

DOI: 10.5846/stxb202010072553

蒋涛, 郑文革, 余新晓, 贾国栋, 孜尔蝶·巴合提, 张欢, 王渝淞, 王玥璞, 丁兵兵. 北京山区干旱胁迫下侧柏叶片水分吸收策略. 生态学报, 2022, 42(4): 1429-1440.

Jiang T, Zheng W G, Yu X X, Jia G D, Zi Erdie · Ba Heti, Zhang H, Wang Y S, Wang Y P, Ding B B. Leaf water absorption of *Platycladus orientalis* under drought stress in Beijing. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(4): 1429-1440.

北京山区干旱胁迫下侧柏叶片水分吸收策略

蒋涛¹, 郑文革², 余新晓^{1,*}, 贾国栋¹, 孜尔蝶·巴合提¹, 张欢³, 王渝淞¹, 王玥璞¹, 丁兵兵¹

1 北京林业大学国家林草局水土保持重点实验室, 北京 100083

2 北京市水土保持工作站, 北京 100036

3 大兴区生态环境局, 北京 102600

摘要: 干旱与半干旱地区, 水分是限制树木生长的重要影响因素。由于降水稀缺且分配不均, 叶片吸收水分是此地区树木吸收和利用小量级降水和凝结水的主要方式。北京山区处于易旱少雨的生态脆弱地带, 森林植被经常遭受干旱胁迫, 所以对该地区的森林系统而言, 叶片直接吸收利用截留的降雨是干旱时期树木获得水分的重要途径。基于野外对比控制试验和室内盆栽模拟试验, 选取北京山区的主要造林树种侧柏为研究对象, 进行利用天然降雨与模拟降雨试验, 研究降雨前后侧柏叶片吸水特征, 探究侧柏在干旱环境下如何通过叶片吸水缓解干旱胁迫。结果表明: 当侧柏长期处于干旱胁迫状态时, 叶片可以利用降雨, 从中获益用来缓解树木的干旱胁迫状态; 叶片的吸水能力与降雨强度呈正相关关系, 与土壤含水率呈负相关关系; 重度干旱下侧柏植株在降雨强度为 15 mm/h 时叶片吸水现象最明显, 叶水势变化最大为 (1.18±0.17) MPa, 叶片含水率变化最大为 (8.47±1.00) mg/cm²; 当土壤水率高于 20.8% 时, 基本不发生叶片吸水现象。试验结果说明在干旱地区叶片吸水是树木除根系吸水外的重要水分来源方式, 并且对于干旱地区有效利用短缺水资源, 减轻植物水分亏缺具有重要意义。

关键词: 干旱胁迫; 叶片吸水; 水分利用

Leaf water absorption of *Platycladus orientalis* under drought stress in Beijing

JIANG Tao¹, ZHENG Wenge², YU Xinxiao^{1,*}, JIA Guodong¹, ZI Erdie · Ba Heti¹, ZHANG Huan³, WANG Yusong¹, WANG Yuepu¹, DING Bingbing¹

1 Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation, College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Beijing General Station of Soil and Water Conservation, Beijing 100036, China

3 Daxing Ecological and Environment Bureau, Beijing 102600, China

Abstract: In arid and semi-arid areas, water is an important factor that restricts the growth of trees. Due to the scarcity and uneven distribution of precipitation, the leaf absorption of water is the main way for trees in this area to absorb and use small amounts of precipitation and condensate. The mountainous area of Beijing is located in an ecologically fragile zone prone to drought and less rain. Forest vegetation often suffers from drought stress. Therefore, for the forest system in this area, the direct absorption and use of intercepted rainfall by leaves is an important way for trees to obtain water during dry periods. Based on field comparative control experiments and indoor pot plant simulation experiments, *Platycladus orientalis*, the main afforestation tree species in Beijing mountainous areas, was selected as the research object. Natural rainfall and

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41877152); 林果业生态环境功能提升协同创新中心 (市级) 项目 (CEFF-PXM2019_014207_000099)

收稿日期: 2020-10-07; **网络出版日期:** 2021-11-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuxinxiao111@126.com

simulated rainfall experiments were carried out to study the water absorption characteristics of *Platycladus orientalis* leaf before and after rainfall, and explore how *Platycladus orientalis* under arid environment alleviate drought stress by absorbing water by leaves. The results show that when *Platycladus orientalis* is under drought stress for a long time, the leaves can use rainfall to alleviate the drought stress of trees; the water absorption capacity of leaves is positively correlated with rainfall intensity and negatively correlated with soil moisture content; Under severe drought, *Platycladus orientalis* plants have the most obvious water absorption phenomenon when the rainfall intensity is 15 mm/h. The maximum change in leaf water potential is (1.18 ± 0.17) MPa, and the maximum change in leaf water content is (8.47 ± 1.00) mg/cm²; When the soil moisture content is higher than 20.8%, there is basically no water absorption by the blades. The test results show that leaf water absorption in arid areas is an important source of water for trees in addition to root water absorption, and it is of great significance for effective use of scarce water resources in arid areas and alleviating plant water deficit.

Key Words: drought stress; foliar water uptake; water use

水分是干旱、半干旱地区影响森林植被正常分布和生物多样性的限制因子,也是影响该地区树木生长的最重要生态因子。树木所利用水分来源有自然降水、地表径流水、土壤水、地下水等^[1]。而在水资源严重匮乏的干旱地区,极端稀少且时空分布不均的自然降水对树木正常生长起到积极的作用^[2-6]。但在降水发生初期,部分降水会被截留在植被冠层表面,导致到达根系土壤的降雨量减少。从传统水文学角度来说,植物表面截留的降水会以蒸发的形式损失^[7];从植物水分利用角度来说蒸发过程需要一定的时间,所以截留的水分在叶片表面蒸发的同时也会被植被吸收利用。由于“植物依靠根系来是吸收水分”的传统观点,大多认为植物不能吸收利用未到达根区的水分,因此,叶片吸水长期没有作为植物水分来源方式而加以考虑^[8],因此也忽略了叶片吸水及其在森林生态系统水量平衡中的作用^[9-10]。

植物叶片吸水很早就被发现,但由于受限于环境与对象,此现象没有引起足够的重视^[11-12]。有研究发现,叶片吸水利用的水分主要来自频繁发生且相对稳定的小量级降雨(≤ 2.5 mm)、凝结水和雾水等^[10]。Mariotte 首次提出叶片吸收水分学说,之后 Stone 报道了耐旱植物美国黄松(*Pinus ponderosa*)在土壤水极度缺乏时,通过针叶叶片吸收凝结水和雨水来维持自身生长^[13];1995 年 Boucher 通过模拟实验也得出,北美乔松(*Pinus strobus*)在土壤水分亏缺状态下,叶片能够吸收凝结水^[14];Burgess 等通过应用同位素示踪技术研究美国高大乔木海岸红树(*Sequoia sempervirens*)发现其叶片可直接利用凝结水^[15];Limm 和 Dawson 研究发现在美国西海岸的刺羽耳蕨(*Polystichum munitum*)叶片吸收水分能力根据区域不同有所差异^[13]。国内关于叶片吸水的研究较少,近些年才开始开展大量的研究。杨跃军等从水势和水量两个角度分析了泡桐叶片的水分特征^[16];郑玉龙等通过叶水势、相对含水量和吸水量变化来探讨西双版纳地区 10 种附生和非附生植物叶片吸水现象^[17];庄艳丽等以一年生草本植物雾冰藜为目标,通过控制试验对叶片吸水现象进行研究,发现凝结于植物叶片表面的水能进入叶片^[18];也有研究发现露水是干旱胁迫环境下植物的重要水分来源,叶片通过吸收露水来延缓萎蔫时间来延长寿命^[19];此外,过去的研究主要集中于利用浸水法测定不同树种叶片吸水能力^[20-22]。

