

三种温带树种树干储存水对蒸腾的贡献

金 鹰 王传宽* 桑 英

东北林业大学生态研究中心，哈尔滨 150040

摘要 树干储存水在协调叶片水分和碳平衡、维持树木水分收支平衡中起着重要作用。以无孔材红松(*Pinus koraiensis*)、散孔材山杨(*Populus davidiana*)和环孔材蒙古栎(*Quercus mongolica*)为对象,于2010年8月中旬至9月末(生长季后期)测定其冠基和干基树干液流通量以及树干储存水的日变化过程,量化分析树干储存水对日蒸腾量的贡献及其生物影响因子。结果表明:冠基的液流比干基启动得早,而且两者在一天中存在显著的时滞。树干储存水的日进程总体上可分为:完全释放、以释放为主补充为辅、以补充为主释放为辅、饱和稳定等4个阶段,但每个阶段的持续时间和变化格局随树种而变。红松的树干储存水在一天内表现出两个释放-补充周期,而两种阔叶树种均只经历了一次释放-补充过程。在测定时段内红松、山杨、蒙古栎标准化到平均木(边材体积为0.29 m³)的树干储存水释放量分别为:(3.4 ± 1.5)、(2.4 ± 0.6)和(1.5 ± 0.4) kg·d⁻¹,分别占日蒸腾量的18.9%、17.1%和8.8%。树干储存水释放量与日蒸腾量呈显著的指数函数关系,而与干基的边材面积和树高呈正相关关系。该研究突显了树木大小(树高和边材面积)和材性特征对树干储存水释放量及其对蒸腾量贡献的重要影响。

关键词 日动态, 树干液流, 蒸腾, 水分储存, 水分利用

Contribution of stem water storage to daily transpiration of three temperate trees in north-eastern China

JIN Ying, WANG Chuan-Kuan*, and SANG Ying

Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract

Aims Stem water storage plays a significant role in maintaining a favorable leaf water and carbon balance and minimizing temporal imbalances between water supply and demand. Few measurements, however, have been made on the daily dynamics of discharge and recharge of stem water storage, especially for Chinese temperate trees. Our objectives were to (1) examine diurnal courses of stem water storage of three temperate trees with different characteristics in Northeast China, i.e., coniferous needle-leaved Korean pine (*Pinus koraiensis*), broad-leaved diffuse-porous aspen (*Populus davidiana*) and ring-porous Mongolian oak (*Quercus mongolica*), (2) quantify the contribution of stem water storage to the daily transpiration loss for these trees and (3) explore biotic factors influencing stem water storage.

Methods Sapflow was measured simultaneously at the crown base and trunk base with calibrated thermal dissipation probes from mid-August to late-September 2010. The daily stem water storage was calculated by comparing the diurnal patterns of trunk basal and crown basal sapflow for each of three replicated trees per species.

Important findings Crown basal sapflow started earlier than trunk basal sapflow in the morning for all trees, and a distinct time lag existed during the daytime. This suggested stem water storage was significant in regulating tree transpiration losses. The diurnal course of stem water storage was divided into four stages, i.e., full discharge, mainly discharge supplemented with recharge, mainly recharge supplemented with discharge, and saturated steady stages. However, the duration and pattern of each stage varied with species. The pine experienced two periods of discharge and recharge of stem water storage, while the two broad-leaved species experienced only one. The daily amount of water withdrawn from storage and subsequently replaced that was normalized to the mean sapwood volume (0.29 m³) was (3.4 ± 1.5), (2.4 ± 0.6) and (1.5 ± 0.4) kg·d⁻¹ (mean ± SD) for the pine, aspen, and oak, respectively, accounting for 18.9%, 17.1% and 8.8% of the total daily water loss, respectively. Use of stem-stored water exponentially increased with daily water loss, and was positively correlated with the basal sapwood area and tree height. These results emphasize the effects of tree size (i.e., tree height and sapwood area) and timber

收稿日期Received: 2011-07-14 接受日期Accepted: 2011-09-27

* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn)

properties on stem water storage and its contribution to daily water losses.

Key words diurnal course, sapflow, transpiration, water storage, water use

树体内的储存水绝大多数储存在树干中, 为树木提供相当比例的蒸腾耗水, 在协调叶片水分和碳平衡、保证树木水分运输等方面起着重要作用 (Logullo & Salleo, 1992; Goldstein *et al.*, 1998; Phillips *et al.*, 2003)。利用储存水缓冲树木蒸腾耗水是树木生存和生长过程中的一种自我调节机制。随着树高增加, 水分运输路径增长, 水分传输阻力相应增加, 因而树木不可避免地首先利用已有的储存水缓解叶片暂时的水分亏缺, 以维持叶片的气体交换 (Goldstein *et al.*, 1998; Meinzer, 2002; Phillips *et al.*, 2003)。如果没有树干储存水, 很可能会因叶片水分亏缺而使气孔关闭, 从而影响树木碳固定以及生长 (Ryan & Yoder, 1997; 黄志刚等, 2007; 奚如春等, 2007; Meinzer *et al.*, 2008)。因此, 研究树干储存水的时间动态、对树木蒸腾耗水的贡献率以及影响因子, 有利于阐明树木的水分平衡和碳代谢过程、树木的生存和生长对策, 为合理筛选造林树种提供科学依据。

