

7 种木本植物根和小枝木质部栓塞的脆弱性

安 锋^{1,2}, 张硕新^{1*}

(1. 西北农林科技大学林学院, 陕西 杨陵 712100; 2. 中国热带农业科学院橡胶研究所, 海南 儋州 571737)

摘要:用脆弱曲线表示的植物木质部栓塞脆弱性反映了植物木质部栓塞程度与其水势间的关系。众多学者的研究结果表明,脆弱曲线能够提供有关植物的许多生理生态信息,与植物的木质部结构、部位、分布、抗寒、抗旱性等存在一定关系,但各国学者利用不同材料研究得出的结果各异,为了研究木质部栓塞的这种差异是否由于树木对环境适应性不同引起,选取西北农林科技大学西林校区内自然状况下生长良好的 5 个耐旱树种:刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)、元宝枫(*Acer truncatum* Bge.) (低水势忍耐脱水耐旱树种)、白榆(*Ulmus pumila* L.) (亚低水势忍耐脱水耐旱树种)、油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)、白皮松(*Pinus bungeana* Zucc. ex. Endl.) (高水势延迟脱水耐旱树种),及中生的女贞(*Ligustrum lucidum* Ait.)和柳树(*Salix matsudana* Koidz. f. *pendula* Schneid.)为研究对象,绘制了它们根和小枝的木质部栓塞脆弱曲线,探讨了中生树种和不同耐旱类型树种根和小枝木质部栓塞脆弱性的差异。结果表明:根和小枝的栓塞脆弱性主要由木质部结构决定,栓塞脆弱性顺序基本一致,小枝容易发生木质部栓塞的,其根也较容易发生栓塞;同一树种根和小枝的木质部栓塞脆弱性与植物的耐旱性有关,与树种的耐旱策略无关;一般是中生树种的栓塞脆弱性:小枝>根;耐旱树种的栓塞脆弱性:根>小枝。

关键词:木质部栓塞; 栓塞脆弱性; 脆弱曲线;

文章编号:1000-0933(2005)08-1928-06 **中图分类号:**Q142.8 **文献标识码:**A

Studies of roots and shoots vulnerability to xylem embolism in seven woody plants

AN Feng^{1,2}, ZHANG Shuo-Xin^{1,*} (1. Forestry College, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Rubber Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Danzhou, Hainan 571737, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (8): 1928~1933.

Abstract: The vulnerability of the xylem sap to withstand embolism formation has been used to characterize drought tolerance, species distributions, cold and freezing resistance, xylem architecture, and even organ physiognomy in plants. The objective was to compare the vulnerability to xylem embolism in roots and shoots of both mesophytic and drought tolerant tree species that are known to grow in different water regimes. Plants used in this study, however, were all growing in a similar environment. Five drought-tolerant tree species: *Robinia pseudoacacia* L., *Acer truncatum* Bge. (survives dehydration induced water stress at low tissue water potentials), *Ulmus pumila* L. (survives dehydration induced water stress at sub-low tissue water potentials), *Pinus tabulaeformis* Carr., *Pinus bungeana* Zucc. ex. Endl. (survives drought stress by “dehydration postponement” at high tissue water potentials) and two mesophytic tree species *Ligustrum lucidum* Ait., *Salix matsudana* Koidz. f. *pendula* Schneid (generally does not survive dehydration induced water stress) that were growing well on the Xilin campus of Northwest A & F University. The results showed a good correlation between the vulnerability of xylem sap to embolism formation in both shoots and roots, and the expected drought tolerance vulnerability to xylem embolism as measured with vulnerability curves was observed in all the tree species except for *S. matsudana* and *A. truncatum*. Xylem vulnerability

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30170766);教育部资助优秀青年教师基金资助项目

收稿日期:2004-05-26;**修订日期:**2004-11-15

作者简介:安锋(1977~),男,陕西岐山人,硕士,助理研究员,主要从事树木生理生态及农林生态研究. E-mail: fan@scuta.edu.cn

*** 通讯作者** Author for correspondence. E-mail: sxzhang@nwsuaf.edu.cn

致谢:Peter J. Melcher 先生及 Rupert Knowles 先生对英文摘要进行修改润色,在此表示衷心感谢

Foundation item: National Natural Science Foundation of China (No. 30170766); Excellent Young Teachers Fund of MoE, China

Received date: 2004-05-26; **Accepted date:** 2004-11-15

Biography: AN Feng, Master, mainly engaged in tree ecophysiology and agroforest ecology. E-mail: fan@scuta.edu.cn

of both roots and shoots was also related to each species' ability to tolerate water deficit but was not related to drought tolerant strategies unless the shoots and roots xylem were found to be sensitive to drought stress. As expected, the vulnerability of roots was found to be higher than that that of shoots for the drought tolerant tree species; however, for the mesophytic tree species *L. lucidum*, and *S. matsudana*, the vulnerability of shoots was found to be higher than that of the roots.

