DOI: 10.20103/j.stxb.202503050480
胡再勤,周么措,张文耀,张昆,董李勤.生境 CO_2 浓度与水分条件对植物水分利用效率的影响.生态学报,2026,46(2):635-646.
Hu Z Q, Zhou M C, Zhang W Y, Zhang K, Dong L Q.Review on the effects of environmental CO_2 concentration and water conditions on plant water use efficiency.Acta Ecologica Sinica,2026,46(2):635-646.

生境 CO_2 浓度与水分条件对植物水分利用效率的影响

胡再勤[1],周么措[2],张文耀[1],张　昆[3],董李勤[1,4,*]
1 西南林业大学水土保持学院,昆明　650224
2 四川若尔盖湿地国家级自然保护区管理局,若尔盖　624599
3 西南林业大学生态与环境学院(湿地学院),昆明　650224
4 国家林业和草原局西南生态文明研究中心,昆明　650224

摘要:水分利用效率(Water Use Efficiency, WUE)是研究陆地植被生态系统碳-水循环及其耦合关系的重要指标,其动态变化直接影响全球碳汇功能与水资源可持续利用。而 CO_2 和水是植物生命活动的重要物质基础,可以通过调节植物光合、蒸腾等生理过程影响 WUE。在全球气候变化背景下,大气 CO_2 浓度升高与区域水分格局变化愈发明显,对植物生长以及 WUE 产生显著影响。系统总结了生境 CO_2 浓度及水分条件对植物 WUE 的影响机制及其响应规律。结果表明:CO_2 浓度与水分条件对植物 WUE 的影响呈现非线性特征,短期 CO_2 浓度升高会通过激活 Rubisco 羧化酶活性提升光合碳同化效率,进而提高光合速率,同时诱导气孔变化使气孔导度降低,协同减少植物蒸腾失水来显著提高 WUE,但长期高 CO_2 浓度会导致植物产生光合适应现象,从而削弱光合生理过程对 WUE 正效应;而水分则通过梯度响应机制调控气孔行为、植物形态等从而影响 WUE,适度干旱会激发气孔优化策略,叶片气孔导度降低,在蒸腾速率降幅大于光合抑制提升 WUE,而重度干旱则因非气孔限制引发 WUE 显著下降,水分盈余时通过抑制根系吸水效率间接制约 WUE;此外,CO_2 与水分存在显著交互效应,CO_2 浓度升高可在一定程度上缓解干旱胁迫对 WUE 的负面影响,但长期协同作用受植物光合类型调控,CAM 植物 WUE 比 C3 和 C4 植物的高,C4 植物的 WUE 比 C3 植物的高;且植物 WUE 对 CO_2 和水分的响应具有多尺度分异,叶片尺度、个体尺度、群落和生态系统尺度响应方式亦呈现出差异。分析植物生境 CO_2 浓度和水分条件对植物 WUE 的影响,可深化对气候变化下植物碳-水权衡策略的认知,提高对气候变化下植物生存策略的认识,为气候变化背景下区域植被选择、恢复、管理提供理论支持,为作物选育提供参考,对生态环境保护和恢复、生态文明建设、作物高产保障粮食安全具有重要意义。

关键词:气候变化;碳循环;光合特性;水分胁迫;碳同位素

Review on the effects of environmental CO_2 concentration and water conditions on plant water use efficiency

HU Zaiqin[1], ZHOU Mocuo[2], ZHANG Wenyao[1], ZHANG Kun[3], DONG Liqin[1,4,*]
1 *College of Soil and Water Conservation, Southwest Forestry University, Kunming* 650224, *China*
2 *Sichuan Zoige Wetland National Nature Reserve Administration Bureau, Zoige* 624599, *China*
3 *College of Ecology and Environment (Wetland College), National Plateau Wetland Research Center, Southwest Forestry University, Kunming* 650224, *China*
4 *Southwest Ecological Civilization Research Center of the National Forestry and Grassland Administration, Kunming* 650224, *China*

基金项目:国家自然科学基金项目(42261009,32360291);云南省兴滇英才支持项目(XDYC-QNRC-2023-0213);云南省院士专家工作站(2019IC012)
收稿日期:2025-03-05;　　**网络出版日期**:2025-10-16
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: dongliqin2013@163.com

Abstract: Water use efficiency (WUE) is a critical indicator for investigating carbon-water cycles and their coupling relationships in terrestrial vegetation ecosystems. Its dynamic variations directly influence the global carbon sink function and sustainable utilization of water resources. Carbon dioxide (CO_2) and water are fundamental materials supporting plant life, significantly influencing WUE by regulating physiological processes such as photosynthesis, respiration, and transpiration. Under ongoing global climate change, increases in atmospheric CO_2 concentrations and alterations in regional precipitation patterns have become increasingly pronounced. These changes profoundly impact plant growth, productivity, physiological functioning, and WUE, thus reshaping the terrestrial carbon-water balance. This article systematically summarizes current knowledge regarding the mechanisms, processes, and response patterns by which habitat CO_2 concentration and water availability influence plant WUE, integrating recent research findings to provide comprehensive insight. The study results suggest that the effects of CO_2 concentration and water conditions on plant WUE exhibited nonlinear characteristics. In the short term, increased CO_2 concentration enhances carbon assimilation efficiency by activating Rubisco carboxylase activity, thus increasing the photosynthetic rate. Concurrently, elevated CO_2 induces stomatal changes that reduce stomatal conductance, thereby synergistically decreasing plant transpiration and water loss, significantly increasing WUE. However, long-term elevated CO_2 concentration leads to photosynthetic adaptation in plants, weakening the positive effects of photosynthetic physiological processes on WUE. Water, on the other hand, influences stomatal behavior and plant morphology through gradient response mechanisms, consequently affecting WUE. Moderate drought stimulates stomatal optimization strategies, leading to decreased leaf stomatal conductance and increased WUE when the transpiration rate decreases more sharply than photosynthetic inhibition. Severe drought, however, significantly reduces WUE due to non-stomatal limitations, indirectly constraining WUE by inhibiting root water absorption efficiency under conditions of water surplus. Additionally, complex interactions exist between habitat CO_2 concentrations and water conditions. Elevated CO_2 concentrations can partially alleviate the adverse effects of drought stress by enhancing plant physiological resilience and water-saving strategies, thereby sustaining higher WUE under limited water supply conditions. Nonetheless, these interactive effects vary considerably according to plant photosynthetic types, duration of stress exposure, and ecological context. Crassulacean acid metabolism (CAM) plants consistently exhibit higher WUE than C3 and C4 species, while C4 plants generally display higher WUE compared to C3 plants due to inherent physiological and biochemical differences. Furthermore, plant responses to changing CO_2 concentrations and water availability show marked multi-scale differentiation. The response patterns differ notably across scales ranging from leaf level, individual plant level, community structure, to broader ecosystem functioning.