目前的研究大多集中在叶片吸收雾水或凝结水,相对而言叶片直接利用自然降雨的研究,尚未引起足够的关注。北京地区四季分明,降水分配不均匀。多年平均潜在蒸发量为 1000 mm 左右,多年平均降水量为 580 mm,实验样地内的 ≤ 1 mm 和 ≤ 5 mm 的自然降水占巨大多数。这些小量级降水事件通常指停留在植物地上部分表面或表层土壤,很少进入植物根区土壤被根系吸收,因此探究干旱区域的植物叶片吸收水分能力十分必要。北京山区是中国北方典型季节性干旱地区,且该地区因植被类型与土地利用方式历经重大改变,天然林面积骤减,主要以 1958 年以后营造的人工林为主,侧柏(*Platycladus orientalis*)是主要的造林树种之一。本文以北京山区为研究区,以具有典型性和代表性的侧柏人工林为研究对象,通过野外对比控制实验和盆栽模拟实验,利用天然降雨和模拟降雨实验,并且采用控制变量法对环境因子进行不同梯度处理,以叶片含水

量、叶水势等作为指标,研究叶片吸水的发生条件,分析影响叶片吸水过程的因素,探究侧柏在干旱胁迫状态下如何通过叶片吸水缓解干旱胁迫。以期阐述叶片吸水的生态学意义,拓宽对树木水分来源的认识。

1 研究地区与研究方法

1.1 试验地概况

研究区位于北京西山鹫峰林场首都圈森林生态系统国家定位观测研究站,坐标 40°03'N,116°05'E,属于半湿润大陆性季风气候,年降水量 800 mm,主要集中在 6—9 月,年蒸发量 1000 mm,年均最高和最低气温分别为 41.6 °C 和 -11.6 °C。样地面积 20 m×20 m,坡度 15°,土壤厚度 30—65 cm,平均树高 11.3 m,树龄 50—60 a,林下灌木有孩儿拳头 (*Grewia biloba*)、酸枣 (*Zizyphus jujuba Mill*) 等,草本植物有披针叶苔草 (*Carex lanceolata*)、求米草 (*Oplismenus undulatifolius*) 等。

1.2 试验设计

1.2.1 野外对比试验

①样地设置

为研究降雨前后侧柏叶片吸水与环境指标的响应过程,本研究设计了降水控制试验^[23]。2017 年春天,在树龄、平均树高和胸径无显著差异的相同林地侧柏样地内,设置 4 个面积为 10 m×10 m 的样方,选择其中相邻的两处样方,在每个样方内随机选择 10 棵树,同步检测降雨量、土壤含水率等指标,观测降雨前后侧柏叶片含水率、叶水势和叶片吸水量。

②样方布设

样方 P1 为自然样方,保持原样,不做任何处理;P2 为干旱控制样方,做排除降水输入处理。在样地外围利用混凝土做挡水槽设置,宽 20 cm、地下深度为 80—200 cm、地上部分高度 50 cm,阻隔水平土壤水分移动,避免周围土壤水分运移至实验地土壤中造成干扰;此外,P2 样方地表覆以白色聚酯乙烯材质的塑料布,在布设至树木根基部分时,将塑料布与树干紧贴,并用弹性绳系紧以防止树干茎流进入。塑料布下方,沿着样方每隔 3 m 铺设长度为 10 m(由每节 2.5 m 左右的管紧密拼接而成)、直径为 11 cm 的 PVC 材质通风管道(管壁侧面有通气口,但不与地面和塑料布接触)。上述处理的作用是保证 P2 样方没有降水的输入,同时保证通风。

1.2.2 盆栽控制试验

①试验设置

为了进一步研究叶片吸水发生条件,采用更容易控制及采样的盆栽实验,通过人工模拟降雨实验,研究不同降雨强度和不同土壤含水率下叶片吸水发生条件。北京山区是易旱少雨区,根据野外观测降雨数据显示 2017 年全年只有 11 场典型降雨,1—4 月几乎无降水输入,全年降雨量低于多年平均降雨量,因此,2017 年表现为干旱少雨年(图 1)。此外,试验样地内每小时降雨量 ≤1 mm 和 ≤5 mm 的降雨占到总降水频次的 65.61% 和 91.37%,降水主要表现为小雨或中雨。所以根据 2017 年野外观测降雨数据设置模拟降雨强度为 1, 5, 10, 15 mm/h 共 4 个梯度;同时根据控水样方土壤含水率(6.02±0.73)% 和自然样方土壤含水率(13.12±4.05)%,盆栽模拟试验设置了 5 个水分胁迫梯度(表 1)。

②试验步骤

A.在试验开始 4 个月前,选择 80 株长势相同的侧柏样株为进行盆栽实验做准备,前 3 个月每周足量浇一

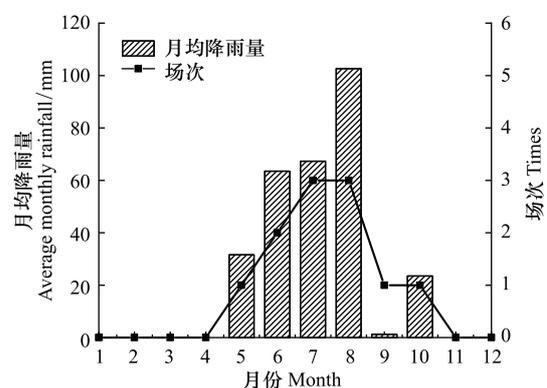


图 1 2017 年试验区各月份降雨特征

Fig. 1 Rainfall characteristics of each month in the test area in 2017

次水,然后根据试验需求设置 5 个水分胁迫梯度,将所有侧柏按每组 16 株,分成 A—E 五组。再进行一个月的前期控水培养,每天定时测定含水率(EM50, Decagon, 美国)并及时用普通自来水对植株补水,使各组维持设定的土壤含水率范围;

B.待盆栽土壤保持在稳定含水率范围后,开展模拟降雨试验。并且在模拟降雨试验开始之前用塑料布对实验盆栽土壤进行防水处理;

C.在 A—E 组,每组选一棵样株,模拟降雨实验前分别在五株样株切下带叶枝条(观测叶片含水率和叶水势),并用热固性树脂粘合剂将切口密封,避免模拟雨水进入植物体;

D.利用可调控喷水速度的电动喷水机进行模拟降雨试验,共设置 4 个降雨强度,并设置相同的降雨时间(10 min),在每次模拟降雨实验结束后保持原状 30 min,之后对 5 株样株采样观测。

