

DOI:10.12171/j.1000-1522.20220347

荆条叶片最大水分利用效率的季节变化及其环境调控

潘梦婷^{1,2} 张德怀³ 高娜³ 徐铭泽^{1,2} 李鑫豪^{1,2} 田赞^{1,2}
刘鹏^{1,2} 贾昕^{1,2} 查天山^{1,2}

(1. 北京林业大学水土保持学院, 北京 100083; 2. 北京林业大学水土保持国家林业局重点实验室, 北京 100083;
3. 北京市密云区园林绿化局, 北京 101599)

摘要:【目的】水分利用效率(WUE)作为反映生态系统碳水耦合的重要指标, 其与环境因子间的相互关系备受关注, 然而对植物潜在水分利用能力对环境变化的适应机制却鲜有报道。本研究以北京油松林下灌木层的优势种荆条为研究对象, 旨在探明荆条叶片最大水分利用效率(即水分利用能力潜力, WUE_{max})的季节变化特征及其对环境变化的响应机制。【方法】于2021年6—10月, 采用微气象原位观测和LI-6800便携式光合仪人工监测的方法, 测定荆条叶片光响应曲线和空气温度(T_a)、土壤含水量(SWC)、空气饱和水汽压差(VPD_a)等环境因子。通过瞬时水分利用效率(WUE_i)构建了水分利用效率对光响应模型, 计算得到荆条叶片 WUE_{max} 。并在此基础上进一步分析 WUE_{max} 的季节动态变化及其与环境因子间的关系。【结果】生长季内荆条叶片 WUE_{max} 在 2.84 ~ 9.17 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ 的范围内波动, 平均值为 4.79 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$, 整体上呈现先下降后平缓的趋势; 在湿润条件下荆条 WUE_{max} 主要受 SWC 和 T_a 的影响。其中, SWC 是调控 WUE_{max} 的关键环境因子, 荆条 WUE_{max} 与 SWC 呈负相关, SWC 主要通过气孔导度影响 WUE_{max} ; 荆条 WUE_{max} 与 T_a 呈正相关, T_a 主要通过调控光合羧化酶活性影响 WUE_{max} 。【结论】本研究初步论证了湿润半湿润环境下荆条主要通过水分资源获得策略来适应环境, 且高 SWC 和低温为荆条叶片 WUE_{max} 的抑制因子。

关键词: 最大水分利用效率; 土壤含水量; 空气温度; 荆条; 季节动态

中图分类号: S718.5 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2023)06-0052-10

引文格式: 潘梦婷, 张德怀, 高娜, 等. 荆条叶片最大水分利用效率的季节变化及其环境调控 [J]. 北京林业大学学报, 2023, 45(6): 52-61. Pan Mengting, Zhang Dehuai, Gao Na, et al. Dynamics and environmental regulation of the maximum leaf water use efficiency of *Vitex negundo* var. *heterophylla* during growing season [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2023, 45(6): 52-61.

Dynamics and environmental regulation of the maximum leaf water use efficiency of *Vitex negundo* var. *heterophylla* during growing season

Pan Mengting^{1,2} Zhang Dehuai³ Gao Na³ Xu Mingze^{1,2} Li Xinhao^{1,2} Tian Yun^{1,2}
Liu Peng^{1,2} Jia Xin^{1,2} Zha Tianshan^{1,2}

(1. School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
2. Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation,
Beijing Forestry University, Beijing 100083, China;
3. Beijing Miyun District Landscaping Bureau, Beijing 101599, China)

Abstract: [Objective] Water use efficiency (WUE) is an important indicator of carbon and water coupling in ecosystems, and its relationship with environmental factors has attracted much attention. However, the adaptation mechanism of plant potential water use capacity to environmental change has been rarely reported. This study was to explore the seasonal dynamics of potential leaf water use efficiency and its

收稿日期: 2022-08-19 修回日期: 2022-09-25

基金项目: 国家重点研发计划(2020YFA0608100)。

第一作者: 潘梦婷。主要研究方向: 生态系统过程研究。Email: 2946593573@qq.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路 35 号北京林业大学水土保持学院。

责任作者: 田赞, 博士, 副教授。主要研究方向: 植物功能性状、生态系统过程研究。Email: tianyun@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

environmental controls in *Vitex negundo* var. *heterophylla*, the dominant shrub species of *Pinus tabulaeformis* in Beijing. [Method] We measured the photosynthesis and transpiration of photosynthesis-light response curves and calculated corresponding instantaneous water use efficiency (WUE_i) from June to October, 2021 using a portable photosynthesis analyzer. In addition, the micrometeorological in situ observation method was used to determine the environmental factors such as air temperature (T_a), soil moisture content (SWC), air vapor pressure deficit (VPD_a) and so on. Fitting model of WUE_i against light was used to get the maximum water use efficiency (WUE_{max}). On this basis, the seasonal dynamics of WUE_{max} and the relationship between WUE_{max} and environmental factors were analyzed. [Result] Consequently, the WUE_{max} descended first and then stayed steady during the growing season, ranging from 2.84 to 9.17 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$, with a mean of 4.79 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$. Seasonal variations in WUE_{max} were mainly affected by SWC and T_a . Among them, SWC was the key environmental factor regulating WUE_{max} . WUE_{max} was negatively correlated with SWC, and SWC was mainly affected WUE_{max} through leaf stomatal conductance (g_c). WUE_{max} was positively correlated with T_a , and T_a mainly affected WUE_{max} by regulating photosynthetic carboxylase activity. [Conclusion] In the humid environment, *Vitex negundo* var. *heterophylla* mainly adapts to the environment through the water resource acquisition strategy. High SWC and T_a are inhibitory factors for WUE_{max} in leaves of *Vitex negundo* var. *heterophylla*.

