应用生态学报 2015年9月 第26卷 第9期
Chinese Journal of Applied Ecology, Sep. 2015, **26**(9): 2623-2631

三种植被恢复树种的冠层气孔导度特征及其对环境因子的敏感性*

胡彦婷 赵 平** 牛俊峰 孙振伟 朱丽薇
(中国科学院华南植物园中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650)

摘 要 应用Granier热消散探针,长期监测华南地区荷木、大叶相思和柠檬桉林不同径级样树的树干液流,结合同步观测的气象数据,求算冠层气孔导度(g_c),并分析其对环境因子的响应方式及敏感性.结果表明:不同季节荷木林日间平均g_c显著高于大叶相思和柠檬桉($P<0.05$)(除3月外).在干季和湿季,g_c与光合有效辐射(PAR)呈现对数正相关关系($P<0.001$),湿季g_c对PAR响应比干季更敏感.g_c与水汽压亏缺(VPD)在干湿季均呈现对数负相关关系($P<0.001$),同样在湿季表现出更高的敏感性.湿季g_c与VPD的偏相关系数高于干季,VPD对气孔行为的调控作用在湿季更为明显.随着土壤含水量的降低,g_c对VPD的敏感性下降,荷木和柠檬桉林下降的幅度大于大叶相思林,荷木和柠檬桉林下降的幅度相当.通过综合分析g_c对环境因子(PAR和VPD)的敏感性及其对土壤含水量变化的响应规律,发现乡土树种荷木作为植被恢复树种比外来引种的大叶相思和柠檬桉更为适宜.

关键词 树干液流; 冠层气孔导度; 光合有效辐射; 水汽压亏缺; 土壤含水量
文章编号 1001-9332(2015)09-2623-09 **中图分类号** Q945 **文献标识码** A

Characteristics of canopy stomatal conductance in plantations of three re-vegetation tree species and its sensitivity to environmental factors. HU Yan-ting, ZHAO Ping, NIU Jun-feng, SUN Zhen-wei, ZHU Li-wei (*Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou* 510650, *China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2015, **26**(9): 2623-2631.

Abstract: In plantations of three different re-vegetation tree species (*Schima superba*, *Acacia auriculaeformis* and *Eucalyptus citriodora*) in southern China, the stem sap flow of individuals at different DBH classes were monitored using Granier's thermal dissipation probes. With synchronously-measured meteorological data, the canopy stomatal conductance (g_c) was determined and the responses of g_c to environmental variables were analyzed. We found that daytime mean g_c in *S. superba* forest on average was significantly higher than those of *A. auriculaeformis* and *E. citriodora* plantations du-ring a year (except in March). In the three plantations, g_c was positively logarithmically correlated with photosynthetically active radiation (PAR) ($P<0.001$), with a higher sensitivity of g_c to PAR during wet season than that of dry season. By contrast, a negative logarithmical correlation between g_c and vapor pressure deficit (VPD) was observed, with a higher sensitivity of g_c to VPD during the wet season. Additionally, a higher partial correlation coefficient between g_c and VPD was observed during wet season, indicating that VPD played a more important role in regulating the behavior of stomata during wet season. In general, the sensitivity of g_c to VPD decreased with the decreases of soil water content, but more manifest decreases were found in *S. superba* and *E. citriodora* forests than in *A. auriculaeformis* plantation, while the descend degree in *S. superba* and *E. citriodora* forests were equal. Overall, our results demonstrated that the native species *S. superba* is more suitable for re-vegetation in southern China than the exotic species *A. auriculaeformis* and *E. citriodora*.

Key words: sap flow; canopy stomatal conductance; photosynthetically active radiation; vapor pressure deficit; soil water content.

* 国家自然科学基金项目(41275169,41030638,31170673)和广东省自然科学基金项目(S2012020010933,2014A030313762)资助.
** 通讯作者. E-mail: zhaoping@scib.ac.cn
2014-12-05 收稿,2015-05-接受.

树木蒸腾是研究退化生态系统植被恢复过程中森林群落的蒸散及生态系统水量平衡必不可少的内容[1].冠层气孔导度(canopy stomatal conductance, g_c)调控植被与大气间的水汽交换[2],可在冠层水平上反映林分蒸腾的状况.树干液流测定技术具有连续、准确和稳定的特点,为长期监测整树蒸腾提供了可能[3-5],不少学者将液流的测量值与气象因子结合,成功地在多种植被类型中进行冠层气孔导度的分析[6-8].冠层气孔导度的特征及其对各种环境因子的响应方式与强度因生态系统空间和时间尺度的不同而呈现出不一致性[9].目前,关于不同林型或树种的冠层气孔导度的研究侧重点不一致,有侧重自然林与人工林的对比[2],也有关于针叶林与硬叶林之间差异的报道[10],或者关注不同演替阶段树种[11]和某些地区的常见树种[12-13]冠层气孔导度的特征,然而,探讨不同植被恢复树种冠层气孔导度特征的研究比较少见.

在我国华南地区,阳生性的荷木(*Schima superba*)是南亚热带退化生态系统植被恢复的良好乡土树种[14],外来引种的大叶相思(*Acacia auriculaeformis*)和柠檬桉(*Eucalyptus citriodora*)由于其速生和适应性强的特点,也常被用作先锋物种来进行植被重建[15].相关研究指出,大量使用外来种是目前我国森林恢复中存在的问题之一[16],乡土种和外来种作为恢复树种,其适宜性的比较研究有重要的学术价值和实践指导意义.鉴于此,本研究通过建立荷木、大叶相思和柠檬桉林树干液流测定系统,长期观测不同径级样树的树干液流,结合同步观测的气象数据,计算冠层气孔导度,分析其日变化和季节变化特征以及对主要环境因子的响应方式及敏感性,以更好地理解环境因子在冠层水平上对3种恢复树种水分利用的影响机理,为该区造林树种水分生理及恢复树种对区域水量平衡的效应研究提供重要的实验数据和理论参考.

