

干热河谷区橙子树蒸腾耗水环境响应与生理调节研究

侯盼盼 朱厚霖 陈滇豫 胡笑涛 张晶莹 孙 骏

(西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室, 陕西杨凌 712100)

摘要: 为探究西南干热河谷地区典型经济林木橙子树的蒸腾耗水机制,利用热扩散式探针 TDP、冠层分析仪、土壤水分传感器 TDR、全自动气象站等设备获取橙子树蒸腾量、叶面积指数、土壤含水率和气象因子(气温、辐射、饱和水汽压差、降雨量等)的长期数据。对橙子树蒸腾规律的环境控制和生理调节特征进行系统研究,结果表明:相比于干季和雨季,干热季橙子树表现出较为保守的水分利用机制,日蒸腾量、冠层导度和退耦系数都显著低于其他两个季节。干季和雨季,橙子树蒸腾活动受太阳辐射和饱和水汽压差的交替控制,而干热季蒸腾活动主要受饱和水汽压差的驱动。冠层导度与气象因子日内动态变化特征之间存在时滞效应,且这种效应在不同天气不同季节具有差异。受叶面积指数影响,饱和水汽压差与冠层导度在整个年份呈负对数相关关系,其他环境因子与冠层导度在叶面积指数小于 $4\text{ m}^2/\text{m}^2$ 时呈负对数相关关系,大于等于 $4\text{ m}^2/\text{m}^2$ 时呈二次函数相关关系。不同环境条件下虽然冠层导度对饱和水汽压差的敏感性不同,但蒸腾耗水在大多数环境条件下基本遵循等水势调节策略,但个别环境条件下存在环境胁迫应对失衡风险。研究结果可为干热河谷区橙子园环境胁迫诊断提供直接依据,有利于灌溉制度的科学优化和节水调控技术体系的高效制定。

关键词: 橙子树; 蒸腾耗水; 冠层导度; 干热河谷

中图分类号: S666.4

文献标识码: A

文章编号: 1000-1298(2024)04-0262-10

OSID:



Environmental Response and Physiological Regulation of Transpiration Water Consumption of Orange Trees in Dry-hot Valley

HOU Panpan ZHU Houlin CHEN Dianyu HU Xiaotao ZHANG Jingying SUN Jun

(Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid and Semiarid Areas, Ministry of Education, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In order to investigate the transpiration and water consumption mechanism of orange trees, a typical economic forest tree in dry-hot valley region of Southwest China was taken as object, and the thermal diffusion probe TDP, soil moisture sensor TDR, automatic weather station and canopy analyzer were used to obtain long-term data on transpiration, soil water content, and temperature, radiation, vapor pressure deficit, precipitation and leaf area index. Through a systematic study on the environmental control and physiological regulation of orange transpiration, the results showed that compared with the dry season and rainy season, the dry-hot season showed a more conservative water utilization mechanism, and the daily transpiration, canopy conductance and decoupling coefficient were significantly lower than those of the other two seasons. In the dry season and rainy season, the transpiration of orange trees was alternately controlled by solar radiation and the vapor pressure deficit, while the transpiration in the dry-hot season was mainly affected by the vapor pressure deficit. There was a time lag effect between the intraday dynamic change characteristics of the canopy conductance and meteorological factors, and this effect varied in different weather and seasons. The vapor pressure deficit was negatively logarithmically correlated with canopy conductance as influenced by the leaf area index, and other environmental factors also were negatively logarithmically correlated with canopy conductance at leaf area indexes less than $4\text{ m}^2/\text{m}^2$ and quadratically correlated at greater than or equal to $4\text{ m}^2/\text{m}^2$. Although the sensitivity of canopy conductance to saturated water vapor pressure difference varied under different environmental

收稿日期: 2023-09-19 修回日期: 2023-11-28

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(51909232)和中国博士后基金面上项目(2019M663588)

作者简介: 侯盼盼(1999—),女,硕士生,主要从事果树蒸腾作用研究, E-mail: houpp@nwfau.edu.cn

通信作者: 陈滇豫(1989—),女,副教授,主要从事农业节水理论研究, E-mail: dianyuchen@nwsuaf.edu.cn

conditions, transpiration basically followed the isohydric regulation strategy under most environmental conditions, but there were individual environmental conditions presenting the risk of environmental stress imbalance. The results can provide a direct basis for the diagnosis of environmental stress in orange orchards in the dry-hot valley area, which was conducive to the scientific optimization of irrigation systems and the efficient formulation of water-saving regulation technology system.

Key words: orange tree; transpiration water consumption; canopy conductance; dry-hot valley

0 引言

随着全球气候变化和干旱化危机的不断加剧,高温和热浪显著增加,农作物如何通过调节自身的水分消耗过程以适应环境胁迫已成为事关粮食安全和水安全的重要问题之一^[1]。农作物应对环境胁迫的需耗水机制反映在气孔控制、水势调节、水力特性、光合生理等方面^[2-3]。其中,气孔调控行为一般通过冠层导度/冠层阻力、气孔导度等指标反映,这些指标在不同环境条件下的变化规律有所差异,也与农作物类型息息相关^[4-5]。关于气孔对蒸腾耗水的调节及环境响应机制,国内外学者做了大量的研究工作^[6-9],结果表明,在干旱、高温等不利环境下,等水势树种会减小气孔开度甚至关闭气孔,保持最低叶水势从而减少水分散失以适应环境胁迫条件,提高树木的抗旱、抗干热性能^[3]。非等水势树种叶片气孔调节作用相对较弱,叶片水势变化范围较大,不利环境条件下叶片水势明显降低,利用增强土壤吸水能力来维持正常生理活动需要,若蒸腾耗水强度继续增加,树木会出现木质部栓塞现象^[7]。蒸腾耗水的环境响应及生理调节研究是准确评价农林作物抗旱抗热能力的基础,能为变化环境下干旱、半干旱区灌溉决策和节水调控技术的实施提供科学依据^[10-12]。

干热河谷属于局部干旱环境,在世界统一划分的三大类干旱地区中,我国干热河谷主要分布于西南横断山脉河流沿岸的河谷地区,受“焚风效应”影响,呈现雨量少而气温高的特点。全年蒸发量为降水量的 3~6 倍,且降水年内分配不均:旱季长达 7 个月,但降水不足年降水量的 20%,为较长时间的连续性季节性干旱。旱季前期(11 月—次年 2 月)雨量虽少但气温不高,称为干季;旱季末期(3—5 月)气温迅速升高,太阳辐射强烈,称为干热季;雨季(6—10 月)降水集中,但连续降水日数较少,会有频繁的短暂间歇性干旱出现。橙子树是干热河谷区的重要经济果品。近年来,该区橙子栽培规模迅速扩大且持续增长。橙子树的优产稳产对光热和水分条件有较高要求^[13],因此,针对该区的季节性干热环境对橙子园进行科学、合理、高效的水分管理显得尤为关键。然而,目前该区橙子园水分管理较为粗

