

生态系统水分利用效率研究进展

胡中民^{1,2}, 于贵瑞^{1,*}, 王秋凤¹, 赵风华^{1,2}

(1. 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 中国生态系统研究网络综合研究中心, 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101
2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:水分利用效率 (*WUE*) 是反映生态系统水碳循环相互关系的重要指标, 开展生态系统水平 *WUE* 的时空变异性的研究有助于预测气候变化对生态系统水碳过程的影响。目前不同研究常常基于不同的算法估算生态系统 *WUE*, 一方面不同算法因包含了不同复杂程度的水过程而有着不同的内涵, 另一方面各种算法又因包含了相同的核心过程而有着密切的联系。长期以来人们通过传统的生物量动态调查和生态系统水文过程的测定来估算生态系统的 *WUE*, 但该方法大大限制了在短时间尺度上对生态系统 *WUE* 进行分析, 近年来发展起来的以涡度相关为代表的新技术的应用使得研究生态系统 *WUE* 在多个时空尺度上的变异特征取得了突破性的进展。生态系统 *WUE* 的主要影响因子与叶片尺度相似, 主要有空气饱和水汽压差 (*VPD*)、土壤水分、大气 CO_2 浓度、 C_i/C_a 等, 另外, 生态系统水分平衡特征也有着重要影响。比较分析表明, 森林与草地生态系统 *WUE* 的日变化和季节变化存在显著的差异, 同时森林和农田生态系统的 *WUE* 整体高于草地、荒漠和冻原。当前生态系统 *WUE* 的研究尚处于初始阶段, 许多工作仍需深入开展, 其中, 多时间尺度以及生态系统间 *WUE* 的时空变异特征及机理的对比研究可能是未来工作的热点。

关键词: 生态系统; 水分利用效率; 涡度相关; 生产力; 蒸散; 土壤蒸发

文章编号: 1000-0933 (2009) 03-1498-10 中图分类号: Q143 文献标识码: A

Ecosystem level water use efficiency: A review

HU Zhong-Min^{1,2}, YU Gui-Rui^{1,*}, WANG Qiu-Feng¹, ZHAO Feng-Hua^{1,2}

1 Chinese Ecosystem Research Network Synthesis Research Center, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29 (3): 1498 ~ 1507.

Abstract: Water use efficiency (*WUE*) is a very important index for understanding the relationship between ecosystem carbon and water cycles. Studies on the spatiotemporal variations in *WUE* at the ecosystem level are essential for effectively predicting the impact of global climate change on ecosystem functions. At present, several algorithms are used for calculating ecosystem *WUE*. On the one hand, the different algorithms result in differences in the meanings for the different complexity of water processes involved, and on the other hand, they are closely associated with each other for the similar key processes involved. The traditional techniques for estimating ecosystem *WUE* are based on the measurements of vegetation biomass and soil hydrological parameters, but these approaches have limitation with estimating ecosystem *WUE* at finer timescales. Some new methods developed in the past years, especially the eddy covariance technique are the landmarks for studying ecosystem *WUE* at multiple timescales. Similar to the cases in the leaf level, the main factors affecting ecosystem *WUE* are vapour pressure deficit (*VPD*), soil moisture, air CO_2 concentration, etc. Besides, the water balance characteristics in ecosystem also play an important role in controlling ecosystem *WUE*. There are distinct differences

基金项目: 国家自然科学基金重大资助项目 (30590381); 中国科学院院长奖获得者科研启动基金资助项目; 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (KZCX2-YW-432) 和国家自然科学基金资助项目 (30800151) 和国家自然基金项目 (30800151)

收稿日期: 2007-10-16; 修订日期: 2008-04-15

致谢: 感谢中国科学院地理科学与资源研究所李胜功研究员对本文写作的帮助。

* 通讯作者 Corresponding author E-mail: yugr@igsrr.ac.cn; huzm@igsrr.ac.cn

<http://www.ecologica.cn>

in the daily and seasonal dynamics of ecosystem *WUE* between forest and grassland ecosystems. Meanwhile, the forest and crop ecosystems generally have higher *WUE* than grassland, desert and tundra ecosystems. Overall, current studies on ecosystem *WUE* are just at the early stage, and it is fairly needed to make further investigations into the variations in *WUE* at different spatiotemporal scales and their underlying mechanisms.

Key Words: ecosystem; water use efficiency; productivity; evapotranspiration; eddy covariance; soil evaporation

全球气候变化将影响生态系统的结构与功能,但气候与生态系统水碳循环间的反馈机制非常复杂,有关生态系统水碳循环对气候变化响应的研究还需要进一步丰富和深入^[1,2]。当前,单独就生态系统水过程或碳过程的研究工作已广泛开展,但对二者相互关系的研究却相对匮乏^[3]。水分利用效率(water use efficiency, *WUE*)是深入理解生态系统水碳循环间耦合关系的重要指标,而揭示生态系统 *WUE*的时空变异特征及机制有助于预测未来气候变化对生态系统水、碳过程的影响^[3~6]。

*WUE*是指植物消耗单位质量水分所固定的 CO_2 (或生产的干物质)的量,由于有着重要的理论和现实意义,该概念自提出以来在农学、植物生理学和生态学领域得到了广泛的应用。最初的 *WUE*研究多限于农作物的叶片生理水平或个体水平,其目的是选育优良作物或指导田间管理以提高农作物产量^[7~9]。后来,植物生态学家通过研究自然群落中植物的 *WUE*来探索植物对环境的适应策略,生物入侵的机制等^[10~14]。近年来,随着一些环境问题,如全球气候变化日益突出,有越来越多的视角投向草地、森林等自然生态系统,研究尺度也上升至冠层/生态系统^[4,6,15,16]以及景观水平^[17,18],人们通过这些研究来揭示生态系统水碳循环相互作用关系,从而预测全球变化对生态系统功能的影响^[3~6,19,20]。

