

华南丘陵人工马占相思林下灌木湿润 季节蒸腾与小气候的关系*

赵平 曾小平 余作岳 (中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

【摘要】 在湿润季节测定了广东丘陵常见的人工马占相思林内6种灌木的蒸腾日变化, 描述其蒸腾日变化的规律, 并分析叶片蒸腾与林内的光、气温、湿度等小气候因子及叶温、叶片气孔扩散阻力的回归关系。所有被观测灌木的蒸腾耗水日变化格局相似, 阳性种类桃金娘在人工林的隐蔽条件下生长良好, 其蒸腾速率最高, 山苍子的蒸腾速率次之, 其它种类的蒸腾表现较为适中。回归分析结果表明, 灌木蒸腾变化与空气相对湿度呈负相关, 与林内气温、全光照、光合有效辐射呈正相关。叶温和叶片气孔扩散阻力与灌木蒸腾变化分别呈正、负相关。

关键词 马占相思 灌木 蒸腾强度 小气候

Relationship between transpiration of shrubs under artificial *Acacia mangium* stand on hilly land of South China and its microclimate during wet season. Zhao Ping, Zeng Xiaoping and Yu Zuoyue (South China Institute of Botany, Guangzhou 510650). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 1997, 8(4):365~371.

The diurnal patterns of transpiration of 6 kinds of understory shrubs in an artificial *Acacia mangium* stand which is common in Guangdong hilly lands are measured, and the regression relation between leaf transpiration and microclimatic factors such as light, temperature, humidity inside the forest is analysed. The shrubs have a similar diurnal variation of water consumption through transpiration. Among the shrubs measured, *Rhodomyrtus tomentosa*, a sunny species which can still grow well in shady environment, exhibits the highest transpiration rate. Another sunny species *Litsea cubeba* takes the second place. Other shrubs transpire modestly. The transpiration of all shrubs is negatively correlated with air humidity and positively with air temperature, full radiation, and photosynthetically active radiation in forest. Two ecophysiological factors, leaf temperature and stomatal diffusive resistance, are positively and negatively correlated with transpiration, respectively.

Key words *Acacia mangium* forest, Shrubs, Transpiration, Microclimate.

1 引言

地处亚热带南缘的广东省具有大片丘陵荒坡, 经人工造林绿化, 10 a 树龄的成片人工林已初具规模, 这些逐渐向成熟林演替的人工林在空间结构上进行初步分化, 明显形成由人工引种的建群种组成的乔木层和由自然入侵种类组成的灌木层(原来荒坡的主要植被层-草本层已明显衰退)。作为人工林群落下层的主要结构层, 灌木

的作用在于充分利用林下空间能源资源及土壤上层资源, 调节林下小气候, 由于林下环境特殊, 它们的生理生态的特性与上层的乔木树种形成鲜明的对照, 自然引起人们的兴趣。

有关灌木水分关系的专门研究, 其报道颇多^[4, 7, 8, 10~14]。所研究的灌木大多是

* 中国科学院基金重点项目(KJ85-06)和中国科学院留学基金资助项目。

1995年11月28日收稿, 1996年3月25日接受。

旱生性、阳性或为硬叶常绿种类,这些种类的生境较为干旱.最近研究西澳大利亚 Swan 海岸平原 Banksia 林下 4 种灌木水分关系的日夜变化和季节变化,发现林下灌木蒸腾耗水占整个群落的 39%.分析 4 种灌木蒸腾与环境因子的回归关系,研究灌木树干木质部压力势、土壤的水势与蒸腾的关系,认为这种水分关系可更进一步揭示林内小环境-林内下层植物-土壤这一连续体的内在机理.基于前人的研究工作,我们在气温较高、气候较湿润的夏天进行林下灌木水分蒸腾的观测实验,选取本地区常见人工林——马占相思 (*Acacia mangium*) 林下层的 6 种灌木,野外测试其叶片蒸腾的昼夜变化,分析它们在林下这样一种特殊环境下的水分利用规律及蒸腾与小气候因子的相互关系.

