DOI: 10.20103/j.stxb.202302060198

方园艺,王立平,刘春和,苏同,王瑞福,李鑫豪,刘鹏,田赟,贾昕,查天山.北京山区黄栌叶片水分和光能利用效率季节变化及影响因子.生态学报,2024,44(4):1623-1632.

Fang Y Y, Wang L P, Liu C H, Su T, Wang R F, Li X H, Liu P, Tian Y, Jia X, Zha T S.Seasonal dynamics of leaf water- and light-use efficiencies and their responses to biophysical factors of *Cotinus coggygria* in Beijing mountainous areas. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(4):1623-1632.

北京山区黄栌叶片水分和光能利用效率季节变化及影 响因子

方园艺^{1,2},王立平³,刘春和³,苏 同⁴,王瑞福⁴,李鑫豪^{1,2},刘 鹏²,田 赟²,贾 昕^{1,2}, 查天山^{1,2,*}

1 北京林业大学林木资源高效生产全国重点实验室,北京 100083

2 北京林业大学水土保持学院,北京 100083

3 北京市八达岭林场管理处,北京 100013

4 怀柔区营林造林管护中心,北京 101499

摘要:未来气候变化将影响光合环境资源供给,尤其是水分和光能。为深入了解植物对气候变化的适应性,使用 LI-6800 便携 式光合仪,于 2021 年 5—10 月份(完全展叶期)测定了北京山区广布灌木黄栌(*Cotinus coggygria*)叶片的光响应曲线,分析其水 分利用效率(WUE=最大净光合速率[*P_{amax}*]/气孔导度[*g_s*])和光能利用效率(LUE)的季节变化特征及影响因子。结果显示: 黄栌叶片 WUE 在 5—6 月份呈下降趋势,7—10 月份比较稳定;LUE 在 5—7 月份呈上升趋势,8—10 月份比较稳定。WUE 和 LUE 的生长季平均值分别为 98.25 µmol/mol 和 0.06 mol/mol,变异系数分别为 22%和 17%,两者呈负相关(*R²* = 0.86;*P*<0.01)。 环境因子中,WUE 和 LUE 主要受土壤含水量(SWC)影响,WUE 随 SWC 增加呈线性降低趋势,而 LUE 随 SWC 增加呈线性增加 趋势。SWC 每增加 0.1 m³/m³,*P_{amax}*和*g_s*分别线性增加 4.23 µmol m⁻² s⁻¹和 0.07 mol m⁻² s⁻¹,即*g_s*对 SWC 变化的敏感性比*P_{amax}* 高。光合有效辐射(PAR)对 WUE 和 LUE 的影响不显著。生物因子中,比叶面积(SLA)是影响 WUE 和 LUE 的主要因子,WUE 随 SLA 上升而上升,LUE 随 SLA 上升而下降。叶氮含量(LNC)与 WUE 和 LUE 均不显著相关。SWC 和 SLA 双因子线性回归模 型均可以较好模拟 WUE 和 LUE 的季节变化,解释度分别为 91%和 71%,且其中 SWC 的标准回归系数较大,说明 SWC 是影响 WUE 和 LUE 变异的主导因子。结果表明 SWC 是限制黄栌叶片 WUE 和 LUE 的主要环境因子,SLA 是调控 WUE 和 LUE 的关键 生物因子,其中 SWC 起主要调控作用。研究结果利于深入了解北京山区灌木生态功能对未来气候变化的响应。 关键词:黄栌;水分利用效率;光能利用效率;土壤含水量;比叶面积

Seasonal dynamics of leaf water- and light-use efficiencies and their responses to biophysical factors of *Cotinus coggygria* in Beijing mountainous areas

FANG Yuanyi^{1,2}, WANG Liping³, LIU Chunhe³, SU Tong⁴, WANG Ruifu⁴, LI Xinhao^{1,2}, LIU Peng², TIAN Yun², JIA Xin^{1,2}, ZHA Tianshan^{1,2,*}

1 State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resources, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

3 Beijing Forestry Farm of Badaling City, Beijing 100013, China

4 Forestation Management Center of Huairou District, Beijing 101499, China

Abstract: Plants depend on resources from the environment for photosynthesis. Climate change may affect the supply of

基金项目:国家重点研发计划(2020YFA0608100);北京园林绿化生态系统监测网络(GJH-2023-027)

