

六种木本植物水分利用效率和其小生境关系研究

严昌荣^{1,2}, 韩兴国¹, 陈灵芝¹

(1. 中国农业科学院农业气象研究所 北京 100081; 2. 中国科学院植物研究所 北京 100093)

摘要:北京山区落叶阔叶林优势种的水分利用效率(WUE)与其所在地的气候条件有很密切的关系,特别是大气相对湿度、太阳辐射强度、饱和水汽压亏缺(VPD)和温度。辽东栎、山杏、大叶白蜡、北京丁香、荆条和核桃楸等植物在整个生长季水分利用效率的变化幅度在 3.76~4.95 mmolCO₂·mol⁻¹H₂O 之间,平均水分利用效率为 4.428±0.386 mmolCO₂·mol⁻¹H₂O,水分利用效率以山杏最高,核桃楸最低。在整个生长季中,这些植物在早春时水分利用效率高于生长旺期。另外,同种植物生长在干旱瘠薄生境上的水分利用效率高。

关键词:木本植物;生境;稳定碳同位素比率;水分利用效率

Water use efficiency of six woody species in relation to micro-environmental factors of different habitats

YAN Chang-Rong^{1,2}, HAN Xing-Guo¹, CHEN Ling-Zhi¹ (1. The Institute of Botany, CAS, Beijing 100093; 2. Institute of Agrometeorology, CAAS, Beijing 100081). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(11): 1952 ~ 1956.

Abstract: The long term water use efficiency (WUE), of key species in deciduous broad-leaved forest in Beijing Mountain area, is strongly related to relative humidity, solar radiation, vapor pressure deficit and temperature. The ranges of water use efficiencies of *Quercus liaotungensis*, *Prunus armeniaca* var. *ansu*, *Fraxinus rhychophylla*, *Vitex negundo*, *Syringa pekingensis*, and *Juglans mandshurica* are from 3.76 mmolCO₂·mol⁻¹H₂O to 4.95mmolCO₂·mol⁻¹H₂O in all growing season, with the mean water use efficiency being 4.428±0.386 mmolCO₂·mol⁻¹H₂O. *Prunus armeniaca* var. *ansu* has the highest water use efficiency, and *Juglans mandshurica* has the lowest. In the growing season, the species have relatively higher water use efficiency in early spring than in late of fall. To any kind of species, water use efficiency in dry and infertile land is higher than that in damp and fertile habitat.

Key words: deciduous broad-leaved forest; key species; stable carbon isotope ratio; water use efficiency.

文章编号:1000-0933(2001)11-1952-06 中图分类号:Q143 文献标识码:A

华北地区农林业生产的最大限制因子之一是水分,水分因子在很大程度上决定了植物的分布和生长状况。当土壤中水分出现亏缺时,不同的植物显示出不同忍耐能力,也表现出不同的生理反应。植物的一些主要生理过程,如蒸腾作用和光合作用都受到水分因子的影响。面对当前水分短缺的现实,如何根据生境选择合适的树种是当前植被恢复工作中一个十分迫切和重要的问题。而解决这个问题的一个首要任务是必须对各树种的水分利用特点有一个比较清楚的认识。植物水分利用效率是植物水分利用状况和抗旱特性一个客观评价指标,它能为不同生境合适树种的选择提供理论依据。所谓植物水分利用效率是植物每消耗 1kg 水生产的干物质量,或者是每消耗 1mol 水所能固定的 CO₂ mol 数。

用植物体 δ¹³C 值来测算植物水分利用效率为解决植物水分利用的评价体系提供了一个全新的方法。关于植物体 δ¹³C 值和其水分利用效率的理论问题已进行了比较广泛和深入的研究^[1-4]。本研究的主要目的是要应用稳定碳同位素技术评价北京山区落叶阔叶林几个优势种的水分利用情况,具体探讨 3 个问题,

