



热带亚热带森林乔木的径向生长速率与功能性状的相关性

张军, 黄佳莉, 万春燕, 张峰, 余俊瑞, 王宏翔, 朱师丹

引用本文:

张军, 黄佳莉, 万春燕, 等. 热带亚热带森林乔木的径向生长速率与功能性状的相关性[J]. 热带亚热带植物学报, 2025, 33(2): 121–130.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4869>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同原生境的6种棕榈科植物叶片水力性状的对比研究

Comparative Studies on Leaf Hydraulic Traits of Six Palm (Arecaceae) Species Originally Distributed in Different Habitats

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 472–478 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4199>

南亚热带森林2种菌根类型树木水分传导和养分利用策略的对比研究

Comparison Studies on Water Transport and Nutrient Acquisition of Trees with Different Mycorrhiza Types in Subtropical Forest

热带亚热带植物学报. 2021, 29(6): 589–596 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4385>

鼎湖山锥栗木质部形成及其对气候的响应

Xylem Formation and Response to Climate of *Castanea henryi* in Dinghushan Mountain

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 445–454 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4204>

黔中喀斯特9种木质藤本叶功能性状研究

Studies on Leaf Functional Traits of Nine Woody Lianas in the Karst Area of Central Guizhou Province

热带亚热带植物学报. 2021, 29(5): 455–464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4328>

华南地区亚热带树木叶面积指数的高光谱反演研究

Hyperspectral Inversion of Leaf Area Index of Subtropical Vegetation in South China

热带亚热带植物学报. 2018, 26(4): 323–334 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3840>

向下翻页, 浏览PDF全文

热带亚热带森林乔木的径向生长速率与功能性状的相关性

张军, 黄佳莉, 万春燕, 张峰, 余俊瑞, 王宏翔, 朱师丹*

(广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 广西高校亚热带人工林培育与利用重点实验室, 南宁 530004)

摘要: 阐明树木功能性状与生长的相关性有助于预测气候变化背景下树种的生长动态。该研究在 3 个典型的热带亚热带森林样地共测定 56 种优势乔木树种的枝条抗栓塞能力(P_{50})、导水率(k_s)、木材密度(WD)、比叶面积(SLA)和导管解剖特征等性状, 同时, 基于群落学调查数据分别计算大径级(DBH ≥ 15 cm)、小径级(5~15 cm)和不区分径级(≥ 5 cm)的胸径生长速率(DGR), 分析了性状与 DGR 间的相关关系。结果表明, 不同径级乔木种的 DGR 与 k_s 均显著正相关, 但与 SLA、 P_{50} 和导管特征等性状均不相关。小径级树种的 WD 与 DGR 负相关, 而大径级树种的 WD 与 DGR 不相关。该研究表明相较于经济学性状, 木质部导水率能更好地预测热带亚热带森林乔木的生长速率。

关键词: 木质部解剖; 水力效率; 栓塞抗性; 生长速率; 木材密度; 比叶面积

doi: 10.11926/jtsb.4869

CSTR:32235.14.jtsb.4869

Relationships Between Diametral Growth Rate and Functional Traits of Tree Species in Tropical and Subtropical Forest

ZHANG Jun, HUANG Jiali, WAN Chunyan, ZHANG Feng, YU Junrui, WANG Hongxiang, ZHU Shidan*

(Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, Guangxi Colleges and Universities Key Laboratory for Cultivation and Utilization of Subtropical Forest Plantation, College of Forestry, Guangxi University, Nanning 530004, China)

Abstract: Exploring the correlation between tree functional traits and growth is helpful to predict the growth dynamics of tree species under climate change. A total of 56 dominant tree species were measured in 3 typical tropical and subtropical forest plots, including branch embolism resistance (P_{50}), water conductivity (k_s), wood density (WD), specific leaf area (SLA), and vessel anatomical traits. Diametral growth rate (DGR) of large diameter class (DBH ≥ 15 cm), small diameter class (5–15 cm) and undifferentiated diameter class (≥ 5 cm) were calculated based on community survey data, and the correlation between traits and DGR was analyzed. The results showed that DGR of different diameter classes was positively correlated with k_s , but not with SLA, P_{50} and vessel anatomical traits. WD and DGR with small diameter tree species were negatively correlated, but not with large diameter tree species. Therefore, it was suggested that xylem water conductivity could better predict the growth rate of tropical and subtropical forest trees than economic traits.

Key words: Xylem anatomy; Hydraulic efficiency; Embolism resistances; Growth rate; Wood density; Specific leaf area

收稿日期: 2023-11-05 接受日期: 2024-03-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(32171502)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 32171502).

作者简介: 张军(1995年生), 男, 硕士研究生, 从事植物生理生态研究。E-mail: 1531946372@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhushidan@gxu.edu.cn

植物功能性状指植物在与环境的长期相互作用下, 逐渐进化形成能够适应外界环境的形态结构、生理特征以及物候属性等, 与植物的一系列生态表现密切相关^[1-3]。阐明森林树种生长与功能性状之间的相关关系对预测树种动态和群落功能变化具有重要意义^[4-5]。前期研究表明具有重要生态学意义的经济学性状(如比叶面积和木材密度)不仅简单易测, 而且能够预测树木生长^[6-8]。具有高比叶面积和低木材密度的树种, 往往碳投资成本低, 光合收益高, 因而生长速度较快^[9-10]。但是, 也有部分研究表明经济学性状与热带树种生长的相关性不显著^[11-12]。因此, 阐明性状与树木生长的相关性时要考虑环境条件^[13-14]、树种特征^[15-16]和直接表征植物生理功能的硬性性状^[17]。

树木水力学主要研究木质部水分运输过程及其机理, 是植物生理生态研究的热点内容^[18-19]。树木水力学性状是反映木质部功能的关键生理性状, 主要包括水分运输的效率性和安全性等 2 个方面。边材比导率表征木质部水分运输的效率性, 与导管直径和密度相关, 显著影响叶片蒸腾和光合作用^[20-21]。在干旱胁迫的状态下, 导管会发生栓塞现象, 造成木质部导水率下降; 严重干旱时, 树木会因木质部发生水力失败而死亡^[22]。通常用木质部导水率丧失 50% 的水势表示抗栓塞能力^[23-24]。前期在热带雨林的研究表明生长速率较快的树种具有较大导管直径和较高导水率^[25-26]。在热带季节性森林和温带森林的研究表明生长速率与抗空化能力呈负相关^[11,27], 因为增强木质部抗空化能力是以降低导水率为代价的^[28]。但是在亚热带喀斯特森林的研究表明木质部抗栓塞性越强, 长期生长速率越快^[29], 相似的研究结果在其他亚热带森林和控制试验中也有报道^[27,30], 原因是增加抗栓塞能力可以防止干旱条件下的水力功能障碍, 从而维持正常生长。

