

晋西黄土区刺槐蒸腾、光合与水分利用的试验研究

杨文文, 张学培, 王洪英

(北京林业大学水土保持学院 水土保持与荒漠化防治国家重点实验室, 北京 100083)

摘 要: 针对黄土地区造林成活率不高, 保存率低的情况, 就黄土高原的主要造林树种——刺槐的各种生理过程(如蒸腾、光合、气孔导度)的内在规律与环境因子的影响(如光合有效辐射) 进行分析研究, 以水分合理高效利用为切入点, 通过研究气孔行为与蒸腾和光合之间的关系, 得到一系列的临界值: 从光合有效辐射入手, 蒸腾与光合和光合有效辐射之间均呈抛物线关系, 在光合有效辐射大于 $882\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时实施措施, 既可大大减小蒸腾, 又可改善光合; 光合与蒸腾的非线性关系可用抛物线方程表述, 其中光合速率最高时的蒸腾速率为临界值, 超出此值即为奢侈蒸腾; 综合分析光合速率、蒸腾速率与气孔导度之间的关系, 当气孔导度大于 $0.35\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时, 适时提高气孔阻力并抑制蒸腾的措施, 既节约水分又促进光合。通过对临界值的分析的, 得到黄土高原地区抗旱造林的一些新的方法。

关键词: 黄土区; 蒸腾; 光合; 水分利用

中图分类号: S 792.27; S715

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2006)01-0072-04

Study on *Robinia pseudoscacia* L. Transpiration, Photosynthesis and Water Use Efficiency

YANG Wen-wen, ZHANG Xue-pei, WANG Hong-ying

(College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Control, Beijing 100083, China)

Abstract: In order to improve the condition of low survival rate of forestation, the inherence law of physiological of *Robinia pseudoscacia* L., for example: transpiration rate, photosynthesis rate, stoma conductance, and their affecting environment factors were discussed in view of increasing the plant water use efficiency, such as: photosynthetic active radiation. Through studying the relationship between both transpiration and stomatic behavior and photosynthesis and stomatic behavior, a series of critical values were obtained. The experimental results showed that there was a parabola relationship between both photosynthesis and photosynthetic active radiation and transpiration and photosynthetic active radiation. It is possible that the measures should be taken to prevent transpiration and improve photosynthesis when the photosynthetic active radiation exceeded $882\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; and there was a parabola relationship between photosynthesis and transpiration. The transpiration at the maximum photosynthesis was a critical value, above which, transpiration was the luxurious part. It is possible that the measures for increasing stomatic resistance and preventing transpiration could save water, and improve photosynthesis and yield as well. From the analyses of the critical values, new methods for loess area forestation could be got.

Key words: the Loess Plateau; transpiration; photosynthesis; water use efficiency

黄土高原地区干旱缺水, 降雨集中加之土地资源的不合理利用及植被的严重破坏, 造成了极为严重的水土流失。治理水土流失的关键是通过造林种草增加植被覆盖^[1]。但是由于黄土高原恶劣的自然环境条件, 使造林成活率很低, 保存率更低。树木在遭受到长期水分不足的胁迫时, 也在长期的生存环境中适应环境, 不同树种的适应方式和适应能力有较大差异, 因而不同的树种耗水量有明显的差异, 其水分利用率(WUE)也就高低不同。而在黄土高原地区造林要选择出合理的树种, 就必须对所选择的树种进行深入地研究, 了解该树种的生物学特性。探讨树种的蒸腾和光合特性及水分利用率的高低, 才能切实提高造林质量, 从根本上解决问题。

植物耗水直接受水分生理生态过程的影响, 针对植物本身展开植物用水有效性研究, 提高单位蒸腾水的生物产量, 即提高植物本身的水分利用效率, 这是半干旱区造林的核心

问题^[2]。本文主要研究黄土高原主要造林树种——刺槐(*Robinia pseudoscacia* L.) 的蒸腾、光合、气孔导度等生物学特性与光合有效辐射之间的关系, 以水分高效合理利用为切入点, 通过研究气孔开闭对蒸腾和光合的影响, 进而进一步影响水分利用效率, 及如何提高水分利用效率, 为晋西黄土高原抗旱造林提供一些理论基础。

