

荷木对干湿季土壤水分的利用和适应性调节

曾小敏^{1,2}, 赵平^{1*}, 欧阳磊¹, 朱丽薇¹, 倪广艳¹, 赵秀华¹

(1. 中国科学院华南植物园, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了解荷木对土壤水分利用的干湿季差异, 利用热消散探针法(TDP)连续监测荷木(*Schima superba*)液流密度(Js), 基于测定的叶片水势(Ψ_L)、叶面积指数(LAI)及胡伯尔值($A_S : A_L$)等参数, 结合同步监测的环境因子, 分析整树水力导度(K_L)、冠层气孔导度(G_S)和蒸腾有效储存水量(Q)的干湿季变化。结果表明, 干季荷木林出现土壤水分亏缺, 使荷木对水分吸收和传输的阻力增加。但 G_S 对水汽压亏缺(VPD)的敏感性较高, 使干湿季正午叶片水势(Ψ_{L-mid})、土壤-叶片水势差($\Delta\Psi_{S-L}$)保持相对稳定; 干季荷木通过降低 LAI、 K_L 和 G_S 有效调控蒸腾; 增加 Q 对日蒸腾的贡献率及单位叶面积的 Q 以部分补偿水分胁迫。这些适应性调节使荷木在光热资源仍然充足的干季保持旺盛的蒸腾活动, 维持与湿季相似的单位叶面积蒸腾量。因此, K_L 和 G_S 的调节作用、Q 的水力补偿效应以及自身水力特征在一定程度上解释了荷木干湿季单位叶面积的水分利用呈常数状态, 并且 SWC 对蒸腾无明显的限制作用的原因。

关键词: 气孔调节; 水力导度; 蒸腾有效储存水; 土壤含水量

doi: 10.11926/jtsb.3674

Soil Water Use and Adaptive Regulation of *Schima superba* in the Dry and Wet Seasons

ZENG Xiao-min^{1,2}, ZHAO Ping^{1*}, OUYANG Lei¹, ZHU Li-wei¹, NI Guang-yan¹, ZHAO Xiu-hua¹

(1. Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, 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 difference in soil water use of *Schima superba* in dry and wet seasons, the sap flux densities (Js) of *S. superba* were continually monitored using Granier's thermal dissipation probes (TDP). Based on the measurements of leaf water potential (Ψ_L), parameters of hydraulic structures, such as leaf area index (LAI), and Huber value ($A_S : A_L$), in combination of the synchronized monitoring environment factors, the dry/wet seasonal changes in whole-tree hydraulic conductance (K_L), canopy stomatal conductance (G_S) and effective water storage for transpiration (Q) of *S. superba* were analyzed. The results showed that the soil water deficit in the dry season increased the resistance of water absorption and transpiration of *S. superba*. However, the G_S of *S. superba* was sensitive to the vapor pressure deficit (VPD) to keep midday leaf water potential (Ψ_{L-mid}), water potential gradient between leaves and the soil ($\Delta\Psi_{S-L}$) in dry and wet seasons. Moreover, the LAI, K_L and G_S of *S. superba* decreased to effectively regulate transpiration in the dry season. Meanwhile, the high contribution of effective water storage for transpiration (Q) to daily transpiration and Q per unit leaf area in the dry season would partially compensate the water stress. Since the *S. superba* plantation could maintain a vigorous transpiration with those adaptive regulations in the dry season during which it still had sufficient solar and thermal resources in south China, the whole-tree water use per unit leaf area of *S. superba* in the dry seasons was kept similar to that in

收稿日期: 2016-09-06

接受日期: 2016-11-11

基金项目: 国家自然科学基金(41630752, 31670410, 41030638)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 41630752, 31670410, 41030638).

作者简介: 曾小敏(1989~), 女, 在读硕士, 主要从事植物生态系统生理学研究。E-mail: zengxiaomin@scbg.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhaoping@scib.ac.cn

wet seasons. Therefore, it was suggested that the regulating of K_L and G_s , the hydraulic compensation effect of Q , and the hydraulic characteristics, could to some extent explain that the whole-tree water use per unit leaf area of *S. superba* remained constant in the dry and wet seasons, and SWC had no significant effect on transpiration.

Key words: Stomatal regulation; Hydraulic conductance; Effective water storage for transpiration; Soil water content

土壤水分是植物水分利用的主要来源。近年来, 极端气候事件加剧, 降雨分配愈发不均, 加上人们对水资源的不合理利用, 导致华南地区森林土壤含水量的干湿季变化愈加明显, 并可能在干季形成水分胁迫影响植物的正常生长^[1]。Lu 等^[2]的研究表明土壤水分亏缺会改变植物水分的内聚力-张力, 诱导其水力特征发生变化。Brodribb 等^[3]的研究表明热带针叶树随着水分胁迫的增加, 叶片木质部管胞坍塌(Collapse)比例升高, 当坍塌率达 45% 时叶片水力导度下降 25%, 气孔关闭; 高达 49% 时, 需要一周的补水处理才能完全恢复管胞形态及叶片功能。同样, Auclair^[4]的研究也表明, 在土壤水分长期亏缺下, 植物木质部出现持续气穴化, 水力传输机能失调, 导致冠层过度失水或顶梢枯死。因此, 了解植物水分利用特征, 揭示树木水力调节机制在水分利用中的关键作用, 将有助于我们深入了解全球气候变化背景下出现干旱时森林树种的水分利用策略。

经过长期的适应性进化, 植物通过完善自身水力调节机制和水分利用策略, 以适应环境变化和维持适度生长。当环境因子尤其是土壤含水量变化时, 气孔导度和整树水力导度共同决定了植物的蒸腾速率, 且两者协同调节植物的水分利用^[5-6]。Irvine 等^[7]的研究表明随着土壤水分的减少, 赤松(*Pinus sylvestris*)黎明前叶片水势从 -0.54 MPa 降到 -0.71 MPa, 水力导度下降促使气孔关闭以维持叶片水势值在 -1.5 MPa 以上。气孔导度对叶片水分状况的响应可有效避免木质部气穴化现象的发生, 是植物适应土壤水分变化的一种保护机制^[8]。还有研究表明, 水力结构的调整, 如根冠比、根长度、木质部特征、叶面积等, 有利于植物适应不同的水分条件, 克服干旱环境胁迫^[9]。此外, Loustau 等^[10]的研究表明, 当土壤水分条件充足时, *Pinus pinaster* 树干储存水占日蒸腾的 12%, 但在夏末干旱时增加到 25%。储存水在一定程度上能弥补树木过度蒸腾引起的水分亏缺, 减缓水力阻力上升引起蒸腾和气孔导度的下降, 补偿水力限制^[11]。