Key words: xylem embolism; vulnerability curves; drought tolerance

植物木质部栓塞的实质是由于水分胁迫、冻害、维管病害、机械损伤等诱因的存在,使得空气经由纹孔膜进入充水管道,影响了木质部导水能力,从而影响植物正常生理活动的一种生理现象。木质部栓塞脆弱性表示了木质部水势与栓塞程度间的关系,可以用“脆弱曲线”(Vulnerability curve,简称 VC)来描述。脆弱曲线就是根据导水率损失百分数与相应水势绘成的曲线^[1]。众多学者的研究结果表明,脆弱曲线能够提供有关植物的许多生理生态信息,与植物的木质部结构、部位、植物的分布、抗旱、抗旱性等之间存在一定关系,但各国学者利用不同材料研究得出的结果不尽相同^[2, 3]。

Pockman 等通过对 15 个河口岸和沙漠丘陵树种茎的栓塞脆弱性研究发现:处于沙漠丘陵区的树种没有河岸树种脆弱;认为木质部栓塞脆弱性通过决定植物在不同生境下最大抗旱性和影响不同抗旱物种在潮湿地带竞争能力的方式限制了植物的分布^[4]。Mencuccini 等研究了处于沙漠不同气候条件下的 2 个树种 *Hymenoclea salsola* 和 *Ambrosia dumosa* 的栓塞脆弱性,发现 2 个树种的木质部栓塞脆弱性顺序是根>嫩枝>茎,并认为这种水力学结构使得其嫩枝能适应于生长季内较好的水分条件,木质化了的茎则能忍受长期的干旱胁迫^[5]。Tsuda 等研究发现:能在干旱条件下生长的河口岸树种 *Acer saccharinum* 的木质部栓塞脆弱性叶>茎>根,认为树种的水力学特性与其生长的典型环境相适应,整个植株较低的水阻力可以使它在足够水分供应的条件下维持高的蒸腾速率,叶部栓塞脆弱性较大使它能够通过可牺牲的器官提供在干旱条件下得以生存的能力^[6]。因此,树木根、茎、叶木质部栓塞脆弱性的差异有可能是由于其对环境适应性不同引起,本文选取 2 种中生树种和 5 种不同类型的耐旱树种,对它们根和小枝的栓塞脆弱性的差异进行了探讨。

1 研究区自然概况

试验地设在西北农林科技大学西林校区内,地处关中平原腹地的渭河二级阶地上,土壤类型为 土,属半湿润区,暖温带大陆性季风气候,四季分明,雨热同季。年总辐射量 $475.62\times10^7\text{J}/\text{m}^2$,年日照时数 2105h,年均温 $12.9\text{ }^{\circ}\text{C}$,最热月(7 月)平均温度 $25.8\text{ }^{\circ}\text{C}$,最冷月(1 月)平均温度 $-1.1\text{ }^{\circ}\text{C}$,年极端最高温度 $42\text{ }^{\circ}\text{C}$,年极端最低温度 $-19.4\text{ }^{\circ}\text{C}$, $\geq 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温 $4903\text{ }^{\circ}\text{C}$,持续天数 309d, $\geq 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温 $4185\text{ }^{\circ}\text{C}$,持续天数 206d,无霜期 221d,年平均降雨量 651mm,生长季(4~9 月份)降雨量占全年降雨量的 79%。

2 研究材料和方法

2.1 研究材料

选取西北农林科技大学西林校区校园内自然状况下生长良好的耐旱树种刺槐(*Robinia pseudoacacia* L.)、元宝枫(*Acer truncatum* Bge.) (属于低水势忍耐脱水耐旱树种^[7]),白榆(*Ulmus pumila* L.) (属于亚低水势忍耐脱水树种^[7]),油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)、白皮松(*Pinus bungeana* Zucc. ex Endl.) (属于高水势延迟脱水耐旱树种^[7])及中生树种女贞(*Ligustrum lucidum* Ait.)、柳树(*Salix matsudana* Koidz. f. *pendula* Schneid.)的 1 年生枝条和具有输导功能的新鲜侧根为研究对象。各种树木所处立地条件基本一致。刺槐、油松、白皮松树龄为 15~20a,元宝枫、白榆、女贞、柳树为 10~13a,沙棘 3a。

