

УДК 556.5+551.573

DOI: 10.34753/HS.2019.1.4.504

**ВОЗМОЖНОСТИ ОЦЕНИВАНИЯ  
БАССЕЙНОВОЙ ТРАНСПИРАЦИИ НА  
ОСНОВЕ ИЗМЕРЕНИЯ СТВОЛОВОГО  
СОКОДВИЖЕНИЯ: ПОСТАНОВКА  
ЗАДАЧИ**

Т.С. Губарева<sup>1,2</sup>, С.Ю. Лупаков<sup>2,1</sup>, Б.И. Гарцман<sup>1,2</sup>,  
В.В. Шамов<sup>2</sup>, А.В. Рубцов<sup>3</sup>, Н.К. Кожевникова<sup>4</sup>

<sup>1</sup> *Институт водных проблем РАН, Москва, Россия;*  
<sup>2</sup> *Тихоокеанский институт географии ДВО РАН,  
Владивосток, Россия;* <sup>3</sup> *Сибирский федеральный  
университет, Красноярск, Россия;* <sup>4</sup> *ФНЦ биораз-  
нообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО  
РАН, Владивосток, Россия*

tgubareva@bk.ru

**Аннотация.** Изучение сезонной динамики и объёмов суммарного испарения лесных водосборов (главным образом транспирации древостоев) является актуальнейшей задачей как в фундаментальном, так и прикладном аспектах. Ее решение связано с рядом сложностей: трудоемкость прямого наблюдения, наличие большого количества влияющих друг на друга факторов, необходимость распространения данных точечных измерений на площадь

**POSSIBILITIES OF  
CATCHMENT'S  
TRANSPIRATION  
ASSESSMENT BASED ON SAP  
FLOW MEASUREMENTS:  
THE PROBLEM STATEMENT**

Tatiana S. Gubareva<sup>1,2</sup>,  
Sergei Yu. Lupakov<sup>2,1</sup>,  
Boris I. Gartsman<sup>1,2</sup>,  
Vladimir V. Shamov<sup>2</sup>,  
Alexey V. Rubtsov<sup>3</sup>,  
Nadezhda K. Kozhevnikova<sup>4</sup>

<sup>1</sup> *Water Problems Institute RAS, Mos-  
cow, Russia;* <sup>2</sup> *Pacific Geographical  
Institute FEB RAS, Vladivostok, Rus-  
sia;* <sup>3</sup> *Siberian Federal University,  
Krasnoyarsk, Russia;* <sup>4</sup> *FSC of the  
East Asia Terrestrial Biodiversity  
FEB RAS, Vladivostok, Russia*

tgubareva@bk.ru

**Abstract.** Study of seasonal dynamics and evapotranspiration volume of forested catchments (mainly forest stand transpiration) is the relevant objective for fundamental knowledge and practical applications. However, there are many difficulties: labor efforts of direct observations, many fac-

Gubareva T.S., Lupakov S.Yu., Gartsman B.I., Shamov V.V., Rubtsov A.V., Kozhevnikova N.K. Possibilities of catchment's transpiration assessment based on sap flow measurements: the problem statement. *Hydrosphere. Hazard processes and phenomena*, 2019, vol. 1, iss. 4, pp. 504-532 (In Russian; abstract in English). DOI: [10.34753/HS.2019.1.4.504](https://doi.org/10.34753/HS.2019.1.4.504)

и многие другие. Это приводит к тому, что при моделировании водного баланса речных бассейнов испарение определяется по упрощенным схемам, остаточному принципу, что ведет к неправильному отражению структуры водного баланса.

Настоящая статья представляет первые результаты усилий инициативного коллектива исследователей, направленных на постановку экспериментальных измерений ксилемного потока с использованием современных датчиков стволового сокодвижения, а также развития методов оценки транспирации как отдельных деревьев, так и бассейновой транспирации на основе этих данных.

Исследование проведено на территории смешанных хвойно-широколиственных лесов Центрального Сихотэ-Алиня в пределах экспериментального водосбора, входящего в состав Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, на котором рабочей группой возобновлены воднобалансовые работы в 2011 г. и в настоящее время являются уже постоянными. Регистрация стволового сокодвижения выполнялась в период с июня по начало октября 2019 года на одном из доминантных видов местного растительного сообщества. В Дальневосточном регионе России работы такого плана, по-видимому, проведены впервые.

Предполагается, что отработка методов оценки прямых измерений транспирации на уровне отдельных деревьев, попытка пространственной генерализации на территорию топологического масштаба и во-

tors affecting against each other, observational data scaling and so on. As a result, evapotranspiration during hydrological modeling is determined by the leftover principle and simplified techniques, leading to wrong representation of water balance structure.

The presented article deals with the first results of our research group focused on setting up field measurements of xylem sap flow using trunk sap flow measuring sensors as well as development of sap flow assessment methods for individual trees and whole catchment.

The investigations were performed for mixed coniferous-broad leaved forests at the territory of the Central Sikhote-Alin' within Verkhneussuriyskiy biogeocenotical station of FSC of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS. This site is used for water balance measuring surveys from 2011. Sap flow was measured continuously during June-October of 2019 on one of the local dominant tree species. Apparently, such investigations are novel for the Russian Far East region.

It is expected that direct sap flow measurements for individual trees refinement methods, data scaling and its

влечение полученной информации в комплекс гидрометеорологических наблюдений позволят выполнить исчерпывающий анализ водного баланса в пределах малого речного бассейна и интегрировать поток измеряемых данных по испарению в гидрологические модели.

**Ключевые слова:** транспирация; ствольное сокодвижение; речной водосбор; береза манчжурская; метод теплового баланса ствола, бассейн реки Усури.

integration to the hydrometeorological observations will help to make a comprehensive analysis of catchments water balance and to integrate measured data into hydrological models.

**Keywords:** transpiration; stem sap flow; catchment; Manchurian birch; trunk heat balance method; Ussuri river basin.

## Введение

Биотические компоненты экосистемы в гумидных условиях определяют основной механизм расходования влаги и существенно трансформируют остальные потоки в рамках водного цикла. По самым общим оценкам [Клиге, Данилов, Конищев, 1998; Miralles et al., 2011; Jasechko et al., 2013] в глобальном масштабе поток водяного пара в атмосферу с поверхности суши превосходит дренируемый сток в океан почти в два раза, хотя относительная доля этих потоков варьируется в различных климатических зонах и биомах.

При гидрологическом моделировании степень изученности и параметризация оценок бассейнового испарения ниже и качественно хуже по сравнению с блоками моделей, отвечающими за стекание воды. Существующие методы расчета испарения с поверхности суши основаны на использовании уравнений водного и теплового балансов, их связи, на закономерностях переноса влаги от испаряющей поверхности в атмосферу.

В настоящее время активно развиваются и другие подходы, которые выходят на прямые измерения параметров водного обмена. К ним относятся измерения параметров обмена отдельного листа и измерения скорости ксилемного потока (sap flow measurement) на уровне дерева в целом.

Первый подход характеризуется высокой точностью определения параметров, но переход к оцениванию транспирации целого дерева остается трудноразрешимой задачей. Второй подход, при котором возможность интегрального оценивания потока влаги (сокодвижения), проходящем через водопроводящие пути ствола (от английского слова «sap» – заболонь – наиболее активные слои ксилемы, являющиеся главными водопроводящими

путями дерева) представляется более перспективным, главным образом из-за устранения основной проблемы масштабирования на уровне отдельного дерева. Не исключена и возможность оценки транспирационных потоков как для отдельных видов древостоев, так и на уровне более высокой организации, например, малого речного водосбора, включающего совокупность основных видов древостоев.

В настоящей статье представлены подходы и методика исследований транспирации на основе приборов, интегрально измеряющих сокодвигание в стволе дерева (sap flow meters), а также дается первичный анализ данных, полученных на начальном этапе таких исследований на малом горно-таежном бассейне в верховьях реки Уссури.

### Постановка задачи

После пионерной работы немецкого исследователя Б. Хубера в 1932 г. [Huber, 1932] появился ряд методов измерения потоков сокодвигания, в основе которых заложены различные принципы: термодинамический, электрический, магнитно-гидродинамический и ядерно-магнитно-резонансный. Однако лишь приборы и измерительные системы, сконструированные на основе методов термодиффузии и конвективного переноса, доведены до коммерческих образцов и получили широкое практическое применение.

В настоящий момент методики, реализованные с использованием термодинамического принципа, можно условно разделить на три группы:

- на основе определения скорости распространения тепловых импульсов (heat pulse velocity);
- эмпирические оценки параметров термической диссипации;
- техника измерения потока путем регистрации деформации температурного поля.

В каждой из категорий разработаны конкретные реализации, отличающиеся друг от друга типами датчиков и нагревательных элементов, их взаимным расположением, алгоритмами формирования температурных полей и импульсов, а также математическим аппаратом обработки получаемых сигналов. Каждый из методов обладает своими достоинствами и недостатками, и это не позволяет в настоящий момент рекомендовать какой-либо один из подходов для выполнения измерений [Тихова и др., 2017]. Детальный обзор существующих методик измерения ксилемного потока можно найти в работах [Šermák, Kušera, Nadezhkina, 2004; Тихова и др., 2017].

Ряд моделей измерителей сокодвигания в деревьях, сконструированных в рамках вышеперечисленных подходов, получили наибольшее развитие и успешно применяются в

научных и прикладных исследованиях. Одна из популярных и широко распространенных моделей – HPV-измеритель SF300 (Greenspan Technology Pty Ltd., Австралия), который разработан на основе определения скорости распространения тепловых импульсов с использованием метода компенсационного измерения. Принципиальная схема устройства, а также алгоритмы для интерпретации данных измерений разработана Д. Маршаллом [Marshall, 1958].

Другая модель – серийно выпускаемый измеритель TDP 30 (Dynamax Inc., США), который разработан с использованием метода оценки термической диссипации, разработанного французским конструктором-исследователем А. Гранье [Granier, 1985].

Третий подход реализован в измерительной системе EMS (Environmental Measuring Systems, Чехия), использованной в данном исследовании. В ее основе лежит предложенный профессором Я. Чермаком с коллегами в 1973 г. метод теплового баланса ствола, доработанный ими же в 2004 г. Данная система подробно описана ниже в разделе, посвященном организации экспериментальных работ.

