

亚热带植物水力性状与木质部解剖结构的关系

上官方京¹, 赵明水², 张博纳¹, 汤璐瑶¹, 钱海蓉¹, 谢江波¹, 王忠媛¹

(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. 浙江天目山国家级自然保护区 管理局, 浙江 杭州 311300)

摘要: 【目的】植物水力系统需要对不断变化的水分环境做出适应性调整, 因此, 量化植物水力性状与木质部解剖结构在不同水分状况下的关系, 将有助于理解植物的适应策略。【方法】以亚热带 7 种裸子植物和 7 种被子植物为研究材料, 对比分析不同生境中 (自然生境和人工生境) 植物的栓塞抗性 (植物导水率损失 50% 的水势)、输水效率和解剖结构的性状差异, 探究植物水力性状与木质部解剖结构的关系。【结果】① 在不同生境下, 自然生境植物的输水效率 (K_s) 较大, 栓塞抗性 (P_{50}) 较小, 且植物解剖结构性状对不同生境植物水力性状具有一定指示性。② 相关性分析表明: 被子植物的导管水力直径、导管密度与 K_s 、 P_{50} 呈显著相关 ($P < 0.05$), 但相关性在不同生境下呈相反趋势; 裸子植物的管胞水力直径、管胞密度与 K_s 、 P_{50} 之间的相关性在不同生境中具有相同趋势。【结论】在湿润区内, 植物通过增加输水效率以适应相对干旱环境的生存策略可能较为普遍。木质部结构与功能的差异可能是同一生境下植物水分策略存在差异的原因。图 6 表 2 参 43

关键词: 输水效率; 栓塞抗性; 木质部解剖结构

中图分类号: S718.5 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2022)02-0252-10

Relationship between hydraulic properties and xylem anatomical structure of subtropical plants

SHANGGUAN Fangjing¹, ZHAO Mingshui², ZHANG Bona¹, TANG Luyao¹,
QIAN Hairong¹, XIE Jiangbo¹, WANG Zhongyuan¹

(1. State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, Zhejiang, China;

2. Management Office, National Nature Reserve of Mount Tianmu, Hangzhou 311300, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] Plant hydraulic system needs to adapt to the changing water environment. This study aims to quantify the relationship between plant hydraulic properties and xylem anatomical structure in different habitats, so as to understand the adaptation strategies of plants to water changes. [Method] Taking 7 species of gymnosperms and 7 species of angiosperms in subtropical zone as research materials, the differences of embolic resistance (water potential with 50% loss of plant hydraulic conductivity, P_{50}), water transport efficiency (K_s) and anatomical structure of plants in different habitats (natural habitat and artificial habitat) were compared and analyzed, and the relationship between plant hydraulic properties and xylem anatomical structure was explored. [Result] (1) In different habitats, K_s of plants in natural habitat was larger, and P_{50} was smaller. The plant anatomical structure traits had a certain indication of plant hydraulic traits in different habitats. (2) Correlation analysis showed that the conduit hydraulic diameter and conduit density of angiosperms were significantly

收稿日期: 2021-12-22; 修回日期: 2022-01-20

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31901280, 31770651, 41730638); 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: 上官方京 (ORCID: 0000-0001-7366-2732), 从事植物生态学研究。E-mail: 785233949@qq.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

correlated with K_s and P_{50} ($P < 0.05$), but the correlations showed the opposite trends in different habitats. The correlation of tracheid hydraulic diameter and tracheid density of gymnosperms with K_s and P_{50} showed the same trend in both habitats. [Conclusion] It may be common for plants to adapt to relatively arid environment by increasing water transport efficiency in humid areas. The differences in xylem structure and function may be the reason for the differences in plant water strategies in the same habitat. [Ch, 6 fig. 2 tab. 43 ref.]

Key words: water transport efficiency; embolism resistance; xylem anatomical structure

近年来, 全球气候的持续变化加剧了干旱对森林的威胁^[1]。以往研究表明: 水力安全阈值 (导水率损失 50% 时的水势与最小水势差) 与年均降水量无关, 这意味着干旱引发的森林衰退存在全球趋同现象^[2]。在严重干旱后的数年内, 植物普遍存在生长缓慢和恢复不完全的遗留效应, 植物生长强弱根据水力安全阈值而异^[2-3], 生长在湿润地区的植物受遗留效应的影响, 恢复能力较弱, 难以在未来更为频繁的干旱威胁下正常生长, 从而导致湿润区生态系统的永久损伤, 并进一步造成森林碳汇的普遍退化^[4]。通过对湿润区不同水分环境植物的研究, 有助于理解水分有效性对湿润区植物生存策略的影响。

水力失效是干旱期间植物生产力下降和死亡的主要原因^[5]。水分供需矛盾的加剧迫使更多空气进入木质部管道, 由此产生的栓塞阻碍了植物的水分运输, 最终导致水力失效。植物的输水效率常通过植物茎的比导率 (K_s) 来衡量^[6], 湿润生境下的植物倾向于最大化输水效率而非增加木质部对栓塞的抵抗力以满足生长需求^[7]。栓塞抗性 (植物导水率损失 50% 的水势, P_{50}) 常用来表征植物应对干旱的能力^[6]。研究表明: 植物的栓塞抗性与干旱胁迫强度呈正相关^[2, 8]。当水势降至 P_{50} 以下时, 木质部栓塞加速, 水力运输功能明显受阻。通过对水力性状的研究, 有助于描述不同植物水力策略的范围, 进而深入理解植物的驱动因素^[9]。

裸子植物和被子植物的木质部结构差异较大^[10-11], 管胞在运输和支撑方面发挥作用, 导管则仅具有运输功能。依赖纤维提供木材强度^[12-13], 厚度跨度比及纹孔形态作为管壁的重要特征, 与栓塞抗性密切相关^[14]。输水效率由管腔面积及管道密度决定。根据 Hagen-Poiseuille 定律^[15], 木质部管腔面积分数的减少可以通过增大管道尺寸弥补。相比由管胞构成的裸子植物木质部, 被子植物复杂的木质部结构可独立改变导管结构以优化运输, 为机械强度或储存功能提供更大的木质部空间^[16]。

环境水分有效性对植物的水力策略具有选择性, 从而驱动植物群落的分布^[17]。本研究通过比较 7 种裸子植物和 7 种被子植物在不同生境下的栓塞抗性、输水效率和解剖结构的性状差异, 探究植物水力性状与木质部解剖结构的关系, 以期研究湿润区亚热带植物在不同水分条件下的水力适应策略提供参考。

