



模拟降雨格局变化对亚热带地区两树种液流特征的影响

张振振^{1*} 杨轲嘉¹ 顾宇璐¹ 赵平² 欧阳磊²

¹浙江师范大学地理与环境科学学院, 浙江金华 321000; ²中国科学院华南植物园, 中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广东省应用植物学重点实验室, 广州 510650

摘要 在全球变化的影响下, 中国亚热带地区近几十年降水格局发生了急剧变化。这种变化对亚热带常绿阔叶林植物的生长和森林水分平衡的影响尚不清楚。为此, 该研究从植物整树蒸腾角度出发, 通过在天然次生林中进行人工隔除降雨模拟降水格局变化, 研究降水变化对植物水分利用的影响。试验于2012年9月至2014年12月在广东鹤山森林生态系统国家野外科学观测研究站内的常绿阔叶林内进行, 通过林下搭建遮雨棚, 截留干季(10月至次年3月)的降雨, 并在湿季(次年4至9月)等量返还到样地中, 在保证总降水量不变的前提下模拟干季更干、湿季更湿(DD)的降雨格局变化。在此期间对样地内的木荷(*Schima superba*)与火力楠(*Michelia macclurei*)树干液流特征进行连续监测。运用独立样本 t 检验对对照组(AC)两个树种间的平均最大液流通量密度(\bar{J}_s)差异性进行分析, 并将DD处理下两个树种的 \bar{J}_s 与AC进行对比, 来检验隔除降雨对森林蒸腾的效应。结果表明: 当光合有效辐射(PAR)大于 $1\ 100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 对照样地火力楠和木荷的 \bar{J}_s 分别为(49.5 ± 1.7)和(43.6 ± 2.0) $\text{mL}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 且前者表现出对光合有效辐射(PAR)更强的敏感性。截留降雨处理开始后(2012-10), 两个树种DD与AC处理的 \bar{J}_s 比值(DD:AC)均先减小后增加, 其中木荷的比值从处理前的0.74下降到了第1次截留降雨处理期(2012-10至2013-03)的0.68, 增加到了第2次截留降雨处理期(2013-10至2014-03)的0.93以及第3次截留降雨处理期(2014-10至2014-11)的1.04; 火力楠则从处理前的1.00下降到了第1次截留降雨处理期的0.94, 在第2次截留降雨处理期增长到1.06, 变化幅度小于木荷。此外, 在第3次截留降雨处理期, 木荷在相同的水汽压亏缺及PAR下能够保持更高的 \bar{J}_s 。这些结果表明, 短期干旱事件会促使森林蒸腾急剧下降, 然而在长期干旱下, 植物会通过提高 \bar{J}_s 来弥补干旱带来的损失, 而木荷由于具有较大的 \bar{J}_s 可塑性, 从而使其在干旱条件下维持更高的水分传输速率。

关键词 降雨格局变化; 水分利用策略; 液流通量密度; 水分胁迫

张振振, 杨轲嘉, 顾宇璐, 赵平, 欧阳磊 (2019). 模拟降雨格局变化对亚热带地区两树种液流特征的影响. 植物生态学报, 43, 988–998. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0128

Effects of simulated changes in precipitation pattern on sap flux in two tree species in subtropical region

ZHANG Zhen-Zhen^{1*}, YANG Ke-Jia¹, GU Yu-Lu¹, ZHAO Ping², and OUYANG Lei²

¹College of Geography and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321000, China; and ²South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded Ecosystems, Chinese Academy of Sciences, Guangdong Provincial Key Laboratory of Applied Botany, Guangzhou 510650, China

Abstract

Aims Over the past decades, the precipitation patterns in subtropical regions markedly changed in response to global climate change. The impacts of changing precipitation patterns on plant growths and forest water balance remain unclear. In this study, the effects of varying precipitation patterns on whole tree water were tested in a natural forest in South China.

Methods The study was conducted in the Heshan National Field Research Station of Forest Ecosystem in Guangdong Province, from September 2012 to December 2014. Throughfalls were intercepted by installing rain-shelters underneath the tree canopy and transferred to a nearby water reservoir in dry season (from October to March of the next year), which were then reapplied to the field plots in equal quantity of the interception in wet

收稿日期Received: 2019-05-28 接受日期Accepted: 2019-11-07

基金项目: 国家自然科学基金(41630752和41701226)和浙江省公益技术研究计划项目(LGF19C030002)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41630752 and 41701226), and the Zhejiang Province Public Welfare Technology Application Research Project (LGF19C030002).

* E-mail: zhangzhen@zjnu.cn

season (from April to September), to simulate changed rainfall pattern to drier dry season and wetter wet season (DD). Sap flux density was continually measured on two tree species, *Schima superba* and *Michelia macclurei*. Student *t*-test was used to determine the significance of differences in mean maximum sap flux density (\bar{J}_s) between the two species in the control plots (AC), and between AC and DD treatments during the experiment.

Important findings The average \bar{J}_s was $(49.5 \pm 1.7) \text{ mL} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in *M. macclurei* and $(43.6 \pm 2.0) \text{ mL} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in *S. superba* in the AC treatment when the active photosynthetic radiation (*PAR*) was greater than $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. *M. macclurei* showed higher sensitivity to increasing *PAR*. The \bar{J}_s ratio (DD/AC) in both species initially increased significantly, followed by a short-term decrease. In *S. superba*, the ratio decreased from 0.74 to 0.68 in DD from October 2012 to March 2013, and then increased to 0.93 in March 2014 and 1.04 in November 2014. In *M. macclurei*, the ratio decreased from 1.00 to 0.94 in DD from October 2012 to March 2013, and then increased to 1.06 in March 2014. We found that *S. superba* could maintain higher \bar{J}_s in response to the increasing *PAR* and vapor pressure deficit (*VPD*) in the DD treatment. Our results showed that the short-term drought would lead to a decline in tree transpiration; but in the long run, plants tended to compensate for the drought induced growth loss by elevating the \bar{J}_s . Compared to *M. macclurei*, *S. superba* could maintain higher water transport capacity due to its more extensive \bar{J}_s plasticity in response to the extended drought.

Key words changed precipitation patterns; water use strategy; sap flux density; water stress

Zhang ZZ, Yang KJ, Gu YL, Zhao P, Ouyang L (2019). Effects of simulated changes in precipitation pattern on sap flux in two tree species in subtropical region. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 988–998. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0128

人类活动正深远地影响着全球的水文过程, 导致降水格局发生剧烈的变化(Seneviratne *et al.*, 2006; 吴茜等, 2011; Kuang *et al.*, 2017)。在中国亚热带地区, 这种趋势主要表现为干季降水频率减少、雨季强降雨事件频发(Parry *et al.*, 2007; 董思言和高学杰, 2014)。其后果主要在于改变土壤含水量(Weltzin *et al.*, 2003; 周洁等, 2013), 影响与植物水分利用相关的形态、结构和功能(吴茜等, 2011)。尽管亚热带地区降水丰沛, 土壤含水量较高, 但干湿分明的特点使得植物仍然会受到周期性季节干旱的扰动。而在降水格局变化影响下, 这种干湿差异性可能会更加明显(Zhou *et al.*, 2013)。亚热带森林是中国森林生态系统的主要组成部分, 其微弱变化也可能对区域气候带来巨大的影响。然而目前对于当前这种降水格局变化究竟会对亚热带森林带来怎样的影响, 我们知之甚少。

