

樟科幼树水分生理特征的种间差异和相关性分析

常宏¹, 赵广东^{1*}, 史作民¹, 王兵¹, 厉月桥², 陈传松², 陈和东²

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091; 2. 中国林业科学研究院亚热带林业实验中心, 江西 分宜 336600)

摘要: 为了阐明樟科(Lauraceae)幼树的水分生理特征, 比较了同质园中自然生长的5年生刨花楠(*Machilus pauhoi*)、香樟(*Cinnamomum camphora*)和闽楠(*Phoebe bournei*)幼树在生长季节叶片的水分生理特征和地径(D)、株高(H)的差异。结果表明, 香樟的相对含水量(RWC)、叶片水势(Ψ)、枝条木质部比导率(K_s)都显著高于闽楠和刨花楠($P < 0.05$), 而枝条木质部导水损失率(PLC)则显著低于闽楠和刨花楠($P < 0.05$), 说明香樟具有更高的保水能力、水分传输效率, 并对水分缺失具有更高的抵抗力。3物种幼树均会因枝条空穴化的加强而降低枝条水分的运输效率。刨花楠幼树通过提高水分利用效率以应对导水效率的降低, 香樟幼树叶片具有较高的含水量, 气孔保持膨胀, 可实现较高的蒸腾速率, 闽楠幼树通过提高水分运输的效率和安全性以维持叶片相对含水量。

关键词: 刨花楠; 香樟; 闽楠; 水分生理; 水分利用策略

doi: 10.11926/jtsb.3850

Interspecific Comparisons and Correlation Analysis of Water Physiological Characteristics of Tree Saplings of Lauraceae

CHANG Hong¹, ZHAO Guang-dong^{1*}, SHI Zuo-min¹, WANG Bing¹, LI Yue-qiao², CHEN Chuan-song², CHEN He-dong²

(1. Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, State Forestry Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Experimental Center of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fenyi 336600, Jiangxi, China)

Abstract: In order to understand the water use ability of Lauraceae species, the water physiological characteristics and ground diameter (D), tree height (H) of three five-year-old saplings, including *Machilus pauhoi*, *Cinnamomum camphora* and *Phoebe bournei* grown in common garden were compared in growth season. The results showed that the water content (RWC), water potential (Ψ) and branch specific conductivity (K_s) in *C. camphora* were significantly higher than those of *M. pauhoi* and *P. bournei*, while the loss rate of hydraulic conductivity (PLC) were significantly lower ($P < 0.05$). It indicated that *C. camphora* had high water retention capacity, water use efficiency and water loss resistance among the three species. Therefore, three saplings reduced efficiency of water transportation due to strengthening of cavitation. *Machilus pauhoi* saplings increased water use efficiency to cope with reduction of water transfer efficiency. The leaves of *C. camphora* saplings had high water content, which kept stomata inflate to achieve high transpiration rate. *Phoebe bournei* saplings could maintain relative water content of leaves by increasing efficiency and safety of water transport.

Key words: *Machilus pauhoi*; *Cinnamomum camphora*; *Phoebe bournei*; Water physiology; Water use strategy

收稿日期: 2017-11-22

接受日期: 2018-03-06

基金项目: 国家重点研发计划项目(2016YFD0600201); 国家自然科学基金项目(31170306)资助

This work was supported by the National Key Research and Development Plan (Grant No. 2016YFD0600201), the National Science Foundation of China (Grant No. 31170306).

作者简介: 常宏(1991~), 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态学研究。E-mail: 949811565@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhaogdc@126.com

樟科(Lauraceae)植物是亚热带地区常绿阔叶林的重要成分^[1], 广泛分布于中国南方地区, 具有重要的生态价值和经济价值。刨花楠(*Machilus pauhoi*)为樟科润楠属植物, 其木材含有胶质, 是制作熏香、蚊香的主要原料, 种子可用于生产工业润滑油, 是优质的工业用材树种^[2]。香樟(*Cinnamomum camphora*)为樟科樟属植物, 是常见的园林绿化树种, 木材极耐腐蚀, 可作为轮船、家具的优良用材^[3]。闽楠(*Phoebe bournei*)为樟科楠属植物, 树形高大且材质芳香耐腐, 可用于建筑和家具。但近年来, 由于人为砍伐, 闽楠的成林几近消失, 被列为国家三级重点保护植物^[4]。鉴于社会生产对樟科树种资源的需求日益增加, 樟科植物理应成为重要的造林树种, 进行科学推广栽植。因此, 有关樟科植物生理生态的研究越来越多^[5-7]。

水分条件以及植物对水分的利用情况直接影响造林成活率和保存率, 对植物生长和生存起到重要的限制作用^[8]。水分生理特征指反映树木水分状况的生理指标, 通常包括叶片相对含水量(RWC)、水分利用效率(WUE)、水势(Ψ)和蒸腾速率(E), 以及表征植物水力结构特征的枝条木质部比导率(K_s)、枝条木质部导水损失率(PLC)、叶片水力导度(K_{leaf})等。目前对樟科植物水分生理的研究已经广泛开展, 胡义等^[9]报道重度干旱下叶片氧化酶含量增高, 抑制了香樟幼树的水分利用和生长。王卓敏等^[10]指出香樟种植密度越大, 幼苗抵抗干旱胁迫的能力越弱, 并可通过提高叶片相对含水量和关闭气孔以应对高浓度 NaCl 胁迫^[11]。唐小燕等^[12]的研究表明, 闽楠容器苗根含水率与茎、叶、地上生物量积累呈显著正相关, 而叶含水率则与各器官生物量呈显著负相关。这些研究往往只涉及了环境胁迫对单个树种水分生理特征的影响, 对樟科植物水分生理特征的种间差异与相关性以及不同树种的水分利用策略的研究较少。