1 研究区概况

研究区位于浙江省杭州市临安区, 该区地处中亚热带向北亚热带过渡区域, 四季分明, 区内年平均气温为 8.8~14.8 °C, 年降水量为 1 390~1 870 mm, 无霜期为 209~235 d, 相对湿度为 76%~81%。在研究区内选择自然和人工生境进行植物样本采集 (表 1)。自然生境位于西天目山景区, 除自然降水外无额外灌溉。植被类型以常绿-落叶阔叶混交林为主, 除研究树种外 (表 2), 其他常见树种有北美香柏 *Thuja occidentalis*、短尾柯 *Lithocarpus brevicaudatus*、榧树 *Torreya grandis* 和榉树 *Zelkova serrata* 等。人工生境为浙江农林大学植物园, 相比自然生境土壤水分有效性高, 人工灌溉充分。除研究树种外 (表 2), 其他常见树种有枫香 *Liquidambar formosana*、桂花 *Osmanthus fragrans*、冬青 *Ilex chinensis*、垂柳 *Salix babylonica* 和竹柏 *Podocarpus nagi* 等。

2 材料与方法

2.1 材料

2021 年 4—6 月, 在不同生境下选取生长状况良好的 7 种裸子植物和 7 种被子植物作为目标物种 (表 2)。选择同一生境下立地条件基本一致, 且胸径、树高、树龄、冠幅等相近的同一植物 15~21 株。在天气晴朗的 8:00—11:00 采集枝条, 所选枝条均位于树体南部外层和树冠中部。每株随机截取 3~5 个枝条, 所剪枝条基部直径为 6~8 mm, 长为 15~30 cm。剪取后迅速放入装有水的黑色收纳箱中 (防止水

表 1 自然和人工生境的基本特征

Table 1 Basic characteristics for study sites in natural and artificial habitats

生境	经纬度	海拔/m	坡向	坡度/(°)	pH	生长季土壤含水量/%
自然生境	30°26'N, 119°73'E	400~450	西南	9~12	4.85±0.16	29.53±1.21
人工生境	30°15'N, 119°43'E	51~74	西南	15~20	5.23±0.12	35.98±1.22

说明: pH和生长季土壤含水量数值为平均值±标准误($n=3$)

表 2 7 种裸子植物和 7 种被子植物基本概况

Table 2 Basic overview of 7 species of gymnosperms and 7 species of angiospermae

植物	科	植物	生长习性	生活型
裸子植物	杉科 Taxodiaceae	柳杉 <i>Cryptomeria japonica</i>	落叶	乔木
	松科 Pinaceae	金钱松 <i>Pseudolarix amabilis</i>	落叶	乔木
	杉科 Taxodiaceae	落羽杉 <i>Taxodium distichum</i>	落叶	乔木
	杉科 Taxodiaceae	杉木 <i>Cunninghamia lanceolata</i>	常绿	乔木
	松科 Pinaceae	雪松 <i>Cedrus deodara</i>	常绿	乔木
	柏科 Cupressaceae	日本扁柏 <i>Chamaecyparis obtusa</i>	常绿	乔木
	杉科 Taxodiaceae	北美红杉 <i>Sequoia sempervirens</i>	常绿	乔木
被子植物	槭树科 Aceraceae	三角槭 <i>Acer buergerianum</i>	落叶	乔木
	大戟科 Euphorbiaceae	重阳木 <i>Bischofia polycarpa</i>	落叶	乔木
	胡桃科 Juglandacea	青钱柳 <i>Cyclocarya paliurus</i>	落叶	乔木
	壳斗科 Fagaceae	青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	常绿	乔木
	木犀科 Oleaceae	女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	常绿	乔木
	木兰科 Magnoliaceae	广玉兰 <i>Magnolia grandiflora</i>	常绿	乔木
	樟科 Lauraceae	樟树 <i>Cinnamomum bodinieri</i>	常绿	乔木

分散失和外界空气等进入被切开的导管内), 立即带回实验室, 进行水力功能性状和结构性状的测定。

2.2 研究方法

2.2.1 导水率与栓塞抗性 采回样品在水中暗适应 30~60 min 后, 在水下再次剪短样品, 并修平切口。裸子植物剪取枝段平均长度为 134.23 mm, 平均直径为 4.95 mm, 被子植物剪取枝段平均长度为 160.04 mm, 平均直径为 5.47 mm。本研究采用空气注入法构建枝段脆弱性曲线, 具体如下: 将枝段放入压力腔, 并将枝段近轴端连接到木质部导水率与栓塞测量系统 XYL'EM-Plus (Bronkhorst, Montigny-les-Cormeilles, 法国)。使用测量溶液 20 mmol·L⁻¹ 氯化钾+1 mmol·L⁻¹ 氯化钙^[18], 在高压 (120 kPa) 下反复冲刷枝段 10 min 至最大导水率不再变化, 以确保潜在栓塞被去除。在低压 (6 kPa) 下测量枝段的最大导水率 ($K_{\max}$, kg·m·s⁻¹·MPa⁻¹)^[19]。在确定 $K_{\max}$ 后, 对枝段施加压力 2 min, 用测量 $K_{\max}$ 的方法测量相应的导水率 (K_h , kg·m·s⁻¹·MPa⁻¹)。该过程以 0.2~0.3 MPa 的增量重复进行 (取决于植物), 直到导水率损失 (P_{LC}) 至少达到 90%^[20]。采用 XylWin 3.2 软件 (Bronkhorst, Montigny-les-Cormeilles, 法国) 对其导水数据进行分析。比导率 (K_s , kg·s⁻¹·m⁻¹·MPa⁻¹) 作为输水效率指标, 通过 $K_{\max}$ 除以无髓和树皮的基部边材横截面积得到^[19]。导水率损失百分比计算如下: $P_{LC}=(1-K_h/K_{\max})\times 100\%$ ^[21]。导水率损失 50% 时的水势 (P_{50}) 作为本研究的栓塞抗性指标。

