

马占相思(*Acacia mangium*) 树干液流密度和整树蒸腾的个体差异

赵 平,饶兴权,马 玲,蔡锡安,曾小平

(中国科学院华南植物园,广州 510650)

摘要:利用 Granier 热消散探针观测了华南丘陵地区马占相思人工林(18a 树龄)的树干液流(Sap Flow)。日变化的观测结果显示,不同大小胸径的 14 株样树液流密度(J_s)个体间的差别较大(CV:36.42%~80.80%),日间最大液流密度从最高的 80.05 ($\text{gH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)到最低的 11.25 ($\text{gH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$),差异显著。液流密度的个体差异与树形的大小并不显著相关($p > 0.24$),即液流密度的大小不是与树木形态相关联的固有特征。然而,树木胸径的大小却是影响液流随时间变化的重要因子。树形较大的树木日总液流量(E_t , $\text{kgH}_2\text{O tree}^{-1} \text{d}^{-1}$)较高,但中等大小的树木却具有较高的单位基面积日液流量(E_s , $\text{kgH}_2\text{O dm}^{-2} \text{d}^{-1}$),发现,单位基面积的日流量最大值并不出现在胸径最大的树木,而出现在胸径稍小的树木,意味着后者对自身结构的水分利用效率较高。由液流密度计算的整树蒸腾,个体间差异也比较大(3.35~72.42 $\text{kgH}_2\text{O tree}^{-1} \text{d}^{-1}$),且与胸径以幂函数的形式呈现正相关($p < 0.001$)。尽管整树蒸腾在个体之间的差别较大,但随时间的变化规律却是一致的,整树蒸腾的变化格型基本上受环境因子的控制。以液流反映马占相思的蒸腾与冠层的实际蒸腾存在明显的时滞,14 株样树的液流变化比光合有效辐射滞后 40min 至 110min,相关分析显示,时滞的长短与树木的胸径、高度、边材面积和冠幅均不呈现明显的相关性($p > 0.36$)。

关键词:液流密度;整树蒸腾;胸径;时滞;马占相思

文章编号:1000-0933(2006)12-4050-09 中图分类号:Q948.11;S718 文献标识码:A

The variations of sap flux density and whole-tree transpiration across individuals of *Acacia mangium*

ZHAO Ping, RAO Xing-Quan, MA Ling, CAI Xi-An, ZENG Xiao-Ping (South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(12): 4050~4058.

Abstract: The Granier's probes were applied to monitor the sap flow of an 18-year old *Acacia mangium* forest stand in a typical hilly land of South China. Diurnal courses of sap flux density (J_s) of 14 sample trees with different diameter at breast (DBH) showed significant differences across individuals (CV:36.42%~80.80%). The maximum J_s ranged from the highest of 80.05 $\text{gH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to the lowest of 11.25 $\text{gH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Meanwhile the individual variations of J_s did not present a significant correlation with tree sizes ($p > 0.24$), suggesting that the J_s magnitude be not an intrinsic character associated with tree morphology. However, the tree size would be an important factor affecting the temporal change of J_s . Although generally a larger tree tends to have a higher total daily sap flow (E_t , $\text{kgH}_2\text{O tree}^{-1} \text{d}^{-1}$), the highest sap flow calculated from basal area (E_s , $\text{kgH}_2\text{O dm}^{-2} \text{d}^{-1}$) was not found in the tree with the largest DBH, but in those with slightly smaller DBH class, suggesting that

基金项目:国家杰出青年科学基金资助项目(B类)(30428022);国家自然科学基金面上资助项目(30270239);广东省自然科学基金面上资助项目(031265);中国科学院知识创新工程资助项目(KSCX2-SW-133);华南植物研究所知识创新基金资助项目(2002-2110)

收稿日期:2005-08-16;**修订日期:**2005-12-20

作者简介:赵平(1963~),男,广东廉江人,博士,研究员,主要从事植物生理生态学研究。

Foundation item: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30428022, 30270239); Provincial Nature Science Foundation of Guangdong (No. 031265); Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-SW-133, KZCX-SW-01-01B-05); Knowledge Innovation Program of South China Institute of Botany (No. 2002-2110)

Received date: 2005-08-16; **Accepted date:** 2005-12-20

Biography: ZHAO Ping, Ph. D., Professor, mainly engaged in plant ecophysiology.

medium-sized trees utilize their structure more efficiently in regard to water usage. The whole-tree transpiration calculated from Js also varied significantly across the individuals ($3.35 \sim 72.42 \text{ kg H}_2\text{O tree}^{-1} \text{ d}^{-1}$), and was positively correlated with tree DBH in a form of power function ($p < 0.001$). The results indicated that tree size, population and community characteristics played important roles in measuring stand transpiration using the sap flow system. In spite of the obvious discrepancy among the examined trees, the whole-tree transpiration rate showed similar changing trends which mainly followed the change of climatic factors. A distinct time lag of sap flow behind the actual canopy transpiration, here refers to the photosynthetically active radiation, was found in *A. mangium* spanning from 40 to 110 minutes among the 14 sample trees. No significant correlation was found between the time lag and DBH, tree height as well as canopy size ($p > 0.36$). After 20 years growth the *A. mangium* forest, though cultivated, not only showed obvious heterogeneity in both structure and size, but also in the functional aspect (whole-tree transpiration) among individuals. The Granier's sap flow measurement system was proven to be a suitable approach in monitoring whole-tree transpiration as well as the canopy water flux of man-made forest on the hilly lands of South China.

