

DOI:10.13869/j.cnki.rswc.2023.03.001.

李满乐, 范雅倩, 王可, 等. 北京松山林下典型灌木绣线菊光、水利用效率的季节动态及其对环境因子的响应[J]. 水土保持研究, 2023, 30(3): 301-309.

LI Manle, FAN Yaqian, WANG Ke, et al. Seasonal Dynamics in Light and Water Use Efficiency of A Typical Shrub *Spiraea salicifolia* in Understory and Its Response to Environmental Factors in Songshan of Beijing[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2023, 30(3): 301-309.

北京松山林下典型灌木绣线菊光、水利用效率的季节动态及其对环境因子的响应

李满乐^{1,2}, 范雅倩³, 王可³, 蒋燕^{1,2}, 李鑫豪^{1,2},
田赞^{1,2}, 李润东⁴, 徐铭泽^{1,2}, 郝少荣^{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.北京松山国家级自然保护区管理处, 北京 102100; 4.上海勘测设计研究院有限公司, 上海 200335)

摘要: [目的]植物资源利用效率是反映植物对环境条件适应性的重要指示指标,是气候变化生态学领域的研究热点,因此对林下灌木物种光能利用效率(LUE)和水分利用效率(WUE)的环境调控机理需进一步明晰。[方法]以北京松山天然阔叶林下典型灌木绣线菊(*Spiraea salicifolia*)为研究对象,于2019年6月至9月完全展叶期开展原位叶片光合测定和同步环境因子的连续观测,分析了绣线菊LUE和WUE的变化特征及其对环境因子的响应。[结果]LUE和WUE具有较为明显的季节变化特征,其中LUE随着光合有效辐射(PAR)和空气温度(T_a)的变化呈现逐渐增大的趋势,季节平均为0.03 mol/mol;WUE随PAR和空气饱和水汽压差(VPD)的变化呈现先增大后减小的趋势,季节平均为8.32 μ mol/mmol。PAR和 T_a 是影响LUE变化的主要因子,分别为指数和线性负相关;PAR和VPD是影响WUE变化的主要因子,均与WUE呈线性负相关,其中VPD通过影响气孔导度(g_s)限制叶片蒸腾,从而影响WUE;LUE、WUE的季节变化和土壤含水量(SWC)均无显著相关性。LUE与WUE对环境因子存在趋同响应关系。[结论]研究初步确定光合有效辐射、空气温度和空气饱和水汽压差是研究区林下灌木绣线菊资源利用效率的主要限制因子,而非土壤水分;林下灌木绣线菊在有限资源条件下呈现资源保守策略,具体表现为在光能受限的条件下能够最大限度地使用光能进行光合作用,从而具备较高的光能利用效率。

关键词: 绣线菊; 光能利用效率; 水分利用效率; 环境因子

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2023)03-0301-09

Seasonal Dynamics in Light and Water Use Efficiency of a Typical Shrub *Spiraea salicifolia* in Understory and Its Response to Environmental Factors in Songshan of Beijing

LI Manle^{1,2}, FAN Yaqian³, WANG Ke³, JIANG Yan^{1,2}, LI Xinhao^{1,2}, TIAN Yun^{1,2},
LI Rundong⁴, XU Mingze^{1,2}, HAO Shaorong^{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 Songshan National Nature Reserve Administration,

Beijing 102100, China; 4.Shanghai Investigation, Design & Research Institute Co., Ltd., Shanghai 200335, China)

Abstract: [Objective] Resource use efficiencies are key indicators for acclimation of a plant to environmental conditions, which is one of the main concerns in the area of climate change ecology. The controlling

收稿日期: 2022-04-13

修回日期: 2022-04-23

资助项目: 国家自然科学基金项目(31901366, 32071842, 32071843)

第一作者: 李满乐(1998—), 男, 河南周口人, 硕士研究生, 主要研究方向: 生态系统过程研究。E-mail: 1446492367@qq.com

通信作者: 田赞(1984—), 女, 山西长治人, 博士, 研究生导师, 主要研究方向: 林业生态工程、生态系统过程研究。E-mail: tianyun@bjfu.edu.cn

<http://stbcyj.paperonce.org>

mechanisms of light use efficiency (LUE) and water use efficiency (WUE) of understory shrub species in response to environmental changes remain unclear. [Methods] The seasonal variation in LUE and WUE and its environmental controls for an understory shrub, *Spiraea salicifolia*, in a typical deciduous forest in Songshan of Beijing were examined through in-situ measurements of leaf photosynthetic parameters and environmental factors in the full leafing stage from June to September 2019. [Results] LUE and WUE showed obvious seasonal variations, averaging 0.03 mol/mol and 8.32 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$, respectively. Photosynthetically active radiation (PAR) and air temperature (T_a) were the main factors controlling the LUE, showing an exponential and a linear negative relationship, respectively. PAR and vapor pressure difference (VPD) were the main factors controlling WUE, with which both showed the linear negative relationship. The VPD limited transpiration by affecting stomatal conductance (g_s), which affected WUE. The seasonal variation in both LUE and WUE was not affected by soil water content (SWC). There was convergency between LUE and WUE in response to environmental factors. [Conclusion] PAR, T_a and VPD, rather than SWC, were the main limiting factors for resource use efficiencies of the shrub *Spiraea salicifolia* in understory of the research area. The shrub *Spiraea salicifolia* in understory showed a resource conservation strategy under the condition of limited resources, specifically, under the condition of limited light, the shrub *Spiraea salicifolia* in understory maximized the use of light energy for photosynthesis and thus had a high light energy utilization efficiency.

