

六种木本植物木质部栓塞化生理生态效应的研究

张硕新, 申卫军*, 张远迎

(西北林学院资源学院, 陕西杨陵 712100)

摘要: 对 6 个树种 1 年生枝木质部栓塞及水势进行了 14 个月的连续观测。测定结果表明, 木质部栓塞化直接引起木质部导水率下降, 从而对树木生长发育节律造成影响。对导水率的影响可通过脆弱曲线看出, 6 种落叶阔叶树的 2 类脆弱曲线模型建立: $y = ae^{\frac{b}{x}}$ 和 $y = \frac{x^2}{(a+bx^2)}$ 。通过模型求解, 探讨和确定了参数 a 、 b 的生理生态学意义, 并据此比较不同树种木质部栓塞脆弱性的大小, 结果为沙棘 > 刺槐 \geq 白榆 > 加杨 > 榛木 > 元宝枫。对生长发育的影响主要表现在两个方面: ① 冬季木质部栓塞越严重的树种, 春季开始展叶时间越晚; ② 在 3 种木质部栓塞脆弱性大的树种上观察到因栓塞而引起的早春时 1 年生枝枝梢的枯死, 这一发现为 Zimmermann 的“植物分节假说”提供了直接而有力的佐证。木质部栓塞受内外两种因素的影响, 内因主要是树种自身的输水结构特征, 6 个树种 14 个月月均木质部栓塞程度的大小依次为白榆 > 刺槐 > 沙棘 > 加杨 > 榛木 > 元宝枫, 即环孔材树种 > 半环孔材树种 > 散孔材树种。外因主要是大气及土壤温湿度状况, 在生长季节, 水分分子在决定栓塞程度的大小上占主导地位, 而冬季则是水分和温度因子的共同作用。

关键词: 木质部栓塞化; 生理生态效应; 脆弱曲线模型

Ecophysiological effect of xylem embolism in six tree species

ZHANG Shuo-Xin, SHEN Wei-Jun, ZHANG Yuan-Ying (Faculty of Resources, Northwest Forestry University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Xylem embolism and water potential of six tree species was measured for fourteen months. The results showed that xylem embolism could directly cause the loss of xylem hydraulic conductivity. The influence of xylem embolism could be expressed by vulnerability curves. Two types of vulnerability curve models for the six deciduous broad-leaved tree species were established, through which the theoretical value of parameters could be determined and their physiological meanings were also discussed. Analysis showed that the embolism vulnerability of the species was *Hippophae* > *Robinia* \geq *Ulmus* > *Populus* > *Corylus* > *Acer*. The influence of xylem embolism on tree growth and evolution lay in two sides: 1) There was a significant relationship between winter xylem embolism and spring sprouting of trees. The heavier the winter xylem embolism was, the later the spring sprouting. 2) The death of the twig's top caused by xylem embolism was discovered in three vulnerable species (*Ulmus*, *Robinia*, *Hippophae*) in early spring and this finding was a direct support for Zimmermann's "plant segmentation hypothesis". Xylem embolism was influenced by internal and external factors. Hydraulic architecture was the main internal factor. Mean xylem embolism in 14 months of the six species was *Ulmus* > *Robinia* > *Hippophae* > *Populus* > *corylus* > *Acer*, i. e. ring-porous species > semi-ring-porous species > diffuse-porous species. Water and temperature of air and soil were the main external factors influencing xylem embolism. During the growing season, water status was the major factor, but in winter, water and temperature enacted commonly.

基金项目: 国家自然科学基金青年基金(39400103)和国家教委回国留学人员资助项目

* 现工作单位: 中国科学院华南植物研究所, 广州 510650

收稿日期: 1999-06-18, 修订日期: 2000-01-20

作者简介: 张硕新(1959~), 男, 陕西户县人, 博士, 教授。主要从事植物生理生态学研究。

Key words: xyle embolism; ecophysiological effect; vulnerability curve models

文章编号: 1000-0933(2000)02-0788-07 中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

木质部栓塞化实质是由于水分胁迫或维管病害等诱因,空气或病毒粒子经纹孔膜进入充水管道,影响木质部供水给叶面或植物体其他部位,从而影响植物体正常生理活动的一种现象^[1]。我国北方地区水分相对匮乏,植物生长常受水分亏缺的威胁,木质部栓塞化在木本植物体上普遍存在。本研究选取我国北方地区6种主要造林树种,对其1年生枝木质部栓塞进行连续14个月的观测,并同时观测水分和温度两个生态环境因子的年季变化,旨在揭示木质部栓塞化对木本植物木质部输水功能及生长发育的影响,探讨木质部栓塞与其自身输水结构特征和生态环境因子间的关系。

