

陆 生 植 物 水 分 利 用 效 率^{*}

李机密^{1,2} 黄儒珠^{1*,*} 王 健^{2,3} 郑怀舟^{2,3} 黄 玮^{1,2}

(¹ 福建师范大学生命科学学院,福州 350108;² 福建省亚热带资源与环境重点实验室,福州 350007;

³ 福建师范大学地理科学学院,福州 350108)

摘 要 植物水分利用效率(water use efficiency,WUE)作为叶片光合与水分生理过程的耦合因子,不仅是联系植被生态系统碳循环与水循环的重要变量,同时亦已成为揭示陆地植被生态系统对全球变化响应和适应对策的重要手段。稳定同位素技术和涡度相关技术的发展和应用,使植物 WUE 的概念和测定方法不断得到扩展,研究内容、尺度也不断拓宽。深入认识植物 WUE 的变化特征及其调控机制,一方面有助于揭示不同植物对生境的生理生态适应机理,另一方面能够促进对陆地生态系统碳-水平衡关系的理解。目前生态系统水平 WUE 的研究尚处初始阶段。如何建立不同尺度水平 WUE 间的联系机制,将成为今后该研究领域的关注点。本文在阐述植物 WUE 概念和测定方法的基础上,综述了植物叶片水平 WUE 的影响因子、种间差异与水分利用策略,以及 WUE 与其他叶性状的关系,介绍了当前生态系统水平 WUE 的研究状况,提出未来的研究趋势。

关键词 水分利用效率;稳定碳同位素;适应机制;生态系统

中图分类号 Q143 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2009)08-1655-09

Water use efficiency of terrestrial plants: A review. LI Ji-mi^{1,2}, HUANG Ru-zhu¹, WANG Jian^{2,3}, ZHENG Huai-zhou^{2,3}, HUANG Wei^{1,2} (¹ College of Life Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China; ² Fujian Province Key Laboratory of Subtropical Resources and Environment, Fuzhou 350007, China; ³ School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China). *Chinese Journal of Ecology* 2009 28(8):1655-1663.

Abstract: Plant water use efficiency (WUE) is a key eco-physiological index reflecting the coupling relationship between carbon and water cycles of vegetation ecosystems. In the meanwhile, the variability of WUE can reflect the responses of terrestrial plants to global change. With the development and application of stable isotope technique and eddy covariance technology, the concepts and measurement methods of WUE are improved, and the research scales about WUE are extended. To further understand the variation characteristics and regulation mechanisms of WUE would help to reveal the plant eco-physiological adaptation mechanism in different habitats, and promote the understanding of the coupling relationship between the carbon and water cycles of terrestrial ecosystems. At present, the research on ecosystem WUE is still in its initial stage, and how to correlate the WUE on different scale levels will be an important research field in the future. In this paper, the affecting factors of leaf WUE, the interspecific differences in plant WUE, the relationships between WUE and leaf characters, and the research progress on WUE at ecosystem scale are reviewed, and the future research aspects are proposed.

Key words: water use efficiency; stable carbon isotope; adaptation mechanism; ecosystem.

大气 CO₂ 浓度升高、降水格局改变、氮沉降以及由于臭氧层变薄所引起的紫外线辐射增强等全球变化已严重影响了植物生理生态过程(许振柱和周

广胜 2003)。植物水分利用效率(water use efficiency,WUE)是耦合植物叶片光合与水分生理过程的重要指标,同时也是联系植被生态系统碳循环和水循环的重要变量(卢玲等 2007)。多尺度水平上植物 WUE 的时空变异特征及其调控机制研究是揭示陆地植被生态系统对全球变化响应和适应对策的基