Keywords: *Spiraea salicifolia*; light use efficiency; water use efficiency; environmental factors

植物的光合作用是生态系统能量交换与物质循环的基础,也是生物固碳的重要方式^[1]。在有限资源供给条件下,对某种资源的利用会受到其他资源供给水平的影响^[2-3]。研究表明,在资源胁迫条件下,各植物资源利用效率可以通过一定的权衡策略来缓解对光合生产的限制^[4-5],使光合生产最大化。光能利用效率(LUE)和水分利用效率(WUE)可以反映植物对资源的利用策略及固碳过程,被广泛应用于了解植物对气候变化的响应^[6-7]。不同的生态系统、植被类型和植物生长阶段,植物的资源利用效率均存在差异,通过探究区域典型物种资源利用效率的变化规律对全面理解生态系统植物的资源利用具有重要意义。

环境变化是资源利用效率动态变化的主要驱动因素^[8],不同生态系统植被光、水资源利用效率对环境的响应机制复杂。目前,相关研究多集中于森林生态系统主要乔木树种的植物资源利用,研究发现空气饱和水汽压差(VPD)、空气温度(T_a)、光合有效辐射(PAR)是影响森林乔木树种 WUE 和 LUE 变化的主要影响因素^[9-10];还有研究认为降雨量也是影响 WUE 和 LUE 变化的重要环境因子^[11-13]。而在荒漠生态系统中,灌木作为主要的植被类型^[14],其土壤水分是制约该地区植物资源利用策略的主要因素^[15]。植物叶片受到水分胁迫时,WUE 会随之变化呈增大趋势,适度的水分胁迫能够提高植物的 WUE^[16]。同时,荒漠地区的高温和高光强的环境条件也会影响植物叶片与外界的水气交换,进而影响植物蒸腾和其他生理过程,使得植物的

LUE 和 WUE 的关系发生变化^[17]。有研究发现,环境因子通过影响气孔导度进而影响荒漠灌木叶片光合和蒸腾过程,从而影响 WUE^[18],LUE 随温度和饱和水汽压差的增加而降低^[19]。还有研究表明,农田生态系统内植物的 WUE 和相对湿度(RH)呈极显著负相关^[20]。上述研究认为水分、光强和温度等环境因子对植物资源利用效率的变化具有重要影响,但是不同环境条件下植物 LUE 和 WUE 的变化趋势和协同一权衡关系仍存在较大不确定性。

森林生态系统作为陆地上最复杂和顶级的生态系统,其物种、分层、结构等方面都比其他生态系统复杂^[21-22]。以往研究发现,在森林生态系统内,由于太阳辐射、水分蒸散和养分分配的不均匀性,使不同层次植物在资源的分配与供给上存在空间分异^[3]。这一现象可能会导致乔木和灌木的光、水资源利用策略不同。林内的遮蔽程度、空气湿度等随着季节和植物物候变化,使得群落中不同生态位植物的资源利用策略存在差异^[23]。不同冠层高度内植物对环境因子及其变化的响应过程和适应能力不同,林下植物受森林冠层遮蔽状况影响非常大^[22]。灌木是森林和灌丛生态系统的重要组成部分,在生态系统与功能修复中起着重要作用^[24]。但是,现有研究多集中于灌丛生态系统的灌木资源利用效率研究,忽视了对森林生态系统中的林下灌木资源利用效率的研究,使得不能系统解析和评估森林生态系统对气候变化的响应策略。绣线菊(*Spiraea salicifolia*)是北京松山地区天然林下的优势灌木种,分布广

泛,具有较强的生态适应性^[25]。对北京松山林下灌木绣线菊生长季 LUE 和 WUE 的动态变化特征及其影响因子的研究,可为北京松山地区天然林下灌木光、水利用及其对气候变化的响应研究提供新的信息,并为探明北方林下灌木对环境的适应机制和提高森林生态系统碳汇模型估算精度提供参考。

本研究以北京松山国家级自然保护区天然林下广泛分布的绣线菊为研究对象,通过绣线菊光合参数的原位测量和环境因子的同步监测,对松山林下绣线菊的资源利用效率进行探究,主要目标:(1)阐明林下灌木绣线菊叶片气体交换参数、LUE 和 WUE 在完全展叶期的动态变化特征;(2)厘清 LUE 和 WUE 与环境因子的关系;(3)绣线菊光水资源利用效率的相对变化。旨在为北京山区森林生态系统资源利用效率及其对气候变化的响应机制研究提供科学参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于北京松山国家级自然保护区研究区内(40°30'48" N, 115°47'11" E),地处燕山山脉的军都山,距北京市区约 104 km,总面积为 1 578 hm²,海拔 1 165 m。该区属大陆性季风气候,地处半湿润气候向干旱气候过渡地带。年均气温为 8~10℃,年降水量为 424.6 mm,主要集中在 7 月和 8 月。年潜在蒸发量为 1 591 mm,主要集中于 3—10 月,年日照时数为 2 726 h,日照率为 62%,植物生长期为 160 d,土壤类型为棕壤。研究区是以大果榆(*Ulmus macrocarpa*)和白蜡(*Fraxinus chinensis*)为主要乔木层优势种的落叶阔叶林,林下优势灌木为绣线菊(*Spiraea salicifolia*),灌木层还生长有羽叶铁线莲(*Clematis pinnata*)、小叶鼠李(*Rhamnus parvifolia*)、卫矛(*Euonymus alatus*)、红花锦鸡儿(*Caragana rosea*);草本层以薹草(*Carex nemostachys*)、等齿委陵菜(*Potentilla simulatrix*)、牛扁(*Aconitum barbatum*)、凤毛菊(*Saussurea japonica*)为主^[26]。

绣线菊,又名蚂蝗梢,属蔷薇科直立灌木,高 1~2 m;枝条密集,小枝稍有稜角,黄褐色,多生长于河流沿岸、湿草原、空旷地和山沟中,喜光耐荫,抗寒,抗旱,喜温暖湿润的气候和深厚肥沃的土壤。花期 6~8 月,果期 8~9 月。本研究区样地所设 5 个 10 m×10 m 的灌丛样方内绣线菊集中片状分布,平均株高 1.6 m,东西平均冠幅为 1.15 m,南北平均冠幅为 1.21 m,且样方内调查生长的绣线菊共有 30 株。