表 1 盆栽控制实验土壤含水率设置情况

Table 1 Soil moisture content setting in pot experiment control experiment

组别 Group	土壤含水率 Soil moisture content/%	占田间持水量的百分比 Percentage of field water capacity/%	土壤水分状况 Soil water regime
A	3.9—6.5	15—25	重度干旱
B	6.5—9.1	25—35	中度干旱
C	9.1—15.6	35—60	轻度干旱
D	15.6—20.8	60—80	自然适宜
E	20.8—26	80—100	水量充沛

以田间持水量 26%为基准

1.3 样品测定

1.3.1 土壤体积含水率

在 P1 与 P2 样方内临近样株处随机布设 4 处土壤水分观测系统,用于实时监测 0—40 cm 土壤水分变化情况(5TE 传感器, Decagon, 美国),观测频率为 10 min。

1.3.2 叶片吸水量、叶片含水率

在本研究中叶片含水率为叶片单位面积含水量增加率^[12,24]。降雨前采集叶片称重 m_1 ,利用叶面积仪(LI-3000, Li-Cor, 美国)测定叶片面积 s ,采用烘干称重 m_2 (放入烘箱 105℃ 烘干 48 h),计算叶片含水率 w 。

$$w = \frac{m_1 - m_2}{s} \times 100\%$$

式中, w 为雨前叶片含水率(%); m_1 为雨前鲜重(g); m_2 为雨前干重(g); s 为雨前叶面积。

$$w' = \frac{m_1' - m_2'}{s'} \times 100\%$$

式中, w' 为雨后叶片含水率(%); m_1' 为雨后鲜重(g); m_2' 为雨后干重(g); s' 为雨后叶面积。

1.3.3 叶片单位面积吸水量

叶片单位面积吸水量 LWUC 计算公式^[24]:

$$\text{LWUC} = w' - w$$

1.3.4 叶水势

选取典型晴天,在 P1 和 P2 两个样方内采集 50 g 叶片样品,利用便携式植物水势压力室(1000, PMS, 美国)测量 3 片叶水势,取平均值。在降雨后采取相同方法测量雨后叶水势。

1.3.5 气象因子

研究区域的相关气象因子数据基于在样地安装的小型自动气象站(HOBO U30, Onset, 美国),长期定位观测降雨量(mm)、空气温度(℃)、空气相对湿度(%)、风速(m/s)、太阳辐射(W/m^2)等气象数据,采集频度为 15 min/次。

1.4 数据处理

本文利用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 19.0 软件进行单因素方差分析 (One-way ANOVA), 并利用 SigmaPlot 10.0 和 Microsoft Excel 2010 进行图表绘制。

2 结果与分析

2.1 降水量和土壤含水率变化特征

研究区为典型的华北季节性干旱区, 2017 年全年的降水总量为 309.3 mm, 低于多年平均降水量 580 mm, 其中 6—8 月 (雨季) 的降水量为 233.4 mm, 占全年降水总量的 75.4%。在 4—5 月降雨量较少, 5 月仅有一场明显降水, 降雨量为 31.6 mm, 在 8 月达到降雨量的最大值, 降雨量为 102.6 mm。旱季降雨量逐渐减少, 1—3 月和 9—12 月的降雨量为 24.7 mm, 占全年降水的 8%。总的来说, 2017 年表现为干旱少雨年, 试验区内降雨量表现为小于或中雨为主, 每小时降雨量 ≤ 1 mm 和 ≤ 5 mm 的降雨占到总降水频次的 65.6% 和 91.4%。

如图 2 所示, P2 四月做了降雨排除处理, 土壤水分状况显示 4 月开始土壤含水率开始逐渐降低, 5 月开始一直保持在较低的水平, 稳定在 5.60%—6.31% 之间。

P1 土壤含水率随着降雨的输入一直呈现波动状态, 每次有降雨输入土壤含水率会表现出升高的趋势。降雨集中在 7、8 月, 这段时间土壤含水率也比较高, 在 8 月达到最高 19.8%。9 月开始进入旱季, 降水量逐渐减少, 再加之天气炎热, 太阳辐射强烈, 土壤蒸发剧烈, 土壤含水量下降明显, 10 月中旬一场降雨缓和了土壤干旱, 土壤含水量有所提高, 11 月开始进入冬季, 气温开始降低, 土壤蒸发量减少, 土壤含水量逐渐开始呈现稳定缓慢下降趋势。

2.2 降雨前后野外对比实验样地侧柏叶片水分日变化特征

2.2.1 典型晴天与降雨后的叶水势日变化特征

根据测量数据显示, 典型晴天的叶水势变化幅度比较大, 一天内的变化幅度超过了 2.0 MPa, 但总体呈现降低趋势; 雨后叶水势变化相对于典型晴天较稳定, 波动较少。每月典型晴天与降雨前后 P1 和 P2 叶水势变化如图 3 所示, 整体来说, P2 叶水势变化幅度大于 P1。

典型晴天 5 月 P1 的叶水势变化幅度较大, 5:00 叶水势最高 (-1.06 ± 0.23) MPa, 17:00 叶水势最低 (-3.10 ± 0.38) MPa; P2 相对于 P1 变化幅度较小, 呈下降趋势, 5:00 叶水势最高 (-1.69 ± 0.23) MPa, 18:00 达到最低值 (-3.73 ± 0.31) MPa。6 月 P1 叶水势整体呈下降趋势, 但幅度不大, 在 17:00 达到最低值 (-2.36 ± 0.58) MPa; P2 在 8:00 之后出现急剧下降趋势, 在 16:00 达到最低值 (-3.77 ± 0.09) MPa, 之后逐渐增大。7 月 P1 叶水势有明显的先减后增的变化趋势, 在 14:00 达到最低值 (-1.41 ± 0.46) MPa; P2 相对于 P1 波动幅度较大, 且达到最低值时间也较早, 在 12:00 达到最低值 (-2.21 ± 0.69) MPa。8 月 P1 除 14:00—16:00 之外, 变化幅度在平均叶水势附近, 在 14:00 出现最低值 (-1.59 ± 0.10) MPa; P2 波动幅度较大, 在 15:00 达到最低值 (-2.09 ± 0.14) MPa。9 月 P1 和 P2 变化幅度均极小, 整体比较稳定。10 月 P1 和 P2 分别在 15:00 和 16:00 达到最低值 (-1.57 ± 0.26) MPa 和 (-2.44 ± 0.05) MPa, 其变化趋势相对稳定。

雨后 5 月 P1 在 5:00 达到最高值 (-0.90 ± 0.17) MPa, 在 14:00 达到最低值 (-1.87 ± 0.39) MPa; P2 在 6:00 达到最高值 (-0.97 ± 0.19) MPa, 13:00 达到最小值 (-2.91 ± 0.09) MPa, 之后叶水势逐渐增大。6 月 P1 与 P2 波动幅度较大, 两个样地在 16:00 达到最低值 (-1.46 ± 0.18) MPa, (-2.17 ± 1.6) MPa) 后逐渐增大。7 月 P1