收稿日期:2023-02-06; 网络出版日期:2023-11-27

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: tianshanzha@bjfu.edu.cn

photosynthetic resources, especially water and light. Water use efficiency (WUE = maximum net photosynthetic rate $[P_{max}]$ /stomatal conductance $[g_{\star}]$) is a key parameter to evaluate how plants balance the trade-off between carbon gain and water loss. Light use efficiency (LUE) is highly related to the production of the whole plant community. Recently, how to accurately predict WUE and LUE, the key ecophysiological parameters, have received widely attention. To better understand the ecological adaption of vegetation to climate change, we measured leaf light response curves of Cotinus coggygria, a widely distributed shrub in mountainous areas in Beijing, using LI-6800 portable photosynthetic analyzer from May to October 2021, i.e., leaf expanded period. This study aims to examined seasonal dynamics of water and light use efficiencies and their regulating factors. Results showed that the WUE decreased from May to June, then staying relatively stable from July to October. The LUE increased from May to July, then staying relatively stable from August to October. The means of WUE and LUE during the study period were 98.25 µmol/mol and 0.06 mol/mol, respectively. The coefficients of variation of WUE and LUE were 22% and 17%, respectively. WUE had a negative correlation with LUE ($R^2 = 0.86$; P< 0.01). WUE and LUE were mainly affected by soil water content (SWC) among environmental factors. Specifically, WUE decreased linearly with increasing SWC, whereas LUE increased linearly with SWC. Furthermore, for every 0.1 m³/m³ increase in SWC, P_{max} , and g_s increased linearly by 4.23 μ mol m⁻² s⁻¹ and 0.07 mol m⁻² s⁻¹, respectively. The sensitivity of g_s to SWC was higher than that of P_{amax} . The effect of photosynthetically active radiation (PAR) on WUE and LUE was weak. For biological factors, WUE and LUE were mainly affected by specific leaf area (SLA). WUE increased with SLA, while LUE decreased with SLA. There was no significant correlation between leaf nitrogen content (LNC) and WUE, LUE. Two-factor linear models combining SWC and SLA performed well in simulating WUE and LUE ($R^2 = 91\%$ and 71%, respectively), and the standardized regression coefficient of SWC was greater than SLA. These results suggest that SWC was the main environmental factor limiting WUE and LUE, and SLA was the key biological factor regulating them. Furthermore, SWC played a more important role than SLA in regulating seasonal WUE and LUE. Our findings have important implication for understanding the eco-function changes of shrubs in mountainous areas in Beijing under climate change.

Key Words: Cotinus coggygria; water use efficiency; light use efficiency; soil water content; specific leaf area

水分是植物与外界进行气体交换的重要限制因子,对整个生态系统的物质循环和能量流动有直接影响^[1]。受全球气候变化影响,区域环境受到的扰动越来越剧烈,多个气候模型预测未来气候变化会使局部地 区甚至全球降水格局发生变化^[2-3],未来极端降水事件发生的频率加快,降雨时间和强度将显著增加^[4]。

植物资源利用效率将环境资源供给和叶片光合作用联系起来,被广泛用于理解植物对气候变化的响应^[5-6]。叶片水分利用效率(water use efficiency, WUE)和光能利用效率(light use efficiency, LUE)是评估植物适应多变环境条件的关键因子^[7]。研究表明,高 CO₂浓度和干旱条件下 WUE 增大,此时植物可利用较少的水分固定更多的碳^[8],而气候变暖会减少 LUE,且可能会随着增温幅度的增大 LUE 减少的幅度增大^[9]。然而,植物在获取不同资源方面存在一定的权衡机制,即提高一种限制性资源的供应水平可能会降低植物对该资源的利用效率,但会改善对另一种资源的利用效率^[10],这种相对变化决定着植物生产力和植物碳收益的最大化^[11-13]。研究半湿润半干旱区植物水分和光能利用效率之间的调控关系将更加有利于我们深入理解植物对资源变化的适应能力。

环境因子是植物叶片 WUE 和 LUE 变化的直接驱动力,光照变化和水资源供给水平变化必然会对植物资 源利用效率产生影响。例如,当美国凌霄(*Campsis radicans*(L.)Seen)遭受水分胁迫时,会通过大幅减少蒸腾 耗水来适应外界水分条件变化,维持较高的 WUE^[14];遮荫的黄波罗(*Phellodendron amurense*)幼苗通过降低光 补偿点(LCP)和暗呼吸速率来利用环境中的弱光,使 LUE 在弱光环境下提高^[15]。此外,植物还可以通过叶 片性状间的协调与权衡来适应外界环境波动^[16-17],如叶氮含量和比叶面积变化能提高植物 WUE^[18],弱光下 的幼苗增大比叶面积,用等量的干物质形成更大的叶面积,有利于光能截取^[19]。综合研究环境因子和生物因 子对植物叶片水分和光能利用效率的影响,能更好地理解植物对自然生境的适应。

