

# 热消散法(TDP)在5种竹子蒸腾耗水测定中的适用性评价

赵秀华<sup>1,2</sup>, 赵平<sup>1\*</sup>, 周娟<sup>1,2</sup>, 张振振<sup>1,2</sup>, 孙振伟<sup>1,2</sup>, 钟文超<sup>3</sup>

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 南昆山自然保护区, 广东 惠州 516873)

**摘要:** 为评价热消散法在竹子蒸腾耗水测定中的适用性, 利用室内离体竹段注水变压法结合野外整株容器称重法对 Granier 公式进行了验证和系数校正, 同时观察了 5 种竹子(毛竹 *Phyllostachys edulis*、粉单竹 *Bambusa chungii*、青皮竹 *B. textilis*、茶秆竹 *Arundinaria amabilis*、龙头竹 *B. vulgaris*)的茎秆维管束结构。结果表明, 茎秆维管束分布不均, 维管束发育程度从竹壁外向内逐渐成熟, 输水能力也逐渐增强。液流密度( $F_d$ )和液流指数( $K$ )呈幂函数关系, 相关系数  $R^2 > 0.83$ , 说明热消散探针方法能较好地估算竹类的液流密度。用整株容器称重法对推导出的液流密度公式进行校正, 校正后的液流密度公式与原始 Granier 公式中各系数均不同, 尤其是  $\alpha$  值。分别采用校正前后公式计算的竹子日蒸腾量差异显著, 尤其是一天中液流高峰时段(午间)的差异最大。因此, 只要对热消散探针方法准确验证、校正 Granier 原始公式系数, TDP 技术是估计竹类植物水分利用的一种适宜方法。

**关键词:** 结构异质性; Granier 经验公式; 校正系数; 维管束

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.05.012

## Applicability Evaluation of Transpiration of Five Bamboo Species by Using TDP (Thermal Dissipation Probe) Method

ZHAO Xiu-hua<sup>1,2</sup>, ZHAO Ping<sup>1\*</sup>, ZHOU Juan<sup>1</sup>, ZHANG Zhen-zhen<sup>1,2</sup>, SUN Zhen-wei<sup>1,2</sup>, ZHONG Wen-chao<sup>3</sup>

(1. South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Nankun Mountain Nature Reserve, Huizhou 516873, Guangdong, China)

**Abstract:** In order to evaluate the applicability of TDP (Thermal dissipation probe) method used in transpiration measure of bamboo, the Granier empirical formula was verified and coefficients were revised by combining water-injection induced hydraulic pressure and sap flow changing device together with whole-plant container weighing methods. In addition, the structure of vascular bundle in 5 bamboo species, including *Phyllostachys edulis*, *Bambusa chungii*, *B. textilis*, *Arundinaria amabilis* and *B. vulgaris* was observed. The results showed that the distribution of vascular bundles in culms were uneven. The development of vascular bundles become mature gradually from outside to inside of culm, and the transporting water capability also become strong. The sap flow density ( $F_d$ ) and  $K$  value showed a power function relation with  $R^2 > 0.83$ . It suggested that TDP method was an applicable technique for evaluating sap flow density in bamboo species. Furthermore, the equation coefficients were revised by using whole-plant container weighing method and new sap flow formula for every bamboo species were contained. The coefficients in new sap flow formula were different from those in Granier empirical formula especially  $\alpha$  values. The daily transpiration had significant difference calculated by new equation and

收稿日期: 2014-12-19 接受日期: 2015-03-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(31170673, 41030638, 41275169); 广东省自然科学基金项目(S2012020010933)资助

作者简介: 赵秀华(1988~), 在读博士, 主要从事植物生态系统生理学研究。E-mail: ainit99@163.com

\* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zhaoping@scib.ac.cn

Granier empirical formula, especially the peak period (at noon) of sap flow in one day. Therefore, if the TDP method was carefully verified and the coefficients in Granier empirical formula were revised, the TDP method could be an applicable technique for assessing water use in bamboo species.

**Key words:** Structure heterogeneity; Granier empirical formula; Calibration coefficient; Vascular bundle

竹类植物广泛分布于热带和亚热带,是重要的森林生态系统类型之一。在不少国家和地区,竹子应用于传统(如编织业等)和现代(如造纸业等)<sup>[1]</sup>工业中,是人类不可或缺的重要生活原料。由于竹子生长迅速,从笋期至成竹只需短短的几个月时间,被认为是生长最快、木材替代最好的可再生自然资源<sup>[2]</sup>。而且竹类植物在固持土壤,减少水土流失、土壤侵蚀和保持土壤湿度等方面的生态功能也得到公认。日本、巴西、马来西亚等国家早已在山地、山坡或路基旁大量种植竹林,防止山体滑坡,显著减少水土流失<sup>[3]</sup>。

