# 基于树干液流测定值的马占相思（*Acacia mangium*）冠层气孔导度计算及数值模拟

许文滔[1,2]，赵 平[1,*]，王 权[3]，饶兴权[1]，蔡锡安[1]，曾小平[1]

（1. 中国科学院华南植物园，广州 510650；2. 中国科学院研究生院，北京 100039；
3. Institute of Silviculture, Shizuoka University, Shizuoka 422-8529, Japan）

**摘要** 为深入揭示华南地区马占相思冠层气孔导度对环境因子的响应规律，在 2005 年 7 月至 11 月，利用 Granier 热消散式探针法对马占相思（*Acacia mangium*）的树干液流（sap flow）进行了连续测定，计算出整树的蒸腾，并由 Penman-Monteith 方程得出马占相思的冠层气孔导度值。通过分析，发现：马占相思冠层气孔导度是控制马占相思树整树蒸腾的主要因素；冠层气孔导度随着水汽压亏缺增加呈负指数函数下降的趋势。使用包括了太阳总辐射、水汽压亏缺和气温的 Jarvis 模型可以较好地模拟马占相思冠层气孔导度对环境因子的响应特征；模拟结果表明：环境变量对模型精确度的影响程度依次为：水汽压亏缺 > 太阳总辐射 > 气温。

**关键词** 马占相思；树干液流；冠层气孔导度；环境因子；模型模拟

**文章编号** 1000-0933（2007）10-4122-10 **中图分类号** Q141，Q948，S718 **文献标识码** A

# Calculation and modeling of the canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* from sap flow data

XU Wen-Tao[1,2], ZHAO Ping[1,*], WANG Quan[3], RAO Xing-Quan[1], CAI Xi-An[1], ZENG Xiao-Ping[1]

1 *South China Botanical Garden Chinese Academy of Sciences, Guangzhou* 510650, *China*

2 *Graduated School of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100039, *China*

3 *Institute of Silviculture, Shizuoka University, Shizuoka* 422-8529, *Japan*

***Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(10): 4122 ~ 4131.**

**Abstract**: *Acacia mangium* is one of the frequently-used pioneer tree species of re-vegetation in degraded hilly lands in the southern China. Transpiration of four sample trees estimated from the xylem sap flow was measured using the Granier's heat-dissipation probes over a period of four months. Sapwood depth was highly correlated with the tree diameter at the breast height. Environmental factors including solar radiation, net radiation, air temperature, air relative humidity, soil moisture and wind speed were measured simultaneously with the sap flow. Time lag between the sap flow and canopy transpiration during the measurement period was found to be 1 h. Canopy stomatal conductance ($g_s$) of the *Acacia mangium* was calculated by inverting the Penman-Monteith equation. As the transpiration from *Acacia mangium* was strongly controlled by $g_s$, We have analysed the relationships between $g_s$ and environmental parameters. The results indicated that $g_s$ decreased exponentially with the increasing of vapour pressure deficit (*VPD*), with the additional effect from temperature

**基金项目** 国家自然科学基金项目（30428022，30270239）；中国科学院知识创新工程重要方向项目（KSCX2-SW-133）

**收稿日期** 2006-05-15；**修订日期** 2007-02-07

**作者简介** 许文滔（982 ~ ），男，江苏盐城人，硕士生，主要从事植物生理生态学研究. E-mail：xuwentao@scbg.ac.cn

* **通讯作者** Corresponding author. E-mail：zhaoping@scbg.ac.cn

**Foundation item**: The project was financially supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30428022, 30270239); Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-SW-133)

**Received date**: 2006-05-15; **Accepted date**: 2007-02-07

**Biography**: XU Wen-Tao, Master candidate, mainly engaged in plant physio-ecology. E-mail: xuwentao@scbg.ac.cn

and solar radiation. As the measurement was mainly undertaken during the wet season, no obvious water stress was observed. A Jarvis-type model was further set up to describe the response of the $g_s$ with the environmental parameters. It performed well to express the variation observed in $g_s$. The sequence affecting the accuracy of model for environment factors is vapour pressure deficit > solar radiation > air temperature. This model will be very helpful to simulate the dynamic photosynthesis and as well to simulate the energy and water balances in the Soil-Plant-Atmosphere Continuum (SPAC). Our research also demonstrates that the Granier's probes can offer a way to measure $g_s$ accurately and continuously.

**Key Words**: *Acacia mangium*; sap flow; canopy stomatal conductance; environmental factors; modeling

蒸腾是发生在土壤-植被-大气这一复杂统一体间的连续过程,也是植物和环境之间物质交换和能量平衡的过程。由于气孔不仅是植物体的水分逸失到空气中的通道,也是 $CO_2$ 进入植物体的途径,因此蒸腾作用又与植物与大气间碳循环相偶联,与植物冠层水分利用效率紧密相关。不仅影响着植物的生长发育,而且在一定程度上影响着植物与环境边界层的微气候状况。

冠层气孔导度(canopy stomatal conductance)是进行生态、气象和空气质量检测模型模拟时使用的重要参数。在诸多环境因子中,光辐射和水汽压亏缺(apor pressure deficit)是驱动冠层气孔导度变化的主要因子,气温、土壤水分条件也是影响冠层气孔导度变化的重要因素[1]。

冠层气孔导度的测定,长期以来多是是利用气孔计或便携式光合系统测定单叶的气孔导度然后经过尺度扩展得到冠层气孔导度值,不仅难以获得长期观测值,而且在尺度转换和扩展过程中会带来较大的误差。目前随着利用树干液流(sap flow)测定系统观测整树蒸腾技术[2]以及微气象因子观测技术的进步,可以对冠层气孔导度进行长期连续的观测。将冠层蒸腾和微气象因子观测值代入 Penman-Monteith 方程[3]即可以求出冠层气孔导度值。这种方法在国外多有文献报道,已经被成功用于求算针叶树的冠层气孔导度[4,5]以及温带[6,7]和热带阔叶树[8]的冠层气孔导度。