1 研究地区与方法

1.1 试验地概况

试验区位于山西省吉县蔡家川流域。该流域位于山西省黄土高原西南部, 地理坐标东经 $110^{\circ}27'\sim 117^{\circ}07'$ 、大陆性气候, 冬季寒冷干燥, 夏季温度较高。多年平均降水量 575.9 mm , 且集中于 7、8、9 三个月, 占全年降水量的 59.5%, 且多为暴雨形式, 降雨强度大、历时短。无霜期平均 170 d 左右,

① 收稿日期: 2005-01-07
基金项目: 国家农业科技成果转化资金项目(02ZFN216701228); 国家林业局推广项目基金支撑课题
作者简介: 杨文文(1982-), 女, 籍贯山西, 硕士研究生, 主要研究方向: 林业生态工程; 责任作者: 张学培, 主要研究方向: 林业生态工程。

年平均气温 10℃, 光照时数平均 2 563.8 h, 大于 10℃ 的年平均积温为 3 357.9℃。地形多为典型黄土高原侵蚀地形, 海拔范围为 440~1 820.5 m。土壤类型为褐土, 可分三个亚类: 丘陵褐土、普通褐土和淋溶褐土。属于暖温带、半湿润地区, 半旱生落叶阔叶林地带, 北纬 35°53′~36°21′, 属暖温带、半湿润地区, 半干旱落叶阔叶林地带。

1.2 供试材料

供试材料选择吉县蔡家川杨家峁林场的同龄纯刺槐林, 根据林分与试验地一致的原则, 选择 1990 年、1991 年栽植的刺槐为观测研究对象, 试验地刺槐株行距为 1.5 m×3 m, 坡度 10°; 通过对标准地进行调查, 确定试验地的刺槐标准木。

表 1 刺槐纯林基本情况

林龄/a	平均树高/m	平均胸径/cm	坡位	坡向	坡度/°	密度/(株·hm ⁻²)	郁闭度/%
11	5.68	5.44	中部	S	25	2204	74

1.3 试验方法

光合与蒸腾速率的观测: 本次试验选择在刺槐的生长旺季进行, 每月分上、中、下旬进行测定, 选择晴朗无风的天气, 从早 8:00 开始, 每 2 h 测定 1 次, 至 18:00 结束。每株树按照林冠层上、中、下 3 个部位对有代表性的叶片作为测定对象。测定光合与蒸腾速率的同时, 分别进行太阳辐射强度、林冠层大气湿度、温度的观测。蒸腾速率与光合速率用 Licor6400 进行同步观测。影响光合 [$P_n \cdot \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 与蒸腾 [$T_r, \text{mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 的环境因子与其同步测定, 观测内容包括光合有效辐射 [$PAR, \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、气孔导度 [$g_s, \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 等。

2 结果与分析

就林木生理指标之间的关系, 本文选择了如下内容:

生长旺季月份的上、中、下旬蒸腾速率、光合速率、气孔导度的对比; 光合有效辐射与蒸腾、光合速率之间的关系; 蒸腾速率与光合速率之间的关系; 气孔导度与蒸腾和光合之间的关系。

叶片水分利用效率 (WUE) 指单位水量通过叶片蒸腾散失时光合作用所同化的 CO_2 量, 为光合速率与蒸腾速率的比值 (P_n/T_r), 是水分利用效率的理论值 (刘昌明等, 1999); 气孔状况指标分别采用气孔阻力 (一定温度下单位水蒸汽量通过单位叶面积由叶肉扩散到叶外空气中所需要的时间) 和气孔导度 (气孔阻力的倒数表示), 气孔导度与 CO_2 或水汽扩散通量呈线性关系, 使用起来比较方便, 而气孔阻力与扩散通量呈双曲线关系, 数据处理不方便。

通过 2004 年生长季的集中实地观测, 得到刺槐各生理指标 (见表 2) 及其之间的关系, 经统计回归, 建立了其数学拟和模型 (见表 3)。

2.1 叶片光合有效辐射与蒸腾速率和光合速率之间的关系

叶片的光合作用和蒸腾作用是气孔同时进行的气体交换过程。气孔作为气体交换的通道, 其行为控制着光合和蒸腾作用。光合与蒸腾两者一起决定着叶片水平上的水分利用率, 如何协调两者之间的关系, 以最小的水分消耗获得最多的光合生产, 是黄土高原高效合理利用黄土高原优先水资源, 提高造林成活率和保存率的热点和难点。

