

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

张振振^{1*} 赵平² 赵秀华² 张锦秀¹ 朱丽薇² 欧阳磊² 张笑颜¹

¹浙江师范大学地理与环境科学学院, 浙江金华 231004; ²中国科学院华南植物园, 广州 510650

摘要 精确模拟冠层气孔导度(G_s)对于评估区域蒸散具有重要意义。该研究选择两种常见的人工阔叶树种尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*, 外来种)和木荷(*Schima superba*, 本地种)作为研究对象, 利用Köstner法和修订的Penman-Monteith公式计算冠层平均气孔导度(分别定义为 G_{s1} 和 G_{s2})。研究还分析了环境因子对冠层脱耦联系数(Ω)的影响, 并用其来评价两种方法模拟的冠层气孔导度的合理性。结果表明, 两个树种冠层气孔导度均与气象条件耦合较好(尾叶桉: $\Omega = 0.10 \pm 0.03$, 木荷: $\Omega = 0.17 \pm 0.03$)。主成分分析显示, 光合有效辐射(PAR)以及水汽压亏缺(D)显著影响 Ω 的大小, 而风速(u)的影响较小。单因素分析则发现各环境因子与 Ω 之间的相关性并不显著。边界线分析表明 D 和 PAR 的增加使得 Ω 最终趋向于一个与树种有关的稳定值(木荷 ≈ 0.20 , 尾叶桉 ≈ 0.05), 而 Ω 随 u 的增加呈幂指数下降。与木荷相比, 尾叶桉具有更高的气孔导度(尾叶桉和木荷的 G_{s2} 年平均均值分别为 $(33.42 \pm 9.37) \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $(23.40 \pm 2.03) \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 并且尾叶桉和木荷的 G_{s1} 与 G_{s2} 的线性拟合斜率分别为 0.92 ($R^2 \approx 0.70$)和 0.98 ($R^2 \approx 0.76$), 表明 G_{s1} 比 G_{s2} 高估了冠层气孔导度。另外, G_{s1} 和 G_{s2} 对水汽压亏缺的敏感性与参比气孔导度(G_{sref} , $D = 1 \text{ kPa}$ 时的气孔导度)的比值 P_i 与 Ω 紧密相关。根据统计, 尾叶桉和木荷的 G_{s1} 估计值在 $\Omega = 0.05\text{--}0.15$ (83.1%的数据)和 $0.10\text{--}0.20$ (47.8%的数据)之间时是相对可靠的。

关键词 植物蒸腾; 冠层导度; 脱耦联系数; 环境因子

张振振, 赵平, 赵秀华, 张锦秀, 朱丽薇, 欧阳磊, 张笑颜 (2018). 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, 42, 1179–1191. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0176

Impact of environmental factors on the decoupling coefficient and the estimation of canopy stomatal conductance for ever-green broad-leaved tree species

ZHANG Zhen-Zhen^{1*}, ZHAO Ping², ZHAO Xiu-Hua², ZHANG Jin-Xiu¹, ZHU Li-Wei², OUYANG Lei², and ZHANG Xiao-Yan¹

¹School of Geography and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 231004, China; and ²South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

Abstract

Aims Accurate simulation of canopy stomatal conductance (G_s) is quite important for the assessment of regional evapotranspiration.

Methods In this study, two planted broad-leaved tree species, *Eucalyptus urophylla* (exotic species) and *Schima superba* (native species), were chosen to estimate their G_s with two different methods of Köstner (G_{s1}) and inverted Penman-Monteith equation (G_{s2}). The effect of environmental factors on canopy decoupling coefficient (Ω) was evaluated before they were adopted to assess the reasonability of G_s simulated by the two methods.

Important findings Results showed that the G_s of the two tree species was well coupled with meteorological conditions ($\Omega = 0.10 \pm 0.03$ for *E. urophylla* and 0.17 ± 0.03 for *S. superba*). Principal component analysis showed that photosynthetically active radiation (PAR) and vapor pressure deficit (D) significantly dominated the variations of Ω , while the effect of wind speed (u) was very weak. Multivariate correlation analysis also found weak relations between those environmental factors and Ω . Boundary line analysis revealed that the increase of D and PAR would eventually force Ω approaching a constant value as determined by tree species (*S. superba* ≈ 0.20 , *E. urophylla* ≈ 0.05), while Ω decreases exponentially with the increase of u . Compared with *S. superba*, *E. urophylla* has higher G_s . The annual averages G_{s2} of *E. urophylla* and *S. superba* were $(33.42 \pm 9.37) \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

收稿日期Received: 2018-07-30 接受日期Accepted: 2018-10-23

基金项目: 国家自然科学基金(41630752、41701226和41030638)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41630752, 41701226 and 41030638).

* E-mail: zhangzhen@zjnu.cn

and $(23.40 \pm 2.03) \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. Linear fitting showed that the G_{S2}/G_{S1} ratio of *E. urophylla* and *S. superba* was 0.92 ($R^2 \approx 0.70$) and 0.98 ($R^2 \approx 0.76$), respectively, implying the overestimated canopy stomatal conductance for G_{S1} ($p < 0.01$). In addition, the ratio of the sensitivity of canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit to stomatal conductance at $D = 1 \text{ kPa}$ ($G_{S\text{ref}}$) for G_{S1} and G_{S2} is closely related to Ω . Based on the estimation, G_{S1} was relatively reliable when $\Omega = 0.05\text{--}0.15$ (83.1% of all the data) and $0.10\text{--}0.20$ (47.8% of all the data) for *E. urophylla* and *S. superba*.

Key words plant transpiration; canopy stomatal conductance; the decoupling coefficient; environmental factor

Zhang ZZ, Zhao P, Zhao XH, Zhang JX, Zhu LW, Ouyang L, Zhang XY (2018). Impact of environmental factors on the decoupling coefficient and the estimation of canopy stomatal conductance for ever-green broad-leaved tree species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1179–1191. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0176

植物蒸腾作为森林维持流域和区域水资源平衡的重要功能, 对社会和经济发展具有重要的生态意义(Anton *et al.*, 2008; Little *et al.*, 2009)。人类活动引起的环境变化可能会迫使森林蒸腾发生改变, 从而影响区域水资源平衡。

环境变化带来的森林蒸腾变化可以通过冠层水汽导度对环境因子的响应来表征(Martin *et al.*, 1997; Cienciala *et al.*, 2000; Kumagai *et al.*, 2004, 2008; Barradas *et al.*, 2005)。冠层上方的水汽导度(G_T)可以分为两个部分: 森林冠层气孔导度(G_S)和空气动力学导度(g_a), 两者都与叶片生理、冠层结构以及冠层上方和内部的气象条件有关(Jones, 1992; Kumagai *et al.*, 2004)。而两者对于 G_T 的贡献目前仍存在争议。有研究认为当 $g_a/G_S > 10$ 时, 蒸腾主要受 G_S 控制(Herbst, 1995; Law *et al.*, 2001; Komatsu, 2003; Komatsu *et al.*, 2012)。同时也有研究发现, 风速(u)的增加可以通过引起 g_a 的变化显著促进冠层蒸腾(Taylor *et al.*, 2001; Bladon *et al.*, 2006)。事实上, g_a 对水汽运动的贡献随森林类型及其生境的变化而变化(Dixon & Grace, 1984; Gutiérrez *et al.*, 1994; Campbell-Clouse, 1998)。冠层脱耦联系数(Ω)的提出为评估 g_a 和 G_S 对冠层水分传输的影响提供了可能。尽管已有大量关于土壤-植物-大气连续体(SPAC)的水分运动与环境条件之间的关系的研究(Jarvis, 1976; Jarvis & McNaughton, 1986; Granier & Loustau, 1994; Martin *et al.*, 1997), 却很少有学者关注 Ω 的大小对于冠层水汽通量计算的影响。

