



北京山区油松和元宝槭冠层气孔导度特征及其环境响应

陈胜楠 陈左司南 张志强*

北京林业大学水土保持学院, 北京 100083

摘要 叶片气孔是植物进行水汽交换的通道, 影响着植物的蒸腾和光合作用。然而叶片气孔行为受环境条件和树种类型的影响, 不同树种冠层气孔导度对环境因子响应的差异性, 以及在生长季不同时期叶片气孔对冠层蒸腾的调节作用是否会发生改变, 仍不清楚。该研究目的是通过探究各环境因子对不同树种冠层气孔导度的相对贡献率以及叶片气孔对冠层蒸腾的调节作用, 为深入了解植物水分利用状况和山区森林经营提供参考依据。于2018年生长季以北京八达岭国家森林公园内的58年生油松(*Pinus tabulaeformis*)和39年生元宝槭(*Acer truncatum*)为研究对象, 利用热扩散技术对其树干液流进行连续监测, 并同步监测环境因子。利用彭曼公式计算冠层气孔导度(G_s)。主要结果: (1)油松和元宝槭日间 G_s 在日、月时间尺度上存在明显差异。5–7月油松和元宝槭日动态 G_s 均随饱和水汽压差(VPD)和太阳辐射(GR)的增加呈上升趋势, 上升持续时间比8月和9月长; 在月尺度上, 随着 VPD 、 GR 的降低和土壤湿度(VWC)的升高, G_s 从5月到9月整体上升。(2)利用增强回归树法分析得到 VWC 和 VPD 对 G_s 的贡献率最大, 其次是 GR 、气温和风速。 VWC 和 VPD 对油松 G_s 的贡献率分别为66.4%和17.4%, 对元宝槭 G_s 的贡献率分别为54.8%和21.0%。(3)油松和元宝槭的 $dG_s/d\ln VPD$ 值与参考冠层气孔导度之间的斜率均显著高于0.6, 气孔调节作用相对较强。综上所述, 气孔对环境因子的响应在树种以及生长季不同时期之间存在差异, 为防止水分过度散失, 两树种在不同土壤水分条件下均通过严格的气孔调节控制蒸腾量。

关键词 冠层气孔导度; 环境响应; 气孔行为; 林分蒸腾

陈胜楠, 陈左司南, 张志强 (2021). 北京山区油松和元宝槭冠层气孔导度特征及其环境响应. 植物生态学报, 45, 1329-1340. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0198

Canopy stomatal conductance characteristics of *Pinus tabulaeformis* and *Acer truncatum* and their responses to environmental factors in the mountain area of Beijing

CHEN Sheng-Nan, CHEN Zuo-Si-Nan, and ZHANG Zhi-Qiang*

College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract

Aims Leaf stomata are channels for plants to exchange water vapor that affects transpiration and photosynthesis. However, leaf stomatal behaviors are affected by environmental factors and tree species. It is still unclear whether the responses of canopy stomatal conductance to environmental factors differ between tree species and whether the stomatal regulations on canopy transpiration change with different periods of the growing season. The objective of this study was to explore the relative contribution of environmental factors to canopy stomatal conductance and the regulation of leaf stomata on canopy transpiration for different tree species, which could provide references for further understanding the water use status of trees and forest management in mountain areas.

Methods During the growing season of 2018, *Pinus tabulaeformis* (58-year-old) and *Acer truncatum* (39-year-old) at Badaling National Forest Park in Beijing were selected. Sap flow was measured by using the thermal dissipation method. Environmental factors were also measured synchronously. Canopy stomatal conductance (G_s) was estimated by using the Penman-Monteith equation.

Important findings (1) The daytime G_s of *P. tabulaeformis* and *A. truncatum* varied evidently at daily and monthly scales. From May to July, daily dynamic G_s of *P. tabulaeformis* and *A. truncatum* increased with vapor pressure deficit (VPD) and solar radiation (GR), in which the rising periods were longer than that during August

收稿日期Received: 2021-05-25 接受日期Accepted: 2021-07-29

基金项目: 国家自然科学基金(31872711). Supported by the National Natural Science Foundation of China (31872711).

* 通信作者Corresponding author (zhqzhang@bjfu.edu.cn)

and September. At the monthly scale, as *VPD* and *GR* decreased, soil moisture (*VWC*) increased, G_s generally increased from May to September. (2) *VWC* and *VPD* contributed to the major variation of the G_s , and then the *GR*, air temperature, and wind speed followed based on the boosted regression tree method. The relative contributions of *VWC* and *VPD* to G_s were 66.4% and 17.4% for *P. tabulaeformis* and 54.8% and 21.0% for *A. truncatum*, respectively. (3) The slopes between $dG_s/d\ln VPD$ and the reference canopy stomatal conductance for both *P. tabulaeformis* and *A. truncatum* were significantly larger than 0.6, suggesting that their stomatal regulations were relatively strong. In summary, the response of stomata to environmental factors differs between tree species and different periods of the growing season. Under different soil water conditions, these two tree species could control transpiration through strict stomatal regulation to prevent excessive water loss.

Key words canopy stomatal conductance; environmental response; stomatal behavior; stand transpiration

Chen SN, Chen ZSN, Zhang ZQ (2021). Canopy stomatal conductance characteristics of *Pinus tabulaeformis* and *Acer truncatum* and their responses to environmental factors in the mountain area of Beijing. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1329-1340. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0198

植物叶片气孔调节活动是植物保持正常生长的关键, 对植物水分散失和光合固碳具有重要的影响(Wolf *et al.*, 2016)。冠层气孔导度(G_s)的动态变化反映了植物的气孔行为和水分调节方式, 它是植物冠层进行物质和能量交换的整体指标, 现已被广泛应用于植物气孔行为对碳水调节作用的研究中。依据树木冠层气孔导度在不同环境条件下的变化规律及其对环境变量的响应, 判断其叶片气孔调节方式, 对于深入了解植物水分利用关系和造林树种选择等具有重要意义。

树木 G_s 的动态变化受多种环境因子的影响。有研究发现 G_s 主要受饱和水汽压差(*VPD*)和太阳辐射的影响, 土壤湿度和风速的影响相对较小(Oren & Pataki, 2001; Tang *et al.*, 2006)。在高*VPD*条件下, 大多数物种的气孔导度下降, 蒸腾量增加(Grossiord *et al.*, 2020)。太阳辐射增加在一定程度上可以诱导气孔张开, 导致树木蒸腾量增加(Martin *et al.*, 1997; She *et al.*, 2013), 而在高太阳辐射条件下, 气孔会部分关闭, 导致气孔导度降低(严昌荣等, 2000)。此外, G_s 对*VPD*和太阳辐射的响应规律在不同树种之间存在较大差异(Tang *et al.*, 2006; Klein *et al.*, 2013)。有研究发现, 在生长季, 针叶树和散孔材树种气孔调节随*VPD*的增加而增强, 而环孔材树种会保持更大、更稳定的气孔调节作用(Peters *et al.*, 2010)。Ewers等(2007)研究发现高 G_s 的树木比低 G_s 的树木更快地降低 G_s 以响应大气干旱。在高*VPD*条件下, G_s 的降低可以避免木质部栓塞(Peters *et al.*, 2010)。在长时间尺度上, 土壤湿度也是影响冠层气孔导度的重要因素(Kumagai *et al.*, 2008), 也有研究发现在土壤湿度降低的条件下, 树木仍可以保持稳

定的冠层气孔导度(Wu *et al.*, 2018)。另外, 有研究发现高的气温会导致树木冠层气孔导度的降低(Gillner *et al.*, 2017)。这些环境变量对冠层气孔导度的影响力差异可能与树种类型和地区环境有关(Litvak *et al.*, 2012; Saito *et al.*, 2017)。然而, 各环境因子对冠层气孔导度的相对贡献率以及在不同范围内对冠层气孔导度变化过程的影响仍然是不清楚的。

