

中国百种杰出学术期刊  
中国精品科技期刊  
中国科协优秀期刊  
中国科学院优秀科技期刊  
新中国 60 年有影响力的期刊  
国家期刊奖

ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

# 生态学报

## Acta Ecologica Sinica

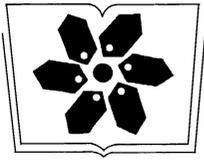
(Shengtai Xuebao)

第 31 卷 第 4 期  
Vol.31 No.4  
**2011**



中国生态学学会  
中国科学院生态环境研究中心  
科学出版社

主办  
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

# 生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 4 期      2011 年 2 月      (半月刊)

## 目 次

短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响 .....	李 娜,王根绪,杨 燕,等 (895)
三峡库区 9 种植物种子萌发特性及其在植被恢复中的意义 .....	陶 敏,鲍大川,江明喜 (906)
白蜡虫及其 3 种优势寄生蜂的时空生态位 .....	王自力,陈 勇,陈晓鸣,等 (914)
宁夏盐池荒漠草原步甲物种多样性 .....	贺 奇,王新谱,杨贵军 (923)
脂肪酸对中华哲水蚤摄食两种海洋微藻的指示作用 .....	刘梦坛,李超伦,孙 松 (933)
安徽菜子湖大型底栖动物的群落结构特征 .....	徐小雨,周立志,朱文中,等 (943)
乐清湾潮间带大型底栖动物群落分布格局及其对人类活动的响应 .....	彭 欣,谢起浪,陈少波,等 (954)
海蜃养殖对池塘底泥营养盐和大型底栖动物群落结构的影响 .....	冯建祥,董双林,高勤峰,等 (964)
竹巴笼矮岩羊 ( <i>Pseudois schaeferi</i> ) 昼间行为节律和时间分配 .....	刘国库,周材权,杨志松,等 (972)
干热河谷植物叶片,树高和种子功能性状比较 .....	郑志兴,孙振华,张志明,等 (982)
石羊河中游沙漠化逆转过程土壤种子库的动态变化 .....	马全林,张德魁,刘有军,等 (989)
基于 TM 影像、森林资源清查数据和人工神经网络的森林碳空间分布模拟 .....	汪少华,张茂震,赵平安,等 (998)
山地视觉景观的 GIS 评价——以广东南昆山国家森林公园为例 .....	裘亦书,高 峻,詹起林 (1009)
基于功能分类的城市湿地公园景观格局——以西溪湿地公园为例 .....	李玉凤,刘红玉,郑 因,等 (1021)
水分胁迫下丛枝菌根 AM 真菌对民勤绢蒿生长与抗旱性的影响 .....	贺学礼,高 露,赵丽莉 (1029)
农田灌溉对印度区域气候的影响模拟 .....	毛慧琴,延晓冬,熊 喆,等 (1038)
高大气 CO <sub>2</sub> 浓度下小麦旗叶光合能量利用对氮素和光强的响应 .....	张绪成,于显枫,马一凡,等 (1046)
豌豆过氧化氢酶在烟草叶绿体中的过量表达提高了植物的抗逆性 .....	王凤德,衣艳君,王海庆,等 (1058)
不同小麦品种对低温胁迫的反应及抗冻性评价 .....	王树刚,王振林,王 平,等 (1064)
基于遥感与模型耦合的冬小麦生长预测 .....	黄 彦,朱 艳,王 航,等 (1073)
喷施 ABA 对两个穗型不同小麦穗颈节伤流、穗部性状及产量的影响 .....	崔志青,尹燕枰,田奇卓,等 (1085)
“稻鸭共生”生态系统稻季 N、P 循环 .....	张 帆,隋 鹏,陈源泉,等 (1093)
红壤丘陵区粮食生产的生态成本 .....	李 晓,谢永生,张应龙,等 (1101)
甘南牧区草畜平衡优化方案与管理决策 .....	梁天刚,冯琦胜,夏文韬,等 (1111)
黄龙钙化滩流地物种-面积关系 .....	黄宝强,罗毅波,安德军,等 (1124)
杉木人工林细根寿命的影响因素 .....	凌 华,袁一丁,杨智杰,等 (1130)
长白落叶松林龄序列上的生物量及碳储量分配规律 .....	巨文珍,王新杰,孙玉军 (1139)
生物肥与甲壳素和恶霉灵配施对香蕉枯萎病的防治效果 .....	张志红,彭桂香,李华兴,等 (1149)
北京城区不同水质水体可培养细菌数量的季节动态变化 .....	高 程,黄满荣,陶 爽,等 (1157)
<b>专论与综述</b>	
整树水力导度协同冠层气孔导度调节森林蒸腾 .....	赵 平 (1164)
植物寄生对生态系统结构和功能的影响 .....	李钧敏,董 鸣 (1174)
加拿大一枝黄花的入侵机理研究进展 .....	杨如意,答树婷,唐建军,等 (1185)

# 整树水力导度协同冠层气孔导度调节森林蒸腾

赵 平

(中国科学院华南植物园, 广州 510650)

**摘要:**冠层气孔导度决定森林的蒸腾效率,它对驱动水汽移动的水汽应力的响应受树木水力结构的影响,并随水汽压亏缺上升和水力导度下降而降低,维持水势在最低阈值之上,避免出现水力灾变,调控冠层蒸腾。由于叶形和树冠结构的特点,部分脱耦联反映了湿润地区阔叶林冠层与大气的水汽交换特征,单纯以气孔导度的变化难以完整描述水分通量的调节规律,因而,需要考虑冠层气孔导度与水力导度协同控制冠层蒸腾的潜在机理。通过整合叶片气孔气体交换、树干液流、冠层微气象和其他环境因子的野外观测值,估测不同时间尺度的森林冠层气孔导度与大气的脱耦联系数和变异范围,以基于树干液流的冠层蒸腾,结合叶片/土壤水势梯度计算的水力导度,分析水力导度影响冠层气孔导度响应水汽压亏缺的敏感性,可以揭示和阐明水力导度和冠层气孔导度联合调节森林蒸腾的机理,对准确估测全球变化背景下森林对水资源利用的潜在生态效应有明显的理论意义。  
**关键词:**整树水力导度;冠层蒸腾;空气水汽压亏缺;部分脱耦联

## On the coordinated regulation of forest transpiration by hydraulic conductance and canopy stomatal conductance

ZHAO Ping

South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China

**Abstract:** Canopy stomatal conductance determines transpiration efficiency of forest, and its response to evaporative demand that drives vapor movement is affected by hydraulic architecture. It regulates canopy transpiration by decreasing with increase of vapor pressure deficit and decline of hydraulic conductance in order to maintain water potential above threshold so that the hydraulic breakdown could be avoided. Due to its complex canopy structure and large leaf area in the moisture broadleaf forest, vapor exchanging between canopy and atmosphere is characterized with partial decoupling, leading to the difficulty to describe the regulation of water flux accurately by monitoring the variation of stomatal conductance solely. As a result, it is of necessary to dig further into the underlying mechanism that controlling the canopy transpiration by taking the coordination of stomatal conductance with whole-tree hydraulic conductance into account. One feasible approach, which aims to clarify the underlying mechanism, is to integrate the measurements of gas exchange and sap flow as well as simultaneous recodes of micro-meteorological and other environmental factors. Such integrations will provide the basis for investigating the decoupling coefficients of canopy and atmosphere at multiple temporal scales, as well as figuring out the response of canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit by analyzing the hydraulic conductance calculated from sap flow and leaf-soil water potential gradient. It is expected that the elucidation of the coordinated regulation between canopy stomatal conductance and hydraulic conductance will help to accurately estimate water use of forest in moisture area and potentially can be applied to assess ecological effects of global change on moisture forests.

