



## 基于热消散探针法的植物水分运输的研究进展

傅天宇, 赵平

引用本文:

傅天宇, 赵平. 基于热消散探针法的植物水分运输的研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(4): 430–438.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4321>

---

## 您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

### 华南地区裸子植物与被子植物季节性水分利用的比较研究

Comparative Studies on Seasonal Water Use of Gymnosperms and Angiosperms in South China

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 463–471 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4179>

### 热消散法(TDP)在5种竹子蒸腾耗水测定中的适用性评价

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

热带亚热带植物学报. 2015(5): 567–575 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2015.05.012>

### 荷木对干湿季土壤水分的利用和适应性调节

Soil Water Use and Adaptive Regulation of *Schima superba* in the Dry and Wet Seasons

热带亚热带植物学报. 2017, 25(2): 105–114 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3674>

### 樟科幼树水分生理特征的种间差异和相关性分析

Interspecific Comparisons and Correlation Analysis of Water Physiological Characteristics of Tree Saplings of Lauraceae

热带亚热带植物学报. 2018, 26(5): 457–464 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3850>

### 基于植物功能性状的生态学研究进展:从个体水平到全球尺度

Plant Functional Traits: From Individual Plant to Global Scale

热带亚热带植物学报. 2019, 27(5): 523–533 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4108>

# 基于热消散探针法的植物水分运输的研究进展

傅天宇<sup>1,2</sup>, 赵平<sup>1\*</sup>

(1. 中国科学院华南植物园广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 液流是分析树木耗水特性、研究树木水分传输机制的重要途径之一, 热消散探针法已广泛用于树干液流变化的监测。热消散探针法是目前研究不同时空尺度上植物蒸腾耗水特性较为灵活、可靠、经济的一种方法。但由于物种特性的差异, 可能造成试验过程中出现测量值与实际值相比偏低的情况。此外, 相当一部分植物依赖树干储存水进行蒸腾, 因此木材含水量的波动很可能会导致蒸腾作用测定的误差。对热消散探针法的工作原理、优势和局限以及使用时需要注意的问题进行了综述, 并回顾了基于热消散探针法开展的植物水分运输研究以及针对该方法进行的校正与改进方面的相关成果。

**关键词:** 热消散探针法; 树干液流; 水分运输; 时空尺度; 生态过程; 校正改进

doi: 10.11926/jtsb.4321

## Research Overview of Plant Water Transportation Based on Thermal Dissipation Probe Method

FU Tian-yu<sup>1,2</sup>, ZHAO Ping<sup>1\*</sup>

(1. *Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;*  
2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

**Abstract:** Sap flow is one of the important ways to analyze the water consumption characteristics of trees and study the moisture transfer mechanism of trees. The heat dissipation probe method was widely used to monitor the change of sap flow. In general, the heat dissipation probe method is a flexible, reliable and economical method to study the water transpiration characteristics of plants on different spatial and temporal scales at present. However, due to differences in species characteristics, the measured value may be lower than the actual value during the experiment. In addition, a considerable number of plants depend on the water stored in the trunk for transpiration, so fluctuations in the moisture content of wood are likely to cause errors in the determination of transpiration. The principle, advantages and limitations of heat dissipation probe method were reviewed, as well as some problems. The researches on plant moisture transport based on the heat dissipation probe method and the method for correcting and improving the related results were retrospected.

**Key words:** Thermal dissipation probe method; Sap flow; Water transportation; Spatiotemporal scale; Ecological process; Correction and improvement

在土壤-植物-大气连续体中, 水分由土壤经根系、茎干运输到叶片后, 通过蒸腾作用散失到大气, 再随降雨回到地面渗入土壤, 由此构成了水分循环

的动态过程<sup>[1]</sup>。植物体内的水分运输过程不仅影响着个体的生理活动, 甚至还决定着树木的极限高度<sup>[2]</sup>, 因此一直是植物生理生态学家们关注的热点。

收稿日期: 2020-10-13 接受日期: 2020-12-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(41630752, 41701226)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 41630752, 41701226).

作者简介: 傅天宇, 女, 硕士研究生, 从事生态系统生理学研究。E-mail: 704248641@qq.com

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

研究表明,植物从土壤中吸收的水分几乎都用于蒸腾作用,只有少部分用于自身生长活动<sup>[1]</sup>,也就是从树干边材处测得的液流流量相当于植株的蒸腾耗水量。但直接测定边材中的液流量非常困难,往往会对树木造成较大的伤害<sup>[3]</sup>。针对上述问题,法国学者 Granier 于 1985 年提出了一种间接测定树干液流的热技术法——热消散探针法<sup>[4]</sup>,它具有对树木伤害小,能长期连续监测液流变化等诸多优点,被广泛应用于野外植物生理生态学研究。本文梳理并总结了 2010–2020 年间国内外的相关研究报道,旨在为今后的研究提供参考。

## 1 植物水分运输测定方法

通过测定树干液流量估算林段耗水量是选择节水耐旱树种、确定合理造林密度、建立科学的耗水模型的基础<sup>[5]</sup>。20 世纪 60 年代起,学者们陆续提出了多种测定植物蒸腾作用的方法,大致可分为直接测定法和间接测定法,这些方法的工作视角和技术原理都有所不同,数据的利用价值和测定成本也存在很大差异。不同的方法具有不同的适用性和局限性<sup>[6]</sup>,因此在实践中应根据不同的科学问题和研究对象灵活应用。