* 福建省自然科学基金资助项目(2008J0271)。

* * 通讯作者 E-mail: biohuang@fjnu.edu.cn

收稿日期:2009-01-04 接受日期:2009-04-17

础与核心,同时也可作为评价陆地生态系统在全球碳水循环中的作用提供科学依据。

早前,国内外对 WUE 的研究多集中在农作物上,且研究方法较为简单,主要采用田间直接测定法和气体交换法(Paul & John, 1995)。随着稳定同位素技术(stable isotope technique)和涡度相关(eddy covariance)技术的发展与应用,植物 WUE 的概念及测定方法不断得到扩充和完善,研究对象、尺度也不断拓宽(Ponton *et al.*, 2006; Picotte *et al.*, 2007)。目前,国际上稳定同位素技术的应用相当普遍,大量的相关研究多以植物叶片稳定碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)来间接指示叶片水平的 WUE(苏培玺等, 2003; Casper *et al.*, 2005; Donovan *et al.*, 2007)。气体交换法结合稳定碳同位素技术,被广泛应用于探讨植物 WUE 变化的生理生态机制,以及不同植物水分利用策略的比较(孙双峰等, 2006; Picon-Cochard *et al.*, 2006)。更大尺度上,涡度相关技术和遥感技术的发展与应用使得生态系统水平的 WUE 研究取得了突破性进展(卢玲等, 2007; Yu *et al.*, 2007)。如何建立不同尺度水平 WUE 间的联系机制,将成为今后该研究领域的热点。本文在阐述植物 WUE 概念和测定方法的基础上,综述了植物叶片水平 WUE 的影响因子、种间差异和水分利用策略,以及 WUE 与其它叶性状的关系,介绍了当前生态系统水平 WUE 的研究状况,最后提出未来的研究趋势。

1 植物水分利用效率的概念和测定方法

WUE 是指植被光合作用生产的干物质(或净初级生产力)与蒸散作用所消耗的水分之比(Rosenberg, 1974)。从研究尺度看,有叶片、个体和群体 3 个水平的 WUE。目前,多数学者都将叶片水平的 WUE 近似看作植物个体水平的 WUE,简称植物 WUE(陈拓等, 2002; Casper *et al.*, 2005; Picotte *et al.*, 2007)。国内外学者对植物 WUE 的定义主要有 3 种:瞬时水分利用效率(instantaneous water use efficiency, WUE_i)、内在水分利用效率(intrinsic water use efficiency, WUE_g)和综合水分利用效率(integrated water use efficiency, WUE_t)。

WUE_i 是指单位水量通过叶片蒸腾耗散时所能同化的光合产物量,其取决于叶片净光合速率(A)与蒸腾速率(E)的比值,可以通过气体交换法测定。显然,任何影响净光合速率和蒸腾速率的因素均会影响 WUE_i 。 WUE_i 只代表某特定时间内植物部分

叶片的行为,在植物 WUE 种间比较的应用上具有一定局限性。

WUE_g 是指植物叶片净光合速率与气孔导度(g)的比值,其反映了叶片碳吸收和水分耗散的内在调控情况(Osmond *et al.*, 1980)。 WUE_g 测定方法主要有 2 种:气体交换法和稳定碳同位素法。赵平等(2000)的研究表明,当气孔导度成为植物叶片气体交换的主要限制因子时,用气体交换法测定的 WUE_g 来描述光合作用过程比用 WUE_i 更为适宜。利用稳定碳同位素技术测定的植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值指示的 WUE_g 可代表较长时期的水分利用特性,因此,该技术在植物 WUE 研究中得到广泛应用(苏培玺等, 2003; Casper *et al.*, 2005; Donovan *et al.*, 2007)。

Farquhar 等(1982)从理论上预测了植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 WUE 的正相关关系:

$$\delta^{13}\text{C}_p = \delta^{13}\text{C}_a - a - (b - a)C_i/C_a \quad (1)$$

$$A = g \times (C_a - C_i)/1.6 \quad (2)$$

$$E = g \times \Delta W \quad (3)$$

$$\text{WUE}_i = A/E = (C_a - C_i)/1.6 \Delta W \quad (4)$$

$$\text{WUE}_g = A/g = (C_a - C_i)/1.6 \quad (5)$$

式中 $\delta^{13}\text{C}_p$ 、 $\delta^{13}\text{C}_a$ 分别为植物叶片组织和环境的 CO_2 碳同位素比率; C_i 、 C_a 分别为胞间 CO_2 浓度和大气 CO_2 浓度; a 、 b 分别为 CO_2 扩散引起的碳同位素分差(4.4‰)和气孔光合羧化酶的分部效应(27‰); ΔW 为叶内外的水气压之差。

