

兴安落叶松天然林不同分化等级林木树干液流对综合环境因子的响应

刘家霖, 满秀玲*, 胡悦

(东北林业大学林学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要: [目的]以大兴安岭北部典型寒温带针叶林优势建群树种兴安落叶松为对象,分析不同分化等级林木树干液流对环境因子的综合响应,构建不同分化等级林木树干液流模型。[方法]利用热扩散式液流监测系统和通量塔的梯度气象系统连续监测树干液流及环境因子的变化。[结果]表明:1)观测期间,优势木具有较强的蒸腾能力,其平均液流密度分别为中等木和被压木的1.9倍、2.5倍。总体上,分化程度越高的林木日树干液流持续时间越长,液流密度峰值出现时间越早,液流密度的峰值也越高。2)利用主成分分析将降雨、净辐射、空气温度、空气湿度、风速、土壤温度、土壤含水量和水汽压亏缺降维为蒸发需求因子(EDI)、土壤水热因子和降水因子。EDI(与净辐射、温湿度、水汽压亏缺显著相关)是影响该地区林木树干液流的关键环境要素,其携带环境数据信息量的45%;土壤水热因子和降水因子分别携带20%和13%。3)各分化等级林木树干液流密度对EDI呈顺时针时滞,对净辐射和水汽压亏缺则分别呈逆时针、顺时针时滞,且EDI的时滞效应明显较小。不同分化等级林木液流密度对EDI和水汽压亏缺的时滞表现一致,对净辐射的时滞则以优势木最小。4)各分化等级林木树干液流密度对EDI的响应均符合“S”型模型,即液流升高到阈值后,不再随蒸发需求的增加而增大。模型中,中等木(0.458)和被压木(0.457)的过渡斜率略高于优势木(0.443),表明优势木树干液流对环境因子的敏感性略低。该模型对不同分化等级林木液流密度的模拟精度均在90%以上,考虑EDI的时滞效应或引入土壤水热因子、降水因子对模型精度的影响较小。[结论]兴安落叶松树干液流对综合环境因子存在较强的响应性,且在不同分化等级间存在差异;利用“S”模型和综合环境因子可有效估算不同分化等级兴安落叶松的树干液流。

关键词:兴安落叶松;热扩散技术;林木分化等级;树干液流;蒸发需求因子;时滞效应

中图分类号:S791.22

文献标识码:A

Response of Tree Sap Flow of *Larix gmelinii* with Various Differentiation Classes to Multiple Environmental Factors

LIU Jia-lin, MAN Xiu-ling, HU Yue

(College of Forest, Northeast Forestry University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: [Objective] Selected *Larix gmelinii* which is the dominant and constructive species of typical boreal forest in northern Great Hinggan Mountains as a research object. Analyzing sap flow in response to multiple environmental factors and building sap flow model through various tree differentiation classes. [Methods] Using Granier's thermal dissipation probe method and gradient meteorological observation system of eddy covariance tower to continuous monitor the change of sap flow and environment factors. [Results] The results showed that: 1) During the observation period, dominant trees have strong transpiration capacity. The average sap flow density of dominant trees are 1.9 times and 2.5 times comparing to intermediate trees and suppressed trees, respectively. In general, trees

收稿日期:2015-12-29

基金项目:林业公益性行业科研专项(201404201);中央高校基本科研业务费专项资金项目。

作者简介:刘家霖(1989—),男,博士研究生。主要研究方向:森林生态学。E-mail: liujialin@nefu.edu.cn。

* 通讯作者:满秀玲,教授,博士生导师。主要研究方向:水土保持与森林水文学。E-mail: mannefu@163.com。

with the higher differentiation class have longer duration of daily sap flow, also the peak value of sap flow density appears earlier and have higher peak value. 2) eight environmental factors (precipitation, net radiation, air temperature, air relative humidity, wind speed, soil temperature, soil water content and vapor pressure deficit) could be divided into evaporative demand index (*EDI*), soil hydrothermal index and precipitation index by principal components analysis. The evaporative demand index (significant correlated with net radiation, air temperature, air relative humidity and vapor pressure deficit) which can explain 45% information of environmental dataset is the key factor influence the sap flow in research area. Soil hydrothermal index and precipitation index can explain 20% and 13%, respectively. 3) Sap flow density presents asymmetrical response to environmental factors through various differentiation classes, which shows a clockwise delayed time lag with *EDI*, anticlockwise delayed time lag with net radiation and clockwise with vapor pressure deficit, while the time lag with *EDI* is smallest. Various differentiation classes have the same level of time lag with *EDI* and vapor pressure deficit, while the time lag of the net radiations smaller in the dominant than that in the intermediate and suppressed. 4) The sap flow density and *EDI* present a sigmoid function model through various differentiation classes, when the sap flow reaches an asymptote where higher evaporative demand could not cause sap flow to increase further. In this model, the transition slope of the intermediate (0.457) and suppressed (0.458) are greater than the dominant (0.443), which means the dominant is less sensitive to environmental factors. This model can explain on average 90% of the simulation precision in sap flow density in the dominant, intermediate and suppressed trees, respectively. Considering time lag effect of *EDI* or inserting soil hydrothermal index and precipitation index cannot promote the precision of sap flow model. [Conclusions] The sap flow of *Larix gmelinii* has a strong response to multiple environment factors, and these relationships have differences among different tree differentiation classes. By using the sigmoid function model and multiple environment factors, the sap flow of *Larix gmelinii* with various differentiation classes could be estimated effectively.

