

加杨水力学与生理特性对不同土壤水分条件响应研究

李美琦¹, 姜在民², 赵涵¹, 吕琳雪¹, 蔡靖^{1,*}

西北农林科技大学¹林学院, ²生命学院, 陕西杨凌712100

摘要: 以加杨(*Populus × canadensis*)扦插苗为研究对象, 进行不同程度的控水处理, 并将其分为对照组、中度胁迫组和重度胁迫组。通过研究不同土壤水分条件造成的木质部结构特征、水力特征、生理特征的变化, 以及与栓塞脆弱性的关系, 探究加杨水力学与生理特性对不同土壤水分条件的响应, 为树木适应干旱环境的生理生态特性提供基础理论依据。结果表明: 三组加杨的枝条水势(P_{50})大小为对照组>中度胁迫组>重度胁迫组, 加杨通过栓塞脆弱性的变化对不同土壤水分条件表现出一定的响应性; 导管直径、导水率、日平均净光合速率均随着土壤水分含量的降低而减小; 而栓塞程度则随着土壤水分胁迫的增强而增大。回归分析表明导管直径、导水率、日平均净光合速率与 P_{50} 之间呈正相关(R^2 分别为0.615、0.677和0.547); 而栓塞程度与 P_{50} 之间呈负相关($R^2=0.597$)。因此, 加杨的木质部导管直径、水力特征和生理指标会随土壤水分条件的不同而产生相应变化, 从而影响其栓塞脆弱性, 进而对不同的土壤水分条件表现出一定的响应。

关键词: 土壤水分条件; 栓塞脆弱性; 导管直径; 净光合速率

水分匮乏是限制植物生长的主要因素(González等2012; Vadez等2013), 干旱不仅降低了植物的生产力, 引起植物大量死亡, 还限制了植物物种的地理分布(Blackman等2010; McDowell等2011; Craine等2013; 段洪浪等2015), 因此木本植物抗旱性研究是西北地区造林树种选择的基础, 同时也是影响其造林成败的关键因素之一(尹春英和李春阳2003)。树木可以通过多种多样的抗旱机制来适应干旱环境, 一直以来, 各国学者从不同的角度对植物抗旱性进行了广泛而深入的研究, 并取得了丰硕的成果(王丁等2015)。有学者认为树木可以通过自然选择逐渐改变其基因型, 以更适应干旱环境(Awad等2010); 此外, 树木还可以通过改变其表型特征来适应水分条件的变化(邓荣华2016)。

空穴和栓塞的发现给植物体的水分运输与抗旱机制的研究提供了新的思路(安峰等2004)。对于植物来说, 水分是在木质部导管负压下进行运输的。干旱条件下, 木质部导管负压增加, 空穴化就会发生。空穴进一步形成栓塞, 会限制叶片和其他器官的水分供应。过去的20年里, 木质部栓塞的研究已经大大提高了我们关于树木对干旱响应的理解(Awad等2010)。植物木质部栓塞和木质部水势之间有着密切关系, 木质部水势越低, 其栓塞程度越高。为了描述植物木质部栓塞的难易程度, Tyree和Sperry (1989)引入了栓塞脆弱性(vulnerability)的概念, 将其定义为“木质部水势与木质部栓塞程度间的关系”, 并通过“脆弱曲线”(vulnerability curve, VC曲线)来描述这种关系。栓塞脆弱

曲线可以用来评估植物对栓塞的抵抗力, 依据Domec理论(Domec和Gartner 2001), 测定和分析导水率损失最大值时的枝条临界水势和导水率50%时对应的枝条水势(P_{50} , 为负值), 可以很好地描述不同树种木质部的栓塞脆弱性, 比较不同树种木质部抵抗栓塞的能力(Choat等2012)。有学者研究发现, 植物木质部栓塞脆弱性与耐旱性有很大关系(Pockman和Sperry 2000; Tyree等2003; Maherali等2004; Blackman等2010); 不同树种的耐旱性不同, 他们之间的木质部栓塞脆弱性也不同。越耐旱的树种抗栓塞能力越强, 这表明植物能够在极端干旱条件下保持木质部导管功能, 因此更容易生存(Awad等2010)。一些研究表明, 木质部栓塞脆弱性在植物种内的变化很大(Lopez等2005)。对于一些树种, 这些变化是与基因型的变化有关的(Cochard等2007; Ennajeh等2008)。对于其他树种, 有研究证明木质部栓塞脆弱性也受光照(Cochard等1999; Barigah等2007)或土壤养分有效性(Harvey和van den Driessche 1999)等环境条件的影响。另一方面, 植物的栓塞脆弱性又与其木质部结构有密切的关系(Wheeler等2005; Sperry等2006; 张海昕等2013)。目前, 通过水分控制来达到不同程度的土壤水分条件, 研究不同土壤水分条件下造成的木质部结构特征、水力特征、生理特征的变化以及这些变化与栓塞脆弱性的关系是一个新的热点。

收稿 2016-12-16 修定 2017-03-24

资助 国家自然科学基金(31570588和31270646)。

* 通讯作者(E-mail: cjcaijing@163.com)。

杨树是一种对水分非常敏感,且极易发生空穴现象的先锋树种(Cochard等2007)。众所周知,先锋树种适应环境变化的能力非常强(Awad等2010),而加杨(*Populus × canadensis*)也具有早期速生、适应能力强等特点(王占武等2013),因此,我们选择加杨作为实验材料。本研究通过称重法进行控水实验,考察不同土壤水分条件下生长的加杨的木质部导管直径、水力特征、生理特征的变化,以及由此造成的木质部栓塞脆弱性的差异,探究加杨水力学与生理特性对不同土壤水分条件的响应,旨在为耐旱植物适应干旱环境的生理生态特性提供基础理论依据,并为干旱、半干旱地区植树造林、植被恢复和林业生产实践中选育节水抗旱树种提供更多的借鉴。

