

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2024.01.039

余新晓, 武昱鑫, 贾国栋. 森林植被不同尺度的碳水过程及耦合机制研究进展[J]. 水土保持学报, 2024, 38(1): 1-13.

YU Xinxiao, WU Yuxin, JIA Guodong. Research progress of carbon-water processes and coupling mechanisms of forest vegetation at different scales[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2024, 38(1): 1-13.

森林植被不同尺度的碳水过程及耦合机制研究进展

余新晓^{1,2}, 武昱鑫², 贾国栋^{1,2,3}

(1. 北京林业大学国家林业与草原局水土保持重点实验室, 北京 100083;

2. 北京林业大学水土保持学院首都圈森林生态系统国家定位观测研究站, 北京 100083;

3. 北京林业大学林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083)

摘要: [目的] 陆地生态系统中的碳循环和水循环是陆地生态系统物质和能量循环的核心, 也是连接地圈、生物圈和大气层的纽带。森林植被是陆地生态系统的重要组成部分, 是表征陆地碳-水循环的重要变量, 在维持生物圈和大气圈的动态平衡中发挥着重要作用。目前, 对陆地生态系统中碳-水循环的耦合关系和机制缺乏系统的分析和总结。[方法] 从森林植被碳与水过程及其相互作用、植被水分利用和耦合机制的角度, 综述了森林植被碳与水循环过程及其相互作用的研究与进展, 以及不同空间尺度(叶片到区域/全球尺度)碳-水耦合的定义、方法、进展和展望。[结果] 新兴的技术和方法实现了不同尺度碳水过程的高频观测, WUE 等耦合指标体系推动了碳水耦合机制的研究和发展。[结论] 通过系统阐述植被碳水耦合关系的多尺度整合和碳水耦合机理, 为系统认识森林碳水耦合机理和水资源管理提供了理论基础, 对未来植被经营管理决策具有重要的科学支撑意义。

关键词: 碳水循环; 碳水耦合; 尺度; 水分利用

中图分类号: S157.1

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242-(2024)01-0001-13

Research Progress of Carbon-water Processes and Coupling Mechanisms of Forest Vegetation at Different Scales

YU Xinxiao^{1,2}, WU Yuxin², JIA Guodong^{1,2,3}

(1. Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. The Metropolitan Area Forest Ecosystem Research Station, School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 3. State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] The carbon and water cycles in terrestrial ecosystems are the core of the material and energy cycles in terrestrial ecosystems, and also the link connecting the geosphere, the biosphere and the atmosphere. Forest vegetation is an important component of terrestrial ecosystems, an important variable characterized the terrestrial carbon-water cycle, and plays an important role in maintaining the dynamic balance of the biosphere and the atmosphere. Currently, there is a lack of systematic analysis and summary of the coupling relationship and mechanism of carbon-water cycle in terrestrial ecosystems. [Methods] This paper summarizes the research and its progress on forest vegetation carbon and water cycle processes and their interactions, as well as the definition, methods, progress and outlook of carbon-water coupling at different spatial scales (leaf to regional/global scales) from the perspectives of forest vegetation carbon and water processes and their interactions, and vegetation water use and coupling mechanisms, respectively. [Results] Emerging technologies and methods have realized high-frequency observations of hydrocarbon processes at different scales, and coupled indicator systems such as WUE have promoted the research and

收稿日期: 2023-09-26

修回日期: 2023-10-21

录用日期: 2023-11-10

网络首发日期 (www.cnki.net): 2023-12-26

资助项目: 国家自然科学基金项目 (42230714, U2243202)

第一作者: 余新晓 (1961—), 男, 博士, 教授, 主要从事水土保持、生态水文研究。E-mail: yuxinxiao111@126.com

通信作者: 贾国栋 (1986—), 男, 博士, 教授, 主要从事水土保持、生态水文研究。E-mail: jgd123@126.com

http://stbxb.alljournal.com.cn

development of hydrocarbon coupling mechanisms. [Conclusion] In conclusion, we have systematically elucidated the multi-scale integration of vegetation carbon-water coupling relationship and carbon-water coupling mechanism, which provides a theoretical basis for the systematic understanding of forest carbon-water coupling mechanism and water resource management, and is of great significance as a scientific support for the future decision-making of vegetation operation and management.

Keywords: carbon and water cycles; carbon and water coupling; scale; water use

Received: 2023-09-26

Revised: 2023-10-21

Accepted: 2023-11-10

Online(www.cnki.net): 2023-12-26

在过去的 160 年里,由于化石燃料的燃烧、工业化进程的加快,以及土地利用方式的转变等,全球 CO_2 浓度持续上升。根据世界气象组织(World Meteorological Organization, WMO)的数据,2018 年全球 CO_2 浓度是工业革命前水平的 147%,平均值约为 $(407.8 \pm 0.1) \mu\text{mol/mol}$ 。全球 CO_2 浓度的持续升高是导致全球气候变暖的重要因素,在此背景之下,水资源在时间与空间上的分配模式将发生变化,进而导致全球洪涝或者干旱等自然灾害发生的频率和强度增加,全球范围内的水资源短缺也将成为新的常态。

森林植被中的碳和水过程是地球表面系统物质循环和能量交换的基本生物物理过程,也是陆地生态系统中相互耦合的 2 个重要生态过程。植物的光合和蒸腾作用是植物的 2 个基本生理生态过程,与森林植被中的碳循环和水循环密切相关。通过光合作用,植被可以吸收大气中的 CO_2 ,从而缓解大气中 CO_2 浓度增加对气候变暖的影响^[1]。然而,植被蒸腾作用又是植物生长过程中水分散失的主要途径^[2-3]。森林植被的碳水循环是森林物质和能量循环的核心,反映了土壤—植物—大气界面的相互作用。近年来,关于植被碳与水过程及其相互作用的研究几乎涵盖了从叶片尺度到区域尺度的所有空间尺度,并分别从生态学和水文学的角度在多个尺度上取得了重大进展。许多研究表明,自然生态系统中的碳循环和水循环是相互联系、不可分割的耦合系统,具有紧密的耦合效应。森林植被的碳水循环过程涉及不同时空尺度的耦合关系,因此碳水耦合关系在各个尺度上都是普遍存在的。不同尺度森林植被碳水耦合过程的实质是土壤与大气、土壤与植被、植被与大气,以及植物体自身等各界面层间的碳水耦合过程。因此,在全球气候变暖、干旱加剧的形势下,定量、全面地阐明森林植被不同尺度的碳水过程及其耦合机理,以平衡植被固碳与耗水之间的矛盾显得尤为重要^[4]。

当前陆地生态系统不同尺度的碳水循环之间的耦合关系和机制还缺乏系统的分析和总结,特别是区域尺度的相关研究相对缺乏,寻求生态系统管理的有效途径,必须了解陆地生态系统不同尺度的碳循环和

水循环各种过程的驱动机制及反馈机制。本文旨在系统阐述森林植被单个碳水及其相互作用过程,整合多尺度的植被水碳耦合关系和机制,为系统认识森林碳水耦合机制、营建高质量森林和管理水资源提供理论依据,对辅助决策未来植被经营与管理具有重要的科学意义。

1 森林植被不同尺度的碳水过程

1.1 森林植被不同尺度的碳循环过程

碳是地球上生命赖以生存的基础,也是生物有机体组成的重要元素^[5]。碳循环是碳元素在地球各层(大气层、生物圈、岩石圈、水圈)之间移动和循环的过程^[6]。陆地生态系统的碳循环包括 3 个主要过程:碳通过光合作用进入生态系统、碳在生态系统中的周转和碳通过呼吸作用的释放。陆地碳循环及其对全球气候变化的响应是国内外生态学界的热门研究问题,但我们对生态系统碳循环所涉及的许多物理化学和生理生态过程的了解非常有限,其中许多过程的机理仍不清楚。

1.1.1 森林植被不同尺度的碳循环过程:光合作用

植物的光合作用是在可见光下将 CO_2 和 H_2O 转化为碳水化合物并释放出 O_2 的生化过程。气孔通过开闭行为对光合过程中 CO_2 的吸收进行调控,其作为植物与外界进行水汽交换的主要器官和通道,能对植物光合强度产生重要影响。此外,气孔响应速率可以对叶片水分利用效率调控^[7]。因此叶片尺度上光合作用的研究常常与气孔行为相结合。当前主要利用模型对植物气孔导度进行模拟来开展叶片尺度光合作用的相关研究,主要可概括为 4 大类:基于环境因子与气孔导度关系建立的完全经验模型,基于植物自身光合作用、水分传导等生理过程建立的半经验半机理模型,基于最优气孔及扩散理论建立的机理模型及优化模型。在个体尺度对单一光合作用的研究鲜有报道,当前在单株尺度相关研究主要以单株植物的光合作用为基础,采用植物水分利用效率(WUE)和多种生理指标的关系进行耦合研究。