2.2 研究方法^[1, 8]

于 2002 年 5~6 月的清晨或傍晚,在选定树木的同一方位(南部),剪取 20~30cm 长的 1 年生小枝或刨出土壤 10~40cm 中粗度在 5mm 左右的具有输导功能的新鲜侧根 20~30 个,装入事先放好湿纸的黑塑料袋中,立即带回实验室;将枝条上部枝叶套在黑塑料袋中,底部置于清水中浸泡(根则将靠近根尖一端的大部分浸于清水中浸泡),待水势接近 0MPa 时,取出放在实验桌上让其自然风干,依据各个样枝风干时间的长短不同来获得不同的水势;当达到一定的水势后封入塑料袋中过夜,从而使空气扩散入产生了空穴的导管内,达到压力平衡。然后用“压力室法”测定样枝水势(WP),用“冲洗法”测定样枝导水率^[1, 8]。测定时从小枝或根中部切取约 6cm 长的切段用于测定导水率,剩余的顶端部分用于测定水势。导水率损失百分数的计算公式为: $PLC\% = 100 \cdot (L_{\max} - L_0)/L_{\max}$ (其中,PLC%为导水率损失百分数; $L_0(\text{mg} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{min}^{-1})$ 为冲洗之前,在 0.01MPa 压力梯度下测定的切段的初始导水率; $L_{\max}(\text{mg} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{min}^{-1})$ 为在 0.125MPa 的加压溶液下反复冲洗切段后,在 0.01MPa 压力梯度下测得的切段的最大导水率)。脆弱曲线即用与一定的水势相对应的导水率损失百分数绘制而成的曲线。

3 结果与分析

3.1 小枝栓塞脆弱性的比较

依据实验数据绘制的各树种 1 年生小枝(虚线)和根(实线)的脆弱曲线见图 1(注:其中白榆、刺槐、元宝枫小枝的脆弱曲线数据来自试验条件一致的参考文献^[2, 8])。可以看出,除白皮松外各树种随着水势(WP)的降低,小枝导水率损失百分数(PLC)即

木质部栓塞化程度都有增加的趋势,但增加的速度不同。7个树种中以女贞的增加速度最快,在水势为 -0.05MPa 时 PLC 即达到了 55%,发生了较大程度的栓塞,几乎没有水势阈值的存在。白榆、刺槐和柳树的栓塞脆弱性也比较大,在水势较高的情况下,就会发生较大程度的栓塞,但其增加速度并不象女贞那么快,它们三者在水势为 -0.15MPa 时的 PLC 分别为:17.52%、19.3%、11.53%,PLC 超过 50%时的水势也处在 $-0.6\sim-1.0\text{MPa}$ 之间。元宝枫在水势小于 $-0.4\sim-0.5\text{MPa}$ 时,导水率才有明显的损失,栓塞脆弱性处于中间水平。7个树种中,油松和白皮松的栓塞脆弱性最小,油松在水势小于 -1.0MPa 以后,PLC 才有较小程度的增大,在 -2.52MPa 时 PLC 也仅有 34%。白皮松 1 年生枝条几乎不发生木质部栓塞,在 $-0.35\sim-2.9\text{MPa}$ 的水势测定范围内,很少有导水率损失,其 PLC 最大不会超过 10%。

一般认为,引起木质部导水率有明显下降的水势阈值越高,即越接近 0MPa ,木质部的栓塞脆弱性越大^[1]。也有一些学者用 PLC 为 50%时对应的水势来描述植物木质部对栓塞的敏感性(Susceptibility)^[9];Tyree 等建议将栓塞所能达到的最大值及此时的水势纳入栓塞脆弱性比较的过程^[10]。综合考虑其水势阈值、PLC 为 50%的水势值和所能达到的最大导水率损失及此时的水势,7个树种小枝的栓塞脆弱性顺序为:女贞>刺槐>白榆>柳树>元宝枫>油松>白皮松。