在同一森林群落内, 不同大小的个体所处的生境(温度、光照和水分胁迫等)有明显差异^[10]。小径级或下层树种可以通过更大的树冠和更高的比叶面积来增加光照的捕获, 从而增加生长速率; 而大径级个体或冠层树种的叶片光合主要受水分供应限制, 具有较高木质部水分运输效率的树种其生长速率较快^[9-10]。对亚热带雨林 43 种树种的研究表明, 小径级树种的木材密度与生长速率负相关, 但是在径级中则无相关性^[31]。因此, 在分析功能性状与

生长的相关关系时要考虑树种径级的影响。

我国热带和亚热带森林的树种多样性丰富, 是重要的碳库^[32]。在气候变化的背景下, 极端干旱事件的频度和程度均加剧^[33], 严重影响森林树种生长^[18,34]。分析热带和亚热带森林乔木性状-生长的相关性有助于理解树种生长动态, 并应用于相关的生态模型。但是, 系统分析经济学和水力学性状与不同径级树种生长速率之间的相关性研究还很缺乏。因此, 本研究测定热带和亚热带森林样地 56 种代表性乔木种的木质部解剖结构、水力性状、木材密度以及比叶面积等指标。同时根据群落调查数据计算树种不同径级个体的生长速率。通过分析经济学性状和水力学性状与生长速率之间的相关关系, 旨在揭示影响乔木生长的关键性状。本研究提出以下假设: (1) 具有较高导水率、较低抗栓塞能力和木材密度的大径级乔木个体生长速率较快; (2) 具有较高比叶面积的小径级个体生长速率较快。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在 3 个森林样地开展: (1) 广东中部的鼎湖山森林生态系统定位研究站(21°09'21"~21°11'30" N, 112°30'39"~112°33'41" E, DHS), 海拔 220~300 m。属亚热带湿润季风气候, 干湿季明显, 年均温 22.3 °C, 年均降雨量 1 900 mm, 其中 80% 降雨集中在 4 月—9 月^[35], 土壤以赤红壤为主, pH 为 4.0~4.9^[36], 群落类型为亚热带季风常绿阔叶林, 林冠层高约 20~25 m, 优势树种包括木荷(*Schima superba*)、锥栗(*Castanopsis chinensis*)和厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)等^[37-38]; (2) 广西中部的大明山国家级自然保护区固定监测样地(23°30'11"~23°30'15" N, 108°26'28"~108°26'31" E, DMS), 海拔 1 150~1 200 m, 属亚热带湿润山地季风气候, 年均温 15.1 °C, 年均降雨量 2 630 mm。土壤为黄壤, pH 为 3.9^[39], 群落类型为亚热带山地常绿阔叶林, 冠层高 10~15 m, 优势树种包括银木荷(*Schima argentea*)、甜槠(*Castanopsis eyrei*)和水仙柯(*Lithocarpus naiadarum*)等^[37]; (3) 云南南部西双版纳热带植物园沟谷雨林监测样地(21°54'35"~21°55'39" N, 101°16'52"~101°15'55" E, XSBN), 海拔 570 m, 属北热带季风气候, 年均温 21.7 °C, 年均降雨量约 1 560 mm, 降水集中在 5 月—10 月^[42], 土壤以砖红壤为主, pH

为 4.5, 群落类型为热带季节性雨林, 冠层高 20~30 m, 优势树种包括番龙眼(*Pometia pinnata*)、腺叶暗罗(*Monoon simiarum*)和染木树(*Saprosma ternata*)等^[41-42]。

根据监测样地的群落学调查数据, 共选取 56

种代表性的乔木种作为研究材料。这些种隶属于 26 科 49 属, 其中 54 种为常绿种(附表 1)。在雨季中期, 每种乔木种选取 3~5 株健康成熟的个体进行功能性状测定(表 1), 其大小参考样地中该种的平均树高与胸径。

表 1 功能性状及其生态学意义

Table 1 Function traits and its ecological significance

性状 Trait	代码 Code	单位 Unit	生态学意义 Ecological significance
枝条抗栓塞能力 Branch resistance embolism	P_{50}	MPa	木质部导水率损失 50%时的水势值, 反映木质部水力安全性
边材比导率 Sapwood specific conductivity	k_s	kg/(m·s·MPa)	单位茎段边材面积的最大导水率, 反映水分运输的效率性
木材密度 Wood density	WD	g/cm ³	与木材的机械支持和抗性有关
比叶面积 Specific leaf area	SLA	cm ² /g	与叶片构建成本和光合速率有关
导管腔比例 Vessel lumen fraction	V_s	%	导管腔总面积与单位边材横截面积之比, 与水分运输有关
导管壁比例 Vessel wall fraction	V_{wf}	%	导管壁总面积与单位边材横截面积之比, 与机械支持和抗性有关
导管密度 Vessel density	V_d	num./mm ²	单位视野内的导管数量
水力导管直径 Hydraulic vessel diameter	D_h	μm	单位视野内的导管直径的加权平均值, 与水分运输有关
导管壁加固系数 Vessel wall reinforcement coefficient	t/b	—	导管壁厚度(t)与导管腔大小(b)的比值, 与抗栓塞能力有关
胸径生长速率 DBH growth rate	DGR	cm/a	单位时间内胸径(DBH)生长量

1.2 树木生长监测

监测样地每 5 a 进行 1 次群落学调查, 利用胸径尺测量胸径(DBH)>1 cm 的所有个体的 DBH。本研究选择鼎湖山季风常绿阔叶林样地和西双版纳热带季节雨林样地 2010—2015 年, 以及大明山山地常绿阔叶林 2018—2023 年的监测数据进行分析。热带亚热带森林中优势乔木种 DBH<5 cm 的个体数量较少, 故本研究全部选取胸径>5 cm 的乔木进行分析。将 DBH 划分为 3 个径级^[43]: 不区分大小径级(≥5 cm)、小径级(5~15 cm)和大径级(≥15 cm)。胸径生长速率(diametral growth rate, DGR; cm/a)=(DBH₂-DBH₁)/ t , 式中, DBH₁和 DBH₂分别为第 1 和 2 次测量的 DBH 值, t 为时间间隔, 本研究为 5 a。

