

## 不同水分条件下盆栽苹果树蒸腾速率动态模拟

高照全<sup>1,\*</sup>, 李志强<sup>1</sup>, 陈吉虎<sup>2</sup>

<sup>1</sup>北京农业职业学院, 北京102442; <sup>2</sup>水利部水土保持监测中心, 北京100055

**摘要:** 土壤水分是制约作物产量和品质的主要环境因素之一, 估算不同水分条件下的蒸腾速率( $T_r$ )对于作物的优质高产和节水灌溉等具有十分重要的意义。通过构建蒸腾-气孔-光合耦合模型可模拟出不同水分条件下苹果树的蒸腾动态, 模型参数根据逐步干旱条件下盆栽‘富士’苹果树试验获取。结果表明,  $T_r$ 主要由饱和水气压差和气孔导度( $G_s$ )驱动, 同时气象因子和土壤水势对其有强烈的交互作用影响。 $T_r$ 随土壤水势的下降而减小, 当土壤水势低于-0.4 MPa时减小幅度更加显著。晴天时,  $G_s$ 在一天中呈双峰曲线, 而 $T_r$ 呈单峰曲线, 最大值出现在13:00左右, 约为 $3.6 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。根据该模型可计算出不同水分条件下1株盆栽苹果树(总叶片积为 $0.26 \text{ m}^2$ )全天的蒸腾总量, 供水充足时为652.1 g, 严重干旱时(土壤水势为-1.5 MPa)为85.4 g。实测值和模拟值的比较表明, 该耦合模型能够模拟出不同土壤水分条件下盆栽苹果树的蒸腾动态以及土壤的含水量。

**关键词:** 苹果; 干旱; 蒸腾作用; 模型; 小气候; 气孔导度

## Dynamic Simulation of Transpiration Rates of Potted Apple (*Malus domestica*) Trees under Different Water Condition

GAO Zhao-Quan<sup>1,\*</sup>, LI Zhi-Qiang<sup>1</sup>, CHEN Ji-Hu<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442, China; <sup>2</sup>Monitoring Center of Soil and Water Conservation of Ministry of Water Resources, Beijing 100055, China

**Abstract:** Plants are often subjected to periods of soil water deficits during life cycle. To predict transpiration rates ( $T_r$ ) of drought is very important applications in many area including agricultural production and irrigation. A coupled model of transpiration, stomatal conductance, and photosynthesis was presented for the simulation of transpiration rate in apple trees under different water condition. The paramaters of this model was estimated by the eaperiment of potted apple trees (*Malus domestica* Borkh. cv. ‘Fuji’) under gradully drought. The results showed that  $T_r$  was driven mainly by vapor pressure deficit and stomatal conductance ( $G_s$ ), and strong interactions among various microclimatic factors and soil water potential.  $T_r$  consistently decreased with the decrease in soil water potential, and decreased rapidly when soil water potential was below -0.4 MPa. It could be seen that the diurnal course of  $G_s$  on clear days was a double-peak curve. But the diurnal course of  $T_r$  reached one peak around 13:00 o'clock and the maximum was about  $3.6 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  on clear day. On the basis of this model, we predicted that during a whole day a potted apple tree with leaf area of  $0.26 \text{ m}^2$  would lose 652.1 g of  $\text{H}_2\text{O}$  when soil water was not limited and lost 85.4 g of  $\text{H}_2\text{O}$  when soil water potential was about -1.8 MPa. Comparison among simulated and measured values indicated that the coupled model was able to simulate the changes in soil water cotents as well as the changes in transpiration rates of potted apple tree under different soil water deficits.

**Key words:** apple (*Malus domestica*); drought; transpiration; model; microclimatic; stomatal conductance

土壤水分条件是制约农业生产的主要因素之一(Boutraa 2010; Naithani等2012), 在我国由于降雨在时空上分布的不均衡, 农业用水问题尤为严重。通过构建数学模型的方法模拟研究作物蒸腾速率的动态变化, 对于了解作物自身的水分状况, 指导定量灌溉和抗旱节水等方面具有非常重要的理论和应用价值(Green等2003; 高照全等2009)。前人的研究表明, Penman-Monteith公式能够模拟

出从植物细胞到冠层水平上的蒸腾动态(Monteith 1965; Green等2003; Morille等2013)。其中叶片气孔导度( $G_s$ )是计算蒸腾速率( $T_r$ )的关键(高照全等