中国竹类植物资源丰富,竹林面积每年稳定增长,已达  $5.0 \times 10^6 \text{ hm}^2$ , 约占世界竹林面积的  $1/4$ <sup>[3]</sup>。竹林一般生长于水源较充足地区,大面积栽植是否对区域水资源构成威胁? 正确评估竹林蒸腾耗水,合理开发利用竹林,对生态系统的水量均衡至关重要。树干液流测定方法中的热消散探针(Thermal dissipation probe, TDP)技术具有连续、精确和超越异质性空间的特点,液流测定值可扩展至林段或者区域水平<sup>[4-5]</sup>,为研究不同时空的水分利用过程提供可能<sup>[6-11]</sup>。但该方法并非是基于边材中热量传导的物理性质所得,而是根据3种树木(*Pseudotsugamenziesii*、*Pinus thunbergii* 和 *Quercus robur*)的实验结论,由温差和液流通量的关系推导出的经验公式<sup>[12]</sup>。多次在其他木质结构的树种上被验证过,结果相对一致<sup>[10,13-18]</sup>,公式的有效性也被其他方法所测结果支持<sup>[19-24]</sup>。但也有一些研究表明,Granier 液流公式在计算某些树种液流密度通量时的结果与真实值有实质性差异<sup>[25-27]</sup>。这种差异的原因有很多,如加热探针与非传导性导管或者树皮接触、沿着边材深度液流密度梯度形成<sup>[16]</sup>、不同的导管结构类型(环孔材,散孔材和管胞结构)<sup>[28]</sup>等。大量研究表明,Granier 原始公式不能完全适用于所有树种和木质部类型,用经验公式估计的水分利用可能存在很大误差,测定新树种时必须对原始公式进行验证<sup>[7,26,28]</sup>。

竹子是多年生禾本科(Poaceae)植物,茎秆结构明显区别于双子叶植物和裸子植物茎秆的输水

构造,承担输水功能的竹壁很薄,竹壁中木质维管束明显但分布不均,维管束发育程度不一,竹节中空。这种结构下 TDP 方法是否还适用于测量水分利用? 精确测量竹类植物的液流公式是否与原始 Granier 公式相同? 因此对 Granier 探针的验证必不可少<sup>[29]</sup>。本研究根据不同竹类植物竹壁厚度特点,用改短的探针,通过室内离体竹段变压实验,验证 TDP 技术在测定竹类植物茎秆液流上的适用性;结合室外整树容器称重法修正液流公式系数,获得适用于每种竹子的液流公式,为研究 Granier 公式在不同结构植物中的应用提供科学参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

选择华南地区常见的5种丛生型和散生型竹子:毛竹(*Phyllostachys edulis*)、粉单竹(*Bambusa chungii*)、青皮竹(*B. textilis*)、茶秆竹(*Arundinaria amabilis*)和龙头竹(*B. vulgaris*)为材料(表1, 2),其中毛竹来自广东省南昆山自然保护区,其他4种采自中国科学院华南植物园竹子专类园,室内验证时每种竹子4个茎段重复。于2012年3月分别从两地选择植株,移植于华南植物园科研区内,2012年10月进行整树容器称重法实验,每种竹子3个重复。

### 1.2 热消散探针(TDP)制作

由于竹类植物竹壁较薄,20 mm 长的常规 Granier 探针并不适用。根据5种竹子的壁厚,自制5 mm 和 10 mm 两种探针。完整的 Granier 探针系统包括两个传感器探针(含针头)、加热电阻丝和 T 型热电偶(铜镍合金)组成。针头圆柱形中空,直径 2 mm,将探针截短至 5 mm 和 10 mm,外面紧密缠绕加热电阻丝,再套上铝管。热电偶紧贴于针头内壁中间位置,热电偶与内壁绝缘,端头连接测量两个探针温度差异的信号线。上下探针的热电偶末端连接,持续给上探针提供 120 mA 的电流。下探针作为对照探针不加热,以测量树干本身的温度。

表1 验证样竹特征

Table 1 Characteristics of sample bamboos for verification

样竹 Sample	编号 No.	类型 Type	胸径 DBH (cm)	壁厚 Thickness of culm (mm)	边材面积 (cm <sup>2</sup> ) Sapwood area	探针长度 (mm) Probe length
粉单竹 <i>Bambusa chungii</i>	1	丛生型 Clump	6.1	6.6	11.23	5
	2		6.1	6.0	8.87	5
	3		5.9	7.0	7.56	5
	4		5.0	5.0	6.43	5
青皮竹 <i>B. textilis</i>	1	丛生型 Clump	5.4	8.0	42.12	5
	2		5.0	5.0	26.29	5
	3		5.0	4.5	33.16	5
	4		4.9	4.0	22.61	5
茶秆竹 <i>Arundinaria amabilis</i>	1	散生型 Scatter	2.1	6.0	11.58	5
	2		2.0	4.0	8.00	5
	3		1.9	4.5	7.61	5
	4		1.9	5.0	8.79	5
龙头竹 <i>B. vulgaris</i>	1	丛生型 Clump	11.0	13.0	153.08	10
	2		10.5	11.2	157.50	10
	3		10.0	13.0	138.79	10
	4		10.6	11.0	136.50	10
毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	1	散生型 Scatter	9.7	9.5	106.23	10
	2		10.0	10.3	114.00	10
	3		10.5	9.8	108.34	10
	4		10.3	9.5	105.47	10

表2 称重实验材料特征

Table 2 Characteristics of sample bamboos for weight experiment

样竹 Sample	编号 No.	胸径 DBH (cm)	壁厚 Thickness of culm (mm)	探针长度 Probe length (mm)
粉单竹 <i>Bambusa chungii</i>	1	5.8	6.6	5
	2	6.8	8.5	5
	3	6.0	6.0	5
青皮竹 <i>B. textilis</i>	1	5.3	7.0	5
	2	5.1	5.0	5
	3	5.0	5.0	5
茶秆竹 <i>Arundinaria amabilis</i>	1	2.4	4.5	5
	2	2.6	6.0	5
	3	2.0	3.5	5
龙头竹 <i>B. vulgaris</i>	1	10.1	13.0	10
	2	8.8	11.0	10
	3	10.7	13.5	10
毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	1	9.4	10.0	10
	2	10.4	11.0	10
	3	11.7	13.0	10