根据叶片水势和气孔调节方式的差异, 树木的水分利用方式倾向于等水势和非等水势两种(McDowell *et al.*, 2008)。在干旱发生时, 等水势树木通过关闭叶片气孔减少水分散失以保持较为稳定的水分状态(Tinoco-Ojanguren & Pearcy, 1993; Bucci *et al.*, 2005), 同时降低木质部发生栓塞的风险, 提高树木对干旱的适应能力(Sperry, 2000; Zhang *et al.*, 2013)。而非等水势树木叶片气孔调节作用相对较弱, 叶片水势可以在较大范围内变化, 夏季持续的干旱容易导致树木因过度水分亏缺出现木质部栓塞现象(Franks *et al.*, 2007)。然而也有研究发现植物的水分利用方式在一定环境条件下可能会发生变化(Hochberg *et al.*, 2018), 特别是在不同土壤湿度下更容易发生改变(Zhang *et al.*, 2012; Gu *et al.*, 2017)。目前关于植物水分利用方式发生变化的研究对象多为灌木, 而对成年树木的研究相对较少。因此, 树木在不同土壤湿度下的气孔调节作用及其水分利用方式有待进一步研究, 特别是土壤水分胁迫是否会改变叶片气孔对冠层蒸腾的调控作用。

为深入了解叶片气孔对树木水分利用的调节作用, 并为山区造林绿化树种的选择提供参考依据, 本研究选择我国北方山区常用绿化树种油松(*Pinus tabulaeformis*)和元宝槭(*Acer truncatum*)进行树干液

流监测, 获取林分蒸腾和冠层气孔导度动态变化, 并同步监测土壤湿度和气象因子变化。主要研究目的是: (1)比较油松和元宝槭冠层气孔导度日、月动态变化特征及其差异性; (2)分析各环境因子对油松和元宝槭冠层气孔导度的相对贡献率; (3)探究油松和元宝槭叶片气孔行为及其对冠层蒸腾的影响。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于北京市延庆区八达岭国家森林公园(116.02° E, 40.33° N), 海拔780 m。该区域的气候类型为暖温带半湿润大陆性季风气候。根据研究区1981年至2010年的长期观测数据显示(陈左司南, 2020), 该区域年平均气温9.4 °C, 年平均空气湿度为55%, 年降水量为430 mm, 年平均风速为2.0 m·s⁻¹, 年平均日太阳辐射为14.2 MJ·m⁻²。研究区土壤类型为山地褐土, 平均土层厚度在30–50 cm, 腐殖质层厚约20 cm。研究区植被主要有油松和元宝槭两种人工林, 华北落叶松(*Larix gmelinii* var. *principis-rupprechtii*)和侧柏(*Platycladus orientalis*)也有少量分布。林下植物主要有迎春花(*Jasminum nudiflorum*)、酸枣(*Ziziphus jujuba* var. *spinosa*)等。

1.2 试验材料与方法

1.2.1 试验材料与试验地选择

在油松林和元宝槭林中各选取1个样地, 样地面积分别为320 m²和400 m², 按照两个样地树木径级大小各选择8株生长状况良好的树木作为标准木进行液流测定(表1)。

1.2.2 环境因子的测定与计算

2018年5–9月, 选择林外空旷的平地安装小型自动气象站(U30, Onset HOB0, Bourne, USA), 对太阳总辐射(GR , W·m⁻²)、气温(T , °C)、相对湿度(RH , %)、风速(WS , m·s⁻¹)和降水量(P , mm)进行连续监测。数据每30 s扫描1次, 记录步长为30 min。

表1 北京八达岭油松和元宝槭林分基本特征(平均值±标准差)

Table 1 Characteristics of forest stand for *Pinus tabulaeformis* and *Acer truncatum* forest in Badaling, Beijing (mean ± SD)

林分 Forest stand	胸径 Diameter at breast height (cm)	树高 Tree height (m)	林分密度 Forest stand density (Ind.·hm ⁻²)	林龄 Forest age (a)
油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	20.3 ± 6.1	8.7 ± 1.8	1 625	50
元宝槭 <i>Acer truncatum</i>	15.2 ± 4.2	7.8 ± 1.4	1 125	39

VPD (kPa)利用 T 和 RH 的计算得到(Campbell & Norman, 1998):

$$VPD = a \exp\left(\frac{bT}{T+c}\right)(1-RH) \quad (1)$$

式中, $a = 0.611$, $b = 17.502$, $c = 240.97$ 。

同期内利用土壤水分传感器(5TE, Decagon, Pullman, USA)测定林内土壤含水量, 测量深度均为20和40 cm, 使用数据采集器(EM50, Decagon, Pullman, USA)每30 s扫描一次, 每30 min记录一次数据。土壤相对可获取含水量(REW)的计算公式(Granier et al., 1999; MacKay et al., 2012)如下:

$$REW = \frac{VWC - VWC_{\min}}{VWC_{\max} - VWC_{\min}} \quad (2)$$

式中, VWC 代表20和40 cm的平均土壤含水量(m³·m⁻³); VWC_{\max} 表示连续多年测定的土壤含水量最大值; VWC_{\min} 表示连续多年测定的土壤含水量最小值。

1.2.3 边材面积的计算

根据径阶分布, 在油松林和元宝槭林样地外分别选取46株和25株样木, 测量其胸径和树皮厚度, 使用生长锥于树干胸高处钻取树芯, 使用番红O溶液进行染色(Spicer & Gartner, 2001)。由于树干截面的心材和边材有明显的颜色区分, 用标尺测量边材厚度, 计算树木边材面积(孔喆等, 2020)。利用树木边材面积(A_s , cm²)与树木胸径(DBH , cm)的关系, 分别建立油松、元宝槭边材面积和胸径的异速生长方程:

$$A_{sp} = 0.540(DBH)^{1.979} \quad (R^2 = 0.98, p < 0.01, n = 46) \quad (3)$$

$$A_{sa} = 0.383(DBH)^{2.169} \quad (R^2 = 0.96, p < 0.01, n = 25) \quad (4)$$

式中, A_{sp} 为油松的边材面积(cm²), A_{sa} 为元宝槭的边材面积(cm²)。

1.2.4 树干液流的测定和林分蒸腾计算

在2018年生长季(5月至9月), 利用热扩散探针(TDP)对树干液流速率进行测定, 由于树干南向受热比北向强, 为减弱环境温度对液流速率的影响, 热扩散探针统一安装在树干北向高1.3 m处, 并根据样木边材宽度选取探针长度(20 mm)。安装完成后用玻璃胶将两探针与树干连接处密封。用防辐射铝箔纸对探针及其周围的树干进行包裹密封, 避免太阳光直射, 减小环境温度波动和降雨的影响。将探

针与数据采集器(CR1000, Campbell Scientific, Logan, USA)连接, 数据采集器每10 s采集1次数据, 每30 min记录1次平均数据。将测量系统与外接12 V电源连接, 保证24 h不间断运行。

根据Granier (1985)提出的原理, 利用温差值计算得到树木的液流速率(J_s , $\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$):

$$J_s = 0.0119 \left(\frac{\Delta T_m - \Delta T}{\Delta T} \right)^{1.231} \quad (5)$$

式中, ΔT 为上下探针之间瞬时温度差; ΔT_m 代表树干液流为0时的 ΔT 。对于边材宽度超过20 mm的树木, 考虑其径向变化的差异, 树木液流速率采用广义高斯函数进行校正(Pataki *et al.*, 2011)。

林分尺度的蒸腾量(E_c , $\text{mm}\cdot\text{d}^{-1}$)计算:

$$E_c = \frac{\sum_{k=1}^n \sum_{i=1}^{48} (J_{st} \times A_{st}) \times 1800}{1000 A_G} \quad (6)$$

式中, n 表示径阶数量; J_{st} 为各径阶内树木平均液流速率($\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); A_{st} 为各径阶的总边材面积(m^2); A_G 为样地面积(m^2)。