树干储水量的时间动态及对树木蒸腾耗水的贡献受生物和非生物因子的综合影响。在一天中, 早晨随着树木蒸腾的开始, 蒸腾耗水最初均来自于树体内的储存水; 当树木根系恢复活跃的吸收功能之后, 根系吸收的水分在供应蒸腾耗水的同时, 补充树体内的储存水, 总体上表现为“释放-补充”的循环动态变化 (Meinzer *et al.*, 2004), 但不同树种体内储存水的日变化格局不同。例如, Goldstein等 (1998) 报道榕树 (*Ficus insipida*) 树干储存水在一天内经历两次释放-补充循环; 而Phillips等 (2003) 发现花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*)、黄松 (*Pinus ponderosa*) 和白栎 (*Quercus garryana*) 树干储存水的使用主要集中在最有利于光合作用的上午时段。量化这种日变化格局有利于揭示树木水分关系动态变化和储存水对蒸腾耗水的贡献, 但是针对我国东北地区的温带树种树干储存水的研究尚未见报道。

以往研究表明, 树干储存水对树木蒸腾耗水的贡献率变化很大。例如, Phillips等 (2003) 报道3种温带树种的树干储存水释放量对日蒸腾量的贡献率随树体大小的增加而增加, 波动在2%~25%之间;

而Meinzer等 (2004) 在研究4种热带树种时则报道该贡献率稳定在10%, 而与日总蒸腾量、树体大小、树种均无关。可见, 树干储存水及其对蒸腾耗水的贡献率的变异性及其控制因子还有待于进一步的研究。

东北地区森林面积和蓄积量均占全国总量的1/3以上, 且是中国天然林保护工程实施的重点地区之一。如何根据树木的碳水代谢生理生态特性选择适宜的造林树种、优化林分结构、充分发挥东北森林在全国和区域碳水平衡中的重要作用, 是一个亟待解决的重大科学问题。本文选择无孔材红松 (*Pinus koraiensis*)、散孔材山杨 (*Populus davidiana*) 和环孔材蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 为对象, 测定了其树干储存水释放量的日变化过程, 并量化了树干储存水释放量对日蒸腾量的贡献以及生物影响因子, 以便比较不同材性树种树干储存水释放量的时间变化差异及其控制机制。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验地位于黑龙江帽儿山森林生态站 (45°24' N, 127°40' E)。平均海拔400 m, 平均坡度10°~15°。地带性土壤为暗棕色森林土。气候属于大陆性温带季风气候, 四季分明, 夏季短暂湿热, 冬季寒冷干燥; 基于1989年至2009年的气象观测数据, 平均年降水量629 mm, 主要集中在7、8月, 平均年蒸发量864 mm, 年平均温度3.1 °C。测定期间 (2010年8月中旬~9月下旬), 天气以晴朗为主, 降水较少。现有植被是原地带性植被阔叶红松林受到多次人为干扰后演替成的天然次生林和人工林, 代表了东北东部山区典型的森林类型。

1.2 树干液流及相关环境因子的测定

针对红松、山杨和蒙古栎, 每个树种选择生长良好、树干通直、无被挤压的样树各3株, 采用热扩散法测定其树干液流。样树基本特征见表1。

所用的热扩散探针 (thermal dissipation probe, TDP) 是在Granier (1985, 1987) 探针制作的基础上, 依据James等 (2002) 文献制作而成。为了验证自制TDP的精度, 我们在同一株树相同方向相近高度上

表1 树干液流测定样树的基本特征(平均值(标准偏差), n = 3)**Table 1** Characteristics of the sampled trees for sapflow measurement (mean (SD), n = 3)

树种 Species	树高 (m) Tree height (m)	冠基高度 base (m) Height of crown base (m)	冠幅 (m) Crown width (m)	干基 (胸高) Trunk base (breast height)		冠基 Crown base	
				直径 Diameter (cm)	边材宽度 Sapwood width (cm)	直径 Diameter (cm)	边材宽度 Sapwood width (cm)
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	16.5 (0.5)	6.3 (0.5)	4.7 (1.2)	26.1 (3.1)	3.4 (0.8)	20.7 (2.8)	3.3 (0.9)
山杨 <i>Populus davidiana</i>	25.8 (1.9)	15.0 (0.6)	4.7 (0.3)	29.1 (1.2)	7.1 (1.5)	17.9 (0.7)	4.7 (1.9)
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	16.7 (0.8)	9.8 (2.3)	4.7 (1.6)	27.5 (4.7)	1.9 (0.6)	20.3 (5.2)	1.5 (0.6)

