

马占相思树干液流与光合有效辐射和水汽压亏缺间的时滞效应*

王华^{1,2,3} 赵平^{1*} 蔡锡安¹ 马玲¹ 饶兴权¹ 曾小平¹

(¹ 中国科学院华南植物园鹤山丘陵综合试验站, 广州 510650; ² 中国科学院研究生院, 北京 100039; ³ 中国科学院生态环境研究中心, 北京 100085)

摘要 应用 Granier 热消散探针测定华南丘陵马占相思的树干液流, 将液流与对应的光合有效辐射和水汽压亏缺数据列分别进行逐行错位分析和时间序列分析, 探讨树干液流与蒸腾驱动因子之间的时滞效应, 并对结果进行互相验证. 结果表明: 马占相思树木蒸腾主要驱动因子是光合有效辐射和水汽压亏缺, 树干液流的变化更多地依赖光合有效辐射的变化, 而且干季的依赖性比湿季更强, 无论是干季还是湿季, 树干液流都滞后于光合有效辐射, 提前于水汽压亏缺, 时滞效应季节差异显著, 不同径级马占相思的时滞效应差异不显著, 树高、胸径、冠幅并不能解释树干液流与光合有效辐射、水汽压亏缺之间的时滞效应, 干季树干液流与水汽压亏缺之间的时滞效应与夜间水分补充量显著相关, 湿季则相反.

关键词 马占相思 Granier 热消散探针法 时滞 夜间水分补充

文章编号 1001-9332(2008)02-0225-06 中图分类号 Q948.11 文献标识码 A

Time lag effect between stem sap flow and photosynthetically active radiation, vapor pressure deficit of *Acacia mangium*. WANG Hua^{1,2,3}, ZHAO Ping¹, CAI Xi-an¹, MA Ling¹, RAO Xing-quan¹, ZENG Xiao-ping¹ (¹ Heshan Hilly Land Interdisciplinary Experimental Station, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; ² Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; ³ Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2008, 19(2): 225-230.

Abstract: Based on the measurement of the stem sap flow of *Acacia mangium* with Granier's thermal dissipation probe, and the cross-correlation and time serial analysis of the sap flow and corresponding photosynthetically active radiation and vapor pressure deficit, this paper studied the time lag effect between the stem sap flow of *A. mangium* and the driving factors of the tree canopy transpiration. The results indicated that the main driving factors of the transpiration were photosynthetically active radiation (PAR) and vapor pressure deficit (VPD). Sap flux density (J_s) was more dependent on PAR than on VPD , and the dependence was more significant in dry season than in wet season. Sap flow lagged behind PAR but advanced than VPD in both dry and wet seasons. The time lag did not show any significant variation across different size tree individuals, but showed significant variation in different seasons. Time lag effect was not correlated with tree height, diameter at the breast, and canopy size. The time lag between J_s and VPD was significantly related to nighttime water recharge in dry season, but reversed in wet season.

Key words: *Acacia mangium*; Granier's thermal dissipation probe; time lag; nighttime water recharge.

人们在研究中发现, 树干基部的液流活动往往

滞后于树木冠层蒸腾. 清晨, 水分的流动从树干上部位开始, 基部液流的启动则滞后一段时间^[1]. 随着太阳辐射逐渐增强, 叶片气孔开放, 植物首先利用气孔下腔内叶肉细胞内的水分, 水分向外散失产生的蒸腾拉力自上而下传递, 当根-土壤界面形成水势

* 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KSCX2-SW-133)、国家自然科学基金项目 (30428022, 30270239, 30770328) 和广东省自然科学基金资助项目 (031265, 07006917).

* * 通讯作者. E-mail: zhaoping@scbg.ac.cn
2007-06-01 收稿, 2007-11-29 接受.

