

刺槐木质部栓塞脆弱性检测的方法比较

安 瑞¹ 孟 凤¹ 尹鹏先² 杜光源^{1*}

¹西北农林科技大学理学院, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100

摘 要 在全球变暖的背景下, 植物木质部栓塞脆弱性是林木死亡率升高的重要生理学因素。然而不同方法在长导管树种上建立的栓塞脆弱性曲线存在较大差异。该研究以长导管树种刺槐(*Robinia pseudoacacia*)为研究对象, 利用自然干燥法、Cochard Cavitron离心机法以及Sperry离心机法建立了栓塞脆弱性曲线, 旨在探讨不同检测方法的合理性。在Sperry离心法中, 使用了两种规格的转子, 从而对“开口导管假象”学说进行了检验。研究结果表明: 自然干燥法建立的栓塞脆弱性曲线为“s”形, 而Cochard Cavitron离心机法和Sperry离心机法建立的栓塞脆弱性曲线为“r”形; 自然干燥法与离心机法建立的曲线存在显著性差异, 且两种离心机法建立的曲线也具有显著性差异。尽管刺槐枝条的导管长度分布表明14.4 cm长的刺槐枝条具有更高比例的开放导管, 但用Sperry离心机法在27.4 cm和14.4 cm长茎段上建立的栓塞脆弱性曲线相似, 表明Sperry离心机法检测刺槐脆弱性曲线时未产生“开口导管假象”, 具有更为可靠的检测结果。

关键词 栓塞脆弱性; 脆弱性曲线; 自然干燥法; Cochard Cavitron离心机法; Sperry离心机法

安瑞, 孟凤, 尹鹏先, 杜光源 (2018). 刺槐木质部栓塞脆弱性检测的方法比较. 植物生态学报, 42, 1113–1119. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0145

Comparison of methods for detecting vulnerability of xylem embolism in *Robinia pseudoacacia*

AN Rui¹, MENG Feng¹, YIN Peng-Xian², and DU Guang-Yuan^{1*}

¹College of Science, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; and ²College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

Abstract

Aims The vulnerability of xylem embolism is one of the key physiological factors that are related to plant mortality. Vulnerability curves are typically used for determining the vulnerability of xylem embolism. However, the shapes of vulnerability curves vary with the methods of assessment, especially in plant species with long xylem vessels. This study aims to investigate the feasibility of using different methods for establishment of vulnerability curves.

Methods *Robinia pseudoacacia* branches, with long xylem vessels, were used as plant materials for comparison of three different methods in establishing vulnerability curves, including bench top dehydration, Cochard Cavitron centrifugation and Sperry centrifugation. In the Sperry centrifugation method, rotors of two different sizes were used to test the ‘open vessel artifact’ hypothesis.

Important findings The vulnerability curve established by the bench top dehydration method displayed an “s” shape, while both the Cochard Cavitron centrifugation and Sperry centrifugation methods produced “r” shape curves. Vulnerability curves derived from the bench top dehydration method and the centrifugation methods were significantly different. Using the Sperry centrifugation method, the *R. pseudoacacia* branch samples in the 14.4 cm rotor had a higher proportion of open vessels, while the embolic vulnerability curves established on the 27.4 cm and 14.4 cm long stem segments were similar, indicating that the Sperry centrifugation method does not produce “open vessel artifact”.

Key words embolism vulnerability; vulnerability curve; bench top dehydration; Cochard Cavitron centrifugation; Sperry centrifugation

An R, Meng F, Yin PX, Du GY (2018). Comparison of methods for detecting vulnerability of xylem embolism in *Robinia pseudoacacia*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1113–1119. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0145

收稿日期Received: 2018-06-19 接受日期Accepted: 2018-10-19

基金项目: 国家自然科学基金(31201122和31570588)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31201122 and 31570588).

* 通信作者Corresponding author (duguangyuan@aliyun.com)

近年来,随着全球变暖的加剧,区域性林木死亡率不断升高(Allen *et al.*, 2010)。在众多干旱相关的植物生理学因素中,水力学失衡被认为是林木死亡的一个关键因素(董雷和李吉跃, 2013; 代永欣等, 2015; Adams *et al.*, 2017)。根据内聚力-张力学说,植物木质部水分因叶片蒸腾作用而处于“负压”状态,即水力学压强低于大气压(Dixon & Joly, 1895; van den Honert, 1948)。因此,植物水力学系统比较脆弱,一旦发生干旱胁迫,木质部的水力学压强将随之降低;当木质部压强降低至木质部结构能够承受的临界值以下,则木质部水流将被“拉断”,形成“空化”,继而空气迅速进入该区域产生“栓塞”(Venturas *et al.*, 2017)。由于栓塞化的木质部导管的压强与大气压相等,且远远大于水力学功能正常的木质部导管中的“负压”,栓塞化木质部的水力学功能的恢复是一个漫长而困难的过程(Sperry & Tyree, 1988)。较大程度的栓塞对于林木而言往往是灾难性的,鉴于此,客观描述植物木质部栓塞的脆弱性、准确测定植物木质部可承受的“负压”临界值,对于深入理解植物抗旱生理机制以及准确判断森林生态受未来气候变化的影响,具有重要意义。

