植物生态学报 2020, **44** (8): 864–874
Chinese Journal of Plant Ecology

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0089
http://www.plant-ecology.com

毛白杨茎干不同方位夜间液流变化规律及其主要影响因子

赵飞飞[1*] 马 煦[1*] 邸 楠[1,2] 王 烨[3] 刘 洋[1] 李广德[4] 贾黎明[1] 席本野[1**]

[1]北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083 ; [2]内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021; [3]北京市林业果树科学研究院, 北京 100093; [4]国家开放大学农林医药教学部, 北京 100039

摘 要 为明确毛白杨(*Populus tomentosa*)不同方位夜间蒸腾量(*Nt*)及茎干充水量(*Sr*)等夜间液流活动的规律, 探究不同方位*Nt*和*Sr*的主要影响因子, 该研究使用热扩散的方法监测了宽窄行模式下栽植的毛白杨茎干不同方位夜间液流, 并用图像法区分*Nt*和*Sr*。使用自动气象站和机械式张力计监测太阳总辐射(R_s, kW·m^{-2})、空气温度(T_a, ℃)、空气相对湿度(*RH*, %)、风速(*v*, m·s^{-1})、土壤水势(*ψ*, kPa)等环境因子。通过比较各方位的*Nt*和*Sr*等液流活动的大小情况及其与环境因子之间的相关性得到方位间夜间液流的差异性以及各方位夜间液流的主要影响因子。结果显示: 宽行距位于东侧的样树西方位的*Nt*和*Sr*均最大, 其中西方位的*Sr*显著大于其他3个方位; 北方位的*Nt*显著小于其他3个方位; 其他方位间的*Nt*和*Sr*无显著差异; 各方位夜间茎干充水量占夜间液流量的比例(*Sr*/*Q*)无显著差异。宽行距位于西侧的样树西方位的*Nt*和*Sr*亦均最大, 其中西方位的*Sr*显著大于东方位和南方位; 南方位的*Nt*最小, 显著小于西方位和北方位, 其他方位间的*Nt*和*Sr*无显著差异; 南方位的*Sr*/Q显著大于其他3个方位。各方位的*Nt*和*Sr*均与水汽压亏缺(*VPD*)有显著的正相关关系, 部分方位*Nt*和*Sr*与T_a和*RH*有显著相关关系, 没有任何方位*Nt*和*Sr*与*v*和*ψ*有显著相关关系。*Nt*和*Sr*方位间的差异(Nt_{CV}、Sr_{CV})与*VPD*、T_a、*RH*、*v*和*ψ*均无显著相关关系。此外, *Sr*受白天的液流活动的影响显著。综上所述, 毛白杨不同方位*Nt*和*Sr*等液流活动具有较大的差异, 且西方位是优势方位; *VPD*是影响各方位*Nt*和*Sr*的主要气象因子。

关键词 毛白杨; 方位; 夜间蒸腾; 茎干充水

赵飞飞, 马煦, 邸楠, 王烨, 刘洋, 李广德, 贾黎明, 席本野 (2020). 毛白杨茎干不同方位夜间液流变化规律及其主要影响因子. 植物生态学报, 44, 864–874. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0089

Azimuthal variation in nighttime sap flow and its mainly influence factors of *Populus tomentosa*

ZHAO Fei-Fei[1*], MA Xu[1*], DI Nan[1,2], WANG Ye[3], LIU Yang[1], LI Guang-De[4], JIA Li-Ming[1], and XI Ben-Ye[1**]

[1]Ministry of Education Key Laboratory of Silviculture and Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; [2]School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; [3]Beijing Academy of Forestry and Pomology sciences, Beijing 100093, China; and [4]Faculty of Agriculture, Forestry and Medicine, the Open University of China, Beijing 100039, China

Abstract

Aims To clarify the azimuthal regularity of nocturnal sap-flow activities of *Populus tomentosa,* which includes nocturnal transpiration (*Nt*) and stem water refilling (*Sr*), and explore the main impact factors of *Nt* and *Sr* in different orientations.

Methods The thermal dissipation method was used to monitor the nocturnal sap flow of *P. tomentosa* planted in wide and narrow rows patterns. The image method was used to distinguish *Nt* and *Sr*. An automatic weather station measured global solar radiation (R_s, kW·m^{-2}), air temperature (T_a, ℃), relative humidity (*RH,* %), wind speed (*v,* m·s^{-1}) and other environmental factors. Mechanical tensiometers measured soil water potential (*ψ,* kPa). The differences of nocturnal sap-flow among orientations and their main impact factors were determined by comparing the magnitudes of *Nt* and *Sr* and their correlations with the impact factors.

Important findings The results showed that, for trees on the east-wide-row, the west orientation has the largest *Nt* and *Sr*. The *Sr* in the west orientation was significantly larger than that in the other three orientations. In contrast,

收稿日期Received: 2020-03-30 接受日期Accepted: 2020-07-10
基金项目: 国家自然科学基金(31971640和31872702)和国家重点研发计划(2016YFD0600403)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31971640 and 31872702), and the National Key R&D Program of China (2016YFD0600403).
* 同等贡献Contributed equally to this work.
** 通信作者Corresponding author (benyexi@bjfu.edu.cn)

north oriented *Nt* was significantly smaller than that in the other three orientations. There was no significant difference in *Nt* and *Sr* among other orientations and the proportion of *Sr* accounted for the nighttime sap flow (*Sr*/*Q*) in all orientations. For trees on the west-wide-row, *Nt* and *Sr* in the west orientation were also the largest, and the *Sr* in the west orientation was significantly larger than that in the east and south. The *Nt* in the south orientation was the smallest and significantly smaller than that in the west and north. There was no significant difference in *Nt* and *Sr* among other orientations. The *Sr*/*Q* in the south orientation was significantly larger than that in the other three orientations. The *Nt* and *Sr* had significantly positive correlations with vapor pressure deficiency (*VPD*), and *Nt* and *Sr* in some orientations had significant correlations with T_a and *RH*, but *Nt* and *Sr* in all orientations had no significant correlation with *v* and *ψ*. The variation coefficient of *Nt* and *Sr* among the four orientations (Nt_{CV} and Sr_{CV}) had no significant correlation with *VPD*, T_a, *RH*, *v* and *ψ*. In addition, the *Sr* was significantly affected by the daytime sap flow. In conclusion, there were significant differences in nocturnal sap flow of *P. tomentosa* such as *Nt* and *Sr,* with west being the most dominant. *VPD* was the mainly meteorological impact factor of *Nt* and *Sr* in all orientations at night.

Key words *Populus tomentosa;* orientation; nighttime transpiration; stem refilling

Zhao FF, Ma X, Di N, Wang Y, Liu Y, Li GD, Jia LM, Xi BY (2020). Azimuthal variation in nighttime sap flow and its mainly influence factors of *Populus tomentosa*. *Chinese Journal of Plant Ecology,* 44, 864–874. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0089

蒸腾是植物消耗水分的主要途径, 在植物生长发育过程中起着至关重要的作用(Tsuruta *et al*., 2010; Zeppel *et al*., 2014)。早期的相关研究普遍认为夜间缺少光照、气温和水汽压亏缺较低、叶片气孔关闭, 植物不会发生蒸腾作用(Meidner & Mansfield, 1965; Ritchie *et al*., 1974; Benyon *et al*., 1999)。然而随着监测技术的进步, 越来越多的研究表明各种生态系统中的大多数植物都会出现夜间蒸腾的现象(Dawson *et al*., 2007; Fisher *et al*., 2007; Alvarado-Barrientos *et al*., 2013; Zeppel *et al*., 2014)。夜间蒸腾具有运输营养物质和氧气等生理功能(Marks & Lechowicz, 2007; Zeppel *et al*., 2014), 并且可以降低叶片表面温度、减少碳损失(Peraudeau *et al*., 2015)。除了夜间蒸腾外, 茎干充水作为植物夜间液流的另一组成部分, 同样具有重要的生理作用, 如补充植物白天蒸腾引起的水分亏缺(Wang *et al*., 2012), 提高第二天叶片的光合作用效率(方伟伟等, 2018), 缓解植物木质部栓塞化的产生(Carrasco *et al*., 2015)。