Для всех перечисленных техник измерений встает принципиальный вопрос о точности определения параметров ксилемного потока. В работе [Тихова и др., 2017] детально сравниваются и анализируются преимущества и недостатки всех перечисленных методов измерений и представляется перспектива разрабатываемой новой гибридной методики измерения линейной скорости ксилемного потока с использованием техники встречных импульсов, позволяющая увеличить точность получаемых результатов.

По сути, все измерительные приборы измеряют скорости ксилемного потока, но в каждой разработке итоговый результат может выражаться в различных единицах. В измерительной системе EMS запись измерений производится в кг/час, что при принятой плотности ксилемного потока равной плотности воды – 1 г/л, можно перевести в л/час. Другая наиболее употребительная характеристика транспирационного потока – плотность ксилемного потока (sap flux density), выражаемая в единицах –  $\text{мм}^3/(\text{мм}^2 \cdot \text{час})$  и получаемая путем деления объемного потока (sap flow) в  $\text{мм}^3/\text{час}$  на площадь заболони (sapwood area).

В вопросах изучения процесса транспирации непосредственное измерение ксилемного потока в масштабе ствола представляет собой только начальную стадию исследования. По мере развития алгоритмов и методики работы с приборами закономерно возникают и другие вопросы. Один из них – интеграция данных, измеренных отдельным датчиком, в целом на растение и изменение скорости и направления потока в разрезе ствола. Отчасти вопросы интеграция данных, измеренных отдельным датчиком, в целом на растение

отражены в ряде работ [Marshall 1958; Hatton, Catchpole, Vertessy, 1990; Shackel et al. 1992; Clearwater et al., 1999; Nadezhdina, Čermák, Ceulemans, 2002]. Общие рекомендации всех работ сводятся к тому, что необходимо тщательно подходить к размещению зондов в дереве, учитывать радиальный профиль и устанавливать зонды на правильно заданной высоте в зависимости от вида дерева, корректировать результатов в случае разрыва ксилемного потока в результате механических повреждений металлическими зондами, вставляемыми в ствол дерева.

Существует целый ряд методов для выбора конкретных деревьев при измерении сокодвигания. Все они так или иначе основаны на статистической обработке и включают в себя: выбор деревьев на основе квантилей из выборки по диаметру, на основе биометрических показателей (базальная площадь, обхват, объем древесины, индекс листовой поверхности и другие), различного рода классификации, данных дистанционного зондирования и даже гидрологических моделей [Čermák, Kučera, Nadezhdina, 2004].

Изменение скорости по радиальной направляющей вглубь от камбия (слоя образовательной ткани откуда ведут начала как внутренние, так и внешние слои дерева) отмечают многие исследователи [Edwards, Booker, 1984; Phillips, Oren, Zimmermann, 1996; Zang, Beadle, White, 1996; Nadezhdina, Čermák, Ceulemans, 2002]. Было обнаружено, что максимумы и минимумы в скорости или плотности ксилемного потока коррелируют с ранней (весенней) древесиной и поздней (осенней) древесиной, что привело к рекомендации, согласно которой размещение зондов в таких случаях должно осуществляться на случайно назначенных глубинах заболони [Dye, Olbrich, Poulter, 1991]. Полученный профиль потока может быть затем интегрирован по площади поперечного сечения заболони, чтобы рассчитать общий объемный поток в стволе [Hatton, Catchpole, Vertessy, 1990].

Другая проблема исследования, имеющая решающее значение для выявления роли растительности в наземных водных циклах, затрагивает вопросы оценок взаимосвязи транспирации и метеорологических факторов. После того как Дж. Монтейт [Monteith, 1965] впервые ввел понятие сопротивление листа (leaf resistance) в уравнение Пенмана для оценки эвапотранспирации, были проведены многочисленные исследования для большого числа видов растений и в различных пространственно-временных масштабах с целью количественной оценки испарения от различных факторов испарительной потребности/испаряемости (evaporative demand), состояния увлажнения почвенного покрова, особенностей физиологии растений [Jarvis, McNaughton, 1986]. Большинство таких исследований были сосредоточены в засушливых и полузасушливых регионах, где вода

лимитирована для роста растений. В регионах с избыточным увлажнением и невысоким потенциальным испарением, где рост растений регулируется преимущественно за счет энергетических ресурсов (солнечная радиация), поведение контролирующих внешних факторов эвапотранспирации могут существенно отличаться по сравнению с поведением в засушливом климате [Wang, Tetzlaff, Soulsby, 2019]. В суточном масштабе между транспирационным потоком и метеорологическими характеристиками наблюдаются линейные связи, в то время как в подсуточном масштабе (1-часовом, 10-минутном) такие связи могут нарушаться. Между характеристиками ксилемного потока и параметрами окружающей среды отмечаются гистерезисные взаимосвязи, отличающиеся по форме, направлению и площадью петли [O'Grady, Eamus, Hutley, 1999]. Было обнаружено, что гистерезис может быть обусловлен различными причинами: условиями увлажнения почвенного покрова [O'Grady, Eamus, Hutley, 1999; Tuzet, Perrier, Leuning, 2003]; реакцией устьичной регуляции на изменение упругости водяного пара; изменение гидравлической проводимости от почвы до листы [Zeppel et al., 2004]. Помимо внешних факторов, влияние на запаздывание пика расхода ксилемного потока также может оказывать внутренняя задержка воды (water storage). По данным [Phillips et al., 2003; Verbeeck et al., 2007] утром, когда начинается транспирация, происходит сработка запасов влаги, накопленных в верхней части ствола, а через некоторое время фиксируется поток у основания растений.

Другой важной стороной исследования является вопрос возможности масштабирования данных от ряда образцов деревьев до целого сообщества древостоев или даже более высоких уровней структурной организации, например, малого водосборного бассейна. Такая постановка вопроса имеет не только интерес общегеографического характера, но и имеет прямое отношение к области гидрологического моделирования, в которой параметризация блока испарения в составе большинства моделей вышла бы на более высокий, объективный уровень. Известны попытки решения этих вопросов с использованием фитоценологических и/или биометрических данных, полученных при инвентаризации леса как, например, в работе [Šermák, Kučera, 1990]. Их суть основана на взаимосвязи характеристик ксилемного потока с каким-либо биометрическим параметром (например, диаметр на уровне груди или базальная площадь, обхват дерева, базальная площадь заболони). В работе [Šermák, 1989] установлено, что для участка лиственных насаждений солярный эквивалент площади листовой поверхности (solar equivalent leaf area), определяемый как спроецированная площадь листа, взвешенная по интегралу времени интенсивности солнечного излучения в определенной точке кроны, отнесенная к полной площади кроны,

подверженной солнечному излучению, является одним из лучших параметров. В равной степени это относится и к такому простому параметру как масса листы, выраженной в граммах.

Вовлечение масштабированных данных при параметризации и тестировании гидрологических моделей видится целевой задачей исследования. Блоки эвапотранспирации/транспирации представлены во многих моделях разного уровня сложности. В отдельных работах [Meiresonne et al., 1999; Meiresonne et al., 2002; Chiesi et al., 2002; Oltchev et al., 2002a; Oltchev et al., 2002b] показано, что модели обычно адекватно описывают суточные, хуже – почасовые, объемы транспирации в смешанных лесах лишь при отсутствии ограничений на доступность почвенной влаги для растений. При дефиците почвенной влаги модели удовлетворительно описывают режимы транспирации отдельных видов деревьев, но не смешанных древостоев, что является перспективной задачей на будущее.

### **Краткая характеристика водосбора, измерительное оборудование и эксперимент**

В статье представлены первые результаты усилий коллектива сотрудников Тихоокеанского института географии ДВО РАН и Института водных проблем РАН по постановке в 2018-2019 гг. экспериментальных исследований ксилемного потока с использованием современных датчиков стволового сокодвигения и развитию методов оценки транспирации как отдельных деревьев, так и бассейновой транспирации на основе этих данных. Исследование проводится в зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов Центрального Сихотэ-Алиня на экспериментальных водосборах бассейна р. Правая Соколовка (Чугуевский район Приморского края), входящих в состав Верхнеуссурийского биогеоценотического стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН [Болдескул и др., 2014; Гарцман, Шамов, 2015]. Местом проведения высокочастотного мониторинга скорости движения влаги в древостое был выбран водосбор левого притока р. Правая Соколовка – ручей Березовый площадью 3,5 км<sup>2</sup>. Использовалась измерительная система EMS 81, производства Environmental Measuring Systems (Брно, Чехия), состоящая из комплекса датчиков и энергетического блока.

