

DOI: 10.3969/j.issn.2096-4900.2019.03.001

植物功能性状与碳水通量的关系研究进展

段玲玲¹, 王兵^{1,2,3*}, 牛香^{1,2,3}

(1. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091; 2. 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091; 3. 北京林业果业生态环境功能提升协同创新中心, 北京 102206)

摘要: 全面研究碳水循环机制、变化趋势和生态系统调控管理是解决全球变暖问题、保护淡水资源、促进世界经济可持续发展的战略需要。只有深入探讨陆地生态系统的生理过程机制和环境控制原理, 才能进而探明生态系统的碳汇功能和蒸发散过程, 为应对气候变化的影响奠定理论基础。植物功能性状是在生物地球化学过程中影响碳水循环、物质和能量循环的根本因素, 进而会影响生态系统的服务功能。因此通过对植物功能性状与碳水通量的关系研究, 探讨由物种层次拓展到群落层次再延伸至生态系统层次的研究方法, 进而解决植物性状观测数据与宏观生态监测数据空间尺度不匹配的问题, 以推动宏观生态学的发展, 解决区域生态环境问题。结合文献报道, 首先综述国内外碳水通量研究进展, 并阐明植物功能性状的定义及分类方式; 其次按照植物个体器官分别讨论各功能性状与碳水通量的关系研究, 分析植物功能性状如何影响碳水输入和输出过程; 再次探讨不同功能性状间的协同作用, 进而探讨植物性状与碳水通量的关系从物种到群落再到生态系统水平的尺度拓展的研究。目前由物种功能性状进行尺度推绎的研究有多种方法, 如基于过程的碳水通量耦合模型, 可由单叶尺度拓展至区域甚至全球尺度; 单叶尺度气孔导度-光合作用-能量平衡耦合模型采用多层模拟的方法进行尺度上推, 得到林冠层尺度的碳水通量模型; 植物群落生物量加权法, 将单叶尺度的植物性状指标拓展到群落尺度, 在相同尺度水平构建生态系统内土壤-植被-大气间的功能参数的定量关系等。今后应加强如何实现由点的性状到面性状拓展, 如何定量评估天然群落性状功能, 如何将群落性状与生态系统性状观测技术相联等研究。以群落性状为核心连接个体性状与生态系统性状, 推动微观性状指标研究与宏观性状指标研究相结合。

关键词: 碳通量; 水通量; 植物功能性状; 性状协同; 尺度推绎

中图分类号: Q948 **文献标识码:** A **文章编号:** 2096-4900 (2019) 03-0001-06

Research Advances in Relationship Between Plant Functional Traits and Carbon Flux and Water Flux

DUAN Ling-ling¹, WANG Bing^{1,2,3*}, NIU Xiang^{1,2,3}

(1. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

2. Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100091, China;

3. Beijing Collaborative Innovation Center for Eco-Environmental Improvement with Forestry and Fruit Trees, Beijing 102206, China)

Abstract: Comprehensive research on carbon-water cycle mechanism, change trend and ecosystem regulation and management is the strategic need to solve global warming, protect freshwater resources and promote sustainable development of the world economy. Only by deeply discussing the physiological process mechanism and environmental control principle of terrestrial ecosystem can we further explore the carbon sink function and evaporation and dispersion process of ecosystem and lay a theoretical foundation for dealing with the impact of climate change. Plant functional traits are the fundamental factors that affect the carbon and water cycle, material and energy cycle in the biogeochemical process, and then affect the service function of the ecosystem. Plant functional traits are the fundamental factors that affect the carbon and water cycle, material and energy cycle in the biogeochemical process, and then affect the service function of the ecosystem. So based on the relationship between plant functional traits and water flux of carbon research, to explore the species level to community level and extends

收稿日期: 2019-08-22

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFC0503804); 2019 校专项-科技创新服务能力建设-科研基地建设-林果业生态环境功能提升协同创新中心(2011 协同创新中心)(PXM2019_014207_000099)。