材料与方 法

1 实验材料及处理

实验材料为西北农林科技大学试验苗圃生长的加杨(*Populus × canadensis* Moench)。采同一无性系的加杨插条进行扦插。待枝条长到20 cm时,将其移入装有基质土壤[黄土:细沙:基质=3:1:1 (V/V/V)]的花盆中,放入温室中培养。培养期间日间温度为20~22°C,光照时间为16 h,光照强度为650 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,夜间温度为18~19°C,空气相对湿度为(90±5)%。每盆基质土壤干重3.5 kg,浇水使土壤达到饱和含水量,此时每盆均重达到5.0 kg。

实验从插条移入花盆的日期开始。将插条分为3组(A、B、C),每组20株。A、B、C组分为对照组、中度胁迫组和重度胁迫组,它们的土壤含水量分别为田间持水量的85%~100%、55%~70%和30%~45%。用称重法测量土壤含水量。每隔3~5 d傍晚通过浇水使每组达到各自含水量上限(100%、70%和45%),人为控水条件下培养5个月后,即当插条基径达到6~8 mm时,可以进行实验指标测量。三个控水组的加杨在控水过程中均生长正常,未出现叶片干枯或植株死亡等现象。各处理相同指标测定在同一个时间节点进行,所有测定均于控水实验结束后半个月內采集完成。

2 测定指标及方法

2.1 木质部栓塞脆弱性

于清晨采长度为50~60 cm的枝条,放入事先

装有清水的黑塑料袋,枝条底部置于水中(防止水分散失和外界空气注入),并带回室内浸在水中,在水下切取长为27.4 cm的枝段(剩余枝段用于木质部导管直径的测定),将切取的枝段放入Cochard Cavitron离心机里,通过控制离心速度形成从低到高的压力(tension, T ; 单位MPa)梯度,记录不同 T 下通过枝条的导水率(hydraulic conductivity, K_h),建立小枝的栓塞脆弱曲线。具体方法参考张海昕等(2013)。每个处理测定6根枝条,取其 P_{50} 平均值作为该处理的 P_{50} 值。

2.2 木质部导管直径

在用于建立脆弱曲线的小枝的靠近基部的一端切取2个1~2 cm长的切段,用Leica RM2235切片机在每个切段的横切面上切取厚度为20 μm 的薄片,切片时需保证横切面的完整性。用番红染料对切片进行染色,并用Leica DM4000B正置荧光显微镜在200×或400×下对切片进行拍照,并用Win-CELL 2007软件测量导管面积进而计算导管直径,具体方法参考张海昕等(2013)。最后计算出每个处理6根枝条的平均导管直径作为该处理的导管直径。

2.3 水力特征

2.3.1 自然状态下的 K_h 及栓塞程度

在清晨取基部直径5~7 mm、长度约30~70 cm的枝条,每个处理选取6根枝条,然后放入装有湿纸的黑色塑料袋,立即带回实验室,迅速放在水里并切去两端各2~3 cm,将剩余枝条切成5个连续的2 cm小段(枝条切取要在水下进行,以防切取时瞬间形成栓塞),利用低压液流计(low pressure flow meter with multi-channels, LPFM)测定小枝自然状态下的 K_h 及导水率损失百分数(nature percentage loss of hydraulic conductivity, NPLC),用NPLC表示枝条的栓塞程度,计算出每个处理6根枝条的平均 K_h 及栓塞程度作为该处理的 K_h 及栓塞程度。自然状态下NPLC计算公式为:

$$\text{NPLC}(\%) = (1 - K_h / K_{\max}) \times 100\%$$

式中, K_h 为冲洗前切段的初始导水率值, K_{\max} 为切段在0.13 MPa下反复冲洗后枝条的最大导水率值。

2.3.2 叶水势

枝条水势选择在测定栓塞脆弱曲线、木质部

导管直径以及 K_h 等指标的前一天的黎明前(4:00~6:00)和中午时段(12:00~14:00)进行测定。每个处理选取6根枝条,每根枝条3片叶片,用压力室法测定叶片水势。用湿滤纸包裹叶片(防止水分散失),放入压力室,以 $0.02\sim 0.05\text{ MPa}\cdot\text{s}^{-1}$ 速度加压,待切口出现汁液后,以 $0.15\sim 0.2\text{ MPa}\cdot\text{s}^{-1}$ 速度减压,再加压至切口出现汁液时,读数,记录 T 值。计算每个处理6根枝条的平均值作为该处理叶水势值。

2.4 光合生理指标

用LI-6400XT便携式光合仪测定三组不同控水处理下的加杨的光合参数日变化,包括净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_t)和气孔导度(stomatal conductance, G_s)。选择晴朗天气,在8:00~18:00时间段内每隔2 h测定一次,测定3天作为重复。测定时每个处理选取6棵植株,对待测植株顶端充分展开、大小相似的2片健壮、成熟叶片进行活体测量,每片叶片重复测量3次,取平均值作为该时刻的测定值。

3 数据处理

实验所得数据利用Excel软件进行初步分析,并用SPSS 18.0进行单因素方差分析[single-factor analysis of variance (ANOVA)]和显著性检验。分析加杨因不同土壤水分条件而造成的木质部栓塞脆弱性、导管直径、水力特征和光合生理指标的差异,并分析栓塞脆弱性与木质部导管直径、水力特征和生理指标之间的关系。显著性水平为0.05。