1.3 木质部水力学结构

凌晨从不同个体上采集 30~40 根成熟健康的阳生长枝条, 用湿纸巾包裹切口端放入黑色塑料袋并编号, 迅速带回实验室。末端放入水槽, 在水下剪掉约 10 cm 长, 罩上黑色塑料带复水 2 h。首先选取 3~5 根枝条用注气法测量最大导管长度^[44]: 长枝条末端施加约 0.2 MPa 的压力, 另一端置于水下, 按照 1 cm 的长度逐次剪短直至切口有水泡连续冒出, 剩下的枝条长度加上 0.5 cm 即为最大导管长度。选择 5 根直径 6~10 mm 的枝条, 长度大于最大导管长度。先在水下将枝条上多余的分支和叶片剪掉并在

切口处滴上 502 胶水后用 Parafilm 封口膜封住切口防止空气进入引发栓塞。再将修整好的枝条末端连接冲洗装置, 在 0.15 MPa 的压力下用 20 mmol/L 的 KCl 溶液冲洗至少 30 min 以完全去除导管中的空气, 然后将冲洗后的枝条连接到装有流量计的水分传导测定装置上(压力梯度为 5 kPa), 最后结合在电脑上安装的流量计分析软件 FlowDDE (v.4.81)和 Flow Plot (v.3.35)读取单位时间通过该枝条的水流量 F (kg/s)。计算枝条最大导水率 $[k_h, \text{kg}/(\text{m}\cdot\text{s}\cdot\text{MPa})]=F/(\text{dp}/\text{dx})$, 式中, dp/dx 指一定长度的枝条承受的压力梯度(MPa/m)。

采用精度为 0.001 mm 游标卡尺测量茎段中部的边材横截面积(A_s, m^2)。边材比导率 $[k_s, \text{kg}/(\text{m}\cdot\text{s}\cdot\text{MPa})]$ 指该茎段单位边材横截面积的导水率, $k_s=k_h/A_s$ 。

采用自然干燥法测定枝条脆弱性曲线^[45]。让枝条在室温(25 ℃)下自然失水, 以获取一系列的水势梯度。测定前, 将整个枝条包裹 2 h, 采用压力室水势仪(PMS, Corvallis, Oregon, USA)测定上下 2 片叶片的水势, 若水势差小于 0.2 MPa 时, 则认为枝条水势与叶片水势平衡。测定枝条的实际导水率(k_i), 再将该枝条冲洗 30 min 后测定最大导水率(k_{max}), 导水率损失百分率(PLC, %)= $100\times(k_{\text{max}}-k_i)/k_{\text{max}}$ 。

用 R 软件中的 fitplc 安装包将木质部水势和相应的 PLC 拟合得到脆弱性曲线^[46], 从而计算出枝条

木质部导水率丧失 50%时的木质部水势(P_{50} , MPa), 代表枝条的抗栓塞能力^[47]。

1.4 比叶面积、木材密度和木质部解剖特征的测定

从每树种的每个个体选取成熟健康阳生叶片 20~30 片放入编号的湿润自封袋中带回实验室, 清除叶表面杂质, 剪掉叶柄后用叶面积仪(Li-3000A, LI-COR, USA)测定叶面积, 然后置于 70 °C 烘箱中烘 48 h, 取出用电子天平称量叶片干重。比叶面积(SLA, cm^2/g)为叶面积与叶干重的比值^[48]。选择 5 cm 茎段, 用雕刻刀剥除树皮, 部分种去除木质部中心的髓。利用排水法测量茎段的体积, 然后在 70 °C 烘箱中烘 72 h 后称量干重。木材密度(WD, g/cm^3)为枝条干重与体积的比值(其中鼎湖山 17 树种的 WD 来源于文献^[49])。

将茎段编号后放入装有 FAA 固定液(70%酒精 90 mL、冰醋酸 5 mL、丙三醇 5 mL)的样本管后再放入冰箱冷藏, 软化时间约为 1 个月。在切片前, 为防止组织变形先使用聚乙烯和乙酸乙酯混合物均匀涂抹切口自然风干^[50], 随后将枝条固定在滑走切片机卡槽上(Leica SM2010 R, Nusslock, Germany)切

取 20~25 μm 厚的切片, 放置载玻片上按压后放入乙酸乙酯浸泡, 当切片上的聚乙烯完全脱落后再用番红(Safranine)和阿利新蓝(Alcian Blue)进行染色, 然后用不同浓度的无水乙醇脱水和 To 型生物制片透明试剂溶解其他杂质, 最后滴上加拿大树脂盖上玻片制作为永久装片, 使用光学显微镜(Leica, DM 3000 LED, Germany)分别在 10、20 和 40 倍镜下随机拍 3~5 张照片。然后用 ImageJ 软件分析并计算导管密度(Vd, $\text{num.}/\text{mm}^2$)和导管直径(d , μm), 水力导管直径(D_h , μm)= $(\Sigma d^4/N)^{1/4}$, 式中, d 为单个导管的直径, N 为视野内的导管数量。

1.5 数据的统计分析

利用 Excel 对 12 个性状数据进行处理, 计算各性状的均值、方差、变异系数等。采用单因素方差分析(ANOVA)比较不同森林类型乔木种的生长速率的差异性; 再对数据进行对数转换后, 利用 Pearson 相关系数分析性状间的相关性; 以上检验均在 $\alpha=0.05$ 水平下分析差异显著性。所有统计分析均在 SPSS 26.0 统计软件中完成, 利用 OriginPro 2023 软件绘图。

表 2 水力性状、经济性状和生长速率的相关性分析

Table 2 Correlation analysis among hydraulic traits, economic traits and growth rate

	DGR			P_{50}	k_s	SLA	WD	V_s	D_h	Vd	Vwff
	DBH ≥ 5 cm	5 cm $\leq$ DBH <15 cm	DBH ≥ 15 cm								
P_{50}	0.20	0.19	0.15								
k_s	0.36**	0.36**	0.32*	0.15							
SLA	-0.08	-0.15	0.07	0.03	0.13						
WD	-0.35**	-0.38**	-0.25	-0.52**	-0.22	0.05					
V_s	-0.14	-0.18	-0.18	-0.30*	0.06	-0.31*	0.11				
D_h	-0.03	-0.08	-0.04	-0.33*	0.04	0.04	0.07	0.10			
Vd	-0.22	-0.29*	-0.20	-0.25	-0.08	-0.38**	0.21	0.85***	-0.20		
Vwff	-0.26	-0.27	-0.21	-0.36**	0.07	-0.06	0.30*	0.76***	-0.27	0.78***	
t/b	-0.04	0.03	-0.03	-0.15	0.16	0.57***	0.21	-0.52**	-0.21	-0.48**	0.07

性状代码见表 1。*: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$ 。

Trait code see Table 1. *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$.

