

黄土丘陵区混交林中油松和沙棘树干液流对降雨脉冲的响应

卢森堡¹ 陈云明^{2,3*} 唐亚坤³ 吴旭² 温杰¹

(¹西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; ²中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心, 陕西杨凌 712100; ³中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

摘要 以黄土丘陵区油松-沙棘混交林为研究对象,运用热扩散式探针(TDP)于2015年6—10月对油松和沙棘的树干液流密度(F_d)进行连续观测,同步测定了光合有效辐射(PAR)、水汽压亏缺(VPD)和土壤水分(SWC)等环境因子,分析两树种对降雨利用的差异。采用Threshold-delay模型、多元回归分析和偏相关分析方法,研究两树种 F_d 对降雨的响应过程,并确定环境因子对 F_d 的影响。结果表明:随着降雨量递增,两树种 F_d 的最大变化量都先上升后降低;其中0~1 mm降雨范围内,油松 F_d (-16.3%)和沙棘 F_d (-6.3%)都明显降低;1~5 mm降雨范围内,油松 F_d (-0.4%)降低而沙棘 F_d (9.0%)明显升高。油松和沙棘 F_d 对降雨响应的最小降雨阈值(R^L)分别为6.4和1.9 mm,滞后时间(τ)为1.96和1.67 d。降雨前油松 F_d 峰值集中在12:00—12:30(70%),沙棘 F_d 峰值分别集中在10:30—12:00(48%)和16:00—16:30(30%);降雨后油松 F_d 峰值集中在11:00—13:00(40%),沙棘 F_d 峰值分别集中在12:00—13:00(52%)和16:30—17:00(24%)。降雨前影响油松和沙棘 F_d 的环境因子大小顺序为PAR>VPD;降雨后影响油松 F_d 的环境因子大小顺序为PAR>VPD>0~20 cm SWC(SWC₀₋₂₀),影响沙棘 F_d 的环境因子大小顺序为SWC₀₋₂₀>PAR>VPD。油松-沙棘混交林对水分利用的稳定性较高。

关键词 混交林; 树干液流; 降雨脉冲; Threshold-delay模型; 环境因子

Sap flux density in response to rainfall pulses for *Pinus tabulaeformis* and *Hippophae rhamnoides* from mixed plantation in hilly Loess Plateau. LU Sen-bao¹, CHEN Yun-ming^{2,3*}, TANG Ya-kun³, WU Xu², WEN Jie¹ (¹College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ²Research Center of Institute of Soil and Water Conservation and Ecological Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Education, Yangling 712100, Shaanxi, China; ³Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, Shaanxi, China).

Abstract: Thermal dissipation probe (TDP) was used to continuously measure the sap flux density (F_d) of *Pinus tabulaeformis* and *Hippophae rhamnoides* individuals in hilly Loess Plateau, from June to October 2015, and the environmental factors, i.e., photosynthetic active radiation (PAR), water vapor pressure deficit (VPD), and soil water content (SWC), were simultaneously monitored to clarify the difference of rainfall utilization between the two tree species in a mixed plantation. Using the methods of a Threshold-delay model, stepwise multiple regression analyses, and partial correlation analyses, this paper studied the process of F_d in these two species in response to the rainfall pulses and then determined the effects of environmental factors on F_d . The results showed that, with the increase of rainfall, the response percentages of F_d in both *P. tabulaeformis* and *H. rhamnoides* increased at first but then decreased; specifically, in the range of 0–1 mm rainfall, the F_d of *P. tabulaeformis* (-16.3%) and *H. rhamnoides* (-6.3%) clearly decreased; in the range of 1–5 mm rain-

本文由国家自然科学基金项目(41501576, 41371506)、公益性行业(国家气象局)科研专项(重大专项)(GYHY2015060013)和中央高校基本科研业务费专项(2452016105)资助。This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41501576, 41371506), the China Special Fund for Meteorological Research in the Public Interest (Major Project) (GYHY2015060013) and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2452016105).

2017-04-06 Received, 2017-08-09 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymchen@ms.iswc.ac.cn

fall, the F_d of *P. tabuliformis* decreased (-0.4%), whereas that of *H. rhamnoides* significantly increased (9.0%). The lower rainfall thresholds (R^L) of F_d for *P. tabuliformis* and *H. rhamnoides* were 6.4 and 1.9 mm, respectively, with a corresponding time-lag (τ) of 1.96 and 1.67 days. In the pre-rainfall period, the peak time of F_d of *P. tabuliformis* converged upon 12:00–12:30 (70%), while the F_d of *H. rhamnoides* peaked twice, between 10:30 and 12:00 (48%) and again between 16:00 and 16:30 (30%). In the post-rainfall period, the peak time of F_d of *P. tabuliformis* converged upon 11:00–13:00 (40%), while that of *H. rhamnoides* peaked twice, between 12:00 and 13:00 (52%) and again between 16:30 and 17:00 (24%). Among the environmental factors, the rank order of factors associated with the F_d of both *P. tabuliformis* and *H. rhamnoides* was PAR>VPD, before rainfall. However, the rank order of factors influencing the F_d of *P. tabuliformis* was PAR>VPD>0–20 cm SWC (SWC_{0–20}), whereas this order was different for *H. rhamnoides*: SWC_{0–20}>PAR>VPD, after rainfall. This mixed plantation of *P. tabuliformis* and *H. rhamnoides* trees had a high stability of water utilization.

Key words: mixed plantation; sap flux density; rainfall pulses; Threshold-delay model; environmental factor.

黄土丘陵半干旱区降雨少而蒸发量大,降雨是该地区植被恢复的主要限制因子,植物的存活和生长都与降雨的可利用性密切相关^[1].由于前期造林过程中没有全面考虑该地区水分供应与植物耗水的关系,随着人工林耗水量的增加,林分成活率、保存率和生长率普遍较低,并形成大面积的小老树^[2–4].为评价该地区人工林对水分利用的稳定性,需要开展植物耗水对环境因子(特别是降雨)响应方面的研究^[4].热扩散探针法(thermal dissipation probe, TDP)^[5]具有操作简便、精度高等特点,能在不破坏植物生长的前提下连续观测植物的树干液流密度(sap flux density F_d),被广泛用于森林水文学和树木生理生态学等研究领域^[2–4,6]. F_d 作为衡量植物蒸腾耗水的重要生理指标,能反映植物生理和环境因子对植物水分利用的综合调节作用^[4,6].因此,通过分析该地区植物 F_d 对降雨的响应,有利于揭示人工林恢复过程中对水分利用的稳定性.

