

树干液流对环境变化响应研究进展

张 雷, 孙鹏森*, 刘世荣

(中国林业科学研究院 森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要:随着大气中 CO₂ 浓度和其它温室气体的上升, 预计全球和区域尺度的温度会增加, 由于增温导致地球上一些地区降水增加, 一些地区可能面临干旱的加剧。要分析气候、环境变化对植被的影响, 需要深入了解植被和大气之间能量、水汽和 CO₂ 交换, 蒸腾是这个交换过程的一个重要组成部分, 是水分和能量离开森林生态系统的主要途径。目前, 树干液流测定技术已经发展得比较成熟, 能比较可靠的估计整树蒸腾, 逐步被应用于研究树木水分利用对环境变化的响应。介绍比较成熟的树木(林分)蒸腾估算方法, 就树木(林分)水分利用对环境变化响应研究中的几个热点问题进行了总结: (1) 大气中 CO₂ 浓度升高对树木水分利用、气孔导度和冠层结构的影响, 环境条件决定树木水分利用对 CO₂ 的响应幅度。 (2) 树木蒸腾对降雨的响应类型, 降雨格局改变导致的土壤干旱对林分蒸腾的影响。 (3) 树体储存水的生理意义。随着液流技术的发展和推广, 其作为一种科学研究的技术与手段将会受到更多学者的重视, 也必将推进树木水分利用对环境变化响应的研究。

关键词:液流; 水分利用; 蒸腾; 环境变化

文章编号: 1000-0933 (2009) 10-5600-11 中图分类号: Q142, Q948, S718 文献标识码: A

A review on water use responses of tree/forest stand to environmental changes by using sapflow techniques

ZHANG Lei, SUN Peng-Sen*, LIU Shi-Rong

Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5600 ~ 5610.

Abstract: Predicted changes in global and regional climate resulting from increasing atmospheric CO₂ concentrations and other greenhouse gases have raised concerns about the likely impacts of precipitation and temperature on plant water use. Understanding effects of environmental changes on vegetation needs to explore the mechanism of the exchanges of energy, water vapour and CO₂ between vegetation and the atmosphere. Transpiration is an important component of this exchange for it's the major pathway for both water and energy leaving the forest ecosystem. At present, sapflow techniques are being increasingly used to monitor tree responses to rapid changing environment instantly and continuously. It demonstrates a reliable and accurate approach to study tree water use in changing environment. In this paper, the methods of scaling sapflow from tree to stand are firstly summarized, then key research progress on tree/stand water use in response to environmental changes by sapflow measurements is reviewed, covering: (1) Effects of elevated CO₂ concentration on tree/stand water use, stomatal conductance and crown structure. Effects of environmental factors on tree/stand water use under elevated CO₂ concentration. (2) Response patterns of tree transpiration to rainfall event, stand transpiration response to water stress through the throughfall exclusion experiments (3) Physiological meanings of stem water storage. Sapflow techniques will be still the main methods in studying plant water relationship in future for scientists due to their simplicity, high accuracy and reliability, and relatively low cost.

基金项目:国家“十一五”科技支撑计划资助项目(No. 2006BAD03A0401); 国家科技部重大基础研究计划资助项目(2002CB111504); 国家自然科学基金资助项目(30471383, 30590383); 国家林业局森林生态环境重点实验室基金资助项目

收稿日期: 2008-06-09; 修订日期: 2009-04-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: sunpsen@forestry.ac.cn

Key Words: sapflow; water use; transpiration; environmental changes

树干液流即液体在树体内部的流动,它的整个过程是土壤液态水进入根系后,通过茎输导组织向上运送到冠层,经由气孔蒸腾(包括角质层及皮孔蒸腾)转化为气态水扩散到大气中去,这个过程忽略最小的新陈代谢对水分的利用,树木对任何水分利用的主要动力是蒸发需求,蒸腾是液流发生的主要动力,液流为蒸腾提供所需的水分,因而可以用树干液流量表征蒸腾量。目前最普遍的测量液流的方法是热技术法,根据热技术法不同的原理和适用范围可分为^[1]:热脉冲技术(heat pulse velocity)、茎部热平衡技术(stem heat balance)、树干热平衡技术(trunk heat balance)、热扩散技术(thermal dissipation)、热域变形技术(heat field deformation)。热技术测量液流以估计树木蒸腾量已经得到众多学者的认可^[2~5]。

大气中 CO₂ 浓度和其它温室气体的上升将会导致全球和区域尺度的气候变化,大气环流模型显示,地球的一些地区降水会增加,一些地区可能面临干旱加剧,这是由于增温导致的降水减少或者蒸发增加引起的^[6],降雨增加或者减少会改变表面蒸发、植被蒸腾、土壤水分含量,会对植物功能、流域产水量和大尺度水文平衡有影响^[7,8]。在全球气候环境变化条件下,要分析气候环境变化对植被的影响,必须深入了解植被和大气之间能量、水汽和 CO₂ 交换,蒸腾是这个交换过程的一个重要组成部分,是水分和能量离开森林生态系统的主要途径。通过研究林分蒸腾可以获得水碳交换模型中的参数^[9]——冠层导度,因为水和碳交换通过共同的通道——气孔,它们显著相关^[5]。国内对液流技术的应用已经有了很长的时间,但主要集中在树木蒸腾日变化、耗水量及其与环境因子的关系,随着液流技术的发展和推广,其作为一种科学研究的技术与手段,为研究树木水分利用对气候环境变化的响应与适应提供了便利。本文对基于树木液流观测条件下的,CO₂ 和降水对树木(林分)水分利用的影响进行总结,对环境变化可能影响树体蓄水量进行阐述。

1 估算林分蒸腾

基于液流测量估算林分蒸腾是分析林分尺度上水分利用对气候环境变化响应的基础,它从原来只能局限于叶片或者盆栽幼苗尺度的研究中解脱出来,这是因为许多幼苗比成熟个体对环境刺激更敏感,且由叶片水平上的信息上推到冠层水平上时存在差异^[10,11],因此通过单木(或林分)水平上的信息,可以比较真实的直接分析环境变化对整树和林分水分利用的影响,所以本文首先介绍发展比较成熟的林分蒸腾估算方法。