基金项目:国家自然科学基金(编号:39570126)、国家自然科学基金重大项目(编号:39899370)资助项目

收稿日期:2001-02-14;修订日期:2001-09-05

作者简介:严昌荣(1962~),男,湖北人,博士,副研究员,主要从事植物生理生态学、农业生态学方面的研究工作。

(1)优势种水分利用效率;(2)优势种水分利用效率的种间差异;(3)优势种水分利用效率的时空格局和气候条件、土壤水分的关系。

1 材料和方法

1.1 样地概况和树种选择

本研究在中国科学院北京森林生态系统定位研究站进行,该站位于北京市门头沟区的东灵山,地理位置为北纬 $40^{\circ}00' \sim 40^{\circ}02'$,东经 $115^{\circ}26' \sim 115^{\circ}30'$ 。是北京市和河北的交界地,东灵山地处小五台山向东延伸的支脉,属太行山系,最高峰海拔 2303m。定位站的海拔在 1100m。该区属暖温带半湿润季风气候,年平均气温 4.8°C ,全年月平均最高气温 11.8°C ;年降雨量 611.9mm,其中 6、7、8 三个月的降水量占全年降水量的 78%,年蒸发量 1077.3mm。本区在地质构造上位于华北陆台中部的燕山沉降带,母岩主要是花岗岩、石英砂岩、石灰岩、页岩等。土壤以山地棕壤和山地褐土为主,在山顶为草甸土^[5]。基本情况见表 1。

表 1 研究地的基本特点

Table 1 Basic conditions of sampling sites

样地号 Site No.	群落名称 Community name	海拔 Altitude (m)	土壤基本特性 Basic properties of soil			群落的主要特点 Brief description of community
			名称 Name	深度 Depth	pH	
样地 1 Site 1	大叶白蜡+山杏灌丛 <i>Fraxinus + Prunus</i> shrub	1050	山地棕壤 Mt. brown earth	30~60cm	6.5	群落基本郁闭,林冠层平均高度在 3~4m,可分为木本植物层和草本层。Stand basically closing, the mean height about 3~4m, divided into wooden plant layer and herbaceous layer.
样地 2 Site 2	落叶阔叶林 Broad-leaved deciduous forest	1250	山地棕壤 Mt. brown earth	>80cm	6.8	林分完全郁闭,平均高度在 12~14m,存在乔木层、灌木层和草本层。Stand completely closing, the mean height about 12~14m, with tree layer, shrub layer and herbaceous layer.
样地 3 Site 3	落叶阔叶林 Broad leaved deciduous forest	1350	山地粗骨棕壤 Mt. skeleton brown earth	20~30cm	6.5	群落以草本植物为主,乔木稀疏,高度在 5~6m。Stand has few and scattered trees, the mean heights of tree is about 5~6m, dominated by herbaceous layer.

1.2 研究方法和数据的采集

该研究于 1995 年 5 月至 1995 年 10 月进行,具体对以下数据和样品进行采集和测定。

1.2.1 研究对象的选择 无法在每个样地上都选择到所确定的 6 种植物,因此在样地 1 上选择辽东栎 (*Quercus liaotungensis*)、核桃楸 (*Juglans mandshurica* Maxim)、山杏 (*Prunus armentaca ansu*)、大叶白蜡 (*Fraxinus rhynchophylla* Hemsl)、荆条 (*Vitex negundo* var. *Heterophylla* Linn) 和北京丁香 (*Syringa pekinensis* Rupr)。在样地 2 选择辽东栎、核桃楸、大叶白蜡和北京丁香。在样地 3 选择辽东栎、山杏、大叶白蜡和北京丁香。然后在每个样地上对所选择的每一树种确定 3~5 株树作为具体的采样对象。

1.2.2 气候、土壤和植物叶片水分测定 常规气象数据由位于中国科学院北京森林生态系统定位研究站内的气象站测定,主要有大气温度、风向、风速、降水量、蒸发量和大气相对湿度等,另外在样地 2 的观测塔安装长春气象仪器研究所研制的森林小气候梯度观测仪进行林内小气候观测;水汽压亏缺 (VPD-Vapor Pressure Deficit) 根据大气温度和湿度进行计算。土壤水分用烘干法测定。