### 1.1 直接测定法

直接测定法是对被测植物的水分运输过程进行直接测定,主要有 1973 年 Fritschen 等提出的蒸渗仪法<sup>[7]</sup>、1977 年 Grier 等首次应用的水量平衡法<sup>[8]</sup>和 1979 年 Greenwood 等提出的风调室法<sup>[9]</sup>等。受原理与仪器的限制,在使用过程中大多对植物的正常生长活动具有较大的破坏性,且只能对液流速率进行间断测定,这对后续研究的开展有较大负面影响<sup>[3]</sup>。因此与间接测定法相比,多数直接测定法较少在野外研究中被使用。

### 1.2 间接测定法

间接测定法是通过一些技术手段间接观测植物水分运输、估算林分耗水量的方法,主要包括涡度相关法、遥感法等。为了更精确地对树干液流速率进行连续监测,以深入研究树木蒸腾耗水特性和水分运输规律,逐渐发展出了一类较为先进的间接测定法——热技术法,包括 1932 年 Huber 首次使用的热脉冲法<sup>[10]</sup>以及 1985 年和 1989 年相继提出的

热消散探针法<sup>[4]</sup>和热平衡法<sup>[11]</sup>等,在适用范围内,可以实现对树木活体液流的连续自动监测,同时具有野外操作简便、时间分辨率高、不破坏植物原有结构、不影响植物正常生理活动和生存环境的优点<sup>[5]</sup>。这些方法已广泛应用于野外测定植物水分运输动态,揭示树木蒸腾的内在调节机制和外在因素影响的规律等。

热技术法在原理上克服了直接测定法的系统误差,且在测定过程中受环境因子的影响较小,得到研究者们的广泛认可,并在实践中不断发展完善<sup>[3]</sup>。但同时,热技术法也存在一些局限性,例如热脉冲法的成本相对较高,热消散探针法的测定结果可能偏低,热平衡法不适用于高液流密度植物的监测<sup>[5]</sup>等。

蒸腾作用是一个持续的过程,需要长期持续的监测才能更全面地了解某物种蒸腾作用的变化规律。热消散探针法具有稳定性高、连续性强、成本低的特点,同时它能够灵敏感受液流变化,对植物体伤害较小,被植物生理生态学者们广泛应用于野外观测高大乔木的液流状况。因此,本文主要聚焦于热消散探针法。

## 2 热消散探针法

热消散探针法(thermal dissipation probe method, TDP),又称为恒定热流传感器法(constant-heat flow sensors),由法国学者 Granier 于 1985 年提出<sup>[4]</sup>。近年,基于热消散探针法的研究由仅关注植物水分运输机制转向与碳同化<sup>[12–13]</sup>、氮添加<sup>[14]</sup>等其他生理生态过程相结合的研究,可为探究未来气候变化与生态系统间的相互作用的机制提供新的视角,丰富了热消散探针法的使用场景。

### 2.1 工作原理

植物从土壤中获得的水分绝大部分都通过蒸腾作用散失到大气中,只有极少量的水分用于自身的代谢过程<sup>[1]</sup>。因此,通常认为植物蒸腾作用的耗水量与植物从土壤中吸收所得的水量大致相等,即植株的蒸腾耗水量相当于从树干边材处测得的液流流量。

热消散探针测定系统主要由 1 对长 20 mm 的圆柱形探针组成,两探针在树干胸径处的同一垂直线上插入树木的边材中。两探针间的温差是该测定

系统中唯一的变量<sup>[15]</sup>，随着蒸腾拉力作用边材中的水分向上运输，探针间的温差变化可以转换为树木液流密度的变化，也即是蒸腾作用强度的变化。由于树干液流从根部向上运输，安装在上游的探针为参照探针，保持与边材组织相同的温度<sup>[16]</sup>；另一根为加热探针，其外部缠绕电阻丝并供给恒定直流电进行加热，两探针相距约 10~15 cm。在该测定系统中，Granier 提出的经验方程假设校准参数与物种无关，即不同树种都可以通过以下方程输出其液流密度<sup>[4,16-17]</sup>： $J_s = \alpha(\Delta T_m - \Delta T) / \Delta T^\beta$ ，其中， $J_s$  为瞬时液流密度(g/(m<sup>2</sup>·s))， $\Delta T_m$  为零液流时的最大温差， $\Delta T$  为瞬时温差。经验校准参数  $\alpha$  和  $\beta$  分别为  $1.19 \times 10^{-4}$  和 1.231，是 Granier 基于 5 种树木以及填充了合成纤维和锯末的柱子进行校准确定的，但近年不断有学者提出， $\alpha$ 、 $\beta$  值可能因物种而异，原始的经验数值并不能适用于所有树种和木质部结构类型<sup>[16,18-19]</sup>。

## 2.2 优势及局限

与其他热技术法相比，热消散探针法主要具有以下优势：(1) 灵敏反映瞬时蒸腾量，在野外环境操作简便<sup>[16]</sup>；(2) 可长期连续监测植物的液流状况，能在不同时空尺度上满足对蒸腾作用的研究要求<sup>[20]</sup>；(3) 价格较低，较为经济，利于野外进行大规模实验<sup>[16]</sup>；(4) 感应的是沿探针长度上的温度的平均值，即“线平均”，克服了植物维管组织结构可能引起的误差，并且液流量较小的情况下也能较准确测量液流速率<sup>[21]</sup>。

