

DOI: 10.5846/stxb201904290878

赵琦琳, 田文斌, 郑忠, 史青茹, 由文辉, 阎恩荣. 浙江天童木本植物水力结构与树高的关联性. 生态学报, 2020, 40(19): 6905-6911.

Zhao Q L, Tian W B, Zheng Z, Shi Q R, You W H, Yan E R. Hydraulic architecture associated with tree height across woody plants in Tiantong, Zhejiang Province. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(19): 6905-6911.

浙江天童木本植物水力结构与树高的关联性

赵琦琳^{1,2}, 田文斌², 郑忠², 史青茹^{2,3}, 由文辉², 阎恩荣^{2,*}

1 云南省生态环境监测中心, 昆明 650034

2 华东师范大学生态与环境科学学院/浙江普陀山海岛生态系统研究站, 上海 200241

3 上海福山外国语小学, 上海 200120

摘要: 垂直分层是森林群落的基本结构, 但有关群落不同垂直层次植物水力结构策略的研究仍然比较缺乏。以浙江天童木荷林内 25 株高度不同的 9 种木本植物为对象, 通过测量其枝条直径、边材面积、干材密度、导管直径、内腔面积以及枝条水分比导率, 旨在检验植物水力结构与树高的关联性。结果显示: 除干材密度外, 枝条直径、导管直径、枝条和导管内腔面积、边材面积、水分比导率均随树高增加而显著增大。作为重要的水力结构特征, 比导率与导管直径和内腔面积、枝直径和内腔面积、边材面积显著正关联。该结果强调了局域群落内不同垂直层次植物水力结构特征的显著差异, 以及植物水分生态位在不同垂直层次的分化过程。

关键词: 比导率; 垂直分层; 水分生态位; 功能性状; 群落构建

Hydraulic architecture associated with tree height across woody plants in Tiantong, Zhejiang Province

ZHAO Qilin^{1,2}, TIAN Wenbin², ZHENG Zhong², SHI Qingru^{2,3}, YOU Wenhui², YAN Enrong^{2,*}

1 Yunnan Provincial Center for Ecological and Environmental Monitoring, Kunming 650034, China

2 School of Ecological and Environmental Sciences/Putuo Station for Island Ecosystem Research, East China Normal University, Shanghai 200241, China

3 Shanghai Fushan Foreign Language Primary School, Shanghai 200120, China

Abstract: Vertical stratification is the basic structure of the forest community, but plant hydraulic strategies related to community vertical layers are poorly understood. We tested the association between plant height and hydraulic architecture by measuring twig diameter, sapwood area, wood density, vessel diameter, vessel lumen area, and twig specific conductivity on 25 individuals of 9 species, in a *Schima superba* community in Tiantong, Zhejiang Province. The results showed that twig diameter, vessel diameter, vessel lumen area, twig lumen area, sapwood area, and twig specific conductivity increased significantly with plant height. As a key hydraulic trait, twig specific conductivity positively associated with vessel diameter and lumen area, twig diameter and lumen area, and sapwood area. The results highlight the remarkable differences of plant hydraulic architectures and the process of the hydraulic niche partition for plants between vertical layers in the local forest communities.

Key Words: specific conductivity; vertical differentiation; hydraulic niche; functional trait; community assembly

垂直分层是森林群落的基本结构特征之一, 是植物对垂直空间微环境资源的生态位分化结果。不同垂直

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31670438)

收稿日期: 2019-04-29; 网络出版日期: 2020-07-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: eryan@des.ecnu.edu.cn

层次植物为充分利用光、水资源,在水分生理和解剖结构方面会形成一系列的适应特征^[1]。一般而言,群落不同垂直层次植物的植株高度、树冠疏密度、枝叶关系等构型性状^[2],以及光合速率和蒸腾速率等生理性状完全迥异^[3],反映了植物对光水资源利用方面的功能差异。研究植物的光和水资源利用功能在群落不同高度层的属性,有助于理解植物群落垂直层次结构的成因。

