



# 油松幼苗水分传输效率及安全性对养分和水分添加的响应

黄绍琳<sup>1</sup>, 李秧秧<sup>2,3\*</sup>

(1 西北农林科技大学 林学院, 陕西杨陵 712100; 2 西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西杨陵 712100; 3 中国科学院水利部水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨陵 712100)

**摘要:** 探讨油松水分传输效率和安全性对养分和水分添加的响应是揭示其适应性的基础。该试验采用新改进的离心机技术, 以 2 年生油松幼苗当年生枝为材料, 试验设置对照(CK, 不施肥、自然降水)、氮磷养分添加(F, 按每年 120 kg/hm<sup>2</sup> 纯 N 和 60 kg/hm<sup>2</sup> 纯 P 水平添加 N 和 P 素, 自然降水)及养分和水分同时添加(FI, 按每年 120 kg/hm<sup>2</sup> 纯 N 和 60 kg/hm<sup>2</sup> 纯 P 水平添加 N 素和 P 素, 且补水 100 mm)3 个处理, 研究了油松幼苗水分传输效率和栓塞脆弱性对氮磷养分和水分添加的响应。结果表明: (1) 与 CK 相比, 氮磷养分添加(F)增加了油松幼苗地径、冠幅和地上部生物量, 但对比导水率( $K_s$ )、比叶导水率(LSC)、Huber 值、抵抗栓塞能力( $P_{50}$ )及水分传输安全阈值均影响不大。(2) 氮磷和水分同时添加处理(FI)的地径、株高、冠幅和地上部生物量显著高于 CK 和 F 处理, 其  $K_s$ 、LSC 和 Huber 值与 CK 及 F 处理相比并无显著差异, 但  $P_{50}$  比 CK 和 F 处理增加 0.2 MPa 左右, 且水分传输安全阈值相对变小。研究表明, 养分添加对油松幼苗当年生枝的水分传输效率和安全性影响不大, 水分添加对水分传输效率亦无显著影响, 但降低了水分传输的安全性, 原因主要与管胞长度增加及管胞壁抗爆破阻力下降有关。

**关键词:** 油松幼苗; 水分养分添加; 水分传输效率; 栓塞脆弱性

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

## Responses of Hydraulic Transport Efficiency and Safety of Current-year Stems in *Pinus tabulaeformis* Seedlings to Nutrient Addition and Irrigation

HUANG Shaolin<sup>1</sup>, LI Yangyang<sup>2,3\*</sup>

(1 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** The responses of hydraulic transport efficiency and safety to nutrients and water addition are the foundation for probing the mechanisms of extensive acclimation in *Pinus tabulaeformis*. Using the newly-developed centrifuge method and taking three treatments as control (CK, no fertilization, natural precipitation), N and P addition (F, fertilizers were applied with the application rate as 120 kg/hm<sup>2</sup> pure N and 60 kg/hm<sup>2</sup> pure P per year, natural precipitation), N and P addition plus irrigation (FI, fertilizers were applied with the application rate as 120 kg/hm<sup>2</sup> pure N and 60 kg/hm<sup>2</sup> pure P per year, 100 mm water was irrigated excluding local precipitation), we studied the responses of transport efficiency and vulnerability to

收稿日期: 2016-01-11; 修改稿收到日期: 2016-06-12

基金项目: 国家自然科学基金(41530854, 41371507)

作者简介: 黄绍琳(1990—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物水分生理生态方面的研究。E-mail: 1169848066@qq.com

\* 通信作者: 李秧秧, 研究员, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: yyli@ms.iswc.ac.cn

embolism of current-year stems in Chinese pine seedlings to nutrients and water addition. The results indicated that: (1) N and P addition raised basal diameter, canopy size and aboveground biomass, but had no effect on specific hydraulic conductivity ( $K_s$ ), leaf specific conductivity ( $LSC$ ), Huber value, embolism resistance ( $P_{50}$ ) and safety margin comparing to the control. (2) Concurrent addition of N, P and water increased plant height, basal diameter, canopy size and aboveground biomass, no difference between treatments was found for  $K_s$ ,  $LSC$  and Huber value, but  $P_{50}$  of FI treatment increased by 0.2 MPa and safety margin also narrowed. These results suggest that nutrient addition had no obvious effect on transport efficiency and safety; water addition did not affect transport efficiency but increased the vulnerability to embolism. The reason was mainly related with longer tracheid length and lower implosion resistance in FI treatment.