**Key Words:** whole-tree hydraulic conductance; canopy transpiration; vapor pressure deficit; partial decoupling

基金项目:国家自然科学基金面上资助项目(30770328, 30871998, 41030638)

收稿日期:2010-01-13; 修订日期:2010-03-08

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaoping@scib.ac.cn

蒸腾直接关系到森林生产力,是区域和全球水分循环研究的重要内容,无论是为提高生产效益而采取有效管理方式和强度的森林经营者,还是为应对当地用水需求设法增加水源供应的水资源管理者,均把森林蒸腾作为重要参考<sup>[1-2]</sup>。蒸腾效率是一个涉及气孔导度、叶片水势和水力导度与环境因子相互作用的集合特征,有关调控森林蒸腾的多因子交互协同作用的研究已有一些报道<sup>[3-5]</sup>,但未取得一致的结论,这与不同学者的研究思路、森林类型和所采用的研究方法有关<sup>[4,6-7]</sup>。从物理学角度看,水分在土壤-植物-大气连续体(SPAC)的传输过程中,叶片与空气的液-气界面处的驱动力最大,蒸腾在此受控于气孔和界面层的汽相导度,如果水力导度受限制的同时气孔开放不受制约,过度蒸腾将使叶片干枯,最理想的情况是气孔导度与水力导度维持平衡。在此过程中,水势参与气孔的调节,维持水分供应与根茎木质部的水力性能之间的和谐,避免水力功能失调和出现木质部空穴化或光合非气孔性限制<sup>[8]</sup>。所以,综合分析冠层蒸腾、水汽蒸发潜能、植物水势、土壤水分、气孔行为和水力导度的相互关系,是探究冠层气孔导度和水力导度协同响应水汽应力、调节冠层蒸腾值得探索的一种途径<sup>[2,4]</sup>。

### 1 森林冠层蒸腾的气孔调节研究的存在问题

借助微气象技术可获取反映森林生态功能过程的水汽通量信息<sup>[9]</sup>,但是,该技术在应用上容易受地形和森林异质性的限制,而树干液流(Sap Flow)测定系统可弥补微气象技术无法区分林内不同层次和个体蒸腾的不足<sup>[10-13]</sup>,提供不同树种和个体在不同时空尺度水分利用的连续观测数据<sup>[12,14-18]</sup>,如果被选测样树的数量足以反映群落的组成特征,还可以进一步进行尺度扩展,求算冠层蒸腾和冠层气孔导度,以此揭示林内不同径级和层级的水分配格型以及冠层气孔导度响应环境因子的规律<sup>[19,20-23]</sup>。因此,微气象和树干液流测定方法的应用是森林生态学研究领域的一大技术进步,开辟了深入研究环境因子控制森林与大气水分交换机理的新途径。大气环境因子是通过影响气孔的变化调节植物蒸腾的,由于乔木形态高大、储存水较多、水分传输距离长、而且水力阻力还会随树高而增大等原因,冠层蒸腾与通常在树干胸高处测定的树干液流存在明显的时滞<sup>[12,18,24-25]</sup>,致使基于液流密度计算的冠层蒸腾和冠层气孔导度与环境因子变化不对应或者不同步<sup>[6,26]</sup>,这些因素和问题影响了人们对冠层水平气孔调节蒸腾的认识<sup>[2,23,27]</sup>。

影响树木水分利用的诸多环境因子中,空气水汽压亏缺( $D$ )和光辐射( $Q_0$ )是蒸腾的主要驱动因子,不少学者将树干液流测定值扩展为冠层蒸腾( $E_L$ ),应用 Köstner 简化的 Whitehead 和 Jarvis 公式求算冠层气孔导度( $G_s$ ,有别于叶片气孔导度和冠层导度),分析冠层气孔导度响应环境因子(主要是水汽压亏缺和土壤水分)的敏感度和调控冠层蒸腾的部分机理<sup>[3,19,21,28-31]</sup>:

$$G_s = \frac{G_v \cdot T_A \cdot \rho \cdot E_L}{D} \quad (1)$$

式中, $G_v$ 是对应水汽的修正气体常数, $T_A$ 是空气温度, $\rho$ 是水密度, $G_s$ 是冠层平均气孔导度)。然而,该公式在应用上需满足一定的假设条件<sup>[3,19,32-33]</sup>:(1)冠层内部的空气充分流动和交换,水汽压亏缺不形成明显的垂直梯度;(2)叶界面层导度远高于气孔导度;(3)叶片温度等于或接近气温;(4)树木本身的储存水对蒸腾的贡献可以忽略;(5)根部至冠层的木质部水分传输阻力很小,即水力导度较高。

对于针叶林而言,由于针叶形态和树冠结构的特点容易满足以上假设条件,公式(1)在北方针叶林的应用证明了它的适用性<sup>[28,20,33-34]</sup>。但是,该公式在低纬度湿润地区阔叶林的应用却面临较多的困难<sup>[7,21,23-35]</sup>。作者研究华南丘陵地区阔叶树种马占相思(*Acacia mangium*)的树干液流时发现:(1)液流密度( $J_s$ )与光辐射( $Q_0$ )和空气水汽压亏缺的日变化不同步,液流密度峰值迟于辐射而早于水汽压亏缺(图1)<sup>[12,25]</sup>,意味着辐射对树木蒸腾的影响和调节比水汽压亏缺明显;(2)马占相思叶形较大(单叶面积( $73.8 \pm 818.07$ )  $\text{cm}^2$ ),叶片表面容易形成水汽层而降低界面层导度;(3)夜间马占相思的树干液流活动明显,且占总液流的8%—10%(图2),说明储存水对总蒸腾的贡献较大<sup>[24-25]</sup>;(4)树干液流与冠层蒸腾存在明显时滞,液流密度与辐射和水汽压亏缺均呈现明显的迟滞效应<sup>[12]</sup>。对马占相思树干液流密度连续两年的观测值与对应的水汽压亏缺进行相关分析显示,后者对前者变异的解释量由不考虑时滞的58.1%—86.9%提高到考虑时滞的82.3%—

98.1%<sup>[36]</sup>,表明根部至冠层的木质部水分传输阻力是不容忽略的。很显然,这些特征难以满足公式(1)的假设条件,如果直接应用该公式求算马占相思冠层气孔导度,会降低结果的可靠性。

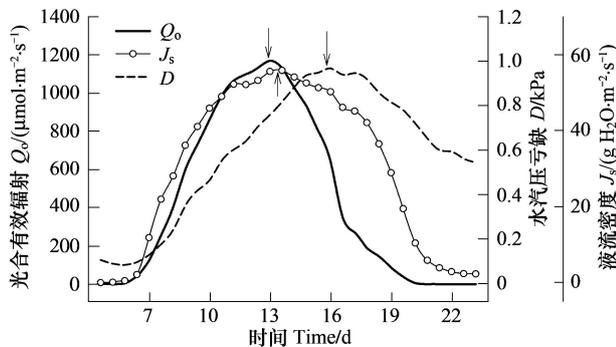


图1 马占相思液流密度( $J_s$ )与光合有效辐射( $Q_o$ )、空气水汽压亏缺( $D$ )的日变化<sup>[12,25]</sup>

Fig. 1 Daily variation of sap flux density ( $J_s$ ) of *Acacia mangium* and photosynthetically active radiation ( $Q_o$ ) as well as vapor pressure deficit ( $D$ )<sup>[12,25]</sup>

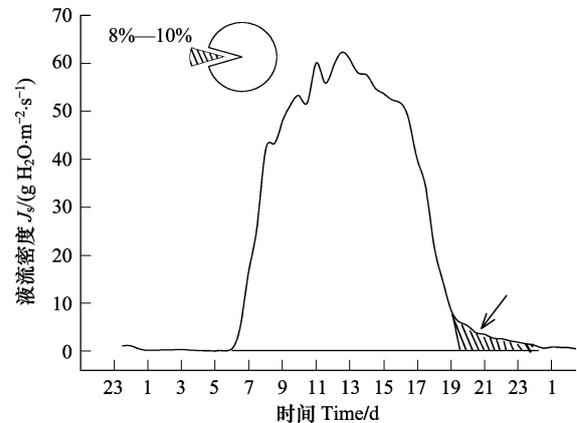


图2 马占相思树干液流密度( $J_s$ )的昼夜变化<sup>[24-25]</sup>

Fig. 2 Diurnal sap flux density of *Acacia mangium* ( $J_s$ ) showing the nighttime sap flow (arrow) and its proportion in total sap flow (inserted graphic)<sup>[24-25]</sup>