收稿 2013-07-29 修定 2013-10-28

资助 科技部星火计划(2008GA600009)和北京农业职业学院级项目(XY-BS-12-2和XY-YF-13-02)。

\* 通讯作者(E-mail: gaozhaoquan@sina.com; Tel: 010-80358899)。

2009; Yoo等2009; 陈骏和梁宗锁2013), 一般用Jarvis (1976)提出的经验公式计算。而该公式恰恰不能体现正常条件下影响气孔大小的主要因素, 即气孔导度随叶片光合速率的变化而改变(Hetherington和Woodward 2003; Ega等2011), 也难以分析蒸腾作用和光合作用的内在关系。为此, 最近几年人们构建出了一系列的蒸腾-气孔-光合耦合模型(Tuzet等2003; 高照全等2010), 这类模型很少考虑干旱胁迫的影响, 在果树上的应用更少。本文研究的主要目的就是通过构建能够响应土壤水分条件的蒸腾—气孔—光合耦合模型来模拟不同水分条件下盆栽苹果树的蒸腾速率动态。

## 材料与方法

### 1 材料与指标测定

试验于2011~2012年在北京市昌平区十三陵农场(北纬40°13', 东经116°13', 海拔79 m)进行, 试材为2年生盆栽‘富士’苹果树(*Malus domestica* Borkh. cv. ‘Fuji’)。花盆上下口直径分别为25和35 cm, 高为45 cm, 土壤为细沙土、发酵有机肥和果园沃土, 按照1:2:3的比例混合。供用试材120株, 选择地茎粗度和大小一致的40株于2011年5月11日开始进行逐步干旱胁迫处理, 成行排列, 株行距60 cm×100 cm。处理前进行充分灌水, 然后用反光膜将盆体包严, 防止水分散失, 并搭建防雨棚, 避免降雨对试验产生影响。

叶片的净光合速率( $P_n$ )用便携式光合系统LI6400 (美国LI-COR公司)测得, 叶片的气孔导度( $G_s$ )用AP4气孔计(英国Delta-T公司)测定, 叶水势( $\Psi_l$ )用SCHOLLANDER水势仪测定。利用茎流计(Probe12)测定树干基部茎流(高照全等2009), 用天平(ACS-S)于傍晚称重确定土壤的水分含量和全天蒸腾量, 根据茎流计和称重结果确定每株果树的蒸腾量。相关模型参数根据最小二乘法估计, 或源于前人数据(Farquhar等1980; Leuning 1995; 高照全等2009)。根据干旱过程中树干茎流、 $\Psi_l$ 等指标比较一致的20株试验树的数据进行统计作图, 并在试验结束后用扫描仪求出这些试验树的叶面积。用果园内小型气象站记录辐射、温度、湿度和风速等小气候数据。

## 2 模型构建

### 2.1 叶片光合模型

Farquhar等(1980)根据C<sub>3</sub>植物光合生化机理提出模拟单叶 $P_n$ 的生化模型, 其它学者(Leuning 1995)相继对此作了改进。计算 $P_n$ 的公式为

$$P_n = \min\{A_c, A_q\} - R_d \quad (1)$$

其中,  $A_c$ 是受羧化酶Rubisco活性限制的光合速率;  $A_q$ 是受RuBP再生速率限制的光合速率;  $R_d$ 是叶片的暗呼吸速率。该模型模拟 $P_n$ 时首先需要先确定气孔相对于CO<sub>2</sub>导度( $G_{sc}$ )大小(Farquhar等1980)。

### 2.2 气孔导度模型

本文用Leuning (1995)改进的 $G_{sc}$ 半机理模型计算 $G_{sc}$ 。

$$G_{sc} = G_0 + \frac{a_1 P_n}{(c_s - \Gamma)(1 + D/D_0)} \quad (2)$$

其中,  $G_{sc}$ 是CO<sub>2</sub>通过气孔的导度;  $a_1$ 、 $D_0$ 是常数;  $D$ 是水汽压差;  $\Gamma$ 是CO<sub>2</sub>补偿点;  $G_0$ 为光补充点处的气孔导度。假设 $G_s = 1.56G_{sc}$ , 其中 $G_s$ 是水汽通过气孔的导度(Leuning 1995)。

为了响应 $\Psi_l$ 和土壤水势( $\Psi_s$ )对 $G_s$ 影响, 对公式1进行了修订, 增加了2个限制

$$G_s = 1.56G_{sc}G(\Psi_l)G(\Psi_s) \quad (3)$$

其中,  $G(\Psi_l)$ 由下述公式描述(Jones 1992):

$$G(\Psi_l) = 1 - \frac{|\Psi_l|^{b_2}}{b_1} \quad (4)$$

其中,  $b_1$ 、 $b_2$ 为经验常数。 $\Psi_l$ 根据蒸腾作用的Penman-Monteith公式(1965)和水分传输的阻力模型计算(Monteith 1965; Jones和Tardieu 1998)。

$G(\Psi_s)$ 由实验结果拟合出的经验公式来模拟:

$$G(\Psi_s) = a + b \exp(\Psi_s) \quad (5)$$

式中 $a$ 、 $b$ 为常数。

### 2.3 蒸腾模型

苹果叶片的蒸腾速率( $T_r$ )能用Penman-Monteith公式来模拟(Monteith 1965):

$$\lambda T_r = \frac{sR_n + 0.93\rho c_p D_a / r_a}{s + 0.93\gamma(2 + r_s / r_a)} \quad (6)$$

