

DOI: 10.20103/j.stxb.202405291246

郝英惠, 韩玮, 罗招磊, 沈跃, 申明骏, 刘昕雨, 王建城. 不同天气条件下叶片边界层湿度对土壤水分的响应及其影响因素研究. 生态学报, 2025, 45(10): - .

Hao Y H, Han W, Luo Z L, Shen Y, Shen M J, Liu X Y, Wang J C. Study on the response of leaf boundary layer humidity to soil moisture under different weather conditions and its influencing factors. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(10): - .

不同天气条件下叶片边界层湿度对土壤水分的响应及其影响因素研究

郝英惠¹, 韩 玮^{1,*}, 罗招磊¹, 沈 跃¹, 申明骏¹, 刘昕雨¹, 王建城²

¹ 南京信息工程大学生态与应用气象学院, 南京 210044

² 滨州魏桥国科高等技术研究院, 滨州 256606

摘要: 叶片边界层湿度与环境湿度存在很大差异, 预测叶片边界层湿度对预防植物病害具有重要意义, 以葡萄(“北冰红”、“巨峰”)、草莓(“红颜”、“宁玉”)为研究对象, 研究了不同天气及土壤水分处理下叶片边界层湿度的变化趋势, 并分析叶片生理指标与叶片边界层湿度的相关关系, 基于支持向量机理论建立了叶片边界层湿度预测模型。结果表明: (1) 植物叶片边界层湿度均在距离叶片上下表面 1 mm、5 mm 处显著高于环境湿度, 叶片 15 mm 处与环境湿度无显著性差异, 叶片上下表面 1 mm 的叶片边界层湿度最高, 叶片边界层湿度与环境湿度的差异表现为晴天>阴天; (2) 晴天及阴天条件下, 叶片下表面的叶片边界层湿度均高于上表面, 叶片上下表面 1 mm、5 mm 的叶片边界层湿度均随土壤含水量的升高而升高; (3) 叶片边界层湿度与净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、叶片水势、气孔长度(SL)、土壤含水量呈极显著正相关, 与环境湿度和叶片上下表面的距离呈极显著负相关; (4) 基于支持向量机(SVR)构建的叶片边界层湿度预测模型, 决定系数 R^2 为 0.938, 达到了 0.9 以上, 模型精度较高。叶片边界层湿度预测模型可以快速准确的预测叶片边界层湿度, 对开展病害生态防治具有重要意义, 并为研究作物栽培与环境的关系提供了理论基础。

关键词: 叶片边界层湿度; 环境湿度; 土壤含水量; 预测模型

Study on the response of leaf boundary layer humidity to soil moisture under different weather conditions and its influencing factors

HAO Yinghui¹, HAN Wei^{1,*}, LUO Zhaolei¹, SHEN Yue¹, SHEN Mingjun¹, LIU Xinyu¹, WANG Jiancheng²

¹ School of Ecology and Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China

² Binzhou Institute of Technology, Binzhou 256606, China

Abstract: The humidity within the leaf boundary layer significantly deviates from the surrounding humidity, plant diseases are often closely related to humidity. Predicting leaf boundary layer humidity is important for preventing plant diseases. Consequently, grapes (“Beibinghong”, “Jufeng”) and strawberries (“Hongyan”, “Ningyu”) were chosen for thorough research analysis. First, a comprehensive investigation was carried out to examine the trends of leaf boundary layer humidity under different weather conditions and soil moisture treatments. Second, an in-depth analysis was conducted to clarify the correlations between leaf physiological indices and leaf boundary layer humidity. Employing the principles of Support Vector Regression (SVR), a predictive model for leaf boundary layer humidity was then developed. The results showed that: (1) plant leaf boundary layer humidities are significantly higher than ambient humidity at distances of 1 mm and 5 mm from both

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(42005140)

收稿日期: 2024-05-29; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: binzhouhanwei@163.com

the upper and lower leaf surfaces, with no significant difference observed at distance of 15 mm. In addition, the highest leaf boundary layer humidity is found at distance of 1 mm from the upper and lower leaf surfaces. Moreover, the discrepancy between leaf boundary layer humidity and ambient humidity was more conspicuous on sunny days than cloud days; (2) under both sunny and cloudy conditions, the humidities within the leaf boundary layer are consistently higher on the lower surfaces of leaves compared to their upper surfaces. Additionally, as soil moisture content increases, the humidities at distances of 1 mm and 5 mm from the leaf surfaces exhibit a corresponding elevation; (3) the humidities within the leaf boundary layer demonstrate a highly striking and positive correlation with net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), leaf water potential, stomatal length (SL), and soil moisture content. Nonetheless, the above humidities display a highly remarkable and negative correlation with ambient humidity and distance from the upper and lower leaf surfaces; the indicators are ranked based on their correlation with the leaf boundary layer humidity as follows: the distance between the upper and lower leaf surfaces, environmental humidity, net photosynthetic rate, soil moisture content, leaf water potential, stomatal length, and transpiration rate. (4) the leaf boundary layer humidity prediction model based on the Support Vector Regression (SVR) had a coefficient of determination R^2 of 0.938, which is above 0.9, which clearly illustrates a desirable fit and superior precision. The leaf boundary layer humidity prediction model allows for rapid and precise forecasting of leaf boundary layer humidity, which is important for ecological control of diseases and provides a theoretical basis for studying the relationship between crop cultivation and the environment.

Key Words: leaf boundary layer humidity; ambient humidity; soil moisture content; predictive model

设施农业是一种促进农业高效生产的现代化农业种植模式,设施内水汽不易扩散,环境中的水汽和叶片气体交换过程中产生的水汽相叠加,导致叶片表面边界层的湿度与周围环境湿度相比有所升高,植物叶片边界层相对湿度可高于温室环境 30%—50%^[1-2]。叶片边界层湿度的升高为霜霉病、灰霉病、白粉虱、蓟马等病原菌和叶栖生物的入侵提供了有利条件^[3-4]。因此,研究叶片边界层湿度的影响因素,建立设施作物叶片边界层湿度预测模型,对于开展病害生态防治,保护温室生态环境和农产品质量安全至关重要^[5]。

叶片被叶片边界层包围^[6],边界层被蒸腾的水汽润湿,通过边界层蒸腾出的水蒸气被转移到环境空气中,这一水平的湿度条件受到叶片蒸腾作用、空气温度、叶片周围的空气流速等影响^[7-8],与温室空气中监测的湿度值有很大不同。Kitano 等^[9]在人工气候室的实验表明黄瓜叶片边界层水汽含量可以比周围环境高出 16 g/m³ 以上,达到温室湿度值的 1.5 倍甚至更高。Boulard 等^[10]发现番茄叶片 5 mm 处的湿度可以远远高出环境湿度,某些时候 60%左右的温室空气湿度条件下,叶片边界层空气湿度可以达到 90%以上。由于温室覆盖层的使用大大降低了当地的空气流通速度,限制了植被和环境空气之间的热能和质能交换,导致温室中叶片边界层湿度与温室环境监测的湿度差异尤为明显^[11-12]。在温室环境内,空气流速通常低于 0.5 m/s,当无量纲雷诺数 $Re = l/\nu$ (其中 l 为叶片的特征长度, ν 为空气动力粘度) 小于 10^6 时,就会在叶片和空气之间产生层流对流传输^[13]。在静止空气条件下(自由对流),未扰动的边界层最厚(可达 5—10 mm),并且取决于叶片的形状、大小、温度和植物上的位置。有研究表明,叶片边界层的空气湿度与植物叶片生理活动密切相关,水蒸气通过气孔和角质层运输从叶表面流失到环境空气中,这在未扰动的空气层上产生了水蒸气浓度梯度^[14-15]。Roy 等^[16]研究也表明,由于气孔的昼夜开闭规律,白天设施内叶片表面的水汽含量和热量显著升高,使叶片边界层与周围环境之间的温湿度差异加大。