马占相思(*Acacia mangium*)为含羞草科金合欢属植物,根部具根瘤菌,因此可以改善土壤肥力,在华南地区广泛被用作植被恢复的先锋树种[9]。目前对马占相思树干液流、水分蒸腾以及气孔导度变化特征都有不少研究[10,11,12,13],但此前的研究多是采用传统的气孔计经尺度扩展来测算,而且冠层气孔导度对环境因子的响应模型也未见报道。本文利用 sap flow 数据结合 Penman-Monteith 方程求算马占相思树的冠层气孔导度,探讨冠层气孔导度对微气象因子的响应特征并建立经验模型以预测冠层气孔导度的变化,旨在为揭示环境因子在冠层水平上对森林生态系统水分利用的影响机理提供理论依据。

## 1　材料和方法

### 1.1　试验样地基本情况

试验地位于中科院鹤山丘陵综合试验站(北纬 22°40′,东经 112°54′),属于典型的南亚热带丘陵山地,地带性土壤为砖红性红壤,气候温暖多雨,全年无霜,年平均日照时数 1797.8h,年平均气温 21.7℃,年平均降雨量约 2000mm,但分布不均,有明显干湿季,每年的降雨多集中在 5 ~ 9 月份,在 10 ~ 12 月份降雨量较少,出现短暂干旱[4]。

试验样地位于鹤山丘陵坡地,坡面向东,海拔约 80m,面积 620.4$m^2$,共有树木 48 株,为纯马占相思林,种植结构为 3m × 3m,树龄 18a,生长趋于衰退,每年 12 月至翌年 2 月份有部分落叶。

### 1.2　整树冠层蒸腾的测定

选取 4 棵样树,安装树干液流测定系统连续测定样树的液流密度值,所用热消散探针是根据 Granier 原理自制。安装方法:在 4 棵样树的东、南、西、北 4 个方位的胸径高处(1.3m)各钻取两个上下相距约 10 ~ 15cm,皮下深 20mm,直径 2mm 的小洞,插入直径约 2mm 的铝管,然后将一对涂有导热硅润滑油长 20mm 的探针插入铝管;上探针外缠绕加热丝,通以 0.12A 恒定直流电加热,下探针不加热。分析中边材的液流密度取 4 个方位液流密度的平均值。

测定从 2005 年 7 月 1 日 (DOY 184)持续到同年 10 月 30 日 (DOY 304)。

上下探针之间的温差电势由数据自动采集仪 (Delta-T DL2e data logger,Delta-T,UK)自动记录,每 30s 测读 1 次,每 10min 进行平均并储存。两探针之间的电压差满足 Granier 液流密度经验公式[4],该公式是经过多年在多种树木进行研究总结出的经验公式,适用于任何树种:

$$Js = 119 \times \left(\frac{\Delta T_m - \Delta T}{\Delta T}\right) \quad (3)$$

式中,$\Delta Tm$ 是探针测到的昼夜最大温差,$\Delta T$ 是探针测到的瞬时温差,$Js$ 为样树树干瞬时液流密度 ($gH_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)。

整树的冠层蒸腾速率 $Ec$ ($gH_2O \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)则为:

$$E_c = J_s \times A_S / A_G \quad (2)$$

式中,$A_s$为样树的边材面积,$A_G$为样树冠层的地面投影面积。

### 1.3 边材面积的确定

边材面积是计算液流和蒸腾的关键参数,但实际中不能直接测定样树的边材面积,只能通过测定边材厚度才计算边材面积。在样树周围随机选取 24 棵马占相思,于树干的胸高位置用生长锥钻取直径为 5mm、深度为树干胸径 1/2 的木栓,由于马占相思的心材和边材分界线明显,用直尺测定木栓边材的厚度,计算边材面积 ($As$),建立边材面积与胸径的关系式:

$$A_s = m\ (DBH)^n \quad (5)$$

式中,$DBH$ 为胸径 (Diameter at the breast height),$m$ 和 $n$ 是通过非线性回归得到的系数,用上述方法所得的值分别是 0.1930 和 0.1844。表 1 是描述样树相关特征的数据。

表 1 马占相思样树树形几何特征

Table 1 Tree characteristics of *A. mangium*

| 样树编号 Tree No. | 树高 (m) Height | 胸径 (m) *DBH* | 冠层面积 ($m^2$) Canopy area | 边材厚度 (m) Sapwood depth | 边材面积 ($m^2$) Sapwood area |
|---|---|---|---|---|---|
| 1 | 17.9 | 0.2388 | 10.84 | 0.0217 | 0.0137 |
| 2 | 19.3 | 0.2929 | 17.37 | 0.0254 | 0.0201 |
| 3 | 22.8 | 0.3289 | 40.24 | 0.0279 | 0.0248 |
| 4 | 19.5 | 0.3751 | 47.71 | 0.0311 | 0.0316 |

### 1.4 微气象因子测定

在于距离样地 50m 处的气象站处测量太阳总辐射 ($R_s$,$W \cdot m^{-2}$)、净辐射 ($R_n$, $W \cdot m^{-2}$)、气温 ($T$,℃)、空气相对湿度 ($Rh$,%)、风速 ($v$, $m\ s^{-1}$),在样地内测量土壤湿度 ($\theta$,$m^3 \cdot m^{-3}$),所有传感器均与数据采集仪相连,测量频度与液流测定同步。