Key words: maximum water use efficiency; soil water content; air temperature; *Vitex negundo* var. *heterophylla*; seasonal dynamic

水分利用效率(water use efficiency, WUE)作为衡量植物生理活动过程中消耗水形成有机物质的重要参数,是确定植物体生长发育所需要的最佳水分供应的重要指标之一。其可以表征干物质生产所耗水量^[1],反映了生态系统碳水耦合关系^[2],是揭示陆地植被生态系统对气候变化响应和适应对策的重要手段。

近年来,国内外在叶片水平的水分利用效率研究多集中于瞬时水分利用效率(instantaneous water use efficiency, WUE_i)的动态变化^[3]及其对环境因子响应的定性研究。相比于反映植物实时光合生理过程的 WUE_i ,最大水分利用效率(WUE_{max})更能代表植物的自身水分利用能力,可以反映植物对环境的适应能力^[4],对于评价植物抗逆性和构建生态系统物质交换模型具有重要意义。目前,针对植物 WUE_{max} 的控制试验表明 WUE_{max} 对土壤水分亏缺较为敏感^[5],然而,有研究发现短期的观测结果不能反映植物在自然复杂条件下 WUE_{max} 的季节变化规律,对 WUE_{max} 季节动态的认识仍不充分^[6]。同时,现有森林生态系统光合研究多集中于优势乔木,对林下灌木的考虑较少。但灌木层作为森林群落结构的重要组成部分,直接影响着植物群落的能量流动和物质循环,对维持森林结构稳定性和物种多样性有重要的作用^[7]。在森林生态系统内由于环境资源分配的不均匀性,林下灌木的生长发育常受到光照、温度等环境条件的限制,植被常采用资源获取型策略以适应竞争大的林下环境^[8]。相较于乔木,林下灌木的光

合生理过程及功能性状对气候变化的敏感性更高^[9]。然而目前对林下灌木水分利用能力的研究较少,不能明确林下灌木 WUE_{max} 对环境变化响应的最大阈值,也无法对其应对气候变化和极端气候事件的适应性与耐受力进行预判。

环境变化是植物资源利用效率动态变化的主要驱动因素^[10],叶片尺度上的 WUE 主要涉及 CO_2 和水分的吸收、转化、运输和利用等一系列植物生理化学过程,对外界环境变化的响应机制复杂。现有研究认为,影响叶片 WUE 的环境因素主要包含了土壤含水量(soil water content, SWC)、空气饱和水汽压差(air vapor pressure deficit, VPD_a)、空气温度(air temperature, T_a)、空气相对湿度(air relative humidity, RH_a)、光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)等。当植物处于干旱环境下时,土壤水分是影响植物叶片 WUE 的主要因素。植物面对土壤水分亏缺会采取资源保守策略,适度的水分亏缺能使叶片 WUE 达到最佳状态^[11]。当 SWC 降低时,植物通过提高叶片 WUE 来维持自身生长发育,但过低或过高的 SWC 则会引起叶片 WUE 的下降^[12]。实际情况中,干旱环境下 VPD_a 增加和土壤水分亏缺往往同时发生。 VPD_a 升高使得大气水汽需求升高,促进植物蒸腾作用的同时抑制了光合作用,从而降低叶片 WUE^[13]。当植物长期处于潮湿环境下,较高的 RH_a 会导致植物净光合速率(net photosynthetically rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration, T_t)和 WUE 均大幅度下降^[14]。通常,植物资源利用

效率主要受限制性环境资源影响^[15-16]。因此与干旱环境下不同的是,高湿环境下 SWC 对 WUE 的影响并不显著,而大气水分(VPD_a)则是影响 WUE 的主要因素^[17]。虽然增加光照强度对光合和蒸腾作用均有一定的促进作用,但光合作用存在光饱和点,因此只有适宜范围的 PAR 才能对 WUE 起积极作用,过低或过高的 PAR 均对叶片 WUE 起抑制作用^[18]。同时,环境因子主要通过植物气孔和光合羧化酶(Rubisco 酶)活性两个途径影响植物的生理生态过程。以往研究发现 SWC、VPD_a 及 PAR 主要通过影响叶片气孔导度(stomatal conductance, g_c)影响植物叶片的光合蒸腾作用进而影响植物叶片 WUE。但有研究认为, T_a 对植物 WUE 的影响途径包含了 Rubisco 酶活性和叶片 g_c 两个方面^[19],影响机制较为复杂,因此 T_a 与叶片 WUE 的关系尚无统一论。关于植物的 WUE_{max},目前研究仅发现环境因子对植物 WUE_{max} 有影响^[20-21],环境因子对 WUE_{max} 的作用机制缺乏进一步研究。本研究借鉴植物 WUE 的研究思路,探究影响植物叶片 WUE_{max} 的主要环境因子以及环境因子影响叶片 WUE_{max} 的具体途径,有助于我们深入分析环境变化对植物水分利用策略的影响,进而厘清植物与环境的水分交换动态过程。

荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)属马鞭草科(Verbenaceae),具有抗逆性强、生态可塑性高等特点^[22],于北京山区广泛分布,是北京山区林下的优势灌木种。对北京山区林下灌木荆条生长季叶片 WUE_{max} 的动态特征及其影响因子的研究,可为北京山区林下灌木水分利用对气候变化的响应研究提供更多信息,并为探明北方山区林下灌木对环境的适应机制和建立森林生态系统能量交换过程模型提供依据。本研究使用 LI-6800 便携式光合仪对荆条叶片进行原位连续监测,通过模型计算荆条叶片的 WUE_{max},进一步的结合自动连续监测的环境因子数据,分析生长季荆条叶片 WUE_{max} 的动态变化及其对环境因子的响应规律。以期探明北京山区优势灌木树种荆条对环境条件变化的适应机制,旨在揭示:(1)荆条叶片 WUE_{max} 的生长季动态变化特征;(2)环境因子对荆条叶片 WUE_{max} 的调控机制。研究结果可为深入了解北京山区林下灌木光合水分生理过程提供科学参考。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于北京密云水库油松林监测站(40°29'50"~40°29'54"N, 116°48'39"~116°48'44"E),

海拔 174 m。该区气候类型属于典型的暖温带半湿润大陆性季风气候,年平均降水量约 479.37 mm,且降水主要集中在夏季,年平均气温 9~10℃,研究区内主要土壤类型为棕壤。植被类型为油松林(*Pinus tabulaeformis*),乔木层有麻栎(*Quercus acutissima*)、黄栌(*Cotinus coggygria*)、山杏(*Armeniaca sibirica*)等小乔木混生;灌木层以荆条(*Vitex negundo* var. *heterophylla*)为优势种,局部可形成密集的单优势层片,常见伴生种有小叶鼠李(*Rhamnus parvifolia*)等。本研究区样地所设 5 个 10 m × 10 m 的灌丛样方内荆条集中片状分布,平均株高 2.7 m,东西平均冠幅 1.85 m,南北平均冠幅为 1.45 m,覆盖度为 24.2%,样方内调查生长的荆条共有 48 株。

