#### DOI: 10.5846/stxb202109092548

陈帅,党宏忠,丛日春,王檬檬,李明阳,刘春颖.黄土高原苹果园蒸腾导度大气驱动规律比较.生态学报,2022,42(18):7553-7564. Chen S, Dang H Z, Cong R C, Wang M M, Li M Y, Liu C Y.Laws of transpiration conductance variables driven by atmospheric were compared in apple orchards on the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica,2022,42(18):7553-7564.

# 黄土高原苹果园蒸腾导度大气驱动规律比较

陈 帅<sup>1,2</sup>,党宏忠<sup>1,2,\*</sup>,丛日春<sup>1,2</sup>,王檬檬<sup>3</sup>,李明阳<sup>1,2</sup>,刘春颖<sup>1,2</sup>

1 中国林业科学研究院荒漠化研究所,北京 100091

2 中国林业科学研究院生态保护与修复研究所,北京 100091

3 内蒙古农业大学沙漠治理学院,呼和浩特 010018

**摘要**:植物蒸腾导度是表征土壤-植物-大气连续体(SPAC)中植物-大气间水汽传导过程、反映植物水分调控能力的一类重要变量,常见有冠层导度( $G_e$ )、冠层气孔导度( $G_s$ )与叶片气孔导度( $g_s$ ),明确三者在反映冠层蒸腾过程时的异同或关联性对于理解 植物水分利用机制具有重要意义。本研究基于对黄土高原果园苹果树生长季内树干液流( $J_s$ )及环境因子的连续观测,计算了  $G_e$ 、 $G_s$ 及脱耦联系数( $\Omega$ )等变量,并与短期连续观测的叶片气孔导度( $g_s$ )比较,分析了 $G_e$ 、 $G_s$ 和 $g_s$ 在反映冠层蒸腾特征方面的 异同及其关系。结果表明,日变化过程中 $G_s$ 、 $g_s$ 呈"单峰"型曲线,而 $G_e$ 则呈"先增后减,午后抬升"的"双峰"型曲线。 $g_s$ 与 $G_s$ 存 在较紧密的线性关系( $R^2$  = 0.80),但与 $G_e$ 的线性关系较弱( $R^2$  = 0.02)。 $G_e$ 、 $G_s$ 均随大气水汽压亏缺(VPD)的变化呈现确定的规 律,其中,上边界函数呈递减的对数函数关系,平均值则符合先增后减的Log-Normal函数关系( $R^2$  > 0.95),拐点对应的 VPD 值 分别为1.33和1.16 kPa。在一日内, $G_s$ 对 VPD 变化的响应过程与 $g_s$ 对 VPDL(基于叶片温度计算的水汽压亏缺)变化的响应过 程总体一致,其一致性高于 $G_e$ 对 VPD 变化的响应。整个生长季(4—10月)中果树的 $\Omega$ 平均值为0.12,随着 $\Omega$ 递减, $G_e$ 与 $G_s$ 的 线性相关性愈趋紧密,其斜率呈递增趋势, $G_e$ 越来越趋近于 $G_s$ 。研究结果表明,在北方地区,基于树干液流的监测能较准确的 推导整株并估算林分的冠层蒸腾导度。与实测 $g_s$ 的变化过程比较, $G_s$ 比 $G_e$ 具有更高的一致性, $G_s$ 可以作为描述苹果树水分利 用过程响应大气驱动的更为恰当的变量。

关键词:冠层蒸腾;冠层导度;冠层气孔导度;叶片气孔导度;液流

# Laws of transpiration conductance variables driven by atmospheric were compared in apple orchards on the Loess Plateau

CHEN Shuai<sup>1,2</sup>, DANG Hongzhong<sup>1,2,\*</sup>, CONG Richun<sup>1,2</sup>, WANG Mengmeng<sup>3</sup>, LI Mingyang<sup>1,2</sup>, LIU Chunying<sup>1,2</sup> 1 Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

2 Institute of Ecosystem Conservation and Restoration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

3 College of Desert Control Science and Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China

Abstract: Plant transpiration conductance variables, including canopy conductance ( $G_c$ ), canopy stomatal conductance ( $G_s$ ) and leaf stomatal conductance( $g_s$ ), were able to characterize quantitatively the vapor transmission process between plant and atmosphere in the soil-plant-atmosphere continuum (SPAC) and to reflect the water regulation ability of plants. It was very important to discriminate the similarities and differences between the three factors mentioned above in reflecting the process of plant water use and the correlation among them for figuring out mechanism of plant water use. Based on the continuous observation of apple trees sap flow velocity ( $J_s$ ) and environmental factors during the growing season on the

收稿日期:2021-09-09; 采用日期:2021-12-29

\* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: hzdang@ caf.ac.cn

**基金项目:**中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(CAFYBB2020ZB007);国家自然科学基金(32071836);国家重点研发计划 (2016YFC0501704)

Loess Plateau,  $G_e$ ,  $G_s$  and decoupling coefficient ( $\Omega$ ) were calculated and compared with the  $g_s$  measured continuously for a few sunny days in field, and the relationships between  $G_e$ ,  $G_s$  and  $g_s$  and the similarities and differences of them in estimating canopy transpiration rate were analyzed. Results showed that diurnal courses of  $G_s$  and  $g_s$  showed a "unimodal" curve while that of  $G_e$  showed a "bimodal" curve that was increase followed by decrease and recovered slightly in the afternoon. The linear relationship between  $G_s$  and  $g_s$  was close ( $R^2 = 0.80$ ) while that of  $G_e$  and  $g_s$  was weak ( $R^2 = 0.02$ ).  $G_e$ or  $G_s$  varied with vapor pressure deficit (VPD) were clear with the upper boundary function of decreasing logarithmic function while the relationship between means of that and VPD could be fitted well by Log-Normal function of first increase and then decrease ( $R^2 > 0.95$ ). The means of  $G_e$  and  $G_s$  varied with VPD showed turn points at 1.33 and 1.16 kPa, respectively. In daytime, the response process of  $G_s$  to VPD was consistent with that of  $g_e$  to VPD. In the whole growing season (from April to October), the average  $\Omega$  was 0.12.  $G_e$  linear correlated with  $G_s$  and the fitted line slope increased gradually with the decrease of  $\Omega$ , which meant that  $G_e$  was close to  $G_s$  gradually. The results of research showed that canopy transpiration conductance of an individual or stand can be estimated accurately based on the sap flow in the northern China. Compared with the diurnal course of  $g_s$  measured in field,  $G_s$  was more consistent with the  $g_s$  than  $G_e$ .  $G_s$  was a more appropriate variable to reflect the response of apple trees water use process to atmospheric driving.