3.2 根部栓塞脆弱性的比较

由绘制的 7 个树种根(图 1 中的实线)的栓塞脆弱曲线可以看出,各树种的根都有一个引起导水率变化较大的水势阈值;因抗旱性和耐旱方式不同,各树种根部木质部的脆弱曲线形状各异,中生树种女贞和柳树在达到水势阈值(女贞约 -0.1MPa ,柳树约 -0.45MPa)后 PLC 很快增大,达到一定值后,PLC 又有下降的趋势,这可能与根在轻度水分胁迫下产生的信号物质及渗透调节物质促使木质部导水率尽快恢复有关^[11,12],对此有待于进一步研究。高水势延迟脱水耐旱树种油松和白皮松在达到水势阈值 -0.8MPa 和 -1.0MPa 左右后,PLC 几乎呈直线上升。属低水势忍耐脱水耐旱树种和亚低水势忍耐脱水耐旱树种的刺槐、元宝枫和白榆,在水势稍低于 0 时就有一定的导水率损失,几乎没有水势阈值存在。对 7 个树种以其发生栓塞的水势阈值、PLC 为 50%时的水势值和所能达到的最大导水率损失及此时的水势为依据进行综合评定,其根部栓塞脆弱性的顺序为:女贞>刺槐>白榆>元宝枫>柳树>油松>白皮松。

可见,7 个树种根和小枝的栓塞脆弱性排序,除柳树和元宝枫的位置发生调换外一致,小枝不容易发生栓塞的树种,根部也不容易发生栓塞。柳树和元宝枫的位置发生调换,可能与柳树根系本身的特点有关,如:根毛较多、根系分布很浅;也有可能是因为频繁灌溉导致采样柳树所处环境比较湿润对栓塞脆弱性的影响。同时,从图 1 可以看出,柳树和元宝枫小枝,虽然柳树小枝的水势阈值比较高(柳树为 -0.1MPa ,元宝枫为 -0.4MPa),但发生 50%导水率损失时的水势(均在 -0.5MPa 左右)、所能达到的最大导水率损失(均约为 85%)及此时的水势(均在 -2.0MPa 左右)都非常接近,并且元宝枫小枝在达到发生栓塞的水势阈值后 PLC 比柳树增加的更快;二者的根,虽然元宝枫根的水势阈值比较高(元宝枫为 -0.1MPa ,柳树为 -0.4MPa),二者发生 50%导水率损失时的水势相近(均在 -0.5MPa 左右),但柳树根在达到发生栓塞的水势阈值后 PLC 增加更快,且所能达到的最大导水率损失较大(柳树能达到 95%,元宝枫在 80%左右)、此时的水势也较低(柳树 -0.6MPa ,元宝枫 -2.5MPa),所以它们栓塞脆弱性比较相近,很难根据某一因素对其木质部栓塞的脆弱性进行定性比较,二者根和小枝脆弱性顺序发生变化也是很有可能的,因此建议利用具有生物学意义的数学模型对其脆弱曲线和脆弱性进行比较研究。

3.3 根、茎栓塞脆弱性的比较

对植物不同部位栓塞脆弱性关系的研究,各国学者应用不同材料得出的结果各异,对根、茎、叶分别为植物最脆弱部位的研究均有报道^[5, 6, 13],也有少数研究表明根、茎、叶的栓塞脆弱性没有区别^[14]。比较本文所选 7 个树种根和小枝的栓塞脆弱曲线(图 1)可以发现:在同一树种不同部位间比较时,由于树木抗旱性不同,根和小枝间的木质部栓塞脆弱性关系各异;中生树种的栓塞脆弱性,小枝>根;耐旱树种的栓塞脆弱性,根>小枝。树木木质部的栓塞特性也是其长期适应环境的结果,中生树种女贞和柳树喜欢较湿润的立地,在轻微的水分胁迫下,根和小枝都很容易发生栓塞,但小枝首先发生的栓塞,会使树种在蒸腾过程中首先发生叶部缺水,促使叶气孔尽早关闭,而根部后发生栓塞则能够维持根的短暂吸水,使其茎部不会发生很大程度的栓塞而丧失其输导功能,以保持树木的正常生理代谢,不至死亡。耐旱树种刺槐、元宝枫、白榆、油松和白皮松,一般都能适应比较干旱的环境。油松和白皮松属于高水势延迟脱水耐旱树种,它们的小枝几乎不会发生木质部栓塞,虽然根部栓塞脆弱性>小枝栓塞脆弱性,但和其它树种相比,栓塞脆弱性很小,在较低的水势下(油松 -0.4MPa ,白皮松 -0.8MPa)才会发生根木质部栓塞且栓塞程度相对较小,所以,它们在较低水势下仍能保持根系的吸水及小枝的良好输水,使植株在其它信号诱导叶气孔关闭之前,不会发生叶部缺水,维持植物体较高的水势,保持正常的生理活动;刺槐、元宝枫和白榆属于低水势和亚低水势忍耐脱水耐旱类型,在水分胁迫下它们的根和小枝都容易发生栓塞,栓塞的发生,会使树木体内的供水受阻,并将这种缺水信号向叶传递,导致叶水势的下降和气孔的关闭,但这些树种的原生质及主要器官,在严重脱水的情况下,伤害很轻或基本不受伤害,并能在较低的水势条件下维持一定的膨压,以提供植物在严重水分胁迫下生长的物理力量,所以它们正常的生理代谢过程也不会发生改变。可见,水信号也是植物体的一种信号机制,它和化学信号、电信号等一同控制着植物在水分胁迫下的反应;不同学者对根、茎、叶