1.2 研究方法

本试验监测点位于北京密云水库油松林监测站研究区,以密云地区的林下典型优势灌木荆条为研究对象。在定位研究站内的通量塔周围选择地势相对开阔、干扰较少且荆条为灌木层优势树种处设置一块 50 m × 50 m 样地,并在样地四角及中心设置 5 个 10 m × 10 m 的灌丛样方,从中选择荆条标准株待测,通过通量塔微气象观测系统对整个生长季的环境因子进行同步监测。

1.2.1 光响应曲线的测定

2021-06-01—2021-10-03 期间,使用 LI-6800 (LI-COR, Lincoln, USA)红蓝光源叶室对荆条叶片进行光响应曲线的测量。于每月上、中、下旬,选择晴朗无风的天气进行光响应曲线的测定,测定时间为上午 09:00—11:00,每次试验间隔 10 d 左右。在 5 个灌丛样方内,选择 5 株不受其他植被遮挡、能充分接受阳光的健康植株作为试验植株,每次试验于样株向阳方向的 1~2 年生小枝上选取长势相近、无病虫害的成熟叶片,每次试验共选取 3 片进行测量^[23]。

测定光响应曲线前,对试验叶片进行充分的光诱导。叶室温度(cham temperature, T_{cham})设置为 25℃,叶室 CO₂ 浓度设置为 400 μmol/mol,叶室相对湿度(cham relative humidity, RH_{cham})设置为 50%^[24]。光强梯度共设置 12 个点,分别为 1 800、1 500、1 200、900、600、300、200、150、100、70、30 和 0 μmol/(m²·s)。

由于所测荆条叶片面积小于叶室面积,因此测定完光响应曲线后需将试验叶片取回实验室进行拍照,通过 Matlab 计算其叶面积^[25],然后对光合参数进行校正。

1.2.2 环境因子的测定

环境因子由位于样地附近的通量塔上的微气象系统进行自动测定。其中,PAR 由光合有效辐射传

感器(PAR-LITE, Kipp and Zonen, the Netherlands)测得, 空气温度(T_a)和空气相对湿度(RH_a)由温湿度传感器(HMP155A, Vaisala, Finland)进行测定。降雨量(precipitation, P)数据由翻斗式雨量筒(TE525WS, Campbell Scientific Inc, USA)测定, 在距离通量塔 5 m 的地方分别布设 5 个土壤水分探头(ECH2O-5TE, Decagon Devices, USA)测得土壤含水量(SWC), 布设深度均为 10 cm。空气饱和水汽压差(VPD_a)由 T_a 和 RH_a 计算得出^[26], 计算公式如下:
 $VPD_a = 0.611 \exp[17.27T_a/(T_a + 237.3)](1 - RH_a/100)$ (1)

1.3 数据处理

1.3.1 计算光合参数

由测得的荆条叶片光响应曲线中的 12 组净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)数据计算得到瞬时水分利用效率数据^[27], 即:

$$WUE = \frac{P_n}{T_r} \quad (2)$$

式中: P_n 为光响应曲线测定的净光合速率; T_r 为光响应曲线中净光合速率对应的蒸腾速率。

通过公式(1)求得的 WUE 数据以及对应的 12 个光强数据得到 WUE 对光的响应曲线。进一步的, 采用直角双曲线修正模型进行 WUE 对光的响应曲线拟合^[4], 拟合公式如下:

$$WUE = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - K_W \quad (3)$$

式中: α 、 β 、 γ 为系数, 计算方法公式参照文献^[28];

K_W 为常数项, I 为光照强度。

由公式(3)求得的参数, 计算得到当光照强度变化时荆条叶片可达到的最大水分利用效率(WUE_{max}), 具体公式如下:

$$WUE_{max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - K_W \quad (4)$$

1.3.2 数据分析

本研究使用相关性分析揭示生长季尺度 WUE_{max} 与环境因子的关系, 使用主成分分析(principal component analysis, PCA)方法对数据进行降维处理, 并通过归一化因素权重法计算各因子在综合得分模型中的权重值, 确定影响 WUE_{max} 的主要环境因子。通过偏相关分析法分析环境因素对荆条叶片 WUE_{max} 的影响途径。以上 WUE 对光的响应模型拟合在 Matlab 7.12.0 中进行, 相关性分析、PCA 主成分分析以及偏相关分析均在 SPSS 24.0 中进行, 使用 Origin 2021 软件进行制图。

2 结果与分析

2.1 环境因子的动态变化

在生长季内, PAR 的日平均值为 $322.8 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 最小值为 $28.5 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (DOY267), 最大值为 $627.8 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (DOY170)(图 1A); T_a 的平均值为 21.9°C (图 1B), 日平均最高温度为 27.5°C (DOY163), 最低值为 9.3°C (DOY278), 6—10 月 T_a 呈现先上升再下降趋势; 日平均 VPD_a

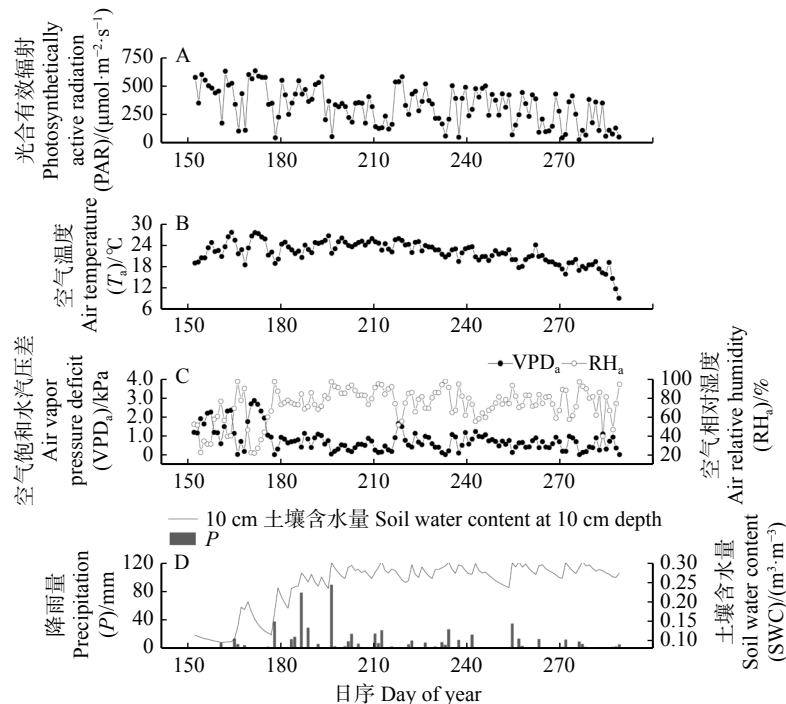


图1 2021年6—10月研究样地环境因子在生长季的动态变化

Fig. 1 Dynamics in environmental factors from June to October 2021 in the study sample plot