2 材料与方法

2.1 试验地概况

野外测试是在位于广东省中部的鹤山市中国科学院鹤山综合试验站进行,自 1984 年以来,该站大面积引种豆科固氮速生树种,其中马占相思林为主要的林型之一,由这些种类作为先锋建群树种构成的林型以其生长快,生物累积量大,生产力高而颇受人们欢迎并在该地区广为推广.该地区气候温暖,全年多雨,年均降雨量为 1801 mm,每年 5~9 月降雨尤为突出,12 月和 1 月出现极短暂的干旱,年平均气温 21.7℃,其中以 7 月份的平均气温最高(29.2℃)^[3].本研究选择在气候特点最典型的 7 月进行.

2.2 被测试的灌木种类

供试灌木为常绿阔叶类,平均株高 0.5~1.5 m,单枝或丛生.其中,山苍子与桃金娘为本地区丘陵荒坡植被的主要灌木种类,属阳性,但也常见于种类较为单一的森林下层,其它种类属阴性或中性.马占相思林下灌木种类大约有 36~40 种,采用记名记数统计法,统计 6 种主要的灌木在林内灌木层的多度值(表 1).

表 1 林内灌木层的多度值

Table 1 Abundance value of understorey shrubs inside forest

种 类 Species	多度值 Abundance value(%)
九节 <i>Psychotria rubra</i>	3.7
梅叶冬青 <i>Ilex asprella</i>	9.2
黄栀子 <i>Gardenia jasminoides</i>	2.2
黄药 <i>Rhamnus crenata</i>	3.0
山苍子 <i>Litsea cubeba</i>	1.7
桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	41.1

2.3 观测方法

选取上述灌木数片健康叶子,用美国 Li-Cor 公司生产的 Li-1600 稳态气孔计测定叶片的瞬时蒸腾强度、气孔扩散阻力、叶片温度等生理生态指标,利用该仪器多功能的特点,测定林内与林外的空气温度和相对湿度,采用由 Li-Cor 公司生产的 Li-188B 辐射仪测量林内与林外的全光照(Lx)及光合有效辐射($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$).以上测定从 7:00 开始,每隔 1 h 进行 1 次,完成 1 个昼夜的观测试验.测定林内光照强度时,随机选取 25 个观测点,测定并记录全光照和光合有效辐射强度,取平均值.

林内荫蔽度由公式计算求得:

$$\text{荫蔽度} = \frac{\text{林外全光照} - \text{林内全光照}}{\text{林外全光照}} \times 100\%$$

3 结果与讨论

3.1 马占相思林内小气候特点

图 1a~e 记录马占相思林内几种小气候因子的昼夜变化.结果显示 10 a 树龄的马占相思林的荫蔽度已达 85~95%.日间,全光照由林外入射林内,平均强度由 73770 Lx 下降为 260 Lx,减少 90%,光合有效辐射由 $820 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下降到 $63 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,平均减少 85%,可见林内与林外的光辐射从量和质两方面均由于上层马占相思的树冠的遮蔽作用而差异非常大.尽管荫蔽度相对较高,但上层乔木种类单一,林冠以下的枝下高可达 5~10 m,或更高,以致形成一个大的、空气易于流动的空间,从而导致林内的气温和空气湿度与林外的差距并不大,这一点从图 1d~e 可

