

中国漳江口红树植物秋茄茎流特征及其影响因子

阎光宇^{1,2} 冯建祥^{1,2} 杨盛昌¹ 林光辉^{1,2,3*}

(¹滨海湿地生态系统教育部重点实验室/厦门大学生命科学学院,福建厦门 361005; ²海洋科学与技术学部/清华大学深圳研究生院,广东深圳 518055; ³清华大学地球系统数值模拟教育部重点实验室和地球系统科学研究中心,北京 100084)

摘要 利用 Granier 热消散式探针法对福建漳江口国家级红树林自然保护区内红树植物秋茄的树干茎流密度(SFD)进行1年(2010年10月至2011年10月)的连续监测.结果表明:季节和树干径级对秋茄树干茎流密度均有显著影响.在夏季,胸径(DBH)为8~10 cm时秋茄树干最外层2 cm处的SFD达到最大,为 $38.21 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.这与其他红树物种以及湿地乔木物种的茎流密度相当.不同径级(小、中、大径级分别为2~4、4~8、8~10 cm)秋茄每日整树蒸腾量(即水分日利用量)也呈现明显的季节变化,从冬季到夏季的波动值分别为0.14~0.19、0.94~1.45、1.96~3.43 $\text{kg} \cdot \text{d}^{-1}$.通过整合各个径级秋茄树的日蒸腾量推算得到秋茄林的日蒸腾量,再全年累加计算得到秋茄林年总蒸腾量为100.38 mm,不到当地年降水量的6%.主要环境因子对秋茄林蒸腾速率(E_s)均有极显著影响($P < 0.001$),其中,光合有效辐射(PAR)和饱和水汽压差(VPD)是 E_s 最主要的驱动因子,解释了 E_s 60%~92%的季节变异,且夏季秋茄 E_s 对PAR和VPD的依赖性大于冬季.秋茄 E_s 与环境因子之间存在明显的时滞现象,需要在解释秋茄林 E_s 季节变异时加以考虑.

关键词 红树林; Granier 热消散式探针法; 蒸腾; 时滞现象; 环境因子调控

Sapflow characteristics of *Kandelia obovata* and their controlling factors in Zhangjiang estuary, China. YAN Guang-yu^{1,2}, FENG Jian-xiang^{1,2}, YANG Sheng-chang¹, LIN Guang-hui^{1,2,3*}
(¹ Ministry of Education Key Laboratory for Coastal and Wetland Ecosystems, School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, Fujian, China; ² Division of Ocean Science and Technology, Graduate School at Shenzhen, Tsinghua University, Shenzhen 518055, Guangdong, China; ³ Ministry of Education Key Laboratory for Earth System Modeling, Center for Earth System Science, Tsinghua University, Beijing 100084, China).

Abstract: In this study, the Granier's thermal dissipation probe method was applied to monitor sap flux density (SFD) of a mangrove species *Kandelia obovata* over a period of one year (2010–10–2011–10) in Zhangjiangkou Mangrove National Nature Reserve, Fujian, China. The results showed that both season and diameter class exerted significant effects on the SFD of *K. obovata* trees. In summer, when the diameter at breast height (DBH) reached 8–10 cm, the highest SFD was found at a depth of 2 cm with a value of $38.21 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, which was comparable with those for other mangrove tree species and forested wetland tree species. The mean whole tree transpiration (*i.e.* daily water use) of all stem size classes demonstrated large changes from winter to summer, increased from 0.14 to 0.19 $\text{kg} \cdot \text{d}^{-1}$ in small trees (S, DBH=2–4 cm), from 0.94 to 1.45 $\text{kg} \cdot \text{d}^{-1}$ in medium trees (M, DBH=4–8 cm) and from 1.96 to 3.43 $\text{kg} \cdot \text{d}^{-1}$ in large ones (L, DBH=8–10 cm). The daily transpiration of *K. obovata* stand was calculated by summing all size classes, which was then summed up for entire year to estimate annual transpiration of entire *K. obovata* forest, which was about 100.38 mm, less than 6% of local annual precipitation. Key environmental factors all had significant effects (all $P < 0.001$) on the stand transpiration rate (E_s) of *K. obovata* forest, and photosynthetically active radiation (PAR) and vapor pressure deficit (VPD) were the

本文由国家自然科学基金项目(30930017)和国家海洋局海洋公益性行业科研专项(201305021)资助 This work was supported by the National Science Foundation of China (30930017) and Special Fund for the Public Science and Technology Research of State Ocean Administration of China (201305021).

2015-12-15 Received, 2016-04-25 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lin.guanghui@sz.tsinghua.edu.cn, lingh@tsinghua.edu.cn

main driving factors, which explained 60%–92% seasonal variation of E_s . The PAR and VPD had larger effects on the E_s in summer than that in winter. In addition, we observed an obvious time lag phenomenon in the relationship between E_s and PAR or VPD, which should be taken into account when explaining seasonal variation of E_s in *K. obovata* forest.

Key words: mangrove forest; Grainer's thermal dissipation probe method; transpiration; time-lag phenomenon; environmental regulations.

红树林是生长在热带、亚热带地区滨海潮间带上部,受周期性潮水浸淹,以红树植物为主体的常绿灌木或乔木组成的潮滩湿地木本生物群落^[1],在防风防浪、保护海堤、维持生物多样性等方面具有重要作用。虽然周围环境并不缺水,然而由于长期生长在高盐和淹水的潮间带土壤环境中,红树植物具有生理干旱的特点^[2-3]。因此,红树植物对水分的吸收利用是其生存的先决条件,了解潮间带地区植物的水分利用是解释红树植物独特生活方式的关键。

由于仪器的限制,过去对红树植物水分利用的研究大多只停留在叶水平,即利用气孔针测定叶片的蒸腾速率进而推算整株植物或者冠层的蒸腾^[4-7]。由于植物不同位置叶片蒸腾存在差异,冠层内环境因子的连续变化对叶片蒸腾速率也会产生影响,而由叶片测定值通过尺度转换和扩展容易引起较大误差^[5-6]。热扩散技术提供了一种更简易的监测木本植物水分利用的方法,尤其适用于处在异质环境下的单株植物^[8-9]。由于红树林所处环境比较恶劣,仪器的安装和维护相对比较困难,目前国内外用该方法对红树植物水分利用展开的研究少有报道。Becker等^[10]利用热脉冲方法观测发现,红树植物 *Avicennia alba* 和 *Rhizophora apiculata* 的茎流密度并不低,打破了红树植物茎流较低的观点。此外, Muller等^[11]和 Krauss等^[12]也曾分别利用热扩散技术对萌芽白骨壤(*Avicennia germinans*)和3种红树植物[萌芽白骨壤、拉贡木(*Laguncularia racemosa*)和大红树(*Rhizophora mangle*)]的树干茎流进行研究。然而以上研究结果发现:红树植物水分利用不仅具有较大的种间差异,即使是同一物种的红树植物,在不同的环境情况下,其水分利用也存在较大变异,因此研究红树植物的水分利用,必须考虑到当地盐度、季节和树形的变化。此外,为了更好地了解红树植物水分利用特征,不仅要从不同空间尺度(单点、整棵树、种群),还要从时间尺度(小时、天、季节、年际)上研究植物水分利用变化及对环境的响应情况^[13-14]。