一般来讲, 干旱加剧会引起叶片水势和气孔导度下降(Wang *et al.*, 2003), 并造成乔木生长速率大幅度降低(Klos *et al.*, 2009; Zlatev & Lidon, 2012), 这种现象普遍存在于干旱半干旱区(李亮等, 2011; 吴旭等, 2015)、半湿润区(Pasho *et al.*, 2011), 甚至湿润的热带亚热带地区(Samanta *et al.*, 2010; Vicente-Serrano *et al.*, 2013)。例如在我国西南地区, 张中峰等(2012)发现, 在干旱胁迫下青冈(*Cyclobalanopsis glauca*)二年生幼苗光合速率和生长速率均显著降低。胡义等(2014)发现, 干旱胁迫下樟(*Cinnamomum*

camphora)幼树的地径、树高生长量受到了抑制。然而这一结论在其他研究中并没有得到证实。例如最近研究发现, 当降水减少30%时, 古田山地区5个演替早期树种的生长均没有受到显著影响(吴茜等, 2011)。孙谷畴等(2009)认为, 在我国亚热带地区, 演替早期树种能够在较强的水分胁迫下保持较高的气孔导度, 从而保证植物依然能够维持较高的光合速率(Attia *et al.*, 2015)。而演替后期树种, 即使叶片水势相对较高, 光合速率依然会大幅度下降(孙谷畴等, 2009)。然而以上研究的实验对象往往是幼苗和幼树, 不能表征成熟森林的响应方式(吴茜等, 2011)。而叶片尺度的植物生理测定由于具有较大的局限性, 很有可能会得到片面的结论(Andrade *et al.*, 1998), 因此必须在整树尺度上对其进行验证(赵平, 2011; 吴旭等, 2015)。

森林植被受降雨格局变化的影响程度往往与不同树种的干旱响应策略密切相关(Attia *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015)。例如同一地区, 非等渗植物(anisohydric species)的生长受干旱加剧的影响相对较小(Attia *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015)。在我国半干旱地区, 李亮等(2011)发现不耐旱植物核桃楸(*Juglans mandshurica*)的生物量在长期干旱影响下并没有降低, 而耐旱植物辽东栎(*Quercus liaotungensis*)受长期干旱影响时生物量显著下降。Attia等(2015)认为, 干旱发生时, 在不同的环境及资源条件下, 植物往往会采取3种不同的响应策略来应对

水分胁迫: (1)高存活率, 低生长率; (2)高耐受性, 适度生长; (3)低存活率, 高生长率。这种种间差异会导致不同森林类型间对降雨格局变化的响应的异质性。如地中海常绿针叶林对干旱的耐受性远低于湿润的温带落叶阔叶林(Gazol *et al.*, 2018)。因此, 降雨变化对森林生态系统影响的长期模拟研究应该考虑物种对干旱的不同响应策略。

植物的生长速率往往取决于冠层叶片蒸腾耦合的气体交换的速率(Catovsky *et al.*, 2002; Skelton *et al.*, 2017)。因此在干旱条件下, 植物蒸腾的响应能够在较大程度上反映干旱对植物生长的影响。树干液流作为植物最重要的一种生理活动, 反映了植物水分传输能力, 因而经常被用来研究环境变化对植物生长的影响(Graham *et al.*, 2003; Steppe *et al.*, 2006)。为了检验降雨格局变化对我国亚热带常绿阔叶林的影响, 我们在亚热带地区典型演替早期天然次生林中选择木荷(*Schima superba*)和火力楠(*Michelia macclurei*)为研究对象, 开展人工隔除林下降雨实验模拟降雨格局变化。木荷(SS)为亚热带地区演替早期优势树种, 火力楠(MM)则为伴生其中的亚优势种。在木材解剖结构上, 两者均属于散孔材树种和深根系植物(蔡锡安等, 2012; 张振振等, 2014, 2019), 且生长迅速, 为理想的造林树种。通过对两者树干液流的监测, 我们探讨加剧的季节性干旱对演替早期优势树种水分传输的影响。具体来讲, 我们主要关注以下两个问题: (1)在降雨量较为丰沛的亚热带地区, 林下降雨隔除对该地区的树干液流是否会带来负效应? (2)不同树种树干液流对干旱的响应方式是否存在差异? 这一研究将给气候变化背景下森林群落演替的变化规律研究提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

本研究位于广东鹤山森林生态系统国家野外科学观测研究站(22.68° N, 112.90° E, 海拔47 m)。属亚热带季风气候, 年降水量为1 580.4 mm, 年平均气温21.92 °C。历史最低气温0 °C。降水分布可划分为明显的干季和雨季。干季从10月持续到次年3月, 而雨季从4月持续至9月。干季降水量在一年中所占的比例为17.72%, 是雨季降水量的21.54% (1985–2014年的年平均值)。地带性植被以亚热带季风常绿阔叶林为主。实验样地位于试验站内东南面

一个坡度为15°的斜坡上。土壤是在砂岩上发育并受强烈淋溶的红土, pH为4.26。

1.2 截留降雨处理

我们的实验是依托“降雨季节分配变化(PSDC)”实验平台来开展的。该平台在实验样方林下设置了数个遮雨棚, 隔除干季降雨(图1)。该平台共有4个实验区组, 设有3个12 m × 12 m的样方(图1), 分别设置“旱季更干, 雨季更湿(截留降雨组, DD)”和“对照组(AC)”以及“延长干季(ED)”3种处理。针对我们的研究目的, 仅对前两种处理进行研究。截留降雨处理下, 隔除干季期间(10月到次年3月)的净降雨模拟干旱, 隔除的雨水存储在附近的集水池中, 并在雨季(6–9月)利用抽水泵等量返还到样地中(平均到湿季的4个月中), 在保持年降水量不变的前提下模拟降雨季节分布的变化。截留降雨实验从2012年10月开始至2014年11月结束。每个样地安装16个喷嘴喷洒干季隔除的降雨, 喷水直径为2.5 m。为尽量减少处理间的相互影响, 我们在遮雨处理样地周围掩埋PVC隔板(60–80 cm深)阻隔侧向径流。根据已有研究, 与对照相比, 遮雨处理下浅层(10–20 cm)土壤含水量下降了23.2%, 而深层土壤含水量(50 cm)下降了11.4% (表2, Gao *et al.*, 2017)。两个树种形态特征于2013年1月获取, 其分布及数量如表1所示。树干液流监测从2012年9月开始, 到2014年12月底结束。

1.3 环境因子监测

在距样地50 m的空旷处建有气象站, 实时监测样地周围的光合有效辐射(PAR)、气温(T_a)、相对湿度(RH)、风速($m \cdot s^{-1}$)和降雨量(mm), 并用数据采集仪(CR-1000, Campbell Scientific, Logan, USA)进行数据收集。风速每2 min记录一次, 而其他气象参数每小时记录一次。 T_a 和RH用于计算水汽压亏缺(VPD)。由于该气象站距离样地较近, 并且周围相对开阔, 可近似反映样方森林冠层的气象条件。

1.4 树干木质部边材液流测定

从2012年9月到2014年12月, 我们利用Granier热耗散探针(TDP)对对照和遮雨处理中的43株树(火力楠27株, 木荷16株)进行树干液流通量密度(J_s)监测, 同时利用胸径尺获取所有样树胸径(DBH)。每个TDP传感器由一对长20 mm、直径2 mm的不锈钢探针组成, 两个探针间隔10–15 cm插入到1.3 m处的树干木质部。上探针用直流120 mA的恒定电源持

