



# 罗汉松科3种植物茎和根木质部水分运输、解剖结构与机械强度之间的关系

陆世通<sup>1,2</sup> 陈森<sup>1,2</sup> 李彦<sup>1,2,3</sup> 王忠媛<sup>1</sup> 潘天天<sup>1,2</sup> 叶琳峰<sup>1,2</sup> 谢江波<sup>1,2,3\*</sup>

<sup>1</sup>浙江农林大学省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 杭州 311300; <sup>2</sup>浙江农林大学林业与生物技术学院, 杭州 311300; <sup>3</sup>荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011

**摘要** 水力失效是植物干旱死亡的主要机制。量化分析水力性状的种间和器官间差异是预测树木在气候变化下的响应甚至生存能力的基础。该研究对比分析了罗汉松科3种植物器官(茎和根)水平上水力功能性状的差异, 并探讨其与解剖结构和机械强度之间的关系。在湿生同质园内选择罗汉松科3种植物, 测定了茎和根木质部水力功能性状(最大比导率( $K_s$ )和栓塞抗性( $P_{50}$ ))、解剖结构性状(管胞直径( $D_t$ ))、水力直径( $D_h$ ))、管胞密度( $N_t$ ))、管胞壁厚( $T_w$ ))、纹孔膜直径( $D_p$ )和纹孔密度( $N_p$ ))和机械强度(木材密度( $WD$ )和管胞厚度跨度比( $(t/b)^2$ ))。结果发现: (1)罗汉松科3种植物茎木质部不存在效率-安全权衡, 而根木质部存在权衡。(2)茎 $K_s$ 与 $D_p$ 显著正相关, 与 $(t/b)^2$ 和 $WD$ 无关; 茎 $P_{50}$ 与 $D_p$ 极显著负相关, 与 $(t/b)^2$ 和 $WD$ 无关。(3)根 $K_s$ 与 $D_h$ 显著正相关, 与 $T_w$ 和 $(t/b)^2$ 极显著负相关; 根 $P_{50}$ 与 $T_w$ 、 $(t/b)^2$ 和 $WD$ 均极显著正相关。在罗汉松科植物中, 根木质部性状与输水效率和栓塞抗性的密切关系是解释其存在效率-安全权衡的基础, 而茎木质部的过度建造是茎不存在效率-安全权衡的原因, 木质部的过度建造仍需要更多的实验证据。

**关键词** 栓塞; 导水率; 脆弱曲线; 管胞; 罗汉松科

陆世通, 陈森, 李彦, 王忠媛, 潘天天, 叶琳峰, 谢江波 (2021). 罗汉松科3种植物茎和根木质部水分运输、解剖结构与机械强度之间的关系. 植物生态学报, 45, 659-669. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0402

## Relationships among xylem transport, anatomical structure and mechanical strength in stems and roots of three Podocarpaceae species

LU Shi-Tong<sup>1,2</sup>, CHEN Sen<sup>1,2</sup>, LI Yan<sup>1,2,3</sup>, WANG Zhong-Yuan<sup>1</sup>, PAN Tian-Tian<sup>1,2</sup>, YE Lin-Feng<sup>1,2</sup>, and XIE Jiang-Bo<sup>1,2,3\*</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China; <sup>2</sup>College of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China; and <sup>3</sup>State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Ürümqi 830011, China

### Abstract

**Aims** Hydraulic failure is one of the primary cause of plant mortality during drought. Thus, quantitative analysis on inter-specific and inter-organ variance in hydraulic traits can help us to predict the response and even survivability of species under climate change.

**Methods** Here, three Podocarpaceae species (*Podocarpus macrophyllus*, *P. macrophyllus* var. *maki* and *Nageia nagi*) grown in a mesic common garden were studied, with xylem hydraulic function (specific hydraulic conductivity ( $K_s$ ); embolism resistance ( $P_{50}$ )), anatomical structure (tracheid diameter ( $D_t$ ); hydraulic diameter ( $D_h$ ); tracheid wall thickness ( $T_w$ ); tracheid density ( $N_t$ ); pit membrane diameter ( $D_p$ ); pit density ( $N_p$ )) and mechanical strength (wood density ( $WD$ ); tracheid thickness to span ratio ( $(t/b)^2$ )) measured. Then, we analyzed hydraulic traits variance at the organ level (stem and root) in three Podocarpaceae species, and investigated the relationships among xylem hydraulic traits, anatomical structure and mechanical strength in stems and roots.

**Important findings** We found that: 1) The stem xylem in three Podocarpaceae species exhibited no safety-efficiency trade-off. In contrast, the root xylem exhibited safety-efficiency trade-off. 2) For stems,  $K_s$  was positively correlated with  $D_p$ , but decoupled with stem  $WD$  and  $(t/b)^2$ ; Stem  $P_{50}$  was negatively correlated with  $D_p$ , but not correlated with  $WD$  and  $(t/b)^2$ . 3) For roots,  $K_s$  was positively correlated with hydraulic diameter, but negatively correlated with root  $T_w$  and  $(t/b)^2$ ; Root  $P_{50}$  was positively correlated with  $T_w$ ,  $(t/b)^2$  and  $WD$ . Root xylem

收稿日期Received: 2020-12-04 接受日期Accepted: 2021-03-17

基金项目: 国家自然科学基金(31770651、41730638和31901280)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31770651, 41730638 and 31901280).

\* 通信作者Corresponding author (0208xiejiangbo@163.com)

traits exhibited strong relationships with both  $K_s$  and  $P_{50}$ , demonstrating its cause-and-effect basis for the safety-efficiency tradeoff. On the other hand, the absence of safety-efficiency tradeoff in stems may be attributed to the overbuilt xylem of Podocarpaceae. More experimental evidence on the overbuilding of xylem is desired in the future study.

**Key words** embolism; hydraulic conductivity; vulnerability curve; tracheid; Podocarpaceae

Lu ST, Chen S, Li Y, Wang ZY, Pan TT, Ye LF, Xie JB (2021). Relationships among xylem transport, anatomical structure and mechanical strength in stems and roots of three Podocarpaceae species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 659-669. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0402

目前气候模型预测全球范围内干旱频率和强度都将增加(IPCC, 2013; Dietrich *et al.*, 2019)。与干旱和高温有关的森林死亡事件在全球均有案例, 从热带雨林到北方寒带森林, 森林生长和死亡都对干旱高度敏感(Allen, 2009; Choat *et al.*, 2012, 2018)。树木干旱死亡的机制主要有水力失效和碳饥饿(McDowell *et al.*, 2008)。最近越来越多的研究支持水力失效是导致树木干旱死亡的原因(Rowland *et al.*, 2015; Anderegg *et al.*, 2016; Adams *et al.*, 2017)。因此, 预测干旱对不同物种的影响就需要了解植物水力功能性状的种间差异(McElrone *et al.*, 2004; Rosas *et al.*, 2019)。

木质部水分运输效率( $K_s$ )和导水率损失达到50%时的木质部水势( $P_{50}$ )是植物的两个重要水力功能性状(Brodribb & Field, 2000; Zhu & Cao, 2009; Schumann *et al.*, 2019)。 $P_{50}$ 代表了木质部抵抗栓塞的能力, 是确定木本物种耐旱极限的一个至关重要的性状(Choat *et al.*, 2012)。此外, 栓塞抗性在不同分类群中差异很大, 即使是生长在相同条件下的近缘物种也存在显著差异, 栓塞抗性的变异是木质部输水效率-安全权衡存在的原因之一(van der Willigen *et al.*, 2000; McCulloh *et al.*, 2019)。

