

# 华北山区侧柏冠层气孔导度特征及其对环境因子的响应

刘文娜<sup>1</sup> 贾剑波<sup>2</sup> 余新晓<sup>1\*</sup> 贾国栋<sup>1</sup> 侯贵荣<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>北京林业大学水土保持学院教育部水土保持与荒漠化防治重点实验室, 北京 100083; <sup>2</sup>中南林业科技大学林学院, 长沙 410004)

**摘要** 冠层气孔导度( $g_s$ )是衡量冠层-大气界面水汽通量的重要生物学常数,研究其特征及对环境因子的响应,能为开展森林冠层水汽交换过程的机理性研究提供理论依据.于2014年利用SF-L热扩散式探针测定了侧柏的树干液流密度( $J_s$ ),同步监测光合有效辐射(PAR)、饱和水汽压差(VPD)、气温( $T$ )等环境因子,计算侧柏的冠层气孔导度特征并分析其对各环境因子的响应.结果表明:侧柏液流密度的日变化总体呈双峰曲线,生长季高于非生长季,且胸径越大液流密度越大;冠层气孔导度日变化与单位叶面积冠层蒸腾( $E_L$ )趋势相近,均呈双峰曲线,生长季的冠层气孔导度和蒸腾较非生长季略高.侧柏冠层气孔导度与空气温度呈抛物线关系,在10℃左右冠层气孔导度达到峰谷;光合有效辐射以 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 为界,小于该阈值两者呈正相关关系,大于该阈值则冠层气孔导度受其影响较小;与饱和水汽压差呈负对数函数关系,随饱和水汽压差增大而逐渐降低.较高的空气温度和光合有效辐射、较低的饱和水汽压差有利于侧柏形成较大的冠层气孔导度,进而促进冠层蒸腾.

**关键词** 冠层气孔导度;液流密度;侧柏;光合有效辐射;饱和水汽压差

**Characteristics of canopy stomatal conductance of *Platycladus orientalis* and its responses to environmental factors in the mountainous area of North China.** LIU Wen-na<sup>1</sup>, JIA Jian-bo<sup>2</sup>, YU Xin-xiao<sup>1\*</sup>, JIA Guo-dong<sup>1</sup>, HOU Gui-rong<sup>1</sup> (<sup>1</sup>Ministry of Education Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Combating, College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; <sup>2</sup>College of Forestry, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China).

**Abstract:** Canopy stomatal conductance ( $g_s$ ) is an important biological parameter to measure water vapor flux in canopy-atmosphere interface. Exploring characteristics of canopy stomatal conductance and its responses to environmental factors can offer theoretical evidence for conducting mechanism-based study of vapor exchange process in forest canopy. SF-L thermal dissipation probe was adopted to measure sap flow density ( $J_s$ ) of *Platycladus orientalis* in 2014. The environmental factors including photosynthetically active radiation (PAR), vapor pressure deficit (VPD) and air temperature ( $T$ ) were simultaneously observed. The canopy stomatal conductance was calculated, and the responses of  $g_s$  to environmental factors were analyzed. The results showed that the daily variation of sap flow density was of two-peak pattern curve, and the  $J_s$  in growing season was higher than in non-growing season. And the bigger DBH was, the higher  $J_s$  would be. The daily variation of canopy stomatal conductance was similar to the canopy transpiration of per leaf area ( $E_L$ ), which was of two-peak pattern curve. The  $g_s$  and  $E_L$  in growing season were higher than those in non-growing season. The canopy stomatal conductance and air temperature presented parabolic relation, and  $g_s$  reached peak valley at around 10℃. Taking the value of  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  as the PAR thre-

本文由国家自然科学基金重点项目(41430747,41401013)和科技创新服务能力建设-协同创新中心-林果业生态环境功能提升协同创新中心(CEFF-PXM2017\_014207\_000043)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41430747, 41401013) and the Service Capacity Building - Collaborative Innovation Center - Fruit Industry Ecological Environment Function to Enhance the Collaborative Innovation Center (CEFF-PXM2017\_014207\_000043).

2017-03-29 Received, 2017-05-24 Accepted.

\*通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuxinxiao@bjfu.edu.cn

shold, when PAR was under this threshold,  $g_s$  was positively correlated with PAR. When PAR was beyond this threshold, the correlation between  $g_s$  and PAR would be small. The relationship between canopy stomatal conductance and vapor pressure deficit was negative logarithmic function. As VPD increasing,  $g_s$  decreased gradually. Higher air temperature and photosynthetically active radiation, and lower vapor pressure deficit contributed to higher canopy stomatal conductance of *P. orientalis* and could promote greater canopy transpiration.

**Key words:** canopy stomatal conductance; sap flow density; *Platycladus orientalis*; photosynthetically active radiation; vapor pressure deficit.

气孔是植物进行气体、水分交换的通道,气孔张开的程度一般用气孔导度表示,即单位时间内单位叶片面积对水气的传导程度<sup>[1]</sup>.冠层是森林生态系统与大气进行碳、水分交换的主要场所<sup>[2]</sup>.冠层气孔导度,即将气孔导度扩大到整个林冠层范围内,其实是反映森林冠层结构、气孔状况、冠层空气动力学特性等因素对冠层蒸腾的影响<sup>[3]</sup>.冠层气孔导度作为一个综合指标,对衡量植物生理驱动机制中森林内水分运动和热量平衡有决定作用<sup>[4]</sup>.当前,冠层气孔导度的计算主要包括直接测定法(叶片气孔导度到冠层气孔导度的尺度转换法)和间接测定法(模型模拟、涡度相关和蒸发散测定法等)<sup>[5]</sup>,这些方法虽然能在一定程度上确定冠层气孔导度,但造成的误差较大,且无法连续监测<sup>[6]</sup>.而树干液流系统(TDP)作为研究森林生态系统水分通量和水文过程的重要方法,具有连续性和准确性<sup>[7]</sup>,可长期监测植物树干液流密度,再通过边材面积计算单位叶面积冠层蒸腾,最终获得冠层气孔导度,现已被广泛应用于研究中<sup>[8]</sup>.目前,关于冠层气孔导度的研究主要集中于不同物种冠层气孔导度的比较及其受环境因子的影响等方面.例如,Ewers等<sup>[9]</sup>对比贫瘠土壤下欧洲云杉(*Picea abies*)和火炬松(*Pinus taeda*)的冠层气孔导度发现,前者约为后者的一半,且前者冠层气孔导度对饱和水汽压差的敏感性小于后者.赵平等<sup>[10]</sup>在华南丘陵地马占相思(*Acacia mangium*)林测定单位叶面积冠层蒸腾和冠层气孔导度,发现两者受光合有效辐射和空气水汽压亏缺的影响较大.Igarashi等<sup>[11]</sup>对亚洲东南部的柚木(*Tectona grandis*)进行研究,得出冠层气孔导度的峰值与土壤含水量存在线性关系.

