

广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种水力结构 功能特征及其相关性分析

曾 鑫¹, 李忠国², 刘晟源³, 巢 林¹, 王爱华¹, 苏宏新¹, 毛 兵¹, 刘艳艳^{1, ①}

(1. 南宁师范大学地理与海洋研究院 北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室 广西地表过程与智能模拟重点实验室, 广西 南宁 530001;
2. 中国林业科学研究院热带林业实验中心 广西友谊关森林生态系统国家定位观测研究站, 广西 凭祥 532600;
3. 广西弄岗国家级自然保护区管理中心, 广西 龙州 532400)

摘要: 为了解喀斯特地区树种适应水分亏缺生境的内在机制, 选择广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种, 分析树种间水力结构及相关性状的差异及相关性。结果显示: 供试 9 种树种间的最大边材比导率、最大叶片比导率、胡伯尔值、木质部导管直径及木材密度存在极显著 ($P < 0.01$) 差异, 其中, 海南椴 [*Diplodiscus trichospermus* (Merrill) Y. Tang] 的最大边材比导率、最大叶片比导率以及木质部导管直径均最大, 但胡伯尔值和木材密度最小。干季和湿季, 供试 9 种树种间木质部导水率丧失百分比 (PLC) 均存在极显著差异, 且金丝李 (*Garcinia paucinervis* Chun et How) 的 PLC 值均最高, 分别为 44.39% 和 38.92%。除闭花木 [*Cleistanthus sumatranus* (Miq.) Muell. Arg.]、海南椴和淡黄金花茶 (*Camellia flavida* Chang) 外, 其他 6 种树种 PLC 值在干季和湿季间无显著 ($P > 0.05$) 差异, 表明喀斯特地区树种耐旱能力普遍较强。相关性分析结果表明: 单叶叶面积与最大边材比导率、木质部导管直径和叶片净光合速率呈极显著 ($P < 0.01$) 或显著 ($P < 0.05$) 正相关, 但与木材密度呈极显著负相关。综上所述, 喀斯特地区木材密度较大的树种虽然耐旱性较强, 但木质部水分运输效率会降低, 进而使叶片净光合速率降低; 反之, 木材密度较小的树种虽然有利于木质部水分运输效率提高及碳固定, 但是其耐旱性降低; 水力结构功能特征间的关系既存在协同也存在一定的权衡。

关键词: 喀斯特; 最大边材比导率; 栓塞; 木材密度; 木质部导管直径

中图分类号: Q948.3; S718.51 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2023)03-0052-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2023.03.06

Analyses on functional characteristics of hydraulic architecture of nine main tree species in karst forest in Nonggang of Guangxi and their correlations ZENG Xin¹, LI Zhongguo², LIU Shengyuan³, CHAO Lin¹, WANG Aihua¹, SU Hongxin¹, MAO Bing¹, LIU Yanyan^{1, ①}

[1. Key Laboratory of Environment Change and Resources Use in Beibu Gulf (Ministry of Education), Guangxi Key Laboratory of Earth Surface Processes and Intelligent Simulation, Institute of Geography and Oceanography, Nanning Normal University, Nanning 530001, China; 2. Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station, Experimental Center of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Pingxiang 532600, China; 3. Administration Center of Guangxi Nonggang National Nature Reserve, Longzhou 532400, China], *J. Plant Resour. & Environ.*, 2023, 32(3): 52-60

Abstract: In order to understand the internal mechanism of tree species in karst area adapting to water deficit habitat, nine main tree species in karst forest in Nonggang of Guangxi were selected, and the

收稿日期: 2022-07-18

基金项目: 国家自然科学基金项目(31800333); 中央引导地方科技发展基金项目(桂科 AD19245133; 桂科 AD20238078; 桂科 AD20297048); 广西自然科学基金项目(2018GXNSFBA138009; 2018GXNSFAA281277)

作者简介: 曾 鑫(2001—), 女, 广西博白人, 本科, 主要从事植物水分生理生态方面的研究。

①通信作者 E-mail: liuyanyan5000@163.com

引用格式: 曾 鑫, 李忠国, 刘晟源, 等. 广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种水力结构功能特征及其相关性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2023, 32(3): 52-60.

differences and correlations of hydraulic architecture and related traits among tree species were analyzed. The results show that there are extremely significant ($P < 0.01$) differences in maximum sapwood specific hydraulic conductivity, maximum leaf specific hydraulic conductivity, Huber value, xylem vessel diameter, and wood density among nine test tree species, in which, maximum sapwood specific hydraulic conductivity, maximum leaf specific hydraulic conductivity, and xylem vessel diameter of *Diplodiscus trichospermus* (Merrill) Y. Tang are all the largest, while its Huber value and wood density are the smallest. In drought and wet seasons, there are extremely significant differences in percentage loss of xylem hydraulic conductivity (PLC) among nine test tree species, and the PLC values of *Garcinia paucinervis* Chun et How are all the largest, which are 44.39% and 38.92, respectively. Except *Cleistanthus sumatranus* (Miq.) Muell. Arg., *D. trichospermus*, and *Camellia flavida* Chang, there are no significant ($P > 0.05$) differences in PLC values of the other six tree species between drought and wet seasons, indicating that tree species in karst area generally possess relatively strong drought tolerance. The correlation analysis result shows that single leaf area shows extremely significant ($P < 0.01$) or significant ($P < 0.05$) positive correlations with maximum sapwood specific hydraulic conductivity, xylem vessel diameter, and leaf net photosynthetic rate, but shows an extremely significant negative correlation with wood density. In conclusion, although tree species with relatively large wood density in karst area possess relatively strong drought tolerance, the water transport efficiency of xylem will decrease, and thus reduce leaf net photosynthetic rate; on the contrary, tree species with relatively small wood density are beneficial to improve water transport efficiency of xylem and carbon fixation, but their drought tolerance are reduced; it is suggested that there are both synergistic and some tradeoff relationships among functional characteristics of hydraulic architecture.