在生态系统尺度上,植物在单位时间内通过光合作用固定的有机碳量称为总初级生产力(gross pri-

mary productivity, GPP)。植被 GPP 是生态系统碳汇规模的关键指标,植物物候和最大光合作用能力可以解释 GPP 约 90% 的变化。分析植物最大光合能力的变化有助于解释植物 GPP 背后的生理机制。目前,植被生产力无法直接测量,只能通过各种方法进行估算。估算方法主要包括地面观测^[8]、涡度相关通量观测^[9]及模型模拟^[10]。其中,地面观测和涡度相关通量观测可以提供高精度的数据,但受限于站点尺度(个体和生态系统),不利于分析区域/全球尺度的 GPP^[11-12]。此外,依赖涡度相关通量观测提供的连续观测数据有限,不利于分析 GPP 对长期气候变暖的响应。

模型模拟可提供区域/全球尺度的长时间序列 GPP,并被广泛用于分析长期气候变化对 GPP 的影响^[13-14]。模型模拟的估算方法主要基于生态学原理和假设,根据植被过程与环境因素之间的关系构建模型,将小尺度观测结果外推到区域/全球。遥感技术的发展催生了 LUE 模型^[15],它是基于 GPP 与光合有效辐射的关系,考虑了植被冠层吸收光合有效辐射的比例和光能利用效率。然而,不同的 LUE 模型和不同的模拟公式在输入数据和参数设置方面存在很大差异,这增加了模拟结果的不确定性。不过,多个模型的集合(EC-LUE, GCP-TRENDY 和 C4MIP)可以有效提高区域/全球尺度的 GPP 模拟精度,从而降低不确定性^[16]。

1.1.2 森林植被不同尺度的碳循环过程:周转过程

植物凋落物是维系陆地生态系统地下和地上部分碳循环和物质传递的关键纽带。就叶片尺度而言,植物主要以凋落叶的形式向土壤系统进行碳输入。凋落叶所含的有机碳及养分在分解过程中,一部分直接输入到土壤中,影响土壤生态系统的碳输入,并促进土壤微生物和植被生长繁殖 2 种途径参与碳循环;另一部分在微生物作用下分解,直接以 CO₂ 的形式输入大气,以影响全球陆地生态系统碳循环^[17-18]。

在单株尺度方面,植物主要通过释放根系分泌物、产生粗物质和根系残体等形式向土壤输入碳来参与碳循环。在生长发育过程中,为了在当前生存环境中更好地适应,植物不同部位会产生并分泌有机物或无机离子等根系分泌物,以对当前根际环境进行调节^[19]。相关研究^[20]发现,植物根系部位由不同化学物质构成的根系分泌物是土壤生态系统的重要有机碳来源,其约占植物自身光合总固碳量的 6%~18%。探究植物凋落物及根系对陆地生态系统碳循环过程的影响,有助于对充分了解全球变化下陆地生态系统碳循环机理。

自 20 世纪 60 年代以来,人们越来越多地采用箱

式法^[21]、生物量估算^[22]、模型模拟^[13]和遥感^[23]等方法研究生态系统尺度的碳通量。目前通用的是涡度协方差法(eddy-covariance technique, EC),可实现长时间连续观测。虽然这些方法已被用于测量叶片到生态系统尺度的碳通量,但不同生态过程(光合作用和呼吸作用的碳吸收和释放)对碳交换的相对贡献却无法准确量化,而且对于碳吸收和释放过程中 CO₂ 的来源和流向仍存在很大分歧^[24]。近年来,稳定同位素技术的出现加深了学者对生态系统碳交换过程的了解。在叶片到生态系统尺度上定量区分碳通量的组成部分^[25](光合和呼吸通量),分析碳交换过程中 CO₂ 的来源和流向,阐明不同碳库之间的 CO₂ 交换机制。这直接影响着全球碳循环的研究进展,有着较广的应用范围,且测量结果相对准确。

气候条件(如温度和降水)通常被认为是区域或全球尺度上碳周转时间的关键驱动因素,地表碳循环时间从热带地区的不到 1 年到北极地区的 60 多年不等^[26]。气温升高会加速微生物对碳的分解,从而缩短周转时间,气温和降水对碳周转时间的相互作用在局部范围内各不相同,气候变量的交互影响尚不明确^[27]。尽管气候是影响碳周转时间的一个重要因素,但其他环境变量(如 pH、质地和水文学)对碳周转也有同样重要的影响。

1.1.3 森林植被不同尺度的碳循环过程:呼吸作用

植物呼吸作用是植物向大气释放 CO₂ 的主要途径,为森林生态系统碳循环的重要一环。叶片尺度上,在控制试验下,植物叶片在夜间会将白天固定 CO₂ 的 35% 以呼吸作用释放到大气中去^[28]。拓展到单株尺度上,相较于叶片的呼吸作用,树干的呼吸作用一直是研究的热点,树干呼吸作用所释放的 CO₂ 是植物呼吸产生 CO₂ 的重要组成部分。树干中的活细胞经呼吸作用产生 CO₂ 的过程称之为树干呼吸,其在木质组织呼吸中占有重要地位。植物呼吸释放 CO₂ 的过程十分复杂,释放 CO₂ 过程在有一定的规律性的同时也存在一定的变异性和差异性。对植物呼吸进行研究有助于推动对植物碳循环过程的理解,且对植物碳通量贡献的研究也起着关键作用。

在生态系统尺度上,涡度协方差技术(EC)被广泛用于监测高时间频率的陆地一大气碳通量。但这种技术只能通过将测得的净生态系统 CO₂ 交换量(net ecosystem exchange, NEE)划分为总初级生产力(GPP)和生态系统呼吸量(ER)来估算白天的生态系统呼吸量。目前,划分 NEE 的方法主要有经验回归模型^[29]、生态系统过程模型^[30]和机器学习法^[31]等。近年来,稳定同位素技术提供了一种独立的方法,可将涡流相关技术测得的生态系统 CO₂ 交换量

(NEE)划分为生态系统呼吸量(ER)和总初级生产力(GPP)。同时,光学同位素技术的进步实现了对碳通量同位素特征的连续测量,确保了稳定同位素分配理论的有效性。

由于植被呼吸的复杂性和研究方法的限制,植被呼吸过程和机理的研究工作,尤其是区域/全球尺度的研究工作仍存在很大困难^[32]。在过去几十年里,世界各地的生态学家在多个方面开展了大量研究。对陆地生态系统呼吸作用的准确估计是了解全球碳循环过程和开发预测模型的基础。迄今为止,国际上广泛使用的模型有集成生物圈模拟器(the integrated biosphere simulator, IBIS)^[33]、(spatially explicit individual-based model, SEIB)^[34]、基于过程的动态植被模型(the lund-potsdam-jena dynamic global vegetation model, LPJ)^[35]和路面模式的全球植被动力学模型(the community land model's dynamic global vegetation models, CLM-DGVM)^[36]。然而,这些模型复杂程度不同,对动态植被过程模拟的过程也存在差异。近年来,随着计算机和卫星遥感技术的发展,将高分辨率遥感产品观测到的碳通量数据扩展到全球范围成为可能。目前的遥感产品,如中分辨率成像光谱仪(moderate resolution imaging spectroradiometer, MODIS),可提供精细时空分辨率的关键生态系统变量,从而将生态系统尺度的参数放大到区域/全球尺度^[37]。尽管如此,这种方法可能会受到全球长期通量观测网络(FLUXNET)中其他站点生态系统呼吸估算准确性的限制仍心存疑虑。

1.2 森林植被不同尺度的水过程

水循环是地表各种形态的水通过蒸发、水汽输送、凝结降落、下渗和径流等环节,不断进行水分运移和转化的过程。降水、蒸发、径流和土壤水是陆地水循环过程的重要环节,它们构成的水循环决定了全球的水平和区域的水资源总量。研究水循环的目的在于揭示生态水文特征、探究水文过程机制及其正负影响^[38]。

1.2.1 森林植被不同尺度的水循环过程:降水

大气降水经过植被截流后,降雨量、降雨强度、降雨侵蚀力都进行了再分配。各类森林生态系统因群落结构、冠幅、林间距、季相等特征差异,降雨截流量差异显著。已有研究^[39]指出,林冠层对降大气降水的截流率在 10%~30%,最大可达 50%。我国森林生态系统的截流率在 11%~34%,变异系数范围为 6.68%~55.05%。林冠对降水的保留和拦截作用不仅与降水量和降水强度有关,还与森林类型、林分组成、林龄、郁闭度等有关。树干流是水分循环中极其微小的一个环节,平均占降雨总量的 2.05%。但树干流对植被生长起着极为关键的作用,尤其在干旱地区