Key Words: canopy transpiration; canopy conductance; canopy stomatal conductance; leaf stomatal conductance; sap flow

在陆地生态系统中,森林植被因具有强大的碳汇、保持水土、防风固沙等生态功能而受到广泛关注<sup>[1]</sup>。 人工植被如我国的"三北"防护林、"退耕还林"、"京津风沙源治理"、"长江上中游水土保持重点防治";非洲 的"绿色长城"等工程,在改善区域乃至全球生态环境中扮演着重要角色并做出了巨大贡献<sup>[2-4]</sup>。但另一方 面,在气候变化背景下,随着极端气候事件频度和强度的持续增加,全球森林衰退、死亡事件频发,其中,干旱 被认为是造成树木衰退、死亡的最主要的环境因素<sup>[5-6]</sup>。人工植被由于其系统组成与结构相对单一,因此遭 受衰退的风险更大<sup>[7]</sup>。

气孔调节被认为是植物应对干旱胁迫的重要方式与途径,植物通过气孔调控冠层蒸腾过程、避免过度失水并保持组织的水势在阈值之上而防止出现水力衰败<sup>[8-9]</sup>。树木的气孔调控行为一般通过对叶片气孔导度、冠层导度、冠层气孔导度等指标的观测或计算而得到较好的反映<sup>[10-11]</sup>。其中叶片气孔导度( $g_s$ , mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>),即单位时间内单位叶片面积对水汽的传导程度,是叶片尺度上量化气孔行为的重要参数<sup>[12]</sup>。但在实践中, $g_s$ 往往较难实现多叶片、长期、连续观测,因而限制了其在较大时空尺度研究中的运用。冠层导度( $G_e$ , m/s)为气孔行为在冠层尺度上的表现,是冠层尺度衡量植被冠层水汽传输的重要变量<sup>[13]</sup>,在实践中往往通过对植被蒸腾过程的观测(如基于单株树干液流通量的观测或涡动通量的观测),采用 Penman-Monteith 公式的逆转形式推导计算<sup>[14]</sup>。该公式整合了植物生理性状和微气象因子<sup>[13]</sup>,综合考虑了冠层气孔阻力和空气动力学阻力对冠层水汽通量的影响<sup>[15-16]</sup>,理论上能够较准确的模拟植被冠层水汽传输特征;但存在着计算公式相对复杂、包含变量相对较多,且其中计算空气动力学导度时包含参数假设的不足。在实践中,对于特定自然地理区域(如高纬度地区)的特定植被类型(如针叶林等),植被冠层被认为与大气间耦合紧密,空气动力学阻力趋于零,对冠层水汽的传输影响较小,此时  $G_e$ 被简化为  $G_s$ (冠层气孔导度,m/s)而被广泛应用<sup>[17-19]</sup>。 $G_s$ 是否比  $G_e$ 更能恰当地反映植被冠层实际的水汽传输过程,目前的研究缺少直接的比较与验证。

经济林由于其栽植密度相对较小,株间距离相对一致,不同植株个体冠层间的干扰相对较小,树高较低, 利于冠层叶片气孔导度的测定,是研究树木水分利用过程与大气驱动间关系较理想的对象。本研究以黄土区 苹果园苹果树为研究对象,开展果树树干液流和周围环境因子的定位监测,计算 G<sub>e</sub>和 G<sub>s</sub>。通过对 g<sub>s</sub>的测定, 验证了由模型推导计算的 G<sub>e</sub>和 G<sub>s</sub>在表征实际的冠层水汽传输的准确性,并分析了三种水汽导度变量在反映 树木水分利用过程对大气驱动响应时的一致性与差异,为进一步明确树木冠层水汽传输特征,揭示树木水分 利用机制提供重要科学依据。

#### 1 材料与方法

#### 1.1 试验地概况

试验样地位于黄土残塬沟壑区的山西省吉县(110°35.655′E,36°04.739′N),海拔 910 m。该地区属暖温 带大陆性季风气候,年均气温 10.2 ℃,年均日较差 11.5 ℃,多年平均降水 522.8 mm,10 ℃以上的有效积温 3361.5 ℃, 多年平均日照时数 2538 h。土壤机械组成以粘粒和粉粒为主, 分别占 42.6% 和 41.6%。1 m 内土层 平均土壤容重为 1.34 g/cm<sup>3</sup>,土壤有机质含量平均为 0.85%。所选样地果园为 2000 年建植, 面积 1.7 hm<sup>2</sup>, 品 种为红富士,砧木为海棠,树形为自由纺锤形,栽植密度4×6m,林冠高平均为2.5m<sup>[20]</sup>。果园布设有防雹 网,经营管理措施完备,果树处于经济成熟期。

#### 1.2 气象要素观测

于果园中央立一高约3m竖杆架设小型气象站,安装空气温、湿度传感器(AV-10TH,AVALON,USA)、风 速传感器(AV-30WS, AVALON, USA)、风向传感器(AV-30WD, AVALON, USA)、大气压(AV-410BP, AVALON, USA)、雨量传感器(AV-3665R, AVALON, USA)、太阳总辐射传感器(AV-20P, AVALON, USA), 净辐 射传感器(NR-LITE2, Kipp & Zonen, Netherlands),监测果园树冠上方空气温度(T\_)、相对湿度(RH)和太阳总 辐射( $R_{a}$ )等气象要素。于竖杆附近距地表约 5 cm 处埋设土壤热通量(G)传感器(HFP01, Huk Sefflux, Netherlands)。以上传感器均连接 SQ2020 数采器(Grant, UK),采样间隔为 10 min,记录间隔为 30 min。