1.2.5 冠层气孔导度的计算

采用彭曼公式的简化公式分别计算油松和元宝槭冠层导度(G_c , $\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$), 计算公式(Brito *et al.*, 2015)如下:

$$G_c = \frac{\gamma \lambda E_c}{\rho C_p VPD} \quad (7)$$

式中, λ 为水蒸发潜热($2\,465\,000\text{ J}\cdot\text{kg}^{-1}$), γ 为干湿表常数($65.5\text{ Pa}\cdot\text{°C}^{-1}$), ρ 代表空气密度($1.25\text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$), C_p 代表空气热容量($1\,010\text{ J}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{°C}^{-1}$)。由于油松和元宝槭人工林冠层相对开放, 空气阻力小, 整个冠层VPD没有垂直梯度, G_s ($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$)可用 G_c 来表征。

利用边界线分析方法研究 G_s 的生理调节作用(Oren *et al.*, 1999; Schäfer *et al.*, 2000), G_s 与VPD的关系方程如下:

$$G_s = -m \ln VPD + G_{sref} \quad (8)$$

式中, G_{sref} 是当VPD = 1 kPa的参考冠层气孔导度($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$); $-m$ 表示 G_s 与 $\ln VPD$ 的斜率($-dG_s/d\ln VPD$), $m(dG_s/d\ln VPD)$ 代表 G_s 对VPD的敏感性, 并且表示冠层气孔的闭合率(Ewers *et al.*, 2002)。

1.3 数据处理

根据Daley和Phillips (2006)提出的昼夜划分方法, 将太阳总辐射大于 $5.0\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ 的时段定义为白

天。本研究使用Baseliner 3.0.7软件, 根据夜间时段温差数据变化的稳定性识别液流零点并进行校正, 将探针温差数据计算为液流数据(Oishi *et al.*, 2016)。

利用Excel 2016软件对2018年5–9月的非雨天白天数据进行计算, 利用SPSS 19.0进行统计分析, 采用单因素方差分析法分析比较两种林分冠层气孔导度的差异性, 采用多重比较法分析比较各月冠层气孔导度的变化差异性。采用SigmaPlot 14.0软件绘制所有图像并进行曲线拟合。

采用增强回归树(BRT)模型分析各环境因子对冠层气孔导度的相对贡献率和边际效应。增强回归树是构建于分类回归树算法(CART)基础之上的一种自学习方法, 该方法通过随机选择和自学习方法产生多重回归树, 能够提高模型的稳定性和预测精度(Prasad *et al.*, 2006)。在运算中多次重复迭代随机抽取一定数量的数据, 分析自变量对因变量的影响程度, 剩余数据用来对拟合结果进行交叉验证, 最后对生成的多重回归树取均值输出, 计算得到自变量与因变量的相互关系(李春林等, 2014)。BRT可以不考虑自变量之间的交互作用, 直观地输出自变量的相对贡献度和反应曲线(葛跃等, 2017)。在R 3.5.1软件中使用gbm包和BRT方程包(Elith *et al.*, 2008), 设置学习速率为0.005, 每次抽取50%的数据进行分析, 50%的数据用于训练, 并进行5次交叉验证。

2 结果和分析

2.1 白天环境因子的月际特征

2018年5–9月, VPD和 T 呈先升高后降低的趋势(图1A、1B)。白天VPD在6月最高, 为1.54 kPa; 7月最低, 为0.53 kPa。5月和6月的VPD显著高于7、8和9月($p < 0.01$)。 T 在7月最高, 为24.07 °C; 9月最低, 为17.78 °C。6、7和8月的 T 显著高于5月和9月($p < 0.05$)。GR整体呈先降低后上升的趋势(图1A), 5月GR最大, 达到226.8 $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$, 显著大于6、7、8和9月。7月的GR最小, 为136.49 $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ 。9月的WS最大, 为0.16 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, 显著高于5、6、7和8月($p < 0.01$, 图1B)。5月的WS最小, 为0.03 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

5–9月, 油松和元宝槭两林地VWC整体呈上升趋势(图1C), 平均VWC分别为0.13和0.12 $\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$, 差异不显著($p > 0.05$)。5月和6月VWC显著低于7、8和9月($p < 0.05$), 两林地VWC均在8月达到最大,

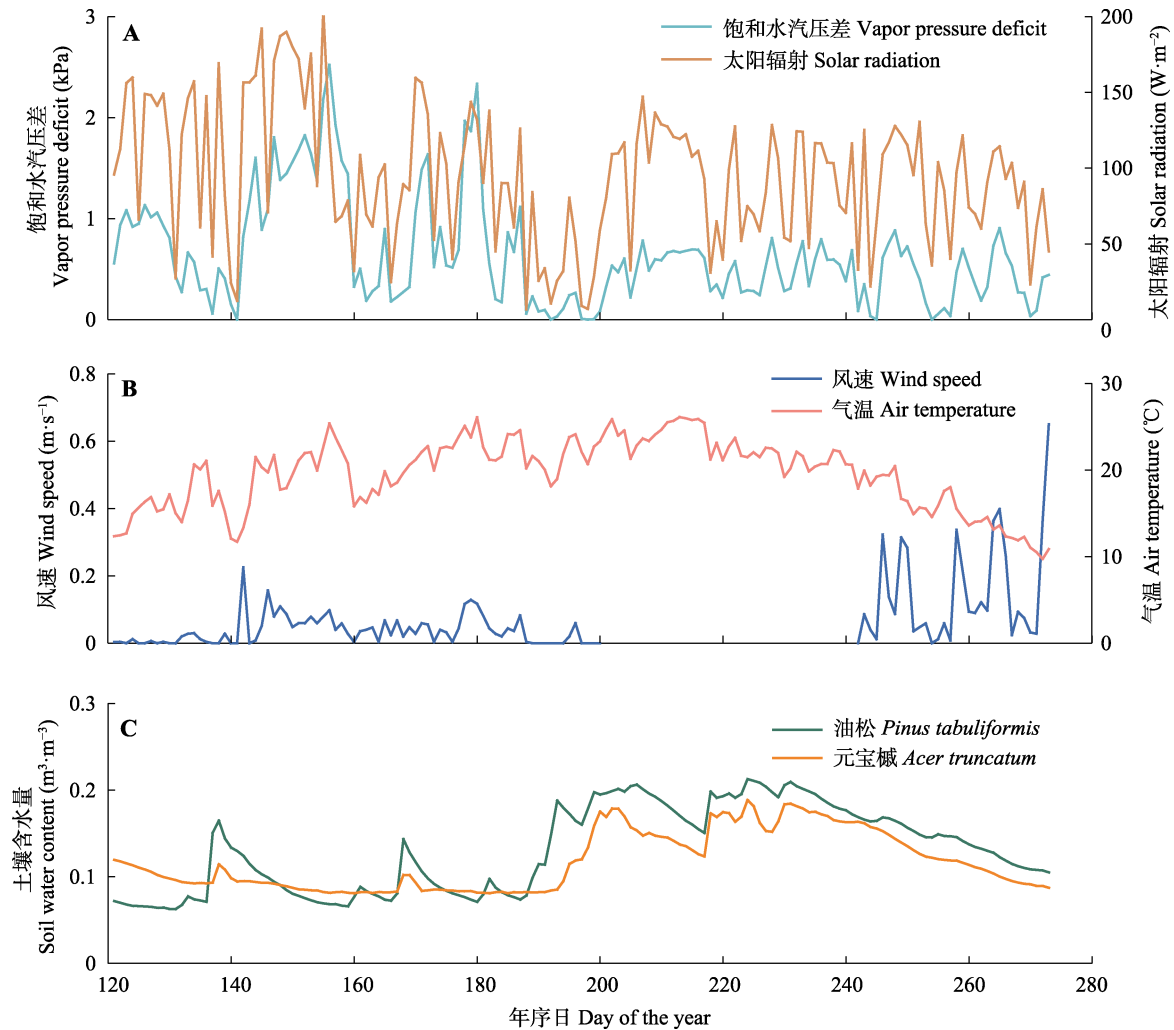


图1 5–9月北京延庆区八达岭国家森林公园的各环境因子变化。

Fig. 1 Variation of environmental factors from May to September in Badaling National Forest Park in Yanqing District, Beijing.