Keywords: *Larix gmelinii* Rupr.; thermal dissipation probe; tree differentiation classes; sap flow; evaporative demand index; time lag

蒸腾作用是树木重要的生理活动,也是陆地生态系统蒸发散的重要组分^[1],该过程促进了树木水分和养分的运输,并通过控制叶片气孔行为间接影响光合作用^[2]。树木蒸腾不仅与其自身的生理特性有关,同时受太阳辐射、气温、湿度、土壤水热等环境因子的影响^[3-6]。有研究认为蒸腾与水汽压亏缺(*VPD*)显著正相关^[3-4],也有研究^[5-6]指出树木蒸腾能力随 *VPD* 增加而降低。大量研究表明树干液流对单一环境因子(如温度、净辐射即 R_n 和 *VPD* 等)存在较好的响应规律^[7-13],然而单一环境因子对树木蒸腾的影响难以全面反映树木与环境之间的关系^[14-16];环境因子之间存在显著的共线性,主成分分析(PCA)能在保留原始数据序列主要信息的基础上,将存在共线性的环境因子降维,该方法对于分析树木液流对环境因子的综合响应效果较好^[14-16]。

兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)林是大兴安岭地区的地带性植被^[17],也是中国唯一的寒温带针叶林的优势建群种^[18-19],具有重要的生态意义和经济价值^[20-21]。以往研究从不同时间尺度^[22]、时滞

效应^[23]、不同纬度移栽的差异性^[24-25]等方面对东北东部温带兴安落叶松人工林树干液流进行了研究,但对大兴安岭北部寒温带兴安落叶松天然林的研究较少^[13]。树木在生长过程中受林内微生境的影响产生林木分化现象^[26-27],树干液流作为树木生理特性的表征因子^[2-13]对微生境的响应较为敏感^[25],因而不同分化等级林木树干液流对环境因子的响应可能存在差异^[13, 28-29]。此外,以往研究证明^[13, 22-23]兴安落叶松蒸腾能力在6—9月间均可维持较高水平。因此,该研究于2015年8月10日—9月14日,在大兴安岭北部典型寒温带兴安落叶松天然林中,选取优势木、中等木和被压木各3株,利用热扩散式液流监测系统和涡度通量观测塔的梯度气象系统对其树干液流及环境因子进行连续测定,目的在于:1)分析大兴安岭北部环境因子特征;2)分析不同分化等级林木树干液流对环境因子的综合响应;3)构建不同分化等级林木树干液流模型。该研究为寒温带典型兴安落叶松天然林生态系统的水分循环和分配提供科学依据和数据支持。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

研究地设在黑龙江漠河森林生态系统定位研究站(53°27′~53°28′ N, 122°20′~122°20′ E), 寒温带大陆性气候, 多年冻土区, 海拔300~700 m, 年均温-4.9℃, 多年平均降水量350~500 mm, 年无霜期80~90 d。地带性土壤为棕色针叶林土, 地带性植被是以兴安落叶松为优势建群种的明亮针叶林。常见树种有樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv.)、白桦(*Betula platyphylla* Suk.) 和山杨(*Populus davidiana* Dode.) 等。林下植被主要包括杜香(*Ledum palustre* L.)、笃斯越桔(*Vaccinium uliginosum* L.)、越桔(*V. vitis-idaea* L.) 等。于2015年7月在漠河生态站涡度通量观测塔的足迹区域内设置15 m × 20 m的典型样地, 样地内共有兴安落叶松84株、白桦14株、樟子松1株。

1.2 林木分化等级的划分

在样地内选择60株样树, 在胸高处南向用生长锥(CO200, Haglof, Sweden)钻取深至髓心的树芯。样芯经自然干燥、固定、打磨后进行扫描; 使用WinDENDRO年轮分析软件对扫描图像进行处理, 估测树龄。结果显示, 胸径5~10 cm的树龄为(37.3 ± 11.8) a, 10~20 cm为(43.7 ± 9.5) a, 20~25 cm为(53.4 ± 8.7) a。兴安落叶松天然林的林分结构较为复杂, 林龄相差在一个龄级内(约20 a), 可视为相对同龄林^[30-31]。同龄林中, 林木分化主要受林木个体之间的竞争优势及空间生态位决定^[32]。因此, 采用相对直径法^[30, 33]将样地内84株兴安落叶松划分为优势木、中等木和被压木, 数量分别为28株、30株和25株。不同分化等级林木的胸径(DBH; $F_{2, 82} =$

145.8)、 $H(F_{2, 82} = 162.3)$ 、树冠投影面积(CPA; $F_{2, 82} = 59.0)$ 和边材面积(SA; $F_{2, 82} = 110.0)$ 均差异显著($P < 0.01$)。

1.3 树干边材面积测定

使用WinDENDRO年轮分析软件, 估测边材宽度。结合以往研究^[26]和该研究的实际测量数据, 计算边材宽度与胸径的关系。结果显示, 优势木不同方向边材宽度均在2 cm以上, 中等木和被压木南向的边材宽度分别为(1.3 ± 0.1) cm和(1.1 ± 0.1) cm。本研究采用的DBH与SA的拟合方程为 $SA = 0.71 \times DBH^{1.65}$, $R^2 = 0.93$, $P < 0.01$ 。

1.4 树干液流测定

选择长势良好、树干通直、未经处理的不同分化等级林木各3株作为测定样树(详见表1)。该研究使用的TDP探针是依据Granier^[34-35]探针原理, 采用James等^[36]方法制作, 测定结果可靠^[37]。太阳辐射的增温现象会导致系统测定误差, 该地区树干液流探针的安装方位需避开北向。同时, 为降低树干液流的方位变异, 优势木(DBH > 20 cm)在东、西、南向分别安装液流探针, 中等木和被压木(DBH < 15 cm)仅安装在南向^[35]。安装过程中需要特别注意: 中等木和被压木的探针安装时需切向插入边材(与茎轴垂直), 保证探针只与边材接触^[38-39]。树干液流密度(F_d ; $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)的计算公式如下^[35, 40]:

$$F_d = 0.0119 \times 3600 \times \left(\frac{\Delta V_{\max} - \Delta V}{\Delta V} \right)^{1.231} \quad (1)$$

