



南亚热带山地常绿阔叶林树种木质部经济学谱分析

甘晶僊, 张峰, 黄冬柳, 朱师丹

引用本文:

甘晶僊, 张峰, 黄冬柳, 等. 南亚热带山地常绿阔叶林树种木质部经济学谱分析[J]. *热带亚热带植物学报*, 2025, 33(2): 131–139.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4863>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

鼎湖山锥栗木质部形成及其对气候的响应

Xylem Formation and Response to Climate of *Castanea henryi* in Dinghushan Mountain

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 445–454 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4204>

樟科幼树水分生理特征的种间差异和相关性分析

Interspecific Comparisons and Correlation Analysis of Water Physiological Characteristics of Tree Saplings of Lauraceae

热带亚热带植物学报. 2018, 26(5): 457–464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3850>

亚热带常绿阔叶林89种木本植物一级根碳氮浓度变异规律

Variation Patterns in C and N Concentrations in the First-order Roots of 89 Woody Species in Subtropical Evergreen Broad-leaved Forest

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 474–482 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4372>

树木木质部生长动态及其调节机制研究进展

Research Progresses on Xylem Formation Dynamics and Its Regulation Mechanism

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 541–547 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4101>

南亚热带森林2种菌根类型树木水分传导和养分利用策略的对比研究

Comparison Studies on Water Transport and Nutrient Acquisition of Trees with Different Mycorrhiza Types in Subtropical Forest

热带亚热带植物学报. 2021, 29(6): 589–596 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4385>

向下翻页，浏览PDF全文

南亚热带山地常绿阔叶林树种木质部经济学谱分析

甘晶僖, 张峰, 黄冬柳, 朱师丹*

(广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 广西高校亚热带人工林培育与利用重点实验室, 南宁 530004)

摘要: 南亚热带中山地带的山地常绿阔叶林(简称山地林)具有重要的生态价值, 但是对山地林树种的环境适应策略仍缺乏了解。该研究基于南亚热带山地林固定监测样地, 对 25 种代表性常绿树种的木质部解剖结构、饱和含水量、机械强度以及水力结构等性状进行测定, 分析木质部经济学谱系, 阐明山地林树种的生理生态策略。结果表明, 边材比导率与导管密度和导管腔比例显著相关, 但是其他木质部结构特征与生理功能之间无直接的对应关系, 缺乏共同的结构基础导致木质部水力学性状、饱和含水量和机械强度之间无显著的相关性。因此, 山地林树种不支持木质部经济学谱系关系。边材比导率和栓塞抗性之间无权衡关系, 可能与山地林较低的环境选择压力有关。群落重要值较高的树种具有较低的木材密度以及较高的边材比导率和饱和含水量, 说明提高木质部水分运输能力和储水能力有利于适应山地环境。该研究揭示了山地林常绿树种木质部性状组合的多样性, 有利于树种共存和应对环境变化。

关键词: 解剖结构; 机械强度; 水力学; 木材密度; 饱和含水量

doi: 10.11926/jtsb.4863

CSTR:32235.14.jtsb.4863

Analysis of Xylem Economic Spectrum of Evergreen Broad-leaved Forest Tree Species in South Subtropical Mountain

GAN Jingxi, ZHANG Feng, HUANG Dongliu, ZHU Shidan*

(Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Guangxi Colleges and Universities Key Laboratory for Cultivation and Utilization of Subtropical Forest Plantation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract: The montane evergreen broad-leaved forest in the south subtropical zone has important ecological value, but the environment adaptation strategies of montane forest species are still not well understood. Based on the fixed monitoring plots of south subtropical mountain forest, xylem anatomical structure, saturated water content, mechanical strength and hydraulic structure of 25 representative evergreen tree species were determined, xylem economic spectrum was analyzed, and physiological and ecological strategies of tree species in mountain forest were clarified. The results showed that the specific conductivity of sapwood was significantly correlated with the vessel density and the proportion of vessel cavities, but there was no direct correspondence between other xylem structural characteristics and physiological functions. The lack of common structural basis led to no significant correlation between xylem hydraulic properties, saturated water content and mechanical strength. Therefore, the tree species in the mountain forest do not support the xylem economic pedigree. There was no tradeoff between sapwood specific conductivity and embolic resistance, which may be related to the lower environmental selection pressure in mountain forest. The tree species with higher community importance value had lower wood density and higher sapwood specific conductivity and saturated water content, indicating that improving xylem water transport capacity and water storage capacity was conducive to adapting to the mountain

收稿日期: 2023-10-24 接受日期: 2023-11-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171502)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32171502).

作者简介: 甘晶僖(1997年生), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: 954197624@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhushidan@gxu.edu.cn

environment. This study revealed the diversity of xylem character combinations of evergreen tree species in mountain forest, which is conducive to tree species coexistence and coping with environmental changes.

Key words: Anatomical structure; Mechanical strength; Hydraulics; Wood density; Saturated water content

树木的茎具有支撑、运输以及储存等功能^[1], 由于资源的有限性, 不同功能之间存在权衡关系^[2]。木质部经济学谱系(wood economic spectrum, WES)描述了木质部一系列功能性状的权衡关系^[3], 反映了植物对所处环境的适应策略^[4-5]。其中, 木材密度综合反映了机械支撑的碳投入和水力效率, 是解释茎资源利用策略的中心特征^[6]。研究表明木材密度较低的树种具有较低的机械强度以及较高的木质部导水率, 从而生长速度较快, 但对逆境的耐受性较低^[7-8]。因此, 木质部经济学谱系与植物的生长、分布和死亡等生态学表现密切相关, 是理解木本植物的环境适应性的重要内容^[9]。

南亚热带东部湿润区森林类型丰富, 生态系统服务价值高, 是我国重要的生态功能区^[10]。其中, 山地常绿阔叶林主要分布在海拔 1 000~1 500 m 的中山地带, 优势科包括山茶科(Theaceae)、壳斗科(Fagaceae)、樟科(Lauraceae)等^[11]。与较低海拔的季风常绿阔叶林不同, 南亚热带山地林在冬季会经历多次寒潮天气, 树枝会发生结冰现象^[12], 引起冻害或生理干旱^[13]。另外, 枝条结冰后重量增加, 枝条被压致弯曲; 当超过承受的限度后, 枝干便会折断^[14]。因此, 山地常绿阔叶林树种可能在木质部结构和功能上具有一系列适应性的特征以耐受冰冻胁迫。南亚热带山地雨雾较多, 水分充足, 但是在全球变化背景下, 南亚热带地区的气候趋于干热化^[15]。山地生态系统可能对环境变化较为敏感^[16], 但是目前对山地林树种水分生理生态的研究还很缺乏。因此, 通过分析南亚热带山地林树种的木质部经济学谱系, 可为阐明它们的生理生态适应策略以及对环境变化的响应机制提供新的认识^[17]。