夜间蒸腾量和茎干充水量的精确估计依赖于夜间液流的精准测定以及夜间蒸腾和茎干充水的有效区分。热技术由于具有精确、不受空间限制、自动化等优点, 被广泛用于树木液流的监测与林分蒸腾的估算(Granier *et al*., 1996; Wilson *et al*., 2001; Ford *et al*., 2007)。在此基础上, Fisher等(2007)通过分析*Pinus ponderosa*、*Quercus douglasii*等树种夜间液流曲线的斜率, 提出了一种区分夜间蒸腾和茎干充水的方法, 即通过图像来定量计算出夜间蒸腾量和茎干充水量, 这不仅能够有效区分夜间蒸腾和茎干充水, 而且为研究植物夜间蒸腾和茎干充水的影响因素奠定了基础。

关于植物夜间蒸腾和茎干充水的发生机制和影响因子目前已有较多研究(McDonald *et al*., 2002; Daley & Phillips, 2006; Fisher *et al*., 2007; Zeppel *et al*., 2014), 但这些研究大多是基于单方位的液流开展。有研究表明, 植物茎干不同方位的液流存在显著差异, 而且这种方位上的差异会显著影响植株水分利用估计的准确性与可靠性, 如Tateishi等(2008)对常绿树种青冈栎(*Quercus glauca*)的研究发现, 仅测量一个方位的液流对蒸腾量的估计误差高达20%。Tomonori等(2012)对刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和蒙栎(*Quercus mongolica*)的研究发现, 不同方位间液流的变异系数高达20%–45%, 忽略周向液流的差异会导致蒸腾估算量的误差达到16%–20%。也有学者对银杏(*Ginkgo biloba*)(孙守家等, 2006), 侧柏(*Platycladus orientalis*)(王华田等, 2006), 日本柳杉(*Cryptomeria japonica*)(Tsuruta *et al*., 2010), 樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)(党宏忠等, 2020)等树种不同方位树干边材液流进行研究, 同样认为不同方位树干边材液流存在显著差异, 而且这些差异都会造成对植物茎干水分利用估计的误差。然而目前在国内外众多涉及植物方位间液流差异的研究中, 大部分都是以白天液流为例, 较少涉及夜间液流, 而夜间蒸腾和茎干充水是夜间液流的主要组成

部分, 关于它们在植物茎干不同方位上的差异以及主要的影响因子目前仍不清楚, 需要进一步研究。

毛白杨(*Populus tomentosa*)是我国北方重要的防护与用材林树种, 因其优质、速生、丰产、抗逆性强等优点在我国华北地区广泛种植(康向阳和朱之悌, 2002)。关于毛白杨的茎干液流, 已有部分学者对其进行了实验分析。李广德等(2010)的研究表明影响毛白杨不同方位液流的主导气象因子不同。刘洋等(2018)研究了宽窄行模式栽植下的毛白杨不同方位的液流, 表明不同方位液流具有显著的差异性和相关性, 方位间差异不能忽视。还有研究表明, 毛白杨夜间茎干充水量占夜间液流的比例达61%, 且夜间液流受地下水位和水汽压亏缺(*VPD*)等气象因子的影响(Di *et al*., 2019)。但是夜间毛白杨茎干不同方位的液流是否具有差异, 以及各方位夜间液流的主要影响因子是什么, 目前的了解还十分有限。基于以上问题, 本试验的研究目的是: (1)阐述毛白杨不同方位夜间液流的差异性及相关性; (2)明确不同方位间夜间蒸腾和茎干充水所占比例及其差异性; (3)探究毛白杨各方位夜间蒸腾和茎干充水的主要影响因子。

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(36.97° N, 116.23° E, 平均海拔27 m), 该地区属于温带半湿润大陆季风气候。年平均气温13.2 ℃, 年降水量为545 mm, 年蒸发量为1 880 mm。年日照总时间达2 651.9 h, 全年无霜期204天。

研究对象为栽植于2005年春季的三倍体毛白杨无性系B301人工林, 总面积3.9 hm^2。林木采用宽窄行模式栽植(图1), 宽行距6 m, 窄行距2 m, 株距1 m。于2011年5–8月开展试验, 试验期间林分平均树高13.9 m, 平均胸径11.1 cm, 已基本郁闭, 无明显病虫害。林分以地下滴灌的方式进行灌溉, 滴头位于窄行中央和宽行距树60 cm的平行线上, 深20 cm, 滴头相距50 cm。当滴头附近10 cm处的土壤水势(*SWP*)低于–25 kPa时进行灌溉, 滴头流速为2 $L \cdot h^{-1}$。在生长季内对林分进行常规施肥, 定期用除草剂除去杂草。本试验涉及的10株样树均位于林分内部, 样树东、南、西、北4个方位的平均冠幅分别为191、164、245和152 cm。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 环境因子

本试验涉及的环境因子包括气象因子和土壤水分。气象因子利用距试验地250 m处的自动气象站(Delta-T Devices Ltd., Cambridge, UK)实时监测。测定的气象因子包括太阳总辐射(R_s, $kW \cdot m^{-2}$)、空气温度(T_a, ℃)、空气相对湿度(*RH*, %)、风速(v, $m \cdot s^{-1}$)和风向, 数据每10 min记录采集一次。*VPD* (kPa)采用Campbell和Norman (1977)的经验公式计算:

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

土壤水分用土壤水势(ψ, kPa)表示。在试验地布设机械式张力计来测定ψ, 位置定在距离滴头10 cm, 地表下20 cm处, 宽窄行内各布设3个。从实验日起

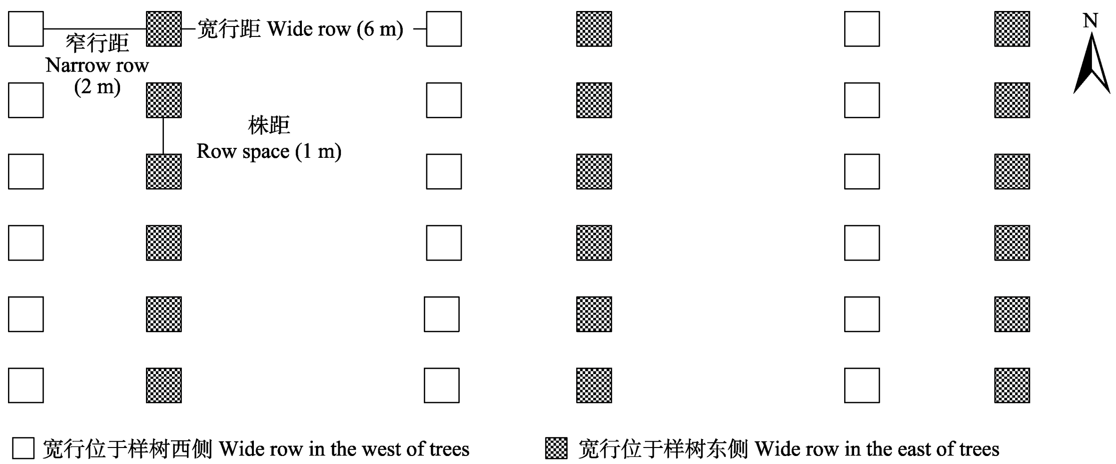

图1 毛白杨宽窄行模式栽植示意图。
Fig. 1 Scheme of wide and narrow row planting of *Populus tomentosa*.