### 1.3 室内离体竹段注水变压液流测定实验

采用赵平等<sup>[29]</sup>的解决思路设计离体竹段注水变压液流测定装置,通过人为调节水柱高度以调节压力,改变流经离体竹段样品的水流速率,与同步的 TDP 探针系统输出值比较,求算两者关系以验证 TDP 方法对测定竹子液流的适用性。

伐倒 2 株竹子,每株锯取 1 m 长的 2 个竹段,从节间以上 15 cm 左右截断并保留两个竹节。将竹段两端先用浸过 20 mmol L<sup>-1</sup> KCl 溶液的纱布包裹,再包裹一层保鲜膜以防止运输途中竹段水分丢失<sup>[25,28]</sup>。带回实验室后选取节处无小枝、表面无刮痕的一段,用刨子将两端竹壁横截面刨平整,竹段上端用留有通水口的塞子塞紧,通水口与支架上悬挂的水瓶连接,竹段下端流出的水滴入三角瓶,电子称记录水量。调节竹段与悬挂气瓶之间的距离以产生不同的压力,进而调节进入竹壁导管的液流速率。记录单位时间内竹节截面流出的水质量,根据已知竹壁面积,求算液流速率( $F_d$ )。实验前,先将竹段与悬挂水瓶间距离调整为 1 m 并维持 1 h,持续冲洗离体竹段以减少竹段的栓塞程度。然后逐次调整为 15、30、50、70 和 90 cm 并保持至少 40 min 并记录。实验结束后,将茎段在无水压的情况下放置一晚,确定 logger 记录下茎段的最大温差值。

与此同时,在第二个竹节上下安装 Granier 探针,上探针以 120 mA 的电流连续加热,下探针不加热作对照,探针连接到 DL2e 数据采集仪(英国 Delta-T 公司),记录不同压力下输出的温差值,与竹段下部流出的水质量进行对比分析,以验证 Granier 公式。

### 1.4 竹壁结构观察

室内验证实验结束后,从距离上探针 10~20 cm 处截断,徒手切取宽约 10 mm,厚度约 2 mm 的竹壁横切面薄片。挑选完整均匀的切片放于载玻片上,滴 2 滴清水,保持材料湿润,盖上盖玻片,在显微镜下观察维管束结构。

### 1.5 整树容器称重实验

植物蒸腾受很多因素影响,如自身的输水性、导管结构、外部环境如光合有效辐射、土壤水分等。实验室稳定条件下对离体竹段验证是为了解决 TDP 方法对水力结构特殊的竹材液流测定适用

性问题。但是实验室离体条件下无法模拟正常植物的根压和蒸腾拉力,与户外植物通过根系吸收水分、叶片蒸腾有着很大的区别。整树容器称重法是测量整株植物蒸腾耗水最准确的经典方法<sup>[19,26,30]</sup>。以称重法测定带根的整株竹子蒸腾量作为参照,与实验室内推导的液流公式计算的整株竹子蒸腾量比较,进一步修正公式的系数。

移植竹子的塑料盆盆口直径 70 cm,盆高 40 cm。实验前 1 d 浇水,容器外包裹 2 层薄膜,防止容器内土壤的水分蒸发,确保容器内水分的减少仅是通过竹子的蒸腾引发的。每天称量整个盆栽竹子重量,重量减少量即为竹子一天内实际的蒸腾量( $F_T$ )。每株样竹同步安装 Granier 液流探针,监测相同时段内的液流值,用实验室推导出的液流公式计算其蒸腾量( $E_i$ ),与实际蒸腾量( $F_T$ )比较以校正公式系数,计算出适用于 5 种竹子精确的液流计算公式。实验参照赵平等<sup>[29]</sup>的设计思路和原理。每种竹子选取 3 株生长健壮的植株,共测量 4 d。考虑到茶杆竹胸径较小,竹壁较薄,在 Granier 探针以上 1 m 左右的位置安装包裹式探针(茎热平衡法, SHB 法)同步监测液流,以探讨茶杆竹液流测定的适宜方法。

## 2 结果和分析

### 2.1 竹杆的解剖结构

竹子竹壁由外向内主要分为表皮系统、基本组织和空腔部分,竹子维管束为外韧型维管束,由外方的韧皮部和内方的木质部、以及包围在导管和筛管周围的纤维束和薄壁细胞组成。丛生竹维管束内方还有一团独立的纤维细胞,导管中间为薄壁细胞,与散生型竹种有区别<sup>[31]</sup>。本研究的 5 种竹子维管束明显且均散生在基本组织中,分布不均匀,从外向内维管束形态变异非常明显,外侧的维管束分化不完全,向内逐渐分化出韧皮部和木质部,分布密度由外向内逐渐稀疏,导管的管腔孔径逐渐增大(图 1)。

### 2.2 Granier公式适用性验证

根据单位时间内竹壁流出的水量(液流量)和竹壁面积,求算液流速率  $F_d$ 。根据探针输出的温差计算液流指数( $K$ )。 $K$  是个无量纲值,与两探针间的温差有关,温差越大说明流经探针位置的液流量