实验结果

1 栓塞脆弱性的测定

图1显示,各水分处理下加杨枝条栓塞脆弱曲

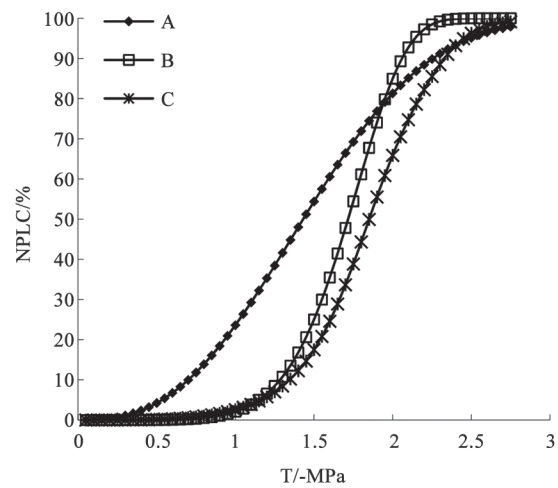


图1 三个水分处理组加杨枝条的栓塞脆弱性曲线
Fig.1 The vulnerability curves of three water-stressed groups of *P. x canadensis*

A、B、C分别代表对照组、中度干旱胁迫组和重度干旱胁迫组,图2同。

线的走势均为标准的“S”型,即在不同土壤水分条件下,当 T 在一定范围内逐渐增大时,其枝条 K_h 损失维持在原有水平,只有当 T 增大到一定程度或水分亏缺达到一定程度时植物才发生栓塞, K_h 损失逐渐增大。其中,加杨枝条的栓塞脆弱性(P_{50} 值)在三组不同水分处理间表现为对照组(A)>中度胁迫组(B)>重度胁迫组(C),且三组的 P_{50} 值均存在显著性差异,最大的对照组(-1.36 MPa)比最小的重度胁迫组(-1.89 MPa)显著高出28.04% (表1)。加杨 P_{50} 值随着土壤水分含量的降低而减小,即土壤水分含量越低,枝条的抗栓塞性越强,植物越不易栓塞,也说明加杨的栓塞脆弱性对不同土壤水分条件具有一定的响应性。

表1 三组加杨的木质部结构、水力特征及生理指标测定值

Table 1 The measured values of the xylem structure, hydraulic characteristics and physiological indexes of three groups of *P. x canadensis*

测定指标	对照组(A)	中度胁迫组(B)	重度胁迫组(C)
株高/cm	128.60±1.68 ^a	112.88±4.42 ^b	80.20±1.70 ^c
基径/cm	0.74±0.04 ^a	0.67±0.03 ^b	0.60±0.03 ^c
栓塞脆弱性/MPa	-1.36±0.05 ^a	-1.68±0.04 ^b	-1.89±0.03 ^c
导管直径/ μm	35.87±1.05 ^a	33.89±1.32 ^b	32.24±1.10 ^c
$K_h/\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$	$5.47\times 10^{-6}\pm 2.5\times 10^{-7}$ ^a	$3.60\times 10^{-6}\pm 9.4\times 10^{-7}$ ^b	$2.69\times 10^{-6}\pm 5.4\times 10^{-7}$ ^c
栓塞程度/%	21.61±6.95 ^b	23.71±4.01 ^b	53.24±3.41 ^a
日均 $P_n/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	6.511±0.566 ^a	6.088±0.314 ^a	4.980±0.255 ^b

同一测定指标各组数据用不同小写字母标识表示差异显著($P<0.05$),表2同。

2 木质部导管直径的测定

加杨枝条的木质部平均导管直径、植株基径和株高在三组水分处理间均表现为A>B>C, 且A、B、C三组之间的导管直径和基径均存在显著性差异, A、B两组间的株高差异性不显著, 而两者与C组的株高均存在显著差异(表1)。其中, 对照组的导管直径、基径和株高分别比重度胁迫组显著高出11.26%、23.33%和60.35%。可见, 三组加杨的木质部导管直径、基径和株高均随着土壤水分含量的降低而减小, 说明土壤水分条件影响植株和木质部导管的生长, 土壤含水量越少, 植株越矮, 且导管直径和基径越小。

3 水力特性

3.1 自然状态下的 K_h 与栓塞程度

三组不同水分处理的加杨的 K_h 大小顺序为A>B>C(表1), 随着土壤水分含量的降低, K_h 降低。 K_h 最小的C组(2.69×10^{-6})比 K_h 最大的A组(5.47×10^{-6})低了50.82%。差异性分析表明: 三组之间 K_h 均存在显著差异(表1)。用NPLC来表示木质部栓塞程度, 三组加杨栓塞程度大小顺序为A<B<C(表1),

木质部自然状态下的栓塞程度随着土壤水分含量的降低而增大。 K_h 最大的A组的栓塞程度(21.61%)比 K_h 最小的C组的栓塞程度(53.24%)低了59.41%, 差异性分析表明: A、B两组间差异性不显著, 而与C组均存在显著差异(表1), 说明只有在极度缺水情况下才会对加杨的栓塞程度产生较大影响。