Key Words: climate change; carbon cycle; photosynthetic characteristics; water stress; carbon isotopes

自 18 世纪中后期工业革命开始,现代工业发展和人类活动的加剧,使得温室气体在大气中的浓度持续增加,全球变暖现象愈发明显[1—2]。碳收支失衡是导致全球气候变化的主要诱因之一[3],IPCC 第六次报告亦指出,人类活动产生的温室气体排放是导致全球变暖最主要的原因,自 1990 年以来,大气中 CO_2 浓度飙升了约 70μmol/mol,预计至 2030 年,温室气体排放量将导致 21 世纪全球温升超过 1.5℃[4],全球变暖形势严峻。而大气 CO_2 浓度和水分是植物生长过程中重要的环境变量,其含量变化会影响植物光合、蒸腾等生理活动及水分利用效率(Water Use Efficiency, WUE)[5]。大气中的 CO_2 是植物进行光合作用的关键物质基础,在一定浓度范围内的增加能够有效提升植物的光合作用速率[6],还通过对植物叶片气孔导度的影响,调节植物体内的水分蒸腾过程。这种双重作用机制使得大气 CO_2 浓度的适当提升对植物的整体生理功能产生了积极影响。然而,若大气 CO_2 浓度长期维持在超出植物生理需求的高水平,植物可能会逐渐适应这种环境,最终引发植被系统的退化,导致陆地生态系统从碳汇转变为碳排放源,进而进一步推动大气中 CO_2 浓度的增加。这种趋势不仅会破坏全球碳循环的动态平衡,还可能对植物蒸腾作用及其水分消耗带来显著影响[6]。水分,是植物

生长必不可少的底料,植物由于水分盈余或亏缺所造成的水分需求过剩及干旱胁迫,都会对植物生理产生许多不利影响,植物生长质量和生产力均会严重下降[7]。生境水分过多会制约植物体内水分向外蒸腾,进而影响植物的蒸腾速率,影响植物 WUE。水分胁迫会导致植物气孔关闭,减少内部水分循环,从而限制获取光合作用所需的资源。此外,水分胁迫会影响植物的正常生长功能,还会促使植物在形态、生理以及生化层面产生一系列变化,以应对水分匮乏的环境压力[8],这一系列变化都会影响植物 WUE。在未来气候变化的背景下,植物一方面可能因大气 CO_2 浓度的上升而受益,得到光合作用增强带来的正效应;另一方面,也可能面临干旱胁迫带来的负面影响[9]。因此,深入揭示大气 CO_2 浓度增加以及水分供给变化对植物 WUE 影响的机理,有助于全面评估植物在应对复杂气候条件下的适应能力与响应机制,了解植物对气候变化下环境的适应对策、筛选高 WUE 的植物和高产的作物品种等,对世界各地的自然生态系统的正常运转和农业生产均具有重要意义。

1　植物水分利用效率

1.1　植物水分利用效率国内外研究历程

植物水分利用效率(WUE)是评估植物碳同化与水分利用之间调控关系的重要参数[10],它联系着控制陆地生态系统中碳和水循环的两个最重要的生理过程[11],反映了植物碳同化和水分耗散之间的关系。

国外关于植物 WUE 的研究可以追溯到 20 世纪初,但系统和深入的研究开始于 20 世纪中期,当时,研究人员 Penman 等[12]对植物蒸腾作用和光合作用方面的研究为 WUE 概念的提出奠定了基础;20 世纪 80 年代,Farquhar 等[13]系统性地提出和发展了 WUE 理论,特别是通过同位素标记技术研究 WUE,开创了现代 WUE 研究的新方向;至今,每一发展阶段主要研究内容也随之变化(图 1)。而中国对植物 WUE 的研究起步较晚,在 20 世纪 60 年代,我国植物生理学和农业领域才开始关注植物 WUE,并且主要利用传统的田间试验方法,集中在农作物的生长与水分利用关系上;直到 20 世纪 80 年代,我国研究人员开始引入气体交换测量和稳定

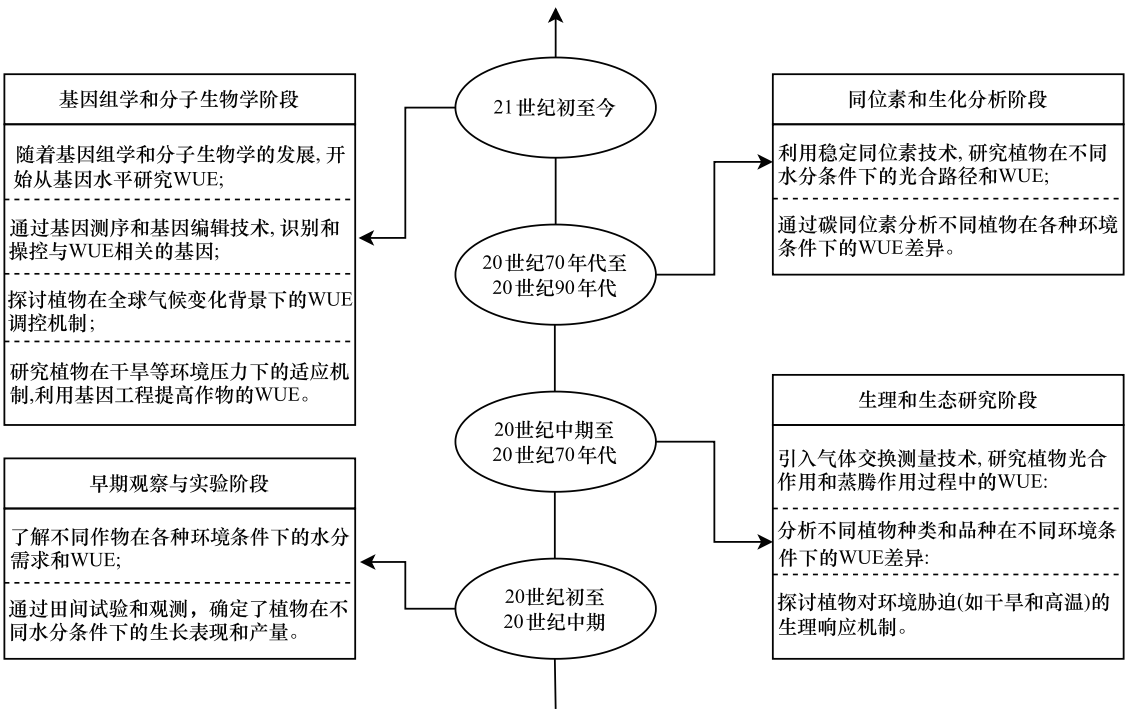

图 1　国内外植物水分利用效率研究历程

Fig.1　Research progress on water use efficiency of plants abroad

WUE: 水分利用效率 Water use efficiency

同位素分析等新技术,对于植物 WUE 的研究不局限于农作物,进一步扩展到林学和生态学领域的其它植物种类;21 世纪以来,为了提高植物的水分利用效率,国内开展了许多相关的研究项目(表 1),在提高节水技术、植物生理研究水分利用效率与内外因素关系等方面,都取得了极大进步。

表 1 中国关于植物(含作物)水分利用效率的部分重要研究

Table 1 Significant studies on water use efficiency of plants (including crops) **in China**

项目分类 Project classification	开展时间 Date of commencement	项目主题 Project theme
国家科技攻关(科技 支撑计划)项目	"十一五"期间	"干旱区绿洲农业节水技术研究与示范"
National science and technology tackling	"十二五"期间	"内蒙古河套灌区粮油作物节水技术集成与示范"
(science and technology support program)	"十三五"期间	"东北粮食主产区高效节水技术与应用示范"
projects	"十四五"期间	"华北超采区作物需耗水特征与水分利用效率提升技术"
各部门支持的相关项目	2011 年	"基于碳同位素分辨率及其相关指标的苜蓿水分利用效率研究"
Relevant projects supported by various sectors	2016 年	"不同载畜率对短花针茅荒漠草原植被水分利用效率影响的研究"
	2019 年	"典型草原植物水分利用效率和养分利用效率的联动关系研究:以稳定性碳、氧同位素为技术手段"
	2023 年	"利用稳定同位素解析高寒草地植物水分利用效率对长期增温和降水变化的响应"
国家"863"项目 National "863" project	2012 年	"十二五"国家"863"计划现代农业技术领域"农业高效用水精量控制技术与产品"
国家"973"项目 National "973" project	2012 年	"作物水分高效利用机理与调控的基础研究"
国家自然科学基金重大研究项目	2011 年	"荒漠植被不同尺度水分利用效率及调控机制"
Major research program of the national natural	2013 年	"干旱条件下苹果高水分利用效率的分子机制及其遗传分析"
science foundation of China	2019 年	"土壤水分时间变异影响作物水分利用效率和养分吸收的机制"