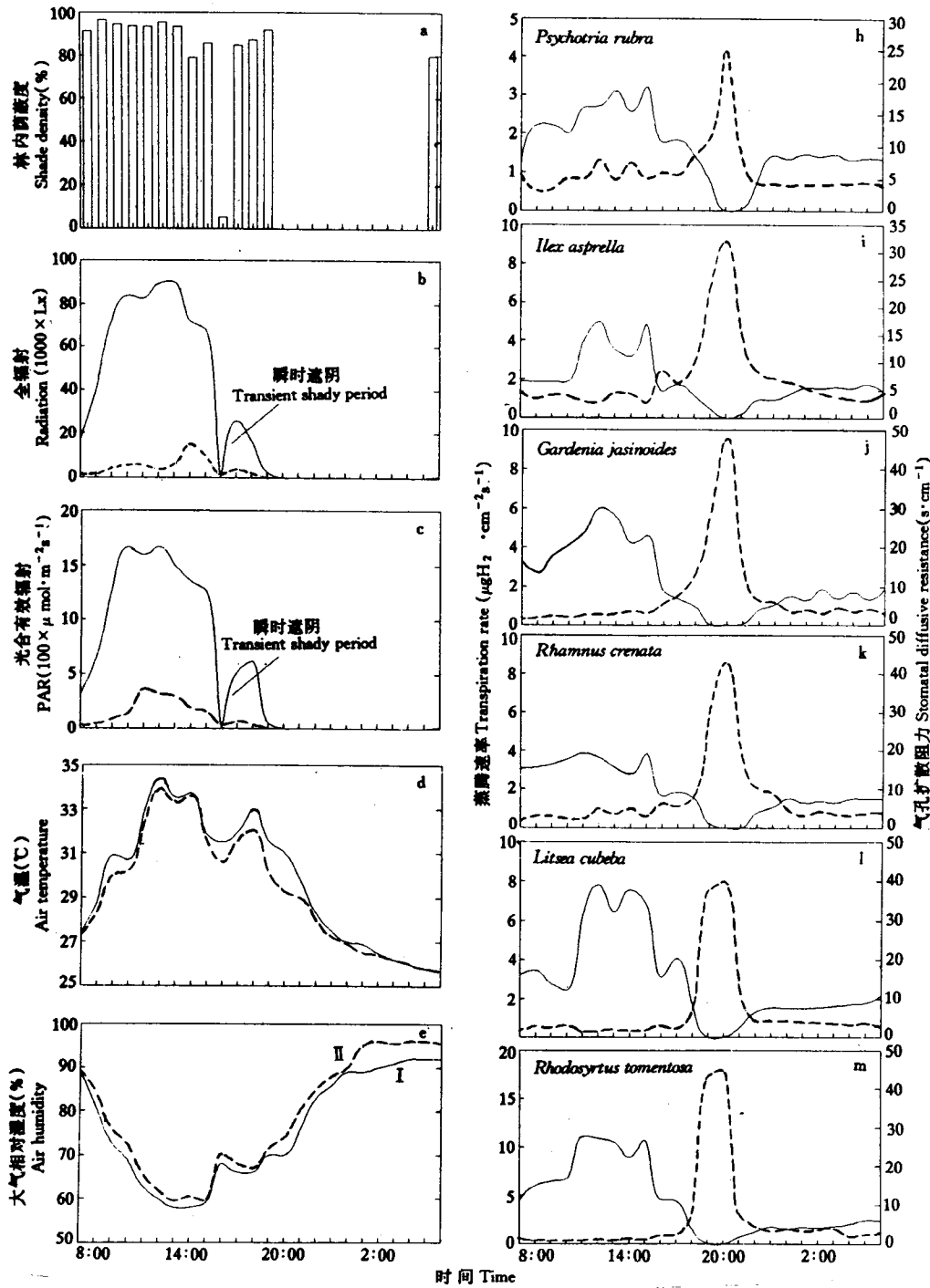


图 1 人工马占相思林内小气候各因子及林下灌木蒸腾和气孔扩散阻力的昼夜变化
 Fig.1 Diurnal variation of microclimatic factors in artificial *A. mangium* forest and of transpiration, stomatal diffusive resistance of understory shrubs.
 a-e: I. 林外 In free land, II. 林内 Inside forest; h ~ m: — 蒸腾强度 Transpiration, ··· 气孔扩散阻力 Stomatal diffusive resistance.

以看出,林内、外的昼夜平均气温分别是29℃和30.5℃,前者略低,平均相对湿度分别为78%和76%,前者稍高.因此,生长于该林型的下层灌木,属于那些耐荫、耐高温、要求适宜湿度条件的种类.