式中: ΔV_{\max} 是液流为0时的电压, ΔV 是测定时刻的电压。该研究采用Ram Oren等开发的Baseliner 3.0程序校正探针的 ΔV_{\max} , 通过电压差计算 F_d ^[32, 40]。

表1 树干液流观测样木基本林分特征

林木分化等级	样木数	胸径/cm	树高/m	枝下高/m	树冠投影面积/m ²	边材面积/cm ²
优势木	3	23.53 ± 2.10	20.75 ± 1.20	6.55 ± 0.35	18.90 ± 1.30	131.00 ± 18.94
中等木	3	11.17 ± 2.73	12.82 ± 2.03	2.80 ± 0.09	7.09 ± 2.64	39.15 ± 15.33
被压木	3	6.01 ± 0.82	8.66 ± 0.76	1.61 ± 0.11	3.05 ± 2.07	13.79 ± 3.03

1.5 环境因子测定

利用通量塔的梯度气象系统获取环境因子数据。根据样木的实际树形结构、冠层高度(表2)、根系分布深度等因素^[20], 选择降雨量(P ; mm)、23 m R_a ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$)、20 cm土壤温度(T_s ; °C)、20 cm土壤含水量(SWC; %)、20 m风速(w ; $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)、9 m空气温度(T_a ; °C)、9 m空气相对湿度(RH; %)和9 m

VPD(公式3)^[41]作为该研究的环境因子。

$$VPD = 0.611 \times \exp\left(\frac{17.502T_a}{T_a + 240.97}\right) \times (1 - RH) \quad (2)$$

1.6 数据分析

(1)环境因子综合分析: 采用SPSS 21.0的PCA

模块,分析 30 min 时间尺度上的环境因子数据;采用极大方差旋转并输出因子得分;因子得分代表标准化的环境因子以及它们各自的旋转轴的因子载荷的乘积的总和;提取特征值 > 1 的主成分;每 30 min 的环境因子数据均存在相关的因子得分,利用该得分与树干液流数据进行同期匹配。(2)平均 F_d 计算:采用观测期内的连续完整的液流数据,分别计算每个时刻各分化等级 3 棵样木的平均 F_d ,继而获得不同分化等级兴安落叶松平均 F_d 的日变化格局。为在时间尺度上与综合环境因子相互对应,树干液流数据采用观测期内连续数据,并未区分天气状况。(3)时滞分析:采用峰值错位分析法^[42],建立各分化等级林木平均 F_d 与对应的 EDI 、 R_n 和 VPD 的时间数据序列,将序列数据逐次按 15 min 进行提前或滞后方向移动,分析错位移动后两组数据序列间的相关关系;当相关系数达到最大值时,所对应的错位时间即为液流对相关环境因子的实际时滞。树干液流的时滞效应是指当前 F_d 的值不是由同期环境因子决定的,而是受到之前环境因子影响或植物生理特征影响使 F_d 峰值提前或者滞后于环境因子峰值的现象^[14-16, 23]。以 F_d 峰值的出现时刻为标准,顺时针时滞说明该峰值提前于某一环境因子的峰值出现,逆时针时滞说明该峰值滞后于某一环境因子的峰值出现。(4)标准化液流密度 (SSF):对每个液流探针的 30 min 数据进行处理,每时间点的数据均减去整个观测期内该探针 F_d 的平均值,之后再除以整个观测期该探针 F_d 的标准差^[14-16]。 SSF 拟合模型如下:

$$SSF = a + \frac{b}{1 + e^{-\left(\frac{x-x_0}{c}\right)}} \quad (4)$$

式中, x 为 PCA 提取的第 1 主成分, a 、 b 分别为

曲线的低值(下渐近线趋近的值)和高值(上渐近线趋近的值), x_0 为曲点, c 为过渡斜率。

2 结果与分析

2.1 树干液流和环境因子的日变化格局

优势木、中等木和被压木观测期间 0:00—24:00 时的平均 F_d 分别为 (9.4 ± 0.4) 、 (5.0 ± 0.2) 和 $(3.7 \pm 0.2) \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,且三者间差异显著 ($F_{2, 2544} = 125.5, P < 0.01$)。优势木平均 F_d 分别为中等木和被压木的 1.9 倍、2.5 倍。将各分化等级林木的 F_d 和环境因子数据分别按时刻进行平均,二者的日变化特征均呈单峰曲线(图 1)。优势木液流日进程平均启动于 7:00,平均结束于 21:00;中等木分别为 8:00、19:00;被压木分别为 9:00、19:00。优势木液流峰值平均出现在 12:00,中等木和被压木则均出现在 13:00,峰值分别为 23.2、16.4 和 13.2 $\text{cm}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。总体上,分化程度越高的林木日液流持续时间越长、 F_d 峰值出现时间越早、 F_d 峰值越高。 R_n 和 VPD 达到峰值的时间与 F_d 达到峰值的时间存在差异。在液流的启动阶段(7:00—8:00), R_n 的峰值提前于树干液流峰值,而 VPD 保持稳定且趋近于 0,该阶段林木树干液流的升高可能主要受 R_n 的影响;在液流结束阶段(19:00—21:00), VPD 的峰值滞后于树干液流峰值,而 R_n 趋近于 0,该阶段林木树干液流的降低可能主要受 VPD 的影响;在液流启动阶段和结束阶段之间(8:00—19:00), F_d 的变化更有可能受到 R_n 和 VPD 的共同影响。优势木对 R_n 的时滞小于中等木和被压木,对 VPD 的时滞大于中等木和被压木,说明在液流启动之后,不同分化等级林木的 F_d 对 R_n 、 VPD 的响应敏感性存在差异。