由式(1)可以看出,植物叶片组织的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与 C_i 和 C_a 密切相关。 C_i/C_a 值不仅与叶光合羧化酶有关,同时也与叶片气孔开闭以及环境因子有关(陈世莘等, 2002)。另一方面,由式(4)和式(5)可知,植物水分利用效率也与 C_i 和 C_a 密切相关。因此, $\delta^{13}\text{C}$ 值被公认可间接指示植物较长时期的 WUE_g (林植芳, 1990; Silim *et al.*, 2001; McDowell *et al.*, 2003; Casper *et al.*, 2005)。

WUE_t 是指整株植物或整个生态系统净总固碳量与总耗水量的比值,其中整株植物 WUE_t 的计算公式如下(Farquhar *et al.*, 1989):

$$\text{WUE}_t = A(1 - \Phi_c)/E(1 + \Phi_w) \quad (6)$$

式中, Φ_c 为非光合组织和夜间呼吸消耗的固碳量, Φ_w 为非光合组织或夜间气孔张开所散失的水分。当 Φ_c 包括土壤呼吸释放的碳量, Φ_w 包括土壤蒸发量时,式(6)可用以表示生态系统水平的 WUE。

整株植物 WUE_t 的测定通常采用田间直接测定法,即通过直接测定树木在某一阶段内消耗单位质

量的水分所生产出的干物质量来表示(熊伟等, 2005)。该法测定结果较为准确,但通常需要大量细致繁琐的工作。生态系统水平的 WUE_i 具有重要的生态学和水文学意义,以往是通过生态系统水文过程的测定和传统的生物量动态调查来估算生态系统的 WUE ,但此估算在时间尺度上,存在一定局限。近年来,得益于遥感和涡度相关技术的应用,使生态系统 WUE 的测定在时间和空间尺度上取得了突破(Ponton *et al.*, 2006; 卢玲等, 2007)。

2 植物水分利用效率的影响因子

2.1 生理因子

当植物处于非严重胁迫环境时,气孔导度是植物叶片气体交换的主要限制因子,也是影响植物叶片 WUE 的关键因子(赵平等, 2000)。气孔是陆生植物与外界环境交换水分和气体的主要通道及调节器官,其对外界因子的变化做出相应反应,并调节着植物的碳同化和水分散失的平衡关系(吴大千等, 2007)。当气孔导度降低时,一方面通过气孔蒸腾损失的水分减少,另一方面,通过气孔进入叶肉胞间的 CO_2 也减少,随之净光合速率降低,但蒸腾速率与净光合速率降低的幅度不一,综合结果往往 WUE_i 和 WUE_g 均提高(Ehleringer, 1993; Picotte *et al.*, 2007)。Schulze 等(1998)报道,当土壤水分可利用性降低时,植物 WUE 往往提高,其主要原因是因为叶片气孔导度对水分亏缺的响应比净光合速率更敏感。Silim 等(2001)对北美白云杉(*Picea glauca*)、北美云杉(*P. sitchensis*)及其自然杂交后代的幼苗研究也发现,干旱后,生长期中幼苗的净光合速率下降 20% 左右,而气孔导度约降低 50%,气孔导度的下降幅度是净光合速率下降幅度的两倍多,从而引起植物 WUE 和 $\delta^{13}C$ 值分别提高了约 35% 和 2‰。

植物叶片净光合速率也是影响植物 WUE 的一个重要生理因子。植物可通过提高叶片光合机构活性如羧化酶(Rubisco)活性和 ATP 酶活性以增加叶片净光合速率,进而维持高的 WUE (Silim *et al.*, 2001)。而当植物受到外界环境严重胁迫时,叶片光合机构受到伤害,净光合速率降低,从而使 WUE 下降(Gimenez *et al.*, 1992)。

此外,植物 WUE 还受胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率等生理因子的影响(Gimenez *et al.*, 1992; Heschel