2.2.2 木质部解剖结构 从测定导水率的枝段上截取 0.5 cm 长小段样品, 固定软化后, 采用石蜡切片法制成永久切片, 所用样品的横切面用 Leica DM 3000 显微镜在 50 和 400 倍镜下摄像, 所有样品的纵切面在 400 倍镜下摄像。用 Image J 图像处理软件分析照片, 测量管胞壁厚度 (μm) 及导管壁厚度 (μm), 并计算管胞水力直径 (μm)、导管水力直径 (μm)、管胞密度 (个·mm⁻²)、导管密度 (个·mm⁻²)、厚度跨度比。根据文献 [22] 计算管胞水力直径和导管水力直径。管胞密度和导管密度分别通过横截面管胞数量和导管数量除以横截面面积得到。管胞壁和导管壁厚度跨度比具体测量方法可参考相关文献 [14, 23]。

2.2.3 木质部密度 从测定导水率的枝段上截取 3 根 3~5 cm 的小枝段, 用于木质部密度 (W_D , g·cm⁻³) 测量。参考文献 [24] 方法: 用刀片除去枝段样品树皮, 利用阿基米德原理确定样品的新鲜体积 (V , cm³);

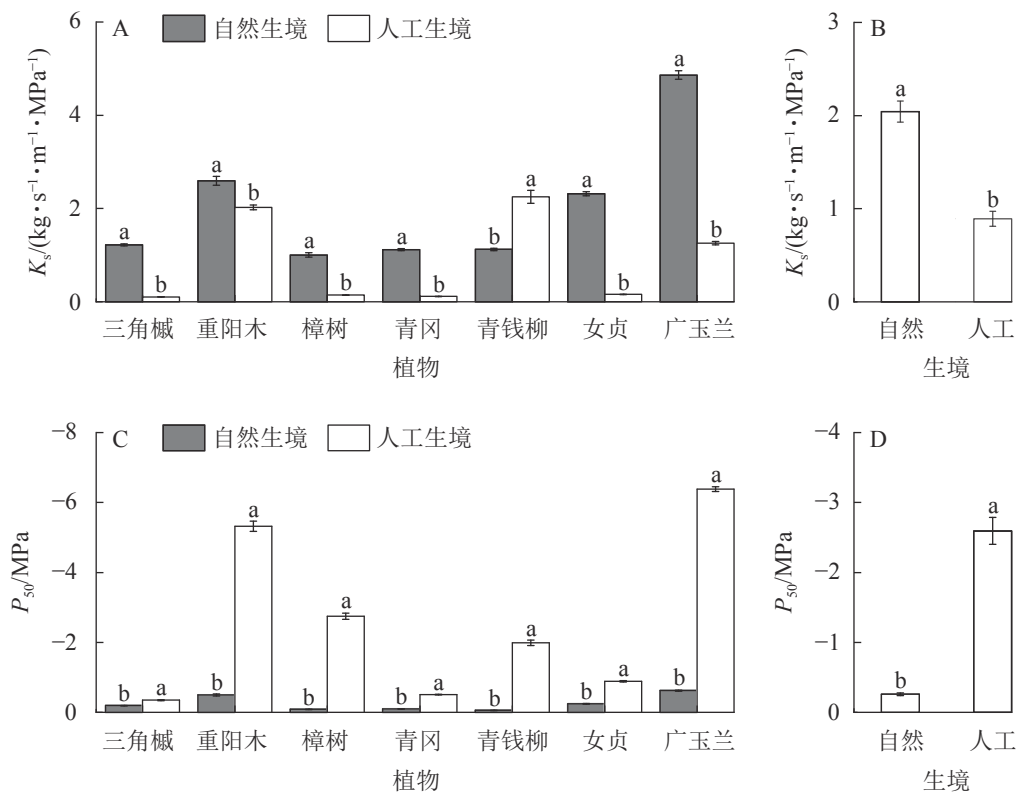
测得体积后,将样品置于 75 ℃ 烘箱烘 48 h,测得干质量 (W , g),则 $W_D=W/V$ 。

2.2.4 数据分析 图表制作与统计分析利用 R 软件 (version 3.5.3)。同一植物在不同生境下各水力性状和解剖结构性状的差异,在除去异常值后,在种内进行 t 检验。植物枝水力性状与解剖结构性状间的关系采用 Pearson 相关性分析。文中所有数值为平均值 $\pm$ 标准误。

3 结果与分析

3.1 植物水力功能性状

在植物输水效率方面,自然生境下 6 种被子植物的 K_s 显著大于人工生境 ($P<0.05$, 图 1A),且被子植物 K_s 的均值显著大于人工生境 ($P<0.05$, 图 1B)。在栓塞抗性方面,自然生境下 7 种被子植物的 P_{50} 均显著小于人工生境 ($P<0.05$, 图 1C),且被子植物 P_{50} 的均值显著小于人工生境 ($P<0.05$, 图 1D)。



A. 7种被子植物不同生境比导率 (K_s); B. 被子植物不同生境比导率均值; C. 7种被子植物不同生境栓塞抗性 (P_{50}); D. 被子植物不同生境栓塞抗性均值。A图和C图中,不同字母表示同一植物在不同生境下差异显著 ($P<0.05$); B图和D图中,不同字母表示不同生境下差异显著 ($P<0.05$)