1.2 研究方法

本试验监测点位于北京松山国家级自然保护区研究区,以松山地区的林下典型优势灌木绣线菊为研究对象。在定位研究区站点内的通量塔附近选择地势相对开阔、干扰较少且绣线菊为灌木层优势树种处设置一块 50 m×50 m 样地,并在样地四角和中心设置 5 个 10 m×10 m 的样方,从中选择绣线菊标准株待测,通过微气象观测系统对整个生长季的环境气象数据进行同步监测。

1.2.1 环境因子的观测 微气象观测系统主要监测指标包括空气相对湿度(RH)、空气温度(T_a)、降雨量(P)、土壤含水量(SWC)、风向和风速等。 T_a 、RH、光合有效辐射(PAR)均取林内所测数据。其中 T_a 和 RH 由安装在通量塔上的温湿度传感器(AT-MODS14)测量;空气饱和水汽压差(VPD)由 T_a 和 RH 计算得出;由安装在通量塔上的光合有效辐射仪(LI-190R)测得光合有效辐射;水量数据由雨量筒(ECRN-100)测得;10 cm 深处土壤温度和土壤含水量由土壤温湿度传感器(5 TM)测定,其中环境因子传感器每分钟采集一次数据,由采集器(CR-1000X)记录,数据每周收集一次。

1.2.2 气体交换参数的测定 研究于 2019 年植物生长季(6—9 月)完全展叶期进行。在 5 个 10 m×10 m 的样方中选择 5 株生长良好,长势相似,无病虫害的健康绣线菊作为试验植株,在每个月的上中下旬选择晴朗天气条件下,利用 LI-6400(LI-COR, USA)便携式光合仪透明叶室进行原位活体测量。为了避免光抑制、水分胁迫可能产生的影响,在早上 9:00—11:00 进行光合参数测定^[27]。在所选试验植株向阳方向分别选取 3 片小枝上的成熟健康叶片测定气体交换参数,测定时使叶片铺满整个叶室,当测量数值小数点后一位稳定时,每个叶片记录 20 次读数。测量参数主要有:净光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)、气孔导度(g_s),根据 Penuelas 等^[28]计算水分利用效率 $WUE = P_n/E$,光能利用效率 $LUE = P_n/PAR$ ^[29],其中 PAR 取测量当天相应时段的平均值。对气体交换参数进行校正时,所测绣线菊叶片面积大于叶室面积的利用叶室面积,小于叶室面积的先利用 image J 软件算出叶片面积后校正气体交换参数。

1.3 数据处理

本研究采用直接相关分析和偏相关分析的方法分析绣线菊气体交换参数、LUE 和 WUE 以及环境因子间的相关性,变异系数(CV)用于量化叶片 LUE 和 WUE 的动态变化。通过线性和非线性回归分析

的统计方法进一步分析完全展叶期内绣线菊的 LUE 和 WUE 对环境因子的响应机制,通过标准化主轴分析法(SMA,smatr包中的R函数SMA)检验绣线菊 LUE 和 WUE 的相互关系。所有的数据分析和作图使用 R 和 Origin 软件。

2 结果与分析

2.1 环境因子变化特征

研究区内生长季环境因子的变化趋势见图 1。研究区整个观测期叶内的 PAR 最大值为 $591.08 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (DOY167),最小值为 $49.59 \mu\text{mol}/$

$(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (DOY167),PAR 波动较大(图 1A)。

T_a 最大值为 25.01°C (DOY202),最小值为 11.23°C (DOY255),8 月气温整体水平较高(图 1B)。

VPD 最大值为 1.79 kPa (DOY185),最小值为 0.03 kPa (DOY253),而 RH 的最大值为 98.22% (DOY253),最小值为 19.66% (DOY151),VPD 和 RH 的峰值变化趋势随季节动态呈相反趋势(图 1C)。

单次降雨量最大为 24.6 mm (DOY168),雨季主要集中在 8 月。SWC 随降雨量变化,降雨量大时 SWC 随之大幅增加,其中 SWC 最大为 $0.30 \text{ m}^3/\text{m}^3$ (DOY223),最小为 $0.14 \text{ m}^3/\text{m}^3$ (DOY251)(图 1D)。