秋茄(*Kandelia obovata*)是亚洲热带和亚热带滨海湿地常见的一种红树植物,是我国境内天然分布

最广且纬度最高的红树植物,也是浙江省北移引种唯一成功的红树植物种类^[1],同时,秋茄也是我国东南沿海主要的红树林造林树种。本文利用 Grainer-TDP 茎流测试系统,对位于福建漳江河口地区的红树物种——秋茄展开长期监测,同步收集该站点气象数据,以明确长期监测秋茄茎流密度和蒸腾量在不同时间尺度上的变化,并由此计算秋茄整树和秋茄林的蒸腾量,研究该物种水分利用的动态变化;同时,分析不同季节的秋茄蒸腾对各个环境因子(饱和水汽压差、光合有效辐射、温度、空气相对湿度等)的响应。通过阐述秋茄蒸腾作用的特征,研究红树植物在高盐分土壤条件下对水分胁迫的适应情况,深入了解滨海红树植物的生存特性,为更进一步研究红树植物碳水耦合关系提供理论支持。

1 研究地区与研究方法

1.1 试验地概况

本试验站点位于福建省云霄漳江口红树林国家自然保护区内(23°53′45″–23°56′00″N, 117°24′07″–117°30′00″E,图1),保护区总面积2360 hm²。本研究区属于亚热带海洋性季风气候,年平均气温21.2℃,1月均温13.3℃,7月均温28.2℃,极端高温为38.1℃,年均降水量为1714.5 mm,降水主要集中于4—9月。潮汐为不规则的半日潮。土壤淤泥质,土壤pH值在3.5~7.5,盐度一般在10以上。湿地植物优势种为秋茄、白骨壤和桐花树,高度为3~6 m,无林下层植被。

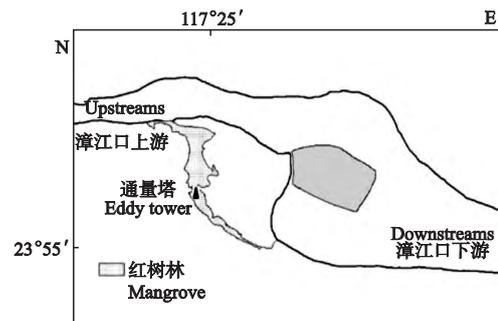


图1 漳江口红树林国家自然保护区内研究地点位置

Fig.1 Location of the study site in the Zhangjiangkou Mangrove National Nature Reserve.

1.2 环境因子的监测

厦门大学于 2008 年在云霄漳江口红树林国家自然保护区内建设了定位观测站和观测塔. 观测塔上安装有雨量筒 (TE525MM, Texas Electronics, Inc., Texas, USA)、空气温湿度传感器 (HMP45C, Vaisala, Helsinki, Finland), 可分别监测雨量, 观测冠层和高处的大气温湿度. 观测塔顶的净辐射传感器 (CNR-1, Kipp & Zonen, Delft, The Netherlands) 及光合有效辐射传感器 (Li-190SB, Li-Cor, USA) 可测定太阳辐射及光合有效辐射. 原始采样频率为 10 Hz, 通过数据采集器 (CR3000, Campbell Scientific, Inc., USA) 采集数据并自动下载到计算机中存储, 并按 30 min 计算平均值进行存储. 此外, 当潮水上涨淹没站点时, 利用 YSI 水位仪 (YSI, Yellow Springs, Ohio, USA) 自动记录潮水的温度、盐度和水位. 所有气象数据监测时间为 2010 年 10 月至 2011 年 10 月.

1.3 茎流计的安装和树干茎流密度的测定

根据样方调查数据得知, 秋茄胸径一般小于 10 cm. 按照胸径大小, 将其分为小直径 (S 2~4 cm)、中等直径 (M 4.1~8 cm)、大直径 (L 8.1~10 cm) 3 种不同的径级范围 (表 1). 每个范围内选择 2~3 棵生长状况良好的个体, 作为样株.

利用热扩散法^[13-14]测量树干茎流, 在树干 1.3 m 高处安装一组 Grainer-TDP 探针连续测定秋茄样株的茎流密度值, 上下两个探针 (上探针持续恒定加热, 下探针作为参照不加热, 详细方法可见文献 [13-15, 16-18]) 相距 15 cm, 并涂有导热硅脂. 两探针间的温差电势用数据自动采集仪 (Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA) 自动记录 (每 30 s 测度 1 次, 每 30 min 进行平均并储存数据). 为了避免探针被阳光直射, Grainer-TDP 探针通常安装在树干北面, 并覆盖反光锡纸. 上下两个探针的温差电势数据根据茎流密度经验公式校正后得到需要的茎流密度值 (SFD, $g \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)^[14]:

$$SFD = 118.99 \times 10^{-6} \times [(\Delta T_{\max} - \Delta T) / \Delta T]^{1.231} \quad (1)$$

式中: ΔT 为两个探针之间的温度差; ΔT_{\max} 为昼夜最大温差; SFD 为瞬时茎流密度. 该公式是 Grainer^[14] 经过多年在多种树木进行研究总结出的经验公式, 适用于任何树种^[15].

边材面积是计算茎流及蒸腾的关键参数. Phillips 等^[19]通过试验发现, 茎流密度的径向变化格型在环孔材中变化较大, 而在散孔材中较为均匀或呈高斯型. Lu^[20]、Clearwater 等^[21]认为, 运用 Granier 热消散式探针测定树干茎流密度时, 只要探针安装在

边材内, 茎流密度的径向格型在散孔材中无显著变化. 通过观察已伐木材发现, 红树植物秋茄是散孔材^[18], 因此可以认为, 秋茄茎流密度的径向格型无显著变化. 探针长度 (1~2 cm) 上的茎流密度的平均值可以代表对应树干横截面厚度上的茎流密度. 本试验按照不同径级, 将 Grainer-TDP 探针分别安装在秋茄树干 2、3、4 和 5 cm 不同深度 (以覆盖不同径级树干横截面. 如: 直径 2 cm 的秋茄树干, 用 2 cm 探针直接贯穿整个横截面; 直径 6 cm 的秋茄树干, 分别在树干 2 cm 和 3 cm 处安装 2 cm 和 1 cm 的探针), 用探针长度 (1~2 cm) 上的茎流密度的平均值之和来代表整个树干截面厚度上的茎流密度平均值.

由于单位时间内流经树干的茎流流量可近似等同于冠层蒸腾量^[22], 因此, 树干茎流值即整树蒸腾速率 ($E_t, g \cdot s^{-1}$) 可由下式求得:

$$E_t = SFD \times A_s \quad (2)$$

一段时间内整树蒸腾量 (F, g) 可由下式求得:

$$F = E_t \times t \quad (3)$$

式中: A_s 为边材面积; t 为时间 (s).