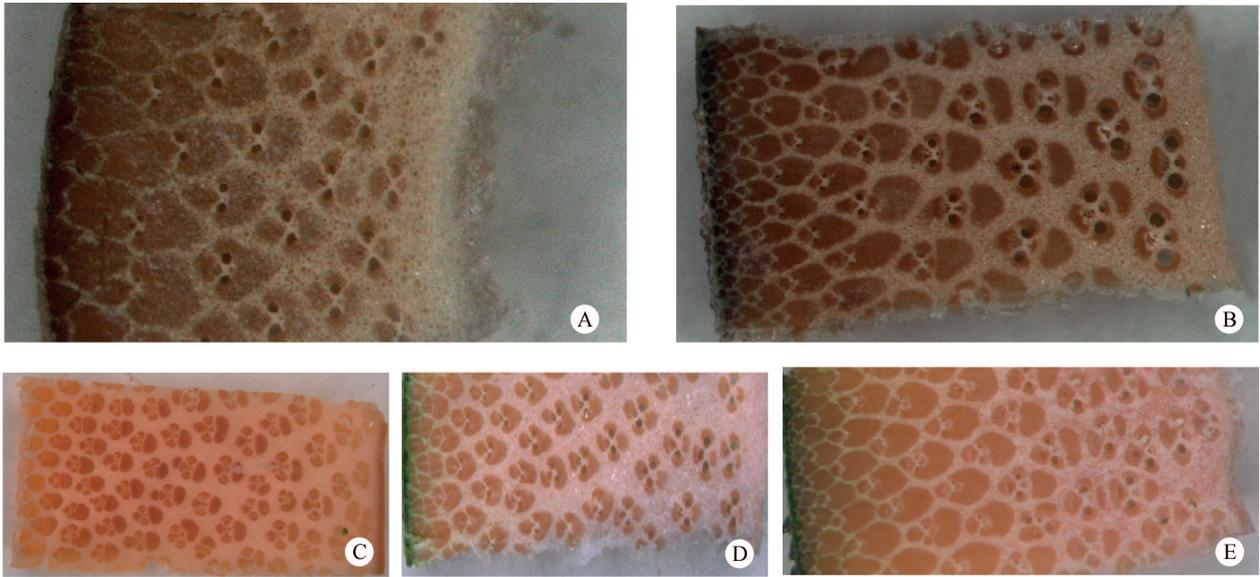


图 1 5 种竹子竹壁的维管束结构。A: 茶秆竹; B: 粉单竹; C: 龙头竹; D 毛竹; E: 青皮竹。

Fig. 1 Vascular bundle structures of 5 bamboo species. A: *Arundinaria amabilis*; B: *Bambusa chungii*; C: *B. vulgaris*; D: *Phyllostachys edulis*; E: *B. textilis*.

越小,带走的热量也越少。 $F_d$  和  $K$  呈幂函数关系: $F_d = \alpha K^\beta$ , 其中,  $K = (\Delta T_{max} / \Delta T) - 1$ ,  $\Delta T_{max}$ 、 $\Delta T$  分别是 logger 记录的两探针之间最大温差值和瞬时温差值。从表 3 可见, 5 种竹子的  $F_d$  和  $K$  之间的相关系数( $R^2$ )较高, 为 0.83~0.96, 说明探针监测的竹壁液流变化与加压所改变的液流变化是一致的且相关性较高, TDP 方法能较好地反映竹类液流变化, 该方法适用于监测竹类植物的水分利用。将回归公式转换, 获得 5 种竹类植物的液流密度计算公式。

推导出的 5 种竹子液流公式与原始 Granier 液流公式不同, 除茶秆竹和龙头竹外, 其余公式中的  $\alpha$  值是原始公式  $\alpha$  值的 1.57~2.58 倍,  $\beta$  值是原始公式的 1.12~1.42 倍。若用原始公式直接计算液流密度, 误差会很大。这进一步说明 Granier 原始公式应用于新树种必须进行验证<sup>[17,26,28]</sup>。

### 2.3 整树容器称重法对公式系数的校正

用实验室推导出的液流密度公式计算的整株蒸腾量与称重蒸腾量之间的差值关系来校正液流密度公式的系数。最终计算出适用于 5 种竹子水分利用的液流密度公式(表 4)。有些学者认为 Granier 公式之所以低估真实的液流值就是因为  $\alpha$  值的偏低, 校正后的液流公式中除龙头竹的  $\alpha$  值比原始公式的小外, 而其他 4 种竹子的  $\alpha$  值都比原始

公式高 1.6~6 倍, 如仅用实验室推导的公式计算植物蒸腾量也会低估竹子水分利用真实值。

表 3 5 种竹子的液流公式

Table 3 Sap flow formular of 5 bamboo species

竹子 Bamboo	公式 Formula	$R^2$
Granier 公式	$F_d = 119K^{-1.231}$	0.96
青皮竹 <i>Bambusa textilis</i>	$F_d = 186.67K^{1.5444}$	0.83
粉单竹 <i>B. chungii</i>	$F_d = 248K^{-1.558}$	0.85
茶秆竹 <i>Arundinaria amabilis</i>	$F_d = 51.393K^{1.6114}$	0.82
龙头竹 <i>B. vulgaris</i>	$F_d = 50.126K^{1.3726}$	0.95
毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	$F_d = 306.5K^{-1.7459}$	0.83