上述文献表明,设施条件下,植物叶片边界层湿度与温室环境湿度差异较大,叶片边界层相对湿度高于温室环境湿度(可达 30%—50%),主要是由于温室内空气流速较低,空气层和叶片之间的热量和质量传递受到限制所导致的。然而对于不同天气,不同植物,叶片边界层湿度有何特征? 哪些植物生理生态指标与叶片边界层湿度有关联? 影响程度如何? 这些还需要进一步研究。而且,针对设施葡萄和草莓叶片边界层湿度与温室环境因子和叶片性状的关系研究目前并未见报道。因此,探究叶片边界层湿度的影响因素,建立适用于设

施葡萄和草莓的叶片边界层湿度预测模型是一项亟待开展的研究工作。

由于天气条件对温室环境因子有重要影响,土壤水分深刻影响植物叶片水分、蒸腾速率等生理特性,研究不同天气条件下设施植物叶片边界层湿度对土壤水分的响应及其与植物生理特性的关系具有重要意义。本文以葡萄(“北冰红”、“巨峰”)、草莓(“红颜”、“宁玉”)为研究对象,探究不同天气条件及不同土壤水分处理下植物叶片边界层湿度变化趋势及其与叶片性状的关系,筛选影响叶片边界层湿度的敏感因子,构建植物叶片边界层湿度预测模型,为改善作物栽培环境以及预防病虫害提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点和材料

试验于 2023 年 3—5 月在南京信息工程大学农业气象实验站的 Venlo 型玻璃温室中进行。温室长 30.00 m,宽 9.60 m,顶高 5.00 m,肩高 4.50 m,呈南北走向。以葡萄(“北冰红”、“巨峰”)、草莓(“红颜”、“宁玉”)为试验材料。将葡萄(2 年生)、草莓幼苗于 3 月中旬分别定植于 35 cm(高)×32 cm(直径)、18.8 cm(高)×17.8 cm(直径)的塑料花盆中,栽培基质为田园土:基质土=2:1,供试土壤为中壤土,每种植物土壤重量保持一致,具体情况见表 1。

表 1 试验材料及栽培条件

Table 1 Test materials and cultivation conditions

植物 Plant	品种 Species	花盆尺寸 Planter size		土重 Soil weight/kg
		高 High/cm	直径 Calibre/cm	
葡萄 Grape	“北冰红”	35	32	14
	“巨峰”			
草莓 Strawberry	“红颜”	18.8	17.8	2.5
	“宁玉”			

1.2 试验设计

试验设置 3 个土壤水分梯度,分别为田间持水量的 40%、60%、80%,每个处理 3 次重复。采用称重法^[17]来控制土壤水分含量,每天进行称重补水,以保证土壤含水量达到所需水平。待植株生长到第 4、5 片叶时,分别选取 3 天晴天天气条件(4 月 29、30 日,5 月 1 日)和阴天天气条件(4 月 28 日,5 月 7、8 日),测定不同土壤水分处理下植物的叶片边界层湿度及其叶片形态生理指标。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 叶片边界层湿度

每次测量前于上午 9:30,随机选取每个植株从上至下 3—5 片叶间的 1 片成熟叶片,分别在距离叶片上下表面 1 mm、5 mm、15 mm 处固定温湿度传感器(中国 华汉维温湿度记录仪-TH20BL-EX-H),固定前先摘取传感器探头外的保护帽,从 10:00 开始计时,静置 60 min 后进行读数,每个处理 3 次重复。

1.3.2 温室气象因子

在测量叶片边界层湿度的同时,使用手持气象仪(美国 Kestrel NK3000)测量温室内离地面 1.5 m 处的气温、风速、空气相对湿度,使用 CO₂浓度仪(中国 伯虎空气检测仪 BH-8)测量 CO₂浓度,每种指标重复测定 3 次,取平均值。叶片边界层湿度测定时温室内气象因子见表 2。

1.3.3 叶片光合参数的测定

采用 LI-6400 便携式光合测定仪对植物叶片的光合参数进行测定,使用仪器配备的标准透明叶室,开放式气路,于 10:00—13:00 之间测定叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO₂浓度(C_i),测定过程中光合仪叶室温度、湿度、CO₂浓度与温室内气象因子保持一致(具体见表 2),流量为 500 $\mu\text{mol/s}$,晴天光合有效辐射(PAR)分别为 1127(4 月 29 日)、1085(4 月 30 日)、936(5 月 1 日) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,阴

天光合有效辐射(PAR)分别为 740(4 月 28 日)、580(5 月 7 日)、630(5 月 8 日) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,每个处理选取 3 盆生长健康的植株,每盆植株随机选取从上至下 3—5 片叶之间的 1 片成熟叶片进行测定作为一次重复,取 3 次重复的平均值作为最终结果。

表 2 温室内气象因子
Table 2 Meteorological factors in greenhouses

气象因子 Meteorological factor	晴天 Sunny			阴天 Cloudy		
	4 月 29 日	4 月 30 日	5 月 1 日	4 月 28 日	5 月 7 日	5 月 8 日
气温 Temperature/ $^{\circ}\text{C}$	27.3	32.9	31.3	21.4	28.6	23.0
风速 Wind speed/(m/s)	0	0	0	0	0	0
空气相对湿度 Relative air humidity/%	36.9	46	42	51.8	57	59.7
CO_2 浓度 CO_2 concentration/($\mu\text{mol/mol}$)	465.7	506	429.3	498.3	524	431.3

1.3.4 叶片形态指标

参照冷寒冰等^[18]的方法,随机选取每个植株上生长健康的 1 片成熟叶片,测量叶片长度(L)、宽度(W),叶扫描后用 Image-Pro Plus6.0 图像处理软件测量叶周长(LP)、叶面积(LA)。将测量好的叶片放入烘箱,在 85 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干至质量不变,分别记录所有叶片干重(DW),计算比叶重($\text{SLW}=\text{DW}/\text{LA}$),每个处理 3 次重复。

1.3.5 叶绿素含量的测定

采用 95%的乙醇提取液浸提法^[19]。随机选取每个植株上生长健康的 1 片成熟叶片,称取 0.2 g,置于 95%乙醇中 48 h 直至叶片中的叶绿素完全被提取出。取提取液在紫外分光光度计 UV-1800(日本岛津)中采用比色法测定光密度值,每个处理 3 次重复。

1.3.6 叶片水势的测定

每个植株随机选取从上至下 3—5 片叶间的 1 片成熟叶,在每天 14:00 时采用露点水势仪(美国 WP4-C)进行测定,测定环境温度为 25 $^{\circ}\text{C}$,测定前使用 1 mol/L 的 KCl 溶液对仪器进行校正,每个处理 3 次重复,取平均值作为最终结果。

1.3.7 叶片气孔特性

随机选择每个植株的从上至下 3—5 片叶间的 1 片成熟叶片,用无色指甲油印痕法^[20]制成临时装片。使用光学显微镜(olympus CX-31)及其配置的摄像装置(olympus DP-20)进行观察测量并拍照,每个装片随机选择 5 个视野记录气孔数量,根据视野内的气孔数量(M)和视野面积(A)计算气孔密度(SD),同时在每个视野中选择一个气孔,利用配套的分析软件(Motic images Advanced 3.0)测量气孔长度(SL)和气孔宽度(SW),每个处理 3 次重复。

1.4 数据分析

1.4.1 数据处理

应用 SPSS 22.0 软件进行方差分析,采用 Duncan 法进行差异显著性分析,利用皮尔逊相关分析对各指标与边界层湿度的关系进行分析。采用 Origin 2022 绘制结果图,运用 MATLAB R2023b 构建叶片边界层湿度预测模型。文中描述 A 比 B 提高或降低幅度百分比计算公式皆为 $(A-B)/B\times 100\%$ (提高)或 $(B-A)/A\times 100\%$ (降低)。

