



自然和人工生境被子植物枝木质部结构与功能差异

方 菁^{1,2} 叶琳峰^{1,2} 陈 森^{1,2} 陆世通^{1,2} 潘天天^{1,2} 谢江波^{1,2,3} 李 彦^{1,2,3}
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, 杭州 311300; ²浙江农林大学林业与生物技术学院, 杭州 311300; ³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 水是植物生存与生长的基础条件, 水分有效性影响植物木质部解剖结构、水力功能, 使之形成特定的适应特征。因此, 对比自然与人工生境中同一植物的水力功能与解剖结构差异, 有助于理解植物对水分环境的适应机理。该研究以湿润区三角槭(*Acer buergerianum*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)和女贞(*Ligustrum lucidum*)为研究材料, 对比分析了自然和人工生境中各物种的栓塞抗性(导水率损失50%时的水势(P_{50}))、输水效率(比导率(K_s))和解剖结构(导管直径(D))、导管壁厚(T)、导管密度(N)、木质部密度(WD)、厚度跨度比(t/b)²特征, 探究了同生境种内与跨生境、跨物种水平的效率-安全权衡关系, 量化分析了水力功能与解剖结构的关系。结果发现: 1) 3种被子植物在自然生境中 K_s 更大, P_{50} 更小, 与其更大的 D 、更小的(t/b)²有关。2) 同生境种内 K_s 与 P_{50} 不存在权衡。3) 功能性状和解剖结构相关分析表明: 同生境种内 D 与 P_{50} 不存在显著的相关关系; 除自然生境女贞外, T 、(t/b)²均与 P_{50} 正相关。相对于人工生境, 在水分有效性低或无额外浇灌的自然生境中, 植物通过增大导管直径显著提高其输水效率, 从而避免水势下降、降低潜在栓塞风险。

关键词 栓塞; 栓塞抗性; 输水效率; 木质部解剖; 效率-安全权衡

方菁, 叶琳峰, 陈森, 陆世通, 潘天天, 谢江波, 李彦, 王忠媛 (2021). 自然和人工生境被子植物枝木质部结构与功能差异. 植物生态学报, 45, 650-658. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0430

Differences in anatomical structure and hydraulic function of xylem in branches of angiosperms in field and garden habitats

FANG Jing^{1,2}, YE Lin-Feng^{1,2}, CHEN Sen^{1,2}, LU Shi-Tong^{1,2}, PAN Tian-Tian^{1,2}, XIE Jiang-Bo^{1,2,3}, LI Yan^{1,2,3}, and WANG Zhong-Yuan^{1*}

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

Abstract

Aims Water is essential for plant survival and growth. Water availability affects the anatomical structure and hydraulic function of xylem, and finally makes trees form specific acclimating characters. Therefore, comparing the differences of hydraulic function and anatomical structure between plants growing in field and garden habitats, can facilitate a better understanding on the acclimation of plants to water conditions.

Methods We compared hydraulic safety (water potential at 50% loss of conductivity, P_{50}), hydraulic efficiency (specific hydraulic conductivity, K_s) and xylem anatomy (vessel diameter (D), double thickness of vessel wall (T), vessel density (N), xylem density (WD) and thickness-to-span ratio of vessels ($(t/b)^2$)), between field and garden plants of *Acer buergerianum*, *Cyclobalanopsis glauca* and *Ligustrum lucidum*. We also analyzed the differences of the relationship between xylem hydraulic function and anatomical structure in field and garden habitats.

Important findings We found that: 1) The K_s was higher and P_{50} was lower in field habitat of the three angiosperms, which were related to the larger D and smaller (t/b)². 2) The intraspecific correlation analysis between K_s and P_{50} showed that there were no efficiency-safety trade-offs. 3) Intraspecific correlation analysis of anatomical structure and functional traits showed that there was no significant correlation between D and P_{50} ; except for *L. lucidum* in garden habitat, the T and (t/b)² of the other trees was positively correlated with P_{50} . Comparing to garden habitat, plants in field habitat with low water availability or no additional irrigation increased their diameter of

收稿日期Received: 2020-12-30 接受日期Accepted: 2021-04-26

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 (wangzhongyuan2014@163.com)

vessels to improve water transport efficiency, so as to avoid the decrease of water potential and effectively reduce the potential risk of embolism.

Key words embolism; cavitation resistance; hydraulic efficiency; xylem anatomy; efficiency-safety trade-off

Fang J, Ye LF, Chen S, Lu ST, Pan TT, Xie JB, Li Y, Wang ZY (2021). Differences in anatomical structure and hydraulic function of xylem in branches of angiosperms in field and garden habitats. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 650-658. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0430

干旱是全球性自然灾害, 在过去的一个世纪, 引发了许多森林大规模死亡事件(Allen *et al.*, 2010)。干旱引起的森林衰退不仅发生在干旱地区, 也发生在湿润地区(Choat *et al.*, 2012)。植物在经历严重干旱后的1至4年里, 普遍存在严重的“遗留效应”, 即生长变缓和恢复不完全(Anderegg *et al.*, 2016)。湿润地区的植物因干旱过后的恢复能力较差, 可能难以应对更严重的干旱(Gazol *et al.*, 2018), 且大多数被子植物的水力安全边界(发生气孔关闭与栓塞的水势差)较裸子植物更狭窄(Choat *et al.*, 2012), 因此在湿润地区, 被子植物的生存和分布更容易受到干旱的威胁。

