

DOI: 10.5846/stxb201910202197

王子钰, 闫文德, 颜成正, 罗梓煜, 贾剑波. 北京山区侧柏林冠层-大气蒸腾导度模拟及环境因子响应. 生态学报, 2021, 41(6): 2471-2481.

Wang Z Y, Yan W D, Yan C Z, Luo Z Y, Jia J B. Simulation and environmental response of canopy-atmospheric transpiration conductance of *Platycladus orientalis* forests in the Beijing mountain area. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(6): 2471-2481.

北京山区侧柏林冠层-大气蒸腾导度模拟及环境因子响应

王子钰^{1,2}, 闫文德^{1,2,4}, 颜成正^{1,3}, 罗梓煜^{1,4}, 贾剑波^{1,2,*}

1 中南林业科技大学, 长沙 410004

2 南方林业生态应用技术国家工程实验室, 长沙 410004

3 湖南芦头森林生态系统国家定位观测研究站, 平江 414000

4 城市森林生态湖南省重点实验室, 长沙 410004

摘要:蒸腾导度模型是衡量冠层-大气界面水汽输出的重要阻力模型, 研究其特征及对环境因子的响应, 为揭示森林冠层-大气界面水汽输出阻力机制提供理论依据。以首都圈森林生态系统定位观测研究站侧柏林为研究对象, 采用 TDP 热探针法测定侧柏林树干液流密度, 同步监测光合有效辐射、饱和水汽压差、气温、风速等主要环境因子, 分析冠层导度和空气动力学导度的动态变化, 构建冠层-大气蒸腾导度模型并模拟, 明确冠层-大气蒸腾导度对各环境因子的响应关系。结果表明: 蒸腾导度季节变化表现为非生长季与冠层导度趋势一致, 生长季与空气动力学导度趋势一致, 全年均为单峰趋势。冬季蒸腾导度与冠层导度保持较稳定差值 ($45 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 左右), 其他季节蒸腾导度与冠层导度、空气动力学导度的最大差值, 均在各季节冠层导度、空气动力学导度的峰值水平。全年日均蒸腾导度冬季最大 ($86.92 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), 其他季节较小且稳定 ($40\text{—}50 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之间)。在非生长季各环境因子对蒸腾导度的影响与对冠层导度的影响基本一致, 温度为主要影响因子 ($r = -0.198$), 其他环境因子影响较小 ($r < 0.1$); 在生长季中风速为主要影响因子 ($r = 0.488$), 光合有效辐射 ($r = 0.228$) 和饱和水汽压差 ($r = -0.299$) 的影响明显升高, 温度的影响降低 ($r = 0.114$)。蒸腾导度模型较好的模拟了冠层-大气界面侧柏蒸腾不同季节的变化规律, 阐明了各环境因子和冠层导度、空气动力学导度对蒸腾导度的影响机制, 证实了生长季应重视空气动力学导度对蒸腾的影响。

关键词:蒸腾导度; 冠层导度; 空气动力学导度; 环境因子

Simulation and environmental response of canopy-atmospheric transpiration conductance of *Platycladus orientalis* forests in the Beijing mountain area

WANG Ziyu^{1,2}, YAN Wende^{1,2,4}, YAN Chengzheng^{1,3}, LUO Ziyu^{1,4}, JIA Jianbo^{1,2,*}

1 Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2 South Forestry Ecological Applied Technology National Engineering Laboratory, Changsha 410004, China

3 National Research Station of Forest Ecosystem in Lutou Hunan, Pingjiang 414000, China

4 City of Hunan Province Key Laboratory of Forest Ecology, Changsha 410004, China

Abstract: Transpiration conductance model is an important resistance model to measure water vapor output at the canopy atmosphere interface. Our study focused on its characteristics and response to environmental factors, which provided a theoretical basis for clarifying the water vapor output mechanism at the canopy atmosphere interface. In this paper, *Platycladus orientalis* forest observation station of forest ecosystem in the capital circle was taken as the research object.

基金项目:国家自然科学基金项目(41807162);湖南省自然科学基金项目(2019JJ50994);农村领域国家科技计划(2015BAD07B0503);湖南省自然科学创新研究群体基金(湘基金委字[2013]7号)

收稿日期:2019-10-20; 修订日期:2020-08-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jotham880303@163.com

Through analyzing the dynamic changes of canopy conductance and aerodynamics conductance by TDP thermoprobe, we measured the density of sap flow in the trunk of *Platycladus orientalis* forest and monitoring the main environmental factors such as photosynthetic effective radiation, saturated water vapor pressure difference, air temperature, and wind speed. And the model of canopy-atmospheric transpiration conductance was derived and calculated so as to build a simulation, which clarified the response of canopy atmospheric transpiration conductance to various environmental factors. The results showed that the trend of transpiration conductance in non-growing season was consistent with that in canopy; the growing season was consistent with the trend of aerodynamic conductance, and the trend was single peak throughout the year. The difference between transpiration conductance and canopy conductance in winter remained stable (around $45 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); the maximum difference value among transpiration conductance, canopy conductance and aerodynamic conductance in other seasons was at the peak level of canopy conductance and aerodynamic conductance; the annual average transpiration conductance was the largest in winter ($86.92 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and it was smaller and stable in other seasons ($40\text{--}50 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); in the non-growing season, the effect of environmental factors on transpiration conductance was basically the same as that on canopy conductance, and temperature was the most important factor ($r=-0.198$) while other environmental factors had little impact ($r<0.1$); in the growing season, wind speed was the most important factor ($r=0.488$); the influence of photosynthetic effective radiation ($r=0.228$) and vapor pressure deficit ($r=-0.299$) was significantly increased, and the influence of temperature was reduced ($r=0.114$). The model of transpiration conductance simulated the change rule of *Platycladus orientalis* transpiration in different seasons, clarified the influence mechanism of environmental factors, canopy conductance and aerodynamic conductance on transpiration conductance, and confirmed that we should pay attention to the influence of aerodynamic conductance on transpiration in growing season.