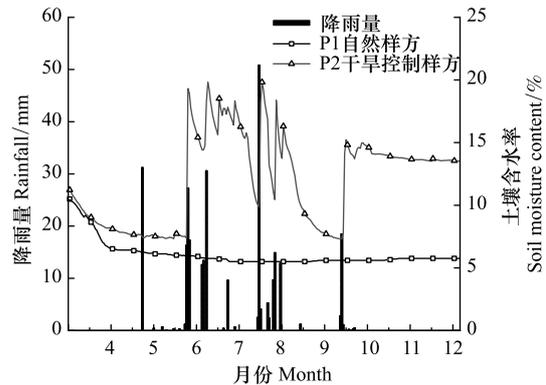


图 2 试验区年降水量与土壤含水量变化图

Fig.2 Changes of annual precipitation and Soil water content in the experimental area

和 P2 变化趋势相对一致,分别在 12:00 和 13:00 达到叶水势最低值,变化幅度均在平均值附近。8 月 P1、P2 叶水势在 14:00 急剧升高,其余时间呈下降趋势,分别在 15:00 和 16:00 达到最低叶水势。9 月相较于其他月份变化比较复杂,P1 在 12:00 达到最低叶水势之后逐渐增大,P2 在 16:00 达到最低叶水势之前逐渐减少,之后逐渐增大。10 月两个样地变化趋势相对一致,变化不明显,呈现非常稳定的变化趋势。

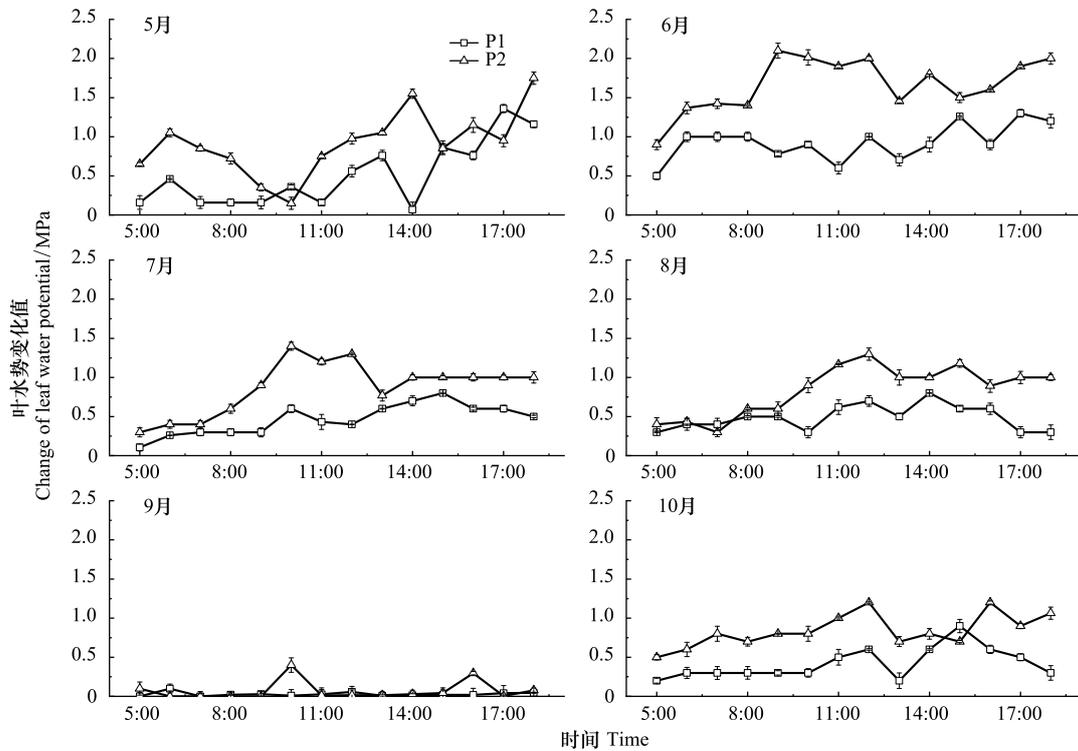


图3 降雨前后叶水势变化图

Fig.3 Changes of leaf water potential before and after rainfall

2.2.2 典型晴天与降雨后的叶片含水率日变化特征

较之叶水势,叶片含水率变化较稳定,未出现大幅度变化。降雨前后 P1 和 P2 每月叶片含水率变化如图 4 所示,整体来说,P2 雨后叶片含水率变化幅度为 P1 的 1.5—2 倍。其中 5—10 月 P1 和 P2 平均叶片含水率变化值为 (2.82 ± 0.55) 、 (3.94 ± 0.61) 、 (3.03 ± 0.65) 、 (2.58 ± 0.40) 、 (1 ± 0.61) 、 (3.85 ± 0.64) mg/cm^2 和 (4.53 ± 0.56) 、 (6.52 ± 0.65) 、 (6.01 ± 0.76) 、 (4.89 ± 0.42) 、 (1.98 ± 0.64) 、 (5.03 ± 0.64) mg/cm^2 。两个样地除了经历最低或最高波峰以外其余时间变化趋势比较一致。典型晴天内 P1 叶片含水率单日内最大变化值 $0.91 \text{ mg}/\text{cm}^2$, P2 为 $1.31 \text{ mg}/\text{cm}^2$;雨后,P1 为 $0.7 \text{ mg}/\text{cm}^2$,P2 为 $0.62 \text{ mg}/\text{cm}^2$,降雨事件发生之后,两块样地叶片含水率差值有所减少。

雨后两个样地叶水势和叶片含水率均有所变化,P1 主要通过根系吸收降雨向叶片运输水分,使叶水势和叶片含水率提高。而 P2 做了降雨排除处理,由于土壤没有降雨输入,土壤含水量一直处在稳定状态,但叶水势和叶片含水量也发生了相同的变化,说明在根系没有可吸收水分来源时,叶片可以直接吸收降雨来缓解叶片水分状况,使树木在一定程度上抵御干旱胁迫,维持正常生长发育。

2.2.3 侧柏叶片水分月变化特征

如图 5、6 所示,P1 和 P2 叶水势和土壤含水率受降雨量影响较为明显。5 月叶片含水率和叶水势最低,随着 6 月降雨量的增多,叶水势和叶片含水率逐渐增加,在 7—8 月雨季降雨量最大时,两个样地的叶水势达到最大值,分别为值 $(-0.65 \pm 0.08) \text{ MPa}$ 和 $(-0.90 \pm 0.31) \text{ MPa}$;同样,叶片含水率也达到了最大值 $(22.25 \pm 0.14) \text{ mg}/\text{cm}^2$ 和 $(20.43 \pm 0.40) \text{ mg}/\text{cm}^2$ 。9 月降雨量减少,仅有 1.2 mm,叶水势和叶片含水率也呈急剧下降趋势。10 月

