

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190411

## 基于植物分割理论的毛白杨干旱落叶研究

张晋岚<sup>1,2</sup> 张祥雪<sup>1</sup> 冉 苒<sup>1,2</sup> 伍 敏<sup>1</sup> 吴 尚<sup>3</sup> 贾黎明<sup>2</sup>

(1. 北京林业大学理学院, 北京 100083; 2. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 3. 北京市黄堡苗圃, 北京 102601)

**摘要:**【目的】毛白杨是我国华北和西北地区优秀的造林树种, 而华北西北地区是我国干旱胁迫最严重的区域, 季节性、偶发性严重干旱时有发生。毛白杨在干旱季节会出现少许落叶甚至全部落叶的情况, 能有效的减少水分蒸发保存核心器官水分, 复水后重新展叶度过干旱。本研究以毛白杨品种北林雄株 1 号、北林雄株 2 号为植物材料, 基于植物分割学说从植物器官的水力分割和脆弱性分割的水分关系上分析干旱季节落叶的原因。【方法】对毛白杨两个品种的茎干、叶柄、叶片的水力性状、功能性状进行了比较研究。【结果】(1) 两者的脆弱性曲线  $\Psi_{50}$  值的排序为叶 > 茎干 > 叶柄, 在一定程度上是符合植物分割学说, 叶片比茎干更脆弱。(2) 比叶质量和茎干木材密度都是碳储量指标, 比叶质量和叶片寿命有关, 木材密度与植物的抗空穴化和栓塞修复能力有关。和树木的一般数值比较, 北林雄株 1 号、北林雄株 2 号的比叶质量较低, 表明叶片寿命较短; 木材密度一般, 说明茎干的抗空穴化能力一般。【结论】毛白杨水力和脆弱性数据基本符合植物分割学说, 说明可以在其保持茎干水分下落叶。叶片比较低的寿命和茎干较弱的抗空穴化和栓塞修复能力, 也需要落叶来应对严重干旱逆境。揭示了毛白杨既能在水肥充足的条件下快速生长, 又能在偶发的比较极端的干旱条件下通过落叶来保持生存的水力学原因。当然干旱落叶复生还可能涉及其体内特殊的生理生化机能, 有待进一步研究。

**关键词:** 毛白杨; 植物分割; 脆弱性; 干旱胁迫; 木质部栓塞

中图分类号: S792.117 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2020)09-0019-09

引文格式: 张晋岚, 张祥雪, 冉苒, 等. 基于植物分割理论的毛白杨干旱落叶研究 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(9): 19-27. Zhang Jinlan, Zhang Xiangxue, Ran Ran, et al. Leaf shedding of *Populus tomentosa* under drought stress based on the theory of plant segmentation hypothesis [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(9): 19-27.

### Leaf shedding of *Populus tomentosa* under drought stress based on the theory of plant segmentation hypothesis

Zhang Jinlan<sup>1,2</sup> Zhang Xiangxue<sup>1</sup> Ran Ran<sup>1,2</sup> Wu Min<sup>1</sup> Wu Shang<sup>3</sup> Jia Liming<sup>2</sup>

(1. School of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

2. Key Laboratory of Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;

3. Huangfa Plant Nursery, Beijing 102601, China)

**Abstract:** [Objective] *Populus tomentosa* is an excellent afforestation species in northern and northwestern China. Seasonal and occasional severe droughts occur in this region, and it is the most severe area of drought stress in China. *P. tomentosa* may fall a little leaves or even all leaves in the dry season, which can effectively reduce the evaporation of water to preserve the core organs, and grow the leaves again to survive the drought after rehydration. In this study, *P.* 'Beilinxiongzhu 1' and *P.* 'Beilinxiongzhu 2', the varieties of *P. tomentosa*, were used as plant materials. Based on the plant segmentation hypothesis, the causes of leaf shedding in the dry season were analyzed from the hydraulic relationship of plant organs between hydraulics segmentation and the vulnerability segmentation. [Method] The hydraulic characteristics and functional

收稿日期: 2019-10-28 修回日期: 2020-01-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(31670625), 中央高校基本科研业务费专项(2015ZCQ-LY-02)。

第一作者: 张晋岚。主要研究方向: 植物生理的物理过程。Email: jinlanzhang618@163.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学理学院。

责任作者: 张祥雪, 教授。主要研究方向: 植物生理的物理过程。Email: zxx@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

traits of stems, petioles and leaves of two varieties of *P. tomentosa* were compared. [Result] (1) The order of  $\Psi_{50}$  values of the vulnerability curves of the two trees was leaf > stem > petiole, which was in consistent with the plant segmentation hypothesis to some extent, and the leaves were more vulnerable than stems. (2) Specific leaf mass and stem wood density were carbon storage indicators. The specific leaf mass was related to leaf life and the wood density was related to the ability of anti-cavitation and embolization. Compared with the general values of other trees, *P. 'Beilinxiongzhu 1'* and *P. 'Beilinxiongzhu 2'* had smaller specific leaf mass, indicating that the leaves had a shorter life and the wood density was general, indicating that the resistance of the stem to cavitation was general. [Conclusion] The data of hydraulics and vulnerability of *P. tomentosa* can be explained by plant segmentation hypothesis, which showed that it can defoliate under the condition of keeping water in the stem. The lower life span of leaves and the weaker resistance of stems to cavitation and embolism also need defoliation to deal with severe drought. It reveals the hydraulic reasons for the rapid growth of *P. tomentosa* under the condition of sufficient water and fertilizer, and the ability to survive through the defoliation under the occasional extreme drought conditions. Of course, the regrowth of leaves may also involve special physiological and biochemical functions, which needs further study.

