

青海海北高寒嵩草草甸系统水分利用效率特征^{*}

宋成刚¹, 李红琴², 王军邦³, 张法伟^{2,4}, 杨永胜², 李英年²

(1. 青海省工程咨询中心, 西宁 810001; 2. 中国科学院西北高原生物研究所高原生物进化与适应重点实验室, 西宁 810001
3. 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101; 4. 中国科学院大学, 北京 100049)

提 要: 系统水分利用效率(WUE)是高寒草甸生态系统碳水耦合及植被演替的重要指标,但其时间格局和主要环境因素仍不清楚。基于青藏高原东北隅高寒嵩草草甸的涡度相关仪器观测的CO₂和H₂O通量数据,分析了2015年植被生长季(4月-10月)的系统水分利用效率(总初级生产力/植被蒸腾)的变化特征和主要环境影响因子。结果表明,总初级生产力(GPP)和植被蒸腾具有显著的单峰季节趋势,与群落叶面积指数(LAI)显著相关。生长季日均WUE为3.24gC·kgH₂O⁻¹,没有显著的季节动态,呈现出“保守型”的特征。增强回归树的结果表明光合光子通量密度(PPFD)、饱和水汽压差(VPD)和净辐射(Rn)是其主要调控因素,与WUE显著指数负相关($r^2 > 0.40$, $p < 0.001$)。

关键词: 系统水分利用效率; 高寒草甸; 增强回归树; 总初级生产力; 植被蒸腾

中图分类号: Q147

文献标识码: A

生态系统水分利用效率(WUE)是指生态系统的植物消耗单位质量水分所固定的CO₂(或生产干物质)的量,是深入理解生态系统水碳循环间耦合关系的重要指标,也是评估生态系统对气候变化适应和响应的综合特征^[1-4]。在早期和区域的研究中,由于生态系统尺度的蒸散和生产力难以直接获取,在区域水分基本守恒的假设上(即区域蒸散损耗和降水输入持平),多采用地上净初级生产力(ANPP)与系统降水的比值,即降水利用效率(PUE)来近似为系统水分利用效率^[5-8]。随着涡度相关技术等观测技术的发展,越来越多的研究采用生态系统总初级生产力(GPP)与植被蒸腾的比值或者生态系统净初级生产力(NPP)与系统蒸散的比值来代表生态系统水分利用效率,并取得了丰硕的成果^[9-11]。高寒嵩草草甸生态系统与其它生态系统相比,有着独特的生态水文过程,对气候变化的响应十分敏感,其系统WUE在时间尺度上存在如何波动特征,一直是全球变化研究的热点和难点^[12,13]。

目前,生态系统水平水分利用效率的研究尚处于初始阶段,其深度、广度还需进一步深入和扩展,尤其是长期处于低温、缺氧、CO₂浓度低以及强辐射等环境胁迫的海北高寒嵩草草甸生态系统,由于受全球变暖、超载过牧及鼠类危害的影响,草甸退化严重,因此,研究高寒草甸生态系统的水分利用效率显得尤为重要。青藏高原被誉为“世界第三极”和“中华水塔”,高寒草甸是其主体植被类型,是系统水源涵养和碳素固持功能的基质^[14],支撑着青藏高原地区的畜牧业发展和生态屏障功能^[15]。高寒草甸系统的水分利用效率和降水、气温正相关^[16,17]或关系较小^[3,18],是植物种群演替和系统稳定性的重要指示特征^[19,20]。但以上结果多基于遥感空间观测资料,缺乏有效的地面验证,因此,有必要依据原位观测数据研究高寒草甸系统水分利用效率的时间变化特征及其主控因素,为理解高寒草甸应对气候变化的生态策略和草地系统的优化管理提供理论依据^[9,21]。

1 材料与研究方法

1.1 研究区概况

* 收稿日期: 2016-5-8; 修回日期: 2016-6-5。

基金项目: 青海省国际科技合作项目(2015-HZ-804); 国家自然科学基金项目(31270520; 31300385; 31270523); 中国科学院战略性先导科技专项(XDB03030502)资助。

