DOI: 10.20103/j.stxb.202407241744
赵昀浩,孙红艳,陈辉,杨帆.柴达木盆地荒漠灌木水分利用效率及其影响因素.生态学报,2025,45(6):2605-2620.
Zhao Y H, Sun H Y, Chen H, Yang F. Water use efficiency of desert shrub in Qaidam basin and its influencing factors. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(6):2605-2620.

柴达木盆地荒漠灌木水分利用效率及其影响因素

赵昀浩,孙红艳,陈 辉*,杨 帆
河北师范大学地理科学学院,河北省环境演变与生态建设实验室,河北省环境变化遥感识别技术创新中心, 石家庄 050024

摘要:干旱地区植物在节约用水和抵御干旱方面具有独特的生理响应机制,成为干旱地区植物维持生存和生长发育的关键因素。然而,在高海拔荒漠地区,植物水分利用效率沿干旱梯度的变化趋势及其与植物生理生态因子和环境因子的关系尚不清楚。本文以柴达木盆地东部格尔木、诺木洪、大柴旦、德令哈和都兰地区 9 种典型荒漠灌木为研究对象,采用气体交换法测定不同植物的瞬时水分利用效率和内禀水分利用效率,并用 $\delta^{13}C$ 值表示植物长期水分利用效率,通过皮尔逊相关分析、冗余分析等方法研究水分利用效率对植物生理生态因子和环境因子的响应特征。结果表明:植物群落和物种尺度 $\delta^{13}C$ 与瞬时水分利用效率和内禀水分利用效率均呈极显著正相关关系($P<0.05$),水分利用效率随干旱程度增加总体呈增加趋势。不同物种间水分利用效率存在显著差异,沙拐枣作为 C_4 物种,其长期、瞬时和内禀水分利用效率均高于其他 C_3 物种;植物生理生态因素对水分利用效率的影响强于土壤理化性质和气候因素,植物生理生态因素、土壤、气候因素分别解释了 91.14%、35.64%、39.68%水分利用效率的总体变异,其中胞间二氧化碳浓度、净光合速率和土壤全磷对水分利用效率的影响最大,解释率分别为 15%、10.8%和 8.3%。研究结果对认识高海拔荒漠区典型荒漠植物水分利用效率特征及其生理生态机制具有重要意义。

关键词:柴达木盆地;荒漠灌木;水分利用效率;影响机制

Water use efficiency of desert shrub in Qaidam basin and its influencing factors

ZHAO Yunhao, SUN Hongyan, CHEN Hui*, YANG Fan
Hebei Technology Innovation Center for Remote Sensing Identification of Environmental Change, Hebei Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, School of Geographical Sciences, Hebei Normal University, Shijiazhuang 050024, *China*

Abstract: Plants in arid regions possess unique physiological mechanisms to conserve water and resist drought, which are crucial for their survival and growth. However, the trend of WUE along the drought gradient and its relationships with plant physiological and ecological factors and environmental factors in high-altitude desert areas remain unclear. In this study, we selected nine typical shrubs from Golmud, Nomuhong, Da Qaidam, Delhi, and Dulan as research subjects, measured the instantaneous and intrinsic water use efficiency of different plants using the gas exchange method, and used the $\delta^{13}C$ value to represent the long-term water use efficiency of plants. We analyzed the response characteristics of water use efficiency to plant physiological and ecological factors and environmental factors using Pearson correlation analysis and redundancy analysis. The results showed that both instantaneous and intrinsic water use efficiency were significantly positively correlated with $\delta^{13}C$ at both community and species scales ($P < 0.05$). Water use efficiency showed an overall increasing trend with the increase of drought degree. There are significant differences in water use efficiency between different species, and *Calligonum korlaense*, as a C_4 species, its long-term, instantaneous and intrinsic water use efficiency were higher than other C_3 species. The influence of plant physiological and ecological factors on water use efficiency is stronger than that of soil physical and chemical properties and climate factors, which explained 91.14%, 35.64%, and 39.68% of the overall

基金项目:河北省自然科学基金面上项目(D2023205005);国家自然科学基金面上项目(40971118)
收稿日期:2024-07-24; **采用日期**:2025-03-12

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: chenhui@hebtu.edu.cn

variation in water use efficiency, respectively. Among them, the intercellular CO_2 concentration (*Ci*), leaf net photosynthetic rate (*A*) and soil total phosphorus (STP) have the greatest influence on water use efficiency, with explanatory power of 15%, 10.8%, and 8.3%, respectively. The results are of great significance for understanding the characteristics and physiological and ecological mechanisms of water use efficiency of typical desert plants in high altitude desert areas.

Key Words: Qaidam basin; desert shrub; water use efficiency; influence mechanism

水分利用效率(Water Use Efficiency,WUE)是植物生长发育过程中通过消耗使用一单位水量所产生的光合产物量,反映植物能量转换特征,以及节约用水和抵御干旱的性能[1],是评价植物是否适应当地环境的综合生理生态指标[2]。大量研究表明,全球气温变化引起水文时空变化对植物水文过程有重大影响[3—4]。植物对水分变化的反应机制取决于植物的水分利用特性和干旱胁迫适应[5]。研究植物水分利用策略对于把握缺水环境下植物对长期干旱的适应以及量化未来气候变化下的生态系统水文循环至关重要。通常情况下,水分利用效率较高意味着植物具有更强的节水和抗旱能力[6]。

叶片尺度是植物水分利用效率研究的基础,植物内在的耗水机制在叶片尺度上表达更为清晰,故而成为众多学者深入研究的焦点。叶片尺度的水分利用效率通常有三种表现形式[7]:瞬时水分利用效率(WUE_{inst})可以通过净光合速率(A)与蒸腾速率(E)的比值(A/E)来表示[8],这种测定方法反映的是植物在测定时刻的水分利用情况。然而,瞬时测量值受到不断变化的微环境影响,无法完整展现植物在长期生理活动以及整体水分利用策略上的稳定性与适应性;内禀水分利用效率(WUE_i)用净光合速率(A)与气孔导度(GSW)之比(A/GSW)表示,反映植物叶片内部气孔的调控状态[9];长期水分利用效率通常用叶片 $\delta^{13}C$ 值表示,国内外已有大量研究证明叶片 $\delta^{13}C$ 值可以用来评估植物有机质形成期间的长期平均水分利用效率。当植物的 $\delta^{13}C$ 值较高时,其水分利用效率也较高,表明植物对水分的利用更加节制和保守[3,10]。很多研究发现,植物瞬时水分利用效率与长期水分利用效率具有高度相关性[11—12]。此外,植物水分利用效率不仅受控于自身的遗传物质基础和生理状态,还与外界环境条件密切相关[13]。

植物水分利用效率受多种内在和外在因素的影响,其中生理因子主要有光合速率和蒸腾速率,植物水分利用受气孔控制的光合作用和蒸腾作用共同耦合过程的影响[14],植物气孔打开获得二氧化碳的同时,也伴随着蒸腾作用水分的丢失[15]。Morecroft 和 Woodward 等[16]的研究指出,气孔受光合产物的反馈抑制,对二氧化碳和水的扩散产生不同步的效应,进而影响植物水分利用效率。通常光合速率较高的植物,其水分利用效率也相对较高[17—18]。而比叶面积、叶片厚度、叶片养分、叶绿素含量等因子通过间接影响光合作用和蒸腾作用,从而引起植物水分利用效率的变化[19]。降水、光照强度、海拔高度和土壤特性等条件,主要通过影响植物自身的生理状况进而影响植物的水分利用效率[20]。降水量和温度作为两个关键的气候要素,其变化对植物水分利用效率的影响存在复杂性和不确定性。水分利用效率可能会随着降水量的增加而增加、减少或保持不变[21—22];与此同时,温度对水分利用效率的影响亦会随着不同气候区域特征而呈现出不同的动态响应[23]。除此之外,大气中的二氧化碳浓度、饱和水汽压差以及相对湿度等也是决定植物水分利用效率的重要因素。土壤是植物生长的基质,提供了植物根系的生长空间,同时植物生长发育所需要的养分和水分也都来源于土壤。合理的土壤养分可以通过影响植物的光合作用和气孔调节机制,从而提高植物的水分利用效率。荒漠植物对水分和养分条件表现出各种适应性策略,需要吸收足够的养分来维持高水平的光合作用和水分利用效率[24]。

柴达木盆地位于青藏高原东北部,是典型的高海拔荒漠生态系统,荒漠灌木是柴达木盆地主要植被类型[25]。荒漠灌木在荒漠化控制和植被恢复中发挥着重要作用,其生理特性随环境条件而变化,以适应有限的水资源供应[26]。高寒、干旱环境造就了柴达木荒漠灌木独特的水分适应特征。目前,对于青藏高原植物水分

利用效率的空间分布和变化趋势研究较多[27—28],但针对柴达木盆地荒漠灌木水分利用效率沿干旱梯度分布特征及其综合影响因素方面研究较少。有数据显示柴达木盆地是近半个世纪青藏高原升温最显著的地区[29],研究该地区植物水分利用效率对于了解荒漠灌木对干旱环境的适应机制具有重要意义。

本研究根据干旱梯度在柴达木盆地东部荒漠灌木分布区布设 5 个采样点,对高寒、干旱环境背景下的荒漠灌木水分利用效率空间格局与植物生理生态因子和环境因子进行综合比较和分析,研究柴达木盆地典型植被—荒漠灌木水分利用效率特征及其对相关生理生态因子和环境因子的响应,以期为更加合理地配置荒漠生态系统内部资源、调整干旱区土地利用策略提供科学指导。