1.4.2 支持向量机回归算法原理

支持向量机回归(Support Vector Regression,简称 SVR)是一种适用于小样本数据训练的模型模拟算法,具有预测精度高、收敛速度快、可避免过拟合等优点^[21]。该算法的核心是通过建立分类超平面作为决策面,最大化分离样本的正例和反例,将低维空间的数据映射到高维空间进行处理,以实现高精度训练。其基础模型为:

$$f(x)=\omega^T\varphi(x)+b \tag{1}$$

式中, $f(x)$ 为线性回归函数; $\varphi(x)$ 为映射函数; ω^T 为权向量转置; b 为偏置。

运用凸二次规划解决寻找超平面问题, 公式如下:

$$\min \frac{1}{2} \|\omega\|^2 + C \sum_{i=1}^l (\xi_i + \xi_i^*) \quad (2)$$

$$\text{s.t.} \begin{cases} y_i - \omega^T \varphi(x_i) - b \leq \varepsilon + \xi_i \\ \omega^T \varphi(x_i) + b - y_i \leq \varepsilon + \xi_i^*, i = 1, 2, \dots, l \\ \xi_i, \xi_i^* \geq 0 \end{cases} \quad (3)$$

式中, C 为惩罚因子; ξ_i 和 ξ_i^* 为松弛变量; ε 为给定间隔。

核函数和 c 、 g 参数的确定。核参数 c 与影响因子 g 对径向基函数的形态和模型的精度具有重要影响, 此处采用交叉验证法对 c 、 g 参数进行计算, 得到 c 、 g 参数分别为 4、0.8。本研究选用径向基函数为核函数, 其决策函数为:

$$f(x) = \sum_{i=1}^l (a_i - a_i^*) K(x, x_i) + b \quad (4)$$

式中, a_i 和 a_i^* 为拉格朗日乘子; $K(x, x_i)$ 为核函数, 其表达式为:

$$K(x, x_i) = \exp(-\sigma \times \|x - x_i\|^2) \quad (5)$$

式中, σ 为宽度信息。

2 结果与分析

2.1 植物叶片边界层湿度变化规律

图 1 为晴天条件下葡萄(“北冰红”、“巨峰”)、草莓(“红颜”、“宁玉”)2 种植物叶片上下表面不同距离处的叶片边界层湿度。不同植物叶片上下表面的叶片边界层湿度均随距离的增大而减小, 在距离叶片上下表面 1 mm 处时达到最大, 较环境湿度分别提高了 27.66%—30.51%(上表面)、35.84%—39.87%(下表面); 距离叶片上下表面 5 mm 处的叶片边界层湿度, 较环境湿度分别提高了 21.56%—24.62%(上表面)、29.42%—32.99%(下表面); 而距离叶片上下表面 15 mm 处与环境湿度无显著性差异。在距离叶片上下表面 1 mm、5 mm 处, 叶片边界层湿度均随土壤水分的增加而增加, 在土壤含水量为 80% 时达到最大, 与土壤含水量为 40% 相比分别提高了 8.17%—12.56%(上表面)、10.16%—15.39%(下表面), 与土壤含水量为 60% 相比分别提高了 3.17%—6.20%(上表面)、3.41%—7.51%(下表面), 而在距离叶片上下表面 15 mm 处时不同土壤水分处理的叶片边界层湿度则无显著差异。叶片下表面 1 mm、5 mm 处的叶片边界层湿度分别较上表面提高了 20.99%—44.16%、23.58%—36.43%。两种植物相比, 草莓叶片边界层湿度变化最大, 与环境湿度相比提高幅度可达 39.87%。

图 2 为阴天条件下葡萄(“北冰红”、“巨峰”)、草莓(“红颜”、“宁玉”)2 种植物叶片上下表面不同距离处的叶片边界层湿度。阴天叶片上下表面不同位置处的叶片边界层湿度与晴天变化规律相似, 均随距离的增大而减小, 在距离叶片上下表面 1 mm 处时达到最大, 较环境湿度分别提高了 9.73%—10.35%(上表面)、12.81%—16.42%(下表面); 距离叶片上下表面 5 mm 处的叶片边界层湿度, 较环境湿度分别提高了 6.42%—7.40%(上表面)、8.51%—13.63%(下表面); 而距离叶片上下表面 15 mm 处与环境湿度无显著性差异。在距离叶片上下表面 1 mm、5 mm 处, 叶片边界层湿度均随土壤水分的增加而增加, 在土壤含水量为 80% 时达到最大, 与土壤含水量为 40% 相比叶片边界层湿度分别提高了 4.22%—7.94%(上表面)、4.81%—5.75%(下表面), 与土壤含水量为 60% 相比分别提高了 1.41%—4.79%(上表面)、4.81%—5.94%(下表面), 而在距离叶片上下表面 15 mm 处时不同土壤水分处理的叶片边界层湿度则无显著差异。叶片下表面 1 mm、5 mm 处的叶片边界层湿度分别较上表面提高了 25.94%—59.45%、17.81%—112.21%。阴天天气下, 葡萄叶片边界层湿度变化最大, 与环境湿度相比提高幅度可达 16.42%。距离叶片上下表面 1 mm 的叶片边界层湿度与环境湿度的差

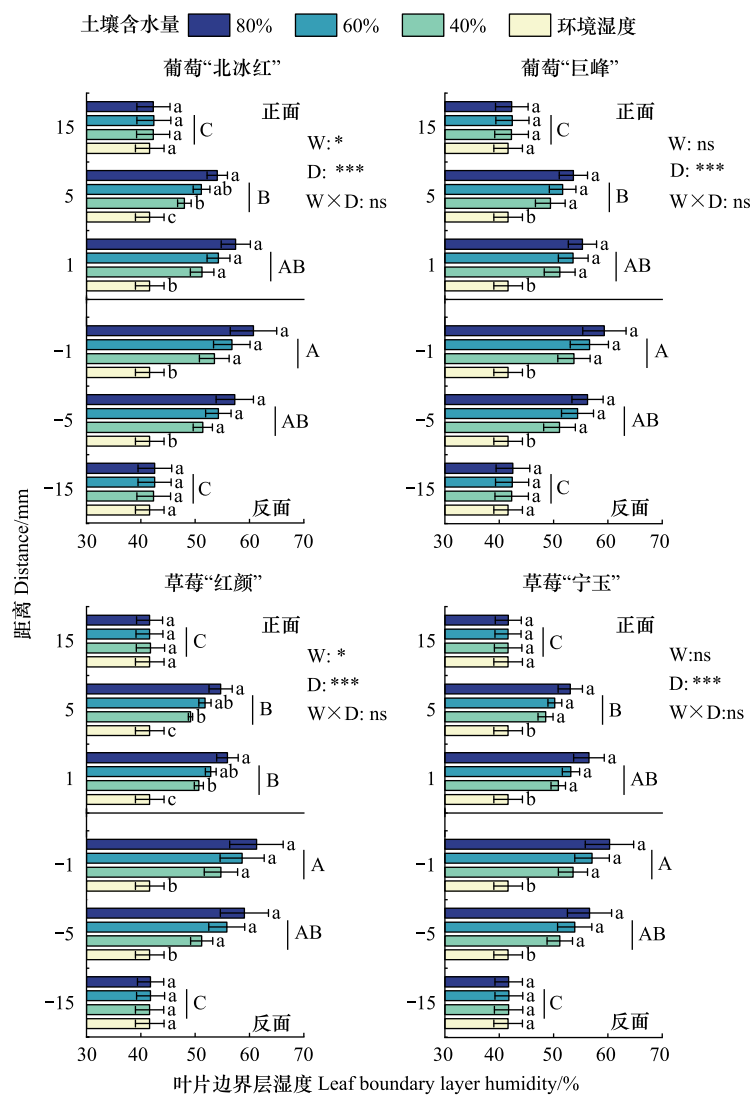


图1 晴天不同植物叶片边界层湿度

Fig.1 Boundary layer humidity of different plant leaves on sunny days

W、D、W×D 分别代表土壤水分处理、叶片上下表面不同距离和两者之间的交互作用；*、**、***、ns 分别表示 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 、 $P>0.05$ 的显著水平；图中不同小写字母表示土壤水分处理间的显著性差异 ($P<0.05$)，不同大写字母表示叶片上下表面不同距离间的显著性差异 ($P<0.05$)