与 RH_a 的变化趋势相反, VPD_a 的平均值为 0.81 kPa (图 1C), 在生长季前期波动较大, 6 月后 VPD_a 基本保持在 1 kPa 以下; 由图 1D 可知, 生长季的降雨总量达到 664.7 mm, 日 P 最大值为 89.7 mm(DOY193)。SWC 随降雨量的变化而变化, 观测期内的平均值为 $0.24\text{ m}^3/\text{m}^3$, 最大值为 $0.30\text{ m}^3/\text{m}^3$ (DOY208), 最小值为 $0.10\text{ m}^3/\text{m}^3$ (DOY160)。由于生长季前期降雨量较大, 土壤水分较好, 7 月初 SWC 快速上升至 $0.25\text{ m}^3/\text{m}^3$, 在生长季中后期则保持平稳。

2.2 光合参数的生长季动态变化

在生长季内, 荆条叶片 $WUE_{\max}$ 的平均值为 $4.79\text{ }\mu\text{mol}/\text{mmol}$, 最大值为 $9.17\text{ }\mu\text{mol}/\text{mmol}$ (DOY153), 最小值为 $2.84\text{ }\mu\text{mol}/\text{mmol}$ (DOY222), 呈现先下降后平稳的变化趋势。 $WUE_{\max}$ 于 6 月大幅度降低, 7—10 月无较大波动, 维持在 $4.00\text{ }\mu\text{mol}/\text{mmol}$ 上下(图 2A)。 g_c 的平均值为 $0.14\text{ mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 最大值为 $0.23\text{ mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (DOY235), 最小值为 $0.03\text{ mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (DOY164), 观测期间 g_c 整体呈现先上升后下降的趋势(图 2B)。

2.3 荆条最大水分利用效率对影响因子的响应

如表 1 所示: 所有影响因子中, $WUE_{\max}$ 与 PAR、 T_a 均无显著相关性, 与 SWC、 g_c 呈极显著负相关关系, 而与 VPD_a 呈极显著正相关关系。

由表 1 可知: SWC 与 VPD_a 之间相关性系数为 -0.856 , 而共线性诊断结果(表 2)表明两者之间存在多重共线性(VPD_a 的 VIF 值为 11.180, SWC 的 VIF 值为 10.417), 因此选择 PCA 主成分分析法进行进一步分析。结果表明前 2 个主成分累计方差贡献率为 90.487%, 能够反映出原所有指标的大部分信息, 因此选择提取前 2 个主成分(表 3)。由图 3 可以看出, 主成分 1 在 VPD_a 和 SWC 上的载荷较大, 主成分 1 主要代表了 VPD_a 和 SWC 两种影响因子, 主成分 1 的方差贡献率为 67.972%; 主成分 2 的方差贡献率为 22.515%, 主成分 2 在 T_a 上的载荷较大, 主要代表了 T_a 这种影响因子。从各因素影响权重计算结果可以看出, 在影响因素中 SWC 和 T_a 所占权重最大, 说明 SWC 和 T_a 是影响荆条 $WUE_{\max}$ 的主要环境因子, 并且 SWC 是影响荆条 $WUE_{\max}$ 的关键因子。

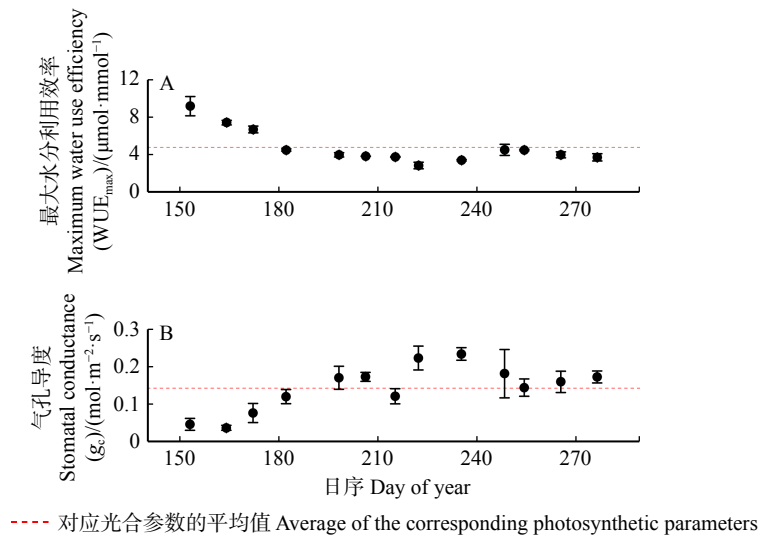


图 2 荆条叶片光合参数在生长季的动态变化

Fig. 2 Dynamic in photosynthetic parameters of *Vitex negundo* var. *heterophylla* leaves from June to October

表 1 荆条叶片光合参数与影响因子相关性分析

Tab. 1 Correlation analysis between environmental factors and photosynthetic parameters of *Vitex negundo* var. *heterophylla*

相关指标 Relevant index	$WUE_{\max}$	g_c	VPD_a	PAR	SWC	T_a
$WUE_{\max}$	1					
g_c	-0.885^{**}	1				
VPD_a	0.734^{**}	-0.737^{**}	1			
PAR	0.492	-0.496	0.823^{**}	1		
SWC	-0.915^{**}	0.888^{**}	-0.856^{**}	-0.565^*	1	
T_a	0.179	-0.309	0.422	0.136	-0.480	1

注: **表示在 0.01 水平(双侧)上极显著相关; *表示在 0.05 水平(双侧)上显著相关。下同。Notes: ** means significant correlation at the 0.01 level (bilateral); * means significant correlation at the 0.05 level (bilateral). The same below.