3.2 灌木蒸腾昼夜变化的类型

图1h~m展示6种被观测的灌木叶片蒸腾及气孔扩散阻力的昼夜变化曲线.所有的蒸腾曲线呈现相似的格型,不同的是第一次出现高峰的时间有早有迟.16:00由于短暂的阴天,所有种类的蒸腾骤然下降,然后,除黄栀子外,其它种的蒸腾在随后的晴天时分有所回升.18:00~20:00时,此时已无光照,气孔关闭,扩散阻力上升到最大,蒸腾强度逐渐减弱为零.从白天的林内小气候的变化趋势及蒸腾反应来看,尽管林内荫蔽高,光照较弱,但光因子对灌木蒸腾变化的主导作用还是非常明显的.21:00以后,气孔稍有开放,蒸腾慢慢地回升,直到第二天6:00,蒸腾维持在一个较低水平上.

九节蒸腾峰值出现在13:00与15:00,“午休”持续的时间较短,整个曲线的起伏波动较为频繁.梅叶冬青10:00以前蒸腾比较平缓,峰值分别出现在12:00与15:00,是典型的双峰型.黄栀子8:00以后蒸腾上升较快.12:00到达最高点,然后很快回落,只在15:00略有回升,形成不显著的第2峰值,可以看出,该种蒸腾的双峰型不典型.黄药第1个峰值不明显,13:00和14:00蒸腾下降,15:00形成陡峭的高峰,然后急剧下降.山苍子10:00前蒸腾水平偏低,11:00突然猛升,12:00出现第1个高峰,14:00时形成第2个高峰.然后急剧下降.桃金娘该种的蒸腾强度一直处于较高的水平,2个峰值分别出现在11:00与15:00,“午休”期平缓,下陷现象并不明显.将上述种类的昼夜蒸腾测定值进行平均,

结果分别是:九节 $1.898 \mu\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、梅叶冬青 $2.089 \mu\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、黄栀子 $2.84 \mu\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、黄药 $2.307 \mu\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、山苍子 $3.68 \mu\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、桃金娘 $5.52 \mu\text{g H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.从结果可看出,山苍子和桃金娘还保留着阳性种类的生理生态特征,蒸腾比较旺盛,其平均值明显高于其它种类.同时从蒸腾变化曲线也可看出,它们在中午下陷不明显,从侧面反映了因上层林冠的荫蔽作用而形成的特殊林内环境,使林下灌木的蒸腾失水与水分供应的矛盾不如在林外那么突出.林下如此的生态环境不仅适合九节、梅叶冬青、黄栀子、黄药等阴性和中性的灌木生长,同时并不完全排斥山苍子和桃金娘这些阳性种类,其原因是,水分供应充足,使它们能维持旺盛的蒸腾,气孔处于开放状态的时间较长;人工林下由于光照不足,下层植物光合强度低,CO₂浓度偏高^[1],使气孔内的叶肉细胞间隙有足够的CO₂的供应,弥补由光照强度的不足造成远未饱和的光合活动^[2].

3.3 蒸腾与林内小气候因子的相关关系

植物叶片的蒸腾被认为是一种扩散过程^[6,10],水分从水汽分压较高的气孔以内叶肉细胞间隙经气孔向水汽分压较低的叶面外界的大气扩散,这一过程既是物理过程又是生理过程,它和与能量交换有关的外界因子直接相关^[6],凡是影响此过程的小气候因子都会影响植物蒸腾强度的大小.林内光照、林内气温、叶温和相对湿度是研究森林能量动态变化的重要因素,有必要在此讨论它们与林下灌木的蒸腾变化的关系,回归分析结果列于表2和表3中,表中r是相关系数,通过对r在显著水平 $P < 0.01$ 或 $P < 0.05$ 检验显示,相关系数均大于相应的显著水平下的临界值,灌木的