热消散探针法的主要局限在于需要外接恒定直流电源，因此在野外一定程度上会受到雷雨天气或停电的影响，且该方法不适用于测定树干直径较小的草本植物的液流速率<sup>[3]</sup>。此外，由于物种特性差异、木质部的径向变化等原因，一些学者认为该方法所测得的结果与实际值相比可能偏低<sup>[5,22]</sup>。

## 2.3 需要注意的问题

在野外和室内试验中使用热消散探针法时需要注意以下几个方面：首先，热消散探针所感应的是沿探针长度上的“线平均”温度，因此当被测植物边材厚度 > 2 cm 时，探针垂直插入才能在最大范围内对树干部分的液流量进行监测；而当边材厚度 < 2 cm，则应以一定角度倾斜插入边材中，使探针尽可能地置于边材中，避免探针接触心材影响结果的准确性<sup>[3]</sup>。其次，一些树种木质部中存在活跃

性较差的部分，这种情况下直接通过经验公式得到的测量值可能会与真实值间存在一定差距<sup>[22]</sup>。

此外，两探针间需要保持必需且适当的间距，一般为 10~15 cm，否则下探针所监测的边材组织温度易受到上探针持续加热的影响。还有研究发现，热消散探针测定系统易受到参照探针所测温度变化的影响，参照温度每上升 0.1℃，会导致传感器所测得的结果与真实值相比偏低 7%~18%<sup>[23]</sup>。

安装好探针后需对安装部位进行必要的物理保护，例如用塑料盒罩住探针，再将太阳膜包裹在外部，可以达到减少热辐射对测定区域以及探针的干扰，并且能起到一定的防止雨水浸入的作用<sup>[3]</sup>。还有学者提出，若要进行较长时间尺度的监测研究，需要注意传感器周围的树干可能形成愈伤组织，影响实验结果的准确性<sup>[24]</sup>。

## 3 基于热消散探针法的植物水分运输研究

### 3.1 植物水分运输规律的时空变化研究

根据经验校准公式，温差信号可以转化为树干液流密度。在不同的时间跨度上对树干液流量进行监测后，通过计算能将个体水平的液流量扩展到更大的空间尺度上，从而揭示某一树种在特定时空尺度中的水分运输变化规律，为不同植被类型的森林管理和发展提供参考依据。

对树干不同方位的液流密度进行测定，回归分析表明，各方位的液流密度间均有较强的相关关系<sup>[25]</sup>，由此可以建立某一方位与整树液流量间的关系，所得到的整树液流量结果更为准确。但由于成本限制，以及考虑到探针数量增加对树木生长状况的影响，在实践中一般只随机选择几棵树进行 4 个方位的监测，其余样树则基于建立的相关关系进行估测。

桑玉强等<sup>[26]</sup>、Kume 等<sup>[27]</sup>和 Regalado 等<sup>[28]</sup>分别在不同气候条件和不同植被类型中使用热消散探针法对栓皮栎(*Quercus variabilis*)、毛竹(*Phyllostachys pubescens*)和白欧石楠(*Erica arborea*)树干液流状况进行了监测，并对测定结果都进行了时空水平上的转化，以研究环境因子对植物水分运输状况的影响。近年，中国南方桉树人工林的迅速扩张也引起了一些水文问题，Ouyang 等<sup>[29]</sup>在广西柳州基于热消散探针法对柳州桉树(*Eucalyptus urophylla* × *E.*

*grandis*)人工混交林的林段耗水量进行监测,认为广西桉树人工林在较长的时间尺度上可能会对该地区的流域水产量构成潜在威胁,导致河流流量和蓄水量的减少。

即使处在相同的气候条件下,由于管理方式、可能受到的干扰等因素的不同,城市森林和自然森林的水分运输格局往往存在较大差异。Pataki 等<sup>[30]</sup>针对这一现状,使用热消散探针法监测了洛杉矶市区不同地点的城市树木用水情况,表明处于半干旱气候区的城市森林往往有较大的灌溉用水需求,提出在处于半干旱区的城市中开展大规模的植树活动,需要谨慎选择树种和种植地点,避免进一步加重城市供水系统的压力。Hu<sup>[31]</sup>等在不同时间尺度上评价成熟人工林对污染气体( $\text{NO}$ 、 $\text{NO}_2$ 、 $\text{SO}_2$ 、 $\text{O}_3$ )的气孔吸收效果时,认为气孔对污染气体的峰值通量变化存在明显的季节差异,提出未来应考虑污染气体对植被生长状况的影响。此外,针对广州3种城市绿化树种的冠层蒸腾与降温效应在不同时间尺度上进行了观测,结果表明不同树种间的冷却效果普遍在夏季最佳<sup>[32]</sup>。

### 3.2 植物水分运输与其他生态过程的结合

近10年来,人们的研究重点已转移到结合监测植物水分运输过程中进行其他生态过程,如碳同化、氮沉降、全球气候变化等的研究。

#### 3.2.1 碳同化

气孔既是水蒸气逸出叶片的出口,也是光合作用吸收空气中 $\text{CO}_2$ 的入口,因此在维持植物正常生理活动过程中具有关键作用,并且能够将植物蒸腾作用和光合作用联系在一起,液流速率的变化在一定程度上反映了气孔的开合状态和光合作用的变化<sup>[1]</sup>。20世纪初,我国就有学者提出在生态学研究结合稳定性碳同位素技术的应用<sup>[13]</sup>。此后,赵平等<sup>[33]</sup>分析了国内外森林碳吸收的研究方法和现状,并结合液流研究经验,建立了 $^{13}\text{C}$ 甄别率与森林冠层气孔导度和碳同化之间的关系。近年,Wang 等<sup>[12]</sup>结合树干液流测量法和稳定性碳同位素鉴别法,评价了成熟马占相思(*Acacia mangium*)人工林的 $\text{CO}_2$ 吸收状况,认为与气体交换结果相比,树干液流通量与稳定性同位素技术的组合降低了由叶片位置和年龄引起的测定结果变异,有助于减小试验误差,提高冠层水平碳同化研究结果的准确性。