除光照影响外,水分运输是决定植物生长高度的最主要限制性因素^[4]。植物体内的水分运输途径包括根系吸收、边材木质导管输送、叶片气孔蒸腾等环节^[5]。其中,植物体内水分长距离输送的动力来源于叶片蒸腾拉力和根压的共同作用^[6]。根据蒸腾拉力-内聚力-张力理论,植物在向树冠输送水分过程中,其叶片蒸腾拉力和水分子内聚力显著高于水柱张力,使得水分不间断地向冠层运输^[7]。

水力限制是解释植物水分长距离运输的另一个重要科学假说,其认为:随植物高度上升,水分运输距离增长,运输阻力和水分重力也会增大。在此情况下,植物必须在输水效率 and 安全性方面发生权衡,一方面通过增大木质部导管而提高水分运输效率,另一方面,为了克服高处植物体内由重力引起的水分较大张力,而引起管道气穴化,高大植物从基部向上运输管道逐渐变细,提高水分运输安全性^[4, 8]。因此,植物在生长高度、导管直径大小和水分传输速率间的权衡作用,使得植物高度不可能无限增大^[9-12]。从以上推理可以看出,植物的水分传导与调配方式是影响植物高度和群落层片配置的主要因素。例如:大量的研究通过植物潜在高度与比叶面积、导管数量和干材密度等性状间的异速关系揭示其内在机制^[2, 10, 13-15],但是,关于群落内不同高度植物水分动力特征及其影响因素的理解仍然不够深入。

本研究聚焦森林群落内部生长于不同垂直层次的本木植物,主要探讨木质部水力导度和导管大小等水力结构特征在不同高度植物间的差异。根据以上论述,我们提出以下科学预测:群落不同垂直层次植物的木质解剖和相关的水分动力特征具有显著差异,高大植物比低矮植物具有更大的水力导度(比导率)。与之匹配,高大植物导管性状组合策略为疏松排列的大导管,而低矮植物为紧密排列的小导管。为验证以上预测,本研究以浙江天童木荷群落中生长于不同垂直层次的 25 个木本植物个体(乔木 11 株、灌木 14 株)为研究对象,通过对每株植物木质导管解剖性状、枝条物理性状和水分比导率等性状特征的测量,以期揭示木质部比导率在不同高度植物间是否存在差异,以及植物高度变化引起的导管大小特征是否可以解释其水力结构特征变化。

1 材料与方法

1.1 研究样地和树种选择

研究地位于浙江宁波天童国家森林公园(29°52'N, 121°39'E),该地属浙东低山丘陵,土质为红黄壤,成土母质为中生代的沉积岩、部分酸性火成岩以及石英砂岩和花岗岩的残积风化物。土壤厚薄不一,一般在 1 m 以下。气候属于亚热带季风气候,雨量充沛,年平均气温 16.2℃,年平均降雨量 1389.7 mm,年无霜期 230—240 d。主要植被类型为常绿阔叶林,其中木荷(*Schima superba*)林分布面积最多^[16]。

本研究对象为位于天童国家森林公园系统观测研究站西侧 100 m 处的长期固定样地外围的木荷群落。样地海拔 167 m,东北坡向,坡度 25°。群落垂直分层明显,乔木层高度 16 m 左右,盖度 80%;优势种为木荷,另有少量石栎(*Lithocarpus glaber*)。灌木层最大高度 5 m,盖度 60%;主要种类有马银花(*Rhododendron ovatum*)和连蕊茶(*Camellia fraterna*)等。草本层主要为里白(*Hicriopteris glauca*)等。

为探索群落内不同垂直层次共生木本植物的水力结构特征,本研究在该样地选择了高度不同的 25 个木本植物个体,其隶属于 9 个物种,高度大于 10 m 以上的个体 11 株,小于 10 m 的个体 14 株(多数集中在 5.5 m 以下),详细情况见表 1。

1.2 植株高度、枝条导水率和比导率的测定

野外和室内测量于 2014 年 7—9 月开展。植株高度利用树木高度测量仪(Vertex—IV, Haglöf, Dalarna, 瑞典)完成。枝条比导率测量选择晴朗天气进行。测量期内,于 7:00 采集待测植株树冠顶部生长良好的枝条。为消除树冠不同受光方向枝条间的差异,采集枝条时,从 3 个不同方位剪取具有多级分枝的枝条,作为重

