

散孔材和环孔材树种叶水分传输能力及其与抗旱性的关系

李俊辉^{1,2}, 李秧秧^{1,3*}

(1 中国科学院水利部水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨陵 712100; 2 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3 西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨陵 712100)

摘要: 选取树龄相同的 3 种散孔材(杨树、梧桐和樱花)和 3 种环孔材(刺槐、合欢和白蜡)树种,用 3 种不同方法(解剖法、加压法和水容法)研究了其叶水力导度的差异及与抗旱性(PV 曲线参数)的关系。结果显示:解剖法估算的最大叶水力导度高于加压法和水容法,加压法和水容法在 6 个树种中的 5 个上测定值完全一致,3 种散孔材与环孔材树种的叶最大水力导度无显著差异。3 种散孔材树种的饱和渗透势和膨压损失点渗透势与 3 种环孔材相比差异不大,但膨压损失点的相对含水量则低于环孔材树种,质外体含水量高于环孔材树种,导致其综合抗旱性指数也高于 3 种环孔材树种。研究表明,散孔材和环孔材树种的叶最大水力导度与其抗旱性之间并无显著相关关系。

关键词: 散孔材; 环孔材; 叶最大水力导度; 抗旱性

中图分类号: Q945.7 文献标志码: A

Leaf Water Transport Capabilities in Diffuse porous and Ring porous Tree Species and Its Relationship with Drought Resistance

LI Junhui^{1,2}, LI Yangyang^{1,3*}

(1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, CAS & MWR, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Leaf maximum hydraulic conductance (measured with three methods: anatomic, pressuring and capacitance method) and its relationship with drought resistance (PV curves) were studied in three diffuse porous species (*Populus tomentosa*, *Platanus hispanica*, *Prunus lannesiana*) and three ring porous species (*Robinia pseudoacacia*, *Albizia julibrissin*, *Fraxinus chinensis*). The results indicated that leaf maximum hydraulic conductance measured by anatomic method was higher than those by pressuring method and capacitance method. The pressuring method was consistent with capacitance method in five of six species. No difference in leaf hydraulic conductance had been detected between three diffuse porous and three ring porous species, so did the saturated osmotic potential and osmotic potential at turgid loss point. Three diffuse porous species had lower relative water content at turgid loss point, and higher apoplastic water content and comprehensive drought resistance index than that of three ring porous species. There was no correlation between leaf maximum hydraulic conductance and drought resistance in six species.

Key words: diffuse porous species; ring porous species; leaf hydraulic conductance; drought resistance

①收稿日期: 2011-01-18; 修改稿收到日期: 2011-05-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(31070541); 国家林业局林业公益性行业科研专项经费(200904056)

作者简介: 李俊辉(1987-), 男(汉族), 硕士研究生, 主要从事植物生理生态方面的研究。E-mail: lijh1987@163.com

* 通讯作者: 李秧秧, 研究员, 主要从事植物水分养分生理生态研究。E-mail: yyli@ms.iswc.ac.cn

植物叶中水分传输是整株植物水分传输的重要组成部分,其传输阻力可占整株植物水分传输阻力的30%以上^[1],因而成为植物水分传输的瓶颈之一,并直接制约着叶片的生理功能如光合和蒸腾作用.近年来,随着测定方法的完善,植物叶水力学性质研究越来越受到人们的重视.

植物木质部是水分运输的主要通道,按照茎木质部的孔性特征,被子植物可粗分为散孔材和环孔材两类.散孔材树种导管在一个年轮里分布均匀,导管数目较多、管径较小、导管较短;环孔材树种在一个年轮里早材管孔比晚材管孔大,且早材中导管稀少、导管较长.散孔材和环孔材的结构特征导致其水分生理特性存在显著差异.环孔材树种由于早材导管直径大,因而茎干水分传输能力和水分存贮能力明显高于导管直径小的散孔材^[2],但其更容易遭受栓塞的威胁^[3,4].此外,环孔材树种比散孔材树种具有更高的气孔调节能力^[5].环孔材和散孔材茎水力学特性存在明显差异,但其叶水平水力学性质是否存在差异,尚不清楚.Taneda等发现,环孔材树种橡树叶面积基础上的最大导水率要高于散孔材树种枫树^[6],其他环孔材的叶导水率是否也高于散孔材,值得进一步研究.

