

文章编号: 1000-5641(2021)02-0142-09

## 上海辰山植物园木本植物幼枝 导管特征及其权衡关系

李媛媛<sup>1</sup>, 商侃侃<sup>2</sup>, 张希金<sup>1</sup>, 宋 坤<sup>1,3,4</sup>

(1. 华东师范大学 浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站, 上海 200241;

2. 上海辰山植物园 (中科院上海辰山植物科学研究中心), 上海 201602; 3. 华东师范大学 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200241; 4. 崇明生态研究院, 上海 202162)

**摘要:** 以上海市辰山植物园 85 种常见木本植物为研究对象, 通过解剖木质部结构, 分析了枝条导管特征在不同生活型物种间的差异及其系统发育信号, 揭示了导管密度-大小权衡关系在不同生活型物种间的差异. 结果表明: ①常绿木本植物的导管直径 ( $(28.55 \pm 8.84) \mu\text{m}$ ) 和导管占比 ( $8.7\% \pm 2.89\%$ ) 均显著小于落叶木本植物导管直径 ( $(35.81 \pm 13.92) \mu\text{m}$ ) 和导管占比 ( $12.7\% \pm 4.82\%$ ), 而导管密度在常绿 ( $(149.3 \pm 75.62) \text{N}/\text{mm}^2$ ) 和落叶 ( $(164.5 \pm 154.28) \text{N}/\text{mm}^2$ ) 木本植物之间则无显著差异; 乔木的导管直径 ( $(35.86 \pm 13.5) \mu\text{m}$ ) 显著大于灌木 ( $(26.24 \pm 8.84) \mu\text{m}$ ), 导管占比和密度在乔木 ( $12.09\% \pm 5.01\%$ ,  $(151.9 \pm 142.73) \text{N}/\text{mm}^2$ ) 和灌木 ( $10.59\% \pm 2.99\%$ ,  $(208.7 \pm 126.37) \text{N}/\text{mm}^2$ ) 之间则无显著差异. ②导管直径、导管密度存在显著的系统发育信号, 且导管密度信号大于导管直径, 导管占比则无明显的谱系信号存在. ③标准化主轴估计分析表明, 导管密度-大小权衡关系普遍存在, 不同生活型植物具有相同的斜率系数 ( $k = -0.89$ , 95% 的置信区间  $CI$  为  $-0.98 \sim -0.79$ ), 但常绿乔木的纵截距显著小于落叶乔木, 即相同导管密度下落叶乔木比常绿乔木具有更大的导管直径.

**关键词:** 植物功能性状; 导管特征; 生活型; 密度-大小权衡; 系统发育

中图分类号: Q948 文献标志码: A DOI: 10.3969/j.issn.1000-5641.2021.02.014

## Vessel characteristics and the density-size relationship of woody plants at the Shanghai Chenshan Botanical Garden

LI Yuanyuan<sup>1</sup>, SHANG Kankan<sup>2</sup>, ZHANG Xijin<sup>1</sup>, SONG Kun<sup>1,3,4</sup>

(1. Zhejiang Tiantong Forest Ecosystem National Observation and Research Station, East China Normal University, Shanghai 200241, China; 2. Shanghai Chenshan Botanical Garden (Shanghai Chenshan

Plant Science Research Center, Chinese Academy of Sciences), Shanghai 201602, China;

3. Shanghai Key Laboratory for Urban Ecological Processes and Eco-Restoration, East China Normal University, Shanghai 200241, China;

4. Institute of Eco-Chongming, Shanghai 202162, China)

**Abstract:** In this study, we measured the branch xylem structure of 85 woody plant species at the Shanghai Chenshan Botanical Garden to compare vessel characteristics among different life forms and check their phylogenetic signals. The trade-off between vessel density and vessel size was subsequently compared

收稿日期: 2020-06-28

基金项目: 国家自然科学基金 (31500355, 31600343); 上海市科技创新行动计划 (18DZ1204602, 18DZ1204704); 上海市绿化和市容管理局项目 (G182420)

