

# 基于树干液流和土壤-叶片水势梯度分析 荷木干湿季整树水分利用特征<sup>\*</sup>

周翠鸣<sup>1</sup> 赵平<sup>1\*\*</sup> 倪广艳<sup>1</sup> 朱丽薇<sup>1</sup> 王权<sup>2</sup> 梅婷婷<sup>1</sup> 张军彦<sup>1</sup> 蔡锡安<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 中国科学院华南植物园, 广州 510650; <sup>2</sup> Faculty of Agriculture, Shizuoka University, Japan)

**摘要** 运用 Granier 热消散探针连续监测荷木的树干液流, 于 2009 年的湿季(8 月)和干季(11 月)选择天气晴朗的 3 d 测定叶片水势, 同步连续监测林冠上方光合有效辐射、土壤含水量、气温和空气相对湿度。结果表明: 干湿季下荷木树干液流存在显著差异, 此外, 土壤水势和液流有较好的相关性, 且干季时的相关性更好; 荷木的叶面积/边材面积比值平均为  $(0.416 \pm 0.033) \text{ m}^2 \cdot \text{cm}^{-2}$ , 并与树高呈指数函数下降关系; 随着 11 月土壤水势下降, 荷木的整树水力导度和午间叶片水势也有所下降, 但不明显; 对叶片水势和整树蒸腾进行回归分析, 二者之间呈二次多项式关系 ( $P < 0.01$ ), 叶片水势并非无限制下降; 结果还表明, 大气水汽压亏缺 ( $D$ ) 和叶片水势呈负相关, 这是否空气温度和相对湿度或共同作用影响叶片水势, 需要进一步研究。

**关键词** 荷木; 整树蒸腾; 土壤水势; 叶片水势; 整树水力导度

**中图分类号** Q14 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)12-2659-08

**Whole-tree water use characteristics of *Schima superba* in wet and dry seasons based on sap flow and soil-leaf water potential gradient analysis.** ZHOU Cui-ming<sup>1</sup>, ZHAO Ping<sup>1\*\*</sup>, NI Guang-yan<sup>1</sup>, ZHU Li-wei<sup>1</sup>, WANG Quan<sup>2</sup>, MEI Ting-ting<sup>1</sup>, ZHANG Jun-yan<sup>1</sup>, CAI Xi-an<sup>1</sup> (<sup>1</sup>South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; <sup>2</sup>Faculty of Agriculture, Shizuoka University, Japan). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30** (12): 2659–2666.

**Abstract:** The stem sap flow of *Schima superba* was monitored continuously by using Granier's thermal dissipation probe, and the leaf water potential of the plant was measured during three sunny days (from predawn to sunset) in wet season (August) and dry season (November), 2009. The photosynthetically active radiation above canopy, soil moisture content, air temperature, and air relative humidity were monitored simultaneously. There was a significant difference in the sap flux density on the trunk between wet and dry seasons. Besides, the sap flux density and soil water potential were highly correlated, and the correlation was much better in dry season. The ratio of leaf area to sapwood area was  $0.416 \pm 0.033 \text{ m}^2 \cdot \text{cm}^{-2}$ , and decreased exponentially with tree height. With the decline of soil water potential in November, the whole-tree hydraulic conductance and midday leaf water potential decreased, but not obviously. The regression analysis showed that there existed a quadratic polynomial relation between the whole-tree transpiration and leaf water potential ( $P < 0.01$ ), and the leaf water potential was not declined unlimitedly. The vapor pressure deficit within the surrounding air had a negative correlation with leaf water potential, but whether the air temperature and relative humidity co-affect the leaf water potential needed to be further studied.

**Key words:** *Schima superba*; whole-tree transpiration; soil water potential; leaf water potential; whole-tree hydraulic conductance.

\* 国家自然科学基金项目(30871998, 41030638)资助。

\*\* 通讯作者 E-mail: zhaoping@scib.ac.cn

收稿日期: 2011-06-12 接受日期: 2011-08-20

经过植物气孔蒸腾散失到大气中的水分是森林生态系统水分平衡的重要组分,蒸腾速率的变化直接关系到森林的总生产力,研究方法很多,间接测定植物蒸腾的技术有组织平衡法、热脉冲法和热扩散式探针法等(马玲等,2005),其中基于热电转换原理测定树干液流估算冠层蒸腾已成为研究整树和林分蒸腾最主要的方法(赵平等,2006b;马玲等,2007),该方法的基本理论是植物根系吸收的水分仅有少部分用于植物体的组成部分,而大部分通过蒸腾散失到大气中(Schulze *et al.*,1987),所测定流经木质部的液流量,经公式转换求算等同于冠层蒸腾消耗的水量(Kozlowski & Pallardy,1996)。

