

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2026.01.031 CSTR:32310.14.stbxb.2026.01.031

乔成龙, 杜灵通, 王玉霞, 等. 人工灌丛生态系统冠层导度多时间尺度变化特征及其生物物理驱动机制[J]. 水土保持学报, 2026, 40(1): 310-319.

QIAO Chenglong, DU Lingtong, WANG Yuxia, et al. Multi-temporal-scale variation characteristics of canopy conductance in artificial shrubland ecosystems and its biophysical driving mechanisms[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2026, 40(1): 310-319.

人工灌丛生态系统冠层导度多时间尺度 变化特征及其生物物理驱动机制

乔成龙^{1,2}, 杜灵通^{2,3}, 王玉霞^{1,2}, 蔡露露^{1,2}, 付少民^{2,3}, 施光耀^{2,3}, 杨枫林³

(1. 宁夏大学林业与草业学院, 银川 750021; 2. 宁夏大学西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 银川 750021; 3. 宁夏大学生态环境学院, 银川 750021)

摘要: [目的] 为探究半干旱地区人工灌丛生态系统冠层导度(g_c)多尺度变化特征及其调控机制。[方法] 以宁夏盐池县人工灌丛生态系统为例, 基于2019—2021年通量观测数据, 采用Penman-Monteith方程反演冠层导度, 分析其不同时间尺度上的变化特征。[结果] 1) 日尺度上, 人工灌丛生态系统的冠层导度在生长季呈单峰型变化特征; 季节尺度上, 冠层导度呈先升后降的变化特征, 从生长季初期逐渐上升, 至中后期达到峰值后回落; 年际尺度上, 冠层导度变化与标准化降水蒸散指数高度同步, 无旱与干旱条件下冠层导度平均值分别为 (2.79 ± 1.08) 、 (1.71 ± 0.89) mm/s, 存在显著差异。2) 叶面积指数、饱和水汽压差和土壤水分是限制冠层导度的主要因子。冠层导度对各生物物理因子存在不同程度和方向的非线性响应关系。3) 水分供应条件对冠层导度起到显著的直接调控作用, 而植被结构对冠层导度的间接调控作用相对较弱, 但饱和水汽压差和土壤水分的非线性与交互作用共同影响冠层导度。[结论] 水分供需关系协同调控人工灌丛生态系统冠层导度, 可为干旱半干旱区生态修复和碳水管理提供理论支持。

关键词: 冠层导度; 生物物理机制; 人工灌丛; 随机森林模型; 涡度相关

中图分类号: S718.5 文献标识码: A 文章编号: 1009-2242(2026)01-0310-10

Multi-Temporal-Scale Variation Characteristics of Canopy Conductance in Artificial Shrubland Ecosystems and Its Biophysical Driving Mechanisms

QIAO Chenglong^{1,2}, DU Lingtong^{2,3}, WANG Yuxia^{1,2}, CAI Lulu^{1,2},
FU Shaomin^{2,3}, SHI Guangyao^{2,3}, YANG Fenglin³

(1. School of Forestry and Grassland Science, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2. Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China of Ministry of Education, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 3. School of Ecology and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: [Objective] To explore the multi-scale variation characteristics of canopy conductance (g_c) and its regulatory mechanisms in artificial shrubland ecosystems of semi-arid regions. [Methods] Taking the artificial shrubland ecosystem in Yanchi County, Ningxia, as a case study, g_c was derived using the Penman-Monteith equation based on flux observation data from 2019 to 2021. The variation characteristics across different time scales were analyzed. [Results] 1) At the daily scale, g_c exhibited a unimodal variation pattern during the growing season. At the seasonal scale, g_c showed a variation pattern of first increasing and then decreasing. It increased from the early growing season, peaked in the middle to late period, and then declined. At the interannual scale, variations in g_c were highly synchronized with the standardized precipitation evapotranspiration index (SPEI). The mean g_c values were (2.79 ± 1.08) mm/s under non-drought conditions and (1.71 ± 0.89) mm/s under drought,

收稿日期: 2025-07-29 修回日期: 2025-09-30 录用日期: 2025-10-14 网络首发日期(www.cnki.net): 2025-10-31

资助项目: 国家自然科学基金项目(42467016); 宁夏重点研发计划项目(2024BEG02009); 宁夏大学大学生创业训练计划国家级项目(G202510749033)

第一作者: 乔成龙(1993—), 男, 博士研究生, 主要从事生态水文研究。E-mail: qiaoc193@163.com

通信作者: 杜灵通(1980—), 男, 博士, 研究员, 主要从事资源环境遥感研究。E-mail: dult80@qq.com

http://stbxb.alljournal.com.cn

showing significant differences. 2) Leaf area index (LAI), vapor pressure deficit (VPD), and soil moisture emerged as the primary limiting factors of g_c . Nonlinear responses of g_c to these factors exhibited different degrees and directions. 3) Water supply conditions exerted a significant direct regulatory effect on g_c , while the indirect effect of vegetation structure was relatively weak. The nonlinear and interactive effects between VPD and soil moisture jointly influenced g_c . [Conclusion] The coordinated regulation of canopy conductance in artificial shrubland ecosystems by water supply and demand relationship provides theoretical support for ecological restoration and carbon-water management in arid and semi-arid regions.

Keywords: canopy conductance; biophysical mechanisms; artificial shrubland; random forest model; eddy covariance

Received: 2025-07-29

Revised: 2025-09-30

Accepted: 2025-10-14

Online(www.cnki.net): 2025-10-31

植物通过叶片气孔的开合进行调节光合速率和蒸腾速率^[1]。气孔导度作为衡量植物个体气孔开放程度的重要参数,反映植物碳吸收与水分消耗的调控能力^[2]。冠层导度是气孔导度在生态系统尺度上的延伸,既是衡量生态系统与大气间碳-水交换的重要综合指标,也是模拟地气间物质和能量交换时的重要参数。冠层导度受到植被类型、大气 CO₂ 浓度^[3]及土壤水分、空气湿度和光照强度等环境条件^[4-5]影响,其动态变化关系到生态系统水分利用效率^[6]和能量收支等^[7]关键生态系统过程。因此,冠层导度的深入研究不仅有助于揭示生态系统碳-水循环的关键过程,还能加深对植被与大气相互作用机制的理解。

