#### DOI: 10.5846/stxb202108262399

董彦君,刘杰,陈颖,李宗善,高光耀,王聪,王晓春.锡林浩特多年生草本根部导管性状与植株生态策略的相关特征.生态学报,2023,43(3): 1126-1134.

Dong Y J, Liu J, Chen Y, Li Z S, Gao G Y, Wang C, Wang X C.Vessel traits of main roots are linked to ecological strategies of the perennial herbs in Xilinhot of China.Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(3):1126-1134.

# 锡林浩特多年生草本根部导管性状与植株生态策略的 相关特征

## 董彦君<sup>1,2,3</sup>,刘杰<sup>1,2</sup>,陈颖<sup>4</sup>,李宗善<sup>1,3,\*</sup>,高光耀<sup>1,3</sup>,王聪<sup>1,3</sup>,王晓春<sup>4</sup>

1 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室,北京 100085

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 陕西黄土高原地球关键带国家野外科学观测研究站,西安 710061

4 东北林业大学生态研究中心,哈尔滨 150040

**摘要:**干旱半干旱区植物的木质部输水系统对维持植物生长发育有重要作用。以中国干旱半干旱区的草本植物为研究对象,旨 在探究草本物种根系导管解剖结构与植物生长之间的关系。用石蜡切片法,将在锡林浩特草原采集的草本物种的主根样品制 作成切片,得到固定面积内导管解剖结构参量(导管数量、导管分数、平均导管面积、平均水力传导率和水力直径),然后用逐步 回归法和 Pearson 相关分析各导管解剖性状与植物生长特征(年龄、生长速率和平均高度)之间的关系。结果发现(1)生长速率 与导管数量(*R*=-0.494, *P*<0.01)和导管分数(*R*=-0.255, *P*<0.05)显著负相关,与平均导管面积(*R*=0.274, *P*<0.05)、平均水 力传导率(*R*=0.263, *P*<0.05)和水力直径(*R*=0.245, *P*<0.05)显著正相关,表明生长快的草本具有大而少的导管,需要较高的 水分传输能力,而生长慢的草本具有小而多的导管,水力安全性较高;(2)植株的高度与导管数量(*R*=-0.354, *P*<0.01)显著负 相关,与平均导管面积(*R*=0.293, *P*<0.05)、平均水力传导率(*R*=0.289, *P*<0.05)和水力直径(*R*=0.278, *P*<0.05)显著正相关, 表明高大的植株以较少的导管补偿较大的导管以维持一定的机械强度,而矮小植株的水力安全性较高。 关键词:根水力性状;根解剖结构;生长速率;株高;干旱半干旱区

# Vessel traits of main roots are linked to ecological strategies of the perennial herbs in Xilinhot of China

DONG Yanjun<sup>1,2,3</sup>, LIU Jie<sup>1,2</sup>, CHEN Ying<sup>4</sup>, LI Zongshan<sup>1,3,\*</sup>, GAO Guangyao<sup>1,3</sup>, WANG Cong<sup>1,3</sup>, WANG Xiaochun<sup>4</sup>

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 National Observation and Research Station of Earth Critical Zone on the Loess Plateau in Shaanxi, Xi'an 710061, China

4 Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

**Abstract**: The hydraulic system plays an important role in supporting plant growth and development in arid and semiarid regions. In this study, we explored the relationship between vessel anatomical traits and growth characteristics of herbaceous species. We used paraffin sectioning method to make taproot sections, and acquired the characteristics of vessel anatomical structures (including number of vessels, vessel fraction, mean vessel area, mean hydraulic conductivity, and hydraulic

收稿日期:2021-08-26; 采用日期:2022-05-20

基金项目:国家自然科学基金重大项目(41991233);国家自然科学基金面上项目(41877539,42071125)

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zsli\_st@ rcees.ac.cn

diameter) in a fixed area. Pearson correlation and stepwise regression methods were used to analyze the relationship between vessel anatomical traits and plant growth characteristics (age, growth rate, and mean height). The results indicated that (1) the growth rate was significantly negatively correlated with vessel number (R=-0.494, P<0.01) and vessel fraction (R=-0.255, P<0.05), whilist, significantly positively correlated with mean vessel area (R=0.274, P<0.05), mean hydraulic conductivity (R=0.263, P<0.05), and hydraulic diameter (R=0.245, P<0.05), which may indicate that fast-growing herbs form larger and fewer vessels to increase the hydrualic efficiency, while slow-growing herbs form smaller and more vessels to increase hydraulic safety. (2) Mean height was significantly negatively correlated with mean vessel area (R=0.293, P<0.05), mean hydraulic conductivity (R=0.289, P<0.05), and hydraulic diameter (R=0.278, P<0.05), which may suggest that in order to maintain the mechanical strength, high plants usually form few vessels to compensate for large vessels, while short plants form smaller and more vessels to increase hydraulic diameter (R=0.278, P<0.05), which may suggest that in order to maintain the mechanical strength, high plants usually form few vessels to compensate for large vessels, while short plants form smaller and more vessels to increase hydraulic safety.