Key Words: transpiration conductance; canopy stomatal conductance; aerodynamic conductance; environmental factors

森林冠层是在土壤-植被-大气连续体(SPAC)中进行植物-大气间水汽输出的重要场所^[1],在当前全球变暖、环境问题突出的背景下,森林冠层蒸腾对调节大气中二氧化碳、氧气和水汽等生态平衡具有重要作用,众多学者在森林水循环、能量循环等研究中均把森林冠层蒸腾作为重要参考^[2-3]。冠层-大气水汽输出过程可以分为冠层水汽输出过程和近叶湍流层水汽输出过程。在冠层水汽输出过程中,冠层内部的水汽经过气孔层和边界层向外扩散时受到的阻力称为冠层阻力,通常利用冠层导度来定量化表达其阻力的大小。冠层导度是以叶面积为基础,反映冠层所有叶片气孔对水汽输出的传导程度,其测定方法有很多种,传统方法是用气孔计或光合作用测量系统测定叶片尺度的气孔导度,然后扩展到冠层尺度得出冠层导度,然而这一方法推算出的结果变异较大,且受制于测量方法无法长期连续观测^[4]。目前使用热消散探针法(TDP)测量树干液流速率是较为成熟的方法,具有稳定、精确的特点,可以进行长期连续的观测,将冠层蒸腾和微气象因子代入各类气孔导度模型^[5-6]即可求出冠层导度。在近叶湍流层水汽输出过程中,水汽在经过冠层上方的湍流边界层时,受到由湍流运动形成的阻碍冠层-大气界面气体蒸散发的阻力称为空气动力学阻力,空气动力学导度是表征空气动力学阻力的参数,它的大小与风速大小直接相关,可以根据 Monin-Obukhov 相似理论^[7]推算得出。

从冠层-大气界面蒸腾尺度上来讲,从气孔逸出的水汽扩散到大气中还要受到空气动力学阻力^[8]的影响。空气动力学阻力会降低冠层叶片对大气的水汽传导^[9],有研究表明饱和水汽压差(VPD)和蒸腾速率之间的关系对风速具有依赖性,在风速小于 0.7 m/s 时不可忽略^[10]。因此,仅用冠层导度表征冠层-大气水汽输出阻力是不准确的,冠层-大气水汽输出阻力(导度)准确表达是研究冠层蒸腾机制的关键,不仅受植物自身调节的影响,还跟多种环境因子相互作用有关,他们共同影响着植物与冠层边界层的微气候状况。

侧柏(*Platycladus orientalis*)是柏科侧柏属植物,广泛分布于北京市及其周边地区,反映了北京的森林气候特征,是中国北方干旱地区的主要造林针叶树种,相关研究主要集中在冠层阻力或冠层导度模型模拟及其对环境因子的响应关系上^[11-13],对冠层-大气界面蒸腾导度的研究较少。因此,以首都圈森林生态系统定位观

测研究站侧柏林为研究对象,以冠层阻力和空气动力学阻力两者的内在关联以及总阻力表达作为研究切入点,模拟表征冠层-大气界面间水汽输出阻力的综合模型—蒸腾导度,采用 TDP 热探针法测定侧柏树干液流密度,同步监测光合有效辐射、饱和水汽压差、气温、风速等主要环境因子,分析冠层导度和空气动力学导度的动态变化,构建冠层-大气蒸腾导度模型并模拟,明确冠层-大气蒸腾导度对各环境因子的响应关系,旨在量化表达蒸腾导度与冠层导度、空气动力学导度的联系,揭示冠层-大气界面水汽输出阻力的影响机制,为冠层-大气界面水汽输出阻力模型研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验样地基本情况

实验样地依托国家林业与草原局首都圈森林生态系统定位观测研究站(116°28'E,39°54'N)侧柏林固定观测样地(20 m×20 m)进行布设。样地平均树高 6.2 m,平均胸径 14.3 cm,林下枯落物较厚,树龄约 16—57 年生。土壤类型为山地粗骨性淋溶褐土^[11],样地土壤容重 1.40 g/cm³,pH 6.83,有机质 21.93 g/kg。林下灌木主要有:黄背草(*Themeda japonica*)、荆条(*Vitex negundo*)、酸枣(*Ziziphus jujuba*)和孩儿拳头(*Grewia biloba*);草本主要有:细叶苔草(*Carex stenophylloides*)、荻草(*Arthraxon hispidus*)、野青茅(*Deyeuxia arundinacea*)等。经每木检尺调查,样地内共有 84 株分布均匀的侧柏,林分密度为 2100 株/hm²。按照不同径阶(胸径 10 以下、10—15、15—20、20—25、25 以上,单位 cm)对侧柏进行分组,分别有 14、19、24、16、11 株。

在研究区内每径阶选 2 株(共 10 株)生长状况良好、无自然损坏的侧柏作为试验代表木,各代表木具体形态特征见表 1。

表 1 侧柏代表木形态特征

Table 1 Morphological characteristics of the sample cypress

编号 Number	树高 Height/m	胸径 Diameter at breast height (DBH)/cm	枝下高 Stem length/m	冠层投影面积 Projected crown area/m ²	边材面积 Sapwood area/cm ²
1	4.5	7.1	3.2	2.4	2.8
2	5.2	9.8	2.8	3.4	3.3
3	7.5	12.6	2.8	7.2	5.0
4	7.9	14.5	2.7	8.6	5.0
5	10.4	17.4	2.5	7.8	6.0
6	11.9	19.8	2.9	10.6	4.0
7	11.2	20.3	3.5	10.1	3.8
8	13.3	24.0	3.3	9.0	4.4
9	14.7	27.0	2.9	11.2	7.4
10	15.4	32.2	3.1	11.5	5.4

1.2 气象因子的测定

在样地内空旷地设有自动监测气象站(HOBO, Onset Inc., USA),自 2010 年长期观测空气温度、空气相对湿度、光合有效辐射、风速、降雨量等气象因子,数据采集频率为 30 min 一次。