箭头示夜间液流,小插图示夜间液流占总液流的比例

然而,从以上的条件依然比较难判断马占相思叶片气孔是直接响应水汽压亏缺还是辐射,如果是水汽压亏缺,则冠层气孔导度与大气紧密耦联;如果是受辐射控制,则是由于界面层的缘故,冠层气孔导度与大气脱耦联或部分脱耦联。此外,由于蒸腾会增加木质部导管的水柱张力,取决于水力结构和土壤水分条件的水分传输阻力会制约过度蒸腾,避免蒸腾拉力和水柱重力的共同作用引起水柱断裂或者空穴化,气孔也适当关闭以维持水分平衡<sup>[37-38]</sup>。因此,无论是哪种情况,土壤水分、根部至冠层的水势梯度、储存水等水力要素均会影响冠层气孔导度对辐射和水汽压亏缺的响应<sup>[5]</sup>,仅凭气孔导度或水力导度的独立特征,无法准确描述森林(尤其时阔叶林)蒸腾的调节机理,还需要解决以下关键问题:(1)冠层气孔导度与大气之间是否直接耦联,耦联的程度如何?树木体内的储存水、根系与冠层之间水分传输路径的水力导度如何影响蒸腾?(2)冠层气孔导度对光辐射和水汽压亏缺的响应是否与冠层-树干-根系的水势梯度和水力导度的变化相协调?如何准确测定和量化?(3)冠层气孔导度与水力导度协同调节森林蒸腾的潜在机理和方式。

## 2 整树水力导度与气孔导度协同调节冠层蒸腾

### 2.1 树木蒸腾限制的水力补偿

气孔导度随水汽压亏缺的上升呈非线性下降的速度(即两者关系的线性斜率)反映前者响应后者的敏感度<sup>[31,39]</sup>,气孔随水汽压亏缺上升而缩小开度是对蒸腾、而不仅仅是对湿度的响应,目的是为了减少水分耗失,防止叶片水势低于最低阈值而引致水力张力过高,造成木质部出现灾变性的功能失衡<sup>[40-41]</sup>。Oren 等长期观测落羽杉(*Taxodium distichum*)的树干液流时发现,飓风造成林段叶面积损失40%后总蒸腾只减少18%,显示水力导度的部分补偿作用<sup>[20]</sup>。Sala 比较研究了基于树干液流测定值的不同演替阶段优势树种的冠层蒸腾和气孔导度的关系,发现演替后期的树种对不利土壤水分条件有较强的水力补偿效应<sup>[42]</sup>。黑松(*Pinus contorta*)经剪枝后的树干液流和冠层气孔导度上升,原因是叶面积减少后树干径向生长的分配增加,水力导度提高,Reid 等认为这是抵偿周期性干旱对水分传输组织损伤的生态适应<sup>[43]</sup>。无论是湿季还是旱季,撒哈拉地区的旋扭相思树(*Acacia tortilis*)蒸腾变异很小,整树水力导度保持稳定<sup>[44]</sup>。Fernández 等在南美的研究表明,除水力结构外,冠层气孔导度对水汽应力响应格型的差异是外来树种花旗松(*Pseudotsugai*)林与乡土树种林碳吸收和水分利用效率明显不同的主要原因<sup>[5]</sup>。作者最近的研究显示,马占相思林冠层蒸腾( $E_L$ )对水汽

压亏缺的响应模式呈现明显的两个阶段:当  $D < 0.85 \text{ kPa}$ , 冠层蒸腾呈线性增加;当  $D > 0.85 \text{ kPa}$ , 冠层蒸腾的变化是非线性的,并有所下降,表明此时气孔导度受水力导度的影响而对冠层蒸腾产生限制(图 3)。以上研究结果均意味着冠层气孔导度、水力导度和最低水势阈值协同调节冠层蒸腾的机理。

## 2.2 水力导度对冠层蒸腾与大气耦联关系的影响

对于阔叶树的叶片而言,从气孔逸出的水汽容易湿化叶片表面,形成阻隔气孔与大气耦联(即脱耦联)的界面层(叶界面层导度降低),水汽移动的驱动力因此发生改变而影响冠层蒸腾速率<sup>[6]</sup>。有学者很早就采用 Jarvis 等提出的无量纲脱耦联系数( $0 \leq \Omega \leq 1$ )描述冠层蒸腾与大气的相互关系<sup>[6,22,35,38,45]</sup>:当  $\Omega \rightarrow 0$ ,气孔对蒸腾的控制逐渐增强;当  $\Omega \rightarrow 1$ ,叶片表面逐渐增厚的界面层削弱水汽压亏缺的驱动作用,气孔对蒸腾的控制越来越依赖于光辐射的强度。由于脱耦联系数的变化同时受制于气孔和界面层导度,它不是某一树种的固有特征,也很难赋予某一树种或者森林类型很明确的脱耦联系数值,而部分脱耦联则反映了大多数森林(特别是阔叶林)蒸腾与大气相互关系的实际情况。尽管人们很早就认识到以脱耦联系数描述冠层与大气进行水分交换的重要性<sup>[46-47]</sup>,但冠层气孔导度响应环境因子变化、调节冠层蒸腾的机理仍然不是很清晰<sup>[3]</sup>,树木水势梯度、叶片最低水势阈值如何协调气孔导度和水力导度与蒸腾的平衡,仍需要更多有说服力的实验证据<sup>[27,48-49]</sup>。

除了外部环境,水力结构则通过影响气孔开度作用于蒸腾。许多研究有力地证明气孔随水力导度的变化平衡植物的蒸腾,气孔导度和蒸腾与水力导度呈明显的正相关<sup>[20,50-51]</sup>。此外,气孔对水汽压亏缺的响应与水力结构相关联,说明气孔导度在调节水势中发挥重要作用<sup>[8]</sup>,即气孔导度通过对水汽压亏缺的响应,控制叶片的最低水势阈值,且响应的敏感性与水力特征变化有关<sup>[29,52]</sup>。一些改变水力结构的实验,如通过人工部分落叶或者剪枝的方法减少冠层叶面积<sup>[43,53-54]</sup>、分别或者同时以灌溉和施肥的方式增加叶面积<sup>[3,55]</sup>、昆虫侵食树冠引起叶面积下降<sup>[56]</sup>等等,均显示冠层气孔导度在短时间内随水力结构而改变。一般而言,水力导度随水分供应减少而下降,冠层气孔导度对水汽压亏缺的敏感性与后者在较低范围的最大气孔导度( $G_{\text{MAX}}$ )有关,意味着水力导度可能通过调控  $G_{\text{MAX}}$  影响冠层气孔导度对水汽压亏缺的响应<sup>[20,23,29,31]</sup>。