1　研究区概况

柴达木盆地位于青藏高原东北部、青海省西北部(图 1)。平均海拔高度在 3000 m 以上,是世界上地势最高的盆地。柴达木盆地内部荒漠广布,植被稀疏,种类单一,以耐旱和耐盐渍化的灌木或半灌木等盐生植物为主。盆地内降水量空间差异大,年降水量自东南部的 300 mm 以上逐渐减少至西北部 50 mm 以下[30]。盆地内年平均气温普遍低于 5 ℃,气候变化剧烈,是典型荒漠区。土壤主要以盐化荒漠土为主,土壤质地疏松,养分含量低[31]。

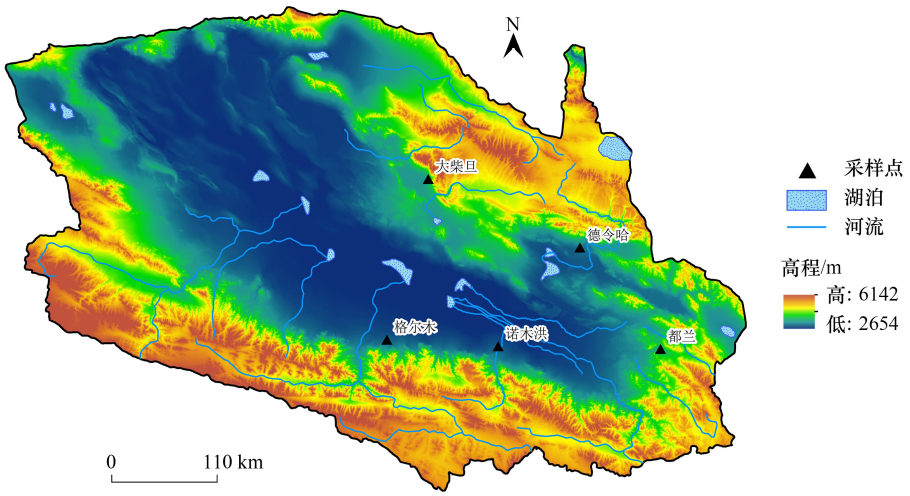


图 1　研究区地理位置

Fig.1　Geographical location of the study area

2　材料与方法

2.1　样品采集及处理

样品采集分别于 2010 年和 2021 年在柴达木盆地东部进行。样地的选择主要依据降水梯度,同时考虑温度、海拔、人为因素等的影响。两次采样均在研究区五个固定样地完成,分别为格尔木、诺木洪、大柴旦、德令哈、都兰(1990—2020 多年平均降水量分别为:56.2 mm,68.6 mm,98.6 mm,191.1 mm,256.5 mm)。样地选择在植物群落类型一致,地形相对平坦开阔的地段,并在每个样地设置 3 个植物群落调查样方。根据植物生活型设置 5 m×5 m 或者 10 m×10 m 不同大小的样方,记录植被覆盖度、株高、种类和海拔等相关信息。采集所有物种植物叶片样本,每种植物采集 3—5 株成熟植株叶片混合为一个样本。每个样地随机选择 3 个土壤剖面,通过机械分层采集 0—10 cm、10—30 cm、30—50 cm 三个不同深度的土壤样品。用四分法选取约 500 g 土壤,将这些新鲜土壤样本分别装入编号好的密封袋中,带回实验室自然风干备用。2010 年 6 月至 9 月,每两周分别在 5 个样地进行采样,共收集 8 个优势物种的 396 个植物叶片样品用于测定 $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 值。2021 年

表 1　样地植物群落物种组成

Table 1　Species composition of plant community in sampling sites

样地 Sample sites	经度(E) Longitude	纬度(N) Latitude	海拔 Altitude/m	2010 年 群落类型(群落总盖度/%) Community type (Total community coverage)	2010 年 群落主要物种(物种相对盖度/%) Major species of community (species relative coverage)	2021 年 群落类型(群落总盖度/%) Community type (Total community coverage)	2021 年 群落主要物种(物种相对盖度/%) Major species of community (species relative coverage)
格尔木	95.09°	36.35°	2880	沙拐枣+合头草+驼绒藜+麻黄 *C.m.*+*S.r.*+ *C.l.* + *E.s.* (17%)	沙拐枣(40%);合头草(30%);驼绒藜(18%);麻黄(12%) *C.m.*(40%);*S.r.*(30%);*C.l.*(18%);*E.s.*(12%)	沙拐枣+合头草+驼绒藜+麻黄 *C.m.*+*S.r.*+ *C.l.* +*E.s.* (10%)	沙拐枣(40%);合头草(30%);驼绒藜(18%);麻黄(12%) *C. m.*(40%); *S. r.*(30%); *C. l.*(18%);*E.s.*(12%)
诺木洪	96.41°	36.38°	2857	麻黄+沙拐枣+白刺+驼绒藜+柽柳 *E.s.*+*C.m.*+*N.t.*+*C.l.*+*T.c.* (15%)	麻黄(35%);沙拐枣(30%);白刺(15%);驼绒藜(10%);柽柳(10%) *E.s.*(35%);*C.m.*(30%); *N.t.*(15%);*C.l.*(10%); *T.c.*(10%)	麻黄+沙拐枣+白刺+驼绒藜+柽柳 *E. s.*+*C. m.*+*N. t.*+*C. l.*+*T.c.* (20%)	麻黄(58%);沙拐枣(25%);驼绒藜(8%);柽柳(7%);白刺(2%) *E. s.*(58%); *C. m.*(25%); *C. l.*(8%);*T.c.*(7%); *N.t.*(2%)
大柴旦	95.40°	37.86°	3315	驼绒藜+合头草+猪毛菜 *C.l.*+*S.r.*+*S.a.* (10%)	驼绒藜(37%);合头草(31%);猪毛菜(32%) *C.l.*(37%);*S.r.*(31%);*S.a.*(32%)	驼绒藜+合头草+猪毛菜+琵琶柴 *C.l.*+*S.r.*+*S.a.*+*R.s.* (25%)	合头草(35%);猪毛菜(20%);驼绒藜(25%);琵琶柴(20%) *S. r.*(35%); *S. a.*(20%); *C. l.*(25%);*R.s.*(20%)
德令哈	97.28°	37.35°	2972	盐爪爪+合头草 *K.f.*+*S.r.* (25%)	盐爪爪(75%);合头草(25%) *K.f.*(75%);*S.r.*(25%)	盐爪爪+合头草+猪毛菜+琵琶柴 *K.f.*+*S.r.*+*S.a.*+*R.s.* (30%)	合头草(50%);盐爪爪(40%);猪毛菜(5%);琵琶柴(5%) *S.r.*(50%);*K.f.*(40%);*S.a.*(5%);*R.s.*(5%)
都兰	98.33°	36.47°	3323	盐爪爪+猪毛菜 *K.f.*+*S.a.* (55%)	盐爪爪(95%);猪毛菜(5%) *K.f.*(95%);*S.a.*(5%)	盐爪爪+猪毛菜 *K.f.*+*S.a.* (60%)	盐爪爪(90%);猪毛菜(10%) *K.f.*(90%);*S.a.*(10%)

C.m.:沙拐枣 *Calligonum mongolicum.*;*S.r.*:合头草 *Sympegma regelii.*;*E.s.*:麻黄 *Ephedra sinica.*;*C.l.*:驼绒藜 *Ceratoides latens.*;*N.t.*:白刺 *Nitraria tangutorum.*;*T.c.*:柽柳 *Tamarix chinensis.*;*S.a.*:猪毛菜 *Salsola abrotanoides.*;*K.f.*:盐爪爪 *Kalidium foliatum.*;*R.s.*:琵琶柴 *Reaumuria songarica* (*Pall.*) *Maxim.*

http://www.ecologica.cn

7、8 月共采集 9 个优势物种的 72 个植物样品以及 45 个土壤样品,测定植物叶片除 $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 以外的其他生理生态指标。

2.2　数据与方法

2.2.1　指标测定

烘干的植物叶片样品通过高精度的同位素质谱仪(Finnegan MAT-253)测定叶片中的稳定碳同位素($\delta^{13}C$)和稳定氮同位素($\delta^{15}N$),重复测量的标准误差是±0.2‰,计算公式如下:

$$\delta^{13}C(‰) = \left(\frac{R_{sample}}{R_{PDB}} - 1\right) \times 1000 \quad (1)$$

$$\delta^{15}N(‰) = \left(\frac{R_{sample}}{R_{air}} - 1\right) \times 1000 \quad (2)$$

式中,R_{sample}、R_{PDB}和 R_{air}分别为叶片样品、国际通用标准物质 V-PDB 和空气中 N_2的$^{13}C/^{12}C$ 或$^{15}N/^{14}N$ 的比值,$R_{PDB}=0.0112372$,$R_{air}=0.0036765$。

在晴朗无云或少云的上午 9:00—11:00 使用 Li-6800 便携式光合测量仪对植物群落优势物种的净光合速率(A)、蒸腾速率(E)、胞间二氧化碳浓度(Ci)和气孔导度(GSW)进行记录。测定参数:内置光源(光强为 1500 μmol m^{-2} s^{-1})和内置 CO_2钢瓶提供气源,CO_2浓度为 400 μmol/mol, 相对湿度 55%,固定流速 500 μmol/s。叶片瞬时水分利用效率(WUE_{inst})用 A 与 E 的比值表示,内禀水分利用效率(WUE_i)用 A 与 GSW 的比值表示,将收集到的新鲜叶片整理平整后使用米格纸测量叶面积(S),并使用千分之一天平测量其鲜重(LFW),后将植物叶片放入烘箱内 70 ℃烘干 48 h 至恒重后称其干重(LDW),并计算叶片比叶面积(SLA)和叶干物质含量(LDMC)。

用分光光度计测定叶绿素(Chl)含量,脯氨酸含量(Pro)采用磺基水杨酸提取,茚三酮比色方法测定。利用 H_2SO_4-H_2O_2消煮,钒钼黄比色法测定叶片全磷,火焰光度法测定叶片全钾,植物全氮和有机碳含量由意大利 Euro Vector EA3000 元素分析仪测定。叶片功能性状的群落加权平均值采用物种相对盖度加权平均值。

