



不同叶习性树种木质部功能性状相似且与其导管间纹孔结构密切相关

张亚^{1, #}, 刘家宝^{2, #}, 王婷¹, 王宇碟¹, 张溪溪¹, 杜冬生^{1, *}, 朱先灿^{1, *}

¹安徽师范大学生命科学学院, 重要生物资源保护与利用研究安徽省重点实验室, 安徽芜湖241000

²安徽师范大学生态与环境学院, 安徽芜湖241000

[#]并列第一作者

^{*}共同通信作者: 杜冬生(duds@ahnu.edu.cn)、朱先灿(zhuxiancan@ahnu.edu.cn)

摘要: 研究木质部的结构及功能性状有助于预测植物对干旱事件的响应。为探究安徽省潜山市板仓自然保护区常绿和落叶树种木质部超微结构及水力性状差异及关系, 采用多种显微技术结合的方式对生长于板仓自然保护区内的八个优势树种的枝条木质部超微结构进行观测并对枝条的水力性状进行了测量。研究结果表明: (1)以叶习性进行分组的两个类群里, 常绿树种和落叶树种之间的解剖结构和水力性状高度相似, 不存在统计学差异。(2)八个树种水分运输的安全性和效率性之间存在显著权衡关系, 其中大果山胡椒抗栓塞能力最强($P_{50}=-1.69$ MPa), 青榨槭抗栓塞能力最弱($P_{50}=-0.90$ MPa)。(3)八个树种的 P_{50} 值与纹孔口直径和纹孔膜直径之间呈正相关关系, 与木质部机械强度(导管壁加固系数、木材密度)、纹孔膜厚度以及纹孔膜厚度与直径的比值之间呈负相关关系, 与导管直径、导管密度、导管群指数和导管接触比例之间无相关性。本研究为板仓自然保护区的引种、选种及森林保护提供了一定依据。

关键词: 叶习性; 木材解剖; 水力运输; 纹孔; 纹孔膜

Xylem functional traits of tree species with different leaf habits are similar and closely related to the intervessel pit structure

ZHANG Ya^{1, #}, LIU Jiabao^{2, #}, WANG Ting¹, WANG Yudie¹, ZHANG Xixi¹, DU Dongsheng^{1, *}, ZHU Xiancan^{1, *}

¹Anhui Provincial Key Laboratory of the Conservation and Exploitation of Biological Resources, College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui 241000, China

²College of Ecology and Environment, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui 241000, China

[#]Co-first authors

^{*}Corresponding author: Du DS (duds@ahnu.edu.cn), Zhu XC (zhuxiancan@ahnu.edu.cn)

Abstract: Studying the structural and functional traits of xylem is helpful to predict the response of plants to drought events. In order to explore the difference and relationship between xylem ultrastructure and hydraulic traits of evergreen and deciduous tree species in Bancang Nature Reserve of Qianshan City, Anhui Province, this study used a combination of various microscopic techniques to observe the xylem ultrastructure of branches of eight dominant tree species growing in Bancang Nature Reserve and measure the

收稿 2023-08-01 修定 2023-11-09

资助 国家自然科学基金(32001105)。

hydraulic traits of branches. The results were as follows: (1) In the two groups grouped by leaf habits, the anatomical structure and hydraulic traits of evergreen tree species and deciduous tree species were highly overlapped, and there was no statistical difference. (2) There was a trade-off between safety and efficiency of water transport, with *Lindera praecox* being the most resistant to embolism ($P_{50}=-1.69$ MPa) and *Acer davidii* being the least resistance to embolism ($P_{50}=-0.90$ MPa). (3) P_{50} values in eight species showed a positive correlation with the pit aperture diameter and pit membrane diameter, but a negative correlation with conduct wall reinforcement, wood density, pit membrane thickness and the ratio of the pit membrane thickness to diameter. There was no correlation between P_{50} and vessel diameter, vessel density, vessel-grouping index and intervessel contact fraction. This study provides a basis for introduction and selection of tree species and forest protection in Bancang Nature Reserve.

Key words: leaf habit; wood anatomy; hydraulic transport; pit; pit membrane

常绿和落叶木本植物通过不同的水分利用策略度过低温、干旱、少雨等不良时期,共同维持森林生态系统的水分平衡(Chen等2021)。在旱季时,落叶树种可以通过树叶脱落的方式来减少水分蒸发,这有助于它们在干旱条件下躲避水分胁迫;而对于常绿树种而言,它们往往采用耐受的策略来抵抗干旱条件下的水分胁迫(Fu等2012)。因此,落叶植物在相对较短的生长季节中,木质部的水分运输效率可能高于共存的常绿植物。以往对常绿和落叶树种木质部结构和功能性状的研究主要集中于热带干旱森林(Markestijn等2011; Fu等2012)。相比之下,亚热带地区,特别是一些相对湿润地区,相关报道较少。然而,生长于不同生态系统中的植物,其水分利用策略往往存在差异,对于旱事件的响应也有所区别(Luo等2021; Yao等2021)。因此,我们需要在更多样的区域内对常绿和落叶树种木质部的结构和功能性状进行调查,这对于揭示二者之间的共存机制具有重要意义。

植物木质部因干旱引起的水力障碍是导致树木死亡和森林衰退的重要因子之一(Hammond等2019)。当植物处于干旱胁迫状态下时,植物导管内易被气体填充失去水分输导功能,即发生栓塞,严重时栓塞在水势差的作用下通过纹孔膜进行扩散,导致植物因水分运输中断而死亡(Jansen等2018)。作为水分运输的基础,观测木质部结构是研究植物水分运输安全性和效率性过程中相当重要的一环(谢兆森等2018; 赵宇航等2023)。在早期,学者们通过光学显微镜观察的方式,从木质部