目前植物茎/根木质部相关的研究表明, 管道结构与其输水效率 and 安全性高度相关, 效率与安全在单个管道上的权衡导致在组织水平上的效率-安全权衡: 更高的栓塞抗性意味着更低的输水效率(Hacke *et al.*, 2006, 2017)。管道直径决定了木质部输水效率, 影响了冻融胁迫引起的栓塞脆弱性, 并在较小程度上影响了干旱胁迫引起的栓塞脆弱性(Pittermann & Sperry, 2003, 2006; Choat *et al.*, 2011; Hacke *et al.*, 2017)。然而, 目前一些研究无法证实大直径管道对于干旱引起的栓塞具有更高的脆弱性(Lens *et al.*, 2011; Schuldt *et al.*, 2016; Schumann *et al.*, 2019)。因此, 木质部输水效率-安全权衡存在与否仍有争议。有研究表明: 对于水分胁迫引起的栓塞, 效

率-安全权衡可以用纹孔来解释(Tyree & Zimmermann, 2002; Sperry *et al.*, 2006; Schoonmaker *et al.*, 2010)。在Hacke和Jansen (2009)的研究中, 裸子植物栓塞抗性与纹孔塞和纹孔口的相对大小有关。然而, 也有研究表明北方针叶树的纹孔输水效率与栓塞抗性之间只存在微弱的联系, 而南半球的针叶树并没有相关性(Hacke *et al.*, 2004; Pittermann *et al.*, 2010)。

水力功能性状与木质部的机械强度是相互依赖的。在针叶树中尤其明显, 因为针叶树的管胞不仅具有输水功能, 而且还具有对植物体的机械支持功能(Hacke *et al.*, 2001; Pittermann *et al.*, 2006a)。目前的研究表明了木材密度和管道厚度跨度比(管道厚度 $t$ 与管腔跨度 $b$ 的比值)与栓塞抗性有关(Hacke *et al.*, 2001; Pittermann *et al.*, 2006a; Lachenbruch & McCulloh, 2014)。因此, 机械强度也需要支持维管网络, 阻止因木质部负压引起的管道内爆(Pittermann *et al.*, 2006a; Fan *et al.*, 2017)。管道长度、直径和壁厚以及木材密度都会影响木质部输水效率和栓塞抗性以及管道强度(Sperry *et al.*, 2006)。Baas等(2004)提出木质部“权衡”三角形, 权衡可能存在于木质部输水效率、安全性和机械强度之间。权衡可能会因木质部的过度建造而消失, 例如罗汉松科植物木质部相对于栓塞抗性有着更大的密度、厚度跨度之比, 且与栓塞抗性解耦联(Pittermann *et al.*, 2006a; Brodribb, 2011)。

目前的研究集中于木本植物茎木质部性状的研究, 由于根深埋于土壤中, 比地上植物器官更难接近, 并且根的建筑复杂性为样品采样和标准水力测量方案带来了不确定性(Peters *et al.*, 2020)。关于根木质部解剖和机械性状如何影响水分输送的研究仍较为欠缺(Pratt *et al.*, 2007a; Rodriguez-Dominguez *et al.*, 2018; Peters *et al.*, 2020)。同时根是植物水力学途径的重要组成成分, 负责向所有地表植物组织输送水分(Rodriguez-Dominguez & Brodribb, 2020), 特别是在干旱时期, 针叶树维持生存依赖于已建立

的根(Mackay *et al.*, 2020)。

本研究对比了罗汉松科3种植物茎和根在水力功能和木质部解剖结构性状的差异, 并试图阐明3种植物茎和根水分运输与解剖结构和机械强度之间的关系。木质部输水效率量化为最大比导率, 木质部安全性量化为栓塞抗性( $P_{50}$ ), 同时测量了相应的木质部解剖性状包括管胞直径、水力直径、管胞壁厚、管胞密度、纹孔膜直径、纹孔密度。用木材密度和管胞厚度跨度比来量化茎和根机械强度。根据木质部水分运输与解剖结构和机械强度的关系, 我们提出了两个问题: (1)在罗汉松科植物木质部是否存在效率-安全权衡, 这种权衡在茎和根之间是否有区别; (2)解剖结构和机械强度等性状如何影响木质部的输水效率和安全性之间的关系。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地概况

本研究在浙江省杭州市临安区湿生同质园内进行, 同质园(30.26° N, 119.73° E)位于浙江省西北部的天目山地区。天目山地区地处南方丘陵地带, 亚热带季风气候, 年降水量1 390–1 870 mm, 年平均气温14 °C, 最冷月平均气温–2.6–3.4 °C, 极端最低气温在–20.2––13.1 °C, 最热月平均气温19.9–28.1 °C, 极端最高气温29.1–38.2 °C, 无霜期209–235天。年日照时间为1 550–2 000 h, 年太阳辐射3 270–4 460 MJ·m<sup>–2</sup>。

### 1.2 研究材料

本研究的目标树种为罗汉松科植物罗汉松(*Podocarpus macrophyllus*)、短叶罗汉松(*P. macrophyllus* var. *maki*)和竹柏(*Nageia nagi*)。在2018年11月间采样, 采样时间为8:00–11:00。所选植物立地条件基本一致, 生长状况良好(表1)。每株树至少采集3个树冠朝南方向1–2年生的枝条, 长度约1.5 m。在取

枝条的正下方土壤中挖掘取根, 一般选择位于土层下10–20 cm深, 根直径在4–6 mm, 长度在40–60 cm的输水根, 小心地将根从土壤中取出并防止根木质部损伤。枝条和根在取样后迅速将其放入装有蒸馏水的黑色收纳箱中, 并用黑色塑料袋罩住并立即带回实验室。

## 1.3 研究方法

### 1.3.1 茎/根木质部输水效率和栓塞抗性

所有茎段或根段均在水下剪取一段。茎段平均长度为133.8 mm ( $SE = 1.78$ ); 根段平均长度为140.4 mm ( $SE = 6.28$ )。所有侧枝或侧根均被剪断, 并用螺旋密封胶带将产生的疤痕封闭。在进行水力测量之前, 用电子卡尺测定茎段或根段的长度和两端的直径。茎段的平均直径为4.01 mm ( $SE = 0.12$ ), 根段的平均直径为4.02 mm ( $SE = 0.25$ )。然后小心地将茎段或根段基部上部2–3 cm的表皮剥离。该部分连接到木质部导水率与栓塞测量系统 XYL'EM-Plus (Bronkhorst, Montigny-les-Cormeilles, France), 用于测量导水率。测量溶液为20 mmol·L<sup>–1</sup> KCl + 1 mmol·L<sup>–1</sup> CaCl<sub>2</sub>溶液(周洪华等, 2012; 刘存海等, 2014)。在高压(120 kPa)下反复冲刷10 min, 以确保潜在栓塞被清除, 直到达到最大导水率, 该过程反复进行直到最大导水率不再变化。在低压(6 kPa)下测量茎段或根段的最大导水率( $K_{hmax}$ , kg·m·MPa<sup>–1</sup>·s<sup>–1</sup>) (Pratt *et al.*, 2007b; Schoonmaker *et al.*, 2010; Johnson *et al.*, 2016; Schumann *et al.*, 2019)。采用Xylwin 3.2软件对其导水率和流量数据进行分析。根据所测的最大导水率和茎段或根段的长度, 最大比导率( $K_s$ , kg·m<sup>–1</sup>·MPa<sup>–1</sup>·s<sup>–1</sup>)通过 $K_{hmax}$ 除以无髓和树皮的基部边材横截面积得到(Hajek *et al.*, 2016; Schuldt *et al.*, 2016)。

使用空气注入法(双端压力套技术)构建茎段或根段的脆弱性曲线。过去的研究表明了使用此法可

表1 罗汉松科3种植物采样点及样树的基本特征(平均值±标准误)

Table 1 Basic characteristics of the sampling plots and trees of three Podocarpaceae species (mean ± SE)

树种 Species	海拔 Altitude (m)	坡向 Slope direction	坡度 Slope (°)	土壤类型 Soil type	土壤含水量 Soil water content (%)	土壤容重 Soil bulk density (g·cm <sup>–3</sup> )	树高 Tree height (m)	胸径 DBH (cm)
罗汉松 <i>Podocarpus macrophyllus</i>	42.47 ± 0.23	西南 SW	3	黄红壤亚类 Yellow red soil subclass	36.87 ± 1.81	1.22 ± 0.15	5.93 ± 0.42	13.50 ± 1.55
短叶罗汉松 <i>P. macrophyllus</i> var. <i>maki</i>	39.40 ± 0.44	西南 SW	8	黄红壤亚类 Yellow red soil subclass	35.24 ± 1.75	1.20 ± 0.10	2.89 ± 0.32	11.99 ± 1.54
竹柏 <i>Nageia nagi</i>	41.48 ± 0.20	西南 SW	1	黄红壤亚类 Yellow red soil subclass	36.34 ± 1.74	1.23 ± 0.08	3.66 ± 0.18	8.52 ± 0.64

DBH, diameter at breast height; SW, southwest.