图 1 自然与人工生境下 7 种被子植物的水力功能性状

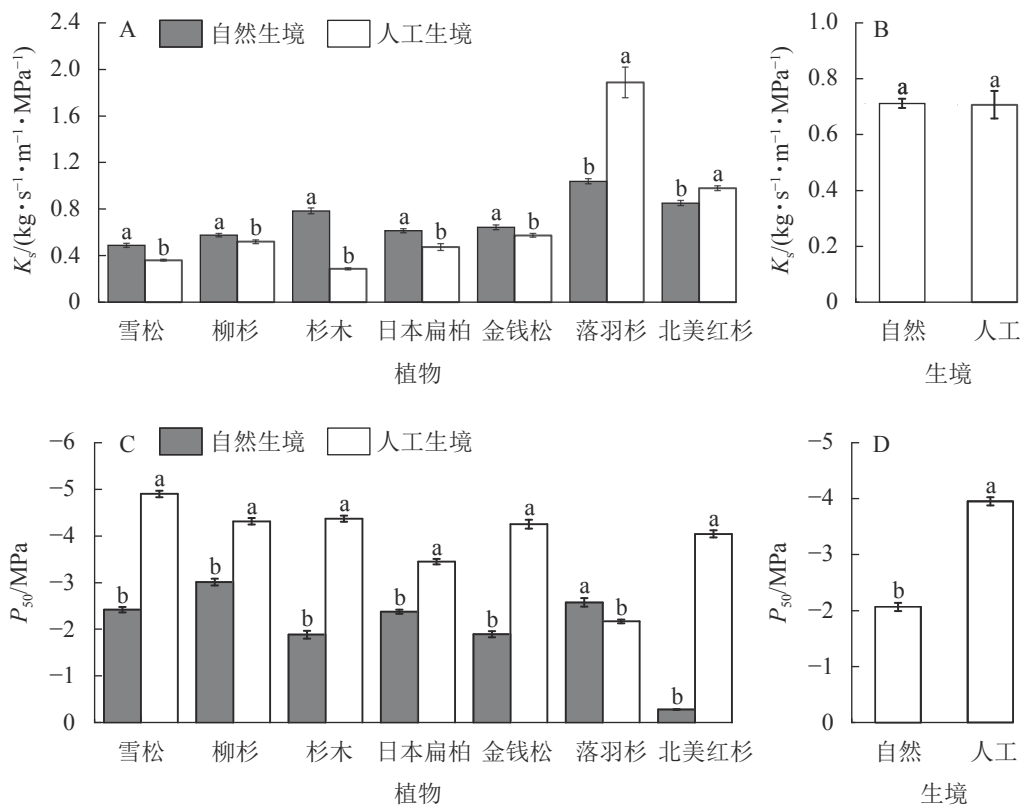
Figure 1 Hydraulic functional characteristics of 7 species of angiosperms in natural and artificial habitats

在植物输水效率方面,自然生境下 5 种裸子植物的 K_s 显著大于人工生境 ($P<0.05$, 图 2A),但裸子植物 K_s 的均值在不同生境间差异不显著 ($P>0.05$, 图 2B)。在栓塞抗性方面,自然生境下 6 种裸子植物的 P_{50} 显著小于人工生境 ($P<0.05$, 图 2C),且裸子植物 P_{50} 的均值显著小于人工生境 ($P<0.05$, 图 2D)。

对 14 种被子植物和裸子植物的输水效率和栓塞抗性比较发现:自然生境植物的 K_s 均值显著大于人工生境 ($P<0.05$, 图 3A),自然生境植物的 P_{50} 显著小于人工生境 ($P<0.05$, 图 3B)。

3.2 木质部解剖结构

从被子植物的解剖结构可以看出:自然生境下 5 种被子植物的水力直径显著大于人工生境 ($P<0.05$, 图 4A); 5 种被子植物的导管壁厚度显著小于人工生境 ($P<0.05$, 图 4B); 5 种被子植物的厚度跨度比显著小于人工生境 ($P<0.05$, 图 4C); 樟树、青钱柳、女贞的导管密度显著小于人工生境,其余 4 种被子植物则相反 ($P<0.05$, 图 4D); 不同生境下,三角槭、青钱柳、女贞的木质部密度无显著差异,重阳木、樟树、广玉兰的木质部密度显著小于人工生境,青冈的木质部密度显著大于人工生境 ($P<0.05$, 图 4E)。



A. 7种裸子植物不同生境比导率(K_s); B. 裸子植物不同生境比导率均值; C. 7种裸子植物不同生境栓塞抗性(P_{50}); D. 被子植物不同生境栓塞抗性均值。A图和C图中, 不同字母表示同一植物在不同生境下差异显著($P < 0.05$); B图和D图中, 不同字母表示不同生境下差异显著($P < 0.05$)

图2 自然与人工生境下7种裸子植物的水力功能性状

Figure 2 Hydraulic functional characteristics of 7 species of gymnosperms in natural and artificial habitats

从裸子植物的解剖结构可以看出: 自然生境雪松、落羽杉、北美红杉的水力直径显著小于人工生境, 柳杉、杉木、金钱松的水力直径显著大于人工生境 ($P < 0.05$, 图 5A); 柳杉、杉木、北美红杉的管胞壁厚度显著大于人工生境, 日本扁柏、金钱松、落羽杉的管胞壁厚度显著小于人工生境 ($P < 0.05$, 图 5B); 柳杉、杉木、北美红杉的厚度跨度比显著大于人工生境, 日本扁柏、金钱松、落羽杉的厚度跨度比显著小于人工生境 ($P < 0.05$, 图 5C); 雪松、柳杉、日本扁柏的导管密度显著大于人工生境, 杉木、金钱柳、北美红杉的导管密度显著小于人工生境 ($P < 0.05$, 图 5D); 雪松、金钱松的木质部密度均显著大于人工生境, 杉木、日本扁柏、落羽杉的木质部密度均显著小于人工生境 ($P < 0.05$, 图 5E)。

3.3 水力功能性状与解剖结构性状的相关性

被子植物水力功能性状与木质部解剖结构性状相关性分析表明 (图 6A 和图 6B): 自然生境下, 导管密度、厚度跨度比与 K_s 和 P_{50} 均呈正相关, 其中导管密度与 K_s 、 P_{50} 相关极显著 ($P < 0.01$)。水力直径、导管壁厚度、木质部密度与 K_s 和 P_{50} 均呈负相关, 其中水力直径与 K_s 、 P_{50} 相关极显著 ($P < 0.01$); 人工生境下, 水力直径、导管壁厚度与 K_s 和 P_{50} 均呈正相关关系, 且相关极显著 ($P < 0.01$), 厚度跨度比、导管密度、木质部密度与 K_s 及 P_{50} 均呈负相关, 除厚度跨度比外, 其他指标间相关性均极显著 ($P < 0.01$)。此外, 被子植物的水力直径与 K_s 和 P_{50} 在自然生境均为负相关, 在人工生境则均为正相关,