1 研究地区与研究方法

1.1 试验样地概况

野外观测在中国科学院华南植物园小青山(23°10′ N,113°21′ E)相邻的荷木、大叶相思和柠檬桉人工林进行.该地区属典型的南亚热带季风气候,年均气温21.4 ℃~21.9 ℃,最低和最高气温分别出现在1月(平均气温12.4 ℃~13.5 ℃)和7—8月(平均气温28.0 ℃~28.7 ℃).年均降雨量1696.5 mm,4—9月降水量占全年的85%左右.全年太阳辐射较为强烈,年平均太阳辐射值为4367.2~4597.3 $MJ\cdot m^{-2}$.3种林分别种植于20世纪80年代,现正值成熟阶段,荷木林、大叶相思林叶和柠檬桉林的叶面积指数分别为4.3、2.0和2.3,平均高度分别为12.3、17.6和20.9 m,单位面积树干胸断面积分别为29.82、27.58和53.37 $cm^2\cdot m^{-2}$,单位样地面积林段蒸腾的日平均值分别为5.9~44.2、3.9~13.2和6.7~19.5 $mg\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$.样地土壤为棕壤土,pH值约4.0,表土(0~20 cm)有机质含量为15.2~28.2 $g\cdot kg^{-1}$.

1.2 研究方法

1.2.1 树干液流的测定 在荷木、大叶相思和柠檬桉林样地选择胸径不同的样树(分别为21、15和15株),建立Granier树干液流测定系统.将一对长20 mm的Granier热消散探针在树干北面的胸高处,上下垂直相隔10~15 cm平行地插入树木的边材,上探针外缠绕加热丝,通过供应0.12 A的直流电进行加热,下探针不加热.两探针间的温度差与树干液流密度有如下关系[17]:

$$J_s = 119\times\left(\frac{\Delta T_m-\Delta T}{\Delta T}\right)^{1.231} \tag{1}$$

式中:J_s为瞬时液流密度($g\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$),即单位时间通过单位边材面积的液流量;$\Delta T_m$为茎流为0时的温差;$\Delta T$为瞬时温差.通过计算机程序设定数据采集仪(DL2e)观测频度:每30 s测读1次,每隔10 min进行平均并自动储存.利用美国杜克大学环境学院开发的Baseliner 3.0软件将温差数据转化为液流密度值.

1.2.2 林分叶面积指数和树形特征的测定 利用美国Li-Cor公司生产的Li-2000叶面积指数测定仪,在每个样地取5个测定点,测定叶面积指数(LAI),取平均值.

为避免伤害样树及影响树干液流的测定,在3个样地附近另选取20棵树木,用皮尺测量胸径(DBH),同时在胸高处用生长锥钻取直径为5 mm、长度为树干胸径1/2的木芯,确定边材与心材的分界线,用直尺测量边材厚度,计算边材面积(A_s),建立边材面积(A_s)与胸径(DBH)的关系式:

$$A_s = k(DBH)^b \tag{2}$$

式中:k和b为通过非线性回归分析得出的系数.

为了确定调查样方内所有树木的边材面积,对每个调查样方内树木进行每木调查,用皮尺测量胸径,以求算各林分的边材总面积.本研究中荷木林调查样方面积为1581 m^2,大叶相思和柠檬桉林调查样方面积各为675 m^2.

1.2.3 环境因子的监测　借助荷木林内气象观测塔,将测定冠层上方光合有效辐射(PAR,μmol·m^{-2}·s^{-1})传感器(Li-Cor Quantum Sensor,美国 Li-Cor 公司)、空气温湿度传感器(HC2-S3,瑞士 ROTRONIC 公司)和风速(u,m·s^{-1})传感器(AN4,英国 Delta-T 公司)以及每个林分测量土壤体积含水量(θ,m^3·m^{-3})的传感器(SM200-05,英国 Delta-T 公司)与数据采集仪相连,测定频度与树干液流一致.其中,土壤水分传感器共 3 套,埋入土层深度为 30 cm.水汽压亏缺(VPD,kPa)由气温和湿度经下式求出:

$$VPD = a e^{\left(\frac{bT}{T+c}\right)}(1-RH) \tag{3}$$

式中:RH 为空气湿度;T 为温度;常数 a、b 和 c 分别为 0.611 kPa、17.50 和 240.97 ℃[18].

树干液流和环境因子的连续监测从 2012 年 12 月至 2014 年 12 月,以 2013 年 3 月、6 月或 7 月、10 月和 2014 年 1 月分别代表春、夏、秋、冬 4 个季节分析 g_c 的特征,期间由于仪器故障和天气原因,会造成部分时段的数据缺失.

1.2.4 森林冠层平均气孔导度的计算　本研究中所有大叶相思和柠檬桉树木的边材厚度均小于 3.5 cm,采用长 20 mm 探针测定的液流值能够较为准确地反映液流的平均水平,可根据 Granier 经验公式计算的液流密度(J_s)和树木的边材面积(A_s),计算二者的整树蒸腾(E_t,g·s^{-1}):

$$E_t = J_s \times A_s \tag{4}$$

对于荷木,需要考虑边材液流密度的径向变化,根据梅婷婷等[19]的研究,内部边材的液流密度约为外部边材(0~4 cm)的 45%,为了减小误差,对荷木整树蒸腾(E_t,g·s^{-1})的计算分为两部分:

$$E_t = J_s \times A_{4\ cm} + J_s \times (A_s - A_{4\ cm}) \times 45\% \tag{5}$$

式中:$A_{4\ cm}$ 为外部边材(0~4 cm)的面积.

林段总蒸腾(E_c,g·s^{-1})的计算公式如下:

$$E_c = \sum_{i=1}^{n} E_i = \sum_{i=1}^{n} J_{si} \times A_{si} \tag{6}$$

式中:J_{si} 为林段第 i 径级的平均液流密度;A_{si} 为该径级所有树木的边材总面积;E_i 则是该径级所有树木 E_t 之和.本研究将样地全部树木分成 5 个不同径级(n=5),胸径(DBH)范围分别为 0~15、15~20、20~25、25~30 和>30 cm.