木质部栓塞脆弱性可以用脆弱性曲线(VC)来描述,VC是木质部导水率损失的百分数与相对应水势的关系曲线(Sperry & Tyree, 1988; Maherali *et al.*, 2004),目前报道的VC主要有两种形态,即“r”形和“s”形。VC呈“r”形的枝条在水势稍有降低时就会发生栓塞,而VC呈“s”形的枝条则是在水势降低到一定程度后才会发生栓塞。根据Domec理论,导水率损失50%时对应的枝条水势值(P_{50})可以很好地描述木质部的“负压”承受能力,通常VC呈“r”形的枝条的 P_{50} 远小于VC呈“s”形的枝条的 P_{50} (Domec & Gartner, 2001)。

目前,建立VC的方法有很多,常用的方法有自然干燥法(Tyree *et al.*, 1992)、压力套法(Melcher *et al.*, 2003; Choat *et al.*, 2005)、Cochard Cavitron离心机法(Cochard, 2002; Cochard *et al.*, 2005)和Sperry离心机法(Sperry *et al.*, 1988)。这些方法采用了不同原理来诱导木质部栓塞,自然干燥法是直接将植物放在空气中进行脱水诱导栓塞;压力套法则是通过压力套将压缩空气注入导管中,使其发生栓塞;而Cochard Cavitron离心机法和Sperry离心机法则是利用不断增加的离心力诱导木质部栓塞。然而越来越

多的研究发现,在很多具有长导管的植物中,用不同的方法建立的VC存在差异。一般自然干燥法建立的长导管植物的VC为“s”形,而另外3种方法得到的VC则大多为“r”形(Cochard *et al.*, 2013)。哪些方法建立的VC能够正确代表其物种的栓塞脆弱性?不同的学者有不同的观点。Torres-Ruiz等(2015)以具有长导管的木犀榄(*Olea europaea*)为试验材料,利用离心机法和自然干燥法进行比较,发现当枝条样品的长度较短时,离心机法建立的“r”形VC是错误的。Rockwell等(2014)在被子植物的研究中,也得到相同的结论。但是,Hacke等(2015)对长导管橄榄(*Canarium album*)的研究中,发现离心机法建立的曲线和自然干燥法建立的曲线都是“r”形。有学者认为植物导管单元之间的纹孔膜和多孔板对植物茎流有重要的过滤作用,在采用离心机方法建立VC时,如果枝条导管长度大于转子半径,则从枝条末端至转轴存在连通的单个导管单元,水中的气泡或杂质将在离心作用下迅速聚集于枝条中段而产生“人为”栓塞,即出现所谓的“开口导管假象”(Choat *et al.*, 2010; Cochard *et al.*, 2010)。Wang等(2014)对长导管树种刺槐进行了栓塞脆弱性分析,发现自然干燥法测得VC的 P_{50} 为3.57 MPa,而Cochard Cavitron离心机法测得的 P_{50} 为0.30 MPa。前者似乎更为合理,因为在水分状况良好的情况下,压力室法测得刺槐(*Robinia pseudoacacia*)的正午木质部水势约为-1.6 MPa。

压力套法使植物木质部处于“正压”状态,与自然环境下的木质部导管的“负压”有显著差异;而自然干燥法以及离心机法则更接近植物的自然状态。本研究选取一年生的长导管刺槐为对象,用自然干燥法、Cochard Cavitron离心机法以及Sperry离心机法建立其栓塞脆弱性曲线,并进行比较,以探究这3种方法建立VC的有效性。此外,本研究在使用Sperry离心机时根据刺槐的导管分布,采用了不同内径的定制转子,以检验是否存在“开口导管假象”,以为长导管植物栓塞脆弱性研究提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验区的自然状况

试验在陕西杨陵区(34.27° N, 108.07° E, 海拔457 m)进行,该地位于关中平原中部,属于半湿润地区,年平均气温12.9 °C。一年中最热的月份(8月)

平均气温为25.8℃, 而最冷的月份(2月)平均气温为-1.1℃, 最高气温能达到42℃, 最低气温能达到-12.9℃, 年降水量651 mm, 4-9月份为试验材料的生长季, 降水量占全年的79%。