以获得可靠的水力脆弱性曲线(Ennajeh *et al.*, 2011)。在确定 $K_{hmax}$ 后, 将茎段或根段放入长度约为8 cm的双端压力套中, 与所加压力平衡。然后将茎段或根段从压力套上取下, 用测量 $K_{hmax}$ 的方法测量加压后的导水率( $K_h$ ,  $kg \cdot m \cdot MPa^{-1} \cdot s^{-1}$ )。这个过程以0.2或0.3 MPa的增量重复进行(取决于植物或器官), 直到 $K_h$ 降至最大值的10%以下(Johnson *et al.*, 2016; Schumann *et al.*, 2019)。导水率损失百分比计算如下:  $PLC = 100 \times (1 - K_h/K_{hmax})$ 。在R语言中使用“fitplc”软件包拟合PLC与水势之间的脆弱性曲线(Ogle *et al.*, 2009; Duursma & Choat, 2017), 通过getPx函数从曲线中提取对应的 $P_{50}$ 。

### 1.3.2 木质部解剖结构

从测定导水率的茎段或根段上截取一段用于测定木质部解剖结构特征。样品固定软化之后, 采用石蜡切片法将其制成永久切片(张军周等, 2013)。所有样品的横切面使用Leica DM3000显微镜(Leica Microsystems CMS GmbH, Wetzlar, Germany)在50倍镜和400倍镜下摄像。所有样品的纵切面在400倍镜放大下进行摄像。使用Image J图像处理软件分析照片。测量参数包括管胞直径( $D_t$ ,  $\mu m$ ), 管胞密度( $N_t$ ,  $mm^{-2}$ ), 管胞壁厚( $T_w$ ,  $\mu m$ ), 纹孔膜直径( $D_p$ ,  $\mu m$ ), 纹

孔密度( $N_p$ ,  $mm^{-2}$ )。由于管胞近似于椭圆, 根据Lewis等(1992)给出的公式 $D = [32 \times (a \times b)^3 / (a^2 + b^2)]^{1/4}$ , 从椭圆的主轴( $a$ )和次轴( $b$ )计算出 $D_t$ 。根据Tyree和Zimmermann (2002)给出的公式, 水力直径( $D_h = \sum D^5 / \sum D^4$ ), 通过导管直径计算出 $D_h$ 。对于管胞厚度跨度比( $(t/b)^2$ ), 随机选取4张400倍镜放大的横切面照片, 测量所有的管胞, 直到测量到50个管胞。其中 $t$ 为相邻管胞的共同壁厚, 通过直接测量得到,  $b$ 为管胞腔直径, 通过椭圆的主轴和次轴计算得到(Hacke *et al.*, 2001; Pratt *et al.*, 2007a)。选取400倍镜放大的茎和根纵切面图各4张, 测量纹孔面积, 将面积转化为 $D_p$ , 并估算每个管胞上的 $N_p$  (Pittermann *et al.*, 2006b)。

### 1.3.3 木材密度

根据Hacke等(2000)的方法测量茎和根的木材密度(WD), 对用于测定脆弱性曲线的茎和根木材密度进行测量。将木材样品树皮用剃刀除去后浸没在蒸馏水中。采用阿基米德原理确定木材样品的新鲜体积。然后将样品放置在75 °C的烘箱烘48 h, 测量其干质量。木材密度即为干质量与新鲜体积之比。

### 1.3.4 统计分析

罗汉松科植物茎和根水力性状单因素方差分析

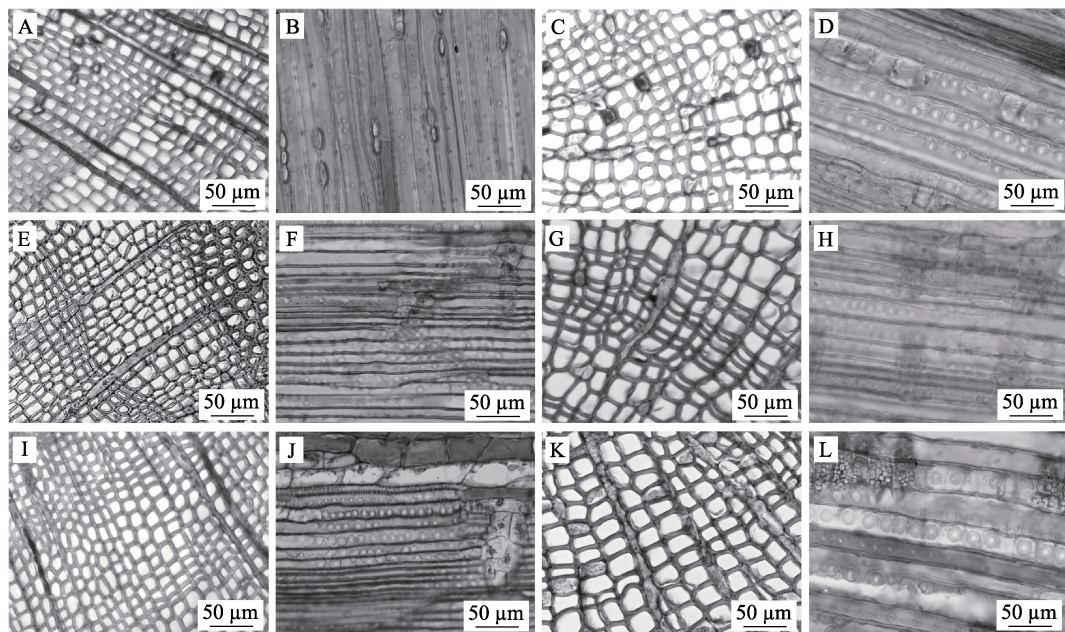


图1 三种罗汉松科植物木材解剖横切面和纵切面光学显微镜图像。A–D, 罗汉松茎横切图和纵切图、根横切图和纵切图。E–H, 短叶罗汉松茎横切图和纵切图、根横切图和纵切图。I–L, 竹柏茎横切图和纵切图、根横切图和纵切图。

Fig. 1 Examples of light microscopy images of transverse and vertical sections of wood anatomy of three Podocarpaceae species. A–D, Transverse sections and vertical sections of stem, transverse sections and vertical sections of root in *Podocarpus macrophyllus*. E–H, Transverse sections and vertical sections of stem, transverse sections and vertical sections of root in *P. macrophyllus* var. *maki*. I–L, Transverse sections and vertical sections of stem, transverse sections and vertical sections of root in *Nageia nagi*.