单位样地面积的林段总蒸腾(E_g,g·m^{-2}·s^{-1})计算公式如下:

$$E_g = E_c / A_g \tag{7}$$

式中:A_g 为样地面积.

单位叶面积的林段总蒸腾(E_L,g·m^{-2}·s^{-1})计算公式如下:

$$E_L = E_c / (A_g \times LAI) \tag{8}$$

式中:LAI 是叶面积指数.

以液流反映的树木蒸腾往往滞后于树冠的实际蒸腾,采用赵平等[20]的方法,分别计算 3 种树种不同季节的时滞,根据时滞对用液流计算的树木蒸腾进行相应地调整.然后应用 Köstner[21]建立的简化公式计算各林分的冠层平均气孔导度(g_c,mm·s^{-1}).

$$g_c = E_L \times \rho \times g_v \times [(T + 273)/VPD] \tag{9}$$

式中:ρ 为水密度值(998 kg·m^{-3});g_v 为气体常数(0.462 kPa·m^3·K^{-1}·kg^{-1});T 为空气温度(℃).为了降低误差,除了分析 g_c 的日变化外,其他分析均只选取 VPD>0.6 kPa 条件下的数据计算的 g_c[22].

1.3　数据处理

采用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 19.0 统计分析软件进行数据处理及分析,使用 Origin 8.6 进行制图,差异显著性分析采用 Duncan 检验.

2　结果与分析

2.1　3 种林型冠层气孔导度的日变化

在 2013 年 3、7、10 月和 2014 年 1 月(分别代表春、夏、秋、冬 4 个季节)分别选取 3 d 晴朗天气的监测数据,计算和分析 g_c 的日变化特征(图 1).1、3 和 10 月的 g_c 日变化呈现"单峰"的格局,3 种林型的 g_c 达到峰值的时间在 9:00—13:00.7 月,g_c 的日变化呈现"双峰"格局,g_c 在 9:00 附近达到一天的最大值,中午略为下降,下午出现一个较低的"峰值",荷木的此峰值出现在 15:00 左右,大叶相思和柠檬桉则在 17:00 附近.

2.2　3 种林型冠层气孔导度的季节变化

通过分析 3 种林型 g_c 的季节变化特征,发现 g_c 值在光辐射充足、水热条件较好的 6 月较高.对 3 种林型日间(8:00—18:00)平均 g_c(图 2)进行分析(由于日间 g_c 较高,夜间 g_c 较低,一般小于 0.25 mm·s^{-1},另外夜间环境一般难以满足 VPD>0.6 kPa 的条件,故仅分析日间平均 g_c),结果显示,荷木、大叶相思和柠檬桉 6 月的日间平均 g_c 分别为(1.97±0.16)、(1.30±0.12)和(1.62±0.15) mm·s^{-1},高于或显著高于其他月份.

在 6、10 和 1 月,荷木日间平均 g_c 显著高于大叶相思和柠檬桉(P<0.05).在 3 月,荷木、大叶相思和柠檬桉的日间平均 g_c 分别为(0.97±0.05)、(1.18±

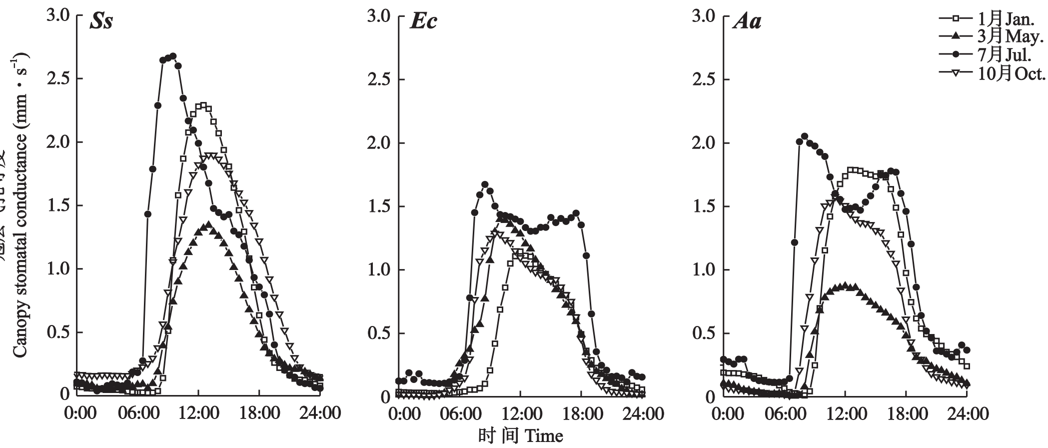

图 1 不同林型冠层气孔导度的日变化

Fig.1 Daily variation of canopy stomatal conductance for different forest types.

Ss：荷木 *Schima superba*；*Ec*：柠檬桉 *Eucalyptus citriodora*；*Aa*：大叶相思 *Acacia auriculaeformis*. 下同 The same below.

0.07)和(0.75±0.03) mm · s^{-1}，呈现为大叶相思>荷木>柠檬桉的规律($P<0.05$).

2.3 干湿季 3 种林型冠层气孔导度对光合有效辐射的响应

在湿季(6 月)和干季(10 月)分别选取 2~3 d 晴朗的天气(VPD 的日变化规律和取值范围相似)分析 g_c对 PAR 的响应(图 3).在干季和湿季，g_c与 PAR 均呈对数正相关关系($P<0.001$)，拟合方程为 $g_c = a\ln PAR - b$.当 PAR<400 μmol · m^{-2} · s^{-1}时，g_c随着 PAR 的增加迅速增大，当 PAR>400 μmol · m^{-2} · s^{-1}后，g_c对 PAR 的响应强度变弱.无论是在湿季还是干季，g_c对 PAR 的响应均是在 VPD<1 kPa 时更为敏感(表 1)，当 VPD 从<1 kPa 变化到>2 kPa 时，g_c对 PAR 响应的敏感性(a 值)逐渐减弱.