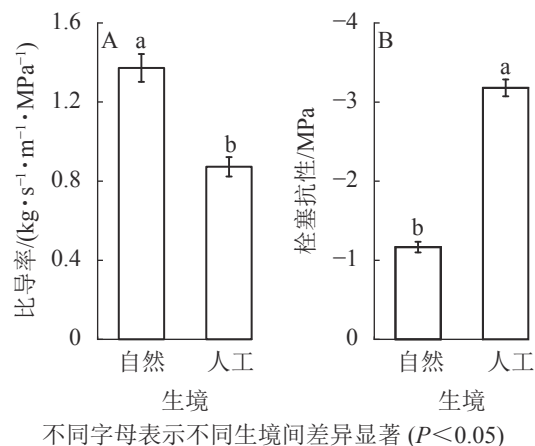
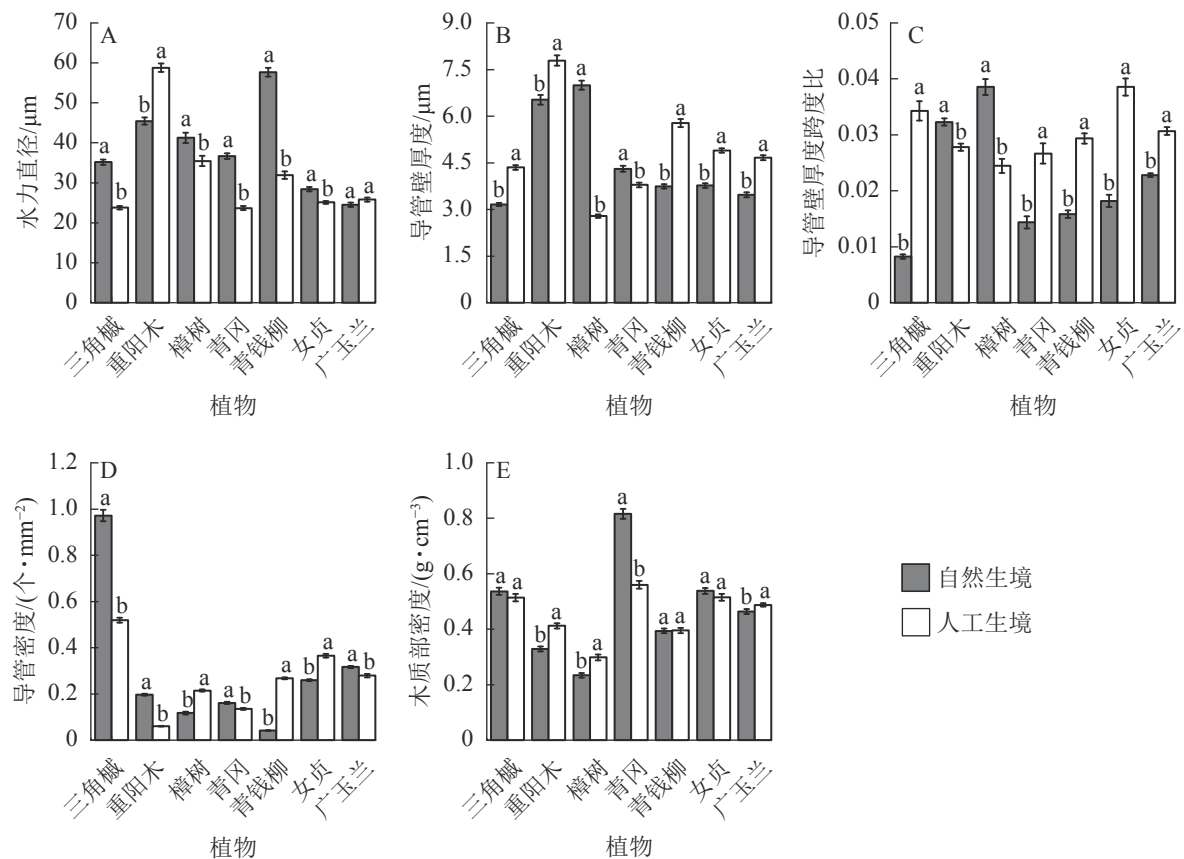


图3 不同生境下14种植物的水力功能性状
Figure 3 Hydraulic functional characteristics of 14 studied plants in different habitats



不同字母表示同一植物在不同生境下差异显著 ($P < 0.05$)

图 4 自然与人工生境下 7 种被子植物的木质部解剖结构特征

Figure 4 Characteristics of xylem anatomical structure of 7 species of angiosperms in natural and artificial habitats

导管密度与 K_s 和 P_{50} 在自然生境均为正相关，在人工生境则均为负相关。

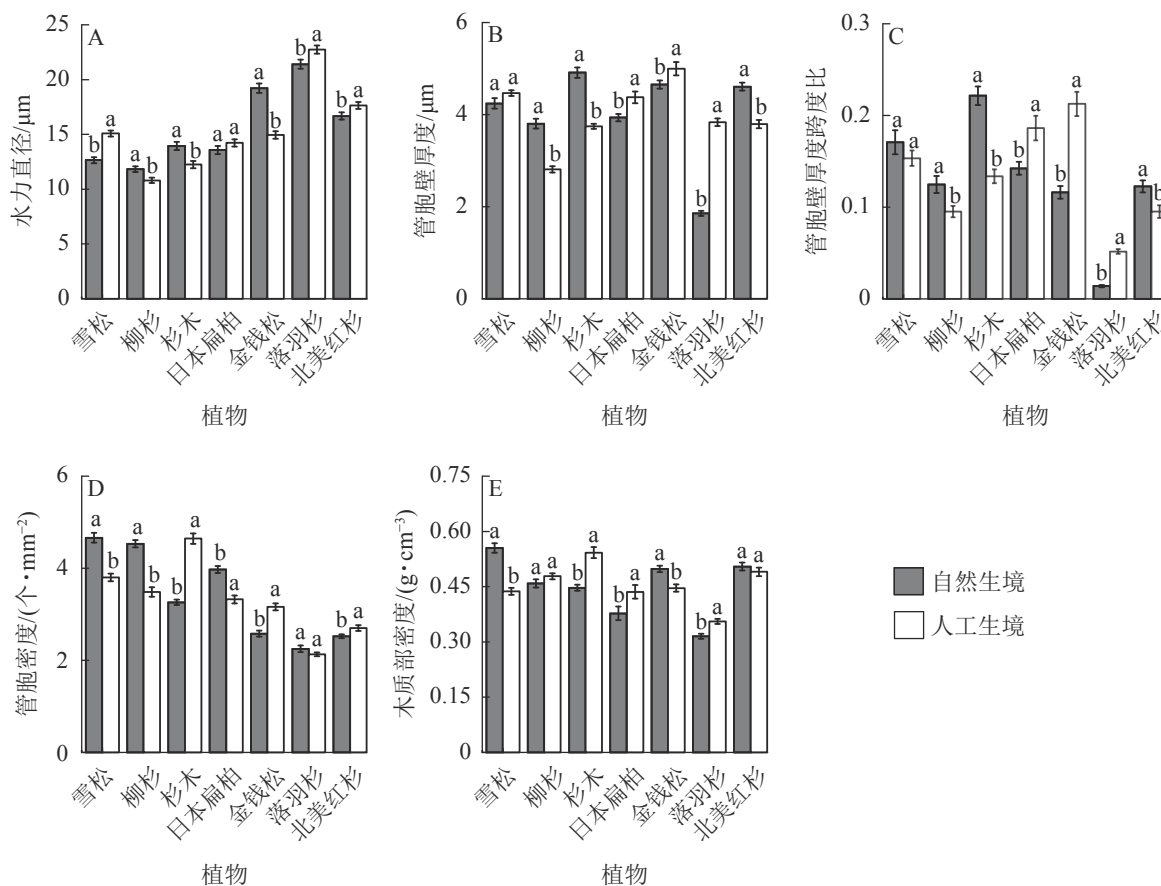
裸子植物水力功能性状与木质部解剖结构性状相关性分析表明 (图 6C 和图 6D): 自然生境下，水力直径与 K_s 呈显著正相关 ($P < 0.01$)，与 P_{50} 呈显著负相关 ($P < 0.01$)。管胞密度与 K_s 呈显著负相关 ($P < 0.01$)，与 P_{50} 则呈显著正相关 ($P < 0.01$)；人工生境下，水力直径与 K_s 正相关，与 P_{50} 负相关，且与 K_s 、 P_{50} 相关性均极显著 ($P < 0.01$)，其余性状与 K_s 均呈负相关 ($P < 0.05$)，与 P_{50} 均正相关，其中厚度跨度比、导管密度、木质部密度与 P_{50} 相关显著 ($P < 0.05$)。此外，裸子植物水力直径、管胞密度在不同生境下均与 K_s 、 P_{50} 保持一致相关性，其中水力直径与 K_s 呈显著正相关 ($P < 0.05$)，与 P_{50} 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。管胞密度与 K_s 呈极显著负相关 ($P < 0.01$)，与 P_{50} 呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。