#### 3.2.2 氮沉降

在一定范围内,氮沉降能促进植物的光合作用、增加植物生产力。但过量后,反而会引起光合速率和生产力的下降,甚至降低植物对环境胁迫的抵抗能力,因此,氮沉降在一定程度上影响着森林物种组成和多样性<sup>[34]</sup>。热消散探针法有助于在个体水平了解森林中树木的正常生长活动对氮沉降响应的内在机制,为认识和应对氮沉降可能带来的影响提供科学的依据。Ouyang 等<sup>[14]</sup>在河南鸡公山温带天然落叶阔叶林通过氮添加模拟氮沉降,使用热消散探针法对植物的液流速率和水分利用效率进行监测,讨论了添加氮素对具有不同木材解剖结构的共优势树种蒸腾作用的影响,表明具有更严格气孔控制能力的树种对水汽压亏缺的响应更为平缓,指出液流传导率、根系生物量等的变化与氮添加之间的相关关系还需进一步研究。Hu 等<sup>[35]</sup>则研究了共优势树种树干液流和水分利用效率对冠层和林下氮添加的响应,结果表明,氮添加在某些时期会对优势树种的液流速率及其对气象因子变化的敏感性产生负面影响,冠层氮添加可能会提高一些树种的水分利用效率,同时还指出了冠层和林下施氮对森林植被的影响不同,因此只靠传统的林下植被施氮不能充分模拟自然氮沉降对冠层蒸腾的影响过程,土壤化学性质变化的影响作用易被夸大。

#### 3.2.3 全球气候变化

1950年以来,观测到气候系统的许多变化是过去几十年甚至近千年以来史无前例的<sup>[36]</sup>。气候变化对生态系统各组分的影响,以及生态系统对越来越频繁的各类极端事件的反馈机制,一直是生态学研究的热点。近年,极端干旱事件的发生频率呈现增加的趋势,在干旱和半干旱区域,基于热消散探针法监测植物树干液流状况,研究了植物对于区域气候变化的响应机制。在极端干旱的温带森林中,Warren 等<sup>[37]</sup>通过林分水平树干液流的日格局变化,研究了 $\text{CO}_2$ 浓度增加对叶片的生长状况的影响,指出 $\text{CO}_2$ 浓度增加引起的效应是十分复杂的,应从遗传、环境等不同角度进一步探究其对叶片功能丧失和过早落叶的影响机制。MacKay 等<sup>[38]</sup>则针对生长季早期干旱对树冠蒸腾作用和生长速率的影响进行研究,认为虽然总降水量保持不变,但短期供水不足可能对森林生态系统产生重要影响,出现包括树木的累计生长率显著降低、较早结

束生长期等现象。有研究表明,半干旱区中林地内树木的死亡超过一定范围时,就会导致该区域树木蒸散的分配发生变化,剩余树木的生理生态功能和林地对干旱的恢复能力也会受到影响,这加深了人们对半干旱区中干旱导致树木死亡引起的生态水文后果的了解<sup>[39]</sup>。此外,气候变暖可能会导致土壤升温,引起复杂的生理生态过程的变化,乃至植物的生长状况变化。Wieser 等<sup>[40]</sup>定量研究了土壤变暖对阿尔卑斯山脉中部的松树林液流密度的影响,认为树木的水分流失将随着土壤变暖而增加,这可能会在未来变暖的环境中改变该地区树木交错带内的水分平衡。

#### 3.2.4 外来物种入侵

20 世纪以来,外来入侵植物不仅对世界各国经济产生了严重的影响,也对生物多样性和人类生存环境造成了严重的危害。如何应对外来入侵物种,是世界各国在生态安全方面所面临的共同问题,同时也是我国实现国家生态安全战略目标的主要障碍之一<sup>[41]</sup>。

通常认为外来植物入侵不会增加整个生态系统的用水量,然而有研究表明,刺槐(*Acacia longifolia*)入侵葡萄牙海岸松(*Pinus pinaster*)林后对原有生态系统的水分平衡和碳同化速率产生影响,即使入侵植物可以与林下原有物种共存,入侵植物也可以显著改变生态系统中原有的水文循环,进而对该生态系统中的各物种的碳同化能力和生产力产生影响<sup>[42]</sup>。Scott-Shaw 等<sup>[43]</sup>在南非的研究也有类似结果,他们认为入侵植物为优势种的森林生态系统,每年的单位面积用水量几乎是以原生树种为优势种的森林生态系统的 6 倍。因此如果清除这一区域中的外来物种,地下水的补给以及河流径流量可能会增加。Cavaleri 等<sup>[44]</sup>则在多种尺度上,如叶片、植株和生态系统等,深入分析了共存入侵植物和原生植物成对组合的水分利用状况,提出在叶片尺度上入侵种叶片的气孔导度更高,而在植物体尺度上,二者的液流密度相似,在生态系统尺度上获得与 Scott-Shaw 等相同的结论,即入侵植物为优势种的森林生态系统的单位面积用水量较高,入侵物种和原生物种在水分利用上的差异可能与环境条件有关。但上述二者并不是基于热消散探针法进行研究,因此在不同的森林生态系统类型中,入侵植物对原生植物水分利用状况的影响还需要更准确、连续的观察研究。