表 2 变量多重共线性诊断					
Tab. 2 Variable multicollinearity diagnosis					
变量 Variable	VPD _a	PAR	SWC	T _a	g _c
方差膨胀系数 Variance inflation factor (VIF)	11.810	4.529	10.417	1.590	5.216

表 3 主成分分析的成分载荷矩阵以及因子权重系数			
Tab. 3 Rotated component matrix of principal component analysis and factor weight coefficients			
项目 Item	成分矩阵 Component matrix		权重系数 Weight coefficient
	1	2	
VPD _a	0.972	-0.136	0.184
PAR	0.806	-0.488	0.219
SWC	-0.904	-0.092	0.318
T _a	0.555	0.797	0.279
特征值 Eigenvalue	2.719	0.901	
贡献率 Contribution rate/%	67.972	22.515	
累计贡献率 Cumulative contribution rate/%	67.972	90.487	

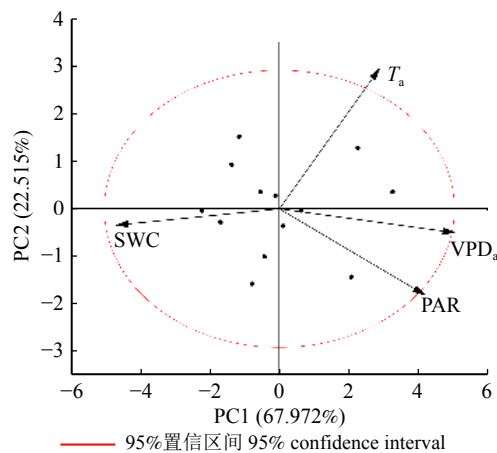


图 3 环境因子主成分分析

Fig. 3 Principal component analysis of environmental factors

由于环境因子通常是通过影响 g_c 间接对植物光合生理过程造成影响, 且 g_c 与 SWC 呈极显著正相关(表 1), 因此对 SWC、 g_c 与 WUE_{max} 进行偏相关分析。在没有控制影响因素时, WUE_{max} 与 SWC 在 0.01 的水平上呈显著相关, 相关系数为-0.915; 而在控制了 g_c 对 WUE_{max} 的影响后, WUE_{max} 与 SWC 在 0.05 的水平上呈显著相关, 相关系数大幅降低, 仅为-0.602。

3 讨 论

3.1 荆条最大水分利用效率的生长季动态变化

在生长季内, 荆条叶片 WUE_{max} 存在明显的动

态变化特征。总体上 WUE_{max} 呈现先降低后平稳的变化趋势, 6—7 月荆条 WUE_{max} 迅速下降, 随后除 9 月初有小幅回升外, 7—10 月整体无明显波动(图 2)。叶片 WUE_{max} 最大值出现在 6 月(DOY153), 6 月初荆条正处于展叶期^[29], 是植物需迅速积累大量有机质以供茎、叶等营养器官形成的营养生长阶段^[30], 对水分的需求较大^[31]。然而 6 月初研究区 SWC 较低且大气降水少, 荆条在面对水分亏缺时选择了水分资源保存策略, 即提高自身水分利用效率确保生长发育所需的水分供给, 使得 WUE_{max} 在 6 月初最高。随后 7 月荆条开始进入开花期及结果期, 属于叶片降低代谢速率以提供营养成分的生殖生长期^[32], 需水量相对减少, 且 7—8 月研究区进入夏季汛期, 降雨事件频发, 土壤水分充足, 荆条维持较低的 WUE_{max} 即可满足自身生长发育, 因此 7 月之后的叶片 WUE_{max} 普遍低于 6 月。Tarvainen 等^[33]对温带地区云杉 WUE 的研究也得到了相同的结果。

3.2 土壤含水量对荆条叶片最大水分利用效率的影响

在生态系统中, 水分对于植物的光合生理特性有重要的影响, 其中土壤水分是最重要的限制因子^[34]。主成分分析结果表明, SWC 的权重系数在所有环境因子中占比最大(表 3)。与 WUE_{max} 的动态变化对比发现, 6—10 月 SWC 共发生了两次大幅度骤增(DOY165 和 DOY177)(图 1), 同时期的两次 WUE_{max} 观测数值均显著下降, 9 月初 SWC 显著下降的同时荆条叶片 WUE_{max} 有所回升。生长季内荆条叶片 WUE_{max} 和 SWC 的变化存在高度同步。上述两方面皆说明生长季荆条叶片 WUE_{max} 的变化主要受 SWC 的调控。

本研究结果表明, 荆条叶片的 WUE_{max} 与 SWC 呈极显著负相关, 与张永娥等^[35]的结果相吻合。SWC 升高造成了 WUE_{max} 的降低, 高 SWC 对荆条 WUE_{max} 起抑制作用。这是因为 SWC 通常与植物根系吸水有紧密联系, 已有研究证明北京山区荆条在生长季内根系受浅层土壤水分影响明显^[36-37]。植物根系将土壤水分运输至叶片后, 通过影响植物叶片的光合作用和蒸腾作用, 进而影响叶片水分利用效率^[38]。土壤水分条件的变化会造成植物光合速率和蒸腾速率增长速率的差异, 进而影响植物叶片 WUE 的变化^[39]。本研究中, 5 月底至 6 月中旬的 3 次强降雨事件使得荆条样地的 SWC 骤增, 荆条根部在吸收足够的浅层土壤水分之后, 蒸腾速率和光合速率均有所增加。但相较于蒸腾作用, 光合作用对 SWC 的变化敏感度较低, 因此蒸腾速率的增长速率大于净光合速率的增长速率, 从而导致 WUE_{max} 呈现降低

的趋势。本研究结果与何春霞等^[40]对太行山荆条水分利用特性的试验结果一致。由于2021年整个生长季期间降雨量大且频率高,自7月初SWC始终位于 $0.25\text{ m}^3/\text{m}^3$ 左右(图1),土壤水分充足,所处生境水分状况较好。因此,荆条在该年生长过程中根据实际环境条件,改变了其原有水分利用策略,选择了水分资源获得策略,通过生态可塑性实现最大限度的利用环境资源。