大气水汽压亏缺(VPD)计算公式<sup>[21]</sup>:

$$VPD = 0.611 e^{\left(\frac{17.502T_a}{T_a + 240.97}\right)} (1 - RH)$$
(1)

式中, $T_a$ :大气温度(℃);RH:空气相对湿度(%)。

1.3 树干液流监测

采用 Granier 式热扩散传感器(TDP-3 cm, Plantsensor, AUS) 监测苹果树完整生长季(2018 年 4 月 1 日— 2018年10月31日)的树干液流速率。该传感器由上、下两根探针组成,上部探针为加热探针,下部为参考探 针。2018年3月份,选定3株冠形完整、生长健康的果树样株(表1),于其东、南、西、北四个方位各安装一套 TDP-3cm,安装过程及技术要点见文献<sup>[22]</sup>,并使用铝箔防辐射膜包裹树干安装探针部位。12套 TPD 传感器 均接入 32 通道 SQ2040 数采器(Grant, UK),采集、记录间隔分别为 10、30 min。采用 100 W 太阳能板接 12V-100 AH 铅酸蓄电瓶连续供电。采用 Granier 经验公式<sup>[23]</sup>计算液流速率( $J_{s,cm/h}$ ):

$$J_{s} = 119 \times 10^{-4} \left( \frac{\Delta T_{0} - \Delta T}{\Delta T} \right)^{1.231} \times 3600$$
 (2)

式中, $\Delta T$ :上下两探针间实际温差( $\mathbb{C}$ ); $\Delta T_0$ :液流为零时上、下两探针间的温差(最大值, $\mathbb{C}$ ),该值采用两次 回归法确定<sup>[24]</sup>。

表 1 件树倾仍			
Table 1         Information of sample trees			
样株 Sample trees	T1	T2	Т3
树高 Height/m	2.4	2.5	2.4
胸径 Diameter at breast height /cm	20.2	21.5	20.1
冠幅 Crown width/m (南 South—北 North)×(东 East—西 West)	4.2×4.0	4.4×4.2	4.1×4.0

+<del>~ 1</del>~ 1~ 1~ 1~

T1:1 号样树 Tree 1;T2:2 号样树 Tree 2;T3:3 号样树 Tree 3

对4个方位 $J_{,}$ 观测值取平均得 $\overline{J}_{,}$ 作为单株果树液流速率平均值,计算果树冠层蒸腾速率( $E_{c},$ mm/h):

$$E_{\rm c} = \frac{J_{\rm s}A_{\rm s}}{A_{\rm g}} \times 10^{-3}$$
(3)

式中, $A_{g}$ :样树冠层地面垂直投影面积(cm<sup>2</sup>); $A_{s}$ :样树边材面积(cm<sup>2</sup>),通过苹果树边材面积—胸径(DBH, cm)关系式<sup>[20]</sup>求得:

$$4s = 0.61 \times \text{DBH}^{1.941}$$
 (4)

1.4 叶片气孔导度测定

于苹果树耗水旺盛的果实膨大期选择连续三个晴日(2018 年 5 月 29 日—31 日)的 5:00—20:00 时段,利用 Li-6400 便携式光合仪(Li-Cor lnc.,Lincoln,USA)每隔 1 h 测定样树叶片气孔导度( $g_s$ ,mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)。对上述每样株选取 3—5 片完整、健康叶片做好挂牌标记,每次每片样叶连续测定 30 次,记录气孔导度和基于叶片温度计算的水汽压亏缺(VPDL,kPa)等指标。依据公式(5)<sup>[25]</sup>将  $g_s$ 的单位由"mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>"转换至"m/s":

$$g_{s}(\text{m/s}) = \left[\frac{g_{s}(\text{mol } \text{H}_{2}\text{O } \text{m}^{-2} \text{s}^{-1})}{44.6}\right] \left[\frac{(T_{a} + 273)}{273}\right] \left[\frac{101.3}{P}\right]$$
(5)

式中, $T_a$ :大气温度(℃);P:大气压强(kPa)。

1.5 冠层导度、冠层气孔导度与脱耦联系数计算

冠层导度( $G_{e}$ ,m/s)的计算基于 Penman-Monteith 公式<sup>[13,26]</sup>:

$$\lambda E_{c} = \frac{\Delta (R_{n} - G) + K_{time} \rho_{a} c_{p} \text{VPD}G_{a}}{\Delta + \gamma (1 + \frac{G_{a}}{G_{c}})}$$
(6)

式中, $E_{e}$ :冠层蒸腾速率(mm/h,由公式(3)计算); $\lambda$ :水的蒸发潜热(2.45 MJ/kg); $\Delta$ :饱和水汽压随温度变化 曲线斜率(kPa/℃); $R_{n}$ :净辐射(MJ m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>);G:土壤热通量(MJ m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>); $K_{time}$ :时间转换系数(3600 s/h); $\rho_{a}$ : 干空气密度(1.25 kg/m<sup>3</sup>); $c_{p}$ :空气定压比热(1.013×10<sup>-3</sup> MJ kg<sup>-1</sup>℃<sup>-1</sup>);VPD:大气水汽压亏缺(kPa); $\gamma$ :干湿 表常数(0.0674 kPa/℃); $G_{a}$ :空气动力学导度(m/s),由公式(7)<sup>[27]</sup>可得:

$$G_{a} = \frac{k^{2}u}{\left[\ln(\frac{z-d}{z_{0}})\right]^{2}}$$
(7)

式中,k:Karman 常数(k=0.41);u:相对高度z处(本研究为3m)的风速(m/s);d:零平面位移高度(m); $z_0$ :表面粗糙度(m);d=0.75h, $z_0$ =0.1h,h为样树平均株高(本研究为2.43m)。冠层导度( $G_e$ ,m/s)计算公式<sup>[28]</sup>:

$$G_{\rm e} = \frac{\gamma \lambda E_{\rm e} G_{\rm a}}{\Delta (R_{\rm n} - G) + K_{\rm time} \rho_{\rm a} c_{\rm p} \rm VPDG_{\rm a} - \gamma (\Delta + \gamma) E_{\rm e}}$$
(8)