Измерения выполнялись на временной пробной площадке, расположенной в средней части склона (уклон 15-22°) западной и северо-западной экспозиции, на высоте около 650 м над уровнем моря, в позднесукцессионных сообществах кедрово-широколиственных лесов на



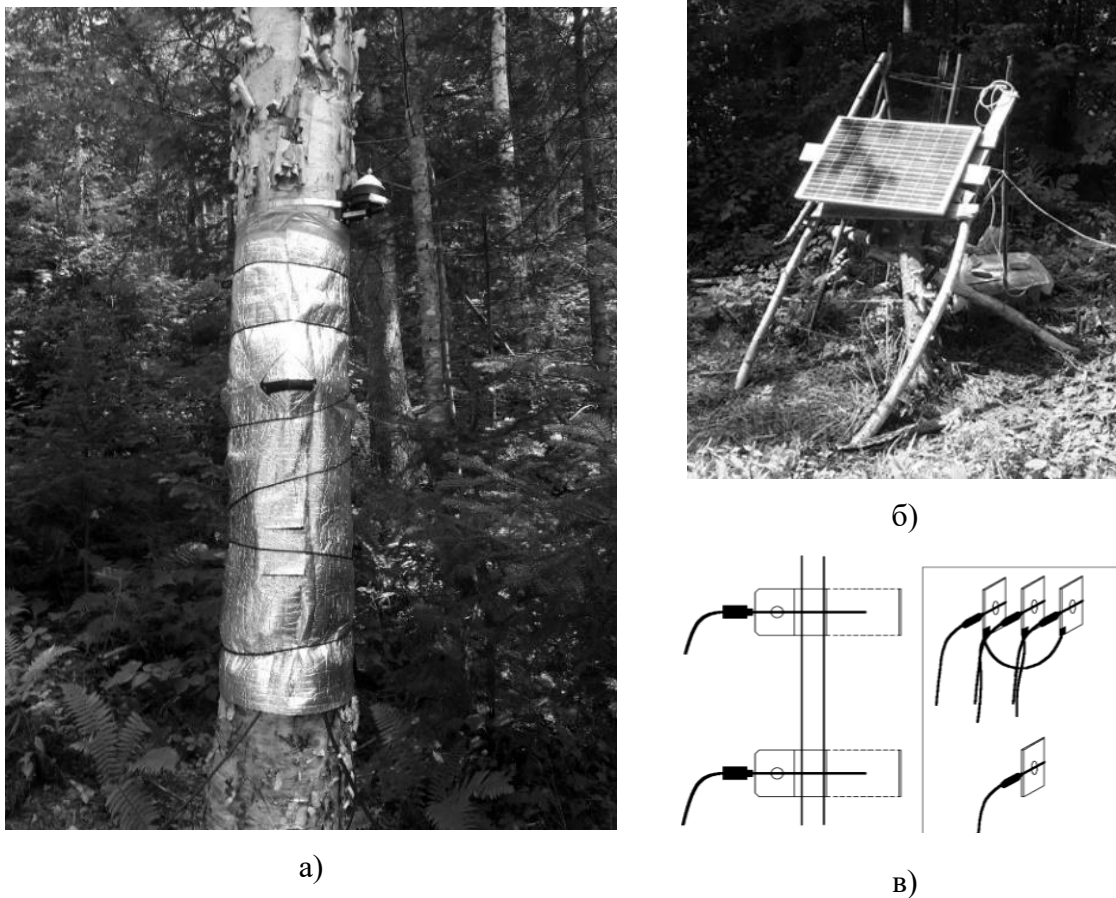
верхней границе распространения сосны корейской. Представленные в пределах изучаемого водосбора горно-лесные бурые почвы характеризуются высокой пористостью, каменистостью и выраженным промывным режимом. Они залегают на относительном водоупоре из трещиноватых скальных пород, имея мощность профиля от 0,5 м на водоразделах до максимум 3 м в пределах днищ долин [Жильцов, 2008]. Горизонт грунтовых вод, формирующийся на поверхности скального водоупора, в периоды умеренного увлажнения обнаруживается на глубине 70-80 см. В составе древостоя широко представлена береза манчжурская (*Betula mandshurica*), 5 экземпляров которой отобраны для установки измерительных систем (рисунок 1). Отобранные деревья входят в состав верхнего полога, имеют высоты в диапазоне 18-23 м и диаметр на уровне груди 14,6-25,5 см.

Применяемая измерительная система реализована с использованием энергобалансового метода (ТНВ – Tissue Heat Balance), усовершенствованного Я. Чермаком с коллегами [Čermák, Kučera, Nadezhdina, 2004; Tatarinov, Kučera, Cienciala, 2005] на основе ранее предложенного ими метода теплового баланса [Čermák, Deml, Penka, 1973; Kučera, Čermák, Penka, 1977]. Основной принцип измерения заключается в измерении температуры сокопроводящей ткани древесины (заболони) при ее внутреннем нагреве. Для этого используются три электрода из нержавеющей стали, проводящих к сокопроводящей части растения электрический ток. При этом пространство вокруг электродов нагревается, часть энергии нагрева рассеивается в окружающую среду теплопроводностью ткани, а остальная часть уносится потоком древесного сока.

Расчет скорости ксилемного потока основывается на количестве энергии, необходимого для поддержания заданной разности температур между нагретой и не нагретой частью древесины. Тепловой баланс участка дерева, где производится непосредственное измерение потока представляется в виде формулы [Čermák, Kučera, Nadezhdina, 2004]:

$$P = QdTc_w + dT\lambda, \quad (1)$$

где  $P$  – входной тепловой поток, Вт;  
 $Q$  – сокодвижение (расход), кг·с<sup>-1</sup>;  
 $dT$  – разница температур в точке измерения, К;  
 $c_w$  – удельная теплоемкость воды (Дж·кг<sup>-1</sup>·К<sup>-1</sup>);  
 $\lambda$  – коэффициент тепловых потерь Вт·К<sup>-1</sup>.



**Рисунок 1.** Общий вид измерительной системы. а) – внешний вид установленного датчика на отдельном дереве с защитой от атмосферных воздействий; б) питающая датчики солнечная панель; в) схема модуля датчика: электроды (пластины) и Cu-Co термопары («иглы»).

Источник: [Čermák, Kučera, Nadezhdina, 2004].

**Figure 1.** Overview of measuring system. а) layout of sensors on individual tree equipped with weather shields; б) solar energy-supply panel, в) principal sensors module scheme: electrodes (stainless steel plates) and thermocouples Cu-Co (T-type) from [Čermák, Kučera, Nadezhdina, 2004]

Большая часть воды в стволе дерева движется вверх, однако около 10-20% тепла теряется за счет нагревания ствольных тканей, окружающих точку измерения. Несмотря на то, что эти потери ( $\lambda$ ) частично устраняются за счет технических приспособлений (изоляция и экранирование от прямого солнечного нагревания), их нельзя исключить полностью. Величина таких потерь хорошо видна при анализе уже измеренного сокодвигения: ранним утром (без поступления солнечной энергии) регистратор обычно фиксирует положительные значения движения влаги ( $Q_{w.rec}$ ), которые исходя из физиологии растений являются

фиктивными ( $Q_{w.fic}$ ). При расчете фактического расхода сока ( $Q_w$ ) будем вычитать  $Q_{w.fic}$  оцениваемый периодически, когда фактический расход приближается к нулю, например, ранним утром после продолжительного дождя из записанных данных о расходе ( $Q_{w.rec}$ ):

$$Q_w = Q_{w.rec} - Q_{w.fic} \quad (2)$$

Вычитание  $Q_{w.fic}$  проводится в полуавтоматическом режиме в программном обеспечении, поставляемом вместе с оборудованием EMS.

Преимущества используемой системы состоят: в возможности прямого нагрева большого объема ксилемы, что положительно влияет на точность измерения; в модульной конструкции (в систему можно включить различные дополнительные датчики, такие как дендрометры, измерители метеорологических условий, почвенные термометры и тому подобные); в отсутствии необоснованных эмпирических параметров [Tatarinov, Kušera, Sienciala, 2005]; в отсутствии необходимости калибровки прибора; в возможности долговременной записи исследуемых характеристик. Метод устойчив, апробирован на множестве видов деревьев и дает надежные данные, показывает хорошую сходимость с результатами эталонных измерений [Lundblad, Lagergren, Lindroth, 2001]. Опыт применения в нашей стране также весьма успешен [Oltchev et al., 2002a; Бенькова и др., 2019; Urban et al., 2019].

Недостатками используемой системы EMS можно считать: относительно высокое потребление электроэнергии; диаметр измеряемых деревьев должен быть более 12 см; все оборудование, входящее в систему, достаточно сложное и требует основательной подготовки для полноценного использования.

Фактически измерительная система одной из последних версий (EMS 81) состоит из нескольких элементов: электронный блок MicroSet 8X, контролирующей работу системы, хранящий записываемые данные и поддерживающий разницу температур между термопарами; сенсоры SF 81 в виде игл, предназначенные для непрерывного измерения температуры (термопары); набор электродов, проводящих ток к заданным точкам водопроницающей ткани дерева; защитные приспособления; кабели и тому подобное.

Используемое нами измерительное оборудование EMS-81 включает параллельные измерения обхвата дерева (длины окружности), что предполагает исследование функциональной связи между объемом потока сокодвижения и обхватом, пересчитываемым в диаметр. Очевидно, что предполагаемая зависимость аналогична главенствующей в речной гидрометрии зависимости «расход-уровень»  $Q=f(H)$ . Обнаружение подобной зависимости

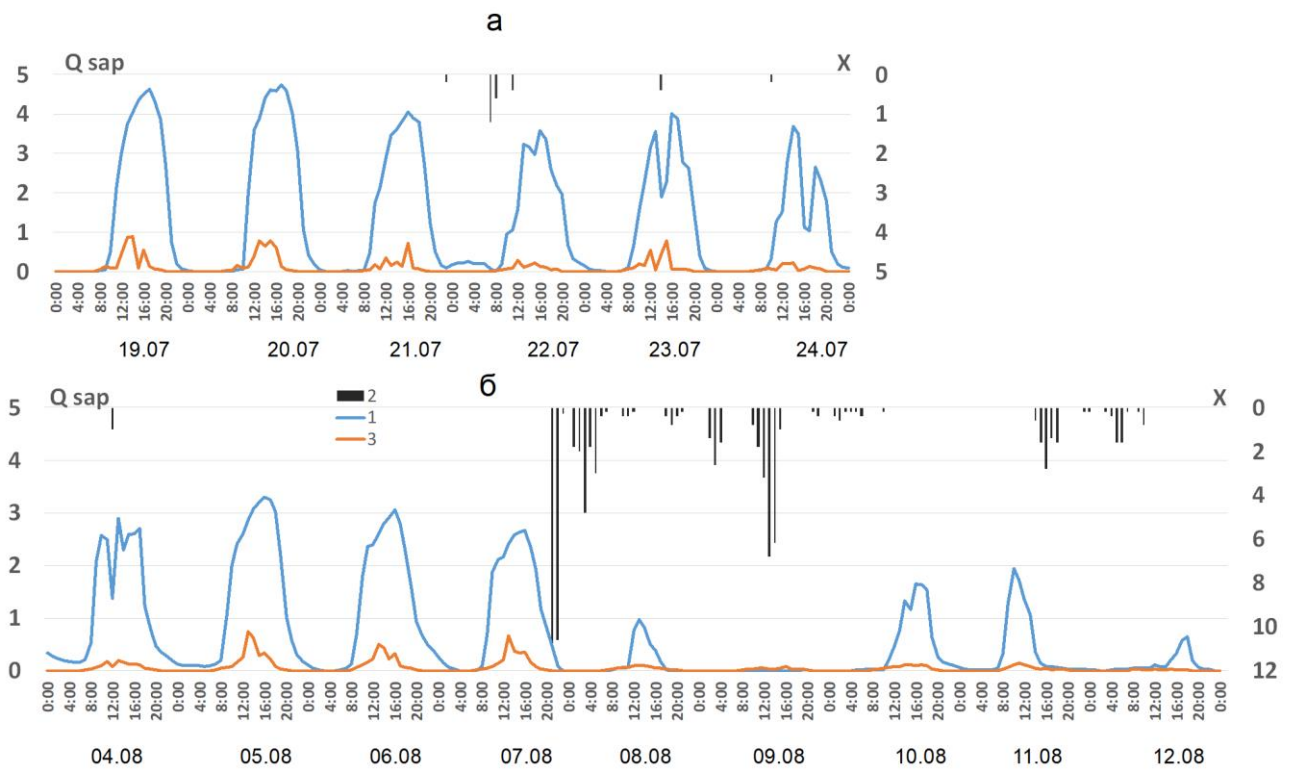
позволило бы в дальнейшем для получения информации о транспирации измерять только обхват, что примерно соответствует гидрологической зависимости уровень-расход  $Q=f(H)$ . Указанная связь подтверждена современными исследованиями, в том числе с помощью МРТ-сканирования древесины [De Schepper et al., 2012].