本研究以同质园中樟科植物香樟、刨花楠和闽楠 5 年生幼树为研究对象, 通过测定其生长季节的叶片相对含水量、水分利用效率、蒸腾速率、叶片水势、枝条木质部比导率、枝条木质部导水损失率和叶片水力导度, 比较 3 种幼树的水分生理特征的差异性, 并分析不同水分生理指标、地径和株高间的相关关系, 以期为中亚热带地区科学营造樟科树种人工林提供理论指导。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区为江西大岗山森林生态系统国家定位观测研究站, 属于长江中下游低山丘陵区, 为亚热带湿润气候, 年降水量 1 590.9 mm, 年蒸发量 504 mm, 年均相对湿度 80%, 极端最高温 39.9℃, 极端最低温 -8.3℃, 年平均气温 15.8℃~17.7℃, $\geq 10^\circ\text{C}$ 的年积温 5 355℃, 年平均日照时数 1 656.9 h, 无霜期 265 d, 年太阳辐射总量约 487 kJ cm⁻²^[13]。以天然常绿阔叶混交林为地带性植被, 常见树种有丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)、木荷(*Schima superba*)、香樟等^[14]。

1.2 实验设计和样品采集

2012 年 10 月, 人工采集壳斗科(Fagaceae)的麻栎(*Quercus acutissima*)、苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)、锥栗(*Castanea henryi*)、板栗(*C. mollissima*)、丝栗栲和大叶青冈(*Cyclobalanopsis jenseniiana*), 樟科的闽楠、香樟和刨花楠, 木兰科(Magnoliaceae)的观光木(*Tsoongiodendron odorum*)、深山含笑(*Michelia maudiae*)和乐昌含笑(*Michelia chapensis*), 山茶科(Theaceae)的银木荷(*Schima argentea*)的果实饱满、没有病虫害且生长于林冠中上部、向阳面的种子。2013 年春季, 将种子低温沙藏, 随后播种于温室中。种子萌发之后, 转移至沙土质量比为 1:3 的塑料钵中。4 月份, 选择生长状况一致的幼苗, 移栽至观测研究站附近同质园(common garden)的 12 个栽培小区内。每个栽培小区, 从东到西依次为大叶青冈、闽楠、深山含笑、乐昌含笑、观光木、银木荷、丝栗栲、香樟、刨花楠、板栗、麻栎、锥栗和苦槠幼苗各两行, 每行为 36 株, 株行距 0.3 m × 0.4 m。栽培小区之间设置宽度为 50 cm 的缓冲区。定期在同质园内进行防治病虫害和人工除草等田间管理^[15]。2017 年 7 月, 选取同质园中刨花楠、香樟、闽楠 3 种幼树的标准木 5 株并进行标记。2013 年幼苗移栽前同质园土壤的理化性质见表 1。

1.3 地径和株高的测定

2017 年 7 月中旬, 使用数显游标卡尺(桂林广陆数字测控股份有限公司)测量刨花楠、香樟、闽楠幼树 5 株标准木的地径, 测量时保持数显卡尺水平并尽可能贴近地面; 同时测量其株高^[16]。

表1 2013年幼苗移栽前同质园中土壤的理化性质

Table 1 Soil properties in the common garden before seedling transplantation in 2013

土层 (cm) Soil layer	全氮 (g kg ⁻¹) Total nitrogen	全磷 (g kg ⁻¹) Total phosphorus	全钾 (g kg ⁻¹) Total potassium	含水量 /% Water content	容重 (g cm ⁻³) Bulk density
0~10	0.61 ±0.05a	0.26 ±0.03ab	0.77 ±0.16a	21.77 ±0.61a	1.37 ±0.04a
10~30	0.46 ±0.03b	0.28 ±0.03a	0.92 ±0.22a	20.03 ±0.42b	1.38 ±0.02a
30~50	0.33 ±0.01c	0.22 ±0.02b	0.82 ±0.05a	18.65 ±0.58c	1.39 ±0.03a

同列数据后不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。

Data followed different letters within column indicate significant differences at 0.05 level.

1.4 叶片相对含水量的测定

采用饱和水法^[16]测定。2017年8月在晴朗无云的天气, 9:00–11:00时在已标记好的15株幼树上分别选取当年生成熟叶片20片带回实验室, 用电子天平称量鲜重(精度0.01 g)。然后将叶片样品分别浸泡在纯净水中, 每隔5 h取出叶片, 用吸水纸迅速吸干叶片表面水分, 测量1次叶重, 直至叶重不再增加时为止, 称量其饱和鲜重。将叶片样品置于65℃烘箱内烘干, 称量其干重。叶片相对含水量(RWC)=(鲜重-干重)/(饱和鲜重-干重)×100%。