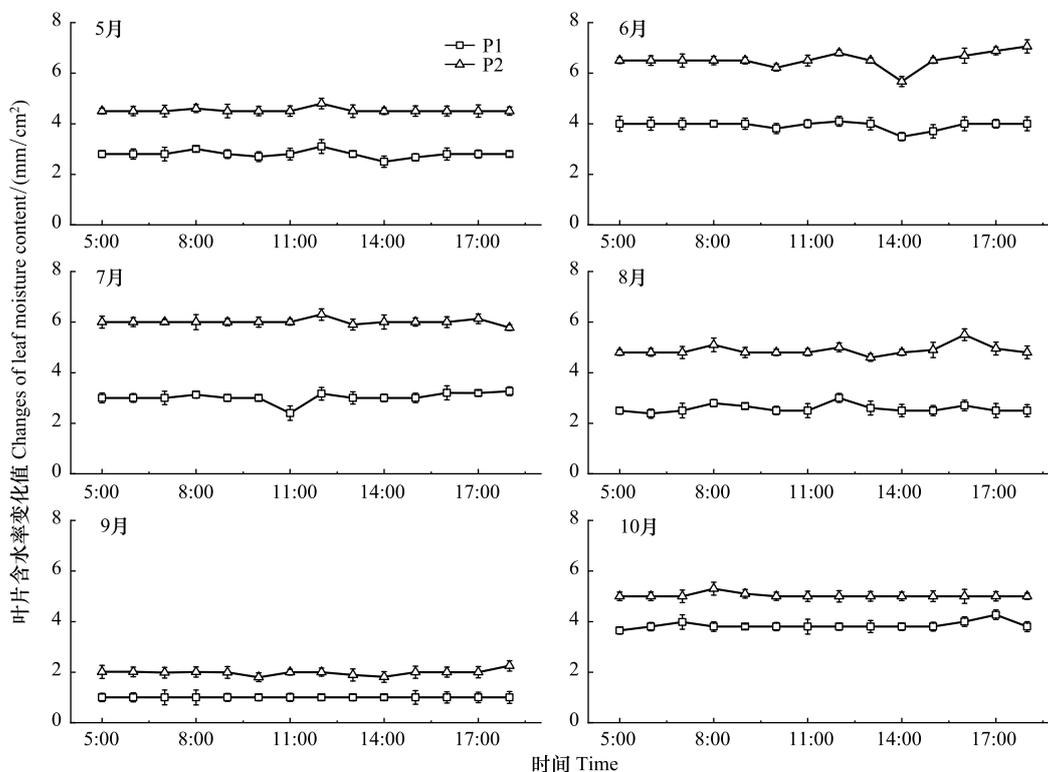


图 4 降雨前后叶片含水率变化图

Fig.4 Changes of leaf moisture content before and after rainfall

相对于 9 月降雨量增多,雨量是 9 月的将近 20 倍,缓和了 9 月的干旱,叶水势和叶片含水率也逐渐升高。

P1 没有进行降雨排除处理,所以植物通过根系吸收降雨向叶片运输水分来提高叶水势和叶片土壤含水率;相反,P2 进行了降雨排除,根系无法吸收降雨,但是 P2 的树木叶水势和叶片含水率也随着雨量的增加而升高,证明 P2 的树木叶片直接吸收降雨来提高叶水势和叶片含水率,降雨事件缓解了 P2 水分亏缺状况,而雨后叶水势和叶片含水率的提高说明 P2 的树木发生了叶片吸水现象。

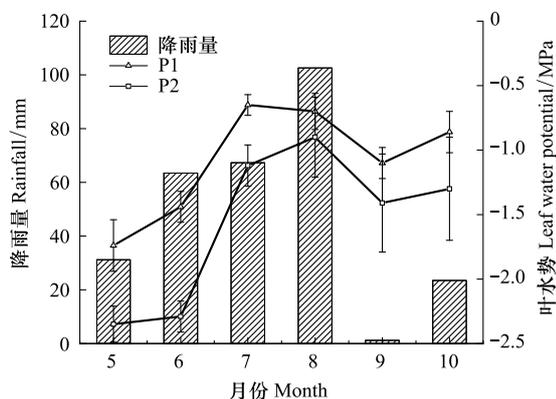


图 5 叶水势与降雨量月均变化图

Fig.5 Monthly change of leaf water potential and rainfall

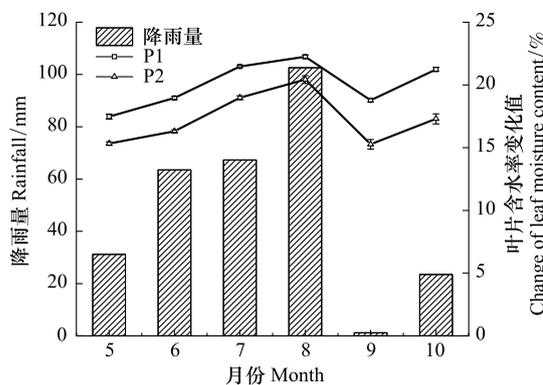


图 6 叶片含水率与降雨量月均变化图

Fig.6 Monthly change of leaf moisture content and rainfall

2.3 盆栽控制实验侧柏叶片水分变化特征

2.3.1 叶水势变化特征

①不同土壤含水率条件下侧柏叶水势变化特征:总的来说,叶水势的变化随土壤含水率的变化呈正比,具

体数据如下:典型晴天的平均叶水势 A 组(-2.97 ± 0.13) MPa < B 组(-1.93 ± 0.21) MPa < C 组(-1.75 ± 0.33) MPa < D 组(-1.29 ± 0.27) MPa < E 组(-0.84 ± 0.18) MPa)。不同土壤含水率条件下,A—E 组降雨前后叶水势变化特征如图 7 所示随着土壤含水率的减少,侧柏叶水势变化值越大,雨强为 10 mm/h, A—E 组降雨前后叶水势变化幅度分别为 31.6%、32.3%、27.5%、26.0%和 12.0%。说明土壤含水量越低,干旱胁迫越严重,叶水势越低,且对降雨更敏感,响应更显著,雨后叶水势变化幅度越大。

②不同降雨条件下侧柏叶水势变化特征:如图 8 所示,无论土壤含水率高低,雨后叶水势都有所提高,并且随着降雨强度的加强,叶水势变化值越大。当雨强为 1 mm/h 时,A 组叶水势变化值为(0.321 ± 0.135) MPa,E 组为(-0.011 ± 0.039) MPa、雨强为 15 mm/h 时,A 组叶水势变化值为(0.990 ± 0.087) MPa,E 组为(0.101 ± 0.059) MPa,相对于 A 组叶水势变化,E 组变化极小,表明当土壤含水率较高且满足树木生长所需要的水分时,叶片不会吸收水分,并且与雨强大小无关。

