

URSZULA ZAJĄCZKOWSKA

## Ciepne metody pomiaru przepływu wody w pędach roślin drzewiastych

Thermal methods of water flow measurements in stems of woody plants

### ABSTRACT

Water flow in woody plant depends on many endogenous and environmental factors. Results of water flow measurements are frequently used in the research on physiology of woody plants and, ecophysiology to describe tree condition, water utilization and connected with these various theoretical and practical matters. Among the techniques of water flow measurements, the thermal methods are most widely used. It is because of easy installation of the system, possibility of continuous measurement with fast final results. The paper reviews various thermal methods of water flow measurements in woody plants with emphasis on the accuracy of measurements and potential sources of errors.

### KEY WORDS

water flow measurement, water transport in tree, xylem

### Wstęp

Zagadnienia transportu wody w pędach roślin drzewiastych od dawna były przedmiotem zainteresowania wielu badaczy. W ostatnich kilkunastu latach zainteresowanie tą problematyką wyraźnie wzrosło, a uzyskiwane wyniki wykorzystywane są w badaniach z różnych dyscyplin: fizjologii roślin, ekofizjologii, ekologii, klimatologii itp. Szczególnego znaczenia nabierają metody pozwalające na szybkie, stosunkowo proste i niezbyt kosztowne oznaczenie przepływu wody w pniach drzew leśnych. Do metod takich zaliczane są tzw. metody ciepłne, które charakteryzują się jednak zróżnicowaną dokładnością pomiaru. Powoduje to, że otrzymane tymi technikami bezwzględne wartości liczbowe, tylko w ograniczonym zakresie można stosować do oceny bilansów wodnych pojedynczych drzew czy drzewostanów, bądź też bezpośrednio porównywać wyniki uzyskiwane na różnych gatunkach drzew lub też na drzewach tego samego gatunku w różnym wieku i wyrosłych w zróżnicowanych warunkach środowiskowych. W niniejszej pracy przedstawiony jest krótki przegląd ciepłnych metod pomiaru przepływu wody w pniach drzew stosowanych w badaniach związanych z fizjologią roślin drzewiastych i szeroko pojętą ekofizjologią lasu.

### Ogólna charakterystyka przepływu wody w roślinie

Przy opisie transportu wody u roślin powszechnie stosuje się pojęcie potencjału wody. Jeśli glebę potraktujemy jako ośrodek nasycony wodą, a atmosferę o silnym jej niedosycie – woda przemieszczać się będzie z gleby do atmosfery zgodnie z zasadą wyrównywania potencjałów.

#### URSZULA ZAJĄCZKOWSKA

Katedra Botaniki Leśnej SGGW  
ul. Nowoursynowska 159  
02-776 Warszawa  
ula@botanik.pl

Rośliny pośredniczą w tym zjawisku wykorzystując przepływającą wodę w procesach życiowych. Z tego punktu widzenia transport wody przez ośrodki gleba – roślina – powietrze może być rozpatrywany jako układ analogiczny do obwodu elektrycznego [Kramer, Kozłowski

1979]. Według prawa Ohma natężenie prądu (odpowiednika przepływu wody) zależy do różnicy napięcia dwóch biegunów (różnicy potencjałów wody) oraz od istniejących w obwodzie (w roślinie) oporów (ryc.).

W związku ze spowodowanym głównie transpiracją ubytkiem wody, w tkankach liści występuje permanentny niedosyt, który tworzy w pniu podciśnienie podciągające słupek wody. Siła wynikająca z ciśnienia atmosferycznego jest zdolna podnieść wodę jedynie na wysokość ok. 10 m [Zimmermann 1983]. Dlatego też istnieje wspomaganie transportu wody przez siłę ssącą wywołaną transpiracją oraz właściwościami samej wody związanymi z siłami kohezji i adhezji.