通信作者: 宋 坤, 男, 副教授, 硕士生导师, 研究方向为生态学. E-mail: ksong@des.ecnu.edu.cn

among different life forms. The results showed that: ① The vessel diameter ( $(28.55 \pm 8.84) \mu\text{m}$ ) and vessel ratio ( $8.7\% \pm 2.89\%$ ) of evergreen woody plants were significantly smaller than the vessel diameter ( $(35.81 \pm 13.92) \mu\text{m}$ ) and vessel ratio ( $12.7\% \pm 4.82\%$ ) of deciduous woody plants; meanwhile, there was no significant difference observed in the vessel density between evergreen plants ( $(149.3 \pm 75.62) \text{N}/\text{mm}^2$ ) and deciduous plants ( $(164.5 \pm 154.28) \text{N}/\text{mm}^2$ ). The vessel diameter of trees ( $(35.86 \pm 13.5) \mu\text{m}$ ) was significantly larger than that of shrubs ( $(26.24 \pm 8.84) \mu\text{m}$ ), but there was no significant difference observed in the vessel ratio and vessel density between trees ( $12.09\% \pm 5.01\%$ ;  $(151.9 \pm 142.73) \text{N}/\text{mm}^2$ ) and shrubs ( $10.59\% \pm 2.99\%$ ;  $(208.7 \pm 126.37) \text{N}/\text{mm}^2$ ). ② There were significant phylogenetic signals observed in vessel diameter and vessel density, and the signal of vessel density was larger than that of vessel diameter. There was, however, no obvious phylogenetic signal in the vessel ratio. ③ The standardized major axis test indicated that the trade-off between vessel density and vessel size existed in all life forms, with a common slope coefficient of  $-0.89$  and a 95% confidence interval ( $-0.98 \sim -0.79$ ). However, the intercept of evergreen trees was significantly smaller than that of deciduous trees, suggesting that deciduous trees have a larger vessel diameter than evergreen trees for a given vessel density.

**Keywords:** plant functional traits; vessel traits; life form; density-size trade-offs; phylogeny

## 0 引 言

枝条作为植物自身结构的重要组成部分,与机械支持和水分运输等关系密切,对枝条木质部解剖结构,尤其是导管的研究,能够明确植物枝条结构特征,从而有效地指示植物水分运输能力。目前已有很多研究证实了植物木质部运输的安全与效率之间存在权衡<sup>[1-3]</sup>,而导管特征的自然选择亦是由水分运输的效率和安全性之间的权衡决定的<sup>[4]</sup>,反映到植物自身生理结构上,即由植物导管密度和大小之间的权衡关系决定。根据内聚力-张力假说<sup>[5]</sup>(Cohesion-Tension Theory),植物内部负压导致的亚稳定状态下水分运输过程存在一定风险,植物高度的增加会增加水分运输的阻力<sup>[6]</sup>,运输效率的提高又需要依赖于较大的导管直径<sup>[7]</sup>,而导管直径越大,在水分运输的途中越容易产生气泡,导致栓塞化现象<sup>[8]</sup>。因此,为了保障水分运输效率与安全,导管大小与密度之间通常存在权衡关系<sup>[8]</sup>。

作为重要的植物功能性状之一,目前大多数关于植物导管的研究主要关注的是其在不同的环境梯度上产生的变化或差异,即在自然环境条件下对环境因子产生的响应,进而表现出表型性状上的种间差异或者是种内变异等,尤其是极端环境下植物对于环境胁迫的适应和变异等研究被人们重点关注<sup>[9-10]</sup>。比如,楚光明等人<sup>[11]</sup>对准噶尔盆地的3种荒漠植物导管进行研究,发现其具有较小的导管直径,较大的导管密度,并且导管宽窄并存,以适应干旱环境,提高水分运输效率并保证安全性。对澳大利亚东南部不同干旱梯度上7种相似属植物的研究发现,在干旱梯度较大的情况下,气候对导管等木质部解剖结构没有影响,而是由距茎尖的轴向距离决定<sup>[12]</sup>。

另一方面,植物的功能性状也受系统发育和进化的影响。物种进化是影响植物功能性状进化及差异的重要因素之一。有研究认为性状之间可能存在种间相关性<sup>[13]</sup>,近亲物种在生态位上表现为相似<sup>[14]</sup>,也就是说亲缘种在功能性状上表现为相近的特点。因此,在研究植物功能性状种间差异或相关性时,有必要考虑系统发育的影响,检验是否表现出显著的系统发育信号。目前,已经有大量研究证明植物的某些功能性状受系统发育影响,尤其是在植物叶片性状中大多能够检测到显著的系统发育信号,比如比叶面积、叶片氮含量、叶片磷含量等<sup>[15-18]</sup>。尽管有研究认为植物木材性状系统发育保守程度低于叶片性状<sup>[19]</sup>,但大多数植物的木材性状也能够检测到明显的系统发育信号。例如,对棕榈亚科植物进行的研究显示其解剖性状与气候相关,同时也显示出明显的系统发育信号<sup>[20]</sup>。基于化石材料的研究也发现木本植物的导管密度、导管直径、纤维直径等性状均存在显著的系统发育信号<sup>[21]</sup>。

以往关于枝条导管的研究更多地展现了自然生境下的性状差异及权衡关系,在这种情况下,由于环境、系统发育等因素的混杂作用,系统发育和环境异质性对植物性状的影响不易区分.而植物园作为植物集中收集和系统展示的场所,其优势在于木本植物多样性丰富,且处在相同的管护条件下,光照、土壤、水分条件一致,可以避免植物原生生境差异导致的变异,从而控制环境异质性,更好地凸显进化因素的作用,有利于检验导管特征权衡关系的普适性.因此,本文选取了上海市辰山植物园常见木本植物作为主要研究对象,分析枝条导管特征在不同生活型物种间的差异及其系统发育信号,并检验导管密度-大小权衡关系假说.