以往的研究中, 在不考虑边界层阻力的影响时, G_S 通常被认为等同于 G_T (Wullschleger *et al.*, 2000)。而其中最常用的就是基于树干液流的Köstner公式计算的 G_S 。其计算如下:

$$G_S = \frac{G_V T_a \rho E_l}{D} \quad (1)$$

其中, G_V 是通用气体常数($0.462 \text{ m}^3 \cdot \text{kPa} \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$), T_a 是空气温度(K), ρ 是水的密度($998 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$), E_l 是冠层叶片蒸腾速率(Magnani *et al.*, 1998; Oren *et al.*, 1998; Kim *et al.*, 2008)。该方法由于参数较少, 计算简单, 因此被广泛采用。但是有研究认为, 只有满足以下条件, 这种方法才能够使用: (1)植物储存水对蒸腾作用贡献较小; (2)在冠层内部没有垂直水汽压梯度变化; (3)叶片边界层导度远高于气孔导度(Aphalo & Jarvis, 1991; Cienciala *et al.*, 1998; Schäfer *et al.*, 2000)。Schäfer等(2000)指出, 这种方法对于 Ω 较小的林分来说计算较为精确, 如针叶林。然而事实上, 在亚热带常绿阔叶林中, 以上这些条件都无法得到满足(Motzer *et al.*, 2005; 赵平等, 2006)。尽管如此, 这一方法仍被用于一些阔叶林分蒸腾的研究(Ewers *et al.*, 2007; Whitley *et al.*, 2009), 但其所带来的误差并未得到评估。而基于Penman-Monteith公式(Monteith & Unsworth, 2007)计算的冠层气孔导度则通过整合植物生理性状和微气象因子, 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, 因此也就能更精确定量冠层蒸腾过程(Lu *et al.*, 2003)。本研究将通过与基于Penman-Monteith公式计算的 G_S 进行对比, 分析利用Köstner公式计算阔叶树种 G_S 的可行性。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在乡土种木荷(*Schima superba*)和外来种尾叶桉(*Eucalyptus urophylla*)人工林中进行。前者位于广州市中国科学院华南植物园(23.18° N , 113.36° E , 海拔41 m)。所在地为典型的南亚热带季风气候, 年降水量1 612–1 909 mm, 年平均气温 $21.4\text{--}21.9^\circ \text{ C}$ 。雨季从4月持续至9月, 旱季从9月持续到次年3月(Zhu *et al.*, 2012)。坡向为东北向, 坡度

为11.7°, 土壤pH值为4.0, 有机质含量为2.3%, 总氮含量为0.07%。从2011年1月到12月, 对21株木荷进行了树干液流的测定。尾叶桉林位于中国广西桂林黄冕林场(24.78° N, 109.87° E), 所在地坡向朝南(坡度28°), 为南亚热带和中亚热带过渡地带, 降水丰沛(1 750–2 000 mm), 年平均气温19 °C。土壤以红砂岩和红壤为主, pH值为3.5, 有机质含量为2.8%, 总氮含量为0.1%。雨季是3月至8月, 其余月份为旱季。从2012年6月至2013年5月对15株树木进行了树干液流测定。两个林分中均建有一座观测塔(木荷林塔高18 m, 尾叶桉林塔高23.5 m), 用于冠层结构和生理参数及气象参数的测定。木荷林年平均叶面积指数(LAI)为4.33, 尾叶桉林为1.53 (表1)。

1.2 树干液流监测

采用热消散探针法(TDP)测定树液通量密度(F_d , $\text{g} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。具体测定方法参见Granier (1987)的研究。探针长度为20 mm, 数据每30 s读取一次, 并用数据记录器(DL2e, Delta-T Devices, Cambridge, UK)平均每10 min记录一次。

1.3 环境因子监测

实验期间在塔顶安装AV-S3型温度和相对湿度探头, 测量冠层空气温度(T , °C)和相对湿度(RH, %), 计算大气水汽压亏缺(D , kPa), 安装净辐射传感器(NR2-07, AVALON, London, UK)监测冠层净辐射(R_n , $\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$), 并将3块土壤热通量板(HFP01, HUKSEFLUX, Delftechpark, Netherlands)埋入土壤表面下2 cm, 测量土壤热通量(G , $\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$)。冠层上方的光合有效辐射(PAR, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)用光量子传感器(SKIP 215, QT SYSTEM, London, UK)进行监测; 冠层上方的风速(u , $\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)则利用风速计(AN4-05, Omega, Norwalk, USA)来记录。土壤含水量(SWC, $\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$)用3个埋入地表下30 cm的土壤水分传感器(SM300, Delta T device, Cambridge, UK)进行监测。

以上所有的参数每30 s记录一次, 每10 min取平均值存储于数据采集仪(DL2, Delta T device, Cambridge, UK)中。

1.4 林分参数测定

实验期间, 在每月月初用LI-COR 2000植物冠层分析仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定冠层LAI。样树的胸径(DBH)和树高(H)则分别用胸径尺和测高仪(SI-121, Sunto Tandem, Rotterdam, Netherlands)测定, 每年一月份开展一次。同时在样地外围用生长锥获取树木树芯, 并根据树芯上的颜色差异测定边材的深度及树皮厚度。样本的总叶面积可以根据2009年(木荷)和2012年(尾叶桉)样地附近树木DBH与总叶面积之间的异速生长关系获得。两个样地的林分参数如表1所示, 除树高外, 所有参数都有显著差异($p > 0.05$), 尤其是LAI。

1.5 冠层蒸腾

利用样地外围样树树芯分别获取木荷和尾叶桉的边材面积(A_s)和DBH的异速生长关系:

$$A_s = 0.0013e^{0.1526DBH} (R^2 = 0.97) \quad (2)$$

$$A_s = 0.0012e^{0.1683DBH} (R^2 = 0.96) \quad (3)$$

冠层叶片蒸腾速率(E_l , $\text{g} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)可以通过树液通量密度 F_d 、叶面积和 A_s 的计算获得。前人研究发现, 木荷40–60 mm深度的树液通量密度显著低于外部20 mm处的树液通量密度, 而0–20和20–40 mm处的树液通量密度没有显著差异(梅婷婷等, 2010; Zhu *et al.*, 2012)。因此, 可以通过使用Zhu等(2012)得出的等式来计算木荷的 E_l , 其中包括了液流的径向分布(式4)。但由于尾叶桉边材深度(d)为(2.13 ± 0.40) cm, 接近TDP探针的长度, 即探针实际已经基本覆盖了整个边材部分, 因此不需要考虑液流在边材中的径向变化, 所以使用式5估计 E_l 的数值。

表1 木荷和尾叶桉林分参数

Table 1 Stand parameters of *Schima superba* and *Eucalyptus urophylla*

树种 Species	密度 Density	n	DBH	H	A_s	LAI	l	A_l	A_c
木荷 <i>S. superba</i>	603	21	15.5 (1.3) ^a	12.7 (0.5) ^a	0.018 (0.002) ^a	4.3 (0.1) ^a	9.1 (0.4) ^a	66.6 (10.2) ^a	20.7 (2.9) ^a
尾叶桉 <i>E. urophylla</i>	1 375	15	10.1 (0.6) ^b	11.5 (0.8) ^a	0.007 (0.001) ^b	1.5 (0.1) ^b	10.9 (0.2) ^b	21.0 (2.7) ^b	4.0 (0.2) ^b

密度是两个林区内每hm²树木的数量; A_c 是平均冠幅(东西宽度乘以南北宽度, m²); A_l 是株水平叶面积(m²); A_s 是边材面积平均值(m²); DBH是平均胸径(cm); H 是平均树高(m); LAI是叶面积指数(m²·m⁻²); l 是平均叶长(cm); n 是树干液流通量监测的采样株数; 不同小写字母表示实验点之间的差异显著($\alpha = 0.05$), 括号中的值是标准偏差。

Density is the number of trees per hectare within the two sites; A_c is mean crown size (East-West width times North-South width, m²); and A_l is tree level leaf area (m²); A_s is mean sapwood area (m²); d is mean leaf length (cm); DBH is mean stem diameter at 1.3 m height (cm); H is mean tree height (m); LAI is leaf area index (m²·m⁻²); n is the number of sampled trees for sap flux monitoring. Different lowercase letters indicate significant differences between sites ($\alpha = 0.05$), and values in parentheses are standard deviations.

$$E_1 = (F_d \times 0.85A_{s40} + F_d \times A_{s0-40})/A_1 \text{ (Zhu et al., 2012)} \quad (4)$$

$$E_1 = F_d \times (A_s/A_1) \quad (5)$$

其中, A_{s40} 为 $d > 40$ mm的边材面积, A_{s0-40} 为 $0 < d < 40$ mm的边材面积, A_1 为总叶面积。

1.6 冠层气孔导度(G_s)

根据式1计算简化的冠层气孔导度(G_{s1}), 根据Penman-Monteith公式的逆形式(公式6)计算 G_{s2} (Wallace et al., 1990; Kelliher et al., 1993; Zeppel & Eamus, 2008)。由于其考虑了冠层阻力的影响, 因此也就能更加精确的模拟冠层气孔导度。其计算公式如下:

$$G_{s2} = \frac{\gamma \lambda E_1 g_a}{\Delta(R_n - G) + \rho c_p D g_a - \lambda(\Delta + \gamma)E_1} \quad (6)$$

其中, Δ 为饱和水气压随温度的变化曲线($\text{kPa} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$), R_n 为冠层净辐射($\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), G 为地面土壤热通量($\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), ρ 为干燥空气密度($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$), c_p 为恒压干燥空气的比热($\text{MJ} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$), D 为蒸气压差(kPa), g_a 为空气动力学导度($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$), G_{s2} 为冠层气孔导度($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), λ 为水汽化潜热($\text{MJ} \cdot \text{kg}^{-1}$), γ 为干湿表系数($\text{kPa} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$), g_a 根据风速估算为:

$$g_a = \frac{k^2 u}{\ln[(z - d_0)/z_0]} \quad (7)$$

其中, z_0 为表面粗糙度(约0.1 h), h 为平均树高, d_0 为零平面位移(约0.75 h), k 为冯卡门常数, u ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$)为在 z_0 水平下的风速。根据前人的研究, 当 $D < 100$ Pa