植物 F_d 对降雨的响应过程,与植物生理^[7]、形态学特征以及环境变量如树形^[8]、根系分布^[9–11]、降雨量^[12–14]和土壤水分^[9,12,14]等密切相关.Stewart等^[12]研究发现,夏季降雨后澳洲西部灌木(*Allocasuarina campestris*)由于休眠的缘故, F_d 只增加2倍;而深根系植物大叶桉(*Eucalyptus robusta*)更依赖前期土壤水分, F_d 对夏季降雨没有响应,表明不同植物 F_d 对降雨的响应存在差异.有研究根据蒸腾变量与植物 F_d 的关系判断其降雨敏感型^[4,15],然而蒸腾变量仅解释了水分在植物-大气层面的传输过程,不能代表水分在土壤-植物-大气连续体中的运移规律.植物 F_d 的瞬时变动和总体水平受到气象因素和土壤供水的复合影响^[16],因此,只有通过分析降雨前

后植物 F_d 与气象因子和土壤水分的关系,才能够较全面地解释植物的蒸腾耗水特征^[17].Threshold-delay (T-D)模型^[18]为植物生理响应降雨过程提供了一个有效框架,用于量化植物响应降雨的方式、最小、最大降雨阈值、持续时间,已被学者用于研究泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)^[9]、柠条(*Caragana korshinskii*)^[11]和大叶桉^[12]等树种 F_d 对降雨的响应过程.用T-D模型量化植物 F_d 对降雨的响应,同时考虑环境因子对植物 F_d 的影响,能更好地解释以植物为中心的水分运输过程.

油松(*Pinus tabuliformis*)和沙棘(*Hippophae rhamnoides*)耐干旱贫瘠,适应性和抗逆性较强,是黄土丘陵区常见的造林树种^[19–20].油松幼树生长缓慢而沙棘生长迅速,且两树种幼龄混交林的成活率和水土保持效益都明显高于纯林,故多营造油松-沙棘混交林^[21].随着混交林地次生演替的进行,油松和沙棘为了获得适合自身生长的最佳生态位,必然要争夺环境资源,如光照、水分和矿质元素等^[22].尤其是在研究区干旱少雨的环境中,对水分的竞争影响着人工林的存活、生长和形态,最终改变群落结构及其发展动态^[23].以往对油松^[3,24]和沙棘^[25]的研究主要集中在纯林树种 F_d 的日、季节变化及其影响因子等方面^[26],而从两树种 F_d 对降雨的响应,特别是黄土丘陵区混交林 F_d 对降雨响应方面的研究却较少涉及.为此,本研究通过野外试验连续观测混交林中油松和沙棘 F_d 及其影响因子(气象因子和土壤水分),并结合T-D模型,综合分析降雨前后两树种 F_d 对水分利用的差异,以期为黄土丘陵区混交造林及其后期管理提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院安塞水土保持综合试验站山地试验场(36°51' N, 109°19' E), 海拔 1010~1431 m, 属典型黄土丘陵沟壑区。该区属暖温带半干旱大陆性季风气候, 年平均气温 8.8 °C, 极端最高和最低温度分别为 36.8 和 23.6 °C, 年降水量约 500 mm。雨季(6—9 月)降雨量占全年的 72.9%。土壤以黄绵土为主, 约占总面积的 95%, 土壤容重约为 1.31 g·cm⁻³, 土壤孔隙度为 57.8%。木本植物主要有油松、侧柏(*Platycladus orientalis*)、沙棘和柠条等; 草本植物主要有白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)等。

油松-沙棘混交林样地: 面积 20 m×20 m, 坡向北偏西 60°、坡度 15°, 2002 年造林时油松和沙棘初始密度分别为每公顷 1667 和 10000 株; 2015 年样地调查时, 两树种的林分密度分别为每公顷 750 和 1775 株, 林边有少量铁杆蒿。

1.2 研究方法

1.2.1 树干液流的测定 根据样地林木胸径(diameter at breast height, DBH)/地径(diameter at ground height, DGH)调查信息(油松胸径测量高度 1.30 m, 沙棘地径测量高度 0.30 m)(图 1), 选择生长良好、树干通直的油松和沙棘样木各 5 株(表 1)。于 2015 年 6—10 月, 采用热扩散式探针(TDP)对油松和沙棘的树干 F_d 进行连续观测。探针安装步骤参见文献[4]。本研究根据前期油松和沙棘边材厚度的调查数据, 分别选择 30、10 mm 长的探针。使用 CR1000 数据采集器(Campbell Scientific, Logan, USA)设置采样程序记录并存储数据, 数据采样间隔

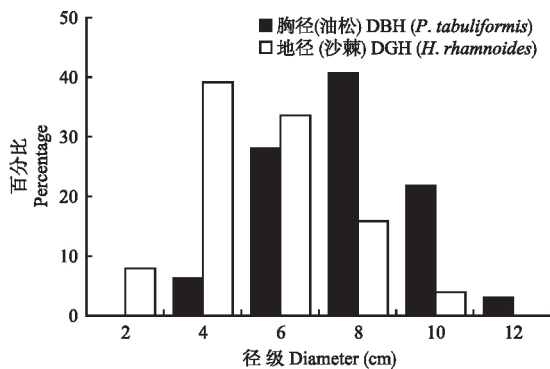


图 1 油松和沙棘的径级分布

Fig.1 Distribution of diameter class for *Pinus tabulaeformis* and *Hippophae rhamnoides*.

表 1 样木树形参数

Table 1 Morphological parameter of the sample trees

树种 Tree species	编号 No.	树高 Tree height (m)	胸径/地径 DBH/DGH (cm)	边材厚度 Sapwood thickness (cm)
油松 <i>P. tabulaeformis</i>	1	3.00	7.30	2.80
	2	3.20	7.20	2.50
	3	3.40	7.60	2.70
	4	3.80	5.80	1.60
	5	4.76	9.60	3.26
沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	1	2.30	4.80	0.80
	2	2.60	3.60	0.60
	3	3.00	6.30	1.20
	4	3.10	7.60	1.10
	5	3.40	5.00	0.80

为 30 s, 输出数据为每 0.5 h 的平均值。 F_d 的计算公式如下^[5]:

$$F_d = 119 \times 10^{-6} \times [(\Delta T_{\max} - 1) / \Delta T]^{1.231} \quad (1)$$

式中: F_d 为树干液流密度(kg·m⁻²·h⁻¹); ΔT_{\max} 为 F_d 为 0 时的温差; ΔT 为有液流活动时的温差。

对于样木边材厚度小于探针长度得到的数据, 在换算之前需要校正温度值。由于探针的一部分在边材中, 测量的 ΔT 是边材(ΔT_{sw})和非木质部(ΔT_{max})的加权平均:

$$\Delta T = a\Delta T_{sw} + b\Delta T_{max} \quad (2)$$

式中: a 、 b 代表探针在边材和非木质部中所占的比例, 其中 $b = 1 - a$ 。此方法假设 F_d 为 0 时, 热特性非木质部和边材相同。

1.2.2 气象因子的测定 气象数据从距样地 200 m 处的自动气象观测站获取, 指标包括降雨(RM Young Inc., USA)、光合有效辐射(Model LI190SB, USA)、大气温度(HMP45D, Finland)、相对湿度(HMP45D, Finland)等。以上仪器都与 CR1000 数据采集器连接, 每 0.5 h 存储 1 次数据。为综合反映大气温度与大气湿度的协同效应, 计算得到水汽压亏缺(VPD)数据, 其计算公式如下^[27]:

$$e_s(T) = 0.611 \times \exp[17.502 / (T + 240.97)] \quad (3)$$

$$VPD = e_s(T) - e_a = e_s(T) (1 - HR) \quad (4)$$

式中: $e_s(T)$ 为大气温度下的饱和水汽压差(kPa); T 为大气温度(°C); e_a 为周围气体水汽压(kPa); HR 为相对湿度(%); VPD 为水汽压亏缺(kPa)。

1.2.3 土壤水分的测定 在混交林中设置 1 个土壤水分监测点, 采用 ECH₂O 土壤水分传感器(Decagon Inc., USA)分层监测 0~20 (SWC₀₋₂₀)、20~50 (SWC₂₀₋₅₀)、50~100 (SWC₅₀₋₁₀₀)、100~150 (SWC₁₀₀₋₁₅₀)、150~200 cm (SWC₁₅₀₋₂₀₀) 深度的土壤

水分.使用 EM50 土壤水分数据采集器(Decagon Inc. ,USA) 每 60 s 记录 1 次数据 ,输出数据为每 0.5 h 的平均值.