饱和水汽压差(VPD)与植物的蒸腾速率和气孔功能直接相关^[14],其计算公式为:

$$VPD = 0.611 e^{[17.502T/(T+240.97)]} (1 - RH)$$

式中, T 为空气温度(°C); RH 为空气相对湿度。

1.3 导度模型

1.3.1 液流模型

边材面积在实际中可通过生长锥法间接测定;在样地内按照不同径阶选取 10 株侧柏,在树干高约 1.3 m 处用生长锥钻取直径 5 mm、深度为树干胸径 1/2 的木栓,根据木质部颜色区分边材与心材,测量边材长度进

而求出代表木的边材面积,建立边材面积与胸径的关系式:

$$A_s = m (\text{DBH})^n$$

式中: A_s 为边材面积;DBH为胸径(cm); m 和 n 是通过 Levenberg-Marquart 非线性回归算法得到的参数,参数值分别为 0.696 和 1.452; $R^2=0.679$ 。

按照热扩散探针(SF-L, Ecomatik, GER)仪器安装要求安装到样地内 10 株不同径阶的代表木上,液流数据使用智能可编程数据采集器(DT80)采集,采集频率为 30 min。测定树干液流密度使用 Granier 液流密度经验公式^[15]:

$$J_s = 119 \times [(\Delta T_M - \Delta T) / \Delta T]^{1.231}$$

式中: J_s 为树干液流密度($\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$); ΔT_M 为上下探针之间昼夜最大温差; ΔT 为瞬时温差。

林分总蒸腾 E_c (g/s) 计算公式为:

$$E_c = \sum_{i=1}^n E_{ci} = \sum_{i=1}^n (J_{si} \times A_{si})$$

式中: E_{ci} 为第 i 径阶所有侧柏的整树蒸腾之和(g/s); J_{si} 为第 i 径阶所有侧柏的平均液流密度($\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$); A_{si} 为第 i 径阶所有侧柏的边材总面积。

单位面积冠层蒸腾量 E_l ($\text{g m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 为:

$$E_l = \frac{E_c}{A_g}$$

式中: A_g 为林分总面积(m^2)。

研究样地内侧柏分布较均匀,叶界面层导度远高于气孔导度,冠层和林冠内部通风条件较好,叶片温度接近空气温度,饱和水汽压差没有明显的垂直梯度变化,满足 Köstner 简化公式的应用条件^[16],可以根据 Köstner 简化公式计算冠层导度^[17]。冠层导度计算公式为

$$g_c = \frac{E_l \times \rho \times g_v (T + 273)}{\text{VPD} \times M_{\text{H}_2\text{O}}}$$

式中: g_c 为冠层导度($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); ρ 为水密度,取 998 kg/m^3 ; g_v 为气体常数,取 $0.462 \text{ kPa m}^3 \text{ K}^{-1} \text{ kg}^{-1}$; T 为空气温度($^{\circ}\text{C}$); VPD 为饱和水汽压差(kPa); $M_{\text{H}_2\text{O}}$ 是水的摩尔质量,取 18 g/mol 。

1.3.2 空气动力学导度模型

空气动力学阻力是冠层上方湍流层中湍流运动而产生的,湍流运动被看成一个一个独立的涡进行的无规律的涨落运动。根据 Monteith-Obukhov 公式可计算空气动力学导度,即:

$$g_a = \frac{k^2 \times u}{[\ln(z_0 - d_0) / z_0]^2} \times \frac{1000}{V_m}$$

式中: g_a 为空气动力学导度($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); z_0 为表面粗糙度(约 0.1 h, h 为森林平均树高); d_0 为零平面置换(约 0.75 h); k 为 von Karman 常数,取 0.4; u 为高度 z 处的风速(m/s); V_m 为气体摩尔常数,取 22.4 L/mol 。

1.3.3 冠层-大气蒸腾导度模型

在冠层导度模型的基础上,结合空气动力学导度模型推算出冠层-大气蒸腾导度模型,能够更加准确反映蒸腾的阻力程度。冠层-大气界面水汽输出阻力与电阻相似,为物理量在两个位置之间的势差与物理量在两个位置之间传输的通量密度之间的比,各阻力间呈现串联关系,与欧姆定律相似,总的阻力等于各个阻力之和。因此,蒸腾导度为各个导度倒数和的倒数,即:

$$g_s = \frac{1}{\frac{1}{g_c} + \frac{1}{g_a}}$$

式中: g_s 为蒸腾导度($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。

1.3.4 数据处理

由于降雨对液流法的计算会造成误差,为了避免计算冠层蒸腾的误差,剔除降雨天的数据;各导度值采用三倍标准差的方法剔除异常值;运用 Excel 2010 进行数据整理并对各导度时间变化特征、重要环境因子时间变化特征进行分析和作图;运用 SPSS Statistics 23 进行统计分析,包括各导度与环境因子的相关性分析、偏相关性分析。

2 结果与分析

2.1 时滞修正与模型拟合

由于树干液流密度是一个瞬时值,传输到冠层界面有一定时间差,原因是植物体内储水现象和导管传输水分存在延迟,导致通过树干液流计算的冠层蒸腾与实际冠层蒸腾之间有一定的滞后性^[18],这一时间差就是两者间的时滞。介于时滞效应在各类树种均普遍存在^[19-20],为了使研究更加精确,需要修正时滞产生的误差,使计算冠层导度更符合实际值。目前已有韩磊等^[21]发现典型晴天下侧柏树干液流在7—9月份实际时滞值为45 min。修正时滞误差采用错位时间对比法:取各个月份5天典型晴天的 E_c 与同步观测的VPD、PAR进行比较,此时 E_c 的日变化存在明显的滞后,为了准确计算时滞效应的时间差,将未考虑时滞计算出的 E_c 与VPD、PAR的观测数据进行错位分析,错位间隔为30 min,错位后分析两者之间的相关性,相关系数 R^2 最大时即为液流与冠层蒸腾间的时滞值。观测时间为一年,经过上述分析后确定时滞为1 h($R^2=0.871$),将液流数据修正时滞后再进行计算。