由于在阴、雨天 VPD 及 *R*<sub>s</sub>较低,计算冠层导度会产生较大误差,因此为更准确反映 *G*<sub>c</sub>常规水平,本研究 选取典型晴天白天(从太阳辐射日变化曲线判断),且符合 VPD>0.6 kPa、*R*<sub>s</sub>>50 W/m<sup>2</sup>条件下的数据计算冠层 导度<sup>[29]</sup>。

冠层气孔导度( $G_{a}$ ,m/s)的计算公式<sup>[10-11,17]</sup>:

$$G_{\rm s} = \frac{\gamma \lambda E_{\rm c}}{K_{\rm time} \rho_{\rm a} c_{\rm p} \rm VPD}$$
(9)

脱耦联系数(0<Ω<1,无量纲)计算公式<sup>[26,30]</sup>:

$$\Omega = \frac{\frac{\Delta}{\gamma} + 1}{\frac{\Delta}{\gamma} + 1 + \frac{G_a}{G_c}}$$
(10)

 $\Omega$  越接近于 0,表示冠层与大气间的耦合越紧密。

1.6 数据分析

当土壤水分不受限制时,  $G_{e_s}G_{s_s}g_s$ 与 VPD 间的关系一般符合以下模型<sup>[31]</sup>(对于  $g_s$ , 用 VPDL 代替 VPD):

$$G = G_{\text{srief}} - m \ln \text{VPD} \tag{11}$$

式中,*G*为三种水汽导度变量中的一种,*G*<sub>srief</sub>是参比导度(VPD(VPDL)=1 kPa 时的 *G* 值),*m* 为 *G* 对 VPD (VPDL)的敏感性,即 *dG*/*d*lnVPD(VPDL)。本研究采用此模型对 *G*<sub>e</sub>、*G*<sub>s</sub>、*g*<sub>s</sub>与 VPD(VPDL)散点分布的上边界 进行非线性拟合。

将 VPD 以 0.1 kPa 间隔分段("四舍五入"法使 VPD 保留 1 位小数, VPDL 以 0.5 kPa 间隔分段), 分别统 计各段 VPD(VPDL)中  $G_c, G_s 和 g_s$ 的平均值(分别记为  $G_{c-mean}, G_{s-mean}$ ), 采用 Log-Normal 模型(公式 12) 对  $G_{c-mean}, G_{s-mean}$ 随 VPD 的变化进行拟合( $g_{s-mean}$ 由于数据观测时间短未进行拟合)。

$$y = a + \frac{b}{\sqrt{2\pi\sigma x}} e \left[ -\frac{(\ln(\frac{x}{c}))^2}{2\sigma^2} \right]$$
(12)

式中,a、b、c 和  $\sigma$  为常数。

采用 Origin 2021b(OriginLab, USA)进行单因素方差分析、相关分析等统计分析并制图,采用 R-3.6.1 软件分位数回归 Quantreg 包(https://cran.r-project.org/web/packages/quantreg/)进行边界函数拟合<sup>[32]</sup>。

# 2 结果与分析

#### **2.1** $G_{c}$ 、 $G_{s}$ 与 $\Omega$ 季节动态

生长季(4—10月)期间, $J_s$ 、 $G_c$ 、 $G_s$ 、 $\Omega$ 及 VPD 各变量均存在显著的季节变化(P<0.05)(图1)。 $J_s$ 总体呈 先增后减的季节变化趋势,8月份的平均值最大((9.93±2.66) cm/h,平均值±标准差),4月份最小((6.54± 2.98) cm/h)。 $G_c$ 月均值在 10月份达到(0.00185±0.00059) m/s,显著高于其它月份(除9月份外,P=0.28),在 6月份最小,仅为(0.00108±0.00049) m/s,显著低于其它月份(P<0.05)。 $G_s$ 的月变化趋势与 $G_c$ 总体上相一 致,但各月 $G_s$ 均显著高于 $G_c$ (P<0.05)。10月份 $G_s$ 平均值最大,为同月 $G_c$ 的 1.4倍;6月份 $G_s$ 平均值最小,为 同月 $G_c$ 的 1.5倍。 $\Omega$ 月平均值最大值、最小值分别出现在 8月和 4月,其值分别为 0.17±0.11、0.07±0.05。 VPD 总体呈先增后减的季节变化趋势,其在 6月份最高((2.71±1.11) kPa),10月份最低((1.45±0.40) kPa) (图1)。





**Fig.1 Seasonal variation of main variables in growing season**(April—October) 图中不同小写字母表示在 0.05 显著性水平下差异显著;脱耦联系数为无量纲变量

http://www.ecologica.cn

#### **2.2** $G_{c}$ 、 $G_{s}$ 、 $\Omega$ 与 VPD 的日变化过程

对  $G_c$ 、 $G_s$ 、Ω 与 VPD 等变量在目间的动态变化进行统计发现,在白天(6:00—18:00), $J_s$ 、 $G_s$ 、VPD 随时间的变化过程呈"单峰型",而  $G_c$ 、Ω 的变化呈"先增后减,午后(14:00)抬升"的"双峰型"曲线(图 2)。 $J_s$ 在 6:00时的值最小((0.67±1.02) cm/h),约在 12:00 时达到峰值((10.22±1.85) cm/h),随后递减,18:00 时的  $J_s$  值是 6:00 时的 9.3 倍。 $G_c$ 最小值( $G_{e-min}$ )出现在 6:00((0.00047±0.00078) m/s),于 10:00 升至峰值,约为  $G_{e-min}$ 的 3.5 倍,随后递减,于 14:00 达波谷后逐渐抬升,至 17:00 时出现第二峰值。 $G_s$ 最小值( $G_{s-min}$ )出现于 6:00((0.00046±0.00070) m/s),峰值出现于 10:00,随后递减,18:00 的  $G_s$ 值约为  $G_{s-min}$ 的 3 倍。白天大部分时段(7:00—16:00), $G_s$ 显著高于  $G_c(P<0.05)$ 。Ω 日变化趋势与  $G_c$ 相似。VPD 的最小、最大值分别出现在6:00 ((0.68±0.07) kPa)、15:00((2.54±0.80) kPa)。 $G_c$ 、 $G_s$ 的峰值时刻较  $J_s$ 的提前约 2 h,较 VPD 提前约5 h (图 2)。