一些研究表明^[7-8],在干旱地区的被子植物主要为环孔材.作者在研究黄土高原丘陵区不同乔灌木的木质部特征时发现,几种主要的旱生环境的灌木均为环孔材,那么,环孔材树种是否比散孔材树种更耐旱,在大豆^[9]、半附生榕树和地生榕树^[10]上发现叶最大水力导度和抗旱性呈负相关,散孔材和环孔材树种叶水力学性质和抗旱性是否也如此,对这些问题的回答,对于了解散孔材和环孔材树种水分生理特性的差异及相关抗旱机制有十分重要的理论价值.因此,本研究选择3种散孔材与3种环孔材树种,探讨了散孔材和环孔材树种叶水分传输能力的差异及其与抗旱性的关系.

1 材料和方法

1.1 研究区概况

实验在陕西杨陵的中国科学院水土保持研究所附近进行,当地属暖温带大陆性季风气候,海拔454.5 m,年均日照时数2150 h,年均气温12.9℃,年均降雨量621.6 mm.试验选取该地常见6种绿化植物,包括3种散孔材树种毛白杨(*Populus tomentosa*)、法国梧桐(*Platanus hispanica*)和日本晚樱(*Prunus lannesiana*),以及3种环孔材树种刺槐

(*Robinia pseudoacacia*)、合欢(*Albizia julibrissin*)和白蜡树(*Fraxinus chinensis*).所选树种树龄均在20年左右.选取树冠上光照条件好、无病虫害的生长健康的叶为研究对象.

1.2 最大水力导度(K_{leaf})测定

本实验采用3种方法测定植物叶片的水力导度.带叶的枝条在日落后剪下,然后带回实验室在水下取叶或枝条(水容法),叶柄或枝条在水中浸泡12 h以上并抑制蒸腾使叶片吸水达到饱和,然后用不同方法测定其最大水力导度.

1.2.1 解剖学方法^[10] 选取待测叶片的叶柄,徒手切片,0.5%番红染色,然后在显微镜下观察木质部导管个数和大小,利用Hager-Poiseillue公式计算叶柄的导水率,然后除以叶片面积即为叶水力导度.实验中,测定木质部导管大小的导管数目不低于整个叶柄导管总数的1/3.由于导管形的不规则,我们使用同面积的圆的直径来计算单个导管的导水率.计算公式如下

$$K_i = \frac{\pi r^4}{8\eta l}$$

式中, K_i 为单个导管的导水率, r 为同木质部导管面积相同的圆的半径, η 为水的粘滞系数.

叶的水力学导度(K_{leaf} , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$)为:

$$K_{leaf} = \frac{N}{nA} \sum_{i=1}^n K_i$$

式中, N 为叶柄中的总木质部导管数目, n 为选择测定的导管数, A 为叶面积.测定的叶片数为4.

1.2.2 加压法^[11] 首先测定叶的水势 ϕ_1 ,并使样品在该水势下保持2 min,然后迅速加压到 ϕ_2 ,收集 ϕ_2 下前10 s中从样品中溢出的汁液,测定其质量 v ,用图像分析系统测量叶面积 A_{leaf} ,然后用下述公式计算叶水力导度 K_{leaf} .重复4次.

$$K_{leaf} = \frac{v}{10A_{leaf}(\phi_1 - \phi_2)}$$

1.2.3 水容法^[12] 该方法主要利用叶复水后其水势恢复的时间进程与通过单个电阻的单个电容充电过程类似,符合指数曲线^[9].

$$K_{leaf} = C_{leaf} \ln[\phi_0 / \phi_f] / t$$

式中, C_{leaf} 为叶水容, ϕ_0 为叶片复水前的水势, ϕ_f 为叶片复水后的水势, t 为复水时间.叶水容 C_{leaf} 来自于压力-容积曲线(PV曲线),其计算公式如下:

$$C_{leaf} = \delta_{RWC} / \delta_{\psi} \times (DW/LA) \times (WW/DW) / M$$

式中, $\delta_{RWC} / \delta_{\psi}$ 为PV曲线中膨压损失点前相对含水量与相应水势线性拟合的斜率(MPa^{-1}). DW 为叶

片干重(g), LA 为叶面积(m^2), WW 为饱和时叶片含水量(g), M 为水的摩尔质量($g \cdot mol^{-1}$).