森林的水分利用效率是一个综合特征,涉及冠层气孔导度、树木水力导度及其与环境因子的相互作用,其中水力导度依赖于树干横断面上的边材面积、叶面积、树高等水力结构的变化和土壤水分条件(刘晓静等,2009)。Reich 和 Hinckley (1989)对黑橡木(*Quercus marilandica*)和赤橡木(*Q. rubra*)的研究发现,整树水力导度和黎明前水势与日间最大气孔导度存在正相关;整树水力导度和土壤水势的下降会导致气孔导度下降(Saliendra *et al.*,1995);干旱条件下,黎明前水势从-0.4 下降到-0.6 MPa,树干液流密度表现出较高的变异性,并下降到整个季节最小值,同时整树蒸腾和气孔导度也出现下降(Lu *et al.*,1995)。植物通过调节土壤到植物体内的水力系统输水能力,源源不断地给叶片供应水分以平衡蒸腾失水,此过程中气孔起着关键的作用,如果气孔不能很好地平衡供水和蒸腾需水之间的矛盾,植物会严重脱水或出现木质部导管空穴化,水力系统功能丧失(孙谷畴等,2009)。实验证明,通过控制蒸腾量调节叶片水势可以减少树干输水组织空穴化的发生(Comstock & Mencuccini,1998;Sperry *et al.*,2002);由于叶片水势相对最低,气孔控制的是叶片水势而不是根或茎的水势,是植物在水分胁迫下保持稳定以渡过干旱期(Jones,1990;Tardieu,1993);叶片水势降至某一阈值会减少气孔开度甚至关闭气孔,避免叶比水力导度( $K_L$ )的持续降低和木质部导管空穴化(Oren *et al.*,1999);植物也可以通过调整水力结构包括根冠比、根长度、木质部特征来适应环境(Sperry *et al.*,2002)。物种间水分利用效率的差异大部分归因于不同的水力结构和响应干旱的机制,而叶面积/边材面积的比值( $A_L/A_S$ )是描述植物主要水力结构的特征, $A_L/A_S$ 值越小,说明维

持单位叶面积(或叶干质量)水分供给的茎干组织越多(李吉跃和翟洪波,2000),水分供应状况越好。本研究通过测定树干液流(sap flow)、叶片水势值和  $A_L/A_S$  等特征,探讨荷木几个水分利用特征的干湿季变化,分析不同土壤水势下的液流和整树水力导度变化、整树蒸腾与叶片水势的关系,旨在了解荷木水分利用受环境因子和自身水力特征的影响,对正确认识不同季节植物的水分利用特征有明显的理论意义,为深入研究水力限制补偿机理奠定基础。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

野外观测试验在中国科学院华南植物园小青山地带性植被生态系统观测场进行,观测对象是一片于 20 世纪 80 年代中期种植的荷木(*Schima superba*)人工林,样地面积 2885.6 m<sup>2</sup>,立地条件中等,林分生长良好。气候地处南亚热带,属海洋性气候,高温多雨;年平均气温 21.8℃,最高月(7 月)均温 32.7℃,极端最高温 38.3℃,最冷月(1 月)均温 13.3℃,极端最低温 0℃,夏季日均温>22℃的时间达 6 个月以上;光照强烈,年日照时数 1945 h;年降水量 1600~1800 mm,但分布不均,干湿季明显,春夏 2 季占全年降雨量 82%,秋冬 2 季占 18%,雨热同季的特点使该地区植被具有较高的生产力。

1.2 研究方法

1.2.1 树干液流密度的测定 依托林内的观测塔,选择邻近的 6 棵不同高度荷木(树形特征如表 1),于树干北面胸高(约 1.3 m)处将一对 Granier 探针上下相隔约 10 cm 垂直插入边材,探针与 DL2e 数据采集仪(英国 Delta 公司生产)连接,每 30 s 测读一次,每 10 min 进行平均并储存数据(赵平等,2006b)。

1.2.2 环境因子的观测 在观测塔顶安装 LI-COR

表 1 荷木样树的树形特征  
Table 1 Morphologic characters of *Schima superba* sample trees

样树号	树高 (m)	胸径 DBH (m)	叶面积 $A_L$ (m <sup>2</sup> )	边材面积 $A_S$ (cm <sup>2</sup> )	$A_L/A_S$ (m <sup>2</sup> ·cm <sup>-2</sup> )
1	12.8	0.194	101.83	248.10	0.410
2	13.3	0.212	118.39	297.72	0.398
3	13.6	0.201	107.96	266.27	0.405
4	12.8	0.141	59.72	130.12	0.459
5	13.2	0.148	64.76	143.51	0.451
6	13.7	0.258	164.03	441.63	0.371

光合有效辐射传感器、RHT2v 空气温度传感器,并在土壤 30 cm 处埋设 SM200-05 土壤水分传感器,用四芯屏蔽电缆将传感器与另一个 Delta-T 数据采集仪连接,环境因子的测读频度与 Granier 探针同步。

采用水汽压亏缺 ( $D$ , kPa) 综合反映空气温度 ( $T$ , °C) 和空气相对湿度 ( $RH$ , %) 的协同作用:

$$D = ae\left(\frac{bT}{T+c}\right)(1 - RH)$$

式中,常数  $a$ 、 $b$ 、 $c$  分别为 0.611 kPa、17.502 和 240.97 °C (Campbell & Norman, 1998)。