2.2 不同季节侧柏三种导度日变化特征

根据当地气候状况,季节按照春季为3—5月,夏季为6—8月,秋季为9—11月,冬季为12月、1—2月划分,各个月份选取5天典型晴天按照季节进行平均处理,得出各季节冠层导度与蒸腾导度变化。

冠层导度日变化在春季、秋季、冬季为单峰趋势,夏季为双峰趋势。春季、秋季启动时间基本一致,在7:00左右;夏季较为提前,在6:00左右;冬季冠层导度在白天呈下降趋势,启动时间较为延后,在8:00左右。春季、秋季在13:00左右达到峰值,之后秋季较春季下降趋势更为迅速。夏季在10:00左右达到峰值,10:00—18:00之间下降趋势较为平缓,之后迅速下降;冬季在8:00达到最高峰值,8:00—12:00之间迅速下降达到极低峰值,之后缓慢上升。误差线分析表明春季冠层导度日变化幅度较为稳定;夏季、秋季白天冠层导度每日变化幅度较大;冬季夜晚冠层导度每日变化幅度较大。不同季节日均冠层导度表现为:夏季($161.63 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>秋季($141.94 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>冬季($131.89 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>春季($104.69 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)。

不同季节蒸腾导度日变化均为单峰趋势,春季整体趋势较为稳定,夏季、秋季趋势波动较大,各季节启动时间呈两组分化,春季、夏季在6:00左右,秋季、冬季在7:30左右。春季在11:30左右达到峰值,并在高蒸腾导度水平维持至16:00左右开始下降;夏季未见明显峰值,在8:00—18:00维持高蒸腾导度水平后缓慢下降;秋季蒸腾导度水平较为稳定,峰值在16:30左右出现;冬季蒸腾导度趋势与冠层导度一致。误差线分析表明春季、夏季、秋季蒸腾导度每日变化幅度较小,冬季蒸腾导度每日变化幅度较大。不同季节日均蒸腾导度表现为:冬季($86.92 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>夏季($47.61 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) \approx 春季($46.59 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) \approx 秋季($43.34 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

通过比较不同季节蒸腾导度与冠层导度的日变化发现,冬季蒸腾导度与冠层导度全天保持较稳定差值($45 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 左右);夏季、秋季冠层导度与蒸腾导度差值较大,蒸腾导度峰值水平较冠层导度明显降低,仅为20%—30%左右;春季差值较小,蒸腾导度峰值水平较冠层导度为30%—40%左右。说明除了冬季,其他季节空气动力学导度对蒸腾导度的抑制作用明显。

不同季节空气动力学导度日变化均为单峰趋势。各季节空气动力学导度在白天均保持张开水平,启动时间基本不同,夏季较为提前,在6:30左右;冬季较为延后,在8:00左右;春季、秋季分别在7:00左右和7:30左右。春季、夏季在16:00左右达到峰值,之后春季下降趋势较夏季更为迅速;秋季、冬季在11:30左右达到峰值,之后缓慢下降。误差线分析表明春季空气动力学导度每日变化幅度较大,而其他季节空气动力学导度

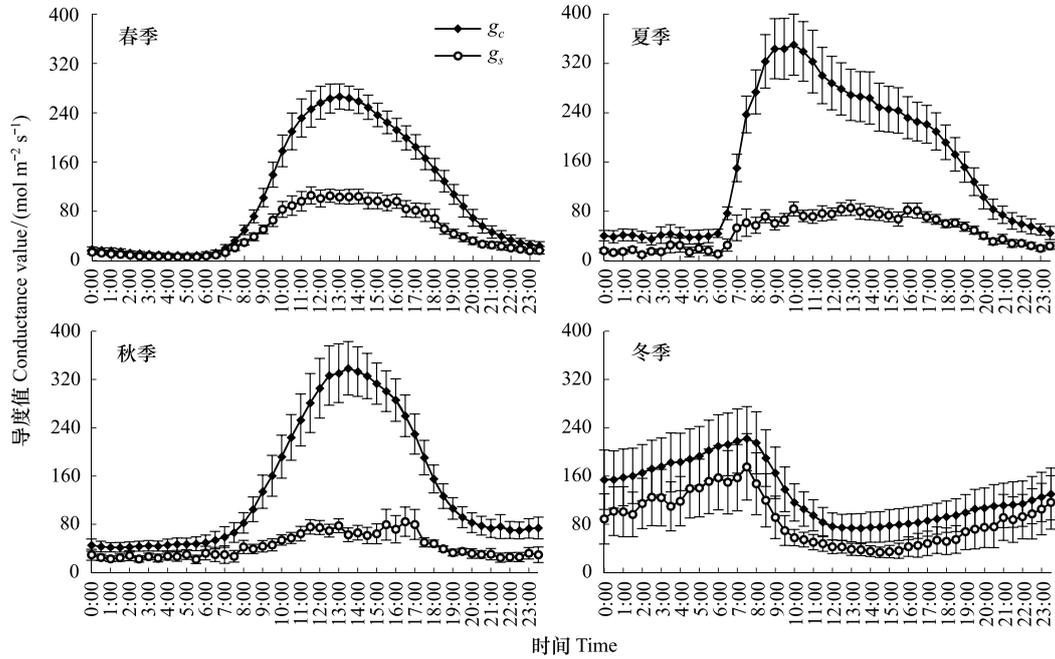


图 1 不同季节蒸腾导度(g_s)和冠层导度(g_c)的日变化(误差线表示每日同时段标准差)

Fig.1 Diurnal variation of transpiration conductance (g_s) and canopy conductance (g_c) in different seasons (Error bars indicate simultaneous standard deviation)

