

子午岭林区 3 种典型树木的水力结构特性比较

刘存海^{1,3}, 李秧秧^{1,2*}, 陈伟月⁴

(1 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; 2 西北农林科技大学 水土保持研究所, 陕西杨陵 712100; 3 中国科学院大学, 北京 100049; 4 西北农林科技大学 林学院, 陕西杨陵 712100)

摘 要: 为揭示黄土高原子午岭林区植被演替过程中的水分利用特性, 该研究对子午岭林区演替早期种(山杨和白桦)和演替顶级种(辽东栎)的水力结构特性, 包括比导水率(K_s)、比叶导水率(K_l)、Huber 值(HV)和水力脆弱性等进行了比较研究。结果表明: (1) 辽东栎叶片的饱和渗透势(Ψ_{sat})、膨压损失点对应的渗透势(Ψ_{tlp})和相对含水量(RWC_{tlp})明显低于山杨和白桦, 且有高的叶水容。(2) 辽东栎的最大 K_s 高于山杨和白桦, 但 HV 值低于山杨和白桦, 导致 3 种树种的最大 K_l 差异不大。(3) 无论是叶还是枝干, 辽东栎抵抗栓塞的能力均大于山杨和白桦, 其水分传输安全距离(旱季叶最低水势 Ψ_{min} 与导水率损失 50% 时对应的叶或枝干木质部水势 Ψ_{50} 之差)和叶对枝干的水力保护作用(叶与枝干的 Ψ_{50} 之差)也明显大于山杨和白桦。(4) 2 种演替早期树种山杨和白桦的水力结构特性差异不大。研究认为, 黄土高原子午岭林区植被演替顶级种辽东栎耐脱水能力强、叶水容大、抵抗栓塞能力相对强以及水分传输安全性高等特性是其耐旱性强于演替早期种山杨和白桦的重要原因。

关键词: 子午岭林区; 典型树种; 水力结构

中图分类号: Q945.17⁺1

文献标志码: A

Hydraulic Architecture of Three Typical Woody Plants in Ziwuling Forest Zone on the Loess Plateau

LIU Cunhai^{1,3}, LI Yangyang^{1,2*}, CHEN Weiyue⁴

(1 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; 2 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 4 College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: To determine water use traits during vegetation succession in Ziwuling forest zone on the Loess Plateau, we selected three native deciduous tree species: *Populus davidiana*, *Betula platyphylla* (early succession species) and *Quercus liaotungensis* (climax succession species) from Ziwuling forest zone as the materials, and compared their hydraulic architecture traits including specific conductivity (K_s), leaf specific conductivity (K_l), Huber value (HV) and the vulnerability to embolism, etc. The results showed that: (1) *Q. liaotungensis* had lower saturated osmotic potential (Ψ_{sat}), osmotic potential at turgor loss point (Ψ_{tlp}), relative water content at turgor loss point (RWC_{tlp}) and higher leaf capacitance (C_{leaf}) than that of *P. davidiana* and *B. platyphylla*. (2) *Quercus liaotungensis* had higher maximum K_s and lower HV than that of early succession species *P. davidiana* and *B. platyphylla*, thus maximum K_l for these three species was the same. (3) For both leaf and branch, *Quercus liaotungensis* was more resistant to embolism than *P. davidiana*.

收稿日期: 2013-12-19; 修改稿收到日期: 2014-03-21

基金项目: 国家自然科学基金(31070541)

作者简介: 刘存海(1987—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事植物水分生理生态研究。E-mail: liucunhai@126.com

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

ana and *B. platyphylla*, meanwhile, *Q. liaotungensis* also had a larger hydraulic safety margin when balanced by the difference of minimum leaf water potential during dry season ($\Psi_{\min}$) and xylem water potential corresponding to 50% loss of conductivities (Ψ_{50}), and larger leaf hydraulic protection for branch when estimated by the difference between leaf Ψ_{50} and branch Ψ_{50} . (4) No hydraulic architecture difference was found for two early succession species *P. davidiana* and *B. platyphylla*. These results demonstrated from plant hydraulics that higher dehydration tolerance, larger leaf capacity, stronger leaf and branch embolism resistance, higher hydraulic safety at *Q. liaotungensis* may be responsible for its higher drought tolerance compared with early succession species *P. davidiana* and *B. platyphylla*.

Key words: Ziwuling forest zone; typical woody species; hydraulic architecture

黄土高原总面积约 64 万 km^2 , 水土流失严重, 加之长期对自然资源的不合理利用, 使原有的天然植被已经被破坏殆尽, 生态环境处于极度退化的状态。如何尽快恢复这一地区的植被是黄土高原植被建设的重要科学问题。位于黄土高原中心地带的子午岭, 南接秦岭, 北邻毛乌素沙漠, 西有六盘山的天然屏障, 是黄土高原中部面积最大、保存最完整、最具代表性的一片次生森林。研究该区域植被演替规律对于黄土高原其它地区的植被建设和退化生态系统恢复具有重要的借鉴价值。

