

典型荒漠植物沙拐枣茎干液流密度动态及其对环境因子的响应

徐世琴^{1,2*} 吉喜斌¹ 金博文¹

(¹中国科学院寒区旱区环境与工程研究所临泽内陆河流域研究站, 兰州 730000; ²中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 采用热平衡包裹式茎干液流仪和微气象监测系统,模拟中国西北河西走廊中段荒漠生态系统典型固沙植物沙拐枣 2014 年 6—9 月茎干液流变化过程.结果表明:沙拐枣茎干液流密度日变化呈宽幅单峰型,其峰值滞后于光合有效辐射峰值约 30 min,提前于气温和水汽压亏缺峰值约 120 min,其日变化与这 3 个环境因子日变化之间存在非对称性响应.观测期间,茎干液流密度变化与大气蒸腾需求密切相关,光合有效辐射、气温和水汽压亏缺是影响沙拐枣茎干液流密度的主要气象因子.构建的基于茎干液流密度与气象因子响应关系的模型,能够比较准确地模拟不同天气条件沙拐枣液流密度的变化,而且经过时滞校正模型模拟精度进一步提高,但是该模型对低液流密度和夜间液流密度存在低估,这主要与植物的生理特征有关.

关键词 热平衡方法; 茎干液流; 时滞效应

Dynamics of sap flow density in stems of typical desert shrub *Calligonum mongolicum* and its responses to environmental variables. XU Shi-qin^{1,2,*}, JI Xi-bin¹, JIN Bo-wen¹ (¹Linze Inland River Basin Research Station, Cold and Arid Region Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

Abstract: Independent measurements of stem sap flow in stems of *Calligonum mongolicum* and environmental variables using commercial sap flow gauges and a micrometeorological monitoring system, respectively, were made to simulate the variation of sap flow density in the middle range of Hexi Corridor, Northwest China during June to September, 2014. The results showed that the diurnal process of sap flow density in *C. mongolicum* showed a broad unimodal change, and the maximum sap flow density reached about 30 minutes after the maximum of photosynthetically active radiation (PAR), while about 120 minutes before the maximum of temperature and vapor pressure deficit (VPD). During the studying period, sap flow density closely related with atmosphere evapotranspiration demand, and mainly affected by PAR, temperature and VPD. The model was developed which directly linked the sap flow density with climatic variables, and good correlation between measured and simulated sap flow density was observed in different climate conditions. The accuracy of simulation was significantly improved if the time-lag effect was taken into consideration, while this model underestimated low and nighttime sap flow densities, which was probably caused by plant physiological characteristics.

Key words: heat balance method; stem sap flow; time-lag effect.

蒸腾是植物最重要的生理生态过程之一,而植物体内 90% 以上茎干液流用以蒸腾^[1-2],因此研究

本文由国家重点基础研究发展计划项目(2013CB429902)和国家自然科学基金项目(41271036)资助 This work was supported by the National Key Basic Research and Development Plan (2013CB429902) and the National Natural Science Foundation of China (41271036).

2015-06-28 Received, 2015-12-10 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xushiqin@lzb.ac.cn

植物茎干液流变化规律及其影响因素对于理解植物水分关系^[3-4]、估算不同时空尺度植被蒸散具有重要意义^[5-6].大量研究表明,植物茎干液流存在显著的种间差异和时空变化^[7-9],气象条件是影响植物液流变化的主要因素,树形因子(如树高、胸径、叶面积等)和植物生理生化特征(如木质部水容、导水率、胸径、植物生长状况等)也对液流活动产生重要

影响^[10-11].近 60 年来,热技术被广泛应用于植物茎干液流研究^[12],该技术包括热扩散^[13]、热脉冲^[14-15]及热平衡^[16]等方法,这 3 种方法均能连续记录植物茎干液流的变化信息.在测定灌木、禾本科植物等茎干较细植物的液流时,热平衡方法具有显著优势^[17-19].

沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)是中国西北地区荒漠生态系统主要建群植物,对于维持本区生态系统稳定及荒漠化防治发挥着极其重要的作用.目前,对该植物的研究涉及其抗旱性能^[20],叶片光合、蒸腾及水分利用效率^[21-22],以及该植物的物种多样性、种群结构与动态变化特征等方面^[23-24].对植物茎干液流的研究主要集中于热带、温带地区高大乔木的研究,对生长于极端干旱环境条件下灌木茎干液流变化特征及其与环境要素响应关系的研究较少,对短时间步长植物茎干液流的模拟也较少.本文通过监测沙拐枣生长季茎干液流及主要环境要素的变化,研究沙拐枣茎干液流变化特征,分析液流与主要环境要素的响应关系,构建模型模拟 30 min 时间步长液流密度变化,以期深入理解荒漠生态系统水分传输过程,为该地区固沙植物选育及荒漠化防治提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国河西走廊中段临泽绿洲-荒漠过渡带(39°22′07″ N,100°08′48″ E,海拔 1386 m),为典型大陆性干旱气候,干旱、高温和多风是其气候的主要特点,年均温 8.9 ℃,最高气温 38.6 ℃,最低气温-26.2 ℃,≥10 ℃的年积温 3088 ℃,年平均降水量 123 mm,近 80%的降水集中于 6—9 月,年均日照时数和辐射总量分别为 3018 h 和 6254 MJ·m⁻².主风向为西北风,风沙活动主要集中在 3—5 月,年均风速 2.7 m·h⁻¹,土壤为砂土.

1.2 研究方法

1.2.1 Sap flow 仪器的安装和测定 于 2014 年 6—10 月选取生长状况良好的沙拐枣样树 3 棵,每棵选取一株枝条,使用基于热平衡方法的包裹式 Flow32 茎干液流仪(Dynamax, Houston, USA)对样枝的液流密度进行测定.测定前,去除小的枝条和萌芽,用砂纸将茎干打磨光滑,用游标卡尺测量样枝直径后在打磨好的安装区涂抹油脂,仔细将加热片安装于被测区,用铝箔包裹,最后用胶带密封,防止雨水进入.将连接探头的电缆线与数据采集器(CR1000,

Cambell Scientific, UT, USA)接口进行连接,通过计算机分别将样枝的茎干类型、横截面积、探头电压、起始时间、数据记录间隔等参数输入到数据采集器并定期采集数据,测定期间每两周更换一次探头.数据采集间隔为 60 s,每 30 min 求平均值并储存,具体探头型号见表 1.