同步安装自制TDP和Dynamax的TDP-30 (Dynamax Inc., Houston, USA), 测定结果相近。在每株样树的冠基和树干基部处各安装一套TDP, 与数据采集器(CR23X, Campbell Scientific Inc., Utah, USA)相连, 每隔1 min测定一次, 每15 min平均记录冠基和干基的液流通量密度。树干液流通量密度(J_s , g·cm⁻²·h⁻¹)采用公式(1) (Granier, 1987; 赵平等, 2006)计算:

$$J_s = 0.0119 \times [(dT_M - dT) / dT]^{1.231} \times 3600 \quad (1)$$

式中, dT_M 为无液流时TDP间的最大温差; dT 为瞬时测得的TDP间的温差。树干的液流通量(F_s , g·h⁻¹)为 J_s 和边材面积(A_s , cm²)的乘积。用生长锥钻取树芯, 测定树干边材宽度和边材面积。光合有效辐射(PAR)采用PAR感应器(SKP215 PAR Quantum Sensor, Skye, UK)连续自动测定。

1.3 数据分析

基于干基和冠基的液流通量日累计值相等的假设(Goldstein et al., 1998; Maherli & DeLucia, 2001; Meinzer et al., 2004), 比较干基与冠基的液流通量日变化差值, 计算得到树冠下树干储存水释放量。

先采用公式(2)将冠基液流通量标准化(Goldstein et al., 1998; Meinzer et al., 2004),

$$F_{s-cbni} = [F_{s-cbi} / \sum_{i=1}^{24} F_{s-cbi}] \times \sum_{i=1}^{24} F_{s-sbi} \quad (2)$$

式中, F_{s-cbni} 为标准化后的冠基液流通量的瞬时值; F_{s-cbi} 为冠基液流通量的瞬时值; F_{s-sbi} 为干基液流的瞬时值; i 为时间。 $F_{s-cbni} > F_{s-sbi}$ 时, 表示树木正在释放树干储存水, 相反, 则表示树木正在补充树干储存水(Goldstein et al., 1998); 然后, 将所有的正差值累加得到树干储存水的日释放量(WS), 即公式(3):

$$WS = \sum_{i=1}^{24} (F_{s-cbni} - F_{s-sbi}), (F_{s-cbni} > F_{s-sbi}) \quad (3)$$

全树树干储存水释放量(WS_{tot} , kg·d⁻¹)由公式(4)计算获得:

$$WS_{tot} = WS / SV_{cb} \times SV_{tot} \quad (4)$$

式中, SV_{cb} 为冠下的边材体积, SV_{tot} 为全树的边材体积。红松、山杨和蒙古栎的树干边材体积(SV , cm³)根据各自的 SV 异速生长方程(Wang et al., 2010)获得, 分别为:

$$\text{红松: } \log_{10} SV = 1.14 \log_{10} SBA + 2.62 \quad (5)$$

$$\text{山杨: } \log_{10} SV = 1.1 \log_{10} SBA + 2.81 \quad (6)$$

$$\text{蒙古栎: } \log_{10} SV = 0.93 \log_{10} SBA + 3.02 \quad (7)$$

式中, SBA 为树干基部的边材面积(cm²)。

为了比较不同树种 WS_{tot} 之间的差异, 先用3种树种的9株样树的边材体积平均值(0.29 m³)将每种树种的 WS_{tot} 标准化; 然后采用ANOVA比较树干储存水释放量的种间差异。采用回归模型建立树干储存水释放量与日蒸腾量、边材面积以及树高之间的关系。所有统计分析均采用SPSS 16.0软件完成。

2 结果

2.1 不同高度树干液流通量的日变化

3树种的冠基和干基液流通量(F_s)的日变化与PAR的日变化总体趋势一致, 均呈“单峰”变化模式, 但 F_s 的变化均不同程度地滞后于PAR的变化(图1)。早晨随着PAR的增加, 冠基和干基的 F_s 均滞后于PAR而增加; 11:00–12:00时PAR达到最大值, 而干基和冠基的 F_s 分别在12:45–13:45和13:00–14:45出现峰值。然而, 一天中 F_s 与PAR的启动和达到峰值的时滞却因树种和测定高度而异。冠基和干基 F_s 与PAR