目前,我国对植物冠层气孔导度的研究主要集中于华南丘陵区 and 西南喀斯特区<sup>[8,12-13]</sup>,对于季节性干旱、水热条件不均的华北土石山区的研究较少<sup>[3]</sup>,且研究对象多为阔叶林,未对侧柏(*Platycladus orientalis*)等北方典型针叶树种进行分析.华北

山区由于降水分布不均、土层瘠薄,加之近年来气候暖干化日益明显,其森林生态系统非常脆弱,水分亏缺将成为制约该区植被恢复和生态建设的难题之一<sup>[14]</sup>.侧柏作为华北山区分布范围较广的典型针叶人工树种,经过长期的自然选择和协同进化已表现出较强的生态适应性<sup>[15]</sup>,然而对其冠层-大气界面水汽通量的机理性研究较少,在全球气候变化背景下侧柏如何调节冠层蒸腾以适应水量分配格局的变化亟待明确.因此,本文基于树干液流系统研究侧柏冠层气孔导度,并分析冠层气孔导度对环境主要驱动因子的响应关系,以更好地理解环境因子在森林冠层水平上对冠层蒸腾的影响,为森林冠层水汽交换过程的机理性研究提供理论依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于首都圈森林生态系统国家定位观测研究站(图1),属于北京林业大学鹫峰林场.林场中心地理坐标为39°54' N,116°28' E,海拔约480 m,属半湿润大陆性季风气候.该区多年平均最高温达到41.6℃,多年平均最低温为-19.6℃,年平均气温为11.6℃;年平均降水量为660 mm,主要集中于6—9月,年平均水面蒸发量为1200 mm.试验地是50~60年生的侧柏纯林,林下枯落物较厚,土壤类型

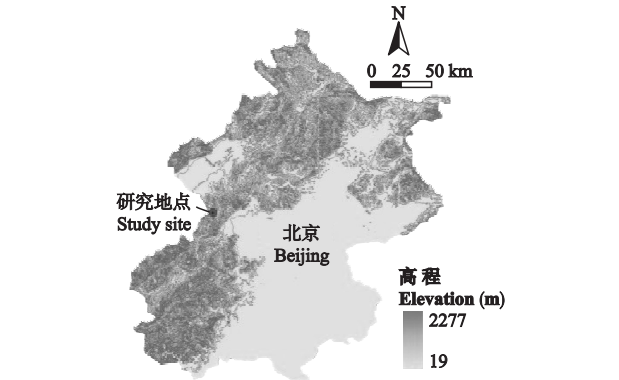


图1 研究区位置  
Fig.1 Location of research site.

均为粗骨性淋溶褐土,土壤容重  $1.40\text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ,饱和持水量  $35.2\%$ ,总孔隙度  $49.9\%$ ,pH  $6.83$ ,有机质  $21.93\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,速效氮  $48.42\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,速效磷  $1.58\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ,速效钾  $95.75\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ .

1.2 研究方法

1.2.1 样地布设与树干液流观测系统建立 广泛收集、整理、分析研究区相关气象、土壤、林分等历史积累数据,依托国家林业局首都圈森林生态系统定位观测研究站进行试验布设.样地大小为  $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ ,经林分调查样地内共有侧柏 24 株,林分密度为  $2400\text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$ .通过每木检尺可知,样地内侧柏林相均匀,将样地内所有侧柏按胸径分为  $<18$ 、 $18\sim 21$ 、 $>21\text{ cm}$  共 3 组,分别有 8、9、7 株侧柏.每组径级选择 3 株代表木共 9 株安装树干液流观测系统,其树形特征见表 1.在树干 4 个方向、高  $1.3\text{ m}$  处安装热扩散式探针(SF-L).计算时采用每棵树 4 个方向所测得的树干液流密度算数平均值来代表该树的蒸腾特征,以每组径级的 3 棵代表木的平均树干液流密度代表该组径级的液流密度.用智能可编程数据采集器(DT80)进行数据采集,采集频率为每次  $30\text{ min}$ .定期(每隔  $7\text{ d}$  左右)收集原始数据.树干液流观测系统于 2008 年启动,连续测定至今.

1.2.2 树形特征与叶面积指数测定 边材面积是确定整树蒸腾的关键因素,通过生长锥进行测定.为避免对代表木破坏影响树干液流的测定,在样地外附近选取树干、胸径相似的侧柏 10 棵,测定其边材面积.在树木胸高约  $1.3\text{ m}$  处,将组装好的生长锥朝树干中心水平旋入,到达取样深度后,插入探针卡紧样芯,倒转  $1\sim 2$  转,拔出探针,样芯则夹于探针中,然后退出生长锥.根据样芯量取边材长度,进而求出单木的边材面积.建立胸径(DBH)-边材( $A_s$ )模型: $A_s=0.7772DBH^{2.0566}$ , $R^2=0.99$ (图2).以此计算样地

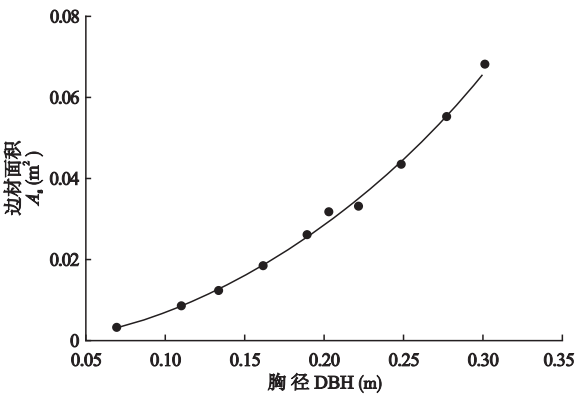


图2 侧柏胸径-边材面积关系  
Fig.2 Relationship between diameter at breast height and sapwood area of *Platycladus orientalis*.

内所有侧柏的边材面积.

1.2.3 环境因子监测 在距侧柏监测样地  $50\text{ m}$  外的空旷地,利用 2008 年已经布设的自动气象站(HOBO, Onset Inc., USA)长期观测各气象因子,包括:光合有效辐射( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )、太阳辐射( $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ )、空气温度( $^{\circ}\text{C}$ )、空气相对湿度( $\%$ )等,数据采集频率为每  $15\text{ min}$  1 次.定期(每隔  $7\text{ d}$  左右)收集数据.