水汽压亏缺 ($VPD$,kPa)由气温和相对湿度经如下公式求出:

$$VPD = a \times \exp\left(\frac{bT}{T+c}\right) \times (1 - Rh) \quad (4)$$

式中,$a$、$b$、$c$ 为参数,值分别为 0.611kPa、17.502、240.97℃[5]。

### 1.5 Penman-Monteith 方程

Penman-Monteith 方程是由 Monteith 等提出的基于湍流交换和能量平衡原理的方程,是计算蒸腾的比较可靠的方法[6]。在应用于冠层尺度时,整树的冠层被视作一张伸展的巨大叶片。

Jarvis 等提出了 Penman-Monteith 方程的改进形式[1]:

$$\lambda E_c = \frac{\Delta R_n + \rho C_p D g_a}{\Delta + \gamma\ (1 + g_a / g_c)} \quad (6)$$

式中,$E_c$ ($kg\ m^{-2}\ s^{-1}$)为冠层蒸腾量,$\lambda$ ($J\ kg^{-1}$)为水蒸发潜热,$\gamma$ ($kPa\ ℃^{-1}$)是湿度常数,$\Delta$ ($kPa\ ℃^{-1}$)为

水汽压与气温变化斜率,$R_n$ (W m$^{-2}$)为净辐射,$\rho$ (kg m$^{-3}$)为干燥空气密度,$C_p$ (℃$^{-1}$ kg$^{-1}$)为空气热容量,$D$ (kPa)为饱和水汽压亏缺(*VPD*),$g_a$为空气动力学导度(m·s$^{-1}$)。假设显热和水蒸气的传输效率均为1,即在传输过程中不受损失。

由公式(6)可以推导出冠层导度$g_c$ (m·s$^{-1}$)为:

$$g_c = \frac{\gamma \lambda E_c g_a}{\Delta R_n + \rho C_p D g_a - \lambda (\Delta + \gamma) Ec} \quad (6)$$

### 1.6　冠层气孔导度的计算

由于冠层蒸腾的阻力是冠层气孔阻力和空气动力学阻力之和,冠层气孔导度$g_s$可表示为:

$$\frac{1}{g_s} = \frac{1}{g_c} - \frac{1}{g_a} \quad (7)$$

式中,$g_c$为冠层导度,$g_a$为空气动力学导度。

空气动力学导度可以由如下公式[6]计算:

$$g_a = \frac{k^2 \cdot u_z}{\{\ln [(z-d)/z_0]\}^2} \quad (8)$$

式中,$u_z$为相对高度$z$处的风速,$k$为Karman常数($k = 0.41$),$d$为地表面修正量(m),$z_o$为粗度长(m),$d = 0.75\ h$、$Z_0 = 0.1\ h$,$h$为样树冠层的高度(m)。

将$g_a$和由Penman-Monteith方程求出的冠层导度$g_c$代入公式7则可以准确求算出冠层气孔导度$g_s$。

由于降雨对整树液流的影响,为了避免计算整树蒸腾的误差,剔除了降雨日的数据。同时在清晨和傍晚时,*Rs*、*VPD*和*Ec*的值都非常低(小于最大值的5%),在该种条件下计算冠层气孔导度会带来较大的相对误差[7]。同时在观测期间内,早晨出现的露水也会对准确计算冠层蒸腾带来影响。因此在建立模型时,剔除了清晨和傍晚这些太阳辐射、*VPD*和整树蒸腾处于较低水平时段的数据。

所去除的数据对校准冠层气孔导度对环境因子的响应模型贡献很小,Granier[7]认为这是由于它们只代表了蒸腾水平很低的时段的数据。而且建立在冠层蒸腾速率相对较高的条件下的模型,即水汽压亏缺和冠层气孔导度值均较高的模型才更有显著性意义。

### 1.7　模型模拟

Jarvis提出了一个阶乘型气孔导度的经验模型,被广泛应用于叶片、冠层、景观以及全球尺度的环境和气候模型中[8]。

Jarvis模型[8]的表达式为:

$$g_s = f(Rs) f(VPD) f(T_a) f(\Psi_L) \quad (10)$$

式中,*Rs*为光辐射,*VPD*为饱和水汽压亏缺,*Ta*为气温,$\Psi_L$为叶片水势,但常常用土壤湿度来代替$\Psi_L$。根据具体情况,该模型可以选用不同的环境变量,每个环境变量又可以用不同的函数表达形式。该模型没有考虑环境因子之间的相互影响作用。

本文中运用SPSS13.0 (SPSS,US)软件对数据进行分析。

## 2　结果与分析

### 2.1　树干液流与冠层蒸腾之间的时滞效应

本文以样树的树干液流速率来推算冠层蒸腾速率,因此要建立冠层气孔导度对环境因子的响应模型,准确求算马占相思的冠层气孔导度,必须考虑树干液流与冠层蒸腾之间存在的时滞效应。

植物体内的储水现象是导致时滞现象的主要原因[9]。清晨,太阳辐射引起气孔开放后首先利用气孔下腔内叶肉细胞内储存的水分,储存水分的消耗过程即蒸腾拉力自上而下的传递过程,当根-土壤界面产生水势梯度以后,根系开始吸收土壤中的水分。夜晚,叶片蒸腾作用停止,但树体仍然处于水分亏缺状态,此时根-土壤界面间水势依然很大,根系继续吸收土壤水分、补充树体白天蒸腾作用的亏缺并储存在茎干和叶肉细胞内,直至整个植物体达到水势平衡。