作者简介: 宋成刚(1986-),男,汉族,内蒙临河人,助理研究员,硕士; 研究方向: 植物生态学; E-mail: scg8088@163.com

通讯作者: 李红琴, E-mail: lihongqin_00@126.com

本研究的实验地设在青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(海北站)附近。海北站(37°37'N, 101°19'E, 3200m)地处青藏高原东北隅,祁连山北支冷龙岭东段南麓的大通河谷,具有明显的高原大陆性季风气候。区域仅有冷暖两季之分,年平均气温-1.7℃,夏季温暖多雨,冬季寒冷干燥。年降水约580mm,植物生长季集中了全年降水的近80%。土壤为暗沃寒冻锥形土(Mat Cry-gelic Cambisols),土壤富含有机质但缺乏可利用的氮^[22]。以矮嵩草(*Kobresia humilis*)为建群种,主要优势种为垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、异针茅(*Stipa aliena*)、麻花苻(*Gentiana straminea*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserine*)等。在植被旺盛生长期(7月中下旬),群落的相对植被盖度、地上生物量和群落叶面积指数分别可高达98%、394g·m⁻²和3.98m²·m⁻²^[23]。

1.2 数据来源

1.2.1 涡度相关和微气象

涡度相关观测系统设置于地势平坦、地形开阔,且具有足够大"风浪区"的试验场内,用于观测净生态系统CO₂交换量(NEE)和微气象因子。该系统主要由开路CO₂/H₂O快速红外分析仪(LI-7500, Li-Cor Inc., USA)和三维超声风速仪(CSAT-3, Campbell Scientific, Utah, USA)组成。观测高度为2.2m,采样频率为10Hz,每30min输出平均值。同步观测微气象指标。具体包括:1.5m处空气温度和相对湿度(HMP45C, Vaisala, Finland);1.5m的太阳辐射、净辐射通量(CNR-1, Kipp & Zonen, Netherlands)和光合光子通量密度(LI-190SB, Li-Cor Inc., USA)及冠层红外温度(SI-111, Apogee, USA);0.5m处的降水(52203, RM Young, USA);5, 10, 15, 20和40cm的土壤温度和容积含水量(Hydra Probe II, Stevens, USA);以及5cm土壤热通量(HFT-3, Campbell Scientific, USA)等环境因子,数据输出为30min的平均值。文中选取2015年植被生长季(4月15日-10月20日)数据。

1.2.2 叶面积指数

叶面积指数(LAI)的数据分别来自MODIS陆地产品MOD15A2,其空间和时间分辨率分别为1.0km×1.0km和8d。植被数据来自于美国橡树岭国家实验室的分布式主动存档中心(<http://daac.ornl.gov/MODIS/modis.html>)。为了便于和通量数据进行比对,利用多项式 $LAI = \left(\frac{a+bx}{1+cx+dx^2}\right)^2$, a, b, c, d为拟合参数, x为日历天)插值LAI,将其扩展为每天的数据(图1, r²=0.99, p<0.001)。

1.3 研究方法

1.3.1 数据处理方法

首先利用EddyPro 6.1 (Li-Cor Inc., USA)对10Hz高频数据进行二次坐标选择、除趋势和WPL密度校正。由于受电力、仪器故障、天气突变等原因,观测数据不可避免的出现缺失或"野点"。采用非线性方程对缺失通量数据进行插补、计算后获取生态系统总初级生产力(GPP)^[24]。生态系统水分利用效率文中采用GPP和植被蒸腾量(T)的比值(GPP/T)来表示^[1, 21]。涡度相关观测的水汽通量为生态系统蒸散,利用简单的经验方程区分系统蒸散(ET)和土壤蒸发(E)^[25]。

$$T = ET \times (1 - \exp^{-kLAI}) \quad (1)$$

其中K为冠层消光系数,高寒草甸系统中一般取0.8^[26], LAI为群落叶面积指数。

1.3.2 冠层导度和空气导度

空气导度(G_a, μm·s⁻¹)可采用公式(2)计算,冠层导度(G_c, μm·s⁻¹)通过Penman-Monteith方法反推计算^[27]。

$$\frac{1}{G_a} = \frac{W_s}{U_*^2} + 6.2U_*^{-0.67} \quad (2) \quad \frac{1}{G_c} = \frac{\rho C_p VPD}{\gamma LET} + \frac{\beta \Delta - \gamma}{\gamma G_a} \quad (3)$$