目前,不同生态系统冠层导度变化特征已得到广泛研究,如农田^[8]、森林^[9]和灌木等^[10],多聚焦于冠层导度对生物物理因子的响应。不同生态系统冠层导度的主要驱动因素存在显著差异。中温带半干旱区油蒿灌丛中,土壤水分超过 0.16 m³/m³可降低冠层导度对光合有效辐射和饱和水汽压差的敏感性^[10]。在暖温带天然栎林中,土壤相对有效水分超过 0.4 时,高饱和水汽压差对冠层导度的抑制作用消失;当土壤相对有效水分低于 0.1 时,温度对冠层导度的促进作用转变为抑制作用^[11]。半干旱大陆性季风气候区,光合有效辐射是实现夏玉米叶片气孔导度向冠层导度尺度转换提升的关键因子^[12],不同气候区的森林生态系统冠层导度对环境响应模式有所不同,亚热带季风区土壤水分与温度的协同作用主导,中亚热带季风区主要受饱和水汽压差与温度共同调控,而温带季风区则以净辐射与温度交互作用更为显著^[13]。即使相同气候条件下,不同植物类型或同一植被不同退化阶段,其冠层导度对环境因子的响应也表现出差异^[14-15]。当前相关研究多集中于探究单一或多个环境因子协同对冠层导度的影响,较少

关注叶面积指数和冠层分层等植被结构特征与环境因子的综合作用机制。生态修复工程的开展不仅改变群落组成和冠层结构,使叶面积指数和植被覆盖度有所增加,还通过影响气孔调节机制,进而改变生态系统物质和能量循环。因此,综合分析植被结构和环境因子对冠层导度的协同影响,全面揭示其在生态系统物质和能量循环中的关键作用,能为深入理解生态系统对气候变化的响应机制提供科学支撑。

在中国西北干旱半干旱区,大规模生态修复工程的实施可改变区域生态系统结构,形成特有的人工植被格局。20 世纪中期,过度放牧导致盐池县荒漠草原生态系统发生严重退化。为防风固沙并改善区域生态环境,在原本的退化荒漠草原上开展围栏封育、植树造林等一系列生态恢复措施,特别是以灌木种植为主的生态修复手段。通过遥感解译发现,现有灌丛种植面积约占县域总面积的 13.18%,达到 892 km²^[16]。灌木种植带来区域植被变绿^[17]、碳汇能力增强等^[18]生态效益,但同时也导致区域生态需水量增加^[19]和土壤干层加深等^[20-21]潜在生态风险。为此,前人使用涡度相关法分析人工灌丛生态系统水分利用效率及其对干旱的响应^[22-23]。冠层导度是理解植被调控环境和生态系统碳水循环过程的关键指标,但生物因子与非生物因子协同影响冠层导度的作用路径和调控机制仍缺乏深入的定量分析。因此,本研究量化分析人工灌丛生态系统冠层导度在日内和年际尺度上的变化特征;利用随机森林模型甄别影响冠层导度的重要生物物理因子,并解析冠层导度对生物物理因子的非线性响应特征;使用结构方程模型探究生物物理因子影响冠层导度的因果路径与驱动机制。本研究的创新在于量化生物物理因子对冠层导度的作用路径,揭示生物物理因子对冠层导度的调控机制,为生态系统管理和生态修复效应评估提供理论支持。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

盐池县(37°04'~38°10'N, 106°30'~107°47'E)位于宁夏回族自治区吴忠市,东连陕西省定边县,南接甘肃省环县,西部和北部与内蒙古鄂托克前旗接壤,全县总面积为6 769 km²(图1)。地形总体呈南高北低,从南部黄土丘陵区向北部鄂尔多斯台地过渡,平均海拔1 623 m。该地区属中温带大陆性季风气候。1960—2020年,年平均气温为8.4℃,年平均降水量为288 mm,气候特征表现出明显的南北梯度,由南部半干旱区向北部干旱区逐渐过渡。受气候和地形共同影响,区域植被与土壤呈现出地带性分布,南部为干草原、土壤主要为黄绵土;中北部为荒漠草原,主要土壤类型为风沙土和灰钙土^[24]。为防沙治沙、改善区域生态环境,盐池县在退化严重的草原大面积种植灌木,形成典型的人工灌丛生态系统。

宁夏大学荒漠草原生态系统定位观测研究站(107°19'48"E, 37°49'48"N)位于盐池县北部的杨寨子自然村,海拔1 353 m。观测样区选在地形平坦的缓坡地带,核心区域安装有涡度相关观测系统。观测对象为典型半干旱退化荒漠草原区人工灌丛生态系统。人工灌丛呈带状分布,种植行距为6~8 m,丛距为1 m,其平均株高为1.4 m^[25]。人工灌丛主要以中间锦鸡儿(*Caragana liouana*)为主,伴生短花针茅(*Stipa breviflora*)、猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、老瓜头(*Cynanchum komarovii*)和苦豆子(*Sophora*

alopecuroides)等多种草本植物。土壤类型为风沙土,其砂粒、粉粒和黏粒的占比分别为91.70%、7.28%、1.21%。

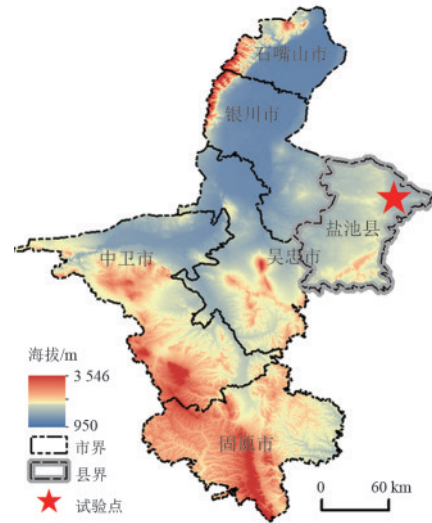


图1 研究区概况

Fig.1 Overview of study area

1.2 数据来源

本研究使用宁夏大学荒漠草原生态系统定位观测研究站(37°49'48"N, 107°19'48"E, 海拔1 353 m)的长期连续观测数据,观测内容包括生态系统碳水通量、地表辐射收支及多种环境因子。具体观测要素及仪器信息见表1。叶面积指数(leaf area index, LAI)数据来源于美国中分辨率成像光谱仪(MODIS)发布的MCD15A3H产品(<https://modis.ornl.gov/>),其时间分辨率为4 d,空间分辨率为500 m。

表1 不同观测要素及其对应设备型号与安装信息

Table 1 Different observed variables and their corresponding equipment models and installation information

观测要素	仪器名称(型号)	架设高度/m	采样时间间隔/s
潜热通量	三维超声风速仪(WindMaster Pro, Gill, 英国)	3.0	0.1
	红外气体分析仪(LI-7500A, LI-COR, 美国)	3.0	0.1
辐射通量	CNR-4辐射四分量传感器(Kipp & Zonen, 荷兰)	2.5	300
空气温湿度	HMP45C温湿度传感器(Vaisala, 芬兰)	2.0	300
土壤水分	土壤水分传感器SM150(Delta-T, 英国)	-0.1	300
土壤温度	土壤温度传感器107-L(Campbell, 美国)	-0.1	300
光合有效辐射	量子传感器(PQS1, Kipp & Zonen, 荷兰)	2.0	300
数据采集与存储	CR1000数据采集器(Campbell, 美国)	1.0	300