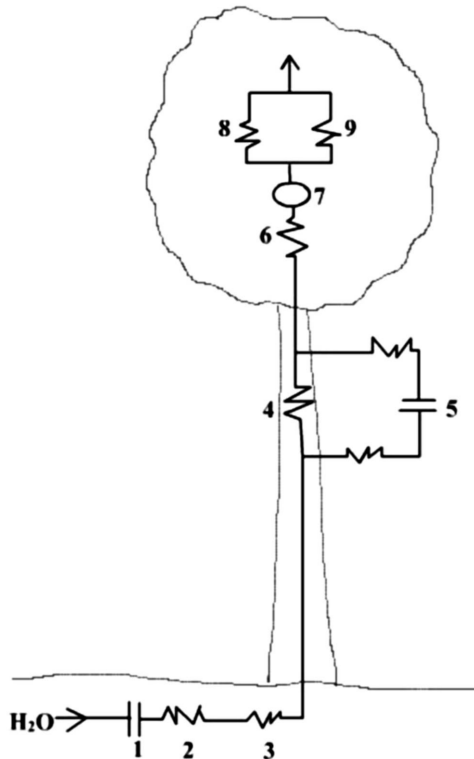
Woda glebowa wnika osmotycznie przez komórki skórki korzeni – włosniki. Wewnątrz korzenia woda przedostaje się głównie ścianami komórkowymi do granicy, którą stanowi endoderma. Jest to nieprzepuszczalny dla wody cylinder tkanki, z występującymi w pewnych odstępach tzw. komórkami przepustowymi pozbawionymi nieprzepuszczalnej warstwy (pasemek Caspary'ego). Za ich pośrednictwem ciecz wnika do komórek drewna, znajdujących się w wiązkach przewodzących centralnej części korzenia. Tkanką drzewną z korzenia, przez pień, woda przedostaje się do korony, gdzie dochodzi do komórek miękiszu liści, po czym, przez aparaty szparkowe, przedostaje się do atmosfery.

U gatunków iglastych elementami przewodzącymi w drewnie są cewki, u gatunków liściastych człony naczyń. Cewki o średnicy 15-80  $\mu\text{m}$  i długości do 3-6 mm połączone są ze sobą przez układ jamek w ścianach komórkowych [Panshin, de Zeeuw 1970]. Człony naczyń łączą się ze sobą w osi tworząc ciągi przewodzące – naczynia, które także łączą się z sąsiednimi naczyniami za pośrednictwem jamek. U drzew liściastych wyróżniamy dwa typy drewna: rozprzeczłoniowate o sieci równomiernych naczyń komórek (60-120  $\mu\text{m}$ ) w całym rocznym przyroście i pierścieniowonaczyniowe o dużych średnicach naczyń w drewnie wczesnym (200-350  $\mu\text{m}$ ) i niewielkich w drewnie późnym. Rodzaj elementu przewodzącego istotnie wpływa na prędkość przepływu wody w drzewie, który można rozpatrywać jako transport przez wiązki kapilarne, zbudowane z elementów przewodzących drzewa. Według prawa Hagen-Poiseuille'a najsilniejszym parametrem warunkującym przepływ cieczy w kapilarze jest jej promień ( $r$ ):

#### Ryc.

Analogia procesu transportu wody w roślinie do prawa Ohma, gdzie 1 – woda glebowa; 2 – gleba; 3 – powierzchnia korzeni; 4 – drewno; 5 – zmagazynowana woda w drewnie; 6 – mezofil liścia; 7 – ciecz>para; 8 – aparaty szparkowe; 9 – kutikula. Rysunek zmodyfikowany na podstawie Kramer i Kozłowski [1979]

Ohm's analogy with water transport in plant:  
1 – soil water; 2 – soil; 3 – roots area; 4 – xylem;  
5 – water stored in xylem; 6 – mesophyll;  
7 – liquid>vapour; 8 – stomata; 9 – cuticle;  
Adapted from Kramer and Kozłowski [1979]



$$V = \pi/8\eta \cdot \Delta p/l \cdot r^4 \quad [1]$$

gdzie:

- $V$  – objętość cieczy,
- $\eta$  – lepkość cieczy,
- $\Delta p/l$  – gradient ciśnienia,
- $r$  – promień kapilary