值,晴天与阴天相比可提高 126.82%;距离叶片上下表面 5 mm 的叶片边界层湿度与环境湿度的差值,晴天与阴天相比可提高 187.44%。

2.2 植物叶片性状特征分析

2.2.1 叶片光合特性

由图 3 可见,在晴天条件下,植物叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)均随土壤水分的增加而升高,在土壤含水量为 80%时达到峰值;葡萄“巨峰”和草莓“红颜”、“宁玉”在土壤含水量为 80%时的蒸腾速率(T_r)显著高于土壤含水量为 40%和 60%的处理组;葡萄“巨峰”和草莓“宁玉”在土壤含水量为 80%时的胞间 CO_2 浓度(C_i)显著高于土壤含水量为 40%和 60%的处理组,而葡萄“北冰红”和草莓“红颜”的 C_i 则在土壤含水量为 60%时达到峰值。阴天条件下, P_n 的变化规律与晴天一致,均随土壤含水量的增加而升高;葡萄“北冰红”和草莓“红颜”、“宁玉”的 G_s 同样随土壤含水量的增加而增大,但葡萄“巨峰”各处理间无显著差异;不同植物

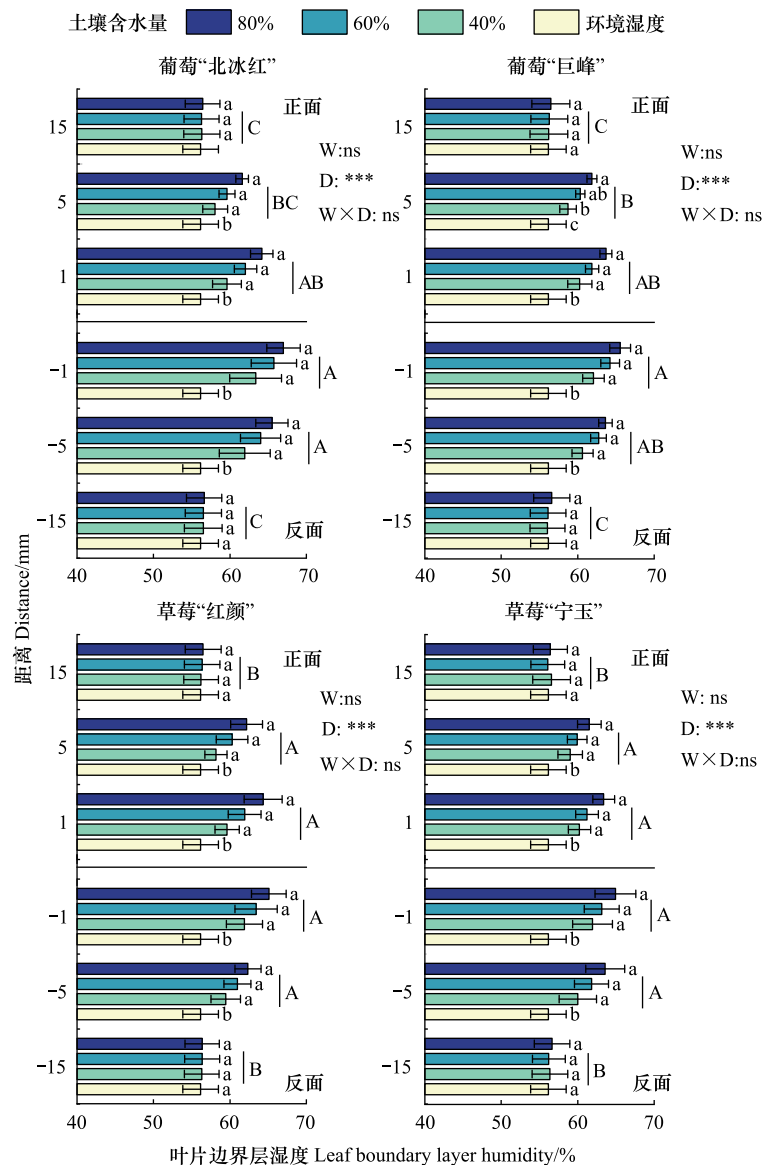


图2 阴天不同植物叶片边界层湿度

Fig.2 Boundary layer humidity of different plants leaves on cloudy days

W、D、W×D 分别代表土壤水分处理、叶片上下表面不同距离和两者之间的交互作用; *、**、***、ns 分别表示 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 、 $P>0.05$ 的显著水平;图中不同小写字母表示土壤水分处理间的显著性差异 ($P<0.05$),不同大写字母表示叶片上下表面不同距离间的显著性差异 ($P<0.05$)

T_r 均随土壤含水量的增加而增大,在土壤含水量为 80% 时达到峰值;葡萄“北冰红”和草莓“宁玉”在土壤含水量为 60% 时的 C_i 显著低于土壤含水量为 40% 和 80% 的处理,而葡萄“巨峰”和草莓“红颜”则在土壤含水量为 80% 时降到最低。不同植物之间其叶片光合特征参数也存在一定差异。晴天条件下,草莓 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i 均高于葡萄,葡萄“巨峰”的 G_s 高于“北冰红”,草莓“宁玉”的 P_n 、 G_s 、 T_r 均大于“红颜”。晴天与阴天相比, P_n 升高了 $0.88\text{—}4.35\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 。

2.2.2 叶片形态特征和气孔特性

由表 3 可见,葡萄和草莓的叶周长(LP)、叶面积(LA)、叶片干重(DW)均随着土壤水分含量的增加而增大,在土壤含水量为 80% 时达到峰值。不同植物之间叶片形态存在一定差异,葡萄的 LP 较大,而草莓的比叶重(SLW)较高。不同品种间的叶片形态也存在一定差异,其中葡萄“巨峰”的 LP、LA 和 DW 与葡萄“北冰红”

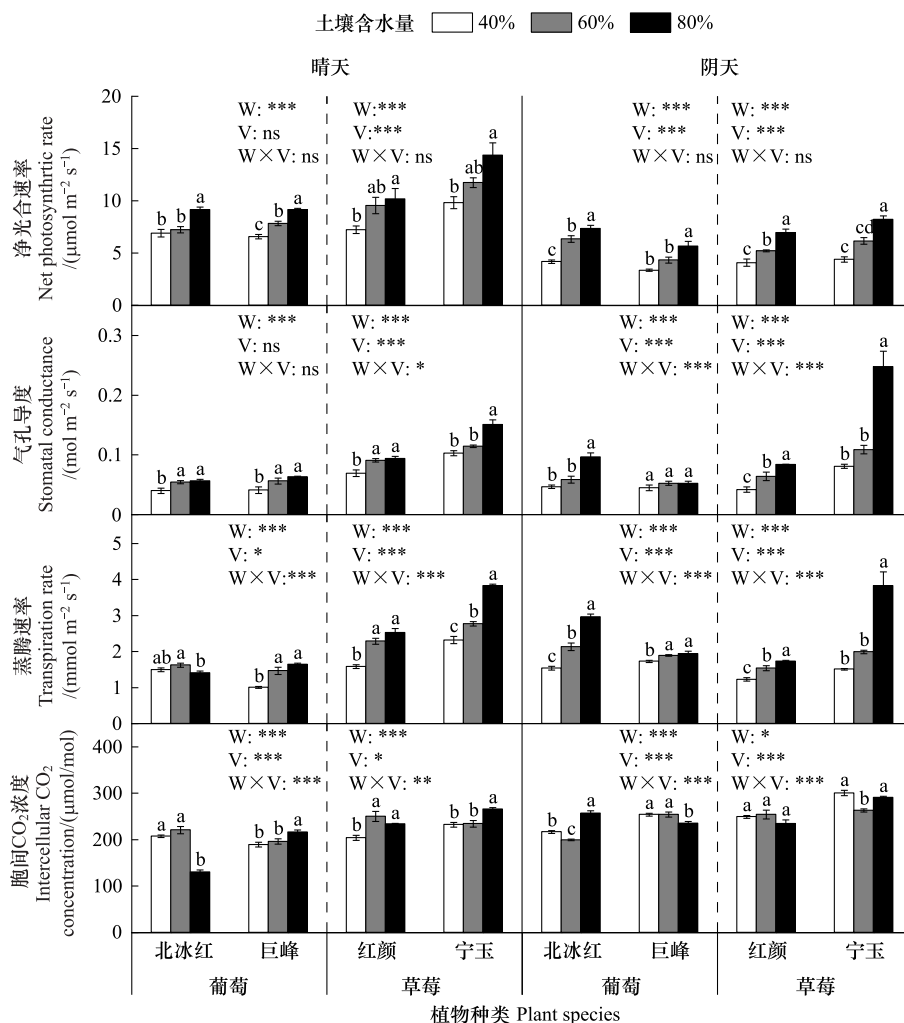


图3 不同天气条件下植物叶片光合参数

Fig.3 Photosynthetic parameters of plant leaves under different weather conditions

