

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw202108062

覃兰丽, 庞玉堃, 张天浩, 等. 三种苏铁植物呈现出迥异的水力安全边界 [J]. 广西植物, 2022, 42(9): 1602–1611.

QIN LL, PANG YK, ZHANG TH, et al. Contrasting hydraulic safety margins of three cycads [J]. *Guihaia*, 2022, 42(9): 1602–1611.

三种苏铁植物呈现出迥异的水力安全边界

覃兰丽^{1,2}, 庞玉堃^{1,2}, 张天浩^{1,2}, 安倚东^{1,2}, 蒋国风^{1,2*}

(1. 广西大学 林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; 2. 广西大学 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 南宁 530004)

摘要: 为探究苏铁植物的水力安全边界 (hydraulic safety margins, HSM), 该试验选用经典的自然干燥法和最新发表的抽气法测定三种同质园苏铁植物抗旱性 (即叶轴木质部脆弱性曲线), 获得抗旱指标 P_{50} 和 P_{88} (导水率丧失或气体抽取量分别为 50% 和 88% 时的木质部水势), 与叶片正午水势计算 HSM, 结合管胞性状分析。结果表明: (1) 苏铁 (*Cycas revoluta*)、越南篔齿苏铁 (*C. elongata*)、摩瑞大泽米苏铁 (*Macrozamia moorei*) 的管胞长度分别为 (4 413±378)、(5 146±730)、(6 954±862) μm , 苏铁、越南篔齿苏铁与摩瑞大泽米苏铁差异显著 ($P < 0.05$)。 (2) 两种方法测定的脆弱性曲线都呈典型的“S”型, 苏铁、越南篔齿苏铁、摩瑞大泽米苏铁的 P_{50H} (导水率丧失 50% 时的木质部水势) 和 P_{50P} (气体抽取量为 50% 时的木质部水势) 分别为 -2.5、(-2.4±0.5) MPa, -2.3、(-3.6±0.7) MPa, -1.5、(-1.8±0.2) MPa, 在已发表的裸子植物数值范围内。 P_{50} 和 P_{88} 具有显著一致性 (除了越南篔齿苏铁的 P_{50P} 比 P_{50H} 更低, 表示更强抗旱性), 与已发表的其他木质部管胞物种通过水力学法和抽气法获得的 P_{50} 和 P_{88} 比较分析, 具有显著相关性 ($R^2 = 0.72$, $P = 0.008$ 1; $R^2 = 0.87$, $P = 0.000$ 7)。 (3) 自然干燥法和抽气法计算的 HSMs 具有相同的趋势, 摩瑞大泽米苏铁为负值, 而苏铁和越南篔齿苏铁为正值。综上所述, 三种苏铁植物的抗旱性均在已发表的裸子植物范围内, 两种方法都适于测定木质部管胞结构的苏铁类植物脆弱性曲线, 苏铁、越南篔齿苏铁与摩瑞大泽米苏铁具有不同的水力安全边界。利用脆弱性曲线和正午水势探讨苏铁植物的水力安全边界, 为苏铁植物的水分监测、管理和保育提供依据。

关键词: 气穴化, 水力安全边界, 苏铁植物类群, 抽气法, 自然干燥法, 导水率, 抗旱性**中图分类号:** Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2022)09-1602-10

Contrasting hydraulic safety margins of three cycads

QIN Lanli^{1,2}, PANG Yukun^{1,2}, ZHANG Tianhao^{1,2}, AN Yidong^{1,2}, JIANG Guofeng^{1,2*}

(1. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Forestry College of Guangxi University, Nanning 530004, China; 2. State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-Bioresources, Guangxi University, Nanning 530004, China)

收稿日期: 2021-12-21**基金项目:** 国家自然科学基金 (31860195); 广西自然科学基金 (2022GXNSFDA035059) [Supported by National Natural Science Foundation of China (31860195); Guangxi Natural Science Foundation (2022GXNSFDA035059)]。**第一作者:** 覃兰丽 (1997-), 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态与进化, (E-mail) 1549164918@qq.com。***通信作者:** 蒋国风, 博士, 副教授, 研究方向为植物生理生态与进化, (E-mail) gfjiang@gxu.edu.cn。

Abstract: To investigate hydraulic safety margins (HSM) of cycads, drought resistances (rachis xylem vulnerability curve) of three common garden cycad species were measured by the classic bench dehydration and the newly published pneumatic methods. Drought resistance traits P_{50} and P_{88} (xylem water potential at 50% and 88% loss of hydraulic conductivity or air discharged respectively) were obtained from the curves, with midday leaf water potential, HSMs were then calculated, combined with the analysis of tracheid traits. The results were follows: (1) *Cycas revoluta* and *C. elongata* had similar values, while *Macrozamia moorei* had significantly longer tracheid length ($P < 0.05$), which were ($4\ 413 \pm 378$), ($5\ 146 \pm 730$), ($6\ 954 \pm 862$) μm , respectively. (2) The vulnerability curves obtained by the two methods were typical sigmoidal “S” type, P_{50H} (xylem water potential at 50% loss of hydraulic conductivity) and P_{50P} (xylem water potential at 50% air discharged) of *Cycas revoluta*, *C. elongata* and *Macrozamia moorei* were -2.5 , (-2.4 ± 0.5) MPa; -2.3 , (-3.6 ± 0.7) MPa; -1.5 , (-1.8 ± 0.2) MPa, respectively. Values of P_{50} for the three cycads species were in the range of published values of gymnosperms. Further, P_{50} and P_{88} showed significant consistency with the two methods (except P_{50P} had greater resistance than P_{50H} in *Cycas elongata*), and also showed significant correlations with published data for other tracheid species ($R^2 = 0.72$, $P = 0.008\ 1$; $R^2 = 0.87$, $P = 0.000\ 7$). (3) HSM obtained by bench dehydration and pneumatic methods showed consistent trends, *Macrozamia moorei* had a negative HSM, both *Cycas revoluta* and *C. elongata* had positive HSMs. For conclusion, xylem drought resistant of the three cycads were in the range of to the reported data of gymnosperms, the pneumatic and bench dehydration methods were suitable for determining the vulnerability curves of cycads. Moreover, *C. revoluta*, *C. elongata* and *Macrozamia moorei* had different hydraulic safety margins. Determining the HSMs of cycads with vulnerability curves and midday water potentials will provide the basic hydraulic traits in these plants which will be useful in water monitoring, management, and conservation of cycads.