秋茄林的蒸腾速率 (E_s) 可以通过各个代表性的不同直径秋茄树的蒸腾速率来推算, 计算公式如下:

$$E_s = \sum_{i=1}^n E_{ti} = \sum_{i=1}^n (F_{di} \times A_{si}) \quad (4)$$

式中: E_s 为秋茄林蒸腾速率 ($g \cdot s^{-1}$); F_{di} 为 i 径级内所有茎流密度的平均值; A_{si} 为 i 径级内所有边材的面积; E_{ti} 为 i 径级内所有秋茄的蒸腾速率. 每天的秋茄林蒸腾量 (T) 为 30 min 数据的累加, 秋茄林的年蒸腾量 (T_{sum}) 为日蒸腾量的总和.

1.4 错位对比法

按观测时间顺序, 建立每株样树的茎流密度、全部样树的平均茎流密度、不同径级样树的平均茎流密度与对应的光合有效辐射 (PAR)、饱和水汽压差 (VPD) 数据列, 将茎流密度分别与 PAR 和 VPD 逐次按 30 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^[23].

1.5 数据分析

本文主要采用 SFD-dMax 方法计算原始茎流数据值. 数据分析主要采用 SPSS 统计软件 (SPSS 16.0, SPSS, Inc., USA), 作图采用 Sigmaplot 软件 (Sigmaplot 10.0, Systat Software Inc., USA) 完成.

表 1 用于测定树杆茎流的秋茄树木样株基本特征

Table 1 Characteristics of the *Kandelia obovata* trees used for the sap flow measurements

树杆级别 Size class	胸径 DBH (cm)	高度 Height (m)	冠幅 Crown (cm)		密度 Density (trees · hm ⁻²)
			长 Length	宽 Width	
小直径 Small size class (S 2~4 cm)	2.2~3.3	4.75~5.15	20~40	15~25	4952
中等直径 Middle size class (M 4.1~8 cm)	4.1~6.6	5.20~5.50	40~200	30~150	1726
大直径 Large size class (L 8.1~10 cm)	8.6~9.2	5.50~5.75	250~260	120	157

2 结果与分析

2.1 红树林湿地环境要素的季节变化

云霄实验站点属于典型的亚热带海洋性季风气候。观测期间,冬季平均气温 10 °C 左右,7 月(夏季)达到年度最高温,平均温度为 30 °C。降水主要集中在 4—9 月,占全年降水量的 2/3。本站点的潮汐属于不规则的半日潮,一天中受到 2 次潮汐浸淹。每月只有约 1/2 的时间潮汐能够达到观测点,每天淹水时间 4~6 h,年均淹水深度约 40 cm。当湿季开始时,潮汐水位也持续上升,最大达到 107.5 cm。潮水的盐度随着潮汐循环和降雨格局变化而变化。年均潮水盐度约 10。当大雨或者大量淡水汇入时,潮水盐度最低降到 1~2。当旱季末期或者湿季中少雨时段,潮水盐度急速升高,最高达到 21 (图 2)。

2.2 秋茄茎流密度特征及季节变化

由图 3 可以看出,研究区秋茄茎流密度日变化呈典型的“单峰型”,并随蒸腾主要驱动因子 PAR、VPD 的变化而变化,但并非完全同步,存在一定的时滞。具体表现为:从 00:00 到 06:00, SFD 降到最低,几乎为 0,之后随着 PAR 的启动而迅速增大,当 PAR 达到峰值前后, SFD 也达到最大,然后随着 PAR 的下降而缓慢减低,之后进入夜间液流的缓慢传输,直到 22:00 甚至 24:00 才重新回到 0。

虽然在相同时间内,受相同环境因子影响的条件下,不同径级间秋茄 SFD 具有相似的日变化趋势,但不同径级间茎流密度值存在明显差异:不同径级间秋茄 SFD 的峰值(本文采用每个径级 SFD 的平均值)表现为大径级(L) > 中等径级(M) > 小径级(S),即茎流密度与树干粗细呈正相关($P=0.014$) (夏季,大、中、小径级秋茄的 SFD 分别为 15.36、20.84、20.26 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,冬季分别为 17.77、26.59、38.21 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),这与许多学者得出的结论一致^[24-25]。直径越大,茎流密度越大,主要是由于它拥有较大的冠幅(表 1),可以形成较大的蒸腾拉力和耗水量;直径越小,冠幅随之减小,较小的蒸腾叶面积导致较小的茎流密度。M 的冠幅介于 S 和 L 之间,

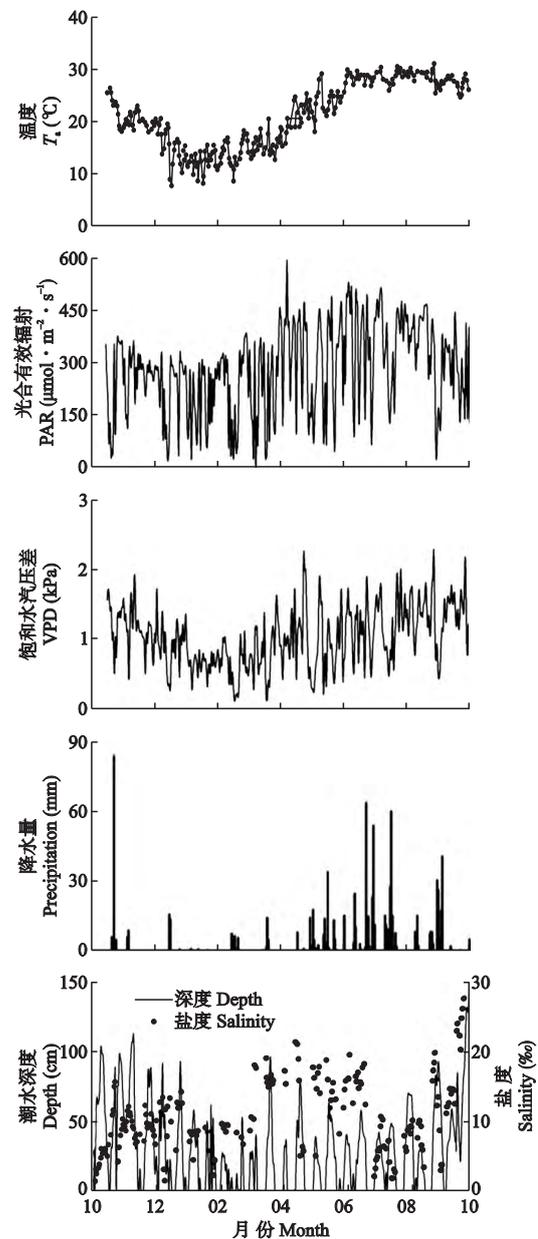


图 2 漳江口红树林秋茄林样地温度 (T_a)、光合有效辐射 (PAR)、饱和水汽压差 (VPD)、降水量和潮水深度与盐度的季节变化

Fig. 2 Seasonal changes in air temperature (T_a), photosynthetically active radiation (PAR), vapor pressure deficit (VPD), precipitation and tidal depth and salinity of mangrove ecosystem at the measurement site of *Kandelia obovata* forest in Zhangjiang estuary (2010-10-2011-10).