放,灌溉主要依赖经验,远未形成系统的技术体系^[14],难以保障大规模橙子种植园的健康、稳定发展。因此,本研究以元江干热河谷地区橙子园为研究对象,对橙子树的蒸腾动态特征进行系统研究,探明不同阶段橙子树蒸腾耗水主控环境因子,揭示橙子树应对环境胁迫的气孔控制作用和水势调节策略,诊断不同条件下橙子树环境胁迫应对风险,为有限水资源条件下灌溉优先分配时期确定提供支撑,同时为灌溉需水量计算方法的改进和完善提供参考,服务于灌溉制度优化和节水调控技术体系构建。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地点位于云南省玉溪市新平县戛洒镇的元江干热河谷水土保持生态站(24°03'N,101°35'E),海拔 550 m,属于亚热带低纬度高原季风气候区。该区年平均气温为 24.9℃,4—6 月气温最高,最高温可达 42℃,多年平均降雨量为 666 mm,多集中在 6—10 月,日照时数 2 350 h。土壤为典型燥红壤(0~1 m 土壤粒度分布占比:粒径 0.05~2.00 mm 为 35.2%、0.02~0.05 mm 为 30%、0.002~0.02 mm 为 23.32%、0~0.002 mm 为 11.48%),pH 值 6.1,田间持水率为 25.8%,土壤容重为 1.29 g/cm³。元江干热河谷地带典型经果林以橙子、香蕉、芒果为主,典型自然植被为稀树灌木草丛厚皮树(*Lannea coromandelica*)和三叶漆(*Terminthia paniculata*)等,农地主要种植玉米、甘蔗等作物。

1.2 供试材料与相关管理

研究对象为元江干热河谷区大面积种植的典型人工经济林木橙子树,品种为甜橙(*Citrus sinensis* (L.) Osbeck),样地果园为 10 年生,株行距为 2 m × 3 m。橙子树为常绿植物,全年整体来说营养生长旺盛,新稍萌发数次,叶面积指数均较高,但 11 月至次年 1 月间(果实采摘期)枝叶相对稀疏,无新稍萌发,营养生长较为缓慢。为便于管理,采取定期修剪措施以保持树高在 2.5 m 左右,树冠形状为半球形,直径约 2.0 m。干季末期为保证橙子树安全度过环境胁迫阶段会采取灌溉措施(2021 年 1 月 27 日灌水量为 25 mm;2021 年 2 月 11 日灌水量为 25 mm;2021 年 2 月 25 日灌水量为 30 mm)。田间试验从

2020 年 6 月 1 日持续到 2021 年 5 月 31 日,在 2020 年 12 月收获果实,产量为 $4.25 \times 10^4 \text{ kg/hm}^2$ 。

1.3 监测指标与数据采集

1.3.1 冠层蒸腾量

由于果园采用相同的管理条件,树木生长情况较为统一,因此随机选取 7 株橙子树作为重复进行研究期内(2020 年 6 月 1 日—2021 年 5 月 31 日)液流数据监测。采用热扩散式探针 TDP(SF-G, Ecomatik GmbH,德国)实时监测试验橙子树的树干液流。为了减小对树体的伤害,每株树上只安装 1 个传感器,且统一安装于树干正北方位距地面高度 50 cm 处^[15]。采用高反射铝箔将 TDP 包裹以避免外部环境的干扰^[16]。采用 CR1000X 型数据采集器每 15 min 记录 1 次数据。根据 GRANIER^[17]提出的最大温差原理计算橙子树树干液流速率,计算式为

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

式中 J_s ——树干液流速率, $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$
 ΔT ——上下探针之间瞬时温度差, $^{\circ}\text{C}$
 $\Delta T_{\max}$ ——最大温差,表示树干液流速率为 0 时的 $\Delta T, ^{\circ}\text{C}$

将液流速率 J_s 换算为蒸腾量,公式为

$$T = \frac{K J_s A_s}{S} \tag{2}$$

式中 T ——蒸腾量, mm/d
 A_s ——边材面积^[15], cm^2
 K ——单位换算系数, $36 \times 24 / 1\,000 \approx 0.008\,64$
 S ——单株树体平摊到的地面面积,通过种植密度换算,为株距与行距乘积(6 m^2)

1.3.2 叶面积指数

研究期内利用植物冠层分析仪(CI-110 型, CID Bio-Science Inc., 美国)每 15 d 测量 1 次试验样地内林冠叶面积指数(Leaf area index, LAI, m^2/m^2)。测量时随机选择 15 个点位进行测定后求取平均值。运用生长函数对 LAI 时间序列数据进行拟合后获取逐日 LAI。具体拟合方程见文献[19]。

1.3.3 气象要素

研究期内,采用自动气象站(AG1000 型, Campbell Scientific Inc., 美国)实时监测气象数据,测量指标包括降雨量(Precipitation, P , mm)、净辐射(Net radiation, R_n , W/m^2)、太阳总辐射(Total solar radiation, R_s , W/m^2)、气温(Air temperature, T_a , $^{\circ}\text{C}$)以及相对湿度(Relation humidity, R_H , %)。饱和水汽压差(Vapor pressure deficit, VPD, kPa)由空气温度与相对湿度计算获得,计算式为

$$VPD = 0.618 \frac{100 - R_H}{100} \exp \left(\frac{17.27 T_a}{T_a + 237.7} \right) \tag{3}$$

参考作物蒸发蒸腾量(ET_0 , mm/d)采用世界粮农组织推荐的 Penman-Monteith 方法计算,计算式为

$$ET_0 = \frac{0.408 \Delta (R_n - G) + \gamma \frac{900}{T_a + 273} U_2 (e_s - e_a)}{\Delta + \gamma (1 + 0.34 U_2)} \tag{4}$$

式中 G ——土壤热通量, $\text{MJ}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$
 γ ——温湿度计常数, $\text{kPa}/^{\circ}\text{C}$
 U_2 ——地面以上 2 m 高处的风速, m/s
 e_s ——空气饱和水汽压, kPa
 e_a ——空气实际水汽压, kPa
 Δ ——水汽压曲线斜率, $\text{kPa}/^{\circ}\text{C}$

1.3.4 土壤含水量

研究期内在橙子林内随机选取行间和株间各 2 个点位(共 4 个点位)监测 0~1 m 土层土壤含水量(Soil water content, SWC, %)。每个点位埋设 1 组时域反射仪 TDR 土壤水分监测传感器(CS650 型, Campbell Scientific Inc., 美国),步长为 20 cm, 4 个监测剖面共计 20 个传感器。利用 CR1000X 型数据采集器每 15 min 进行 1 次数据采集。

1.3.5 冠层导度

将树干液流换算的蒸腾数据和气象数据代入反演的 Penman-Monteith 方程^[20]来计算冠层导度,计算公式为

$$G_c = \frac{1\,000 \lambda \gamma T G_a}{\Delta (R_n - G) + \sigma \rho C_p VPD G_a - \lambda (\Delta + \gamma) T} \tag{5}$$

其中 $G_a = \frac{k^2 u}{\ln^2 \frac{z-d}{z_0}}$
 $\begin{cases} d = 0.75h \\ z_0 = 0.1h \end{cases} \tag{6}$

式中 G_c ——冠层导度, mm/s
 ρ ——空气密度, kg/m^3
 C_p ——空气比热容,取 $1.013 \text{ MJ}/(\text{kg} \cdot ^{\circ}\text{C})$
 λ ——水汽化潜热, MJ/kg
 σ ——时间转换系数,取 86 400
 G_a ——空气动力学导度
 k ——卡曼系数,取 0.41
 h ——树高, m
 z ——参考高度, m
 u ——参考高度风速, m/s
 d ——零平面位移高度, m
 z_0 ——表面粗糙度, m
退耦系数 Ω 能表征气孔对蒸腾的控制作用,反