Key words: cavitation, hydraulic safety margins, cycads, pneumatic method, bench dehydration method, hydraulic conductivity, drought resistance

水分是植物生存之本, 决定植物的光合作用和生长, 植物木质部导管(管胞)必须承受较强的负压(张力)将水分从土壤运送至叶片, 即张力-内聚力学说(Cohesion-Tension theory)(Dixon & Joly, 1895)。根据张力-内聚力学说, 植物通过根系吸收的土壤水分在张力的作用下以亚稳态形式通过木质部向上运输, 形成连续的水柱。当受到干旱胁迫时, 从木质部的周边组织液或空气空间逸出的气体通过纹孔进入导管(管胞), 破坏水柱连续性造成气穴化(cavitation)(Tyree & Zimmermann, 2002)。植物的抗气穴化能力通过测定木质部脆弱性曲线(vulnerability curve, VC)来表征, 表示木质部导管的导水率随着干旱水势降低而下降直至完全丧失的过程, 典型的曲线呈“S”型(Cochard et al., 2013)。随着干旱加剧, 水势下降, 木质部导管形成更多的气穴使导水率不断降低, 当导水率降低 50% 或 88% 对应的水势值(P_{50} , P_{88}), 是评价植物抗旱性的关键指标(李吉跃和翟洪波, 2000; 樊大勇和谢宗强, 2004; Brodribb et al., 2017; Choat et al., 2018)。目前认为, 木质部导管的气

穴化过程是不可逆的, 针叶树一旦经历低于 P_{50} 的水势, 或者被子植物经历低于 P_{88} 的水势就会死亡(Brodribb et al., 2019; Liang et al., 2021)。在全球气候变化的背景下, 干旱频度和强度显著增加, 全球不同地区的树木因干旱胁迫, 水势不断降低, 导致不可逆转的水力功能失调而死亡的事件日益增加(Adams et al., 2010; Allen et al., 2010; Brodribb et al., 2020)。

然而, 对于 P_{50} 的获取, 目前多数都是通过传统的测定方法, 如注气法(air-injection method)、离心法(cavitron method)和自然干燥法(bench dehydration method)(Sperry et al., 1988; Sperry & Saliendra, 1994; Cochard et al., 2005), 上述传统测定方法都引入了压力冲洗导管的步骤, 该步骤通过高压氯化钾溶液冲洗导管中形成的气穴而获得最大导水率(Sperry et al., 1988; Cochard et al., 2013)。然而, 正常植物部分导管不具备导水功能, 冲洗会导致错误的最大导水率, 最终获得误差较大的脆弱性曲线(Rockwell et al., 2014)。随着技术的发展, X-射线断层扫描(X-ray computed

microtomography, microCT)、冷冻扫描电镜(cryo-scanning electron microscopy, cryo-SEM)、核磁共振(nuclear magnetic resonance, NMR)和光学测定(optical light methods, OV)等可视化技术方法相应被报道(Hukin et al., 2005; Brodersen et al., 2010; Brodribb et al., 2016; Knipfer et al., 2019),可以直接可视化气穴化形成过程,但上述方法大多成本高,且费时费力,不能广泛推广。最近报道的抽气法(pneumatic method)能简单快速地测定植物的VC,该方法假设并证实了枝条木质部的栓塞程度与抽取的枝条中气体量(即栓塞产生的气体)一致,通过抽取的气体量与所测的木质部水势构建VC,人为引入的干扰少(Pereira et al., 2016; Pereira et al., 2019)。虽然有极少报道称抽气法不能完全抽取导管内气体,导致与有些方法测定结果不符(Chen et al., 2021),但许多学者已运用抽气法测定植物根、茎、叶的VCs,在裸子植物和被子植物中与其他方法进行验证,都获得了很好的一致性(Zhang et al., 2018; Wu et al., 2020; Guan et al., 2021)。

基于 P_{50} 的定量数据,结合植物的正午水势(Ψ_{midday}),可以计算植物的水力安全边界(hydraulic safety margins, HSM),评估植物在干旱时期水力失调的风险程度(Choat et al., 2012; 谭凤森等, 2019)。较低的HSM表示木质部水势接近于水力失调阈值,相反,较高的HSM说明物种木质部栓塞化程度风险较低。研究表明,大多数物种都具有较低的HSMs,表明物种在更干旱的生境中容易死亡(Choat et al., 2012; Engelbrecht, 2012)。

苏铁植物具有特殊的进化地位(Nagalingum et al., 2011; Jiang et al., 2016; Lei et al., 2018),虽然现存苏铁植物分化时间较短(Nagalingum et al., 2011),但因其独特的介于蕨类植物和被子植物的古老的中间形态,仍被认为是“活化石”(Brenner et al., 2003)。长期以来,由于全球变化和人类活动,现存被认可的10属334种苏铁植物,有多种苏铁濒危,特别是苏铁属植物40%的物种在国际自然保护联盟(IUCN)红色名录上(Marler & Marler, 2015),因此,急需对现有苏铁植物开展研究工作。目前,对苏铁植物的研究主要集中在系统发育及分类地位(Feng et al., 2016, 2021)、解剖学(Tomlinson et al., 2018)、光合作用(Zhang et al., 2017)等方面,对其存活和分布至关重要的抗

旱性研究较少,未见苏铁植物HSMs的报道。

本试验选取苏铁(*Cycas revoluta*)、越南篦齿苏铁(*C. elongata*)和摩瑞大泽米苏铁(*Macrozamia moorei*)三种同质园苏铁植物进行研究。苏铁分布范围较广,在亚洲、非洲、大洋洲和南北美洲均有分布,越南篦齿苏铁主要分布在越南南部,摩瑞大泽米苏铁主要分布在澳大利亚(Jones, 2002),后者与前两者分布地区的最干季度降雨量极小值有较大差异,分别为67、19.6、12.15 mm[气象数据来自于WorldClim version 2(<http://www.worldclim.org>)]。苏铁植物主要以木质部管胞运输水分(Norstog & Nicholls, 1997),管胞为单细胞结构,长度在0.1~1 cm之间(Choat et al., 2008)。为了探究苏铁植物HSMs,结合苏铁自身木质部结构和实际苏铁植物材料的稀缺性,本试验选用认可度较高的自然干燥法和最新发表的抽气法测定三种同质园苏铁的VCs,获得 P_{50} 和 P_{88} 抗旱指标。此外,为了检验两个方法测得的 P_{50} 和 P_{88} 的一致性,与已报道的五个木质部管胞结构植物[地中海柏木(*Cupressus sempervirens*)、巴西林仙(*Drimys brasiliensis*)、北美乔柏(*Thuja plicata*)、海岸松(*Pinus pinaster*)、欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)]进行分析(Pereira et al., 2016; Zhang et al., 2018),其中地中海柏木水力学法的数据来自于Delzon等(2010)和Choat等(2012)的报道,北美乔柏数据来自于Delzon等(2010)、Choat等(2012)和McCulloh等(2014)的报道。结合管胞性状和 Ψ_{midday} ,旨在探究苏铁植物的水力安全边界,阐明两种方法测定结果的异同及可靠性。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

南宁植物园中的苏铁园位于广西壮族自治区南宁市青秀区(108°38' E, 22°78' N),属于亚热带季风性气候分布带。海拔77.2 m,年均气温29℃,年降雨量1300 mm,园区通过引种栽培了大量苏铁。