校正前后公式差异最大的是茶秆竹, 其  $\alpha$  值约是原始公式的 6 倍, 若使用 TDP 原始 Granier 公式估算茶秆竹的水分利用, 将是实际值的 1/6。本研究同步采用的 SHB 方法测得的蒸腾量是 TDP 方法的 6 倍, 显然 SHB 方法测得的蒸腾量与 TDP 验证后的结果准确一致, 说明 TDP 不经过验证的话, SHB 方法测量的植物水分利用会更准确。使用 TDP 方法严重低估茶秆竹液流密度的原因可能是其茎秆胸径小(平均胸径 < 5 cm), 竹壁薄, 竹腔小。探针容易穿透竹壁进入竹腔, 竹腔中热量容易囤积, 探针记录的温差值减少, 从而低估实际测量值<sup>[16]</sup>。Direck 曾用 TDP 方法和 SHB 方法监测笋竹

表4 校正后液流公式

Table 4 Sap flow formula after revised

竹子 Bamboo	方程 Equation	$R^2$	$F_d$	原 $\alpha$ 值的倍数 Folds of $\alpha$ value
毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	$F_i=1.1764E_i$	0.88	$F_d=360.6K^{1.7459}$	3.03
龙头竹 <i>Bambusa vulgaris</i>	$F_i=2.0336E_i$	0.92	$F_d=101.9K^{1.3726}$	0.86
青皮竹 <i>B. textilis</i>	$F_i=1.0303E_i$	0.89	$F_d=192.3K^{1.5444}$	1.62
粉单竹 <i>B. chungii</i>	$F_i=0.8409E_i$	0.93	$F_d=208.5K^{1.558}$	1.75
茶秆竹 <i>Arundinaria amabilis</i>	$F_i=13.629E_i$	0.67	$F_d=700.4K^{1.6114}$	5.89

(*B. blumeana*)的水分利用,结果 SHB 方法比 TDP 方法测得的平均液流密度值要高 2.5 倍多<sup>[32]</sup>。

#### 2.4 液流公式校正前后日蒸腾量的差异

比较液流公式校正前后的日蒸腾量格局表明(图 2),两者的蒸腾量差距主要在午间时段,此时液流密度值的低估是造成整株蒸腾量偏低的最主要原因。这与 Kume<sup>[33]</sup>报道毛竹午间时段液流量比吸水量少的结论类似。

采用原始公式和校正的液流公式计算的毛竹日蒸腾量没有差异(sig=0.14,  $\alpha=0.05$ ),而其余 4 种竹子的日蒸腾量格局差异显著(sig=0.00,  $\alpha=0.05$ )。两公式计算的毛竹蒸腾量格局相近,只在一天中的高峰时段两条线才相互分离, TDP 方法在高液流密度发生时低估较严重;而其余 4 种竹子的日蒸腾格局始终有差异。Granier 原始公式计算的茶秆竹、粉单竹、青皮竹和毛竹日蒸腾量比较校正公式计算的分别低 78.1%、22.87%、20.6%、4.6%,可见 Granier 原始公式计算的蒸腾量都有不同程度的低估。而校正后液流公式计算的龙头竹日蒸腾量则少于 Granier 原始公式计算的日蒸腾量。

### 3 讨论和结论

#### 3.1 竹子输水结构异质性

竹子的输水结构既与用于推导 Granier 经验公式的 3 种树种不同,又与研究较多的阔叶或针叶树种不同。植物中维管束的排列、直径、数量和密度均会影响液流密度测量的准确性<sup>[11,34]</sup>,因此澄清竹类植物解剖结构的异质性对液流测量的潜在影响至关重要。竹子水分运输以零星随机分布于茎秆中的维管束为输水单位,维管束中的薄壁细胞和纤维细胞具有水分储存和释放功能,维管束互相分

离,缺少双子叶植物中的维管射线系统,水分的横向运输难以进行,维管束之间的水分交流较少<sup>[33]</sup>。虽然丛生竹和散生竹维管束结构有差异,但 5 种竹子维管束在茎秆中的分布都是不均匀的,从竹壁外向内数量逐渐减少,发育也逐渐成熟和完全,维管束所占面积以及它们之间距离逐渐变大。具有导水功能的导管大部分分布在竹壁中间和内部,当探针插入竹壁时,液流在流经探针时并不均匀,竹壁外侧的液流流动没有中间和内侧的活跃,形成液流梯度,导致测读的平均值与实际值之间有误差。Kume 等<sup>[33]</sup>在对毛竹离体茎段的 Granier 公式验证时,探针测量的液流密度比吸水量少 60%,推导出的液流公式  $\alpha$  值是原始公式的 1.35 倍。Bush<sup>[28]</sup>在对 TDP 技术应用于环孔材和散孔材树木进行校准时,结果环孔材树木的校准公式  $\alpha$  值超出原始公式的 2~3 个数量级,  $\beta$  值也不尽相同。