1.3 数据处理

本研究选取2019—2021年生长季的潜热通量及相关生物物理因子数据。潜热通量数据处理,首先利用EddyPro对0.5 h的通量数据进行预处理,包括野点剔除、坐标旋转和频谱响应校正等。其次,结合经验阈值法和中位数绝对偏差法剔除异常值。最后,使用REddyProc包对缺失数据进行插补,获得连续0.5 h潜热通量数据。叶面积指数数据根据观测站

经纬度信息提取对应遥感像元,并对时间序列进行Gaussian滤波,利用线性插值获得日尺度数据。其余生物物理因子均为日尺度平均值。标准化降水蒸发指数(standardized precipitation evapotranspiration index, SPEI)则基于观测站月降水量和月平均气温,利用Python的Climate-indices包计算得到。本研究将生长季划分为早期(4—6月)、中期(7—8月)和后期(9—10月)^[23]。

1.4 冠层导度计算

基于 Penman-Monteith 方程反演冠层导度公式为^[26]:

$$g_c = \frac{\gamma \times LE \times g_a}{\Delta(R_n - G) + \rho \times c_p \times VPD \times g_a - LE(\Delta + \gamma)} \quad (1)$$

$$g_a = (U/u_*^2 + 6.2u_*^{-2/3})^{-1} \quad (2)$$

式中: g_c 为冠层导度,mm/s; γ 为干湿球常数,kPa/K;LE为潜热通量,W/m²; g_a 为空气动力学导度,mm/s; Δ 为饱和水汽压差对空气温度的变化率,kPa/K; R_n 为净辐射,W/m²; G 为土壤热通量,W/m²; ρ 为空气密度,kg/m³; C_p 为空气比热容,J/(kg·K);VPD为饱和水汽压差,kPa; u 为风速,m/s; u_* 为摩擦风速,m/s。冠层导度基于 30 min 观测数据计算得到;日尺度冠层导度通过对每日昼间时段(6:00—18:00)无降水时段冠层导度求平均值获得。

1.5 统计分析方法

独立样本 T 检验主要用于检验 2 个独立样本均值间差异的统计学显著性,常用于分析分组变量对目标指标的影响。为定量分析水分状况对冠层导度的影响,本研究以 SPEI = -0.5 为界,将样本分为干旱组(SPEI ≤ -0.5)和无旱组(SPEI > -0.5)^[27],并采用独立样本 T 检验比较不同水分供应条件下冠层导度的均值差异。

随机森林模型(random forest, RF)作为基于决策树的集成机器学习算法,即可用于分类和回归问题,还可量化揭示变量的重要性^[28-29],具有高效处理高维数据和较强的鲁棒性与抗过拟合能力^[30]。该方法通过重采样技术对原始数据进行有放回采样,形成的每个子样本建立决策树,集合所有决策树的预测结果,利用投票法得到最终预测结果^[31]。本研究以生长季日尺度空气温度、土壤温度、土壤水分、饱和水汽压差、叶面积指数和光合有效辐射作为解释变量,以冠层导度为响应变量构建随机森林模型。将原始数据划分为 6 个子样本集,其中 5 个用于构建模型,1 个用于评估模型,并以 7:3 的比例划分每个子样本集获得训练样本和验证样本。利用 R 语言中的 RandomForest 包进行模型构建与训练,并利用验证样本评估模型性能。使用独立样本对所构建模型进行最终评估。通过变量重要性得分和偏依赖图量化解释变量对冠层导度的贡献及其边际效应。

结构方程模型(structural equation model, SEM)是由 2 个或 2 个以上的结构方程组合而成的表示变量相互作用的联立方程组,可用于分析变量间因果关系的多变量统计方法,也可同时处理多个因果路

径并评估中介效应^[32]。依据生态学理论与随机森林重要性评估结果,以日尺度土壤温度、土壤水分和饱和水汽压差为解释变量,叶面积指数为中介变量,冠层导度为响应变量构建结构方程模型。模型的构建、路径分析和拟合度评估均在 SPSS AMOS 28 软件中完成,路径系数采用最大似然法估计。为保证所构建的结构方程模型能够满足统计学的要求,本研究采用相关指标对其进行评估^[33](表 2)。

表 2 结构方程模型评价指标及其合理范围

Table 2 Evaluation indicators of structural equation model and their reasonable range

评价指标	参考值
自由度(df)	df=0 为饱和模型
拟合优度指数(GFI)	≥0.90
比较拟合指数(CFI)	≥0.90
增量拟合指数(IFI)	≥0.90
标准化残差均方根(SRMS)	≤0.05
期望交叉验证指数(ECVI)	越小越好

分组回归法是通过将某一关键变量进行分组,在各组内建立另一变量与目标变量间的回归关系,用于识别变量间的交互作用。本研究对生长季内以日尺度土壤水分与饱和水汽压差为关键因子进行分组,对各组数据进行统计,并在组内采用线性拟合,进而综合分析土壤水分与饱和水汽压差对冠层导度的交互作用。

2 结果与分析

2.1 冠层导度日内变化特征

分析半干旱区人工灌丛生态系统在不同阶段冠层导度日内变化特征(图 2),表明冠层导度在生长季各阶段均呈现出典型的“单峰型”日内变化特征,即从 6:00 开始上升,在上午 8:00—10:00 达到峰值,随后逐渐下降。生长季不同阶段冠层导度表现出明显差异。生长季后期峰值最高(3.83 mm/s),明显高于中期(2.71 mm/s)和早期(2.39 mm/s)。此外,生长季早、中和后期冠层导度的极差分别为 1.23、1.17、2.30 mm/s,变异系数分别为 18.53%、15.00% 和 25.97%,表明生长季后期冠层导度日内波动性更强。总体来看,虽然各阶段日内动态规律相似,但峰值、变化幅度和波动性均存在明显差异。

2.2 冠层导度年际变化特征

2019—2021 年,人工灌丛生态系统生长季冠层导度整体呈明显的季节性动态,普遍表现为先升高后降低的趋势,通常在生长季中后期达到峰值。然而,受到干旱事件影响,2022 年的变化规律被明显打破。年际尺度上,2019 年冠层导度整体较高,生长季平均值为 2.98 mm/s,8 月、9 月平均值最大,并

多次出现日平均值超过 10 mm/s 的高值。2020 年生长季冠层导度处于中等水平,在 8 月、9 月有明显上升。2021 年冠层导度普遍偏低,生长季冠层导度仅为 1.57 mm/s;8 月、9 月分别仅为 0.65、1.70 mm/s,远低于前 2 a 同期。生长季早期冠层导度的变异系数高达 76.65%,明显高于中后期的 63.06% 和 63.29%,表明该阶段冠层导度对环境因子更加敏感。