Key Words: root hydraulic traits; root anatomical structure; growth rate; plant height; arid and semiarid areas

在中国干旱半干旱区,水分是对植物生长发育最具限制性的环境因子,水分胁迫会导致植物气孔关闭,光 合作用下降,从而降低植物的生产力,影响植物的生长<sup>[1-2]</sup>。干旱胁迫也会引起植物木质部栓塞,造成水力运 输故障,最终会导致器官甚至整株植物的死亡<sup>[3]</sup>。根据哈根-泊肃叶(Hagen-Poiseuille)方程<sup>[4]</sup>,水力传导率与 导管直径的四次方成正比,因此导管的面积可直接影响植物的水分传导效率。有研究表明,导管越宽植物生 长越快,因为更宽的导管允许更高的蒸腾从而能促进光合作用<sup>[5-6]</sup>。但在胁迫条件下,木质部中的负压增强, 较宽的导管更容易产生空穴化,从而导致水分运输的安全性降低<sup>[4,7]</sup>。这种木质部安全与效率之间的权衡, 对于生长在干旱区的植物尤为重要<sup>[8]</sup>。与导管的大小相比,导管数量对水力传导率的影响较小,但导管密度 可直接影响木质部的结构组成,从而影响其强度及其在负压下抵抗导管内爆的能力<sup>[9]</sup>。安全的水力系统往 往由更小更多的导管组成<sup>[10]</sup>,因为小导管可以降低低温或干旱胁迫引起栓塞的风险<sup>[11]</sup>,但小导管增加了水 分运输的阻力,因此水力效率较低<sup>[12]</sup>,从而可能会影响光合作用,导致生长缓慢<sup>[13]</sup>。

通常认为植株的高度可能与木质部的水力结构之间存在联系<sup>[14]</sup>,水分运输是决定植物生长高度的主要限制性因素<sup>[15]</sup>。随植物高度增加,水分运输阻力也会增大,植物必须通过调节一些水力学特性,在输水有效性和安全性之间做出权衡<sup>[15-16]</sup>。有研究发现木本植物的株高与导管面积正相关,与导管密度负相关,因为导管面积越大,其水分输送效率越高,而较小的导管密度可为起机械支撑作用的纤维提供更多的空间<sup>[5,17]</sup>。同样地,另一项草本植物的研究中发现高大植物根的平均导管横截面积较大,因为导管面积对成熟根系的水力传导有重大影响,但没有发现导管密度与株高的关系<sup>[13]</sup>。然而相关的研究大多集中在木本植物<sup>[5,18-28]</sup>,对草本植物的研究还没有引起重视,而这些结论需要在更广泛的物种上进行验证,因此,本研究选择了草本植物为研究对象。

根系解剖特征与整株植物的功能密切相关。与水力传输有关的解剖结构(如导管面积、导管数量、木质部比例、木质部面积等)<sup>[5,19]</sup>、与机械强度有关的解剖结构(如中柱面积、中柱比例等)<sup>[13]</sup>都会影响整株植物的功能。此外,根直径或皮层宽度也可通过影响水力传输效率进而影响植株的生长速率和株高<sup>[8,29]</sup>。虽然解剖结构和植物功能之间的关系已被广泛认可,但在根系水平上,很少有对两者关系的证实<sup>[8,30]</sup>。因此,本研究在根系水平上,分析了与水力传输有关的解剖性状与植物功能之间的关系。

本研究的目的是探究物种整株功能的3个关键性状(年龄、生长速率和株高)是否与导管解剖性状有关, 以了解植物对环境的适应机制及生存策略。为此本研究在中国干旱半干旱区的锡林浩特草原进行了采样,重 点研究了采集到的15个科的42种草本植物。采用石蜡切片法获取到根部导管解剖结构参量(导管数量、导 管分数、导管面积、水力传导效率和水力直径)和生长参量(年龄和生长速率),运用逐步回归法和 Pearson 相 关分析了导管解剖性状与生长特征之间的关系,以确定物种整株功能的种间变异背后的结构特征。