4 讨论

4.1 不同生境植物水力性状与解剖结构的差异

以往研究表明：相比于干燥环境，水分充足环境下的同一植物的 K_s 通常较高^[2, 7]。本研究中，除被子植物青钱柳及裸子植物落羽杉、北美红杉外，自然生境中植物的 K_s 显著大于人工生境，表明自然生境的植物拥有更高的输水效率，这与上述研究结果一致。MAHERALI 等^[25]指出：相比于高山环境，西黄松 *Pinus ponderosa* 在沙漠环境的 K_s 较高；MAHERALI 等^[26]研究表明：落叶被子植物 K_s 随生境降水量的降低而增加，因此植物通过增加输水效率以适应相对干旱环境的生存策略可能较为普遍。Hagen-Poiseuille 定律表明：更高的输水效率需要较大的导管直径以满足功能需求^[15]，然而本研究植物较大的水力直径并未与更高的输水效率一一对应，与上述定律存在一定的偏差^[27]。

植物的栓塞抗性受环境控制的假设已被证实^[20, 28]。通常认为，植物的栓塞抗性随栖息地干旱程度的加剧而增加^[2, 8]。本研究中除裸子植物落羽杉外，植物的栓塞抗性在自然生境显著较低，表明人工生境植物的栓塞抗性更强，这与 HAJEK 等^[29]研究结果一致。不同生境同一植物的栓塞抗性差异显著^[2]，这



不同字母表示同一植物在不同生境下差异显著 ($P < 0.05$)

图5 自然与人工生境下7种裸子植物的木质部解剖结构特征

Figure 5 Characteristics of xylem anatomical structure of 7 species of gymnosperms in natural and artificial habitats

与先前报道植物的栓塞抗性可塑性较低不符^[30-31], 生境干旱水平对植物栓塞抗性的预测亦存在偏差^[32], 栓塞抗性可能与生境水分差异无关^[33]。通常植物栓塞抗性的强弱与木质部机械强度息息相关, 厚度跨度比可独立于导管直径而变化, 因此相比于木质部密度, 厚度跨度比对植物栓塞抗性的预测效果更好^[14, 23]。本研究结果与上述观点一致, 厚度跨度比能更好指示栓塞抗性在不同生境的强弱。

水分条件的差异促使植物采取不同的水力策略。本研究中, 自然生境下的植物通过提高输水效率以满足蒸发需求的加剧^[25-26], 减轻对栓塞抗性的依赖^[34]。表明栓塞抗性并非唯一的抗旱手段, 植物亦可通过有效的性状组合应对干旱胁迫^[33, 35], 尽管这将迫使植物更接近其自身的功能极限^[2]。落羽杉、北美红杉均为杉科植物, 两者在应对持续水分胁迫后脱落酸 (ABA) 含量较低^[36]。先前研究表明^[37]: 当植物处于轻度水分胁迫且脱落酸水平较低时, 导水效率会相应提升, 这可能意味着湿润区人工生境同样面临着干旱威胁。

4.2 水力性状与解剖结构的关系

人工生境被子植物的水力直径、导管密度与 K_s 、 P_{50} 间存在显著相关性, 这可能是纤维对木质部机械强度的驱动所造成^[38], 纤维与导管的功能差异可能导致输水效率与机械支持解耦^[39], 使植物在提升输水效率的同时最大化木质部安全投资。裸子植物木质部多达 90% 由管胞构成, 管胞具有水力运输和机械支持的功能^[12, 16], 本研究中裸子植物的水力直径、管胞密度在不同生境下的相关性均与 K_s 、 P_{50} 保持一致, 可能与裸子植物的稳定组织结构有关。其中管胞水力直径与 K_s 的关系符合 Hagen-Poiseuille 定律^[15], 且更宽的管胞往往更长, 管胞的输水效率随管胞直径和长度的增加而增加^[40]。此外, 不同生境下裸子植物的厚度跨度比与管胞水力直径呈显著负相关, 与管胞壁厚度呈显著正相关, 表明裸子植物是通过缩小管胞直径而非管胞壁厚度以实现机械强度的增加^[41]。本研究中裸子植物的管胞密度均与不同生境 K_s 呈显著负相关, 与 P_{50} 呈显著正相关, 这与上述观点一致。拥有较小管胞直径、较大管胞密度的裸子植