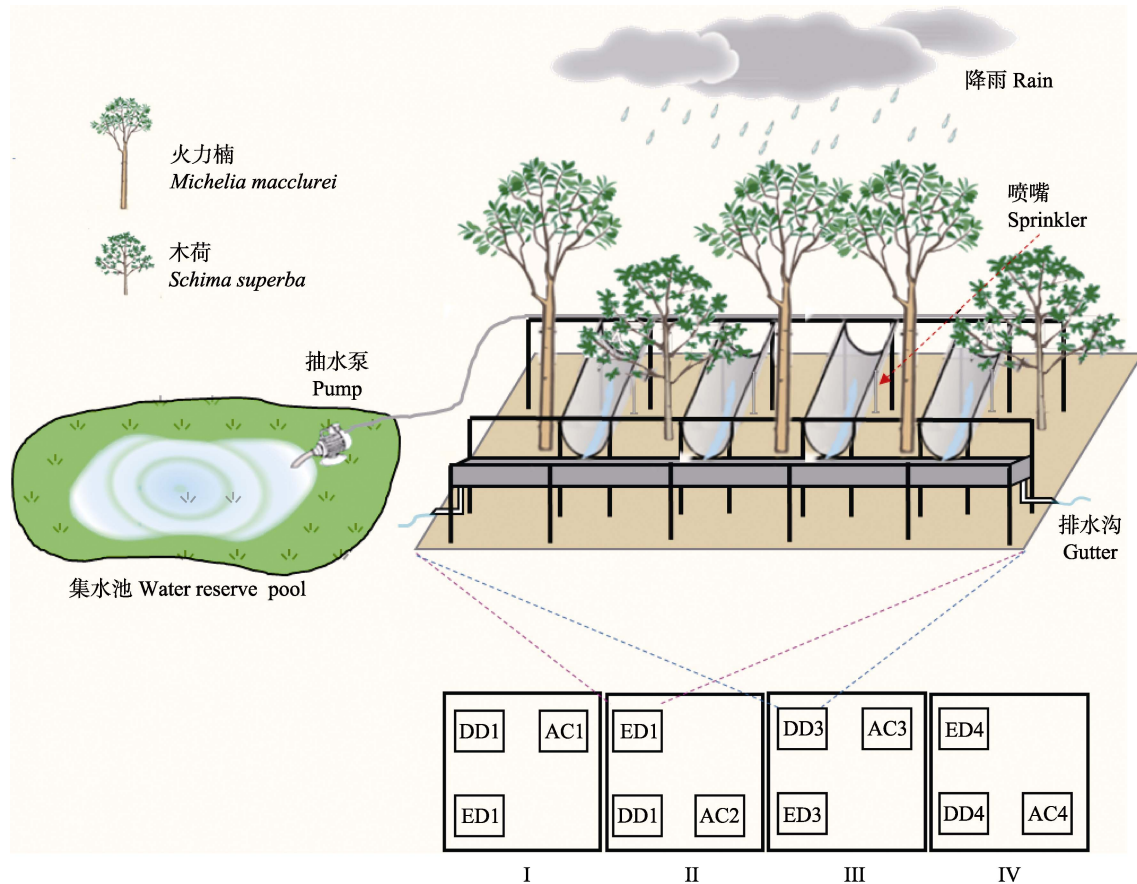


图1 降雨季节分配变化模拟试验设计示意图。隔除降雨时间: DD(ED): 10月–次年3月(4–5月); 增加降雨时间: 6–9月。AC, 对照; DD, 干季更干, 湿季更湿; ED, 延长干季。

Fig. 1 Experimental designs for the “simulated seasonal changes in precipitation”. Throughfall exclusion from October to March of the following year (DD) and from April to May (ED). Reapplication of throughfall rainwater from June to September. AC, control; DD, drier dry season and wetter wet season; ED, extended dry season.

表1 截留降雨处理和对照组不同树种在鹤山实验站各区组中的个体数量、胸径及树高(平均值±标准偏差)

Table 1 The number of trees and tree diameter at breast height (DBH), tree height for different species in the drier dry season and wetter wet season (DD) and control (AC) treatments (mean ± SD) in each block in Heshan experimental station

	物种 Species	DD				AC			
		I	II	III	IV	I	II	III	IV
数量 <i>N</i>	SS	3	1	3	0	3	1	2	3
	MM	0	3	3	6	3	5	4	3
胸径 <i>DBH</i> (cm)	SS	14.02 ± 0.93 (0.13)				12.93 ± 1.17 (0.15)			
	MM	19.02 ± 1.43 (0.09)				17.53 ± 1.35 (0.11)			
树高 <i>H</i> (m)	SS	7.02 ± 0.48 (0.11)				7.04 ± 0.5 (0.10)			
	MM	13.59 ± 0.51 (0.12)				9.43 ± 0.64 (0.13)			
边材厚度	SS					5.5–6.3			
Sapwood depth (cm)	MM					3.5–4.2			
边材密度	SS					0.61 ± 0.03 (0.05)			
Sapwood density (g·cm ⁻³)	MM					0.53 ± 0.03 (0.06)			

括号中为变异系数。MM, 火力楠; SS, 木荷。AC, 对照; DD, 干季更干, 湿季更湿。

Data in brackets indicate the coefficient of variation. MM, *Michelia macclurei*; SS, *Schima superba*. AC, control; DD, drier dry season and wetter wet season.

续加热, 功率0.2 W, 而下探针则作为对照。探头之间的瞬时温差可以转换成电压值, 并使用数据采集

仪器(DL2e, Delta-T Devices, Cambridge, UK)记录, 每10 min采集一次数据。最后根据以下公式计算

表2 遮雨处理和对照组湿/干季降雨的灌溉/排除量及相应的土壤含水量
Table 2 The excluded/irrigated precipitation in wet/dry season and the corresponding soil water content in the control and drier dry season and wetter wet season treatments

		补水量 Water input (mm)	土壤含水量 Soil water content (%)	
			0–20 cm	50 cm
湿季增雨 Irrigated in wet season	DD1	370.56	35.12	39.34
	DD2	370.56	33.85	38.69
	DD3	370.56		
	DD4	370.56		
	AC1	0	34.98	37.79
	AC2	0	34.13	38.55
	AC3	0		
	AC4	0		
干季减雨 Excluded in dry season	DD1	–533.25	22.15	31.04
	DD2	–496.89	21.64	30.61
	DD3	–499.37		
	DD4	–513.80		
	AC1	0	29.59	33.91
	AC2	0	27.54	35.68
	AC3	0		
	AC4	0		

AC, 对照; DD, 干季更干, 湿季更湿。

AC, control; DD, drier dry season and wetter wet season.