黄栌(Cotinus coggygria)为漆树科黄栌属落叶灌木或小乔木,是北京山区广为分布的乡土树种,该树种喜 光、耐旱、根系发达,适应性极强且观赏性高,是园林绿化优良树种。以往研究多探究黄栌叶片的光合特性在 不同人为控制梯度下的变化^[20-21],忽略了对自然环境条件的响应。鉴于此,本研究利用 LI-6800 便携式光合 仪对黄栌叶片光合参数进行原位测定,结合通量塔同步测定的环境因子,分析黄栌叶片 WUE 和 LUE 的季节 变化特征及其环境因子响应,研究目标是:(1)阐明黄栌叶片 WUE 和 LUE 的季节动态及相对变化;(2)探究 黄栌叶片 WUE 和 LUE 对环境因子和生物因子的响应。

1 研究区概况

研究区位于北京密云水库周边的密云水库森林生态监测站(116°48′45″E,40°29′52″N),海拔 177 m。该 地气候类型属暖温带季风型大陆性半湿润气候,年均气温 10.8℃,年无霜期 150 d 左右,年日照总时数约 2800 h。多年平均降水量 566 mm,但年际变化大,年内分布不均,多集中在 7、8 月份。在通量塔附近选取一 块10 m×10 m 的黄栌灌丛样地,优势树种为黄栌,伴有少量荆条(Vitex negundo var. heterophylla)、小叶鼠李 (Rhamnus parvifolia)等灌木,草本植物以菊科和禾本科为主,其中,黄栌的平均高度为 1.5 m,盖度在 70% 左右。

2 研究方法

2.1 光响应曲线测定

从黄栌灌丛样地中选取 3 株长势均一,无病虫害的健康黄栌作为样株,于 2021 年 5 月 30 日至 10 月 1 日 (DOY150—DOY274,文中日期均以积日[day of year, DOY]表示)的完全展叶期内,每月上、中、下旬选择晴朗 无风天气,在上午 7 点至 11 点,于 3 株样株向阳方向的靠下位置分别选取 1 片叶片,用 LI-6800(LI-COR, Lincoln, USA)测定叶片光响应曲线(P_n -PAR)。测前先对目标叶片进行充分光诱导,诱导时间为 3 min,叶室 温度设置为 25℃, CO₂浓度设置为 400 µmol CO₂ mol⁻¹,相对湿度设置为 50%。光强梯度共设置 12 个点,分别 为 1800、1500、1200、900、600、300、200、150、100、70、30 µmol m⁻² s⁻¹和 0 µmol m⁻² s⁻¹。

2.2 植物叶片性状测定

每次气体交换参数测定结束后,立即在样株上采集 10—20 片样叶,带回实验室用 YMJ-A 托普叶面积仪 测量样叶面积,105℃烘 2 h 杀青后再继续 75℃烘 48 h,测定干重。比叶面积(SLA, cm²/g)为鲜叶面积与干重的比值,将烘干后样叶粉碎、研磨成粉样,用凯氏定氮法测定样叶氮含量(LNC, g/kg)。

2.3 环境因子测定

环境因子由样地附近通量塔的微气象系统观测,其中光合有效辐射(PAR)由光合有效辐射传感器(LI-190R,LI-COR Inc., USA)测得,空气温度(*T_a*)和相对湿度(*RH_a*)由空气温湿度传感器(HMP155A,LI-COR Inc., USA)测得,降雨量由翻斗式雨量桶(TE525,LI-COR Inc., USA)测得。土壤体积含水量(SWC)由布设在通量塔周围的土壤水分传感器(TEROS11,LI-COR Inc., USA)测定,测量深度 10 cm。空气饱和水汽压差(VPD_a)由空气温度(*T_a*)和相对湿度(*RH_a*)计算得到:

$$VPD_a = 0.611 \times \exp\left(\frac{17.502 \times T_a}{T_a + 240.97}\right) (1 - RH_a)$$
(1)

2.4 水分及光能利用效率的计算

测定完成后通过直角双曲线修正模型拟合,利用 P_n -PAR 曲线估算叶片最大净光合速率(P_{nmax} , μ mol m⁻² s⁻¹)和内禀量子效率(α , mol/mol)。直角双曲线修正模型可以更好地反映植物净光合速率光合有效辐射的 响应过程^[22],公式为:

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d$$
⁽²⁾

44 卷

式中, P_n 为净光合速率,I为光合有效辐射, β 为修正系数, α 为光响应曲线的初始斜率,即在I = 0时的斜率, γ 为光响应曲线的初始斜率与植物最大光合速率之比,即 $\gamma = \alpha / P_{nmax}$, R_d 为I = 0时的暗呼吸速率。

对式(2)两边求导数,得到植物的量子效率,即:

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - 2\beta I - \beta \gamma I^2}{\left(1 + \gamma I\right)^2}$$
(3)