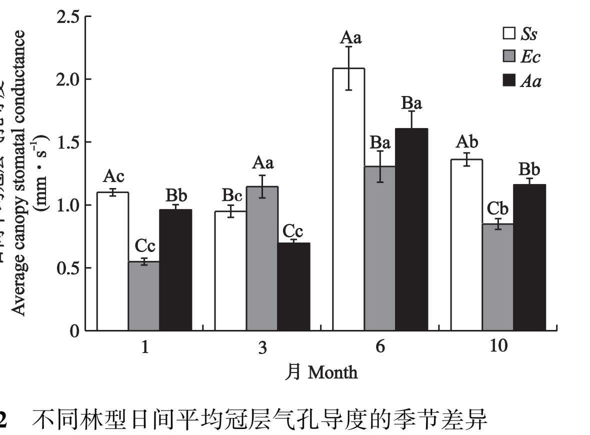

图 2 不同林型日间平均冠层气孔导度的季节差异

Fig.2 Seasonal difference of average canopy stomatal conductance at daytime among different forest types.

不同大写字母表示在同一月份不同林型差异显著，不同小写字母表示同一林型不同月份差异显著($P<0.05$) Different capital letters indicated significant differences among different species for a given month, and different lowercase letters indicate significant differences among different months for a given tree species at 0.05 level.

在 VPD 范围相同的条件下，在湿季荷木 g_c对 PAR 的敏感性 a 值为 0.38~0.77，大于大叶相思和柠檬桉(表 1)；在干季同样表现为荷木的敏感性大于大叶相思和柠檬桉.对比分析干湿季 g_c的响应状况，结果均显示湿季 g_c对 PAR 响应更为敏感.

2.4 干湿季 3 种林型冠层气孔导度对水汽压亏缺的响应

在湿季(6 月)和干季(10 月)分别选取 2~3 d 晴朗天气(VPD 的日变化规律和取值范围相似)分析 g_c对 VPD 的响应(图 4).在干季和湿季，g_c与 VPD 均呈对数负相关关系($P<0.001$)，拟合方程为 $g_c = g_{sref} - m\ln VPD$[23]，$g_{sref}$为参比冠层气孔导度，代表 VPD 为 1 kPa 时的冠层气孔导度.在湿季，3 种不同 PAR 范围条件下，g_c对 VPD 的敏感性(m 值)差异不大；而在干季，当 PAR>800 μmol · m^{-2} · s^{-1}时 m 值最大，PAR 在 600~800 μmol · m^{-2} · s^{-1}，m 值次之，而 PAR 在 400~600 μmol · m^{-2} · s^{-1}时，m 值最小.

对比分析干湿季 g_c对 VPD 的响应状况，3 种林型均是湿季的 m 值高于干季，湿季 g_c对 VPD 响应更为敏感.在 VPD>0.6 kPa 且 PAR>200 μmol · m^{-2} · s^{-1}条件下，对 g_c和 VPD 进行偏相关分析(PAR 为控制因子)(表 2)，结果也表明湿季 g_c和 VPD 的偏相关系数高于干季.

2.5 土壤水分对 3 种林型冠层气孔导度响应水汽压亏缺的效应

为了探讨 3 种林型 g_c对 VPD 响应的土壤水分效应，选取 3 个不同土壤水分梯度进行分析(图 5).结果表明，随着土壤水分的降低，g_c对水汽压亏损的敏感性(m值)和参比冠层气孔导度(g_{sref})均逐渐降

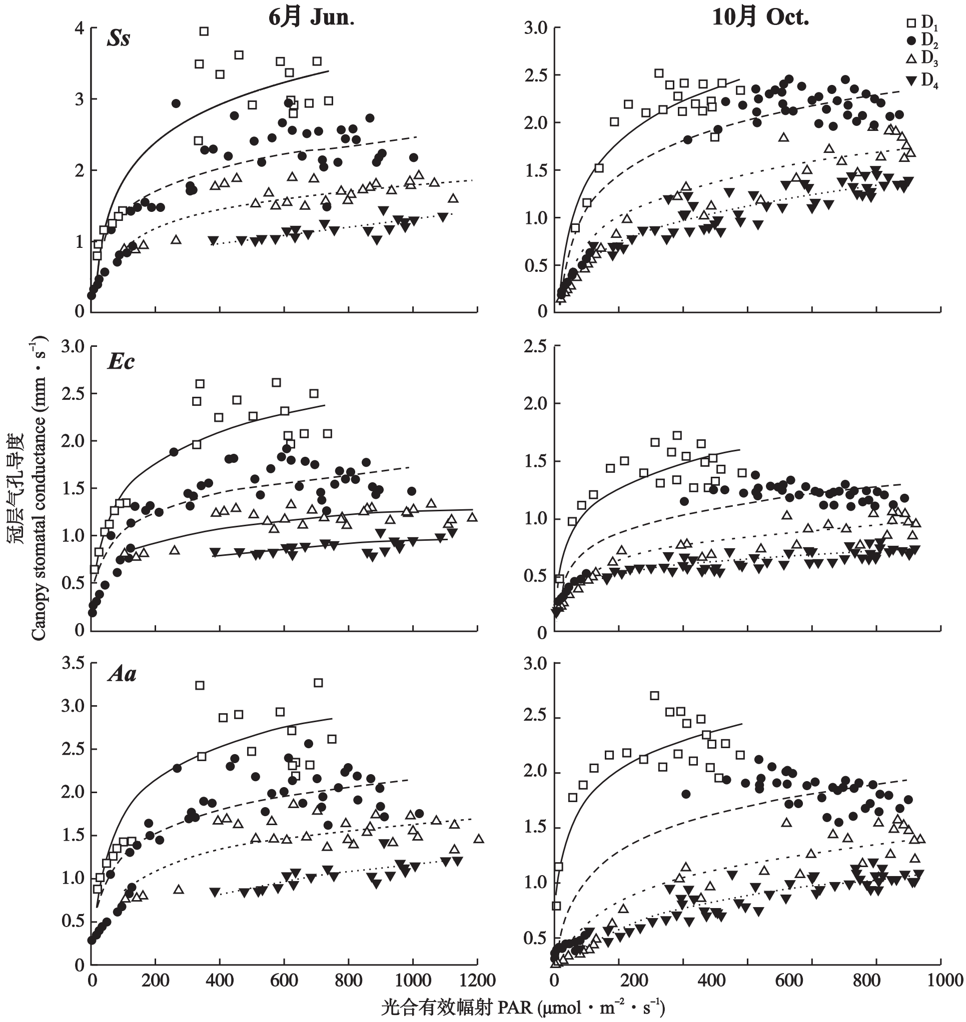

图 3　干湿季 3 种林型冠层气孔导度对光合有效辐射的响应

Fig.3　Response of canopy stomatal conductance to photosynthetically active radiation (PAR) during dry and wet seasons for three forest types.