每天7:00对张力计进行读数, 得到ψ值。

1.2.2 茎干液流

茎干液流测定采用热扩散法(Granier, 1985), 从样地中随机选择不同胸径的10株样树进行液流监测(各样树信息见表1), 分别在样木胸高(1.3 m)处, 从东、南、西、北4个方位插入探针, 同时测量树干液流。热扩散探针(TDP 30, Dynamax, Texas, USA)长30 mm, 直径1.2 mm, 探针间距40 mm。试验期间, 液流速率每30 s测定一次, 然后每10 min取平均值并存入数据采集器(Model DL2e, DelTa-T Devices, Cambridge, UK)。液流速率计算公式(Granier, 1985)如下:

$$F_{\mathrm{d}} = 0.0119\left(\frac{\Delta T_{\mathrm{m}} - \Delta T}{\Delta T}\right)^{1.231} \tag{2}$$

式中, F_{d}为液流速率($\mathrm{cm \cdot s^{-1}}$); ΔT为加热探针和受热探针间的温差; ΔT_{m}为无液流条件下探针间的温差, 为了准确计算夜间液流, ΔT_{m}每5–10天计算一次。

为消除林木个体大小可能对树干液流速率产生的影响, 利用胸径(*DBH*)对液流速率进行矫正, 公式(刘洋等, 2018)如下:

$$F_{\mathrm{d}}' = F_{\mathrm{d}} \frac{\overline{DBH}}{DBH} \tag{3}$$

式中, F_{d}'为校正后的液流速率($\mathrm{cm \cdot s^{-1}}$); $\overline{DBH}$为所有样树的平均胸径(cm); *DBH*为各样树的胸径(cm)。

单株样木整日的耗水量计算公式(Xi *et al.*, 2017)为:

$$Asf = \frac{F_{\mathrm{d}}' \times As \times t}{4000} \tag{4}$$

式中, *Asf*是整体的液流量($\mathrm{mm \cdot d^{-1}}$), *As*是样木的边材面积($\mathrm{cm^2}$), *t*为一天之内液流存在的时间(s)。

1.2.3 夜间蒸腾与茎干充水的划分

将太阳总辐射(R_{s})小于5.0 $\mathrm{W \cdot m^{-2}}$的时间段定义为夜间(Daley & Phillips, 2006)。采用Fisher等(2007)的方法区分夜间蒸腾量(*Nt*)和茎干充水量(*Sr*)。根据每晚的液流情况, 采用指数函数拟合出无*Nt*情况下的液流变化趋势, 拟合曲线(图2虚线)下的面积为*Sr*, 将两个曲线之间的面积定义为*Nt*。

1.3 数据分析

采用配对样本*t*检验(Paired-samples *t*-test)的方法分析毛白杨茎干不同方位的夜间液流的差异、相关性以及不同方位夜间蒸腾和茎干充水的差异。在所有样树中, $\mathrm{T_8}$样树液流监测时间较长, 且监测期内气象因子较为稳定, 因此$\mathrm{T_8}$样树为代表, 采用Spearman相关性检验和线性回归分析影响*Nt*和*Sr*的因子。数据由Excel 2017和SPSS 17进行处理, 图表采用Origin 9.0绘制。

2 结果

2.1 气象因子变化

在研究期内, 白天和夜间的*VPD*、T_{a}、*RH*和*v*具有相似的变化趋势(图3)和显著的相关性($p < 0.01$, 表2)。配对样本*t*检验表明4个气象因子在白天与夜间均具有显著差异($p < 0.01$, 表1), 白天的*VPD*、T_{a}和*v*分别平均比夜间高148%、17%、59%, 而*RH*则比夜间低14%。研究时期内降水(*P*)主要集中在5月中旬、6月下旬至7月上旬以及7月下旬至8月上旬。土壤水势在–50–0 kPa内波动变化。

2.2 不同方位夜间液流的差异及相关性

不论宽行距在样树东侧还是西侧, 样树不同方

表1 宽窄行模式种植下毛白杨样树的信息及液流监测时期
Table 1 Characteristics and metrical information of sample trees of *Populus tomentosa* which planted in wide and narrow rows

编号 Number	胸径 Diameter at breast height (cm)	液流测量时期 Sap flow measured date	测量完整天数 Full measured days	宽行距位置 Wide row position
$\mathrm{T_1}$	10.32	2011-05-16–05-19	4	W
$\mathrm{T_2}$	10.56	2011-05-21–05-24	4	E
$\mathrm{T_3}$	11.04	2011-05-26–05-29	4	W
$\mathrm{T_4}$	9.80	2011-05-31–06-04	5	E
$\mathrm{T_5}$	9.90	2011-06-06–06-12	7	E
$\mathrm{T_6}$	10.65	2011-06-17–06-23	7	W
$\mathrm{T_7}$	13.30	2011-06-25–07-03	9	W
$\mathrm{T_8}$	12.72	2011-07-05–07-18	13	W
$\mathrm{T_9}$	7.47	2011-07-19–07-29	11	W
$\mathrm{T_{10}}$	8.35	2011-08-02–08-16	14	W

$\mathrm{T_1}$–$\mathrm{T_{10}}$表示第1到第10株树; E、W分别代表宽行位于样树东侧、西侧。
$\mathrm{T_1}$–$\mathrm{T_{10}}$ indicate the first to the tenth sample trees; E and W indicate wide rows are in the east and west of sample trees, respectively.

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0089

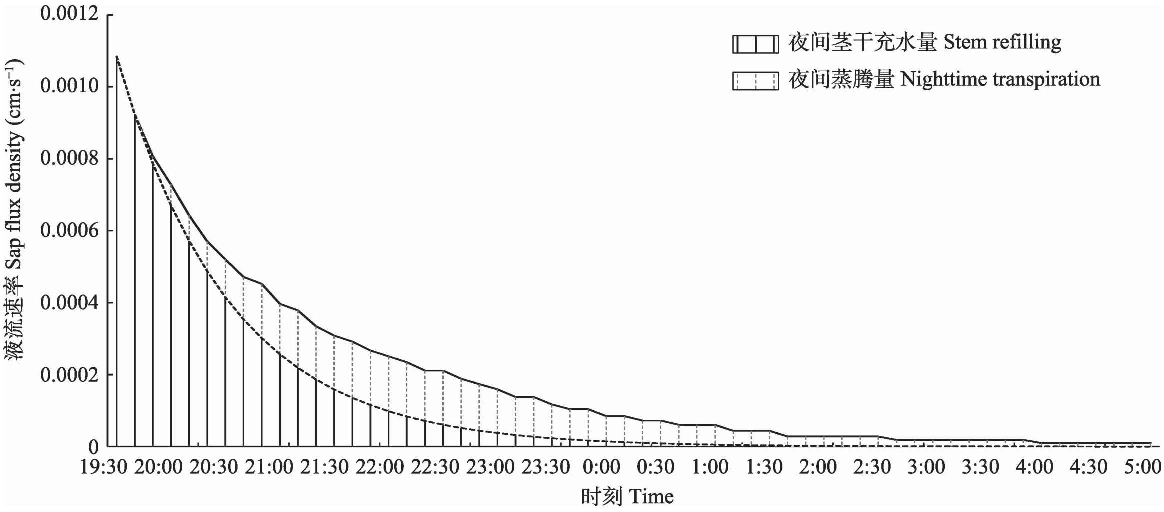

图2 毛白杨夜间蒸腾和茎干充水区分方法示意图。

Fig. 2 Scheme of distinguishing nighttime transpiration from stem refilling of *Populus tomentosa*.