J_s ($\text{mL} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$):

$$J_s = 119 \times \left(\frac{\Delta T_m - \Delta T}{\Delta T} \right)^{1.231} \quad (1)$$

式中, ΔT_m 是在零液流条件下获得的温差, ΔT 是瞬时温度(Granier, 1987)。为了表征样树的最大蒸腾潜力, 我们选择每日11:00–13:00期间平均 J_s 作为样树的最大液流通量密度($J_{s-\max}$)。

由于样树树龄、直径、边材大小等相近(表1), 液流个体间变异系数小, 因此我们对每个树种在不同处理下所有样树的 $J_{s-\max}$ 进行平均, 获取平均最大液流通量密度 \bar{J}_s , 即:

$$\bar{J}_s = \frac{\sum_{i=1}^{n_i} J_{s-\max}}{n_i} \quad (2)$$

式中, n 为每个处理中的样树个数, i 为树种。

为了检测 \bar{J}_s 的变异, 我们也对2个树种的 \bar{J}_s 的变异度(CV)进行计算。

1.5 数据处理与分析

为了比较自然状态下两个树种 \bar{J}_s 的差异性, 我们对2013年10月AC处理下两个树种的每小时 \bar{J}_s 与其相应的PAR (每日11:00–13:00期间平均值)进行边界线分析(Zhang *et al.*, 2016)及指数方程拟合($Y = a \times (1 - \exp(-bX))$), 并对 $PAR > 1\,100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下

www.plant-ecology.com

的 \bar{J}_s 均值在SPSS 21.0中进行独立样本 t 检验, $p < 0.05$ 时差异显著。 t 检验过程中要进行方差齐性检验。由于实验过程中探针故障或者断电, 某些样本的数据会丢失, 因此在数据分析之前要对数据进行梳理, 剔除含有缺失值的样本, 保证两组数据均为有效数据。

在数据分析前, 我们将整个实验分成4个阶段(包括实验前(2012-09)、干季1 (2012-10–2013-03)、干季2 (2013-10–2014-03)、干季3 (2014-10–2014-12))来研究随着干旱处理时间的增加, 树木树干液流的变化情况。由于不同处理期的气象条件往往会存在一定的差异性, 我们在研究干旱处理效应时, 将遮雨组每个时期 \bar{J}_s 的平均值与对照组进行线性回归拟合, 并作比(DD/AC)分析处理过程中 \bar{J}_s 比值变化, 利用协方差分析确定各拟合曲线间的差异显著性, 研究隔除降雨对两个树种蒸腾的影响。各统计数据以平均值及标准偏差表示, 并用Origin 8.0进行绘图。

2 结果

2.1 对照下两个树种 \bar{J}_s 的比较

从2012年9月至2014年11月, 火力楠和木荷CV < 10%的累积频率分别为75.4%和87.5%。两个树种 \bar{J}_s 均存在明显的年内单峰变化趋势(图2A)。从2012年9月开始, 树干液流通量密度逐渐降低, 直至第二年3月初。这主要与气温和光合有效辐射的降低有关。而从3月开始, \bar{J}_s 开始逐渐增加, 直至6–8月达到最大值。相关分析表明, 火力楠和木荷的 \bar{J}_s 均与PAR最为相关, 相关系数(r)分别为0.86和0.81 ($p < 0.01$)。边界线分析表明, 火力楠具有更大的 b 值(0.002 18), 这表明火力楠 \bar{J}_s 对PAR具有更高的敏感性(图2B)。尽管两者的 a 值相似(53.1和53.8 $\text{mL} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 但当 $PAR > 1\,100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 木荷的 \bar{J}_s 逐渐下降, 而火力楠的 \bar{J}_s 则持续增加。我们对 $PAR > 1\,100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时两者的 \bar{J}_s 均值进行了比较, 木荷和火力楠的 \bar{J}_s 均值分别为(43.6 ± 2.0)和(49.5 ± 1.7) $\text{mL} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 并且火力楠显著大于木荷($p < 0.01$)。

2.2 隔除降雨对两个树种 \bar{J}_s 的影响

遮雨处理下, 两个树种 \bar{J}_s 的CV < 10%的累积频率分别为火力楠89.9%和木荷89.1%。 \bar{J}_s 存在与对照相似的年际变化, 并随着时间的推移, 年内峰值逐年增加(图3)。然而值得注意的是, 在不同处理期,

$\bar{J}_s(DD)/\bar{J}_s(AC)$ 并非保持恒定(图3)。对于火力楠, 两个处理的比值从处理前的1.00下降到干季1的0.94 (下降6%), 干季2则又增加到1.06 (增加6%)。协方差分析表明, 除干季3和处理前两者斜率无显著差异外($p = 0.19$), 其他各处理间均存在显著差异($p < 0.05$)。对于木荷, 这一数值从初始的0.74下降到了干季1的0.68 (降低8.1%), 随后增加到干季2的0.93 (增加了25.7%), 在干季3增加至1.04 (增加40.5%)。

协方差分析表明, 干季2、3拟合斜率显著大于干季1及处理前($p < 0.05$)。这些结果表明, 木荷的 \bar{J}_s 对长时间的干旱敏感性更高。

为了探究原因, 我们选择遮雨处理组下, 2013年10月14至18日间典型的晴朗天气下的树干液流数据, 绘制了两个树种 \bar{J}_s 与 VPD 和 PAR 的日动态变化。结果表明, 上午 \bar{J}_s 均随着 PAR 和 VPD 的增加而增加, 而下午, \bar{J}_s 也随着 PAR 和 VPD 的降低迅速降低。

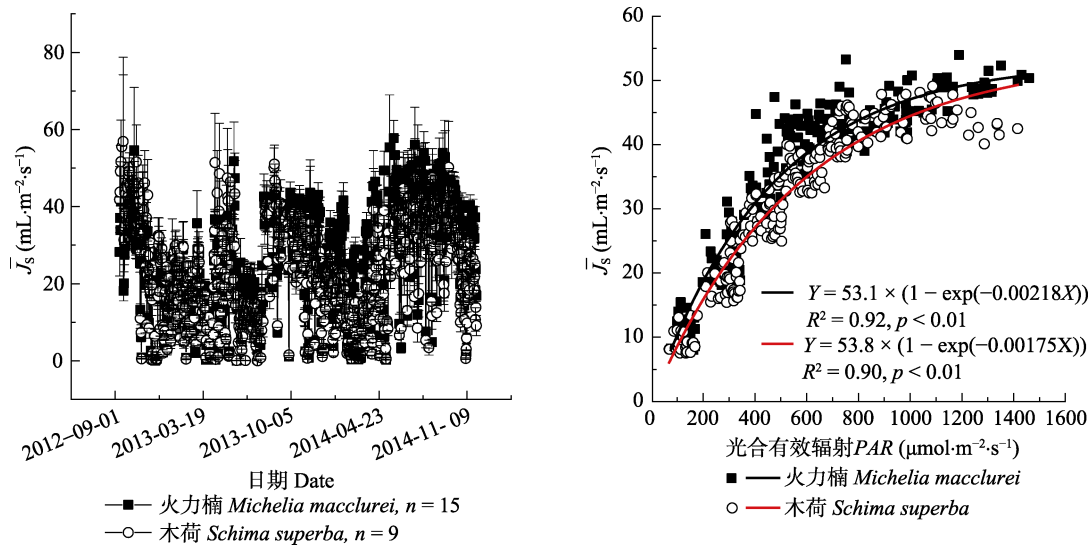


图2 对照处理下火力楠和木荷的平均最大液流量密度(\bar{J}_s)(11:00–13:00期间的平均值 \pm 标准偏差)的年动态变化及日间 \bar{J}_s (2013年10月1日–次年3月31日)边界线分析(上边界)中光合有效辐射(PAR)之间的拟合关系。

Fig. 2 Annual dynamics of mean maximum sap flux density (\bar{J}_s)(average values between 11:00–13:00, mean \pm SD) in *Michelia macclurei* and *Schima superba*, and the fitted relationship of \bar{J}_s as a function of the photosynthetically active radiation (PAR) from the upper boundary of the boundary line analysis during 1 October 2013 and 31 March 2014.