1.2 植物材料

由于自然干燥法需要使用大量材料,结合实际苏铁植物材料的有限性,本试验材料选用苏铁科(Cycadaceae)植物[苏铁(*Cycas revoluta*)、越南篦齿苏铁(*C. elongata*)]和泽米铁科(Zamiaceae)植物[摩瑞大泽米苏铁(*Macrozamia moorei*)]三个物种进

行测定。所选的试验个体都生长在园区相近地点。于 2021 年 3 月至 11 月采样,在傍晚太阳落山之后,剪下带羽片叶轴后立即用湿纸巾包住切口端,用黑色塑料袋带回广西大学亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室。将切口端放置在水下剪断 3~5 cm,置于黑暗环境下复水一夜。

1.3 管胞长度测量

管胞长度测量依据(Jansen et al., 1998)标准步骤操作。将 5 cm 叶轴段放入离析液(H_2O_2 : $CH_2COOH = 1:2$)浸泡,于 70 °C 烘箱放置 72 h。清水清洗样品 3 次,使用 1% 阿力新蓝溶液染色 10 min,制成临时切片,用光学显微镜(Leica DM2500, Germany)观察拍照,结合 ImageJ 1.53c 图形处理软件测量管胞长度,每种至少测量 50 个管胞。

1.4 自动抽气法

基于文献(Pereira et al., 2019; Trabi et al., 2021)报道的方法,每种选取 5~7 株个体,分别从顶端往下剪取复水好的长约为 50 cm 含羽片叶轴。将叶轴连接到抽气装置上,装置设置为每隔 10 min 进行一次抽气,每次抽气 1 min,每次自动记录 120 个数据,直到抽取气体体积稳定不再变化,停止抽气。本试验经过约为 20 000 min 的抽气后,数据达到稳定值,此时羽片枯萎变黄,叶轴完全栓塞,达到最大气体抽取量,取第 15 秒数据为最终压力(P_f)(Pereira et al., 2016)进行后续分析。

根据 Pereira 等(2016)的方法及理想气体定律,从叶轴抽出的气体摩尔量(Δn)根据以下公式计算:

$$\Delta n = (P_f V - P_i V) / RT \quad (1)$$

式中: P_i 为初始压力; V 为管道体积; R 为气体常数($8.314 \text{ kPa} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$); T 为室温($25 \text{ }^\circ\text{C} = 293.15 \text{ K}$)。在大气压力($P_{atm} = 99.6 \text{ kPa}$,南宁海拔 77.2 m)下,气体抽取体积(air discharged, AD , mL)计算如下:

$$AD = \left(\frac{\Delta n RT}{P_{atm}} \right) \times 10^6 \quad (2)$$

气体抽取量百分比(percentage of air discharged, PAD , %)根据以下公式计算:

$$PAD = (AD_i - AD_{min}) / (AD_{max} - AD_{min}) \times 100\% \quad (3)$$

式中: AD_i 为各个时间的的气体抽取量; AD_{max} 为最大气体抽取量; AD_{min} 为最小气体抽取量。

1.5 自然干燥法

根据(Sperry et al., 1988; Wheeler et al., 2013)报道的自然干燥法测定脆弱性曲线。本试验所不同的是,将一根约 1 m 长叶轴分别干燥至不同水势,剪取大于管胞长度的短叶轴进行测量。不同种若干叶轴自然干燥不同时间使其达到不同木质部水势,切取大于管胞长度约为 10 cm 的短叶轴,将其羽片剪下,使用 502 胶水堵住切口和 Parafilm 封口膜包裹,放置在 0.05% 甲醛和 0.01 mol L^{-1} 草酸溶液中(Sperry et al., 1988),每隔 30 min 剪切两端,长约为 1 cm,共 3 次,以达到释放张力的效果。1 h 后,使用流量计(LiquiFlow L13-AAD-11-K-10S; Bronkhorst High-Tech BVA, Ruurlo, Netherlands)结合流量分析程序 FlowDDE 4.81 和 FlowPlot 3.35 记录流量,流量为稳定后第一个 30 s 的数据,获得实际导水率(K_i)。由于摩瑞大泽米苏铁存在黏液,将切取的短叶轴放在溶液 2 h,发现其切口端黏液不再产生,再进行 K_i 测量。测量 K_i 后,将短叶轴连接到冲洗装置,在约为 2 kPa 的压力下使用草酸和甲醛混合溶液冲洗,待末端没有气泡产生且均匀出水时停止。冲洗后,测量最大导水率(K_{max})。根据以下公式计算出导水率丧失百分比(percentage loss of hydraulic conductivity, PLC , %):

$$PLC = \frac{K_{max} - K_i}{K_{max}} \times 100\% \quad (4)$$

摩瑞大泽米苏铁采集 10 根叶轴获得 24 个有效数据,而苏铁和越南篔齿苏铁采集约 20 根叶轴分别获得 28 个和 38 个有效数据。

1.6 木质部水势测量

在抽气法测量水势前两个小时,用锡箔纸包住羽片,使得叶轴与羽片水势平衡。剪切羽片后,立即使用胶水封住切口,以免气体进入叶轴木质部造成漏气,使用压力室水势仪(PMS 1505 D-EXP; Corvallis, OR, USA)测量木质部水势,记录水势和测量水势的时间,采用插值法(每两点水势之间进行一次曲线拟合)拟合(Pereira et al., 2019)。测量自然干燥法的水势时,也需提前两个小时使用锡箔纸包住羽片,并将整根叶轴放到黑色塑料袋中,利用压力室水势仪对平衡后的羽片进行测量。

1.7 正午水势及水力安全边界的测定

在 2021 年 7 月至 10 月期间不连续(不少于 3 次)进行正午水势监测,每次选择连续晴朗一周后

的 12:00—14:00, 采集每种 3 株个体, 每个个体测量 3 片羽片, 取多次测定的最低平均值作为正午水势 (Ψ_{midday})。枝条水力安全边界 (HSM) = $\Psi_{\text{midday}} - P_{50}$ 。