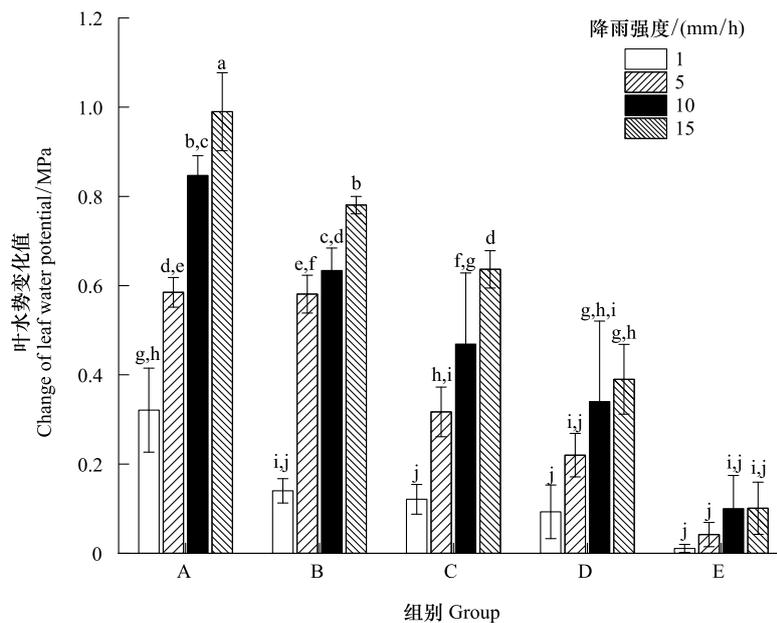


图 7 不同土壤含水率条件下叶水势变化值

Fig.7 Change of leaf water potential under different soil moisture conditions

2.3.2 叶片含水率变化特征

①不同土壤含水率条件下侧柏叶片含水率变化特征:在模拟降雨之前,A—E 组平均叶片含水率分别为(14.49 ± 0.94)、(18.35 ± 0.43)、(20.08 ± 0.33)、(23.33 ± 1.08)、(26.82 ± 1.27) mg/cm^2 ,土壤含水率与叶片含水率成正比。根据图 9 可知,A 组在雨强 1 mm/h 时,叶片吸水量为(3.248 ± 0.939) mg/cm^2 、雨强为 15 mm/h 时,叶片吸水量为(9.800 ± 0.997) mg/cm^2 ;E 组在雨强为 1 mm/h 时,叶片吸水量为(-0.002 ± 0.160) mg/cm^2 、雨强为 15 mm/h 时,叶片吸水量为(1.560 ± 0.527) mg/cm^2 ;由此可知,当降雨强度相同时,土壤含水率越低,叶片变化幅度越大,叶片吸水量越大。

②不同降雨强度条件下侧柏叶片含水率变化特征:由图 10 可知,在土壤含水率一定时,随着降雨强度的增强,叶片含水率(即叶片单位面积含水量)变化幅度变小。A 组雨强为 1 mm/h 时,典型晴天的叶片含水率为 $13.070 \text{ mg}/\text{cm}^2$,雨后 $16.318 \text{ mg}/\text{cm}^2$;5 mm/h 时,晴天 $14.23 \text{ mg}/\text{cm}^2$,雨后 $18.639 \text{ mg}/\text{cm}^2$;10 mm/h 时,晴天 $15.11 \text{ mg}/\text{cm}^2$,雨后 $20.11 \text{ mg}/\text{cm}^2$;15 mm/h 时,晴天 $15.54 \text{ mg}/\text{cm}^2$,雨后 $25.34 \text{ mg}/\text{cm}^2$ 。E 组雨强度为 1 mm/h 时,晴天叶片含水率为 $25.562 \text{ mg}/\text{cm}^2$,雨后 $25.560 \text{ mg}/\text{cm}^2$;5 mm/h 时,雨前 $25.7823 \text{ mg}/\text{cm}^2$,雨后 $25.704 \text{ mg}/\text{cm}^2$;10 mm/h 时,雨前 $28.72 \text{ mg}/\text{cm}^2$,雨后 $28.24 \text{ mg}/\text{cm}^2$;15 mm/h 时,雨前 $27.22 \text{ mg}/\text{cm}^2$,雨后 $28.78 \text{ mg}/\text{cm}^2$ 。通过结合降雨前后叶片土壤含水率和叶片含水率变化数据发现,相对于 A 组,E 组没有发

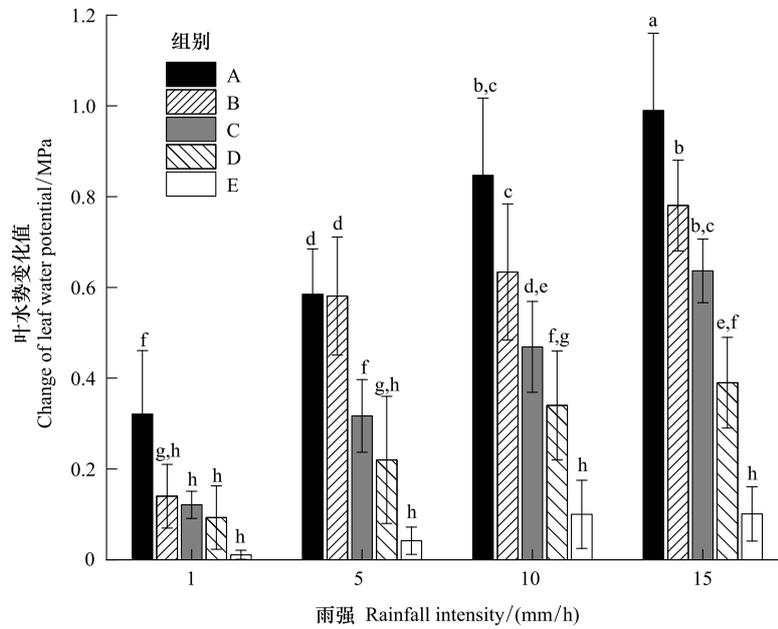


图 8 不同雨强下叶水势变化值

Fig.8 Change of leaf water potential under different rainfall intensity

生叶片吸水现象。再次说明,当土壤水分充足,能够满足植物生长所需的水分时,叶片对不同强度的降雨都不敏感,不会发生叶片直接吸收降雨的现象。相反,当土壤含水率非常低,处于干旱胁迫状态时,叶片更容易吸收降雨来补充生长所需要的水分。