水在植物生存和生长过程中至关重要。木质部解剖结构受水分有效性影响, 因此木质部导管的结构在潮湿和干燥生境中明显不同(Carlquist, 1977)。植物水力功能与其木质部导管结构密切相关(Tyree *et al.*, 1994; Hacke *et al.*, 2001; Wheeler *et al.*, 2005), 在不同生境下, 解剖结构的变化势必会引起水力功能方面的变化。植物对不同水分条件生境的适应, 使其形成相应的适应机制(安锋等, 2002)。Tissier等(2004)对位于校园和校外低山丘的槭属(*Acer*)植物进行研究, 发现水分条件较好的校园植物输水效率更高, 栓塞抗性更弱; 而Beikircher和Mayr (2009)的研究表明, *Ligustrum vulgare*在人工生境下栓塞抗性、输水效率更高, *Viburnum lantana*则是位于自然生境的栓塞抗性、输水效率更高。Maherali和Delucia (2000)对生长于干旱沙漠和潮湿山地环境下的西黄松(*Pinus ponderosa*)进行了研究, 发现它们的栓塞抗性没有变化, 但位于沙漠的个体输水效率更高。湿润生境和干燥生境下植物水力性状的差异反映其输水系统的竞争要求(Choat *et al.*, 2007)。一般认为水需要以较高的速度被输送到树木冠层, 以使光合作用达到最大, 这是通过最大限度减少通过导管系统引起的栓塞来达到的(Sperry, 2003)。

干旱导致植物死亡的一个主要原因是水力失效, 土壤供水不足与高蒸发需求矛盾, 导致木质部导管

栓塞, 输水效率降低(McDowell *et al.*, 2008), 条件恶劣时植物的死亡不可避免(Tyree & Sperry, 1989)。输水效率是植物运输水的能力, 常用比导率(K_s)衡量(Tissier *et al.*, 2004; Gleason *et al.*, 2016; Schumann *et al.*, 2019); 栓塞抗性与植物从持续干旱时期存活和恢复的能力密切相关(Brodribb & Cochard, 2009), 可评估植物抵御干旱环境的能力(Cochard *et al.*, 2008), 由木质部压力和因栓塞引起的导水率损失之间的关系来描述, 常用导水率损失50%时的水势(P_{50})作为其衡量指标(Tissier *et al.*, 2004; Beikircher & Mayr, 2009; Schumann *et al.*, 2019)。Tyree和Zimmermann (2002)认为, 木质部的“效率”(输水效率)和“安全”(栓塞抗性)之间存在权衡, 即导管(或管胞)输水效率越高, 其木质部栓塞抗性就越弱。许多学者对此进行了研究, 但关于效率-安全权衡是否普遍存在所有植物中, 尚无统一论。

目前, 全球范围内对植物干旱死亡及其导水系统栓塞抗性的研究多集中在干旱或半干旱地区(Anderegg *et al.*, 2014), 有关湿润区植物水分关系的研究并不多。对于植物在水分有效性不同的生境中, 其水力结构变化与种内响应也知之甚少(Mencuccini, 2003; Maseda & Fernández, 2006)。因此, 本研究对湿润区不同生境(自然生境和人工生境)中的三角槭(*Acer buergerianum*)、青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)和女贞(*Ligustrum lucidum*)进行研究, 对比3种植物在不同生境中输水效率、栓塞抗性及其木质部解剖结构的差异, 分析同生境种内与跨生境、跨物种水平的效率-安全权衡关系, 并探究其种内水力功能和解剖结构的关系, 以便深入理解植物在水分有效性不同生境中的适应机制。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究地区天目山位于我国东南沿海丘陵地带, 地处中亚热带北缘至北亚热带过渡区域, 季风强盛, 四季分明, 年降水量1 390–1 870 mm, 年平均气温

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0430

8.8–14.8 °C, 无霜期209–235天。在研究地区内选择自然和人工生境样地(表1)进行植物样本采集: 人工生境位于临安浙江农林大学东湖植物园, 人工定期灌溉, 土壤水分有效性高, 即使季节性干旱发生时, 仍能得到持续灌溉, 因此植物在最适宜的水分条件下生长。除研究树种外, 其他常见树种有鸡爪槭(*Acer palmatum*)、枫香树(*Liquidambar formosana*)、木犀(*Osmanthus fragrans*)、冬青(*Ilex chinensis*)、山茶(*Camellia japonica*)、石楠(*Photinia serratifolia*)和杉松(*Abies holophylla*)等。自然生境样地位于临安西天目山景区, 除自然降水外, 无额外浇灌, 土壤水分有效性与植物园相比较低。植被类型主要为常绿阔叶-落叶阔叶混交林, 除研究树种外, 其他常见树种有细叶青冈(*Cyclobalanopsis gracilis*)、短尾柯(*Lithocarpus brevicaudatus*)、朝鲜木姜子(*Litsea coreana*)、小叶青冈(*Cyclobalanopsis myrsinifolia*)、浙江尖连蕊茶(*Camellia cuspidata* var. *chekiangensis*)、大叶冬青(*Ilex latifolia*)、天竺桂(*Cinnamomum japonicum*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、榧树(*Torreya grandis*)、枫香树和榉树(*Zelkova serrata*)等。

1.2 研究材料

本研究选取研究区内3种优势树种, 分别是三角槭、青冈和女贞(表2)。天气晴朗的8:00–11:00采集枝条, 每个生境(自然生境和人工生境)每个树种(3个树种)选择树高、胸径和树龄等接近的植株18–21棵(共计116棵), 在同一高度选择3–4个基部直径6–8 mm的向阳枝条作为重复, 所剪枝条长