作者简介: 段玲玲(1987—), 女, 在读博士, 主要研究方向: 森林生态系统长期观测与网络管理。E-mail: duanling@126.com。

* 通讯作者: 王兵(1965—), 男, 博士, 研究员, 主要研究方向: 森林生态效益监测与评估。E-mail: wangbingcfem@163.com。

to the ecological research method of the system level, and then solve the plant traits of observation data and macro ecological monitoring data does not match the space scale, to promote the development of macroscopic ecology and solve the problem of regional ecological environment. Based on literature reports, this paper firstly reviews the research progress of carbon and water fluxes at home and abroad, and clarifies the definition and classification of plant functional traits. Secondly, the relationship between functional traits and carbon and water fluxes was discussed according to individual plant organs, and how plant functional traits affect the process of carbon and water input and output was analyzed. The synergistic effect between different functional traits were discussed again, and then the relationship between plant traits and carbon and water fluxes was studied from species to community to ecosystem level. At present, there are many methods to deduce the scale from the functional characteristics of species, such as the process-based carbon-water flux coupling model, which can be extended from the single-leaf scale to regional or even global scale; the single-leaf scale stomatal conductance-photosynthesis-energy balance coupling model was scaled up by multi-layer simulation, and the canopy scale carbon and water flux model was obtained. The biomass weighting method of plant community extended the plant character indexes of single leaf scale to community scale, and constructs quantitative relationship of soil-vegetation-atmosphere functional parameters in ecosystem at the same scale level, etc. In the future, it is necessary to strengthen the research on how to expand from point traits to area traits, how to quantitatively evaluate the function of natural community traits, and how to link community traits with observation techniques of ecosystem traits. The core of community traits is to link individual traits with ecosystem traits, and to promote the combination of micro-traits and macro-traits.

Key words: CO₂ flux; water flux; plant functional trait; characteristics of synergy; scale extension

近百年来世界经济可持续发展面临的两个重要环境问题是全球变暖和淡水资源短缺。全球变化是不同类型、不同尺度上的生态系统变化的交互效应和的累积效应综合反应。在陆地生态系统中地表层系统物质能量循环的核心是水循环和碳循环,陆地生态系统大气圈、生物圈、地圈的物质能量交换的主要形式是 CO₂ 通量、水蒸气通量和热量通量。生态系统的结构与功能、格局与过程研究是全球变化科学发展的基础。对陆地生态系统的影响包括从植物器官的生理生态学到植被带分布的多种尺度及其相互作用的复杂过程。因而陆地生态系统的变化的反馈将为全球变化。植被与大气之间的物质和能量的交换是由不同的植被类型通过改变地表反射率、蒸发散、地表粗糙度等来影响,进而影响全球气候变化^[1]。因此,全面研究碳水循环机制、变化趋势和陆地生态系统调控管理是解决全球变暖问题、保护淡水资源、促进世界经济可持续发展的战略需要^[2]。只有深入探讨陆地生态系统的生理过程机制和环境控制原理,才能进一步探明陆地生态系统的碳汇功能和蒸发散过程,为人类应对气候变化、减轻气候变化的影响奠定理论基础。与碳循环、水循环、物质和能量循环有关的生物地球化学过程从根本上是由植物功能性状多样性影响,进而影响生态系统的服务功能^[3]。

1 国内外碳水通量研究进展

1.1 碳通量研究进展

区域和全球研究网络正在迅速发展,以解决全

球气候变化和环境问题。为了获取陆地与大气间的能量与物质交换信息,建立了6个区域性全球通量观测网络,如欧洲通量网、美洲通量网、亚洲通量网等,由200多个观测站点组成^[4]。20世纪70年代末,中国建立了森林生态研究网络,并相继建立了森林生态系统长期定位研究站,开始对典型生态系统与大气间的碳通量和水热通量进行长期观测研究。

在传统研究中,森林碳储量的估算主要通过森林抽样调查数据和连续库存数据^[5]。传统的研究技术和方法限制了研究者对陆地生态系统中碳、水和热通量的深入研究。随着高塔监测系统的出现以及微气象学原理应用于通量研究中,使得森林生态系统碳通量和水热通量的研究得到极大地促进。基于长期的研究观察,研究人员总结了许多研究通量的方法。目前常用的方法有:箱式法、化学法、微气象法、同位素法和模型法。