1.2 试验材料

试验材料选择陕西杨陵区渭河河堤正常生长的长导管树种刺槐。于2017年8-10月6:00-7:00在树冠中部剪取一年生枝条。所剪取的枝条的基部直径为7 mm左右, 长为1.4-2.0 m, 剪取后, 用水喷晒枝条叶子, 然后迅速放入黑色塑料袋中, 0.5 h内带回实验室。

1.3 研究方法

1.3.1 木质部导管长度的测量

选取来自不同个体树的6根枝条, 通过空气注入法测量木质部导管长度(Cohen *et al.*, 2003)。将枝条顶端浸入水中, 通过空气压缩机从枝条基部注入空气(约0.12 MPa), 将枝条顶端流出的气泡收集在注满水的量筒中, 测定通过木质部导管的空气流量(Q)(Cohen *et al.*, 2003)。依次从枝条上切割2 cm的茎段, 并且依次测量出不同茎段长度下的空气流量(Q)。根据Cohen理论:

$$Q_x = Q_0 x_0 (-kx) \quad (1)$$

其中, x 是测量空气流量(Q_x)时的枝条长度。枝条的平均导管长度 L 为 k 的绝对值的2倍。根据Cohen理论, 估计导管长度的概率分布函数(P_x)。

1.3.2 栓塞脆弱性的测定

该试验诱导栓塞的方法主要是自然干燥法、Sperry离心法和Cochard Cavitron离心机法。

1.3.2.1 自然干燥法测定VC 将采集的枝条带回实验室, 置于实验台上进行自然脱水干燥。每个枝条上选区3个叶片, 用铝箔包裹1 h使其蒸腾降至最低, 然后采下叶片用压力室法测定其水势, 将3个叶片水势的平均值作为该枝条的水势。该枝条的导水率(K_h)用低压液流计测量, 从测过叶片水势的枝条部位分别取3段5 cm的茎段, 测出其 K_h 和最大导水率(K_{max}), 则该茎段的木质部导水率损失百分比(PLC)为:

$$PLC = 100 \times \left(1 - \frac{K_h}{K_{max}} \right) \quad (2)$$

随着枝条脱水干燥, 木质部水势逐渐降低, 而PLC则随之逐渐增大。根据不同水势所对应的PLC, 进行威布尔曲线拟合, 得到枝条的VC。为了更好地

进行曲线拟合, 采用了单威布尔累计分布函数(3)或双威布尔累计分布函数(4):

$$PLC / 100 = 1 - \exp[1 - (T / B)^C] \quad (3)$$

$$PLC / 100 = \alpha \{ 1 - \exp[1 - (T / B_1)^{C_1}] \} + (1 + \alpha) \{ 1 - \exp[1 - (T / B_2)^{C_2}] \} \quad (4)$$

式中, T 为张力, B 和 C 为威布尔常量, α 为双威布尔分布中第一组分所占的比例枝条PLC为50%的水势 P_{50} 为:

$$P_{50} = B[\ln(2)]^{1/C} \quad (5)$$

选取6个来自不同植株的枝条进行测定, 其平均值即为木质部的 P_{50} 。

1.3.2.2 Sperry离心机法测定VC 6:00-7:00采回实验室的枝条, 浸入装水的容器中, 在水下用刀片切掉枝条叶柄后, 从中部截取27.4 cm或14.4 cm的茎段, 用低压流量计(LPFM)法测其 K_h ; 在0.159 MPa的压力下用100 mmol·L⁻¹除气KCl溶液冲洗4 min, 使枝条中的栓塞化导管恢复水力学功能, 用低压液流计测枝条的 K_{max} ; 然后将枝段置入Sperry离心机中, 设定离心机转速, 使枝条中部(即转轴处)的张力(tension, T)为0.1 MPa, 离心15 min后从离心机取出, 用LPFM测其 K_{max} ; 重复该步骤, 并逐渐增大离心机转速, 用LPFM测量不同 T 下诱导栓塞后的 K_h 。用公式(3)、(4)和(5)建立27.4 cm和14.4 cm茎段的VC。选取6个来自不同植株的枝条进行测定。

1.3.2.3 Cochard Cavitron离心机法测定VC 枝条采集和处理同1.3.2.2, 截取27.4 cm茎段放入Cochard Cavitron 离心机, T 在0.1 MPa时离心30 min, 测得其 K_{max} , 之后逐渐增大 T , 每个转速下等待2 min后测定其 K_h 。用公式(3)、(4)和(5)建立木质部栓塞脆弱性曲线和 P_{50} 值。选取6个来自不同植株上的枝条进行测定。

1.3.2.4 测量比导率(K_s) 用Sperry离心机离心前, 测量枝条基部的直径(d), 计算该基部的面积(S), 本实验用其测量出的不同水势下的 K_h 和基部的面积来测量其相应水势下的 K_s 。选取6个来自不同植株上的枝条进行测定。