目前,生态系统水平 *WUE*的研究尚处于初始阶段,其深度和广度还有待于进一步深入和扩展。本文拟就生态系统 *WUE*的定义、影响因子以及已开展的相关研究进行总结和剖析,并探讨当前工作的不足之处以及未来的发展方向,以期让读者对本领域有较全面的了解,并为深入认识生态系统水碳过程的相互作用机理提供思路。

1 生态系统水分利用效率的不同算法与内涵

生态系统 *WUE*是指整个生态系统损耗单位质量水分所固定的 CO_2 (或生产的干物质)。因研究目的和获取数据技术手段的差异,不同研究对生态系统的“水分损耗”的计算往往存在一定的区别,而这常常会导致对生态系统 *WUE*变异性机理的认识有着较大的差异。现列出当前常见的基于不同“水分损耗”所得到的生态系统 *WUE*,并阐述不同算法间的区别与联系。

在以往一些研究中,植被的蒸腾被视为生态系统的水分损耗,而这与蒸腾利用效率(transpiration use efficiency, *TUE*)的概念相一致,即:

$$WUE = TUE = \frac{GPP}{T} \text{ (或 } WUE = \frac{NPP}{T}, WUE = \frac{NEE}{T} \text{)} \quad (1)$$

式中,*GPP*为总初级生产力,*NPP*为净初级生产力,*NEE*(net ecosystem carbon exchange)为净生态系统碳交换,*T*为植被蒸腾。基于该算法的生态系统 *WUE*反映了植物群落本身利用水分的能力。随着观测技术取得的突破性进展,越来越多的研究将实测的生态系统总蒸散(*ET*) (即植被蒸腾与土壤蒸发之和)作为生态系统的水分损耗,此时的生态系统 *WUE*表示为:

$$WUE = WUE_{ET} = \frac{GPP}{ET} \text{ (或 } WUE = \frac{NPP}{ET}, WUE = \frac{NEE}{ET} \text{)} \quad (2)$$

显然,该算法与生态系统 *WUE*这一概念最接近。因 *ET*由植被蒸腾和土壤蒸发组成,上式可进一步表示为:

$$WUE = \frac{GPP}{ET} = \frac{GPP}{T} \times \frac{T}{ET} \quad (3)$$

<http://www.ecologica.cn>

其中, GPP/T 与方程 (1)相同,为冠层的蒸腾利用效率, T/ET 为蒸腾占生态系统总蒸散量的比值,反映了生态系统水通量在植被蒸腾与土壤蒸发间的分配比例。由方程 (3)可知,基于 ET 的生态系统 WUE 既受到控制植物群落蒸腾利用效率的生理生态过程的影响,也受到控制土壤蒸发与蒸腾相对比例的生物、物理过程的影响。在实际工作中,由于拆分 ET 存在很大难度,许多情况下人们将 ET 视为植被蒸腾而忽略土壤蒸发的作用^[5,6,21],仅考虑 GPP/T 的影响 ($T/ET=1$),因此其变异性的解析思路与方程 (1)基本一致。然而,在一些冠层稀疏的生态系统,土壤蒸发部分占有很大比重,会对生态系统 WUE 有着重要影响^[22~25]。

在区域尺度上,由于缺乏实测 GPP 和蒸散数据,基于方程 (2)研究生态系统 WUE 的空间格局难以实现。目前,人们普遍采用降水利用效率 (Precipitation use efficiency, PUE)来分析生态系统沿气候梯度水分利用的空间变异特征^[26],即:

$$WUE = PUE = \frac{ANPP}{PPT} \tag{4}$$

其中, $ANPP$ 为生态系统地上净初级生产力, PPT 为年降水量。上式所隐含的假设为分子部分 $ANPP$ 与 GPP 之间存在固定的比例关系。如果生态系统水分输入 (降水)与输出 (蒸散 +地表径流)相平衡,上式可进一步表示为:

$$WUE = \frac{ANPP}{ET} \times \frac{ET}{PPT} = \frac{ANPP}{T} \times \frac{T}{ET} \times \frac{ET}{PPT} = \frac{ANPP}{T} \times \frac{T}{ET} \times \left(1 - \frac{R}{PPT} \right) \tag{5}$$

其中, R 为地表径流。可见降水利用效率不仅包含了方程 (1)和 (3)所涉及的过程,并且还和地表径流密切相关。其变异性同时受影响 $ANPP/T$, T/ET 和 R/PPT 三方面的生态过程控制,其中, R/PPT 主要受植被盖度、土壤质地、地形等影响。例如 Connor等^[27]的研究表明,在植被盖度较高的年份,生态系统的 PUE 将会明显得到提高,其主要原因则是盖度的增加减少了地表径流,从而减小了 R/PPT 。

显然,生态系统 WUE 的不同算法涉及了不同的生态学过程,其控制机制也存在差异。由图 1可以看出,从 TUE 到 WUE_{ET} ,再到 PUE ,所涉及的水文过程逐渐增加,其时空变异性也更加复杂。另外,尽管在长时间尺度上 (年及以上) GPP 、 NPP 和 NEE 之间可能存在较稳定的比例关系^[28],但在短时间尺度上,由于光合过程与呼吸过程受不同的因素控制, WUE 算法中分子部分的差异也有可能导导致截然不同的变异特征及控制机制。