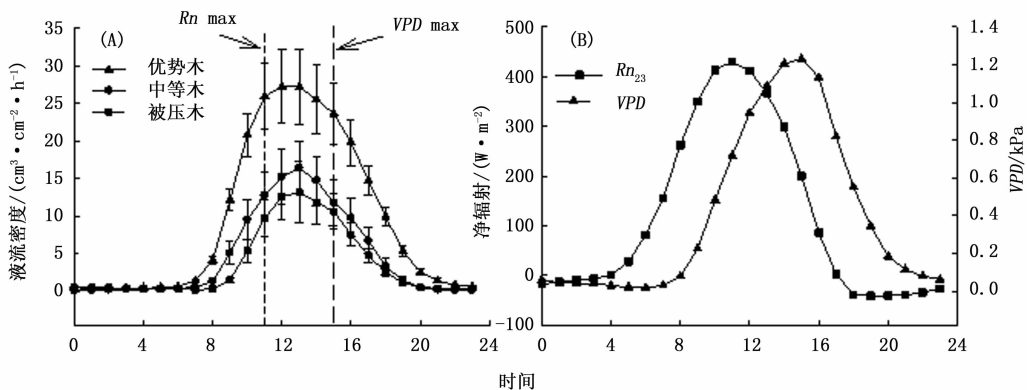


图1 不同分化等级兴安落叶松平均树干液流密度与环境因子平均值的日变化

2.2 环境因子分析

不同环境因子间存在显著的共线性,如 T_s 、 SWC 主要受 T_a 、 RH 的影响, w 通过影响 RH 间接作用于 VPD (表2)。PCA 提取出的前3个主成分可以解释全部环境数据信息量的78%(特征值分别为3.6、1.6和1.0;解释量分别为45.2%、20.0%和15.6%)。初始因子载荷反映了提取出的各主成分

表2 观测期1小时尺度上环境因子间的相关系数($n=846$)

环境因子	P	R_n	T_s	SWC	w	T_a	RH	VPD
P	1	-0.076*	NA	NA	NA	NA	0.100**	-0.087*
R_n	-	1	-0.074*	NA	0.488**	0.555**	-0.711**	0.704**
T_s	-	-	1	0.263**	-0.164**	0.534**	0.132**	NA
SWC	-	-	-	1	-0.127*	0.152**	0.239**	-0.189**
w	-	-	-	-	1	0.418**	-0.632**	0.540**
T_a	-	-	-	-	-	1	-0.646**	0.758**
RH	-	-	-	-	-	-	1	-0.931**
VPD	-	-	-	-	-	-	-	1

注:NA表示不显著,*表示差异显著($P<0.05$),**表示差异极显著($P<0.01$)。

表3 初始因子载荷矩阵

环境变量	主成分1	主成分2	主成分3
P	-0.035	0.046	0.987
R_n	0.814	-0.024	-0.061
T_s	0.022	0.887	-0.021
SWC	-0.161	0.647	0.065
w	0.503	-0.219	0.153
T_a	0.782	0.567	-0.021
RH	-0.943	0.155	0.076
VPD	0.943	0.020	-0.086

2.3 树干液流对环境因子的响应

1 h尺度上,各分化等级林木 F_d 对 EDI 和 VPD 的响应均存在顺时针方向时滞(图2A~C、G~I),即处于相同的 EDI 或 VPD 时上午的 F_d 更大,可能与林木叶片气孔的恢复能力有关;对 R_n 则存在逐渐减弱的逆时针方向时滞((图2D~F),表明液流与辐射的日变化进程较相似。不同分化等级林木 F_d 与 EDI 的环形面积均明显较小,代表二者间时滞效