**1.2.3 叶片水势的测定** 选择华南地区代表湿季(2009年8月20、22、25日)和干季(2009年11月3、4、5日)的晴朗天气,采用美国产的 PMS MODEL 1000 压力室水势仪测量叶片水势(8月25日14:00突然降雨,实验终止)。以黎明前的叶片水势测定值代替土壤水势(条件是在实验期间其他气候因子比较稳定,即在不下雨的情况下),这种情况下一整天土壤水势的变化较小(图1),基本可以认为黎明前叶片水势等于土壤水势,每棵树每次选择3枝位置接近和生长状况比较相似的小枝,从5:00(黎明前)—20:00时每1h测定一次。

**1.2.4 样树特征的测定** (1) 边材面积( $A_s$ )。边材面积是计算整树蒸腾的关键参数,由于荷木心材与边材在颜色上区别明显,肉眼可以分辨,采用生长锥钻取木栓芯,量取边材厚度的方法确定荷木的边材面积。在样地外侧选择15株不同胸径的树木,分别量取胸径和树皮厚度,于树干胸高的位置(去树皮)用生长锥钻取树芯(视胸径大小而定),测定边材厚度,建立胸径与边材面积的关系式(Schäfer *et al.*, 2000):

$$A_s = m(DBH)^n$$

式中, $DBH$ 为胸径, $m$ 和 $n$ 分别为通过非线性回归分析得出的系数,本实验中 $m=0.6841$ , $n=2.0266$ 。

(2) 冠层叶面积( $A_L$ )。同样在样地外侧附近选择5株标准木,采用收获法测量叶面积和胸径,建立二者的异速生长关系式(Schäfer *et al.*, 2000):

$$\lg A_L = a \lg(DBH) + b$$

式中, $a$ 和 $b$ 为回归分析得出的系数,本实验中 $a=1.6722$ , $b=3.1988$ 。

**1.2.5 整树蒸腾的计算** 根据 Granier (1985) 的经验公式,应用由美国杜克环境与地球科学学院的 Yavor Parashkevov 博士开发研制的 Baseline 3.0 计算机软件,将从数据采集仪直接卸载的原始数据转

换为树干液流密度值。

$$J_s = 119 \cdot \left( \frac{\Delta T_M - \Delta T}{\Delta T} \right)^{1.231} (g \text{ H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$$

式中, $\Delta T_M$ 为探针测到的昼夜最大温差, $\Delta T$ 为探针测到的瞬时温差, $J_s$ 为瞬时液流密度。由于数据采集接受来自探针的是电压信号 mV,先把上式转换为(赵平等,2006a):

$$J_s = 119 \cdot \left( \frac{\Delta mV_M - \Delta mV}{\Delta mV} \right)^{1.231}$$

由于荷木为散孔材,研究发现散孔材树木的密度较均匀,未有显著的径向变化(Lu *et al.*, 1995; Phillips *et al.*, 1996),在探针外面覆盖塑料盒以及包裹反光太阳膜,这样可以避免太阳光直射以及雨水的渗入,且样地荷木林冠较密,林下光线较弱,大大减少了外界因子对树干液流测定的影响,因此,基于边材面积直接将树干液流密度换为整树蒸腾:

$$E_T = J_s \cdot A_s$$

单树冠层蒸腾速率:

$$E_L = \frac{J_s \cdot A_s}{A_L}$$

本文以树干液流速率来推算冠层蒸腾速率,为了保证结果的准确性,必须考虑树干液流与冠层蒸腾之间存在的时滞效应。植物体内有叶肉细胞至树干胸高处导管间水势梯度的传递过程需要一定的时间,导致蒸腾与液流不同步进行,这一时间间隔就是液流与冠层蒸腾间的时滞。有研究发现,时滞大小从30~180 min不等(Hinckley *et al.*, 1994; Köstner *et al.*, 1998; Peramaki *et al.*, 2001)。因为光合有效辐射气孔开度的主要驱动因子,我们采用错位对比法计算时滞,将液流值与光合有效辐射值分别进行逐行错位对应分析,当错位后二者相关系数达最大时,所对应的错位时间即为液流对  $PAR$  的实际时滞(赵平等,2006c),本实验所观测到的时滞大多集中在10~60 min,然后把液流值按时滞相应地移动,用调整好时滞的液流值求冠层蒸腾速率,本文重点并不是讨论荷木时滞效应,故未过多提及时滞的分析,所涉及的蒸腾值计算均已考虑时滞效应。

**1.2.6 整树水力导度的计算** 在土壤和叶片间会产生一个水势梯度,土壤中的水分在水势梯度的推动下从土壤运输到冠层,每个水势梯度下产生的冠层蒸腾速率可用叶比水力导度来表示,叶比水力导度可作为衡量植物运输土壤水分效率的一个指标,可以根据 Darcy 定律求得:



$$K_L = E_L / (\Psi_s - \Psi_L)$$

其中,  $K_L = k/A_L$

式中,  $k$  为树木根系附近土壤至冠层叶片之间的整树水力导度,  $K_L$  为叶比水力导度,  $E_L$  为单树冠层蒸腾速率,  $A_L$  为树冠叶面积,  $\Psi_s$  为土壤水势,  $\Psi_L$  为冠层同一时间平均叶片水势, 二者之差代表根系附近土壤与冠层叶片的水势梯度, 虽然此公式没有考虑重力作用, 但较好地表示了植物冠层叶片从土壤中吸收水分的过程 (Hubbard *et al.*, 1999)。Ryan 等 (1997) 研究发现, 树高每增加 1 m, 向上运输水就会增加相当于 0.01 MPa 的重力势的阻力, 而本研究样树的树高不超过 14 m, 从土壤到冠层运输水分而带来的重力势较小 (0.14 MPa), 对  $k$  值的计算影响较小, 在此忽略不计。