导管结构入手,探究导管尺寸与抗旱性之间的关系。研究发现导管直径越大,植物越容易在干旱条件下发生栓塞(Cai和Tyree 2010; 李荣等2016)。导管的分布情况也被认为与植物抗旱性有关,抗旱树种导管间的联通性往往更大(表现为较高的导管群指数)(Carlquist 2009)。此外,还有学者从机械强度的角度出发,探究导管水分运输的安全性。结果表明,木材密度、导管间双壁厚度和跨度的比值与木质部抗栓塞性之间存在显著正相关关系,木质部的机械强度越大,导管水分运输的安全性就越高(Hacke等2001; Cochard等2008)。然而,导管尺度的结构与水力性状之间的关系并无定论,仍存在较大争议。

随着研究的深入和显微技术的发展,导管壁上的纹孔超微结构及其内部的纹孔膜结构获得更多关注。作为相邻管道间水分径向运输和气种传播(即栓塞以小气泡的形式扩散)的必经通道,纹孔结构在水力运输过程中具有重要作用,纹孔膜结构更是重中之重(李姗等2022)。诸多研究表明,纹孔膜的厚度和孔隙度显著影响植物枝条的抗栓塞性,纹孔膜越厚,枝条的抗栓塞能力就越强(Kaack等2021; Smith-Martin等2022)。然而,由于设备昂贵、制样与观测过程繁琐等因素,导管间纹孔膜作为纹孔的一个重要结构特征,虽然在木质部抗栓塞性方面具有重要影响,但目前仍未被广泛研究。因此,本文从纹孔膜超微结构视角出发,比较不同叶习性树种的水分利用策略,并提出以下假设: (1)亚热带森林中常绿和落叶树种间茎干木质部的水力

性状和解剖性状,如导水率、抗栓塞性、导管直径、纹孔膜厚度等存在统计学差异;(2)茎干木质部的解剖结构,如纹孔超显微结构等,与其水力性状紧密相关。

1 材料与方法

1.1 研究地点概况

用于本次实验的植物材料采集于中国安徽省潜山市板仓自然保护区(30°59'58.46"N, 116°32'19.29"E, 海拔603 m)。该保护区位于大别山区东南部,总面积1 523.2 hm²,典型地带性植被类型为中亚热带常绿阔叶林带。根据安徽省统计局官方降水量资料显示,该地区年内和年际降水量分布不均,2016—2021年均降水量为1 748.3 mm,平均气温为17.34℃(图1)。其中降雨量最少的季节为冬季,而7—9月的夏季气温最高。由于该地区年际降雨量分布不均,2018年和2019年的降雨量较低,在夏季也有干旱事件发生。

1.2 研究材料

本研究选择了4种常绿树种和4种落叶树种(表1),所选物种均为该地区的优势种。利用空气注入法(Ewers和Fisher 1989)对各树种枝条最大导管长度进行测定,所采集的枝条长度均大于2倍的最大导管长度。于清晨采集枝条,所采集的枝条用湿纸巾包裹住切口,并迅速放入装有水的黑色塑料袋中,立刻带回实验室避免水分过度丧失。采集的植物材料置于水中复水,待其完全复水后开始实验。

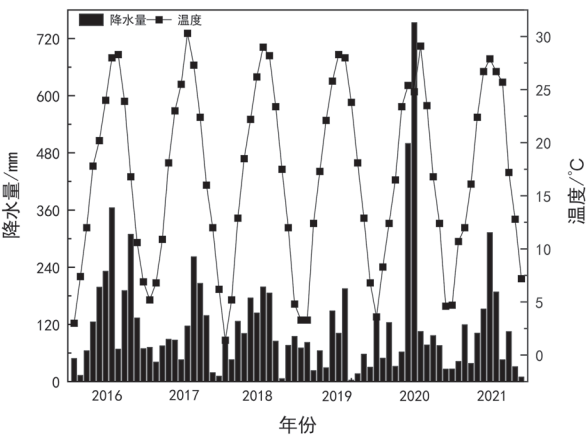


图1 本研究区域2016—2021年温度和降水分布
Fig. 1 The distribution of temperature and precipitation of 2016–2021 for the study region

1.3 测定项目与方法

1.3.1 导水率测定

每个种在水下截取长度大于最大导管长度的3根枝条。将切割后的枝条连接到改进的Sperry装置上,末端与60 cm高的水柱(10 mmol·L⁻¹ KCl溶液)相连接,另一端与移液管相连接。通过液体流过移液管内的流量($F, \mu\text{g}\cdot\text{s}^{-1}$)和单位枝条长度受到的压强来计算枝条的导水率($K_H, \text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$),计算公式为: $K_H=F/(P/L)$ 。

其中, P 表示施加于该段枝条的压强(即, 0.006 MPa), L 表示该段枝条的长度。用1%番红染料测定基段边材面积(m^2),计算边材导水率($K_S, \text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$),即导水率与边材面积的比值。

表1 本研究中所选取的8个树种
Table 1 Eight tree species selected for this study

叶习性	种名	缩写	拉丁名	科名
常绿	毛柄连蕊茶	CF	<i>Camellia fraterna</i> Hance	山茶科
	大叶润楠	MJ	<i>Machilus japonica</i> var. <i>kusanoi</i> (Hayata) J. C. Liao	樟科
	豹皮樟	LC	<i>Litsea coreana</i> var. <i>sinensis</i> (Allen) Yang et P. H. Huang	樟科
	青冈	QG	<i>Quercus glauca</i> Thunb.	壳斗科
落叶	大果山胡椒	LP	<i>Lindera praecox</i> (Siebold & Zucc.) Blume	樟科
	山胡椒	LG	<i>Lindera glauca</i> (Siebold & Zucc.) Blume	樟科
	枫香树	LF	<i>Liquidambar formosana</i> Hance	金缕梅科
	青榨槭	AD	<i>Acer davidii</i> Franch.	槭树科