Maksymalne prędkości przepływu wody w drewnie drzew są zróżnicowane i u gatunków iglastych wynoszą 75-200 cm h<sup>-1</sup>, rozpierzchło-naczyniowych 120-625 cm h<sup>-1</sup>, pierścieniowo-naczyniowych 1550-6000 cm h<sup>-1</sup> [Swanson 1994]. Aby podnosząca się w pniu nie wodna nie uległa rozerwaniu i aby z tego powodu układ przewodzący nie zapowietrzył się, w procesie przewodzenia uczestniczą także dwa rodzaje sił utrzymujące ciągłość strumienia. Siły kohezji, czyli spójności wynikają z właściwości samej wody. Cząsteczki wody ustawiają się przeciwnymi biegunami względem siebie, co powoduje zwiększoną spójność cieczy. Siły adhezji to siły przyciągania się dwóch odmiennych ośrodków tj. wody i ścian komórkowych ksylemu. Adhezja, mimo że wywiera opory to przede wszystkim stabilizuje proces przepływu.

W ujęciu makroskopowym woda jest przewodzona w bielu, czyli zewnętrznej części drewna zawierającej żywe komórki miękiszowe. Twardziel, czyli centralna część pnia, żywych komórek nie posiada i charakteryzuje się budową uniemożliwiającą transport wody. Jednak nawet u tzw. gatunków beztwardzielowych woda nie jest przewodzona centralną częścią pnia, lecz po jego obwodzie do ok. 10 cm głębokości [Swanson 1994]. Dodatkowo, w ramach tak wąskiej warstwy przewodzącej, istnieje zmienność w prędkości przepływu soków drzewnych. Większość badań nad profilem prędkości wody wskazuje, że przy samej krawędzi pnia (przy kambium) osiąga ona mniejsze wartości niż ok. 1-2 cm głębiej, gdzie prędkość jest maksymalna. Od tego miejsca przepływ maleje i zanika w okolicy twardzieli [Pausch, Grote 2000]. W okresie wegetacyjnym zmienia się także stopień uwodnienia bielu. Jak wykazały badania nad klonem cukrowym (*Acer saccharum*) procentowa zawartość wody w bielu wynosi średnio 40% wczesną wiosną i maleje do 20% jesienią. Od opadu liści następuje rehydratacja tkanek [Pausch, Grote 2000].

Zawartość wody w bielu drzew może być kontrolowana dwoma czynnikami: przez dynamikę podciśnienia wynikającego z transpiracji [Čermak i in. 1999] oraz zapotrzebowaniem na wodę promieni drzewnych [Stewart 1967]. W zrozumieniu procesów przepływu wody u drzew istotny jest fakt decydującej w nich roli relacji powierzchni bielu względem powierzchni korony. U różnych drzew klonu czerwonego (*Acer rubrum*), rosnących w tych samych warunkach, niektóre transpirowały dwukrotnie więcej niż pozostałe, mimo, że powierzchnia korony była u wszystkich bardzo podobna. Okazało się, że drzewa transpirujące intensywniej miały, na przekroju poprzecznym pnia powierzchnię bielu o ok. 50% większą [Wullschlegler i in. 2000]. Jak wykazał Čermak ze współpracownikami, u sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris*) i świerka pospolitego (*Picea abies*), drzewa młodsze (50 lat), o tej samej pierśnicy jak drzewa starsze (100 lat), mają szerszy biel. Przy grubości pnia 30 cm różnica ta była rzędu 17% u sosny i 30% u świerka [Čermak i in. 1999]. Można sądzić, że tak jak w przypadku sosny jest to pewien rodzaj strategii życiowej drzew przytłumionych, u których stosunek przyrostu na jednostkę masy liści jest większy niż u drzew dominujących [Vanninen, Mäkelä 2000].