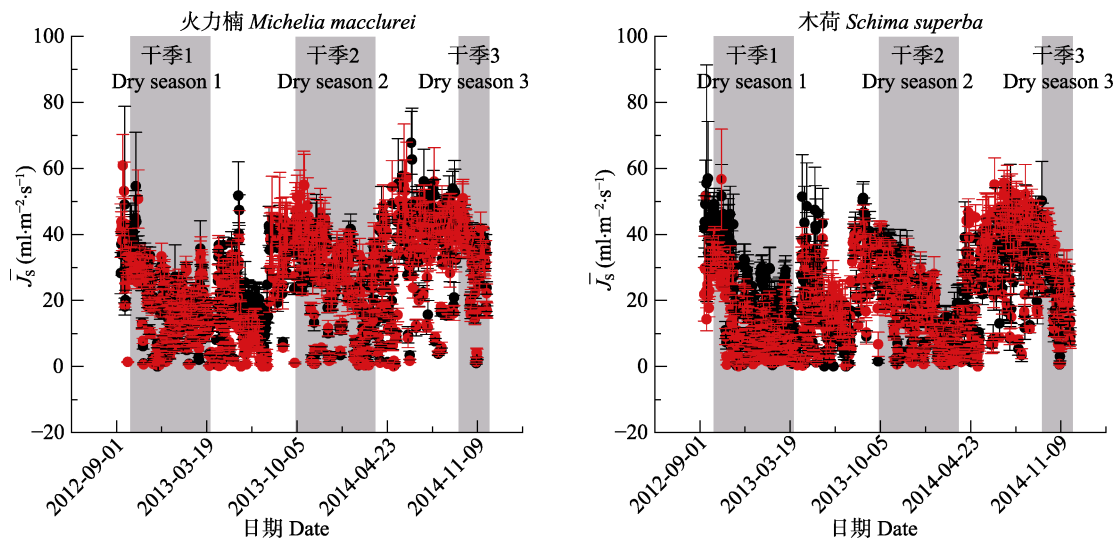


图3 遮雨组(DD, 红色圆点)和对照组(AC, 黑色圆点)火力楠($n = 15$)和木荷($n = 9$)平均最大液流量密度(\bar{J}_s)(平均值 \pm 标准偏差)的年际变化。图中阴影部分为隔除降雨处理期, 其他时间为增加降雨期。

Fig. 3 Annual variations of mean maximum sap flux density (\bar{J}_s)(mean \pm SD) for trees in DD (red dot) and AC (black dot) groups in *Michelia macclurei* ($n = 15$) and *Schima superba* ($n = 9$). The shaded sections indicate the period of throughfall exclusion, and other sections the period of enhanced rainfall. AC, control; DD, drier dry season and wetter wet season.

然而值得注意的是, 两个树种 \bar{J}_s 最大值有所差别。火力楠 \bar{J}_s 最大值出现在12:00, 为 $(42.44 \pm 1.98) \text{ mL} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 木荷 \bar{J}_s 最大值同样出现在12:00, 为 $(49.86 \pm 2.04) \text{ mL} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 显著高于火力楠($p < 0.01$)。并且在大多数时间, 相同PAR和VPD下, 木荷的 \bar{J}_s 也显著高于火力楠(图5)。这一结果表明, 在干旱处理下, 木荷对气象驱动因子的响应更加敏感。

3 讨论

3.1 遮雨处理对亚热带常绿阔叶林蒸腾的影响

在干旱环境中, 植物受到水分条件的限制, 蒸腾速率往往会显著下降(Weltzin *et al.*, 2003; Malhi *et al.*, 2009; Bonal *et al.*, 2016), 这一结果也在我们的实验中出现(图4)。在遮雨处理的初期, 无论是火力楠还是木荷, 遮雨处理和对照组 \bar{J}_s 的比值均显著

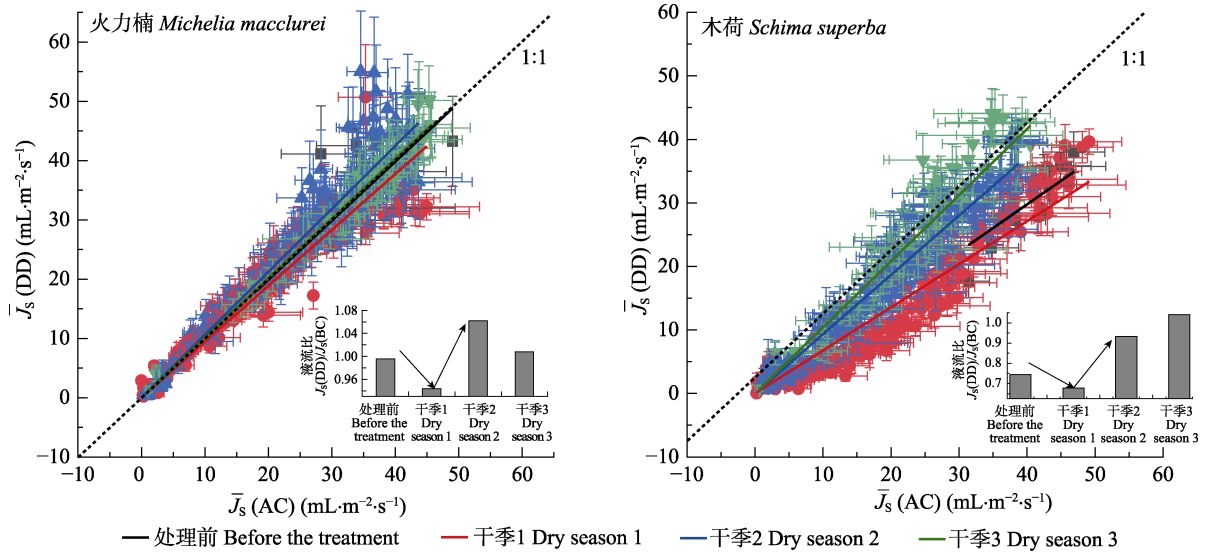


图4 火力楠($n = 15$)和木荷($n = 9$)在不同降雨隔除处理期对照组(AC)和遮雨组(DD)的平均最大液流量密度(\bar{J}_s)(平均值 \pm 标准偏差)的线性拟合关系。图中插图为的两个处理 \bar{J}_s 的比值($J_s(\text{DD})/J_s(\text{AC})$)。

Fig. 4 Linear fitting of the relationship of mean maximum sap flux density (\bar{J}_s)(mean \pm SD) between control (AC) and drier dry season and wetter wet season (DD) treatments during different drought periods in *Michelia macclurei* ($n = 15$) and *Schima superba* ($n = 9$). The inserted figures show the \bar{J}_s ratios ($J_s(\text{DD})/J_s(\text{AC})$) during different periods.