1.8 数据分析

使用 R (version 4.1.0, R Development Core Team, Vienna, Austria) 的 fitplc 包和威布尔累计函数对 PAD、PLC 和水势进行曲线拟合 (Pammenter & Van, 1998; Duursma & Choat, 2017), 曲线拟合公式和 P_{50} 、 P_{88} 计算公式如下:

$$K/K_{\text{max}} = \left(1 - \frac{x}{100}\right)^p \quad (5)$$

$$p = \left(\frac{P}{P_x}\right)^{P_x S_x / V} \quad (6)$$

$$V = (x - 100) \log\left(1 - \frac{x}{100}\right) \quad (7)$$

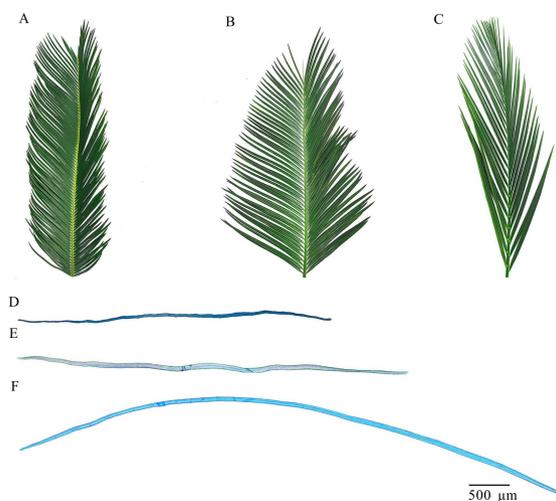
式中: K 为水势 (P) 时相应的导水率; P_x 为导水率丧失/气体抽取量 $x\%$ 时的水势 (P) (如 P_{50} 、 P_{88} 为导水率丧失/气体抽取量分别为 50%、80% 时的水势); S_x 为 P_x 的斜率 (如 S_{50} 为 P_{50} 处曲线的斜率)。

为了比较两种方法 P_{50} 的差异性, 使用 R 的 fitplc 包依据 (Gauthey et al., 2020) 非参数辅助程序法 (nonparametric bootstrap), 计算两种方法各 2 500 次, 获得 P_{50} 的 95% 置信区间范围, 对比两种方法 P_{50} 的 95% 置信区间范围是否存在重叠, 若存在重叠, 则无显著差异。使用 Sigmaplot 12.0 软件进行相关性绘图, SPSS 25.0 统计软件进行单因素方差分析 (One-way ANOVA)。

2 结果与分析

2.1 苏铁植物叶轴形态及管胞性状

苏铁科 (苏铁、越南篳齿苏铁) 与泽米铁科 (摩瑞大泽米苏铁) 的羽片形状差异较明显, 即苏铁、越南篳齿苏铁羽片均为条形, 且为单脉, 摩瑞大泽米苏铁羽片为剑形, 具有平行脉 (图 1: A, B, C)。苏铁、越南篳齿苏铁和摩瑞大泽米苏铁管胞均为单细胞结构, 长度分别为 $(4\ 413 \pm 378)$ 、 $(5\ 146 \pm 730)$ 、 $(6\ 954 \pm 862)$ μm , 摩瑞大泽米苏铁的管胞长度比苏铁、越南篳齿苏铁更长, 具有显著差异 ($P < 0.05$), 苏铁科两个种的管胞长度没有显著差异 (图 1: D, E, F; 表 1)。



A, D. 苏铁; B, E. 越南篳齿苏铁; C, F. 摩瑞大泽米苏铁。

A, D. *Cycas revoluta*; B, E. *C. elongata*; C, F. *Macrozamia moorei*.

图 1 三种苏铁植物的羽片形态和管胞长度
Fig. 1 Pinnae shape and tracheid lengths of three cycads

2.2 木质部脆弱性曲线

2.2.1 自然干燥法和抽气法脆弱性曲线形态和参数的比较 自然干燥法和抽气法测定三个物种脆弱性曲线, VCs 均为“S”型 (图 2)。苏铁、越南篳齿苏铁、摩瑞大泽米苏铁的 P_{50H} 和 P_{50P} 分别为 -2.5 、 (-2.4 ± 0.5) MPa, -2.3 、 (-3.6 ± 0.7) MPa, -1.5 、 (-1.8 ± 0.2) MPa, P_{88P} 和 P_{88H} 分别为 -4.0 、 (-3.7 ± 0.6) MPa, -3.5 、 (-5.2 ± 0.8) MPa, -2.2 、 (-2.3 ± 0.3) MPa (图 2, 表 2)。总的来说, 除了越南篳齿苏铁外, 苏铁和摩瑞大泽米苏铁两种方法计算的 P_{50} 差异不显著, 即 95% 置信区间 (95% CI) 不显著 (图 2, 表 1), 表明两个物种的 P_{50H} 和 P_{50P} 一致。苏铁、越南篳齿苏铁和摩瑞大泽米苏铁的 P_{50P} 变异系数分别为 13.7%、16.5%、2.1% (表 2)。

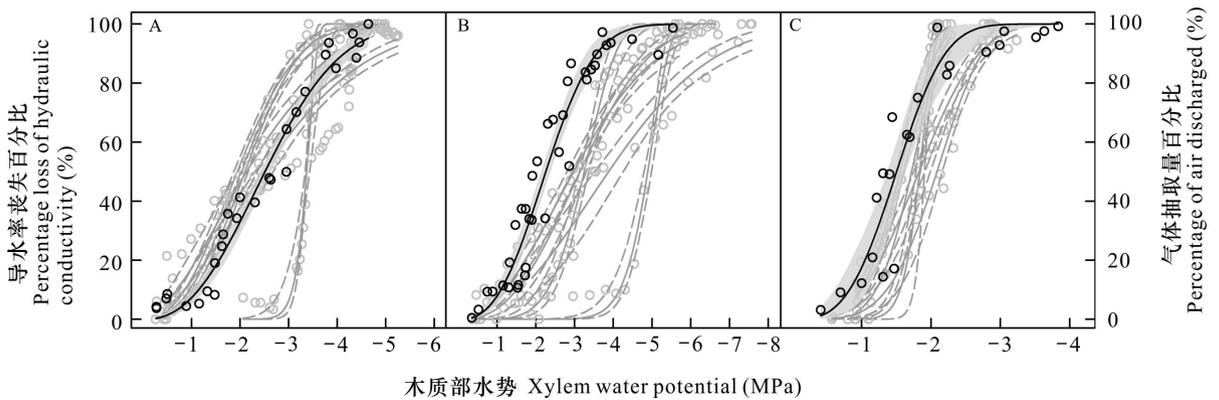
2.2.2 不同物种 P_{50} 和 P_{88} 的相关性 所测三个物种的 P_{50} 和 P_{88} 与已发表物种的 P_{50} 和 P_{88} 显著相关 ($R^2 = 0.72$, $P = 0.008\ 1$; $R^2 = 0.87$, $P = 0.000\ 7$; 图 3: A, B)。与已发表物种的数据相比, 三个物种的 P_{50} 和 P_{88} 未偏离 1:1 线, 苏铁和摩瑞大泽米苏铁的 P_{50} 和 P_{88} 几乎完全落在 1:1 线上。

2.3 苏铁植物的水力安全边界

摩瑞大泽米苏铁的水力安全边界 (HSM_H 、 HSM_P) 分别为 -0.62 、 -0.32 MPa, 表明该物种的木

表 1 三种苏铁植物的管胞长度、水力安全边界和 P_{50} 95% 置信区间 (95% CI)Table 1 Tracheid length, hydraulic safety margins and 95% confidence interval (95% CI) of P_{50} for three cycads