(ANOVA)、木质部性状相关分析、图表制作等均在 R 3.6.3 中完成。

## 2 结果和分析

### 2.1 输水效率与安全

罗汉松科3种植物茎 $K_s$ 没有显著差异(罗汉松,  $(0.38 \pm 0.02) \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 短叶罗汉松,  $(0.30 \pm 0.04) \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 竹柏,  $(0.29 \pm 0.01) \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )。茎 $P_{50}$ 在3种植物之间存在显著差异, 罗汉松( $-4.75 \pm 0.09 \text{ MPa}$ )和短叶罗汉松茎 $P_{50}$ ( $-5.06 \pm 0.25 \text{ MPa}$ )显著低于竹柏( $-3.85 \pm 0.26 \text{ MPa}$ ) (图2)。根 $K_s$ 越大的物种, 其根 $P_{50}$ 越高(图2)。罗汉松根 $K_s$  ( $(3.56 \pm 0.25) \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ )最大, 其根 $P_{50}$  ( $-0.72 \pm 0.05 \text{ MPa}$ )也显著高于短叶罗汉松( $-1.32 \pm 0.14 \text{ MPa}$ )和竹柏( $-2.60 \pm 0.09 \text{ MPa}$ ) (图2)。

3种植物茎 $K_s$ 显著小于根 $K_s$ , 茎 $P_{50}$ 显著低于根 $P_{50}$  (图2)。

### 2.2 木质部解剖结构

竹柏茎 $D_t$ 和 $T_w$ 显著大于罗汉松(图3A、3D)。罗汉松根 $D_t$ 最大, 根 $T_w$ 最小(图3A、3D)。对比茎和根管胞结构, 根 $D_t$ 和 $T_w$ 显著大于茎(图3A、3D)。相反, 茎 $N_t$ 显著大于根(图3C)。

短叶罗汉松茎 $D_p$ 显著小于罗汉松和竹柏, 竹柏茎 $N_p$ 显著大于罗汉松和短叶罗汉松(图3E、3F)。罗汉松和竹柏根 $D_p$ 显著大于短叶罗汉松(图3E)。对比茎和根纹孔结构, 根 $D_p$ 更大、 $N_p$ 更小(图3E、3F)。

### 2.3 木质部机械功能

3种植物的茎 $WD$ 和 $(t/b)^2$ 没有显著差异(图4B)。竹柏根 $WD$ 显著大于罗汉松和短叶罗汉松, 短叶罗

汉松和竹柏根 $(t/b)^2$ 显著大于罗汉松(图4)。罗汉松和短叶罗汉松茎 $WD$ 显著大于根(图4A)。3种植物茎 $(t/b)^2$ 均显著大于根(图4B)。

### 2.4 木质部输水效率和安全性的关系

罗汉松科3种植物茎 $K_s$ 和 $P_{50}$ 无关( $p > 0.05$ , 图5A), 而根木质部存在效率-安全权衡( $p < 0.05$ , 图5B)。

基于先前发表的研究, 收集了12种罗汉松科植物的茎和5种罗汉松科植物根 $K_s$ 和 $P_{50}$ 的数据。综合分析表明, 12种罗汉松科植物茎 $K_s$ 和 $P_{50}$ 无关( $p > 0.05$ , 图5C); 5种罗汉松科植物根 $K_s$ 和 $P_{50}$ 无关( $p > 0.05$ , 图5D)。

### 2.5 木质部性状之间的相关性

茎 $K_s$ 与 $D_p$ 显著正相关( $p < 0.05$ ), 与 $D_t$ 和 $T_w$ 无相关关系( $p > 0.05$ , 图6A)。此外,  $K_s$ 与茎的机械强度( $WD$ 和 $(t/b)^2$ )相关性不显著( $p > 0.05$ , 图6A)。茎 $P_{50}$ 与 $D_p$ 显著负相关( $p < 0.05$ ), 与根 $T_w$ 、 $(t/b)^2$ 和 $WD$ 无相关关系( $p > 0.05$ , 图6A)。

根 $K_s$ 与 $D_h$ 显著正相关( $p < 0.05$ ), 与 $D_p$ 无相关关系( $p > 0.05$ , 图6B)。根 $K_s$ 与 $(t/b)^2$ 和 $T_w$ 极显著负相关( $p < 0.01$ , 图6B)。根 $P_{50}$ 与 $D_t$ 和 $D_p$ 均无相关关系( $p > 0.05$ ), 与根的机械强度( $WD$ 和 $(t/b)^2$ )极显著正相关( $p < 0.01$ ), 与根 $T_w$ 极显著正相关( $p < 0.01$ , 图6B)。并且, 根 $T_w$ 与 $(t/b)^2$ 和 $WD$ 相关性极显著( $p < 0.01$ ), 即管胞壁厚, 管胞 $(t/b)^2$ 和 $WD$ 越大, 栓塞抗性也越强( $p < 0.01$ , 图6B)。

## 3 讨论

### 3.1 茎和根的水力功能性状

罗汉松科3种植物茎中, 短叶罗汉松是茎栓塞

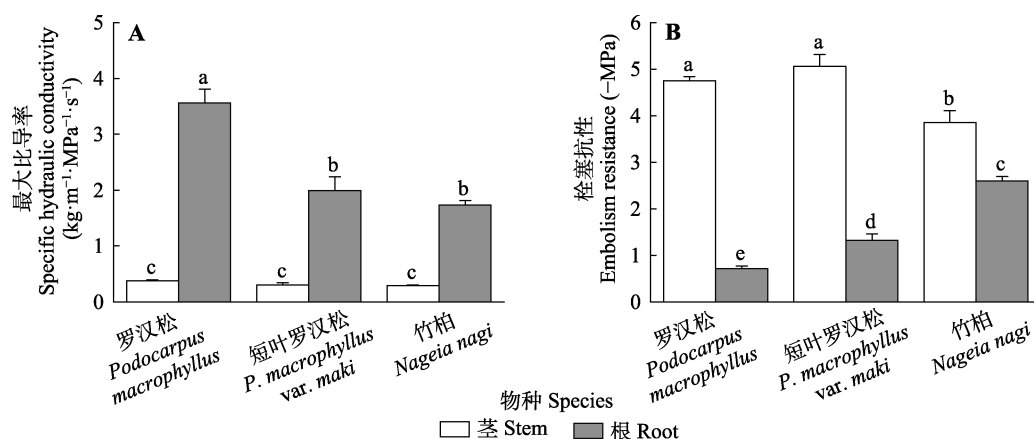


图2 罗汉松科3种植物的水力功能性状图(平均值±标准误,  $n = 7$ )。不同小写字母表示在 $p \leq 0.05$ 水平上差异显著。

Fig. 2 Hydraulic functional traits of three Podocarpaceae species (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). Different lowercase letters indicate significant differences at  $p \leq 0.05$  level.