其中,  $T_r$ 是单位叶面积的蒸腾速率;  $R_n$ 是叶片吸收的净辐射, 根据Beer定律计算(Yoo等2009);  $\rho$

是空气密度;  $c_p$ 是空气的定压比热容;  $\lambda$ 是水分汽化潜热;  $\gamma$ 是比湿计常数;  $s$ 是饱和水汽压在气温 $T_a$ 时随温度的变化率;  $D_a$ 是空气的水汽压差;  $r_a$ 是群体动力阻力;  $r_s$ 是气孔阻力。  $r_s$ 为气孔导度( $G_s$ )的倒数,  $G_s$ 用公式3计算。0.93来自于假设边界层对水汽的阻力是显热的0.93倍(高照全等2009), 叶片边界层阻力用Perrier提出的经验公式计算(Perrier 1975)。单株树总的蒸腾速率根据 $T_r$ 和该树叶面积的乘积计算。

#### 2.4 茎流传输模型

植物体内茎流传输的稳态流模型用Darcy定律描述, 方程如下(Jones和Tardieu 1998):

$$T_r = \frac{\Psi_s - \Psi_l}{R_{sp}} \quad (7)$$

其中,  $\Psi_s$ 和 $\Psi_l$ 是土壤和叶水势;  $R_{sp}$ 是从土壤到

叶片整个传输路径中的阻力。  $\Psi_s$ 采用指数方程来模拟(刘建立等2004)。

#### 3 模型验证

根据逐步干旱过程中树干基部茎流数据和树冠 $T_r$ 模拟值验证蒸腾模型(高照全等2009), 根据对土壤和叶水势的实测值和模拟值的比较验证对其模拟效果。其中土壤水势根据黎明前根部萌蘖枝条上的水势确定(Kavanagh等2007), 该叶片在测量前1天的傍晚用塑料袋包裹严, 以确保叶水势和土壤水势相一致; 叶水势为每天中午13点的叶水势。

### 实验结果

#### 1 不同水分条件下苹果叶片平均蒸腾速率( $T_r$ )对小气候因子的响应

从图1可看出, 在不同土壤水分条件下, 苹果

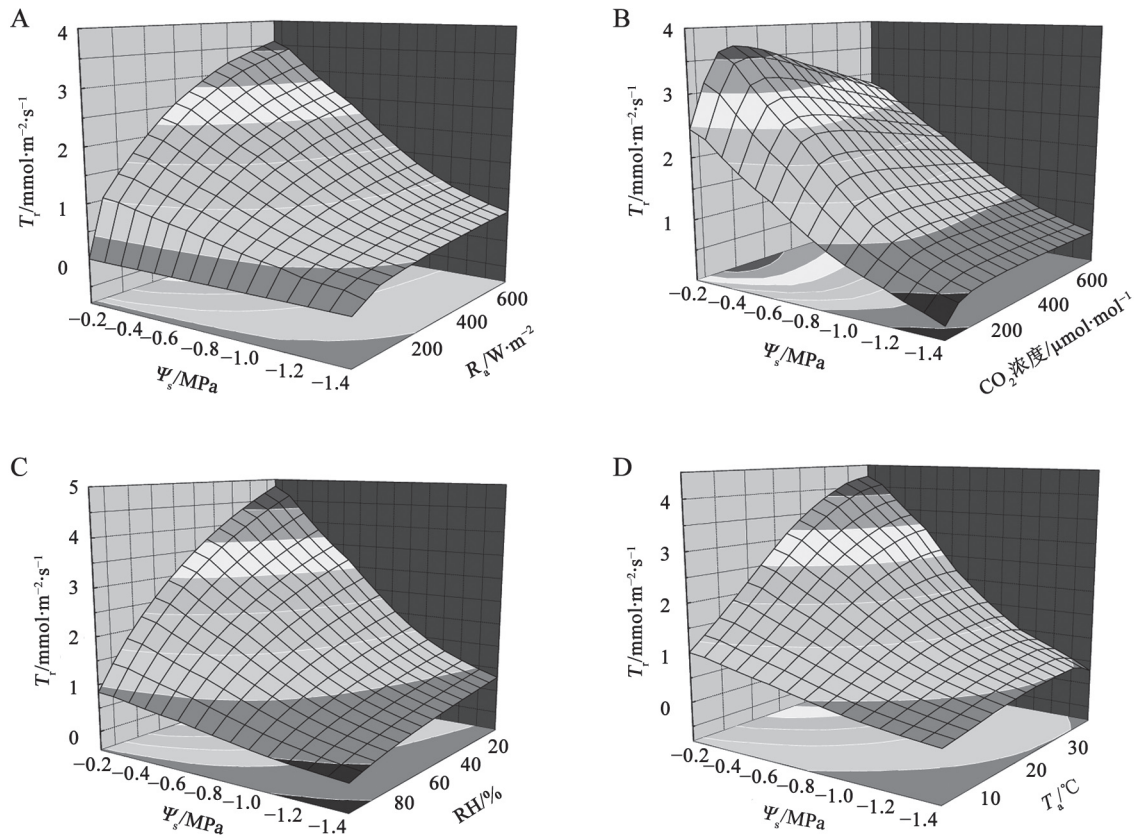


图1 不同水分条件下苹果叶片蒸腾速率( $T_r$ )对净辐射( $R_a$ )、 $CO_2$ 浓度、空气相对湿度( $RH$ )和空气温度( $T_a$ )的响应