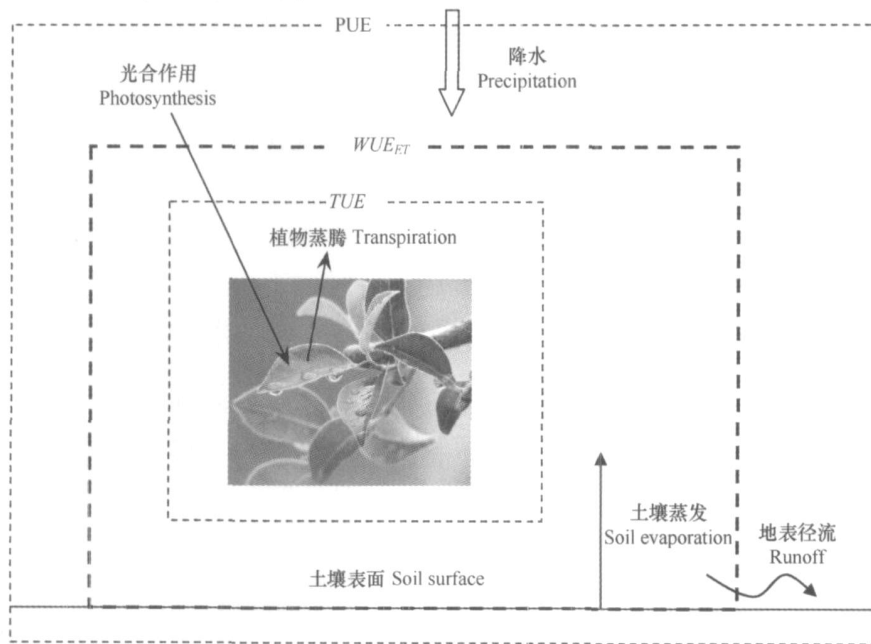


图 1 生态系统水分利用效率不同表达式所涉及过程示意图

Fig 1 Schematic description of processes involved in different ecosystem water use efficiency algorithms
 $TUE: GPP/T; WUE_{ET}: GPP/ET; PUE: ANPP/PPT$ (PPT 为年降水量) (PPT is annual precipitation)

除上述用直接比值计算 WUE 以外,也有少数研究利用光合(或生产力)与水分损失(或降水)之间的相关关系,根据二者所拟合的回归直线的斜率来表示生态系统的 WUE ^[29~32]。然而拟合直线的斜率实质是反映生产力对水分消耗变化响应的敏感性,这与水分利用效率存在很大的区别,利用该方法所得到的结论还需谨慎对待^[33]。

2 生态系统 WUE 的测定方法概述

由 WUE 的定义可知,测定生态系统的 WUE 实际上是测定其“固碳”(如 GPP 、 NPP 、 NEE)和“耗水”(如 T 、 ET)两个组分,而这两项指标的测定方法伴随着生态学、水文学、植物生理学等的发展而不断进步,当前各种测定方法本身也相对较为成熟,其应用也相当普遍。现就当前测定生态系统生产力和水分损耗所常用的技术方法作简要介绍。

很长时间以来,生态系统生产力的测定基于传统的生物量调查法,即通过测定植物群落所有植物地上、地下生物量在一定时间间隔期间的增长量,估算生态系统的净初级生产力。蒸散损失的测定常基于水分平衡或蒸渗仪(lysimeter)法。水分平衡法是根据质量守恒原理,测定生态系统水分输入(降水、径流)、径流输出以及生态系统内部土壤含水量的变化,进而估算蒸散量;蒸渗仪法是将植物群落置于一大型“托盘”上,实时测定“托盘”的重量变化,进而估算蒸散量^[34]。由于上述传统方法精度较低并且需要耗费大量劳力和时间,生态系统 WUE 的研究只能局限于较长时间尺度,而有关生态系统 WUE 在时空尺度上的变异性的研究(如从小时到年)则很难开展。

近十几年来,涡度相关技术得到了迅速发展,这为研究生态系统 WUE 带来了突破性的进步。涡度相关技术通过测定空气 CO_2 浓度和水汽浓度的脉动,进而计算出生态系统在秒这个时间尺度上的水碳通量特征^[35],这使得分析生态系统 WUE 在年、月、周、日、小时,甚至秒等时间尺度上的变异特征得以实现。涡度相关系统的观测值为生态系统水碳通量的净交换量,即生态系统蒸散和 CO_2 净交换量(NEE)。许多研究直接通过这两个通量的比值(即 NEE/ET)作为生态系统的 WUE ^[4]。但事实上, NEE 是生态系统总光合(GPP)与生态系统呼吸(R_e)综合作用的结果,有必要对 NEE 进行拆分,在估算出 GPP 之后再求算生态系统的 WUE ^[36]。另外,利用波文比法(Bowen ratio)测定生态系统蒸散也是较常见的方法。进一步地,如果能够将蒸散进一步拆分为土壤蒸发和植被蒸腾,则能更深入地认识生态系统 WUE 的变异过程及机理。当前普遍用于拆分蒸散的方法有过程模型^[37~39]、树干液流测定(Sapflow method)^[40]、稳定同位素技术^[41]、蒸渗仪测量^[34]等。

3 生态系统 WUE 的影响因子

由于生态系统水平的水碳过程包含了非常复杂的反馈过程,这导致其控制机制变得相当复杂^[6,15,42,43]。一方面限于认识的局限性,另一方面为了简化起见,当前的研究大多将冠层视为一“叶片(big leaf)”,通过基于叶片的生理生态认识来阐述冠层的生态过程。同样,生态系统 WUE 影响因子的研究也是在对叶片 WUE 认识的基础上开展的。

在叶片生理水平上,植物固定的 CO_2 用光合速率表示,而相应消耗的水分用蒸腾速率表示, WUE 可表示为^[31]:

$$WUE = \frac{A}{T} = \frac{r_{sw} + r_{bw}}{r_{sc} + r_{bc} + r_{ic}} \frac{C_a (1 - C_i / C_a)}{D} \quad (6)$$