本研究基于南亚热带山地常绿阔叶林固定监测样地, 选取 25 种典型树种(群落重要值最高和最低兼有), 测定其枝条木质部解剖结构、饱和含水量、机械强度、水力结构等性状, 分析山地林树种木质部经济学谱系, 假设山地林树种木质部呈显著的谱系关系, 即机械抗性、木质部导水率和饱和含水量之间权衡, 且导水率和抗栓塞能力之间权衡; 还分析木质部性状与树种重要值之间的相关性, 假设优势树种趋于具有较高的机械强度和抗栓塞能力以

适应南亚热带山地环境。

1 材料和方法

1.1 研究样地概况

本研究样地位于广西大明山国家级自然保护区的山地常绿阔叶林固定监测样地(23°30'11" N, 108°26'27" E), 海拔 1 225 m, 面积为 1 hm² (100 m×100 m)。受亚热带山地季风气候影响, 年降雨量 2 630.1 mm, 主要集中在 6 月—8 月。年均温 15.1 °C, 最热月均温 21.9 °C, 最冷月均温 5.8 °C; 在 12 月—翌年 2 月经历多次寒潮天气, 极端最低温 -6.0 °C^[18], 土壤类型为山地黄壤, 有机质层深度为 15 cm, pH 值为 3.55~4.34^[19]。植物群落冠层高度 8~12 m, 层次明显。乔木层优势种为黄杞(*Engelhardia roxburghiana*)、银木荷(*Schima argentea*)、水仙柯(*Lithocarpus naiadarum*)等, 林下层灌木以瑞木(*Corylopsis multiflora*)、深山含笑(*Michelia maudiae*)和猴头杜鹃(*Rhododendron simiarum*)等乔木幼树为主。

1.2 材料

根据群落学调查数据, 本研究选取 25 种典型的常绿阔叶树种作为研究对象(表 1)。每树种选择 5 株成熟健康个体进行测定, 其大小参考群落平均胸径, 并计算重要值^[20]。所有性状测定均在 2022 年生长季完成。

1.3 方法

1.3.1 最大导管长度、边材比导率和枝条脆弱性曲线

8 月 5 日凌晨剪取树木顶端健康枝条(长约 1.5~2 m, 每树种于 5 株个体上共取 30 根)。切口用湿纸巾包住保持湿润, 放入不透光袋中带回实验室。首先用注气法测最大导管长度^[21], 然后选取分支少、直径均匀的枝条, 在水下将枝条剪短(通常为 1.2 倍最大导管长度, 若枝条产生粘液, 可适当剪短), 剪去枝条上的叶片, 在叶柄切口滴上 502 胶水, 待干后用 Parafilm 封口膜封住。将枝条接入冲洗装置, 压力为 0.2 MPa, 溶液为 20 mmol/L 的 KCl 溶液, 冲洗时间为 30 min。待枝条导管中的气泡完全去除后, 将枝条连接带有流量计(Liqui-Flow L13-AAD-11-K-10S; Bronkhorst, Ruurlo, Netherlands)的导水率测定

表1 25种山地常绿阔叶林树种的平均胸径(DBH)、树高(H)和重要值(IV)

Table 1 Average diameter at breast-height (DBH), height (H) and importance value (IV) of 25 montane evergreen broad-leaved tree species

植物 Species	科 Family	DBH (cm)	H (m)	IV
银木荷 <i>Schima argentea</i>	山茶科 Theaceae	10.31±0.10	8.40±0.05	8.98
瑞木 <i>Corylopsis multiflora</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae	3.39±0.03	4.98±0.03	7.01
黄杞 <i>Engelhardia roxburghiana</i>	胡桃科 Juglandaceae	9.35±0.17	7.64±0.09	3.71
丝栗栲 <i>Castanopsis fargesii</i>	壳斗科 Fagaceae	8.34±0.55	7.33±0.25	3.16
深山含笑 <i>Michelia maudiae</i>	木兰科 Magnoliaceae	6.10±0.13	6.46±0.08	2.80
弯蒴杜鹃 <i>Rhododendron henryi</i>	杜鹃花科 Ericaceae	5.49±0.15	5.56±0.08	2.74
甜槠 <i>Castanopsis eyrei</i>	壳斗科 Fagaceae	12.21±0.03	8.51±0.12	2.39
五列木 <i>Pentaphylax euryoides</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	7.12±0.14	7.74±0.09	2.32
黄丹木姜子 <i>Litsea elongata</i>	樟科 Lauraceae	4.12±0.09	5.63±0.06	1.95
大头茶 <i>Polyspora axillaris</i>	山茶科 Theaceae	7.14±0.15	7.56±0.08	1.83
树参 <i>Dendropanax dentiger</i>	五加科 Araliaceae	8.95±0.27	7.51±0.11	1.79
软皮桂 <i>Cinnamomum liangii</i>	樟科 Lauraceae	7.09±0.18	7.49±0.12	1.74
黄背青冈 <i>Quercus poilanei</i>	壳斗科 Fagaceae	6.76±0.14	6.33±0.08	1.65
短序润楠 <i>Machilus breviflora</i>	樟科 Lauraceae	7.82±0.17	7.98±0.11	1.63
乔木茵芋 <i>Skimmia arborescens</i>	芸香科 Rutaceae	5.96±0.43	5.87±0.34	1.35
杨梅 <i>Morella rubra</i>	杨梅科 Myricaceae	16.23±0.66	8.90±0.22	1.23
红花荷 <i>Rhodoleia championii</i>	金缕梅科 Hamamelidaceae	6.41±0.15	6.58±0.08	1.17
基脉润楠 <i>Machilus decursinervis</i>	樟科 Lauraceae	6.40±0.18	6.51±0.12	1.13
猴头杜鹃 <i>Rhododendron simiarum</i>	杜鹃花科 Ericaceae	4.13±0.13	4.55±0.07	1.03
厚叶红淡比 <i>Cleyera pachyphylla</i>	五列木科 Pentaphylacaceae	4.86±0.17	5.61±0.09	0.88
日本杜英 <i>Elaeocarpus japonicus</i>	杜英科 Elaeocarpaceae	5.49±0.15	6.70±0.11	0.81
光叶石楠 <i>Photinia glabra</i>	蔷薇科 Rosaceae	6.71±0.69	7.48±0.38	0.38
三花冬青 <i>Ilex triflora</i>	冬青科 Aquifoliaceae	6.98±0.31	7.05±0.21	0.26
微毛山矾 <i>Symplocos wikstroemiifolia</i>	山矾科 Symplocaceae	6.68±0.49	7.31±0.32	0.11
厚斗柯 <i>Lithocarpus elizabethiae</i>	壳斗科 Fagaceae	6.59±1.30	7.08±0.71	0.09

