

华南地区常见树种导管特征与树干液流的关系

赵培强^{1,2}, 赵平^{1*}, 牛俊峰¹, 朱丽薇¹, 倪广艳¹, 高建国^{1,2}, 张振振^{1,2}

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为探讨树木结构与功能的关系, 对华南地区常见 8 种树木边材的导管特征进行观察, 并利用 Granier 热扩散探针法测量干、湿季树干的液流密度, 分析导管特征与树干液流的关系。结果表明, 除红锥(*Castanopsis hystrix*)有两种导管外, 大叶相思(*Acacia auriculaeformis*)、荷木(*Schima superba*)、火力楠(*Michelia macclurei*)、藜蒴(*C. fissa*)、马占相思(*A. mangium*)、柠檬桉(*Eucalyptus citriodora*)、尾巨桉(*E. urophylla* × *E. grandis*)的导管类型单一。导管特征在种间存在明显差异, 且导管长度、密度和孔径之间存在明显相关性, 它们与标准化的边材面积呈现显著相关。湿季液流最大值与导管特征无明显相关性, 但整树最大蒸腾速率与导管特征呈显著相关; 树木的日蒸腾量与导管特征也有明显相关性。因此, 树木的液流速率并不受树干的导管影响; 而树干的导管孔径与边材面积间的负相关权衡机制, 可以降低树种间由于导管孔径差异引起的树干的水分输送速率的差异性。

关键词: 导管特征; 树干液流; Granier's 热扩散探针法; 蒸腾速率; 日蒸腾量

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2014.06.001

Relationship between Vessel Characteristics and Sap Flow of Eight Subtropical Tree Species

ZHAO Pei-qiang^{1,2}, ZHAO Ping^{1*}, NIU Jun-feng¹, ZHU Li-wei¹, NI Guang-yan¹, GAO Jian-guo^{1,2}, ZHANG Zhen-zhen^{1,2}

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to understand the relationship between tree structure and its function, the vessel characters of sap wood of eight tree species, *Acacia auriculaeformis*, *Schima superba*, *Michelia macclurei*, *Castanopsis hystrix*, *C. fissa*, *A. mangium*, *Eucalyptus citriodora* and *E. urophylla* × *E. grandis* and their stem sap flux densities in wet and dry season monitored by using Granier's thermal dissipation probe method, were investigated in subtropical south China. The results showed that vessels were of single-type in these tree species except for *M. macclurei* that had two types of vessels. The vessel length, density and lumen diameter were significantly different among the eight tree species, and obvious relationships among the three vessel characters were observed. The normalized area of sap wood had significant relation with the vessel characters. No significant relation of the maximum sap flow with vessel characters was found, but it existed between the maximum whole tree transpiration rate and the vessel characters in wet season, and so did that of the daily total transpired amount with the vessel characters. Therefore, the vessel in trunk had no influence on sap flow rate, the negative trade-off relation between vessel diameter and sapwood area of trunk could the difference in water transpiration rate of trunk caused by the difference of vessel

收稿日期: 2014-02-18

接受日期: 2014-04-01

基金项目: 国家自然科学基金项目(41030638, 41275169, 31170673); 广东省自然科学基金项目(S2012020010933)资助

作者简介: 赵培强, 男, 硕士研究生, 研究方向为生态系统生理学。E-mail: 1058135594@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaoping@scib.ac.cn

diameter of the tree species.

Key words: Vessel characteristics; Sap flow; Granier's thermal dissipation probe method; Transpiration rate; Daily transpiration

水分作为生物体所必需的物质,在生命活动中起着至关重要的作用,除了少量水分用于植物体的生长发育外,大部分则用于蒸腾作用。在全球变暖的背景下,研究树木水分生理有助于了解树木对环境的适应能力和调节机制。蒸腾作用反映了植物的生命活动过程及植物与环境间相互作用的生态关系^[1],通常分为皮孔蒸腾、角质层蒸腾、气孔蒸腾3种,其中气孔蒸腾占最大比例^[2]。树木蒸腾消耗的水分主要是通过边材运输到叶片的,所以边材液流可以直观地反映树木的蒸腾情况。影响树干液流的因素可以分为内因和外因两大类,外因主要是环境因子,包括光合有效辐射、水汽压亏缺、风速、温度、湿度、土壤含水量等;内因主要是指树木本身的一些生物特征。有关树木的生物特征研究主要集中在叶片水势、气孔导度、边材储水量等方面^[3],而木材解剖(导管特征)对树干液流的影响研究并不多见,导管是树木的主要水分传输分子,在水分运输中的作用毋庸置疑。目前,关于树木导管的研究主要集中在其水力结构^[4-7]和不同物种导管的解剖学特征^[8-10]等方面。有关导管特征与环境因子的研究也有一些报道,张新英比较了不同生境下的沙棘(*Hippophae rhamnoides*)次生木质部,认为生境对木质部特征的影响不大^[11];而韩丽娟报道鹅掌楸(*Liriodendron chinense*)的木质部导管随纬度的增加呈现变长变细的趋势^[12]。而植物水分是通过导管组织运输到叶片再扩散到大气中的,因此了解导管特征与树干液流的关系十分重要,而目前的相关研究极少。根据流体在均匀管道中的流动速率受管道本身的性质影响的理论^[13],我们推测水分在树木导管中的运输也会受到导管特征的影响。

本研究选取耗水量大的亚热带地区常见的4本地树种:荷木(*Schima superba*)、火力楠(*Michelia macclurei*)、红锥(*Castanopsis hystrix*)和藜蒺(*C. fissa*),和4外来种:大叶相思(*Acacia auriculaeformis*)、马占相思(*A. mangium*)、柠檬桉(*Eucalyptus citriodora*)和尾巨桉(*E. urophylla* × *E. grandis*)为观测对象,观测不同树种边材的树干液流和导管特征,分析干、湿季液流变化以及树种间的导管特征差异,探讨树木导管结构对水分输送功能的影响,为树木结构和

功能的关系研究提供科学依据。

1 研究样地概况

本实验分别在3个试验地进行。小青山生态观测场(23°10' N, 113°21' E)位于广州市中国科学院华南植物园,其中的荷木、大叶相思、柠檬桉3种林型种植于20世纪80年代中期,林下植被稀疏,海拔41 m。年均太阳辐射为4367.2~4597.3 MJ m⁻²,年均温为21.4℃~21.9℃,年降水量达1612~1909 mm;11月至翌年1月为旱季,4~9月为湿季,降水量占全年的80%以上。土壤为中壤土,表土有机质含量为1.52%~2.82%^[14]。

中国科学院鹤山丘陵综合试验开放站(22°40' N, 112°54' E)位于广东省鹤山市,属于典型的南亚热带丘陵山地,马占相思林的树龄20年以上,火力楠、红锥、藜蒺混交林,均长势良好。地带性土壤为砖红壤。气候温暖多雨,全年无霜,年均日照时数达1798.8 h,年均温为21.7℃,年均降雨量达1700~2000 mm,有明显的干湿季,降水多集中在5~9月,10月到翌年的3月降雨较少^[15]。

黄冕林场的波寨分场(24°46' N, 109°54' E)位于广西壮族自治区鹿寨县黄冕乡和永福县广福乡境内,有大面积的尾巨桉纯林。海拔275 m,地形为低丘陵,缓坡。年均温为19℃~20℃,极端低温为-1.5℃,极端高温达39.4℃,一般年份有轻微霜冻;年降雨量达1750 mm,雨量系数为92.1,为水分充足区。林地土壤为由砂页岩发育而成的砖红壤性红壤^[16]。

2 方法

2.1 树干液流的监测

2013年1月和7月分别在小青山、黄冕、鹤山随机选取长势旺盛的荷木(*Schima superba*)21株,大叶相思(*Acacia auriculaeformis*)、柠檬桉(*Eucalyptus citriodora*)、尾巨桉(*E. urophylla* × *E. grandis*)、火力楠(*Michelia macclurei*)各15株,红锥(*Castanopsis hystrix*)、藜蒺(*C. fissa*)各3株作为样树,测量树高、