植物叶片水分含量 取植物叶片装入已知重量的称量瓶中称重 (W_f),置于 40°C 的烘箱中烘 48h 后再称重 (W_w),称重后再放入 105°C 的烘箱中烘 48h 后进行第三次称重 (W_d),按下述公式进行叶片自由水和束缚水含量的计算:

$$\text{植物叶片的自由水含量 \% (占鲜重)} = (W_f - W_w) / W_f \times 100\%$$

$$\text{植物叶片的束缚水含量 \% (占鲜重)} = (W_w - W_d) / W_f \times 100\%$$

1.2.3 稳定碳同位素分析样品的采集和分析 每月中旬,对每个样地所选择的采样树干冠的中部和顶

部的各个方位(东、南、西、北)分别采集成熟叶片,将每种数采集的叶片混合成一个样品。将采集的样品在70℃的恒温箱中烘烤48h,再用粉碎机将其粉碎过80目筛制成供试样品。用MAT-251型气体质谱仪进行稳定同位素分析,以PDB(Pee Dee Belemnite)为标准,根据以下公式进行计算:

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{standard}}} - 1 \right] \times 1000\% \quad (1)$$

1.2.4 植物水分利用效率的计算 根据Farquhar(1982)关于C₃植物稳定碳同位素比率的模型,对所研究的6种C₃植物的水分利用效率按以下公式进行计算:

$$\delta^{13}\text{C}_l = \delta^{13}\text{C}_a - a(C_a - C_l)/C_a - bC_l/C_a \quad (2)$$

式中, $\delta^{13}\text{C}_l$ ——植物叶片中碳同位素比率; $\delta^{13}\text{C}_a$ ——空气CO₂碳同位素比率,北半球为-6.7‰;a——C₃植物叶片气孔对碳同位素的分馏常数(-4.4‰);b——C₃植物叶片在光合作用时对碳同位素的分馏常数(-32‰);C——空气中CO₂浓度;C_l——植物叶片细胞间隙中CO₂浓度。

$$\text{故 } \delta^{13}\text{C}_l = -11.1 - 27.6C_l/C_a \quad (3)$$

$$\text{WUE} = \left[(1 - \Phi)C_a(1 - C_l/C_a) \right] / 1.6v \quad (4)$$

式中:WUE——植物水分利用效率(mmolCO₂·mol⁻¹H₂O);Φ——植物在生长期呼吸作用消耗碳水化物的比率;v——植物叶片的叶肉组织与大气之间的水汽压差。

根据测定,研究地在生长期时空气中CO₂的平均浓度为321μl/L,Φ值为0.415;v为12MPa·Pa。由(3)和(4)式可导出(5)式为:

$$\text{WUE} = 13.712 + 0.354\delta^{13}\text{C}_l \quad (5)$$

2 结果与讨论

2.1 气候

研究地由于受地形、海拔等因子的影响,与典型的暖温带气候有一定的差异,最主要的表现是气温较低,如与北京海淀气象站在同期的气温相比要低7.1~8.1℃;降水量与海淀气象站的测定数据基本持平,比相距30km的斋堂气象站高17.8%。

已经有研究结果^[5,7]显示植物的水分利用效率与大气水汽压亏缺和光辐射有很密切的关系,表2说明研究地无论是降水量、大气相对湿度还是太阳辐射强度、饱和水汽压亏缺(VPD)和温度都存在季节动态。在整个生长季中,各月的平均温度、有效光合辐射相差不大,但各月的降水量相差很大,6月、7月的月降水量是5月、10月份的5~6倍,饱和水汽压亏缺和相对湿度也存在较大的差距。

表2 试验期间主要的环境因子

Table 2 The climate characteristics of study site during the experiment period

月份 Month	5	6	7	8	9	10
月降水量 MP (mm)	33.8	191.9	193.2	128.3	140.5	27.2
光合辐射 PAR(MJ·m ⁻² ·d ⁻¹)	18.7	18.58	13.87	15.38	15.09	13.25
饱和水汽压亏缺 VAP(mb)	6.80	5.72	3.39	2.42	3.08	3.26
月平均温度 MT(℃)	12.2	16.8	18.3	16.8	11.3	5.4
大气相对湿度 RH(%)	57	73	88	89	77	62

