

亚热带常绿阔叶林散孔材和环孔材树种导管及叶片功能性状的比较

张振振^{1*} 赵平² 张锦秀¹ 斯瑶¹

¹浙江师范大学地理与环境科学学院, 浙江金华 231004; ²中国科学院华南植物园, 广州 510650

摘要 植物导管结构特征对其自身的生存策略具有重要影响,但目前对于亚热带常绿阔叶林树种这方面的认识仍然不足。为了研究这一地区的植物导管特征与叶片功能性状之间的关系,该研究选择广东石门台自然保护区亚热带森林中两种优势种桂林栲(*Castanopsis chinensis*)和木荷(*Schima superba*),通过比较旱季(10月至次年3月)两树种的导管形态特征、叶片形态特征、叶片生理特征来研究环孔材树种和散孔材树种的功能性状差异。用独立样本 t 检验对两个树种的这些性状进行差异性分析。结果表明:1)木荷(散孔)导管密度显著高于桂林栲(环孔),而桂林栲导管的直径远大于木荷导管的直径。2)木荷叶片含水量(LWC)、叶绿素a/b值显著大于桂林栲,而气孔密度和比叶面积则显著低于桂林栲,两者气孔导度和光合速率并没有显著差异。以上结果表明,在亚热带森林中,环孔材树种桂林栲在温度高湿度低的干旱条件下,能够通过增加叶片比叶面积维持较高的光合能力,而另一方面,其叶片对干旱胁迫的耐受性较弱,而散孔材木荷则具有较好的光能转化能力和干旱耐受能力,这种差异性在降水格局变化逐渐加深的背景下,可能会引起森林群落结构发生分化。

关键词 环孔; 散孔; 叶片特征; 生存策略; 亚热带森林

张振振, 赵平, 张锦秀, 斯瑶 (2019). 亚热带常绿阔叶林散孔材和环孔材树种导管及叶片功能性状的比较. 植物生态学报, 43, 131–138. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0291

Conduits anatomical structure and leaf traits of diffuse- and ring-porous stems in subtropical evergreen broad-leaved forests

ZHANG Zhen-Zhen^{1*}, ZHAO Ping², ZHANG Jin-Xiu¹, and SI Yao¹

¹School of Geography and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 231004, China; and ²South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract

Aims The conduits characters are critical for plants to develop their survival strategies. Our current knowledge in this regard remains limited for the subtropical forest. In this study, we set a study objective to quantify the relationship between the conduits characters and the leaf functional traits of the dominant species in the region.

Methods Two dominant species, *Castanopsis chinensis* and *Schima superba*, in a subtropical forest in Shimentai Nature Reserve were selected to compare their differences in functional traits, including conduits anatomical structure, the leaf morphological characteristics, and leaf physiological characteristics. The study was conducted during the dry season (October to March of the following year) for quantifying the ring-porous and diffuse-porous species. A series of t -tests were performed to quantify the statistical differences of all traits between the two species.

Important findings We found that the density of conduits of *S. superba* (diffuse-porous) was significantly higher than that of *C. chinensis* (ring-porous), while the diameter of conduits for *C. chinensis* was much larger than that of *S. superba*. The leaf water content and the Chlorophyll a/Chlorophyll b ratio were much higher for *S. superba* than that of *C. chinensis*; the stomatal density and specific leaf area (SLA) tended to be higher in *C. chinensis*. In addition, it appeared that the differences in leaf specific net photosynthetic rates and the leaf stomatal conductance were not significant between *S. superba* and *C. chinensis*. These results indicated that the ring-porous species *C. chinensis* maintain a high photosynthetic capacity by maintaining a higher SLA at the expense of low leaf water content in responding to the water stress. The diffuse-porous species *S. superba*, meanwhile, tended to

收稿日期Received: 2018-11-14 接受日期Accepted: 2019-01-30

基金项目: 国家自然科学基金(41630752和41701226)和浙江省公益技术研究计划项目(GF19C030003)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41630752 and 41701226), and the Zhejiang Province Public Welfare Technology Application Research Project (GF19C030003).

* E-mail: zhangzhen@zjnu.cn

maintain a high capability of light transform under drought. These functional differences might be responsible for the succession pathways under the gradual changes of global precipitation for the region.

Key words ring-porous; diffuse-porous; leaf trait; survival strategy; subtropical forest

Zhang ZZ, Zhao P, Zhang JX, Si Y (2019). Conduits anatomical structure and leaf traits of diffuse- and ring-porous stems in subtropical evergreen broad-leaved forests. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 131–138. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0291

环境胁迫诱导的基于植物功能性状的生存策略变化一直是生态学研究中的关键问题(Díaz *et al.*, 1998; Díaz & Cabido, 2001)。通过揭示不同物种采用的生存策略,可了解气候变化下的森林的结构和演替规律提供基础(Hulot *et al.*, 2000; Westoby *et al.*, 2002; Milcu *et al.*, 2013)。