胸径、冠幅。南亚热带地区的 11–4 月属于干季, 5–10 月属于湿季, 本实验以 1 月和 7 月分别代表干、湿季。另外, 本实验还使用了本课题组于 2007 年 1 月和 7 月在鹤山生态站对 15 株马占相思测定的树干液流数据。

在树木胸高处北向垂直树干钻直径 2.5 mm 深 2 cm 的孔, 安装探针, 长度 2 cm, 探针与 DELTA-T 数据采集仪相连, 每 30 s 记录 1 次数据, 10 min 进行 1 次平均, 并记录温差数据, 根据 Granier^[17] 的经验公式计算树干液流密度: $J_s=119[(\Delta T_M-\Delta T)/\Delta T]^{1.231}$, 其中, J_s 是树干液流密度($\text{g H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$); ΔT_M 是树干液流密度为零时的温差; ΔT 是有树干液流活动时的温差。

2.2 导管特征的测定

边材取样 在监测液流样树的周围随机选取不同树种各 3 株, 树形特征见表 1, 测量胸径, 在胸高位置剥掉一小块树皮, 测量树皮厚度, 然后用生长锥在剥掉树皮处取胸径一半长, 直径 5 mm 的树干木芯, 测量边材长度, 截取外侧 2 cm 的木芯立即放入 FAA 固定液(38% 甲醛: 冰醋酸: 70% 乙醇=5: 5: 90)中固定, 带回实验室。在实验室将木芯分成 1 cm 的两段, 1 段木芯用于观察导管长度, 另 1 段木芯用于观察导管孔径和密度。

离析法 将木芯用 FAA 固定液浸泡 48 h 后, 切成小段用铬酸-硝酸离析液(10% 铬酸: 10% 硝酸=1: 1)浸泡 48 h 左右, 以木材纤维可以轻轻剥

表 1 采样树的树形特征

Table 1 Morphological characters of sample trees

树种 Species	编号 No.	胸径 (cm) Diameter at breast height	树皮厚度 (cm) Bark thickness	边材厚度 (cm) Sapwood depth	边材面积 (cm ²) Sapwood area
大叶相思 <i>Acacia auriculaeformis</i>	1	15.40	0.7	2.0	75.40
	2	18.60	0.8	2.3	106.22
	3	21.00	0.8	2.4	128.18
荷木 <i>Schima superba</i>	1	22.00	0.6	8.2	324.59
	2	11.00	0.4	4.5	80.58
	3	15.80	0.5	6.4	168.89
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	1	18.50	0.4	6.2	224.00
	2	6.70	0.2	2.8	30.79
	3	12.70	0.7	5.0	98.96
火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	1	10.20	0.3	4.6	72.26
	2	21.60	0.45	8.5	325.78
	3	13.40	0.4	6.1	124.56
藜蒭 <i>Castanopsis fissa</i>	1	16.90	0.6	6.2	185.04
	2	7.50	0.3	2.8	36.07
	3	11.20	0.7	4.7	75.30
马占相思 <i>Acacia mangium</i>	1	11.50	0.5	2.1	55.42
	2	15.60	0.7	2.2	82.94
	3	6.00	0.4	2.0	20.11
柠檬桉 <i>Eucalyptus citriodora</i>	1	12.70	1.3	2.0	50.89
	2	22.00	1.6	2.3	119.22
	3	32.50	2.1	2.3	187.87
尾巨桉 <i>E. urophylla</i> × <i>E. grandis</i>	1	8.60	0.2	3.1	49.67
	2	10.40	0.2	4.0	75.40
	3	14.10	0.3	5.4	137.41

离为准,然后依次用 50%、70%、90% 乙醇分别漂洗 20 min,用 5% 乙醇番红染色 15 min,再用 70% 乙醇漂洗 2 次,并保存在 70% 乙醇中。用镊子轻轻剥离少量材料到载玻片上,压片时尽量让所有导管不重叠。将玻片置于光学显微镜(Axioplan 2 imaging,德国)下观察,选取清晰的导管拍照,每株树随机选取 50~100 条导管测量长度。

切片法 将木芯用 FAA 固定液浸泡 48 h,在恒温水浴锅中煮沸 24 h,冷却后浸泡在 70% 乙醇溶液中,用滑动切片机沿垂直导管分布方向进行切片,厚度 20 μm ,将切片置于 20 倍的光学显微镜下观察,选取清晰的切片拍照,每株树随机选取 50 条导管测量孔径,并计算导管密度。根据 White^[18]的方法计算椭圆形导管的直径: $d=[32(ab)^3/(a^2+$

$b^2)]^{1/4}$,式中, a 为椭圆长半轴长; b 为椭圆短半轴长。

边材面积的测定 在样地外侧另外选择 10~15 株树木,于树干胸高的位置(去树皮)用生长锥钻取直径 5 mm 的树芯,以目测的方法判断边材与心材,用直尺测量边材厚度,根据公式计算边材面积^[19-20]: $A_s=k \times \text{DBH}^b$ (式中, DBH 是胸径, k 和 b 是系数)。8 种树木的边材面积计算公式见表 2。

边材面积的标准化处理 由于监测液流的样树与观测导管的样树不是同一棵,计算整树蒸腾量时必须对不同树种的边材面积进行标准化。8 种树木的平均胸径均约为 15 cm,因此,本实验以 15 cm 为基础,根据表 2 的异速生长曲线方程对所有树种的边材面积进行标准化处理。

表 2 8 种树木的边材面积计算公式

Table 2 Equations of sapwood area of 8 tree species

树种 Species	公式 Equation	R^2
大叶相思 <i>Acacia auriculaeformis</i>	$A_s = 1.39 \times \text{DBH}^{1.4068}$	0.9795
荷木 <i>Schima superba</i>	$A_s = 0.6841 \times \text{DBH}^{2.0226}$	0.9942
红锥 <i>Castanopsis hystrix</i>	$A_s = 0.7039 \times \text{DBH}^{1.9318}$	0.9883
火力楠 <i>Michelia macclurei</i>	$A_s = 0.6465 \times \text{DBH}^{2.0054}$	0.9933
藜蒭 <i>Castanopsis fissa</i>	$A_s = 1.2397 \times \text{DBH}^{1.6611}$	0.9520
马占相思 <i>Acacia mangium</i>	$A_s = 0.8034 \times \text{DBH}^{1.6087}$	0.9971
柠檬桉 <i>Eucalyptus citriodora</i>	$A_s = 0.3032 \times \text{DBH}^{1.882}$	0.9764
尾巨桉 <i>E. urophylla \times E. grandis</i>	$A_s = 0.5887 \times \text{DBH}^{1.9831}$	0.9872

整树日蒸腾量的计算 本研究的 8 树种均为散孔材,木质部导管分布均匀,在不考虑液流密度径向变化的前提下,按照赵平等^[21]的方法计算整树日蒸腾量: $W=\Sigma(J_s \times A_s \times t)$,式中, W 为整树日蒸腾量(g); J_s 为液流密度值($\text{g H}_2\text{O s}^{-1}$); A_s 为边材面积(m^2), t 为时间(600 s)。

水力阻力的计算 根据 Hagen-Poiseuille 定律^[22]: $Q=(\pi r^4/8\eta l)\Delta P$,式中 Q 为均匀管道中的体积流量, ΔP 为管道两段压力差, η 为流体粘滞系数 ($\text{kg m}^{-1}\text{s}^{-1}$), l 为管道长度, r 为均匀管道半径。结合欧姆定律,可以得出 $Q=\Delta P/R$, R 即为均匀管道中的水力阻力(简称水阻): $HR=8\eta l/\pi r^4$,单位为 N sm^{-5} 。