3.2 叶水势

三组不同水分处理的加杨间, 黎明前和正午平均叶水势差异性一致, 均为B组与A、C两组差异不显著, 但是A、C两组间差异显著, 且每组的正午平均叶水势均低于黎明前平均叶水势(表2), 说明同一时间段内, 当土壤水分含量差异较大时, 才会对加杨叶水势产生较大影响; 而对每组植物来说, 时间会对其叶水势产生很大影响。三组加杨黎明前和正午平均叶水势大小顺序均为A>B>C, 下降幅度的大小顺序为B>A>C, A组(41.21%)和B组(41.34%)下降幅度的差异不大, 而C组叶水势下降幅度最小(39.50%)(表2), 说明C组加杨由于生长在土壤水分含量较低条件下, 已经形成了一些自我调节机制, 从而适应当前环境。

表2 三组加杨的叶水势

Table 2 The leaf water potentials of three groups of *P. × canadensis*

参数	对照组(A)	中度胁迫组(B)	重度胁迫组(C)
6:00叶水势/MPa	-0.749±0.02 ^a	-0.833±0.08 ^{ab}	-0.916±0.18 ^b
12:00叶水势/MPa	-1.274±0.09 ^a	-1.42±0.20 ^{ab}	-1.514±0.15 ^b
下降幅度/%	41.21	41.34	39.50

4 生理特性的测定

三组不同水分处理的加杨 P_n 的日变化趋势基本一致, 总体上呈单峰曲线(图2-A), 8:00~10:00 P_n 逐渐上升, 到10:00时达到峰值, 此后持续下降至测量结束, 可见水分条件不会影响 P_n 的日变化趋势, 结合表1, 对三组加杨的日均 P_n 进行差异性分析表明: A、B两组间差异性不显著, 而与C组均存在显著差异。日均 P_n 和最大 P_n 大小顺序均为A>B>C, 说明不同的土壤水分条件会影响植物的 P_n , 随着土壤水分含量的增加, P_n 也随之增加。

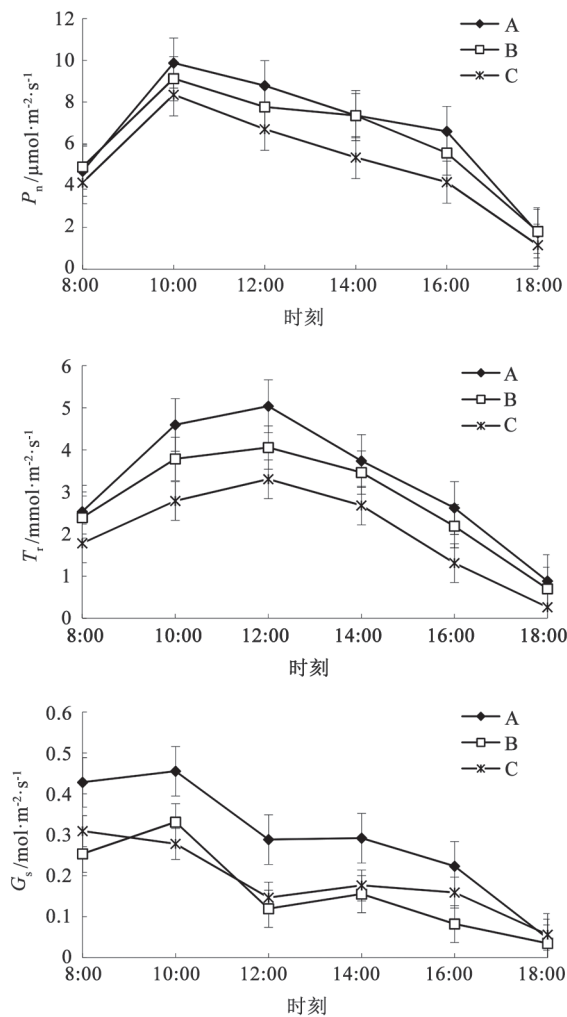
由于在黄昏会补充蒸腾损失的水分, 所以日变化是影响蒸腾作用的主要环境因素, 三组水分处理条件下的 T_r 日变化趋势一致。一天中各测定时刻三组加杨的 T_r 大小顺序均为A>B>C(图2-B),

即 T_r 随着土壤水分的减少而减小。

气孔是植物叶片和大气之间进行 CO_2 和水汽交换的主要入口, 因此 G_s 直接影响光合作用和蒸腾作用。在所有水分处理的条件下, G_s 的日变化趋势几乎相同, 总体上呈现双峰曲线特征。上午10:00时出现第一个峰值, 随后 G_s 逐渐下降, 12:00时降低到一个低谷, 继而又逐渐上升, 在14:00时三组加杨的 G_s 值达到第二个峰值, 此后快速下降, 而且无论是日最大 G_s 还是日均 G_s , A组均高于B和C组(图2-C), 说明 G_s 的降低是植物应对水分胁迫的一个策略。