在全球范围内,生态学者从个体到整个生态系统对多个层次的植物功能性状进行了大量研究(Wright *et al.*, 2007; Chave *et al.*, 2009; Poorter *et al.*, 2010; Pérezharguindeguy *et al.*, 2013)。其中,叶片功能性状直接反映了植物为适应环境变化而采取的生存策略(Wardle *et al.*, 1998)。植物不同叶片性状间关系的研究一直是植物生态学的重要领域(Zhang *et al.*, 2012; Blonder *et al.*, 2015)。然而叶片的功能性状并不能单独决定植物的生存策略,当其与木质部结构特征无法耦合时,就会导致植物的死亡(Breshears *et al.*, 2009)。例如,叶片气孔开度、叶片水势与植物木质部结构紧密相关(Brodribb *et al.*, 2010),当植物气孔特性不能够随着木质部导水率的丧失而产生相应调整时,就会导致叶片凋落甚至植物死亡(Sperry & Pockman, 1993)。因此,深入了解植物叶片和木质部结构之间的耦合关系是分析气候变化背景下森林群落结构变化的前提。

基于木质部导管解剖特征,被子植物大致被分为两类,即环孔材物种和散孔材物种。这两种植物的导管结构特征差异导致水分生理调节的显著差异(Matheny *et al.*, 2014; Peters *et al.*, 2015)。研究发现环孔材植物具有高的水分传输能力(Niu *et al.*, 2017),而在水分胁迫条件下更容易遭受空穴化和栓塞胁迫,从而降低植物对树冠的供水能力(Wang *et al.*, 1992; Sperry *et al.*, 1994; Steppe & Lemeur, 2007)。导管直径较小的散孔材植物具有较低的水传输速率,其水分传输速率的最大值、最小值和季节变化都很小(Sack & Holbrook, 2006)。干湿季节环孔材和散孔材植物的水分蒸腾差异表明他们对水的调控机制不同(Zhu *et al.*, 2017)。近年来,很多学者对具有不同木质部特征的树木的水分运输效率和水分利用策略进

行了广泛的研究,希望从植物水力结构的角度探讨植物的水分运输,评价树木的耐旱性(Fichot *et al.*, 2010)。有研究曾阐明早春时节环孔材和散孔材物种导管形成的时间与叶物候之间的关系(Takahashi *et al.*, 2013),但尚不清楚植物这种物候特征的耦合能否反映在功能性状特征上。我国亚热带地区受季风气候的影响,干湿季分明(曾小敏等, 2017),尤其是全球气候变化导致的降水格局变化(李维京等, 2015),更加剧了这种干湿季节降水的差异性。如何适应这种短时间的极端环境变化是亚热带地区植被生存演替所面临的严峻挑战。

木荷(*Schima superba*)和桂林栲(*Castanopsis chinensis*)作为我国亚热带地区森林的两种优势种,在群落的演替中扮演着重要角色。两者往往共同占据森林的冠层位置,因此也具有相同的生境。然而,这两种植物的导管特征却存在着较大差异。木荷为散孔材植物,而桂林栲则为环孔材植物,这就决定了两者可能采取不同的生存策略来维持自身的优势地位。因此本文选择了这两种代表性的优势种,比较了他们的导管特征、叶片功能特征以及相关的生存策略。我们关注的主要问题是亚热带地区干湿交替的背景下,桂林栲和木荷导管特征的差异会对各自的叶片光合能力和耐旱性产生怎样的影响?这将为进一步研究亚热带森林群落的演替规律提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

实验地点位于广东英德市北部的石门台自然保护区(113.02°–113.77° E、24.52°–24.30° N),森林面积822.6 km²,是广东省最大的天然森林保护区,植被保存完好;森林类型是典型的亚热带常绿阔叶林,土壤质地属于典型的红壤。该地区位于亚热带季风气候的亚热带南缘,年平均气温和年降水量分别为20.8 °C和1 800 mm,主要植被类型为常绿阔叶林、针叶阔叶林、常绿落叶阔叶混交林、针叶林和草坡,生物多样性丰富,优势种是桂林栲等。

表1 广东省石门台两种亚热带森林优势树种的详细信息

Table 1 Community characteristics of the two dominant tree species of the subtropical forest in Shimentai of Guangdong Province

树种 Species	科 Family	相对覆盖度 Relative coverage	相对密度 Relative density	相对频度 Relative frequency	重要值 Important value	样本量 Sample size	树高(平均值±标准误差) Tree height (mean ± SE) (m)
桂林栲 <i>Castanopsis chinensis</i>	壳斗科 Fagaceae	0.22	0.06	0.04	0.32	137	13.2 ± 2.1
木荷 <i>Schima superba</i>	山茶科 Theaceae	0.15	0.03	0.02	0.20	69	15.4 ± 1.3

对样地中所有树木进行调查,并计算它们的相对覆盖率(R_c)、相对频率(R_f)、相对密度(R_d)以及重要性(I)值(表1)。在该样地中发现了79种植物,其中优势种是木荷,其次是桂林栲。木荷的 R_f 和 R_d 分别为0.02和0.03。