1.2.4 冠层气孔导度的计算 Köstner 等<sup>[16]</sup>在对新西兰阔叶树假山毛榉树干液流的林分蒸散和涡度相关性进行研究时,在满足以下假设条件下:1)林冠内空气充分流动和交换,且不形成明显的垂直梯度;2)叶片界面层导度远高于气孔导度;3)叶片温度等于或接近气温;4)忽略植物体内自身的存储水;5)根系至冠层的水力导度较高(即水分传输阻力很小)<sup>[17]</sup>,基于树干液流建立了森林冠层平均气孔导度的计算公式<sup>[18]</sup>:

$$g_s=\frac{E_L\cdot g_v\cdot (T+273)}{VPD\cdot V_m}$$

(1)

表 1 侧柏代表木树形特征  
Table 1 Tree characteristics of *Platycladus orientalis*

径级 Rank of DBH (cm)	编号 Number	胸径 DBH (cm)	树高 Height (m)	枝下高 Stem length (m)	冠幅 Canopy size (m)	边材面积 Sapwood area (m <sup>2</sup> )
<18	1	16.3	11.50±0.58	2.8	2.1×2.5	0.024
	2	16.7	11.80±0.59	2.5	2.2×2.4	0.025
	3	17.7	11.60±0.58	2.7	2.2×2.6	0.029
18~21	4	18.5	13.15±0.66	3.1	2.5×2.5	0.031
	5	19.5	12.50±0.63	3.5	2.6×2.8	0.035
	6	19.8	11.20±0.56	2.9	2.8×3.2	0.036
>21	7	21.6	13.45±0.67	2.8	3.1×3.3	0.043
	8	22.6	13.20±0.66	3.2	3.2×3.5	0.047
	9	23.5	15.15±0.61	3.3	2.8×3.1	0.051



式中: $g_s$  为冠层气孔导度( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $E_L$  为单位叶面积冠层蒸腾( $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $g_v$  为气体常数( $0.462 \text{ kPa} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ ); $T$  为空气温度( $^{\circ}\text{C}$ ); $\text{VPD}$  为饱和水汽压差( $\text{kPa}$ ); $V_m$  为气体摩尔常数( $22.4 \text{ L} \cdot \text{mol}^{-1}$ ).由于针叶树的形态特征和树冠结构满足以上假设条件,该公式适用于北方针叶林<sup>[7,9]</sup>.

1) $E_L$  的计算过程如下:

热扩散探针(TDP)上、下探针的温度差与树干液流密度两者关系的经验公式为:

$$J_s = 119 \times [(\Delta T_M - T) / \Delta T]^{1.231} \tag{2}$$

式中: $J_s$  为树干液流密度( $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $\Delta T_M$  为上、下探针之间的昼夜最大温差; $\Delta T$  为瞬时温差.

整树蒸腾( $E_t, \text{g} \cdot \text{s}^{-1}$ )的计算公式为:

$$E_t = J_s \cdot A_s \tag{3}$$

式中: $A_s$  为边材面积( $\text{m}^2$ ).

林分总蒸腾( $E_c, \text{g} \cdot \text{s}^{-1}$ )计算公式为:

$$E_c = \sum_{i=1}^n E_{ci} = \sum_{i=1}^n (J_{si} \cdot A_{si}) \tag{4}$$

式中: $E_{ci}$  为第*i* 径阶的所有树木整树蒸腾之和( $\text{g} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $J_{si}$  为第*i* 径阶平均液流密度( $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $A_{si}$  为第*i* 径阶所有树木的边材总面积( $\text{m}^2$ ).

冠层蒸腾量( $E_g, \text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )的计算公式为:

$$E_g = E_c / A_g \tag{5}$$

式中: $A_g$  为林分总面积( $\text{m}^2$ ).

单位叶面积冠层蒸腾( $E_L, \text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )的计算公式为:

$$E_L = E_g / \text{LAI} \tag{6}$$

式中: $\text{LAI}$  为森林叶面积指数.

2)VPD 的计算公式如下:

$$\text{VPD} = 0.611 \text{e}^{[17.502T / (T + 240.97)]} (1 - RH) \tag{7}$$

式中: $T$  为空气温度( $^{\circ}\text{C}$ ); $\text{RH}$  为空气湿度.

1.3 数据处理

试验数据用 Excel 2010 进行初步处理,用 SPSS 13.0 软件进行统计分析,用 Excel 2010 作图.采用单因素方差分析比较单一因素差异的显著性( $\alpha = 0.05$ ).

2 结果与分析

2.1 不同月份侧柏液流密度与整树蒸腾速率的变化特征

分别选取 2014 年 1、4、7、10 月的 4 个连续典型晴天分析不同径级侧柏液流密度和整树蒸腾速率的

日变化(图 3).液流密度的日变化总体呈双峰曲线,7:00、8:00 左右开始增大,至 12:00 左右达到峰值,后略有下降,在 14:00 左右达到第 2 个峰值,随后液流密度逐渐下降.整树蒸腾速率的变化特征与液流密度变化相似.不同月份液流密度和蒸腾速率存在差异,1 月较其他月的液流密度和蒸腾速率的峰值出现时间提前 2~3 h,变化规律不明显,且液流密度和蒸腾速率的数值明显小于其他月份.不同月份平均液流密度大小表现为:7 月( $8.33 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )>10 月( $7.45 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )>4 月( $5.24 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )>1 月( $2.83 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ );不同月份平均蒸腾速率大小表现为:7 月( $0.36 \text{ g} \cdot \text{s}^{-1}$ )>10 月( $0.29 \text{ g} \cdot \text{s}^{-1}$ )>4 月( $0.19 \text{ g} \cdot \text{s}^{-1}$ )>1 月( $0.11 \text{ g} \cdot \text{s}^{-1}$ ),说明生长季的液流密度和蒸腾速率较非生长季略高.不同径级的侧柏液流密度和蒸腾速率在不同月份的变化趋势大体一致,但大小存在差异.具体表现为正午时分液流密度和蒸腾速率的峰值差异较大,利用 SPSS 13.0 软件对不同径级的侧柏液流密度和蒸腾速率的日峰值进行方差分析发现,径级<18 cm 的侧柏与其他径级的侧柏液流密度均存在显著性差异,不同径级间的蒸腾速率均存在显著性差异.由于蒸腾速率与边材面积有关,因此不同径级的侧柏蒸腾速率差异比液流密度差异更大.不同径级平均液流密度大小排序为:径级大于 21 cm( $7.29 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )>径级 18~21 cm( $6.98 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )>径级小于 18 cm( $3.62 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ );不同径级平均蒸腾速率大小排序为:径级大于 21 cm( $0.38 \text{ g} \cdot \text{s}^{-1}$ )>径级 18~21 cm( $0.24 \text{ g} \cdot \text{s}^{-1}$ )>径级小于 18 cm( $0.08 \text{ g} \cdot \text{s}^{-1}$ ).说明胸径较大的侧柏液流密度较高,且蒸腾速率较大.