从式(3)可知,当*I*=0时:

$$P_n(I=0) = \alpha \tag{4}$$

式(4)就是植物光响应曲线在 *I* = 0 这一点的斜率,定义为植物的内禀量子效率,表示植物所具有的利用 光能的最大潜能,即 LUE。

当式(2)等于0时,可以求出植物的光补偿点(LCP):

$$LCP = \frac{\alpha - R_d \gamma - \sqrt{(\alpha - R_d \gamma)^2 - 4\alpha\beta R_d}}{2\alpha\beta}$$
(5)

当式(3)等于0时,可以求出植物的光饱和点(LSP):

$$LSP = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)\beta} - 1}{\gamma}$$
(6)

当 I = LSP 时,有最大光合速率为 P_{nmax} :

$$P_{n\max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma}\right)^2 - R_d \tag{7}$$

WUE =
$$\frac{P_{nmax}}{g_s}$$
 (8)

式中,g_s为气孔导度,该比值表示植物的内禀水分利用效率,反映了植物叶片碳吸收和水分耗散的内在调控情况。

2.5 数据分析

采用一元线性回归分析叶片水分和光能利用效率与环境因子及叶片功能性状之间的相关关系。此外,利用多元线性回归分析 SWC 和 SLA 与水分和光能利用效率之间的关系。用 Excel 2019 软件整理原始数据,用 *R* 4.1.2 软件进行统计分析,用 Origin 2018 软件作图。

3 结果与分析

3.1 环境因子和生物因子动态变化

如图 1 所示, 观测期内 PAR 日均值整体从第 121 天(DOY121)开始增加, 至第 149 天(DOY149)达到最大值 1221.88 µmol m⁻² s⁻¹, 然后开始下降, 平均值 629.03 µmol m⁻² s⁻¹。观测期内日均 T_a 季节变化趋势与 PAR 类似, 最高 28.22°C(DOY192), 平均值 19.70°C。观测期内 RH_a 在 6—9月份平均值较高, 为 66.65%; VPD_a的变化趋势与 RH_a 相反, 最大日均值 2.27 kPa(DOY172), 平均值 0.75 kPa。观测期内总降水量 697.2 mm, 最大一次降雨量 89.7 mm(DOY193); SWC 随降水量的变化而变化, 观测期内均值为 0.218 m³/m³, 最大值 0.304 m³/m³(DOY208), 最小值 0.074 m³/m³(DOY132)。生物因子 SLA 在生长季初期和末期较高(DOY150—DOY180 和 DOY245—DOY274), 生长季中期反而较低(DOY196—DOY232), 平均值 131.79 cm²/g, LNC 在 1.54—2.12 cm²/g 范围内波动, 平均值 1.87 cm²/g, 变异系数 9%。

3.2 水分和光能利用效率及气体交换参数的动态变化

图 2 表明,WUE 在 5—6 月份(DOY150—DOY180)较高,7—10 月份(DOY196—DOY274)较低,最大值 136.47 µmol/mol(DOY161),平均值 98.25 µmol/mol,变异系数 22%。LUE 在 5—7 月份(DOY150—DOY204)较低,8—10 月份(DOY213—DOY274)较高且波动较小,最大值 0.076 mol/mol(DOY213),平均值 0.061 mol/mol,变异系数



图 1 2021 年研究样地环境因子和生物因子的动态变化(日序列 DOY121—DOY304) Fig.1 Dynamics of daily environmental and biological factors at the study plot in 2021 (DOY121—DOY304)

17%。观测期内黄栌 *P_{nmax}*在 5—7 月份(DOY150—DOY204)较低,8—10 月份(DOY213—DOY274)维持较高 水平,最大值 18.61 μmol m⁻² s⁻¹(DOY204),平均值 14.11 μmol m⁻² s⁻¹。*g*_s变化趋势与 *P_{nmax}*相似,最大值 0.213 mol m⁻² s⁻¹(DOY245),最小值 0.065 mol m⁻² s⁻¹(DOY161),平均值 0.152 mol m⁻² s⁻¹。叶片 LSP 在 5—7 月份 (DOY150—DOY204)较低,生长季末期缓慢降低,最大值 1357.11 μmol m⁻² s⁻¹,平均值 1232.01 μmol m⁻² s⁻¹。 叶片 LCP 在 6.51—26.04 μmol m⁻² s⁻¹范围内波动,平均值 19.93 μmol m⁻² s⁻¹。