分别为植物最脆弱部位的报道很有可能是因为他们所用的研究材料属不同耐旱类型引起;根、茎、叶的栓塞脆弱性没有区别的事实,在自然界中也有可能发生。

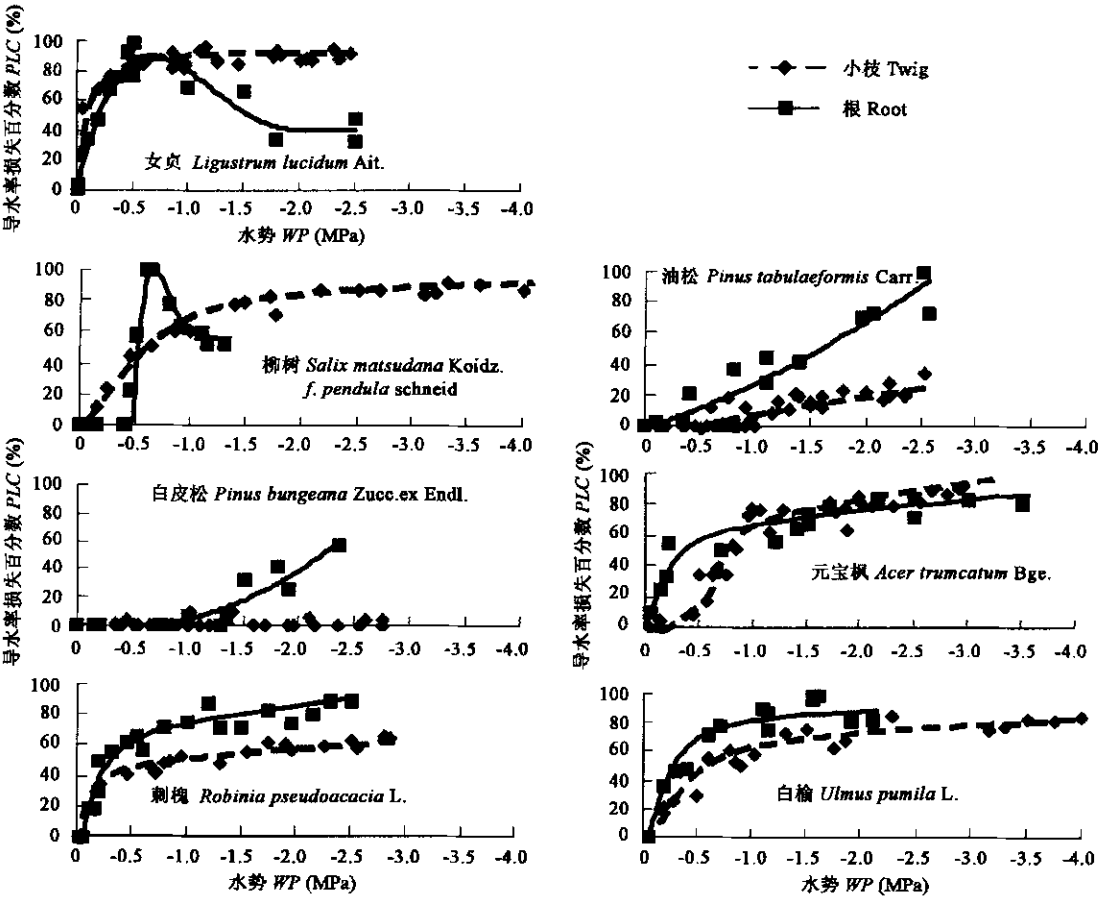


图 1 7 个树种和小枝脆弱曲线的比较

Fig. 1 Comparison of the vulnerability curves for roots and shoots of the 7 tree species