尺度扩展是生态系统中经常应用的一个方法,以把当地的测量外推到更大的区域,由树干单点液流测量估计整树蒸腾量,由单木液流测量来估计林分蒸腾量在树木水分利用研究中经常采用,但是这些不同尺度之间转化时矛盾经常发生,且误差是不可避免的^[12],这是由于液流在树干径向变异^[13,14]、树干不同方位的变异^[15]和单木之间的空间变异性^[16,17]共同导致的,要比较精确的估计单木或者林分水平的蒸腾量,必须采用更加合理的尺度上推方法。

1.1 单木液流集成

1.1.1 树干径向液流变异

在多年生木本植物茎中,维管形成层每年活动形成新的次生木质部添加于边材的外侧部分,形成新的边材;而边材的内侧部分即老的边材则逐渐失去输导作用转化为新的心材,这种结构和功能的径向变化导致了液流速率(或者液流密度)的变异。许多学者采用热脉冲技术进行研究,发现普遍存在树干液流径向变异^[12,18~21],归纳后可总结为:大多数阔叶树形成层附近的边材处液流速率最大,随着边材深度的加大流速率逐渐下降,大多数针叶树形成层附近边材处液流速率较低,液流速率最大处在形成层内部约 10 mm 处甚至更深处,然后随边材深度的加大快速下降。例如,橡树(*Quercus aegilops*)液流速率的径向分布模式是外层 4 mm 处最大,向里逐渐下降,边材 12、20 mm 深度处总的日液流通量比 4 mm 处减少 46% 和 77%^[21]。柳杉(*Cryptomeria japonica*)边材 2~4 cm 处液流密度一直是 0~2 cm 的 40%,液流密度的变异与树木大小(如边材厚度和直径)没有强烈的相关性^[12]。基于此现象,Edwards 等^[22]提出二次曲线理论,认为液流随木质部深度的变化遵从二次曲线关系。

此外,许多学者发现在较高的大气蒸发需求和土壤湿度的影响下,多数针叶树树干径向液流速率变化曲线会稍平滑些^[19,23]。例如:Ford 等^[20]利用热扩散技术对 9 个成熟的松树(*Pinus* spp.)进行了液流测量,发现了液流速率的径向曲线变化关系,然而这个曲线在树木之间和一天之内都有改变,在白天早些时候,这个曲线剖面陡峭,在晚些时候稍为平缓,这个曲线剖面的时间变化模式与日蒸发需求的变化有关,即当蒸发需求和总的液流较大的时候,径向液流曲线变得更平滑,此时内部较深处木质部液流对整个树木液流的贡献高于早些时候的贡献。而在阔叶树种中,不同树种树干液流径向变化曲线的平滑度有不同的表现。例如,Becker^[24]发现 3 个龙脑香科树种径向液流变化曲线在干季和湿润季节不一致。Kubota 等^[25]发现不管土壤水分怎样变化,山毛榉(*Fagus crenata*)边材外部和内部液流的相对下降相似。Phillips 等^[26]发现 10m 高的白栎橡树(*Quercus garryana*)形成层内部 10~30 mm 处边材单位面积水分通量是形成层内部 0~10 mm 处边材的 0.41 倍,并且这个比例随着单位边材面积水分通量的增大而轻微的增加,而 25m 的个体内部液流速率一直是外部的 0.30 倍,没有这样的变化。

树干径向不同深度液流密度的整合误差是整树蒸腾估计误差的主要来源^[12,21]。比较精确的整合径向液流的方法是,用径向上单个测量点的值计算出一般性的曲线后(如:二次、三次多项式曲线,高斯曲线),再对曲线进行积分可以完成径向液流整合^[1,20,19,27]。Dye 等^[28]认为液流速率(或液流密度)的最大值最小值与春材、秋材有关,液流探针应该随机的安置在边材不同深度处。

1.1.2 树干不同方位液流变异

树干不同方位液流速率的差异也普遍存在^[1,12]。例如:孙守家等^[15]发现银杏(*Ginkgo biloba*)树干南侧液流速率最大,北侧最小。Palomo 等^[29]发现油橄榄树(*Olea europea*)主干不同方位液流变异与树冠周围微气候条件(尤其是光线)的不同强烈相关,最高的液流在树干向阳的一面。不同方位树干液流变异一般解释为边材厚度在树干不同方位的分布^[1],树干不同高度的测量^[30],树干不同方位的受光^[31],和(或)土壤结构的异质性影响^[23],它可能影响根系在土壤的分布。但是也有相反的结果,Cohen 和 Naor^[32]发现苹果树不同方位的液流没有明显的差距,Nadezhdina 等^[23]和 Cohen 等^[19]也没有发现不同方位的液流有差异。对于直径较大个体而言,为了精确估计整树液流,适当较多不同方位的测量点是必要的^[1,33]。

1.2 由单木蒸腾尺度上推林分蒸腾

通常根据样木液流和所选择的生物学参数(biophysical variable)或者称为尺度转换因子(scaler)之间的关系(一般为回归关系)来估计林分蒸腾,这些参数通常可以在代表林分范围的样木上直接测量。目前普遍采用的参数包括:直径^[34],边材面积^[4,35],树干基面积^[36],物种^[8],冠层位置^[37],光照叶面积^[38],边材密度^[39]等,而这些参数的应用要根据林分特征进行选择。样木的选择需要根据树种,年龄,健康状况,林分特征和所应用的生物学参数,样木的大小范围应该包括试验林分的实际范围。当树体的大小差异较大,尤其是有很小的个体时(利用平均值是不合理的,例如:苗木和较大的树木),具有代表性的样木大小的选择可能产生问题,这种情况下可以用分位数统计法选择样木^[1]。在均一的林分中(例如大小变化有限的老龄林中)可以采用简单比例法(根据样树和林分的某一个生物学参数的比例来扩大生理数据),如果可能的话避免利用简单比例法,利用与其相似的在森林调查中普遍采用的径阶方法估计结果更准确^[1]。

运用液流技术已经可以把树木液流在树干径向、树干不同方位的空间变异性以及个体之间的变异性进行准确的测定,由于液流测定系统比较昂贵,不可能大规模的应用,因此估算林分蒸腾方面的技术方法得以广泛应用,且发展的相当成熟,被广泛运用到与林分尺度上相关的研究中^[40~42],它为研究植被响应环境变化的机理提供了便利,以下研究问题就是基于上述方法估算单木或林分蒸腾后开展的。