物种 Species	管胞长度 Tracheid length (μm)	水力安全边界 Hydraulic safety margins (MPa)		方法 Method	P_{50} (95% CI)
		HSM_{H}	HSM_{P}		
苏铁 <i>Cycas revoluta</i>	4 413±378a	0.19a	0.08a	H	-2.5(-2.40, -2.62) a
				P	-2.4(-1.90, -3.39) a
越南篦齿苏铁 <i>C. elongata</i>	5 146±730a	0.21b	1.59b	H	-2.3(-2.13, -2.38) a
				P	-3.6(-2.87, -4.93) b
摩瑞大泽米苏铁 <i>Macrozamia moorei</i>	6 954±862b	-0.62b	-0.32c	H	-1.5(-1.36, -1.64) a
				P	-1.8(-1.52, -2.12) a

注：不同字母表示同一指标差异显著 ($P < 0.05$)；H. 自然干燥法；P. 抽气法。下同。Note: Different letters indicate significant differences in the same index ($P < 0.05$); H. Bench dehydration method; P. Pneumatic method. The same below.

A. 苏铁；B. 越南篦齿苏铁；C. 摩瑞大泽米苏铁。黑色圆形. 自然干燥法所测的点；灰色圆形. 抽气法所测的点；灰色区域. 脆弱性曲线 95% 的置信区间(自然干燥法)；虚线区域. 脆弱性曲线 95% 的置信区间(抽气法)。

A. *Cycas revoluta*; B. *C. elongata*; C. *Macrozamia moorei*. **Black dot.** Data measured through bench dehydration method; **Gray dot.** Data measured through pneumatic method; **Grey area.** 95% confidence interval of the vulnerability curve (bench dehydration method); **Dotted area.** 95% confidence interval of the vulnerability curve (pneumatic method).

图 2 自然干燥法(黑色)和抽气法(灰色)测定三种苏铁植物的脆弱性曲线

Fig. 2 Vulnerability curves of three cycads measured through bench dehydration method (black) and pneumatic method (gray)

质部水势已经低于 P_{50} ；苏铁的 HSM_{H} 、 HSM_{P} 分别为 0.19、0.08 MPa；越南篦齿苏铁的 HSM_{H} 、 HSM_{P} 分别为 0.21、1.59 MPa(图 4, 表 1)。两种方法计算苏铁、越南篦齿苏铁的 HSM 均为正值, 摩瑞大泽米苏铁为负值, 具有显著差异(表 1)。

3 讨论与结论

3.1 苏铁植物的抗旱性及两种方法的比较

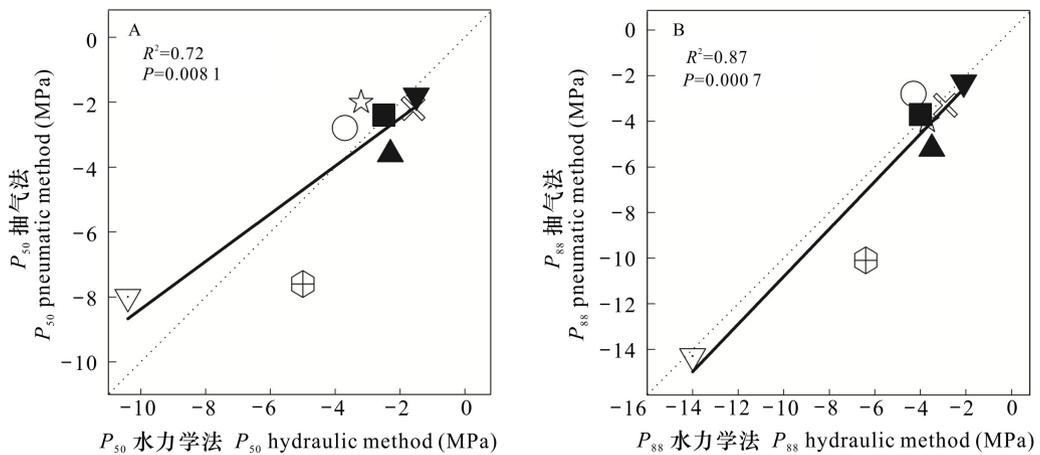
本试验两种方法测得三种苏铁植物的 VC 均

为典型的“S”型, 这与大多数研究对其他植物类群 VC 报道一致 (Cochard et al., 2013; Chen et al., 2021; Guan et al., 2021)。三个物种的 P_{50} 在已报道的裸子植物类群范围内 (P_{50} : -0.61 ~ -11.32 MPa) (Gleason et al., 2016), 相较于苏铁、越南篦齿苏铁, 摩瑞大泽米苏铁的 P_{50} 更高 (较弱的抗气穴化能力), 推测与其生境有关。 P_{50} 随着年均降雨量的增加而增高, 通常湿润地区的物种比干旱地区的物种具有较弱的抗气穴化能力 (Choat et al., 2012; Brodribb et al., 2019), 而摩瑞大泽米苏

表 2 不同物种的 P_{50} 、 P_{88} 及变异系数

Table 2 P_{50} and P_{88} and coefficient of variation for different species

物种 Species	自然干燥法 Bench dehydration method (MPa)		抽气法 Pneumatic method (MPa)		P_{50P} 变异 系数 (%) Coefficient of variation for P_{50P}	P_{88P} 变异 系数 (%) Coefficient of variation for P_{88P}	参考文献 Reference
	P_{50H}	P_{88H}	P_{50P}	P_{88P}			
地中海柏木 <i>Cupressus sempervirens</i>	-10.4	-14	-8.0±0.6	-14.3	—	—	Choat et al., 2012; Delzon et al., 2010; Pereira et al., 2016
巴西林仙 <i>Drimys brasiliensis</i>	-1.6±0.1	-2.9	-2.2±0.2	-3.3	—	—	Pereira et al., 2016
北美乔柏 <i>Thuja plicata</i>	-5.0	-6.4	-7.6±0.3	-10.1	—	—	Choat et al., 2012; Delzon et al., 2010; McCulloh et al., 2014; Pereira et al., 2016
海岸松 <i>Pinus pinaster</i>	-3.7±0.2	-4.3±0.3	-2.8±0.2	-3.8±0.6	—	—	Zhang et al., 2018
欧洲赤松 <i>P. sylvestris</i>	-3.2±0.2	-3.7±0.3	-2.0±0.4	-4.0±0.8	—	—	Zhang et al., 2018
苏铁 <i>Cycas revoluta</i>	-2.5	-4.0	-2.4±0.5	-3.7±0.6	13.7	11.7	本研究 This study
越南篔齿苏铁 <i>C. elongata</i>	-2.3	-3.5	-3.6±0.7	-5.2±0.8	16.5	16.3	本研究 This study
摩瑞大泽米苏铁 <i>Macrozamia moorei</i>	-1.5	-2.2	-1.8±0.2	-2.3±0.3	2.1	4.7	本研究 This study