2.1.1 叶片蒸腾与光合有效辐射

植物所吸收的大部分水分 (98%~99%) 均通过蒸腾作用以水蒸气的方式散失到大气中。植物蒸腾作用的动力是太阳能, 而且叶片吸收的总热量大部分用于蒸腾作用^[3], 光照

强度影响着气孔的开闭, 观测表明, 光照对刺槐蒸腾速率的影响很大。从图 1 可以看出, 随着光合有效辐射的增大, 蒸腾速率也不断增大, 对 (1) 式求导, 可知当光合有效辐射为 882 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右时, 蒸腾速率达到最大值, 随后即使光合有效辐射再增加, 蒸腾速率也没有随之增加, 反而会逐渐减小, 这说明过强或过弱的光照均不利于蒸腾作用的进行。植物生长需要一定的光照, 但是当光照强度增达到一定强度时, 则通过气孔调节, 以降低蒸腾, 防止水分的进一步散失。对实测数据进行拟合, 结果令人满意, 可用下面的二次多项式表示蒸腾速率和光合有效辐射之间的关系:

表 2 2004 年刺槐生长季上下旬部分生理指标

时间	蒸腾速率/ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光合速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光合有效辐射/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
05-26	2.3658	1.3689	0.1096	1320.369
06-08	2.6589	1.9847	0.1983	986.358
06-28	3.5487	3.0259	0.2163	863.258
07-10	4.1474	4.1791	0.2952	896.325
07-27	4.2326	7.4889	0.2402	796.369
08-06	3.1963	6.6314	0.2369	1103.265
08-26	4.0126	6.3874	0.1258	780.369
09-07	2.3698	4.2369	0.1062	677.367
09-22	1.2021	1.5689	0.2039	1176.893
10-12	0.6778	1.6544	0.0344	670.822
平均	2.8412	3.8527	0.1767	927.139

$$T_r = -2.21 \times 10^{-6} PAR^2 + 0.0039 PAR + 1.021 \quad R^2 = 0.72 \quad (1)$$

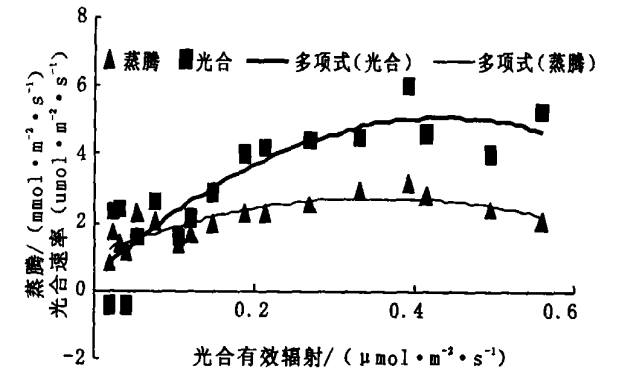


图 1 叶片蒸腾速率、光合速率和光合有效辐射的变化

2.1.2 叶片光合与光合有效辐射

作物光合作用是植株体绿色部分利用太阳辐射能, 将大气中吸收的 CO_2 和水合成为碳水化合物过程, 同时将辐射能转化为化学能贮存于光合产物中, 辐射是光合作用进行的必需因子, 也可以说太阳辐射特别是其中的光合有效辐射决定作物叶片的光合速率, 这种关系参照图 1。对实测数据进行拟合, 可用下面的二次多项式表示两者之间的关系:

$$P_n = -3.98 \times 10^{-6} PAR^2 + 0.009 PAR + 0.379 \quad R^2 = 0.78 \quad (2)$$

对上式进行求导可得, 刺槐叶片光合速率最大值时的光合有效辐射为 1 131 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$, 即刺槐叶片的光饱和点。光合有效辐射在 1 131 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以内时, 光合速率随有效辐射的增加而增加, 当超过 1 131 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ 时随着有效辐射的增大光合速率也不再增加。光合有效辐射在 50 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ 左右时, 叶片净光合速率为零; 随着辐射的加强, 光合速率逐渐增

大; 尤其当光合有效辐射小于 $700 \text{ } \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 时, 光合速率增加的速度较快, 随后缓慢提高, 直到光饱和点; 此后光合速率开始下降。