**Key words:** *Populus tomentosa*; plant segmentation; vulnerability; drought stress; xylem embolism

植物的季节落叶是一种自然更替的现象, 研究表明在落叶季节植物体内产生的脱落酸和乙烯可以加速叶片衰老凋落, 植物落叶可以起到减少蒸腾, 保持体内水分的作用<sup>[1]</sup>。植物在逆境下, 受干旱、低温、高温、盐、病、虫等胁迫时, 发育末期的器官如叶片等将会脱落, 以摆脱或减少胁迫<sup>[2]</sup>。干旱是我国发生频次最高、影响范围最广、造成损失最严重的自然灾害, 也是植物生长比较常见的逆境胁迫之一。长期物候观察发现一些植物在严重干旱季节会发生落叶现象, 而茎干和根部的水分却得以保留, 在复水后能重新展叶, 度过干旱季节<sup>[3]</sup>。但有些植物干旱落叶时, 茎干和根部也严重失水栓塞, 直接导致整株致死<sup>[4]</sup>。

Zimmenmann<sup>[5]</sup> 在 1983 年从水力学的角度提出了植物分割的概念来解释这一现象, 后期演变成两个机制: 水力分割和脆弱性分割<sup>[6]</sup>。水力分割指出外围器官比中心轴上的器官具有更低的水势, 能够在中心轴上器官空穴化之前保护其免受空穴化的影响, 叶片起到液压保险丝的作用, 这种水力分割实际上是对木本植物相对水力阻力分布的解释<sup>[7]</sup>。脆弱性分割是指末端器官比主轴器官的脆弱性更低, 即末端器官比主轴器官更早地产生栓塞, 切断水分通道。植物是土壤-植物-大气连续体 (SPAC) 的重要的一环, 水分通过这个连续体进行传导, 植物的水分在根-茎-叶之间传输, 而主要通过叶片蒸发散失<sup>[8]</sup>。干旱环境下, 在茎干和根大量脱水前脱落叶片, 能够保留更为宝贵的主轴器官的水分。因此落叶可以作为植物极端干旱时防止干旱致死的一种手段。

Tyree 等<sup>[9]</sup> 在 1993 年用植物分割的方法研究了核桃 (*Juglans regia*) 的干旱落叶现象, 对核桃树盆栽苗控制进行干旱胁迫实验, 测量了茎干和叶柄的脆

弱性曲线以及树木处于干旱胁迫时(高水势)叶柄和茎干的导水率, 表明叶柄比茎更易受到水分胁迫引起空化作用, 对脆弱性分割理论进行了实验验证, 同时测量了叶片, 叶柄和一、二年生枝干的水势差, 从水力分割的角度进行了验证。随后陆续发表的文献也用实验支持了植物分割学说<sup>[10-13]</sup>, 当植物受到轻微的水分胁迫时, 叶片会首先关闭气孔响应, 减少蒸腾, 这一过程发生在栓塞发生之前<sup>[14]</sup>。植物的根茎叶会产生比较大的水势差, 并先后产生栓塞。有些植物会先于茎干和根发生叶柄空穴化或者叶片空穴化导致干旱落叶<sup>[9,15-16]</sup>。Brodrribb 等先后记录了苦木 (*Simarouba glauca*)、油栎 (*Quercus oleoides*) 等的叶物候, 并将柠檬树 (*Calycophyllum candidissimum*) 等被子植物和针叶树种的茎导水率、叶导水率和干旱过程中叶片膨压、气孔响应、光合能力的丧失等结合在一起说明干旱落叶问题<sup>[16-20]</sup>。Sperry 等人<sup>[6]</sup> 提出供应-损失理论, 用该理论解释气候导致的干旱所引起的植物水力传导、碳同化和生产力的损失。其中导水率损失 60% 增加了多种机制的死亡率。在热带树木中, 叶片作为液压限制在干旱时驱动叶片脱落<sup>[21]</sup>。不同材性的植物器官其脆弱性是不同的, 这已经有很多研究<sup>[22-24]</sup>, 主要集中在茎干和根的脆弱性<sup>[25-27]</sup>, 而且主要从木质部的解剖特征研究较多<sup>[28-29]</sup>; 叶片相对较少<sup>[30]</sup>, 多是分开独立研究。对比以往的研究, 叶片对于植物水分的限制也很重要, 叶片的水力学阻力大小和动态可能影响叶片的寿命<sup>[17]</sup>。在植物遇到水分胁迫时, 叶片的导水率下降, 其气孔的关闭的行为可能与之协调<sup>[18]</sup>。Hochberg 等人近年来主要以葡萄 (*Vitis vinifera*) 为材料利用核磁共振技术和微机算断层扫描技术监测其叶柄和主茎的栓塞, 同时

也对气孔的行为进行记录, 这些都为植物分割提供了新的证据<sup>[14,31]</sup>, 并且在此基础上提出了一种新的光学测量栓塞的方法, 能够完整的可视化叶片栓塞脱水过程<sup>[32]</sup>。

应用植物分割学说讨论干旱落叶复水复生, 其关键策略是通过提前落叶来保持植物核心器官的水分, 但是这和植物复水复苏型生存策略的研究并不相同。复水复苏型植物会有一些独特的耐水机制, 有些甚至能够忍受体内 90% 的水分丧失, 研究发现这和其体内复杂的生理生化变化及特有的基因有关<sup>[33]</sup>。国内对于干旱落叶的问题研究较少, 王林等人<sup>[34-35]</sup>主要研究刺槐(*Robinia pseudoacacia*)干旱过程中的水力学结构和非结构性碳的变化。安玉艳等人<sup>[36]</sup>研究了杠柳(*Periploca sepium*)在极度干旱的环境下植物落叶复水复苏型生存策略。

毛白杨是我国优质的速生造林绿化树种, 主要分布在东北、华北、西北地区<sup>[37]</sup>, 其中华北西北地区是干旱胁迫比较严重的区域, 在毛白杨生长季季节性、偶发性严重干旱时有发生。长期的叶物候观察和盆栽苗干旱胁迫实验发现其存在干旱落叶的现象, 并在复水后重新展叶。这一现象从理论到实验都没有系统的研究, 因此本文从茎干、叶片的水力学性状、功能性状方面讨论毛白杨的干旱季节落叶问题, 以毛白杨(北林雄株 1 号 *P.* 'Beilinxiongzhu 1' 和北林雄株 2 号 *P.* 'Beilinxiongzhu 2')为植物材料, 在旱季测量了其茎干、叶柄、叶片的水力学指标, 用植物分割理论对其干旱落叶现象进行研究。