1.3.2.5 栓塞修复的测定 用Sperry离心机法测定VC后, 枝条PLC接近100%, 即木质部导管几乎完全栓塞。将枝条重新冲洗, 测量冲洗后的比导率, 并与Sperry离心机法离心之前的初始最大比导率作比较, 分析冲洗处理对枝条栓塞的修复效应。

2 结果和分析

2.1 刺槐木质部茎段端开口导管数

空气注入法测定出刺槐的导管长度为 (20.020 ± 1.835) cm, 根据Cohen理论, 长14.4 cm的茎段所含开口导管的概率为 $(0.032 \pm 0.002)\%$, 而长27.4 cm的茎段所含开口导管的概率为 $(0.019 \pm 0.002)\%$ (图1)。尽管27.4 cm和14.4 cm的刺槐茎段所含有的开口导管数上有显著性的差异($p < 0.05$), 但采用Sperry离心机法在两种长度茎段上建立的VC无明显差异(图2), 它们的 P_{50} 差异不显著(表1)。

2.2 刺槐木质部栓塞脆弱性

2.2.1 导水率

对比3种方法在相同长度的茎段上建立的VC曲线, 其 P_{50} 大小顺序为自然干燥法> Sperry离心机法> Cochard Cavitron离心机法(表1)。用自然干燥法

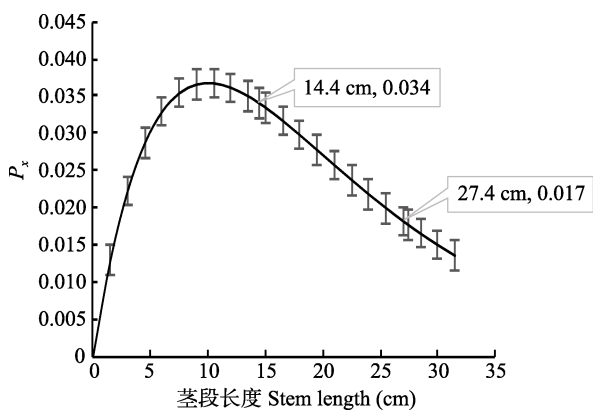


图1 刺槐的导管在长度为 x 区间内的概率(P_x)与茎段长度(x)建立的关系(平均值 \pm 标准偏差)。

Fig. 1 The probability that the xylem conduit is within the length x interval (P_x) and stem length (x) derived from the xylem conduit length distribution of *Robinia pseudoacacia* (mean \pm SD).

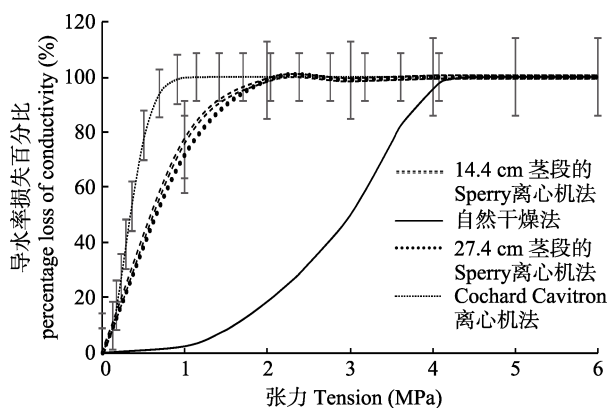


图2 用不同方法建立的刺槐栓塞脆弱性曲线(平均值 \pm 标准偏差)。

Fig. 2 Vulnerability curves of *Robinia pseudoacacia* established by different methods (mean \pm SD).

www.plant-ecology.com

表1 基于不同方法计算出的刺槐导水率损失50%时的张力(P_{50})

Table 1 Tension at 50% hydraulic conductivity loss (P_{50}) in branches of *Robinia pseudoacacia* calculated based on different methods

方法 Methods in establishing embolism vulnerability curves	P_{50} (MPa)	样品数 Number of samples	茎段长度 Stem length (cm)	来源 Source
Sperry离心机法 Sperry centrifugation method	-0.93 ± 0.021^a	6	27.4	
自然干燥法 Bench top dehydration method	-0.92 ± 0.058^a	6	14.4	
Cochard Cavitron 离心机法 Cochard Cavitron cen- trifugation method	-2.91^b	31		
	-0.38 ± 0.044^c	6	27.4	
	-0.46 ± 0.030^d	6	27.4	Dang <i>et al.</i> , 2017
	-0.22 ± 0.026^e	6	27.4	Li <i>et al.</i> , 2016

表中不同小写字母表示不同方法间差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences between different methods ($p < 0.05$).