Fig.1 The response of transpiration rates ( $T_r$ ) to net radiation ( $R_a$ ), air  $CO_2$  concentration, air relative humidity ( $RH$ ), and air temperature ( $T_a$ ) under different water condition

$R_a$ 的变动范围为0~700  $W \cdot m^{-2}$ ,  $CO_2$ 浓度为50~1 000  $\mu mol \cdot mol^{-1}$ ,  $RH$ 为5%~95%,  $T_a$ 为5~40  $^{\circ}C$ ; 各指标的标准值分别为 $R_a=650 W \cdot m^{-2}$ ,  $RH=50\%$ ,  $T_a=25 ^{\circ}C$ ,  $CO_2$ 浓度=360  $\mu mol \cdot mol^{-1}$ ,  $\Psi_l=-1.2 MPa$ , 风速=3  $m \cdot s^{-1}$ 。

叶片的平均 $T_r$ 随土壤水势的降低而减少。当土壤水势高于 $-0.4$  MPa时,  $T_r$ 随土壤水势的改变而变化的幅度不是很大; 当土壤水势从 $-0.4$  MPa减少到 $-1.2$  MPa时,  $T_r$ 几乎是线性减少; 当土壤水势低于 $-1.2$  MPa后,  $T_r$ 逐渐接近于0。  $T_r$ 最大可达 $4\sim 5$   $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 一般条件下为 $2\sim 3$   $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

从公式5可看出,  $T_r$ 的计算公式可分为辐射项和扩散项两部分, 计算表明正常条件下扩散项占总蒸腾的80%以上。不过随着土壤含水量的减少, 辐射项在整个 $T_r$ 中的比例也逐渐升高, 最多可达50%以上。  $G_s$ 是影响动力项的主要因素, 所以 $T_r$ 的降低主要是由气孔的部分关闭引起的, 根据公式2~5可模拟出不同水分条件下 $G_s$ 的动态变化。另外, 边界层阻力对水汽的扩散也有一定影响, 特别是当风速低于 $1$   $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 边界层阻力会迅速增加, 进而降低冠层的蒸腾速率。

从图1-A还可看出,  $T_r$ 随辐射的增加而增加, 这是因为光合作用随辐射的增加而增强, 进而促进了 $G_s$ 增大和水汽扩散的增强。在土壤水分充足时,  $T_r$ 一直随辐射的增加而增加, 没有出现类似光合作用的光饱和点; 但随着土壤含水量的减少,  $T_r$ 随辐射增加的幅度不断变小, 光饱和现象也逐渐增强(图1-A)。一般情况下 $\text{CO}_2$ 浓度的增加会引起气孔的逐渐关闭, 进而引起 $T_r$ 的降低(图1-B); 但是当 $\text{CO}_2$ 浓度从0增大到 $100$   $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,  $T_r$ 却会随之增大而迅速增加(图1-B), 这是由净光合速率对气孔的负反馈引起的。由于饱和水汽压差是产生蒸腾作用的直接原因, 因此当相对湿度从100%减少到0时, 蒸腾速率随之线性增加(图1-C), 并且土壤供水能力越强, 相对湿度对 $T_r$ 的影响越显著。从图1-D可看出, 叶片温度越高, 蒸腾作用越剧烈, 虽然 $G_s$ 一般都有一个最适温度, 但 $T_r$ 受饱和水汽压的影响而没有类似最适温度, 只是在高温下 $T_r$ 受到一定的抑制, 当土壤含水量低时这种抑制作用更加强烈。从图1中还可看出,  $\Psi_s$ 和不同小气候因子间还存在较强的交互作用, 而且土壤水势越高, 这种交互作用越强烈, 这说明在考虑干旱对作物蒸腾作用影响时, 还应综合考虑小气候等因素的交互影响。

## 2 逐步干旱胁迫下 $T_r$ 日变化动态模拟

本文研究的目标之一就是模拟在现实环境中

$T_r$ 模型对小气候因子的响应。根据上述模型计算了逐步干旱条件下盆栽苹果树(平均单株叶片面积 $0.26$   $\text{m}^2$ )蒸腾日变化动态, 整个干旱周期内的辐射、温度和湿度变化如图2所示。