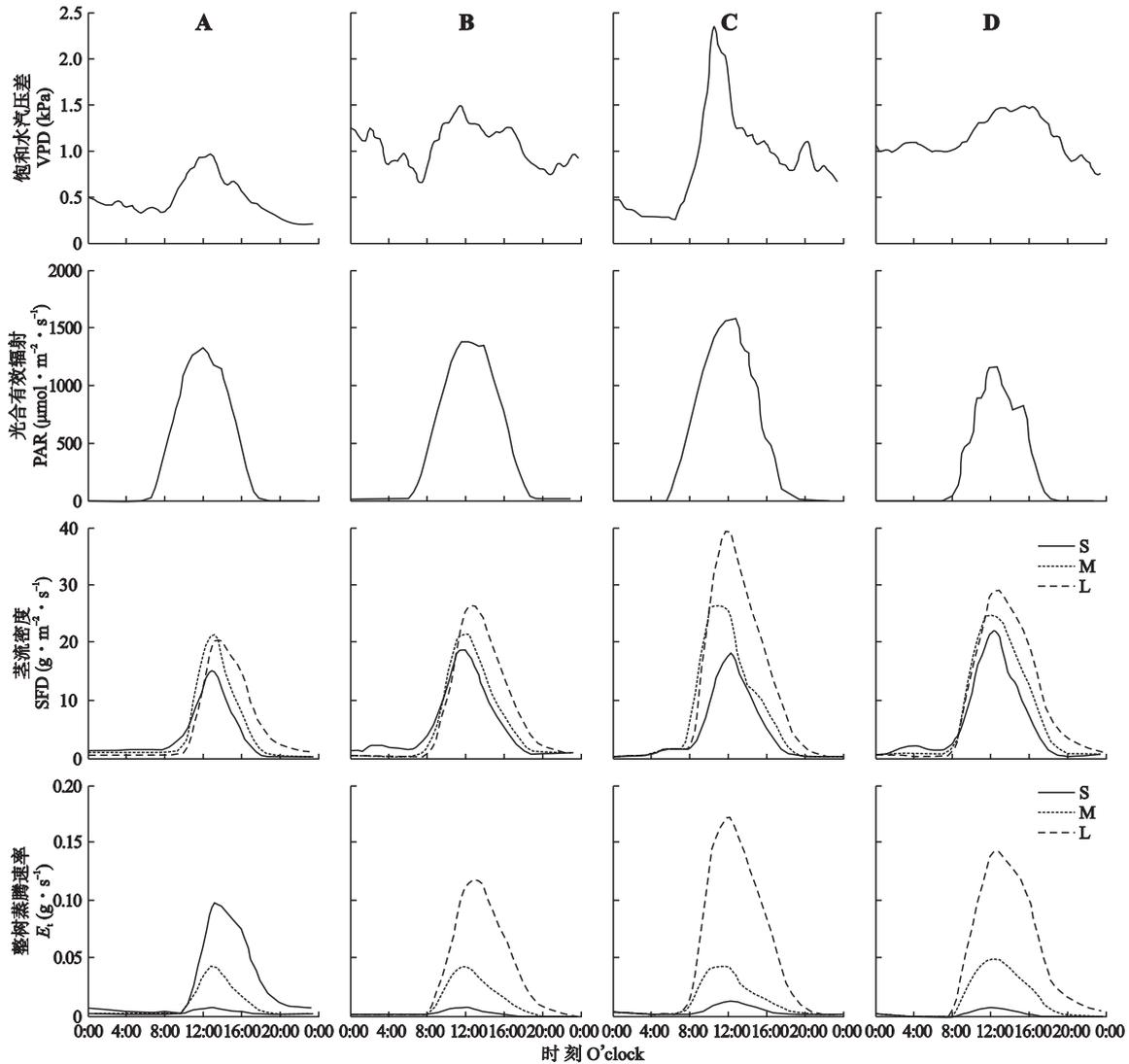


图3 不同季节饱和水汽压差 (VPD) 和光合有效辐射 (PAR)、秋茄树干茎流密度 (SFD)、秋茄林蒸腾速率 (E_t) 的日动态特征
Fig.3 Diurnal patterns of air vapor pressure deficit (VPD) and photosynthetically active radiation (PAR), sap flow density (SFD) of *Kandelia obovata* stems of different size classes and whole-tree sapflow (E_t) of *Kandelia obovata* in different seasons.

S: 小径级 Small size class; M: 中等径级 Middle size class; L: 大径级 Large size class. A: 冬季 Winter; B: 春季 Spring; C: 夏季 Summer; D: 秋季 Autumn. 下同 The same below.

因而液流量也居中。SFD 与冠幅大小呈显著正相关 ($P=0.000$, $R^2=0.403$)。

秋茄茎流密度日变化格局呈现明显的季节变化。各个径级秋茄 SFD 的季节差异十分显著 ($P<0.05$)，在夏季达到最大，其次为秋季、春季，冬季则降到最低。不同季节 SFD 的起始时间也不同，夏季最早，7:00 开始，冬季延迟至 9:00。冬季 SFD 起始时间比 PAR 晚 1.5 h，峰值时间比 PAR 晚 1.0 h。春季和秋季 SFD 的起始时间比 PAR 晚 1.0 h，峰值时间比 PAR 晚 0.5 h。夏季 SFD 的起始时间与 PAR 同步，随着 PAR 的启动立即启动，峰值时间也与 PAR 一致。

秋茄整树蒸腾速率 (E_t) 的日变化趋势与 SFD 相似，季节变化格局也与 SFD 相似，夏季最大，秋季其次，然后是春季，冬季最小。不同径级间 E_t 的差异比 SFD 大，最大直径的 SFD 比最小直径的 SFD 高约 30%，而最高的 E_t 约为最低的 E_t 的 17 倍。不同径级间秋茄的 E_t 与树干粗细及冠幅大小也存在显著的正相关关系 ($P<0.001$, $R^2>0.8$)。

2.3 秋茄日蒸腾量的季节变化

分别选择 2011 年 1 月和 7 月数据代表冬季和夏季，根据秋茄整树蒸腾速率 (E_t) 计算得到秋茄整树日蒸腾量 (F)。由图 4 可以看出，研究区秋茄 F 呈现明显的季节差异 ($P=0.000$)，且径级越大，季节间