#### 1.1 样品采集与处理

本研究的采样区位于中国内蒙古的锡林浩特草原(43°02′—44°52′N,115°18′—117°06′E)(图1),该地 区处于内蒙古高原中部,地势南高北低,平均海拔988.5 m。属中温带半干旱大陆性气候,降水量309 mm,年 均气温为2.0℃。从国家气象信息中心(http://data.cma.cn/)获取了1981—2019 年的气候数据。本研究于 2020 年7月—8月在锡林浩特草原共设置了11个采样点(表1),在每个样点采集该区域内广泛分布的多年 生草本物种,每个物种挖取5株左右健康的植株,在其主根近地面3 cm 左右的位置截取一段,迅速放入FAA 固定液(70%乙醇:35%—40%甲醛:乙酸=90:5:5)中固定保存。共采集到42种多年生草本的主根,295个 样品。





Fig.1 Locations of sampling sites of perennial forbs species across the Xilinhot Grassland, China

Table 1 Site characteristics of perennial herbaceous species in the Xilinhot Grassland of China									
采样点 Site	经度/(°E) Longitude	纬度/(°N) Latitude	海拔 Altitude /m	降雨量 Precipitation /mm	温度 Temperature/℃	物种数 Species number			
S1	116.66	43.55	1260	321	1.51	5			
S2	116.67	43.55	1271	320	1.52	14			
S3	116.53	44.27	1140	282	1.39	8			
S4	114.79	43.94	1117	229	1.78	8			
S5	115.49	43.91	1131	227	1.80	3			
S6	116.1	44.37	938	253	2.58	5			
S7	116.09	44.37	935	253	2.59	2			
S8	117.6	44.58	1050	297	1.71	6			
S9	118.15	44.76	1125	342	0.94	3			
S10	118.92	45.04	1015	358	1.03	2			
S11	119.35	45.31	972	372	0.79	3			

表1 锡林浩特草原草本物种采样点信息

. . .

完成采样后,在实验室内根据传统的石蜡切片法<sup>[31-32]</sup>,将采集到的草本植物主根样品制成石蜡切片,切 片厚度为 8—12 μm,然后采用番红—固绿二重染色法染色,用中性树胶封片,制成永久装片。做 5 个根段的 重复,每个重复切5个样片。最后在Olympus DP73 (Olympus, Tokyo, Japan)光学显微镜下用同一倍数(×40) 观察并拍照。

## 1.2 数据处理与统计方法

使用 ImageJ 图像处理软件,在根的横切片上选取 一个固定的木质部导管区域(850 µm×850 µm),自动 读取被测量区域内的导管数量(Vessel number, NV)、导 管分数(Vessel fraction, VF)(测量范围内导管总面积占 测量面积的比例)、平均导管面积(Mean vessel area, MVA)等指标。多年生草本植株的平均高度 H<sub>mean</sub> =  $(H_{max}+H_{min})/2$ ,其中 $H_{max}$ 和 $H_{min}$ 分别为植株的最大高度 和最小高度,通过查中国植物志(http://www.iplant.cn/ frps)得到。通过分辨根木质部中的早材和晚材来确定 年轮<sup>[33]</sup>。草本植物的年龄是由物种根的横切结构中的 年轮数决定的[34]。植物平均每年的生长量即生长速率 (Growth rate, GR)的计算公式为 GR=W/A,其中 A 为植 株生长的年龄,W为A年生长的宽度(图2)。由于导管 是近似椭圆,因此导管直径  $D = [3(ab)^3/(2a^2 +$ 2b<sup>2</sup>)]<sup>1/4</sup>,其中 a 和 b 分别为导管长轴和短轴的值<sup>[35]</sup>。图中黄线标出了年轮界限,W 表示草本 10 年生长的宽度。比例尺 理论水力传导率(The theoretical hydraulic conductivity, 为 500 μm  $K_{\rm n}$ )的计算,根据哈根-泊肃叶方程(Hagen-Poiseuille)<sup>[4]</sup>



图 2 达乌里芯芭 (Cymbaria dahurica) 的根部横截面 Fig.2 Root cross-sections of Cymbaria dahurica

 $K_{\rho} = \left(\frac{\pi\rho}{128n}\right) \sum_{i=1}^{n} (D_{i})^{4}$ ,式中 $\rho$  是 20℃ 水的密度(998.2 kg/m<sup>3</sup>),  $\eta$  是 20℃ 水的粘度(1.002×10<sup>-9</sup> MPa s), $D_{i}$ 是 在第 i 年测量的第 n 个导管(等效圆)直径。根据公式,使用每个等效圆的直径 D 计算水力直径(Hydraulic diameter, *Dh*) *Dh* =  $\sum_{i=1}^{n} (D_i)^5 / \sum_{i=1}^{n} (D_i)^4$ , 式中 *D*<sub>i</sub>是在第 *i* 年测量的第 *n* 个导管(等效圆)直径<sup>[36]</sup>。用逐步回 归法和 Pearson 相关分析导管解剖结构参量与植株生长特征之间的关系。