或

$$WUE = \frac{A}{T} = \frac{1}{1.6} \frac{C_a (1 - C_i / C_a)}{D} \quad (7)$$

其中, A 为光合速率, T 为蒸腾速率, D 为气孔内外的水气压差(通常以空气饱和和水气压差 VPD 代替), C_a 和 C_i 是大气和叶片胞间 CO_2 浓度, r_{sw} 是叶片气孔对水汽的阻抗, r_{bw} 是叶片边界层对水汽的阻抗, r_{sc} 是叶片气孔对 CO_2 的阻抗, r_{bc} 是叶片边界层对 CO_2 的阻抗,而 r_{ic} 是叶片内部阻抗(internal resistance),它与 CO_2 从叶肉细胞间到羧化场所受到的阻抗以及羧化速率密切相关,主要由叶肉过程控制^[3]。将冠层看作叶片,植被蒸腾效

率 (GPP/T) 的变异机制的解析则可以通过方程 (7) 展开。由于 EWU_{ET} 最接近生态系统 WUE 的定义, 并且当前多数研究采用该算法, 因此本文基于方程 (3) 和 (7), 围绕影响 EWU_{ET} 的因子总结生态系统 WUE 的影响因子。

3.1 土壤水分

植物在遭受干旱胁迫时, 气孔导度降低, 其 WUE 也会增加, 主要原因来自两个方面。首先, 气孔导度降低时, 植物为了尽量维持其光合速率, C_i/C_a 会随之减小, 从而使 WUE 升高 (方程 7)。另外, 根据方程 4a, 气孔导度降低的情况下 (即气孔阻抗增加), 如果内部阻抗 r_c 保持不变, WUE 则会增加。至今大量实验已经证实植物叶片的 WUE 在适度的干旱条件下会升高, 但如果干旱进一步加剧, 气孔导度降低的同时叶片的光合能力也会降低, 从而导致内部阻抗增加, 其结果可能引起 WUE 保持不变或降低^[44]。一些生态系统水平上的研究也证实, 当遭受中度干旱时, 冠层导度下降, 生态系统 WUE 升高^[19]。也有研究发现, 当遭受极端干旱时, 生态系统的 WUE 会降低^[45], 但与叶片水平不同的是, 生态系统水碳过程包含了更为复杂的反馈机制, 导致 WUE 下降的因子可能不像叶片水平那样, 仅仅是由光合能力的下降引起的^[6]。

3.2 VPD

根据方程 (7), VPD 应是影响 WUE 最主要的环境因子, 这已在叶片水平上得到了广泛的验证^[16, 46]。在生态系统水平, 也有大量研究证实了 VPD 的主导作用^[4~6, 47, 48]。例如, Ponton 等^[6] 比较了冷杉林 (Douglas-fir)、白杨林 (aspen) 和牙草草地 (wheatgrass) 在生长季生态系统的 WUE , 作者发现, 在这 3 个生态系统, VPD 均与 WUE 呈显著线性负相关关系。另外, 他们还发现生态系统间 VPD 的差异也是导致这几个生态系统 WUE 不同的主要原因。尽管许多生态系统水平上的研究也发现 VPD 与 WUE 呈显著负相关关系, 但其拟合方程存在一定差异, 多数研究发现 VPD 与 WUE 呈线性负相关^[4~6], 而也有研究显示, 随着 VPD 的增加, WUE 降低的趋势越来越弱^[48]。这种差异可能与土壤水分状况有关, 在土壤水分不充足的状况下, 当 VPD 达到一定水平后, 由于气孔阻抗增加, ET 不再增加, 从而使 WUE 对 VPD 的敏感性减弱。另外, 当前多数有关 VPD 与生态系统 WUE 关系的报道仍局限于短时间尺度上的研究, 在较长时间尺度上 (季节变化及以上), 由于生态系统的结构和功能发生变化, 其作用是否也会随之改变还需要进一步探讨。

3.3 CO₂

CO₂ 浓度升高是当前全球变化研究的热点, 至今已有大量有关 CO₂ 浓度升高对生态系统 WUE 影响的报道, 绝大多数研究结果表明, CO₂ 浓度升高会提高植物或生态系统的 WUE , 其机制包括直接作用和间接作用两个方面。首先, 根据方程 6, CO₂ 浓度升高会直接促使 WUE 升高; 其次, CO₂ 浓度升高一方面促使植物的光合作用增强, 另一方面会使气孔导度降低, 蒸腾相对减弱, 从而使生态系统 WUE 升高^[15]。

3.4 C_i/C_a

对于特定的植物或群落, C_i/C_a 基本保持恒定, 对 WUE 的影响较小, 但就不同物种或植物群落而言, C_i/C_a 存在较大差异, 甚至对 WUE 的大小有着决定性影响。由于植物叶片的 WUE 、¹³C 和 C_i/C_a 相互之间存在显著的相关关系^[49], 用植物 ¹³C 来表征 C_i/C_a 或 WUE 已经被广泛采用^[50]。目前, 有关 C_i/C_a 对生态系统 WUE 影响的报道还很少, Scanlon 和 Albertson^[5] 对非洲卡拉哈里样带 (Kalahari transect) 上 4 个干旱区生态系统连续数天的观测发现, 在相同 VPD 条件下, 降水条件较差的生态系统 WUE 高于降水条件较好的生态系统。由于不同生态系统具有截然不同的植物功能群组成, 作者推断不同生态系统功能群的 C_i/C_a 差别可能是导致生态系统间 WUE 差异的主要原因。然而全面地就 C_i/C_a 对生态系统 WUE 影响的研究还未见有报道。

3.5 水分平衡

在土壤蒸发很小的生态系统, 上述 4 个因子在很大程度上能够解释生态系统 WUE 的变异性, 而在土壤蒸发占较大比重的生态系统 (如稀疏林地、草地等), 生态系统水分平衡特征 (water balance) 则可能有着重要的作用。由方程 3 可知, T/ET 增加会促使 WUE 升高。尽管许多研究表明, 在冠层较疏松的农田和草地生态系统, 土壤蒸发占整个生态系统蒸散很大的比重, 并且随着 LAI (或地上生物量) 的变化而具有高度的变异