映冠层与大气环境的耦合程度。该值较小时,表示饱和和水汽压差对蒸腾起主要控制作用; Ω 较大时,影响蒸腾的主要因子为太阳辐射。根据前人研究,林木冠层可以以 0.4 为界对 Ω 进行划分,辅助蒸腾耗水主控因子的判别,本研究沿用该阈值,并对该阈值的合理性进行了二次验证。 Ω 计算公式^[18]为

$$\Omega = \frac{1 + \frac{\Delta}{\gamma}}{1 + \frac{\Delta}{\gamma} + \frac{G_a}{G_c}} \quad (7)$$

1.3.6 冠层导度对饱和水汽压差的敏感度

本文在评价冠层导度对饱和水汽压差的敏感程度时采用 OREN 等^[22]改进的 Lohammar's 方程,根据相关参数在表达树木气孔对 VPD 敏感度的种间差异的有效性原则来选择模型,计算式为

$$G_c = -m \ln VPD + G_{c_{ref}} \quad (8)$$

其中 $m = dG_c / d \ln VPD \quad (9)$

式中 m ——拟合直线斜率,反映冠层导度对 VPD 的敏感程度

$G_{c_{ref}}$ 为参比冠层导度,mm/s,即 $VPD = 1$ kPa 时对应的冠层导度, $G_{c_{ref}}$ 作为拟合直线在 y 轴上的截距。

本文共探究 11 种环境条件下 G_c 对 VPD 的敏感性,分别按照以下依据进行环境条件划分:①按典型季节划分干季、干热季和雨季 3 种条件。②分别以主要环境因子的中位数为界,取整数为阈值(数据点约 1/2 大于该值,另 1/2 小于该值),区分各因子高和低两种环境条件)。例如根据 $ET_0 \geq 4$ mm/d 和 $ET_0 < 4$ mm/d 划分大气蒸发力较高和较低 2 种条件;同理,SWC、 R_n 和 T_a 分别按照 20%、110 W/m² 和 25℃ 阈值划分土壤含水率较好和较差,辐射较强和较弱,气温较高和较低 6 种环境条件。

1.4 数据处理

蒸腾量、冠层导度和退耦系数 3 个指标在不同典型季节(雨季、干季和干热季)的对比属于配对样本比较,故采用非参数检验方法进行差异显著性检验。统计分析、回归分析等通过 SPSS 实现,并用 Origin 2022 软件绘制图表。

2 结果与分析

2.1 环境因子与生长指标动态变化

由图 1 可知,试验期间整体来说, T_a 和 R_n 在雨季和干热季维持较高水平(29.29、27.94℃;138.2、115.1 W/m²),干季(18.74℃;70.1 W/m²)明显降低(图 1)。最高气温出现在干热季,为 38.0℃;最低气温出现在干季,为 13.0℃。全年 ET_0 变化规律与 T_a 和 R_n 基本同步,由大到小依次为雨季

(4.5 mm/d)、干热季(4.3 mm/d)、干季(2.3 mm/d)。橙子树为不落叶的常绿果树,试验期内 LAI 全年平均值为 4.1 m²/m²,年内波动幅度只在局部时段明显。2021 年 1 月由于果实采摘,LAI 陡然降低。 G_c 在雨季呈现上升趋势,在雨季末期达到峰值,随后在干季及干热季呈现下降趋势,整个试验期内波动较大(1.49 ~ 23.81 mm/s)。

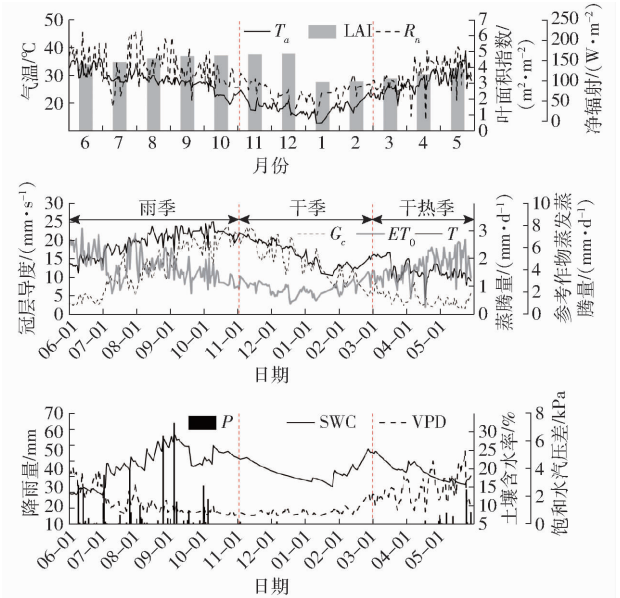


图 1 橙子林叶面积指数、蒸腾量、冠层导度及环境因子随时间动态变化

Fig.1 Dynamics of leaf area index, transpiration, canopy conductivity and environmental factors over time in orange orchards from June 2020 to May 2021

降雨主要集中在雨季(374.5 mm,87.3%),干季和干热季仅有 51.3 mm 和 3.1 mm,除干季灌溉影响外,其余时段 SWC 随降雨量基本同步波动。SWC 在雨季中期(2020 年 9 月)达到最高值,随即呈下降趋势,在干季后期向干热季过渡时由于人为灌溉,呈上升趋势,而后逐渐下降。雨季 SWC 平均值为 20.7%,比干季(19.2%)和干热季(19.1%)高,但整体差异不大,因为雨季在几次降雨间隔时间内也会出现短暂间歇性干旱,SWC 并非持续处于较高水平。

2.1.1 蒸腾量、冠层导度和退耦系数季节动态

T 在全年变化幅度较大(0.57 ~ 3.33 mm/d),雨季、干季和干热季平均值分别为 2.54、2.19、1.59 mm/d。雨季 T 大于 2 mm/d 的时间占 83%,该比值在干季下降到 63%,干热季仅占 19%。 T 在干热季显著低于其他两个季节,对应的 G_c 和 Ω 也呈现同样特征(图 2)。 G_c 超过 10 mm/s 的时间在雨季和干季占比分别为 53% 和 81%,干热季占比为 0。干热季 Ω 同样显著低于雨季和干季, $\Omega \geq 0.4$ 的时间在雨季、干季、干热季占比分别为 60%、54% 和 1%。这些结果说明橙

子树蒸腾活动在雨季和干季具有不同程度的相似性，但干热季表现出截然不同的蒸腾水分消耗特征。

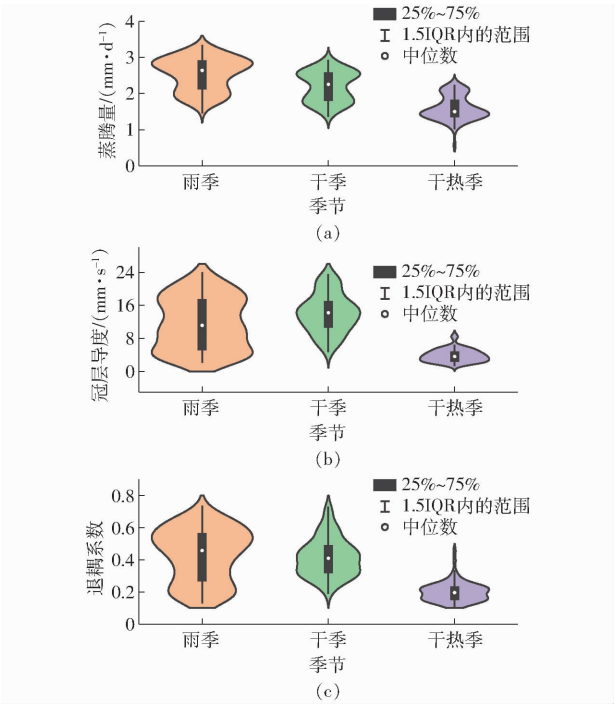


图2 不同季节蒸腾量、冠层导度、退耦系数对比
Fig. 2 Comparison of transpiration, canopy conductance, and decoupling coefficient under different seasons