2.2 叶片光合与蒸腾的关系

蒸腾作用与光合作用的关系植物的蒸腾作用与光合作用之间存在着平行和依赖关系, 具体表现可概括为以下 2 个方面。

(1) 蒸腾作用与光合作用的共同之处。植物的蒸腾作用与光合作用的动力都是太阳能, 而且水分散失和 CO_2 吸收经过大致相同的途径, 不过方向相反。因此, 光合作用形成干物质不得不以消耗水分作为代价, 水分消耗量与干物质形成量的比值称为植物的蒸腾系数。

(2) 蒸腾作用与光合作用的不同之处从动力方面看, 蒸腾作用与光合作用虽然都是以太阳能作为推动力, 但作用方式不同。光合作用中光能提供同化力, 其效率高低受一系列光化学和生物化学反应的影响, 叶片接受的光能中仅有约 1% 用于光合作用; 蒸腾作用中光能的作用是提供热量, 所占比例主要取决于空气的饱和差, 即实际的水蒸汽分压和在同温下饱和水蒸汽压的差值^[4]。

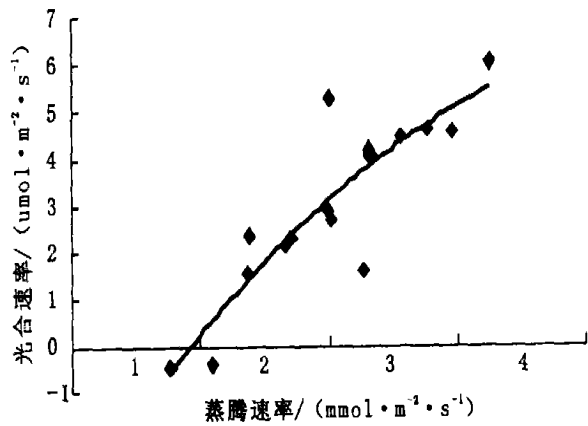


图 2 蒸腾速率与光合速率的关系

蒸腾作用与光合作用的另一不同之处是蒸腾作用中水分的输送途径与光合作用中 CO_2 的输送途径虽然大部分相同, 但它们在叶肉细胞中的输送阻力却大不相同。来自于气孔的阻力在总的水分输送阻力中所占比例就比在总的 CO_2 输送阻力中所占比例要高得多, 这就意味着如果气孔阻力增加, 那么水分输送阻力增加的比例比 CO_2 输送阻力增加的比例要大, 相应地, 蒸腾作用减弱的程度比光合作用减弱的程度要大。

从图 2 可以看出, 两者呈非线性关系, 光合速率随蒸腾速率迅速增加, 然后缓慢增加, 增加到一定程度后, 光合速率不再随蒸腾速率增加而增加。对两者之间的关系用实测数据拟合, 可用二次多项式来拟合:

$$P_n = -0.432T_r^2 + 4.17Tr - 3.49 \quad R^2 = 0.78 \quad (3)$$

光合速率与蒸腾速率之间的非线性关系可从上文中的蒸腾与光合和光合有效辐射的关系进一步证实。光合有效辐射在 $882 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光合速率和蒸腾速率均随光合有效辐射的增加而增加; 而超出 $882 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 蒸腾速率随着光合有效辐射的增加而下降, 光合依然增加, 当光合有效辐射超过 $1131 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 光合速率开始下降, 此时的蒸腾就是奢侈蒸腾。通过合适的调控措施, 降低这部分蒸腾并不会影响光合生产, 这为不降低生物产量的前提下, 降低蒸腾来提高植物水分利用效率的设想, 提供了理论基础调节供水, 提高气孔阻力, 改变叶面状况, 施用抗蒸腾剂

(如脱落酸), 多风地区利用防风林等措施都有降低植物蒸腾的效果^[2]。

2.3 叶片光合、蒸腾与气孔导度

气孔是 CO_2 进入植物体、水蒸汽逸出植物体的通道。气孔的开闭程度对蒸腾作用、光合作用具有重要的调控作用, 关系到作物的水分消耗和产量形成^[5]。因此, 如何在干旱条件下通过调节气孔孔径变化, 协调好 CO_2 的吸收与水分散失的关系, 达到提高植物水分利用效率的目的, 成为倍受植物生理学家和生态学家关注的问题。