W、V、W×V 分别代表土壤水分处理、品种和两者之间的交互作用；*、**、***、ns 分别表示 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 、 $P>0.05$ 的显著水平；图中不同小写字母表示不同土壤水分处理间的显著性差异 ($P<0.05$)

相比相对较高,分别高出 5.21 cm、13.29 cm²、0.05 g,草莓“宁玉”的 LP 和 LA 平均较草莓“红颜”相比高出 0.14 cm、0.33 cm²,但其 DW 小于草莓“宁玉”。葡萄的气孔长度(SL)和气孔宽度(SW)均随土壤含水量的增加而增大,在土壤含水量为 80%时达到峰值,而气孔密度(SD)则随土壤含水量的升高表现为下降趋势。草莓的 SL、SW 和 SD 变化趋势与葡萄相似,但草莓“红颜”的 SL 则表现为随土壤含水量的增加先增大后减小,在土壤含水量为 60%时达到峰值。

2.2.3 叶绿素含量

由图 4 可知,葡萄(“北冰红”、“巨峰”)和草莓(“红颜”、“宁玉”)两种植物总叶绿素含量均随土壤水分的增大而增大,在土壤含水量为 80%时达到最大,与土壤含水量为 40%相比分别提高了 22.17%(北冰红); 18.32%(巨峰); 27%(红颜); 27.49%(宁玉)。与土壤含水量为 60%相比分别提高了 16.12%(北冰红); 14.91%(巨峰); 13.10%(红颜); 21.47%(宁玉)。其中葡萄“北冰红”的叶绿素含量比“巨峰”高 1.02%—2.09%;草莓“宁玉”的叶绿素含量比“红颜”高 13.08%—21.45%。

2.2.4 叶片水势

由图 5 可知,葡萄(“北冰红”、“巨峰”)和草莓(“红颜”、“宁玉”)两种植物的叶片水势均随着土壤含水

表 3 不同植物的叶片形态特征和气孔特性
Table 3 Morphological characteristics of leaves and stomatal properties of different plants

植物 Plant	品种 Variety	土壤含水量 Soil moisture content/%	叶长 Leaf length/cm	叶宽 Leaf width/cm	叶周长 Leaf circumference/ cm	叶面积 Leaf area/cm ²	叶片干重 Leaf dry weight/g	比叶重 Specific leaf weight/ (g/cm ²)	气孔长度 Stomatal length/ μ m	气孔宽度 Stomatal width/ μ m	气孔密度 Stomatal density/ (个/mm ²)
葡萄 Grape	“北冰红”	40	11.30±0.1b	10.43±0.15b	57.97±8.27b	111.57±7.38a	0.28±0.01b	0.0025±0.0001a	29.22±1.36b	21.12±1.84a	6.7081±0.53a
		60	13.93±0.51a	12.73±0.25a	73.67±10.62a	124.17±21.69a	0.32±0.03ab	0.0027±0.0007a	30.88±0.78ab	21.32±2.00a	5.8696±0.53a
		80	13.67±0.85a	13.53±0.9a	84.76±1.88a	126.53±42.57a	0.35±0.05a	0.0030±0.0007a	36.50±3.34a	22.78±0.97a	2.5155±0.41b
草莓 Strawberry	“巨峰”	40	13.5±0.1ab	12.90±0.1a	69.3±8.05b	125.89±7.28b	0.32±0.01a	0.0026±0.0002a	22.06±1.49b	13.70±0.79b	4.4022±0.21a
		60	13.03±0.49b	13.20±0.2a	73.41±10.22ab	129.91±1.63ab	0.38±0.02a	0.0029±0.0002a	23.46±0.63b	18.66±1.63ab	4.1926±0.33a
		80	14.33±0.67a	13.20±1.2a	89.32±5.76a	146.28±15.95a	0.4±0.12a	0.0027±0.0005a	34.7±2.21a	21.84±2.45a	2.7252±0.42b
	“红颜”	40	4.73±0.25c	3.87±0.06b	17.71±1.36b	16.00±2.89b	0.08±0.01b	0.0051±0.0013a	20.98±0.47a	8.52±0.39a	9.2236±1.34a
		60	5.23±0.29b	4.53±0.25b	20.19±1.34a	17.04±2.02b	0.11±0.02b	0.0065±0.0015a	22.14±1.36a	8.80±0.44a	8.3851±1.20a
		80	5.97±0.15a	5.3±0.61a	21.6±2.43a	21.66±1.26a	0.15±0.02a	0.007±0.0012a	21.94±1.07a	9.04±0.77a	7.9658±0.42a
	“宁玉”	40	5.00±0.17a	4.23±0.15b	16.21±1.66b	14.11±3.18b	0.09±0.02b	0.0067±0.0005a	16.96±1.17c	8.28±0.20b	8.3851±1.48a
		60	4.93±0.32a	4.47±0.31b	20.92±4.05ab	18.24±1.04ab	0.10±0.01b	0.0057±0.0007a	22.40±0.87b	8.94±0.72b	8.1755±0.90a
		80	5.40±0.2a	5.10±0.36a	22.78±2.73a	23.05±4.25a	0.13±0.01a	0.0058±0.0013a	29.00±1.98a	12.84±1.16a	5.4503±0.39a

不同小写字母表示不同土壤水分处理间差异显著 ($P<0.05$)

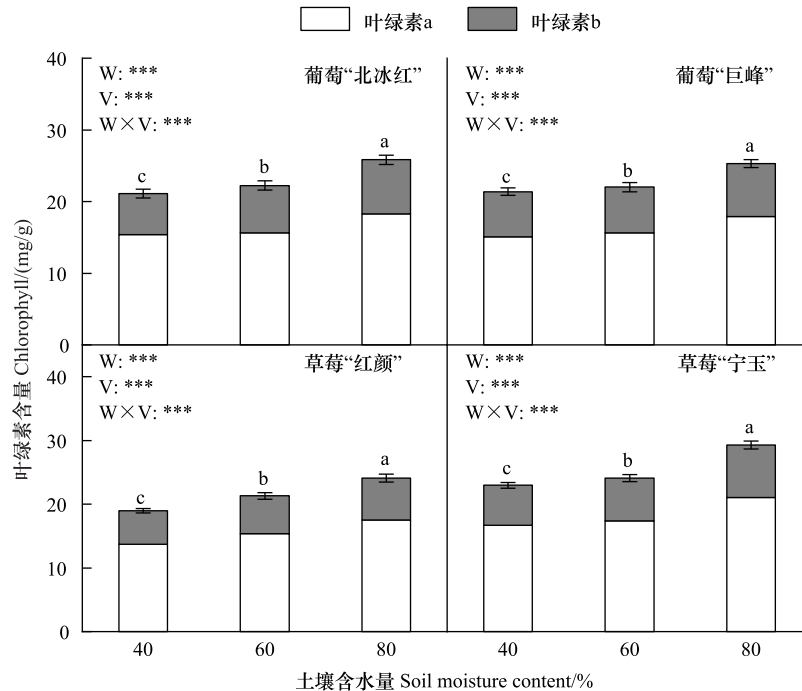


图4 不同植物叶绿素含量

Fig.4 Chlorophyll content of different plants

W、V、W×V 分别代表土壤水分处理、品种和两者之间的交互作用; *、**、***、ns 分别表示 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 、 $P>0.05$ 的显著水平;图中不同小写字母表示不同土壤水分处理间差异显著($P<0.05$)