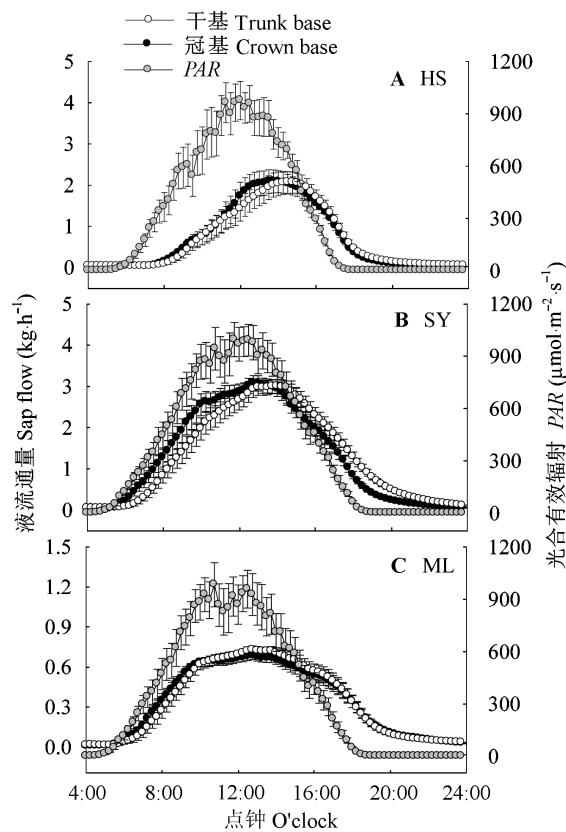


图1 3树种冠基和干基液流通量以及光合有效辐射的日变化(平均值±标准偏差)。红松(HS)、山杨(SY)、蒙古栎(ML)的样本数分别为9、16和12。

Fig. 1 Diurnal courses of the crown-basal and trunk-basal sap flow and photosynthetically active radiation (PAR) for three tree species (mean \pm SD). The sample sizes for *Pinus koraiensis* (HS), *Populus davidiana* (SY), and *Quercus mongolica* (ML) are 9, 16, and 12, respectively.

的启动时滞长短为: 红松>山杨>蒙古栎; 而其达到峰值的时滞长短为: 红松>蒙古栎>山杨。

总体而言, 干基 F_s 滞后于冠基, 但其启动、增加以及下降的时滞因树种而异(图1)。3种树种的干基和冠基 F_s 启动时滞均不超过15 min, 但到达峰值的时滞以山杨最长(75 min), 红松次之(60 min), 蒙古栎最短(15 min)。午后, 干基和冠基的 F_s 差值都降低, 但两者的时滞仍然存在, 蒙古栎的时滞在18:00即消失, 但红松和山杨的时滞却一直延续到夜间(分别延续至21:00和24:00)。

2.2 树干储存水释放与补充的日动态

3树种树干储存水的日动态总体趋势一致, 均表现为上午释放、下午补充的日进程(图2)。然而, 树干储存水的释放和补充发生的时刻、强度以及持续时间却随树种而变。红松在7:00–14:15释放树干储

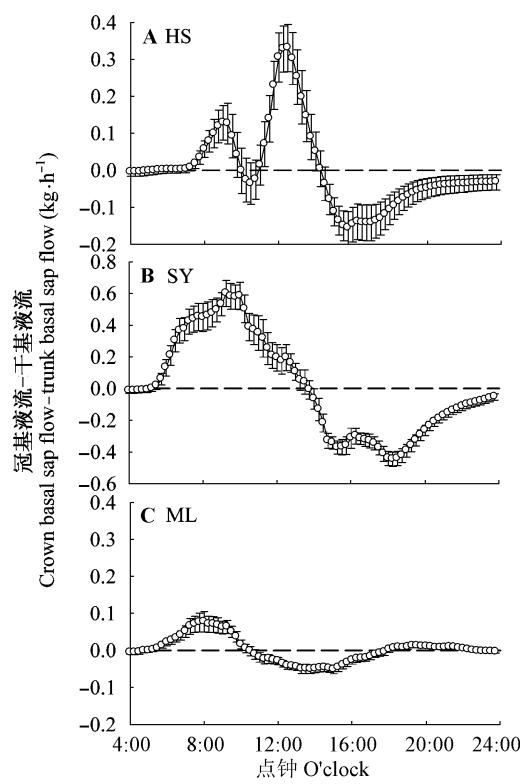


图2 3树种树干储存水释放和补充日动态(平均值±标准偏差)。红松(HS)、山杨(SY)、蒙古栎(ML)的样本数分别为9、16和12。

Fig. 2 Diurnal courses of discharge and recharge of stem stored water for three tree species (mean \pm SD). The sample sizes for *Pinus koraiensis* (HS), *Populus davidiana* (SY), and *Quercus mongolica* (ML) are 9, 16, and 12, respectively.

存水, 但在这时段却经历了持续1 h (10:00–11:00)的短暂补充; 14:15–21:00一直在补充树干储存水。山杨在5:15–13:45释放树干储存水, 之后一直到午夜都在补充树干储存水。蒙古栎树干储存水的释放和补充时间均较短, 在5:15–10:30释放, 在10:30–18:00补充。另外, 3种树种的树干储存水的释放和补充强度不一致, 其中以山杨最大, 波动在-0.4–0.6 kg·h⁻¹之间; 其次是红松, 波动在-0.2–0.3 kg·h⁻¹之间; 蒙古栎最小, 波动在-0.05–0.1 kg·h⁻¹之间。

2.3 树干储存水与日总蒸腾量及其影响因子

将3种树种的树干储存水释放量标准化到相同平均木的边材体积(0.29 m^3)后比较发现, 树种间树干储存水释放量差异显著($p < 0.05$; 图3)。测定时段树干储存水释放量以红松最大($(3.4 \pm 1.5)\text{ kg}\cdot\text{d}^{-1}$), 山杨次之($(2.4 \pm 0.6)\text{ kg}\cdot\text{d}^{-1}$), 蒙古栎最小($(1.5 \pm 0.4)\text{ kg}\cdot\text{d}^{-1}$)。