2 结果和分析

2.1 热带亚热带森林乔木的生长速率

本研究中热带亚热带森林乔木生长速率的种间差异显著(图 1: A)。不区分径级(DBH ≥ 5 cm)时, 平均 DGR 为 0.21 cm/a, 其中白楸(*Mallotus paniculatus*)生长最快, 为 0.82 cm/a, 短序润楠(*Machilus breviflora*)生长最慢, 为 0.02 cm/a。小径级(5~15 cm)树种 DGR

为 0.03~0.87 cm/a, 平均为 0.19 cm/a。在 DBH ≥ 15 cm 树种 DGR 为 0.02~0.76 cm/a, 平均 0.25 cm/a。比较不同森林群落, 在 DBH ≥ 5 cm 和 5~15 cm 的径级区间内, 鼎湖山季风常绿阔叶林树种 DGR 显著高于山地常绿阔叶林和热带季节性雨林, 但 DBH ≥ 15 cm 径级区间, 3 个森林群落树种的 DGR 无显著差异。

2.2 性状与生长速率的相关性

从图 2: A~C 可见, 无论是否区分径级, DGR

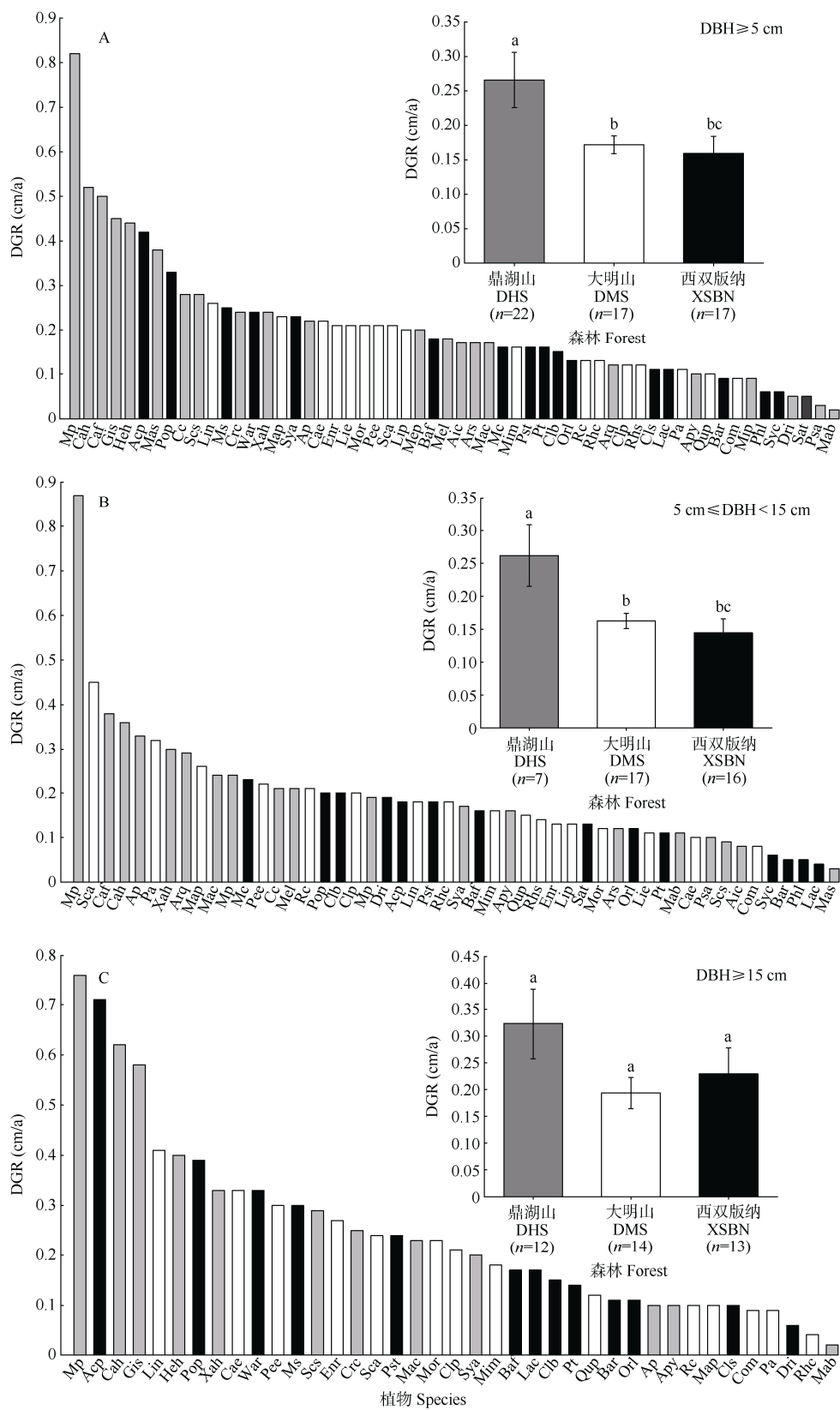


图 1 热带亚热带森林乔木的胸径生长速率(DGR)。物种缩写见附表 1。插图为 3 种森林样地乔木的平均胸径生长速率，柱上不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)。

Fig. 1 Diametral growth rate (DGR) of trees in tropical and subtropical forests. Species abbreviations are shown in Appendix 1. Illustration showed the mean DGR of trees in three forests, and different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level.