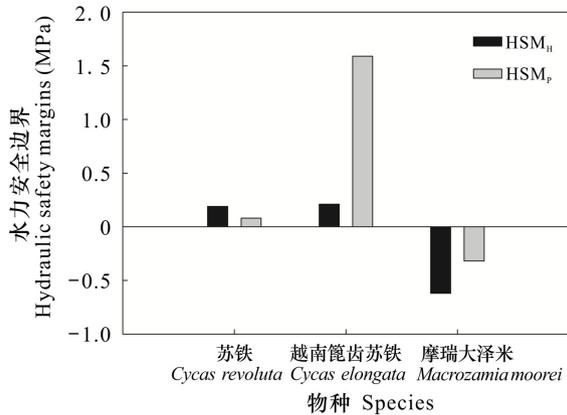
A. 导水率丧失或气体抽取量为 50% 时的木质部水势 (P_{50})；B. 导水率丧失或气体抽取量为 88% 时的木质部水势 (P_{88})。虚线。1 : 1 线。不同物种用不同符号表示 ∇ . 地中海柏木； \otimes . 巴西林仙； \oplus . 北美乔柏； \star . 海岸松； \circ . 欧洲赤松； \blacksquare . 苏铁； \blacktriangle . 越南篔齿苏铁； \blacktriangledown . 摩瑞大泽米苏铁。
A. Xylem water potential at 50% loss of hydraulic conductivity or air discharged (P_{50})；B. Xylem water potential at 88% loss of hydraulic conductivity or air discharged (P_{88}). Dotted lines. 1 : 1 lines. Different species are represented by different symbols ∇ . *Cupressus sempervirens*； \otimes . *Drimys brasiliensis*； \oplus . *Thuja plicata*； \star . *Pinus pinaster*； \circ . *P. sylvestris*； \blacksquare . *Cycas revoluta*； \blacktriangle . *C. elongata*； \blacktriangledown . *Macrozamia moorei*.

图 3 不同方法测定的 P_{50} 和 P_{88} 的相关性

Fig. 3 Relationship between P_{50} and P_{88} measured through different methods

铁分布地区的最干季度降雨量极小值远大于苏铁、越南篔齿苏铁分布的地区 (如前言所述), 而其

较长的管胞也可能导致更强的脆弱性 (Tyree & Zimmermann, 2002), 这需要将来测定更多的苏铁



HSM_H. 水力安全边界(自然干燥法); **HSM_P**. 水力安全边界(抽气法)。

HSM_H. Hydraulic safety margins (bench dehydration method);

HSM_P. Hydraulic safety margins (pneumatic method).

图 4 两种方法计算的水力安全边界

Fig. 4 Hydraulic safety margins calculated through two methods

物种来证实。

苏铁、摩瑞大泽米苏铁 P_{50} 的 95% 置信区间没有显著性,且 P_{50P} 和 P_{50H} 、 P_{88P} 和 P_{88H} 与已发表的其他物种相关性结果一致,表明自然干燥法和抽气法都能较好地测定苏铁植物的 VCs。当前研究报道抽气法适用于测定被子植物脆弱性曲线,对于裸子植物的测定则是严重高估了 P_{50} 值,即低估了裸子植物的抗气穴化能力(Zhang et al., 2018; Sergent et al., 2020),是由于纹孔塞结构和黏液的存在(Bouche et al., 2014)。管胞间纹孔膜在压差 0.01~0.3 MPa 时产生偏移(aspiration),当相邻的两个管胞受到压差时,纹孔塞产生偏移堵住纹孔口,使得气体难以从一个管胞流向另一个管胞(Choat et al., 2008),表明在使用装置进行抽气时,纹孔塞极有可能产生偏移,使得植物在更高的水势(接近零)下就可以获得最大气体量,从而低估木质部抗气穴化能力。而在苏铁植物类群中,尚未发现存在纹孔塞结构(周崑等, 1990)。Pereira 等(2016)利用抽气法测量不具有纹孔塞结构的无导管被子植物的 VCs,与传统水力学法具有很高的一致性,因此抽气法不会低估苏铁植物的抗气穴化能力。另外,在摩瑞大泽米苏铁的叶轴中发现有黏液,而在苏铁和越南篔齿苏铁两个物种中尚未发现,实验过程中对该物种叶轴切口端

进行切割(Trabi et al., 2021),在失水初期切割几次后切口端黏液不再产生, P_{50P} 和 P_{50H} 、 P_{88P} 和 P_{88H} 也完全落在 1:1 线上,表明黏液对测定结果无影响。

越南篔齿苏铁 P_{50H} 与 P_{50P} 具有显著差异,推测可能有两方面的原因导致:一方面,相较于另外两个年龄较小的种,园区收集的越南篔齿苏铁个体年龄较大且个体间年龄差异也大,大多为 100~1 000 a 的个体(许恬,2021)。树木年龄被认为是影响抗气穴化能力的一个重要因素,因个体年龄差异可能会导致木质部结构本身的变化,导致 P_{50} 变异较大(Jansen et al., 2015),越南篔齿苏铁的 P_{50} 变异系数为 16.7%,可能是两种方法测定差异的主要原因。另一方面,自然干燥法引入的人为切割以及压力冲洗等因素,被证实容易低估植物的抗气穴化能力(Wheeler et al., 2013; Torres-Ruiz et al., 2017; Skelton & Diaz, 2020)。当然,这需要将来对更多的个体和物种进行测定来证实。

3.2 三种苏铁植物的水力安全边界

苏铁和越南篔齿苏铁(苏铁科)的 HSMs 均为正值,摩瑞大泽米苏铁(泽米铁科)的 HSM 为负值,表明在同质园生长的不同种苏铁表现出不同的水力安全边界。两种方法测定的 P_{50} 有一定差异,但最终计算的 HSMs ($\Psi_{\text{midday}} - P_{50P}$ 和 $\Psi_{\text{midday}} - P_{50H}$) 具有相同趋势,且都处于已报道物种 HSMs 的较低水平(-4.31~8.87 MPa)(Choat et al., 2012)。三种苏铁的水力安全边界低,尤其是摩瑞大泽米苏铁为负值,表明较轻的干旱胁迫会使苏铁植物面临水力功能失调的风险。两种方法计算的 HSMs 都表明摩瑞大泽米苏铁与苏铁、越南篔齿苏铁存在显著差异。一方面,课题组前期研究发现,由于其本身的表型结构差异,泽米铁科的叶轴理论导水率与气孔密度呈正相关,而在苏铁科中,叶轴理论导水率与气孔密度不存在关联(雷金艳, 2020),当受到干旱胁迫时,泽米铁科气孔密度高,蒸腾耗水大,可能导致负的 HSMs。另一方面,具有高水容的物种可以释放更多水分缓冲蒸腾作用引起的木质部水分亏缺,从而维持稳定的水势和保持高的 HSMs(Meinzer et al., 2009; Xiong & Nadal, 2020)。在本试验的三个物种中,摩瑞大泽米苏铁的 HSM 小于苏铁和越南篔齿苏铁,有研究发现其叶片水容也小于另外两个种(未发表数据, 2021)。综上结果表明,在同质园种植的不同种苏