对土壤水势的模拟表明, 随着土壤含水量的不断减少, 土壤水势不断降低, 而且降低幅度还随着含水量的减少而不断增加(图3-A)。这种变化趋势主要与土壤水分的特征曲线有关, 土壤水势与含水量呈指数相关, 当含水量较低时, 土壤水势随含水量的减少而呈指数方式降低。叶片水势也随土壤含水量的减少而降低, 但是日变化幅度的范围却逐步减少(图3-A), 这与日蒸腾量的减少有关。

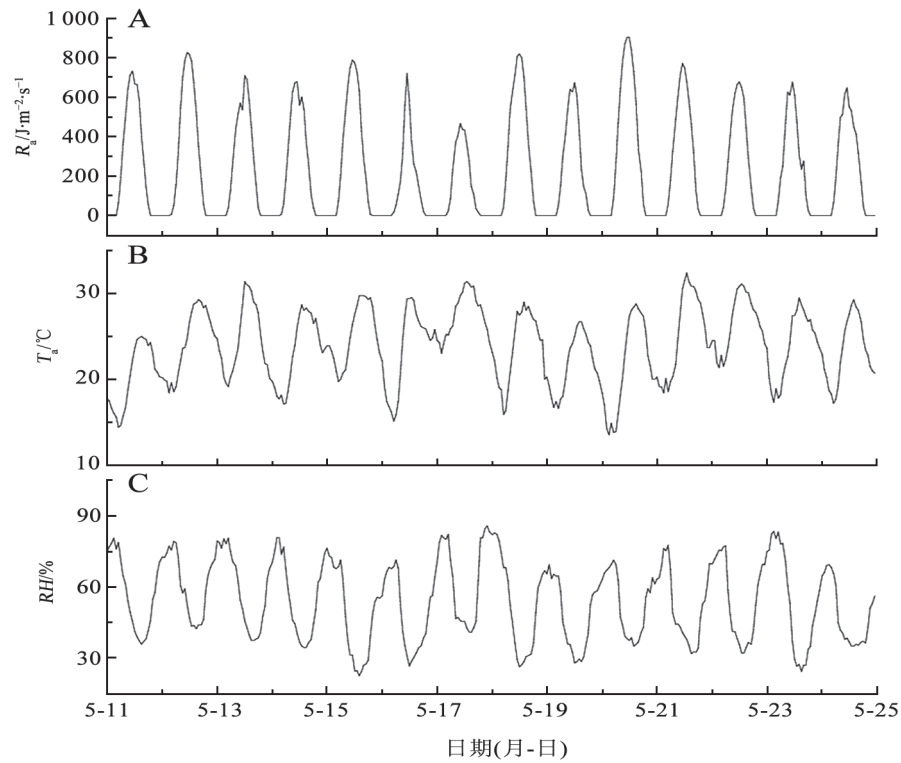
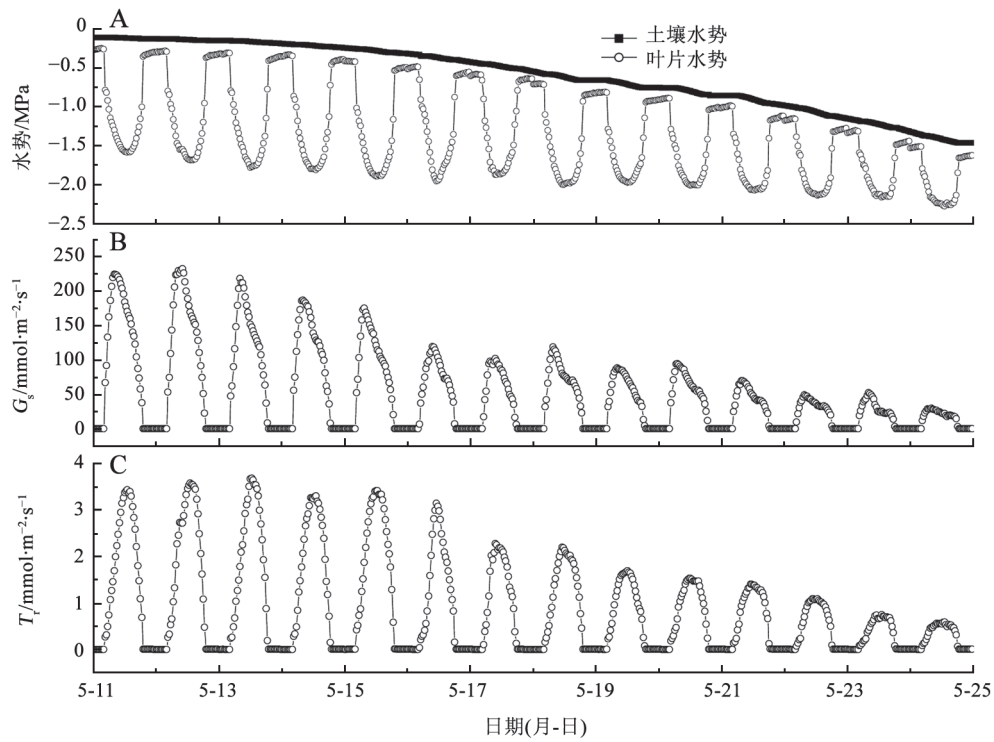
根据公式2~7可模拟出逐步干旱条件下 $G_s$ 的动态变化, 从图3-B可看出,  $G_s$ 随土壤水势的降低而不断减小, 这种减小主要是由土壤水势和叶水势调控。在一天当中 $G_s$ 呈“凹”字形曲线, 有明显的“午休”现象, 上午的峰值要比下午高,  $G_s$ 的这种变化主要是由气象因子的日变化引起, 并随土壤含水量的减少而加重(图3-B)。

