



植物生态学报
Chinese Journal of Plant Ecology
ISSN 1005-264X, CN 11-3397/Q

《植物生态学报》网络首发论文

题目: 毛白杨茎干夜间液流时空动态及其环境影响因子
作者: 范云翔, 邸楠, 刘洋, 章毓文, 段劼, 李新, 王海红, 席本野
收稿日期: 2022-04-25
网络首发日期: 2022-10-19
引用格式: 范云翔, 邸楠, 刘洋, 章毓文, 段劼, 李新, 王海红, 席本野. 毛白杨茎干夜间液流时空动态及其环境影响因子[J/OL]. 植物生态学报.
<https://kns.cnki.net/kcms/detail/11.3397.Q.20221018.1324.002.html>



网络首发: 在编辑部工作流程中, 稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定, 且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式(包括网络呈现版式)排版后的稿件, 可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定; 学术研究成果具有创新性、科学性和先进性, 符合编辑部对刊文的录用要求, 不存在学术不端行为及其他侵权行为; 稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准, 正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性, 录用定稿一经发布, 不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容, 只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认: 纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊(光盘版)》电子杂志社有限公司签约, 在《中国学术期刊(网络版)》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版, 以单篇或整期出版形式, 在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊(网络版)》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物(ISSN 2096-4188, CN 11-6037/Z), 所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

毛白杨茎干夜间液流时空动态及其环境影响因子

范云翔¹ 邸楠^{2*} 刘洋¹ 章毓文¹ 段劼¹ 李新³ 王海红⁴ 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, 北京 100083; ²内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021; ³北京时域通科技有限公司, 100085 北京; ⁴梁水镇人民政府, 山东聊城 252037

摘要 为了更深入地理解树木茎干夜间水分活动机制, 本文针对华北平原典型杨树人工林夜间液流和茎干充水的时空动态及其环境影响因子进行探究。该研究以雨养条件下毛白杨(*Populus tomentosa*)为研究对象, 在不同生长时期, 利用热扩散法对茎干不同高度处液流速率进行连续监测, 对土壤含水率以及气象因子进行同步测定, 对比不同时期各高度夜间液流动态及其与环境因子的相关关系。结果显示: 雨季前, 茎干0.35和1.3 m处夜间液流占日总液流量的比例显著高于雨季后, 而雨季后茎干7 m处夜间液流占比提高了49%。雨季前, 茎干各高度处夜间液流速率同步性较高, 且随茎干高度增加逐渐递减。雨季后, 夜间用水主要来源由根系吸水转变为下部茎干储水, 基部夜间液流速率降低66%, 不同高度夜间液流的空间特征也发生变化。雨季前后, 4–7 m茎段为茎干充水的主要发生部位, 平均日充水量达4.16 L, 而1.3–4 m茎段充水量明显低于其他高度茎段, 可能主要发挥输水功能。水汽压亏缺、温度和3 m深土壤含水率对雨季前后各高度处夜间液流均有显著的正向驱动作用, 但这种驱动作用在雨季后明显减弱, 且在不同高度间存在一定差异。该研究发现夜间液流和茎干充水在不同时期和不同茎干高度上的时空变异性, 为优化华北杨树人工林昼夜水分循环和运动过程模拟提供科学支持。

关键词 杨树人工林; 夜间液流; 茎干高度; 茎干充水

范云翔, 邸楠, 刘洋, 章毓文, 段劼, 李新, 王海红, 席本野 (2022). 毛白杨茎干夜间液流时空动态及其环境影响因子. 植物生态学报, 46 DOI: 10.17521/cjpe.2022.0162

Spatiotemporal dynamics of nocturnal sap flow of *Populus tomentosa* and the environmental impact factors

FAN Yun-Xiang¹, DI Nan^{2*}, LIU Yang¹, ZHANG Yu-Wen¹, DUAN Jie¹, LI Xin³, WANG Hai-Hong⁴, and XI Ben-Ye¹

¹Ministry of Education Key Laboratory of Silviculture and Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; ³Sinton Technology, Beijing 100085, China; and ⁴Liangshui People's Government, Liaocheng, Shandong 252037, China

Abstract

Aims In order to better understand the mechanisms of nocturnal water activity in tree stems, this paper explores the spatiotemporal dynamics of nocturnal sap flow and stem water filling in typical poplar plantations in the North China Plain and environmental influencing factors.

Methods Taking rainfed *Populus tomentosa* as the research object, the thermal diffusion method was used to continuously monitor the sap flow rate at different heights of stem in different growing periods. Soil water content and meteorological factors were measured simultaneously. Dynamics of nocturnal sap flow at different heights and its correlations with environmental factors were compared.

Important findings Before the rainy season, the ratio of nocturnal sap flow to daily sap flow at 0.35 and 1.3 meters of the stem was significantly higher than that after the rainy season, while the ratio at 7 meters increased by 49% after the rainy season. Nocturnal sap flow rate at different heights of the stem showed a high synchronization before the rainy season, and decreased with the increase of stem height. After the rainy season, the main water resource of nocturnal water use changed from root water uptake to stored water in stem base, which leading to 66% decrease of nocturnal sap flow at stem base. Meanwhile, the spatial characteristics of nocturnal sap flow at different heights also varied in different periods. After the rainy season, stem water refilling mainly occurred in 4–7 meters stem segment with mean daily water refilling amount of 4.16 L, while the refilling

收稿日期Received: 2022-04-25 接受日期Accepted: 2022-07-24

基金项目: 国家自然科学基金(32001304和32171763)和内蒙古自治区自然科学基金(2020BS03002)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (32001304 and 32171763), and the Natural Science Foundation of Inner Mongolia (2020BS03002).

* 通信作者Corresponding author (dinan1225@163.com)

amount in 1.3–4 meters stem segment was much lower than others, possibly due to its primary function of water transport. Before the rainy season, vapor pressure deficit, air temperature and soil water content at 3 meters depth were significantly correlated with nocturnal sap flow rate at different heights, but this relation was obviously weakened after the rainy season. And the correlations between the environmental impact factors and nocturnal sap flow were different at each height. This study finds the spatiotemporal variations of nocturnal sap flow and stem water refilling, which provide scientific support for optimizing diurnal water cycle and motion process simulation of poplar plantation in North China Plain.

Key words poplar plantation; nocturnal sap flow; stem height; stem water refilling

Fan YX, Di N, Liu Y, Zhang YW, Duan J, Li X, Wang HH, and Xi BY (2022). Spatiotemporal dynamics of nocturnal sap flow of *Populus tomentosa* and the environmental impact factors. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46 DOI: 10.17521/cjpe.2022.0162

蒸腾是陆地水文循环中的一个重要组成部分, 能够将大约39%陆地降水返还到大气中, 对陆地生态系统水分平衡做出巨大贡献的同时, 也能对局部小气候与降雨造成显著影响(Jasechko *et al.*, 2013; Schlesinger & Jasechko, 2014)。蒸腾可以降低叶片表面温度、防止植物受到高温损害(Cook *et al.*, 1964; Lin *et al.*, 2017), 也是植物吸取和运输水分及营养物质的主要动力来源(Wright & Barton, 1955; Tanner & Beevers, 2001; Raven, 2008)。随着近二十年来有关植物水分生理的监测技术手段的进步, 茎干液流逐渐成为反映树木蒸腾和茎干水分运动的主要形式(Burgess *et al.*, 2001; Bovard *et al.*, 2005)。气孔作为影响蒸腾作用的最主要因素之一, 其张开与闭合主要受到光合有效辐射(PAR)与水汽压亏缺(VPD)等环境因子的控制(Hogg & Hurdle, 1997; Tang *et al.*, 2006; Zhao *et al.*, 2006)。因此, PAR和VPD也被普遍证实是驱动茎干液流的主要环境因子。由于夜间VPD较小且PAR基本为0, “气孔优化调节理论”使得早先许多研究忽视了夜间液流的发生及其重要作用(Ritchie, 1974; Benyon, 1999)。然而, 凭借对不同生态系统和物种夜间茎干液流的观测, 不仅证实了普遍存在的夜间液流(Snyder *et al.*, 2003; Dawson *et al.*, 2007; Marks & Lechowicz, 2007), 还进一步发现夜间液流与植物水力安全、氧气供给和营养物质运输等多种生理生态过程密切相关(方伟伟等, 2018)。这意味着夜间液流会对植物昼夜水分循环产生显著影响, 并且有必要将其纳入生态系统水文模型中来提高模拟精度(Zeppel *et al.*, 2014)。同时, 有关植物夜间液流的发生机制和生理意义的探讨和研究也逐渐深入(Daley & Phillips, 2006; Scholz *et al.*, 2007; Even *et al.*, 2018)。

