

华北落叶松树体储水利用及其对土壤水分和潜在蒸散的响应: 基于模型模拟的分析

孙林 熊伟 管伟 王彦辉* 徐丽宏

中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

摘要 树体储水在树木水分传输中具有重要的作用, 不仅为蒸腾提供水分来源, 还具有缓冲作用, 可防止木质部导管水势过低以至于水分传输的失败。树体储水动态及其利用的研究对于认识树木对水分胁迫的响应机制具有重要意义。该研究构建了包含树体储水释放-补充作用的树干水分传输模型, 可模拟计算林分小时尺度的冠层蒸腾、边材液流、树体储水与木质部导管水流交换过程, 并以六盘山北侧的华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)人工林为例, 在林分水平分析树体储水利用及其与土壤水分和潜在蒸散之间的关系。检验结果表明, 该模型能够精确地模拟出林分边材液流的日变化特征, 模拟与观测的小时液流速率决定系数 R^2 为0.91 ($n = 2\ 352$)。模拟结果表明, 在典型晴朗天气下, 在日出时树体储水利用启动, 至9:00左右达到峰值($0.14\ \text{mm}\cdot\text{h}^{-1}$), 午间降至0, 下午降为负值直至午夜, 即进入树体补水阶段; 树体储水日使用量(DJ_z)为 $0.04\text{--}0.58\ \text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$, 与日蒸腾量(DT_p)成正相关($R^2 = 0.91$), 对蒸腾的贡献为25.6%。分析结果表明, 当潜在蒸散(ET_p)低于 $4.9\ \text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ 时, ET_p 是华北落叶松树体储水利用的主要驱动因子, DJ_z 与 ET_p 成正相关($R^2 = 0.68$); 当 ET_p 高于 $4.9\ \text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ 时, DJ_z 随着 ET_p 的增加呈现降低趋势; DJ_z 与土壤水势没有显著相关关系($p > 0.05$), 但最大树体储水日使用量($DJ_{z\max}$)与土壤水分含量成正相关($R^2 = 0.79$), 说明土壤水分是树体储水利用的限制因子。

关键词 华北落叶松, 边材液流, 树干水分传输模型, 树体储水

Use of storage water in *Larix principis-rupprechtii* and its response to soil water content and potential evapotranspiration: a modeling analysis

SUN Lin, XIONG Wei, GUAN Wei, WANG Yan-Hui*, and XU Li-Hong

Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Forest Ecology and Environmental Sciences of State Forestry Administration, Beijing 100091, China

Abstract

Aims Water stored in the secondary xylem of the sapwood of large trees is not only a source for transpiration, but also may help avoid xylem cavitation and subsequent failure of water transfer in xylem. Our objective was to study the dynamics of tree water storage and use in order to understand the response mechanism of trees to water stress.

Methods A model simulating the diurnal pattern of water transfer within stems was designed. It combines a non-steady-state hydraulic model with a transpiration model that was based upon the Penman-Monteith equation and a Jarvis-type representation of the stomatal resistance including xylem conduct water potential (ψ_{hx}), vapor pressure deficit (D_s) and photosynthetically active radiation (IP). The combined model simulates the diurnal variation of water uptake, storage flow and transpiration rate directly from environmental variables. We simulated the sap flow of *Larix principis-rupprechtii*, which is planted in Diediegou catchments on the north sides of the Liupan Mountains, and analyzed the relationship between storage water use and environmental factors.

Important findings The hydraulic model accurately simulated diurnal patterns of measured sap flow under microclimatic conditions; the coefficient of determination (R^2) between observed and simulated sap flow velocity in calibration sets was 0.91 ($n = 2\ 532$). On a typical sunny day, the highest rate of storage water use started at about 9:00 AM, decreased to zero at noon and turned to recharge throughout the afternoon until midnight. The daily storage water use varied between 0.04 and $0.58\ \text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$ and was positively related to transpiration. Storage water provided 25.5% of transpiration water. When potential evapotranspiration (ET_p) was $< 4.9\ \text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$, daily storage water use (DJ_z) was positively related to ET_p . DJ_z linearly increased with ET_p as ET_p increased, but decreased

correspondingly when ET_p was $>4.9 \text{ mm d}^{-1}$. There was no significant relationship between D_{Jz} and soil water potential ($p > 0.05$), but the maximum D_{Jz} was positively related to soil water potential ($R^2 = 0.79$). Therefore, ET_p is the primary driving factor of water storage use, and soil water potential is the limiting factor.

Key words *Larix principis-ruprechtii*, sap flow, stem water transfer model, tree water storage

水分在土壤-植被-大气连续体(SPAC)储存、运移与交换是森林与水分关系的重要研究内容,也是揭示森林水分循环机理的关键问题(Meinzer *et al.*, 2001; 刘世荣等, 2007)。树体储水是指树木边材、枝条以及冠层叶片组织内(以下统称为“树体储水组织”)所含水分,在树木的水分传输中具有重要意义(Čermák *et al.*, 2007)。首先,树木可以通过树体储水与木质部导管内水流进行水分交换,为植物蒸腾提供水分补给(Running, 1980; Čermák *et al.*, 2007);其次,树体储水可以作为树木水分传输过程的缓冲池,防止因过大蒸腾速率导致木质部导管内水势过低,避免空穴化发生,保障水分传输的顺利进行(Zweifel & Häsler, 2001; Verbeek *et al.*, 2007a)。树木可以通过储水调节应对蒸腾需求的变化,因此在小时或更短的时间内准确地估算树木蒸腾与冠层导度及其对变化环境的响应,不能忽略树体储水效应(Verbeek *et al.*, 2007b)。树体储水的动态及其利用研究对于认识树木对干旱胁迫的响应与适应机制具有重要意义(Meinzer *et al.*, 2001)。

尽管可以通过树木径向增长变化间接观测到树体储水动态(Čermák *et al.*, 2007; Kumagai *et al.*, 2009),但对于树木通过储水调节应对低的土壤水分供给与高的蒸腾需求造成的干旱胁迫过程缺少有效的观测手段(Čermák *et al.*, 2007)。近年来,已有众多的模型模拟土壤-植被-大气水分传输过程,将树体储水纳入水分传输系统,预测冠层的蒸腾与气孔导度(Thornley & Johnston, 1990; Lhommea *et al.*, 2001; Gao *et al.*, 2005; Verbeek *et al.*, 2007b)。这类模型除可以模拟冠层蒸腾与气孔导度外,还可以模拟液流动态,并用以估算树体储水利用,这对储水的利用分析提供了有效的手段(Verbeek *et al.*, 2007b)。本研究目的为:(1) 建立考虑包含树体储水作用的水分传输模型,耦合冠层气孔导度与蒸腾模型,模拟树干边材液流动态;(2)在林分水平分析华北落叶松蒸腾中树体储水的利用及其与土壤水分和潜在蒸散的关系。