1.2.2 环境因子测定 试验地建有 8 m 微气象观测塔,植被平均冠层高度为 3.2 m,冠层顶部安装有降雨量传感器(TE525MM tipping bucket rain gauges, Texas Electronics, Texas, USA),冠层顶部 2 m 高处安装净辐射传感器(CNR4, Kipp & Zonen, Delft, Netherlands)、光合有效辐射传感器(LI-190SB, LI-COR, Lincoln, USA),大气温度和湿度传感器(HMP155A, Vaisala, Helsinki, Finland)、风速风向传感器(1405-PK-052, WindSonic anemometer, Gill Instruments Ltd, Lymington, UK).土壤温度探头(109-L, Campbell Scientific, UT, USA)及水分探头(CS616, Campbell Scientific, UT, USA)设置深度均为 10、20、40、60、80、100 cm.所有数据通过数据采集器(CR1000-XT, Campbell Scientific, UT, USA)每隔 1 min 自动记录,每 30 min 计算平均值并存储,水汽压亏缺 VPD 的计算方法如下:

$$VPD=0.611e^{\frac{17.5027}{T+240.97}}(1-RH)$$
 (1)

式中: T 为气温(℃); RH 为相对湿度(%).

1.2.3 模型 Jarvis^[25]曾通过环境因子与气孔导度的响应函数来模拟植物叶片气孔导度变化,众多研究发现,植物茎干液流密度与环境因子存在较高的统计相关性.故本文采用类似 Jarvis 模型的多环境变量乘合模型来模拟沙拐枣 30 min 时间步长茎干液流密度的变化:

$$V=V_{\max}f(u_1)f(u_2)\cdots f(u_n)$$
 (2)

式中: V 为标准化茎干液流密度; $V_{\max}$ 为观测到的沙拐枣茎干液流密度最大值; u_1 、 u_2 、 $\cdots$ 、 u_n 为各环境因子.将探头 SGA5 和 SGA9 茎干液流密度观测数据和微气象观测数据作为模型输入数据,探头 SGA13 茎

表 1 被测样枝基本参数
Table 1 Basic parameters of measured stems

样树 Sampled tree	高度 Height (cm)	冠幅面积 Canopy area (m ²)	探头型号 Type of probe	基茎 Stem diameter (cm)
1	96	1.33	SGA5	0.55
2	136	1.08	SGA9	1.00
3	120	2.30	SGA13	1.37

干液流密度观测数据作为模型验证数据。

1.2.4 相对重要性指数 为分析环境因子变化对沙拐枣茎干液流密度的影响,引入无量纲系数相对重要性指数(RI)描述单个环境因子对沙拐枣液流密度变化的影响程度^[26]：

$$RI_{(u_i)} = \frac{f(u_i)}{\sum_{j=1}^n V_{\max} - f(u_j)}$$

(3)

式中： $i=1,\cdots,n$ ，与 j 均为自变量的个数； $RI_{(u_i)}$ 为0~1，越接近1表明自变量 u_i 对沙拐枣茎干液流密度的影响程度越大，越接近0表明该自变量的变化对茎干液流密度基本没有影响。

1.3 数据处理

数据处理和分析在 SPSS 16.0 软件中进行,采用线性或非线性拟合方法构建沙拐枣茎干液流密度与环境要素的响应函数.利用 Origin 9.0 软件作图.采用错位分析方法进行沙拐枣茎干液流密度与环境因子的时滞校正,具体步骤为整体前移或者推后环境因子观测数据,前移或者推后的时间取决于茎干液流密度与环境因子的时滞.仅考虑沙拐枣茎干液流密度与环境因子非对称性模拟液流密度变化时,上午响应函数与下午响应函数的确定依据观测时间进行划分,0:00—11:30 为上午时段,12:00—23:30 为下午时段.残差(R)及标准化残差(SR)计算方法如下：

$$R=y_m-y_s$$

(4)

$$SR=(R-R_m)/SD$$

(5)

式中： y_m 为观测值； y_s 为模拟值； R_m 为平均残差； SD 为残差的标准差。

2 结果与分析

2.1 茎干液流密度的变化特征

由图1可以看出,一天内,茎干液流密度日变化呈宽幅单峰形变化,最高值($37.53\text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)出现在11:30左右,且存在微弱夜间液流密度,主要用以茎干补水.茎干液流密度最高值滞后于光合有效辐射峰值约30 min,提前于气温和水汽压亏缺的峰值约120 min,产生时滞效应主要是由于当环境因子改变时茎干液流密度的变化需经过叶片、枝条、树干的水容调节,而且植物液流密度会受水分或光胁迫,从而表现为液流密度相对于气象因子的滞后或提前。

由图2可以看出,观测期间,不同基茎沙拐枣的茎干液流密度平均值略有差异,0.55、1.00和1.37 cm

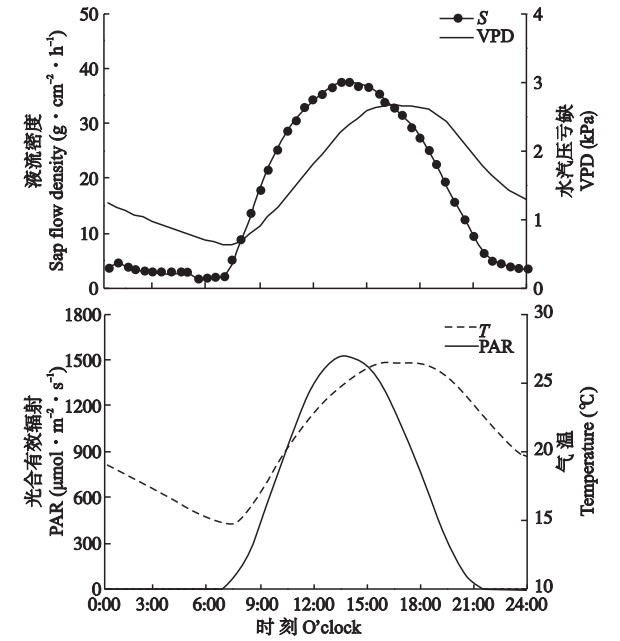


图1 茎干液流密度、水汽压亏缺、光合有效辐射和气温的日变化

Fig.1 Diurnal processes of stem sap flow density, vapor pressure deficit, photosynthetically active radiation, and temperature.