时, 叶片表面的边界层阻力远远大于气孔阻力, 而此时植物气孔导度的大小主要受到 PAR 的影响, 因此当 $D < 100$ Pa时, G_s 的计算会存在极大的误差, 因此本研究中, G_s 是在排除 $D < 100$ Pa时间段的数据后进行计算的(Schäfer et al., 2000)。

1.7 冠层脱耦系数 Ω

冠层与大气解耦程度可用无量纲系数 Ω 来描述 (McNaughton, 1983):

$$\Omega = \frac{1}{1 + (\gamma/s + \gamma)(g_a/g_c)} \quad (8)$$

其中, s 是饱和水汽压的变化率; γ 是干湿表系数($\text{Pa} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$); g_c 是冠层导度, 为 G_s 与 LAI 的乘积。 Ω 被分为6个等级(0–0.05、0.05–0.10、0.10–0.15、0.15–0.20、0.20–0.25、0.25–0.30), 以量化大气解耦对气孔调节的影响。此外, 本研究中应用边界线分析来确定 Ω 与单因素气象条件和气孔导度(PAR , D , u , G_s)之间的关系。

1.8 G_s 对 D 的敏感度

Oren等(1999b)通过边界线分析发现, 当土壤湿度不受限制时, G_s 和 D 之间的关系可以表示为:

$$G_s = G_{s\text{ref}} - m \ln D \quad (9)$$

其中, $G_{s\text{ref}}$ 是参比气孔导度(即在 $D = 1$ kPa时 G_s 的值), $-m$ 是回归拟合方程的斜率, 表示气孔导度对 D 的变化敏感性(即 G_s 随 $\ln D$ 的变化率 $dG_s/d\ln D$)。通过边界线分析, 我们利用所得边界线数据分析利用这两种方法模拟的不同树种的 G_s 对 D 响应的差异性。该

表2 文中常用变量及其缩写

Table 2 Common variables and their abbreviations

变量 Variables	缩写 Abbreviations	单位 Units
冠层气孔导度 Canopy stomatal conductance	G_s	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
冠层脱耦系数 Canopy decoupling coefficient	Ω	无量纲 No dimension
光合有效辐射 Photosynthetically active radiation	PAR	$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
水汽压亏缺 Water vapor deficit	D	kPa
风速 Wind speed	u	$\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$
水汽导度 Water vapor conductance	G_T	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
冠层导度 Canopy conductance	g_c	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
空气动力学导度 Aerodynamic conductance	g_a	$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
树木蒸腾速率 Tree transpiration rates	E	$\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
叶面积指数 Leaf area index	LAI	$\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$
胸径 Diameter at breast height	DBH	cm
树高 Tree height	H	m
边材面积 Sap wood area	A_s	m^2
总叶面积 Total leaf area	A_1	m^2
气动阻力 Stomatal resistance	r_a	$\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$
土壤含水量 Soil water content	SWC	$\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$

表3 不同冠层脱耦系数(Ω)区间范围尾叶桉和木荷的冠层气孔导度对水汽压亏缺的敏感性($-m$)和参比气孔导度(G_{Siret})之间的比例(P_i)

Table 3 The proportion between the ratio of the sensitivity of canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit ($-m$) and stomatal conductance at vapor pressure deficit = 1 kPa (G_{Siret}) (P_i) for *Eucalyptus urophylla* and *Schima superba* at each canopy decoupling coefficient (Ω) interval

树种 Species	Ω 区间 Ω interval	P_i
尾叶桉 <i>E. urophylla</i>	0.00–0.05	–
	0.05–0.10	0.57 (0.06)
	0.10–0.15	0.58 (0.06)
	0.15–0.20	1.04 (0.16)**
	0.20–0.25	8.32 (7.62)**
	0.25–0.3	1.43(5.02)**
木荷 <i>S. superba</i>	0.00–0.05	–
	0.05–0.10	0.75 (0.13)**
	0.10–0.15	0.61 (0.10)
	0.15–0.20	0.58 (0.08)
	0.20–0.25	0.70 (0.13)**
	0.25–0.30	1.21 (0.40)**

括号中为标准偏差。*, $\alpha = 0.05$ 时与标准值(0.6)有显著差异; **, $\alpha = 0.01$ 时与标准值(0.6)有显著差异。
Numbers in brackets are standard deviations. *, significant difference from standard value (0.6) at $\alpha = 0.05$; **, significant difference from standard value (0.6) at $\alpha = 0.01$.

方法已在多因素作用下的 G_s 响应研究中得到应用 (Dye & Olbrich, 1993; Granier *et al.*, 1996; Oren *et al.*, 2001)。

1.9 统计分析

我们采用SAS 9.2对 G_s 及 Ω 进行ANOVA统计分析。同时对气象因子及 Ω 进行主成分分析以确定环境因子对 Ω 的影响程度及相关性。为了分析每个环境因子对 Ω 的定量关系,我们在Excel 2010中进行边界线分析。分析结果使用Origin 8.6进行绘图。另外,为了研究不同时间尺度两个树种的 Ω 和 G_s 的特征,我们分别计算了 Ω 的日均值,月均值和年均值,并选择1、4、7、10月分别代表一年中的4个季节,对两个树种进行配对 t 检验,来比较它们的大小。

2 结果

2.1 林分气象条件

2012年6月至2013年5月尾叶桉林和2011年1月至12月木荷林的数据表明尾叶桉林和木荷林的平均气温分别为22.18和22.54 °C,且年变化相似(图1C,配对 t 检验, $p = 0.53$)。两个林分 PAR 和 D 都有明显的季节性差异(图1A)。木荷林日平均 D ((1.04 ± 0.64) kPa)显著高于尾叶桉林((0.74 ± 0.55) kPa),表明了更强的蒸腾需求(配对 t 检验, $p < 0.01$)。尾叶桉林的年平均 SWC ((0.33 ± 0.06) m³·m⁻³)高于木荷林 ((0.28 ± 0.07) m³·m⁻³),而生长在山坡上的尾叶桉林

风速((1.36 ± 0.67) m·s⁻¹)比木荷林的大((0.91 ± 0.54) m·s⁻¹, $p < 0.01$)。

2.2 不同时间尺度下解耦系数(Ω)的变异性

根据公式(8),我们使用 G_{S2} 计算了 Ω 值,来量化森林冠层蒸腾与大气气象因子的耦合度。木荷的 Ω 年均值为0.17 ± 0.03,显著高于尾叶桉林($\Omega = 0.10 \pm 0.03$, $p = 0.0001$)。两个观测站之间 Ω 的差异则可能与 LAI 代表的冠层郁闭度的差异有关(表1)。另外由于环境条件的变化(图1,图3A–3D), Ω 也存在着显著的季节动态(图2)。而尾叶桉林 Ω 的季节变化幅度

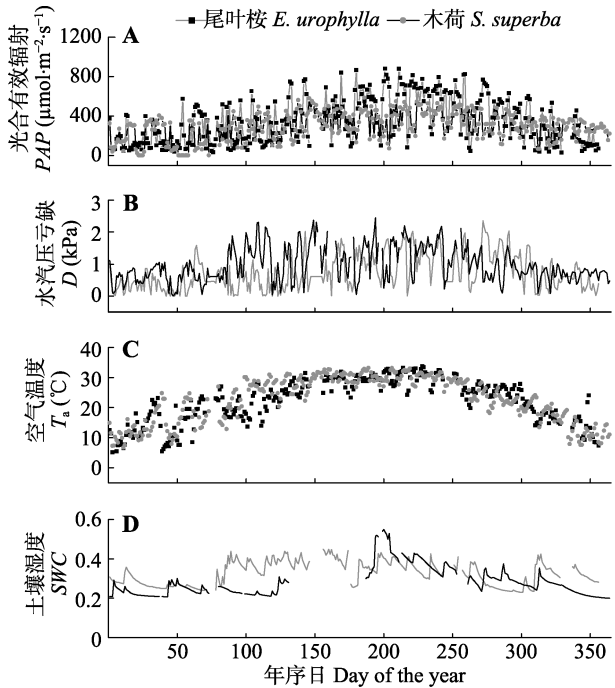


图1 研究期间的气象条件。A, 光合有效辐射(PAR)。B, 水汽压亏缺(D)。C, 空气温度(T_a)。D, 土壤含水量(SWC)。
Fig. 1 Meteorological conditions during study periods. A, Photosynthetic photon flux density (PAR). B, Vapor pressure deficit (D). C, Daily mean air temperature (T_a). D, Soil water content (SWC).