1 试验地自然概况

试验地在西北林学院树木园内,地处关中平原腹地的渭河二级阶地上,主要土壤类型为 土,属半干旱区,暖温带大陆性季风气候,四季分明,雨热同季。年总辐射量 $475.62 \times 10^7 \text{J/m}^2$, 年日照时数 2105h, 年均温 12.9°C , 最热月(7月份)均温 25.8°C , 最冷月(1月份)均温 -1.1°C , 年极端最高温 42°C , 年极端最低温 -19.4°C , $\geq 0^\circ\text{C}$ 积温 4903°C , 持续天数 309d, $\geq 10^\circ\text{C}$ 积温 4185°C , 持续天数 206d, 无霜期 221d, 年均降雨量 651mm, 生长季节(3~10月份)降雨量占全年降雨量的 79%^[2]

2 研究材料与方法

2.1 研究材料

以西北林学院树木园内生长正常的6种木本植物为研究对象,分别为:白榆(*Ulmus pumila* L.)、刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)、沙棘(*Hippophae rhamnoides* L.)、加杨(*Populus canadensis* L.)、榛木(*Corylus heterophylla* Fisch.)、元宝枫(*Acer truncatum* Bge.)。其中白榆、榛木树龄为10a,加杨、元宝枫和刺槐为5a,沙棘为2a。各树种选定2~5棵,均以1年生枝条作为实验材料,这是因为1年生枝木质部对栓塞化的反应比较敏感。

2.2 研究方法

1995年12月至1997年1月,对6种木本植物1年生枝木质部栓塞程度和水势进行测定,每月每树种测定2日(天气晴好),同时在1996年4、7、9月份,1997年1月对其日变化情况也进行了测定,每日测定4次,4次采样时间分别为:7:00~7:30,10:00~10:30,14:30~15:00,18:30~19:30。每次从选定的2棵树上各采1年生枝2~4个,2个(各树1枝)用于导水率的测定,其余用于测定水势。

在选定树体上剪下1年生小枝装入事先装了湿纸和湿毛巾的塑料袋中,立即带回实验室测定水势和导水率,水势测定用“压力室法”,导水率用冲洗法测定^[2,3],冲洗液为14.2mmol/L的抗坏血酸溶液。溶液经孔径为0.2 μm 的微孔滤膜于真空泵上抽滤,过滤好的溶液置于冰箱(温度低于4 $^\circ\text{C}$)中保存,一般只存放2~3周,每次使用前取出适量溶液放入超声波清洗仪中除气20min,此过程一般会使溶液温度升高,除气后待温度下降至室温再装入压力室用于测定导水率。以导水率损失的百分数来量化表示栓塞程度的大小,计算公式如下:

$$LHC(\%) = ((HC_{\max} - HC_{\min}) / HC_{\max}) \times 100\% \quad (1)$$

HC_{\min} (mg/MPa·min)为冲洗前切段的初始导水率, HC_{\max} (mg/MPa·min)反复冲洗后切段所达到的最大导水率, $LHC(\%)$ 为导水率损失。

3 结果与分析

3.1 木质部栓塞化对木本植物木质部输水效率的影响

水势是反映植物体内水分状况的重要指标,木质部栓塞化与木质部水势之间存在着直接的联系^[4,5],这种关系可用“脆弱曲线”(Vulnerability curve,简称“VC”)来描述。通过已建立的许多植物的脆弱曲线可以发现,不同种类植物都有一个引起栓塞明显增加的水势阈值^[4~8]。在水势低于这一阈值时,栓塞程度迅速增加,直至达到最大值。阈值越大,木质部栓塞脆弱性越大。