S: 茎干液流密度 Sap flow density; VPD: 水汽压亏缺 Vapor pressure deficit; PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation; T: 气温 Temperature. 下同 The same below.

基茎的平均液流密度分别为17.61、18.33、16.13 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$,这主要是由于基茎增大时茎干心材所占面积增大,边材面积所占比例缩小使得木质部导水性能变弱从而降低了液流密度.7月,0.55和1.00 cm样枝均维持较高液流密度,这主要是由于辐射和气温均在7月达到一年内最大值,环境蒸腾需求较大,从8月开始,随着辐射和气温逐渐降低,液流密度持续减弱.各样枝茎干液流密度在6月10—19日显著降低,同期观测到光合有效辐射、气温、水汽压亏缺均有下降。

2.2 茎干液流密度与环境因子的关系

由表2可以看出,茎干液流密度与各环境因子

表2 模型子函数			
环境变量	子函数	临界值	R^2
Environmental variable	Sub function	Threshold	
光合有效辐射 PAR	$f_{(PAR)} = -10^{-8}PAR + 0.0003PAR + 0.03$	$0 \leq PAR \leq 2000$	0.66 **
气温 T	$f_{(T)} = 0.01T^2 - 0.01T + 0.02$ $f_{(T)} = 0.06e^{0.05T}$	$0 \leq T \leq 34$ $T > 34$	0.45 ** 0.10 **
水汽压亏缺	$f_{(VPD)} = 0.08VPD - 0.01$	$0 \leq VPD \leq 4.4$	0.35 **
VPD	$f_{(VPD)} = 0.2e^{0.13VPD}$	$VPD > 4.4$	0.10 **
PAR: Photosynthetically active radiation; T: Temperature; VPD: Vapor pressure deficit. 下同 The same below.			

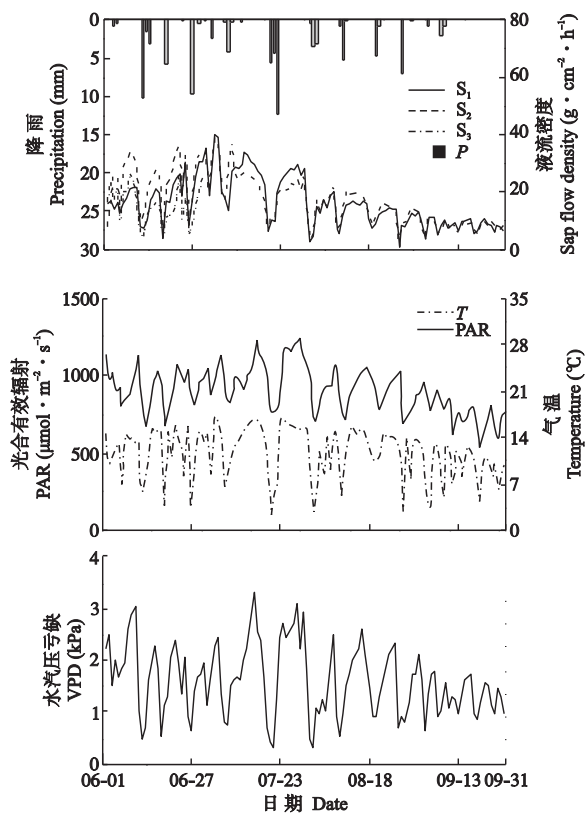


图2 观测期间沙拐枣茎干液流密度、降雨量、气温、光合有效辐射和水汽压亏缺的变化

Fig.2 Variation of the sap flow density in stems of *Calligonum mongolicum*, precipitation, temperature and photosynthetically active radiation and vapor pressure deficit during the measuring period.

S_1 : 样树1的茎干液流密度 Sap flow density in sampled tree 1; S_2 : 样树2的茎干液流密度 Sap flow density in sampled tree 2; S_3 : 样树3的茎干液流密度 Sap flow density in sampled tree 3.

的相关性均达到显著水平,其中,PAR、气温和 VPD 是主要影响因子.虽然观测期间沙拐枣茎干液流密度与降雨量的相关系数较低,但降雨发生当天所有被测茎干的液流密度均显著减弱(图2),日降雨量

约为 10 mm 的 6 月 12 日(10.2 mm)、27 日(9.7 mm),7 月 27 日(12.3 mm),液流密度 $<5\text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$,这 3 天日总降雨量(31.6 mm)占观测期总降雨量(91.7 mm)的 35%.此外,茎干液流密度与风速的相关系数也较大,这主要是由于风速增大能够增加植物冠层边界层导度,从而加速叶片蒸腾.

由图 3 可以看出,沙拐枣茎干液流密度与光合有效辐射的对称性较弱且呈逆时针环状,其主要原因是沙拐枣茎干液流密度与光合有效辐射的日变化过程较为一致,其时滞仅有 30 min.沙拐枣液流密度与气温、VPD 的日变化响应呈顺时针环状,相同气温和 VPD 条件下上午液流密度比下午时大,这主要是由于午间的高温和强空气蒸腾需求使得植物遭受干旱胁迫,而且叶片气孔在下午开始关闭从而减弱蒸腾.

由图 4 可以看出,观测期间,光合有效辐射、气温和 VPD 对沙拐枣茎干液流密度平均相对重要性指数(RI)值分别为 0.47、0.25、0.28.典型晴天,白天茎干液流密度变化主要受 PAR 的影响,且随茎干液流密度的变化而波动,夜间液流密度主要受 VPD 的影响.降雨发生时,PAR、VPD、气温对液流密度的影响程度迅速降低,降雨结束后 PAR 的 RI 值显著升高,同期观测到沙拐枣液流密度也迅速增大,而气温和 VPD 对降雨过后观测到的茎干液流密度几乎没有影响($RI<0.05$),这表明沙拐枣液流密度对 PAR 的变化更敏感.