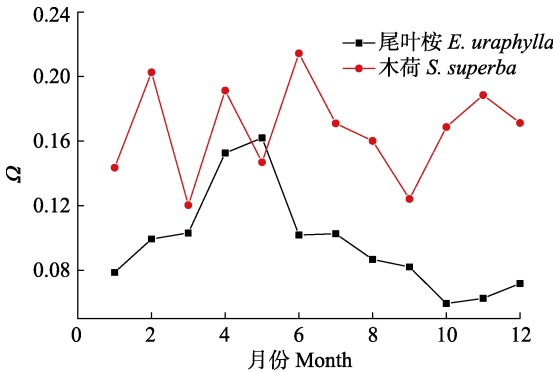


图2 尾叶桉林和木荷林每月脱耦系数(Ω)。
Fig. 2 Monthly decoupling coefficients (Ω) of *Eucalyptus urophylla* and *Schima superba* stands.

相对较大(从1月份的 0.06 ± 0.02 上升至7月份的 0.15 ± 0.02 , $p < 0.01$), 明显高于木荷林(从1月份的 0.17 ± 0.06 到4月份的 0.20 ± 0.04 , $p = 0.09$)。另外 Ω 也存在显著的日变化(图3E、3F)。木荷林 Ω 的日变化呈明显的单峰曲线, 而尾叶桉林的 Ω 日变化呈逐渐增加的趋势。两个林分 Ω 值的最小值和最大值分别出现在10月的上午和4月的下午, 这可能与10月份较高的 D 和 PAR (DOY 210–240, 图1)和华南地区4月份较高的降水量有关。此外, 由于清晨低风速和高湿度有利于在叶面和冠层表面形成厚的边界层, 从而导致较高的 Ω 值(Motzer *et al.*, 2005)。

2.3 环境因子和气孔调控对 Ω 的影响

我们对大气气象因子以及 G_s 与 Ω 进行主成分分析, 结果前3个主成分分别占 Ω 变异的75.1% (尾叶桉)和76.4% (木荷)。其中以 D 和 PAR 为主的第一主成分可解释 Ω 变异的45.9% (尾叶桉)和43.2% (木荷)。尽管如此, 当考虑单一因素时, 各因子与 Ω 之间的相关性并不显著。 Ω 与尾叶桉的 PAR ($r = -0.07$)和 D ($r = -0.10$)呈负相关关系。然而, Ω 与木荷的 PAR 和 D 呈正相关关系。另外风会极大地改变叶片边界层阻力, 因此可能对叶和冠层表面与蒸腾产生解耦作用。然而事实上, Ω 与 u 之间相关性较弱(尾叶桉和

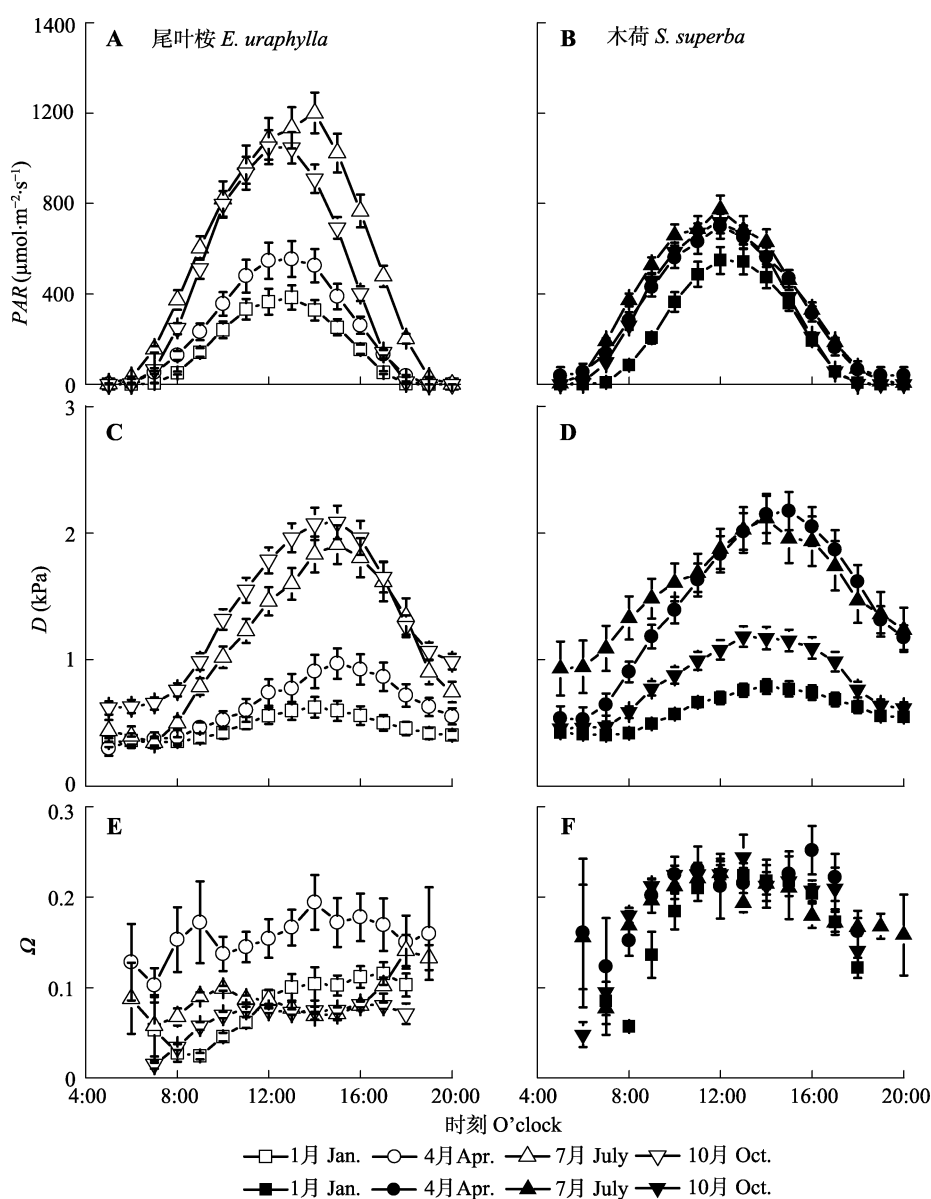


图3 尾叶桉林和木荷林光合有效辐射(PAR)、水汽压亏缺(D)和脱耦联系数(Ω)日变化(平均值 \pm 标准误差)。

Fig. 3 Diurnal course of photosynthetically active radiation (PAR , $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) (A, B), vapor pressure deficit (D , kPa) (C, D), and decoupling coefficient (Ω) (E, F) for *Eucalyptus urophylla* and *Schima superba* stands (mean \pm SE) respectively.

木荷的 r 分别为-0.30和-0.20)。

我们对 D 和 PAR 与 Ω 之间的关系进行了边界线分析(图4A、4B、4D、4E)。结果发现 Ω 均存在上下边界线, 分别代表多重环境影响下的最大值和最小值。上边界线与 D 或 PAR 呈负相关关系, 而下边界线与 D 或 PAR 呈正相关关系。当 PAR 或 D 进一步增加时, Ω 都接近恒定值(木荷-0.2, 尾叶桉-0.05)。我们对 Ω 与 u 以及 G_s 之间的关系也进行了边界线分析(图4C、

4F), 结果 Ω 作为 u 的函数也具有上边界线, 但没有显著的下边界线(图4C、4F)。两个树种 Ω 随着 u 的增加呈幂指数下降。并且 Ω 值也趋近恒定值(即0.20(木荷)和0.05(尾叶桉))。我们对 G_s 与 Ω 之间的关系也进行了边界线分析(图5), 结果 Ω 与 G_{s2} 间也存在上下边界, 且呈线性相关关系, 但尾叶桉和木荷的 Ω 值对 G_s 响应的敏感性存在差异(斜率分别为0.001 86和0.003 56)。