气孔的开闭受许多环境条件的影响, 如水分供应、叶子的温度、光和 CO_2 浓度。在植物供水良好时, 气孔的开闭主要受光照和 CO_2 浓度这 2 方面因素所调控^[6]。目前一般认为在同样的气孔导度下, 光合作用强则气孔内腔中的 CO_2 浓度会下降, 这时气孔开口增大, 蒸腾同时也相应增加; 反之光合作用弱, 气孔内腔中 CO_2 浓度上升, 气孔会缩小开口, 蒸腾也会减小。这两方面变化都是为了维持细胞内 CO_2 浓度的稳定^[8], 同时可以节约水分以避免在光合作用不进行或进行缓慢的情况下, 气孔不必要地张开而丧失水分。

叶片蒸腾、光合与气孔导度的关系见图 3。由图 3 可见, 叶片蒸腾速率与气孔导度呈幂函数关系, 可用下式表示:

$$T_r = 4.17 g_s^{0.397} \quad R^2 = 0.856 \quad (4)$$

由图 5 可见, 叶片光合速率与气孔导度呈二次多项式关系, 可用下式表示:

$$P_n = -40.53 g_s^2 + 28.58 g_s - 0.911 \quad R^2 = 0.76 \quad (5)$$

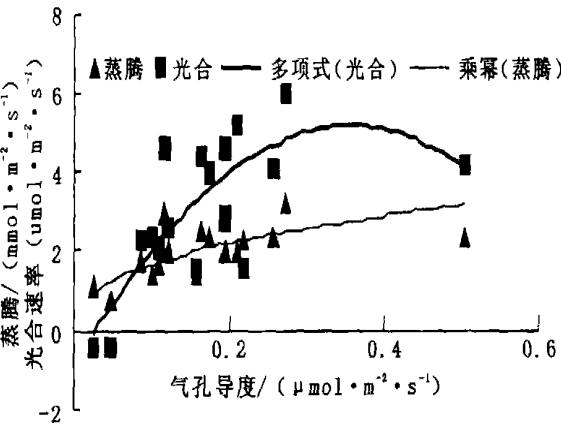


图 3 叶片蒸腾、光合速率与气孔导度的关系

当气孔导度小于 $0.2 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 光合速率随着气孔导度的增加显著增加; 当气孔导度在 $0.2 \sim 0.35 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间时, 光合速率随气孔导度的增加的速率变缓, 对 (5) 式求导可得, 气孔导度达 $0.35 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 光合速率最大, 以后保持平稳, 甚至下降。气孔导度与蒸腾速率呈幂函数相关, 从光合速率、蒸腾速率与气孔导度的关系来看, 当气孔导度大于 $0.35 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 实施减小气孔导度即加大大气阻力的措施来抑制蒸腾, 既可以节约水分, 减小奢侈蒸腾, 又能促进光合, 从而增加生物产量; 在气孔导度接近或小于 $0.35 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 可达到节约用水, 又不大影响生物产量的效果。

3 结 论

本文针对提高植物水分利用效率进行研究, 通过分析黄土高原主要造林树种——刺槐的各种生理过程(如蒸腾、光合、气孔导度)的内在规律与环境因子的影响(如光合有效辐射), 得到一系列的临界值, 经统计回归, 建立了其数学拟和

模式(见表 3):

表 3 刺槐各生理生长指标关系的数学模拟和模型

生理因子	模拟方程	相关系数	自由	F 值	显著
		平方 R^2	度		
$T_r - P_n$	$P_n = -0.432T_r^2 + 4.17T_r - 3.49$	0.78	16	24.48	0.000
$PAR - T_r$	$T_r = -2.21 \times 10^{-6}PAR^2 + 0.0039PAR + 1.021$	0.72	16	17.58	0.002
$PAR - P_n$	$P_n = -3.98 \times 10^{-6}PAR^2 + 0.009PAR + 0.379$	0.78	16	24.15	0.000
$gs - P_n$	$P_n = -40.53gs^2 + 28.58gs - 0.911$	0.76	16	10.05	0.0020
$gs - T_r$	$T_r = 4.17gs^{0.397}$	0.856	16	38.66	0.000