1.2 植物水分利用效率的影响因素

植物 WUE 的影响因子包括植物本身和外在因子。植物本身的因素有植物的光合途径,一般来说,景天酸代谢(Crassulacean Acid Metabolism,CAM)途径的植物 WUE 比碳三(C3)和碳四(C4)植物的高[14],C4 植物的 WUE 比 C3 植物的高;植物生长阶段[15]、叶片特征[17—18],如叶片大[19]、叶片化学组成[20]等,也会对单叶 WUE 产生影响。外部环境因素有水分(降水、干旱胁迫,土壤湿度等)、温度[5]、土壤盐分[21]、CO_2 浓度[22]等。通常情况下,由植物外部生境因子引起植物内部因子响应,二者共同作用导致植物 WUE 的变化(图 2)。由于植物个体所处生境以及生活型不同,植物 WUE 的影响因素也不尽相同。但是在当今气候变化背景下,外部环境因子是植物叶片 WUE 变化的直接驱动力[23],而水分条件与大气 CO_2 浓度是对植物生长和生理影响较为显著的两个因素[24],会影响植物的生长效率和代谢过程,对植物 WUE 的影响不可忽视。

1.3 植物水分利用效率研究尺度及研究方法

1.3.1 植物水分利用效率研究尺度

近年来,随着大气温度和 CO_2 浓度的不断增加,对植物 WUE 的研究尺度也愈发多元化。目前关于植物 WUE 的研究涉及不同层次,包括叶片[25]、个体[26]、群落、生态系统[27]等。在不同尺度下,由于不同的地理区域和植被类型差异,会导致植物对多种因子有不同的响应[28],WUE 特征不同。在大尺度上,全球 WUE 的增加与 CO_2 的增加呈正相关,且最大 WUE 出现在干旱地区[29]。在中尺度上,黄土高原天然林地和草地[30—31],春季和夏季 WUE 显著减少,而秋季有增加的趋势,且草地的 WUE 显示出较弱的稳定性;中国西南湿润喀斯特地区,则冬季 WUE 相对较高,夏季较低,与许多在亚热带地区的研究结果一致[32]。小尺度上,玉龙雪山及周边地区植被[33],逐月 WUE 呈现增加—减少—增加趋势,不同地貌类型造就了植被 WUE 变化速率都具有显著的差异性特征。

就植物层次结构来说,对叶片、个体、群落以及生态系统 WUE 的研究均有涉及。但是目前大多数研究以

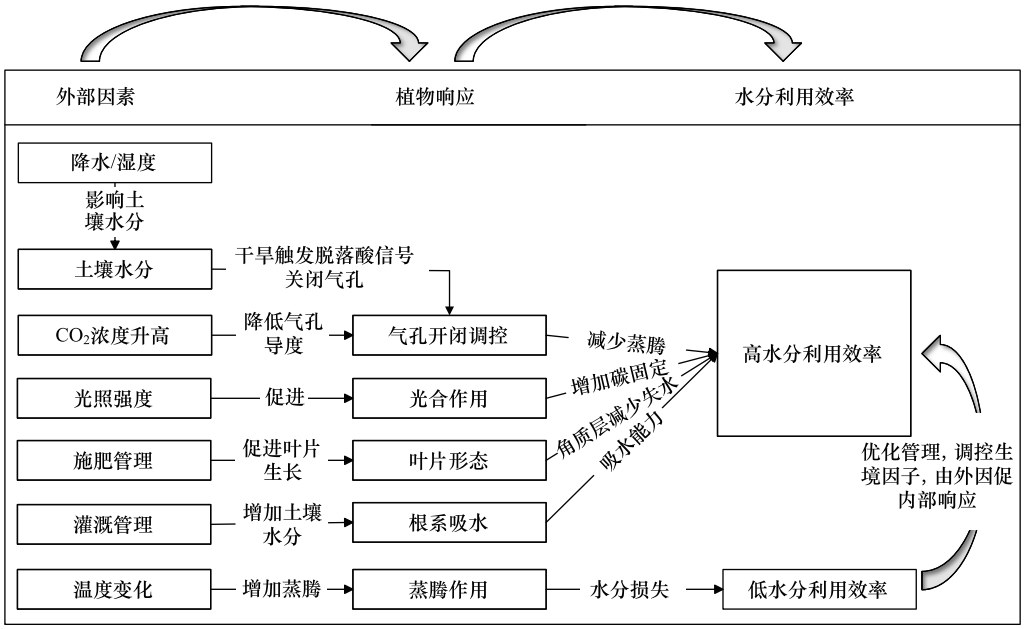

图 2　内、外部因素对植物水分利用效率的影响过程

Fig.2　The influence process of internal and external factors on plant water use efficiency

植物叶片水平的 WUE 为基础,这也是本文主要论述的尺度,即与光合速率、蒸腾速率息息相关的 WUE。叶片是植物和外界环境连接的主要器官,叶片尺度上碳水耦合就是光合和蒸腾之间相互作用、相互影响和协调的表现。个体尺度的植物碳水耦合研究是主要基于植物叶片组织 $\delta^{13}C$ 和 WUE 的关系进行深入,作为植物个体尺度碳水耦合的生理指标,WUE 能对光照、大气 CO_2、温度、土壤水分等多种外界环境因子做出响应。群落和生态系统尺度上碳水耦合机制关注的核心主要是水热环境和 CO_2 的浓度效应,系统内各组成要素自身存在高度的变异性,各子系统间存在着复杂的交互作用[34]。

1.3.2　植物水分利用效率研究方法

常用的 WUE 测量方法主要包括直接测定法、光合仪法、树干液流法和稳定碳同位素法(Stable Carbon Isotope, SCI)等(表 2)。随着现代气体交换测量技术的进步,WUE 已被广泛应用于各种植物的研究。在植物叶片水平上,WUE 可分为瞬时性的和内在性的,其具体数值通过测量叶片的光合速率与蒸腾效率以及光合速率与气孔导度的关系来确定。在植物个体水平上,WUE 则是通过将植物的生物量除以总蒸腾量来计算。利用光合仪法对植物 WUE 进行测定时,在很大程度上限制了可测定的时空尺度,而且易受影响效率较低。但是,随着相关领域的研究不断深入,发现植物在光合作用过程中对 CO_2 中的碳同位素会产生分馏,一定条件下会富集 ^{13}C 稳定碳同位素,所以,可利用碳同位素比值(δ)计算植物 WUE,且同位素法相较于其他方法更稳定、精准、被广泛大量利用。此外,通过结合涡度相关技术和遥感技术的方法,学者们在定量测算区域内植物 WUE 方面取得了显著成果。然而,由于该方法主要应用于较大尺度的研究,这使得其在小尺度或微尺度区域的植物 WUE 研究中表现出一定的局限性,无法满足精细化研究的需求[35]。所以,稳定碳同位素法仍然是当下最稳定且高效的方法。

2　CO_2 浓度与植物水分利用效率

WUE 不仅反映了生态系统中的碳-水循环及其相互关系,还能解释陆地生态系统对全球变化的响应过程[36]。而碳在有机质中起着重要作用,同时也是生命体的主要组成元素之一,大气中的 CO_2 浓度可以用来表征大气碳含量,CO_2 对植物生长也是至关重要的。作为全球气候变化的主要特征之一,CO_2 浓度升高正影响

着植物的光合作用、蒸腾作用、气孔导度和胞间 CO_2 浓度,从而显著影响植物 WUE,甚至 Zhang[37] 等提出全球 WUE 增加的趋势主要是 CO_2 增加(51%)的结果。