30–50 cm。剪取后迅速放入装有水的黑色收纳箱中(防止水分散失及外界空气等进入被切开的导管内), 在水中迅速多次剪短枝条以剪去产生栓塞的部分。

1.3 研究方法

1.3.1 导水率和栓塞抗性

采回样品在水中暗适应30–60 min后, 于水下再次剪短样品, 并修平切口, 剪取枝段平均长度为157.15 mm ($SE = 3.32$), 平均直径为5.33 mm ($SE = 0.06$)。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, France)。使用测量溶液20 mmol·L⁻¹ KCl + 1 mmol·L⁻¹ CaCl₂ (陈志成等, 2018), 在高压(120 kPa)下反复冲刷枝段10 min至最大导水率不再变化, 以确保去除潜在栓塞。在低压(6 kPa)下测量枝段的最大导水率 K_{hmax} (kg·m·MPa⁻¹·s⁻¹) (Schumann et al., 2019)。在确定 K_{hmax} 后, 对枝段施加压力2 min, 用测量 K_{hmax} 的方法测量导水率 K_h (kg·m·MPa⁻¹·s⁻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(PLC)至少达到90% (Schuldt et al., 2016)。采用XylWin 3.2软件对其导水率和流量数据进行分析。比导率 K_s (kg·m⁻¹·MPa⁻¹·s⁻¹)为本研究输水效率指标, 根据所测的 K_{hmax} 和枝段长度, 通过 K_{hmax} 除以无髓和树皮的基部边材横截面积得到(Schumann et al., 2019)。

导水率损失百分比计算如下: $PLC = 100\% \times (1 - K_h/K_{hmax})$ (Pratt et al., 2007b)。P₅₀ (–MPa)是导水率损

表1 自然和人工生境样地的基本特征(平均值±标准误, n = 3)
Table 1 Basic characteristics for the field and garden habitats (mean ± SE, n = 3)

生境 Habitat	经纬度 Latitude, Longitude	海拔 Altitude (m)	坡向 Slope direction	坡度 Slope (°)	土壤类型 Soil type	pH
自然生境 Field habitat	30.34° N, 119.46° E	350–450	西南 SW	12	红壤 Red soil	4.88 ± 0.16
人工生境 Garden habitat	30.26° N, 119.73° E	43–47	西南 SW	9	红壤 Red soil	5.25 ± 0.11

SW, southwest.

表2 自然和人工生境3种被子植物样树的基本特性(平均值±标准误)
Table 2 Basic characteristics of the sampled trees for the three species in field and garden habitats (mean ± SE)

树种 Species	生境 Habitat	n	树高 Tree height (m)	胸径 DBH (cm)	树龄 Tree age (a)	冠幅 Crown (m)
三角槭 <i>Acer buergerianum</i>	自然生境 Field habitat	19	9.44 ± 0.37	10.26 ± 0.38	10–15	2.70 ± 0.12
	人工生境 Garden habitat	20	10.75 ± 0.27	11.31 ± 0.24	10–15	3.04 ± 0.07
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	自然生境 Field habitat	18	12.41 ± 0.38	14.65 ± 0.54	15–20	6.45 ± 0.14
	人工生境 Garden habitat	21	12.57 ± 0.30	15.43 ± 0.28	15–20	6.86 ± 0.03
女贞 <i>Ligustrum lucidum</i>	自然生境 Field habitat	20	6.47 ± 0.24	12.10 ± 0.38	10–15	3.94 ± 0.21
	人工生境 Garden habitat	18	7.33 ± 0.11	13.62 ± 0.27	10–15	4.51 ± 0.16

DBH, diameter at breast height.

失50%时的水势, 为本研究栓塞抗性指标。

1.3.2 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, 对样品固定软化之后制作石蜡切片(张军周等, 2013), 使用Leica DM3000显微镜(Leica Microsystems CMS GmbH, Wetzlar, Germany)在50倍镜和400倍镜下摄像, 用Image J图像处理软件分析照片, 测量得到导管壁厚(T , μm), 计算得到导管直径(D , μm)、导管密度(N , $10^3 \cdot \text{mm}^{-2}$)、厚度跨度比($(t/b)^2$)。根据Lewis和Boose (1995)的公式 $D = ((32 \times (a \times b)^3)/(a^2 + b^2))^{1/4}$, 由椭圆的主轴 a 和次轴 b 计算出 D 。 N 通过横截面导管的数量除以横截面的面积得到。对于导管 $(t/b)^2$, 随机选取4张400倍镜放大下横切面的照片, 所有的导管都被测量, 直到测量到50个导管。其中 t 为相邻导管的共同壁厚, 通过直接测量得到, b 为导管腔直径(导管内径跨度), 通过椭圆的主轴和次轴计算得到(Hacke *et al.*, 2001; Pratt *et al.*, 2007a)。

1.3.3 木质部密度

从测定导水率的枝段上截取3–5 cm长小枝段用于木质部密度(WD , $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)测量。参考Hacke等(2000)的方法: 用刀片除去小枝段样品树皮, 利用阿基米德原理确定样品的新鲜体积; 测得体积后, 将样品置于75 °C烘箱烘48 h, 测得其干质量。 WD 即为干质量与新鲜体积之比。

1.3.4 数据分析

统计分析和图表制作用R 3.5.3软件完成。各解

剖结构性状和水力功能性状去除异常值后, 在物种内(而不是物种间)进行 t 检验, 比较同一物种在不同生境间的差异。枝 K_s 与 P_{50} 间的关系用标准化主轴分析(SMA)完成(在R中用“smatr”包)。枝解剖结构与水力功能之间的关系用网络分析方法完成(在R中用“iGraph”包)。