4 讨论

4.1 木质部栓塞脆弱性与木质部结构间的关系

7 个树种根和小枝的栓塞脆弱性排序除柳树和元宝枫的位置发生调换外一致,小枝不容易发生栓塞的树种,根部也不容易发生栓塞。这主要与它们木质部结构的不同有关。一般木质部管道的直径越大,木质部就越容易发生栓塞^[15,16],如刺槐、白榆、柳树导管的直径分别为:335、305、87 μm ^[17],它们的栓塞脆弱性也依次为刺槐>白榆>柳树。针叶树木质部一般由管胞构成,而阔叶树木质部主要由导管组成,导管的直径和长度一般都大于管胞;环孔材的导管一般要比散孔材大;所以,8 树种中,环孔材刺槐、白榆的栓塞脆弱性>散孔材柳树、元宝枫的栓塞脆弱性>针叶树油松、白皮松的栓塞脆弱性。这与 Zimmermann 的研究结果一致^[18]。按上述结论,属于半环孔材的女贞的栓塞脆弱性应该处于环孔材和散孔材之间,然而在比较中却发现,无论是根还是小枝,其木质部栓塞脆弱性都最大,这可能与木质部管道的结构有关,如管孔多,环管管胞相当长,螺纹加厚明显,且木纤维壁薄^[17];也有可能是其木质部栓塞脆弱性具有与 Hacke 等在 *Populus angustifolia*, *P. tremuloides*, *Aesculus hippocastanum* 和 *Helianthus annuus* 中发现的“空穴化疲劳”(Cavitation fatigue)”现象(即:具有“空穴化疲劳”现象的树种,对栓塞的发生、恢复具有减弱反应。其受过胁迫后的木质部的栓塞脆弱性会更大,脆弱曲线形状会由原来的近 S 形栓塞阈值曲线变为近指数曲线形状的 PLC 增长,并且几乎没有水势阈值的存在)^[19]有关,对此还有待于进一步研究。

事实上,植物木质部栓塞是否容易发生不单单是由其木质部管道的直径决定的,而是由栓塞形成的“气种假说”机理中的管道壁间纹孔膜上微孔的大小决定的。纹孔膜上微孔比较小的导管,因为表面张力使空气泡通过微孔进入导管更难,所以就更容易形成栓塞。大径导管(或管胞)之所以容易发生栓塞,不仅是因为作用于其的毛细管作用,而且是因为较大的细胞具有较大

的细胞壁表面积,也就具有较多的不完善细胞壁,从而就容易形成栓塞^[3]。但这方面的研究因为难度较大,国内外研究报道相对较少,有待于进一步研究证实。

4.2 木质部栓塞脆弱性与植物抗旱性间的关系

许多学者认为,由栓塞引起的木质部功能障碍可以影响植物的气孔运动及抗旱能力^[1]。Cochard 等研究了 7 种针叶树的脆弱曲线,发现一个树种木质部的栓塞脆弱性与其遭遇水分胁迫时的生理生态行为一致,耐旱树种没有避旱树种脆弱,其木质部可以忍受很低的水势而不发生栓塞^[14];并认为树种的抗旱性与其木质部栓塞脆弱性密切相关,甚至可部分地由木质部栓塞脆弱性来代替,抗旱树种就是栓塞脆弱性小的抗栓塞化树种^[20]。Sperry 等研究了 3 种针叶树的脆弱曲线,发现最适应干旱的树种 *Juniperus virginiana* 也最不脆弱^[21]。Cochard 等在对几种栎类的脆弱曲线研究中发现,有几个抗旱的欧洲栎类在水分传导结构上具有降低其导管内空穴化危险性的某些特征,但也有一个很抗旱的种(*Quercus rubra*)从抗空穴化的角度来说,其结构上的优点却很少^[20]。张硕新等用同样的方法对西北林学院内自然条件下生长良好的沙棘、刺槐、加杨等 5 种抗旱树种的研究表明,耐旱树种不一定是栓塞脆弱性小的,不容易发生栓塞的树种。耐旱的刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和沙棘(*Hippophae rhamnoides*)在水势下降时枝条木质部的导水能力急剧下降,即木质部很快发生栓塞,通过栓塞降低其导水能力,以达到限流抗旱、保持机体内水分平衡、维持正常生长的目的^[8]。本研究结果进一步证实,抗旱树种不一定是抗栓塞化的树种。如白榆、刺槐和元宝枫均比较耐旱,但其木质部也容易发生栓塞; $-0.5 \sim -1.0 \text{ MPa}$ 是它们在田间正常生长过程中经常会达到的水势范围,在此范围内它们均会发生一定程度的栓塞;在水势为 -1.0 MPa 时,由于栓塞引起的 *PLC* 都会超过 50%,有些树种的 *PLC* 甚至会达到 80%。同时,在比较根和小枝栓塞脆弱性中发现,植物不同部位木质部栓塞脆弱性的差异与植物的抗旱性、耐旱方式之间也存在一定关系,栓塞现象可能也是植物适应水分胁迫的一种机制。