1 模型构建

1.1 树干水分传输模型

树干水分传输过程可采用类似于阻容(RC)电路模拟方式简化为一个水容3段阻力的输送模型(Lhommea *et al.*, 2001) (图1)。把树体储水部位看作一个补充-释放水的水容,则植物体内的水分传输过程可以分为3部分:水分经根系向木质部导管输送、木质部导管向叶输送、木质部导管与树体储水组织之间的水分交换。在水分传输与交换过程中,水流受到根系吸水并传输至树干木质部导管的阻力、树干木质部导管向叶片传输水分和叶片气孔的阻力、树干木质部导管与树体储水组织交换阻力的限制。

植物蒸腾水流(T_r , $\text{mm} \cdot \text{h}^{-1}$)来源于两部分:根系

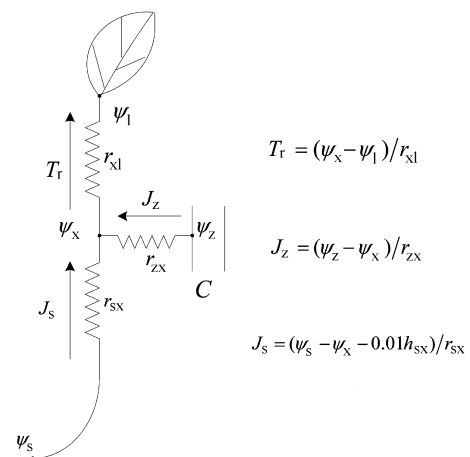


图1 树干水分传输示意图(参考Lhommea *et al.*, 2001)。 ψ_l , 叶水势; ψ_s , 土壤水势; ψ_x , 木质部导管水势; ψ_z , 木质部存水部水势; C, 水容; h_{sx} , 根区土壤-木质部导管高差(m); J_s , 木质部导管液流; J_z , 木质部导管与储水组织水分交换; r_{sx} , 土壤-树干木质部导管阻力; r_{xl} , 树干木质部导管-叶-大气阻力; r_{zx} , 树体储水组织-树干木质部导管阻力; T_r , 蒸腾速率。

Fig. 1 Schematic diagram of water transfer within the tree stem (refer to Lhommea *et al.*, 2001). ψ_l , leaf water potential; ψ_s , soil water potential; ψ_x , xylem vessels water potential; ψ_z , xylem plant-reservoir water potential; C, hydraulic capacitance; h_{sx} , the height of root to xylem vessels (m); J_s , xylem conduct water flow; J_z , water exchange between the xylem vessels and the storage compartment; r_{sx} , soil-xylem hydraulic resistance; r_{xl} , xylem-leaf-air hydraulic resistance; r_{zx} , storage hydraulic resistance; T_r , transpiration rate.

吸水经边材木质部导管向上输运的液流(简称边材液流, $J_s, \text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$), 树体储水组织与木质部导管交换的液流(简称树体储水交换, $J_z, \text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$)。根据水量守恒, 有:

$$T_r = (J_z + J_s) \times \rho_s \times 0.06 \quad (1)$$

式中, ρ_s 是林分边材密度($\text{cm}^2\cdot\text{m}^{-2}$), 木质部导管内液流速率可以采用欧姆法则描述:

$$J_s = (\psi_{rs} + \psi_x - 0.01h_{sx})/r_{sx} \quad (2)$$

式中, ψ_{rs} 为根区土壤水势(MPa), ψ_x 为木质部导管内水势(MPa), r_{sx} 为土壤-木质部导管的传输阻力($\text{MPa}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$), $0.01h_{sx}$ 为根区土壤-木质部导管之间因高差 h_{sx} (m)所产生的水势差。

树体储水组织与木质部导管内的水分交换可以采用公式:

$$J_z = (\psi_z - \psi_x) / r_{zx} \quad (3)$$

式中, r_{zx} 为渗透阻力($\text{MPa}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$), ψ_z 为树体储水组织水势, 由树体储水量 W_z ($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$)决定:

$$\psi_z = (W_z - W_{zmax}) / C \quad (4)$$

式中, W_{zmax} 是单位林地面积树体的最大储水量($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}$), 为方便计算, 这里将其定义为树体储水组织水势达到0时理论树体储水量, 当树体储水组织水势(ψ_z , MPa)高于木质部导管内水势(ψ_x , MPa)时, 树体储水交换 $J_z > 0$, 树体储水组织向蒸腾流供水, 反之, 则树体储水交换 $J_z < 0$, 液流为树体储水组织补充水分, C 为水容($\text{kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{MPa}^{-1}$), 仿照通常水容的定义(Hunt *et al.*, 1991), 树体水容为单位林地面积上液流观测部位以上树体储水变化与相应的树体水势变化之比, 即 $C = \Delta W_z / \Delta \psi_z$ 。

树体储水量动态可表示为:

$$dW_z = J_z \times \rho_s \times dt \quad (5)$$

植物体内水分流动使得木质部导管水势处于动态平衡中, 将公式(2)和(3)代入公式(1)可解得木质部导管水势(ψ_x):

$$\psi_x = \frac{\psi_z r_{sx} + \psi_s r_{zx} - (r_{zx} r_{sx} T_r / 0.06 / \rho_s + 0.01 h_{sx} r_{zx})}{r_{sx} + r_{zx}} \quad (6)$$

1.2 基于树干木质部导管水势的叶片气孔导度模型

近年来, 已有很多机理或半机理的叶片气孔导度模型(Dewar, 2002; Gao *et al.*, 2002; Buckley *et al.*, 2003), 但多适用于湿润区土壤水分供应充足条件下, 对于在干旱与半干旱半湿润区, 土壤水分较低

或水力梯度超出一定范围时效果并不理想(Katul *et al.*, 2003; Hanson *et al.*, 2004)。此时由于水分供应的不足, 木质部导管水势降低, 使得木质部导管出现空穴与栓塞化, 阻力增大, 导致土壤-根-木质部-叶水力传输的失效, 叶片气孔导度迅速降低(Jackson *et al.*, 2000; Larcher, 2003; Zweifel *et al.*, 2007)。相对于土壤水势, 木质部导管水势是控制叶片气孔导度更直接的因子, 本研究仿照气孔导度与土壤水势的关系, 建立了叶片气孔导度与木质部导管水势的经验函数描述关系:

$$f(\psi_x) = \frac{1}{1 + (\psi_x / \psi_{hx})^{k_{vx}}} \quad (7)$$

式中, ψ_{hx} 为1/2叶片最大气孔导度时的木质部导管水势(MPa), k_{vx} 为气孔导度的木质部水势作用系数。根据叶片气孔导度与光合辐射之间的双曲线函数关系, 以及与水汽压亏缺之间的倒数关系(Jones, 1990), 参照Jarvis (1976)的模型形式构建叶片气孔导度模型:

$$g_s = g_{smax} \cdot \frac{k_{IP} IP}{1 + k_{IP} IP} \cdot \frac{1}{1 + k_{Ds} D_s} \cdot \frac{1}{1 + (\psi_x / \psi_{hx})^{k_{vx}}} \quad (8)$$