从图3-C可看出,  $T_r$ 的变化趋势和 $G_s$ 相似, 也随土壤含水量的减少而降低, 但在轻度干旱时 $T_r$ 的降低不是很明显。另外, 在一天当中 $T_r$ 基本上呈单峰曲线, 最大峰值出现在午后13:00左右, 中午的变化比较平缓, 有一定的“午休”现象。  $T_r$ 的峰值出现比 $G_s$ 晚, 午休现象也不是很严重, 主要是因为中午辐射的增强、气温的升高和湿度的降低(图2)会促使蒸腾作用增强, 它们之间的交互作用产生了这种结果。计算表明, 在一天当中叶片的最大 $T_r$ 为 $3.6$   $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 在整个干旱周期内, 试验苹果树的平均日蒸腾总量从 $652.1$   $\text{g}\cdot\text{株}^{-1}$ 降到 $85.4$   $\text{g}\cdot\text{株}^{-1}$ 。

## 3 模型验证

从图4-A可看出, 在逐步干旱过程中土壤水势的实测值和模拟值非常吻合( $R=0.9657$ ), 这说明利用本文模型可模拟出盆栽苹果树的总体蒸腾失水情况, 以及土壤水分状况。对叶水势的模拟也和实际变化基本一致( $R=0.9263$ ), 但在干旱后期实际叶片水势比模拟值低(图4-B), 这主要是因为随着干旱程度的增加, 根系对水分吸收的阻力也不断增大, 对这种变化此本文未充分考虑。

从图5可看出, 在逐步干旱过程中盆栽苹果树

图2 苹果园内辐射( $R_a$ )、空气温度( $T_a$ )和相对湿度( $RH$ )的日变化Fig.2 The diurnal variations of radiation ( $R_a$ ), air temperature ( $T_a$ ) and relative humidity ( $RH$ ) in the apple orchard图3 逐步干旱胁迫下盆栽苹果树土壤水势、叶水势、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾速率( $T_t$ )日变化动态模拟Fig.3 The simulation of diurnal variation of soil water potential, leaf water potential, stomatal conductance ( $G_s$ ) and transpiration rates ( $T_t$ ) for potted apple trees under gradually drought

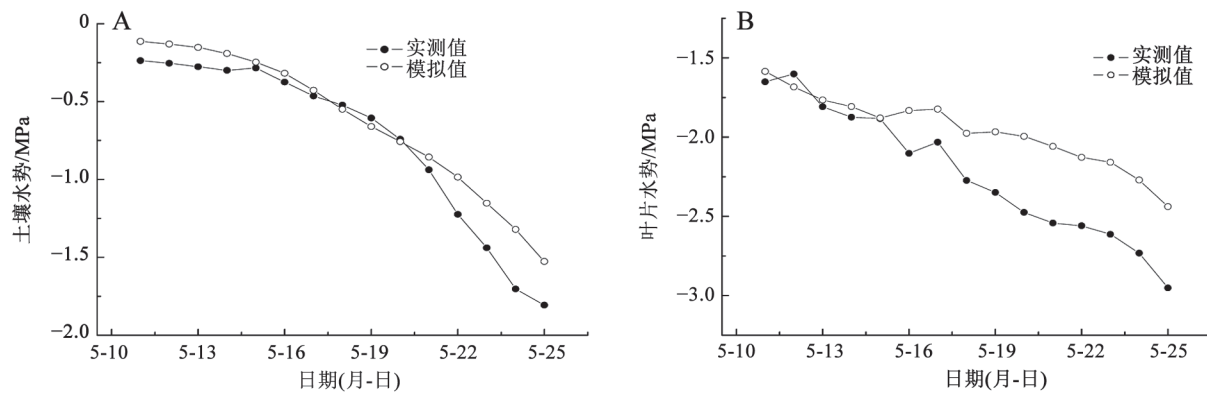


图4 逐步干旱条件下盆栽苹果土壤水势、叶片水势的模拟值和实测值关系  
Fig.4 The relationship between measured and simulated soil water potential, leaf water potential of potted apple tree with gradually drought