笔者曾对加杨、白榆、刺槐、沙棘和榛木5个树种木质部建立了各自的“VC”模型^[6],称为模型I: $y = a + b/x$,在本研究增加了样本量,并增加了另一阔叶树种元宝枫,以水势为变量 x ,栓塞程度为变量 y ,对模型I进行改造,得到模型II和模型III:

$$y = ae^{\frac{b}{x}} \tag{2}$$

$$y = x^2 / (a + bx^2) \tag{3}$$

经变量代换,把模型 II 和模型 III 转化为线性模型,据所测数据用线性回归求解各树种模型参数 a 和 b , 将所得回归方程还原(见表 1),从检验结果知拟合效果良好,各模型都表示木质部栓塞程度 y 随水势 x (MPa) 的下降而增加。依据模型相关指数 R 、标准差 S_e 和 F 值,选择出各树种的最优模型,对加杨、白榆、刺槐、沙棘 4 树种,模型 II 最优,榛木模型 III 最优,元宝枫模型 II 和 III 相当。

通过各树种的最优模型,可以了解到它们的生理生态学意义,这主要体现在参数 a 和 b 上。由模型 II 知, $\lim_{x \rightarrow -\infty} y = a$,表示栓塞所能达到的最大值,而 $\lim_{x \rightarrow 0^-} y = 0$ 表示 y 随 x 的增加而下降到 0。模型 II 曲线有一个拐点 $(-b/2, a/e^2)$,当 $-b/2 \leq x \leq 0$ 时, y 随 x 下降而增加得很慢,此后则迅速增加,因此 $\Psi_0 = -b/2$ 为该树种的水势阈值。由模型 III 知, $\lim_{x \rightarrow -\infty} y = \frac{1}{b}$ 表明栓塞化所能达到的最大程度。

依据上述模型 II 计算出各树种的水势阈值与栓塞最大值列于表 1,6 种落叶阔叶树木质部栓塞脆弱性的依次大小为沙棘 > 刺槐 > 白榆 > 加杨 > 榛木 > 元宝枫。刺槐与白榆木质部栓塞脆弱性非常接近,虽然元宝枫水势阈值比榛木稍小,但元宝枫能在水势较低时仍维持较大的导水率(约 50%),因而认为其脆弱性较小。

从各树种最优模型曲线图中(图 1)可明显看出各树种木质部栓塞脆弱性情况。如果把模型曲线从拐点处分为两段的话,即有靠右的较垂直段与靠上的平直段。垂直段越靠右,水势阈值越大;平直段越靠上,栓塞所能达到的最大值越大,则相应树种木质部栓塞脆弱性越大。沙棘即是曲型的例证,其脆弱性最大。白榆与刺槐的模型曲线几乎重合,故它们的脆弱性相当。加杨虽然平直段比白榆与刺槐靠上些,但其垂直段则更靠左,因而其脆弱性不如白榆与刺槐大。

模型 II 与 III 的主要区别在于,水势低于阈值时,II 型中 y 随 x 降低迅速增大,并很快达到最大值;III 型中, y 随 x 减小较缓慢地达到最大值。实质上它们的外在反应也不同,沙棘、刺槐、白榆、加杨和元宝枫 5 树种茎干或枝条在遭遇水分胁迫时,其木质部迅速栓塞化,输水能力很快下降,榛木导水率下降至最低值的过程要缓慢一些。这些不同的反应形式可能与树种耐旱特性有很大关系。

通过上述分析,说明随着水势的降低,木质部栓塞度或迅速或缓慢增加,但都直接地引起了木质部导水率的下降。

3.2 冬季木质部栓塞程度与早春树木展叶迟早的关系

落叶阔叶树冬季木质部栓塞程度与春季树木展叶时间的迟早有关^[9]。本研究中对 6 种落叶阔叶树种冬季木质部栓塞程度比较表明(图 2),白榆最大,其次为刺槐、沙棘、加杨和榛木,元宝枫最小。据 1996,1997 年 3~4 月份的观测(表 2),刺槐和白榆展叶时间最晚,且两者接近;榛木较早,元宝枫、沙棘和加杨展叶时间最早。从冬季栓塞程度的大小来说,沙棘与刺槐和白榆接近,有数据据展叶时间相差较大。除沙棘外,其余几个树种则表现出冬季木质部栓塞越严重,春季树木开始展叶时间越晚。