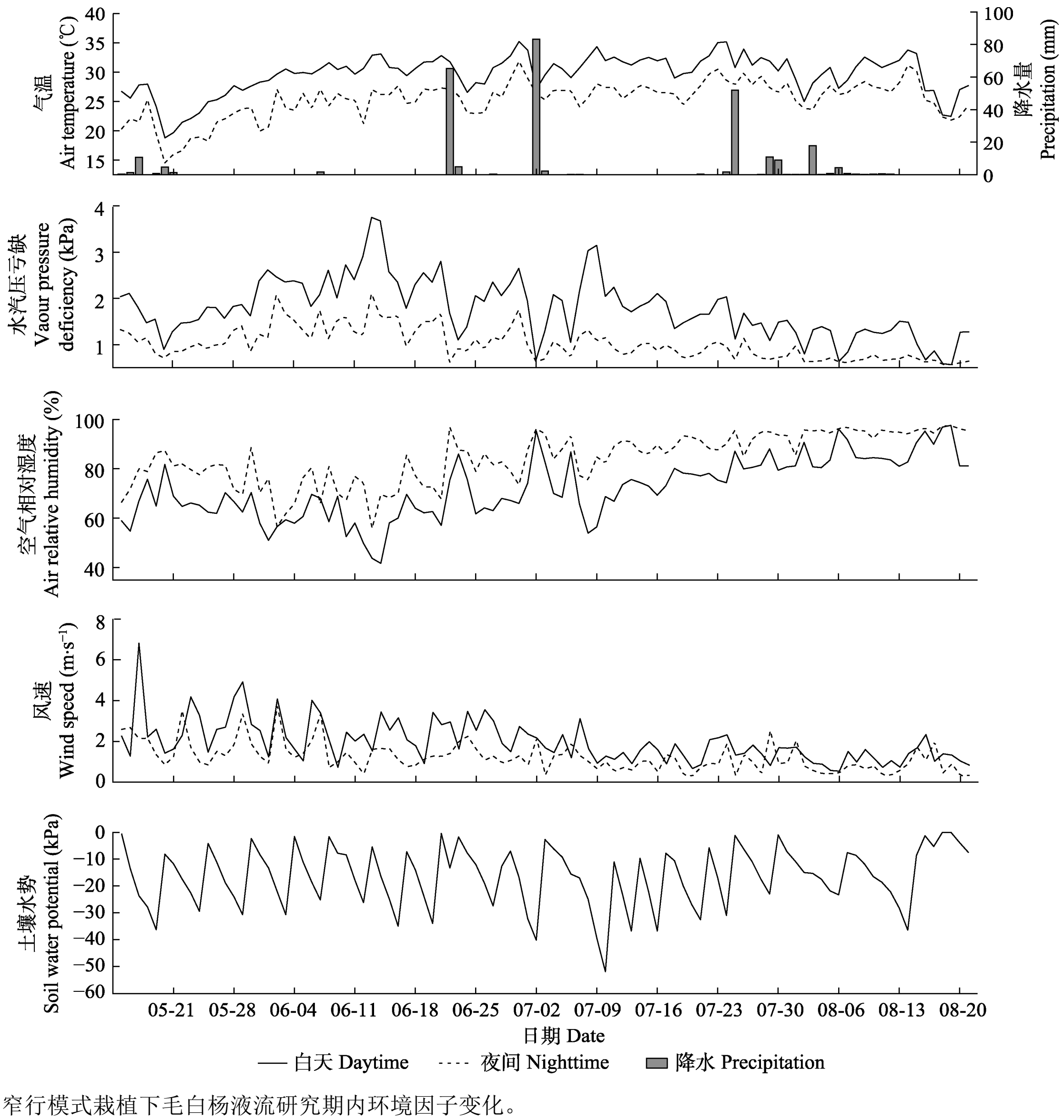

图3 宽窄行模式栽植下毛白杨液流研究期内环境因子变化。

Fig. 3 Variation of environmental factors during the sap flow study period of *Populus tomentosa* which planted in wide and narrow rows.

表2 宽窄行模式栽植下毛白杨液流研究期内昼夜气象因子差异及相关性

Table 2 Differences and correlations between diurnal and nocturnal meteorological factors during the sap flow study period of *Populus tomentosa* which planted in wide and narrow rows

	T_a (℃)	*VPD* (kPa)	*RH* (%)	v (m·s^{-1})
白天-夜间 Daytime-nighttime	4.34**	0.77**	–12.08**	0.73**
相关系数 Correlation coefficient	0.812**	0.879**	0.849**	0.533**

**为0.01水平上显著。白天-夜间为昼夜气象因子之间的平均差异。*RH*, 空气相对湿度; T_a, 空气温度; *VPD*, 水汽压亏缺; *v*, 风速。

** means significant correlations at the 0.01 level. Daytime-nighttime indicates average difference of diurnal and nocturnal meteorological factors between daytime and nighttime. *RH*, air relative humidity; T_a, air temperature; *v*, wind speed; *VPD*, vapor pressure deficiency.

位夜间液流量(*Q*)都具有较大差异(图4), 方位间变异系数(*CV*)分别为29.3%、35.8%。配对样本*t*检验(表3)表明, 宽行距位于东侧的样树, 其西方位的*Q*显著大于北方位, 而其他方位间差异不显著; 宽行距位于西侧的样树, 其西方位的*Q*显著大于其他3个方位, 南方位的*Q*显著低于西方位和北方位, 而其他方位间*Q*差异不显著。10株样树各方位间*Q*均呈现显著相关关系, 但不同样树的不同方位之间*Q*的相关性具有一定差异。总的来说, 宽行距位于东侧的样树的相关性较高, 其中南方位和北方位间*Q*的相关性最高, 西方位和北方位间*Q*的相关性最低。宽行距位于西侧的样树的相关性较低, 其中, 东方位和北方位间*Q*的相关性最高, 西方位和北方位间*Q*的相关性最低。

2.3 夜间蒸腾和充水

2.3.1 不同方位夜间蒸腾量和茎干充水量的差异

图5为各方位*Nt*和*Sr*以及茎干充水量占夜间液

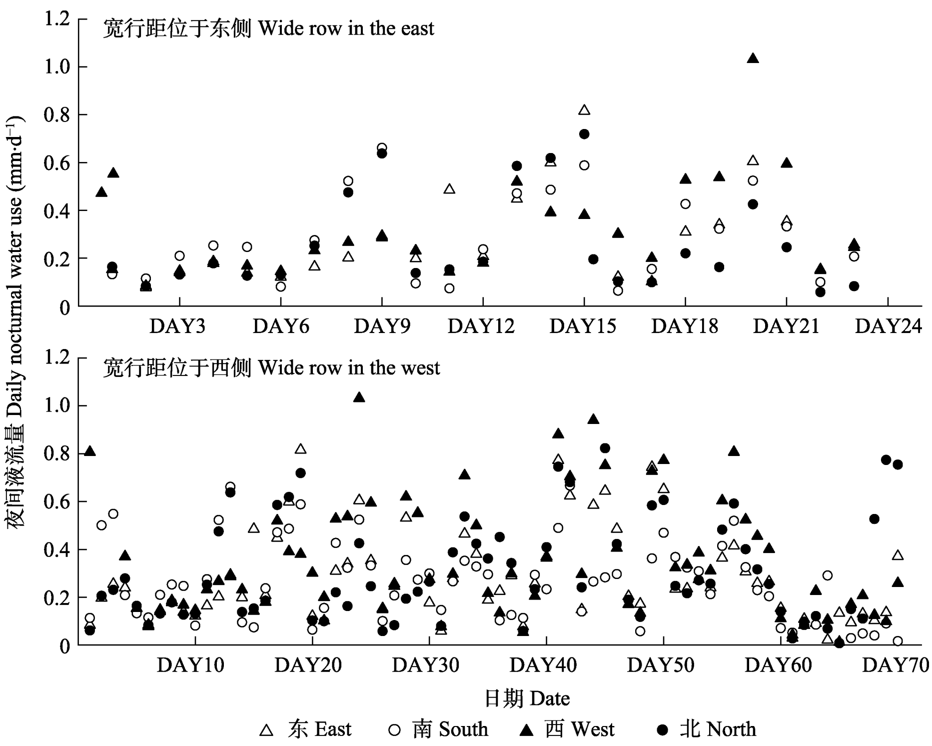

图4 宽窄行模式种植下毛白杨不同方位的夜间液流量变化。DAY, 开始监测液流的天数。

Fig. 4 Variation of differently azimuthal nocturnal sap flux of *Populus tomentosa* which planted in wide and narrow rows. DAY, the number of days to start monitoring the sap flow.