1.3.2 栓塞脆弱性测定

采用自然干燥法对八个种的木质部栓塞脆弱性曲线进行测定。每个种选择约20根枝条,通过控制自然干燥的时间,来获得处于不同水势梯度下的枝条,待枝条与叶片水势平衡后,从枝条不同位置切下3片叶片,置于压力室水势仪(PMS 1505 EXP, Corvallis, OR, USA)内进行水势测量,3片叶片的水势平均值被用来代表枝条的水势(Ψ , MPa)。将枝条连接到上述的Sperry装置上进行初始导水率(K_i , $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)的测定。初始导水率测定完成后在0.15 MPa的压力下用10 mmol·L⁻¹ KCl溶液对枝条进行冲洗,再次测量其导水率,此时的导水效率为其最大导水率($K_{\max}$, $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)。栓塞冲洗时间通常为20~30 min,当枝条末端不再有气泡被冲出则视为冲洗完毕。脆弱性曲线相关计算方法参照Zhang等(2022)。

1.3.3 解剖参数测定

用于光学显微观察的枝条浸泡在FAA溶液中固定24 h以上。每个种的测量样品来自至少3个独立个体,每个个体取5个切片。切片使用1%番红和0.5%星蓝混合染液进行染色,染色完成后用水进行清洗,并用不同浓度梯度(50%、70%、85%、95%和100%)的酒精进行脱水。每张照片选择一个包括早材和晚材的扇形区域,对选中区域内的全部导管进行统计取平均值,每个种最少测量来自五个不同个体的150个导管。导管密度由所选木质部区域的导管个数与面积的比值确定,导管接触比例(FC)为导管间接触部分与导管总周长的比值,导管群指数(VG)为导管总个数除以导管群个数(单个导管也记为一个导管群),导管壁加固系数为导管间双壁厚度与跨度(导管最大内径)的比值。

用于扫描电子显微镜观察的切片观察前进行干燥处理后方可进行观察。用导电胶带将切片固定在样品桩上,用离子溅射仪(Kyky sbc-12, KYKY Technology Co., Beijing, China)进行镀金处理,镀金时长3 min,喷射电流为15 mA。然后利用扫描电子显微镜(JSM-6390LV, JEOL Ltd., Tokyo, Japan)在10 kV电压下进行观察和拍照。纹孔密度(PD, 个· μm^{-2})为纹孔数与所选区域面积的比值。纹孔口直径(D_{PA} , μm)为开口最宽距离,纹孔膜直径

(D_{PM} , nm)用两个不同轴向上的测量值的均值表示,纹孔密度测量15次以上,纹孔膜直径测量最少150个纹孔。

用于透射电子显微镜观察的材料,放于固定剂(2.5%戊二醛溶液, 0.1 mol·L⁻¹磷酸缓冲液, 1%蔗糖溶液, pH 7.3)中于冰箱冷藏固定24 h后方可进一步处理观察,获取的图片用于测定导管间纹孔膜厚度(T_{PM} , nm),纹孔膜厚度取靠近纹孔缘处和纹孔膜中间处厚度的平均值(Zhang等2017),每个种的纹孔膜数据来自10个以上测量值。上述所有解剖参数的测量利用ImageJ软件(version 1.50i, National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA)完成。

1.4 数据分析

运用SPSS软件(SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA)进行统计分析。数据在进行分析之前将被检验其是否满足参数统计的条件,对符合检验条件的数据进行参数检验分析,反之则采用非参数检验进行统计分析。 t 检验被用于比较不同叶习性树种之间的差异性; Pearson或者Spearman相关性分析用于分析数据之间的相关性。采用Origin软件(OriginLab Inc., Northampton, Massachusetts, USA)中PCA分析包进行主成分分析,检测变量之间的潜在相关性。利用Sigmaplot软件(Systat Software Inc., Düsseldorf, Germany)进行图像绘制和脆弱性曲线模型的建立。

2 实验结果

2.1 常绿和落叶树种木质部功能性状的差异

八个树种的脆弱性曲线展示如下(图2)。常绿树种 P_{50} 平均值 $[(-1.42\pm0.09) \text{ MPa}]$ 低于落叶种 $[(-1.27\pm0.41) \text{ MPa}]$,但两组间 P_{50} 值差异并不显著($P=0.514$) (表2)。同样的,常绿树种 $[(-2.74\pm0.39) \text{ MPa}]$ 与落叶树种 $[(-2.78\pm0.76) \text{ MPa}]$ P_{88} 的平均值无统计学差异($P=0.921$) (表 2)。

常绿树种 $[(2.56\pm1.23)\times10^{-5} \text{ kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}]$ 和落叶树种 $[(2.89\pm2.81)\times10^{-5} \text{ kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}]$ 之间的导水率(K_d)没有统计学差异($P=0.836$),但落叶树种的种间变异性较大,表现出较高的标准差(表2)。常绿树种的边材导水率(K_s)变化范围为1.12~2.25 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$,平均值为1.67 $\text{kg}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$,而