本研究中数据记录与初步整理主要用 Excel 2019;数据分析主要采用软件 SPSS 26.0 和 R 语言程序;图形 绘制采用 Origin 2018 和 ArcGIS 9.2 完成。

## 2 结果与分析

## 2.1 锡林浩特草原草本物种导管结构参数及变化范围

本研究在锡林浩特草原共采集到 42 种草本,分属于 15 个科,32 个属,其中豆科、菊科、藜科和蔷薇科的 物种最多(表2)。从锡林浩特草原草本物种生长特征参量和根部导管解剖结构特征频数分布图(图3)中可 知,采集到的草本物种的年龄范围为1-13年,平均年龄为5年,年龄在2到5年的草本物种约占60%;冷蒿 (Artemisia frigida)的生长速率为 50.61 µm/a,是生长速率最低的物种,蓟(Cirsium japonicum)的生长速率为 842.31 µm/a,是生长速率最高的物种;平均高度最低的物种为百里香(Thymus mongolicus),仅0.06 m;在固定 测量面积内,泥胡菜(Hemistepta lyrata)的导管数量最少(31个),冷蒿的导管数量最多(480个);大部分物种 的导管分数在 2%—9%之间,平均值为 6.56%;平均导管面积最小的物种是翻白委陵菜(Potentilla chinensis), 数值为 93.92 μm<sup>2</sup>,平均导管面积最大的物种是田旋花(Convolvulus arvensis),数值为 982.88 μm<sup>2</sup>;73%的草本 物种的平均水力传导率不超过 0.5 kg m MPa<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>, 叉枝蓼 (Polygonum tortuosum)的水力直径最大,为 52.28

## μm,水力直径在15—24 μm之间的物种占65%。

Table 2 Species composition of perennial herbaceous species in the Xilinhot Grassland

物种名称 Species	科名 Family	属名 Genera
车前 Plantago asiatica	车前科 Plantaginaceae	车前属 Plantago
补血草 Limonium sinense	自花丹科 Plumbaginaceae	补血草属 Limonium
百里香 Thymus mongolicus	唇形科 Labiatae	百里香属 Thymus
糙苏 Phlomis umbrosa	唇形科 Labiatae	糙苏属 Phlomis
达乌里胡枝子 Lespedeza davurica	豆科 Leguminosae	胡枝子属 Lespedeza
乳白黄耆 Astragalus galactites	豆科 Leguminosae	黄耆属 Astragalus
黄耆 Astragalus membranaceus	豆科 Leguminosae	黄耆属 Astragalus
砂珍棘豆 Oxytropis psamocharis	豆科 Leguminosae	棘豆属 Oxytropis
棘豆 Oxytropis Myriophylla	豆科 Leguminosae	棘豆属 Oxytropis
狭叶锦鸡儿 Caragana stenophylla	豆科 Leguminosae	锦鸡儿属 Caragana
花苜蓿 Medicago ruthenica	豆科 Leguminosae	苜蓿属 Medicago
飞廉 Carduus nutans	菊科 Compositae	飞廉属 Carduus
阿尔泰狗娃花 Heteropappus altaicus	菊科 Compositae	狗娃花属 Heteropappus
黄蒿 Artemisia annua	菊科 Compositae	蒿属 Artemisia
冷蒿 Artemisia frigida	菊科 Compositae	蒿属 Artemisia
长叶火绒草 Leontopodium longifolium	菊科 Compositae	火绒草属 Leontopodium
蓟 Cirsium japonicum	菊科 Compositae	蓟属 Cirsium
麻花头 Serratula centauroides	菊科 Compositae	麻花头属 Serratula
泥胡菜 Hemistepta lyrata	菊科 Compositae	泥胡菜属 Hemistepta
天葵 Semiaquilegia adoxoides	菊科 Compositae	天葵属 Semiaquilegia
烟管头草 Carpesium cernuum	菊科 Compositae	天名精属 Carpesium
栉叶蒿 Neopallasia pectinata	菊科 Compositae	栉叶蒿属 Neopallasia
鹤虱 Lappula myosotis	紫草科 Boraginaceae	鹤虱属 Lappula
田旋花 Convolvulus arvensis	旋花科 Convolvulaceae	旋花属 Convolvulus
木地肤 Kochia prostrata	藜科 Chenopodiaceae	地肤属 Kochia
灰绿藜 Chenopodium glaucum	藜科 Chenopodiaceae	藜属 Chenopodium
藜 Chenopodium album	藜科 Chenopodiaceae	藜属 Chenopodium
尖头叶藜 Chenopodium acuminatum	藜科 Chenopodiaceae	藜属 Chenopodium
猪毛菜 Salsola collina	藜科 Chenopodiaceae	猪毛菜属 Salsola
萹蓄 Polygonum aviculare	蓼科 Polygonaceae	蓼属 Polygonum
叉枝蓼 Polygonum tortuosum	蓼科 Polygonaceae	蓼属 Polygonum
翻白草 Potentilla discolor	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 Potentilla
菊叶委陵菜 Potentilla tanacetifolia	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 Potentilla
二裂委陵菜 Potentilla bifurca	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 Potentilla
翻白委陵菜 Potentilla chinensis	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 Potentilla
星毛委陵菜 Potentilla acaulis	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 Potentilla
狼毒 Euphorbia fischeriana	瑞香科 Thymelaeaceae	狼毒属 Euphorbia
防风 Saposhnikovia divaricata	伞形科 Umbelliferae	防风属 Saposhnikovia
荠菜 Capsella bursa-pastoris	十字花科 Cruciferae	荠属 Capsella
女娄菜 Silene aprica	石竹科 Caryophyllaceae	蝇子草属 Silene
达乌里芯芭 Cymbaria dahurica	玄参科 Scrophulariaceae	芯芭属 Cymbaria
北芸香 Haplophyllum dauricum	芸香科 Rutaceae	芸香属 Haplophyllum