## 1 材料和方法

### 1.1 植物种类

实验选取两种毛白杨无性系, 北林雄株 1 号和北林雄株 2 号, 这两种无性系是由北京林业大学科研团队选育的两个杨树新品种, 其父本为银腺杨(*P. alba* × *P. glandulosa*), 母本为毛新杨(*P. tomentosa* × *P. bolleana*), 且树形美观, 雄株不飞絮, 可迅速成林, 在华北地区多有栽培。华北地区在夏季有年度季节性干旱, 研究材料选自北京市黄堡苗圃的一年生树种, 移栽至北京林业大学三顷园后盆栽。当年季度气象数据为最高气温 37 °C, 最低气温 19.4 °C, 平均气温 27.8 °C, 平均最低气温 24.2 °C, 日降水量 > 0.1 mm 日数达到 8 d。

### 1.2 研究方法

对所选的树种的水力性状、功能性状、水势等指标进行综合测定。

#### 1.2.1 P-V 曲线

P-V 曲线是指压力-容积曲线, 其测定方法采用

的是 Tyree 等<sup>[38]</sup>提出的自然干燥法, 量化叶片水势( $\Psi_l$ )和水体积之间的关系。在测量前一天晚上采集叶片, 将叶片置于水中遮光饱和一夜, 第二天将其取出擦干叶片表面的水分在电子天平上称质量求得饱和叶片质量( $W_{sat}$ ), 然后用便携式植物水势压力室(1505D)测定其水势。之后置于实验台上让其自然风干, 蒸发, 每隔一段时间, 重复上述测量步骤, 测量其质量( $W_i$ )和水势, 直至水势不再增加, 此时叶片已经严重萎蔫。若叶片叶柄较为娇嫩, 可以在叶柄处涂抹石蜡。测量结束后将叶片放在 75 °C 烘箱中烘干 48 h, 称量其干燥后的质量( $W_d$ )。计算相对含水量(RWC):

$$RWC = (W_i - W_d) / (W_{sat} - W_d) \times 100\% \quad (1)$$

式中:  $W_i$  为不断自然风干过程中的叶片质量,  $W_d$  为叶片干燥后的质量,  $W_{sat}$  为叶片吸水饱和的质量。

以“1-RWC”为横坐标、叶水势  $\Psi_l$  的倒数为纵坐标作图, 所得曲线即为 P-V 曲线。求取曲线参数的方法是参考 Schulte<sup>[39]</sup>提出的处理方法和 Sack 等<sup>[40]</sup>编制的程序。

#### 1.2.2 茎干、叶柄、叶导水率及脆弱性

采用冲洗法测量两种树种的导水率, 茎干、叶柄的脆弱性, 诱导植物栓塞的方法为自然风干法<sup>[41]</sup>。在测量前的晚上取样, 取样长度超过最大导管长度, 用装有湿纸巾的不透明的塑料袋密封, 立即送到实验室, 在测量开始前复水过夜, 取样的枝条均为一年生枝条。实验时将它们放在实验台中风干不同时间, 然后在测量之前重新装袋, 至少 1 h 能够达到水势平衡, 取测量茎段的附近的两片叶子测量水势, 如果水势未能达到平衡则继续密封。在测量前将样本放置在水下平衡 20 min, 然后用新鲜刀片重新切割样品的末端到 3 cm, 标记好方向, 将该茎段连接到水力传导装置上, 先用 3 kPa 的压力测量初始导水率  $K_i$ , 冲洗液为经过去气和过滤的 10 mmol/L KCl, 随后用 125 kPa 的高压冲洗茎段 15 ~ 20 min, 去除栓塞, 再用 3 kPa 的压力测量其最大导水率  $K_{max}$ 。测量叶柄导水率与茎干的方法基本相同。导水率损失值按如下公式计算:

$$PLC = (K_{max} - K_i) / K_{max} \times 100\% \quad (2)$$

式中:  $K_i$  为不同水势下的初始导水率,  $K_{max}$  为最大导水率。

用 Weibull 分布函数对数据进行拟合:

$$PLC/100 = 1 - \exp(-(-x/b)^c) \quad (3)$$

式中:  $b$  是茎干最大导水率下降到 63.2% 时所对应的水势的绝对值,  $c$  是  $b$  时的曲线陡度。

采用叶水势松弛法<sup>[18]</sup>测定叶片的脆弱性, 在夏季(7、8 月份)期间测量来自每个树种的叶导水率

( $K_1$ )。在清晨取样,从单棵树上切下一些带有8到10片叶子的小枝,带回实验室,并允许在实验室中缓慢干燥形成不同水势。测量前将样品装袋密封并置于黑暗中30分钟确保气孔关闭并且叶子中的水势均匀。随后取出并测量叶片的初始水势( $\Psi_0$ ),之后将相邻叶片在水下切断复水不同时间,取出叶片擦干水分,测定复水后的水势( $\Psi_f$ )。叶片水力导度的计算公式如下:

$$K_1 = C_1 \ln(\Psi_0/\Psi_f)/t \quad (4)$$

式中: $K_1$ 是叶片水力导度, $C_1$ 是由P-V曲线的斜率得来叶片的水容, $\Psi_0$ 是不同水势下叶片的初始水势, $\Psi_f$ 是叶片复水后的水势, $t$ 为复水的时间。

通过将 $K_1$ 与 $\Psi_1$ 作图来生成脆弱性曲线。假设叶子导水的脆弱性分布是正常的,因此,拟合公式<sup>[42]</sup>如下:

$$y = \frac{a}{1 + e^{-\left(\frac{x-x_0}{b}\right)}} \quad (5)$$

式中: $y$ 水势对应的叶片水力导度, $x$ 是叶水势, $a$ 、 $b$ 、 $x_0$ 是常数。

### 1.2.3 叶水势

监测两种树种的黎明前水势( $\Psi_{pre}$ , MPa)和正午水势( $\Psi_{mid}$ , MPa)以建立水势梯度驱动流的季节性变化。在2018年旱季进行测量,每次测量选择同一株上的3片叶子进行重复试验,用便携式植物水势压力室(1515D)进行测量,以确定植物水势状况的范围。

1.2.4 功能性状:比叶面积、叶干物质含量、木材密度

比叶质量(LMA)、叶干物质含量(LCMD):将收集到的枝条末端的新鲜叶片采用拍照获得叶片图像,利用Photoshop软件分析计算叶面积。测量完成后,将叶片在75℃下干燥叶子48h,然后测量叶片的干质量,并将干质量(g)除以新鲜叶面积( $\text{cm}^2$ )来