植被演替过程中生理生态特性的变化是揭示植被演替规律的基础, 这方面已有较多研究^[1]。研究表明: 演替早期种的光合速率和蒸腾作用一般较演替后期种高^[2-4], 由于光合速率和气孔导度与植物水力导度呈高度协调性^[5-6], 因而植物水力结构特性的差异可能是造成不同演替阶段物种光合速率差异的主要原因。植物水力结构特性包括导水率、比导水率、比叶导水率、Huber 值及对木质部栓塞的脆弱性等^[7]。演替早期种一般具有高的导水率和整株植物水力导度^[8-10], 但关于对木质部栓塞的脆弱性研究结果不一致, Markesteijn 等^[10]发现热带季节性干旱森林演替早期种和耐荫树种表现出不同的水力策略, 演替早期种具有高的导水率, 但对栓塞更脆弱, 而后期种则相反。Pineda-García 等的研究表明: 在热带季节性干旱森林, 演替后期种主要通过高的抵抗栓塞能力和高的茎水分存贮能力 2 个独立的机制来抵御干旱, 仅靠抵抗栓塞的能力来衡量那些具有高的茎水分存贮能力种的抗旱性是不全面的^[11]。Zhu 等^[9]在研究中国南部亚热带不同次生演替阶段 34 种木本植物的水力和光合特性时发现: 不同演替阶段植物木质部抵抗栓塞的能力和其演替阶段并无必然的联系。这些关于植被演替过程中不同物种水力学特性研究主要集中在热带和亚热带, 且以茎或枝干的水力学特性为主, 近来研究表明: 叶中的水分传输阻力一般会占到整株植物液态水分传输阻力的

30%~80%^[12], 因而较茎更容易发生栓塞。为此, 本研究以处于温带的黄土高原子午岭林区的演替早期种山杨和白桦及演替顶级种辽东栎为例, 比较研究了其叶与枝干水力结构特性的差异, 试图揭示该区植被演替过程的一些水力生理机制。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在黄土高原子午岭林区的陕西省富县任家台林场 (109°11'E, 36°05'N, 海拔 1 200~1 600 m) 附近进行。该地年均气温 9 °C, 多年平均降水量 576.7 mm, 其中 6~8 月份降水占到全年降水的 60% 左右, 属暖温带冷凉半湿润气候。区内阴阳坡水热条件变化较大但无气候的垂直带状变化。土壤为原生(山坡)或次生(沟谷)黄土, 厚度一般为 50~100 m, 其下为 80~100 m 的红土。乔木主要为山杨 (*Populus davidiana*)、白桦 (*Betula platyphylla*)、辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 和油松 (*Pinus tabulaeformis*) 等; 灌木主要为绒线菊 (*Spiraea* sp.)、酸枣 (*Ziziphus jujuba*)、狼牙刺 (*Sophora viciifolia*)、虎榛子 (*Ostryopsis davidiana*) 等; 草本植物有大披针苔草 (*Carex lanceolata*)、黄菅草 (*Themeda japonica*)、铁杆蒿 (*Artemisia gmelinii*) 等。本研究所选样地均在阳坡, 包括山杨纯林、白桦纯林、辽东栎纯林, 以及山杨与油松混交林、白桦与油松混交林、辽东栎与油松混交林。

1.2 试验材料

试验在 2013 年 6~8 月进行。在 6 个样地内选取生长年限接近的山杨、白桦和辽东栎作为研究对象。每个样地内选 15 棵样株调查其生长情况 (表 1), 然后随机抽取 6 棵进行水力学性质研究。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 比叶质量及干物质含量 每个样树上用修枝剪取树干南部健康生长且有充分光照的枝条 1 枝, 测量小枝中部充分展开叶片的比叶质量 (LMA)

表 1 样株的树龄、树高及胸径
Table 1 Tree age,height and diameter at breast
height of the sample trees (n=15)

树种 Species	林分 Stand	树龄 Age/a	树高 Height/m	胸径 DBH/cm
山杨 <i>P. davidiana</i>	纯林 Pure forest	15~17	10~12	8.4~10.9
	混交林 Mixed forest	14~16	9~11	8.6~10.8
白桦 <i>B. platyphylla</i>	纯林 Pure forest	15~18	13~17	10.2~12.4
	混交林 Mixed forest	13~15	10~11	8.2~8.8
辽东栎 <i>Q. liaotungensis</i>	纯林 Pure forest	15~16	9~10	9.5~11.2
	混交林 Mixed forest	14~16	7~9	8.9~10.8

和干物质含量(LDMC)。样品先用扫描仪(台湾明基 5520 型扫描仪)扫描,然后于蒸馏水中饱和 12 h,擦干称其饱和质量,最后将样品置于 75 ℃烘箱中烘干 48 h,称其烘干质量。用 Image-J 软件分析计算叶面积(LA),烘干质量与叶面积之比即为比叶质量(LMA),烘干质量与饱和质量之比为干物质含量(LDMC)。

1.3.2 PV 曲线参数 每个样树上用树干南部健康生长且有充分光照的叶片制作 PV 曲线。PV 曲线制作利用 Tyree 等提出的自然风干法^[13]。叶片在实验前一天置于水中遮光饱和 12 h 后取出,擦干表面残留水分,在万分之一天平上快速称重,求得叶片饱和时的质量(W_{sat}),然后立即将叶片置于压力室(美国 PMS 仪器公司,Model 600 型)中测定其水势。取出叶片,放置在室内自然脱水,每隔一段时间测定其质量(W_i)和水势,重复上述过程直至样品严重脱水萎蔫,然后置于 75 ℃烘箱中烘干 48 h,称其干重(W_d),计算相对含水量 $[RWC(\%) = (W_i - W_d)/(W_{\text{sat}} - W_d) \times 100]$,以 $1 - RWC$ 为横坐标、叶水势的倒数为纵坐标作图,所得曲线即为 PV 曲线(图 1),每个树种制作 6 条 PV 曲线。利用 Sack 等编制的程序^[14]求得 PV 曲线参数,包括饱和渗透势 Ψ_{sat} ,膨压损失点对应的渗透势 Ψ_{tlp} ,膨压损失点对应的相对含水量 RWC_{tlp} 及叶水容 C_{leaf} 。