1.2 树木形态和木材结构特征

2014年9月,在样地周围随机选择了20株样树(每个树种10株),使用胸径尺在1.3 m的高度测量树的胸径(DBH)。树高(H)通过竖杆法测量,在树旁放置一个伸缩杆(最大17 m),将杆上推使其等于树冠高度,杆的长度即是树高。为保证所取样品受光照条件的一致性,统一在20株样树北面1.3 m处用生长锥钻取直径0.5 cm的木芯,木芯的长度大于所选样树的半径。之后将它们装入密封袋中送回实验室。在实验室中将木芯的两端削平成规则的圆柱体,将其放入65 °C烘干箱中烘烤24 h使其保持恒质量。用砂纸打磨干燥的木芯,之后用离析法进行处理,具体如下:

取每个木芯最外层次生木质部部位分别放入试管内,再将配好的30%硝酸倒入试管,以浸没试验材料为宜。在60 °C水浴加热约2 h,直至样本木条纤维完全解离,取出试管,倒出酸液,用水冲洗至中性。解离后的材料置于70%酒精中保存备用,依次在解离好的试管内加入少量的蒸馏水,用吸管依次吸取少量试管内含有植物纤维的液体,滴在载玻片上制成显微镜观察用的临时玻片,并用番红染色。然后在光学显微镜下观察导管的分布和尺寸。每个木芯3个视野,每种植物共30个视野。每个视野都进行拍照,并用显微镜自带的测量功能对植物的导管直径、导管数量及视野面积进行统计。通过对导管直径的测定,利用Hagen-Poiseuille方程计算潜在水分运输效率(K_n , $\text{kg} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)(Tateishi *et al.*, 2008):

$$K_n = \frac{d^4 \pi \rho}{128 \eta_w} \quad (1)$$

其中, d 为导管直径(m), ρ 为水在25 °C的密度($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$), η_w 为水的黏滞系数($1.0 \times 10^{-9} \text{ MPa} \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.3 最大光合速率的测定

在2015年12月晴天的9:00–17:00,采集样树(木荷4株,桂林栲5株)上部不同部位的3个阳生小枝(木荷 $n = 12$,桂林栲 $n = 15$),分别放入水瓶中,每个小枝选择3片伸展、成熟且无损伤的叶片,并立即使用LI-6400便携式光合仪(LI-COR, Lincoln, USA)测量叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度($Cond$),蒸腾速率(T_r)。测量时使用开放式气路,空气流量为 $0.5 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$,温度为20 °C,空气相对湿度为50%–70%, CO_2 浓度为 $(400 \pm 20) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。为了精确测量,测量过程使用系统光源,光强度设置为 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。叶片瞬时水分利用效率(WUE_i)则定义为 P_n/T_r 。对于无法在树顶摘取的叶片使用冠层外部叶片代替。

1.4 叶片含水量和比叶面积的测定

收集测量光合作用的枝条,然后将同一样树的所有成熟叶片混合,分别装入4个密封袋中,称取鲜质量(m_f),用叶面积仪(LI-3000C, LI-COR, Lincoln, USA)测定每袋叶片的总叶面积(A_L)。将已经测量了叶片面积和鲜质量的4袋叶片带回实验室,选择3袋叶片装在信封里,在65 °C下干燥24 h,称量干质量(m_d)。比叶面积(SLA)定义为叶面积与干质量的比值,叶片含水量(LWC)定义为 $(m_f - m_d)/m_f$ 。

1.5 气孔形态和数量的测定

将其中一个样品袋带回实验室测量气孔形态,从每个袋中随机选择3片成熟叶片,在叶片背面涂上指甲油。待指甲油干后用1 cm宽透明胶带覆盖指甲油并压实,借助镊子撕下透明胶带及附着的指甲油以获得气孔标记,将它们放在载玻片上制作临时载玻片并用电子显微镜观察视野中的导管数,根据视野面积计算气孔密度(S_d)。每片叶片随机选择10个视野观察,用千分尺测量视野中导管横截面的直径作为气孔大小(S_s)。

1.6 叶绿素含量的测定

从气孔性状测定剩余的部分叶片中随机挑选5片健康成熟叶,避开主叶脉,用剪刀剪成0.5–1.0 mm宽的叶丝,用电子天平称取 m_f ,并置于试管中,用叶绿素提取溶剂(丙酮:酒精=2:1,体积比)处理,直至所有叶丝变白为止,之后将上清液分别在645 nm和663 nm处用分光光度计(TU-1900,普析,北京)测量吸光度。根据Arnon公式(Arnon, 1949)计算叶绿素a (Chl a), 叶绿素b (Chl b)和总叶绿素(Chl)含量。

公式如下:

$$\text{Chl a (mg} \cdot \text{g}^{-1}) = (12.7 A_{663} - 2.69 A_{645}) \times V / (1000 \times m) \quad (2)$$

$$\text{Chl b (mg} \cdot \text{g}^{-1}) = (22.9 A_{645} - 4.68 A_{663}) \times V / (1000 \times m) \quad (3)$$

$$\text{Chl (mg} \cdot \text{g}^{-1}) = \text{Chl a} + \text{Chl b} \quad (4)$$

其中 A_{663} 和 A_{645} 是波长663 nm和645 nm处的吸光度值, V 是提取物的体积(mL), m 是叶片的鲜质量(g)。

1.7 统计分析

为了研究环孔材和散孔材植物叶片性状的特征,在SPSS 21.0中对两树种各功能性状进行独立样本的双尾 t 检验, $p < 0.05$ 时差异显著。 t 检验过程中要进行方差齐次性检验。各统计数据以平均值 \pm 标准误差表示。最终得到的统计数据用Origin 8.0绘制柱状图。