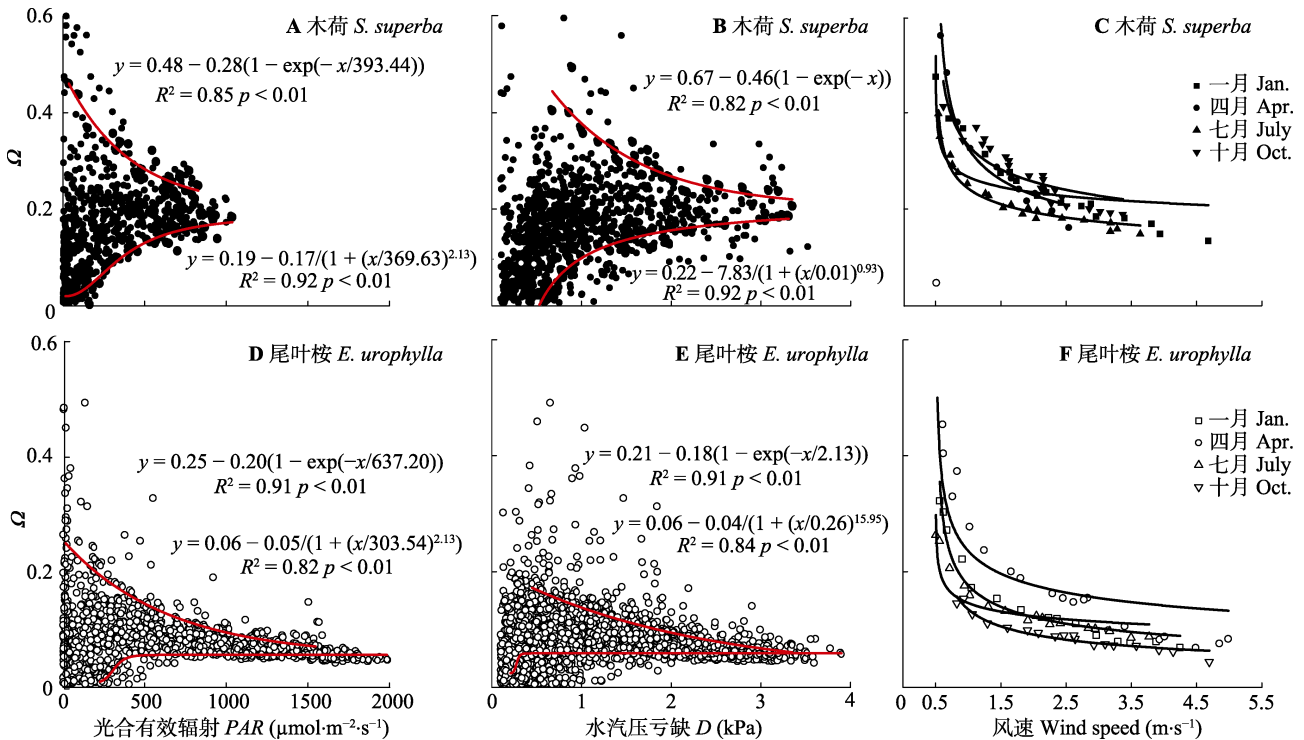


图4 尾叶桉林和木荷林中脱耦系数(Ω)和光合有效辐射(PAR)(A, D)、水汽压亏缺(D)(B, E)及风速(C, F)之间的关系。图中仅显示了边界线数据区域。

Fig. 4 Relationships between decoupling coefficient (Ω) and (A, D) photosynthetically active radiation (PAR), as well as (B, E) vapor pressure deficit (D), (C, F) wind speed in *Eucalyptus urophylla* and *Schima superba* stands. Only boundary line data area shown in the figure.

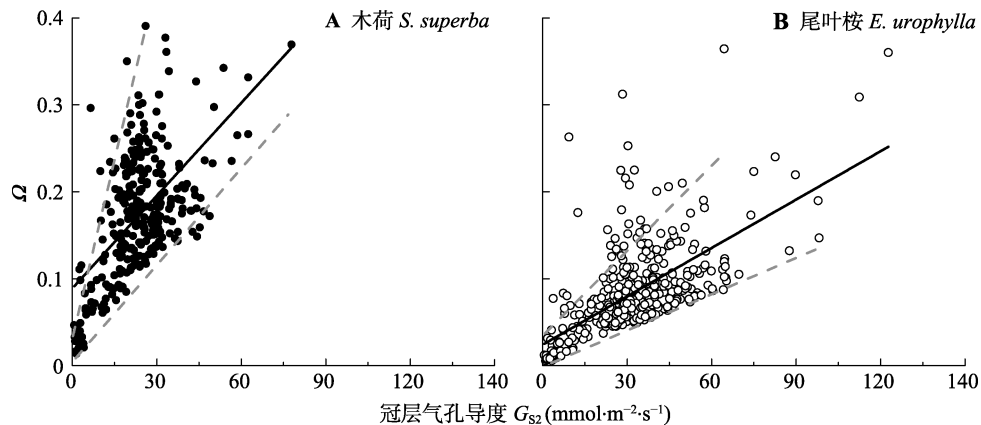


图5 使用修订的Penman-Monteith公式估算的冠层气孔导度及相关的脱耦系数(Ω)。

Fig. 5 Decoupling coefficient (Ω) in relation to canopy stomatal conductance estimated with the inverse Penman-Monteith equation (G_{s2}).

2.4 不同时间尺度下两个树种冠层气孔导度(G_S)的变化

不同季节, 两种树种的 G_S 日变化相似, 均随 PAR 的增加而迅速增加, 并在中午达到顶峰, 然后逐渐下降(图6)。尾叶桉和木荷的 G_{S1} 年平均值分别为(42.55 ± 14.69)和(33.43 ± 9.40) $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, G_{S2} 年平均值分别为(33.42 ± 9.37)和(23.40 ± 2.03) $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表明公式(1)不考虑冠层阻力可能导致 G_S 偏大。另外, 两个树种相比, 尾叶桉在雨季(5–9

月)和旱季(10月–翌年4月)平均 G_{S1} 值分别为(48.96 ± 42.32)和(33.48 ± 16.95) $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而木荷的平均值为(24.1 ± 17.36)和(28.88 ± 21.95) $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。另外与木荷不同, 尾叶桉 G_{S1} 的季节动态与大气气象条件的变化相一致(图1)。

2.5 不同方法下 G_S 值的比较

我们对两个树种的 G_{S1} 和 G_{S2} 进行线性分析, 尽管大多数数据点在1:1的两侧分布(图7), 但总体来看, 无论是木荷还是尾叶桉, G_{S2} 往往低于 G_{S1} ($p <$

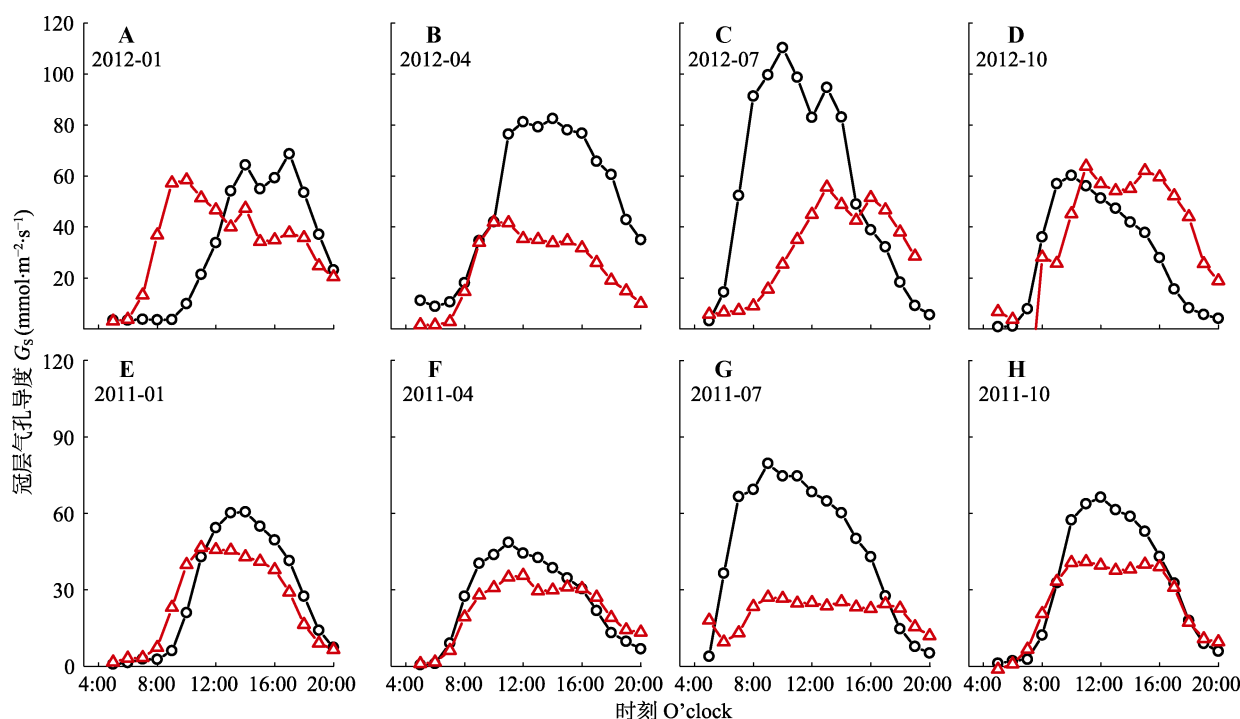


图6 根据Köstner公式(G_{S1} , \circ)和Penman-Monteith逆公式(G_{S2} , \triangle)估计的尾叶桉林(A–D)和木荷林(E–H)冠层气孔导度(G_S)的日变化。

Fig. 6 Daily variation of canopy stomatal conductance (G_S) estimated from the Köstner equation (G_{S1} , \circ) and the inverse Penman-Monteith equation (G_{S2} , \triangle) for *Eucalyptus urophylla* (A–D) and *Schima superba* (E–H).