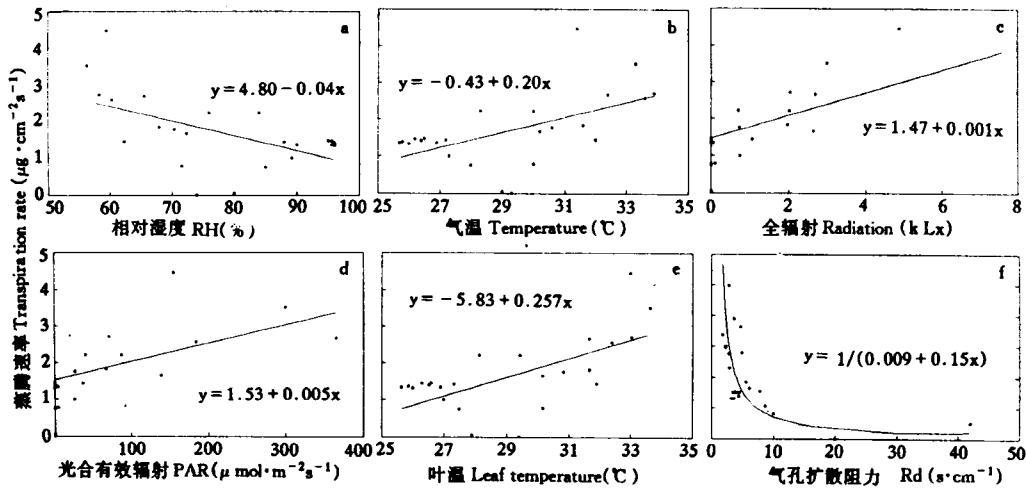


图 2 林下灌木叶片蒸腾变化与林内小气候因子及叶温、气孔扩散阻力的回归曲线

Fig.2 Linear regression curves of leaf transpiration of understory shrubs with microclimatic factors, leaf temperature and stomatal diffusive resistance.

a~e 为九节 *Psychotria rubra*, f 为黄药 *Rhamnus crenata*.

表 2 灌木叶片的蒸腾强度与林下小气候因子的回归结果

Table 2 Regression between leaf transpiration of understory shrubs and microclimatic factors inside forest

种类 Species	回归结果 Regression results	湿度 Humidity	气温 Air temperature	全辐射 Radiation	光合有效辐射 PAR
九节 <i>P. rubra</i>	n-2 r α 回归方程 ¹⁾	22 -0.554 0.515(P<0.01) y = 4.80 - 0.04x	22 0.550 0.515(P<0.01) y = -4.30 + 0.20x	12 0.649 0.532(P<0.05) y = 1.47 + 0.001x	12 0.636 0.532(P<0.05) y = 1.53 + 0.005x
梅叶冬青 <i>I. resp- rella</i>	n-2 r α 回归方程	22 -0.525 0.515(P<0.01) y = 5.64 - 0.04x	22 0.561 0.515(P<0.01) y = -5.98 + 0.26x	12 0.582 0.532(P<0.05) y = 1.533 + 0.001x	12 0.592 0.532(P<0.05) y = 1.58 + 0.007x
黄药 <i>G. jasm- noides</i>	n-2 r α 回归方程	22 -0.543 0.515(P<0.01) y = 7.73 - 0.06x	22 0.593 0.515(P<0.01) y = -9.06 + 0.39x	12 0.544 0.532(P<0.05) y = 2.14 + 0.001x	12 0.605 0.532(P<0.05) y = 2.12 + 0.01x
山苍子 <i>R. crenata</i>	n-2 r α 回归方程	22 -0.499 0.515(P<0.01) y = 5.47 - 0.04x	22 0.504 0.515(P<0.01) y = -4.98 + 0.23x	12 0.562 0.532(P<0.05) y = 1.88 + 0.001x	12 0.542 0.532(P<0.05) y = 1.95 + 0.005x
桃金娘 <i>L. cubeba</i>	n-2 r α 回归方程	22 -0.657 0.515(P<0.01) y = 12.3 - 0.18x	22 0.716 0.515(P<0.01) y = -16.7 + 0.67x	12 0.665 0.532(P<0.05) y = 2.39 + 0.001x	12 0.568 0.532(P<0.05) y = 2.78 + 0.013x
<i>R. tomen- tosa</i>	n-2 r α 回归方程	22 -0.688 0.515(P<0.01) y = 19.1 - 0.18x	22 0.726 0.515(P<0.01) y = -25.8 + 1.03x	12 0.637 0.532(P<0.05) y = 3.94 + 0.001x	12 0.763 0.532(P<0.05) y = 3.679 + 0.025x