Key words: karst; maximum sapwood specific hydraulic conductivity; embolism; wood density; xylem vessel diameter

受全球气候变暖的影响,热带、亚热带地区降水的强度及季节性分配正发生明显改变,影响森林生态系统的结构和功能^[1-2]。喀斯特地区虽然水热条件优越,但由于地球内动力、地质运动强烈、高温多雨且水热分布不均以及碳酸盐岩溶性强等的影响,土壤保水能力差,导致该地区季节性岩溶干旱严重,影响了该地区植物的生存和发展^[3-4]。水分短缺诱导的木质部栓塞会阻碍植物水分从土壤到叶片的运输,从而降低叶片净光合速率,导致生产力降低,严重时造成植物死亡^[5]。因此,适应水分亏缺是喀斯特地区树木生存和发展的前提条件。

水力结构是植物在特定环境条件下,为适应生存竞争形成的不同形态结构及水分运输供给策略,通常用枝条导水率、木质部栓塞程度和胡伯尔值等参数描述^[5-7]。已有研究结果^[8-12]表明:水力结构特征的种间差异通过影响不同植物在生态位竞争中的相对优势与劣势,进而影响植物的物种多样性和空间分布。种间对比研究结果^[11,13-15]显示:水分运输能力较高的植物往往表现出较高的碳同化能力和生长速率,并偏好生长于水分可利用性较高的生境,说明保持高效的木质部水分运输效率是木本植物提高生产力的重要生理基础。然而,木质部输送组织在水分运输效率

与安全性之间存在权衡关系,植物不能同时拥有高效的水分运输能力以及较强的机械抗性和栓塞抗性^[16-17]。

北热带喀斯特季节性雨林作为中国热带北缘喀斯特地区典型森林植被类型之一,是全球非常独特的热带喀斯特森林之一。广西弄岗国家级自然保护区保存着世界少有、面积较大且生态系统完整的典型喀斯特山地季节性雨林,被认为是中国14个具有国际意义的陆地生物多样性关键地区之一^[18]。近年来,学术界针对喀斯特地区植物生态适应性机制开展了探索性研究工作^[12,19-23]。然而,由于喀斯特地区地形地貌复杂,野外采样难度较大,加之受研究方法和时间等限制,至今喀斯特地区的相关资料仍比较缺乏^[23]。目前,关于喀斯特地区木本植物水力结构的研究结果尚不一致,如有研究指出喀斯特地区大多数植物的栓塞抗性较强^[24],但也有研究者认为喀斯特地区植物的栓塞抗性并不强^[12,21]。喀斯特地区环境和植被分布多样,仅通过研究特定地区几种植物水力结构得出的结论在某种程度上限制了人们深入理解多样化植物在高度异质性生境共存的内在水力学机制。

本研究选取广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林

中9种主要树种,测定这9种主要树种的枝条导水率、干季和湿季木质部栓塞程度、木材密度、木质部导管直径以及叶片气体交换参数等,旨在研究供试9种树种间木质部水力结构及相关性状的差异,比较不同树种木质部栓塞程度在干季和湿季之间的差异,并分析这些水力结构及相关性状间的相关性,以期为喀斯特石漠化地区植被修复树种选择提供科学依据和理论基础。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西弄岗国家级自然保护区,地理位置为东经 $106^{\circ}42'28'' \sim 107^{\circ}04'54''$ 、北纬 $22^{\circ}13'56'' \sim 22^{\circ}39'09''$,属于北热带季风气候,受太平洋季风的强烈影响,干湿季明显,年均温 22.1°C , $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 年积温 $7\ 400^{\circ}\text{C} \sim 7\ 900^{\circ}\text{C}$,年均日照时数 $1\ 500 \sim 1\ 800\ \text{h}$,年降水量 $1\ 150 \sim 1\ 550\ \text{mm}$,其中干季降水量仅占年降水量的24%。地貌类型以喀斯特峰丛-洼地为主,海拔 $150 \sim 500\ \text{m}$,基岩裸露率 $10\% \sim 95\%$,土壤为石灰岩发育而成的石灰土。植被类型为北热带喀斯特季节性雨林,以常绿阔叶林为主,其植物种数占北热带喀斯特季节性雨林植物总种数的80%以上。研究区内生境异质性强,物种丰富度高。

1.2 材料

于2019年6月至8月,依据广西弄岗北热带喀斯特季节性雨林 $15\ \text{hm}^2$ 监测样地的调查结果^[25],在重要值前20位的木本植物中选取较具代表性的9种优势种或建群种。由于研究地植被类型以常绿阔叶林为主,落叶树种非常少,加之海南椴 [*Diplodiscus trichospermus* (Merrill) Y. Tang] 在 $15\ \text{hm}^2$ 样地中个体数达1 000株以上,在该区植物群落冠层构建中占据重要地位,故选择的树种中仅海南椴为落叶树种,其余为常绿树种。9种主要树种的胸径和最大树高(研究区内各树种的最大高度)见表1。每种树种选取6~8株健康成熟个体进行水力结构及相关性状的测定。为减小个体间差异,同种植物所选取的个体胸径和树高相近,且所有树种均选取1至2年生枝条。同时,为避免强烈蒸腾可能造成的木质部导管栓塞,所有样品在日出前采集。

1.3 方法

1.3.1 枝条导水率测定 于7月(湿季),每种树种

表1 广西弄岗喀斯特森林9种主要树种的胸径(DBH)和最大树高(h_{\max})

Table 1 Diameter at breast height (DBH) and maximum tree height (h_{\max}) of nine main tree species in karst forest in Nonggang of Guangxi

树种 Tree species	DBH/cm ($\bar{X} \pm SE$)	h_{\max}/m
金丝李 <i>Garcinia paucinervis</i>	5.7±1.2	15
海南大风子 <i>Hydnocarpus hainanensis</i>	7.4±1.6	12
网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>	4.8±1.1	16
茎花山柚 <i>Champereia manillana</i> var. <i>longistaminea</i>	7.6±0.8	7
蚬木 <i>Excentrodendron tonkinense</i>	25.2±0.4	30
闭花木 <i>Cleistanthus sumatranus</i>	11.6±2.5	10
海南椴 <i>Diplodiscus trichospermus</i>	12.8±0.4	15
淡黄金花茶 <i>Camellia flavida</i>	2.8±0.3	3
细叶谷木 <i>Memecylon scutellatum</i>	6.7±0.2	4