表3 宽窄行模式栽植下的毛白杨不同方位夜间液流配对样本*t*检验结果

Table 3 The *t*-test result of differently azimuthal nocturnal sap flux of *Populus tomentosa* which planted in wide and narrow rows

方位 Orientation		E-S	E-W	E-N	S-W	S-N	W-N	*n*
宽行距位于东侧 Wide row in the east	平均差异 Average difference	–0.005	–0.027	0.021	–0.022	0.026	0.049*	23
	相关系数 Correlation coefficient	0.644**	0.612**	0.739**	0.586**	0.895**	0.434*	
宽行距位于西侧 Wide row in the west	平均差异 Average difference	0.029	–0.11**	–0.035	–0.14**	–0.063*	0.075*	70
	相关性 Correlation coefficient	0.621**	0.471**	0.675**	0.609**	0.445**	0.344*	

*为0.05水平上显著, **为0.01水平上显著。E、S、W、N分别表示东、南、西、北方位的夜间液流。*n*表示测量天数。

* means significant correlations at the 0.05 level, ** means significant correlations at the 0.01 level. E, S, W, N indicate nocturnal sap flux in esat, south, west and north respectively. *n* indicates the number of measured days.

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0089

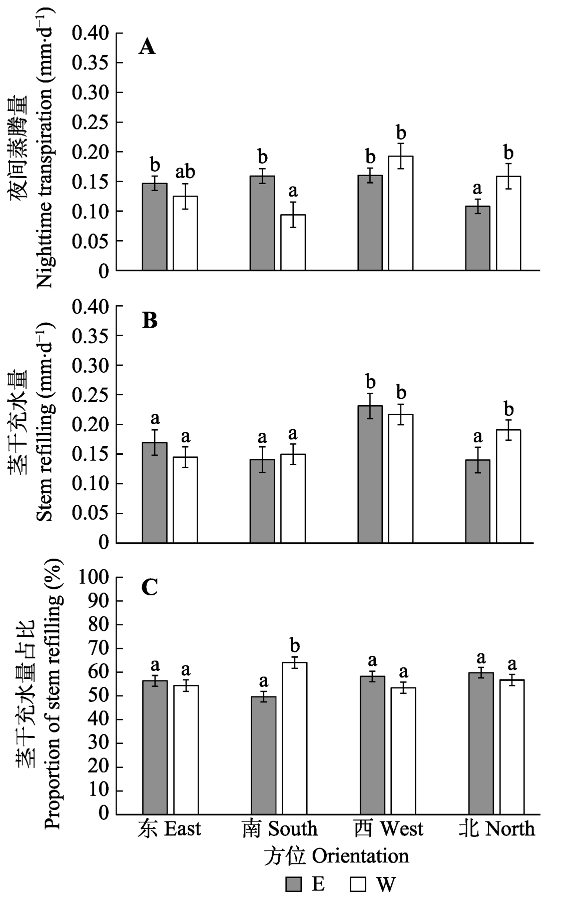

图5 毛白杨不同方位夜间蒸腾、茎干充水以及充水所占比例的平均值(平均值±标准偏差)。E、W分别表示宽行位于样树的东侧和西侧。柱状图上的不同字母表示方位间的差异显著。
Fig. 5 Average value (mean ± *SD*) of nocturnal transpiration, stem refilling, and proportion of stem refilling in different orientations of *Populus tomentosa*. E and W indicate wide rows are in the east and west of the sample trees, respectively. Different lowercase letters indicate significant difference in different directions.

流量的比例(*Sr/Q*)大小。各方位*Nt*和*Sr*均具有显著差异，方位间*Sr*的差异较大，平均变异系数为45.6%，*Nt*的差异较小，平均变异系数为39.2%。夜间充水量占夜间液流的比例较大，东、南、西、北4个方位的平均占比分别为54.2%、60.7%、54.5%、57.4%。配对样本*t*检验结果(表4)表明，宽行距位于东侧的样树西方位的*Nt*和*Sr*均最大，其中西方位的*Sr*显著大于其他3个方位。北方位的*Nt*最小，且显著小于其他3个方位，其他方位间*Nt*和*Sr*无显著差异。各方位间的*Sr/Q*无显著差异。宽行距位于西侧的样树西方位的*Nt*和*Sr*亦均最大，其中西方位的*Sr*显著大于东方位的和南方位的。南方位的*Nt*最小，显著小于西方位的和北方位的，其他方位间*Nt*和*Sr*无显著差异。南方位的*Sr/Q*显著大于其他3个方位。

2.3.2 夜间蒸腾与茎干充水的主要影响因子

不同方位*Sr*和*Nt*与白天对应各方位液流的互相关检验结果(表5)表明，各方位*Nt*与白天对应方位的液流均无显著相关关系，*Sr*与白天对应各方位液流均有显著正相关关系，且北方位的相关性最低。说明白天液流对*Sr*有显著影响，而对*Nt*无显著影响。

Nt、*Sr*与环境因子的相关性检验(表6)表明，各方位*Nt*和*Sr*均与*VPD*呈显著正相关关系，除南方位的*Sr*外均与*RH*呈显著负相关关系，仅东方位的*Nt*和*Sr*与T_a呈显著负相关关系，而各方向*Nt*和*Sr*均未与*v*达到显著相关关系。*Nt*和*Sr*方位间的差异(Nt_{CV}、Sr_{CV})与*VPD*、T_a、*RH*、*v*、*ψ*均无显著相关关系，表明毛白杨*Nt*和*Sr*方位间的差异不受环境因子影响。图6为T_8样树*Nt*和*Sr*与*VPD*之间的线性回归关系，由R^2可知，各方位的*Nt*与*VPD*的线性相关关系较为显著，说明*Nt*受*VPD*的影响较大。

3 讨论

3.1 各方位夜间液流量的差异及相关性

本研究中，所有方位的夜间液流量都表现出显著的相关性(p < 0.05)(表3)。同样地，李广德等

表4 宽窄行模式种植下毛白杨不同方位夜间蒸腾量和茎干充水量配对样本*t*检验结果
Table 4 The *t*-test result of nocturnal transpiration and stem refilling of *Populus tomentosa* which planted in wide and narrow rows

		E-S	E-W	E-N	S-W	S-N	W-N
宽行距位于东侧 Wide row in the east	*Nt*	–0.012	–0.013	0.039**	–0.001	0.051**	0.052**
	Sr	0.029	–0.062*	0.029	–0.091**	0.001	0.091*
	Sr/Q	0.067	–0.019	–0.034	–0.086	–0.100	–0.015
宽行距位于西侧 Wide row in the west	*Nt*	0.031	–0.068	–0.034	–0.099**	–0.065**	0.034
	Sr	–0.005	–0.072**	–0.046**	–0.070**	–0.041*	0.026
	Sr/Q	–0.096**	0.009	–0.024	0.110**	0.073**	–0.033

*为0.05水平上显著, **为0.01水平上显著。*Nt*、*Sr*、*Q*分别表示夜间蒸腾、夜间茎干充水和夜间总液流量。
* means significant correlations at the 0.05 level, ** means significant correlations at the 0.01 level. *Nt, Sr* and *Q* indicate nocturnal transpiration, stem refilling and nocturnal sap flux, respectively.