1.3 统计分析

分别采用 SPSS 16.0 和 Excel 进行数据分析和绘图, 单树数据分析取 2~3 次测定值的平均值, 季节间比较分析则采用所有样树的平均值 (分析季节的叶片水势和整树蒸腾关系以及叶片水势和空气水汽压亏缺的关系), 以成对  $t$  检验进行差异性分析, 所得数据通过最小显著性检验 (LSD), 变量间的相关性采用 CORREL 函数分析。

2 结果与分析

2.1 土壤水势与树干液流的关系

土壤水分是植物蒸腾的主要来源, 土壤水势在一定程度上反映了土壤的水分供应情况, 根据华南地区长期降雨分配情况, 选择 8 月和 11 月代表湿季和干季。由于黎明前冠层叶片没有蒸腾活动, 以此时叶片水势等同土壤水势; 由于实验期间天气状况稳定, 土壤水分含量 ( $\theta$ ) 变化小 (图 1) 可以认为整天土壤水势没有变化, 故可采用黎明前叶片水势代替土壤水势。图 2a 是 6 棵样树根际土壤的水势 ( $\Psi_s$ ), 对 8 月 2 日  $\Psi_s$  平均值和 11 月 3 日  $\Psi_s$  平均值进行差异分析, 得出 8 月和 11 月的  $\Psi_s$  有显著的差异 ( $P < 0.01$ ), 8 月份的土壤水势 (-0.213 MPa) 明显高于 11 月份 (-0.420 MPa)。

对 8 和 11 月份平均树干液流密度的分析显示差异显著 ( $P < 0.05$ ), 说明随着干季到来, 土壤水势的下降使树干液流密度也有所下降, 同时, 分别对样树不同季节的土壤水势和树干液流密度进行相关性分析, 8 月份样树土壤水势与树干液流相关性差 ( $R^2 = 0.28, P < 0.01$ ), 而 11 月份其相关性比较好 ( $R^2 =$

0.71,  $P < 0.01$ ), 说明 8 月份荷木蒸腾受土壤水势影响没有 11 月份的大。有研究证明, 干湿季土壤的水势有很大的差异, 土壤水分发生胁迫时蒸腾量下降明显, 直到稳定地下降到正常情况的 30%, 这种下降与土壤到枝条的水力阻力增加有很大的关系 (Irvine *et al.*, 1998)。Gardner (1960) 和 Cowan (1965) 也证明低的土壤水分含量造成土壤水力导度低是限制植物根系吸收水分的主要因子。土壤水势较低时 (11 月) 与树干液流的相关性较高, 说明干季的土壤水势较雨季能更好地反映了液流密度变化。

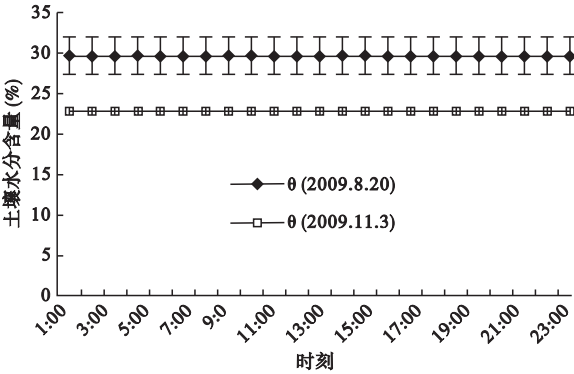


图 1 不同季节土壤水分含量日变化  
Fig. 1 Diurnal variations of soil moisture in different seasons

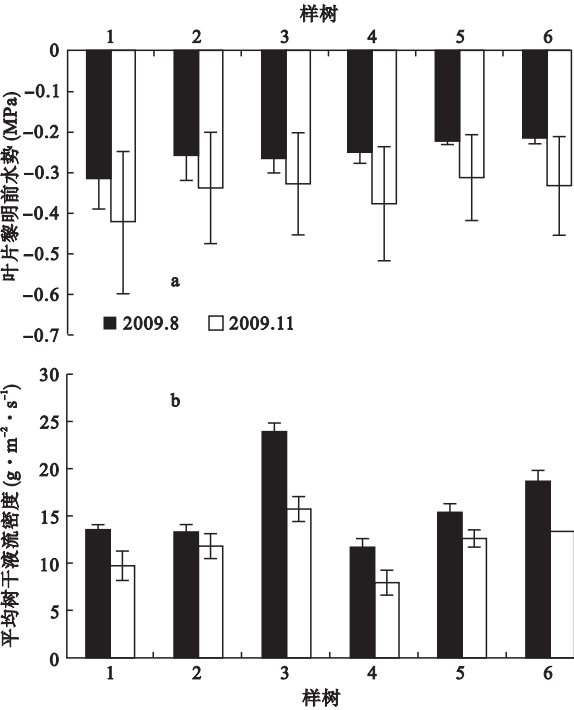


图 2 不同季节的叶片黎明前水势 (a) 和样树液流密度平均值 (b)  
Fig. 2 Predawn leaf water potential (a) and mean sap flux density (b) of sample trees in different seasons