已有研究报道, 树木单位叶面积的水分利用呈常数状态^[12-13]。然而, 这种关系是否也适用于亚热带先锋树种? 如果存在, 那么位于总降水量丰富, 但季节性分配不均, 有明显干季的华南地区的树木如何响应土壤水分条件变化进行适应性调节? 如何补偿蒸腾? 本研究以华南地区乡土树种荷木(*Schima superba*)为研究对象, 基于液流密度和环境因子数据计算蒸腾有效储存水量和冠层气孔导度, 并结合叶片水势测定值计算整树水力导度, 以揭示荷木在不同水分条件下的水力调节机制及水分利用策略, 为研究森林生态系统水资源的利用与管理提供理论依据。

1 试验样地概况

野外观测样地位于中国科学院华南植物园的小青山地带性植被生态系统观测场(23°10' N, 113°21' E), 属于亚热带典型的季风海洋性气候, 全年光照强烈, 年均太阳辐射达 4367.2~4597.3 MJ m⁻²; 年均降水量 1696.5 mm, 但季节性分配不均, 有明显的干湿季之分, 其中湿季(4-9月)降水量占全年的 85% 左右。该样地为荷木人工林, 种植于二十世纪 80 年代中期, 面积 2880 m², 密度 1048 ind. hm⁻², 冠层郁闭, 林下植被稀疏。样地内建有一 18 m 的观测铁塔, 塔上安装一套微气象传感器, 监测林冠层上方的微气象因子。

2 研究方法

2.1 树干液流的测定

在样地内选择不同大小、生长状况良好的荷木 14 株, 分别在树干北面胸高处安装一对长 20 mm 的 Granier 热消散探针, 上下探针垂直相隔 10~15 cm 平行插入边材中。其中, 对上探针供予 0.12 A 的直流电进行持续加热, 而下探针不加热, 与边材组织的温度保持一致。两探针的温差反映液流密度(Sap flow density, J_s , g m⁻²s⁻¹)的大小^[14]。

$$J_s = 119 \times \left(\frac{\Delta T_m - \Delta T}{\Delta T} \right)^{1.231} \tag{1}$$

式中: ΔT_m 为 $J_s=0$ 时的温差($^{\circ}\text{C}$), ΔT 为瞬时温差($^{\circ}\text{C}$)。探针通过四芯屏蔽信号线与数据采集仪(DL2e, 英国 Delta-T 公司)连接, 设置观测频度为每 30 s 测读 1 次, 每 10 min 进行 1 次平均并存储。利用 Baseline 3.0 软件(美国杜克大学环境学院开发)将原始的温差数据转换成 J_s 值。

2.2 环境因子的监测

借助林内铁塔, 在林冠层上方安装测定光合有效辐射 (Photosynthetically active radiation, PAR, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 的传感器(Li-Cor Quantum Sensor, 美国 Li-Cor 公司)、测定空气温度(Air temperature, T , $^{\circ}\text{C}$) 和相对湿度(Relative humidity, RH, %)的传感器(RHT2v-418, 芬兰 Vaisala 公司)。此外, 在林下土壤层(0.30 m)安装 3 套测量林分土壤含水量(Soil water content, SWC, %)的传感器(SM200-05, 英国 Delta-T 公司)。各传感器均与 DL2e 数据采集仪相连, 测读频率与树干液流监测一致。

水汽压亏缺(Vapor pressure deficit, VPD, kPa)表征 RH 和 T 的协同效应, 按下式计算:

$$\text{VPD} = a \times \exp\left(\frac{bT}{T + c}\right)(1 - \text{RH}) \tag{2}$$

式中: T 为空气温度($^{\circ}\text{C}$); a 、 b 和 c 均为常数, 分别为 0.611 kPa、17.50 和 240.97°C ^[15]。

树干液流和环境因子的监测从 2007 年 9 月到 2016 年 9 月, 我们选取 2009 年 7 月到 2010 年 6 月的数据, 以 2009 年 8 月和 11 月分别代表湿、干季

进行分析。

2.3 样树形态特征的确定

为避免伤害样树、影响树干液流的监测, 在样地周围选择 15 株不同胸径(DBH)的标准荷木, 测量其 DBH、树皮厚度, 并用生长锥钻取其胸高(约 1.30 m)处的木芯(直径为 5 mm、长度约 1/2DBH)。根据木芯颜色的深浅确定心材和边材分界线, 测量边材的厚度, 计算边材面积(A_s), 并建立 DBH 与 A_s 间的异速生长拟合方程式:

$$A_s = k(\text{DBH})^b \tag{3}$$

选取样地周围不同 DBH 的 6 株标准荷木, 采用收获法获取样树总叶面积(A_L)并测量 DBH, 建立两者间的异速生长关系:

$$\lg A_L = 1.6722 \lg(\text{DBH}) + 3.1988 \quad (R^2 = 0.89) \tag{4}$$

基于准确测量的样树 DBH, 通过关系式(3 和 4)分别计算所有进行树干液流监测样树的 A_s 和 A_L 。

样树的树高(H)和 DBH 分别用 PM-5/1520P 型测高尺、胸径尺测量。用软皮尺测量冠层投影的长和宽, 其乘积即为冠幅(CS), 样树的形态特征见表 1。

2.4 叶面积指数(LAI)的测定

每月下旬用 LAI-2000 冠层分析仪(美国 Li-Cor 公司)测定 1 次, 林下随机选取 11 个观测点, 重复 3 次, 取平均值。

2.5 冠层气孔导度的计算

荷木的边材厚度大多超过了 4 cm, 基于 J_s 值进行尺度扩展时需要考虑其径向变化。根据赵平等^[16]

表 1 荷木样树的形态特征

Table 1 Morphological characteristics of *Schima superba* sample trees

序号 No.	胸径 Diameter at breast height (DBH, cm)	株高 Height (H, m)	边材面积 Sapwood area (A_s , cm^2)	总叶面积 Total leaf area (A_L , m^2)	冠幅 Canopy (CS, m^2)
1	19.4	12.6	248.10	93.96	28.81
2	13.3	12.1	115.62	43.12	10.35
3	22.0	15.3	319.97	119.16	36.96
4	22.4	15.5	331.84	123.18	36.57
5	17.5	12.9	201.41	76.74	27.50
6	24.0	16.9	381.54	139.67	43.40
7	8.4	12.0	45.64	14.09	5.58
8	14.4	13.1	135.78	51.26	13.64
9	19.4	12.8	248.10	93.96	22.08
10	21.2	13.3	297.72	111.51	35.88
11	20.1	13.6	266.27	100.47	31.32
12	14.1	12.8	130.12	48.99	20.09
13	14.8	13.2	143.51	54.35	19.80
14	25.8	13.7	441.63	158.85	43.52