表5　宽窄行模式栽植下毛白杨各方位夜间蒸腾量、茎干充水量与白天液流的相关系数

Table 5　Correlation coefficients between nocturnal transpiration, stem refilling and diurnal sap flux in different orientations of *Populus tomentosa* which planted in wide and narrow rows

	E	S	W	N
Nt	0.096	0.189	–0.203	0.015
Sr	0.436**	0.377**	0.471**	0.250*

*为0.05水平上显著, **为0.01水平上显著。E、S、W、N分别表示白天东、南、西、北方位的液流。*Nt*和*Sr*分别表示夜间蒸腾量和夜间茎干充水量。* means significant correlations at the 0.05 level, ** means significant correlations at the 0.01 level. E, S, W, N indicate diurnal sap flux in the east, south, west and north, respectively. *Nt* and *Sr* indicate nocturnal transpiration and stem refilling, respectively.

表6　环境因子与毛白杨各方位夜间蒸腾量和茎干充水量的相关系数

Table 6　Correlation coefficients between environmental factors and nocturnal transpiration, stem refilling in different orientations of *Populus tomentosa*

	VPD	T_a	*RH*	*v*	*ψ*
Nt_E	0.590**	–0.611*	–0.814**	0.188	0.042
Nt_S	0.760**	0.102	–0.613*	–0.310	–0.354
Nt_W	0.577*	–0.334	–0.602*	–0.026	–0.178
Nt_N	0.678**	–0.288	–0.623*	–0.099	–0.212
Nt_{CV}	–0.385	–0.194	0.152	0.345	0.398
Sr_E	0.584*	–0.472*	–0.554*	–0.297	–0.170
Sr_S	0.555**	0.068	–0.411	–0.514	–0.276
Sr_W	0.576*	–0.129	–0.468*	–0.421	–0.261
Sr_N	0.521*	–0.313	–0.457*	–0.296	–0.067
Sr_{CV}	0.152	0.159	–0.078	–0.321	0.046

*为0.05水平上显著, **为0.01水平上显著。*ψ*, 土壤水势; *RH*, 空气相对湿度; T_a, 空气温度; *VPD*, 水汽压亏缺; *v*, 风速。Nt_E、Nt_S、Nt_W、Nt_N分别为东、南、西、北4个方位的夜间蒸腾量; Nt_{CV}为方位间夜间蒸腾量的变异系数; Sr_E、Sr_S、Sr_W、Sr_N分别为东、南、西、北4个方位的夜间茎干充水量; Sr_{CV}为方位间夜间茎干充水量的变异系数。
* means significant correlations at the 0.05 level, ** means significant correlations at the 0.01 level. *ψ*, soil water potential; *RH*, air relative humidity; T_a, air temperature; *v*, wind speed; *VPD*, vapor pressure deficiency. Nt_E, Nt_S, Nt_W, Nt_N indicate nocturnal transpiration in the esat, south, west and north, respectively. Nt_{CV} indicates nocturnal transpiration variable coefficient. Sr_E, Sr_S, Sr_W, Sr_N indicate stem refilling in the esat, south, west and north, respectively. Sr_{CV} indicates stem refilling variable coefficient.

(2010)的实验也表明, 不管是晴天、阴天、雨天, 还是全天、白天、夜间, 三倍体毛白杨东、南、西、北4个方位液流速率相互间均呈极显著的正相关关系。这说明毛白杨各方位木质部是同步进行白天以及夜间的水分运输。Waisel等(1972)发现染液在胡杨茎干中呈螺旋状或者环状上升, 直接证明了不同方位木质部中水分运输的关联。此外, 本研究中林分郁闭, 不同方位冠层所处的环境均匀且相似, 受气象因子、树形等因子同步影响, 因此也会使各方位的夜间液流量表现出相同的变化趋势与显著相关性。

除了相关性, 实验结果表明, 各方位夜间液流量也存在差异, 其可能的原因主要有两点。(1)样树本身的结构造成了树干液流方位上的差异。李广德等(2010)对毛白杨周向液流的研究发现由于各方位树冠结构、树干边材面积、根系分布等的不同, 导致树干各方位的水分运输效率不同。也有学者使用染液对日本柏树的边材进行染色, 通过颜色变化确定边材运输水分的面积, 并分析了树干周向液流差异与边材面积差异的关系, 得出结论, 二者显著相关(R^2 = 0.49, p < 0.01), 说明树干不同方位的边材面积确实会影响不同方位的液流量(Tsuruta *et al.*, 2010)。(2)周向液流的差异与土壤水分有关, 土壤水分的空间异质性影响着树干液流的空间异质性, 导致树干周向液流出现差异。Lu等(2000)对杧果(*Mangifera indica*)树的研究印证了这个观点, 他发现杧果树干周向液流的差异是土壤水分分布不均造成的, 而且在不同灌溉条件下, 各方位液流大小的排序不同。

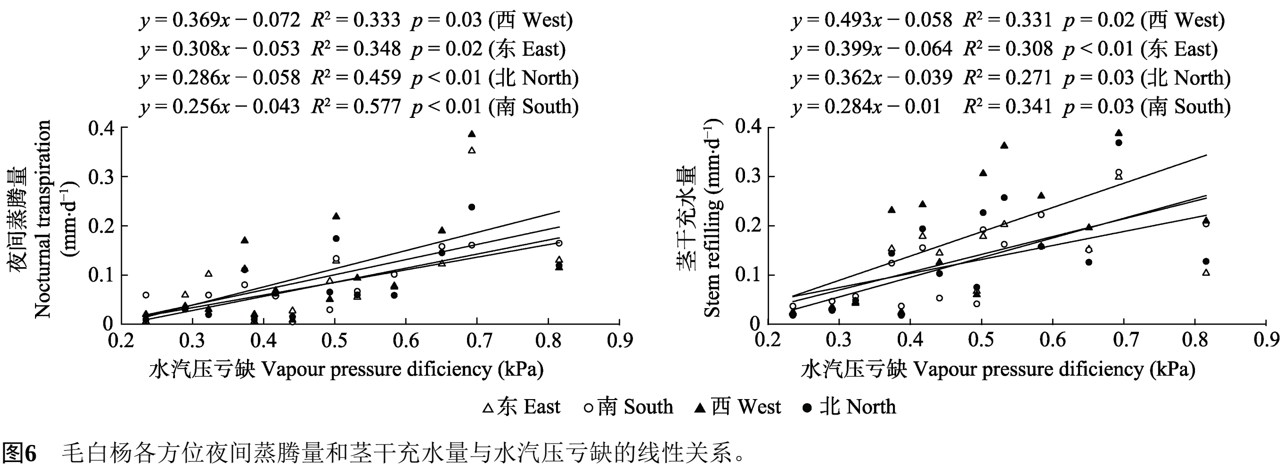

图6　毛白杨各方位夜间蒸腾量和茎干充水量与水汽压亏缺的线性关系。

Fig. 6　Linear relationship between nocturnal transpiration, stem refilling in different orientations of *Populus tomentosa* and vapour pressure deficiency.