取饱和后带有 6~8 片叶的枝条, 用锡箔纸包裹放置 1 h 以平衡水势, 然后切取叶片并将叶柄置于水中不同时间(0、30、60、90、180、240 和 300 s), 取出擦干, 利用压力室测定叶片水势, 作图进行拟合, 求得叶水力导度.

1.3 压力容积曲线(PV 曲线)及综合抗旱性指数的计算

叶片置于水中饱和后取出, 擦干, 快速称重, 求得叶片饱和时质量, 然后将叶片置于压力室中测定其平衡势. 取出叶片, 放置在室内自然干燥, 每隔一段时间测定其质量和平衡势, 重复上述过程直至样品已严重萎蔫, 然后置于烘箱 $75^\circ C$ 烘干求干重. 以相对含水量 RWC 与水势的倒数作图, 绘制 PV 曲线; 利用美国加州大学 Paul J. Schulte 编制的 PV 曲线程序进行分析^[13], 求得 PV 曲线各参数, 包括饱和含水时的渗透势 ϕ_{sat} , 膨压损失点对应的渗透势 ϕ_{tlp} , 膨压损失点对应的相对含水量 RWC_{tlp} , 以及质外体水所占比例 B . 利用下述公式计算综合抗旱性指数 (DI) ^[14-15].

$$DI = \sqrt{\sum_{i=1}^n \left(\frac{P}{P_0}\right)^2}$$

对于 ϕ_{sat} 、 ϕ_{tlp} 和 B 而言, P 为每种水分参数的各测定值, P_0 为该种水分参数在各测定值中绝对值最大者; 对 RWC_{tlp} 而言, $P = 1 -$ 实测值, P_0 为 P 的最大值.

2 结果与分析

2.1 环孔材和散孔材树木的叶最大水力导度比较

6 种树木中均以解剖学方法测定的叶最大水力导度为最大. 在 6 个树种中的 5 个上, 加压法和水容法测定的结果相同, 而在梧桐上则以加压法测定值远高于水容法(图 1).

6 个树种中, 环孔材树种刺槐用解剖学方法估算的叶水力导度要高于 3 种散孔材树种, 但环孔材树种合欢和白蜡叶水力导度则低于散孔材树种樱花和梧桐. 如以加压法和水容法测定的平均值来代表各树种叶的实测水力导度, 散孔材树种梧桐的实测水力导度最大, 其次为环孔材树种刺槐、散孔材树种杨树和樱花, 环孔材树种白蜡和合欢的实测水力导度最小; 实测水力导度最大的梧桐为最小的合欢的 15.1 倍. 独立样品的 t 检验表明, 环孔材树种和散孔材树种作为 2 个组, 其实测水力导度并无显著性

差异.

2.2 环孔材和散孔材树木的 PV 曲线及抗旱性比较

PV 曲线是评价植物抗旱性的一种重要手段^[16]. 利用 PV 曲线程序^[13]对 6 种植物叶的 PV 曲线(图 2)分析, 求得 PV 曲线各参数(表 1). 6 个树种间的饱和渗透势 ϕ_{sat} 差异并未达到显著水平, 其中樱花的 ϕ_{sat} 最小, 而梧桐的最大, 二者相差仅 0.3 MPa. 6 个树种的膨压损失点渗透势 ϕ_{tlp} 、膨压损失点的相对含水量 RWC_{tlp} 、质外体含水量 B 存在显著或极显著差异. 其中, ϕ_{tlp} 以樱花、杨树的为最低, 白蜡、合欢、梧桐和刺槐的 ϕ_{tlp} 无显著差异. 饱和渗透势 ϕ_{sat} 与膨压损失点渗透势 ϕ_{tlp} 之差反映了细胞的渗透调节能力, 是植物应对干旱胁迫的一种重要机制. 樱花和杨树具有高的渗透调节能力, 而刺槐和白蜡的渗透调节能力最差, 其他树种介于中间. 膨压损失点的相对含水量 RWC_{tlp} 以杨树最低, 白蜡最高,