(1) 蒸腾速率与光合有效辐射之间呈二次多项式关系
当光合有效辐射为 882 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右时, 刺槐叶片蒸腾速率达到最大值, 随后既使光合有效辐射再增加, 蒸腾速率也没有随之增加, 反而会逐渐减小, 这说明过强或过弱的光照均不利于蒸腾作用的进行。

(2) 光合速率与光合有效辐射之间呈二次多项式关系
刺槐叶片光合速率最大值时的光合有效辐射为 1 131 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 即刺槐叶片的光饱和点。光合有效辐射在 1 131 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以内时, 光合速率随有效辐射的增加而增加, 当超过 1 131 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时随着有效辐射的增大光合速率也不再增加。

(3) 蒸腾速率与光合速率之间呈非线性关系
当光合有效辐射在 882 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光合速率和蒸腾速率均随光合有效辐射的增加而增加; 而超出 882 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 蒸腾速率随着光合有效辐射的增加而下降, 光合依然增加, 当光合有效辐射超过 1 131 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 光合速率开始下降, 此时的蒸腾就是奢侈蒸腾。提高水分利用率的关键就是, 通过合适的调控措施, 降低无效蒸腾并不会影响光合生产, 这为不降低生物产量的前提下, 降低蒸腾来提高植物水分利用效率的设想, 提供了理论基础。

(4) 叶片蒸腾、光合与气孔导度的关系。叶片蒸腾速率与气孔导度呈幂函数关系

参考文献:

[1] 吴钦孝, 杨文治. 黄土高原植被建设与可持续发展[M]. 北京: 科学出版社, 1998. 37– 70.

[2] 王会肖, 刘昌明. 作物光合、蒸腾与水分高效利用的试验研究[J]. 应用生态学报, 2003, (10): 1632– 1636.

[3] 崔兴国. 植物蒸腾作用与光合作用的关系[J]. 衡水师专学报, 2002, (3): 55– 56.

[4] 王天铎. 光合作用生理生态的若干问题[A]. 植物生理学通讯编辑部. 植物生理学专题讲座[C]. 北京: 科学出版社, 1987. 97– 104.

[5] 廖建雄, 王根轩. 植物的气孔振荡及其应用前景[J]. 植物生理学通讯, 2000, 36(3): 272– 275.

[6] 王天铎. 关于蒸腾作用生理意义的一封信[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(2): 159.

[7] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生物学通讯, 1997, 33(4): 241– 244.

[8] 贺康宁, 田阳, 等. 黄土半干旱区集水造林条件下林木生长适宜的土壤水分环境[J]. 林业科学, 2003, 39(1): 10– 16.

[9] 曹更生, 宋纯鹏. 气孔保卫细胞信号转导途径[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(3): 219– 225.

[10] C · A 普莱斯. 物生理学的分子探讨[M]. 上海: 科学出版社, 1979.

[11] 李荣生, 许煌灿, 等. 植物水分利用效率的研究进展[J]. 林业科学研究, 2003, 16(3): 366– 371.

[12] 刘向东, 吴钦孝, 赵鸿雁, 等. 黄土丘陵区油松人工林地土壤水分特征的研究[J]. 中国科学院水利部水土保持研究所集刊, 1991, 第 14 集: 71– 78.

[13] 刘康, 陈一鄂. 黄土高原沟壑区刺槐林水分动态与生产力的研究[J]. 水土保持通报, 1990, 10(6): 66– 70.

[14] 魏冠东, 侯庆春. 上黄试区灌木树种蒸腾特征及土壤水分变化初探[J]. 水土保持通报, 1990, 10(6): 104– 107.

[15] 李代琼, 刘向东, 吴钦孝, 等. 宁南 5 种灌木林蒸腾和水分利用率研究[J]. 中国科学院水利部水土保持研究所集刊, 1991, 第 14 集: 27– 38.

[16] Denmead O T. Plant physiological methods for studing evapotranspiration: problems of telling the forest from the trees [J]. Agric Water Manage, 1984, 8: 167– 189.

[17] Hatton T J, Wu H I. Scaling theory to extrapolate individual tree water use to stand water use[J]. Hydrol Proc, 1995, 9: 527– 540.

[18] Vertssy R A, Benyon R G, Sullivan S K O, et al. Relationships between stem diameter, sapwood area, leaf area and transpiration in a young mountain ash forest[J]. Tree Physiol, 1995, 15: 559– 567.