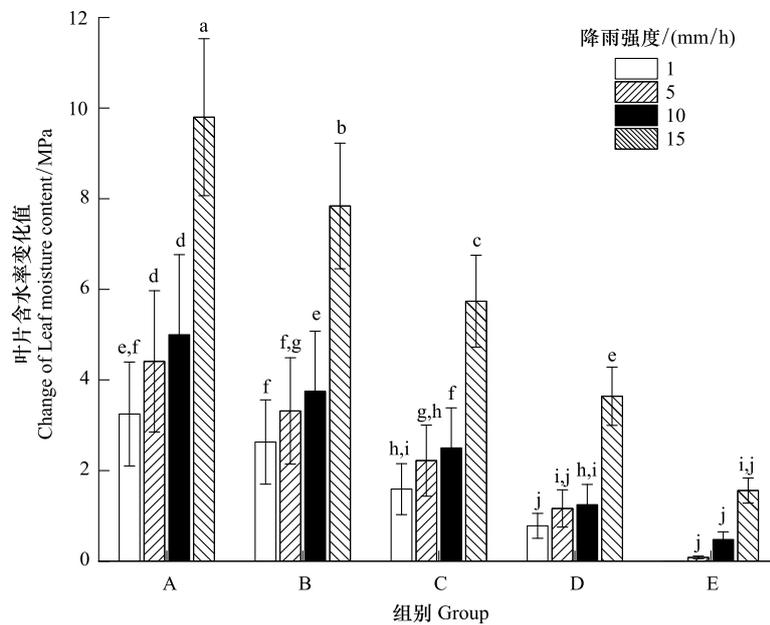


图 9 不同土壤含水率条件下叶片含水率

Fig.9 Leaf moisture content under different soil moisture content

3 分析与讨论

植物主要通过根系吸水来维持正常生长发育,但是也有植物在干旱胁迫下通过叶片直接吸收降雨来维持

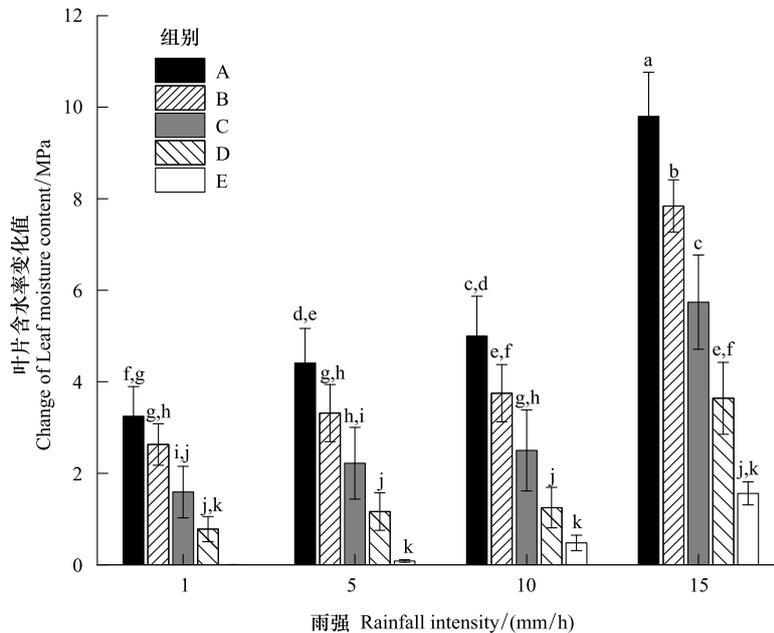


图 10 不同雨强下条件下叶片含水率

Fig.10 Leaf moisture content under different rainfall intensity

生长及提高水分利用效率^[25-27]。叶水势和叶片含水率是反映植物体内水分亏缺的重要生理指标,作为评价叶片吸水的指标广泛用于叶片吸水现象的研究^[27-31]。野外对比控制实验中土壤含水率和降雨量是变量,而P2做了降雨排除处理以后,土壤含水率稳定在5.60%—6.31%之间,P1土壤含水率随着降雨输入量的变化,一直处在波动状态。试验期间共发生了11场典型降雨事件,在每次降雨之后侧柏叶片叶水势和叶片含水率都有所提高,这一结果与车力木格等研究科尔沁地区叶片吸水结果相似^[26],其中P2叶水势变化幅度显著高于P1($P=0.029<0.05$),P2叶片含水率变化极显著高于P1($P=0.006<0.01$)。P1土壤含水率随着降雨的增加而升高,叶水势和叶片含水率的增加不能排除是由于植物根系吸收土壤水分向茎干以及叶片运移的结果;但是P2没有降雨输入,含水率一直很低,该样方叶水势和叶片含水率的提高说明了P2发生了叶片吸水现象。5、6月降雨较少,土壤含水率低,干旱胁迫严重、7、8月降雨充沛,土壤水分状况良好,雨后5、6月叶片水分状况升高幅度明显大于7、8月,说明土壤含水量越低,叶片吸水现象越明显,即干旱胁迫越严重叶片吸水现象越明显。在极度干旱的季节,蒸发强烈,植物在感受到强烈干旱时,能通过叶片直接吸收水分来克服严酷的时期^[32-33]。在全球生态系统中许多物种都存在这种共同能力,将雨水、露水、雾水等直接吸收,以缓解叶片水分胁迫,而这种吸收模式为植物用水提供了一个重要的水补贴^[35]。

很多研究者采用不同的控制试验来研究叶片吸水,其中目前为止比较常见的是“称重法”,取下叶片称鲜质量之后浸泡水中,称量不同时间段内叶片质量^[21,33-35]。本次试验采用模拟降雨的形式来研究叶片吸水。

盆栽侧柏叶水势和叶片含水率受不同降雨强度和土壤含水率影响显著。通过对降雨结束后叶片单位面积吸水量与降雨强度进行回归分析,分别得到在降雨强度一定的条件下,侧柏的单位叶片吸水量同土壤含水率之间的关系方程,1 mm/h降雨强度拟合方程 $R^2=0.7934$,10 mm/h、5 mm/h、15 mm/h降雨强度下拟合的线性方程中 R^2 依次为0.7538、0.8352、0.8889;在降雨强度一定的条件下,叶片吸水量与土壤含水率呈负相关关系(表2),说明土壤含水率越低,叶片水分亏缺越严重,植物经历干旱胁迫越严重,叶片对降雨的响应越显著,这结果再次验证了野外实验的结果。通过对降雨结束后叶片单位面积吸水量与降雨强度进行回归分析,分别得到在相同土壤含水率条件下,侧柏的单位叶片吸水量同降雨强度之间的关系方程,从表中看出A组拟合的线性方程中 $R^2=0.7243$ 拟合效果最好,B、C、D组 R^2 值依次为0.6575、0.6388、0.5747,E组植株在不同降雨强

度下叶水势和叶片含水率变化均不显著(P 值均 >0.05);在相同土壤含水率条件下,叶片吸水量与降雨强度呈正相关(表 3),说明该水分条件下几乎不发生叶片吸水现象。再次证明土壤水分充足时,侧柏叶片水分状况良好,叶片对降雨不敏感,基本不会发生绕过土壤水分补充直接吸收降雨的现象。但当土壤含水率低时,随降雨强度的增强,叶片吸水现象越明显。

表 2 降雨后侧柏叶片吸水量与土壤含水率的回归方程

Table 2 Regression equation of water absorption and soil moisture content of *Platycladus orientalis* after rainfall

降雨强度 Rainfall intensity/(mm/h)	回归方程 Regression equation	R^2	降雨强度 Rainfall intensity/(mm/h)	回归方程 Regression equation	R^2
1	$y = -0.165x + 3.6922$	0.7934	10	$y = -0.2375x + 5.4029$	0.8352
5	$y = -0.1826x + 4.3682$	0.7538	15	$y = -0.4111x + 10.339$	0.8889

表 3 降雨后侧柏叶片吸水量与降雨强度的回归方程

Table 3 Regression equation of water absorption and rainfall intensity of *Platycladus orientalis* after rainfall

组别 Group	土壤含水率 Soil moisture content/%	回归方程 Regression equation	R^2
A	3.9—6.5	$y = 0.3574x + 2.2963$	0.7243
B	6.5—9.1	$y = 0.3153x + 1.4575$	0.6575
C	9.1—15.6	$y = 0.2403x + 0.7709$	0.6388
D	15.6—20.8	$y = 0.1591x - 0.2201$	0.5747
E	20.8—26	—	—