甚至决定着植被能否存活^[40-41]。林间降雨一部分未受阻拦直接穿透到地面,一部分被冠层截流后形成滴落雨。已有研究^[42]发现,未被植被截流的林外降水与被植被截流的林间降水呈显著的正相关关系。

降水变化是气候变化的最直接表征。区域尺度上,几乎所有研究都结合水文模型从气候变化角度探究降水对水资源和水质的影响。降水改变汇入大江大河的径流总量,影响流量、流速、水质等水文要素,进而对区域生态环境进行重塑与控制。当前测定降水常用人工模拟和间接观测 2 种方法^[43]。人工模拟多应用在草本和农作物等容易获取样本的植被上,浸泡法和覆盖地表法是最常用的 2 种监测方法^[44-45]。高大乔木等较难获取的样本,一般采用自记雨量计对雨量进行测定^[46]。

1.2.2 森林植被不同尺度的水循环过程:蒸发

蒸发是地面和大气水汽交换的主要通道,是生态系统输出水分的主要形式^[47]。前人^[48-49]研究表明,66%的陆地降水通过蒸散发返回到大气层中,肩负着平衡水量的重要使命。叶片尺度上,蒸发会受到叶片形状及大小的影响,传统植物学认为因夜间植物无法通过光合作用获取 CO₂ 而关闭气孔,因此夜间不会产生蒸腾作用。但是,大量观测表明,植物夜间气孔并不是完全关闭的,夜间叶片的蒸腾作用还是普遍存在的。对于夜间蒸腾是否存在,可以通过观察叶片显微结构来判断夜间蒸腾是否发生^[50],也可以利用光合仪器测定气体交换参数来观察夜间蒸腾是否发生^[51]。夜间蒸腾的发生必然引起木质部液流的变化,近年来,热比率法和热场变形法因其能测定低速和负向液流在夜间蒸腾研究中得到广泛应用^[52]。个体尺度上的蒸腾测定方法有:整株容器法、蒸渗仪法、风调室法、液流测定—元素失踪法和液流测定—热技术法^[53]。热技术法能在树木自然生长状态下实现叶片到单株尺度的转换,具有时间分辨率高、准确度高和易操作等优点,目前已成为树木蒸腾耗水研究中最常用的方法^[54]。生态系统尺度的蒸发包括冠层截留蒸发、枯枝落叶等覆盖物的截留蒸发和乔灌的蒸腾^[55]。蒸发受地形因子、土壤因子、大气因子植被因子及人类活动等环境因子的影响,许多研究聚焦影响蒸发过程的影响因素上。已有研究^[56]发现,蒸发量与降水量间存在线性关系。若年降水总量增加,蒸发总量也随之增加。与之不同的是土壤蒸发与降水量呈负相关,若年降水总量增加,土壤蒸发量则呈减少趋势。刘焯章等^[57]对比研究皆伐和间伐的杉木林发现,皆伐的杉木林蒸发水分减少约 7%,而间伐则增加杉木林的蒸发量。

受气候条件和区域环境的制约,区域尺度上的水

循环过程具有一定的差异性。我国由于经纬度跨越和海拔高差大,森林地带性强烈,分布格局复杂,因此我国区域蒸散发研究面临着巨大挑战。2005 年开始采用具有相同标准的涡度相关系统进行不同地带性森林的长期蒸发通量研究^[58]。已有研究^[59]表明,我国东部不同地带性植被的年蒸发量具有显著的差异性,分布格局为南部蒸发量高,北部蒸发量低。不同区域土壤蒸发的差异性由饱和水汽压和增强型植被指数主导。植被蒸发受太阳辐射和强型植被指数制约^[60]。尽管区域尺度上的蒸发已经取得大量的研究成果,但高纬度区的水分运动过程仍是未知。

1.2.3 森林植被不同尺度的水循环过程:土壤水

土壤水是地表地下水的联系纽带,是降雨、地表径流、地下径流相互转化过程中的一个重要枢纽,对水资源的再分配产生重要影响^[61]。土壤入渗是土壤参与水循环的第一环节,直接影响径流横向运移过程和垂向渗透过程。对各层次的水文过程都起着强烈的调控作用^[62-63]。土壤水的来源主要有 2 大部分:一是通过土壤孔隙进入土壤的水;二是沿土壤孔隙向深层渗透和扩散的水。当前测定土壤水的方法较多,如环刀测定、人工模拟降雨、钻孔测定、打桩测定及圆盘入渗仪等方法^[64-65]。几乎所有研究方法的结果都表明,植被根系会使土壤结构相对松散,森林土壤孔隙度明显多于其他土地利用类型,因此林地最能提高土壤水的入渗能力。林木根系的一个基本功能是吸水,它不仅满足植物的水分需求,更是水从土壤通过植物到大气的关键路径^[66],同时根系的存在能够有效增加水分下渗。目前对根系吸水的研究集中在植物吸水模式上,植物有不同的生根策略和季节性吸水策略,都会对林木水循环产生影响^[67]。

土壤水的分布与动态变化直接关系森林生态系统的稳定性,不同区域土壤水由于土壤物理化学性质的差异也存在差异^[68]。前人^[69-71]通过人工监测方法探讨了不同植被类型下土壤水的差异。一部分研究者^[72-73]认为,相同时期的土壤水因植被类型的差异而有所不同。王丽梅^[74]在研究草、灌、乔 3 种植被类型对土壤水的影响时发现,灌木区土壤的含水量最高,乔木区土壤的含水量次之,草地区土壤的含水量最低,植被根系密度与土壤含水量之间具有线性负相关关系。胡健等^[75]研究认为,土壤水分含量随海拔的升高而增加;牛赞等^[76]研究发现,随海拔增加土壤水分波动性增大。

1.3 森林植被水循环过程:径流

径流是地表水循环的基本要素,分别存在于地表、土壤中和地下^[77]。径流形成机制源于霍顿地表径流理论,揭示了超渗径流和地下径流的生成机

制^[78]。霍顿地表径流理论在水文学领域持续了大约 30 年之久。一直到 20 世纪 60 年代,一些学者提出山坡水文学产流理论向霍顿地表径流理论提出了挑战。山坡水文学产流理论解释了地面饱和和径流的产生^[79]。实际上,山坡水文学产流理论是霍顿地表径流理论的新发展。通常来讲,基岩裸露、土层浅薄、植被稀少的区域易产生超渗产流,土壤较厚、植被覆盖度高的区域易产生饱和地表径流。

区域尺度上,已经开发了许多经验和基于物理的模型来模拟具有不同复杂程度和数据需求的径流和沉积物运输过程。国外对森林水文模型的研究相对较早,前人^[80]借助水文模型研究了流域植被截留、蒸散情况和水文情况。而我国早期计算手段简单,以计算机为载体的水文模型发展受到较多限制,较多的是根据实测数据进行结果模拟与统计。随着科学技术的发展,当前衍生出各种各样的水文模型,如经验模型、机理模型、随机模型、确定性模型和集总模型^[81]。不同模型适合的区域尺度不同,如 soil and water assessment tool(SWAT)模型适合应用在大流域尺度;自然陆地效应模型(DEMNAT-2)适合应用在全国尺度;soil and water integrated model(SWIM)模型适合应用在中尺度流域;soil-vegetation-atmosphere-transfer(SVAT)模型则在每个尺度的流域都可以使用。

2 森林植被不同尺度的耦合:从叶片到区域尺度

2.1 森林植被不同尺度耦合的定义和方法

不同空间尺度的碳循环、水循环并不是互相孤立的,而是相互作用、相互影响、密切联系的 2 个过程。不同尺度的碳循环与水循环相互作用、相互影响,并各有其耦合机制。水分利用效率是评价植物水碳耦合的重要指标,反映不同时间尺度(从秒到天、季节,甚至年)和空间尺度(叶片、个体尺度、生态系统、区域/全球)上植物固碳和耗水的比例^[82]。不同尺度上,水碳耦合指标(水分利用效率)的定义各不相同,所采用的研究方法也有所不同^[83],学者们将其研究分为叶片尺度、个体尺度、生态系统尺度和区域尺度。

在叶片尺度上水分利用效率为叶片净光合速率和蒸腾速率的比值。叶片尺度的水分利用效率通过气体交换法和碳同位素法来测定。气体交换法操作简单,使用便携式光合仪即可实现对叶片瞬时蒸腾速率、净光合速率的实测,进而推算出瞬时水分利用效率^[84]。相较于气体交换法推算瞬时水分利用效率,稳定同位素法能够测定叶片在一段时间内的水分利用效率。