2 结果和分析

2.1 水力功能性状

3种植物 K_s 在自然生境的变化范围为(1.12 ± 0.02) $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ (青冈)到(2.32 ± 0.05) $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ (女贞), 在人工生境的变化范围为(0.10 ± 0.004) $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ (三角槭)到(0.16 ± 0.003) $\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ (女贞)(图1A)。3种植物自然生境的 K_s 均显著大于人工生境($p < 0.05$; 图1A)。

3种植物 P_{50} 在自然生境的变化范围为(-0.24 ± 0.007) MPa (女贞)到(-0.10 ± 0.002) MPa (青冈), 在人工生境的变化范围为(-0.89 ± 0.02) MPa (女贞)到(-0.35 ± 0.01) MPa (三角槭)(图1B)。3种植物自然生境的 P_{50} 均显著小于人工生境($p < 0.05$; 图1B)。

2.2 木质部解剖结构

3种植物在水分有效性较低的自然生境中, 均增加了 D (图2, 图3A), 减小了 $(t/b)^2$ (图3E)。对于 T 、 N 和 WD , 3种植物在自然生境的响应不一致: 三角槭的 T 增加, N 和 WD 减小; 青冈的 N 增加, T 和 WD 减小; 女贞的 T 和 N 增加, WD 减小(图3)。

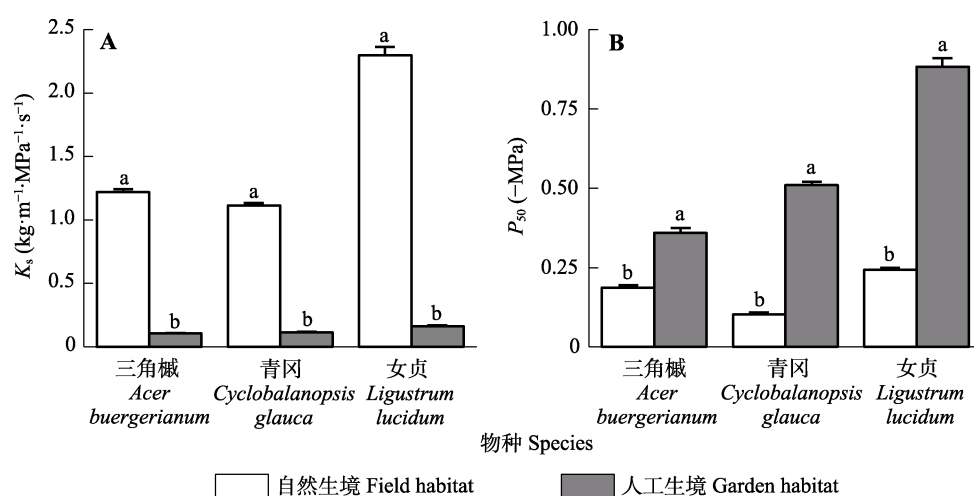


图1 三种植物自然和人工生境水力功能性状图(平均值 \pm 标准误)。A, 比导率(K_s)。B, 栓塞抗性(导水率损失50%时的水势, P_{50})。不同小写字母表示种内差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Hydraulic functional traits of three species in field and garden habitats (mean \pm SE). A, The specific hydraulic conductivity (K_s). B, Embolism resistance (water potential at 50% loss of conductivity, P_{50}). Different lowercase letters indicate significant differences within species ($p < 0.05$).

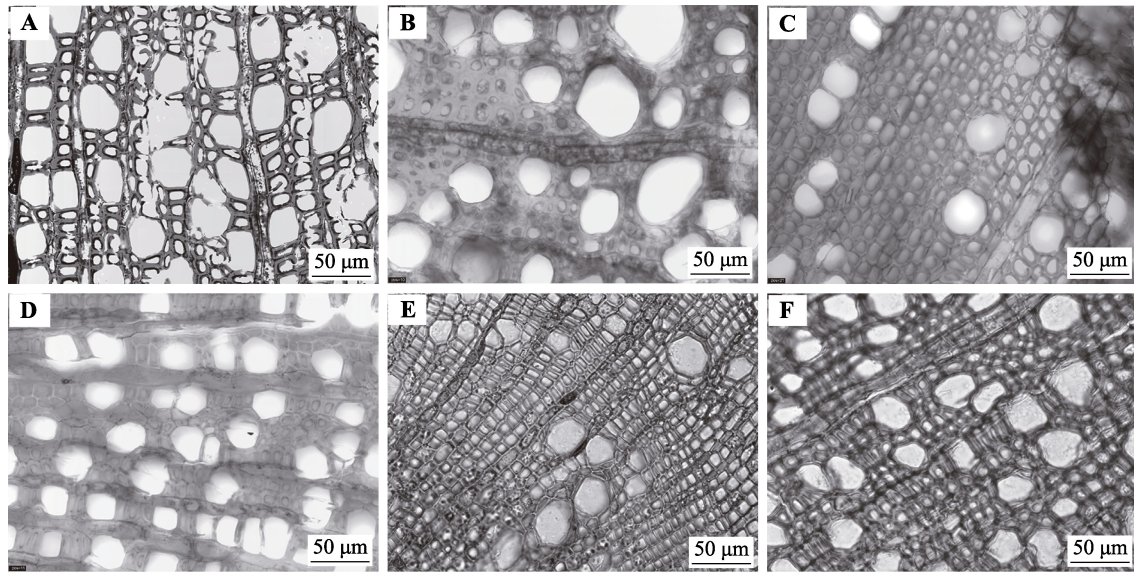


图2 三种植物自然和人工生境木质部解剖横切面光学显微镜图像。A, 自然生境三角槭。B, 自然生境青冈。C, 自然生境女贞。D, 人工生境三角槭。E, 人工生境青冈。F, 人工生境女贞。
Fig. 2 Examples of light microscopy images of xylem cross sections of three species in field and garden habitats. A, *Acer buergerianum* in the field. B, *Cyclobalanopsis glauca* in the field. C, *Ligustrum lucidum* in the field. D, *A. buergerianum* in the garden. E, *C. glauca* in the garden. F, *L. lucidum* in the garden.