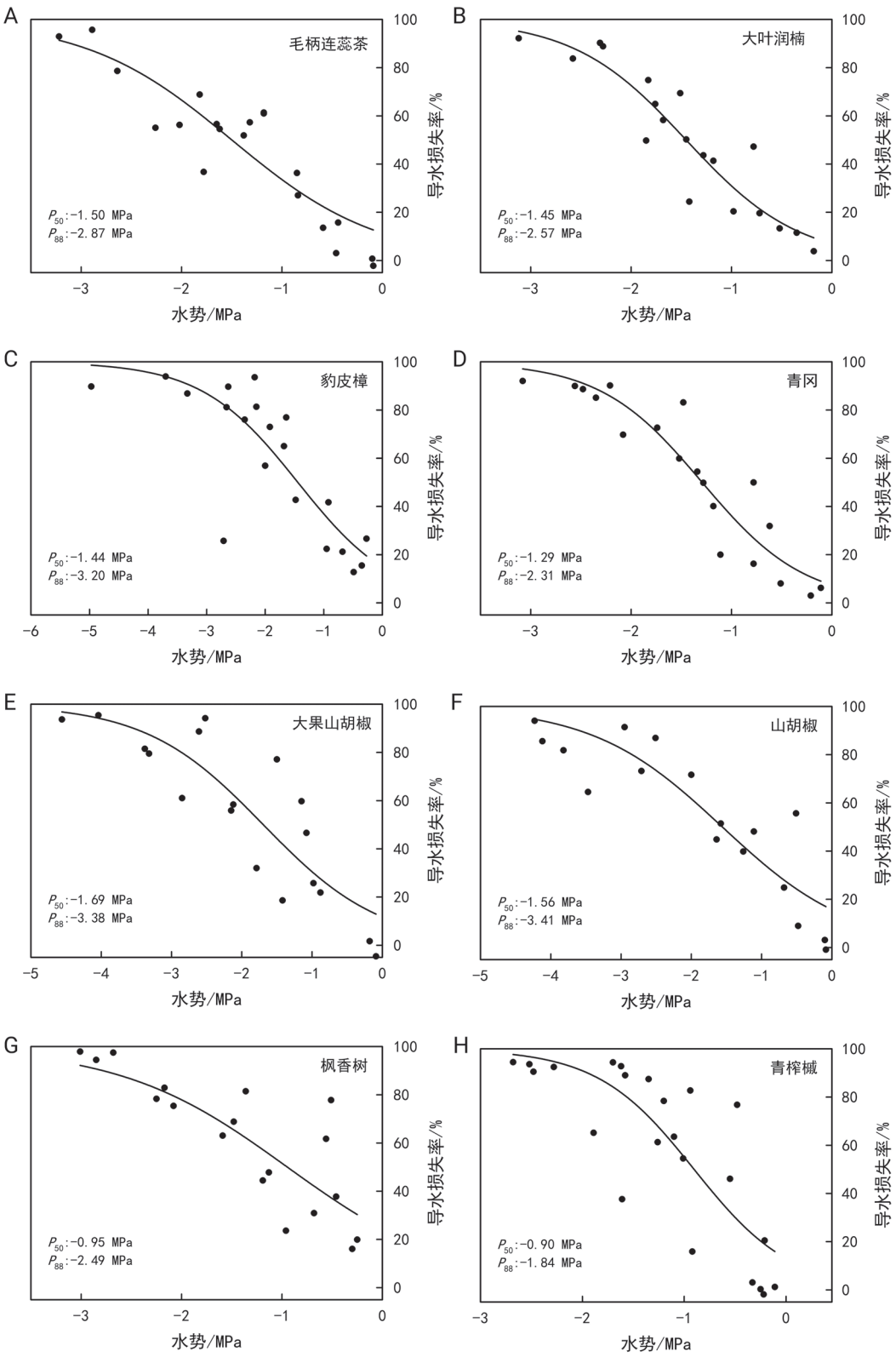


图2 常绿和落叶树种木质部脆弱性曲线

Fig. 2 Xylem vulnerability curves of evergreen and deciduous tree species

表2 常绿和落叶树种木质部性状对比
Table 2 Comparison of xylem traits between evergreen and deciduous tree species

性状	缩写	单位	常绿	落叶	<i>P</i>
导水率损失50%时水势值	<i>P</i> ₅₀	MPa	-1.42±0.09	-1.27±0.41	0.514
导水率损失88%时水势值	<i>P</i> ₈₈	MPa	-2.74±0.39	-2.78±0.76	0.921
导水率	<i>K</i> _H	kg·m·MPa ⁻¹ ·s ⁻¹	(2.56±1.23)×10 ⁻⁵	(2.89±2.81)×10 ⁻⁵	0.836
边材导水率	<i>K</i> _S	kg·m ⁻¹ ·MPa ⁻¹ ·s ⁻¹	1.67±0.52	1.57±1.15	0.883
导管直径	<i>D</i> _V	μm	30.42±10.60	29.30±4.73	0.853
导管密度	VD	个·mm ⁻²	98.21±97.81	99.39±83.60	0.986
导管群指数	VG	/	1.31±0.24	1.32±0.05	0.984
导管接触比例	FC	/	0.06±0.04	0.07±0.01	0.795
导管壁加固系数	CWR	/	2.28±1.61	2.28±1.73	0.999
木材密度	WD	g·cm ⁻³	0.70±0.04	0.65±0.09	0.359
纹孔密度	PD	个·μm ⁻²	(17.54±8.42)×10 ⁻³	(23.36±11.74)×10 ⁻³	0.451
纹孔口直径	<i>D</i> _{PA}	μm	1.03±0.14	1.16±0.59	0.690
纹孔膜直径	<i>D</i> _{PM}	μm	5.89±0.43	5.78±1.71	0.899
纹孔膜厚度	<i>T</i> _{PM}	nm	403.54±33.54	488.86±292.72	0.584
纹孔膜厚度/纹孔膜直径	<i>T</i> / <i>D</i> _{PM}	/	(68.59±5.79)×10 ⁻³	(98.26±74.09)×10 ⁻³	0.455