复^[9]。在后续的水力和解剖结构参数测量时,从多级分枝中专门挑选二年生枝作为对象,这是由于二年生枝条木质结构发育较为完整,其强度也满足后续各测试环节操作需要。为尽量减少不同部位枝条大小差异的影响,所选择的枝条直径大小保持一致^[12]。在野外,待枝条剪去后,立即将其浸没于水桶,并在水下切口,以防止气泡进入枝条导管而发生空穴化。同时,用黑色塑料袋罩住待测枝条,以减少光照辐射,避免蒸腾。完成以上程序后,立即将样品带回实验室。

在室内,将选取的枝条在水下分割为 10—20 cm 的枝段,首先采用 HPFM—Gen3 植物导水率高压测量仪测定导水率。测量前,先用去气蒸馏水注入高压测量仪,然后用大排水管和毛细管,在 450 kPa 恒定压力下排气 12 h 以上。样品测量开始时,将压力调零,连接枝段末端与压力耦合器,以压强 10 kPa 为起点,按 5—10 kPa/s 的速率,逐渐加压到 500 kPa 左右,从而得到压强和流速变化关系的回归曲线,枝条导水率用该曲线的斜率来表征。

完成以上工作后,用刀片刮去树皮,测量枝段半径。之后,对其进行有色溶液染色,在显微镜下测量边材直径,进而推算边材面积(有效输导面积)。最后,根据导水率除以边材横截面积得到比导率^[17]。

表 1 浙江天童木荷群落研究树种特征及其边材面积和胸径的回归模型

Table 1 Characteristics of selected species and regression equation between sapwood area (*A*) and diameter at breast height (DBH) for each species in *Schima superba* community in Tiantong, Zhejiang Province

科属 Family	物种 Species	个体数 Individual number	均高 Mean height/m	回归方程 Regression equation	<i>R</i> ²	<i>P</i>
山茶科 Theaceae	木荷 <i>Schima superba</i>	10	13.9±2.9	$A = 1.2 \times \text{DBH}^{1.64}$	0.94	<0.001
	连蕊茶 <i>Camellia fraterna</i>	3	3.3±1.1	$A = 0.71 \times \text{DBH}^{1.67}$	0.95	<0.001
	细枝桉 <i>Eurya loquaiana</i>	1	3.1	$A = 0.67 \times \text{DBH}^{1.83}$	0.99	0.01
壳斗科 Fagaceae	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	1	16.0	$A = 1.05 \times \text{DBH}^{1.69}$	0.99	0.01
	长叶石栎 <i>Lithocarpus henryi</i>	1	3.2	$A = 0.85 \times \text{DBH}^{1.83}$	0.98	0.005
杜鹃花科 Ericaceae	马银花 <i>Rhododendron ovatum</i>	6	4.3±1.2	$A = 0.45 \times \text{DBH}^{2.18}$	0.96	0.006
樟科 Lauraceae	红楠 <i>Machilus thunbergii</i>	1	2.8	$A = 0.58 \times \text{DBH}^{1.84}$	0.99	0.01
金缕梅科 Hamamelidaceae	榿木 <i>Loropetalum chinense</i>	1	3.0	$A = 0.65 \times \text{DBH}^{1.97}$	0.93	0.03
山矾科 Symplocaceae	黄牛奶树 <i>Symplocos laurina</i>	1	2.5	$A = 0.57 \times \text{DBH}^{2.07}$	0.96	0.002

1.3 木质导管大小和枝条密度测定

带回实验室的预留枝条用于导管直径测量。首先,将枝条切割为 2—4 cm 的片段,并立刻保存在 FAA 固定液中。导管测量前,用滑走切片机将保存的小枝段横向切割为厚度 20—30 μm 的切片,选取完好的移至表面皿中。然后,用蒸馏水充分清洗,再用乙醇逐级多次脱水,根据苯胺番红—苯胺固绿双重染色法充分染色。最后,再用 95%酒精洗去切片浮色,进一步进行乙醇脱水,完成二甲苯透明后,将切片小心固定在载玻片上,利用中性树胶封承载玻片。