1.5 蒸腾速率、水分利用效率、叶片水力导度及叶片水势的测定

2017年8月选取已经标记好的植株, 每株取5片当年生成熟叶片, 凌晨用两层塑料薄膜覆盖后用铝箔包裹。选取与之相邻的5片叶片, 在10:30–11:30用LI-6400XT便携式光合仪(Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)进行野外测量, 记录净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)等生理指标。因为叶面积较小, 而且取样期间的风速相对一致(4~5 m s⁻¹), 所以可认为叶片边界层导度很高, LI-6400XT测量数值与测量前的叶片蒸腾速率大小相等。将用于测量蒸腾速率的5片叶片和铝箔包裹的5片叶片剪下, 分别装入密封的塑料袋中带回实验室, 利用WP4-T露点水势仪(Decagon Device, Pullman, Washington, USA)测量叶片水势。 Ψ_{xylem} 与铝箔包裹叶片的水势相等, Ψ_{leaf} 为已测量蒸腾速率叶片的水势。叶片水力导度(K_{leaf})= $\text{Tr}/(\Psi_{\text{xylem}} - \Psi_{\text{leaf}})$ ^[18]; 水分利用效率(WUE)= Pn/Tr ^[19]。

1.6 枝条木质部比导率与枝条导水损失率的测定

通过木质部导水率测量系统(Xylem Embolism Meter, Bronkhorst, Montigny LesCormeilles, France)测量标记好的幼树枝条木质部导水率。每种幼树重

复测量5次(即每种幼树测量5株, 每株测定1小段样品)。清晨选取直径(D)为2~5 mm的新鲜枝条, 截取5~15 cm, 迅速插入水中, 并剪去切口处2~3 cm。用铝箔包裹后装入黑色塑料袋, 并立即放入便携式冰箱, 在实验室进行枝条木质部导水率测定。枝条起始导水率(K_0 , mmol s⁻¹MPa⁻¹)的测定方法^[20]为: 首先使枝条处于0.5~1.0 kPa低压下, 用1 mmol L⁻¹ CaCl₂溶液(pH 6)冲洗枝条, 测定木质部导水率; 样品最大导水率(K_{max} , mmol s⁻¹MPa⁻¹)测定方法为: 在0.2 MPa高压下, 用上述溶液冲洗枝条导管, 直至无气泡溢出为止, 然后在低压下, 再次测定枝条导水率。使用数显游标卡尺测量样品横截面直径(d)和枝条的长度(L), 计算出枝条横截面面积(S)。枝条初始木质部比导率(K_{so})= K_0L/S ; 枝条最大木质部比导率(K_{smax})= $K_{\text{max}}L/S$ ^[21]; 枝条木质部导水损失率(PLC)= $100(1 - K_{\text{so}}/K_{\text{smax}})$ ^[22]。

1.7 数据处理和分析

在Excel 2013中整理数据。使用SPSS 21.0软件(SPSS Inc., Chicago, USA)进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)。采用Duncan法检验樟科3种幼树水分生理特征间差异的显著性, 以 $P < 0.05$ 表示差异显著, 采用Pearson相关分析检验种间水分生理特征间的相关关系。图表制作采用OriginPro 9.0 (OriginLab, Northampton, MA, USA)软件完成。

2 结果和分析

2.1 水分生理特征及地径、株高的种间差异性分析

樟科3种幼树叶片的相对含水量为85.52%~93.28%, 水势在-2.39~-2.11 MPa之间, 蒸腾速率为3.27~4.65 mmol m⁻²s⁻¹、水分利用效率为4.00~5.04 $\mu\text{mol CO}_2$ mmol H₂O⁻¹, 叶片水力导度为0.69~2.86 mmol m⁻²s⁻¹MPa⁻¹, 枝条比导率为(2.37~24.45)×

$10^4 \text{ mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$, 枝条木质部导水损失率为 54.66%~84.71% (图 1)。这说明在相同的生境中水分生理生态特征会因树种的不同存在一定的差异, 其中枝条木质部比导率的差异最大。

3 种幼树叶片的相对含水量为香樟>闽楠>刨花楠, 香樟极显著高于刨花楠和闽楠($P<0.01$), 刨花楠和闽楠的差异不显著($P>0.05$)。叶片水势为闽楠>香樟>刨花楠, 香樟和刨花楠、闽楠间的差异不显著($P>0.05$), 闽楠和刨花楠的差异显著($P<0.05$)。蒸腾速率为香樟>闽楠>刨花楠; 叶片水分利用效率为闽楠>刨花楠>香樟; 叶片水力导度为香樟>闽楠>刨花楠, 这些特征的种间差异不显著($P>0.05$)。枝条木质部比导率为香樟>刨花楠>闽楠, 差异极显著($P<0.01$)。枝条木质部导水损失率为闽楠>刨花楠>香樟, 樟树极显著低于刨花楠和闽楠($P<0.01$), 刨花楠和闽楠的差异不显著($P>0.05$)。可见, 香樟的叶片相对含水量、水势、枝条木质部比导率均显著高于另 2 种或 1 种幼树, 枝条木质部导水损失率则显著低于另两种幼树。这说明香樟相对于闽楠和刨花楠具有更高的保水能力、水分传输效率, 并对水分缺失具有更高的抵抗力。