2 树木水分利用对大气中 CO₂ 浓度升高的响应

CO₂浓度的上升对全球植被将产生很大的影响,一方面以其对全球气候的影响(全球水热变化)作用于植被,另一方面以其为植物的光合作用底物来影响植物的光合作用、气孔导度等,从而最终影响植被的组成、结构以及功能。为了研究大气中 CO₂ 浓度增高对森林水分利用的影响,许多学者采用液流方法研究了生长在

CO₂ 气室^[43~45]、天然 CO₂ 源泉^[46,47] 和自由 CO₂ 倍增试验 (free-air CO₂ enrichment, FACE)^[48~53] 中的各种树木的水分利用情况。

2.1 CO₂ 对树木液流的影响

通过对高 CO₂ 浓度条件下树木液流的测量发现, CO₂ 对树木液流的影响比较复杂, 多数研究发现 CO₂ 导致树木单位叶片面积的液流减少^[44,45,53], 但有一些研究也发现 CO₂ 对液流没有影响^[48,53]。例如, Tognetti 等^[46] 连续两个夏季测量 *Quercus pubescens*, CO₂ 源泉处的平均和日液流通量一直比附近控制区的低, 但是在两个地区的单位叶面积的液流通量没有区别。在整个生长季, CO₂ 导致枫香 (*Liquidambar styraciflua*) 日最大液流速率平均下降 13%, 但是方差分析表明 CO₂ 处理导致的整个季节内的差异不明显^[53]。

叶片水平和冠层水平瞬时水分利用效率的增加经常被认为是植物对高的 CO₂ 浓度响应的一致反映^[54]。通过把树木液流换算到叶片和冠层水平上后, 发现 CO₂ 导致叶片和冠层水分利用效率增加^[51,53], 虽然这样的研究很少, 但是这对于生长在水分限制环境中的高浓度 CO₂ 下的植物有益^[10]。

2.2 CO₂ 对气孔特征和冠层结构的影响

大气中 CO₂ 浓度增高对蒸腾的影响机制还没有彻底认清, 普遍认为大气中 CO₂ 浓度增加导致许多树种叶片气孔导度下降 (11% ~ 44%)^[43,49,51], Betts 等^[7] 研究发现 CO₂ 浓度增加导致气孔导度降低, 植物的蒸腾作用随之减弱, 最终使更多的水分保留在地表, 造成地面径流的增加。但是还有一些树种 CO₂ 浓度的增高对气孔导度没有明显的影响, 尤其是高大树木气孔对高 CO₂ 浓度没有响应的相关报道也有^[46,55]。Wullschlegel 等^[49] 研究发现叶片气孔导度经常随着冠层深度的增加而下降, 并且 CO₂ 导致的叶片气孔导度的下降幅度也与冠层位置有关, CO₂ 导致的冠层上部叶片气孔导度下降明显, 冠层中部和底部叶片气孔导度下降不明显, 因此预计 CO₂ 对冠层平均气孔导度只有适度的影响, 这个结论和 Pataki 等^[45] 的结论一样, 高 CO₂ 对冠层平均气孔导度只有微弱的影响。

目前许多研究^[44,56] 发现高 CO₂ 浓度导致树木总蒸腾叶面积增大。例如, Li 等^[43] 认为 CO₂ 浓度增高对蒸腾的直接影响是, CO₂ 导致光照叶片气孔导度下降 22% ~ 27%, 间接影响是叶面积指数 (leaf area index, LAI) 增加 21% ~ 24%, 导致冠层叶片自我遮荫增强, 通过减少投射入冠层内部的光线, 减少了冠层中部和下部叶片的蒸腾, 这会在叶面积基础上减少蒸腾, 这个蒸腾减小与 CO₂ 对气孔导度的直接影响无关。根据 Beer 定律, LAI 增加导致冠层单位叶面积光线截留下降, 冠层底部内部叶片接受的光线可能低于气孔最大张开水平, 在 CO₂ 浓度增加时增加的 LAI 使自我庇荫加大, 这可能减小了整树的平均气孔导度, 进而引起单位叶面积蒸腾减小。CO₂ 导致的 LAI 增加可能会部分抵消 CO₂ 对单位叶面积蒸腾的影响。Tognetti 等^[46] 发现生长在高 CO₂ 浓度下的树木其总叶面积与边材面积之比较小, 树干边材面积与横截面积之比较大。

2.3 环境条件决定树木水分利用对 CO₂ 的响应幅度

液流速率、林分蒸腾受占主导地位的天气条件决定, 大气中 CO₂ 浓度的升高对叶片和整树水分利用的影响与一些环境因子 (如饱和水汽压亏缺、土壤有效水分含量和太阳辐射等) 存在交互感应 (放大或者减小)^[44,50,53]。许多研究表明随着饱和水汽压亏缺 (vapour pressure deficit, VPD) 的增加, CO₂ 对气孔导度和冠层平均气孔导度的影响越来越小^[46~49,53]。例如, Ellsworth 等^[50] 通过对火炬松 (*Pinus taeda*) 研究发现, CO₂ 导致植物液流速率最大的下降时刻发生在低 VPD 的阴天, 而不是高 VPD 的晴天。Wullschlegel 等^[49] 通过多次分析气孔导度、冠层平均气孔导度与辐射和 VPD 的关系, 发现枫香气孔导度和冠层平均气孔导度的大部分变化都是由于每日 VPD 的变化引起的, 随着 VPD 的增加, CO₂ 对气孔导度和冠层气孔导度的影响越来越小, 在低 VPD (小于 1.5 kPa) 时, CO₂ 导致的气孔导度下降 25%, 在中度 VPD (1.5 ~ 2.0 kPa) 或者高 VPD (大于 2.0 kPa) 时下降 14%。但也有例外, Kellomäki & Wang^[44] 发现在低辐射或者阴天时, 高 CO₂ 浓度下的欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 通过增加气孔导度对低水平光线的灵敏性增加了蒸腾, 但是在晴天尤其是在下午, 通过增加气孔导度对高的 VPD 的灵敏性减小蒸腾。

同时许多研究也表明随着土壤水势的下降, CO₂ 对气孔导度的影响越来越小。例如, Wullschlegel 等^[49] 发

现枫香树气孔导度和冠层平均气孔导度除受 VPD 的影响外,也受土壤水势的影响,随着土壤水势下降,气孔导度、冠层平均气孔导度也有同样的下降趋势,在土壤水分充足时 CO_2 导致气孔导度和冠层气孔导度下降 22% ~ 28%,在土壤干旱条件下两者下降均小于 5%。Tognetti 等^[46]发现在土壤水分胁迫的高峰期,高 CO_2 导致的 *Quercus ilex* 液流下降最小。Pataki 等^[52]也发现只有在土壤水分充足的条件下,FACE 中 CO_2 导致的气孔导度下降才明显。