的研究结果, 内部边材(4 cm 至心材, A_{S2})的 J_s 约为外部边材(0~4 cm, A_{S1})的 0.45 倍。因此, 根据 J_s 和 A_S 可计算出整树蒸腾(Whole-tree transpiration, E_T , $g\ s^{-1}$):

$$E_T = J_s(A_{S1} + A_{S2} \times 0.45) \quad (5)$$

那么, 单株样树单位叶面积蒸腾(E_L , $g\ m^{-2}\ s^{-1}$):

$$E_L = E_T / A_L = J_s(A_{S1} + A_{S2} \times 0.45) / A_L \quad (6)$$

林段总蒸腾(E_C , $g\ s^{-1}$)的计算公式如下:

$$E_C = \sum_{i=1}^n E_i = \sum_{i=1}^n A_{Si} \times J_{Si} \quad (7)$$

式中, J_{Si} 为林段第 i 径级的平均 J_s ; A_{Si} 为第 i 径级所有样树的总边材面积; E_i 即是第 i 径级所有样树 E_T 之和。本研究将样地全部树木分成 5 个径级($n=5$), DBH 分别为 0~15、15~20、20~25、25~30 和 $> 30\ cm$ 。

单位叶面积的林段总蒸腾(E_L , $g\ m^{-2}\ s^{-1}$)为:

$$E_L = E_C / (A_g \times LAI) \quad (8)$$

式中, A_g 为样地面积。由于时滞(Time lag)的存在, 树干液流反映的蒸腾滞后于林冠的实际蒸腾, 故本文采用错位对比法^[1], 计算干湿季的时滞, 对 E_L 、 E_i 进行相应调整。然后应用 Köstner 等^[17]建立的简化公式计算冠层气孔导度(G_S , $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$):

$$G_S = E_L \times \rho \times G_V \times [(T + 273) / VPD] \quad (9)$$

式中: ρ 为水密度($998\ kg\ m^{-3}$); G_V 为气体常数($0.462\ kPa\ m^3\ K^{-1}\ kg^{-1}$); T 为空气温度($^{\circ}C$)。

2.6 叶片水势的测定

选择观测塔附近 6 株长势良好的样树, 分别于天气晴朗的 2009 年 8 月 20、22 日和 11 月 3~5 日 06:00~19:00, 利用压力室水势仪(PMS 1000, Corvallis, OR, USA)每 1 h 测定 1 次冠层叶片水势(Ψ_L), 其中每株样树每次随机选择 3 枝带有成熟叶片的小枝。

2.7 整树水力导度的求算

观测过程中无降雨现象, SWC 和土壤水势(Ψ_S)日变化不明显, 故以测定当日黎明前叶片水势(Ψ_{L-pd})代表 Ψ_S 。树木根际周围土壤与冠层叶片的水势差($\Delta\Psi_{S-L}$, MPa)则为:

$$\Delta\Psi_{S-L} = \Psi_S - \Psi_L \quad (10)$$

当树木冠层叶片需水和供水达到平衡状态时, 植物根际土壤至冠层叶片间的整树水力导度(K_L , $g\ m^{-2}\ s^{-1}\ MPa^{-1}$)为:

$$K_L = E_L / \Delta\Psi_{S-L} \quad (11)$$

2.8 树木蒸腾有效储存水量及其对日蒸腾的贡献率的计算

由于夜间气孔导度几乎为 0, 夜间蒸腾可忽略, 故当 $PAR=0$ 时, 当日夜夜间流经胸径处液流量的累加值即为次日树木的蒸腾有效储存水量(Q , $g\ d^{-1}\ ind.^{-1}$)^[11]:

$$Q = \sum_{i=n}^m J_s(A_{S1} + A_{S2} \times 0.45) \times t \quad (12)$$

式中, $t=600\ s$; m 为 $PAR>0$ 的时间, n 为傍晚 $PAR=0$ 的时间, m 、 n 因季节变化等原因不为常数。

单株样树日蒸腾总量(E , $g\ d^{-1}\ ind.^{-1}$)由下式得:

$$E = \sum J_s(A_{S1} + A_{S2} \times 0.45) \times t \quad (13)$$

因此, Q 对蒸腾的贡献率(W) = $Q/E \times 100\%$ 。

2.9 数据统计分析

采用 SPSS 21.0 对数据进行统计分析, Microsoft Excel 2010 进行制图。用曲线参数估计法进行方程拟合; 干湿季的差异显著性分析利用独立样本 t 检验和单因素方差分析, 最小显著水平为 0.05。

3 结果和分析

3.1 环境因子和土壤水分的干湿季动态变化

在晴朗天气, 样地环境因子的 PAR 、 VPD 、 T 和 RH 在干湿季均呈现出明显的日变化(图 1)。其中, 干湿季 PAR 的日变化格局呈单峰曲线(图 1: A), 湿季 PAR 的启动时间(约 5:50)早于干季(约 6:40), 湿季 PAR 峰值大于干季。 VPD 反映蒸发需求, 湿季日均 VPD [(1.43±0.12) kPa]显著高于干季[(1.17±0.08) kPa] ($P<0.05$, 图 1: B), 且湿季的波动幅度较大。湿季日均 T 、日均 RH 均明显大于干季(图 1: C, D)。

然而, SWC 的日变化很小, 但干湿季间日均 SWC 存在极显著差异($P<0.01$), 干季日均 SWC (23%)低于湿季(31%) (图 1: E)。

3.2 荷木干湿季的水分利用

从图 1: F 可见, 荷木干湿季的 J_s 日变化格局均呈单峰曲线, 与 PAR 的变化趋势基本一致。 J_s 的启动时间晚于 PAR 而早于 VPD , 湿季(7:10)早于干季(7:30)。 J_s 峰值干季出现在正午, 而由于 PAR 等波动, 湿季波动较大, 没有明显的峰值。

荷木干湿季的 LAI 分别为(4.11±0.30) $m^2\ m^{-2}$ 和(4.43±0.22) $m^2\ m^{-2}$, 差异显著($P<0.05$)。而湿季