为进一步探究蒸腾耗水机制的季节性异同,选取3个季节各1个月的典型时段展开日尺度数据对比(图3),雨季、干季的 Ω 在0.4上下都有所分布,说明蒸腾在雨季和干季受太阳辐射和饱和水汽压差交替控制。 $\Omega \geq 0.4$ 的时间占比较高,分别为52%和45%,说明这2个典型季节冠层经常与大气脱耦,蒸腾受太阳辐射主控的情形较为普遍。除个别时间外,干热季 Ω 基本都小于0.4,说明在干热季冠层与大气耦合程度良好,蒸腾耗水量的主控气象因子为VPD。

2.1.2 不同季节橙子林蒸腾耗水的环境主控因子

为进一步揭示不同季节蒸腾受辐射和饱和水汽压差的相对影响程度,验证 Ω 阈值(0.4)选取的合理性,图4对比了不同 Ω 条件下相对蒸腾量(T/ET_0)与饱和水汽压差、净辐射的相关关系。

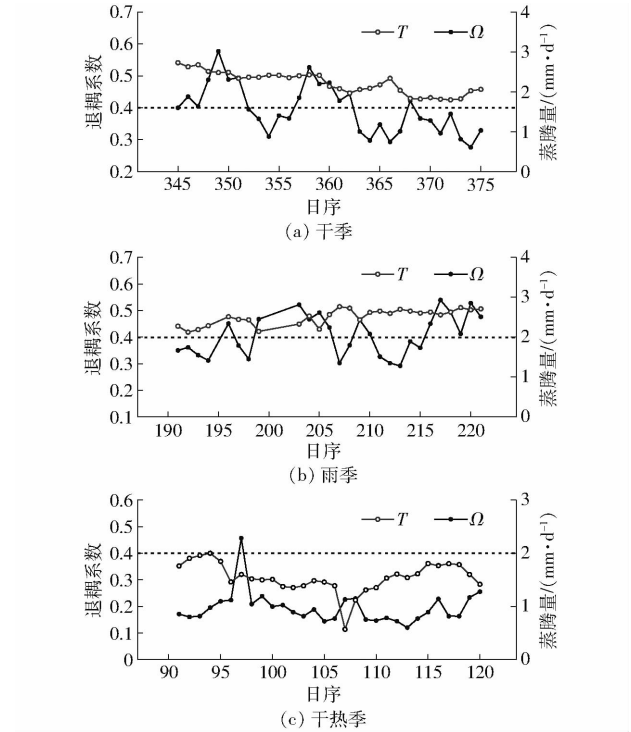
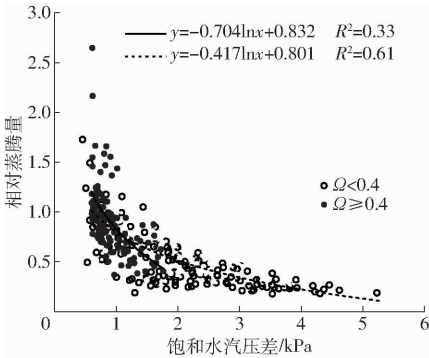


图3 各季节典型时段退耦系数、蒸腾量随时间变化对比
Fig. 3 Variations of decoupling coefficient, transpiration over time for different typical seasons

ET_0)与VPD、 R_n 的相关关系。总体来看, T/ET_0 与VPD、 R_n 之间存在负对数函数关系。 T/ET_0 与VPD的相关性在 $\Omega < 0.4$ 条件下比 $\Omega \geq 0.4$ 条件更强(R^2 分别为0.61和0.33),说明 $\Omega < 0.4$ 时, T 主要受VPD的影响。与此类似, $\Omega \geq 0.4$ 条件下 T/ET_0 与 R_n 的拟合关系 R^2 为0.93,高于 $\Omega < 0.4$ 的条件(0.65),说明 $\Omega \geq 0.4$ 条件下,蒸腾主要受控于辐射。上述结果说明橙子树选用的 Ω 阈值(0.4)判断水分消耗主控因子是合理的。

2.2 冠层导度与叶面积指数及主要环境影响因子的相关关系

为揭示气孔对蒸腾耗水的调节作用受生长指标以及环境因子的驱动规律,图5对比了10日尺度 G_c 与LAI、VPD、 T_a 、SWC、 R_n 、 ET_0 之间的关系。LAI与 G_c 之间符合良好的二次函数关系($R^2 = 0.88$),

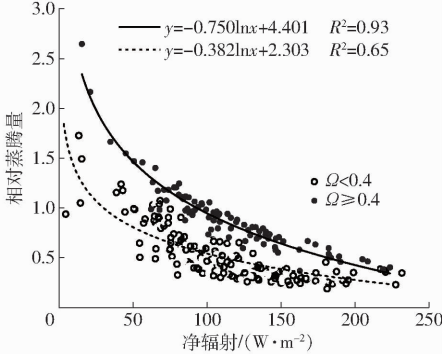


图4 相对蒸腾量与饱和水汽压差、净辐射的相关关系
Fig. 4 Relationship of relative transpiration with vapor pressure deficit and net radiation

LAI 较低阶段 ($<4\text{ m}^2/\text{m}^2$), G_c 随 LAI 的增长变化不明显, 而 LAI 超过 $4\text{ m}^2/\text{m}^2$ 之后, G_c 随 LAI 的增加而增加。此外, LAI 小于 $4\text{ m}^2/\text{m}^2$ 阶段, G_c 与主要气象因子呈现明显的负对数关系, 但与 SWC 相关性较差, 说明该阶段 G_c 主要受控于大气蒸发力, 在天气干热程度上升情况下, 即使有土壤水分补充缓解土壤干旱, 橙子树依然启用较强的气孔控制作用抑制过量的水分消耗, 抵御强烈的大气干热胁迫。LAI 大于等于 $4\text{ m}^2/\text{m}^2$ 阶段, G_c 随 VPD 的增加而减小, 且当 VPD 在

0 ~ 2 kPa 范围内增加时 G_c 的降低幅度很大并且较为迅速, VPD 在大于等于 2 kPa 范围内增加时 G_c 降低幅度逐渐减小, 说明 G_c 在 VPD 为 0 ~ 2 kPa 范围内对 VPD 的变化更敏感。该阶段 G_c 与其他气象因子呈现二次函数关系, 表现为随气象因子增加 G_c 先增加后减小, 这说明气象因子强度超过一定阈值之后才会引发气孔对蒸腾的调控作用。另外, 该阶段 SWC 与 G_c 之间呈现良好的正相关关系, 说明该阶段土壤干旱的缓解有利于缓解气孔对蒸腾的调节程度。