2.2 不同月份侧柏单位叶面积冠层蒸腾和冠层气孔导度的变化特征

侧柏冠层气孔导度与单位叶面积冠层蒸腾的日变化规律相似(图 4),两者几乎同时启动,同时到达峰值,可见冠层气孔导度对蒸腾的调控具有实时性.2014 年 4、7、10 月冠层气孔导度的日变化规律表现为:从日出开始,随着空气温度的升高,太阳辐射增大,冠层气孔导度随之变大,在正午到达第 1 个峰值,随后回落到最高值的 50%~80%,这是由于林木水分过度消耗而导致气孔收缩或关闭,在 12:00—14:00 出现第 2 个峰值.在 14:00—20:00,冠层气孔导度不断降低,从整体上看,整个曲线呈双峰走势.而 1 月冠层气孔导度出现峰值的时间提前到 8:00 左右,随后冠层气孔导度逐渐降低,与其他月份的日

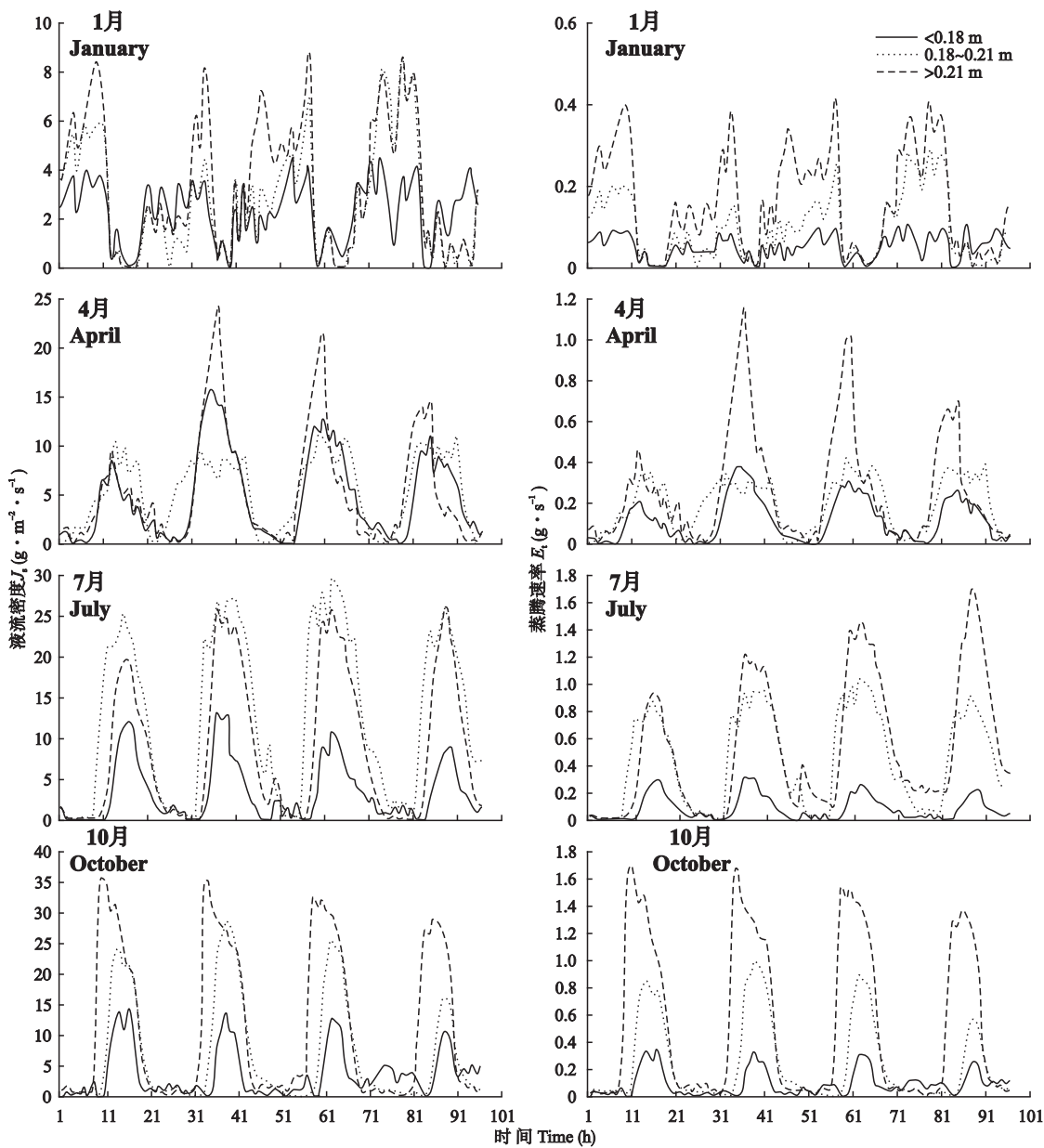


图3 不同月份侧柏树干液流密度和整树蒸腾速率的日变化  
Fig.3 Daily variation of sap flow density and whole tree transpiration rate of *Platycladus orientalis* in different months.

变化不同,这个现象在上述树干液流、整树蒸腾速率中也存在.其他月份冠层气孔导度的上升速度小于7月,且最高值仅为7月的30%~70%;10月的第2个峰值的冠层气孔导度高于第1个峰值,而其他月份正好相反.不同月份平均气孔导度大小表现为:7月( $0.303\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )>10月( $0.199\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )>1月( $0.170\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )>4月( $0.104\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ),不同月份单位叶面积冠层蒸腾大小表现为:4月( $0.0157\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )>10月( $0.0130\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )>7月( $0.0124\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )>1月( $0.0076\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).可见,生长季的冠层气孔导度和单位叶面积冠层蒸腾较非生长季略高,4月的

冠层气孔导度较低,但单位叶面积冠层蒸腾却较高,说明冠层蒸腾不仅受冠层气孔导度的影响,空气温度、相对湿度、饱和水汽压差等环境因子也可能与蒸腾存在一定的响应关系.