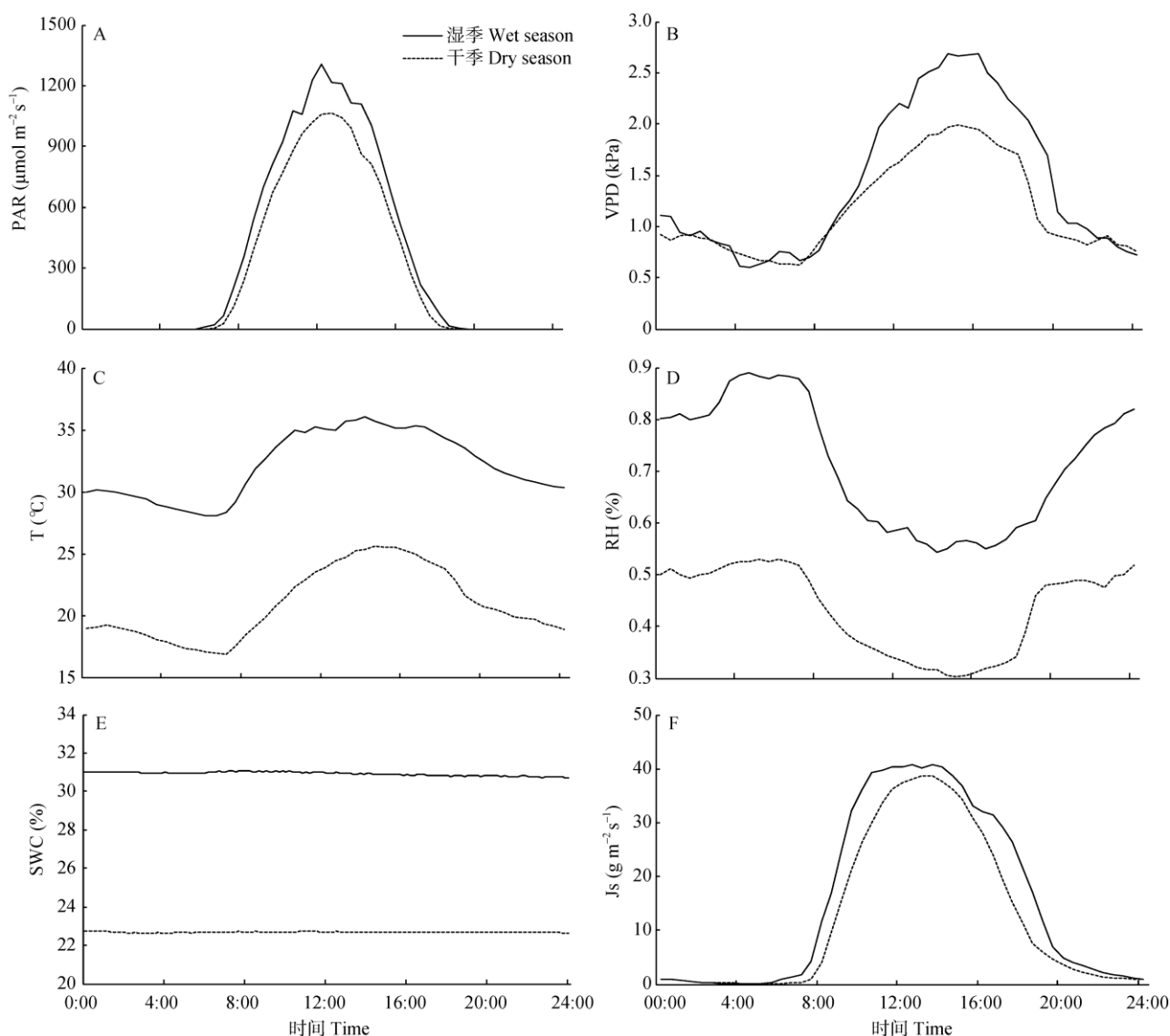


图1 干湿季环境因子和荷木液流密度(J_s)的平均日变化。A: 光合有效辐射; B: 水汽压亏缺; C: 相对湿度; D: 空气温度; E: 土壤含水量; F: 液流密度。

Fig. 1 Diurnal variations of environmental factors and sap flux density (J_s) of *Schima superba* in the dry and wet seasons. A: Photosynthetic active radiation; B: Vapor pressure deficit; C: Relative humidity; D: Air temperature; E: Soil water content; F: Sap flow density.

日均蒸腾量 $[(34.26 \pm 21.51) \text{ kg d}^{-1}]$ 高于干季 $[(26.76 \pm 15.72) \text{ kg d}^{-1}]$, 差异不显著($P > 0.05$)。进行曲线参数估计分析表明日均蒸腾量与日均 VPD 间以二次函数拟合得最好, 干湿季日均蒸腾量随 VPD 的变化均呈单峰曲线, 且干湿季日蒸腾量的峰值分别在 VPD 为 1.42 MPa 和 1.22 MPa 时出现(图 2)。

单株样树干湿季日均蒸腾量与总叶面积的 Pearson 相关系数分别为 0.881 和 0.892, 均显著相关($P < 0.01$)。从图 3 可见, 干湿季两者的斜率分别为 $0.35 \text{ kg d}^{-1} \text{ m}^{-2}$ 和 $0.39 \text{ kg d}^{-1} \text{ m}^{-2}$, 差异不显著($P > 0.05$), 即荷木单叶面积的蒸腾量在干湿季有着相似

的变化。

3.3 叶片水势、整树水力导度、冠层气孔导度和蒸腾有效储存水

3.3.1 叶片水势

进行 Ψ_L 测定的所有样树(9~14 号)干季的 Ψ_{L-pd} (Ψ_S)均比湿季降低, 分别减少了 24.11%、31.39%、33.33%、45.46%、22.00%和 33.77%, 其中, 10、11、12、14 号样树差异显著(图 4: A)。干季日均 Ψ_{L-pd} $[(-0.33 \pm 0.07) \text{ MPa}]$ 显著小于湿季 $[(-0.25 \pm 0.05) \text{ MPa}]$ (图 4: B)。

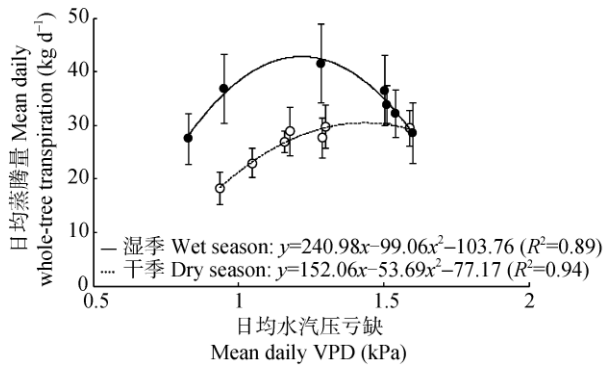


图 2 干湿季日均水汽压亏缺(VPD)与日均蒸腾量的关系

Fig. 2 Relationship between mean daily vapor pressure deficit (VPD) and mean daily whole-tree transpiration in dry and wet seasons.