1.2 水通量研究进展

根据研究尺度及对象的不同,水循环研究主要从宏观和微观两个方面展开。宏观方向利用遥感技术和气象卫星研究大尺度系统的水量平衡和分布格局^[6-7]。微观方面,由于土壤-植物-大气连续体的概念的提出,增强了水文学、生态学、生理学、气象学等学科的研究^[8]。

近年来,水循环界面通量受到越来越多的关注,因为界面交换不仅与水在不同系统间的转化量和转化率有关,还涉及到界面上其他物质和能量的交换和流通。中国研究者对不同尺度的水循环和植

被—大气水通量进行了大量的研究，促进了中国水文学的发展。我国的水通量研究起步较晚，多是结合光合作用、植被蒸腾和系统表面蒸发过程的研究。

2 植物功能性状及其分类

在植物生态学领域，植物与环境的关系始终是研究人员关注的重点。植物通过形态、生活史和物候等来反映对环境的适应，应对不同环境各植物的表现特征具有差异。许多关键的生态学问题都能够从基于功能性状的研究中找到答案^[9]。

2.1 植物功能性状定义

植物功能性状是植物经过长期的对外部环境的响应和适应后的可测特征^[10]。性状指的是在个体层面上植物的任何可测量的特征，包括形态、生理或物候，而功能性状指的是由直接影响生长繁殖而间接影响物种适合度的任何性状^[10-11]，并且能够单独或相互协同来指示生态系统对环境变化的响应，从而影响生态系统过程^[12-13]。

因此将植物功能性状定义为：植物与环境在长期的相互作用下形成的植物形态、生理或物候特征，是植物对生长环境响应和适应的表征，能够影响生态系统功能，并将环境、植物个体和生态系统功能、结构与过程联系在一起。植物功能性状的变化和综合特征利于在不同尺度上研究重要的生态学问题，在预测植物水平和生态系统水平的过程中具有重要的潜力。了解植物的功能性状及其组合是森林生态系统研究的重要基础^[14]，植物功能性状与特定阶段的新陈代谢和特定功能的生态系统关系密切^[9,14]。其广泛应用于生态学领域^[15]。

2.2 植物功能性状分类

植物功能性状可按不同的方式划分为多种类型。依据外在与内涵分为形态性状和生理性状；依据植物对策分为营养性状和繁殖性状；依据空间位置分为地上性状和地下性状；依据在生态系统中的功能和作用分为影响性状和响应性状^[16]；依据是否易度量分为软性状和硬性状^[7]，软性状比较容易直接测量得出大量数据，如大小、形状、面积、高度等，硬性状比较难以直接测量得出大量数据，但是对外界环境变化的响应能准确表征，如叶片光合速率、蒸腾速率、耐阴性、抗寒性等，软性状与硬性状紧密相关；依据研究尺度分为构型性状和构件性状，构型性状指在空间上树种建造结构的配置模式和形态体现，如树高、胸径和冠幅等，构件性状为植物主要器官之间形态结构的差异和营养元素的

配比，构件性状可分为结构性状和化学性状^[17]。

3 植物器官与碳水通量相关功能性状

3.1 叶功能性状

叶片与碳水通量相关的性状包括叶大小、叶厚度、比叶面积、叶气孔密度和气孔导度、叶组织密度、叶氮含量、叶磷含量、光合速率和光响应饱和曲线、解剖结构等。

植物叶片的主要功能是进行光合和蒸腾作用，这些功能性状间接影响植物光合速率和水分利用效率^[18-19]。对植物光合速率影响较高的性状有比叶面积和叶氮含量等^[20]，植物光合性状反映了植物的碳同化能力，高光合速率使得植物具有较高的CO₂吸收速率，从而使有机物积累量增加，但会因蒸腾作用失去较多水分^[28]；植物CO₂和水气经气孔进行交换，气孔导度是表征碳水交换能力的一项重要指标。植物光合速率与CO₂吸收力和水分传力正相关，即光合速率较高则气孔导度高，叶片水力导度和蒸腾速率也随之升高，但水分利用效率较低^[28]。