梯度以后,根系才开始吸收土壤中的水分,由此构成了冠层与树干下方水分传输的滞后现象。树干液流与冠层实际蒸腾之间的时滞受关注的原因主要是:它是解释树木水分储存量和木质部水力传输阻力的有力测度^[2];为水资源的有效利用提供时间保障;有助于更客观地分析和揭示冠层蒸腾和冠层导度对环境因子的响应规律。影响时滞的因素很多,如环境、树种、树干贮水、水力导度和树形因子等,其中树干贮水引起时滞的研究报道较少,而对我国南方森林树木液流时滞效应的专门研究几乎还是空白。为了确定所采用的液流数据计算冠层蒸腾和冠层气孔导度的准确性,了解树干液流与实际冠层蒸腾的时滞效应非常必要。本研究基于 Granier 热消散探针测定南方丘陵植被恢复的重要先锋树种——马占相思 (*Acacia mangium*) 的树干液流密度,采用错位对应分析和时间序列分析方法,揭示马占相思时滞效应的规律;采用夜间液流计算马占相思的夜间水分补充量^[3],分析其对树干液流与冠层实际蒸腾之间时滞效应的影响,旨在全面衡量影响时滞的因素。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

本研究的野外观测实验在广东鹤山森林生态系统国家野外科学观测研究站(中国科学院鹤山丘陵综合试验站 22°40'N, 112°54'E)进行。该站位于广东省中部的鹤山市境内,属典型的南亚热带丘陵山地,地带性土壤为砖红壤。该区气候温暖,全年无霜,年平均气温 21.7 °C,平均最低气温(1月)13.37 °C,平均最高气温(7月)27.75 °C;年降水量 1 700 mm,雨量充沛,但降雨分配不均,有干季、湿季之分,11月(没有台风时为10月)至翌年1月,雨水较少,但并不威胁植物的生长,其它月份皆有较多的降雨。全年太阳辐射强烈,年均太阳辐射强度为 $4.35 \times 10^5 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-2}$, 年均日照时数 1 797.8 h^[4-5]。

观测样地位于站内一山丘坡地,坡向向东,海拔约 80 m,研究林段为马占相思纯林,种植株行距为 3 m × 3 m,树龄 20 年,每年 12 月至翌年 2 月有少量落叶。选取 12 株马占相思作为研究样树。

1.2 研究方法

1.2.1 树干液流密度测定 采用 Granier 发明的热消散探针法^[6-7]进行液流密度测定。该方法具有数据采集准确、稳定和系统性特点^[6]。分别在 12 株样树上安装 Granier 探针,用塑料盖保护防止探针的机械损伤,外部包裹太阳膜,以减少热辐射和雨水浸入

的干扰。观测系统的工作原理、安装以及测定程序参见文献^[4,7-8]。液流密度由 Granier 建立的经验公式求出:

$$J_s = 119 \times [(\Delta T_m - \Delta T) / \Delta T]^{1.231} \quad (1)$$

式中: J_s 为瞬时液流密度 ($\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); ΔT_m 为上、下探针之间的最大昼夜温差; ΔT 为瞬时温差。此公式适用于任何树种^[6]。借助由美国杜克大学环境与地球科学学院 Yavor Parashkevov 博士开发研制的 Baseline 3.0 计算机软件,将从数据采集仪直接卸载的原始电压数据转换成连续性的液流密度值^[5]。

1.2.2 环境因子的测定 采用 ML2x 型土壤湿度传感器、电热调节式空气温度传感器(自制)、LI-COR 光合有效辐射传感器、HMP35E 空气湿度传感器,分别测定林内土壤 30 cm 含水量 ($\theta, \text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$)、冠层上方光合有效辐射 ($PAR, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气温 ($T, \text{°C}$) 和相对湿度 ($RH, \%$),传感器与数据采集仪相连,测定频度与树干液流相同^[5]。空气水汽压亏缺 (VPD, kPa) 由气温和湿度经下式求出:

$$VPD = a e^{[bT/(T+c)]} (1 - RH) \quad (2)$$

式中: RH 为空气湿度; T 是摄氏温度;常数 a 、 b 和 c 分别为 0.611 kPa、17.502 和 240.97 °C^[9]。

1.2.3 计算方法 1) 夜间水分补充量:

$$W = \sum (J_s \cdot A_s \cdot t) \quad (3)$$

式中: W 为夜间水分补充量 (g); J_s 为夜间光合有效辐射为 0 时的液流密度值 ($\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); A_s 为边材面积 (m^2)。根据数据采集频度, J_s 是 10 min 液流密度的平均值,因此时间 t 为 600 s。本文主要利用 2004 年 2 月和 7 月的数据。