2.3 冠层气孔导度与环境因子的响应关系

由于各环境因素的影响,导致冠层气孔导度产生了日变化、月变化,因此分析冠层气孔导度与各环境因子的响应关系,有助于进一步了解和解释冠层气孔导度的变化规律.对冠层气孔导度与空气温度、光合有效辐射和饱和水汽压差等3个环境因子进行偏相关分析(表2).从表2可以看出,冠层气孔导度与3个环境因子间均在0.01水平上显著相关.冠层

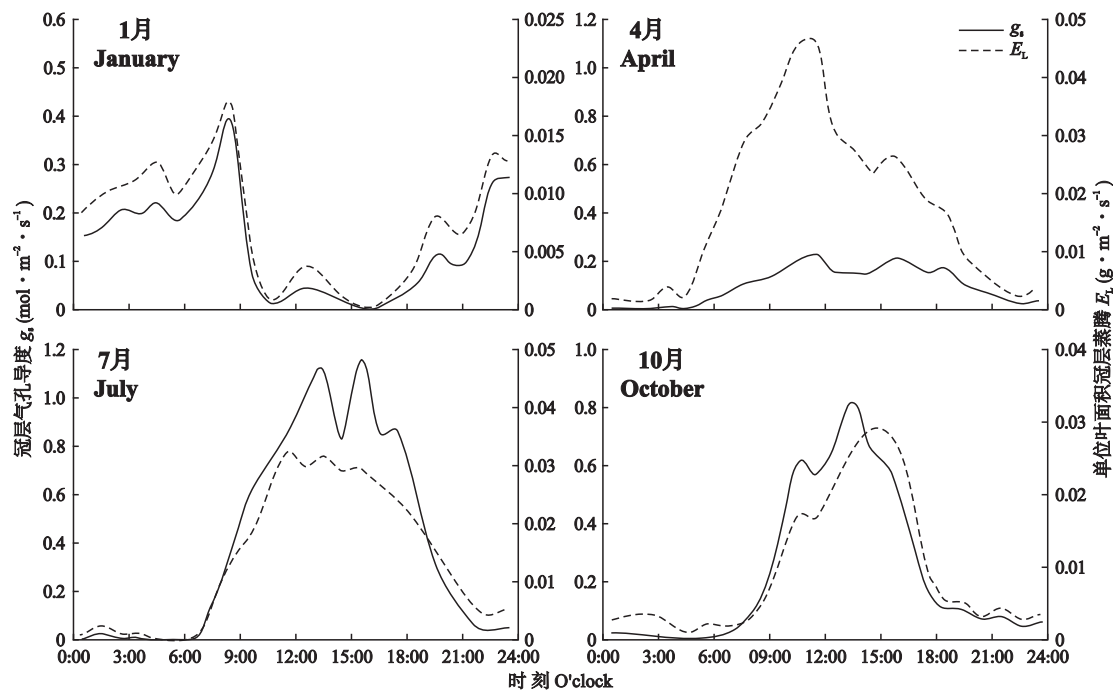


图 4 不同月份侧柏单位叶面积冠层蒸腾和冠层气孔导度的日变化  
**Fig.4** Daily variation of canopy transpiration of per unit leaf area and canopy stomatal conductance of *Platycladus orientalis* in different months.

气孔导度与空气温度、光合有效辐射存在正相关关系,而与饱和水汽压差存在负相关关系。

**2.3.1 冠层气孔导度对空气温度的响应** 气温作为决定饱和差等湿度环境的主要因子,对冠层气孔导度也会产生一定的影响.因此,选取典型晴天日间观测数据分析冠层气孔导度对温度( $T$ )的响应(图 5).冠层气孔导度随温度逐渐升高呈现先减小后增加的趋势.在空气温度达  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  左右时,侧柏冠层气孔导度相对较低,随空气温度的升高,冠层气孔导度也逐渐增大.温度低于  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  时的冠层气孔导度明显小于温度大于  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  的冠层气孔导度,且变幅较小.两者拟合的抛物线关系为: $g_s = 0.001T^2 - 0.0114T + 0.0769$  ( $R^2 = 0.75, P < 0.05$ ).

**2.3.2 冠层气孔导度对光合有效辐射的响应** 光合有效辐射对植物的光合呼吸产生重要影响,因此影

响冠层-大气界面的水汽交换,与冠层气孔导度存在一定的响应关系.侧柏冠层气孔导度对光合有效辐射的响应可分为两个阶段(图 6):以  $400\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  为界,PAR 小于该阈值时,冠层气孔导度随 PAR 的增加迅速增大,而大于该阈值后,冠层气孔导度的变化幅度较小,逐渐趋于稳定,响应关系可以用对数函数关系表达: $g_s = 0.239\ln\text{PAR} - 0.649$  ( $R^2 = 0.63, P < 0.05$ ).说明光合有效辐射是冠层气孔导度的驱动因子,且在  $0 \sim 400\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  区间内对其影响较大。

**2.3.3 冠层气孔导度对饱和水汽压差的响应** 饱和

表 2 冠层气孔导度与环境因子的相关性  
**Table 2** Correlation between canopy stomatal conductance and environmental factors ( $n = 110$ )

	空气温度 Air temperature	光合有效辐射 Photosynthetically active radiation	饱和水汽压差 Vapor pressure deficit
Pearson 相关系数 Pearson coefficient	0.779 **	0.271 **	-0.761 **
显著性(双侧) Significance (two-tailed)	0.000	0.004	0.000

\* \*  $P < 0.01$ .

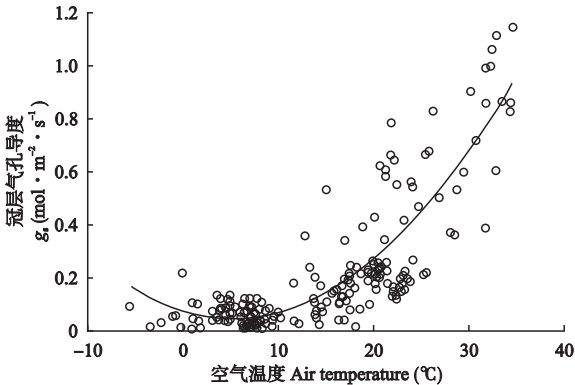


图 5 冠层气孔导度与温度的相关关系  
**Fig.5** Correlation between canopy stomatal conductance and temperature.