表 2 植物水分利用效率主要研究方法比较

Table 2 Comparison of major research methods for plant water use efficiency

测定方法 Measurement methods	原理 Principle	优点 Vantage	缺点 Drawback	使用范围 Scope of use
直接测定法 Direct method of determination	测定植物在较长生长过程中形成的干物质和耗水量	高精度:提供精确的实时数据 即时性:即时获得结果 直接性:无需复杂模型或假设	设备昂贵;操作复杂;时空限制,难以用于大范围的研究	多用于控制实验下的小规模研究
光合仪法(气体交换法) Photosynthesizer method (gas exchange method)	通过植物叶片的光合速率和蒸腾速率比值来计算植物的 WUE	高精度:光合仪提供精确的实时数据;便携性:可以在实验室和野外使用;全面数据:除了 WUE 外,还能测量其它生理参数	设备昂贵、操作复杂、耗时,难以在短时间内对大量样本进行测量,且只代表特定时间植物叶片的行为	植物瞬时或短时间内的 WUE
树干液流法 Treetrunk sap flow method	通过测量树木或大型植物的液流速率来估算植物的 WUE	适用于大型植物;长期检测:设备可以长期提供连续的数据,适合季节性和年度研究;非破坏性:对植物伤害较小,可重复测量同一植物。	设备复杂且昂贵、受环境影响较大;数据分析复杂	长期的大型植被 WUE 研究
稳定同位素法 Stable isotope method	利用碳同位素的比例($\delta^{13}C$ 值),结合环境 CO_2 浓度和其他生理参数,计算植物的内在 WUE	长期记录:稳定同位素反映植物在其生长期间的累积生理活动,可以用于研究历史和长期趋势。环境适应性:不需要复杂的现场设备,适合野外采样和分析;广泛适用性:适用于各种植物类型和生态系统,尤其在无损情况下获取数据。	间接测量:数据需通过模型和假设进行解释复杂分析:样品的同位素分析需要专门的同位素比质谱仪等技术支持。影响因素多:碳同位素分馏受到多种生理和环境因素影响,需综合考虑这些因素进行解释。	植物长期 WUE 的测定

WUE:水分利用效率 Water use efficiency

2.1 CO_2 浓度对植物水分利用效率的影响

CO_2 浓度对植物 WUE 的影响是通过植物影响光合速率、蒸腾速率及气孔导度等生理特性的变化引起的(图 3)。许多研究表明[38—40],在一定浓度范围内,短期供应高浓度 CO_2 会导致植物 WUE 增加,这是由于光合速率直接受环境中 CO_2 浓度的影响,当 CO_2 浓度升高时,光合速率也随之增加,从而促进生物量的累积;其次 CO_2 浓度升高会使植物叶片的气孔导度减小,进而降低蒸腾速率,这两种效应共同作用,导致 WUE 随着 CO_2 浓度的增加而显著提高。然而,对于某些长期处于高 CO_2 浓度环境中的植物,其光合作用会因较高的 CO_2 浓度而得到增强,但随着时间的推移,这种正效应可能逐渐减弱,甚至完全消失,即出现光合适应现

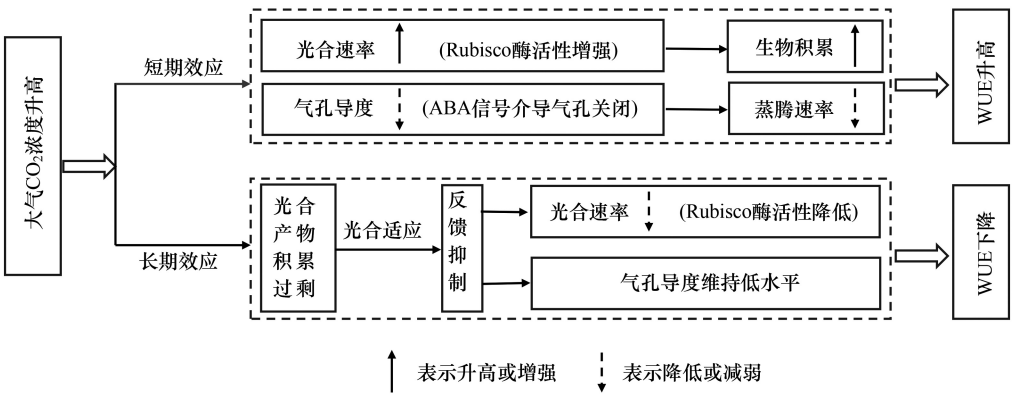

图 3 CO_2 对水分利用效率的影响机制

Fig.3 Mechanisms of CO_2 effects on plant water use efficiency

Rubisco:核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 Ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase; ABA:脱落酸信号 Abscisic acid signal

象[41—42],加速植物蒸腾速率和水分损失,同时限制光合碳吸收,最终导致 WUE 下降。CO_2 通过调节植物光合速率、蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO_2 浓度等调控 WUE。

2.2　CO_2 浓度对植物水分利用效率的影响路径

2.2.1　CO_2 浓度与光合速率

CO_2 浓度对植物 WUE 的影响主要是通过影响其生理特性来实现的。CO_2 作为绿色植物光合作用的底物,可以被植物吸收并最终将其转化为有机物,从而参与到生态系统的碳循环中。生境 CO_2 浓度与植物光合速率之间存在着不可忽视的关系,短期内大气 CO_2 浓度的上升会使得植被光合速率提高[43—44],进而提高植物的 WUE[45],但是,长时间生活在高浓度 CO_2 的植物,其 WUE 会降低,例如,在土壤含水量一定的情况下,侧柏幼树的光合速率先随着 CO_2 浓度的升高而升高,到达一定浓度值以后,光合速率降低,WUE 也相对降低[46],对于全球大部分陆地表面来说亦是如此,随着大气 CO_2 浓度的增加,超过一定阈值时,光合速率降低使得总光合碳吸收量减少,WUE 呈显著下降趋势,这种下降趋势将在下一个世纪继续[47]。此外,植物叶片功能在不同时期功能强度不一样,CO_2 对光合速率的限制也不一样。对于许多植物来说,在叶片处于功能旺盛的前期和中期阶段时,若 CO_2 浓度饱和,此时光合速率受限于光反应(如电子传递速率)或暗反应(如 Rubisco 酶活性),光合底物 CO_2 对光合作用速率主要表现为非气孔限制。然而,随着叶片进入老化的后期阶段,光合底物 CO_2 对光合作用的影响则变得更加复杂,气孔限制和非气孔限制因素会同时存在,共同影响光合速率的发挥。

2.2.2　CO_2 浓度与蒸腾速率及气孔导度

蒸腾速率是植物在单位时间内通过单位叶面积蒸腾散失的水量,是衡量蒸腾作用的重要生理指标;而气孔是植物和外部大气之间的进行碳水交换的主要通道,气孔导度体现了植物在叶片尺度上对捕获 CO_2 及保护自身水分的矛盾需求间的权衡。当外部环境变化,植物需同时调节蒸腾速率及气孔导度增强适应性,二者相互影响,使得 WUE 在最大限度内保持较高水平,具体表现为 CO_2 浓度变化时,植物通过调节气孔导度来控制蒸腾速率,从而在不同环境条件下实现对 WUE 的调节。在高浓度 CO_2 条件下,植物的气孔导度和蒸腾速率通常会降低,这有助于维持植株较高的水势[48];同时在 CO_2 浓度升高的情况下,气孔导度会减少 15%到 40%[49],气孔导度的下降可能会在一定程度上限制 CO_2 的固定速率,但通常蒸腾失水的减少幅度更大,这种非线性响应使得适度降低气孔导度可有效提升植物 WUE[50],尤其是在缺水环境下,这种效应更加明显,从而为植物的生长带来益处。北京山区典型树种在重度干旱条件下,随着 CO_2 浓度升高,侧柏减小气孔导度来降低蒸腾速率,减少水分流失,从而增加 WUE;在田间持水量条件下,植物则通过增大气孔开度来提高蒸腾速率,以促进光合作用和生长速度,所以蒸腾速率先升高,到一定程度之后再降低。通常在一定程度下,CO_2 浓度越高,气孔导度越小,蒸腾速率降低;反之,叶片气孔导度越大,蒸腾速率越大[51]。