1.2.4 细根表面积的测定 在每木检尺基础上选取油松和沙棘各 1 株 ,分别用土钻(内径 $\varphi=9$ cm) 在离样木 50 cm 的弧线上分层钻取 5 个土芯 ,深度 200 cm ,每 10 cm 为一层 ,从各层土样中拣出所有径级的细根 ,编号后装入塑封袋并在实验室内用水清洗干净 ,采用根系分析系统(WinRHIZO software , Canada) 分析并确定直径 ≤ 2 mm 的细根表面积.

1.3 Threshold-delay 模型(T-D 模型)

T-D 模型包括 R^L 、 R^U 、 σ 、 δ_i 、 F_{max} 、 k 等 6 个参数 ,用于获取植物响应降雨脉冲的非线性关系.非线性关系与植物的功能型、生理反应时间、前期土壤水分、降雨阈值有关^[14].动态模型的公式如下:

$$F_t = F_{t-1} + \delta_t \tag{5}$$

$$\delta_t = \text{Min} \left[F_{max} (1-k) \delta_t^* \left(1 - \frac{F_{t-1}}{F_{max}} \right) \right] \tag{6}$$

$$\delta_t^* = \begin{cases} \frac{\delta_{max}}{R^U - R^L} (R_{t-\tau} - R^L) & R^L < R_{t-\tau} < R^U \\ 0 & R_{t-\tau} \leq R^L \\ \delta_{max} & R_{t-\tau} \geq R^U \end{cases} \tag{7}$$

式中: F_t 为 t 时刻的液流密度; F_{max} 为最大响应值; δ_t 为响应变量; δ_t^* 为潜在反应变量; δ_{max} 为最大潜在反应变量; R^L 为最小降雨阈值; R^U 为最大降雨阈值; $R_{t-\tau}$ 为有效降雨; t 为响应时间; k 为递减速率; τ 为滞后时间.

1.4 数据处理

数据分析和绘图分别采用统计软件 SPSS 16.0 和制图软件 Origin 9.2.采用单因素方差分析和 HSD 检验法确定 R^L 、 τ 和 k ; 采用多元逐步回归分析拟合降雨前后两树种 F_d 与 PAR、VPD、 SWC_{0-20} 、 SWC_{20-50} 、 SWC_{50-100} 、 $SWC_{100-150}$ 、 $SWC_{150-200}$ 的回归方程 ,在此基础上采用偏相关分析得到 F_d 与环境因子的偏相关系数.

2 结果与分析

2.1 环境因子的变化特征

研究期间(6—10 月) 总降雨量 193.8 mm ,降雨事件 61 次 ,月平均降雨量 38.76 mm.0~5 mm 降雨分别占总降雨事件和降雨量的 62.3%和 73.7%(图 2).降雨主要分布在 9—10 月(秋季) (59.8%) ,6—8 月(夏季) 较少(40.2%) (图 3).土壤水分(SWC) 与

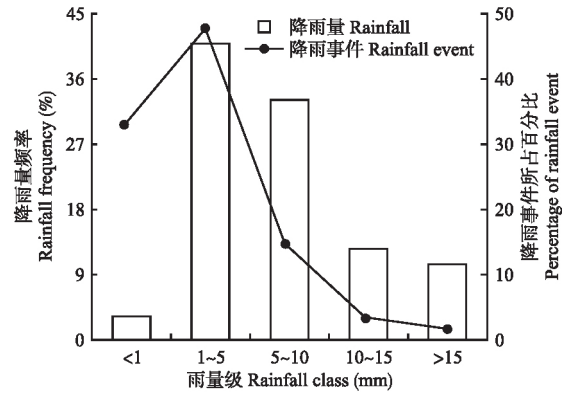


图 2 降雨量和降雨事件的频率分布
Fig.2 Frequency distributions of rainfall and rainfall events.

降雨的变化趋势基本同步 ,6—8 月较低 ,9—10 月有明显回升 , SWC_{0-20} 和 SWC_{20-50} 的变异系数分别为 28.3%、22.2% ,而 SWC_{50-100} 、 $SWC_{100-150}$ 和 $SWC_{150-200}$ 较稳定 ,表明 0~50 cm 更易受降雨的影响.10 月 6 日降雨 20.7 mm ,降雨后 SWC_{50-100} 持续增加 ,而其他时间段 SWC_{50-100} 、 $SWC_{100-150}$ 、 $SWC_{150-200}$ 都持续降低 ,表明较大降雨入渗的土壤层较深 ,而降雨补充 50 cm 以下土层 SWC 的次数较少.

由图 3 可见 ,VPD 和 PAR 在 6—10 月有明显波动 ,其中 VPD 最高值(2.81 kPa) 和最低值(0.006 kPa) 出现在 7—9 月 ,PAR 最高值(3294.28 $W \cdot m^{-2}$) 和最低值(223.32 $W \cdot m^{-2}$) 也出现在 7—9 月.VPD 和 PAR 都受到降雨影响 ,与降雨前比较 ,降雨后 VPD 和 PAR 都有不同程度的降低.总体来看 ,VPD 在 6—7 月逐渐上升 ,8—10 月逐渐下降; PAR 在 6—8 月较高 ,9—10 月较低.

2.2 降雨前后油松和沙棘树干液流密度的日间变化

由表 2 可以看出 ,降雨前后油松和沙棘 F_d 及其对降雨的响应强度存在较大差异.例如 ,6 月 3 日 4.1 mm 降雨后 ,油松和沙棘 F_d 分别增加 5.2%、16.4% ,而 6 月 28—29 日 4.6 mm 降雨后 ,两树种 F_d 分别降低 13.5%、7.2%.6 月 23—24 日 7.1 mm 降雨后 ,油松和沙棘 F_d 分别增加 15.3%和降低 7.2% ,8 月 28—30 日 9.4 mm 降雨后 ,两树种 F_d 分别降低 5.3%和增加 9.2%.可知 ,两树种 F_d 对降雨的响应可能受多因素影响.