个体尺度的水分利用效率为植物个体光合作用固定的碳和所消耗的水的比值,研究方法主要包括传统称重法^[85]和树轮同位素方法^[86]。称重法是通过称取植物一段时间内(月、季节和年)干物质积累的量 and 个体整个生长阶段所消耗的水量,通过两者的比值得到水分利用效率。树轮同位素法通过打生长锥获取个体树芯,可以用于推算过去几十年,甚至上百年的树木生长信息,得到了广泛推广^[87]。

在生态系统尺度上,生产量(即碳过程)一般从总初级生产量(gross primary production, GPP)、净初级生产量(net primary production, NPP)和净生态系统生产量(net ecosystem productivity, NEP)3个角度去表达。生态系统水过程即耗水量,一般包括植物的蒸腾量和土壤的蒸发量,二者之和为蒸散发量。生态系统尺度上的水分利用效率一般为净生态系统初级生产力和耗水量的比值^[88]。涡度相关技术可以实现对水分利用效率的实测,获得的数据准确度和可靠性较高,成为当前生态系统尺度碳水耦合研究的主流^[89]。

在区域或全球尺度,水分利用效率用碳通量与水通量的比值来表示。由于研究尺度较大,水分利用效率一般只能通过估算植被 GPP、NPP 或 NEP 除以蒸散发量来计算。很多学者利用区域上的年降雨量来代替蒸散量,这是默认蒸散发量与降雨量相等,这体现了传统技术对碳通量、水通量实测的困难。随着遥感卫星技术的不断发展,可以获得大面积的叶面积指数、植被指数、植被类型等参数,进而可以较为准确地估测区域尺度水分利用效率。

2.2 叶片尺度碳水耦合

叶片尺度上碳水耦合就是光合和蒸腾之间相互作用、相互影响、相互协调的表现。气孔作为植物和外部大气之间进行碳水交换的主要通道,体现了植物在叶片尺度上对捕获二氧化碳及保护自身水分的矛盾需求间的权衡,因此,植物气孔行为是碳水耦合的关键。随着土壤-植物-大气连续体(soil-plant-atmosphere -continuum, SPAC)研究的深入,关于全球变化背景下植物气孔行为、光合速率及蒸腾速率的研究成为近年来新的热点。对植物气孔对环境响应的机制进行探讨,有助于推动植物水分利用效率及限制光合作用因素的相关研究。

对于植物叶片气孔行为对 CO₂ 浓度的响应,多数学者认为植物叶片气孔开度在 CO₂ 浓度高时减小。郑凤英等^[90]研究发现,大豆、白桦及春小麦气孔导度在 CO₂ 浓度增倍时均有下降。在一定阈值内,叶片气孔开度随光照强度的增强而增大;申双和等^[91]发现,同一植物叶片气孔导度与其所受光照强度有关,植物阳坡叶气孔开度大于阴坡;WILKIN-

SON 等^[92]研究发现,在植物受到水分胁迫时,植物根系通过大量合成 ABA 浓度致使植物木质部液流及从根系运输至叶片的 ABA 增加,进一步减少植物气孔导度,以缓解土壤含水量进一步减少的影响。当前有关气孔行为调控、植物化学信号及蒸腾水力信号传导的研究主要集中于植物气孔导度对根系主要化学信号 ABA、植物水力信号及其与化学信号相互作用的响应等方面^[93-95]。

2.3 单株尺度碳水耦合

对于单株尺度的植物碳水耦合研究主要基于植物组织 $\delta^{13}\text{C}$ 和水分利用效率(WUE)的关系进行深入研究。作为植物个体尺度碳水耦合的生理指标,WUE 能对光照、大气 CO₂、温度、土壤水分等多种外界环境因子作出响应。在一定阈值内,植物 WUE 随光照强度的增强而提高,直至到达植物自身光饱和点;若光照强度继续增加,植物会关闭气孔以减轻伤害,导致光抑制现象的产生,驱动 WUE 降低。一般研究^[96]认为,植物只有处于适当的辐射下,自身 WUE 才会达到最大。植物处于干旱胁迫时,植物生长主要受限于土壤水分,处于较低的 WUE;随着干旱程度的降低,植物生长速率随着土壤水分的增加而增大;水分充足时,植物生长不再受限于土壤水分,但植物的蒸发速率随土壤水分的增加迅速增大,从而导致 WUE 的降低;此外,土壤的通气性往往随着土壤水分的增加而变差,导致植物 WUE 进一步降低。牛书丽等^[97]研究发现,植物的 WUE 在干旱条件下存在一定程度的提升。然而,姬兰柱等^[98]认为,严重干旱使得植物 WUE 降低,其 WUE 最大值出现在中等干旱时。

CO₂ 可通过影响植物光合作用、生长过程及引起以温度升高为特征的温室效应直接或间接地对植物光合及蒸发产生影响,进而对植物 WUE 进行调控。随着全球气候变化的加剧,植物对 CO₂ 浓度变化的响应已成为研究的焦点。当植物所处环境的 CO₂ 浓度升高,植物往往会减小叶片气孔开度,减弱蒸腾过程,同时提高植物光合速率,增加其自身生物量,从而提高自身 WUE^[99]。大量研究^[100]结果发现,CO₂ 浓度升高对植物 WUE 具有促进作用。究其机制,在短时间或瞬时时间尺度上对个体尺度碳水耦合的研究鲜有报道^[101-102]。当前对个体尺度光合及蒸腾相关生理过程的实测多采用树干茎流计法及箱式法系统,其可分别对整个植株的蒸腾速率和冠层的净 CO₂ 交换速率进行实测。然而,基于上述 2 种方法的结合,对个体尺度的碳水过程进行同步的相关研究鲜少报道。未来可通过多种方式及仪器的结合,在短时间尺度对不同环境因子下植株的 WUE 进行实测,从而探究在个体尺度上探究植株在环境变化下的适应机制。

2.4 生态系统尺度碳水耦合

生态系统尺度上,碳水耦合机制关注的核心主要是水热环境和 CO_2 的浓度效应。系统内各组成要素自身存在高度的变异性,各子系统间存在着复杂的交互作用。有学者认为气孔导度响应是植被—大气间水碳耦合的主导。瞬时等短尺度碳水耦合过程的研究已相对成熟,长时间尺度的碳水耦合过程仍需更多的森林生态系统定位观测加以检验与应用^[103-104]。众多研究方法被用于评估生态系统水碳耦合过程,其中以生态系统模型、FACE(free-air CO_2 enrichment)试验和树木年轮同位素 3 种研究方法最为典型,在分析 WUE 变化中具有重要地位^[105-106]。FACE 试验主要用于 CO_2 浓度效应研究,是深入分析 CO_2 浓度变化环境中生态系统耦合关系的首选方案。树木年轮同位素是环境变化或气候重建等领域非常有效的分析手段。生态系统模型证明模型预测 WUE 的合理性,为改进模型结构提供了重要的科学支撑^[107]。

碳水耦合的驱动机制也是近年研究的热点。 CO_2 浓度增加会提高森林生态系统中羧化酶效率阻碍氧化作用,达到促进光合作用和水分利用效率的效果^[108-110]。美国的一项研究^[111]发现,森林生态系统水分利用效率随 CO_2 浓度的增加而增加,呈正相关趋势。实测水分利用效率增加的幅度明显强于模型预测。气温对植被生长的影响表现出不同的特性和阈值,但部分植物生长与区域年均气温无明显线性关系^[112]。已有研究^[113]发现, CO_2 浓度和气温长时间影响森林生态系统的碳水过程。高温易影响 CO_2 浓度对植物生长造成影响,阻碍森林生态系统良性发展^[114]。异种耐旱植物的水分利用效率对于旱具有趋同响应,且极度缺水条件下碳水耦合的不确定性具有增加趋势^[115]。由于系统结构复杂,研究手段局限,未来仍需加强研究。应用生态水文模型时需结合实际情况在方法和技术上进行创造,将水文、土壤、气候、生物等知识融合共享,实现数据多源优化利用。

2.5 区域尺度碳水耦合

区域尺度上的水分利用效率是指碳通量和水通量的比值。区域尺度很难直接观测到生产量和耗水量,一般通过 GPP、NPP 或 NEP 与蒸散发的关系来表征水分利用效率。这种用降水表征的水分利用效率代表了森林对雨水的利用率,称为降水利用效率(precipitation use efficiency, PUE)。计算 PUE 一般需要采用卫星遥感技术,用年 NPP 与年蒸散量/年降雨量。