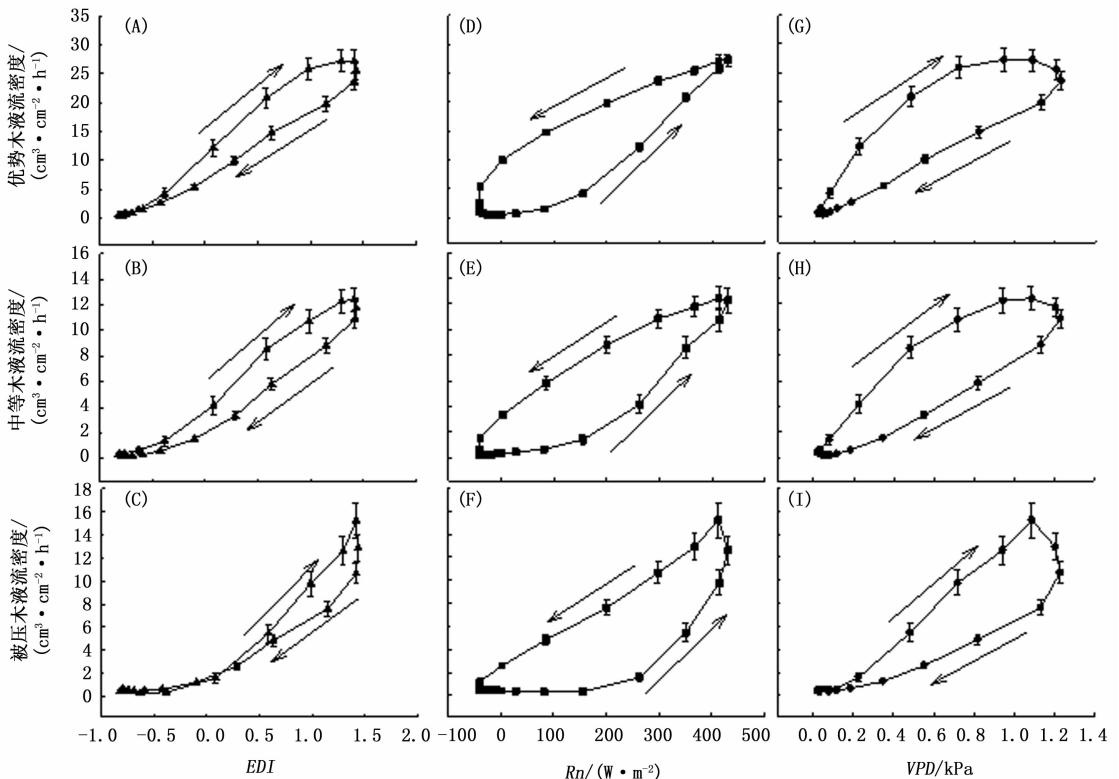


图2 不同分化等级兴安落叶松平均树干液流密度对环境因子的时滞效应

应明显较弱,说明 PCA 提取出的 EDI 是比较理想的表征树干液流对环境响应的综合因子。在 15 min 尺度上,优势木 F_d 与 EDI 的时滞为 15 min,与 R_n 的时滞为 60 min,与 VPD 的时滞为 45 min;中等木的

时滞分别为 15、75 和 45 min;被压木则分别为 15、75 和 45 min(图 3)。相比之下,各分化等级林木对 EDI 和 VPD 的时滞较为一致,但优势木对 R_n 的时滞较小,可能与优势木占据林冠上层空间有关。

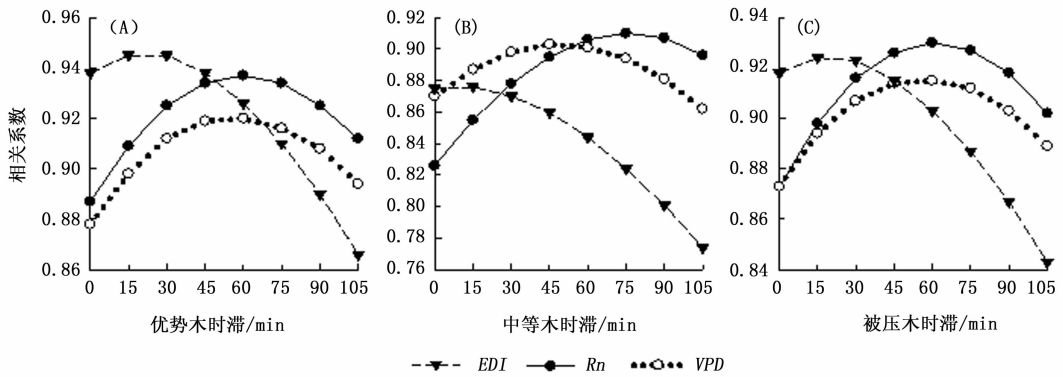


图 3 不同分化等级兴安落叶松液流密度与环境因子时滞效应的相关系数

为了直观反映 R_n 和 VPD 对林木 F_d 的影响,对 VPD 进行标准化处理,标准化 VPD 可剔除辐射对叶片气孔行为的影响^[14-16]。将观测期间每天每一个观测时间点的 VPD 除以同一时刻的 R_n 后取自然对数,将该值与对应的林木液流密度绘制散点图。各分化等级林木液流密度与标准化的 VPD 亏缺均呈近似正态的单峰分布(图 4)。结果显示,当 VPD 较低而 R_n 逐渐上升时, F_d 与 VPD 呈正相关,当 VPD 上升到阈值后 F_d 与 VPD 呈负相关,蒸腾下降。当

标准化 VPD 处在 0~4 的范围内时,图中各分化等级的数据点分布比较分散,结合图 3~图 5 进行分析,发现该现象可能与液流对环境因子的时滞效应有关,即进一步说明不同分化等级林木 F_d 对 R_n 及 VPD 的响应存在差异。图 4 趋势线说明,随着标准化 VPD 增加,各分化等级 F_d 均表现为降低的速率略快于升高的速率(略向右侧的偏正态分布),且该现象在中等木和被压木中比较明显,体现了不同分化等级林木气孔对水分胁迫时的调节策略。

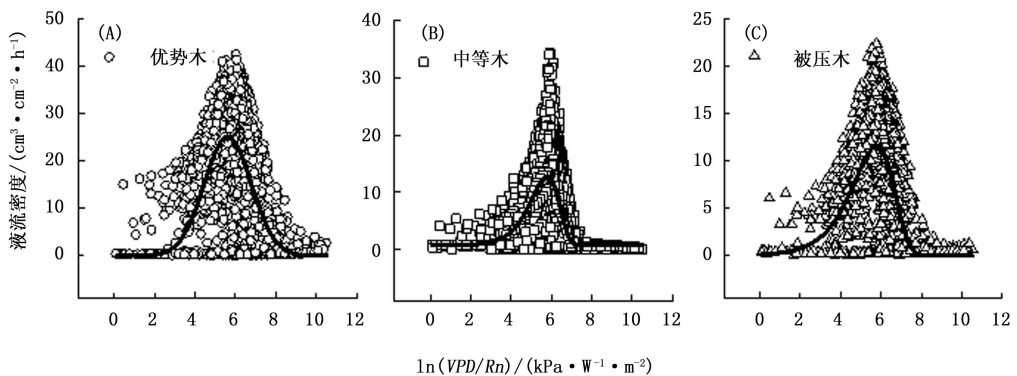


图 4 不同分化等级兴安落叶松液流密度与标准化水汽压亏缺的关系

2.4 树干液流模型

4 参数的“S”型模型对不同分化等级林木 SSF 与 EDI 拟合较好,优势木、中等木和被压木的模拟精度分别可以达到 90%、90% 和 91%(图 5)。模型中,中等木和被压木的过渡斜率大于优势木(分别为 0.458、0.457、0.443)。考虑 EDI 的时滞效应后,各