2) 错位对比法:按观测时间顺序,建立每株样树的液流密度、全部样树的平均液流密度、不同径级样树的平均液流密度与对应的光合有效辐射 (PAR)、水汽压亏缺 (VPD) 数据列,将液流密度分别与 PAR 和 VPD 逐次按 10 min 进行错位移动,分析错位移动后数据的相关关系。当相关系数达到最大值时,所对应的错位时间即为液流对 PAR 或 VPD 的实际时滞^[8]。

3) 时间序列法:假定环境变量 PAR 和 VPD 决定冠层蒸腾,同时假定基部液流 (F_t) 的时间序列比冠层蒸腾在时间上滞后(由于木质部输导组织的水力阻抗、组织容量的吸收和释放两者导致的时滞)^[10]。

$$E_t = f_n(F_t) \quad (4)$$

式中: F_i 为基部液流; E_i 为冠层蒸腾; f_n 为提前函数.

1.3 数据处理

采用 SPSS11.5 统计软件对数据进行分析. 采用成对 t 检验和单因素方差分析法分析不同径级树干液流与树木蒸腾驱动因子 PAR 和 VPD 之间时滞效应的差异.

2 结果与分析

2.1 马占相思树干液流与树木蒸腾驱动因子的关系

由图 1 可以看出, 马占相思的树干液流与 VPD 、 PAR 的变化并不完全同步, 存在明显的时滞. 选择 2 月和 7 月分别代表干季和湿季, 分析 VPD 、 PAR 对树干液流的影响(表 1). 从中可以看出, 树干液流与 VPD 之间直线拟合得最好, 而与 PAR 之间幂指数曲线拟合得最好, 液流的变化更多地依赖于 PAR 的变化; 与湿季相比, 干季 VPD 、 PAR 对树干液流的影响更显著, 这可能与华南丘陵湿季雨热同期的气候特征有关.

2.2 马占相思树干液流与树木蒸腾驱动因子之间的时滞效应

2.2.1 时滞效应的季节差异

图 2 是采用错位对比

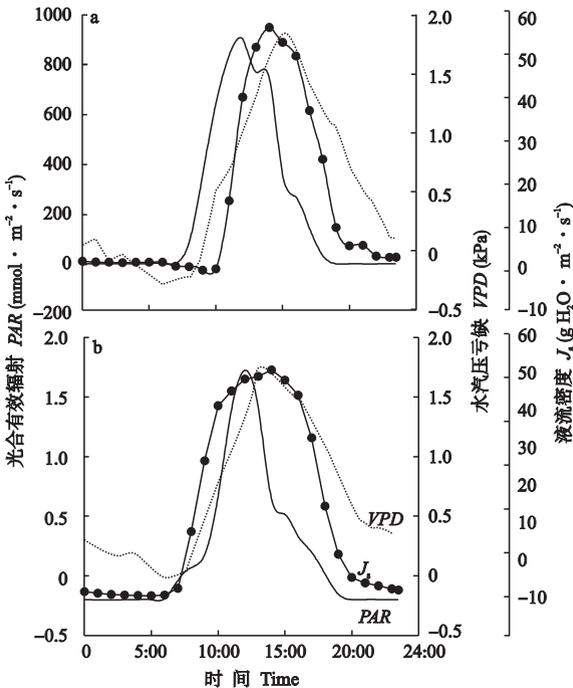


图 1 不同季节马占相思液流密度与光合有效辐射、空气水汽压亏缺的日变化

Fig. 1 Diurnal changes of sap flow flux density (J_s) of *A. mangium*, PAR and VPD in different seasons.

a) 干季 Dry season; b) 湿季 Wet season. 下同 The same below.