**Key words:** *Pinus tabulaeformis* seedlings; nutrients and water addition; transport efficiency; vulnerability to embolism

植物长距离水分传输决定着植物叶的碳摄取和水分利用,是植物体重要的生理过程之一<sup>[1]</sup>。比导水率( $K_s$ )和对于干旱诱导的栓塞脆弱性是植物 2 个最重要的水力特征,前者是木质部水分传输效率的度量,后者反映了木质部水分传输的安全性。不同植物  $K_s$  和对栓塞的脆弱性(经常用导水率损失 50% 所对应的木质部负压  $P_{50}$  来衡量,其值越负,植物抵抗栓塞形成的能力越强)差别很大,如散孔材树种的  $K_s$  可相差 100 倍<sup>[2]</sup>,不同植物的  $P_{50}$  可从 -0.2 MPa 变化到 -14 MPa<sup>[3]</sup>。除物种的差异外,植物木质部  $K_s$  和栓塞脆弱性还受环境条件,特别是水分和养分等的综合影响,揭示其对水分和养分添加的响应有助于揭示植物对不同生境的适应机制。

迄今关于水分和养分对植物水分传输效率和安全性已有一些研究,如对 167 个物种的研究表明:落叶被子植物茎  $K_s$  随降雨量减少而增加,但常绿被子植物和针叶树种的  $K_s$  和水分有效性的联系不紧密<sup>[3-4]</sup>;湿润生境中的植物较干旱生境中的植物常常具有低的抗栓塞能力<sup>[3,5-7]</sup>,但在杨树和一些裸子植物上发现不同水分生境植物抗栓塞能力并无显著差异<sup>[7-10]</sup>;施氮增加了杨树  $K_s$ ,但抗栓塞能力显著降低<sup>[7,11-14]</sup>,磷营养可增加杨树的抗栓塞能力<sup>[11]</sup>;在巴西中部稀树草原生长的树木上发现:氮添加增加了末端枝条  $K_s$ ,但大多数情况下叶比导水率( $LSC$ )和木材密度降低,氮添加使抗栓塞能力显著增加,添加磷素后 5 种树种中仅 1 种的  $P_{50}$  有显著降低<sup>[15]</sup>。磷添加可以显著提高元宝枫和遭受干旱胁迫时女贞的导水率损失百分数<sup>[16]</sup>;氮和磷同时施用增加了阿根廷 6 种亚热带树种中 2 种树木的  $K_s$  和  $LSC$ ,但降低了其中 1 种树木的  $K_s$  和  $LSC$ ,其余 3 种树木无反应<sup>[17]</sup>;施肥导致火炬松冠层气孔导度和  $LSC$  下降了 50%,根抗栓塞能力增加 50%<sup>[18]</sup>。上述情况说明,不同研究中水分和养分添加后对水分传输效

率和安全性的影响因树种、生长条件、水分或养分处理方法等而异,且大多数研究集中在水分或某个养分的影响上,缺乏同一树种对水分和养分响应的综合研究。鉴于此,我们测定了氮、磷和水分添加下油松幼苗当年生枝的脆弱性曲线、水分传输安全阈值及木质部解剖结构等特征,以揭示油松幼苗茎水分传输效率和安全性对水分和养分的响应,从而为油松的科学培育提供理论参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地点概况

试验地位于陕西省咸阳市杨陵区揉谷乡前东村。该地地处陕西关中平原中部,属暖温带大陆性季风半湿润气候,雨热同期,夏季降水量占全年降水量的 70% 左右。年平均气温 12.9 °C,最冷月(1 月)平均气温 -1.1 °C,最热月(7 月)平均气温 25.8 °C,年极端最低气温 -19.4 °C,年极端最高气温 42 °C。年  $\geq 0$  °C 积温为 4 903 °C,持续天数为 309 d,无霜期 221 d,年平均降雨量 651 mm。

### 1.2 试验设计

试验以密度为每平方 4 株的 2 年生油松幼苗为研究对象,土壤为壤土。试验设 3 个处理:1)对照(CK),未添加 N、P 肥,自然降雨量下生长;2)养分添加(F),按每年 120 kg/hm<sup>2</sup> 纯 N 和 60 kg/hm<sup>2</sup> 纯 P 水平同时添加尿素和重过磷酸钙,自然降雨量下生长;3)养分和水分同时添加(FI),按每年 120 kg/hm<sup>2</sup> 纯 N 和 60 kg/hm<sup>2</sup> 纯 P 水平添加尿素和重过磷酸钙,且在当地年降雨量基础上补水 100 mm。施肥和补水处理从 2014 年 3 月起开始实施,施肥为每隔 1 月结合降雨或人工少量补水进行穴施,当进行人工补水时对照小区也补充同样水量;补水处理主要在 3~7 月进行,每月 1 次,补水量均为 20 mm(水表控制)。每个处理设 3 个小区,小区面积为 50 m<sup>2</sup>,随机

排列。处理时段内(2014年3月到2015年7月)降雨量为961 mm,与多年同时段降雨量基本一致,其它为常规管理。测定在2015年8月进行,在各小区中部随机选油松3棵,测量株高和地径,然后清晨采样用于油松水力性质的测定,最后统计生物量。

### 1.3 测定项目与方法

**1.3.1 株高、地径和干生物量** 地径用游标卡尺进行测量,株高用卷尺进行测定,茎水力性质测定完成后测量整个地上部生物量,每个处理共测定9株。

**1.3.2 正午叶水势** 每小区随机选2株油松,每株取当年生针叶2枚,在晴天13:00左右用压力室(1000型压力室,美国PMS公司)测定其叶水势,共测定3次,测定时段主要在5~7月。以3次叶水势测定最低值作为生长季最低叶水势( $\psi_{\min}$ )。