& Riginos, 2005)。

2.2 环境因子

水是影响植物 WUE 的最主要环境因子。对水分可利用性变化条件下植物 WUE 特征的研究一直备受关注,其研究主要集中于以下几方面:1)利用人工控制实验,研究不同干旱处理条件下植物 WUE 的变化(Osório *et al.*, 1998; Leidi *et al.*, 1999);2)研究植物 WUE ($\delta^{13}C$)沿不同降水梯度样带或不同土壤水分状况区域的变化趋势(Saurer *et al.*, 1995; Schulze *et al.*, 1998; Sun *et al.*, 2003; 陈世莘等, 2004);3)研究植物 WUE ($\delta^{13}C$)对季节或年均降雨量的响应情况(苏波等, 2000; 王国安和韩家懋, 2001; Picotte *et al.*, 2007);4)通过分析树木年轮 $\delta^{13}C$ 值与降雨量或大气相对湿度的相关性,以及降雨量变化对 WUE 的影响(Saurer *et al.*, 1997; Ferrio *et al.*, 2003)。多数研究认为,当土壤水分可利用性降低时,大部分植物 WUE 增高(Saurer *et al.*, 1995; Schulze *et al.*, 1998; 陈世莘等, 2004; Picotte *et al.*, 2007)。而苏波等(2000)基于 $\delta^{13}C$ 值对东北样带草原区植物 WUE 的分析发现,植物叶片 $\delta^{13}C$ 值和 WUE 随年均降雨量呈现多种变化趋势,有些植物 WUE 随年均降雨量下降而降低或不变,推测这可能与不同种植物对环境梯度变化的响应不同有关; Golluscio 和 Oesterheld(2007)比较了阿根廷巴塔哥尼亚 25 种植物在不同土壤水分条件下 WUE 的种内和种间差异,结果显示降雨量高的年份 WUE 更高,推断这可能与湿润年份植物的光合作用不受养分限制从而提高单位气孔导度的光合速率有关。此外,干旱胁迫严重时,叶片光合机构遭破坏,羧化效率下降,也会使植物 WUE 降低(Gimenez *et al.*, 1992)。

研究表明,大气 CO_2 浓度升高可提高植物 WUE 。然而 WUE 的提高是源于光合速率的提高还是蒸腾速率的降低抑或二者兼而有之目前尚无定论。蒋高明等(1997)报道,生长在美国生物圈二号内高 CO_2 浓度($> 2200 \mu mol \cdot mol^{-1}$)达 4.5 年的 5 种热带雨林植物在 CO_2 浓度 $700 \sim 820 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 时的气孔导度、蒸腾速率比在 $350 \sim 400 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 时分别降低 52% 和 25%, WUE 则提高了 191%。Rogers 等(1994)研究发现 CO_2 浓度增加净光合速率未必增加, WUE 提高是蒸腾速率下降所致。Kimball 等(1994)则报道, CO_2 浓度增加引起 WUE 提高主要是净光合速率增加所致,蒸腾速率减

少不明显。张小全等(2000)认为,CO₂浓度增加使杉木(*Cunninghamia lanceolata*)叶片水平的WUE提高是光合速率的增大和蒸腾速率的减少共同作用的结果。王建林等(2008)认为,在CO₂浓度增加情况下,不同光合型植物在WUE变化上存在差异,C₃植物WUE的提高主要在于光合速率的提高,而C₄植物WUE的提高主要在于蒸腾速率的降低。稳定碳同位素技术测定的结果也表明,植物WUE随着20世纪大气CO₂浓度的上升而普遍提高。Duquesnay等(1998)通过法国东北部欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*)δ¹³C值的测定,发现20世纪山毛榉的WUE提高了44%。欧洲冷杉(*Abies alba*)δ¹³C值的测定结果也表明,20世纪WUE提高了约30%(Bert et al., 1997)。郑凤英等(2001)对狭叶山黄麻(*Trema angustifolia*)和光叶山黄麻(*T. cannabina*)的研究表明,20世纪20年代至90年代2种植物的WUE分别提高了19.5%和42.2%。

