Ecol Monographs*, 2007, **77**(2): 239 – 253.
- [34] MUSTAPHA E, FABIANO S, HABIB K, *et al.* How reliable is the double-ended pressure sleeve technique for assessing xylem vulnerability to cavitation in woody angiosperms? [J]. *Physiol Plant*, 2011, **142**(3): 205 – 210.
- [35] DUURSMA R, CHOAT B. Fitple- an R package to fit hydraulic vulnerability curves[J/OL]. *J Plant Hydraul*, 2017, 4: e002 [2021-01-08]. doi:10.20870/jph.2017.e002.
- [36] OGLE K, BARBER J J, WILLSON C, *et al.* Hierarchical statistical modeling of xylem vulnerability to cavitation [J]. *New Phytol*, 2009, **182**(2): 541 – 544.
- [37] CAI Jing, TYREE M T. Measuring vessel length in vascular plants: can we divine the truth? history, theory, methods, and contrasting models [J]. *Trees*, 2014, **28**(3): 643 – 655.
- [38] LI Duan, SI Jianhua, ZHANG Xiaoyou, *et al.* The mechanism of changes in hydraulic properties of *Populus euphratica* in response to drought stress[J/OL]. *Forests*, 2019, **10**(10): 904[2021-01-20]. doi: 10.3390/f10100904.
- [39] 马辉英, 杨晓东, 吕光辉, 等. 新疆艾比湖湿地自然保护区荒漠优势种体内的水分来源[J]. *生态学报*, 2017, **37**(3): 829 – 840.
MA Huiying, YANG Xiaodong, LÜ Guanghui, *et al.* Water sources of dominant desert species in ebinur lake wetland nature reserve, Xinjiang, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37**(3): 829 – 840.
- [40] 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 [J]. *Tree Physiol*, 1999, **19**(1): 31 – 37.
- [41] 陈晓远, 高志红, 罗远培. 植物根冠关系[J]. *植物生理学通讯*, 2005, **41**(5): 6 – 13.
CHEN Xiaoyuan, GAO Zhihong, LUO Yuanpei. Relationship between root and shoot of plants [J]. *Plant Physiol Commun*, 2005, **41**(5): 6 – 13.
- [42] 陈明涛, 赵忠. 干旱对 4 种苗木根系特征及各部分物质分配的影响[J]. *北京林业大学学报*, 2011, **33**(1): 16 – 22.
CHEN Mingtao, ZHAO Zhong. Effects of drought on root characteristics and mass allocation in each part of seedlings of four tree species [J]. *J Beijing For Univ*, 2011, **33**(1): 16 – 22.
- [43] RODRIGUEZ-DOMINGUEZ C M, MURPHY M R C, LUCANI C, *et al.* Mapping xylem failure in disparate organs of whole plants reveals extreme resistance in olive roots [J]. *New Phytol*, 2018, **218**(3): 1025 – 1035.
- [44] CORCUERA L, COCHARD H, GIL-PELEGRIN E, *et al.* Phenotypic plasticity in mesic populations of *Pinus pinaster* improves resistance to xylem embolism (P_{50}) under severe drought [J]. *Trees*, 2011, **25**(6): 1033 – 1042.
- [45] BRODERSON C R, RODDY A B, WASON J W, *et al.* Functional status of xylem through time [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 2019, **70**: 407 – 433.
- [46] REICH P B, CORNELISSEN H. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto [J]. *J Ecol*, 2014, **102**(2): 275 – 301.
- [47] MARTÍNEZ-VILALTA J, PRAT E, OLIVERAS I, *et al.* Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species [J]. *Oecologia*, 2002, **133**(1): 19 – 29.
- [48] SPERRY J S. Evolution of water transport and xylem structure [J]. *Int J Plant Sci*, 2003, **164**(suppl 3): S115 – S127.