2.3 统计分析

用 SPSS 19 统计软件和 Origin 8.5 对数据进行

分析和作图。用独立 t 检验法对树木种内干湿季液流差异进行分析,采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)和 Duncan 检验比较树木种间导管特征的差异性($\alpha=0.05$);采用非线性拟合标准化树木边材面积与导管特征间的回归关系;湿季液流密度最大值与导管特征关系采用偏相关分析;树木整树蒸腾速率最大值和日蒸腾量与导管特征的关系采用相关分析和非线性回归的方法。

3 结果和分析

3.1 导管特征

从图 1~3 中可以看出,荷木和火力楠导管分子两端有明显的梯状穿孔板,其形状和长度明显不同于其他树种,这种结构一定程度上增加了水分

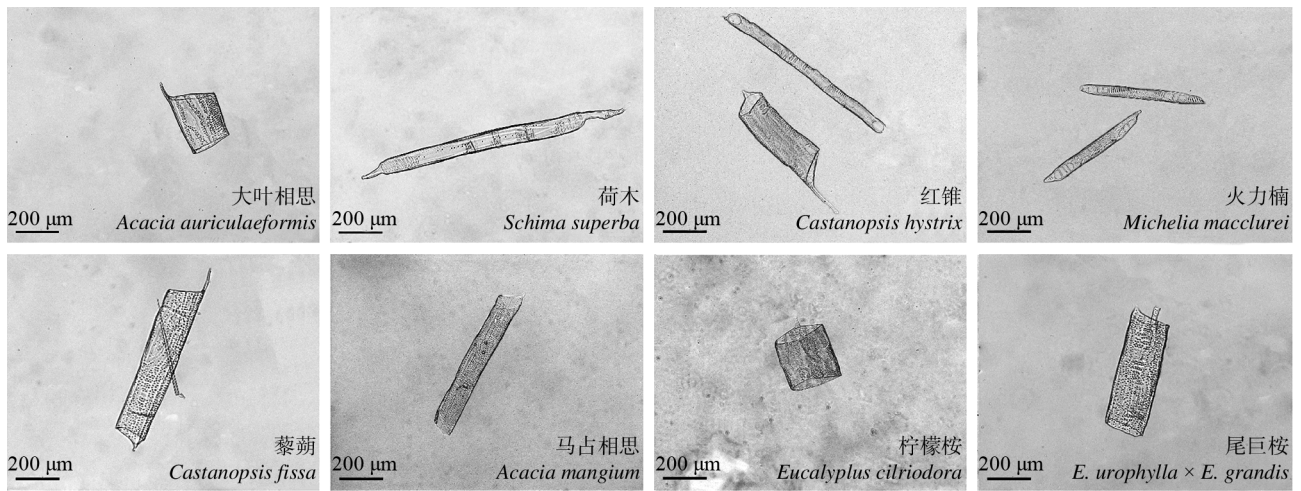


图 1 8 种树木导管分子的纵切面

Fig. 1 Longitudinal section of vessel of eight tree species

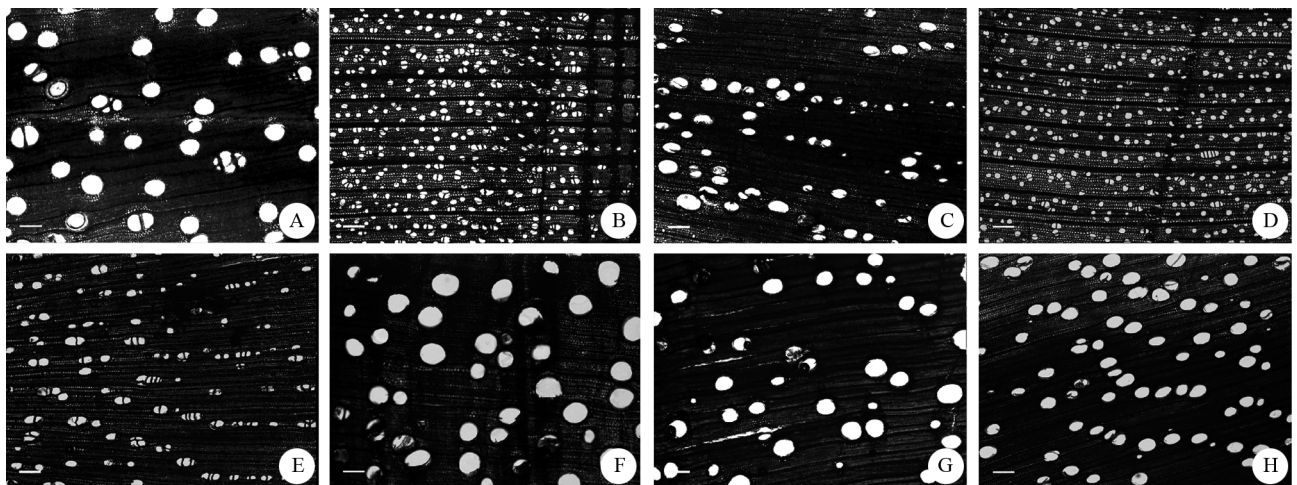


图 2 8 种树木导管横切面。A: 大叶相思; B: 荷木; C: 红锥; D: 火力楠; E: 藜蒭; F: 马占相思; G: 柠檬桉; H: 尾巨桉。标尺 = 200 μm

Fig. 2 Cross section of vessel of eight tree species. A: *Acacia auriculaeformis*; B: *Schima superba*; C: *Castanopsis hystrix*; D: *Michelia macclurei*; E: *C. fissa*; F: *A. mangium*; G: *Eucalyptus citriodora*; H: *E. urophylla* × *E. grandis*. Bars = 200 μm

流动阻力,减少树木空穴化产生的气泡在导管间传递。另外,除红锥有两种类型的导管分子外,其他树种的导管类型单一。8 种树木的导管孔径也有明显差别,其中荷木、火力楠的最小,相思类和桉树类的较大。荷木、火力楠的导管密度也明显大于其他树种。

采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)对导管特征进行分析。从图 3 可见,不同树种的导管长度为 235~851 μm,藜蒭和柠檬桉、马占相思和尾巨桉间的差异不显著,其他树种间均差异显著。不同树种的导管孔径为 55~140 μm,荷木与火力楠、红锥与藜蒭和尾巨桉、马占相思与尾巨桉之间差异不显著,其他树种之间差异显著。不同树种 1 mm² 的

导管密度为 10~96 个,大叶相思与马占相思和柠檬桉、红锥与藜蒭和尾巨桉之间差异不显著,其他树种之间均差异显著。相关性分析表明,导管特征两两之间均存在显著相关。回归分析表明(图 4),导管孔径与导管长度和导管密度均呈幂函数关系($R^2=0.728$, $R^2=0.977$),且均为负相关关系。导管长度与导管密度间呈线性正相关关系($R^2=0.805$)。

另外,对整树的水分运输而言,除导管特征外,边材面积对水分运输能力有很大影响。根据胸径与树木边材面积的异速生长曲线,以 15 cm 为标准对树木边材面积进行标准化处理,从图 5 可见,边材面积与导管孔径呈显著负相关($R^2=0.953$),与导管密度呈显著正相关($R^2=0.905$),与导管长度的相