1.3.3 叶脆弱性曲线 叶脆弱性曲线采用 Brodribb 等提出的叶水势松弛法^[15]测定。清晨在不同样树上采集带叶的枝条,塑料袋包裹后迅速带回实验室,在实验室避光环境下失水不同时间(10 min~2 h)以形成不同的叶水势梯度。每一叶水势梯度下用压力室测定叶初始水势 Ψ_0 ,然后在水下切断相邻叶并使之复水不同时间。高水势条件下一般复水时间为 5~20 s,随着水势的降低依次延长复水时间,

最长复水时间一般控制在 180 s 左右,完后立即取出擦干,测定不同复水时间后的相应叶水势 Ψ_t 。由于干燥叶的复水过程与通过单个电阻的单个电容的充电过程相类似,因而叶水力导度 $K_{\text{leaf}} = C_{\text{leaf}} \ln(\Psi_0/\Psi_t)/t$,其中 C_{leaf} 为叶水容, t 为复水时间。叶水势(Ψ_0)和水力导度 K_{leaf} 之间关系的曲线即为叶脆弱性曲线。叶脆弱性曲线用一个 3 参数的 S 型函数拟合^[16]:

$$y = \frac{a}{1 + e^{-(\frac{x-x_0}{b})}}$$

取叶水势为 -0.2 MPa 时的叶水力导度作为叶最大水力导度 $K_{\text{leaf-max}}$ 。当叶水力导度为最大水力导度的 50% 时所对应的叶水势即为叶 Ψ_{50} ,代表了叶水分传输功能对于干旱胁迫的脆弱性。

1.3.4 枝干脆弱性曲线及木材密度 每棵样树上采集树干南部健康生长的小枝 1 条,然后在水下再次切割以使所用枝干长度为 14~19 cm,枝干上所有的叶面积扫描后用 Image-J 计算其叶面积。枝干的脆弱性曲线用空气注入法测定^[17],将茎段放入压力腔(美国 PMS 仪器公司)中且两端露出,压力腔上连接一压力表,茎段近轴端与木质部栓塞测定仪(XYL'EM,法国 Bronkhorst 公司)连接,首先用栓塞测定仪在高压下用溶液(20 mmol/L KCl + 1 mmol/L CaCl₂)冲洗茎段 15 min 以消除原位栓塞,随后调节至低压测定茎段最大导水率($K_{\text{h-max}}$)。测定导水率的溶液和冲洗液相同。初始的最大导水率($K_{\text{h-max}}$)测定后,在第一设定压力下加压 10 min 以诱导栓塞的形成,停止加压至压力充分释放后,测定相应导水率(K_{hi}),依此类推,直至导水率损失($PLC = (1 - K_{\text{hi}}/K_{\text{h-max}}) \times 100$)达 80% 以上。所用压力和相应的 PLC 之间关系的曲线即为枝干的脆弱性曲线。导水率与枝干横截面积(在脆弱性曲线测定完后用游标卡尺测定)的比值为比导水率(K_s),与叶面积的比值为比叶导水率(K_l),枝干横截面积与叶面积的比值为 Huber 值(HV)。

由于辽东栎为环孔材树种,空气注入法可能会高估其对栓塞的脆弱性^[18],因此我们也用自然干燥法^[19]测定了辽东栎枝干的脆弱性曲线。即将采来的大枝条自然离体干燥,测定不同干燥时段的茎段木质部和导水率损失百分数(PLC),然后绘制脆弱性曲线。

所有枝干脆弱性曲线测定重复 5~6 次,且用 Weibull 分布函数 $PLC/100 = 1 - \exp[-(-x/b)^c]$ 来拟合^[20],其中, b 为最大导水率下降 63.2% 时所

对应的木质部压力的绝对值, c 为在 b 时曲线的陡度, c 值越大, 曲线越陡。通过拟合求得导水率损失 50% 时所对应的枝干木质部水势 Ψ_{50} 来代表枝干抵抗栓塞能力的大小。

每一条枝干脆弱性曲线测定以后, 分别从枝干两端截取 2~3 cm 茎段测定木材密度。将所截取茎段用排水法测得体积 (V, cm^3), 然后置于 75 °C 下烘干, 测得干重 (M, g), 木材密度 ($\text{WD}, \text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$) = M/V 。

1.3.5 旱季正午叶水势及茎原位栓塞 采样方法与脆弱性曲线测定方法相同。正午叶水势用压力室测定, 正午茎原位栓塞用栓塞测定仪测定, 所用仪器及型号同上。取旱季 3 次测定的正午叶水势的最低值作为旱季最低叶水势。重复 5~6 次。

1.4 统计分析

采用独立样品的 t 检验来分析纯林与混交林水力生理性质的差异, 发现对山杨、白桦和辽东栎而言, 纯林与混交林茎、叶水力生理性质并无显著差异, 因而将其合并, 用单因素方差分析来比较不同树种水力生理性质的差异, LSD 法进行多重比较, 显著水平为 $\alpha = 0.05$ 。所有统计分析均使用 SPSS 16.0 进行。