2.4 CO_2 影响树木水分利用的尺度效应

在 CO_2 浓度富集的研究中总有这样一个现象,从叶片到整个生态系统范围内各个尺度上, CO_2 对各个尺度水平上的实际蒸腾下降的影响越来越小^[49,53,57]。例如:Wullschlegler 等^[49]研究发现 CO_2 导致枫香中午叶片气孔导度下降 44%,而冠层平均气孔导度下降 14%,退藕系数(Decoupling coefficient,表示气孔导度控制冠层蒸腾的程度,是气孔阻力与总的空气动力阻力的比值^[58])下降 14%。Wullschlegler & Norby^[53]把由液流推导的林分蒸腾量和林分生长数据相结合转换成林分水平的水分利用效率,发现 CO_2 导致林分水分利用效率增加 28%,而叶片水平的水分利用效率增加 50% ~ 75%。各种生态系统(如草地与森林)的水分利用对大气中 CO_2 浓度升高的响应不同,仅仅根据气孔测量来估计也不同,关于为什么在叶片水平上的气孔导度和蒸腾对 CO_2 较大的响应在大的尺度上减弱或者放大有一些原因,Wullschlegler 和 Norby^[53]对其原因进行了总结,其中包括: CO_2 导致叶面积的潜在增加弥补了部分气孔导度下降导致的蒸腾下降,不同高度植被的空气动力导度的差异,能量平衡(增加了冠层温度弥补了 CO_2 导致的气孔导度下降),还有其它的土壤层蒸发和混合层导致的反馈等。这些单个原因或者几个原因的相互结合原则上都可以解释不同尺度上树木水分利用对 CO_2 响应的不同。

2.5 CO_2 和增温对液流的交互作用

伴随着大气中 CO_2 浓度的升高,大气温度也升高,温度是影响植物生长、发育和功能的重要环境因子。在正常条件下蒸腾对温度的变化很敏感,因此大气温度增加会毫无疑问增加植物的水分损失。目前一些关于 CO_2 和增温对水分利用交互作用影响的研究报道比较复杂(放大或抵消)^[10]。而关于大气增温和 CO_2 对液流交互影响的报道很少,目前只有 Kellomäki 和 Wang^[44]做过这方面的研究,他们对分别生长在高温气室、高温和 CO_2 相混合气室、高 CO_2 浓度气室中,30 年生欧洲赤松液流进行连续 32d 的观测。由于高温导致当年针叶叶面积的增加和气孔敏感度对高 VPD 的下降,致使日液流量和 32d 累积液流量都有明显的增加;同时他们也发现由高温和 CO_2 联合导致的叶面积的增加和由高温单独引起的叶面积增加几乎一致(叶面积的增加仅仅来自于当年的针叶生长);高温和 CO_2 联合以及高温独自对累计液流通量或者日液流量的影响没有明显区别,说明高温抵消了 CO_2 的刺激作用,高温在 CO_2 和高温的联合影响中起决定性作用。

3 降雨变化对液流的影响

植物对降雨的利用方式对植物的生产力和水文循环有深刻的影响^[59]。频繁的雨水,露水和雾是某些地区,特别是亚高山地区夏季的典型特征,降水截留能够极大的降低蒸腾^[60],这是由于降水被树冠截留,给叶片微环境提供了湿度,在蒸发条件下,在内部水分被吸取前,这些水分首先被消耗掉,由于暴露树冠“存储”水分和蒸发水分是快速的,因此对蒸腾影响是显著的,但是影响时间持续不长^[61]。

近几十年,一些普遍地测量植物对降雨响应的方法包括:测量叶片水势,叶片水平上的气体交换,或者用同位素方法追踪水分的上升^[59],这些方法需要重复地在雨前雨后采样,以收集所需数据分析植物对降雨的响应,这也需要较大劳动量。然而通过测量木质部液流在降雨前后的变化可以了解植物对降雨的响应情况。例如,Burgess^[59]研究了澳洲西南部 11 种植物对夏季降雨的响应,确定了 4 种对强烈降雨事件的响应类型:(1)没有响应;(2)滞后的响应;(3)快速的小响应;(4)快速的大响应。34 mm 的降雨后山龙眼灌丛(如:*Isopogon gardneri*)蒸腾迅速的增加五倍,对降雨的响应时间大约持续 1 个月,然后恢复到降雨前的水平,低的降雨量(4 mm 或 2 mm)对其没有影响;其它灌丛例如 *Allocasuarina campestris* 由于部分的夏季休眠蒸腾只增加两倍,较小降雨(4 mm 或 2 mm)后液流有微弱的增加;深根的桉树树种(*Eucalyptus wandoo*)完全依赖先前的土壤水

分,对夏季降水没有反应;半寄生树种 *Nuytsia floribunda* 两周后才对降雨有响应,可能是由于水分存储和水力导度途径的变化引起的。

气候变化导致区域降雨格局变化,这会引引起土壤水分条件变化,土壤水分含量是蒸腾的一个限制因素。目前普遍采用的穿透雨再分流试验方法(throughfall displacement experiment, TDE)为研究降雨格局变化对林分蒸腾的影响提供了便利。例如,Wullschlegel 和 Hanson^[8]通过 1993 年建立的 TDE,研究了丘陵地橡树森林对 3 种降雨格局(降雨减少、正常降雨,降雨增加)的响应,发现 3 个林分的蒸腾和土壤水势季节变化模式受降水频度和强度影响,增加降雨 33% 致使林分季节蒸腾平均增加 9%,降雨减少 33% 导致林分季节蒸腾下降 23% ~ 32%;土壤水势年际间变异也引起了林分蒸腾年际间的变化,减少降雨的林分其年际间蒸腾变化最大,增加降雨的林分其年际间蒸腾变化最小。为了更详细的研究森林对土壤干旱的响应,Fisher 等^[34]在亚马逊河东部建立了模拟土壤干旱的 TDE 试验,通过对 2 个旱季的液流观测发现,对照林分的蒸腾在旱季始终没有受到影响,去除 1/2 降雨后的林分引起了土壤干旱,导致林分蒸腾年减少 41% ~ 44%,在极度干旱条件下,林分蒸腾甚至减少了 80%,这也说明森林不能抵御降雨减少对冠层气体交换的影响。这些研究与其它地方报道的干旱导致林分蒸腾下降一致^[5,62,63],同时这些研究也发现当土壤水分含量下降到一定的阈值时,树木液流开始下降,这个土壤含水量阈值和液流下降速率由树木根系深度来决定^[64]。但也有例外,Pataki 和 Oren^[65]发现一些落叶树种,包括 *Carya tomentosa*, *Quercus alba*, *Quercus rubra*, *Fraxinus americana*, *Liquidambar styraciflua*, 干旱没有影响到液流的下降,而是生长季后期叶片衰老和凋落提前。