Key words: sap flux density; whole-tree transpiration; DBH; time lag; *Acacia mangium*

森林在集水区生态系统管理中的重要作用是毫无疑问的,它能有效地控制水土流失^[1,2],尤其是在降雨强烈的华南丘陵地区,森林的作用更加明显。20世纪70年代以来,人们在华南地区引种以马占相思(*Acacia mangium*)为主的绿化树种,大面积种植人工森林以恢复退化的丘陵荒坡^[2,3]。由于植物的水分利用效率对维持高的生长速率至关重要,生长快和树形高大的马占相思必须具备有效的机制从土壤吸收足够的水分,并经树干不受阻断地输送至树冠,才能维持叶片的膨胀状态,以保证较高的光合速率。马占相思林是华南丘陵地区的主要林型,研究整树和林段蒸腾随时间变化的动态,有助于阐明马占相思的生理生态行为与森林生态系统功能稳定性的关系,对了解该地区的水量平衡,意义是显而易见的。为实现此目的,需要对马占相思的水分利用进行长时间的连续性观测,树干液流(Sap Flow)测定技术的应用为此提供了可能,该系统可长期、连续和较准确地监测树木的水分蒸腾,测定森林冠层的水汽通量^[1,4~9]。近年来,我国学者越来越认识到 Sap Flow 测定技术在森林水分循环研究中的重要性和优点,并开展相关的研究^[7~11]。2003年8月,在中国科学院鹤山丘陵综合试验站建立了马占相思人工林 Sap Flow 观测场,运用 Granier 热消散探针代表代表性样树的 Sap Flow 进行长期的观测实验,同步监测影响 Sap Flow 的林内土壤水分和冠层气候因子的变化,取得较好的观测结果^[10,11]。Sap Flow 测定值经尺度扩展可以计算整树和林段的蒸腾,而树木的形态和环境条件引起 Sap Flow 个体间的差异在尺度转换的过程中容易产生误差^[1,12,13]。因此,本研究的目的是利用 Sap Flow 观测数据,分析马占相思树木形态与 Sap Flow 个体间差异的关系,以及这些差异在不同环境条件下的规律性,因为环境因子的变化会改变树木在森林群落中的水文状态,影响森林生态系统的水分循环。

2 材料与方法

野外观测实验安排在中国科学院鹤山丘陵综合试验站内进行,该站的自然条件见曾小平等^[3]。在定位站的永久试验区内选择“林-果-草-渔”农林复合生态系统的一片成熟(18年树龄)马占相思林作为观测样地,该林属人工种植,种植规格 3m × 3m,乔木层由单一树种马占相思组成,与其他子系统构成一个完整的、具有良好生态功能的丘陵集水区生态单元,生长于山腰至山顶的马占相思林,能有效地控制山坡下半段果园和坡底鱼塘的水土流失^[2]。在同一个坡面选择生境条件比较一致的 14 株不同胸径(DBH, 0.13 ~ 0.38m)的样树,样树个体之间的相互干扰较少。在树干胸高处(1.3m)上下相隔 10 ~ 15cm 安装由一对特制热电偶组成的 Granier 热消散探针,上方为加热探针,下方探针不加热,通过记录两探针之间温度差的变化,可测定树木木质部的液流密度。Granier 探针的制备、工作原理、安装、树形特征(如胸径、边材面积等)的测定、以及整树蒸腾的计算方法,在本文引用的参考文献中已有详细的描述^[4,8~11]。

Sap Flow 观测系统由 Granier 探针、恒电流源控制板、稳压充电器、13 伏充电电池和数据采集仪组成,用四芯屏蔽电缆将探针、电源板和数据采集仪相连接。安装完毕并启动后,观测系统按预先设置的要求,长期、连续地自动监测所需要的观测指标。观测频度设置为每 30s 测读 1 次,每隔 10min 进行平均,数据存储于数据采

集仪的内存里,定期(7d左右)下载数据以清空内存,并检查探针和其他环境因子传感器的运作情况。Granier 探针读取的温差值是毫伏数据,需要借助 Granier 经验公式进行换算: $J_s = 119 \times 10^{-6} \left(\frac{T_m - T}{T} \right)^{1.231}$, 其中 J_s 为瞬时液流密度(sap flux density) ($\text{gH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$), T_m 为昼夜最大温差; T 为瞬时温差^[4,8,9]。本实验采用美国 Duke 大学环境学院植物生理生态实验室开发的 Basliner 3.0 应用软件,计算其瞬时液流密度值 J_s 。

利用数据采集仪的功能特点,同时连接能自动感应环境因子变化的传感器,与树干液流的测定同步监测森林冠层上方光合有效辐射(PAR)、气温(T)、空气相对湿度(RH, %) (各2套)和林内土壤30cm处的土壤含水量($\text{m}^3 \text{m}^{-3}$) (3套),数据以对应的单位格式直接读出,空气水蒸汽压亏缺(D , kPa)由气温和湿度则经如下公式求出:

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

式中,常数 a , b , c 分别为 0.611kPa, 17.502 和 240.97^[14]。

本文的研究内容是一项有关马占相思人工林冠层水分通量长期性研究计划的一部分,该项工作于 2003 年 8 月启动,观测一直延续至今,本论文的分析结果取自 2004 年 7 月间的观测数据。7 月份是每年雨水较大的月份,土壤水分供应充足(24.17% \pm 4.96%),可以忽略土壤水分条件对树木个体蒸腾造成的差异。