装置^[22], 使用流量分析程序 FlowDDE (v. 4.81)和 FlowPlot (v. 3.35)进行测定, 流速平稳后计数, 枝条最大导水率 $[k_h, \text{kg}/(\text{m}\cdot\text{MPa}\cdot\text{s})]=F/(\text{dp}/\text{dx})$, 式中, F 为每秒流经枝条样品的水流量(kg/s), dp/dx 为单位长度的枝条的压力梯度(MPa/m)。将测完最大导水率的枝条剥去树皮, 测量中部木质部和髓部的长、短轴, 计算边材横截面积(A_s, m^2)。因测定技术原因, 五列木(*Pentaphylax euryoides*)无法准确测定水流量, 故该种导水率数据缺失。边材比导率 $[k_s, \text{kg}/(\text{m}\cdot\text{MPa}\cdot\text{s})]=k_h/A_s$ 。

利用自然干燥法测定枝条脆弱性曲线^[23-24], 将枝条放于实验室内空旷处自然晾干(26 °C), 用不透光自封袋包住每根枝条上下两端各一片健康完整叶片。自然干燥的过程中, 每隔一定时间(根据植物失水速率确定)将1株枝条放入不透光袋中进行平衡, 约为2 h(水势越低, 时间适当延长)。用压力室水势仪(PMS, Corvallis, Oregon, USA)测定包裹叶片的水势, 若水势差小于0.2 MPa, 则可视为枝条水势平衡, 且叶片水势等同木质部水势(Ψ_x)。利用导

水率测定装置测定木质部实际导水率(k_i), 再将该枝条冲洗后测定最大导水率(k_{max})。导水率损失率(PLC, %)= $100\times(k_{\text{max}}-k_i)/k_{\text{max}}$ 。

每树种在自然干燥过程中得到的一系列 Ψ_x 和对应的PLC, 利用SigmaPlot 12.5中的Sigmoid方程拟合可得脆弱性曲线。计算出PLC为50%时的水势(P_{50}, MPa), 反映木质部的栓塞抗性^[25]。

1.3.2 木材密度、枝条饱和含水量和解剖结构

在每树种的5株个体上截取小段枝条(直径约8 mm, 长约4 cm), 将树皮去掉, 用刀劈成两半, 避开髓部, 仅保留边材。将边材泡在纯水中, 至水分饱和后取出, 将表面水分擦干, 测量饱和鲜重(SM, g), 再用排水法测量体积(V, cm^3)。最后将边材样品放入70 °C烘箱中烘72 h至恒重, 称量干重(DM, g)。木材密度($\text{WD}, \text{g}/\text{cm}^3$)= DM/V , 饱和含水量($\text{SWC}, \%$)= $(\text{SM}-\text{DM})/\text{DM}$ ^[26]。

新鲜边材样品放入FAA固定液(甲醛-乙酸-乙醇溶液)中浸泡至少2周(木材密度越大, 软化时间越长), 用滑走切片机(Leica SM2010R, Leica, Nusslock,

Germany)进行切片,切片厚度为 25 μm 。硬木材的切片易碎不完整,可用聚苯乙烯(乙酸乙酯和泡沫混合液)涂抹样品表面^[27]。蘸取粘合液(鸡蛋清和甘油的 1:1 混合液)将切片平贴在载玻片上,随后将切片依次进行以下步骤:(1) 放入乙酸乙酯中静置 30 min (如果没有使用聚苯乙烯涂抹切片,则此步骤可以省略);(2) 放入 1%番红溶液中染色 30 min (对于较难上色的切片适当延长时),然后放入 1%阿利新蓝溶液中染色 30 s (对于上色过快的切片适当缩减时间);(3) 依次放入浓度为 20%、40%、60%、100% 的酒精中洗去浮色,同时使切片脱水;(4) 滴入加拿大树胶将切片固定,即可完成切片制作。将切片置于光学显微镜(Leica DM 3000, Leica, Wetzlar, Germany)上观察,随机选取 5 个视野进行拍摄。利用 ImageJ 1.52 软件(www.imagej.nih.gov, USA)对照片进行分析处理^[28],获得导管腔比例(VLf, %)、导管壁比例(VWf, %)、射线薄壁细胞比例(RPf, %)、轴向薄壁细胞比例(APf, %)、总薄壁细胞比例(TPf, %)、纤维细胞比例(Ff, %)和导管密度(VD,

num./mm²)。导管水力直径($D_h, \mu\text{m}$)= $\sqrt[4]{\sum_{i=1}^n D^4 / N}$, 式

中, D 表示单个导管的直径, N 表示视野内的导管数量^[29]。

1.3.3 枝条机械强度

从每树种的 5 株个体上剪取直径 8 mm、长度 20 cm 的新鲜枝条,使用游标卡尺分别测量枝条样品的上、中、下端及其长短轴的直径。将样品水平放在微机控制电子万能试验机(WNS-100, Lian-Tai, Jinan, China)上,将所有读数清零,点击开始试验,试验机压头以 100 mm/min 的速度下降,在跨距中点部位施加垂直压力,接触到枝条后,仪器自动采集数据,当枝条发生形变至不能复原时力达到峰值,试验机自动停止,此时的压力值为 F 。所测树种中,因光叶石楠(*Photinia glabra*)的木材太硬,超出设备量程,故该种抗弯强度数据缺失。抗弯强度 $\sigma=M/W$ ^[30], 式中, M 为折断弯矩(N mm)= $F \times L/2$, L 为枝条长度(mm), F 为抗弯力(N); W 为抗弯截面模量(mm³)= $\pi D^3/32$, D 为枝条直径(mm)。