Inne spojrzenie na przepływ wody w drzewach w ciągu doby dostarczyły wyniki uzyskane przez Schulze'a i współpracowników [1985] w badaniach nad świerkiem pospolitym. Koronę

drzewa można traktować jako swoisty rezerwuuar wody. Rano przepływ w koronie jest intensywniejszy niż w pniu. Drzewo korzysta z wody zmagazynowanej w koronie, w ciągu doby jest to 90% zużycia. Dopiero wieczorem stosunki się odwracają i woda z pnia wypełnia tkanki korony. Bardzo podobne wyniki uzyskali także Ewers i Oren [1999] u *Pinus taeda*. Aby utrzymać wodny ładunek w koronie, drewno musi odznaczać się specjalnymi właściwościami. W badaniach nad biomechaniką sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris*) zaobserwowano, że wraz ze wzrostem przewodności ksylemu wzrasta też jego elastyczność wyrażona Modułem Young'e'a [Mencuccini i in. 1997].

## Metody pomiaru ruchu wody w roślinie

W opisie metod charakteryzujących ruch wody w pniu używana będzie nomenklatura zaproponowana przez Edwardsa i in. [1996]. Mianem „przepływu” nazywana jest ilość cieczy wykonującej ruch w jednostce czasu. Wyraża się ją przez  $\text{mm}^3$  lub  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$  lub s na dzień. Zaleca się jednak stosować jednostkę nomenklatury SI:  $\text{kg s}^{-1}$ . „Prędkość przepływu” to droga cieczy pokonana w danej jednostce czasu. Rekomendowaną jednostką jest  $\text{mm s}^{-1}$ .

Istnieją różne metody pomiaru przepływu cieczy u roślin.

- Pomiar przewodności aparatów szparkowych za pomocą potometrów jest sposobem bardzo pracochłonnym. Dodatkowo, w związku ze skomplikowanym skalowaniem wyników z liści do całej korony drzewa – ostateczne wartości są dość relatywne [Smith, Allen 1996];
- Wykorzystanie deuteru lub barwników do znaczenia drogi przepływającej cieczy w tkankach [Calder 1992 wg Smith, Allen 1996] jest czasochłonne i dające trudne do interpretacji wyniki;
- Metody mikrometeorologiczne wymagają dużej, jednorodnej powierzchni, wielu przyrządów badawczych, są pracochłonne i drogie [Smith, Allen 1996];
- Przepuszczanie przez fragment drewna wody pod ciśnieniem daje względne wyniki nie mogące być przeliczone na całe drzewo [Mencuccini i in. 1997];
- Kontrolowanie podaży wody przez dostarczanie jej bezpośrednio do pnia powoduje duży stres u drzewa wynikający z przzerwania ciągłości tkanek, w związku z tym wyniki są obarczone dużym błędem. [Vertessy 1996 wg Smith, Allen 1996];
- Metody wykorzystujące ruch ciepła w pniu są zautomatyzowane, dostarczają ciągłych wyników, są proste w instalacji i relatywnie tanie. Jednak w większości opierają się na empirycznym kalibrowaniu, silnie uśredniają wartości i mają ograniczenia w zastosowaniu u drzew o różnej grubości pnia. Więcej informacji o tych metodach przedstawiono poniżej.

## Ciepłe metody pomiaru przepływu wody

W pomiarach przepływu wody w pniu drzew jako znacznika jej ruchu wykorzystuje się ciepło. Pierwszy raz ten sposób określania przepływu zastosowany został w 1932 roku przez Hubera [Swanson 1994]. Do łodygi o średnicy 4 mm wprowadzono igłę ogrzewającą tkanki i nad nią termometry, które rejestrowały temperaturę ciepła unoszonego z prądem wody. Znając temperaturę wyjściową i końcową – można było prosto, lecz z dużym błędem wyznaczyć średnią prędkość przepływu soków w łodydze. W ciągu siedemdziesięciu lat prób scharakteryzowania ruchu wody w roślinie – sposoby jej określania bardzo się zmieniły, choć główne założenia pozostały ciągle te same. Do układu aplikuje się pewną, znaną ilość energii. Przepływ wodny charakteryzuje się na podstawie:

- a) czasu ruchu krótkiego pulsu ciepła w strumieniu wody (metoda cieplnego pulsu HPV-Heat Pulse Velocity),
- b) strat ciepła z kontrolowanego źródła wynikających z przepływu cieczy (metoda równowagi cieplnej THB – Thermal Heat Balance),
- c) różnicy temperatury między elementem grzewczym a sensorem temperatury uwzględniającej rozproszenie ciepła (metoda sondy rozproszenia cieplnego TDP – Thermal Dissipations Probe).