在本研究中,SWC主要通过影响 g_c 进而对 $WUE_{\max}$ 起到调控作用,该结果与Kumagai等^[41]对中国沙棘的研究结果相一致。叶片气孔作为调节 CO_2 与水汽通量的生理结构,是环境与叶片进行物质与能量交换的关键通道,对植物水分散失具有重要影响。本研究发现土壤水分是影响气孔活动的重要因子,SWC的升高对 g_c 有正向作用,SWC的增加使得叶片气孔打开,进而影响植物的光合生理过程。陈胜楠等^[42]的研究也得到了类似的结论。

3.3 空气温度对荆条叶片最大水分利用效率的影响

植物在生长过程中都会经受昼夜及季节性温度变化影响,温度对植物体内的物质扩散等过程有很大影响,是影响植物生长发育的重要环境因子^[43]。本研究中,生长季内 $WUE_{\max}$ 与 T_a 呈正相关关系,且 T_a 与 g_c 无显著相关性(表1),说明 T_a 可能主要通过非气孔因素影响植物的光合生理过程。根据前人研究, T_a 可以通过影响植物叶片内光合作用关键酶—Rubisco酶的活性间接影响植物的光合速率,进而影响植物叶片的 WUE ^[44]。然而其研究结果表明,叶片 WUE 与 T_a 呈负相关关系,与本研究结果相反。这可能是土壤水分蒸发与大气温度之间的密切关系($R^2=0.301$)导致的。大气气候既是植物光合特性的主要控制因素,也是土壤发育的重要驱动因素^[45],两者之间存在复杂的协变关系^[46]。郭亚奇等^[47]的研究发现土壤水分的增加会影响植物光合速率对温度的响应特征,SWC的增加导致土壤水分蒸发加剧,导致 T_a 降低,使得日均 T_a 于试验中后期始终低于 $25\text{ }^\circ\text{C}$ 并且呈持续下降趋势,低于Rubisco酶的最适活化温度($25\sim 30\text{ }^\circ\text{C}$),低温抑制了植物的光合作用^[48],造成了 T_a 对荆条叶片光合速率的限制效应,进一步的限制了荆条的 $WUE_{\max}$ 。

4 结 论

本研究以北京山区林下优势灌木荆条为研究对象,通过分析荆条 $WUE_{\max}$ 的生长季动态变化及其对环境因子的响应,得到以下结论:(1)生长季内,荆条叶片 $WUE_{\max}$ 存在季节变化,这与荆条的物候节律以及环境条件变化有关。(2)在水分充足条件下,

SWC主要通过影响气孔开度调节植物的光合与蒸腾作用,进而影响 $WUE_{\max}$,且高SWC抑制荆条 $WUE_{\max}$ 。因此,荆条叶片 $WUE_{\max}$ 主要受SWC的调控。(3) T_a 与 $WUE_{\max}$ 呈正相关关系,其主要通过非气孔因素,即Rubisco酶的活性,影响植物光合进而影响 $WUE_{\max}$ 。

本研究阐明了湿润半湿润环境下灌木 $WUE_{\max}$ 的季节变化规律,明确了湿润条件下灌木对环境变化的适应机制,对理解灌木的光合水分生理具有重要意义。2021年研究区汛期(6—9月)的总降雨量为 664.7 mm ,达到了近50年的最大值^[49],强降雨可能导致本研究与以往相关研究结果存在部分差异。因此,建议对该区域典型林下灌木荆条 $WUE_{\max}$ 如何响应环境变化进行长期观测,以期深入掌握荆条应对气候变化以及极端气候事件的适应机制。

参 考 文 献

- [1] Booker O O, Jadunandan D, Terence P D. Developing a diagnostic model for estimating terrestrial vegetation gross primary productivity using the photosynthetic quantum yield and earth observation data[J]. *Global Change Biology*, 2013, 19: 2878–2892.
- [2] Gang C C, Wang Z Q, Chen Y Z, et al. Drought-induced dynamics of carbon and water use efficiency of global grasslands from 2000 to 2011[J]. *Ecological Indicators*, 2016, 67: 788–797.
- [3] Medrano H, Tomás M, Martorell S, et al. From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: limitations of leaf WUE as a selection target[J]. *The Crop Journal*, 2015, 3: 220–228.
- [4] 叶子飘, 张海利, 黄宗安, 等. 叶片光能利用效率和水分利用效率对光响应的模型构建[J]. *植物生理学报*, 2017, 53(6): 1116–1122.
Ye Z P, Zhang H L, Huang Z A, et al. Model construction of light use efficiency and water use efficiency based on a photosynthetic mechanistic model of light response[J]. *Plant Physiology Journal*, 2017, 53(6): 1116–1122.
- [5] 陈斐, 闫霜, 王鹤龄, 等. 不同水分胁迫下的春小麦叶片气体交换参数和水分利用效率研究[J]. *干旱区研究*, 2021, 38(3): 821–832.
Chen F, Yan S, Wang H L, et al. Study on gas exchange parameters and water use efficiency of spring wheat leaves under different levels of water stress[J]. *Arid Zone Research*, 2021, 38(3): 821–832.
- [6] Poorter H, Fiorani F, Pieruschka R, et al. Pampered inside, pestered outside? Differences and similarities between plants growing in controlled conditions and in the field[J]. *New Phytologist*, 2016, 212(4): 838–855.
- [7] 耿玉清, 余新晓, 孙向阳, 等. 北京八达岭地区油松与灌丛林土壤肥力特征的研究[J]. *北京林业大学学报*, 2007, 29(2): 50–54.
Geng Y Q, Yu X X, Sun X Y, et al. Characteristics of soil fertility