注: n-2; 自由度, r: 相关系数, α: 显著水平临界值. 1). Regression equation. 下同 The same below.

蒸腾变化与林内小气候各因子的回归结果 出来. 图 2 是代表性的回归曲线图, 从所绘有效, 显著程度可从相关系数的大小体现 的散点图中看出, 灌木蒸腾变化与叶片气

表3 灌木叶片的蒸腾强度与叶温、气孔扩散阻力的回归结果

Table 3 Regression between leaf transpiration and leaf temperature and stomatal diffusive resistance of understory shrubs inside forest

种类 Species	回归结果 Regression results	叶温 Leaf temperature	气孔扩散阻力 Diffusive resistance
九节 <i>Psychotria rubra</i>	n-2 r α 回归方程	22 0.683 0.515(P<0.01) $y = -5.83 + 0.257x$	22 -0.417 0.404(P<0.05) $y = 1/(-2.51 + 0.73x)$
梅叶冬青 <i>Ilex asprella</i>	n-2 r α 回归方程	22 0.543 0.515(P<0.01) $y = -6.01 + 0.27x$	21 -0.573 0.526(P<0.01) $y = 1/(-0.08 + 0.15x)$
黄栀子 <i>Gardenia jasminoides</i>	n-2 r α 回归方程	22 0.623 0.515(P<0.01) $y = -9.13 + 0.39x$	21 -0.431 0.413(P<0.05) $y = 1/(-0.39 + 0.21x)$
黄药 <i>Rhamnus crenata</i>	n-2 r α 回归方程	22 0.522 0.515(P<0.01) $y = -5.48 + 0.25x$	21 -0.596 0.526(P<0.01) $y = 1/(-0.09 + 0.14x)$
山苍子 <i>Litsea cubeba</i>	n-2 r α 回归方程	22 0.683 0.515(P<0.01) $y = -17.2 + 0.69x$	20 -0.585 0.537(P<0.01) $y = 1/(-0.05 + 0.15x)$
桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	n-2 r α 回归方程	22 0.682 0.515(P<0.01) $y = -29.7 + 1.18x$	22 -0.581 0.515(P<0.01) $y = 1/(-0.70 + 0.43x)$

孔扩散阻力的回归关系为曲线型,而与其它因子的回归关系呈直线型。

全光照是环境诸因子变化的主导因子,光合有效辐射则是影响植物生理变化最直接的光辐射范围。由于夜间光照为零,只能对日间的2种光照和蒸腾进行相关分析,由表2可见,灌木的蒸腾变化与林内全光照和光合有效辐射呈正相关的关系。相关关系方程式是: $y = a + bx$ 。

分析结果表明林内空气相对湿度与光照对林下灌木的蒸腾变化的作用正好相反,湿度小促使蒸腾升高,湿度下降,蒸腾变大,二者为负相关。其关系也可用 $y = a + bx$ 表示。

植物的叶温基本上随气温的变动而变化,而影响植物蒸腾最直接的热量因素要

算叶温,本研究的结果也遵循这一规律,回归分析结果显示蒸腾与两因子呈现正相关,两者的回归曲线方程为 $y = a + bx$ 。由于蒸腾并非在所有温度范围与温度因子总是保持这种直线关系,本试验中,该曲线的 x 变量的取值范围在 $25 \sim 34^\circ\text{C}$ 之间。