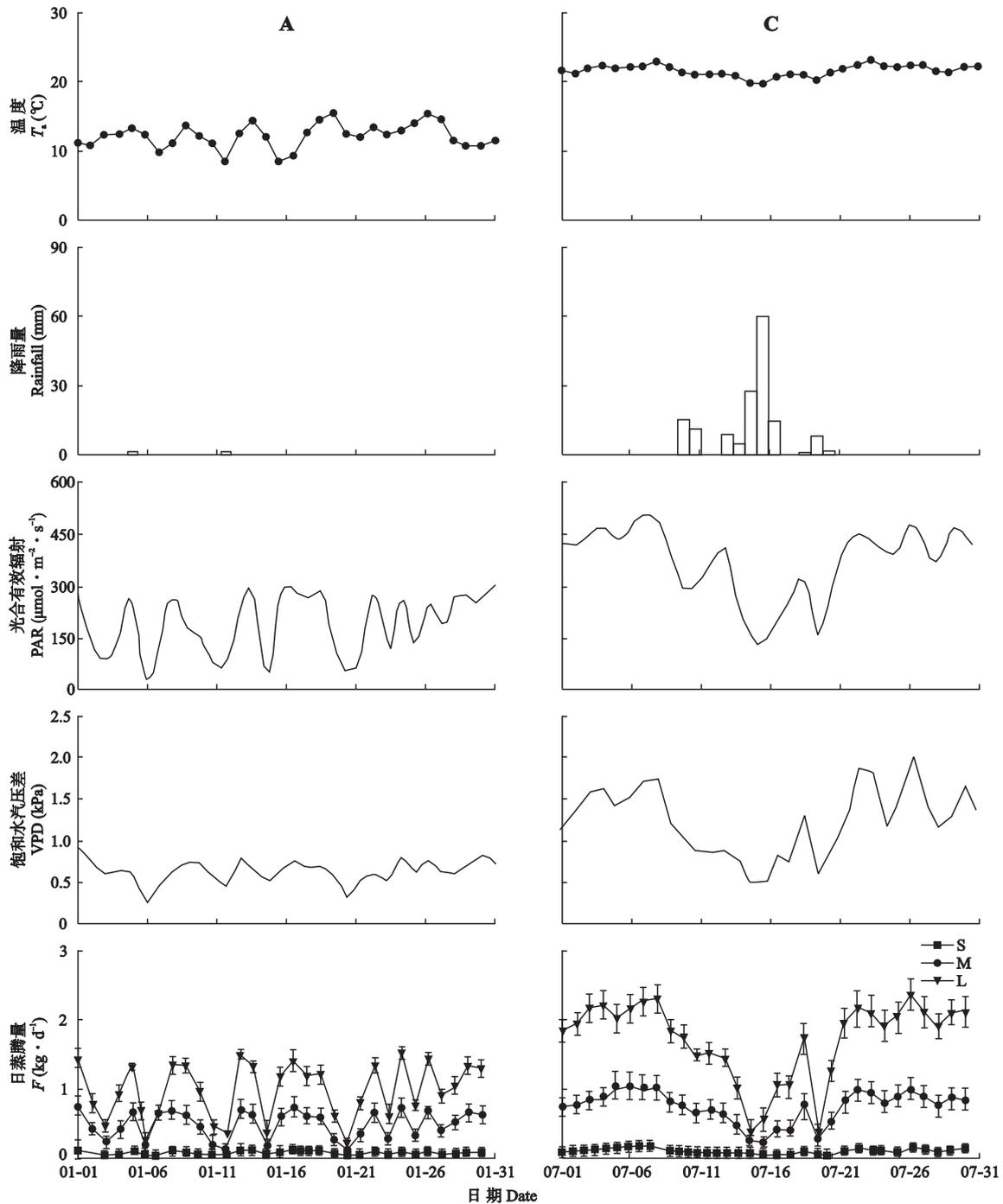


图4 冬(1月)和夏季(7月)气温(T_a)、降雨量、光合有效辐射(PAR)、饱和水汽压差(VPD)及不同径级的秋茄整树日蒸腾量(F)的比较

Fig.4 Comparisons in T_a , rainfall, PAR, VPD, and the whole tree transpiration (F) of *Kandelia obovata* trees of different size classes between winter (January) and summer (July) (mean \pm SD, $n=5$).

差异越大.冬季,气温、光照相对较低,红树植物蒸腾也较低.夏季,温度、光照等达到最大水平,各个径级的秋茄 F 达到最大,小、中、大径级的秋茄 F 分别比冬季增加了69.3%、82.9%和99.8%.并且,夏季各个径级 F 的误差远远大于冬季,说明夏季秋茄水分利用格局变异比冬季大.

2.4 秋茄林蒸腾的年际变化

秋茄林蒸腾(T)的年际变化趋势与环境因子PAR、VPD变化趋势一致(图5、图2),呈现明显的季节变化,年内变化为典型的单峰曲线格型.冬季(2010年12月至2011年2),由于平均气温相对较低,红树植物蒸腾不活跃,尤其是12月底至1月初

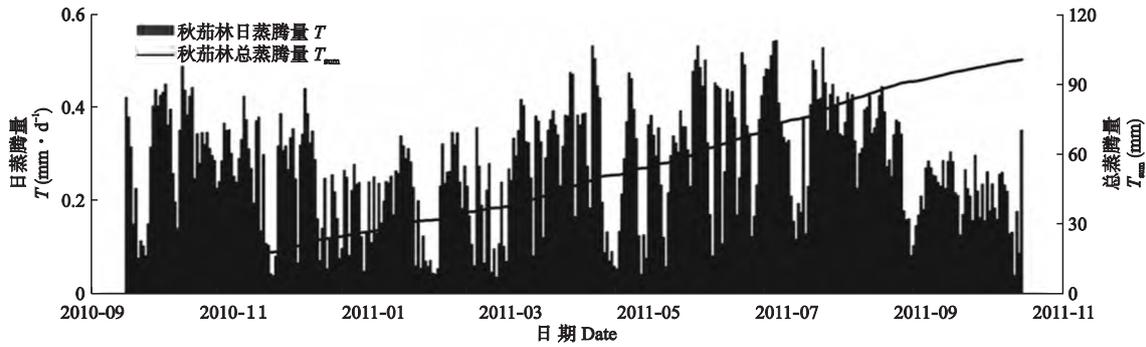


图 5 秋茄林日蒸腾量(T)的季节变化与年度累积总蒸腾量(T_{sum})

Fig.5 Seasonal change of daily stand transpiration (T) in the *Kandelia obovata* forest and accumulated total transpiration (T_{sum}) of whole forest.

的低温致使秋茄林 T 降到最低.随着气温和光照的增加, T 逐渐上升,7月达到最大值,比1月增加63%.9月以后, T 明显下降,并一直维持在较低水平.秋茄林的年总蒸腾量为秋茄林段蒸腾量的日累加总和.研究区秋茄林年总蒸腾量为100.38 mm,占漳江口红树林生态系统蒸散发的11.4% (数据未发表).

2.5 秋茄蒸腾与环境因子的关系

除生理因子外,环境因子也是影响红树植物水分利用非常重要的因素.考虑到潮湿冠层对植物蒸腾以及夜间不稳定因素的影响,选择晴天白天数据,分析秋茄蒸腾与环境因子之间的相关关系.由于茎流与环境因子之间存在时滞,本研究充分考虑时滞影响及不考虑时滞影响两种情况,对比分析秋茄林

段蒸腾速率(E_s)与环境因子(主要为PAR和VPD)的相关关系.

全年秋茄 E_s 与 VPD、PAR、 R_n 、 T_a 和 RH 的相关系数的显著性概率(P 值)均小于 0.001,说明各个环境因子都对 E_s 有极显著的影响,其中,除 E_s 与相对湿度呈负相关外,与其他环境因子均呈正相关关系.