植物的夜间蒸腾通常占夜间水分活动的

10%–25% (Yu *et al.*, 2018; Wu *et al.*, 2020), 其余部分则被认为是茎干充水(Oren *et al.*, 1999; Phillips *et al.*, 2010)。茎干充水可能对植物的夜间水力修复和维持次日水分供应具有重要的意义。由于植物夜间的蒸腾和茎干充水这两种生理行为在时间上存在重叠, 因此区分二者是一项具有挑战性的工作。目前, 已有研究划分夜间蒸腾和茎干充水主要采用以下3种方法。首先, “VPD推断法”是基于对不同气象条件下夜间液流速率的连续观测, 将VPD较低的夜晚发生的夜间水分活动全部视作茎干充水, 再将其他时期的夜间液流速率与其进行比较, 从而对夜间液流的两个组分进行估算(Phillips *et al.*, 2010)。其次, “预测充水法”(predictive refilling)是根据夜间液流速率动态变化特征, 对刚入夜的液流速率进行拟合, 将拟合曲线与实际夜间液流曲线面积进行对比, 最终计算出夜间蒸腾和茎干充水的占比(Fisher *et al.*, 2007; Zhao *et al.*, 2019)。上述两种方法均基于夜间蒸腾主要受VPD驱动以及VPD较低时夜间液流发生全部由茎干充水所致的假设, 所以往往忽略了VPD较低时期发生的夜间蒸腾, 从而高估了茎干充水。最后, “液流高度差法”利用最低活枝处与茎干基部液流量之差来量化夜间蒸腾与茎干充水, 能够精准判断夜间蒸腾发生的起始时刻(Zeppel *et al.*, 2010)。然而, 由于夜间蒸腾是通过最低活枝处液流量进行估算, 无法排除枝条充水对结果的影响, 所以该方法也会在一定程度上造成对夜间蒸腾组分的高估。综上, 现有的夜间液流组分划分方法均存在一定的误差, 但相比于前面两种依靠经验和假设的划分方法, 不同高度液流差法在量化茎干充水的时空变化方面具有相对更高的准确性和可靠性, 但这种时空差异性在前期的研究中并未得到充分探讨。了解树木不同高度夜间液流的差异性不仅有助于深化对夜

间茎干水分传输和利用的认知, 同时也可作为茎干充水和夜间蒸腾组分间的精准划分奠定理论基础。

在量化夜间液流、明确其动态变化特征的基础上, 关于夜间液流环境驱动因子的研究也已较为普遍(Yu *et al.*, 2018; Di *et al.*, 2019; Cao *et al.*, 2020)。其中, 多数研究将VPD归为驱动夜间液流的主要环境因子, 可以解释55%–79%的夜间液流变化(Zeppel *et al.*, 2010; Yu *et al.*, 2018; Hayat *et al.*, 2021)。近期研究则认为VPD对夜间液流的影响主要取决于土壤含水率(Chen *et al.*, 2020), 但土壤含水率对夜间液流的影响方向具有不确定性。其中, 多数研究表明湿润的土壤促进了林木的日间蒸腾作用, 增加了茎干充水量, 从而对夜间液流产生了正向影响(Zhao *et al.*, 2017; Fang *et al.*, 2018; Hayat *et al.*, 2021)。但也有研究发现, 土壤含水率与夜间液流呈负相关关系, 且不同深度的土壤含水率对夜间液流的影响程度不同(Zeppel *et al.*, 2010)。在不同的生态系统中, 风速对夜间液流的影响是多变的, 部分研究表明风速对夜间液流的影响微乎其微(Zeppel *et al.*, 2010; Zhao *et al.*, 2019; Kangur *et al.*, 2020), 但也有研究发现风速会对夜间液流产生显著地促进作用(Zhao *et al.*, 2017; Chen *et al.*, 2020; Wu *et al.*, 2020)。然而, 上述研究结果并未将不同高度处茎干夜间液流在动态特征和量级大小的差异性考虑在内。因此, 为了更好地理解夜间液流的环境驱动因子, 有必要在前期研究的基础上, 明确不同高度夜间液流的环境驱动因子是否也存在差异。

杨树(*Populus* spp.)是我国主要的人工林树种之一, 在北方地区形成典型的人工林生态系统, 在木材生产和生态服务等方面都发挥着重要作用。相比于天然林, 人工林树种单一、配置结构简单, 其生态系统功能和稳定性相对较弱, 故其对气候环境变化的响应更为敏感。因此, 研究杨树人工林夜间茎干水分运动的时空变异性对深化人工林水分关系及其环境适应机制的认识、完善林地水分管理理论体系具有重要意义。毛白杨(*P. tomentosa*)是我国华北平原地区主要的杨树人工林树种, 因具有优质、速生、丰产、抗逆性强等优点被大面积栽种(康向阳和朱之悌, 2002)。故本研究以温带季风气候区域的华北平原主要人工林树种——毛白杨为研究对象, 采用不同高度液流差法, 研究毛白杨夜间蒸腾和不同高度的茎干充水时空动态特征, 及其与环境因子间的关

系, 主要解决以下两个科学问题: (1)毛白杨不同高度夜间液流和茎干充水在不同时期的变异特性如何? (2)雨季前后各环境因子对毛白杨不同高度茎干夜间液流的影响是否相同? 结合已有夜间液流动态特征研究结果, 本文针对上述两个科学问题做出以下假设: (1)毛白杨不同高度夜间液流占比和茎干充水均随高度升高逐渐降低; (2)由于降水对土壤水分的补充, 不同高度间的差异性在雨季后明显减小; (3)雨季后, 夜间液流速率与各气象驱动因子间的相关性较雨季前显著增强。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验地位于山东省聊城市高唐县国有旧城林场(36.81° N, 116.09° E, 平均海拔32 m), 属于温带季风性气候, 冬季寒冷干燥, 夏季炎热湿润, 降雨主要分布在7–8月。表层土壤(0–140 cm)为砂壤土, 深层土壤(140 cm以下)为粉土。2016–2021年平均气温14.2 °C, 年降水量588.5 mm, 其中2021年平均气温15.21 °C、降水量846.8 mm, 集中分布在8–9月。

试验对象为2015年春季栽种(行间3 m, 株间2 m)的三倍体毛白杨无性系B301 (*P. tomentosa* × *P. bolleana*) × *P. tomentosa*)。栽种时, 幼苗平均树高和胸径分别为(3.0 ± 0.1) m, (3.7 ± 0.2) cm, 林分密度为1666株·hm⁻²。在整个试验期间, 除每年春季灌溉展叶水外, 不对试验林分进行额外灌溉, 但定期采取施肥(尿素, 296.88 kg·hm⁻²)、除草等林地管理措施。本研究于2021年7–9月开展, 对试验林分一个小区(0.67 hm²)内的样树进行每木检尺, 根据平均胸径和树高选取长势健康、间距10 m内的3株平均标准木进行监测, 试验开始前各样树生长情况如表1所示。

1.2 环境因子

利用距试验地约900 m的标准自动气象站(Delta-T Devices, Cambridge, UK)对试验地的气温

表1 毛白杨样树生长信息

Table 1 Growth information of sample trees of *Populus tomentosa*

编号 Number	胸径 Diameter at breast height (cm)	树高 Height (m)	最低活枝高 Height of lowest living branch (m)
T1	14.21	17.10	9.79
T2	13.52	15.95	6.56
T3	13.60	16.96	9.81

(T , $^{\circ}\text{C}$)、相对湿度(RH, %)、降水量(P , mm)、风速(W_s , $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$)和太阳总辐射(R , $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$)等气象因子进行连续监测。所有气象数据每10 min自动记录一次, 并通过 T 和RH计算VPD (kPa; Campbell & Norman, 1998)。本研究将 R 小于 $5 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ 定义为夜间, 并根据该标准将日间和夜间的气象数据进行划分。

针对每株样树, 在行间距其30 cm处安装土壤含水率测管, 利用时域反射探头(TSM640, 北京时域通科技有限公司, 北京)对0–6 m深的土壤含水率(SWC, %)进行连续测量, 测定频率为10 min。在0–100 cm土层内, SWC分别于10、30、60和100 cm深处进行测定; 100 cm以下, SWC的测定间隔为50 cm。测定完成后, 将每100 cm内各深度的SWC数据进行平均, 用平均值代表该100 cm深度范围内的土壤水分状况。

1.3 茎干液流

试验期间, 利用热扩散液流探针(STDP30, 北京时域通科技有限公司, 北京)对3株试验样树的茎干液流进行动态连续监测。针对每株样树, 探针分别安装在距地面0.35 m(茎干基部)、1.3 m(胸径)、7 m处的茎干北侧。由于探针数量有限, 仅在T1样树的4 和10 m高处安装液流探针。探针安装后, 使用防水胶和泡沫材料进行密封与隔热, 并在外部用锡箔进行包裹, 以避免辐射可能造成的温度扰动。探针间的温差(ΔT , $^{\circ}\text{C}$)每10 s自动测量一次, 每10 min计算一次平均值并储存在数据采集器(CR1000, Dynamx, Campbell, USA)中。数据采集完成后, 根据Granier (1987)提出的公式计算液流速率(V_s , $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$):

$$V_s = 0.0119 \left(\frac{\Delta T_{\max} - \Delta T}{\Delta T} \right)^{1.231} \quad (1)$$