P<0.05表示常绿和落叶两组数据之间存在统计学差异。

落叶树种的*K*_S显示出更广泛的范围,即0.51~2.77 kg·m⁻¹·MPa⁻¹·s⁻¹,平均值为1.57 kg·m⁻¹·MPa⁻¹·s⁻¹,*K*_S在两个分组之间没有统计学差异(*P*=0.883) (图3-A; 表2)。

2.2 常绿和落叶树种木质部结构性状的差异

不同叶习性树种间的导管结构不存在统计学差异(表2)。常绿[(30.42±10.60) μm]和落叶树种[(29.30±4.73) μm]的导管直径不存在统计学差异(图3-B; 表2)。常绿和落叶树种间的导管密度、导管群指数、导管接触比例、导管壁加固系数、木材密度也均无统计学差异(表2)。常绿树种的纹孔密度和纹孔口直径分别为(17.54±8.42)×10⁻³个·μm⁻²和(1.03±0.14) μm,落叶树种为(23.36±11.74)×10⁻³个·μm⁻²和(1.16±0.59) μm。纹孔密度和纹孔口直径在常绿树种和落叶树种之间均无明显差异。八个树种都展示出相当均质的纹孔膜,但在厚度上差别很大(图4)。山胡椒(*L. glauca*)的木质部有最厚的纹孔膜[(807.06±40.27) nm],青榨槭(*A. davidii*)的纹孔膜最薄[(196.20±39.21) nm] (图3-D)。

2.3 结构和功能性状间的关系

本研究的所有物种木质部*K*_S与*P*₅₀之间呈显著正相关关系(表3)。导管直径、导管密度、导管群

指数、导管接触比例与*P*₅₀和*K*_S之间不存在统计学关联,但纹孔超微结构与*P*₅₀及*K*_S之间关联具有统计学意义(表3)。纹孔口和纹孔膜的直径与*P*₅₀以及*K*_S之间呈正相关关系,纹孔膜厚度以及纹孔膜厚度与直径的比值与*P*₅₀和*K*_S之间存在负相关关系(表3)。此外,导管的机械强度(用CWR代表)和木质部密度与*P*₅₀之间也存在负相关关系。

2.4 主成分分析

在结构性状和功能性状的主成分分析中,主成分轴1 (PC1)和主成分轴2 (PC2)的分布分别解释了总方差的57.4%和20.8% (图5)。PC1代表木质部输水安全与效率的权衡,PC2代表导管尺寸与导管连通性的权衡。常绿树种和落叶树种的分布载荷高度重叠,置信区间重合较大。

3 讨论

本研究中常绿和落叶树种间的水力性状和解剖性状没有统计学差异(表2)。木质部水力特性的相似性可能与当地环境因素有关,该地区年内降水量呈多峰状分布(图1),这意味着当地树木不会经历长时间的干旱。鉴于本研究地点相对优越的降水条件,常绿和落叶树种向极端耐受或极端躲

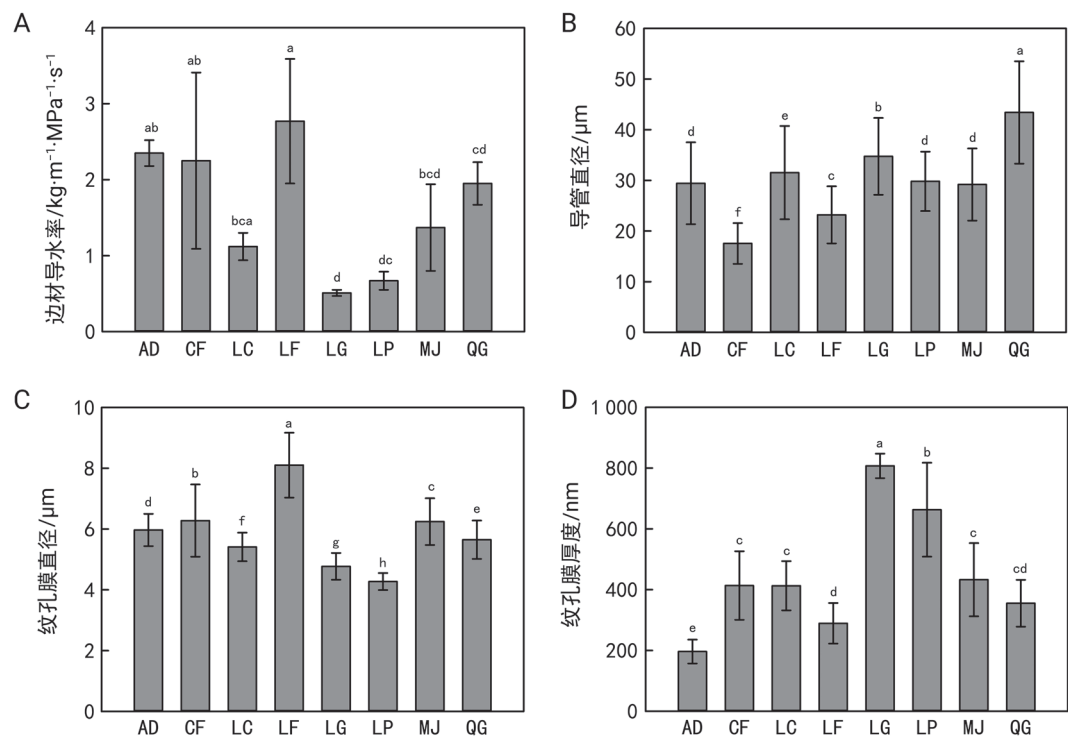


图3 不同树种木质部边材导水率、导管直径、纹孔膜直径和厚度的对比

Fig. 3 Comparison of xylem sapwood hydraulic conductivity, vessel diameter, pit membrane diameter and pit membrane thickness of different species

