

# 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

孙谷畴, 赵 平\*, 曾小平, 蔡锡安

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

**摘要:**利用 LI-1600 稳态气孔计和 PMS 压力室, 在田间测定了群落演替早期强阳性树种桃金娘 (*Rhodomyrtus tomentosa*) 和三叉苦 (*Evodia lepta*)、偏中性的阳性树种荷木 (*Schima superba*)、群落演替后期的耐荫树种鸭脚木 (*Schefflera octophylla*) 和九节 (*Psychotrie rubra*) 的叶片气孔导度 ( $g_s$ ) 和叶片水势 ( $\Psi_L$ ), 研究不同演替阶段树种的气孔导度对环境水分的响应。结果表明, 早上叶片有较高的  $\Psi_L$ , 随着时间推移  $\Psi_L$  逐渐降低, 与此同时比叶水力导度 ( $K_L$ ) 随  $\Psi_L$  降低而下降, 桃金娘、三叉苦、荷木、鸭脚木和九节水力导度初始最低值时的  $\Psi_L$  分别为  $-1.6$ 、 $-1.42$ 、 $-1.30$ 、 $-0.9$  MPa 和  $-1.05$  MPa。随着  $\Psi_L$  降低, 田间测定的  $g_s$  开始从上午的较低值上升至约中午时的最大值, 随后开始降低, 此时的  $\Psi_L$  分别为  $-1.58$ 、 $-1.52$ 、 $-1.35$ 、 $-1.02$  MPa 和  $-1.0$  MPa。不同植物种类有不同的  $K_L$  初始最低值的  $\Psi_L$  和  $g_s$  达到最大值的  $\Psi_L$ 。但不论何种供试树种,  $K_L$  最低值时的  $\Psi_L$  与  $g_s$  开始从最大值下降时的  $\Psi_L$  相近; 显示  $K_L$  与  $g_s$  在动态变化中存在协调关系。树种间的  $g_s$  和  $K_L$  对  $\Psi_L$  的不同响应显示桃金娘和三叉苦的  $K_L$  最低值时和  $g_s$  开始下降时的  $\Psi_L$  均较鸭脚木和九节对应的  $\Psi_L$  低 ( $p < 0.05$ ), 意味着演替早期树种能在较强水分胁迫下保持较高的气孔导度。这一水力特性保证树种在水分胁迫下维持叶片的光合速率, 有利于其在群落中的生长和优势地位的维护, 而演替后期树种在较高  $\Psi_L$  下气孔关闭, 降低了光合速率。全球变暖和环境进一步干旱可能成为限制亚热带森林植物群落的正向演替进程的潜在因素之一。

**关键词:**亚热带森林; 建群植物; 气孔导度; 水力导度; 叶片水势

文章编号: 1000-0933(2009)02-0698-08 中图分类号: Q142, Q145, Q948, S718.5 文献标识码: A

## Hydraulic responses of stomatal conductance in leaves of successional tree species in subtropical forest to environmental moisture

SUN Gu-Chou, ZHAO Ping\*, ZENG Xiao-Ping, CAI Xi-An

South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(2): 0698 ~ 0705.

**Abstract:** Stomatal conductance ( $g_s$ ) and leaf water potential ( $\Psi_L$ ) were measured *in situ* with LI-1600 porometer and PMS pressure chamber, respectively, to investigate the mechanism involved in the response of stomatal conductance to the changes of environmental water status in leaves of tree species in different successional stages of subtropical forest. Two stronger light-tolerant or early-successional species, *Rhodomyrtus tomentosa* and *Evodia lepta*, one mesophytic-biased sun plant, *Schima superba*, and two shade-tolerant or late-successional species, *Schefflera octophylla* and *Psychotrie rubra* were selected in this study. The results indicated that the leaf hydraulic conductance ( $K_L$ ), namely the leaf specific hydraulic conductance between soil and crown leaves, reduced with the declination of leaf water potential ( $\Psi_L$ ) in all examined species. Corresponding  $\Psi_L$  at the initial minimum values of  $K_L$  was  $-1.60$ ,  $-1.42$ ,  $-1.30$ ,  $-0.9$  and  $-1.05$  MPa for *R. tomentosa*, *E. lepta*, *S. superba*, *S. octophylla* and *P. rubra*, respectively. *In situ*  $g_s$  measurements showed that  $\Psi_L$  at

**基金项目:**国家自然科学基金资助项目(30270239, 30428022, 30770328); 中国科学院知识创新重要方向资助项目(KSCX2-SW-133); 广东省自然科学基金资助项目(031265, 07006917)

收稿日期: 2007-09-25; 修订日期: 2007-11-14

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

the initial time of stomatal closure, which referred to the  $\Psi_L$  point when  $g_s$  started to decline, was  $-1.58$ ,  $-1.52$ ,  $-1.35$ ,  $-1.02$  MPa and  $-1.0$  MPa in the above mentioned species, respectively. The results may allow us to infer a linkage between diurnal changes in  $K_L$  and  $g_s$ . The observed trends in  $g_s$  and  $K_L$  in response to the change of  $\Psi_L$  across the successional species suggest that the early - successional species, *R. tomentosa* and *E. leptota*, were capable of maintaining high stomatal conductance at more negative  $\Psi_L$  under water stress. This hydraulic property may allow these species to photosynthesize and maintain dominantly under higher water stress conditions. However, higher  $\Psi_L$  would trigger stomatal closure and reduction of photosynthesis in the late-successional species, *S. octophylla* and *P. rubra*, which may be one of the potential factors affecting the general trend of forest succession in subtropics if environment becomes drier caused by climatic warming.