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

本次研究的主要区域为上海市辰山植物园(31°4'41"N, 121°10'49"E).园区位于上海市佘山旅游区内,占地面积 207 hm<sup>2</sup>[22].研究区域属于北亚热带季风湿润气候,年平均气温为 15.6 °C,最低温度 -8.9 °C,最高温度 37.6 °C,降水量为 1213 mm,四季分明,雨量充沛且主要集中于 5—9 月[23].上海市辰山植物园内物种多为人工栽培植物,且生活环境一致.

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 样本采集

本研究在上海市辰山植物园内随机采集共 85 种园内常见木本植物,每种植物采集 2—4 株不同个体,根据其生活型特征,将其具体细分为常绿阔叶乔木 14 种、落叶阔叶乔木 57 种、常绿阔叶灌木 4 种和落叶阔叶灌木 10 种.每种植物采集不遮阴枝条的 1—3 级枝并在距离树梢 70 cm 处剪断,在枝条基部剪下 2 ~ 4 cm 小段,测量枝条基部横截面积,去除一端树皮编号后放入事先准备好的组织固定液中保存,带回实验室.选取测定的植物性状主要有导管直径( $D_V$ )、导管占比( $R_V$ )、导管密度( $\rho$ )这 3 个指标(见表 1).

表 1 导管性状指标  
Tab. 1 Characteristics of vessels

功能性状	指标缩写	性状解释	单位
导管直径	$D_V$	导管的平均直径	$\mu\text{m}$
导管占比	$R_V$	导管占观察区域总面积的比例	%
导管密度	$\rho$	单位面积导管数	$\text{N}/\text{mm}^2$

#### 1.2.2 性状测定

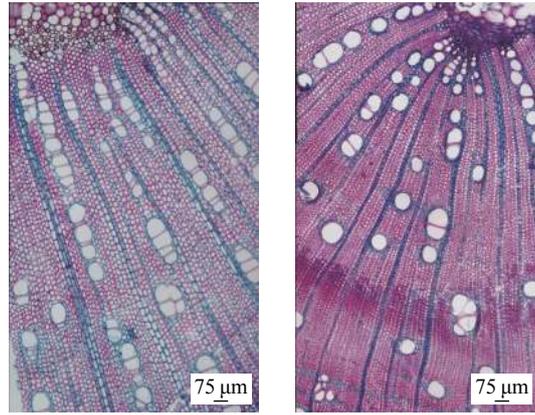
制作枝条永久切片对木质部导管解剖性状进行观察研究[24-25].由于植物枝条组织各部分形态、填充物等有所差异,会与混合染色剂发生不同反应,进而被染成不同颜色.其中薄壁组织的细胞壁较薄,胞腔较大,会被阿尔新蓝染液染成蓝紫色,而纤维细胞壁厚腔小,细胞壁被染成红色.与薄壁组织和普通纤维细胞相比,导管较大且分布有一定的规律,易于辨认.根据此原理,设计样本染色实验,具体方法如下,结果见图 1.

##### (1) 切片

将植物样本从组织固定液中取出并擦去表面残余液体,用手推切片机制作 20  $\mu\text{m}$  左右的切片样本,用毛笔刷轻轻取下并尽量保持切片完整.为了防止后续实验导致植物切片样本损坏而造成的实验缺失,每个植物样本至少准备 3 个切片样本并置于蒸馏水中.

## (2) 染色

使用番红-阿尔新蓝染色剂进行染色. 首先用蒸馏水冲洗去除制作失败的样本碎屑; 然后用番红-阿尔新蓝混合染色剂对切片样本染色 2 min, 并用蒸馏水冲洗 6 次, 洗去浮色. 最后, 分别用 50%、75%、96%、100% 乙醇对染色样本进行脱水处理, 再置于透明剂 (Neo-clear, Merck Millipore) 溶液中 2 min.



(a) 木芙蓉 (*Hibiscus mutabilis*) (b) 秧青 (*Dalbergia assamica*)

注: 未被染色且分布具有一定规律性的白色空腔即为导管.

图 1 植物枝条木质部解剖图

Fig. 1 Anatomical section of the xylem of twigs

## (3) 制片

在载玻片上滴加适量封片胶 (Neo-mount, Merck Millipore), 将染色后的切片取出展平放于 Neo-mount 中, 盖上盖玻片, 然后于 50 °C 烘干 1 h.