分别为 0.188 和 $0.164 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$, 6月最小, 分别为 0.083 和 $0.085 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ 。

2.2 油松和元宝槭冠层气孔导度日间变化特征

5–9月, 油松和元宝槭 G_s 均随 VPD 、 GR 的增加呈上升趋势, 两树种各月 G_s 与 VPD 和 GR 到达峰值的时间存在差异(图2)。5–7月, G_s 均在5:30左右开始上升, 而8月和9月由于太阳辐射上升时间推迟, G_s 的上升时间逐渐向后推迟, 8月和9月 G_s 开始上升时间分别为6:00和6:30。5月和6月油松 G_s 大于元宝槭, 5月油松 G_s 在8:30达到最大值, 元宝槭 G_s 在9:30达到最大值; 6月两树种 G_s 均在14:00达到最大值; 7月两树种 G_s 均在12:30达到最大值, 7月6:30前元宝槭 G_s 高于油松, 随后油松 G_s 大于元宝槭; 8月元宝槭 G_s 在6:30之前和18:30之后大于油松, 油松 G_s 在12:30达到最大值, 而元宝槭 G_s 变化范围相对较小, 最大值出现在18:30; 9月元宝槭 G_s 在8:00以前高于油松,

10:00达到最大值, 油松 G_s 最大值出现在13:00。

5–9月, 两树种的 G_s 均呈逐渐上升趋势, 在5月最小, 分别为 (0.8 ± 0.5) 和 $(0.6 \pm 0.4) \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$, 9月达到最大值, 分别为 (3.4 ± 1.3) 和 $(1.7 \pm 0.7) \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$ (表2)。两树种各月 G_s 均存在显著差异($p < 0.05$)。除7月和8月外, 油松各月 G_s 均存在显著差异($p < 0.05$), 而元宝槭在5月和6、7和8月之间差异不显著($p > 0.05$)。

2.3 各环境因子对油松和元宝槭 G_s 变异的相对贡献率

在生长季内, 油松 G_s 主要受 VWC 和 VPD 的影响作用, VWC 和 VPD 对油松 G_s 的相对贡献率分别为66.4%和17.4%, 其次是 GR 、 T 和 WS , 相对贡献率分别为7.5%、6.4%和2.3% (图3)。而元宝槭 G_s 主要受 VWC 、 VPD 和 GR 的影响, VWC 、 VPD 和 GR 对元宝槭 G_s 的相对贡献率分别为54.8%、21.0%和16.7%, T 和

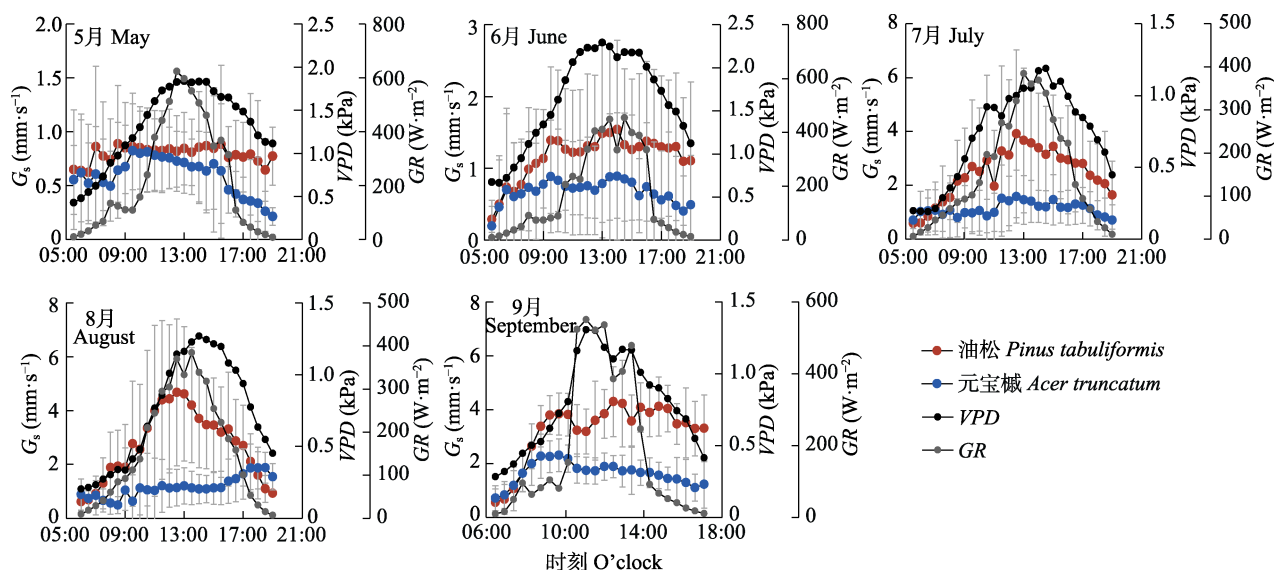


图2 北京八达岭油松林和元宝槭林冠层气孔导度(G_s)、饱和水汽压差(VPD)和太阳辐射(GR)的日间变化(平均值 \pm 标准差)。

Fig. 2 Diurnal variations in canopy stomatal conductance (G_s) of *Pinus tabuliformis* forest and *Acer truncatum* forest, vapor pressure deficit (VPD), and solar radiation (GR) in Badaling, Beijing (mean \pm SD).

表2 北京八达岭油松林和元宝槭林各月冠层气孔导度变化(平均值 \pm 标准差)

Table 2 Monthly variation in canopy stomatal conductance of *Pinus tabuliformis* forest and *Acer truncatum* forest in Badaling, Beijing (mean \pm SD)

月份 Month	油松冠层气孔导度 Canopy stomatal conductance of <i>Pinus tabuliformis</i> ($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$)	元宝槭冠层气孔导度 Canopy stomatal conductance of <i>Acer truncatum</i> ($\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}$)
5月 May	$0.8 \pm 0.5^{\text{Ad}}$	$0.6 \pm 0.4^{\text{Bc}}$
6月 June	$1.2 \pm 0.9^{\text{Ac}}$	$0.7 \pm 0.6^{\text{Bc}}$
7月 July	$2.6 \pm 2.1^{\text{Ab}}$	$1.2 \pm 0.8^{\text{Bb}}$
8月 August	$2.7 \pm 2.2^{\text{Ab}}$	$1.2 \pm 0.9^{\text{Bb}}$
9月 September	$3.4 \pm 1.3^{\text{Aa}}$	$1.7 \pm 0.7^{\text{Ba}}$

不同的大写字母表示同月份两树种之间的冠层气孔导度差异显著($p < 0.05$), 不同的小写字母表示同一树种不同月份之间的冠层气孔导度差异显著($p < 0.05$)。

Different uppercase letters represent significant differences in canopy stomatal conductance between two tree species in the same month ($p < 0.05$), and different lowercase letters represent significant differences in canopy stomatal conductance between months for the same tree species ($p < 0.05$).