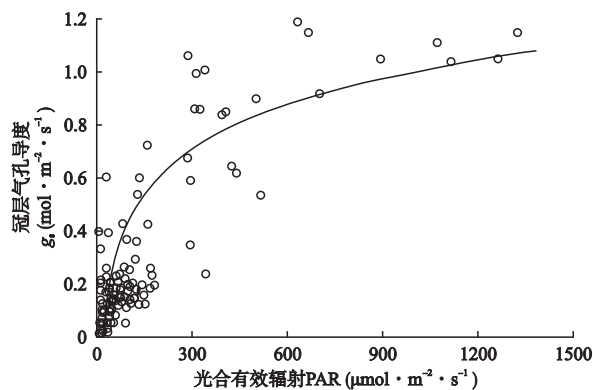


图 6 冠层气孔导度与光合有效辐射的相关关系  
Fig. 6 Correlation between canopy stomatal conductance and photosynthetically active radiation.

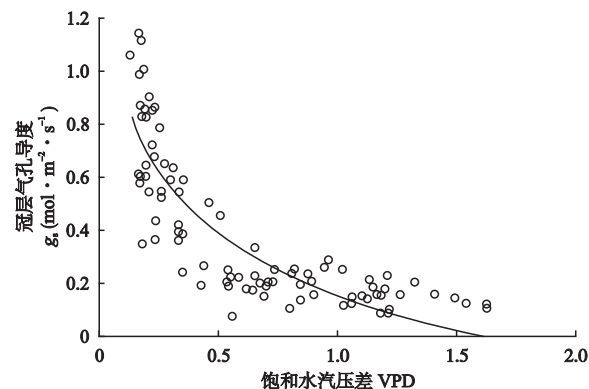


图 7 冠层气孔导度与饱和水汽压差的相关关系  
Fig. 7 Correlation between canopy stomatal conductance and vapor pressure deficit.

水汽压差 (VPD) 是直接影响植被蒸腾的重要因子, 是影响植被冠层与大气界面水汽运动的环境因子之一, 因此 VPD 的大小与气孔的开闭程度关系密切。侧柏冠层气孔导度随 VPD 的上升而呈对数函数下降 (图 7), 拟合方程为:  $g_s = -0.331 \ln VPD + 0.1613$  ( $R^2 = 0.74, P < 0.05$ )。VPD 在 0~1 kPa 时冠层气孔导度变幅较大, 下降近 80%, 说明侧柏冠层气孔导度在  $0 < VPD < 1$  的范围对空气水汽亏缺的变化较为敏感。当  $VPD > 1$  kPa 时, 冠层气孔导度较小且变幅较小, 可见当饱和水汽压差较大时, 植物为了防止水分过度蒸发关闭部分气孔以保证体内水分的存储。

### 3 讨 论

#### 3.1 树干液流密度变化特征

树干液流密度的变化可以较为准确地估计植物树干液流量和蒸腾量随时间的变化过程及其对环境因子的响应<sup>[19]</sup>。侧柏树干液流密度和整树蒸腾速率的日变化均呈现双峰曲线, 在 12:00 和 14:00 左右

达到峰值。张璇等<sup>[20]</sup>研究杉木 (*Cunninghamia lanceolata*)、四川山矾 (*Symplocos sumuntia*) 时也发现, 其树干木质部不同深度处液流密度日变化规律呈单峰或双峰走势, 树木蒸腾出现“午休”现象, 这与本研究结果一致。本研究发现, 侧柏胸径越大, 液流密度和蒸腾速率越大。熊伟等<sup>[21]</sup>研究了华北落叶松 (*Larix principis-rupprechtii*) 的树干液流量发现, 胸径和液流密度是两个显著影响树干日液流量变异的因子, 而树干液流密度与林木的空间指标——树冠重叠度呈显著线性负相关。因此, 树形特征也会对树干液流产生一定的影响。本研究中, 1 月较其他月份的液流密度和蒸腾速率值低, 且峰值出现时间提前 2~3 h, 变化规律不明显。分析原因可能有 2 个: 一是非生长季植物本身为应对寒冷缺水的生理反应; 二是由于空气温度较低、饱和水汽差较大等环境因子影响导致。贾剑波<sup>[3]</sup>也发现, 侧柏和油松 (*Pinus tabulaeformis*) 生长季液流密度大于非生长季, 非生长季液流密度和蒸腾速率在 10:00 左右会出现第 1 个峰值, 比生长季提前 3~4 h。他认为可能是环境因子的差异导致非生长季和生长季液流密度的不同。

#### 3.2 冠层气孔导度变化特征

受光合有效辐射、饱和水汽压差等环境因子和林木自身水分状况的影响, 侧柏冠层气孔导度的日变化趋势与单位叶面积冠层蒸腾日变化均呈双峰曲线, 分析其原因可能是上午空气温度和光合有效辐射的增大, 使冠层气孔导度增大, 但由于蒸腾的水分消耗过快, 加之空气中饱和水汽压差变大, 中午冠层气孔导度为适应植物体内的水分变化而呈现波动, 下午随空气温度等环境因子的降低, 冠层气孔导度也逐渐降低。赵平等<sup>[10]</sup>对华南丘陵地马占相思林进行研究, 发现不同月份的马占相思冠层气孔导度日变化趋势大体一致, 但在日最大值、上升速度等方面仍存在一定差异。本研究也发现, 侧柏 7 月冠层气孔导度在上午迅速上升至最高值后有小幅度的波动, 随后逐渐下降为零, 而其他月份冠层气孔导度的上升速度小于 7 月, 且最高值仅为 7 月的 30%~70%。不同季节侧柏冠层气孔导度变化的原因可能是: 生长季期间, 水热条件较充足, 上午侧柏冠层气孔导度很快上升到较高水平; 非生长季期间, 由于光合有效辐射和气温较低、空气饱和水汽压差较大、土壤含水量较低等某个或多个环境因素导致冠层气孔导度较低。本研究中, 7 月平均气孔导度最大, 为  $0.303 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 而 4 月最小, 为  $0.104 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。朱丽薇等<sup>[18]</sup>发现, 干、湿两季的荷木人工林



(*Schima superba*) 冠层气孔导度的最大值分别为  $0.308$  和  $0.197 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . 胡彦婷等<sup>[22]</sup> 对比了华南地区 3 种植被恢复树种, 发现不同季节荷木林日间平均冠层气孔导度显著高于马占相思和柠檬桉 (*Eucalyptus citriodora*). 这说明不同树种冠层气孔导度具有一定的差异.