碳水耦合关系的建立是一个相对复杂的过程。在这个过程中,蒸散发、净生态系统初级生产力和净生态系统碳固存相互影响,密切相关。区域碳通量和

水通量是紧密耦合的,甚至水分对森林碳积累量起着决定性的作用。遥感技术的发展与植被生产力模型的开发相结合使得在区域尺度上研究碳水耦合成为可能,而水分利用效率作为碳水耦合的一个重要指标,在权衡水碳平衡方面发挥着作用。CHURKINA 等^[116]在应用 14 个生态模型研究森林净生态系统初级生产力和蒸散发的研究中发现,净生态系统初级生产力和蒸散发呈显著正相关关系。部分学者^[117-118]估算全球 GPP 的研究结果表明,生态系统中 40% 的植被其 GPP 与降雨影响关系明显。未来,基于航空航天卫星遥感数据定量分析生态用水与固碳能力的关系,是研究植被碳水耦合机制的关键。同时,由于人类活动已经严重渗透到生态系统过程中,将人类活动作为主要影响因素纳入碳水耦合的驱动机制分析,也应成为未来研究的重点。

3 结论

阐明森林植被碳水过程和耦合机制对辅助未来植被经营与管理具有重要的科学意义。本文对森林植被不同尺度(从叶片到区域/全球)的碳水过程及其相互作用和耦合机制进行了概括和评述,综述了森林植被不同尺度碳水过程及其相互作用的研究进展,综合考虑已有的不同尺度的研究结果及其使用方法的优点和不足。详细阐述了不同尺度碳水耦合关键指标的定义、方法、进展和展望。未来研究应通过“多点位,多尺度,多模型”相互融合的方法和手段,进一步阐明多尺度上碳水协同过程及其耦合联系。

参考文献:

- [1] 刘宁,孙鹏森,刘世荣.陆地水-碳耦合模拟研究进展[J].应用生态学报,2012,23(11):3187-3196.
LIU N, SUN P S, LIU S R. Research advances in simulating land water-carbon coupling[J].Chinese Journal of Applied Ecology,2012,23(11):3187-3196.
- [2] WANG P, YAMANAKA T, LI X Y, et al. Partitioning evapotranspiration in a temperate grassland ecosystem: Numerical modeling with isotopic tracers[J].Agricultural and Forest Meteorology,2015,208:16-31.
- [3] 武昱鑫,张永娥,贾国栋,等.基于多种同位素模型的侧柏林生态系统蒸散组分定量拆分[J].应用生态学报,2021,32(6):1971-1979.
WU Y X, ZHANG Y E, JIA G D, et al. Quantitative separation of evapotranspiration components of *Platycladus orientalis* ecosystem based on multiple isotope models[J].Chinese Journal of Applied Ecology,2021,32(6):1971-1979.
- [4] 于贵瑞,张雷明,孙晓敏,等.亚洲区域陆地生态系统碳通量观测研究进展[J].中国科学(D辑:地球科学),2004,34(增刊2):15-29.

- YU G R, ZHANG L M, SUN X M, et al. Research progress on carbon flux observation of terrestrial ecosystems in Asia[J]. Science China(Series D:Earth Sciences), 2004, 34(S2):15-29.
- [5] 陶波, 葛全胜, 李克让, 等. 陆地生态系统碳循环研究进展[J]. 地理研究, 2001, 20(5):564-575.
- TAO B, GE Q S, LI K R, et al. Progress in the studies on carbon cycle in terrestrial ecosystem[J]. Geographical Research, 2001, 20(5):564-575.
- [6] 刘国华, 傅伯杰, 方精云. 中国森林碳动态及其对全球碳平衡的贡献[J]. 生态学报, 2000, 20(5):733-740.
- LIU G H, FU B J, FANG J Y. Carbon dynamics of Chinese forests and its contribution to global carbon balance[J]. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(5):733-740.
- [7] 赵霖玉, 李秧秧. 遮阴和干旱对白桦幼苗光诱导的气孔动力学影响[J]. 应用生态学报, 2022, 33(9):2331-2338.
- ZHAO L Y, LI Y Y. Effects of shading and drought on light-induced stomatal dynamics in *Betula platyphylla* seedlings[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(9):2331-2338.
- [8] 马明国, 汤旭光, 韩旭军, 等. 西南岩溶地区碳循环观测与模拟研究进展和展望[J]. 地理科学进展, 2019, 38(8):1196-1205.
- MA M G, TANG X G, HAN X J, et al. Research progress and prospect of observation and simulation of carbon cycle in the Karst areas of Southwest China[J]. Progress in Geography, 2019, 38(8):1196-1205.
- [9] 王世杰, 刘再华, 倪健, 等. 中国南方喀斯特地区碳循环研究进展[J]. 地球与环境, 2017, 45(1):2-9.
- WANG S J, LIU Z H, NI J, et al. A review of research progress and future prospective of carbon cycle in Karst area of South China[J]. Earth and Environment, 2017, 45(1):2-9.
- [10] MEDVIGY D, WOFSY S C, MUNGER J W, et al. Mechanistic scaling of ecosystem function and dynamics in space and time: Ecosystem demography model version 2 [J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2009, 114:G101002.
- [11] 于贵瑞, 张雷明, 孙晓敏. 中国陆地生态系统通量观测研究网络(ChinaFLUX)的主要进展及发展展望[J]. 地理科学进展, 2014, 33(7):903-917.
- YU G R, ZHANG L M, SUN X M. Progresses and prospects of Chinese terrestrial ecosystem flux observation and research network (ChinaFLUX) [J]. Progress in Geography, 2014, 33(7):903-917.
- [12] 朴世龙, 何悦, 王旭辉, 等. 中国陆地生态系统碳汇估算: 方法、进展、展望[J]. 中国科学(D辑: 地球科学), 2022, 52(6):1010-1020.
- PIAO S L, HE Y, WANG X H, et al. Carbon sequestration estimation of terrestrial ecosystem in China: Method, progress and prospect[J]. Science China (Series D:Earth Sciences), 2022, 52(6):1010-1020.
- [13] 张婷, 周军志, 李建柱, 等. 陆地生态系统碳水通量特征研究进展[J]. 地球环境学报, 2022, 13(6):645-666.
- ZHANG T, ZHOU J Z, LI J Z, et al. Review on research and development of carbon and water fluxes characteristics in terrestrial ecosystem[J]. Journal of Earth Environment, 2022, 13(6):645-666.
- [14] XIN Q C, DAI Y J, LIU X P. A simple time-stepping scheme to simulate leaf area index, phenology, and gross primary production across deciduous broadleaf forests in the eastern United States[J]. Biogeosciences, 2019, 16(2):467-484.
- [15] CHANG X Q, XING Y Q, GONG W S, et al. Evaluating gross primary productivity over 9 ChinaFlux sites based on random forest regression models, remote sensing, and eddy covariance data[J]. The Science of the Total Environment, 2023, 875:e162601.
- [16] 袁文平, 蔡文文, 刘丹, 等. 陆地生态系统植被生产力遥感模型研究进展[J]. 地球科学进展, 2014, 29(5):541-550.
- YUAN W P, CAI W W, LIU D, et al. Satellite-based vegetation production models of terrestrial ecosystem: An overview[J]. Advances in Earth Science, 2014, 29(5):541-550.
- [17] CORNWELL W K, CORNELISSEN J H C, AMATANGELO K, et al. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide[J]. Ecology Letters, 2008, 11(10):1065-1071.
- [18] YUE C, CIAIS P, HOUGHTON R A, et al. Contribution of land use to the interannual variability of the land carbon cycle[J]. Nature Communications, 2020, 11:e3170.
- [19] 罗永清, 赵学勇, 李美霞. 植物根系分泌物生态效应及其影响因素研究综述[J]. 应用生态学报, 2012, 23(12):3496-3504.
- LUO Y Q, ZHAO X Y, LI M X. Ecological effect of plant root exudates and related affecting factors: A review[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(12):3496-3504.
- [20] NGUYEN C. Rhizodeposition of organic C by plants: Mechanisms and controls[J]. Agronomie, 2003, 23(5/6):375-396.
- [21] 谭维. 长江流域典型水库水-气界面碳通量变化的比较研究[D]. 重庆: 重庆交通大学, 2020.
- TAN W. Basin typical reservoirs in the Yangtze River changes at the water-air interface of a comparative study of carbon flux[D]. Chongqing: Chongqing Jiaotong University, 2020.
- [22] 鲍春生. 兴安落叶松林生态系统生产力与碳通量研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.
- BAO C S. Studies on productivity and carbon flux of *Larix gmelinii* forest ecosystem [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2010.