# **2.3** $G_{c}$ 、 $G_{s}$ 与 $J_{s}$ 间的关系

对  $G_{e_s}$ 、 $G_{s}$ 两种导度的变量随  $J_{s}$ 的变化进行分析发现,总体上  $G_{e_s}$ 、 $G_{s}$ 与  $J_{s}$ 间呈正相关关系(图 3)。 $G_{e}$ 与  $G_{s}$ 随  $J_{s}$ 变化分布具有确定的上、下边界线,并且  $G_{s}$ 随  $J_{s}$ 变化的相关性高于  $G_{e}$ 随  $J_{s}$ 变化的相关性。对一日内  $G_{e_s}$ 、  $G_{s}$ 和  $J_{s}$ 随时间推进的变化趋势分析显示, $G_{e_s}$ 、 $G_{s}$ 与  $J_{s}$ 联动变化存在"磁滞回环"效应,即其上升路径与下降路 径不重合,回环曲线基于时间发展呈顺时针方向(图 3)。

**2.4**  $G_{e_s}$ 、 $G_s$ 与 $g_s$ 日变化过程中的关联

选取与 $g_s$ 测定同期(5月29、30、31日)的 $G_c$ 、 $G_s$ 值进行关联性分析发现,日间(6:00—18:00) $G_s$ 、 $g_s$ 值较为接近,而 $G_c$ 则在午间前后低于 $G_s$ 、 $g_s$ (图4)。一日内 $G_c$ 、 $G_s$ 、 $g_s$ 峰值的平均值分别为(0.00180±0.00056)、(0.00403±0.00117)、(0.00393±0.00116)m/s。多重比较结果显示,一日内 $g_s$ 与 $G_s$ 间无显著差异(P>0.05),而 $g_s$ 在14:00前显著高于 $G_c$ (P<0.05)。 $G_s$ 与 $g_s$ 间具有较好的线性关系,其中在清晨开始的短时间内(6:00—8:00)快速上升(斜率为 1.3661,  $R^2$  = 0.95),之后的很长时间内(8:00—18:00)递减(斜率为 0.9136,  $R^2$  =





#### Fig.3 Relationships between canopy conductance, canopy stomatal conductance and sap flow velocity

Ge:冠层导度 Canopy conductance; Ga:冠层气孔导度 Canopy stomatal conductance; Ja:液流速率 Sap flow velocity;图中数字 6—18 表示时刻 6:00-18:00

(0.98)。*G*,与*g*,间的线性关系不明显(图 4)。

**2.5**  $G_{c_s}G_{s_s}g_s$ 对 VPD(VPDL)变化响应关系的比较

 $G_{c_s}G_{s_s}g_s$ 随 VPD 变化的上边界均呈对数函数递减关系(图 5)。对  $G_{c_s}G_{s_s}g_s$ 分别以 VPD 值以 0.1 kPa 间 隔分段(VPDL 以 0.5 kPa 间隔),计算各段的平均值(G<sub>e-mean</sub>、G<sub>s-mean</sub>)后与 VPD 进行拟合(因 g<sub>s-mean</sub>数据量 较小、未开展拟合),结果表明: $G_{c-mean}$ 、 $G_{s-mean}$ 和 $g_{s-mean}$ 随 VPD 变化均呈现先增后减的变化趋势(图 5),其中 Ge-mean 、Ge-mean 与 VPD 分别符合 Log-Normal 函数关系:

$$G_{\text{c-mean}} = 6.3970 \times 10^{-4} + \frac{0.00265}{\sqrt{2\pi} \times 0.55473 \text{VPD}} e^{\left[-\frac{(\ln(\frac{VPD}{1.8142}))^2}{2\times 0.55473^2}\right]} \qquad (R^2 = 0.95)$$
(13)

$$G_{\text{s-mean}} = 9.0834 \times 10^{-4} + \frac{0.00378}{\sqrt{2\pi} \times 0.53872 \text{VPD}} \text{e} \left[ -\frac{(\ln(\frac{VPD}{1.54267}))^2}{2\times 0.53872} \right] \qquad (R^2 = 0.98)$$
(14)

拟合函数式的拐点对应的 VPD 值分别为 1.33 和 1.16 kPa; g<sub>s-mean</sub>变化的拐点约在 VPDL 为 1.30 kPa。 *G*<sub>c-mean</sub>、*G*<sub>s-mean</sub>峰值分别为 0.00187、0.00301 和 0.00420 m/s。在一日内, *G*<sub>c</sub>、*G*<sub>s</sub>、*g*<sub>s</sub>随 VPD(VPDL) 而变化 的规律并不一致,午后(14:00)开始, $G_c$ 随着 VPD 的下降呈递增,而 $G_s$ 与 $g_s$ 均呈递减的趋势(图 5)。

### **2.6** $G_c$ 与 $G_c$ 间关系随 $\Omega$ 水平的变化

将 Ω 按 0.05 的间隔从小到大分为 5 个级别:0-0.05(n=73)、0.05-0.10(n=278)、0.10-0.15(n=201)、

7559

0.006



图 4 典型晴天白天(6:00—18:00)冠层导度、冠层气孔导度与叶片气孔导度间的关系

Fig.4 Relationship between canopy conductance, canopy stomatal conductance and leaf stomatal conductance in a sunny day (6:00-18:00)