1.4 数据分析

利用 Microsoft Excel 软件将数据进行汇总。使用 Pearson 相关性分析枝条性状间的相关关系,首

先将实验均值和标准误数据导入 Origin 2022 中,调整好列属性后,再利用 Origin 中的 Simple Fit 插件进行标准曲线的拟合。热图是一种可通过色调和数值来显示和量化性状间相关系数的分析手段,是探索结构和功能之间复杂关系的有效方法。具体做法是将各性状数据导入 Origin 表格中,选定 Origin 中的 Correlation Plot 插件,选择 Pearson 算法进行其相关性计算。

2 结果和分析

2.1 木质部功能性状间的相关关系

WD 与 σ ($P<0.05$)和 SWC ($P<0.001$)之间存在显著相关关系,木材密度越大,抗弯强度越高,但是饱和含水量越低(图 1)。 P_{50} 和 k_s 与 σ 、WD 和 SWC 间的相关性均不显著($P>0.05$)。

2.2 木质部功能性状与解剖结构之间的相关关系

k_s 与 VD ($P<0.05$)、VWf ($P<0.01$)、VLf ($P<0.001$) 间存在显著的正相关关系(图 2)。 P_{50} 、SWC、 σ 和 WD 与解剖特征的相关性均不显著($P>0.05$; 图 2),表明各组织比例与功能间无显著的对应关系。

2.3 南亚热带常绿阔叶林树种重要值与木质部性状的相关关系

重要值与 k_s ($P<0.05$)、VLf ($P<0.05$)、SWC ($P<0.01$)间具有显著的正相关关系(图 3),与 WD ($P<0.05$)呈负相关关系(图 3),表明山地林优势种木材密度较低,具有较高的木质部导水率和较高的含水量。山地林树种的重要值与其他木质部解剖特征和功能性状均无显著相关性(表 2; $P>0.05$)。

3 讨论和结论

3.1 山地林树种的功能性状之间不存在木质部经济学谱系

与研究假设不符,本研究表明山地常绿阔叶林树种木质部功能性状之间无显著的相关性,不支持木质部经济学谱系的概念,原因在于木质部各组织比例与功能之间无直接的对应关系。例如,本研究表明纤维细胞比例和薄壁细胞比例之间显著权衡,但是抗弯强度与饱和含水量之间无显著相关性。水分除了储存在薄壁细胞外,还储存在导管、管胞、纤维和细胞间隙中,导致薄壁细胞比例与饱和含水

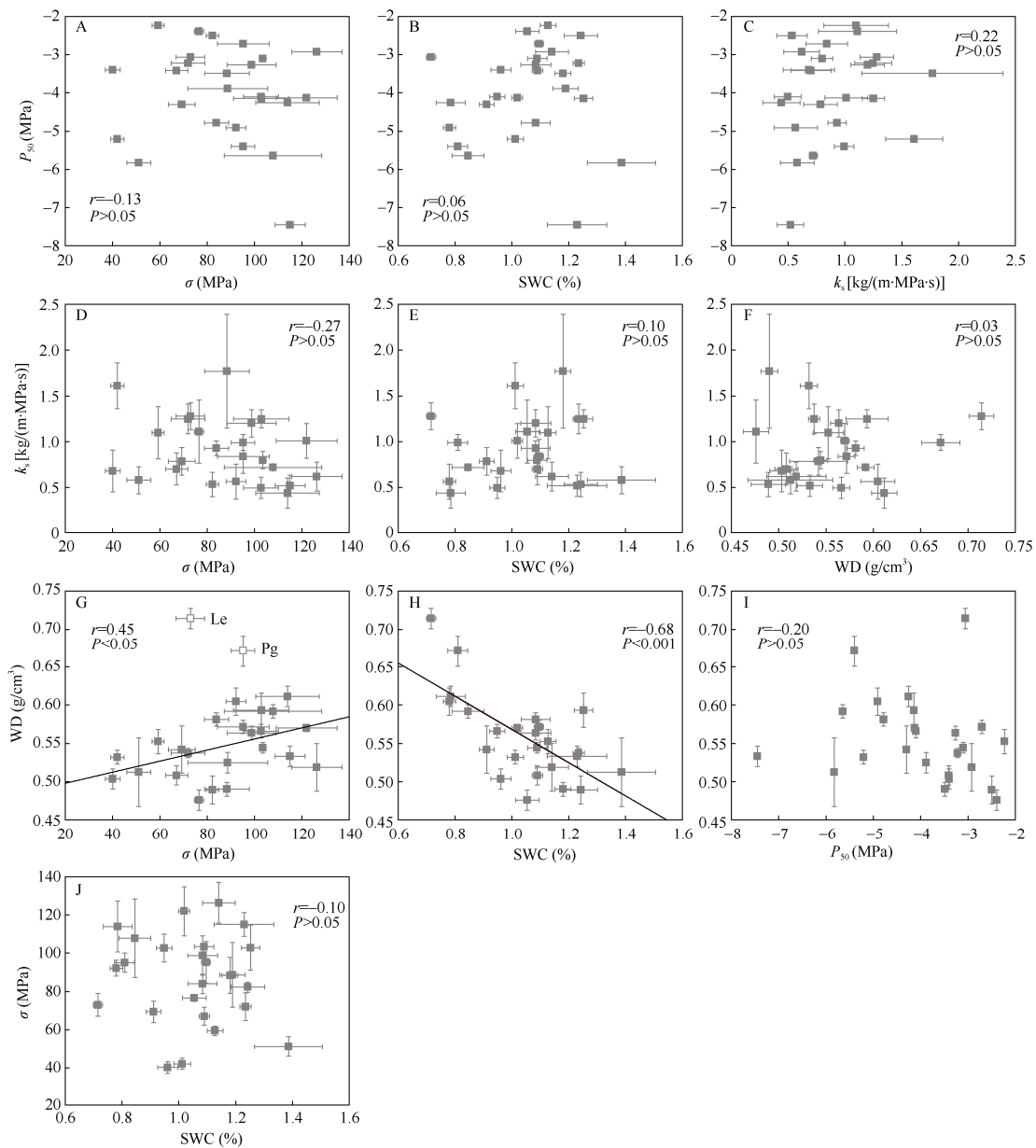


图 1 山地林树种抗栓塞能力(P_{50})、边材比导率(k_s)、木材密度(WD)、饱和含水量(SWC)、抗弯强度(σ)间的相关性。I 图中光叶石楠(*Photinia glabra*; Pg)和厚斗柯(*Lithocarpus elizabethiae*; Le)是异常值, 没有用于直线回归分析。

Fig. 1 Correlations among xylem tension at 50% loss of hydraulic conductivity (P_{50}), sapwood-specific hydraulic conductivity (k_s), wood density (WD), saturated water content (SWC), and bending strength (σ) across subtropical montane tree species. *Photinia glabra* and *Lithocarpus elizabethiae* are outliers and excluded from the regression line in Figure 1.