完成以上步骤后,将载玻片安装在数字照相显微镜(Olympus DP73, 日本)中测量导管的分布和尺寸。测量时,将显微镜放大 20 倍,首先选择一个视野,根据木质射线边界和导管的管腔影像确定导管大小和数量,然后依次增加观察视野数,直至记录到 40 个导管为止。以上过程中,每个视野都进行拍照保存,然后使用自动分析软件(Image—Pro Plus 7.0C, America)统计平均导管直径、平均管腔面积与给定视野面积中的导管数量。最后,根据平均导管直径、给定视野面积中的导管数量和枝条横截面积的乘积,得到枝内腔面积,该参数一定程度上也能反映了枝条的导水效率^[18]。

另外,选取带回的大枝测量材质密度。每个植株也测量 3 个枝条作为重复。测量时,先刮除树皮,称量鲜重后,采用排水法测量体积。之后,将其置于 70℃烘箱中烘干至恒重(一般 48 h),称量干重。枝条密度为单位体积的干物质份数^[14]。

1.4 数据处理

由于研究个体的高度界限明显,为了探索是否上层木和下层木类别的水力结构特征具有显著差异,因此首先将 25 个个体以 10 m 为界归为两组,各层所有个体的测量参数取平均,按照配对样本 *T* 检验 (Paired-*T* test),分析了枝条比导率、导管密度、直径和内腔面积,以及枝内腔面积、枝密度、枝直径和边材面积在上层和下层木间差异显著性。其次,利用一元线性回归,分析各水力结构性状和物理性状是否随树高而显著变化;同时,分析比导率是否与其他解剖学性状和物理性状间具有显著关联性。

2 结果

2.1 植物水力结构和物理性状与树木大小的关系

上层木的比导率显著高于下层木(表 2),表明前者的水分传导效率显著大于后者。干材密度和木质导管密度在两者间的差异不显著 ($P>0.05$) (表 2)。下层木的导管直径和内腔面积、枝直径和内腔面积以及边材面积均显著小于上层木 ($P<0.01$) (表 2)。

线性回归分析显示,导管直径和内腔面积、枝条直径和内腔面积和边材面积,以及枝条最大导水率均与树高间显著正相关(图 1)。

表 2 上层和下层木植物枝条比导率、木质导管和边材性状的差异

Table 2 Differences in specific conductivity of twigs and xylem vessel and sapwood traits between overstory and understory plants

性状 Trait	上层木 Overstorey plants	下层木 Understorey plants
比导率 Specific conductivity/($\text{kg s}^{-1} \text{kPa mm}^{-2}$)	$1.49 \times 10^{-8} \pm 0.55 \times 10^{-8} \text{a}$	$0.58 \times 10^{-8} \pm 0.29 \times 10^{-8} \text{b}$
导管密度 Vessel density/($\text{n}/\mu\text{m}^2$)	$7.23 \times 10 \pm 2.08 \times 10 \text{a}$	$7.69 \times 10 \pm 2.3 \times 10 \text{a}$
导管直径 Vessel diameter/ μm	$2.95 \times 10 \pm 3.63 \times 10^{-1} \text{a}$	$2.36 \times 10 \pm 5.82 \times 10^{-1} \text{b}$
管腔面积 Vessel lumen area/ μm^2	$7.02 \times 10^2 \pm 1.93 \times 10^2 \text{a}$	$4.67 \times 10^2 \pm 2.62 \times 10^2 \text{b}$
枝内腔面积 Twig lumen area/ μm^2	$4.98 \times 10^4 \pm 1.66 \times 10^4 \text{a}$	$3.09 \times 10^4 \pm 1.11 \times 10^4 \text{b}$
树枝密度 Twig wood density/(g/cm^3)	$4.68 \times 10^{-1} \pm 1.82 \times 10^{-1} \text{a}$	$6.42 \times 10^{-1} \pm 4.22 \times 10^{-1} \text{a}$
枝直径 Twig diameter/mm	$7.32 \times 10^{-1} \pm 0.98 \times 10^{-1} \text{a}$	$4.41 \times 10^{-1} \pm 1.45 \times 10^{-1} \text{b}$
边材面积 Sapwood area/ mm^2	$42.7 \times 10 \pm 1.10 \times 10 \text{a}$	$16.8 \times 10 \pm 1.16 \times 10 \text{b}$

同一行不同字母代表组间存在显著差异 ($P<0.05$)