## (4) 观察拍照

切片制作完成后, 将永久切片置于显微镜下观察, 沿一个方向从最外层树皮到中间髓心依次有重叠地拍摄照片, 并用 PTGui 软件将图片进行合成. 之后, 将合成图片导入 Photoshop CS6 中进行预处理, 将其中的薄壁组织和导管圈出, 最后导入 ImagePro-plus 软件得到导管直径、占比、个数等指标.

## 1.3 数据分析

### 1.3.1 生活型差异比较

将选取的 85 种木本植物根据其生活型分为常绿乔木、常绿灌木、落叶乔木和落叶灌木, 基于所选取的 3 种指标, 采用独立样本  $T$  检验来探究不同生活型植物之间是否存在显著差异, 检验过程在 SPSS 19.0 中完成.

### 1.3.2 系统发育信号检测

利用 PhyloMatic 软件构建系统发育树<sup>[26]</sup>. 系统发育信号检验采用  $K$  值法<sup>[27]</sup>.  $0 < K \leq 1$  表明性状进化低于布朗模型的预期值, 但高于随机模型, 有一定程度的系统发育信号, 性状进化从 0 到 1 越来越保守;  $K > 1$  意味着近亲比布朗运动进化下的预期更相似, 性状进化过程高于按照布朗模型运动的预期值, 性状进化保守. 数据分析在 R3.6.1 中完成.

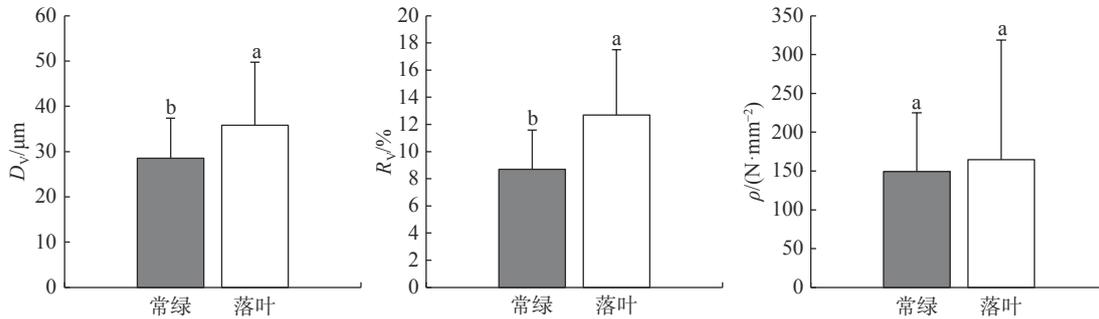
### 1.3.3 导管密度-大小权衡拟合

导管密度-大小权衡关系用  $y = bx^a$  来描述, 线性转化为  $\log(y) = \log(b) + a\log(x)$ , 其中  $x$ 、 $y$  分别是导管密度、导管面积,  $a$  为斜率,  $b$  为截距. 采用标准化主轴估计 (SMA) 方法对导管密度-大小权衡关系的回归方程进行参数估计, 检验不同生活型是否具有共同斜率以及截距是否有差异<sup>[28-29]</sup>. 为检验两种性状是否存在协同演化关系, 用系统发育独立差 (Phylogenetically independent contrast, PIC) 对其进行分析, 所采用的系统发育树在 Phylocom 数据库中构建<sup>[30]</sup>. PIC 以 R 软件中 ape 包的 pic 功能完成<sup>[31]</sup>.

## 2 结果与分析

### 2.1 不同生活型的导管特征差异

常绿植物导管直径 ( $D_V$ ) ( $(28.55 \pm 8.84) \mu\text{m}$ ) 与导管占比 ( $R_V$ ) ( $8.7\% \pm 2.89\%$ ) 均显著小于落叶植物 ( $(35.81 \pm 13.92) \mu\text{m}$ ,  $12.7\% \pm 4.82\%$ ) ( $p < 0.05$ ), 常绿植物的导管密度 ( $\rho$ ) ( $(149.3 \pm 75.62) \text{N}/\text{mm}^2$ ) 与落叶植物的 ( $(164.5 \pm 154.28) \text{N}/\text{mm}^2$ ) 无显著差异 (见图 2).

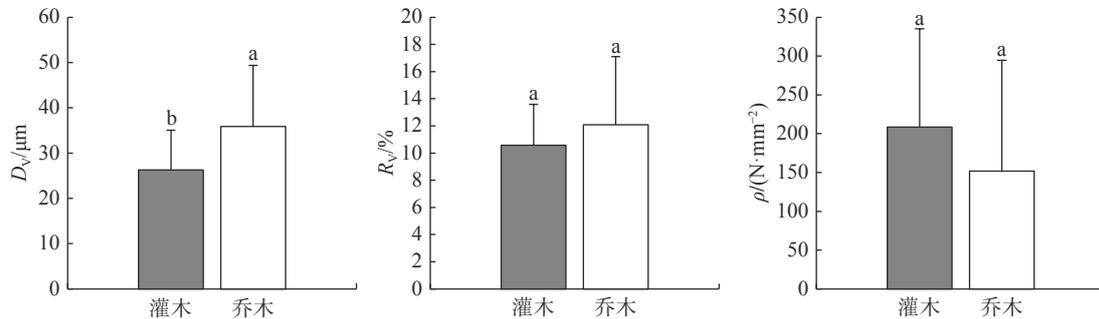


注: 字母不同表示有显著差异, 字母相同表示无显著差异.