选取6~8株样树,每株采集1个长度大于1 m的阳生枝条,立即带回实验室,在水下截取长20 cm的无分枝茎段,用浓度 $20\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 去汽KCl溶液,由高度45 cm的液面提供静水压力使水流通过茎段(移液管法)^[13,26],测定枝条初始导水率($K_{h,\text{naive}}$),计算公式为 $K_{h,\text{naive}} = J_v / (\Delta P / \Delta L)$ 。式中, J_v 为通过茎段的水流速率, $\Delta P / \Delta L$ 为该茎段的压力梯度,即高度45 cm液面提供的静水压力与茎段长度的比值。

待枝条初始导水率测定完毕,将枝条安装于自制冲洗装置(可提供稳定压力并装有去汽KCl溶液的封闭容器)上,在0.1 MPa压力下用 $20\ \text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 去汽KCl溶液冲洗20 min,去除木质部导管内所有栓塞后,测定最大导水率($K_{h,\text{max}}$)^[9,11]。使用质量体积分数0.1%碱性品红将茎段两端染色,确定边材面积(A_s)。使用HP Scanjet G3110照片扫描仪(美国HP公司)扫描茎段末端着生的所有叶片面积,利用ImageJ软件分析单叶叶面积(A_{sl})和末端总叶面积(A_1)。然后将叶片置于 75°C 条件下烘干至恒质量,使用Sartorius CPA225D分析天平(德国Sartorius公司,精度 $0.000\ 1\ \text{g}$)称量叶片干质量(m_1)。最大边材比导率($K_{s,\text{max}}$)的计算公式为 $K_{s,\text{max}} = K_{h,\text{max}} / A_s$,最大叶片比导率($K_{l,\text{max}}$)的计算公式为 $K_{l,\text{max}} = K_{h,\text{max}} / A_1$,胡伯尔值(Hv)的计算公式为 $Hv = A_s / A_1$,比叶质量(LMA)的计算公式为 $LMA = m_1 / A_1$ 。

1.3.2 干季和湿季木质部栓塞程度测定 于1月(干季),采用“1.3.1”中的方法,测定供试9种树种枝条的 $K_{h,\text{native}}$ 和 $K_{h,\text{max}}$ 值,利用枝条导水率丧失百分比(PLC)量化木质部栓塞程度,其计算公式为 $\text{PLC} = [(K_{h,\text{max}} - K_{h,\text{native}}) / K_{h,\text{max}}] \times 100\%$ 。湿季各树种的

PLC 值利用“1.3.1”中相关数据进行计算。

1.3.3 木材密度测定 待湿季的枝条导水率测定完毕, 每种树种的各枝条分别截取 1 个长约 6 cm 茎段, 去皮后置于蒸馏水中浸泡 24 h (达饱和状态), 用纸巾擦拭茎段表面水分, 采用排水法^[8]测定茎段饱和体积(V), 然后在 65 °C 条件下烘干至恒质量, 称量干质量(m)。木材密度(ρ_w)的计算公式为 $\rho_w = m/V$ 。

1.3.4 木质部导管直径测定 待湿季的枝条导水率测定完毕, 每种树种选取 6 个枝条, 每个枝条分别截取 1 个直径 8~10 mm、长 3 cm 的茎段, 去皮后, 用手动式切片机制成临时切片, 置于 Leica DM2500 光学显微镜 (德国 Leica 公司, 40 倍) 下观测并拍照, 然后利用 ImageJ 软件分析木质部每个导管的横切面积 (A), 根据每个导管的横切面积与直径的关系计算木质部导管直径 (D_{xv}), 计算公式为 $D_{xv} = \sqrt{4A/\pi}$ 。

1.3.5 叶片气体交换参数测定 为避免不同树种高度水力运输阻力以及叶片结构对气体交换参数的影响, 于湿季, 每种树种选取 6 株, 每株采集 1 个长度大于 1 m 的阳生枝条, 采集后立即在水下剪去长约 5 cm 茎段, 然后将枝条末端浸于水中。之后, 每个枝条选取 2 或 3 枚阳生无遮挡的当年生成熟叶, 使用 LI-6400 便携式光合测定仪 (美国 LI-COR 公司), 配备透明叶室 (面积 2 cm×3 cm), 于 9:00—11:00 测定净光合速率 (P_n) 和气孔导度 (G_s), 数值稳定 2 min 后读数。测定所用叶室光量子通量密度 1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、参比室 CO_2 浓度 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。每次测定在 5 min 内完成。内在水分利用效率

(WUE_i) 的计算公式为 $\text{WUE}_i = P_n/G_s$ 。

1.4 数据处理

采用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 进行不同树种间各水力结构特征以及同一树种干季和湿季间木质部栓塞程度的显著性分析, 采用 Turkey HSD 进行多重比较; 采用 Pearson 相关性分析检验水力结构及相关性状间的相关性。利用 SPSS 13.0 软件统计分析相关数据。

2 结果和分析

2.1 9 种主要树种木质部水力结构特征的比较

广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种木质部水力结构特征见表 2。方差分析结果显示: 供试 9 种树种间的最大边材比导率、最大叶片比导率、胡伯尔值、木质部导管直径及木材密度存在极显著 ($P < 0.01$) 差异。9 种树种最大边材比导率、最大叶片比导率、胡伯尔值、木质部导管直径和木材密度的均值分别为 $2.66 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ 、 $3.45 \times 10^{-4} \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ 、 $1.49 \text{ cm}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ 、 $34.10 \mu\text{m}$ 和 $0.67 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 。海南椴的最大边材比导率 ($8.29 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) 显著 ($P < 0.05$) 高于金丝李 (*Garcinia paucinervis* Chun et How) 等其他 8 种树种, 为其他 8 种树种的 2.3~7.1 倍; 蚬木 [*Excentrodendron tonkinense* (A. Chev.) H. T. Chang et R. H. Miao] 的最大边材比导率 ($3.54 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) 次之; 淡黄金花茶 (*Camellia flavida* Chang) 的最大边材比导