测得的VC为“s”形, 水势低于 -0.8 MPa后, PLC开始增加, 直到水势达到 -4 MPa, PLC达到100% (图2)。

Cochard Cavitron离心机法和Sperry离心机法建立的栓塞脆弱性曲线为“r”形(图2), 刺槐对木质部栓塞非常敏感, PLC随着水势降低而迅速增加, 直到水势大约等于 -2 MPa时, PLC达到100%。因此, 作为诱导植物栓塞常用的3种方法, 使刺槐表现出的抗栓塞能力也不一样, 其中自然干燥法测得的刺槐VC表现出的抗栓塞能力最强, Sperry离心机法次之, Cochard Cavitron离心机法最小。对这3种方法进行差异显著性分析, 结果表明“s”形和“r”形VC的 P_{50} 值差异极显著; 虽然Cochard Cavitron离心机法和Sperry离心机法均得到“r”形VC, 但它们的 P_{50} 值也表现出极显著的差异(表1)。

2.2.2 比导率

两种不同长度的茎段的最大比导率($K_{s,max}$)并不相同(图3), 且长27.4 cm的茎段的 $K_{s,max}$ 显著大于长14.4 cm的茎段的 $K_{s,max}$, 但是 K_s 随水势变化的规律相似, 均随水势的降低而减小(图3)。综合Sperry离心机法在两种不同长度茎段测得VC的对比, 以及比导率的比较, 可知开口导管数可能与栓塞性差异无关。

2.3 刺槐木质部栓塞修复

在 -5 MPa下离心后, 长27.4 cm和14.4 cm的茎段的 K_s 均远小于离心前的 K_s , 而通过冲洗对栓塞进行恢复后, 测得 K_s 与离心前的 K_s 差异不显著(图4)。两种不同长度的茎段的 $K_{s,max}$ 存在差异, 27.4 cm茎段的 $K_{s,max}$ 显著大于14.4 cm茎段的 $K_{s,max}$ (图4), 显

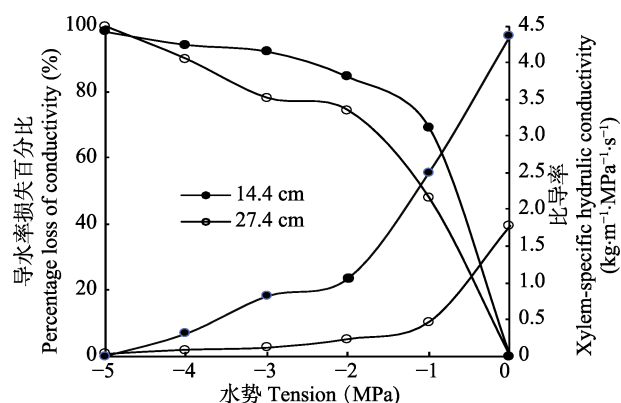


图3 Sperry离心机法测得的不同长度刺槐枝条的栓塞脆弱性。
Fig. 3 Vulnerability to cavitation as determined using a centrifuge-based method for *Robinia pseudoacacia* of different sample lengths.

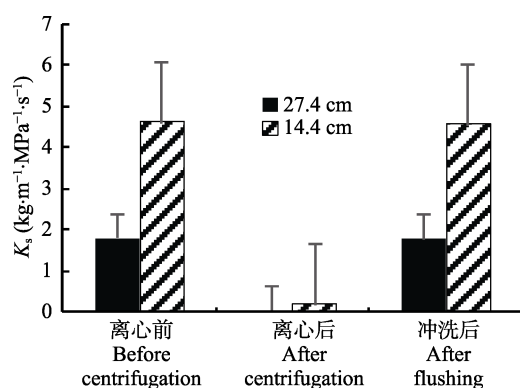


图4 刺槐在离心前、离心后以及冲洗后的比导率(K_s) (平均值 \pm 标准偏差)。
Fig. 4 Specific hydraulic conductivity (K_s) of *Robinia pseudoacacia* before centrifugation, after centrifugation, and after flushing (mean \pm SD).

微结构分析发现, 用于 Sperry 离心机法测量的 14.4 m 茎段中存在侵填体(图5), 这可能是导致两种不同长度样品 $K_{s,max}$ 差异的原因之一。