其中, W_s为2m处风速(m·s⁻¹), U_{*}为摩擦速度(m·s⁻¹), ρ为空气密度(kg·m⁻³), VPD为饱和水汽压差(kPa), C_p为空气定压比热(kPa·°C⁻¹), γ为湿度常数(kPa·°C⁻¹), β为波文比(显热通量/潜热通量), Δ为饱和水汽压曲线斜率(kPa·°C⁻¹), L为水的汽化潜热(MJ·kg⁻¹), ET为蒸散量(mm·m⁻²·s⁻¹)。上述变量可通过涡度相关直接观测或间接计算^[28]。

1.3.3 统计分析

基于Kolmogorov-Smirnov对GPP、T和WUE的日均数据分布进行正态检验,结果表明三者日均数据为正态分布(0.11<p<0.16),以月份为单因素,对GPP、T和WUE进行方差分析,利用最小方差法(LSD)进行梯度间差异的显著性分析。针对环境因子之间存在共线性和非独立性,利用增强回归树(Boosted re-

gression tree, BRT) 的方法分析环境因素对生态系统水分利用效率的影响。BRT 方法是基于分类回归树算法的一种机器学习方法, 是通过随机选择和自学习方法产生多重回归树, 进而能够提高模型的稳定性和预测精度^[29]。环境因素包括空气温度(T_a)、饱和水汽压差(VPD)、2m 风速(W_s)、光合光子通量密度(PPFD)、净辐射(R_n)、5cm 土壤含水量(SWC)、5cm 土壤温度(T_s)、冠层温度(T_c)、叶面积指数(LAI)、空气导度(G_a)、冠层导度(G_c)。设置 BRT 的学习速率为 0.001, 每次抽取 50% 的数据进行分析, 训练比重为 50% 并进行 10 次重复交叉验证。