## Ad a) Metoda cieplnego pulsu

Technikę tę stosuje się w drzewach o minimalnej średnicy pnia (pędu) 30 mm. W wywiercone otwory wprowadza się trzy igły o średnicy ok. 2 mm i długości 10-40 mm, z czego dwie z nich mają wbudowane termometry, a jedna element grzewczy. Element ten wprowadza się pomiędzy termometry. Dolny termometr znajduje się o ok. 5 mm pod elementem grzewczym, a górny powyżej w odległości 10 mm. Najpierw rozproszony puls cieplny jest zarejestrowany przez dolny termometr. Płynący strumień wody podnosi ciepło i ogrzewa termometr górny jednocześnie chłodząc termometr dolny. Bazą obliczeniową jest czas, w którym na obu termometrach jest ta sama temperatura.

W początkowym okresie stosowania tej metody używano wzoru:

$$V_h = (x_d - x_u) / 2t_e \quad [2]$$

gdzie:

- $V_h$  – prędkość pulsu,
- $x_d, x_u$  – odległości termometrów od grzałki,
- $t_e$  – czas zrównania temperatur.

Badania Marshalla [1958] wg Edwards i in. [1995] wykazały, że te założenie, omówione w pracy Zimmermanna i Brown'a [1981] jest błędne ze względu na różnice pomiędzy prędkością impulsu cieplnego, a rzeczywistą prędkością wody. Okazało się bowiem, że ciepło unosi się wolniej niż woda. Wynika to ze strat energii z wymiany między cieczą a tkankami przewodzącymi oraz z obecności w drewnie innych elementów nieprzewodzących wodę [Edwards i in. 1995]. W związku z tym, że prędkość przepływu zmienia się wraz z głębokością bielu [Wullschleger i in. 1999], a czujniki nie rejestrują tej zmienności, sumę przepływu cieczy przez pień lub pęd można wyznaczyć stosując wzór zaproponowany przez Green'a [1988] wg Smith [1996]:

$$Fm = \rho_s 2\pi \int r_d u_v(r_d) dr_d \quad [3]$$

gdzie:

- $Fm$  – wielkość przepływu,
- $\rho_s$  – szerokość bielu,
- $u_v(r_d)$  – głębokość przepływu w kierunku promieniowym.

Innym sposobem wyznaczenia zmienności przepływu było założenie, iż skoro w twardzieli i strefie maturacji drewna przepływ jest równy zeru, zatem z wyników prędkości otrzymywanych metodą HPV można wyznaczyć tzw. parabolę przepływu. [Swanson 1974 wg Swanson 1994]. Oczywiście jest to dość znaczne uproszczenie, aczkolwiek przydatne ku ogólnej orientacji.

Metoda HPV obarczona jest błędami przy pomiarach na drzewach o szerokości rocznych przyrostów 10-15 mm oraz z dużym udziałem drewna późnego [Dye i in. 1991 wg Swanson 1994]. Ważnym problemem jest fakt, że w okresie suszy lub przy badaniu przepływu wody w korzeniach – cieplny impuls może nie dotrzeć do termometru, ulegnie bowiem rozproszeniu.

W związku z tym zaproponowano ulepszenie metody HPV przez zastosowanie tzw. kompensacji impulsu [Burgess i in. 2001]. Metoda HPV może być wykorzystana w badaniach drzew iglastych i rozpięzchło-naczyniowych [Swanson 1994]. Aby otrzymać najdokładniejsze wyniki charakteryzujące przepływ w pniu pojedynczego drzewa, najlepiej jest użyć ok. 12 punktów pomiarowych [Dye i in. 1991 wg Swanson 1994].