**1.3.3 脆弱性曲线、导水率和 Huber 值** 利用改进的 Cochard 离心机法<sup>[19-20]</sup>测定油松当年生枝的脆弱性曲线。由于松科植物自然状态下的栓塞很低,加之正压冲洗可能会使纹孔膜的塞-环(torus-margo)结构移位,很多研究者均直接取不冲刷的原位枝干进行脆弱性曲线测定<sup>[21-22]</sup>。本研究发现油松自然状态下的栓塞程度低于2%,故直接用未冲刷的原位枝干进行脆弱性曲线测定,每处理测定9个茎段。

黎明前用修枝剪直接从基部剪下油松幼苗,放入黑塑料袋中带回实验室。在实验室中水下取油松主茎上当年生茎段,水下多次修剪两端并剥去两端的树皮,使最终茎长约27.4 cm,然后置于离心机(Allegra X-22型,美国Beckman-Coulter公司)中,通过控制离心机转速来形成由低到高的压力梯度,每一压力下至少稳定5 min后用20 mmol/L KCl+1 mmol/L CaCl<sub>2</sub>溶液测定导水率,当导水率损失至少在90%以上时脆弱性曲线测定结束。导水率损失百分数( $PLC, \%$ )= $100 \times (K_{\max} - K_h) / K_{\max}$ ,其中 $K_h$ 为某压力下的导水率, $K_{\max}$ 为-0.2 MPa下对应的导水率(最大导水率)。PLC与诱导栓塞形成的压力之间的关系即为脆弱性曲线。利用Weibull函数对脆弱性曲线进行模拟:

$$PLC/100 = 1 - \exp[-(-x/b)^c]$$

其中, $b$ 为导水率损失63.2%时所对应的木质部压力的绝对值, $c$ 为曲线在 $-b$ 时的陡度,该值越大,曲线越陡。模拟曲线用来计算导水率损失12%、50%和88%所对应的木质部负压 $P_{12}$ 、 $P_{50}$ 和 $P_{88}$ 。

脆弱性曲线测定中得到 $K_{\max}$ 与茎木质部面积之比即为比导水率( $K_s, \text{kg} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ), $K_{\max}$ 与该茎段上承载的所有叶面积之比即为叶比导

水率( $LSC, \text{kg} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ),茎段上木质部面积与叶面积之比即为Huber值。

**1.3.4 茎横截面木质部解剖结构** 取测定完脆弱性曲线的9个茎,在茎段中部徒手切片,1%番红溶液染色后,蒸馏水冲洗,然后置于滴有甘油的载玻片上在放大400倍的显微镜下拍照,每个茎横截面在间隔120°的3个不同区域从髓心向外连续拍照,所得照片用image J软件分析管胞平均直径( $d_{\text{mean}}$ ,假定管胞横截面为圆形)、管胞面积占横截面积的比例(%)和管胞密度(单位木质部面积上的管胞个数),平均水力直径( $d_h$ )按照公式 $\sum d_i^5 / \sum d_i^4$ 计算<sup>[23]</sup>。在成对管胞(导管水力直径介于 $d_h \pm 2 \mu\text{m}$ 内)上同时测量切向的管胞壁厚度( $t$ )及管胞内径跨距( $b_1$ ),据此计算 $(t/b_1)_h^2$ 来表征管胞壁的抗爆破阻力<sup>[24]</sup>。每个茎为3个不同区域的平均值。

**1.3.5 管胞长度** 取测定完脆弱性曲线的9个茎,在茎段中部取长约3 cm茎块,然后去除周皮和髓,置于80%冰乙酸和30%过氧化氢按照1:1比例配成的混合液中60℃下过夜<sup>[25]</sup>。软化后的样品在蒸馏水冲洗后,用甲苯胺兰溶液染色3~5 min,然后置于放有甘油的载玻片上,在放大40倍显微镜下测量管胞长度,每个茎段至少测定50个管胞。

**1.3.6 木材密度** 在测定完脆弱性曲线的茎段中部,取2 cm长的茎块,去除树皮和髓心,然后在蒸馏水中浸泡约1周,用排水法在万分之一天平上测定其体积,此后样品在80℃下烘干48 h,称其干重,干重与体积之比即为木材密度<sup>[26]</sup>。木材密度测定重复9次。

### 1.4 统计分析

所有数据用平均值标准误表示。不同处理间生长、水力和解剖性质之间的差异用单因素方差分析,当单因素方差分析达到显著后,用Duncan法进行多重比较。所有统计分析用SPSS11.5软件进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 养分和水分添加对油松生长的影响

养分添加(F)后,油松株高与对照相比无显著差异,但地径、冠幅和地上部生物量均有显著增加,养分和水分同时添加(FI)使株高、地径、冠幅和地上部生物量显著高于对照(CK)和F处理(表1)。F处理油松的株高、地径、冠幅和地上部生物量分别比CK增加10.18%、15.79%、29.50%和36.16%;FI处理油松的株高、地径、冠幅和地上部生物量分别比F处理增加21.75%、20.0%、39.14%和47.17%,