### 3.3 冠层气孔导度对环境因子的响应

本文通过分析侧柏冠层气孔导度对环境因子的响应发现, 冠层气孔导度与空气温度呈抛物线关系. 研究表明, 气孔开度随温度升高而增大, 在最适温度下达到最大, 一般多数植物的最适温度为  $20 \sim 30 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , 也有的植物为  $30 \sim 35 \text{ }^{\circ}\text{C}$ <sup>[23]</sup>. 这与本研究结论相似. 气孔的开度在高于上限温度或低于下限温度时受抑制, 上限温度和下限温度一般分别为  $45$  和  $5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ <sup>[23]</sup>. 在低温下 (一般低于  $10 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ) 即使给予长期光照, 植物的气孔也不能很好张开<sup>[24]</sup>. 本研究发现, 侧柏在  $10 \text{ }^{\circ}\text{C}$  左右的冠层气孔导度达到峰谷, 这与之前的研究结论一致.

饱和水汽压差和光合有效辐射作为影响植物蒸腾的环境因子, 是短时间尺度 (小时、昼夜) 上对其影响最关键的两个因素<sup>[25]</sup>. 本研究中, PAR 在  $0 \sim 400 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  区间内对冠层气孔导度的影响较大, 两者为正相关关系, 超过该值则对其敏感性较小. 说明光合有效辐射对侧柏冠层气孔导度的影响存在阈值, 在该阈值范围内 PAR 对冠层气孔导度的驱动力较大, 超出则影响较弱. 华北落叶松冠层气孔导度与光合有效辐射的响应关系也存在  $0.35 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  的阈值, 低于该阈值驱动作用明显, 大于时驱动作用变小<sup>[26]</sup>. 赵平等<sup>[10]</sup> 对马占相思进行冠层气孔导度研究时也发现, 其对 PAR 的响应呈双曲线函数增加. 而朱丽薇等<sup>[18]</sup> 研究表明, 荷木林冠层气孔导度与光合有效辐射呈线性正相关, 未出现阈值现象.

本研究中, 侧柏冠层气孔导度与饱和水汽压差呈负对数函数关系, 空气水汽压亏缺越高, 气孔导度越低, 这是植物为了防止水分过度蒸发关闭部分气孔以保证体内水分的存储. 赵平等<sup>[10]</sup> 在研究马占相思冠层气孔导度对环境驱动因子响应时将光合有效辐射分级, 对应的冠层气孔导度和水分亏缺进行回归分析, 得出冠层气孔导度最大值随 VPD 的上升呈对数函数下降. Huang 等<sup>[12]</sup>、Oren 等<sup>[27]</sup>、许文滔等<sup>[28]</sup> 也得出相似的结论. 本文在控制 PAR 不同范围下对冠层气孔导度与饱和水汽压差进行回归分析时, 发现其拟合效果低于不控制 PAR 范围对两者进

行回归, 因此直接对冠层气孔导度与饱和水汽压差进行回归分析. 曹庆平等<sup>[29]</sup> 研究发现, 荷木林冠层气孔导度对饱和水汽压差和光合有效辐射的响应存在季节性差异: 对水汽压亏缺的响应在土壤水分充足的湿季更敏感, 而在干季冠层气孔导度变化主要受光合有效辐射控制. Schäfer<sup>[30]</sup> 也得出类似结论. 本文只对侧柏冠层气孔导度对光合有效辐射、饱和水汽压差以及空气温度响应关系进行了偏相关分析和回归分析, 未研究控制条件下冠层气孔导度对环境因子的敏感性, 同时土壤水分状况是否引起冠层气孔导度的变化, 探究其对冠层气孔导度的影响是未来研究的重点.

## 4 结 论

侧柏树干液流密度和整树蒸腾速率表现为生长季高于非生长季, 7 月最高, 分别为  $8.33 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  和  $0.36 \text{ g} \cdot \text{s}^{-1}$ , 1 月最低, 分别为  $2.83 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  和  $0.11 \text{ g} \cdot \text{s}^{-1}$ . 胸径较大的侧柏液流密度较高, 且蒸腾速率较大. 侧柏冠层气孔导度和单位叶面积冠层蒸腾的日变化均呈现双峰曲线变化, 7 月平均冠层气孔导度为  $0.303 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 生长季的冠层气孔导度和冠层蒸腾较非生长季略高.

冠层气孔导度受环境因子影响复杂且显著. 冠层气孔导度与空气温度呈抛物线关系, 以  $10 \text{ }^{\circ}\text{C}$  左右为界, 温度越高, 冠层气孔导度越大; 光合有效辐射小于  $400 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, 冠层气孔导度随 PAR 增大而增大, 大于该值则逐渐稳定; 冠层气孔导度与饱和水汽压差呈负对数关系, 空气饱和水汽压差越大, 对冠层气孔导度的抑制越强. 因此, 空气温度越高、光合有效辐射越大、饱和水汽压差越小, 冠层气孔导度越大, 对侧柏冠层蒸腾的调控作用越强.

## 参考文献

- [1] Yu G-R (于贵瑞). Plant Physiology and Ecology of the Photosynthesis, Transpiration and Water Use. Beijing: Science Press, 2010 (in Chinese)
- [2] Zhao P (赵平), Ma L (马玲), Sun G-C (孙谷畴), et al. Based on the sap flow measurements of canopy stomatal conductance and  $^{13}\text{C}$  screening rate determination of forest carbon assimilation rate. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 2005, **50**(15): 1620–1626 (in Chinese)
- [3] Jia J-B (贾剑波). Water Movement Process and Mechanism Analysis on Forest Ecosystems in Beijing Mountainous Area. PhD Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2016 (in Chinese)