5 栓塞脆弱性与其他相关指标的关系

对三组水分处理下加杨的导管直径、 K_h 、栓塞程度和日均 P_n 与 P_{50} 的关系进行相关性分析(图

图2 P_n 、 T_r 和 G_s 日变化Fig.2 The diurnal variations of P_n , T_r and G_s

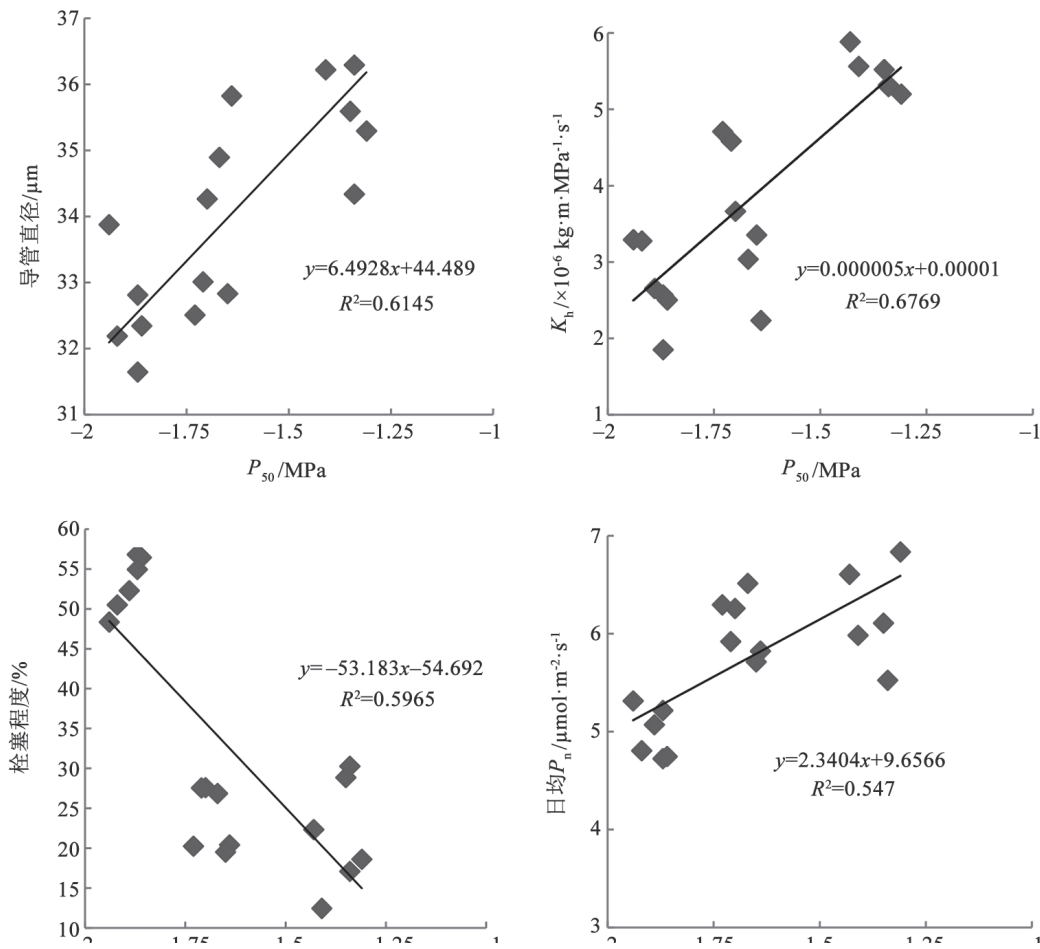
3)。由图3-A可见, 导管直径与 P_{50} 之间存在显著正相关, 相关系数 $R^2=0.615$ 。枝条的导管直径越大, 其 P_{50} 值就越大, 栓塞脆弱性越高(张海昕等2013), 即植物越易栓塞。由图3-B可见, K_h 与 P_{50} 之间呈正相关关系, 相关系数 $R^2=0.677$, 即枝条的 K_h 越大, P_{50} 也越大, 植物越容易栓塞。由图3-C可见, 栓塞程度与 P_{50} 之间呈负相关, 相关系数 $R^2=0.597$, 即随着土壤水分含量的降低, 其自然状态下的栓塞程度越大, 但栓塞脆弱性(P_{50})却越小, 说明同一树种如从小生长在较干旱土壤环境下, 相较于生长在湿润土壤条件下更不易栓塞, 表现出一定的响应性。由图3-D可见, 日均 P_n 与 P_{50} 之间呈显著正相关, 相关系数 $R^2=0.547$, 即加杨日均 P_n 越大, P_{50} 值也越大, 植物越易栓塞。

讨 论

本文中加杨三个控水组之间的 P_{50} 值、导管直径和 K_h 均有显著差异, 而A、B组间的栓塞程度无显著差异, 与C组均有显著性差异; 对于三组的栓塞脆弱性、导管直径、 K_h 、早午叶水势和日均 P_n 都是随着土壤水分含量的降低而减小的, 而对于栓塞程度则是随着土壤水分含量的降低而增大的。栓塞脆弱性与导管直径、 K_h 以及日均 P_n 之间均呈正相关关系, 而与栓塞程度是负相关的。因此, 加杨的木质部导管直径、水力特征和生理指标会随土壤水分条件的不同而产生相应变化, 从而影响其栓塞脆弱性, 进而对不同的土壤水分条件表现出一定的响应性。

木质部导管直径大小是确保植物从根到叶水分供应充足的一个重要水力特性(Schreiber等2015), 植物的导管直径会因环境条件的不同而改变(Tyree和Zimmermann 2002), 在一定的环境或者试验条件下, 植物会通过木质部导管直径的变化来改变自身的水分利用策略(Fisher等2007; Schreiber等2011)。一些学者对不同栖息地的木材进行了解剖, 对比发现干旱地区植物的导管直径更小(Lens等2007; Wheeler等2007; Sonsin等2012)。而导管直径越小, 输水效率越低(Olson和Rosell 2013), 即导管直径与 K_h 成正比(Willigen等2000)。Cai和Tyree (2010)构建了按导管直径径级的栓塞脆弱曲线, 结果表明导管直径与 P_{50} 值呈正相关, 即大径导管(或管胞)容易发生栓塞。本实验中三组加杨的 P_{50} 值、导管直径和 K_h 的大小顺序都为A>B>C, 与上述观点完全一致, 也说明导水有效性(K_h)和安全性(抗栓塞能力)不可兼得。同时, 三组加杨的栓塞程度随着土壤水分含量的降低而增大, 可能是生长在不同水分条件下的加杨, 其水力结构为适应不同的土壤水分条件而产生了一定的响应性, 以此来保持体内水分平衡, 从而更好地适应环境。