以 SPEI 作为水分状况的指示指标分析发现,冠层导度与 SPEI 变化高度一致。由图 3 可知,在 SPEI 较高的月份,冠层导度明显升高,充足的水分供应促进地气间水分交换。SPEI 较低的月份,冠层导度则明显下降,水分胁迫抑制地气间水分交换。通过独立样本 T 检验表明,无旱条件下冠层导度平均值为 (2.79 ±

1.08) mm/s,而干旱情况下仅为 (1.71 ± 0.89) mm/s,二者间差异显著。由此可见,冠层导度不仅具有明显的季节和年际变化特征,还对水分状况高度敏感。

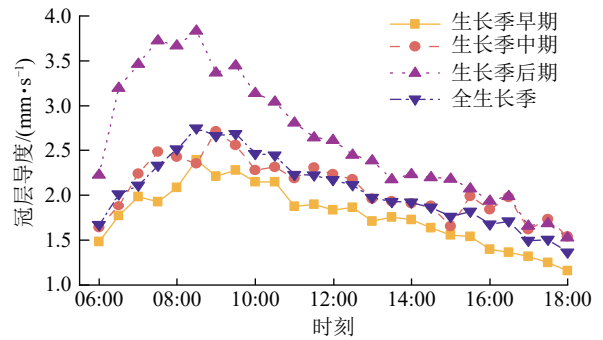
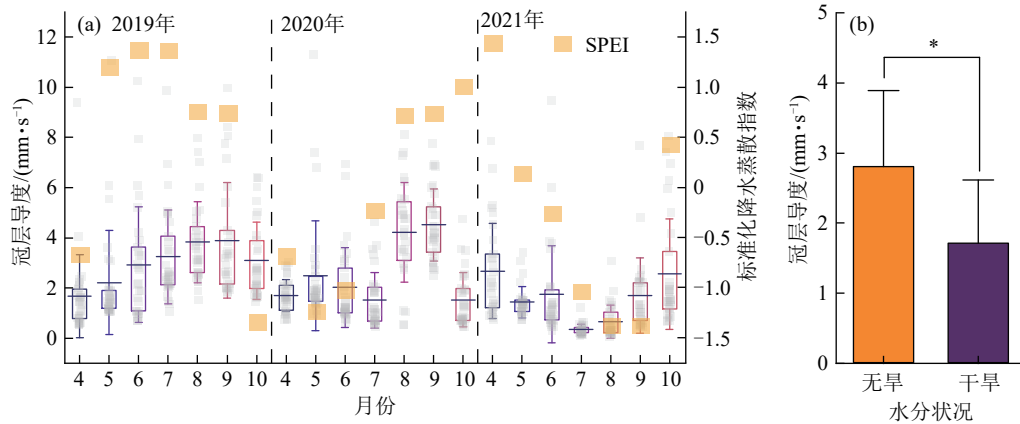


图 2 生长季人工灌丛生态系统冠层导度日内变化特征
Fig.2 Diurnal variation characteristics of canopy conductance in artificial shrubland ecosystem during growing season



注:箱体上下短横线为平均值±标准差(SD);箱体上下边界为数据上下四分位数;中间横线为数据平均值;*表示 2 组之间差异显著($p < 0.05$)。

图 3 人工灌丛生态系统冠层导度的季节变化及其与 SPEI 指数和水分状况的关系

Fig.3 Seasonal variation of canopy conductance and its relationship with SPEI and moisture condition in artificial shrubland ecosystem

2.3 影响冠层导度的生物物理因子筛选

本研究采用随机森林模型对影响冠层导度的生物物理因子进行筛选与排序(图 4)。通过对分裂树和分裂树数量的模型误差分析,确定模型最小分裂样本数为 2,决策树数量为 100。观测值与模型预测值的拟合检验结果表明,模型的决策系数为 0.96,均方根误差为 0.65,保证所构建随机森林模型能够满足研究需求。结果表明,叶面积指数表现出高的重要性得分,表明其对冠层导度有较强的整体影响,但节点纯度较低,说明其作用受其他因子协同影响较大。相比之下,土壤水分和饱和水汽压差均表现出较高的重要性得分和较高的节点纯度,表明二者对气孔调控过程具有关键作用,反映土壤水分状况和大气干燥程度对人工灌丛生态系统用水策略的显著影响。光合有效辐射重要性得分较低但节点纯度较高,表明其整体影响有限,但在特定条件下作用明显。当土壤水分较高和饱和水汽压差较低时,光合

有效辐射增加能够有效促进冠层导度增大。与光合有效辐射相比,土壤温度和空气温度对冠层导度的影响更为突出。综上所述,叶面积指数、土壤水分和饱和水汽压差是影响人工灌丛生态系统冠层导度的主要生物物理因子。

2.4 冠层导度响应生物物理因子的偏依赖分析

通过随机森林模型的偏依赖图,对冠层导度与主要生物物理因子的响应关系进行分析(图 5)表明,冠层导度与土壤水分、饱和水汽压差、叶面积指数、土壤温度、空气温度及光合有效辐射均呈明显的非线性响应特征。叶面积指数为 0.30~0.45 时,冠层导度随叶面积指数的增加而迅速上升;超过 0.45 后,冠层导度变化趋于稳定。饱和水汽压差 < 20 hPa 时,冠层导度与其呈负相关,且响应强度随饱和水汽压差增大而逐渐减弱;> 20 hPa 时,冠层导度趋于稳定。冠层导度对土壤水分的响应呈典型“S”形变化,0.08~0.10 m³/m³ 区间内对土壤水分最为敏感。冠层导度对空气温度和土壤