**Key Words:** subtropical forest; dominant species; stomatal conductance; hydraulic conductance; leaf water potential

植物动态地调节土壤-植物体内水力系统的输水能力,源源不断地供给叶片足够的水分以平衡蒸腾作用的失水,气孔则在调节植物水分状况中起着关键的作用,如果气孔对供水和蒸腾需水之间的平衡不能敏感地作出适时反应,植物可能出现严重脱水或木质部导管的空穴化,致使整个水力系统丧失功能。全球气候变暖的条件下,叶片/空气水汽压亏缺( $D$ )的增高使大多数植物叶片的气孔导度降低,这是普遍的现象。气孔导度( $g_s$ )降低会限制叶片的蒸腾速率和叶片内部  $CO_2$  的供给,降低叶片的同化速率,影响植物的能量平衡。 $D$  的升高增大了叶片蒸腾速率和降低叶片水势( $\Psi_L$ )。已有的研究工作证明,气孔对叶片水分状况的响应受到来自上升液流传输的根部化学信息的调节<sup>[1]</sup>,实验结果亦证明气孔能感应叶片水势的变化<sup>[2]</sup>,当叶片水势降至某一阈值则引起气孔关闭,避免叶片水力导度( $K_L$ )的持续降低和出现木质部导管的空穴化<sup>[3]</sup>。叶片水力导度是指土壤与植物冠层单位叶面积水分传输的能力。Woodruff 等<sup>[4]</sup>认为田间叶片气孔导度和叶片水势之间没有单一的关系,气孔的动态受植物叶片水力导度的调节,并证明花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)针叶导管的空穴化和修复反映每天叶片水力导度的波动性。日变化中  $g_s$  与  $K_L$  关系密切<sup>[5]</sup>,不同植物种类的气孔对水力的响应不同。

亚热带森林群落的演替经历从以阳生植物为主的针阔叶混交林或常绿阔叶林过渡到以中生植物为主的常绿阔叶林的中生群落、最终发展到以耐阴植物为主的演替后期群落<sup>[6]</sup>。不同演替阶段的植物气孔对水力的响应如何?这一反应如何反映它们对环境水分状况变化的适应?随着全球气候变暖,地表水分蒸散大,土壤变得干旱,水分供应不足造成植物的水分胁迫。较耐旱的演替早期阶段的树种可能比耐荫或对干旱敏感的群落演替后期树种具有更大的优势,对水分胁迫的不同反应可能改变树种间的竞争模式,影响植物群落演替的趋势。研究树种的气孔对环境水分的水力响应,有助于阐明不同演替阶段树种对环境水分变化的适应,以及气候变化可能对亚热带森林群落演替趋向的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料

测试植物种类包括生长在开阔地的群落演替早期的强阳生性树种桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)和三叉苦(*Evodia leptota*),偏中性的阳生树种荷木(*Schima superba*),演替中、后期的耐荫和阴生树种鸭脚木(*Schefflera octophylla*)和九节(*Psychotria rubra*)。强阳生树种生长在开阔坡地,林地结构简单,太阳辐射强,高温低湿。而耐荫和阴生树种鸭脚木和九节生长在较密的林下环境,太阳辐射强度较低,林地空气相对湿度一般高于70%。偏中性的阳生树种荷木生长在开阔地或中等密度的针阔叶混交林。植株生长在自然坡地,树高2~3m。

### 1.2 测定方法

#### 1.2.1 叶片气孔导度的测定

于8月份连续晴朗的天气下随机选择3株植株的向阳枝条,每株取3片健康叶片,利用美国LI-COR公司

生产的 LI-1600 稳态气孔计测定叶片气孔扩散阻力和蒸腾速率。同时记录光合有效辐射 (PAR,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、气温 ( $T_A$ ,  $^{\circ}\text{C}$ )、叶片温度 ( $T_L$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ) 以及空气相对湿度 ( $RH$ , %)。根据 Pearcy 等<sup>[7]</sup>的公式将气孔扩散阻力换算为气孔导度 ( $g_s$ )。

### 1.2.2 叶片水势的测定

测定叶片气孔导度后,采集毗邻的同向枝条,选取顶部以下第 3 或者第 4 片成熟的完整叶片,分别在日出之前(大约 6:00 左右)及随后每隔 1h 收集带叶枝条装入塑料袋,利用 PMS 压力室(PMS Instruments, Oregon, USA)测定叶片水势值,每次测定 3 株,每枝条测定 3 片叶子。

### 1.3 计算

1.3.1 当单位叶片需水和供水间达到平衡时<sup>[8,9]</sup>:

$$E_L = g_s \cdot D = K_L \cdot \Delta\Psi_{S-L} \quad (1)$$

式中, $E_L$ 为单位叶片面积蒸腾速率, $D$ 为叶片/空气水汽压亏缺, $\Delta\Psi_{S-L}$ 为土壤和植物之间总水势梯度, $K_L$ 是土壤与植物冠层叶片之间的水力导度<sup>[9]</sup>。假定日出前的叶片水势接近土壤水势,则以此刻的叶片水势与随后每次水势测定值之差( $\Delta\Psi_L$ )表示  $\Delta\Psi_{S-L}$ ,那么:

$$K_L = \frac{E_L}{\Delta\Psi_L} \quad (2)$$

1.3.2 根据 Campbell 和 Norman<sup>[10]</sup>提出的公式计算叶片/空气水汽压亏缺:

$$D = ae\left(\frac{bT_A}{T_A+c}\right)(1 - RH) \quad (3)$$

式中, $RH$ 为空气湿度, $T_A$ 是摄氏温度,常数  $a$ 、 $b$  和  $c$  分别为 0.611kPa、17.502 和 240.97 $^{\circ}\text{C}$ 。

