

Granier原始公式计算树干液流速率的适用性分析 ——以毛白杨为例

赵小宁^{1*} 田晓楠^{1*} 李新² 李广德³ 郭有正¹ 贾黎明¹ 段劼¹
席本野^{1**}

¹北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 干旱半干旱地区森林培育和生态系统研究国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083; ²京时域通科技有限公司, 北京 100193; ³国家开放大学农林医药教学部, 北京 100039

摘要 热扩散探针(TDP)在林木蒸腾研究中应用极广, 其测定数据的计算精度直接影响对林木和林分耗水的精准定量。Granier原始公式($F_d = 0.0119K^{1.231}$, F_d 为液流速率($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$), K 为温差系数)是计算TDP测定数据的标准方法, 但其准确性备受质疑。为系统了解Granier原始公式的适用性和明确对其校正的必要性, 该研究以毛白杨(*Populus tomentosa*)为实验材料, 采用室内茎段法和整树容器法, 针对不同型号的TDP探针评估Granier原始公式的精度, 并对比不同方法校正公式的应用效果。与茎段法实测值相比, Granier原始公式计算的液流速率平均低估52.3%–61.4%。通过茎段法和整树容器法得到的校正公式分别为 $F_d = 0.0362K^{1.870}$ 和 $F_d = 0.0105K^{0.976}$; 且一种方法下得到的校正公式, 在其他方法条件下应用时存在较大偏差。与Granier原始公式相比, 整树容器法校正公式计算的大田生长状态下的7株林木的平均液流速率没有显著变化, 但茎段法和其他研究中得到的毛白杨校正公式的计算结果均显著变大。以整树容器法做对比, Granier原始公式的精度明显高于其他校正公式, 其相对平均绝对误差和均方根误差分别为10%和 $0.0005\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ 。此外, 校正公式的系数在不同林木间存在较大差异, 但其数值与导水边材中探针长度所占比例呈显著负相关关系。综上, 利用TDP测定液流时, 可能有必要对Granier原始公式进行校正, 但不同方法校正公式的应用效果差异巨大, 表明以往研究中得到的校正公式具有很大局限性。同时, 该研究未找到充足证据支撑“有必要采用校正公式以精确估算毛白杨液流速率”的观点, 尤其是考虑到整树容器法校正公式对大田栽植的毛白杨的液流速率估算结果与Granier原始公式并无显著差异, 因此建议继续对该树种沿用Granier原始公式。

关键词 蒸腾; 水分利用; 水分关系; 热扩散; 杨树

赵小宁, 田晓楠, 李新, 李广德, 郭有正, 贾黎明, 段劼, 席本野 (2023). Granier原始公式计算树干液流速率的适用性分析——以毛白杨为例. 植物生态学报, 47, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0321

Analysis of applicability of Granier's original equation for calculating the stem sap flux density—Take *Populus tomentosa* as an example

ZHAO Xiao-Ning^{1*}, TIAN Xiao-Nan^{1*}, LI Xin², LI Guang-De³, GUO You-Zheng¹, JIA Li-Ming¹, DUAN Jie¹, and XI Ben-Ye^{1**}

¹Ministry of Education Key Laboratory of Silviculture and Conservation, Beijing Forestry University, Laboratory for Silviculture and Forest Ecosystem in Arid- and Semi-Arid Region of State Forestry and Grassland Administration, Beijing 10083, China; ²Beijing Sinton Technology Company, Beijing 100193, China; and ³Faculty of Agriculture, Forestry and Medicine, the Open University of China, Beijing 100039, China

Abstract

Aims Thermal dissipation probes (TDP) have been extensively applied in studying forest transpiration. The calculation accuracy of TDP data directly affects the precise quantification of water consumption of trees and stands. Granier's original equation ($F_d = 0.0119K^{1.231}$, F_d is the sap flux density ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$), K is the temperature difference) coefficient is a standard method for calculating the data measured by TDP, but its accuracy is questioned. The objective of this study is to systematically understand the applicability of Granier's original equation to *Populus tomentosa* and clarify the need for calibration.

Methods With *P. tomentosa* as the experimental material, this study used the stem-weighing and the whole-tree

收稿日期Received: 2022-07-29 接受日期Accepted: 2022-09-12

基金项目: 宁夏回族自治区重点研发计划(2019BFG02024)、国家重点研发计划(2021YFD2201203)和国家自然科学基金(32171763)。Supported by the Key R&D Plan of Ningxia Huizu Autonomous Region (2019BFG02024), the National Key R&D Program of China (2021YFD2201203), and the National Natural Science Foundation of China (32171763).

* 同等贡献Contributed equally to this work

** 通信作者Corresponding author (benyexi@bjfu.edu.cn)

potometer methods to evaluate the accuracy of Granier's original equation for different types of TDP probes, and compared the applicability of equations calibrated by various methods.

Important findings Compared with the values measured by the stem-weighing method, the sap flux density calculated by Granier's original equation was underestimated by 52.3%–61.4% on average. The calibrated equations by the stem-weighing method and the whole-tree potometer method were $F_d = 0.0362K^{1.870}$ and $F_d = 0.0105K^{0.976}$, respectively. The calibrated equation by one method produced a large deviation when applied to calculate the sap flux density measured by other methods. Relative to the values estimated by Granier's original equation, the average sap flux density of seven field-grown trees calculated using the whole-tree potometer calibrated equation did not change significantly, but that calculated using the equations calibrated by the stem-weighing method or in other studies became significantly larger. Compared with the sap flux density measured by the whole-tree potometer method, the calculation precision of Granier's original equation is considerably higher than that of other calibrated equations, and its relative average absolute error and root mean square error were 10% and $0.0005 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. In addition, the coefficients of the calibrated equation differed greatly across different trees, but their values were negatively correlated with the length ratio of the probe inserted into the water conducting sapwood. To sum up, it may be necessary to calibrate original Granier's equation when applying TDP to measure sap flux density. However, the application effects of calibrated equations by different methods varied considerably, indicating that the calibrated equations derived in previous studies have great limitations. Meanwhile, this study did not find sufficient evidence to support the viewpoint that it is necessary to use a calibrated equation for accurately estimate the sap flux density of *P. tomentosa*, especially considering that no significant difference was observed when using the calibrated equation by the whole-tree potometer method and Granier's original equation to estimate the sap flux density of field-grown *P. tomentosa*. Therefore, continued application of Granier's original equation is recommended for this tree species.

Key words transpiration; water use; water relation; heat dissipation; poplar

Zhao XN, Tian XN, Li X, Li GD, Guo YZ, Jia LM, Duan J, Xi BY (2023). Analysis of applicability of Granier's original equation for calculating the stem sap flux density—Take *Populus tomentosa* as an example. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0321

蒸腾是植物吸收的水分通过地上器官散失到大气中的过程, 包括气孔蒸腾、角质层蒸腾和皮孔蒸腾。其中, 气孔蒸腾是植物蒸腾的主要方式, 占蒸腾总量的95%以上(Taiz & Zeiger, 2006)。作为植物最重要的生理活动, 蒸腾不仅影响植物的碳同化过程, 而且帮助植物维持体内水分平衡和抵御外界环境的影响。同时, 蒸腾也是水分从陆地生态系统返回大气的主要途径, 占陆地蒸散量的60%–80%(Jasechko *et al.*, 2013; Schlesinger & Jasechko, 2014; Wei *et al.*, 2017)。全球现有森林面积40.6亿 hm^2 , 约占地球陆地面积的1/3 (31%) (FAO, 2020), 其蒸腾过程在调节地球水循环和维持全球陆地生产力中发挥着至关重要的作用(Jasechko *et al.*, 2013; Fricke, 2019)。精确量化森林蒸腾, 可为在多尺度、多维度上深入理解森林水文效应(Ouyang *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2021), 揭示森林响应环境变化的过程与机制(Iqbal *et al.*, 2021; Li *et al.*, 2021), 评估森林健康状况(Børja *et al.*, 2016)以及为森林可持续经营管理(Xi *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2022)提供关键信息, 因而成

为植物生理、森林生态、森林水文、森林培育等多个领域亟待解决的重大基础科学难题。

过去几十年来, 已发展出多种可用于森林蒸腾估算的方法, 包括水量平衡法、微气象法和液流法等(Köstner *et al.*, 1992; Flo *et al.*, 2019; Schwärzel *et al.*, 2020)。其中, 基于热技术的液流法因具有多种优势, 如成本较低、易于实施、能帮助理解和揭示更加细致的植物生理生态过程与机制等, 成为在单木和林分尺度上用于森林蒸腾估算的主流方法(Komatsu *et al.*, 2013; Fuchs *et al.*, 2017; Liu *et al.*, 2022)。根据测定原理的不同, 液流法可分为热脉冲法、热扩散法和热场变形法三大类(Granier, 1985; Burgess *et al.*, 2001; Green *et al.*, 2003; Nadezhdina, 2018)。不同方法各有优缺点, 但热扩散法可能因具有原理简单、测定数据计算容易以及热扩散液流探针(thermal dissipation probe, TDP)价格低廉等优势, 而成为全球林木液流测定中使用最为普遍的方法(Flo *et al.*, 2019; Poyatos *et al.*, 2021)。