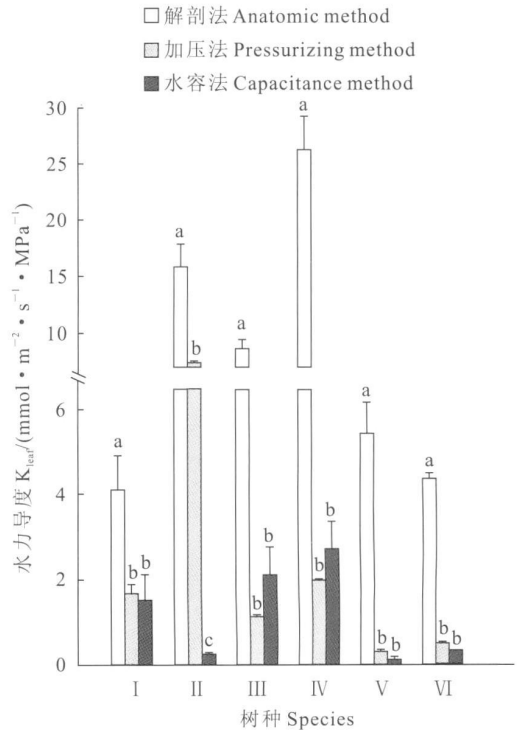


图 1 用 3 种方法测定的 6 个树种的最大叶水力导度 I. 杨树; II. 梧桐; III. 樱花; IV. 刺槐; V. 合欢; VI. 白蜡; 同一树种内不同小写字母表示测定方法间 0.05 水平存在显著性差异

Fig. 1 Leaf maximum hydraulic conductance determined by three methods in six tree species I. *P. tomentosa*; II. *P. hispanica*; III. *P. lannesiana*; IV. *R. pseudoacacia*; V. *A. julibrissin*; VI. *F. chinensis*; The different normal letters in the same species indicate significant difference among methods at 0.05 level

其他树种介于中间. 樱花和杨树的质外体含水量 B 远高于其他树种, 表明二者具有较高的保水能力. 综合抗旱性指数表明: 6 种树种中, 抗旱性从强到弱依

次为杨树 > 梧桐 > 樱花 > 合欢 > 白蜡 > 刺槐.