分化等级模型模拟精度仍平均为 90%。同时,通过对模型的残差分析发现残差与土壤水热因子正相关($P < 0.01$),与降水因子不相关($P > 0.05$),但引入土壤水热因子不能显著提高模拟精度(平均为 91%),且增加了模型的复杂程度。

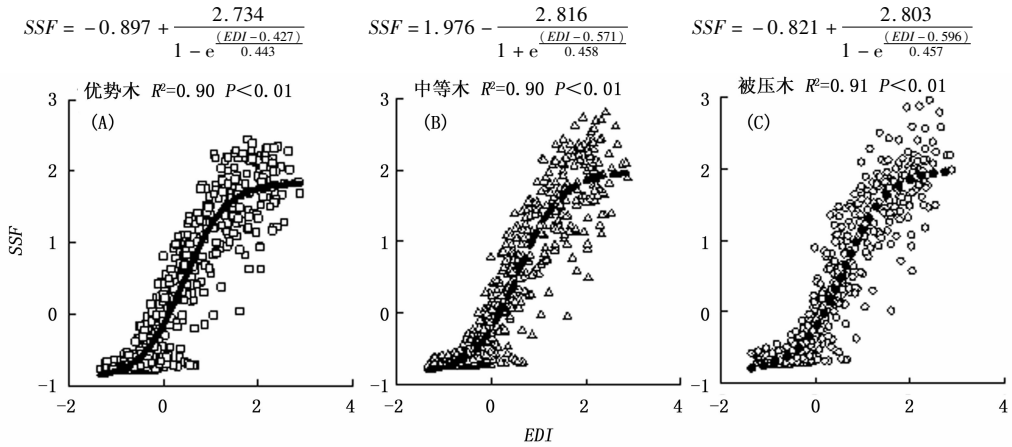


图5 不同分化等级兴安落叶松标准化液流密度与 EDI 的关系

3 讨论

3.1 环境因子分析

与以往研究结果相似^[14-16],本研究采用 PCA 法提取的主成分 EDI 可较典型地反映研究区的环境数据信息(表 2、3)。总体上,EDI 是影响大兴安岭北部典型寒温带兴安落叶松林蒸腾耗水的主要因素,与湿润的热带森林对综合环境因子的响应结果一致^[16],可能与 R_n 和 VPD 是表征兴安落叶松蒸腾需求的主要环境因子有关^[13]。以往研究表明^[43],辐射和空气温、湿度状况是树木蒸腾的主要驱动力,其对林木蒸腾有正作用效应。兴安落叶松树干液流密度在辐射强度较低或较潮湿的环境条件下较低,在天气温暖、干燥的条件下随 EDI 增加至阈值后趋于稳定(表 3、图 5),这与以往的研究结果一致^[14-16]。土壤水热因子和降水因子的代表性较低,主要原因是观测期内水分供给充足,SWC 平均在 23% 以上,树木生理不受干旱胁迫的影响^[44];同时,在该时期发生的阶段性降水代表水分输入的季节性分配,对树木蒸腾影响较小。

3.2 不同分化等级林木树干液流对环境因子的响应

总体上,林木树干液流日变化规律与同期监测的环境因子特征一致但不同步(图 1)。优势木具有较强的蒸腾能力,原因是其占据林内有利空间位置,更为充分的获取光辐射能量以驱动树干液流^[29]。各分化等级林木 F_d 对 EDI 呈顺时针方向的时滞,而对 R_n 和 VPD 分别呈逆时针的时滞,且对 EDI 的时滞效应明显较小(图 2);同时,不同分化等级林木对 EDI 和 VPD 的时滞没有差异,对 R_n 的时滞则以优势

木最小(图 3),这均与以往研究结果一致^[4, 14-16, 23, 42]。 R_n 和 VPD 对叶片气孔行为具有主导作用^[3-6, 45-47],从而进一步影响液流变化,而且两因子对树木的水分利用产生协同效应,单因子分析难以准确地反映二者的影响效果^[42],利用主成分分析降维后的综合环境指标 EDI 代表性较好(图 2、图 3)^[14-16]。天然林冠层结构复杂^[30-31],林内光环境的差异较空气温、湿度大,而光辐射对树木生理的作用更为直接^[16]。优势木处于竞争优势地位,冠层位于中等木、被压木林冠上层^[26, 42],对 R_n 响应相对迅速。优势木在森林中占据空间优势,容易从环境中获得较多的资源,保证了高大树木维持较高的液流通量和对环境干扰后的恢复能力^[26-27]。同时,也与林木树干夜间补水、木质部结构、储水性能、树形结构等因素有关^[48-53]。对比王慧梅等^[23]对温带兴安落叶松人工林液流时滞效应的研究,发现位于寒温带的兴安落叶松天然林对 R_n 的时滞明显较大,对 VPD 的时滞则较小,体现了树种对环境的适应性^[25]以及高纬度寒温带地区太阳辐射是树木生长的地域性限制因子。林木 F_d 与标准化 VPD 呈陡峭的单峰(图 4), F_d 随着标准化 VPD 的增加而变化的特征与以往研究结果类似^[14, 16]。中等木、被压木 F_d 与标准化 VPD 间的偏正态分布略微明显,表明受到竞争胁迫的中等木、被压木对空气温度较高、湿度较小的天气更敏感,通过调节气孔尽可能减少水分损失抵御空间胁迫和维持生长^[47]。