土壤全磷采用熔碱-钼锑抗比色法进行测定,土壤全钾则采取熔碱-火焰光度计法测定。土壤全氮和有机碳含量通过意大利 Euro Vector EA3000 元素分析仪进行测定[32]。土壤含水量(SWC)采用烘干法测定,将风干土壤与去离子水按 1:5 的混合为悬浊液后浸提,用电导率仪测其电导率值,电导率值用于表征土壤的可溶性全盐含量(SS)。

2.2.2　遥感与气象数据获取

DEM 数据来源于地理空间数据云(http://www.gscloud.cn/),空间分辨率为 30 m。生长季气温(GST)、生长季降水(GSP)、年降水(MAP)和相对湿度(RH)数据来源于采样点附近的气象站点数据:中国气象局气象信息中心(https://data.cma.cn/)发布的《中国国家级地面气象站基本气象要素日值数据集(V3.0)》,选取 1990—2020 年逐月降水量和气温数据。潜在蒸散量(PET)数据源于中国科学院成都山地灾害与环境研究所提供的 1 km 分辨率《柴达木盆地 1901—2020 年潜在蒸散量》,提取采样点 1990—2020 年时段数据。年干旱指数(Adrity index:AI)为潜在蒸散量(PET)与年降水量(MAP)的比值。饱和水气压差(VPD)基于公式估算得到:

$$VPD = 0.6108 \times \exp\left(\frac{17.27\ T_a}{T_a + 237.3}\right) \times \left(\frac{1 - RH}{100}\right) \quad (3)$$

式中 T_a表示空气温度(℃);RH 表示相对湿度(%)。

2.2.3　数据分析方法

首先,用 SPSS 26.0 软件进行单因素方差分析(One-way ANOVA),使用 Duncan 检验对不同群落间荒漠灌木水分利用效率的差异进行分析,检验水平为 $P=0.05$,并对植物长期水分利用效率与瞬时水分利用效率和内禀水分利用效率进行回归分析。其次,使用 Pearson 相关分析计算植物生理生态因子、环境因子与水分利用

效率之间的关系,显著性水平为 $P=0.05$ 和 $P=0.01$;最后,为了进一步分析不同影响因素对水分利用效率的影响,使用 R 4.3.2 软件中的 vegan 包进行冗余分析(Redundancy analysis,RDA),并通过层次分割(rdacca.hp 包)分解各影响因子对水分利用效率的独立影响,对影响因子进行贡献度排序,揭示影响机制。

相关图表的绘制在 Excel 2010,Origin 2022 和 R 4.3.2 软件中进行。

3 结果分析

3.1 植物水分利用效率在群落、物种水平上的分布特征

植物 $\delta^{13}C$、WUE_{inst} 和 WUE_i 的群落加权平均值随降水梯度的变化规律大致相同,随降水量的增加呈波动下降趋势,其在最干旱的格尔木地区显著高于诺木洪、大柴旦、德令哈和都兰地区,但德令哈地区高于大柴旦地区(图 2)。说明水分条件并不是影响植物水分利用效率的唯一因素,除降水外,生长季温度、土壤养分等其他环境因子也可能对水分利用效率产生影响。德令哈气温高于大柴旦地区,可能导致水分利用效率比大柴旦地区高。

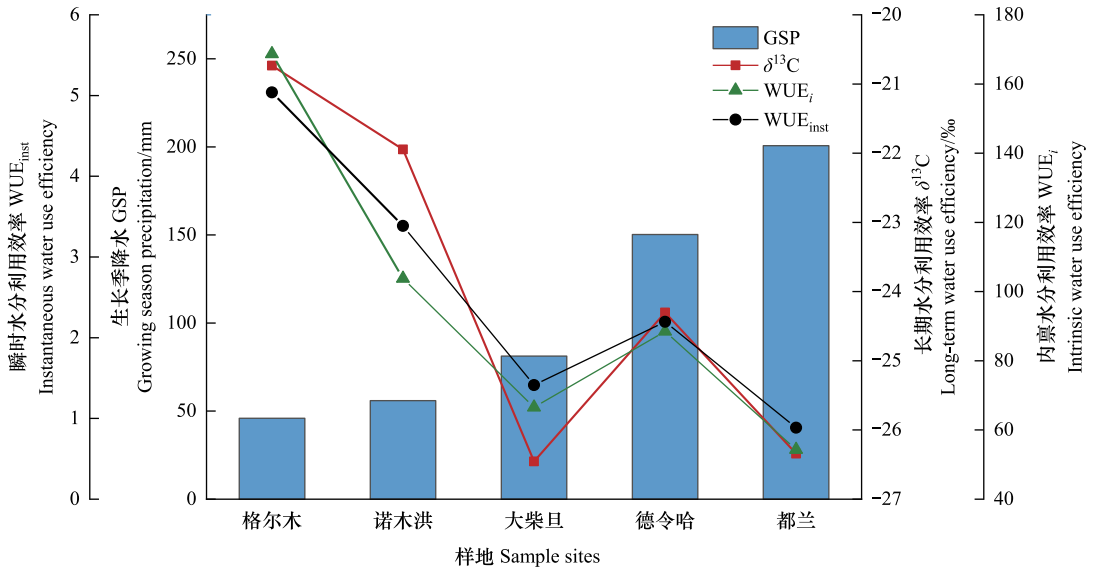


图 2 水分利用效率群落加权平均值随降水梯度的变化

Fig.2 Changes of community weighted mean value of water use efficiency with precipitation gradient

柴达木盆地东部荒漠灌木叶片 $\delta^{13}C$ 值变化范围介于-29.3‰—-11.57‰之间,均值为(-24.31±4.51)‰(图 3)。$\delta^{13}C$ 值大于-15‰的植物样品只有沙拐枣(C_4),且沙拐枣 $\delta^{13}C$ 值(格尔木:(-12.78±0.89)‰,诺木洪:(-13.52±2.93)‰)显著高于同一样地其他物种($P<0.05$)。在诺木洪样地中,白刺 $\delta^{13}C$ 显著低于麻黄和柽柳。大柴旦样地的驼绒藜 $\delta^{13}C$ 显著低于其他物种($P<0.05$)。驼绒藜、猪毛菜、盐爪爪的 $\delta^{13}C$ 值随着干旱程度的增加而呈上升趋势,即在轻度干旱地区小于严重干旱地区($P<0.05$)。但合头草的 $\delta^{13}C$ 值随着干旱程度的增加而减小,在轻度干旱地区大于严重干旱地区($P<0.05$)。

荒漠灌木瞬时水分利用效率(WUE_{inst})和内禀水分利用效率(WUE_i)分布特征相似(图 3)。WUE_{inst} 的变化范围介于 0.61—5.91 之间,均值为 2.43。WUE_i 的变化范围介于 38.03—207.67 之间,均值为 95.28,变化范围较大。沙拐枣作为 C_4 植物,其 WUE_{inst} 和 WUE_i 的值较高,在格尔木((5.91±0.42)和(207.67±9.17))和诺木洪样地((5.53±1.17)和(184.95±5.73))均显著高于其他物种($P<0.05$)。多数物种(沙拐枣、驼绒藜、麻黄、盐爪爪、猪毛菜、合头草)的 WUE_{inst} 和 WUE_i 值随着干旱程度的增加呈上升趋势,即在轻度干旱地区低于严重干旱地区($P<0.05$)。