与此同步,我国已有不少学者开展了与叶片和枝条水力特征的相关研究,深入揭示了水力结构特性与抗旱性的关系<sup>[57]</sup>,通过建立水势与导水率、比导率、叶比导率关系的数学模型,研究不同树种木质部输水效率、空穴化和栓塞化程度的大小,得出输水结构的有效性和安全性不可完全兼得的重要结论<sup>[58-59]</sup>。翟洪波 等比较分析了环境因子对树木比导率的影响,认为土壤水分的限制是油松(*Pinus tabulaeformis*)和栓皮栎(*Quercus variabilis*) 在生长季节绝大部分时间未达到潜在光合和蒸腾能力的原因<sup>[60-61]</sup>。王继强 等发现国槐(*Sophora japonica*)和黄栌(*Cotinus coggygria*) 严重落叶时叶比导率值未明显下降,显示落叶对保持存留叶水分状况的潜在作用<sup>[62]</sup>。灌水实验显示边材液流速率与 SPAC 各介质水势和界面水势差的相关性下降,说明充足的水分供应可舒缓水力阻力<sup>[55]</sup>。徐新武等初步研究不同冲洗液对毛白杨(*Populus tomentosa*)和油松枝条水力导度和抗空穴化的影响,发现不同树种水力结构对管道内树液离子浓度和 pH 值的响应不一致<sup>[63]</sup>。孙守家等以超声信号累积量分析断根处理的银杏水力导度损失百分数和树干液流,结果显示管胞气穴数量和木质部栓塞在短时间内迅速增加,明显降低树体水力导度<sup>[64]</sup>。许文滔等进行基于树干液流测定值的马占相思冠层气孔导度模拟研究,认为加入总辐射、水汽压亏缺和气温的 Jarvis 模型能较好地模拟冠层气孔导度对环境因子的响应<sup>[22]</sup>。无论是国外还是国内的学者,他们大多数的研究在方法上主要还是借助气孔计、或者便携式光合测定

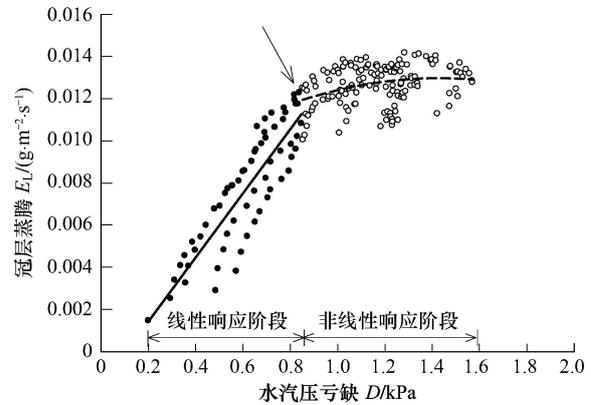


图 3 基于树干液流的马占相思冠层蒸腾( $E_L$ )对水汽压亏缺( $D$ )的响应

Fig. 3 Response of sap flow-based canopy transpiration ( $E_L$ ) of *Acacia mangium* to vapor pressure deficit ( $D$ )

系统研究叶片气孔导度,由于叶室小风扇减弱了叶片界面层的作用,导致外推冠层气孔导度的可信度降低;此外,多数研究偏向于叶片/枝条水力结构(导度)对蒸腾的控制<sup>[57]</sup>,同时涉猎冠层气孔导度和整树水力导度联合调节冠层蒸腾,以及冠层气孔导度如何响应水汽压亏缺调节叶片最低水势阈值的研究依然未见报道,对低纬度地区阔叶林的相关研究,还有许多问题有待去探究。

### 2.3 整树水力导度与气孔导度协同调节冠层蒸腾的研究思路和方法

群落结构的特征、冠层表面粗糙度、叶片大小、空气动力学导度和冠层导度的相互作用,造成阔叶林冠层气孔导度控制蒸腾的变化与大气部分脱耦联。根据以上对该研究领域的进展和存在问题的分析,我们可以理解水力导度是借助水势的变化控制气孔导度,并间接影响后者对水汽压亏缺的响应的,而这个响应与蒸腾直接相关联。基于此,同时结合以往的研究积累,作者提出环境因子对森林冠层蒸腾的控制是通过冠层气孔导度与水力导度协同调节的观点。尤其是在低纬度的湿润阔叶森林,可以基于以上的研究观点作为开展研究工作的指导原则,通过在自然条件下观测不同季节的叶片(采用光合测定系统)和冠层气孔导度(利用树干液流测定值、以及目前普遍采用的 Penman-Monteith 公式进行逆转换),将树干液流经尺度转换的冠层蒸腾,整合以叶片/土壤水势梯度计算的整树水力导度,分析冠层气孔导度响应水汽压亏缺的敏感度以及水力导度对这一响应的变化。同时,通过分析冠层蒸腾对水汽压亏缺响应由线性向非线性阶段过渡时(图3)对应水力导度的变化、以及非线性阶段冠层气孔导度和整树水力导度对冠层蒸腾与水汽压亏缺相关系数变异的解释度,量化水力导度对冠层气孔导度响应水汽压亏缺敏感度的影响,以此揭示不同环境条件下冠层气孔导度和整树水力导度相互协调控制森林蒸腾的机理。要实现以上论述的研究目的,作者提出将来开展研究的具体研究方法:

#### 2.3.1 由树干液流到森林蒸腾的尺度转换:

边材面积是获得整树蒸腾的树形特征,通过标准木法,获取样树的边材厚度,建立边材面积与胸径的关系式:

$$A_{Si} = k \cdot (DBH)^b \quad (2)$$

公式(2)中, $DBH$  是胸径, $k$  和  $b$  是通过非线性回归分析得出的系数,应用此公式求出森林每棵树木的边材面积( $A_{Si}$ ),累加获得森林总边材面积( $A_S$ )。

同时采用收获法测量标准木的叶面积和胸径,建立叶面积与胸径的异速生长关系式:

$$\log A_{Li} = a \cdot \log(DBH) + b \quad (3)$$

公式(3)中, $a$  和  $b$  是回归分析得出的系数,以该公式求出样地所有单株树木的叶面积( $A_{Li}$ )<sup>[32]</sup>,累加获得森林的总叶面积( $A_L$ )。

根据森林的总边材面积和总叶面积,将树干液流密度转换为冠层蒸腾速率:

$$E_L = \frac{\bar{J}}{A_L:A_S} \quad (4)$$

公式(4)中, $E_L$  是基于叶面积计算的冠层蒸腾速率, $\bar{J}$  是森林平均液流密度, $A_L:A_S$  是森林总叶面积与总边材面积的比。由于公式(4)没有考虑被测树种  $J_s$  的径向变化,如果  $J_s$  随边材深度发生变化,还需建立  $J_s$  与边材深度的关系式: $J_{Si} = f(i)$  (其中  $i$  为边材深度),整树蒸腾( $E_T$ )为: $E_T = \sum (J_{Si} \cdot A_{Si})$ ,那么冠层蒸腾则为:

$$E_L = \sum E_T / A_L。$$

#### 2.3.2 冠层气孔导度

瞬时冠层气孔导度:采用两种方法,一是以便携式光合测定系统直接测量冠层不同层级的叶片瞬时气孔导度( $g_s$ ),结合叶面积指数计算冠层平均气孔导度( $G_s$ )。二是首先确定冠层蒸腾与树干液流的时滞大小,将剔除时滞的树干液流测定值分别代入公式(1)和(5)计算  $G_s$ 。

较大时间尺度的冠层气孔导度:利用树干液流和微气象数据,根据彭曼(Penman-Monteith)公式进行估测:

$$\lambda \cdot E_L = \frac{S \cdot (R_n - \phi) + \rho_a \cdot C_p \cdot D_{\text{leaf/air}} \cdot G_a}{S + \gamma \cdot \left(1 + \frac{G_a}{G_c}\right)} \quad (5)$$

公式(5)中所有变量取日平均值(或者更长的时间尺度), $\lambda$  为水蒸发潜热, $E_L$ 是由公式(4)计算的森林冠层蒸腾, $\gamma$  是干湿球常数, $s$  为饱和水汽压-温度函数斜率, $R_n$ 是净辐射, $\phi$  是林下土壤热通量, $\rho_a$ 是干空气密度, $C_p$ 是空气比热, $G_c$ 是冠层导度, $G_a$ 是空气动力学导度,根据 Monin-Obukov 的相似理论由平均风速和摩擦速度进行估算<sup>[51]</sup>:

$$G_a = \frac{k^2 \cdot u}{\ln[(z - d_0)/z_0]} \quad (6)$$

公式(6)中, $z_0$ 是表面粗糙度(约为  $0.1h$ , $h$  是森林平均树高), $d_0$ 是零平面置换(约  $0.75h$ ), $k$  是 von Karman 常数, $u$  是高度  $z$  处的风速。此外,公式(5)的  $D_{\text{leaf/air}}$ 是叶片气孔内腔与周围空气的水汽压差,由林内冠层空气相对湿度( $RH$ )、气温( $T_A$ )和叶温( $T_L$ )经以下公式求出:

$$D_{\text{leaf/air}} = a \cdot \left[ \exp\left(\frac{b \cdot T_L}{T_L + c}\right) \right] - \left[ \exp\left(\frac{b \cdot T_A}{T_A + c}\right) \right] \cdot (1 - RH) \quad (7)$$