2.2 锡林浩特草原草本物种导管结构与植株生长特征间的关系

从图 4 中可以看出,各导管参量与年龄无相关关系;植株的生长速率与导管数量(R=-0.494, P<0.01)和



图 3 锡林浩特草原草本物种生长特征参数和根部导管解剖结构特征频数分布图

Fig.3 Frequency Diagram of growth traits and the major anatomical traits in secondary root xylem for herb species in Xilinhot grassland





#### Fig.4 Relationship between growth characteristics and hydraulic conductivity traits

进行相关分析前,对原始数据进行了 log10转换;相关系数和显著性已标出:\*\*P < 0.01.\*P < 0.05

导管分数(*R*=-0.255, *P*<0.05)显著负相关关系,与平均导管面积(*R*=0.274, *P*<0.05)、平均水力传导率(*R*=0.263, *P*<0.05)和水力直径(*R*=0.245, *P*<0.05)显著正相关;植株的平均高度与导管数量(*R*=-0.354, *P*<0.01)显著负相关,与平均导管面积(*R*=0.293, *P*<0.05)、平均水力传导率(*R*=0.289, *P*<0.05)和水力直径(*R*=0.278, *P*<0.05)显著正相关。

以年龄、*CR*和*H*<sub>mean</sub>分别为被解释变量,*NV*、*VF*、MVA、*MK*<sub>p</sub>和*Dh*为解释变量,利用 R 语言程序,建立多元 线性回归模型,采用逐步回归法对模型进行修正,最终得到 *CR*和*H*<sub>mean</sub>的多元回归方程(表 3)。从模型中可 以看出,*NV*与*CR*成负相关,是影响 *CR*的主要导管参量,而其余的导管性状(*VF*、MVA、*MK*<sub>p</sub>和*Dh*)在逐步回 归中被剔除,*NV*解释了 *CR* 25%的变异;*NV*与*H*<sub>mean</sub>成负相关,影响*H*<sub>mean</sub>的主要导管解剖参量也是*NV*,而其余 的导管性状在逐步回归中被剔除,*NV*解释了*H*<sub>mean</sub>13%的变异。

表 3 锡林浩特草原草本物种根部导管特征参量与气候要素的多元线性回归方程

Table 3 Five linear regression models established between climatic characteristics and the main hydraulic traits in secondary root xylem for herb species in Xilinhot Grassland

模型	可决系数	调整后系数	概率值	赤池信息量准则	
Models	Coefficient of determination	Adjusted Coefficient	r robability value	Akaike iniomation criterion	
<i>GR</i> =-0.489 <i>NV</i> +3.514	0.245 ***	0.234 ***	<0.001	-212.74	
$H_{\text{mean}} = -0.376 \text{ NV} + 0.404$	0.126 **	0.113 **	< 0.01	-191.53	
CP 为什长演家 Crowth meter	U 为亚构姓  Maan haigh	· NU - · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	D < 0.01 * * * $D < 0.001$		