式中, g_{smax} 为叶片最大气孔导度($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$), k_{IP} 、 k_{Ds} 为与光合有效辐射($IP, \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、水汽压亏缺(D_s, kPa)对气孔导度的参数系数。

1.3 冠层蒸腾模型

本研究采用Penman-Monteith方程计算冠层蒸腾(Monteith & Unsworth, 1990; 于贵瑞, 2001):

$$T_r = \frac{1}{\lambda} \frac{\Delta R_{nc} + \rho C_p (e_s - e) / r_a \cdot 3600}{\Delta + \gamma(1 + r_{sc} / r_a)} \quad (9)$$

式中, T_r 为日蒸发散量($\text{mm}\cdot\text{h}^{-1}$), R_{nc} 为冠层接收的净辐射量($\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$), λ 为水的汽化潜热($\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-1}$), Δ 为饱和水汽压斜率($\text{kPa}\cdot\text{C}^{-1}$), C_p 为空气比热($\text{kJ}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{C}^{-1}$), ρ 为空气密度($\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$), e_s 为饱和水汽压(kPa), e 为水汽压(kPa), γ 为干湿球常数($\text{kPa}\cdot\text{C}^{-1}$), r_a 为边界层阻力($\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$), 采用下式(于贵瑞, 2001)计算:

$$r_a = \frac{\ln^2((Z_r - d) / z_0)}{k^2 U} \quad (10)$$

式中, k 为卡曼(von Karman)常数, 取值为0.41, U 为在高度 Z_r (m)处测定的风速($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$), d 为零平面位移高度, z_0 为蒸散面粗糙长度, 对于冠层高度 h (m)有: $d = 0.63h$, $z_0 = 0.13h$ 。 r_{sc} 为冠层表面阻力($\text{s}\cdot\text{m}^{-1}$), 将

叶片气孔导度尺度上推变换得到(Cox *et al.*, 1998):

$$r_{sc} = \frac{1000}{g_s} \times \frac{1 + 0.5LAI}{LAI} \quad (11)$$

式中, g_s 为叶片气孔导度($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$), LAI 为叶面积指数($\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$)。

2 材料和方法

2.1 研究区概况

研究区所在的试验流域——叠叠沟小流域位于六盘山北端,属于六盘山外围土石山区与周围黄土区的交界地带($106^{\circ}4'55''$ – $106^{\circ}9'15''$ E, $35^{\circ}54'12''$ – $35^{\circ}58'33''$ N),在行政区划上属于宁夏回族自治区固原市原州区,离固原市区15 km。叠叠沟小流域面积25.4 km^2 ,海拔1 975–2 615 m,流域呈南北走向,东坡和西坡是其主要坡向,坡度较缓多为 10° – 30° 。该地区属于典型的半干旱大陆性季风气候,根据国家气象局固原台站近30年的气象数据统计,年平均气温为 6 – 7 $^{\circ}\text{C}$,无霜期130天左右,年平均降水量为432 mm,主要集中在6–9月,潜在蒸散786 mm。

该区植被的水平分布属于温带草原区的南部森林草原地带,由于长期受到人类强烈干扰,形成了多种土地利用方式镶嵌的景观格局;小流域内的土壤以灰褐土面积最大,但在局部有黄土覆盖,在山脊和坡度较大的地方,土层较薄,灰褐土下即为基岩,在土层较厚的地方,基岩以上土壤垂直结构从上向下一般依次为灰褐土、黄土和坡积物。

所选华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)人工林栽种于1986年,种植密度为 $2\text{ m} \times 2\text{ m}$,2004年观测密度为1 788株 $\cdot\text{hm}^{-2}$,平均胸径(diameter at breast height, DBH) 10.6 cm,平均树高7.74 m;林下灌木层不明显,有极少量的沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、二色胡枝子(*Lespedeza bicolor turcz*)、绣线菊(*Spiraea* sp.)等,盖度在2%,林下草本层发育较好,主要分布有铁秆蒿(*Artemisa vestita*)、芨蒿(*Artemisiagiraldii* spp.)、羽叶凤毛菊(*Saussurea maximowiczii*)、白颖藁草(*Carex rigescens* sp.)等,盖度达90%。

2.2 试验材料和观测

在2005年生长季期间,根据林木生长状况及其在林冠层中的相对高度,在样地内选择8株样树(表1),采用SF-L树干液流测定仪(Ecomatic Inc., Dachau, Germany)进行树干液流测定,该测定仪

是基于热扩散法(TDP),探针的安装及测定原理参见文献(Granier, 1987; 熊伟等, 2008)。同时在样地非观测树木上,采用生长锥取样测定边材厚度,并建立边材面积(A_s , cm^2)与胸径(DBH, cm)的关系。鉴于边材平均厚度为7.9 mm,选取长度为30 mm的探针。

采用LI-1401小型自动气象站(LI-COR, Lincoln, USA),连续观测生长季内的林内、林外太阳辐射强度(Q_s , $\text{kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、空气温度(T_a , $^{\circ}\text{C}$)、空气相对湿度(RH, %)、降水量(Percip, mm)、风速(U , $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$),其中林外气象观测场设在样地100 m外的空旷处,代表森林冠层的气象条件。土壤水分用土壤水势反映,采用EQ15型土壤水势仪(Ecomatic, Dachau, Germany)测定,埋设深度为5、15、30、50、70、90 cm,5 min自动采集一次数据。

2.3 林分边材液流与冠层气孔导度计算

根据Granier热消散探针的工作原理,上下探针的温度差与树干边材液流密度(sap flux density)密切相关,两者关系的经验公式(Granier, 1987)为:

$$J_s = 0.714 \times \left(\frac{\Delta T_{\max} - \Delta T}{\Delta T} \right)^{1.231} \quad (12)$$

式中, J_s 为瞬时液流密度($\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$), ΔT 为上下探针之间的瞬时温差, ΔT_{\max} 是液流量为0时的 ΔT ;林分边材液流速率(J_c , $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$)由多株的边材液流密度平均得到:

$$J_c = \frac{\sum_{i=1}^n J_{si} \times A_{si}}{\sum_{i=1}^n A_{si}} \quad (13)$$

式中, A_{si} 为边材面积(cm^2),林分小时液流速率(E_c , $\text{mm}\cdot\text{h}^{-1}$)通过林分边材密度将林分边材液流速率尺度上推得到(马履一等, 2001; 熊伟等, 2003):

$$E_c = 0.06 \times J_c \times \rho_s \quad (14)$$

式中, ρ_s 是林分边材密度($\text{cm}^2\cdot\text{m}^{-2}$)。林分的日蒸腾量(DT_r , $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$),也即日液流量,为24 h的林分小时液流累加。

由于树体储水的缓冲作用,液流滞后于蒸腾一段时间(Oren *et al.*, 2001),通过研究华北落叶松液流的观测值与太阳辐射的关系,可以发现存在滞后约1 h。当水汽压亏缺大于0.6 kPa,且冠层表面空气导度远远大于冠层气孔导度时,可以认为液流速度与蒸腾速率存在较好的对应关系(Oren *et al.*, 2001; Tang *et al.*, 2006),根据Penman-Monteith方程, t 时刻的冠层气孔导度 $g_{c\text{-obs}}$ ($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$)的计算公式为:

表1 观测华北落叶松样木信息

Table 1 Information of the sample trees in *Larix principis-rupprechtii* stand

样树编号 Sample tree number	胸径 DBH (cm)	树高 Tree height (m)	探头高度 Probe position (m)	探头位置树径 Diameter at probe position (cm)	边材面积 Sapwood area (cm ²)	冠幅面积 Canopy area (m ²)
4	13.1	9.9	1.5	13.1	78.54	16.33
17	11.2	7.1	2.0	10.0	50.84	10.25
18	6.4	11.1	2.0	5.7	19.85	6.31
25	8.5	7.9	1.5	8.5	38.42	6.31
40	9.1	8.4	1.5	9.1	43.01	6.87
51	10.2	8.6	1.5	10.2	51.93	7.94
55	10.8	7.9	1.5	10.8	57.08	8.53
65	13.0	8.1	1.5	13.0	77.55	10.77

DBH, diameter at breast height.

$$g_{c-obs} = \frac{K_G \times E_c / 3.6}{D_s} \quad (15)$$

$$K_G = 115.8 + 0.4236T$$

式中, D_s 是 t 时刻冠层水汽压亏缺(kPa), E_c 是 $t + 1$ 时刻的林分小时液流速率, K_G 是 t 时刻导度系数($\text{kPa} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), 综合反映一定温度下的干湿常数、汽化热、空气比热与密度(Oren *et al.*, 2001)。

2.4 环境因子计算处理

环境因子数据有气温、风速、湿度、光合有效辐射、水汽压亏缺、冠层净辐射、土壤热通量、根区土壤水势, 其中温度、风速、湿度为观测分钟气象数据合成小时与日气象数据, 光合有效辐射(IP , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)采用经验公式(周允华等, 1996):

$$IP = \eta \times \mu \times Q_s \quad (16)$$

式中, Q_s 为冠层上方太阳辐射强度($\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), η 为光合有效系数, 通常取0.45, μ 为光量子效率, 取值为 $4.55 \text{ mmol} \cdot \text{kJ}^{-1}$ 。冠层水汽压亏缺(D_s , kPa)计算采用公式:

$$D_s = \frac{(100 - RH)}{100} \times 0.611 \times \exp\left(\frac{17.502 \cdot T_c}{T_c + 240.97}\right) \quad (17)$$

式中, RH 为空气相对湿度(%), T_c 为冠层温度, 这里假设冠层温度与大气温度相等, 用气温代替。冠层净辐射(R_{nc} , $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)用Beer-Lambert方程计算(Granier *et al.*, 1999):

$$R_{nc} = 3600 \times ((1 - \alpha) \times Q_s - L_n) \times e^{-K \cdot LAI} \quad (18)$$

式中, α 是反射率, 这里取0.2, LAI 是叶面积指数, K 是消光系数, 取值为0.39, L_n 是长波辐射, 与空气温度和湿度有关, 采用Brunt黑体辐射方程计算(Nouvellon *et al.*, 2000):

$$L_n = -c(a_e + b_e \sqrt{e})\sigma(T_a + 273.2)^4 \quad (19)$$

式中, e 为水汽压(kPa), T_a 为温度($^{\circ}\text{C}$), σ 为斯蒂芬-波尔兹曼(Stefan-Boltzman)常数, a_e 和 b_e 为经验系数, 分别取0.34和-0.14, c 为云量影响系数(Nouvellon *et al.*, 2000):

$$c = 1.35 \times (Q_s / Q_0) - 0.35 \quad (20)$$

式中, Q_0 是晴天理论辐射。经过初步分析, 70 cm以下土壤水分变化很小, 且华北落叶松的根系主要分布在60 cm以上, 因此本研究选取0-70 cm各层土壤中根系分布计算根区土壤水势(ψ_{rs} , MPa), 计算公式为:

$$\psi_{rs} = \sum_{i=1}^n \psi_{si} \times f_{rooti} \quad (21)$$

式中, ψ_{si} 为 i 层土壤水势(MPa), f_{rooti} 为 i 层土壤中细根密度比。

2.5 参数率定与模型检验

假定初始时刻, 树干液流处于0平衡状态, 即木质部导管水势等于土壤水势减去高差, 边材木质部水势等于木质部导管水势, 输入小时的气象数据(气温、湿度、太阳辐射、风速、大气压)、根区土壤水势, 迭代求解冠层气孔导度、冠层蒸腾、树体储水、木质部导管水势, 输出林分的边材液流速率、冠层蒸腾、冠层气孔导度、树体储水、树体储水交换、木质部导管水势、木质部储水部水势。

本模型中待确定参数有树干水力特征参数: W_{zsat} 、 C 、 r_{zx} 、 r_{xl} 、 r_{sx} , 冠层气孔导度参数: g_{smax} 、 k_{IP} 、 k_{D_s} 、 k_{fx} 、 h_{fx} 。其中, 树体饱和储水 W_{zmax} 是指树体储水组织水势达到最大时的林分储水量, 模拟中发现模型对这一参数敏感性低, 由估测初步设定为20

kg·m⁻², 然后根据模拟结果调整率定; 根据观测液流密度与土壤水势的关系, 半气孔导度木质部导管水势 h_{fx} 取为 -0.7 MPa, 根-木质部导管阻力 r_{sx} 取 3.42 min·MPa⁻¹·cm²·g⁻¹。胸径处木质部导管-叶阻力 r_{xl} 主要用于决定叶水势, 对液流的影响较小, 参照 Verbeek 等(2007b)将其设为与根-木质部导管阻力 r_{sx} 一致。

参数率定分3步, 首先选取6月水汽压亏缺 $D_s > 0.6$ kPa 液流记录, 使用公式 $\psi_x = \psi_s - h_{sx} - r_{sx} \times J_s$ 计算木质部导管水势, 然后以观测林分冠层气孔导度为目标拟合公式(10)中的参数, 得到冠层气孔导度

参数 g_{smax} 、 k_{IP} 、 k_{D_s} 、 k_{fx} , 再运行整个模型, 以6月的观测林分液流速率与日液流量为目标调整参数 C 、 r_{zx} 、 r_{xl} , 最终结果见表2。

3 结果和分析

3.1 模拟液流与观测液流比较

采用2005年7–9月的液流观测数据对模型进行检验, 结果表明模型拟合精度很高, 其中模拟的液流速率与观测液流速率回归直线的接近1:1, 决定系数 R^2 为 0.91 ($n = 2\ 352$) (图2A), 模拟的日液流量与观测日液流量决定系数 R^2 为 0.84 ($n = 98$) (图2B)。从进程