樟科 3 种 5 年生幼树的地径和株高不同。地径为香樟>刨花楠>闽楠, 株高为刨花楠>香樟>闽楠。闽楠幼树的地径和株高显著低于刨花楠和香樟($P<0.05$)。

2.2 水分生理特征及地径、株高的线性相关分析

线性相关分析表明(表 2), 刨花楠幼树的叶片相对含水量与叶片水势间呈显著的正相关关系($R^2=0.496, P<0.05$), 与株高、地径间呈显著的负相关关系($R^2=0.744, P<0.05$; $R^2=0.670, P<0.05$)。叶片水分利用效率与叶片水力导度呈显著负相关关系($R^2=0.579, P<0.05$)。枝条木质部比导率与枝条木质部导水损失率呈极显著负相关关系($R^2=0.933, P<0.01$)。幼树地径和株高呈极显著正相关($R^2=0.801, P<0.01$)。

从表 3 可见, 香樟幼树的叶片相对含水量与蒸腾速率间呈显著的负相关关系($R^2=0.523, P<0.05$), 与叶片水分利用效率间呈显著的负相关关系($R^2=0.536, P<0.05$), 与株高、地径间呈极显著的负相关关系($R^2=0.845, P<0.01$; $R^2=0.846, P<0.01$)。蒸腾速率和地径、株高间呈显著负相关关系($R^2=0.710, P<0.05$;

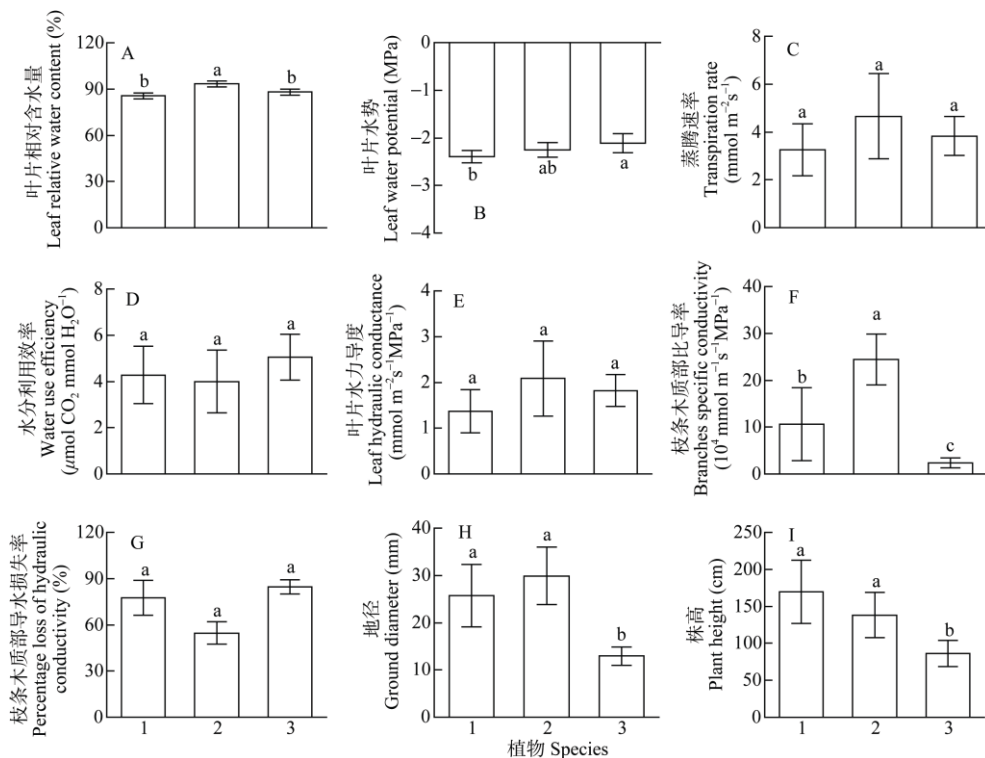


图 1 樟科 3 种幼树的水分生理特征和地径、株高。1: 刨花楠; 2: 香樟; 3: 闽楠。柱上不同字母表示差异显著($P<0.05$)。

Fig. 1 Water physiological character, ground diameter and tree height of three tree saplings of Lauraceae. 1: *Machilus pauhoi*; 2: *Cinnamomum camphora*; 3: *Phoebe bournei*. Different letters upon column indicate significant difference at 0.05 level.

表 2 刨花楠幼树水分生理特征、地径和株高间的 Pearson 相关系数

Table 2 Pearson correlation coefficients among water physiological characteristics, ground diameter and tree height of *Machilus pauhoi* saplings

	RWC	ψ	E	WUE	K_{leaf}	K_s	PLC	D	H
RWC	1								
ψ	0.704*	1							
E	0.504	0.216	1						
WUE	-0.615	-0.507	-0.705	1					
K_{leaf}	0.586	0.358	0.989**	-0.761*	1				
K_s	-0.215	-0.013	0.044	0.563	0.027	1			
PLC	0.136	-0.106	0.128	-0.631	0.121	-0.996**	1		
D	-0.863*	-0.502	-0.149	0.561	-0.220	0.584	-0.449	1	
H	-0.819*	-0.551	-0.029	0.474	-0.114	0.601	-0.439	0.895**	1

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$ 。下表同。

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$ 。The same is following Tables.