- [4] Chu C-S (储长树), Lu X-F (卢显富), Qing J-M (青吉铭). Methods of scaling for canopy resistance based on Penman-Monteith formula. *Journal of Nanjing Institute of Meteorology* (南京气象学院学报), 1995, **18** (4): 494-499 (in Chinese)
- [5] Köstner B, Granier A, Cermák J. Sapflow measurements in forest stands: Methods and uncertainties. *Annales Des Sciences Forestières*, 1998, **55**: 13-27
- [6] Lorant MM, Mackay DS, Ewers BE, *et al.* Competition for light between individual trees lowers reference canopy stomatal conductance: Results from a model. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2010, **115**: 1274-1276
- [7] Granier A, Biron P, Köstner B, *et al.* Comparison of xylem sap flow and water vapor flux at the stand level and derivation of canopy conductance for Scots pine. *Theoretical and Applied Climatology*, 1996, **53**: 115-122
- [8] Liu XJ, Zhao P, Rao XQ, *et al.* Response of canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* forest to environmental driving factors. *Frontiers of Forestry in China*, 2008, **3**: 64-71
- [9] Ewers BE, Oren R, Kim HS, *et al.* Effects of hydraulic architecture and spatial variation in light on mean stomatal conductance of tree branches and crowns. *Plant, Cell and Environment*, 2007, **30**: 483-496
- [10] Zhao P (赵平), Rao X-Q (饶兴权), Ma L (马玲), *et al.* Responses of canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* forest to environmental driving factors. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(7): 1149-1156 (in Chinese)
- [11] Igarashi Y, Kumagai T, Yoshifuji N, *et al.* Environmental control of canopy stomatal conductance in a tropical deciduous forest in northern Thailand. *Agricultural & Forest Meteorology*, 2015, **202**: 1-10
- [12] Huang Y, Li X, Zhang Z, *et al.* Seasonal changes in *Cyclobalanopsis glauca*, transpiration and canopy stomatal conductance and their dependence on subterranean water and climatic factors in rocky karst terrain. *Journal of Hydrology*, 2011, **402**: 135-143
- [13] Zhao P (赵平). On the coordinated regulation of forest transpiration by hydraulic conductance and canopy stomatal conductance. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(4): 1164-1173 (in Chinese)
- [14] Liu ZQ, Yu XX, Jia GD, *et al.* Contrasting water sources of evergreen and deciduous tree species in rocky mountain area of Beijing, China. *Catena*, 2017, **150**: 108-115
- [15] Ran X (冉潇), Cong R-C (丛日晨), Yang J-M (杨建民), *et al.* Community structure and species diversity of *Pinus - Quercus* forests in Jiufeng area of Beijing. *Journal of Agricultural University of Hebei* (河北农业大学学报), 2006, **29**(4): 27-33 (in Chinese)
- [16] Köstner BMM, Schulze ED, Kelliher FM, *et al.* 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**: 350-359
- [17] Novick K, Oren R, Stoy P, *et al.* The relationship between reference canopy conductance and simplified hydraulic architecture. *Advances in Water Resources*, 2009, **32**: 809-819
- [18] Zhu L-W (朱丽薇), Zhao P (赵平), Cai X-A (蔡锡安), *et al.* Characteristics of transpiration and canopy stomatal conductance of *Schima superba* plantation and their responses to environmental factors. *Journal of Tropical and Subtropical Plants* (热带亚热带植物学报), 2010, **18**(6): 599-606 (in Chinese)
- [19] Naithani KJ, Ewers BE, Pendall E. Sap flux-scaled transpiration and stomatal conductance response to soil and atmospheric drought in a semi-arid sagebrush ecosystem. *Journal of Hydrology*, 2012, **464/465**: 176-185
- [20] Zhang X (张璇), Zhang H-L (张会兰), Wang Y-J (王玉杰), *et al.* Radial variations of sap flow velocity for typical species in Jinyun Mountain and the estimates of single tree's daily transpiration. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 2016, **30**(3): 337-343 (in Chinese)
- [21] Xiong W (熊伟), Wang Y-H (王彦辉), Yu P-T (于澎涛), *et al.* Variation of sap flow among individual trees and scaling-up for estimation of transpiration of *Larix principis-rupprechtii* stand. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2008, **44**(1): 34-40 (in Chinese)
- [22] Hu Y-T (胡彦婷), Zhao P (赵平), Niu J-F (牛俊峰), *et al.* Characteristics of canopy stomatal conductance in plantations of three revegetation tree species and its sensitivity to environmental factors. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(9): 2623-2631 (in Chinese)
- [23] Jarvis PG. 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: Biological Sciences*, 1976, **273**: 593-610
- [24] Medlyn BE, Dreyer E, Ellsworth D, *et al.* Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell & Environment*, 2002, **25**: 1167-1179
- [25] Granier A, Biron P, Bréda N, *et al.* Transpiration of trees and forest stands: Short and long-term monitoring using sapflow methods. *Global Change Biology*, 2010, **2**: 265-274
- [26] Sun L (孙林), Guan W (管伟), Wang Y-H (王彦辉), *et al.* Simulations of *Larix principis-rupprechtii* stand mean canopy stomatal conductance and its respon-

ses to environmental factors. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2011, **30**(10): 2122–2128 (in Chinese)

[27] Oren R, Sperry JS, Ewers BE, *et al.* 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**: 21–29

[28] Xu W-T (许文滔), Zhao P (赵 平), Wang Q (王权), *et al.* Calculation and modeling of the canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* from sap flow data. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27**(10): 4122–4131 (in Chinese)

[29] Cao Q-P (曹庆平), Zhao P (赵 平), Ni G-Y (倪广

艳), *et al.* Responses of canopy stomatal conductance of *Schima superba* stand to vapor pressure deficit in southern China. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2013, **32**(7): 1770–1779 (in Chinese)

[30] Schäfer KVR. Canopy stomatal conductance following drought, disturbance, and death in an upland oak/pine forest of the New Jersey pine barrens, USA. *Frontiers in Plant Science*, 2011, **2**: 15

**作者简介** 刘文娜, 女, 1994 年生, 硕士研究生. 主要从事森林水文和生态水文研究. E-mail: lwnfdxl@163.com

**责任编辑** 张凤丽

封面说明

封面图片由北京林业大学水土保持学院刘淑琴硕士于 2015 年 10 月拍摄于西藏林芝县和米林县之间的色季拉国家森林公园(29°15' N, 94°42' E), 公园内森林植被垂直带谱明显. 其中, 高山灌丛带植物主要有高山杜鹃 (*Rhododendron lapponicum*)、雪层杜鹃 (*R. nivale*)、金缕梅 (*Hamamelis mollis*) 和蒿草 (*Kobresia* spp.); 针叶林带分布着高大的乔木, 主要有林芝云杉 (*Picea likiangensis*)、急尖长苞冷杉 (*Abies georgei*)、高山松 (*Pinus densata*)、华山松 (*P. armandii*) 等; 高山草原带主要植物有忍冬 (*Lonicera japonica*)、阿穆尔小檗 (*Berberis amurensis*)、野蔷薇 (*Rosa multiflora*) 等; 地被植物有苔藓、蕨类和一些草本植物. 图片展现了深秋时节色季拉森林公园的景色, 左边树种以林芝云杉和急尖长苞冷杉为主, 右边由忍冬、阿穆尔小檗以及一些草本植物组成. 作为中国森林蓄积量最大的林区, 研究植物群系的分布与多样性以及动态变化特征对该区森林的可持续发展有重要意义.