4 结论

在相同土壤含水率条件下,叶片吸水能力与降雨强度呈正相关,降雨量越大,叶片吸水对降雨的响应越显著,降雨量增大叶水势升高,吸水量也逐渐增大;同时叶片吸水现象与土壤含水率呈负相关关系,土壤水分条件越好,叶片水势变化幅度越小,单位面积吸水量也逐渐变小。

当土壤水分充足时(高于 20.8%),侧柏叶片水分状况良好,叶片对降水不敏感,降雨前后叶片的水分状况无显著差异,不会生叶片吸水现象。

结果表明,当侧柏叶片长期经历干旱胁迫状态条件下,叶片可以利用降雨来缓解叶片干旱胁迫,叶片可以吸收林冠层截留的降雨,降雨量越大,叶片水势升高,叶片吸水现象越明显。

参考文献 (References):

- [1] 刘自强,余新晓,贾国栋,李瀚之,路伟伟.北京土石山区典型植物水分来源.应用生态学报,2017,28(7):2135-2142.
- [2] Schwinning S, Starr B I, Ehleringer J R. Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau) part I: effects on soil water and plant water uptake. Journal of Arid Environments, 2005, 60(4): 547-566.
- [3] Agam N, Berliner P R. Dew formation and water vapor adsorption in semi-arid environments—a review. Journal of Arid Environments, 2006, 65(4): 572-590.
- [4] 庄艳丽,赵文智.干旱区凝结水研究进展.地球科学进展,2008,23(1):31-38.
- [5] Lauenroth W K, Bradford J B. Ecohydrology of dry regions of the United States: precipitation pulses and intraseasonal drought. Ecohydrology, 2009, 2(2): 173-181.
- [6] 秦璐.不同盐生境下盐穗木群落凝结水形成机制及其生态效应[D].乌鲁木齐:新疆大学,2014.
- [7] 于璐,苏德荣,刘艺杉.3种草坪草叶片的水分吸收特性研究.北京林业大学学报,2013,35(3):97-101.
- [8] Munné-Bosch S. Direct foliar absorption of rainfall water and its biological significance in dryland ecosystems. Journal of Arid Environments, 2010, 74(3): 417-418.
- [9] Breshears D D, McDowell N G, Goddard K L, Dayem K E, Martens S N, Meyer C W, Brown K M. Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. Ecology, 2008, 89(1): 41-47.

- [10] 郑新军, 李嵩, 李彦. 准噶尔盆地荒漠植物的叶片水分吸收策略. 植物生态学报, 2011, 35(9): 893-905.
- [11] 李洪波. 半干旱区凝结水形成机制及对植物水分特性的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2010.
- [12] Limm E B, Dawson T E. *Polystichum munitum* (Dryopteridaceae) varies geographically in its capacity to absorb fog water by foliar uptake within the redwood forest ecosystem. *American Journal of Botany*, 2010, 97(7): 1121-1128.
- [13] Stone E C. Dew as an ecological factor: I. A review of the literature. *Ecology*, 1957, 38(3): 407-413.
- [14] Boucher J F, Munson A D, Bernier P Y. Foliar absorption of dew influences shoot water potential and root growth in *Pinus strobus* seedlings. *Tree Physiology*, 1995, 15(12): 819-823.
- [15] Burgess S S O, Dawson T E. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. *Plant, Cell & Environment*, 2004, 27(8): 1023-1034.
- [16] 杨跃军, 孙向阳, 王保平, 韩保军. 泡桐叶片的水分特征研究. 北京林业大学学报, 1999, 21(6): 28-34.
- [17] 郑玉龙, 冯玉龙. 西双版纳地区附生与非附生植物叶片对雾水的吸收. 应用生态学报, 2006, 17(6): 977-981.
- [18] 庄艳丽, 赵文智. 凝结水对温带荒漠一年生植物生态作用研究. 干旱区研究, 2009, 26(4): 526-532.
- [19] 叶有华, 彭少麟. 露水对植物的作用效应研究进展. 生态学报, 2011, 31(11): 3190-3196.
- [20] 白岗栓, 沙磊, 李晶晶, 张蕊, 杜社妮. 陕北黄土丘陵沟壑区苹果叶片的吸水能力. 水土保持通报, 2013, 33(5): 92-95, 108-108.
- [21] 李晶晶, 白岗栓, 张蕊. 陕北丘陵沟壑区常见树种叶片的吸水性能. 中国水土保持科学, 2013, 11(1): 99-102.
- [22] 吴玉, 郑新军, 李彦. 不同功能型原生荒漠植物对小降雨的光合响应. 生态学杂志, 2013, 32(10): 2591-2597.
- [23] 刘自强. 华北地区典型林木水分运移过程与利用机制研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- [24] Limm E B, Simonin K A, Bothman A G, Dawson T E. Foliar water uptake: a common water acquisition strategy for plants of the redwood forest. *Oecologia*, 2009, 161(3): 449-459.
- [25] Cassana F F, Eller C B, Oliveira R S, Dillenburg L R. Effects of soil water availability on foliar water uptake of *Araucaria angustifolia*. *Plant and Soil*, 2016, 399(1/2): 147-157.
- [26] 车力木格, 刘新平, 何玉惠, 王明明, 魏水莲, 李玉霖, 孙姗姗. 科尔沁沙地几种常见植物茎叶吸水特征. 中国沙漠, 2018, 38(5): 1017-1023.
- [27] Eller C B, Lima A L, Oliveira R S. Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. *New Phytologist*, 2016, 211(2): 489-501.
- [28] Vesala T, Sevanto S, Grönholm T, Salmon Y, Nikinmaa E, Hari P, Hölttä T. Effect of leaf water potential on internal humidity and CO₂ dissolution: reverse transpiration and improved water use efficiency under negative pressure. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 54.
- [29] 罗永忠, 成自勇. 水分胁迫对紫花苜蓿叶水势、蒸腾速率和气孔导度的影响. 草地学报, 2011, 19(2): 215-221.
- [30] 曹永慧, 周本智, 倪霞, 葛晓改, 王小明. 模拟干旱下毛竹叶片水势的动态变化. 林业科学研究, 2018, 31(4): 183-191.
- [31] 林雯, 何茜, 苏艳, 李吉跃, 王军辉, 邱权. 干旱胁迫对欧洲云杉水分生理特征的影响. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2014, 42(6): 69-77.
- [32] 李雪华, 蒋德明, 阿拉木萨, 范士香, 骆永明. 科尔沁沙地4种植物抗旱性的比较研究. 应用生态学报, 2002, 13(11): 1385-1388.
- [33] 王丁, 姚健, 杨雪, 薛建辉. 干旱胁迫条件下6种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化. 生态学报, 2010, 31(8): 2216-2226.
- [34] Lekson V, Holmlund H I, Davis S D, Nakamatsu N A, Burns A M. Comparative foliar water uptake and leaf hydrophobicity among eight species of California ferns. 2015.
- [35] Xi L, Su D R, Yin S X, Wang Z. Leaf water absorption and desorption functions for three turfgrasses. *Journal of Hydrology*, 2009, 376(1/2): 243-248.