## 2.2 叶片水势与整树蒸腾的关系

借助液流密度值和样树边材面积计算整树蒸腾( $E_T$ ),再结合白天测得的叶片水势值分析叶片水势( $\Psi_L$ )与( $E_T$ )的关系。气孔导度和叶片水势之间可能存在一种负反馈作用,以便适应土壤和树干部分的水势变化,因为植物吸收水分需要一个水势梯度,而叶片是水势最低的部位,很多种植物叶片水势在土壤水分胁迫情况下保持在一定范围内,避免进一步的空穴化和造成严重的水分亏缺(Saliendra *et al.*, 1995)。

由于在8月份的试验中25日下午突然下雨,水势的测定终止,为保证在天气晴朗稳定的条件下进行分析,剔除25日的液流数据,只分析8月20、22日和11月3、4、5日的测定结果。对8月和11月所有样树平均叶片水势 $\Psi_L$ 和平均整树蒸腾 $E_T$ 分别进行曲线拟合分析,发现 $\Psi_L$ 和 $E_T$ 有很好的二次曲线关系( $P < 0.01$ ),且8月份的相关系数较11月要大(图3),说明华南地区干旱季节叶片水势对整树蒸腾的解释量较低,可能是此时光辐射依然较强(11月最大辐射达 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上),而土壤水分亏缺,气孔部分关闭。从图3可知, $\Psi_L$ 并不会随 $E_T$ 增加而无限地下降,当下降到一定值时 $\Psi_L$ 会趋于稳定,表明植物通过有效调节蒸腾有效控制叶片水势,影响气孔的开关,以免过度蒸腾造成水分传输结构的损伤,与Irvine等(1998)和Saliendra等(1995)得出的结论相似。同时,他们解释了叶片水势随整树蒸腾增加而下降的原因,即蒸腾增加造成叶片表皮膨压升高,增加气孔周围压力使气孔关闭。对样树平均叶片水势与平均水汽压亏缺( $D$ )进行相关分析显示二者呈现较好的负相关性(图4,因为2个季度的变化趋势一样,在此只列出11月),可能是因为 $D$ 越大,蒸腾也越强( $D$ 是蒸腾的驱动力),

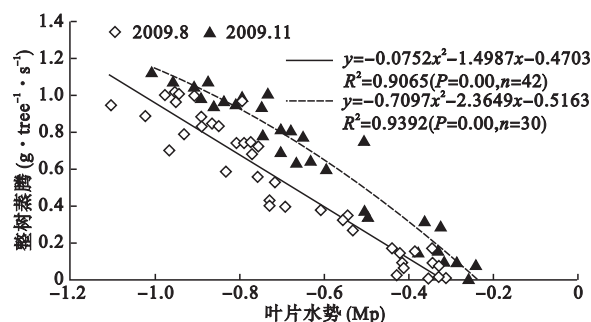


图3 荷木整树蒸腾与叶片水势的关系

Fig. 3 Relationship between leaf potential and whole-tree transpiration of *Schima superba*

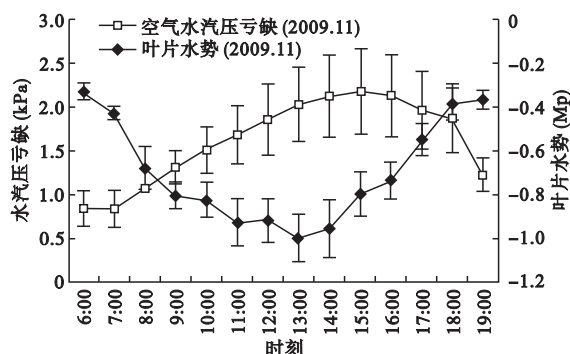


图4 叶片水势和和水汽压亏缺变化

Fig. 4 Diurnal variation in leaf water potential and water vapor saturation deficit of air

从而导致叶片水势的下降。8月份样树的相关性更显著(8月 $R^2 = -0.728$ 和11月 $R^2 = -0.576$ ,  $P < 0.01$ ),高温高湿对叶片水势的影响比较大是可能的原因,相对于11月,叶片水势更多依赖于 $D$ 。

## 2.3 树高与水力结构的关系

Shinozaki等(1964)提出的管道模型理论认为,树干和枝条兼具水分传输和机械支持的双重作用,植物体内单位数量的管道支持一定数量的叶子,因此,具有固定的横截面积,即叶面积/边材面积比值( $A_L/A_S$ )在个体发育中维持恒定。大量研究发现, $A_L/A_S$ 随树高的增加而下降(Phillips *et al.*, 2002; McDowell *et al.*, 2002),表明更多的同化产物投向输导组织的边材。叶片是主要的光合器官, $A_L/A_S$ 下降意味着冠层光合作用降低,树木生长减慢,减缓了水力限制而增加了单位边材面积的导水率,保证水分向叶片的正常供应。