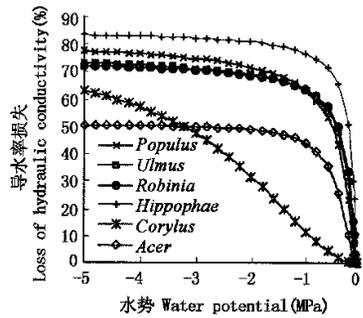


图 1 6 树种的最优模型曲线
Fig. 1 Optimum model curves of the six tree species

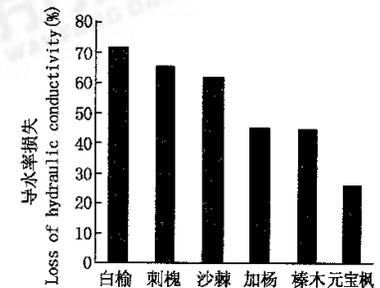


图 2 6 种落叶阔叶树冬季木质部栓塞程度的比较
Fig. 2 Comparison of the winter xylem embolism among six deciduous broad-leaved tree species

白榆 *Ulmus*, 刺槐 *Robinia*, 沙棘 *Hippophae*, 加杨 *Populus*, 榛木 *Corylus* 元宝枫 *Acer*

表 1 各树种的“VC”模型及精度检验
Table 1 The optimized “VC” models of the tree species and test precision

树种 Tree species	模型 Models	样本 数 n	拟合精度 Regression precision			F 临界值 $F_{0.01}(1, n-2)$	备注 Note
			R	S_{δ}	F		
加杨 <i>Populus canadensis</i>	$y = \frac{81.436e^{\frac{0.251}{x}}}{x^2}$ $y = \frac{81.436e^{\frac{0.251}{x}}}{0.0003224 + 0.05407x^2}$	26	0.826 0.674	7.338 52.77	63.623 16.704	$F_{0.01}(1, 24) = 7.82$	$\Psi_0 = -0.126\text{MPa}$ $LHC_{\text{max}} = 81.44\%$
白榆 <i>Ulmus pumila</i>	$y = \frac{76.017e^{\frac{0.186}{x}}}{x^2}$ $y = \frac{76.017e^{\frac{0.186}{x}}}{0.0005426 + 0.01733x^2}$	24	0.964 0.683	6.044 15.735	144.67 10.897	$F_{0.01}(1, 22) = 7.95$	$\Psi_0 = -0.093\text{MPa}$ $LHC_{\text{max}} = 76.02\%$
刺槐 <i>Robinia pseudocacia</i>	$y = \frac{74.672e^{\frac{0.159}{x}}}{x^2}$ $y = \frac{74.672e^{\frac{0.159}{x}}}{0.0004071 + 0.02725x^2}$	21	0.946 0.908	7.811 29.327	101.35 0.671	$F_{0.01}(1, 19) = 8.18$	$\Psi_0 = -0.080\text{MPa}$ $LHC_{\text{max}} = 74.67\%$
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	$y = \frac{85.130e^{\frac{0.103}{x}}}{x^2}$ $y = \frac{85.130e^{\frac{0.103}{x}}}{0.0001992 + 0.01259x^2}$	28	0.771 0.671	7.901 9.688	26.005 10.794	$F_{0.01}(1, 26) = 7.72$	$\Psi_0 = -0.052\text{MPa}$ $LHC_{\text{max}} = 85.13\%$
榛木 <i>Corylus heterophylla</i>	$y = \frac{80.182e^{\frac{0.572}{x}}}{x^2}$ $y = \frac{80.182e^{\frac{0.572}{x}}}{0.07421 + 0.01839x^2}$	22	0.920 0.974	18.29 9.777	33.171 18.669	$F_{0.01}(1, 21) = 8.02$	$\Psi_0 = -0.286\text{MPa}$ $LHC_{\text{max}} = 80.18\%$
元宝枫 <i>Acer truncanum</i>	$y = \frac{48.648e^{\frac{0.413}{x}}}{x^2}$ $y = \frac{48.648e^{\frac{0.413}{x}}}{0.003059 + 0.02767x^2}$	25	0.841 0.909	20.678 13.697	15.119 10.025	$F_{0.01}(1, 23) = 7.88$	$\Psi_0 = -0.206\text{MPa}$ $LHC_{\text{max}} = 48.65\%$

Ψ_0 为水势阈值, LHC_{max} 为导水率损失的最大值 Ψ_0 is the water potential threshold, LHC_{max} is the maximum value of the hydraulic conductivity loss

表 2 6 种落叶阔叶树的展叶时间
Table 2 The sprouting time of six deciduous broad-leaved tree species