0.15—0.20(*n*=76),0.2—1(*n*=58),对不同  $\Omega$  级别下的  $G_e$ 与  $G_s$ 间的关系进行分析。结果显示,在  $\Omega$  各级区 间, $G_e$ 随  $G_s$ 变化的线性回归斜率随  $\Omega$  分级的递增而递减,各级拟合直线的斜率分别为:0.83( $R^2$ =0.94)、0.68 ( $R^2$ =0.76)、0.52( $R^2$ =0.53)、0.24( $R^2$ =0.19)和-0.08( $R^2$ =0.01),但回归斜率均低于 1.0,表明在各级别下  $G_s$  一般高于  $G_e$ (图 6)。

3 讨论

# **3.1** $G_{c}$ 、 $G_{s}$ 与 $g_{s}$ 的一致性与差异

*G*。通过整合植物生理性状和微气象因子、综合考虑冠层气孔阻力和空气动力学阻力计算的水汽传输速率 进而用于反映冠层蒸腾状况,具有明确的优越性<sup>[13,19,33]</sup>,但在实际应用中,由于关于空气动力学*G*。相关参数 及土壤热通量等参数在数据获取与计算上的复杂性,限制了其实用性。因此,*G*。往往被简化为*G*。而广泛应 用<sup>[10,26,34–35]</sup>。一般认为*G*。是理想环境条件下的*G*。值(即*G*。的上限),*G*。的值一般要高于*G*。<sup>[16]</sup>。本研究以苹 果树为例,证实了树木日间*G*。显著大于*G*。的普遍规律(*P*<0.01)。关于冠层水汽传输的日变化,大部分研究



图 5 冠层导度、冠层气孔导度和叶片气孔导度与水汽压亏缺间的关系

**Fig.5 Relationships between canopy conductance, canopy stomatal conductance, leaf stomatal conductance and vapor pressure deficit** *G*<sub>c-mean</sub>:冠层导度平均值 Means of canopy conductance;*G*<sub>s-mean</sub>:冠层气孔导度平均值 Means of canopy stomatal conductance;*g*<sub>s-mean</sub>:叶片气孔导 度平均值 Means of leaf stomatal conductance;图中蓝色虚线为上边界函数拟合曲线,黑色实线为平均值拟合曲线;水平线和垂直线分别表示 相应变量的标准差,数字 6—20 表示时刻 6:00—20:00

报道认为  $G_e$ 日变化趋势为"单峰"型,如葡萄(*Vitis vinifera* L. cv. Sultana)<sup>[13]</sup>、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica Litv*)<sup>[10]</sup>和枫树(*Acer rubrum* L.)<sup>[36]</sup>等,通常被解释为植物在清晨打开气孔获取 CO<sub>2</sub>进行光合作用, 午后由于太阳辐射和大气水汽压亏缺不断增大,植物为防止水分过度散失而降低气孔导度<sup>[37]</sup>。但在本研究 发现果树  $G_e$ 在日间(6:00—18:00)普遍具有先增(10:00 前)后减(10:00—14:00),午后(14:00—)抬升的 "双峰"型变化,这种变化在欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.)<sup>[33]</sup>、野樱桃(*Prunus avium* L.)<sup>[27]</sup>的  $G_e$ 日变化特征研 究中也有报道,反映了形成  $G_e$ 日变化过程的因素的复杂性。本研究还发现, $g_s$ 与  $G_s$ 间呈良好的线性相关性 ( $R^2$ =0.80),而与  $G_e$ 的线性相关性较弱( $R^2$ =0.02)。这表明, $G_e$ 虽然因考虑了大气条件所主导的空气动力学 阻力而显得综合性强,但当分析冠层没有完全郁闭的植被(稀疏植被)的水分传输特征时,可能反而会产生与 实际水分传输过程不相一致的问题。

3.2 冠层水汽导度对 VPD 变化的响应

大气水汽压亏缺(VPD)普遍被认为是调控植被冠层导度( $G_{e}$ )或冠层气孔导度( $G_{s}$ )变化的主要驱动或抑

18 期





**Fig.6** Relationships between canopy conductance and canopy stomatal conductance in different decoupling coefficient ranges Ω:脱耦联系数 Decoupling coefficient;图中灰色虚线为函数 *y*=*x* 参考线

制因子<sup>[11,13,31,38]</sup>。已有研究表明,VPD 对  $G_c(G_s)$ 的响应规律主要存在两种类型,一种类型是 VPD 对  $G_c(G_s)$ 存在抑制效应,即  $G_c(G_s)$ 随 VPD 的增大而减小,主要表现为  $G_c(G_s)$ 对 VPD 增加的响应呈对数或负指数下降的趋势<sup>[13,34]</sup>。有研究发现马占相思林冠层气孔导度最大值( $G_{s-max}$ )随 VPD 的上升呈对数函数下降<sup>[39]</sup>。本研究结果显示  $G_c$ 、 $G_s$ 和  $g_s$ 的最大边界值( $G_{e-max}$ 、 $G_{s-max}$ 和  $g_{s-max}$ )随 VPD 的增大而呈对数函数减小,表明 VPD 对  $G_c$  ( $G_s$ )的抑制效应存在着确定的边界范围。另一种类型是 VPD 调控  $G_c(G_s)$ 存在阈值效应,即  $G_c(G_s)$ 随 VPD 的增大呈先增后减的变化规律<sup>[40]</sup>。例如,对油蒿群落的研究表明,采用基于 VPD 对  $G_c$ 分段平均的方法研究油蒿群落  $G_c$ 对 VPD 的响应,结果显示 VPD 小于 1.5 kPa 时, $G_c$ 与 VPD 呈正相关,VPD 大于 1.5 kPa 时, $G_c$ 与 VPD 呈负相关<sup>[40]</sup>。本研究结果也显示苹果树  $G_c$ 、 $G_s$ 和  $g_s$ 基于 VPD (VPDL)的分段平均值( $G_{e-max}$ , $G_{s-mean}$ 和  $g_{s-mean}$ )对 VPD(VPDL)的响应表现为先增后减的变化趋势,呈现出 VPD(VPDL)调控  $G_c$ 、 $G_s$ 和  $g_s$ 的阈值效应,阈值分别 1.33、1.16 和 1.30 kPa。VPD 对  $G_c(G_s)$ 的响应规律的这两种类型之间并不矛盾,前者反映的是关系的边界趋势,只考虑 VPD 一种环境变量;而后者反映的是关系的实际变化趋势,有更多环境因子(如太阳辐射)会参与其中<sup>[41-43]</sup>。研究表明,当 VPD <1 kPa 时,侧柏(*Platycladus orientalis*)的  $G_s$ 随光合有效辐射(PAR)的增大而增大;而当 VPD>1 kPa,二者的响应关系不显著<sup>[44]</sup>。