$R^2 = 0.660$, $P < 0.05$)。水分利用效率和地径间呈显著正相关关系($R^2 = 0.783$, $P < 0.05$), 和株高间呈极显著正相关关系($R^2 = 0.855$, $P < 0.01$)。叶片水力导度和地径、株高间呈显著负相关关系($R^2 = 0.686$, $P < 0.05$; $R^2 = 0.609$, $P < 0.05$)。枝条木质部比导率与枝条木质部导水损失率呈显著负相关关系($R^2 = 0.727$, $P < 0.05$)。樟

树的地径、株高间呈显著正相关($R^2 = 0.495$, $P < 0.05$)。

从表 4 可见, 5 年生闽楠幼树的叶片相对含水量与枝条木质部比导率呈极显著正相关关系($R^2 = 0.795$, $P < 0.01$), 枝条木质部比导率与枝条木质部导水损失率呈显著负相关关系($R^2 = 0.456$, $P < 0.05$)。地径和株高间呈显著正相关关系($R^2 = 0.569$, $P < 0.05$)。

表 3 香樟幼树水分生理特征及地径、株高的 Pearson 相关系数

Table 3 Pearson correlation coefficients among water physiological characteristics, ground diameter and tree height of *Cinnamomum camphora* saplings

	RWC	ψ	E	WUE	K_{leaf}	K_s	PLC	D	H
RWC	1								
ψ	0.128	1							
E	0.704*	0.401	1						
WUE	-0.732*	-0.360	-0.779	1					
K_{leaf}	0.556	0.538	0.998**	-0.767	1				
K_s	-0.006	0.107	-0.621	0.517	-0.757*	1			
PLC	-0.058	0.505	0.188	-0.564	0.252	-0.386	1		
D	-0.919**	-0.365	-0.843*	0.885*	-0.828*	0.275	-0.167	1	
H	-0.920**	-0.254	-0.813*	0.925**	-0.780*	0.352	-0.219	0.704*	1

表 4 闽楠幼树水分生理特征及地径、株高之间的 Pearson 相关系数

Table 4 Pearson correlation coefficients among water physiological characteristics, the ground diameter and tree height of *Phoebe bournei* saplings

	RWC	ψ	E	WUE	K_{leaf}	K_s	PLC	D	H
RWC	1								
ψ	-0.416	1							
E	-0.392	-0.383	1						
WUE	-0.552	0.322	-0.325	1					
K_{leaf}	-0.655	0.135	0.862	-0.185	1				
K_s	0.891**	-0.014	-0.445	-0.554	-0.449	1			
PLC	-0.460	-0.361	0.270	0.500	0.077	-0.675*	1		
D	-0.060	-0.376	0.119	0.550	-0.115	-0.187	0.534	1	
H	0.058	0.148	-0.217	0.513	-0.199	0.202	0.405	0.754*	1

3 讨论

3.1 樟科 3 种幼树水分生理特征及地径、株高的比较

在全球气候变化的背景下, 森林生态系统的降水格局在不断发生变化, 越来越多的植物生长受到

了水分的限制。水分是植物生长的主要限制因子, 研究植物水分生理性状的种间差异对科学营造人工林具有重要的意义。

叶片相对含水量反映叶片的保水能力, 是指示植物体水分含量的生理指标^[17]。香樟叶片相对含水

量明显大于刨花楠和闽楠。如果植物处于相同的干旱条件下, 叶片相对含水量较高的树种, 往往更容易维持各项生理生化过程的正常进行^[23]。本研究结果表明, 香樟的减少失水、保持膨压等保水能力强于另外两种幼树。

水势的高低能够表示植物细胞从土壤或邻近细胞中吸收水分, 以维持正常生理活动的的能力^[24]。即植物细胞的水势越低, 则吸水能力越强。本研究结果表明, 刨花楠与香樟的叶片水势差异不显著, 且显著低于闽楠, 说明刨花楠与香樟叶片的吸水能力大于闽楠。

蒸腾作用是植物水分散失的主要途径。蒸腾速率指在单位时间内单位面积叶片通过蒸腾作用所消耗的水分^[25]。水分利用效率指植物通过蒸腾耗散单位质量水分, 所生产的干物质(或固定的 CO₂)的量^[26], 是研究树木水分利用的状况以及树木生长受水分因素影响的重要指标。本研究结果表明, 3 种樟科幼树的蒸腾速率和水分利用效率的差异不显著。水力结构特征, 即植物体为适应竞争环境所形成的结构特征和水分运输策略^[27-28], 通常包括枝条木质部比导率、枝条木质部导水损失率、叶片水力导度等。本研究结果表明, 香樟叶片的水力导度和枝条木质部比导率都大于刨花楠和闽楠, 枝条木质部导水损失率较小, 说明香樟具有更强的导水效率。

地径和株高是反应植物生长状况的基本指标^[29]。本研究结果表明, 闽楠的地径、株高显著低于香樟和刨花楠, 说明闽楠生长显著低于香樟和刨花楠。

总体来说, 香樟具有更强的适应水分的潜力, 在选择人工林栽培地址时, 具有更广的选择范围, 具体情况还要结合当地实际气候情况具体分析。

3.2 相关性分析

植物对水分的利用往往不是单独的过程, 而是一个复杂的、综合的调节系统^[30]。本研究结果表明, 不同物种的水分利用策略存在共性, 3 种樟科 5 年生幼树的枝条木质部比导率与枝条木质部导水损失率间均呈显著负相关关系, 说明随枝条形成空穴化程度加强, 枝条的导水效率会下降。这是因为强烈的蒸腾作用会导致枝条木质部发生空穴化现象^[31], 使整个木质部管道充满气体, 水分停止运输, 枝条比导率下降, 并且进而影响植物其他生理过程^[27]。