表 1　干湿季 3 种林型冠层气孔导度与光合有效辐射的相关性分析

Table 1　Correlation analysis of canopy stomatal conductance and photosynthetically active radiation during dry and wet seasons for three forest types

林型 Forest type		湿季 Wet season				干季 Dry season			
		VPD_1	VPD_2	VPD_3	VPD_4	VPD_1	VPD_2	VPD_3	VPD_4
荷木	a	0.77	0.49	0.38	0.38	0.58	0.45	0.39	0.36
S. superba	b	1.65	0.68	0.84	1.30	1.14	1.05	0.99	1.09
	r^2	0.81	0.73	0.65	0.61	0.92	0.93	0.90	0.78
大叶相思	a	0.45	0.28	0.19	0.16	0.30	0.24	0.19	0.11
A. auriculaeformis	b	0.63	0.23	0.06	0.16	0.29	0.39	0.32	0.07
	r^2	0.82	0.77	0.60	0.43	0.83	0.94	0.92	0.66
柠檬桉	a	0.56	0.38	0.34	0.37	0.40	0.38	0.32	0.28
E. citriodora	b	0.84	0.47	0.74	1.38	0.06	0.68	0.78	0.85
	r^2	0.70	0.74	0.53	0.59	0.79	0.89	0.87	0.77

VPD_1、VPD_2、VPD_3和 VP_4分别代表 VPD<1 kPa，1~1.5 kPa，1.5~2.0 kPa 和>2.0 kPa. g_c与 PAR 的拟合方程为：$g_c = a\ln PAR - b$，a 和 b 为通过非线性回归分析得出的系数，r 为相关系数 VPD_1, VPD_2, VPD_3, VPD_4 represented the VPD range as follows: <1 kPa, 1-1.5 kPa, 1.5-2.0 kPa and >2.0 kPa. The a and b were coefficients obtained by non-linear regression analysis as the following equation form: $g_c = a \times \ln PAR - b$, $g_c = a \times \ln PAR - b$. The letter r stood for the Pearson correlation coefficient.

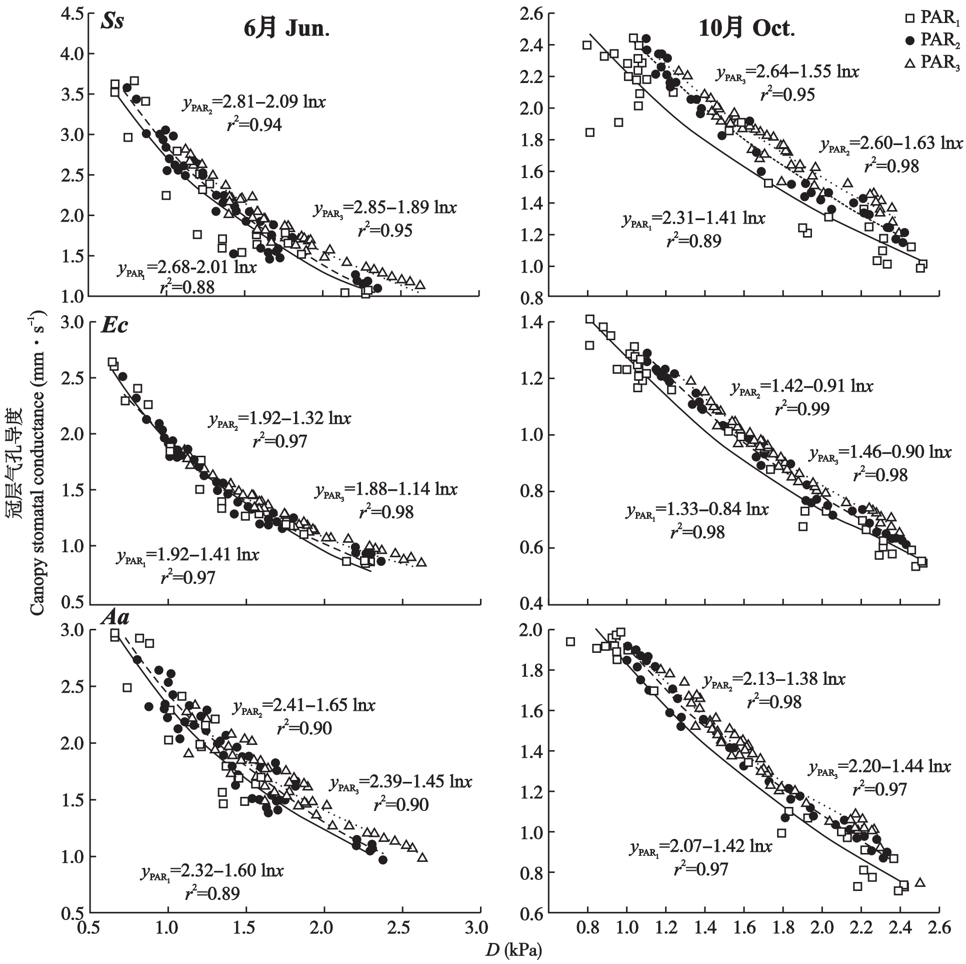

图 4 干湿季 3 种林型冠层气孔导度对空气水汽压亏缺的响应

Fig.4 Response of canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit during dry and wet seasons for three forest types.