量不相关^[31-32]。此外, 纤维细胞比例跟抗弯强度关系也不显著。前期分析机械抗性与木质部特征的相关性研究表明除了纤维细胞外, 射线薄壁组织^[33]、细胞壁结构^[34]和化学成分^[35]都会影响机械抗性。对巴西热带季节性半落叶林 15 种乔木和 16 种藤本植物的研究表明, 在干物质密度不变的情况下, 相较于无气体的木材, 具有气体的木材的最小断裂直径更大, 木材内的气体与其生物力学功能密切相关^[36]。

总之, 木质部不同类型的组织的生物学功能并不是严格分离的, 而是存在广泛的重叠。

与较低海拔的季风常绿阔叶林相比^[37], 山地常绿阔叶林树种的木质部水分运输效率较低, 抗栓塞能力较高, 是对低纬度山地环境的适应。本研究中, 山地常绿阔叶林树种的水分运输效率与抗栓塞能力之间无显著权衡关系。水分运输效率与导管比例和导管密度显著正相关, 但是抗栓塞能力与木质部

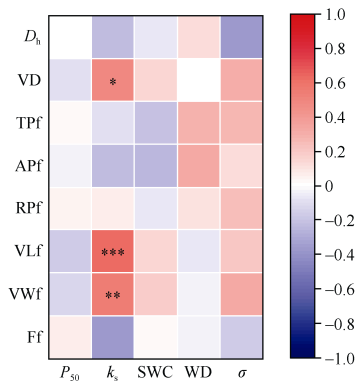


图 2 南亚热带山地林树种木质部功能性状与解剖结构之间的相关性系数。
 Dh: 导管水力直径; VD: 导管密度; TPf: 总薄壁细胞比例; APf: 轴向薄壁细胞比例; RPf: 射线细胞比例; VLf: 导管腔比例; VWf: 导管壁比例; Ff: 纤维细胞比例; P₅₀: 抗栓塞能力; k_s: 边材比导率; SWC: 枝条饱和含水量; WD: 木材密度; σ: 抗弯强度; *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001。下同
 Fig. 2 Pearson's correlation coefficients between functional traits and anatomical traits of subtropical montane tree species. Dh: Hydraulically-weighted vessel diameter; VD: Vessel density; TPf: Xylem total parenchyma fraction; APf: Axial parenchyma fraction; RPf: Ray parenchyma fraction; VLf: Vessel lumen fraction; VWf: Vessel wall fraction; Ff: Fiber fraction; P₅₀: Xylem tension at 50% loss of hydraulic conductivity; k_s: Sapwood-specific hydraulic conductivity; SWC: Saturated water content; WD: Wood density; σ: Bending strength. *: P<0.05; **: P<0.01; ***: P<0.001. The same below

各组织比例和导管结构均无相关性，因此两者缺乏共同的结构基础。最近研究报道纹孔膜厚度是栓塞抗性的关键决定因素^[38-39]。此外，导管群的多少或导管之间连接度可能会影响栓塞抗性^[40]。因此深入分析纹孔微结构可为栓塞抗性提供结构方面

的解释。水力学的权衡关系可能与环境选择压力有关^[41]，南亚热带山地常绿阔叶林并未遭受严重干旱胁迫，水力安全性较高，环境选择压力小^[42]。水力学性状与抗弯强度均无相关性。被子植物可以通过改变木质素含量来调整机械强度而不影响水力效率；或通过调整纹孔膜结构改变栓塞抗性，却不影响机械强度^[43]。对 5 种槭属(*Acer*)植物的研究也表明机械性能的差异是由于纤维腔的变化，水分运输效率并没有受到影响^[33]。

前期研究认为木材密度是木质部经济学谱系的中心指标^[3]，但是本研究表明山地林树种木材密度仅与饱和含水量和抗弯强度之间有显著相关关系。与本研究相似，来自热带森林的研究也表明木质部解剖结构和衍生的水力特征与木材密度之间不相关^[44]。此外，对新喀里多尼亚的 13 种热带雨林树种的研究表明木质部栓塞脆弱性也与木材密度无关，原因是在水分胁迫程度低的环境中，树种木质部缺乏来自运输安全的结构性投资的压力^[45]。对 10 种李属(*Prunus*)植物的研究也表明栓塞脆弱性与木材密度无关，仅与解剖结构(如导管间壁厚度)有关，表明加强导管壁有利于防止强负压下导管壁的内爆，以实现高的抗气穴化^[46]。

3.2 重要值高的山地林树种具有较高的运输效率和饱和含水量以及较低的木材密度

在亚热带山地林群落中，木材密度低、运输效率高的树种具有高的重要值。因为木材密度低的树种在木材上投入的碳更少^[47]，因此能够保持高生长速率，从而获得竞争优势^[48]。树种的群落重要值还与饱和含水量显著正相关，原因可能是山地常绿阔

表 2 25 种山地常绿阔叶林树种性状间的 Pearson 相关性分析

Table 2 Pearson's correlation coefficients among traits of 25 montane evergreen broad-leaved forest tree species