表明养分单独添加或养分水分同时添加均可促进油松的生长,且以养分水分同时添加促进生长的作用最大;水分添加后促进生长的效应大于养分添加后促进生长的效应。

### 2.2 养分和水分添加对油松茎水分传输效率的影响

图 1 显示,3 个处理油松茎的比导水率( $K_s$ )界于  $1.27\sim 1.37\text{ kg}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$  之间,平均为  $1.32\text{ kg}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ ;叶比导水率( $LSC$ )界于  $2.50\times 10^{-4}\sim 2.68\times 10^{-4}\text{ kg}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$  之间,平均为  $2.57\times 10^{-4}\text{ kg}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{m}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$ ;Huber 值界于  $1.87\sim 1.93\times 10^{-4}\text{ cm}^2\cdot\text{cm}^{-2}$  之间,平均为  $1.90\times 10^{-4}\text{ cm}^2\cdot\text{cm}^{-2}$ 。不同处理之间的  $K_s$ 、 $LSC$  和 Huber 值均无显著差异,表明养分和水分添加对油松幼苗茎水分传输效率和对叶供水能力影响不大。

### 2.3 养分和水分添加对油松茎水分传输安全性的影响

在油松茎木质部水势为  $-2.4\text{ MPa}$  之前,不同处理间导水率损失百分数( $PLC$ )差异不大,但当木质部水势低于  $-2.4\text{ MPa}$  时, $PLC$  增加很快,当水

势达到  $-3.5\text{ MPa}$  时,各处理的  $PLC$  均已接近  $100\%$ (图 2)。用 Weibull 函数对脆弱性曲线进行模拟,模拟结果见表 2。其中不同处理的  $b$  值(导水率损失  $63.2\%$  时所对应的木质部水势的绝对值)界于  $2.74\sim 2.98$  之间,CK 和 F 处理的  $b$  值差异不大,但 FI 处理的  $b$  值显著小于其它 2 个处理;不同处理的  $c$  值(木质部水势为  $-b$  时曲线的斜率)界于  $15.44\sim 17.44$  之间,但处理之间差异不显著。

利用模拟的 Weibull 曲线求得了每条茎在导水率损失  $12\%$ 、 $50\%$  和  $88\%$  时对应的茎木质部水势  $P_{12}$ 、 $P_{50}$  和  $P_{88}$ ,其中  $P_{12}$  代表了空穴化开始启动时的木质部水势, $P_{50}$  为发生灾难性水力失败时对应的木质部水势, $P_{88}$  为完全水力失败时对应的木质部水势<sup>[27]</sup>。3 个处理的  $P_{12}$  界于  $-2.43\sim -2.58\text{ MPa}$  之间,不同处理之间差异不大(图 3);3 个处理的  $P_{50}$  界于  $-2.68\sim -2.91\text{ MPa}$  之间,CK 和 F 处理的  $P_{50}$  差异不显著,但两者均低于 FI 处理约  $0.2\text{ MPa}$  左右,且差异达到显著水平(图 3);3 个处理的  $P_{88}$  界于  $-2.86\sim -3.14\text{ MPa}$  之间,FI 处理的  $P_{88}$  也比 CK 和 F 处理分别高  $0.22$  和  $0.28\text{ MPa}$ ,差异均达到显著水平(图 3)。3 个处理(CK、F 和 FI) $P_{12}-P_{50}$

表 1 养分和水分添加后油松幼苗的生长状况

Table 1 The growth status of Chinese pine seedlings with nutrient addition and irrigation

处理 Treatment	株高 Height/cm	地径 Basal diameter/cm	冠幅 Canopy size/cm	地上部干生物量 Aboveground biomass/g
CK	63.83±6.53 b	1.90±0.07 c	35.75±2.13 c	172.34±29.30 c
F	70.33±7.25 b	2.20±0.04 b	45.58±2.85 b	234.65±30.00 b
FI	85.63±6.31 a	2.64±0.06 a	63.42±3.12 a	345.33±23.63 a

注:CK 为对照,F 为养分添加处理,FI 为养分水分同时添加处理;不同字母表示处理间在 0.05 水平达到显著。下同  
CK is the control, F is N and P addition treatment, FI is N and P addition plus irrigation treatment (n=9); Different letters indicated significant difference between treatments at 0.05 level; The same as below