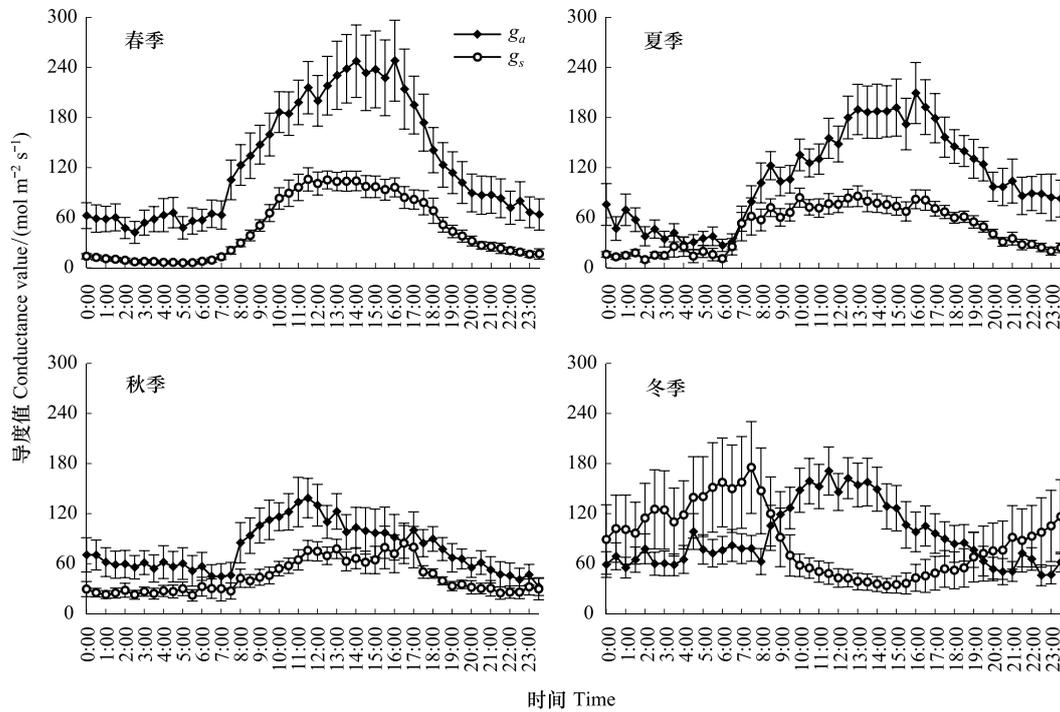


图 2 不同季节蒸腾导度(g_s)和空气动力学导度(g_a)的日变化(误差线表示每日同时段标准差)

Fig.2 Diurnal variation of transpiration conductance (g_s) and aerodynamic conductance (g_a) in different seasons (Error bars indicate simultaneous standard deviation)

每日变化幅度较为稳定。不同季节日均空气动力学导度表现为:春季($126.82 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>夏季($107.53 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>冬季($92.71 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>秋季($77.55 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)。

通过比较不同季节蒸腾导度与空气动力学导度的日变化发现,蒸腾导度与空气动力学导度之间差值不稳定,最大差值出现在各季节空气动力学导度峰值水平,最小差值均在夜晚。春季冠层导度、空气动力学导度与蒸腾导度的差值水平基本一致;夏季蒸腾导度与空气动力学导度差值有所降低,峰值水平较空气动力学导度为30%—40%左右;秋季蒸腾导度与空气动力学导度差值较小,其原因可能是空气动力学导度水平较低,对蒸腾导度的影响更加明显;冬季蒸腾导度与空气动力学导度趋势不一致,说明冬季蒸腾导度受空气动力学导度影响较小。

2.3 三种导度与环境因子间的响应关系

通过各导度时间变化特征分析可知:三种导度在冬季与其他季节呈现不同的时间变化特征,且各环境因子影响各导度的变化的时段基本集中在6:00—18:00之间。因此,将各导度分为非生长季(冬季)与生长季(春季、夏季、秋季),剔除其他时段的冗余数据后,进行Spearman相关性分析,发现在生长季(样本数 $n=3726$)和非生长季(样本数 $n=2203$)中冠层导度、空气动力学导度和蒸腾导度均与VPD、PAR、 T 极显著相关关系($P<0.01$)。

表2 非生长季各导度与环境因子的相关性分析

Table 2 Correlation analysis between various derivatives and environmental factors in the non-growing season

变量 Variables	饱和水汽压差 (VPD) Vapor pressure deficit	光合有效辐射 (PAR) Photosynthetic active radiation	空气温度 (T) Air temperature
冠层导度 Canopy conductance	-0.180 **	-0.150 **	-0.265 **
空气动力学导度 Aerodynamic conductance	0.594 **	0.585 **	0.413 **
蒸腾导度 Transpiration conductance	-0.164 **	-0.074 **	-0.277 **

**表示相关性极显著($P<0.01$); *表示相关性显著($P<0.05$)

值得注意的是,生长季与非生长季相比, g_c 与PAR和 T 的正负相关关系不一致, g_s 与VPD、PAR、 T 的正负关系均不一致,说明在不同环境条件下冠层导度和蒸腾导度对环境因子的响应不同。

表3 生长季各导度与环境因子的相关性分析

Table 3 Correlation analysis between various derivatives and environmental factors in the growing season

变量 Variables	饱和水汽压差 (VPD) Vapor pressure deficit	光合有效辐射 (PAR) Photosynthetic active radiation	空气温度 (T) Air temperature
冠层导度 Canopy conductance	-0.087 **	0.245 **	0.079 **
空气动力学导度 Aerodynamic conductance	0.539 **	0.495 **	0.289 **
蒸腾导度 Transpiration conductance	0.255 **	0.431 **	0.149 **

**表示相关性极显著($P<0.01$); *表示相关性显著($P<0.05$)

在偏相关分析中,空气动力学导度是基于风速变量进行计算,所以在分析空气动力学导度与各环境因子的影响大小过程中,风速不作为控制变量,但可以作为分析变量分析风速对冠层导度、蒸腾导度的影响大小。

在非生长季, T 是影响冠层导度的主要环境因子,VPD、PAR、 u 对冠层导度的影响较小。空气动力学导度主要与PAR有关,PAR的变化是大气热量变化的关键因素,局部热量差异是产生风速的关键原因, T 对空气动力学导度的影响较小。除了VPD在蒸腾导度中影响降低,各环境因子对蒸腾导度影响大小与冠层导度基本一致。