3.3 不同分化等级林木树干液流模型

该研究采用的拟合模型对寒温带兴安落叶松天然林树干液流的模拟精度可以达到 90% 以上(图 5)。以往研究采用该模型对温带树种紫玉兰(*Mag-*

nolia liliiflora Desr.)^[14]、荒漠植被梭梭(*Haloxylon ammodendron* (C. A. Mey.) Bunge)^[15]以及若干热带树种的模拟精度范围在60%至86%之间^[16],说明不同气候或环境条件下植被对生境的响应可能存在差异^[21, 54]。模型中,当林木树干液流达到下渐近线时,蒸发需求较低,尤其在夜间或光线较暗时,树干液流变化较小;当环境处于温暖、干燥、光线充足、多风时,树干液流对 EDI 的响应近乎直线;树干液流达到上渐近线时,即使环境条件利于树木蒸腾,树干液流也不再增加,与以往的研究结果一致^[14-16]。中等木和被压木树干液流对 EDI 的直线响应(过渡斜率)快于优势木,说明优势木树干液流对环境因子的敏感性略低,与李振松等^[29]对不同优势度华北落叶松的研究结果一致。这可能是由于优势木的树干储水能力较强^[48-50, 55],其对环境因子的改变具有较强的缓冲能力。

4 结论

兴安落叶松 F_d 受到林木分化程度的影响,优势木具有更强的蒸腾能力,对生态系统蒸散发的贡献程度也较强。 EDI 是影响研究区兴安落叶松树干液流的关键综合环境要素,与 F_d 之间存在时滞效应。 EDI 对 F_d 的时滞明显较 R_n 和 VPD 小,表明在较短的时间尺度上 EDI 可以作为有效估算树干液流的环境变量,但其在较长时间尺度上的表现仍有待进一步研究。兴安落叶松 F_d 与标准化 VPD 呈单峰格局,中等木和被压木的偏正态趋势较优势木明显,表现出更强的环境敏感性。本研究探讨了兴安落叶松树干液流对综合环境因子的响应,提出利用环境数据有效估算树干液流的简单模型。

参考文献:

[1] Schlesinger W H, Jasechko S. Transpiration in the global water cycle [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 189(6): 115-117.

[2] Meinzer F C, Goldstein G, Jackson P, et al. Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: the role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components [J]. *Plant Cell and Environment*, 1997, 20: 1242-1252.

[3] 陈立欣, 李湛东, 张志强, 等. 北方四种城市树木蒸腾耗水的环境响应[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(12): 2861-2870.

[4] 黄德卫, 张德强, 周国逸, 等. 鼎湖山针阔叶混交林优势种树干液流特征及其与环境因子的关系[J]. *应用生态学报*, 2012, 23(05): 1159-1166.

[5] Monteith J L. A reinterpretation of stomatal responses to humidity

[J]. *Plant Cell and Environment*, 1995, 18(4): 357-364.

[6] Whitehead D. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies [J]. *Tree Physiology*, 1998, 18(8): 633-644.

[7] Granier A, Huc R, Barigah S T. Transpiration of natural rainforest and its dependence on climatic factors [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1996, 78(1): 19-29.

[8] Burgess S. Measuring transpiration responses to summer precipitation in a Mediterranean climate: a simple screening tool for identifying plant water use strategies [J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127(3): 404-412.

[9] Mellander P E, Bishop K, Lundmark T. The influence of soil temperature on transpiration: a plot scale manipulation in a young Scots pine stand [J]. *Forest Ecology and Management*, 2004, 195(1): 15-28.

[10] Huang Y, Zhao P, Zhang Z, et al. Transpiration of *Cyclobalanopsis glauca* (syn. *Quercus glauca*) stand measured by sap-flow method in a karst rocky terrain during dry season [J]. *Ecological Research*, 2009, 24(4): 791-801.

[11] Oguntunde P G. Whole-plant water use and canopy conductance of cassava under limited available soil water and varying evaporative demand [J]. *Plant and Soil*, 2005, 278(2): 371-383.

[12] 孙慧珍, 孙龙, 王传宽, 等. 东北东部山区主要树种树干液流研究[J]. *林业科学*, 2005, 41(3): 36-42.

[13] 池波, 蔡体久, 满秀玲, 等. 大兴安岭北部兴安落叶松树干液流规律及影响因子分析[J]. *北京林业大学学报*, 2013, 35(4): 21-26.

[14] 王华, 欧阳志云, 郑华, 等. 紫玉兰树干液流对北京市综合环境变量的响应[J]. *应用生态学报*, 2011, 22(3): 571-576.

[15] 徐世琴, 吉喜斌, 金博文. 典型固沙植物梭梭生长季蒸腾变化及其对环境因子的响应[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(9): 890-900.

[16] O'Brien J J, Oberbauer S F, Clark D B. Whole tree xylem sap flow responses to multiple environmental variables in a wet tropical forest [J]. *Plant Cell and Environment*, 2004, 27(5): 551-567.

[17] 李月辉, 胡远满, 常禹, 等. 大兴安岭呼中林业局森林景观格局变化及其驱动力[J]. *生态学报*, 2006, 26(10): 3347-3357.

[18] 段亮亮, 满秀玲, 刘玉杰, 等. 大兴安岭北部天然落叶松林土壤水分空间变异及影响因子分析[J]. *北京林业大学学报*, 2014, 36(4): 36-41.

[19] 胡海清, 罗碧珍, 魏书精, 等. 大兴安岭5种典型林型森林生物碳储量研究[J]. *生态学报*, 2015, 35(17): 1-21.

[20] 赵晓焱, 王传宽, 霍宏. 兴安落叶松(*Larix gmelinii*)光合能力及相关因子的种源差异[J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3798-3807.

[21] 刘世荣, 徐德应. 气候变化对中国森林生产力的影响[J]. *林业科学研究*, 1993, 6(6): 425-430.

[22] 王文杰, 孙伟, 邱岭, 等. 不同时间尺度下兴安落叶松树干液流密度与环境因子的关系[J]. *林业科学*, 2012, 48(1): 77-85.