构建科学、合理的液流速率计算公式, 是采用

基于不同原理的液流探针实现林木蒸腾准确测量的基础。对于TDP探针, Granier (1985)利用花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)、欧洲黑松(*Pinus nigra*)和*Quercus pedunculata* 3个树种的数据,于1985年首次提出了用于液流速率计算的公式(下文统称Granier原始公式),并认为该公式不受树种和林木木材特性的影响。之后,不少研究也陆续证实了Granier原始公式的适用性(Lu *et al.*, 2002; MuCulloh *et al.*, 2007; Bush *et al.*, 2010),但更多的研究却发现该公式会造成很大的液流速率估算偏差(Bush *et al.*, 2010; Steppe *et al.*, 2010; 刘庆新等, 2013; Pasqualotto *et al.*, 2019)。因此,不少学者很早便倡议应针对不同树种进行Granier原始公式校正(Smith & Allen, 1996; Bush *et al.*, 2010; Steppe *et al.*, 2010)。然而, Dix和Aubrey (2021b)分析了2010–2018年期间国际上发表的875篇液流文献,发现仅有5.3% (47篇)的文献涉及了液流公式的校正。笔者利用中国知网通过对中文文献粗略调研,发现国内关于Granier原始公式校正的文献不到20篇,但国内林业领域自1981年至今已发表500余篇与林木液流相关的期刊文献,且其中绝大多数采用TDP探针进行液流测定。由此表明, TDP探针不仅是国外而且也是国内用于研究林木耗水的主要工具,然而Granier原始公式可能存在的较大估算误差,为利用TDP探针得到的林木蒸腾研究结果带来了很大的不确定性。因此,极有必要针对不同树种和不同型号TDP探针,系统评估Granier原始公式的精度和适用性,并在有必要的情况下对其校正。

目前,关于Granier原始公式校正的研究中,校正方法分为三大类:室内茎段法、整树容器法和蒸渗仪法。其中,室内茎段法是将截至一定长度的林木茎段连接到固定茎段并能够使水流通过茎段的装置,施加正压或负压使水分通过茎段,然后通过天平称量流入或流出茎段水分通量的方式对Granier原始公式进行校正(Fuchs *et al.*, 2017; 马长明等, 2021)。该方法具有操作容易、测定精确且能以较大尺寸范围的林木作为实验材料等优点,但会破坏树干导管系统,且操作过程中极易引起木质部栓塞。此外,该方法在应用中大多以正压驱动水流通过茎干(Steppe *et al.*, 2010; 刘庆新等, 2013; 马长明等, 2021),与自然界中木质部水流的负压驱动不符,且

有研究发现正压的驱动会使原本自然状态下不导水的导管开始导水,造成导水边材面积的高估并最终影响液流公式的校正(Dix & Aubrey, 2021a)。所以,该方法近年来逐渐受到质疑(赵秀华等, 2015; Dix & Aubrey, 2021a; 马长明等, 2021)。整树容器法是将切断根系但地上部分完整的林木放入容器中,通过测定容器内水量变化得到真实液流速率,进而进行公式校正(Sun *et al.*, 2012; Dix & Aubrey, 2021a)。该方法中,树冠的保留使得水流在负压驱动下通过木质部,与自然状态接近,且木质部导管系统保持完整,所以该方法也被认为是测量植物耗水的最经典方法。蒸渗仪法通过称量栽有林木的大型容器的质量变化计算得到林木真实液流速率(马长明等, 2021),且由于林木所有器官保留完整,最接近自然生长状态,所以是最理想的液流公式校正方法,然而该方法实现起来非常困难且成本极高。3种方法目前均有应用,但以往研究大多只采用其中一种(Bush *et al.*, 2010; Steppe *et al.*, 2010; Fuchs *et al.*, 2017),只有极少研究同时应用两种方法(Dix & Aubrey, 2021a; 马长明等, 2021)。因此,目前对不同校正方法得到的结果是否存在明显差异,校正结果在不同林木个体间以及同一树干不同位置间是否明显不同等问题的了解还非常有限,不利于针对不同树种选择最佳方案以校正Granier原始公式。同时,目前对于不同方法得到的液流校正公式的适用性也缺乏系统评估,很大程度上限制了现有校正成果的推广应用。

毛白杨(*Populus tomentosa*)是我国特有的乡土树种,具有速生、丰产、优质、冠型优美等优点,在华北地区国家储备林建设,我国北方防护林建设以及北方城市园林绿化中发挥着不可替代的作用。水分胁迫是限制毛白杨生长的关键因素,准确估算其蒸腾耗水量从而制定科学的水分管理策略,对于毛白杨人工林质量的精准提升至关重要(Xi *et al.*, 2017; Li *et al.*, 2021)。因此,本研究以毛白杨(散孔材树种)为实验材料,主要针对以下目标开展研究: 1)比较不同型号(长度)探针的液流测定结果差异; 2)分别利用室内茎段法和整树容器法对Granier原始公式进行校正; 3)评估两种校正方法以及其他研究中得到的毛白杨液流校正公式的适用性。本研究结果可为杨树及其他树种人工林蒸腾耗水的精准估算提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究材料与实验设计

本研究以三倍体毛白杨优良无性系B301 (*P. tomentosa* × *P. bolleana*) × *P. tomentosa*) 林木为实验材料, 林木分别来自采用均匀配置模式的毛白杨纸浆林(林分I; 林分详细信息见Li等(2021))和采用宽窄行栽植模式的毛白杨纸浆林(林分II; 详见席本野等(2012))。两片林分均位于山东省高唐县, 该地区海拔30 m, 属于温带大陆性季风气候, 年平均气温13.4 °C, 年降水量563 mm。

首先, 利用2021年在林分I (7年生)中获取的林木茎段, 于实验室内采用茎段称质量法对比不同型号TDP探针的液流测量结果, 并对Granier原始公式进行校正。其次, 利用2009年在林分II (5年生)中获取的整树容器法数据对Granier原始公式进行校正。第三, 分别利用室内茎段法和整树容器法数据, 对本研究两种方法获取的液流计算校正公式以及文献中已发表的两个毛白杨液流校正公式(Xie & Wan, 2018; 马玉洁等, 2020)的精度进行评估。最后, 在林分I中选取7株不同尺寸林木的10天数据, 评估Granier原始公式和4个校正公式用于估算自然生长状态下毛白杨液流速率的差异性。详细实验过程见1.3。

1.2 液流速率测定与计算

采用热扩散探针进行林木液流速率测定。TDP探针由一个参考探针和一个加热探针组成, 两探针间距4 cm。将TDP探针插入树干边材后, 通过测定加热探针与参考探针间的温度差(ΔT , °C), 然后代入Granier原始经验公式(1)(Granier, 1985), 即可获得树干液流速率(F_d , $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$)。

$$F_d = a \times K^b \quad (1)$$

式中, 温差系数 $K = (\Delta T_M - \Delta T) / \Delta T$; ΔT_M 为液流速率

为0时的温度差(°C); ΔT 为某一时刻的瞬时温度差(°C); Granier原始公式系数 a 为0.011 9, 系数 b 为1.231。

本研究的室内茎段法实验中, 分别采用2 cm (TDP-20)和3 cm (TDP-30; 北京时域通科技有限公司, 北京)两种长度型号的TDP探针。在整树容器法实验中, 只采用3 cm长度的TDP探针(TDP-30, Dynamax, Houston, USA)测定液流速率。两个实验中采用的TDP-30探针来自不同生产厂家, 虽然其主要参数一致(加热丝电阻率、加热丝长度、加热电压、热电偶类型等), 但为避免探针其他设计方面(如探针内部填充导热胶的导热率等)可能存在的微小差异对研究结果的影响, 于2020年5月31日至6月6日设置了两个厂家探针的对比实验。具体设计为: 首先, 于林分I中选取6株胸径在11.27–16.01 cm的毛白杨, 在每株样树树干正北方向的1.1和1.3 m高处分别安装两个厂家的探针, 两组探针上下间距20 cm (经实测验证, 该间距不会造成两组探针间测定结果的相互干扰); 其次, 为避免安装高度不同对测定结果的影响, 于6月3日对两个厂家探针的安装位置进行调换。最终的测试结果(数据未展示)表明, 两个厂家探针测定的液流速率变化趋势具有较高的一致性($R^2 = 0.96-0.99$, $p < 0.001$)。此外, 虽然两种探针在个别时段内测出的液流速率数值存在微小差异, 但其主要是由探针安装位置的差异引起, 因为在6月3日对探针调换测定位置后, 出现高液流位置的液流速率仍较高(附录)。由此可见, 两个厂家的TDP-30探针具有基本一致的测定效果, 不会对本研究结果产生影响。

1.3 实验步骤

1.3.1 室内茎段法

实验于2021年10月18–25日进行。在林分I中选取7株林木, 伐倒后, 截取直径9–12 cm、长1.3–

表1 室内茎段法实验中各茎段及其液流测定处圆盘的基本信息

Table 1 Basic information on the stems and their discs where the sap flux density was measured in the stem-weighing method experiment

茎段编号 Stem number	直径 Diameter (cm)	安装探针类型 Sensor type	圆盘面积 Disc area (cm^2)	平均边材厚度 Average sapwood depth (cm)	具有导水能力的边材面积 Area of water conducting sapwood (cm^2)
1	9.80	TDP-20, TDP-30	72.7	1.2	32.5
2	10.50	TDP-20, TDP-30	86.1	0.9	25.4
3	10.20	TDP-20, TDP-30	87.2	1.5	43.8
4	10.91	TDP-20, TDP-30	97.6	1.9	54.8
5	11.20	TDP-20, TDP-30	103.3	1.2	38.9
6	12.00	TDP-20, TDP-30	111.9	1.1	36.6
7	11.80	TDP-30	106.8	0.8	25.0

1.4 m、通直且无枝条的茎段(表1)。然后将各茎段两端截面用湿润纱布包裹,并用保鲜膜密封,再用黑色塑料袋包裹,最后将茎段放入PVC管中保存以防止脱水。当天运输至北京林业大学森林培育实验室后,拆去PVC管及茎段两端保鲜膜和纱布,将茎段置于清水中浸泡24 h。