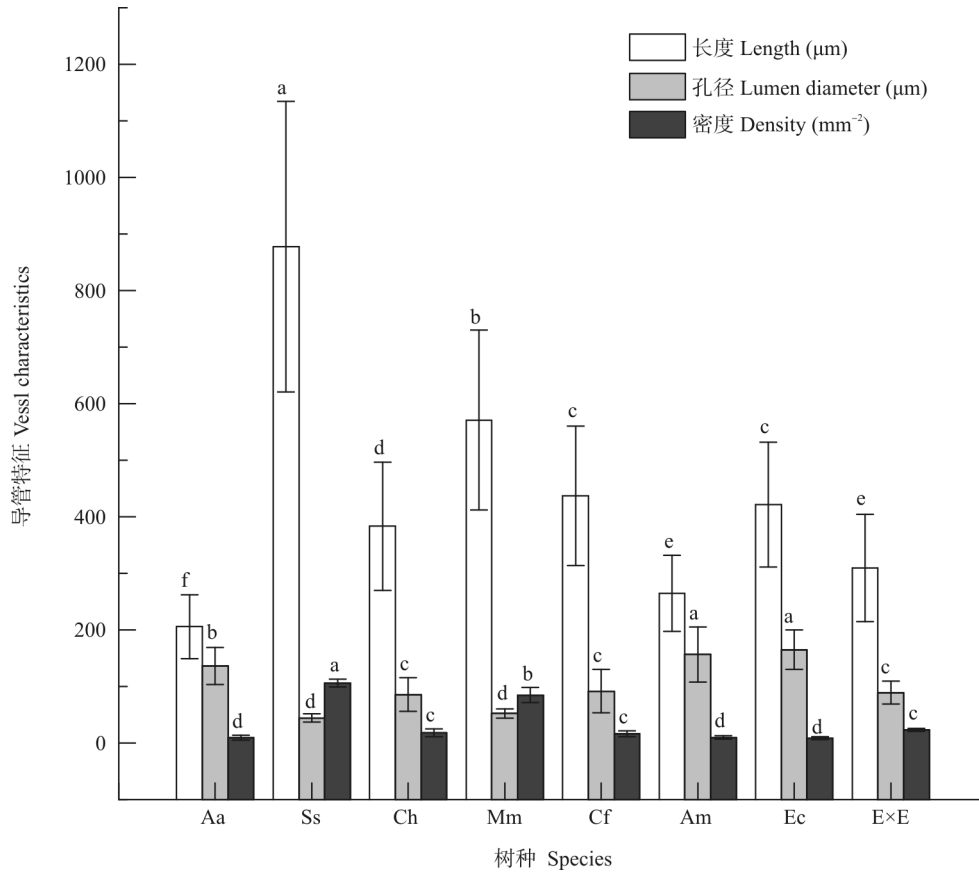


图 3 8 树种导管特征差异性。Aa: 大叶相思; Ss: 荷木; Ch: 红锥; Mm: 火力楠; Cf: 黎蒴; Am: 马占相思; Ec: 柠檬桉; E×E: 尾巨桉。柱上不同字母表示差异显著(P<0.05)。

Fig. 3 Variations of vessel characteristics in eight tree species. Aa: *Acacia auriculaeformis*; Ss: *Schima superba*; Ch: *Castanopsis hystrix*; Mm: *Michelia macclurei*; Cf: *C. fissa*; Am: *A. mangium*; Ec: *Eucalyptus citriodora*; E×E: *E. urophylla* × *E. grandis*. Different letters above column indicate significant difference at 0.05 level.

表 3 湿季液流密度最大值与导管特征和水力阻力的偏相关分析

Table 3 Partial correlation of max value of sap flow density with vessel characteristics and hydraulic resistance

控制变量 Controlled variables	分析变量 Analyzed variables	液流密度最大值 Max value of sap flow density	
		偏相关系数 Partial correlation coefficient	显著性 Significant
孔径、密度、水力阻力 Diameter, density, hydraulic resistance	长度 Length	-0.64	0.245
长度、密度、水力阻力 Length, density, hydraulic resistance	孔径 Diameter	0.303	0.62
长度、孔径、水力阻力 Length, diameter, hydraulic resistance	密度 Density	0.431	0.469
长度、孔径、密度 Length, diameter, density	水力阻力 Hydraulic resistance	0.324	0.595

相关性较小($R^2=0.412$)。

3.2 液流特征

干湿季液流特征 从图 6 可见,不同季节、

不同树种每天的液流启动时间并不相同。除火力楠外,其他树种的湿季液流启动时间早于干季;除大叶相思外,其他树种湿季液流峰值明显大于干季;大部分树种在湿季中午出现液流下降的现象,

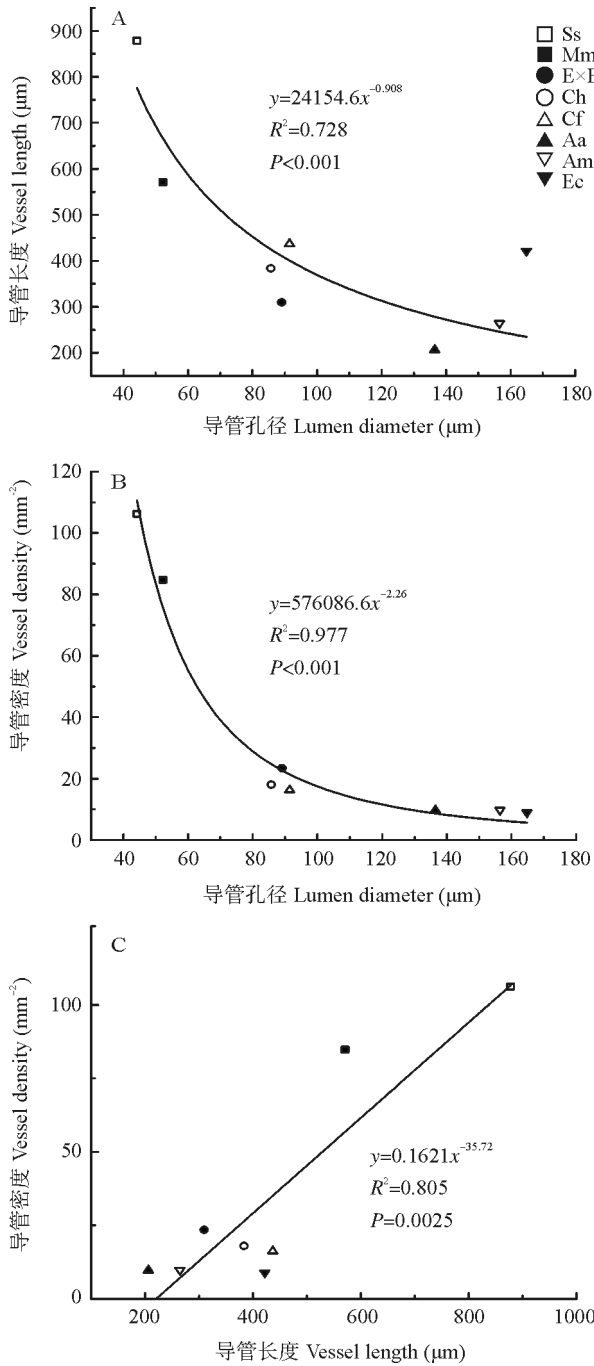


图4 导管特征之间的相关性。Aa: 大叶相思; Ss: 荷木; Ch: 红锥; Mm: 火力楠; Cf: 藜蒴; Am: 马占相思; Ec: 柠檬桉; E×E: 尾巨桉。
Fig. 4 Correlation among vessel characteristics. Aa: *Acacia auriculaeformis*; Ss: *Schima superba*; Ch: *Castanopsis hystrix*; Mm: *Michelia macclurei*; Cf: *C. fissa*; Am: *A. mangium*; Ec: *Eucalyptus citriodora*; E×E: *E. urophylla* × *E. grandis*.