Nie stwierdzono istotnych dla badań terenowych ograniczeń co do zapotrzebowania mocy, ponieważ ogrzewanie następuje z przerwami (pulsacyjnie) i w związku z tym zużycie energii jest stosunkowo małe [Swanson 1994].

Orientacyjny koszt zestawu pomiarowego: grzałka (~1 USD), termometr (~30 USD), jednostka centralna (logger) jednokanałowa bez pamięci (~100 USD), wielokanałowa z pamięcią (~4000 USD) [Swanson 1994].

#### Ad. b) Metoda równowagi cieplnej

Metoda występuje w dwóch wariantach o zastosowaniach u:

- roślin zielnych i drzewiastych o grubości łodygi 2-125 mm (metoda równowagi cieplnej w łodydze)
- roślin drzewiastych o łodydze, pniu grubości większej niż 125 mm (metoda równowagi cieplnej w odcinku pnia) [Smith, Allen 1996, Herzog i in. 1996].

Realizacja pierwszego z wariantów wygląda następująco: na łodygę, gałąź nakłada się dokładnie izolowany cylinder. Wewnątrz dokonuje się nagrzewanie całej szerokości łodygi oraz powyżej pomiar wartości temperatury w różnych kierunkach. Wzorem wyjściowym w obliczeniach przepływu cieczy jest wzór zaproponowany przez Sakuratani'ego:

$$P = q_v + q_r + q_f \quad [4]$$

gdzie:

- $P$  – moc dostarczona do ogrzania układu,
- $q_v$  – straty ciepła w kierunku pionowym,
- $q_r$  – straty ciepła w kierunku promieniowym,
- $q_f$  – wyznaczone jest ze znanych wartości ( $P$ ,  $q_v$ ,  $q_r$ ) i przekształcone na wartość przepływu wody [Smith, Allen 1996].

Drugi wariant opiera się na dostarczeniu do tkanki ciepła przez wprowadzonych do jej wnętrza pięciu elektrod. Każda z nich jest grubości ok. 1 mm i długości 25 mm. W drewnie elektrody usytuowane są jedna nad drugą, równolegle do siebie, w odległości ok. 20 mm [Čermak i in. 1984, Smith, Allen 1996]. Dwa sensory temperatury są wprowadzone w drewno między środkowe trzy elektrody, pozostałe dwa ok. 60 mm na bok od całego układu ogrzewającego.

Obliczenie przepływu wody opiera się na wzorze:

$$P = q_v + q_r + q_1 + q_f \quad [5]$$

gdzie:

- $P$  – moc elektryczna rozproszona jako ciepło w pniu,
- $q_v$  – strata ciepła w kierunku pionowym na skutek kondukcji,
- $q_r$  – strata ciepła w kierunku promieniowym,
- $q_1$  – strata ciepła w kierunku bocznym do części bielu,
- $q_f$  – wyznaczone jest ze znanych wartości ( $P$ ,  $q_v$ ,  $q_r$ ,  $q_1$ ) [Čermak 1973, Smith, Allen 1996]

Metody THB i SHB należą do najdokładniejszych, osiągają bliskie do rzeczywistych i dają porównywalne wyniki do wartości transpiracji z użyciem potometrów. Do redukcji potencjal-

nych błędów należy stosować dwa komplety sensorów na jeden pień. [Schulze i in. 1985, Swanson 1994]. Nie wymagają kalibrowania z wyjątkiem momentu kiedy przepływ jest zerowy. Podstawowymi ograniczeniami w zastosowaniu THB i SHB są znaczne wymagania energetyczne i sprzętowe. Szczególnie pierwsza cecha w badaniach na terenach odległych od źródła prądu jest istotnym problemem. Bateria o napięciu 6V starcza na pomiary u rośliny zielnej metodą SHB maksymalnie przez 54 godziny, u drzewa metodą THB 48 godzin. Ta sama bateria w metodzie HPV umożliwia pracę przez 1600 godzin.