图 2 常绿植物与落叶植物导管性状比较

Fig. 2 Comparison of vessel characteristics between evergreen and deciduous plants

灌木的导管直径 ( $(26.24 \pm 8.84) \mu\text{m}$ ) 显著小于乔木的 ( $(35.86 \pm 13.5) \mu\text{m}$ ) ( $p < 0.05$ ). 灌木的导管密度 ( $(208.7 \pm 126.37) \text{N}/\text{mm}^2$ )、导管占比 ( $10.59\% \pm 2.99\%$ ) 与乔木的 ( $(151.9 \pm 142.73) \text{N}/\text{mm}^2$ ,  $12.09\% \pm 5.01\%$ ) 无显著差异 (见图 3).



注: 字母不同表示有显著差异, 字母相同表示无显著差异.

图 3 乔木与灌木导管性状比较

Fig. 3 Comparison of vessel characteristics between trees and shrubs

### 2.2 导管特征的谱系信号

导管直径和导管密度两个性状的  $K$  值分别是 0.32 和 0.58 ( $p < 0.05$ ) (见表 2), 表明这两个性状存在显著的系统发育信号. 与导管直径相比, 导管密度在进化发育过程中更倾向于保守, 即亲缘关系相近, 物种性状更相似. 而导管占比谱系信号不明显, 表明在系统发育的过程中, 该性状的进化更倾向于随机.

### 2.3 导管密度-大小的关系

总体上单个导管面积 ( $A_V$ ) 与导管密度之间存在显著负相关关系 ( $r^2 = 0.7522$ ,  $p < 0.001$ ), 即密度与大小之间存在权衡关系 (见图 4), 剔除系统发育关系之后两者依然存在显著的负相关 (Pearson 相关系数为  $-0.684$ ,  $p < 0.001$ ). 其中, 由于采集的常绿灌木样本量过小, 其单个导管面积与密度之间关系

并不显著. 除常绿灌木以外, 其他 3 种生活型的单个导管密度和导管面积之间均存在显著的负相关关系 ( $p < 0.01$ )(见图 5).

表 2 3 个导管性状系统发育信号的检测结果

Tab. 2 The phylogenetic signal of three vessel characteristics

功能性状	性状平均值	$K$ 值	$p$ 值
导管直径( $D_V$ )	34.3 $\mu\text{m}$	0.32	0.012
导管占比( $R_V$ )	11.8%	0.09	0.538
导管密度( $\rho$ )	161.3 $\text{N}/\text{mm}^2$	0.58	0.001