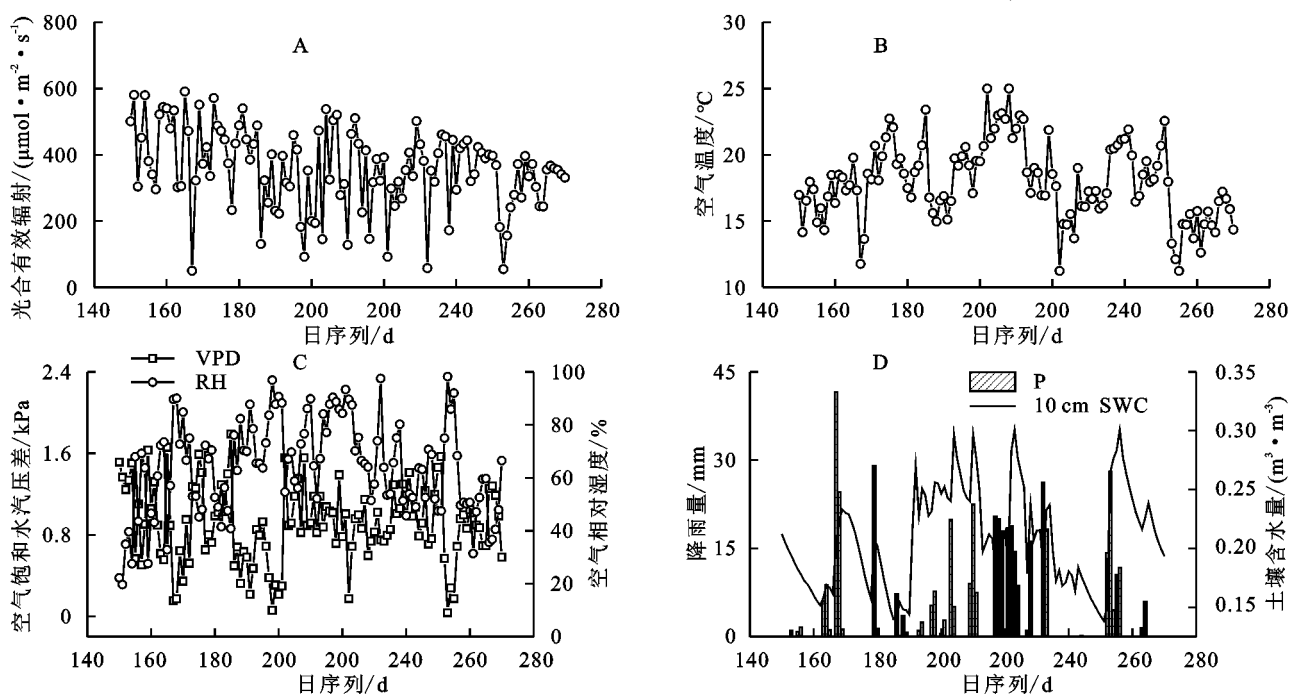


图 1 北京松山研究区环境因子动态变化

2.2 叶片气体交换参数、LUE 和 WUE 的动态变化

2019 年 6—9 月,松山研究区绣线菊的 g_s 基本维持在 $0.08 \sim 0.12 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,7 月达到峰值为 $0.20 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 而后下降趋于稳定;绣线菊的 P_n 整体波动较为平缓,但在 7 月波动较大, E 的变化在 7 月与 P_n 相似;WUE 的波动较低($\text{CV}=23\%$),最高值为 $11.55 \mu\text{mol}/\text{mmol}$ (DOY219),最低为 $4.89 \mu\text{mol}/\text{mmol}$ (DOY178),季节平均为 $8.32 \mu\text{mol}/\text{mmol}$;LUE 的波动幅度较高($\text{CV}=47\%$),最高值为 $0.05 \text{ mol}/\text{mol}$ (DOY252),最低为 $0.01 \text{ mol}/\text{mol}$ (DOY178),季节平均为 $0.03 \text{ mol}/\text{mol}$ (图 2)。

2.3 叶片 LUE 和 WUE 相关性分析及对环境因子的响应

本研究中绣线菊叶片资源利用效率、光合参数、和环境因子的相关性分析见表 1;LUE 与 PAR 显著负相

关,与 T_a 极显著负相关;WUE 与 E , g_s 和 VPD 存在极显著负相关,与 PAR 呈显著负相关; P_n 与其他光合参数和环境因子均无显著相关关系; E 与 g_s , PAR, T_a 显著正相关,与 VPD 极显著负相关; g_s 与 VPD 显著负相关,PAR 与 T_a 呈现极显著正相关,与 VPD 显著正相关。其中对 VPD 和 WUE 进行偏相关分析得到图 3,偏相关分析剔除 g_s 影响后的 VPD 与 WUE 的相关系数(0.415)小于剔除 g_s 前 VPD 与 WUE 的相关系数(0.87),说明 VPD 对 WUE 的影响受 g_s 的调控。由以上结果可知,影响绣线菊叶片 LUE 和 WUE 的主要光合参数是 E 和 g_s ,主要环境因子是 PAR, T_a 和 VPD。

在植物生长季完全展叶期内,环境因子的改变会直接影响 LUE 和 WUE 的变化(表 1),对环境因子与 LUE 和 WUE 进行线性和非线性回归拟合,得到图 4。结果表明,LUE 与 PAR 呈显著指数负相关($p < 0.01$, $R^2 =$

0.99;图 4), LUE 与 T_a 呈显著线性负相关($p<0.01$, $R^2=0.57$;图 4); WUE 与 PAR 和 VPD 均呈显著线性负相关($p<0.05$, $R^2=0.27$; $p<0.01$, $R^2=0.52$;图

4 ; LUE 和 WUE 对 SWC 无明显响应;生长季完全展叶期内绣线菊 LUE 与 WUE 的变化存在趋同关系($p<0.05$, $R^2=0.47$;图 5)。

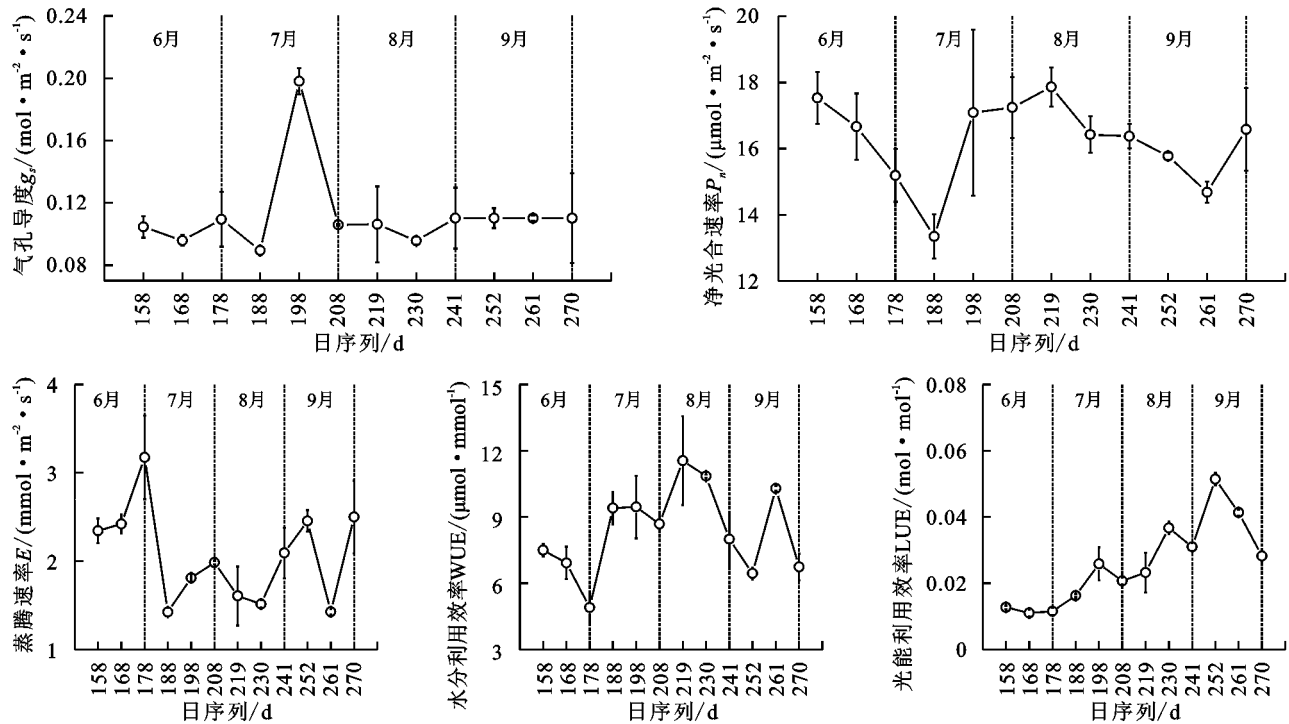
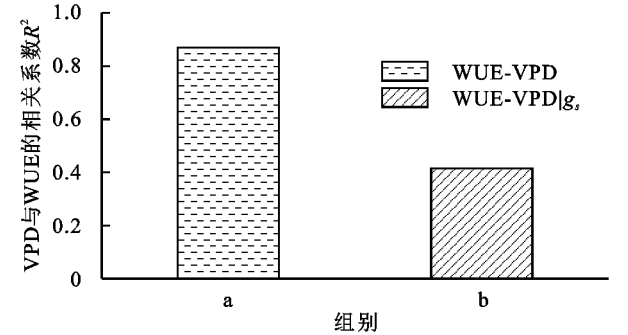