表2 冠层导度模型参数
Table 2 Parameters of canopy conductance model

参数 Parameter	定义 Definition	数值 Value	单位 Unit	来源 Source
LAI	叶面积指数 Leaf area index	3.78	m ² ·m ⁻²	观测 Observed
ρ_s	林分边材密度 Stand sapwood density	15.63	cm ² ·m ⁻²	观测 Observed
g_{smax}	最大叶片气孔导度 Maximum leaf stomatal conductance	36.42	mm·s ⁻¹	拟合 Fitted
k_{IP}	气孔导度光辐射驱动系数 Parameter of stomatal conductance drove by PAR	5.36		拟合 Fitted
k_{D_s}	气孔导度水汽驱动系数 Parameter of stomatal conductance drive by D_{vp}	6.22		拟合 Fitted
ψ_{fx}	半气孔导度木质部水势 Xylem water potential at half g_{smax}	-0.70	MPa	拟合 Fitted
k_{ψ_x}	气孔导度木质部水势系数 Parameter of stomatal conductance limit by xylem water potential	-5.04		拟合 Fitted
C	林分树体水容 Stand tree hydraulic capacitance	0.80	kg·m ⁻² ·MPa ⁻¹	率定 Calibrated
r_{sx}	土壤-木质部导管阻力 Hydraulic resistance of soil to xylem vessels	2.80	MPa·cm ⁻² ·min ⁻¹ ·g ⁻¹	观测 Observed
r_{zx}	树体储水组织-木质部导管阻力 Hydraulic resistance between xylem vessels to the organism of tree water storage	0.85	MPa·cm ⁻² ·min ⁻¹ ·g ⁻¹	率定 Calibrated
r_{xl}	木质部导管-叶阻力 Hydraulic resistance of xylem vessels to leaf	2.80	MPa·cm ⁻² ·min ⁻¹ ·g ⁻¹	率定 Calibrated
w_{zmax}	树体最大储水 Maximum storage water	20.00	kg·m ⁻²	率定 Calibrated

D_{vp} , deficit of vapour pressure; PAR, photosynthetically active radiation.

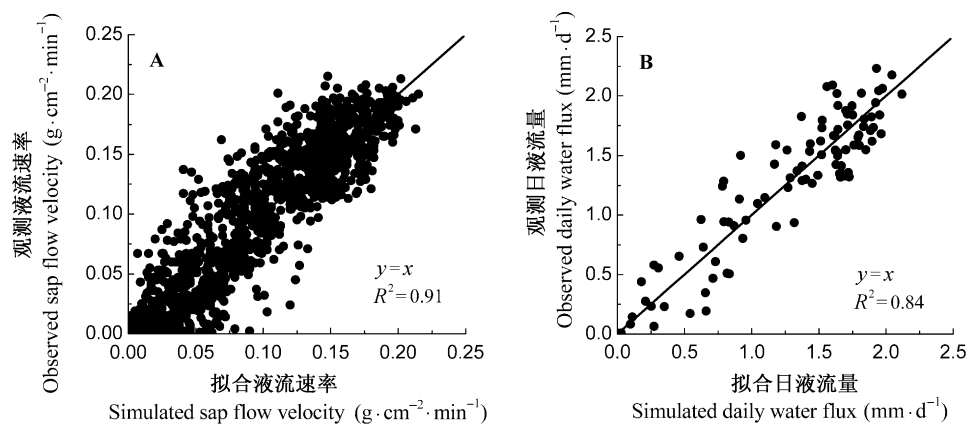


图2 模拟与观测林分液流速率(A)和日液流量(B)检验(2005-07-01–2005-09-15)。

Fig. 2 Measured and modeled stand sap flow velocity (A), and daily water flux (B) from July 1 to Sept. 15, 2005 during the validation period.

曲线可以看出, 模拟与观测的林分日液流量和小时液流速率吻合都很好(图3), 其中小时液流速率的模拟中精确地重现了液流滞后于辐射, 并在夜间持续一段时间的现象(图3B)。

3.2 模拟树体储水利用动态

图4A为模拟计算的林分蒸腾速率(T_r)、液流速率(J_s)晴天时的日进程, 结果显示: 蒸腾在日出时即发生, 随后液流启动, 在上午时段, 蒸腾速率高于液

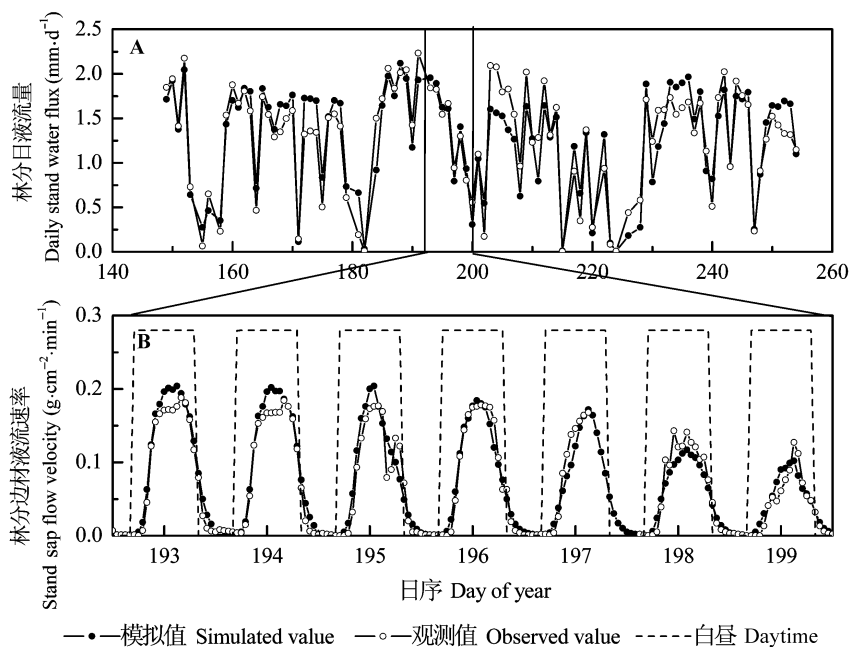


图3 模拟与观测林分日液流量(A)、液流速率(B)进程比较。
Fig. 3 Comparison of Diurnal pattern of simulated and observed stand water flux (A), and sap flow velocity (B).