- [23] 吴江梅,田泽众,张海洋,等.农田生态系统碳通量遥感估算方法研究[J].农业机械学报,2022,53(增刊1):224-231.
- WU J M, TIAN Z Z, ZHANG H Y, et al. Remote sensing estimation method of carbon flux in farmland ecosystem[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2022, 53(增刊1): 224-231.
- [24] 邵钧炯.陆地生态系统 CO₂净交换的年际变异及其机制研究[D].上海:复旦大学,2014.
- SHAO J J. The interannual variability of net ecosystem CO₂ exchange and its underlying mechanisms in terrestrial ecosystems[D]. Shanghai: Fudan University, 2014.
- [25] 徐晓桐,李瀚之,余新晓,等.基于稳定碳同位素的北京西山侧柏林生态系统呼吸区分[J].应用生态学报,2020,31(6):1844-1850.
- XU X W, LI H Z, YU X X, et al. Partitioning ecosystem respiration of a *Platycladus orientalis* forest in the west mountainous area of Beijing, China using stable carbon isotope[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(6): 1844-1850.
- [26] LUO Z K, WANG G C, WANG E L. Global subsoil organic carbon turnover times dominantly controlled by soil properties rather than climate[J]. Nature Communications, 2019, 10: e3688.
- [27] KING D, BRYAN B, ZHAO G, et al. High-resolution continental scale modelling of Australian wheat yield: biophysical and management drivers[C]// 20th International Congress on Modelling and Simulation, Australia: Adelaide, 2013: 587-592.
- [28] BURKE M K, DICKSON R E, JACQUES R, et al. A whole-plant perspective on carbon-nitrogen interactions[J]. Ecology, 1996, 77(3): e985.
- [29] KITAMURA K, NAKAI Y, SUZUKI S, et al. Interannual variability of net ecosystem production for a broadleaf deciduous forest in Sapporo, northern Japan [J]. Journal of Forest Research, 2012, 17(3): 323-332.
- [30] KIRA O, Y-Y CHANG C, GU L, et al. Partitioning net ecosystem exchange (NEE) of CO₂ using solar-induced chlorophyll fluorescence (SIF) [J]. Geophysical Research Letters, 2021, 48(4): e2020GL091247.
- [31] ZHAN W W, YANG X, RYU Y, et al. Two for one: Partitioning CO₂ fluxes and understanding the relationship between solar-induced chlorophyll fluorescence and gross primary productivity using machine learning [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2022, 321: e108980.
- [32] 于贵瑞,方华军,伏玉玲,等.区域尺度陆地生态系统碳收支及其循环过程研究进展[J].生态学报,2011,31(19):5449-5459.
- YU G R, FANG H J, FU Y L, et al. Research on carbon budget and carbon cycle of terrestrial ecosystems in regional scale: A review[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(19): 5449-5459.
- [33] FOLEY J A, PRENTICE I C, RAMANKUTTY N, et al. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics[J]. Global Biogeochemical Cycles, 1996, 10(4): 603-628.
- [34] SATO H, ITOH A, KOHYAMA T. SEIB-DGVM: A new Dynamic Global Vegetation Model using a spatially explicit individual-based approach [J]. Ecological Modelling, 2007, 200(3/4): 279-307.
- [35] SITCH S, SMITH B, PRENTICE I C, et al. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model[J]. Global Change Biology, 2003, 9(2): 161-185.
- [36] LEVIS S, BONAN B, VERTENSTEIN M, et al. The community land model's dynamic global vegetation model (CLM-DGVM): Technical description and user's guide [J]. Note TN-459 IA, Terrestrial Sciences Section, Boulder, Colorado, 2004: DOI:10.5065/D6P26W36.
- [37] XIONG X X, ANGAL A, BARNES W L, et al. Updates of Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer on-orbit calibration uncertainty assessments [J]. Journal of Applied Remote Sensing, 2018, 12(3): e034001.
- [38] 余新晓.森林生态水文研究进展与发展趋势[J].应用基础与工程科学学报,2013,21(3):391-402.
- YU X X. A review on forest eco-hydrology research progress and development tendency[J]. Journal of Basic Science and Engineering, 2013, 21(3): 391-402.
- [39] 刘世荣,温远光,王兵,等.中国森林生态系统水文生态功能规律[M].北京:中国林业出版社,1996.
- LIU S R, WEN Y G, WANG B, et al. Regularity of hydrological and ecological functions of forest ecosystems in China[M]. Beijing: China Forestry Press, 1996.
- [40] 邵方丽,余新晓,杨志坚,等.北京山区典型森林土壤的养分空间变异与环境因子的关系[J].应用基础与工程科学学报,2012,20(4):581-591.
- SHAO F L, YU X X, YANG Z J, et al. The relationship between environmental factors and spatial variability of soil nutrients for typical forest types in Beijing mountainous area[J]. Journal of Basic Science and Engineering, 2012, 20(4): 581-591.
- [41] 万师强,陈灵芝.东灵山地区大气降水特征及森林树干茎流[J].生态学报,2000,20(1):61-67.
- WAN S Q, CHEN L Z. Characteristics of precipitation and forest stemflow of Dongling Mountainous area[J]. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(1): 61-67.
- [42] 王金叶,于澎涛,王彦辉,等.生态水文过程研究[M].北京:科学出版社,2008.
- WANG J Y, YU P T, WANG Y H, et al. Ecohydrologi-

- cal process research[M]. Beijing: Science Press, 2008.
- [43] 吕爱锋, 王蕾, 曲波. 我国植被冠层降水截留研究进展[J]. 南水北调与水利科技(中英文), 2022, 20(4): 724-736.
LÜ A F, WANG L, QU B. Research progress of vegetation canopy interception in China[J]. South-to-North Water Transfers and Water Science and Technology, 2022, 20(4): 724-736.
- [44] 卓丽, 苏德荣, 刘自学, 等. 草坪型结缕草冠层截留性能试验研究[J]. 生态学报, 2009, 29(2): 669-675.
ZHUO L, SU D R, LIU Z X, et al. Capability of canopy interception of turfgrass (*Zoysia sinica* Hance) [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(2): 669-675.
- [45] 刘战东, 高阳, 巩文军, 等. 冬小麦冠层降水截留性能研究[J]. 麦类作物学报, 2012, 32(4): 678-682.
LIU Z D, GAO Y, GONG W J, et al. Experimental study on capability of canopy interception of rainfall in winter wheat[J]. Journal of Triticeae Crops, 2012, 32(4): 678-682.
- [46] 王新平, 康尔泗, 张景光, 等. 荒漠地区主要固沙灌木的降水截留特征[J]. 冰川冻土, 2004, 26(1): 89-94.
WANG X P, KANG E S, ZHANG J G, et al. Comparison of interception loss in shrubby and sub-shrubby communities in the tengger desert of Northwest China [J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2004, 26(1): 89-94.
- [47] 施婷婷, 关德新, 吴家兵, 等. 用涡动相关技术观测长白山阔叶红松林蒸散特征[J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(6): 1-8.
SHI T T, GUAN D X, WU J B, et al. Measurement of evapotranspiration above broadleaved-Korean pine forests in the Changbaishan Mountains with eddy covariance technique[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2006, 28(6): 1-8.
- [48] 郭风年. 黄土高原典型灌丛系统蒸散发过程模拟与变化规律分析[D]. 西安: 西安理工大学, 2023.
GUO F N. The process simulation and change rule analysis of the evapotranspiration in a typical shrub system of Loess Plateau[D]. Xi'an: Xi'an University of Technology, 2023.
- [49] 卢宝宝. 天山北坡蒸散发遥感估算及时空变化研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆师范大学, 2022.
LU B B. Remote sensing estimation and spatio-temporal variation of evapotranspiration on the Northern Slope of Tianshan Mountains based on SEBS model [D]. Urumqi: Xinjiang Normal University, 2022.
- [50] OGLE K, LUCAS R W, BENTLEY L P, et al. Differential daytime and night-time stomatal behavior in plants from North American Deserts[J]. New Phytologist, 2012, 194(2): 464-476.
- [51] MOORE G W, CLEVERLY J R, OWENS M K. Nocturnal transpiration in riparian Tamarix thickets authenticated by sap flux, eddy covariance and leaf gas exchange measurements[J]. Tree Physiology, 2008, 28(4): 521-528.
- [52] PHILLIPS N G, LEWIS J D, LOGAN B A, et al. Inter- and intra-specific variation in nocturnal water transport in Eucalyptus[J]. Tree Physiology, 2010, 30(5): 586-596.
- [53] 石磊, 盛后财, 满秀玲, 等. 不同尺度林木蒸腾耗水测算方法述评[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2016, 40(4): 149-156.
SHI L, SHENG H C, MAN X L, et al. A review of the calculation method of water consumption by tree transpiration in different scales[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2016, 40(4): 149-156.
- [54] LU P, URBAN L, ZHAO P. Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: Theory and practice[J]. Acta Botanica Sinica, 2004, 46(6): 631-646.
- [55] BREN L J, PAPWORTH M. Early water yield effects of conversion of slopes of a eucalypt forest catchment to radiata pine plantation[J]. Water Resources Research, 1991, 27(9): 2421-2428.
- [56] 刘昌明, 刘苏峡. 大气-土壤-植被界面间的水文联系. 地球科学进展趋势战略研究[M]. 北京: 气象出版社, 1993.
LIU C M, LIU S X. Hydrological linkages at the atmosphere-soil-vegetation interface. Strategic study on trends in progress in the Earth sciences[M]. Beijing: Meteorological Press, 1993.
- [57] 刘焯章, 康文星. 杉木人工林林分的湿度特征[J]. 中南林学院学报, 1993, 13(2): 149-157.
LIU X Z, KANG W X. Moisture characteristics of fir plantation forest stands[J]. Journal of Central South Forestry College, 1993, 13(2): 149-157.
- [58] 于贵瑞, 王秋凤. 植物光合、蒸腾与水分利用的生理生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2010.
YU G R, WANG Q F. Physiological ecology of photosynthesis, transpiration and water utilization in plants [M]. Beijing: Science Press, 2010.
- [59] ZHU X J, YU G R, HU Z M, et al. Spatiotemporal variations of T/ET (the ratio of transpiration to evapotranspiration) in three forests of Eastern China[J]. Ecological Indicators, 2015, 52: 411-421.
- [60] 路倩倩, 何洪林, 朱先进, 等. 中国东部典型森林生态系统蒸散及其组分变异规律研究[J]. 自然资源学报, 2015, 30(9): 1436-1448.
LU Q Q, HE H L, ZHU X J, et al. Study on the variations of forest evapotranspiration and its components in eastern China [J]. Journal of Natural Resources, 2015, 30(9): 1436-1448.
- [61] SILBURN D M, CONNOLLY R D. Distributed pa-