温度均表现出非单调的变化趋势,在 20~25 °C 达到峰值,超出此范围表现出不同程度的抑制作用。随着光合有效辐射的增加,冠层导度先下降后上升,在光合有

效辐射为 35 mol/(m²·d) 时达到最小值。综上所述,冠层导度对各生物物理因子的响应均为非线性,且存在明显的敏感区和阈值特征。

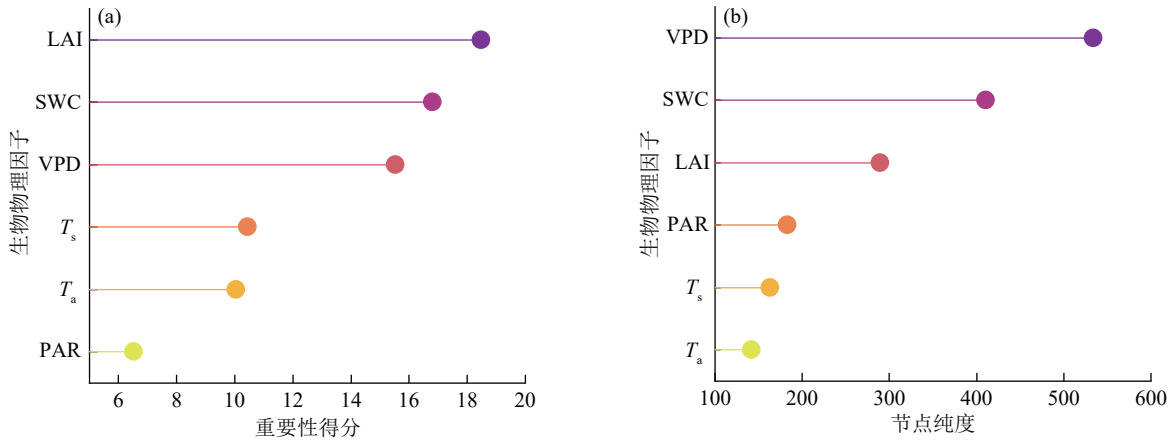


图 4 生物物理因子重要性排序

Fig.4 Importance ranking of biophysical factors

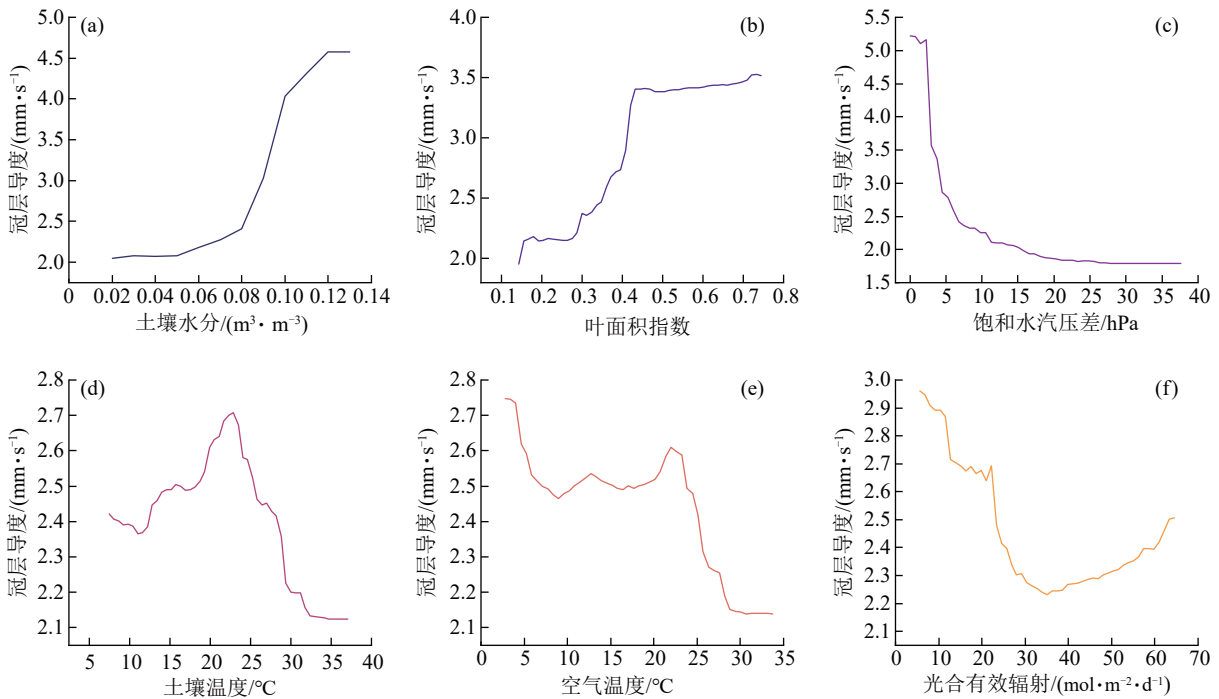


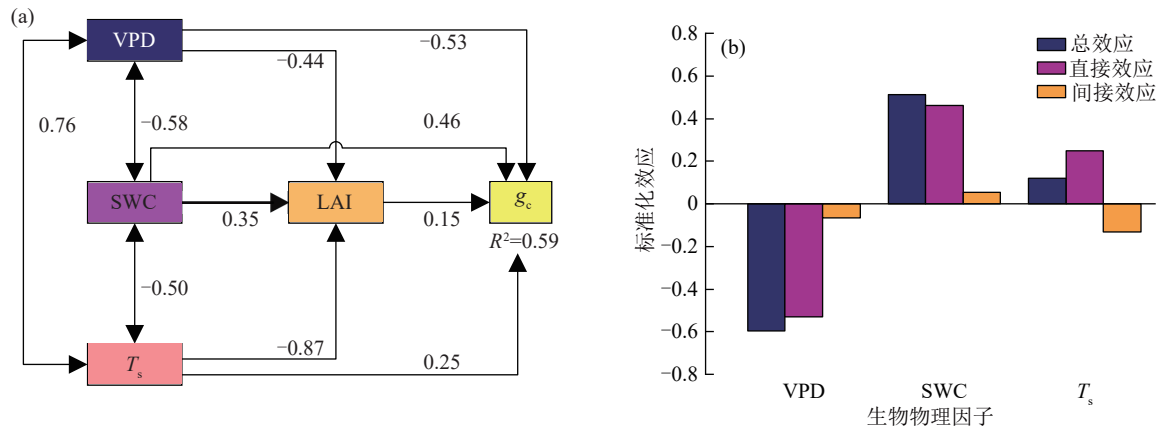
图 5 冠层导度与生物物理因子之间的偏回归分析

Fig.5 Partial dependence plots between canopy conductance and biophysical factors

2.5 生物物理因子对冠层导度的调控作用

为深入探究人工灌丛生态系统冠层导度对生物物理因子的响应机制,本研究基于日尺度观测数据,构建结构方程模型,定量分析生物物理因子对冠层导度的直接和间接影响作用(图 6)。模型评估结果表明,GFI、CFI 和 IFI 均 > 0.90,表明拟合优度高;ECVI 为 0.05,表明该模型具有良好的解释力和泛化能力(表 2)。因此,该模型能够有效解释影响冠层导度的路径机制。结果表明,饱和水汽压差、土壤水分和土壤温度对冠层导度的总效应系数分别为-0.60、0.51、0.12,

水分相关因子调控最为显著。饱和水汽压差、土壤水分和土壤温度对冠层导度的直接效应系数分别为-0.53、0.46、0.25,而间接效应系数则分别为-0.07、0.05、-0.13。对比可见,各因子的直接效应明显大于间接效应,表明在日尺度上非生物因子对冠层导度的影响主要通过直接路径实现。叶面积指数对冠层导度的直接效应系数仅为 0.16,表明生物因子的影响相对较弱。综上所述,水分条件对人工灌丛生态系统冠层导度起着重要的制约作用。生物物理因子的作用主要通过直接调控实现,植被结构的间接效应有限。



注:结构方程模型各路径回归系数均达到显著水平,即 $p<0.001$ 。

图 6 生物物理因子对冠层导度影响的结构方程模型与效应

Fig.6 Structural equation model and effect analysis of biophysical factors on canopy conductance