2.2 植物枝条比导率与木质解剖和物理性状的关系

比导率与导管直径和内腔面积、枝直径和内腔面积、边材面积以及枝条最大导水率均显著正相关(图 2)。干材密度和导管密度均与比导率无显著相关性 ($P>0.05$)。

3 讨论

3.1 森林群落不同垂直层次植物水力结构特征的分化

以浙江天童木荷群落内的 25 株生长于不同高度的木本植物为对象,通过分析枝条水分比导率等水力结构参数和木质导管等性状与树高的关系,本研究结果表明,上层木的枝条水分比导率显著高于下层木,导管直径和内腔面积、枝条直径和内腔面积,以及枝条边材面积和最大导水率均随树高增大而增加。因此,该结果与本研究的科学假说一致,即:对生长于木荷群落不同垂直层次的木本植物,其木质部导水性能及其相关联的木质导管性状也具有显著的差异。本研究中的木荷群落处于常绿阔叶林演替中后期^[16],群落结构趋于稳定,植物枝条水力结构特征表现出的明显垂直梯度变化规律,反映了不同垂直层次植物的多样化水力结构策略^[19]及其水分生态位分化过程^[20]。

乔木层个体多数为木荷,作为演替亚顶极种,占据群落上木层,树冠开阔紧凑,枝叶浓密,垂向枝条比例远大于横向枝比例,具有极大的获取空间和光水资源的优势^[1]。与之相比,处于林下的物种多为常绿阔叶林耐荫灌木,比如马银花和连蕊茶等,其潜在最大生长高度在 5 m 左右,垂向水分运输成本较低^[21];其次,这些物