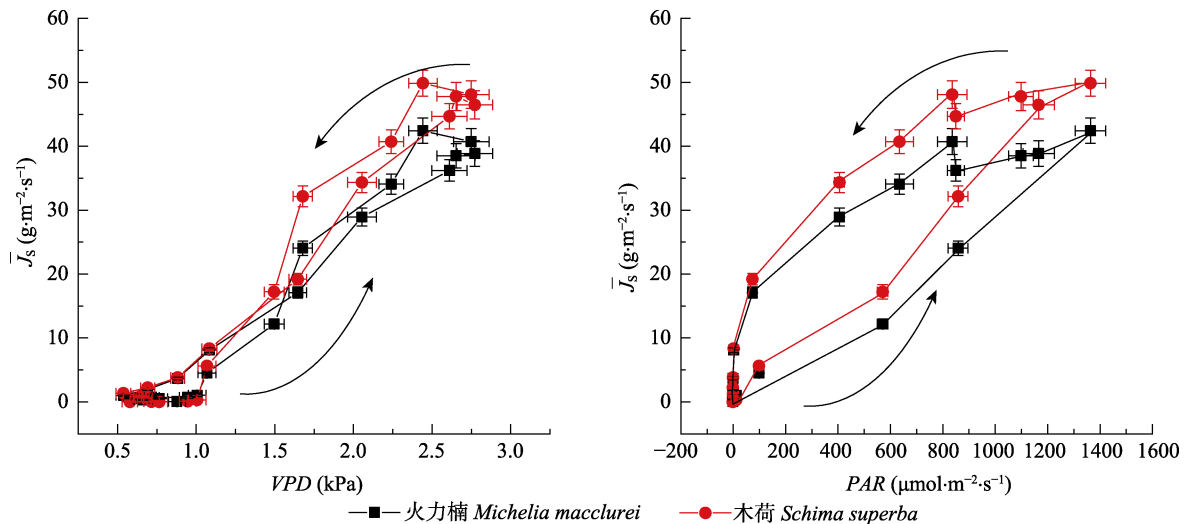


图5 遮雨处理组火力楠和木荷在干季2阶段10月份平均最大液流量密度(\bar{J}_s)(2013年10月14至18日)与环境驱动因子(VPD和PAR)的日动态变化(平均值 \pm 标准偏差)。箭头表示时间变化方向。PAR, 光合有效辐射; VPD, 水汽压亏缺。

Fig. 5 Daily dynamics of mean maximum sap flux density (\bar{J}_s) and environmental drivers (VPD and PAR) in drier dry season and wetter wet season (DD) treatments during the second phase of dry season (from 14 to 18 October 2013) in *Michelia macclurei* and *Schima superba* (mean \pm SD). The arrow lines indicate the direction of time series. PAR, photosynthetically active radiation; VPD, water vapor deficit.

下降(图4)。这可能与冠层叶片生物量的积累减少有关(徐飞等, 2010)。研究发现, 在我们的实验样地中, 在经过2年的干旱处理后, 遮雨处理组全年叶凋落物量和总凋落物量比对照组低17.2%和10.2% (焦敏和申卫军, 2014)。然而值得注意的是这种极端环境的不利效应似乎并没有一直持续, 在应对常态化干旱环境时, 遮雨组的 \bar{J}_s 在处理后期反而有所回升(图4)。这种变化可能是由于植物的功能性状对外界环境改变具有一定的形态可塑性, 从而使植物能够补偿极端降雨事件带来的负面影响。例如根系形态的适应性变化会提高植物的蒸腾能力(朱维琴等, 2002)。大量的研究已经表明, 适度的干旱会显著增加细根长度和生物量, 从而提高了植物的水分吸收能力(Hertel *et al.*, 2013; Zang *et al.*, 2014; Brunner *et al.*, 2015)。这有利于植物吸收深层土壤中的水分。研究发现, 刺槐(*Robinia pseudoacacia*)幼苗在经过干旱处理后, 光合速率等显著下降, 但相应的根系生物量比则显著提高, 造成根冠比的增大(徐飞等, 2010)。而Gao等(2017)在我们的研究样地中发现, 随着干旱处理的进行, 植物吸收深层土壤水的比例逐渐增加。此外, 叶片生物量的减少可能也是植物适应干旱环境的形态调整, 则通过减少冠层的水分流失, 补偿了冠层的气孔限制导致的蒸腾速率下降。这最终也会导致遮雨组 \bar{J}_s 的增加。此外, \bar{J}_s 的增加也可能也与导管孔径的变化有关。王晓钰等(2017)则认为, 较大的导管孔径能够更加适应干旱的环境。尽管如此, 这一推测仍然需要后期实验的进一步的证实。无论如何我们的这一结果表明, 在我国亚热带地区, 尽管短期的干旱会对植物产生一定的负效应, 但在长期条件下, 由于植物自身的形态结构调整, \bar{J}_s 的增加会弥补干旱胁迫带来的损失。

另外, 尽管我们的研究中两个树种的 \bar{J}_s 都发生了较大变化, 然而由于我们监测的仅为植物蒸腾最活跃的0–20 mm处的树干液流, 这一部分的变化程度可能会高估整树蒸腾响应程度。需要注意的是, 尽管两个树种的 \bar{J}_s 在干旱处理下均有所提高, 但并非意味着整树蒸腾的增加, 还需要考虑边材上的液流径向变化的影响(徐飞等, 2012)。因此, 在未来的研究中, 我们仍然需要通过不同边材深度树干液流的监测以及尺度扩展, 获得更加准确的整树蒸腾参数, 来揭示植物气候变化的响应。

3.2 两个树种树干液流对干旱响应的差异性

在自然状态下, 当 $PAR > 1\ 100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 火力楠的 \bar{J}_s ($(49.5 \pm 1.7)\ \text{mL}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)显著高于木荷 ($(43.6 \pm 2.0)\ \text{mL}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 并且当光照强度低时, 前者对 PAR 的增加具有更强的敏感性(图2), 这种差异性可能与两者的边材导水能力有关(吴旭等, 2015)。尽管木荷和火力楠均为典型的散孔材, 但木荷的边材密度显著高于火力楠(Gao *et al.*, 2017)。以往的研究表明, 边材密度与最大导水率以及光合速率之间存在显著的负相关关系(Santiago *et al.*, 2004; Hoeber *et al.*, 2014)。这种差异性会导致不同的干旱响应策略(Hoffmann *et al.*, 2011)。在我们的结果中, 尽管木荷与火力楠在受水分限制时的 \bar{J}_s 均具有相似的变化模式, 但火力楠 \bar{J}_s 的下降(干季1下降6%)和回升(干季2增加6%)幅度均小于木荷(干季1下降8.1%, 干季2增加25.7%, 干季3增加40.5%), 这表明木荷相对于火力楠具有更强的形态可塑性。事实上, Kuang等(2017)在对我们样地中这两种植物的研究中已经发现, 木荷在遮雨处理下, 在形态结构等方面表现出更强的可塑性和适应性, 尤其是根系长度和根系生物量。而我们的结果也表明, 在长期的干旱处理后, 木荷的 \bar{J}_s 对 PAR 和 VPD 的敏感性都高于火力楠(图5), 这与自然状态下两者的 \bar{J}_s 敏感性截然相反(图5)。这说明与火力楠相比, 干旱发生时, 木荷更加倾向于非等渗行为(Attia *et al.*, 2015), 这一水力特征保证植物在水分胁迫条件下依然能够维持较高的光合速率(孙谷畴等, 2009)。因此, 我们在研究环境变化对森林植被的影响时, 即使是相同生境条件下, 不同树种间的水力响应策略差异也可能对研究结果产生影响(Babst *et al.*, 2013)。