采用分组回归法分析土壤水分与饱和水汽压差对冠层导度的交互作用(图 7)表明,冠层导度随饱和水汽压差升高而下降,而在相同饱和水汽压差条件下,土壤水分增加可明显提升冠层导度,表明充足的土壤水分有助于缓解大气干旱对冠层导度的抑制作用。值得注意的是,当饱和水汽压差较低时,不同土壤水分分组间冠层导度的差异更为突出,表明

在大气干旱胁迫较弱时,土壤水分调控作用更加突出。冠层导度对土壤水分的增加表现为升高趋势,而在相同土壤水分条件下,饱和水汽压差越大,冠层导度越小。由此可见,土壤水分和饱和水汽压差对冠层导度具有双重且交互的调控效应,反映冠层导度对水分环境变化的高度敏感性和复杂响应特征。

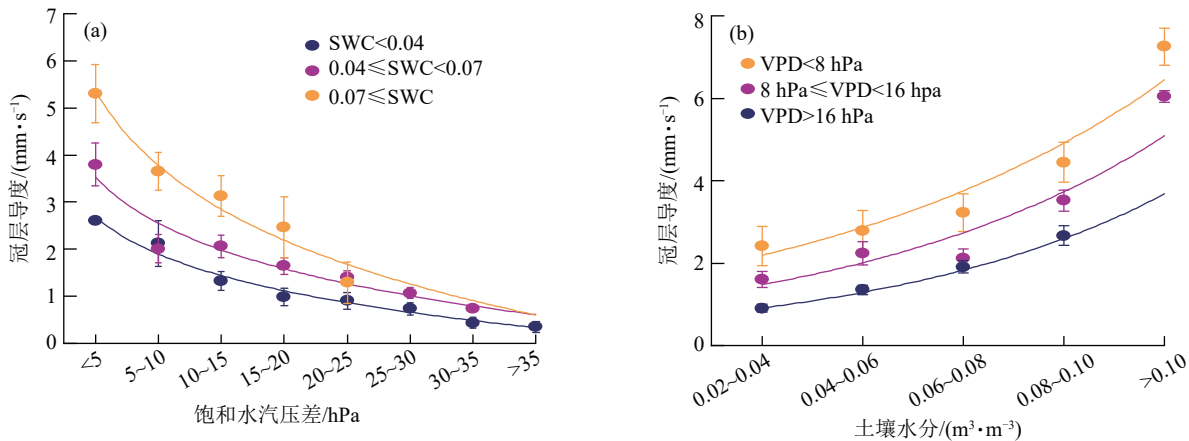


图 7 冠层导度对土壤水分与饱和水汽压差交互作用的响应

Fig.7 Response of canopy conductance to interactive effects of soil moisture and vapor pressure deficit

3 讨论

3.1 人工灌丛生态系统冠层导度的生物物理驱动机制

本研究结合随机森林与结构方程模型,深入分析人工灌丛生态系统冠层导度的主要驱动机制。冠层导度主要由水分供需关系所决定。通过重要性得分与总效应系数分析发现,土壤水分和饱和水汽压差是调控冠层导度的 2 个关键生物物理因子。偏依赖分析与路径分析的结果一致表明,冠层导度与土壤水分呈正相关、与饱和水汽压差呈负相关。从生理机制来看,土壤水分升高时为植物提供充足的可利用水,改善植物水分状态,气孔打开以满足光合作

用对 CO_2 的需求。相反,当饱和水汽压差升高时导致叶片水势下降。为防止因叶片水势过低而引发的木质部气穴化,植物主动关闭气孔,导致冠层导度降低。偏依赖性分析还发现,土壤水分与饱和水汽压差对冠层导度的影响存在明显的阈值范围。土壤水分为 $0.08 \sim 0.10 \text{ m}^3/\text{m}^3$ 时,冠层导度随土壤水分增加而快速上升。当土壤水分 $< 0.08 \text{ m}^3/\text{m}^3$ 时,植物根系吸水受限;当土壤水分 $> 0.10 \text{ m}^3/\text{m}^3$ 时,土壤水分不再是主要限制因子,主控因子转变为其他生物物理因子。对于饱和水汽压差,存在约 20 hPa 的响应阈值。饱和水汽压差低于此阈值时,冠层导度随饱和水汽压差升高而急剧下降;超过此阈值后,植物气孔已接近最小开度,冠层导度趋于平稳。该结果与同

处半干旱区天然灌丛生态系统^[10]以水分为主要限制因子的结论相一致。中国东部森林生态系统以温度为主要限制因子的认识不同^[13]。造成认识不同的原因可能在于水分状况的差异:本研究区属半干旱区,水分是限制植被生长的最主要因素;而东部森林生态系统位于湿润区,水分约束较弱,温度对植物代谢和蒸腾的限制更为突出。

叶面积指数在随机森林模型中重要性得分较高,但在结构方程模型中未表现出明显的间接调控作用。该差异主要有2个方面原因。首先,2种统计模型分析原理存在差异。随机森林模型能够捕捉解释变量与响应变量间复杂的非线性关系和协同效应^[34],从而使叶面积指数与非生物因子间的相关性在重要性得分中被放大,而结构方程模型则更关注变量间的因果路径,更能反映生态过程调控机制^[35]。其次,生态过程存在尺度效应,包括短期波动与长期趋势^[36]。已有研究^[30]表明,半干旱区人工灌丛生态系统表现出尺度依赖的调控特征,即短期受水分条件主导,长期受植被状况影响更为明显。本研究结构方程模型基于日尺度数据,主要揭示非生物因子在短时间尺度内对冠层导度的影响,长期的间接调控效应可能未能充分显现。综上所述,短期内人工灌丛生态系统冠层导度主要受到水分条件的直接调控,而通过植被结构的间接影响较弱。

3.2 灌丛种植对荒漠草原冠层导度的影响

人工灌丛种植不仅改变区域生态系统的结构,还影响物质循环和能量交换等生态过程^[18]。已有研究^[19]发现,在草地向灌丛转变过程中,生态系统的碳汇能力增强,蒸散总量有所增大,而冠层导度作为碳吸收与水分损耗间的关键调控参数,其也随之升高。人工灌丛主要吸收来自120~200 cm深度的土壤水分^[37],而深层土壤水分变化缓慢,相较于浅层土壤水分具有更强的时间稳定性^[38]。人工灌丛的用水策略与原生草本植被的明显不同,草本植物根系较浅,其主要利用浅层土壤水分。灌丛的深根系能够较好利用相对稳定的深层土壤水分,减弱表层土壤水分波动对植物生理活动的影响^[18]。因此,人工灌丛种植削弱冠层导度对表层土壤水分变化的敏感性。灌丛种植还造成生态系统水分耗散路径的改变。植物蒸腾量平均增加1.35倍,土壤蒸发量提升1.06倍,生态系统蒸腾与蒸散的比例显著提高^[17]。蒸腾比重的增大使得植被气孔调节作用更为凸显。本研究发现,在土壤水分充足的情况下,冠层导度主要受饱和水汽压差调控。该结果与前人^[32]研究相互印证,即