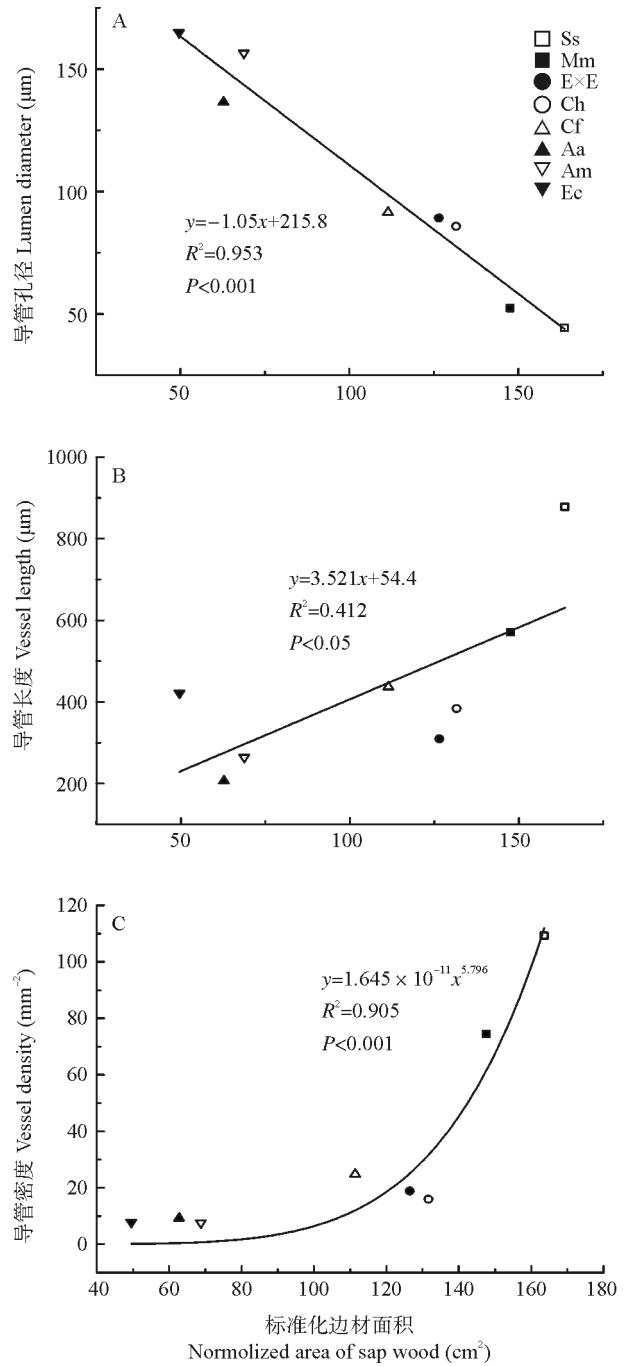


图5 导管特征与标准化边材面积的关系。Aa: 大叶相思; Ss: 荷木; Ch: 红锥; Mm: 火力楠; Cf: 藜蒴; Am: 马占相思; Ec: 柠檬桉; E×E: 尾巨桉。
Fig. 5 Regression between vessel characters and normalized sapwood area. Aa: *Acacia auriculaeformis*; Ss: *Schima superba*; Ch: *Castanopsis hystrix*; Mm: *Michelia macclurei*; Cf: *C. fissa*; Am: *A. mangium*; Ec: *Eucalyptus citriodora*; E×E: *E. urophylla* × *E. grandis*.

所有树种的干季液流呈单峰状。荷木在干季出现夜间液流;红锥和藜蒴在湿季凌晨后仍有液流。

液流密度的种内差异 除大叶相思外,其他树种的干、湿季液流密度差异显著($P<0.05$,

图7),其中红锥、火力楠、马占相思存在极显著差异($P<0.001$)。8种树木湿季的液流密度最大值为 $30\sim 60\text{ g H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$,马占相思与其他树种间存在显著差异,其他树种间无差异(图8: A)。8种树木干

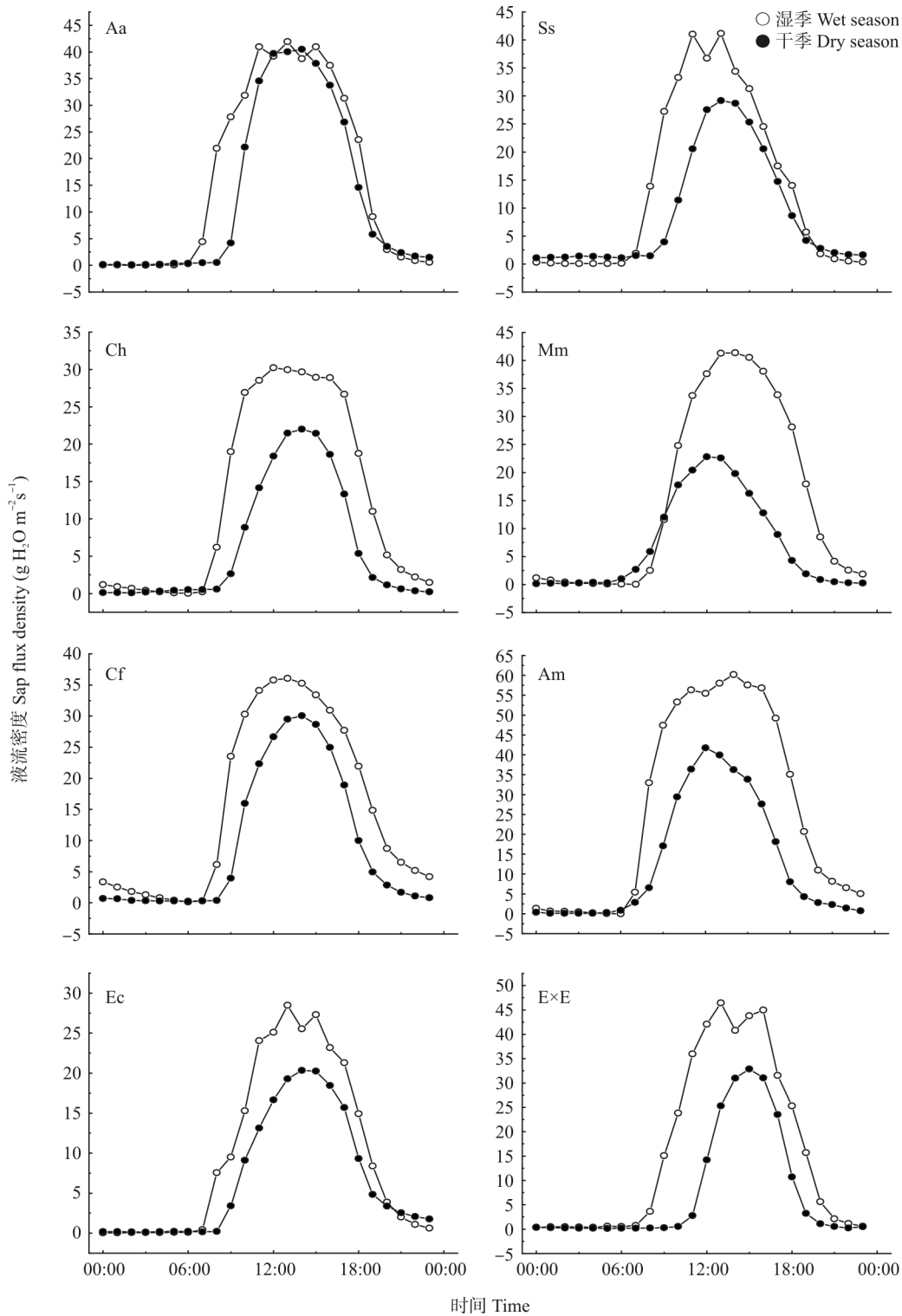


图 6 8 种树木的干湿季液流特征。Aa: 大叶相思; Ss: 荷木; Ch: 红锥; Mm: 火力楠; Cf: 藜蒭; Am: 马占相思; Ec: 柠檬桉; E×E: 尾巨桉。

Fig. 6 Sap flux density in dry and wet seasons of eight tree species. Aa: *Acacia auriculaeformis*; Ss: *Schima superba*; Ch: *Castanopsis hystrix*; Mm: *Michelia macclurei*; Cf: *C. fissa*; Am: *A. mangium*; Ec: *Eucalyptus citriodora*; E×E: *E. urophylla* × *E. grandis*.