GR为生长速率 Growth rate; $H_{mean}$ 为平均株高 Mean height;NV为导管数量; \* \* P < 0.01; \* \* \* P < 0.00

## 3 讨论

### 3.1 导管解剖性状与植株生长速率的关系

锡林浩特草原多年生草本植物根部的 MVA、MK。和 Dh 与 GR 显著正相关(图 4),这表明生长快的草本物 种具有更大的导管,即生长快的草本物种比生长缓慢的物种需要更高的水分运输能力。锡林浩特草原位于中 国的干旱半干旱区,在该地区干旱是限制植物生长速率的主要环境因子。大导管具有更高的导水效率,有效 的水分运输允许更高的气孔导度,从而提高光合速率,促进生长速率[37-38],这一现象是水力性状与光合作用 协调的结果<sup>[38]</sup>。Wahl 和 Ryser<sup>[13]</sup>对来自不同生境的 19 种多年生禾本科植物的根解剖特征进行了研究,结果 发现生长快速的物种比生长缓慢的物种具有更大的平均导管横截面积,这与本研究的结果一致。同时,在木 本植物茎中的发现也证实了本研究结果<sup>[5, 18, 22, 39]</sup>。锡林浩特草原多年生草本植物根部固定范围内的 NV 与 GR 极显著负相关(图4),表明生长快的物种具有更少的导管,导管面积对水力传导率的贡献比导管数量更 大[4.40],因此生长快的物种仍具有较高的水力传导能力;而生长缓慢的草本物种则具有较多的小导管,这可 能反映了对导管功能的更好保护[13]。导管的大小和数量与水分传导的有效性和安全性有关,根据哈根—泊 肃叶定律[4].水力传导率与导管直径的四次方成正比。宽导管的导水效率更高,但是脆弱易倒塌,且容易发 生栓塞[41];而窄导管的导水效率虽低,但在胁迫条件下抵抗空穴化的能力强,导管不易栓塞,从而避免水力系 统崩溃,保证导管正常的水力运输功能<sup>[42]</sup>。另外,固定面积内的导管数量越多,水力系统的安全性越高,因为 当部分导管发生空穴化而导致水分运输功能丧失时,仍有大量保持正常功能的导管可以继续运输水分,以维 持植株的正常生长[43]。研究还表明,导管发生栓塞后,小导管比大导管恢复更快,因此空穴化的时间 更短<sup>[44]</sup>。

#### 3.2 导管解剖性状与植株高度的关系

本研究中锡林浩特草原物种的株高范围为 0.06—2 m。多年生草本的导管性状与 H<sub>mean</sub>之间的关系,同其 与 GR 之间的关系基本一致,即表征导水能力的性状(MVA、MK<sub>p</sub>和 Dh)与 H<sub>mean</sub>正相关,而 NV 与 H<sub>mean</sub>负相关, 这表明高大的植株具有更强的水分传导能力和更少的导管,而矮小的植株具有较低的导水效率和更多的导管 (图 4)。另一项对多年生禾本科草本植物的相关研究发现高大植物的平均导管横截面积比矮小物种的更大, 这与本研究结果一致;但该研究中植物的高度与导管数量无关,这与本研究的发现不同<sup>[13]</sup>。此外,在木本植物中,也发现了与本研究一致的结果,比如对 51 种加利福尼亚被子植物的研究发现,高的物种比矮的物种有更大的导管,但导管密度也更低<sup>[19]</sup>。同样的,在对玻利维亚 42 种热带雨林树种的研究中也发现了相似的结果<sup>[20]</sup>。还有研究发现,乔木的导管面积比灌木的大,导管密度更低<sup>[11]</sup>,也证实了本研究结果。这些研究均表明,当植株的高度增加,导管的面积也随之增加,从而抵消了因水分运输路径变长而增加的水力运输阻力<sup>[5,45-46]</sup>。植物液流通量与水分输导距离成反比<sup>[47]</sup>,因此当水分运输距离增加,植株要维持一个固定的液流通量,就需要增大导管直径<sup>[48]</sup>。

高大的植株把张力传递给根部,这可能会改变根系的机械强度<sup>[8]</sup>,因此高大植株根部较低的导管数量, 可以补偿其较大的导管直径,从而维持一定的机械支撑<sup>[19]</sup>。矮小植株具有多而小的导管,水力传导率较低, 但水力运输安全性较高,这种木质部安全与效率的权衡保证了植株的水力功能<sup>[12]</sup>,这对于生长在干旱区的植 物可能尤为重要。有研究表明,除了根导管解剖结构外,根直径<sup>[13]</sup>、根密度<sup>[8]</sup>、皮层宽度<sup>[29]</sup>、木质部面积<sup>[8,13]</sup> 等都可能与植株的高度有关。因此需要进一步的实验,探究根其他解剖结构与植物生长特征之间的关系。