Koszty cylindrów na łądygi 10 mm i 100 mm w metodzie SHB wynoszą ~450 USD i ~1300 USD. Jeden zestaw sensorów THB 250 USD. Jednostki centralne z wewnętrznymi pamięciami: SHB ~9000 USD, THB ~8000 USD [Swanson 1994].

Ad. c) Metoda sondy rozproszenia cieplnego

System TDP, czyli sondy rozproszenia cieplnego został zaprojektowany przez Graniera'a [Granier 1985, Smith, Allen 1996], a zmodernizowany przez firmę Dynamax, Inc. Stosuje się go do pomiaru przepływu wody u drzew i krzewów o grubości pnia, gałęzi min 75 mm. System składa się z loggera Data Hog2 (jednostki centralnej) oraz czterech kanałów wyjściowych dla sensorów pomiarowych ( Sap Velocity Probe; Dynamax, Inc). Jeden kanał posiada zestaw dwóch igieł o długości 80 mm i średnicy 1,65 mm, oddalonych od siebie o 40 mm. W najdalszym punkcie górnej igły ( w odległości 80 mm od nasady) znajduje się grzałka, natomiast w odległościach 70 i 15 mm wbudowane są termometry. Dolna igła posiada jedynie termometry. Igły izolowane są warstwą teflonu. Po wywierceniu otworów, igły wprowadza się do pnia drzewa jedna nad drugą.

Metoda opiera się na rejestrowaniu różnicy temperatury ( $\Delta T$ ) między górną igłą a dolną. Rozproszone ciepło jest unoszone w bielu przez strumień wody; zatem, gdy przepływu brak różnica temperatur jest maksymalna ( $\Delta TM$ ). Na tej podstawie Granier skonstruował wzór na indeks przepływu ( $K$ ):

$$K = \frac{\Delta TM - \Delta T}{\Delta T} \quad [6]$$

gdzie:

$\Delta T$  – różnica temperatury między górną a dolną sondą,  
 $\Delta TM$  – wartość  $T$  gdy przepływ jest zerowy.

Granier [1985] uzyskał empirycznie zależność:

$$V = 0,0119 \cdot K^{1,231} \quad [7]$$

gdzie:

$V$  – prędkość ( $\text{cm} \cdot \text{sek}^{-1}$ ).

Potencjalnym źródłem błędów jest fakt, iż zagłębione do głębokości 8 cm wewnątrz pnia igły pomiarowe uszkadzają ciągłość tkanek i zaburzają profil przepływu. Dodatkowo tak długie igły mierzą rozproszenie ciepła na całej ich długości, w związku z czym odczytywane wartości są mocno uśrednione.

Metoda sensorów rozproszenia cieplnego została skalibrowana empirycznie (przez określenie zależności różnicy temperatury między igłami pomiarowymi a rzeczywistą prędkością przepływu). Zastosowanie tej metody u innych gatunków, rosnących w innych warunkach niż te, na podstawie których system pomiarowy został skalibrowany, jest ograniczone, a uzyskane wyniki mogą być obciążone znacznym błędem.

Koszt sensorów (60 USD) i loggera (4500 USD).