2.3 茎干液流密度模型的确定

由图 5 可以看出,构建模型之前,用样枝茎干液流密度观测值分别除以各样枝对应的最大液流密度进行标准化处理,以消除样枝基茎差异对模型模拟的影响,最终得到标准化液流密度.结果表明,液流密度随光合有效辐射增加而增加,在高温和高 VPD 条件下,沙拐枣茎干液流密度因遭受干旱胁迫而

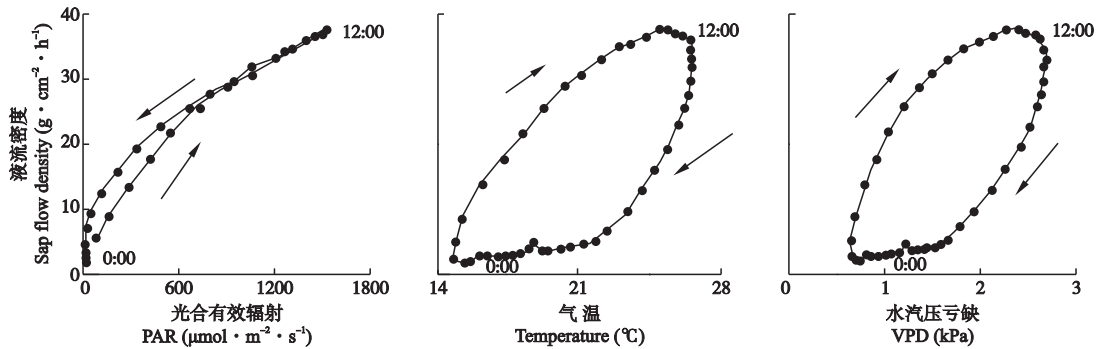


图3 沙拐枣茎干液流密度日变化对光合有效辐射、气温和水汽压亏缺的响应

Fig.3 Response of diurnal sap flow density of *Calligonum mongolicum* to photosynthetically active radiation, temperature, and vapor pressure deficit.

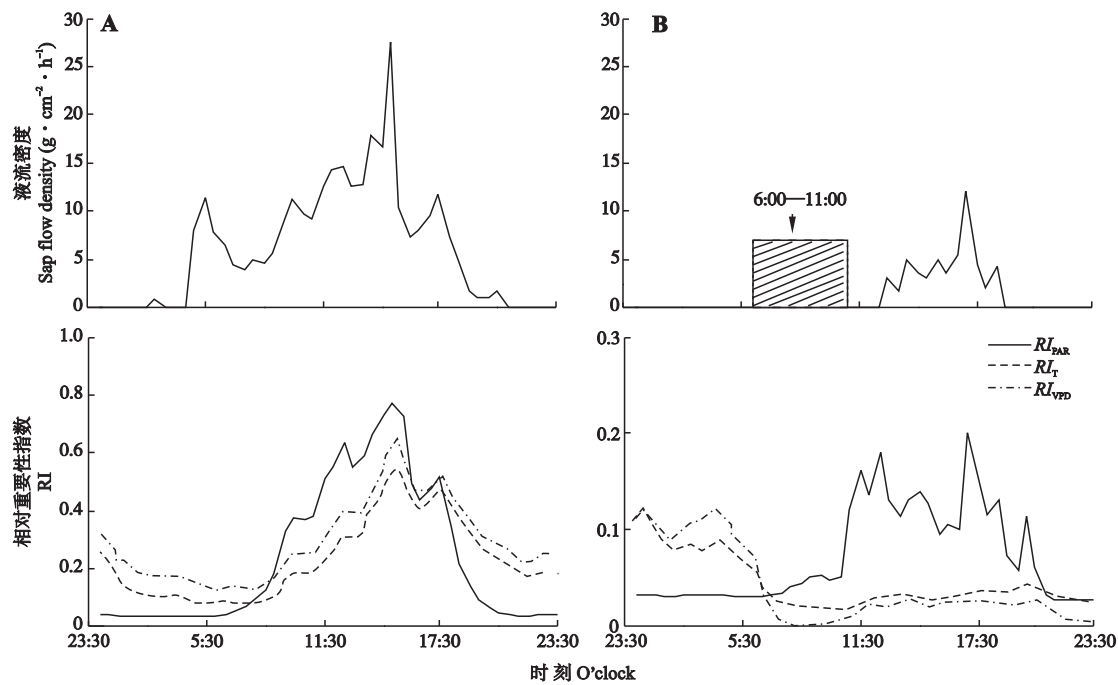


图 4 典型晴天、降雨天光合有效辐射、气温和水汽压亏缺对沙拐枣茎干液流密度的相对重要性指数变化
Fig.4 Variation of relative important indices of photosynthetically active radiation, temperature and vapor pressure deficit to stem sap flow density in typical sunny and rainy days.

A: 晴天 Sunny day; B: 雨天 Rainy day. RI_{PAR} : 光合有效辐射对茎干液流密度变化相对重要性指数 Relative important index of photosynthetically active radiation to stem sap flow density; RI_T : 气温对茎干液流密度变化相对重要性指数 Relative important index of temperature to stem sap flow density; RI_{VPD} : 水汽压亏缺对茎干液流密度变化相对重要性指数 Relative important index of VPD to stem sap flow density.

受到抑制。

由于高温和高 VPD 对沙拐枣茎干液流密度具有显著抑制作用,因此沙拐枣茎干液流密度与气温和 VPD 的关系采用分段模拟的方法,以更准确模拟高温和强大气蒸发条件下沙拐枣液流密度的变化,模型子函数见表 2,模型最终形式见表 3。

2.4 茎干液流密度模拟

采用上述模型对沙拐枣茎干液流密度进行模拟发现,该模型的总体模拟精度为 0.73,观测值和模拟值比较对称的分布在 1 : 1 线两侧(图 6),表明根据环境因子与茎干液流密度响应函数所构建的多环境

变量乘合模型能够比较合理地解释沙拐枣茎干液流的变化。

由图 7 可以看出,对典型晴天沙拐枣茎干液流密度进行模拟发现,模型模拟精度为 0.74,能够较准确地捕捉一天内茎干液流密度峰值、波动等信息,但是模型对夜间液流密度低估近 30% (夜间累计观测值 $4.70\text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,夜间累计模拟值 $3.3\text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$).此外,模拟的一天内液流密度峰值出现的时间略晚于观测的峰值.标准化残差绝对值在 3 以内且基本呈正态分布,表明模型在模拟晴天沙拐枣日尺度茎干液流密度时比较合理。

降雨发生时大气环境蒸腾需求变弱,具体表现为 PAR 锐减,气温和 VPD 降低,这一变化对沙拐枣茎干液流密度有显著减弱的作用(图 2).对降雨天气沙拐枣茎干液流密度进行模拟发现,模型模拟精度为 0.71,略低于典型晴天模型的模拟精度(图 8).模型能够较准确地捕捉降雨天茎干液流密度的波动、峰值等信息,但是对液流密度整体低估近 60% (雨天累计观测值 $23.5\text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,累计模拟值 $9.3\text{ g} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$).