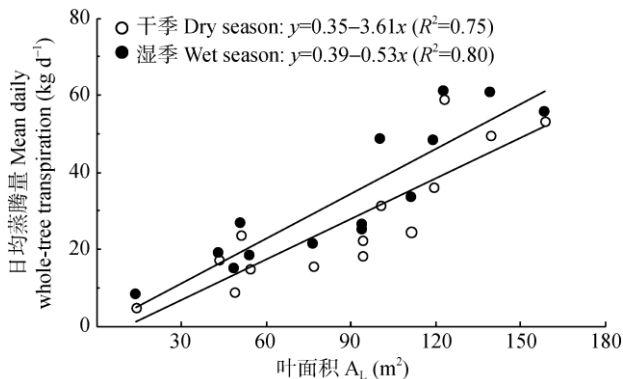


图 3 干湿季单株荷木日均蒸腾量与叶面积(A_L)的关系

Fig. 3 Relationship between the total leaf area (A_L) and mean daily whole-tree transpiration of *Schima superba* in dry and wet seasons

干湿季正午叶片水势(Ψ_{L-mid})分别为 (-1.00 ± 0.17) MPa 和 (-0.89 ± 0.13) MPa, 干季较湿季有所降低, 但不显著(图 4: B)。相关分析结果表明, 干湿季的 Ψ_{L-mid} 与 VPD 间不显著相关($P=0.70$), 即 Ψ_{L-mid} 不随 VPD

的变化而变化。

由于叶片水势观测过程天气晴朗、无明显的降雨现象, SWC 和土壤水势(Ψ_s)日变化不明显, 所以可以用测定当日的 Ψ_{L-pd} 代表 Ψ_s 。相关分析表明, 干湿季 Ψ_{L-pd} 与 SWC 呈极显著相关($P<0.01$)。

3.3.2 整树水力导度

干湿季正午的 $\Delta\Psi_{S-L}$ 分别为 (0.66 ± 0.17) MPa 和 (0.76 ± 0.23) MPa, 差异不显著(图 4: B)。湿季日均 $\Delta\Psi_{S-L}$ (0.40 MPa)略大于干季(0.36 MPa), 也差异不显著。而荷木湿季平均整树水力导度 K_L ($0.017 \text{ g m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$)大于干季($0.012 \text{ g m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ MPa}^{-1}$), 差异显著($P<0.05$), 意味着湿季土壤水分从根系传至冠层的传输效率较干季的大。

3.3.3 冠层气孔导度

当 $\text{VPD}>1 \text{ kPa}$ 时, 荷木林湿季日均 G_s 大于干季(分别是 $143.40 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 和 $119.02 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $P<0.01$), 干季日间最大气孔导度($203.48 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)小于湿季($226.04 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)。 G_s 与 $\ln(\text{VPD})$ 符合线性关系, 拟合方程式为 $y=146.12-81.82x$ ($R^2=0.91$), 根据 Oren 等^[18]对气孔导度响应 VPD 变化的模型模拟可知, G_s 对 VPD 的敏感系数(m)为 $81.82 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \ln(\text{kPa})^{-1}$, 当 $\text{VPD}=1$ 时的 G_s (G_{Sref})为 $146.12 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 因此, $m : G_s(G_{Sref})=0.56$ 。

3.3.4 蒸腾有效储存水量

干、湿季的 Q 分别为 $(2.02 \pm 1.14) \text{ kg d}^{-1}$ 和 $(1.45 \pm 1.00) \text{ kg d}^{-1}$, 差异不显著($P>0.05$)。但干季单位叶面积的 Q [$(0.025 \pm 0.011) \text{ kg d}^{-1} \text{ m}^{-2}$]显著大于湿季 [$(0.016 \pm 0.005) \text{ kg d}^{-1} \text{ m}^{-2}$] ($P<0.01$); 且 Q 对日蒸腾的贡献率 ($8.12 \pm 1.93\%$)也显著大于湿季 ($4.13 \pm 1.16\%$) ($P<0.01$)。其中, Q 对日蒸腾的贡献率除了 9 号样树干

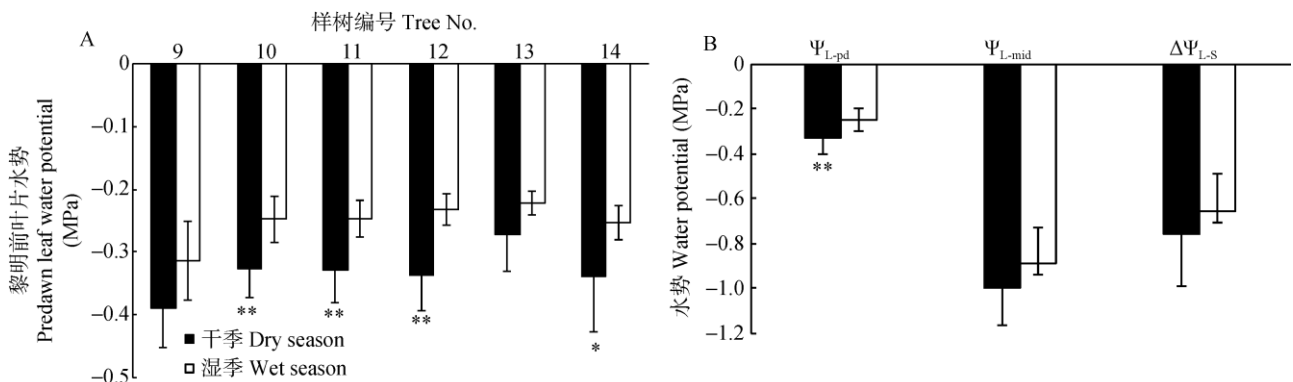


图 4 干湿季样树的 Ψ_{L-pd} (A) 和黎明前叶片水势(Ψ_{L-pd})、正午叶片水势(Ψ_{L-mid})和正午土壤-叶片水势差($\Delta\Psi_{L-s}$ 值)的比较(B)。*: $P<0.05$; **: $P<0.01$ 。

Fig. 4 Predawn leaf water potential [Ψ_{L-pd} (Ψ_s)] (A), and comparisons of the mean predawn leaf water potential (Ψ_{L-pd}), midday leaf water potential (Ψ_{L-mid}), water potential gradient between leaves and the soil at midday ($\Delta\Psi_{L-s}$) for *Schima superba* between dry and wet season (B). *: $P<0.05$; *: $P<0.01$.