2 结果与分析

2.1 高寒草甸环境因素季节特征

空气温度(T_a)、光合光子通量密度(PPFD)、土壤温度(T_s)、冠层导度(G_c)和叶面积指数(LAI)呈

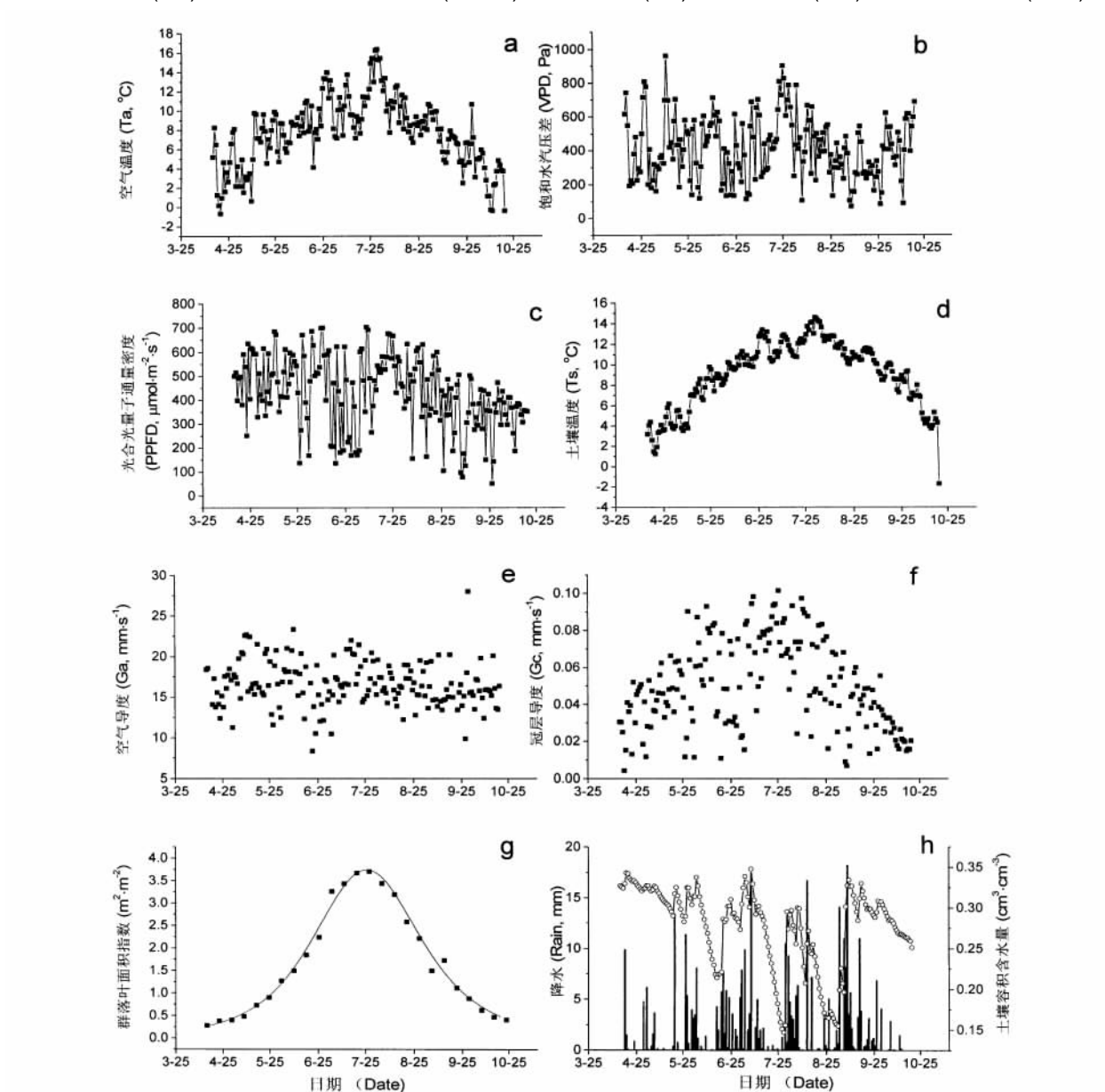


图1 空气温度(a)、饱和水汽压差(b)、光合光子通量密度(c)、5cm 土壤温度(d)和土壤容积含水量(h)、空气导度(e)、冠层导度(f)、群落叶面积指数(g)和降水(h)的季节特征

Figure 1 Seasonal variations of daily air temperature (a), vapor pressure deficit (b), photosynthetic photon flux density (c), 5cm soil temperature (d) and volumetric soil water content (h), aerodynamic conductance (e), canopy conductance (f), leaf area index (g) and precipitation (h)

现出明显的单峰趋势(图1),其最大值基本出现在7月,最小值则出现在生长季首尾两端。 T_a 与 VPD ($r^2 = 0.18$, $p < 0.001$)和 T_s ($r^2 = 0.74$, $p < 0.001$)呈现出显著的正相关。值得注意的是 LAI 和 T_s ($r^2 = 0.88$, $p < 0.001$)显著指数相关而和土壤容积含水量(SWC)关系较小,暗示高寒草甸植被生长主要受温度调控,而水分状况的作用较小^[7,12]。

2.2 高寒草甸系统水分利用效率季节动态

日均生态系统总初级生产力(GPP)和日均植被蒸腾(T)呈现出夏季高、春秋低的变化特征(图2)。单因素方差分析的结果表明,除了4月和10月之间的 GPP ($p = 0.33$)和 T ($p = 0.76$)无显著差异外,其余月份之间差异明显。逐步回归的结果表明 GPP 与 LAI 密切相关,二者呈现出对数饱和型和($GPP = 3.68 \ln(LAI) + 4.11$, $r^2 = 0.86$, $p < 0.001$), T 则主要和冠层导度(G_c)线性相关($T = 49353G_c - 0.67$, $r^2 = 0.84$, $p < 0.001$),进一步的分析表明, G_c 主要受 $PPFD$ ($r^2 = 0.62$, $p < 0.001$)而非 LAI ($r^2 = 0.33$, $p < 0.001$)调控。

2.3 高寒草甸系统水分利用效率影响因素

增强回归树(BRT)对 WUE 的估计变异系数(CV)的标准偏差为0.029,回归树 CV 的相关系数为0.75,表明结果十分可信。BRT的结果表明 $PPFD$ 、 VPD 、 R_n 、 G_c 和 G_a 是对 WUE 变化影响最大5个自变量,合计解释了57%的变异(图3)。其中 $PPFD$ 、 VPD 和 R_n 与 WUE 负相关,表明在辐射较低和饱和水汽压差较小的情况下,系统具有较高的 WUE 。进一步分析表明 $PPFD$ 、 VPD 和 R_n 均是通过调节 T ($r > 0.40$, $p < 0.001$)而非 GPP ($r < 0.30$, $p < 0.06$)来影响 WUE 。