性^[22-25,34],但有关水通量分配变化对生态系统 WUE 影响的研究仍然非常缺乏。Kato等^[24]利用模型和实测数据分析了高粱地的 WUE 和 T/ET 的季节动态,发现在 LAI 小于 1.6时, T/ET 随 LAI 的增加而增加,从而使生态系统 WUE 升高。Hu等^[20]对中国典型草地生态系统的研究明确表明, LAI 不仅是这些生态系统 WUE 季节变化的控制因子,也是不同草地类型间 WUE 差异的主要原因。

4 不同生态系统的 WUE 大小及变异特征

通过已发表文献结果的比较可以发现,森林生态系统的 WUE 高于草地,生长季内,森林的最大瞬时 WUE (NEE/ET)通常在 $10 \text{ mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ 以上,而草地往往低于 $5 \text{ mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (表 1)。同样,Law等^[51]基于全球通量观测网络 (FLUXNET) 涡度相关多年观测数据,汇总了主要生态系统生长季月平均 WUE (GPP/ET),其结果也反映出森林生态系统的 WUE 高于草地和冻原,各生态系统 WUE 在生长季的大致变异范围分别为,热带雨林和常绿针叶林 $1 \sim 6 \text{ mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$,落叶阔叶林 $1 \sim 8 \text{ mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$,草地和冻原 $0.1 \sim 6 \text{ mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ 。Webb等^[52]通过比较美国典型陆地生态系统的 PUE 也发现,森林生态系统具有最高的降水利用效率,草地次之,而荒漠生态系统最低。另外,从表 1也可初步发现,常绿针叶林的 WUE 高于落叶阔叶林,而水热条件较好的草地生态系统 WUE 高于水热条件较差的草地生态系统。Le Houéou^[26]的研究也表明,在干旱地区,年均降水量高的生态系统也往往具有较高的 PUE 。由于利用涡度相关观测农田生态系统 WUE 的研究还较少,难以比较农田生态系统与其它自然生态系统 WUE 的差异,从表中 Baldocchi^[4]和 Zhao等^[53]对小麦和玉米地的研究结果看,在水分充足的条件下,农田生态系统的 WUE 具有较高水平,与常绿针叶林相近。

表 1 不同生态系统类型的 WUE

Table 1 Ecosystem level WUE on different vegetation types

生态系统类型 Ecosystem type	年均温度 () 降水 (mm) Mean annual temperature/precipitation	生长季最大 WUE [*] Maximum WUE in growing season [*]	文献来源 Literature resource
温带阔叶林 Temperate broad-leaf forest	8.1/697	24.4 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Herbst <i>et al.</i> , 2002 ^[47]
热带稀树草原 Savanna	21.1/879	1.2 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Scanlon & Albertson, 2004 ^[51]
热带稀树草原 Savanna	23.5/460	1.4 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Scanlon & Albertson, 2004 ^[51]
热带稀树草原 Savanna	24.2/407	1.8 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Scanlon & Albertson, 2004 ^[51]
热带稀树草原 Savanna	25.3/365	2.2 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Scanlon & Albertson, 2004 ^[51]
草原 Temperate grassland	12/646	1.2 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Hunt <i>et al.</i> , 2002 ^[54]
农田 (小麦、玉米) Crop (wheat & maize)	NA	15 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Baldocchi, 1994 ^[4]
稀树草原 Savanna	NA	4 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Verhoef <i>et al.</i> , 1996 ^[48]
湿地 Wetland	NA	11 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Mahrt & Vickers, 2002 ^[17]
常绿针叶林 Evergreen coniferous	NA	15 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Mahrt & Vickers, 2002 ^[17]
常绿针叶林 Evergreen coniferous	NA	18 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (NEE/ET)	Mahrt & Vickers, 2002 ^[17]
人工针叶林 Planted coniferous forest	NA	61 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Berbigier <i>et al.</i> , 2001 ^[55]
常绿针叶林 Evergreen coniferous	8.6/1451	39 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Ponton <i>et al.</i> , 2006 ^[6]
落叶阔叶林 Deciduous broadleaf forest	0.9/424.3	29 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Ponton <i>et al.</i> , 2006 ^[6]
草原 Temperate grassland	5.7/401	10 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Ponton <i>et al.</i> , 2006 ^[6]
农田 (小麦) Crop (wheat)	13/500	14 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Zhao <i>et al.</i> , 2007 ^[53]
针阔混交林 Coniferous-broadleaf mix forest	3.6/695	24 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Yu <i>et al.</i> , 2007 ^[19]
人工针叶林 Planted Coniferous forest	17.9/1542	17 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Yu <i>et al.</i> , 2007 ^[19]
常绿阔叶林 Evergreen broadleaf forest	28/1956	15 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Yu <i>et al.</i> , 2007 ^[19]
高寒沼泽化草甸 Alpine swamp meadow	-2/580	2.8 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Hu <i>et al.</i> , 2008 ^[20]
高寒灌丛草甸 Alpine shrub meadow	-2/580	2.6 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Hu <i>et al.</i> , 2008 ^[20]
高寒草甸草原 Alpine meadow-steppe	1.3/480	0.9 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Hu <i>et al.</i> , 2008 ^[20]
温带典型草原 Temperate steppe	-0.4/350	2.9 $\text{mg CO}_2 / \text{g H}_2\text{O}$ (GPP/ET)	Hu <i>et al.</i> , 2008 ^[20]

* 括号内标注各 WUE 的算法;粗体为日尺度最大 WUE ,非粗体为瞬时最大 WUE annotation in the parenthesis indicates the algorithm used
The bold number is maximum daily WUE within growing season, and the others are maximum instantaneous WUE within growing season