Измерительный эксперимент включал следующие виды работ: установка и контроль автоматической измерительной системы измерения транспирации деревьев методами регистрации стволового сокодвигения; регистрация стандартных метеорологических переменных: количества осадков, температуры воздуха, влажности воздуха, солнечной радиации, скорости ветра; измерений влажности и температуры почвы, осадков под пологом леса; организация временного водомерного поста с автоматической регистрацией уровней и измерения расхода воды на тестовом водосборе.

## Результаты

Анализ результатов сезонных регулярных наблюдений 2019 года и пробных эпизодических измерений, выполненных в 2018 году, позволяют сделать лишь самые предварительные выводы. Первым шагом обработки 10-минутных записей расходов ксилемного потока была процедура устранения фиктивного потока в ночное время и последующим их переводом в часовой интервал, в результате чего были получены фактические серии измерений объемом порядка 15000 записей для 5 стволов березы, отличающихся обхватом (от 476 до 829 мм), в период с 16 июня по 2 октября 2019 г. (рисунок 2).

Очевидной проблемой функционирования системы являлись пропуски данных в отдельные периоды времени, что не всегда объяснялось отсутствием подачи энергопитания в систему. Например, у датчика №1 систематически отсутствует запись в дневные часы и полное отсутствие записей со второй половины сентября, а у датчика 5 отсутствует запись в конце июля. В отдельные моменты времени фиксируются единичные пропуски регистрации. При первичном визуальном анализе и при статистической обработке серий измерений можно отметить испорченные участки записей. Так, например, в июне у датчика №1 в дневные часы в период активной транспирации отмечаются нулевые значения в отличие от других датчиков. Очевидно, что наиболее вероятные причины сбоя записей, как указывалось выше, заключаются в сложности оборудования, замыкании контактов, падении напряжения в системе, но возможны и другие причины, которые еще требуется выяснить.

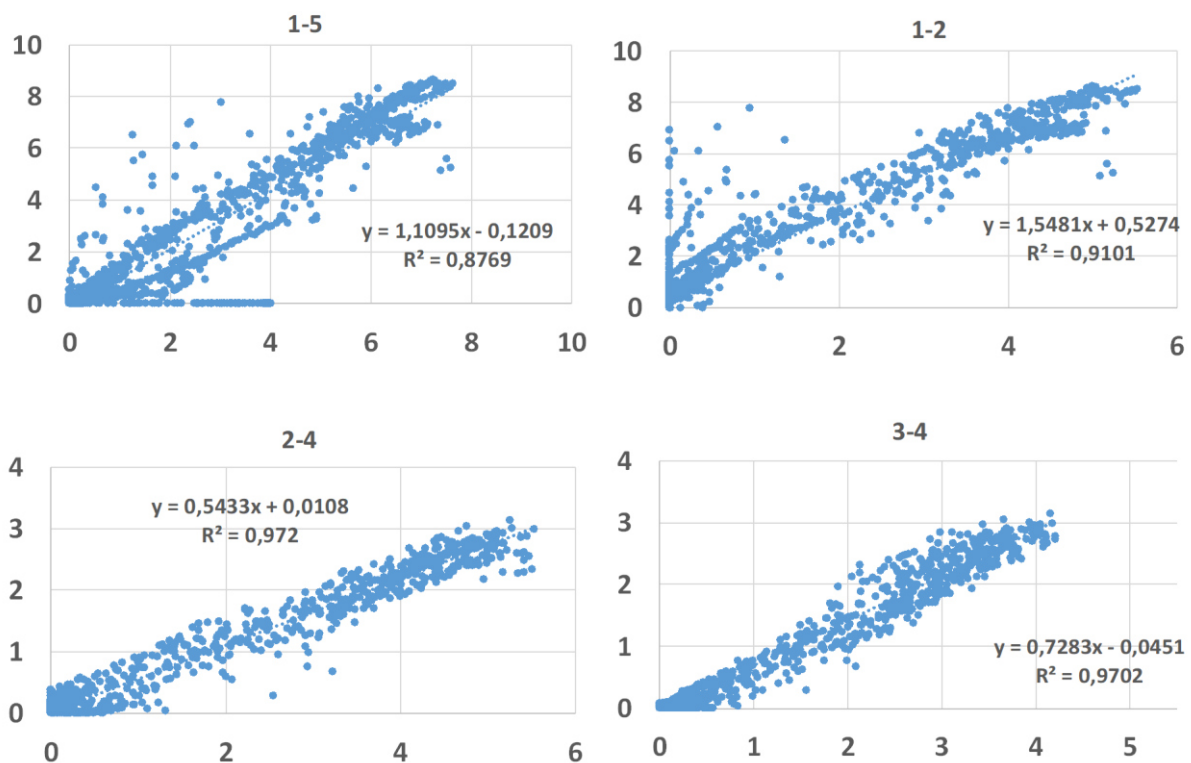


**Рисунок 2.** Суточный ход ксилемного потока с 1-часовым шагом для экземпляра березы маньчжурской обхватом ствола 501 мм (датчик №3): (а) – в июле (относительно сухой период); (б) – в августе (период интенсивной увлажненности бассейна).

1 – расход ксилемного потока ( $Q_{sap}$ , кг/ч), 2 – осадки ( $X$ , мм),  
3 – солнечная радиация ( $R$ , Вт/м<sup>2</sup>)

**Figure 2.** 1-hour time step daily variations of sap flow for Manchurian birch, trunk circumference is 501 mm (sensor №3): (a) – June (relatively dry period), (б) – August (heavy rainfalls period)  
1 – Sap flow ( $Q_{sap}$ , kg/h), 2 – precipitation ( $X$ , mm), 3 – solar radiation ( $R$ , W/m<sup>2</sup>)

Для восстановления таких пропусков была предпринята попытка проанализировать графики связи одновременных записей соседних деревьев и в случае их достаточно тесной связи оценить их. На рисунке 3 представлены примеры таких зависимостей между измерениями отдельных датчиков, которые строились ежемесячно. Тесный характер таких связей (корреляция на уровне 0,9) позволяет достаточно надежно восстанавливать пропущенные значения.



**Рисунок 3.** Графики связи стволового сокодвижения (кг/ч) между измерениями различными датчиками

**Figure 3.** The relationships of stem sap flow (kg/h) between measurements of various sensors

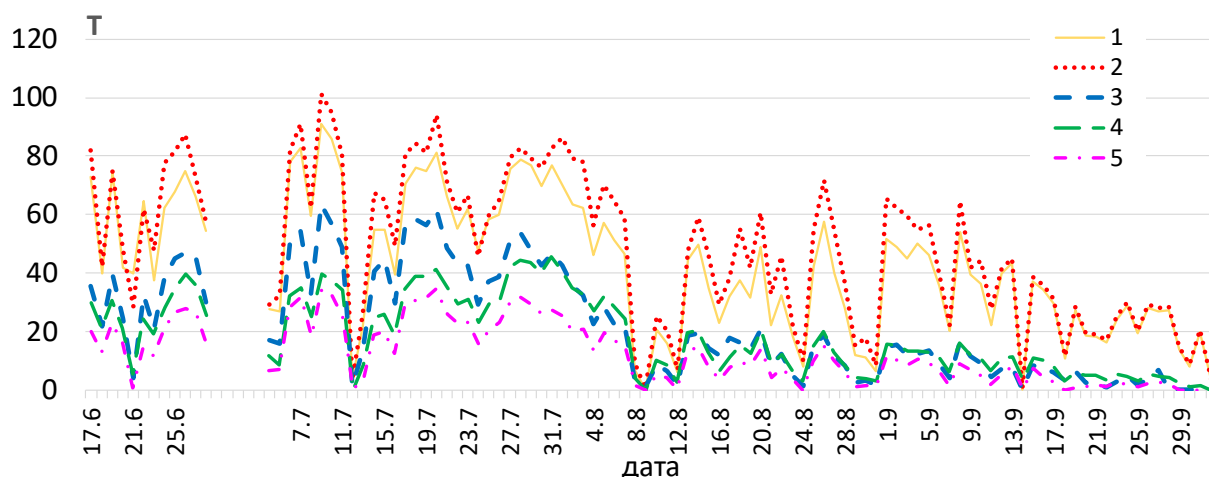
Анализ внутрисуточной динамики показывает, что в ночные часы транспирация затухает и фиксируемые значения примерно с 1 часа ночи равны нулю либо близки к нулю. Однако в отдельные дни отмечаются повышенные величины, которые могут достигать значимых величин ночью до 0,30 л/ч. С позиции физиологии растений такое событие маловероятно, тем не менее обзор публикаций по этой проблеме и работы [Forster, 2014] показывает, что ночной поток фиксируется всеми современными датчиками сокодвижения в независимости от заложенной принципиальной схемы устройства. Тем не менее, для датчиков, в основе которых лежит метод теплового баланса, величины потока в ночное время минимальны. На рисунке 2б приведен характерный пример, когда ксилемный поток (4-5 августа) в ночные часы был выражен и в 3 часа ночи составлял от 0,3 до 0,1 л/ч соответственно.