表 2 广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种的最大边材比导率 ($K_{s,\text{max}}$)、最大叶片比导率 ($K_{l,\text{max}}$)、胡伯尔值 (Hv)、木质部导管直径 (D_{xv}) 和木材密度 (ρ_w) ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

Table 2 Maximum sapwood specific hydraulic conductivity ($K_{s,\text{max}}$), maximum leaf specific hydraulic conductivity ($K_{l,\text{max}}$), Huber value (Hv), xylem vessel diameter (D_{xv}), and wood density (ρ_w) of nine main tree species in karst forest in Nonggang of Guangxi ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

树种 Tree species	$K_{s,\text{max}}/(\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1})$	$K_{l,\text{max}}/(\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1})$	Hv/($\text{cm}^2 \cdot \text{m}^{-2}$)	$D_{xv}/\mu\text{m}$	$\rho_w/(\text{g} \cdot \text{cm}^{-3})$
金丝李 <i>Garcinia paucinervis</i>	2.32±0.18bc	(2.74±0.50)×10 ⁻⁴ bc	1.17±0.18c	28.85±0.67bcd	0.74±0.01b
海南大风子 <i>Hydnocarpus hainanensis</i>	1.31±0.15c	(1.40±0.24)×10 ⁻⁴ c	1.09±0.16c	35.88±0.74bcd	0.63±0.02c
网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>	1.48±0.10c	(1.77±0.26)×10 ⁻⁴ c	1.20±0.16bc	32.89±3.61bcd	0.75±0.02b
茎花山柎 <i>Champerea manillana</i> var. <i>longistaminea</i>	2.15±0.39bc	(5.27±1.35)×10 ⁻⁴ ab	2.44±0.32a	37.36±2.41bc	0.69±0.02bc
蚬木 <i>Excentrodendron tonkinense</i>	3.54±0.50b	(3.46±0.48)×10 ⁻⁴ bc	1.01±0.07c	39.34±3.08b	0.67±0.02c
闭花木 <i>Cleistanthus sumatranus</i>	2.46±0.34bc	(4.66±1.16)×10 ⁻⁴ ab	1.79±0.23abc	32.61±4.46bcd	0.66±0.02c
海南椴 <i>Diplodiscus trichospermus</i>	8.29±0.92a	(7.27±0.63)×10 ⁻⁴ a	0.91±0.08c	53.60±1.67a	0.47±0.01d
淡黄金花茶 <i>Camellia flavida</i>	1.16±0.09c	(1.73±0.26)×10 ⁻⁴ c	1.51±0.21abc	21.82±1.65d	0.63±0.00c
细叶谷木 <i>Memecylon scutellatum</i>	1.24±0.15c	(2.79±0.69)×10 ⁻⁴ bc	2.25±0.44ab	24.51±1.62cd	0.83±0.02a
均值 Mean	2.66	3.45×10 ⁻⁴	1.49	34.10	0.67

¹⁾ 同列中不同小写字母表示不同树种间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences among different tree species.

率最低,仅为 $1.16 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ 。海南椴、荃花山柚 [*Champereia manillana* var. *longistaminea* (W. Z. Li) H. S. Kiu] 和闭花木 [*Cleistanthus sumatranus* (Miq.) Muell. Arg.] 的最大叶片比导率显著高于海南大风子 [*Hydnocarpus hainanensis* (Merr.) Sleum.]、网脉核果木 (*Drypetes perreticulata* Gagnep.) 和淡黄金花茶。海南椴的最大叶片比导率最高,为 $7.27 \times 10^{-4} \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$; 其次为荃花山柚 ($5.27 \times 10^{-4} \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$); 海南大风子的最大叶片比导率最低,仅为 $1.40 \times 10^{-4} \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ 。荃花山柚的胡伯尔值最大,为 $2.44 \text{ cm}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, 显著高于金丝李、海南大风子、网脉核果木、蚬木和海南椴; 其次为细叶谷木 [*Memecylon scutellatum* (Lour.) Hook. et Arn.] ($2.25 \text{ cm}^2 \cdot \text{m}^{-2}$); 海南椴的胡伯尔值最小,仅为 $0.91 \text{ cm}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ 。海南椴的木质部导管直径最大,达 $53.60 \mu\text{m}$, 显著大于其他 8 种树种; 蚬木的木质部导管直径次之 ($39.34 \mu\text{m}$); 淡黄金花茶的木质部导管直径最小,仅为 $21.82 \mu\text{m}$; 网脉核果木和闭花木的木质部导管直径在供试 9 种树种中居中且大小相近,分别为 32.89 和 $32.61 \mu\text{m}$ 。海南椴的木材密度最小 ($0.47 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$), 显著小于其他 8 种树种; 细叶谷木的木材密度最大 ($0.83 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$), 显著大于其他 8 种树种。

2.2 干季和湿季 9 种主要树种木质部栓塞程度的比较

干季和湿季广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种木质部导水率丧失百分比 (PLC) 的比较结果见表 3。干季和湿季供试 9 种树种的 PLC 值总体较低, 均值分别为 18.41% 和 14.74%。干季, 闭花木、海南椴和淡黄金花茶的 PLC 值分别为 21.71%、17.16% 和 14.30%, 分别为湿季的 1.7、1.9 和 2.0 倍, 差异达显著 ($P < 0.05$) 水平。供试其他 6 种树种的 PLC 值在干季和湿季间均无显著 ($P > 0.05$) 差异。

方差分析结果显示: 干季和湿季供试 9 种树种间的 PLC 值均存在极显著 ($P < 0.01$) 差异。干季, 金丝李的 PLC 值最高 (44.39%), 显著高于蚬木等其他 8 种树种; 海南大风子的 PLC 值最低, 仅为 6.10%; 其余 7 种树种的 PLC 值由大到小依次为蚬木 (24.98%)、闭花木 (21.71%)、海南椴 (17.16%)、荃花山柚 (15.87%)、淡黄金花茶 (14.30%)、网脉核果木 (11.88%)、细叶谷木 (9.34%)。湿季, 金丝李的 PLC 值也最高 (38.92%), 显著高于蚬木等其他 8 种树种;