生长季相较于非生长季,各个环境因子对冠层导度的影响都有显著上升,但VPD、PAR、 T 、 u 的 r 值的正负相关关系与非生长季都不一致,说明VPD、PAR、 T 成为调节冠层导度的主导因素,其中VPD是主要影响因素。VPD与 T 对空气动力学导度的影响升高,PAR影响降低,说明环境因子在生长季对空气动力学导度的影

响比重与非生长季不一致。 u 、PAR 和 VPD 对蒸腾导度的影响明显升高, T 的影响降低,且 PAR 正负相关关系与非生长季不一致。

表 4 非生长季各导度与环境因子的偏相关分析

Table 4 Partial correlation Analysis of non-growing season derivatives and environmental Factors

控制变量 Control variables	分析变量 Analysis variables	偏相关系数(r) Partial correlation coefficient		
		冠层导度(g_c) Canopy conductance	空气动力学导度(g_a) Aerodynamic conductance	蒸腾导度(g_s) Transpiration conductance
T 、PAR、 u	VPD	0.151 **	0.230 **	-0.049 *
VPD、PAR、 u	T	-0.213 **	-0.056 **	-0.198 **
VPD、 T 、 u	PAR	-0.058 **	0.426 **	-0.074 **
VPD、 T 、PAR	u	-0.079 **	1 **	-0.050 *

** 表示相关性极显著($P<0.01$); * 表示相关性显著($P<0.05$); 在空气动力学导度偏相关分析中, u 不作为控制变量

表 5 生长季各导度与环境因子的偏相关分析

Table 5 Partial correlation analysis of growing Season derivatives and environmental factors

控制变量 Control variable	分析变量 Analysis Variable	偏相关系数 r Partial correlation coefficient		
		冠层导度 g_c Canopy conductance	空气动力学导度 g_a Aerodynamic conductance	蒸腾导度 g_s Transpiration conductance
T 、PAR、 u	VPD	-0.511 **	0.368 **	-0.299 **
VPD、PAR、 u	T	0.352 **	-0.144 **	0.114 **
VPD、 T 、 u	PAR	0.308 **	0.222 **	0.228 **
VPD、 T 、PAR	u	0.144 **	1 **	0.488 **

** 表示相关性极显著($P<0.01$); * 表示相关性显著($P<0.05$); 在空气动力学导度偏相关分析中, u 不作为控制变量

为了探究非生长季和生长季冠层导度和空气动力学导度各自对蒸腾导度的影响,本文对非生长季和生长季的冠层导度、空气动力学导度进行了偏相关分析。研究表明在非生长季中各导度对蒸腾导度的影响大小为:冠层导度($r=0.749$)>空气动力学导度($r=-0.127$),在生长季中冠层导度($r=0.574$)和空气动力学导度($r=0.544$)对蒸腾导度的影响大小基本一致。

3 讨论

3.1 侧柏冠层导度变化特征

冠层导度日变化在春季、秋季、冬季为单峰趋势,夏季为双峰趋势。在非生长季期间,冠层导度在白天下降到一个极低的水平,原因是植物在受到环境胁迫的情况下,为保护植物不被冻害,会主动调节气孔以减轻胁迫,从而提高植物的抗逆性^[22]。在生长季期间,各环境因子协同作用的同时,某一环境因子达到峰值后下降,抑制了冠层导度上升趋势而出现峰值。秋季比春季冠层导度水平更低的原因是秋季日均饱和水汽压差更大,在较高的 VPD 下,植物自身为了适应环境而调节气孔来维持水分平衡^[23]。夏季上午空气温度和光合有效辐射的迅速增长,使得水分蒸腾消耗过快,由于植物内部失水严重,植物为适应体内水分变化,维持水分平衡对冠层气孔进行主动调控^[24]。下午高温和较大的饱和水汽压差使得冠层导度逐渐下降,许文韬等^[25]发现傍晚前空气温度和饱和水汽压差开始逐渐降低时,冠层导度有小幅升高。本研究也发现,夏季侧柏冠层导度在 10:00—18:00 之间有小幅增高的趋势,原因可能是植物调节气孔避免组织失水严重后,仍会在环境趋于合适的情况下继续增大气孔开度,但随着太阳辐射降低以及饱和水汽压差减小,植物蒸腾量减少,气孔随之关闭,冠层导度迅速减小。

非生长季各环境因子对冠层导度的影响大小为 $T>VPD>u>PAR$,温度作为主要胁迫冠层导度上升的环境因子,韩磊等^[26]研究表明温度在 15 °C 以下、28 °C 以上都会影响侧柏气孔的开放,本文非生长季日均 T 低于

5℃,侧柏在低温环境胁迫下主动关闭气孔防止冻害,其关闭程度则与 T 的大小有关。生长季各环境因子对冠层导度的影响大小为: $VPD>T>PAR>u$, VPD 、 PAR 、 T 是调节气孔的重要环境因子,在自然条件下,各个环境因子是相互影响,共同作用在植物蒸腾过程中^[27]。 VPD 的大小与气孔的开闭程度有着密切的关系。相关研究表明,在较低的 VPD 下, VPD 的变化对冠层蒸腾的敏感性很高^[28]。此外, T 影响虽然比 VPD 小,但在计算 VPD 时已经包含了温度因子,在Köstner简化公式中难以将温度和 VPD 的作用区分开,所以温度的独立影响需要借助其他模型进一步探讨,这点孙林等^[29]研究也曾提到。此外,他人研究表明,对侧柏蒸腾影响较大还有 CO_2 浓度,它的升高会导致气孔导度的降低^[30],植物内部水分传输过程^[31]与土壤因素^[32]等对冠层蒸腾量与冠层导度也有影响。

3.2 侧柏空气动力学导度变化特征

侧柏空气动力学导度日变化在各季节均呈单峰趋势。空气动力学导度受温度、气压等环境因子的影响,不同季节空气动力学导度变化有所差异,原因主要是不同月份热量分布差异不同,使得风速的大小不同。而每日同时段标准差较大的原因是,地形地貌和大气中物质含量复杂等影响造成风速极不稳定。从整体上看,在温度变化情况下产生热量分布差异,风速也随之上升。此外,程根伟等^[33]发现叶面积指数在生长季的持续增长也会使得冠层导度增加,相反空气动力学导度会减小,这也是影响空气动力学导度变化的因素。