为进一步研究两树种 F_d 对降雨响应的不同 ,统计得到降雨后油松和沙棘 F_d 的最大变化量(图 4).随着降雨量增加 ,两树种 F_d 的最大变化量呈现出先上升后降低的趋势.与降雨前相比 ,0~1 mm 降雨范围内 ,油松和沙棘 F_d 都明显降低 ,降幅分别为

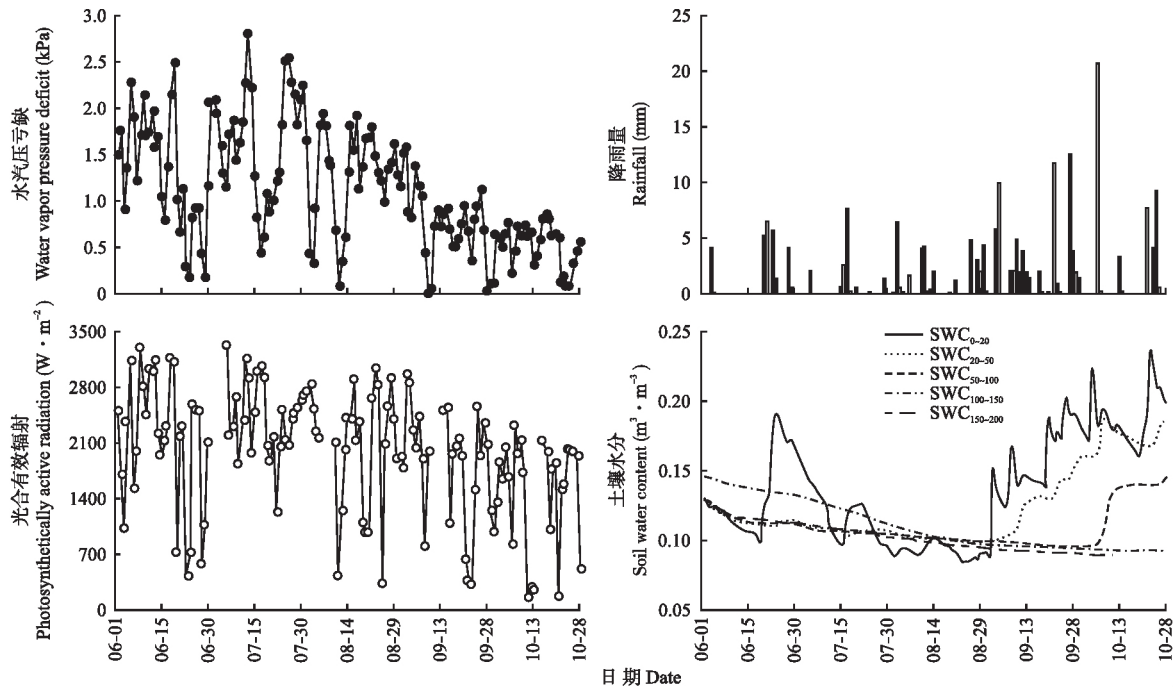


图 3 环境因子日间变化特征

Fig.3 Daily variation of environmental factor during the experiment period.

表 2 油松和沙棘树干液流密度对降雨的响应

Table 2 Response of sap flux density of *Pinus tabuliformis* and *Hippophae rhamnoides* to rainfall pulses

日期 Date	降雨量 Rainfall (mm)	降雨前 F_d		降雨后 F_d		F_d 变化量	
		F_d of pre-rainfall ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)		F_d of post-rainfall ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)		Change rate of F_d (%)	
		油松 <i>P. tabuliformis</i>	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	油松 <i>P. tabuliformis</i>	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	油松 <i>P. tabuliformis</i>	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>
06-03	4.1	134.96	13.71	141.92	15.97	5.2	16.4
06-20—06-21	11.7	88.00	17.96	116.84	15.69	32.8	-10.4
06-23—06-24	7.1	116.84	15.69	134.67	14.56	15.3	-7.2
06-28—06-29	4.6	138.38	10.75	119.76	9.98	-13.5	-7.2
07-05	2.2	90.46	15.28	90.60	15.25	-0.2	-0.2
07-15—07-18	11.0	61.58	13.12	79.40	10.89	28.9	-17.0
07-20	0.6	79.40	10.89	63.29	10.44	-20.3	-4.1
07-24	0.1	59.79	10.26	47.30	9.25	-20.8	-9.8
07-29	1.3	49.70	11.44	44.95	12.66	-9.5	10.7
08-01—08-02	6.4	42.38	13.27	51.51	15.18	0.5	1.1
08-06	1.6	51.51	15.18	54.16	10.28	5.2	-0.3
08-10—08-14	10.9	57.55	14.76	64.45	20.55	12.0	39.2
08-21	1.1	41.75	9.91	35.43	11.17	-15.1	12.7
08-26	4.8	46.18	8.54	53.28	9.64	15.4	12.9
08-28—08-30	9.4	53.28	9.64	50.48	10.52	-5.3	9.2
09-03—09-04	15.7	52.23	11.36	96.91	13.49	84.4	18.7
09-08—09-14	18.1	94.80	13.87	99.77	15.12	5.2	9.0
09-17	1.9	81.08	11.66	83.16	14.10	2.6	21.0
09-20	0.1	84.30	76.88	10.03	9.94	-8.8	-0.9
09-20—09-22	12.6	76.87	9.94	90.24	11.32	17.4	13.9
09-27—09-30	19.6	86.61	14.37	80.90	11.25	-6.3	21.7
10-06	20.7	85.15	12.28	81.84	11.01	-3.9	-10.4
10-13	3.3	77.34	8.68	82.59	10.00	6.8	15.2
10-22—10-26	21.6	68.19	8.78	83.62	9.98	22.6	13.3

降雨前的 F_d 为降雨前 1 天的平均树干液流密度 The pre-rainfall sap flux density represented the average values of the day before a rainfall; 降雨后的 F_d 为降雨后直到最大值出现时的平均树干液流密度 The post-rainfall sap flux density represented the average values when the maximum occurred after the rainfall.

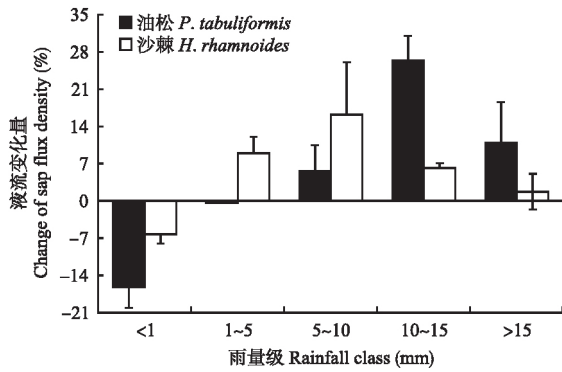


图 4 降雨后油松和沙棘树干液流密度的最大变化量
Fig.4 Maximum variation of sap flux density of *Pinus tabuliformis* and *Hippophae rhamnoides* during post-rainfall periods (mean±SE).

16.3%、6.3%; 1~5 mm 降雨范围内, 油松 F_d 降低(降幅为 0.4%) 而沙棘 F_d 明显升高(升幅为 9.0%); 5~10 mm 降雨范围内, 沙棘 F_d 的最大变化量都大于油松 然而 >10 mm 降雨范围内, 油松 F_d 的最大变化量都大于沙棘. 综合可知, 油松 F_d 对 5~15 mm 降雨敏感 而沙棘 F_d 对 1~5 mm 降雨敏感.