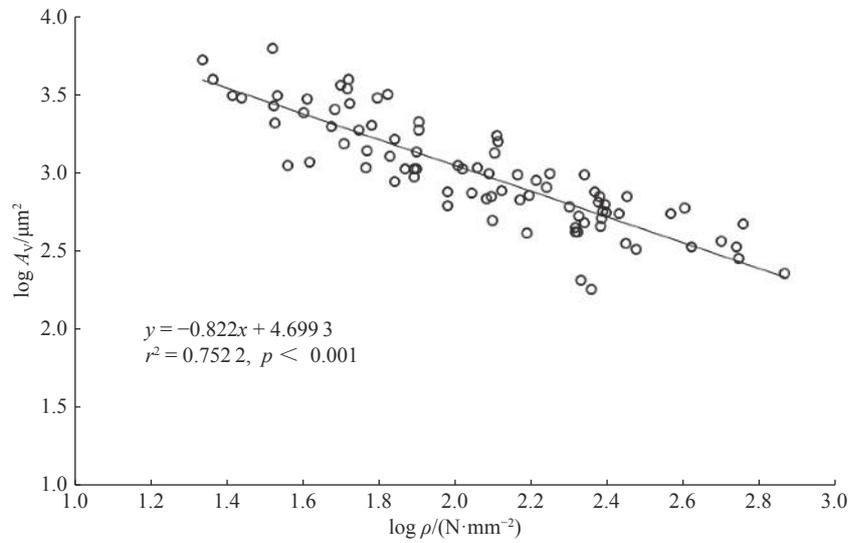


图 4 导管密度-大小权衡关系

Fig. 4 Relationship between vessel density and vessel size

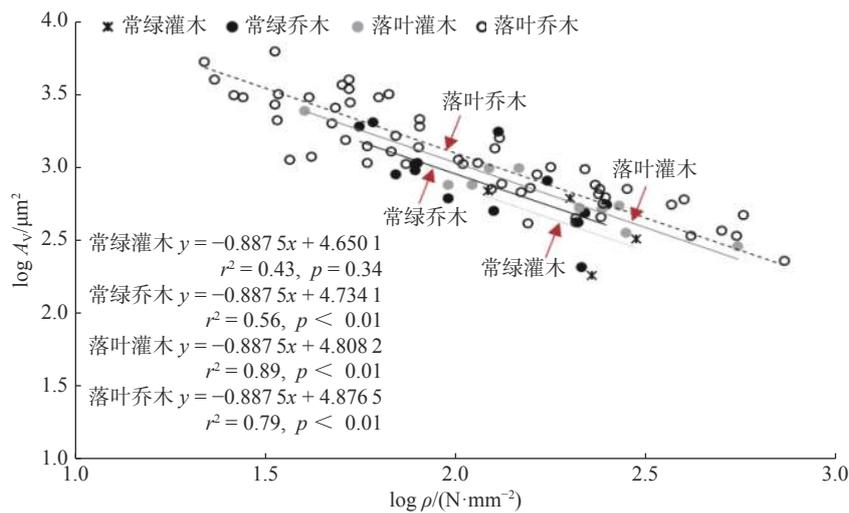


图 5 不同生活型导管密度-大小关系的标准化主轴估计结果

Fig. 5 Relationship between vessel density and vessel size among different life forms based on SMA analysis

标准化主轴估计显示这4种生活型之间斜率无显著差异( $p = 0.3$ ),即存在共斜率( $k = -0.89$ , 95%的置信区间CI为 $-0.98 \sim -0.79$ ).但常绿乔木与落叶乔木之间纵截距有显著差异( $p < 0.05$ ),落叶乔木的纵截距大于常绿乔木,这说明导管密度相同时,落叶乔木的单个导管面积大于常绿乔木,即落叶乔木比常绿乔木具有较大的单个导管面积和较小的导管密度.而其他两两配对的生活型之间无显著的纵截距差别( $p > 0.05$ ).

### 3 讨 论

导管作为植物水分运输器官,反映了植物对水资源的适应和调整,对其生长规律、性状特征及权衡关系的探讨,有助于理解植物生理生态过程、生活史对策等.本研究对上海市辰山植物园内85种常见木本植物枝条导管的大小、密度、占比进行了解析,在同质园条件下证实了木本植物导管特征受到生活型和进化过程的影响,以及导管的密度-大小权衡关系的普遍性.

乔木与灌木、常绿与落叶植物采用不同的策略来应对和适应环境,其输水策略也有所区别<sup>[32-34]</sup>.从植物形态结构来看,乔木为了尽快长到林冠层,通常具有更快的光合效率和水分运输效率<sup>[35]</sup>,因此,相较于处于群落垂直结构下层的灌木,乔木更需要提高自身水分运输效率,而运输效率的提高则依赖更大的导管(见图2).从植物的叶片经济型谱角度来看,常绿植物与落叶植物相比,叶片寿命较长,生长较慢,养分含量和光合效率较低<sup>[13]</sup>,属于“慢速增长型”<sup>[36-37]</sup>;而落叶植物对养分需求高,表现为光合速率快,养分含量高,从而使得叶片寿命较短,生长较快<sup>[36-37]</sup>.同时,植物各性状之间相互联系,单个性状的变化会引起其他相关性状的改变<sup>[38]</sup>,植物叶片性状与其水分运输能力存在紧密联系.从这方面来看,落叶植物光合作用能力高于常绿植物,而为了满足较高的光合速率所需的水分,落叶植物通常配置较大的导管来提高水分运输效率(见图1).

此外,本研究在导管密度、导管直径两种性状中检测到显著的系统发育信号,这与以往的研究得出的结论一致<sup>[20]</sup>.这表明植物导管密度、导管大小两种性状所呈现的普遍规律及权衡关系受物种进化史影响.并且导管密度的系统发育信号大于导管直径,说明在物种进化的过程中,导管密度受系统发育影响较大,性状表现更为保守.