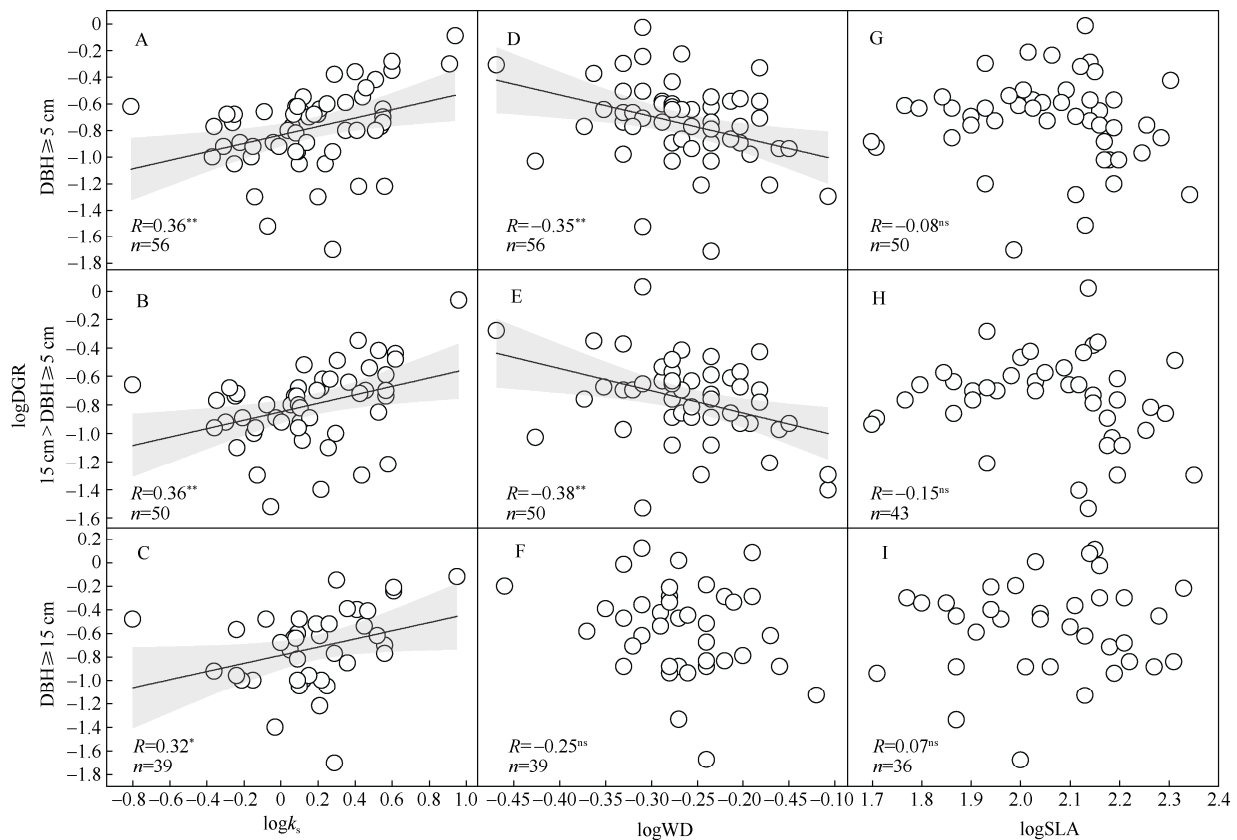


图 2 胸径生长速率(DGR)与边材比导率(k_s)、木材密度(WD)和比叶面积(SLA)的相关关系。A, D, G: DBH ≥ 5 cm; B, E, H: DBH 5~15 cm; C, F, I: DBH ≥ 15 cm; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$; ns: $P > 0.05$ 。

Fig. 2 Relationship between diameter growth rate (DGR) and sapwood specific conductivity (k_s), wood density (WD), and specific leaf area (SLA). A, D, G: DBH ≥ 5 cm; B, E, H: DBH 5~15 cm; C, F, I: DBH ≥ 15 cm; **: $P < 0.01$; *: $P < 0.05$; ns: $P > 0.05$.

与枝条导水率(k_s)均显著正相关, 而与比叶面积(SLA)、抗栓塞能力(P_{50})和木质部解剖结构(V_s 、 D_h 、 V_d 、 V_{wf} 等)均不相关(图 2: G~I; 表 2)。在小径级(5~15 cm)区间, 木材密度(WD)与 DGR 显著负相关(图 2: E), 表明 WD 低的小径级乔木树种具有较高的生长速率。但是在小径级区间(DBH ≥ 15 cm), WD 与 DGR 间无显著相关性(图 2: F)。

3 讨论和结论

3.1 3 种热带亚热带森林乔木不同径级树种生长速率的差异性

本研究结果表明, 在不区分径级(DBH ≥ 5 cm)和小径级(5~15 cm)情况下, 热带亚热带森林乔木树种间生长速率存在显著差异(图 1), 这与在不同森林群落对不同树种生长的研究结果相同^[51], 因为物种的平均生长率可能反映其在资源可利用性方面的差异分布^[52], 但是大明山和西双版纳生长无差异,

可能是因为这 2 个地方云雾较多, 光照时间短, 生长差异不大。其中生长最快的白楸是亚热带季风常绿阔叶林中的先锋树种, 快速生长有利于其在高光环境(林缘、大的林窗)中占据优势。短序润楠是亚热带的山地常绿阔叶林的典型种, 慢速生长策略有利于该种在多云雾、冬季频繁冰冻的山地环境条件下生存。鼎湖山季风常绿阔叶林小径级(5~15 cm)树种的平均 DGR 显著高于其他 2 种森林, 可能原因是由于其林下光环境较好(郁闭度低于其他 2 种森林), 有利于小径级个体的生长。同时与大径级相比, 小径级可能有更高的生长优势。

3.2 水力学性状较经济学性状更能预测树木胸径生长

本研究表明木质部水分运输效率与胸径生长速率间始终呈显著正相关关系。这是因为木质部导水率高的树种能够快速将水分和养分运输到冠层, 为叶片光合蒸腾提供充足的水, 这一方面提高光合速率和加强碳增益^[53], 另一方面也有助于在季节性