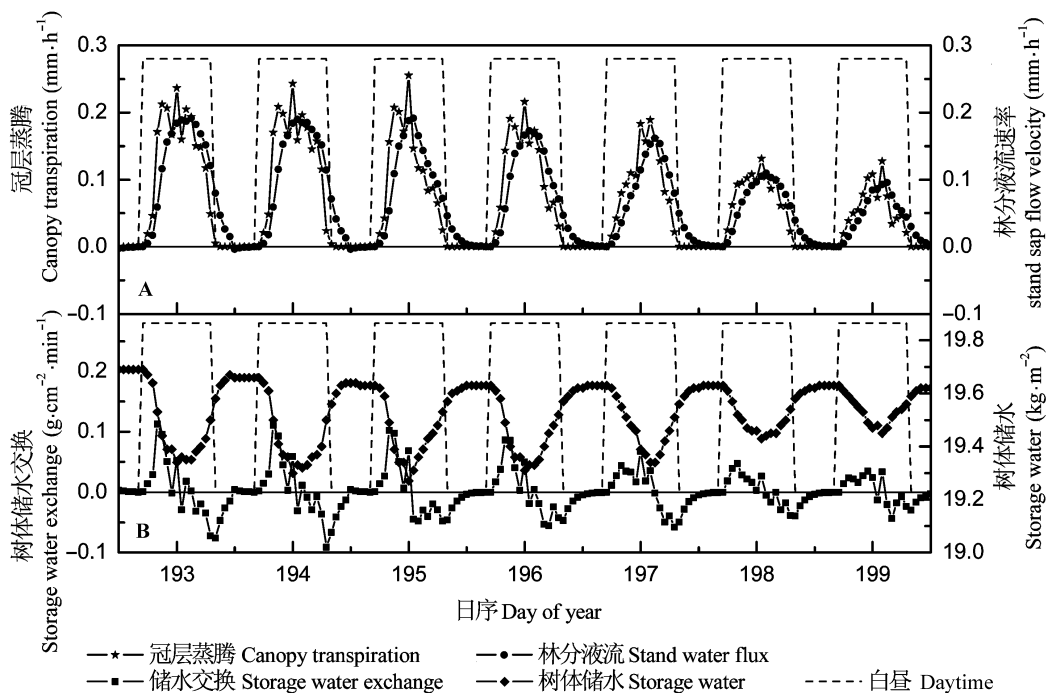


图4 模拟林分蒸腾、边材液流速率(A)和树体储水及其交换日进程(B) (2005-07-01-2005-09-15)。
Fig. 4 Daily change of simulated stand transpiration, sap flow velocity (A) and storage water exchange (B) from June 1 to Sept. 15, 2005.

流速率, 树体储水处于释放阶段; 下午时段液流速率高于蒸腾速率, 树体储水处于补充阶段, 当黑夜到达时, 蒸腾停止, 液流仍然持续一段时间, 继续补充树体储水。图4B为模拟林分树体储水以及与木质部导管水流交换的日进程, 结果显示: 树体储水交换在日出时启动, 至9:00左右达到峰值 ($0.15 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$), 随后开始降低, 午间降至0, 下午为负值, 进入补水阶段, 到傍晚时补给速率达到最大, 然后开始下降直至午夜; 随着储水的释放与补充, 树体储水量呈现周期变化, 日出时降低, 下午达到最低, 傍晚开始恢复, 夜间达到最高。模拟计算林分蒸腾速率范围略高于液流速率范围, 分别为 $0\text{--}0.24 \text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$ 与 $0\text{--}0.22 \text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$, 储水交换速率为 $-0.10\text{--}0.15 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$ (折算到林分尺度为 $-0.09\text{--}0.14 \text{ mm}\cdot\text{h}^{-1}$)。

将一日内树体储水交换速率为正的数值累加, 可以得到日树体储水利用量 (D_{Jz} , $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$), 模拟结果显示: D_{Jz} 的变化范围为 $0.04\text{--}0.58 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$, 随着日蒸腾量 (DT_r , $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$) 的增加, 树体储水利用量 D_{Jz} 增加, 在日蒸腾量中树体储水的贡献比例约为25.5% (图5)。

3.3 树体储水利用与土壤水分、潜在蒸散的关系

低的土壤水分供给与高的蒸腾需求都会造成干旱胁迫 (Meinzer *et al.*, 2001)。本文以土壤水势反映土壤干旱状况, 以潜在蒸散反映气象干旱状况, 分析树体储水利用在两种干旱情形下的变化。图6为模拟的树体储水利用 D_{Jz} 与土壤水势 ψ_{rs} 以及潜在蒸散 ET_p 之间的关系, 结果表明: 树体储水利用 D_{Jz} 与土壤水势 ψ_{rs} 的相关性较低 ($p > 0.05$), 但最大储水

利用 $D_{Jz\text{max}}$ 与土壤水势 ψ_{rs} 存在显著的线性关系 (图6A), R^2 为0.79 ($n = 51$), 随着土壤水势的降低, 最大储水利用呈现降低趋势; 随着潜在蒸散 ET_p 的增加, 树体储水利用量 D_{Jz} 增大 (图6B), 但当潜在蒸散 ET_p 超出 $4.9 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$ 后, 树体储水利用量 D_{Jz} 呈现降低趋势, R^2 分别为0.68 ($n = 63$) 和0.31 ($n = 35$)。

4 讨论

4.1 模型参数分析

除边材液流速率外, 本模型还输出林分冠层蒸腾、冠层气孔导度、冠层叶水势等数据, 这也为模型的多方验证提供了手段。模型中的冠层蒸腾是用 Penman-Monteith 公式计算得出, 由于缺少直接的蒸

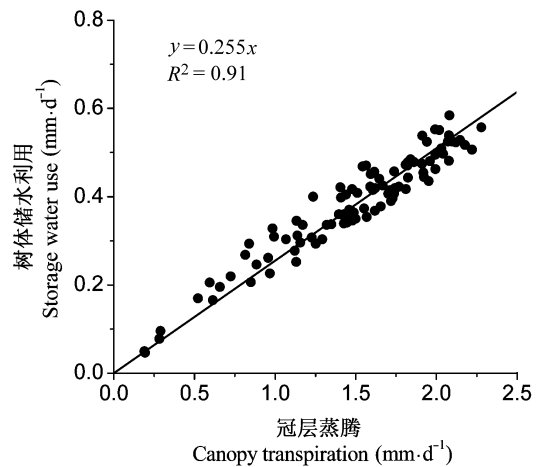


图5 模拟日树干储水利用与冠层日蒸腾的关系。
Fig. 5 Relationship between simulated daily storage water and observed daily canopy transpiration.

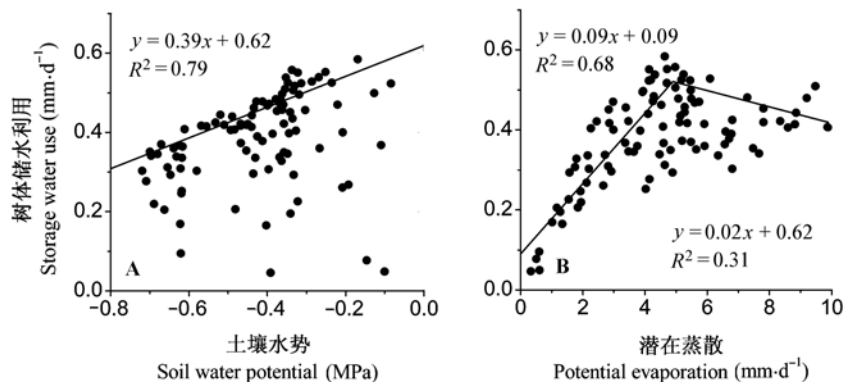


图6 树体储水利用与土壤水势(A)及潜在蒸散(B)的关系。

Fig. 6 Relationship of storage water use with soil water potential (A) and potential evaporation (B).