缩写对应树种见表1。图中不同的小写字母表示 $P<0.05$ 。

避干旱的生存策略发展是没有必要的,反而会降低其竞争能力(Greenwood等2017)。因此,不同叶习性树种可能会调节自身的水分利用策略,采取折中的方式对环境压力产生响应(Luo等2021),从而导致本研究中不同叶习性树种最终展示出相似的木质部水力性状。除了降水以外,温度也是影响树木表现出不同叶物候的重要原因之一(白坤栋等2010)。本研究所测量的木质部功能性状主要与水分胁迫有关,但树木的叶物候受多种环境因子综合调控,这也可能是本研究树种性状未展现出显著组间差异的原因之一。

试验各物种间 P_{50} -CWR、 P_{50} -WD和 K_S -CWR(表3)均呈现出显著的负相关趋势,这与三角权衡理论相一致(Baas等2004),此外,被研究物种表现出的水分运输效率性和安全性之间的权衡(图5)与对许多其他被子植物物种的研究是一致的(Gleason等2016; Schumann等2019)。本研究中主成分分

析结果显示,木质部结构的功能无法同时满足水分运输效率性和安全性的需求(Gleason等2016),这种结构上的局限性是产生这种权衡关系的重要原因。在本研究中,8个树种的导管直径与木质部边材导水率之间没有显著关系,与 P_{50} 之间也同样没有显著关系(图5)。

张硕新等(1997)的研究发现,栓塞脆弱性可能与导管间纹孔的几何形状有关,本研究中 D_{PA} 与 P_{50} 的显著正相关关系也证实了这一点。此外,本研究还发现 D_{PM} 分别与 K_S 和 P_{50} 之间呈显著正相关关系。根据纹孔膜面积假说(Wheeler等2005),大的纹孔和纹孔膜上容易出现大的易漏微孔,从而降低水分运输的安全性。与我们预期的一样,具有较厚纹孔膜的树种抗栓塞能力较强但水分运输能力较弱。厚的纹孔膜意味着更为曲折的水力途径(Kaack等2021),这就会为水分运输和气种传播带来更大的阻力,从而表现出低的水分运输效率和高安全性

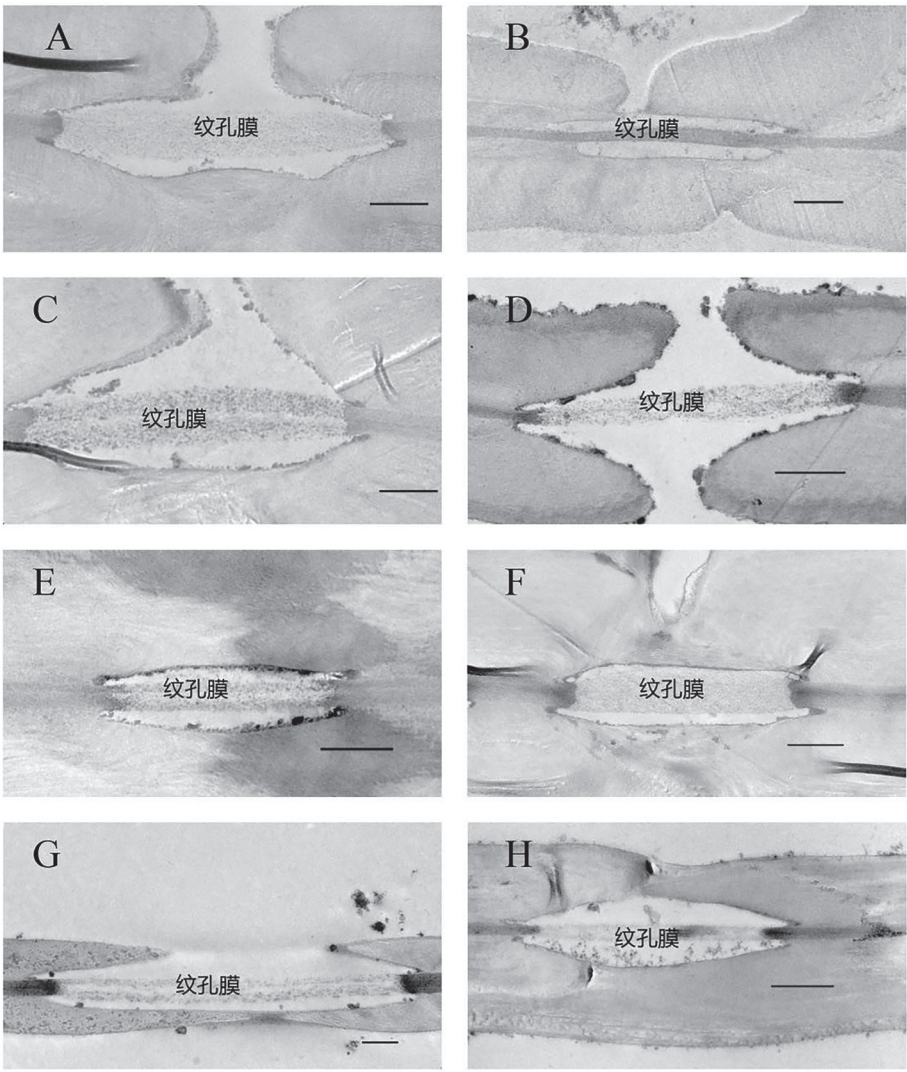


图4 透射电镜下的常绿和落叶树种木质部导管间纹孔膜结构
Fig. 4 The pit membrane structure in the xylem of evergreen and deciduous tree species under transmission electron microscope