假设枝条没有分枝且没有弹性反应(即对水分没有贮存),植物气孔对大气和土壤水分亏缺的反应可以用表示植物体内水分流量的欧姆定律: $G_s = K_L(\Psi_{\text{soil}} - \Psi_{\text{leaf}}/\Delta W$ (其中 G_s 表示气孔导度, K_L 表示叶特殊导水率, Ψ_{soil} 表示土壤水势, Ψ_{leaf} 表示叶水势, ΔW 表示叶片-空气蒸汽压差)来描述。尽管这种假设在许多植物中并不成立,但它有益于解释植物对土壤含水量和导水能力变化的不同反应^[22]。依据此方程,植物要维持最大的气体交换和 CO_2 同化就需要具有较大的导水率或较高的水势差。然而导水率却是植物管道大小和土壤到根中柱径向水分运输的函数^[23],这些特征受植物基因控制,且受环境因素(如水分有效性的)影响^[24]。较大的导水率使植物对叶片具有较大的水分和无机盐输导效率,也就有较高的生长势,但这种植物大而长的输水管道却增加了其对木质部栓塞的脆弱性,降低了输水管道的安全性^[10, 23]。所以,栓塞脆弱性就决定了植物体木质部不至于发生严重的功能丧失的水势范围,也使植物体的水势差不可能无限制的增大,决定了与维持木质部系统充分性相一致的最大气孔导度^[25]。因此 Bond 等认为,气孔对土壤水分状况的反应因树种而不同,并且可以用两个最基本的变量来解释,即整个植物单位叶面积的导水率和引起该植物发生木质部栓塞的水势阈值^[22]。Jones 等则归纳了前人研究的 11 个树种开始发生木质部栓塞并有导水率下降时的水势(ψ_t)与气孔导度最大时的水势(ψ_{gmax})的关系,发现有 5 个树种的 $\psi_t < \psi_{\text{gmax}}$,即其木质部栓塞并不会影响到气孔的关闭,但也有 6 个树种的 $\psi_t \geq \psi_{\text{gmax}}$,即在没有达到最大气孔导度之前,已经有木质部栓塞的发生和木质部导水率的下降^[25]。Salleo 等通过对不同光强下,供水条件良好的 *Laurus nobilis* 的研究证明,随着叶气孔导度的增加,其木质部水势也会同时减小到茎木质部发生栓塞的程度,当水势达到此范围并不在下降后,其气孔导度会减小 25%^[26]。Sperry 等用空气注射法对 *Betula occidentalis* 诱导发生栓塞发现,木质部栓塞的发生会使气孔导度和蒸腾速率下降^[27]。也有许多研究证明,发生了木质部栓塞的植物根^[24]、茎^[28]以至于叶^[26]都会使植物体内的输水阻力增大、导水率减小,从而导致气孔关闭。气孔的关闭也阻止了木质部张力的进一步增加,进而限制了木质部空穴和栓塞的进一步发展^[29]。可见,栓塞的发生、恢复是植物代谢过程中,对体内水分条件变化的一种适应机制,是植物的一种节水策略;木质部栓塞脆弱性通过决定植物体木质部不至于发生严重的功能丧失的水势范围,使植物体的水势差不可能无限制的增大,决定了与维持木质部系统充分性相一致的最大气孔导度。

References:

- [1] Tyree M T, Sperry J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, **40**(1):19~36.
- [2] Zhang S X, Shen W J, Zhang Y Y. Ecophysiological effect of xylem embolism in six tree species. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, **20**(5): 788~794.
- [3] An F, Zhang S X, Zhao P J. Progress on study of vulnerability of xylem embolism in woody plants. *Journal of Northwest Forestry University*, 2002, **17**(3): 30~34.
- [4] Pockman W T, Sperry J S. Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American Journal of Botany*, 2000, **87**(9): 1287~1299.
- [5] Mencuccini M, Comstock J. Vulnerability to cavitation in populations of two desert species *Hymenoclea salsola* and *Ambrosia dumosa* from different climatic regions. *J. Exp. Bot.*, 1997, **48**(311):1323~1334.