3 结果与讨论

3.1 马占相思液流的日变化及树木个体之间的差异

根据实际测定,样地内的马占相思边材厚度一般在 1.5~3.0cm 之间,超过 3.0cm 的个体较少。本项研究采用的 Granier 热消散探针长 2cm,所测出的液流密度是线平均值(有别于热脉冲测定系统的点平均值)^[8,9],探针基本上能整合马占相思液流密度随边材厚度变化而可能出现的变异(即液流密度在边材内的径向变化),测定值反映的是平均液流密度。图 1 所示的是 14 株马占相思样树的液流密度、个体间差异和同步记录的环境因子的日变化,从图中可看出,大多数树木的液流在 6:00 时左右就已启动,主要随光辐射、空气水蒸汽压亏缺等环境因子的变化而变动。由于当日无降雨,一天内土壤含水量没发生明显变化,可以看出,土壤水分状况对液流日变化的影响有限^[15]。图 1 还显示,上午较早时分,不同个体液流启动的时间有差异,胸径较小的树木的液流启动稍晚,而胸径较大的树木的液流启动相对较早,原因可能是后者体内尤其是树冠储蓄较多的水分,周围的环境条件一旦出现变化,气孔开张即可进行明显的蒸腾活动^[16],引至液流移动。在下午,液流密度较早出现明显下降的是胸径较小的树木。因此,液流在上午启动以及在下午明显下降的迟或早,是反映与树木形态相关的水分活动的日变化特征。选择 8:00、10:00、12:00、14:00、16:00 和 18:00 的液流密度值,分析 14 株样树之间的变异系数(CV),结果分别是 80.80%,36.84%,36.42%,38.67%,38.20%,39.51%,显示个体间的差异

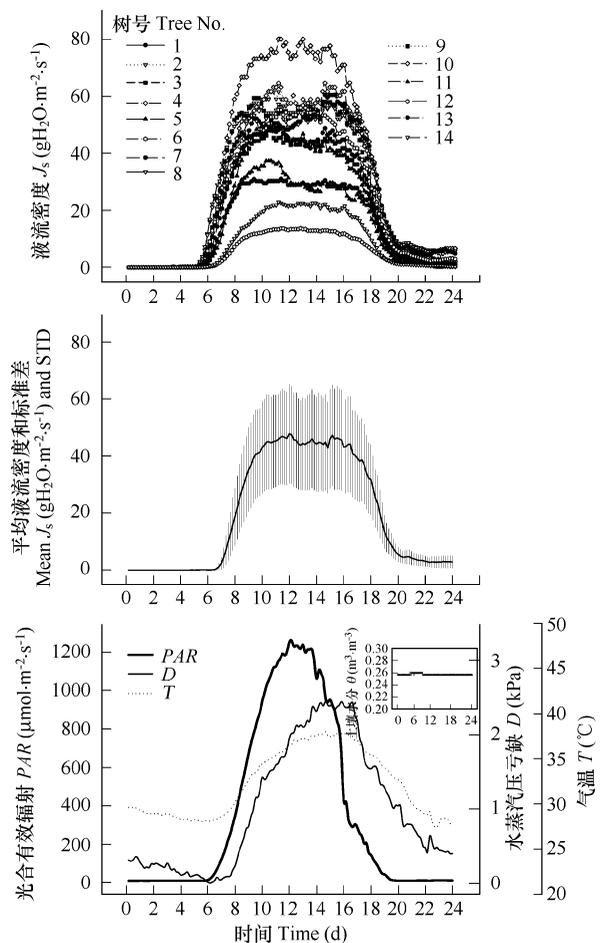


图1 马占相思液流密度(上)、环境因子(下)的日变化(2004年7月1日),树木个体之间液流密度的差异(中)(下图内的小插图显示土壤30cm处水分含量的日变化)

Fig.1 Diurnal courses of sap flow density of *A. mangium* (upper) and environmental factors (lower), individual variation in sap flux density of examined trees (central) (July 1, 2004) (the inserted graphic in the lower shows the daily change of soil moisture in 30cm depth)

明显,尤其是在 8:00 和 18:00,变异系数较大,表明早晚的液流密度差异最显著。由于人工种植的马占相思林树木之间的距离较大,加上已有个别树木枯死,林内个体间的空间较宽,相互干扰较少,树冠彼此产生重叠或者遮荫的影响较弱,树木形态(胸径的大小)是影响液流在上午较早时分起动和下午明显下降的主要因素^[1]。随着时间的推移,液流逐渐增加,日间液流密度最大值出现在中午时分,个体间液流密度最大值的差异也非常明显,从最高的 80.05 ($\text{gH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 到最低的 11.25 ($\text{gH}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$),相差 7 倍(表 1)。进一步分析树木形态对液流密度的影响,分别选择代表液流上升阶段的 9:00、液流达到最大并处于相对平稳阶段的 12:00、液流开始下降的 16:00 14 株样树液流密度值与对应胸径进行相关分析,结果显示无论在那一个时刻,这种相关性都不显著($p > 0.2$) (图 2),即液流密度的大小不是与树木形态相关联的固有特征。