光也是影响植物WUE的一个重要因素。林植芳等(1995)测定了不同光照强度(100%、40%、16%)条件下木荷(*Schima superba*)和黧蒴栲(*Castanopsis fissa*)幼苗叶片δ¹³C值,结果表明,δ¹³C值和WUE随光照强度降低而下降。Hanba等(1997)测定了水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、黑榆(*Ulmus davidiana*)和毛赤杨(*Alnus hirsuta*)3个种属不同高度树叶的δ¹³C值,结果表明,林下树丛叶层δ¹³C值比顶层低,认为这种差异是光照强度不同引起的。Li等(2007)也发现蒙古山地北部森林新疆落叶松(*Larix sibirica*)光下叶片δ¹³C值比阴处叶片高。增强UV-B辐射一定程度上也对植物WUE产生影响,陈兰和张守仁(2006)研究发现UV-B辐射能引起土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)叶片气孔关闭和蒸腾减弱,从而提高WUE。Greitner和Winner(1988)认为,UV-B对碳同化过程的影响要比对气孔导度的作用小,从而提高植物WUE。

除水分、光强、大气CO₂浓度外,影响植物WUE的环境因子还有温度、土壤盐分等(陈世莘等, 2002; 黄建辉等, 2005)。

2.3 植株大小与年龄

植株大小与年龄对植物WUE影响的研究结果存在2种相反的结论。Li等(2007)对蒙古山地北部森林落叶松叶片δ¹³C值的研究表明,幼树的δ¹³C值和WUE比成年树高。Terwilliger等(2001)、Brendel等(2003)以及Holtum和Winter(2005)对幼树

与成年树δ¹³C值间的研究结果与Li等的结论基本一致。同时,Brendel等(2003)还提出,幼树δ¹³C值和WUE较成年树高是与幼树和成年树叶生长所使用的碳的主要来源不同有关。一般树干和根的δ¹³C值要比叶片高2‰~5‰(Damesin & Lelarge, 2003),如果幼树叶生长所使用的碳主要来源于树干,那么其叶片δ¹³C值将比成年树高(Brendel et al., 2003)。与此相反,孙双峰等(2006)发现三峡库区岸边共存松栎幼树比成年树有着更高的气孔导度和更低的WUE。Donovan和Ehleringer(1991)的研究也发现,半干旱灌木*Chrysothamnus nauseosus*幼龄期比成熟期具有更高的光合作用、蒸腾作用及更低的WUE。Panek和Waring(1995)以及何春霞等(2008)的研究表明,δ¹³C值与传导水分的枝条长度间存在较强正相关,原因是枝条长度增加水分传导性降低,气孔导度减小,从而对¹³C的吸收增强,δ¹³C和WUE提高。因此,笔者认为在进一步比较乔木成树与幼树的WUE(δ¹³C)时还应考虑枝条长度对δ¹³C的影响。

3 植物水分利用效率的种间差异以及水分利用策略

植物WUE具有遗传性,不同物种WUE不同,且对外界环境变化的响应敏感性不一,因此,同一生境不同植物对水分利用的竞争能力不同。干旱生境里,高WUE植物的干旱适应能力较强,而湿润环境中,低WUE植物对水分的摄取能力可能比高WUE植物更强(陈世莘等, 2002)。从生理角度看,WUE较高的植物,其光合速率、蒸腾速率通常都较低,但均能维持在一定水平,即使遭受严重干旱,这些植物仍能保持一定的光合速率(Lefi et al., 2004; Niu et al., 2004; Otieno et al., 2005),而WUE较低的植物对水分条件变化非常敏感,一旦土壤含水量降低其光合速率就明显下降,因此其更易受干旱胁迫。孙双峰等(2006)对三峡库区岸边共存马尾松(*Pinus massoniana*)和栎树(*Quercus*)水分利用策略研究的结果也支持上述观点:马尾松的光合速率、气孔导度都小于栎树,而WUE(δ¹³C)则高于栎树,说明马尾松在干旱情况下抵御干旱的能力大于栎树,而栎树在水分充足情况下竞争优势大于马尾松。Silim等(2001)比较了北美白云杉和北美云杉幼苗对生境变化的适应能力差异,充分供水条件下,北美云杉较北美白云杉有更高的δ¹³C值和干物质量,而经反复干旱处理,北美白云杉δ¹³C值的增加幅度比北美云

杉高,干物质量的降低幅度比北美云杉低,因而北美白云杉的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和干物质量均比北美云杉高,可见,土壤水分亏缺条件下,北美白云杉能够通过较大幅度地提高 WUE 以避免植株生长量的大幅度降低,故北美白云杉具有更广泛的地理分布特征。