	P ₅₀	k _s	SWC	σ	WD	D _h	VD	TPf	APf	RPf	VLf	VWf	Ff
k _s	0.21												
SWC	0.06	0.15											
σ	-0.13	-0.25	-0.10										
WD	-0.20	-0.01	-0.68***	0.25									
D _h	0.00	-0.23	-0.07	-0.37	0.13								
VD	-0.09	0.49*	0.16	0.32	-0.01	-0.77***							
TPf	0.03	-0.09	-0.20	0.27	0.29	0.15	-0.02						
APf	-0.02	-0.23	-0.24	0.13	0.34	0.67***	-0.44*	0.64***					
RPf	0.06	0.07	-0.07	0.26	0.10	-0.34	0.32	0.79***	0.04				
VLf	-0.18	0.63***	0.15	0.20	-0.07	-0.59**	0.90***	0.03	-0.30	0.27			
VWf	-0.14	0.55**	0.19	0.33	-0.04	-0.63***	0.90***	-0.01	-0.31	0.23	0.94***		
Ff	0.07	-0.38	0.03	-0.17	-0.04	0.25	-0.62**	-0.57**	-0.12	-0.65***	-0.73***	-0.65***	
IV	-0.06	0.49*	0.30	-0.32	-0.43*	-0.01	0.22	0.06	0.00	0.08	0.45*	0.20	-0.30

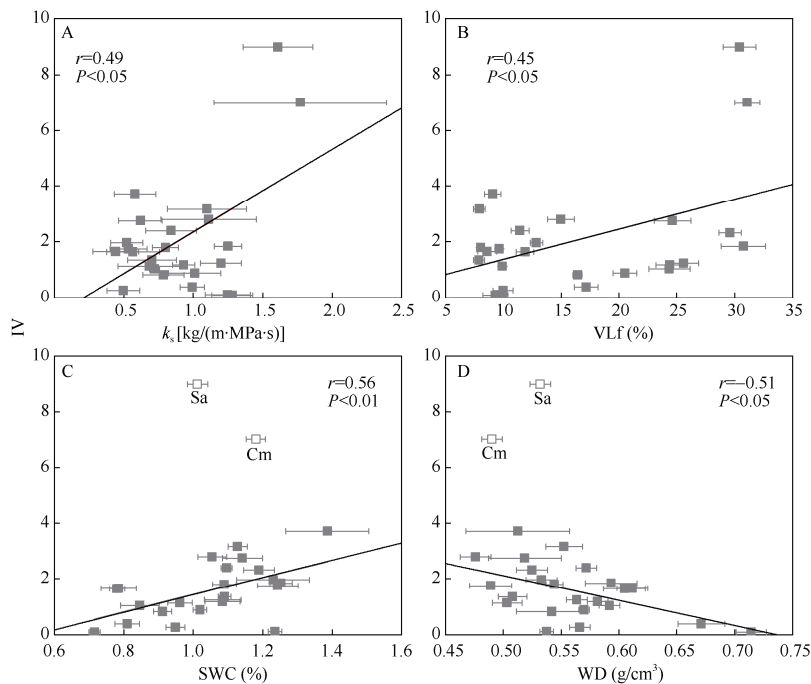


图3 南亚热带山地林树种的重要值(IV)与边材比导率(k_s)、木材密度(WD)、饱和含水量(SWC)、导管腔比例(VLf)间的相关关系。C和D图中银木荷(*Schima argentea*; Sa)和瑞木(*Corylopsis multiflora*; Cm)是异常值, 没有用于直线回归分析。

Fig. 3 Relationships between importance value and sapwood-specific hydraulic conductivity (k_s), Vessel lumen fraction (VLf), saturated water content (SWC), and wood density (WD). *Schima argentea* and *Corylopsis multiflora* are outliers and excluded from the regression line in Figures C and D.

叶林受到不同程度的干旱胁迫(春旱、秋旱、夏季高温干旱), 植物组织储存水为日间和季节尺度上水势波动提供了缓冲, 因此对维持木质部连续的水分运输做出了重要贡献^[49]。另外, 水力传导是光合速率的决定因素^[50], 与植物的生长速率、生长高度以及生产力紧密相关^[6,51]。其中, 导致银木荷(*Schima argentea*)和瑞木(*Corylopsis multiflora*)占据优势的主要原因可能是水力效率, 而不是木材密度和饱和含水量。此外, 本研究表明物种重要值与机械强度无关。与南亚热带18种低海拔树种相比(谢绪东, 未发表数据; 60~100 MPa, 平均88.5 MPa), 本研究山地林树种的力学性能(平均86.8 MPa)没有明显差异。因此, 山地林树种可能并没有通过提高机械性能来有效应对冬季冰雪负荷带来的风险。

综上, 本研究揭示了南亚热带山地常绿阔叶树种木质部功能性状之间无谱系关系。除了导管结构-水分运输外, 其他木质部结构与功能特征之间不直接相关, 这导致山地常绿阔叶林树种多样的性状组合有利于树种共存, 森林群落树种性状的多样性也有利于提高对环境变化的适应能力。本研究还表明南亚热带山地林树种边材比导率和栓塞抗性之间没有显著权衡关系, 这可能与低水分胁迫的环境有

关。另外, 山地林树种重要值与边材比导率、饱和含水量以及木材密度显著相关, 木质部水分运输和储水能力可能对这些树种有效应对山地环境具有重要作用, 需要进一步分析。

参考文献

- [1] PRATT R B, JACOBSEN A L. Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, 40(6): 897–913. doi: 10.1111/pce.12862.
- [2] JANSSEN T A J, HÖLTTÄ T, FLEISCHER K, et al. Wood allocation trade-offs between fiber wall, fiber lumen, and axial parenchyma drive drought resistance in neotropical trees [J]. *Plant Cell Environ*, 2020, 43(4): 965–980. doi: 10.1111/pce.13687.
- [3] CHAVE J, COOMES D, JANSEN S, et al. Towards a worldwide wood economics spectrum [J]. *Ecol Lett*, 2009, 12(4): 351–366. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x.
- [4] ARENAS-NAVARRO M, OYAMA K, GARCÍA-OLIVA F, et al. Seasonal temperature and precipitation regimes drive variation in the wood of oak species (*Quercus*) along a climatic gradient in western Mexico [J]. *IAWA J*, 2023, 44(2): 140–155. doi: 10.1163/22941932-bja10110.
- [5] VICENTE E, DIDION-GENCY M, MORCILLO L, et al. Aridity and cold temperatures drive divergent adjustments of European beech