量的增大表现出上升趋势,在土壤含水量为 80%时达到最大,与土壤含水量为 40%的相比分别提高了 28.87%(北冰红);59.41%(巨峰);69.97%(红颜);41.17%(宁玉)。与土壤含水量为 60%的相比分别提高了 5.52%(北冰红);56.55%(巨峰);68.48%(红颜);34.40%(宁玉)。不同植物的叶片水势差异较大,葡萄的叶片水势整体上比草莓高 12.11%。

2.3 叶片边界层湿度与叶片性状的关系

叶片边界层湿度与环境湿度的差异(叶际-环境湿度差)可以更直观的表现出叶片边界层湿度变化幅度的大小。故采用叶际-环境湿度差与叶片性状、环境因素等相关影响因子进行相关性分析以探究影响叶片边界层湿度的敏感因子,结果见表 4。由表 4 可知,晴天叶际-环境湿度差与叶片水势、土壤含水量呈极显著($P<0.01$)正相关关系,与叶片上下表面的距离呈极显著负相关关系,与气孔长度(SL)达到了显著($P<0.05$)正相关。阴天叶际-环境湿度差与净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、叶片水势、SL、土壤含水量呈极显著正相关,和气孔密度(SD)、叶片上下表面的距离呈极显著负相关,与气孔导度(G_s)、气孔宽度(SW)、环境湿度的相关性也达到了显著相关。由晴天和阴天综合分析结果可知,叶际-环境湿度差与 P_n 、 T_r 、叶片水势、SL、土壤

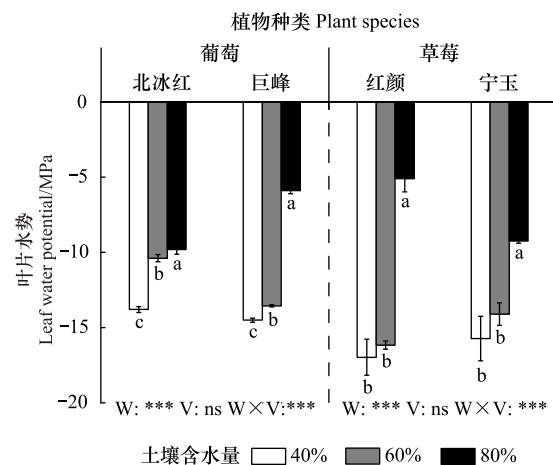


图5 不同植物叶片水势

Fig.5 Water potential of different plant leaves

W、V、W×V 分别代表土壤水分处理、品种和两者之间的交互作用; *、**、***、ns 分别表示 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 、 $P<0.001$ 、 $P>0.05$ 的显著水平;图中不同小写字母表示不同土壤水分处理间的显著性差异($P<0.05$)

含水量呈极显著正相关关系,与环境湿度和叶片上下表面的距离呈极显著负相关关系。胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和 SD 与叶际-环境湿度差也达到显著负相关。根据晴天和阴天综合分析结果,筛选出影响叶片边界层湿度较大的因子 ($P < 0.01$),并按其相关系数大小进行排序,依次表现为叶片上下表面的距离、环境湿度、 P_n 、土壤含水量、叶片水势、SL、 T_r 。

表 4 叶际-环境湿度差与各影响因子的相关性分析

Table 4 Correlation analysis of interleaf-ambient humidity difference with each influence factor

影响因子 Impact factors	相关系数 Correlation coefficient		
	晴天 Sunny	阴天 Cloudy	综合 Comprehensive
叶长 Leaf length	0.036	0.106	0.052
叶宽 Leaf width	0.041	0.111	0.056
叶周长 Leaf circumference	0.051	0.124	0.066
叶面积 Leaf area	0.025	0.092	0.042
叶片干重 Leaf dry weight	0.056	0.127	0.07
比叶重 Specific leaf weight	0.018	-0.039	-0.001
净光合速率 Net photosynthetic rate	0.079	0.214 **	0.228 **
气孔导度 Stomatal conductivity	0.078	0.142 *	0.073
蒸腾速率 Transpiration rate	0.126	0.185 **	0.124 **
胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration	-0.057	0.022	-0.115 *
总叶绿素 Total chlorophyll	0.041	0.07	0.044
叶片水势 Leaf water potential	0.193 **	0.256 **	0.188 **
气孔长度 Stomatal length	0.135 *	0.221 **	0.143 **
气孔宽度 Stomatal width	0.065	0.151 *	0.082
气孔密度 Stomatal density	-0.108	-0.184 **	-0.117 *
环境湿度 Ambient humidity	-0.092	-0.156 *	-0.387 **
土壤含水量 Soil moisture content	0.233 **	0.287 **	0.220 **
距离 Distance	-0.851 **	-0.824 **	-0.738 **

表中 * 和 ** 分别表示在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 水平下显著

2.4 叶片边界层湿度预测模型构建

本研究选取晴天和阴天与叶片边界层湿度相关性较大 ($P < 0.01$) 的叶片上下表面的距离、环境湿度、净光合速率 (P_n)、土壤含水量、叶片水势、气孔长度 (SL)、蒸腾速率 (T_r) 共 7 个指标作为输入特征,将叶片边界层湿度作为输出,构建叶片边界层湿度预测模型。试验共获取 432 组样本数据 (包含有 3 次重复的平均数),随机选取 346 组样本进行训练,占总样本数据的 80%,剩余 20% 的样本用来验证,即 86 组样本数据带入模型进行验证。模型验证结果如图 6 所示。由图可知模型拟合度较高。

以均方根误差 (RMSE)、平均绝对误差 (MAE)、均方误差 (MSE)、决定系数 (R^2) 等指标作为评价指标对预测模型精度进行评价,均方根误差 (RMSE) 和平均绝对误差 (MAE) 越小模型精度越高,均方误差 (MSE) 越小,决定系数 (R^2) 越接近于 1 模型拟合度越好,评价指标如表 5 所示。由表可知,叶片边界层湿度预测模型的

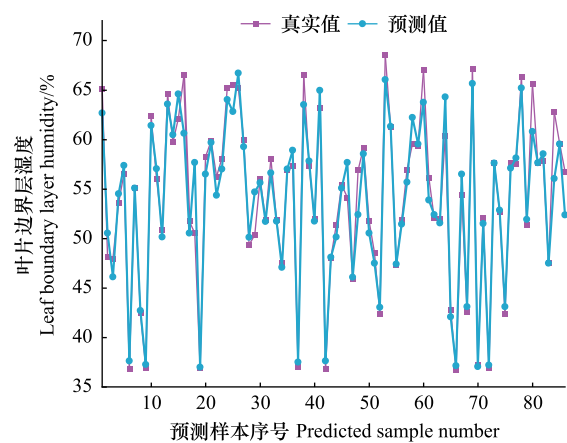


图 6 叶片边界层湿度支持向量机回归预测模型验证效果

Fig.6 Effectiveness of support vector regression prediction model validation for leaf boundary layer humidity

于 1,误差较小。由此可见,回归型支持向量机(SVR)构建的叶片边界层湿度预测模型,拟合度较好,模型精度较高。

3 讨论

温室内叶片边界层小气候包括叶片边界层内的温度和湿度,是植物自身与外界环境进行气体交换所形成的局部小气候,与周围环境气候存在显著差异^[8,13]。Boulard 等^[10]研究发现番茄作物叶片下表面边界层中的相对空气湿度在距离叶片下表面 5 mm 处显著增加。本研究发现,日光温室内,植物叶片边界层湿度在距离叶片上下表面 1 mm、5 mm 处均显著高于环境湿度,叶片 15 mm 处叶片边界层湿度与环境湿度无显著性差异,叶片上下表面 1 mm 处的叶片边界层湿度达到最高。这与人研究结果相似。