黎明前水势和正午水势可作为评价植物水分状况的良好指标(Shackel等1997)。一般来说, 黎明前叶水势较高, 而正午叶水势较低(李小琴等2014)。有学者研究认为土壤水分含量会影响植物的叶水势(齐建波等2011), 且叶水势随土壤水分含量的降低而降低(王丁等2011; 徐林娟等2011)。本

图3 P_{50} 与导管直径、 K_h 、栓塞程度、日均 P_n 的相关性Fig.3 Correlation between P_{50} with vessel diameter, embolism level, decline of leaf water potential, and daily mean P_n

研究中, 三组不同水分处理的加杨黎明前叶水势均高于正午叶水势, 且黎明前和正午叶水势大小顺序均为 $A > B > C$, 与上述叶水势随土壤水分含量的降低而降低的观点一致, 三组加杨黎明前和正午平均叶水势下降幅度的大小顺序为 $B > A > C$, A、B两组下降幅度的差异不大, 而C组下降幅度最小, 说明C组加杨由于生长在土壤水分含量较低条件下, 水力结构为适应较低的土壤水分条件而发生了变化, 并形成了一些调节机制以保持体内水分平衡。

干旱通常会损害植物的光合作用及生长, 且随土壤含水量的降低, 植物的光合作用会明显下降(Kebbas等2015)。一些研究发现, 植物的 P_n 、 T_r (付士磊等2006; Liu等2013)、 G_s 和胞间 CO_2 浓度

(C_i)也随着土壤水分含量的降低而显著降低(Liu等2013), 但也有学者认为, 土壤含水量过高或过低都会限制植物的光合能力(张晓蕾等2010)。本文中加杨的最大 P_n 、日均 P_n 及 T_r 均随土壤水分含量的降低而明显下降, 与Liu等(2013)的研究结果一致。土壤水分含量降低时, 植物通常会通过适当降低 G_s 来适应当前环境条件。本文中, A组的 G_s 明显大于B、C两组, 与上述观点相符, 而C组的 G_s 大于B组, 可能是由于C组加杨生长在土壤含水量较低条件下, 形成了一定的调节机制。

随着干旱的愈发严重, 树木对于干旱也产生了多样的响应机制, 目前仍有许多问题亟待解决, 采用新的技术方法研究树木的耐旱机制, 对充分发挥森林的生态效益具有重要意义。