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0089

3.2 不同方位夜间蒸腾量和茎干充水量的差异及其所占比例

本研究中，各方位夜间蒸腾量和茎干充水量均具有较大的差异，其中茎干充水量方位间的差异(*CV* = 45.6%)大于夜间蒸腾量(*CV* = 39.2%)。而不论夜间蒸腾量还是茎干充水量，西方位都是优势方位。这些现象可能与环境因子以及树木茎干木质部结构有关。夜间茎干充水主要用于补充木质部中白天蒸腾耗散的水分，与白天蒸腾量具有显著相关性(Wang *et al*., 2012)，而蒸腾主要受*PAR*和*VPD*的影响(Poyatos *et al*., 2007)。在白天，随着太阳移动，不同方位树冠所受的光照时间、强度不同，因此蒸腾可能表现出较大的差异；而在夜间无太阳辐射，各方位蒸腾量的差异较小。木质部中的导管是水分运输的主要通道，在长期水平上，树木可以通过调整边材导管的直径和密度来调整水分运输(February *et al*., 1995)。研究表明，在一天中，下午的太阳辐射、*VPD*较上午强(马金玉等, 2007)，而西侧树冠在下午时受太阳直射，导致西方位冠层具有较大的蒸腾量。长此以往，西侧木质部可能会发展出水分运输能力较强的导管组织，有可能因此导致夜间蒸腾和茎干充水的能力大于其他各方位。

夜间蒸腾和茎干充水具有不同的生理意义，因此二者占夜间液流的比例有所不同(Fisher *et al*., 2007)。有研究表明，夜间茎干充水是植物夜间用水的主要方式，约占夜间液流量的50%–70% (Fisher *et al*., 2007; 张婕等, 2019)。与前人的研究结果一样，在本研究中，夜间茎干充水量所占比例较高，4个方位(东、西、南、北)分别是54.2%、60.7%、54.5%、57.4%，南方位的比例显著大于其他3个方位(表4)。本实验样地位于华北地区，昼夜温差较大(表2)。白天温度高，蒸腾剧烈，导致夜间水分亏缺严重，因此夜间充水比例较大。而夜间温度降低，导致*VPD*较低，夜间蒸腾也相应减弱，因此蒸腾量占夜间用水的比例较小。研究表明，在不同季节、不同地点，不同树种的夜间蒸腾量和茎干充水量所占的比例有所不同，比如Fisher等(2007)的研究发现*Quercus douglasii*在冬季几乎无夜间蒸腾，夜间液流活动表现为茎干充水，而在夏季夜间蒸腾占夜间液流量的30%，茎干充水占70%。Daley和Phillips (2006)发现*Betula papyrifera*只有夜间蒸腾而无补水。干旱地区*Acacia mangium*夜间茎干充水量占全天液流量的比例约为14.7%，在较湿润的地区这个比例高达30.3% (Wang *et al*., 2012)。

3.3 各方位夜间蒸腾和茎干充水的影响因子

本实验结果表明，*VPD*为各方位夜间蒸腾与茎干充水的主要影响因子，但其对夜间蒸腾的影响更大(表6)。植物夜间蒸腾是一项被动活动，对气象因子，尤其对*VPD*变化有较强的响应(Dawson *et al*., 2007)，而茎干充水是植物对蒸腾引起的水分亏缺的响应(Wang *et al*., 2012)，因此后者对*VPD*变化的响应较为迟缓。Daley和Phillips (2006)发现*VPD*影响着*Betula papyrifera*夜间气孔的开闭，进而影响气体交换和夜间蒸腾作用的时间及强度。Chen等(2020)研究了影响不同龄级油松(*Pinus tabuliformis*)和元宝槭(*Acer truncatum*)夜间液流的气象因子，发现夜间*VPD*是幼龄林的夜间液流活动的主要影响因子。而本研究的样树在实验时正处于幼龄期，其夜间蒸腾和茎干充水等夜间液流活动对*VPD*的响应较为强烈。本研究还发现不同方位夜间茎干充水受到白天对应方位蒸腾量的影响显著(表5)，与Snyder (2003)结果一致。Snyder (2003)发现夜间植物茎干补水与白天液流的增加有关(R^2 = 0.28, n = 522, p < 0.01)，大量的水分从地下补充到茎干中，用来弥补白天因蒸腾而导致的水分亏缺。

此外，以前的研究也表明气象因子也能够影响树干木质部空间上的液流差异。比如，Tomonori等(2012)发现环孔木材树种树干外侧液流显著大于内侧，呈现由外到内递减的趋势。而Poyatos等(2007)对*Quercus pubescens*径向液流研究发现*VPD*、*PAR*等气象因子是导致林木尤其是环孔木材树种出现径向液流出现差异的原因之一。根据管道模型理论，单元光合器官耗水的增加会引起相应单位管道水分运输的增加。外侧树冠受气象因子的影响较大，夜间蒸腾作用也会相应增加，为了满足外侧树冠蒸腾耗水的需要，其对应树干内的管道运输水分的能力较强，而内侧树冠对应的管道水分运输能力较弱，这是树干径向液流出现差异的主要原因(Manuel *et al*., 2001)。但是本实验结果有所不同，环境因子没有造成树干夜间液流在周向空间上的的显著差异。这可能是因为夜间树干不同方位的环境条件相差不大，对各方位液流的影响有限，故不会造成方位间夜间液流的差异。而至于差异出现的主要原因，今后有必要研究不同方位木质部导管组织结构差异对

夜间树干周向液流差异的影响。

3.4 关于夜间液流的研究建议

本实验对毛白杨不同方位的夜间蒸腾和茎干充水等液流行为进行了研究, 分析方位间夜间蒸腾和茎干充水等夜间液流活动的差异及相关性, 以及各方位夜间蒸腾和茎干充水的影响因子, 包括气象因子和白天液流。但是还有很多问题需要进一步研究, 例如已有的实验发现地理位置(Zeppel *et al*., 2014), 土壤水分(Chen *et al*., 2014; Di *et al*., 2019), 树龄和树形因子(Chen *et al*., 2020)等会对树木的夜间液流产生影响, 但是这些影响因素对方位间夜间液流差异的影响还不清楚。方位间夜间液流量的差异对整个林分水分利用估计的影响, 以及如何避免这些误差仍有待研究。因此, 以后的研究应更多地集中在林分、生态系统等大尺度上, 以具有更广泛的适用性。

4 结论

对宽窄行模式栽植下的10株样树的夜间液流进行监测分析, 发现不论宽行在样树东侧还是西侧, 样树西方位的夜间蒸腾和茎干充水等液流活动都最大, 显著或者不显著大于其他方位, 其他方位间的大小次序没有明显规律。夜间茎干充水量占夜间液流量的比例较大, 4个方位(东、南、西、北)分别为54.2%、60.7%、54.5%、57.4%。气象因子中的*VPD*对4个方位的夜间蒸腾和茎干充水均有显著影响, 但气象因子不是导致方位间夜间蒸腾和茎干充水出现差异的原因。白天液流对夜间蒸腾的影响不显著, 但对夜间茎干充水的影响显著。通过本实验可基本了解树木不同方位夜间液流的差异, 进一步加深对人工林水分关系的认识。

致谢 感谢美国农业部林业局Mark D. Coleman教授帮助修改本文英文。

参考文献

Alvarado-Barrientos MS, Asbjornsen H, Holwerda F (2013). Is nighttime transpiration enhanced after fog events? *Acta Horticulturae,* 991, 133–139.

Benyon RG (1999). Nighttime water use in an irrigated *Eucalyptus grandis* plantation. *Tree Physiology,* 19, 853–859.

Campbell GS, Norman JM (1977). *An Introduction to Environmental Biophysics.* Springer-Verlag, New York.

Carrasco LO, Bucci SJ, di Francescantonio D, Lezcano OA, Campanello PI, Scholz FG, Rodríguez S, Madanes N, Cristiano PM, Hao GY, Holbrook NM, Goldstein G (2015). Water storage dynamics in the main stem of subtropical tree species differing in wood density, growth rate and life history traits. *Tree Physiology,* 35, 354–365.

Chen LX, Zhang ZQ, Zha TG, Mo KL, Zhang Y, Fang XR (2014). Soil water affects transpiration response to rainfall and vapor pressure deficit in poplar plantation. *New Forests,* 45, 235–250.

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. DOI: 10.1016/j.agrformet.2020.107904.