叶片边界层中的水汽输送与叶片微尺度蒸腾作用和气孔分布密切相关^[22]。有研究表明,植物蒸腾与大气湿度呈负相关关系^[23],晴天太阳辐射强,气温高,空气相对湿度较低^[24],植物蒸腾速率和茎流速率会逐渐升高^[25],这为叶片边界层内的水汽传输提供了有利条件。相反,阴天太阳辐射强度较弱,空气相对湿度增加,植物蒸腾速率会降低,从而阻碍了叶片边界层内的水汽输送。因此,本试验中,不同植物叶片边界层湿度与环境湿度的差异(叶际-环境湿度差)均表现为晴天>阴天,叶际-环境湿度差与净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)呈极显著正相关。本研究发现,晴天及阴天条件下,叶片下表面的叶片边界层湿度均高于上表面。这可能是由于叶片上表面受到光照直射,导致叶上表面温度升高,气孔易处于关闭状态,而叶片下表面处于荫蔽条件下,光照强度减弱,叶片气孔数目相应增加^[26]。此外,葡萄和草莓的气孔多分布于叶片下表面^[27],因此叶片与外界的气体交换大多通过叶下表面进行。

土壤水分对植物生长各项生理生态指标有深刻影响。土壤水分不足会限制植物的生长和功能,导致气孔闭合和蒸腾减弱^[28]。土壤水分降低,土壤水力传导率会逐渐丧失,叶片供水受到限制,导致叶片水势降低,气孔减小,叶片蒸腾减弱,从而降低了叶片边界层的水汽传输速率^[29–30]。Rogiers 等^[31]研究表明充足的土壤水分对叶片蒸腾具有促进作用,有利于叶片的水汽交换,使叶片边界层内的湿度升高。本试验结果显示叶片上下表面 1 mm、5 mm 的叶片边界层湿度均随土壤含水量的升高而升高,叶际-环境湿度差与气孔长度(SL)、土壤含水量呈极显著正相关关系。这与人研究结果相似。崔海等^[32]研究表明,土壤相对含水量越大,黄瓜叶片湿度越大,这与本研究结果也是一致的。

不同的植物种类具有不同的叶片形态,其大小、形状、叶片生理生态特征均不相同,因此对叶片蒸腾和呼吸的影响也不同,从而对叶片边界层内的气候条件造成一定的影响^[33]。叶片作为植物光合作用的重要器官,其形态特征能够在一定程度上反映叶片光合和蒸散能力的强弱^[34–35]。有研究表明叶长(L)、叶宽(W)、叶面积(LA)、叶周长(LP)、叶干物质含量和叶绿素增加促进了水分传导和气体交换^[36]。叶片形态变化是衡量作物适应环境能力的重要指标,对水分变化响应十分敏感,在干旱条件下,为适应环境变化 LA 也会随之减小,以减少植物蒸腾耗水^[37]。唐婧文等^[38]对多花黄精的研究结果表明,随着土壤水分降低,叶绿素含量减少,叶片的光合效率和水分运输效率降低。本试验结果显示,叶际-环境湿度差与 L、W、LP、LA、叶片干重(DW)、总叶绿素呈正相关,这与人研究结果相似。叶片水势是平衡土壤-植物-大气之间水分的重要指标,叶片水势降低,叶片含水量也会随之降低,从而对叶片水汽传导产生不利影响^[39–40]。这与本研究结果一致,即叶片水势与叶际-环境湿度差具有极显著正相关关系。

4 结论

(1) 植物叶片边界层湿度均在距离叶片上下表面 1 mm、5 mm 处显著高于环境湿度,叶片 15 mm 处与环

表 5 叶片边界层湿度预测模型评价指标

Table 5 Evaluation metrics for leaf boundary layer humidity prediction models

均方根误差 RMSE	平均绝对误差 MAE	均方误差 MSE	决定系数 R^2
2.076	1.388	0.004	0.938

RMSE:均方根误差 Root mean square error; MAE:平均绝对误差 Mean absolute error; MSE:均方误差 Mean square error; R^2 :决定系数 Coefficient of determination

境湿度无显著性差异,叶片上下表面 1 mm 的叶片边界层湿度最高,与环境湿度相比,晴天可提高 27.66%—30.51%(上表面)、35.84%—39.87%(下表面),阴天可提高 9.73%—10.35%(上表面)、12.81%—16.42%(下表面),叶片边界层湿度与环境湿度的差异(叶际-环境湿度差)表现为晴天>阴天,其叶际-环境湿度差晴天与阴天相比可提高 126.82%(1 mm)、187.44%(5 mm);

(2)晴天及阴天条件下,叶片下表面的叶片边界层湿度均高于上表面,晴天叶片下表面 1 mm、5 mm 处的叶片边界层湿度分别较上表面提高了 20.99%—44.16%、23.58%—36.43%,阴天分别提高了 25.94%—59.45%、17.81%—112.21%,叶片上下表面 1 mm、5 mm 的叶片边界层湿度均随土壤含水量的升高而升高;

(3)叶片边界层湿度与净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、叶片水势、气孔长度(SL)、土壤含水量呈极显著正相关关系,与环境湿度和叶片上下表面的距离呈极显著负相关;

(4)基于支持向量机(SVR)构建的叶片边界层湿度预测模型,决定系数 R^2 为 0.938,达到了 0.9 以上,拟合度较好,模型精度较高。

湿度是影响病原菌和害虫侵染的主要因素,由于病原菌与害虫的活动范围多聚集于叶片边界层,本研究构建的叶片边界层湿度预测模型能够为病虫害预测模型的改进提供理论支持,提前对植物病虫害进行精确预警,便于人们及时制定各种防范措施,以减少损失。如根据预警提示,及时启动温室内加湿和除湿系统或通过调节温室的封闭程度(即关闭或打开温室通风口)来调控温室内湿度条件以改变叶片边界层内的湿度,阻碍病原菌和害虫的侵染,从而实现植物病虫害生态防治和绿色高效生产,减少化学品对环境的危害。

参考文献(References):

- [1] 王青,刘聪聪,何念鹏,侯继华. 内蒙古高原植物气孔性状的空间变异及其适应机制. 生态学报, 2023, 43(9): 3766-3777.
- [2] Boulard T, Fatnassi H, Roy J C, Lagier J, Fargues J, Smits N, Rougier M, Jeannequin B. Effect of greenhouse ventilation on humidity of inside air and in leaf boundary-layer. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 125(3/4): 225-239.
- [3] 周洁,李甜竹,刘汝懿,李陈浩,袁泽南,李建明. 空气湿度与土壤含水量耦合对番茄灰霉病的影响. 园艺学报, 2023, 50(8): 1779-1792.
- [4] Burkhardt J, Hunsche M. "Breath figures" on leaf surfaces-formation and effects of microscopic leaf wetness. *Frontiers in plant science*, 2013, 4: 422.
- [5] Gonzalez-Dominguez E, Caffi T, Bodini A, Galbusera L, Rossi V. A fuzzy control system for decision-making about fungicide applications against grape downy mildew. *European Journal of Plant Pathology*, 2016, 144(4): 763-772.
- [6] Karthick M, Kamalakannan A, Malathi V G, Paranidharan V, Sivakumar U, Kavino M, Gowrisri N. Morphological characterization of *Plasmopara viticola*, the inciting agent of grapes downy mildew. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 2019, 8(6): 209-212.
- [7] Ferro D N, Southwick E E. Microclimates of small arthropods: estimating humidity within the leaf boundary layer. *Environmental Entomology*, 1984, 13(4): 926-929.
- [8] Pincebourde S, Woods H A. Climate uncertainty on leaf surfaces: the biophysics of leaf microclimates and their consequences for leaf-dwelling organisms. *Functional Ecology*, 2012, 26(4): 844-853.
- [9] Kitano M, Eguchi H. Air humidity within boundary layer of a transpiring leaf: I. Relationship between transpiration and water vapor density at leaf surface. *Biotronics*, 1987, 16: 39-45.
- [10] Boulard T, Mermier M, Fargues J, Smits N, Rougier M, Roy J C. Tomato leaf boundary layer climate: implications for microbiological whitefly control in greenhouses. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 110(3): 159-176.
- [11] Boulard T. Recent trends in protected cultivations-microclimate studies: a review. *Acta Horticulturae*, 2012(957): 15-28.
- [12] Zhang Y, Jewett T J, Shipp J L. A dynamic model to estimate in-canopy and leaf-surface microclimate of greenhouse cucumber crops. *Transactions of the Asae*, 2002, 45(1): 179-192.
- [13] Fatnassi H, Boulard T, Poncet C, Katsoulas N, Bartzanas T, Kacira M, Giday H, Lee I B. Computational fluid dynamics modelling of the microclimate within the boundary layer of leaves leading to improved pest control management and low-input greenhouse. *Sustainability*, 2021, 13(15): 8310.
- [14] 赵阳,张传伟,沈彦俊,张玉翠. 冬小麦叶片和冠层尺度的光合-蒸腾模拟. 干旱地区农业研究, 2023, 41(5): 217-226.
- [15] 陈帅,党宏忠,丛日春,王檬檬,李明阳,刘春颖. 黄土高原苹果园蒸腾导度大气驱动规律比较. 生态学报, 2022, 42(18): 7553-7564.