腾观测数据, 在小时尺度上无法检验, 但在日水平上与观测液流量相当, 表明模型在蒸腾模拟上也较为成功。

一个可靠的模型, 其拟合参数也应具有明确的物理意义并可独立验证。本研究模型中的半气孔导度木质部水势 h_{fx} 、根-胸径处木质部导管阻力 r_{zx} 、冠层气孔导度参数由观测数据独立直接拟合得到, 其可靠性相对较高, 但林分水体水容 C 、树体储水组织-树干木质部导管阻力 r_{zx} 很难直接观测, 文中通过参数率定间接得到。关于水容的研究文献较多, 但由于所研究的组织不同, 水容 C 的单位与定义差异很大, 换算后才能比较。

Verbeeck等(2007b)将整株树看作一个水容器件, 模拟过程中率定得到的整株水容是 $23.7\text{--}69.01 \text{ kg}\cdot\text{MPa}^{-1}$, 所测样树胸径为 $23.7\text{--}36.0 \text{ cm}$, 换算到单位树干截面积水容为 $0.19 \text{ kg}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{MPa}^{-1}$ 。本文模型中水容是指单位林地面积、单位水势引起的树体储水变化值, 拟合得到水容是 $0.8 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{MPa}^{-1}$, 按平均每株冠幅 9.2 m^2 、胸径 10.4 cm 计算, 单位树干截面积水容为 $0.28 \text{ kg}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{MPa}^{-1}$, 结果比较接近。木质部细胞-木质部导管阻力 r_{zx} 的拟合值为 $0.85 \text{ MPa}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$, 在Verbeeck等(2007b)研究中按株计算其取值为 $0.001\text{--}3 \text{ MPa}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{mg}^{-1}$, 根据其观测样木的平均边材面积 460 cm^2 , 换算至本研究的单位后为 $0.17 \text{ MPa}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$, 与本研究数值处在同一数量级。

4.2 树体储水利用对蒸腾的贡献

已有观察与模型研究均表明, 树体储水的利用与蒸腾成正比(Loustau *et al.*, 1996; Čermák *et al.*, 2007; Zweifel *et al.*, 2007), 且其贡献率变化范围较大, 如 $10\%\text{--}50\%$ (Loustau *et al.*, 1996)、 $2\%\text{--}65\%$ (Tyree & Ewers, 1991)、 $1\%\text{--}44\%$ (Verbeeck *et al.*, 2007b)等, 本研究模拟中树体储水对蒸腾的贡献比例范围从 $14.7\%\text{--}37.2\%$, 且相对稳定在 25.5% , 贡献比例变异较小。这里的差异可能为本文中的树体储水是基于林分水平的计算, 以上文献的树体储水利用是基于个体, 由于植株个体存在遮蔽影响, 变异大, 而在林分水平则消除了这一变异。

4.3 树体储水利用与影响因素间的关系

模拟结果显示树体储水利用与潜在蒸散(ET_p)存在以 $4.9 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$ 为阈值的两段函数关系, 当 ET_p 低于 $4.9 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$ 时, 树体储水的使用量与蒸散成正相

关, 此时蒸腾耗水增加, 加大储水的使用; 当 ET_p 超出 $4.9 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$ 时, 随着潜在蒸散的增加, 储水的使用量呈降低趋势。模拟过程中主要有两种因素起作用, 一是高的潜在蒸散多与高水汽压亏缺相伴, 高水汽压亏缺会促使气孔主动关闭, 降低蒸腾, 相应地减少了树体储水的使用, 这是树木对干旱的主动响应过程; 另一是随着蒸腾加大, 木质部导管水势降低, 当木质部导管水势低于一定阈值时, 由于空穴的出现, 导致传输阻力迅速增大, 迫使气孔导度迅速下降, 从而降低蒸腾量, 相应的树体储水利用量降低, 这是树木对干旱的被动响应。通过对树木在在较高蒸散环境下液流速度降低的响应机制, 可以进一步鉴别出植物的水分利用对策(Meinzer *et al.*, 2001)。

模拟结果显示树体储水利用与土壤水分的关系不明显, 但最大树体储水利用量与土壤水势成正相关, 随着土壤水势的增加而增加, 这可以从模型构建过程树体储水与土壤水势之间的关系得到解释: 树体储水的使用是受总的储水量所限制, 总的储水量在短期内取决于树体储水组织水势, 而树体储水组织水势的最大值是由土壤水势所决定, 因此最大的储水利用与土壤水分成正相关, 从这里可以得出, 土壤水分在树体储水利用中表现为限制因子。

Loustau等(1996)报道的沙地海岸松(*Pinus pinaster*)树干中贮存的水分在土壤水分充足时占日蒸腾量的 12% , 而在干旱的夏末可增加到 25% 。王华等(2007)以马占相思(*Acacia mangium*)树干夜间水分补充占日总蒸腾的比例来研究树体储水, 结果显示旱季所占比例较湿季大, 得出树体储水的使用随着土壤水分的减少而增加的结论, 与本文的结论相反。其可能原因有两个, 一是研究中未将土壤水分与气象因子对储水利用作用具体区分所致, 旱季土壤水分并未低到对蒸腾产生明显的限制作用, 强蒸腾引起储水利用的增加掩盖了低土壤水分引起的储水利用的降低, 表现出树体储水利用随着土壤水分的减少而增加的假象。二是树体储水容量巨大, 可以在丰水期间储存水分, 留到早期使用, 交换发生在同一个月或更长时期内, 本研究的华北落叶松植株较小, 储水交换主要发生在日水平, 树体储水主要起着缓冲作用, 避免木质部导管内水势降得过低, 从而提高植物抗栓塞的能力。因此, 可以认为华北落叶松树体储水利用的主要作用是在日尺度的

水分传输的缓冲与蒸腾的水分补给。

5 结语

本文通过构建包含树体储水释放-补充作用的树干水分传输模型,并耦合基于树干木质部导管水势的冠层气孔导度与蒸腾模型,模拟了华北落叶松林分小时水平树干内的水分传输过程,初步分析了树体储水利用及其与环境的关系,结果表明:华北落叶松树体储水日蒸腾中树体储水贡献率约为25.5%;蒸散是华北落叶松树体储水利用的驱动因子,当潜在蒸散大于 $4.9 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$ 后,由于蒸腾受限,树体储水利用降低;土壤水分是树体储水利用的限制因子,随着土壤水分的降低,树体最大储水量降低,树体储水利用量受到限制。

致谢 国家自然科学基金(40730631、40801017和41071023)、林业公益性行业科研专项(200904056、201104005-02和200904005)、中国林科院中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目课题(CAFYBB-2010001-02)、德国DFG项目(SCHW 1448/3-1)和国家林业局六盘山森林定位站和森林生态环境重点实验室联合资助。