#### 3.2 液流公式校准前后计算的蒸腾量差异

目前普遍采用 TDP 技术监测竹类植物水分变化,但缺乏一种完善合理的针对竹类植物结构异质性特点的验证过程和公式的推导过程。Dierick 等<sup>[32]</sup>采用 25mm 长的 TDP 探针测量籐竹的蒸腾量并以 SHB 方法测定值为参考,结果两者的相关性很好,说明 TDP 方法对竹类的液流估计是可行的。Kume<sup>[33]</sup>利用切掉根系的毛竹蒸腾量与吸水量关系推导液流公式。虽然他们都认为 TDP 技术可以用于监测竹类植物水分变化,但他们的验证过程都不够完善:离体竹段通过模拟蒸腾拉力验证公式,缺少自然条件下完整竹子在水分传输系统中的吸水蒸腾的过程。本文提出了解决思路:采用自行设计的离体竹段注水变压液流测定系统验证 TDP 方法在竹类植物上的适用性,推导液流公式;结合测量植物最准确的整树容器称重法对自然环境下的完

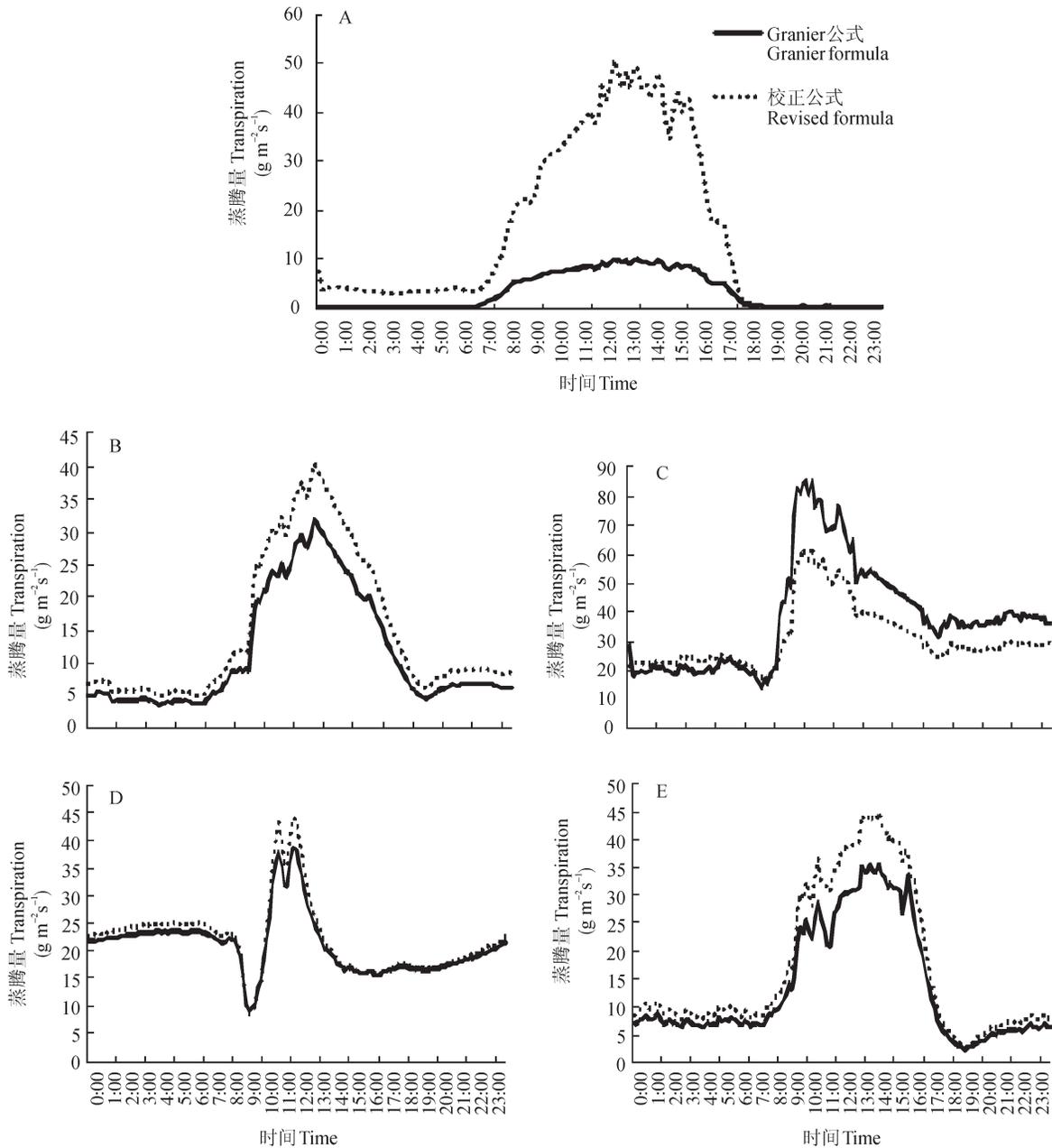


图 2 5 种竹子用 Granier 原始公式与校正后液流公式计算的日蒸腾量比较。A: 茶秆竹; B: 粉单竹; C: 龙头竹; D: 毛竹; E: 青皮竹。

Fig. 2 Comparison of diurnal transpiration calculated by Granier original formula and sap flow formula after correction. A: *Arundinaria amabilis*; B: *Bambusa chungii*; C: *B. vulgaris*; D: *Phyllostachys edulis*; E: *B. textilis*.