在环境因子中,光辐射和水汽压亏缺是在较小时间尺度(小时、昼夜)上推动植物蒸腾最重要的大气因子,即秋茄 E_s 最重要的驱动因子是 PAR 和 VPD.全年秋茄 E_s 半小时数据几乎都与 PAR 和 VPD 呈线性相关(图6),它们分别解释了秋茄 E_s 60%~92.4% ($P < 0.001$) 的变化,表明 E_s 与其驱动因子之

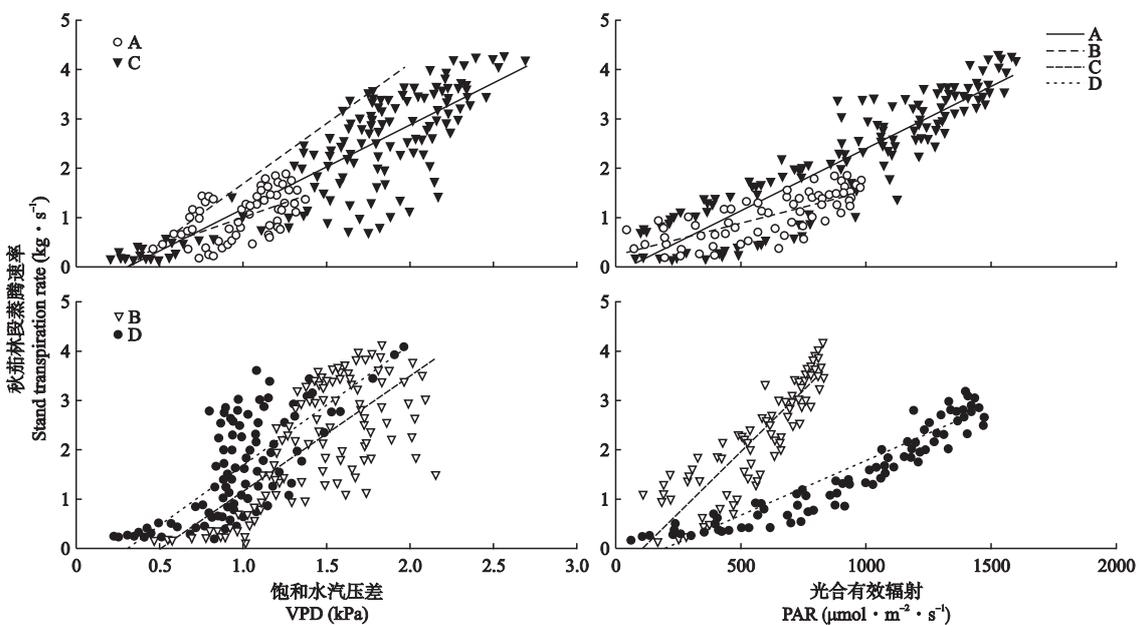


图 6 不同季节秋茄林段蒸腾速率(E_s)与饱和水汽压差(VPD)和光合有效辐射(PAR)的关系

Fig.6 Relationship between whole stand transpiration rate (E_s) of *Kandelia obovata* with air vapor pressure deficit (VPD) and photosynthetically active radiation (PAR) in different seasons.

表 2 不同季节秋茄林段茎流(E_s)与 PAR 和 VPD 关系的时滞Table 2 Time lag in the relationships between whole stand sap flow (E_s) of *Kandelia obovata* forest and PAR and VPD in different seasons

季节 Season	时滞 Time lag (min)	
	PAR	VPD
春季 Spring	0	-30
夏季 Summer	-30	+30
秋季 Autumn	-30	+60
冬季 Winter	-30	+30

“-”表示 E_s 落后于 PAR 或者 VPD, “+”表示 E_s 提前于 PAR 或者 VPD. The negative signs indicated that E_s changes behind PAR or VPD, while the positive ones indicated the opposite.

间存在较强的相关关系. 由于不同季节气候因子差异较大(图 2), 环境因子对 E_s 的影响也存在明显的季节变化, 导致 E_s 与各个环境因子相关程度有所不

同. 冬季秋茄 E_s 对 PAR 和 VPD 的依赖性明显低于其他季节. 一般来说, 相同的 PAR 和 VPD 下, 夏季 E_s 值明显高于冬季(图 6). 根据相关系数可以看出, 相对于 VPD, 秋茄 E_s 更依赖 PAR.

本研究发现, 秋茄茎流密度与 PAR、VPD 变化并不完全同步, 存在明显时滞, 进而影响秋茄茎流与其驱动因子之间的耦合(主要指 PAR 和 VPD). 由于树形不同, 茎流密度的日变化有所不同, 本研究为降低差异, 忽略个体差异, 从整体上分析秋茄林茎流(错位对比分析方法)与 PAR 和 VPD 之间的时滞(图 3). 结果显示(表 2): 除春季外, 秋茄林茎流滞后于 PAR 30 min, 而提前于 VPD 30~60 min. 考虑时滞影响结果大大提高了蒸腾变异的可靠性, PAR 解释了 E_s 88.3%~96.2% 的变异, 而 VPD 解释了 E_s 63.4%~91.2% 的变异(表 3).

表 3 考虑和不考虑时滞现象情景下不同季节秋茄林段茎流(E_s)与主要环境因子的相关系数Table 3 Correlation coefficients for the relationships between whole stand sap flow (E_s) of *Kandelia obovata* forest and key environmental factors in different seasons with or without taking into consideration of time lag phenomenon

	季节 Season	光合有效辐射 PAR		饱和水汽压差 VPD		净辐射 R_n		空气温度 T_a		相对湿度 RH	
		r	P	r	P	r	P	r	P	r	P
不考虑时滞 Without taking into consideration of time lag	春季 Spring	0.924	0.000	0.738	0.000	0.918	0.000	0.709	0.000	-0.500	0.000
	夏季 Summer	0.922	0.000	0.876	0.000	0.917	0.000	0.859	0.000	-0.879	0.000
	秋季 Autumn	0.913	0.000	0.724	0.000	0.907	0.000	0.656	0.000	-0.784	0.000
	冬季 Winter	0.786	0.000	0.600	0.000	0.361	0.000	-0.379	0.000	-0.703	0.000
考虑时滞 Taking into consideration of time lag	春季 Spring	0.924	0.000	0.738	0.000	-	-	-	-	-	-
	夏季 Summer	0.924	0.000	0.912	0.000	-	-	-	-	-	-
	秋季 Autumn	0.962	0.000	0.837	0.000	-	-	-	-	-	-
	冬季 Winter	0.883	0.000	0.634	0.000	-	-	-	-	-	-

3 讨 论

3.1 秋茄茎流密度和水分利用特征

本研究中, 夏季秋茄树干最外层 2 cm 处的最大茎流密度达 $38.21 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 虽然本研究对象秋茄为灌木, 胸径一般 $< 10 \text{ cm}$, 但其 SFD 与 3 种乔木(直径 $> 10 \text{ cm}$) 的红树物种拉贡木、萌芽白骨壤及大红树的 SFD 相当 ($6.5 \sim 37.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[10-12], 并且秋茄 SFD 与湿地森林植物[落羽杉(*Taxodium distichum*), $10 \sim 20 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 木兰(*Magnolia virginiana*), $20 \sim 28 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 黑橡胶树(*Nyssa sylvatica* var. *biflora*), $30 \sim 36 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$] 树干的 SFD 相当^[26-27], 说明灌木秋茄的 SFD 并不低.