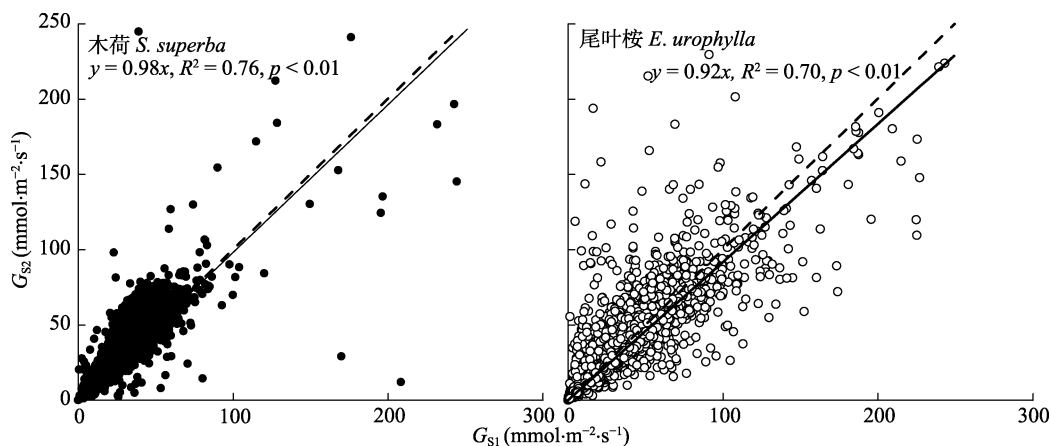


图7 尾叶桉和木荷利用Köstner法计算的气孔导度(G_{S1})和利用Penman-Monteith公式计算的气孔导度(G_{S2})之间的关系。

Fig. 7 Relationship between stomatal conductance estimated from the Köstner equation (G_{S1}) and the inverse Penman-Monteith equation (G_{S2}) for *Eucalyptus urophylla* and *Schima superba*.

0.01)。并且木荷的拟合效果比尾叶桉更好(R^2 更高, 图7)。我们对木荷和尾叶桉的 G_S 响应 D 的敏感性 $-m$ 以及参比气孔导度 G_{Sref} 进行了计算, 结果表明, 木荷的 $-m$ 与 G_{Sref} 的比例平均值为 0.64 ± 0.20 (G_{S1})和 0.63 ± 0.14 (G_{S2}), 尾叶桉的分别为 0.50 ± 0.11 (G_{S1})和 0.56 ± 0.09 (G_{S2})。在此基础上, 我们进行 G_{Sref} 与 m 之间的线性拟合分析(图8)。两种树种 $dG_S/d\ln D$ 和 G_{Sref} 之间的关系都达到显著水平($p < 0.001$)。

3 讨论

3.1 阔叶林分间 Ω 值的差异性

研究认为, 随着 LAI 的增加, 冠层 G_S 随之增加(Granier *et al.*, 1996, 2000; Katsoulas *et al.*, 2007)。然而, 另一方面, 冠层叶面积的增加可能会阻碍空气流动, 降低 g_a (Kim *et al.*, 2014), 这将导致阔叶树种 Ω 变化的不确定性。我们的研究结果表明, LAI 相对较高的木荷 Ω 值更大。但与其他阔叶树种相比, 两个树种的 Ω 相对较小(尾叶桉和木荷1–4月的 Ω 值分别为0.10和0.17), 明显低于Meinzer等(1997)的研究(1–3月平均 $\Omega = 0.75$)和Wallace等(1990)的研究(林下树木, 干季平均 $\Omega = 0.78$), Kumagai等(2004)(年平均0.4)及Motzer等(2005)(0.25–0.43, 11月至次年3月)在南美的热带雨林研究。事实上, 我们的结果更加接近于针叶树种的数值大小(0.05–0.2)(Jarvis & McNaughton, 1986; Zeppel & Eamus, 2008)。许多学者对世界各地的尾叶桉进行了较为充分的研究

(Forrester *et al.*, 2010), 并指出即使在蓝桉(*Eucalyptus globulus*)和金合欢(*Acacia farnesiana*)混交的人工林中, 尾叶桉的 Ω 值也在0.1–0.2之间变化。然而Cabral等(2010)则发现尾叶桉杂交种(*E. globulus* × *E. urophylla*)在夏季和冬季的平均 Ω 分别为 0.6 ± 0.08 和 0.13 ± 0.07 , 尽管其密度($1\,370\text{ ind.}\cdot\text{hm}^{-2}$)与本研究中的尾叶桉林相似。这些结果的差异表明, 阔叶树种的 Ω 值不仅取决于各自的林分特征, 同时还与其所处的大气环境条件紧密相关。

3.2 不同林分 Ω 季节变化的差异性

除了种间差异, Ω 的季节变化很大(Zeppel & Eamus, 2008; Forrester *et al.*, 2010)。Hutley等(2001)发现, Ω 值在雨季(D 较低, SWC 较高)较高, 在旱季(D 较高, SWC 较低)较低, 尾叶桉的 Ω 变化模式与之类似(图1)。而同样的结果也在巴西巨桉(*Eucalyptus grandis*)中观测到(Mielke *et al.*, 1999)。但这种显著的 Ω 季节性变化并没有在木荷林中观测到(图2)。然而, 我们同时也发现木荷 Ω 的日变化与 D 和 PAR 的变化模式相一致, 甚至比尾叶桉的更为匹配(图3)。根据公式8, Ω 的变化受 g_a 和 g_c ($G_S \times LAI$)的制约, 前者与给定树高处的风速相关(Daudet *et al.*, 1999), 而后者主要受 D 和 PAR 的影响(Maruyama & Kuwagata, 2008; Nicolás *et al.*, 2008)。即 Ω 是受大气直接和间接控制的(通过对 G_S 的影响)。另外, 不同时间尺度和不同物种 Ω 变化的不一致表明, 单因素的直接影 响在本研究中较弱。相反, 两个林分(图1F,

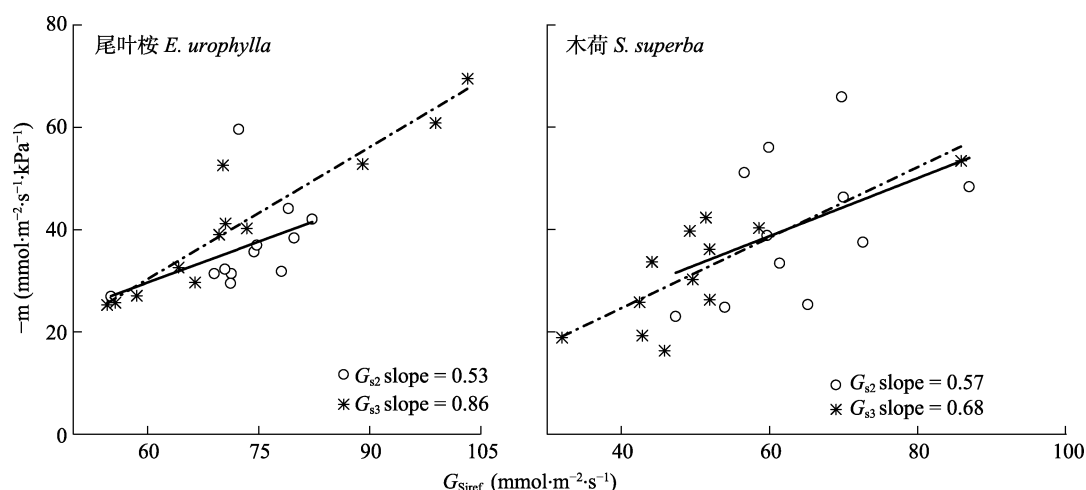


图8 冠层气孔导度(G_S)对水汽压亏缺的敏感性($-m$)与水汽压亏缺(D) = 1 kPa时的 G_S (G_{Sref})之间的比例变化。数值来自一个月数据子集的边界线拟合。对于每种方法组合, 线是最小二乘拟合($p < 0.001$)。 G_{S1} : 直线和空心圆, G_{S2} : 点划线和星号。

Fig. 8 Proportional increase of sensitivity of tree crown-level stomatal conductance (G_S) to vapor pressure deficit ($-m$) with the conductance at vapor pressure deficit (D) = 1 kPa (G_{Sref}). Values are from boundary line fits of one month subsets of data. Lines are the least-square fit ($p < 0.001$) for each method combination. G_{S1} , line and open circle; G_{S2} , dash dot and asterisk.