图 2 北京松山绣线菊气体交换参数、光能利用效率(LUE)和水分利用效率(WUE)的动态变化

表 1 绣线菊资源利用效率、光合参数与环境因子的相关系数

参数	LUE	WUE	P_n	E	g_s	PAR	SWC	T_a	VPD
LUE	1								
WUE	0.300	1							
P_n	-0.165	0.108	1						
E	-0.352	-0.941**	0.133	1					
g_s	0.166	-0.784**	0.272	0.639*	1				
PAR	-0.704*	-0.577*	0.124	0.630*	-0.221	1			
SWC	0.276	0.427	0.225	-0.355	0.276	-0.377	1		
T_a	-0.755**	-0.503	0.324	0.625*	-0.043	0.733**	-0.221	1	
VPD	-0.363	-0.722**	-0.166	-0.714**	-0.609*	0.604*	-0.202	0.435	1

注: * 表示 0.05 水平上差异显著($p<0.05$), ** 表示 0.01 水平上差异显著($p<0.01$);LUE:光能利用效率;WUE:水分利用效率; P_n :净光合速率; E :蒸腾速率; g_s :气孔导度;PAR:光合有效辐射;SWC:土壤含水量; T_a :空气温度;VPD:空气饱和水汽压差。



注:a 表示 VPD 与 WUE 的相关性,b 表示通过偏相关分析剔除 g_s 影响后的 VPD 与 WUE 的相关性。

图 3 空气饱和水汽压差(VPD)与水分利用效率(WUE)偏相关分析

3 讨论

3.1 绣线菊叶片气体交换参数、LUE 和 WUE 的动态变化

绣线菊叶片气孔导度(g_s) 在 7 月达到最大后下降并趋于稳定,这可能是由于上层乔木郁闭度的增大导致林下光合有效辐射(PAR)降低,林下温度随之降低,林下相对湿度增大,饱和水汽压差(VPD)降低,使得在此阶段的 g_s 出现最大值。当乔木层郁闭度稳定后,PAR 日均值基本在 226~341 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围内波动, g_s 也维持较小波动。绣线菊的净光合速率(P_n) 在 7 月波动较大,可能是光合作用

相关酶活性随着林下温度在这段时间内先降低后增加,从而导致这段时间内的 P_n 呈现先降低后增加的趋势。同期温度对气孔有一定的限制作用, g_s 随着温度的降低而减小,使植物蒸腾减弱导致叶水势的下降,导致7月上旬蒸腾明显降低^[30]。在绣线菊生长季完全展叶期内, LUE 和 WUE 具有明显的动

态变化特征, LUE 整体表现逐渐增大的趋势, 在6月最低, 9月最高; WUE 整体表现为先增大后减小的趋势, 在6月最低, 8月最高。9月份林内光合有效辐射较低, 但由于绣线菊耐荫, 能够最大限度的利用光能维持较高的光合能力^[31], 使得 LUE 在该月达到最高。