#### 4 结论

本研究以生长在中国锡林浩特草原的多年生草本为研究对象,为草本植物的全株功能与根系导管解剖之 间的密切关系提供了证据。结果发现,植物的生长速率与表征水力能力的性状(平均导管面积、平均水力传 导率、水力直径)正相关,与导管数量负相关,即生长快的物种具有大而少的导管,而生长慢的物种具有小而 多的导管,这表明生长快的物种需要较高的水分运输能力,而生长慢的物种,具有较安全的水力运输系统;植 物的株高与表征水力能力的性状正相关,与导管数量负相关,即高大的物种具有大而少的导管,而矮小的物种 具有小而多的导管,这表明高大的植株通过增大导管直径减小水力运输阻力,较少的导管补偿较大的导管以 维持一定的机械强度,而矮小植物有较低的导水效率,维持较高的水力运输安全性,这种效率与安全的权衡对 于生长在干旱区的植物非常重要。虽然本研究证实了多年生草本植物根导管性状与整株功能密切相关,但根 的其他结构(如根直径、木质部面积等)和其他植物器官(茎、叶)也可能影响植株的生态功能,因此需要进一 步的研究。

#### 参考文献(References):

- Blackman C J, Brodribb T J, Jordan G J. Leaf hydraulics and drought stress: response, recovery and survivorship in four woody temperate plant species. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(11): 1584-1595.
- [2] Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Annals of Forest Science, 2006, 63(6): 625-644.
- [3] Scoffoni C, Albuquerque C, Brodersen C R, Townes S V, John G P, Cochard H, Buckley T N, McElrone A J, Sack L. Leaf vein xylem conduit diameter influences susceptibility to embolism and hydraulic decline. New Phytologist, 2017, 213(3): 1076-1092.
- [4] Tyree M T, Zimmermann M H. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2002.
- [5] Fan Z X, Zhang S B, Hao G Y, Ferry Slik J W, Cao K F. Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. Journal of Ecology, 2012, 100(3): 732-741.
- [6] Ishida A, Nakano T, Yazaki K, Matsuki S, Koike N, Lauenstein D L, Shimizu M, Yamashita N. Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. Oecologia, 2008, 156(1): 193-202.
- [7] 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.
- [8] Hummel I, Vile D, Violle C, Devaux J, Ricci B, Blanchard A, Garnier É, Roumet C. Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. New Phytologist, 2007, 173(2): 313-321.
- [9] Jacobsen A L, Ewers F W, Pratt R B, Paddock W A, Davis S D. Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? Plant Physiology, 2005, 139 (1): 546-556.
- [10] Yáñez-Espinosa L, Terrazas T, López-Mata L. Effects of flooding on wood and bark anatomy of four species in a mangrove forest community. Trees, 2001, 15(2): 91-97.
- [11] Carlquist S, Hoekman D A. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. IAWA Journal, 1985, 6(4): 347.
- [12] Hacke U G, Sperry J S, Wheeler J K, Castro L. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. Tree Physiology, 2006, 26(6): 689-701.