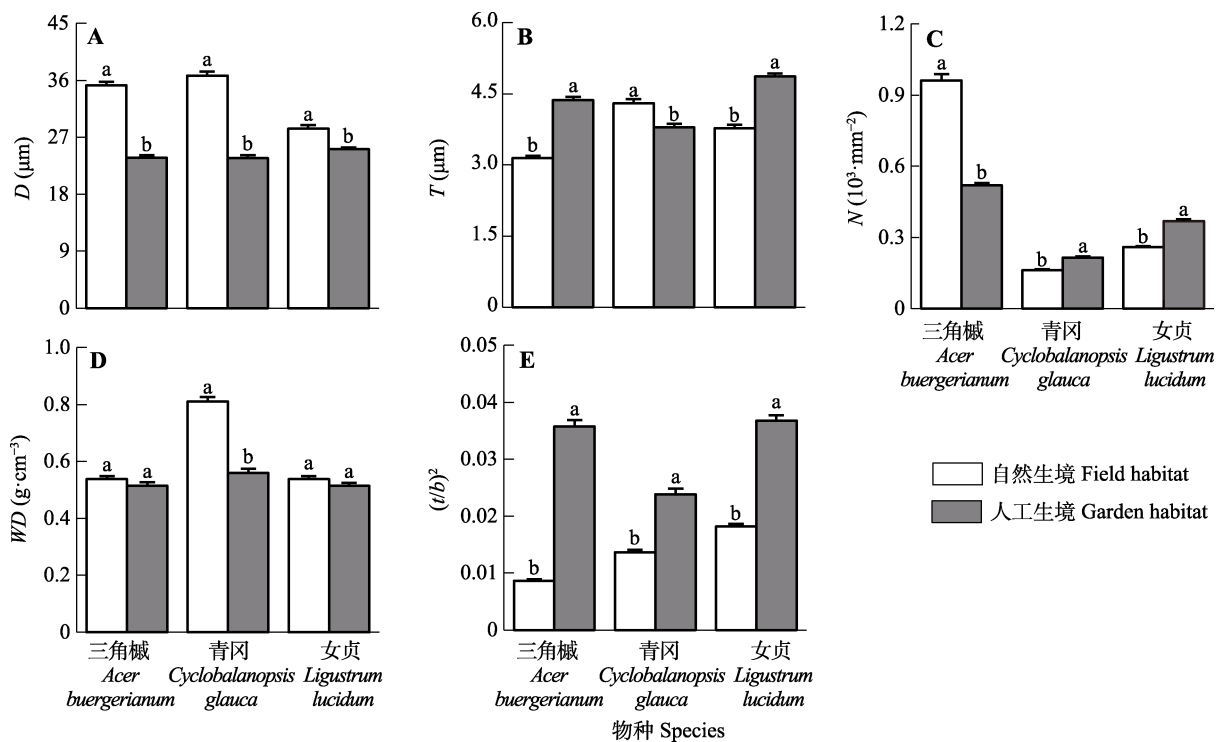


图3 三种植物自然和人工生境木质部解剖结构特征图(平均值±标准误)。A, 导管直径(D)。B, 导管壁厚(T)。C, 导管密度(N)。D, 木质部密度(WD)。E, 厚度跨度比((t/b)²)。不同小写字母表示种内差异显著(p < 0.05)。
Fig. 3 Xylem anatomical structure traits of three species in field and garden habitats (mean ± SE). A, Vessel diameter (D). B, Double thickness of vessel wall (T). C, Vessel density (N). D, Xylem density (WD). E, Thickness-to-span ratio of vessels ((t/b)²). Different lowercase letters indicate significant differences within species (p < 0.05).

2.3 输水效率、栓塞抗性和木质部解剖结构的网络关系

K_s和P₅₀相关性分析显示: 除人工生境三角槭的

K_s和P₅₀显著正相关外(p < 0.05; 图4D), 其他K_s和P₅₀相关性均不显著(p > 0.05; 图4A–4C、4E、4F)。因此, 3种植物输水效率与栓塞抗性在同生境内不

存在权衡关系。

D 与 P_{50} 不存在显著的相关关系: 自然生境三角槭、自然生境青冈和人工生境女贞中, 两者不显著负相关(图4A、4B、4F), 自然生境女贞、人工生境三角槭和人工生境青冈中, D 与 P_{50} 不显著正相关(图4C–4E)。除自然生境女贞外, T 、 $(t/b)^2$ 与 P_{50} 均正相关(图4), 其中人工生境三角槭和人工生境青冈的 T 与 P_{50} 显著相关($p < 0.05$; 图4D、4E)。

3 讨论

3.1 自然、人工生境水力性状差异

一般来说, 湿润生境中的树木输水效率较高(Tissier *et al.*, 2004; Schuldt *et al.*, 2016); 但也有研究表明位于较干旱生境的植物有更高的输水效率, 如位于较干旱生境的*Metrosideros polymorpha* (Cornwell *et al.*, 2007)、*Viburnum lantana* (Beikircher & Mayr, 2009)、*Nothofagus pumilio*和*N. antarctica* (Bucci *et al.*, 2012)的输水效率更高, 与上述发现相同, 本研究中, 位于自然生境(水分有效性较低的)