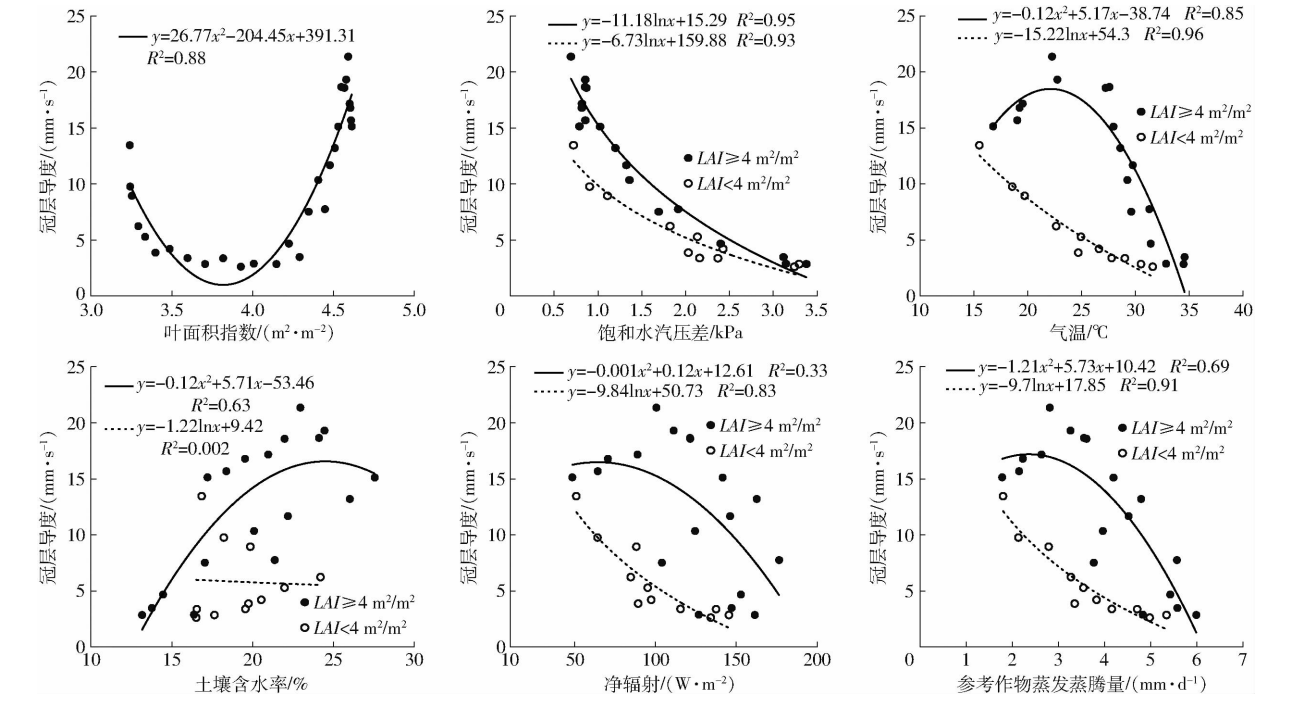


图 5 不同叶面积条件下冠层导度与环境因子的相关关系

Fig. 5 Relationships between canopy conductance and environmental variables under different leaf area conditions

2.3 不同环境条件下橙子林蒸腾耗水的水势调节策略

根据前人研究, G_c 对 VPD 的响应机制能够揭示植物应对环境胁迫的水势调节策略。因此, 图 6 对比了不同环境条件下 G_c 对 VPD 的敏感性。分析得到 G_c 在不同环境条件下与 VPD 都呈现明显的对数函数关系, 但函数表达式有所不同, 说明不同环境条件下 VPD 对 G_c 的控制作用有所差异。为了量化表征 G_c 对 VPD 的敏感性随环境变化的规律, 本文将图 6a ~ 6e 中反映的 11 种环境条件得出的拟合结果对应到 Lohammar's 方程, 提取出 G_c 对 VPD 的敏感度和 G_{cref} 两个关键参数, 并探究二者之间的相关关系。发现对于所考虑的绝大多数环境条件, 二者符合较好的线性关系, 且线性斜率与 0.6 较为接近, 表明橙子树在干热河谷区不同环境条件下采取了等水势调节的水分利用方式。但也存在个别环境条件下 (高温天气) Lohammar's 方程两个关键参数之间的关系与斜率 0.6 有所偏离的情况, 表明目前栽培管

理方式下个别环境条件呈现出环境胁迫应对失衡风险。

2.4 冠层导度与环境因子日内动态特征及时滞效应

G_c 日变化在不同季节的晴天、雨天、阴天均为单峰变化趋势, 各季节典型天气条件下 G_c 与 VPD、 T_a 、 R_s 启动时间和到达峰值的时间存在差异 (图 7)。同样的天气条件下, G_c 峰值由大到小依次为雨季、干季、干热季。总体来看, G_c 启动和到达峰值时间在干热季最早, 干季次之, 雨季最后。晴天时 3 个典型季节条件下 G_c 启动时间在 03:00 左右, 在 10:00 之前达到峰值, 之后随着气孔关闭而迅速降低, 尤其是在正午时降低效果最为明显, 12:00 后逐渐趋于平缓。雨天和阴天条件下 G_c 启动时间和到达峰值时间分别为 04:00—06:00 和 13:00—15:00。VPD、 T_a 、 R_s 在晴天时启动和到达峰值时间分别为 08:00 和 16:00 左右, G_c 启动和到达峰值时间提前于 VPD、 T_a 、 R_s 大约 5 h。而雨天和阴天 G_c 与 VPD、 T_a 、 R_s 之间