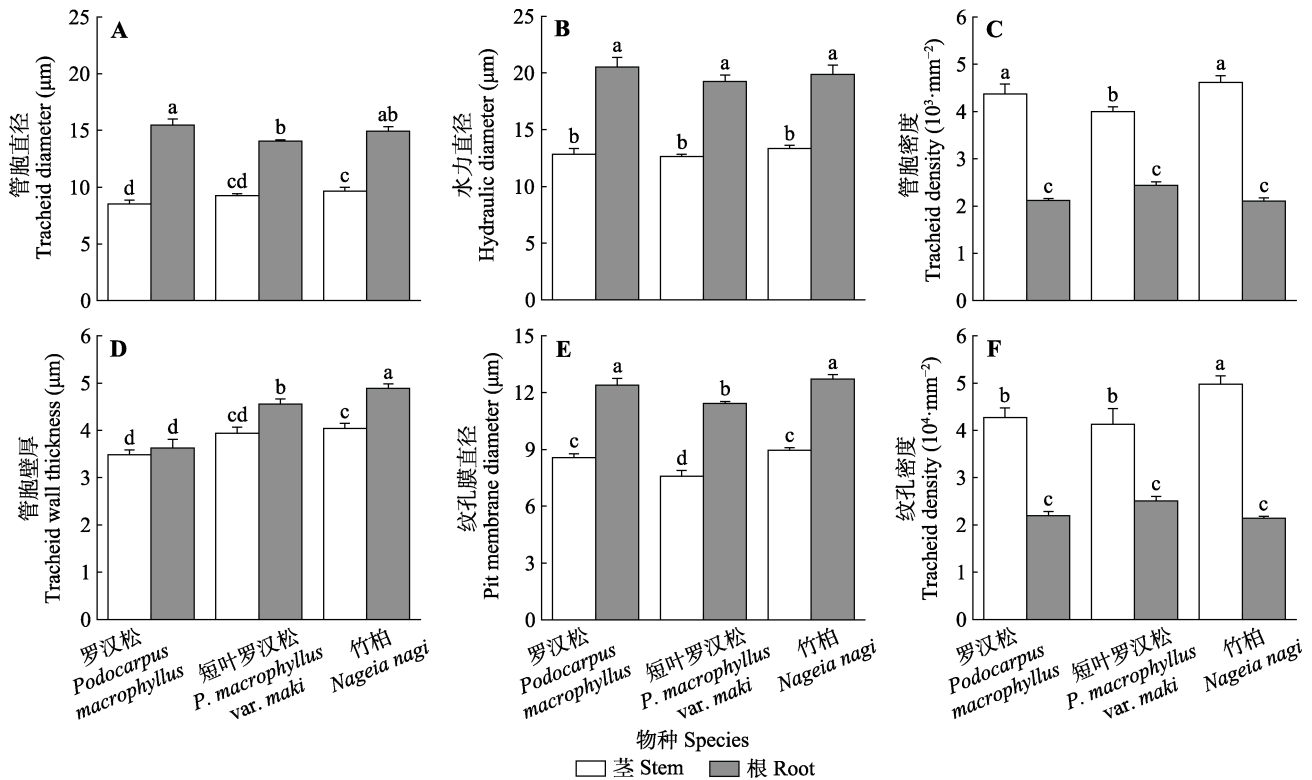


图3 罗汉松科3种植物木质部解剖结构图(平均值±标准误,  $n = 7$ )。不同小写字母表示在 $p \leq 0.05$ 水平上差异显著。  
 Fig. 3 Xylem anatomical structure of three Podocarpaceae species (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). Different lowercase letters indicate significant differences at  $p \leq 0.05$  level.

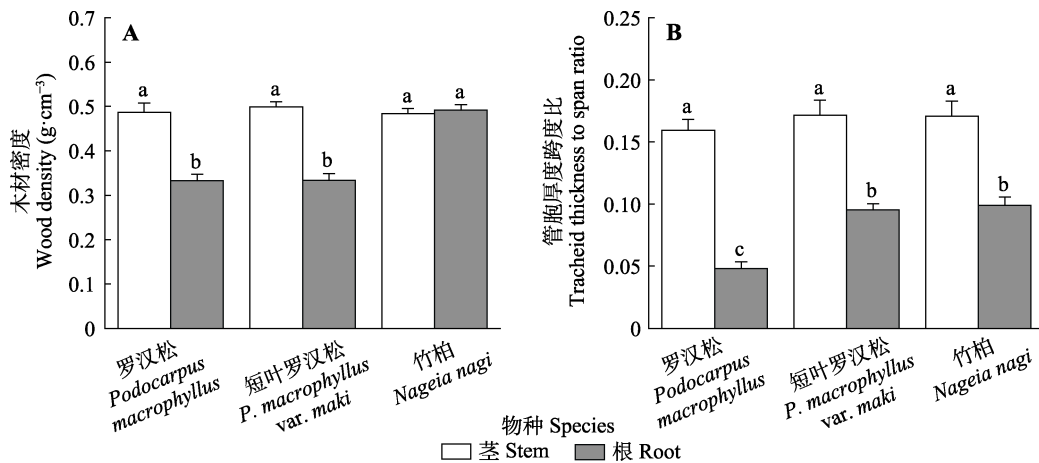


图4 罗汉松科3种植物木质部机械强度图(平均值±标准误,  $n = 7$ )。不同小写字母表示在 $p \leq 0.05$ 水平上差异显著。  
 Fig. 4 Xylem mechanical traits of three Podocarpaceae species (mean  $\pm$  SE,  $n = 7$ ). Different lowercase letters indicate significant differences at  $p \leq 0.05$  level.

抗性最强的物种, 与Brodribb和Hill (1999)所报道的 *P. lawrencei* 近似( $P_{50}$ , -5.6 MPa); 而竹柏茎栓塞抗性最弱(图2B)。根栓塞抗性有明显差异, 竹柏根栓塞抗性最强, 罗汉松最弱(图2B)。竹柏的管胞壁厚和木材密度最大, 其栓塞抗性也最高(图3D, 图4A), 与之前的研究结果相同, 即栓塞抗性的增加与木材密度和管胞壁厚的增加相关(Hacke *et al.*, 2001;

Fichot *et al.*, 2010; Rosas *et al.*, 2019)。

罗汉松科3种植物根管胞和纹孔膜直径均比茎大(图3A、3E), 导致根的输水效率比茎更高, 但根高效的木质部更易引起栓塞发生和扩散(Loepfe *et al.*, 2007; Schulte *et al.*, 2015)。因此, 在水力功能方面表现为根栓塞抗性比茎弱(图2B), 导水率比茎高(图2A; Maherali *et al.*, 2006; Pratt *et al.*, 2007a; Hacke &

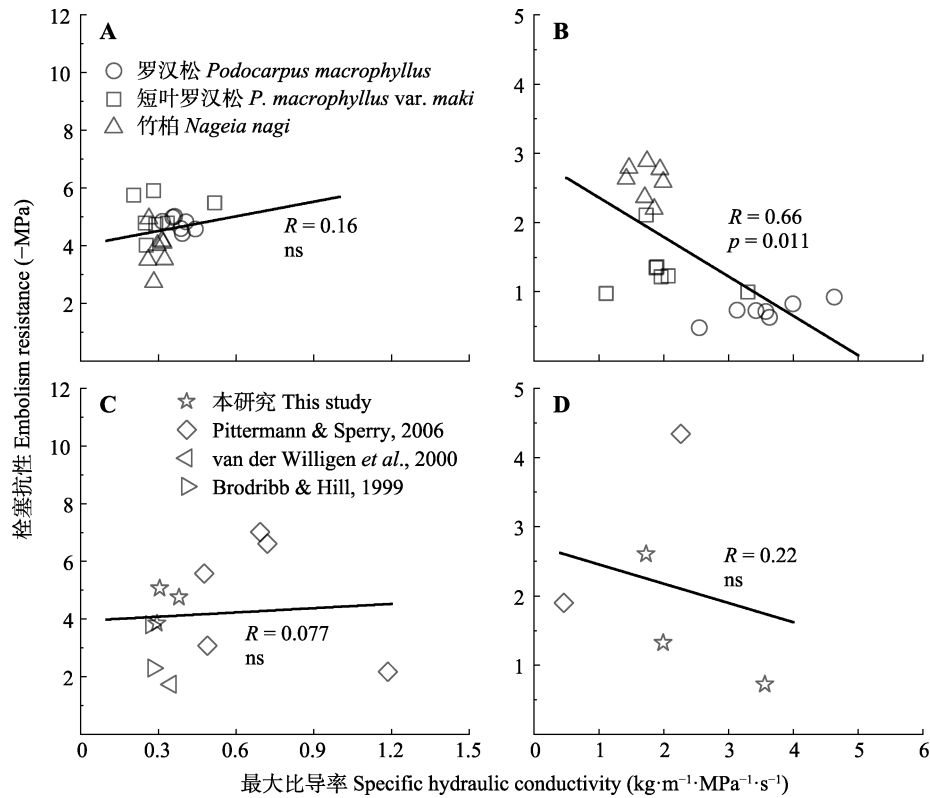


图5 罗汉松科植物木质部输水效率与栓塞抗性的关系。A, 本研究罗汉松科3种植物茎。B, 本研究罗汉松科3种植物根。C, 罗汉松科12种植物茎(数据来源于Brodrribb和Hill (1999), van der Willigen等(2000), Pittermann和Sperry (2006))。D, 罗汉松科5种植物根(数据来源于Pittermann和Sperry (2006))。ns, 没有显著关系。

**Fig. 5** Relationship between hydraulic conductivity and embolism resistance in the three Podocarpaceae species. **A**, The stems of three Podocarpaceae species in this paper. **B**, The roots of three Podocarpaceae species in this paper. **C**, The stems of twelve Podocarpaceae species (Data from Brodrribb & Hill (1999), van der Willigen *et al.* (2000), Pittermann & Sperry (2006)). **D**, The roots of five Podocarpaceae species (Data from Pittermann & Sperry (2006)). ns, non-significant relationships.