湿季相似外, 其他 13 株样树干季时均显著增加, 其中 7 号样树增加的贡献率最大。

4 讨论和结论

4.1 荷木干湿季的水分利用

$A_S : A_L$ 是描述树木形态及同化与非同化组织间相互关系的一个重要参数, 也是表征植物水力结构特征的一个关键指标, 即较大的 $A_S : A_L$ 值反映其水力效率较高^[19]。Macinnis-Ng 等^[20]研究表明悉尼灌丛、林地和红树林不同生境树木的 $A_S : A_L$ 为 $2 \times 10^{-4} \sim 16 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ 。荷木的 $A_S : A_L$ 约为 $2.7 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, 位于低值范围。此外, 华南地区桉树林 ($A_S : A_L$, $3.3 \times 10^{-4} \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) 的干湿季日均蒸腾量分别为 6.6 kg d^{-1} 和 7.6 kg d^{-1} ^[13], 而荷木林明显大于桉树 [分别为 $(26.76 \pm 15.72) \text{ kg d}^{-1}$ 和 $(34.26 \pm 21.51) \text{ kg d}^{-1}$]。相对桉树, 荷木的 $A_S : A_L$ 值较小, 即水分传输系统的输水效率较低, 而荷木日均蒸腾量较大的原因可能与其具有较大的 A_L 、DBH 等树形特征有关^[13-21]。

林分的水分需求取决于 LAI 和环境条件^[22]。其中, LAI 是反映植物群落叶面积变化的重要指标, 与植物光合作用、蒸腾作用及生物量的形成等密切相关。Bleby 等^[23]认为 LAI 为常数意味着植物的水分利用与土壤水分有效性间达到生态水文平衡。而荷木林干、湿季的 LAI 差异显著 ($P < 0.05$), 反映出干季土壤水分出现亏缺, 荷木通过改变 LAI 以调控干湿季的水分利用。VPD 是影响植物蒸腾作用的主要环境因子之一。研究表明日均蒸腾量与 VPD 呈指数函数关系^[23]或线性正相关关系^[13], 而本研究荷木日均蒸腾量与日均 VPD 呈二次方函数关系。我们的研究表明, 即使是在土壤水分充足的湿季, 当 VPD 达到某个阈值时, 蒸腾也会下降, 这可能是较高的蒸腾量使荷木出现水分亏缺, 导致气孔关闭^[24], 也说明了蒸腾与 VPD 的关系受土壤水分和植物体水分供求关系的影响^[18-25]。

Ψ_{L-pd} (Ψ_S) 是判断土壤水分有效性和植物水分亏缺程度的重要指标^[26-27]。本研究结果表明, 干季蒸腾需求和 Ψ_{L-pd} 均较湿季显著降低, 且 Ψ_{L-pd} 与 SWC 显著相关, 即随着 SWC 的减少, Ψ_{L-pd} 降低, 说明干季土壤水分减少 (图 1: E) 导致植物叶片出现水分亏缺。Irvine 等^[7]和 Sobrado 等^[28]认为植物受到水分胁迫时, 其 Ψ_{L-pd} 会明显降低。此外, 9、13 号样树干湿季 Ψ_{L-pd} 差异不显著, 可能与其所处环境的

异质性有关。

本研究荷木单株样树日均蒸腾量与叶面积间线性拟合的斜率低于 Hatton 等^[12]报道的 $0.86 \sim 3.8 \text{ kg d}^{-1} \text{ m}^{-2}$, 一般认为斜率小意味着土壤水分亏缺。Bleby 等^[23]报道澳大利亚西南部成熟桉树林的斜率 ($0.27 \text{ kg d}^{-1} \text{ m}^{-2}$) 与 Hatton 等的结果不同, 因此, 该斜率大小也可能与树种有关。两者线性拟合的斜率差异不显著, 意味着干、湿季单位叶面积的蒸腾量是一个常数^[12-13], 且干、湿季日均蒸腾量差异不显著 ($P > 0.05$), 可能是因为华南地区干季光热资源仍然很充足, 荷木的适应性调节等使其水分利用未受到土壤水分变化的明显限制^[29]。尤其干季蒸腾达到峰值的 VPD 高于湿季 (图 2), 且干湿季 Ψ_{L-mid} 差异不显著, 这反映出干季荷木存在某种补偿机制, 降低了环境变化对蒸腾的影响。这些说明树木单位叶面积的水分利用呈常数状态^[12-13]的这种现象也存在于亚热带先锋树种中。

4.2 荷木干、湿季的适应性调节

本研究结果表明, 荷木林干季的平均 G_S 和日间最大气孔导度均小于湿季。White 等^[30]和 Reich 等^[31]的研究表明日间叶片最大气孔导度与 Ψ_{L-pd} 呈正相关关系。故干季土壤水分亏缺降低了荷木 Ψ_{L-pd} , 进而调控叶片 G_S , 影响树体水分利用状况。在水分胁迫下, 仍能保持较高 G_S 的植物能维持叶片的光合速率, 有助于其生长并维护其在群落中的优势地位^[32]。从湿季到干季荷木日均 G_S 仅下降了 17.0%, 仍处于较高水平, 这可能是该物种适应土壤水分亏缺、在时间和空间上充分利用光热资源、成为群落优势树种的重要生态策略之一。

Oren 等^[18-33]认为 G_S 对 VPD 的敏感系数 (m) 的大小与植物维管结构有关 (如散孔材、环孔材), 且散孔材 m 为 $23 \sim 92 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \ln(\text{kPa})^{-1}$ 。本研究同样属于散孔材的荷木的 m 值 [$81.82 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \ln(\text{kPa})^{-1}$] 位于高值区域, 表明其具有较强的气孔调节能力。即使是在干季, 荷木蒸腾耗水仍较高, 只有 G_S 保持对 VPD 较高的敏感性才能有效调节 Ψ_L 使其不低于阈值 (-1.00 MPa), 得以维持细胞膨压, 避免木质部水力功能失调。大量研究表明, 土壤水分充足时 $m : G_{Sref}$ 约为 0.6; 较低时的 $m : G_{Sref}$ 略低于 0.6^[13-34], 与荷木林的研究结果 (0.56) 比较一致。

根据植物气孔对环境变化的不同响应, 将植物大致分为等水植物 (Isohydric plants) 与异水植物

(Anisohydric plants)两种类型。等水植物气孔对蒸腾调控能力强,其 Ψ_{L-mid} 值保持相对稳定;而异水植物的气孔对 VPD 及土壤水分变化的敏感性较低,气体交换速率较高, Ψ_{L-mid} 值波动较大^[35]。尽管本研究中荷木林干季土壤呈现水分亏缺状态,但干、湿季荷木的 Ψ_{L-mid} 和 $\Delta\Psi_{S-L}$ 均差异不显著,且 Ψ_{L-mid} 不随 VPD 的变化而变化; G_s 对 VPD 的敏感系数较高,气孔调控能力强;且荷木属于深根系树种,通常深根系植物以等水植物方式响应环境变化^[36],故荷木属于等水植物。