确定单个叶子的LMA。新鲜叶片的质量与干质量的比值就是叶片干物质含量LCMD。

测量木材密度WD的方法是:通过用水置换法<sup>[43]</sup>测定新鲜体积来测量木材密度,然后在75℃下将木质部干燥48h。测量干质量。木质密度( $\text{g}/\text{cm}^3$ )计算为木质部干质量(g)与新鲜体积( $\text{cm}^3$ )的比率。

### 1.3 数据分析

所有的基础数据采用Excel2013进行整理,随后用Origin Pro 8.0对数据进行统计分析并作图,两种树种之间的均值比较采用了 $t$ 检验,用皮尔森相关系数对数据之间相关性分析, $P < 0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 北林雄株1号和北林雄株2号的P-V曲线参数

从北林雄株1号和北林雄株2号的P-V曲线图可以分别得到几个反应植物耐旱性的重要参数(图1)。 $\Psi_{sat}$ 是饱和渗透势, $\Psi_{tip}$ 是膨压损失点渗透势,这两个指标表明植物维持膨压的能力,北林雄株2号的膨压损失点渗透势低于北林雄株1号,表明北林雄株2号具有更强的维持膨压的能力(表1)。 $RWC_{tip}$ 是膨压为零时的相对含水量,北林雄株2号的膨压损失点相对含水量、最大弹性模量显著低于北林雄株1号,表明北林雄株1号的组织细胞对脱水的忍耐越强。北林雄株1号的水容高于北林雄株2号,表明北林雄株1号在一定程度上是能够利用自身的水容来维持体内水分的稳定。

### 2.2 茎干、叶柄、叶水力学参数

两种树种茎干、叶柄的脆弱性曲线图均呈现出“S”型,用Sack编制的程序处理该图数据,计算得出导水率损失50%( $\Psi_{50}$ )(图2)。北林雄株1号的叶柄和茎的 $\Psi_{50}$ 分别为-1.78 MPa、-1.41 MPa,北林雄株2号的叶柄和茎的 $\Psi_{50}$ 分别为-2.12 MPa、-1.47 MPa(表2)。叶柄和茎干两者之间诱导导水率损失的叶

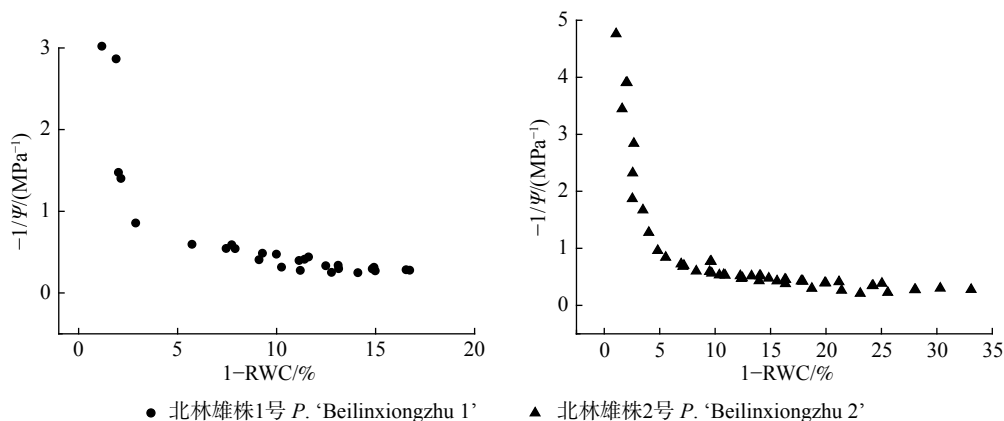


图1 两种树种的叶P-V曲线图

Fig. 1 Leaf P-V curves of two tree species

表 1 两种树种的 P-V 曲线参数

Tab. 1 P-V curve parameters of two tree species

树种 Tree species	饱和渗透势 Saturated osmotic potential ( $\Psi_{sat}$ )/MPa	膨压损失点渗透势 Osmotic potential of turgor loss point ( $\Psi_{tlp}$ )/MPa	膨压损失点相对含水量 Relative water content of turgor loss point (RWC <sub>tlp</sub> )/%	最大弹性模量 Maximum modulus of elasticity ( $\epsilon_{max}$ )/MPa	水容 Water capacitance ( $C_l$ )/(mol·m <sup>-2</sup> ·MPa <sup>-1</sup> )
北林雄株1号 <i>P. 'Beilinxiongzhu 1'</i>	-2.21 ± 0.14	-1.86 ± 0.45	89.80 ± 3.49	13.42 ± 1.94	0.33 ± 0.03
北林雄株2号 <i>P. 'Beilinxiongzhu 2'</i>	-2.01 ± 0.07	-3.21 ± 0.29	87.32 ± 1.90	15.38 ± 1.28	0.29 ± 0.02

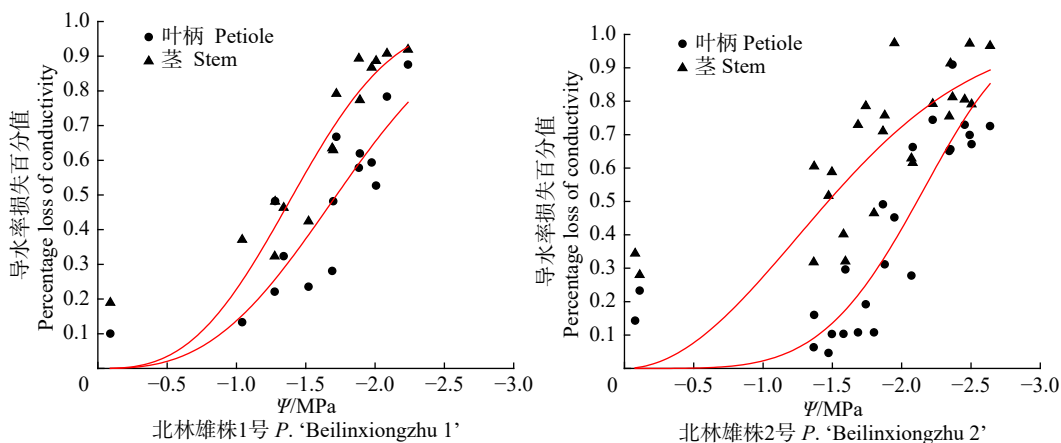


图 2 两种树种的茎、叶柄脆弱性曲线图

Fig. 2 Vulnerability curves of stem and petiole of two tree species

表 2 两种树种茎干、叶柄、叶导水率  $\Psi_{50}$  及叶片最大水力导度

Tab. 2 Stem, petiole, leaf hydraulic conductivity  $\Psi_{50}$  and the maximum leaf hydraulic conductivity of two tree species