PAR_1、PAR_2 和 PAR_3 分别代表 PAR 范围为:400~600、600~800 和>800 μmol · m^{-2} · s^{-1} PAR_1, PAR_2, PAR_3 denoted the following PAR range: 400−600, 600−800, >800 μmol · m^{-2} · s^{-1}.

表 2 干湿季 3 种林型冠层气孔导度与空气水汽压亏缺的偏相关分析

Table 2 Partial correlation analysis of canopy stomatal conductance and vapor pressure deficit during dry and wet season for three forest types

林型 Forest type	偏相关系数 Partial correlation coefficient		P 值 P value		自由度 df	
	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ	Ⅰ	Ⅱ
荷木 *S. superba*	0.784	0.596	<0.001	<0.001	994	1885
大叶相思 *A. auriculaeformis*	0.793	0.728	<0.001	<0.001	912	1669
柠檬桉 *E. citriodora*	0.766	0.687	<0.001	<0.001	912	1669

Ⅰ: 湿季 Wet season; Ⅱ: 干季 Dry season.

低,在土壤水分条件较好的情况下,g_c 对 VPD 的响应更敏感.

3 种林型 m 值随土壤水分降低而下降的幅度不一致,当土壤水分从 0.36~0.38 m^3 · m^{-3} 降到 0.19~0.23 m^3 · m^{-3} 时,荷木和柠檬桉的 m 值分别下降 73%~84%和 64%~87%,大叶相思降低 26%~45%.

3 讨　　论

3.1 3 种林型冠层气孔导度特征及其差异性

在 6、10 和 1 月,荷木日间平均 g_c 显著高于大叶相思和柠檬桉($P<0.05$),柠檬桉略高于大叶相思.若冠层气孔导度较小,表明林分对蒸腾施加了较强的气孔控制[2],大叶相思 g_c 处于较低水平,反映其强烈的气孔控制.根据本研究中计算 g_c 的方法,g_c 的大小与单位叶面积上的边材面积(α)和液流平均值(J_s)相关.荷木林的日间平均 g_c 分别为大叶相思和柠檬桉的 1.51~1.90 和 1.10~1.29 倍,经计算,荷木林 α 值分别为大叶相思和柠檬桉的 1.53 和 0.95 倍,日间平均 g_c 和 α 值的不一致的比例关系反映荷木

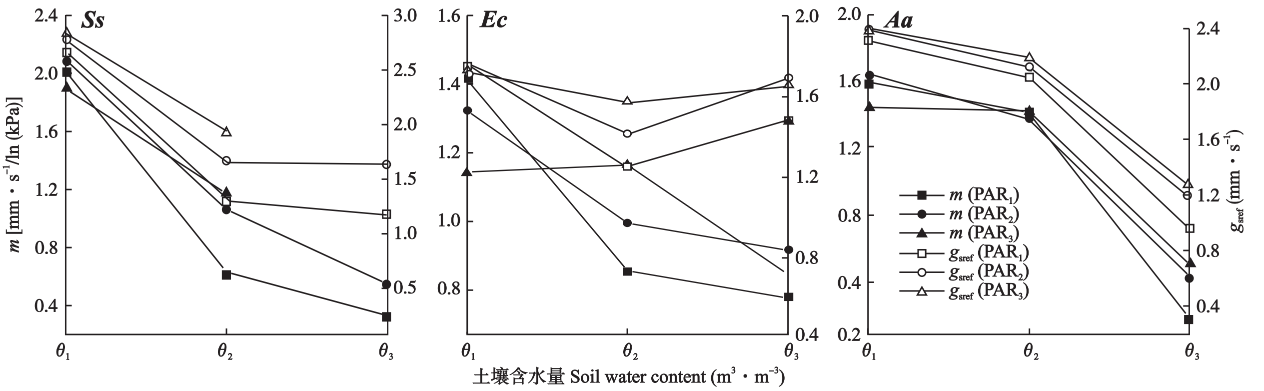

图 5　不同土壤水分条件 3 种林型冠层气孔导度对空气水汽压亏缺的响应

Fig.5　Response of canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit under different soil water conditions for three forest types.

对于荷木林，θ_1、θ_2 和 θ_3 分别代表土壤水分平均含量为 0.36、0.29 和 0.24 $m^3 \cdot m^{-3}$，对于大叶相思和柠檬桉，θ_1、θ_2 和 θ_3 分别代表 0.38、0.33、0.19 $m^3 \cdot m^{-3}$.PAR_1、PAR_2 和 PAR_3 分别代表 PAR 范围为：400~600、600~800 和>800 μmol · m^{-2} · s^{-1} θ_1, θ_2 and θ_3 represented the soil water content of 0.36, 0.29 and 0.24 $m^3 \cdot m^{-3}$ for *S. superba* plantation, while they represented that of 0.38, 0.33 and 0.19 $m^3 \cdot m^{-3}$ for *E. citriodora* and *A. auriculaeformis* plantation. PAR_1, PAR_2, PAR_3 denoted the following PAR range: 400-600, 600-800 and >800 μmol · m^{-2} · s^{-1}.

林 g_c 大于大叶相思是由 α 和 J_s 共同作用所致，而荷木林 g_c 高于柠檬桉则是由于二者 J_s 的差异引起.通过类似的分析，柠檬桉 g_c 高于大叶相思主要是因为大叶相思单位面积上的边材面积（3.79 $cm^2 \cdot m^{-2}$）小于柠檬桉（6.08 $cm^2 \cdot m^{-2}$）.