# **3.3** *G*。与*G*。耦合特征

脱耦联系数(0< $\Omega$ <1)是评价冠层与大气耦合程度的重要参数,当 $\Omega$ 趋于0时,指示冠层与大气耦合良 好,此时气孔行为主要受大气环境因子影响,气孔导度的变化对大气环境因子的变化响应敏感;随着 $\Omega$ 趋向 于1,冠层与大气间逐渐脱耦,叶片表面逐渐增厚的界面层削弱了大气状况的影响,气孔对蒸腾的控制越来越 依赖于自身生理活动的变化<sup>[9,30,36]</sup>。本研究中,整个生长季(4—10月)中果树的 $\Omega$ 平均为0.12(0.03-0.39),表明果树冠层与大气间耦合较好。随着 $\Omega$ 逐级减小, $G_c$ 与 $G_s$ 线性回归相关性增大,意即冠层与大气间 的耦合作用趋于加强。同时,随着 $\Omega$ 的减小,线性拟合斜率( $\Delta G_c/\Delta G_s$ )呈增大趋势,最大可达 $0.83(R^2=0.94)$ ,表明随着冠层与大气耦合紧密, $G_c$ 越来越趋近于 $G_s$ 。

#### 4 结论

表征树木冠层水汽传输特征的三种导度变量间既具有紧密的关联性,也表现出显著的差异。在白天的绝大部分时段中, $G_s$ 显著高于 $G_c(P<0.05)$ 。 $G_s$ 与 $G_c$ 日峰值虽然均出现在 10:00 时左右,但整体上 $G_s$ 的日变化呈"单峰"型曲线,而 $G_c$ 则呈先增后减,午后(14:00)上升的"双峰"型曲线,反映了影响因子的复杂性。在日变化进程中, $g_s$ 与 $G_s$ 格局基本一致,且具有较好的线性关系,而 $g_s$ 与 $G_c$ 间的关系不明显,相关性弱。 $G_c$ 、 $G_s$ 对水汽压亏缺的变化响应紧密,其最大值的分布呈典型的对数递减函数关系,而平均值则呈先增后减的Log-Normal函数关系,阈值分别为 1.33、1.16 kPa。 $G_c$ 与 $G_s$ 整体上呈线性相关关系,其相关紧密程度随  $\Omega$  的的降低而明显增加, $G_c$ 越来越趋近于 $G_s$ 。相较于 $G_c$ ,基于树干液流推算的 $G_s$ 与实测 $g_s$ 具有更高的一致性,可以作为反映苹果树水分传输过程的更为恰当的变量。

#### 参考文献(References):

- [1] 于贵瑞,徐兴良,王秋风. 全球变化对生态脆弱区资源环境承载力影响的研究进展. 中国基础科学, 2020, 22(5): 16-20.
- [2] Chen C, Park T, Wang X H, Piao S L, Xu B D, Chaturvedi R K, Fuchs R, Brovkin V, Ciais P, Fensholt R, Tømmervik H, Bala G, Zhu Z C, Nemani R R, Myneni R B. China and India lead in greening of the world through land-use management. Nature Sustainability, 2019, 2(2): 122-129.
- [3] Wang F, Pan X B, Gerlein-Safdi C, Cao X M, Wang S, Gu L H, Wang D F, Lu Q. Vegetation restoration in northern China: a contrasted picture. Land Degradation & Development, 2020, 31(6): 669-676.
- [4] Bastin J F, Finegold Y, Garcia C, Mollicone D, Rezende M, Routh D, Zohner C M, Crowther T W. The global tree restoration potential. Science, 2019, 365(6448): 76-79.
- [5] Allen C D, Macalady A K, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears D D, Hogg E H, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J H, Allard G, Running S W, Semerci A, Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology and Management, 2010, 259(4): 660-684.
- [6] Klein T. Drought-induced tree mortality: from discrete observations to comprehensive research. Tree Physiology, 2015, 35(3): 225-228.
- [7] 朱教君,郑晓.关于三北防护林体系建设的思考与展望——基于40年建设综合评估结果.生态学杂志,2019,38(5):1600-1610.
- [8] Addington R N, Mitchell R J, Oren R, Donovan L A. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in *Pinus palustris*. Tree Physiology, 2004, 24(5): 561-569.
- [9] 赵平. 整树水力导度协同冠层气孔导度调节森林蒸腾. 生态学报, 2011, 31(4): 1164-1173.
- [10] Dang H Z, Lu P, Yang W B, Han H, Zhang J. Drought-induced reductions and limited recovery in the radial growth, transpiration, and canopy stomatal conductance of Mongolian Scots pine (*Pinus sylvestris* var. *mongolica* Litv): a five-year observation. Forests, 2019, 10(12): 1143.
- [11] Oren R, Sperry J S, Ewers B E, Pataki D E, Phillips N, Megonigal J P. Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. forest: hydraulic and non-hydraulic effects. Oecologia, 2001, 126(1): 21-29.
- [12] 于贵瑞, 王秋凤. 植物光合、蒸腾与水分利用的生理生态学. 北京: 科学出版社, 2010: 57-60.
- [13] Lu P, Yunusa I A M, Walker R R, Müller W J. Regulation of canopy conductance and transpiration and their modelling in irrigated grapevines. Functional Plant Biology, 2003, 30(6): 689-698.
- [14] Granier A, Biron P, Lemoine D. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands. Agricultural and Forest Meteorology, 2000, 100(4): 291-308.
- [15] 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.
- [16] 张振振,赵平,赵秀华,张锦秀,朱丽薇,欧阳磊,张笑颜.环境因子对常绿阔叶树种脱耦联系数及冠层气孔导度估算的影响.植物生态 学报,2018,42(12):1179-1191.
- [17] Granier A, Huc R, Barigah S T. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. Agricultural and Forest Meteorology, 1996, 78(1/2): 19-29.
- [18] Whitley R, Medlyn B, Zeppel M, Macinnis-Ng C, Eamus D. Comparing the Penman-Monteith equation and a modified Jarvis-Stewart model with an artificial neural network to estimate stand-scale transpiration and canopy conductance. Journal of Hydrology, 2009, 373(1/2): 256-266.
- [19] Zhang Z Z, Zhao P, McCarthy H R, Zhao X H, Niu J F, Zhu L W, Ni G Y, Ouyang L, Huang Y Q. Influence of the decoupling degree on the