- under pure *Pinus tabulaeformis* forests and shrubs in Badaling Mountain Area of Beijing[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2007, 29(2): 50–54.
- [8] 曹嘉瑜, 刘建峰, 袁泉, 等. 森林与灌丛的灌木性状揭示不同的生活策略[J]. 植物生态学报, 2020, 44(7): 715–729.
- Cao J Y, Liu J F, Yuan Q, et al. Traits of shrubs in forests and bushes reveal different life strategies[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(7): 715–729.
- [9] 高林浩, 孙晗, 白雪卡, 等. 气候、系统发育对长白山乔灌木比叶面积与叶元素含量关系的影响[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(2): 19–30.
- Gao L H, Sun H, Bai X K, et al. Effects of climate and phylogeny on the relationship between specific leaf area and leaf element concentration of trees and shrubs in Changbai Mountain of northeastern China[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(2): 19–30.
- [10] Hodapp D, Hillebrand H, Striebel M. “Unifying” the concept of resource use efficiency in ecology[J]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2019, 6: 233–247.
- [11] Yang Y J, Bi M H, Nie Z F, et al. Evolution of stomatal closure to optimize water-use efficiency in response to dehydration in ferns and seed plants[J]. New Phytologist, 2021, 230(5): 2001–2010.
- [12] 于颖颖, 纪瑞鹏, 冯锐, 等. 不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应[J]. 生态学报, 2015, 35(9): 2902–2909.
- Yu W Y, Ji R P, Feng R, et al. Response of water stress on photosynthetic characteristics and water use efficiency of maize leaves in different growth stage[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(9): 2902–2909.
- [13] Grossiord C, Buckley T N, Cernusak L A, et al. Plant responses to rising vapor pressure deficit[J]. New Phytologist, 2020, 226(6): 1550–1566.
- [14] 赵花荣, 任三学, 齐月. 高湿和干旱对夏玉米灌浆期叶片光合特性的影响[J]. 中国农学通报, 2017, 33(31): 15–21.
- Zhao H R, Ren S X, Qi Y. High humidity and drought: effects on photosynthetic characteristics of summer maize at grain filling stage[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2017, 33(31): 15–21.
- [15] Limousin J M, Yopez E A, McDowell N G, et al. Convergence in resource use efficiency across trees with differing hydraulic strategies in response to ecosystem precipitation manipulation[J]. Functional Ecology, 2015, 29: 1125–1136.
- [16] Tarvainen L, Wallin G, Rantfors M, et al. Weak vertical canopy gradients of photosynthetic capacities and stomatal responses in a fertile Norway spruce stand[J]. Oecologia, 2013, 173: 1179–1189.
- [17] 张传伟, 齐永青, 戴茂华, 等. 华北平原灌溉麦田水分利用效率的 SEM 多因素影响研究[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(6): 876–886.
- Zhang W W, Qi Y Q, Dai M H, et al. Effects of multi-factor on water use efficiency as identified by the SEM method in irrigated wheat farmlands in the North China Plain[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2020, 28(6): 876–886.
- [18] Erice G, Sanz-Seaz A, Aranjuelo I, et al. Photosynthesis, N_2 fixation and taproot reserves during the cutting regrowth cycle of alfalfa elevated CO_2 and temperature[J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168: 2007–2014.
- [19] 王盼, 周钰鸿, 徐攀, 等. 遮阳对白花前胡叶片光合特性的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(5): 530–538.
- Wang P, Zhou Y H, Xu P, et al. Effect of shading on photosynthetic characteristics of *Peucedanum praerupterum* leaves[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2021, 29(5): 530–538.
- [20] 王强, 张欣薇, 黄英金, 等. 光环境和温度对商陆净光合速率、蒸腾速率和瞬时水分利用效率的协同影响[J]. 植物生理学报, 2021, 57(1): 187–194.
- Wang Q, Zhang X W, Huang Y J, et al. Synergistic effects of light environment and temperature on net photosynthetic rate, transpiration rate and instant water-use efficiency of *Phytolacca americana*[J]. Plant Physiology Journal, 2021, 57(1): 187–194.
- [21] 姜玉东, 张军民, 熊佑清, 等. 荆条和多花胡枝子叶片形态和光合生理特性的耐阴适应性研究[J]. 中国农学通报, 2021, 37(31): 49–60.
- Jiang Y D, Zhang J M, Xiong Y Q, et al. Shade tolerance of leaf morphology and photosynthetic physiological characteristics of *Vitex negundo* var. *heterophylla* and *Lespedeza floribunda*[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021, 37(31): 49–60.
- [22] 罗广田. 密云水库上游典型林分水源涵养能力研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2019.
- Luo G T. Study on Water conservation capacity of typical forest types in the upstream Miyun Reservoir[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2019.
- [23] 赵琛迪, 刘雅辰, 杨子, 等. 不同磷添加梯度对荆条幼苗光合特性的影响[J]. 西部林业科学, 2020, 49(6): 94–99.
- Zhao C D, Liu Y C, Yang Z, et al. Effects of different gradient phosphorus additions on photosynthetic characteristics of *Vitex negundo* seedlings[J]. Journal of West China Forestry Science, 2020, 49(6): 94–99.
- [24] 叶子飘, 杨小龙, 康华靖. C3 和 C4 植物光能利用效率和水分利用效率的比较研究[J]. 浙江农业学报, 2016, 28(11): 1867–1873.
- Ye Z P, Yang X L, Kang H J. Comparison of light-use and water-use efficiency for C3 and C4 species[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2016, 28(11): 1867–1873.
- [25] 靳川, 李鑫豪, 蒋燕, 等. 黑沙蒿光合能量分配组分在生长季的相对变化与调控机制[J]. 植物生态学报, 2021, 45(8): 870–879.
- Jin C, Li X H, Jiang Y, et al. Relative changes and regulation of photosynthetic energy partitioning components in *Artemisia ordosica* during growing season[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2021, 45(8): 870–879.