植物在长期的进化适应过程中形成了 2 种不同的水分利用策略:1)耐旱策略(drought tolerance),如多年生植物,此类植物在干旱期间通常具有保守的水分利用方式即较高的 WUE,并保持相对较低的生长速率和光合速率;2)避旱策略(drought avoidance),如 1 年生植物,这类植物在水分相对充足时具有较低的 WUE,并通过蒸腾耗水保持较高的光合速率和较快的生长速率,以便在干旱来临前完成开花或生活周期(Schuster *et al.*, 1992; Arntz & Delph, 2001; Casper *et al.*, 2005)。因此,严重干旱环境下,耐旱型植物在群落中处于优势地位,而水分条件相对优越环境下,则避旱型植物占优势。Tsialtas 等(2001)对希腊萨洛尼卡西部干旱区草地不同物种的 WUE 与丰富度相关分析结果表明,WUE 高的物种生产力也较大。陈世莘等(2004)对内蒙古锡林河流域黄囊苔草(*Carex korshinskyi*)植物群落的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 WUE 研究发现,具有较高 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 WUE 的黄囊苔草种群在群落中出现的频度和地上生物量所占的比例都显著增加。

4 植物水分利用效率与其他叶性状的关系

与比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶氮含量和氮素利用效率(nitrogen use efficiency, NUE)等叶性状一样,植物 WUE 也是研究植物对生境适应机制的重要特征参数之一(李永华等, 2005; 李明财等, 2007),其体现了植物在长期适应过程中为获得最佳光合作用与蒸腾作用所形成的适应策略。

植物 WUE 与单位质量叶氮含量(N_{mass})一般呈明显的正比关系,且这种关系普遍存在于不同种群以及不同环境梯度如不同树木冠层高度、不同海拔高度和土壤不同水分条件下的同一种植物中(Sparks & Enleringer, 1997; Livingston *et al.*, 1998; Duursma & Marshall, 2006; Li *et al.*, 2007)。研究表明,单位质量叶氮含量的高低直接决定叶片光合能力的大小(Evans, 1989; Reich *et al.*, 1991),因此,高叶氮植物往往叶片光合速率大, WUE 高。单位叶面积叶氮含量(N_{area})同植物 WUE 间也呈正相关关系,针叶植物 WUE($\delta^{13}\text{C}$)和 N_{area} 从植株顶部往下有

逐步减少的趋势,分析认为这与树冠不同层次的光照条件差异有关,树冠上部光照充足, N_{area} 较高,因此具有较高的光合速率,进而导致高的 WUE (Duursma & Marshall, 2006)。然而,也有少数研究认为植物 WUE 与叶氮含量无关(Kloeppel *et al.*, 1998)或呈负相关(Delucia & Schlesinger, 1991; Welker *et al.*, 2003)。Adams 和 Kolb(2004)研究发现西黄松(*Pinus ponderosa*)比柔松(*P. flexilis*)和 *P. menziesii* 具有更高的 N_{mass} ,但 WUE($\delta^{13}\text{C}$)却更低,其可能与西黄松具有更高的气孔密度或气孔导度以及不同植物叶片碳水化合物(如木质素和纤维素等)的浓度差异有关。高叶氮含量有助于叶片光合速率的提高,但同时也增加了叶片气孔导度,从而导致植物体内水分散失加速(Wilkins, 1984)。有关植物 WUE 与叶氮含量间的关系目前有不少报道,但其内在关联机制尚不明晰,有待进一步深入研究。

多数研究表明,植物 WUE 与 SLA 呈负相关。Hultine 和 Marshall(2000)研究表明,美国落基山脉中北部 4 种常绿针叶植物叶片 WUE($\delta^{13}\text{C}$)随海拔的升高而增大,SLA 则随海拔的升高而降低,二者呈负相关,该结论与 Vitousek 等(1990)对夏威夷 *Metrosideros polymorpha* 的研究结果基本一致。王玉涛等(2008)对北京城市绿化的 6 个常绿针叶和 18 个落叶阔叶树种叶片 WUE($\delta^{13}\text{C}$)季节变化的研究也表明,无论种间还是种内,SLA 均与 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈显著的负相关,说明 SLA 可以作为叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的替代指标来估计 WUE。