2 结果

2.1 导管特征

木荷和桂林栲木质部导管的分布如图1所示。结果表明,桂林栲早材导管直径大、晚材导管直径小;对于木荷,尽管从树芯到树皮,导管直径有增加的趋势,但差异并不显著($p > 0.05$),早材和晚材的导管分布都是均匀的且导管直径差异不大。木荷的导管密度($108 \text{个} \cdot \text{mm}^{-2}$),明显高于桂林栲($5 \text{个} \cdot \text{mm}^{-2}$),而桂林栲导管直径($152 \mu\text{m}$)则远大于木荷($31 \mu\text{m}$),

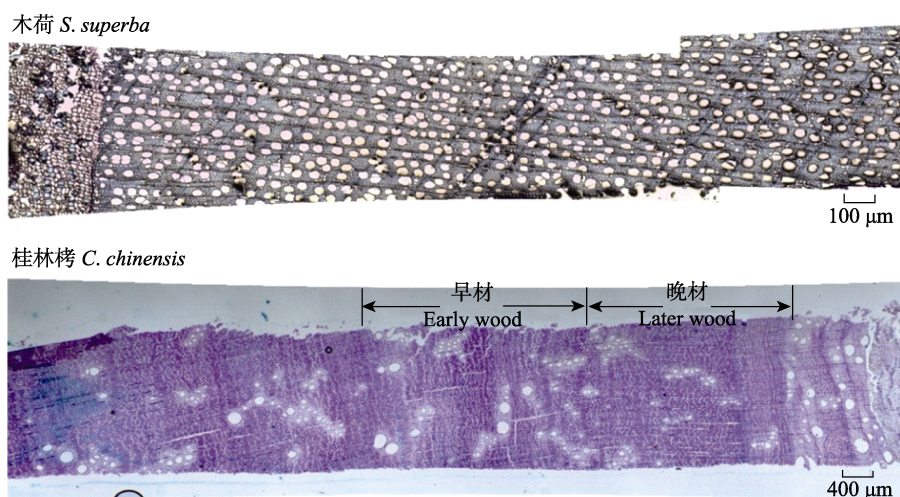


图1 电子显微镜视野下木荷和桂林栲导管的分布。

Fig. 1 Microscopic images of conduits in *Schima superba* and *Castanopsis chinensis*.

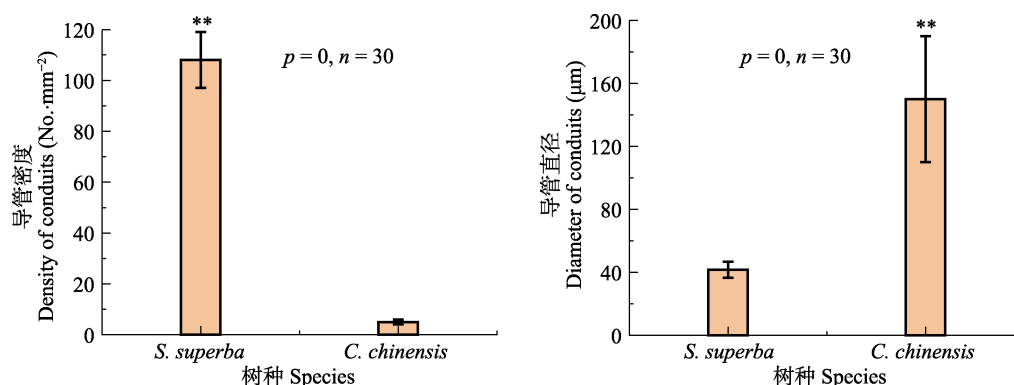


图2 木荷和桂林栲导管的密度和直径(平均值 \pm 标准误差)。**, $p < 0.01$ 。

Fig. 2 Mean (\pm SE) of conduit density and diameter for *Schima superba* and *Castanopsis chinensis*. **, $p < 0.01$.

即导管密度越大, 导管直径越小。根据导管直径和导管密度, 我们计算了两个树种单位边材面积的导管总面积分别为 $(0.147 \pm 0.026) \text{ mm}^2 \cdot \text{mm}^{-2}$ (木荷) 和 $(0.088 \pm 0.014) \text{ mm}^2 \cdot \text{mm}^{-2}$ (桂林栲), 且差异极显著 ($p < 0.0001$)。桂林栲的单个导管平均导水效率为 $1.31 \times 10^{-5} \text{ kg} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$, 远远大于木荷 ($2.26 \times 10^{-8} \text{ kg} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)。