2.3 油松和沙棘树干液流密度对降雨的响应过程

T-D 模型结果表明, 油松 F_d 响应降雨的最小降雨阈值(R^l) 为 6.4 mm, 滞后时间(τ) 为 1.96 d; 沙棘的 R^l 为 1.9 mm, τ 为 1.67 d (表 3). 油松 R^l 和 τ 值分别是沙棘的 2.37、0.17 倍, 表明两树种 F_d 对降雨的响应不同. 1.9 mm 降雨没有补充 SWC_{0-20} , 但是前期降雨补充了 SWC_{20-50} ; 4.1 和 6.4 mm 降雨对 SWC_{0-20} 都有补充; 16.7 mm 降雨补充了 SWC_{0-20} 、 SWC_{20-50} (图 3). 表明沙棘 F_d 在前期 SWC 充足时主要受 SWC 的影响, 前期 SWC 不足时主要受本次降雨的影响, 而油松 F_d 只对本次降雨(≥ 6.4 mm) 产生显著响应.

由图 5 可以看出, 研究期间(6—10 月), 降雨前油松 F_d 峰值集中在 11:30—13:00, 其中 70% 的峰值

表 3 油松和沙棘树干液流密度对降雨脉冲响应的 T-D 模型参数

Table 3 Parameters of the T-D model for changes of sap flux density of *Pinus tabuliformis* and *Hippophae rhamnoides* in response to rainfall pulses

树种 Tree species	最小降雨 阈值 R^l (mm)	滞后时间 τ (d)	递减速率 k	潜在最大 增量 δ_{max} ($kg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$)	液流密度 最大值 F_{max} ($kg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$)
油松 <i>P. tabuliformis</i>	6.4	1.96	0.80	64.98	236.30
沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	1.9	1.67	0.68	8.75	80.21

选择 F_d 值的时间段为 8:00—16:00 Choice value of F_d was in 8 to 16 O'clock.

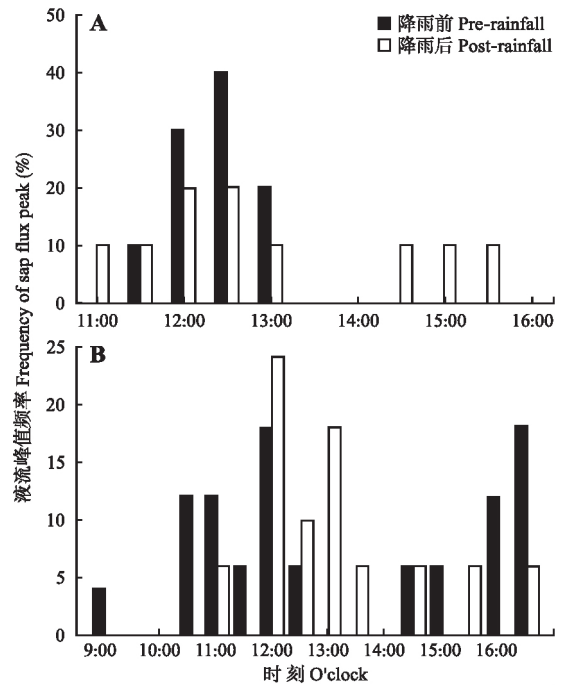


图 5 降雨前后油松 (A) 和沙棘 (B) 树干液流密度峰值频率分布

Fig.5 Peak frequency of sap flux density of *Pinus tabuliformis* (A) and *Hippophae rhamnoides* (B) during pre- and post-rainfall periods.

出现在 12:00—12:30; 沙棘 F_d 峰值集中在 9:00—16:30, 其中 48% 的峰值出现在 10:30—12:00, 30% 的峰值出现在 16:00—16:30. 降雨后油松 F_d 峰值集中在 11:00—15:30, 其中 40% 的峰值出现在 11:00—13:00; 沙棘 F_d 峰值集中在 11:00—15:00, 其中 52% 的峰值出现在 12:00—13:00, 24% 的峰值出现在 16:30—17:00. 降雨后两树种 F_d 峰值集中出现的时刻都向后推迟.

2.4 降雨前后环境因子对油松和沙棘树干液流密度的影响

6—9 月是植物生长旺季而该时期该地区降雨较少, 研究该时期油松和沙棘 F_d 对降雨的响应, 有利于揭示两树种对水分利用的稳定性. 依据表 2 的 R^l , 以 6.4 mm 降雨(8 月 2 日) 为例, 对比研究降雨前后两树种 F_d 变化的差异(图 6). 降雨前油松 F_d 峰值出现在 12:00 ($78.35 kg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$), 沙棘 F_d 峰值出现在 11:30 ($11.09 kg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$) 和 16:00 ($12.80 kg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$); 降雨后油松 F_d 峰值出现在 13:00 ($87.89 kg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$), 沙棘 F_d 峰值出现在 11:30 ($15.52 kg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$) 和 17:30 ($13.62 kg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$). 与降雨前比较, 降雨后油松和沙棘 F_d 启动时间分别滞后 0.5 和 3 h, F_d 总体水平分别增加了 27.8%

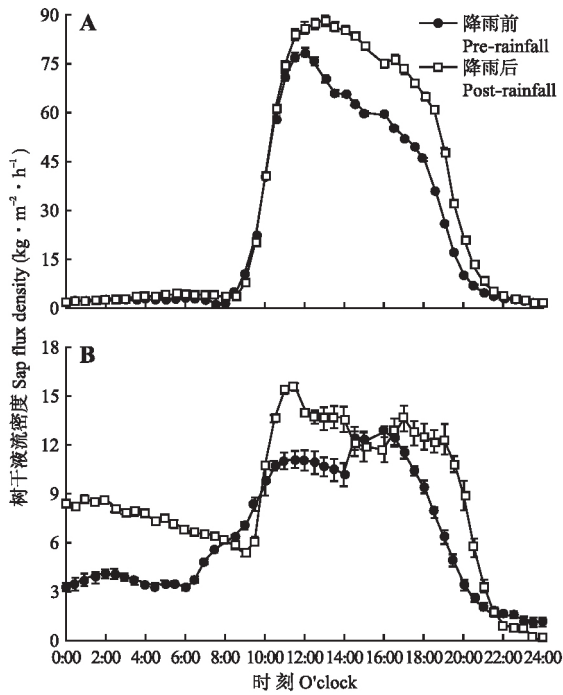


图 6 降雨前后油松 (A) 和沙棘 (B) 树干液流密度日内变化特征

Fig.6 Diurnal variation of sap flux density of *Pinus tabuliformis* (A) and *Hippophae rhamnoides* (B) during pre- and post-rainfall periods (mean±SE).