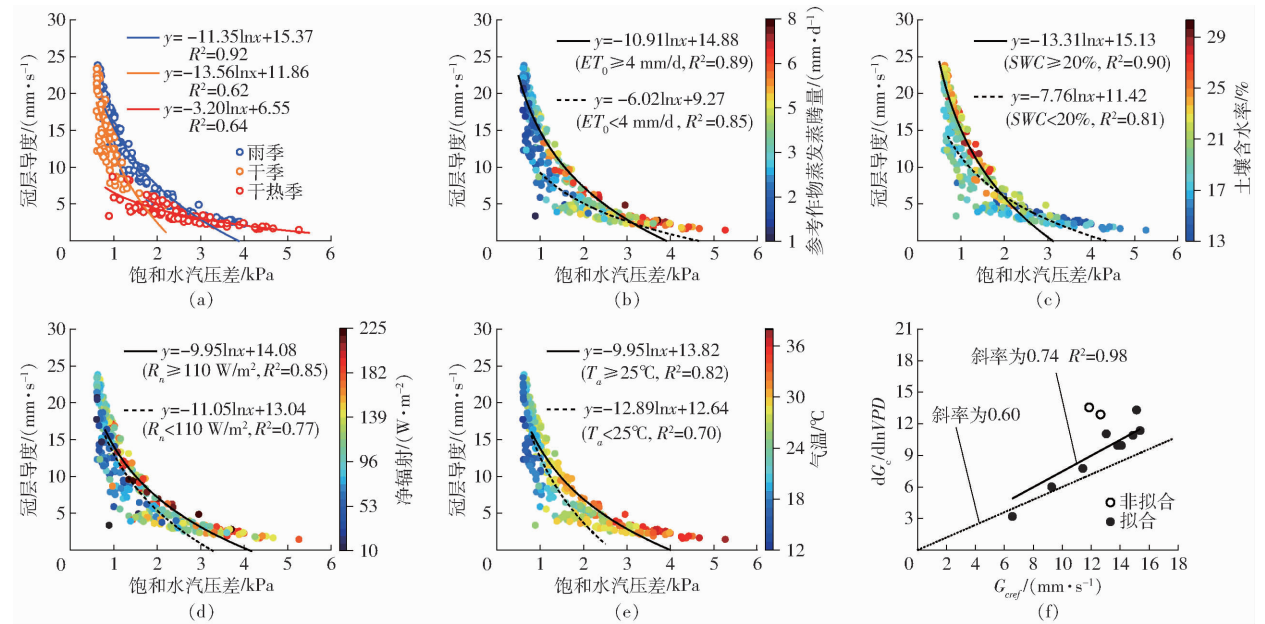


图 6 不同环境条件下冠层导度与饱和水汽压差关系

Fig. 6 Correlation between canopy conductance and vapor pressure deficit under different environmental conditions

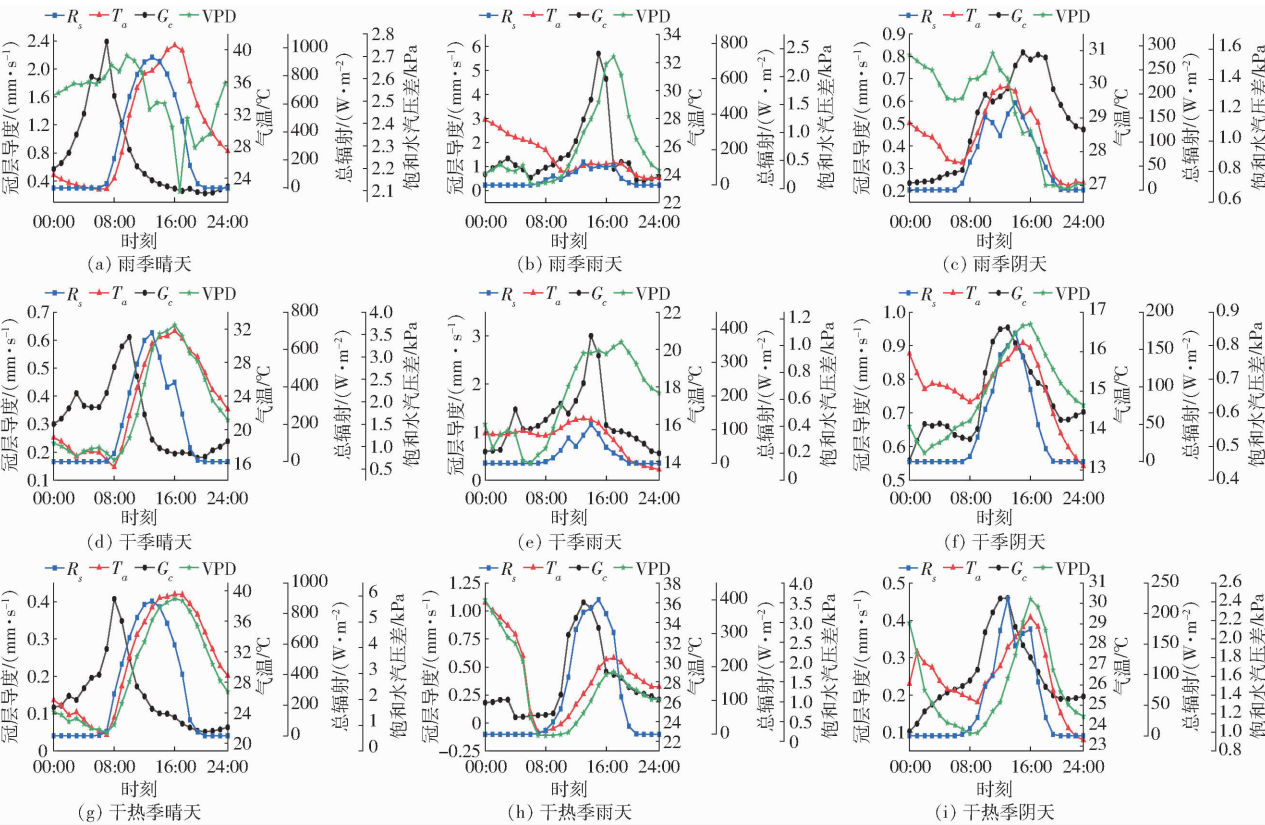


图 7 不同季节不同典型天气情况冠层导度与环境因子日内变化曲线

Fig. 7 Daily dynamics of canopy conductance and environmental factors for different typical weather conditions in different seasons

的时滞有所减小(2 h), G_c 与环境因子日内变化同步性和吻合度更高。说明无论哪个典型季节,晴天橙子树气孔开度在清晨最大,气象因子变化明显滞后于气孔调节速度,水分消耗较慢。而阴天和雨天 G_c 最大值延迟出现,与气象因子变化同步性提高,原因是雨天和阴天时辐射气温等较低, G_c 随着环境因子的变化而变化,不需要过早启动气孔调节方式来抑

制水分消耗。

3 讨论

前人研究指出,植物水分利用会呈现季节性变化规律,王子钰等^[23]根据北京山区气候条件将季节分为春季(3—5月)、夏季(6—8月)、秋季(9—11月)、冬季(12月—次年2月),由于不同季节各环境

因子的影响,当地侧柏 G_c 的变化由大到小依次为夏季、秋季、冬季、春季;IGARASHI 等^[24]研究表明,热带地区柚木在新叶期(5—7月)和生长中期(8—10月)的冠层气孔导度较高,气体交换能力较强,随后由于 LAI 开始下降,冠层气孔导度在叶片衰老季节(11月—次年1月)也开始降低,此阶段柚木显示出敏感的气孔调节能力。本研究同样发现,橙子树蒸腾量呈现典型的季节差异(图2a),雨季和干季显著高于干热季,对应的 G_c 和 Ω 也显示同样特征(图2b、2c)。 G_c 越低在很大程度上指示较小的气孔开度,而 Ω 越小表征冠层与大气耦合程度良好,这种情况下气孔调节作用增强。干热季显著不同的指标特征可能原因是干热季存在高温、强辐射和水分多重环境胁迫共存条件,橙子树为抵御恶劣环境采取较为保守的水分利用策略,气孔调节作用有效性增强,冠层阻力显著增大,对蒸腾耗水强度有抑制作用。