MP-monthly precipitation, PAR-photosynthesis active radiation, VAP-vapor pressure deficit, MT-mean temperature, RH-relative humidity

2.2 优势种的水分利用效率和季节动态

根据公式5,应用3个样地上所测定各个种叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值获得每个种在整个生长季水分利用效率的平均值。这六种植物在整个生长季的水分利用效率的变化幅度在3.76~4.95mmolCO₂·mol⁻¹H₂O之间,平均水分利用效率为4.428±0.386mmolCO₂·mol⁻¹H₂O,其中以山杏最高,核桃楸最低。

表3的数据显示这几种植物的水分利用效率差异很大,按种进行单因子方差分析,结果表明6种植物水分利用效率存在极显著差异($F=10.42 > F_{0.01}(5,85)=3.41$)。测定数据显示核桃楸虽然光合速率较高(在一般情况下是另外5个种的1.5~2倍),但由于它的蒸腾强度大(一般是另外5个种的2~4倍),水分利用效率最低。荆条、大叶白蜡和山杏等虽然都生长在干旱瘠薄生境下,但水分利用效率也不同,荆条具有

较强耐旱性可能的同荆条地上部分和地下部分生物量的分布格局有关,据作者测定,研究地的样地 1 上荆条的地上部分和地下部分生物量的比为 1:1.5,这与其他种完全不同的,如辽东栎为 1:0.7~0.9;大叶白蜡为 1:0.65~0.8;山杏为 1:0.7~0.95。这是一个值得进一步研究的问题。表 3 的数据还显示植物叶片束缚水含量与水分利用效率成正相关,而叶片自由水含量高的种类水分利用效率低。

表 3 北京山区落叶阔叶林优势种叶片 $\delta^{13}C$ 和水分利用效率Table 3 Six woody plant foliar $\delta^{13}C$ value and water use efficiency in broad-leaved deciduous forest

植物名称 Species	$\delta^{13}C_l$ 值 $\delta^{13}C_l$ value(‰)	叶片自由水含量 Content of free water(%)	叶片束缚水含量 Content of bound water(%)	水分利用效率 WUE (mmol(CO ₂) · mol ⁻¹ H ₂ O)
核桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	-28.11 ± 1.52	66.53 ± 3.55	1.74 ± 0.25	3.76 ± 0.20
北京丁香 <i>Syringa pekinensis</i>	-26.46 ± 0.80	60.40 ± 3.56	2.15 ± 0.36	4.35 ± 0.13
荆条 <i>Vitex negundo</i>	-26.01 ± 1.63	59.41 ± 2.79	3.45 ± 0.13	4.50 ± 0.28
大叶白蜡 <i>Fraxinus rhynchophylla</i>	26.94 ± 1.52	65.85 ± 2.85	2.12 ± 0.14	4.53 ± 0.27
辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	-26.07 ± 1.17	56.53 ± 1.72	2.28 ± 0.09	4.48 ± 0.20
山杏 <i>Prunus armeniaca</i>	-24.72 ± 0.85	57.39 ± 1.69	3.24 ± 0.12	4.95 ± 0.17

这些种的水分利用效率受季节的影响是十分明显的,从 5 月份到 9 月份核桃楸、辽东栎、山杏、大叶白蜡和北京丁香等 5 种植物水分利用效率的总的变化趋势是逐渐降低。但不同种之间还存在差别,核桃楸、大叶白蜡和辽东栎水分利用效率在 5 月份最高,尔后不断降低,9 月份达到最低值。北京丁香和山杏水分利用效率也是 5 月份最高,但它们在 7 月份出现第 2 个峰值。荆条的水分利用效率变化趋势和其他植物完全相反,即从 6 月份到 9 月初水分利用效率逐渐增加,9 月中旬以后呈现急剧下降(图 1)。