公式(7)中, $a$ ,  $b$ ,  $c$  为常数。

将观测值和参数代入彭曼公式(公式5),逆推算获得  $G_c$ ,除以叶面积指数( $LAI$ )即为冠层平均气孔导度( $G_s$ ):

$$G_s = \frac{G_c}{LAI} \quad (8)$$

### 2.3.3 森林冠层与大气的脱耦联系数

根据 Jarvis 和 McNaughton 提出的公式进行推算<sup>[45]</sup>:

$$\Omega = \frac{1 + \varepsilon}{1 + \varepsilon + \frac{G_b}{G_c}} \quad (9)$$

公式(9)中, $\varepsilon$  是饱和空气潜热与焓的变化比, $G_b$ 是叶片界面层导度: $G_b = 304.4 \cdot \frac{u}{d_L}$ , $u$  是平均风速, $d_L$ 是叶片平均长度<sup>[20]</sup>。

### 2.3.4 整树水力导度

如果没有气孔的控制,过快的蒸腾会导致水势梯度迅速下降,引发树木的水力灾变,借用以下反映土壤-植物连续体的供应函数关系式来描述这个机制<sup>[33]</sup>:

$$E_L = K_L \cdot (\psi_s - \psi_L - h\rho_w g) \quad (10)$$

其中, $K_L = \frac{k}{A_{Li}}$

公式(10)中, $k$  是树木根系附近土壤至冠层叶片之间的整树水力导度, $A_{Li}$ 是树冠叶面积, $K_L$ 是叶比水力导度, $\psi_s$ 为土壤水势, $\psi_L$ 是冠层叶片水势,两者之差代表根系附近土壤与冠层叶片之间的水势梯度, $h\rho_w g$  表示水密度为  $\rho_w$ 、高为  $h$ (树木根部至冠层的木质部长度)的水柱重量拉力, $g$  是重力加速度。

### 2.3.5 冠层气孔导度响应环境驱动因子的敏感性

按照不同的土壤水分条件,将光辐射划分数个等级,以下式描述每个辐射等级  $G_s$  与  $D$  的关系<sup>[20]</sup>:

$$G_s = b - m \cdot \ln D \quad (11)$$

为同时量化  $G_s$  对  $D$  和辐射的效应,加入辐射的因素:

$$G_s = \frac{Q_0}{Q_0 + a} \cdot (b - m \cdot \ln D) \quad (12)$$

公式(12)中, $Q_0$ 是光辐射(总辐射或者光合有效辐射), $a$  是经验系数, $b$  是当  $D = 1\text{kPa}$  时的  $G_s$  参考值, $m$

是  $G_s$  对  $D$  响应的敏感度, 相当于  $dG_s/d\ln D$ 。  $m$  一定程度反映  $G_s$  和 水力导度变化的权衡调节冠层蒸腾的对应水势阈值。

### 3 小结

由于冠层气孔导度对水汽压亏缺的敏感性与植物水分利用效率(光合  $\text{CO}_2$  吸收/蒸腾  $\text{H}_2\text{O}$  耗失)呈线性相关<sup>[65]</sup>, 意味着冠层气孔导度对水汽压亏缺的响应以某种方式与光合作用相互协调<sup>[5-6,31]</sup>, 也就是说要维持足够  $\text{CO}_2$  吸收的同时避免过分失水, 气孔对水汽压亏缺和 水力导度必须保持平衡响应。构建预测森林生态系统响应全球变化的模型是目前一个活跃的研究方向, 许多模型研究需要准确估测冠层气孔导度及其对环境 的响应<sup>[4,66]</sup>。因此, 研究冠层气孔导度、水力导度与水汽压亏缺和其他环境因子的关系, 是认识并揭示调节森林蒸腾、碳吸收和生长机理的关键, 具有明显的理论意义。由于气候变暖加剧了地表的水分蒸发, 增加森林面临干旱胁迫的可能性, 人们越来越关注森林如何适应不断变化的水分循环和降雨格局, 以保持对水分的有效和可持续利用<sup>[67]</sup>。华南地区近几年的降雨量明显下降, 季节分配愈加不均匀(如 3 月出现短暂春旱、10—12 月的旱季延续至翌年的 2 月), 加上人类活动对水资源的不合理利用, 水源供应已影响到森林的正常生长。此外, 为满足市场对木材和造纸原材料的需求, 林业部门大面积种植生长快但耗水量大的桉树林, 增加了人工林干旱脆弱性的风险, 不少学者担心这种种植模式会引发环境和区域水量平衡的潜在后果, 而类似的担忧已在其他地区变成了现实<sup>[5]</sup>。由于冠层气孔导度和水力结构特征在一定程度上反映树种适应和耐受干旱胁迫的能力<sup>[58-59]</sup>, 在应用上可为造林选择适生树种, 应对将来气候变化提供重要参考。林业管理上也可考虑冠层气孔导度与种群密度的关系, 通过林分改造调整种群密度, 达到调节冠层气孔导度的目的<sup>[16,20,43]</sup>, 或者根据土壤水分条件, 合理搭配具不同冠层气孔导度和水力导度的树种, 构建和配置适应力强的人工林群落, 提高经营效益<sup>[1,16]</sup>, 因此, 也具有明显的实用性。

### References:

- [ 1 ] Samuelson L J, Stokes T A. Transpiration and canopy stomatal conductance of 5-year-old loblolly pine in response to intensive management. *Forest Science*, 2006, 52(3): 313-323.
- [ 2 ] Samuelson L J, Stokes T A, Coleman M D. Influence of irrigation and fertilization on transpiration and hydraulic properties of *Populus deltoids*. *Tree Physiology*, 2007, 27: 765-774.
- [ 3 ] Ewers B E, Oren R, Kim H S, Bohrer G, Lai C T. Effects of hydraulic architecture and spatial variation in light on mean stomatal conductance of tree branches and crowns. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30: 483-496.
- [ 4 ] West A G, Hultine K R, Sperry J S, Bush S E, Ehleringer J R. Transpiration and hydraulic strategies in a Piñon-Juniper woodland. *Ecological Applications*, 2008, 18: 911-927.
- [ 5 ] Fernández M E, Gyenge J, Schlichter T. Water flux and canopy conductance of natural versus planted forest in Patagonia, South America. *Trees*, 2009, 23: 415-427.
- [ 6 ] Wullschleger S D, Meinzer F C, Vertessy R A. A review of whole-plant water use studies in trees. *Tree Physiology*, 1998, 18: 499-512.
- [ 7 ] Wullschleger S D, Wilson K B, Hanson P J. Environmental control of whole-plant transpiration, canopy conductance and estimates of the decoupling coefficient for large red maple trees. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 104: 157-168.
- [ 8 ] Bunce J A. How do leaf hydraulics limit stomatal conductance at high water vapor pressure deficits? *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29: 1644-1650.
- [ 9 ] Yu G R, Song X, Wang Q F, Liu Y F, Guan D X, Yan J H, Sun X M, Zhang L M, Wen X F. Water-use efficiency of forest ecosystems in eastern China and its relations to climatic variables. *New Phytologist*, 2008, 177: 927-937.
- [ 10 ] Granier A, Biron P, Br nda N, Pontailler J Y, Saugier B. Transpiration of trees and forest stands: short and long-term monitoring using sap flow methods. *Global Change Biology*, 1996, 2: 265-274.
- [ 11 ] Lu P, Urban L, Zhao P. Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flow in trees: Theory and practice. *Acta Botanica Sinica*, 2004, 46(6): 631-646.
- [ 12 ] Zhao P, Rao X Q, Ma L, Cai X A, Zeng X P. The variations of sap flux density and whole-tree transpiration across individuals of *Acacia mangium*. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(12): 4050-4058.
- [ 13 ] Herbst M, Rosier P T W, Morecroft M D, Gowing D J. Comparative measurements of transpiration and canopy conductance in two mixed deciduous