非生长季各环境因子对空气动力学导度的影响大小为: $u>PAR>VPD>T$,生长季各环境因子对空气动力学导度的影响大小依次为: $u>VPD>PAR>T$, PAR 的变化会影响 T 的变化, T 与相对湿度的变化影响着 VPD 的变化,温度差会产生风速,各环境因子相互协同,共同作用于空气动力学导度。但非生长季与生长季 VPD 与 T 的 r 的绝对值升高, PAR 的 r 的绝对值降低,说明环境因子在生长季对空气动力学导度的影响比重与非生长季不一致。值得注意的是,温度与空气动力学导度偏相关系数 r 最低,原因可能是温差与风速呈正相关,无论温度的上升或下降都会使风速随之上升。

3.3 侧柏蒸腾导度变化特征

不同季节侧柏蒸腾导度日变化均为单峰趋势。在非生长季冠层导度和蒸腾导度变化一致,表明冠层-大气界面间水汽输出可以顺畅进行,在生长季空气动力学导度和蒸腾导度变化一致,冠层气孔水汽输出在湍流层受到空气动力学阻力影响明显,使得蒸腾导度值和冠层导度值差异非常大。王华田等^[34]提出风速的对侧柏边材液流速率有很大的影响;刘德良等^[35]研究表明风速与液流指标呈正相关;赵哈林等^[36]表明随着风速的增加,植物的日均光合能力和蒸腾速率都会显著降低,并且气孔导度会先下降后回升,但都未明确风速造成影响的原因。本文猜测原因可能是当冠层蒸腾水汽到达产生空气动力学阻力的湍流层时,受到湍流运动气体散发速率不同产生阻碍,而散发速率取决于风速的大小,而导致蒸腾水汽与大气间产生了阻力差,水汽压力回推给气孔致使气孔调节冠层水汽蒸腾量,导致冠层导度降低。

非生长季各环境因子对蒸腾导度的影响大小为: $T>PAR>u>VPD$,除 T 外,各环境因子对蒸腾导度影响系数极低,这与各环境因子对冠层导度的结果一致,说明蒸腾导度在非生长季受冠层导度影响较大。生长季各环境因子对蒸腾导度的影响大小为: $u>VPD>PAR>T$,相较于非生长季,蒸腾导度对 u 、 PAR 和 VPD 的影响明显升高, T 的影响降低,蒸腾导度中 u 是主要影响因子,说明在生长季空气动力学导度在蒸腾导度中的影响不能忽略。冠层导度、空气动力学导度对蒸腾导度影响大小结果也表明非生长季中冠层导度对蒸腾导度起主要调控作用,生长季中冠层导度和空气动力学导度相互制约,共同作用于蒸腾导度。

4 结论

冠层导度表现为生长季高于非生长季,夏季最大($161.63 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),春季最小($104.69 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),夏季日变化趋势呈双峰趋势,其他季节为单峰趋势。空气动力学导度表现为昼夜温差大的季节高于昼夜温差小的季节,春季最大($126.82 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),秋季最小($77.55 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),全年呈单峰趋势。蒸腾导度表现为非生长季与冠层导度趋势一致,生长季与空气动力学导度趋势一致,但除冬季外,各季节与冠层导度和空气动力

学导度差值增大,最大差值均在各季节冠层导度和空气动力学导度的峰值水平。全年日均蒸腾导度冬季最大($86.92 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),其他季节差距较小($40\text{—}50 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之间)。

侧柏蒸腾导度是各阻力导度之和,蒸腾导度与环境因子的相关关系复杂且显著,在非生长季各环境因子对蒸腾导度的影响与对冠层导度的影响基本一致,温度为主要影响因子($r=-0.198$),在生长季中风速为主要影响因子($r=0.488$),PAR($r=0.228$)和VPD($r=-0.299$)的影响明显升高,T的影响降低($r=0.114$)。