同时, 刨花楠、香樟、闽楠幼树水分利用策略

也有存在差异。本研究结果表明, 刨花楠叶片的相对含水量与水势呈显著的正相关关系; 叶片水分利用效率和叶片水力导度呈极显著负相关关系。研究结果说明刨花楠幼树叶片相对含水量越高, 幼树的吸水能力会越弱。叶片水力导度表征了叶片内部的导水效率, Johnson 等^[32]的研究表明, 随着干旱胁迫加强, 叶片水力导度下降, 供水能力下降, 气孔关闭, 蒸腾速率降低, 水分利用效率上升。本研究中, 刨花楠幼树叶片的导水效率降低时, 其水分利用效率提高, 这可能是刨花楠幼树适应环境水分变化的一种策略。

本研究结果表明, 5 年生香樟幼树的叶片相对含水量与蒸腾速率呈显著正相关关系, 与水分利用效率呈显著负相关关系。在叶片水分含量充足时, 气孔细胞保持膨胀状态, 气孔能够保持开放, 使得气孔扩散阻力小, 可以更好地维持蒸腾作用。香樟幼树叶片相对含水量、蒸腾速率、叶片水力导度和地径、株高间呈显著负相关关系; 水分利用效率和地径、株高间呈显著正相关关系, 说明水分生理指标中, 水分利用效率更能反映植物的生长状况。

植物的水力结构是植物为适应减水环境的需要, 形成的形态结构特征和水分运输策略^[28], 而叶片相对含水量表示叶片的含水情况, 对两者关系的研究能够使我们更深入地认识树木水分利用特性。本研究中, 闽楠幼树的叶片相对含水量与叶片水力导度、枝条木质部比导率呈显著正相关。研究结果表明, 闽楠会通过提高水分运输效率和安全性来维持叶片相对含水量。木巴热克·阿尤普等的研究表明, 新疆地区胡杨(*Populus euphratica*)在强蒸腾条件下能维持木质部导水效率, 从而维持叶片蒸腾和根系吸水平衡^[33]。由此推测, 增大木质部导水率可能是植物应对减水条件的一种水分策略。

参考文献

- [1] LI J, LI X W. Advances in Lauraceae systematic research on the world scale [J]. Acta Bot Yunnan, 2004, 26(1): 1-11. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2004.01.001.
李捷, 李锡文. 世界樟科植物系统学研究进展 [J]. 云南植物研究, 2004, 26(1): 1-11. doi: 10.3969/j.issn.2095-0845.2004.01.001.
- [2] PEI P, ZHONG Q L, CHENG D L, et al. The effect of nitrogen and phosphorus foliage spray on the growth of young free growing *Machilus pauhoi* plantations [J]. Chin J Appl Environ Biol, 2016, 22(5): 831-838. doi: 10.3724/SPJ.1145.2016.04048.