表 1 马占相思树干液流与光合有效辐射、水汽压亏缺间的曲线拟合

Tab. 1 Curve fitted between sap flow (y) of *A. mangium* and PAR , VPD

季节 Season	曲线拟合 Curvefits	样本数 Sample No.	方程 Equation	R^2	P
干季 Dry season	PAR	92	$y = 0.21PAR^{0.51}$	0.51	<0.001
	VPD	92	$y = 0.16 + 0.00001VPD$	0.39	<0.0001
湿季 Wet season	PAR	83	$y = 0.66 PAR^{0.39}$	0.34	<0.001
	VPD	83	—	0.02	>0.05

法和时间序列法分析树干液流与 PAR 和 VPD 之间的时滞效应. 结果表明, 无论是干季还是湿季, 马占相思树干液流都是滞后于 PAR , 提前于 VPD . 但是两种方法得到的时滞时间长短不同. 错位对比法显示: 干季 VPD 较液流滞后 50 min, PAR 较液流提前 140 min; 湿季 VPD 较液流滞后 80 min, PAR 较液流提前 60 min. 时间序列法显示: 干季 VPD 较液流滞后 1~3 h, PAR 较液流提前 0~1 h; 湿季 VPD 较液流滞后 1~3 h, PAR 与液流没有时滞. 即随着时间的推移, 时滞效应不断发生变化. 因此, 在综合衡量马占相思干湿季节的时滞效应时, 需要具体考虑某个月份的时滞效应.

表 2 的成对 t 检验结果显示, 树干液流与树木蒸腾驱动因子 PAR 、 VPD 之间的时滞效应季节差异显著.

表 2 不同季节马占相思树干液流与光合有效辐射、水汽压亏缺之间时滞的成对 t 检验

Tab. 2 Paired samples test on the seasonal difference of time lag between sap flow of *A. mangium* and PAR , VPD

方法 Method	时滞 Time lag	标准误差 SE	t	自由度 df	P
错位对比法	PAR	5.48	14.29	11	<0.001
Cross-correlation method	VPD	4.63	-12.43	11	<0.001
时间序列法	PAR	0.01	2.82	54	0.007
Time serial analysis method	VPD	0.01	18.66	55	<0.001

2.2.2 不同径级马占相思树干液流与蒸腾驱动因子之间的时滞效应 表 3 结果表明, 不同径级马占相思树干液流与 PAR 、 VPD 之间的时滞效应差异不显著. 这可能是由于树木的木质部输导组织水力阻抗和组织容量的吸收和释放的相互调整维持^[15].

2.3 马占相思树干液流与蒸腾驱动因子之间时滞效应的影响因素

表 4 结果表明, 干季马占相思树干液流与 VPD 之间时滞与夜间水分补充量显著相关, 可能是由于干季环境的水分供应减少, 树干贮水对清晨蒸腾作用的启动作用明显, 进而影响马占相思的时滞效应;