[23] 王慧梅, 孙伟, 祖元刚, 等. 不同环境因子对兴安落叶松树

- 干液流的时滞效应复杂性及其综合影响[J]. 应用生态学报, 2011, 22(12): 3109–3116.
- [24] 王 翠, 王传宽, 孙慧珍, 等. 移栽自不同纬度的兴安落叶松 (*Larix gmelinii* Rupr.) 的树干液流特征[J]. 生态学报, 2008, 28(1): 136–144.
- [25] 全先奎, 王传宽. 帽儿山 17 个种源落叶松针叶的水分利用效率比较[J]. 植物生态学报, 2015, 39(04): 352–361.
- [26] 刘家霖, 王传宽, 张全智. 不同分化等级兴安落叶松树干心材和边材的空间变异[J]. 林业科学, 2014, 50(12): 114–121.
- [27] Wullschlegel S D, King A W. Radial variation in sap velocity as a function of stem diameter and sapwood thickness in yellow-poplar trees[J]. Tree Physiology, 2000, 20(8): 511–518.
- [28] 孙 龙, 王传宽, 杨国亭, 等. 应用热扩散技术对红松人工林树干液流通量的研究[J]. 林业科学, 2007, 43(11): 8–14.
- [29] 李振华, 王彦辉, 于澎涛, 等. 华北落叶松液流速率的优势度差异及其对林分蒸腾估计的影响[J]. 林业科学研究, 2015, 28(1): 8–16.
- [30] 玉 宝, 乌吉斯古楞, 王百田, 等. 大兴安岭兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 天然林分级木转换特征[J]. 生态学报, 2009, 28(11): 5750–5757.
- [31] 孙玉军, 张 俊, 韩爱惠, 等. 兴安落叶松 (*Larix gmelini*) 幼中龄林的生物量与碳汇功能[J]. 生态学报, 2007, 27(5): 1756–1762.
- [32] 袁士云, 张来智, 刘文楨, 等. 小陇山辽东栎次生林的结构特征和物种多样性[J]. 林业科学, 2010, 46(5): 27–34.
- [33] 玉 宝, 王百田, 王立明. 兴安落叶松天然林树冠生长特性分析[J]. 林业科学, 2010, 46(5): 41–48.
- [34] Granier A. A new method of sap flow measurement in tree stems [J]. Annales Des Sciences Forestieres, 1985. 42(2): 193–200.
- [35] Granier A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements [J]. Tree Physiology, 1988, 3(4): 309–20.
- [36] James S A, Clearwater M J, Meinzer F C, et al. Heat dissipation sensors of variable length for the measurement of sap flow in trees with deep sapwood [J]. Tree physiology, 2002, 22(4): 277–83.
- [37] 金 鹰, 王传宽, 桑 英. 三种温带树种树干储存水对蒸腾的贡献[J]. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1310–1317.
- [38] 蔡锡安, 赵 平, 陆 平. Granier 树干液流测定系统在树木蒸腾研究中常见问题的解决方案[J]. 热带亚热带植物学报, 2010, 18(3): 326–334.
- [39] 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.
- [40] Lu P, URBAN L, Zhao P. Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: theory and practice [J]. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(6): 631–646.
- [41] Campbell G S, Norman J M. An introduction to environmental biophysics [M]. Springer-Verlag, 1977, 104.
- [42] 赵 平, 饶兴权, 马 玲, 等. 马占相思 (*Acacia mangium*) 树干液流密度和整树蒸腾的个体差异[J]. 生态学报, 2006, 26(12): 4050–4058.
- [43] 王 华, 赵 平, 蔡锡安, 等. 马占相思树干液流与光合有效辐射和水汽压亏缺间的时滞效应[J]. 应用生态学报, 2008, 19(2): 225–230.
- [44] Irvine J, Perks M P, Magnani F, et al. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance [J]. Tree Physiology, 1998, 18(6): 393–402.
- [45] Meinzer F C, Goldstein G, Jackson P, et al. Environmental and physiological regulation of transpiration in tropical forest gap species: the influence of boundary layer and hydraulic properties [J]. Oecologia, 1995, 101(4): 514–522.
- [46] Motzer T, Munz N, Küppers M, et al. Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes [J]. Tree Physiology, 2005, 25(10): 1283–1293.
- [47] 谭永芹, 柏新富, 朱建军, 等. 干旱区五种木本植物枝叶水分状况与其抗旱性能 [J]. 生态学报, 2011, 31(22): 6815–6823.
- [48] Phillips N G, Ryan M G, Bond B J, et al. Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest [J]. Tree Physiology, 2003, 23(4): 237–245.
- [49] Goldstein G, Andrade J L, Meinzer F C, et al. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees [J]. Plant Cell and Environment, 1998, 21(4): 397–406.
- [50] Kumagai T, Aoki S, Otsuki K, et al. Impact of stem water storage on diurnal estimates of whole-tree transpiration and canopy conductance from sap flow measurements in Japanese cedar and Japanese cypress trees [J]. Hydrological Processes, 2009, 23(16): 2335–2344.
- [51] Granier A, Biron P, Lemoine D. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2000, 100(4): 291–308.
- [52] Ford C R, Goranson C E, Mitchell R J, et al. Diurnal and seasonal variability in the radial distribution of sap flow: predicting total stem flow in *Pinus taeda* trees [J]. Tree Physiology, 2004, 24(9): 941–950.
- [53] Chuang Y, Oren R, Bertozzi A, et al. The porous media model for the hydraulic system of a conifer tree: linking sap flux data to transpiration rate [J]. Ecological Modelling, 2006, 191(3): 447–468.
- [54] 余 超, 王 斌, 刘 华, 等. 中国森林植被净生产量及平均生产力动态变化分析 [J]. 林业科学研究, 2014, 27(4): 542–550.
- [55] 陈 彪, 陈立欣, 刘清泉, 等. 半干旱地区城市环境下樟子松蒸腾特征及其对环境因子的响应 [J]. 生态学报, 2015, 35(15): 5076–5084.