其中, ΔT_{\max} 为液流速率为0时的温差值。为避免低估夜间液流, 本研究将7–10天的最大温差值作为 ΔT_{\max} 。将计算所得的 V_s 数据按照 R 大于和小于 $5 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ 的标准划分为日间和夜间液流速率, 并进一步计算日间(Q_{day})和夜间液流量(Q_{night})。单木日总液流量(Q , $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$)根据以下公式(Kumagai *et al.*, 2005)计算:

$$Q = J_s \left(\frac{SA_{\text{plot}}}{A_G} \right) \quad (2)$$

其中, J_s 为日液流量($\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$), SA_{plot} 为探针安装处的总边材面积(cm^2), A_G 为单株林木的试验区面积。

此外, 在计算T1样树5个不同高度茎干充水量

变化时, 统一按公式(3)计算瞬时液流量(q , $\text{cm}^3\cdot\text{s}^{-1}$):

$$q = V_s \times SA_{\text{plot}} \quad (3)$$

其中, V_s 为液流速率($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$), SA_{plot} 为探针安装处的总边材面积(cm^2)。

通过计算毛白杨茎干不同高度的液流速率动态曲线所围成的面积, 估算出某一时刻各茎段木质部储水或失水量, 从而获得不同高度茎段日间和夜间的茎干充水动态变化特征。由于雨季后基部液流速率明显降低且低于1.3、4和7 m处, 若仍以基部和最低活枝处做差来计算茎干充水会导致明显的误差, 所以雨季后的茎干充水由胸径和最低活枝处的差值来进行估算。

1.4 数据分析

考虑到雨天对液流速率具有明显扰动, 本研究仅针对无降雨时的液流数据开展统计分析。由于2021年7月中旬出现大风和强降雨极端天气, 导致林内数据采集设备出现电路故障, 造成该时段内试验数据中断。为突出夜间液流和茎干充水在雨季前后的明显差异, 本文仅展示7月和9月的测定结果。采用配对 t 检验分析雨季前后各气象因子、土壤含水率和夜间液流占比的差异。不同高度间夜间液流占比的差异性利用方差分析进行确定, 分析过程中排除了不同高度间茎干液流的自相关性。鉴于仅对T1样树进行了5个高度的液流测定, 所以在探究不同高度茎干液流的日变化特征时, 仅对T1样树观测期内每天同一时刻的液流速率平均后进行绘图分析。此外, 线性(皮尔逊相关)和非线性(逻辑斯蒂函数)相关分析分别用于夜间液流速率与各环境因子间的相关关系。其中, 短期响应分析(包含 T 和VPD)是将每一时刻的夜间液流速率与同时刻的气象因子进行相关分析, 而长期响应分析(包含 W_s 、 Q_{day} 和SWC)则是通过对各变量的日均值进行相关分析。所有数据由Excel 2020、SPSS 26及R 3.6.1进行处理和统计分析, 图表采用Origin 8.0进行绘制。

2 结果

2.1 气象环境条件

研究期内, 各气象因子与不同深度SWC的动态变化如图1所示。总体而言, 各气象因子在日间与夜间呈现出相似的变化规律, 但日间的变化幅度明显高于夜间。其中, 夜间 T 、 W_s 和VPD基本都低于日间, 仅夜间 W_s 在部分有降雨发生的时期略高于日

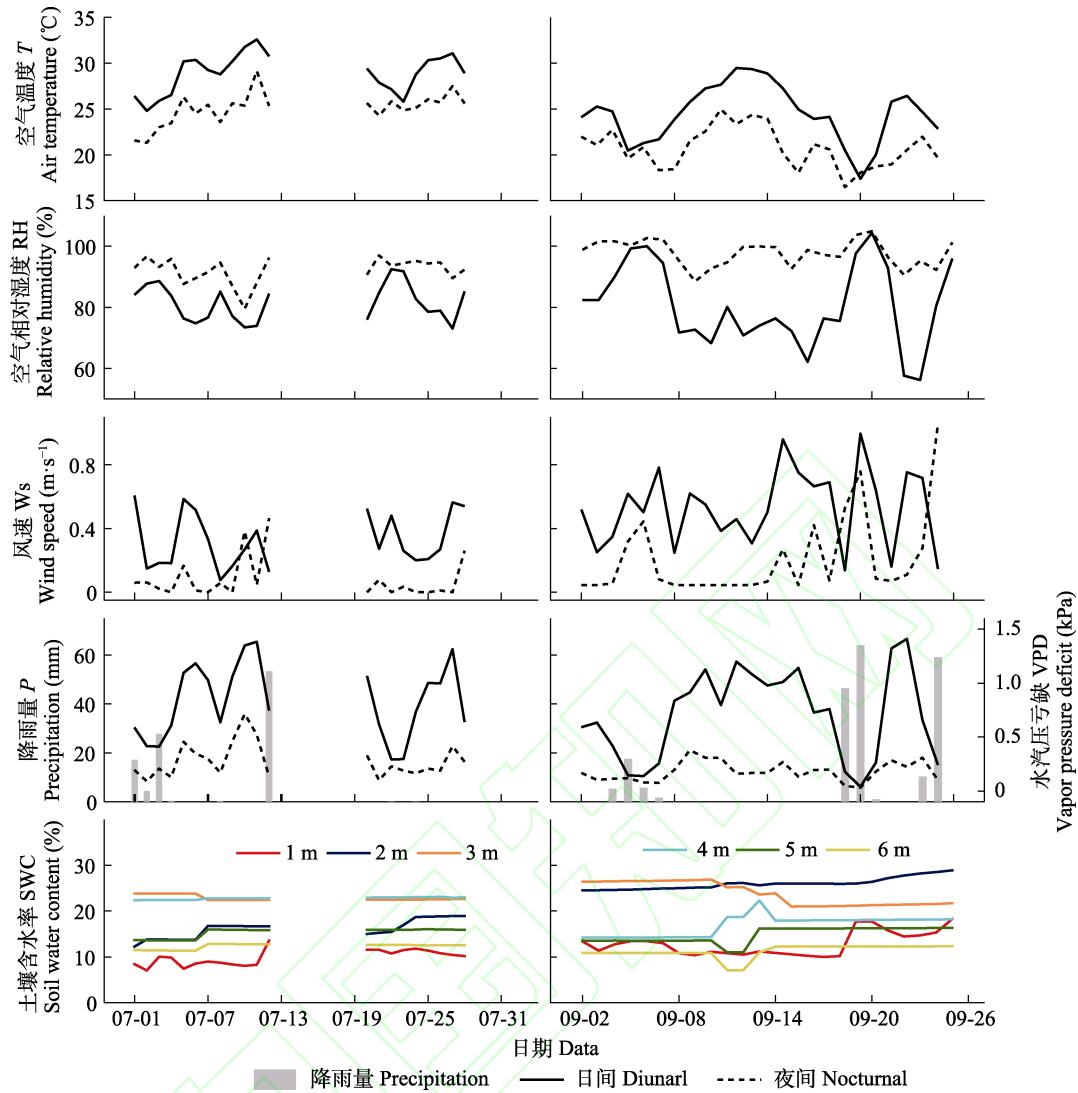


图1 试验期间气象因子与土壤含水率的动态变化。左图为雨季前(7月), 右图为雨季后(9月)。
Fig.1 Variations in meteorological factors (T , air temperature, $^{\circ}\text{C}$; RH , relative humidity, %; W_s , wind speed, $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$; P , precipitation, mm; VPD , vapor pressure deficit, kPa) and soil water content (SWC, %) during the study period. Left figures show the variation before the rainy season (July), and right figures show the variation after the rainy season (September).

表2 雨季前后日间和夜间气象因子的差异

Table 2 Differences of diurnal and nocturnal meteorological factors before and after the rainy season

	空气相对湿度		空气温度		水汽压亏缺		风速	
	Relative humidity (%)		Air temperature ($^{\circ}\text{C}$)		Vapor pressure deficit (kPa)		Wind speed ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$)	
	日间 Daytime	夜间 Nighttime	日间 Daytime	夜间 Nighttime	日间 Daytime	夜间 Nighttime	日间 Daytime	夜间 Nighttime
雨季前-雨季后 Before rainy season-after rainy season	0.511	-1.215	6.055**	7.043**	1.043	2.982**	-3.059**	-0.894
p	0.615	0.239	0.000	0.000	0.309	0.007	0.006	0.382

*, 在0.05水平上显著; **, 在0.01水平上显著。

*, significant correlations at 0.05 level; **, significant correlations at 0.01 level.