3 讨论

本研究中, LAI 和 T_s 显著指数相关,而和土壤容积含水量关系较小,究其原因可能是由于高寒环境的风速较大且辐射较强,高寒植物长期形态进化适应造成其气孔多分布在叶片背面,而且多被绒毛和蜡质层包围,冠层导度远远小于空气导度^[4,13],暗示大气水汽亏缺和冠层导度对该系统蒸散的作用大于有效能(净辐射与土壤热通量之差)的作用^[13]。

在高寒草甸系统水分利用效率季节动态分析发现, GPP 与 LAI 密切相关,二者呈现出对数饱和型,这主要由于高寒植物之间光合能力的差异较小^[13],在生长季开始阶段 GPP 随 LAI 迅速增大。但随着 LAI 的增大,叶片之间逐渐出现遮光效应,光竞争效应增强,加之高寒植物通常较为低矮,叶片密度较高,群落的光合速度增长相对缓慢^[1,4]。 T 与 G_c 呈线性相关,表明冠层高度和群落结构对 T 影响较大^[13]。进一步的分析表明, G_c 主要受 $PPFD$ 而非 LAI 调控,暗示高寒植被对水分利用具有内在的进化趋同性^[3-5]。由于本研究消除了植被生长(LAI)对 WUE 的影响, WUE 平均为 $3.24 \text{ gC} \cdot \text{kgH}_2\text{O}^{-1}$ (图2)和东北松嫩草甸系统接近^[28],而与科尔沁沙地植物差异较大^[30],总体而言,海北高寒嵩草草甸没有明显的季节趋势($p = 0.10$),表现出保守性的水分利用策略^[1,8,13,28]。偏相关分析表明 WUE 主要受 T ($r = -0.81$, $p < 0.001$)而非 GPP ($r = 0.77$, $p < 0.001$)调控。

在辐射较低和饱和水汽压差较小的情况下,系统具有较高的 WUE ,这和藏北高寒草甸^[16]及东北松嫩草甸^[28]的研究结果相似,表明该方式可能是植被实现最优水分利用的一种普遍适应性策略^[10,11],并进一步分析表明 $PPFD$ 、 VPD 和 R_n 均是通过调节 T 而非 GPP 来影响 WUE 。这主要由于高寒植物栅栏组织发达,叶绿体小而多,强光低温型的光合系统对环境因子变化的再适应能力较强^[4]。比如,高寒植物可在一

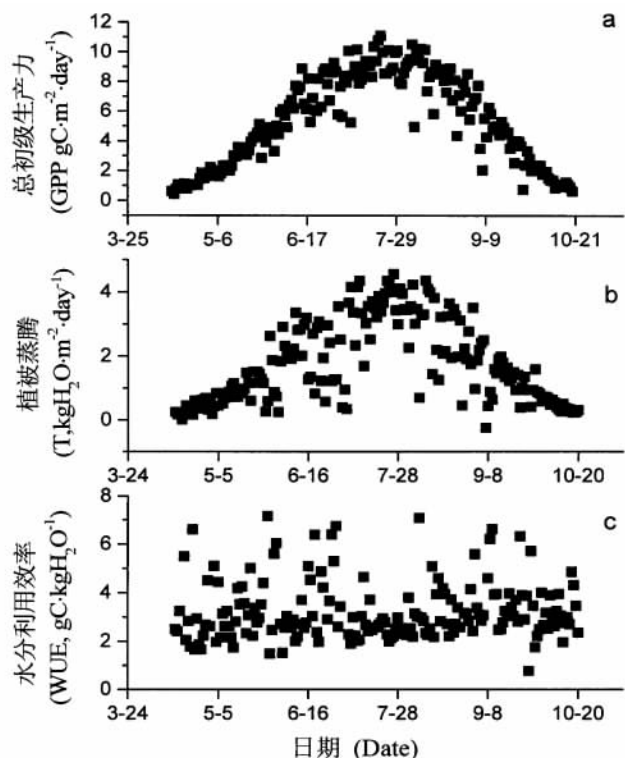


图2 总初级生产力(a) 植被蒸腾(b)和系统水分利用效率(c)的季节动态

Figure 2 Seasonal variations of gross primary production (a), plant transpiration (b) and water use efficiency (c)