A: 毛柄连蕊茶; B: 大叶润楠; C: 豹皮樟; D: 青冈; E: 大果山胡椒; F: 山胡椒; G: 枫香树; H: 青榨槭; 比例尺均为1 μm。

(Jansen等2009; Kaack等2021)。纹孔膜厚度与直径的比值在本研究中与 P_{50} 之间也展示出了较高的相关性, 这与Levionnois等(2021)的研究结果一致。纹孔膜厚度与直径的比值较大, 意味着干旱发生时纹孔膜具有更强的机械强度去抵抗因压力差而导致的形变(Tixier等2014), 使得其上的孔隙不会过于扩增进而促使栓塞在导管间扩散。综上所述, 木质部结构, 尤其是纹孔超显微结构与枝条木质部的水力性状紧密相关。

总而言之, 我们的研究发现8个常绿和落叶树种之间的水力结构无显著的组别差异, 这可能是受当地降水条件和温度的影响。鉴于本研究中测定树种的数量较少, 想要阐明不同叶习性树种间的水力结构差异, 仍需要在更广泛的树种间进行测量。作为水分运输的基础, 木质部结构与功能之间的关系是紧密的, 尤其是纹孔超微结构。本研究从超微结构角度出发, 探究了不同叶习性树种之间结构和功能性状上的差异, 为揭示常绿和落叶

表3 本研究8个树种木质部性状间相关性矩阵
Table 3 Correlation matrix between xylem traits of 8 tree species in this study

	P_{50}	P_{88}	K_H	K_S	D_V	VD	VG	FC	CWR	WD	D_{PA}	PD	D_{PM}	T_{PM}	T/D_{PM}
P_{50}	1														
P_{88}	0.842**	1													
K_H	0.751*	0.591	1												
K_S	0.812*	0.788*	0.813*	1											
D_V	-0.085	0.042	-0.096	-0.391	1										
VD	0.255	0.149	0.462	0.621	-0.871**	1									
VG	-0.222	-0.271	-0.322	-0.279	-0.487	0.248	1								
FC	-0.183	-0.283	-0.447	-0.319	-0.497	0.190	0.953**	1							
CWR	-0.737*	-0.872**	-0.735*	-0.892**	0.105	-0.397	0.492	0.538	1						
WD	-0.863**	-0.586	-0.517	-0.468	-0.061	-0.050	0.020	-0.080	0.349	1					
D_{PA}	0.855**	0.619	0.713*	0.807*	-0.469	0.522	0.130	0.115	-0.541	-0.696	1				
PD	-0.445	-0.471	-0.651	-0.809*	0.604	-0.869**	-0.057	0.047	0.634	0.194	-0.590	1			
D_{PM}	0.715*	0.563	0.846**	0.852**	-0.476	0.754*	0.061	-0.027	-0.633	-0.552	0.822*	-0.893**	1		
T_{PM}	-0.813*	-0.863**	-0.650	-0.870**	0.192	-0.297	0.143	0.189	0.750*	0.525	-0.822*	0.591	-0.689	1	
T/D_{PM}	-0.793*	-0.835**	-0.686	-0.896**	0.253	-0.409	0.100	0.155	0.744*	0.532	-0.821*	0.717*	-0.788*	0.979**	1

性状缩写定义见表2。性状间显著相关的用星号标识,*表示 $P<0.05$,**表示 $P<0.01$ 。

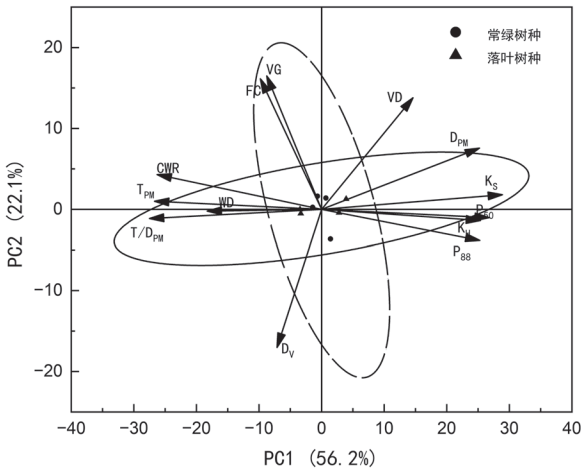


图5 本研究常绿和落叶树种木质部性状的主成分分析
Fig. 5 Principal component analysis of xylem traits of evergreen and deciduous species in this study
虚线为常绿树种置信椭圆, 缩写对应性状见表2。

植物的共存机制以及森林管理提供了一定依据。

参考文献(References)

Baas P, Ewers FW, Davis SD, et al (2004). Evolution of xylem physiology. In: Hemsley AR, Poole I (eds). The Evolution of Plant Physiology. Oxford: Academic Press, 273–295

Bai KD, Jiang DB, Cao KF, et al (2010). Photosynthetic response to seasonal temperature changes in evergreen and deciduous broad-leaved trees in montane forests of Ailao Mountain and Mao'er Mountain. Acta Ecol Sin, 30: 905–913 (in Chinese with English abstract) [白坤栋, 蒋得斌, 曹坤芳等(2010). 哀牢山和猫儿山中山常绿和落叶阔叶树光合特性对季节温度变化的响应. 生态学报, 30: 905–913]