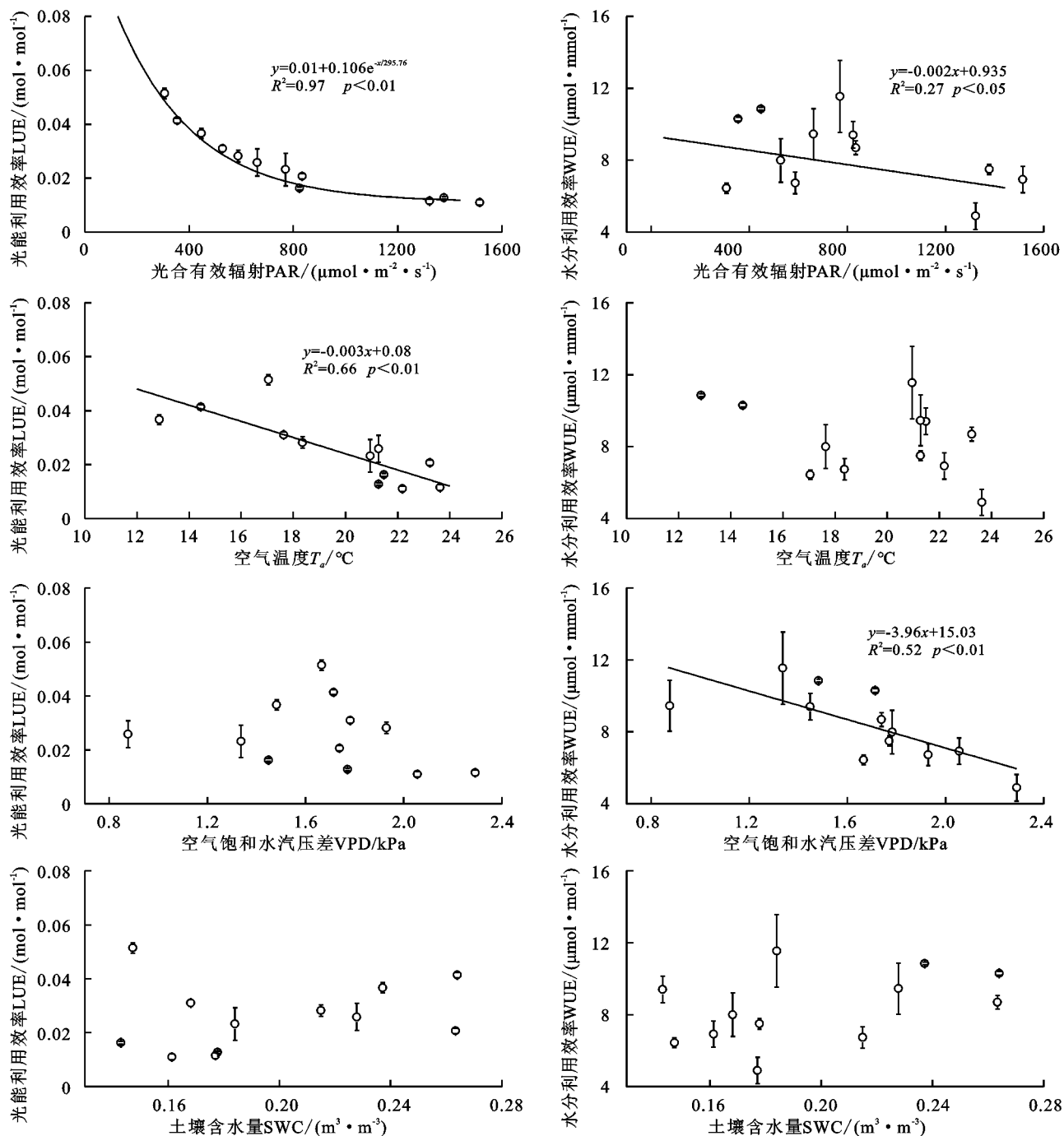


图4 绣线菊光能利用效率(LUE)和水分利用效率(WUE)对环境因子的响应

相反, 在6月份, 虽然林下 PAR 较高, 但由于绣线菊自身生活史策略, 只是最小限度利用可利用的光能即能满足其正常生长, 使得 LUE 最小。这也进一步说明绣线菊在完全展叶期对光照需求不高, 且在强光和弱光下光合能力无明显差别, 表明了林下灌木对

有限资源的利用策略。以往研究发现降水并不会增加植物的蒸腾, 植物会通过自身生理过程保证在不同环境条件具备相应的水分利用能力^[32]。在本研究中, 绣线菊 WUE 于8月达到最大, 这可能是因为这段时间内的频繁降雨, VPD 较低, 叶片水势和大气水

汽之间的梯度变小,大气水汽需求低,植物蒸腾速率降低,因此 WUE 达到最大。由于 6 月下旬至月末连续多日没有降雨,土壤含水量(SWC)较低,VPD 升高,植物蒸腾随之增大导致 WUE 降至最低。本研究中 LUE 比 WUE 的波动幅度大,可能是林下灌木不同生长阶段乔木层郁闭度的变化所致,在生长季完全展叶期内林下灌木能够获得较多光照,但植物只利用满足自身生长的部分,之后随郁闭度的增大,林下光合有效辐射减小 LUE 增大,因此 LUE 波动较大。

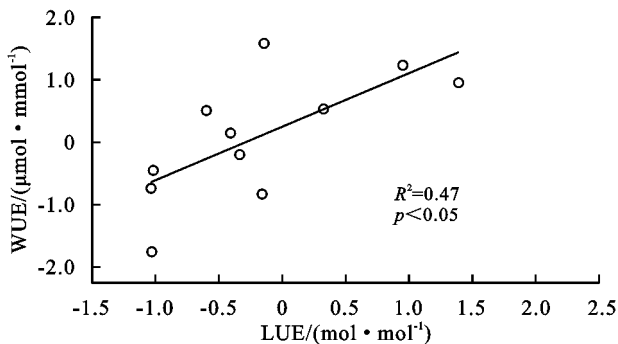


图5 绣线菊光能利用效率(LUE)和水分利用效率(WUE)的 SMA 回归分析

3.2 松山绣线菊叶片 LUE 和 WUE 对环境因子的响

本研究结果表明绣线菊的 P_n 不随光照强度的改变而明显变化,这与遮光响应规律的说法不太一致^[33]。这可能是由于绣线菊长期处于林下的生活策略使得其适应弱光环境,在整个生长阶段保持较稳定的光照需求,在有限资源(如光照)限制下选择资源保守策略,在较充足或较低的光能下均可以正常进行光合作用^[25],因此导致 LUE 受 PAR 的直接影响较大。随着 PAR 的增大,植物可利用光能增加,但是受绣线菊自身耐荫性影响,使得该阶段外界光能处于富余状态,LUE 呈下降趋势,这与 Niu 等对叶片尺度的光资源利用效率的研究结果一致^[34]。有研究表明,在水分限制地区,LUE 会逐渐降低^[35]。但在本研究中,LUE 不随水分变化而发生改变,这与一般研究结果相反^[13]。这可能是林下植物自身耐荫性降低了光合作用对水分含量变化的敏感性,使光合能力在林下较为湿润的环境内变化较小,而 PAR 的增速大于 P_n 的变化速度,随着 PAR 增大,LUE 减小。在本研究中 T_a 较高且降雨量也较高时,LUE 有所下降,这与 Schwalm 等对不同生物群落 LUE 的研究结果一致^[36],说明 T_a 对绣线菊 LUE 的变化也具有重要作用。