间; 而RH则始终保持夜间高于日间的规律, 且相比于其他气象因子, RH的日变化波动较小。总的来说, 有降雨发生的时期, 日间与夜间的各气象因子的差异明显减小。相比雨季前, 雨季后日间和夜间的 T

和VPD均显著降低(表2), 平均RH虽无明显变化(表2), 但波动幅度更加剧烈(图1)。此外, 雨后的日间和夜间 W_s 均有升高趋势, 但仅日间 W_s 的增加显著。

雨季前, 各土层SWC的季节变化相对比较平稳

(图1)。各土层中, SWC_{3m} 和 SWC_{4m} 最高且最稳定, SWC_{1m} 和 SWC_{6m} 相对较低, 且 SWC_{1m} 波动最明显(图1)。雨季后, 各层 SWC 波动明显强于雨季前, 以 SWC_{3m} 和 SWC_{4m} 最为明显(图1)。从雨季前后各土层的平均 SWC 来看, 雨季后0–3 m内的 SWC 都显著升高, 尤其以 SWC_{2m} 升高幅度最大(55%), 而4–6 m内的 SWC 都呈降低趋势, 但 SWC_{5m} 降低不显著(图2)。

2.2 不同高度茎干液流的动态变化

图3显示了雨季后毛白杨茎干不同高度处夜间液流量(Q_{night})占日总液流量(Q)的比例(夜间液流占比)。雨季前, 1.3 m处的夜间液流占比最高, 达到

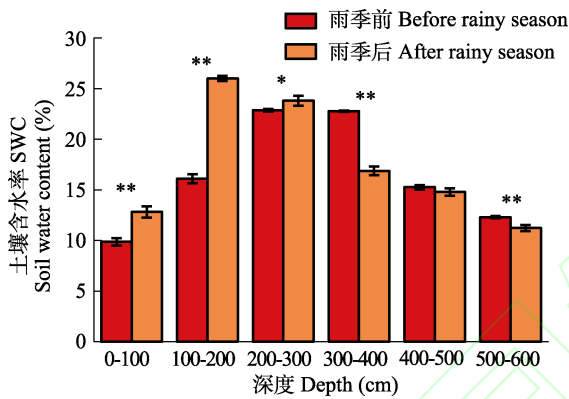


图2 雨季后0–6 m土壤含水率差异。*, 在0.05水平上显著; **, 在0.01水平上显著。

Fig. 2 Differences of soil water content in 0–6 m depth before and after the rainy season, *, significant correlations at 0.05 level; **, significant correlations at 0.01 level.

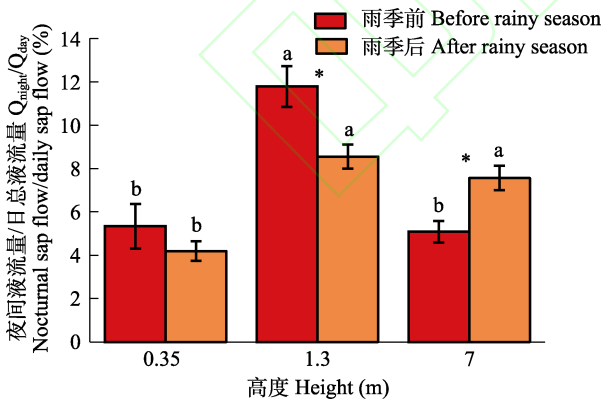


图3 茎干不同高度的夜间液流量占日总液流量的比值。a、b表示相同季节不同高度夜间液流占比的显著差异; *表示同一茎干高度雨季后夜间液流占比的显著差异(0.05水平)。

Fig. 3 The ratio of nocturnal sap flow to total daily sap flow at different stem heights. a, b represent the significant differences of the ratio between different heights in the same season; * significant differences of the ratio before and after the rainy season at the same height (at the 0.05 level).

11.78%, 显著高于0.35 m (5.34%)和7 m (5.08%)处。相比于雨季前, 雨季后, 0.35 和1.3 m处的夜间液流占比均显著下降($p < 0.05$), 而7 m处夜间液流占比显著增加($p < 0.05$)。雨季后, 1.3 和7 m处夜间液流占比分别为8.55%和7.56%, 但均显著高于0.35 m (4.19%)。

T1样树不同茎干高度雨季后前的茎干瞬时液流量(q) 24 h动态变化如图4所示。总体而言, 雨季前各高度 q 均高于雨季后。雨季前, 不同高度的日间瞬时液流量(q_{day})具有较高的同步性, 从日出(6点)开始快速升高, 10:00到15:00期间相对较高且稳定, 15:00开始至日落逐渐下降(图4A)。雨季后, 0.35 m与其他4个高度变化趋势存在差异, 0.35 m处 q_{day} 从6:00到10:00逐渐增加, 11:00达到当天最大值后逐渐减小, 而其他4个高度 q_{day} 则在12:00达到较高水平, 且一直维持到14:00, 再从15:00开始逐渐减小(图4B)。雨季前, 各茎干高度的夜间瞬时液流量(q_{night})从20:00到22:00大幅度下降, 之后较为稳定(图4C)。除1.3 m处 q_{night} 在黎明前仍不断减小外, 其他4个高度 q_{night} 均在黎明前呈缓慢增加趋势。各茎干高度处的 q_{night} 在雨季后基本呈相似的变化趋势(图4C、4D)。但不同于雨季前入夜时 q_{night} 从茎干下方至上逐渐减小的规律, 雨季后入夜时0.35 m处的 q_{night} 低于1.3、4和7 m处, 直到23:00开始缓慢增大, 并于次日2:00时达到5个高度中的最大值(图4D)。相比雨季前, 其他4个高度处的 q_{night} 在黎明前的上升幅度相对较小。

计算图4中不同茎干高度的瞬时液流量(q)动态曲线所围成的面积得到不同高度茎段木质部充水或失水量的日变化(图5)。雨季后, 4–7和7–10 m间茎段的日间充水量始终为正值, 平均日间充水量分别达到 (4.16 ± 1.25) L和 (1.65 ± 0.40) L。雨季前, 0.35–1.3 m间的茎段充水量始终为正, 但在雨后的18:00至次日1:00转为失水状态。相比于其他高度的茎段, 1.3–4 m间的茎段充水量变化则相对较小, 其平均变化幅度仅为–0.11–0.06 L。该茎段在雨后的充水时期分别为10:00–17:00和11:00–16:00, 其余时段均处于失水状态。

2.3 不同高度夜间液流对环境因子和生理因子的响应

不同高度夜间 V_s 与0–6 m土壤含水率的相关关系如表3所示。雨季前, 0.35和7 m处的夜间液流速率

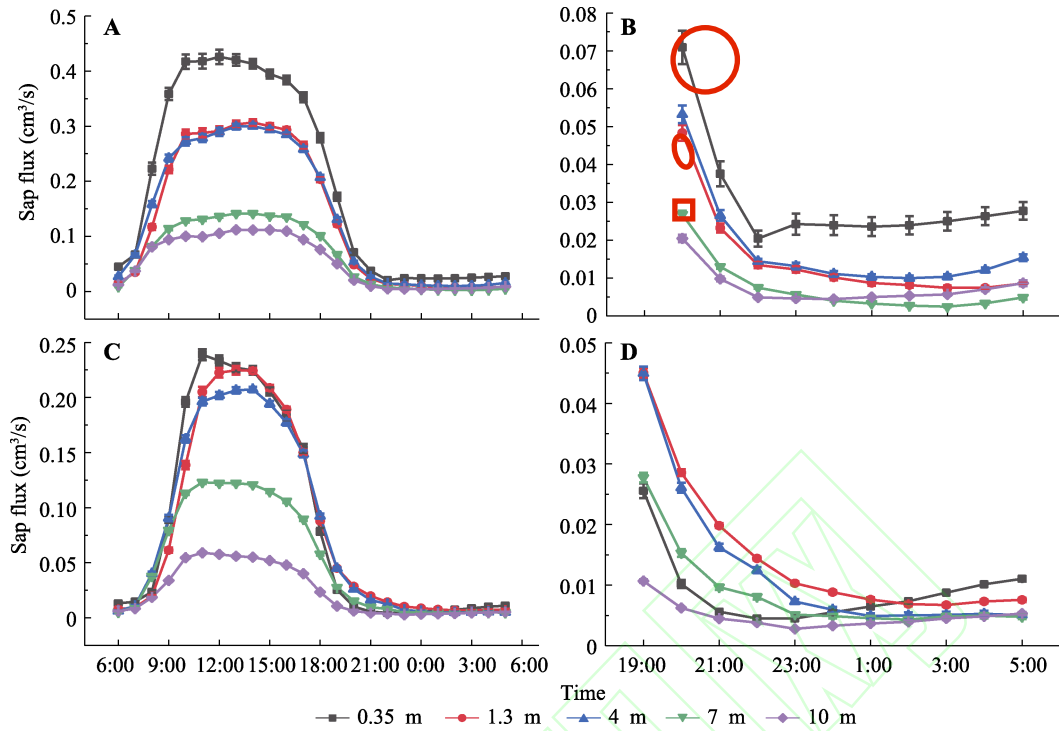


图4 不同茎干高度瞬时液流量(q)日变化(T1样树多天测定结果的平均值)。A、C为雨季前的日变化, B、D为雨季后的日变化 (C、D分别为A、B夜间部分的放大显示)

Fig. 4 Daily variations in momentary sap flow (q) at different heights (mean of multi-day measurements of T1 sample trees). A, C show the variations before the rainy season, and B, D show the variations after the rainy season. C and D are the enlarge figures of nocturnal variations of momentary sap flow.