### 1.3.3 初始最低叶片水力导度的估测

以叶片水力导度对  $\Psi_L$  作图(图 1),可见随  $\Psi_L$  降低, $K_L$ 呈 S 型曲线  $y = \frac{a}{1 + 10^{(b-\Psi_L)-c}}$  变化。通过 S 型曲线所作的切线在 X 轴上的截距代表初始最低值  $K_L$  的叶片水势 ( $\Psi_L$ )<sup>[4]</sup>。

### 1.4 统计

取 5~6 次重复测定数据进行平均,利用 SPSS 统计软件(SPSS, Chicago, IL, USA)进行变量分析(ANOVA),所有数据通过最小显著性检验,最小显著性水准为 0.05。

## 2 结果与分析

### 2.1 叶片水力导度最低值时的叶片水势

图 2a 反映了群落演替早期强阳生性先锋树种桃金娘生长的环境状况。8:00~12:00 光合有效辐射快速上升至  $450\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,午后逐渐降低;上午叶片温度 27~28 $^{\circ}\text{C}$ ,中午和午后可达 32~33 $^{\circ}\text{C}$ ;上午相对湿度从 78.8% 降至中午时分的 57.6%。图 3a 显示,当桃金娘叶片水势 ( $\Psi_L$ ) 为  $(-0.38 \pm 0.03)$  MPa 时,叶片水力导度 ( $K_L$ ) 为  $(14.52 \pm 0.028)$   $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ 。随着  $\Psi_L$  降低, $K_L$  明显下降, $\Psi_L$  在  $-1.0 \sim -1.94$  MPa 范围, $K_L$  下降缓慢, $\Psi_L$  继续降低, $K_L$  则没有明显变化。 $K_L$  与  $\Psi_L$  的相关关系呈现 S 型曲线,通过曲线中点所作切线在 X 轴上的截距,即  $K_L$  初始最低值的  $\Psi_L$  为  $(-1.60 \pm 0.07)$  MPa。

三叉苦生长在较强太阳辐射的环境(图 2b)。上午光辐射强度较低,12:00 时光合有效辐射为  $214\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,14:00 时达到  $748\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;8:00 叶温为 28.2 $^{\circ}\text{C}$ ,中午达到 32.1 $^{\circ}\text{C}$ ;空气相对湿度较低,

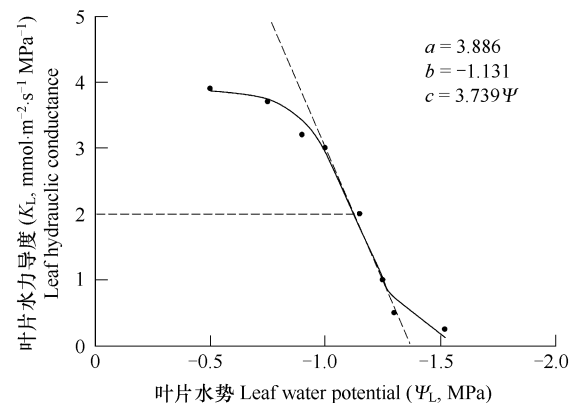


图 1 叶片水力导度 ( $K_L$ ) 和叶片水势 ( $\Psi_L$ ) 的关系模式

Fig. 1 Example of typical relationship between leaf hydraulic conductance ( $K_L$ ) and leaf water potential ( $\Psi_L$ )

曲线用作估算叶片水力导度初始最低值的  $\Psi_L$ ,水平的点线为 S 型曲线的 Y 轴中点,过此点所作切线(虚线)在 X 轴的截距为  $K_L$  最初最低值的  $\Psi_L$