图2, 图4)的 Ω 和 G_{S2} 季节变化则存在较好的一致性。因此可以认为, 在气象因子的作用下, 木荷自身的生理活动可能会起主导作用。而植物与冠层大气之间的脱耦联也很大程度上受到自身生理调节的反馈抑制。

3.3 Ω 与大气条件之间的关系

大气对 Ω 的影响是各种环境因子的综合作用, 因此任何个体效应都可能被其他因素影响所掩盖。通常风速被认为会引起 Ω 的波动。例如, Wei等(2013)认为, 风速会增加冠层脱耦联程度。Mielke等(1999)也观察到 u 与 Ω 之间存在显著正相关关系, 且中度水分亏缺会促进这种相关性。然而, 在我们的研究中没有发现这种正效应(尾叶桉和木荷的相关系数分别为-0.30和-0.20)。相反, 边界线分析显示 Ω 随 u 呈指数下降(图4)。这说明 u 也并非仅仅是直接引起 Ω 的变化。同样 D 和 PAR 与 Ω 之间也存在相似的结果。另外, 当 D 和 PAR 不受限制时, Ω 趋近于一个特定值。图4中的边界线分析表明 D 和 PAR 的增加导致 Ω 在较高 D 和 PAR 处趋近收敛。而这种定值的种间变异(木荷为0.20, 尾叶桉为0.05)揭示了尾叶桉和木荷在碳水平衡调节策略上的差异性。

3.4 Ω 对两种方法计算 G_S 的影响

尽管尾叶桉和木荷 Ω 的平均值相对较小(分别为0.1和0.17), 表明两个林分与大气环境存在部分脱耦联, 即不满足“引言”中提出的用于估算 G_{S1} 的条件(3)。本研究中, 尾叶桉和木荷的 $G_{S2}:G_{S1}$ 分别为0.92和0.98, 表明 G_{S1} 相对偏大($p < 0.01$)。这表明即使具有良好大气耦合条件的森林, 在估算 G_S 时边界层阻力也不可忽略。另外, 两种方法估算的 G_S 对大气 D 的响应的差异性表明, G_{S1} 在描述植物生理响应时也存在一些偏差。研究发现 $-m$ 和 G_{Sref} 之间0.6的比例是防止植物木质部的过度空穴化, 维持最小叶水势(Ψ_L)而产生(Oren *et al.*, 1999b; Ewers *et al.*, 2005)。而在以下条件下这个比例值会出现实质性偏差: (1)非等水植物允许最小 Ψ_L 随着 D 的增加而下降; (2) D 的变化范围极大; (3)边界层导度与 G_S 的比值较低(Oren *et al.*, 1999a)。前两个条件导致 $-m$ 与 G_{Sref} 的比值 P_i 小于0.6, 而条件3则导致 P_i 大于0.6 (Oren *et al.*, 1999a)。尾叶桉和木荷 G_{S1} 的 P_i 分别为0.53和0.57, 两者均略低于标准值0.6。与 G_{S1} 相比, 尾叶桉和木荷 G_{S2} 的 P_i 分别为0.86和0.68, 远高于0.6, 故可推测这

种偏差可能是较低的边界层导度引起的。这说明边界层阻力足够大时, 如阔叶树种, 简化公式所得的 G_S 可能偏低, 并且无法反映真实的 G_S 对环境因子的响应。

为了更加详细地评估边界层阻力对 G_S 计算的影响, 我们用所有观测数据计算了每个 Ω 水平的 P_i 值(每个水平4–5个重复)(表3)。在0.05–0.15的范围内, 尾叶桉 P_i 与标准值0.6相当($p > 0.05$)。一旦边界层较厚($\Omega > 0.15$), P_i 高于0.6, Ω 甚至可以达到0.3。Blanken等(1997)研究毛白杨(*Populus tomentosa*)林时选择 $\Omega = 0.5$ 作为界定粗糙表面森林的标准, 我们的结果则对这种标准提出了质疑。相比之下, 木荷的最佳 Ω 范围(P_i 与0.6差异不显著)在0.1–0.2之间。因此可以认为对尾叶桉和木荷估计的 Ω 的最佳区间范围分别为0.05–0.15和0.10–0.20。

由于 Ω 具有较大的年变化和日变化(图2, 图3), 有必要量化 G_S 数据最佳区间的百分比, 这样用简化的公式来估算 G_S 更为合理。根据计算, 尾叶桉和木荷各自落在最佳区间范围的 G_S 数据量分别为83.1%和47.8%, 因此可以认为一年中尾叶桉和木荷有83.1%和47.8%的 Ω 条件下适合利用简化公式计算 G_S 。

4 结论

尾叶桉林和木荷林的 Ω 分别为 0.10 ± 0.03 和 0.17 ± 0.03 , 表明森林冠层与大气之间具有较高的耦合度。而林分 Ω 的季节变化不仅受到气象条件的影响, 同时也与植物生理调节作用紧密相关。因此 Ω 的动态变化是各种环境因子综合相互作用的结果, 任何单一因素效应都可能被其他影响所掩盖。这是导致不同地区、不同林分, 森林 Ω 变异的主要原因。另外尽管两个林分 Ω 值均相对较小, 但与 G_{S2} 相比, G_{S1} 值仍然偏大(尾叶桉斜率为0.92, 木荷斜率为0.98), 而 G_S 对 D 的敏感性分析也表明, 简化公式计算的 G_S 可能无法反映真实的气孔响应。这说明Köstner公式估算的阔叶树种的 G_S 可能存在较大误差。尽管如此, 我们的结果也认为并非所有的 G_S 值均不可信, 通过对 G_{S1} 合理范围的分析, 以及相应数据量的统计, 我们发现, 当Köstner公式应用于 G_S 的计算时, 尾叶桉和木荷林各自有83.1%和47.8%的数据是相对可靠的。因此, 我们的这些结果可以为更加精确的区域水量平衡的估算提供参考。

致谢 感谢中国科学院华南植物园赵培强、周娟、孙振伟和高建国在现场工作中的帮助。

参考文献

- Anton H, Andrés I, James B (2008). Effect of *Pinus radiata* plantations on water balance in Chile. *Hydrological Processes*, 22, 142–148.
- Aphalo P, Jarvis P (1991). Do stomata respond to relative humidity? *Plant, Cell & Environment*, 14, 127–132.
- Barradas VL, Nicolás E, Torrecillas A, Alarcón JJ (2005). Transpiration and canopy conductance in young apricot (*Prunus armenica* L.) trees subjected to different PAR levels and water stress. *Agricultural Water Management*, 77, 323–333.
- Bladon KD, Silins U, Landhäusser SM, Loeffers VJ (2006). Differential transpiration by three boreal tree species in response to increased evaporative demand after variable retention harvesting. *Agricultural and Forest Meteorology*, 138, 104–119.
- Blanken PD, Black TA, Yang PC, Neumann HH, Nesic Z, Staebler R, den Hartog G, Novak MD, Lee X (1997). Energy balance and canopy conductance of a boreal aspen forest: Partitioning overstory and understory components. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 102, 28915–28927.
- Cabral OM, Rocha HR, Gash JH, Ligo MA, Freitas HC, Tatsch JD (2010). The energy and water balance of a *Eucalyptus* plantation in southeast Brazil. *Journal of Hydrology*, 388, 208–216.
- Campbell-Clouse J (1998). Stomatal response of grapevines to wind. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 38, 77–82.
- Cienciala E, Kučera J, Malmer A (2000). Tree sap flow and stand transpiration of two *Acacia mangium* plantations in Sabah, Borneo. *Journal of Hydrology*, 236, 109–120.
- Cienciala E, Kucera J, Ryan MG, Lindroth A (1998). Water flux in boreal forest during two hydrologically contrasting years: Species specific regulation of canopy conductance and transpiration. *Annales des Sciences Forestières*, 55, 47–61.
- Daudet FA, Le Roux X, Sinoquet H, Adam B (1999). Wind speed and leaf boundary layer conductance variation within tree crown: Consequences on leaf-to-atmosphere coupling and tree functions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 97, 171–185.
- Dixon M, Grace J (1984). Effect of wind on the transpiration of young trees. *Annals of Botany*, 53, 811–819.
- Dye P, Olbrich B (1993). Estimating transpiration from 6-year-old *Eucalyptus grandis* trees: Development of a canopy conductance model and comparison with independent sap flux measurements. *Plant, Cell & Environment*, 16, 45–53.
- Ewers B, Gower S, Bond-lamberty B, Wang C (2005). Effects of stand age and tree species on canopy transpiration and average stomatal conductance of boreal forests. *Plant, Cell & Environment*, 28, 660–678.
- Ewers BE, Mackay DS, Samanta S (2007). Interannual consistency in canopy stomatal conductance control of leaf water potential across seven tree species. *Tree Physiology*, 27, 11–24.
- Forrester DI, Theiveyanathan S, Collopy JJ, Marcar NE (2010). Enhanced water use efficiency in a mixed *Eucalyptus globulus* and *Acacia mearnsii* plantation. *Forest Ecology and Management*, 259, 1761–1770.
- Granier A (1987). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 3, 309–320.
- Granier A, Biron P, Bréda N, Pontailier J, Saugier B (1996). Transpiration of trees and forest stands: Short and long-term monitoring using sap flow methods. *Global Change Biology*, 2, 265–274.
- Granier A, Loustau D (1994). Measuring and modelling the transpiration of a maritime pine canopy from sap-flow data. *Agricultural and Forest Meteorology*, 71, 61–81.
- Granier A, Loustau D, Bréda N (2000). A generic model of forest canopy conductance dependent on climate, soil water availability and leaf area index. *Annals of Forest Science*, 57, 755–765.
- Gutiérrez M, Meinzer F, Grantz D (1994). Regulation of transpiration in coffee hedgerows: Covariation of environmental variables and apparent responses of stomata to wind and humidity. *Plant, Cell & Environment*, 17, 1305–1313.
- Herbst M (1995). Stomatal behaviour in a beech canopy: An analysis of Bowen ratio measurements compared with porometer data. *Plant, Cell & Environment*, 18, 1010–1018.
- Hutley LB, O'grady AP, Eamus D (2001). Monsoonal influences on evapotranspiration of savanna vegetation of northern Australia. *Oecologia*, 126, 434–443.
- Jarvis P (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 273, 593–610.
- Jarvis P, McNaughton K (1986). Stomatal control of transpiration: Scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research*, 15, 1–49.
- Jones H (1992). *Plants and Microclimate. A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Katsoulas N, Baille A, Kittas C (2007). Leaf boundary layer conductance in ventilated greenhouses: An experimental approach. *Agricultural and Forest Meteorology*, 144, 180–192.