2.2.3　生境 CO_2 浓度与胞间 CO_2 浓度

植物胞间 CO_2 浓度(Ci)是指细胞与细胞间的 CO_2 浓度大小。胞间 CO_2 浓度的水平取决于植物周围空气中的 CO_2 浓度、叶片的气孔导度、叶肉导度等因素。其中,植物所处生境的 CO_2 浓度对其有着最简单直接的影响,空气中 CO_2 浓度的升高、气孔导度和叶肉导度的增大以及叶肉细胞光合活性的降低都会导致胞间 CO_2 浓度水平的增加,植物 WUE 会相应降低;反之,降低则会导致胞间 CO_2 浓度水平的降低,WUE 升高。在对胡杨叶片的研究中也发现,胞间 CO_2 浓度与大气 CO_2 浓度的变化规律基本保持一致,但与气孔导度、净光合速率和蒸腾速率的变化规律相反,呈负相关[52]。此外,随着 CO_2 浓度的升高,白三叶和紫花苜蓿的胞间 CO_2 浓度升高,呈正相关,而叶绿素含量和光合速率均显著下降[22],胞间 CO_2 浓度随着生境中大气 CO_2 浓度的增大而增大,而生境 CO_2 浓度升高会导致植物叶片光合活性降低,从而使气孔导度,净光合速率以及蒸腾速率反而降低,此时大气 CO_2 浓度升高通过增加胞间 CO_2 浓度和降低气孔导度协同提升植物 WUE。

3 水分条件与植物水分利用效率

3.1 水分对植物水分利用效率的影响机理

水是生态系统生长生产的关键性因素,其时空差异影响植被的空间分布格局和总初级生产力[53]。水分变化会影响植物植物生理性状[54],植物 WUE 也会随之发生相应的变化(图 4)。在叶片尺度上[60],水分对植物 WUE 的影响主要通过调节植物气孔的开闭和光合羧化酶的活性,进而改变细胞内外 CO_2 浓度,从而引发碳同位素分馏效应,这一系列复杂的生理过程最终共同作用,影响植物 WUE。个体尺度上,植物个体通过形态变化调整 WUE,水分胁迫会损害植物正常功能,诱导植物变化来补偿水分限制[8],植物通过改变根系形态等,扩大水分吸收能力,同时减少叶面积降低蒸腾,适应水分变化,维持较高的 WUE。群落尺度[16,56]的植物则是通过“竞争筛选-互补协同-结构重组”三重路径影响 WUE 的,水分条件驱动群落植物生态位分化,或群落内不同植物通过时空或空间资源分配,形成水分利用互补,提升整体 WUE,此外长期水分条件变化会改变群落结构,使得高 WUE 的植物得以留存,群落整体 WUE 也会得以提升。而生态系统尺度[57]水分条件则通过调控植被组成、地表反照率及湍流交换影响生态系统碳水平衡。水分胁迫是植物非生物胁迫中一个非常重要的因素[58],水分条件变化导致的水分胁迫,使得植物在生境水分条件的限制下而无法正常进行生理活动。对植物来说,降水不足、降水时间分配不均匀、降水过多等致使土壤排水不良的因素都会导致水分胁迫。在不同程度的水分胁迫条件下,由于气孔限制和非气孔限制之间相互作用所造成的差异[59],各类植物的光合响应机制表现出不同的特征,植物 WUE 也因此会发生改变。

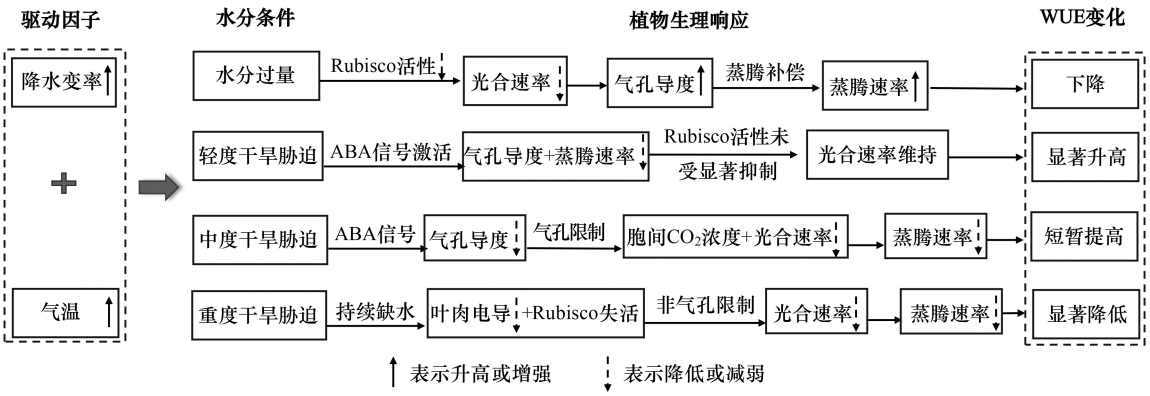

图 4 水分条件对水分利用效率的影响机理示意

Fig.4 Mechanisms of water availability gradients regulating water use efficiency

3.2 不同水分条件下的植物水分利用效率

植物生存、生长和繁殖的核心策略是有效利用水分。水分条件的变化直接影响植物的分布范围以及其水分利用特征和模式,从而对植物的生长适应性和生态分布格局产生显著影响。若生境土壤中水分盈余,则会影响土壤透气程度,植物根系吸收和利用水分的效率降低[60]。而水分亏缺时,干旱引起的水分胁迫会通过限制陆地生态系统和大气之间的质能交换影响植被的生产力,植物 WUE 亦会降低。当今全球气候变化,气温和降水变率增大,对植物造成极大影响,所以生境水分条件变化对植物 WUE 的影响不可忽视,有许多学者对不同水分条件下的植物水分利用效率进行了研究,且在生态学领域大多数研究都遵循着一定的研究框架进行(图 5)。对于植物来说,水分亏缺会引起一系列不利于植物生长发育的生理变化,具体表现在轻度到中度水分胁迫下,由气孔因素引起的气孔关闭,导致叶片气孔导度降低,从而降低光合速率,但由于蒸腾速率显著降低,使得 WUE 随干旱程度增加总体呈增加趋势[61],这与黄河流域植被 WUE 在轻度水分胁迫下的变化趋势一致[62]。而在重度水分胁迫条件下,植物光合特性变化是由非气孔因素引起的,此时光合速率因叶肉细胞功能损伤而急剧下降,蒸腾速率因气孔关闭或维持低水平而降低,但光合速率下降幅度远大于蒸腾速率,所以

WUE 呈现降低趋势。以东亚地区为例,WUE 在轻度和中度干旱条件下增加,在极度干旱地区,其 WUE 值减少或接近于零[63]。对不同水分胁迫程度下白羊草[64]光合特性及 WUE 的影响研究结果也表明,适度的干旱胁迫会在一定程度上提高植物 WUE,但是干旱程度超出限度,WUE 会降低,轻度干旱胁迫的 WUE 显著高于重度胁迫时的 WUE,符合不同水分胁迫条件下 WUE 的变化规律。