- 裴盼, 钟全林, 程栋梁, 等. 氮磷叶片喷施对未郁闭刨花楠人工幼林生长的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2016, 22(5): 831–838. doi: 10.3724/SPJ.1145.2016.04048.
- [3] LONG H L, LIANG G P, GU Y J, et al. A study of growing characteristics of *Cinnamomum camphora* plantations in Sichuan [J]. J Sichuan For Sci Technol, 2011, 32(4): 1–4. doi: 10.3969/j.issn.1003–5508.2011.04.001.
- 龙汉利, 梁国平, 辜云杰, 等. 四川香樟人工林生长特性研究 [J]. 四川林业科技, 2011, 32(4): 1–4. doi: 10.3969/j.issn.1003–5508.2011.04.001.
- [4] WANG Z X, ZHU J M, WANG J, et al. The response of photosynthetic characters and biomass allocation of *P. bournei* young trees to different light regimes [J]. Acta Ecol Sin, 2012, 32(12): 3841–3848. doi: 10.5846/stxb201112021842.
- 王振兴, 朱锦懋, 王健, 等. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应 [J]. 生态学报, 2012, 32(12): 3841–3848. doi: 10.5846/stxb201112021842.
- [5] DENG S J, LIAO L P, WANG S L, et al. Bioproductivity of *Castanopsis hysrix*-*Cyclobalanopsis glauca*-*Machilus pauhoi* community in Huitong, Hunan [J]. Chin J Appl Ecol, 2000, 11(5): 651–654.
- 邓仕坚, 廖利平, 汪思龙, 等. 湖南会同红栲-青冈-刨花楠群落生物生产力的研究 [J]. 应用生态学报, 2000, 11(5): 651–654.
- [6] ZHONG Q L, CHEN D L, HU S Z, et al. Chlorophyll content and net photosynthetic rate of *Machilus pauhoi* and *M. leptophylla* [J]. Chin J Appl Ecol, 2009, 20(2): 271–276.
- 钟全林, 程栋梁, 胡松竹, 等. 刨花楠和华东润楠叶绿素含量分异特征及与净光合速率的关系 [J]. 应用生态学报, 2009, 20(2): 271–276.
- [7] LU M J, JIANG H, LI W, et al. Effect of simulated acid rain on growth and photosynthetic physiology of *Machilus pauhoi* [J]. Acta Ecol Sin, 2009, 29(11): 5986–5994. doi: 10.3321/j.issn:1000–0933.2009.11.029.
- 鲁美娟, 江洪, 李巍, 等. 模拟酸雨对刨花楠幼苗生长和光合生理的影响 [J]. 生态学报, 2009, 29(11): 5986–5994. doi: 10.3321/j.issn:1000–0933.2009.11.029.
- [8] WANG K Q, WANG B T, WANG B R, et al. Studies on the growth of forests with different density in the system of afforestation by water-harvesting [J]. Sci Silv Sin, 2002, 38(2): 54–60. doi: 10.3321/j.issn:1001–7488.2002.02.010.
- 王克勤, 王百田, 王斌瑞, 等. 集水造林不同密度林分生长研究 [J]. 林业科学, 2002, 38(2): 54–60. doi: 10.3321/j.issn:1001–7488.2002.02.010.
- [9] HU Y, HU T X, CHEN H, et al. Physiological properties and growth of *Cinnamomum camphora* saplings under drought stress and rewatering [J]. Acta Bot Boreali-Occid Sin, 2015, 35(2): 294–301. doi: 10.7606/j.issn.1000–4025.2015.02.0294.
- 胡义, 胡庭兴, 陈洪, 等. 干旱胁迫及复水对香樟幼树生理特性及生长的影响 [J]. 西北植物学报, 2015, 35(2): 294–301. doi: 10.7606/j.issn.1000–4025.2015.02.0294.
- [10] WANG Z M, ZHENG X Y, XUE L. Physiological responses of *Cinnamomum camphora* seedlings to drought stress and planting density [J]. Chin J Ecol, 2017, 36(6): 1495–1502. doi: 10.13292/j.1000–4890.201706.033.
- 王卓敏, 郑欣颖, 薛立. 樟树幼苗对干旱胁迫和种植密度的生理响应 [J]. 生态学杂志, 2017, 36(6): 1495–1502. doi: 10.13292/j.1000–4890.201706.033.
- [11] WANG J P, WANG S T, YUE J M, et al. Physiological response of *Cinnamomum camphora* seedlings to NaCl stress [J]. Sci Soil Water Conserv, 2016, 14(5): 82–89. doi: 10.16843/j.sswc.2016.05.011.
- 王金平, 王舒甜, 岳健敏, 等. 香樟幼苗对 NaCl 胁迫的生理响应 [J]. 中国水土保持科学, 2016, 14(5): 82–89. doi: 10.16843/j.sswc.2016.05.011.
- [12] TANG X Y, YANG W G, SHEN A H, et al. Biomass allocation pattern and water characteristics of each component of *Phoebe bournei* container seedling [J]. Bull Bot Res, 2012, 32(1): 99–104. doi: 10.7525/j.issn.1673–5102.2012.01.016.
- 唐小燕, 袁位高, 沈爱华, 等. 闽楠容器苗各器官生物量的分配格局及水分特征研究 [J]. 植物研究, 2012, 32(1): 99–104. doi: 10.7525/j.issn.1673–5102.2012.01.016.
- [13] LI C, ZHAO G D, WANG B, et al. Interspecific differences and correlation among leaf structural traits of three plant seedlings of Lauraceae in the mid-subtropical zone of China [J]. Plant Sci J, 2016, 34(1): 27–37. doi: 10.11913/PSJ.2095–0837.2016.10027.
- 李超, 赵广东, 王兵, 等. 中亚热带樟科 3 种植物幼苗叶结构型性状的种间差异及其相关性 [J]. 植物科学学报, 2016, 34(1): 27–37. doi: 10.11913/PSJ.2095–0837.2016.10027.
- [14] WANG Z Y, ZHAO G D, WANG B, et al. Responses of leaf functional traits of *Castanopsis fargesii*, *Castanopsis sclerophylla* and *Cyclobalanopsis glauca* seedlings to warming and nitrogen addition under artificial control conditions [J]. J NE For Univ, 2014, 42(12): 43–49. doi: 10.3969/j.issn.1000–5382.2014.12.009.
- 王致远, 赵广东, 王兵, 等. 丝栗栲、苦槠和青冈幼苗叶片功能性状对增温和施氮的响应 [J]. 东北林业大学学报, 2014, 42(12): 43–49. doi: 10.3969/j.issn.1000–5382.2014.12.009.
- [15] LI D S, SHI Z M, LIU S R, et al. Variation of functional traits of *Quercus* seedlings from different provenances of temperate zone of NSTEC [J]. For Res, 2013, 26(2): 156–162. doi: 10.3969/j.issn.1001–1498.2013.02.005.
- 李东胜, 史作民, 刘世荣, 等. 南北样带温带区栎属树种幼苗功能