3 讨论和结论

刺槐是一种长导管物种, 本研究得到刺槐的平

均导管长度为 20.02 cm, 这与最近的一些文献报道的刺槐的平均导管长度为 20.55 cm (Wang *et al.*, 2014; 李荣等, 2016) 的结果一致, 并且通过近几年报道的各物种的导管长度的数据来看, 刺槐的导管长度比大多数物种长 (Jacobsen *et al.*, 2014; 李荣等, 2016)。根据 Cohen 理论, 两种长度枝条的开口导管概率数分别为 0.019% 和 0.032%, 如果 Sperry 离心机法在测定刺槐枝条时存在“开口导管假象” (Cochard *et al.*, 2010; Choat *et al.*, 2010), 那么两种不同长度枝条的 VC 应该有显著差异, 然而试验结果不支持该观点(图1)。近年来, 有研究在测定长导管植物 VC 时未发现“开口导管假象” (Jacobsen and Pratt, 2012; Sperry, *et al.*, 2012)。例如, Sperry 等(2012)用离心机法建立长导管植物 *Quercus gambelii* 和其他物种短茎段和长茎段的栓塞脆弱性曲线并没有差别。同时 Jacobsen 和 Pratt (2012) 用相同的方法建立的葡萄 (*Vitis vinifera*) 的 VC, 发现其 P_{50} 值也无明显差异。相比较而言, Cochard Cavitron 离心机法可能更容易出现“开口导管假象” (Cochard *et al.*, 2005)。

本研究表明, 自然干燥法、Cochard Cavitron 离心机法、Sperry 离心机法建立刺槐的 VC 有较大差异。自然干燥建立的栓塞脆弱性曲线为“s”形, 而 Cochard Cavitron 离心机法和 Sperry 离心机法建立栓塞脆弱性曲线为“r”形, 这与 Sperry 等(2012)提出刺槐的栓塞脆弱性曲线为“r”形曲线相符, 这还与李荣等(2016)、党维等(2017)得到刺槐的脆弱性曲线一致。导致这一结果可能有两个原因:

一是自然干燥法、Sperry 离心机法和 Cochard Cavitron 离心机法诱导栓塞的方式不同。自然干燥法是最简单和最直接诱导植物栓塞和空穴化的方法, 即通过离体枝条内水分的自然散失来诱导栓塞, 在不同栓塞程度下测定该枝条的导水率损失, 同时通

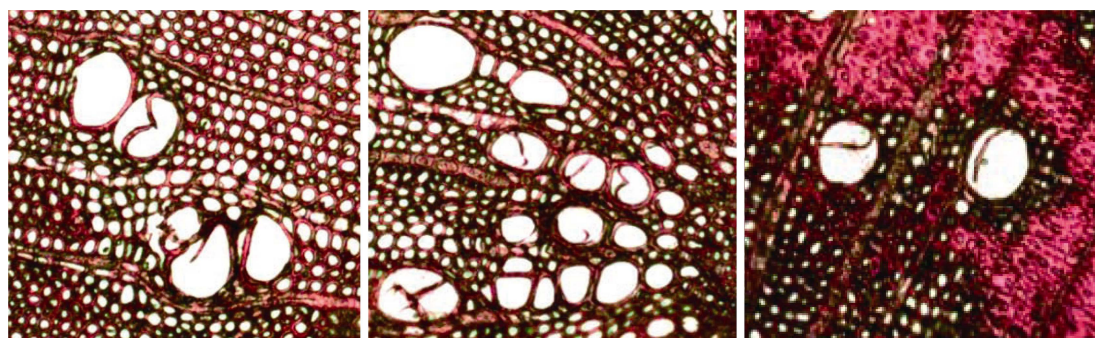


图5 用荧光显微镜观察刺槐枝条横切面的三个视野。
Fig. 5 Three fields of view for cross section of *Robinia pseudoacacia* stem under Fluorescence Microscopy.

过测量叶片或小枝的水势从而获取枝条木质部的水势。因此自然干燥法的栓塞形成过程比较漫长, 枝条各个区段处于相近的水势, 相互连通的导管之间保持水力学平衡。而离心机法建立VC时, 枝条两端位置的张力为0, 而中轴处张力最大, 即整个枝条的水势分布不均匀, 这一方面是枝条的中部更容易栓塞, 另一方面尤其在较高转速时, 气泡可能会因为水力学不平衡更容易进入导管。“气种”假说是一种植物发生栓塞的机理, 即木质部导管内栓塞的发生是外界空气或已经栓塞的导管内的空气泡, 通过导管间纹孔膜上的微孔扩散至相邻导管内, 水分蒸发导致连续水柱断裂, 随之空气泡的体积不断增加, 促使管道内的压力瞬时升高, 纹孔膜上的微孔被阻塞, 最终空气泡的体积充满整个导管, 使木质部输水能力下降(Zimmermann, 1983)。