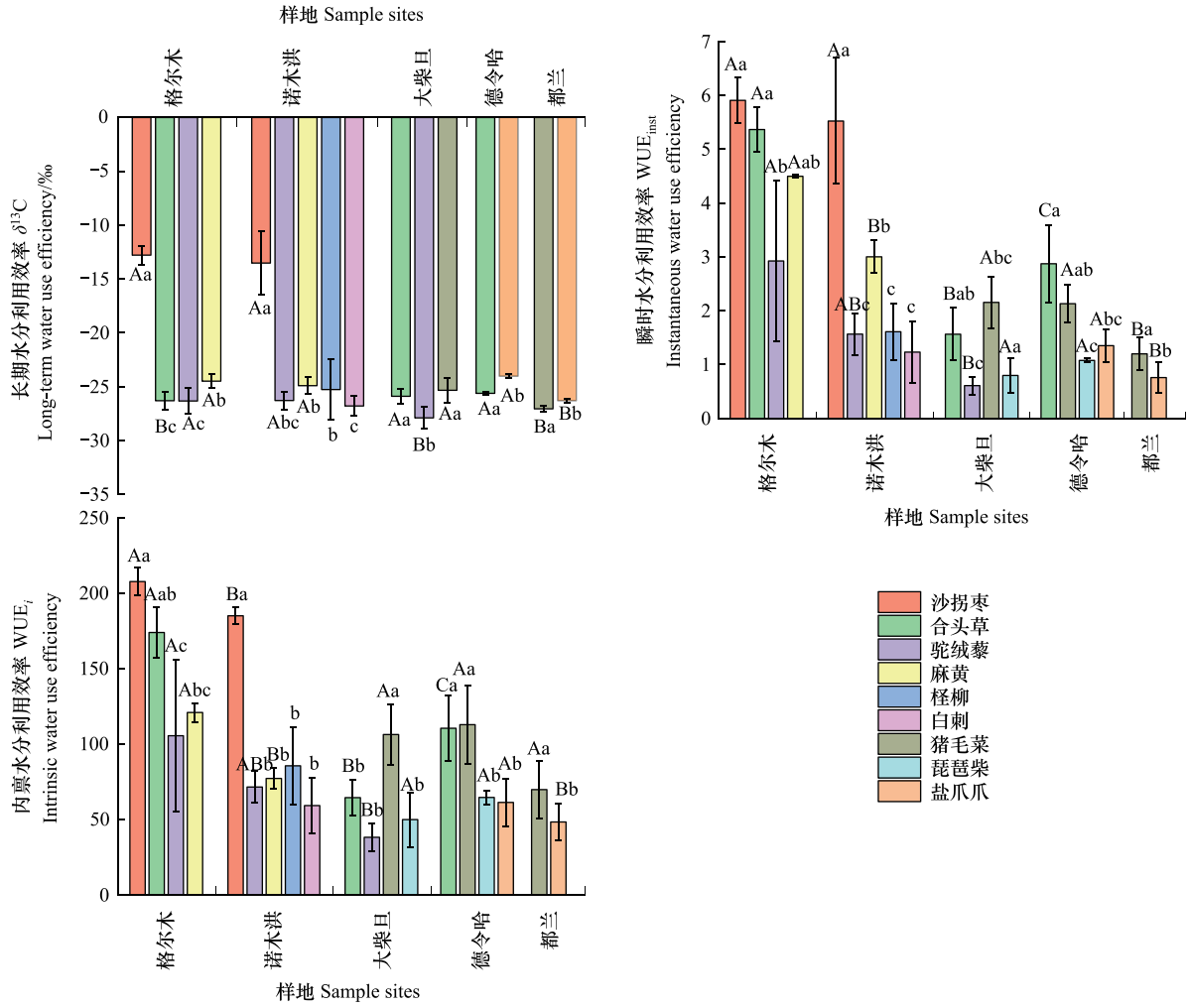


图 3　柴达木盆地东部荒漠灌木长期、瞬时和内禀水分利用效率分布特征

Fig.3　Long-term, instantaneous and intrinsic water use efficiency distribution characteristics of desert shrubs in eastern Qaidam Basin

不同小写字母表示同一群落中不同物种间差异显著,不同大写字母表示不同群落同一物种差异显著(P<0.05)

3.2　植物不同水分利用效率间的关系

柴达木盆地五个样地植物叶片群落加权平均 δ^{13}C 值与 WUE_{inst} 和 WUE_i 呈显著正相关关系(P<0.05),物种尺度的叶片 δ^{13}C 值与 WUE_{inst} 和 WUE_i 也呈显著正相关关系(P<0.01),表明植物长期水分利用效率与瞬时水分利用效率及内禀水分利用效率高度一致,在描述植物水分利用效率时三个值任选其一均具有代表性(图 4)。

3.3　植物水分利用效率的影响因素

相关分析结果表明:叶片 δ^{13}C 与 WUE_{inst}、WUE_i、A、LTC 极显著正相关(P<0.01),相关系数较大,与 δ^{15}N、Ci、Chl、SLA 均显著负相关(P<0.05);WUE_{inst} 与 WUE_i、A、Pro、LTC 显著正相关(P<0.05),与 δ^{15}N、E、Ci、GSW、SLA 极显著负相关(P<0.01);WUE_i 与 A、LTC 显著正相关(P<0.05),与 δ^{15}N、E、Ci、GSW 极显著负相关(P<0.01)。三种水分利用效率值均与 A、LTC、δ^{15}N 和 Ci 显著相关,其中相关系数最高的为 Ci,其次为 A(图 5)。

叶片 δ^{13}C 与 SS、GST、AI、PET 和 VPD 显著正相关(P<0.05),与 SWC、STK 显著负相关(P<0.05),相关系数均小于 0.5;WUE_{inst} 与 SWC、STP、STK、STOC、GSP 极显著负相关(P<0.01),其中与 STK 的相关系数最大为 −0.65;WUE_i 与 SWC、STP、STK、GSP 显著负相关(P<0.05);WUE_{inst} 和 WUE_i 均与 SS、GST、AI、PET 和 VPD 极显

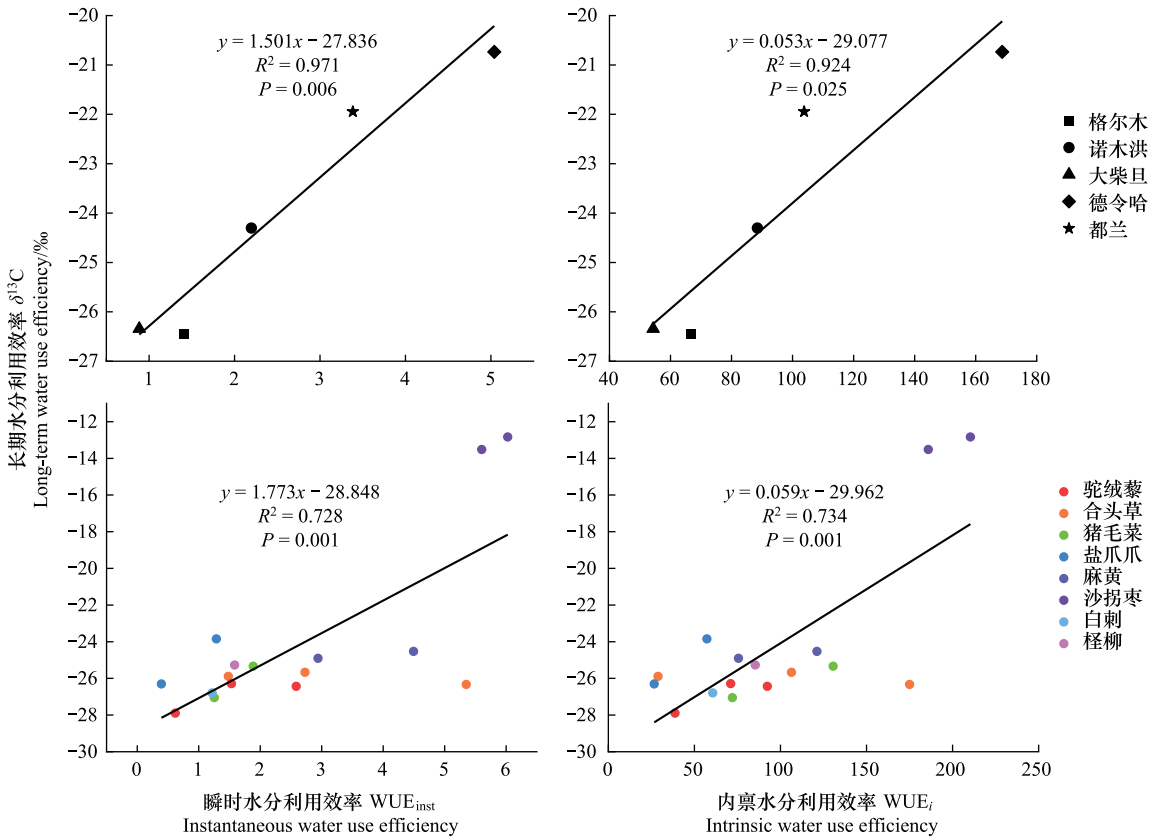


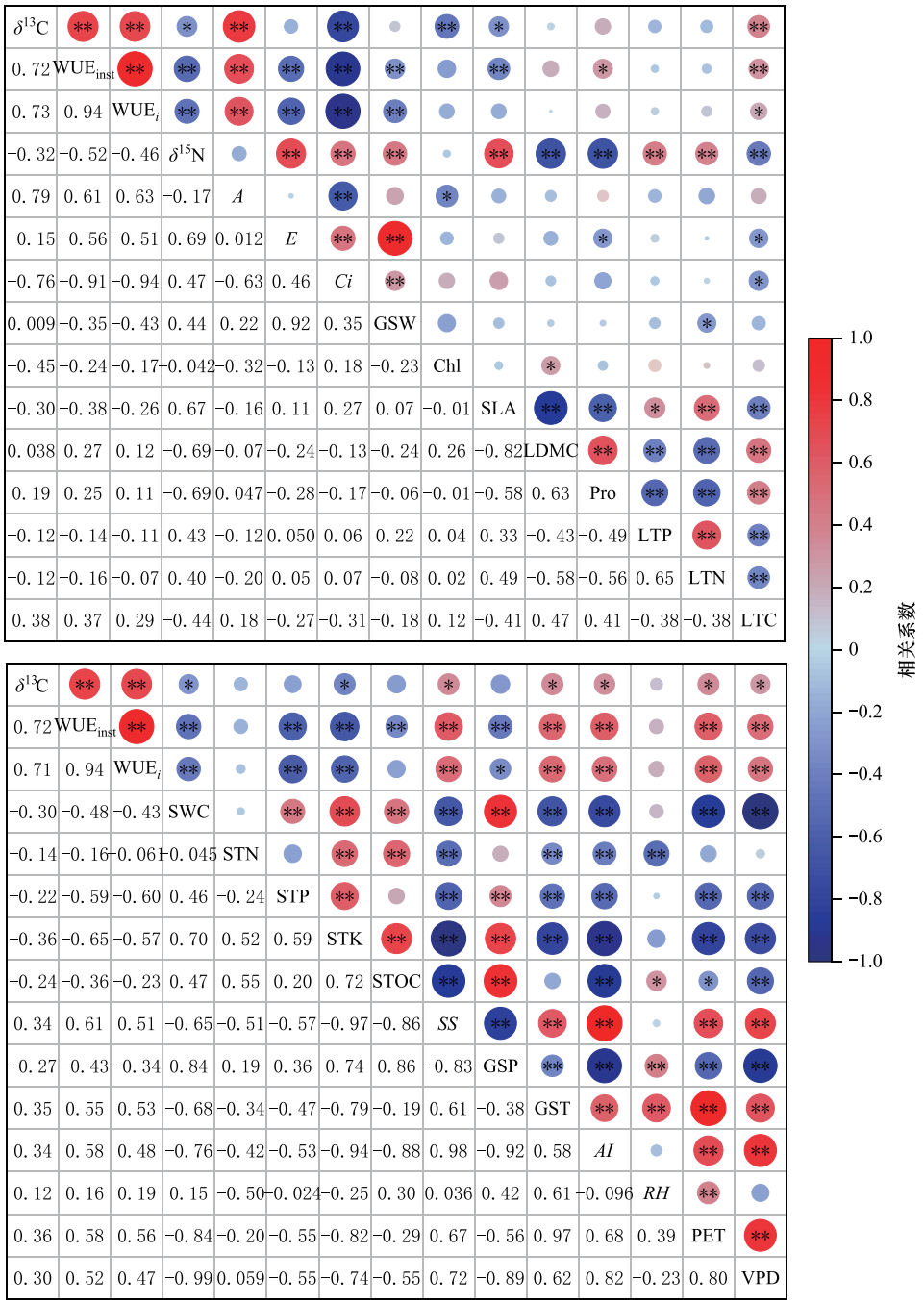
图 4 植物群落和物种尺度 $\delta^{13}C$ 与 WUE_{inst} 及 WUE_i 的关系