3.2 时滞效应

以液流反映的树木蒸腾往往滞后于树冠的实际蒸腾,即液流的时滞(time lag)现象^[12,16,17]。由于叶片气孔对光辐射最为敏感,把冠层蒸腾与光辐射的时间变化视为同步,从图 1 可看出,液流的变化落后于光辐射,即滞后于冠层实际蒸腾,而水蒸汽压亏缺则落后于液流,表明光辐射对马占相思树干液流变化的影响大于水蒸汽压亏缺。为分析时滞与树形的关系,先确定每株样树的实际时滞。按观测时间顺序,将每株样树的液流密度和对应的光合有效辐射两列数据进行排列,逐次按 10min 进行错位移动(液流密度提前 10min),分析每次错位移动后两列数据的相关关系,当相关系数达到最大值时(图 3),所对应的错位时间即为液流对光合有效辐射的实际时滞。表 2 的结果显示,14 株样树的液流时滞长短不一,由 40min 至 110min 不等。因为每天早上树木蒸腾首先消耗的是体内已有的水分,时滞的长短反映体内组织在夜间补充和储存的水分用于第 2 天上午较早时分进行蒸腾所占的比例。对时滞与树高、胸径、边材面积和冠幅进行相关分析,结果(表 2)显示时滞的长短与树形的大小无关,马占相思液流时滞的这一特点也与液流密度差异与胸径大小的关系不显著是相吻合的。不同树种的时滞,更多地与木质部的结构、树干和冠层的水分储备有关,环境条件和树木个体在群落中所处的地位也可能是影响液流时滞长短的原因,因为这些因素会影响叶片气孔对光辐射响应的快慢。

3.3 树木形态对整树蒸腾的影响

整树的单位时间液流量($\text{gH}_2\text{O s}^{-1}$)可由探针读取的液流密度(J_s)乘以边材面积(A_s)求出^[18],当乘以本研究设定的观测时间 10min,然后逐步累加即可获得树木单日的总液流量(E_t , $\text{kgH}_2\text{O tree}^{-1} \text{d}^{-1}$),基于表 1 的数据,分析树木结构和形态对总液流的影响。从表 1 中不难看出,高大粗壮的树木日总液流量(E_t)较大(如 4 号树的 E_t 最大),但是,以基面积(这里是胸径截面积)计算的日液流量(E_b , $\text{kgH}_2\text{O dm}^{-2} \text{d}^{-1}$),最大值并不出现在最大胸径的树木,而是略小一点的树木(10 号树)。甚至,相对于其它较大的树木而言,较小树木的单位基面积日液流量(E_b)较 E_t 值增高的比例要明显得多,意味着在水分利用方面,中等大小的树木对自身结构的水分利用效率较高,这是由于高大树木需要将光合作用所获取的碳更多地用于支撑结构的投入,以维持正常

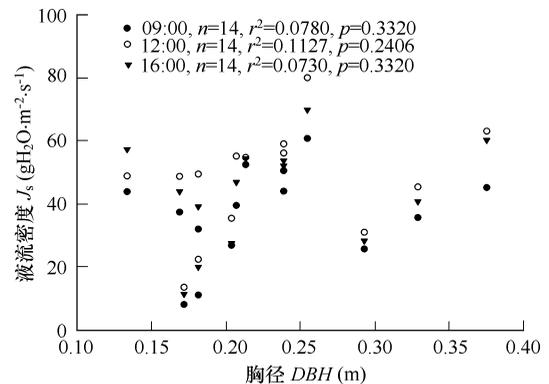


图 2 马占相思液流密度与树木胸径的关系

Fig. 2 Relationship between the sap flow density and tree diameter at breast height

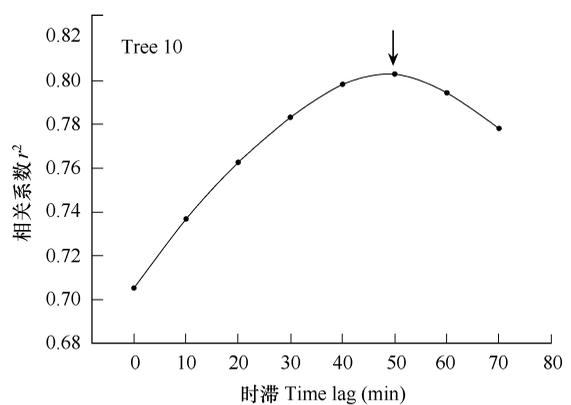


图 3 马占相思树干液流对光辐射的时滞

Fig. 3 Time lag of sap flow in *A. mangium* behind the radiation

的水分和光能利用^[1],同时支撑组织用于纯消耗性呼吸的能量比体形较小的树木要高^[3],因而对自身结构的水分利用效率并不一定是最优。由此可看出,树木形态不仅仅是影响树木液流密度时间变化差异的主要因素,也是总液流量个体间差异的重要因素。分析结果也表明,采用液流测定系统获得的结果可以较准确地分析树木之间总液流量的差异性。

表 1 14 株样树的胸径、基面积和液流特征值

Table 1 The diameter at breast, basal area and sap flow of 14 examined sample trees