树种 Tree species	沙棘 <i>Hippophae</i>	加杨 <i>Populus</i>	元宝枫 <i>Acer</i>	榛木 <i>Corylus</i>	白榆 <i>Ulmus</i>	刺槐 <i>Robinia</i>
展叶时间 The sprouting period	3 月 29~30 日 March 29th~30th	3 月 29~30 日 March 29th~30th	4 月 1~2 日 April first~second	4 月 4~5 日 April 4th~5th	4 月 11~12 日 April 11th~12th	4 月 14~15 日 April 14th~15th

开始展叶时间以 90% 以上小叶的面积近于 1cm^2 为标准来断定 The sprouting period was determined with 90 per cent of leaves whose area was nearly 1cm^2

Zimmermann 提出了“植物分节假说”,此假说认为植物体具有把栓塞化的危险性限制在最小的和最外围的可消耗部位,从而保护那些碳水化合物积累较多的器官。据此假说,木质部栓塞首先应在树体最外围部位(小枝)产生,从而使主干和大枝免受栓塞化的危害^[10]。这一假说提出后得到了一些研究的支持^[11,12],认为木质部栓塞化致使木质部导水率下降,从而严重地影响了植物正常的生理活动及生长发育,甚至决定植物体在受水分胁迫时能否存活;也有学者认为有些树种木质部栓塞在遇雨或其他条件使水势升高后会较快恢复,因而不会对植物的正常生长构成严重的威胁^[13]。上述学者的观点都缺乏田间实验和植物体受栓塞化危害时外在表现的支持。

1996,1997 年春季树木展叶期间,笔者在田间进行了观测,发现沙棘、刺槐和白榆大部分 1 年生枝梢有枯死现象,其它供试树种则没有。这 3 个树种木质部栓塞脆弱性是所测定 6 个树种中最大的(见 3.1),它们的月均栓塞程度也最大(图 3)。因而其枝梢枯死极可能是因冬季木质部栓塞所致。原因在于因受冬季寒、旱双重胁迫后,枝条最脆弱的部位——枝梢受木质部栓塞化危害最为严重,使这里的输水组织最终完全失去了输水功能,即便春季水势升高后也不可逆转,早春树液开始活动后,枝梢得不到正常的水分供应,因而逐渐枯死。而且这种枯死现象以白榆最严重,枯死枝梢的长度最大可达 30cm,一般在 10~20cm,刺槐和沙

棘枝梢枯死段长度多小于 10cm。由此看来,木质部栓塞化对树木的生长,尤其对木质部栓塞脆弱性大的树种的生长和生产力影响较为严重。上述发现为“植物分节假说”(Plant segmentation hypothesis)提供了直接而有力的佐证。由于很多 1 年生枝在春季展叶后枝梢枯死,新萌生的枝条多从侧面发出,这也可能会影响树木的成枝模式。

3.3 不同树种自然条件下的栓塞程度比较

由图 3 知,环孔材树种白榆、半环孔材树种刺槐及灌木沙棘 14 个月的月均木质部栓塞程度最大,而 3 种散孔材树种加杨、榛木和元宝枫则较小。由 3.1 知,白榆、沙棘和刺槐 1 年生枝木质部栓塞脆弱性也较大,加杨、榛木和元宝枫较小。众所周知,环孔材导管一般要比散孔材的导管大,直径大的管道往往比小管道易栓塞化^[4,7-11],可见在自然条件下,树种间栓塞程度的差异主要与树种自身的输水结构特征(主要是木质部管道的类型和大小)有关。

3.4 环境因子对木质部栓塞程度的影响

6 种落叶阔叶树种的季节变化与日变化规律非常明显,且变化趋势相似,只是在量上互有差异^[1,2]。因此以 1 个树种(榛木)为例来看其木质部栓塞化的季节变化与日变化同温度与水分状况间的关系。

从图 4 和图 5 可以看出,无论是从季节分配还是日变化来说,冬季木质部栓塞程度明显大于生长季。图 6 表示实验期温度与降水的月变化情况,冬季 6 个月(11~2 月份)降水总量为 76.4mm,占测定期总降水量的 18.31%,大部分水量集中在生长季(3~10 月份),占总降水的 81.69%;冬季的月均温为 1.72℃,并且有些测定日的温度低于 0℃,1996 年 1 月和 1997 年 1 月的月均温均低于 0℃,这样的低温会引起木质部栓塞化^[14],生长季的月均温为 18.49℃,不可能由低温而引起木质部栓塞化。9 月份时降雨量最大,植物体水分状况最好(水势最高),表现出 9 月份所测 6 个树种 1 年生枝木质部栓塞程度为一年中最小。1 月份温度最低,降水量也非常少,因此,最低的木质部水势和最大栓塞化程度均出现在 1 月份,由此可以看出,温度与降水情况同木质部水势和栓塞度之间存在着密切的相关。在生长季节,主要是水分因子的影响,冬季则低温和干旱对木质部栓塞程度都有影响。从下面对栓塞日变化过程与温度及水分的相关分析中也可看出这一点。