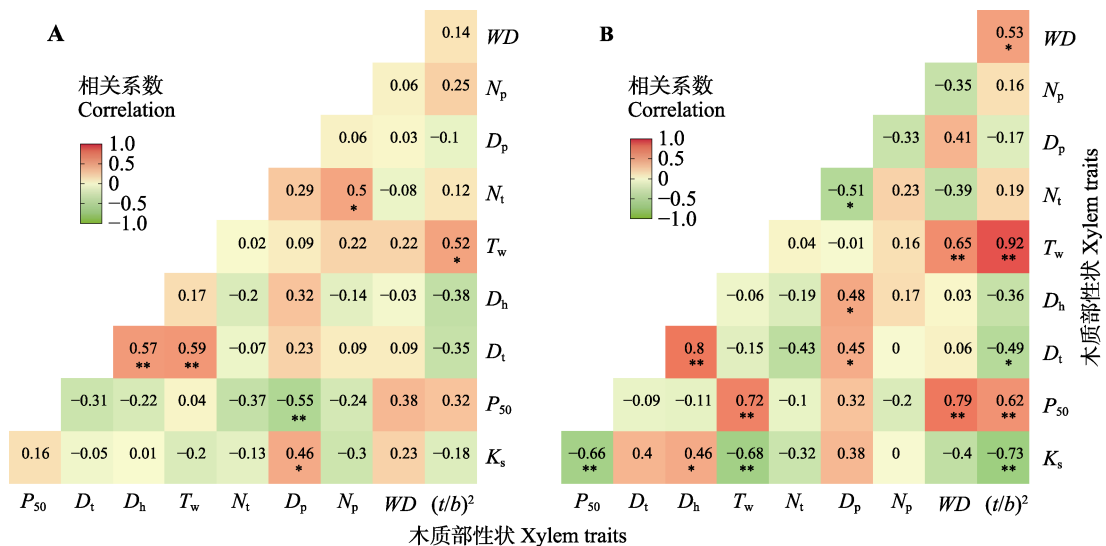


图6 罗汉松科植物10个木质部性状之间的相关性分析。A, 茎木质部性状。B, 根木质部性状。\*,  $p \leq 0.05$ ; \*\*,  $p \leq 0.01$ 。Dh, 水力直径( $\mu\text{m}$ ); Dp, 纹孔膜直径( $\mu\text{m}$ ); Dt, 管胞直径( $\mu\text{m}$ ); Ks, 最大比导率( $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ); Np, 纹孔密度( $\text{mm}^{-2}$ ); Nt, 管胞密度( $\text{mm}^{-2}$ ); P50, 导水率损失50%时的水势( $-\text{MPa}$ ); Tw, 管胞厚度( $\mu\text{m}$ ); WD, 木质部密度( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ );  $(t/b)^2$ , 管胞厚度跨度比。

**Fig. 6** Correlation analysis of ten xylem traits in Podocarpaceae species. **A**, Xylem traits of stem. **B**, Xylem traits of root. \*,  $p \leq 0.05$ ; \*\*,  $p \leq 0.01$ . Dh, hydraulic diameter ( $\mu\text{m}$ ); Dp, pit membrane diameter ( $\mu\text{m}$ ); Dt, tracheid diameter ( $\mu\text{m}$ ); Ks, specific hydraulic conductivity ( $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ); Np, pit density ( $\text{mm}^{-2}$ ); Nt, tracheid density ( $\text{mm}^{-2}$ ); P50, the xylem water potential causing 50% loss of hydraulic conductivity ( $-\text{MPa}$ ); Tw, tracheid wall thickness ( $\mu\text{m}$ ); WD, wood density ( $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ );  $(t/b)^2$ , tracheid thickness to span ratio.

Jansen, 2009; Johnson *et al.*, 2016)。根更低的机械强度也意味着其管道强度更弱(图4)。上述结果代表了根可能是土壤到叶片水分运输通道的脆弱环节(McElrone *et al.*, 2004; Maherali *et al.*, 2006)。根比茎更脆弱可以允许植物在树干或枝条未发生空化的情况下先关闭气孔,从而延迟不可逆的木质部损害(Martin-StPaul *et al.*, 2017; Choat *et al.*, 2018)。

### 3.2 茎和根木质部输水效率-安全权衡

本研究中罗汉松科3种植物茎木质部不存在效率-安全权衡。对已发表的罗汉松科12种树种的数据进行分析,发现它们的茎木质部也不存在权衡(Brodribb & Hill, 1999; van der Willigen *et al.*, 2000; Pittermann & Sperry, 2006; Gleason *et al.*, 2016)。而本研究罗汉松科3种植物根木质部存在权衡。McElrone等(2004)对*Juniperus ashei*的研究也表明深根和浅根输水效率 and 安全性之间存在权衡。从效率和安全性的权衡来看,根比茎更可能实现权衡(Hacke & Jansen, 2009)。首先,茎木质部的结构异质性会改变输水效率 and 安全性之间的关系(Mayr & Cochard, 2003)。其次,对于多数针叶树而言,根的管胞较宽较长,纹孔较大(Hacke & Jansen, 2009; Schulte *et al.*, 2015),上述结构提高了根的输水效率,降低了栓塞抗性。本研究罗汉松科3种植物根管胞更宽、纹孔更大、木材密度和管胞厚跨比更小(图3,图4)。此外,其他木质部特有的权衡可能会混淆效率-安全权衡关系(Gleason *et al.*, 2016)。

### 3.3 木质部输水效率和安全性的决定因素

本研究表明茎管胞直径与输水效率和栓塞抗性没有联系,而纹孔膜直径会影响茎输水效率和栓塞抗性(图6A),茎纹孔膜直径越大,输水效率就越大,栓塞抗性就越弱。Hacke和Jansen (2009)研究表明在北方松科3种植物中,茎纹孔膜直径与输水效率显著正相关,本研究结果与之相似。考虑到复杂的纹孔结构包括纹孔膜孔隙分布、纹孔深度和纹孔塞-塞缘结构等,都会影响输水效率和栓塞抗性(Domec *et al.*, 2006; Pittermann *et al.*, 2010; Schulte *et al.*, 2015)。需要更多的工作来充分理解针叶树种纹孔结构和功能的差异及其与木质部输水效率和安全性的关系。

罗汉松科植物茎机械性状( $WD$ ,  $(t/b)^2$ )与茎输水效率和栓塞抗性无关,无论是细胞水平( $(t/b)^2$ ),还是组织水平( $WD$ )(图6)。本研究结果与Pittermann等

(2006a)对罗汉松科植物的研究结果相似,其栓塞抗性与机械强度参数无关。Pittermann等(2006a)将这种现象归因于罗汉松科植物过度建造的木材:由于自身栓塞保护作用,木材抗旱成本高且输水效率低下,在细胞水平上体现为厚度跨度之比(图4B),组织水平上体现为更大的木材密度(图4A)。木材的过度建造在竹柏上尤为明显,因为它具有远低于罗汉松和短叶罗汉松的栓塞抗性,却拥有与罗汉松和短叶罗汉松相当的木材密度和管胞厚度跨度比,导致罗汉松科植物茎机械强度与茎栓塞抗性解耦联(图4)。