整竹子吸水蒸腾比较来校正液流公式系数。

采用离体竹段注水变压测定方法求出的液流密度  $F_d$  和  $K$  值呈幂函数关系, 相关系数  $R^2 > 0.83$ , 表明 TDP 技术在监测竹子液流变化的可适用性。经过实验室验证和称重法校正后得到的 5 种竹子液流公式与 Granier 液流公式差异很大, 公式系数都不相同。 $\alpha$  值偏低是导致原始公式低估真实液流密度的原因, 除龙头竹  $\alpha$  值比原始值小外, 其余 4 种竹子的  $\alpha$  值都是原始  $\alpha$  值(119)的 1.6~5.89 倍,

与 Kume 和 Dierick 等验证的液流公式  $\alpha$  值是同一个数量级<sup>[32-33]</sup>, 说明不经过校正而使用 Granier 原始公式会低估液流密度值, 也会低估林段蒸腾耗水量和水分利用规律, 直接影响林段的系统水量产出和可利用水源成分<sup>[33]</sup>。

除龙头竹外其余 4 种竹类在使用校正后液流公式计算的日蒸腾量都要比原始公式计算的蒸腾量高出 4%~78%。Granier 原始公式低估了真实的液流密度, 尤其在一天中液流密度峰值时的低估量

最大。除毛竹外,校正前后液流公式计算其余4种竹类的日蒸腾总量均差异显著。无论是双子叶植物还是裸子植物在使用热消散探针技术测量树干液流时都有误差存在,对不同种类竹子的研究也表明热消散探针技术在监测树干液流时会低估实际液流值。Kume用10 mm探针监测毛竹液流变化,在上午10:00–12:00时测量的液流密度小于吸水量的60%<sup>[33]</sup>。Direck用25 cm探针插在籐竹茎秆基部,测量的液流密度比实际值低很多<sup>[32]</sup>,本文的结果与他们的一致。

本研究同时使用SHB法测量茶秆竹的液流变化,SHB法测得的蒸腾量是TDP法原始公式计算的蒸腾量的6倍,但与TDP法校正后计算的蒸腾量结果一致,说明SHB方法要比TDP方法更加灵敏,因此对于胸径较小的竹类植物如茶秆竹等,SHB法显然比TDP法可靠得多。有研究表明TDP方法要比SHB方法低估流量约13%<sup>[32]</sup>,除了TDP技术本身不灵敏外,还可能与茶秆竹竹壁薄,TDP探针太长,探针没有完全与活性水分输导组织接触或薄壁组织的储水量和储水部位不同有关。有证据表明竹子基部节间的水分含量很高,而且有大量的薄壁组织存在,这表明竹子的薄壁组织有重要的储存水分功能<sup>[32]</sup>。或许以后对竹子茎秆液流的监测可以在茎秆基部进行,以减少由于其特殊的输水结构造成的测量误差,这有待于深入研究。

## 参考文献

- [1] Hammett A L, Youngs R L, Sun X F, et al. Non-wood fibre as an alternative to wood fibre in China's pulp and paper industry [J]. *Holzforchung*, 2001, 55(2): 219–224.
- [2] Lessard G, Chouinard A. Bamboo research in Asia [C]// Proceedings of A Workshop Held in Singapore, 28–30 May, 1980. Kerala, India: Kerala Forest Research Institute; Ottawa, Canada: International Development Research Centre, 1980: 235–241.
- [3] Zhou B Z, Fu M Y, Xie J Z, et al. Ecological functions of bamboo forest: Research and application [J]. *J For Res*, 2005, 16(2): 143–147.
- [4] Granier A. Evaluation of transpiration in a douglas-fir stand by means of sap flow measurements [J]. *Tree Physiol*, 1987, 3(4): 309–320.
- [5] Lu P, Urban L, Zhao P. Granier's Thermal Dissipation Probe (TDP) method for measuring sap flow in tree: Theory and practice [J]. *Acta Bot Sin*, 2004, 46(6): 631–646.  
陆平, Urbab L, 赵平. 应用Granier热消散探针(TDP)法测定树木的木质部液流: 理论与实践 [J]. *植物学报*, 2004, 46(6): 631–646.
- [6] Schurr U. Xylem sap sampling: New approaches to an old topic [J]. *Trends Plant Sci*, 1998, 3(8): 293–298.
- [7] Smith D M, Allen S J. Measurements of sap flow in plant stems [J]. *J Exp Bot*, 1996, 47(12): 1833–1844.
- [8] Swanson R H, Whitfield D W A. A numerical analysis of heat pulse velocity theory and practice [J]. *J Exp Bot*, 1981, 32(1): 221–239.
- [9] Cohen Y, Li Y. Validating sap flow measurement in field-grown sunflower and corn [J]. *J Exp Bot*, 1996, 47(11): 1699–1707.
- [10] Lu P, Woo K C, Liu Z T. Estimation of whole-plant transpiration of bananas using sap flow measurements [J]. *J Exp Bot*, 2002, 53(375): 1771–1779.
- [11] Madurapperuma W S, Blebyb T M, Burgess S S O. Evaluation of sap flow methods to determine water use by cultivated palms [J]. *Environ Exp Bot*, 2009, 66(3): 372–380.
- [12] Granier A. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de séve brute dans le tronc des arbres [J]. *Ann For Sci*, 1985, 42(2): 193–200.
- [13] Cabibel B, Do F. Mesures thermiques des flux de seve dans les troncs et les racines et fonctionnement hydrique des arbres: I. Analyse theorique des erreurs sur la mesure des flux et validation des mesures en presence de gradients thermiques extérieurs [J]. *Agronomie*, 1991, 11(8): 669–678.
- [14] Lu P, Chacko E. Evaluation of Granier's sap flux sensor in young mango trees [J]. *Agronomie*, 1998, 18(7): 461–471.
- [15] Braun P, Schmid J. Sap flow measurements in grapevines (*Vitis vinifera* L.): 2. Granier measurements [J]. *Plant Soil*, 1999, 215(1): 47–55.
- [16] Clearwater M J, Meinzer F C, Andrade J L, et al. Potential errors in measurement of nonuniform sap flow using heat dissipation probes [J]. *Tree Physiol*, 1999, 19(10): 681–687.
- [17] Catovsky S, Holbrook N M, Bazzaz F A. Coupling whole-tree transpiration and canopy photosynthesis in coniferous and broad-leaved tree species [J]. *Can J For Res*, 2002, 32(2): 295–309.
- [18] McCulloh K A K, Winter F C, Meinzer M, et al. A comparison of daily water use estimates derived from constant-heat sap-flow probe values and gravimetric measurements in pot-grown saplings [J]. *Tree Physiol*, 2007, 27(9): 1355–1360.
- [19] Granier A, Bobay J H C, Gash J, et al. Vapour flux density and transpiration rate comparisons in a stand of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Les Landes forest [J]. *Agri For Meteorol*, 1990, 51(3/4): 309–319.
- [20] Köstner B P, Biron R, Siegwolf, et al. Estimates of water vapor flux and canopy conductance of Scots pine at the tree level utilizing different xylem sap flow methods [J]. *Theor Appl Climatol*, 1996, 53(1/2/3): 105–113.
- [21] Saugier B, Granier A, Pontailier J Y, et al. Transpiration of