Fig.4 Relationship of $\delta^{13}C$ and WUE_{inst} and WUE_i in plant community and species scale

著正相关($P<0.01$,图 5)。

以植物生理生态因子和环境因子作为解释变量,$\delta^{13}C$、WUE_{inst} 和 WUE_i 为响应变量,进行冗余分析(RDA),图中各因子与水分利用效率的夹角与长短表示其相关程度。结果显示,植物生理生态因子和环境因子共解释了 95.44%的水分利用效率总体变异,第一轴解释了 90.44%的信息量,第二轴解释了 7.86%的信息量,累计解释量为 98.3%,其中 *Ci* 和 *A* 对水分利用效率的影响最大,解释率分别为 15%和 10.8%,其次为 STP、PET、STK、*SS*、*E* 和 VPD,解释率均大于 5%,*AI*、GST、$\delta^{15}N$、SWC、Chl、GSW、GSP、SLA 和 LTC 对水分利用效率的影响较小,解释率均小于 5%($P<0.05$),其他因子对水分利用效率的解释率未达到显著水平($P>0.05$,图 6)。

为进一步揭示荒漠灌木水分利用效率的影响因子,分别以植物生理生态因子、土壤因子和气候因子作为解释变量,$\delta^{13}C$、WUE_{inst} 和 WUE_i 为响应变量,进行冗余分析。结果显示,植物生理生态因子共解释了 91.14%水分利用效率的总体变异,第一轴解释了 92.36%的信息量,第二轴解释了 6.43%的信息量,累计解释量为 98.79%,其中对水分利用效率影响最大的为 *Ci*,其解释率为 29.6%($P<0.01$),其次为 *A* 和 *E*,解释率分别为 21.3%和 11.2%($P<0.01$),$\delta^{15}N$、Chl、GSW、SLA 和 LTC 的解释率均小于 10%($P<0.05$),其他植物生理生态因子对水分利用效率的解释率未达到显著水平($P>0.05$)。土壤因子共解释了 35.64%荒漠灌木水分利用效率的总体变异,第一轴解释了 96.83%的信息量,第二轴解释了 3.01%的信息量,累计解释的信息量为 99.84%,其中各土壤因子对水分利用效率的解释率由大到小为 STP、STK、*SS* 和 SWC,解释率分别为 31.2%、22.3%、21.4%和 14.7%($P<0.01$),STOC 和 STN 对水分利用效率的解释率未达到显著水平($P>0.05$)。气候因子对水分利用效率总体变异的解释量为 39.68%,第一轴的信息解释率达 96.97%,第二轴的信息解释率为 2.65%,总



*p≤0.05　　**p≤0.01

图 5　植物水分利用效率与植物生理生态因子和环境因子的关系

Fig.5　The relationship between plant water use efficiency and plant physiological and ecological factors and environmental factors

δ^{13}C:稳定碳同位素 Stable carbon isotope;WUE_{inst}:瞬时水分利用效率 Instantaneous water use efficiency;WUE_i:内禀水分利用效率 Intrinsic water use efficiency;δ^{15}N:稳定氮同位素 Stable nitrogen isotope;A:净光合速率 Net photosynthetic rate;E:蒸腾速率 Transpiration rate;Ci:胞间二氧化碳浓度 Intercellular carbon dioxide concentration;GSW:气孔导度 Stomatal conductance;Chl:叶绿素含量 Chlorophyll content;LTC:叶碳含量 Leaf carbon content;LTN:叶氮含量 Leaf nitrogen content;LTP:叶磷含量 Leaf phosphorus content;SLA:比叶面积 Specific leaf area;Pro:脯氨酸含量 Proline content;LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content;SWC:土壤含水量 Soil water content;STK:土壤总钾含量 Soil total potassium content;STP:土壤总磷含量 Soil total phosphorus content;STN:土壤总氮含量 Soil total nitrogen content;STOC:土壤总有机碳含量 Soil total organic carbon content;SS:土壤可溶性全盐含量 Soil soluble total salt content;GSP:生长季降水 Growing season precipitation;GST:生长季温度 Growing season temperature;AI:年干旱指数 Annual drought index;PET:潜在蒸散发 Potential evapotranspiration;RH:相对湿度 Relative humidity;VPD:饱和水气压差 Vapor Pressure Deficit

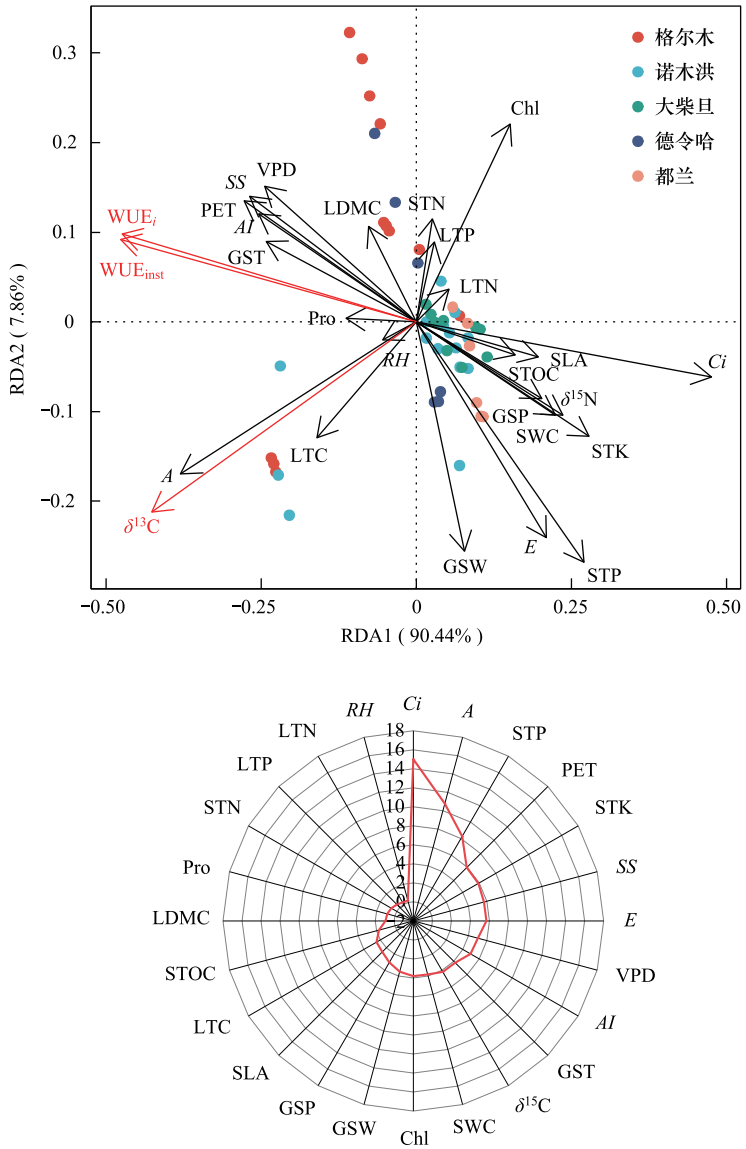


图 6 植物水分利用效率与植物生理生态和环境因子的 RDA 分析及其解释率在雷达图上的反映

Fig.6 RDA analysis of plant water use efficiency and plant physiological and ecological and environmental factors and its interpretation rate reflected in radar map

单位:%

计 99.62%,其中 PET、*AI*、VPD 和 GST 对水分利用效率的解释率均大于 20%(P<0.01),GSP 对水分利用效率的影响较小,解释率仅为 12.6%(P<0.05),*RH* 的水分利用效率的解释率未达到显著水平(P>0.05,图 7、图 8)。

4 讨论与结论

4.1 荒漠灌木水分利用效率特征

叶片在植物与外部环境互动中扮演着重要角色,对植物的光合作用和呼吸作用起着重要作用[9]。在叶片这一层面探究水分利用效率,可以揭示植物内在的水分利用机制。不同植物在水分利用效率表现上呈现出不同特征,即使是相同种类的植物,在不同环境条件下,其水分利用效率也存在差异[33]。此外,不同光合型植物对环境因子的响应有很大差异[34]。C_4植物具有比 C_3植物高的水分利用效率和较强的抗逆能力,这是因为