树种 Tree species	$\Psi_{50}$ /MPa			叶片最大水力导度 Maximum leaf hydraulic conductivity ( $K_{l-max}$ )/ (mmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> ·MPa <sup>-1</sup> )
	茎干 Stem	叶柄 Petiole	叶 Leaf	
北林雄株1号 <i>P. 'Beilinxiongzhu 1'</i>	-1.41	-1.78	-1.36	12.50
北林雄株2号 <i>P. 'Beilinxiongzhu 2'</i>	-1.47	-2.12	-1.38	15.78

水势显著不同。但是在叶柄的  $\Psi_{50}$  值上, 北林雄株 1 号和北林雄株 2 号品种间差异比较大, 北林雄株 2 号的  $\Psi_{50}$  比北林雄株 1 号的值更低, 而在茎干的  $\Psi_{50}$  值上两者之间的差异不明显。

叶片水势测量值和叶片水力导度之间的关系, 构建了叶脆弱性曲线图, 其中北林雄株 1 号和北林雄株 2 号的曲线  $R^2$  值分别为 0.82 和 0.89(图 3)。取叶水势为 -0.2 MPa 时为叶片最大水力导度  $K_{l-max}$ , 两者的  $K_{l-max}$  分别为 12.50、15.78 mmol/(m<sup>2</sup>·s·MPa)。最大叶片水力导度的 50% 即为叶片的  $\Psi_{50}$  值, 北林雄株 1 号的  $\Psi_{50}$  为 -1.36 MPa, 北林雄株 2 号的  $\Psi_{50}$  为 -1.38 MPa。

结合茎干、叶柄和叶片的脆弱性曲线图, 三者之间  $\Psi_{50}$  值之间有一定的大小关系, 两种树种均为叶片 > 茎干 > 叶柄。这在一定程度上符合脆弱性分割假说, 叶片的值反映叶柄和叶脉的整个水运输网络的脆弱性。叶片的  $\Psi_{50}$  值最大, 栓塞脆弱性最高, 在

遇到干旱胁迫诱导的同等水势下, 叶片可能先发生栓塞, 水分损失以致于落叶, 保持主轴器官的水分。

### 2.3 功能性状之间的联系

连续监测了旱季的叶片的黎明前水势和正午水势, 结合上述的叶片的  $\Psi_{50}$  值, 水力安全裕度是正午叶片水势  $\Psi_{50}$  之间的差值, 这个指标量化了植物水力策略的保守程度。北林雄株 1 号的水力安全裕度为 -0.47 MPa, 北林雄株 2 号的水力安全裕度为 -0.34 MPa, 两者在旱季的叶最低水势都低于叶片  $\Psi_{50}$ 。从表 3 中可以看出, 两者的凌晨水势和正午水势很接近, 但是总体上北林雄株 2 号都略高于北林雄株 1 号。用皮尔森相关系数来评估这些变量之间的关系, 叶干物质含量与木材密度之间呈负相关, 比叶质量与叶干物含量之间呈负相关, 比叶质量和木材密度呈现正相关。另外比叶质量、密度与黎明前水势和正午水势值之间相关性不显著, 两种树种水势之间的相关性显著。

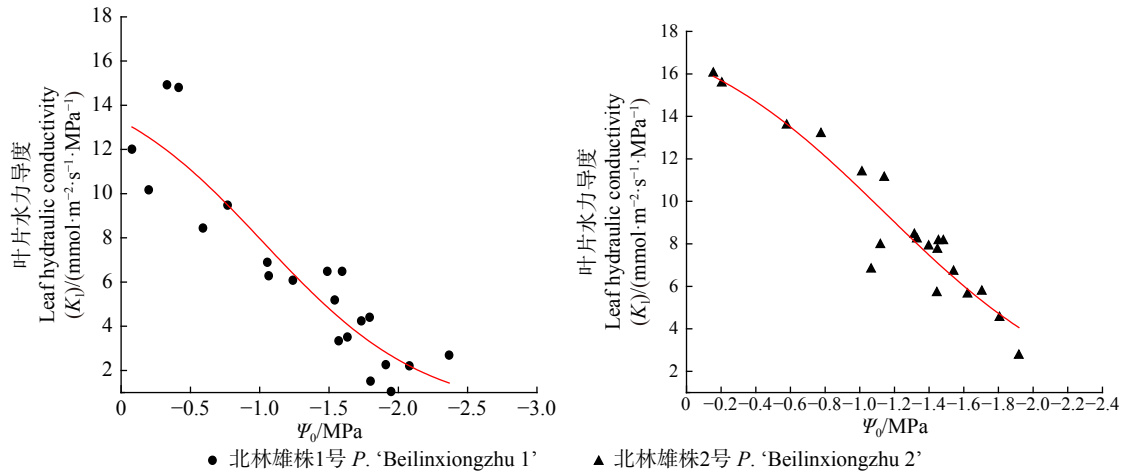


图3 两种树种的叶脆弱性曲线图

Fig. 3 Leaf vulnerability curves of two tree species

表3 两种树种的水势及功能性状

Tab. 3 Water potential and functional traits of two tree species

树种 Tree species	黎明前水势 Predawn water potential ( $\Psi_{pre}$ )/MPa	正午水势 Midday water potential ( $\Psi_{mid}$ )/MPa	木材密度 Wood density (WD)/(g·cm <sup>-3</sup> )	比叶质量 Specific leaf mass (LMA)/(g·cm <sup>-2</sup> )	叶干物质含量 Leaf dry matter content (LDMC)/(g·g <sup>-1</sup> )
北林雄株1号 <i>P. 'Beilinxiongzhu 1'</i>	-0.51 ± 0.19	-1.85 ± 0.14	0.30 ± 0.02	0.005 0 ± 0.000 2	0.320 ± 0.010
北林雄株2号 <i>P. 'Beilinxiongzhu 2'</i>	-0.48 ± 0.16	-1.70 ± 0.08	0.33 ± 0.03	0.006 0 ± 0.000 8	0.340 ± 0.012