6 月 18 日,模型模拟值与观测值差异较大(图 8),6:00—11:00 累计降雨 5.5 mm,同期观测到光合

模型 Model	临界值 Threshold
$V = V_{\max}(-10^{-8} PAR^2 + 0.0003 PAR + 0.03)$ $(0.01 T^2 - 0.006 T + 0.02)(0.08 VPD - 34, 0 \leq VPD \leq 4.4)$ $0 \leq PAR \leq 2000, 0 \leq T \leq 0.01$	
$V = V_{\max}(-10^{-8} PAR^2 + 0.0003 PAR + 0.03)$ $(0.06 e^{0.05 T})(0.08 VPD - 0.01)$ $0 \leq PAR \leq 2000, T > 34,$ $0 \leq VPD \leq 4.4$	
$V = V_{\max}(-10^{-8} PAR^2 + 0.0003 PAR + 0.03)$ $(0.01 T^2 - 0.006 T + 0.02)(0.2 e^{0.05 VPD})$ $0 \leq PAR \leq 2000, 0 \leq T \leq 34, VPD > 4.4$	
$V = V_{\max}(-10^{-8} PAR^2 + 0.0003 PAR + 0.03)$ $(0.06 e^{0.05 T})(0.2 e^{0.05 VPD})$ $0 \leq PAR \leq 2000, T > 34,$ $VPD > 4.4$	

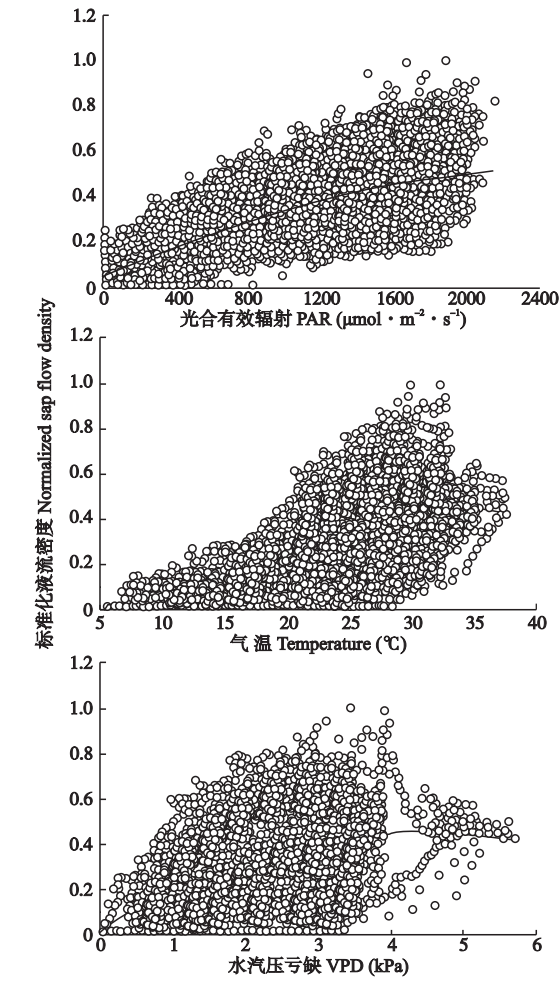


图 5 液流密度对光合有效辐射、气温和水汽压亏缺的响应
Fig.5 Responses of sap flow density to photosynthetically active radiation, temperature and vapor pressure deficit.

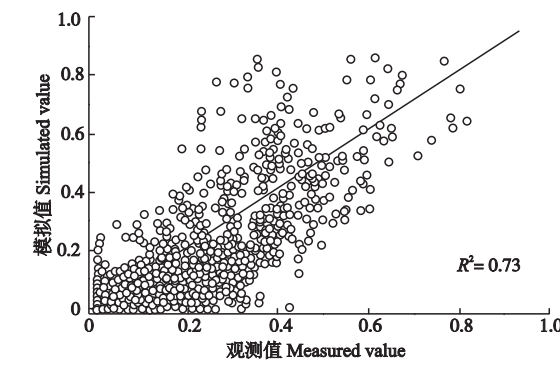


图 6 研究期间茎干液流密度模拟
Fig.6 Simulation of stem sap flow density during study period.

有效辐射 $<200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$,气温和 VPD 也显著下降,降雨结束后观测到沙拐枣茎干液流密度、光合有效辐射迅速增加,但是气温和 VPD 仅维持在 $14.6\ ^\circ\text{C}$ 、 $0.5\ \text{kPa}$ 水平,因此由这 3 个环境变量得到的模拟值很低从而导致较大的模拟误差,此外降雨发生时茎干液流仪探头状态不稳定也可能引起观测误差。

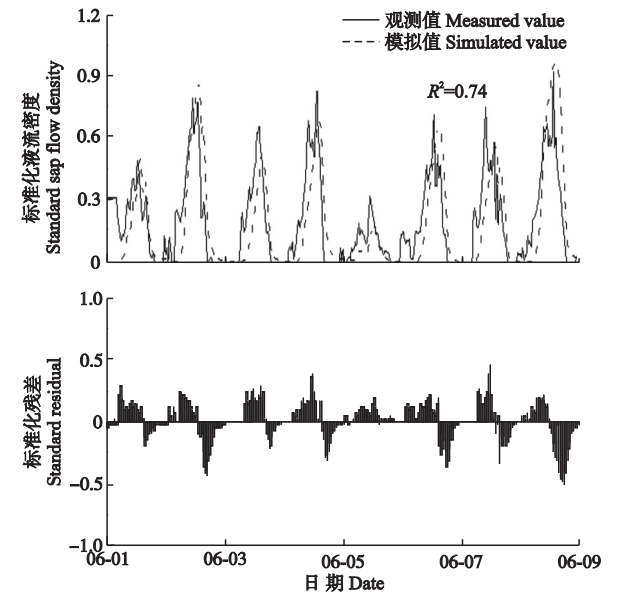


图 7 典型晴天液流密度模拟及其标准化残差分布
Fig.7 Simulation of sap flow density in typical sunny days and the distribution of standard residual.