根管胞水力直径与根输水效率显著正相关但与栓塞抗性无关(图6B),与以往的研究结果(Sperry *et al.*, 2006; Schuldt *et al.*, 2016)一致,即管胞直径在提高输水效率的同时并不会显著影响安全性(Tyree *et al.*, 1994)。根栓塞抗性与管胞厚度跨度比显著正相关,与Sperry等(2006)的研究结论相似。而根管胞厚度跨度比的增加显著降低了根输水效率(图6B),意味着根输水效率和栓塞抗性与管胞厚度跨度比之间存在显著的权衡。根栓塞抗性也与组织水平上的机械强度( $WD$ )密切正相关(图6B)。另外,在根管胞壁厚与管胞厚度跨度比和木材密度之间存在密切的联系(图6B),表明根管胞壁加厚是根机械强度增加的主因。与Fichot等(2010)的研究结果相似,本研究也发现根管胞壁加厚与栓塞抗性的增强密切相关,根管胞壁加厚可以加固根脆弱的管道,增强根的机械强度,从而增强了根栓塞抗性。因此,对管胞壁较高的碳投入以弥补较大管道脆弱的栓塞抗性或许是植物应对干旱胁迫的策略(Hacke *et al.*, 2001; Larter *et al.*, 2017)。此外,管胞壁加厚会影响纹孔膜性能包括纹孔膜孔隙和厚度,而纹孔膜厚度的增加与木质部栓塞抗性有关(Jansen *et al.*, 2009; Li *et al.*, 2016)。

本研究的罗汉松科3种植物根木质部存在效率-安全权衡,但茎木质部不存在(图5,图6)。根木质部存在权衡的原因可能与管胞壁厚和根管胞厚度跨度比有关,因为这两个性状都显示出与根输水效率和栓塞抗性的密切关系。Lens等(2011)对7种槭属(*Acer*)植物的研究表明木质部的关键性状与输水效率和栓塞抗性的密切关系是解释安全-效率权衡的基础。对木质部性状的相关性分析表明了根输水效率和栓塞抗性对结构需求是对立的,例如根管胞厚度跨度比、管胞壁厚和木材密度是与更强栓塞抗性和更低输水效率相关的性状,管胞直径和水力直径是与更



高输水效率和更弱栓塞抗性相关的性状。本研究与 Lens 等(2011)的结论是相容的。茎输水效率和栓塞抗性 with 纹孔膜直径之间存在权衡, 但是因栓塞保护作用而过度建造的高密度木材可能会混淆效率-安全权衡(图6A)。因此, 效率-安全权衡依赖于木质部维管束网络性状之间的联系而不能归因于单一因素 (Loepfe *et al.*, 2007)。

## 4 结论

本研究证明在罗汉松科3种植物中: (1)根木质部存在效率-安全权衡。这种权衡与根管胞壁厚、管胞厚度跨度比和木材密度(根机械强度)密切相关, 并且根管胞壁加厚是根机械强度增强的主因。其次, 与茎相比, 根有更大的管胞和纹孔, 更小的管胞厚度跨度比和木材密度, 上述结构提高了根输水效率, 同时降低了栓塞抗性。(2)茎木质部不存在效率-安全权衡, 茎木材密度和管胞厚度跨度比均与其栓塞抗性无关, 暗示着罗汉松科茎木质部可能是过度建造的。上述结果表明效率和安全对多种结构需求的对立关系是权衡存在的结构基础, 并且在茎和根性状网络分析中得到了进一步证实。网络分析的结果强调了植物输水效率和栓塞抗性是由多种木质部性状共同决定的, 而不能归因于单个解剖结构。

**致谢** 感谢荒漠与绿洲生态国家重点实验室开放基金资助。

## 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, *et al.* (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 1285-1291.
- Allen CD (2009). Climate-induced forest dieback: an escalating global phenomenon. *Unasylva*, 60, 43-49.
- Anderegg WRL, Klein T, Bartlett M, Sack L, Pellegrini AFA, Choat B, Jansen S (2016). Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, 5024-5029.
- Baas P, Ewers FW, Davis SD, Wheeler EA (2004). Evolution of xylem physiology//Hemsley AR, Poole I. *The Evolution of Plant Physiology*. Elsevier, Oxford, UK. 273-295.
- Brodribb TJ (2011). A functional analysis of podocarp ecology. *Smithsonian Contributions to Botany*, 95, 165-173.
- Brodribb TJ, Feild TS (2000). Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell & Environment*, 23, 1381-1388.
- Brodribb T, Hill RS (1999). The importance of xylem constraints in the distribution of conifer species. *New Phytologist*, 143, 365-372.
- Choat B, Brodribb TJ, Brodersen CR, Duursma RA, López R, Medlyn BE (2018). Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 558, 531-539.
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci SJ, Feild TS, Gleason SM, Hacke UG, Jacobsen AL, Lens F, Maherali H, Martínez-Vilalta J, Mayr S, *et al.* (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491, 752-755.
- Choat B, Medek DE, Stuart SA, Pasquet-Kok J, Egerton JJ, Salari H, Sack L, Ball MC (2011). Xylem traits mediate a trade-off between resistance to freeze-thaw-induced embolism and photosynthetic capacity in overwintering evergreens. *New Phytologist*, 191, 996-1005.
- Dietrich L, Delzon S, Hoch G, Kahmen A (2019). No role for xylem embolism or carbohydrate shortage in temperate trees during the severe 2015 drought. *Journal of Ecology*, 107, 334-349.
- Domec JC, Lachenbruch B, Meinzer FC (2006). Bordered pit structure and function determine spatial patterns of air-seeding thresholds in xylem of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*; Pinaceae) trees. *American Journal of Botany*, 93, 1588-1600.
- Duursma R, Choat B (2017). Fitple—An R package to fit hydraulic vulnerability curves. *Journal of Plant Hydraulics*, 4, e002. DOI: 10.20870/jph.2017.e002.
- Ennajeh M, Simões F, Khemira H, Cochard H (2011). How reliable is the double-ended pressure sleeve technique for assessing xylem vulnerability to cavitation in woody angiosperms? *Physiologia Plantarum*, 142, 205-210.
- Fan ZX, Sterck F, Zhang SB, Fu PL, Hao GY (2017). Tradeoff between stem hydraulic efficiency and mechanical strength affects leaf-stem allometry in 28 *Ficus* tree species. *Frontiers in Plant Science*, 8, 1619. DOI: 10.3389/fpls.2017.01619.
- Fichot R, Barigah TS, Chamaillard S, Le Thiec D, Laurans F, Cochard H, Brignolas F (2010). Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1553-1568.
- Gleason SM, Westoby M, Jansen S, Choat B, Hacke UG, Pratt RB, Bhaskar R, Brodribb TJ, Bucci SJ, Cao KF, Cochard H, Delzon S, Domec JC, Fan ZX, Field TS, *et al.* (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0402

- hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytologist*, 211, 123-136.
- Hacke UG, Jansen S (2009). Embolism resistance of three boreal conifer species varies with pit structure. *New Phytologist*, 182, 675-686.
- Hacke UG, Sperry JS, Pittermann J (2000). Drought experience and cavitation resistance in six shrubs from the Great Basin, Utah. *Basic and Applied Ecology*, 1, 31-41.
- Hacke UG, Sperry JS, Pittermann J (2004). Analysis of circular bordered pit function II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. *American Journal of Botany*, 91, 386-400.
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, Davis SD, McCulloh KA (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126, 457-461.
- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26, 689-701.
- Hacke UG, Spicer R, Schreiber SG, Plavcová L (2017). An ecophysiological and developmental perspective on variation in vessel diameter. *Plant, Cell & Environment*, 40, 831-845.
- Hajek P, Kurjak D, von Wühlisch G, Delzon S, Schuldt B (2016). Intraspecific variation in wood anatomical, hydraulic, and foliar traits in ten European beech provenances differing in growth yield. *Frontiers in Plant Science*, 7, 791. DOI: 10.3389/fpls.2016.00791.
- IPCC (2013). *Climate Change 2013: the Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jansen S, Choat B, Pletsers A (2009). Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms. *American Journal of Botany*, 96, 409-419.
- Johnson DM, Wortemann R, McCulloh KA, Jordan-Meille L, Ward E, Warren JM, Palmroth S, Domec JC (2016). A test of the hydraulic vulnerability segmentation hypothesis in angiosperm and conifer tree species. *Tree Physiology*, 36, 983-993.
- Lachenbruch B, McCulloh KA (2014). Traits, properties, and performance: How woody plants combine hydraulic and mechanical functions in a cell, tissue, or whole plant. *New Phytologist*, 204, 747-764.
- Larter M, Pfautsch S, Domec JC, Trueba S, Nagalingum N, Delzon S (2017). Aridity drove the evolution of extreme embolism resistance and the radiation of conifer genus *Callitris*. *New Phytologist*, 215, 97-112.
- Lens F, Sperry JS, Christman MA, Choat B, Rabaey D, Jansen S (2011). Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer*. *New Phytologist*, 190, 709-723.
- Lewis AM (1992). Measuring the hydraulic diameter of a pore or conduit. *American Journal of Botany*, 79, 1158-1161.
- Li S, Lens F, Espino S, Karimi Z, Klepsch M, Schenk HJ, Schmitt M, Schuldt B, Jansen S (2016). Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal*, 37, 152-171.
- Liu CH, Li YY, Chen WY (2014). Hydraulic architecture of three typical woody plants in Ziwuling forest zone on the Loess Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 34, 835-842. [刘存海, 李秧秧, 陈伟月 (2014). 子午岭林区3种典型树木的水力结构特性比较. 西北植物学报, 34, 835-842.]
- Loepfe L, Martinez-Vilalta J, Piñol J, Mencuccini M (2007). The relevance of xylem network structure for plant hydraulic efficiency and safety. *Journal of Theoretical Biology*, 247, 788-803.
- Maherali H, Moura CF, Caldeira MC, Willson CJ, Jackson RB (2006). Functional coordination between leaf gas exchange and vulnerability to xylem cavitation in temperate forest trees. *Plant, Cell & Environment*, 29, 571-583.
- Mackay DS, Savoy PR, Grossiord C, Tai XN, Pleban JR, Wang D, McDowell NG, Adams HD, Sperry JS (2020). Conifers depend on established roots during drought: results from a coupled model of carbon allocation and hydraulics. *New Phytologist*, 225, 679-692.
- Martin-StPaul N, Delzon S, Cochard H (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters*, 20, 1437-1447.
- Mayr S, Cochard H (2003). A new method for vulnerability analysis of small xylem areas reveals that compression wood of Norway spruce has lower hydraulic safety than opposite wood. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1365-1371.
- McCulloh KA, Domec JC, Johnson DM, Smith DD, Meinzer FC (2019). A dynamic yet vulnerable pipeline: integration and coordination of hydraulic traits across whole plants. *Plant, Cell & Environment*, 42, 2789-2807.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yezzer EA (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719-739.
- McElrone AJ, Pockman WT, Martinez-Vilalta J, Jackson RB (2004). Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth. *New Phytologist*, 163, 507-517.
- Ogle K, Barber JJ, Willson C, Thompson B (2009). Hierarchical statistical modeling of xylem vulnerability to cavitation. *New Phytologist*, 182, 541-554.
- Peters JMR, Gauthey A, Lopez R, Carins-Murphy MR, Brodribb TJ, Choat B (2020). Non-invasive imaging reveals

- convergence in root and stem vulnerability to cavitation across five tree species. *Journal of Experimental Botany*, 71, 6623-6637.
- Pittermann J, Choat B, Jansen S, Stuart SA, Lynn L, Dawson TE (2010). The relationships between xylem safety and hydraulic efficiency in the Cupressaceae: the evolution of pit membrane form and function. *Plant Physiology*, 153, 1919-1931.
- Pittermann J, Sperry JS (2006). Analysis of freeze-thaw embolism in conifers. The interaction between cavitation pressure and tracheid size. *Plant Physiology*, 140, 374-382.
- Pittermann J, Sperry J (2003). Tracheid diameter is the key trait determining the extent of freezing-induced embolism in conifers. *Tree Physiology*, 23, 907-914.
- Pittermann J, Sperry JS, Wheeler JK, Hacke UG, Sikkema EH (2006a). Mechanical reinforcement of tracheids compromises the hydraulic efficiency of conifer xylem. *Plant, Cell & Environment*, 29, 1618-1628.
- Pittermann J, Sperry JS, Hacke UG, Wheeler JK, Sikkema EH (2006b). Inter-tracheid pitting and the hydraulic efficiency of conifer wood: the role of tracheid allometry and cavitation protection. *American Journal of Botany*, 93, 1265-1273.
- Pratt RB, Jacobsen AL, Ewers FW, Davis SD (2007a). Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral. *New Phytologist*, 174, 787-798.
- Pratt RB, Jacobsen AL, Golgotiu KA, Sperry JS, Ewers FW, Davis SD (2007b). Life history type and water stress tolerance in nine California chaparral species (Rhamnaceae). *Ecological Monographs*, 77, 239-253.
- Rowland L, da Costa ACL, Galbraith DR, Oliveira RS, Binks OJ, Oliveira AAR, Pullen AM, Doughty CE, Metcalfe DB, Vasconcelos SS, Ferreira LV, Malhi Y, Grace J, Mencuccini M, Meir P (2015). Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*, 528, 119-122.
- Rodriguez-Dominguez CM, Carins Murphy MR, Lucani C, Brodribb TJ (2018). Mapping xylem failure in disparate organs of whole plants reveals extreme resistance in olive roots. *New Phytologist*, 218, 1025-1035.
- Rodriguez-Dominguez CM, Brodribb TJ (2020). Declining root water transport drives stomatal closure in olive under moderate water stress. *New Phytologist*, 225, 126-134.
- Rosas T, Mencuccini M, Barba J, Cochard H, Saura-Mas S, Martínez-Vilalta J (2019). Adjustments and coordination of hydraulic, leaf and stem traits along a water availability gradient. *New Phytologist*, 223, 632-646.
- Schoonmaker AL, Hacke UG, Landhäusser SM, Lieffers VJ, Tyree MT (2010). Hydraulic acclimation to shading in boreal conifers of varying shade tolerance. *Plant, Cell & Environment*, 33, 382-393.
- Schumann K, Leuschner C, Schuldt B (2019). Xylem hydraulic safety and efficiency in relation to leaf and wood traits in three temperate *Acer* species differing in habitat preferences. *Trees*, 33, 1475-1490.
- Schulte PJ, Hacke UG, Schoonmaker AL (2015). Pit membrane structure is highly variable and accounts for a major resistance to water flow through tracheid pits in stems and roots of two boreal conifer species. *New Phytologist*, 208, 102-113.
- Schuldt B, Knutzen F, Delzon S, Jansen S, Müller-Haubold H, Burlett R, Clough Y, Leuschner C (2016). How adaptable is the hydraulic system of European beech in the face of climate change-related precipitation reduction? *New Phytologist*, 210, 443-458.
- Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93, 1490-1500.
- Tyree MT, Davis SD, Cochard H (1994). Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? *IAWA Journal*, 15, 335-360.
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer, Berlin. 45-56.
- van der Willigen C, Sherwin HW, Pammenter NW (2000). Xylem hydraulic characteristics of subtropical trees from contrasting habitats grown under identical environmental conditions. *New Phytologist*, 145, 51-59.
- Zhang JZ, Gou XH, Zhao ZQ, Liu WH, Zhang F, Cao ZY, Zhou FF (2013). Improved method of obtaining micro-core paraffin sections in dendroecological research. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 972-977. [张军周, 勾晓华, 赵志千, 刘文火, 张芬, 曹宗英, 周非飞 (2013). 树轮生态学研究中的微树芯石蜡切片制作的方法探讨. 植物生态学报, 37, 972-977.]
- Zhou HH, Li WH, Ayup M, Xu Q (2012). Xylem hydraulic conductivity and embolism properties of desert riparian forest plants and its response to drought stress. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 19-29. [周洪华, 李卫红, 木巴热克·阿尤普, 徐茜 (2012). 荒漠河岸林植物木质部导水与栓塞特征及其对干旱胁迫的响应. 植物生态学报, 36, 19-29.]
- Zhu SD, Cao KF (2009). Hydraulic properties and photosynthetic rates in co-occurring lianas and trees in a seasonal tropical rainforest in southwestern China. *Plant Ecology*, 204, 295-304.

特邀编委: 谭敦炎 责任编辑: 李 敏