半干旱区灌丛生态系统的蒸腾主要受饱和水汽压差影响。由此可见,灌丛种植使得饱和水汽压差调控气孔导度对物质和能量交换的影响更加明显。综上所述,半干旱区植被类型的转变不仅导致生态系统功能的改变,其驱动机制也随之发生变化。灌丛种植减弱冠层导度对表层土壤水分的敏感性,增强对饱和水汽压差的响应,此种调控程度的改变反映不同植被类型用水策略的差异。该调控机制的改变对于预测植被变化下的区域水循环格局和优化干旱半干旱区生态修复策略具有重要的理论和实践意义。需要指出的是,本研究仅仅以建成的人工灌丛生态系统为研究对象,探讨其冠层导度的生物物理驱动机制,尚缺乏与原生草地生态系统的直接对比。为更全面且深入地理解灌丛种植对生态系统物质和能量循环过程的影响及驱动机制的改变,未来研究应加强原生草地生态系统的长期观测,探究灌丛种植对生态系统结构和功能的影响,揭示其对生态系统功能改变的内在机理。

4 结论

1)冠层导度在不同时间尺度上呈明显的变化特征,日内从6:00开始上升,在8:00—10:00达到峰值后逐渐下降,呈单峰型变化;季节尺度上呈先升后降的变化特征,从生长季初期逐渐上升,至中后期达到峰值后回落。年际间冠层导度与SPEI变化高度一致,无旱和干旱条件下冠层导度存在显著差异,反映出半干旱区人工灌丛生态系统冠层导度对水分状况具有依赖性。

2)土壤水分、饱和水汽压差和叶面积指数是冠层导度的主要驱动因子。冠层导度对各生物物理因子均呈非线性响应关系,且在各因子的不同取值区间内,冠层导度的响应程度与敏感性有所不同。

3)水分条件对冠层导度的调控以直接效应为主,通过植被结构的间接作用较弱。土壤水分与饱和水汽压差通过显著的交互作用,充足的土壤水分能够降低饱和水汽压差对冠层导度的抑制作用,二者共同调节人工灌丛生态系统的气孔调节与蒸腾活动。

参考文献:

- [1] RAUPACH M R. Vegetation-atmosphere interaction and surface conductance at leaf, canopy and regional scales[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1995, 73 (3/4):151-179.
- [2] LIANG X Y, WANG D F, YE Q, et al. Stomatal responses of terrestrial plants to global change[J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1):e2188.
- [3] WANG D M, ZISKA L H, CAI C, et al. Evaluating the

- potential of up-regulating stomatal conductance to enhance yield and nutritional quality for paddy rice under elevated CO₂[J]. *Field Crops Research*, 2025, 322: e109694.
- [4] WANG L H, ZHANG Y Q, MA N, et al. Diverse responses of canopy conductance to heatwaves [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2023, 335: e109453.
- [5] XU H, ZHANG Z Q, OREN R, et al. Hyposensitive canopy conductance renders ecosystems vulnerable to meteorological droughts [J]. *Global Change Biology*, 2023, 29(7): 1890-1904.
- [6] KEENAN T F, HOLLINGER D Y, BOHRER G, et al. Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise [J]. *Nature*, 2013, 499(7458): 324-327.
- [7] JIA X, ZHA T S, GONG J N, et al. Energy partitioning over a semi-arid shrubland in northern China [J]. *Hydrological Processes*, 2016, 30(6): 972-985.
- [8] 黄辉, 于贵瑞, 孙晓敏, 等. 华北平原冬小麦冠层导度的环境响应及模拟[J]. *生态学报*, 2007, 27(12): 5209-5221.
HUANG H, YU G R, SUN X M, et al. The environmental responses and simulation of canopy conductance in a winter wheat field of north China Plain [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5209-5221.
- [9] 朱昊阳, 李洪宇, 王晓蕾, 等. 黄土高原油松冠层气孔导度和蒸腾变化特征与模拟[J]. *生态学报*, 2022, 42(22): 9130-9142.
ZHU H Y, LI H Y, WANG X L, et al. Characteristics and modeling of canopy stomatal conductance and transpiration of *Pinus tabulaeformis* on the Loess Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(22): 9130-9142.
- [10] 王珊, 查天山, 贾昕, 等. 毛乌素沙地油蒿群落冠层导度及影响因素[J]. *北京林业大学学报*, 2017, 39(3): 65-73.
WANG S, ZHA T S, JIA X, et al. Temporal variation and controlling factors of canopy conductance in *Artemisia ordosica* community [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2017, 39(3): 65-73.
- [11] NIU X D, CHEN Z C, PANG Y, et al. Soil moisture shapes the environmental control mechanism on canopy conductance in a natural oak forest [J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 857: e159363.
- [12] 张宝忠, 刘钰, 许迪, 等. 基于夏玉米叶片气孔导度提升的冠层导度估算模型[J]. *农业工程学报*, 2011, 27(5): 80-86.
ZHANG B Z, LIU Y, XU D, et al. Estimation of summer corn canopy conductance by scaling up leaf stomatal conductance [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2011, 27(5): 80-86.
- [13] WU R Q, JIA J B, YAN W D, et al. Characteristics of canopy conductance and environmental driving mechanism in three monsoon climate regions of China [J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2022, 10: e935926.
- [14] 张小雨, 贾国栋, 余新晓, 等. 不同退化程度小叶杨人工林冠层气孔导度特征及其环境响应[J]. *植物生态学报*, 2024, 48(9): 1143-1156.
ZHANG X Y, JIA G D, YU X X, et al. Characteristics of canopy stomatal conductance of *Populus simonii* stands with different degradation degrees and its responses to environmental factors [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2024, 48(9): 1143-1156.
- [15] 陈胜楠, 孔喆, 陈立欣, 等. 半干旱区城市环境下油松林分蒸腾特征及其影响因子[J]. *生态学报*, 2020, 40(4): 1269-1280.
CHEN S N, KONG Z, CHEN L X, et al. The stand transpiration characteristics of *Pinus tabulaeformis* and its influential factors in a semi-arid urban environment [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(4): 1269-1280.
- [16] 郑琪琪, 杜灵通, 宫菲, 等. 基于GF-1遥感影像的宁夏盐池柠条人工林景观特征研究[J]. *西南林业大学学报(自然科学)*, 2019, 39(1): 152-159.
ZHENG Q Q, DU L T, GONG F, et al. Landscape characteristics of *Caragana intermedia* plantation based on GF-1 remote sensing image in Yanchi [J]. *Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences)*, 2019, 39(1): 152-159.
- [17] 丹杨, 杜灵通, 王乐, 等. 荒漠草原人工灌丛化对蒸散发及其组分的影响: 以盐池县为例[J]. *生态学报*, 2020, 40(16): 5638-5648.
DAN Y, DU L T, WANG L, et al. Effects of planted shrub encroachment on evapotranspiration and its components in desert steppe: A case study in Yanchi County, Ningxia Hui Autonomous Region [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(16): 5638-5648.
- [18] DU L T, ZENG Y J, MA L L, et al. Effects of anthropogenic revegetation on the water and carbon cycles of a desert steppe ecosystem [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2021, 300: e108339.
- [19] 乔成龙, 杜灵通, 潘海珠, 等. 基于SEBAL模型评估干旱半干旱区人工灌丛植被对陆表蒸散的影响[J]. *农业工程学报*, 2021, 37(10): 110-117.
QIAO C L, DU L T, PAN H Z, et al. Evaluating the effects of revegetated shrub on land surface ET in arid and semiarid areas using SEBAL model [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2021, 37(10): 110-117.
- [20] TANG E T, ZENG Y J, WANG Y F, et al. Understanding the effects of revegetated shrubs on fluxes of energy, water, and gross primary productivity in a desert steppe ecosystem using the STEMMUS-SCOPE model [J]. *Biogeosciences*, 2024, 21(4): 893-909.
- [21] 卞莹莹, 宋乃平, 王兴, 等. 荒漠草原区不同土地利用方式下土壤水分相对亏缺[J]. *水土保持学报*, 2015, 29