4 环境变化可能影响树木蓄水量

关于树木储存水(stem water storage)的定义比较多,有的将其定义为能够通过蒸腾散失到大气中去的特定组织单元中存储的总水量^[66]。如果蒸腾发生时从存储组织中提取的总水量以及补给蒸腾损失的总水量不知道,那么树木蓄水量可以定义为在水分存储单元发生一定的水势变化后,所引起的水分吸收量,这个单位水势的变化所引起的组织含水量的变化称为组织水容^[67]。一般的日水分存储量是指从树干和树枝提取的并且在 24h 内能补给的总水量。如果不考虑树木储存水,枝下高以下位置的液流量应该相等^[68],因此一些学者采用热技术测量树干基部与树干上部或树枝之间的液流量差来计算树木蓄水量^[60,67,69~71]。

树木储存水主要存在于木质部的边材部分、细胞壁及死亡的木质部导管或者导管间隙、活细胞中,这 3 个部位的储水机制分别是空穴化、毛细管力和组织弹性^[72]。树木对储存水的利用程度由多种因素控制,包括土壤有效水、叶片比导度(leaf specific hydraulic conductance)、木质部栓塞程度以及茎干和叶片的水容^[70]。树木储存水是树木在进化过程中对水分暂时亏缺的适应,目前研究表明,许多树种^[26,67]在生长的各个阶段都会利用储存水来缓解日蒸腾水分亏缺(约占蒸腾量的 6% ~ 50%),即使土壤水分比较充足的时候也会这样。但也有少数树种,如常绿树种 *Schefflera morototoni* 会在土壤水势较低的干季消耗茎干储存水,在雨季水分利用率相当高的时候,由于叶片比导度较高,水分能够较快的传输给叶片,没有减少茎干储存水,也没有达到木材发生栓塞的脆弱范围^[73]。

除了缓解蒸腾水分亏缺外,树木储存水还有如下生理意义:树木较大的水分存储量可以延长气孔张开和最大化蒸腾时间^[67],增加光合作用和维持高大老龄木的碳平衡^[71];部分消除由于水分传输路径(树高)的增加而导致的水力阻力的增大^[26,71];在日蒸发需求剧烈变化情况下,储存水对高大乔木树种的叶片水分状态起到调节作用^[67];维持旱季的叶片生命^[74];有助于树木早期的展叶和蒸腾,延长生长期^[69,70];影响了森林树木物候和地理分布^[75]。

水分被认为是影响植物发育和分布的主要环境因素。但是目前还没有环境变化,如大气 CO₂ 浓度和温度上升、土壤干旱等,对树木储存水影响的报道。大气中 CO₂ 浓度上升导致的树木生长速率和茎解剖结构变化^[76]可能会影响木质部空穴化和栓塞的发生,从而可能影响树木储水机制。如果树木储存水受到环境变化的影响,那么上文所述树木对干旱的忍耐能力以及碳吸收等是否会发生变化,树木储存水与环境变化导致的树木物候变化^[10]有什么关系,这些都有待深入研究。

5 结语

液流运动是土壤-植物-大气系统 (SPAC) 中最为活跃的部分,是水量平衡和能量平衡的重要组成部分,又与植物的生理活动以及生物产量的形成有着密切的关系,研究环境变化对树木水分利用的影响机制,是对其产生的后果进行较准确评估和预测的基础,是采取有效措施缓解其不利影响的科学依据。由于热技术具有保持树木在自然生长条件下基本不破坏树木正常生长状态、不改变树木蒸腾的外界条件下,不受地形和空间复杂异质性的影响,可以连续测定树干液流量,且易于野外操作、使用等特点,随着热技术的不断发展和完善,其在环境变化研究中将越来越受到重视,尤其是单木、林分尺度上估计蒸腾的可靠方法已经建立,我们可以更加方便的研究由于气候变化导致的大气温度增高,降雨格局的改变,以及其它环境问题(如对流层 O_3 浓度增高)对于植被蒸腾的影响,以及植被蒸腾变化对环境的反馈作用。针对目前的研究情况以下方面需要加强:

(1) 更多试验研究数据是必要的 目前液流技术经过半个多世纪发展已经在树木水分利用研究中有着广泛的应用,但应用于研究环境变化对树木水分利用的影响时间较短,虽取得了一些结论,但少数试验结果不能代表普遍性,短期试验结果不能说明长期累积效应,试验设计过于简化真实环境状况,因此选择更多具有代表性的基因型树种,尤其是自然条件下的成熟树木(林分)的研究是必要的。

(2) 试验研究方法选择 对于 CO_2 研究来讲,FACE 方法是目前公认的模拟高 CO_2 浓度下植物响应实验的最好方法,但 FACE 设施太昂贵。封顶气室和整树气室法可能是未来主要的研究方法,它在控制温度和大气组成以及节约 CO_2 方面有优势,但是限制了研究树木的大小和数量,但两个设施在研究水分利用从叶片到冠层水平的响应方式上有用。天然 CO_2 源泉是一个不错的研究方法,但有地理位置的局限性。在当前气候变化条件下,准确估计和管理当地区域和全球的水量平衡,理解森林对环境变化的响应机制是很必要的,然而降雨格局变化对成熟的森林生态系统的水分利用的影响研究还比较少^[63],穿透雨再分流试验(TDE)将是今后一个普遍采用的试验方法。