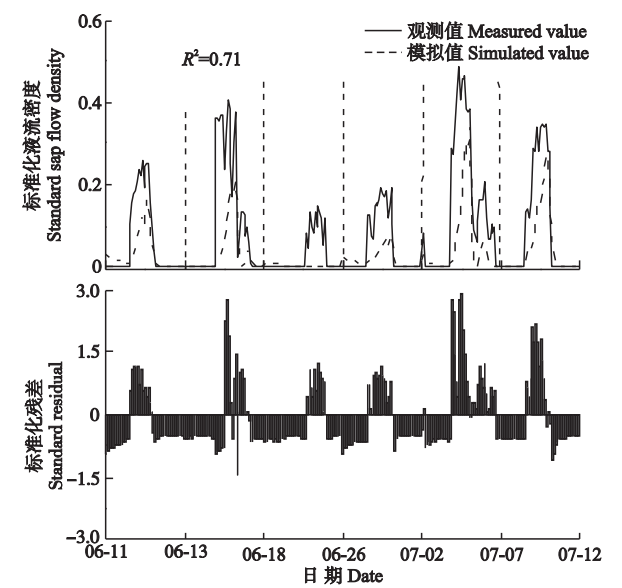


图 8 典型降雨天液流密度模拟及其标准化残差分布
Fig.8 Simulation of sap flow density in typical rainy days and the distribution of standard residual.

考虑沙拐枣茎干液流密度最大值与光合有效辐射、气温和 VPD 峰值的时滞,采用错位分析重新对沙拐枣典型晴天液流密度进行模拟发现,模型模拟精度由不考虑时滞效应的 0.74 显著升高至 0.86(图 9),表明沙拐枣液流密度与环境要素的时滞效应对模型模拟精度有较大影响。

考虑沙拐枣茎干液流密度与环境因子的非对称性,重新确定沙拐枣茎干液流密度与主要环境因子的响应函数(表 4),对典型晴天茎干液流密度进行

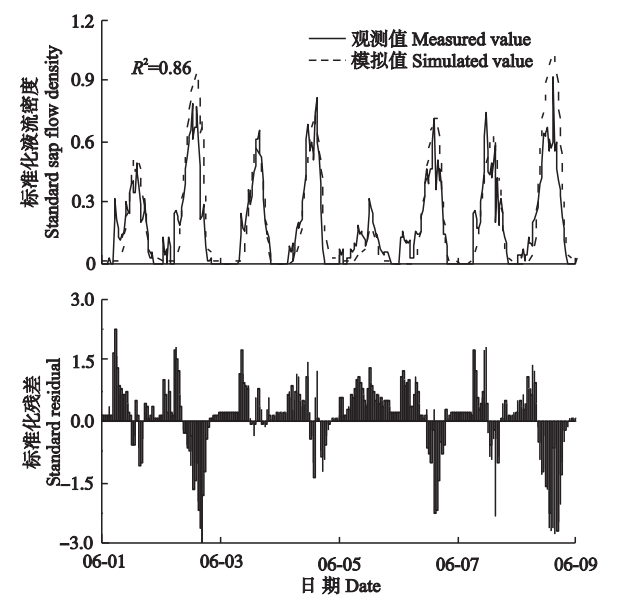


图 9 考虑时滞效应典型晴天液流密度模拟及其标准化残差分布

Fig.9 Simulation of sap flow density in typical sunny days considering sap flow lags and the distribution of standard residual.

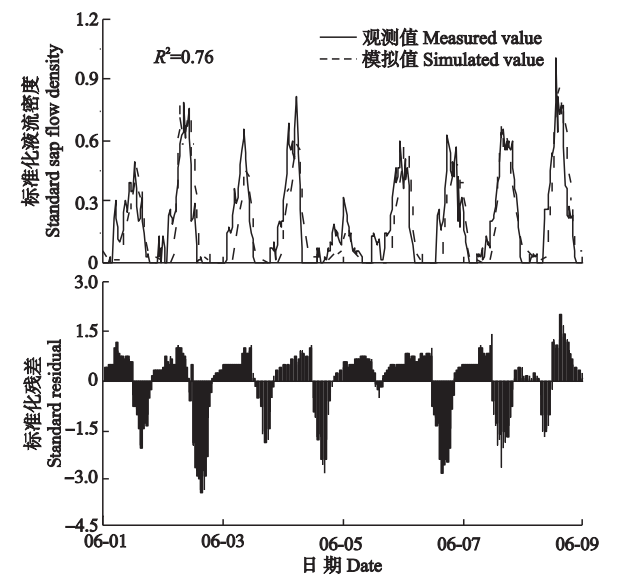


图 10 考虑液流密度与主要环境因子非对称性的液流密度模拟及其标准化残差分布

Fig.10 Simulation of sap flow density considering hysteresis between sap flow and principal environmental variables and the distribution of standard residual.

模拟发现,考虑非对称响应使模型模拟精度由 74% 提高至 76%(图 10)。

3 讨 论

3.1 茎干液流密度对环境因子的非对称响应

本研究中,沙拐枣茎干液流密度与环境因子日变化存在不同程度的非对称响应现象,液流密度与

表 4 考虑茎干液流密度与主要环境因子非对称性及时滞效应的响应函数
Table 4 Response functions considering the hysteresis and time lags between stem sap flow and principal environmental variables

环境变量 Environmental variable	上午响应函数 Response function during the forenoon	R^2	下午响应函数 Response function during the afternoon	R^2
光合有效辐射 PAR	$f_{(PAR)} = -4 \times 10^{-8} PAR^2 + 0.0002PAR + 0.02$	0.73 **	$f_{(PAR)} = -3 \times 10^{-8} PAR^2 + 0.0002PAR + 0.04$	0.63 **
气温 T	$f_{(T)} = -0.57 / (1 + (T/27.2)^{6.4}) + 0.6$	0.43 **	$f_{(T)} = 10^{-5}T + 0.01T - 0.21$	0.41 **
水汽压亏缺 VPD	$f_{(VPD)} = 0.02VPD^2 + 0.05VPD + 0.01$	0.35 **	$f_{(VPD)} = -0.01VPD^2 + 0.09VPD - 0.001$	0.35 **