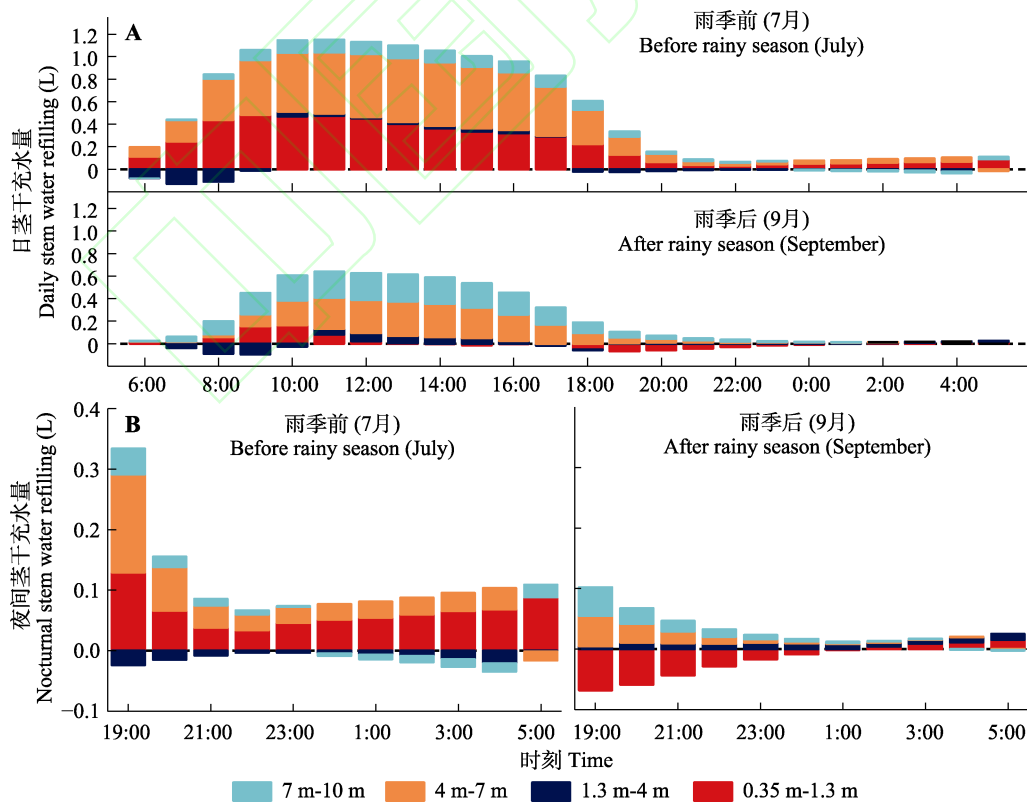


图5 不同高度茎干充水量变化日动态。正值表明茎干充水, 负值表明茎干失水。图b为放大的夜间不同高度茎干充水量变化。
Fig.5 Daily variations in stem water refilling at different heights. Positive values indicate stem water refilling, negative values indicate stem water loss. Figure b is the enlarged figure of nocturnal variations of stem water refilling.

表3 土壤含水率(SWC)与夜间液流速率的相关性

Table 3 Correlation coefficients between soil water content (SWC) and nocturnal sap flow rate

		SWC _{1m}	SWC _{2m}	SWC _{3m}	SWC _{4m}	SWC _{5m}	SWC _{6m}
雨季前 Before rainy season	0.35 m	-0.757**	-0.606*	0.669*	-0.827**	-0.725**	-0.610*
	1.3 m	-0.437	-0.140	0.623*	-0.510	-0.587*	-0.590*
	7 m	-0.769**	-0.640*	0.679*	-0.833**	-0.737**	-0.630*
雨季后 After rainy season	0.35 m	-0.084	-0.007	-0.030	-0.136	0.210	0.280
	1.3 m	-0.122	0.052	0.294	0.294	-0.154	-0.274
	7 m	-0.536*	-0.306	0.267	-0.021	-0.162	-0.175

*, 在0.05水平上显著; **, 在0.01水平上显著。

*, significant correlations at 0.05 level; **, significant correlations at 0.01 level.

对1–6 m的SWC均有明显响应($p < 0.05$), 夜间 V_S 与SWC_{3m}呈正相关关系, 与其余各土层SWC均呈负相关关系。而1.3 m处夜间 V_S 仅与SWC_{3m}呈显著正相关, 与SWC_{5m}和SWC_{6m}呈显著负相关。雨季后, 夜间液流速率与各土层SWC的相关性明显减弱, 只有7 m处夜间 V_S 与SWC_{1m}呈显著负相关($p < 0.05$)。

夜间VPD和 T 对雨季后各茎干高度的夜间液流速率均有显著的正向驱动作用($p < 0.05$)。雨季后, 夜间 V_S 随夜间VPD和 T 的增加持续升高, 其中7 m高处的夜间 V_S 与VPD和 T 的相关程度最强。雨季后, 夜

间 V_S 随VPD和 T 的增加而增加的幅度明显降低, 且当VPD超过0.5 kPa时, 夜间液流速率趋于平稳(图6)。雨季后, 0.35 m处夜间 V_S 与VPD和 T 的相关程度降至最低。

从长期尺度来看, 夜间 W_s 仅与雨季后1.3 m处的夜间 V_S 表现出显著的负相关关系($p < 0.05$, 图7)。雨季后, 3个高度的日间液流量(Q_{day})均与其各自位点的夜间液流量(Q_{night})呈极显著的正相关关系($p < 0.01$)。雨季后, 仅1.3和7 m处的 Q_{day} 与其 Q_{night} 存在正相关关系($p < 0.05$), 而0.35 m处的 Q_{night} 对其 Q_{day} 无明显响应($p > 0.05$, 图7)。

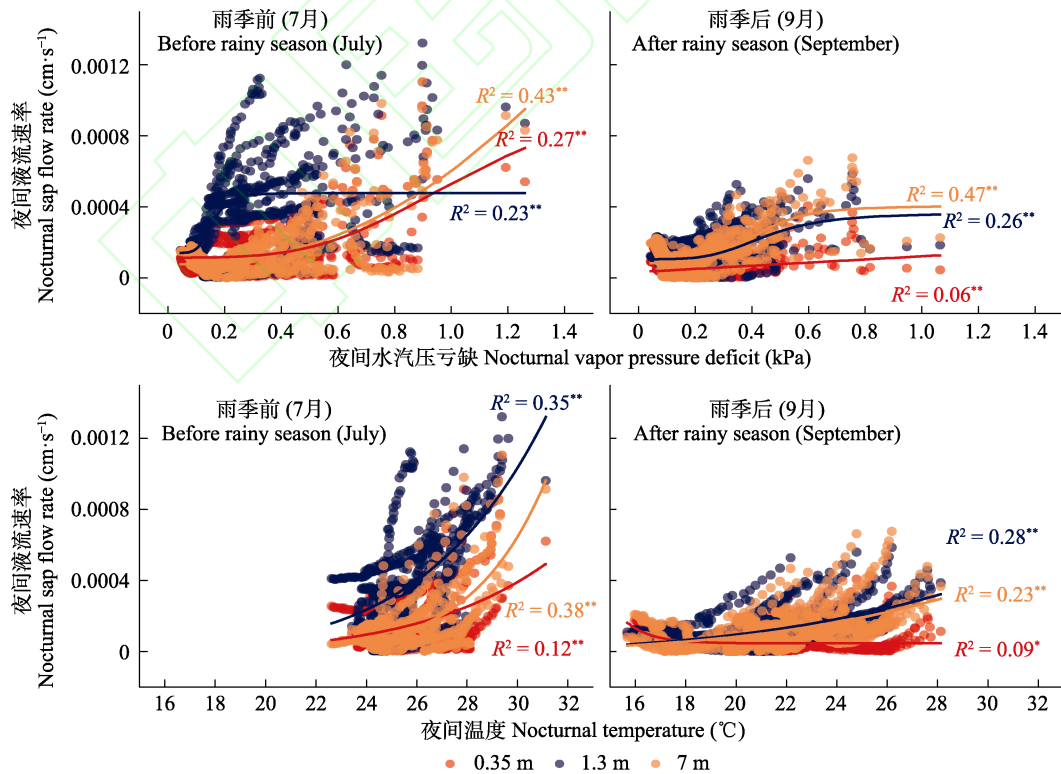


图6 不同高度夜间液流速率对夜间水汽压亏缺和空气温度的短期响应。*, 在0.05水平上显著, **, 在0.01水平上显著。

Fig. 6 Short term responses of nocturnal sap flow rate to nocturnal vapor pressure deficit and air temperature at different stem heights. *, significant correlations at 0.05 level; **, significant correlations at 0.01 level.