和 37.7%。

两树种 F_d 与环境因子的回归方程表明,降雨前油松 F_d 受到 PAR 和 VPD 的影响,沙棘 F_d 受到

表 4 降雨前后油松和沙棘树干液流密度及其影响因子的多元回归方程

Table 4 Multiple stepwise regression equations between sap flux density and its impact factors for *Pinus tabuliformis* and *Hippophae rhamnoides* during pre- and post-rainfall periods

树种 Tree species	降雨 Rainfall	多元回归方程 Multiple stepwise regression equation	判定系数 R^2	自由度 df
油松 <i>P. tabuliformis</i>	降雨前 Pre-rainfall	$F_d = -0.012PAR - 1.97VPD - 1.424$	0.937	352.180
	降雨后 Post-rainfall	$F_d = 992.158 + 0.022PAR + 7.626VPD - 3490.488SWC_{0-20} + 322.075$	0.833	73.258
沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	降雨前 Pre-rainfall	$F_d = 0.001PAR + 0.389VPD + 599.65SWC_{0-20} - 53.866$	0.902	134.565
	降雨后 Post-rainfall	$F_d = 0.002PAR + 1.781VPD - 1810.942SWC_{0-20} + 169.124$	0.844	79.341

F_d : 树干液流密度 Sap flux density ($kg \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$); VPD: 水汽压亏缺 Water vapor pressure deficit (kPa); PAR: 光合有效辐射 Photosynthetic active radiation ($W \cdot m^{-2}$); SWC_{0-20} : 0~20 cm 土壤水分 Soil water content at 0~20 cm ($m^3 \cdot m^{-3}$).

表 5 降雨前后影响油松和沙棘树干液流密度的环境因子偏相关系数

Table 5 Partial correlation coefficients between sap flux density and its impact factors for *Pinus tabuliformis* and *Hippophae rhamnoides* during pre- and post-rainfall periods

树种 Tree species	降雨 Rainfall (mm)	光合有效辐射 PAR ($W \cdot m^{-2}$)	水汽压亏缺 VPD (kPa)	0~20 cm 土壤水分 SWC_{0-20} ($m^3 \cdot m^{-3}$)
油松 <i>P. tabuliformis</i>	降雨前 Pre-rainfall	0.932 **	0.679 **	-
	降雨后 Post-rainfall	0.822 **	0.483 **	-0.311 *
沙棘 <i>H. rhamnoides</i>	降雨前 Pre-rainfall	0.922 **	0.647 **	0.233
	降雨后 Post-rainfall	0.757 **	0.731 **	-0.818 **

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

PAR、VPD 和 SWC_{0-20} 的影响;降雨后两树种 F_d 都受 PAR、VPD 和 SWC_{0-20} 的影响(表 4)。偏相关分析结果表明,降雨前影响油松 F_d 的环境因子顺序为 PAR、VPD,沙棘为 PAR、VPD、 SWC_{0-20} ;降雨后影响油松 F_d 的环境因子顺序为 PAR、VPD、 SWC_{0-20} ,沙棘为 SWC_{0-20} 、PAR、VPD(表 5)。

3 讨论

3.1 降雨对油松和沙棘树干液流密度的影响

本研究中,1~10 mm 降雨范围内,沙棘 F_d 的最大变化量大于油松;10 mm 及以上降雨量范围内,油松 F_d 的最大变化量大于沙棘(图 4)。从总体趋势看,随着降雨量递增,两树种 F_d 的最大变化量都表现出先上升后降低的趋势^[12,14]。0~1 mm 降雨范围内,两树种的 F_d 都明显降低,然而 SWC_{0-20} 却没有明显变化(图 2)。Owens 等^[28]研究 *Juniperus ashei* 冠层对降雨的截留作用时发现,小降雨(<2.5 mm)几乎全部被植物的冠层截留,并以蒸发形式返回大气,不能被植物根系吸收和利用。此时,两树种的 F_d 可能主要受气象因子影响。

Zeppel 等^[8]、Zhao 等^[12]、Jian 等^[14]指出,小降雨(<5 mm)对植物的生长和生存都很重要。本研究中,1~5 mm 降雨范围内,油松 F_d 降低(-0.4%),而沙棘 F_d 明显升高(9.0%)(图 4),与以上观点一致。林冠层截留了 0~1 mm 的降雨,而 1~5 mm 降雨补充 SWC 的次数较少,两树种为适应半干旱环境,可能启动了气孔调节机制。温杰等^[26]根据叶片水势与气孔导度的关系,判断油松和沙棘分别属于恒水型和变水型植物。受干旱胁迫影响时,恒水型植物主要通过降低叶片气孔导度,维持较高的叶片水势,以防止木质部发生栓塞;变水型植物则通过气孔活动降

低叶片水势,以维持较高的气孔导度^[29].小降雨范围内,油松气孔导度降低而沙棘的气孔导度仍然较高,致使油松 F_d 降低而沙棘 F_d 却明显升高.降雨还能通过影响气孔导度改变叶片光合速率,进而影响植物与环境之间的气体交换^[30].

3.2 混交林中油松和沙棘树干液流密度对降雨的响应过程

T-D 模型模拟结果表明,能引起油松和沙棘 F_d 显著响应的 R^L 分别为 1.9 和 6.4 mm(表 3),这在一定程度上表明,两树种形成了不同的用水策略.研究期间,小降雨分别占总降雨事件和降雨量的 62.3% 和 73.7%(图 2),有利于沙棘 F_d 对降雨的响应,对油松 F_d 的影响却不显著.大量研究表明,混交林树种为获得自身最佳生态位,必然要争夺环境资源,最终改变群落结构及其发展动态^[22-23].油松和沙棘的 R^L 存在差异,能在一定程度上缓解两树种对水资源的竞争,有利于混交林群落结构的形成及其发展.

T-D 模型的研究表明,降雨入渗及根系吸水过程导致时滞(τ)的产生^[18].本研究两树种立地条件相同,所以 τ 主要受到根系吸水的影响.蒸腾拉力是植物生长盛期吸水的主要驱动力,经木质部传递至根部并促使根系吸水^[31],而水分传递速率可能与树木特征有关^[11,16].降雨后两树种 F_d 峰值时刻都向后推迟(图 5),符合以上观点. Goldstein 等^[11]发现,高腰果木(*Anacardium excelsum*)大树储存的水分比小树多,树木蒸腾与环境因子之间的时滞随树木的增大而增加.单因素方差分析表明,油松和沙棘的树高有显著性差异,而边材厚度差异不大,所以,两树种 τ 的差异可能与树高有关^[32].植物体内水分的运输过程,还受到木质部生物学结构的影响^[16].油松木质部管胞的直径和长度都较小,端壁不具穿孔,水分仅通过纹孔在胞间运输^[33].沙棘木质部孔纹导管的导水性较好,端壁穿孔相互连接,利于水分运输^[34].可知,沙棘木质部的输水速率大于油松,致使油松 F_d 的 τ 大于沙棘(表 3).