(3) 气孔导度、整树水力导度研究 环境变化主要通过影响气孔来控制植被、大气之间的水热交换,气孔导度对区域大气环流和气候具有直接的控制作用^[77],在什么条件下,什么树种有响应,响应幅度如何都是需要关注的。植物的木质部传导系统内流动的水分与驱动力成比例,相应的比例常数称为水力导度,关于水力功能的知识可以帮助理解背后植物总的水分吸收驱动力,也可能有助于解释植物对水分的利用。目前关于高 CO_2 浓度下的整树水力特征变化的研究很少^[46]。一个重要的参数是叶片比导度,叶片比导度与叶片水平上的蒸腾相关,其大小由木质部传导速率和木质部与叶片之间的生物量分配比例决定^[78],因此其代表生长环境对植物水分传输的长期影响,然而很少有关于叶片比导度对高 CO_2 的响应研究。 CO_2 诱导产生的植物结构变化(如导管或管胞解剖结构、叶片比导度等),可能与木质部空穴脆弱性的变化有关,也可能与栓塞逃逸的环境条件相联系,也可能影响树体蓄水机制(空穴化、毛细管力和组织弹性),这方面还需要进一步研究。气孔导度和水力导度研究可能有利于深入理解树木水分吸收和传输怎样响应高 CO_2 浓度。

(4) 考虑多因子协同作用研究 目前研究主要集中于单因子对树木(林分)水分利用的影响,理论上讲 CO_2 导致的气孔导度下降,可以减少大气中 O_3 的吸收及其所造成的影响,可以抵消增温导致的蒸腾加强,但是近期研究表明 CO_2 与增温、 O_3 之间交互作用研究结果多样^[10]。不同的树种其蒸腾对土壤干旱的响应程度不同,随着 VPD 的增加,较低的土壤水分含量通常会导致气孔对 VPD 的敏感度加大^[63],理解不同树种对光照,VPD 和土壤水分的响应的不同是理解当前和未来生态系统水分通量的关键基础,尤其是加强季节蒸腾与土壤水分胁迫累计值(water stress integral,指土壤干旱程度和干旱持续时间的累积指数^[8])之间相关性的研究。因此研究多因子之间的协同效应对树木水分利用的影响是非常必要的。

References:

- [1] Čermák J, Kučera J, Nadezhdina N. Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. *Trees*, 2004, 18:529–546.

- [2] Liu F J, Zheng S K, Ju G S. A study on comparison of measuring water-consumption for transpiration in poplar. *Scientia Silvae Sinicae*, 1997, 33 (2):117—1261.
- [3] Yue G Y, Zhang T H, Liu X P, *et al.* Development and application of thermal methods in measuring stem sap flow. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(8):102—108.
- [4] Granier A, Biron P, Breda N, *et al.* Transpiration of trees and forest stands: short and long-term monitoring using sapflow methods. *Global Change Biology*, 1996, 2:265—274.
- [5] Lagergren F and Lindroth A. Transpiration response to soil moisture in pine and spruce trees in Sweden. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 112:67—85.
- [6] Giorgi F, Francisco R. Evaluating uncertainties in the prediction of regional climate change. *Geophysical Research Letters*, 2000, 27:1295—1298.
- [7] Betts R A, Boucher O, Collins M, *et al.* Projected increase in continental runoff due to plant responses to increasing carbon dioxide. *Nature*, 2007, 448:1037—1041.
- [8] Wullschlegel S D, Hanson P J. Sensitivity of canopy transpiration to altered precipitation in an upland oak forest: evidence from a long-term field manipulation study. *Global Change Biology*, 2006, 12:97—109.
- [9] Collins D C, Avissar R. An evaluation with the fourier amplitude sensitivity test (FAST) of which land-surface parameters are of greatest importance in atmospheric modelling. *Journal of Climate*, 1994, 7:681—703.
- [10] Saxe H, Ellsworth D S, Heath J. Tansley review no. 98: Tree and forest functioning in an enriched CO₂ atmosphere. *New Phytologist*, 1998, 39: 395—436.
- [11] Samuelson L, Kelly J M. Tansley review no. 21: Scaling ozone effects from seedlings to forest trees. *New Phytologist*, 2001, 149:21—41.
- [12] Kumagai T, Aoki S, Nagasawa H, *et al.* Effects of tree-to-tree and radial variations on sap flow estimates of transpiration in Japanese cedar. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 135:110—116.
- [13] Zhang X Y, Kang E S, Si J H, *et al.* Stem sap flow of individual plant of *populus euphratica* and its conversion to forest water consumption. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(7):28—32.
- [14] Sui H Z, Kang S Z, Cong D Z. Influence of measurement position on calculating pear tree stem sap flow. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(11):2024—2028.
- [15] Sun S J, Gu R Z, Cong R C, *et al.* Change of trunk sap flow of *Ginkgo biloba* and its response to inhibiting transpiration. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(5):22—28.
- [16] Ma L Y, Wang H T, Lin P. Comparison of water consumption of some afforestation species in Beijing area. *Journal of Beijing Forestry University*, 2003, 25 (2):1—7.
- [17] Zhao P, Rao X Q, Ma L. The variations of sap flux density and whole-tree transpiration across individuals of *Acacia mangium*. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(12):4050—4058.
- [18] Xiong W, Wang Y H, Xu D Y. Regulations of water use for transpiration of *Larix principis-rupprechtii* plantation and its response on environmental factors in southern Ningxia hilly area. *Scientia Silvae Sinicae*, 2003, 39(2):1—7.
- [19] Cohen Y, Cohen S, Cantuarias A T, *et al.* Variations in the radial gradient of sap velocity in trunks of forest and fruit trees. *Plant and Soil*, 2007: DOI 10.1007/s11104-11007-19351-11100.
- [20] Ford C R, McGuire M A, Mitchell R J, *et al.* Assessing variation in the radial profile of sap flux density in *Pinus* species and its effect on daily water use. *Tree Physiology*, 2004, 24:241—249.
- [21] Schiller G, Cohen S, Ungar E D, *et al.* Estimating water use of sclerophyllous species under East-Mediterranean climate III. Tabor oak forest sap flow distribution and transpiration. *Forest Ecology and Management*, 2007, 238:147—155.
- [22] Edwards W R N and Becker P. A unified nomenclature for sap flow measurements. *Tree Physiology*, 1996, 17: 65—67.
- [23] Nadezhdina N, Nadezhdin V, Ferreira M I, *et al.* Variability with xylem depth in sap flow in trunks and branches of mature olive trees. *Tree Physiology*, 2007, 27:105—113.
- [24] Becker P. Sap flow in Bornean heath and dipterocarp forest trees during wet and dry periods. *Tree Physiologist*, 1996, 16:295—299.
- [25] Kubota M, Tenhunen J, Zimmermann R, *et al.* Influences of environmental factors on the radial profile of sap flux density in *Fagus crenata* growing at different elevations in the Naeba Mountains, Japan. *Tree Physiology*, 2005, 25:545—556.
- [26] Phillips N, Bond B J, McDowell N G, *et al.* Leaf area compounds height-related hydraulic costs of water transport in Oregon White Oak trees. *Functional Ecology*, 2003, 17:832—840.
- [27] Zhou G Y, Huang Z H, Morris J, *et al.* Radial Variation in sap flux density as a function of sapwood thickness in two eucalyptus (*Eucalyptus urophylla*) plantations. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(12):1418—1424.