Максимумы транспирации во внутрисуточном ходе по сглаженным часовым данным наблюдаются в интервале от 13 до 16-17 часов дня. Как правило, пики имеют одномодальный характер, однако в отдельные дни внутрисуточный ход приобретает сложный характер с

двумодальными пиками или имеет гребенчатый вид. Нарушение монотонности хода обуславливается как внешними факторами (изменением температуры, солнечной радиации, ветрового режима, влажности воздуха, температура и влажность почвы и другими), так и происходящими физиологическими процессами в растении (устычная регуляция, видовая специфика, поглощение воды корнями). На рисунке 2 приведены примеры смены внутрисуточного хода структур ксилемного потока, выраженного в единицах расхода, при изменении погодных условий. В целом, при выпадении небольших и непродолжительных осадков происходит снижение интенсивности сокодвижения и ход сокодвижения приобретает пилообразный характер (рисунок 2а). При более интенсивных и продолжительных, сопровождающихся снижением солнечной радиации до близких к нулевым отметкам, транспирация прекращается.

Для гидрологического моделирования количественные оценки бассейновой транспирации суточного и часового разрешения представляют наибольший интерес, что открывает перспективы параметризации имитационных моделей на принципиально новой основе. Полученные результаты измерений пока позволяют оценить величины потока влаги транспируемой отдельным деревом (таблица 1, рисунок 4).

Из рисунка 4 и таблицы 1 видно, что суточные максимумы испаряющей влаги приходится на июль достигая 100 л/сутки. В данном случае больший размер дерева однозначно связан с относительно большими объемами транспирации, что связано с большей площадью сокопроводящей ткани (ксилемы). Такое положение не всегда должно соблюдаться, поскольку, проходя определенный возрастной порог, дерево начинает потреблять все меньше воды, несмотря на существенные размеры. Таким образом, выбранные деревья достаточно молоды и при масштабировании на площадь этот момент должен быть учтен, поскольку прямое применение данных в данном случае приведет к завышенным значениям. Отмечается тенденция снижения транспирационного потока в сезонном разрезе, что связано с общим постепенным падением дневных температур воздуха.



**Рисунок 4.** Посуточная транспирация (Т, л) в эквиваленте ксилемного потока для деревьев различного обхвата G (мм): 1 – 829, 2 – 825, 3 – 667, 4 – 502, 5 – 477

**Figure 4.** Daily transpiration (liters) in sap flow equivalent for different circumference trees G (mm): 1 – 829, 2 – 825, 3 – 667, 4 – 502, 5 – 477

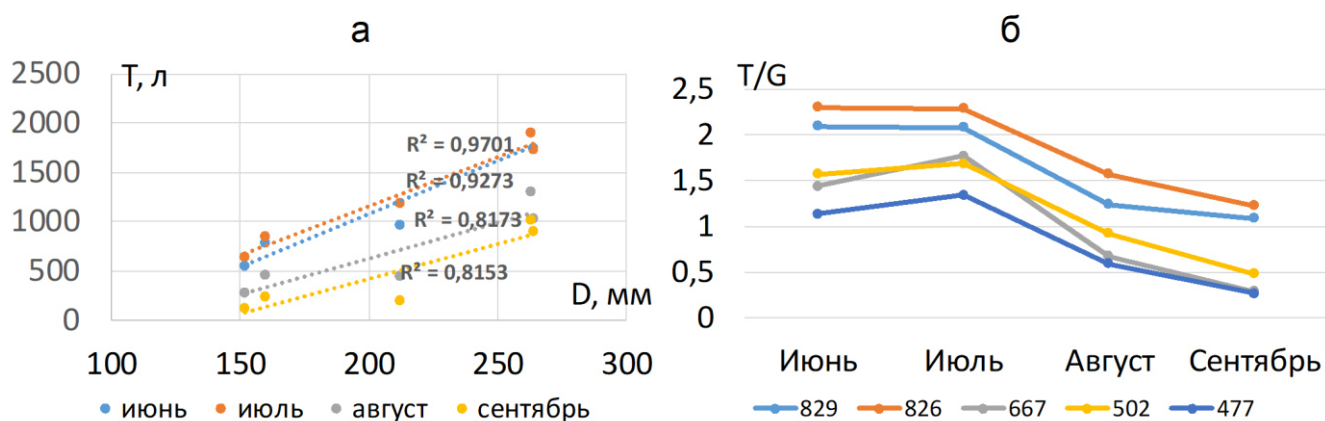
**Таблица 1.** Оценки транспирации (в л) экземпляров березы манчжурской различного обхвата, рассчитанные по записям ксилемного потока (мин – минимальное суточное значение, макс – максимальное суточное значение, сумма – объем транспирирующей влаги за период)

**Table 1.** Transpiration assessments (liters) for Manchurian birch based on sap flow records (мин – minimal daily value, макс – maximal daily value, сумма – transpiration volume of chosen periods)

Обхват дерева, мм	№ датчика	Июнь, 17-28		Июль, 4-30		Август, 1-31		Сентябрь, 1-31	
		<u>мин</u> макс	сумма	<u>мин</u> макс	сумма	<u>мин</u> макс	сумма	<u>мин</u> макс	сумма
829	5	<u>37,4</u> 74,9	696	<u>3,80</u> 90,8	1729	<u>0,30</u> 70,2	1026	<u>0,03</u> 54,1	901
825	1	<u>28,2</u> 87,6	762	<u>3,26</u> 101	1893	<u>0,47</u> 86,5	1301	<u>0,61</u> 65,4	1011
667	2	<u>4,02</u> 47,1	385	<u>1,14</u> 63,3	1182	<u>0,85</u> 42,7	448	<u>0,00</u> 16,5	194
502	3	<u>5,24</u> 39,5	315	<u>0,09</u> 45,5	848	<u>0,02</u> 40,8	462	<u>1,05</u> 16,1	241
477	4	<u>0,77</u> 27,9	217	<u>0,14</u> 34,6	640	<u>0,00</u> 25,4	281	<u>0,00</u> 11,8	126



На рисунке 5а приведены зависимости изменения объема транспирации от диаметра дерева для каждого месяца с июня по сентябрь. Зависимости имеют в целом линейный характер при значениях коэффициента детерминации  $R^2 > 0,8$  во всех случаях, что дает возможность оценивать транспирацию деревьев, не охваченных измерениями. На рисунке 5б представлено сезонное изменение отношения объема месячной транспирации к обхвату дерева (T/G), характеризующее удельную интенсивность транспирации и имеющее размерность л/мм. Этот график наглядно демонстрирует различия условий первой половины теплого периода, когда интенсивная транспирация связана с высокой активностью вегетации, и второй его половины, когда затухание вегетационных процессов приводит к спаду интенсивности транспирации.



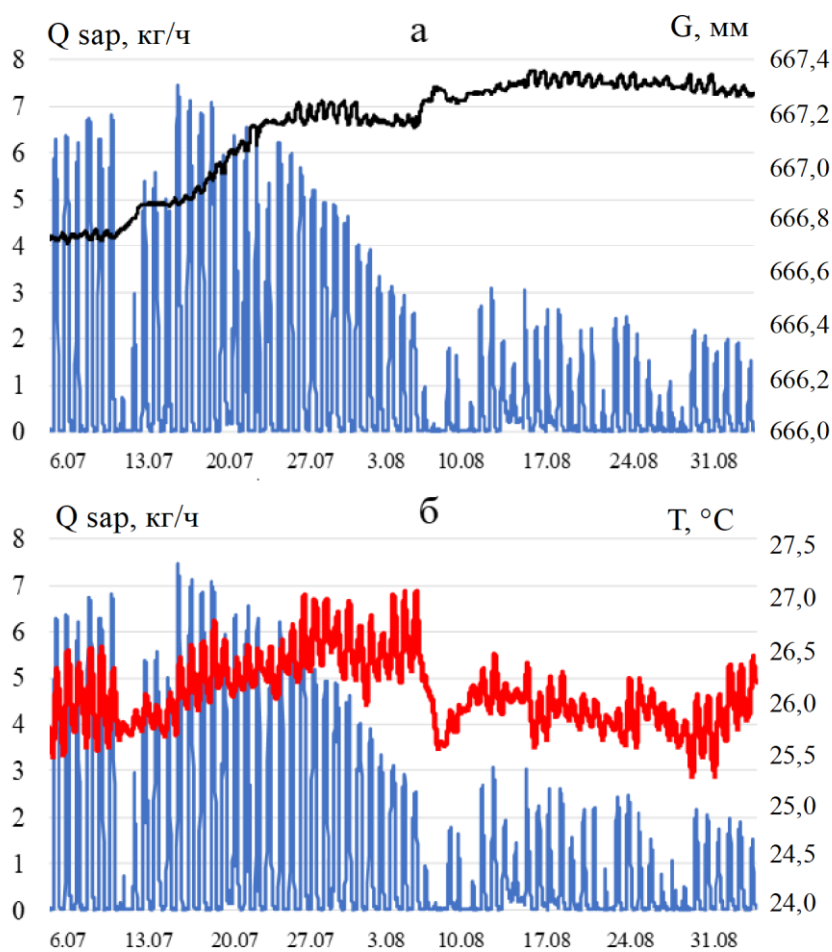
**Рисунок 5.** Объем транспирации в зависимости от диаметра дерева – (а); сезонная динамика отношения объема транспирации к обхвату дерева – (б)

**Figure 5.** The volume of transpiration depending on the diameter of the tree – (a); seasonal dynamics of the ratio of transpiration volume to trunk circumference – (b)

Интересной представляется зависимость между изменением объемов потока от различных фиксируемых характеристик (рисунок 6). Для рассматриваемого периода сокодвижение изменяется от примерно  $7 \text{ кг ч}^{-1}$  в дневное время до практически нулевых значений в ночное, температура внутри дерева (датчик №2) варьируется от  $25,2$  до  $27,1^\circ\text{C}$ , обхват от  $666,8$  до  $667,4$  мм.