本研究表明,沙棘 F_d 在前期 SWC 充足时主要受到前期 SWC 的影响,前期 SWC 不足时主要受本次降雨的影响^[8],而油松 F_d 只受本次降雨后 SWC 的影响(图 3、表 3).这可能与两树种的根系特征有关^[9,35].从图 7 可知,油松和沙棘细根的垂直分布比较相似[分别占到总根系的 73.7%(0~80 cm)和 61.6%(0~60 cm)],所以,两树种对土壤水分利用的差异,更多受根系生物学特征的种间差别影响.沙棘次生根在结构上有储水功能,根系皮层细胞具有

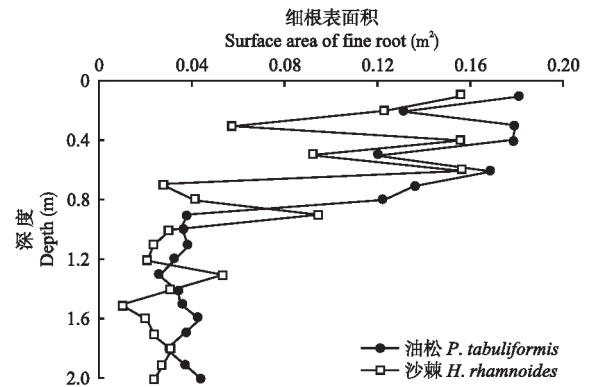


图 7 油松和沙棘细根垂直分布

Fig.7 Vertical distribution of fine roots for *Pinus tabulaeformis* and *Hippophae rhamnoides*.

中央大液泡以及电子密度低、不均匀的储藏物,而且胞质中存留大量线粒体,有利于根系吸收土壤水分^[36].而油松根系皮层仅由一层薄壁细胞组成^[37],吸收土壤水分的能力相对较弱.

3.3 降雨前后环境因子对油松和沙棘树干液流密度的影响

植物 F_d 的瞬时变动和总体水平分别受气象因子和土壤供水的影响^[16],理论上讲,降雨通过改变气象因子和补充 SWC 影响气孔导度和根系吸水^[38],进而促进或抑制植物蒸腾耗水.降雨后水蒸气的阻隔致使 PAR 强度和大气温度(T)降低,光合速率受到光强和 T 的限制^[32],然而油松和沙棘 F_d 有明显上升(图 6),表明 PAR 对两树种 F_d 变化的影响变小,因此,PAR 偏相关系数降低(表 5).降雨后 VPD 对油松 F_d 的影响降低,对沙棘 F_d 的影响却增强,可能与植物叶片的生态适应有关.裸子植物叶片表皮有厚的角质膜,细胞壁显著加厚并强烈木质化,而且细胞腔很小;而被子植物叶片扁平,表皮上分布有许多与光合作用和蒸腾作用有关的气孔器^[39].裸子植物油松为适应研究区半干旱环境,叶片细胞腔可能进一步减小,其受环境因子的影响也会降低;而被子植物沙棘的叶片细胞较多,更容易受到环境因子变化的影响^[40].降雨后,沙棘为维持体内与环境之间的水分平衡,会加强叶片与周围环境的气体交换,进而促进叶片蒸腾.所以,降雨后 VPD 对油松 F_d 的影响减弱,对沙棘 F_d 的影响却加强(表 5).

降雨前油松 F_d 与 SWC 不存在相关性,有研究认为,长期干旱降低了土壤与根系之间的水势差^[34],从而抑制根系对 SWC 的吸收.较小降雨补充浅层 SWC,并增加根系与土壤之间的水势差,致使两树种 F_d 主要受 SWC_{0-20} 影响(表 5).然而, SWC_{0-20}

对沙棘 F_d 影响的显著性大于油松, 可能原因是沙棘根系表皮细胞对 SWC 渗透作用大于油松. 较小降雨补充了 SWC_{0-20} , 然而油松和沙棘 F_d 上升阶段仅占全天的 18.8% 和 13.8% (图 6), 致使 SWC_{0-20} 与两树种 F_d 都呈负相关. 较大降雨后, SWC_{0-20} 对两树种 F_d 的影响明显不同. 理论上讲, 这与两树种的耗水类型有关^[26]. 恒水型植物成熟细胞具有大液泡, 在环境水分发生短暂变化时, 可对细胞含水量变化起缓冲作用^[41]. 变水型植物在干燥时细胞均匀地皱缩, 原生质凝胶化, 但原生质结构不被破坏, 一旦获得水分, 还能迅速恢复代谢和生长^[41]. 较小降雨后, 油松根系吸水较慢而沙棘根系快速吸水, 致使 SWC_{0-20} 对油松 F_d 影响较小, 却成为沙棘 F_d 变化的主导因子.

4 结 论

随着降雨量增加, 两树种 F_d 的最大变化量都先上升后降低; 小降雨范围内 (<5 mm), 油松 F_d 较低而沙棘 F_d 水平较高, 原因是油松气孔导度降低而沙棘维持较高的气孔导度.

油松和沙棘 F_d 的 R^L 分别为 6.4、1.9 mm, 能在一定程度上缓解两树种对水资源的竞争; 两树种 F_d 对降雨的响应存在滞后 (分别为 1.96 和 1.67 d), 与树高和木质部生物学结构有关.

沙棘 F_d 在前期 SWC 充足时主要受到 SWC 的影响, 前期 SWC 不足时主要受本次降雨的影响, 而油松 F_d 只受本次降雨后的 SWC 影响, 可能与两树种根系的渗透调节有关.

降雨后 VPD 对油松 F_d 的影响降低, 对沙棘 F_d 的影响却增强, 可能与植物叶片的生态适应有关; 降雨后 SWC_{0-20} 对油松 F_d 影响较小, 却成为沙棘 F_d 变化的主导因子, 这与两树种的耗水类型有关.

致谢 西北农林科技大学张帅普博士、刘鸿飞博士, 中国科学院水土保持研究所王胜博士、邓强博士对本文的撰写给予帮助, 在此表示诚挚的感谢!

参考文献

- [1] Dube OP, Pickup G. Effects of rainfall variability and communal and semi-commercial grazing on land cover in southern African rangelands. *Climate Research*, 2001, **17**: 195-208
- [2] Chen YM, Cao Y. Response of tree regeneration and understory plant species diversity to stand density in mature *Pinus tabulaeformis* plantations in the hilly area of the Loess Plateau, China. *Ecological Engineering*, 2014, **73**: 238-245
- [3] Zhang J-T (张金屯). Theory and techniques of vegetation restoration and construction on Loess Plateau, China. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2004, **18**(5): 120-124 (in Chinese)
- [4] Wu X (吴旭), Chen Y-M (陈云明), Tang Y-K (唐亚坤). Sap flow characteristics and precipitation response of *Robinia pseudoacacia* and *Platycladus orientalis* plantations in the Loess hilly region, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2015, **39**(12): 1176-1187 (in Chinese)
- [5] Granier A. Evaluations of transpiration in a Douglas fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 1987, **3**: 309-319
- [6] Zhang L (张雷), Sun P-S (孙鹏森), Liu S-R (刘世荣). A review on water use responses of tree/forest stand to environmental changes by using sapflow techniques. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(10): 5600-5610 (in Chinese)
- [7] Granier A. Evaluations of transpiration in a Douglas fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 1987, **3**: 309-319
- [8] Zeppel M, Macinnis-Ng CMO, Ford CR, et al. The response of sap flow to pulses of rain in a temperate Australian woodland. *Plant and Soil*, 2008, **305**: 121-130
- [9] Stewart S, Burgess O. Measuring transpiration responses to summer precipitation in a Mediterranean climate: A simple screening tool for identifying plant water-use strategies. *Physiologia Plantarum*, 2006, **127**: 404-412
- [10] Xu G-Q (徐贵青), Li Y (李彦). Roots distribution of three desert shrubs and their response to precipitation under co-occurring conditions. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(1): 130-137 (in Chinese)
- [11] Goldstein G, Andrade JL, Meinzer FC. Stem water storage and diurnal patterns of water use in tropical forest canopy trees. *Plant, Cell & Environment*, 1998, **21**: 397-406
- [12] Zhao WZ, Liu B. The response of sap flow in shrubs to rainfall pulses in the desert region of China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2010, **150**: 1297-1306
- [13] Zang C-X (臧春鑫), Yang J (杨劼), Yuan J (袁劼), et al. Relationships between whole-plant sap flux characteristics of *Caragana intermedia* and environmental factors in hill-gully region. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2010, **29**(3): 420-426 (in Chinese)
- [14] Jian SQ, Wu Z, Hu CH, et al. Sap flow in response to rainfall pulses for two shrub species in the semiarid Chinese Loess Plateau. *Journal of Hydrology and Hydromechanics*, 2016, **64**: 121-132
- [15] Du S, Wang YL, Kume T, et al. Sap flow characteristics and climatic responses in three forest species in the semiarid Loess Plateau region of China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, **151**: 1-10
- [16] Wullschlegel SD, Meinzer FC, Vertessy RA. A review of whole plant water use studies in trees. *Tree Physiology*, 1998, **18**: 499-513
- [17] Kang S-Z (康邵忠), Liu X-M (刘晓明), Xiong Y-Z (熊云章). Theory of Water Transport in Soil-plant-atmosphere Continuum and Its Application. Beijing: Hydraulic and Power Press, 1994 (in Chinese)
- [18] Ogle K, Reynolds JF. Plant responses to precipitation in desert ecosystems: Integrating functional types, pulses,