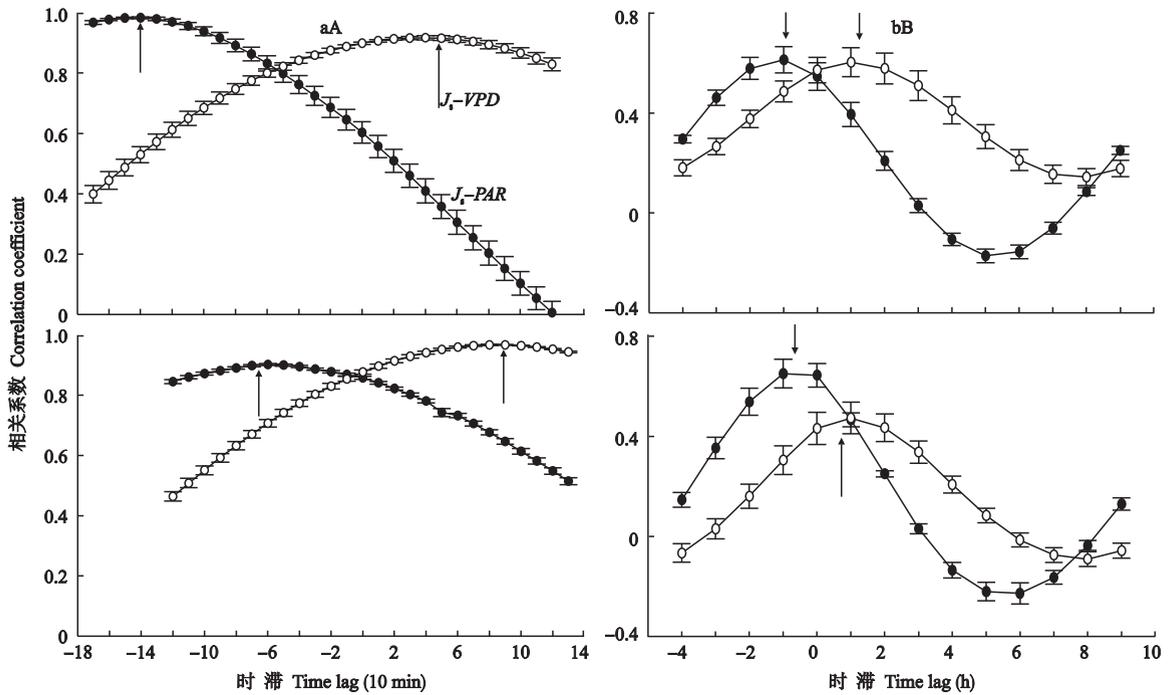


图 2 不同季节马占相思液流均值与光合有效辐射、水汽压亏缺之间的相关系数

Fig. 2 Correlation coefficients between mean stem sap flow of *A. mangium* and PAR, VPD in different seasons.

A: 错位对比法 Cross-correlation method; B: 时间序列法 Time serial analysis method. 箭头所指为实际时滞 The arrows pointed to the actual time lag.

表 3 不同径级马占相思树干液流与光合有效辐射、水汽压亏缺间时滞的单因素方差分析

Tab. 3 One-way ANOVA test on seasonal difference of time lag between sap flow of *A. mangium* and PAR, VPD

季节 Season	时滞 Time lag	径级 Class	自由度 df	F	P
干季 Dry season	PAR	径级间 Among groups	3	0.288	0.834
	VPD	径级间 Among groups	3	3.459	0.023
湿季 Wet season	PAR	径级间 Among groups	3	0.122	0.947
	VPD	径级间 Among groups	3	1.852	0.149

表 4 马占相思树干液流与 PAR、VPD 间时滞与树高、胸径、冠幅、夜间水分补充量的相关分析

Tab. 4 Correlations between time lag of sap flow *A. mangium* and tree height, canopy size, and night time water recharge

季节 Season	时滞 Time lag	树高 Height	胸径 diameter at the breast	冠幅 Canopy size	夜间水分 补充量 Nighttime water recharge
干季 Dry season	PAR	0.25	0.32	0.23	0.09
	VPD	0.12	0.13	0.13	0.02*
湿季 Wet season	PAR	0.77	0.61	0.18	0.36
	VPD	0.82	0.58	0.70	0.78

* P < 0.05.