PAR 的时滞效应可能是主要影响因素,原因在于辐射是茎干液流启动的首要驱动力.Meinzer 等^[27]发现,白杨树干液流与辐射、VPD 之间存在非对称现象.O'Brien 等^[28]发现,10 种热带雨林植物的树干液流密度与 PAR 的非对称性最大.而本研究发现,沙拐枣液流密度与 PAR 的非对称性最小,这主要是因为热带雨林的垂直结构较深,林内光环境差别很大,而荒漠环境中干旱胁迫相比于光环境胁迫对梭梭茎干水分传输过程中液流密度的影响更大.Stöhr 等^[26]发现,当欧洲白蜡(*Fraxinus excelsior*)遭受的干旱胁迫加重时,树干液流对环境要素响应的非对称性增加,环的开度更大。

另外,叶片气孔调节、植物水分状况、生长状况也是产生和调节非对称响应的主要影响因素^[29-32].Quan 等^[33]发现,时滞效应、土壤水分状况与叶片水势是产生草地生态系统蒸腾与 VPD 非对称响应现象的主要因素,并且直接或者间接地影响非对称性程度的大小.Zheng 等^[34]发现,相同气温和 VPD 条件下,山地灌丛上午蒸腾蒸腾速率大于下午蒸腾速率,且非对称性现象在雨季显著减弱.本研究发现,考虑时滞效应能够显著提高沙拐枣茎干液流密度模型的模拟精度,但考虑非对称性对模型模拟精度的改善程度并不明显,这表明环境因子对植物茎干液流影响的复杂性^[26,28],深入研究植物液流与环境因子的非对称响应及时滞效应是研究茎干液流的基础问题^[35],也是深入理解植物水分传输过程、估算林分蒸腾耗水的重要工作^[36-39]。

3.2 模型不确定性分析

本研究基于多环境变量乘合模型来模拟沙拐枣茎干液流密度 30 min 时间步长的变化,总体上模拟能够合理地解释液流密度变化,但是模型仍然存在

不足之处.本研究中,假设各环境因子对液流密度的影响是独立的,但事实上各环境因子之间存在相互作用且共同作用于茎干液流,如气温和大气湿度状况的变化与辐射密切相关^[40].模型中引入最大茎干液流密度,而这一条件通常发生在植物充分展叶、土壤干旱胁迫较轻时,因此当植物处于生长初期时很有可能降低模型的模拟精度^[26].另外,模型对夜间或低茎干液流密度存在低估现象,可能是因为模型是基于环境因子与沙拐枣茎干液流密度响应函数构建的,未考虑植物的生理参数,如水势、水容、导水率等,也有研究指出热平衡方法在低液流密度条件下存在较大观测误差^[41-44].

4 结 论

结合包裹式茎干液流仪和微气象监测系统,模拟荒漠生态系统典型固沙灌木沙拐枣茎干液流密度发现,沙拐枣茎干液流密度日变化呈宽幅单峰型,其峰值与 PAR、气温和 VPD 存在时滞效应,且与这 3 个环境因子的日变化响应存在非对称性现象,与 PAR 呈逆时针环状,与气温、VPD 呈顺时针环状.观测期间,沙拐枣茎干液流密度与大气蒸腾需求密切相关,主要受 PAR、气温和 VPD 影响.本文基于液流密度与气象因子响应关系构建的乘合模型能够较好地解释不同天气条件下沙拐枣茎干液流密度的变化,时滞效应对模型模拟精度有较大影响.未来进一步研究液流密度与环境因子时滞效应和非对称响应现象,在模型中引入植物生理参数可能会提高模型的模拟精度.

参考文献

[1] Swanson RH. Significant historical development in thermal methods for measuring sap flow in trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, **72**: 113-132

[2] Wullschlegel SD, Meinzer FC, Vertessy RA. A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology*, 1998, **18**: 499-512

[3] Oberbauer SF, Strain BR, Riechers GH. Field water relations of a wet-tropical forest tree species, *Pencacletbra macroloba* (Mimosaceae). *Oecologia*, 1987, **71**: 369-374

[4] Bleby TM, Mcelrone AJ, Jackson RB. Water uptake and hydraulic redistribution across large woody root systems to 20m depth. *Plant, Cell and Environment*, 2010, **33**: 2132-2148

[5] Jiang G-M (蒋高明). *Plant Ecophysiology*. Beijing: Higher Education Press, 2004 (in Chinese)

[6] Yu G-R (于贵瑞), Wang Q-F (王秋凤). *Ecophysiology of Plant Photosynthesis, Transpiration, and Water Use*. Beijing: Science Press, 2010 (in Chinese)

[7] Xiong W (熊 伟), Wang Y-H (王彦辉), Yu P-T

(于澎涛), *et al.* Variation of sap flow among individual trees and scaling-up for estimation of transpiration of *Larix principis-rupprechtii* stand. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2008, **44**(1): 34-40 (in China)

[8] Xu F (徐 飞), Yang F-T (杨风婷), Wang H-M (王辉民), *et al.* Review of advances in radial patterns of stem sap flow. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2012, **36**(9): 1004-1014 (in Chinese)

[9] Li Z-H (李振华), Wang Y-H (王彦辉), Yu P-T (于澎涛), *et al.* Variation of sap flow density of *Larix principis-rupprechtii* with dominances and its impact on stand transpiration estimation. *Forest Research* (林业科学研究), 2015, **28**(1): 8-16 (in China)

[10] Nadezhda N, Cermák J, Ceulemans R. Radial patterns of sap flow in woody stems of dominant and understory species: Scaling errors associated with positioning of sensors. *Tree Physiology*, 2002, **22**: 907-918

[11] Crosbie RS, Wilson B, Hughes JD, *et al.* The upscaling of transpiration from individual trees to areal transpiration in tree belts. *Plant and Soil*, 2008, **305**: 25-34

[12] Smith DM, Allen SJ. Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Experimental Botany*, 1997, **47**: 1833-1844

[13] Granier A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 1987, **3**: 309-320