При достаточно однородных метеорологических условиях (первые шесть суток в примере на рисунке 6) характер суточных колебаний схож для всех характеристик, визуальный анализ подтверждает наличие выраженной связи между ними. Минимумы значений сокодвижения принципиально совпадают с максимумами в величинах обхвата (диаметра) ствола, напротив максимумы сокодвижения связаны с максимальными значениями

внутренней температуры дерева. В таком режиме нахождение статистической связи между транспирацией и обхватом в пределах суток не вызывает проблем и осложняется только наличием небольшого временного сдвига в реакции дерева на внешнее метеорологическое воздействие. Например, для экземпляра березы с датчиком №2 коэффициент детерминации при строгом соответствии временного шага (с 00:00 по 24:00 7 июля 2019 года) для сокодвигания и обхвата составляет 0,57, а при сдвиге обхвата на 2 часа позже уже 0,88. Сопоставимые результаты получены и для остальных объектов исследования.

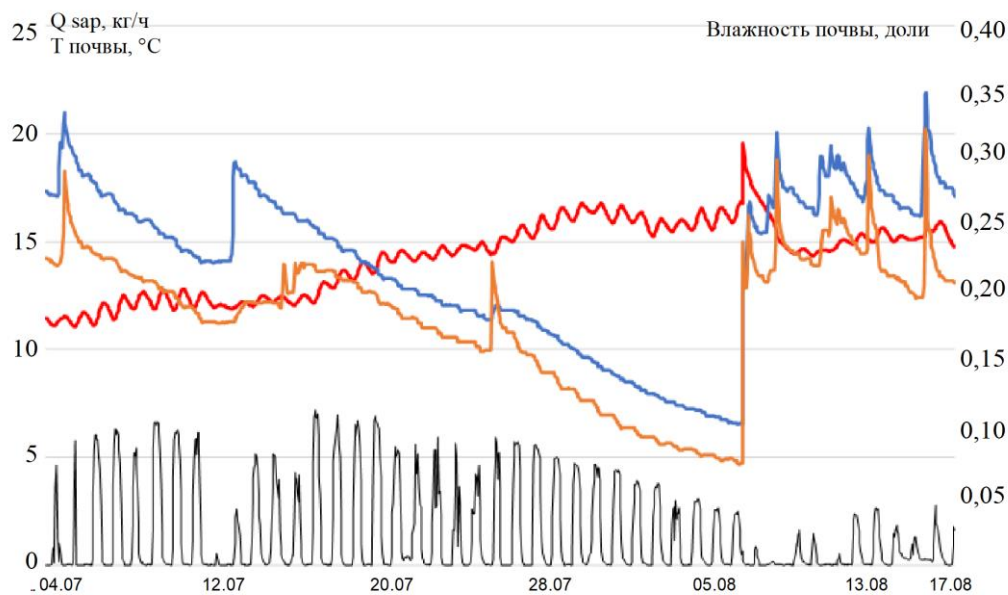


**Рисунок 6.** Примеры совместной динамики сокодвигания (синий цвет) и: а – обхвата ствола дерева (черный цвет), б – внутренней температуры дерева в ненагреваемой области (красный цвет) для Березы маньчжурской (датчик № 2) в период с 6.07.19 по 6.09.19

**Figure 6.** Examples of combined dynamics example of sap flow (blue line) and: а – trunk circumference (black line), б – inner tree temperature in non-heated area (red line) of Manchurian birch (sensor № 2) for the period 6.07.19 по 6.09.19.

Тем не менее нахождение подобной связи для всего сезона осложняется неравномерностью метеорологических условий, на которые живой объект в виде дерева реагирует по-разному. 11-12 августа прошли дожди, условий для интенсивной транспирации не было, что наглядно демонстрируется на графиках (рисунок 6). После этих событий температура воздуха заметно снизилась (суточные максимумы снизились с 32 до почти 22,5°C) и более не вернулись на тот же уровень, что вызвало визуально определяемый нисходящий тренд к концу теплого периода. Напротив, обхват древесного ствола рос, что может быть связано как с повышенной влажностью периода, а соответственно и наружных слоев древесины, что влияет на измерения, физиологическими особенностями дерева, а также возможными ошибками измерений, что требует дальнейших более детальных исследований в этом направлении.

Взаимная динамика измеренных в непосредственной близости от деревьев почвенных характеристик и сокодвижения (рисунок 7) показывает их достаточно тесную связь. Данные с 1-часовым разрешением в целом повторяют ход друг друга.



**Рисунок 7.** Динамика измеренных почвенных характеристик и сокодвижения, часовой шаг, береза маньчжурская (датчик №2). Черная линия – сокодвижение; красная линия – температура почвы на глубине 15 см; голубая и оранжевая линии – влажность на глубине 10 и 20 см соответственно.

**Figure 7.** Dynamics of the measured soil properties and sap flow, 1-hour time step, Manchurian birch (sensor №2). Black line – sap flow, red line – soil temperature at 15 cm depth, blue and orange line – soil humidity at 10 and 20 cm depth respectively.

Только на 10-минутном шаге видно небольшое запаздывание температурных характеристик как отклика на внешнее метеорологическое воздействие. Практическая синхронность объясняется небольшим заглублением почвенных датчиков, поскольку высокая скелетность почвы и каменистость даже на глубине 10-20 см не позволяют безопасно установить соответствующие сенсоры.

### **Заключение**

Предлагаемый подход, основой которого являются прямые измерения ксилемного потока в стволах древостоев в составе комплексного гидрометеорологического и лесного (бонитетного) мониторинга в пределах экспериментальных речных бассейнов, открывает возможности объективного оценивания вклада эвапотранспирационной составляющей водного баланса в пределах этих бассейнов, включения этих данных и оценок в водобалансовые расчеты и параметризацию гидрологических моделей, что в перспективе позволит выйти на новый уровень описания процессов влагооборота.

На начальном уровне исследования была выполнена систематизация опыта уже имеющегося задела научных групп, занимающихся разработкой измерительных систем и всесторонним анализом получаемой информации, а также освоена приборная база и методическая основа по выполнению натурных измерений стволового сокодвижения. Измерительная системы EMS-81 была введена в состав воднобалансовых измерений в 2019 г. на экспериментальном бассейне р. Правая Соколовка на базе Верхнеуссурйского биогеоценологического стационара ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, и в статье представлены начальные результаты анализа расходов ксилемного потока пяти деревьев вида Березы манчжурской в пределах водосбора руч. Березовый.

Отлажены процедуры обработки серий измерений – восстановление пропущенных значений, срезки фиктивных расходов в ночное время. В результате получены серии наблюдений в трех форматах: 10-минутного и 1-часового разрешения, суточной суммарной транспирации в период с июня по сентябрь с учетом срезки фиктивных расходов потока для каждого дерева, что позволяет оценивать характер их динамики в различных временных масштабах. Выполнены оценки потоков транспирации для каждого дерева и выявлены зависимости, показывающие изменения транспирационных потоков в различных временных масштабах и обусловленности от ведущих факторов. В перспективе ожидается продолжение накопления фактического материала, поиск оптимальных методов масштабирования

полученных данных на территорию малого речного бассейна и вовлечение полученных бассейновых оценок в параметризацию гидрологических моделей.

### Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, грант № 19-05-00326.

### Acknowledgments

This study was supported the Russian Foundation for Basic Research, project no. 19-05-00326.

### Литература

### References

- Бенькова А.В., Рубцов А.В., Бенькова В.Е., Шашкин А.В.* Сезонная динамика сокодвижения у деревьев *Larix sibirica* в Красноярской лесостепи // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2019. Том 12. № 1. С. 32-47. DOI: [10.17516/1997-1389-0071](https://doi.org/10.17516/1997-1389-0071)
- Болдескул А.Г., Шамов В.В., Гарцман Б.И., Кожевникова Н.К.* Ионный состав генетических типов вод малого речного бассейна: стационарные исследования в Центральном Сихотэ-Алине // Тихоокеанская геология. 2014. Т. 33. № 2. С. 90-101.
- Гарцман Б.И., Шамов В.В.* Натурные исследования стокоформирования в Дальневосточном регионе на основе современных средств наблюдений // Водные ресурсы. 2015. Т. 42. № 6. С. 589-599. DOI: [10.7868/S0321059615060048](https://doi.org/10.7868/S0321059615060048)
- Benkova A.V., Rubtsov A.V., Benkova V.E., Shashkin A.V.* Sezonnaya dinamika sokodvizheniya u derev'ev *Larix sibirica* v Krasnoyarskoi lesostepi [Seasonal sap flow dynamics in *Larix sibirica* trees growing in the Krasnoyarsk forest-steppe]. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo unviversiteta. Biologiya. [Journal of Siberian Federal University. Biology]*, 2019, vol. 12, iss. 1, pp. 32-47. (In Russian; abstract in English). DOI: [10.17516/1997-1389-0071](https://doi.org/10.17516/1997-1389-0071).
- Boldeskul A.G., Shamov V.V., Gartsman B.I., Kozhevnikova N.K.* Ionnyi sostav geneticheskikh tipov vod malogo rechnogo basseina: statsionarnye issledovaniya v Tsentral'nom Sikhote-Aline [Main ions in water of different genetic types in a small river basin: case experimental studies in Central Sikhote-Alin]. *Tikhookeanskaya geologiya [Tikhookeanskaya geologiya]*, 2014, vol. 33, no. 2, pp. 90-101. (In Russian; abstract in English).