季的液流密度最大值为 17~40 g H₂O m⁻²s⁻¹, 大叶相思与其他树种间存在显著差异, 其他树种间无差异 (图 8: B)。

3.3 导管特征与水分运输的关系

导管特征与液流密度的关系 湿季液流密度最大值是反映树木在理想条件下输水快慢的一

一个重要指标,因此对导管特征与湿季树干液流密度最大值进行相关分析,可以直观地反映导管特征对水分运输快慢的影响。另外,水力阻力与导管长度

和孔径有明显关系,因此可以作为树木输水结构的特征量。从表3可见,液流密度最大值与导管3个特征及水力阻力均不存在明显相关。

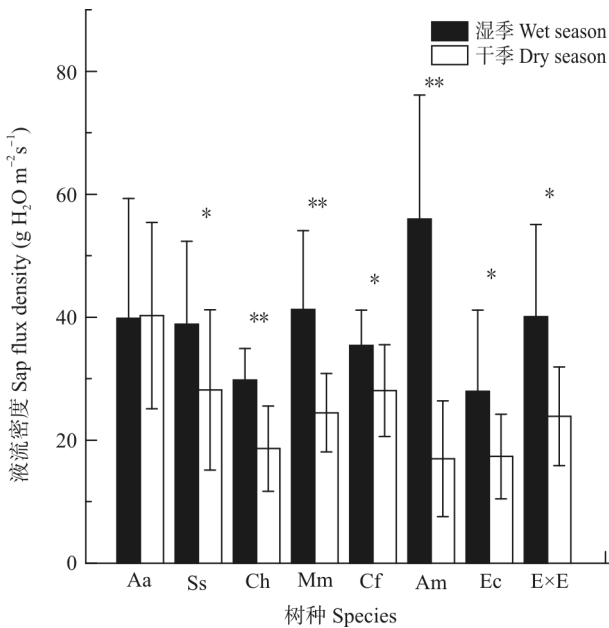


图7 8种树木干、湿季液流密度的比较。*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$ 。Aa: 大叶相思; Ss: 荷木; Ch: 红锥; Mm: 火力楠; Cf: 藜蒴; Am: 马占相思; Ec: 柠檬桉; E×E: 尾巨桉。

Fig. 7 Comparison of sap flux density in wet and dry seasons of eight tree species. *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$. Aa: *Acacia auriculaeformis*; Ss: *Schima superba*; Ch: *Castanopsis hystrix*; Mm: *Michelia macclurei*; Cf: *C. fissa*; Am: *A. mangium*; Ec: *Eucalyptus citriodora*; E×E: *E. urophylla* × *E. grandis*.

整树蒸腾速率与导管特征的关系 因液流密度只反映树木边材水分运输的快慢程度,而整树蒸腾速率还受边材面积的影响。以15 cm胸径为基础对边材面积进行标准化处理,再乘以最大液流密度即得到整树蒸腾的最大速率。对树木最大整树蒸腾速率与导管特征进行了相关分析(图9)。结果表明,树木最大蒸腾速率与导管长度没有相关性($R^2=0.31$),其与导管孔径呈显著负相关($R^2=0.75$),与导管密度呈对数函数的正相关($R^2=0.82$)。这表明导管长度对整树输水速率影响不大,而导管密度是决定整树速水速率快慢的主要因子。通常情况下,导管孔径越大越容易发生空穴化,从而严重影响树木输水速率,因而南亚热带地区树木的整树输水速率与导管孔径呈现负相关性。

树木日蒸腾量与导管特征的关系 树木的日蒸腾量也是反映树木结构与功能关系的指标。对树木日蒸腾量与导管特征进行相关分析(图10),结果表明,树木日蒸腾量与导管长度呈显著正相关($R^2=0.69$),日蒸腾量与导管密度成对数函数关系($R^2=0.55$)。就树木日耗水量而言,导管长度对其影响不大,导管密度是主要决定因子。孔径大小直接影响树木的空穴化程度,而南亚热带地区湿季空穴

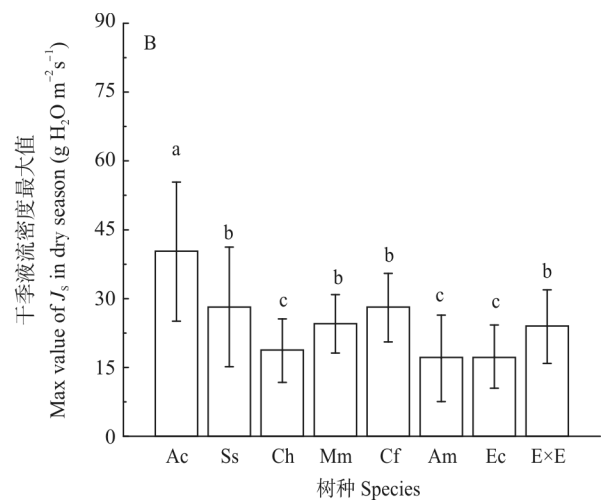
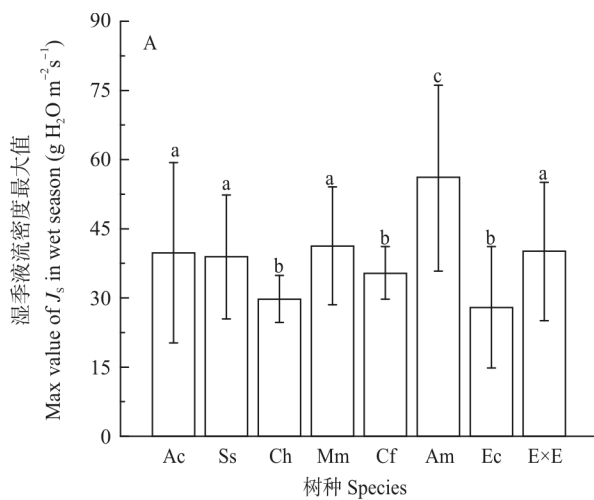


图8 8种树木干、湿季的液流密度最大值。柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。Aa: 大叶相思; Ss: 荷木; Ch: 红锥; Mm: 火力楠; Cf: 藜蒴; Am: 马占相思; Ec: 柠檬桉; E×E: 尾巨桉。

Fig. 8 Max value of sap flux density in wet and dry seasons of eight tree species. Different letters indicate significant difference at 0.05 level. Aa: *Acacia auriculaeformis*; Ss: *Schima superba*; Ch: *Castanopsis hystrix*; Mm: *Michelia macclurei*; Cf: *C. fissa*; Am: *A. mangium*; Ec: *Eucalyptus citriodora*; E×E: *E. urophylla* × *E. grandis*.