干旱时期维持整株水分平衡^[54]。这与前期在热带季雨林以及南亚带人工林开展的研究结果一致^[11,55]。但本研究表明抗栓塞能力与生长速率无显著相关性, 可能是因为水力效率与安全性之间没有显著的权衡关系; 另外, 导管特征(导管直径和导管密度)与生长速率均不相关。生长最快的白楸的水力导管直径(13.22 μm)和导管密度(134.75 num./mm^2)在本研究中只是处于中等水平。对热带亚热带 7 种人工林树种的研究表明生长速率与木质部解剖结构无关^[29], 因为基于导管特征的木质部理论导水率与实际导水率之间有较大差异^[56]。

在小径级区间, 本研究表明生长速率与 WD 显著负相关, 因为 WD 低意味着木材体积建造成本更低, 从而快速增加胸径尺寸^[57-58], 还意味着较多的叶生物量用于光合^[59]。但是与第 1 个假设不一致, 在大径级区间, 生长速率与 WD 不相关。可能对于大径级个体, 木质部水分运输是决定生长的关键。同样对南亚热带 10 种造林树种和 17 种龙脑香科树的研究表明, 木材密度与生长速率也不相关^[12,55]。因为木材密度受水力导管直径、薄壁细胞和导管密度等一系列特征的影响^[11,60], 与水分运输效率之间不具有必然的相关性。

与研究假设不一致, 不论大径级还是小径级树种, SLA 与生长速率均不相关。前人^[10,16,61]也报道 SLA 与大径级树种的生长速率相关性较弱甚至不相关。可能是因为这些树种的生长与树种个体的总叶面积、树型和分支情况等整体特征更相关。值得注意的是, 本研究中小径级的个体 DBH 也大于 5 cm, 株高一般高于 5 m。对于更小的个体(DBH<5cm)或幼苗, 在水分充足和郁闭度更大的中山湿性常绿阔叶林林中, SLA 是其生长速率的预测指标^[62-63]。

综上, 不论径级大小, 热带和亚热带森林乔木木质部导水率始终与生长速率呈显著的相关关系。但木材密度只与小径级树种生长速率相关, 但抗栓塞能力、比叶面积和木质部解剖结构与生长速率均不相关。因此, 木质部水分运输能力能较好地预测热带亚热带森林乔木的生长速率。

致谢 感谢中国科学院鼎湖山森林生态系统定位研究站和西双版纳热带植物园沟谷雨林监测站提供样地和数据支持; 感谢大明山国家级自然保护区提供样地支持; 感谢甘晶僊、王永强、魏阳、黄昶吟、黄冬柳等同学在野外测定、数据处理和分析方面给予的帮助。

参考文献

- [1] HE N P, LIU C C, PIAO S L, et al. Ecosystem traits linking functional traits to macroecology [J]. *Trends Ecol Evol*, 2019, 34(3): 200–210. doi: 10.1016/j.tree.2018.11.004.
- [2] LIU X J, MA K P. Plant functional traits-concepts, applications and future directions [J]. *Sci Sin Vitae*, 2015, 45(4): 325–339. [刘晓明, 马克平. 植物功能性状研究进展 [J]. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325–339. doi: 10.1360/N052014-00244.]
- [3] VIOLLE C, NAVAS M L, VILE D, et al. Let the concept of trait be functional! [J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882–892. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x.
- [4] LIU X J, SWENSON N G, LIN D M, et al. Linking individual-level functional traits to tree growth in a subtropical forest [J]. *Ecology*, 2016, 97(9): 2396–2405. doi: 10.1002/ecy.1445.
- [5] BÁEZ S, HOMEIER J. Functional traits determine tree growth and ecosystem productivity of a tropical montane forest: Insights from a long-term nutrient manipulation experiment [J]. *Glob Change Biol*, 2018, 24(1): 399–409. doi: 10.1111/gcb.13905.
- [6] CHAVE J, COOMES D, JANSEN S, et al. Towards a worldwide wood economics spectrum [J]. *Ecol Lett*, 2009, 12(4): 351–366. doi: 10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x.
- [7] WESTOBY M, FALSTER D S, MOLES A T, et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 125–159. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452.
- [8] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827. doi: 10.1038/nature02403.
- [9] YAN Y M, FAN Z X, FU P L, et al. Size dependent associations between tree diameter growth rates and functional traits in an Asian tropical seasonal rainforest [J]. *Funct Plant Biol*, 2021, 48(2): 231–240. doi: 10.1071/FP20226.
- [10] IIDA Y, POORTER L, STERCK F, et al. Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species [J]. *Ecology*, 2014, 95(2): 353–363. doi: 10.1890/11-2173.1.
- [11] FAN Z X, ZHANG S B, HAO G Y, et al. Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density [J]. *J Ecol*, 2012, 100(3): 732–741. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01939.x.
- [12] ZHANG J L, CAO K F. Stem hydraulics mediates leaf water status, carbon gain, nutrient use efficiencies and plant growth rates across dipterocarp species [J]. *Funct Ecol*, 2009, 23(4): 658–667. doi: 10.