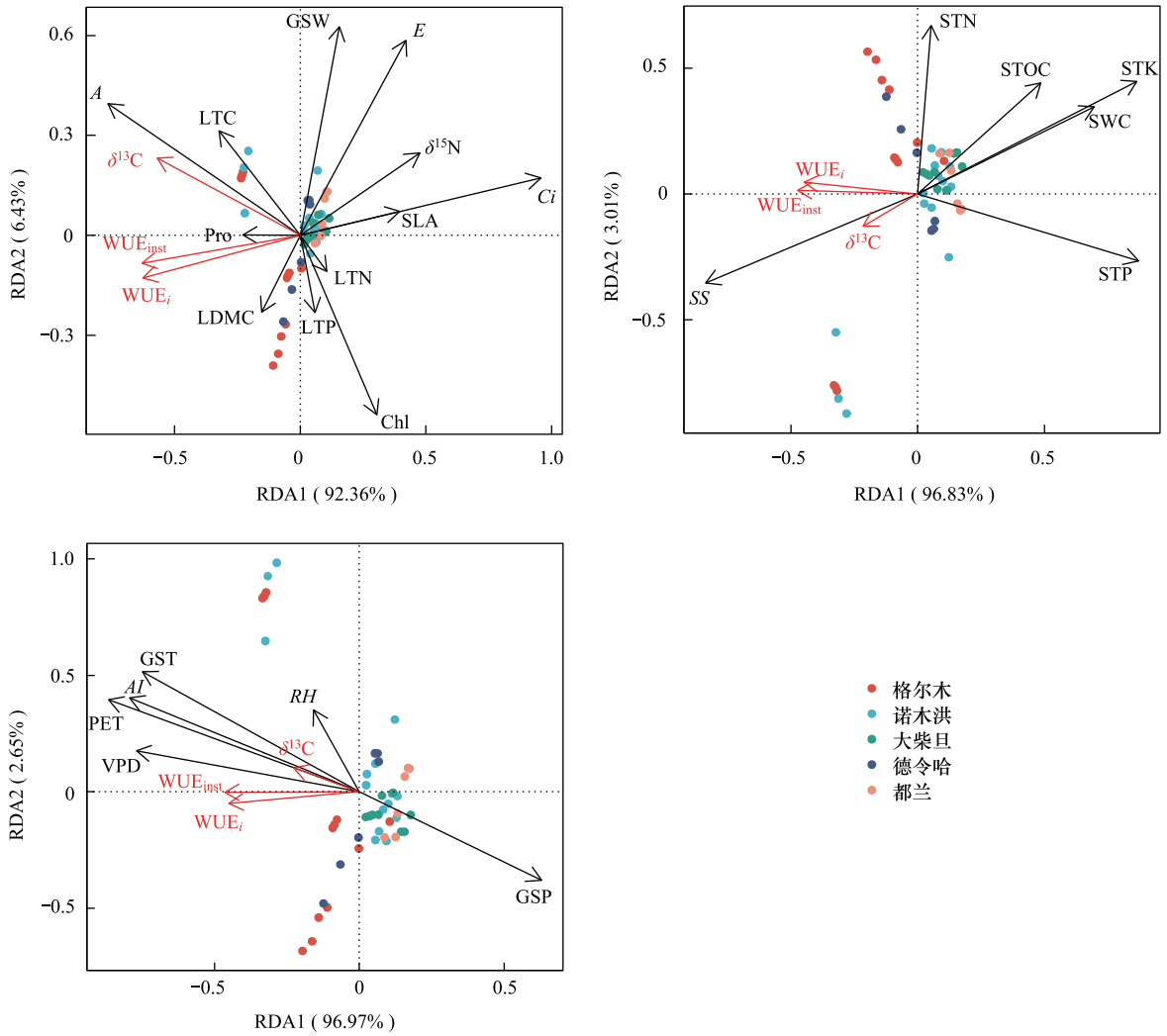


图 7　植物水分利用效率与植物生理生态、土壤和气候因子的 RDA 分析

Fig.7　RDA analysis of plant water use efficiency and plant physiological and ecology, soil and climatic factors

C_4植物光合作用是由维管束鞘细胞和叶肉细胞两种细胞联合起来共同完成的,C_4植物 CO_2同化率高,气孔对水蒸气导度较小,蒸腾失水较少,因而具有更高的水分利用效率。在两种主要的光合碳固定途径中,C_4植物对^{13}C 的偏好相对较小,因此 C_4植物能积累更多^{13}C。这就使得 C_4植物的 $\delta^{13}C$ 值相较于 C_3植物更高,大约在−15‰至−7‰之间,而 C_3植物的 $\delta^{13}C$ 值其变化范围在−35‰至−20‰之间[35—36]。本次研究中柴达木盆地荒漠灌木 $\delta^{13}C$ 值介于−29.29‰—−11.56‰之间,其中 C_4植物占比很小,只有沙拐枣,其 $\delta^{13}C$ 值显著高于其他物种。瞬时水分利用效率和内禀水分利用效率也有类似的特征。

柴达木盆地荒漠灌木长期水分利用效率与瞬时水分利用效率和内禀水分利用效率均呈极显著的正相关关系,与前人研究相符[37]。当水分供应不足或过多,首先会导致植物的生理代谢活动发生改变,继而会通过一系列的生理反应间接作用于植物的生长发育进程。其表现出的各种与水分调节相关的生理特性,实质上是对水分利用效率及其适应性的具体体现[38]。目前的大多数研究表明,在一定程度的干旱胁迫增加时,植物的水分利用效率会随之提高[39]。王敏[40]在典型草原大针茅群落中进行了不同降水量的处理试验,研究发现,随着降水量的增加,优势植物叶片的光合速率、蒸腾速率和气孔导度增加,最终导致植物水分利用效率降低。在最干旱的格尔木地区植物水分利用效率最高,各样地植物水分利用效率随降水量的上升呈波动下降趋势,但德令哈地区植物的水分利用效率要高于降水较少的大柴旦地区,这可能是因为德令哈地区较高的温度导致

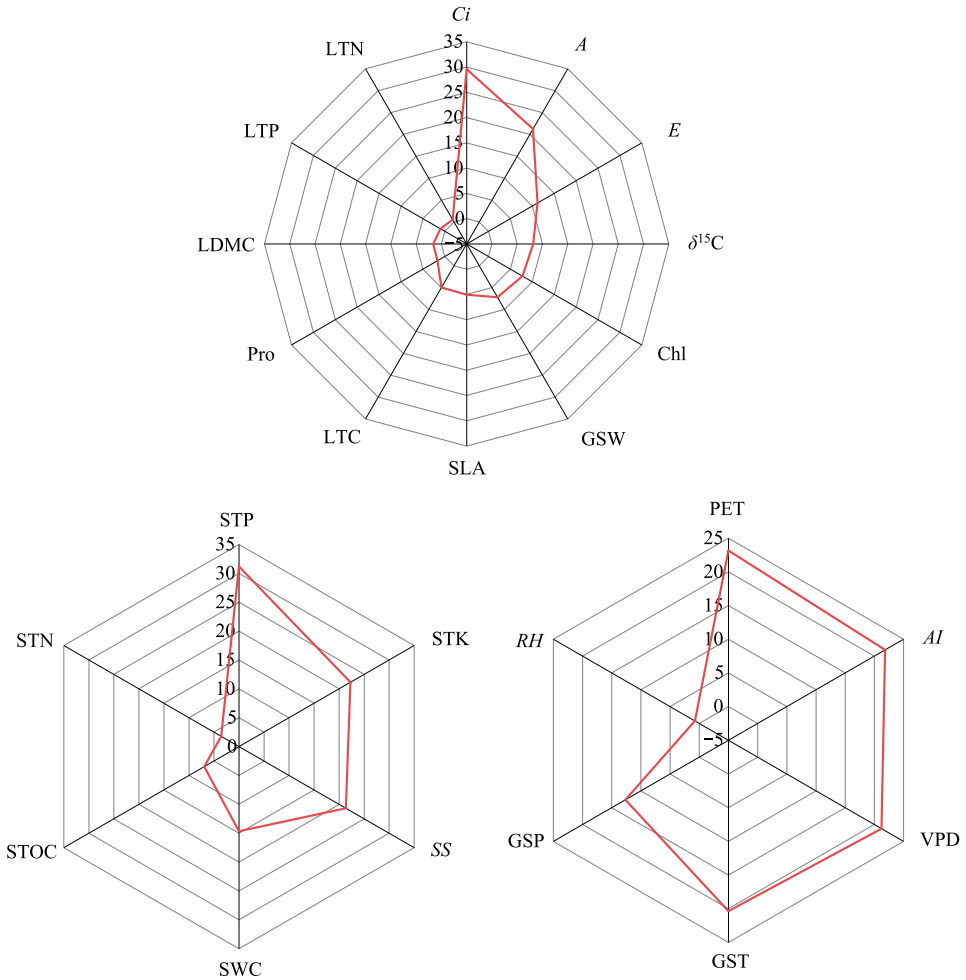


图 8 植物生理生态、土壤和气候因子对 WUE 的解释率在雷达图上的反映

Fig.8 The interpretation rates of plant physiology and ecology, soil and climate factors for WUE reflected in radar map

单位:%

的,温度对气孔的开放和关闭有直接影响,温度升高会加快植物通过蒸腾作用损失水分的速度,为此植物会自动关闭气孔以减少过度失水,这就造成叶片 CO_2 交换速率随温度的升高而急剧下降,这种自我调节机制有助于提高植物在干旱环境中的水分利用效率[41—42],Camarero 等[43] 也报道了水分利用效率与温度呈正相关关系。

4.2 影响水分利用效率的主要因素

4.2.1 植物生理生态因子

植物作为水分利用的主体,自身生理特性对水分利用效率的大小有着直接的影响。光合速率、蒸腾速率和气孔等对水分利用效率的影响较深刻[27]。为了适应气温的变化,植物通过调整其气孔的状态来实现对二氧化碳摄入量和水分蒸发速率的有效控制,进而影响水分利用效率[44]。在干旱条件下,植物通过减小气孔的开度,降低蒸腾速率,从而减少水分的损失,这种调节能力可以提高植物在干旱环境中的水分利用效率。当光照充足和气温适宜时,植物的净光合速率通常较高。高净光合速率意味着植物能够更快地将 CO_2 转化为有机物,从而实现更高的生长和生产[45]。当光合作用速率降低时,植物无法有效地利用水分进行光合作用,影响植物的水分利用效率[46]。本研究中水分利用效率与比叶面积(SLA)呈显著负相关关系,与脯氨酸含量(Pro)呈显著正相关关系。Dawson 等[47] 发现,水分利用效率与 SLA 间存在很强的负相关,SLA 较低的植物可以更