4 结论

本研究基于人工截留降雨处理后亚热带地区火力楠与木荷树干液流变化特征的分析, 对比遮雨处理组和对照组的响应差异, 得出以下结论: (1)短期的水分胁迫会导致亚热带地区林分蒸腾耗水下降, 但随着干旱常态化, 由于植物功能性状的可塑性, 反而提高了植物的 \bar{J}_s , 从而补偿干旱胁迫引起的负效应; (2)而木荷由于具有较强的形态可塑性, 使得在连续干旱条件下, 对气象因子 PAR 和 VPD 敏感性显著提高, 从而维持更高的 \bar{J}_s 。

致谢 感谢中国科学院城市环境研究所赵培强、韶关中学周娟在树干液流监测工作中给予的帮助。感谢金华市科学技术研究计划项目(2019-4-163)、中国科学院退化生态系统植被恢复与管理重点实验室开放课题(DE2018030)和广东省应用植物学重点实验室开放课题(AB2018010)资助。

参考文献

- Andrade JL, Meinzer FC, Goldstein G, Holbrook NM, Cavelier J, Jackson P, Silvera K (1998). Regulation of water flux through trunks, branches, and leaves in trees of a lowland tropical forest. *Oecologia*, 115, 463–471.
- Atia Z, Domec JC, Oren R, Way DA, Moshelion M (2015). Growth and physiological responses of isohydric and anisohydric poplars to drought. *Journal of Experimental Botany*, 66, 4373–4381.
- Babst F, Poulter B, Trouet V, Tan K, Neuwirth B, Wilson R, Carrer M, Grabner M, Tegel W, Levanic T, Panayotov M, Urbinati C, Bouriaud O, Ciais P, Frank D (2013). Site- and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 706–717.
- Bonal D, Burban B, Stahl C, Wagner F, Hérault B (2016). The response of tropical rainforests to drought—Lessons from recent research and future prospects. *Annals of Forest Science*, 73, 27–44.
- Brunner I, Herzog C, Dawes MA, Arend M, Sperisen C (2015). How tree roots respond to drought. *Frontiers in Plant Science*, 6, 547. DOI: 10.3389/fpls.2015.00547.
- Cai XA, Zhao P, Zeng XP, Zhu LW, Zou LL, Mei TT, Yu MH (2012). Dynamics of xylem sap flow of two Magnoliaceae tree species in relation to environmental factors. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 2163–2169. [蔡锡安, 赵平, 曾小平, 朱丽薇, 邹绿柳, 梅婷婷, 余孟好 (2012). 两种木兰科植物的树干液流特征及其与环境因子的关系. 生态学报, 31, 2163–2169.]
- Catovsky S, Holbrook NM, Bazzaz FA (2002). Coupling whole-tree transpiration and canopy photosynthesis in coniferous and broad-leaved tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 295–309.
- Dong SY, Gao XJ (2014). Long-term climate change: Interpretation of IPCC Fifth Assessment Report. *Progressus Inquisitiones de Mutatione Climatis*, 10, 56–59. [董思言, 高学杰 (2014). 长期气候变化——IPCC第五次评估报告解读. 气候变化研究进展, 10, 56–59.]
- Gao JG, Zhao P, Shen WJ, Rao XQ, Hu YT (2017). Physiological homeostasis and morphological plasticity of two tree species subjected to precipitation seasonal distribution changes. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 25, 1–19.
- Gazol A, Camarero JJ, Vicente-Serrano SM, Sánchez-Salguero R, Gutiérrez E, de Luis M, Sangüesa-Barreda G, Novak K, Rozas V, Tiscar PA, Linares JC, Martín-Hernández N, Martínez Del Castillo E, Ribas M, García-González I, Silla F, Camisón A, Génova M, Olano JM, Longares LA, Hevia A, Tomás-Burguera M, Galván JD (2018). Forest resilience to drought varies across biomes. *Global Change Biology*, 24, 2143–2158.
- Graham EA, Mulkey SS, Kitajima K, Phillips NG, Wright SJ (2003). Cloud cover limits net CO₂ uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 572–576.
- Granier A (1987). Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 3, 309–320.
- Hertel D, Strecker T, Müller-Haubold H, Leuschner C (2013). Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient—Is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees? *Journal of Ecology*, 101, 1183–1200.
- Hoeber S, Leuschner C, Köhler L, Arias-Aguilar D, Schuldt B (2014). The importance of hydraulic conductivity and wood density to growth performance in eight tree species from a tropical semi-dry climate. *Forest Ecology and Management*, 330, 126–136.
- Hoffmann WA, Marchin RM, Abit P, Lau OL (2011). Hydraulic failure and tree dieback are associated with high wood density in a temperate forest under extreme drought. *Global Change Biology*, 17, 2731–2742.
- Hu Y, Hu TX, Hu HL, Chen H, Wang B, Li H (2014). Effects of drought stress on growth and photosynthetic characteristics of *Cinnamomum camphora* saplings. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 20, 675–682. [胡义, 胡庭兴, 胡红玲, 陈洪, 王彬, 李晗 (2014). 干旱胁迫对香樟幼树生长及光合特性的影响. 应用与环境生物学报, 20, 675–682.]
- Jiao M, Shen WJ (2014). Effects of seasonal precipitation variation on litter-fall in lower subtropical evergreen broad-leaved forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 22, 549–557. [焦敏, 申卫军 (2014). 模拟降水分配季节变化对南亚热带常绿阔叶林凋落物的影响. 热带亚热带植物学报, 22, 549–557.]
- Klos RJ, Wang GG, Bauerle WL, Rieck JR (2009). Drought impact on forest growth and mortality in the southeast USA: An analysis using forest health and monitoring data. *Ecological Applications*, 19, 699–708.
- Kuang YW, Xu YM, Zhang LL, Hou EQ, Shen WJ (2017). Dominant trees in a subtropical forest respond to drought mainly via adjusting tissue soluble sugar and proline content. *Frontiers in Plant Science*, 8, 802. DOI: 10.3389/fpls.2017.00802.