## Literatura

- Burges S., Adams M., Turner N. 2001. An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology* 21: 589-598.
- Čermak J., Deml M., Penka M. 1973. A new method of sap flow rate determination in trees. *Biologia Plantarum (Praha)* 15: 171-178.
- Čermak J., Jenik J., Kucera J., Zidek V. 1984. Xylem water flow on crack willow tree (*Salix fragilis* L.) in relation to diurnal changes of environment. *Oecologia* 64: 145-151.
- Čermak J., Kravka M., Krejzar T. 1999. Water content in stem wood of large pine and spruce trees in natural forests in central Sweden. *Agricultural and Forest Meteorology* 98-99: 555-562.
- Dye P.J., Olbrich B.W., Poulter A.G. 1991. The influence of growth rings in *Pinus patula* on heat pulse velocity and sap flow measurement. *Journal of Experimental Botany*.
- Edwards W.R.N., Becker P., Čermak J. 1996. A unified nomenclature for sap flow measurements. *Tree Physiology* 17: 65-67.
- Ewers B.E., Oren R. 1999. Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. *Tree Physiology* 20: 579-589.
- Granier A. 1985. Evaluation of transpiration in Douglas – fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology* 3: 309-319.
- Green S.R. 1993. Radiation balance, transpiration and photosynthesis of an isolated tree. *Agricultural and Forest Meteorology* 51: 309-319.
- Herzog K.M., Thum R., Zweifel R., Häslér R. 1996. Heat balance measurements – to quantify sap flow in thin stems only? *Agricultural and Forest Meteorology* 83: 75-94.
- Kramer P., Kozłowski T.T. 1979. *Physiology of Woody Plants*, Academic Press.
- Mencuccini M., Grace J., Fioravanti M. 1997. Biomechanical and hydraulic determinants of tree structure in Scots pine: anatomical characteristics. *Tree Physiology* 17: 105-113.
- Panshin A.J., de Zeeuw C. 1970. *Textbook of Wood Technology*. Vol 1. Toronto.
- Pausch R.C., Grote E.E. 2000. Estimating water use by sugar maple trees: considerations when using heat – pulse methods in trees with deep functional sapwood. *Tree Physiology* 20: 217-227.
- Schulze E.D., Čermak J., Matysek M., Penka M., Zimmermann R. 1985. Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk of *Larix* and *Picea* trees – a comparison of xylem flow, potometer and cuvette measurements. *Oecologia* 66: 475-483.
- Smith M., Allen S.J. 1996. Measurement of sap flow in plant stems. *Journal of Experimental Botany* 47: 1833-1844.
- Stewart C. M. 1967. Moisture content of living trees. *Nature* 214: 138-140.
- Swanson R.H. 1994. Significant historical developments in thermal methods for measuring sap flow in trees. *Agricultural and Forest Meteorology* 72: 113-132.
- Vanninen P., Mäkelä A. 2000. Needle and stem wood production in Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees of different age, size and competitive status. *Tree Physiology* 20: 527-533.
- Wullschlegel S., Wilson K., Hanson P. 2000. Environmental control of whole – plant transpiration, canopy conductance and estimates of the decoupling coefficient for large red maple trees. *Agricultural and Forest Meteorology* 104: 157-168.
- Wullschlegel S., King A.W. 1999. Radial variation in sap velocity as a function of stem diameter and sapwood thickness in yellow – poplar trees. *Tree Physiology* 20: 522-518.
- Zimmermann M. H. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer Verlag.
- Zimmermann M. H., Brown C.L. 1981. *Drzewa struktura i funkcje*. PWN Warszawa.

## SUMMARY

### Thermal methods of water flow measurements in stems of woody plants

The process water flow in tree stem depends on many endogenous and environmental factors. One of the most important factors is the relation between size of tree crown and width of the sapwood. Results of water flow measurements are frequently used in the research on physiology of woody plants and ecophysiology to describe tree condition, water utilization and connected with these various theoretical and practical matters. Among the techniques of water flow measurements in trees the thermal methods are most widely used. Main principle of these tech-



niques is to supply the heat into conducting tissue (branch, stem, and trunk) by special heaters and received at a certain distance. Changes of heat property are the base for water flow characterization. There are three main techniques to measure water flow using heat: (i) heat pulse velocity (measuring time of the short pulse supplied into stem by special needles), (ii) thermal heat balance (measuring heat losses, known quantity of heat is delivered by special cylinder), (iii) thermal dissipation probes (measuring the temperature difference between the heated needle and the sapwood ambient temperature below). In general, these methods characterize by easy installation of the system, continuous and longtime measurement possibility with fast research results. However because of variability of water movement in tree stem of the methods produce averaged results and in the majority of cases without possibility to obtain precise absolute values.