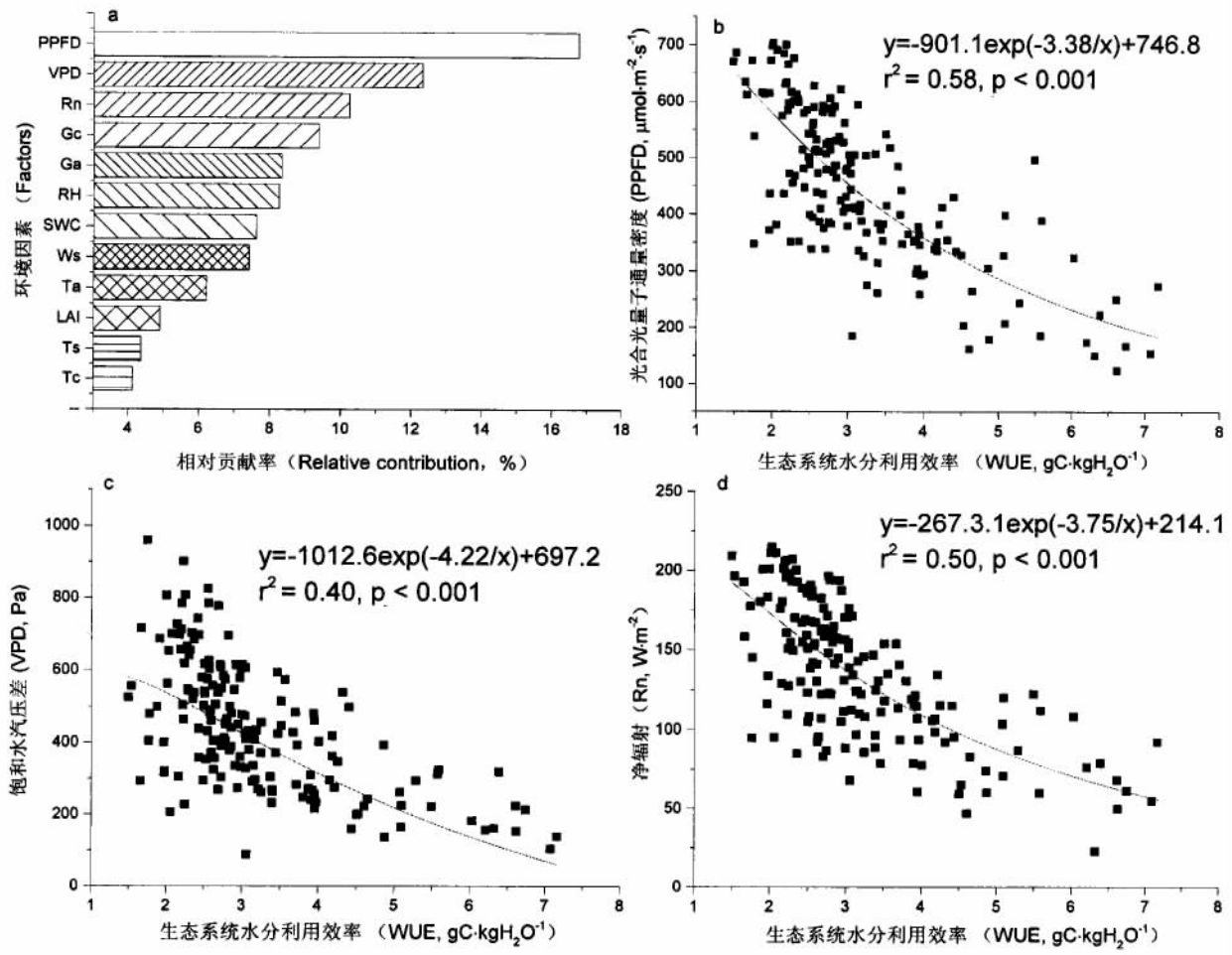


图3 系统水分利用效率影响因素的影响力(a)及其作用方式(b,c,d)

Figure 3 Relative contribution of environmental factors on water use efficiency (WUE, a) and the correlations between WUE and important factors (b, c, and d)

到数天之内调节最适光合温度以适应当前温度。而植被蒸腾主要受气孔导度调节而且多以快速响应为主,由于高寒系统水分供给相对充足^[7],高寒植物在辐射和大气水分亏缺升高时,通过增大气孔导度来增大蒸腾而降低叶温^[18],从而避免生理伤害^[28],但此时光合能力基本处于饱和或缓慢增加状态,系统水分利用效率降低。