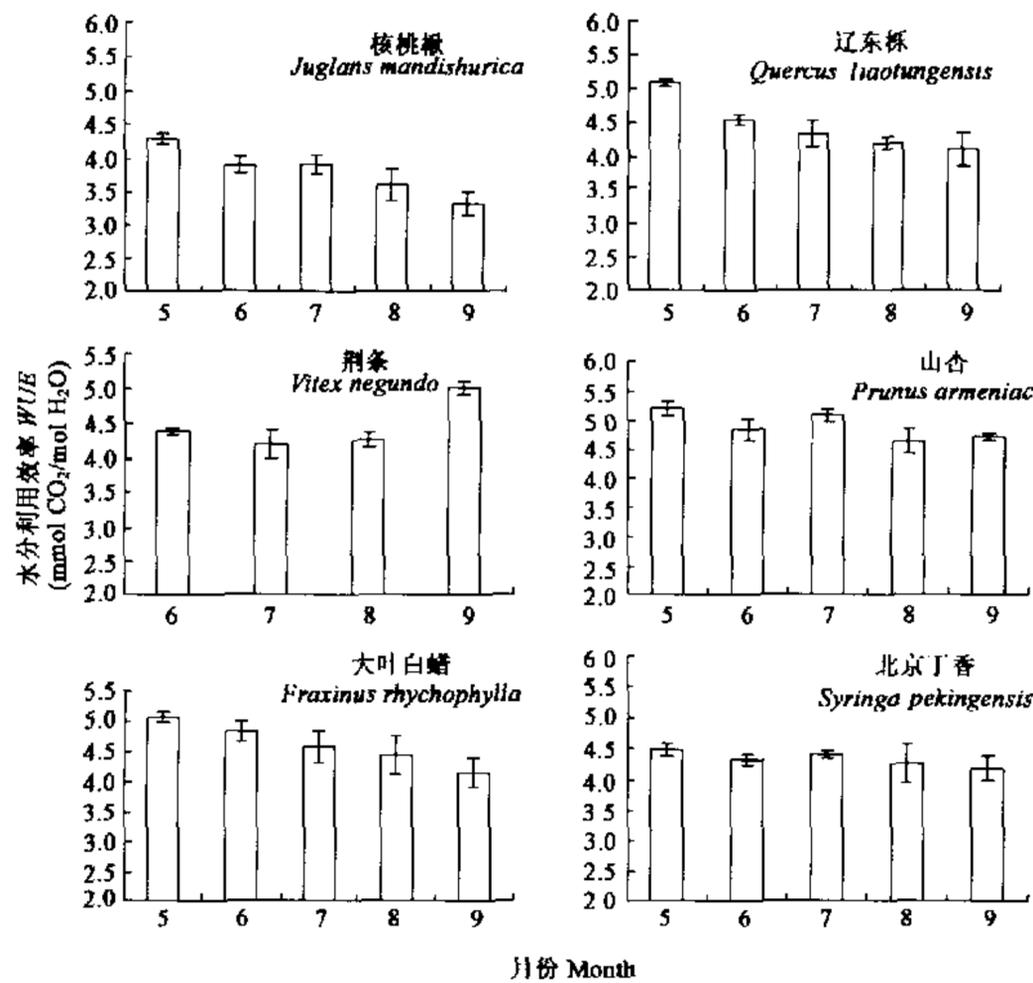


图 1 落叶阔叶林几种植物水分利用效率季节变化

Fig. 1 The variation of water use efficiency of some plants in broad-leaved deciduous forest

除植物的生物学特性外,外界的环境因子也对植物水分利用效率起着十分重要的作用。在生长季中,大部分植物在5月份水分利用效率最高,这时研究地的平均气温为12.2℃,同全年平均气温最高月份相比只相差4~5℃,而降水量却只有30mm左右,只相当于7、8月份的1/7~1/8,土壤湿度很低(5月份土壤湿度平均值为12.7%±2.5%, $N=60$),能被植物利用的水分十分有限,这时植物光合作用已达到相当高的水平,蒸腾强度仍保持在较低的水平,测定显示5月份植物的蒸腾强度只有7月份的1/10~1/5,这就导致植物有较高的水分利用效率。6月份后由于降水量急剧增加(表2),使得土壤湿度增加,能被植物利用的水分多,植物蒸腾强度大,导致植物在生长旺期的水分利用效率较低。