表 3 干季和湿季广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种木质部导水率丧失百分比 (PLC) ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

Table 3 Percentage loss of xylem hydraulic conductivity (PLC) of nine main tree species in karst forest in Nonggang of Guangxi in drought and wet seasons ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

树种 Tree species	PLC/%	
	干季 Drought season	湿季 Wet season
金丝李 <i>Garcinia paucinervis</i>	44.39±3.56aA	38.92±3.08aA
海南大风子 <i>Hydnocarpus hainanensis</i>	6.10±0.61eA	6.04±1.16cA
网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>	11.88±1.56deA	10.22±1.36cA
荃花山柚 <i>Champereia manillana</i> var. <i>longistaminea</i>	15.87±2.24cdA	14.34±2.43cA
蚬木 <i>Excentrodendron tonkinense</i>	24.98±1.81bA	24.84±4.12bA
闭花木 <i>Cleistanthus sumatranus</i>	21.71±2.67bcA	12.57±0.58cB
海南椴 <i>Diplodiscus trichospermus</i>	17.16±2.20cdA	9.27±1.47cB
淡黄金花茶 <i>Camellia flavida</i>	14.30±2.45cdA	7.14±1.73cB
细叶谷木 <i>Memecylon scutellatum</i>	9.34±1.01deA	9.33±1.05cA
均值 Mean	18.41	14.74

¹⁾ 同列中不同小写字母表示同一时期不同树种间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) difference among different tree species in the same period; 同行中不同大写字母表示同一树种在干季和湿季间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same row indicate the significant ($P < 0.05$) differences between drought and wet seasons of the same tree species.

海南大风子的 PLC 值也最低, 仅为 6.04%; 其余 7 种树种的 PLC 值由大到小依次为蚬木 (24.84%)、荃花山柚 (14.34%)、闭花木 (12.57%)、网脉核果木 (10.22%)、细叶谷木 (9.33%)、海南椴 (9.27%)、淡黄金花茶 (7.14%)。

2.3 9 种主要树种叶片功能性状及气体交换参数的比较

广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种的叶片功能性状及气体交换参数见表 4。方差分析结果显示: 供试 9 种树种间的单叶叶面积和比叶质量存在极显著 ($P < 0.01$) 差异。海南椴的单叶叶面积最大 (117.64 cm^2), 显著 ($P < 0.05$) 高于其他 8 种树种; 其次为蚬木 (74.84 cm^2); 细叶谷木的单叶叶面积最小 (7.36 cm^2)。金丝李的比叶质量最大 ($123.10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$), 其次为蚬木 ($120.88 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$), 二者显著高于海南大风子、网脉核果木、荃花山柚、闭花木、海南椴和淡黄金花茶; 海南椴的比叶质量最小 ($61.50 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)。

方差分析结果显示: 供试 9 种树种的叶片气体交换参数, 包括净光合速率、气孔导度和内在水分利用效率存在极显著差异。海南椴叶片净光合速率最高, 达 $12.22 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 为其他 8 种树种的 1.4 ~ 2.6 倍, 且差异达显著水平; 其次为网脉核果木, 为

8.76 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 淡黄金花茶叶片净光合速率最低, 仅为 4.68 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。气孔导度表现为气孔导度荃花山柚最大 (0.22 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 海南楸次之 (0.20 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 二者显著高于其他 7 种树

种; 金丝李和细叶谷木最小 (0.07 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。内在水分利用效率表现为细叶谷木最高 (80.16 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 蚬木次之 (79.27 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 二者显著高于除闭花木外的其他 6 种树种。

表 4 广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种的叶片功能性状及气体交换参数 ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾
Table 4 Leaf functional traits and gas exchange parameters of nine main tree species in karst forest in Nonggang of Guangxi ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

树种 Tree species	A_{sl}/cm^2	$\text{LMA}/(\text{g} \cdot \text{m}^{-2})$	$P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$G_s/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$\text{WUE}_i/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$
金丝李 <i>Garcinia paucineris</i>	40.53±3.33c	123.10±3.75a	4.77±0.15f	0.07±0.00d	66.17±2.05b
海南大风子 <i>Hydnocarpus hainanensis</i>	36.29±2.41cd	78.47±5.29ef	6.57±0.17cde	0.15±0.00b	44.61±1.31c
网脉核果木 <i>Drypetes perreticulata</i>	31.32±1.63cd	99.44±4.61cd	8.76±0.26b	0.14±0.00b	61.75±1.89b
荃花山柚 <i>Champereia manillana</i> var. <i>longistaminea</i>	28.32±1.77cde	91.65±4.42cde	5.75±0.24ef	0.22±0.01a	26.40±1.24d
蚬木 <i>Excentrodendron tonkinense</i>	74.84±5.35b	120.88±5.29ab	8.16±0.22b	0.11±0.01c	79.27±4.03a
闭花木 <i>Cleistanthus sumatranus</i>	16.49±0.52de	81.05±4.02de	7.21±0.36cd	0.11±0.01c	70.14±3.04ab
海南楸 <i>Diplodiscus trichospermus</i>	117.64±11.43a	61.50±3.38f	12.22±0.53a	0.20±0.01a	63.42±4.38b
淡黄金花茶 <i>Camellia flavida</i>	28.67±3.95cde	68.71±4.30f	4.68±0.18f	0.11±0.00c	44.59±2.66c
细叶谷木 <i>Memecylon scutellatum</i>	7.36±0.74e	103.47±5.19bc	5.95±0.20def	0.07±0.00d	80.16±2.33a
均值	42.38	92.03	7.12	0.13	59.61

¹⁾ A_{sl} : 单叶叶面积 Single leaf area; LMA: 比叶质量 Leaf mass area per unit area; P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; G_s : 气孔导度 Stomatal conductance; WUE_i : 内在水分利用效率 Intrinsic water use efficiency. 同列中不同小写字母表示不同树种间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) differences among different tree species.