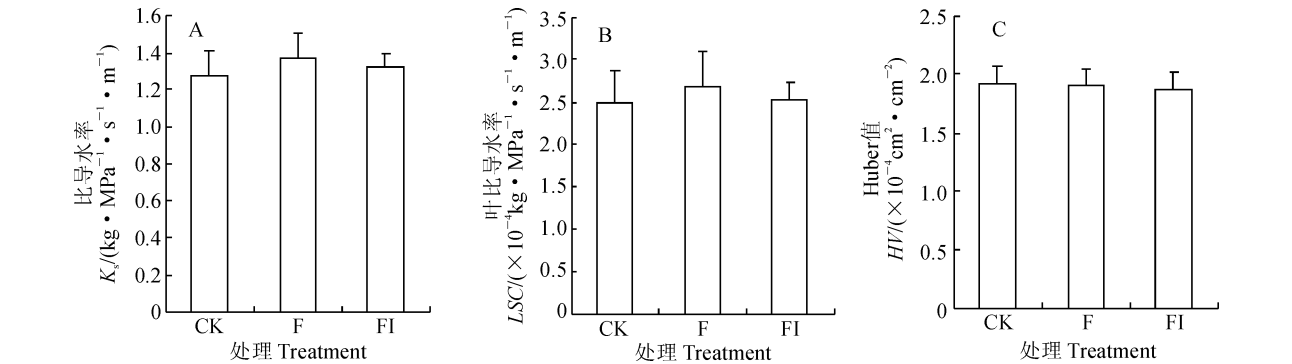


图 1 油松幼苗 3 个处理的比导水率、比叶导水率和 Huber 值(n=9)  
Fig. 1 The specific hydraulic conductivity, leaf specific conductivity and Huber value for three treatments of Chinese pine seedlings(n=9)

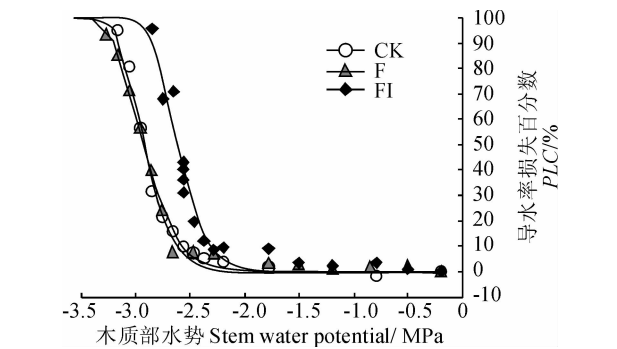


图 2 不同处理的典型脆弱性曲线

Fig. 2 The typical vulnerability curves for different treatments

表 2 不同处理脆弱性曲线的模拟结果

Table 2 The modeled Weibull function parameters of vulnerability curves for different treatments

处理 Treatment	<i>b</i> /MPa	<i>c</i>
CK	2.93±0.06 a	17.25±2.29
F	2.98±0.08 a	15.44±1.71
FI	2.74±0.05 b	17.44±1.01

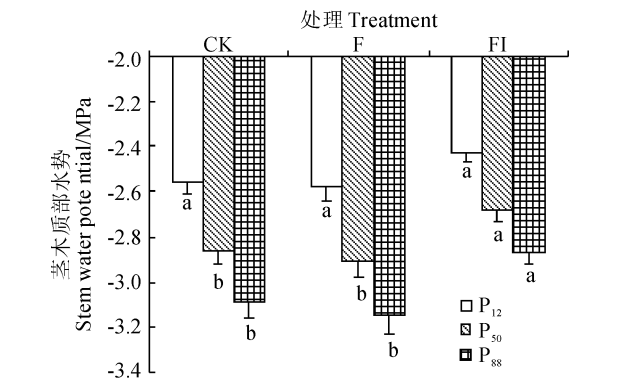


图 3 根据模拟 Weibull 函数计算的  $P_{12}$ 、 $P_{50}$  和  $P_{88}$

Fig. 3 The calculated  $P_{12}$ ,  $P_{50}$  and  $P_{88}$  of different treatments based on modeled Weibull function

分别为 0.30、0.33 和 0.26 MPa,  $P_{50}-P_{88}$  分别为 0.22、0.24 和 0.18 MPa,表明油松幼苗从空穴化开始启动到发生大量栓塞,从发生大量栓塞到完全栓塞的水势范围均很窄,且以 FI 处理的最窄。

水分传输安全阈值(生长季最低水势  $\psi_{\min}$  与  $P_{50}$  或  $P_{88}$  之差值)表征了水分传输的安全性,其中  $\psi_{\min}-P_{50}$  量化了植物水力策略的保守性,其值越小,植物就可能经历大量栓塞,从而遭受潜在的水力失败威胁<sup>[28]</sup>,而  $\psi_{\min}-P_{88}$  表征了树木距极端干旱死亡时的安全性<sup>[29]</sup>。CK、F 和 FI 处理中午时的最低水势分别为 -1.55、-1.64 和 -1.48 MPa,以  $\psi_{\min}-P_{50}$  计算的水分传输安全阈值分别为 1.31、1.27 和 1.2 MPa,以  $\psi_{\min}-P_{88}$  计算的水分传输安全阈值分别为 1.53、1.50 和 1.38 MPa,FI 处理的水分传输安全阈值要小于 CK 和 F 约 0.1 MPa,表明其水分传输的安全性相对降低。