3.2 茎功能性状

茎的碳水通量相关性状包括小枝组织密度、木材干鲜密度和枝碳、氮、磷含量等。

树干呼吸在森林生态系统自养呼吸中占有一定的比例，是森林生态系统碳循环过程的重要组成部分。目前较少有生态学者对树干呼吸进行研究，使得估算生态系统碳储量存在较高的不确定性^[21-22]。树干呼吸的碳通量分为3项，包括液流中碳运输、储存和树干表面碳呼吸释放通量。在植物气体交换中，液流中的碳运输作用很重要，但是在测定茎和枝的呼吸作用时尚未充分说明。王秀伟以兴安落叶松(*Larix gmelinii*)为例，进行了树干呼吸的研究，探明了3项通量成分分别在树干呼吸的比重^[23]。

茎干液流是指通过茎干的水分养分的流动。茎干液流量能够表征植物蒸腾耗水量以及植被水分传输情况。液流的主要成分是水，其影响因子有多种，且时空变化规律具有特定性。随着时空条件的变化，其影响的主导因子也随之改变^[24]，近年来许多研究人员对此进行了大量的研究^[25-27]。空间上研究了随树干高度不同、边材深度不同的树木边材液流变化规律^[28-30]；时间上阐明了不同树种茎干液流的日季变化规律^[21-22,26]，进而依据树干液流推算树木的蒸腾耗水量^[32-33]。

3.3 根功能性状

根的碳水通量相关性状有包括大小、长度、比根长、根分级特征、粗根组织密度和细根碳氮磷含

量、根瘤特征和菌根真菌特征等。

细根的主要功能是吸收水分和养分,其中对营养吸收关系最为密切的性状有根长度、比根长、根瘤特征、菌根真菌特征等,这些性状也同时间接与蒸腾能力等有关。此外根际微生物的存在对土壤碳输入也非常重要,使根吸收养分的效率受到影响。植物—微生物共生体使受限资源的吸收得以增强,从而增加了生物量积累。菌根真菌使植物对养分的吸收能力增强,促进了对CO₂的固定。同时菌根真菌的菌丝中有大量的碳被固定,并且菌丝的存植物根的生命延长,改善了土壤团聚体,减少了土壤碳输出^[34]。根系的存在增加了土壤微生物的活动,根际释放的分泌物含有活性的有机碳,有机碳经过矿化作用使土壤碳的排放增加^[35]。除了对碳释放增强的某些性状外,还存在抑制碳释放的启动效应,如毒素能抑制微生物活动,使碳释放减少^[36]。

4 植物功能性状协同作用

植物通过器官内的多种功能性状物性状功能的作用不是单一分离的,而是相互关联协同作用。对于功能性状协同作用有三种假说。第一种假说是功能相似,认为只有叶和根性状相关,而与茎无关,原因是根依靠叶制造的有机物发挥作用,叶依靠根吸收的营养发挥作用^[37]。第二假说是结构相似,通过解剖植物的茎和根,其木质部和韧皮部的结构具有一致性^[38-39],因此认为根和茎的性状相似。第三种假说是整体协调,认为植物作为一个整体,根茎叶的作用发挥缺一不可,彼此是相互协调、相互合作,并且三者的性状间两两密切相关^[40]。究竟哪种假说最为可靠,还需要进一步加以验证^[9]。相协同^[41],还通过叶与根之间16种元素的协同调控机制来响应与适应环境^[42]。叶的主成分分析的一类指标为比叶面积、叶氮含量、小枝磷含量、叶磷含量和小枝氮含量,其指标大小能够反映叶片的光合能力强弱^[43]。根的主成分分析的一类指标为比根长、细根磷含量和细根氮含量,其指标大小能够反映细根的吸收功能强弱。

植物多种性状的组合创造了的生境多样性,从而导致了土壤分解者的多样性^[44],也显著影响土壤碳循环^[45]。枯落物在分解时产生的主场优势现象印证了上述关系,即在相同物种冠层下枯落物的分解速率高于在不同物种冠层下^[46],从而证实枯落物被微生物分解的专性现象。植物与土壤腐生生物、共生菌和病菌的相互作用改变了植物群落的组成,从而使群落的优势性状发生变化,从而使碳通量、质量和碳氮循环速率受到显著影响^[47]。植物性状不同,其枯落物的物理和化学性不同,因此碳