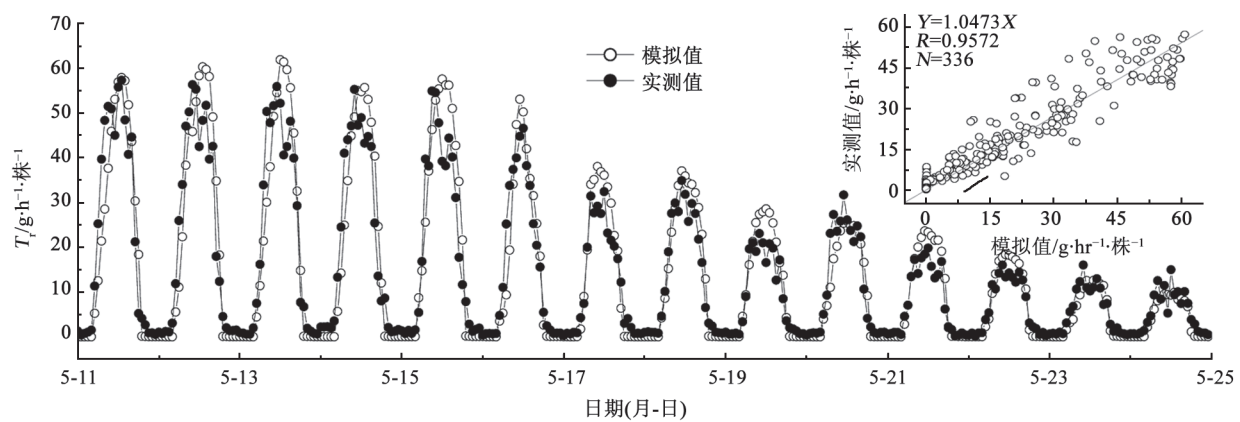


图5 逐步干旱条件下盆栽苹果树蒸腾速率的模拟值和实测值关系  
Fig.5 The relationship between measured and simulated transpiration rate of potted apple tree with gradually drought

蒸腾量模拟值的整体趋势和日变化动态都和实测值相吻合( $R=0.9572$ ), 这说明利用本文模型可准确模拟出不同土壤水分条件下试验树蒸腾动态的影响。但实测蒸腾在一天中的最大值一般出现在11点左右, 比模拟值提前约2 h, 并且中午的“午休”现象也比较明显(图5), 这可能是由树体内贮存水调节所致。

## 讨 论

蒸腾作用和光合作用是植物最主要的生理活动, 也是影响作物产量和品质的主要因素。这两种过程都取决于植物对光能的截获(Green等2003; Pieruschka等2010), 并都受气孔大小的调控(Boutraa

2010; Naithani等2012; Damour 2010)。通过构建不同水分条件下光合-气孔-蒸腾耦合模型不但可更加准确地模拟出植物的气体交换动态, 也为光合作用和蒸腾作用内在规律研究提供了有效手段。一般条件下, 植物叶片接受一定光照后气孔就会打开, 开始进行光合作用(Pieruschka等2010); 同时也会进行水汽扩散, 随着蒸腾作用的增强, 又会引起叶片水势下降, 降低光合作用(Ega等2011)。在本文中光合作用对 $G_s$ 的反馈调节通过Leuning (1995) 提出的半机理模型模拟(公式2), 而对 $T_t$ 的反馈调节有稳态流模型(Jones和Tardieu 1998)和叶水势调节模块实现(公式3)。前人的此类耦合模型往往不能响应于干旱胁迫对气体交换的影响(Green等2003;

Tuzet等2003; 高照全等2010), 本文通过增加土壤和叶水势对气孔导度的调控模块(公式3)解决了这个问题。计算表明, 本文所构建的模型可以较好的模拟盆栽苹果树在不同水分条件下蒸腾速率的动态变化(图3), 及 $G_s$ 和 $P_n$ 的动态变化(未发表资料)。该模型参数少, 能方便地通过气体交换和水势测定的方法获取, 为研究果树干旱胁迫下的蒸腾动态和节水灌溉提供了有效技术途径。