2 结果与分析

2.1 子午岭林区 3 种典型树种的叶 PV 曲线参数

PV 曲线参数是反映植物耐旱性的重要手段。图 1 给出了供试 3 树种的叶 PV 曲线。其中, 辽东栎叶的饱和渗透势 Ψ_{sat} 、膨压损失点对应的渗透势 Ψ_{tlp} 和膨压损失点对应的相对含水量 RWC_{tlp} 显著低于山杨和白桦, 但膨压损失点前的叶水容 C_{leaf} 明显高于山杨和白桦; 白桦的 RWC_{tlp} 低于山杨, 但其它叶 PV 曲线参数和叶水容并无显著差异 (表 2)。表明辽东栎耐脱水的能力更强, 其高的叶水容有助于在一定范围内维持叶水势相对稳定。3 种树种叶 PV 曲线参数和叶水容的差异可能与叶结构特征有关, 辽东栎有高的比叶质量和干物质含量, 山杨的比叶质量和干物质含量亦大于白桦。

2.2 子午岭林区 3 种典型树种叶水力学特性

图 2 为 3 种树种的叶脆弱性曲线。从中可看出, 3 参数的 S 型曲线可较好模拟了 3 种树种的脆弱性曲线, 决定系数为 0.667~0.828。从叶脆弱性曲线可计算出叶最大水力导度 $K_{\text{leaf-max}}$ 和叶 Ψ_{50} , 前者反映了叶的最大水分传输能力, 而后者反映了叶水分传输功能对于旱胁迫的脆弱性。辽东栎的叶最

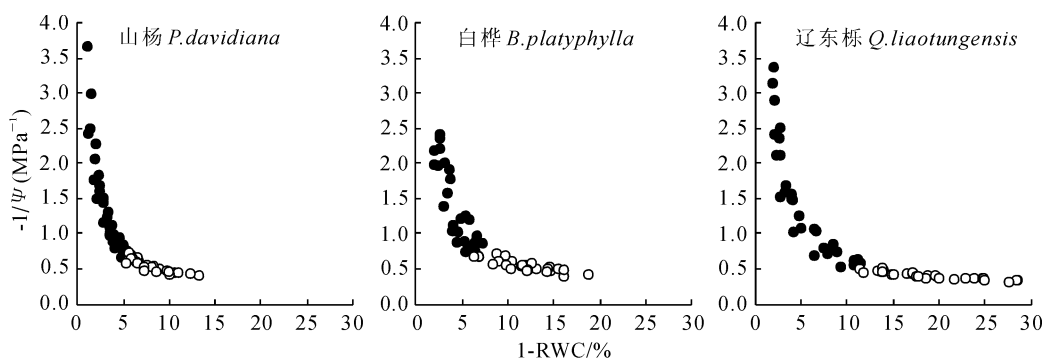


图 1 3 种典型树种的叶 PV 曲线 ($n=6$)

图中空心点为各重复膨压损失点以后数据

Fig. 1 Leaf PV curves for three typical trees

Hollow points indicate data points after turgor loss point for each replication

表 2 子午岭林区 3 种典型树种的叶 PV 曲线参数和叶性状

Table 2 Leaf PV curve parameters and leaf traits of three typical tree species (mean $\pm$ SE, $n=6$)

树种 Species	比叶质量 $\text{LMA}/(\text{g} \cdot \text{m}^{-2})$	干物质含量 $\text{LDMC}/\%$	饱和渗透势 $\Psi_{\text{sat}}/\text{MPa}$	膨压损失点渗透势 $\Psi_{\text{tlp}}/\text{MPa}$	膨压损失点相对含水量 $\text{RWC}_{\text{tlp}}/\%$	叶水容 $C_{\text{leaf}}/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{MPa}^{-1})$
山杨 <i>P. davidiana</i>	$71.28 \pm 0.61\text{b}$	$39.1 \pm 0.4\text{b}$	$-1.104 \pm 0.024\text{a}$	$-1.531 \pm 0.035\text{a}$	$94.2 \pm 0.1\text{a}$	$0.282 \pm 0.004\text{b}$
白桦 <i>B. platyphyllo</i>	$56.59 \pm 0.85\text{c}$	$36.1 \pm 0.2\text{c}$	$-1.122 \pm 0.055\text{a}$	$-1.539 \pm 0.037\text{a}$	$91.7 \pm 0.5\text{b}$	$0.256 \pm 0.051\text{b}$
辽东栎 <i>Q. liaotungensis</i>	$81.81 \pm 0.35\text{a}$	$50.9 \pm 1.1\text{a}$	$-1.656 \pm 0.050\text{b}$	$-2.140 \pm 0.035\text{b}$	$86.9 \pm 0.5\text{c}$	$0.585 \pm 0.027\text{a}$

注: 表中同列不同字母表示不同树种叶性状和 PV 参数在 0.05 水平上的差异显著性。

Note: The different letters in the same column indicate significant differences between different species at 0.05 level based on LSD test.