- Жильцов А.С. Гидрологическая роль горных хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья. Владивосток: Дальнаука, 2008. 331 с.
- Клиге Р.К., Данилов И.Д., Конищев В.Н. История гидросферы. М.: Научный мир, 1998. 368 с.
- Тихова Г.П., Павлов А.Г., Придача В.Б., Сафонова Т.А. Новый гибридный метод для измерения транспирационных потоков влаги у деревьев // Сибирский лесной журнал. 2017. № 4. С. 78-90. DOI: [10.15372/SJFS20170407](https://doi.org/10.15372/SJFS20170407)
- Čermák J. Solar equivalent leaf area: an efficient biometric parameter of individual leaves, trees and stands // *Tree Physiology*. 1989. Vol. 5. No. 3. P. 269-289. DOI: [10.1093/treephys/5.3.269](https://doi.org/10.1093/treephys/5.3.269)
- Čermák J., Deml M., Penka M. A new method of sap flow rate determination in trees // *Biologia Plantarum (Praha)*. 1973. Vol. 15. No. 3. P. 171-178.
- Čermák J., Kučera J. Scaling up transpiration data between trees, stands and watersheds // *Silva Carelica*, 1990. Vol. 15. P. 101-120
- Čermák J., Kučera J., Nadezhdina N. Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands // *Trees*. 2004. Vol. 18. No. 5. P. 529-546. DOI [10.1007/s00468-004-0339-6](https://doi.org/10.1007/s00468-004-0339-6)
- Čermák J. Solar equivalent leaf area as the efficient biometric parameter of individual leaves, trees and stands. *Tree Physiology*, 1989, vol. 5, no. 3. P. 269-289. DOI: [10.1093/treephys/5.3.269](https://doi.org/10.1093/treephys/5.3.269)
- Čermák J., Deml M., Penka M. A new method of sap flow rate determination in trees. *Biologia Plantarum (Praha)*, 1973, vol. 15, no. 3, pp. 171-178.
- Čermák J., Kučera J. Scaling up transpiration data between trees, stands and watersheds. *Silva Carelica*, 1990, vol. 15, pp. 101-120.
- Čermák J., Kučera J., Nadezhdina N. Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. *Trees*, 2004, vol. 18, no. 5, pp. 529-546. DOI: [10.1007/s00468-004-0339-6](https://doi.org/10.1007/s00468-004-0339-6)
- Chiesi M., Maselli F., Bindi M., Fibbi L., Bonora L., Raschi A., Tognetti R., Čermák J., Nadezhdina N. Calibration and application of FOREST-BCG in a Mediterranean area by the use of conventional and remote sensing data. *Ecological Modelling*, 2002, vol. 154, iss. 3, pp. 251-262. DOI: [10.1016/S0304-3800\(02\)00057-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00057-1)
- Clearwater M.J., Meinzer F.C., Andrade J.L., Goldstein G., Holbrook N.M. Potential errors in measurement of nonuniform sap flow using heat dissipation probes. *Tree Physiology*, 1999, vol. 19, iss. 10, pp. 681-687. DOI: [10.1093/treephys/19.10.681](https://doi.org/10.1093/treephys/19.10.681)

- Chiesi M., Maselli F., Bindi M., Fibbi L., Bonora L., Raschi A., Tognetti R., Čermák J., Nadezhdina N. Calibration and application of FOREST-BCG in a Mediterranean area by the use of conventional and remote sensing data // Ecological Modelling. 2002. Vol. 154. Iss. 3. P. 251-262. DOI: [10.1016/S0304-3800\(02\)00057-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00057-1)
- Clearwater M.J., Meinzer F.C., Andrade J.L., Goldstein G., Holbrook N.M. Potential errors in measurement of nonuniform sap flow using heat dissipation probes // Tree Physiology. 1999. Vol. 19. Iss. 10. P. 681-687. DOI: [10.1093/treephys/19.10.681](https://doi.org/10.1093/treephys/19.10.681)
- De Schepper V., van Dusschoten D., Copini P., Jahnke S., Steppe K. MRI links stem water content to stem diameter variations in transpiring trees // Journal of Experimental Botany. 2012. Vol. 63. Iss. 7. P. 2645-2653. DOI: [10.1093/jxb/err445](https://doi.org/10.1093/jxb/err445)
- Dye P.J., Olbrich B.W., Poulter A.G. The influence of growth rings in *Pinus patula* on heat pulse velocity and sap flow measurement // Journal of Experimental Botany. 1991. Vol. 42. Iss. 7. P. 867-870. DOI: [10.1093/jxb/42.7.867](https://doi.org/10.1093/jxb/42.7.867)
- Edwards W.R.N., Booker R.E. Radial variation in the axial conductivity of *Populus* and its significance in heat pulse velocity measurement // Journal of Experimental Botany, 1984, vol. 35, iss. 4, pp. 551-561. DOI: [10.1093/jxb/35.4.551](https://doi.org/10.1093/jxb/35.4.551)
- Forster M.A. How significant is nocturnal sap flow? *Tree Physiology*, 2014, vol. 34, iss. 7, pp. 757-765. DOI: [10.1093/treephys/tpu051](https://doi.org/10.1093/treephys/tpu051)
- Gartsman B.I., Shamov V.V. Field studies of runoff formation in the far east region based on modern observational instruments. *Water Resources*, 2015, vol. 42, no. 6, pp. 766-775. DOI: [10.1134/S0097807815060044](https://doi.org/10.1134/S0097807815060044) (In Russ. ed.:
- Gartsman B.I., Shamov V.V. Naturnye issledovaniya stokoformirovaniya v Dal'nevostochnom regione na osnove sovremennykh sredstv nablyudeniya. *Vodnye resursy*, 2015, vol. 42, no. 6, pp. 589-599. DOI: [10.7868/S0321059615060048](https://doi.org/10.7868/S0321059615060048))

- Vol. 35. Iss. 4. P. 551-561. DOI: [10.1093/jxb/35.4.551](https://doi.org/10.1093/jxb/35.4.551)
- Forster M.A. How significant is nocturnal sap flow? // *Tree Physiology*. 2014. Vol. 34. Iss. 7. P. 757-765. DOI: [10.1093/treephys/tpu051](https://doi.org/10.1093/treephys/tpu051)
- Granier A. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres // *Annales des sciences forestières*, INRA/EDP Sciences. 1985. 42 (2). P. 193-200.
- Hatton T.J., Catchpole E.A., Vertessy R.A. Integration of sapflow velocity to estimate plant water use // *Tree Physiology*. 1990. Vol. 6. Iss. 2. P. 201-209. DOI: [10.1093/treephys/6.2.201](https://doi.org/10.1093/treephys/6.2.201)
- Huber B. Beobachtung und Messung pflanzlicher Saftströme // *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*. 1932. Vol. 50. P. 89-109.
- Jarvis P.G., McNaughton K.G. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region // *Advances in Ecological Research*. 1986. Vol. 15. P. 1-49. DOI: [10.1016/S0065-2504\(08\)60119-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60119-1)
- Jasechko S., Sharp Z.D., Gibson J.J., Birks S.J., Yi Y., Fawcett P.J. Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. *Nature*, 2013, vol. 496, pp. 347-350. DOI: [10.1038/nature11983](https://doi.org/10.1038/nature11983)
- Kluge R.K., Danilov I.D., Konishchev V.N. *Istoriya gidrosfery [The history of hydrosphere]*. Moscow, Publ. Scientific world, 1998. 368 p. (In Russian; abstract in English).
- Kučera J., Čermák J., Penka M. Improved thermal method of continual recording the transpiration flow rate dynamics. *Biologia Plantarum (Praha)*, 1977, vol. 19, no. 6, pp. 413-420.
- Lundblad M., Lagergren F., Lindroth A. Evaluation of heat balance and heat dissipation methods



- transpiration flow rate dynamics // *Biologia Plantarum* (Praha). 1977. Vol. 19. No. 6. P. 413-420
- Lundblad M., Lagergren F., Lindroth A. Evaluation of heat balance and heat dissipation methods for sapflow measurements in pine and spruce // *Annals of Forest Science*. 2001. Vol. 58. No. 6. P. 625-638. DOI: [10.1051/forest:2001150](https://doi.org/10.1051/forest:2001150)
- Marshall D.C. Measurement of sap flow in conifers by heat transport // *Plant Physiology*. 1958. Vol. 33. Iss. 6. P. 385-396. DOI: [10.1104/pp.33.6.385](https://doi.org/10.1104/pp.33.6.385)
- Meiresonne L., Nadezhdina N., Čermák J., Slycken J. Van, Ceulemans R. Measured sap flow and simulated transpiration from a poplar stand in Flanders (Belgium) // *Agricultural and Forest Meteorology*. 1999. Vol. 96. Iss. 4. P. 165-179. DOI: [10.1016/S0168-1923\(99\)00066-0](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(99)00066-0)
- Meiresonne L., Sampson D.A., Kowalski A.S., Janssens I.A., Nadezhdina N., Čermák J., Slycken J. Van, Ceulemans R. Water flux estimates from a Belgian Scots pine stand: a comparison of different approaches // *Journal of Hydrology*. 2002. Vol. 270. Iss. 3-4. P. 230-252. DOI: [10.1016/S0022-1694\(02\)00284-6](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(02)00284-6)
- Miralles D.G., Jeu R.A.M. De, Gash J.H., Holmes T.R.H., Dolman A.J. Magnitude and variability of land evaporation and its components at the global scale. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2011, vol. 15, iss. 3, pp. 967-981. DOI: [10.5194/hess-15-967-2011](https://doi.org/10.5194/hess-15-967-2011)
- Monteith J.L. Evaporation and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 1965, vol. 19, pp. 205-234.
- Nadezhdina N., Čermák J., Ceulemans R. Radial patterns of sap flow in woody stems of dominant for sapflow measurements in pine and spruce. *Annals of Forest Science*, 2001, vol. 58, no. 6, pp. 625-638. DOI: [10.1051/forest:2001150](https://doi.org/10.1051/forest:2001150)
- Marshall D.C. Measurement of sap flow in conifers by heat transport. *Plant Physiology*, 1958, vol. 33, iss. 6, pp. 385-396. DOI: [10.1104/pp.33.6.385](https://doi.org/10.1104/pp.33.6.385)
- Meiresonne L., Nadezhdina N., Čermák J., Slycken J. Van, Ceulemans R. Measured sap flow and simulated transpiration from a poplar stand in Flanders (Belgium). *Agricultural and Forest Meteorology*. 1999. Vol. 96. Iss. 4. P. 165-179. DOI: [10.1016/S0168-1923\(99\)00066-0](https://doi.org/10.1016/S0168-1923(99)00066-0)
- Meiresonne L., Sampson D.A., Kowalski A.S., Janssens I.A., Nadezhdina N., Čermák J., Slycken J. Van, Ceulemans R. Water flux estimates from a Belgian Scots pine stand: a comparison of different approaches. *Journal of Hydrology*, 2002, vol. 270, iss. 3-4, pp. 230-252. DOI: [10.1016/S0022-1694\(02\)00284-6](https://doi.org/10.1016/S0022-1694(02)00284-6)
- Miralles D.G., Jeu R.A.M. De, Gash J.H., Holmes T.R.H., Dolman A.J. Magnitude and variability of land evaporation and its components at the global scale. *Hydrology and Earth System Sciences*, 2011, vol. 15, iss. 3, pp. 967-981. DOI: [10.5194/hess-15-967-2011](https://doi.org/10.5194/hess-15-967-2011)
- Monteith J.L. Evaporation and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 1965, vol. 19, pp. 205-234.
- Nadezhdina N., Čermák J., Ceulemans R. Radial patterns of sap flow in woody stems of dominant