2.4 9 种主要树种水力结构及相关性状间的相关性分析

广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种水力结构及相关性状间的相关性见表 5。9 种树种的最大边材比导率和单叶叶面积分别与净光合速率呈极显著 ($P < 0.01$) 和显著 ($P < 0.05$) 正相关, 但与气孔导度和内在水分利用效率均无显著 ($P > 0.05$) 相关关系。木质部导管直径与最大边材比导率呈极显著正相关, 木材密

度与最大边材比导率呈极显著负相关。此外, 木材密度与木质部导管直径和单叶叶面积均呈极显著负相关, 与净光合速率呈显著负相关。木质部导管直径与净光合速率和单叶叶面积均呈极显著正相关, 与气孔导度呈显著正相关。单叶叶面积与最大边材比导率呈极显著正相关, 与胡伯尔值呈显著负相关。内在水分利用效率与气孔导度呈显著负相关。

表 5 广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种木质部水力结构及相关性状间的相关性¹⁾
Table 5 Correlations among xylem hydraulic architecture and their related traits of nine main tree species in karst forest in Nonggang of Guangxi¹⁾

指标 Index	相关系数 Correlation coefficient								
	$K_{s,max}$	Hv	D_{xv}	ρ_w	A_{sl}	LMA	P_n	G_s	WUE_i
$K_{s,max}$	1.00								
Hv	-0.48	1.00							
D_{xv}	0.87 **	-0.53	1.00						
ρ_w	-0.85 **	0.53	-0.89 **	1.00					
A_{sl}	0.92 **	-0.68 *	0.85 **	-0.82 **	1.00				
LMA	-0.32	-0.09	-0.28	0.57	-0.21	1.00			
P_n	0.83 **	-0.57	0.85 **	-0.74 *	0.78 *	-0.33	1.00		
G_s	0.44	0.02	0.69 *	-0.61	0.42	-0.51	0.48	1.00	
WUE_i	0.18	-0.33	-0.04	0.15	0.12	0.45	0.26	-0.67 *	1.00

¹⁾ $K_{s,max}$: 最大边材比导率 Maximum sapwood specific hydraulic conductivity; Hv: 胡伯尔值 Huber value; D_{xv} : 木质部导管直径 Xylem vessel diameter; ρ_w : 木材密度 Wood density; A_{sl} : 单叶叶面积 Single leaf area; LMA: 比叶质量 Leaf mass per unit area; P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; G_s : 气孔导度 Stomatal conductance; WUE_i : 内在水分利用效率 Intrinsic water use efficiency. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$.

3 讨论和结论

3.1 9种主要树种水力结构的种间差异

边材比导率作为水力结构的重要指标之一,能反映木质部运输水分的最大能力,又称为水力效率;根据 Hagen-Poiseuille 定理,单个导管的导水效率与导管直径的四次方成正比,导管直径增大,单个导管的输水效率可明显提高^[27]。本研究中,广西弄岗喀斯特森林 9 种主要树种间的最大边材比导率差异极显著($P<0.01$),表明 9 种树种木质部运输水分的能力存在较大差异。如海南椴的最大边材比导率是金丝李等其他 8 种树种的 2.3~7.1 倍,这主要是因为其木质部导管直径(53.60 μm)显著($P<0.05$)大于其他 8 种树种,为其他 8 种树种木质部导管直径均值(31.66 μm)的 1.7 倍。从最大边材比导率看,蚬木的木质部运输水分的能力显著高于海南大风子、网脉核果木、淡黄金花茶和细叶谷木。生长于热带湿润环境的树木可能更容易受光照条件的限制^[28],而增大导管直径可以高效运输水分到树冠顶部,有利于树木争夺更多的光照资源,满足其高生长的需求。然而,值得注意的是,较大直径的导管并不总是有利的,因为在水分不利的情况下(如干季),较大直径的导管更容易发生栓塞,即导管直径较大的树种抗栓塞能力较弱^[29]。

自然条件下,干季植物木质部栓塞程度是反映其耐旱策略的重要指标^[5,9]。本研究中,干季 9 种树种间木质部导水率丧失百分比(PLC)差异极显著($P<0.01$),PLC 值为 6.10%~44.39%,说明不同树种在干季发生栓塞的程度不同,且除金丝李外其他 8 种树种的 PLC 值均较低,这在一定程度上表明喀斯特地区树种木质部的水力安全性相对较高。推测一方面与其抗栓塞能力较强有关,另一方面还与树种长期适应水分亏缺条件以避免发生严重栓塞的多元化水分利用策略有关^[30]。喀斯特地区很多树种通过较发达的地下根系吸收深层地下水来缓解干季水分亏缺^[31];还有一些落叶树种如海南椴和任豆(*Zenia insignis* Chun)在干季则通过脱落部分或全部叶片以减缓水分供应不足带来的不利影响;还有些常绿树种因缺乏落叶、深根系或木质部储水等补偿性和有效性的水力策略,更多依赖于进化更强的木质部内部结构来增强栓塞抗性或缩小单叶叶面积等适应长期的水分胁迫

迫^[21,32],如闭花木和细叶谷木等进化出支架型纹孔结构(待发表数据)提高栓塞抗性,同时细叶谷木还缩小单叶叶面积减少水分丧失,因此细叶谷木即使在岩石裸露程度 80%以上且水分胁迫更严重的喀斯特山顶周围仍能存活并占据一定生态位,而闭花木一方面通过高效运输水分满足其高生长需求,另一方面还能进化出支架型纹孔结构提高木质部栓塞抗性。此外,喀斯特地区还有一些植物(如金丝李)具有较丰富的轴向薄壁组织贮存水分、储存和转运糖类,维持体内水分平衡和修复栓塞^[33]。然而,这些利于增强耐旱性的特殊组织结构在喀斯特森林木本植物中是否具有普遍性还有待进一步验证。