### 3 讨 论

在本研究中发现两种树种的茎干,叶柄,叶片的脆弱性曲线中,叶片的 $\Psi_{50}$ 值最高,高于叶柄和茎干。表明对于这两种树种来说,当遇到极端干旱天气时,叶片会先发生栓塞,从而落叶,选择牺牲远端的器官来保持主轴器官的水分状态。因此,叶整体水平的水分运输阻力有可能保护根-茎-叶连续体中的木质部茎,使其不致达到其 $\Psi_{50}$ ,减少水分损失,从而避免产生更为灾难性的后果。这与脆弱性分割假说预测相同,叶片脱落可以阻止主轴器官中的水分流失,可以作为一种极端干旱时的水分保护的策略。

#### 3.1 水力安全裕度

水力安全裕度就是正午水势与叶片 $\Psi_{50}$ 之间的差值。水力安全裕度量化了植物水力策略的稳健程度,安全裕度较低的植物可能会经历大量的栓塞,因此会存在潜在的液压风险。长期监测栓塞形成的最小水势和安全水力裕度相结合能够提高森林生态系统的对气候变化响应的精度。裸子植物比被子植物更容易受到空穴化的影响,他们倾向于保持更大的安全裕度。Choat等<sup>[44]</sup>在全球范围内的调查,70%的木本被子植物的水分安全裕度都小于1 Mpa,甚至为负的水力安全裕度。刘存海等<sup>[45]</sup>人在对山杨(*P. davidiana*)、白桦(*Betula platyphylla*)和辽东栎

(*Quercus liaotungensis*)的水力结构研究中,其水力安全裕度也在这个范围内。本研究中北林雄株1号和北林雄株2号的水力安全裕度小于1 MPa,呈现负的水力安全裕度。表明两种树种具有较低的水力安全裕度,进而在应对干旱胁迫时,体内的水分输运系统会较容易导致栓塞,降低植物向叶片供水进行光合气体交换的能力,导致干旱落叶甚至死亡。

叶片的导水率是指单位水势差下,水分通过叶片的水流量。它是一个测量水分在叶片中传输效率的生理指标,能够反映植物水分传导效率<sup>[46]</sup>。叶片水容反映的是缓冲叶片水势波动的能力,能够在一定程度上反应植物叶片储存水的能力<sup>[47]</sup>。两者之间的关系在一定程度上表征出植物对于抗旱的能力和协调关系<sup>[48]</sup>,在结果中,北林雄株1号的水容和 $K_1$ 都高于北林雄株2号,表明在北林雄株1号在遇到干旱胁迫时,其导水能力和维持水分的能力都会使其更好的度过干旱期,表现会比北林雄株2号好。

#### 3.2 功能性状之间的联系

水势梯度是水分在植物体内进行传输的动力所在,植物水分状况和水分运输能力与LCMD、LMA和木材密度有关。这些指标是比较容易获得的生理特征,能够表征的信息也很多。具有较高的木材密度的植物表现出更高的茎的抗空穴化的特性<sup>[49]</sup>,具有较高的LMA的树种也表现出更长的叶片寿命和

较低的最大光合速率<sup>[50]</sup>。较高的 LCMD 为叶片水力系统提供了更多的碳<sup>[51]</sup>。本研究的数据表明两种树种的 LMA、LCMD 与木材密度有相关关系, 与先前的研究一致。木材密度高的树种, 具有较高的比叶面积, 较低的叶干物质含量, 表现出较大的茎叶结构利用效率, 而木材密度较低的树种具有较低的比叶面积, 较高的 LCMD, 可以以安全结构为代价最大限度地获取资源。Simonin 等<sup>[52]</sup>人将以前公布的数据进行整合, LMA 在 0.002 4 ~ 0.077 2 g/cm<sup>2</sup> 之间, 而在本研究中北林雄株 1 号和北林雄株 2 号的 LMA 分别为(0.005 0 ± 0.000 2)g/cm<sup>2</sup>、(0.006 0 ± 0.000 8) g/cm<sup>2</sup>, 数值较低, 叶片的寿命相对较短, 容易发生落叶。不同树种的木材密度差异很大, Delzon 等对 40 种针叶植物的木材密度进行测定, 其范围为 0.37 ~ 0.75 g/cm<sup>3</sup>, 而两种毛白杨的木材密度的分别为 (0.30 ± 0.02)g/cm<sup>3</sup>、(0.33 ± 0.03)g/cm<sup>3</sup>, 相对裸子植物的木材密度较低<sup>[49]</sup>; Chave 等<sup>[53]</sup>收集的全球被子植物的木材密度中, 其范围在 0.24 ~ 0.96 g/cm<sup>3</sup> 之间, 银白杨(*P. alba*)、毛果杨(*P. trichocarpa*)的木材密度分别为 0.44 g/cm<sup>3</sup>、0.31 g/cm<sup>3</sup>, 三倍体毛白杨基本密度在 0.24 ~ 0.28 g/cm<sup>3</sup>, 与测量的毛白杨结果相近, 而相对与大多数被子植物, 其木材密度相对较低。然而较高的木材密度不一定就能很好地应对干旱<sup>[54]</sup>, 毛白杨表现出干旱诱导的叶片脱落来回避干旱的策略。

## 4 结 论

本研究测量并计算了毛白杨代表树种北林雄株 1 号和北林雄株 2 号的水力安全裕度, 木材密度以及茎干、叶柄和叶片的  $\Psi_{50}$  值等参数。毛白杨木材密度较小, 水力安全裕度较低,  $\Psi_{50}$  值较高都说明比较而言, 其抵抗木质部栓塞能力不强, 水输运系统较脆弱。而叶片的  $\Psi_{50}$  值高于茎干和叶柄, 依据植物分割学说, 说明干旱胁迫时叶片会首先栓塞, 从而切断水输运通道, 最后虽然会导致叶片干枯掉落但却能保持主轴器官的水分, 从而避免了整棵树木死亡, 为叶片复水重生奠定了条件。所以毛白杨既能在水肥充足的条件下快速输送水分和养分, 又能在偶发的比较极端的干旱条件下通过落叶来保持生存。从而揭示了毛白杨在极端干旱季节把落叶作为一种抵御干旱的措施的可能性, 为毛白杨的抗旱机制以及品种选择提供实验依据。