3.3 水分和光能利用效率对生物与非生物因子的响应

由图 3 可知, P_{nmax} 和 PAR 显著负相关(P<0.05), 解释度达到 57%, WUE 随 PAR 升高有增加的趋势, LUE 随 PAR 升高有先增后减的变化趋势, 均不显著相关(P>0.05)。SWC 与 WUE 和 LUE 均显著相关, P_{nmax} 和 g_s 均随 SWC 增加而线性增加, SWC 每增加 0.1 m³/m³, P_{nmax} 和 g_s 分别线性增加 4.23 µmol m⁻² s⁻¹和 0.07 mol m⁻² s⁻¹, 即 g_s 对 SWC 变化的敏感性比 P_{nmax} 高, 这导致 WUE 随 SWC 增加呈线性降低趋势, 解释度达到 68%, LUE 随 SWC 增加呈线性增加趋势, 解释度达到 70%。WUE 和 LUE 与叶片温度和饱和水汽压差均无显著相关性。

在图 4 中, P_{nmax} 和 g_s 均随 SLA 增加而线性减少, SLA 每减少 10 cm²/g, P_{nmax} 和 g_s 分别线性减少 0.6 µmol m⁻² s⁻¹和 0.014 mol m⁻² s⁻¹, 即 g_s 对 SLA 变化的敏感性比 P_{nmax} 高, 这导致 WUE 随 SLA 增加呈线性增加趋势, 解释度达到 68%, LUE 随 SLA 增加呈线性减少趋势, 解释度达到 40%。黄栌叶片 WUE 和 LUE 与 LNC 无显著 相关性。

拟合了同时包括 SWC 和 SLA 两个影响因素的 WUE 和 LUE 模型(表 1),可以解释 WUE 变化的 91%和 LUE 变化的 71%。从标准回归系数上看,相较于 SLA,SWC 对 WUE 和 LUE 的影响更强。



图 2 黄栌叶片水分利用效率(WUE)、光能利用效率(LUE)及光合参数的季节变化(平均值±1 倍标准偏差)

Fig.2 Seasonal variations of water use efficiency (WUE), light use efficiency (LUE) and photosynthetic parameters of *Cotinus coggygria* (mean±1SD)

表1 生物物理因子与水分利用效率(WUE)和光能利用效率(LUE)的回归方程

Table 1 Regression equ	ations of biophysical factors with wate	er use efficiency	(WUE) and	light use efficiency (LUE)
变量 Variable	回归方程 Equations	决定系数 <i>R</i> ²	显著性 P	标准回归系数 Standardized regression coefficients
土壤含水量,比叶面积 SWC, SLA	WUE = 126.15-199.51SWC+ 0.17SLA	0.91	< 0.01	-0.71, 0.28
土壤含水量,比叶面积 SWC, SLA	LUE = $0.04+0.12$ SWC- 3.45×10^{-5} SLA	0.71	< 0.01	0.60, -0.08

SWC:土壤含水量 Soil water content; SLA:比叶面积 Specific leaf area; WUE:水分利用效率 Water use efficiency; LUE:光能利用效率 Light use efficiency

4 讨论

4.1 黄栌叶片水分和光能利用效率变化特征及权衡关系

黄栌叶片 WUE 存在明显的月变化,5—6月份的 WUE 较高,从图 1上看,SWC 低于 7—10月份,VPD。相 对较高,为充分利用水分,叶片降低 g。以减少蒸腾,此时植物的 WUE 高^[20,23]。7—10月份 SWC 上升,VPD。相 对较低,叶片气孔较多处于打开状态,导致 WUE 降低,WUE 季节差异很大程度上受 g。变化的控制^[24]。 DOY245 这天的 P_{nmax}处于正常范围,而当天的 g。是整个观测期的最大值,因此计算出来的 WUE 值最低。已有 研究证实,g。过大是土壤水分充足时植物的一个共同特征,这会导致不必要的水分流失和 WUE 降低^[25]。黄 栌根系发达,能够摄取受大气环境影响较小的深层土壤水分,研究期间一直保持着较高含水量,而 DOY245 当 天温度较高,空气干燥,蒸腾拉力导致 g。变大。黄栌叶片 LUE 在 5—7月份有缓慢增加的趋势,这可能与前期 PAR 的增长有关(图1)。8—10月份 PAR 逐渐减小,而 LUE 相对稳定,说明在土壤水分充足时,黄栌能够高



图 3 最大净光合速率 (P_{nmax}) 、气孔导度 (g_s) 、水分利用效率(WUE)和光能利用效率(LUE)对光合有效辐射(PAR)及土壤含水量(SWC)的响应

Fig.3 Responses of maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}) , stomatal conductance (g_s) , water use efficiency (WUE) and light use efficiency (LUE) to photosynthetically active radiation (PAR) and soil water content (SWC) SWC 和 g_s , SWC 和 WUE 的线性拟合去除了 DOY245 的数据