的分解速率和碳浸出、存留时间等各不相同^[48]。速生植物由于碳氮比低,其枯落物分解容易,而生长缓慢和寿命较长的植物由于营养低,其枯落物分解较难^[49]。

5 植物功能性状尺度推绎

植物性状与生态系统功能的定量关系的构建,能够探明生态系统应对环境变化而响应与适应的机制,也能完善和优化模型,使其预测精度提升。将植物尺度性状与群落尺度或单位土地面积尺度性状相统一,才能够匹配宏观生态学的主要观测方法,有助于相关学科的进一步发展^[50]。因此对于碳水通量的研究应从单叶尺度拓展到冠层,由冠层再拓展到群落和生态系统尺度,甚至拓展到区域尺度和全球尺度^[51]。

按照质量比假说,决定生态系统性状功能的主要因素是在群落生物量中占优势的物种的性状值^[52],优势植物在整个群落的光合和呼吸速率以及活性碳的数量贡献中占比较大。群落碳循环主要由优势植物影响,此外群落物种组成的作用也极为显著。若群落中的种间植物性状具有互补和互利作用,则使群落中碳汇高于碳源,从而使生态系统碳汇功能增强^[53]。因此物质和能量循环由群落功能性状影响^[54],其主导了生态系统分解过程^[55]。对于群落性状进行深入研究,以植物性状为出发点,研究群落的构建与维持机制,将不同的植物性状进行单位面积的标准化,有助于研究不同植物性状间的内在联系、相互协同或趋异等规律。同时通过单位土地面积群落性状的构建,可使长期以来的植物性状观测数据与宏观生态监测数据空间尺度不匹配的问题得以解决,进而有力地推动了宏观生态学的发展,利于解决区域生态环境问题^[50]。

目前研究者大多以涡度相关技术进行生态系统尺度的碳水通量的观测为主^[56]。常用的碳水通量估算模型有3种,分别是统计模型^[57]、基于过程的碳水耦合综合模型^[58-59]和基于遥感的模型^[60]。其中基于过程的碳水通量耦合模型机理明确,通过将植物的生理特征、冠层结构、土壤特征与气候条件相结合,不仅可以在单叶尺度模拟碳水通量,而且可以拓展到冠层、群落和生态系统尺度,甚至拓展到区域尺度和一些全球气候模式^[50]。

施婷婷等^[51]利用Leuning建立的单叶尺度气孔导度-光合作用-能量平衡耦合模型对温带混交林的光合作用和蒸散作用进行模拟,考虑叶面积指数分布和土壤呼吸规律,采用多层模拟的方法进行尺度上推,得到温带混交林冠层尺度的CO₂和H₂O通量模型。宋清海^[61]采用叶室法和涡度相关

法分析了西双版纳热带季节雨林优势树种绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*) 和大叶白颜 (*Gironniera subaequalis*) 树冠层及其叶片在不同季节的 CO₂ 交换量, 并拟合得到主要特征值。

运用植物群落生物量加权法, 并借助生态系统结构变量, 可以将单叶尺度的植物性状指标拓展到群落尺度, 从而在相同的尺度水平构建生态系统内土壤-植被-大气间的功能参数的定量关系^[60]。由此得到基于单位土地面积的群落性状, 以空间尺度匹配为前提, 实现个体水平测定的植物性状数据与生态模型和遥感观测数据的关联, 进而研究区域尺度的生态系统结构和功能的关系以及对全球变化的响应与适应^[62]。何念鹏等^[62-63]在我国东部的南北大样带中选择了9个典型的森林生态系统, 开展了全面系统的调查, 将群落结构数据、比叶面积数据、生物量异速生长方程相结合, 并运用生物量加权法, 进行了部分植物功能性状由器官到物种到种群再到群落的逐级推导, 由此建立了群落性状与功能的联系, 探明了群落性状与功能的定量关系。