植物体内由叶肉细胞至树干胸高处导管间水势梯度的传递过程需要一定时间,这一时间就是液流与冠层蒸腾间的时滞。时滞效应在针叶树种和阔叶树种中均有报道,Peramaki 等[10]发现欧洲赤松(Scots pine)冠层蒸腾与液流之间的时滞约为 30min,Granier 等[5,21]发现海松(Maritime pine)的时滞为 1h,橡树(Oak)的时滞为 30min,Hinckley[12]等发现白杨树(Poplar)的时滞为 1h。

马玲等[13]发现马占相思在湿季的 9 月份液流时滞为 40~50min 范围内,而干季的 12 月份则增加到 100~150min。本研究的观测处于 7~10 月份,正处于华南地区的湿季。分别将马占相思树的时滞为 1h 和 2h 以及未考虑时滞的液流值计算出的冠层气孔导度与总辐射和 *VPD* 进行对应分析,相关系数 $R^2$ 值最大时则为时滞值,最终确定时滞为 1h。

## 2.2 冠层气孔导度与环境因子的日变化特征

在 DOY 287-291 这 5 个连续的晴天的 7:00~19:00,样树 1 的冠层蒸腾 *Ec*(mm $s^{-1}$)的日变化过程与太阳总辐射和水汽压亏缺的日变化过程相近(图 1)。太阳总辐射的日变化差异小,水汽压亏缺的日变化差异较大,尤其是在上午。

冠层气孔导度 $g_s$ 在日出后迅速上升,至 10:00 时左右达到最高点,然后逐渐下降,但冠层蒸腾量的峰值却在 13:00 时左右出现。出现这种现象是因为早晨随着太阳辐射的迅速增长和 *VPD* 的升高,冠层气孔导度迅速上升,在短时间内达到一个较高的水平,此时树干和枝叶中储存的水分被迅速消耗,树木通过降低气孔导度来减缓水分运输的压力。日蒸腾的最大值并未在气孔导度最大的时候出现,而出现在太阳辐射和 *VPD* 值都较高的 13:00 时,这是因为树木的蒸腾作用是一个受多重因素控制的综合过程,除了太阳辐射、*VPD*、风速、土壤水分等外界环境因素外,树木内部不同水分储存器官之间的水分传输也制约着蒸腾。

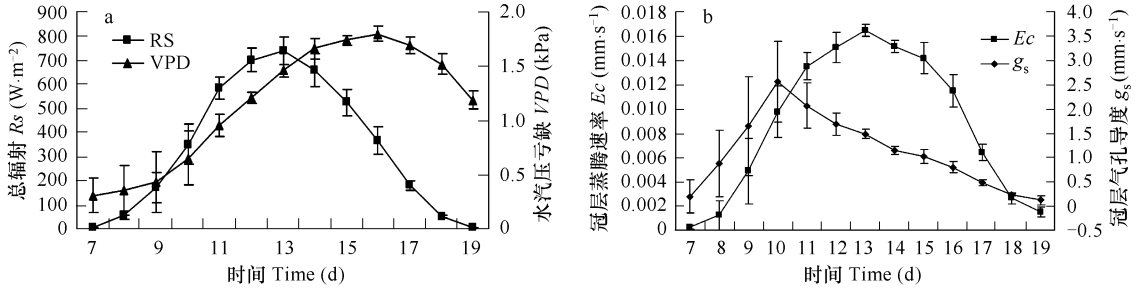


图 1 (a) 太阳总辐射和水汽压亏缺 (b) 冠层蒸腾和冠层气孔导度的日变化趋势图,误差线表示标准差

Fig. 1 Diurnal courses of (a) solar radiation and vapour pressure deficit (b) canopy transpiration and calculated canopy stomatal conductance with error bars representing the standard deviations

## 2.3 冠层气孔导度对总辐射、*VPD*、气温等环境因子的响应特征

通过对观测期间的数据分析,发现冠层气孔导度与总辐射、*VPD*、气温均有极显著相关关系,显著性概率值 *P* 均为 0.000。

马占相思树冠层气孔导度对 *VPD* 的响应呈负指数曲线,冠层气孔导度随太阳总辐射升高而升高,随着饱和水汽压亏缺升高而下降。如图 2 以样树 1 为例:

$$g_s = 0.0027 \times e^{-0.6113VPD} \qquad (R^2 = 0.3034)$$

而且 4 个辐射级别的 $g_s$ 对 *VPD* 的响应负指数曲线方程分别为:

$0 < R_s < 200$ W $m^{-2}$ $\quad g_s = 0.002 \times e^{-1.0486VPD}$ $\quad R^2 = 0.4195$

$200 < R_s < 400$ W $m^{-2}$ $\quad g_s = 0.0037 \times e^{-0.8983VPD}$ $\quad R^2 = 0.7146$

$400 < R_s < 600$ W $m^{-2}$ $\quad g_s = 0.0042 \times e^{-0.7375VPD}$ $\quad R^2 = 0.742$

$R_s > 600$ W $m^{-2}$ $\quad g_s = 0.0035 \times e^{-0.5786VPD}$ $\quad R^2 = 0.692$

由图中还可以发现,在 $R_s$ 处于 0~200 W $m^{-2}$ 水平时,冠层气孔导度值较为分散在两个坐标轴附近,呈负

指数变化趋势不明显,数据对负指数曲线方程的拟合度 $R^2$ 值低于其他辐射级别。这是由于这段时间内冠层气孔导度 $g_s$ 随着 $R_s$ 的升高而迅速上升的,受到 $R_s$ 和 *VPD* 两个因素的共同驱动作用。同时也因为在较低的蒸腾速率和较低 *VPD* 和 $R_s$ 水平下,计算出的冠层气孔导度会存在较大的误差[7]。