- a boreal pine forest measured by branch bag, sap flow and micrometeorological methods [J]. *Tree Physiol*, 1997, 17(8/9): 511–519.
- [22] Tournebise R, Boistard S. Comparison of two sap flow methods for the estimation of tree transpiration [J]. *Ann For Sci*, 1998, 55(6): 707–713.
- [23] Ewers B E, Oren R, Kim H S, et al. Effects of hydraulic architecture and spatial variation in light on mean stomatal conductance of tree branches and crowns [J]. *Plant Cell Environ*, 2007, 30(4): 483–496.
- [24] Ford C R, Hubbard R M, Kloeppel B D, et al. A comparison of sap flux-based evapotranspiration estimates with catchment-scale water balance [J]. *Agri For Meteorol*, 2007, 145(3/4): 176–185.
- [25] Taneda H, Sperry J S. A case-study of water transport in co-occurring ring-versus diffuse-porous trees: Contrasts in water-status, conducting capacity, cavitation and vessel refilling [J]. *Tree Physiol*, 2008, 28(11): 1641–1651.
- [26] Steppe K, Pauw D J W, Doody T M, et al. A comparison of sap flux density using thermal dissipation, heat pulse velocity and heat field deformation methods [J]. *Agri For Meteorol*, 2010, 150(7/8): 1046–1056.
- [27] Hultine K R, Nagler P L, Morino K, et al. Sap flux-scaled transpiration by tamarisk (*Tamarix* spp.) before, during and after episodic defoliation by the saltcedar leaf beetle (*Diorhabda carinulata*) [J]. *Agri For Meteorol*, 2010, 150(11): 1467–1475.
- [28] Bush S E, Hultine K R, Sperry J S, et al. Calibration of thermal dissipation sap flow probes for ring and diffuse porous trees [J]. *Tree Physiol*, 2010, 30(12): 1545–1554.
- [29] Zhao P, Mei T T, Ni G Y, et al. Application of thermal dissipation sap flow measuring system in investigating bamboo transpiration: Problems and solutions [J]. *Chin J Ecol*, 2012, 31(1): 187–193.  
赵平, 梅婷婷, 倪广艳, 等. 热消散液流测定系统研究竹子蒸腾的问题和解决思路 [J]. *生态学杂志*, 2012, 31(1): 187–193.
- [30] Ma L, Zhao P, Rao X Q, et al. Effects of environmental factors on sap flow in *Acacia mangium* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2005, 25(9): 2145–2151.  
马玲, 赵平, 饶兴权, 等. 马占相思树干液流特征及其与环境因子的关系 [J]. *生态学报*, 2005, 25(9): 2145–2151.
- [31] Lin W T. Studies on the vascular bundles of some casespitose bamboos in China [J]. *Acta Phytotaxon Sin*, 1980, 18(3): 309–315.  
林万涛. 几种丛生竹维管束的研究 [J]. *植物分类学报*, 1992, 18(3): 309–315.
- [32] Dierick D, Hölscher D, Schwendenmann L. Water use characteristics of a bamboo species (*Bambusa blumeana*) in the Philippines [J]. *Agri For Meteorol*, 2010, 150(12): 1568–1578.
- [33] Kume T, Onozawa Y, Komatsu H, et al. Stand-scale transpiration estimates in a moso bamboo forest: (I) Applicability of sap flux measurements [J]. *For Ecol Manag*, 2010, 260(8): 1287–1294.
- [34] Green S, Clothier B, Jardine B. Theory and practical application of heat pulse to measure sap flow [J]. *Agron J*, 2003, 95(6): 1371–1379.