分析显示荷木的 $A_L/A_S$ 较低,样树的 $A_L/A_S$ 平均值为 $(0.416 \pm 0.033) \text{ m}^2 \cdot \text{cm}^{-2}$ ,而刘晓静等(2009)对相同地区马占相思的研究显示 $A_L/A_S$  ( $1.838 \pm 0.048$ )  $\text{m}^2 \cdot \text{cm}^{-2}$  ( $n = 14$ )则比较高,可能与生存环境有异、本身的结构不同、测定的时间不同等等相关。本研究采用不同类型的方程进行拟合,结果显示指数的决定系数 $R^2$ 值最大(图5),原因可能是叶面积和边材面积虽然都随树高而增加,但边材面积增加相对较快,导致随树高呈指数函数下降,这与刘晓静等(2009)对马占相思的研究结果和一些裸子植物的研究,如北美短叶松(*Pinus banksiana*)和黑云杉(*Picea mariana*)不一致(Ewers *et al.*, 2005)。

## 2.4 整树水力导度和水分散失

气孔是植物最复杂的组织结构之一(Hinckley & Braatne, 1994),位于植物和大气的交界处,能有

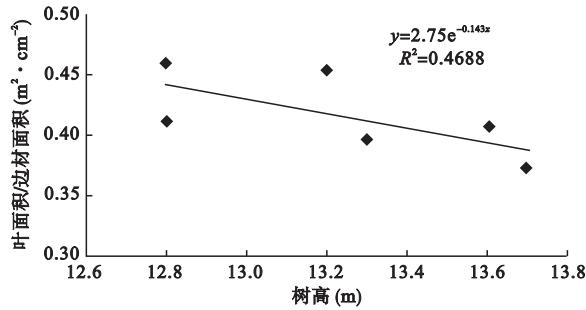


图5 荷木树高和整树叶面积/胸高处边材面积比值的  
Fig.5 Relationship between tree height and the ratio of  
leaf area of whole tree to sapwood area of trunk at breast  
height for *Schima superba*

效地控制水分散失和CO<sub>2</sub>吸收,较大的气孔导度会增加CO<sub>2</sub>吸收和生物量,但同时也会增加水分散失。干旱条件下生理结构被破坏,主要原因是大量水分散失和叶片水分亏缺(Cochard *et al.*, 1996)。本研究对相同时刻的土壤水势、样树叶片水势和蒸腾的分析表明,大部分样树11月水力导度较8月有所下降(图6),但干湿季之间的水力导度没有显著差异( $P>0.05$ )。水力导度与土壤水势的相关分析结果显示8月份二者相关性差( $R^2=0.130, P<0.01$ ),说明,此时荷木水力导度受土壤水势的影响不明显,而11月则表示有一定的相关性( $R^2=0.411, P<0.01$ ),说明土壤水势的下降已在一定程度上影响荷木水力导度。Cochard等(1996)对无梗花栎(*Quercus petraea*)的研究和Lu等(1996)对欧洲云杉(*Picea abies*)的研究也认为水力导度随土壤水势下降而下降,并认为这种变化趋势主要原因是土壤干旱造成土壤与根系处的水力阻力增加。

午间叶片水势( $\Psi_{L-mid}$ )能够维持在空穴化阈值之上并保持稳定,是植物减少水分的散失渡过早季的策略(Cochard *et al.*, 1996)。本研究对样树  $\Psi_{L-mid}$

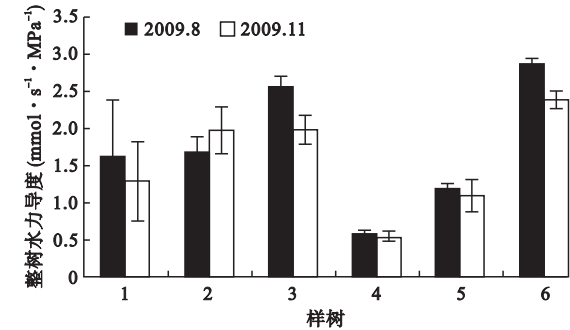


图6 干湿季整树水力导度变化  
Fig.6 Variations of whole-tree hydraulic conductance in  
wet and dry seasons

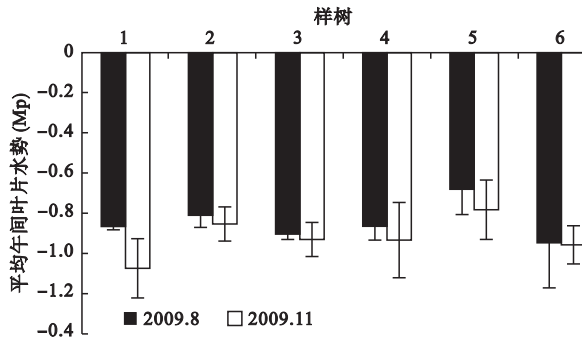


图7 干湿季午间叶片水势变化  
Fig.7 Variations of mean midday leaf hydraulic potential  
in wet and dry seasons