好地适应资源匮乏的环境[48]。当 SLA 降低时,叶片内结构性成分的分配发生改变,细胞壁结构变厚[49],CO_2 在叶肉内部扩散阻力增大,进而抑制了植物叶片光合能力[50]。伴随这种变化,Rubisco 羧化酶同化 $^{13}CO_2$ 的比例上升,致使 $\delta^{13}C$ 增加,从而提高水分利用效率,使它们之间形成负相关的关系[51]。而高含量 Pro 可帮助植物在逆境条件下维持正常的细胞功能,提高植物的耐旱性和水分利用效率[52]。

4.2.2　气候和土壤因子

除了植物内在因子的影响外,气候、土壤等外在环境因子对水分利用效率也有重要影响。在气候因素中,植物的代谢反应、蒸腾速率以及生理活动受到温度的直接影响。根据 Zhang 等[53]的研究,在青藏高原地区水分利用效率与温度之间呈现正相关关系,这是因为在一些常年低温区域,水分利用效率对温度的敏感性较高,气温的上升会使水分利用效率大幅提升。在本研究中,温度是影响柴达木盆地东部水分利用效率的重要环境因子,随着温度的升高,水分利用效率显著升高。降水对植物水分利用效率的影响主要体现在其对植物生长期内饱和水汽压差和相对湿度的调控上。在干旱地区,由于降水量稀少以及空气湿度较低,使得植物叶片的气孔收缩或关闭,进而降低气孔导度和胞间 CO_2 浓度,最终使水分利用效率上升。饱和水汽压差通过作用于植物气孔的开放与关闭机制,间接调控了蒸腾过程对水分消耗和碳同化的影响,从而对植物整体的水分利用效率产生影响[54]。在气候干燥的柴达木盆地,潜在蒸散发、干旱指数也对水分利用效率有重要影响。潜在蒸散发的增加可能会让植物更有效地利用稀缺的水资源,并根据环境条件中的干旱程度调节气孔的开闭程度,减少水分蒸腾,从而提高水分的利用效率[55]。

土壤作为植物生长的基质,为植物生长提供养分和水分。土壤中碳、氮、磷、钾等关键营养元素的过量或缺乏,都可能导致植物生长异常,进而影响水分利用效率[56]。通过对柴达木盆地典型荒漠植被水分利用效率的研究,土壤因子中磷和钾含量对水分利用效率的影响最大,解释率分别为 31.2% 和 22.3%,并对水分利用效率产生消极影响。这一发现与已有研究结果有所不同。以往多数研究认为土壤养分(如氮、磷、钾)含量高的区域,植物水分利用效率也较高[57]。这可能与柴达木盆地土壤性状有关,柴达木盆地主要为盐化荒漠土,土质疏松、养分贫瘠,特别是氮、磷、钾等关键营养元素的稀缺,养分缺乏引起光合作用过程的强烈抑制,阻碍植物正常的生长进程,导致植物养分、水分利用效率低[56]。土壤含水量直接影响植物根系吸收水分的能力,当土壤缺水时,植物会增加根尖脱落酸(ABA)的合成,部分气孔关闭以减少蒸腾速率,提高水分利用效率[58]。柴达木盆地降水稀少,土壤含水量低,从而使该地植被有较高水分利用效率。刘祖贵等[59]的研究也表明,植物在干旱条件下往往具有较高的水分利用效率,并且随着土壤水分的减少,植物水分利用效率会进一步提升。此外,适度的土壤盐分含量有助于调节土壤酸碱度,土壤酸碱度的平衡有利于植物根系吸收养分和水分,调节植物内部的酸碱平衡,促进植物的养分运输和光合作用,提高植物的水分利用效率[60]。

植物水分利用效率受内在因素和外在环境的共同影响,各因素耦合作用更加复杂,或许会在一定程度上相互抵消或增强[61]。在本研究中,胞间二氧化碳浓度、净光合速率、蒸腾速率、土壤全磷和全钾含量,土壤盐含量、土壤含水量、大气温度、降水、饱和水气压差、干旱指数和潜在蒸散发是影响柴达木盆地水分利用效率的主要因素。郑鹏飞等[19]通过测定大气、土壤等因子,结合稳定碳同位素技术,研究侧柏人工林种的不同季节 WUE 及其影响因素,结果得出植物水分利用效率的主要影响因素有大气温度、CO_2 浓度、空气相对湿度及叶内外水汽压差、土壤湿度等,与本研究结果相似。植物叶片胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度的大小直接相关,气孔导度受温度、湿度、叶内外水汽压差等的影响,土壤的湿度与土壤的水分保持及渗透转移能力关系密切。植物利用水资源是一个复杂的生理生化过程,存在年际、季节、单日乃至日内变化,还会受叶面积指数、冠层导度等的影响[62]。

4.3　结论

(1)植物长期 WUE($\delta^{13}C$)值与 WUE_{inst} 和 WUE_i 均呈极显著正相关关系($P<0.05$)。且三者随降水梯度的变化特征有高度的一致性,随着降水量的增加呈波动下降趋势,在最干旱的格尔木地区显著高于诺木洪、大柴旦、德令哈和都兰地区。因此,在分析植物水分利用效率时,三个指标可相互替代。

(2)多数物种的$\delta^{13}C$、WUE_{inst}和WUE_i值在轻度干旱地区低于严重干旱地区。但合头草的$\delta^{13}C$值、琵琶柴的WUE_{inst}和WUE_i值随着干旱程度增加而减少。沙拐枣作为C_4植物,其水分利用效率显著高于其他物种($P<0.05$)。

(3)相关分析表明植物 WUE 与植物生理生态因子和环境因子存在显著相关关系。长期 WUE、WUE_{inst}、WUE_i与 *A*、LTC、*SS*、GST、*AI*、PET、VPD 为显著正相关关系,与$\delta^{15}N$、*E*、*Ci*、Chl、SLA、SWC、STP、STK、STOC、GSP 为显著负相关关系。

(4)植物生理生态因子和环境因子可以较好解释水分利用效率的变化,而植物因子对水分利用效率的影响强于土壤和气候因子。其中 *Ci*、*A*、*E* 是影响 WUE 的主要植物生理生态因子;STP、STK、*SS*、SWC 是影响 WUE 的主要土壤因子;PET、*AI*、VPD、GST、GSP 是影响 WUE 的主要气候因子。其中 *Ci*、*A* 和 STP 对 WUE 的影响最大,解释率分别为 15%、10.8%和 8.3%。

参考文献(References):

[1] 魏永霞, 汝晨, 吴昱, 刘慧, 杨军明, 侯景翔. 寒地黑土区水稻耗水特性及其对水分利用效率的影响. 农业机械学报, 2019, 50(4): 245-254.

[2] Guerrieri R, Lepine L, Asbjornsen H, Xiao J F, Ollinger S V. Evapotranspiration and water use efficiency in relation to climate and canopy nitrogen in U.S. forests. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2016, 121(10): 2610-2629.

[3] Ding Y L, Nie Y P, Chen H S, Wang K L, Querejeta J I. Water uptake depth is coordinated with leaf water potential, water-use efficiency and drought vulnerability in Karst vegetation. New Phytologist, 2021, 229(3): 1339-1353.

[4] Zunzunegui M, Esquivias M P, Gallego-Fernández J B. Spatial and seasonal patterns of water use in Mediterranean coastal dune vegetation. Plant and Soil, 2022, 477(1): 807-828.

[5] Wu X, Zheng X J, Yin X W, Yue Y M, Liu R, Xu G Q, Li Y. Seasonal variation in the groundwater dependency of two dominant woody species in a desert region of Central Asia. Plant and Soil, 2019, 444(1): 39-55.

[6] 胡中民, 于贵瑞, 王秋凤, 赵风华. 生态系统水分利用效率研究进展. 生态学报, 2009, 29(3): 1498-1507.

[7] 姜寒冰, 张玉翠, 任晓东, 要家威, 沈彦俊. 作物水分利用效率研究方法及尺度传递研究进展. 中国生态农业学报, 2019, 27(1): 50-59.

[8] 王建林, 于贵瑞, 房全孝, 姜德锋, 齐华, 王秋凤. 不同植物叶片水分利用效率对光和CO_2的响应与模拟. 生态学报, 2008, 28(2): 525-533.

[9] Medrano H, Tomás M, Martorell S, Flexas J, Hernández E, Rosselló J, Pou A, Escalona J M, Bota J. From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: Limitations of leaf WUE as a selection target. The Crop Journal, 2015, 3(3): 220-228.

[10] Chen J, Chang S X, Anyia A O. The physiology and stability of leaf carbon isotope discrimination as a measure of water-use efficiency in barley on the Canadian prairies. Journal of Agronomy and Crop Science, 2011, 197(1): 1-11.

[11] 邢佳伊, 李丽, 王超, 郝卫平, 王耀生. 施氮水平和干旱锻炼后复水程度对小麦水分利用效率的影响. 干旱地区农业研究, 2022, 40(5): 52-61.

[12] 王庆伟, 于大炮, 代力民, 周莉, 周旺明, 齐光, 齐麟, 叶雨静. 全球气候变化下植物水分利用效率研究进展. 应用生态学报, 2010, 21(12): 3255-3265.

[13] 赵敏. 不同载畜率对短花针茅荒漠草原水分利用效率的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2022.

[14] 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.

[15] Schwinning S, Ehleringer J R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. Journal of Ecology, 2001, 89(3): 464-480.

[16] Morecroft M D, Woodward F I. Experimental investigations on the environmental determination of $\delta^{13}C$ at different altitudes. Journal of Experimental Botany, 1990, 41(231): 1303-1308.