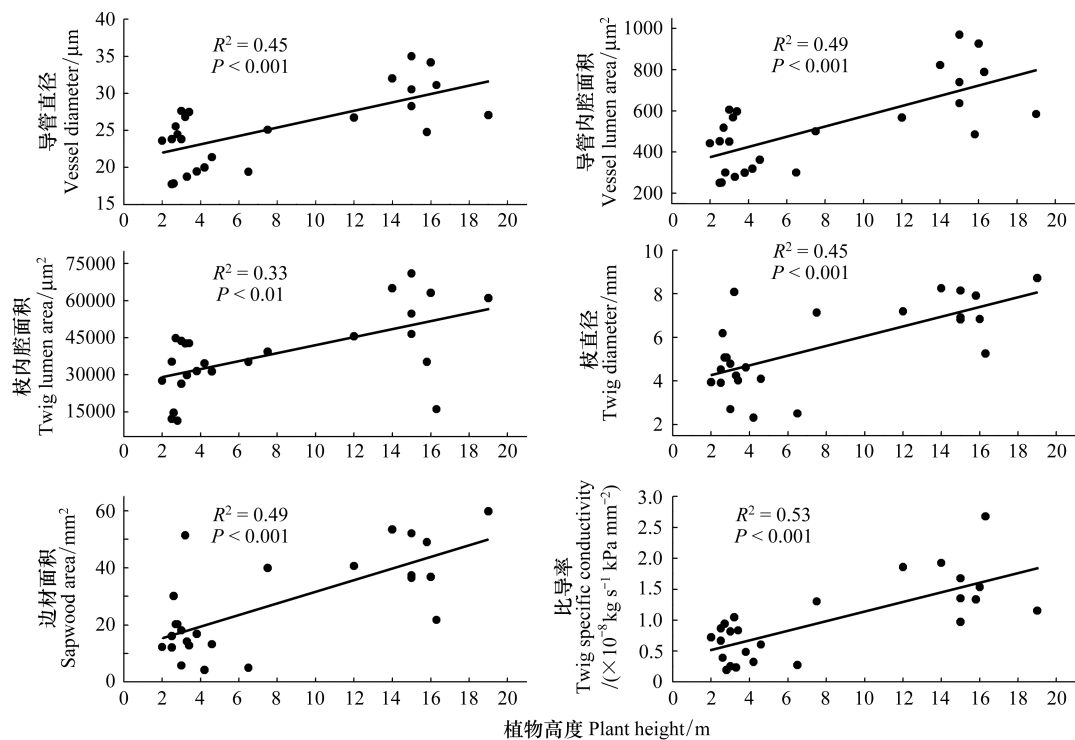


图1 枝条物理和水力性状与植物高度的回归关系

Fig.1 Regression of plant height with each of physical and hydraulic traits

种一般冠形松散,横向枝比例较大,其在捕获林下光斑方面具有优势,但不利于垂向的水分运输^[2, 22]。另外,相较于林下灌木,处于森林上层木层的个体在获取光资源方面占据优势的同时,其必然也要付出较高的生理代谢和水分利用效率成本^[23-24],这样的需求必然需要依靠更大的木质部水分比导率^[25]和更大的导管内腔面积来维持^[18, 26]。

更为重要的是,在水分运输距离方面,生长于群落上层木层的植物要比下层木层植物付出更大的代价^[27-28]。垂向水分运输动力来自蒸腾拉力和根压的共同影响^[6]。通常,对于高大乔木,根压的贡献相对较小,蒸腾拉力是驱动水分长距离运输的主要动力。研究表明,树高与树冠总的蒸发量成正比^[29],蒸腾作用会通过叶表气孔蒸发消耗大量水分,从而在叶片、枝条、树干直至根部形成一个极大的水势梯度^[30],从而保障水分有效运输到高大乔木的树冠部位^[4, 8]。保障水分长距离运输的其他动力还有水柱与管壁间的附着力以及水分子间的内聚力^[31-32]。

3.2 不同高度植物水分比导率与导管解剖特征的关联性

在本研究中,干材密度在乔灌木间差异不显著。但是,决定干材密度的导管大小和内腔面积在乔灌木间差异显著,该现象与加利福尼亚州 207 个木本植物导管差异的比较结果一致^[33],即:与灌木相比,乔木具有大的导管直径和内腔面积。另外,本研究也发现,导管直径和内腔面积对不同高度植物枝条水分比导率的差异具有较高的解释率(图 2)。过去的研究表明,在植物的不同发育阶段,导管直径会随个体发育而增加,这样,导管宽度的增大可以抵消植株高度增大带来的水力阻力^[9-10, 27-28]。与灌木相比,乔木拥有大的导管直径则有利于克服长距离水分运输的生物物理限制。以上研究综合表明,群落不同垂直层次个体水分比导率等水力结构的差异可从其木质导管的大小变化得以解释^[3, 25, 33]。

乔灌木导管大小变化的可能原因如下。乔木比灌木的水分运输距离更长,需要克服的运输阻力和重力更大,那么就需要更大的导管来提高水流通量来抵消。这个水力学机制可从泊肃叶定律(Poiseuille's law)得到证明,即:植物液流量与导管的半径四次方成正比,而与水分输导距离为反比。对于任何植株而言,要维持