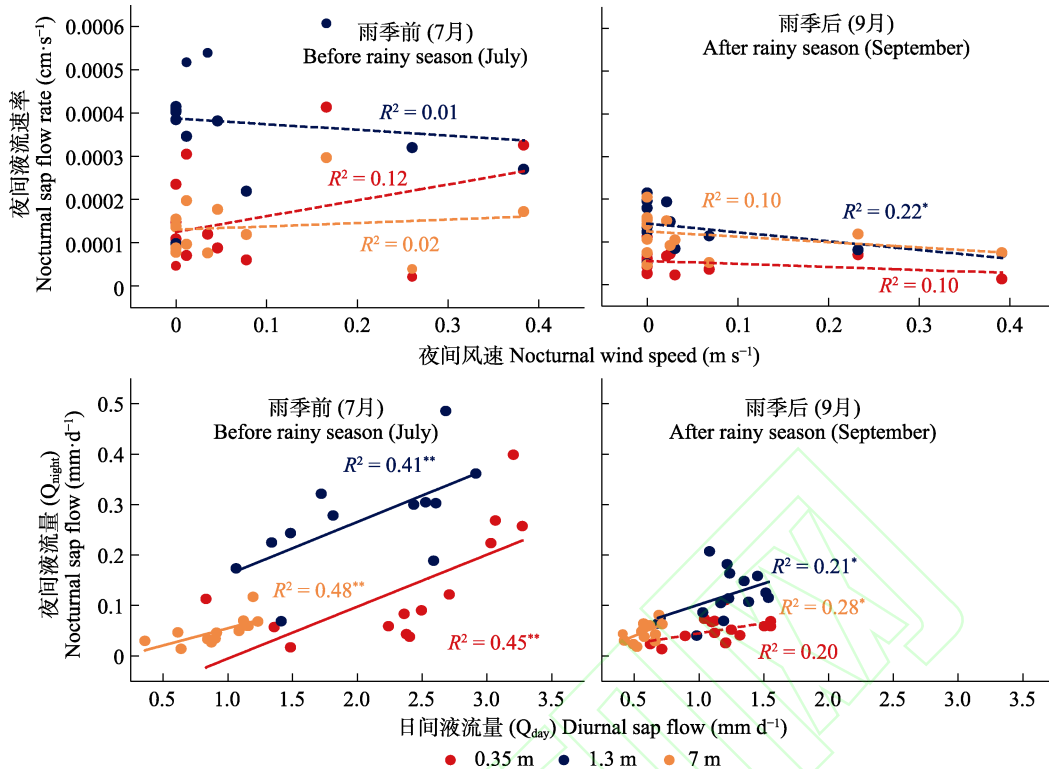


图7 不同高度夜间液流速率对风速和日间液流量的长期响应。*, 在0.05水平上显著, **, 在0.01水平上显著。
 Fig. 7 Long term responses of nocturnal sap flow (rate) to W_s and diurnal sap flow at different stem heights. *, significant correlations at 0.05 level; **, significant correlations at 0.01 level.

3 讨论

3.1 毛白杨茎干不同高度夜间液流的时空差异

夜间液流已被证实是多物种和生态系统中普遍发生, 但夜间液流发生的量级和在全天液流量中的占比在不同树种和区域间存在明显差异(Dawson *et al.*, 2007)。然而, 本研究发现在同一地点的相同树种上, 毛白杨夜间液流占比在茎干不同高度间和雨季前后也存在显著的差异性(图3)。雨季前, 树干基部(0.35 m)和近活枝处(7 m)的夜间液流占比较低, 胸径处(1.3 m)的夜间液流占比保持在较高水平。而在雨季后的生长季末期, 基部和胸径处的夜间液流占比有所下降, 近活枝处的夜间液流占比则显著提高。这可能是因为在雨季前, 毛白杨日间蒸腾强烈, 对茎干内的储存水消耗也较大, 毛白杨依靠夜间进行的根系吸水来补充茎干中损失的水分, 这也可以通过雨季前茎干基部较高的 Q_{night} 总量进一步证实。因此, 雨季前茎干基部和下部相对较高的夜间液流量占比主要是由日间强烈的水分消耗和夜间旺盛的根系吸水引发的高 Q_{night} 所致。此外, 茎干充水在夜间液流中占比往往高于夜间蒸腾(Di *et al.*, 2019; Wu

et al., 2020), 故雨季后茎干基部和4-7 m处的茎干充水量的减少也造成了0.35和1.3 m高度处夜间液流占比显著下降的结果。

而雨季后, 近活枝处(7 m)夜间液流占比显著提高则主要由7-10 m茎段升高的夜间充水量所致(图5)。相比雨季前, 7 m处的日间和夜间瞬时液流量(q)在雨季后均无明显降低, 意味着7 m以上冠层仍具有与雨季前相似的耗水需求。然而, 茎干基部明显降低的 q_{night} 表明雨季后夜间根系对土壤水分的吸收利用明显减少(图4), 可能需要更多的依赖下部茎干储存水以维持树体上部的水分供应。因此, 雨季后0.35-1.3 m和7-10 m茎段在夜间也分别呈现失水和茎干充水量升高的现象(图5)。这也进一步证实了毛白杨夜间用水的主要来源由根系吸收的土壤水转变为下部茎干储水。综上, 无论是夜间液流占比还是茎干充水向失水的状态转变都可以证明毛白杨在其雨季前后采取了不同的夜间用水策略: 雨季前毛白杨的夜间茎干用水主要来源于强烈的根系吸水, 而雨季后夜间的茎干水分活动则依赖于其白天未充分消耗而贮藏的在茎干木质部中的水分, 这部分水分在

雨季后的毛白杨夜间水分活动中扮演关键角色。此外, 7–10 m茎干充水量的增加和其他高度茎段充水量的降低, 共同说明毛白杨不同高度处夜间茎干充水间的差异性在雨季后有所降低, 部分证实了本文提出的假设2。

对比雨季后, 茎干储存水在植物全天的水分运动中都扮演着关键性角色, 但不同高度茎段侧重的功能却存在一定的差别。木质部的主要功能是输送、储存水分, 同时起到支撑植物体本身的作用。这三个功能是相互依存、协同发生的, 这也导致了植物需要通过调节木质部的水分传输量和储存量对这些功能进行权衡。在不同的环境条件下, 植物面临不同的蒸腾需求和土壤水分供应条件, 树木通过改变导管密度、导管直径、薄壁组织厚度、纤维密度等结构特征实现木质部在不同生理功能间的权衡 (Pratt & Jacobsen, 2017; Pratt *et al.*, 2021)。本研究中, 相比于其他高度的茎干, 1.3–4 m茎段的茎干充水量不仅最低, 且在雨季后变化较小(图5)。这一现象可能是由于该茎段木质部在生长季中主要扮演着水分运输角色, 将根系吸收的土壤水和茎干下部的储存水快速运输至冠层, 从而减少了对水分的贮存。Pfautsch等(2018)通过研究桉树不同高度木质部解剖结构发现, 导管直径随茎干高度呈先升高再降低的趋势, 且导管直径最大的茎段处于树体的中下部。这意味着中下部茎段确实会通过增大导管直径提高其水分运输能力和效率, 以保障上部水分需求的及时供应。相较而言, 基部至胸径和4 m至近活枝间的两个茎段则是雨季后毛白杨茎干中主要起贮存水分作用的两个部位。随着雨季后日间蒸腾作用的减弱, 上述两个茎段的储存水消耗也有所降低。鉴于茎干导水和输水功能的强弱是由其结构决定, 且往往与整株水力安全密切相关, 所以茎干水力结构及水力导度与水力安全间的权衡关系可能也存在垂直方向上的空间差异, 有待后续进一步研究。以上研究结果和讨论否定了本文提出的假设1, 即毛白杨不同高度处夜间液流占比和茎干充水均未随高度升高逐渐降低。

3.2 毛白杨茎干不同高度夜间液流的驱动因子

雨季后, 毛白杨茎干0.35, 1.3和7 m高处的夜间 V_S 与除3 m外的土壤含水率均呈负相关关系(表3), 这与Chen等(2020)和Pfautsch等(2018)的研究结果相似。在干旱的土壤环境中, 夜间 V_S 未受土壤水分的