而且可以发现,当太阳辐射上升到 200 W $m^{-2}$ 以上后,冠层气孔导度对太阳辐射的响应便变得不甚敏感,各辐射级别的响应曲线方程差别很小,*VPD* 成为驱动冠层气孔导度变化的主导动力。这与很多文献[4,5,7]中所报道的冠层气孔导度对太阳总辐射的响应呈现趋向饱和值的双曲线函数相一致。

气温对冠层气孔导度也有较大影响,较低和较高的气温都会影响气孔开放,对 4 棵样树的冠层气孔导度与对应的气温进行数据分析发现,当气温上升到 28℃以上后,$g_s$ 便开始逐渐下降。如图 3 为样树 1 在观测期间的 $g_s$ 值与对应气温所做的散点图。由于观测期间处于夏秋,所以没有受到低温胁迫的影响。

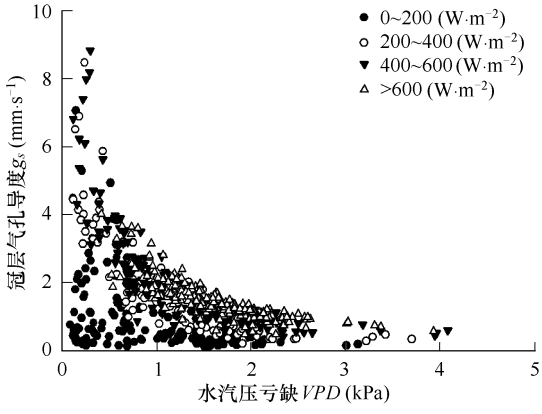


**图 2　样树 1 的冠层气孔导度和水汽压亏缺之间的关系 数据按太阳辐射级分类**

Fig. 2　The relationship between the canopy stomatal conductance and vapour pressure deficit of Tree No. 1. Data were sorted according to solar radiation

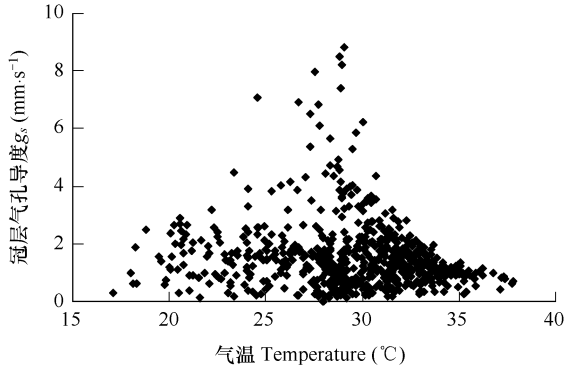


**图 3　样树 1 的冠层气孔导度和气温之间的关系**

Fig. 3　The relationship between canopy stomatal conductance and temperature of Tree No. 1

关于土壤水分对冠层气孔导度的影响,由于在研究期间内,土壤水分含量在 0.17 ~ 0.26 $m^3 \cdot m^{-3}$ 之间,且较为平稳,降雨较为频繁而充足,尚未进入华南地区的旱季,马占相思林没有遭受水分胁迫的迹象,故没有考虑土壤水分胁迫对样树冠层气孔导度值的影响。

## 2.4　模型的构建

$g_s$ 对 $R_s$ 的响应可以用米氏方程来描述[4]:

$$f(R_s) = R_s / (R_s + k_r) \tag{9}$$

气温和 *VPD* 对 $g_s$ 的影响的函数表达式分别为:

$$f(T) = 1 - K_t (T - T_{\max})^2 \tag{10}$$

$$f(VPD) = k_1 \times \exp^{(k_2 \times VPD)} \tag{11}$$

式中,$T_{\max}$ 为适合气孔张开的最高气温,文中取为 28℃

最后构建的模型表达式为:

$$g_s = [R_s / (R_s + k_r)] [k_1 \times \exp^{(k_2 \times VPD)}] [-k_t (T - T_{\max})^2] \tag{12}$$

利用 spss 软件中的非线性最小二乘法确定各参数的值。

## 2.5　模型的验证

模型的验证有多种方法,通常可以把由观测的数据确定的模型,代入在其他地点或时间获得的数据来验证该模型的适用性。在本文中为了验证模型,采用了十字交叉法,由于这种方法需要时间的连续性,是一种比

将数据随机分组更为严格的模型验证方法[5]。Lu P 等[6]采用该种方法研究了 Sultana grapevine 的冠层气孔导度对环境因子的响应模型,得到了较理想的效果。

按照十字交叉法,整个观测期间的数据被分为两部分:Period A (DOY 184-249) 和 Period B (DOY 250-304),分别利用 A、B 两组数据进行建模,得出参数值,然后将获得的模型交叉代入另一组数据求出模型预测值。并最终将模型预测的 $g_s$ 值与由 sap flow 数据计算出的 $g_s$ 值得进行比较来检验模型。

A 时间段处于华南地区多雨而较炎热的 7,8 月份,较长时间内气温在 30℃ 以上,B 时段则处于气温相对较低,降雨不频繁的 9,10 月份。两个时段气候差距较大,这样利用十字交叉法还可以检验模型在不同气候条件下的适应性。

如表 2 是样树 1 的冠层气孔导度模型的参数 (括号内为标准差),$k_t$ 的标准差相对比较大,说明 $k_t$ 的值非常接近 0,气温对于冠层气孔导度的影响相对较为微弱。