湿季马占相思树高、胸径、冠幅、夜间水分补充量均不影响树干液流与 PAR 和 VPD 之间的时滞。

3 讨 论

3.1 马占相思树干液流与树木蒸腾驱动因子之间的时滞效应

很多研究表明,光合有效辐射(PAR)、水汽压亏缺(VPD)与树干液流之间相关显著,可以解释树干液流的变化,Granier 等^[11-12]研究证实了液流对水汽压亏缺的敏感性;Oguntunde^[13]发现木薯(*Manihot esculenta*)的液流与总辐射相关极显著;Phillips 等^[14]对 10 个树种和 2 种藤本植物的研究也显示,液流密度的日变化更依赖于总辐射,水汽压亏缺作为单因子可以解释 32 年生火炬松(*Pinus taeda*)树干白天液流变异的 97%。本研究发现,马占相思树干液流的变化更多地依赖 PAR,而且干季的依赖性强于湿季。

无论是干季还是湿季,马占相思树干液流都滞后于 PAR,提前于 VPD,且时滞效应季节差异显著,这与其它研究结果一致。32 年生火炬松树干液流滞后 VPD 的时间为 0~15 min,滞后 PAR 的时间则为 15~30 min^[15];Ewers 等^[16]发现,12 年生火炬松(*P. taeda*)基部液流与 VPD 密切相关,时滞 0~30 min;Granier 等^[12]认为,欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)基部液流滞后冠层水蒸气流 90 min;Oguntunde^[13]发现,

木薯 (*M. esculenta*) 液流与总辐射之间没有时滞, 而水汽压亏缺滞后于液流达 110 min; Phillips 等^[14] 研究发现, 植物基部液流与 VPD 之间的时滞比与总辐射的时滞短. 本研究还显示, 不同径级马占相思的时滞效应差异不显著, 与 Phillips 等的研究相似. 这可能意味着在所研究的样树树形大小范围内, 木质部输导组织的水力阻抗、组织容量的吸收和释放相互调整, 维持了不同径级样树的时滞效应^[17].

3.2 马占相思树干液流与环境因子之间时滞的影响因素

Ford 等^[15] 研究发现, 同一种植物中, 大树的时滞比小树更长. 本研究与 Ford 等的研究并不一致, 本研究显示, 主要树形特征(树高、胸径和冠幅) 并不能解释马占相思树干液流与 PAR、VPD 之间的时滞效应, 可能是环境因素、树干水分补充和水力导度等的作用掩盖了树形因子对时滞的影响. 而赵平等^[8] 的研究也表明, 树干液流与冠层蒸腾之间的时滞长短与树木的胸径、高度、冠幅和边材面积等的相关关系均不显著; Phillips 等^[14] 研究发现, 时滞与树高、树冠的暴露程度或者藤本植物在树冠中的位置无关.

植物体内的储存水是导致时滞的主要原因之一^[18], Granier 等^[19] 把针叶树产生时滞的真正原因归结为树木组织内在的吸收和释放. 本研究发现, 植物体内的储存水对马占相思树干液流与 PAR、VPD 之间时滞的影响存在季节上的差异. 这是由于干季土壤的水分供应减少, 树干贮水对清晨蒸腾作用的启动作用明显, 因此干季树干液流与 VPD 之间的时滞效应与夜间水分补充量显著相关. 夜间水分补充只影响干季液流与 VPD 之间的时滞, 而没有影响与 PAR 之间的时滞. 这可能与光照控制树木液流的日变化格局, 水汽压亏缺则主要控制每天吸收水分的总体积有关^[17].

4 结 论

马占相思树木蒸腾主要驱动因子是光合有效辐射 (PAR) 和水汽压亏缺 (VPD). 无论是干季还是湿季, 树干液流都滞后于 PAR, 提前于 VPD. 时滞效应季节差异显著, 不同月份的时滞效应存在差别, 因此, 综合衡量马占相思干、湿季节的时滞效应时, 需要具体考虑某个月份的时滞效应. 木质部输导组织的水力阻抗、组织容量的吸收和释放两者相互调整, 是导致

不同径级马占相思的时滞效应差异不显著的原因. 马占相思的树形不能解释树干液流与 PAR、VPD 之间的时滞效应, 干季植物体内的储存水是导致其时滞的主要原因之一.