研究揭示了冠层-大气界面水汽输出阻力影响机制:在非生长季影响较大的是冠层导度,生长季冠层导度与空气动力学导度影响大小基本一致。为冠层-大气界面蒸腾导度研究提供了理论依据,阐明不同季节蒸腾导度的变化规律,但未用其他冠层蒸腾模型进行相互验证,且该模型在不同气候条件、树种等是否存在较大差异还有待于进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] Evaristo J, Jasechko S, McDonnell J. Global separation of plant transpiration from groundwater and streamflow. *Nature*, 2015, 525(7567): 91-94.
- [2] Samuelson L J, Stokes T A. Transpiration and canopy stomatal conductance of 5-year-old loblolly pine in response to intensive management. *Forest Science*, 2006, 52(3): 313-323.
- [3] Samuelson L J, Stokes T A, Coleman M D. Influence of irrigation and fertilization on transpiration and hydraulic properties of *Populus deltoides*. *Tree Physiology*, 2007, 27(5): 765-774.
- [4] Lorant M M, Mackay D S, Ewers B E, Traver E, Kruger E L. Competition for light between individual trees lowers reference canopy stomatal conductance: Results from a model. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2010, 115(G5): G04019.
- [5] 朱丽薇, 赵平, 蔡锡安, 曾小平, 邹绿柳, 王权. 荷木人工林蒸腾与冠层气孔导度特征及对环境因子的响应. *热带亚热带植物学报*, 2010, 18(6): 599-606.
- [6] 罗紫东, 关华德, 章新平, 刘娜, 张赐成, 王婷. 桂花树冠层气孔导度模型的优化及其参数分析. *生态学报*, 2016, 36(13): 3995-4005.
- [7] Monteith J L, Unsworth M H. *Principles of Environmental Physics*. 4th ed. New York: Academic Press, 2014.
- [8] Holwerda F, Bruijnzeel L A, Scatena F N, Vugts H F, Meesters A G C A. Wet canopy evaporation from a Puerto Rican lower montane rain forest: the importance of realistically estimated aerodynamic conductance. *Journal of Hydrology*, 2012, 414-415: 1-15.
- [9] Köstner B M M, Schulze E D, Kelliher F M, Hollinger D Y, Byers J N, Hunt J E, McSeveny T M, Meserth R, Weir P L. Transpiration and canopy conductance in a pristine broad-leaved forest of *Nothofagus*: an analysis of xylem sap flow and eddy correlation measurements. *Oecologia*, 1992, 91(3): 350-359.
- [10] Komatsu H, Kang Y, Kume T, Yoshifuji N, Hotta N. Transpiration from a *Cryptomeria japonica* plantation, part 1: aerodynamic control of transpiration. *Hydrological Processes*, 2006, 20(6): 1309-1320.
- [11] 刘文娜, 贾剑波, 余新晓, 贾国栋, 侯贵荣. 华北山区侧柏冠层气孔导度特征及其对环境因子的响应. *应用生态学报*, 2017, 28(10): 3217-3226.
- [12] Han L, He K N, Hu X B, Zhang D. Canopy transpiration response to environmental variations in *Platyclusus orientalis*: properties and modelling. *Pakistan Journal of Botany*, 2012, 44(2): 541-545.
- [13] 李永生. 太行山石灰岩区侧柏人工林蒸腾耗水及其与环境因子的关系. *中国水土保持科学*, 2011, 9(5): 60-66.
- [14] Lihavainen J, Ahonen V, Keski-Saari S, Kontunen-Soppela S, Oksanen E, Keinänen M. Low vapour pressure deficit affects nitrogen nutrition and foliar metabolites in silver birch. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(14): 4353-4365.
- [15] Granier A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 1987, 3(4): 309-320.
- [16] Novick K, Oren R, Stoy P, Juang J Y, Siqueira M, Katul G. The relationship between reference canopy conductance and simplified hydraulic architecture. *Advances in Water Resources*, 2009, 32(6): 809-819.
- [17] Köstner B, Granier A, Cermák J. Sapflow measurements in forest stands: Methods and uncertainties. *Annals of Forest Science*, 1998, 55(1/2): 13-27.
- [18] Chuang Y L, Oren R, Bertozzi A L, Phillips N, Katul G G. The porous media model for the hydraulic system of a conifer tree: linking sap flux data to transpiration rate. *Ecological Modelling*, 2006, 191(3): 447-468.
- [19] 谢恒星, 张振华, 杨润亚, 刘继龙, 蔡焕杰. 龙爪槐树干液流相对于气象因子的滞后效应分析. *林业科学*, 2007, 43(5): 106-110.
- [20] Kume T, Komatsu H, Kuraji K, Suzuki M. Less than 20-min time lags between transpiration and stem sap flow in emergent trees in a Bornean tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(6): 1181-1189.
- [21] 韩磊, 展秀丽, 王芳, 孙兆军, 黄菊莹. 河东沙区侧柏树干液流与蒸腾驱动因子的时滞效应研究. *生态环境学报*, 2018, 27(8):

- 1417-1423.
- [22] 王碧霞, 曾永海, 王大勇, 赵蓉, 胥晓. 叶片气孔分布及生理特征对环境胁迫的响应. 干旱地区农业研究, 2010, 28(2): 122-126, 131-131.
- [23] 韩路, 王海珍, 徐雅丽, 牛建龙. 灰胡杨蒸腾速率对气孔导度和水汽压差的响应. 干旱区资源与环境, 2016, 30(8): 193-197.
- [24] Ghimire C P, Lubczynski M W, Bruijnzeel L A, Chavarro-Rincón D. Transpiration and canopy conductance of two contrasting forest types in the Lesser Himalaya of Central Nepal. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 197: 76-90.
- [25] 许文滔, 赵平, 王权, 饶兴权, 蔡锡安, 曾小平. 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. 生态学报, 2007, 27(10): 4122-4131.
- [26] 韩磊, 何俊, 齐拓野, 田佳, 孙兆军, 展秀丽. 宁夏河东沙区侧柏冠层气孔导度对环境因子的响应及其模拟. 生态学杂志, 2018, 37(9): 2862-2868.
- [27] 王力, 王艳萍. 黄土塬区苹果树干液流特征. 农业机械学报, 2013, 44(10): 152-158, 151-151.
- [28] Oren R, Sperry J S, Katul G G, Pataki D E, Ewers B E, Phillips N, Schafer K V R. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant Cell & Environment*, 1999, 22(12): 1515-1526.
- [29] 孙林, 管伟, 王彦辉, 徐丽宏, 熊伟. 华北落叶松冠层平均气孔导度模拟及其对环境因子的响应. 生态学杂志, 2011, 30(10): 2122-2128.
- [30] 郑鹏飞, 余新晓, 贾国栋, 刘自强, 张永娥, 朱翔辉. 北京山区侧柏人工林水分利用效率及其影响因素. 应用生态学报, 2019, 30(3): 727-734.
- [31] 白登忠, 邓西平, 黄明丽. 水分在植物体内的传输与调控. 西北植物学报, 2003, 23(9): 1637-1643.
- [32] 郭江红, 王百田, 田晶会. 黄土半干旱区土壤水分对侧柏叶片水气交换影响. 水土保持学报, 2004, 18(2): 157-160, 165-165.
- [33] 程根伟, 余新晓, 赵玉涛, 周杨明, 罗辑. 贡嘎山亚高山森林带蒸散特征模拟研究. 北京林业大学学报, 2003, 2(1): 23-27.
- [34] 王华田, 赵文飞, 马履一. 侧柏树干边材液流的空间变化规律及其相关因子. 林业科学, 2006, 42(7): 21-27.
- [35] 刘德良, 李吉跃, 马达. 侧柏树干边材液流空间变化规律. 生态学杂志, 2008, 27(8): 1262-1268.
- [36] 赵哈林, 李瑾, 周瑞莲, 云建英, 冯静, 苏娜. 不同强度净风频繁吹袭对樟子松(*Pinus sylvestris var. mongolica*)幼苗光合蒸腾特征的影响. 生态学报, 2017, 37(5): 1431-1437.