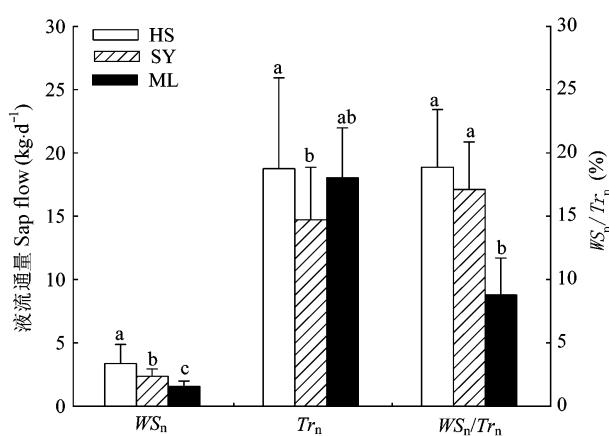


图3 3树种树干储存水释放量及其对蒸腾量的贡献(平均值±标准偏差)。WS_n, 标准化后树干储存水释放量; Tr_n, 标准化后蒸腾量; WS_n/Tr_n, 标准化后树干储存水释放量对蒸腾的贡献率。红松(HS)、山杨(SY)、蒙古栎(ML)的样本数分别为9、16和12。a、b、c表示显著性差异组别($\alpha = 0.05$)。

Fig. 3 Discharge of stem stored water and its contribution to transpiration for three tree species (mean \pm SD). WS_n, normalized discharge of stem stored water; Tr_n, normalized transpiration; WS_n/Tr_n, contribution of WS_n to Tr_n. The sample sizes for *Pinus koraiensis* (HS), *Populus davidiana* (SY), and *Quercus mongolica* (ML) are 9, 16, and 12, respectively. a, b, and c stand for significant difference groups ($\alpha = 0.05$).

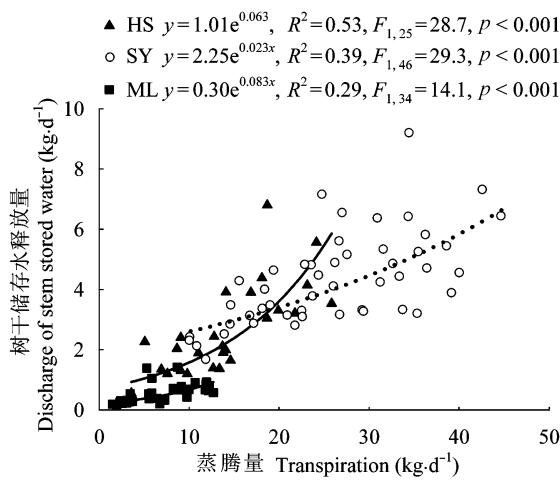


图4 3树种树干储存水释放量与总蒸腾量的关系。HS, 红松; ML, 蒙古栎; SY, 山杨。

Fig. 4 Relationships between discharge of stem stored water and transpiration for three tree species. HS, *Pinus koraiensis*; ML, *Quercus mongolica*; SY, *Populus davidiana*.

kg·d⁻¹)。蒸腾量的大小依次为：红松((18.9 ± 7.2) kg·d⁻¹)、蒙古栎((18.0 ± 3.9) kg·d⁻¹)、山杨((14.7 ± 4.1) kg·d⁻¹)。树干储存水释放量对蒸腾量的贡献率以红松最大(18.9%)，山杨次之(17.1%)，蒙古栎最小

(8.8%)。

树干储存水释放量与蒸腾量之间呈显著的指数函数关系($p < 0.001$)，但这种关系的种间差异显著(图4)。另外，忽略树种之后发现，树干储存水释放量分别与干基的边材面积($p = 0.003$)和树高($p = 0.003$)呈显著的正相关关系(图5)。

3 讨论

通过比较冠基和干基 F_s 日动态的差异可以确定树干储存水的释放和补充周期(Goldstein *et al.*, 1998; Meinzer *et al.*, 2004)。从被测3种树种树木蒸腾的水分来源看，其蒸腾日进程基本上可分为4个阶段(图1, 图2)：(1)干基 F_s 启动前的时段(树干储存水完全释放阶段)：树干蒸腾作用开始增强，而此时 F_s 较小，蒸腾耗水完全来自树体内储存水。(2)从干基 F_s 启动至冠基与干基 F_s 差值达到最大的时段(树干储存水以释放为主、补充为辅阶段)：由于干基 F_s 与蒸腾的滞后作用，根系吸收的水分不能完全满足