6 研究展望

随着森林生态网络化长期定位观测样地的逐渐增加, 为开展植物性状系统性研究搭建了平台, 同时随着“群落性状”的提出和其推导方法的逐步完善, 使传统性状研究与宏观生态学更好的连接。未来还有待于从以下几方面深入研究: ①如何实现由点性状到面性状的拓展; ②如何定量评估天然群落性状功能; ③如何将群落性状与生态系统性状观测技术相联等。基于单位面积的生态系统性状应继续发展, 从而使生态系统性状在较为统一的量纲和空间尺度上获得动物、植物、土壤微生物的群落性状, 同时获得土壤和气候等属性, 为不同尺度生物与非生物性状间关系的研究奠定基础, 从而促进碳水通量的研究从单叶尺度拓展到生态系统尺度乃至全球尺度。

参考文献

- [1] 周广胜, 王玉辉, 白莉萍, 等. 陆地生态系统与全球变化相互作用的研究进展 [J]. 气象学报, 2004, 62 (5): 692-707.
- [2] 于贵瑞, 孙晓敏. 陆地生态系统通量观测的原理与方法 (第二版) [M]. 北京: 高等教育出版社, 2017, 12.
- [3] 王平, 盛连喜, 燕红, 等. 植物功能性状与湿地生态系统土壤碳汇功能 [J]. 生态学报, 2010, 30 (24): 6990-7000.
- [4] Baldocchi D, Falge E, Cu L H, *et al.* FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities [J]. Bulletin of the American Meteorological Society, 2001, 82: 2415-2434.
- [5] 毛子军. 森林生态系统碳平衡估测方法及其研究进展 [J]. 植物生态学报, 2002, 26 (6): 731-738.
- [6] 洪刚, 李万彪, 朱元竟, 等. 卫星遥感估算淮河流域区域通量的方法研究 [J]. 北京大学学报: 自然科学版, 2001, 37 (5): 693-700.
- [7] 张娜, 于贵瑞, 于振良, 等. 基于3S的自然植被光能利用率的时空分布特征的模拟 [J]. 植物生态学报, 2003, 27 (3): 325-336.
- [8] Philip J R. Plant water relations: some physical aspects [J]. Plant Physiology, 1996, 17: 245-268.
- [9] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 2015, 45 (4): 325-339.
- [10] Violle C, Navas M L, Vile D, *et al.* Let the concept of trait be functional [J]. Oikos, 2007, 116 (5): 882-892.
- [11] Zhou D W. A phylogenetic approach to comparative functional plant ecology [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29: 5644-5655.
- [12] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, *et al.* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. Australian Journal of Botany, 2003, 51 (4): 335-380.
- [13] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, *et al.* The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies [J]. International Journal of Plant Sciences, 2003, 164 (S3): S143-S164.
- [14] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能 [J]. 植物生态学报, 2007, 31 (1): 150-165.
- [15] 冯秋红, 史作民, 董莉. 新植物功能性状对环境的响应及其应用 [J]. 林业科学, 2008, 44 (4): 125-131.
- [16] Lavorel S, Garnier É. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail [J]. Functional Ecology, 2002, 16 (5): 545-556.
- [17] Westoby M, Falster D S, Moles A T, *et al.* Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33 (1): 125-159.
- [18] Liu C, He N, Zhang J, *et al.* Variation of stomatal traits from cold temperate to tropical forests and association with water use efficiency [J]. Functional Ecology, 2018, 32 (1): 20-28.
- [19] Wang R, Yu G, He N, *et al.* Latitudinal variation of leaf stomatal traits from species to community level in forests: linkage with ecosystem productivity [J]. Scientific Reports, 2015, 5: 14454.
- [20] Wang Y P, Lu X J, Wright I J, *et al.* Correlations among leaf traits provide a significant constraint on the estimate of global gross primary production [J]. Geophysical Research Letters, 2012, 39 (19).
- [21] Robert O, Teskey An, Saveyn Kathy, *et al.* Origin, fate and significance of CO₂ in tree stems. [J]. The New