效利用光能来满足植物正常生长。

生态经济理论认为,植物会降低对丰富资源的利用效率,提高对有限资源的利用效率,从而增强碳同化能力^[24,26]。随着降雨增多和土壤水分提高,使光能资源在一定程度上受限,所以黄栌叶片降低了水资源利用率,WUE 有下降趋势,但同时提高了光能利用效率,LUE 有上升趋势。在叶片尺度上,资源利用效率对资源可用性变化的响应是两种资源之间相互作用的重要原因。Tarvainen 等^[27]发现叶片尺度上的 WUE 与 LUE 呈负相关关系,低蒸腾速率导致 WUE 增加,降低 g_s减少失水的同时通过限制 CO₂供应降低净光合速率,LUE



图 4 最大净光合速率(P_{nmax})、气孔导度(g_s)、水分利用效率(WUE)和光能利用效率(LUE)对比叶面积(SLA)的响应 Fig.4 Responses of maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}), stomatal conductance (g_s), water use efficiency (WUE) and light use efficiency (LUE) to specific leaf area (SLA) SLA 和 g_s 、SLA 和 WUE 的线性拟合去除了 DOY245 的数据

下降。

4.2 黄栌叶片水分和光能利用效率对环境因子的响应

光照、温度和水分是植物光合作用必不可少的条件,这些因子变化会对植物光合作用产生不同的影响,进 而影响植物对光能的吸收利用、碳固定以及水分运移等。植物的干物质有 90%来自光合作用,LUE 大小是决 定植物生产力高低的重要因素^[14]。黄栌叶片的 LSP 较高,平均值为 1151.73 μmol m⁻² s⁻¹,说明黄栌对强光有 较强适应能力,随着 7 月份降雨来临,PAR 受到一定影响,日均值维持在 500 μmol m⁻² s⁻¹左右(图 1),黄栌光 合作用受到光能的抑制。太阳辐射是决定光合作用最主要的因素,在低光能条件下,黄栌叶片增加对有限资 源的利用程度,*P_{nmax}*增大,这与盆栽试验中,适度遮荫可以提高幼苗的 LUE 结果一致^[19]。黄栌的 LCP 较低, 平均值为 18.89 μmol m⁻² s⁻¹,说明黄栌在较低光强下就开始了有机质的正向增加,利于有机物质积累^[28]。

已有研究证实,有效水资源增加会大大降低草地水分利用效率^[29]。随着7月份降雨量增大,土壤水分输入增加,此时的黄栌WUE明显低于5—6月份,符合"边际收益递减"定律提出的植物资源利用效率会随资源增加而递减^[30-32]。陈林等^[33]通过模拟控制试验发现,当光照强度较高时,土壤含水量与猪毛蒿(Artemisia scoparia)的净光合速率和气孔导度均呈极显著正相关,而与WUE呈极显著负相关,与本文研究结果一致。曾小平等^[34]通过盆栽试验证实土壤含水量的变化会影响植物光响应过程,在土壤偏湿状态下,常绿乔木具有较高的光能利用效率,这说明了即使在光资源较为短缺时,植被仍能正常获取和利用环境中的水资源以维持自身生长。

4.3 黄栌叶片水分和光能利用效率对生物因子的响应

比叶面积 SLA 是衡量植物对环境适应能力及获取资源能力的叶功能性状。本研究结果显示,黄栌叶片 SLA 偏小时, *P_{nmax}*和 LUE 均较高,这可能是因为 SLA 较低的叶片将更多干物质用于增加叶肉细胞密度和叶片 厚度,使得叶片能容纳更多叶绿体,这有助于提高叶片光合能力^[35]。同时, SLA 偏小有利于增加叶片内部水 分向叶片表面扩散的距离或阻力,从而减少植物内部水分散失^[18]。马迎宾等^[36]研究表明 3 年生沙区乔木的 SLA 较高时,光合作用的水分传输阻力小,蒸腾速率高,叶片呼吸能耗提高,导致 WUE 降低。然而本研究显示,黄栌叶片 WUE 与 SLA 极显著正相关,这可能是 g_s对 SLA 变化的敏感性比 P_{nmax}高导致的。除此之外,SLA 容易受种群密度、株高和冠幅等因子的影响,李群等^[37]研究发现,随着湿地群落芦苇(*Phragmites australis*)种群密度逐渐降低,芦苇的 SLA 逐渐减小,WUE 逐步增加。

叶片氮含量 LNC 增加可以增加光合酶的数量,提高叶片光合速率,同时也让植物有更多氮素投入到非光 合组织或器官中,增加细胞渗透压,提高水分利用效率^[18]。也有研究认为,叶片氮含量增加的同时也增加了 叶片 g_s,而 g_s调整伴随着水力传导效率的变化,高叶片内阻降低了叶绿体中羧化位点 CO₂浓度,即提高了 CO₂ 在叶片内部扩散的限制,使得水分利用效率降低^[38]。有少数研究认为植物 WUE 与叶氮含量无关,广泛的环 境条件特别是海拔,可能会混淆两者的关系^[39]。本研究中,黄栌叶片 WUE 和 LUE 与 LNC 无显著相关性,可 能是因为 LNC 在生长季相对稳定(*CV*=9%),植物资源利用主要由其光合能力决定^[27]。