大水力导度($29.35 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$)明显大于山杨($11.98 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$)和白桦($10.71 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$),其 Ψ_{50} (-2.16 MPa)则明显低于山杨(-1.69 MPa)和白桦(-1.61 MPa)。山杨和白桦旱季的叶最低水势与 Ψ_{50} 接近,而辽东栎旱季的叶最低水势则明显大于 Ψ_{50} 。山杨、白桦和辽东栎在正午的最低叶水势时,其叶水力导度分别损失 38.8%、43.4%和 26.1%,山杨和白桦正午时叶水力导度损失明显大于辽东栎。

2.3 子午岭林区 3 种典型树种茎水力学特性

比导水率 K_s 、比叶导水率 K_l 及 Huber 值 HV 是植物重要的水力学参数。其中, K_s 反映了植物的输水效率, K_l 则反映了茎段末端叶的供水情况, HV 反映了承载单位叶面积水分供给的茎组织的多少^[21]。子午岭林区 3 种典型树种中,辽东栎的最大比导水率 $K_{s-\max}$ 最大,其次为白桦和山杨;3 种树种的最大比叶导水率 $K_{l-\max}$ 差异并不大;山杨与白桦有高的 HV 值,从而在一定程度上弥补了茎干水分传

输效率低的缺陷,使叶面积基础上的最大导水率差异并不大;辽东栎的木材密度 WD 显著高于山杨和白桦(表 3)。

图 3 为 3 种树种枝干的脆弱性曲线。Weibull 函数可较好模拟 3 种树种的脆弱性曲线, R^2 均在 0.92 以上。辽东栎用自然干燥法获得的脆弱性曲线与空气注入法明显不同,自然干燥法获得的脆弱性曲线为 S 型,而用空气注入法测定的曲线为 r 型,其脆弱性程度要显著高于 S 型曲线。田间原位测定的栓塞程度证实用空气注入法测定的山杨、白桦的脆弱性曲线和用自然干燥法测定的辽东栎的脆弱性曲线是正确的,而用空气注入法测定的辽东栎的脆弱性曲线高估了其木质部对栓塞的脆弱性。根据脆弱性曲线可计算出导水率损失 50% 时所对应的枝干木质部水势 Ψ_{50} 。山杨、白桦和辽东栎的 Ψ_{50} 分别为 -1.92 、 -1.79 和 -2.73 MPa ,辽东栎的 Ψ_{50} 明显低于山杨和白桦,山杨的 Ψ_{50} 稍小于白桦(表 4),3 种树种 Ψ_{50} 的这种变化与其木材密度的变化趋势一

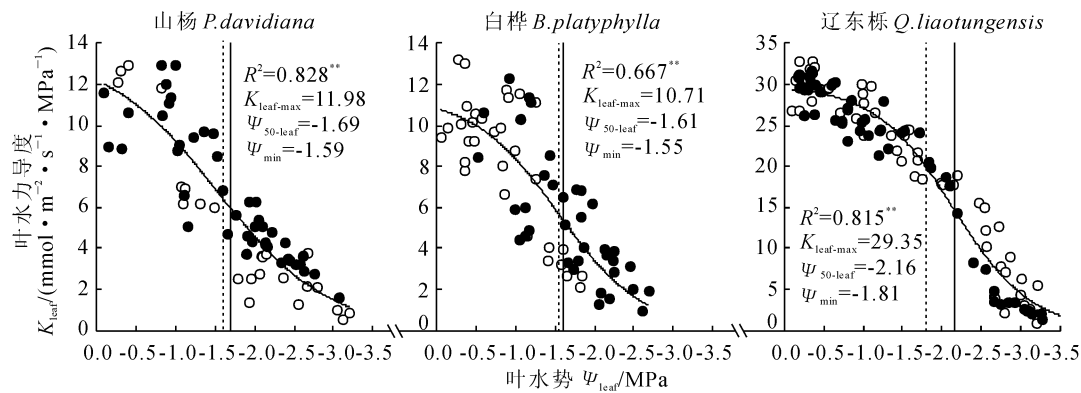


图 2 3 种典型树种的叶脆弱性曲线
图中空心点和实心点分别为纯林和 3 个树种与油松的混交林的叶脆弱性曲线数据,
垂直的实线和虚线分别对应叶 Ψ_{50} 和旱季最低叶水势 $\Psi_{\min}$

Fig. 2 Leaf hydraulic vulnerability curves for three typical trees

The hollow and solid points represent data points of leaf hydraulic vulnerability curves for three typical trees from pure forests and mixed forests pine trees, and the solid and dashed vertical lines correspond to leaf Ψ_{50} and the minimum leaf water potential $\Psi_{\min}$ in dry season

表 3 3 种典型树种枝干的最大比导水率、最大叶比导水率、胡伯尔值及木材密度

Table 3 Specific hydraulic conductivity ($K_{s-\max}$), leaf specific conductivity ($K_{l-\max}$),

Huber value (HV) and wood density (WD) of branches for three typical trees (mean $\pm$ SE, $n=12$)

树种 Species	最大比导水率 $K_{s-\max}$ /($\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$)	最大比叶导水率 $K_{l-\max}$ /($\text{g} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$)	Huber 值 HV /($\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2} \times 10^{-4}$)	木材密度 WD /($\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$)
山杨 <i>P. davidiana</i>	$7.27 \pm 0.54\text{b}$	$1.33 \pm 0.13\text{a}$	$1.89 \pm 0.13\text{a}$	$0.47 \pm 0.01\text{b}$
白桦 <i>B. platyphylla</i>	$10.39 \pm 1.15\text{b}$	$1.41 \pm 0.20\text{a}$	$1.36 \pm 0.32\text{ab}$	$0.42 \pm 0.01\text{c}$
辽东栎 <i>Q. liaotungensis</i>	$14.62 \pm 1.84\text{a}$	$1.71 \pm 0.26\text{a}$	$1.17 \pm 0.08\text{b}$	$0.53 \pm 0.01\text{a}$

注:表中同列不同字母表示不同树种在 5% 水平上的差异显著性。
Note: The different letters in the same column indicate significant differences between different species at $P<0.05$ based on LSD test.