[6] Tsuda M, Tyree M T. Whole plant hydraulic resistance and vulnerability segmentation in *Acer saccharinum*. *Tree Physiology*, 1997, **17** (6): 351~357.

[7] Li J Y, Zhang J G. Studies on classification models and mechanisms of drought tolerance of chief afforestation species in the Northern part of China Ⅰ. The classification of relationships between seedling leaf water potential and soil water content. *Journal of Beijing Forestry University*, 1993, **15**(3): 1~11.

[8] Zhang S X, Shen W J, Zhang Y Y, *et al.* The vulnerability of xylem embolism in twigs of some drought-resistant tree species. *Journal of Northwest Forestry University*, 1997,**12**(2):1~6.

[9] Pammenter N, Willigen C A. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation. *Tree Physiology*, 1998,**18**(8~9): 589~593.

[10] 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? *IAWA Journal*, 1994, **15**:335~360.

[11] Salleo S, Lo Gullo M A, Paoli D D, *et al.* Refilling of cavitated xylem conduits in young plants of *Laurus nobilis* L.: A possible mechanism. *New Phytol.* , 1996, **132**(1):47~56.

[12] Tyree M T, Salleo S, Nardini A, *et al.* Refilling of embolized vessels in young stems of *Laurus nobilis* L.: Do we need a new paradigm. *Plant Physiology*, 1999, **120**(1): 11~22.

[13] Sperry J S, Saliendra N Z. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell and Environment*, 1994, **17**(11):1233~1241.

[14] Cochard H. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiology*, 1992, **11**(1):73~83.

[15] Tyree M T, Dixon M A. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Physiologia planlarum*, 1986, **66**(3): 397~405.

[16] Davis S D, Sperry J S, Hacke U G. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing. *American Journal of Botany*, 1999, **86**(10): 1367~1372.

[17] Jiang Z H, Peng Z H. *Wood properties of global important tree species*. Beijing: Science Press, 2001.

[18] Zimmermann MH. *Xylem structure and the ascent of sap*. Berlin: Springer-Verlag, 1983.

[19] Hacke U G, Stiller V, Sperry J S, *et al.* Cavitation fatigue: embolism and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem. *Plant Physiology*, 2001, **125**(2):779~786.

[20] Cochard H Breda N, Granier A, *et al.* Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Leibl. , *Q. pubescens* Willd. , *Q. robur* L.). *Annual of Science Forestry*. 1992, **49**: 225~233.

[21] Sperry J S, Tyree M T. Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant Cell and Environment*, 1998,**21**(4): 427~436.

[22] Bond B J, Kavanagh K L. Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology*, 1999,**19**(8): 503~510.

[23] Tyree M T, Zimmermann M H. *Xylem structure and the ascent of sap*.. New York: Springer-Verlag, 2002.

[24] Kavanagh K L, Bond B J, Aitken S N, *et al.* Shoot and root vulnerability to xylem cavitation in four populations of Douglas-fir seedlings. *Tree Physiology*, 1999, **19**(1): 31~37.

[25] Jones H G, Sutherland R A. Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell and Environment*, 1991, **14**(6): 607~612.

[26] Salleo S, Nardini A, Pitt F, *et al.* Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in Laurel (*Laurus nobilis* L.). *Plant cell and Environment*, 2000, **23**(1): 71~79.

[27] Sperry J S, Alder N N, Eastlack S E. The effect of reduced hydraulic conductance on stomatal conductance and xylem cavitation. *Journal of Experimental Botany*, 1993, **44**(263): 1075~1082.

[28] Sperry J S, Pockman W T. Limitation of transpiration by hydraulic conductance and xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell and Environment*, 1993, **16**(3): 279~287.

[29] Tyree M T, Sperry J S. Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology*, 1988, **88**(3): 574~580.

参考文献:

[2] 张硕新, 申卫军, 张远迎. 六种木本植物木质部栓塞化生理生态效应的研究. *生态学报*, 2000, **20**(5): 788~794

[3] 安锋, 张硕新, 赵平娟. 木本植物木质部栓塞脆弱性研究进展. *西北林学院学报*, 2002, **17**(3): 30~34

[7] 李吉跃, 张建国. 北方主要造林树种耐旱机理及其分类模型的研究 (I): 苗木叶水势与土壤含水量的关系及分类. *北京林业大学学报*, 1993, **15**(3): 1~11.

[8] 张硕新, 申卫军, 张远迎, 等. 几个抗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.

[17] 江泽慧, 彭镇华. 世界主要树种的木材特征. 北京: 科学出版社, 2000.