虽然红树植物具有较高的茎流密度, 然而其水分利用策略十分保守^[11-12]. 本研究中, 秋茄日蒸腾量为 $0.25 \sim 3.08 \text{ kg} \cdot \text{d}^{-1}$, 与其他相同直径的红树植物物种的日蒸腾量处于同一数量级 (< 10

$\text{kg} \cdot \text{d}^{-1}$)^[11-12]. 说明秋茄与其他红树物种一样, 水分利用策略都十分保守. 红树林位于热带亚热带地区, 高温高光照, 但其所处生境由于受到周期性潮汐的影响, 空气湿度较大; 加上潮汐浸淹导致淹水和高盐胁迫, 红树植物为了适应胁迫环境, 保持水分的吸收, 导致红树植物的蒸腾作用维持在较低水平. 虽然红树植物的根系一直处于饱和水分的土壤中, 但土壤溶液含有较高盐分, 红树植物木质部的水势可低至 $-35 \sim -60$ 个大气压^[28], 以保持水分的吸收. 此外, Lugo 等^[4]认为, 红树植物在超滤和泌盐方面的能量消耗可能也是限制其蒸腾速率的一个重要原因.

3.2 秋茄蒸腾的季节变化

秋茄茎流密度、单棵树日蒸腾量及秋茄林蒸腾随着 PAR、VPD 的变化而呈现明显的季节动态, 冬季蒸腾速率较低, 而夏季较高. 位于温带和亚热带地区的生态系统, 由于温度、光照等环境因子的季节差异较大, 因此其水分利用也具有较大的季节变

化^[29-30].秋茄蒸腾速率日变化曲线格型在一年四季中有较大差别,是由多方面因素影响所致.首先,夏季蒸腾的主要驱动因子(主要为 VPD 和 PAR) 远远高于冬季;其次,本站点位于亚热带季风区,全年 2/3 的降水集中在 4—9 月.大量降水使潮汐水盐度大大降低,最低降至 2~3,而冬季降水较少,潮水盐度相对较高,潮汐水盐度可达 20 以上,高盐度也是影响滨海湿地红树植物水分利用的主要因子之一^[11, 31-32].本研究区秋季的温度和太阳辐射仍然较高,加上台风带来大量降水,使潮水盐度降低,盐度胁迫下降,而春季温度和太阳辐射相对较低,导致秋季秋茄的蒸腾速率大于春季.

3.3 环境因子对秋茄蒸腾的影响

除了植物生理本身,植物蒸腾对环境因子极为敏感.秋茄蒸腾对环境(主要指 PAR、VPD) 的细微变化非常敏感(图 3).VPD、PAR、 R_n 、 T_a 和 RH 等环境因子全年都对秋茄 E_s 有极显著影响($P < 0.001$).其中,PAR 和 VPD 是 E_s 最主要的驱动因子,解释了 E_s 60%~92.4% 的变异,而且 PAR 和 VPD 与 E_s 在夏季的相关程度比冬季更强.本研究中,全年秋茄 E_s 半小时数据几乎都与 PAR 和 VPD 呈线性相关(图 6),且考虑时滞影响显著降低了 E_s 变异的确定性.

Muller 等^[11]报道了不同季节环境因子对红树植物白骨壤蒸腾的影响,对比分析了干季和湿季环境因子与红树植物蒸腾之间的相关关系.结果显示,红树植物蒸腾与环境因子之间的相关关系并不强,湿季的相关性表现更弱.而本研究结果正好与之相反.其原因在于:1) 研究地点不同,导致气候状况差异较大;2) 红树物种不同,其应对当地气候变化而采取的水分利用策略也不同;3) 盐度不同,许多研究表明,盐度是限制红树植物蒸腾的主要因子之一^[31, 33-34].当地高盐度(地表水盐度高达 65) 导致环境因子与白骨壤蒸腾之间的相关性较弱.冬季,漳江河口红树林站点的潮汐盐度一般在 20 以上,较高的盐度可能导致红树植物蒸腾与环境因子的相关性较弱;而夏季,由于大量降水使潮汐盐度迅速降低,最低只有 1~2,解除了盐度的抑制作用,从而使蒸腾与环境因子的相关性增强.

许多研究表明,植物蒸腾与环境因子之间存在时滞^[30, 35-36],多数物种树干茎流都滞后于 PAR、提前于 VPD,且时滞效应季节差异显著^[37-41],这与红树植物茎流密度与环境因子间的时滞效应不同.说明时滞变化范围存在种间差异,即物种不同,其蒸腾

与环境因子之间的时滞变化范围也有所不同.

很多文献报道,植物夜间存在微弱的茎流^[42-43],分为夜间树干水分补充和叶片气孔蒸腾.虽然,对单独一棵树而言,夜间茎流所占比例很小,但是向大尺度外推时,这种误差就会被放大,所以并不能完全忽略植物的夜间水分利用,并且夜间液流对于树木的许多生理过程有重要意义,譬如:它与夜间蒸腾有关,有助于夜间自根系向上运输物质^[44]等.本研究发现,红树植物也存在明显的夜间茎流现象,直径越大,夜间茎流存在时间越长.夜间水分补充量对于整树蒸腾量的贡献以及夜间茎流的季节变化和树木径级间变化等都有待进一步研究.此外,盐度和淹水是红树植物最重要的影响因子,自然环境下盐度和淹水对红树植物水分利用的影响及红树植物的响应机制也需要深入阐释.

致谢 感谢澳大利亚陆平博士提供的茎流密度计算方法,感谢美国 Ken W. Krauss 博士对试验设计和操作的指导,感谢漳江口国家级红树林自然保护区黄冠闽等在野外试验中给予的帮助和支持.

参考文献

- [1] Lin P (林 鹏). Mangrove Ecosystem in China. Beijing: Science Press, 1997 (in Chinese)
- [2] Bertness MD, Gough L, Shumway SW. Salt tolerances and the distribution of fugitive salt marsh plants. *Ecology*, 1992, **73**: 1842-1851
- [3] Ewanchuk PJ, Bertness MD. The role of waterlogging in maintaining forb pannes in northern New England salt marshes. *Ecology*, 2004, **85**: 1568-1574
- [4] Lugo AE, Evink GL, Brinson MM, et al. Diurnal rates of photosynthesis, respiration and transpiration in mangrove forests of south Florida// Golley FB, Medina E, eds. Tropical Ecological Systems. New York: Springer, 1975: 335-350
- [5] Lin P (林 鹏), Chen R-H (陈荣华), Lei Z-X (雷泽湘). Relationship between transpiration of *rhizophora stylosa* mangrove forest and ecological factors. *Botanical Journal of South China* (华南植物学报), 1992(1): 101-106 (in Chinese)
- [6] Lei Z-X (雷泽湘), Lin P (林 鹏). Study of seasonal changes of transpiration of *Kandelia candel* mangrove forest and ecological factors. *Journal of Hubei Agricultural College* (湖北农学院学报), 1995, **15**(3): 173-179 (in Chinese)
- [7] Lei Z-X (雷泽湘), Lin P (林 鹏). Relationship between the dynamics of water potential in twig of *Kandelia candel* and ecological factors. *Journal of Xiamen University* (Natural Science) (厦门大学学报: 自然科学版), 1996, **35**(2): 276-282 (in Chinese)