- Phytologist, 2008, 177 (1):17-32.
- [22] 毛子军,王秀伟,赵 莹. 质量平衡法估测树干呼吸:理论与应用 [J]. 林业科学, 2007, 43 (10):106-111.
- [23] 王秀伟,毛子军. 兴安落叶松树干 CO₂ 各通量成分对树干呼吸的贡献及其主要影响因子 [J]. 植物研究, 2014, 34 (4):452-457.
- [24] 马履一,王华田,林 平,等. 北京地区几个树种耗水性比较的研究 [J]. 北京林业大学学报, 2003, 25 (2):1-7.
- [25] Irvine J, Grace J. Continuous measurements of water tensions in the xylem of trees based on the elastic properties of wood [J]. *Planta*, 1997, 202:455-461.
- [26] 夏桂敏,康绍忠,李王成,等. 甘肃石羊河流域干旱荒漠区柠条树干液流的日季变化 [J]. 生态学报, 2006, 26 (4) 1186-1193.
- [27] 张小由,龚家栋,周茂先,等. 应用热脉冲技术对胡杨和柽柳树干液流的研究 [J]. 冰川冻土, 2003, 25 (5):586-590.
- [28] 王华田,马履一,孙鹏森. 油松、侧柏深秋边材木质部液流变化规律的研究 [J]. 林业科学, 2002, 38 (5):31-37.
- [29] 王瑞辉,马履一,李丽萍,等. 元宝枫树干液流的时空变异性研究 [J]. 北京林业大学学报, 2006 (S2):12-18.
- [30] 赵文飞,王华田,亓立云,等. 春季麻栎树干边材木质部液流垂直变化及其滞后效应 [J]. 植物生态学报, 2007, 31 (2):320-325.
- [31] 孙慧珍,周晓峰,赵惠勋. 白桦树干液流的动态研究 [J]. 生态学报, 2002, 22 (9):1387-1391.
- [32] 王华田,马履一. 利用热扩式边材液流探针(TDP)测定树木整株蒸腾耗水量的研究 [J]. 植物生态学报, 2002, 26 (6):661-667.
- [33] 岳广阳,张铜会,赵哈林,等. 科尔沁沙地黄柳和小叶锦鸡儿茎流及蒸腾特征 [J]. 生态学报, 2006, 26 (10):3205-3213.
- [34] Langley J A, Chapman S K, Hungate B A. Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition:the post mortem fungal legacy [J]. *Ecology Letters*, 2006, 9 (8):955-959.
- [35] Kuzyakov Y. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38 (3):425-448.
- [36] Dijkstra F A, Hobbie S E, Reich P B. Soil processes affected by six teengrass land species grown under different environmental conditions [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2006, 70 (3):770-777.
- [37] Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11 (6):233-260.
- [38] Tyree M T, Ewers F W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants [J]. *New Phytologist*, 1991, 119 (34):345-360.
- [39] Pratt R B, Jacobsen A L, Ewers F W, *et al.* Relationships among xylem transport, biomechanics and storage in stems and roots of nine Rhamnaceae species of the California chaparral [J]. *New Phytologist*, 2007, 174 (4):787-798.
- [40] Mommer L, Weemstra M. The role of roots in the resource economics spectrum [J]. *New Phytologist*, 2012, 195 (4):725-727.
- [41] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, *et al.* Generality of leaf trait relationships:A test across six biomes [J]. *Ecology*, 1999, 80 (6):955-1969.
- [42] Zhao N, Yu G R, He N P, *et al.* Coordinated pattern of multielement variability in leaves and roots across Chinese forest biomes [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2016, 25 (3):359-367.
- [43] 赵文霞. 亚热带常绿阔叶林常见树种根茎叶功能性状研究 [D]. 北京:北京林业大学, 2016.
- [44] Porazinska D L, Bardgett R D, Blaauw M B, *et al.* Relationship sat the above ground-below ground interface: plants, soil microflora and microfauna, and soil processes [J]. *Ecological Monographs*, 2003, 73 (3):377-395.
- [45] Wardle D A. The influence of bioticinter actions on soil biodiversity [J]. *Ecology Letters*, 2006, 9 (7):870-886.
- [46] Vivanco L, Austin A T. Tree species identity alters forest litter decomposition through long-term plant and soil interactions in Patagonia, Argentina [J]. *Journal of Ecology*, 2008, 96 (4):727-736.
- [47] Van Der Heijden M G A, Bardgett R D, Van Straalen N M. The unseen majority:soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2008, 11 (3):296-310.
- [48] Cornelissen J H C, Thompson K. Functional leaf attributes predict litter decomposition rate in herbaceous plants [J]. *New Phytologist*, 1997, 135 (1):109-114.
- [49] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited:a re-evaluation of processes and patterns [M]. *Advances in ecological research*. Academic Press, 1999, 30:1-67.
- [50] 何念鹏,刘聪聪,张佳慧,等. 植物性状研究的机遇与挑战:从器官到群落 [J]. 生态学报, 2018, 38 (19):6787-6796.
- [51] 施婷婷,高玉芳,袁凤辉,等. 温带混交林碳水通量模拟及其对冠层分层方式的响应-耦合的气孔导度-光合作用-能量平衡模型 [J]. 生态学报, 2012, 32 (15):4630-4640.
- [52] Diaz S, Lavorel S, de Bello F, *et al.* Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2007, 104 (52):20684-20689.
- [53] Hooper D U, Chapin F S, Ewel J J, *et al.* Effects of biodiversity on ecosystem functioning:a consensus of current knowledge [J]. *Ecological Monographs*, 2005, 75 (1):33-35.
- [54] De Deyn G B, Quirk H, Yi Z, *et al.* Vegetation composition promotes carbon and nitrogen storage in model grassland communities of contrasting soil fertility [J]. *Journal of Ecology*, 2009, 97 (5):864-875.