对于大部分生态系统, WUE 日变化均表现出上午高下午低的特征,通常认为, WUE 的这种日变化特征是由环境因子(即辐射和 VPD)控制而形成的^[4,56]。与此同时,不同环境下的生态系统 WUE 在一天内最大值出

现的时刻存在一定差异,对于冠层郁闭,土壤水分条件良好的生态系统, WUE 最大值往往在接近正午时达到最大^[15],而在干旱区植被稀疏的生态系统, WUE 最大值在 9:00 左右达到最大^[5],这说明不同生态系统的冠层郁闭对 WUE 日变化有着不同程度的影响。就季节、年尺度而言,不同生态系统往往表现出较大差异甚至截然相反的变异特征。在水分充足的森林生态系统, WUE 的季节、年际变异特征与 GPP 的变异趋势相反,即在光合速率高的季节或生产力较大的年份 WUE 较低,而在 GPP 较低的季节或年份 WUE 较高^[19]。反之,在干旱区的生态系统, WUE 的季节和年际变化趋势与 GPP 的变化趋势一致,即生态系统的 WUE 在 GPP 高的季节或年份较高^[20,31,32,54]。例如,Hu等^[20]对中国四个典型草地生态系统的研究发现, GPP 与 WUE 的季节变化趋势相同,均表现为生长旺季较高而生长季初和生长季末较低的模式。Grunzweig等^[31]对地中海地区 Negev 沙漠干旱区生态系统的研究表明,冬季的生产力和 WUE 均高于夏季,同时降水较高年份的 GPP 和 WUE 也高于干旱年份。

5 生态系统 WUE 研究的不足与未来展望

概括而言,当前生态系统 WUE 的研究不足体现在技术上和理论上两个方面。很长时间以来,由于观测生态系统 WUE 的方法受到很大限制,各研究在开展该项工作时都根据现有条件选择观测方法,其结果是导致不同研究结果之间缺乏可比性,需要基于生态系统间的比较而获得的科学认识也难以取得。另外,观测技术的局限性也制约了在多时间尺度上开展生态系统 WUE 变异性研究。近年来涡度相关技术得到了长足的发展,已成为长期连续观测生态系统水碳通量最有效的方法^[57],这为解决上述两个问题取得了突破性的进展。尽管如此,目前许多基于涡度相关数据计算生态系统 WUE 的算法仍然存在不一致,如上文提及的 GPP/ET 、 NEE/ET 或 NEE 与 ET 间回归直线的斜率等,这同样限制了生态系统间的对比分析。从理论上讲,当前对生态系统 WUE 的研究大都还限于定性的描述,深入分析其变异机制的研究还很少。另外,大部分研究是在短时间尺度上开展的,而基于长期观测资料分析生态系统 WUE 在不同时间尺度上的变异特征及控制机制的研究也非常缺乏。

由于上述研究手段等的原因,当前对于生态系统 WUE 的研究尚未全面深入地展开,有许多方面还有待于进一步加强,现提出较为粗浅的几个科学问题供本领域同行探讨,以期起到抛砖引玉的作用:

在不同时间尺度(小时至年)以及沿空间环境梯度,生态系统 WUE 的变异特征如何?其主控因子分别是什么?目前的多数研究仅局限于单站点和短时间范围,基于长期观测数据分析不同时间尺度上生态系统 WUE 的变异特征以及对不同气候条件下的生态系统进行对比研究应当是当前本领域的首要任务。

基于不同算法所得到的生态系统 WUE 变异特征及主控因子有何差异?通过不同算法间的对比研究有助于揭示不同生态系统过程对 WUE 的贡献,并为构建完善的 WUE 概念框架,揭示生态系统的水分利用策略提供依据。

在不同时间尺度之间,影响生态系统 WUE 的因子如何转化?其内在机制是什么?控制生态系统水碳过程的因子往往随时间尺度的变化而改变,就 WUE 而言同样如此,然而这些主控因子随时间尺度如何转化?是否存在某些“生态阈值(ecological threshold)控制其转化过程?这都有待于深入的研究。

生态系统 WUE 是否存在保守性?如果存在,其内在机制是什么?理论与实验结果均表明,在植物叶片水平上,由于气孔对光合与蒸腾的调控作用, WUE 具有较显著的保守性^[16,46,58]。而在生态系统水平上,有更多生态过程被涉及的情况下, WUE 是否同样具有保守性?这还有待于理论与实验研究的考证。

冠层与环境间的相互反馈作用如何影响生态系统的 WUE ?目前对生态系统影响因子的研究大多局限于影响叶片水平的因子的分析,而在生态系统水平上,冠层与环境之间有着复杂的反馈机制^[42],但这些反馈过程对 WUE 的影响强度与方式还不明确。

不同水平上(个体到全球) WUE 的区别与联系如何?由于不同水平上的 WUE 涉及不同的生态过程,如何将个体水平上的 WUE 通过尺度扩展上推至区域乃至全球是当前面临的重大挑战。美国地球物理协会(American geophysics union)于 2007年 12月在旧金山举行的年会上专门开辟了 WUE 专题国际会议,重点讨

论 WUE 在不同尺度间的转化问题 (<http://www.agu.org>)。

植物群落的种间关系、功能群组成以及物种多样性如何影响生态系统 WUE ? 植物群落的结构与生态系统功能的当前生态学研究的关系是当前生态学研究的热点领域,而这几类群落学特征对生态系统 WUE 的影响仍尚不清楚。

References:

- [1] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate Change 2001: Impacts, adaptation and vulnerability. In: McCarthy JJ, Canziani OF, Leary NA, Dokken DJ, White KS, eds. Contribution of Working group II to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. New York: Cambridge University Press, 2001. 1032.
- [2] Callaghan TV, Björn LO, Chemov Y, *et al*. Effects on landscape and regional processes and feedbacks to the climate system, *Ambio*, 2004, 33: 459 - 468.
- [3] Yu GR, Wang QF, Zhuang J. Modelling the water use efficiency of soybean and maize plants under environmental stresses: application of a synthetic model of photosynthesis-transpiration. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 16(3): 303 - 318.
- [4] Baldocchi DA. comparative study of mass and energy exchange over a closed C3 (wheat) and an open C4 (corn) crop. II: CO_2 , exchange and water use efficiency. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 67: 291 - 321.
- [5] Scanlon TM, Albertson JD. Canopy scale measurements of CO_2 and water vapor exchange along a precipitation gradient in southern Africa. *Global Change Biology*, 2004, 10: 329 - 341.
- [6] Ponton S, Flanagan LB, Alstard K, *et al*. Comparison of ecosystem water-use efficiency among Douglas-fir forest, aspen forest and grassland using eddy covariance and carbon isotope techniques. *Global Change Biology*, 2006, 12: 294 - 310.
- [7] Wang HX, Liu CM. Advances in crop water use efficiency research. *Advance in Water Science*, 2000, 11(1): 99 - 104.
- [8] Zhang SQ, Shan L. Research progress on water use efficiency of plant. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2002, 20(4): 1 - 6.
- [9] Li RS, Xu HC, Yin GT, *et al*. Advances in the water use efficiency of plant. *Forest Research*, 2003, 16(3): 366 - 371.
- [10] Moore DJ, Nowak RS, Tausch RJ. Gas exchange and carbon isotope discrimination of *Juniperus osteosperma* and *Juniperus occidentalis* across environmental gradients in the Great Basin of western North America. *Tree Physiology*, 1999, 19: 421 - 433.
- [11] Jiang GM, Dong M. A comparative study on photosynthesis and water use efficiency between clonal and non-clonal plant species along the Northeast China Transect (NECT). *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42: 855 - 863.
- [12] Chen SP, Bai YF, Han XG. Variations in composition and water use efficiency of plant functional groups based on their water ecological groups in the Xilin River Basin. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45: 1251 - 1260.
- [13] Rom O, Josep P. Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 50: 137 - 148.
- [14] Bliker PS, Olson BE, Wraith JM. Water use and water-use efficiency of the invasive *Centaurea maculosa* and three native grasses. *Plant and Soil*, 2003, 254: 371 - 381.
- [15] Hui DF, Luo YQ, Cheng WX, *et al*. Canopy radiation- and water-use efficiencies as affected by elevated $[CO_2]$. *Global Change Biology*, 2001, 7: 75 - 91.
- [16] Xu LK, Hsiao TC. Predicted versus measured photosynthetic water-use efficiency of crop stands under dynamically changing field environments. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(407): 2395 - 2411.
- [17] Mahrt L, Vickers D. Relationship of area-averaged carbon dioxide and water vapour fluxes to atmospheric variables. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 112: 195 - 202.
- [18] Leuning R, Raupach MR, Coppin PA, *et al*. Spatial and temporal variations in fluxes of energy, water vapour and carbon dioxide during OASIS 1994 and 1995. *Boundary-Layer Meteorology*, 2004, 110: 3 - 38.
- [19] Yu GR, Song X, Wang QF, *et al*. Water-use efficiency of forest ecosystems in eastern China and its relations to climatic variables. *New Phytologist*, 2007, doi: 10.1111/j.1469-8137.2007.02316.x
- [20] Hu ZM, Yu GR, Fu YL, *et al*. Effects of vegetation control on ecosystem water use efficiency within and amongst four grassland ecosystems in China. *Global Change Biology*, 2008, 14(7): 1609 - 1619.
- [21] Makarieva AM, Gorshkov VG, Li BL. Conservation of water cycle on land via restoration of natural closed-canopy forests: implications for regional landscape planning. *Ecological Research*, 2006, 21: 897 - 906.
- [22] Paruel JM, Sala OE. Water losses in the Patagonian steppe: a modeling approach. *Ecology*, 1995, 76(2): 510 - 520.
- [23] Ferretti DF, Pendall E, Morgan JA, *et al*. Partitioning evapotranspiration fluxes from a Colorado grassland using stable isotopes: Seasonal variations and ecosystem implications of elevated atmospheric CO_2 . *Plant and Soil*, 2003, 254: 291 - 303.