2.2 叶片形态特征

木荷的SLA为 $120.5 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$, 显著小于桂林栲的 $128.3 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ($p < 0.05$) (图3)。而桂林栲的叶片含水量显著低于木荷 ($p < 0.05$)。在种内, 我们发现两个树种的SLA和LWC均具有很好的相关性 ($r_1 = 0.77$, $r_2 = 0.68$; $p_1 < 0.0001$, $p_2 = 0.002$), 即SLA越大, LWC越高。然而这种关系在种间并不成立, 荷木的SLA较小, 但是LWC却较大。另外, 木荷的 S_d 和 S_s 均大于桂林栲, 但只有 S_d 达到极显著水平 ($p < 0.001$) (图3)。

2.3 叶片生理特征

木荷的Chl含量和Chl a/b显著高于桂林栲 ($p < 0.05$)。尽管如此, 木荷和桂林栲的 P_n 和Cond差异并不显著 ($p > 0.05$) (图4)。相关性分析显示木荷的Chl含量与 S_d 呈负相关关系 ($r = -0.64$, $p = 0.011$), Chl a/b与LWC呈负相关关系 ($r = -0.51$, $p = 0.006$), 而 P_n 和SLA也具有较好的负相关性 ($r = -0.53$), 而桂林栲则没有这种规律。此外, 我们发现桂林栲的 T_r 显著低于木荷, 从而使其具有较高的瞬时水分利用效率 (WUE_i) (图4)。

3 讨论

植物通过形态、生理和其他方面的功能性状响应环境因素变化, 并进一步影响植物其他性状的营养水平和生态系统特征, 从而决定其生存策略 (Pérezharguindeguy *et al.*, 2013)。在一定程度上, SLA代表植物对环境资源和环境容量的利用能力, 而Chl含量是植物光合潜力的重要指标 (曾小平等, 2006; 曾晓琳等, 2015)。本研究中, 与木荷相比, 优势度相对较低的桂林栲 (表1) 具有较高的SLA (图3) (曾小平等, 2006)。而木荷相对较低的Chl a/b表明其更多地倾向于提高光能的转化效率 (Esteban *et al.*, 2018)。这些结果表明, 木荷和桂林栲在光合能力上具有不同的权衡。而这种权衡的结果可能会使桂林栲具有更高 P_n , 尽管统计分析差异显著 (图4)。事实上, 优势度较低的植物普遍被认为会通过提高自身的光合能力来维持其竞争力 (李明财等, 2009)。例如李凯 (2011) 对湘中南地区的常绿阔叶林的研究表明, 越是占据冠层顶部优势位置的植物, 往往具有较低的SLA。而在天目山同样发现, 作为优势种的常绿植物叶片SLA也显著低于落叶树种 (闫道良等, 2012)。

除此之外, 对水分条件变化的应对能力同样在植物生存策略中占有十分重要的地位 (Milcu *et al.*, 2013)。两种植物导管密度和直径的差异决定了两者的输水策略, 即木荷具有较大的 K_n , 具有较强的

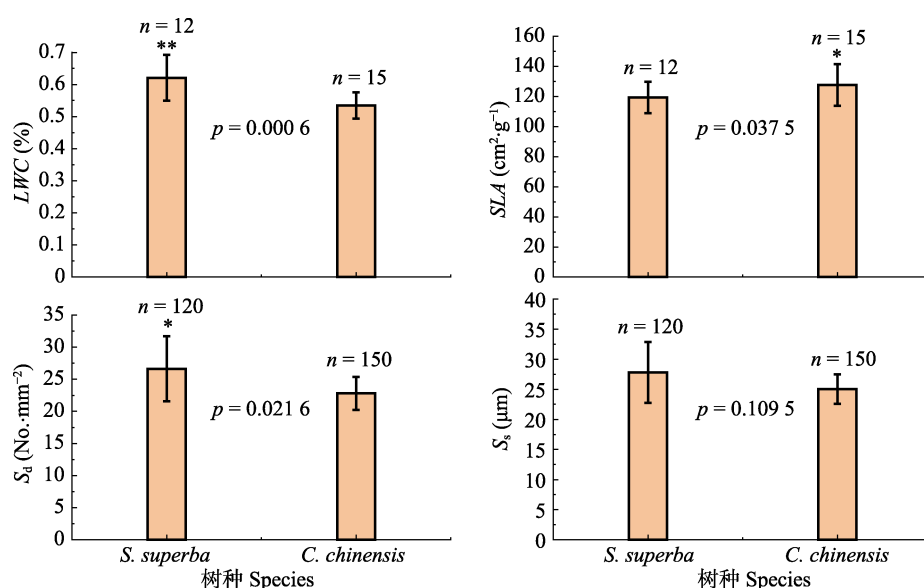


图3 木荷和桂林栲的比叶面积(SLA), 叶片含水量(LWC), 气孔密度(S_d)和气孔大小(S_s) (平均值 \pm 标准误差)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。
Fig. 3 Specific leaf area (SLA), leaf water content (LWC), stomatal quantity (S_d) and size (S_s) of *Schima superba* and *Castanopsis chinensis* (mean \pm SE). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