[17] 郭贤仕, 山仑. 前期干旱锻炼对谷子水分利用效率的影响. 作物学报, 1994, 20(3): 352-356.

[18] 史作民, 程瑞梅, 刘世荣. 高山植物叶片$\delta^{13}C$的海拔响应及其机理. 生态学报, 2004, 24(12): 2901-2906.

[19] 郑鹏飞, 余新晓, 贾国栋, 刘自强, 张永娥, 朱栩辉. 北京山区侧柏人工林水分利用效率及其影响因素. 应用生态学报, 2019, 30(3): 727-734.

[20] 许素寒, 朱雅娟, 吴彩霞, 李蕴. 鄂尔多斯高原 3 个水土保持树种的水分利用策略. 应用生态学报, 2020, 31(9): 2885-2892.

[21] 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.

[22] Huxman T E, Cable J M, Ignace D D, Alex Eilts J, English N B, Weltzin J, Williams D G. Response of net ecosystem gas exchange to a simulated precipitation pulse in a semi-arid grassland: the role of native versus non-native grasses and soil texture. Oecologia, 2004, 141(2): 295-305.

[23] 杜晓铮, 赵祥, 王昊宇, 何斌. 陆地生态系统水分利用效率对气候变化的响应研究进展. 生态学报, 2018, 38(23): 8296-8305.

[24] He M Z, Dijkstra F A, Zhang K, Tan H J, Zhao Y, Li X R. Influence of life form, taxonomy, climate, and soil properties on shoot and root concentrations of 11 elements in herbaceous plants in a temperate desert. Plant and Soil, 2016, 398(1): 339-350.

[25] 赵丽萍. 基于叶片功能性状的柴达木东部典型荒漠灌木水碳平衡机制研究[D]. 石家庄: 河北师范大学, 2023.

[26] Huo J Q, Shi Y F, Chen J J, Zhang H X, Feng L, Zhao Y, Zhang Z S. Hydraulic trade-off and coordination strategies mediated by leaf functional traits of desert shrubs. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 938758.

[27] 郑周涛, 张扬建. 1982 - 2018 年青藏高原水分利用效率变化及归因分析. 植物生态学报, 2022, 46(12): 1486-1496.

[28] 崔茜琳, 何云玲, 李宗善. 青藏高原植被水分利用效率时空变化及与气候因子的关系. 应用生态学报, 2022, 33(6): 1525-1532.

[29] Zeng F M, Zhang X Y, Zhan T, Zhang Z Q, Chen L, Chen L K, Ji M. Rapid warming and increasing moisture levels in the Qaidam Basin. Theoretical and Applied Climatology, 2024, 155(8): 7121-7132.

[30] 韩进军. 气候变化背景下柴达木盆地荒漠化时空演变及驱动力研究[D]. 西宁: 中国科学院大学(中国科学院青海盐湖研究所), 2023.

[31] 丁明军, 张镱锂, 刘林山, 王兆锋. 1982—2009 年青藏高原草地覆盖度时空变化特征. 自然资源学报, 2010, 25(12): 2114-2122.

[32] 王巧环, 任玉芬, 孟龄, 李虹, 傅慧敏, 王华锋. 元素分析仪同时测定土壤中全氮和有机碳. 分析试验室, 2013, 32(10): 41-45.

[33] Song Y F, Liu T J, Han X F, Lu Y J, Xu X M, Wang L X, Liao Z L, Dong Z, Jiao R, Liang W T, Liu H L. Adaptive traits of three dominant desert-steppe species under grazing-related degradation: Morphology, structure, and function. Global Ecology and Conservation, 2021, 28: e01647.

[34] 何明珠, 张志山, 李小军, 贾荣亮, 张景光, 郑敬刚. 阿拉善高原荒漠植被组成分布特征及其环境解释: Ⅱ.C_4植物组成、分布特征与环境的关系. 中国沙漠, 2010, 30(1): 57-62.

[35] O'Leary M H. Carbon isotope fractionation in plants. Phytochemistry, 1981, 20(4): 553-567.

[36] Martinelli L A, Devol A H, Victoria R L, Richey J E. Stable carbon isotope variation in C3 and C4 plants along the Amazon River. Nature, 1991, 353: 57-59.

[37] Wieser G, Oberhuber W, Waldboth B, Gruber A, Matyssek R, Siegwolf R T W, Grams T E E. Long-term trends in leaf level gas exchange mirror tree-ring derived intrinsic water-use efficiency of *Pinus cembra* at treeline during the last century. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 248: 251-258.

[38] 赵敏, 齐广平, 蔡玲惠, 赖桑迪, 王金恒, 王建军. 水分调控与种植模式对枸杞生长和水分利用效率的影响. 农业工程, 2021, 11(8): 75-81.

[39] Seneviratne S, Pal J, Eltahir E, Schär C. Summer dryness in a warmer climate: a process study with a regional climate model. Climate Dynamics, 2002, 20(1): 69-85.

[40] 王敏. 降水量变化对大针茅群落水分利用的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2020.

[41] Driscoll A W, Bitter N Q, Sandquist D R, Ehleringer J R. Multidecadal records of intrinsic water-use efficiency in the desert shrub *Encelia farinosa* reveal strong responses to climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(31): 18161-18168.

[42] Doughty C E, Goulden M L. Are tropical forests near a high temperature threshold? Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2008, 113(G1): 2007JG000632.

[43] Camarero J J, Colangelo M, Gazol A, Azorín-Molina C. Drought and cold spells trigger dieback of temperate oak and beech forests in northern Spain. Dendrochronologia, 2021, 66: 125812.

[44] Aguilos M, Stahl C, Burban B, Hérault B, Courtois E, Coste S, Wagner F, Ziegler C, Takagi K, Bonal D. Interannual and seasonal variations in ecosystem transpiration and water use efficiency in a tropical rainforest. Forests, 2019, 10(1): 14.

[45] Lin Y X, Grace J, Zhao W, Dong Y X, Zhang X, Zhou L G, Fei X H, Jin Y Q, Li J, Nizami S M, Balasubramanian D, Zhou W J, Liu Y T, Song Q H, Sha L Q, Zhang Y P. Water-use efficiency and its relationship with environmental and biological factors in a rubber plantation. Journal of Hydrology, 2018, 563: 273-282.

[46] 李机密, 黄儒珠, 王健, 郑怀舟, 黄玮. 陆生植物水分利用效率. 生态学杂志, 2009, 28(8): 1655-1663.

[47] Dawson H R, Maxwell T M, Reed P B, Bridgham S D, Silva L C R. Leaf traits predict water-use efficiency in U.S. Pacific northwest grasslands under rain exclusion treatment. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2022, 127(10): e2022JG007060.

[48] Zhong G W, Tian Y, Liu P, Jia X, Zha T S. Leaf traits and resource use efficiencies of 19 woody plant species in a plantation in Fangshan, Beijing, China. Forests, 2023, 14(1): 63.

[49] Niinemets Ü. Research review. Components of leaf dry mass per area - thickness and density - alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. New Phytologist, 1999, 144(1): 35-47.

[50] Warren C R, Ethier G J, Livingston N J, Grant N J, Turpin D H, Harrison D L, Black T A. Transfer conductance in second growth Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.)Franco) canopies. Plant, Cell & Environment, 2003, 26(8): 1215-1227.

[51] Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, Davis S D. The limits to tree height. Nature, 2004, 428(6985): 851-854.

[52] 马剑英, 陈发虎, 夏敦胜, 孙惠玲, 段争虎, 王刚. 荒漠植物红砂叶片 $\delta^{13}C$ 值与生理指标的关系. 应用生态学报, 2008, 19(5): 1166-1171.

[53] Zhang Z, Jiang H, Liu J X, Zhou G M, Liu S R, Zhang X Y. Assessment on water use efficiency under climate change and heterogeneous carbon dioxide in China terrestrial ecosystems. Procedia Environmental Sciences, 2012, 13: 2031-2044.

[54] 常晓格, 王志慧, 肖培青, 魏峰远, 张攀, 马力. 黄土高原生态系统水分利用效率演变及驱动因素空间分异规律. 水土保持研究, 2022, 29(5): 244-252.

[55] Konings A G, Williams A P, Gentine P. Sensitivity of grassland productivity to aridity controlled by stomatal and xylem regulation. Nature Geoscience, 2017, 10: 284-288.

[56] Ikkonen E, Chazhengina S, Jurkevich M. Photosynthetic nutrient and water use efficiency of *Cucumis sativus* under contrasting soil nutrient and lignosulfonate levels. Plants, 2021, 10(2): 340.

[57] Hussain M, Farooq S, Hasan W, Ul-Allah S, Tanveer M, Farooq M, Nawaz A. Drought stress in sunflower: Physiological effects and its management through breeding and agronomic alternatives. Agricultural Water Management, 2018, 201: 152-166.

[58] Zhang P, Yang X, Chen Y T, Wei Z H, Liu F L. Dissecting the combined effects of air temperature and relative humidity on water-use efficiency of barley under drought stress. Journal of Agronomy and Crop Science, 2021, 207(4): 606-617.

[59] 刘祖贵, 肖俊夫, 孙景生, 张俊鹏, 刘小飞. 土壤水分与覆盖对夏玉米生长及水分利用效率的影响. 玉米科学, 2012, 20(3): 86-91.

[60] 李冬冬, 王海江, 吕新. 滴灌棉田不同盐分土壤水分变化规律及其利用效率研究. 干旱地区农业研究, 2013, 31(3): 90-94.

[61] 卢娜, 牛俊. 新疆和田植被水分利用效率的 SEM-ANN 模型构建. 水力发电学报, 2021, 40(7): 47-60.

[62] 李辉东, 关德新, 袁凤辉, 王安志, 金昌杰, 吴家兵, 李峥, 井艳丽. 科尔沁草甸生态系统水分利用效率及影响因素. 生态学报, 2015, 35(2): 478-488.