## 4 热消散探针法的校正与改进

热消散探针法已被广泛应用于个体生理生态、森林生态和水分平衡方面的研究中<sup>[16,18]</sup>,但热消散探针法仍存在对结果准确性有较大影响的因素,因此提出了校正和改进的方法。

### 4.1 校正

在转换温差信号的过程中应考虑树种和木质部类型,Bush 等<sup>[18]</sup>、Fuchs 等<sup>[45]</sup>分别针对环孔材和散孔材,探究了原始的校准系数对不同树种液流量测定结果的影响,提出考虑物种特异性,能较大程度地校正原始结果偏低的现象。同时,校准参数在个体间的变异性较高,因此直接进行尺度转换得到的林段蒸腾量的准确性较差,这对于研究从个体到林段乃至生态系统水平过程中的误差传播有重要的影响。有许多研究评估了热消散探针法在测定竹子蒸腾耗水过程中的适用性<sup>[46-48]</sup>,认为该技术是估计竹类植物水分利用的一种适宜方法,但需要采用如整树容器法等其他方法对热消散探针方法的原始校准系数进行校正,并且试验过程中需要根据竹秆的解剖结构特点对探针长度进行改良。

木质部的径向变化和结构类型也是主要的影响因素,Paudel 等<sup>[22]</sup>和 Zhang 等<sup>[49]</sup>分别研究了木质部活跃度和液流速率的径向变化对液流测定结果的影响,表明这 2 个因素都会导致结果出现一定程度的低估。因此,针对不同树种的不同木质部特质需相应调整液流测定方式,便于将局部测量的液流数据准确放大到整树水平。整合不同的校准因子时需谨慎,避免误差。

相当一部分植物依赖树干储存水进行蒸腾,因此木材含水量的波动很可能会导致蒸腾作用测定的误差。Vandegheuchte 等<sup>[50]</sup>在热脉冲法的基础上,探讨在不破坏树木心材前提下如何确定边材的含水率。受到上述研究的启发,Vergeynst 等<sup>[15]</sup>在探究树干储水量的昼夜波动对热消散探针法测量液流密度的影响时,认为在某些情况下树干水分含量的昼夜动态可能引起边材木质部昼夜热特性的差异,从而导致温差信号转换结果的偏差。除此之外,Mei 等<sup>[51]</sup>基于试验和模型模拟,探索了竹子茎秆含水量变化对热消散探针法测定液流密度的影响,认为茎秆含水量的变化会导致对液流量的严重低估,并针对这一现象提出了校正方程,深入研究了树干含水

量与液流量之间的相关关系。

#### 4.2 热消散探针法的改进

自然温度梯度也是导致测算结果出现误差的重要因素之一。为解决这一问题, Lubczynski 等<sup>[52]</sup>和 Reyes-Acosta 等<sup>[53]</sup>分别从理论应用和试验验证角度, 提出了用于校正液流测量中自然温度梯度的循环散热法。Lubczynski 等认为, 循环散热法是基于热消散探针法改进的, 因此不需要增加其他的校准方法, 同时更加省电, 还具有能用于其他热技术法等优点。Reyes-Acosta 等对该方法的准确性进行了一系列的室内试验, 认为循环散热法在消除不同液流密度下温度梯度的变化所带来的影响时, 产生的结果比其他方法更为准确。但这方法还需要进一步的优化, 包括提高应用的普适性和数据处理的便捷性等, 才能广泛应用于实践。

由于试验中产生误差的原因较多, 包括自然热梯度、损伤效应等<sup>[16]</sup>, 热消散探针测定系统数据的完全自动化处理较为困难。Ward 等<sup>[54]</sup>建立了一个可用于对热消散探针法产生的液流密度数据进行标准化整理、转换和校准的数据处理平台——TRACC, 这是一个以 R 语言为基础的开源软件。该平台通过解决监测夜间蒸腾和树干储水对液流密度的影响, 在使用的过程中同时有助于尽可能地减少不同研究者处理数据带来的变化, 增加基于热消散探针法的研究的可重复性。这一软件输出的结果可以便捷地集成到更复杂的模型或软件中进行深入研究。

## 5 结语

过去 10 年间, 热消散探针法不仅被广泛用于物种的水分运输机制和蒸腾耗水特性研究, 还能够为碳同化、氮沉降等其他生态过程的研究提供新的视角, 也为探究未来气候变化、外来物种入侵与生态系统间的潜在相互作用机制提供了参考。此外, 许多学者针对该测定系统提出了更完善的校正方式, 也有学者在其基础上提出了改进方法。总的来说, 目前热消散探针法是在不同时空尺度上研究植物蒸腾耗水特性、水分运输机制的一种较为灵活、可靠、经济的研究方法。

当前, 在全球气候变化背景下, 有学者认为运用热消散探针法研究植物水分运输机制和蒸腾耗水特性有助于我们更好地预测植物对气候变化的

响应<sup>[55]</sup>。此外还有学者认为, 该方法经扩展可用于研究径向液流密度(SFD)的模式, 有助于对木质部解剖结构更为复杂的树种进行深入、精细的研究<sup>[56]</sup>。未来, 热消散探针法还需要在其适用的范围内不断发展完善, 为探索更多的生态学问题提供技术支持。