- woodlands differing in structure and species composition. *Tree Physiology*, 2008, 28: 959-970.
- [14] Wang H T, Zhao W F, Ma L Y. Spatial variation of sap flow of *Platycladus orientalis* and its affecting factors. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(7): 21-27.
- [15] Zhao P, Rao X Q, Ma L, Cai X A, Zeng X P. Application of Granier's sap flow system in water use of *Acacia mangium* forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2005, 13(6): 457-468.
- [16] Zhao P, Rao X Q, Ma L, Cai X A, Zeng X P. Sap flow-scaled stand transpiration and canopy stomatal conductance in an *Acacia mangium* forest. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(4): 655-665.
- [17] Nie L S, Li J Y, Zhai H B. Study of the rate of stem sap flow in *Pinus tabulaeformis* and *Quercus variabilis* by using the TDP method. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1934-1940.
- [18] Oishi A C, Oren R, Stoy P. Estimation components of forest evapotranspiration: A footprint approach for scaling sap flux measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148: 1719-1732.
- [19] Kstner B M M, Schulze E D, Kelliher F M, Hollinger J N, Byers J N, Hunt J E, McSeveny T M, Meserth R, Weir P L. Transpiration and canopy conductance in a pristine broad-leaved forest of *Nothofagus*: an analysis of xylem sap flow and eddy correlation measurements. *Oecologia*, 1992, 91: 350-359.
- [20] Oren R, Sperry J S, Ewers B E, Pataki D E, Phillips N, Mezonigal J P. Sensitivity of mean canopy stomatal conductance to vapor pressure deficit in a flooded *Taxodium distichum* L. forest: hydraulic and non-hydraulic effects. *Oecologia*, 2001, 126: 21-29.
- [21] Zhao P, Rao X Q, Ma L, Cai X A, Zeng X P. Response of canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* forest to environmental driving factors. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(7): 1149-1156.
- [22] Xu W T, Zhao P, Wang Q, Rao X Q, Cai X A, Zeng X P. Calculation and modeling of the canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* from sap flow data. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(10): 4122-4131.
- [23] Liu X J, Zhao P, Rao X Q, Ma L, Cai X A, Zeng X P. Response of canopy stomatal conductance of *Acacia mangium* forest to environmental driving factors. *Frontiers of Forestry in China*, 2008, 3(1): 64-71.
- [24] Wang H, Zhao P, Cai X A, Wang Q, Ma L, Rao X Q, Zeng X P. Partitioning of night sap flow of *Acacia mangium* and its implication for estimating whole-tree transpiration. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(5): 777-786.
- [25] Wang H, Zhao P, Wang Q, Cai X A, Ma L, Rao X Q, Zeng X P. Nocturnal sap flow characteristics and stem water recharge of *Acacia mangium*. *Frontiers of Forestry in China*, 2008, 3(1): 72-78.
- [26] Kume T, Komatsu H, Kuraji K, Suzuki M. Less than 20-min time lags between transpiration and stem sap flow in emergent trees in a Bornean tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148: 1181-1189.
- [27] O'Grady A P, Worledge D, Battaglia M. Constraints on transpiration of *Eucalyptus globulus* in southern Tasmania, Australia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148: 453-465.
- [28] Granier A, Biron P, Kstner B, Gay L W, Najjar G. Comparison of xylem sap flow and water vapor flux at the stand level and derivation of canopy conductance for Scots pine. *Theoretical and Applied Climatology*, 1996, 53: 115-122.
- [29] Addington R N, Mitchell R, Oren R, Donovan L. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in *Pinus palustris*. *Tree Physiology*, 2004, 24: 561-569.
- [30] Zhao P, Lu P, Ma L, Sun G C, Rao X Q, Cai X A, Zeng X P. Combining sap flow measurement-based canopy stomatal conductance and <sup>13</sup>C discrimination to estimate forest carbon assimilation. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(18): 2021-2027.
- [31] Zhao P, Liu H, Sun G C. Interspecies variations in stomatal sensitivity to vapor pressure deficit in four plant species. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2007, 46(4): 63-68.
- [32] Schfer K V R, Oren R, Tenhunen J D. The effect of tree height on crown level stomatal conductance. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23: 365-375.
- [33] Ewers B E, Gower S T, Bond-Lamberty B, Wang C K. Effects of age and tree species on canopy transpiration and average stomatal conductance of boreal forests. *Plant, Cell and Environment*, 2005, 28: 660-678.
- [34] Phillips N, Bond B J, McDowell N G, Ryan M G. Canopy and hydraulic conductance in young, mature and old Douglas fir trees. *Tree Physiology*, 2002, 22: 205-211.
- [34] Motzer T, Munz N, Kppers M, Schmitt D, Anhufer D. Stomatal conductance, transpiration and sap flow of tropical montane rain forest trees in the southern Ecuadorian Andes. *Tree Physiology*, 2005, 25: 1283-1293.
- [36] Ma L, Lu P, Zhao P, Rao X Q, Cai X A, Zeng X P. Diurnal, daily, seasonal and annual patterns of sap-flux-scaled transpiration from an *Acacia mangium* plantation in South China. *Annals of Forest Science*, 2008, 65: 402, DOI: 10.1051/forest:2008013.
- [37] Fan Z X, Cao K F. Hypothesis on the limitation of tree height growth. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(5): 632-640.