- variability of land evaporation and its components at the global scale // *Hydrology and Earth System Sciences*. 2011. Vol. 15. Iss. 3. P. 967-981. DOI: [10.5194/hess-15-967-2011](https://doi.org/10.5194/hess-15-967-2011)
- Monteith J.L. Evaporation and environment // *Symposia of the Society for Experimental Biology*. 1965. Vol. 19. P. 205-234.
- Nadezhdina N., Čermák J., Ceulemans R. Radial patterns of sap flow in woody stems of dominant and understory species: scaling errors associated with positioning of sensors // *Tree Physiology*. 2002. Vol. 22. Iss. 13. P. 907-918. DOI: [10.1093/treephys/22.13.907](https://doi.org/10.1093/treephys/22.13.907)
- O'Grady A.P., Eamus D., Hutley L.B. Transpiration increases during the dry season: patterns of tree water use in eucalypt open-forests of northern Australia // *Tree Physiology*. 1999. Vol. 19. Iss. 9. P. 591-597. DOI: [10.1093/treephys/19.9.591](https://doi.org/10.1093/treephys/19.9.591)
- Oltchev A., Čermák J., Gurtz J., Tischenko A., Kiely G., Nadezhdina N., Zappa M., Lebedeva N., Vitvar T., Albertson J.D., Tatarinov F., Tischenko D., Nadezhdin V., Kozlov B., Ibrom A., Vygodskaya N., Gravenhorst G. The response of the water fluxes of the boreal forest region at the Volga's source area to climatic and land-use changes // *Physics and Chemistry of the Earth*, 2002a, vol. 27, iss. 9-10, pp. 675-690. DOI: [10.1016/S1474-7065\(02\)00052-9](https://doi.org/10.1016/S1474-7065(02)00052-9)
- Oltchev A., Čermák J., Nadezhdina N., Tatarinov F., Tischenko A., Ibrom A., Gravenhorst G. Transpiration of a mixed forest stand: field measurements and simulation using SVAT models. *Boreal Environment Research*, 2002b, vol. 7, no. 3, pp. 389-397.
- Phillips N., Oren R., Zimmermann R. Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring-porous tree species. *Plant, Cell and Environment*, 1996, vol. 19, iss. 8, pp. 983-990. DOI: [10.1111/j.1365-3040.1996.tb00463.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00463.x)

- Oltchev A., Čermák J., Nadezhdina N., Tatarinov F., Tischenko A., Ibrom A., Gravenhorst G. Transpiration of a mixed forest stand: field measurements and simulation using SVAT models // *Boreal Environment Research*. 2002b. Vol. 7. No. 3. P. 389-397.
- Phillips N., Oren R., Zimmermann R. Radial patterns of xylem sap flow in non-, diffuse- and ring-porous tree species // *Plant, Cell and Environment*. 1996. Vol. 19. Iss. 8. P. 983-990. DOI: [10.1111/j.1365-3040.1996.tb00463.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00463.x)
- Phillips N.G., Ryan M.G., Bond B.J., McDowell N.G., Hinckley T.M., Čermák J. Reliance on stored water increases with tree size in three species in the Pacific Northwest // *Tree Physiology*. 2003. Vol. 23. Iss. 4. P. 237-245. DOI: [10.1093/treephys/23.4.237](https://doi.org/10.1093/treephys/23.4.237)
- Shackel K.A., Johnson R.S., Medawar C.K., Phene C.J. Substantial errors in estimates of sap flow using the heat balance technique on woody stems under field conditions // *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1992, vol. 117, iss. 2, pp. 351-356. DOI: [10.21273/JASHS.117.2.351](https://doi.org/10.21273/JASHS.117.2.351)
- Tatarinov F., Kučera J., Cienciala E. The analysis of physical background of tree sap flow measurement based on thermal methods. *Measurement Science and Technology*, 2005, vol. 16, no. 5, pp. 1157-1169. DOI: [10.1088/0957-0233/16/5/016](https://doi.org/10.1088/0957-0233/16/5/016)
- Tikhova G.P., Pavlov A.G., Pridacha V.B., Sazonova T.A. The new hybrid method for measuring transpiration sap flows in trees. *Sibirskij Lesnoj Zurnal [Siberian Journal of Forest Science]*, 2017, no. 4, pp. 78-90. (In Russian; abstract in English). DOI: [10.15372/SJFS20170407](https://doi.org/10.15372/SJFS20170407)
- Tuzet A., Perrier A., Leuning R. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment*, 2003, vol. 26, iss. 7, pp. 1097-1116. DOI: [10.1046/j.1365-3040.2003.01035.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01035.x)
- Tatarinov F., Kučera J., Cienciala E. The analysis of physical background of tree sap flow measurement based on thermal methods // *Measurement Science and Technology*. 2005. Vol. 16. No. 5. P. 1157-1169. DOI: [10.1088/0957-0233/16/5/016](https://doi.org/10.1088/0957-0233/16/5/016)

- Tuzet A., Perrier A., Leuning R.* A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration // *Plant, Cell and Environment*. 2003. Vol. 26. Iss. 7. P. 1097-1116. DOI: [10.1046/j.1365-3040.2003.01035.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01035.x)
- Urban J., Rubtsov A.V., Urban A.V., Shashkin A.V., Benkova V.F.* Canopy transpiration of a *Larix sibirica* and *Pinus sylvestris* forest in Central Siberia // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2019. Vol. 271. P. 64-72. DOI: [10.1016/j.agrformet.2019.02.038](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.02.038)
- Verbeeck H., Steppe K., Nadezhdina N., Beeck M Op de., Deckmyn G., Meiresonne L., Lemeur R., Čermák J., Ceulemans R., Janssens I.A.* Stored water use and transpiration in Scots pine: a modeling analysis with ANAFORE // *Tree Physiology*. 2007. Vol. 27. Iss. 12. P. 1671-1685. DOI: [10.1093/treephys/27.12.1671](https://doi.org/10.1093/treephys/27.12.1671)
- Wang H., Tetzlaff D., Soulsby C.* Hysteretic response of sap flow in Scots pine (*Pinus sylvestris*) to meteorological forcing in a humid low-energy headwater catchment // *Ecohydrology*. 2019. Vol. 12. Iss. 6. E2125. DOI: [10.1002/eco.2125](https://doi.org/10.1002/eco.2125)
- Zang D., Beadle C.L., White D.A.* Variation of sap flow velocity in *Eucalyptus globulus* with position in sapwood and use a correction coefficient // *Tree Physiology*. 1996. Vol. 16. Iss. 8. P. 697-703. DOI: [10.1093/treephys/16.8.697](https://doi.org/10.1093/treephys/16.8.697)
- Urban J., Rubtsov A.V., Urban A.V., Shashkin A.V., Benkova V.F.* Canopy transpiration of a *Larix sibirica* and *Pinus sylvestris* forest in Central Siberia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, vol. 271, pp. 64-72. DOI: [10.1016/j.agrformet.2019.02.038](https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2019.02.038)
- Verbeeck H., Steppe K., Nadezhdina N., Beeck M Op de., Deckmyn G., Meiresonne L., Lemeur R., Čermák J., Ceulemans R., Janssens I.A.* Stored water use and transpiration in Scots pine: a modeling analysis with ANAFORE. *Tree Physiology*, 2007, vol. 27, iss. 12, pp 1671-1685. DOI: [10.1093/treephys/27.12.1671](https://doi.org/10.1093/treephys/27.12.1671)
- Wang H., Tetzlaff D., Soulsby C.* Hysteretic response of sap flow in Scots pine (*Pinus sylvestris*) to meteorological forcing in a humid low-energy headwater catchment. *Ecohydrology*, 2019, vol. 12, iss. 6, e2125. DOI: [10.1002/eco.2125](https://doi.org/10.1002/eco.2125)
- Zang D., Beadle C.L., White D.A.* Variation of sap flow velocity in *Eucalyptus globulus* with position in sapwood and use a correction coefficient. *Tree Physiology*, 1996, vol. 16, iss.8, pp. 697-703. DOI: [10.1093/treephys/16.8.697](https://doi.org/10.1093/treephys/16.8.697)
- Zeppel M.J.B., Murray B.R., Barton B., Eamus D.* Seasonal responses of xylem sap velocity to VPD and solar radiation during drought in a stand of native trees in temperate Australia. *Functional Plant Biology*, 2004, vol. 31, iss. 5, pp. 461-470. DOI: [10.1071/FP03220](https://doi.org/10.1071/FP03220)

- Zeppel M.J.B., Murray B.R., Barton B., Eamus D. Seasonal responses of xylem sap velocity to VPD and solar radiation during drought in a stand of native trees in temperate Australia // *Functional Plant Biology*. 2004. Vol. 31. Iss. 5. P. 461-470. DOI: [10.1071/FP03220](https://doi.org/10.1071/FP03220)
- Zhil'tsov A.S. *Gidrologicheskaya rol' gornyykh khvoyno-shirokolistvennykh lesov Yuzhnogo Primor'ya [The hydrological role of mountain coniferous-deciduous forests of Southern Primorye]*. Vladivostok: Publ. Dal'nauka, 2008. 331 p. (In Russian)