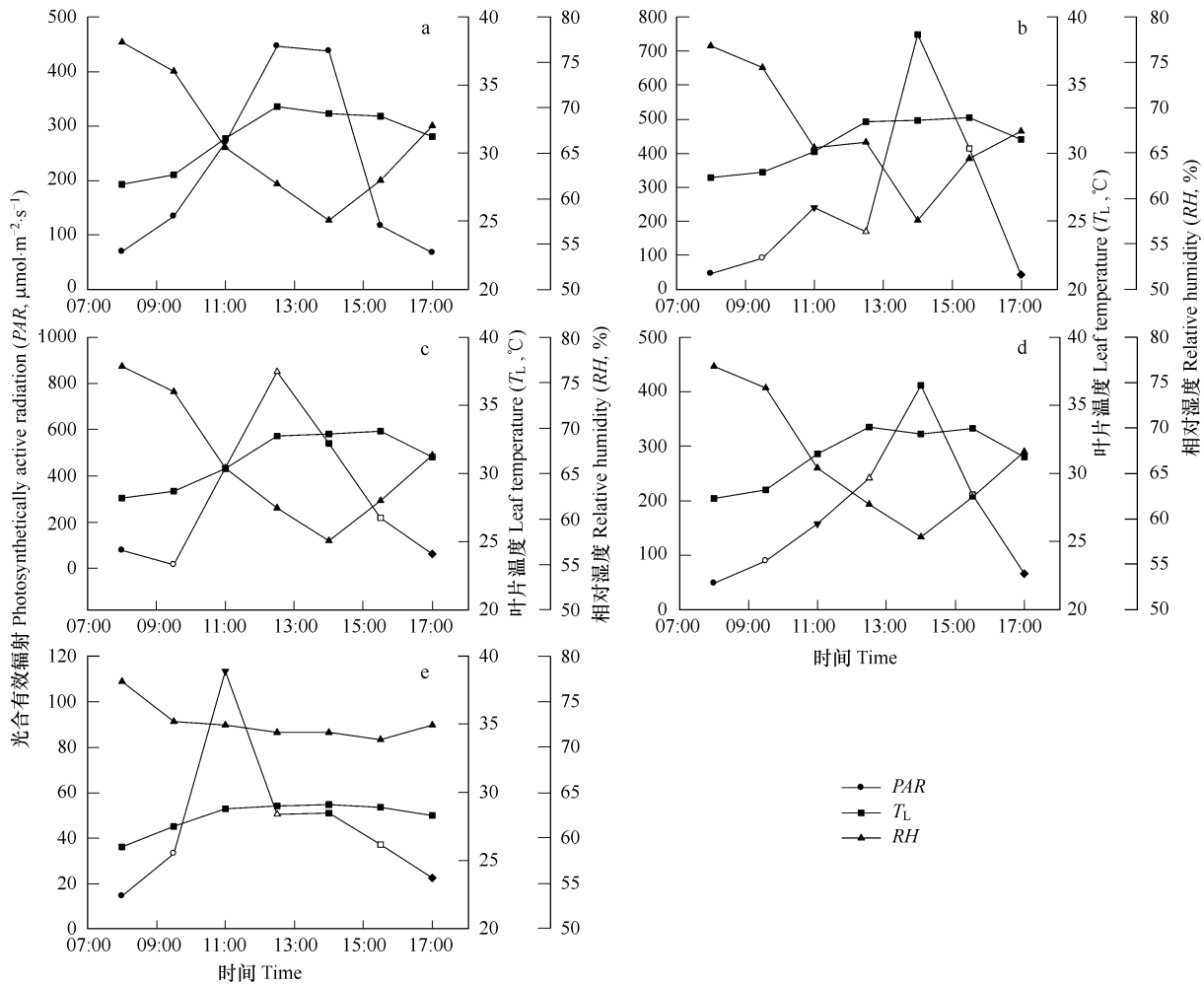


图2 测试植物生长环境因子的日变化

Fig. 2 Daily changes of environmental factors of examined plants

a: 桃金娘 *R. tomentosa*, b: 三叉苦 *E. leptta*, c: 荷木 *S. superba*, d: 鸭脚木 *S. octophylla*, e: 九节 *P. rubra*

14:00为57.6%。三叉苦叶片水势为 $(-0.51 \pm 0.02)$ MPa时, $K_L$ 达到 $8.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ,而当 $\Psi_L$ 为 $(0.71 \pm 0.05)$ MPa, $K_L$ 则见降低,在较低的 $\Psi_L$ 范围, $K_L$ 亦较小, $\Psi_L$ 和 $K_L$ 的关系也呈S型曲线变化,三叉苦的 $K_L$ 初始最低值的 $\Psi_L$ 为 $(-1.42 \pm 0.04)$ MPa。显示群落演替早期强阳性树种达到 $K_L$ 初始最低值时的 $\Psi_L$ 比较低,通常在 $-1.42 \sim -1.60$ MPa范围(图3b)。

偏中性的阳生树种荷木生长环境在中午时光合有效辐射高达 $720 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,一天中叶温保持较高(平均达 $31.3^\circ\text{C}$ ),空气相对湿度平均为66.3%(图2c)。荷木叶片水势为 $(-0.43 \pm 0.16)$ MPa时 $K_L$ 是 $7.92 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ , $K_L$ 随着 $\Psi_L$ 降低而下降, $K_L$ 达到初始最低值时的 $\Psi_L$ 为 $(-1.3 \pm 0.02)$ MPa,比三叉苦相对应的 $\Psi_L$ 值高( $p < 0.05$ 或 $p > 0.05$ )(图3c)。

鸭脚木由于生长在林下而被其他植株冠层遮阴,午后太阳的高度低,投射到叶片的辐射较上午时分高,叶温亦相对较高(图2d)。叶片水势为 $(-3.8 \pm 0.29)$ MPa时 $K_L$ 达到 $7.92 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ , $\Psi_L$ 降低至 $-1.0$ MPa, $K_L$ 为 $(6.20 \pm 0.85) \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ ,达到初始最低值 $K_L$ 时的 $\Psi_L$ 为 $(-0.90 \pm 0.05)$ MPa(图3d)。

阴生树种九节生长在较低光强的林下,中午时光强仅相当于全日光强的10%(相当于 $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),平均空气相对湿度为 $72.5\% \pm 1.9\%$ ,平均叶温 $(28.3 \pm 1.1)^\circ\text{C}$ (图2e)。当九节叶片 $\Psi_L$ 为 $(-0.38 \pm 0.05)$ MPa时, $K_L$ 为 $3.61 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ , $\Psi_L$ 降低至 $-1.05$ MPa, $K_L$ 为 $(1.62 \pm 0.64) \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ 。