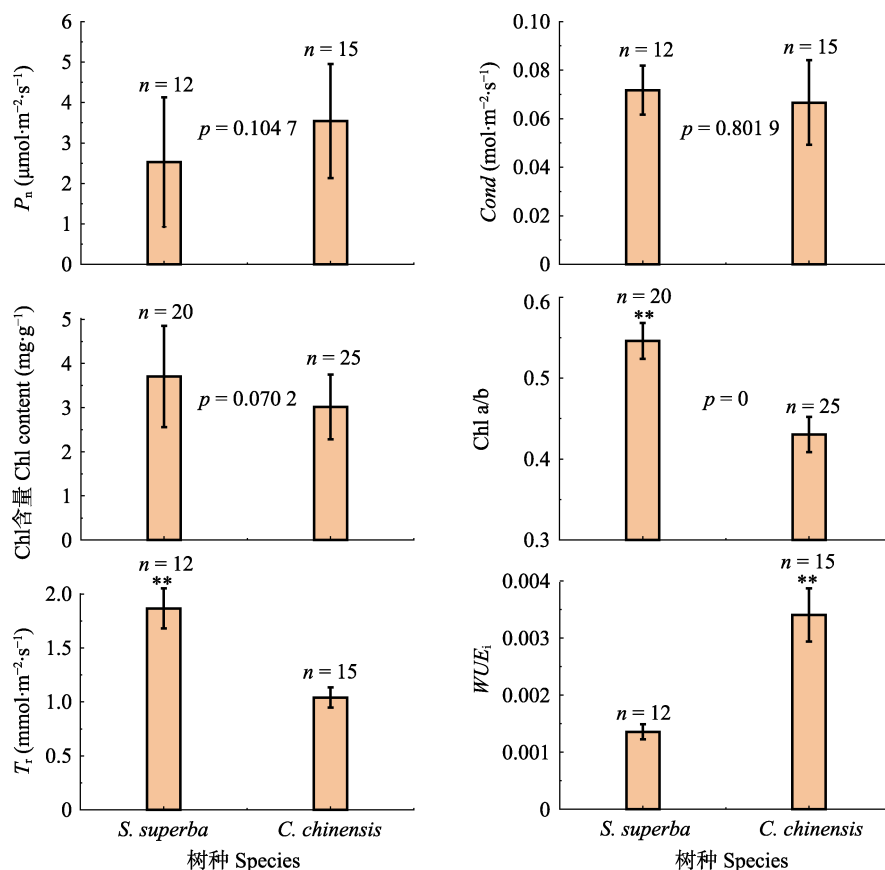


图4 木荷和桂林栲的叶绿素(Chl)含量、Chl a/b、净光合速率(P_n)、气孔导度(Cond)、叶片蒸腾速率(T_r)和叶片瞬时水分利用效率(WUE_i)(平均值 \pm 标准误差)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

Fig. 4 Leaf chlorophyll (Chl) content, Chl a/b, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (Cond), leaf transpiration rate (T_r) and instantaneous water use efficiency (WUE_i) for *Schima superba* and *Castanopsis chinensis* (mean \pm SE). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

整树输水潜力, 从而影响叶片的水分利用策略。从叶片结构上, 我们发现, 作为环孔材的桂林栲, 其 S_d 显著低于散孔材的木荷(图3; $p = 0.022$)。研究表明, 较低的叶片 S_d 能够使植物具有较高的Cond (Franks *et al.*, 2009), 但当光照较强时, 其光合作用将会受到极大的影响(Büssis *et al.*, 2006)。而 S_d 较大的植物, 由于有较好的气孔调控能力, 气孔不仅能够环境恶劣的条件下迅速关闭, 同时也可以环境较好的条件下迅速打开(Drake *et al.*, 2013)。因此, 桂林栲在水分限制条件下, 也更有可能出现水分胁迫。与此同时, 我们发现木荷的LWC也显著高于桂林栲(图2), 因此对干旱的耐受性更强(Keyvan, 2010)。这与上述较强的气孔调控能力相一致。植物叶片这种对干旱的应对能力, 与其导管特征是密不可分的(Klein, 2014)。研究发现, 散孔材树种*Acer grandidentatum*的蒸腾量是环孔材树种*Quercus gambelii*的两倍(von Allmen *et al.*, 2013)。而在我们的另一项研究中也发现, 样地中木荷的树干液流速率也显著

高于桂林栲(待发表)。这就使得木荷在干季能够维持较高的 T_r 以及较低 WUE_i (图4)。此外, Klein (2014)通过大量的研究发现, 当植物Cond下降50%时, 环孔材植物的叶片水势下降量是散孔材的2倍。这些结果都为木荷较高的叶片耐旱特性提供了支撑。因此, 从这些结果中我们可以发现, 散孔材较大的导管密度能够增强其叶片的耐旱能力。

这些结果证明, 尽管环孔材的桂林栲可以通过自身的叶片性状调节, 使其光合速率和Cond都与木荷相一致, 但另一方面, 由于其叶片特征具有相对较差的耐旱性, 在近近年来亚热带地区逐渐加强的降水格局变化下(干季更干, 湿季更湿; Zhou *et al.*, 2011), 这种叶片特征是否会对其生存造成影响, 仍然需要更加深入的研究。我们这项研究只选择了两个优势树种, 代表性不足, 并且缺少对两种植物栓塞耐受性的实际测定, 例如导管脆弱性曲线及导水率损失50%时的叶片水势(P_{50}), 因此, 在未来的研究中, 在这些方面需要更深入的研究, 从而为林业