实验开始之前,为避免田间茎段截取和运输过程中导致的茎段导管栓塞,在水下使用手锯将茎段重新截取至1 m长,截取过程中保证两端截面平滑,截取后使用锋利刀片对截面进行仔细修整直至平滑,刮除多余木屑。之后,利用橡胶适配器和不同尺寸的变径管将重新截取后的茎段上端与真空抽提系统相连(图1)。为便于密封和保证水流只从木质部通过,利用小刀剥去茎段上与装置连接处的树皮,并用免钉胶填充粘合连接处,以防止漏气漏水。然后将茎段固定到提前组装好的不锈钢固定架上,茎段下端浸没在含有 $10\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ KCl}$ 和 $1\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}\text{ CaCl}_2$ 的脱气蒸馏水容器(容积28 L,直径35 cm,高度30 cm)中,容器置于电子天平上(精度0.01 g,量程55 kg;北京时域通科技有限公司,北京)。电子天平与数据采集器(i-logger,北京时域通科技有限公司,北京)连接,每分钟称量一次容器质量以获取茎段水流通量。

茎段安装好后,除茎段7外,其余所有茎段均在茎段中间位置安装一套TDP-20探针,并在与其呈

90° 夹角的同一高度处安装一套TDP-20探针。对于茎段7,则在茎段中间部位的同一高度处每隔 90° 安装一套TDP-30探针,共3套。探针安装时,先剥去安装位置处的树皮,然后利用电钻进行打孔,并在对探针涂抹导热硅脂后将其装入钻孔,并用橡皮泥包裹探针基部以起到隔热效果。所有探针安装调试完毕后,在探针周围包裹泡沫,以进一步避免外界温度对测量数值的影响。实验期间,室内温度保持在 $20\text{--}25\text{ }^\circ\text{C}$ 之间。TDP探针的 ΔT 每10 s自动测量一次,每分钟计算一次平均值并储存在数据采集器内。所有设备安装完毕后,为尽可能减小导管栓塞的影响,先以 -70 kPa 压力对茎段进行冲洗,直至称量天平读数稳定(即水流通量稳定),而后开始正式实验。实验过程中,共设置7个压力强度,分别为 -15 、 -20 、 -30 、 -40 、 -50 、 -60 和 -70 kPa ,并以 -15 kPa 为初始压力,然后逐级加压;每个压力维持1 h,以测定该压力下的茎段水流通量。由于利用TDP探针测定液流速率需要获取0液流条件下的最大温度差值(ΔT_M),所以每个茎段完成所有压力强度下的测定后,将压力调至0并维持1–2 h以针对每个茎段上的每套探针获取其 ΔT_M 。

称质量法测定的液流速率($F_w, \text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$)真实值利用公式(2)计算:

$$F_w = \frac{F}{A_s} \quad (2)$$

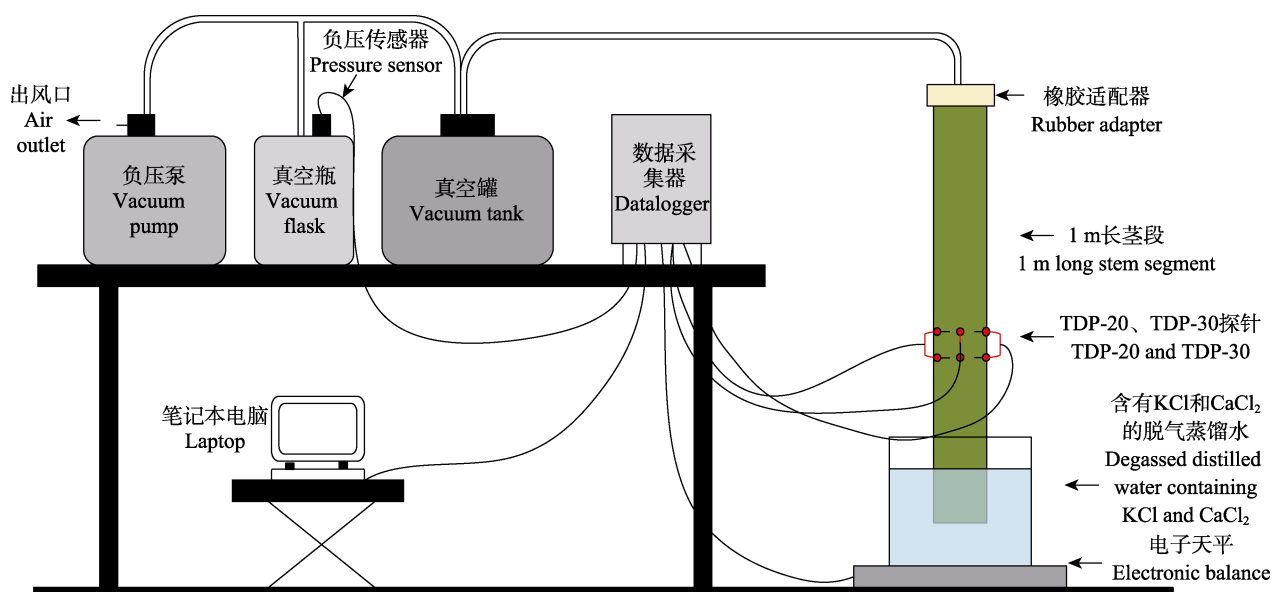


图1 室内茎段法装置示意图。

Fig. 1 Schematic diagram of the laboratory device used for the stem-weighing method.

式中, F 为通过称质量得到的容器(图1)单位时间内的水分减少量($\text{g}\cdot\text{s}^{-1}$); A_s 为茎段导水边材的面积(cm^2)。

根据阿基米德原理, 浸入水中的茎段受到一个浮力(会增加容器+水的称质量值), 其大小等于茎段所排开的水量, 由于实验过程中容器内的水位在变化, 因此, 需要利用公式(3)校正由浮力引起的阿基米德误差。

$$F = \frac{M_{t1} - M_{t2} + C}{t_2 - t_1} \quad (3)$$

茎段浸没水中造成的排水误差修正值 (C , g)利用公式(4)计算:

$$C = \frac{M_{t1} - M_{t2}}{a_s + a_w} \times a_s \quad (4)$$

式中, $t_2 - t_1$ 为称质量测量周期(s); M_{t1} 和 M_{t2} 为不同时刻的容器与水的质量之和(g); a_s 为浸泡在水中的茎段的横截面面积(含树皮) (cm^2); a_w 为容器内的水面表面积(cm^2)。

为获得具有导水能力的边材面积, 液流测定实验结束后, 使用0.5%浓度的番红染色液在 -50 kPa压力下对茎段染色24 h, 并用手锯切下探针安装处的圆盘。然后用Epson扫描仪(Epson perfection V750 Pro; 爱普生中国有限公司, 北京)在600 dpi下扫描圆盘表面, 并使用ImageJ软件获取圆盘上被染色区域的面积, 该面积即为具有导水能力的边材面积(图2)。各茎段的平均边材厚度和具有导水能力的边材面积见表1。另外, 针对每个茎段在探针安装位置处截取另一组圆盘, 并在每个圆盘的4个方位切除4块被染色的导水边材样品。之后, 对各样品称鲜质量(m_1/g), 并用排水法获取其体积(v/cm^3), 然后放入烘箱中在 75 °C下烘干至恒质量(m_2/g)。利用 m_2/v 和 $(m_1 - m_2)/v$ 计算得到导水边材的密度($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$)和体积含水率($\text{cm}^{-3}\cdot\text{cm}^{-3}$)。导水边材中探针长度所占比例利用导水边材厚度/探针长度计算得到。



图2 毛白杨不同茎段染色后的横截面。图中红色区域为导水边材。

Fig. 2 Cross-section of different stem segments after dyeing of *Populus tomentosa*. The red area in the cross sections indicates the water-conducting sapwood.

1.3.2 整树容器法

实验于2009年9月23–24日进行。在林分II中部选取一株树高12.2 m、胸径8.42 cm的样树, 先于树干南向1.3 m高处安装TDP-30探针, 待测量稳定后, 于9月23日黎明前从基部处锯断样树, 迅速移入盛有足量水的塑料桶(距离样树40 cm左右), 并用塑料布包裹桶口防止水分蒸发。之后, 用记号笔标记桶中的水面位置, 并用一根直径约2 cm的透明塑料管向桶内定量加水至该位置。记录加水量的间隔在23日白天为20 min, 在夜间为1–2 h, 在24日为30 min。林木蒸腾量通过加水量和两次加水时间间隔计算得到, 进一步除以边材面积(计算公式见李广德等(2016))得到液流速率真实值。同时, 也利用Granier原始公式(公式(1))计算TDP-30探针测定的样树液流速率。整树容器法和TDP-30获取的液流速率的对比结果见李广德等(2014), 本研究中只利用该实验数据校正Grainer原始公式, 以及验证茎段法和其他研究中得到的毛白杨液流校正公式的适用性。

1.4 数据处理

在室内茎段法实验中, 由于高负压下探针测得的液流速率趋势异常, 为保证结果的准确性, 仅选用 -15 – -30 kPa压力范围内的正常数据进行分析。为排除变压时探针测定结果的滞后效应, 数据分析时舍弃每个压力下所获的前15 min数据。整树容器法实验中也存在相似的滞后效应, 因此只选取实验开始约3 h后的白天数据(9月23日10:40–19:00、24日6:00–19:00)用于分析; 另外, 液流速率真实值在9月24日22:10–23:10之间基本为0, 而此时TDP探针测定的温差也达到2天内的最大值, 故将该时段内的温差数据作为 ΔT_M 进行液流速率计算。