- [13] Wahl S, Ryser P. Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses. New Phytologist, 2000, 148(3): 459-471.
- [14] King D A, Davies S J, Tan S, Noor N S M. The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. Journal of Ecology, 2006, 94(3): 670-680.
- [15] Ryan M G, Yoder B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth. BioScience, 1997, 47(4): 235-242.
- [16] 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.
- [17] Martínez-Cabrera H I, Schenk H J, Cevallos-Ferriz S R S, Jones C S. Integration of vessel traits, wood density, and height in angiosperm shrubs and trees. American Journal of Botany, 2011, 98(5): 915-922.
- [18] Zhang J L, Cao K F. Stem hydraulics mediates leaf water status, carbon gain, nutrient use efficiencies and plant growth rates across dipterocarp species. Functional Ecology, 2009, 23(4): 658-667.
- [19] 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.
- [20] 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.
- [21] Pertiwi Y, Aiso H, Ishiguri F, Wedatama S, Marsoem S, Ohshima J, Iizuka K, Yokota S. Effect of radial growth rate on wood properties of neolamarckia cadamba. Journal of Tropical Forest Science, 2017, 29(1): 30-36.
- [22] Yan Y M, Fan Z, Fu P L, Chen H, Lin L. Size dependent associations between tree diameter growth rates and functional traits in an Asian tropical seasonal rainforest. Functional Plant Biology, 2020
- [23] Cao X, Shen Q D, Liu L, Cheng J L. Relationships of growth, stable carbon isotope composition and anatomical properties of leaf and xylem in seven mulberry cultivars; a hint to drought tolerance. Plant Biology, 2019
- [24] Ishiguri F, Wahyudi I, Takashima Y, Ohshima J, Yokota S. Effects of radial growth rate on anatomical characteristics and wood properties in peronema canescens trees planted in south Kalimantan, Indonesia. Journal of Tropical Forest Science, 2021, 33(1): 22-29.
- [25] Anfodillo T, Olson M E. Tree mortality: testing the link between drought, embolism vulnerability, and xylem conduit diameter remains a priori ty. Frontiers in Forests and Global Change, 2021, 4: 704670.
- [26] Li M Y, Leng Q N, Hao G Y. Contrasting patterns of radial growth rate between *Larix* principis-rupprechtii and *Pinus sylvestris* var. mongolica along an elevational gradient are mediated by differences in xylem hydraulics. Forest Ecology and Management, 2021, 497: 119524.
- [27] Zhao H, Jiang Z M, Zhang Y J, Jiang B, Cai J. Hydraulic efficiency at the whole tree level stably correlated with productivity over years in 9 poplar hybrids clones. Forest Ecology and Management, 2021, 496; 119382.
- [28] Qi J H, Fan Z X, Fu P L, Zhang Y J, Sterck F. Differential determinants of growth rates in subtropical evergreen and deciduous juvenile trees: carbon gain, hydraulics and nutrient-use efficiencies. Tree Physiology, 2020, 41(1): 12-23.
- [29] Rieger M, Litvin P. Root system hydraulic conductivity in species with contrasting root anatomy. Journal of Experimental Botany, 1999, 50(331): 201-209.
- [30] Eissenstat D. Root structure and function in an ecological context. New Phytologist, 2000, 148(3): 353-354.
- [31] 张宝华.聚焦植物石蜡切片制作. 吉林省教育学院学报:下旬, 2013, 29(4): 153-154.
- [32] 张军周,勾晓华,赵志千,刘文火,张芬,曹宗英,周非飞.树轮生态学研究中微树芯石蜡切片制作的方法探讨.植物生态学报,2013, 37(10):972-977.
- [33] von Arx G, Dietz H. Growth rings in the roots of temperate forbs are robust annual markers. Plant Biology, 2006, 8(2): 224-233.
- [34] von Arx G, Archer S R, Hughes M K. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. Annals of Botany, 2012, 109(6): 1091-1100.
- [35] Lewis A M, Boose E R. Estimating volume flow rates through xylem conduits. American Journal of Botany, 1995, 82(9): 1112-1116.
- [36] Sperry J S, Nichols K L, Sullivan J E M, Eastlack S E. Xylem embolism in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. Ecology, 1994, 75(6): 1736-1752.
- [37] Brodribb T J, Holbrook N M, Gutiérrez M V. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(11): 1435-1444.
- [38] 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.
- [39] Castro-Díez P, Puyravaud J P, Cornelissen J H C, Villar-Salvador P. Stem anatomy and relative growth rate in seedlings of a wide range of woody plant species and types. Oecologia, 1998, 116(1/2): 57-66.
- [40] McCully M E, Canny M J. Pathways and processes of water and nutrient movement in roots. Plant and Soil, 1988, 111(2): 159-170.
- [41] Linton M J, Sperry J S, Williams D G. Limits to water transport in *Juniperus osteosperma* and *Pinus edulis*: implications for drought tolerance and regulation of transpiration. Functional Ecology, 1998, 12(6): 906-911.
- [42] Zimmermann M H. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. Canadian Journal of Botany, 1978, 56(18): 2286-2295.
- [43] Zimmermann M H. Functional xylem anatomy of angiosperm treesNew Perspectives in Wood Anatomy, 1982.
- [44] McCULLY M E, Huang C X, Ling L E C. Daily embolism and refilling of xylem vessels in the roots of field-grown maize. New Phytologist, 1998, 138(2): 327-342.
- [45] Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, Davis S D. The limits to tree height. Nature, 2004, 428(6985): 851-854.
- [46] 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.
- [47] 刘魁英, 赵宗芸. 木质部输导阻力对苹果树体矮化的影响. 北京农学院学报, 1992, 7(2): 139-144.
- [48] 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.