本研究也证实了导管密度和导管大小之间存在显著的权衡关系,即单个导管面积越大,导管密度越小,且不同生活型植物之间斜率没有显著差异,这表明在进化过程中,植物导管密度和大小之间普遍存在固有的权衡关系.这种权衡关系表现为异速生长模式,并且不同生活型均具有一致的指数系数.这种普遍存在的权衡关系可能是因为以下两点.①植物存在资源配置的权衡.植物内部资源分配很大程度上决定了导管分布的形态.木本植物为了更快地获取光照资源,提高光合速率和生长速率,往往需要提高自身水分运输速率,从而配置了较大导管,同时为了保持能够维持机械支持的干材密度,通常通过减小导管密度来实现.②植物水分运输的效率和安全性之间的权衡.在植物体内水分运输的过程中,导管内腔过大,蒸腾作用产生的拉力超过导管内壁附着力,就会形成空腔,周围细胞中的空气进入空腔形成栓塞,从而降低了水分的运输速率<sup>[39]</sup>,且导管直径越大,越容易受到空穴化和栓塞化的影响<sup>[40]</sup>.综合来看,导管直径的增大提高了管内水分运输的危险性,也就是说,直径大且密集的导管易破碎且易发生栓塞,为了保障水分运输的安全,大且密集的木质部导管分布是不存在的.同样,小且疏松的导管分布虽然提高了水分运输的安全,却大大降低了水分运输的速率,不利于植物本身的生存和生长.此外,在导管密度-大小权衡关系中,落叶乔木的纵截距大于常绿乔木,即在相同导管密度的情况下,落叶乔木单个导管面积大于常绿乔木.这可能是由于落叶乔木与常绿乔木相比,具有更高的养分利用速率和光合作用速率,因此在导管密度、直径的配置上有所差异.在导管密度相同的情况下,落叶植物单个导管面积更大,从而提高水分运输速率,满足光合作用所需的水分.在排除环境因素影响的情况

下, 不同生活型植物间导管密度、大小的选择可能是由于植物在长期生长过程中, 获得了一些适应生存环境且相对稳定的遗传特征, 从而实现最优化选择和配置。

值得注意的是, 本次研究中常绿灌木表现出与其他 3 种生活型不同的结果, 其导管密度-大小之间的权衡关系并不显著。目前, 并没有研究能够证实常绿灌木区别于其他 3 种生活型、其导管大小和密度之间不存在权衡关系。本研究结果的产生可能是由于样本量过小 (4 种常绿灌木) 造成的实验误差。