表 2 样树 1 的模型参数

Table 2 Fitted value of parameters for mode of Tree 1

| 参数 Parameter | 所有数据 All data ($n$=689) | A 组数据 Period A ($n$=294) | B 组数据 Period B ($n$=395) |
|---|---|---|---|
| $k_r$ | 132.632 (9.030) | 135.646 (10.748) | 93.479 (5.594) |
| $k_1$ | 0.008 (0.000) | 0.008 (0.001) | 0.006 (0.000) |
| $k_2$ | -1.084 (0.036) | -1.145 (0.111) | -0.983 (0.042) |
| $k_t$ | 0.002 (0.001) | -0.007 (0.001) | -0.003 (0.001) |
| $R^2$ | 66.7 | 70.5 | 60.4 |

如图 4 (a) (b) 分别为采用十字交叉法对 Period A 和 B 的模型预测值和实际测量值分析的结果,图中斜线为 1:1 线。由图可以发现,在两组数据中,预测值和实际测量值均较好的分布于 1:1 线的两侧,模型预测效果良好。但在图 4 (a) 中发现,$g_s$ 的实际测量值大于 4mm $s^{-1}$ 时,图中的点主要集中在 1:1 线的一侧,说明此时模型预测值偏小,这可能是由于分别在 Period A 和 B 建立的模型在模拟 $g_s$ 大于 4mm $s^{-1}$ 的数据时候存在微小偏差,从中体现出模型对于不同气候条件的适应性上还存在不足,但可以通过根据不同季节、气候条件来调整模型的参数,而增强模型的适应性。而且通过对模型预测值进行残差分析,如图 5 为所绘制的残差散点图显示,残差值分布于零线上下,且服从正态分布,说明模型对数据的拟合较好。

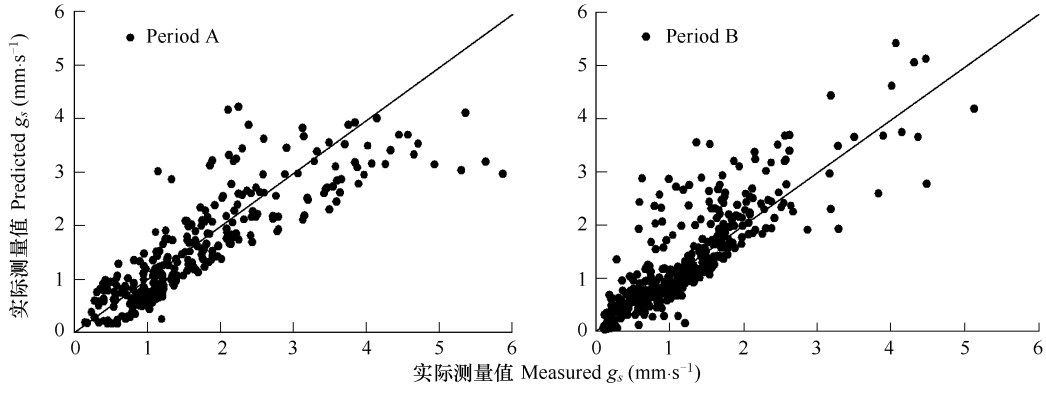


图 4 A 和 B 两个期间的冠层气孔导度测量值和模型预测值之间的关系

Fig. 4 Relationships between predicted and measured $g_s$ on Period A and B

利用该方法分别对其余 3 棵样树建立模型,表 3 为样树 2,3,4 的模型参数,括号内为标准差。

由表中的数据发现,不同样树的模型参数差异较大,这可能是由每棵样树的径级、冠幅等几何特征以及在林地中所处的位置、环境的差别所导致的。

同时还发现模型中 $R_s$、$VPD$、$T$ 三个组成部分对最终的多元回归模型的决定系数影响不同,表 4 为不同模

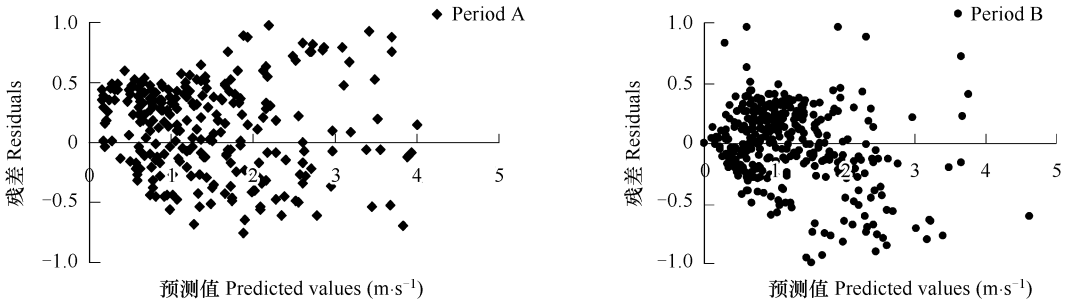


**图 5　A 和 B 两个期间的模型预测值的残差散点图**

Fig. 5　Scatter plot of residuals of the predicted values on period A and Period B

型形式对决定系数 $R^2$ 的影响。可发现在观测期间内,对于马占相思的冠层气孔导度变化,*VPD* 是最主要的决定因素,$R_s$ 和 $T$ 对冠层气孔导度的影响相对较小,但存在于模型中可以增加模型的准确性。三者对模型决定系数影响程度依次为 水汽压亏缺 > 太阳总辐射 > 气温。

**表 3　样树 2 ~ 4 的模型参数**

**Table 3　Fitted value of parameters for models of Tree 2 ~ 4**

| 参数 Parameter | 样树 2 Tree No. 2 (*n* = 689) | 样树 3 Tree No. 3 (*n* = 683) | 样树 4 Tree No. 4 (*n* = 688) |
|---|---|---|---|
| $k_r$ | 32.652 (7.779) | 30.208 (7.080) | 92.124 (7.765) |
| $k_1$ | 0.028 (0.001) | 0.003 (0.000) | 0.006 (0.000) |
| $k_2$ | −1.668 (0.062) | −1.011 (0.046) | −1.234 (0.049) |
| $k_t$ | 0.004 (0.001) | −0.008 (0.002) | 0.005 (0.001) |
| $R^2$ | 59.3 | 45.3 | 57.1 |