管理者选择不同的树种提供合理的建议。

4 结论

通过比较不同树种的叶片功能性状, 我们发现, 由于桂林栲和木荷在冠层中的位置存在差异, 促使桂林栲能够通过其叶片性状特征(提高 SLA)来维持较高的光合能力及水分利用效率。然而, 由于其自身的导管特征的限制, 使得叶片的耐旱性较差。而木荷作为冠层优势种, 其光合策略以最大化的光能利用效率为特点, 同时由于散孔材的特点, 使其叶片具有较好的耐旱特性。因此我们认为, 随着降水格局变化的逐渐加深, 亚热带地区干季愈演愈烈的极端干旱天气很有可能给桂林栲的生存带来影响。

参考文献

- Arnon DI (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 24, 1–15.
- Blonder B, Vasseur F, Violle C, Shipley B, Enquist BJ, Vile D (2015). Testing models for the leaf economics spectrum with leaf and whole-plant traits in *Arabidopsis thaliana*. *AoB Plants*, 7, plv049. DOI: 10.1093/aobpla/plv049.
- Breshears DD, Myers OB, Meyer CW, Barnes FJ, Zou CB, Allen CD, McDowell NG, Pockman WT (2009). Tree die-off in response to global change-type drought: Mortality insights from a decade of plant water potential measurements. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 185–189.
- Brodribb TJ, Holbrook NM, Edwards EJ, Gutiérrez MV (2010). Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 26, 443–450.
- Büßis D, von Groll U, Fisahn J, Altmann T (2006). Stomatal aperture can compensate altered stomatal density in *Arabidopsis thaliana* at growth light conditions. *Functional Plant Biology*, 33, 1037–1043.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351–366.
- Díaz S, Cabido M (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Díaz S, Cabido M, Casanoves F (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113–122.
- Drake PL, Froend RH, Franks PJ (2013). Smaller, faster stomata: Scaling of stomatal size, rate of response, and stomatal conductance. *Journal of Experimental Botany*, 64, 495–505.
- Esteban R, García-Plazaola JI, Hernández A, Fernández-Marín B (2018). On the recalcitrant use of Arnon's method for chlorophyll determination. *New Phytologist*, 217, 474–476.
- Fichot R, Chamaillard S, Depardieu C, Le Thiec D, Cochard H, Barigah TS, Brignolas F (2010). Hydraulic efficiency and coordination with xylem resistance to cavitation, leaf function, and growth performance among eight unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids. *Journal of Experimental Botany*, 62, 2093–2106.
- Franks PJ, Drake PL, Beerling DJ (2009). Plasticity in maximum stomatal conductance constrained by negative correlation between stomatal size and density: An analysis using *Eucalyptus globulus*. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1737–1748.
- Hulot FD, Lacroix G, Leschermoutoué F, Loreau M (2000). Functional diversity governs ecosystem response to nutrient enrichment. *Nature*, 405, 340–344.
- Keyvan S (2010). The effects of drought stress on yield, relative water content, proline, soluble carbohydrates and chlorophyll of bread wheat cultivars. *Journal of Animal and Plant Sciences*, 8, 1051–1060.
- Klein T (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28, 1313–1320.
- Li K (2011). *Community Structure and Leaf Characteristics of a Secondary Broad Leaved Forest in Hilly Area of Central Hunan, China*. Master degree dissertation, Central South University of Forestry and Technology, Changsha. [李凯 (2011). 湘中丘陵区次生阔叶林群落结构及叶片特征研究. 硕士学位论文, 中南林业科技大学, 长沙.]
- Li MC, Zhu JJ, Sun YR (2009). Responses of specific leaf area of dominant tree species in Northeast China secondary forests to light intensity. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 1437–1442. [李明财, 朱教君, 孙一荣 (2009). 东北次生林主要树种比叶面积对光照强度的响应. 生态学杂志, 28, 1437–1442.]
- Li WJ, Zuo JQ, Song YL, Liu JP, Li Y, Shen YS, Li JX (2015). Changes in spatio temporal distribution of drought/flood disaster in southern China under global climate warming. *Meteorological Monthly*, 41, 261–271. [李维京, 左金清, 宋艳玲, 刘景鹏, 李瑜, 沈雨旸, 李景鑫 (2015). 气候变暖背景下我国南方旱涝灾害时空格局变化. 气象, 41, 261–271.]
- Matheny AM, Bohrer G, Vogel CS, Morin TH, He L, Frasson RPD, Mirfenderesgi G, Schäfer KVR, Gough CM, Ivanov VY (2014). Species-specific transpiration responses to intermediate disturbance in a northern hardwood forest. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, 119, 2292–2311.
- Milcu A, Allan E, Roscher C, Jenkins T, Meyer ST, Flynn D, Bessler H, Buscot F, Engels C, Gubsch M (2013). Functionally and phylogenetically diverse plant communities key to soil biota. *Ecology*, 94, 1878–1885.