铁有迥异的水力安全边界, 泽米铁类在养护过程中需要更好的水分管理。在全球气候变化的背景下, 未来需对更多苏铁物种的水力性状与功能进行测定, 为苏铁植物保育工作提供更好的科学依据。

参考文献:

- ADAMS H, MACALADY AK, BRESHEARS DD, et al., 2010. Climate-induced tree mortality: Earth system consequences [J]. *Eos Trans Am Geophys*, 91 (17): 153–154.
- ALLEN CD, MACALADY AK, CHENCHOUNI H, et al., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests [J]. *For Ecol Manag*, 259(4): 660–684.
- BOUCHE PS, LARTER M, DOMEK J, et al., 2014. A broad survey of hydraulic and mechanical safety in the xylem of conifers [J]. *J Exp Bot*, 65(15): 4419–4431.
- BRENNER E, STEVENSON D, TWIGG R, 2003. Cycads: Evolutionary innovations and the role of plant-derived neurotoxins [J]. *Trends Plant Sci*, 8(9): 446–452.
- BRODERSEN CR, MCELDRONE AJ, CHOAT B, et al., 2010. The dynamics of embolism repair in xylem: *In vivo* visualizations using high-resolution computed tomography [J]. *Plant Physiol*, 154(3): 1088–1095.
- BRODRIBB TJ, SKELTON R, MCADAM S, et al., 2016. Visual quantification of embolism reveals leaf vulnerability to hydraulic failure [J]. *New Phytol*, 209(4): 1403–1409.
- BRODRIBB TJ, CARRIQUI M, DELZON S, et al., 2017. Optical measurement of stem xylem vulnerability [J]. *Plant Physiol*, 174(4): 2054–2061.
- BRODRIBB TJ, COCHARD H, DOMINGUEZ CR, 2019. Measuring the pulse of trees; using the vascular system to predict tree mortality in the 21st century [J]. *Conserv Physiol*, 7(1): cox046.
- BRODRIBB TJ, POWERS J, COCHARD H, et al., 2020. Hanging by a thread? Forests and drought [J]. *Science*, 368(6488): 261–266.
- CHEN YJ, MAENPUEN P, ZHANG YJ, et al., 2021. Quantifying vulnerability to embolism in tropical trees and lianas using five methods; Can discrepancies be explained by xylem structural traits? [J]. *New Phytol*, 229 (2): 805–819.
- CHOAT B, BRODRIBB TJ, BRODERSEN CR, et al., 2018. Triggers of tree mortality under drought [J]. *Nature*, 558(7711): 531–539.
- CHOAT B, COBB AR, JANSEN S, 2008. Structure and function of bordered pits: New discoveries and impacts on whole-plant hydraulic function [J]. *New Phytol*, 177(3): 608–626.
- CHOAT B, JANSEN S, BRODRIBB TJ, et al., 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought [J]. *Nature*, 491(7426): 752–755.
- COCHARD H, BADEL E, HERBETTE S, et al., 2013.

- Methods for measuring plant vulnerability to cavitation: A critical review [J]. *J Exp Bot*, 64(15): 4779–4791.
- COCHARD H, DAMOUR G, BODET C, et al., 2005. Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves [J]. *Physiol Plant*, 124(4): 410–418.
- DELZON S, DOUTHE C, SALA A, et al., 2010. Mechanism of water-stress induced cavitation in conifers: Bordered pit structure and function support the hypothesis of seal capillary-seeding [J]. *Plant Cell Environ*, 33 (12): 2101–2111.
- DIXON HH, JOLY J, 1895. On the ascent of sap [J]. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 186: 563–576.
- DUURSMA R, CHOAT B, 2017. Fitple—an R package to fit hydraulic vulnerability curves [J]. *J Plant Hydraul*, 4: e002.
- ENGELBRECHT BM, 2012. Plant ecology: Forests on the brink [J]. *Nature*, 491(7426): 675–677.
- FAN DY, XIE ZQ, 2004. Several controversial viewpoints in studying the cavitation of xylem vessels [J]. *Chin J Plant Ecol*, 28(1): 126–132. [樊大勇, 谢宗强, 2004. 木质部导管空穴化研究中的几个热点问题 [J]. *植物生态学报*, 28(1): 126–132.]
- FENG XY, WANG XH, CHIANG YC, et al., 2021. Species delimitation with distinct methods based on molecular data to elucidate species boundaries in the *Cycas taiwaniana* complex (Cycadaceae) [J]. *Taxon*, 70(3): 477–491.
- FENG XY, ZHENG Y, GONG X, 2016. Middle-Upper Pleistocene climate changes shaped the divergence and demography of *Cycas guizhouensis* (Cycadaceae): Evidence from DNA sequences and microsatellite markers [J]. *Sci Rep*, 6(1): 27368.
- GUAN XY, PEREIRA L, MCADAM S, et al., 2021. No gas source, no problem; Proximity to pre-existing embolism and segmentation affect embolism spreading in angiosperm xylem by gas diffusion [J]. *Plant Cell Environ*, 44 (5): 1329–1345.
- GAUTHEY A, PETERS JMR, CARINS-MURPHY MR, et al., 2020. Evaluating methods used to measure cavitation resistance in seven woody species with differing xylem anatomy: a comparison of visual and hydraulic techniques [J]. *New Phytol*, 228(3): 884–897.
- GLEASON SM, WESTOBY M, JANSEN S, et al., 2016. Weak trade-off between xylem safety and xylem-specific hydraulic efficiency across the world's woody plant species [J]. *New Phytol*, 209(1): 123–136.
- HUKIN D, COCHARD H, DREYER E, et al., 2005. Cavitation vulnerability in roots and shoots: does *Populus euphratica* Oliv., a poplar from arid areas of Central Asia, differ from other poplar species? [J]. *J Exp Bot*, 56(418): 2003–2010.
- JANSEN S, SCHULDT B, CHOAT B, 2015. Current controversies and challenges in applying plant hydraulic techniques [J]. *New Phytol*, 205(3): 961–964.
- JANSEN S, KITIN P, DE PAUW H, et al., 1998. Preparation of wood specimens for transmitted light microscopy and scanning electron microscopy [J]. *Belg J Bot*, 131(1): 41–49.
- JIANG GF, HINSINGER DD, STRIJK JS, 2016. Comparison of