树种输水效率显著高于位于人工生境的同一树种(图1A)。输水效率与导管直径有关, 根据Hagen-Poiseuille方程, 木质部导水率与导管直径的4次方成正比(Tyree & Zimmermann, 2002)。本研究中自然生境的植物导管直径更大(图3A), 输水效率更高(图1A), 进一步证实了上述观点。栓塞抗性取决于植物对生境的适应(Cornwell *et al.*, 2007), 在不同生境(Beikircher & Mayr, 2009)、不同物种间(Tissier *et al.*, 2004)存在差异, 在种内也存在差异(Bucci *et al.*, 2012; Aguilar-Romero *et al.*, 2017)。本研究表明, 不同生境下3种植物栓塞抗性也有显著差异(图1B), 与一般认为的较湿润生境下树种栓塞抗性更弱不同(Tissier *et al.*, 2004; Nolf *et al.*, 2014; Schuldt *et al.*, 2016), 本研究发现人工生境的树种栓塞抗性更强(图1B), 与Bucci等(2012)的研究结果相同: 与干燥生境的同种植物相比, 位于湿润生境的*N. antarctica*、*N. pumilio*和*N. dombeyi*有更强的栓塞抗性。栓塞抗性取决于导管壁的加厚(Tyree *et al.*, 1994; Hacke *et al.*, 2001)。本研究中, 人工生境三角

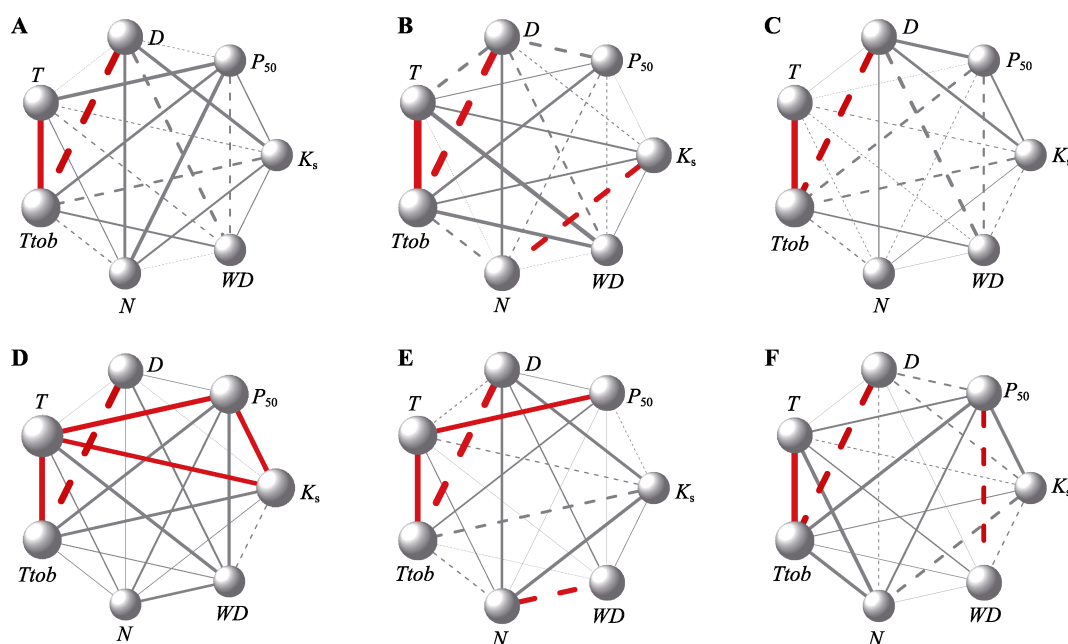


图4 三种植物自然和人工生境功能性状(K_s 和 P_{50})与解剖结构的网络分析。**A**, 自然生境三角槭。**B**, 自然生境青冈。**C**, 自然生境女贞。**D**, 人工生境三角槭。**E**, 人工生境青冈。**F**, 人工生境女贞。实线, 正相关; 虚线, 负相关。红色线条, $p < 0.05$; 灰色线条, $p > 0.05$ 。线条粗细表示相关系数(r)的大小。 D , 导管直径(μm); K_s , 比导率($\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$); N , 导管密度($10^3\cdot\text{mm}^{-2}$); P_{50} , 导水率损失50%时的水势($-\text{MPa}$); T , 导管壁厚(μm); T_{ob} 为 $(t/b)^2$, 厚度跨度比; WD , 木质部密度($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$)。

Fig. 4 Correlation networks between functional traits (K_s and P_{50}) and structural traits of xylem for the three species in field and garden habitat. **A**, *Acer buergerianum* in the field. **B**, *Cyclobalanopsis glauca* in the field. **C**, *Ligustrum lucidum* in the field. **D**, *A. buergerianum* in the garden. **E**, *C. glauca* in the garden. **F**, *L. lucidum* in the garden. Solid lines, positive correlations; dashed lines, negative correlations. Red lines, $p < 0.05$; grey lines, $p > 0.05$. Line thickness indicate the correlation coefficient (r) values. D , vessel diameter (μm); K_s , specific hydraulic conductivity ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$); N , vessel density ($10^3\cdot\text{mm}^{-2}$); P_{50} , water potential at 50% loss of conductivity ($-\text{MPa}$); T , double thickness of vessel wall (μm); T_{ob} , thickness-to-span ratio of vessels ($(t/b)^2$); WD , xylem density ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$).