2.4 养分和水分添加对油松茎木质部解剖结构的影响

表 3 显示,处理 F 与 CK 相比,各解剖结构参数和木材密度无显著差异;处理 FI 的管胞直径和管胞面积占横截面积的比例表现出大于其它 2 个处理的趋势,其管胞密度和木材密度表现出小于其它 2 个处理的趋势,但这种差异并不达到显著。同时,FI 处理的管胞长度显著大于 CK 和 F 处理,其管胞壁厚与跨距之比的平方也表现出同样的趋势,表明 FI 处理  $P_{50}$  增加主要与管胞长度增加和管胞壁抗爆破阻力降低有关。

3 讨 论

3.1 油松幼苗的水力特征

本研究中,油松幼苗 3 个处理的最低叶水势为 -1.48~-1.64 MPa,Martínez-Vilalta 等<sup>[30]</sup>研究的

表 3 不同处理油松幼苗的茎解剖结构

Table 3 The anatomical structure of stems in Chinese pine seedlings with different treatments

解剖结构和木材密度 Anatomical traits and wood density	CK	F	FI
管胞直径 Tracheid diameter/ $\mu\text{m}$	13.92±0.93	13.1±0.23	14.94±0.66
管胞密度 Tracheid density/(No·mm <sup>-2</sup> )	1 961±175	2 317±223	1 896±111
管胞面积占横截面积的比例 Tracheid area proportion/%	25.77±6.58	31.42±2.08	33.03±1.80
水力直径 Hydraulic-weighted diameter/ $\mu\text{m}$	17.61±1.31	15.73±0.64	17.27±0.68
管胞壁抗爆破阻力 Implosion resistance $(t/b_1)_h^2$	0.23±0.04a	0.21±0.03a	0.16±0.03b
管胞长度 Tracheid length/mm	1.11±0.05b	1.10±0.07b	1.28±0.04a
木材密度 Wood density/(g·cm <sup>-3</sup> )	0.38±0.07	0.33±0.05	0.27±0.01

11 种成龄松科植物最低叶水势为  $-1.5 \sim -2.6$  MPa,说明油松幼苗的最低叶水势高于其它成龄松科植物。松科植物末端枝条的  $K_s$  一般为  $0.15 \sim 0.50 \text{ kg} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $LSC$  为  $0.43 \sim 4.98 \times 10^{-4} \text{ kg} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ , Huber 值为  $2.71 \sim 9.15 \times 10^{-4} \text{ cm}^2 \cdot \text{cm}^{-2}$ ,  $P_{50}$  为  $-2.65 \sim -5.55$  MPa<sup>[28,30-31]</sup>, 本研究中油松幼苗茎的  $K_s$  为  $1.27 \sim 1.32 \text{ kg} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $LSC$  为  $2.50 \sim 2.68 \times 10^{-4} \text{ kg} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ , Huber 值为  $1.87 \sim 1.93 \times 10^{-4} \text{ cm}^2 \cdot \text{cm}^{-2}$ ,  $P_{50}$  为  $-2.68 \sim -2.91$  MPa, 与前人研究相比, 本研究中油松幼苗的  $K_s$  最高;  $LSC$  和  $P_{50}$  均落在相应测定范围, 但  $P_{50}$  位于测定范围内高值端; Huber 值低于其它松科植物, 这些水力特性的差异可能与我们研究中用的是油松幼苗的当年生枝有关。另外发现, 油松幼苗当年生枝脆弱性曲线很陡, 其  $P_{50} - P_{88}$  值为  $0.17 \sim 0.24$  MPa, 而大多数成龄松科植物  $P_{50} - P_{88}$  均在  $1 \sim 3$  MPa 之间<sup>[28]</sup>, 表明油松幼苗木质部水势一旦跨过发生栓塞的临界值, 很快会发生大量不可逆栓塞而导致死亡。

松科植物气孔一般在  $-2 \sim -3$  MPa 叶水势下完全关闭<sup>[32]</sup>, 而其  $P_{50}$  为  $-2.65 \sim -5.55$  MPa<sup>[28,30]</sup> 表明松科植物可能通过气孔调节来降低栓塞的威胁。本研究中, 油松幼苗的水分传输安全阈值 ( $\psi_{\min} - P_{50}$ ) 为  $1.3$  MPa 左右, 高于世界上 70% 树木的水分传输安全阈值 ( $1$  MPa)<sup>[28]</sup>, 反映了油松幼苗通过气孔调节维持了水分传输的相对安全性。

3.2 养分和水分添加对油松幼苗茎水分传输效率及安全性的影响

尽管养分促进了油松幼苗的生长, 其地径、冠幅和生物量均有显著增加, 但养分对  $K_s$ 、 $LSC$  和 Huber 值的影响不大。松科植物叶与边材面积比 (Huber 值的倒数) 对环境变化有很高的可塑性<sup>[8]</sup>, 但本研究中 Huber 值对养分反应并不敏感。养分添加后油松对栓塞的脆弱性 ( $P_{12}$ 、 $P_{50}$  和  $P_{88}$ ) 变化不大, 水分传输的安全性 ( $\psi_{\min} - P_{50}$  或  $P_{88}$ ) 也无显著不同,