因茎段7未安装TDP-20探针, 所以仅选用茎段1–6的数据分析TDP-20探针的测定误差, 但对于TDP-30探针, 则将7个茎段的数据全部用于分析。

在校正Granier原始公式时(只针对TDP-30), 利

用林分I中5个茎段(茎段1-4和6)和林分II中1株样树的数据,采用幂函数拟合液流速率真实值和TDP探针测得的 K 间的回归关系,分别得到茎段法和整树容器法条件下液流计算公式的校正系数。为在不同条件下分析本研究和其他研究(马玉洁等, 2020 ($a = 0.0135$, $b = 0.695$); Xie & Wan, 2018 ($a = 0.02$, $b = 1.29$))得到的校正公式的精度,使用茎段5和7以及整树容器法的数据对各校正公式进行验证。由于马玉洁等(2020)、Xie和Wan (2018)的校正公式分别是在蒸渗仪法和正压驱动的室内茎段法条件下得到的,所以其公式与本研究的公式代表了4类校正方法的结果,即茎段法(正压)、茎段法(负压)、整树容器法和蒸渗仪法。各校正公式的预测精度采用相对平均绝对误差(RMAE) (公式(5))和均方根误差(RMSE) (公式(6))进行评估。此外,针对林分I的7个茎段以及茎段7的3个方位又分别单独拟合校正公式,以分析校正系数在不同林木个体间和同一林木不同茎干方位间是否存在显著变异。利用 F 检验分析不同校正公式间以及不同校正公式与Grainer原始公式间系数的差异显著性。此外,利用6个茎段(茎段6的部分数据未获取,故未用于分析)的校正结果,采用线性或非线性回归分析校正系数与边材密度、边材体积含水率以及导水边材中探针长度所占比例的关系。

$$\text{RMAE} = \frac{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N |O_i - P_i|}{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N O_i} \times 100\% \quad (5)$$

$$\text{RMSE} = \left[\frac{\sum_{i=1}^N (P_i - O_i)^2}{N} \right]^{0.5} \quad (6)$$

式中, N 代表数据点总数; P_i 和 O_i 分别为第 i 个计算数据和实测数据。

最后,为对比上述4类校正公式和Grainer原始公式用于计算大田自然生长状态下毛白杨液流速率的差异,选用2021年林分I中尺寸差异较大的7株林木(胸径7.9–18.2 cm)的10天(6月1–10日)数据进行分析。采用单因素方差分析判断不同公式计算结果的差异显著性($p < 0.05$),然后利用Turkey检验进行多重比较($p < 0.05$)。

本研究中的所有数据整理和计算均在Excel

2021中完成,数据分析及制图均在Origin 2022中完成。

2 结果

2.1 液流速率的Granier原始公式估算值与室内茎段法实测值比较

对于所有茎段,在-15– -30 kPa的压力范围下,室内茎段法测得的液流速率真实值在0.002–0.035 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,而利用Grainer原始公式计算的液流速率范围为0.002–0.010 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ (TDP-20) (图3A)和0.001–0.010 $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ (TDP-30) (图3B)。虽然TDP测定值与液流速率真实值之间呈极显著的线性正相关关系(图3),但TDP测定值明显低于实测值。由此表明,在所有茎段上采用Grainer原始公式计算的液流速率均存在一定程度的低估,且低估程度因探针型号和茎段而异。其中, TDP-20的低估比例最高超过80%,而TDP-30的低估程度最高达到65%,二者的液流速率平均低估比例分别为61.4% (TDP-20)和52.3% (TDP-30),即TDP-20的低估程度高于TDP-30。此外,从图4还可看出,两种型号探针均存在液流速率越大低估程度非线性越高的现象。由此表明,Grainer原始公式计算的液流速率虽然与真实值的相关程度较高,但误差较大,因此有必要对其进行校正。

2.2 Granier原始公式的校正

拟合液流速率真实值与 K 之间的回归关系,得到室内茎段法条件下的校正公式 $F_d = 0.0362K^{1.870}$ (图5A),即公式(1)中系数 a 和 b 的校正值分别为0.036和1.870,二者与Grainer原始公式系数值均存在显著差异。同理,得到整树容器法下的校正公式 $F_d = 0.0105K^{0.979}$ (图5B),该公式中系数 a 和 b 的数值与Grainer原始系数值也存在显著差异。

针对茎段7不同方位得到的液流速率校正公式见图6。分析发现,各方位的系数 a 和 b 均与Grainer原始公式系数间存在显著差异(除了方位3的系数 b),而且校正系数在不同茎干方位间也存在很大变化,尤其是系数 a (最大相差54倍)。与此相似,校正系数在不同茎段间也存在较大变异,且系数 a (0.0312–1.679)的变异系数达到1.33,明显高于系数 b (1.355–1.744; 变异系数0.10)。

2.3 校正系数与不同因子的关系

线性回归分析结果显示,Grainer原始公式校正

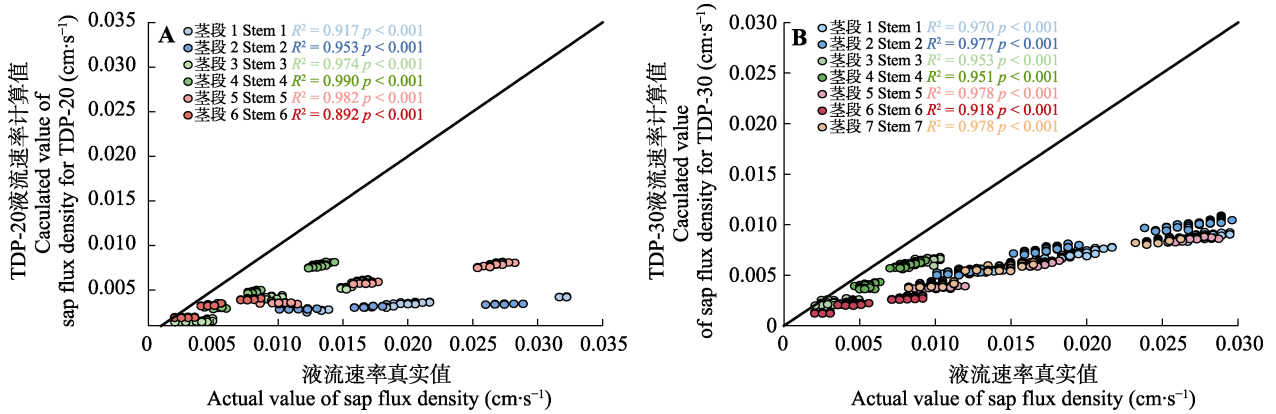


图3 Granier原始公式液流速率计算值与室内茎段法液流速率真实值对比。不同颜色 R^2 和 p 值代表对应颜色茎段的线性回归结果。

Fig. 3 Comparison between the calculated sap flux density by Granier's original equation and the actual sap flux density measured with the stem-weighing method. R^2 and p values represent the linear regression results of stems with data points having corresponding color.

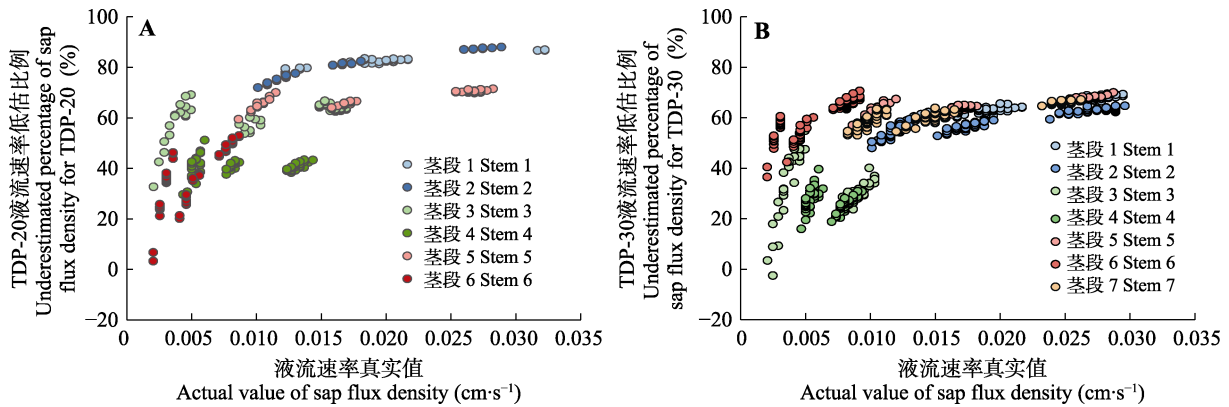


图4 Granier原始公式液流速率估算值较室内茎段法真实值的低估程度。

Fig. 4 Degree of underestimation for sap flux density predicted with Granier's original equation and compared with the actual value measured by the stem-weighing method.