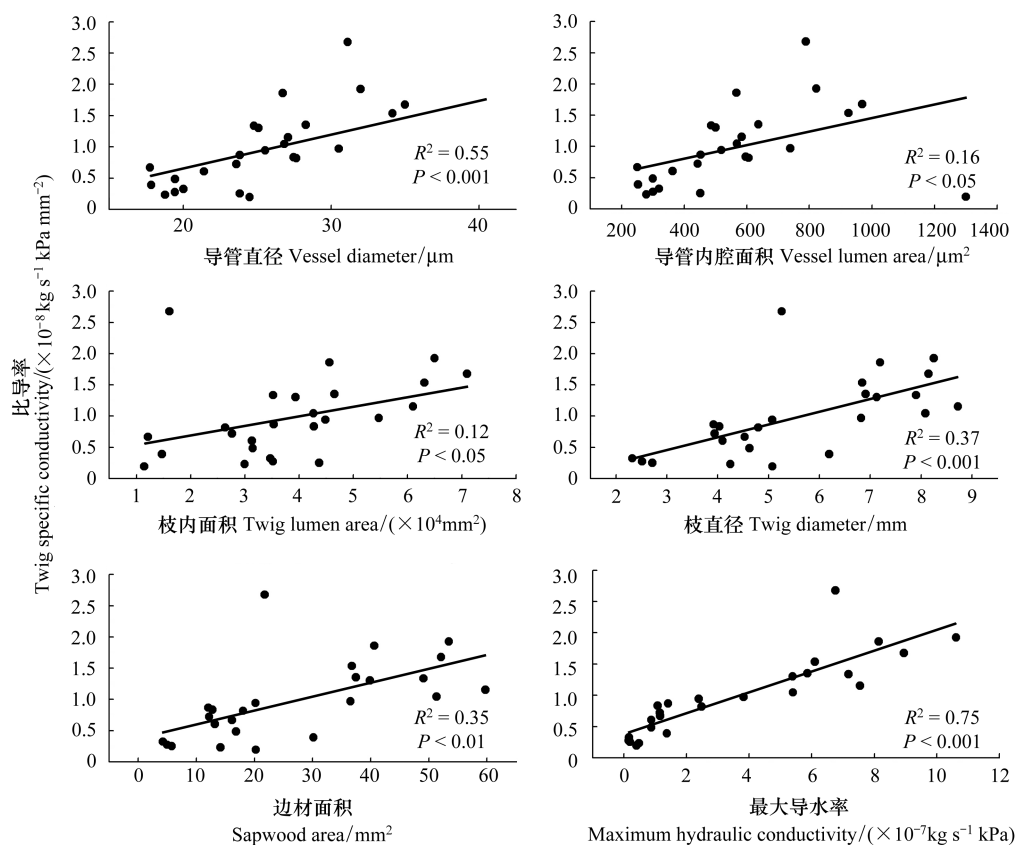


图2 枝条比导率与导管、枝条、边材性状和导水率的回归关系

Fig.2 Regression of twig specific conductivity with each of vessel, twig and sapwood traits, as well as maximum hydraulic conductivity

一个固定的液流量,那么,每增加1个单位的水分运输距离,就需要导管半径按四次方的倍数增加才可达到平衡。由于植物液流量与枝条水分比导率显著正相关^[31],显然,这就可以理解为什么高大植物倾向于选择更大的导管直径。

需要特别提及的是,本研究发现导管直径和内腔面积与比导率显著正相关,而导管密度与水分输导性状无显著关系。一般而言,导管密度反映了木质部维管系统的疏密程度,排列紧密的导管不利于增强导水率,但有利于减少空穴化和栓塞化^[31,33]。研究表明,虽然导管大小可影响导水率^[7],但导管密度对边材导水率影响较小^[32],其具体原因还有待进一步研究。

总之,本研究通过研究一个局域群落内共存于不同垂直高度的植物个体的水力学和导管解剖学特征,揭示了树高是影响植物水分利用、运输策略的重要因素,其中,木质导管大小变化是决定不同高度层植物水力结构的重要因素。本研究结果强调了群落不同层片植物水力结构策略的权衡是维持不同垂直层次物种共存的重要机制。另外,由于各方面的限制,本研究所涉及的群落和物种数较少,未来还需要进一步扩大研究对象的样本数,力求得到更加普遍性和更深入的结论。

参考文献 (References):

- [1] 杨晓东. 常绿阔叶林植物光线利用和水分运输能力对树木构型垂直层次性的影响[D]. 上海: 华东师范大学, 2014.
- [2] Poorter L, Bongers F, Sterck F J, Wöll H. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology*, 2003, 84(3): 602-608.
- [3] Poorter L, McDonald I, Alarcón A, Fichtler E, Licona J C, Peña-Claros M, Sterck F, Villegas Z, Sass-Klaassen U. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 2010, 185(2): 481-492.