用独立样品的 t 检验比较 3 种散孔材和 3 种环孔材树种的 PV 曲线参数(表 1) 发现, 3 种散孔材树

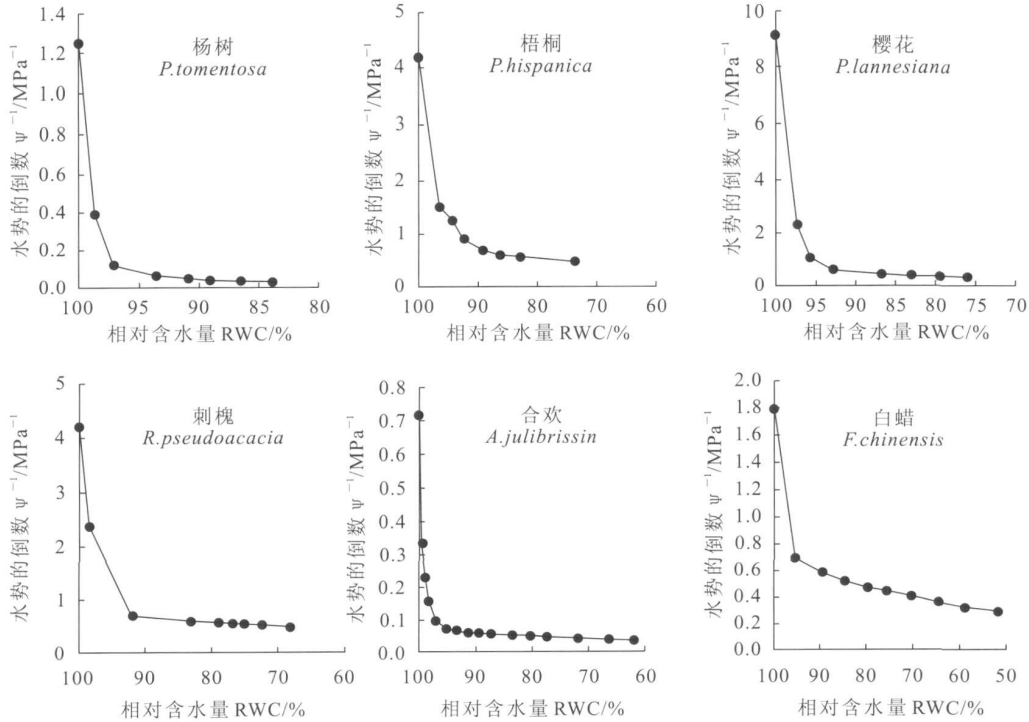


图 2 6 种树木叶的 PV 曲线

Fig. 2 Pressure volume curves of leaves in six tree species

表 1 6 种树木叶的 PV 曲线参数

Table 1 Pressure volume parameters of leaves in six tree species

树种 Species	ψ_{sat} / MPa	ψ_{tp} / MPa	RWC_{tp}	B	DI
杨树 <i>P. tomentosa</i>	- 1.53 ± 0.13	- 1.93 ± 0.14 ab	0.83 ± 0.04b	0.43 ± 0.09A	2.11
梧桐 <i>P. hispanica</i>	- 1.39 ± 0.04	- 1.66 ± 0.06 b	0.88 ± 0.03 ab	0.25 ± 0.04B	2.01
樱花 <i>P. lannesiana</i>	- 1.69 ± 0.10	- 2.19 ± 0.17 a	0.88 ± 0.02 ab	0.47 ± 0.01A	1.52
刺槐 <i>R. pseudoacacia</i>	- 1.44 ± 0.03	- 1.60 ± 0.05 b	0.91 ± 0.01 a	0.10 ± 0.01C	1.31
合欢 <i>A. julibrissin</i>	- 1.52 ± 0.04	- 1.73 ± 0.07 b	0.91 ± 0.04 a	0.21 ± 0.02BC	1.45
白蜡 <i>F. chinensis</i>	- 1.59 ± 0.03	- 1.74 ± 0.04 b	0.92 ± 0.02 a	0.12 ± 0.01BC	1.40

注: 同列不同小写和大写字母分别表示树种间在 0.05 和 0.01 水平存在显著性差异.

Note: The different normal and capital letters within the same column indicate significant difference among species at 0.05 and 0.01 level, respectively.

表 2 6 种树木上叶最大水力导度和 PV 曲线各参数及抗旱性指数 DI 的相关系数

Table 2 Correlation coefficient between leaf maximum hydraulic conductance and parameters of PV curves and drought-resistant index DI ($n = 6$)

叶水力导度 K_{leaf}	ψ_{sat}	ψ_{tp}	RWC_{tp}	B	DI
解剖法测定 Measured by anatomic method	0.589	0.497	0.266	- 0.431	- 0.448
加压法测定 Measured by pressurizing method	0.682	0.333	- 0.227	0.005	- 0.043
水容法测定 Measured by capacitance method	- 0.175	- 0.295	- 0.179	0.214	0.236

种的平均饱和渗透势 ϕ_{sat} (-1.54 MPa) 和 3 种散孔材的平均 ϕ_{sat} (-1.52 MPa) 差异不大; 3 种散孔材树种的平均膨压损失点的渗透势 ϕ_{tlp} (-1.93 MPa) 比 3 种散孔材的平均 ϕ_{tlp} (-1.69 MPa) 低 0.24 MPa , 差异不显著; 3 种散孔材树种平均膨压损失点的相对含水量 RWC_{tlp} 也比 3 种环孔材树种低 5% 左右 ($P > 0.05$); 3 种散孔材的质外体含水量 B 显著高于 3 种环孔材 ($P < 0.05$); 3 种散孔材树种的综合抗旱性指数也高于 3 种环孔材 ($P > 0.05$)。

2.3 环孔材和散孔材树木叶最大水力导度与抗旱性的关系

对用 3 种方法确定的叶最大水力导度和 PV 曲线各参数 (ϕ_{sat} 、 ϕ_{tlp} 、 RWC_{tlp} 和 B) 及综合抗旱性指数 DI 进行回归, 来分析 6 种植物上叶最大水力导度和抗旱性的关系 (表 2)。结果表明, 6 种植物叶最大水力导度和 PV 曲线各参数及综合抗旱性指数 DI 并无显著相关关系, 从而表明树木叶水力学性质和抗旱性之间是相互独立的。