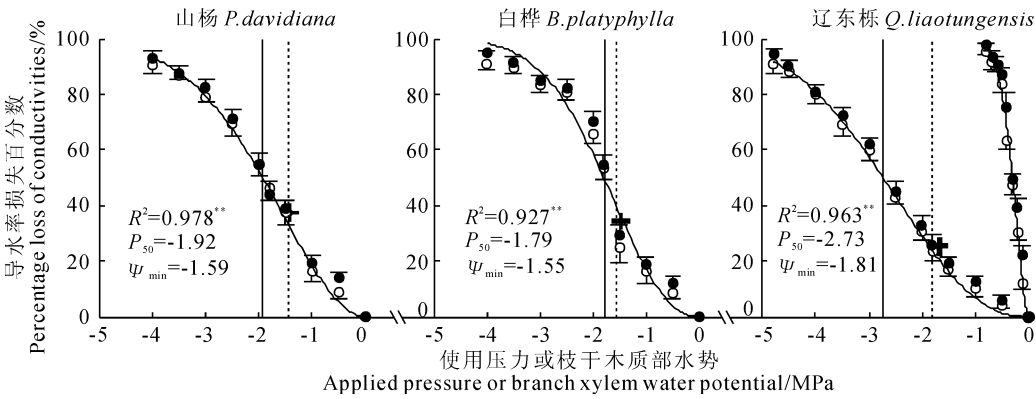


图 3 3 种典型树种的茎脆弱性曲线

图中空心点(−SE)和实心点(+SE)分别为纯林和混交林的茎脆弱性曲线数据,垂直的虚线和实线分别为旱季最低叶水势 $\Psi_{\min}$ 和枝干 Ψ_{50} ,十字型点为正午时田间原位测定的栓塞;辽东栎脆弱性曲线用两种方法测定;左侧曲线用自然干燥法测定,右侧曲线用空气注入法测定

Fig. 3 Stem hydraulic vulnerability curves for three typical trees

The hollow points(−SE) and solid points(+SE) represent data points of stem hydraulic vulnerability curves for three typical trees from pure forests and mixed forests pine trees;The vertical dotted and solid lines, respectively, correspond to the minimum leaf water potential $\Psi_{\min}$ in dry season and branch Ψ_{50} ;cross-type points represent midday field embolism;The stem hydraulic vulnerability curve for *Q. liaotungensis* was measured by two methods;The left curve corresponds to bench dehydration method and the right curve was measured by air injection method

表 4 3 种典型树种茎叶水分传输的安全距离

Table 4 Stem and leaf hydraulic safety margins for three typical trees/MPa

树种 Species	$\Psi_{\min}$	Ψ_{50}		SM_{leaf}	SM_{stem}	$SM_{\text{leaf-stem}}$
		叶 Leaf	枝干 Stem			
山杨 <i>P. davidiana</i>	−1.59	−1.69	−1.92	0.10	0.33	0.23
白桦 <i>B. platyphylla</i>	−1.55	−1.61	−1.79	0.06	0.24	0.18
辽东栎 <i>Q. liaotungensis</i>	−1.81	−2.16	−2.73	0.35	0.92	0.57

注: $\Psi_{\min}$, 叶最低水势; Ψ_{50} , 叶水力导度或枝干导水率损失 50% 时对应的叶或枝干木质部水势; SM_{leaf} , 叶水分传输安全距离 ($\Psi_{\min}$ —叶 Ψ_{50}); SM_{stem} , 茎水分传输安全距离 ($\Psi_{\min}$ —枝干 Ψ_{50}); $SM_{\text{leaf-stem}}$, 叶—茎间水分传输安全距离 (叶 Ψ_{50} —枝干 Ψ_{50})。

Note: $\Psi_{\min}$. The minimum leaf water potential in dry season; Ψ_{50} . Leaf or stem xylem water potential corresponding to 50% loss of leaf hydraulic conductivity or branch hydraulic conductivity; SM_{leaf} . Safety margin of leaf water transport ($\Psi_{\min}$ —leaf Ψ_{50}); SM_{stem} . Safety margin of stem water transport ($\Psi_{\min}$ —stem Ψ_{50}); $SM_{\text{leaf-stem}}$. Safety margin of leaf to stem water transport (leaf Ψ_{50} —stem Ψ_{50}).

致(表 3)。3 种树种旱季的最低叶水势均高于其 Ψ_{50} 。

2.4 子午岭林区 3 种典型树种茎叶水分传输的安全距离

以叶最低水势 ($\Psi_{\min}$) 与植物叶、茎导水率损失 50% 所对应的木质部水势 (Ψ_{50}) 之差计算出的水分传输安全距离量化了植物水力策略的保守程度, 小的水分传输安全距离意味着植物要经历大量的栓塞, 从而面临水力传输失败的潜在威胁^[22]。3 种植物中, 辽东栎叶与茎的水分传输安全距离要明显大于山杨和白桦, 但山杨和白桦叶与茎的水分传输安全距离差异不大(表 4)。3 种植物茎的水分传输安全距离均比叶高, 反映了茎水分传输比叶更保守。通过叶 Ψ_{50} —茎 Ψ_{50} 计算出的水分传输安全距离