estimation of canopy stomatal conductance for two broadleaf tree species. Agricultural and Forest Meteorology, 2016, 221: 230-241.

- [20] 党宏忠,冯金超,王檬檬,陈帅,却晓娥.黄土高原苹果树各生育期需水特征研究.果树学报,2020,37(5):659-667.
- [21] Campbell G S, Norman J M. An Introduction to Environmental Biophysics. 2nd ed. New York: Springer, 1998: 40-42.
- [22] Dang H Z, Zha T S, Zhang J S, Li W, Liu S Z. Radial profile of sap flow velocity in mature Xinjiang poplar (*Populus alba* L. var. *pyramidalis*) in Northwest China. Journal of Arid Land, 2014, 6(5): 612-627.
- [23] Granier A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. Tree Physiology, 1987, 3(4): 309-320.
- [24] Lu P, Urban L, Zhao P. Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: theory and practice. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(6): 631-646.
- [25] Pearcy R W, Schulze E D, Zimmermann R. Measurement of transpiration and leaf conductance//Pearcy R W, Ehleringer J R, Mooney H A, Rundel P W, eds. Plant Physiological Ecology; Field Methods and Instrumentation. Dordrecht; Springer, 2000; 137-160.
- [26] Monteith J L, Unsworth M H. Principles of Environmental Physics: Plants, Animals, and the Atmosphere. 4th ed. Amsterdam: Academic Press, 2013: 243-243.
- [27] Molina A J, Aranda X, Llorens P, Galindo A, Biel C. Sap flow of a wild cherry tree plantation growing under Mediterranean conditions: assessing the role of environmental conditions on canopy conductance and the effect of branch pruning on water productivity. Agricultural Water Management, 2019, 218: 222-233.
- [28] Rochette P, Pattey E, Desjardins R L, Dwyer L M, Stewart D W, Dubé P A. Estimation of maize (*Zea mays L.*) canopy conductance by scaling up leaf stomatal conductance. Agricultural and Forest Meteorology, 1991, 54(2/4): 241-261.
- [29] Ewers B E, Oren R. Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. Tree Physiology, 2000, 20(9): 579-589.
- [30] Jarvis P G, McNaughton K G. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. Advances in Ecological Research, 1986, 15: 1-49.
- [31] Oren R, Sperry J S, Katul G G, Pataki D E, Ewers B E, Phillips N, Schäfer 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.
- [32] Chambers J L, Hinckley T M, Cox G S, Metcalf C L, Aslin R G. Boundary-Line analysis and models of leaf conductance for four Oak-Hickory forest species. Forest Science, 1985, 31(2): 437-450.
- [33] Irvine J, Perks M P, Magnani F, Grace J. The response of *Pinus sylvestris* to drought: stomatal control of transpiration and hydraulic conductance. Tree Physiology, 1998, 18(6): 393-402.
- [34] Schäfer K V R, Oren R, Tenhunen J D. The effect of tree height on crown level stomatal conductance. Plant, Cell & Environment, 2000, 23(4): 365-375.
- [35] Ewers B E, Gower S T, Bond-Lamberty B, Wang C K. Effects of stand age and tree species on canopy transpiration and average stomatal conductance of boreal forests. Plant, Cell & Environment, 2005, 28(5): 660-678.
- [36] Wullschleger S D, Wilson K B, Hanson P J. Environmental control of whole-plant transpiration, canopy conductance and estimates of the decoupling coefficient for large red maple trees. Agricultural and Forest Meteorology, 2000, 104(2): 157-168.
- [37] Bosveld F C, Bouten W. Evaluation of transpiration models with observations over a Douglas-fir forest. Agricultural and Forest Meteorology, 2001, 108(4): 247-264.
- [38] Grossiord C, Buckley T N, Cernusak L A, Novick K A, Poulter B, Siegwolf R T W, Sperry J S, McDowell N G. Plant responses to rising vapor pressure deficit. New Phytologist, 2020, 226(6): 1550-1566.
- [39] 赵平,饶兴权,马玲,蔡锡安,曾小平.马占相思林冠层气孔导度对环境驱动因子的响应.应用生态学报,2006,17(7):1149-1156.
- [40] 王珊, 查天山, 贾昕, 吴雅娟, 白玉洁, 冯薇. 毛乌素沙地油蒿群落冠层导度及影响因素. 北京林业大学学报, 2017, 39(3): 65-73.
- [41] Jarvis P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 1976, 273(927): 593-610.
- [42] Aphalo P J, Jarvis P G. Do stomata respond to relative humidity? Plant, Cell & Environment, 1991, 14(1): 127-132.
- [43] Mielke M S, Oliva M A, de Barros N F, Penchel R M, Martinez C A, de Almeida A C. Stomatal control of transpiration in the canopy of a clonal Eucalyptus grandis plantation. Trees, 1999, 13(3): 152-160.
- [44] 刘文娜. 北京山区侧柏林冠层气孔导度及其对冠层蒸腾调控的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2019: 113-113.