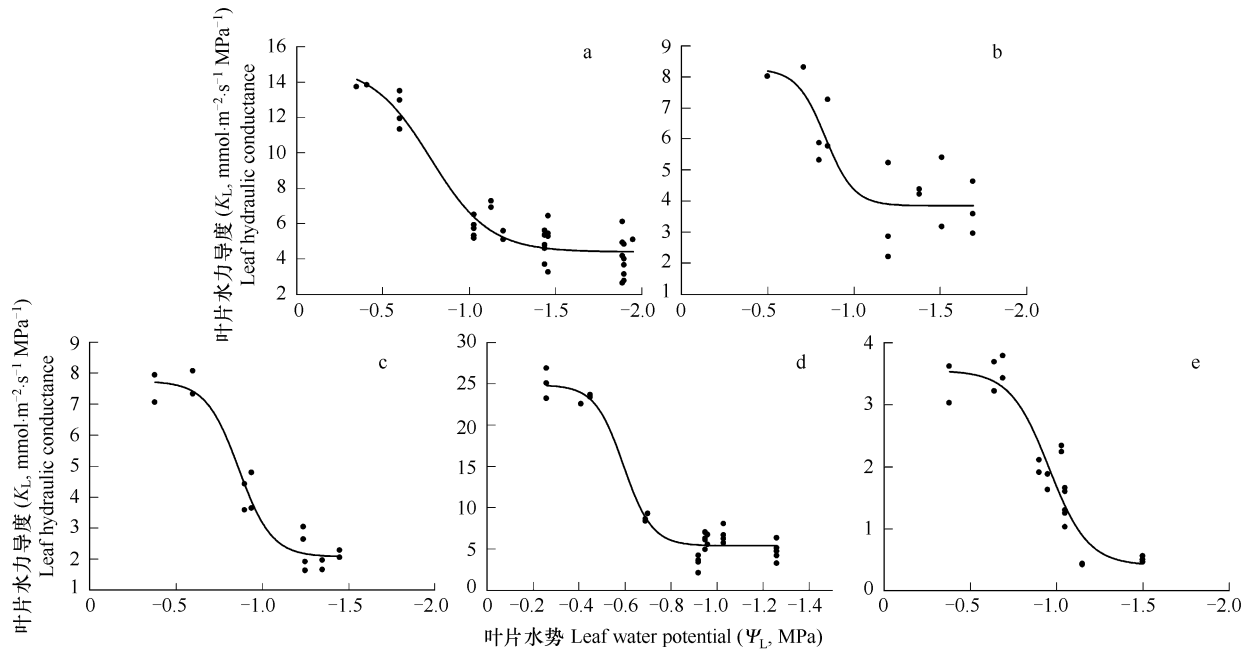


图3 测试树种叶片水力导度与叶片水势的函数关系

Fig. 3 Leaf hydraulic conductance in relation to leaf water potential (a sigmoid function was applied to fit their relationship)

a: 桃金娘 *R. tomentosa*, b: 三叉苦 *E. lepta*, c: 荷木 *S. superba*, d: 鸭脚木 *S. octophylla*, e: 九节 *P. rubra*

通过  $\Psi_L$  和  $K_L$  关系的 S 型曲线中点切线在 X 轴的截距得出初始最低值  $K_L$  的  $\Psi_L$  为  $(-1.05 \pm 0.06)$  MPa (图 3e), 显示阴生或植物群落演替后期树种九节的最低初始  $K_L$  的  $\Psi_L$  较高。

## 2.2 叶片气孔导度对叶片水势的响应

如图 4a 所示, 8:00 时桃金娘叶片的气孔导度 ( $g_s$ ) 较低, 随着时间推移, 12:30 时  $g_s$  达到最大值, 随后  $g_s$  降低。与此同时, 叶片水势 ( $\Psi_L$ ) 从早上起逐步下降, 约在 14:00 时达至最低值, 午后则见回升。从  $g_s$  日变化曲线的最大值向  $\Psi_L$  日变化曲线作点线, 其交汇处的  $\Psi_L$  值则为  $g_s$  开始降低时  $\Psi_L$ 。结果表明, 强阳生树种桃金娘的叶片气孔开始关闭时的  $\Psi_L$  为  $(-1.58 \pm 0.15)$  MPa。同样, 三叉苦叶片在 12:30 时叶片  $g_s$  最大值 379  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$ , 此后  $g_s$  开始降低时的  $\Psi_L$  为  $(-1.52 \pm 0.11)$  MPa (图 4b)。

偏中生性阳生性树种荷木的  $g_s$  在 11:00 时达到最大 ( $218 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $g_s$  开始下降时的  $\Psi_L$  为  $(-1.35 \pm 0.05)$  MPa (图 4c); 耐荫树种鸭脚木的  $g_s$  在 12:30 时达到最大值 410  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 此后  $g_s$  下降而相应  $\Psi_L$  的为  $(-1.0 \pm 0.02)$  MPa, 阴生树种九节  $g_s$  较低, 其最大值为 153  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $g_s$  从最大值开始下降时的  $\Psi_L$  为  $(-1.0 \pm 0.03)$  MPa (图 4d, e)。以上结果显示耐荫、阴生性或者群落演替后期树种的  $g_s$  在较高  $\Psi_L$  时就开始关闭, 而阳生或演替早期树种的叶片水势在较低时气孔导度仍然保持开放, 只是当  $\Psi_L$  较低的情况下才开始下降。

## 2.3 气孔导度与叶片水力导度的关系

图 5 显示强阳生性树种桃金娘和三叉苦叶片  $g_s$  开始下降时的  $\Psi_L$  值明显低于耐荫或阴生性树种的对应  $\Psi_L$ , 种间差异明显。同样, 不同群落演替阶段树种有不同的  $K_L$  最低值的  $\Psi_L$ , 这种差异是种对环境长期适应的结果。当以不同植物种类的  $K_L$  最低值的  $\Psi_L$  与  $g_s$  降低时的  $\Psi_L$  作图 (图 6), 可见两者接近 1:1 的关系, 即  $g_s$  开始降低时叶片  $K_L$  达到初始最低值, 表明气孔关闭可能受到叶片水力导度的调节。演替早期树种如桃金娘和三叉苦叶片有较演替后期树种鸭脚木和九节较低的  $K_L$  最低值的  $\Psi_L$ , 即只有在更低的叶片水势情况下,  $K_L$  值才达到最低和引起气孔关闭。