WS 的相对贡献率较小, 分别为4.5%和3.0% (图3)。

边际效应反映了 G_s 与各环境因子之间的关系变化(图4, 图5)。当 VWC 低于 $0.11 \text{ m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ 左右时, 土壤水分的短缺对油松 G_s 具有负向影响; 而当 VWC 高于 $0.11 \text{ m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ 时, 土壤含水量的升高对油松 G_s 具有正向影响。低 VPD ($VPD < 1.5 \text{ kPa}$ 时)对油松 G_s 起促进作用, 当 VPD 超过 1.5 kPa 后, 随着 VPD 的升高, G_s 受到抑制作用。当 $T < 18^\circ\text{C}$ 、 $GR < 100 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ 以及 $WS < 0.6 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 油松 G_s 也受到负向影响, 超过该范围后, T 对 G_s 具有正向影响, 太阳辐射和风速对 G_s 的影响较小(图4)。

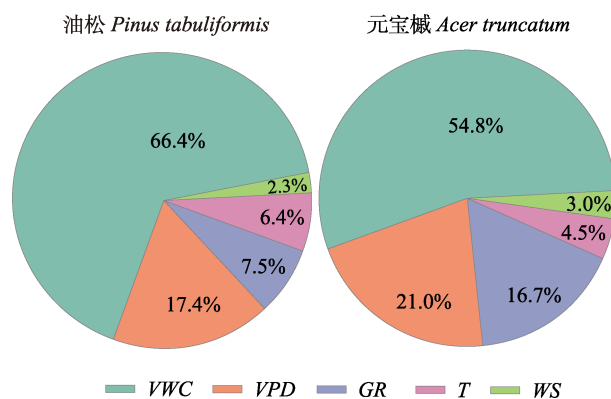


图3 饱和水汽压差(VPD)、太阳辐射(GR)、土壤含水量(VWC)、气温(T)和风速(WS)对油松和元宝槭冠层气孔导度的相对贡献率。

Fig. 3 Relative contributions of vapor pressure deficit (VPD), solar radiation (GR), soil water content (VWC), air temperature (T), and wind speed (WS) to canopy stomatal conductance of *Pinus tabuliformis* and *Acer truncatum*.

当 $VWC \leq 0.10 \text{ m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ 时, 较低的土壤水分对元宝槭 G_s 具有负向影响; 当 VWC 超过 $0.10 \text{ m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ 以后, 土壤含水量的升高对元宝槭 G_s 具有正向影响。当 $VPD < 2 \text{ kPa}$ 时, VPD 对元宝槭 G_s 具有正向影响, 超过 2 kPa 后, VPD 的增加对 G_s 具有负向影响。当 $GR < 200 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ 、 $T < 20^\circ\text{C}$ 以及 $WS < 0.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 元宝槭 G_s 受到负向影响, 超过该范围后, GR 、 T 以及 WS 对 G_s 的影响相对较小(图5)。

2.4 油松和元宝槭林分蒸腾与叶片气孔的调节作用

2018年生长季油松日林分蒸腾量显著大于元宝槭($p < 0.05$), 平均日林分蒸腾量分别为(0.58 ± 0.36)

和 $(0.29 \pm 0.15) \text{ mm} \cdot \text{d}^{-1}$ 。两树种日林分蒸腾量从5月至9月整体呈先上升后降低的趋势, 油松日林分蒸腾量在5月份最小, 元宝槭日林分蒸腾量在7月份最小, 两树种均在8月份达到最大(图6)。

生长季5–9月, 油松和元宝槭 G_s 对 VPD 的敏感性均随土壤水分有效性的降低而降低(图7A、7B)。油松和元宝槭参考冠层气孔导度与 G_s 对 VPD 的敏感性之间的斜率分别为0.93和0.70 ($R^2 \geq 0.77$, $p < 0.01$), 显著高于Oren等(1999)的理论值0.6 (图7C、7D), 油松和元宝槭叶片气孔的控制作用较强。

3 讨论

3.1 油松和元宝槭冠层气孔导度变化特征

油松和元宝槭 G_s 存在明显的日、月变化(图2; 表2), 在非雨天日间尺度上, 两树种 G_s 均随 VPD 和 GR 的增加呈上升趋势, 由于各月之间 VPD 和 GR 的上升时间存在差异, 导致 G_s 到达峰值的时间存在差异。5–6月, 从白天小时尺度上看, VPD 和 GR 相对较高, 但两林地的 VWC 显著低于7–9月(图1), 土壤水分短缺抑制了油松和元宝槭 G_s 的上升, 在高温低

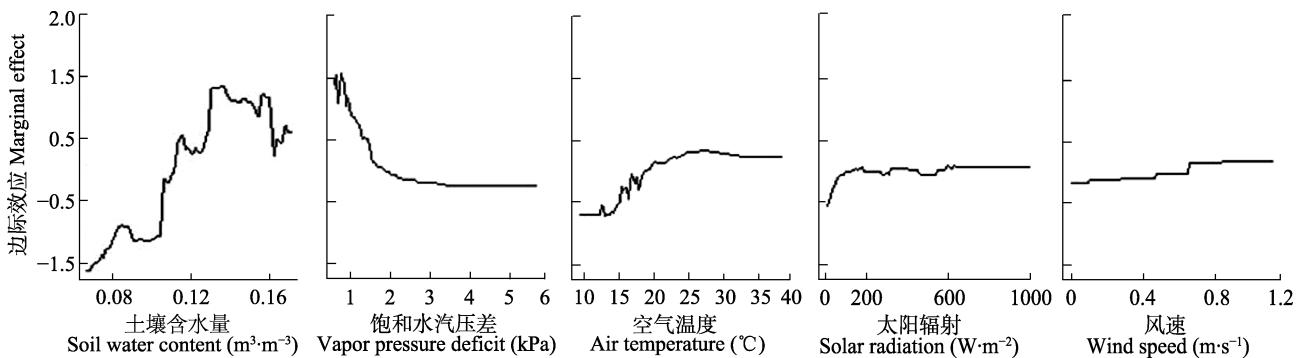


图4 北京八达岭环境因子对油松冠层气孔导度的边际效应。

Fig. 4 Marginal effects of environmental factors on canopy stomatal conductance of *Pinus tabulaeformis* in Badaling, Beijing.

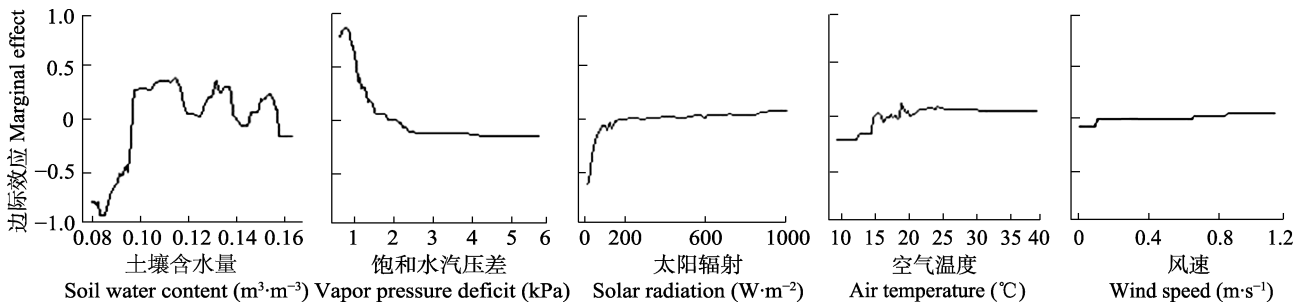


图5 北京八达岭环境因子对元宝槭冠层气孔导度的边际效应。

Fig. 5 Marginal effects of environmental factors on canopy stomatal conductance of *Acer truncatum* in Badaling, Beijing.

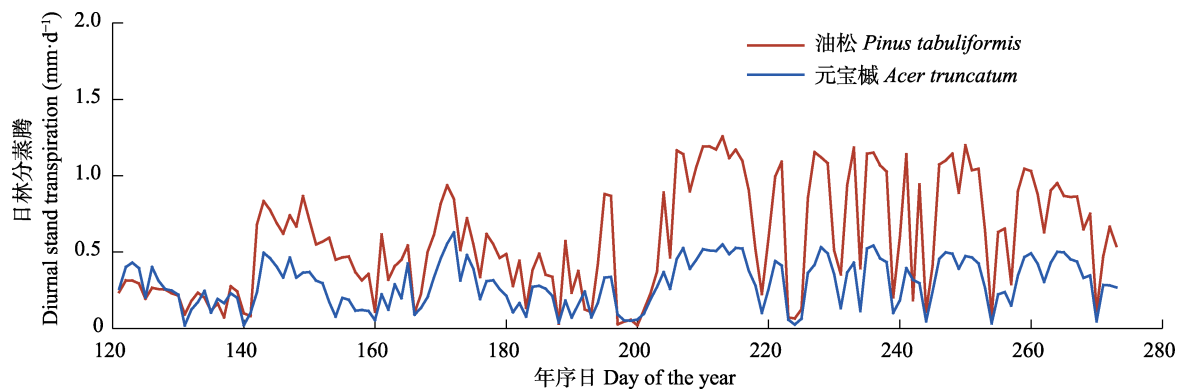


图6 北京八达岭油松林和元宝槭林5–9月日林分蒸腾变化。

Fig. 6 Variation in diurnal stand transpiration from May to September in *Pinus tabulaeformis* forest and *Acer truncatum* forest in Badaling, Beijing.