- [38] Xi R C, Ma L Y, Wang R H, Xu J L. Research advances in water consumption controlling mechanisms of forest tree species. *Chinese Journal of Ecology*, 2006, 25(6): 692-697.
- [39] Oren R, Sperry J S, Katul G G, Pataki D E, Ewers B E, Phillips N, Schfer K V R. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapor pressure deficit. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 1515-1526.
- [40] Mott K A, Parkhurst D F. Stomatal responses to humidity in air and helox. *Plant, Cell and Environment*, 1991, 14: 509-515.
- [41] Meinzer F C, Hinckley M, Ceulemans R. Apparent response of stomata to transpiration and humidity in a hybrid poplar canopy. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20: 1301-1308.
- [42] Sala A. Hydraulic compensation in northern Rocky Mountain conifers: does successional position and life history matter? *Oecologia*, 2006, 149: 1-11.
- [43] Reid D E B, Silins U, Lieffers V J. Sapwood hydraulic recovery following thinning in lodgepole pine. *Annals of Forest Science*, 2006, 63: 329-338.
- [44] Do F C, Focheteau A, Diagne A L, Goudiaby V, Granier A, Lhomme J P. Stable annual pattern of water use by *Acacia tortilis* in Sahelian Africa. *Tree Physiology*, 2008, 28: 95-104.
- [45] Jarvis P G, McNaughton K G. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15: 1-49.
- [46] Monteith J L. Porometry and baseline analysis: the case for compatibility. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1990, 49: 155-167.
- [47] Aphalo P J, Jarvis P G. The boundary layer and the apparent responses of stomatal conductance to wind speed and to the mol fractions of CO<sub>2</sub> and water vapor in the air. *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16: 771-783.
- [48] Addington R N, Donovan L A, Mitchell R J, Vose J M, Pecot S D, Jack S B, Hacke U G, Sperry J S, Oren R. Adjustments in hydraulic architecture of *Pinus palustris* maintain similar stomatal conductance in xeric and mesic habitats. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29: 535-545.
- [49] Fisher R A, Williams M, Vale R L D, Costa A L D, Meir P. Evidence from Amazonian forests is consistent with isohydric control of leaf water potential. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29: 151-165.
- [50] Reich P B, Hinckley T M. Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf diffusive conductance in two oak species. *Functional Ecology*, 1989, 3: 751-767.
- [51] Delzon S, Sartore M, Burtlett R, Dewar R, Loustau D. Hydraulic response to height growth in maritime pine trees. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27: 1077-1087.
- [52] Bond B J, Kavanagh K L. Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology*, 1999, 19: 503-510.
- [53] Pataki D, Oren R, Phillips N, Magonigal J P. Response of sap flux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reductions in leaf area. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49: 871-878.
- [54] Hubbard, R M, Bond B J, Ryan M G. Evidence that hydraulic conductance limits photosynthesis in old *Pinus ponderosa* trees. *Tree Physiology*, 1999, 19: 165-172.
- [55] Wang H T, Ma L Y, Xu J L. Water potential and its impact on sapwood flow velocity. *Journal of Plant Ecology*, 2004, 28(5): 637-643.
- [56] Ford C R, Vose J M. *Tsuga Canadensis* (L.) CARR. mortality will impact hydrologic processes in southern Appalachian forest ecosystems. *Ecological Applications*, 2007, 17: 1156-1167.
- [57] Liu J J, Li J Y, Pang J. Influences of doubled CO<sub>2</sub> concentration and drought stress on branch hydraulic traits in *Pinus tabulaeformis* saplings. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28: 4136-4143.
- [58] Liu X Y, Li J Y, Zhai H B, Zhu G B. Discussion on drought resistance through hydraulic architecture of trees. *Journal of Beijing Forestry University*, 2003, 25(3): 48-54.
- [59] Li J Y, Zhai H B. Hydraulic architecture and drought resistance of woody plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(2): 301-305.
- [60] Zhai H B, Li J Y, Huang W D, Zhao Y T, Shi J Z. Water characteristics and gas exchange of *Pinus tabulaeformis* and *Quercus variabilis* mixed stand. *Journal of Beijing Forestry University*, 2004, 26(1): 30-34.
- [61] Zhai H B, Li J Y, Wei X X, Xu C L. Study on specific conductivity of *Pinus tabulaeformis* and *Quercus variabilis* using thermal dissipation technology. *Scientia Silvae Sinicae*, 2006, 42(8): 14-18.
- [62] Wang J Q, Li J Y, Liu J J. Water conditions and seasonal changes of hydraulic architecture in eight greenery tree species. *Journal of Beijing Forestry University*, 2005, 27(4): 43-48.
- [63] Xu X W, Fan D Y, Xie Z Q, Zhang S R, Zhang X Y. Effects of different flush solutions on values of hydraulic conductance and cavitation resistance abilities of trees of *Populus tomentosa* and *Pinus tabulaeformis*. *Journal of Plant Ecology*, 2009, 33: 150-160.
- [64] Sun S J, Cong R C, Gu R Z, Gao J P. Effects of root-excision on trunk hydraulic traits and growth status of *Ginkgo biloba*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20: 493-499.

- [65] Franks P J, Farquhar G D. A relationship between humidity response, growth form and photosynthetic operating point in  $C_3$  plants. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 1337-1349.
- [66] Oren R, Ewers B E, Tod P, Phillips N, Katul G. Water balance delineates the soil layer in which moisture affects canopy conductance. *Ecological Application*, 1998, 8: 990-1002.
- [67] Huxman T E, Smith M D, Fay P A, Knapp A K, Shaw M R, Loik M E, Smith S D, Tissue D T, Zak J C, Weltzin J F, Pockman W T, Sala O E, Haddad B M, Harte J, Koch G W, Schwinning S, Small E E, Williams D G. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature*, 2004, 429: 651-654.

#### 参考文献:

- [12] 赵平, 饶兴权, 马玲, 蔡锡安, 曾小平. 马占相思(*Acacia mangium*)树干液流密度和整树蒸腾的个体差异. *生态学报*, 2006, 26(12): 4050-4058.
- [14] 王华田, 赵文飞, 马履一. 侧柏树干边材液流的空间变化规律及其相关因子. *林业科学*, 2006, 42(7): 21-27.
- [15] 赵平, 饶兴权, 马玲, 蔡锡安, 曾小平. Granier 树干液流测定系统在马占相思的水分利用研究中的应用. *热带亚热带植物学报*, 2005, 13(6): 457-468.
- [16] 赵平, 饶兴权, 马玲, 蔡锡安, 曾小平. 基于树干液流测定值进行尺度扩展的马占相思林段蒸腾和冠层气孔导度. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 655-665.
- [17] 聂立水, 李吉跃, 翟洪波. 油松、栓皮栎树干液流速率比较. *生态学报*, 2005, 25(8): 1934-1940.
- [21] 赵平, 饶兴权, 马玲, 蔡锡安, 曾小平. 马占相思林冠气孔导度对环境驱动因子的响应. *应用生态学报*, 2006, 17(7): 1149-1156.
- [22] 许文滔, 赵平, 王权, 饶兴权, 蔡锡安, 曾小平. 基于树干液流测定值的马占相思(*Acacia mangium*)冠层气孔导度计算及数值模拟. *生态学报*, 2007, 27(10): 4122-4131.
- [24] 王华, 赵平, 蔡锡安, 王权, 马玲, 饶兴权, 曾小平. 马占相思夜间树干液流的分配及其对整树蒸腾估算的影响. *植物生态学报*, 2007, 31(5): 777-786.
- [31] 赵平, 刘惠, 孙谷畴. 热带亚热带几种植物的气孔对水汽压亏敏感度的种间差异. *中山大学学报*, 2007, 46(4): 63-68.
- [37] 范泽鑫, 曹坤芳. 树木高生长限制的几个假说. *植物学通报*, 2005, 22(5): 632-640.
- [38] 奚如春, 马履一, 王瑞辉, 徐军亮. 林木耗水调控机理研究进展. *生态学杂志*, 2006, 25(6): 692-697.
- [55] 王华田, 马履一, 徐军亮. 油松人工林 SPAC 水势梯度时空变化规律及其对边材液流传输的影响. *植物生态学报*, 2004, 28(5): 637-643.
- [57] 刘娟娟, 李吉跃, 庞静.  $CO_2$  浓度倍增与干旱胁迫对油松(*Pinus tabulaeformis*)相对分枝结构的影响. *生态学报*, 2008, 28: 4136-4143.
- [58] 刘晓燕, 李吉跃, 翟洪波, 朱国彬. 从树木水力结构特征探讨植物耐旱性. *北京林业大学学报*, 2003, 25(3): 48-54.
- [59] 李吉跃, 翟洪波. 木本植物水力结构与抗旱性. *应用生态学报*, 2000, 11(2): 301-305.
- [60] 翟洪波, 李吉跃, Huang Wending, 赵义亭, 史建忠. SPAC 中油松栓皮栎混交林水分特征与气体交换. *北京林业大学学报*, 2004, 26(1): 30-34.
- [61] 翟洪波, 李吉跃, 魏晓霞, 徐成立. 应用热扩散技术对油松栓皮栎比导率的研究. *林业科学*, 2006, 42(8): 14-18.
- [62] 王继强, 李吉跃, 刘娟娟. 八个绿化树种水分状况与水力结构的季节变化. *北京林业大学学报*, 2005, 27(4): 43-48.
- [63] 徐新武, 樊大勇, 谢宗强, 张守仁, 张想英. 不同冲洗液对毛白杨和油松枝条水力导度和抵抗空穴化能力测定值的影响. *植物生态学报*, 2009, 33: 150-160.
- [64] 孙守家, 丛日晨, 古润泽, 高俊平. 断根处理对银杏树体水力特征及生长的影响. *应用生态学报*, 2009, 20: 493-499.