- Kelliher F, Leuning R, Schulze E (1993). Evaporation and canopy characteristics of coniferous forests and grasslands. *Oecologia*, 95, 153–163.
- Kim D, Oren R, Oishi AC, Hsieh CI, Phillips N, Novick KA, Stoy PC (2014). Sensitivity of stand transpiration to wind velocity in a mixed broadleaved deciduous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 187, 62–71.
- Kim D, Oren R, Oishi AC, Hsieh CI, Phillips N, Novick KA, Stoy PC (2014). Sensitivity of stand transpiration to wind velocity in a mixed broadleaved deciduous forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 187, 62–71.
- Kim HS, Oren R, Hinckley TM (2008). Actual and potential transpiration and carbon assimilation in an irrigated poplar plantation. *Tree Physiology*, 28, 559–577.
- Komatsu H (2003). Values of the decoupling factor observed on forest canopies. *Journal of Japan Society of Hydrology and Water Resources*, 16, 423–438.
- Komatsu H, Onozawa Y, Kume T, Tsuruta K, Shinohara Y, Otsuki K (2012). Canopy conductance for a Moso bamboo (*Phyllostachys pubescens*) forest in western Japan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 156, 111–120.
- Kumagai T, Saitoh TM, Sato Y, Morooka T, Manfroi OJ, Kuraji K, Suzuki M (2004). Transpiration, canopy conductance and the decoupling coefficient of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak, Borneo: Dry spell effects. *Journal of Hydrology*, 287, 237–251.
- Kumagai T, Tateishi M, Shimizu T, Otsuki K (2008). Transpiration and canopy conductance at two slope positions in a Japanese cedar forest watershed. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148, 1444–1455.
- Law BE, Goldstein AH, Anthoni PM, Unsworth MH, Panek JA, Bauer MR, Fracheboud JM, Hultman N (2001). Carbon dioxide and water vapor exchange by young and old ponderosa pine ecosystems during a dry summer. *Tree Physiology*, 21, 299–308.
- Little C, Lara A, McPhee J, Urrutia R (2009). Revealing the impact of forest exotic plantations on water yield in large scale watersheds in South-Central Chile. *Journal of Hydrology*, 374, 162–170.
- Lu P, Yunusa IAM, Walker RR, Müller WJ (2003). Regulation of canopy conductance and transpiration and their modelling in irrigated grapevines. *Functional Plant Biology*, 30, 689–698.
- Magnani F, Leonardi S, Tognetti R, Grace J, Borghetti M (1998). Modelling the surface conductance of a broad-leaf canopy: Effects of partial decoupling from the atmosphere. *Plant, Cell & Environment*, 21, 867–879.
- Martin T, Brown KJ, Cermak J, Ceulemans R, Kucera J, Meinzer FC, Rombold JS, Sprugel DG, Hinckley TM (1997). Crown conductance and tree and stand transpiration in a second-growth *Abies amabilis* forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 2457–2464.
- Maruyama A, Kuwagata T (2008). Diurnal and seasonal variation in bulk stomatal conductance of the rice canopy and its dependence on developmental stage. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148, 1161–1173.
- McNaughton K, Jarvis PG (1983). Predicting effects of vegetation changes on transpiration and evaporation. In: Kozlowski TT ed. *Water Deficits and Plant Growth*. Academic Press, New York. 1–47.
- Mei TT, Zhao P, Wang Q, Cai XA, Yu MH, Zhu LW, Zou LL, Zeng XP (2010). 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*, 21, 2457–2464. [梅婷婷, 赵平, 王权, 蔡锡安, 余孟好, 朱丽薇, 邹绿柳, 曾小平 (2010). 基于液流格型特征值和标准化方法分析胸径和土壤水分对荷木液流的影响. 应用生态学报, 21, 2457–2464.]
- Meinzer FC, Andrade JL, Goldstein G, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P (1997). Control of transpiration from the upper canopy of a tropical forest: The role of stomatal, boundary layer and hydraulic architecture components. *Plant, Cell & Environment*, 20, 1242–1252.
- Mielke MS, Oliva MA, de Barros NF, Penchel RM, Martinez CA, de Almeida AC (1999). Stomatal control of transpiration in the canopy of a clonal *Eucalyptus grandis* plantation. *Trees*, 13, 152–160.
- Monteith JL, Unsworth MH (2007). *Principles of Environmental Physics*. Academic Press, New York.
- Motzer T, Munz N, Küppers M, Schmitt D, Anhof D (2005). Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. *Tree Physiology*, 25, 1283–1293.
- Nicolás E, Barradas VL, Ortuño MF, Navarro A, Torrecillas A, Alarcón JJ (2008). Environmental and stomatal control of transpiration, canopy conductance and decoupling coefficient in young lemon trees under shading net. *Environmental and Experimental Botany*, 63, 200–206.
- Oren R, Ewers BE, Todd P, Phillips N, Katul G (1998). Water balance delineates the soil layer in which moisture affects canopy conductance. *Ecological Applications*, 8, 990–1002.
- Oren R, Phillips N, Ewers BE, Pataki DE, Megonigal JP (1999a). Sap-flux-scaled transpiration responses to light, vapor pressure deficit, and leaf area reduction in a flooded *Taxodium distichum* forest. *Tree Physiology*, 19, 337–347.
- Oren R, Sperry JS, Ewers BE, Pataki DE, Phillips N, Megonigal JP (2001). Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. forest: Hydraulic and non-hydraulic effects. *Oecologia*, 126, 21–29.
- Oren R, Sperry JS, Katul GG, Pataki DE, Ewers BE, Phillips N, Schäfer KVR (1999b). Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour

- pressure deficit. *Plant, Cell & Environment*, 22, 1515–1526.
- Schäfer KV, Oren R, Tenhunen J (2000). The effect of tree height on crown level stomatal conductance. *Plant, Cell & Environment*, 23, 365–375.
- Taylor PJ, Nuberg IK, Hatton TJ (2001). Enhanced transpiration in response to wind effects at the edge of a blue gum (*Eucalyptus globulus*) plantation. *Tree Physiology*, 21, 403–408.
- Wallace J, Roberts J, Sivakumar M (1990). The estimation of transpiration from sparse dryland millet using stomatal conductance and vegetation area indices. *Agricultural and Forest Meteorology*, 51, 35–49.
- Wei Z, Liu Y, Xu D, Cai J, Zhang B (2013). Application and comparison of winter wheat canopy resistance estimation models based on the scaling-up of leaf stomatal conductance. *Chinese Science Bulletin*, 58, 2909–2916.
- Whitley R, Medlyn B, Zeppel M, Macinnis-Ng C, Eamus D (2009). 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*, 373, 256–266.
- Wullschlegel SD, Wilson KB, Hanson PJ (2000). Environmental control of whole-plant transpiration, canopy conductance and estimates of the decoupling coefficient for large red maple trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 104, 157–168.
- Zeppel M, Eamus D (2008). Coordination of leaf area, sapwood area and canopy conductance leads to species convergence of tree water use in a remnant evergreen woodland. *Australian Journal of Botany*, 56, 97–108.
- Zhao P, Rao XQ, Ma L, Cai XA, Zeng XP (2006). Responses of canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* forest to environmental driving factors. *Journal of Applied Ecology*, 17, 1149–1156. [赵平, 饶兴权, 马玲, 蔡锡安, 曾小平 (2006). 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*, 17, 1149–1156.]
- Zhu LW, Zhao P, Cai XA, Zeng XP, Ni GY, Zhang JY, Zou LL, Mei TT, Yu MH (2012). Effects of sap velocity on the daytime increase of stem CO₂ efflux from stems of *Schima superba* trees. *Trees*, 26, 535–542.

责任编辑: 周广胜 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答