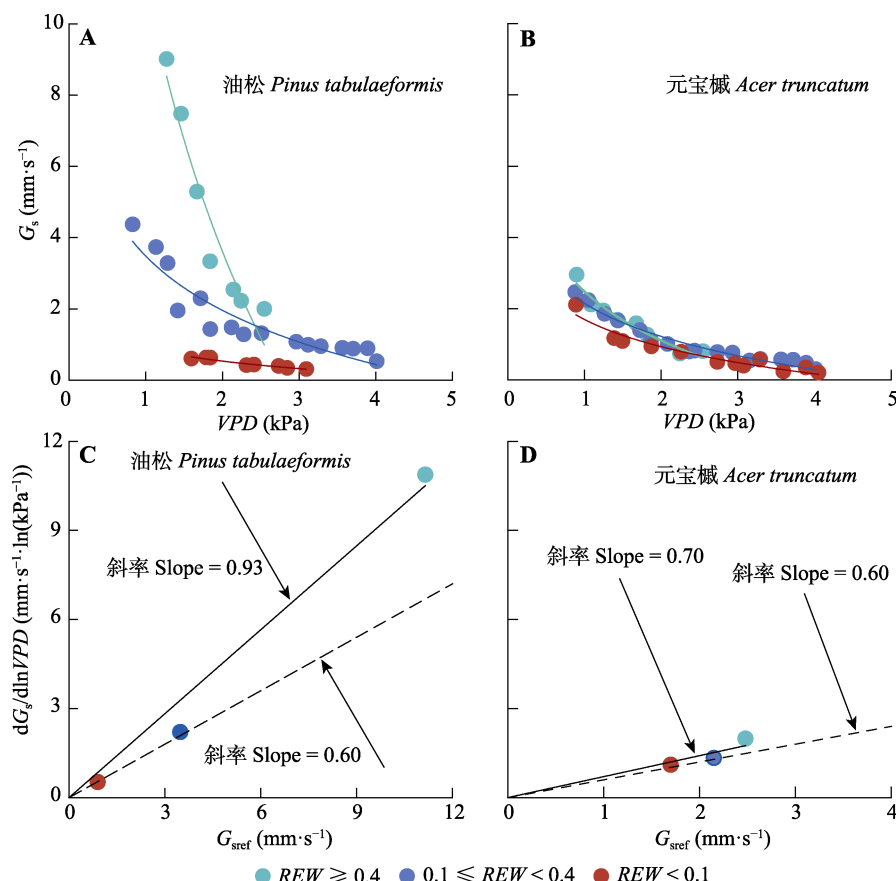


图7 北京八达岭油松和元宝槭冠层气孔导度(G_s)对饱和水汽压差(VPD)的响应及其水分利用方式。 G_{sref} , 参考冠层气孔导度; REW , 土壤相对可获取水分。

Fig. 7 Responses of canopy stomatal conductance (G_s) to vapor pressure deficit (VPD), and water use behavior of *Pinus tabulaeformis* and *Acer truncatum* in Badaling, Beijing. G_{sref} , the reference canopy stomatal conductance; REW , soil relative extractable water.

湿条件下, 树木叶片气孔对 VPD 和 GR 高度敏感, 部分叶片气孔关闭(Chen *et al.*, 2014), 导致 G_s 到达峰值的时间提前。7–9月 VPD 和 GR 开始相对减弱, 而 VWC 显著上升, 叶片气孔较多处于打开状态, 导致 G_s 到达峰值的时间延迟。油松与元宝槭 G_s 的上升时间存在一定的差异, 从5月至9月, 油松 G_s 日变化范围较大, 而元宝槭保持相对稳定(图2), 这可能与两树种的叶片和木质部结构特性相关。油松属于针叶树种, 气孔为圆形且直径较大, 而阔叶树元宝槭气孔为细长型且较小(张桐等, 2017), 白天油松表现出更强的气孔敏感性, 其气孔导度波动较大。另外, 油松木质部结构为无孔材, 在高 VPD 和 GR 的条件下, 无孔材可保持较高的水分运输效率(Peters *et al.*, 2010), 气孔开放程度较高。

在月尺度上, 从5月到9月, 油松和元宝槭 G_s 均呈上升趋势(表2), 油松 G_s 显著大于元宝槭($p < 0.05$), 这与两树种的叶片习性和耗水特性相关。针叶树种

油松比落叶阔叶树种元宝槭拥有更长的生长季, 针叶树的叶面积变化量相对较小, 可以保持较高的蒸腾耗水量(Peters *et al.*, 2010), 随生长季变化, 油松可增加叶片气孔调节作用应对高 VPD 。而阔叶树元宝槭在生长季末叶面积开始减小, 蒸腾耗水量降低, 其气孔调节作用保持相对稳定的水平。5–6月为相对干旱期, VPD 和 GR 较高, 油松和元宝槭叶片生长旺盛, 树木蒸腾耗水量较大, 而 VWC 相对较小, 使得叶片气孔对 VPD 和 GR 的敏感性增加, 部分气孔关闭导致油松和元宝槭 G_s 较低。7–9月, VPD 和 GR 显著降低(图1), 降雨量增加导致 VWC 显著上升, 叶片气孔处于较高的开放状态, 导致 G_s 保持在较高水平。

3.2 环境因子对油松和元宝槭冠层气孔导度的影响

土壤和大气水分条件是影响气孔活动的重要因子(Kumagai *et al.*, 2008; Brito *et al.*, 2015)。本研究也发现, 在生长季内非雨天条件下, VWC 和 VPD 是影响油松 G_s 的主要环境因子, 而 GR 、 T 和 WS 的影响相

对较小(图3); 除 VWC 和 VPD 外, GR 对元宝槭 G_s 的影响也较大(图3)。油松和元宝槭的 G_s 均随 VWC 的增加而升高, 这表明在该研究区两树种受土壤水分条件影响较大。与元宝槭相比, 油松 G_s 对 VWC 的响应更为敏感, 随 VWC 的增加, VWC 对油松 G_s 的正向影响更大(图4), 这表明油松 G_s 随土壤湿度的上升其增加速度更快。 VPD 对元宝槭 G_s 的相对影响大于油松, 表明元宝槭叶片气孔活动更容易受 VPD 的影响。 VPD 的持续增加对两树种的 G_s 均具有抑制作用(图4, 图5), 这是树木进行自我水分调节的结果, 在高 VPD 条件下, 树木通过降低 G_s 来抑制树木蒸腾(Aspinwall *et al.*, 2011; Zhu *et al.*, 2015)。

先前较多研究发现环境因子对 G_s 的影响作用存在拐点(Tang *et al.*, 2006; Klein *et al.*, 2013)。本研究发现油松的 G_s 与 VWC 开始呈正相关关系时的 VWC 大于元宝槭, 并随 VWC 的增加, VWC 对油松 G_s 影响作用更大(图4, 图5), 这表明油松的 G_s 更容易受 VWC 影响。当 VPD 低于1.5 kPa时, VPD 对油松和元宝槭 G_s 的影响作用相近, 而 VPD 超过1.5 kPa以后, VPD 对两树种 G_s 的影响作用减弱(图4, 图5)。先前研究也发现油松 G_s 在 $VPD > 1.5$ kPa后开始趋于平缓(陈胜楠等, 2020)。有研究发现*Pinus halepensis*的 G_s 在 $VPD < 3$ kPa时受到的抑制作用较大, 而*Quercus calliprinos*在 $VPD > 5$ kPa时仍可进行动态调节(Klein *et al.*, 2013), 这说明不同树种气孔对 VPD 的耐受范围存在较大差异。此外, 与元宝槭相比, GR 和 T 对油松 G_s 的影响作用较早地开始减弱(图4, 图5), 这是由于油松气孔对 GR 和 T 的反应比元宝槭更加敏感, 油松的 G_s 随 GR 和 T 的增加会更早趋于稳定。