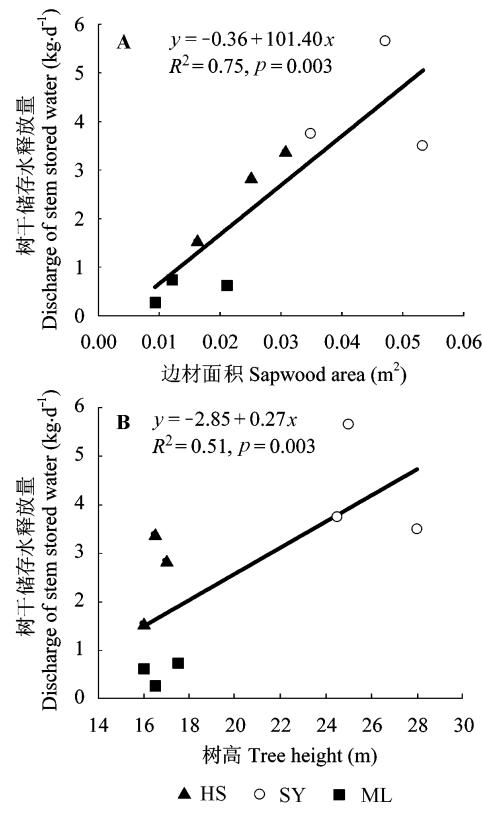


图5 树干储存水释放量与干基边材面积及树高的关系。HS, 红松; ML, 蒙古栎; SY, 山杨。

Fig. 5 Discharge of stem stored water in relation to basal sapwood area and tree height. HS, *Pinus koraiensis*; ML, *Quercus mongolica*; SY, *Populus davidiana*.

树木蒸腾的需要, 因而蒸腾耗水来源于树体储存水和根系吸收的土壤水分(Holbrook, 1995; Goldstein *et al.*, 1998)。(3)从冠基与干基 F_s 差值最大值至冠基和干基 F_s 的时滞消失为止的时段(树干储存水以补充为主、释放为辅阶段): 根系吸收的水分除了满足树木蒸腾需要之外, 还供应树体储存水的补充。(4)从冠基和干基 F_s 的时滞消失至冠基 F_s 停止为止的时段(树干储存水饱和稳定阶段): 蒸腾耗水完全来自根系吸收的土壤水分。在整个过程中, 第一阶段虽然很短暂(均持续了15 min), 但3种树种均存在, 证明了一天中树木根系吸水滞后于树冠的水分丢失过程。第二阶段通常出现在环境条件更有利于光合作用的上午。而第三阶段持续时间最长(图2)。在此时段, 树冠光合作用因受蒸汽压亏缺(VPD)或光抑制等因素的限制而使气孔导度下降, 进而使树冠的蒸腾作用有所下降, 但根系吸水功能仍然很活跃(谭红朝和李秧秧, 2007; 赵平, 2010), 因而根系吸收的水分除了供应蒸腾耗水之外, 剩余的用于补充树体中的储存水。这一格局与前人的研究结果相似(Goldstein *et al.*, 1998; Phillips *et al.*, 2003; Meinzer *et al.*, 2004)。然而, 这两个阶段的持续时间及其变化格局的种间差异很大(图2)。红松在上午的树干储存水释放过程中经历了一次短暂地补充, 使得一天内出现了两个树干储存水的释放-补充周期; 而两种阔叶树种均经历了一次释放-补充过程(图2)。造成这种树种间不同格局的原因还不确定。Goldstein等(1998)研究榕树时也发现树干储存水一天内经历了两次释放-补充过程, 认为主要原因是由于测量当天经过一片云团引起PAR和VPD的波动造成的。然而, 在本研究中, PAR和VPD均呈显著的单峰曲线日变化格局(图1; VPD日变化与PAR对应, 因此在图中略去)。我们推测这一现象可能与树木的材性有关。针叶树红松的输水单元为弦径较小的管胞, 在水分运输过程中受到的阻力较大, 使树体储存水在释放过程中部分受阻; 同时, 红松管胞长度较长(5 060–6 540 μm), 在某种程度上对水分运输有一定的促进作用(孙慧珍等, 2005a, 2005b), 从而使其在得到一定的水分补充之后能继续释放水分。然而, 蒙古栎树干储存水的释放和补充时间均较短(图2), 冠基和干基 F_s 的时滞也明显小于其他2种树种(图1)。可能原因: 一是蒙古栎的树干储水量较少, 仅为红松和山杨的平均树干储水量的46%和65% (图3),

因而使冠基和干基 F_s 的时滞很小(Goldstein *et al.*, 1998); 二是因为蒙古栎的导管弦径较大、导管分子较长、叶片角质层发达、栅栏组织排列紧密等, 使水分向上运输途中所受的阻力较小(孙慧珍等, 2005a, 2005b)。