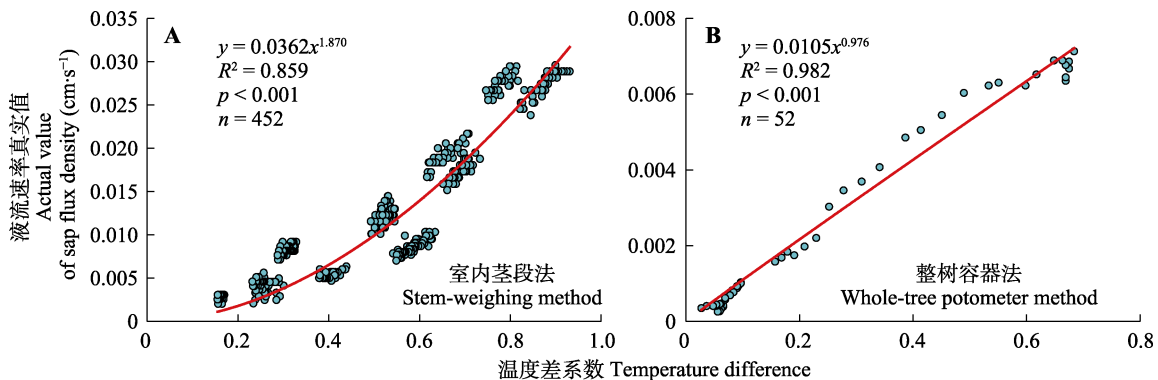


图5 不同方法下建立的毛白杨液流速率计算校正公式。

Fig. 5 Calibrated equations for estimating sap flux density of *Populus tomentosa* using different methods.

系数 a 和 b 的变化与边材密度($p = 0.785, 0.792$)和边材体积含水率($p = 0.341, 0.230$)均无显著相关关系。但系数 a 和 b 均和导水边材中探针长度所占比例呈显

著的非线性负相关关系(图7), 即越高比例的探针位于导水边材内(导水边材越厚), 则两个系数的数值越小。

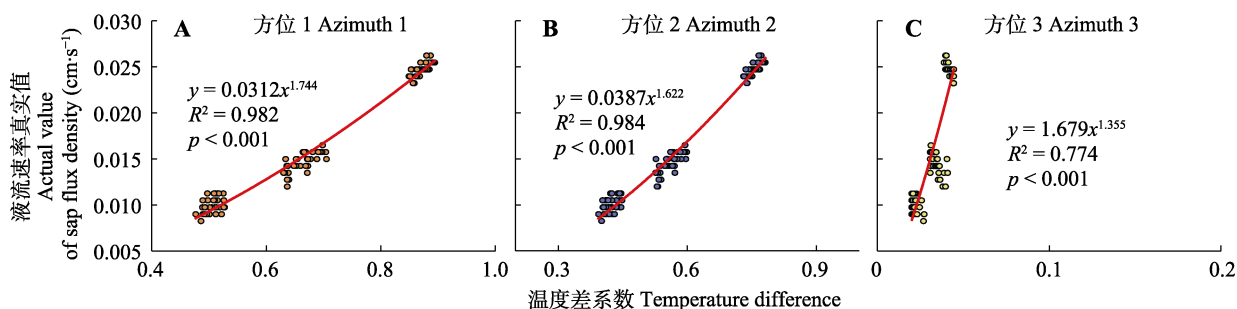


图6 针对茎干不同方位建立的毛白杨液流速率校正公式。
 Fig. 6 Calibrated equations for estimating sap flux density of *Populus tomentosa* for different stem azimuth.

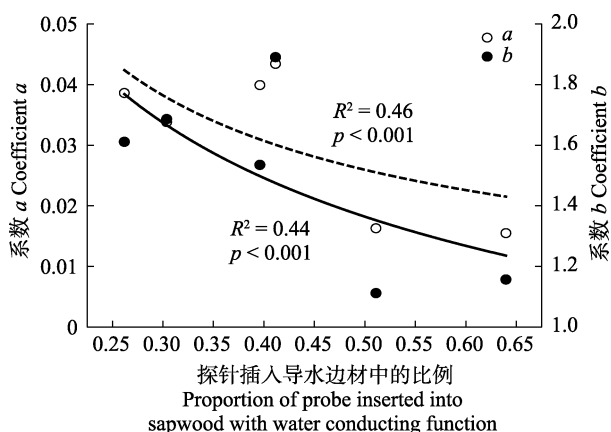


图7 Granier原始公式校正系数与导水边材中探针长度所占比例的关系。
 Fig. 7 Relationship between the calibrated parameters of Granier's original equation and the proportion of probe inserted into water-conducting sapwood.

2.4 液流速率校正公式的验证

采用茎段法数据验证的情况下(图8), 茎段法校正公式计算的液流速率与真实值相对最为吻合。然

而, Grainer原始公式和整树容器法校正公式的计算值均明显低于真实值, 由此可见: 1)茎段法校正公式的精度相比Granier原始公式有明显提高; 2)整树容器法校正公式仍存在较大的液流估算偏差。此外, 马玉洁等(2020)、Xie和Wan (2018)校正公式的计算结果也与真实值有较大差异, 但偏差程度整体高于茎段法校正公式而低于整树容器法校正公式与Granier原始公式(图8)。

利用整树容器法数据进一步验证(图9), 发现Granier原始公式的计算结果落在1:1线附近, 表明其与真实值非常接近。当液流速率小于约0.004 cm·s⁻¹时, 茎段法、Xie和Wan (2018)的校正公式的计算结果非常精确, 但当液流速率继续升高后, 两个校正公式的估算偏差逐渐非线性增大(图9)。相比而言, 马玉洁等(2020)的校正公式在不同液流速率下均存在高估的情况, 但高估程度并未出现随液流速率增大而明显升高的现象(图9)。平均而言,

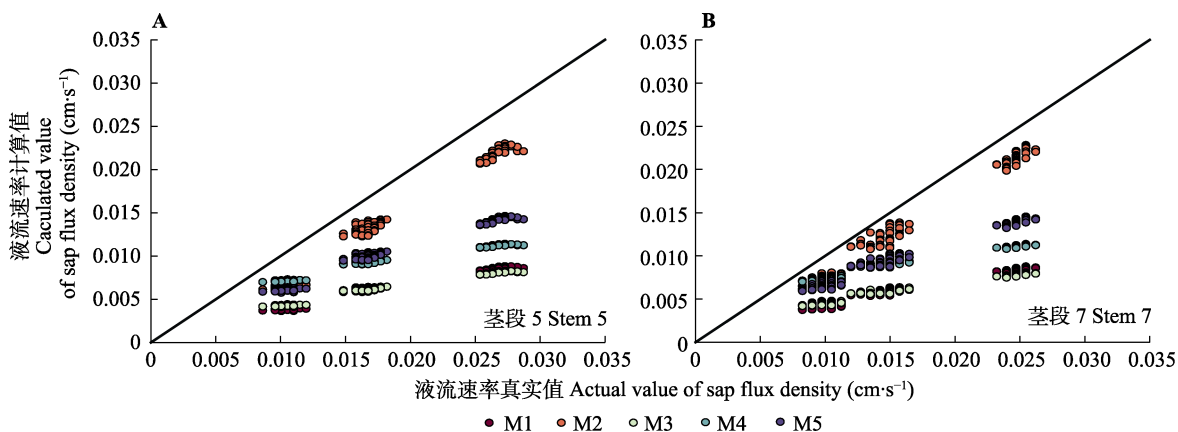


图8 利用室内茎段法实验数据验证Granier原始公式和不同的毛白杨校正公式。M1, Granier原始公式; M2, 茎段法校正公式; M3, 整树容器法校正公式; M4, 马玉洁等(2020)校正公式; M5, Xie和Wan (2018)校正公式。
 Fig. 8 Verification of Granier's original equation and other calibrated equations of *Populus tomentosa* using the data of the stem-weighting method. M1, Granier's original equation; M2, calibrated equation of stem-weighting method; the Aqua points represent M3, calibrated equation of whole-tree potometer method; M4, calibrated equation of Ma et al. (2020) ; M5, calibrated equation of Xie & Wan (2018).

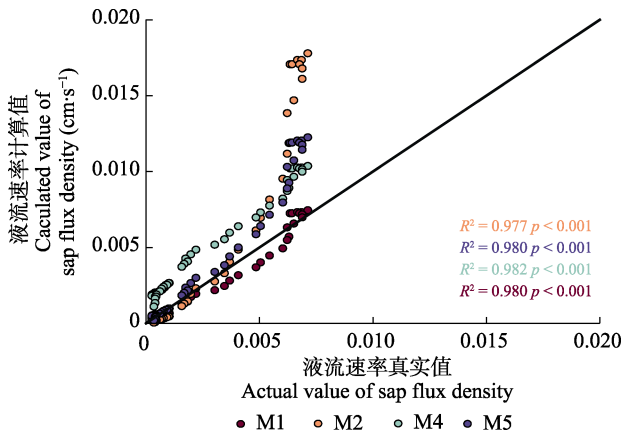


图9 利用整树容器法数据验证Granier原始公式和不同的毛白杨液流速率校正公式。M1, Granier原始公式; M2, 茎段法校正公式; M3, 整树容器法校正公式; M4, 马玉洁等(2020)校正公式; M5, Xie和Wan (2018)校正公式。

Fig. 9 Verification of Granier's original equation and other calibrated equations of *Populus tomentosa* using the data of the whole-tree potometer method. M1, Granier's original equation; M2, calibrated equation of stem-weighing method; the Aqua points represent M3, calibrated equation of whole-tree potometer method; M4, calibrated equation of Ma *et al.* (2020); M5, calibrated equation of Xie & Wan (2018).