($SM_{\text{leaf-stem}}$) 反映了叶水力安全性和茎水力安全性之间的差异程度, 辽东栎的 $SM_{\text{leaf-stem}}$ 明显大于山杨和白桦, 表明其叶对茎的水力保护作用更大。

3 讨论

本研究中, 辽东栎枝干的水分传输效率 ($K_{s\text{-max}}$) 要明显大于山杨和白桦, 但山杨和白桦具有高的 Huber 值, 从而使其叶面积基础上的导水率 ($K_{t\text{-max}}$) 并无显著差异。当考虑正午原位的栓塞程度时, 辽东栎的 K_t 明显大于山杨和白桦。一些研究认为演替早期种一般具有高的水力导度^[8-10], 由于水力导度和净光合速率存在高度正相关关系, 因而一定程度上保证了演替早期种高的光合及生长速率。本研究却发现演替后期种辽东栎具有高的比叶水力导

度,同时其叶水力导度也最大,这与秦娟等发现子午岭林区辽东栎林的光合速率和气孔导度大于山杨林的趋势一致^[23]。不同演替阶段树种叶水力导度的这种差异可能与不同研究中演替树种所处生境条件等有关。本研究中 3 种树种所处生境并无大的差异,可能与一些研究中演替早期种处于高的光强、温湿度和土壤含水量等变化剧烈环境而后期种处于遮阴及相对稳定的水热环境有关^[9]。

植物抵抗栓塞的能力是其耐旱性的一个重要度量。在研究不同演替阶段物种抵抗栓塞能力变化时,一些研究表明:演替早期种抵抗栓塞的能力较弱而演替后期种抵抗栓塞的能力较强^[10],或演替后期种表现出更强的抵抗栓塞的能力^[11],另一些研究则表明:不同演替阶段的木质部抵抗栓塞能力并无明显不同^[9],其原因可能与水分是否是演替的驱动力及不同抗旱机制间的相互作用等有关。本研究表明演替后期种辽东栎枝干抵抗栓塞的能力要强于演替早期种山杨和白桦。辽东栎同时具有高的木材密度,表明其将更多干物质投入到木质部结构建造中,从而导致抵抗栓塞能力增加,但用于生长的干物质减少导致生长速率减慢。

3 种典型树种叶水力学上的研究亦表明:演替顶级种辽东栎叶抵抗干旱诱导的水分传输功能失调的能力要强于演替早期种山杨和白桦。干旱时叶水力导度会下降,其原因主要与叶木质部空穴化、细叶脉中木质部导管的变形或塌陷和木质部以外叶肉细胞中膜透性和水孔蛋白表达下降^[12]等有关。但何者是 3 种树种抵抗水力功能失调能力差异的主要原因还值得进一步研究。本研究中,演替顶级种辽东栎的饱和渗透势 Ψ_{sat} 、膨压损失点对应的渗透势 Ψ_{tip} 和膨压损失点对应的相对含水量 RWC_{tip} 均低于早期种山杨和白桦,在其他研究中也发现 Ψ_{sat} 、 Ψ_{tip} 与叶 Ψ_{50} 呈正相关^[24],表明叶水力脆弱性可能受木质部以外叶组织性质的显著影响。

仅用叶或茎木质部抵抗栓塞的能力来衡量水分传输的安全性是片面的。干旱下植物为避免水力失败的威胁,会通过关闭气孔等多种策略,以使叶水势降低到木质部发生大量栓塞的临界水势以下,植物最低水势(Ψ_{min})和这种临界水势(一般用 Ψ_{50})之间的距离即为水分传输的安全距离,相对客观地表示了植物水分传输的安全性^[22,24-25]。Choat 等的研究表明:对全球尺度上的所有生态系统而言,70% 的木本被子植物水分传输的安全距离都小于 1 MPa^[26],本研究中 3 种植物的水分传输安全距离也都小于 1 MPa。大的水分传输安全距离保证了水分传输的安全性,但同时气孔的过早关闭降低了光合作用效率。辽东栎具有高的水分传输的安全性,但山杨和白桦的光合器官在接近水力传输的安全阈值附近运行,有助于气孔开放和碳同化,从而维持其高的生长速率。从植物整体水力结构看,叶比茎更脆弱有利于水分胁迫下植物先损失建造成本低的叶,从而保证茎的存活,起到安全阀的作用。相比于茎,叶木质部临近活组织,因而比茎中的栓塞更易于修复^[25]。辽东栎叶与枝干间的水分传输安全距离更大,叶对茎干的水分传输具有更大的保护作用。

Nardini 等的研究表明: Ψ_{50} 、水分传输的安全距离和茎干木材密度是预报局域尺度不同物种受极端干旱影响的良好指标,那些具有高的 Ψ_{50} 、小的水分传输安全距离和小的木材密度的树种最易受极端干旱的影响而发生树冠死亡^[27]。对本研究中子午岭林区的 3 种典型树种而言,在未来气候变化可能诱导的极端干旱背景下,山杨和白桦更容易死亡,而辽东栎所受影响较小,更容易维持相对稳定。

本研究主要从水力结构特性角度研究了子午岭林区 3 种典型共生树种的耐旱机制,但对其避旱机制,如落叶、气孔调节、根系分布及吸水等避旱性机制研究较少,今后对此需要进一步研究,以全面揭示这些树种对于干旱的适应机制。

参考文献:

- [1] LI Q K(李庆康), MA K P(马克平). Advances in plant succession ecophysiology[J]. *Acta Phytocol. Sin.* (植物生态学报), 2002, **26**(S): 9—19(in Chinese).
- [2] BAZZAZ F A, CARLSON R W. Photosynthetic acclimation to variability in the light environment of early and late successional plants[J]. *Oecologia*, 1982, **54**(3): 313—316.
- [3] BASSOW S L, BAZZAZ F A. How environmental conditions affect canopy leaf-level photosynthesis in four deciduous tree species[J]. *Ecology*, 1998, **79**(8): 2 660—2 675.
- [4] NOGUEIRA A, MARTINEZ C A, FERREIRA L L, et al. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of diffe-

- ring succession status in a Brazilian reforestation[J]. *Photosynthetica*, 2004, **42**(3): 351—356.
- [5] HUBBARD R M, STILLER V, RYAN M G, *et al.* Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine[J]. *Plant Cell Environ.*, 2001, **24**(1): 113—121.
- [6] SANTIAGO L S, GOLDSTEIN G, MEINZER F C, *et al.* Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees[J]. *Oecologia*, 2004, **140**(4): 543—550.
- [7] TYREE M T, EWERS F W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants[J]. *New Phytol.*, 1991, **119**(3): 345—360.
- [8] MCCULLOH K A, MEINZER F C, SPERRY J S, *et al.* Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density[J]. *Oecologia*, 2011, **167**(1): 27—37.
- [9] ZHU S D, SONG J J, LI R H, *et al.* Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests[J]. *Plant Cell Environ.*, 2013, **36**(4): 879—891.
- [10] MARKESTEIJN L, POORTER L, PAZ H, *et al.* Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structure traits[J]. *Plant Cell Environ.*, 2011, **34**(1): 137—148.
- [11] PINEDA-GARCÍA F, PAZ H, MEINZER F C. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding[J]. *Plant Cell Environ.*, 2013, **36**(2): 405—418.
- [12] SACK L, HOLBROOK N M. Leaf hydraulics[J]. *Ann. Rev. Plant Biol.*, 2006, **57**: 361—381.
- [13] TYREE M T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique[J]. *J. Exp. Bot.*, 1972, **23**(74): 267—282.
- [14] SACK L, PASQUET-KOK J. Leaf pressure-volume curve parameters [EB/OL]. <http://prometheuswiki.publish.csiro.au/tiki-index.php?page=Leaf%20pressure-volume%20curve%20parameters>, 2011, April 5.
- [15] BRODRIBB T J, HOLBROOK N M. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits[J]. *Plant Physiol.*, 2003, **132**(4): 2 166—2 173.
- [16] WOODRUFF D R, MCCULLOH K A, WARREN J M, *et al.* Impacts of tree height on leaf hydraulic architecture and stomatal control in Douglas-fir[J]. *Plant, Cell Environ.*, 2007, **30**(5): 559—569.
- [17] SPERRY J S, SALIENDRA N Z. Intra- and Inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis* [J]. *Plant, Cell Environ.*, 1994, **17**(11): 1 233—1 241.
- [18] ENNAJEH, M, SIMÕES F, KHEMIRA H, *et al.* How reliable is the double-ended pressure sleeve technique for assessing xylem vulnerability to cavitation in woody angiosperms? [J]. *Physiol. Plant*, 2011, **142**(3): 205—210.
- [19] SPERRY J S, DONNELLY J R, TYREE M T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem[J]. *Plant Cell Environ.*, 1988, **11**(1): 35—40.
- [20] NEUFELD H S, GRANTZ, D A, MEINZER F C, *et al.* Genotypic variability in vulnerability of leaf xylem to cavitation in water-stressed and well-irrigated sugarcane[J]. *Plant Physiol.*, 1992, **100**(2): 1 020—1 028.
- [21] LI J Y (李吉跃), ZHAI H B (翟洪波). Hydraulic architecture and drought resistance of woody plant[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.* (应用生态学报), 2000, **11**(2): 301—305 (in Chinese).
- [22] JOHNSON D M, MCCULLOH K A, WOODRUFF D R, *et al.* Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different[J]. *Plant Sci.*, 2012, **195**(6): 48—53.
- [23] QIN J (秦 娟), SHANGGUAN ZH P (上官周平). Physiological-ecological effects of *Populus davidiana-Quercus liaotungensis* mixed forest in Ziwuling forest area[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.* (应用生态学报), 2006, **17**(6): 972—976 (in Chinese).
- [24] BLACKMAN C J, BRODRIBB T J, JORDAN G J. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms[J]. *New Phytol.*, 2010, **188**(4): 1 113—1 123.
- [25] BUCCI S J, SCHOLZ F G, PESCHIUTTA M L, *et al.* The stem xylem of Patagonian shrubs operates far from the point of catastrophic dysfunction and is additionally protected from drought-induced embolism by leaves and roots[J]. *Plant Cell Environ.*, 2013, **36**(12): 2 163—2 174.
- [26] CHOAT B, JANSEN S, BRODRIBB T J, *et al.* Global convergence in the vulnerability of forests to drought[J]. *Nature*, 2012, **491**(11): 752—755.
- [27] NARDINI A, BATTISTUZZO M, SAVI T. Shoot desiccation and hydraulic failure in temperate woody angiosperms during an extreme summer drought[J]. *New Phytol.*, 2013, **200**(2): 322—329.