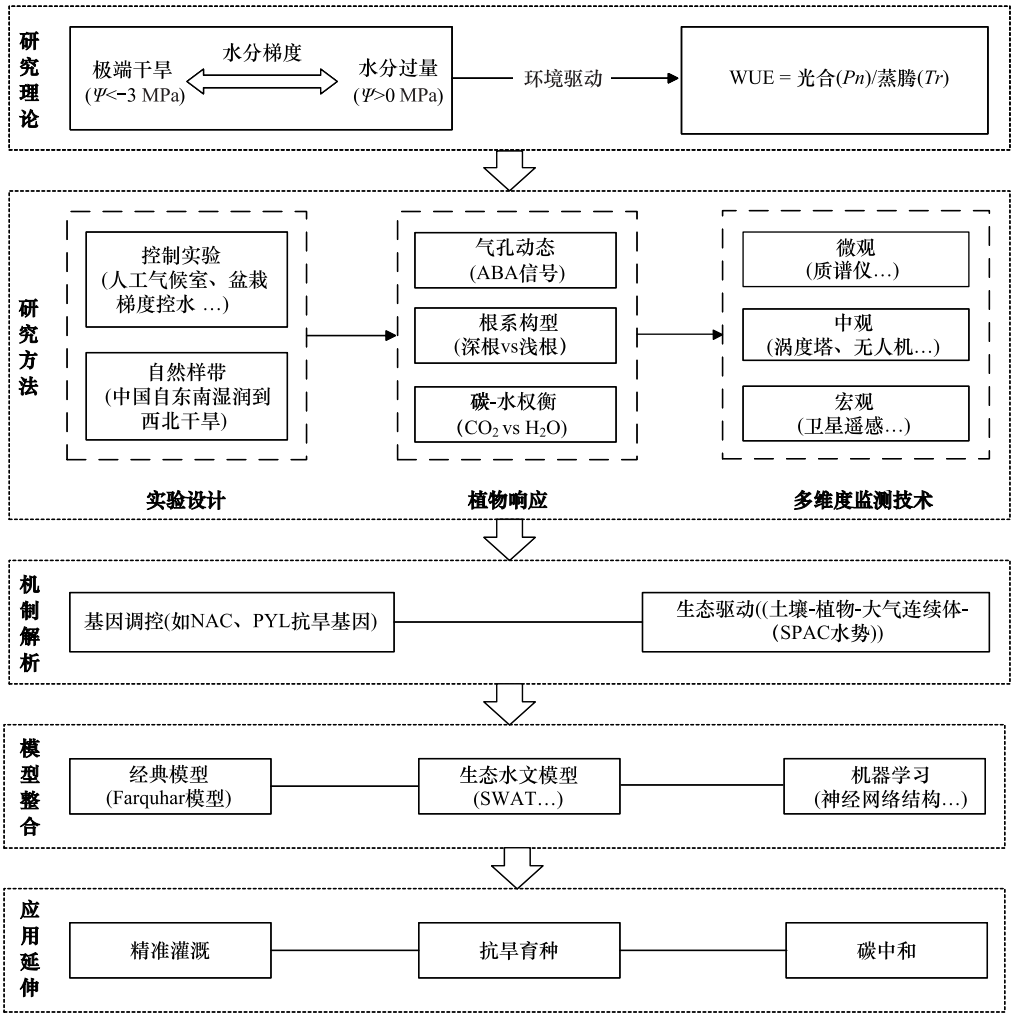

图 5　不同水分条件下水分利用效率研究框架

Fig.5　Research framework for water use efficiency under different water conditions

Ψ: 水势 Water Potential; *Pn*: 净光合速率 Net Photosynthetic Rate; *Tr*: 蒸腾速率 Transpiration Rate; NAC: NAM/ATAF/CU 转录因子基因 NAM/ATAF/CUC Domain Transcription Factor Gene; PYL: PYR1-like ABA 受体基因 PYR1-like Abscisic Acid Receptor Gene; SPAC: 土壤-植物-大气连续体 Soil-Plant-Atmosphere Continuum; SWAT: 土壤和水评估工具 Soil and Water Assessment Tool

植物生长阶段差异也会使干旱胁迫对 WUE 的影响程度不同。有研究指出冬小麦在分蘖期和灌浆成熟期受干旱影响较小,拔节孕穗期重旱时 WUE 最低,分蘖期轻旱和重旱时 WUE 都会提高,说明分蘖期适当受旱不仅会减少用水量,而且对产量也影响较小,是比较经济的灌溉方式[65]。不同植被类型面对水分胁迫时的响应也有差异[66],如半干旱生态系统(如草地)的 WUE 与水分亏缺之间存在正相关;而湿润生态系统植物如落叶阔叶林(Deciduous Broad-leaved Forest, DBF)、常绿阔叶林(evergreen Broad-leaved Forest, EBF)和常绿针叶林(Deciduous Needleleaf Forest, ENF),其植物 WUE 则与水分条件之间正相关和负相关关系同时并存[67]。植物 WUE 与水分条件存在显著关联,且影响程度伴随着水分在生境中的重要程度增加,未来应持续深入研究不同水分条件对植物 WUE 的影响,探索最适宜各种植物生长的水环境,因地制宜,使植被以及作物生产力

最大化,保护生态,保障粮食安全。

4 结论和展望

植物水分利用效率(WUE)作为连接生态系统碳-水循环的核心指标,其研究不仅深化了植物生理生态学理论,更为应对全球气候变化、优化农业管理及生态修复提供了科学依据。随着 CO_2 浓度升高与降水格局改变的双重胁迫加剧,植物 WUE 的响应机制愈发复杂,亟需在多维度、多尺度和多学科交叉中推进研究。基于现有成果,未来研究需聚焦以下方向:

(1)多因子交互作用的动态解析

当前研究多集中于单一环境因子(如 CO_2 或水分)对 WUE 的影响,但实际生态系统中,植物需同时应对温度波动、光照变化、土壤养分限制及极端气候事件的复合影响。未来需构建多因子耦合实验体系,通过 CO_2+水分+温度梯度实验,模拟复合环境胁迫场景,揭示光合作用、气孔行为及碳分配在不同胁迫组合下的动态平衡机制;此外,还应关注极端事件的叠加效应,如干旱与高温的协同作用可能加剧气孔限制,而暴雨与高 CO_2 的交互可能改变根系吸水策略,需通过长期观测与情景模拟评估其生态风险。

(2)地下生态过程的深度挖掘

根系作为水分吸收与碳分配的核心载体,其功能性状对 WUE 的调控机制尚未充分揭示。未来应利用先进根系成像技术,动态监测根系三维构型对水分胁迫的响应,解析根长、密度、分枝模式等与 WUE 的关联,并建立根系功能性状数据库,整合根系形态(比根长、根直径)、生理(水力导度)及化学(碳氮比)数据,构建“根系性状-WUE”关系模型,指导抗旱作物育种;还需将根系与地下微生物相关联,揭示根-微生物互作共生机理,探究根系微生物如何与植物根系相互作用,进而影响水分吸收与碳利用策略。

(3)多尺度研究的协同创新

从叶片到全球尺度,需打破研究壁垒,实现数据-模型-应用的闭环,利用高分辨率卫星反演区域 WUE,实现大范围动态监测,并整合多源数据(控制实验、遥感、同位素等),推动数据共享与协同研究,助力全球变化生态学发展。此外,对于跨气候带的植物 WUE 对比研究,应着重比较植物 WUE 对 CO_2 升高的响应差异,提炼普适性规律与区域特异性策略。

(4)应用导向的技术融合

未来研究需从应用场景出发,通过多维技术融合实现生态效益与农业生产的协同优化,服务可持续发展目标。在生态修复领域,可引入人工智能技术,解析多源遥感数据,结合气候模型与土壤碳-水耦合数据库,构建区域 WUE 空间异质性图谱,制定差异化植被恢复方案(如干旱区优先选育 C4/CAM 植物),同时进一步结合无人机集群与边缘计算技术,对恢复植被生长状态进行实时监测与反馈调控,强化生态工程的碳-水耦合增益。在农业生产中,利用人工智能技术整合物联网传感器(监测土壤水分、植物茎流速率及叶温等参数)与 WUE 动态模型,开发精准水肥调控系统,实现“节水-增产-减排”三重目标;同时深度融合基因组学,分子生物学与遗传改良技术,解析气孔调控,光合途径等关键基因网络,并用于高 WUE 物种选育,加速推动节水型作物从从实验室育种向田间应用的跨越式转化。

参考文献(References):

[1] Flato G, Marotzke J, Abiodun B. Evaluation of Climate Models. In: Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Computational Geometry, 2013, 18(2): 95-123.