说明油松茎栓塞脆弱性对养分添加反应不敏感, 养分添加引起的生长增加可能与水力性质的改变关系不大, 而可能主要决定于干物质分配的改变。

本研究中, 水分添加对水分传输效率 ( $K_s$  或  $LSC$ ) 影响不大, 但水分处理导致  $P_{50}$  增加  $0.2$  MPa, 这与目前在大多数研究中得到的结果一致<sup>[3,5-7]</sup>。解剖结构的测定也证实了这点, 水分添加后管胞直径和管胞密度均有一定程度增加, 但均未达到显著水平, 根据 Hagen-Poiseuille 公式, 导水率与导管或管胞直径的四次方和导管密度成正比, 因而水分传输效率差异不大。尽管水分添加后导管长度增加, 但可能对导水率的影响并不大。在测定的解剖结构参数中, FI 处理的管胞长度和管胞壁抗爆破阻力显著增加, 表明 FI 处理  $P_{50}$  的降低可能主要与这两个因素有关。管胞长度越长, 纹孔所占地面积越大, 因而增加了纹孔膜上大孔隙所占几率, 从而导致管胞更易发生空穴化<sup>[33]</sup>。植物抵抗栓塞能力和导管壁抗爆破阻力呈正相关<sup>[24]</sup>, 低的管胞壁抗爆破阻力导致 FI 处理对栓塞更敏感。

3.3 水分传输效率与抗栓塞能力之间的关系

木本植物水分传输效率和抗栓塞能力之间常常存在权衡关系<sup>[34-35]</sup>, 即水分传输效率越高, 植物抗栓塞能力愈弱。本研究发现 3 个处理的水分传输效率并无显著差异, 但  $P_{50}$  存在差异, 表明水分传输效率和安全性之间并未呈现出权衡关系。理论上, 水分传输效率主要受导管直径、长度和密度的影响, 而抗栓塞能力主要与导管上纹孔面积有关, 导管长度越长, 纹孔和端壁阻力越小, 导水率越大, 但相应纹孔所占地面积增加, 栓塞脆弱性亦会增加<sup>[33]</sup>, 本研究中管胞长度增加对  $P_{50}$  的影响可能要大于对导水率影响。此外, FI 处理管胞壁抗爆破阻力的降低导致  $P_{50}$  增加, 但可能并未引起其导水率的改变, 从而导致 FI 处理  $P_{50}$  降低但导水率和其它处理之间并无显著差异, 使不同处理水分传输效率与抗栓塞能力之间缺乏权衡关系。

参考文献:

[1] ZIMMERMANN M H. Xylem Structure and the Ascent of Sap[M]. Berlin: Springer, 1983.

[2] SPERRY J S, HACKE U G, PITTERMANN J. Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels[J]. *American Journal of Botany*, 2006, **93**(10): 1 490-1 500.

[3] MAHERALI H, POCKMAN W T, JACKSON R B. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation[J]. *Ecology*, 2004, **85**(8): 2 184-2 199.

[4] CREESE C, BENSCOT A M, MAHERALI H. Xylem function and climate adaptation in *Pinus*[J]. *Amercian Journal of Botany*, 2011, **98**(9): 1 437-1 445.

[5] POCKMAN W T, SPERRY J S. Vulnerability to cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation[J]. *American Journal of Botany*, 2000, **87**(9): 1 287-1 299.