5 结论

本文使用 LI-6800 便携式光合仪,研究了 2021 年 5—10 月份完全展叶期的黄栌叶片 WUE 和 LUE 的季节 变化特征及主要影响因子。WUE 和 LUE 具有明显的季节变化,WUE 在 5—6 月份呈下降趋势,7—10 月份较 为稳定;LUE 在 5—7 月份呈上升趋势,8—10 月份较为稳定,二者呈负相关。调控 WUE 和 LUE 季节变异的 主要环境因子是 SWC,主要生物因子是比叶面积,其中 SWC 起主导作用。虽然 g_s与 P_{nmax}均随 SWC 上升而上 升,但敏感性的差异导致 WUE 随 SWC 上升而降低。研究结果有利于深入了解北京山区灌木生态功能对未来 气候变化的响应。

参考文献(References):

- [1] 周双喜, 吴冬秀, 张琳, 施慧秋. 降雨格局变化对内蒙古典型草原优势种大针茅幼苗的影响. 植物生态学报, 2010, 34(10): 1155-1164.
- [2] Fischer E M, Beyerle U, Knutti R. Robust spatially aggregated projections of climate extremes. Nature Climate Change, 2013, 3(12): 1033-1038.
- [3] Knapp A K, Ciais P, Smith M D. Reconciling inconsistencies in precipitation-productivity relationships: Implications for climate change. The New Phytologist, 2017, 214(1): 41-47.
- [4] IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. In: Stocker TF, Qin DPlattner G-K, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y eds. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- [5] Huang Z Q, Liu B, Davis M R, Sardans J, Peñuelas J, Billings S. Long-term nitrogen deposition linked to reduced water use efficiency in forests with low phosphorus availability. The New phytologist, 2016, 210(2): 431-442.
- [6] Liu P, Black T A, Jassal R S, Zha T S, Nesic Z, Barr A G, Helgason W D, Jia X, Tian Y, Stephens J J, Ma J Y. Divergent long-term trends and interannual variation in ecosystem resource use efficiencies of a southern boreal old black spruce forest 1999-2017. Global Change Biology, 2019, 25(9): 3056-3069.
- [7] 李鑫豪, 闫慧娟, 卫腾宙, 周文君, 贾昕, 查天山. 油蒿资源利用效率在生长季的相对变化及对环境因子的响应. 植物生态学报, 2019, 43(10): 889-998.
- [8] 张永娥,赵阳,路伟伟,余新晓,张晓明,王昭艳,刘冰,辛艳.CO₂浓度和土壤含水量对植物个体尺度短期水分利用效率的影响.应用 生态学报,2022,33(6):1505-1510.
- [9] 周楠,付刚,孙维,李少伟,沈振西,何永涛,张宪洲,王江伟.藏北高原高寒草甸光能利用效率对短期模拟增温的响应.草业学报, 2016,25(2):251-257.
- [10] 王常顺, 孟凡栋, 李新娥, 姜丽丽, 汪诗平. 草地植物生产力主要影响因素研究综述. 生态学报, 2014, 34(15): 4125-4132.
- [11] 蒋燕, 靳川, 姜晓燕, 李鑫豪, 魏宁宁, 高圣杰, 刘鹏, 贾昕, 查天山. 油蒿叶片资源利用效率变化及其影响因素. 生态学报, 2022, 42 (15): 6196-6208.
- [12] Chen Z H, Zha T S, Jia X, Wu Y J, Wu B, Zhang Y Q, Guo J B, Qin S G, Chen G P, Peltola H. Leaf nitrogen is closely coupled to phenophases in a desert shrub ecosystem in China. Journal of Arid Environments, 2015, 122: 124-131.
- [13] Silvertown J, Araya Y N, Gowing D. Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. Journal of Ecology, 2015, 103(1): 93-108.
- [14] 夏江宝,张光灿,刘京涛,刘庆,陈建.美国凌霄光合生理参数对水分与光照的响应.北京林业大学学报,2008,30(5):13-18.

[15]	王凯,朱教君,于立!	忠, 孙一荣, 陈光	4华. 遮阴对黄波罗	罗幼苗的光合特性人	及光能利用效率的影响.	植物生态学报,	2009,	33(5):
	1003-1012.							