**表 4　不同样树在各个环境变量模型中的决定系数**

**Table 4　Determination coefficients in models from one to three variables for different trees**

| 模型形式 Model | 样树 1 Tree No. 1 | 样树 2 Tree No. 2 | 样树 3 Tree No. 3 | 样树 4 Tree No. 4 |
|---|---|---|---|---|
| $f(R_s)f(VPD)f(T)$ | 59.3 | 66.7 | 45.3 | 57.1 |
| $f(R_s)f(VPD)$ | 58.6 | 66.5 | 42.8 | 56.3 |
| $f(R_s)f(T)$ | — | — | — | — |
| $f(VPD)f(T)$ | 54.6 | 48.6 | 39.7 | 46.8 |
| $f(R_s)$ | — | — | — | — |
| $f(VPD)$ | 52.2 | 45.1 | 38.3 | 42.4 |
| $f(T)$ | — | — | — | — |

## 3　讨论

本文利用 Granier 热扩散探针测量马占相思的树干液流值,通过 Penman-Monteith 方程计算马占相思树冠层气孔导度,分析了冠层气孔导度对环境因子的响应,并进行了数值模型模拟,结果表明:

(1) 由 Granier 方法测算出的马占相思整树冠层蒸腾值可以准确描述整树蒸腾的变化规律,而利用 Penman-Monteith 方程计算冠层气孔导度值是研究整树冠层气孔的行为变化规律的有效方法,不仅避免了传统气孔计等测量方法的巨大人力物力的耗用,而且可以较低的成本对研究对象进行长期不间断的观测。

(2) 马占相思的冠层气孔导度受光辐射、水汽压亏缺、气温等因素的综合影响,在观测所处的夏秋两季节,水汽压亏缺是驱动冠层气孔导度变化的主导因素,气孔导度随水汽压亏缺的增加呈自然对数的形式下降,而随着太阳辐射的增加而增加,这与不少研究的结果是一致的。但也有研究认为[17],水汽压亏缺对气孔导度的影响是正效应。研究结果之所以存在如此的差别,是因为两因子对冠层气孔导度的变化是同时产生效应的,单因子分析往往难以准确反应它们之间的真实关系。

(3) 所建立的 Jarvis 模型能较好的描述马占相思冠层气孔导度对环境因子响应的规律,环境变量对模型精确度的影响依次为 水汽压亏缺 > 太阳总辐射 > 气温,而模型必须包括水汽压亏缺这一部分。齐华等[18]运用便携式光合系统分析仪研究柑橘叶片气孔导度的环境响应模型时发现,利用 Jarvis 模型模拟柑橘叶片的气孔导度时,环境变量必须包括光合有效辐射在内的两个及以上环境变量,除光合有效辐射外,环境变量对 Jarvis 模型精确度的影响依次为饱和水汽压差 > 气温 > 空气 $CO_2$ 浓度。至于环境因子对于整树冠层气孔导度的影响是否在不同地区不同树种间存在较大差异还有待于进一步研究。

(4) 气孔对环境因子的响应机制是十分复杂的,各种环境因子间和环境因子与植物间都存在交互作用,本研究中所建立的模型仅仅描述了马占相思树冠层气孔导度对环境因子的综合反应,同时由于观测期间主要处于华南地区的湿季,降水比较丰富,土壤水分对冠层气孔导度的影响较弱,因此模型中就土壤水分对气孔导度的影响考虑不充分。同时本文基于 4 棵样树的观测数据所建立的模型只能描述单棵样树的冠层气孔导度变化,尚不能代表整个马占相思林冠的气孔导度变化特征。赵平等[3]通过将马占相思林按整树径级分为若干组,然后测定不同径级的样树的冠层蒸腾,经过尺度转换后可以得出整个林段的冠层水分利用动态,这也为将 Jarvis 模型应用在马占相思林段冠层尺度上提供了依据。进一步研究将着重在季节和年份尺度上以及马占相思林分尺度上进行,以建立马占相思林冠层气孔导度的年度季节变化模型。

植物冠层气孔导度模拟对于从机理上模拟光合作用是关键的一步,气孔导度模型和光合作用模型是模拟植被初级生产力以及土壤-植被-大气系统的能量水分平衡的基础,而通过尺度转化可进一步模拟华南亚热带丘陵地带森林冠层、群落乃至整个生态系统的生产力动态和大气土壤之间的能量水分平衡。

**References:**


[1] Pataki D E, Oren R, Katul G, *et al*. Canopy conductance of Pinus taeda, Liquidambar styraciflua and *Quercus phello* under varying atmospheric and soil water conditions. Tree Physiology, 1998, 18: 307-315.

[2] Granier A. Evaluation of transpiration in a Douglas fir stands by means of sap flow measurements. Tree Physiology, 1987, 3: 309-320.

[3] Jarvis P G, McNaughton K G. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. Advances in Ecological Research, 1986, 15: 1-49.

[4] Lindroth A. Canopy conductance of coniferous forests related to climate. Water Resources Research, 1985, 21: 297-304.

[5] Granier A, Loustau D. Measuring and modeling the transpiration of a Martime pine canopy from sap flow data. Agriculture and Forest Meteorology, 1994, 71: 61-81.