[2] 秦大河. 气候变化科学与人类可持续发展. 地理科学进展, 2014, 33(7): 874-883.

[3] Zhang B W, Tan X R, Wang S S, Chen M L, Chen S P, Ren T T, Xia J Y, Bai Y F, Huang J H, Han X G. Asymmetric sensitivity of ecosystem carbon and water processes in response to precipitation change in a semi-arid steppe. Functional Ecology, 2017, 31(6): 1301-1311.

[4] IPCC. AR6 Synthesis Report: Climate Change 2023. 2023.

[5] 刘亮, 郝立华, 李菲, 郭丽丽, 张茜茜, 何春霖, 郑云普. CO_2 浓度和温度对玉米光合性能及水分利用效率的影响. 农业工程学报, 2020, 36(5): 122-129.

[6] Shimono H, Nakamura H, Hasegawa T, Okada M. Lower responsiveness of canopy evapotranspiration rate than of leaf stomatal conductance to

open-air CO_2 elevation in rice. Global Change Biology, 2013, 19(8): 2444-2453.
[7] Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, Tran L P. Response of plants to water stress. Frontiers in Plant Science, 2014, 5: 86.
[8] Sun Y, Chen H Y H, Jin L, Wang C T, Zhang R T, Ruan H H, Yang J Y. Drought stress induced increase of fungi: bacteria ratio in a poplar plantation. Catena, 2020, 193: 104607.
[9] Ripley B S, Cunniff J, Osborne C P. Photosynthetic acclimation and resource use by the C3 and C4 subspecies of *Alloteropsis semialata* in low CO_2 atmospheres. Global Change Biology, 2013, 19(3): 900-910.
[10] 陶士勇, 张翔, 夏军强,刘浩源,徐晶,熊兴基,肖洋.鄱阳湖典型洲滩湿地植物水碳稳定同位素与内在水分利用效率变化特征. 湖泊科学, 2024, 36(1): 99-111.
[11] 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.
[12] Penman H L. Natural evaporation from open water, hare soil and grass. Proceedings of the Royal Society of London Series A, Mathematical and Physical Sciences, 1948, 193(1032): 120-145.
[13] Farquhar G. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40: 503-537.
[14] Nobel P S. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C3 and C4 plants. New Phytologist, 1991, 119(2): 183-205.
[15] 李雪松, 贾德彬, 钱龙娇, 冯蕴. 基于同位素技术分析不同生长季节杨树水分利用. 生态学杂志, 2018, 37(3): 840-846.
[16] 仇小月, 李健星, 陶旺兰, 王志英, 郭屹立, 陆树华, 李先琨, 黄甫昭. 喀斯特峰丛洼地不同植被恢复阶段优势植物水分利用效率. 应用生态学报, 2025, 36(2): 445-451.
[17] 田金园, 袁凤辉, 关德新, 吴家兵, 王安志. 长白山阔叶红松林 5 种主要树种水分利用效率与叶片养分特征. 应用生态学报, 2022, 33(2): 304-310.
[18] Renninger H, Kyaw T Y, Siegert C M, Rousseau R J. Water use efficiency, leaf physiology, and productivity of black willow (*Salix* nigra Marshall) for short rotation bioenergy production in the southern U.S. Biomass and Bioenergy, 2024, 183: 107135.
[19] Hua L Q, Zhang F M, Sun R, Yu X L, Ma H. Synergy of carbon and water use efficiencies in the Huai River Basin. Ecological Indicators, 2024, 160: 111874.
[20] 李耀, 田丽慧, 汪海娇, 何晓帆, 金耀涛. 高寒沙地不同恢复年限沙棘叶 $\delta^{13}C$ 和 $\delta^{15}N$ 的变化特征及其影响因素. 生态学报, 2025, 45(07): 3267-3278.
[21] Liao Q, Gu S J, Kang S Z, Du T S, Tong L, Wood J D, Ding R S. Mild water and salt stress improve water use efficiency by decreasing stomatal conductance *via* osmotic adjustment in field maize. Science of The Total Environment, 2022, 805: 150364.
[22] 郭大港, 李菲, 高晓东, 何娜娜, 赵西宁. CO_2 浓度增加和水分亏缺对典型绿肥植物光合性能及水分利用效率的影响. 应用生态学报, 2022, 33(4): 995-1002.
[23] 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.
[24] Liu X J, Zhang H H, Wang J R, Wu X Y, Ma S L, Xu Z S, Zhou T, Xu N, Tang X D, An B Y. Increased CO_2 concentrations increasing water use efficiency and improvement PSII function of mulberry seedling leaves under drought stress. Journal of Plant Interactions, 2019, 14(1): 213-223.
[25] 任书杰, 于贵瑞. 中国区域 478 种 C3 植物叶片碳稳定性同位素组成与水分利用效率. 植物生态学报, 2011, 35(2): 119-124.
[26] 王筱迪, 张杰铭, 姜姜, 刘自强. 杉木水分利用效率对混交和气象因子的响应. 应用生态学报, 2023, 34(12):3232-3238.
[27] 张远东, 庞瑞, 顾峰雪, 刘世荣. 西南高山地区水分利用效率时空动态及其对气候变化的响应. 生态学报, 2016, 36(6): 1515-1525.
[28] Xiao B Q, Bai X Y, Zhao C W, Tan Q, Li Y B, Luo G J, Wu L H, Chen F, Li C J, Ran C, Luo X L, Xi H P, Chen H, Zhang S R, Liu M, Gong S H, Xiong L, Song F J, Du C C. Responses of carbon and water use efficiencies to climate and land use changes in China's karst areas. Journal of Hydrology, 2023, 617: 128968.
[29] Cheng L, Zhang L, Wang Y P, Canadell J G, Chiew F H S, Beringer J, Li L H, Miralles D G, Piao S L, Zhang Y Q. Recent increases in terrestrial carbon uptake at little cost to the water cycle. Nature Communications, 2017, 8: 110.
[30] 蒋宁萱, 张涵奇, 孙善磊, 魏丹淇, 周艳莲, 肖薇, 柳艺博. 21 世纪以来黄土高原水分利用效率时空变化及归因. 生态学报, 2024, 44(14): 6020-6036.
[31] 谈幸燕, 贾仰文, 牛存稳, 杨大文, 陆文, 郝春沣. 中国黄土高原天然林地和草地水分利用效率对物候的响应. 中国科学: 地球科学, 2023, 53(9): 2110-2126.
[32] Du H, Fu W, Song T Q, Zeng F P, Wang K L, Chen H S, Liu M X. Water-use efficiency in a humid karstic forest in southwestern China: Interactive responses to the environmental drivers. Journal of Hydrology, 2023, 617: 128973.
[33] 李丽丽, 杨永明, 王大为, 马兴刚, 杜佳, 卢铷萍, 李永恒, 王世金. 玉龙雪山及周边地区植被水分利用效率时空动态及其对 scPDSI 的响应. 生态学杂志, 2024, 43(6): 1841-1850.
[34] 余新晓, 武昱鑫, 贾国栋. 森林植被不同尺度的碳水过程及耦合机制研究进展. 水土保持学报, 2024, 38(1): 1-13.
[35] 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.
[36] 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.
[37] Zhang X Z, Zhang Y Q, Tian J, Ma N, Wang Y P. CO_2 fertilization is spatially distinct from stomatal conductance reduction in controlling ecosystem water-use efficiency increase. Environmental Research Letters, 2022, 17(5): 054048.
[38] Grunstra M B, Van Auken O W. Comparative gas exchange of *Juniperus ashei* (Ashe Juniper, Cupressaceae) at ambient and elevated levels of

light, CO_2 concentration and temperature with potential influences on community structure. American Journal of Plant Sciences, 2025, 16(3): 344-360.