[14] Marshall DC. Measurement of sap flow in confiners by heat transport. *Plant Physiology*, 1958, **33**: 385-396

[15] Swanson EW. Water transpired by trees is indicated by heat pulse velocity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1972, **10**: 277-281

[16] Baker JM, Bavel CHM. Measurement of mass flow of water in the stems of herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment*, 1987, **10**: 777-782

[17] Kigalu JM. Effects of planting density on the productivity and water use of tea (*Camellia sinensis* L.) clones. I. Measurement of water use in young tea using sap flow meters with a stem heat balance method. *Agricultural Water Management*, 2007, **90**: 224-232

[18] Xu X-Y (徐先英), Sun B-P (孙保平), Ding G-D (丁国栋), *et al.* Sap flow patterns of three main sand-fixing shrubs and their responses to environmental factors in desert areas. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(3): 895-905 (in Chinese)

[19] Xu H (许 浩), Zhang X-M (张希明), Yan H-L (闫海龙), *et al.* Water consumption and transpiration of *Haloxylon ammodendron* in hinterland of Taklimakan desert. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(8): 3713-3720 (in Chinese)

[20] Guo Q-S (郭泉水), Tan D-Y (谭德远), Liu Y-J (刘玉军), *et al.* Advance in studies of *Haloxylon bunge*'s mechanism of adaption and resistance to drought. *Forest Research* (林业科学研究), 2004, **17**(6): 796-803 (in Chinese)

[21] Su P-X (苏培玺), Yan Q-D (严巧娣). Photosynthetic characteristics of C₄ desert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(1): 75-82 (in Chinese)

[22] Shan L-S (单立山), Li Y (李 毅), Zhang X-M (张希明), *et al.* Research on water-consumption characteristic of *Calligonum arborescens* under different irrigation

- amounts. *Journal of Natural Resources* (自然资源学报), 2012, **27**(3): 440–449 (in Chinese)
- [23] Tan Y (谭 勇), Pan B-R (潘伯荣), Duan S-M (段士民), *et al.* Characteristics of *Calligonum* L. community and species diversity in China. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2008, **28**(5): 1049–1055 (in Chinese)
- [24] Xie T-T (解婷婷), Su P-X (苏培玺), Zhou Z-J (周紫娟), *et al.* Structure and dynamic characteristics of *Calligonum mongolicum* population in the desert-oasis ectone. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2014, **34**(15): 4272–4279 (in Chinese)
- [25] Jarvis PG. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 1976, **273**: 593–610
- [26] Stöhr A, Lösch R. Xylem sap flow and drought stress of *Fraxinus excelsior* saplings. *Tree Physiology*, 2004, **24**: 169–180
- [27] Meinzer FC, Hinckley TM, Ceulemans R. Apparent responses of stomata to transpiration and humidity in a hybrid poplar canopy. *Plant, Cell and Environment*, 1997, **20**: 1301–1308
- [28] O'Brien JJ, Oberbauer SF, Clark DB. Whole tree xylem sap flow response to multiple environmental variables in a wet tropical forest. *Plant, Cell and Environment*, 2004, **27**: 551–567
- [29] Oren R, Phillips N, Ewers BE, *et al.* Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in a flooded *Taxodium distichum* forest. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 337–347
- [30] Wullschlegel 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
- [31] Motzer T, Munz N, Küppers M, *et al.* Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. *Tree Physiology*, 2005, **25**: 1283–1293
- [32] O'Grady AP, Eamus D, Hutley LB. Transpiration increases during the dry season: Patterns of tree water use in eucalypt open-forests of northern Australia. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 591–597
- [33] Quan Z, Stefano M, Gabriel K, *et al.* The hysteretic evapotranspiration-vapor pressure deficit relation. *Journal of Geophysical Research*, 2013, **119**: 1–16
- [34] Zheng H, Wang QF, Zhu XJ, *et al.* Hysteresis responses of evapotranspiration to meteorological factors at a diel timescale: Patterns and causes. *PLoS One*, 2014, **9**(6): e98857
- [35] Wang H-M (王慧梅), Sun W (孙 伟), Zu Y-G (祖元刚), *et al.* Complexity and its integrative effects of the time lags of environment factors affecting *Larix gmelinii* stem sap flow. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(12): 3109–3116 (in Chinese)
- [36] 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
- [37] Granier A, Bimn P, Lemoine D. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, **100**: 291–308
- [38] Ford CR, Goranson CE, Mitchell RJ. Diurnal and seasonal variability in the radial distribution of sap flow: Predicting total stem flow in *Pinus taeda* trees. *Tree Physiology*, 2004, **24**: 941–950
- [39] Wang H (王 华), Zhao P (赵 平), Cai X-A (蔡锡安), *et al.* Time lag effect between stem sap flow and photosynthetically active radiation, vapor pressure deficit of *Acacia mangium*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(2): 225–230 (in Chinese)
- [40] Whitehead D. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiology*, 1998, **18**: 633–644
- [41] Gordon R, Dixon MA, Brown DM. Verification of sap flow by heat balance method on three potato cultivars. *Potato Research*, 1997, **40**: 267–276
- [42] Coners H, Leuschner C. *In situ* water absorption by tree fine roots measured in real time using miniature sap-flow gauges. *Functional Ecology*, 2002, **16**: 696–703
- [43] Langensiepen M, Kupisch M, Graf A, *et al.* Improving the stem heat balance method for determining sap-flow in wheat. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, **186**: 34–42
- [44] Li S (李 双), Xiao H-L (肖洪浪), Wang F (王芳). Accuracy and error sources of the stem heat balance method in sap flow measurements. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2014, **34**(6): 1544–1551 (in Chinese)

作者简介 徐世琴,女,1989年生,硕士研究生.主要从事干旱区生态水文研究. E-mail: xushiqin@lzb.ac.cn

责任编辑 孙 菊

徐世琴, 吉喜斌, 金博文. 典型荒漠植物沙拐枣茎干液流密度动态及其对环境因子的响应. 应用生态学报, 2016, **27**(2): 345–353

Xu S-Q, Ji X-B, Jin B-W. Dynamics of sap flow density in stems of typical desert shrubs *Calligonum mongolicum* and its responses to environmental variables. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, **27**(2): 345–353 (in Chinese)