3.2 水分传输功能与光合碳同化的协同作用

高效的水分运输能力是叶片维持较高光合碳同化速率的重要基础^[16,34]。本研究中,供试 9 种树种的单叶叶面积不同,枝条的水分传导效率也明显不同。一方面,本研究中单叶叶面积与最大边材比导率和净光合速率间显著($P<0.05$)或极显著($P<0.01$)正相关,说明单叶叶面积较大的树种,枝条的导水效率也较高,其叶片净光合速率也较高,推测较大的单叶叶面积对于树木构建更为有效的水分运输系统以支撑其较高的光合气体交换能力和固碳能力至关重要^[16,35]。因此,在热带森林群落中,水分运输效率较高的树种,通常也是快速生长和对光需求高的先锋树种^[15,36-37],这在一定程度上解释了水分运输效率较高的海南椴和蚬木是山坡区域乔木层第 1 亚层的建群树种,而闭花木和金丝李等为第 2 亚层的建群树种。另一方面,本研究中单叶叶面积不同的树种其水分生理特征(如木质部水力效率、胡伯尔值和净光合速率等)的变化可能遵循资源获取和利用的快慢规律,符合大叶片树种快速生长的假说^[38]。因为提高枝条的导水效率有利于树木补偿树高带来的水分运输阻力和叶片蒸腾需求,而较大叶片有利于树木构建更高效的水分运输系统,这与前人基于全球尺度上的研究结论一致,即枝条导水率与最大树高间存在协调关系^[39]。与具有较低水力效率和较小叶片的树种(如细叶谷木)相比,叶片较大的树种(如海南椴和蚬木)拥有较高的水力效率,能够满足其更高的需水量,拥有更高的瞬时固碳速率。在有利的水分条件下,木质部较高的水力效率能够更有效地将水分输送到叶片,有助于增强碳同化能力,与非喀斯特地区植物中普遍存在的强水力-光合协调作用一致^[40-41]。

3.3 水力结构功能特征间的权衡关系

供试9种树种木材密度与最大边材比导率呈极显著($P<0.01$)负相关,表明木质部水分运输有效性与安全性之间存在一定的权衡关系。因为木材密度较大的树种其边材中较小直径的导管占输送组织的比例相对较大^[16-17,42],通常承受木质部导管张力的能力更强,故表现出更强的栓塞抗性。然而,利于提高木质部水力安全性的较小直径的导管往往会降低木质部运输水分的能力,从而降低了在适宜水分条件下的光合碳同化能力,进而影响树木的生长速率和竞争力^[43];同时,致密的木材特性通常与较低的水分储存能力和较低的叶片水势相关联,因此木材密度较大的树种在极端干旱条件下更脆弱,更容易发生顶梢枯死,这与笔者观测到的分布于山顶的细叶谷木在干季存在顶梢枯死现象一致。

此外,供试9种树种单叶叶面积与木材密度呈极显著负相关。通过植物水力学指标间的间接相关关系可以初步解释为:一方面,木材密度较小的树种具有较高的导水效率,较高的水力效率在一定程度上可以支撑每个枝条上所生长叶片的总面积更大;另一方面,单叶叶面积与胡伯尔值间的显著($P<0.05$)负相关关系,表明植物个体单叶叶面积的变化可能较数量的变化更能驱动每个枝条上叶片的总面积变化^[44];因此,拥有较大叶片的树种通常木材密度较低。

3.4 结论

广西弄岗喀斯特森林9种主要树种在干季和湿季发生栓塞的程度不同,且大部分树种在干季和湿季的栓塞程度较低,说明喀斯特地区树种木质部的栓塞抗性普遍较强;9种树种间水力结构功能特征差异明显,表明不同树种对于喀斯特季节性干旱胁迫的响应和适应能力可能存在较大差异。喀斯特森林比非喀斯特森林对气候的变化更敏感^[45-46],但是本研究并未从水力安全阈值的角度定量评估喀斯特地区植物在干季发生何种程度的栓塞会死亡。另外,在热带、亚热带地区未来气候干热化的背景下,有必要长期监测喀斯特地区植物经历的最低水势,综合分析和预测未来喀斯特森林群落种群动态及空间分布,进而为喀斯特石漠化地区植被恢复选种提供理论基础。

参考文献:

[1] ENGELBRECHT B M J. Forests on the brink[J]. Nature, 2012, 491: 675-676.
[2] FENG X, PORPORATO A, RODRIGUEZ-ITURBE I. Changes in

rainfall seasonality in the tropics [J]. Nature Climate Change, 2013, 3: 811-815.
[3] 宋同清,彭晚霞,杜虎,等.中国西南喀斯特石漠化时空演变特征、发生机制与调控对策[J].生态学报,2014,34(18): 5328-5341.
[4] 袁道先,章程.岩溶动力学的理论探索与实践[J].地球学报,2008,29(3): 355-365.
[5] TYREE M T, EWERS F W. The hydraulic architecture of trees and other woody-plants[J]. New Phytologist, 1991, 119: 345-360.
[6] 李吉跃,翟洪波.木本植物水力结构与抗旱性[J].应用生态学报,2000,11(2): 301-305.
[7] 吕英忠,陈汉鑫,代永欣,等.冬季覆土厚度对树莓生长、水力结构和部分生理指标的影响[J].植物资源与环境学报,2020,29(5): 41-47.
[8] SACK L, FROLE K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees [J]. Ecology, 2006, 87: 483-491.
[9] HAO G Y, LUCERO M E, SANDERSON S C, et al. Polyploidy enhances the occupation of heterogeneous environments through hydraulic related trade-offs in *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae) [J]. New Phytologist, 2013, 197: 970-978.
[10] VENTURAS M, LÓPEZ R, GASCÓ A, et al. Hydraulic properties of European elms: xylem safety-efficiency tradeoff and species distribution in the Iberian Peninsula [J]. Trees, 2013, 27: 1691-1701.
[11] ZHANG W W, SONG J, WANG M, et al. Divergences in hydraulic architecture form an important basis for niche differentiation between diploid and polyploid *Betula* species in NE China [J]. Tree Physiology, 2017, 37: 604-616.
[12] ZHANG Q W, ZHU S D, JANSEN S, et al. Topography strongly affects drought stress and xylem embolism resistance in woody plants from a karst forest in Southwest China [J]. Functional Ecology, 2021, 35: 566-577.
[13] LIU Y Y, SONG J, WANG M, et al. Coordination of xylem hydraulics and stomatal regulation in keeping the integrity of xylem water transport in shoots of two compound-leaved tree species [J]. Tree Physiology, 2015, 35: 1333-1342.
[14] 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: 543-550.
[15] 刘金玉,付培立,王玉杰,等.热带喀斯特森林常绿和落叶榕树的水力特征和水分关系与抗旱策略[J].植物科学学报,2012,30(5): 484-493.
[16] HAJEK P, LEUSCHNER C, HERTEL D, et al. Trade-offs between xylem hydraulic properties, wood anatomy and yield in *Populus* [J]. Tree Physiology, 2014, 34: 744-756.
[17] PFAUTSCH S, HARBUSCH M, WESOŁOWSKI A, et al. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus* [J]. Ecology Letters, 2016, 19: 240-248.