## 参考文献

- [1] JIANG G M. Plant Ecophysiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2004: 85–111.  
蒋高明. 植物生理生态学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 85–111.
- [2] WAN X C, MENG P. Physiological and ecological mechanisms of long-distance water transport in plants: A review of recent issues [J]. J Plant Ecol, 2007, 31(5): 804–813. doi: 10.17521/cjpe.2007.0102.  
万贤崇, 孟平. 植物体内水分长距离运输的生理生态学机制 [J]. 植物生态学报, 2007, 31(5): 804–813. doi: 10.17521/cjpe.2007.0102.
- [3] MA L, ZHAO P, RAO X Q, et al. Main determination methods of tree transpiration [J]. Chin J Ecol, 2005, 24(1): 88–96.  
马玲, 赵平, 饶兴权, 等. 乔木蒸腾作用的主要测定方法 [J]. 生态学杂志, 2005, 24(1): 88–96.
- [4] GRANIER A. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres [J]. Ann For Sci, 1985, 42(2): 193–200. doi: 10.1051/forest:19850204.
- [5] ZHAO C Y, SI J H, FENG Q, et al. Stem sap flow research: Progress and prospect [J]. J NW For Univ, 2015, 30(5): 98–105. doi: 10.3969/j.issn.1001-7461.2015.05.16.  
赵春彦, 司建华, 冯起, 等. 树干液流研究进展与展望 [J]. 西北林学院学报, 2015, 30(5): 98–105. doi: 10.3969/j.issn.1001-7461.2015.05.16.
- [6] JU G S, LIU F J, ZHENG S K. Study on selecting the method for measuring transpiration water consumption of trees [J]. For Sci Technol, 1998(10): 12–14.  
巨关升, 刘奉觉, 郑世镛. 选择树木蒸腾耗水测定方法的研究 [J]. 林业科技通讯, 1998(10): 12–14.
- [7] FRITSCHEN L J, COX L, KINERSON R. A 28-meter Douglas-fir in a weighing lysimeter [J]. For Sci, 1973, 19(4): 256–261. doi: 10.1093/forestscience/19.4.256.
- [8] GRIER C G, RUNNING S W. Leaf area of mature northwestern coniferous forests: Relation to site water balance [J]. Ecology, 1977, 58(4): 893–899. doi: 10.2307/1936225.
- [9] GREENWOOD E A N, BERESFORD J D. Evaporation from vegetation in landscapes developing secondary salinity using the ventilated-chamber

- technique: I. Comparative transpiration from juvenile *Eucalyptus* above saline groundwater seeps [J]. *J Hydrol*, 1979, 42(3/4): 369–382. doi: 10.1016/0022-1694(79)90056-8.
- [10] HUBER B. Observation and measurements of sap flow in plant [J]. *Ber Deutsch Bot Gesellsch*, 1932, 50: 89–109.
- [11] STEINBERG S, VAN BAVEL C H, MCFARLAND M J. A gauge to measure mass flow rate of sap in stems and trunks of woody plants [J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 1989, 114(3): 466–472.
- [12] WANG H, ZHAO P, ZOU L L, et al. CO<sub>2</sub> uptake of a mature *Acacia mangium* plantation estimated from sap flow measurements and stable carbon isotope discrimination [J]. *Biogeosciences*, 2014, 11(5): 1393–1411. doi: 10.5194/bg-11-1393-2014.
- [13] CHEN S P, BAI Y F, HAN X G. Applications of stable carbon isotope techniques to ecological research [J]. *Acta Phytoecol Sin*, 2002, 26(5): 549–560.  
陈世革, 白永飞, 韩兴国. 稳定性碳同位素技术在生态学中的应用 [J]. *植物生态学报*, 2002, 26(5): 549–560.
- [14] OUYANG L, ZHAO P, ZHU L W, et al. Difference in response of water use to evaporative demand for codominant diffuse-porous versus ring-porous tree species under N addition in a temperate forest [J]. *Ecohydrology*, 2017, 10(4): e1829. doi: 10.1002/eco.1829.
- [15] VERGEYNST L L, VAN DE GEHUCHTE M W, MCGUIRE M A, et al. Changes in stem water content influence sap flux density measurements with thermal dissipation probes [J]. *Trees*, 2014, 28(3): 949–955. doi: 10.1007/s00468-014-0989-y.
- [16] LU P, LAURENT U, ZHAO P. Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: theory and practice [J]. *Acta Bot Sin*, 2004, 46(6): 631–646.
- [17] ZHAO P, RAO X Q, MA L, et al. Application of Granier's sap flow system in water use of acacia mangium forest [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2005, 13(6): 457–468. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2005.06.001.  
赵平, 饶兴权, 马玲, 等. Granier 树干液流测定系统在马占相思的水分利用研究中的应用 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2005, 13(6): 457–468. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2005.06.001.
- [18] 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. doi: 10.1093/treephys/tpq096.
- [19] STEPPE K, DE 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]. *Agric For Meteorol*, 2010, 150(7/8): 1046–1056. doi: 10.1016/j.agrformet.2010.04.004.
- [20] MA L, LU P, ZHAO P, et al. Diurnal, daily, seasonal and annual patterns of sap-flux-scaled transpiration from an *Acacia mangium* plantation in South China [J]. *Ann For Sci*, 2008, 65(4): 402. doi: 10.1051/forest:2008013.
- [21] 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. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2005.09.003.  
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. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2005.09.003.
- [22] PAUDEL I, KANETY T, COHEN S. Inactive xylem can explain differences in calibration factors for thermal dissipation probe sap flow measurements [J]. *Tree Physiol*, 2013, 33(9): 986–1001. doi: 10.1093/treephys/tp070.
- [23] IIDA S, TANAKA T. Effect of the span length of Granier-type thermal dissipation probes on sap flux density measurements [J]. *Ann For Sci*, 2010, 67(4): 408. doi: 10.1051/forest/2009128.
- [24] MASMOUDI C C, MASMOUDI M, ABID-KARRAY J, et al. Sap flow measurements in young olive trees (*Olea europaea* L.) cv. Chétoui under Tunisian conditions [J]. *Sci Hort*, 2011, 129(4): 520–527. doi: 10.1016/j.scienta.2011.05.030.
- [25] HUANG Y Q, ZHAO P, ZHANG Z F, et al. Transpiration of *Cyclobalanopsis glauca* (syn. *Quercus glauca*) stand measured by sap-flow method in a karst rocky terrain during dry season [J]. *Ecol Res*, 2009, 24(4): 791–801. doi: 10.1007/s11284-008-0553-6.
- [26] SANG Y Q, ZHANG J S, MENG P, et al. Responses of stem sap flow to meteorological factors and water evaporation at different time scales over *Quercus variabilis* plantation [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, 30(23): 6661–6668.  
桑玉强, 张劲松, 孟平, 等. 栓皮栎人工林树干液流对不同时间尺度气象因子及水面蒸发的响应 [J]. *生态学报*, 2010, 30(23): 6661–6668.
- [27] 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. doi: 10.1016/j.foreco.2010.07.012.
- [28] REGALADO C M, RITTER A. Scaling *Erica arborea* transpiration from trees up to the stand using auxiliary micrometeorological information in a wax myrtle-tree heath cloud forest (La Gomera, Canary Islands) [J]. *Tree Physiol*, 2013, 33(9): 973–985. doi: 10.1093/treephys/tp071.
- [29] OUYANG L, ZHAO P, ZHOU G S, et al. Stand-scale transpiration of a *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* plantation and its potential hydrological implication [J]. *Ecohydrology*, 2018, 11(4): e1938. doi: 10.1002/eco.1938.