- [16] Roy J C, Vidal C, Fargues J, Boulard T. CFD based determination of temperature and humidity at leaf surface. *Computers and Electronics in Agriculture*, 2008, 61(2): 201-212.
- [17] 杨再强, 刘朝霞, 韩秀君, 张婷华. 水分胁迫对番茄保护酶活性及果实产量的影响. *东北农业大学学报*, 2014, 45(3): 40-45.
- [18] 冷寒冰, 万宁海, 刘群录. 香樟冠层光环境对叶片功能性状和光合特性的影响. *应用生态学报*, 2023, 34(8): 2113-2122.
- [19] 张涵奇, 杨再强, 罗靖, 张丰寅. 花期低温对草莓叶片光合及气孔特性的影响. *中国农业气象*, 2024, 45(5): 525-536.
- [20] 李佳佳, 杨再强, 韦婷婷, 黄琴琴, 丁宇晖. 高温与空气湿度交互对番茄叶片气孔特性的影响. *北方园艺*, 2020(6): 23-31.
- [21] 张新颜, 王颖, 张盼, 王伟, 唐云辉. 基于 SVR 的塑料大棚坐果期草莓光合速率预测模型研究. *农业工程技术*, 2021, 41(16): 57-59.
- [22] Defraeye T, Derome D, Verboven P, Carmeliet J, Nicolai B. Cross-scale modelling of transpiration from stomata via the leaf boundary layer. *Annals of botany*, 2014, 114(4): 711-723.
- [23] 种培芳, 李毅, 苏世平, 高暝, 邱珍静. 红砂 3 个地理种群的光合特性及其影响因素. *生态学报*, 2010, 30(4): 914-922.
- [24] 凡超, 邱燕萍, 李志强, 李建光, 张邦跃, 袁沛元. 荔枝树干液流速率与气象因子的关系. *生态学报*, 2014, 34(9): 2401-2410.
- [25] 朱永泰, 陈惠玲, 秦文华, 徐聪, 张杨, 朱高峰. 干旱绿洲区葡萄园蒸腾特征及其对环境因子的响应. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2022, 58(5): 569-578.
- [26] 陈吉玉, 冯铃洋, 高静, 时健祎, 周雨晨, 涂发涛, 陈元凯, 杨文钰, 杨峰. 光照强度对苗期大豆叶片气孔特性及光合特性的影响. *中国农业科学*, 2019, 52(21): 3773-3781.
- [27] 明星, 陈文年. 气孔在不同植物叶片上的分布研究. *安徽农学通报*, 2021, 27(20): 22-25.
- [28] Savvides A M, Velez-Ramirez A I, Fotopoulos V. Challenging the water stress index concept: Thermographic assessment of Arabidopsis transpiration. *Physiologia Plantarum*, 2022, 174(5): e13762.
- [29] Cai G C, Ali Ahmed M, Dippold M A, Zarebanadkouki M, Carminati A. Linear relation between leaf xylem water potential and transpiration in pearl millet during soil drying. *Plant and Soil*, 2020, 447(1): 565-578.
- [30] 毛妮妮, 苏西娅, 任俊鹏, 张奎峰, 刘照亭. 水分调亏对“夏黑”葡萄叶片形态及光合特性的影响. *江苏农业科学*, 2022, 50(16): 133-138.
- [31] Rogiers S Y, Greer D H, Hutton R J, Clarke S J. Transpiration efficiency of the grapevine cv. Semillon is tied to VPD in warm climates. *Annals of Applied Biology*, 2011, 158(1): 106-114.
- [32] 崔海, 郭文忠. 不同天气下黄瓜叶片湿度变化特征及其影响因子. *北方园艺*, 2017(4): 25-27.
- [33] Atkin O K, Bloomfield K J, Reich P B, Tjoelker M G, Asner G P, Bonal D, Bönisch G, Bradford M G, Cernusak L A, Cosio E G, Creek D, Crous K Y, Domingues T F, Dukes J S, Egerton J J G, Evans J R, Farquhar G D, Fyllas N M, Gauthier P P G, Gloor E, Gimeno T E, Griffin K L, Guerrieri R, Heskell M A, Huntingford C, Ishida F Y, Kattge J, Lambers H, Liddell M J, Lloyd J, Lusk C H, Martin R E, Maksimov A P, Maximov T C, Malhi Y, Medlyn B E, Meir P, Mercado L M, Mirotnick N, Ng D, Niinemets Ü, O'Sullivan O S, Phillips O L, Poorter L, Poot P, Colin Prentice I, Salinas N, Rowland L M, Ryan M G, Sitch S, Slot M, Smith N G, Turnbull M H, VanderWel M C, Valladares F, Veneklaas E J, Weerasinghe L K, Wirth C, Wright I J, Wythers K R, Xiang J, Xiang S, Zaragoza-Castells J. Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *New Phytologist*, 2015, 206(2): 614-636.
- [34] 刘青青, 马祥庆, 黄智军, 郭思, 王大洋, 王昌辉, 刘博. 光强对杉木幼苗形态特征和叶片非结构性碳含量的影响. *生态学报*, 2019, 39(12): 4455-4462.
- [35] 徐薪璐, 孔淑鑫, 吕卓, 江帅君, 赵婉琪, 林树燕. 靛竹叶色表型叶片形态、结构与光合特性相关性研究. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2025, 49(1): 145-154.
- [36] 韦兰英, 曾春阳, 杨小兰, 黄道京. 不同生境下剑叶耳草叶片功能性状及其可塑性对植物生长的影响. *亚热带植物科学*, 2024, 53(2): 100-112.
- [37] 倪盼盼, 朱元骏, 崔亚强. 黄土塬区降水变化对冬小麦叶片形态和生物量的影响. *水土保持研究*, 2016, 23(6): 116-121.
- [38] 唐婧文, 梁文斌, 邹辉, 陈雪妮. 土壤水分胁迫对多花黄精光合作用及叶绿素荧光参数的影响. *中南林业科技大学学报*, 2019, 39(5): 110-118.
- [39] 赵昌杰, 刘松忠, 张强. 果树对干旱胁迫的响应研究进展. *中国果树*, 2011(4): 60-62.
- [40] 董玉峰, 张恒, 韩俊, 杨静, 谭秀梅, 王华田. 几个经济树种蒸腾作用对连续土壤水分变化过程的响应. *江西农业大学学报*, 2007, 29(5): 796-800.