参考文献

- [1] Li H-T (李海涛), Chen L-Z (陈灵芝). A study on the volume and velocity of stem-sap flow of *Betula dahurica* and *Acer mono* forests by the heat-pulse technique. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 1998, 20(1): 1-6 (in Chinese)
- [2] Oren R, Sperry JS, Ewers BE, et al. Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. forest: Lydraulic and non-hydraulic effects. *Oecologia*, 2001, 126: 21-29
- [3] Wang H (王 华), Zhao P (赵 平), Wang Q (王 权), et al. Characteristics of nighttime sap flow and water recharge in *Acacia mangium* trunk. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2007, 26(4): 476-482 (in Chinese)
- [4] Ma L (马 玲), Zhao P (赵 平), Rao X-Q (饶兴权), et al. Effects of environmental factors on sap flow in *Acacia mangium*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, 25(9): 2145-2151 (in Chinese)
- [5] Zhao P (赵 平), Rao X-Q (饶兴权), Ma L (马 玲), et al. Application of Granier's sap flow system in water use of *Acacia mangium* forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 2005, 13(6): 457-468 (in Chinese)
- [6] Granier A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 1987, 3: 309-320
- [7] Zhao P (赵 平), Rao X-Q (饶兴权), Ma L (马 玲), et al. Sap flow-scaled stand transpiration and canopy stomatal conductance in an *Acacia mangium* forest. *Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2006, 30(4): 655-665 (in Chinese)
- [8] Zhao P (赵 平), Rao X-Q (饶兴权), Ma L (马 玲), et al. The variations of sap flux density and whole tree transpiration across individuals of *Acacia mangium*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, 26(12): 4050-4058 (in Chinese)
- [9] Campbell GS, Norman JM. *An Introduction to Environmental Biophysics*. New York: Springer-Verlag, 1998
- [10] Ford CR, Goranson CE, Mitchell RJ, et al. Modeling canopy transpiration using time series analysis: A case study illustrating the effect of soil moisture deficit on *Pinus taeda*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 130: 163-175

- [11] Granier A , Huc R , Colin F. Transpiration and stomatal conductance of two rain forest species growing in plantations (*Simarouba amara* and *Goupia glabra*) in French Guyana. *Annals of Forest Science* , 1992 , **49** : 17–24
- [12] Granier A , Biron P , Köstner B *et al.* Comparison of xylem sap flow and water vapor flux at stand level and derivation of canopy conductance for Scots pine. *Theoretical and Applied Climatology* , 1996 , **53** : 115–122
- [13] Oguntunde PG. Whole-plant water use and canopy conductance of cassava under limited available soil water and varying evaporative demand. *Plant and Soil* , 2005 , **278** : 371–383
- [14] Phillips N , Oren R , Zimmermann R , *et al.* Temporal patterns of water flux in trees and lianas in a Panamanian moist forest. *Trees* , 1999 , **14** : 116–123
- [15] Ford CR , Goranson CE , Mitchell RJ , *et al.* Diurnal and seasonal variability in the radial distribution of sap flow : Predicting total stem flow in *Pinus taeda* trees. *Tree Physiology* , 2004 , **24** : 951–960
- [16] Ewers BE , Oren R. Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. *Tree Physiology* , 2000 , **20** : 579–589
- [17] Phillips N , Nagchaudhuri A , Oren R , *et al.* Time constant for water transport in loblolly pine trees estimated from time series of evaporative demand and stem sap flow. *Trees* , 1997 , **11** : 412–419
- [18] Chuang YL , Oren R , Bertozzi AL , *et al.* The porous media model for the hydraulic system of a conifer tree : Linking sap flux data to transpiration rate. *Ecological Modelling* , 2006 , **191** : 447–468
- [19] Granier A , Bimn P , Lemoine D. Water balance , transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2000 , **100** : 291–308

作者简介 王 华 ,女 ,1983 年生 ,博士研究生.主要从事植物生理生态学研究. E-mail : huawang_st@ rcees. ac. cn

责任编辑 李凤琴