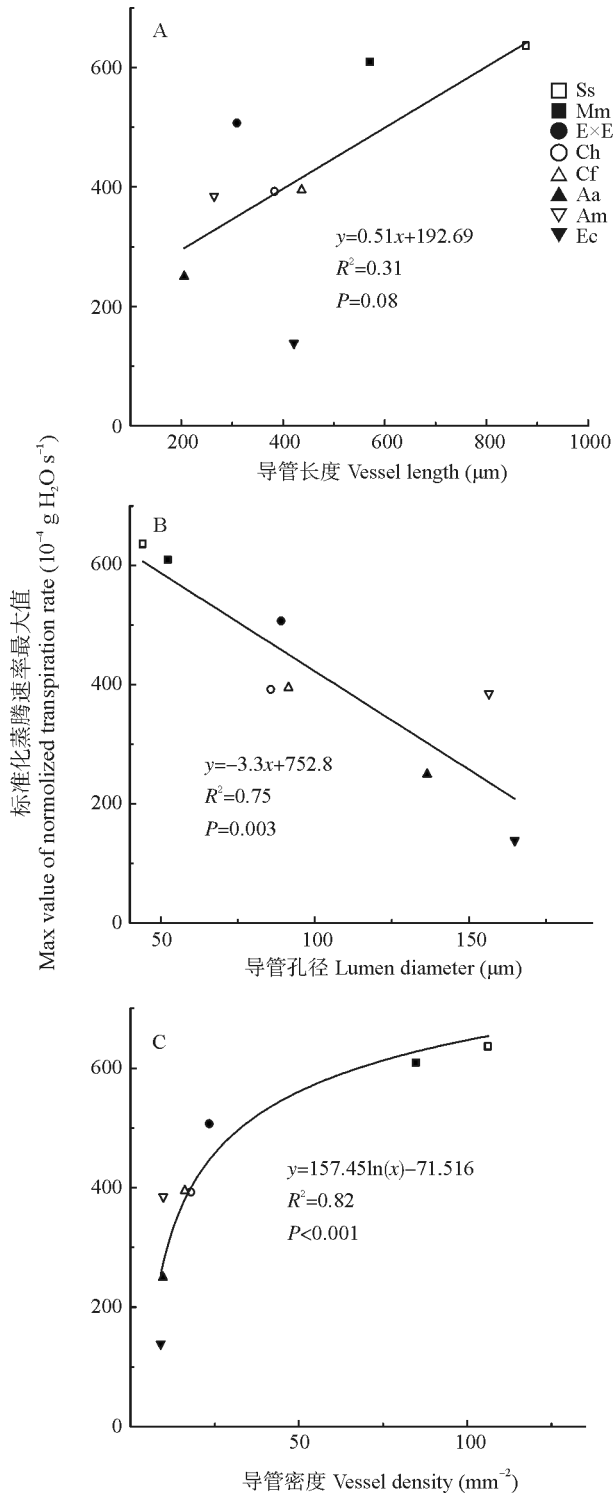


图9 标准化整树蒸腾速率最大值与导管特征的关系。Aa: 大叶相思; Ss: 荷木; Ch: 红锥; Mm: 火力楠; Cf: 藜蒭; Am: 马占相思; Ec: 柠檬桉; E×E: 尾巨桉。
Fig. 9 Relationship between max value of normalized transpiration rate and vessel characteristics. Aa: *Acacia auriculaeformis*; Ss: *Schima superba*; Ch: *Castanopsis hystrix*; Mm: *Michelia macclurei*; Cf: *C. fissa*; Am: *A. mangium*; Ec: *Eucalyptus citriodora*; E×E: *E. urophylla* × *E. grandis*.

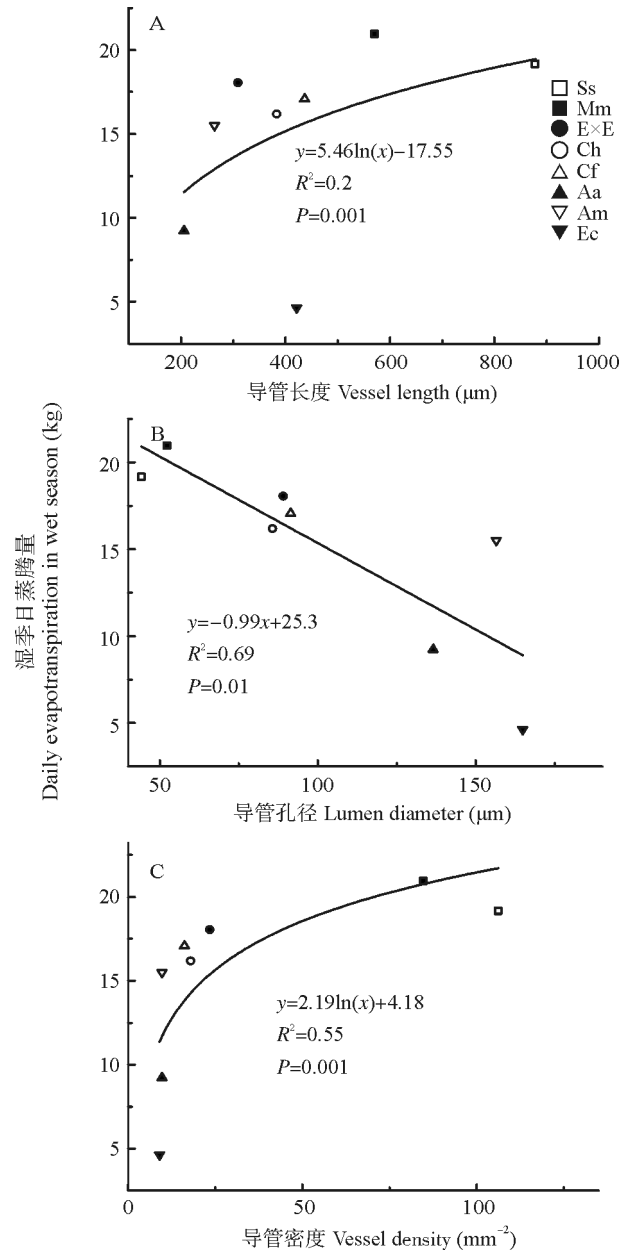


图10 8种树木湿季日蒸腾量与导管特征的关系。Aa: 大叶相思; Ss: 荷木; Ch: 红锥; Mm: 火力楠; Cf: 藜蒭; Am: 马占相思; Ec: 柠檬桉; E×E: 尾巨桉。
Fig. 10 Relationship between daily transpiration in wet season and vessel characteristics. Aa: *Acacia auriculaeformis*; Ss: *Schima superba*; Ch: *Castanopsis hystrix*; Mm: *Michelia macclurei*; Cf: *C. fissa*; Am: *A. mangium*; Ec: *Eucalyptus citriodora*; E×E: *E. urophylla* × *E. grandis*.

化现象较普遍,因此树木日耗水量与导管孔径呈现负相关。

4 讨论和结论

本研究结果表明,本地种(荷木、火力楠、红锥、

藜蒴)的导管特征与外来种(马占相思、大叶相思、柠檬桉和尾巨桉)存在较大差别,8种树木的导管长度以荷木>火力楠>藜蒴>柠檬桉>红锥>尾巨桉>马占相思>大叶相思,而导管孔径则是柠檬桉>马占相思>大叶相思>藜蒴>尾巨桉>红锥>火力楠>荷木,导管密度是荷木>火力楠>藜蒴>尾巨桉>红锥>大叶相思>柠檬桉>马占相思。这种差异性可能是在物种长期进化过程中形成的。另外,本地种的导管特征也存在一定差异。吴树明等^[9]研究了木兰科(Magnoliaceae)8属植物导管分子的解剖结构,认为梯状穿孔板是一种原始性状。而本研究中的荷木、火力楠的导管也具有梯状穿孔板,说明荷木、火力楠较其他树种的进化水平低。Hacke等^[23]认为连接两个导管分子的穿孔板上的纹孔越大,气泡越容易在导管分子间传递,树木栓塞化越严重,因此荷木、火力楠比具有圆形穿孔板的其他树种抵抗栓塞的能力更强。另外,8种树木的导管特征之间有明显相关性,导管长度、密度与孔径间呈非线性的反比关系,导管长度与密度间呈线性正相关。这与Willigen^[24]的研究结果有所不同,他认为导管长度、孔径与密度成非线性负相关。本研究结果表明,导管孔径与边材面积呈负相关关系,而密度与边材面积呈正相关,这在一定程度上降低了由于导管孔径差异引起的树干实际导水面积的不同,这是一种折中的适应策略。