- [28] Dye P J, Olbrich B W, Poulter A G. The influence of growth rings in *Pinus patula* on heat pulse velocity and sap flow measurements. *Journal of Experimental Botany*, 1991, 42:867—870.
- [29] Palomo M J, Díaz-Espejo A, Fernández J E, *et al.* Using sap flow measurements to quantify water consumption in the olive tree. In: L S Pereira and J W E Gowing. eds. *Water and the Environmental*. London, 1998. 205—212.
- [30] Köstner B, Granier A and Cermak J. Sap flow measurements in forest stands; methods and uncertainties. *Annales des Sciences Forestieres*, 1998, 55:13—27.
- [31] Granier A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 1987, 3:309—320.
- [32] Cohen S and Naor A. The effect of three rootstocks on water use, canopy conductance and hydraulic parameters of apple trees and predicting canopy from hydraulic conductance. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25:17—28.
- [33] Wang H T, Ma L Y. Measurement of whole tree's water consumption with Thermal dissipation sap flow probe (TDP). *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(6):661—667.
- [34] Fisher R A, Williams M, Oladacosta A, *et al.* The response of an Eastern Amazonian rain forest to drought stress: results and modelling analyses from a throughfall exclusion experiment. *Global Change Biology*, 2007, 13:2361—2378.
- [35] Sun P S, Ma J Y, Ma L Y. Potential water use extrapolation and planting density calculation of Chinese pine and black locust stands in north Beijing mountain area. *Journal of Beijing Forestry University*, 2001, 23(2):1—6.
- [36] Saugier B, Granier A, Pontailler J Y, *et al.* Transpiration of a boreal pine forest measured by branch bag, sap flow and micrometeorological methods. *Tree Physiology*, 1997, 17:511—519.
- [37] Kelliher F M, Köstner B M M, Hollinger D Y, *et al.* Evaporation, xylem sap flow, and tree transpiration in a New Zealand broad-leaved forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1992, 62:53—73.
- [38] Čermák J. Solar equivalent leaf area: an efficient biometrical parameter of individual leaves, trees and stands. *Tree Physiology*, 1989, 5:269—289.
- [39] Barbour M, Hunt J E, Walcroft A S, *et al.* Components of ecosystem evaporation in a temperate coniferous rainforest, with canopy transpiration scaled using sapwood density. *New Phytologist*, 2005, 165:549—558.
- [40] Zhao P, Ma L, Sun G C. Using ^{13}C discrimination and canopy stomatal conductance derived from sap flow to measure forest carbon assimilation efficiency. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50:1620—1626.
- [41] Zhao P, Rao X Q, Ma L, *et al.* Sap flow- scaled stand transpiration and canopy stomatal conductance in an *Acacia mangium* forest. *Acta Phytocologica Sinica*, 2006, 30:655—665.
- [42] 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(6):631—646.
- [43] Li J H, Dugas W A, Hymus G J, *et al.* Direct and indirect effect of elevated CO_2 on transpiration from *Quercus myrtifolia* in a scrub-oak ecosystem. *Global Change Biology*, 2003, 9:95—105.
- [44] Kellomäki S, Wang K Y. Sap-flow in Scots pine growing under conditions of year-round carbon dioxide enrichment and temperature elevation. *Plant Cell and Environment*, 1998, 21:968—981.
- [45] Pataki D E, Oren R, Tissue D T. Elevated carbon dioxide does not affect average canopy stomatal conductance of *Pinus taeda* L. *Oecologia*, 1998, 117:47—52.
- [46] Tognetti R, Longobucco A, Miglietta F M, *et al.* Transpiration and stomatal behaviour of *Quercus ilex* plants during the summer in a Mediterranean carbon dioxide spring. *Plant Cell and Environment*, 1998, 21:613—622.
- [47] Tognetti R, Longobucco A, Miglietta F, *et al.* Water relations, stomatal response and transpiration of *Quercus pubescens* trees during summer in a Mediterranean carbon dioxide spring. *Tree Physiology*, 1999, 19:261—270.
- [48] Leuzinger S T and Körner C. Water savings in mature deciduous forest trees under elevated CO_2 . *Global Change Biology*, 2007, 13: 1—11.
- [49] Wullschlegel S D, Gunderson C A, Hanson P J, *et al.* Sensitivity of stomatal and canopy conductance to elevated CO_2 concentration-interacting variables and perspectives of scale. *New Phytologist*, 2002, 153:485—496.
- [50] Ellsworth D S, Oren R, Huang C, *et al.* Leaf and canopy response to elevated CO_2 in a pine forest under free-air CO_2 enrichment. *Oecologia*, 1995, 104:139—146.
- [51] Ellsworth D S. CO_2 enrichment in a maturing pine forest: are CO_2 exchange and water status in the canopy affected? *Plant Cell and Environment*, 1999, 22:47—62.
- [52] Pataki D E, Huxman T E, Jordan D N, *et al.* Water use of two Mojave Desert shrubs under elevated CO_2 . *Global Change Biology*, 2000, 6:889—897.
- [53] Wullschlegel S D, Norby R J. Sap velocity and canopy transpiration in a sweetgum stand exposed to free-air CO_2 enrichment (FACE). *New*