- [24] Kato T, Kimura R, Kamichika M. Estimation of evapotranspiration, transpiration ratio and water-use efficiency from a sparse canopy using a compartment model *Agricultural Water Management*, 2004, 65: 173 - 191.
- [25] Lauenroth W K, Bradford J B. Ecohydrology and the Partitioning AET Between Transpiration and Evaporation in a Semi-arid Steppe *Ecosystems*, 2006, 9: 756 - 767.
- [26] Le Houéou H N. Rain use efficiency: A unifying concept in arid land ecology. *Journal of Arid Environments*, 1984, 7: 213 - 247.
- [27] Connor T G, Haines L M, Snyman H A. Influence of precipitation and species composition on biomass of a semi-arid, African grassland *Journal of Ecology*, 2001, 89: 850 - 860.
- [28] Chapin F S, Matson P A, Mooney H A. *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer, 2002.
- [29] Schimel D S, Braswell B H, Parton W J. Equilibration of the terrestrial water, nitrogen, and carbon cycles *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94: 8280 - 8283.
- [30] Paruel J M, Lauenroth W K, Burke I C, *et al*. Grassland precipitation-use efficiency varies across a resource gradient *Ecosystems*, 1999, 2: 64 - 68.
- [31] Grunzweig J M, Lin T, Rotenberg E, *et al*. Carbon sequestration in arid-land forest *Global Change Biology*, 2003, 9(5): 791 - 799.
- [32] Hastings S J, Oechel W C, Muhliamel A. Diurnal, seasonal and annual variation in the net ecosystem CO₂ exchange of a desert shrub community (Sarcocaulis) in Baja California, Mexico *Global Change Biology*, 2005, 11: 1 - 13.
- [33] Veró S R, Oesterheld M, Paruel J M. Production as a function of resource availability: slopes and efficiencies are different, *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16: 351 - 354.
- [34] Liu C M, Zhang X Y, Zhang Y Q. Determination of daily evaporation and evapotranspiration of winter wheat and maize by large-scale weighing lysimeter and micro-lysimeter *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 111: 109 - 120.
- [35] Baldocchi D D, Hicks B B, Meyers T P. Measuring biosphere-atmosphere exchanges of biologically related gases with micrometeorological methods *Ecology*, 1988, 69(5): 1331 - 1340.
- [36] Stoy P C, Katul G G, Siqueira M B, *et al*. An evaluation of models for partitioning eddy covariance-measured net ecosystem exchange into photosynthesis and respiration *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, 141(1): 2 - 18.
- [37] Shuttleworth W J, Wallace J S. Evaporation from sparse crops-an energy combination theory. *The Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1985, 111: 839 - 855.
- [38] Kustas W P. Estimates of evaporation with a one- and two-layer model of heat transfer over partial canopy cover *Journal of Applied Meteorology*, 1990, 29: 704 - 715.
- [39] Brenner A J, Incoll L D. The effect of clumping and stomatal response on evaporation from sparsely vegetated shrublands *Agricultural and Forest Meteorology*, 1997, 84: 87 - 205.
- [40] Wullschlegel S D, Meinzer F C, Vertessy R A. A review of whole plant water use studies in trees *Tree Physiology*, 1998, 18: 499 - 512.
- [41] Ehleringer J R, Roden J, Dawson T E. Assessing ecosystem level water relations through stable isotope ratio analyses. In: Sala O E, Jackson R B, Mooney H A, Howarth R W, Eds. *Methods in ecosystem science*. New York: Springer, 2000. 181 - 198.
- [42] Jarvis P G, McNaughton K G. Stomatal control of transpiration. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15: 1 - 45.
- [43] Morecroft M D, Roberts J M. Photosynthesis and stomatal conductance of mature canopy Oak (*Quercus robur*) and Sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees throughout the growing season *Functional Ecology*, 1999, 12: 332 - 342.
- [44] Baldocchi D D, Vema S B, Rosenberg N J, *et al*. Influence of water stress in the diurnal change of mass and energy between the atmosphere and soybean canopy *Agron. J.*, 1983, 75: 543 - 548.
- [45] Reichstein M, Tenhunen J D, Roupsard O, *et al*. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology*, 2002, 8(10): 999 - 1017.
- [46] de Wit C T. *Transpiration and crop yields*. Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen No. 64. 6. Wageningen: Institute of Biological and Chemical Research on Field Crops and Herbage, 1958.
- [47] Herbst M, Kutsch W L, Hummelshoj P, *et al*. Canopy physiology: interpreting the variations in elderly forces of water vapour and carbon dioxide observed over a beech forest *Basic and Applied Ecology*, 2002, 3(2): 157 - 169.
- [48] Verhoef A, Allen S J, De Bruin H A R, *et al*. Fluxes of carbon dioxide and water vapour from a Sahelian savanna *Agricultural and Forest Meteorology*, 1996, 80: 1 - 248.
- [49] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis *Annual Review of Plant Physiology*, 1989, 40: 503 - 537.
- [50] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Applications of stable carbon isotope techniques to ecological research. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(5): 549 - 560.

- [51] Law B E, Falge E, Gu L H, *et al* Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113: 97 - 120.
- [52] Webb W, Szarek S, Lauenroth W, *et al* Primary productivity and water use in native forest, grassland, and desert ecosystems. *Ecology*, 1978, 59 (6): 1239 - 1247.
- [53] Zhao F H, Yu G R, Li S G, *et al* Canopy water use efficiency of winter wheat in the North China Plain. *Agricultural Water Management*, 2007, 93 (3): 99 - 108.
- [54] Hunt J E, Kelliher F M, McSeveny T M, *et al* Evaporation and carbon dioxide exchange between the atmosphere and a tussock grassland during a summer drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 111: 65 - 82.
- [55] Berbigier P, Bonnefond J, Melmann P. CO₂ and water vapour fluxes for 2 years above Euroflux forest site. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 108: 183 - 197.
- [56] Held A A. Control of canopy photosynthesis and water-use efficiency in well-watered field crops. PhD dissertation. University of California, Davis, 1991. 264.
- [57] Baldocchi D, Falge E, Gu L, *et al* FLUXNET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide, water vapor, and energy flux densities. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 2001, 82: 2415 - 2434.
- [58] Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposium of Society for Experimental Biology*, 1977, 31: 471 - 505.

参考文献:

- [7] 王会肖, 刘昌明. 作物水分利用效率内涵及研究进展. *水科学进展*, 2000, 11 (1): 99 ~ 104.
- [8] 张岁岐, 山仑. 植物水分利用效率及其研究进展. *干旱地区农业研究*, 2002, 20 (4): 1 ~ 6.
- [9] 李荣生, 许煌灿, 尹光天, 等. 植物水分利用效率的研究进展. *林业科学研究*, 2003, 16 (3): 366 ~ 371.
- [11] 蒋高明, 董鸣. 沿中国东北样带 (NECT) 分布的若干克隆植物与非克隆植物光合速率与水分利用效率的比较. *植物学报*, 2000, 42 (8): 855 ~ 863.
- [12] 陈世苹, 白永飞, 韩兴国. 内蒙古锡林河流域植物功能群组成及其水分利用效率的变化——依水分生态类群划分. *植物学报*, 2003, 45 (10): 1251 ~ 1260.
- [50] 陈世苹, 白永飞, 韩兴国. 稳定性碳同位素技术在生态学研究中的应用. *植物生态学报*, 2002, 26 (5): 549 ~ 560.