- parameter hydrology model (ANSWERS) applied to a range of catchment scales using rainfall simulator data I: Infiltration modelling and parameter measurement [J]. *Journal of Hydrology*, 1995, 172(1/4): 87-104.
- [62] DUNKERLEY D L. Infiltration rates and soil moisture in a groved mulga community near Alice Springs, arid central Australia: Evidence for complex internal rain-water redistribution in a runoff-runon landscape [J]. *Journal of Arid Environments*, 2002, 51(2): 199-219.
- [63] 雷廷武, 刘汗, 潘英华, 等. 坡地土壤降雨入渗性能的径流-入流-产流测量方法与模型[J]. *中国科学(D辑: 地球科学)*, 2005, 35(12): 1180-1186.
- LEI T W, LIU H, PAN Y H, et al. Runoff-inflow-runoff measurement method and model of soil rainfall infiltration performance on sloping land [J]. *Science in China (Series D: Earth Sciences)*, 2005, 35(12): 1180-1186.
- [64] SARR M, AGBOGBA C, RUSSELL-SMITH A, et al. Effects of soil faunal activity and woody shrubs on water infiltration rates in a semi-arid fallow of Senegal [J]. *Applied Soil Ecology*, 2001, 16(3): 283-290.
- [65] HARDEN C P, SCRUGGS P D. Infiltration on mountain slopes: A comparison of three environments [J]. *Geomorphology*, 2003, 55(1/4): 5-24.
- [66] LAL R. Plant root systems: Their function and interaction with the soil [J]. *Field Crops Research*, 1979, 2: 177-179.
- [67] 祝维, 周欧, 孙一鸣, 等. 混交林内毛白杨和刺槐根系吸水的动态生态位划分[J]. *植物生态学报*, 2023, 47(3): 389-403.
- ZHU W, ZHOU O, SUN Y M, et al. Dynamic niche partitioning in root water uptake of *Populus tomentosa* and *Robinia pseudoacacia* in mixed forest [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(3): 389-403.
- [68] 马剑, 刘贤德, 李广, 等. 祁连山北麓中段青海云杉林土壤水热时空变化特征[J]. *干旱区地理*, 2020, 43(4): 1033-1040.
- MA J, LIU X D, LI G, et al. Spatial and temporal variations of soil moisture and temperature of *Picea crassifolia* forest in north piedmont of central Qilian Mountains [J]. *Arid Land Geography*, 2020, 43(4): 1033-1040.
- [69] 李民义. 晋西黄土区不同植被类型植物多样性及土壤水文物理特征研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2013.
- LI M Y. Study on plant diversity and soil hydrophysical characteristics of different vegetation types on Loess Plateau of Western Shanxi [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2013.
- [70] 刘雷. 黄土丘陵区不同植被类型土壤团聚体稳定性及有机碳官能团评价[D]. 陕西 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.
- LIU L. Soil aggregate stability and functional groups of soil organic carbon under different vegetation on hilly-gully region of Loess Plateau [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest Agriculture and Forestry University, 2013.
- [71] 高鑫宇, 曾献奎, 吴吉春, 等. 兰州窦家山典型坡面土壤水分、有机质含量及抗蚀性相关关系研究[J]. *南京大学学报(自然科学)*, 2018, 54(1): 185-195.
- GAO X Y, ZENG X K, WU J C, et al. The study on soil moisture and organic matter content as well as their correlations with soil anti-corrosion on typical slope of Doujia Mountain in Lanzhou [J]. *Journal of Nanjing University (Natural Science)*, 2018, 54(1): 185-195.
- [72] 尹秋龙, 焦菊英, 寇萌. 极端强降雨条件下黄土丘陵沟壑区不同植被类型土壤水分特征[J]. *自然资源学报*, 2015, 30(3): 459-469.
- YIN Q L, JIAO J Y, KOU M. The soil moisture characteristics under different vegetation types after extremely heavy rainfall on the hilly-gullied Loess Plateau [J]. *Journal of Natural Resources*, 2015, 30(3): 459-469.
- [73] 王朕, 钱晓刚, 彭熙. 花江峡谷不同植被类型下土壤水分时空分布特征[J]. *水土保持学报*, 2006, 20(5): 139-141, 157.
- WANG B, QIAN X G, PENG X. Characters of spatial and temporal distribution of soil moisture under different vegetation in Huajiang valley [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2006, 20(5): 139-141, 157.
- [74] 王丽梅. 毛乌素沙地不同植被恢复模式对土壤水碳分布及土壤固碳效应的长期影响[D]. 陕西 杨凌: 西北农林科技大学, 2019.
- WANG L M. Long-term effects of different vegetation restoration models on distribution of soil moisture-carbon and carbon sequestration in the MU US sandy land [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University, 2019.
- [75] 胡健, 吕一河, 傅伯杰, 等. 祁连山排露流域土壤水热与降雨脉动沿海拔梯度变化[J]. *干旱区研究*, 2017, 34(1): 151-160.
- HU J, LV Y H, FU B J, et al. Soil hydrothermal variation and rainfall pulses along altitudinal gradient in pailugou watershed in the Qilian Mountain [J]. *Arid Zone Research*, 2017, 34(1): 151-160.
- [76] 牛赞, 刘贤德, 苗毓鑫, 等. 祁连山大野口流域土壤水热空间变化特征研究[J]. *冰川冻土*, 2015, 37(5): 1353-1360.
- NIU Y, LIU X D, MIAO Y X, et al. Research on the spatial variation characteristics of soil moisture and temperature in Dayekou Basin of the Qilian Mountains [J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2015, 37(5): 1353-1360.
- [77] 郭明春. 六盘山叠叠沟小流域森林植被坡面水文影响的研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2005.
- GUO M C. A Study on the hillslope hydrological effect of forest and vegetation in the Diediegeou Catchment, Liupanshan Mountains [D]. Beijing: China Academy of