二是与不同方法中的具体操作有关。用自然干燥法建立一个栓塞脆弱性曲线需要一个星期或者更长, 根据公式(2), PLC的确定需要冲洗枝条, 将冲洗后的导水率作为 K_{\max} 。但是本实验中自然干燥法所测的冲洗后的导水率即 K_{\max} 存在差异, 并且所测的 K_{\max} 值随着时间的推移, 出现下降的趋势。这可能是由于在自然干燥脱水过程中, 刺槐一部分栓塞化的木质部导管无法通过冲洗而得到恢复(Trifilò *et al.*, 2015; 党维等, 2017)。同时随着干燥脱水时间的加长, 刺槐木质部导管中会产生侵填体, 这也是导致 K_h 下降的原因。故无法对冲洗后的 K_{\max} 进行准确测定, 导致其实际的PLC被低估。因此, 由自然干燥法建立刺槐的栓塞脆弱性曲线计算出的 P_{50} 可能大于刺槐实际的 P_{50} 。离心机法则是在很短时间内就能得到一条栓塞脆弱性曲线, 避免了刺槐样品随着检测时间的增加而出现的栓塞。但在离心力的不断加大的情况下, 其木质部的张力降低、木质部导管内的小气泡将不断向枝条中部富集(Wang *et al.*, 2014), 这将低估其实际的导水率, 导致计算出的 P_{50} 偏小。本研究涉及的两种离心机方法亦有所不同。Cochard Cavitron离心机法在离心的同时通过观察枝条两端的液面高度差测得 K_h 和PLC (Cochard 2002; Cochard *et al.*, 2005)。但是随着离心机转速的增加, 枝条两端的液面位置变得不稳定, 这将导致测量出的导水率与实际有较大的偏差。这也是很多学者提出Cochard Cavitron离心机法不适合长导管植物VC检测的原因(李荣等, 2015)。Sperry离心机法则将栓

塞诱导和 K_h 测定分为两步, 即先通过离心来诱导栓塞, 再用LPFM测量其导水率。在LPFM测量过程中枝条的顶端连接天平的乳胶管中有气泡产生, 说明部分栓塞化的导管在LPFM检测时得到了恢复, 这将会造成测量的导水率比实际的导水率要高。

综上所述, Cochard Cavitron离心机法在长导管植物的VC检测时存在“开口导管假象”, 而Sperry离心机法测得的结果更为可靠; 自然干燥法则可能低估了长导管植物的栓塞脆弱性。

参考文献

- Adams HD, Zeppel MJB, Anderegg WRL, Hartmann H, Landhäusser SM, Tissue DT, Huxman TE, Hudson PJ, Franz TE, Allen CD, Anderegg LDL, Barron-Gafford GA, Beerling DJ, Breshears DD, Brodribb TJ, Bugmann H, Cobb RC, Collins AD, Dickman LT, Duan H, Ewers BE, Galiano L, Galvez DA, Garcia-Forner N, Gaylord ML, Germino MJ, Gessler A, Hacke UG, Hakamada R, Hector A, Jenkins MW, Kane JM, Kolb TE, Law DJ, Lewis JD, Limousin JM, Love DM, Macalady AK, Martínez-Vilalta J, Mencuccini M, Mitchell PJ, Muss JD, O'Brien MJ, O'Grady AP, Pangle RE, Pinkard EA, Piper FI, Plaut JA, Pockman WT, Quirk J, Reinhardt K, Ripullone F, Ryan MG, Sala A, Sevanto S, Sperry JS, Vargas R, Vennetier M, Way DA, Xu C, Yezzer EA, McDowell NG (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1285–1291.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, Dowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg HH, Gonzalez P, Fensham R, Zhen Z, Castro J, Demidova N, Lim JH, Allard G, Running SW, Cobb N (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology & Management*, 259, 660–684.
- Choat B, Drayton WM, Brodersen C, Matthews MA, Shackel KA, Wada H, McElrone AJ (2010). Measurement of vulnerability to water stress-induced cavitation in grapevine: A comparison of four techniques applied to long-veined species. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1502–1512.
- Choat B, Lahr E, Melcher PJ, Zwieniecki MA, Holbrook NM (2005). The spatial pattern of air seeding thresholds in mature sugar maple trees. *Plant, Cell & Environment*, 28, 1082–1089.
- Cochard H (2002). A technique for measuring xylem hydraulic conductance under high negative pressures. *Plant, Cell & Environment*, 25, 815–819.
- Cochard H, Badel E, Herbette S, Delzon S, Choat B, Jansen S (2013). Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: A critical review. *Experimental Botany*, 64, 4779–4791.