荆条的水分利用效率在时间序列的特异性在很大程度上是其生物学特性所决定的,与其他植物相比它在两个方面有不同,第一,它有庞大的地下根系,地下部分生物量和地上部分生物量的比一般为1~1.5;第二,它的物候期与其他植物不一样,在6月初才开始展叶,比一般植物的展叶期推迟了近一个月。庞大的根系使得它能在十分干旱的土壤上获取足够的水分,而展叶期的延后又使它能避开水分缺乏期。

2.3 生境和植物的水分利用效率

植物的特点和其所生存的环境是密切相关的,结合表1和图2可见,土壤水分状况,对植物的水分利用效率的影响明显,生长在3个样地上的辽东栎水分利用效率是:样地3>样地1>样地2,通过方差分析发现样地3和样地2的辽东栎水分利用效率存在显著性差异;大叶白蜡和山杏水分利用效率在3个样地上的格局与辽东栎相同,但方差检验显示这两种植物水分利用效率在3个样地上不存在显著性差异。

因而,生长在干旱、瘠薄土壤上的植物能通过提高水分利用效率来适应水分短缺。同时由于种特性的不同,它们之间存在一定的差异,在样地1和样地3上,山杏和大叶白蜡水分利用效率较辽东栎高,而样地2上生长在林下的大叶白蜡水分利用效率较辽东栎低。

3 结论

(1)北京山区暖温带落叶阔叶林优势种水分利用效率在3.76~4.95mmolCO₂·mol⁻¹H₂O之间,优势种水分利用效率的种间差异,其中以山杏最高,核桃楸最低;(2)优势种水分利用效率只有时空格局变化,并受到气候条件、土壤水分的影响。特别是土壤水分状况对植物的水分利用效率的影响十分明显;(3)荆条的由于其地上地下生物量分布的特殊性,物候期的特殊性,水分利用效率同其它种相比有较大的差异,有待于进一步研究。

参考文献

- 1] Francey R J, Gifford R M. Physiological influences of carbon isotope discrimination in huon pine (*Lagarostrobos franklinii*). *Oecologia*, 1985, 66:211~218.
- 2] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the inter-cellular carbon dioxide concentration in leaves. *Aust J Plant Physiol.*, 1982, 9:121~137.
- 3] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Aust J. Plant Physiol.*, 1984, 11:539~552.
- 4] Farquhar G D, Hubick K T, Condon A G, et al. Carbon isotope fractionation and plant water-use efficiency. In: *Stable Isotope in Ecological Research*. Rundel, P. W., J. R. Ehleringer and K. A. Nagy, eds. Springer verlag, New York, 1989, 21~40.
- 5] 严昌荣,韩兴国,陈灵芝.暖温带地区落叶阔叶林主要植物叶片中 $\delta^{13}C$ 值的种间差异及时空变化. *植物学报*, 1998, 40(9):853~859.
- 6] Dye P J and Olbrich B W. Estimating transpiration from six-year-old *Eucalyptus grandis* trees; development of a canopy conductance model and comparison with independent sap flux measurements. *Plant Cell Environment*, 1993, 16:45~53.
- 7] 王宏.小麦气孔导度的季节变化.北京农业生态系统试验站编,农田作物环境研究,北京:中国气象出版社,1990,159~161.

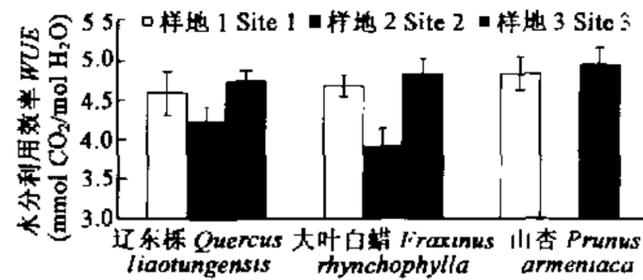


图2 落叶阔叶林几种植物在不同生境下水分利用效率
Fig. 2 The water use efficiency (WUE) of some plants of broad leaved deciduous forest in different habitats