- Forestry Sciences, 2005.
- [78] HORTON R E. Surface runoff phenomena[M]. Voo-rheesville: New York Publication, 1935.
- [79] ANTONELLI M, GLASER B, TEULING J A, et al. Saturated areas through the lens: 2. Spatio-temporal variability of streamflow generation and its relationship with surface saturation[J]. Hydrological Processes, 2020, 34(6):1333-1349.
- [80] 芮孝芳. 流域水文模型研究中的若干问题[J]. 水科学进展, 1997, 8(1):94-98.
- RUI X F. Some problems in research of watershed hydrology model[J]. Advances in Water Science, 1997, 8(1):94-98.
- [81] 张新生, 卢杰. 森林水文模型的研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2021(8):129-136.
- ZHANG X S, LU J. Research progress on forest hydrological model[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2021(8):129-136.
- [82] MORISON J I L, BAKER N R, MULLINEAUX P M, et al. Improving water use in crop production[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2008, 363(1491):639-658.
- [83] 王庆伟, 于大炮, 代力民, 等. 全球气候变化下植物水分利用效率研究进展[J]. 应用生态学报, 2010, 21(12):3255-3265.
- WANG Q W, YU D P, DAI L M, et al. Research progress in water use efficiency of plants under global climate change[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(12):3255-3265.
- [84] 张永娥, 余新晓, 陈丽华, 等. 北京西山侧柏林冠层不同高度处叶片水分利用效率[J]. 应用生态学报, 2017, 28(7):2143-2148.
- ZHANG Y E, YU X X, CHEN L H, et al. Foliar water use efficiency of *Platycladus orientalis* of different canopy heights in Beijing western mountains area, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(7):2143-2148.
- [85] GULÍAS J, SEDDAIU G, CIFRE J, et al. Leaf and plant water use efficiency in cocksfoot and tall fescue accessions under differing soil water availability[J]. Crop Science, 2012, 52(5):2321-2331.
- [86] LU W W, YU X X, JIA G D, et al. Responses of intrinsic water-use efficiency and tree growth to climate change in semi-arid areas of North China[J]. Scientific Reports, 2018, 8:e308.
- [87] 路伟伟, 余新晓, 贾国栋, 等. 基于树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 值的北京山区油松水分利用效率[J]. 生态学报, 2017, 37(6):2093-2100.
- LU W W, YU X X, JIA G D, et al. Variation characteristics of long-term water use efficiency based on tree-ring carbon isotope discrimination[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(6):2093-2100.
- [88] 卢玲, 李新, 黄春林, 等. 中国西部植被水分利用效率的时空特征分析[J]. 冰川冻土, 2007, 29(5):777-784.
- LU L, LI X, HUANG C L, et al. Analysis of the spatio-temporal characteristics of water use efficiency of vegetation in West China[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2007, 29(5):777-784.
- [89] YU G R, SONG X, WANG Q F, et al. Water-use efficiency of forest ecosystems in Eastern China and its relations to climatic variables[J]. New Phytologist, 2008, 177(4):927-937.
- [90] 郑凤英, 彭少麟. 不同尺度上植物叶气孔导度对升高 CO_2 的响应[J]. 生态学杂志, 2003, 22(1):26-30.
- ZHENG F Y, PENG S L. Responses of plant stomatal conductance to elevated CO_2 at different scales[J]. Chinese Journal of Ecology, 2003, 22(1):26-30.
- [91] 申双和, 陶寅, 张方敏. 棉花阴、阳叶的气孔导度和光合作用观测对比及模型应用[J]. 南京气象学院学报, 2008, 31(4):468-472.
- SHEN S H, TAO Y, ZHANG F M. Comparison of the stomatal conductance and photosynthetic rate of cotton's sunlit and shaded leaves, and application of photosynthesis model[J]. Journal of Nanjing Institute of Meteorology, 2008, 31(4):468-472.
- [92] WILKINSON S, DAVIES W J. ABA-based chemical signalling: The co-ordination of responses to stress in plants[J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(2):195-210.
- [93] SPERRY J S, HACKE U G, OREN R, et al. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply[J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(2):251-263.
- [94] COMSTOCK J P. Hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and transpiration[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(367):195-200.
- [95] MEINZER F C. Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants[J]. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(2):265-274.
- [96] 张岁岐, 山仑. 植物水分利用效率及其研究进展[J]. 干旱地区农业研究, 2002, 20(4):1-5.
- ZHANG S Q, SHAN L. Research progress on water use efficiency of plant[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2002, 20(4):1-5.
- [97] 牛书丽, 蒋高明, 高雷明, 等. 内蒙古浑善达克沙地 97 种植物的光合生理特征[J]. 植物生态学报, 2003, 27(3):318-324.
- NIU S L, JIANG G M, GAO L M, et al. Comparison of gas exchange traits of different plant species in hunshandak sand area[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2003, 27(3):318-324.
- [98] 姬兰柱, 肖冬梅, 王森. 模拟水分胁迫对水曲柳光合速率及水分利用效率的影响[J]. 应用生态学报, 2005, 16

- (3):408-412.
- JI L Z, XIAO D M, WANG M. Effects of simulated water stress on photosynthesis rate and WUE of *Fraxinus mandshurica*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(3):408-412.
- [99] GHANNOUM O, VON CAEMMERER S, CONROY J P. Plant water use efficiency of 17 Australian NADME and NADP-ME C4 grasses at ambient and elevated CO₂ partial pressure [J]. Functional Plant Biology, 2001, 28(12):e1207.
- [100] KIMBALL B A, KOBAYASHI K, BINDI M. Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment[M]. Advances in Agronomy Amsterdam: Elsevier, 2002:293-368.
- [101] 张永娥. 北京侧柏个体尺度水、碳过程及其耦合机制研究[D]. 北京:北京林业大学, 2021.
- ZHANG Y E. Research on the whole-plant water and carbon process and their coupling mechanism of Beijing *Platycladus orientalis* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2021.
- [102] 黄桂荣, 梅旭荣, 严昌荣, 等. 干旱条件下冬小麦不同尺度水分利用效率及其之间的关系[J]. 麦类作物学报, 2017, 37(4):528-534.
- HUANG G R, MEI X R, YAN C R, et al. Water use efficiency of winter wheat near isogenic lines at leaf plant and population levels and their relationship under drought condition [J]. Journal of Wheat Crops, 2017, 37(4):528-534.
- [103] GRIFFIS T J. Tracing the flow of carbon dioxide and water vapor between the biosphere and atmosphere: A review of optical isotope techniques and their application[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 174/175:85-109.
- [104] 周沙. 陆地生态系统潜在水分利用效率模型及其应用研究[D]. 北京:清华大学, 2013.
- ZHOU S. Concept, modeling, and application of the underlying water use efficiency for terrestrial ecosystems[D]. Beijing: Tsinghua University, 2013.
- [105] MEDLYN B E, ZAEHLE S, DE KAUWE M G, et al. Using ecosystem experiments to improve vegetation models[J]. Nature Climate Change, 2015, 5(6):528-534.
- [106] FIELD C B, JACKSON R B, MOONEY H A. Stomatal responses to increased CO₂: Implications from the plant to the global scale[J]. Plant, Cell and Environment, 1995, 18(10):1214-1225.
- [107] 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.
- [108] NORBY R J, WARREN J M, IVERSEN C M, et al. CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2010, 107(45):19368-19373.
- [109] BATTIPAGLIA G, SAURER M, CHERUBINI P, et al. Elevated CO₂ increases tree-level intrinsic water use efficiency: Insights from carbon and oxygen isotope analyses in tree rings across three forest FACE sites[J]. New Phytologist, 2013, 197(2):544-554.
- [110] STEGEN J C, SWENSON N G, ENQUIST B J, et al. Variation in above-ground forest biomass across broad climatic gradients[J]. Global Ecology and Biogeography, 2011, 20(5):744-754.
- [111] WANG D, LEBAUER D, DIETZE M. Predicting yields of short-rotation hybrid poplar (*Populus* spp.) for the United States through model-data synthesis [J]. Ecological Applications: A Publication of the Ecological Society of America, 2013, 23(4):944-958.
- [112] LIU X H, WANG W Z, XU G B, et al. Tree growth and intrinsic water-use efficiency of inland riparian forests in northwestern China: Evaluation via $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ analysis of tree rings[J]. Tree Physiology, 2014, 34(9):966-980.
- [113] Van der SLEEN P, GROENENDIJK P, VLAM M, et al. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO₂ fertilization but water-use efficiency increased[J]. Nature Geoscience, 2015, 8(1):24-28.
- [114] REICH P B, HOBBI E S, LEE T D. Plant growth enhancement by elevated CO₂ eliminated by joint water and nitrogen limitation [J]. Nature Geoscience, 2014, 7(12):920-924.
- [115] BRÜMMER C, BLACK T A, JASSAL R S, et al. How climate and vegetation type influence evapotranspiration and water use efficiency in Canadian forest, peatland and grassland ecosystems[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2012, 153:14-30.
- [116] CHURKINA G, RUNNING S W, SCHLOSS A L, et al. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): The importance of water availability[J]. Global Change Biology, 1999, 5(S1):46-55.
- [117] 黄晓娟. 基于全球 FLUXNET 站点的 MODIS GPP 产品算法改进[D]. 重庆:西南大学, 2019.
- HUANG X J. Improving estimation of MODIS GPP product based on the global FLUXNET sites [D]. Chongqing: Southwest University, 2019.
- [118] 王钊齐. 全球草地生态系统碳储量核算及其对气候变化的响应研究[D]. 南京:南京大学, 2017.
- WANG Z Q. The carbon storage accounting of global grassland ecosystem in response to climate change [D]. Nanjing: Southwest University, 2019.