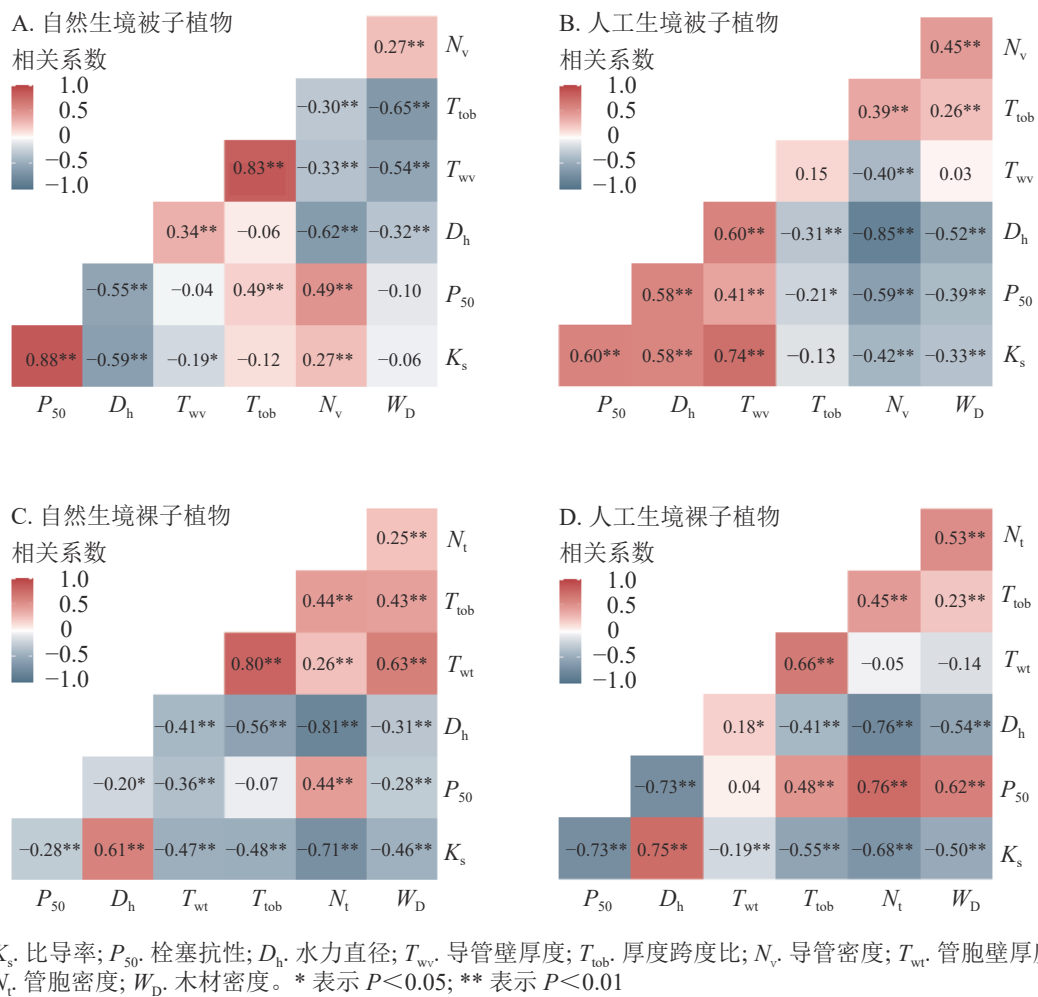


图 6 被子植物和裸子植物水力功能性状与解剖结构性状的相关性

Figure 6 Correlation analysis between hydraulic function and anatomical structure traits of angiosperms and gymnosperms.

物, 其栓塞抗性可能更强^[28]。具有较高机械强度的植物其栓塞抗性通常较强^[14]。本研究中自然生境下植物的 P_{50} 变异范围较小, 这可能导致 P_{50} 变异与解剖特征无关^[31]。此外, 被子植物木材结构属性在一定程度上决定了 P_{50} 的变异^[42], 针对木质部不同组织结构的投资亦会对 P_{50} 的变异产生影响^[14, 35], 这些因素在一定程度上解释了人工生境下被子植物的厚度跨度比与 P_{50} 的负相关关系。本研究中除自然生境被子植物外, 不同物种、生境下的水力直径均与 K_s 呈显著正相关。尽管植物平均导管直径和导管密度存在显著差异, 但导管横截面积差异可能较小^[38], 自然生境下被子植物导管腔面积分数的差异可能导致输水效率并未与水力直径相对应^[43]。

5 结论

湿润区裸子植物和被子植物在同一生境的水分利用策略相似, 自然生境水分有效性较低, 植物通过提高输水效率以避免水势的下降, 从而降低潜在栓塞风险。裸子植物与被子植物木质部结构与功能的差异可能是同一生境下植物水分策略存在差异的主要原因, 导致不同水分环境对植物的驱动差异。植物性状对植物水分策略具有一定指示作用, 厚度跨度比在本研究中能较好预测植物栓塞抗性在不同生境的强弱, 对植物性状更为深入的研究将有助于提升对植物群落分布的理解。