植物叶片水分利用效率的变化由 P_n 和 g_s 决定,当 P_n 一定时则主要受 g_s 的变化影响^[37]。在干旱以及受水分胁迫的地区,植物为了防止蒸腾损失的水分

过多, g_s 一般随 VPD 增大而减小,植物蒸腾减少 WUE 随之增大^[31]。结果表明,VPD 主要是通过调控 g_s 来影响 WUE 变化(图 3)。对松山地区绣线菊而言,其生长环境较为湿润水分充足,净光合速率变化稳定,气孔导度在一定范围内随着 VPD 的增大而增大,植物蒸腾随之变化,导致 WUE 下降^[38]。WUE 随 PAR 增大而减小,可能由于 PAR 是太阳辐射的组成部分,当 PAR 增加时, T_a 增大,VPD 增大,而叶片水势可能维持在较高水平^[30],加剧了植物蒸腾,因此 WUE 随之减小。

LUE, WUE 与 SWC 均无显著相关性(图 4),这与周文君等研究结果不一致^[18],SWC 对资源利用效率限制作用较小。这个差异可能是由于植物在干旱地区受干旱胁迫制约较大,而本研究中林下灌木绣线菊具有明显主根,平均根长为 10~30 cm,主根分布有少量侧根,生长位置靠近地表,利用的主要水源为土壤表层水和降雨^[39-41],其处于水分较为充足的环境中,水分不是限制条件,植物正常生长过程中,土壤能够提供足够的水分,主要通过其他环境因子调节植物蒸腾变化进一步影响 WUE 的变化,导致 WUE 对 SWC 响应不敏感;植物在生长季完全展叶期末叶片养分含量下降、叶片年龄增大,导致其 P_n 的光合能力对水分状况不敏感,而受光照作用限制较大^[42],因此 LUE 对 SWC 响应不敏感。

3.3 松山绣线菊叶片 LUE 和 WUE 的相对变化

生态经济理论认为大多数植物需要最大限度获取和利用资源来提高生产力,植物面对环境资源限制,会增强对丰富资源利用的限制,最大化利用有限资源,实现资源的最优分配和利用策略^[43]。Tarvainen 等在对成熟混合针叶林资源利用效率的研究中发现^[3],LUE 和 WUE 存在负相关关系,与该理论一致。但在本研究中,LUE 和 WUE 呈显著正相关(图 5),二者对环境因子存在趋同响应。这可能是由于研究区水资源相对丰富,而绣线菊作为林下灌木,在其生长发育过程中主要受对光照和温度影响,在充足的水资源条件下,最大限度的使用限制性因子。当植被郁闭度增大而光照降低时,LUE 呈增加趋势,WUE 也会随之增加;反之亦然,即当研究区内 PAR 增大时,光照较为饱和,LUE 降低,同时期的植物蒸腾增大使得 WUE 降低,导致 LUE 和 WUE 协同变化。这与李鑫豪等在对典型沙生植物油蒿叶资源利用效率的研究中的结果一致^[19]。表明环境因子可能是资源利用效率相对变化的直接驱动因子,植物通过对环

境资源供给的适应性以满足自身的生长生存需求。本研究的监测时间较短,环境因子在不同生态系统内对植物资源利用效率的影响相互制约,变化较为复杂,未来应侧重对不同环境条件下的植物叶片资源利用效率进行长期监测研究,以阐明影响植物资源利用效率的主要影响因素及其机制。

4 结论

(1) 生长季内,林下灌木绣线菊 LUE 随 PAR 和 T_a 的变化呈现逐渐增大的趋势,WUE 随 PAR 和 VPD 的变化呈现先增大后减小的趋势,二者分别在 9 月和 8 月达到最大值。LUE 变化主要受 PAR 和 T_a 调控,分别为指数和线性负相关;而 WUE 变化主要受 PAR 和 VPD 调控,均呈线性负相关;LUE 和 WUE 均与 SWC 无显著相关。

(2) 研究发现 VPD 是通过影响气孔导度限制叶片蒸腾,从而影响 WUE。在一定范围内适当增大 VPD 可减小 g_s ,降低蒸腾速率,导致 WUE 减小。因此,VPD 降低时绣线菊的水分利用能力增大。

(3) 林下灌木绣线菊的 LUE 与 WUE 对环境的响应存在趋同关系,且光水资源利用效率的相对变化取决于环境驱动因子的变化。

(4) 本研究中,林下灌木绣线菊在有限资源条件下呈现资源保守策略,具体表现为在光能受限的条件下能够最大限度的使用光能进行光合作用从而具备较高的光能利用效率。

参考文献:

- [1] 孙金伟,吴家兵,任亮,等.氮添加对长白山阔叶红松林 2 种树木幼苗光合生理生态特征的影响[J].生态学报,2016,36(21):6777-6785.
- [2] 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(9):1125-1136.
- [3] Tarvainen L, Rantfors M, Wallin G. 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.
- [4] Dybzinski R, Farrior C E, Pacala S W. Increased forest carbon storage with increased atmospheric CO₂ despite nitrogen limitation: A game-theoretic allocation model for trees in competition for nitrogen and light[J]. Global Change Biology, 2015, 21(3):1182-1196.
- [5] Steyn J M, Franke A C, Van der Waals J E, et al. Resource use efficiencies as indicators of ecological sustainability in potato production: a South African case study [J]. Field Crops Research, 2016, 199:136-149.
- [6] 赵文瑞,刘鑫,张金池,等.南京城郊典型树种光合蒸腾、固碳释氧及降温增湿能力[J].林业科学,2016,52(9):31-38.
- [7] Liu P, Black T A, Jassal R S, et al. Divergent long-term trends and interannual variation in ecosystem resource use efficiencies of a southern boreal old black spruce forest 1999—2017 [J]. Global Change Biology, 2019, 25(9):3056-3069.
- [8] Hodapp D, Hillebrand H, Striebel M. "Unifying" the concept of resource use efficiency in ecology [J]. Frontiers in Ecology and Evolution, 2019, 6:233.
- [9] 郑鹏飞,余新晓,贾国栋,等.北京山区侧柏人工林水分利用效率及其影响因素[J].应用生态学报,2019,30(3):727-734.
- [10] 张卫强,贺康宁,田晶会,等.不同土壤水分下侧柏苗木光合特性和水分利用效率的研究[J].水土保持研究,2006,13(6):44-47.
- [11] 李景浩,李慧,魏亚伟,等.樟子松、油松、蒙古栎水分利用效率种间变化及其对环境因子的响应差异[J].植物研究,2016,36(4):581-587.
- [12] Zhu X J, Yu G R, Wang Q F, et al. Spatial variability of water use efficiency in China's terrestrial ecosystems [J]. Global and Planetary Change, 2015, 129:37-44.
- [13] Garbulsky M F, Peñuelas J, Papale D, et al. Patterns and controls of the variability of radiation use efficiency and primary productivity across terrestrial ecosystems [J]. Global Ecology and Biogeography, 2010, 19(2):253-267.
- [14] 蒋高明.荒漠生态系统[J].绿色中国,2017(4):52-55.
- [15] 裴斌,张光灿,张淑勇,等.土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作和抗氧化酶活性的影响[J].生态学报,2013,33(5):1386-1396.
- [16] Liu E K, Mei X R, Yan C R, et al. Effects of water stress on photosynthetic characteristics, dry matter translocation and WUE in two winter wheat genotypes [J]. Agricultural Water Management, 2016, 167:75-85.
- [17] 赵平,孙谷畴,曾小平,等.两种生态型榕树的叶绿素含量、荧光特性和叶片气体交换日变化的比较研究[J].应用生态学报,2000,11(3):327-332.
- [18] 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.
- [19] 李鑫豪,闫慧娟,卫腾宙,等.油蒿资源利用效率在生长

- 季的相对变化及对环境因子的响应[J].植物生态学报,2019,43(10):889-898.
- [20] 连亚妮,杨可伟,牟洪香,等.农田防护林系统植物水分利用效率研究[J].林业与生态科学,2021,36(3):229-235.
- [21] 王松江.森林生态系统在环境平衡中的重要性[J].云南林业调查规划,1987(1):11-15.
- [22] Loidi J, Chytrý M, Jiménez-Alfaro B, et al. Life-form diversity across temperate deciduous forests of Western Eurasia: A different story in the understory[J]. Journal of Biogeography, 2021, 48(11): 2932-2945.
- [23] Schenk H J, Jackson R B. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems[J]. Journal of Ecology, 2002, 480-494.
- [24] Wang Y, Gao Q, Liu T, et al. The greenness of major shrublands in China increased from 2001 to 2013[J]. Remote Sensing, 2016, 8(2): 121.
- [25] 冯强,刘宁,王曦.不同自然光环境下土庄绣线菊的生理生态响应[J].中南林业科技大学学报,2010,30(9): 27-33.
- [26] 李润东,范雅倩,冯沛,等.北京松山天然落叶阔叶林生态系统净碳交换特征及其影响因子[J].应用生态学报,2020,31(11):3621-3630.
- [27] Muraoka H, Koizumi H. Photosynthetic and structural characteristics of canopy and shrub trees in a cool-temperate deciduous broadleaved forest: implication to the ecosystem carbon gain[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2005, 134(1/4): 39-59.
- [28] Peñuelas J, Filella I, Llusia J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*[J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(319): 229-238.
- [29] 郭晓云,杨允菲,李建东.松嫩平原不同旱地生境芦苇的光合参数研究[J].草业学报,2003,12(3):16-21.
- [30] 阮成江,李代琼.黄土丘陵区沙棘气孔导度及其影响因子[J].西北植物学报,2001,21(6):30-36.
- [31] 刘慧民,马艳丽,王柏臣,等.两种绣线菊耐弱光能力的光合适应性[J].生态学报,2012,32(23):7519-7531.
- [32] Jiao L, Lu N, Fu B, et al. Evapotranspiration partitioning and its implications for plant water use strategy: Evidence from a black locust plantation in the semi-arid Loess Plateau, China[J]. Forest Ecology and Management, 2018, 424: 428-438.
- [33] Lambers H, Chapin F S, Pons T L. Plant physiological ecology[M]. New York: Springer, 2008.
- [34] Niu S, Xing X, Zhang Z H E, et al. Water-use efficiency in response to climate change: from leaf to ecosystem in a temperate steppe[J]. Global Change Biology, 2011, 17(2): 1073-1082.
- [35] Stocker B D, Zscheischler J, Keenan T F, et al. Quantifying soil moisture impacts on light use efficiency across biomes[J]. New Phytologist, 2018, 218(4): 1430-1449.
- [36] Schwalm C R, Black T A, Amiro B D, et al. Photosynthetic light use efficiency of three biomes across an east-west continental-scale transect in Canada [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2006, 140(1/4): 269-286.
- [37] 曹生奎,冯起,司建华,等.植物叶片水分利用效率研究综述[J].生态学报,2009,29(7):3882-3892.
- [38] Ma J, Zha T, Jia X, et al. Energy and water vapor exchange over a young plantation in northern China[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 263: 334-345.
- [39] 丁丹,贾文雄,马兴刚,等.祁连山亚高山灌丛优势植物水分来源[J].生态学报,2018,38(4):1348-1356.
- [40] 孙震洲.延崇高速土石边坡灌木根系特征及抗拔力研究[D].北京:北京林业大学,2020.
- [41] 杨吉华,李红云,李焕平,等.4种灌木林地根系分布特征及其固持土壤效应的研究[J].水土保持学报,2007, 21(3): 48-51.
- [42] Turner D P, Urbanski S, Bremer D, et al. A cross-biome comparison of daily light use efficiency for gross primary production[J]. Global Change Biology, 2003, 9(3): 383-395.
- [43] Bloom A J, Chapin F S, Mooney H A. Resource limitation in plants-an economic analogy [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1985: 363-392.