- 性状的变异研究 [J]. 林业科学研究, 2013, 26(2): 156–162. doi: 10.3969/j.issn.1001-1498.2013.02.005.
- [16] YU Z Q, ZHAO G D, WANG B, et al. Effects of warming and nitrogen application on the growth status of *Castanopsis fargesii* and *Castanopsis sclerophyll* seedlings under artificial control conditions [J]. Acta Agric Univ Jiangxi, 2013, 35(1): 102–107. doi: 10.3969/j.issn.1000-2286.2013.01.019.
- 喻志强, 赵广东, 王兵, 等. 人工控制增温和施氮对丝栗栲和苦槠幼苗生长状况的影响 [J]. 江西农业大学学报, 2013, 35(1): 102–107. doi: 10.3969/j.issn.1000-2286.2013.01.019.
- [17] HAYATU M, MUHAMMAD S Y, HABIBU U A. Effect of water stress on the leaf relative water content and yield of some cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) genotype [J]. Int J Sci Technol Res, 2014, 3(7): 148–152.
- [18] BRODRIBB T J, HOLBROOK N M. Changes in leaf hydraulic conductance during leaf shedding in seasonally dry tropical forest [J]. New Phytol, 2003, 158(2): 295–303. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00736.x.
- [19] FARQUHAR G D, RICHARDS R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes [J]. Aust J Plant Physiol, 1984, 11(6): 539–552.
- [20] ZHOU H H, CHEN Y N, LI W H, et al. Xylem hydraulic conductivity and embolism in riparian plants and their responses to drought stress in desert of northwest China [J]. Ecohydrology, 2013, 6(6): 984–993. doi: 10.1002/eco.1412.
- [21] TRIFILÒ P, LO GULLO M A, NARDINI A, et al. Rootstock effects on xylem conduit dimensions and vulnerability to cavitation of *Olea europaea* L. [J]. Trees, 2007, 21(5): 549–556. doi: 10.1007/s00468-007-0148-9.
- [22] ZHOU H H, LI W H. Responses and adaptation of xylem hydraulic conductivity to salt stress in *Populus euphratica* [J]. Chin J Plant Ecol, 2015, 39(1): 81–91. doi: 10.17521/cjpe.2015.0009.
- 周洪华, 李卫红. 胡杨木质部水分传导对盐胁迫的响应与适应 [J]. 植物生态学报, 2015, 39(1): 81–91. doi: 10.17521/cjpe.2015.0009.
- [23] MARSHALL J G, RUTLEDGE R G, BLUMWALD E, et al. Reduction in turgid water volume in jack pine, white spruce and black spruce in response to drought and paclobutrazol [J]. Tree Physiol, 2000, 20(10): 701–707. doi: 10.1093/treephys/20.10.701.
- [24] DENG X, LI X M, ZHANG X M, et al. A study of the gas exchange characteristics of four desert plants [J]. Chin J Plant Ecol, 2002, 26(5): 605–612.
- 邓雄, 李小明, 张希明, 等. 4 种荒漠植物气体交换特征的研究 [J]. 植物生态学报, 2002, 26(5): 605–612.
- [25] TAN J, GUO J C, WU J Q, et al. Transpiration of *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* and *Pinus massoniana* in typical reservoir watershed in Guangxi [J]. Chin J Ecol, 2016, 35(3): 576–583. doi: 10.13292/j.1000-4890.201603.013.
- 谭娟, 郭晋川, 吴建强, 等. 广西典型水库集水区巨尾桉和马尾松蒸腾作用 [J]. 生态学杂志, 2016, 35(3): 576–583. doi: 10.13292/j.1000-4890.201603.013.
- [26] HU Z M, YU G R, WANG Q F, et al. Ecosystem level water use efficiency: A review [J]. Acta Ecol Sin, 2009, 29(3): 1498–1507. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.03.048
- 胡中民, 于贵瑞, 王秋凤, 等. 生态系统水分利用效率研究进展 [J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1498–1507. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.03.048.
- [27] TYREE M T, SPERRY J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism [J]. Ann Rev Plant Physiol Mol Biol, 1989, 40: 19–36. doi: 10.1146/annurev.pp.40.060189.000315
- [28] LI J Y, ZHAI H B. Hydraulic architecture and drought resistance of woody plants [J]. Chin J Appl Ecol, 2000, 11(2): 301–305.
- 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.
- [29] KONÔPKA B, PAJT Ā J, NOGUCHI K, et al. Replacing Norway spruce with European beech: A comparison of biomass and net primary production patterns in young stands [J]. For Ecol Manage, 2013, 302: 185–192. doi: 10.1016/j.foreco.2013.03.026.
- [30] BLACKMAN C J, BRODRIBB T J, JORDAN G J. Leaf hydraulic vulnerability is related to conduit dimensions and drought resistance across a diverse range of woody angiosperms [J]. New Phytol, 2010, 188(4): 1113–1123. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03439.x.
- [31] McCULLOH K A, MEINZER F C, SPERRY J S, et al. Comparative hydraulic architecture of tropical tree species representing a range of successional stages and wood density [J]. Oecologia, 2011, 167(1): 27–37. doi: 10.1007/s00442-011-1973-5.
- [32] JOHNSON D M, MCCULLOH K A, MEINZER F C, et al. Hydraulic patterns and safety margins, from stem to stomata, in three eastern U.S. tree species [J]. Tree Physiol, 2011, 31(6): 659–668. doi: 10.1093/treephys/tpr050.
- [33] AYOUPU MUBAREKE, CHEN Y N, HAO X M, et al. Xylem hydraulic traits of *Populus euphratica* Oliv. in extremely drought environment [J]. Acta Ecol Sin, 2012, 32(9): 2748–2758. doi: 10.5846/stxb201103290404.
- 木巴热克 阿尤普, 陈亚宁, 郝兴明, 等. 极端干旱环境下的胡杨木质部水力特征 [J]. 生态学报, 2012, 32(9): 2748–2758. doi: 10.5846/stxb201103290404.