- Phytologist, 2001, 150:489—498.
- [54] Eamus D. The interaction of rising CO₂ and temperatures with water-use efficiency. *Plant Cell and Environment*, 1991, 14: 843—852.
- [55] Teskey R O. A field study of the effects of elevated CO₂ on carbon assimilation, stomatal conductance and leaf and branch growth of *Pinus taeda* trees. *Plant Cell and Environment*, 1995, 18:565—573.
- [56] Hymus G J, Pontallier J Y, Li J H, *et al.* Seasonal variability in the effect of elevated CO₂ on ecosystem leaf area index in a Scurb-oak ecosystem. *Global Change Biology*, 2002, 8:931—940.
- [57] Field C B, Jackson R B, Mooney H A. Stomatal responses to increased CO₂: implication from the plant to the global scale. *Plant Cell and Environment*, 1995, 18:1214—1225.
- [58] Gottschalck J C, Gillies R R, Carlson T N. The simulation of canopy transpiration under double CO₂: The evidence and impact of feedback on transpiration in two 1-D soil-vegetation-atmosphere-transfer models. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 106:1—21.
- [59] Burgess S S O. Measuring transpiration responses to summer precipitation in a Mediterranean climate: a simple screening tool for identifying plant water-use strategies. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127:404—412.
- [60] Herzog KM, Thum R, Kronfub R, *et al.* Pattern and mechanisms of transpiration in a large subalpine Norway spruce(*Picea abies*(L.) Karst.). *Ecological Research*, 1998, 13:105—116.
- [61] Herzog K M, Thum R and Hasler R. Diurnal variation in stem radii and transpiration flow at different crown levels of a Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). In: J. Pfadenhauer. ed. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, Band 23, 1994. 143—147.
- [62] Nie L S, Li J Y, Zhai H B. Study of the rate of stem sap flow in *Pinus tabulaeform* is and *Quercus variabilis* by using the TDP method. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8):1934—1940.
- [63] Bovard B D, Curtis P S, Vogel C S, *et al.* Environmental controls on sap flow in a northern hardwood forest. *Tree Physiology*, 2005, 25:31—38.
- [64] Otieno D O, Schmidt M W T, Kinyamario J I, *et al.* Responses of *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea* to seasonal changes in soil water availability in the savanna region of Kenya. *Journal of Arid Environments*, 2005, 62:377—400.
- [65] Pataki D E, Oren R. Species differences in stomatal control of water loss at the canopy scale in a mature bottomland deciduous forest. *Advances in Water Resources*, 2003, 26:1267—1278.
- [66] Goldstein G, Meinzer F, Monasterio M. The role of capacitance in the water balance of Andean giant rosette species. *Plant Cell and Environment*, 1984, 7:179—186.
- [67] Goldstein G, Andrade J L, Meinzer F C, *et al.* Stem water storage and diurnal pattern of water use in tropical forest canopy trees. *Plant Cell and Environment*, 1998, 21:397—406.
- [68] Schulze E D, Cermak J, Mastyssek R, *et al.* Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees—a comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia*, 1985, 66:475—483.
- [69] Chapotin S, Razanameharizaka J H, Holbrook N M. Baobab trees (*Adansonia*) in Madagascar use stored water to flush new leaves but not to support stomatal opening before the rainy season. *New Phytologist*, 2006, 169: 549—559.
- [70] Chapotin S M, Razanameharizaka J H, Holbrook N M. Water relations of baobab trees (*Adansonia* spp. L.) during the rainy season: does stem water buffer daily water deficits? *Plant Cell and Environment*, 2006, 29: 1021—1032.
- [71] Phillips N G, Ryan M G, Bond B J, *et al.* Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest. *Tree Physiology*, 2003, 23:237—245.
- [72] Zweifel R and Häslar R. Frost-induced reversible shrinkage of bark of mature subalpine conifers. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 102(4):213—222.
- [73] Tyree M T, Snyderman D A, Wilmot T R, *et al.* Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*). *Plant Physiology*, 1991, 96:1105—1113.
- [74] Nilsen E T, Sharifi M R, Rundel P W, *et al.* Water relations of stem succulent trees in north-central Baja California. *Oecologia*, 1990, 82:299—303.
- [75] Borchert R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 1994, 75(5):1437—1449.
- [76] Li J Y. Relations between CO₂ and change and plant water. *World Forestry Research*, 1997, 5:16—25.
- [77] Avissar R, Pielke R A. The impact of plant stomatal control on mesoscale atmospheric circulations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, 54: 353—372.
- [78] Maherali H, Delucia E H. Interactive effects of elevated CO₂ and temperature on water transport in ponderosa pine. *American Journal of Botany*, 2000, 87(2):243—249.

参考文献:

- [2] 刘奉觉, 郑世锴, 巨关升. 树木蒸腾耗水测算技术的比较研究. *林业科学*, 1997, 33(2):117~1261.

- [3] 岳广阳, 张铜会, 刘新平, 等. 热技术方法测算树木茎流的发展及应用. 林业科学, 2006, 42(8):102~108.
- [13] 张小由, 康尔泗, 司建华, 等. 胡杨蒸腾耗水的单木测定与林分转换研究. 林业科学, 2006, 42(7):28~32.
- [14] 孙慧珍, 康绍忠, 龚道枝. 测定位点对计算梨树树干液流的影响. 应用生态学报, 2006, 17(11):2024~2028.
- [15] 孙守家, 古润泽, 丛日晨, 等. 银杏树干茎流变化及其对抑制蒸腾措施响应. 林业科学, 2006, 42(5):22~28.
- [16] 马履一, 王华田, 林平. 北京地区几个造林树种耗水性比较研究. 北京林业大学学报, 2003, 25(2):1~7.
- [17] 赵平, 饶兴权, 马玲, 等. 马占相思(*Acacia mangium*)树干液流密度和整树蒸腾的个体差异. 生态学报, 2006, 26(12):4050~4058.
- [18] 熊伟, 王彦辉, 徐德应. 宁南山区华北落叶松人工林蒸腾耗水规律及其对环境因子的响应. 林业科学, 2003, 39(2):1~7.
- [33] 王华田, 马履一. 利用热扩式边材液流探针(TDP)测定树木整株蒸腾耗水量的研究. 植物生态学报, 2002, 26(6):661~667.
- [35] 孙鹏森, 马李一, 马履一. 油松、刺槐林潜在耗水量的预测及其与造林密度的关系. 北京林业大学学报, 2001, 23(2):1~6.
- [40] 赵平, 马玲, 孙谷畴, 等. 利用基于 sap flow 测定值的冠层气孔导度和¹³C 甄别率测定森林的碳同化率. 科学通报, 2005, 50:1620~1626.
- [41] 赵平, 饶兴权, 马玲, 等. 基于树干液流测定值进行尺度扩展的马占相思林段蒸腾和冠层气孔导度. 植物生态学报, 2006, 30:655~665.
- [62] 聂立水, 李吉跃, 翟洪波. 油松、栓皮栎树干液流速率比较. 生态学报, 2005, 25(8):1934~1940.
- [76] 李吉跃. 全球 CO₂ 变化与植物水分关系. 世界林业研究, 1997, 5:16~25.