3 月的大叶相思林 g_c 在 3 种林型中处于较高水平，日间平均 g_c 显著高于荷木和柠檬桉（$P<0.05$），3 月的土壤含水量（θ）处于较低水平（0.23 ~ 0.30 $m^3 \cdot m^{-3}$），大叶相思仍然具有较高的 g_c，荷木和柠檬桉的 g_c 相应地降低，从一定程度上反映大叶相思 g_c 对土壤水分的响应不如荷木和柠檬桉敏感.在 3 种树种中，大叶相思根系较浅，10 年生大叶相思的根系主要分布在 0.4 m 以上的土层[24]，25 年生荷木根系分布约 0.7~0.8 m[25]，3 年生桉树根系主要分布在0~0.6 m土层[26]，大叶相思根系深度小于荷木和柠檬桉，这种生物特性导致在土壤水分不足时大叶相思的根部吸水更易受到影响[27].综合以上分析，与荷木和柠檬桉相比，土壤水分对大叶相思更为重要.

3.2　干湿季冠层气孔导度对环境因子的响应方式及敏感性

光辐射是描述森林冠层气孔行为的重要环境因子[12].为了对 g_c 与 PAR 进行回归分析，Pataki 等[12]和赵平等[8]分别采用 $G=R_n/(R_n+a)$（其中 R_n 为净辐射，W · m^{-2}）和 $G=aPAR/(b+PAR)$，两个拟合方程均为随着自变量的变大，曲线上对应点的斜率变小，表明当光辐射达到某一个值时，g_c 趋于“饱和”.本研究采用函数 $g_c=a\ln PAR-b$，亦为随着自变量的变大，曲线上对应点的斜率变小的方程，g_c 同样出现达到“饱和”的现象.Schäfer[28]对 3 种山地橡树（*Quercus prinus*、*Q. velutina* 和 *Q. coccinea*）的研究显示，光通量密度在 0~2000 μmol · m^{-2} · s^{-1} 范围内 g_c 尚未达到饱和，需要更大的光通量密度才能达到.由此可见，不同物种的 g_c 达到“饱和”时所对应的辐射强度存在差异，并在一定程度上反映不同物种的光合水平达到饱和所对应的辐射强度的差异，即光饱和点的差异.本研究中采用函数 $g_c=a\ln PAR-b$ 中的系数 a 值越大，则在 PAR 值相同的条件下，曲线上对应点的斜率（a/PAR）也越大，反映 g_c 达到“饱和”时所对应的光照强度相应地较大，光饱和点也较大，荷木林拟合函数的 a 值较大，反映其较高的光饱和点以及较宽的对光的利用范围.

Schäfer[28]研究发现，在干旱前，g_c 与光通量密度呈现正相关关系，而在干旱期间，g_c 对光通量密度的增高未显示响应关系.本研究中，干湿季 g_c 和 PAR 均显著相关（$P<0.001$），湿季 g_c 对 PAR 更为敏感，干季敏感性减弱.干季 g_c 和 PAR 仍然存在较好的相关性，说明研究中干季环境的水分条件尚未达到胁迫水平，而干季 g_c 对 PAR 敏感性减弱，则反映干季的水分条件、尤其是土壤水分的供应下降对 g_c 已产生了一定的限制作用.

Oren 等[23]认为，无论是个体还是林分，若在较低的 VPD 条件下（VPD≤1 kPa）有较高的气孔导度，则其对 VPD 的敏感性较大.Ewers 等[10]也指出，参比 g_{sref} 较高的树种，其 m 值也相应较高；由于较高的 g_{sref} 意味着较高的碳吸收，较高的 m 值则意味着当增加相同的 VPD 值时，碳吸收减少的幅度大，g_{sref}

与 m 之间存在着权衡关系.在土壤水分条件较好时,荷木 g_{sref}值最大,m 值也相应地较大,反映出较高的碳吸收,同时 VPD 的变化对碳同化的影响也较大.分析不同土壤水分条件下 g_c对 VPD 的响应,发现 m 值随着土壤水分的降低逐渐降低,荷木和柠檬桉林 m 值下降的幅度高于大叶相思林,说明荷木和柠檬桉林 g_c对土壤水分的响应更敏感,对气孔的控制较灵敏,可避免过多的水分丧失.

对大量物种研究显示,表示 g_c对 VPD 敏感性的 m 和 g_{sref}值均保持斜率为 0.6 的线性关系[11,13,29-30].本研究中,当土壤水分条件良好的情况下,m 和 g_{sref}值的比例维持在 0.6 左右,当土壤水分含量较低时,m 和 g_{sref}的比值略低于 0.6.Ewers 等[10]研究结果也表明,仅在较佳的环境条件下,m 和 g_{sref}的比值才为 0.6.叶片气孔的开闭受叶片水势变化的影响,通过叶片水势可调控 m 和 g_{sref}的比值维持在 0.6[11].Oren 等[23]认为,在以下几种情况下,m 和 g_{sref}的比值会小于 0.6:1)树种允许最小叶片水势随着 VPD 的增加而下降;2)VPD 的变化范围增加;3)边界层导度与气孔导度的比值(γ)较高.由于本研究是在 VPD 的变化范围相同而土壤条件不一致的情况下进行分析,因而排除第一和第二种情况.边界层导度(g_{bl})的计算公式为:$g_{bl} = 304.4 \times \sqrt{u/d_L}$,$u$ 为平均风速($m \cdot s^{-1}$);d_L为叶片长度(m)[31].据观测,3 个土壤水分条件下(0.36~0.38、0.29~0.32、0.19~0.23 $m^3 \cdot m^{-3}$),日平均风速分别为 0.68、0.77、0.58 $m \cdot s^{-1}$,三者之间不存在显著性差异,且 d_L在 3 个土壤条件下变化不大,故边界层导度间不存在显著性差异,在土壤水分含量较低时,由于气孔导度较低,故在此条件下 γ 较高,进而表现出 m 和 g_{sref}的比值略低于 0.6.

4 结 论

利用树干液流测定技术,监测华南地区荷木、大叶相思和柠檬桉林样树的树干液流,结合同步观测的气象数据,分析 g_c及其对环境因子的响应.在夏、秋、冬季,荷木林日间平均 g_c高于大叶相思和柠檬桉,反映荷木全年在较长的时间内存在较高的碳吸收.荷木 g_c达到饱和时所对应的光照强度较大,说明其具有较高的光饱和点及较宽的对光的利用范围.荷木和柠檬桉林 g_c对 θ 的响应更敏感,能够灵敏地控制气孔,避免过多的水分丧失.综合分析 g_c对环境因子的敏感性及敏感性随 θ 的变化规律,乡土树种荷木更适合作为植被恢复树种.