参考文献

- An F, Lan G, Zhao P (2004). Effects of xylem cavitation and embolism on plants. *Chin J Trop Agric*, 24 (6): 53–56 (in Chinese with English abstract) [安锋, 兰国玉, 赵平娟(2004). 木质部空穴和栓塞化对植物的影响. *热带农业科学*, 24 (6): 53–56]
- Awad H, Barigah T, Badel E, Cochard H, Herbette S (2010). Poplar vulnerability to xylem cavitation acclimates to drier soil conditions. *Physiol Plantarum*, 139 (3): 280–288
- Barigah TS, Ibrahim T, Bogard A, Faivre-Vuillin B, Lagneau LA, Montpied P, Dreyer E (2007). Irradiance-induced plasticity in the hydraulic properties of saplings of different temperate broad-leaved forest tree species. *Tree Physiol*, 26 (12): 1505–1516
- Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ (2010). Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms. *New Phytol*, 188 (4): 1113–1123
- Cai J, Tyree MT (2010). The impact of vessel size on vulnerability curves: data and models for within-species variability in saplings of aspen, *Populus tremuloides* Michx. *Plant Cell Environ*, 33 (7): 1059–1069
- Choat B, Jansen S, Brodribb TJ, Cochard H, Delzon S, Bhaskar R, Bucci ST, Field TS, Gleason SM, Hacke UG, et al (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature*, 491 (7426): 752–755
- Cochard H, Casella E, Mencuccini M (2007). Xylem vulnerability to cavitation varies among poplar and willow clones and correlates with yield. *Tree Physiol*, 27 (12): 1761–1767
- Cochard H, Lemoine D, Dreyer E (1999). The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L. *Plant Cell Environ*, 22: 101–108
- Craine JM, Ocheltree TW, Nippert JB, Towne EG, Skibbe AM, Kembel SW, Fargione JE (2013). Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. *Nat Clim Change*, 3: 63–67
- Deng R, Gao R, Liu H, Zhao Y, Zhu G, Wei X (2016). Phenotypic variation in *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* along a natural drought gradient. *Acta Ecol Sin*, 36 (10): 2954–2961 (in Chinese with English abstract) [邓荣华, 高瑞如, 刘后鑫, 赵亚锦, 朱广龙, 魏学智(2016). 自然干旱梯度下的酸枣表型变异. *生态学报*, 36 (10): 2954–2961]
- Domec JC, Gartner BL (2001). Cavitation and water storage capacity in bole xylem segments of mature and young Douglas-fir trees. *Trees*, 15 (4): 204–214
- Duan H, Wu J, Liu W, Liao Y, Zhang H, Fan H (2015). Water relations and carbon dynamics under drought stress and the mechanisms of drought-induced tree mortality. *Sci Silv Sin*, 51 (11): 113–120 (in Chinese with English abstract) [段洪浪, 吴建平, 刘文飞, 廖迎春, 张海娜, 樊后保(2015). 干旱胁迫下树木的碳水过程以及干旱死亡机理. *林业科学*, 51 (11): 113–120]
- Ennajeh M, Tounekti T, Vadel AM, Khemira H, Cochard H (2008). Water relations and drought-induced embolism in olive (*Olea europaea*) varieties ‘Meski’ and ‘Chemlali’ during severe drought. *Tree Physiol*, 28 (6): 971–976
- Fisher JB, Goldstein G, Jones TJ, Cordell S (2007). Wood vessel diameter is related to elevation and genotype in the Hawaiian tree *Metrosideros polymorpha* (Myrtaceae). *Am J Bot*, 94 (5): 709–715
- Fu S, Zhou Y, He X, Chen W (2006). Effects of drought stress on photosynthesis physiology of *Populus pseudo-simonii*. *Chin J Appl Ecol*, 17 (11): 2016–2019 (in Chinese with English abstract) [付世磊, 周永斌, 何兴元, 陈玮(2006). 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响. *应用生态学报*, 17 (11): 2016–2019]
- González A, Tezara W, Rengifo E, Herrera A (2012). Ecophysiological responses to drought and salinity in the cosmopolitan invader *Nicotiana glauca*. *Braz J Plant Physiol*, 24 (3): 213–222
- Harvey HP, van den Driessche R (1999). Nitrogen and potassium effects on xylem cavitation and water-use efficiency in poplars. *Tree Physiol*, 19 (14): 943–950
- Kebbas S, Lutts S, Aid F (2015). Effect of drought stress on the photosynthesis of *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* at the young seedling stage. *Photosynthetica*, 53 (2): 288–298
- Lens F, Baas PS, Jansen S, Smets E (2007). A search for phylogenetically informative wood characters within Lecythidaceae S.L. *Am J Bot*, 94 (4): 483–502
- Li X, Zhang X, Liu X, Gao G (2014). Leaf water potential of *Populus euphratica* in the Ejin Oasis. *J Desert Res*, 34 (3): 712–717 (in Chinese with English abstract) [李小琴, 张小由, 刘晓晴, 高冠龙(2014). 额济纳绿洲河岸胡杨(*Populus euphratica*)叶水势变化特征. *中国沙漠*, 34 (3): 712–717]
- Liu X, Fan Y, Long J, Wei R, Kjellgren R, Gong C, Zhao J (2013). Effects of soil water and nitrogen availability on photosynthesis and water use efficiency of *Robinia pseudoacacia* seedlings. *J Environ Sci*, 25 (3): 585–595
- Lopez OR, Kursar TA, Cochard H, Tyree MT (2005). Interspecific variation in xylem vulnerability to cavitation among tropical tree and shrub species. *Tree Physiol*, 25 (12): 1553–1562
- Maherali H, Pockman WT, Jackson RB (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, 85 (8): 2184–2199
- McDowell NG, Beerling DJ, Breshears DD, Fisher RA, Raffa KF, Stitt M (2011). The interdependence of mechanisms underlying climate-driven vegetation mortality. *Trends Ecol Evol*, 26 (10): 523–532
- Olson ME, Rosell JA (2013). Vessel diameter–stem diameter scaling across woody angiosperms and the ecological causes of xylem vessel diameter variation. *New Phytol*, 197 (4): 1204–1213
- Pockman WT, Sperry JS (2000). Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran Desert vegetation. *Am J Bot*, 87 (9): 1287–1299
- Qi J, Rong X, Chen H, Liu H (2011). Effect of different water stress quantity on leaf water potential and the physiological indexes of grape. *J Shihezi Univ-Nat Sci*, 29 (4): 437–441 (in Chinese with English abstract) [齐建波, 荣新民, 陈虎, 刘怀锋(2011). 不同水分胁迫水平对葡萄叶水势及生理指标的影响. *石河子大学学报(自然科学版)*, 29 (4): 437–441]
- Schreiber SG, Hacke UG, Hamann A (2015). Variation of xylem vessel diameters across a climate gradient: insight from a reciprocal