[39] 张鑫, 袁俊吉, 彭思利, 刘德燕, 丁维新. 大气 CO_2 浓度升高对黄河三角洲湿地盐地碱蓬和互花米草光合特性的影响.湿地科学, 2025, 23(1): 160-168.

[40] 刘超, 胡正华, 陈健, 刘晓萌, 于凌飞, 孙文娟, 陈书涛. 不同 CO_2 浓度升高水平对水稻光合特性的影响. 生态环境学报, 2018, 27(2): 246-254.

[41] Li B Y, Feng Y N, Zong Y Z, Zhang D S, Hao X Y, Li P. Elevated CO_2-induced changes in photosynthesis, antioxidant enzymes and signal transduction enzyme of soybean under drought stress. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 154: 105-114.

[42] Adams M A, Buckley T N, Turnbull T L. Diminishing CO_2-driven gains in water-use efficiency of global forests. Nature Climate Change, 2020, 10(5): 466-471.

[43] Ainsworth E A, Long S P. What have we learned from 15 years of free-air CO_2 enrichment (FACE) A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO_2. New Phytologist, 2005, 165(2): 351-372.

[44] Jiang X, Zhou H, Zhao W J, Cui Y C, Hou Y J, Zhou T, Hu F C, Wu P. The impact of microhabitat and microtopography on the photosynthetic characteristics of typical karst forest plants in Guizhou, China. Forests, 2025, 16(3): 532.

[45] 冯兆忠, 李品, 张国友, 李征珍, 平琴, 彭金龙, 刘硕. 二氧化碳浓度升高对陆地生态系统的影响: 问题与展望. 植物生态学报, 2020, 44(5): 461-474.

[46] 张永娥, 赵阳, 路伟伟, 余新晓, 张晓明, 王昭艳, 刘冰, 辛艳. CO_2 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.

[47] Chai Y F, Miao C Y, Berghuijs W R, Yang Y P, Zhu B Y, Hu Y, Slater L. Global reduction in sensitivity of vegetation water use efficiency to increasing CO_2. Journal of Hydrology, 2024, 641: 131844.

[48] Wei Z H, Fang L, Li X N, Liu J, Liu F L. Effects of elevated atmospheric CO_2 on leaf gas exchange response to progressive drought in barley and tomato plants with different endogenous ABA levels. Plant and Soil, 2020, 447(1): 431-446.

[49] Easlon H M, Carlisle E, McKay J K, Bloom A J. Does low stomatal conductance or photosynthetic capacity enhance growth at elevated CO_2 in *Arabidopsis*. Plant Physiology, 2015, 167(3): 793-799.

[50] Wang X, Chen G, Wu M Q, Li X Z, Wu Q, Wang P, Zeng H, Yang R, Tang X L. Differences in the patterns and mechanisms of leaf and ecosystem-scale water use efficiencies on the Qinghai-Tibet Plateau. Catena, 2023, 222: 106874.

[51] 高丽, 杨劼, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征. 生态学报, 2009, 29(11): 6025-6034.

[52] 林兵, 武胜利, 管文轲, 宋川, 史智欣, 何宇翔, 岳永江. 胡杨叶片的胞间 CO_2 浓度及气孔和非气孔限制的探究. 湖北农业科学, 2021, 60(13): 87-92.

[53] Huang M T, Piao S L, Ciais P, Peñuelas J, Wang X H, Keenan T F, Peng S S, Berry J A, Wang K, Mao J F, Alkama R, Cescatti A, Cuntz M, De Deurwaerder H, Gao M D, He Y, Liu Y W, Luo Y Q, Myneni R B, Niu S L, Shi X Y, Yuan W P, Verbeeck H, Wang T, Wu J, Janssens I A. Air temperature optima of vegetation productivity across global biomes. Nature Ecology & Evolution, 2019, 3(5): 772-779.

[54] 董李勤, 杨文, 姚鹏举, 王洪军, 王妍方, 张昆. 若尔盖高原湿地木里苔草生理生态特征对水深梯度的响应. 生态学报, 2020, 40(2): 590-598.

[55] 吕丽沛, 沈媛媛, 桑玉强, 张劲松. 干旱胁迫对核桃叶片水分利用效率的影响. 河南科学, 2025, 43(3): 381-388.

[56] 邵雪蓉, 陈世仁, 陈应群, 杨泽宇, 刘庆福, 张广奇, 陈丹梅, 隋明浈, 臧丽鹏. 植物水分利用效率与植物功能性群落结构的关系研究综述. 世界林业研究, 2024, 37(1): 37-44.

[57] 李玉露, 吴雪晴, 袁野, 董灵波. 黑龙江省植被碳-水利用效率时空演变及其驱动机制. 应用生态学报, 2024, 35(12): 3349-3358.

[58] Zhao J H, Li H X, Zhang C Z, An W, Yin Y, Wang Y J, Cao Y L. Physiological response of four wolfberry (*Lycium* Linn.) species under drought stress. Journal of Integrative Agriculture, 2018, 17(3): 603-612.

[59] Qiao M Y, Hong C H, Jiao Y J, Hou S J, Gao H B. Impacts of drought on photosynthesis in major food crops and the related mechanisms of plant responses to drought. Plants, 2024, 13(13): 1808.

[60] 张静, 李素慧, 宋海燕, 陈金艺, 王佳敏, 李若溪, 杨静, 陶建平, 刘锦春. 模拟喀斯特不同土壤生境下黑麦草对水分胁迫的生长和光合生理响应. 生态学报, 2020, 40(4): 1240-1248.

[61] 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

[62] 林子琦, 温仲明, 刘洋洋, 姚宏斌, 周荣磊, 任涵玉, 袁浏欢. 基于遥感数据的植被碳水利用效率时空变化和归因分析. 生态学报, 2024, 44(1): 377-391.

[63] Kim D, Baik J, Umair M, Choi M. Water use efficiency in terrestrial ecosystem over East Asia: Effects of climate regimes and land cover types. Science of The Total Environment, 2021, 773: 145519.

[64] 刘莹, 李鹏, 沈冰, 冯朝红, 刘琦, 张祎. 采用稳定碳同位素法分析白羊草在不同干旱胁迫下的水分利用效率. 生态学报, 2017, 37(9): 3055-3064.

[65] 刘佳, 袁宏伟, 杨继伟. 不同气候条件下不同生育期干旱胁迫对冬小麦耗水量和水分利用效率的影响. 节水灌溉, 2020(12): 22-27, 31.

[66] 张恒硕, 查同刚, 李肖, 彭栋, 冀晓东, 张志强, 张海江, 薛治国. 冀北地区 6 种灌木对干旱胁迫的光合及生理响应. 生态学杂志, 2021, 40(2): 352-362.

[67] Zhao J X, Feng H Z, Xu T R, Xiao J F, Guerrieri R, Liu S M, Wu X C, He X L, He X P. Physiological and environmental control on ecosystem water use efficiency in response to drought across the Northern Hemisphere. Science of The Total Environment, 2021, 758: 143599.