限制而降低, 反而呈现升高趋势。首先, 这是因为土壤水分供应不足导致树木白天需要消耗更多的茎干储存水, 一方面用于满足蒸腾耗水需求, 另一方面降低水分供应不足可能造成的水力失败风险。消耗的茎干储存水则需要依赖夜间液流进行补充, 以维持次日日间蒸腾的顺利进行。其次, 土壤干旱导致夜间 V_S 升高可能还与树木夜间进行的导管空穴化和栓塞修复有关, 夜间液流的这一功能已经被已有研究证实 (Pfautsch *et al.*, 2011)。此外, 环境潜在蒸发量和林木的实际蒸腾量在雨季后均处于较高水平, 且考虑到毛白杨在浅土层中分布有大量吸收根(邹松言等, 2019), 所以上层(0–2 m)土壤水分受强烈的日间土壤蒸发与根系吸水的消耗, 随茎干 V_S 的升高而降低。加之本研究中日间与夜间液流呈正相关关系, 故上层土壤含水率与夜间 V_S 最终也表现为负相关。相比于上层土壤, 深层(4 m以下)土壤水分受降雨和蒸发影响相对较小, 加之与地下水的连接紧密, 其变化幅度相对上层土壤较为微弱(图1), 但雨季后总体均呈小幅度的上升趋势(7月上旬上升较为明显)。而该阶段的夜间 V_S 则呈逐渐降低趋势(附图1), 因此, 夜间 V_S 与4 m以下的深层土壤含水率间的负相关关系主要是由二者间相反的季节变化趋势所致。

与其他各土层不同, 3 m深SWC总体呈下降趋势, 即便在强降雨后依然未升高。值得一提的是, 3 m深土壤水分降低的同时往往伴随着其上层(2 m)土壤水分的增加。前期在相同毛白杨林分中观测到的根系逆向液流和水力提升现象(Liu *et al.*, 2021)表明, 这可能是由于毛白杨林分在夜间或蒸腾较低时发生的根系水力再分配将深层相对充足的土壤水分提升至上层土壤中, 导致3 m深的土壤含水率与其上层土壤水分变化趋势相反, 从而间接造成其与夜间 V_S 间的正相关关系。此外, 1.3 m高处的夜间液流速率在7月末的日变化特征与其他两个高度相反, 所以该高度夜间 V_S 与土壤水分间的相关性较弱, 这可能与该阶段1.3 m处夜间液流速率的标准误较高有关。雨季后充足的降水提高了土壤表层水分, 但却削弱了土壤含水率与夜间 V_S 间的相关性。可能存在以下原因: 第一, 植物日间蒸腾受物候影响逐渐降低, 减少了对土壤水分的需求和消耗; 第二, 9月仍有较充足的降水发生, 及时补充了土壤水分; 第三, 雨后的毛白杨夜间用水主要依赖下部茎干储水, 降低

对土壤水分的依赖性。因此, 雨季后, SWC不再成为限制毛白杨蒸腾的主要原因, 故雨季后3个高度的夜间液流速率与土壤含水率基本无显著的相关性。

雨季前后, 不同高度的夜间 V_S 均与夜间VPD和 T 呈显著正相关(图6), 这与目前多数研究表明的夜间液流主要受夜间VPD和 T 正向驱动的观点一致(Zeppel *et al.*, 2010; Yu *et al.*, 2018; Hayat *et al.*, 2021)。但不同于以往研究, 本文发现VPD和 T 对夜间液流的驱动程度在不同时期和不同高度间均具有一定的差异, 这可能与上文中探讨的不同高度茎干在雨季前后的夜间水分利用策略不同有关。同时, 该结果也否定了本文提出的假设3。总体而言, 雨季后临近生长季末的夜间 V_S 与 T 间的相关性普遍降低, 但除0.35 m外, 夜间 V_S 与VPD间相关性均有所提高(图6)。无论雨季前后, 近活枝处夜间 V_S 对VPD的响应最为明显, 而其他两个高度夜间 V_S 虽与VPD显著相关, 但相关程度却远低于7 m高度处。这一现象在证明VPD是夜间蒸腾的驱动因素的同时, 也意味着以往研究中得出的夜间 V_S 对VPD的敏感响应性主要是由林木夜间蒸腾导致的。无论雨季前后, 胸径处夜间 V_S 对气象因子(VPD和 T)响应均无较大变化。这可能是由于胸径处茎干在雨季前后始终发挥着以向上运输为主的功能, 因此, 雨季前后气象因子变化对其并无较大影响。雨季后根系吸水减弱, 毛白杨夜间用水的主要来源发生变化, 导致流经茎干基部的夜间 V_S 明显降低, 所以其雨季后夜间 V_S 与环境主要驱动因子间的相关程度明显下降。

雨季前后夜间 V_S 基本不受风速的影响(图7), 仅雨季后1.3 m高度处的夜间 V_S 与风速呈显著负相关。这与目前部分研究得出的风速对夜间液流速率没有显著影响的结论一致(Zeppel *et al.*, 2010; Zhao *et al.*, 2019; Kangur *et al.*, 2020)。但也有部分研究表明, 风速对夜间液流存在直接或间接的影响(Wu *et al.*, 2020; Chen *et al.*, 2020)。鉴于以上相反的结论是基于不同树种和区域环境所得, 因此, 风速对林木夜间液流的影响很可能取决于不同树种、林龄、栽植方式以及栽植密度下的冠层结构。而冠层结构的变化对夜间液流及其对风速的动态响应特征仍有待进一步的研究和探讨。此外, 不同高度的 Q_{night} 在雨季前均随 Q_{day} 的增加而增加, 但在雨季后, 由于 q_{day} 的显著降低, 二者间的相关性相比雨季前有所降低。同时, 由于雨季后根系吸水不再成为主要供应夜间

液流的水分来源, 茎干基部 q_{night} 幅降低, 因此, 其与 Q_{day} 的相关性也不再显著。

4 结论

对天然雨养下的毛白杨人工林茎干不同高度的夜间液流进行监测发现, 毛白杨夜间液流速率和茎干充水存在时空间差异, 考虑到雨季前后毛白杨夜间水分活动分别来源于强烈的根系吸水和茎干内贮藏的水分, 因此该差异是毛白杨在生长季内不同时期采取的夜间用水策略不同所致。毛白杨茎干不同高度处的木质部充水量的差异可能由于其发挥着水分储存或传输的不同主要功能, 且茎干充水量随着用水策略的变化而变化。雨季前, 毛白杨不同高度夜间液流对水汽压亏缺、温度、3 m深的土壤含水率和其白天液流量均有显著正向响应, 雨季后夜间液流与各影响因子间的相关性明显减弱。本研究发现的毛白杨夜间水分利用策略时空变化性, 为夜间不同水分利用方式的量化, 优化昼夜林木水分运动过程模拟, 深入理解人工林生态系统夜间水分循环应对气候变化的管理措施提供了科学支持。

参考文献

- Antezana-Vera SA, Marengo RA (2021). Sap flow rates of *Minuartia guianensis* in central Amazonia during the prolonged dry season of 2015-2016. *Journal of Forestry Research*, 32, 2067-2076.
- Benyon RG (1999). Nighttime water use in an irrigated *Eucalyptus grandis* plantation. *Tree Physiology*, 19, 853-859.
- Bovard BD, Curtis PS, Vogel CS, Su HB, Schmid HP (2005). Environmental controls on sap flow in a northern hardwood forest. *Tree Physiology*, 25, 31-38.
- Burgess SS, Adams MA, Turner NC, Beverly CR, Ong CK, Khan AA, Bleby TM (2001). An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology*, 21, 589-98.
- Campbell GS, Norman JM (1998). *An Introduction to Environmental Biophysics*. 2nd ed. Springer, New York.
- Cao QQ, Li JR, Xiao HJ, Cao YB, Xin ZM, Yang BM, Liu T, Yuan MT (2020). Sap flow of *Amorpha fruticosa*: implications of water use strategy in a semiarid system with secondary salinization. *Scientific Reports*, 10, 13504.
- Chen ZSN, Zhang ZQ, Sun G, Chen LX, Xu H, Chen SN (2020). Biophysical controls on nocturnal sap flow in plantation forests in a semi-arid region of northern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 284, 107904.
- Cook GD, Dixon JR, Leopold AC (1964). Transpiration: Its