槭和女贞的 T 较自然生境更大(图3B), 其栓塞抗性也更强(图1B)。除 T 外, $(t/b)^2$ 也常用来评价物种的栓塞抗性。在Hacke等(2001)的研究中, $(t/b)^2$ 与 P_{50} 在针叶树($R^2 = 0.78$)和被子植物($R^2 = 0.81$)中都表现出很强的相关性, 因此 $(t/b)^2$ 大的植物可以避免木质部导管壁在负压下坍塌, 从而减缓栓塞的形成。本研究得出相同的结论, 人工生境下3种植物的 $(t/b)^2$ 显著大于自然生境(图3E), 栓塞抗性也更强(图1)。 $(t/b)^2$ 与 P_{50} 的相关性比单独使用 b 或 T 更好(Hacke *et al.*, 2001), 本研究中, 3种植物人工生境的 $(t/b)^2$ 均显著大于自然生境, 而 T 仅有三角槭和女贞表现出人工生境大于自然生境, 因此与 T 相比, $(t/b)^2$ 在本研究中能更好地指示 P_{50} 在不同生境的强弱。

树种在不同生境的水分利用策略不同, 其水力功能与解剖结构相协调。自然生境3个树种栓塞抗性更弱, 因此存在更高的潜在栓塞风险, 通过形成更大的导管直径来增加 K_s 可能是有利的: 它可以优化水的运输, 从而在水资源相对充足的时期固定碳, 并可以在较少负水势的情况下促进更高的蒸腾(Bréda *et al.*, 2006; Cornwell *et al.*, 2007)。高 K_s 在避免栓塞方面发挥重要作用(Tyree *et al.*, 1994), 因为更高的输水效率可以为栓塞抗性较弱的树木提供充足的水分, 当土壤水分有效性降低时可以避免叶水势急剧下降而栓塞(Bucci *et al.*, 2012)。Maherali等(2004)观察到落叶被子植物的 K_s 随降水减少而增加, 表明 K_s 增加可能是对自然生境水分限制的一种重要适应。本研究中除三角槭为落叶被子植物外, 青冈和女贞均为常绿被子植物, 因此 K_s 增加作为对自然生境水分限制的适应, 不只存在于落叶被子植物中。

3.2 种内效率-安全权衡分析

“安全”的木质部意味着对导管的充分保护, 主要是防止空穴化和栓塞, “效率”意味着一定导管组织投资下, 管道水力阻力较低(Wheeler *et al.*, 2005)。许多学者认为在“安全”和“效率”之间存在一种结构上的权衡: 高效的木质部易水力失效(Tyree *et al.*, 1994)。而近来的研究表明, 树种中 K_s 和 P_{50} 之间只存在微弱的权衡或没有权衡(Bucci *et al.*, 2012; Gleason *et al.*, 2016; Schuldt *et al.*, 2016)。本研究中, 不论是自然生境还是人工生境, 种内都不存在效率-安全权衡关系(图4)。Schuldt等(2016)的种内研究中并未发现效率-安全权衡, 认为其原因可能是 P_{50} 变

化范围太小, 即效率-安全权衡可能取决于水力功能性状的变化范围。Martínez-Vilalta等(2002)对9种木本植物进行研究, 结果表明跨物种 K_s 和 P_{50} 存在权衡, 其拟合的负幂曲线有助于揭示不存在效率-安全权衡的原因: 只有当研究物种的 K_s 和 P_{50} 处于负幂曲线的中心部分, 或对变化范围大的 K_s 和 P_{50} 进行研究时, 这种权衡才会变得显著(Martínez-Vilalta *et al.*, 2002)。本研究中, 树种在同一生境的 K_s 和 P_{50} 变化范围较小(图1), 可能因此掩盖了其权衡关系。大的 K_s 和 P_{50} 变化范围便于验证效率-安全权衡(Froux *et al.*, 2002), 因此与共生的、系统发育相关的类群研究或种内研究(Hajek *et al.*, 2016; Schuldt *et al.*, 2016)相比, 在不同生境物种的种间研究中(Tissier *et al.*, 2004), 更可能出现效率-安全权衡关系。未来需要更多物种进行研究, 以便深入理解跨生境跨物种水平的效率-安全权衡。

3.3 水力功能和解剖结构的关系

木质部栓塞抗性与导管解剖结构密切相关(Wheeler *et al.*, 2005)。本研究结果表明, 自然生境和人工生境下的3种植物导管直径与 P_{50} 均没有显著的相关关系(图4)。与其他研究(Cochard *et al.*, 2007; Fichot *et al.*, 2010; Hajek *et al.*, 2016; Schuldt *et al.*, 2016)相似, 他们也未发现导管直径与栓塞抗性的显著关系。因此, 正如Tyree和Sperry (1989)所推测的, 导管直径与栓塞的形成机制之间没有直接关系。除导管直径外, 木质部栓塞抗性还与导管内径跨度和导管壁厚有关, 导管内径跨度的减小、导管壁厚的增加或二者兼有, 都可以增加导管抵抗内爆的能力, 从而增加其栓塞抗性(Jacobsen *et al.*, 2005)。Beikircher和Mayr (2009)对*L. vulgare*和*V. lantana*的研究结果表明, 跨物种分析中 T 、 $(t/b)^2$ 与 P_{50} 存在正相关关系。Cochard等(2008)对李属(*Prunus*)植物的研究得出相同结论, 并指出导管壁为37 μm 宽时, P_{50} 与 $(t/b)^2$ 相关性最好($R^2 = 0.76$, $p = 0.001$)。与上述发现相似, 本研究中除自然生境女贞外, T 、 $(t/b)^2$ 与 P_{50} 均呈现正相关关系(图4), 因此 T 和 $(t/b)^2$ 可以较好地指示种内栓塞抗性的强弱。