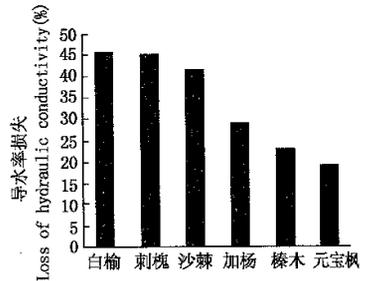


图 3 6 树种 14 个月平均木质部栓塞程度的比较

Fig. 3 Comparison of the average xylem embolism among six tree species in 14 months
白榆 *Ulmus*, 刺槐 *Robinia*, 沙棘 *Hippophae*, 加杨 *Populus*, 榛木 *Corylus*, 元宝枫 *Acer*

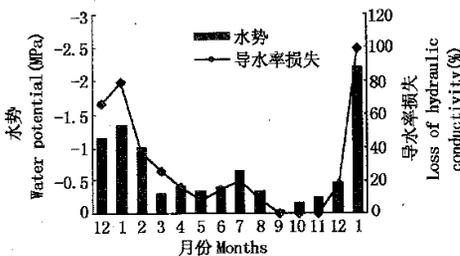


图 4 榛木木质部栓塞与水势的月变化

Fig. 4 Monthly variation of xylem embolism and water potential in *Corylus heterophylla*

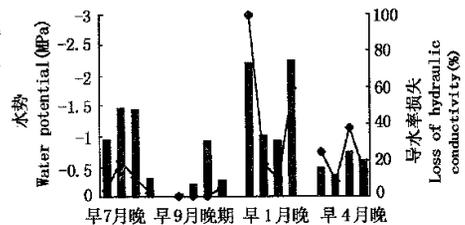


图 5 榛木木质部栓塞与水势的日变化

Fig. 5 Daily variation of xylem embolism and water potential in *Corylus heterophylla*

由图 5 可看出,生长季节清晨和傍晚时木质部栓塞程度小于白天中的其他时间,这也与植物自身水分状况和温度有关,在生长季(例如 7 月份、9 月份为例)晴好的天气状况下,清晨时温度较低,水势较高,木质部栓塞也较少;随着太阳辐射增强,温度逐渐升高,水势下降,伴随着木质部栓塞度增大;傍晚时温度下降,水势又升高,木质部栓塞也消减。

但在冬季则表现出完全相反的变化趋势,从1997年1月的日变化过程可看出,清晨温度低,随着太阳辐射增强,温度回升,因夜间和清晨的低温引起的木质部栓塞逐渐恢复;白天温度相对较高,木质部栓塞主要因水分亏缺产生(土壤冻结,没有足够的水分供植物体所需)^[15];到傍晚时温度又降低,伴随着木质部栓塞度的增大。因此,低温成了决定木质部栓塞度大小的决定因子。

综上所述,在生长季节,水分因子在决定木质部栓塞程度的大小上占主导地位,而冬季则是温度和水分因子的协同作用。

4 讨论

从本研究可看出,在水分较为匮乏的地区,木质部栓塞化在本本植物体上普遍存在。许多研究表明,木本植物木质部栓塞化对植物生长发育最严重的威胁是引起木质部输水效能下降,甚至导致木质部完全失去输水能力。在本研究中,所测定的6种阔叶树种木质部栓塞脆弱性的水势阈值和栓塞达到最大程度时的水势值在 $-0.052 \sim -3.0 \text{ MPa}$,这说明阔叶树木质部对水分胁迫的反应非常敏感。笔者在对3种针叶树油松(*Pinus tabulaeformis*),雪松(*Cedrus deodara*)和云杉(*Picea asperata*)木质部栓塞季节变化与日变化过程的测定时发现,使它们木质部栓塞化的水势阈值约在 $-2.5 \sim -3.0 \text{ MPa}$ ^[2,3],远低于阔叶树种。因此,阔叶树种木质部受栓塞化威胁程度比针叶树更甚。