进行分析发现,所有样树11月的午间叶水势 $\Psi_{L-mid}$ 相对8月份有所下降(图7),但并不显著( $P>0.05$ ),说明土壤水势和水力导度下降的情况下,植物 $\Psi_{L-mid}$ 维持在一定水平之上,与Cochard等(1996)的结果一致,他们认为虽然土壤水分亏缺使水力导度下降,但 $\Psi_{L-mid}$ 却在整个干旱季节维持在-3 MPa上且保持稳定,相对于整树水力导度而言,午间树干液流密度( $J_{S-mid}$ )以同样比例下降,可以避免木质部导管空穴化。

3 讨论

本文探讨了土壤水分状况和叶片水势与荷木干湿季水分利用的关系,通过对干湿2季土壤水势和树干液流进行分析可知,液流强度会随着 $\Psi_s$ 下降而降低,Lu等(1995)对欧洲云杉进行水分控制实验,发现当土壤水势下降时,树干液流密度最大值从 $1.9 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 下降到 $0.05 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ ,由此,可以了解到土壤水分在荷木植物水分利用上起着重要的作用,并与其他研究有类似的结论。在干旱季节橡树黎明前的叶片水势、叶比水力导度和叶片导度都有很好的相关性,尤其是日间最大叶片导度与黎明前水势有很高的相关性,黎明前水势在植物气体交换方面起着很重要的作用,它的季节变化是日间最大叶片导度变化很好的标志(Reich & Hinckley, 1989),许多研究均以黎明前叶片水势作为土壤水势的替代,在一定条件下(一天内未降雨),一般采用黎明前叶片水势来表示土壤水分状况。

根据描述植物水分传输过程的Darcy定律(Hubbard *et al.*, 1999)可知,土壤-冠层叶片的水势梯度是植物蒸腾直接驱动力(这一梯度的绝大部分



存在于叶片和大气之间),因此分析了不同季节下荷木叶片水势与整树蒸腾的关系,结论与 Saliendra 等(1995)对水桦研究的结果相似,他们发现叶片水势随着蒸腾加强而下降,正午前后达到最低,导致气孔关闭,从而使得气孔导度也有所下降,原因是叶片水势增加使得叶片表皮组织膨胀,增加了气孔被动关闭的可能性(Raschke,1970)。本研究还对叶片水势与空气水汽压亏欠( $D$ )进行分析,发现 $D$ 在叶片水势变化上起着比较重要的作用,但是 $D$ 是温度和湿度的综合效应,温度、湿度或是二者综合效应三者谁起主导作用,这一点还有待于考证。

对 $A_L/A_S$ 和树高( $h$ )关系的分析显示荷木 $A_L/A_S$ 随 $h$ 增加而下降,但是由于本研究的树高相差不大,体现不了个体间功能上的分化,在以后的研究中应增加不同树高的个体数量,完善这方面的研究。此外,发现水力导度随土壤水势下降而下降,可能是土壤水分含量下降导致土壤和根系接触面阻力增大所致,也有可能是由土壤到冠层叶片的可运输水分减少,导致气孔阻力和树干阻力增加所致,这样的结论在许多研究中得到了证明(Cochard *et al.*, 1996; Lu *et al.*, 1996; Irvine *et al.*, 1998),但是下降并不明显,荷木是否通过调整自身水力结构系统来维持稳定的水力导度过旱季,例如,增加树干部分木质部的导水性,或者是输水导管数量的变化等,需要进一步的研究证明。还发现 $\Psi_{L-mid}$ 在11月虽然有所下降,但下降并不显著,推测荷木为了维持正常生理活动而通过控制蒸腾量有效调节叶片水势,并维持在一定阈值之上,从而有效控制气孔的开关,以免发生严重的水分亏缺。以上的研究说明了荷木不同季节的水分利用特征变化及其差异,展示荷木一些水分利用指标没有显著的季节变化,但荷木是否存在完整的整树水力导度补偿机制,这是将来值得探讨的机理问题。

**致谢** 感谢曾小平老师在生物量实验、数据分析的指导,及邹绿柳博士在论文写作中给予的帮助和指导。

## 参考文献

- 李吉跃, 翟洪波. 2000. 木本植物水力结构与抗旱性. 应用生态学报, **11**(2): 301–305.
- 刘晓静, 赵平, 王权, 等. 2009. 树高对马占相思整树水分利用的效应. 应用生态学报, **20**(1): 13–19.
- 马玲, 饶兴权, 赵平, 等. 2007. 马占相思整树蒸腾的日变化和季节变化特征. 北京林业大学学报, **29**(1): 67–73.
- 马玲, 赵平, 饶兴权, 等. 2005. 乔木蒸腾作用的主要