- thresholds, and delays. *Oecologia*, 2004, **141**: 282–294
- [19] Chen Y-M (陈云明), Wu Q-X (吴钦孝), Related analysis between the growth of Chinese pine and climatic factors in loess hilly region. *Bulletin of Soil and Water Conservation* (水土保持通报), 1996, **16**(2): 38–42 (in Chinese)
- [20] Chen Y-M (陈云明), Liu G-B (刘国彬), Xu B-C (徐炳成), et al. Research progress and prospect of function on soil and water conservation of Seabuckthorn in China. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), 2004, **2**(2): 88–92 (in Chinese)
- [21] Meng QH, Fu BJ, Tang XP, et al. Effects of land use on phosphorus loss in the hilly area of the Loess Plateau, China. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2008, **139**: 195–204
- [22] Jin Z-X (金则新). Preliminary study on the intraspecific and interspecific competitions of *Gordnia acuminata* in its community. *Bulletin of Botanical Research* (植物研究), 1997, **17**(1): 110–118 (in Chinese)
- [23] Ma S-R (马世荣), Zhang X-B (张希彪), Guo X-Q (郭小强), et al. Intraspecific and interspecific competition of tree layers in natural *Pinus tabulaeformis* forest in Ziwuling Mountains. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2012, **32**(9): 1882–1887 (in Chinese)
- [24] Zhang H-D (张涵丹), Wei W (卫伟), Chen L-D (陈利顶), et al. Analysis of sap flow characteristics of the Chinese pine in typical Loess Plateau region of China. *Environmental Science* (环境科学), 2015, **36**(1): 350–355 (in Chinese)
- [25] Luo F-M (罗凤敏), Xin Z-M (辛智鸣), Guo J-L (郭俊良), et al. Sap flow dynamic variations of *Hippophae rhamnoides* and its response of meteorological factors. *Pratacultural Science* (草业科学), 2015, **32**(11): 1871–1877 (in Chinese)
- [26] Wen J (温杰), Chen Y-M (陈云明), Tang Y-K (唐亚坤), et al. Characteristics and affecting factors of sap flow density of *Pinus tabuliformis* and *Hippophae rhamnoides* in growing season in the hilly region of the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2017, **28**(3): 763–771 (in Chinese)
- [27] Campbell GS, Norman JM. An Introduction to Environmental Biophysics. 2nd Ed. New York: Springer, 1998
- [28] Owens MK, Lyons RK, Alejandro CL. Rainfall partitioning within semiarid juniper communities: Effects of event size and canopy cover. *Hydrological Processes*, 2006, **20**: 3179–3189
- [29] West AG, Hultine KR, Burtch KG, et al. Seasonal variations in moisture use in a piñon-juniper woodland. *Oecologia*, 2007, **153**: 787–798
- [30] Li J-Y (李吉跃), Blake TJ. Effects of repeated cycles of dehydration-rehydration on gas exchange and water use efficiency of seedlings. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 1999, **21**(3): 1–8 (in Chinese)
- [31] Zhang J-S (张继澍). Plant Physiology. Beijing: Higher Education Press, 2006 (in Chinese)
- [32] Chen YJ, Bongers F, Tomlinson K, et al. Time lags between crown and basal sap flows in tropical lianas and co-occurring trees. *Tree Physiology*, 2015, **36**: 736–747
- [33] Tyree MT, Zimmermann MH. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Berlin: Springer, 2002
- [34] Zhang X, Cao WH. Studies on the secondary xylem anatomy of *Hippophae rhamnoides* under different habitats. *Acta Botanica Sinica*, 1990, **3**: 909–915
- [35] Reynolds JF, Kemp PR, Ogle K, et al. Modifying the ‘pulse-reserve’ paradigm for deserts of North America: Precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia*, 2004, **141**: 194–210
- [36] Guo C-G (郭陈刚), Wei Z-M (魏志敏), Zhang J-K (张吉科), et al. Sea-buckthorn secondary root water storage and root cortex cell ultrastructure research. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), 2007, **22**(suppl.2): 139–142 (in Chinese)
- [37] Jiang K-Y (蒋坤云), Chen L-H (陈丽华), Yang Y-J (杨苑君). Relationship between tensile strength and selected anatomical features of two different conifer species roots in north China. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2013, **27**(2): 8–12 (in Chinese)
- [38] Eberbach PL, Burrows GE. The transpiration response by four topographically distributed *Eucalyptus* species to rainfall occurring during drought in southeastern Australia. *Physiologia Plantarum*, 2006, **127**: 483–493
- [39] He X-L (贺学礼). Botany. Beijing: Higher Education Press, 2010 (in Chinese)
- [40] Yan W, Zhong Y, Shangguan Z. Contrasting responses of leaf stomatal characteristics to climate change: A considerable challenge to predict carbon and water cycles. *Global Change Biology*, 2017, **9**: 1–13
- [41] Kramer PJ. Water Relations of Plants. New York: Academic Press, 1983

作者简介 卢森堡 男,1991年生 硕士研究生.主要从事植物生理生态与植被恢复生态研究. E-mail: senbaolu_91@163.com

责任编辑 杨 弘

卢森堡,陈云明,唐亚坤,等.黄土丘陵区混交林中油松和沙棘树干液流对降雨脉冲的响应.应用生态学报,2017,28(11): 3469–3478

Lu S-B, Chen Y-M, Tang Y-K, et al. Sap flux density in response to rainfall pulses for *Pinus tabuliformis* and *Hippophae rhamnoides* from mixed plantation in hilly Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(11): 3469–3478 (in Chinese)