本研究结果表明,液流密度与导管特征无明显相关性,说明单位面积上水分流动速率不受树干的导管特征影响。Cruziat等^[22]认为水分阻力主要来自小的枝条,而本研究的取样位置是在树干,因此液流密度可能更多地受树木顶端的蒸腾拉力或是环境因子的影响。另外,根系吸水能力对树木水分运输也有很大影响,研究这些树种根系的分布及根的解剖结构,以探讨影响树木水分运输的生物特征。从整树蒸腾来看,整树蒸腾速率和日蒸腾量与导管孔径、密度存在明显相关,这可能是树干边材面积与导管孔径间存在一种权衡,在一定程度上影响了树木的实际输水面积,是树木在进化过程中形成的一种适应机制。另外,整树蒸腾速率和日蒸腾量与导管孔径呈正相关。而根据泊肃叶定律,导水率与导管半径的4次方成正相关^[4]。这可能是由于整树蒸腾速率和日蒸腾量都是由液流密度和边材面积计算得来,而液流密度与胸高处导管特征无明显相关性,而边材面积与导管孔径间有一种负相关

的权衡,所以出现整树蒸腾速率和日蒸腾量与导管孔径呈正相关的现象。

本研究结果表明,树干处的导管特征不是影响树木水分运输速率的主要因素。虽然树种之间的导管特征存在明显差异,但是树木的液流速率并不受导管特征影响。树干的导管孔径与边材面积间存在一种负相关的权衡,这种权衡机制可以有效降低树种之间由于导管孔径差异引起的树干的水分输送量的不同。这说明在南亚热带地区,树木水分运输的主要影响因子可能来自树木顶端枝条或外界环境,且树种间存在一种功能上的趋同适应。

参考文献

- [1] Ma L, Zhao P, Rao X Q, et al. Main determination methods of tree transpiration [J]. Chin J Ecol, 2005, 24(1): 88–96.
马玲, 赵平, 饶兴权, 等. 乔木蒸腾作用的主要测定方法 [J]. 生态学杂志, 2005, 24(1): 88–96.
- [2] Pan R Z. Plant Physiology [M]. 4th ed. Beijing: Higher Education Press, 2001: 8–22.
潘瑞炽. 植物生理学 [M]. 第四版. 北京: 高等教育出版社, 2001: 8–22.
- [3] Sun H Z. Stem sap flow dynamics in relation to environmental factors of main tree species in the eastern mountainous region of northeast China [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2002: 1–90.
孙慧珍. 东北东部山区主要树种树干液流动态及与环境因子关系 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2002: 1–90.
- [4] Zimmermann M H. Xylem Structure and the Ascent of Sap [M]. Berlin: Springer-Verlag, 1983: 245–255.
- [5] Tyree M T, Ewers F W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants [J]. New Phytol, 1991, 119(3): 345–360.
- [6] Sperry J S, Hacke U G, Wheeler J K. Comparative analysis of end wall resistivity in xylem conduits [J]. Plant Cell Environ, 2005, 28(4): 456–465.
- [7] Fan Z X. Axial and radial changes in xylem anatomy and theoretical hydraulic conductance of angiosperm and coniferous trees [D]. Beijing: Graduate University of Chinese Academy of Sciences, 2005: 1–44.
范泽鑫. 阔叶材和针叶材木质部解剖和理论水力导度的轴向和径向变化 [D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2005: 1–44.
- [8] Zhang Z S. Wood anatomy of the new genus *Manglietiastrum* law of Magnoliaceae from China in relation to allied genera [J]. Acta Bot Yunnan, 1982, 4(3): 279–288.
张哲僧. 中国木兰科华盖木属的木材解剖和近缘属的关系 [J]. 云南植物研究, 1982, 4(3): 279–288.
- [9] Wu S M, Li Z L. Comparative anatomical studies on the vessel elements of eight genera in Magnoliaceae [J]. Acta Bot Sin, 1988,

- 30(1): 33–39.
- [10] Zhou S B, Chen N D, Kang M S. Comparative anatomical studies on the secondary structure of annual stem of six genera in Magnoliaceae [J]. *J Anhui Norm Univ (Nat Sci)*, 1999, 22(1): 32–35.
周守标, 陈能德, 康木水. 六属木兰科植物茎次生结构的比较研究 [J]. *安徽师范大学学报: 自然科学版*, 1999, 22(1): 32–35.
- [11] Zhang X Y, Cao W H. Studied on the secondary xylem anatomy of *Hippophae rhamnoides* under different habitats [J]. *Acta Bot Sin*, 1990, 32(12): 909–915.
张新英, 曹宛虹. 生长在不同生境下的沙棘次生木质部解剖学的研究 [J]. *植物学报*, 1990, 32(12): 909–915.
- [12] Han L J, Lin Y H, Wu S M. The effect of latitudes on the structure of secondary xylem in *Liriodendron chinense* Sarg. [J]. *Chin Bull Bot*, 2001, 18(3): 375–377.
韩丽娟, 林月惠, 吴树明. 不同纬度对鹅掌楸次生木质部结构的影响 [J]. *植物学通报*, 2001, 18(3): 375–377.
- [13] Yin W L, Zheng C X, Li F L, et al. *Physiology of Woddy Plants* [M]. Beijing: Science Press, 2011: 403–406.
尹伟伦, 郑彩霞, 李凤兰, 等. *木本植物生理学* [M]. 北京: 科学出版社, 2011: 403–406.
- [14] Zhu L W, Zhao P, Cai X A, et al. Characteristics of transpiration and canopy stomatal conductance of *Schima superba* plantation and their responses to environmental factors [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2010, 18(6): 599–606.
朱丽薇, 赵平, 蔡锡安, 等. 荷木人工林蒸腾与冠层气孔导度特征及对环境因子的响应 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2010, 18(6): 599–606.
- [15] Liu X J, Zhao P, Cai X A, et al. Variations of whole-tree transpiration at different diameter-classes in *Acacia mangium* during dry and wet seasons [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, 29(2): 619–626.
刘晓静, 赵平, 蔡锡安, 等. 不同径级马占相思(*Acacia mangium*) 整树蒸腾的湿、干季变化 [J]. *生态学报*, 2009, 29(2): 619–626.
- [16] Zhang Z, Liu T, Wu Z H. Management, utilization and economic effect analysis of *Eucalypt plantation* in Huangmian Forest Farm of Guangxi [J]. *Euca Sci Techn*, 2008, 25(2): 25–28.
张智, 刘涛, 吴志华. 黄冕林场桉树人工林经营利用与经济效益分析 [J]. *桉树科技*, 2008, 25(2): 25–28.
- [17] Granier A. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres [J]. *Ann For Sci*, 1985, 42(2): 193–200.
- [18] White F M. *Viscous Fluid Flow* [M]. Boston: McGraw-Hill Higher Education, 2006: 614–615.
- [19] Sun H Z, Sun L, Wang C K, et al. Sapflow of the major tree species in the eastern mountainous region in northeast China [J]. *Sci Silv Sin*, 2005, 41(3): 36–42.
孙慧珍, 孙龙, 王传宽, 等. 东北东部山区主要树种树干液流研究 [J]. *林业科学*, 2005, 41(3): 36–42.
- [20] Zhao P, Rao X Q, Ma L, et al. Responses of canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* forest to environmental driving factors [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, 17(7): 1149–1156.
赵平, 饶兴权, 马玲, 等. 马占相思林冠层气孔导度对环境驱动因子的响应 [J]. *应用生态学报*, 2006, 17(7): 1149–1156.
- [21] Zhao P, Rao X Q, Ma L, et al. Sap flow-scaled stand transpiration and canopy stomatal conductance in an *Acacia mangium* forest [J]. *J Plant Ecol*, 2006, 30(4): 655–665.
赵平, 饶兴权, 马玲, 等. 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 [J]. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 655–665.
- [22] Cruiziat P, Cochard H, Améglio T. Hydraulic architecture of trees: Main concepts and results [J]. *Ann For Sci*, 2002, 59(7): 723–752.
- [23] Hacke U G, Sperry J S, Wheeler J K, et al. Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency [J]. *Tree Physiol*, 2006, 26(6): 689–701.
- [24] vander Willigen C, Sherwin H W, Pammenter N W. Xylem hydraulic characteristics of subtropical trees from contrasting habitats grown under identical environmental conditions [J]. *New Phytol*, 2001, 145(1): 51–59.