- intraspecific, interspecific and intergeneric chloroplast diversity in cycads [J]. *Sci Rep*, 6(1): 31473.
- JONES DL, 2002. *Cycad of the World* [M]. USA: Smithsonian Institution Press: 1-454.
- KNIPFER T, REYES C, EARLES J, et al., 2019. Spatiotemporal coupling of vessel cavitation and discharge of stored xylem water in a tree sapling [J]. *Plant Physiol*, 179(4): 1658-1668.
- LEI JY, HINSINGER DD, JIANG GF, 2018. Characterization of the complete chloroplast genome of endangered cycads *Zamia fischeri* Miq. *Ex lem* [J]. *Mitochondrial DNA B*, 3(2): 1059-1061.
- LEI JY, 2020. Study on hydraulic structure of cycad's pinna and rachis [D]. Nanning: Guangxi University: 1-53. [雷金艳, 2020. 苏铁类植物羽片与叶轴水力结构研究 [D]. 南宁: 广西大学: 1-53.]
- LIANG X, YE Q, LIU H, et al., 2021. Wood density predicts mortality threshold for diverse trees [J]. *New Phytol*, 229(6): 3053-3057.
- LI JY, ZHAI HB, 2020. Hydraulic architecture and drought resistance of woody plants [J]. *Chin J Appl Ecol*, 11(2): 301-305. [李吉跃, 翟洪波, 2000. 木本植物水力结构与抗旱性 [J]. *应用生态学报*, 11(2): 301-305.]
- MARLER PN, MARLER TE, 2015. An assessment of red list data for the cycadales [J]. *Trop Conserv Sci*, 8(4): 1114-1125.
- MCCULLOH KA, JOHNSON DM, MEINZER FC, et al., 2014. The dynamic pipeline: Hydraulic capacitance and xylem hydraulic safety in four tall conifer species [J]. *Plant Cell Environ*, 37(5): 1171-1183.
- MEINZER FC, JOHNSON DM, LACHENBRUCH B, et al., 2009. Xylem hydraulic safety margins in woody plants: Coordination of stomatal control of xylem tension with hydraulic capacitance [J]. *Funct Ecol*, 23(5): 922-930.
- NAGALINGUM NS, MARSHALL CR, QUENTAL TB, et al., 2011. Recent synchronous radiation of a living fossil [J]. *Science*, 334(6057): 796-799.
- NORSTOG K, NICHOLLS TJ, 1998. *The biology of the cycads* [M]. USA: Cornell University Press: 1-384.
- PAMMENTER NW, VAN D, 1998. A mathematical and statistical analysis of the curves illustrating vulnerability of xylem to cavitation [J]. *Tree Physiol*, 18(9): 589-593.
- PEREIRA L, BITTENCOURT P, OLIVEIRA R, et al., 2016. Plant pneumatics: Stem air flow is related to embolism—new perspectives on methods in plant hydraulics [J]. *New Phytol*, 211(1): 357-370.
- PEREIRA L, BITTENCOURT P, PACHECO V, et al., 2019. The pneumatron: An automated pneumatic apparatus for estimating xylem vulnerability to embolism at high temporal resolution [J]. *Plant Cell Environ*, 43(1): 131-142.
- ROCKWELL FE, WHEELER JK, HOLBROOK NM, 2014. Cavitation and its discontents: Opportunities for resolving current controversies [J]. *Plant Physiol*, 164(4): 1649-1660.
- SERGEANT AS, VARELA SA, BARIGAH TS, et al., 2020. A comparison of five methods to assess embolism resistance in trees [J]. *For Ecol Manag*, 468: 118-175.
- SPERRY JS, DONNELLY JR, TYREE MT, 1988. A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem [J]. *Plant Cell Environ*, 11(1): 35-40.
- SPERRY JS, SALIENDRA N, 1994. Intra- and inter-plant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis* [J]. *Plant Cell Environ*, 17(11): 1233-1241.
- SKELTON R, DIAZ J, 2020. Quantifying losses of plant hydraulic function: seeing the forest, the trees and the xylem [J]. *Tree Physiol*, 40(3): 285-289.
- TAN FS, SONG HQ, LI ZG, et al., 2019. Hydraulic safety margin of 17 co-occurring woody plants in a seasonal rain forest in Guangxi's Southwest karst landscape, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 43(3): 227-237. [谭凤森, 宋慧清, 李忠国, 等, 2019. 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*, 43(3): 227-237.]
- TORRES-RUIZ JM, COCHARD H, CHOAT B, et al., 2017. Xylem resistance to embolism: Presenting a simple diagnostic test for the open vessel artefact [J]. *New Phytol*, 215(1): 489-499.
- TOMLINSON PB, RICCIARDI A, HUGGETT BA, 2018. Cracking the omega code: Hydraulic architecture of the cycad leaf axis [J]. *Ann Bot*, 121(3): 483-488.
- TRABI CL, PEREIRA L, GUAN XY, et al., 2021. A user manual to measure gas diffusion kinetics in plants: Pneumatron construction, operation, and data analysis [J]. *Front Plant Sci*, 7: 1074.
- TYREE MT, ZIMMERMANN MH, 2002. *Xylem structure and the ascent of sap* [M]. Berlin: Springer Heidelberg: 45-56.
- WHEELER JK, HUGGETT BA, TOFTE AN, et al., 2013. Cutting xylem under tension or supersaturated with gas can generate PLC and the appearance of rapid recovery from embolism [J]. *Plant Cell Environ*, 36(11): 1938-1949.
- XIONG DL, NADAL M, 2020. Linking water relations and hydraulics with photosynthesis [J]. *Plant J*, 101(4): 800-815.
- XU T, 2021. Investigation and integrated control measures of diseases and pests of cycad in the cycad garden of Qingxiushan scenic spot [D]. Nanning: Guangxi University: 1-51. [许恬, 2021. 青秀山苏铁园苏铁类植物病虫害调查与综合防治对策研究 [D]. 南宁: 广西大学: 1-51.]
- WU M, ZHANG Y, OYA T, et al., 2020. Root xylem in three woody angiosperm species is not more vulnerable to embolism than stem xylem [J]. *Plant Soil*, 450(1): 479-495.
- ZHANG Y, LAMARQUE LJ, TORRES-RUIZ JM, et al., 2018. Testing the plant pneumatic method to estimate xylem embolism resistance in stems of temperate trees [J]. *Tree Physiol*, 38(7): 1016-1025.
- ZHANG YJ, SACK L, CAO KF, et al., 2017. Speed versus endurance tradeoff in plants: Leaves with higher photosynthetic rates show stronger seasonal declines [J]. *Sci Rep*, 7(1): 42085.
- ZHOU Y, JIANG XM, ZHANG LF, 1990. Studies of the structural types of bordered pits of gymnospermous woods in China [J]. *Acta Bot Sin*, 32(3): 178-186. [周崑, 姜笑梅, 张立非, 1990. 中国裸子植物木材具缘纹孔构造类型的研究 [J]. *植物学报*, 32(3): 178-186.]