参考文献

[1] Zhao P (赵 平). Advances in plant ecophysiological studies on re-vegetation of degraded ecosystems. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2003, **14**(11): 2031-2036(in Chinese)

[2] Ghimire CP, Lubczynski MW, Bruijnzeel LA, *et al.* Transpiration and canopy conductance of two contrasting forest types in the Lesser Himalaya of Central Nepal. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, **197**: 76-90

[3] Do F, Rocheteau A. Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 1. Field observations and possible remedies. *Tree Physiology*, 2002, **22**: 641-648

[4] Granier A, Huc R, Barigah ST. Transpiration of natural rain forest and its dependence on climatic factors. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1996, **78**: 19-29

[5] Nadezhdina N, Čermák J, Ceulemans R. Radial patterns of sap flow in woody stems of dominant and understory species: Scaling errors associated with positioning of sensors. *Tree Physiology*, 2002, **22**: 907-918

[6] Wang H, Zhou W, Wang X, *et al.* Ozone uptake by adult urban trees based on sap flow measurement. *Environmental Pollution*, 2012, **162**: 275-286

[7] Zhao P (赵 平), Rao X-Q (饶兴权), Ma L (马玲), *et al.* Sap flow-scaled stand transpiration and canopy conductance in an *Acacia mangium* forest. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2006, **30**(4): 655-665 (in Chinese)

[8] Zhao P (赵 平), Rao X-Q (饶兴权), Ma L (马玲). 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)

[9] Tang J, Bolstad PV, Ewers BE, *et al.* Sap flux-upscaled canopy transpiration, stomatal conductance, and water use efficiency in an old growth forest in the Great Lakes region of the United States. *Journal of Geophysical Research*, 2006, **111**: 187-198

[10] Ewers BE, Mackay DS, Samanta S. Interannual consistency in canopy stomatal conductance control of leaf water potential across seven tree species. *Tree Physiology*, 2007, **27**: 11-24

[11] Ewers BE, Gower ST, Bond-Lamberty B, *et al.* Effects of stand age and tree species on canopy transpiration and average stomatal conductance of boreal forests. *Plant, Cell & Environment*, 2005, **28**: 660-678

[12] Pataki DE, Oren R. Species differences in stomatal control of water loss at the canopy scale in a mature bottomland deciduous forest. *Advances in Water Resources*, 2003, **26**: 1267-1278

[13] Ewers BE, Oren R, Phillips N, *et al.* Mean canopy stomatal conductance responses to water and nutrient availabilities in *Picea abies* and *Pinus taeda*. *Tree Physiology*, 2001, **21**: 841-850

[14] 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 Botany* (热带亚热带植物学报), 2010, **18**(6): 599-606 (in Chinese)

[15] Peng S-L (彭少麟). Restoration ecology and vegetation reconstruction. *Ecological Science* (生态科学), 1996, **15**(2): 26-31 (in Chinese)

[16] Ren H (任　海), Peng S-L (彭少麟), Lu H-F (陆宏芳). The restoration of degraded ecosystems and restoration ecology. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2004, **24**(8): 1756-1764 (in Chinese)

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

[18] Campbell GS, Norman JM. An Introduction to Environmental Biophysics. New York: Springer, 1998

[19] Mei T-T (梅婷婷), Zhao P (赵　平), Wang Q (王权), *et al*. Effects of tree diameter at breast height and soil moisture on transpiration of *Schima superba* based on sap flow pattern and normalization. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(10): 2457-2464 (in Chinese)

[20] Zhao P (赵　平), Rao X-Q (饶兴权), Ma L (马玲), *et al*. The variations of sap flux density and whole-tree transpiration across individuals of *Acacia mangium*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2006, **26**(12): 4050-4058 (in Chinese)

[21] 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

[22] Ewers BE, Oren R. Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. *Tree Physiology*, 2000, **20**: 579-589

[23] Oren R, Sperry JS, Katul GG, *et al*. Survey and synthesis of intra-and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell & Environment*, 1999, **22**: 1515-1526

[24] Gao C-J (高成杰), Tang G-Y (唐国勇), Li K (李昆), *et al*. Root biomass and its distribution of *Azadirachta indica* and *Acacia auriculiformis* plantations in the dry-hot valley. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, **33**(6): 1964-1972 (in Chinese)

[25] Long D-J (龙定建). Investigation on *Pinus massoniana* and *Schima superba* mixed forest. *Guangxi Forestry Science* (广西林业科学), 1994, **23**(1): 24-28 (in Chinese)

[26] Wang E-Q (王恩群), Yu X-B (余雪标), Lin P-Q (林培群), *et al*. Research on root system of Eucalyptus-crops interplanting with extra-big row. *Guangdong Agricultural Sciences* (广东农业科学), 2010, **37**(3): 72-75 (in Chinese)

[27] Sun Z-W (孙振伟), Zhao P (赵　平), Niu J-F (牛俊峰), *et al*. Seasonal variations of sap flow and transpiration water consumption of introduced tree species *Acacia auriculaeformis* and *Eucalyptus citriodora*. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2014, **33**(10): 2588-2595 (in Chinese)

[28] 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**: 56-63

[29] 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

[30] Wullschleger SD, Gunderson CA, Hanson PJ, *et al*. Sensitivity of stomatal and canopy conductance to elevated CO_2 concentration: Interacting variables and perspectives of scale. *New Phytologist*, 2002, **153**: 485-496

[31] Jones HG. Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology. Cambridge: Cambridge University Press, 2013

作者简介　胡彦婷,女,1990 年生,硕士研究生.主要从事植物生理生态研究.E-mail: 838849449@ qq.com

责任编辑　杨　弘