6 参考文献

- [1] ALLEN C D, MACALADY A K, CHENCHOUNI H, *et al.* A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests [J]. *For Ecol Manage*, 2010, **259**(4): 660 – 684.
- [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] ANDEREGG W R L, SCHWALM C, BIONDI F, *et al.* Pervasive drought legacies in forest ecosystems and their implications for carbon cycle models [J]. *Science*, 2015, **349**(6247): 528 – 532.
- [4] SCHWALM C R, ANDEREGG W R L, MICHALAK A M, *et al.* Global patterns of drought recovery [J]. *Nature*, 2017, **548**(7666): 202 – 205.
- [5] ANDEREGG W R L, KLEIN T, BARTLETT M, *et al.* Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe [J]. *Proc Natl Acad Sci*, 2016, **113**(18): 5024 – 5029.
- [6] 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.
- [7] NOLF M, PAGITZ K, MAYR S. Physiological acclimation to drought stress in *Solidago canadensis* [J]. *Physiol Plant*, 2014, **150**(4): 529 – 539.
- [8] SKELTON R P, DAWSON T E, THOMPSON S E, *et al.* Low vulnerability to xylem embolism in leaves and stems of north American oaks [J]. *Plant Physiol*, 2018, **177**(3): 1066 – 1077.
- [9] SKELTON R P, WEST A G, DAWSON T E. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2015, **112**(18): 5744 – 5749.
- [10] MCDOWELL N, POCKMAN W T, ALLEN C D, *et al.* Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? [J]. *New Phytol*, 2008, **178**(4): 719 – 739.
- [11] SPERRY J S, MEINZER F C, MCCULLOH K A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees [J]. *Plant Cell Environ*, 2008, **31**(5): 632 – 645.
- [12] CORNWELL W K, CORNELISSEN J H C, ALLISON S D, *et al.* Plant traits and wood fates across the globe: rotted, burned, or consumed? [J]. *Global Change Biol*, 2009, **15**(10): 2431 – 2449.
- [13] SPERRY J S. Evolution of water transport and xylem structure [J]. *Int J Plant Sci*, 2003, **164**(3): S115 – S127.
- [14] 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.
- [15] TYREE M, ZIMMERMANN M. *Xylem Structure and the Ascent of Sap* [M]. New York: Springer-Verlag, 2002.
- [16] MCCULLOH K A, SPERRY J S, ADLER F R. Murray's law and the hydraulic vs mechanical functioning of wood [J]. *Funct Ecol*, 2004, **18**(6): 931 – 938.
- [17] BLACKMAN C J, GLEASON S M, CHANG Y, *et al.* Leaf hydraulic vulnerability to drought is linked to site water availability across a broad range of species and climates [J]. *Ann Bot*, 2014, **114**(3): 435 – 440.
- [18] 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.
- [19] SCHUMANN K, LEUSCHNER C, SCHULDT B. Xylem hydraulic safety and efficiency in relation to leaf and wood traits in three temperate *Acer* species differing in habitat preferences [J]. *Trees*, 2019, **33**(5): 1475 – 1490.
- [20] SCHULDT B, KNUTZEN F, DELZON S, *et al.* How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? [J]. *New Phytol*, 2016, **210**(2): 443 – 458.
- [21] 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.
- [22] LEWIS A M, BOOSE E R. Estimating volume flow rates through xylem conduits [J]. *Am J Bot*, 1995, **82**(9): 1112 – 1116.
- [23] PRATT R B, JACOBSEN A L, EWERS F W, *et al.* Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral [J]. *New Phytol*, 2007, **174**(4): 787 – 798.
- [24] HACKE U G, SPERRY J S, PITTERMANN J. Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah [J]. *Basic Appl Ecol*, 2000, **1**(1): 31 – 41.
- [25] MAHERALI H, DELUCIA E H. Xylem conductivity and vulnerability to cavitation of ponderosa pine growing in contrasting climates [J]. *Tree Physiol*, 2000, **20**(13): 859 – 867.
- [26] 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.
- [27] 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.
- [28] LARTER M, PFAUTSCH S, DOMEK J C, *et al.* Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris* [J]. *New Phytol*, 2017, **215**(1): 97 – 112.
- [29] HAJEK P, KURJAK D, von WÜHLISCH G, *et al.* Intraspecific variation in wood anatomical, hydraulic, and foliar traits in ten European beech provenances differing in growth yield[J/OL]. *Front Plant Sci*, 2016, **7**: 791 [2021-12-20]. doi: 10.3389/fpls.2016.00791.
- [30] CORNWELL W K, BHASKAR R, SACK L, *et al.* Adjustment of structure and function of Hawaiian *Metrosideros polymorpha* at high vs. low precipitation [J]. *Funct Ecol*, 2007, **21**(6): 1063 – 1071.
- [31] SÁENZ-ROMERO C, LAMY J B, LOYA-REBOLLAR E, *et al.* Genetic variation of drought-induced cavitation resistance among *Pinus hartwegii* populations from an altitudinal gradient [J]. *Acta Physiol Plant*, 2013, **35**(10): 2905 – 2913.
- [32] JACOBSEN A L, PRATT R B, DAVIS S D, *et al.* Cavitation resistance and seasonal hydraulics differ among three arid Californian plant communities [J]. *Plant Cell Environ*, 2007, **30**(12): 1599 – 1609.
- [33] MARTÍNEZ-VILALTA J, COCHARD H, MENCUCCINI M, *et al.* Hydraulic adjustment of scots pine across Europe [J]. *New Phytol*, 2009, **184**(2): 353 – 364.
- [34] GLEASON S M, BUTLER D W, WARYSZAK P. Shifts in leaf and stem hydraulic traits across aridity gradients in eastern Australia [J]. *Int J Plant Sci*, 2013, **174**(9): 1292 – 1301.
- [35] 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.
- [36] BRODRIBB T J, MCADAM S A M, JORDAN G J, *et al.* Conifer species adapt to low-rainfall climates by following one of two divergent pathways [J]. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2014, **111**(40): 14489 – 14493.
- [37] NEGIN B, MOSHELION M. The evolution of the role of ABA in the regulation of water-use efficiency: from biochemical mechanisms to stomatal conductance [J]. *Plant Sci*, 2016, **251**: 82 – 89.
- [38] POORTER L, MCDONALD I, ALARCÓN A, *et al.* The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species [J]. *New Phytol*, 2010, **185**(2): 481 – 492.
- [39] KERN K A, EWERS F W, TELEWSKI F W, *et al.* Mechanical perturbation affects conductivity, mechanical properties and aboveground biomass of hybrid poplars [J]. *Tree Physiol*, 2005, **25**(10): 1243 – 1251.
- [40] PITTERMANN J, SPERRY J S, HACKE U G, *et al.* Inter-tracheid pitting and the hydraulic efficiency of conifer wood: the role of tracheid allometry and cavitation protection [J]. *Am J Bot*, 2006, **93**(9): 1265 – 1273.
- [41] PITTERMANN J, SPERRY J S, WHEELER J K, *et al.* Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem [J]. *Plant Cell Environ*, 2006, **29**(8): 1618 – 1628.
- [42] PITTERMANN J, SPERRY J S, HACKE U G, *et al.* Torus-margo pits help conifers compete with angiosperms [J]. *Science*, 2005, **310**(5756): 1924 – 1924.
- [43] ZANNE A E, WESTOBY M, FALSTER D S, *et al.* Angiosperm wood structure: global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity [J]. *Am J Bot*, 2010, **97**(2): 207 – 215.