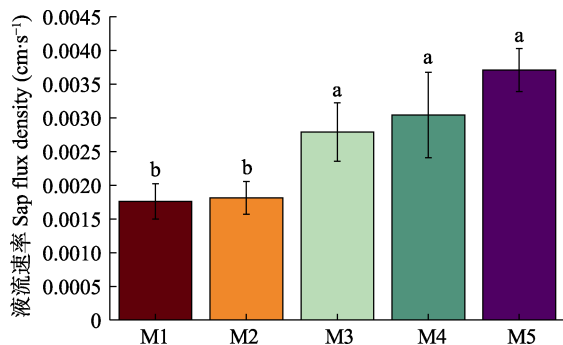


图10 Granier原始公式和其他校正公式估算的大田栽植的毛白杨液流速率对比。图中不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$), 检验方法为Turkey检验。M1, Granier原始公式; M2, 茎段法校正公式; M3, 整树容器法校正公式; M4, 马玉洁等(2020)校正公式; M5, Xie和Wan (2018)校正公式。

Fig. 10 Comparison of sap flux density predicted with Granier's original equation and other calibrated equations for field grown *Populus tomentosa*. Different lowercase letters indicate a significant difference at $p < 0.05$, according to Tukey's test. M1, Granier's original equation; M2, calibrated equation of stem-weighing method; the Aqua points represent M3, calibrated equation of whole-tree potometer method; M4, calibrated equation of Ma *et al.* (2020); M5, calibrated equation of Xie & Wan (2018).

Granier原始公式、茎段法校正公式、马玉洁等(2020)及Xie和Wan (2018)的校正公式计算结果的RMAE分别为10%、92%、78%和49%, RMSE分别为0.000 5、0.004 5、0.002 2和0.002 3 $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

2.5 不同液流速率校正公式的应用结果对比

由图10可以看出, 在应用于自然生长状态下的林木时, 不同公式的计算结果差异非常大。与Granier原始公式相比, 整树容器法校正公式的结果没有显著变化, 但其他校正公式的计算值均有显著提高, 尤其是马玉洁等(2020)的校正公式计算的平均液流速率较Granier原始公式高出111%。

3 讨论

3.1 TDP探针的测定误差

众多研究表明, 使用TDP探针测定液流会受多种误差源的影响, 如液流速率的径向变异、周向变异等(Flo *et al.*, 2019; Rafael *et al.*, 2021)。其中, 直接将Granier原始公式用于TDP探针测定数据的计算也是重要的误差源(Bush *et al.*, 2010; Dix & Aubrey, 2021b; 马长明等, 2021)。因此, 国内外针对不同树种开展了大量工作以评估Granier原始公式的估算误差。如前文所述, 虽然有些研究支持Granier原始公式能较准确地估算林木液流速率(Lu *et al.*, 2002; MuCulloh *et al.*, 2007; Bush *et al.*, 2010), 但大多研究发现使用Granier原始公式会明显低估液流速率, 其低估程度可达到6%–90% (Taneda & Sperry, 2008; Bush *et al.*, 2010; Steppe *et al.*, 2010; 马玉洁等, 2020; 马长明等, 2021)。与后者结果一致, 本研究茎段法数据表明, Granier原始公式也会大幅低估毛白杨液流速率(61.4% (TDP-20)、52.3% (TDP-30)), 其低估比例与前人结果一致。然而, 出乎意料的是, 在整树容器法实验中, Granier原始公式计算的液流速率平均值与真实值非常接近, 仅低估8.0%。由此可见, 验证方法的不同会对Granier原始公式精度的评估产生明显影响。此外, 该发现也表明, 采用茎段法验证时, 有可能会夸大Granier原始公式的估算误差。

针对不同树种评估不同型号探针的测定误差, 能为最佳探针型号的选取提供重要信息。本研究中, TDP-20探针测定结果对液流速率的低估程度大于TDP-30 (图3)。该现象在前人研究中也有发现, 如Fuchs等(2017)观察到较短(12 mm) TDP探针测得的不同树种液流速率的偏差高于较长(20和24 mm)探针, 并认为该现象是由于较短探针的加热功率较低导致了其测定的 ΔT_M 更小。然而, 这种原因并不能解释本研究结果, 因为尽管本研究使用的TDP-20探

针的加热功率(0.11 W)低于TDP-30探针(0.18 W),但两种探针的实测 ΔT_M 非常接近(TDP-20: 8.9 °C; TDP-30: 8.6 °C)。众多研究发现,液流速率从边材外部到内部会逐渐减小(Clearwater *et al.*, 1999; Link *et al.*, 2020),因此,TDP-20测定位置处(更靠边材外部)的液流速率较高可能是造成其测定偏差更大的原因。该推测也可被TDP测定误差与液流速率间的非线性正相关关系所证实(图4)。

Grainer原始公式的估算偏差会随着液流速率的改变而变化,但其变化趋势在不同树种上并不一致。已有的研究表明,对于不同树种,随着液流速率增加,这种偏差程度存在增加、下降、先降后增以及变化不大等几种趋势(Fuchs *et al.*, 2017; Steppe *et al.*, 2010; Xie & Wan, 2018; 马玉洁等, 2020; 马长明等, 2021)。与大多研究结果相一致,本研究茎段法实验中,Granier原始公式的估算偏差随液流速率的增加而非线性增大,且这种现象在不同型号探针上均有出现(图4)。产生该现象的原因可能与本研究中探针的一部分插入了不导水边材或心材有关(图3; 表1)。具体而言,由于TDP测定的液流速率近似于整个探针长度范围内的平均液流速率,因此,当导水边材中的液流速率越高,其和不导水边材或心材中的液流速率(0 cm^{-1})差异会越大(即液流速率径向变异越大),进而导致测得的整个探针长度上的平均液流速率与导水边材液流速率间的差异也逐渐增大,最终造成液流速率测定值的偏差程度会随着真实液流速率的增大而增大。这种“较大液流速率径向变异会造成较大液流测定误差的现象”在很多其他研究中也发现(Taneda & Sperry, 2008; Bush *et al.*, 2010; Xie & Wan, 2018)。

当探针的一部分插入心材或不导水边材时,为减小测量误差,Clearwater等(1999)曾针对Granier型热扩散探针(2 cm长,探针间距10 cm)提出了 ΔT 的校准公式,并得到广泛应用(Bush *et al.*, 2010; Peters *et al.*, 2018; Niu *et al.*, 2022)。由于本研究所选用茎段的导水边材厚度小于TDP探针长度(图2),所以也曾尝试利用该公式对 ΔT 进行校正。但却发现其只适用于TDP-20探针,而对于TDP-30探针,由于导水边材的厚度与探针长度相差过大(表1),所以得到的 ΔT 校准数据常出现负值或过小的情况。该情况在导水边材厚度明显小于探针长度的其他树种上也有发现(Bush *et al.*, 2010)。因此,为保持统一,我们在最

终的液流速率计算中均未对 ΔT 进行校准。此外,温差数据校准的失败也表明,Clearwater等(1999)的校准公式并不适用于所有型号的TDP探针,因此今后有必要对其进行进一步优化。

3.2 液流速率校正公式的适用性

不同校正方法得到的Granier原始公式的校正结果是否一致,是目前液流研究领域亟待解决的重要科学问题(Dix & Aubrey, 2021b)。Dix和Aubrey(2021a)证实了整树容器法与正压驱动的室内茎段法的校正结果存在明显差异。而本研究对此做了进一步补充,证实了即使在负压驱动下,室内茎段法的校正结果与整树容器法仍有较大差别。然而,由于这两种方法的实验材料均与自然生长状态下的林木不完全相符,所以哪种方法得到的校正公式在大田实际应用中更加准确,目前还无法判断。解决该问题的唯一方法是:首先利用蒸渗仪法获取自然生长状态下林木的蒸腾量,然后用其验证茎段法和整树容器法校正公式的精度。然而,可能受限于实验条件,目前尚未有学者对此开展研究。虽然马长明等(2021)利用大型蒸渗仪验证了室内茎段法(正压)校正公式的精度较Granier原始公式有很大提高(低估程度从-74.3%降至-15.8%),但遗憾的是,其结果并不能回答室内茎段法与整树容器法的校正结果孰优孰劣。

通过整合已有文献的数据,获取到41个树种(含散孔材、环孔材、管胞材树种以及竹子)的液流公式校准系数(数据未展示)。分析发现,Granier公式中的系数 a (0.007-5.810)和 b (0.428-2.952)在不同树种间存在非常大的变异,尤其是系数 a 的最大值与最小值相差高达829倍,而对于系数 b 这种差异也达到5.9倍。该结果与本研究观察到的系数 a 和 b 的相对变异程度相一致(图6)。由此表明,Granier原始公式不可能适用于所有树种,而且也不可能针对所有树种获取通用的液流公式系数。本研究在两种方法下得到的校正系数值(图5)虽然差异很大,但均位于其他研究得到的相应系数值范围内,且整树容器法校正系数值更接近于Granier原始公式。此外,本研究结果还表明,同一树种的不同林木个体(不同茎段)间以及同一林木茎干的不同方位间的校正系数都存在明显差异,这与在其他树种上的发现(Fuchs *et al.*, 2017)相一致。

系数 a 和 b (公式(1))是液流速率真实值(实测值)

与温差系数 K 两个变量间回归方程的拟合系数。所以,任何影响液流实测值(影响变量为:流出或流入茎干的水的质量变化、导水边材面积)和 K (ΔT_M 、 ΔT)的变量均会对校正结果产生影响。其中的导水边材面积和 ΔT ,是在实验中容易受到影响或在不同树种以及不同林木个体间变化较大的变量。因此,现有研究中发现的各影响因素对校正系数的作用机制几乎均是:对导水边材面积和 ΔT 产生了影响。例如,与整树容器法相比,以正压驱动水流的茎段法会高估导水边材面积,从而造成液流速率实测值偏低而影响校正结果(Sun *et al.*, 2012; Dix & Aubrey, 2021a);同一茎干不同方位会因导水边材厚度变化(图2)(Taneda & Sperry, 2008; Bush *et al.*, 2010)、不同树种或同一树种的不同个体会因木材解剖结构(导管直径、密度、分布)差异而影响探针临域的热量传输(Xie & Wan, 2018),进而使 ΔT 动态发生改变而影响校正结果。在Granier公式系数存在巨大变异且目前难以为所有树种找到通用系数的现状下,众多因素能对液流公式系数 a 和 b 产生影响的现象恰恰给予我们一种新的启示:能否锁定系数 a 和 b 的几个主要影响因子,并尝试建立 a 、 b 与这些影响因子间的定量关系,然后在实际应用中通过对这些影响因子的数值进行测定,进而基于建立的定量关系去预测不同树种或林木个体的特定液流公式系数值?本研究中发现的系数 a 、 b 与导水边材中探针长度所占比例的定量关系(图7),可为该思路提供一定的理论依据。