- Li L, Su HX, Sang WG (2011). Simulating impacts of summer drought on forest dynamics in Dongling Mountain. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 147–158. [李亮, 苏宏新, 桑卫国 (2011). 模拟夏季干旱对东灵山森林植被动态的影响. *植物生态学报*, 35, 147–158.]
- Liu DJ, Ogaya R, Barbeta A, Yang XH, Peñuelas J (2015). Contrasting impacts of continuous moderate drought and episodic severe droughts on the aboveground-biomass increment and litterfall of three coexisting Mediterranean woody species. *Global Change Biology*, 21, 4196–4209.
- Malhi Y, Aragao LEOC, Galbraith D, Huntingford C, Fisher R, Zelazowski P, Sitch S, McSweeney C, Meir P (2009). Exploring the likelihood and mechanism of a climate-change-induced dieback of the Amazon rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106, 20610–20615.
- Parry ML, Canziani OF, Palutikof JP, Linden PVD, Hanson CE (2007). *Intergovernmental Panel on Climate Change Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Pasho E, Camarero JJ, de Luis M, Vicente-Serrano SM (2011). Impacts of drought at different time scales on forest growth across a wide climatic gradient in north-eastern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 1800–1811.
- Samanta A, Ganguly S, Hashimoto H, Devadiga S, Vermote E, Knyazikhin Y, Nemani RR, Myneni RB (2010). Amazon forests did not green-up during the 2005 drought. *Geophysical Research Letters*, 37, 1–5.
- Santiago LS, Goldstein G, Meinzer FC, Fisher JB, MacHado K, Woodruff D, Jones T (2004). Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 140, 543–550.
- Seneviratne SI, Lüthi D, Litschi M, Schär C (2006). Land-atmosphere coupling and climate change in Europe. *Nature*, 443, 205–209.
- Skelton RP, Brodribb TJ, McAdam SAM, Mitchell PJ (2017). Gas exchange recovery following natural drought is rapid unless limited by loss of leaf hydraulic conductance: Evidence from an evergreen woodland. *New Phytologist*, 215, 1399–1412.
- Steppe K, de Pauw DJW, Lemeur R, Vanrolleghem PA (2006). A mathematical model linking tree sap flow dynamics to daily stem diameter fluctuations and radial stem growth. *Tree Physiology*, 26, 257–273.
- Sun GC, Zhao P, Zeng XP, Cai XA (2009). Hydraulic responses of stomatal conductance in leaves of successional tree species in subtropical forest to environmental moisture. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 698–708. [孙谷畴, 赵平, 曾小平, 蔡锡安 (2009). 亚热带森林演替树种叶片气孔导度对环境水分的水力响应. *生态学报*, 29, 698–705.]
- Vicente-Serrano SM, Gouveia C, Camarero JJ, Beguería S, Trigo R, López-Moreno JI, Azorín-Molina C, Pasho E, Lorenzo-Lacruz J, Revuelto J, Morán-Tejeda E, Sanchez-Lorenzo A (2013). Response of vegetation to drought time-scales across global land biomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 52–57.
- Wang WX, Vinocur B, Altman A (2003). Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*, 218, 1–14.
- Wang XY, Chen DP, Xu GZ, Li Y, Lu JM (2017). Difference analysis of anatomic structure of *Fraxinus mandschurica* Rupr in different ecological environments. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 45(21), 1–3, 8. [王晓钰, 陈丹萍, 徐光照, 李岩, 陆静梅 (2017). 不同生态环境下水曲柳的解剖结构差异分析. *安徽农业科学*, 45(21), 1–3, 8.]
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Lin GH, Pockman WT, Shaw MR, Small EE, Smith MD, Smith SD, Tissue DT, Zak JC (2003). Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience*, 53, 941–952.
- Wu Q, Ding J, Yan H, Zhang SR, Fang T, Ma KP (2011). Effects of simulated precipitation and nitrogen addition on seedling growth and biomass in five tree species in Gutian Mountain, Zhejiang Province, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 256–267. [吴茜, 丁佳, 闫慧, 张守仁, 方腾, 马克平 (2011). 模拟降水变化和土壤施氮对浙江古田山5个树种幼苗生长和生物量的影响. *植物生态学报*, 35, 256–267.]
- Wu X, Chen YM, Tang YK (2015). Sap flow characteristics and its responses to precipitation in *Robinia pseudoacacia* and *Platycladus orientalis* plantations. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 1176–1187. [吴旭, 陈云明, 唐亚坤 (2015). 黄土丘陵区刺槐和侧柏人工林树干液流特征及其对降水的响应. *植物生态学报*, 39, 1176–1187.]
- Xu F, Guo WH, Xu WH, Wang RQ (2010). Effects of water stress on morphology, biomass allocation and photosynthesis in *Robinia pseudoacacia* seedlings. *Journal of Beijing Forestry University*, 32(1), 24–30. [徐飞, 郭卫华, 徐伟红, 王仁卿 (2010). 刺槐幼苗形态、生物量分配和光合特性对水分胁迫的响应. *北京林业大学学报*, 32(1), 24–30.]
- Xu F, Yang FT, Wang HM, Dai XQ (2012). Review of advances in radial patterns of stem sap flow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1004–1014. [徐飞, 杨凤亭, 王辉民, 戴晓琴 (2012). 树干液流径向分布格局研究进展. *植物生态学报*, 36, 1004–1014.]
- Zang U, Goisser M, Häberle KH, Matyssek R, Matzner E, Borken W (2014). Effects of drought stress on photosynthesis, rhizosphere respiration, and fine-root characteristics of beech saplings: A rhizotron field study. *Journal of Plant*

- Nutrition and Soil Science*, 177, 168–177.
- Zhang ZF, You YM, Huang YQ, Li XK, Zhang JC, Zhang DN, He CX (2012). Effects of drought stress on the photosynthesis and growth of *Cyclobalanopsis glauca* seedlings: A study with simulated hierarchical karst water supply. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 2197–2202. [张中峰, 尤业明, 黄玉清, 李先琨, 张金池, 张德楠, 何成新 (2012). 模拟岩溶水分供应分层的干旱胁迫对青冈栎光合特性和生长的影响. 生态学报, 31, 2197–2202.]
- Zhang ZZ, Zhao P, McCarthy HR, Zhao XH, Niu JF, Zhu LW, Ni GY, Ouyang L, Huang YQ (2016). Influence of the decoupling degree on the estimation of canopy stomatal conductance for two broadleaf tree species. *Agricultural and Forest Meteorology*, 221, 230–241.
- Zhang ZZ, Zhao P, Ni GY, Zhu LW, Zhao XH, Zhao PQ, Niu JF (2014). Water use of re-vegetation pioneer tree species *Schima superba* and *Acacia mangium* in hilly land of South China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 931–939. [张振振, 赵平, 倪广艳, 朱丽薇, 赵秀华, 赵培强, 牛俊峰 (2014). 华南丘陵植被恢复先锋树种木荷与马占相思的水分利用. 应用生态学报, 25, 931–939.]
- Zhang ZZ, Zhao P, Zhang JX, Si Y (2019). Conduits anatomical structure and leaf traits of diffuse- and ring-porous stems in subtropical evergreen broad-leaved forests. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 131–138. [张振振, 赵平, 张锦秀, 斯瑶 (2019). 亚热带常绿阔叶林散孔材和环孔材树种导管及叶片功能性状比较. 植物生态学报, 43, 131–138.]
- Zhao P (2011). On the coordinated regulation of forest transpiration by hydraulic conductance and canopy stomatal conductance. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 1164–1173. [赵平 (2011). 整树水力导度协同冠层气孔导度调节森林蒸腾. 生态学报, 31, 1164–1173.]
- Zhou GY, Peng CH, Li YL, Liu SZ, Zhang QM, Tang XL, Liu JX, Yan JH, Zhang DQ, Chu GW (2013). A climate change-induced threat to the ecological resilience of a subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest in Southern China. *Global Change Biology*, 19, 1197–1210.
- Zhou J, Zhang ZQ, Sun G, Fang XR, Zha TG, Zhang Y, Wang XP, Chen JQ, Chen JQ (2013). Environmental controls on water use efficiency of a poplar plantation under different soil water conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 33, 1465–1474. [周洁, 张志强, 孙阁, 方显瑞, 查同刚, 张燕, 王小平, 陈俊崎, 陈吉泉 (2013). 不同土壤水分条件下杨树人工林水分利用效率对环境因子的响应. 生态学报, 33, 1465–1474.]
- Zhu WQ, Wu LH, Tao QN (2002). Advances in the studies on crop root against drought stress. *Soil and Environmental Sciences*, 11, 430–433. [朱维琴, 吴良欢, 陶勤南 (2002). 作物根系对干旱胁迫逆境的适应性研究进展. 土壤与环境, 11, 430–433.]
- Zlatev Z, Lidon FC (2012). An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 24, 57–72.

责任编辑: 陈小勇 责任编辑: 李 敏