另一方面,本研究中日内动态变化分析结果表明,无论哪个季节, G_c 在晴天条件下 10:00 之前基本已经到达峰值,并且与环境因子的时滞较长,然而 G_c 在雨天和阴天与环境因子之间的时滞较晴天有所缩短,这与 OGUNTUNDE 等^[25]、VILLALOBOS 等^[26] 对橙子树的研究结果一致。原因可能是晴天气温和太阳辐射水平较阴天和雨天高,容易出现水分消耗过快导致植株萎焉的情况,植物叶片气孔在清晨太阳辐射不太高的条件下开启到最大,随着辐射强度增加气孔开度逐渐减小,以避免高辐射和高温时段过度的蒸腾水分散失^[27]。以上两方面都说明,在干热河谷地区,橙子树只有在干热季复合胁迫阶段才会启用稳定的气孔调节机制抵抗过度的水分消耗,干季单一干旱胁迫和雨季单一高温胁迫环境则并未触发长期的稳定气孔调节作用。在植被环境胁迫适应机制方面,虽然气孔控制已有不少研究,但前人研究主要集中于单一环境胁迫情况,如水分胁迫^[28]、盐分胁迫^[29]等,对多重环境胁迫共存时树木蒸腾耗水机理仍缺乏深入认识。本研究中干热河谷地区干旱、高温和强光共同作用,伴随复杂的交互效应,属于典型的多重环境胁迫复合条件,同类型研究区的相关结论尚未见报道,因此,本研究的结果对已有理论提供了重要补充。

此外,前人研究指出,水势调节作用也能反映植物的环境适应能力。其中,等水势的水分调节策略下植物抗逆性较好。LUO 等^[30]研究发现,中国东北地区落叶松通过气孔迅速关闭且叶片水力功能在一定程度上得到维持来应对干旱胁迫,体现出较强的等水势调节能力。CHEN 等^[31]指出半干旱城市环境

中油松在不同土壤水分有效性下具有较强的叶片气孔调控和相对恒定的叶片水势,被归类为具有等水策略。然而,WEITHMANN 等^[32]的研究表明,欧洲山毛榉属于非等水势树种,应对干旱响应时采用渗透调节的策略。本研究中 11 种不同环境条件下, G_c 与 VPD 均呈负对数相关关系,随 VPD 的增加而减小(图6),但 G_c 对 VPD 的敏感性在不同环境条件下表现出明显差异。然而,对于绝大多数环境条件 G_c 对 VPD 的敏感度和参比冠层导度之间符合线性回归关系且斜率与 0.6 较为接近,说明橙子树在应对不同环境条件时虽然采用不同的气孔调节方式,但基本保持等水势的水分利用策略^[7]。少数情况出现水势调节能力不足的情况(图6f 空心白点),其对应日平均气温高于 25℃ 的高温天气,集中发生在 6—9 月(图1),说明这种环境条件下如果水分供应不足可能会出现环境适应不良引发生长受损,具有潜在的水力调节失败风险,因此该条件下需要重点关注灌溉补充,否则容易诱发高温胁迫。

由于干热河谷地区灌溉基础设施薄弱,高坡取水灌溉较为困难,本研究采取当地普遍采用的灌溉管理方式,即只在干季末期 1 月和 2 月采取灌溉措施,其他 10 个月均为雨养。本研究结果说明,采用当地普遍推行的灌溉方法下橙子树通过启用有效的气孔控制作用和水势调节功能基本能够抵抗干季和干热季里的环境胁迫。但长达 10 个月的雨养时期里,由于没有灌溉补充,几次降雨间隔期内会发生短暂的间歇性干旱,期间 6—9 月普遍的高温影响,给橙子树环境胁迫的安全应对造成了很大的潜在风险。因此,今后当地灌溉制度优化应重点关注雨季 6—9 月的高温天气。

4 结论

(1) 橙子树蒸腾耗水在雨季和干季具有不同程度的相似性, T 、 G_c 和 Ω 都不存在显著差异,但干热季表现出截然不同的蒸腾水分消耗特征, T 、 G_c 和 Ω 都显著低于另外两个季节。说明干热季气孔调节作用增强,冠层阻力增大,耗水强度变低。

(2) 雨季和干季 Ω 有时大于 0.4 有时小于 0.4,而干热季 Ω 几乎都小于 0.4。此外,相比于 $\Omega < 0.4$ 情况,在 $\Omega \geq 0.4$ 情况下, T/ET_0 与 R_n 相关性更高,但与 VPD 相关性更低。说明干季和雨季,橙子树蒸腾活动同时受太阳辐射和饱和水汽压差的控制,而干热季蒸腾活动受 G_c 的影响更大。

(3) 晴天清晨气孔调节作用最强, G_c 峰值提前于气象因子峰值。雨天和阴天气孔调节作用最强的时刻后延,气象因子峰值与 G_c 峰值滞后时间变短,

同步性更高。

(4)气孔调节的环境驱动机制为:生长前期 G_c 随 LAI 的增加变化较小,后期随 LAI 的增大而增大,呈显著的二次函数关系,不同叶面积水平下环境因子对 G_c 的驱动机制存在差异。环境因子中 VPD 与 G_c 相关性最高,且不同 LAI 水平下均与 G_c 呈良好的对数函数关系。其余环境因子在 LAI 小于 $4\text{ m}^2/\text{m}^2$ 时与 G_c 呈对数关系,然而在 LAI 大于等于 $4\text{ m}^2/\text{m}^2$

时与 G_c 呈二次函数关系。

(5)不同环境条件下,橙子树 G_c 对饱和水汽压差的敏感性不同,但大多数环境条件下敏感度与参比冠层导度之间基本符合斜率为 0.6 的线性关系,但雨季高温环境条件不符合该规律,说明干热河谷区橙子树在大多数环境条件下采取等水势的蒸腾调节策略,但在雨季高温天气条件下呈现水势调节能力不足的特征。

参 考 文 献

[1] WANG Longhao,ZHANG Yongqiang,MA Ning, et al. Diverse responses of canopy conductance to heatwaves[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2023, 335:109453.

[2] 李晓靖,崔海军. 植物对环境胁迫的生理响应研究进展[J]. 安徽农学通报, 2018, 24(14):17-18,109.
LI Xiaojing, CUI Haijun. Research progress on the physiological response of plants to environmental stress[J]. Anhui Agri. Sci. Bull., 2018, 24(14):17-18,109. (in Chinese)

[3] 金思雨,彭祚登. 刺槐和油松干旱胁迫响应研究进展[J]. 西北林学院学报, 2022, 37(4):79-91.
JING Siyu, PENG Zuodeng. Research poggess on drought stress on *Robinia pseudoacaia* and *Pinus tabuliformis*[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2022, 37(4):79-91. (in Chinese)

[4] DANG Hongzhong, LU Ping, YANG Wenbin, et al. Drought-induced reductions and limited recovery in the radial growth, transpiration, and canopy stomatal conductance of Mongolian Scots pine (*Pins sylvestris* var. *mongolica* Litv): a five-year observation[J]. Forests, 2019, 10(12):1143.

[5] 范嘉智,王丹,胡亚林,等. 最优气孔行为理论和气孔导度模拟[J]. 植物生态学报,2016,40(6):631-642.
FAN Jiazhi, WANG Dan, HU Yalin, et al. Optimal stomatal behavior theory for simulating stomatal conductance[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(6):631-642. (in Chinese)

[6] 罗丹丹,王传宽,金鹰,等. 植物应对干旱胁迫的气孔调节[J]. 应用生态学报, 2019, 30(12):4333-4343.
LUO Dandan, WANG Chuankuan, JIN Ying, et al. Stomatal regulation of plants in response to drought stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2019, 30(12):4333-4343. (in Chinese)

[7] 陈胜楠,陈左司南,张志强. 北京山区油松和元宝槭冠层气孔导度特征及其环境响应[J]. 植物生态学报,2021, 45(12):1329-1340.
CHEN Shengnan, CHEN Zuosinan, ZHANG Zhiqiang. Canopy stomatal conductance characteristics of *Pinus tabulaeformis* and *Acer truncatum* and their responses to environmental factors in the mountain area of Beijing[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(12):1329-1340. (in Chinese)

[8] BALLINAS M, BARRADAS V L. Transpiration and stomatal conductance as potential mechanisms to mitigate the heat load in Mexico City[J]. Urban Forestry & Urban Greening, 2016, 20:152-159.