(下转第17页)

- [6] 赵士洞. 长期生态研究: 全球性前景——长期生态研究国际学术研讨会总结 [J]. 资源生态环境网络研究动态, 1990, 2:1-8.
- [7] 王 兵. 林业生态建设要加强生态系统长期定位观测研究 [J]. 中国科技论坛, 2008 (2):8.
- [8] 金恒镡. 发展国际生态学研究的网络——迈向跨越疆界的联结 [J]. 林业科技管理, 2003, 2:25-26.
- [9] 赵士洞. 美国长期生态研究计划: 背景、进展和前景 [J]. 地球科学进展, 2004, 19 (5):840-844.
- [10] 国家林业局. 国家林业局陆地生态系统定位研究网络中长期发展规划(2008—2020年) [Z]. 2008:5, 62.
- [11] 李文华. 我国生态学研究及其对社会发展的贡献 [J]. 生态学报, 2011, 31 (19):5421-5428.
- [12] 中国科学院中国生态系统研究网络科学委员会. 中国生态系统研究网络发展战略规划(2008—2020年) [Z]. 2008:1-4, 23.
- [13] 傅伯杰. 我国生态系统研究的发展趋势与优先领域 [J]. 地理研究, 2010, 29 (3):383-396.

(上接第6页)

- [55] Lang S I, Cornelissen J H C, Klahn T, *et al.* An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species [J]. *Journal of Ecology*, 2009, 7 (5):886-900.
- [56] Wang Y, Zhou G S, Jia B R, *et al.* Comparisons of carbon flux and its controls between broadleaved Korean pine forest and Dahurian larch forest in northeast China [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30 (16):4376-4388.
- [57] Shen X, Zhang M Z, Qi X B. Comparison of regional forest carbon estimation methods based on regression and stochastic simulation [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2011, 47 (6):1-8.
- [58] Leuning R, Kelliher F M, De Pury D G G, *et al.* Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies [J]. *Plant, Cell & Environment*, 1995, 18 (10):1183-1200.
- [59] Wang Y P, Leuning R. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I: Model description and comparison with a multi-layered model [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, 91 (1-2):89-111.
- [60] Wang S H, Zhang M Z, Zhao P A, *et al.* Modelling the spatial distribution of forest carbon stocks with artificial neural network based on TM images and forest inventory data [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31 (4):998-1008.
- [61] 宋海清, 张一平, 于贵瑞, 等. 热带季节雨林优势树种叶片和冠层尺度二氧化碳交换特征 [J]. *应用生态学报*, 2008, 19 (4):723-728.
- [62] He N, Liu C, Tian M, *et al.* Variation in leaf anatomical traits from tropical to cold-temperate forests and linkage to ecosystem functions [J]. *Functional Ecology*, 2018, 32 (1):10-19.
- [63] Liu C C, He N P, Zhang J H, *et al.* Variation of stomatal traits from tropical to cold-temperate forests and association with water use efficiency [J]. *Functional Ecology*, 2018, 32 (1):20-28.