- effects on plant leaf temperature. *Science*, 144, 546-547.
- Daley MJ, Phillips NG (2006). Interspecific variation in nighttime transpiration and stomatal conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree Physiology*, 26, 411-419.
- Dawson TE, Burgess SSO, Tu KP, Oliveira RS, Santiago LS, Fisher JB, Simonin KA, Ambrose AR (2007). Nighttime transpiration in woody plants from contrasting ecosystems. *Tree Physiology*, 27, 561-575.
- Di N, Xi BY, Clothier B, Wang Y, Li GD, Jia LM (2019). Diurnal and nocturnal transpiration behaviors and their responses to groundwater-table fluctuations and meteorological factors of *Populus tomentosa* in the North China Plain. *Forest Ecology and Management*, 448, 445-456.
- Even M, Sabo M, Meng DL, Kreszies T, Schreiber L, Fricke W (2018). Night-time transpiration in barley (*Hordeum vulgare*) facilitates respiratory carbon dioxide release and is regulated during salt stress. *Annals of Botany*, 122, 569-582.
- Fang WW, Lü N, Fu BJ (2018). Research advances in nighttime sap flow density, its physiological implications, and influencing factors in plants. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 7521-7529. [方伟伟, 吕楠, 傅伯杰 (2018). 植物夜间液流的发生、生理意义及影响因素研究进展. 生态学报, 38, 7521-7529.]
- Fisher JB, Baldocchi DD, Misson L, Dawson TE, Goldstein AH (2007). What the towers don't see at night: nocturnal sap flow in trees and shrubs at two AmeriFlux sites in California. *Tree Physiology*, 27, 597-610.
- Granier A (1987). Evaluation of transpiration in a *Douglas-fir* stand by means of sap flow measurements. *Tree physiology*, 3, 309-320.
- Hayat M, Iqbal S, Zha TS, Jia X, Qian D, Bourque CPA, Khan A, Tian Y, Bai YJ, Liu P, Yang RZ (2021). Biophysical control on nighttime sap flow in *Salix psammophila* in a semiarid shrubland ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 300, 108329.
- Hogg EH, Hurdle PA (1997). Sap flow in trembling aspen: implications for stomatal responses to vapor pressure deficit. *Tree Physiology*, 17, 501-509.
- Howard AR, Donovan LA (2007). *Helianthus* nighttime conductance and transpiration respond to soil water but not nutrient availability. *Plant Physiology*, 143, 145-155.
- Jasechko S, Sharp ZD, Gibson JJ, Birks SJ, Yi Y, Fawcett PJ (2013). Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. *Nature*, 496, 347-350.
- Kang XY, Zhu ZT (2002). Position and function of triploid *Populus tomentosa* in pulp production in China. *Journal of Beijing Forestry University*, 24, 51-56. [康向阳, 朱之悌 (2002). 三倍体毛白杨在我国纸浆生产中的地位与作用. 北京林业大学学报, 24, 51-56.]
- Kangur O, Tullus A, Sellin A (2020). Night-time transpiration, predawn hydraulic conductance and water potential disequilibrium in hybrid aspen coppice. *Trees*, 34, 133-141.
- Kumagai T, Aoki S, Nagasawa H, Mabuchi T, Kubota K, Inoue S, Utsumi Y, Otsuki K (2005). Effects of tree-to-tree and radial variations on sap flow estimates of transpiration in Japanese cedar. *Agricultural and Forest Meteorology*, 135, 110-116.
- Lin H, Chen YJ, Zhang HL, Fu PL, Fan ZX (2017). Stronger cooling effects of transpiration and leaf physical traits of plants from a hot dry habitat than from a hot wet habitat. *Functional Ecology*, 31, 2202-2211.
- Liu XJ, Zhao P, Rao XQ, Ma L, Cai XA, Zeng XP (2008). Response of canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* forest to environmental driving factors. *Frontiers of Forestry in China*, 3, 64-17.
- Liu Y, Nadezhdina N, Di N, Ma X, Liu JQ, Zou SY, Xi BY, Clothier B (2021). An undiscovered facet of hydraulic redistribution driven by evaporation—a study from a *Populus tomentosa* plantation. *Plant Physiology*, 186, 361-372.
- Marks CO, Lechowicz MJ (2007). The ecological and functional correlates of nocturnal transpiration. *Tree Physiology*, 27, 577-584.
- Oren R, Phillips N, Ewers BE, Pataki DE, Mezonigal JP (1999). Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in a flooded *Taxodium distichum* forest. *Tree Physiology*, 19, 337-347.
- Pfautsch S, Keitel C, Turnbull TL, Braimbridge MJ, Wright TE, Simpson RR, O'Brien JA, Adams MA (2011). Diurnal patterns of water use in *Eucalyptus victrix* indicate pronounced desiccation-rehydration cycles despite unlimited water supply. *Tree Physiology*, 31, 1041-1051.
- Phillips NG, Lewis JD, Logan BA, Tissue DT (2010). Inter- and intra-specific variation in nocturnal water transport in *Eucalyptus*. *Tree Physiology*, 30, 586-596.
- Pratt RB, Jacobsen AL (2017) Conflicting demands on angiosperm xylem: Tradeoffs among storage, transport and biomechanics. *Plant, Cell & Environment*, 40, 897-913.
- Pratt RB, Jacobsen AL, Percolla MI, De Guzman ME, Traugh CA, Tobin MF (2021). Trade-offs among transport, support, and storage in xylem from shrubs in a semiarid chaparral environment tested with structural equation modeling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118, e2104336118.
- Raven JA (2008). Transpiration: how many functions? *New Phytologist*, 179, 905-907.
- Ritchie JT (1974). Atmospheric and soil water influences on the plant water balance. *Agricultural Meteorology*, 14, 183-198.

- Schlesinger WH, Jasechko S (2014). Transpiration in the global water cycle. *Agricultural and Forest Meteorology*, 189-190, 115-117.
- Scholz FG, Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Miralles Wilhelm F (2007). Removal of nutrient limitations by long-term fertilization decreases nocturnal water loss in savanna trees. *Tree Physiology*, 27, 551-559.
- Snyder KA, Richards JH, Donovan LA (2003). Night-time conductance in C3 and C4 species: do plants lose water at night? *Journal of Experimental Botany*, 54, 861-865.
- Tang JW, Bolstad P, Ewers B, Desai A, Davis K, 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-Biogeosciences*, 111.
- Tanner W, Beevers H (2001). Transpiration, a prerequisite for long-distance transport of minerals in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 9443-9447.
- Weiwei F, Nan L, Yu Z, Lei J, Bojie F (2018). Responses of nighttime sap flow to atmospheric and soil dryness and its potential roles for shrubs on the Loess Plateau of China. *Journal of Plant Ecology*, (5), 717-729.
- Wright KE, Barton NL (1955). Transpiration and the absorption and distribution of radioactive Phosphorus in plants. *Plant Physiology*, 30, 386-388.
- Wu J, Liu HX, Zhu JY, Gong L, Xu LJ, Jin GX, Li J, Hauer R, Xu CY (2020). Nocturnal sap flow is mainly caused by stem refilling rather than nocturnal transpiration for *Acer truncatum* in urban environment. *Urban Forestry & Urban Greening*, 56, 126800.
- Yu TF, Feng Q, Si JH, Mitchell PJ, Forster MA, Zhang XY, Zhao CY (2018). Depressed hydraulic redistribution of roots more by stem refilling than by nocturnal transpiration for *Populus euphratica* Oliv. in situ measurement. *Ecology and Evolution*, 8, 2607-2616.
- Zeppel M, Tissue D, Taylor D, Macinnis Ng C, Eamus D (2010). Rates of nocturnal transpiration in two evergreen temperate woodland species with differing water-use strategies. *Tree Physiology*, 30, 988-1000.
- Zeppel MJB, Lewis JD, Chaszar B, Smith RA, Medlyn BE, Huxman TE, Tissue DT (2012). Nocturnal stomatal conductance responses to rising [CO₂], temperature and drought. *New Phytologist*, 193, 929-938.
- Zeppel MJB, Lewis JD, Phillips NG, Tissue DT (2014). Consequences of nocturnal water loss: a synthesis of regulating factors and implications for capacitance, embolism and use in models. *Tree Physiology*, 34, 1047-1055.
- Zhao CY, Si JH, Feng Q, Yu TF, Li PD (2017). Comparative study of daytime and nighttime sap flow of *Populus euphratica*. *Plant Growth Regulation*, 82, 353-362.
- Zhao CY, Si JH, Feng Q, Yu TF, Li PD, Forster MA (2019). Nighttime transpiration of *Populus euphratica* during different phenophases. *Journal Of Forestry Research*, 30, 435-444.
- Zou SY, Li DD, Wang JS, Di N, Liu JQ, Wang Y, Li GD, Duan J, Jia LM, Xi BY (2019). Response of fine roots to soil moisture of different gradients in young *Populus tomentosa* plantation. *Scientia Silvae Sinicae*, 55, 124-137. [邹松言, 李豆豆, 汪金松, 邸楠, 刘金强, 王焯, 李广德, 段劫, 贾黎明, 席本野 (2019). 毛白杨幼林细根对梯度土壤水分的响应. *林业科学*, 55, 124-137.]

责任编辑: 赵长明 责任编辑: 李 敏