截至现在,木本植物水分生理生态的研究,对叶片、根部及外部环境因子等方面的研究较多,对木质部的研究较少。虽然木质部管道分子(导管和管胞)是死细胞,但研究表明,木质部管道壁上的纹孔及纹孔膜却对栓塞化具有调节作用^[3],就此而言,木质部管道又具有“生理活性”。因而研究纹孔及纹孔膜对木质部栓塞化及木质部在植物水分关系中的调节作用将是一个很重要的方向。

栓塞化的水势阈值反映了树木木质部栓塞脆弱性的多少,阈值越大,木质部愈易栓塞化;而栓塞所能达到的最大值则表明木质部对栓塞的忍耐程度,最大值越小,耐栓塞性越强。通过各树种“VC”模型可看出,水势低于阈值后,木质部栓塞随水势下降而增加的速率有两种情况,一种是较缓慢的增加(模型Ⅲ),而另一种则是迅速增加(模型Ⅱ),这两种方式对树木造成的威胁可能不同,或是树木对栓塞化的适应方式不同。总之,脆弱曲线的不同形式、水势阈值与导水率损失最大值综合地反映了木质部栓塞化的特征及其对木质部输水功能的影响。栓塞化对木质部输水功能的直接阻抑,无疑会影响其他生理功能,如冬季木质部栓塞程度与早春树木展叶时间有一定的关联,白榆等栓塞脆弱性大的树种早春时枝梢枯死等,说明了木质部栓塞化对树木的生长发育过程的影响。

总之,木质部栓塞化通过直接引起木质部导水率的下降,进而影响树木其他正常的生理活动,如生长状况、发育节律等。同时,水分和温度两个环境因子是影响木质部栓塞程度大小的主要生态因子。木质部栓塞化的生理生态效应在诸多方向还需深入地研究。

参考文献

- [1] 申卫军,张硕新.木本植物木质部栓塞化研究进展.西北林学院学报,1999,14(1):33~41.
- [2] 申卫军,张硕新,刘立科.几种木本植物木质部栓塞的日变化.西北林学院学报,1999,14(1):22~27.
- [3] 申卫军,张硕新,金燕.几种木本植物木质部栓塞的季节变化.西北林学院学报,1999,14(1):28~32.
- [4] Tyree MT & Dixon MA. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Plant Physiol.*, 1986, 66:397~405.
- [5] Cochard H, Cruiziat P & Tyree MT. Use of positive pressures to establish vulnerability curves, Further support for the air-seeding hypothesis and implications for pressure-volume analysis. *Plant Physiol.*, 1992, 100:205~209.
- [6] 张硕新,申卫军,张远迎,等.几个耐旱树种木质部栓塞脆弱性的研究.西北林学院学报,1997,12(2):1~6.
- [7] Cochard H. vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiology*, 1992, 11:73~83.
- [8] Cochard H, Breda N, Granier H, et al. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. Pubescens* Willd., *Q. Robur* L.). *Ann. Sci. For.*, 1992, 49:225~233.
- [9] Wang 万方数据 Lechowicz MJ. The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Functional Ecology*, 1992, 6:469~475.

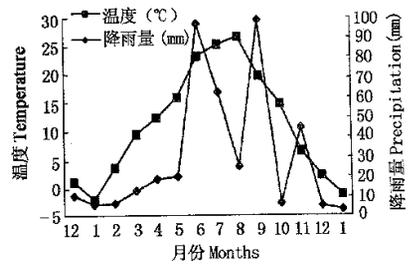


图6 实验期温度及降水量的月变化

Fig. 6 Monthly variation of the temperature and precipitation during the period of experiment

-
- [10] Zimmermann MH. Xylem structure and the ascent of sap. Springer-Verlag, Berlin, 1983.
- [11] Tyree MT & Sperry JS. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Phys. Mol. Bio.*, 1989, **40**: 19~38.
- [12] Tyree MT & Ewers FW. Tansley Review No. 34, The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol.*, 1991, **119**: 345~360.
- [13] Lo Gullo MA & Salleo S. Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytol.*, 1988, **108**: 267~276.
- [14] Sucoff E. Freezing of conifer xylem and the cohesion-tension theory. *Physiologia Plantarum*, 1969, **22**: 424~431.
- [15] Sperry JS, Holbrook NM, Zimmermann MH *et al.* Spring filling of xylem vessels in wild grapevine. *Plant Physiol.*, 1987, **83**: 414~417.