根据 Reich 等^[32]和 Addington^[37]的理论,即 K_L 与 Ψ_{L-pd} 呈正相关,SWC 是影响 K_L 的主要因素之一,结合本研究中荷木湿季日均 K_L 显著大于干季($P < 0.05$),即湿季土壤水分从根系传至冠层的传输效率较干季大,且荷木干、湿季日蒸腾值相似,说明土壤水分影响了 K_L ,且干季土壤水分亏缺意味着其水力阻力增加。Irvine 等^[7]对欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)的研究表明,干旱时的水力阻力是水分充足时的 2~3 倍。干季水分阻力的增加减缓了植物水分流失,从而使叶片保持一定的水分状态,这可能是干季蒸腾达到峰值时的 VPD 值较高的原因之一。

干、湿季日均蒸腾量相似,干季夜间补水时间较长(图 1: A),使得荷木干、湿季 Q 值差异不显著。然而干季 Q 对日蒸腾的贡献率几乎是湿季的 2 倍,干季单位叶面积的 Q [(0.025±0.011) kg d⁻¹m⁻²]也显著大于湿季[(0.016±0.005) kg d⁻¹m⁻²]。Loustau 等^[10]研究表明 *Pinus pinaster* 干季 Q 对日蒸腾的贡献率是湿季的 2 倍以上,体现出干季 Q 对树木具有水力补偿效应^[11]。正是树木储存水的存在和对木质部水分通量的显著影响,树木才得以根据环境条件和气候变化,有效地调节水分吸收和蒸腾耗水。此外,14 株样树呈现出不同的贡献率,说明 Q 对日蒸腾的贡献率可能与树形因子有关^[38]。这表明华南地区荷木在总降水量丰富,但季节性分配不均,有明显干季的条件下,能响应土壤水分的变化,生理和形态上进行适应性调节,从而补偿蒸腾,维持稳定的蒸腾量。

综上所述,干季土壤水分亏缺,荷木具有等水特性,通过降低 LAI、 K_L 和 G_s 有效调控蒸腾;增加 Q 对日蒸腾的贡献率及单位叶面积的 Q ,使其干、湿季日均蒸腾量差异不显著,且单位叶面积的水分利用处于常数状态;反映出 SWC 对蒸腾无明显的限制作用。此结果有助于林业工作者管理森林种植

密度,及水文生态学者基于合适的尺度来模拟森林的生态水文平衡。

参考文献

- [1] NI G Y, ZHAO P, ZHU L W, et al. Hydraulic responses of whole tree transpiration of *Schima superba* to soil moisture in dry and wet seasons [J]. Acta Ecol Sin, 2015, 35(3): 652–662. doi: 10.5846/stxb201305070962.
倪广艳, 赵平, 朱丽薇, 等. 荷木整树蒸腾对干湿季土壤水分的水力响应 [J]. 生态学报, 2015, 35(3): 652–662. doi: 10.5846/stxb201305070962.
- [2] LU P, BIRON P, BRÉDA N, et al. Water relations of adult Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] under soil drought in the Vosges Mountains: Water potential, stomatal conductance and transpiration [J]. Ann Sci For, 1995, 52(2): 117–129. doi: 10.1051/forest:19950203.
- [3] BRODRIBB T J, HOLBROOK N M. Water stress deforms tracheids peripheral to the leaf vein of a tropical conifer [J]. Plant Physiol, 2005, 137(3): 1139–1146. doi: 10.1104/pp.104.058156.
- [4] AUCLAIR A N D. Extreme climatic fluctuations as a cause of forest dieback in the Pacific rim [J]. Water Air Soil Poll, 1993, 66(3/4): 207–229. doi: 10.1007/BF00479846.
- [5] MANZONI S, VICO G, KATUL G, et al. Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety-efficiency trade-off [J]. New Phytol, 2013, 198(1): 169–178. doi: 10.1111/nph.12126.
- [6] ZHAO P. On the coordinated regulation of forest transpiration by hydraulic conductance and canopy stomatal conductance [J]. Acta Ecol Sin, 2011, 31(4): 1164–1173.
赵平. 整树水力导度协同冠层气孔导度调节森林蒸腾 [J]. 生态学报, 2011, 31(4): 1164–1173.
- [7] IRVINE J, PERKS M P, MAGNANI F, et al. The response of *Pinus sylvestris* to drought: Stomatal control of transpiration and hydraulic conductance [J]. Tree Physiol, 1998, 18(6): 393–402. doi: 10.1093/treephys/18.6.393.
- [8] COCHARD H, BRÉDA N, GRANIER A. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: Evidence for stomatal control of embolism? [J]. Ann Sci For, 1996, 53(2/3): 197–206. doi: 10.1051/forest:19960203.
- [9] STOUT D L, SALA A. Xylem vulnerability to cavitation in *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus ponderosa* from contrasting habitats [J]. Tree Physiol, 2003, 23(1): 43–50. doi: 10.1093/treephys/23.1.43.
- [10] LOUSTAU D, BERBIGIER P, ROUMAGNAC P, et al. Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal [J]. Oecologia, 1996, 107(1): 33–42. doi: 10.1007/BF00582232.