3 讨论

3.1 环孔材和散孔材树种叶最大水力导度的差异

本实验采用 3 种方法测定了 6 种植物叶的最大水力导度, 结果表明解剖学方法估算的最大水力导度要高于加压法和水容法。解剖学方法是一种理想的方法, 未考虑导管长度、导管形状的不规则性、稀溶液的粘滞性等的影响, 此外, 叶片木质部以外活组织的水流阻力被远远低估, 因而解剖学方法估算值要高于实测值。加压法是基于叶片的排水过程类似于电容的放电过程, 其准确性决定于水容排水过程的准确模拟。由于要在一定时间内搜集木质部汁液, 因而木质部汁液的大小是影响其测定准确性的一个重要因素。另外, 这一方法要求搜集叶片汁液的时间远小于时间常数 (叶片中 63% 的水被排出所需时间), 不同植物叶片时间常数的差异也可能影响测定的准确性。水容法是 3 种方法中最复杂的方法, 其关键是准确测定复水过程中叶片的水势变化, 由于需要不同的叶片复水不同时间后测定水势 (如用同一叶片, 会影响叶片的复水过程^[12]), 叶片的差异可能会影响测定的准确性。此外, 该方法需要测定叶复水曲线和 PV 曲线 (确定水容), 因而两个过程的操作可能会增大实验的误差。在 6 个树种中的 5 个上, 加压法和水容法测定的结果完全一致, 但在散孔材树种梧桐上, 水容法测定的结果远小于加压法, 可能与梧桐叶面积大, 水容法难以准确测定其复水曲线或

其复水曲线不完全符合指数曲线有关。在对温带 38 个被子植物的研究中, 其平均叶最大水力导度为 $7.5 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ ^[11], 本研究中, 6 种植物实测的平均叶最大水力导度为 $2.2 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ (加压法), 与前人的研究结果在同一数量级内。

我们的研究结果表明, 环孔材和散孔材树种叶最大水力导度并无显著差异。Taneda 等在伴生的环孔材树种橡树和散孔材树种枫树上发现, 环孔材树种橡树叶面积基础上的最大导水率要高于散孔材树种^[7], 但该研究仅涉及两个树种, 因而难以评价散孔材和环孔材树种总的特征。Chen 等^[11]在大戟科的树种上, Hao 等^[17]在热带稀疏草原和森林中共存树种上的研究均表明茎水力学性质和叶的水力学性质是相互独立的, 暗示茎的水力学性质可能并不影响其叶的水力学性质。

3.2 散孔材和环孔材树种的抗旱性及与叶最大水力导度的关系

从本研究的 PV 曲线参数看, 环孔材和散孔材树种的饱和渗透势和膨压损失点的渗透势并无明显差异, 但散孔材树种膨压损失点的相对含水量显著低于环孔材树种, 而质外体含水量则高于环孔材树种, 导致 3 种散孔材树种的综合抗旱性指数也较高。一些散孔材, 如菊科及鼠李科的一些灌木在干旱的美国大平原地区及季节性干旱的加州浓密常绿阔叶灌丛均有分布^[18], 表明散孔材中的一些树种对干旱也有较强的适应性。环孔材树种的抗旱性并不比散孔材高。

本研究显示, 叶最大水力导度和 PV 曲线各参数及综合抗旱性指数并无显著相关关系, 表明叶最大水力导度和抗旱性是相互独立的过程。这与在大豆^[9]和半附生和地生榕树^[10]上叶最大水力导度和抗旱性存在制约关系不同。Sack 等对温带生长的 6 个树种的照光叶和遮阴叶的研究也表明, 叶最大水力导度和饱和渗透势、膨压损失点的渗透势及叶最小导度均无关^[19]。叶抗旱性特征是在干燥化条件下选择的, 因而与在湿润条件下选择的叶最大水力导度并无必然相关性。

由于本研究仅用 3 种散孔材和 3 种环孔材进行比较研究, 因而其规律尚不能推及到所有散孔材和环孔材树种上。在本研究区域内, 环孔材树种分布不多, 从而增加了采样的难度。为此, 需要更多的同龄环孔材和散孔材树种进行比较研究, 才能对这一问题进行充分的回答。

参考文献:

- [1] SACK L, HOLBROOK N M. Leaf hydraulics[J]. *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2006, 57: 361– 381.
- [2] LEMEURE R, STEPPE K. Effects of ring porous and diffuse porous stem wood anatomy on the hydraulic parameters used in a water flow and storage model[J]. *Tree Physiol.*, 2007, 27: 43– 52.
- [3] SPERRY J S, SULLIVAN J E M. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring porous, diffuse porous, and conifer species[J]. *Plant Physiol.*, 1992, 100: 605– 613.
- [4] SPERRY J S, NICHOLS K L, SULLIVAN J E M, *et al.* Xylem embolism in ring porous, diffuse porous, and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska[J]. *Ecology*, 1994, 75(6): 1736– 1752.
- [5] BUSH S E, PATAKI D E, HULTINE K R, WEST A G, *et al.* Wood anatomy constrains stomatal responses to atmospheric vapor pressure deficit in irrigated, urban trees[J]. *Oecologia*, 2008, 156: 13– 20.
- [6] TANEDA H, SPERRY J S. A case study of water transport in co-occurring ring vs. diffuse porous trees: contrasts in water status, conducting capacity, cavitation, and vessel refilling[J]. *Tree Physiol.*, 2008: 1641– 1651.
- [7] ELLMORE G S, ZANNE A E, ORIANI S C M. Comparative sectoriality in temperate hardwoods: hydraulics and xylem anatomy[J]. *Bot. J. Linn. Soc.*, 2006, 150: 61– 71.
- [8] BAAS P, EWERS F W, DAVIES S D, *et al.* Evolution of xylem physiology[M]//HEM SLEY A R, POOLE I. The Evolution of Plant Physiology. From Whole Plants to Ecosystems. London: Elsevier, 2004: 273– 295.
- [9] SINCLAIR T R, ZWIENIECKI M A, HOLBROOK N M. Low leaf hydraulic conductance associated with drought tolerance in soybean[J]. *Physiol. Plant*, 2008, 132: 446– 451.
- [10] HAO G Y, SACK L, WANG A Y, *et al.* Differentiation of leaf water flux and drought tolerance traits in hemiepiphytic and non-hemiepiphytic *Ficus* tree species[J]. *Funct. Ecol.*, 2010, 24(4): 731– 740.
- [11] CHEN J W, ZHANG Q, LI X S, *et al.* Independence of stem and leaf hydraulic traits in six Euphorbiaceae tree species with contrasting leaf phenology[J]. *Planta*, 2009, 230(3): 459– 468.
- [12] BRODRIBB T J, HOLBROOK N M. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits[J]. *Plant Physiol.*, 2003, 132(4): 1– 8.
- [13] SCHULTE P J, HINCKLEY T M. A comparison of pressure volume curve data analysis techniques[J]. *J. Exp. Bot.*, 1985, 36: 1590– 1602.
- [14] WANG M B(王孟本), FENG C P(冯彩平), LI H J(李洪建), *et al.* The relationship between the activities of protecting enzymes and water parameters from pressure volume curves in six tree species[J]. *Acta Ecol. Sinica*(生态学报), 2000, 20(1): 173– 176(in Chinese).
- [15] DI X Y(狄晓艳), WANG M B(王孟本), CHEN J W(陈建文), *et al.* Study on water parameters with PV curves in eight poplar clones[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2007, 27(1): 98– 103(in Chinese).
- [16] HAN G(韩刚), LI Y J(李彦瑾), SUN D X(孙德祥), *et al.* The response of pressure volume curve water parameters of four desert shrub seedlings to drought stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2008, 28(7): 1422– 1428(in Chinese).
- [17] HAO G Y, HOFFMANN W A, SCHOLZ F G, *et al.* Stem and leaf hydraulics of congeneric tree species from adjacent tropical savanna and forest ecosystems[J]. *Oecologia*, 2008, 155: 405– 415.
- [18] HACKE U G, SPERRY J S, WHEELER J K, *et al.* Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency[J]. *Tree Physiol.*, 2006, 26: 689– 701.
- [19] SACK L, COWAN P D, JAIKUMAR N, *et al.* The ‘hydrology’ of leaves: coordination of structure and function in temperate woody species[J]. *Plant Cell Environ.*, 2003, 26: 1343– 1356.