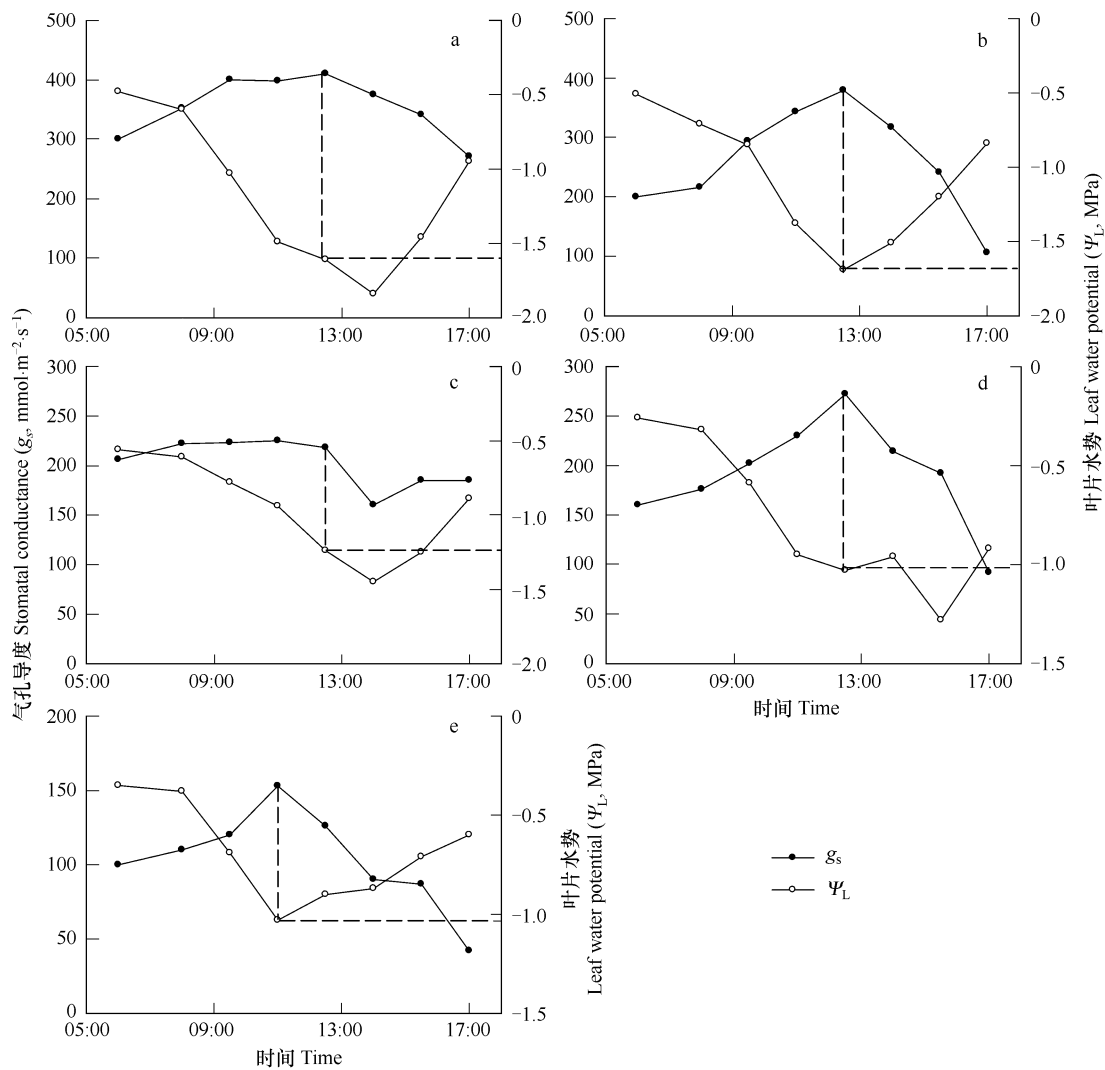


图4 测试植物气孔导度和叶片水势的日进程

Fig. 4 Daily courses of stomatal conductance and leaf water potential from the examined tree species

$g_s$ 开始降低的  $\Psi_L$ 值由虚线的对应值表示,每点代表3次重复的平均测定值 The  $\Psi_L$  value at which  $g_s$  begins to decline is indicated by the intersection of the dashed lines. Each data point represents a mean of three measurements

a: 桃金娘 *R. tomentosa*, b: 三叉苦 *E. leptota*, c: 荷木 *S. superba*, d: 鸭脚木 *S. octophylla*, e: 九节 *P. rubra*

### 3 讨论

#### 3.1 环境因素对叶片气孔导度和水力导度的影响

桃金娘生长的环境开阔,8月中旬的太阳辐射强,叶片温度较高(31~32℃),空气相对湿度较低,小气候呈现出高温低湿的特点;九节、鸭脚木等耐荫或阴生的树种则大都生长在较郁蔽的环境,九节生长在全日光10%的环境,太阳辐射强度低,叶温较阳生树种桃金娘要低,生境的空气相对湿度较高。气孔作为CO<sub>2</sub>和H<sub>2</sub>O进出叶片的重要通道,在调节植物的水分状态和能量平衡方面起着重要作用。通常随着叶片/空气水汽压亏缺(D)增高,叶片蒸腾速率增大,水势降低, $g_s$ 下降。在高的D情况下, $g_s$ 降低可保护植物避免低水势引起的木质部导管空穴化,是植物适应环境水分变化的一种保护机制。Yong等<sup>[11]</sup>曾证明较低D下叶片有高 $g_s$ 的植物种类,其 $g_s$ 对冠层的D平均值的响应较为敏感。赵平等<sup>[12]</sup>的研究工作亦证明具有高参比气孔导度( $g_{sref}$ )的植物种类如桃金娘和荷木的叶片对D的敏感度较高,这一特性反映阳生或者群落演替早期树种对环境水分变化的调节和适应性较阴生或者群落演替后期树种强。研究结果表明,桃金娘和三叉苦的 $g_s$ 一般都较九节