- transplant experiment with a widespread boreal tree. *Funct Ecol*, 29 (11): 1392–1401
- Schreiber SG, Hacke UG, Hamann A, Thomas BR (2011). Genetic variation of hydraulic and wood anatomical traits in hybrid poplar and trembling aspen. *New Phytol*, 190: 150–160
- Shackel KA, Ahmadi H, Biasi W, Buchner R, Goldhamer D, Gurusingham S, Hasey J, Kester D, Krueger B, Lampinen B, et al (1997). Plant water status as an index of irrigation need in deciduous fruit trees. *Horttechnology*, 12 (3): 23–29
- Sonsin JO, Gasson PE, Barros CF, Marcati CR (2012). A comparison of the wood anatomy of 11 species from two cerrado habitats (cerrado *s.s.* and adjacent gallery forest). *Bot J Linn Soc*, 170 (2): 257–276
- Sperry JS, Hacke UG, Pittermann J (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *Am J Bot*, 93 (10): 1490–1500
- Tyree MT, Engelbrecht BMJ, Vargas G, Kursar TA (2003). Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiol*, 132 (3): 1439–1447
- Tyree MT, Sperry JS (1989). Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Plant Biol*, 40: 19–38
- Tyree MT, Zimmermann MH (2002). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Berlin: Springer-Verlag
- Vadez V, Kholova J, Zaman-Allah M, Belko N (2013). Water: the most important ‘molecular’ component of water stress tolerance research. *Funct Plant Biol*, 40 (12): 1310–1322
- Wang D, Yang X, Han H, Zhang L, Xue J (2015). The impact of drought and rewatering on water transportation process of *Robinia pseudoacacia* L. seedlings. *J Nanjing For Univ-Nat Sci*, 39 (1): 67–72 (in Chinese with English abstract) [王丁, 杨雪, 韩鸿鹏, 张丽琴, 薛建辉(2015). 干旱胁迫及复水对刺槐苗木水分运输过程的影响. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 39 (1): 67–72]
- Wang D, Yao J, Yang X, Xue J (2011). Changes of leaf water potential and water absorption potential capacities of six kinds of seedlings in Karst mount area under different drought stress intensities: taking six forestation seedlings in karst mountainous region for example. *Acta Ecol Sin*, 31 (8): 2216–2226 (in Chinese with English abstract) [王丁, 姚健, 杨雪, 薛建辉(2011). 干旱胁迫条件下6种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化. *生态学报*, 31 (8): 2216–2226]
- Wang ZW, Lu JM, Liu Q, Ni FT (2013). The comparative studies on evolved structure of *Populus canadensis* Moench under different ecological habitats. *J Northeast Norm Univ-Nat Sci*, 45 (4): 114–118 (in Chinese with English abstract) [王占武, 陆静梅, 刘强, 倪福太(2013). 不同生境下加杨的演化结构比较研究. *东北师大学报(自然科学版)*, 45 (4): 114–118]
- Wheeler EA, Baas P, Rodgers S (2007). Variations in dicot wood anatomy: a global analysis based on the insidewood database. *Iawa J*, 28 (3): 229–258
- Wheeler JK, Sperry JS, Hacke UG, Hoang N (2005). Inter-vessel pitting and cavitation in woody Rosaceae and other vesselless plants: a basis for a safety versus efficiency trade-off in xylem transport. *Plant Cell Environ*, 28 (6): 800–812
- Willigen CV, Sherwin HW, Pammenter NW (2000). Xylem hydraulic characteristics of subtropical trees from contrasting habitats grown under identical environmental conditions. *New Phytol*, 145: 51–59
- Xu LJ, Xu ZH, Li G, He Y, Xie FQ, Sun YH, Yuan XF (2011). Response of leaf water potential in rice to different soil water supply levels. *J Nucl Agric Sci*, 25 (3): 553–558 (in Chinese with English abstract) [徐林娟, 徐正浩, 李舸, 何勇, 谢法权, 孙映宏, 袁侠凡(2011). 不同土壤水分供给下水稻叶水势的变化规律. *核农学报*, 25 (3): 553–558]
- Yin C, Li C (2003). Advance in research on drought resistance of *Populus*. *Chin J Appl Environ Biol*, 9 (6): 662–668 (in Chinese with English abstract) [尹春英, 李春阳(2003). 杨树抗旱性研究进展. *应用与环境生物学报*, 9 (6): 662–668]
- Zhang H, Li S, Zhang S, Xiong X, Cai J (2013). Relationships between xylem vessel structure and embolism vulnerability in four *Populus* clones. *Sci Silv Sin*, 49 (5): 54–57 (in Chinese with English abstract) [张海昕, 李姗, 张硕新, 熊晓艳, 蔡靖(2013). 4个杨树无性系木质部导管结构与栓塞脆弱性的关系. *林业科学*, 49 (5): 54–57]
- Zhang XL, Zeng FJ, Liu B, Liu Z, An GX, Sun XW (2010). Effects of different soil moisture treatments on the photosynthesis and dry matter accumulation of *Alhagi sparsifolia* seedlings. *Arid Zone Res*, 27 (4): 649–653 (in Chinese with English abstract) [张晓蕾, 曾凡江, 刘波, 刘镇, 安桂香, 孙旭伟(2010). 不同土壤水分处理对疏叶骆驼刺幼苗光合特性及干物质积累的影响. *干旱区研究*, 27 (4): 649–653]

Study on the adaptability of hydraulic and physiological characteristics to different soil moisture conditions in *Populus × canadensis* Moench

LI Mei-Qi¹, JIANG Zai-Min², ZHAO Han¹, LÜ Lin-Xue¹, CAI Jing^{1*}

¹College of Forestry; ²College of Life Science, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

Abstract: *Populus × canadensis* (Canadian poplar) was studied, the poplars can be divided into well-watered plants group, moderately water-stressed plants group and severely water-stressed plants group, and then the different levels of water control treatment were conducted. By studying the characteristics of wood structure, hydraulic characteristics and physiological characteristics under different soil moisture conditions and the relationship with embolism vulnerability, we explored the response of hydraulic and physiological characteristics to different soil moisture conditions in *P. × canadensis* to provide basic theoretical basis for the physiological and ecological characteristics of plants to drought environment. The results show that the order of P_{50} values was well-watered>moderately water-stressed>severely water-stressed; it showed the corresponding response to different soil moisture conditions by the variation of xylem vulnerability. The vessel diameter, hydraulic conductivity and the average of daily net photosynthetic rate were reduced with the reduction of the soil moisture conditions, while the embolism level increased. Regression analysis indicates that vessel diameter, hydraulic conductivity and the average of daily net photosynthetic rate were positively correlated with P_{50} ($R^2=0.615$, 0.677 and 0.547 , respectively). However, the embolism level had a negative correlation with P_{50} ($R^2=0.597$). Therefore, the xylem structure, hydraulic characteristics and physiological indexes of *P. × canadensis* were varied with the different soil moisture conditions, thus affecting the vulnerability, and then showed corresponding response to different soil moisture conditions.

Key words: soil moisture condition; embolism vulnerability; vessel diameter; net photosynthetic rate

Received 2016-12-16 Accepted 2017-03-24

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 31570588 and 31270646).

*Corresponding author (E-mail: cjcailing@163.com).