CONTENTS

Short-term effects of temperature enhancement on community structure and biomass of alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau ... LI Na, WANG Genxu, YANG Yan, et al (895)

Effects of submergence on seed germination of nine annual plant species in the Three Gorges Reservoir region and their implication to vegetation restoration ... TAO Min, BAO Dachuan, JIANG Mingxi (906)

Temporal-spatial niches of Chinese White Wax Scale insect (*Ericerus pela*) and its three dominant parasitoid wasps ... WANG Zili, CHEN Yong, CHEN Xiaoming, et al (914)

Species diversity of carabid beetles in desert-steppe in Yanchi of Ningxia, China ... HE Qi, WANG Xinpu, YANG Guijun (923)

Identification of trophic relationships between marine algae and the copepod *Calanus sinicus* in a fatty acid approach ... LIU Mengtan, LI Chaolun, SUN Song (933)

Community structure of macrozoobenthos in Caizi Lake, China ... XU Xiaoyu, ZHOU Lizhi, ZHU Wenzhong, et al (943)

The community distribution pattern of intertidal macrozoobenthos and the responses to human activities in Yueqing Bay ... PENG Xin, XIE Qilang, CHEN Shaobo, et al (954)

The effects of jellyfish (*Rhopilema esculentum* Kishinouye) farming on the sediment nutrients and macrobenthic community ... FENG Jianxiang, DONG Shuanglin, GAO Qinfeng, et al (964)

Diurnal activity rhythm and time budgets of the Dwarf Blue Sheep (*Pseudois schaeferi*) in Zhubalong Nature Reserve ... LIU Guoku, ZHOU Caiquan, YANG Zhisong, et al (972)

Comparison of leaf, height and seed functional traits of species in dry-hot valleys ... ZHENG Zhixing, SUN Zhenhua, ZHANG Zhiming, et al (982)

Dynamics of soil seed banks in the reversion process of desertification in the middle reaches of the Shiyang River ... MA Quanlin, ZHANG Dekui, LIU Youjun, et al (989)

Modelling the spatial distribution of forest carbon stocks with artificial neural network based on TM images and forest inventory data ... WANG Shaohua, ZHANG Maozhen, ZHAO Pingan, et al (998)

The GIS-based visual landscape evaluation in mountain area: a case study of Mount Nan-kun National Forest Park, Guangdong Province ... QIU Yishu, GAO Jun, ZHAN Qilin (1009)

A functional classification method for examining landscape pattern of urban wetland park: a case study on Xixi Wetland Park, China ... LI Yufeng, LIU Hongyu, ZHENG Nan, et al (1021)

Effects of AM fungi on the growth and drought resistance of *Seriphidium minchinense* under water stress ... HE Xueli, GAO Lu, ZHAO Lili (1029)

Modeled impact of irrigation on regional climate in India ... MAO Huiqin, YAN Xiaodong, XIONG Zhe, et al (1038)

The responses of photosynthetic energy use in wheat flag leaves to nitrogen application rates and light density under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration ... ZHANG Xucheng, YU Xianfeng, MA Yifan, et al (1046)

Enhanced drought and photooxidation tolerance of transgenic tobacco plants overexpressing pea catalase in chloroplasts ... WANG Fengde, YI Yanjun, WANG Haiqing, et al (1058)

Evaluation of wheat freezing resistance based on the responses of the physiological indices to low temperature stress ... WANG Shugang, WANG Zhenlin, WANG Ping, et al (1064)

Predicting winter wheat growth based on integrating remote sensing and crop growth modeling techniques ... HUANG Yan, ZHU Yan, WANG Hang, et al (1073)

Effects of spraying ABA on bleeding intensity in neck-panicle node, spike traits and grain yields of two different panicle-type winter wheat ... CUI Zhiqing, YIN Yanping, TIAN Qizhuo, et al (1085)

Nitrogen and phosphorus cycling from rice-duck mutual ecosystem during late rice growth season ... ZHANG Fan, SUI Peng, CHEN Yuanquan, et al (1093)

Initial exploration of the ecological costs of food production in the hilly red soil region of Southern China ... LI Xiao, XIE Yongsheng, ZHANG Yinglong, et al (1101)

Optimization strategy and management decision-making in balancing forage and livestock in Gannan pastoral area ... LIANG Tiangang, FENG Qisheng, XIA Wentao, et al (1111)

Species-area relationship in travertine area in Huanglong valley, Sichuan ... HUANG Baoqiang, LUO Yibo, AN Dejun, et al (1124)

Influencing factors of fine root lifespans in two Chinese fir plantations in subtropical China ... LING Hua, YUAN Yiding, YANG Zhijie, et al (1130)

Age structure effects on stand biomass and carbon storage distribution of *Larix olgensis* plantation ... JU Wenzhen, WANG Xinjie, WANG Xinjie (1139)

Effects on controlling banana Fusarium wilt by bio-fertilizer, chitosan, hymexazol and their combinations ... ZHANG Zhihong, PENG Guixiang, LI Huaxing, et al (1149)

Seasonal dynamics of culturable bacterium numbers in freshwater bodies of different water quality in Beijing ... GAO Cheng, HUANG Manrong, TAO Shuang, et al (1157)

**Review and Monograph**

On the coordinated regulation of forest transpiration by hydraulic conductance and canopy stomatal conductance ... ZHAO Ping (1164)

Impacts of plant parasitism on structure and function of ecosystems ... LI Junmin, DONG Ming (1174)

Invasion mechanisms of *Solidago canadensis* L.: a review ... YANG Ruyi, ZAN Shuting, TANG Jianjun, et al (1185)

# 2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊\*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1—9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任:孔红梅

执行编辑:刘天星 段 靖

生态学报  
(SHENGTAI XUEBAO)  
(半月刊 1981 年 3 月创刊)  
第 31 卷 第 4 期 (2011 年 2 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA  
(Semimonthly, Started in 1981)  
Vol. 31 No. 4 2011

**编 辑** 《生态学报》编辑部  
地址:北京海淀区双清路 18 号  
邮政编码:100085  
电话:(010)62941099  
www.ecologica.cn  
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

**主 编** 冯宗炜  
**主 管** 中国科学技术协会  
**主 办** 中国生态学会  
中国科学院生态环境研究中心  
地址:北京海淀区双清路 18 号  
邮政编码:100085

**出 版** 科 学 出 版 社  
地址:北京东黄城根北街 16 号  
邮政编码:100717

**印 刷** 北京北林印刷厂  
**发 行** 科 学 出 版 社  
地址:东黄城根北街 16 号  
邮政编码:100717  
电话:(010)64034563  
E-mail:journal@cspg.net

**订 购** 全国各地邮局  
**国外发行** 中国国际图书贸易总公司  
地址:北京 399 信箱  
邮政编码:100044

**广告经营** 京海工商广字第 8013 号  
**许 可 证**

**Edited** by Editorial board of  
ACTA ECOLOGICA SINICA  
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China  
Tel:(010)62941099  
www.ecologica.cn  
Shengtaixuebao@rcees.ac.cn

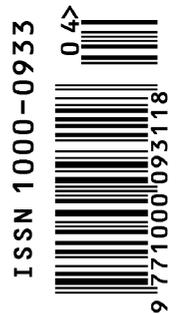
**Editor-in-chief** FENG Zong-Wei  
**Supervised** by China Association for Science and Technology  
**Sponsored** by Ecological Society of China  
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS  
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

**Published** by Science Press  
Add:16 Donghuangchenggen North Street,  
Beijing 100717, China

**Printed** by Beijing Bei Lin Printing House,  
Beijing 100083, China

**Distributed** by Science Press  
Add:16 Donghuangchenggen North  
Street, Beijing 100717, China  
Tel:(010)64034563  
E-mail:journal@cspg.net

**Domestic** All Local Post Offices in China  
**Foreign** China International Book Trading  
Corporation  
Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China



ISSN 1000-0933  
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元