利用TDP探针测定液流速率时,校正Granier原始公式的必要性和重要性虽然众所周知,但现实中进行公式校正或应用其他研究校正系数的则非常少(Dix & Aubrey, 2021b)。首先,该现象反映出液流公式校正工作的难度非常大。其次,也反映出学者们可能认为自己或他人研究中得到的校正公式的适用性有限,因为目前还很不清楚立地条件、树干直径、林分结构等众多生物和非生物因素以及不同校正方法会对校正系数产生什么样的影响(刘庆新等, 2013; Fuchs *et al.*, 2017; Dix & Aubrey, 2021b; 马长明等, 2021)。事实上,本研究或/和其他研究的结果都表明:1)同一方法(室内茎段法或整树容器法)得到的校正系数,在该方法条件下的适用性很好,但用于其他方法条件下的液流速率计算时常存在较大偏差(图8,

图9; 赵秀华等, 2015; Dix & Aubrey, 2021a; 马长明等, 2021); 2)其他研究中得到的某一树种的校正系数未必在其他地点的同一树种上也适用,如马玉洁等(2020)、Xie和Wan (2018)的毛白杨校正公式在预测本研究中毛白杨的液流速率时也存在较大误差(图8, 图9); 3)现有研究中得到的校正公式的精度还缺少严格论证,如前文所述,通过室内茎段法和整树容器法得到的校正公式大多没有在自然生长生态下的林木上进行过验证和修正,或者即使采用蒸渗仪法验证了校正公式的适用性,其验证数据和校准数据也来自相同的林木个体。

4 结论

利用热扩散法测定林木液流速率时,虽然可能有必要对Granier原始公式进行校正,但不同校正方法以及不同研究中得到的同一树种的校正结果相差甚大,且相关校正公式的应用效果也存在巨大差异,表明现有的液流校正公式具有很大的局限性。因此,亟需设计一种更加合理的校正方法和策略,以突破利用热扩散法和其他基于热技术的方法实现林木耗水精准估算的技术瓶颈。对于毛白杨,本研究还未找到充足的证据以支撑“在估算大田自然生长状态下毛白杨的液流速率时,有必要改用液流速率校正公式”的观点,尤其是考虑到整树容器法(被誉为测量植物耗水的最经典方法)校正公式对大田栽植的毛白杨的液流速率估算结果与Granier原始公式并无显著差异。因此,建议今后继续对毛白杨沿用Granier原始公式。本研究结果可为林木和林分耗水的精准估算提供全新思路和方法借鉴。

参考文献

- Borja I, Světlík J, Nadezhdin V, Čermák J, Rosner S, Nadezhdina N (2016). Sap flux—A real time assessment of health status in Norway spruce. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 31, 450-457.
- Burgess SSO, Adams MA, Turner NC, Beverly CR, Ong CK, Khan AAH, Bleby TM (2001). An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology*, 21, 589-598.
- Bush SE, Hultine KR, Sperry JS, Ehleringer JR (2010). Calibration of thermal dissipation sap flow probes for ring- and diffuse-porous trees. *Tree Physiology*, 30, 1545-1554.
- Clearwater MJ, Meinzer FC, Andrade JL, Goldstein G, Holbrook NM (1999). Potential errors in measurement of nonu-

- niform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiology*, 19, 681-687.
- Dix MJ, Aubrey DP (2021a). Calibration approach and range of observed sap flow influences transpiration estimates from thermal dissipation sensors. *Agricultural and Forest Meteorology*, 307, 108534. DOI: 10.1016/j.agrformet.2021.108534.
- Dix MJ, Aubrey DP (2021b). Recalibrating best practices, challenges, and limitations of estimating tree transpiration via sap flow. *Current Forestry Reports*, 7, 31-37.
- FAO (2020). *Global Forest Resources Assessment 2020: Main Report*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Flo V, Martinez-Vilalta J, Steppe K, Schuldt B, Poyatos R (2019). A synthesis of bias and uncertainty in sap flow methods. *Agricultural and Forest Meteorology*, 271, 362-374.
- Fricke W (2019). Night-time transpiration—Favouring growth? *Trends in Plant Science*, 24, 311-317.
- Fuchs S, Leuschner C, Link R, Coners H, Schuldt B (2017). Calibration and comparison of thermal dissipation, heat ratio and heat field deformation sap flow probes for diffuse-porous trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 244-245, 151-161.
- Granier A (1985). A new method of sap flow measurement in tree stems. *Annales des Sciences Forestières*, 42, 193-200.
- Green S, Clothier B, Jardine B (2003). Theory and practical application of heat pulse to measure sap flow. *Agronomy Journal*, 95, 1371-1379.
- Iqbal S, Zha TS, Jia X, Hayat M, Qian D, Bourque CPA, Tian Y, Bai YJ, Liu P, Yang RZ, Khan A (2021). Interannual variation in sap flow response in three xeric shrub species to periodic drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 297, 108276. DOI: 10.1016/j.agrformet.2020.108276.
- Jasechko S, Sharp ZD, Gibson JJ, Birks SJ, Yi Y, Fawcett PJ (2013). Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. *Nature*, 496, 347-350.
- Komatsu H, Shinohara Y, Nogata M, Tsuruta K, Otsuki K (2013). Changes in canopy transpiration due to thinning of a *Cryptomeria japonica* plantation. *Hydrological Research Letters*, 7, 60-65.
- Köstner BMM, Schulze ED, Kelliher FM, Hollinger DY, Byers JN, Hunt JE, McSeveny TM, Meserth R, Weir PL (1992). Transpiration and canopy conductance in a pristine broad-leaved forest of *Nothofagus*: an analysis of xylem sap flow and eddy correlation measurements. *Oecologia*, 91, 350-359.
- Li DD, Liu JQ, Verhoef A, Xi BY, Hernandez-Santana V (2021). Understanding the relationship between biomass production and water use of *Populus tomentosa* trees throughout an entire short-rotation. *Agricultural Water Management*, 246, 106710. DOI: 10.1016/j.agrformet.2020.106710.
- Li GD, Fu FZ, Xi BY, Wang Y, Jia LM (2016). Study of transpiration and water consumption of triploid *Populus tomentosa* at individual tree and stand scales by using thermal dissipation technology. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 2945-2953. [李广德, 富丰珍, 席本野, 王烨, 贾黎明 (2016). 基于热扩散技术的三倍体毛白杨单木及林分蒸腾耗水研究. *生态学报*, 36, 2945-2953.]
- Li GD, Jia LM, Fu FZ (2014). Comparison on the whole-tree water use of hybrid triploid of Chinese white poplar between the whole tree potometer and thermal dissipation probe. *China Forestry Science and Technology*, 28(5), 41-44. [李广德, 贾黎明, 富丰珍 (2014). 不同方法测定三倍体毛白杨整树蒸腾的比较. *林业科技开发*, 28(5), 41-44.]
- Link RM, Fuchs S, Arias Aguilar D, Leuschner C, Castillo Ugalde M, Valverde Otarola JC, Schuldt B (2020). Tree height predicts the shape of radial sap flow profiles of Costa-Rican tropical dry forest tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 287, 107913. DOI: 10.1016/j.agrformet.2020.107913.
- Liu JQ, Li DD, Fernández JE, Coleman M, Hu W, Di N, Zou SY, Liu Y, Xi BY, Clothier B (2022). Variations in water-balance components and carbon stocks in poplar plantations with differing water inputs over a whole rotation: implications for sustainable forest management under climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 320, 108958. DOI: 10.1016/j.agrformet.2022.108958.
- Liu QX, Meng P, Zhang JS, Gao J, Sun SJ, Ren YF (2013). Calibration coefficients of Granier original formula based on sap flow of *Platyclusus orientalis*. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 1944-1951. [刘庆新, 孟平, 张劲松, 高峻, 孙守家, 任迎丰 (2013). 基于侧柏液流的测定对Granier原始公式系数进行校正. *生态学报*, 33, 1944-1951.]
- Lu P, Woo KC, Liu ZT (2002). Estimation of whole-plant transpiration of bananas using sap flow measurements. *Journal of Experimental Botany*, 53, 1771-1779.
- Ma CM, Zhang HH, Han Y, Meng QX, Zhang JS, Ma YJ (2021). Error and correction formula of Granier's original formula to calculate the stem sap flux density of clone 107 poplar. *Scientia Silvae Sinicae*, 57(3), 161-169. [马长明, 张含含, 韩煜, 孟庆星, 张劲松, 马玉洁 (2021). Granier原始公式测算107杨树树干液流通量密度的误差及校正公式. *林业科学*, 57(3), 161-169.]
- Ma YJ, Wu PF, Wang X, Zhang JS, Yin CJ, Ma CM (2020). Adaptability of Granier empirical formula in sap flow measurement of *Populus tomentosa* based on whole tree weighing method. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 31, 1518-1524. [马玉洁, 武鹏飞, 王晓, 张劲松, 尹昌君, 马长明 (2020). 基于整树称重法的Granier经验公式对毛白杨树树干液流测定的适用性. *应用生态学报*, 31, 1518-1524.]