- [8] Wullschleger SD, King AW. Radial variation in sap velocity as a function of stem diameter and sapwood thickness in yellow-poplar trees. *Tree Physiology*, 2000, **20**: 511–518
- [9] Wullschleger SD, Wilson KB, Hanson PJ. 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
- [10] Becker P, Asmat A, Mohamad J, et al. Sap flow rates of mangrove trees are not unusually low. *Trees: Structure and Function*, 1997, **11**: 432–435
- [11] Muller E, Lambs L, Fromard F. Variations in water use by a mature mangrove of *Avicennia germinans*, French Guiana. *Annals of Forest Science*, 2009, **66**: 803
- [12] Krauss KW, Young PJ, Chambers JL, et al. Sap flow characteristics of neotropical mangroves in flooded and drained soils. *Tree Physiology*, 2007, **27**: 775–783
- [13] Granier A. A new method for the measurement of sap flow in the trunk of the tree. *Annals of Forest Science*, 1985, **42**: 193–200
- [14] Granier A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 1987, **3**: 309–320
- [15] Cermák J, Deml M, Penka M. A new method of sap flow rate determination in trees. *Biologia Plantarum*, 1973, **15**: 171–178
- [16] Ma L (马玲), Zhao P (赵平), Rao X-Q (饶兴权), et al. Main determination of tree transpiration. *Chinese Journal of Ecology* (生态学报), 2005, **24** (1): 88–96 (in Chinese)
- [17] 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)
- [18] 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**: 631–646
- [19] Phillips N, Oren R, Zimmermann R. Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring-porous tree species. *Plant, Cell and Environment*, 1996, **19**: 983–990
- [20] Lu P. A direct method for estimating the average sap flux density using a modified Granier measuring system. *Functional Plant Biology*, 2001, **24**: 701–705
- [21] Clearwater MJ, Meinzer FC, Andrade JL, et al. Potential errors in measurement of nonuniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 681–687
- [22] Kozłowski TT, Pallardy SG. *Physiology of Woody Plants* (3rd Ed). Burlington, MA, USA: Academic Press, 1997
- [23] 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 individual of *Acacia mangium*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26** (12): 4050–4058 (in Chinese)
- [24] Chang X-X (常学向), Zhao W-Z (赵文智), Zhang Z-H (张智慧). Water consumption characteristic of *Haloxylon ammodendron* for sand binding in desert area. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27** (5): 1826–1837 (in Chinese)
- [25] Zhao K (赵奎), Ding G-D (丁国栋), Wu B (吴斌), et al. Characteristics of sap flow and transpiration of *Caragana korshinskii* in the MuUs sandland in Ningxia, China. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 2009, **26** (3): 390–395 (in Chinese)
- [26] Oren R, Zimmermann R, Terbough J. Transpiration in upper Amazonia floodplain and upland forests in response to drought-breaking rains. *Ecology*, 1996, **77**: 968–973
- [27] Horna-de-Zimmermann JV. Effects of Soil Waterlogging on Xylem Flux Density of Two Bottomland Hardwood Species, in Baton Rouge. PhD Thesis. Baton Rouge, LA: Louisiana State University, 1997
- [28] Scholander P. How mangroves desalinate seawater. *Physiologia Plantarum*, 1968, **21**: 251–261
- [29] Zeppel MJB, Yunusa IAM, Eamus D. Daily, seasonal and annual patterns of transpiration from a stand of remnant vegetation dominated by a coniferous *Callitris* species and a broad-leaved *Eucalyptus* species. *Physiologia Plantarum*, 2006, **127**: 413–422
- [30] Ma L, Lu P, Zhao P, et al. Diurnal, daily, seasonal and annual patterns of sap-flux-scaled transpiration from an *Acacia mangium* plantation in South China. *Annual of Forest Science*, 2008, **65**: 402
- [31] Sobrado MA. Drought effects on photosynthesis of the mangrove, *Avicennia germinans*, under contrasting salinities. *Trees: Structure and Function*, 1999, **13**: 125–130
- [32] Suárez N, Sobrado MA, Medina E. Salinity effects on the leaf water relations components and ion accumulation patterns in *Avicennia germinans* (L.) seedlings. *Oecologia*, 1998, **114**: 299–304
- [33] Sobrado M, Ewe SM. Ecophysiological characteristics of *Avicennia germinans* and *Laguncularia racemosa* coexisting in a scrub mangrove forest at the Indian River Lagoon, Florida. *Trees*, 2006, **20**: 679–687
- [34] Passioura J, Ball M, Knight J. Mangroves may salinize the soil and in so doing limit their transpiration rate. *Functional Ecology*, 1992, **6**: 476–481
- [35] Du S, Wang YL, Kume T, et al. Sapflow characteristics and climatic responses in three forest species in the semiarid Loess Plateau region of China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, **151**: 1–10

- [36] Meinzer F, Hinckley T, Ceulemans R. Apparent responses of stomata to transpiration and humidity in a hybrid poplar canopy. *Plant, Cell & Environment*, 1997, **20**: 1301–1308
- [37] Granier A, Biron P, Köstner B, et al. Comparisons of xylem sap flow and water vapour flux at the stand level and derivation of canopy conductance for Scots pine. *Theoretical and Applied Climatology*, 1996, **53**: 115–122
- [38] 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
- [39] 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
- [40] 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
- [41] 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
- [42] Wang H (王华), Zhao P (赵平), Cai X-A (蔡锡安), et al. Time lag effect between stem flow and photosynthetically active radiation, vapor pressure deficit of *Acacia mangium*. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2007, **31**(5): 777–786 (in Chinese)
- [43] Yu H (余华), Ong BL. Diurnal photosynthesis and carbon economy of *Acacia mangium*. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 2003, **27**(5): 624–630 (in Chinese).
- [44] McDonald EP, Erickson JE, Kruger EL. Research note: Can decreased transpiration limit plant nitrogen acquisition in elevated CO₂? *Functional Plant Biology*, 2002, **29**: 1115–1120

作者简介 阎光宇,女,1983年生,博士。主要从事红树林生理生态研究。E-mail: guangyu0502@163.com

责任编辑 杨弘

阎光宇,冯建祥,杨盛昌,等. 中国漳江口红树植物秋茄茎流特征及其影响因子. 应用生态学报, 2016, **27**(7): 2048–2058
 Yan G-Y, Feng J-X, Yang S-C, et al. Sapflow characteristics of *Kandelia obovata* and their controlling factors in Zhangjiang estuary, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, **27**(7): 2048–2058 (in Chinese)