高。Oren 等<sup>[3]</sup>曾导入  $g_L = \frac{K_L \cdot \Delta \Psi_{s-L}}{D}$  的关系公式 ( $g_L$  是指叶片导度), 认为稳态状态下叶片导度和  $D$  与叶片水势 ( $\Psi_L$ ) 相耦联。结果证明, 植物生长环境能影响  $K_L$ , 不同植物种类有不同的  $K_L$ 。桃金娘和三叉苦叶片的  $K_L$  亦较九节高, 一天中  $K_L$  的波动性可能成为植物对环境水分状况调节的一种重要机制。Woodruff 曾证明花旗松的气孔导度和整树液流的日变化与  $\Psi_L$  阈值三者确实呈现相互密切的关系<sup>[4]</sup>。

### 3.2 气孔关闭的 $\Psi_L$ 阈值

尽管曾有大量的实验结果证明蒸腾的气孔变化来自根部化学信息的调节, 但叶片气孔导度还与许多环境因素有关, 特别是空气水汽压亏缺的变化<sup>[12,15]</sup>。 $\Psi_L$  亦与多种环境因素有关, 如地下水位和月总降雨量等。许多植物的  $\Psi_L$  通常约在中午时达到最低值, 如桉树 (*Eucalyptus gomphocephala*) 在中午时  $\Psi_L$  为  $-2\text{MPa}$ , 同时被观测到出现导管空穴化和气孔导度降低<sup>[13]</sup>。从结果可看出, 被测试树种的  $g_s$  在中午时分达到最大。阳生树种桃金娘和三叉苦气孔关闭的  $\Psi_L$  分别为  $-1.58\text{MPa}$  和  $-1.52\text{MPa}$ , 此时相应  $K_L$  接近初始最低值。花旗松的  $g_s$  和  $K_L$  所呈现的协调关系显示气孔和叶片水力特性变化受到  $\Psi_L$  的动态变化的调节<sup>[4]</sup>。本研究结果也显示  $g_s$  动态变化与  $K_L$  有着显而易见的协同关系, 这可能与  $\Psi_L$  的调节密切相关。

### 3.3 $K_L$ 的功能和生理意义

Bucci 等<sup>[14,15]</sup> 证明水分胁迫处理的沙氏木 (*Schefflera macrocarpe*) 和 *Caryocar brasiliense* 叶片水势降低引起水力导度的丧失, 其它被子植物如采园树 (*Simarouba glauca*) 亦有同样的响应。Woodruff 等<sup>[4]</sup> 利用低温扫描电镜确实观察到针叶导管栓塞现象, 水分胁迫下出现导管栓塞或导管分子塌缩, 同时伴随着  $K_L$  的下降, 在日进程中花旗松导管出现导管栓塞和修复的循环引起  $g_s$  的波动。Sperry<sup>[16]</sup> 证明木质部导管出现空穴化时, 水力导度明显降低和  $g_s$  下降。Oren 等<sup>[17]</sup> 认为在低的土壤水势下水力导度降低, 会引起气孔在较高  $D$  条件下关闭。本文的结果显示,  $g_s$  和  $K_L$  日变化过程中气孔开始关闭 (气孔导度达到最大值后开始下降) 的  $\Psi_L$  与达到  $K_L$  初始最大值的  $\Psi_L$  相近似, 显示  $g_s$  和  $K_L$  的动态协同关系。 $K_L$  降低可能是引起气孔导度下降或气孔关闭的重要原因, Meincuceni<sup>[5]</sup> 曾证明  $g_s$  和气体交换与整树水力导度有协同一致的关系, 即使不是在极度干旱条件下, 叶柄导管栓塞也可导致  $K_L$  大幅度降低。自然状况下, 植物通过对导管栓塞的形成和修复循环形成叶片水力导度的波动, 并调节气孔系统的功能。桃金娘和三叉苦有较低的  $g_s$  开始降低时的  $\Psi_L$  和初始最低值的  $K_L$  时的  $\Psi_L$ , 反映出当  $\Psi_L$  明显低时气孔才开始关闭, 即

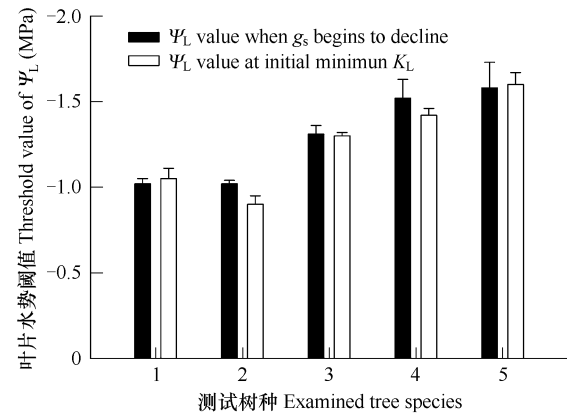


图5 测试树种叶片水势阈值、叶片水力导度  $K_L$  降低至初始最低值的  $\Psi_L$ 、气孔导度从日进程最大值开始降低的  $\Psi_L$

Fig. 5 Threshold values of leaf water potential ( $\Psi_L$ ),  $\Psi_L$  at which  $K_L$  has declined to initial minimum values, and  $\Psi_L$  at which  $g_s$  begins to decline from its daily maximum values

数据来自图3和图4 The data were from figure 3 and 4.