- [18] 苏宗明. 广西天然植被类型分类系统[J]. 广西植物, 1988, 18(3): 237-246.
- [19] MCELTRONE A J, POCKMAN W T, MARTÍNEZ-VILALTA J, et al. Variation in xylem structure and function in stems and roots of trees to 20 m depth[J]. *New Phytologist*, 2004, 163: 507-517.
- [20] 盘 邹. 喀斯特生态系统的生境异质性与植物适应性[D]. 桂林: 广西师范大学, 2006: 36-40.
- [21] FAN D Y, JIE S L, LIU C C, et al. The trade-off between safety and efficiency in hydraulic architecture in 31 woody species in a karst area[J]. *Tree Physiology*, 2011, 31: 865-877.
- [22] 曹坤芳, 付培立, 陈亚军, 等. 热带岩溶植物生理生态适应性对于南方石漠化土地生态重建的启示[J]. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(3): 238-247.
- [23] FU P L, JIANG Y J, WANG A Y, et al. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest[J]. *Annals of Botany*, 2012, 110: 189-199.
- [24] MAHERALI H, POCKMAN W T, JACKSON R B. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation [J]. *Ecology*, 2004, 85: 2184-2199.
- [25] 王 斌, 黄俞淞, 李先琨, 等. 弄岗北热带喀斯特季节性雨林 15 ha 监测样地的树种组成与空间分布[J]. *生物多样性*, 2014, 22(2): 141-156.
- [26] HAO G Y, JONES T J, LUTON C, et al. Hydraulic redistribution in dwarf *Rhizophora mangle* trees driven by interstitial soil water salinity gradients: impacts on hydraulic architecture and gas exchange[J]. *Tree Physiology*, 2009, 29: 697-705.
- [27] TYREE M T, ZIMMERMANN M H. Xylem Structure and the Ascent of Sap [M]. 2nd ed. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH, 2002: 49-88.
- [28] LINES E R, ZAVALA M A, PURVES D W, et al. Predictable changes in aboveground allometry in trees along gradients of temperature, aridity and competition [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2012, 21: 1017-1028.
- [29] 王兆成, 王 磊, 周梦钰, 等. 3 个薄壳山核桃品种叶片结构特征和枝条导水功能比较[J]. *植物资源与环境学报*, 2021, 30(3): 38-45.
- [30] CAO M, WU C, LIU J C, et al. Increasing leaf $\delta^{13}\text{C}$ values of woody plants in response to water stress induced by tunnel excavation in a karst trough valley: implication for improving water-use efficiency[J]. *Journal of Hydrology*, 2020, 586: 124895.
- [31] GEEKIYANAGE N, GOODALE U M, CAO K F, et al. Plant ecology of tropical and subtropical karst ecosystems[J]. *Biotropica*, 2019, 51: 626-640.
- [32] TAN F S, SONG H Q, FU P L, et al. Hydraulic safety margins of co-occurring woody plants in a tropical karst forest experiencing frequent extreme droughts [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 292/293: 108107.
- [33] 倪鸣源, ARITSARA A N A, 王永强, 等. 中亚热带喀斯特常绿落叶阔叶混交林典型树种的木质部解剖与功能特征分析[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(4): 394-403.
- [34] 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]. *Functional Ecology*, 2009, 23: 658-667.
- [35] KOTOWSKA M M, LINK R M, RÖLL A, et al. Effects of wood hydraulic properties on water use and productivity of tropical rainforest trees[J]. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2021, 3: 598759.
- [36] MULLER-LANDAU H C. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees [J]. *Biotropica*, 2004, 36: 20-32.
- [37] ELLER C B, BARROS F V, BITTENCOURT P R L, et al. Xylem hydraulic safety and construction costs determine tropical tree growth [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2018, 41: 548-562.
- [38] STOWE L G, BROWN J L. A geographic perspective on the ecology of compound leaves [J]. *Evolution*, 1981, 35: 818-821.
- [39] LIU H, GLEASON S M, HAO G Y, et al. Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale [J]. *Science Advances*, 2019, 5: eaav1332.
- [40] TAYLOR D, EAMUS D. Coordinating leaf functional traits with branch hydraulic conductivity: resource substitution and implications for carbon gain [J]. *Tree Physiology*, 2008, 28: 1169-1177.
- [41] SKELTON R P, WEST A G, DAWSON T E. Predicting plant vulnerability to drought in biodiverse regions using functional traits [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112: 5744-5749.
- [42] PETERS J M R, LOPEZ R, NOLF M, et al. Living on the edge: a continental-scale assessment of forest vulnerability to drought [J]. *Global Change Biology*, 2021, 27: 3620-3641.
- [43] PRATT R B, JACOBSEN A L. Conflicting demands on angiosperm xylem: tradeoffs among storage, transport and biomechanics [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2017, 40: 897-913.
- [44] WRIGHT I J, FALSTER D S, PICKUP M, et al. Cross-species patterns in the coordination between leaf and stem traits, and their implications for plant hydraulics [J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127: 445-456.
- [45] LIU M, XU X, WANG D, et al. Karst catchments exhibited higher degradation stress from climate change than the non-karst catchments in southwest China: an ecohydrological perspective [J]. *Journal of Hydrology*, 2016, 535: 173-180.
- [46] 谭凤森, 宋慧清, 李忠国, 等. 桂西南喀斯特季雨林木本植物的水力安全[J]. *植物生态学报*, 2019, 43(3): 227-237.

(责任编辑: 张明霞)