- [30] PATAKI D E, MCCARTHY H R, LITVAK E, et al. Transpiration of urban forests in the Los Angeles metropolitan area [J]. *Ecol Appl*, 2011, 21(3): 661–677. doi: 10.1890/09-1717.1.
- [31] HU Y T, ZHAO P, NIU J F, et al. Canopy stomatal uptake of NO<sub>x</sub>, SO<sub>2</sub> and O<sub>3</sub> by mature urban plantations based on sap flow measurement [J]. *Atmos Environ*, 2016, 125: 165–177. doi: 10.1016/j.atmosenv.2015.11.019.
- [32] CHEN X, ZHAO P, HU Y T, et al. Canopy transpiration and its cooling effect of three urban tree species in a subtropical city Guangzhou, China [J]. *Urban For Urban Green*, 2019, 43: 126368. doi: 10.1016/j.ufug.2019.126368.
- [33] ZHAO P, MA L, SUN G C, et al. Using canopy stomatal conductance and <sup>13</sup>C discrimination rate based on sap flow measurements to determine forest carbon assimilation rate [J]. *Chin Sci Bull*, 2005, 50(15): 1620–1626. doi: 10.3321/j.issn:0023-074X.2005.15.013.  
赵平, 马玲, 孙谷畴, 等. 利用基于sap flow测定值的冠层气孔导度和<sup>13</sup>C甄别率测定森林的碳同化率 [J]. *科学通报*, 2005, 50(15): 1620–1626. doi: 10.3321/j.issn:0023-074X.2005.15.013.
- [34] LI D J, MO J M, FANG Y T, et al. Impact of nitrogen deposition on forest plants [J]. *Acta Ecol Sin*, 2003, 23(9): 1891–1900. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2003.09.022.  
李德军, 莫江明, 方运霆, 等. 氮沉降对森林植物的影响 [J]. *生态学报*, 2003, 23(9): 1891–1900. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2003.09.022.
- [35] HU Y T, ZHAO P, ZHU L W, et al. Responses of sap flux and intrinsic water use efficiency to canopy and understory nitrogen addition in a temperate broadleaved deciduous forest [J]. *Sci Total Environ*, 2019, 648: 325–336. doi: 10.1016/j.scitotenv.2018.08.158.
- [36] SHEN Y P, WANG G Y. Key findings and assessment results of IPCC WGI fifth assessment report [J]. *J Glaciol Geocryol*, 2013, 35(5): 1068–1076. doi: 10.7522/j.issn.1000-0240.2013.0120.  
沈永平, 王国亚. IPCC 第一工作组第五次评估报告对全球气候变化认知的最新科学要点 [J]. *冰川冻土*, 2013, 35(5): 1068–1076. doi: 10.7522/j.issn.1000-0240.2013.0120.
- [37] WARREN J M, NORBY R J, WULLSCHLEGER S D. Elevated CO<sub>2</sub> enhances leaf senescence during extreme drought in a temperate forest [J]. *Tree Physiol*, 2011, 31(2): 117–130. doi: 10.1093/treephys/tpu002.
- [38] MACKAY S L, ARAIN M A, KHOMIK M, et al. The impact of induced drought on transpiration and growth in a temperate pine plantation forest [J]. *Hydrol Process*, 2012, 26(12): 1779–1791. doi: 10.1002/hyp.9315.
- [39] MORILLAS L, PANGLE R E, MAURER G E, et al. Tree mortality decreases water availability and ecosystem resilience to drought in piñon-juniper woodlands in the southwestern U.S. [J]. *J Geophys Res Biogeosci*, 2017, 122(12): 3343–3361. doi: 10.1002/2017jg004095.
- [40] WIESER G, GRAMS T E E, MATYSSEK R, et al. Soil warming increased whole-tree water use of *Pinus cembra* at the treeline in the Central Tyrolean Alps [J]. *Tree Physiol*, 2015, 35(3): 279–288. doi: 10.1093/treephys/tpv009.
- [41] YAN X L, SHOU H Y, MA J S. The problem and status of the alien invasive plants in China [J]. *Plant Diver Resour*, 2012, 34(3): 287–313. doi: 10.3724/SP.J.1143.2012.12025.  
闫小玲, 寿海洋, 马金双. 中国外来入侵植物研究现状及存在的问题 [J]. *植物分类与资源学报*, 2012, 34(3): 287–313. doi: 10.3724/SP.J.1143.2012.12025.
- [42] RASCHER K G, GROBE-STOLTENBERG A, MÁGUAS C, et al. Understory invasion by *Acacia longifolia* alters the water balance and carbon gain of a Mediterranean pine forest [J]. *Ecosystems*, 2011, 14(6): 904–919. doi: 10.1007/s10021-011-9453-7.
- [43] SCOTT-SHAW B C, EVERSON C S, CLULOW A D. Water-use dynamics of an alien-invaded riparian forest within the Mediterranean climate zone of the Western Cape, South Africa [J]. *Hydrol Earth Syst Sci*, 2017, 21(9): 4551–4562. doi: 10.5194/hess-21-4551-2017.
- [44] CAVALERI M A, SACK L. Comparative water use of native and invasive plants at multiple scales: A global meta-analysis [J]. *Ecology*, 2010, 91(9): 2705–2715. doi: 10.1890/09-0582.1.
- [45] FUCHS S, LEUSCHNER C, LINK R, et al. Calibration and comparison of thermal dissipation, heat ratio and heat field deformation sap flow probes for diffuse-porous trees [J]. *Agric For Meteorol*, 2017, 244–245: 151–161. doi: 10.1016/j.agrformet.2017.04.003.
- [46] ZHAO X H, ZHAO P, ZHOU J, et al. Applicability evaluation of transpiration of five bamboo species by using TDP (thermal dissipation probe) method [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2015, 23(5): 567–575. doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.05.012.  
赵秀华, 赵平, 周娟, 等. 热消散法(TDP)在5种竹子蒸腾耗水测定中的适用性评价 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2015, 23(5): 567–575. doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2015.05.012.
- [47] 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. doi: 10.13292/j.1000-4890.2012.0019.  
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. doi: 10.13292/j.1000-4890.2012.0019.
- [48] ZHAO P, MEI T T, ZHU L W, et al. Difference of measured sap flows of *Bambusa chungii* using thermal dissipation probes at different lengths and their in situ validation [J]. *Chin J Ecol*, 2014, 33(5): 1420–