1: 九节 *P. rubra*, 2: 鸭脚木 *S. octophylla*, 3: 荷木 *S. superba*, 4: 三叉苦 *E. leptta*, 5: 桃金娘 *R. tomentosa*

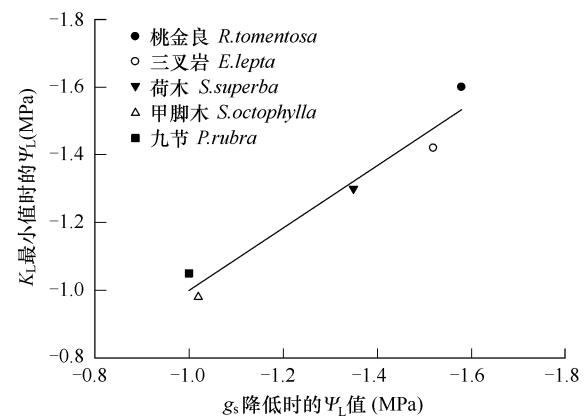


图6 测试树种叶片水力导度降低至初始最低值时的叶片水势值及气孔导度日进程最大值开始降低时与叶片水势的关系

Fig. 6  $\Psi_L$  at which  $K_L$  has declined to its initial minimum value in relation to  $\Psi_L$  at which  $g_s$  begins to decline from its daily maximum for leaves of the examined tree species

数据来自图5 Data are from figure 5

较低  $\Psi_L$  下阳生或群落演替的早期树种桃金娘和三叉苦叶片气孔仍然保持开放,维持较高的光合速率,而阴生或群落演替后期树种九节的  $K_L$  大幅降低引起气孔过早关闭,降低光合速率。全球气候变化引起干旱周期的频繁出现,对阴生或群落演替后期树种如九节和鸭脚木等的影响势必较阳生或群落演替早期树种桃金娘和三叉苦大,从而可能限制阴生或群落演替后期树种的生长和群落的发展,最终影响南亚热带森林群落的正向演替。

#### References:

- [ 1 ] Tardieu F, Davies V J. Integration of hydraulic and chemical signaling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plant. *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16: 341 – 349.
- [ 2 ] Comstock J, Mencuccini M. Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* (T. & G.), a desert subshrub plant. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21: 1029 – 1038.
- [ 3 ] Oren R, Sperry J S, Ewers B E, Pataki D E, Phillips N, Sch fer K V R. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapor pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 1515 – 1526.
- [ 4 ] Woodruff D, Mcculloff K A, Warren J M, Meinzer F C, Lachenbruch B. Impacts of tree height on leaf hydraulic architecture and stomatal control in Douglas-fir. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30: 559 – 569.
- [ 5 ] Mencuccini M. The ecological significance of long-distance water transport: short-term regulation, long-term acclimation and the hydraulic costs of stature across plant life forms. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26: 163 – 182.
- [ 6 ] Peng S L. Dynamics of Forest Community of Lower Subtropics. Beijing: Scientific Press, 1996. 51 – 71.
- [ 7 ] Pearcy K W, Schulze E E, Zimmerman R. Measurement of transpiration and leaf conductance. In: Pearcy RW, Ehleringer J, Mooney H A, Rundel R W. eds. *Plant Physiological Ecology*. London: Chapman & Hall, 1989. 137 – 160.
- [ 8 ] Pataki D E, Oren R, Phillips N. Response of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reduction in leaf area. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 871 – 878.
- [ 9 ] Whitehead D. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiology*, 1998, 18: 633 – 644.
- [ 10 ] Campbell G S, Norman J M. An Introduction to Environmental Biophysics. New York, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1998. 36 – 51.
- [ 11 ] Yong G H, Wong S C, Farquhar C D. Stomatal response to change in vapor pressure difference between leaf and air. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20: 1213 – 1216.
- [ 12 ] Zhao P, Liu H, Sun G C. Interspecies variations in stomatal sensitivity to vapor pressure deficit in four plant species. *Acta Scientiarum Naturalium Uniersitatis Sunyatseni*, 2007, 46(4): 63 – 68.
- [ 13 ] Franks P J, Drake P L, Froend R H. Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30: 19 – 30.
- [ 14 ] Bucci S J, Scholz F G, Goldstein G, Meinzer F C, Sternberg L. Dynamic changes in hydraulic conductivity in petioles of two savanna tree species: factors and mechanisms contributing to the refilling of embolized vessels. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26: 1633 – 1645.
- [ 15 ] Brodrribb T J, Holbrook N M. Diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a tropical tree species. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27: 820 – 827.
- [ 16 ] Sperry J S. Hydraulic constrains on gas exchange. *Agriculture and Forest Meteorology*, 2000, 104: 13 – 23.
- [ 17 ] Oren R, Sperry J S, Ewers B E, Pataki D E, Phillips N, Megonigal J P. Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. effects. *Oecologia*, 2001, 126: 21 – 29.

#### 参考文献:

- [ 6 ] 彭少麟. 南亚热带森林群落动态学. 北京: 科学出版社, 1996. 51 ~ 71.
- [ 12 ] 赵平, 刘惠, 孙谷畴. 4 种植物气孔对水汽压亏缺敏感度的中间差异. 中山大学学报(自然科学版), 2007, 46(4): 63 ~ 68.