- [26] 靳川, 查天山, 贾昕, 等. 干旱环境3种荒漠灌木叶绿素荧光参数动态[J]. *北京林业大学学报*, 2020, 42(8): 72–80.
Jin C, Zha T S, Jia X, et al. Dynamics of chlorophyll fluorescence parameters under drought condition for three desert shrub species[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2020, 42(8): 72–80.
- [27] 张正斌, 山仑. 作物水分利用效率和蒸发蒸腾估算模型的研究进展[J]. *干旱地区农业研究*, 1997, 15(1): 73–78.
Zhang Z B, Shan L. Research progress on estimation models of crop water use efficiency and evapotranspiration[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1997, 15(1): 73–78.
- [28] Ye Z P, Suggett D J, Robakowski P, et al. A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C3 and C4 species[J]. *New Phytologist*, 2013, 199: 110–120.
- [29] 姚永刚, 王玲, 张立, 等. 北京市八达岭风景区树木物候研究[J]. *林业实用技术*, 2006(1): 7–9.
Yao Y G, Wang L, Zhang L, et al. Study on tree phenology of Badaling Windscape in Beijing[J]. *Forest Science and Technology*, 2006(1): 7–9.
- [30] 寸竹, 张玲, 张金燕, 等. 采收期和采收年限对三七农艺性状和皂苷的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 2022, 28(3): 645–654.
Cun Z, Zhang L, Zhang J Y, et al. Effects of the harvest month and year on the agronomic traits and saponins of *Panax notoginseng* (Burk.) F. H. Chen[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2022, 28(3): 645–654.
- [31] 张文龙, 杜富强, 黄旭龙, 等. 贵州特色药材苦参人工栽培常见病虫害发生规律及防治措施[J]. *时珍国医国药*, 2018, 29(9): 2241–2243.
Zhang W L, Du F Q, Huang X L, et al. The outbreak regularity and control methods of the main diseases and insect pests for artificially planted *Sophora flavescens* in Guizhou[J]. *Lishizhen Medicine and Materia Medica Research*, 2018, 29(9): 2241–2243.
- [32] Tang M, Zhao W, Xing M, et al. Resource allocation strategies among vegetative growth, sexual reproduction, asexual reproduction and defense during growing season of *Aconitum kusnezoffii* Reichb[J]. *The Plant Journal*, 2021, 105(4): 957–977.
- [33] Tarvainen L, Mats R, Göran W. Seasonal and within-canopy variation in shoot-scale resource-use efficiency trade-offs in a Norway spruce stand[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 38(11): 2487–2496.
- [34] Lang Y, Wang M, Zhang G C, et al. Experimental and simulated light responses of photosynthesis in leaves of three tree species under different soil water conditions[J]. *Photosynthetica*, 2013, 51: 370–378.
- [35] 张永娥, 余新晓, 陈丽华, 等. 不同土壤含水量下侧柏幼树叶片水分利用效率[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(7): 2149–2154.
Zhang Y E, Yu X X, Chen L H, et al. Foliar water use efficiency of *Platycladus orientalis* sapling under different soil water contents[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(7): 2149–2154.
- [36] 李龙, 张志华, 桑玉强, 等. 太行低山区荆条土壤水分动态及其对不同降雨量的响应[J]. *科学技术与工程*, 2021, 21(14): 5752–5758.
Li L, Zhang Z H, Sang Y Q, et al. Soil moisture dynamics of *Vitex negundo* and its response to different rainfall events in hilly region of Taihang Mountains[J]. *Science Technology and Engineering*, 2021, 21(14): 5752–5758.
- [37] 赵娜, 孟平, 何雅冰, 等. 北京山区侧柏-荆条系统水分来源对降雨事件的响应[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(7): 2155–2163.
Zhao N, Meng P, He Y B, et al. Response of water sources in *Platycladus orientalis* and *Vitex negundo* var. *heterophylla* system to precipitation events in mountain area of Beijing, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(7): 2155–2163.
- [38] 刘玉莉, 江洪, 陈健, 等. 安吉毛竹林碳水通量及水分利用效率的日动态研究[J]. *生态科学*, 2015, 34(4): 43–51.
Liu Y L, Jiang H, Chen J, et al. Research of the water-carbon flux water use efficiency daily dynamic variation of *Phyllostachys edulis* forest in Anji[J]. *Ecological Science*, 2015, 34(4): 43–51.
- [39] 周文君, 查天山, 贾昕, 等. 宁夏盐池油蒿叶片水分利用效率的生长季动态变化及对环境因子的响应[J]. *北京林业大学学报*, 2020, 42(7): 98–105.
Zhou W J, Zha T S, Jia X, et al. Dynamics of water use efficiency of *Artemisia ordosica* leaf in growing season in response to environmental factors in Yanchi, Ningxia of northwestern China[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2020, 42(7): 98–105.
- [40] 何春霞, 张劲松, 孟平, 等. 太行山南麓3种常见灌木的水分利用特性[J]. *林业科学*, 2018, 54(9): 137–146.
He C X, Zhang J S, Meng P, et al. Water use strategies of three native shrubs in the southern Taihang Mountain[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2018, 54(9): 137–146.
- [41] Kumagai T, Tateishi M, Shimizu T, et al. Transpiration and canopy conductance at two slope positions in a Japanese cedar forest watershed[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148: 1444–1455.
- [42] 陈胜楠, 陈左司南, 张志强. 北京山区油松和元宝槭冠层气孔导度特征及其环境响应[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(12): 1329–1340.
Chen S N, Chen-Zuo S N, Zhang Z Q. Canopy stomatal conductance characteristics of *Pinus tabulaeformis* and *Acer truncatum* and their responses to environmental factors in the mountain area of Beijing[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(12): 1329–1340.
- [43] Yamori W, Kouki H, Danielle A W. Temperature response of photosynthesis in C3, C4, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation[J]. *Photosynthesis Research*, 2014, 119(1): 101–117.
- [44] 韩璐, 杨菲, 吴应明, 等. 晋西黄土区典型乔灌木短期水分利用效率对环境因子的响应[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(12): 1329–1340.

- 1350–1364.
- Han L, Yang F, Wu Y M, et al. Responses of short-term water use efficiency to environmental factors in typical trees and shrubs of the loess area in West Shanxi, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(12): 1350–1364.
- [45] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2004, 101: 11001–11006.
- [46] Maire V, Wright I J, Prentice I C, et al. Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(6): 706–717.
- [47] 郭亚奇, 阿里穆斯, 高清竹, 等. 灌溉条件下藏北紫花针茅光合特性及其对温度和 CO₂ 浓度的短期响应[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(3): 311–321.
- Guo Y Q, Alimusi, Gao Q Z, et al. Photosynthetic characteristics of *Stipa purpurea* under irrigation in northern Tibet and its short-term response to temperature and CO₂ concentration[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(3): 311–321.
- [48] Skupień J, Wójtowicz J, Kowalewska Ł, et al. Dark-chilling induces substantial structural changes and modifies galactolipid and carotenoid composition during chloroplast biogenesis in cucumber (*Cucumis sativus* L.) cotyledons[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 111: 107–118.
- [49] 庄妍, 钟永华, 刘福平, 等. 密云水库 2021 年雨水情分析[J]. *北京水务*, 2022, 4(4): 52–57.
- Zhuang Y, Zhong Y H, Liu F P, et al. Analysis of rainfall conditions of Miyun Reservoir in 2021[J]. *Beijing Water*, 2022, 4(4): 52–57.

(责任编辑 孟 瑶
责任编辑委 杨晓晖)