DOI: 10.17521/cjpe.2018.0291

- Niu CY, Meinzer FC, Hao GY (2017). Divergence in strategies for coping with winter embolism among co-occurring temperate tree species: The role of positive xylem pressure, wood type and tree stature. *Functional Ecology*, 31, 1550–1560.
- Pérezharguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bretharte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.
- Peters EB, Mcfadden JP, Montgomery RA (2015). Biological and environmental controls on tree transpiration in a suburban landscape. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, 115, G04006. DOI: 10.1029/2009JG001266.
- Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona JC, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185, 481–492.
- Sack L, Holbrook NM (2006). Leaf hydraulics. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 361–381.
- Sperry JS, Nichols KL, Sullivan JEM, Eastlack SE (1994). Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology*, 75, 1736–1752.
- Sperry JS, Pockman WT (1993). Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant, Cell & Environment*, 16, 279–287.
- Steppe K, Lemeur R (2007). Effects of ring-porous and diffuse-porous stem wood anatomy on the hydraulic parameters used in a water flow and storage model. *Tree Physiology*, 27, 43–52.
- Takahashi S, Okada N, Nobuchi T (2013). Relationship between the timing of vessel formation and leaf phenology in ten ring-porous and diffuse-porous deciduous tree species. *Ecological Research*, 28, 615–624.
- Tateishi M, Kumagai TO, Utsumi Y, Umebayashi T, Shiiba Y, Inoue K, Kaji K, Cho K, Otsuki K (2008). Spatial variations in xylem sap flux density in evergreen oak trees with radial-porous wood: Comparisons with anatomical observations. *Trees*, 22, 23–30.
- von Allmen EI, Sperry JS, Bush SE (2013). Contrasting whole-tree water use, hydraulics, and growth in a co-dominant diffuse-porous vs. ring-porous species pair. *Trees*, 29, 717–728.
- Wang J, Ives NE, Lechowicz MJ (1992). The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Functional Ecology*, 6, 469–475.
- Wardle DA, Barker GM, Bonner KI, Nicholson KS (1998). Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology*, 86, 405–420.
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, And PAV, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 33, 125–159.
- Wright IJ, Ackerly DD, Bongers F, Harms KE, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer SJ, Muller-Landau HC, Paz H, Pitman NCA, Poorter L, Silman MR, Vriesendorp CF, Webb CO, Westoby M, Wright SJ (2007). Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 99, 1003–1015.
- Yan DL, Ren YY, Lian JF, Sheng LJ (2012). Leaf functional traits and their associated characteristics of three dominant families. *Journal of Forestry Engineering*, 26(3), 34–37. [闫道良, 任燕燕, 连俊方, 盛琳杰 (2012). 3个优势科树种叶功能性状及其关联特性. 林业工程学报, 26(3), 34–37.]
- Zeng XM, Zhao P, Ouyang L, Zhu LW, Ni GY, Zhao XH (2017). Soil water use and adaptive regulation of *Schima superba* in the dry and wet seasons. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 25(2), 105–114. [曾小敏, 赵平, 欧阳磊, 朱丽薇, 倪广艳, 赵秀华 (2017). 荷木对于干湿季土壤水分的利用和适应性调节. 热带亚热带植物学报, 25(2), 105–114.]
- Zeng XL, Wang DW, Liu JP, Wang SS, Fan X (2015). Effects of slope orientation on apparent traits and chlorophyll content of three cold-season turfgrasses. *Grass Science*, 32, 1823–1831. [曾晓琳, 王大伟, 刘金平, 王思思, 范宣 (2015). 坡向对3种冷季型草坪草表观性状及叶绿素含量的影响. 草业科学, 32, 1823–1831.]
- Zeng XP, Zhao P, Cai XA, Rao XQ, Liu H, Ma L, Li CH (2006). A preliminary study on the tolerance of 25 species of South Asian tropical plants. *Journal of Beijing Forestry University*, 28(4), 92–99. [曾小平, 赵平, 蔡锡安, 饶兴权, 刘惠, 马玲, 李长洪 (2006). 25种南亚热带植物耐阴性的初步研究. 北京林业大学学报, 28(4), 92–99.]
- Zhang JL, Poorter L, Cao KF (2012). Productive leaf functional traits of Chinese savanna species. *Plant Ecology*, 213, 1449–1460.
- Zhou G, Wei X, Wu Y, Liu S, Huang Y, Yan J, Zhang D, Zhang Q, Liu J, Meng Z, Wang C, Chu G, Liu S, Tang X, Wang C (2011). Quantifying the hydrological responses to climate change in an intact forested small watershed in Southern China. *Global Change Biology*, 17, 3736–3746.
- Zhu L, Hu Y, Zhao X, Zeng X, Zhao P, Zhang Z, Ju Y (2017). The impact of drought on sap flow of cooccurring *Liquidambar formosana* Hance and *Quercus variabilis* Blume in a temperate forest, Central China. *Ecophysiology*, 10, 1828. DOI: 10.1002/eco.1828.