3.4 蒸腾与气孔扩散阻力的相关关系

一般而言,气孔扩散阻力的日夜变化是有光照时阻力小,黑暗中阻力大^[6],观测结果基本上与此一致。本研究还发现傍晚时分至太阳完全下山以后,气孔扩散阻力达到最大,但是在20:00以后,气孔并不完全关闭,气孔阻力由最大回落到适度的范围,允许低水平的水分蒸腾。回归分析结果表明,蒸腾与气孔扩散阻力为负相关,二者关系可由 $y = 1/(a + bx)$ 来表示。

4 结 语

10 a 树龄的马占相思人工林的林下荫蔽度已达 90%, 林内下层的灌木由耐荫的阴性和中性种类组成, 但还保留部分阳性种类. 所研究的林下 6 种灌木中, 阳性的山苍子和桃金娘平均蒸腾强度较高, 其它种类相对较小. 所有种类的蒸腾日变化模型较相似, 属典型的或不太明显的双峰型. 植物的蒸腾变化与林内全光照、林内光合有效辐射、林内气温、叶温呈正相关, 与林内湿度、气孔扩散阻力呈负相关. 影响植物蒸腾的环境因子中, 辐射、空气湿度、温度、风和水分供应被认为是较为重要的^[9]. 由于林内的空气湿度、气温的变化较稳定, 森林的遮蔽致使风速较小, 土壤表面蒸发不强烈, 而灌木往往只利用土壤上层的水分, 土壤的水分供应对灌木而言很少出现极端的情况. 所以, 影响林下灌木蒸腾最重要的环境因子是光, 回归分析结果也表明, 灌木蒸腾与林内的全光照和光合有效辐射的相关系数相对较高.

参考文献

- 1 邓瑞文等. 1985. 林内二氧化碳浓度与光合作用关系的研究. 热带亚热带森林生态系统研究, 3: 127~138.
- 2 刘多森、曾志远. 1987. 土壤和环境研究中的数学方法与建模. 北京: 农业出版社, 271~336.
- 3 余作岳. 1990. 广东亚热带丘陵荒坡退化生态系统的植被恢复及优化模式探讨. 热带亚热带森林生态系统研究, 7: 1~11.
- 4 Davis, S. D. & Mooney, H. A. 1986. Water use patterns of four co-occurring chaparral shrubs. *Oecologia*, 70: 172~177.
- 5 Dodd, J. & Bell, D. T. 1993. Water relations of understorey shrubs in a Banksia woodland, Swan Coastal Plain, Western Australia. *Aust. J. Ecol.*, 18: 295~305.
- 6 Gates, D. M. 1968. Transpiration and leaf temperature. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 19: 211~238.
- 7 Grieve, B. J. 1956. Studies in the water relations of plants: 1. Transpiration of Western Australian (Swan Plain) sclerophylls. *J. Roy. Soc. Wa.*, 40: 15~30.
- 8 van der Heyden, F. & Lewis, O. A. M. 1989. Seasonal variation in photosynthetic capacity with respect to plant water status of five species of the mediterranean climate region of South Africa. *S. Afr. J. Bot.*, 55: 509~515.
- 9 Kramer, P. J. 1983. *Water Relation of Plants*. Academic Press, New York, London.
- 10 Larcher, W. 1980. *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag, Berlin, New York, Heidelberg, 223~224.
- 11 Miller, P. C. & Poole, D. K. 1979. Patterns of water use by shrubs in Southern California. *Forestry Science*, 25: 84~95.
- 12 Mooney, H. A. & Dunn, E. L. 1970. Photosynthetic systems of mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. *American Nature*, 104: 447~453.
- 13 Poole, D. K. & Miller, P. C. 1978. Water related characteristics of some evergreen sclerophyll shrubs in central Chile. *Oecol. Plant*, 13: 289~299.
- 14 Poole, D. K. *et al.* 1981. *Water utilization*. Ecological Studies 39. Springer - Verlag, New York, 123~149.