- 测定方法. 生态学杂志, **24**(1): 88–96.
- 孙谷畴, 赵平, 曾小平, 等. 2009. 亚热带森林演替树种叶片气孔导度对环境水分的水力响应. 生态学报, **29**(2): 698–705.
- 赵平, 饶兴权, 马玲, 等. 2006a. 马占相思林冠气孔导度对环境驱动因子的响应. 应用生态学报, **17**(7): 1149–1156.
- 赵平, 饶兴权, 马玲, 等. 2006b. 基于树干液流测定值进行尺度扩展的马占相思林段蒸腾和冠层气孔导度. 植物生态学报, **30**(4): 655–665.
- 赵平, 饶兴权, 马玲, 等. 2006c. 马占相思树干液流密度和整树蒸腾的个体差异. 生态学报, **26**(12): 4050–4058.
- Campbell GS, Norman JM. 1998. An Introduction to Environmental Biophysics. New York: Springer-Verlag, 36–51, 221–246.
- Cochard H, Breda N, Granier A. 1996. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: Evidence for stomatal control of embolism? *Annales Des Sciences Forestieres*, **53**: 197–206.
- Comstock J, Mencuccini M. 1998. Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* (T. & G.), a desert subshrub plant. *Plant, Cell and Environment*, **21**: 1029–1038.
- Cowan IR. 1965. Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. *Journal of Applied Ecology*, **2**: 221–239.
- Ewers BE, Gower ST, Bond LB, *et al.* 2005. Effects of stand age and tree species on canopy transpiration and average stomatal conductance of boreal forests. *Plant, Cell and Environment*, **28**: 660–678.
- Gardner WR. 1960. Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Science*, **89**: 63–73.
- Granier A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux desève brute dans le tronc des arbres. *Annales Des Sciences Forestieres*, **42**: 193–200.
- Hinckley TM, Braatne JH. 1994. Stomata// Wilkinson RE, (ed). *Plant Environment Interactions*, Marcel Dekker, New York: 323–355.
- Hinckley TM, Brooks JR, Cermak J, *et al.* 1994. Water flux in a hybrid poplar stand. *Tree Physiology*, **14**: 1005–1018.
- Hubbard RM, Bond BJ, Ryan MG. 1999. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology*, **19**: 165–172.
- Irvine J, Perks MP, Magnani F, *et al.* 1998. The response of *Pinus sylvestris* to drought: Stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. *Tree Physiology*, **18**: 393–402.
- Jones HG. 1990. Physiological aspects of the control of water status in horticultural crops. *HortScience*, **25**: 19–26.
- Köstner B, Falge EM, Alsheimer M, *et al.* 1998. Estimating tree canopy water use via xylem sapflow in an old Norway spruce forest and a comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. *Annales Des Sciences Forestieres*, **55**: 125–139.
- Kozlowski TT, Kramer PJ, Pallardy SG. 1996. Physiology of

- Woody Plants. US: Academic Press.
- Lu P, Biron P, Breda N, *et al.* 1995. Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: Water potential, stomatal conductance and transpiration. *Annals of Forest Science*, **52**: 117–129.
- Lu P, Biron P, Granier A, *et al.* 1996. Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) under soil drought in the Vosges mountains: Whole-tree hydraulic conductance, xylem embolism and water loss regulation. *Annals of Forest Science*, **53**: 113–121.
- McDowell N, Barnard H, Bond B, *et al.* 2002. The relationship between tree height and leaf area: Sapwood area ratio. *Oecologia*, **132**: 12–20.
- Oren R, Sperry JS, Katul GG, *et al.* 1999. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, **22**: 1515–1526.
- Peramaki M, Nikinmaa E, Sevanto S, *et al.* 2001. Tree stem diameter variations and transpiration in Scots pine: An analysis using a dynamic sap flow model. *Tree Physiology*, **21**: 889–897.
- Phillips N, Bond BJ, McDowell NG, *et al.* 2002. Canopy and hydraulic conductance in young, mature and old Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, **22**: 205–211.
- Phillips N, Oren R, Zimmermann R. 1996. Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring-porous tree species. *Plant, Cell and Environment*, **19**: 983–990.
- Raschke K. 1970. Stomatal responses to pressure changes and interruptions in the water supply of detached leaves of *Zea mays* L. *Plant Physiology*, **45**: 415–423.
- Reich PB, Hinckley TM. 1989. Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. *Functional Ecology*, **3**: 719–726.
- Ryan MG, Yoder BJ. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, **47**: 235–242.
- Saliendra NZ, Sperry JS, Comstock JP. 1995. Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*. *Planta*, **196**: 357–366.
- Schäfer KVR, Oren R, Tenhunen JD. 2000. The effect of tree height on crown level stomatal conductance. *Plant, Cell and Environment*, **23**: 365–375.
- Schulze ED, Robichaux RH, Grace J, *et al.* 1987. Plant water balance. *BioScience*, **37**: 30–37.
- Shinozaki K, Yoda K, Hozaki K. 1964. A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. I. Basic analysis. *Japanese Journal of Ecology*, **14**: 97–105.
- Sperry JS, Hacke UG, Oren R, *et al.* 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell and Environment*, **25**: 251–263.
- Tardieu F. 1993. Will increases in our understanding of soil-root relations and root signalling substantially alter water flux models? *Philosophical Transactions of the Royal Society, Biological Sciences*, **341**: 57–66.

---

作者简介 周翠鸣,女,1986年生,硕士研究生,主要从事植物生理生态学研究。E-mail: zhoucuiming@163.com  
责任编辑 王伟

---