- xylem anatomy, hydraulics and leaf physiological traits [J]. *Tree Physiol*, 2022, 42(9): 1720–1735. doi: 10.1093/treephys/tpac029.
- [6] HOEBER S, LEUSCHNER C, KÖHLER L, et al. The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate [J]. *For Ecol Manage*, 2014, 330: 126–136. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.039.
- [7] SANTIAGO L S, GOLDSTEIN G, MEINZER F C, et al. Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees [J]. *Oecologia*, 2004, 140(4): 543–550. doi: 10.1007/s00442-004-1624-1.
- [8] ROSNER S. Wood density as a proxy for vulnerability to cavitation: Size matters [J]. *J Plant Hydraul*, 2017, 4: e001. doi: 10.20870/jph.2017.e001.
- [9] CAMARERO J J. Wood density as a proxy of drought-induced forest dieback in silver fir [J]. *Dendrochronologia*, 2022, 76: 126027. doi: 10.1016/j.dendro.2022.126027.
- [10] LIU S H, LI H, LU H F. Dynamics in ecosystem service values of lower subtropical forest in Dinghushan [J]. *Ecol Environ Sci*, 2011, 20(6/7): 1042–1047. [刘树华, 李浩, 陆宏芳. 鼎湖山南亚热带森林生态系统服务价值动态 [J]. *生态环境学报*, 2011, 20(6/7): 1042–1047. doi: 10.3969/j.issn.1674-5906.2011.06.009.]
- [11] WU L. Studies on species diversity of plants in Damingshan National Nature Reserve of Guangxi [D]. Guilin: Guangxi Normal University, 2012. [吴磊. 广西大明山国家级自然保护区植物物种多样性研究 [D]. 桂林: 广西师范大学, 2012.]
- [12] LIANG D Y, SU Z D, HUANG G L. The frozen weather model and forecast method of Daming Mountain in Guangxi [J]. *J Meteor Res Appl*, 2021, 42(2): 13–18. [梁岱云, 苏兆达, 黄归兰. 广西大明山冰冻天气概念模型及其预报方法 [J]. *气象研究与应用*, 2021, 42(2): 13–18. doi: 10.19849/j.cnki.CN45-1356/P.2021.2.03.]
- [13] MAYR S, SCHMID P, BEIKIRCHER B, et al. Die hard: Timberline conifers survive annual winter embolism [J]. *New Phytol*, 2020, 226(1): 13–20. doi: 10.1111/nph.16304.
- [14] GUO S H, XUE L. Effects of ice-snow damage on forests [J]. *Acta Ecol Sin*, 2012, 32(16): 5242–5253. [郭淑红, 薛立. 冰雪灾害对森林的影响 [J]. *生态学报*, 2012, 32(16): 5242–5253. doi: 10.5846/stxb.201201120072.]
- [15] YIN Y H, MA D Y, WU S H. Climate change risk to forests in China associated with warming [J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 493. doi: 10.1038/s41598-017-18798-6.
- [16] FREEMAN B G, SONG Y L, FEELEY K J, et al. Montane species track rising temperatures better in the tropics than in the temperate zone [J]. *Ecol Lett*, 2021, 24(8): 1697–1708. doi: 10.1111/ELE.13762.
- [17] KAWAI K, OKADA N. Coordination of leaf and stem traits in 25 species of Fagaceae from three biomes of East Asia [J]. *Botany*, 2019, 97(7): 391–403. doi: 10.1139/cjb-2019-0010.
- [18] HUANG G L, HUANG Z J, HUANG L, et al. The climate characteristics and study on weather index of Daming Mountain Scenic Region in Guangxi [J]. *J Meteor Res Appl*, 2015, 36(1): 76–79. [黄归兰, 黄增俊, 黄磊, 等. 广西大明山景区气候特点及气象指数研究 [J]. *气象研究与应用*, 2015, 36(1): 76–79. doi: 10.3969/j.issn.1673-8411.2015.01.016.]
- [19] WANG W, HUANG J, YIN Q L. Physical and chemical properties and systematic classification of soil in the vertical zone of Daming Mountain in Guangxi [J]. *J Zhejiang Agric Sci*, 2016, 57(9): 1548–1554. [王薇, 黄景, 银秋玲. 广西大明山垂直带土壤理化性质及其系统分类 [J]. *浙江农业科学*, 2016, 57(9): 1548–1554. doi: 10.16178/j.issn.0528-9017.20160953.]
- [20] FANG J Y, WANG R P, SHEN Z H, et al. Methods and protocols for plant community inventory [J]. *Biodiv Sci*, 2009, 17(6): 533–548. [方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范 [J]. *生物多样性*, 2009, 17(6): 533–548. doi: 10.3724/SP.J.1003.2009.09253.]
- [21] PEREIRA L, MIRANDA M T, PIRES G S, et al. A semi-automated method for measuring xylem vessel length distribution [J]. *Theor Exp Plant Physiol*, 2020, 32(4): 331–340. doi: 10.1007/s40626-020-00189-4.
- [22] ZHANG J L, CAO K F. Stem hydraulics mediates leaf water status, carbon gain, nutrient use efficiencies and plant growth rates across dipterocarp species [J]. *Funct Ecol*, 2009, 23(4): 658–667. doi: 10.1111/J.1365-2435.2009.01552.X.
- [23] ARITSARA A N A, NI M Y, WANG Y Q, et al. Tree growth is correlated with hydraulic efficiency and safety across 22 tree species in a subtropical karst forest [J]. *Tree Physiol*, 2023, 43(8): 1307–1318. doi: 10.1093/treephys/tpad050.
- [24] WHEELER J K, HUGGETT B A, TOFTE A N, et al. Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism [J]. *Plant Cell Environ*, 2013, 36(11): 1938–1949. doi: 10.1111/pce.12139.
- [25] TYREE M T, SPERRY J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism [J]. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1989, 40(1): 19–36. doi: 10.1146/annurev.pp.40.060189.000315.
- [26] ZIEMIŃSKA K, ROSA E, GLEASON S M, et al. Wood day capacitance is related to water content, wood density, and anatomy across 30 temperate tree species [J]. *Plant Cell Environ*, 2020, 43(12): 3048–3067. doi: 10.1111/pce.13891.
- [27] BARBOSA A C F, PACE M R, WITOVISK L, et al. A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts [J]. *IAWA J*, 2010, 31(4): 373–383. doi: 10.1163/22941932-90000030.
- [28] RUEDEN C T, HINER M C, ELICEIRI K W. ImageJ: Image analysis interoperability for the next generation of biological image data [J]. *Microsc Microanal*, 2016, 22(S3): 2066–2067. doi: 10.1017/S1431927