树号 Tree No.	胸径 DBH(m)	边材面积 A_s (m ²)	基面积 Basal area (dm ²)	液流密度最大值 J_{max} (gH ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	日总液流量 E_t (kgH ₂ O tree ⁻¹ d ⁻¹)	单位基面积日液流量 E_s (kgH ₂ O dm ⁻² d ⁻¹)
1	0.29	0.0201	6.74	31.0765	23.23	3.45
2	0.24	0.0137	4.48	61.6280	31.00	6.92
3	0.33	0.0248	8.50	49.0976	41.24	4.85
4	0.38	0.0316	11.05	64.5791	72.42	6.55
5	0.18	0.0083	2.59	51.4182	12.92	4.99
6	0.17	0.0075	2.32	13.7223	3.35	1.44
7	0.17	0.0072	2.24	52.1602	12.44	5.55
8	0.24	0.0137	4.48	57.2223	29.36	6.56
9	0.21	0.0111	3.57	59.4099	23.16	6.48
10	0.25	0.0155	5.10	80.0547	41.68	8.18
11	0.20	0.0102	3.26	37.3925	11.84	3.63
12	0.21	0.0105	3.37	56.8140	20.19	6.00
13	0.13	0.0047	1.40	60.4996	9.77	6.96
14	0.18	0.0083	2.59	22.8869	5.85	2.26

表 2 液流时滞与树木形态的关系

Table 2 The time lag of sap flow in relation to tree morphological characteristics

树号 Tree No.	时滞 Time lag (min.)	胸径 DBH(m)	边材面积 A_s (m ²)	树高 Height (m)	冠幅 canopy size (m ²)
1	60	0.29	0.0201	19.3	69.4606
2	60	0.24	0.0137	17.9	43.3540
3	50	0.33	0.0248	22.8	160.9752
4	100	0.38	0.0316	19.5	190.8518
5	50	0.18	0.0083	15.6	32.2327
6	100	0.17	0.0075	14.5	33.4894
7	40	0.17	0.0072	12.0	42.5057
8	70	0.24	0.0137	19.5	34.2119
9	40	0.21	0.0111	18.2	27.8973
10	50	0.25	0.0155	18.7	38.6416
11	20	0.20	0.0102	19.5	18.3783
12	70	0.21	0.0105	20.0	62.1407
13	110	0.13	0.0047	12.0	53.1557
14	80	0.18	0.0083	19.5	22.0540
相关分析结果		$r^2 = 0.0004$	$r^2 = 0.0032$	$r^2 = 0.0680$	$r^2 = 0.0066$
Correlation		$p = 0.9437$	$p = 0.846$	$p = 0.3649$	$p = 0.782$

植物根系吸收土壤中的水分,经树干被输送到冠层,其中约 95 % 的水分通过叶片的蒸腾作用散失到大气中^[19],表 1 的总液流量可被看作树冠的总蒸腾。被观测的 14 株样树中,单日(2004 年 7 月 1 日)整树蒸腾从最小的 3.35(kgH₂O tree⁻¹ d⁻¹)到最大 72.42(kgH₂O tree⁻¹ d⁻¹),相差近 22 倍,反映了不同大小的树木个体在群落中对水分利用的差异、贡献和在群落中的功能地位。胸径较大的树木具有较高的整树蒸腾,很大程度上归

由于它的边材面积大而总液流量高,同时,高大树木也由于它在森林中占据空间优势,比其他个体从环境中获得较多的资源,这些条件保证了高大树木具有较高的液流量^[20]。采取与图 2 相类似的分析方法,分析整树蒸腾与胸径的关系,结果显示(图 4),不同时刻整树蒸腾随胸径的加大而增加,两者的相关关系极显著($p < 0.001$)。与液流密度不同,整树蒸腾受树木胸径大小的影响较大,即胸径的大小是影响整树蒸腾的主要树形特征。同时树木个体对整个林段水分蒸腾的贡献是不成比例的,因为整树蒸腾与胸径是以幂函数的形式相关联。

为了解在一段较长时间内马占相思整树蒸腾的动态变化,选取 2004 年 7 月 1~10 日的观测数据,计算整树蒸腾,图 5 显示其中的 4 号、7 号和 8 号树整树蒸腾的

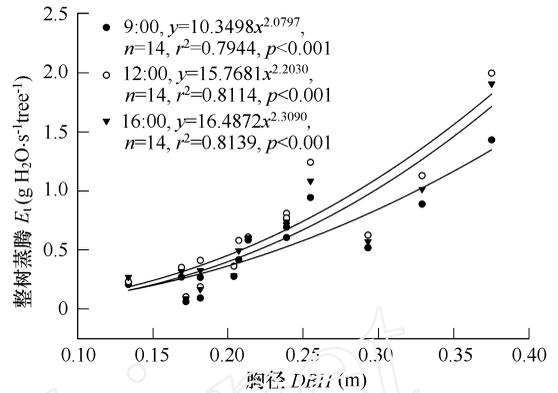


图 4 马占相思整树蒸腾与胸径的相关关系

Fig. 4 Whole-transpiration of *A. mangium* in correlation with diameter at breast