3.3 冠层气孔导度对树木水分利用的影响

树木可通过叶片气孔活动来控制蒸腾耗水。在水分短缺的条件下, 树木通过加强气孔调节作用减少蒸腾耗水量(McCarthy & Pataki, 2010), 防止或减少木质部栓塞形成, 提高树木抗旱性(Salleo *et al.*, 2000; Sperry, 2000; Martin-Stpaul *et al.*, 2017)。5–6月油松林地 VWC 低于 $0.16 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$, 元宝槭林地 VWC 低于 $0.12 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$, 由于 VWC 较低和 VPD 较高(图1), 两树种叶片气孔受到较大的抑制(图7A、7B), G_s 保持在较低的范围(表2), 较多的叶片气孔关闭导致日林分蒸腾量较低(图6)。7月至9月两林地 VWC 显著高于5月和6月, 而 VPD 和 GR 较小(图1), 叶片气孔多处于开放状态(图7A、7B), 导致两树种日蒸腾量较高

(图6)。油松叶片气孔对环境条件变化更加敏感, 其 G_s 整体上高于元宝槭(表2), 导致油松在生长季不同时期的蒸腾量及其变化范围均大于元宝槭(图6)。

在不同土壤水分条件下, 油松和元宝槭的 $dG_s/d\ln VPD$ 值与参考 G_s 的斜率均显著高于0.6 (图7), Chen等(2020)研究也发现油松的 $dG_s/d\ln VPD$ 值与参考 G_s 的斜率接近于0.6, 其水分利用方式更倾向于等水势, 这表明两树种的气孔调节作用较强(Oren *et al.*, 1999)。随着 VWC 的降低, 叶片气孔关闭(Bovard *et al.*, 2005; Jiao *et al.*, 2019), 导致 G_s 对 VPD 的敏感性降低(图7A、7B)。在干旱期低土壤湿度条件下, 严格的气孔控制作用可以减少树木发生栓塞的风险(Pivovarovoff *et al.*, 2018), 更有利于树木在干旱环境下生存(Attia *et al.*, 2015)。

4 结论

油松和元宝槭 G_s 在日、月时间尺度上的变化存在差异。在白天日进程上, 由于5–7月为树木生长旺季, 环境因子变量较大, 油松和元宝槭冠层气孔导度上升时间早于8月和9月; 油松 G_s 变化范围大于元宝槭; 在月尺度上, 随着 VPD 、太阳辐射的降低和土壤湿度的升高, 油松和元宝槭 G_s 从5–9月整体呈上升趋势。土壤湿度和 VPD 对油松和元宝槭 G_s 的相对贡献率最大, 太阳辐射、空气温度和风速的相对贡献率较小。此外, 不同范围内的环境因子对油松和元宝槭 G_s 的影响作用存在差异, 油松 G_s 对土壤湿度、太阳辐射和空气温度的反应比元宝槭更加敏感, VPD 对两树种冠层气孔导度的影响作用相近, 而风速的影响作用相对较小。油松和元宝槭的叶片气孔调节作用较强, 两树种在干旱条件下均通过严格的气孔调节控制蒸腾耗水。

致谢 感谢北京市八达岭林场在外业工作中给予的帮助。

参考文献

- Aspinwall MJ, King JS, Domec JC, McKeand SE, Isik F (2011). Genetic effects on transpiration, canopy conductance, stomatal sensitivity to vapour pressure deficit, and cavitation resistance in loblolly pine. *Ecohydrology*, 4, 168–182.
- Attia Z, Domec JC, Oren R, Way DA, Moshelion M (2015). Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *Journal of Experimental Botany*, 66, 4373–4381.