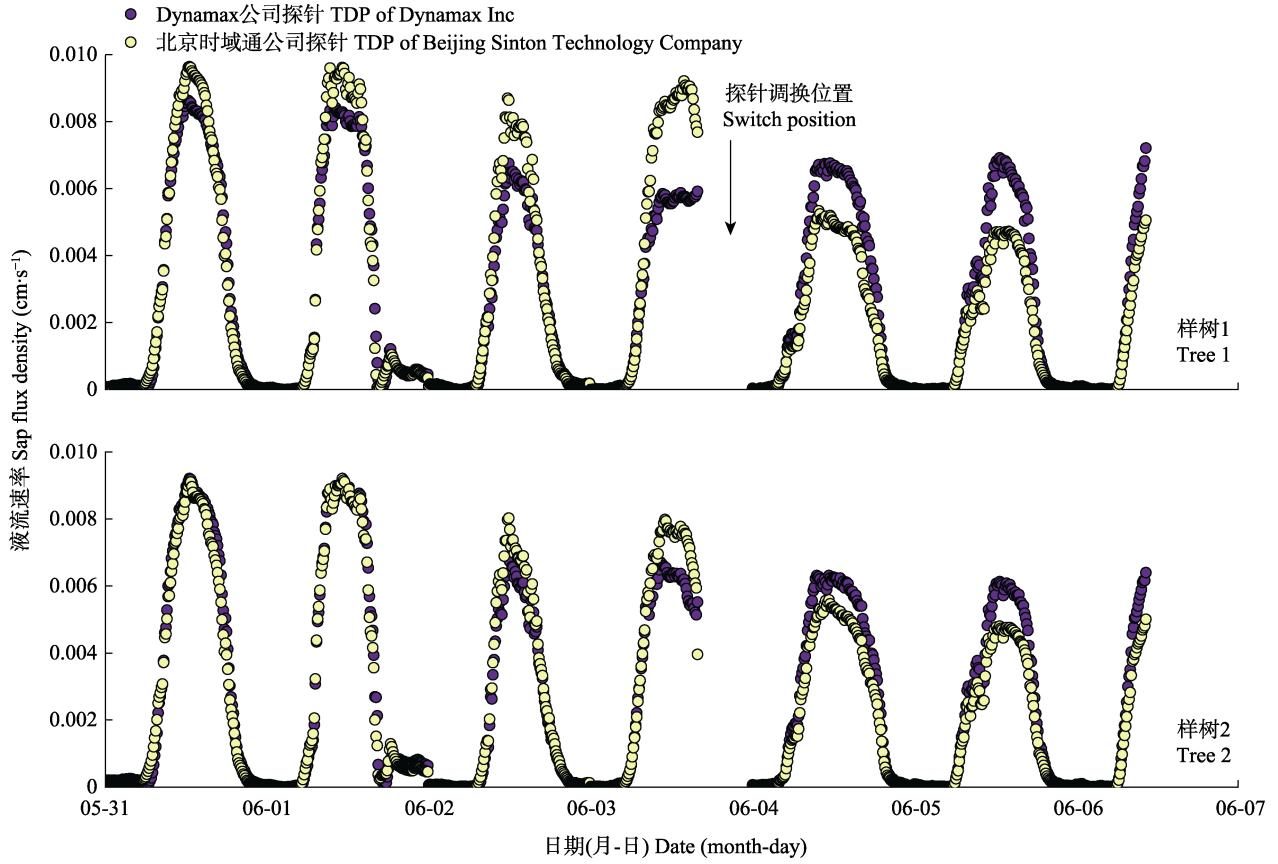
- McCulloh KA, Winter K, Meinzer FC, Garcia M, Aranda J, Lachenbruch B (2007). A comparison of daily water use estimates derived from constant-heat sap-flow probe values and gravimetric measurements in pot-grown saplings. *Tree Physiology*, 27, 1355-1360.
- Nadezhdina N (2018). Revisiting the Heat Field Deformation (HFD) method for measuring sap flow. *iForest*, 11, 118-130.
- Niu JF, Xu Y, Peng YH, Chen YJ, Zhao P (2022). Small inaccuracies in estimating narrow sapwood depth produce large error in sap velocity corrections. *Ecohydrology*, 15, e2409. DOI: 10.1002/eco.2409.
- Ouyang L, Wu J, Zhao P, Zhu LW, Ni GY (2021). Stand age rather than soil moisture gradient mainly regulates the compromise between plant growth and water use of *Eucalyptus urophylla* in hilly South China. *Land Degradation & Development*, 32, 2423-2436.
- Pasqualotto G, Carraro V, Menardi R, Anfodillo T (2019). Calibration of granier-type (TDP) sap flow probes by a high precision electronic potometer. *Sensors*, 19, 2419. DOI: 10.3390/s19102419.
- Peters RL, Fonti P, Frank DC, Poyatos R, Pappas C, Kahmen A, Carraro V, Prendin AL, Schneider L, Baltzer JL, Baron-Gafford GA, Dietrich L, Heinrich I, Minor RL, Sonntag O, Matheny AM, Wightman MG, Steppe K, *et al.* (2018). Quantification of uncertainties in conifer sap flow measured with the thermal dissipation method. *New Phytologist*, 219, 1283-1299.
- Poyatos R, Granda V, Flo V, Adams MA, Adorján B, Aguadé D, Aïdar MPM, Allen S, Alvarado-Barrientos MS, Anderson-Teixeira KJ, Aparecido LM, Arain MA, Aranda I, Asbjornsen H, Baxter R, *et al.* (2021). Global transpiration data from sap flow measurements: the SAPFLUXNET database. *Earth System Science Data*, 13, 2607-2649.
- Rafael P, Víctor G, Víctor F, Adams MA, Balázs A, David A, Aïdar Marcos PM, Scott A, Susana ABM, Anderson Kristina J, Maria AL, Altaf AM, Ismael A, Heidi A, Robert B, *et al.* (2021). Global transpiration data from sap flow measurements: the SAPFLUXNET database. *Earth System Science Data*, 13, 2607-2649.
- Schlesinger WH, Jasechko S (2014). Transpiration in the global water cycle. *Agricultural and Forest Meteorology*, 189-190, 115-117.
- Schwärzel K, Zhang LL, Montanarella L, Wang YH, Sun G (2020). How afforestation affects the water cycle in drylands: a process-based comparative analysis. *Global Change Biology*, 26, 944-959.
- Smith DM, Allen SJ (1996). Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Experimental Botany*, 47, 1833-1844.
- Steppe K, de Pauw DJW, Doody TM, Teskey RO (2010). A comparison of sap flux density using thermal dissipation, heat pulse velocity and heat field deformation methods. *Agricultural and Forest Meteorology*, 150, 1046-1056.
- Sun HZ, Aubrey DP, Teskey RO (2012). A simple calibration improved the accuracy of the thermal dissipation technique for sap flow measurements in juvenile trees of six species. *Trees*, 26, 631-640.
- Taiz L, Zeiger E (2006). *Plant Physiology*. 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Taneda H, Sperry JS (2008). A case-study of water transport in co-occurring ring-versus diffuse-porous trees: contrasts in water-status, conducting capacity, cavitation and vessel refilling. *Tree Physiology*, 28, 1641-1651.
- Wang HB, Li X, Xiao JF, Ma MG (2021). Evapotranspiration components and water use efficiency from desert to alpine ecosystems in drylands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 298-299, 108283. DOI: 10.1016/j.agrformet.2020.108283.
- Wei ZW, Yoshimura K, Wang LX, Miralles D, Jasechko S, Lee X (2017). Revisiting the contribution of transpiration to global terrestrial evapotranspiration. *Geophysical Research Letters*, 44, 2792-2801.
- Xi BY, Di N, Wang Y, Duan J, Jia LM (2017). Modeling stand water use response to soil water availability and groundwater level for a mature *Populus tomentosa* plantation located on the North China Plain. *Forest Ecology and Management*, 391, 63-74.
- Xi BY, Wang Y, Di N, Jia LM, Li GD, Huang XF, Gao YY (2012). Effects of soil water potential on the growth and physiological characteristics of *Populus tomentosa* pulpwood plantation under subsurface drip irrigation. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 5318-5319. [席本野, 王焯, 邸楠, 贾黎明, 李广德, 黄祥丰, 高园园 (2012). 地下滴灌下土壤水势对毛白杨纸浆林生长及生理特性的影响. 生态学报, 32, 5318-5329.]
- Xie J, Wan XC (2018). The accuracy of the thermal dissipation technique for estimating sap flow is affected by the radial distribution of conduit diameter and density. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40, 88.
- Zhao XH, Zhao P, Zhou J, Zhang ZZ, Sun ZW, Zhong WC (2015). Applicability evaluation of transpiration of five bamboo species by using TDP (thermal dissipation probe) method. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 23, 567-575. [赵秀华, 赵平, 周娟, 张振振, 孙振伟, 钟文超 (2015). 热消散法(TDP)在5种竹子蒸腾耗水测定中的适用性评价. 热带亚热带植物学报, 23, 567-575.]

责任编辑: 赵平 责任编辑: 李敏

附录 不同厂家TDP-30探针测定的液流速率对比

Supplement Comparison of the sap flux density measured by TDP-30 probes made by different manufacturers

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2022.00321-S1.pdf>



TDP, thermal dissipation probes.