Cai J, Tyree MT (2010). The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. Plant Cell Environ, 33: 1059–1069

Carlquist S (2009). Xylem heterochrony: an unappreciated key to angiosperm origin and diversifications. Bot J Linn Soc, 161: 26–65

Chen YJ, Choat B, Sterck F, et al (2021). Hydraulic prediction of drought induced plant dieback and top-kill depends on leaf habit and growth form. Ecol Lett, 24: 2350–2363

Cochard H, Barigah ST, Kleinhentz M, et al (2008). Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? J Plant Physiol, 165: 976–982

Ewers FW, Fisher JB (1989). Techniques for measuring vessel

- lengths and diameters in stems of woody plants. *Am J Bot*, 76: 645–656
- Fu PL, Jiang YJ, Wang AY, et al (2012). Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Ann Bot*, 110: 189–199
- Gleason SM, Westoby M, Jansen S, et al (2016). Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species. *New Phytol*, 209: 123–136
- Greenwood S, Ruiz-Benito P, Martínez-Vilalta J, et al (2017). Tree mortality across biomes is promoted by drought intensity, lower wood density and higher specific leaf area. *Ecol Lett*, 20: 539–553
- Hacke UG, Sperry JS, Pockman WT, et al (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126: 457–461
- Hammond WM, Yu K, Wilson LA, et al (2019). Dead or dying? Quantifying the point of no return from hydraulic failure in drought-induced tree mortality. *New Phytol*, 223: 1834–1843
- Jansen S, Choat B, Pletsers A (2009). Morphological variation of intervessel pit membranes and implications to xylem function in angiosperms. *Am J Bot*, 96: 409–419
- Jansen S, Klepsch M, Li S, et al (2018). Challenges in understanding air-seeding in angiosperm xylem. *Acta Hort*, 1222: 13–20
- Kaack L, Weber M, Isasa E, et al (2021). Pore constrictions in intervessel pit membranes provide a mechanistic explanation for xylem embolism resistance in angiosperms. *New Phytol*, 230: 1829–1843
- Levionnois S, Jansen S, Wandji RT, et al (2021). Linking drought-induced xylem embolism resistance to wood anatomical traits in Neotropical trees. *New Phytol*, 229: 1453–1466
- Li R, Dang W, Cai J, et al (2016). Relationships between xylem structure and embolism vulnerability in six species of drought tolerance trees. *J Plant Ecol*, 40: 255–263 (in Chinese with English abstract) [李荣, 党维, 蔡靖等 (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 S, Li YJ, Zhang Y, et al (2022). Research progress in mechanism of xylem embolism based on characteristics of bordered pit membrane. *Sci Silv Sin*, 58: 196–205 (in Chinese with English abstract) [李珊, 李玉军, 张亚等 (2022). 基于具缘纹孔膜特征的木质部栓塞机制研究进展. *林业科学*, 58: 196–205]
- Luo W, Griffin-Nolan RJ, Ma W, et al (2021). Plant traits and soil fertility mediate productivity losses under extreme drought in *C₃* grasslands. *Ecology*, 102: e03465
- Markestijn L, Poorter L, Paz H, et al (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant Cell Environ*, 34: 137–148
- 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
- Smith-Martin CM, Jansen S, Brodribb TJ, et al (2022). Lianas and trees from a seasonally dry and a wet tropical forest did not differ in embolism resistance but did differ in xylem anatomical traits in the dry forest. *Front For Glob Change*, 5: 834891
- Tixier A, Herbette S, Jansen S, et al (2014). Modelling the mechanical behaviour of pit membranes in bordered pits with respect to cavitation resistance in angiosperms. *Ann Bot*, 114: 325–334
- Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, et al (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 Environ*, 28: 800–812
- Xie ZS, Du HR, Xiang DF, et al (2018). The changes of anatomical structure of vascular bundles and water transport in blueberry fruit during different growth and development stages. *Plant Physiol J*, 54: 45–53 (in Chinese with English abstract) [谢兆森, 杜鸿儒, 项殿芳等 (2018). 蓝莓果实不同发育期维管束解剖结构与水分运输变化. *植物生理学报*, 54: 45–53]
- Yao GQ, Li FP, Nie ZF, et al (2021). Ethylene, not ABA, is closely linked to the recovery of gas exchange after drought in four *Caragana* species. *Plant Cell Environ*, 44: 399–411
- Zhang SX, Shen WJ, Zhang YY, et al (1997). The vulnerability of xylem embolism in twigs of some drought-resistant tree species. *J Northwest For Univ*, 12: 1–6 (in Chinese with English abstract) [张硕新, 申卫军, 张远迎等 (1997). 几个抗旱树种木质部栓塞脆弱性的研究. *西北林学院学报*, 12: 1–6]
- Zhang Y, Klepsch M, Jansen S (2017). Bordered pits in xylem of vesselless angiosperms and their possible misinterpretation as perforation plates. *Plant Cell Environ*, 40: 2133–2146
- Zhang Y, Liu JB, Zhang XX (2022). A more drought resistant stem xylem of southern highbush than rabbiteye blueberry is linked to its anatomy. *Agronomy*, 12: 1244
- Zhao YH, Gong XW, Ning QR, et al (2023). Plasticity and co-ordination of branch and leaf traits in *Ulmus pumila* along a precipitation gradient. *Chin J Appl Ecol*, 34: 324–332 (in Chinese with English abstract) [赵宇航, 龚雪伟, 宁秋蕊等 (2023). 沿降水梯度白榆的枝叶性状可塑性与协同变异. *应用生态学报*, 34: 324–332]