- (1):201-206.
- BIAN Y Y, SONG N P, WANG X, et al. Soil water deficit under different land-use type in desert steppe [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2015, 29(1): 201-206.
- [22] DU L T, MA L L, PAN H Z, et al. Carbon-water coupling and its relationship with environmental and biological factors in a planted *Caragana liouana* shrub community in desert steppe, northwest China [J]. Journal of Plant Ecology, 2022, 15(5): 947-960.
- [23] MA L L, QIAO C L, DU L T, et al. Drought in the middle growing season inhibited carbon uptake more critical in an anthropogenic shrub ecosystem of northwest China [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2024, 353: e110060.
- [24] 仲俊涛, 王蓓, 米文宝, 等. 盐池县草地生态系统调查 [J]. 干旱区资源与环境, 2020, 34(4): 176-182.
- ZHONG J T, WANG B, MI W B, et al. Grassland ecosystem survey on Yanchi County [J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2020, 34(4): 176-182.
- [25] 马龙龙, 杜灵通, 丹杨, 等. 基于茎流-蒸渗仪法的荒漠草原带人工灌丛群落蒸散特征 [J]. 植物生态学报, 2020, 44(8): 807-818.
- MA L L, DU L T, DAN Y, et al. Characteristics of evapotranspiration in planted shrub communities in desert steppe zone based on sap flow and lysimeter methods [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(8): 807-818.
- [26] MU Y M, YUAN Y, JIA X, et al. Hydrological losses and soil moisture carryover affected the relationship between evapotranspiration and rainfall in a temperate semiarid shrubland [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 315: e108831.
- [27] 王飞, 王宗敏, 杨海波, 等. 基于 SPEI 的黄河流域干旱时空格局研究 [J]. 中国科学: 地球科学, 2018, 48(9): 1169-1183.
- WANG F, WANG Z M, YANG H B, et al. Study of the temporal and spatial patterns of drought in the Yellow River basin based on SPEI [J]. Science China Earth Sciences, 2018, 48(9): 1169-1183.
- [28] 赵艳艳, 张晓平, 陈明星, 等. 中国城市空气质量的区域差异及归因分析 [J]. 地理学报, 2021, 76(11): 2814-2829.
- ZHAO Y Y, ZHANG X P, CHEN M X, et al. Regional variation of urban air quality in China and its dominant factors [J]. Acta Geographica Sinica, 2021, 76(11): 2814-2829.
- [29] 张雷, 王琳琳, 张旭东, 等. 随机森林算法基本思想及其在生态学中的应用: 以云南松分布模拟为例 [J]. 生态学报, 2014, 34(3): 650-659.
- ZHANG L, WANG L L, ZHANG X D, et al. The basic principle of random forest and its applications in ecology: A case study of *Pinus yunnanensis* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(3): 650-659.
- [30] 施光耀, 杨思琪, 张劲松, 等. 基于机器学习算法的高海拔地区臭氧影响因素重要性分析 [J]. 宁夏大学学报, (自然科学版), 2024, 45(2): 196-202.
- SHI G Y, YANG S Q, ZHANG J S, et al. Importance analysis of ozone influencing factors in high-altitude regions based on machine learning algorithms [J]. Journal of Ningxia University (Natural Science Edition), 2024, 45(2): 196-202.
- [31] 乔成龙, 杜灵通, 陈娜, 等. 荒漠草原区人工灌丛生态系统辐射收支及其生物物理响应机制 [J]. 生态学报, 2025, 45(15): 7539-7549.
- QIAO C L, DU L L, CHEN N, et al. Radiation budget and its biophysical response mechanisms of planted shrub ecosystem in desert steppe [J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(15): 7539-7549.
- [32] 王西石, 储诚进. 结构方程模型及其在生态学中的应用 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(3): 337-344.
- WANG Y S, CHU C J. A brief introduction of structural equation model and its application in ecology [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(3): 337-344.
- [33] 牛晓倩, 贾小旭, 刘成功, 等. 关中平原农田土壤水力参数空间分异与模拟 [J]. 水土保持学报, 2021, 35(1): 198-204.
- NIU X Q, JIA X X, LIU C G, et al. Spatial variation and simulations of farmland soil hydraulic parameters in the Guanzhong Plain [J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2021, 35(1): 198-204.
- [34] CUTLER D R, EDWARDS T C Jr, BEARD K H, et al. Random forests for classification in ecology [J]. Ecology, 2007, 88(11): 2783-2792.
- [35] 石亚飞, 石善恒, 黄晓敏. 基于 R 的结构方程模型在生态学中的应用 [J]. 生态学杂志, 2022, 41(5): 1015-1023.
- SHI Y F, SHI S H, HUANG X M. The application of structural equation modeling in ecology based on R [J]. Chinese Journal of Ecology, 2022, 41(5): 1015-1023.
- [36] FREDSTON A L, TINGLEY M W, NEATE-CLEGG M H C, et al. Reimagining species on the move across space and time [J]. Trends in Ecology and Evolution, 2025, 40(7): 629-638.
- [37] HAN L, LIU L L, PENG L, et al. Mixing of tree species with the same water use strategy might lead to deep soil water deficit [J]. Forest Ecology and Management, 2023, 534: e120876.
- [38] 蔺鹏飞, 朱喜, 何志斌, 等. 土壤水分时间稳定性研究进展 [J]. 生态学报, 2018, 38(10): 3403-3413.
- LIN P F, ZHU X, HE Z B, et al. Research progress on soil moisture temporal stability [J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(10): 3403-3413.