### [参 考 文 献]

- [ 1 ] GLEASON S M, WESTOBY M, JANSEN S, et al. Weak tradeoff between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species [J]. *New Phytologist*, 2016, 209: 123-136.
- [ 2 ] MANZONI S, VICO G, KATUL G, et al. Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety-efficiency trade-off [J]. *New Phytologist*, 2013, 198: 169-178.
- [ 3 ] HACKE U G, SPERRY J S, WHEELER J K, et al. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency [J]. *Tree Physiology*, 2006, 26(6): 689-701.
- [ 4 ] PFAUTSCH S, HARBUSCH M, WESOLOWSKI A, et al. Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus* [J]. *Ecology Letters*, 2016, 19(3): 240-248.
- [ 5 ] DIXON H H. *Transpiration and the Ascent of Sap* [M]. London: Macmillan Publishers Limited, 1914.
- [ 6 ] RYAN M G, YODER B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth-what keeps trees from growing beyond a certain height? [J]. *BioScience*, 1997, 47(4): 235-242.
- [ 7 ] TYREE M T, COCHARD H, DAVIS S D. Biophysical perspectives of xylem evolution: Is there a tradeoff of hydraulic efficiency for vulnerability to dysfunction? [J]. *Iawa Journal*, 1994, 15(4): 335-360.
- [ 8 ] SPERRY J S, MEINZER F C, MCCULLOH K A. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees [J]. *Plant Cell & Environment*, 2008, 31(5): 632-645.
- [ 9 ] 徐茜, 陈亚宁. 胡杨茎木质部解剖结构与水力特性对干旱胁迫处理的响应 [J]. *中国生态农业学报*, 2012, 20(8): 1059-1065.
- [ 10 ] 周朝彬, 辛慧慧, 宋于洋. 梭梭次生木质部解剖特征及其可塑性研究 [J]. *西北林学院学报*, 2014, 29(2): 207-212.
- [ 11 ] 楚光明, 刘娜, 牛攀新, 等. 准噶尔盆地三种荒漠植物木质部导管解剖特征 [J]. *干旱区资源与环境*, 2016, 30(2): 104-109.
- [ 12 ] LECHTHALER S, TYRNBULL T L, GELMINI Y, et al. A standardization method to disentangle environmental information from axial trends of xylem anatomical traits [J]. *Tree Physiology*, 2018, 39(3): 495-502.
- [ 13 ] WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [ 14 ] MURAMATSU N, YAMAMOTO M, NAKANO H, et al. Analysis of factors governing water flow traits in fruiting plants twigs [J]. *Scientia Horticulturae*, 2011, 130(1): 175-180.
- [ 15 ] 曹科, 饶米德, 余建中, 等. 古田山木本植物功能性状的系统发育信号及其对群落结构的影响 [J]. *生物多样性*, 2013, 21(5): 564-571.
- [ 16 ] 房帅, 原作强, 蔺菲, 等. 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构 [J]. *科学通报*, 2014, 59(24): 2342-2348.
- [ 17 ] 侯媛媛, 李晓宇, 王均伟, 等. 长白山针阔混交林不同演替阶段群落系统发育和功能性状结构 [J]. *生态学报*, 2017, 37(22): 7503-7513.
- [ 18 ] 许格希, 林明献, 史作民, 等. 尖峰岭热带山地雨林林冠层乔木某些功能性状的系统发育信号、关联性及其演化模式 [J]. *生态学报*, 2017, 37(17): 5691-5703.
- [ 19 ] LITTLE S A, KEMBEL S W, WILF P, et al. Paleotemperature proxies from leaf fossils reinterpreted in light of evolutionary history [J]. *Plos One*, 2010, 5(12): e15161.
- [ 20 ] THOMAS R, BOURA A. Palm stem anatomy: Phylogenetic or climatic signal? [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2015, 178(3): 467-488.
- [ 21 ] CABRERA HIM, ESTRADA-RUIZ E. Influence of phylogenetic relatedness on paleoclimate estimation using fossil wood: Vessel and fiber-related traits [J]. *Review of Palaeobotany & Palynology*, 2018, 251: 73-77.
- [ 22 ] 伍海兵, 方海兰, 彭红玲. 典型新建绿地上海辰山植物园土壤水库特征及其影响因子 [J]. *应用生态学报*, 2016, 27(5): 1437-1444.
- [ 23 ] 伍海兵, 方海兰, 彭红玲, 等. 典型新建绿地上海辰山植物园的土壤物理性质分析 [J]. *水土保持学报*, 2012, 26(6): 85-90.
- [ 24 ] 张希金, 宋坤, 蒲发光, 等. 安徽大别山木本植物幼树小枝薄壁组织组成特征初探 [J]. *植物生态学报*, 2019, 43(3): 238-244.
- [ 25 ] PLAVCOVÁ L, HOCH G, MORRIS H, et al. The amount of parenchyma and living fibers affects storage of nonstructural carbohydrates in young stems and roots of temperate trees [J]. *American Journal of Botany*, 2016, 103(4): 603-612.
- [ 26 ] WEBB C O, DONOGHUE M J. Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics [J]. *Molecular Ecology Notes*, 2005, 5(1): 181-183.
- [ 27 ] BLOMBERG S P, GARLAND T, IVES A R. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile [J]. *Evolution*, 2003, 57(4): 717-745.
- [ 28 ] WARTON D I, WEBER N C. Common slope tests for bivariate errors-in-variables models [J]. *Biometrical Journal*, 2002, 44(2): 161-174.
- [ 29 ] WARTON D I, WRIGHT I J, FALSTER D S, et al. Bivariate line-fitting methods for allometry [J]. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291.

- [30] WEBB C O, ACKERLY D D, KEMBEL S W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure trait evolution [J]. *Bioinformatics*, 2008, 24(18): 2098-2100.
- [31] PARADIS E, CLAUDE J, STRIMMER K. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language [J]. *Bioinformatics*, 2004, 20(2): 289-290.
- [32] TYREE M T, GRAHAM M E D, COOPER K E, et al. The hydraulic architecture of *Thuja occidentalis* [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1983, 61(61): 2105-2111.
- [33] TYREE M T, SNYDERMAN D A, WILMOT T R, et al. Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*): Data, models, and a comparison with two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*) [J]. *Plant Physiology*, 1991, 96(4): 1105-1113.
- [34] DRAKE P L, PRICE C A, POOT P, et al. Isometric partitioning of hydraulic conductance between leaves and stems: Balancing safety and efficiency in different growth forms and habitats [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(8): 1628-1636.
- [35] 赵延涛. 浙江天童常绿阔叶林不同生长型木本植物的水分和温度代谢特征 [D]. 上海: 华东师范大学, 2016.
- [36] GAGLIARDI S, MARTIN A R, FILHO EDMV, et al. Intraspecific leaf economic trait variation partially explains coffee performance across agroforestry management regimes [J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2015, 200: 151-160.
- [37] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [38] 苏田. 中国东部岛屿木本植物导管变异及其与叶片-木质性状耦合 [D]. 上海: 华东师范大学, 2019.
- [39] TYREE M T, ZIMMERMANN M H. Xylem structure and the ascent of sap [J]. *Science*, 2002, 222(4623): 500-501.
- [40] DAVIS S D, SPERRY J S, HACKE U G. The relationship between xylem conduit diameter and cavitation caused by freezing [J]. *American Journal of Botany*, 1999, 86(10): 1367-1372.

(责任编辑: 张 晶)