- 1111/j.1365-2435.2009.01552.x.
- [13] WRIGHT S J, YAVITT J B, WURZBURGER N, et al. Potassium, phosphorus, or nitrogen limit root allocation, tree growth, or litter production in a lowland tropical forest [J]. *Ecology*, 2011, 92(8): 1616–1625. doi: 10.1890/10-1558.1.
- [14] TSUJINO R, TAKAFUMI H, AGETSUMA N, et al. Variation in tree growth, mortality and recruitment among topographic positions in a warm temperate forest [J]. *J Veg Sci*, 2006, 17(3): 281–290. doi: 10.1111/j.1654-1103.2006.tb02447.x.
- [15] SHEN Y, SANTIAGO L S, SHEN H, et al. Determinants of change in subtropical tree diameter growth with ontogenetic stage [J]. *Oecologia*, 2014, 175(4): 1315–1324. doi: 10.1007/s00442-014-2981-z.
- [16] GIBERT A, GRAY E F, WESTOBY M, et al. On the link between functional traits and growth rate: Meta-analysis shows effects change with plant size, as predicted [J]. *J Ecol*, 2016, 104(5): 1488–1503. doi: 10.1111/1365-2745.12594.
- [17] PAINE C E T, AMISSAH L, AUGÉ H, et al. Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why [J]. *J Ecol*, 2015, 103(4): 978–989. doi: 10.1111/1365-2745.12401.
- [18] ANDEREGG W R L, KLEIN T, BARTLETT M, et al. Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2016, 113(18): 5024–5029. doi: 10.1073/pnas.1525678113.
- [19] CHEN Y J, CHOAT B, STERCK F, et al. Hydraulic prediction of drought-induced plant dieback and top-kill depends on leaf habit and growth form [J]. *Ecol Lett*, 2021, 24(11): 2350–2363. doi: 10.1111/ele.13856.
- [20] LENS F, SPERRY J S, CHRISTMAN M A, et al. Testing hypotheses that link wood anatomy to cavitation resistance and hydraulic conductivity in the genus *Acer* [J]. *New Phytol*, 2011, 190(3): 709–723. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03518.x.
- [21] HE P C, GLEASON S M, WRIGHT I J, et al. Growing-season temperature and precipitation are independent drivers of global variation in xylem hydraulic conductivity [J]. *Glob Change Biol*, 2020, 26(3): 1833–1841. doi: 10.1111/gcb.14929.
- [22] MCDOWELL N, ALLEN C D, ANDERSON-TEIXEIRA K, et al. Drivers and mechanisms of tree mortality in moist tropical forests [J]. *New Phytol*, 2018, 219(3): 851–869. doi: 10.1111/nph.15027.
- [23] CHOAT B, JANSSEN S, BRODRIBB T J, et al. Global convergence in the vulnerability of forests to drought [J]. *Nature*, 2012, 491(7426): 752–755. doi: 10.1038/nature11688.
- [24] TYREE M T, SPERRY J S. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 1989, 40: 19–36. doi: 10.1146/annurev.pp.40.060189.000315.
- [25] POORTER L, CASTILHO C V, SCHIETTI J, et al. Can traits predict individual growth performance? A test in a hyperdiverse tropical forest [J]. *New Phytol*, 2018, 219(1): 109–121. doi: 10.1111/nph.15206.
- [26] HOEBER S, LEUSCHNER C, KÖHLER L, et al. The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate [J]. *For Ecol Manage*, 2014, 330: 126–136. doi: 10.1016/j.foreco.2014.06.039.
- [27] VILLAGRA M, CAMPANELLO P I, MONTTI L, et al. Removal of nutrient limitations in forest gaps enhances growth rate and resistance to cavitation in subtropical canopy tree species differing in shade tolerance [J]. *Tree Physiol*, 2013, 33(3): 285–296. doi: 10.1093/treephys/tpt003.
- [28] POORTER L, MCDONALD I, ALARCÓN A, et al. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species [J]. *New Phytol*, 2010, 185(2): 481–492. doi: 10.1111/j.1469-8137.2009.03092.x.
- [29] HUANG D L, LI Z G, XIANG W, et al. Hydraulic safety predicts long-term growth of economical timber tree species planted in a degraded tropical karst area [J]. *Trees*, 2022, 36(5): 1497–1505. doi: 10.1007/s00468-022-02303-2.
- [30] FICHOT R, BARIGAH T S, CHAMAILLARD S, et al. Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated *Populus deltoides* × *Populus nigra* hybrids [J]. *Plant, Cell Environ*, 2010, 33(9): 1553–1568. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02164.x.
- [31] PRADO-JUNIOR J A, SCHIAVINI I, VALE V S, et al. Functional traits shape size-dependent growth and mortality rates of dry forest tree species [J]. *J Plant Ecol*, 2017, 10(6): 895–906. doi: 10.1093/jpe/rtw103.
- [32] PAN Y D, BIRDSEY R A, FANG J Y, et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests [J]. *Science*, 2011, 333(6045): 988–993. doi: 10.1126/science.1201609.
- [33] ZHOU G Y, HOULTON B Z, WANG W T, et al. Substantial reorganization of China's tropical and subtropical forests: Based on the permanent plots [J]. *Glob Change Biol*, 2014, 20(1): 240–250. doi: 10.1111/gcb.12385.
- [34] ADAMS H D, ZEPPEL M J B, ANDEREGG W R L, et al. A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality [J]. *Nat Ecol Evol*, 2017, 1(9): 1285–1291. doi: 10.1038/s41559-017-0248-x.
- [35] ZHU S D, SONG J J, LI R H, et al. Plant hydraulics and photosynthesis of 34 woody species from different successional stages of subtropical forests [J]. *Plant, Cell Environ*, 2013, 36(4): 879–891. doi:

- 10.1111/pce.12024.
- [36] LUO T, YU F Y, LIAN J Y, et al. Impact of canopy vertical height on leaf functional traits in a lower subtropical evergreen broad-leaved forest of Dinghushan [J]. Biodiv Sci, 2022, 30(5): 21414. [罗恬, 俞方圆, 练琚愉, 等. 冠层垂直高度对植物叶片功能性状的影响: 以鼎湖山亚热带常绿阔叶林为例 [J]. 生物多样性, 2022, 30(5): 21414. doi: 10.17520/biods.2021414.]
- [37] HUANG C Y, ZHANG F, ZHU S D. A comparative analysis of leaf traits in evergreen broadleaved forest tree species from different elevations in lower-subtropical region [J]. J Trop Subtrop Bot, 2024, 32(2): 151–160. [黄昶吟, 张峰, 朱师丹. 亚热带不同海拔常绿阔叶林树种叶性状的比较分析 [J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(2): 151–160. doi: 10.11926/jtsb.4730.]
- [38] ZOU S, ZHOU G Y, ZHANG Q M, et al. Long-term (1992–2015) dynamics of community composition and structure in a monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve [J]. Chin J Plant Ecol, 2018, 42(4): 442–452. [邹顺, 周国逸, 张倩媚, 等. 1992—2015 年鼎湖山季风常绿阔叶林群落结构动态 [J]. 植物生态学报, 2018, 42(4): 442–452. doi: 10.17521/cjpe.2017.0171.]
- [39] WEN Y G, YUAN C A, LI X X, et al. Development of species diversity in vegetation restoration process in mid-mountain region of Damingshan, Guangxi [J]. Acta Phytoecol Sin, 1998, 22(1): 33–40. [温远光, 元昌安, 李信贤, 等. 大明山中山植被恢复过程植物物种多样性的变化 [J]. 植物生态学报, 1998, 22(1): 33–40.]
- [40] FU P L, LIU W J, FAN Z X, et al. Is fog an important water source for woody plants in an Asian tropical karst forest during the dry season? [J]. Ecohydrology, 2016, 9(6): 964–972. doi: 10.1002/eco.1694.
- [41] CHEN Y J, CAO K F, SCHNITZER S A, et al. Water-use advantage for lianas over trees in tropical seasonal forests [J]. New Phytol, 2015, 205(1): 128–136. doi: 10.1111/nph.13036.
- [42] WANG Y Q, SONG H Q, CHEN Y J, et al. Hydraulic determinants of drought-induced tree mortality and changes in tree abundance between two tropical forests with different water availability [J]. Agric For Meteorol, 2023, 331: 109329. doi: 10.1016/j.agrformet.2023.109329.
- [43] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. GB/T 26424—2010 Technical regulations for inventory for forest management planning and design [S]. Beijing: Standards Press of China, 2011. [中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 26424—2010 森林资源规划设计调查技术规程 [S]. 北京: 中国标准出版社, 2011.]
- [44] PEREIRA L, MIRANDA M T, PIRES G S, et al. A semi-automated method for measuring xylem vessel length distribution [J]. Theor Exp Plant Physiol, 2020, 32(4): 331–340. doi: 10.1007/s40626-020-00189-4.
- [45] SANTIAGO L S, DE GUZMAN M E, BARALOTO C, et al. Coordination and trade-offs among hydraulic safety, efficiency and drought avoidance traits in Amazonian rainforest canopy tree species [J]. New Phytol, 2018, 218(3): 1015–1024. doi: 10.1111/nph.15058.
- [46] DUURSMA R A, CHOAT B. Fitple: An R package to fit hydraulic vulnerability curves [J]. J Plant Hydraul, 2017, 4: e-002. doi: 10.20870/jph.2017.e002.
- [47] CHEN Z C, LI S, LUAN J W, et al. Prediction of temperate broadleaf tree species mortality in arid limestone habitats with stomatal safety margins [J]. Tree Physiol, 2019, 39(8): 1428–1437. doi: 10.1093/treephys/tpz045.
- [48] LUO J X, ZANG R G, LI C Y. Physiological and morphological variations of *Picea asperata* populations originating from different altitudes in the mountains of southwestern China [J]. For Ecol Manage, 2006, 221(1/2/3): 285–290. doi: 10.1016/j.foreco.2005.10.004.
- [49] HE P C, LIAN J Y, YE Q, et al. How do functional traits influence tree demographic properties in a subtropical monsoon forest? [J]. Funct Ecol, 2022, 36(12): 3200–3210. doi: 10.1111/1365-2435.14189.
- [50] BARBOSA A C F, PACE M R, WITOVISK L, et al. A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts [J]. IAWA J, 2010, 31(4): 373–383. doi: 10.1163/22941932-90000030.
- [51] CHI X L, TANG Z Y, XIE Z Q, et al. Effects of size, neighbors, and site condition on tree growth in a subtropical evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest, China [J]. Ecol Evol, 2015, 5(22): 5149–5161. doi: 10.1002/ece3.1665.
- [52] CLARK D A, CLARK D B. Getting to the canopy: Tree height growth in a neotropical rain forest [J]. Ecology, 2001, 82(5): 1460–1472. doi: 10.1890/0012-9658(2001)082[1460:GTTCTH]2.0.CO;2.
- [53] SCOFFONI C, CHATELET D S, PASQUET-KOK J, et al. Hydraulic basis for the evolution of photosynthetic productivity [J]. Nat Plants, 2016, 2(6): 16072. doi: 10.1038/nplants.2016.72.
- [54] LIU H, YE Q, GLEASON S M, et al. Weak tradeoff between xylem hydraulic efficiency and safety: Climatic seasonality matters [J]. New Phytol, 2021, 229(3): 1440–1452. doi: 10.1111/nph.16940.
- [55] HUANG D L, XIANG W, LI G Z, et al. Hydraulic architecture and safety margin in ten afforestation species in a lower subtropical region [J]. Chin J Plant Ecol, 2022, 46(5): 602–612. [黄冬柳, 项伟, 李忠国, 等. 亚热带 10 种造林树种的水力结构和水力安全 [J]. 植物生态学报, 2022, 46(5): 602–612. doi: 10.17521/cjpe.2021.0391.]
- [56] ROWLAND L, OLIVEIRA R S, BITTENCOURT P R L, et al. Plant traits controlling growth change in response to a drier climate [J]. New

- Phytol, 2021, 229(3): 1363–1374. doi: 10.1111/nph.16972.
- [57] POORTER L, WRIGHT S J, PAZ H, et al. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests [J]. *Ecology*, 2008, 89(7): 1908–1920. doi: 10.1890/07-0207.1.
- [58] WRIGHT S J, KITAJIMA K, KRAFT N J B, et al. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees [J]. *Ecology*, 2010, 91(12): 3664–3674. doi: 10.1890/09-2335.1.
- [59] WRIGHT I J, ACKERLY D D, BONGERS F, et al. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests [J]. *Ann Bot*, 2007, 99(5): 1003–1015. doi: 10.1093/aob/mcl066.
- [60] RUSSO S E, JENKINS K L, WISER S K, et al. Interspecific relationships among growth, mortality and xylem traits of woody species from New Zealand [J]. *Funct Ecol*, 2010, 24(2): 253–262. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01670.x.
- [61] STERCK F J, BONGERS F. Crown development in tropical rain forest trees: Patterns with tree height and light availability [J]. *J Ecol*, 2001, 89(1): 1–13. doi: 10.1046/j.1365-2745.2001.00525.x.
- [62] QI J H, FAN Z X, FU P L, et al. Differential determinants of growth rates in subtropical evergreen and deciduous juvenile trees: Carbon gain, hydraulics and nutrient-use efficiencies [J]. *Tree Physiol*, 2021, 41(1): 12–23. doi: 10.1093/treephys/tpaa131.
- [63] WRIGHT I J, WESTOBY M. Differences in seedling growth behaviour among species: Trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients [J]. *J Ecol*, 1999, 87(1): 85–97. doi: 10.1046/j.1365-2745.1999.00330.x.
- 附表 1 本研究 57 种森林乔木的基本信息
http://jtsb.ijournals.cn/ajax/common/download_attache_file.aspx?seq_id=20231105212608005&file_no