4 结论

在植被生长季中,青海海北高寒嵩草草甸总初级生产力(GPP)和植被蒸腾(T)表现出7月最高的单峰型季节变化。日均GPP主要受群落叶面积指数调控,二者呈现出对数饱和型关系。由于高寒区域系统水分供给相对充足,冠层导度和日均T显著线性正相关。系统水分利用效率(WUE)没有显著的季节趋势,表明高寒嵩草草甸水分利用策略的保守型。WUE和光合光子通量密度、水汽饱和压差和净辐射负相关,这可能和高寒系统植被蒸腾和光合强度对环境因素的不同响应方式所致。

参考文献

[1] Hu Z, Yu G, Fu Y, et al. Effects of vegetation control on ecosystem water use efficiency within and among four grassland ecosystems in China [J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(7): 1609 - 1619.

[2] 胡中民,于贵瑞,王秋风,等. 生态系统水分利用效率研究进展[J]. *生态学报*, 2009, 29(3): 1498 - 1507.

[3] 米兆荣, 陈立同, 张振华, 等. 基于年降水、生长季降水和生长季蒸散的高寒草地水分利用效率[J]. *植物生态学报*, 2015, 39(7): 649 - 660.

[4] Körner C. *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems* [M]. Berlin & Heidelberg: Springer - Verlag, 1999.

- [5] Huxman T E , Smith M D , Fay P A , et al. Convergence across biomes to a common rain – use efficiency[J]. *Nature* , 2004 , 429(6992) : 651 – 654.
- [6] Guo Q , Hu Z M , Li S G , et al. Spatial variations in aboveground net primary productivity along a climate gradient in Eurasian temperate grassland: effects of mean annual precipitation and its seasonal distribution[J]. *Global Change Biology* , 2012 , 18: 3624 – 3631.
- [7] Li H , Zhang F , Li Y , et al. Thirty – year variations of above – ground net primary production and precipitation – use efficiency of an alpine meadow in the north – eastern Qinghai – Tibetan Plateau[J]. *Grass and Forage Science* , 2015: doi: 10.1111/gfs.12165.
- [8] 李红琴, 李英年, 张法伟, 等. 高寒草甸植被生产量年际变化及水分利用效率状况[J]. *冰川冻土* , 2013 , 35(2) : 475 – 482.
- [9] Xiao J , Sun G , Chen J , et al. Carbon fluxes , evapotranspiration , and water use efficiency of terrestrial ecosystems in China[J]. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2013 , 182 – 183: 76 – 90.
- [10] Zhang M , Yu G , Zhuang J , et al. Effects of cloudiness change on net ecosystem exchange , light use efficiency , and water use efficiency in typical ecosystems of China[J]. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2011 , 151(7) : 803 – 816.
- [11] 李辉东, 关德新, 袁凤辉, 等. 科尔沁草甸生态系统水分利用效率及影响因素[J]. *生态学报* , 2015 , 35(2) : 478 – 488.
- [12] Guo Q , Hu Z , Li S , et al. Contrasting responses of gross primary productivity to precipitation events in a water – limited and a temperature – limited grassland ecosystem[J]. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2015 , 214 – 215: 169 – 177.
- [13] Mcfadden J P , Eugster W , Chapin F S. A regional study of the controls on water vapor and CO₂ exchange in arctic tundra[J]. *Ecology* , 2003 , 84(10) : 2762 – 2776.
- [14] 张法伟, 王军邦, 林丽, 等. 青藏高原高寒嵩草草甸植被群落特征对退化演替的响应[J]. *中国农业气象* , 2014 , 35(5) : 504 – 510.
- [15] 赵新全. 高寒草甸生态系统与全球变化[M]. 北京: 科学出版社, 2009.
- [16] 闫巍, 张宪洲, 石培礼, 等. 青藏高原高寒草甸生态系统 CO₂ 通量及其水分利用效率特征[J]. *自然资源学报* , 2006 , 21(5) : 756 – 767.
- [17] 叶辉, 王军邦, 黄玫, 等. 青藏高原植被降水利用效率的空间格局及其对降水和气温的响应[J]. *植物生态学报* , 2012 , 36(12) : 1237 – 1247.
- [18] Fu Y L , Yu G R , Sun X M , et al. Depression of net ecosystem CO₂ exchange in semi – arid *Leymus chinensis* steppe and alpine shrub[J]. *Agricultural and Forest Meteorology* , 2006 , 137(3 – 4) : 234 – 244.
- [19] 陈世伟, 刘旻霞, 贾芸, 等. 甘南亚高山草甸围封地群落演替及植物光合生理特征[J]. *植物生态学报* , 2015 , 39(4) : 343 – 351.
- [20] Yang Y , Fang J , Fay P A , et al. Rain use efficiency across a precipitation gradient on the Tibetan Plateau[J]. *Geophysical Research Letters* , 2010 , 37(15) : L15702.
- [21] Zhu X , Yu G , Wang Q , et al. Seasonal dynamics of water use efficiency of typical forest and grassland ecosystems in China[J]. *Journal of Forest Research* , 2014 , 19(1) : 70 – 76.
- [22] 周兴民. 中国嵩草草甸[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [23] 张法伟, 李英年, 李红琴, 等. 青藏高原3种主要植被类型的表观量子效率和最大光合速率的比较[J]. *草地学报* , 2007 , 15(5) : 442 – 448.
- [24] 张法伟, 李英年, 曹广民, 等. 青海湖北岸高寒草甸草原生态系统 CO₂ 通量特征及其驱动因子[J]. *植物生态学报* , 2012 , 32(3) : 187 – 198.
- [25] Alberto M C R , Quilty J R , Buresh R J , et al. Actual evapotranspiration and dual crop coefficients for dry – seeded rice and hybrid maize grown with overhead sprinkler irrigation[J]. *Agricultural Water Management* , 2014 , 136: 1 – 12.
- [26] Zhu G , Su Y , Li X , et al. Modelling evapotranspiration in an alpine grassland ecosystem on Qinghai – Tibetan plateau[J]. *Hydrological Processes* , 2014 , 28(3) : 610 – 619.
- [27] Gu S , Tang Y , Cui X , et al. Characterizing evapotranspiration over a meadow ecosystem on the Qinghai – Tibetan Plateau[J]. *Journal of Geophysical Research* , 2008 , 113(D8) : doi: 10.1029/2007JD009173.
- [28] 董刚. 中国东北松嫩草甸草原碳水通量及水分利用效率研究[D]. 东北师范大学, 2011.
- [29] Elith J , Leathwick J R , Hastie T. A working guide to boosted regression trees[J]. *Journal of animal ecology* , 2008 , 77: 802 – 813.
- [30] 孙学凯, 范志平, 王红, 等. 科尔沁沙地复叶槭等3个阔叶树种光合特征及其水分利用效率[J]. *干旱区资源与环境* , 2008 , 22(10) : 188 – 194.