- [11] ZHAO P. Compensation of tree water storage for hydraulic limitation: Research progress [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2010, 21(6): 1565–1572.
赵平. 树木储存水对水力限制的补偿研究进展 [J]. *应用生态学报*, 2010, 21(6): 1565–1572.
- [12] HATTON T, REECE P, TAYLOR P, et al. Does leaf water efficiency vary among eucalypts in water-limited environments? [J]. *Tree Physiol*, 1998, 18(8–9): 529–536. doi: 10.1093/treephys/18.8-9.529.
- [13] ZHU L W, ZHAO P, WANG Q, et al. Stomatal and hydraulic conductance and water use in a eucalypt plantation in Guangxi, southern China [J]. *Agri For Meteorol*, 2015, 202: 61–68. doi: 10.1016/j.agrformet.2014.12.003.
- [14] GRANIER A. Evaluation of transpiration in a douglas-fir stand by means of sap flow measurements [J]. *Tree Physiol*, 1987, 3(4): 309–320. doi: 10.1093/treephys/3.4.309.
- [15] CAMPBELL G S, NORMAN J M. An Introduction to Environmental Biophysics [M]. New York: Springer Science, Business Media, 2012: 40–42.
- [16] MEI T T, ZHAO P, WANG Q, et al. Effects of tree diameter at breast height and soil moisture on transpiration of *Schima superba* based on sap flow pattern and normalization [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2010, 21(10): 2457–2464.
梅婷婷, 赵平, 王权, 等. 基于液流格型特征值和标准化方法分析胸径和土壤水分对荷木液流的影响 [J]. *应用生态学报*, 2010, 21(10): 2457–2464.
- [17] KÖSTNER B M M, SCHULZE E D, KELLIHER F M, et al. Transpiration and canopy conductance in a pristine broad-leaved forest of *Nothofagus*: An analysis of xylem sap flow and eddy correlation measurements [J]. *Oecologia*, 1992, 91(3): 350–359. doi: 10.1007/BF00317623.
- [18] OREN R, PHILLIPS N, EWERS B E, et al. Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in a flooded *Taxodium distichum* forest [J]. *Tree Physiol*, 1999, 19(6): 337–347. doi: 10.1093/treephys/19.6.337.
- [19] MÄKELÄ A, VANNINEN P. Vertical structure of Scots pine crowns in different age and size classes [J]. *Trees*, 2001, 15(7): 385–392. doi: 10.1007/s004680100118.
- [20] MACINNIS-NG C, MCCLENAHAN K, EAMUS D. Convergence in hydraulic architecture, water relations and primary productivity amongst habitats and across seasons in Sydney [J]. *Funct Plant Biol*, 2004, 31(5): 429–439. doi: 10.1071/FP03194.
- [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] ZEPPEL M, MACINNIS-NG C, PALMER A, et al. An analysis of the sensitivity of sap flux to soil and plant variables assessed for an Australian woodland using a soil-plant-atmosphere model [J]. *Funct Plant Biol*, 2008, 35(6): 509–520. doi: 10.1071/FP08114.
- [23] BLEBY T M, COLQUHOUN I J, ADAMS M A. Hydraulic traits and water use of *Eucalyptus* on restored versus natural sites in a seasonally dry forest in southwestern Australia [J]. *For Ecol Manag*, 2012, 274: 58–66. doi: 10.1016/j.foreco.2012.02.029.
- [24] EWER B E, MACKAY D S, GOWER S T, et al. Tree species effects on stand transpiration in northern Wisconsin [J]. *Water Resour Res*, 2002, 38(7): 8–1–8–11. doi: 10.1029/2001WR000830.
- [25] PATAKI D E, OREN R, SMITH W K. Sap flux of co-occurring species in a western subalpine forest during seasonal soil drought [J]. *Ecology*, 2000, 81(9): 2557–2566. doi: 10.1890/0012-9658(2000)081[2557: SF OCO]2.0.CO;2.
- [26] WANG H Z, HAN L, ZHOU L Z, et al. Dynamical responses of *Populus euphratica* and *Populus pruinosa* water potential to different depths of groundwater level [J]. *Agri Res Arid Areas*, 2007, 25(5): 125–129.
王海珍, 韩路, 周正立, 等. 胡杨、灰叶胡杨水势对不同地下水位的动态响应 [J]. *干旱地区农业研究*, 2007, 25(5): 125–129.
- [27] BALDOCCHI D D, XU L K. What limits evaporation from Mediterranean oak woodlands: The supply of moisture in the soil, physiological control by plants or the demand by the atmosphere? [J]. *Adv Water Resour*, 2007, 30(10): 2113–2122. doi: 10.1016/j.advwatres.2006.06.013.
- [28] SOBRADO M A, TURNER N C. A comparison of the water relations characteristics of *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolaris* when subjected to water deficits [J]. *Oecologia*, 1983, 58(3): 309–313. doi: 10.1007/BF00385228.
- [29] 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. doi: 10.3969/j.issn.1005–3395.2010.06.002.
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. doi: 10.3969/j.issn.1005–3395.2010.06.002.
- [30] WHITE D A, TURNER N C, GALBRAITH J H. Leaf water relations and stomatal behavior of four allopatric *Eucalyptus* species planted in Mediterranean southwestern Australia [J]. *Tree Physiol*, 2000, 20(17):

- 1157–1165. doi: 10.1093/treephys/20.17.1157.
- [31] REICH P B, HINCKLEY T M. Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species [J]. *Funct Ecol*, 1989, 3(6): 719–726.
- [32] SUN G C, ZHAO P, ZENG X P, et al. Hydraulic responses of stomatal conductance in leaves of successional tree species in subtropical forest to environmental moisture [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, 29(2): 698–705. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.02.018.
- 孙谷畴, 赵平, 曾小平, 等. 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 [J]. *生态学报*, 2009, 29(2): 698–705. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.02.018.
- [33] OREN R, SPERRY J S, KATUL G G, et al. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit [J]. *Plant Cell Environ*, 1999, 22(12): 1515–1526. doi: 10.1046/j.1365-3040.1999.00513.x.
- [34] HU Y T, ZHAO P, NIU J F, et al. Characteristics of canopy stomatal conductance in plantations of three re-vegetation tree species and its sensitivity to environmental factors [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2015, 26(9): 2623–2631.
- 胡彦婷, 赵平, 牛俊峰, 等. 三种植被恢复树种的冠层气孔导度特征及其对环境因子的敏感性 [J]. *应用生态学报*, 2015, 26(9): 2623–2631.
- [35] TURNER N C, SCHULZE E D, GOLLAN T. The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content: I. Species comparisons at high soil water contents [J]. *Oecologia*, 1984, 63(3): 338–342. doi: 10.1007/BF00390662.
- [36] BUCCI S J, SCHOLZ F G, GOLDSTEIN G, et al. Soil water availability and rooting depth as determinants of hydraulic architecture of Patagonian woody species [J]. *Oecologia*, 2009, 160(4): 631–641. doi: 10.1007/s00442-009-1331-z.
- [37] ADDINGTON R N, MITCHELL R J, OREN R, et al. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in *Pinus palustris* [J]. *Tree Physiol*, 2004, 24(5): 561–569. doi: 10.1093/treephys/24.5.561.
- [38] ZHOU C M, ZHAO P, NI G Y, et al. Water recharge through nighttime stem sap flow of *Schima superba* in Guangzhou region of Guangdong Province, south China: Affecting factors and contribution to transpiration [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2012, 23(7): 1751–1757.
- 周翠鸣, 赵平, 倪广艳, 等. 广州地区荷木夜间树干液流补水的影响因子及其对蒸腾的贡献 [J]. *应用生态学报*, 2012, 23(7): 1751–1757.