[6] Herbest M. Stomatal behaviour in a beech canopy: an analysis of Bowen ratio measurements compared with porometer data. Plant Cell and Enviorment, 1995, 18: 1010-1018.

[7] Ogink-Hendricks M J. Modeling surface conductance and transpiration of an oak forest in The Netherlands. Agricultural and Forest Meteorology, 1995, 74: 99-118.

[8] Lloyed J, Frace J, Miranda AC, *et al*. A simple calibrated model of Amazon rainforest productive based on leaf biochemical properties. Plant Cell and Environment, 1995 18: 1129-1145.

[9] Pan Z G, Feng S, Lin H S. The introduction, growing and using of Acacia mangium. Tropical Forestry, 1996, 24 (4): 144-152.

[10] Zeng X P, Zhao P, Peng S L. Study on the water ecology of artificial Acacia mangium forest in the Heshan, Guangdong Province. Acta Phytoecologica Sinica, 2000, 24 (4): 420-424.

[11] Zeng X P, Zhap P, Peng S L. Study on the water ecology of three understoy plants in a leguminous mixed forest in Heshan, Guangdong. Ecological Science, 1999, 18 (4): 1-5.

[12] Zhao P, Rao X Q, Ma L. Application of Granier's sap flow system in water use of Acacia Mangium forest. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2005, 13 (6): 457-468.

[13] Zhao P, Rao X Q, Ma L. Sap flow-scaled stand transpiration and canopy stomatal conductance in an *Acacia mangium* forest. Journal of Plant Ecology, 2006, 30 (4): 655-665.

[14] Sun G C, Wei C Z, Zhao P. Photosynthesis and transpiration in leaves of some woody legume plants in the dry season. Trop. Subtrop. For. Ecosys, 1990, 7: 60-68.

[15] Campbell G S, Norman J M. An introduction to environmental biophysics (second edition). US: Springer-verlag Press, 1998: 40-45.

[16] Monteith J L., Unsworth M H. Principles of Environmental Physics. Edward Arnold, London, 1990.

[7] Granier A, Loustau D, Bréda N. A generic model of forest canopy conductance dependent on climate, soil water availability and leaf area index. Annual Forest Science, 2000, 57: 755 - 765.

[8] Jarvis P G. The interpretation of variation in the leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. Philosophical Transcations of the Royal Society of London B, 1976, 273: 593 - 610.

[9] Chuang Y L, Oren R, Bertozzi A L, *et al*. The porous media model for the hydraulic system of a conifer tree: linking sap flux data to transpiration rate. Ecological Modeling, 2006, 191: 447 - 468.

[10] Peramaki M, Nikinmaa E, Sevanto S, *et al*. Tree stem diameter variations and transpiration in Scots pine: an analysis using a dunamic sapflow model. Tree Physiology, 2001, 21: 889 - 897.

[11] Granier A, Bréda N. Modeling canopy conductance and stand transpiration of an oak forest from sap flow measurements, Annual Forest Science, 1996, 53: 537 - 576.

[12] Hinckley T M, Brooks J R, Cermark J, *et al*. Water flux in a hybrid poplar stand, Tree Physiology, 1994, 14: 1005 - 1018.

[13] Ma L, Zhao P, Rao X Q, *et al*. Effects of environmental factors on sap flow in Acacia mangium, Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(9): 2145 - 2151.

[14] Thornley J H M, Johnson I R. Plant and Crop Modeling. Oxford: Clarendon Press, 1990.

[15] Stewart J B. Modeling surface conductance of pine forest. Agriculture and Forest Meteorology, 1988, 43: 19 - 35.

[16] Lu P, Yunusa IAM, Walker R R, *et al*. Regulation of canopy conductance and transpiration and their modeling in irrigated grapevines. Functional Plant Biology, 2003, 30, 689 - 698.

[17] Oren R, Pataki D E. Transpiration in response to variation in microclimate and soil moisture in southeastern deciduous forests. Oecologia, 2001, 127, 547 - 559.

[18] Qi H, Yu G R, Liu Y F. Study of Jarvis model on stomatal conductance of mandarin leaf. Chinese Journal of Eco-Agricultre, 2004, 12(4): 43 - 48.

**参考文献:**

[9] 潘志刚, 冯水, 林鸿盛. 马占相思引种、生长及利用. 热带林业, 1996, 24(4): 144 ~ 152.

[10] 曾小平, 赵平, 彭少麟. 鹤山人工马占相思林水分生态研究. 植物生态学报, 2000, 24(增): 69 ~ 73.

[11] 曾小平, 赵平, 彭少麟. 鹤山丘陵豆科混交林下几种植物的水分生态研究. 生态科学, 1999, 18(4): 1 ~ 5.

[12] 赵平, 饶兴权, 马玲, 等. Granier 树干液流测定系统在马占相思的水分利用研究中的应用. 热带亚热带植物学报, 2005, 13(6): 457 ~ 468.

[13] 赵平, 饶兴权, 马玲, 等. 基于 Sap Flow 测定值进行尺度扩展的马占相思林段蒸腾和冠层气孔导度. 植物生态学报, 2006, 30(4): 655 ~ 665.

[14] 孙谷畴, 魏传钊, 赵平. 几种木本豆科植物旱季时的光合作用和蒸腾作用. 热带亚热带森林生态系统研究, 1990, 7: 60 ~ 68.

[15] 马玲, 赵平, 饶兴权, 等. 马占相思树干液流特征及其与环境因子的关系. 生态学报, 2005, 25(9): 2145 ~ 2151.

[16] 齐华, 于贵瑞, 刘允芬, 等. 柑橘叶片气孔导度的环境响应模型研究. 中国生态农业学报, 2004, 12(4): 43 ~ 48.