Characterizing ecosystem water use efficiency of alpine Kobresia meadow over the northeastern Qinghai – Tibetan Plateau

SONG Chenggang¹, LI Hongqin², WANG Junbang³, ZHANG Fawei^{2,4}, YANG Yongsheng², LI Yingnian²

(1. Qinghai Engineering Consulting Center, Xining 810001; 2. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001; 3. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101; 4. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Alpine meadow ecosystem water use efficiency was an important indicator for understanding the coupling the water and carbon cycles while the temporal patterns and controlling factors of water were not fully clear. We collected CO₂ and H₂O flux dataset measured by eddy covariance technique over an alpine Kobresia meadow on the northeastern Qinghai – Tibetan Plateau, and analyzed the temporal pattern of daily WUE and its main environmental factors during plant growing season from April to October. The results showed that the seasonal variations of gross primary production (GPP) and plant transpiration (T) were unimodal and were predominately controlled by leaf area index (LAI). The daily WUE during growing season was 3.24 gC · kgH₂O⁻¹ and did not fluctuate with season development, which indicated that WUE of alpine meadow was relatively conservative. Boosted regression trees (BRT) showed that photosynthetic photon flux density (PPFD), vapor pressure deficit (VPD) and net radiation (Rn) accounted for the more relative contribution of variations of daily WUE. Those factors correlated exponential negatively with WUE ($r^2 > 0.40$, $p < 0.001$).

Key words: water use efficiency; alpine meadow; boosted regression trees; gross primary production; plant transpiration