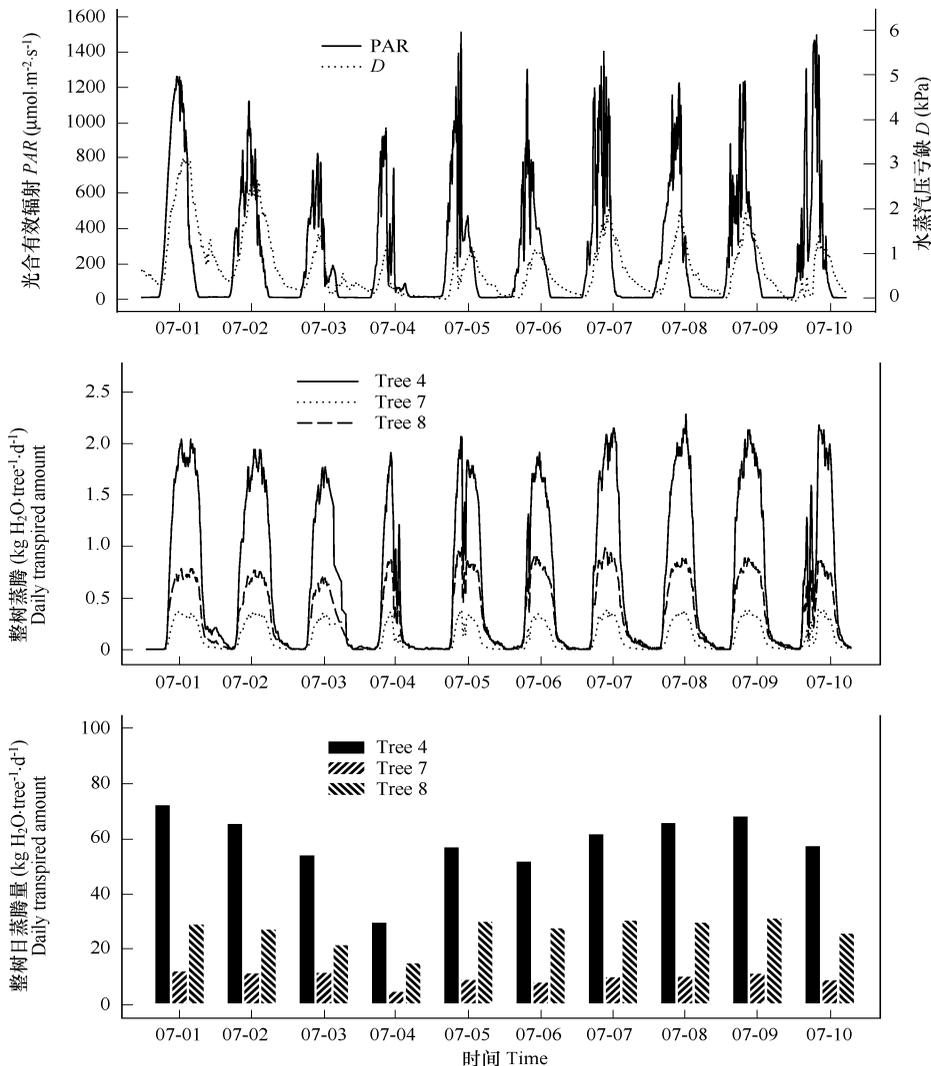


图 5 3 株不同胸径大小的马占相思整树蒸腾日变化、日蒸腾量、光合有效辐射和水蒸汽压亏缺(2004 年 7 月 1~10 日)

Fig. 5 Daily whole-tree transpiration, daily transpired amount of water, photosynthetically active radiation and vapor pressure deficit during the period of July 1~10, 2004

变化动态。不同胸径大小的树木,整树的日蒸腾量差异也非常大,其中胸径最大的4号树在10d期间,最大日蒸腾量可达72.51kg,而其中胸径最小的7号树在同一天只有12.43kg,3株样树10d的平均日蒸腾量分别为59.37kg、9.99kg和27.07kg,10d的总蒸腾量则分别是593.7531kg,99.9148kg,270.7652kg。无论是瞬时变化值、平均值还是10d的总蒸腾量,个体之间的差异是非常明显的。即使是同一株树,不同日期的日蒸腾量也有比较明显的差异,完全取决于环境条件的变化。尽管不同树木之间存在差异,但同一株树,不同日期的日变化趋势、变化幅度和格型却是相似的,与环境因子的变化基本上保持一致。

3.4 对光辐射和水蒸汽压亏缺响应的差异

光辐射和水蒸汽压亏缺是树木冠层蒸腾的主要驱动力,尽管有些研究认为,光辐射对气孔导度具有直接或间接的正效应,树木的蒸腾随辐射的上升而增高,水蒸汽压亏缺对液流的影响也是正效应^[21],但也有不少研究结果表明,气孔导度随水蒸汽压亏缺的明显增加而呈现自然对数的形式下降,逐渐降低蒸腾^[13,22,23]。蒸腾对环境驱动因子响应的研究结果之所以有这么大的差别,是因为两因子对植物的水分利用同时产生效应,单因子分析难以准确地反映他们的真实关系。树木整树蒸腾显然与光辐射和水蒸汽压亏缺呈现紧密的相关关系,两因子不同时间的变化直接反映在整树蒸腾的差异上,但是要清楚地区分两环境变量对整树蒸腾影响的贡献通常是比较困难的^[24]。从图1中可看出,液流的最大值和光合有效辐射、水蒸汽压亏缺的最大值并不是同时出现,液流稍后于光辐射,而水蒸汽压亏缺明显滞后。将14株样树半小时的液流密度平均值与对应的光合有效辐射、水蒸汽压亏缺绘制散点图,用曲线按时间进程连接平面图上的散点,结果是液流密度与光辐射和水蒸汽压亏缺分别构成一个逆时针和顺时针方向的迟滞圈(hysteresis loop)(图6)。为了较直观反映光合有效辐射和水蒸汽压亏缺对液流影响的效应,采用Meinzer等和O'Brien等的研究方法^[16,25],对水蒸汽压亏缺进行标准化,将7月份每天每一个观测时间点的水蒸汽压亏缺除以同一时刻的光合有效辐射,取自然对数,然后将对应的每株样树的液流密度测定值绘制散点图(图7),所有被测样树的液流密度与标准化的水蒸汽压亏缺构成一个单峰型的分布图。图7的结果显示,液流随着水蒸汽压亏缺逐渐上升而下降是在液流密度初始上升到某一阈值之后才出现,当水蒸汽压亏缺比较低而光合有效辐射逐渐上升时,液流密度与水蒸汽压亏缺呈正相关,当水蒸汽压亏缺上升到某一测定值时(大多数的研究发现该值是1kPa左右^[13,15,21,26]),液流密度与水蒸汽压亏缺呈负相关,蒸腾下降。图7中液流对驱动因子的响应规律与图6中呈现的迟滞圈相结合,比较清楚地描述了三者之间的关系。图7中的点分布比较分散,并不像其他学者曾报道的是一陡峭的单峰^[16],这可能与马占相思液流的时滞有关,被观测的14株样树的液流时滞相差比较大,即树木个体的液流对光辐射和水蒸汽压亏缺的响应存在较大的差异,因而造成图7的点比较分散。