- 61601117X.
- [29] TYREE M T, ZIMMERMANN M H. Xylem Structure and the Ascent of Sap [M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 2002. doi: 10.1007/978-3-662-04931-0.
- [30] XUE D M, LIU J, LIN F Y, et al. Tensile and bending characteristics of 3 kinds of branches [J]. *J Inner Mongolia Agric Univ*, 2012, 33(4): 87–90. [薛冬梅, 刘静, 林凤友, 等. 3种植物枝条抗拉和抗弯特性研究 [J]. 内蒙古农业大学学报, 2012, 33(4): 87–90. doi: 10.16853/j.cnki.1009-3575.2012.04.018.]
- [31] PRATT R B, JACOBSEN A L, EWERS F W, et al. Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California Chaparral [J]. *New Phytol*, 2007, 174(4): 787–798. doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02061.x.
- [32] JUPA R, PLAVCOVÁ L, GLOSER V, et al. Linking xylem water storage with anatomical parameters in five temperate tree species [J]. *Tree Physiol*, 2016, 36(6): 756–769. doi: 10.1093/treephys/tpw020.
- [33] WOODRUM C L, EWERS F W, TELEWSKI F W. Hydraulic, biomechanical, and anatomical interactions of xylem from five species of *Acer* (Aceraceae) [J]. *Am J Bot*, 2003, 90(5): 693–699. doi: 10.3732/ajb.90.5.693.
- [34] DONALDSON L A. Wood cell wall ultrastructure the key to understanding wood properties and behaviour [J]. *IAWA J*, 2019, 40(4): 645–672. doi: 10.1163/22941932-40190258.
- [35] ÖZPARPUCU M, GIERLINGER N, CESARINO I, et al. Significant influence of lignin on axial elastic modulus of poplar wood at low microfibril angles under wet conditions [J]. *J Exp Bot*, 2019, 70(15): 4039–4047. doi: 10.1093/jxb/erz180.
- [36] SOUZA DIAS A, OLIVEIRA R S, MARTINS F R. Costs and benefits of gas inside wood and its relationship with anatomical traits: A contrast between trees and lianas [J]. *Tree Physiol*, 2020, 40(7): 856–868. doi: 10.1093/treephys/tpaa034.
- [37] ZHU S D, SONG J J, LI R H, et al. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests [J]. *Plant Cell Environ*, 2013, 36(4): 879–891. doi: 10.1111/pce.12024.
- [38] KAACK L, WEBER M, ISASA E, et al. Pore constrictions in intervessel pit membranes provide a mechanistic explanation for xylem embolism resistance in angiosperms [J]. *New Phytol*, 2021, 230(5): 1829–1843. doi: 10.1111/nph.17282.
- [39] ISASA E, LINK R M, JANSEN S, et al. Addressing controversies in the xylem embolism resistance-vessel diameter relationship [J]. *New Phytol*, 2023, 238(1): 283–296. doi: 10.1111/NPH.18731.
- [40] SCHOLZ A, RABAEY D, STEIN A, et al. The evolution and function of vessel and pit characters with respect to cavitation resistance across 10 *Prunus* species [J]. *Tree Physiol*, 2013, 33(7): 684–694. doi: 10.1093/treephys/tpd050.
- [41] LIU H, YE Q, GLEASON S M, et al. Weak tradeoff between xylem hydraulic efficiency and safety: Climatic seasonality matters [J]. *New Phytol*, 2021, 229(3): 1440–1452. doi: 10.1111/nph.16940.
- [42] HUANG C Y, ZHANG F, ZHU S D. A comparative analysis of leaf traits in evergreen broadleaved forest tree species from different elevations in lower-subtropical region [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2024, 32(2): 151–160. [黄昶吟, 张峰, 朱师丹. 南亚热带不同海拔常绿阔叶林树种叶性状的比较分析 [J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(2): 151–160. doi: 10.11926/jtsb.4730.]
- [43] AWAD H, HERBETTE S, BRUNEL N, et al. No trade-off between hydraulic and mechanical properties in several transgenic poplars modified for lignins metabolism [J]. *Environ Exp Bot*, 2012, 77: 185–195. doi: 10.1016/j.envexpbot.2011.11.023.
- [44] SCHULDT B, LEUSCHNER C, BROCK N, et al. Changes in wood density, wood anatomy and hydraulic properties of the xylem along the root-to-shoot flow path in tropical rainforest trees [J]. *Tree Physiol*, 2013, 33(2): 161–174. doi: 10.1093/treephys/tps122.
- [45] TRUEBA S, POUTEAU R, LENS F, et al. Vulnerability to xylem embolism as a major correlate of the environmental distribution of rain forest species on a tropical island [J]. *Plant Cell Environ*, 2017, 40(2): 277–289. doi: 10.1111/pce.12859.
- [46] COCHARD H, BARIGAH S T, KLEINHENTZ M, et al. Is xylem cavitation resistance a relevant criterion for screening drought resistance among *Prunus* species? [J]. *J Plant Physiol*, 2008, 165(9): 976–982. doi: 10.1016/j.jplph.2007.07.020.
- [47] RAO M N, GANGULY D, PRASAD M H K, et al. Interspecific variations in mangrove stem biomass: A potential storehouse of sequestered carbon [J]. *Reg Stud Mar Sci*, 2021, 48: 102044. doi: 10.1016/J.RSMA.2021.102044.
- [48] DIAO S F, SUN H G, FORRESTER D I, et al. Variation in growth, wood density, and stem taper along the stem in self-thinning stands of *Sassafras tzumu* [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 853968. doi: 10.3389/fpls.2022.853968.
- [49] MEINZER F C, JOHNSON D M, LACHENBRUCH B, et al. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance [J]. *Funct Ecol*, 2009, 23(5): 922–930. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01577.x.
- [50] WU G L, CHEN D X, ZHOU Z, et al. Canopy nitrogen addition enhance the photosynthetic rate of canopy species by improving leaf hydraulic conductivity in a subtropical forest [J]. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 942851. doi: 10.3389/fpls.2022.942851.
- [51] LIU H, GLEASON S M, HAO G Y, et al. Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale [J]. *Sci Adv*, 2019, 5(2): eaav1332. doi: 10.1126/sciadv.aav1332.