树干液流的时空动态可为判断树木储存水是否参与蒸腾活动提供重要参考(赵平, 2010), 也可用于确定树体储存水对蒸腾耗水的贡献程度。冠基与干基 F_s 日进程的不同步性和数量差异(图1), 表明树干储存水在树木蒸腾耗水中起着重要的调节作用(Goldstein *et al.*, 1998; Meinzer *et al.*, 2004)。但是, 树干储存水对蒸腾耗水的贡献量却随树种而变(图3)。总体而言, 本研究中3种树种树干储存水量对蒸腾量的贡献率(8.8%–18.9%; 图3)处在以往研究结果的范围内(6%–50%) (Holbrook & Sinclair, 1992; Goldstein *et al.*, 1998; Wullschleger *et al.*, 1998; Kobayashi & Tanaka, 2001; Maherli & DeLucia, 2001; Scholz *et al.*, 2007), 这在树木水分收支中起着不容忽视的作用(Logullo & Salleo, 1992; Goldstein *et al.*, 1998)。但是, 蒙古栎的树干储存水对日蒸腾量的贡献率不足其他2种树种的1/2 (图3)。造成这种差异的因素是多方面的。首先, 树木的边材大小是衡量树干储存水日释放量的一个很好指标(图5)。本研究中3种树种树干储存水释放量随边材面积增加而增加(图5), 这与以往的研究结果相符(Goldstein *et al.*, 1998; Phillips *et al.*, 2003; Meinzer *et al.*, 2004; Verbeeck *et al.*, 2007)。

其次, 树高对树干储存水释放量有显著影响。理论上, 林木通过增加树高可以截获更多的光, 以固定更多的碳。然而, 树高的增加会加长水分运输路径、增加水分从土壤向叶片运输的阻力, 从而可能导致木质部功能失调的空穴化。在权衡双方利弊的基础上, 树木可能利用树体内的储存水暂时缓和其中的矛盾(蒋高明等, 2004; 赵平, 2010)。Goldstein等(1998)报道, 树干储存水释放量随树高的增加呈指数增加, 大树树高微小的增加会导致树干储存水释放量大幅度增加。但我们的研究结果显示, 树干储存水释放量随树高的增加呈线性增加(图5), 这可能与本研究中树高较低有关。Phillips等(2003)报道, 15 m的花旗松树干储存水对日蒸腾量的贡献率为7%, 而60 m高时则升至25%。然而, Verbeeck等(2007)却报道树干储存水释放量与树木的胸径、边

材面积和叶面积有关, 而与树高无关。这一现象可能是因为他们研究的林分是同龄林, 其树高变化幅度较小(15–23 m), 因而排除了树高的影响。

再次, 不同树种中与水分运输相关的材性特点差异也可影响树干储存水释放量及其对日蒸腾量的贡献。Meinzer等(2004)报道, 树干储存水释放量对日总蒸腾的贡献率稳定在10%, 而与日总蒸腾量、树木大小和树种无关。但本研究结果表明, 树干储存水释放量对日蒸腾量的贡献不但随日蒸腾量的增加而呈指数式增加, 而且树种之间也存在差异(图4)。另外, 3种树种树干储存水释放量与干基的边材面积及树高的关系中的离散性(图5)也间接地说明了树种特性可能影响树干储存水释放量。正如前面所讨论的, 无孔材红松的树干水分运输因其管胞限制而阻力较大, 树干需要储存更多的水分来暂时缓解水分供需时间的不平衡。散孔材山杨导管直径较小, 可能需要较多的储存水。环孔材蒙古栎的导管直径较大、水力导度较高、水分运输阻力较小, 使其根系吸收的水分能较快地输送到树冠供蒸腾使用, 树体储存水就较少(Loustau *et al.*, 1998; Steppe & Lemeur, 2007)。

4 结论

3种温带树种冠基与干基液流启动、增加及下降过程均存在时滞, 表明了树干储存水在树木的生理活动中确实起作用。树干储存水的日进程基本上可分为: 完全释放、以释放为主补充为辅、以补充为主释放为辅、饱和稳定等4个阶段, 但每个阶段的持续时间及其变化格局随树种而变。红松在一天内表现出两个树干储存水的释放-补充周期, 而另2种阔叶树种均经历了一次释放-补充过程。另外, 树干储存水的释放和补充强度以山杨最大, 红松次之, 蒙古栎最小。

树干储存水对蒸腾耗水的贡献量却因树种而异, 其中红松最大, 蒙古栎最小。蒙古栎的树干储存水对日蒸腾量的贡献率不足其他2种树种的1/2。树干储存水及其对蒸腾耗水量的贡献率除了受树种影响之外, 还与边材面积、树高等树体大小参数密切相关。这些研究结果对于阐明树木的水分平衡和碳代谢过程、揭示树木的生存和生长对策以及合理筛选造林树种均有重要的生态学意义。