1428. doi: 10.13292/j.1000-4890.20140327.043.
- 赵平, 梅婷婷, 朱丽薇, 等. 不同长度热消散探针测定粉单竹 (*Bambusa chungii*) 液流的差异分析和原位验证 [J]. 生态学杂志, 2014, 33(5): 1420–1428. doi: 10.13292/j.1000-4890.20140327.043.
- [49] ZHANG J G, HE Q Y, SHI W Y, et al. Radial variations in xylem sap flow and their effect on whole-tree water use estimates [J]. Hydrol Process, 2015, 29(24): 4993–5002. doi: 10.1002/hyp.10465.
- [50] VAN DE GEHUCHTE M W, STEPPE K. Sapflow+: A four-needle heat-pulse sap flow sensor enabling nonempirical sap flux density and water content measurements [J]. New Phytol, 2012, 196(1): 306–317. doi: 10.1111/j.1469-8137.2012.04237.x.
- [51] MEI T T, FANG D M, RÖLL A, et al. The influence of bamboo culm water content on sap flux measurements with thermal dissipation probes: Observations and modeling [J]. Trees, 2018, 32(2): 441–451. doi: 10.1007/s00468-017-1641-4.
- [52] LUBCZYNSKI M W, CHAVARRO-RINCON D, ROY J. Novel, cyclic heat dissipation method for the correction of natural temperature gradients in sap flow measurements: Part 1. Theory and application [J]. Tree Physiol, 2012, 32(7): 894–912. doi: 10.1093/treephys/tps030.
- [53] REYES-ACOSTA J L, VAN DE GEHUCHTE M W, STEPPE K, et al. Novel, cyclic heat dissipation method for the correction of natural temperature gradients in sap flow measurements: Part 2. Laboratory validation [J]. Tree Physiol, 2012, 32(7): 913–929. doi: 10.1093/treephys/tps042.
- [54] WARD E J, DOMEK J C, KING J, et al. TRACC: An open source software for processing sap flux data from thermal dissipation probes [J]. Trees, 2017, 31(5): 1737–1742. doi: 10.1007/s00468-017-1556-0.
- [55] CHEN X, ZHAO P, OUYANG L, et al. Whole-plant water hydraulic integrity to predict drought-induced *Eucalyptus urophylla* mortality under drought stress [J]. For Ecol Manag, 2020, 468: 118179. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118179.
- [56] BAIAMONTE G, MOTISI A. Analytical approach extending the Granier method to radial sap flow patterns [J]. Agric Water Manag, 2020, 231: 105988. doi: 10.1016/j.agwat.2019.105988.