- [4] Ryan M G, Yoder B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, 1997, 47(4): 235-242.
- [5] Chapin III F S, Matson P A, Mooney H A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer, 2002: 66.
- [6] Manzoni S, Vico G, Katul G, Palmroth S, Jackson R B, Porporato A. Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety-efficiency trade-off. *New Phytologist*, 2013, 198(1): 169-178.
- [7] Tyree M T, Zimmermann M H. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Heidelberg: Springer, 2002.
- [8] Sperry J S, Meinzer F C, McCulloh K A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(5): 632-645.
- [9] Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, Davis S D. The limits to tree height. *Nature*, 2004, 428(6985): 851-854.
- [10] Niklas K J, Spatz H C. Growth and hydraulic (not mechanical) constraints govern the scaling of tree height and mass. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, 101(44): 15661-15663.
- [11] Savage V M, Bentley L P, Enquist B J, Sperry J S, Smith D D, Reich P B, von Allmen E I. Hydraulic trade-offs and space filling enable better predictions of vascular structure and function in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, 107(52): 22722-22727.
- [12] Steppe K, Cochard H, Lacointe A, Améglio T. Could rapid diameter changes be facilitated by a variable hydraulic conductance? *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35(1): 150-157.
- [13] Santiago L S, Goldstein G, Meinzer F C, Fisher J B, Machado K, Woodruff D, Jones T. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 2004, 140(4): 543-550.
- [14] Preston K A, Cornwell W K, DeNoyer J L. Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist*, 2006, 170(4): 807-818.
- [15] Meinzer F C, Campanello P I, Domec J C, Gatti M G, Goldstein G H, Villalobos-Vega R, Woodruff D R. Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. *Tree Physiology*, 2008, 28(11): 1609-1617.
- [16] 宋永昌, 王祥荣. 浙江天童国家森林公园的植被和区系. 上海: 上海科学技术文献出版社, 1995.
- [17] Zimmermann M H. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Canadian Journal of Botany*, 1978, 56(18): 2286-2295.
- [18] Pfautsch S, Harbusch M, Wesolowski A, Smith R, Macfarlane C, Tjoelker M G, Reich P B, Adams M A. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus*. *Ecology Letters*, 2016, 19(3): 240-248.
- [19] Johnson D M, Domec J C, Carter Berry Z, Schwantes A M, McCulloh K A, Woodruff D R, Wayne Polley H, Wortemann R, Swenson J J, Scott Mackay D, McDowell N G, Jackson R B. Co-occurring woody species have diverse hydraulic strategies and mortality rates during an extreme drought. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(3): 576-588.
- [20] 龚容, 徐霞, 田晓宇, 江红蕾, 李霞, 关梦茜. 三种锦鸡儿属植物水力结构特征及其干旱适应策略. *生态学报*, 2018, 38(14): 4984-4993.
- [21] He D, Yan E R. Size-dependent variations in individual traits and trait scaling relationships within a shade-tolerant evergreen tree species. *American Journal of Botany*, 2018, 105(7): 1165-1174.
- [22] Gleason S M, Stephens A E A, Tozer W C, Blackman C J, Butler D W, Chang Y, Cook A M, Cooke J, Laws C A, Rosell J A, Stuart S A, Westoby M. Shoot growth of woody trees and shrubs is predicted by maximum plant height and associated traits. *Functional Ecology*, 2018, 32(2): 247-259.
- [23] Andrade J L, Meinzer F C, Goldstein G, Holbrook N M, Cavelier J, Jackson P, Silvera K. Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia*, 1998, 115(4): 463-471.
- [24] 陈志成, 陆海波, 刘世荣, 刘晓静, 刘畅, 万贤崇. 锐齿栎水力结构和生长对降雨减少的响应. *生态学报*, 2018, 38(7): 2405-2413.
- [25] Canny M J. Vessel contents during transpiration—embolisms and refilling. *American Journal of Botany*, 1997, 84(9): 1223-1230.
- [26] Tyree M T, Ewers F W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 1991, 119(3): 345-360.
- [27] Mencuccini M. The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell & Environment*, 2003, 26(1): 163-182.
- [28] Mencuccini M, Magnani F. Comment on ‘Hydraulic limitation of tree height: a critique’ by Becker, Meinzer and Wullschleger. *Functional Ecology*, 2000, 14(1): 135-137.
- [29] 倪广艳, 赵平, 朱丽薇, 牛俊峰, 赵秀华, 曾小平. 荷木整树蒸腾对于湿季土壤水分的水力响应. *生态学报*, 2015, 35(3): 652-662.
- [30] 金鹰, 王传宽. 植物叶片水力与经济性状权衡关系的研究进展. *植物生态学报*, 2015, 39(10): 1021-1032.
- [31] Hacke U G, Sperry J S. Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2001, 4(2): 97-115.
- [32] 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(6): 1075-1082.
- [33] Carlquist S, Hoekman D A. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *IAWA Journal*, 1985, 6(4): 319-347.