致谢 “十二五”科技支撑项目(2011BAD37B01)、

www.plant-ecology.com

林业公益性行业科研专项(200804001; 30625010)和国家自然科学基金和国家林业局重点项目(2006-77)资助。帽儿山森林生态站提供野外基础支持。

参考文献

- Goldstein G, Andrade JL, Meinzer FC, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P, Celis A (1998). Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, 21, 397–406.
- Granier A (1985). A new method of sap flow measurement in tree stems. *Annals of Forest Science*, 42, 193–200.
- Granier A (1987). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 3, 309–320.
- Holbrook NM (1995). Stem water storage. In: Gartner BL ed. *Plant Stems: Physiological and Functional Morphology*. Academic Press, San Diego, USA. 151–174.
- Holbrook NM, Sinclair TR (1992). Water balance in the arborescent palm, *Sabal palmetto*. II. Transpiration and stem water storage. *Plant, Cell & Environment*, 15, 401–409.
- Huang ZG (黄志刚), Li FR (李锋瑞), Cao Y (曹云), Ouyang ZY (欧阳志云), Li XQ (李锡泉), Tian YX (田育新), Wang ZJ (王中建), Liu H (柳辉) (2007). Ecological benefit of soil and water conservation of *Eucommia ulmoides* and *Vernica fordii* plantation in hilly red soil region, southern China. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 43(8), 8–14. (in Chinese with English abstract)
- James SA, Clearwater MJ, Meinzer FC, Goldstein G (2002). Heat dissipation sensors of variable length for the measurement of sap flow in trees with deep sapwood. *Tree Physiology*, 22, 277–283.
- Jiang GM (蒋高明), Chang J (常杰), Gao YB (高玉葆), Li YG (李永庚) (2004). *Plant Ecophysiology* (植物生理生态学). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Kobayashi Y, Tanaka T (2001). Water flow and hydraulic characteristics of Japanese red pine and oak trees. *Hydrological Processes*, 15, 1731–1750.
- Logullo MA, Salleo S (1992). Water storage in the wood and xylem cavitation in 1-year-old twigs of *Populus deltoides* Bartr. *Plant, Cell & Environment*, 15, 431–438.
- Loustau D, Domec JC, Bosc A (1998). Interpreting the variations in xylem sap flux density within the trunk of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.): application of a model for calculating water flows at tree and stand levels. *Annals of Forest Science*, 55, 29–46.
- Maherali H, DeLucia EH (2001). Influence of climate-driven shifts in biomass allocation on water transport and storage in ponderosa pine. *Oecologia*, 129, 481–491.
- Meinzer FC (2002). Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants. *Plant, Cell & Environment*, 25, 265–274.
- Meinzer FC, Bond BJ, Karanian JA (2008). Biophysical

- constraints on leaf expansion in a tall conifer. *Tree Physiology*, 28, 197–206.
- Meinzer FC, James SA, Goldstein G (2004). Dynamics of transpiration, sap flow and use of stored water in tropical forest canopy trees. *Tree Physiology*, 24, 901–909.
- Phillips NG, Ryan MG, Bond BJ, McDowell NG, Hinckley TM, Čermák J (2003). Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. *Tree Physiology*, 23, 237–245.
- Ryan MG, Yoder BJ (1997). Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, 47, 235–242.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Miralles-Wilhelm F (2007). Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in neotropical savanna trees. *Plant, Cell & Environment*, 30, 236–248.
- Steppe K, Lemeur R (2007). Effects of ring-porous and diffuse-porous stem wood anatomy on the hydraulic parameters used in a water flow and storage model. *Tree Physiology*, 27, 43–52.
- Sun HZ (孙慧珍), Li YP (李夷平), Wang C (王翠), Zhou XF (周晓峰) (2005a). Comparative study on stem sap flow of non- and ring-porous tree species. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 24, 1434–1439. (in Chinese with English abstract)
- Sun HZ (孙慧珍), Sun L (孙龙), Wang CK (王传宽), Zhou XF (周晓峰) (2005b). Sap flow of the major tree species in the eastern mountainous region in Northeast China. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 41(3), 36–42. (in Chinese with English abstract)
- Tan HC (谭红朝), Li YY (李秧秧) (2007). Advance in tree stem diameter changes and its relationship to water transport and water storage. *Journal of Northwest Forestry University* (西北林学院学报), 22(6), 51–55. (in Chinese with English abstract)
- Verbeeck H, Steppe K, Nadezhina N, Op de Beeck M, Deckmann G, Meiresonne L, Lemeur R, Cermak J, Ceulemans R, Janssens IA (2007). Stored water use and transpiration in Scots pine: a modeling analysis with ANAFORE. *Tree Physiology*, 27, 1671–1685.
- Wang XC, Wang CK, Zhang QZ, Quan XK (2010). Heartwood and sapwood allometry of seven Chinese temperate tree species. *Annals of Forest Science*, 67, 410.
- Wullschleger SD, Meinzer FC, Vertessy RA (1998). A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology*, 18, 499–512.
- Xi RC (奚如春), Ma LY (马履一), Fan M (樊敏), Li LP (李丽萍), Kong JJ (孔俊杰), Wang RH (王瑞辉) (2007). Water capacity of branches and stems of *Pinus tabulaeformis* and its impact on transpiring water consumption. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 29(1), 160–165. (in Chinese with English abstract)
- Zhao P (赵平) (2010). Compensation of tree water storage for hydraulic limitation: research progress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 21, 1565–1572. (in Chinese with English abstract)
- Zhao P (赵平), Rao XQ (饶兴权), Ma L (马玲), Cai XA (蔡锡安), Zeng XP (曾小平) (2006). The variations of sap flux density and whole-tree transpiration across individuals of *Acacia mangium*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 26, 4050–4058. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 李 敏

doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.01310