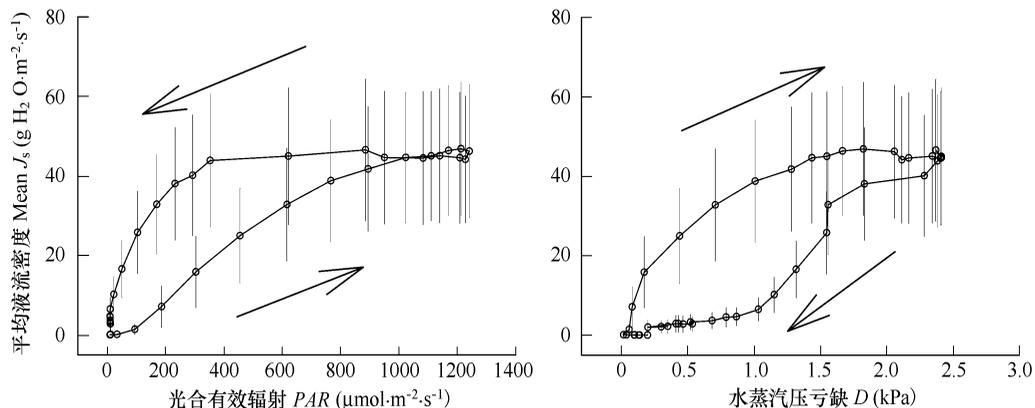


图6 马占相思液流密度(30min的平均值)响应光合有效辐射和水蒸汽压亏缺变化的迟滞效应

Fig. 6 Hysteresis responses of 30min. mean sap flux density of *A. mangium* to photosynthetically active radiation and vapor pressure deficit

图中箭头表示连续观测时间顺序的方向,竖柱为标准差 The arrows represent the consecutive observations in time sequence. The vertical bars are standard deviation

4 小结

观测和分析结果表明,马占相思树干液流密度个体间的差异较大,但与树木胸径大小的关系是随机的,并不显示规律性,而树形只与液流密度的时间变化规律有关。以液流密度计算的整树蒸腾,个体之间的差异不仅明显,而且与树形的大小呈现显著的相关关系,即只有将液流密度测定值扩展到整树蒸腾的尺度水平,才显示树形对蒸腾的影响,说明树木形态大小、种群特征和群落结构对测定森林蒸腾的重要性。通过观测和研究群落中不同分布位置树木的整树蒸腾,有助于如何量化和确定树木的形态和所在的不同层次对林段蒸腾的贡献,尤其是对于种类多样的混交林,能提供估测不同种类对森林水分利用的贡献,了解和确定环境因子如何影响冠层蒸腾的准确信息。尽管本文研究的马占相思林属人工种植,经过近 20a 的生长,不仅结构和树木形态上的异质性较高,在功能上(如整树蒸腾)个体间的分化也已

相当明显。用 Sap Flow 测定系统监测树木的整树蒸腾,能提供树木水分利用和冠层水分通量较精确的瞬时值,是研究树木生理生态特性的有效观测方法,在森林生态系统的水分循环的研究领域具有广阔的应用潜力。

References:

- [1] Jimenez M S, Cermak J, Kucera J, et al. Laurel forest in Tenerife, Canary Islands: the annual course of sap flow in *Laurus* trees and stand. *Journal of Hydrology*, 1996, 183: 307 ~ 321.
- [2] Ding M M, Peng S L, Yu Z Y, et al. Nutrient cycling in a complex ecosystem of forest, orchard, grassland and fish pond in Heshan, Guangdong. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15(Supp. A): 82 ~ 91.
- [3] Zeng X P, Peng S L, Zhao P. Measurement of respiration amount in artificial *Acacia Mangium* forest in a low subtropical hill forest region of Guangdong. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(4): 420 ~ 424.
- [4] Granier A. Evaluation of transpiration in a Douglas fir stand by means of sap flow measurement. *Tree Physiology*, 1987, 3: 309 ~ 320.
- [5] Granier A, Loustau D. Measuring and modeling the transpiration of a maritime pine canopy from sap-flow data. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 71: 61 ~ 81.
- [6] Köstner B, Granier A, Cermak J. Sap flow measurements in forest stands: methods and uncertainties. *Annales des Sciences Forestières*, 1998, 55: 13 ~ 27.
- [7] Wang H T, Ma L Y. Measurement of whole tree's water consumption with thermal dissipation sap flow probe (TDP). *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(6): 661 ~ 667.
- [8] Lu P, Urban L, Zhao P. Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: Theory and Practice. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(6): 631 ~ 646.
- [9] Ma L, Zhao P, Rao X Q, et al. Main determination methods of tree transpiration. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(1): 88 ~ 96.
- [10] Zhao P, Ma L, Sun G C, et al. Combining sap flow measurement-based canopy stomatal conductance and ^{13}C discrimination to estimate forest carbon assimilation. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(18): 2021 ~ 2027.
- [11] Ma L, Zhao P, Rao X Q, et al. Effects of environmental factors on sap flow in *Acacia mangium*. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, (9): 2145 ~ 2151.
- [12] Granier A, Biron P, Lemoine D. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 100: 291 ~ 308.
- [13] Granier A, Bréda N. Modelling canopy conductance and stand transpiration of an oak forest from sap flow measurements. *Annales des Sciences Forestières*, 1996, 53: 537 ~ 546.
- [14] Campbell G S, Norman J M. *An Introduction to Environmental Biophysics*. New York, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1998, 36 ~ 51.
- [15] Schäfer K V R, Oren R, Tenhunen J D. The effect of tree height on crown level stomatal conductance. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23: 365 ~