- Cochard H, Damour G, Bodet C, Tharwat I, Poirier M, Améglio T (2005). Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. *Physiologia Plantarum*, 124, 410–418.
- Cochard H, Herbette S, Barigah T, Badel E, Ennajeh M, Vilagrosa A (2010). Does sample length influence the shape of xylem embolism vulnerability curves? A test with the Cavitron spinning technique. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1543–1552.
- Cohen S, Benink J, Tyree M (2003). Air method measurements of apple vessel length distributions with improved apparatus and theory. *Journal of Experimental Botany*, 54, 1889–1897.
- Dai YX, Wang L, Wan XC (2015). Progress on researches of drought-induced tree mortality mechanisms. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 3228–3236. [代永欣, 王林, 万贤崇 (2015). 干旱导致树木死亡机制研究进展. 生态学报, 34, 3228–3236.]
- Dang W, Jiang ZM, Li R, Zhang SX, Cai J (2017). Relationship between hydraulic traits and refilling of embolism in the xylem of one-year-old twigs of six tree species. *Scientia Silvae Sinicae*, 53(3), 49–59. [党维, 姜在民, 李荣, 张硕新, 蔡靖 (2017). 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. 林业科学, 53(3), 49–59.]
- Dixon HH, Joly J (1895). On the ascent of sap. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 186, 563–576.
- Domec JC, Gartner BL (2001). Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees*, 15, 204–214.
- Dong L, Li JY (2013). Relationship among drought, hydraulic metabolic, carbon starvation and vegetation mortality. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 5477–5483. [董蕾, 李吉跃 (2013). 植物干旱胁迫下水分代谢、碳饥饿与死亡机理. 生态学报, 33, 5477–5483.]
- Hacke UG, Venturas MD, MacKinnon ED, Jacobsen AL, Sperry JS, Pratt RB (2015). The standard centrifuge method accurately measures vulnerability curves of long-vesselled olive stems. *New Phytologist*, 205, 116–127.
- Jacobsen AL, Pratt RB (2012). No evidence for an open vessel effect in centrifuge-based vulnerability curves of a long-vesselled liana (*Vitisvinifera*). *New Phytologist*, 194, 982–990.
- Jacobsen AL, Pratt RB, Davis SD, Tobin MF (2014). Geographic and seasonal variation in chaparral vulnerability to cavitation. *Madrono*, 61, 317–327.
- Li R, Dang W, Cai J, Zhang SX, Jiang ZM (2016). Relationships between xylem structure and embolism vulnerability in six drought tolerance trees. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 255–263. [李荣, 党维, 蔡靖, 张硕新, 姜在民 (2016). 6个耐旱树种木质部结构与栓塞脆弱性的关系. 植物生态学报, 40, 255–263.]
- Li R, Jiang ZM, Zhang SX, Cai J (2015). A review of new research progress on the vulnerability of xylem embolism of woody plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 838–848. [李荣, 姜在民, 张硕新, 蔡靖 (2015). 本木植物木质部栓塞脆弱性研究新进展. 植物生态学报, 39, 838–848.]
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85, 2184–2199.
- Melcher PJ, Zwieniecki MA, Holbrook NM (2003). Vulnerability of xylem vessels to cavitation in sugar maple. Scaling from individual vessels to whole branches. *Plant Physiology*, 131, 1775–1780.
- Rockwell FE, Wheeler JK, Holbrook NM (2014). Cavitation and its discontents: Opportunities for resolving current controversies. *Plant Physiology*, 164, 1649–1660.
- Sperry JS, Christman MA, Torrez-Ruiz JM, Taneda H, Smith DD (2012). Vulnerability curves by centrifugation: Is there an open vessel artifact, and are “r” shaped curves necessarily invalid? *Plant, Cell & Environment*, 35, 601–610.
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988). A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell & Environment*, 11, 35–40.
- Sperry JS, Tyree MT (1988). Mechanism of water stress-induced xylem embolism. *Plant Physiology*, 88, 581–587.
- Tyree MT, Alexander J, Machado JL (1992). Loss of hydraulic conductivity due to water stress in intact juveniles of *Quercus rubra* and *Populus deltoides*. *Tree Physiology*, 10, 411–415.
- Torres-Ruiz JM, Jansen S, Choat B, McElrone AJ, Cochard H, Brodribb TJ, Badel E, Burrett R, Bouche PS, Brodersen CR, Li S, Morris H, Delzon S (2015). Direct micro-CT observation confirms the induction of embolism upon xylem cutting under tension. *Plant Physiology*, 167, 40–43.
- Trifilò P, Nardini A, Gullo MAL, Barbera PM, Tadeja S (2015). Diurnal changes in embolism rate in nine dry forest trees: Relationships with species-specific xylem vulnerability, hydraulic strategy and wood traits. *Tree Physiology*, 57, 192–197.
- Van den Honert TH (1948). Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society*, 3, 146–153.
- Venturas MD, Sperry JS, Hacke UG (2017). Plant xylem hydraulics: What we understand, current research, and future challenges. *Journal of Integrative Plant Biology*, 59, 356–389.
- Wang RQ, Zhang LL, Zhang SX, Cai J, Tyree MT (2014). Water relations of *Robinia pseudoacacia* L.: Do vessels cavitate and refill diurnally or are R-shaped curves invalid in *Robinia*? *Plant, Cell & Environment*, 37, 2667–2678.
- Zimmermann MH (1983). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer, Berlin.

责任编辑: 王锁民 责任编辑: 李 敏

扫码加入读者圈
听语音, 看问答

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0145