- Bovard BD, Curtis PS, Vogel CS, Su HB, Schmid HP (2005). Environmental controls on sap flow in a northern hardwood forest. *Tree Physiology*, 25, 31-38.
- Brito P, Lorenzo JR, González-Rodríguez ÁM, Morales D, Wieser G, Jiménez MS (2015). Canopy transpiration of a semi-arid *Pinus canariensis* forest at a treeline ecotone in two hydrologically contrasting years. *Agricultural and Forest Meteorology*, 201, 120-127.
- Bucci SJ, Goldstein G, Meinzer FC, Franco AC, Campanello P, Scholz FG (2005). Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in neotropical savanna trees. *Trees*, 19, 296-304.
- Campbell GS, Norman JM (1998). *An Introduction to Environmental Biophysics*. 2nd ed. Springer, New York.
- Chen D, Wang YK, Liu SY, Wei XG, Wang X (2014). Response of relative sap flow to meteorological factors under different soil moisture conditions in rainfed jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) plantations in semiarid Northwest China. *Agricultural Water Management*, 136, 23-33.
- Chen SN, Kong Z, Chen LX, Liu QQ, Liu PS, Zhang ZQ (2020). The stand transpiration characteristics of *Pinus tabulaeformis* and its influential factors in a semi-arid urban environment. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 1269-1280. [陈胜楠, 孔喆, 陈立欣, 刘清泉, 刘平生, 张志强 (2020). 半干旱区城市环境下油松林分蒸腾特征及其影响因素. *生态学报*, 40, 1269-1280.]
- Chen ZSN (2020). *Influences of Stand Density and Age on Canopy Transpiration, Nocturnal Sap Flow, and Their Biophysical Controls*. PhD dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. [陈左司南 (2020). 不同密度/林龄油松和元宝枫人工林冠层蒸腾和夜间液流特征及机制研究. 博士学位论文, 北京林业大学, 北京.]
- Chen ZSN, Zhang ZQ, Chen LX, Cai YM, Zhang HQ, Lou JP, Xu Z, Xu H, Song CH (2020). Sparse *Pinus tabulaeformis* stands have higher canopy transpiration than dense stands three decades after thinning. *Forests*, 11, 70. DOI: 10.3390/f11010070.
- Daley MJ, Phillips NG (2006). Interspecific variation in nighttime transpiration and stomatal conductance in a mixed New England deciduous forest. *Tree Physiology*, 26, 411-419.
- Elith J, Leathwick JR, Hastie T (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77, 802-813.
- Ewers BE, MacKay DS, Gower ST, Ahl DE, Burrows SN, Samanta SS (2002). Tree species effects on stand transpiration in northern Wisconsin. *Water Resources Research*, 38, 11103. DOI: 10.1029/2001WR000830.
- 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.
- Franks PJ, Drake PL, Froend RH (2007). Anisohydric but isohydrodynamic: seasonally constant plant water potential gradient explained by a stomatal control mechanism incorporating variable plant hydraulic conductance. *Plant, Cell & Environment*, 30, 19-30.
- Ge Y, Wang MX, Sun XW, Qi JD (2017). Variation analysis of daily PM_{2.5} concentrations based on boosted regression tree: a case study in Changzhou. *Environmental Science*, 38, 485-494. [葛跃, 王明新, 孙向武, 齐今笛 (2017). 基于增强回归树的PM_{2.5}日均值变化分析: 以常州为例. *环境科学*, 38, 485-494.]
- Gillner S, Korn S, Hofmann M, Roloff A (2017). Contrasting strategies for tree species to cope with heat and dry conditions at urban sites. *Urban Ecosystems*, 20, 853-865.
- Granier A (1985). A new method of sap flow measurement in tree stems. *Annales des Sciences Forestières*, 42, 193-200.
- Granier A, Bréda N, Biron P, Villetle S (1999). A lumped water balance model to evaluate duration and intensity of drought constraints in forest stands. *Ecological Modelling*, 116, 269-283.
- Grossiord C, Buckley TN, Cernusak LA, Novick KA, Poulter B, Siegwolf RTW, Sperry JS, McDowell NG (2020). Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytologist*, 226, 1550-1566.
- Gu DX, Wang Q, Otieno D (2017). Canopy transpiration and stomatal responses to prolonged drought by a dominant desert species in central Asia. *Water*, 9, 404. DOI: 10.3390/W9060404.
- Hochberg U, Rockwell FE, Holbrook NM, Cochard H (2018). Iso/anisohydry: a plant-environment interaction rather than a simple hydraulic trait. *Trends in Plant Science*, 23, 112-120.
- Jiao L, Lu N, Fang WW, Li ZS, Wang J, Jin Z (2019). Determining the independent impact of soil water on forest transpiration: a case study of a black locust plantation in the Loess Plateau, China. *Journal of Hydrology*, 572, 671-681.
- Klein T, Shpringer I, Fikler B, Elbaz G, Cohen S, Yakir D (2013). Relationships between stomatal regulation, water-use, and water-use efficiency of two coexisting key Mediterranean tree species. *Forest Ecology and Management*, 302, 34-42.
- Kong Z, Chen SN, Lü J, Chen LX, Zhang ZQ (2020). Characteristics of *Populus euramericana* sap flow over day and night and its influencing factors. *Scientia Silvae Sinicae*, 56(3), 8-20. [孔喆, 陈胜楠, 律江, 陈立欣, 张志强 (2020). 欧美杨单株液流昼夜组成及其影响因素分析. *林业科学*, 56(3), 8-20.]
- 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.
- Li CL, Liu M, Hu YM, Xu YY, Sun FY (2014). Driving forces analysis of urban expansion based on boosted regression trees and Logistic regression. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 727-737. [李春林, 刘淼, 胡远满, 徐岩岩, 孙凤云 (2014). 基于增强回归树和Logistic回归的城市扩展驱动力分析. *生态学报*, 34, 727-737.]
- Litvak E, McCarthy HR, Pataki DE (2012). Transpiration sensitivity of urban trees in a semi-arid climate is constrained by xylem vulnerability to cavitation. *Tree Physiology*, 32, 373-388.
- MacKay SL, Arain MA, Khomik M, Brodeur JJ, Schumacher J, Hartmann H, Peichl M (2012). The impact of induced drought on transpiration and growth in a temperate pine plantation forest. *Hydrological Processes*, 26, 1779-1791.
- Martin TA, Brown KJ, Cermák 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, 797-808.
- Martin-Stpaul N, Delzon S, Cochard H (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters*, 20, 1437-1447.
- McCarthy HR, Pataki DE (2010). Drivers of variability in water use of native and non-native urban trees in the greater Los Angeles area. *Urban Ecosystems*, 13, 393-414.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yeepez EA (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719-739.
- Oishi AC, Hawthorne DA, Oren R (2016). Baseline: an open-source, interactive tool for processing sap flux data from thermal dissipation probes. *SoftwareX*, 5, 139-143.
- Oren R, Pataki DE (2001). Transpiration in response to variation in microclimate and soil moisture in southeastern deciduous forests. *Oecologia*, 127, 549-559.
- Oren R, Sperry JS, Katul GG, Pataki DE, Ewers BE, Phillips N, Schäfer KVR (1999). Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell & Environment*, 22, 1515-1526.
- Pataki DE, McCarthy HR, Litvak E, Pincetl S (2011). Transpiration of urban forests in the Los Angeles metropolitan area. *Ecological Applications*, 21, 661-677.
- Peters EB, McFadden JP, Montgomery RA (2010). Biological and environmental controls on tree transpiration in a sub-urban landscape. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 115, G04006. DOI: 10.1029/2009JG001266.
- Pivovarov AL, Cook VMW, Santiago LS (2018). Stomatal behaviour and stem xylem traits are coordinated for woody plant species under exceptional drought conditions. *Plant, Cell & Environment*, 41, 2617-2626.
- Prasad AM, Iverson LR, Liaw A (2006). Newer classification and regression tree techniques: bagging and random forests for ecological prediction. *Ecosystems*, 9, 181-199.
- Saito T, Kumagai T, Tateishi M, Kobayashi N, Otsuki K, Giambelluca TW (2017). Differences in seasonality and temperature dependency of stand transpiration and canopy conductance between Japanese cypress (Hinoki) and Japanese cedar (Sugi) in a plantation. *Hydrological Processes*, 31, 1952-1965.
- Salleo S, Nardini A, Pitt F, Gullo MAL (2000). Xylem cavitation and hydraulic control of stomatal conductance in Laurel (*Laurus nobilis* L.). *Plant, Cell & Environment*, 23, 71-79.
- Schäfer KVR, Oren R, Tenhunen JD (2000). The effect of tree height on crown level stomatal conductance. *Plant, Cell & Environment*, 23, 365-375.
- She DL, Xia YQ, Shao MG, Peng SZ, Yu SG (2013). Transpiration and canopy conductance of *Caragana korshinskii* trees in response to soil moisture in sand land of China. *Agroforestry Systems*, 87, 667-678.
- Sperry JS (2000). Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 104, 13-23.
- Spicer R, Gartner BL (2001). The effects of cambial age and position within the stem on specific conductivity in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) sapwood. *Trees*, 15, 222-229.
- Tang JW, Bolstad PV, Ewers BE, Desai AR, Davis KJ, Carey EV (2006). 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: Biogeosciences*, 111, G02009. DOI: 10.1029/2005JG000083.
- Tinoco-Ojanguren C, Pearcy RW (1993). Stomatal dynamics and its importance to carbon gain in two rainforest piper species. *Oecologia*, 94, 395-402.
- Wolf A, Anderegg WRL, Pacala SW (2016). Optimal stomatal behavior with competition for water and risk of hydraulic impairment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113, E7222-E7230.
- Wu X, Tang YK, Chen YM, Wen J, Xie YL, Lu SB (2018). Sap flow characteristics and responses to summer rainfall for *Pinus tabulaeformis* and *Hippophae rhamnoides* in the Loess hilly region of China. *Ecology and Evolution*, 8, 617-630.
- Yan CR, Han XG, Chen LZ (2000). The relationship between the ecophysiological feature and leaf characteristics of some woody plants in Beijing mountain zone. *Acta Ecologica Sinica*, 20, 54-61. [严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝 (2000). 北京山区落叶阔叶林优势种叶片特点及其生理生态特性. *生态学报*, 20, 54-61.]
- Zhang T, Hong XL, Sun LW, Liu YJ (2017). Particle-retaining characteristics of six tree species and their relations with

micro-configurations of leaf epidermis. *Journal of Beijing Forestry University*, 39(6), 70-77. [张桐, 洪秀玲, 孙立炜, 刘玉军 (2017). 6种植物叶片的滞尘能力与其叶面结构的关系. 北京林业大学学报, 39(6), 70-77.]

Zhang Y, Oren R, Kang S (2012). Spatiotemporal variation of crown-scale stomatal conductance in an arid *Vitis vinifera* L. cv. Merlot vineyard: direct effects of hydraulic properties and indirect effects of canopy leaf area. *Tree Physiology*, 32, 262-279.

Zhang YJ, Meinzer FC, Qi JH, Goldstein G, Cao KF (2013). Midday stomatal conductance is more related to stem ra-

rather than leaf water status in subtropical deciduous and evergreen broadleaf trees. *Plant, Cell & Environment*, 36, 149-158.

Zhu LW, Zhao P, Wang Q, Ni GY, Niu JF, Zhao XH, Zhang ZZ, Zhao PQ, Gao JG, Huang YQ, Gu DX, Zhang ZF (2015). Stomatal and hydraulic conductance and water use in a eucalypt plantation in Guangxi, Southern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 202, 61-68.

责任编辑: 于飞海 责任编辑: 李 敏