- [16] Wu Y J, Ren C, Tian Y, Zha T S, Liu P, Bai Y J, Ma J Y, Lai Z R, Bourque C P A. Photosynthetic gas-exchange and PSII photochemical acclimation to drought in a native and non-native xerophytic species (*Artemisia ordosica* and *Salix psammophila*). Ecological Indicators, 2018, 94: 130-138.
- [17] Carvajal D E, Loayza A P, Rios R S, Delpiano C A, Squeo F A. A hyper-arid environment shapes an inverse pattern of the fast-slow plant economics spectrum for above-, but not below-ground resource acquisition strategies. Journal of Ecology, 2019, 107(3): 1079-1092.
- [18] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较. 生态学报, 2005, 25(5): 994-999.
- [19] 张俊杰,刘青,韦霄,张建军,郭庭鸿.光强对金丝李幼苗生长及光合特性的影响.林业科学, 2022, 58(5): 53-64.
- [20] 李金航,齐秀慧,徐程扬,王畅,刘海轩,孙鹏.黄栌幼苗叶片气体交换对干旱胁迫的短期响应.林业科学,2015,51(1):29-41.
- [21] 刘刚, 张光灿, 刘霞. 土壤干旱胁迫对黄栌叶片光合作用的影响. 应用生态学报, 2010, 21(7): 1697-1701.
- [22] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in Oryza sativa. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640.
- [23] 何春霞,张劲松,孟平,胡心雨,高峻.太行山南麓3种常见灌木的水分利用特性.林业科学,2018,54(9):137-146.
- [24] Jiang Y, Tian Y, Zha T S, Jia X, Bourque C P A, Liu P, Jin C, Jiang X Y, Li X H, Wei N N, Gao S J. Dynamic changes in plant resource use efficiencies and their primary influence mechanisms in a typical desert shrub community. Forests, 2021, 12(10): 1372.
- [25] McAusland L, Vialet-Chabrand S R, Davey P, Baker N R, Brendel O, Lawson T. Effects of kinetics of light-induced stomatal responses on photosynthesis and water-use efficiency. The New Phytologist, 2016, 211(4): 1209-1220.
- [26] Bloom A J, Chapin F S, Mooney H A. Resource limitation in plants-an economic analogy. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 1985, 16: 363-392.
- [27] Tarvainen L, Räntfors M, Wallin G. Seasonal and within-canopy variation in shoot-scale resource-use efficiency trade-offs in a Norway spruce stand. Plant, Cell & Environment, 2015, 38(11): 2487-2496.
- [28] 尤扬,贾文庆,周建,王芳华.黄栌叶片光合特性.东北林业大学学报,2009,37(7):25-26,29.
- [29] Bai Y F, Wu J G, Xing Q, Pan Q M, Huang J H, Yang D L, Han X G. Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. Ecology, 2008, 89(8): 2140-2153.
- [30] de Wit C T. Resource use efficiency in agriculture. Agricultural Systems, 1992, 40(1/2/3): 125-151.
- [31] Han J J, Chen J Q, Miao Y, Wan S Q. Multiple resource use efficiency (mRUE): a new concept for ecosystem production. Scientific Reports, 2016, 6: 37453.
- [32] Hodapp D, Hillebrand H, Striebel M. "unifying" the concept of resource use efficiency in ecology. Frontiers in Ecology and Evolution, 2019, 6: 233.
- [33] 陈林,陈高路,宋乃平,李学斌,万红云,何文强.宁夏东部荒漠草原猪毛蒿光合特征和水分利用效率对降水变化的响应.草业学报, 2022,31(10):87-98.
- [34] 曾小平,赵平,蔡锡安,孙谷畴,彭少麟.不同土壤水分条件下焕镛木幼苗的生理生态特性.生态学杂志,2004,23(2):26-31.
- [35] 董星光,曹玉芬,田路明,王昆,张莹,齐丹.中国野生山梨叶片形态及光合特性.应用生态学报,2015,26(5):1327-1334.
- [36] 马迎宾,黄雅茹,赵英铭,迟悦春,莎仁图雅,郭跃.乌兰布和沙漠小叶杨与胡杨杂交种(小×胡杨)比叶面积与水分利用效率的关系.干 旱区资源与环境,2021,35(12):150-155.
- [37] 李群, 赵成章, 王继伟, 赵连春, 徐婷, 韩玲. 张掖湿地芦苇比叶面积和水分利用效率的关系. 生态学报, 2017, 37(15): 4956-4962.
- [38] Williams D G, Ehleringer J R. Carbon isotope discrimination and water relations of oak hybrid populations in southwestern Utah. Western North American Naturalist, 2000, 60(2): 121-129.
- [39] Kloeppel B D, Gower S T, Treichel I W, Kharuk S. Foliar carbon isotope discrimination in Larix species and sympatric evergreen conifers: a global comparison. Oecologia, 1998, 114(2): 153-159.