### 参 考 文 献

- [1] Chen S, Wang S, Hüttermann A, et al. Xylem abscisic acid accelerates leaf abscission by modulating polyamine and ethylene synthesis in water-stressed intact poplar[J]. *Trees*, 2002, 16(1): 16–22.
- [2] González-Carranza Z H, Lozoya-Gloria E, Roberts J A. Recent developments in abscission: shedding light on the shedding process[J]. *Trends in Plant Science*, 1998, 3(1): 10–14.
- [3] Fini A, Bellasio C, Pollastri S, et al. Water relations, growth, and leaf gas exchange as affected by water stress in *Jatropha curcas*[J]. *Journal of Arid Environments*, 2013, 89: 21–29.
- [4] Zhang S B, Wen G J, Yang D X. Drought-induced mortality is related to hydraulic vulnerability aegmentation of tree species in a savanna ecosystem[J]. *Forests*, 2019, 10(8): 697.
- [5] Zimmermann M H. Xylem structure and the ascent of sap[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1983: 37–53.
- [6] Sperry J S, Love D M. What plant hydraulics can tell us about responses to climate-change droughts[J]. *New Phytologist*, 2015, 207(1): 14–27.
- [7] Tyree M T, Zimmermann M H. Xylem structure and the ascent of sap[M]. Berlin: Springer-Verlag, 2002: 49–88.
- [8] Passioura J B. Physiological plant ecology (II): water relations and carbon assimilation[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1982: 5–33.
- [9] Tyree M T, Cochard H, Cruiziat P, et al. Drought-induced leaf shedding in walnut: evidence for vulnerability segmentation[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1993, 16(7): 879–882.
- [10] Elliott S, Baker P J, Borchert R. Leaf flushing during the dry season: the paradox of Asian monsoon forests[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2006, 15(3): 248–257.
- [11] Rojas-Jiménez K, Holbrook N M, Gutiérrez-Soto M V. Dry-season leaf flushing of *Enterolobium cyclocarpum* (ear-pod tree): above- and belowground phenology and water relations[J]. *Tree Physiology*, 2007, 27(11): 1561–1568.
- [12] Charrier G, Torres-Ruiz J M, Badel E, et al. Evidence for hydraulic vulnerability segmentation and lack of xylem refilling under tension[J]. *Plant Physiology*, 2016, 172(3): 1657–1668.
- [13] Jin Y, Wang C, Zhou Z. Conifers but not angiosperms exhibit vulnerability segmentation between leaves and branches in a temperate forest[J]. *Tree Physiology*, 2018, 39(3): 454–462.
- [14] Hochberg U, Windt C W, Ponomarenko A, et al. Stomatal closure, basal leaf embolism, and shedding protect the hydraulic integrity of grape stems[J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(2): 764–775.
- [15] Salleo S, Nardini A, Gullo M A L, et al. Changes in stem and leaf hydraulics preceding leaf shedding in *Castanea satival* L.[J]. *Biologia Plantarum*, 2002, 45(2): 227–234.
- [16] Brodrribb T J, Holbrook N M. Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest[J]. *New Phytologist*, 2003, 158(2): 295–303.
- [17] Brodrribb T J, Holbrook N M, Gutierrez M V. Hydraulic and photosynthetic co-ordination in seasonally dry tropical forest trees[J]. *Plant Cell & Environment*, 2002, 25(11): 1435–1444.
- [18] Brodrribb T J, Holbrook N M. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132(4): 2166–2173.
- [19] Brodrribb T J, Holbrook N M. Leaf physiology does not predict