气孔在调控 $H_2O$ 和 $CO_2$ 交换方面起着关键作用, 它可同时响应辐射、温度、湿度、 $CO_2$ 浓度和土壤水分等环境条件的变化(Naithani等2012; Hetherington和Woodward 2003; Ega等2011)。大量研究表明, 当土壤水分发生亏缺时, 根系会产生大量ABA, ABA随蒸腾流进入到叶片后就会引起气孔部分关闭和蒸腾作用降低, 并且轻微的干旱就会对气孔产生明显的影响(Yoo等2009; Hetherington和Woodward 2003)。在本文中根据 $G_s$ 和土壤水势的经验方程(公式5)模拟出了这种调控机制, 同时土壤水势的降低也会引起叶片水势的下降, 并进一步降低 $G_s$  (公式4)。验证结果表明不同水分条件下盆栽苹果树 $T_r$ 的实测值和模拟值非常吻合(图5), 这说明本文的模型设计和参数估计是合理的。由于模型所用参数都可以很容易地利用常规的气体交换参数和水分研究仪器获取, 因此该模型能够很方便地用于研究土壤水分对其它作物蒸腾作用的影响。但是图5也表明, 模拟的日变化峰值比实测值滞后约2 h, 这主要是因为果树根系可在晚上吸收一定的水分贮存在主干、枝条和根系中, 在第2天上午再释放出来参与蒸腾作用(Jones和Tardieu 1998), 所以造成 $T_r$ 的峰值提前。另外, 实测 $T_r$ 日变化的“午休”现象比模拟值显著, 即使没有发生土壤干旱也比较明显。这可能是因为当中午蒸腾作用过于强烈时, 植株内部的导管会产生“空穴”现象(Hölttä等2012), 造成部分导管水流中断和传输阻力的增加, 这种作用本文未予以考虑; 而且, 中午的强辐射、高温和叶片失水等会造成 $G_s$ 的严重下降和不规律波动(Yoo等2009; Hetherington和Woodward 2003), 这些影响过于复杂, 本文的模型中未能充分表达。

## 参考文献

- 陈骏, 梁宗锁(2013). 气孔导度对空气湿度的反应的数学概括及其可能的机理. 植物生理学报, 49 (3): 241~246
- 高照全, 李天红, 冯社章, 张显川(2010). 苹果叶片的净光合速率和光能利用效率的动态模拟. 植物生理学通讯, 46 (5): 487~492
- 高照全, 李天红, 张显川(2009). 苹果冠层蒸腾作用动态模拟. 果树学报, 26 (6): 775~780
- 刘建立, 徐绍辉, 刘慧(2004). 估计土壤水分特征曲线的间接方法研究进展. 水利学报, 2: 68~76
- Boutraa T (2010). Improvement of water use efficiency in irrigated agriculture: a review. J Agron, 9 (1): 1~8
- Damour G, Simonneau T, Cochard H, Urban L (2010). An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. Plant Cell Environ, 33 (9): 1419~1438
- Ega G, Verhoef A, Vidale PL (2011). Towards an improved and more flexible representation of water stress in coupled photosynthesis-stomatal conductance models. Agric Forest Meteorol, 151: 1370~ 1384
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic  $CO_2$  assimilation in leaves of  $C_3$  species. Planta, 149: 78~90
- Green S, Mcnaughton K, Wünsche JN, Clothier B (2003). Modelling light interception and transpiration of apple tree canopies. Agron J, 95: 1380~1387
- Hetherington AM, Woodward FI (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature, 424 (21): 901~908
- Hölttä T, Juurola E, Lindfors L, Porcar-Castell A (2012). Cavitation induced by a surfactant leads to a transient release of water stress and subsequent ‘run away’ embolism in Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings. J Exp Bot, 63 (2): 1057~1067
- Jarvis PG (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. Philoso Trans R Soc London Ser B, 273: 593~610
- Jones HG (1992). Plants and Microclimat: A Quantitative Approach to Environmental. 2 nd. Cambridge University Press, Cambridge
- Jones HG, Tardieu F (1998). Modelling water relations of horticultural crops: a review. Sci Hort, 74: 21~46
- Kavanagh KL, Pangle R, Schotzko AD (2007). Nocturnal transpiration causing disequilibrium between soil and stem predawn water potential in mixed conifer forests of Idaho. Tree Physiol, 27: 621~629
- Leuning R (1995). A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for  $C_3$  plants. Plant Cell Environ, 18: 339~355

- Monteith JL (1965). Evaporation and environment. In: *The State and Movement of Water in Living Organiisms*. Fogg GE (ed). *Sym Soc Exp Biol*, 19: 205~234
- Morille B, Migeon C, Bourmet PE (2013). Is the Penman–Monteith model adapted to predict crop transpiration under greenhouse conditions? Application to a New Guinea Impatiens crop. *Sci Hort*, 152 (18): 80~91
- Naithani KJ, Ewers BE, Pendall E (2012). Sap flux-scaled transpiration and stomatal conductance response to soil and atmospheric drought in a semi-arid sagebrush ecosystem. *J Hydrol*, 464~465 (25): 176~185
- Perrier A (1975). Etude physique de l'évapotranspiration dans les conditions naturelles. I. Evaporation et bilan d'énergie des surface naturelles. *Ann Agron*, 26: 1~18
- Pieruschka R, Huber G, Berry JA (2010). Control of transpiration by radiation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 107 (30): 13372~13377
- Tuzet A, Perrier A, Leuning R (2003). A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant Cell Environ*, 26: 1097~1116
- Yoo CY, Pence HE, Hasegawa PM, Mickelbart MV (2009). Regulation of transpiration to improve crop water use. *Crit Review Plant Sci*, 28: 410~431