[9] 马黎华,胡笑涛,蒋先军,等. 基于 HYDRUS 对稻田不同阶段土壤水分的模拟与分析[J]. 排灌机械工程学报, 2022, 40(7):729-736.
MA Lihua,HU Xiaotao,JIANG Xianjun,et al. Simulation and analysis of soil water in different stages paddy field based on HYDRUS[J]. Journal of Drainage and Irrigation Machinery Engineering, 2022, 40(7):729-736. (in Chinese)

[10] 龚道枝. 苹果园土壤-植物-大气系统水分传输动力学机制与模拟[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2005.
GONG Daozhi. Dynamic mechanism of water transport in soil-plant-atmosphere continuum(SPAC) of apple orchard and its simulation[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2005. (in Chinese)

[11] 王婷,刘春伟,张佩,等. 江苏地区不同参考作物蒸发蒸腾量估算模型[J]. 排灌机械工程学报, 2023, 41(1):70-79.
WANG Ting,LIU Chunwei,ZHANG Pei,et al. Estimation model of evapotranspiration(ET0) of different reference crops in Jiangsu area[J]. Journal of Drainage and Irrigation Machinery Engineering, 2023, 41(1):70-79. (in Chinese)

[12] 原桂霞,张涛,温江丽. 不同时间尺度下温室西瓜蒸腾与环境因子关系[J]. 排灌机械工程学报, 2023, 41(10):1051-1057.
YUAN Guixia,ZHANG Tao,WEN Jiangli. Relationship between transpiration of greenhouse watermelon and environmental factors at different time scales[J]. Journal of Drainage and Irrigation Machinery Engineering, 2023, 41(10):1051-1057. (in Chinese)

[13] 李振轮,谢德体. 柑橘生长与生态因子的关系研究进展[J]. 中国农学通报, 2003, 19(6):181-189.
LI Zhenlun, XIE Deti. A review of relationship between citrus growth and environment[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2003, 19(6):181-189. (in Chinese)

[14] 王升,容莹,闫妍,等. 干热河谷地区芒果树干液流特征及其对环境因子的响应[J]. 西南农业学报, 2021, 34(6):1286-1295.
WANG Sheng,RONG Ying,YAN Yan, et al. Characteristics of sap flow of mango trees and its response to environmental

factors in the dry-hot river valley region[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2021, 34(6):1286 – 1295. (in Chinese)

[15] GAO Zhiyong, SHI Wenjuan, WANG Xing, et al. Non-rainfall water contributions to dryland jujube plantation evapotranspiration in the Hilly Loess Region of China[J]. Journal of Hydrology, 2020, 583: 124604.

[16] CHEN Dianyu, WANG Youke, WANG Xing, et al. Effects of branch removal on water use of rain-fed jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) plantations in Chinese semiarid Loess Plateau region[J]. Agricultural Water Management, 2016, 178:258 – 270.

[17] GRANIER A. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements[J]. Tree Physiology, 1987, 3:309 – 319.

[18] HOU Panpan, CHEN Dianyu, WEI Xuehui, et al. Transpiration characteristics and environmental controls of orange orchards in the dry-hot valley region of southwest China[J]. Agricultural Water Management, 2023, 288: 108467.

[19] 张晶莹,陈滇豫,马永胜,等. 基于贝叶斯分析的干热河谷区橙子林冠层蒸腾耗水模拟[J]. 农业机械学报, 2024, 55(1):305 – 315.

ZHANG Jingying, CHEN Dianyu, MA Yongsheng, et al. Canopy transpiration water consumption simulation of orange forest in dry and hot area based on Bayesian analysis[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2024,55(1): 305 – 315. (in Chinese)

[20] GRANIER A, BIRON P, LEMOINE D. Water balance, transpiration and canopy conductance in two beech stands[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2000, 100:291 – 308.

[21] KUMAGAI T, SAITOH T M, SATO Y, et al. Transpiration, canopy conductance and the decoupling coefficient of a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak, Borneo; dry spell effects[J]. Journal of Hydrology, 2004, 287:237 – 251.

[22] OREN R, SPERRY J S, KATUL G G, et al. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit[J]. Plant, Cell & Environment, 1999, 22:1515 – 1526.

[23] 王子钰,闫文德,颜成正,等. 北京山区侧柏林冠层-大气蒸腾导度模拟及环境因子响应[J]. 生态学报, 2021, 41(6): 2471 – 2481.

WANG Ziyu, YAN Wende, YAN Chengzheng, et al. Simulation and environmental response of canopy – atmospheric transpiration conductance of *Platycladus orientalis* forests in the Beijing mountain area[J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(6):2471 – 2481. (in Chinese)

[24] IGARASHI Y, KUMAGAI T, YOSHIFUJI N, et al. Environmental control of canopy stomatal conductance in a tropical deciduous forest in northern Thailand[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, 202:1 – 10.

[25] OGUNTUNDE P G, VAN DE GIESEN N, SAVENIJE H H G. Measurement and modelling of transpiration of a rain-fed citrus orchard under subhumid tropical conditions[J]. Agricultural Water Management, 2007, 187(2):200 – 208.

[26] VILLALOBOS F J, TESTI L, MORENO-PEREZ M F. Evaporation and canopy conductance of citrus orchards[J]. Agricultural Water Management, 2009, 96(4):565 – 573.

[27] CHEN Dianyu, WANG Youke, LIU Shouyang, et al. Response of relative sap flow to meteorological factors under different soil moisture conditions in rainfed jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) plantations in semiarid Northwest China[J]. Agricultural Water Management, 2014, 136:23 – 33.

[28] GU Daxing, WANG Quan, OTIENO D. Canopy transpiration and stomatal responses to prolonged drought by a dominant desert species in Central Asia[J]. Water, 2017, 9(6):404.

[29] 李炜,司建华,冯起,等. 胡杨(*Populus euphratica*)蒸腾耗水对水汽压差的响应[J]. 中国沙漠, 2013, 33(5):1377 – 1384.

LI Wei, SI Jianhua, FENG Qi, et al. Response of transpiration to water vapour pressure differential of *Populus euphratica*[J]. Journal of Desert Research, 2013, 33(5):1377 – 1384. (in Chinese)

[30] LUO Dandan, WANG Chuankuan, JIN Ying, et al. Different hydraulic strategies under drought stress between *Fraxinus mandshurica* and *Larix gmelinii* seedlings[J]. Journal of Forestry Research, 2023, 34:99 – 111.

[31] CHEN Shengnan, CHEN Zuosinan, XU Hang, et al. Biophysical regulations of transpiration and water use strategy in a mature Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*) forest in a semiarid urban environment[J]. Hydrology Process, 2022, 36(2):e14485.

[32] WEITHMANN G, SCHULDT B, LINK R M, et al. Leaf trait modification in European beech trees in response to climatic and edaphic drought[J]. Plant Biology, 2022, 24(7):1272 – 1286.