[6] AWAD H, BARIGAH T, BADEL E, et al. Poplar vulnera-

- bility to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions [J]. *Physiologia Plantarum*, 2010, **139**(3): 280-288.
- [7] PLAVCOVÁ L, HACKE U G. Phenotypic and developmental plasticity of xylem in hybrid poplar saplings subjected to experimental drought, nitrogen fertilization, and shading[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, **63**(18): 6 481-6 491.
- [8] DELUCIA E H, MAHERALI H, CAREY E V. Climate-driven changes in biomass allocation in pines[J]. *Global Change Biology*, 2000, **6**(5): 587-593.
- [9] MARTÍNEZ-VILALTA J, PIÑOL J. Drought-induced mortality and hydraulic architecture in pine populations of the NE Iberian Peninsula [J]. *Forest Ecology and Management*, 2002, **161**(1-3): 247-256.
- [10] STOUT D L, SALA A. Xylem vulnerability to cavitation in *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* from contrasting habitats[J]. *Tree Physiology*, 2003, **23**(1): 43-50.
- [11] HARVEY H P, VAN DEN DRIESCHE R. Nutrition, xylem cavitation and drought resistance in hybrid poplar[J]. *Tree Physiology*, 1997, **17**(10): 647-654.
- [12] HARVEY H P, VAN DEN DRIESCHE R. Nitrogen and potassium effects on xylem cavitation and water use efficiency on poplar[J]. *Tree Physiology*, 1999, **19**(14): 943-950.
- [13] HACKE U G, PLAVCOVÁ L, ALMEIDA-RODRIGUEZ A, *et al.* Influence of nitrogen fertilization on xylem traits and aquaporin expression in stems of hybrid poplar[J]. *Tree Physiology*, 2010, **30**: 1 016-1 025.
- [14] PLAVCOVÁ L, HACKE U G, ALMEIDA-RODRIGUEZ A M, *et al.* Gene expression patterns underlying changes in xylem structure and function in response to increased nitrogen availability in hybrid poplar[J]. *Plant Cell and Environment*, 2013, **36**(1): 186-199.
- [15] BUCCI S J, SCHOLZ F G, *et al.* Nutrient availability constrains the hydraulic architecture and water relations of savannah trees [J]. *Plant Cell and Environment*, 2006, **29**(12): 2 153-2 167.
- [16] 黄菊莹, 蔡 靖, 等. 不同水分条件下两个树种木质部栓塞对 P 素添加的响应[J]. 植物生态学报, 2008, **32**(1): 183-188.
- HUANG J Y, CAI J, *et al.* Response of xylem embolism to phosphorus addition under different water regimes in two tree species[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(1): 183-188.
- [17] VILLAGRA M, CAMPANELLO P I, *et al.* Removal of nutrient limitations in forest gaps enhances growth rate and resistance to cavitation in subtropical canopy tree species differing in shade tolerance[J]. *Tree Physiology*, 2013, **33**(3): 285-296.
- [18] EWERS B E, OREN R, SPERRY J S. Influence of nutrient versus water supply on hydraulic architecture and water balance in *Pinus taeda*[J]. *Plant Cell and Environment*, 2000, **23**(10): 1 055-1 066.
- [19] COCHARD H, DAMOUR G, *et al.* Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves [J]. *Physiologia Plantarum*, 2005, **124**(4): 410-418.
- [20] WANG Y J, BURLETT R, FENG F, *et al.* Improved precision of hydraulic conductance measurements using a Cochard rotor in two different centrifuges[J]. *Journal of Plant Hydraulics*, 2014, **1**: e-0007.
- [21] LI Y Y, SPERRY J S, TANEDA H, *et al.* Evaluation of centrifugal methods for measuring xylem cavitation in conifers, diffuse- and ring-porous angiosperms[J]. *New Phytologist*, 2008, **177**(2): 558-568.
- [22] CORCUERA L, COCHARD H, GIL-PELEGRIN E, *et al.* Phenotypic plasticity in mesic populations of *Pinus pinaster* improves resistance to xylem embolism (P50) under severe drought[J]. *Trees*, 2011, **25**: 1 033-1 042.
- [23] SPERRY J S, NICHOLS K L, SULLIVAN J E M, *et al.* Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska[J]. *Ecology*, 1994, **75**(6): 1 736-1 752.
- [24] HACKE U G, SPERRY J S, *et al.* Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure[J]. *Oecologia*, 2001, **126**(4): 457-461.
- [25] MAUSETH J D, FUJII T. Resin-casting: a method for investigating apoplastic spaces[J]. *American Journal of Botany*, 1994, **81**(1): 104-110.
- [26] HACKE U G, SPERRY J S, WHEELER J K, *et al.* Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency[J]. *Tree Physiology*, 2006, **26**(6): 689-701.
- [27] FICHOT R, BRIGNOLAS F, *et al.* Vulnerability to drought-induced cavitation in poplars: synthesis and future opportunities [J]. *Plant Cell and Environment*, 2015, **38**(7): 1 233-1 251.
- [28] CHOAT B, JANSEN S, BRODRIBB T J, *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought[J]. *Nature*, 2012, **491**(7 426): 752-755.
- [29] URLI M, PORTÉ A, COCHARD H, *et al.* Xylem embolism threshold for catastrophic hydraulic failure in angiosperm trees[J]. *Tree Physiology*, 2013, **33**(7): 672-683.
- [30] MARTÍNEZ-VILALTA J, SALA A, PIÑOL J. The hydraulic architecture of Pinaceae - a review[J]. *Plant Ecology*, 2004, **171**(1-2): 3-13.
- [31] 徐新武, 樊大勇, 谢宗强, 等. 不同冲洗液对毛白杨和油松枝条水力导度和抵抗空穴化能力测定值的影响[J]. 植物生态学报, 2009, **33**(1): 150-160.
- XU X W, FAN D Y, XIE Z Q, *et al.* Effects of different flush solutions on values of hydraulic conductance and cavitation resistance abilities of trees of *Populus tomentosa* and *Pinus tabulaeformis* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, **33**(1): 150-160.
- [32] RICHARDSON D M, RUNDEL P W. Ecology and biogeography of *Pinus*: an Introduction [M]//Richardson D M. Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1998, 3-46.
- [33] WHEELER J K, SPERRY J S, *et al.* Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselless plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport [J]. *Plant Cell and Environment*, 2005, **28**(6): 800-812.
- [34] TYREE M T, DAVIS S D, COCHARD H. Biophysical perspective of xylem evolution: is there a trade off of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? [J] *IAWA Journal*, 1994, **15**: 335-360.
- [35] HACKE U G, SPERRY J S, WHEELER J K, *et al.* Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency[J]. *Tree Physiology*, 2006, **26**(6): 689-701.