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.

Dang HZ, Feng JC, Han H (2020). Characteristics of azimuthal variation of sap flux density in *Pinus sylvestris* var. *mongolica* grown in sandy land. *Scientia Silvae Sinicae,* 56(1), 29–37. [党宏忠, 冯金超, 韩辉 (2020). 沙地樟子松边材液流速率的方位差异特征. 林业科学, 56(1), 29–37.]

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.

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.]

February EC, Stock WD, Bond WJ, Le Roux DJ (1995). Relationships between water availability and selected vessel characteristics in *Eucalyptus grandis* and two hybrids. *IAWA Journal,* 16, 269–276.

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.

Ford CR, Hubbard RM, Kloeppel BD, Vose JM (2007). A comparison of sap flux-based evapotranspiration estimates with catchment-scale water balance. *Agricultural and Forest Meteorology,* 145, 176–185.

Granier A (1985). A new method of sap flow measurement in tree stems. *Annales des Sciences Forestierès,* 42, 193–200.

Granier A, Biron P, Bréda N, Pontailler J-Y, Saugier B (1996). Transpiration of trees and forest stands: short and long term monitoring using sapflow methods. *Global Change Biology,* 2, 265–274.

DOI: 10.17521/cjpe.2020.0089

Kang XY, Zhu ZT (2002). Status and role of triploid *Populus tomentosa* in pulp production in China. *Journal of Beijing Forestry University,* 24(Suppl.), 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(增刊), 51–56.]

Li GD, Jia LM, Fu FZ, Xi BY, Wang Y (2010). Stem sap flow in different measurement positions of triploid *Populus tomentosa*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,* 30, 1209–1218. [李广德, 贾黎明, 富丰珍, 席奔野, 王烨 (2010). 三倍体毛白杨不同方位树干边材液流特性研究. 西北植物学报, 30, 1209–1218.]

Liu Y, Wang Y, Wang F, Di N, Li QM, Yu LX, Deng T, Yu ZB, Xi BY, Li GD, Jia LM (2018). Azimuthal variation in sap flux density of *Populus tomentosa* under wide and narrow row planting scheme. *Journal of Central South University of Forestry & Technology,* 38(10), 95–105. [刘洋, 王烨, 王斐, 邸楠, 李全明, 于凌霄, 邓坦, 于召斌, 席本野, 李广德, 贾黎明 (2018). 宽窄行栽植下毛白杨不同方位树干液流的差异. 中南林业科技大学学报, 38(10), 95–105.]

Lu P, Müller WJ, Chacko EK (2000). Spatial variations in xylem sap flux density in the trunk of orchard-grown, mature mango trees under changing soil water conditions. *Tree Physiology,* 20, 683–692.

Ma JY, Liu JM, Li SK, Liang H, Jiang CY, Wang BZ (2007). Study on the features of the photosynthetic active radiation (PAR) with experimentations and measurements. *Journal of Natural Resources,* 22, 673–682. [马金玉, 刘晶淼, 李世奎, 梁宏, 姜朝阳, 王炳忠 (2007). 基于试验观测的光合有效辐射特征分析. 自然资源学报, 22, 673–682.]

Manuel IJ, Mauchamp A, Fernández-Alés R, Richard J, Serge R (2001). Within-tree variation in transpiration in isolated evergreen oak trees: evidence in support of the pipe model theory. *Tree Physiology,* 21, 409–414.

Marks CO, Lechowicz MJ (2007). The ecological and functional correlates of nocturnal transpiration. *Tree Physiology,* 27, 577–584.

McDonald EP, Erickson JE, Kruger EL (2002). Can decreased transpiration limit plant nitrogen acquisition in elevated CO_2? *Functional Plant Biology,* 29, 1115–1120.

Meidner H, Mansfield TA (1965). Stomatal responses to illumination. *Biological Reviews,* 40, 483–508.

Peraudeau S, Lafarge T, Roques S, Quiñones CO, Anne CV, Ouwerkerk PBF, Rie JV, Fabre D, Jagadish KSV, Dingkuhn M (2015). Effect of carbohydrates and night temperature on night respiration in rice. *Journal of Experimental Botany,* 66, 3931–3944.

Poyatos R, Čermák J, Llorens P (2007). Variation in the radial patterns of sap flux density in pubescent oak (*Quercus pubescens*) and its implications for tree and stand transpiration measurements. *Tree Physiology,* 27, 537–548.

Ritchie JT (1974). Atmospheric and soil water influences on the plant water balance. *Agricultural Meteorology,* 14, 183–198.

Snyder KA (2003). Night-time conductance in C_3 and C_4 species: Do plants lose water at night? *Journal of Experimental Botany,* 54, 861–865.

Sun SJ, Gu RZ, Cong RC, Che SC, Gao JP (2006). Change of trunk sap flow of *Ginkgo biloba* and its response to inhibiting transpiration. *Scientia Silvae Sinicae,* 42(5), 22–28. [孙守家, 古润泽, 丛日晨, 车少臣, 高俊平 (2006). 银杏树干茎流变化及其对抑制蒸腾措施的响应. 林业科学, 42(5), 22–28.]

Tateishi M, Kumagai T, Utsumi Y, Umebayashi T, Shiiba Y, Inoue K, Kaji K, Cho K, Otsuki K (2008). Spatial variations in xylem sap flux density in evergreen oak trees with radial-porous wood: comparisons with anatomical observations. *Trees,* 22, 23–30.

Tomonori K, Kyoichi O, Sheng D, Norikazu Y, Wang YL, Liu GB (2012). Spatial variation in sap flow velocity in semiarid region trees: its impact on stand-scale transpiration estimates. *Hydrological Processes,* 26, 1161–1168.

Tsuruta K, Kume T, Komatsu H, Higashi N, Umebayashi T, Kumagai T, Otsuki K (2010). Azimuthal variations of sap flux density within Japanese cypress xylem trunks and their effects on tree transpiration estimates. *Journal of Forest Research,* 15, 398–403.

Waisel Y, Liphschitz N, Kuller Z (1972). Patterns of water movement in trees and shrubs. *Ecology,* 53, 520–523.

Wang H, Zhao P, Hölscher D, Wang Q, Lu P, Cai X, Zeng XP (2012). Nighttime sap flow of *Acacia mangium* and its implications for nighttime transpiration and stem water storage. *Journal of Plant Ecology,* 5, 294–304.

Wang HT, Zhao WF, Ma LY (2006). Spatial variation of sap flow of *Platycladus orientalis* and its affecting factors. *Scientia Silvae Sinicae,* 42(7), 21–27. [王华田, 赵文飞, 马履一 (2006). 侧柏树干边材液流的空间变化规律及其相关因子. 林业科学, 42(7), 21–27.]

Wilson KB, Hanson PJ, Mulholland PJ, Baldocchi DD, Wullschleger SD (2001). A comparison of methods for determining forest evapotranspiration and its components: sap-flow, soil water budget, eddy covariance and catchment water balance. *Agricultural and Forest Meteorology,* 106, 153–168.

Xi BY, Di N, Wang Y, Duan J, Jia LM (2017). Modeling stand water use response to soil water availability and groundwater level for a mature *Populus tomentosa* plantation located on the North China Plain. *Forest Ecology and Management,* 391, 63–74.

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.

Zhang J, Cai YM, Chen LX, Chen ZSN, Zhang ZQ (2019). Influencing factors and characteristics of nighttime sap flow of *Acer truncatum* in Beijing mountainous area. *Acta Ecologica Sinica,* 39, 3210–3223. [张婕, 蔡永茂, 陈立欣, 陈左司南, 张志强 (2019). 北京山区元宝枫夜间液流活动特征及影响因素. 生态学报, 39, 3210–3223.]

责任编委: 段昌群 责任编辑: 李 敏