4 结论

湿润区被子植物在自然和人工生境的水分利用策略不同, 且水力功能与木质部解剖结构相协调。在水分有效性低或降雨少的生境中, 植物可以通过

增大导管直径提高输水效率、避免水势下降, 从而降低其潜在栓塞风险。提高输水效率可能是植物对于生境内水分有效性降低的一种重要适应。

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

- Aguilar-Romero R, Pineda-Garcia F, Paz H, González-Rodríguez A, Oyama K (2017). Differentiation in the water-use strategies among oak species from central Mexico. *Tree Physiology*, 37, 915-925.
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, *et al.* (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 660-684.
- An F, Zhang SX, Zhao PJ (2002). Progress on study of vulnerability of xylem embolism in woody plants. *Journal of Northwest Forestry University*, 17(3), 30-34. [安锋, 张硕新, 赵平娟 (2002). 木本植物木质部栓塞脆弱性研究进展. 西北林学院学报, 17(3), 30-34.]
- Anderegg WRL, Anderegg LDL, Berry JA, Field CB (2014). Loss of whole-tree hydraulic conductance during severe drought and multi-year forest die-off. *Oecologia*, 175, 11-23.
- 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.
- Beikircher B, Mayr S (2009). Intraspecific differences in drought tolerance and acclimation in hydraulics of *Ligustrum vulgare* and *Viburnum lantana*. *Tree Physiology*, 29, 765-775.
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Annals of Forest Science*, 63, 625-644.
- Brodribb TJ, Cochard H (2009). Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers. *Plant Physiology*, 149, 575-584.
- Bucci SJ, Scholz FG, Campanello PI, Monti L, Jimenez-Castillo M, Rockwell FA, Manna LL, Guerra P, Bernal PL, Troncoso O, Enricci J, Holbrook MN, Goldstein G (2012). Hydraulic differences along the water transport system of South American *Nothofagus* species: Do leaves protect the stem functionality? *Tree Physiology*, 32, 880-893.
- Carlquist S (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64, 887-896.
- Chen ZC, Jiang LN, Feng JX, Wan XC (2018). Progress and controversy of xylem embolism determination techniques in woody plants. *Scientia Silvae Sinicae*, 54(5), 143-151. [陈志成, 姜丽娜, 冯锦霞, 万贤崇 (2018). 木本植物木质部栓塞测定技术的争议与进展. 林业科学, 54(5), 143-151.]
- 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, Sack L, Holbrook NM (2007). Diversity of hydraulic traits in nine *Cordia* species growing in tropical forests with contrasting precipitation. *New Phytologist*, 175, 686-698.
- Cochard H, Barigah ST, Kleinhentz M, Eshel A (2008). Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? *Journal of Plant Physiology*, 165, 976-982.
- Cochard H, Casella E, Mencuccini M (2007). Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiology*, 27, 1761-1767.
- Cornwell WK, Bhaskar R, Sack L, Cordell S, Lunch CK (2007). Adjustment of structure and function of Hawaiian *Metrosideros polymorpha* at high vs. low precipitation. *Functional Ecology*, 21, 1063-1071.
- 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.
- Froux F, Huc R, Ducrey M, Dreyer E (2002). Xylem hydraulic efficiency versus vulnerability in seedlings of four contrasting Mediterranean tree species (*Cedrus atlantica*, *Cupressus sempervirens*, *Pinus halepensis* and *Pinus nigra*). *Annals of Forest Science*, 59, 409-418.
- Gazol A, Camarero JJ, Vicente-Serrano SM, Sánchez-Salguero R, Gutiérrez E, de Luis M, Sangüesa-Barreda G, Novak K, Rozas V, Tiscar PA, Linares JC, Martín-Hernández N, Martínez del Castillo E, Ribas M, García-González I, *et al.* (2018). Forest resilience to drought varies across biomes. *Global Change Biology*, 24, 2143-2158.
- 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, Feild TS, *et al.* (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species.

- New Phytologist*, 209, 123-136.
- 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, 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.
- 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.
- Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock WA, Davis SD (2005). Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology*, 139, 546-556.
- Lewis AM, Boose ER (1995). Estimating volume flow rates through xylem conduits. *American Journal of Botany*, 82, 1112-1116.
- Maherali H, DeLucia EH (2000). Xylem conductivity and vulnerability to cavitation of ponderosa pine growing in contrasting climates. *Tree Physiology*, 20, 859-867.
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85, 2184-2199.
- Martínez-Vilalta J, Prat E, Oliveras I, Piñol J (2002). Xylem hydraulic properties of roots and stems of nine Mediterranean woody species. *Oecologia*, 133, 19-29.
- Maseda PH, Fernández RJ (2006). Stay wet or else: three ways in which plants can adjust hydraulically to their environment. *Journal of Experimental Botany*, 57, 3963-3977.
- 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.
- Mencuccini M (2003). The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell & Environment*, 26, 163-182.
- Nolf M, Pagitz K, Mayr S (2014). Physiological acclimation to drought stress in *Solidago canadensis*. *Physiologia Plantarum*, 150, 529-539.
- 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.
- 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.
- 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.
- Sperry JS (2003). Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S115-S127.
- Tissier J, Lambs L, Peltier JP, Marigo G (2004). Relationships between hydraulic traits and habitat preference for six *Acer* species occurring in the French Alps. *Annals of Forest Science*, 61, 81-86.
- 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, Sperry JS (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40, 19-38.
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer, Berlin. 45-56.
- Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N (2005). Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselless plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant, Cell & Environment*, 28, 800-812.
- 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). 树轮生态学研究微树芯石蜡切片制作的方法探讨. 植物生态学报, 37, 972-977.]

责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 李 敏