- leaf habit; examples from tropical dry forest[J]. *Trees*, 2005, 19(3): 290–295.
- [20] Brodribb T J, Cochard H. Hydraulic failure defines the recovery and point of death in water-stressed conifers[J]. *Plant Physiology*, 2009, 149(1): 575–584.
- [21] Wolfe B T S, Kursar T A. Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis[J]. *New Phytologist*, 2016, 212(4): 1007–1018.
- [22] 殷笑寒, 郝广友. 长白山阔叶树种木质部环孔和散孔结构特征的分化导致其水力学性状的显著差异[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 352–360.
- Yin X H, Hao G Y. Divergence between ring- and diffuse-porous wood types in broadleaf trees of Changbai Mountains results in substantial differences in hydraulic traits[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(2): 352–360.
- [23] 左力翔, 李俊辉, 李秧秧, 等. 散孔材与环孔材树种枝干、叶水力学特性的比较研究[J]. *生态学报*, 2012, 32(16): 5087–5094.
- Zuo L X, Li J H, Li Y Y, et al. Comparison of hydraulic traits in branches and leaves of diffuse and ring-porous species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(16): 5087–5094.
- [24] 于萌萌, 张新建, 袁凤辉, 等. 长白山阔叶红松林三种树种树干液流特征及其与环境因子的关系[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(7): 1707–1714.
- Yu M M, Zhang X J, Yuan F H, et al. Characteristics of sap flow velocities for three tree species in a broad-leaved Korean pine forest of Changbai Mountain, in relation to environmental factors[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(7): 1707–1714.
- [25] Hasanuzzaman M, Shabala L, Brodribb T J, et al. Understanding physiological and morphological traits contributing to drought tolerance in barley[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2019, 205(2): 129–140.
- [26] Brodribb T J, Brodersen C R, Duursma R A, et al. Triggers of tree mortality under drought[J]. *Nature*, 2018, 558: 531–539.
- [27] 党维, 姜在民, 李荣, 等. 6个树种1年生枝木质部的水力特征及与栓塞修复能力的关系[J]. *林业科学*, 2017, 53(3): 49–59.
- Dang W, Jiang Z M, Li R, et al. Relationship between hydraulic traits and refilling of embolism in the xylem of one-year-old twigs of six tree species[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2017, 53(3): 49–59.
- [28] 张海昕, 李姗, 张硕新, 等. 4个杨树无性系木质部导管结构与栓塞脆弱性的关系[J]. *林业科学*, 2013, 49(5): 54–61.
- Zhang H X, Li S, Zhang S X, et al. Relationships between xylem vessel structure and embolism vulnerability in four *Populus* clones[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2013, 49(5): 54–61.
- [29] 刘萌萌. 水杉和柳杉抗栓塞能力与管胞解剖结构及机械特性的关系[J]. *西北植物学报*, 2017, 37(4): 744–750.
- Liu M M. Relationship between cavitation resistance and tracheid anatomy & mechanical traits in *Metasequoia glyptostroboides* and *Cryptomeria fortunei*[J]. *Acta Botanica Boreall-Occidentalia Sinica*, 2017, 37(4): 744–750.
- [30] 龚容, 高琼. 叶片结构的水力学特性对植物生理功能影响的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(3): 300–308.
- Gong R, Gao Q. Research progress in the effects of leaf hydraulic characteristics on plant physiological functions[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(3): 300–308.
- [31] Hochberg U, Albuquerque C, Rachmilevitch S, et al. Grapevine petioles are more sensitive to drought induced embolism than stems: evidence from in vivo MRI and microcomputed tomography observations of hydraulic vulnerability segmentation[J]. *Plant Cell and Environment*, 2016, 39(9): 1886–1894.
- [32] Hochberg U, Ponomarenko A, Zhang Y J, et al. Visualizing embolism propagation in gas-injected leaves[J]. *Plant Physiology*, 2019, 180(2): 874–881.
- [33] Xiao L H, Yang G, Zhang L C, et al. The resurrection genome of *Boea hygrometrica*: a blueprint for survival of dehydration[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(18): 5833–5837.
- [34] 代永欣, 王林, 王延书, 等. 摘叶造成的碳限制对刺槐碳素分配和水力学特性的影响[J]. *植物科学学报*, 2017, 35(5): 750–758.
- Dai Y X, Wang L, Wang Y S, et al. Effects of defoliation-induced carbon limitation on carbon allocation and hydraulic architecture of *Robinia pseudoacacia* Linn. seedlings[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(5): 750–758.
- [35] 王林, 代永欣, 郭晋平, 等. 刺槐苗木干旱胁迫过程中水力学失败和碳饥饿的交互作用[J]. *林业科学*, 2016, 52(6): 1–9.
- Wang L, Dai Y X, Guo J P, et al. Interaction of hydraulic failure and carbon starvation on *Robinia pseudoacacia* seedlings during drought[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, 52(6): 1–9.
- [36] 安玉艳, 梁宗锁. 极端干旱条件下杠柳的落叶相对休眠-复水复苏型生存策略(英文)[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(12): 2522–2531.
- An Y Y, Liang Z S. Survival strategy of *Periploca sepium* under extremely drought conditions: being relative dormant and quick resuscitation (English)[J]. *Acta Botanica Boreall-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(12): 2522–2531.
- [37] 黄智慧. 毛白杨分布区气候区划的研究[J]. *北京林业大学学报*, 1992, 14(增刊3): 26–32.
- Huang Z H. Study on the climatic division of *Populus tomentosa* distribution area[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 1992, 14(Suppl.3): 26–32.
- [38] Tyree M T, Hammel H T. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1972, 23(1): 267–282.
- [39] Schulte P J, Hinkley T M. A comparison of pressure-volume curve data analysis techniques[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1985, 36(10): 1590–1602.
- [40] Sack L, Frolle K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees[J]. *Ecology*, 2006, 87(2): 483–491.
- [41] Sperry J S, Donnelly J R, Tyree M T. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1988, 11(1): 35–40.



- [42] 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 & Environment*, 2010, 30(5): 559–569.
- [43] Williamson G B, Wiemann M C. Measuring wood specific gravity...correctly[J]. *American Journal of Botany*, 2010, 97(3): 519–524.
- [44] Choat B, Jansen S, Brodribb T J, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought[J]. *Nature*, 2012, 491: 752–755.
- [45] 刘存海, 李秧秧, 陈伟月, 等. 子午岭林区3种典型树木的水力结构特性比较[J]. *西北植物学报*, 2014, 34(4): 835–842.
- Liu C H, Li Y Y, Chen W Y, et al. Hydraulic architecture of three typical woody plants in Ziwuling Forest Zone on the Loess Plateau[J]. *Acta Botanica Boreall-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(4): 835–842.
- [46] Sack L, Holbrook N M. Leaf hydraulics[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 361–381.
- [47] Lamont B B, Lamont H C. Utilizable water in leaves of 8 arid species as derived from pressure-volume curves and chlorophyll fluorescence[J]. *Physiologia Plantarum*, 2000, 110(1): 64–71.
- [48] Zwieniecki M A, Brodribb T J, Holbrook N M. Hydraulic design of leaves: insights from rehydration kinetics[J]. *Plant Cell and Environment*, 2007, 30(8): 910–921.
- [49] Delzon S, Douthe C, Sala A, et al. Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding[J]. *Plant Cell and Environment*, 2010, 33(12): 2101–2111.
- [50] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428: 821–827.
- [51] 金鹰, 王传宽. 九种不同材性的温带树种叶水力性状及其权衡关系[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(7): 702–710.
- Jin Y, Wang C K. Leaf hydraulic traits and their trade-offs for nine Chinese temperate tree species with different wood properties[J]. *Chinese Journal Plant Ecology*, 2016, 40(7): 702–710.
- [52] Simonin K A, Limm E B, Dawson T E. Hydraulic conductance of leaves correlates with leaf lifespan: implications for lifetime carbon gain[J]. *New Phytologist*, 2012, 193(4): 939–947.
- [53] Chave J, David D, Jansen S, et al. Towards a worldwide wood economics spectrum[J]. *Ecology Letters*, 2009, 12(4): 351–366.
- [54] Hoffmann W A, Marchin R M, Abit P, et al. Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought[J]. *Global Change Biology*, 2011, 17(8): 2731–2742.

(责任编辑 范娟 崔艳红  
责任编辑委 孟平)