参考文献

- Buckley TN, Mott KA, Farquhar GD (2003). A hydromechanical and biochemical model of stomatal conductance. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1767–1785.
- Čermák J, Kučera J, Bauerle WL, Phillips N, Hinckley TM (2007). Tree water storage and its diurnal dynamics related to sap flow and changes in stem volume in old-growth Douglas-fir trees. *Tree Physiology*, 27, 181–198.
- Cox PM, Huntingford C, Harding RJ (1998). A canopy conductance and photosynthesis model for use in a GCM land surface scheme. *Journal of Hydrology*, 212–213, 79–94.
- Dewar RC (2002). The Ball-Berry-Leuning and Tardieu-Davies stomatal models: synthesis and extension within a spatially aggregated picture of guard cell function. *Plant, Cell & Environment*, 25, 1383–1398.
- Gao Q, Yu M, Zhang XS, Xu HM, Huang YM (2005). Modeling seasonal and diurnal dynamics of stomatal conductance of plants in a semiarid environment. *Functional Plant Biology*, 32, 583–598.
- Gao Q, Zhao P, Zeng X, Cai X, Shen W (2002). A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress. *Plant, Cell & Environment*, 25, 1373–1381.
- Granier A (1987). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 3, 309–320.
- Hanson PJ, Amthor JS, Wullschlegel SD, Wilson KB, Grant RE, Hartley A, Hui D, Hunt ER, Johnson DW, Kimball JS, King AW, Luo Y, McNulty SG, Sun G, Thornton PE, Wang S, Williams M, Baldocchi DD, Cushman RM (2004). Oak forest carbon and water simulations: model intercomparisons and evaluations against independent data. *Ecological Monographs*, 74, 443–489.
- Hunt ER, Running SW, Federer CA (1991). Extrapolating plant water flow resistances and capacitances to regional scales. *Agricultural and Forest Meteorology*, 54, 169–195.
- Jackson RB, Sperry JS, Dawson TE (2000). Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science*, 5, 482–488.
- Jarvis PG (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society London Series B*, 273, 593–610.
- Jones HG (1990). *Plants and Microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Katul G, Leuning R, Oren R (2003). Relationship between plant hydraulic and biochemical properties derived from a steady-state coupled water and carbon transport model. *Plant, Cell & Environment*, 26, 339–350.
- Kumagai T, Aoki S, Otsuki K, Utsumi Y (2009). Impact of stem water storage on diurnal estimates of whole-tree transpiration and canopy conductance from sap flow measurements in Japanese cedar and Japanese cypress trees. *Hydrological Processes*, 23, 2335–2344.
- Larcher W (2003). *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups* 4th edn. Springer, Berlin.
- Lhomme JP, Rocheteau A, Ourcival JM, Rambal S (2001). Non-steady-state modelling of water transfer in a Mediterranean evergreen canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 108, 67–83.
- Liu SR (刘世荣), Chang JG (常建国), Sun PS (孙鹏森) (2007). Forest hydrology: forest and water in a context of global change. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 31, 753–756. (in Chinese with English abstract)
- Loustau D, Berbigier P, Roumagnac P, Arruda-Pacheco C, David JS, Ferreira MI, Pereira JS, Tavares R (1996). Transpiration of a 64-year-old maritime pine stand in Portugal I. Seasonal course of water flux through maritime pine. *Oecologia*, 107, 33–42.
- Ma LY (马履一), Sun PS (孙鹏森), Ma LY (马李一) (2001). Sapwood area calculation and water use scaling up from individual trees to stands of Chinese pine and black locust. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 23(4), 1–5. (in Chinese with English abstract)
- Meinzer FC, Clearwater MJ, Goldstein G (2001). Water transport in trees: current perspectives, new insights and some

- controversies. *Environmental and Experimental Botany*, 45, 239–262.
- Monteith JL, Unsworth MH (1990). *Principles of Environmental Physics*. Edward Arnold, London.
- Nouvellon Y, Rambal S, Seen DL, Moran MS, Lhomme JP, Bégué A, Chehbouni AG, Kerr Y (2000). Modelling of daily fluxes of water and carbon from shortgrass steppes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 100, 137–153.
- Oren R, Sperry JS, Ewers BE, Pataki DE, Phillips N, Megonigal JP (2001). Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. forest: hydraulic and non-hydraulic effects. *Oecologia*, 126, 21–29.
- Running SW (1980). Relating plant capacitance to the water relations of *Pinus contorta*. *Forest Ecology Management*, 2, 237–252.
- Tang JW, Bolstad PV, Ewers BE, Desai AR, Davis KJ, Carey EV (2006). Sap flux-upscaled canopy transpiration, stomatal conductance, and water use efficiency in an old growth forest in the Great Lakes region of the United States. *Journal of Geophysical Research*, 111, G02009. doi:10.1029/2005JG000083.
- Thornley JHM, Johnston IR (1990). *Plant and Crop Modelling*. Clarendon Press, Oxford.
- Tyree MT, Ewers FW (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 119, 345–360.
- Verbeeck H, Steppe K, Nadezhdina N, de Beeck MO, Deckmyn G, Meiresonne L, Lemeur R, Čermák J, Ceulemans R, Janssens IA (2007a). Model analysis of the effects of atmospheric drivers on storage water use in Scots pine. *Biogeosciences*, 4, 657–671.
- Verbeeck H, Steppe K, Nadezhdina N, de Beeck MO, Deckmyn G, Meiresonne L, Lemeur R, Čermák J, Ceulemans R, Janssens IA (2007b). Stored water use and transpiration in Scots pine: a modeling analysis with ANAFORE. *Tree Physiology*, 27, 1671–1685.
- Wang H (王华), Zhao P (赵平), Cai XA (蔡锡安), Wang Q (王权), Ma L (马玲), Rao XQ (饶兴权), Zeng XP (曾小平) (2007). Partitioning of night sap flow of *Acacia mangium* and its implication for estimating whole-tree transpiration. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 31, 777–786. (in Chinese with English abstract)
- Xiong W (熊伟), Wang YH (王彦辉), Xu DY (徐德应) (2003). 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* (林业科学), 39, 1–7. (in Chinese with English abstract)
- Xiong W (熊伟), Wang YH (王彦辉), Yu PT (于澎涛), Liu HL (刘海龙), Xu LH (徐丽宏), Shi ZJ (时忠杰), Mo F (莫菲) (2008). 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), 44, 34–40. (in Chinese with English abstract)
- Yu GR (于贵瑞) (2001). Progress in evapotranspiration models for terrestrial vegetation of different canopy types. *Resource Science* (资源科学), 23, 72–84. (in Chinese with English abstract)
- Zhou YH (周允华), Xiang YQ (项月琴), Luan LK (栾禄凯) (1996). Climatological estimation of quantum flux densities. *Acta Meteorologica Sinica* (气象学报), 54, 447–454. (in Chinese with English abstract)
- Zweifel R, Häslner R (2001). Dynamics of water storage in mature subalpine *Picea abies*: temporal and spatial patterns of change in stem radius. *Tree Physiology*, 21, 561–569.
- Zweifel R, Steppe K, Sterck FJ (2007). Stomatal regulation by microclimate and tree water relations: interpreting eco-physiological field data with a hydraulic plant model. *Journal of Experimental Botany*, 58, 2113–2131.

责任编辑: 周国逸 责任编辑: 李 敏