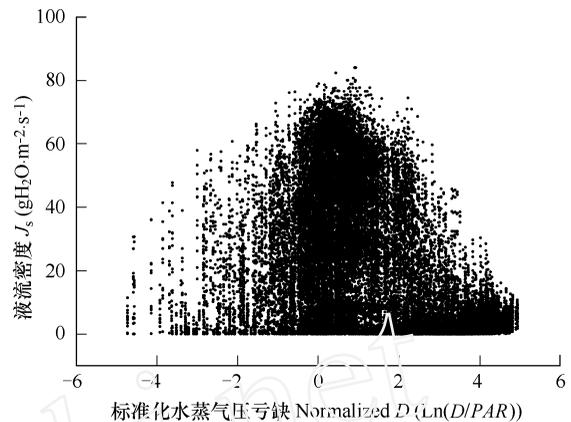


图7 马占相思液流密度与标准蒸气压的关系(2004年7月)

Fig. 7 Sap flux density of *A. mangium* in relation to normalized vapor pressure deficit

图内是所有 14 株样树的液流数据,每一个点代表每株树 10min 的平均液流密度值 Data were obtained from 14 sample trees, each point stands for a 10 min mean from a single tree

375.

- [16] O'Brien J J, Oberbauer S F, Clark D B. Whole tree xylem sap flow response to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27: 551 ~ 567.
- [17] Goldstein G, Andrade J L, Meinzer F C, *et al.* Stem water storage and annual patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, 1998, 21: 397 ~ 406.
- [18] Köstner B, Falge E M, Alsheimer M, Geyer R, Tenhunen J. Estimating tree canopy water use via xylem sap flow in an old Norway spruce forest and comparison with simulation-based canopy transpiration estimates. *Annales des Sciences Forestières*, 1998, 55: 125 ~ 139.
- [19] Kozłowski T T, Pallardy S G. *Physiology of woody plants*. US: Academic Press, 1996. 270 ~ 286.
- [20] Wullschlegel S D, Wilson K B, Hanson P J. Environmental control of whole-plant transpiration, canopy conductance and estimates of the decoupling coefficient for large red maple trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 104: 157 ~ 168.
- [21] Oren R, Pataki D E. Transpiration in response to variation in microclimate and soil moisture in southeastern deciduous forests. *Oecologia*, 2001, 127: 547 ~ 559.
- [22] Monteith J L. A reinterpretation of stomatal response to humidity. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18: 357 ~ 364.
- [23] Whitehead D. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiology*, 1998, 18: 633 ~ 644.
- [24] Baldocchi D D, Vogel C A. Energy and CO₂ flux densities above and below a temperate broad-leaved forest and a boreal pine forest. *Tree Physiology*, 1996, 16: 5 ~ 16.
- [25] Meinzer F C, Goldstein G, Jackson P, *et al.* Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gas species: the influence of boundary layer and hydraulic properties. *Oecologia*, 1995, 101: 514 ~ 522.
- [26] Köstner B, Biron P, Siegwolf R, *et al.* Estimates of water vapor flux and canopy conductance of Scots pine at the tree level utilizing different xylem sap flow methods. *Theoretical and Applied Climatology*, 1996, 53, 105 ~ 113.

参考文献:

- [2] 丁明懋, 彭少麟, 余作岳, 等. 广东鹤山林、果、草、鱼复合生态系统的营养循环. *生态学报*, 1995, 15(增刊 A 辑): 82 ~ 91.
- [3] 曾小平, 彭少麟, 赵平. 广东南亚热带马占相思林呼吸量的测定. *植物生态学报*, 2000, 24(4): 420 ~ 424.
- [7] 王华田, 马履一. 利用热扩式边材液流探针(TDP)测定树木整株蒸腾耗水的研究. *植物生态学报*, 2002, 26(6): 661 ~ 667.
- [8] 陆平, Urban L, 赵平. 应用 Granier 热消散探针(TDP)法测定树木的木质部液流: 理论与实践. *植物学报*, 2004, 46(6): 631 ~ 646.
- [9] 马玲, 赵平, 饶兴权, 等. 乔木蒸腾作用的主要测定方法. *生态学杂志*, 2005, 24(1): 88 ~ 96.
- [11] 马玲, 赵平, 饶兴权, 等. 马占相思树干液流特征及其与环境因子的关系. *生态学报*, 2005, (9): 2145 ~ 2151.