植物 WUE 与 NUE 之间通常存在权衡(trade-off),即自然条件下,拥有较高 WUE($\delta^{13}\text{C}$ 值)的植物,是以低的 NUE(C/N)为代价,反之亦然(李明财等, 2007)。植物叶片水平 NUE 一般用单位质量叶氮含量的倒数来表示(李玉霖等, 2005),而长期 NUE 是通过叶片 C/N 来反映(Aerts & Chapin, 2000)。李明财等(2007)对青藏高原东部高山植物的研究表明,自然条件下,多年生植物 WUE 比 1 年生植物高,而 NUE 则比 1 年生植物低,可见高山植物 WUE 与 NUE 间存在明显的权衡关系。Li 等(2007)对中纬度蒙古地区落叶松叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的研究也表明,叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与 NUE 成反比,说明植物对水分和氮素利用的权衡是影响该地区植物碳-水关系的一个重要因子。另外,全球变化引起的氮沉降速率增加也将影响植物的 WUE。Chen 等(2005)对内蒙古草原同一草地群落中 WUE 较低的羊草(*Leymus*

chinensis) 和大针茅 (*Stipa grandis*) 进行氮素添加实验, 结果显示, 增加氮素使羊草 WUE 提高, NUE 降低, 而同样的处理对大针茅的影响却不明显。

5 生态系统水分利用效率的研究

生态系统水平 WUE 特征的研究正逐渐成为全球变化背景下陆地生态系统碳-水交换与平衡研究的热点 (Scanlon & Albertson, 2004; Yu *et al.*, 2007; 卢玲等, 2007)。生态系统 WUE 是指生态系统碳通量与水通量的比值, 其中碳通量过程主要包括光合作用吸收的 CO_2 和呼吸作用释放的 CO_2 , 水循环过程主要包括植被蒸腾和土壤蒸发散失水分等。

比较分析表明, 不同类型生态系统 WUE 间存在明显差异 (卢玲等, 2007; Yu *et al.*, 2007)。Ponton 等 (2006) 利用涡度相关技术研究发现, 加拿大西部地区原始花旗松林、白杨林和草原 3 个生态系统的 WUE 依次降低, 最高蒸散速率依次减少, 表明蒸散速率不同是 3 个生态系统间 WUE 差异的主要原因。Yu 等 (2007) 利用涡度相关技术对中国东部森林生态系统 WUE 进行研究, 结果表明, 温带地区长白山针阔混交林的 WUE 比亚热带地区千烟洲针叶林和常绿阔叶林高, 且温带和亚热带 2 个地区生态系统 WUE 对气候因子的响应情况不一致。卢玲等 (2007) 利用区域生产力模型 (C-FIX) 和新一代陆面过程模型 (CoLM) 结合遥感数据, 得到中国西部地区主要植被生态系统的年均 WUE 大小, 顺序依次为山区森林 > 荒漠乔灌丛 > 灌溉农田 > 高寒草地 > 寒漠和戈壁, 且研究区内不同植被类型生态系统 WUE 的季节变化特征也有较大差异。

土壤水分对生态系统 WUE 的影响较为复杂, 除与植被受到的干旱程度有关外, 还与生态系统类型有关。Scanlon 和 Albertson (2004) 对非洲 Kalahari 样带上 4 个通量定位站的水、碳通量数据的分析表明, 随平均降水量的减少, 生态系统 WUE 升高。卢玲等 (2007) 定量估算了 2002 年中国西部地区植被生态系统的 WUE, 结果表明, 西北干旱区内河流域荒漠植被呈现相对较高的 WUE, 反映出适度水分亏缺地区天然植被生态系统可能具有较水分充足地区植被生态系统更高的 WUE 功能。与此相反, 闫巍等 (2006) 利用涡度相关技术对青藏高原高寒草甸生态系统 WUE 的研究表明, 生态系统 WUE 与降雨量呈一定的正相关, 其中 2004 年生态系统 WUE 受 CO_2 通量的影响非常明显, 而受蒸散通量的影响不

大, 说明 2004 年降雨比较丰富, 其生态系统固定碳的能力相对较强, WUE 也因此相对较高。Reichstein 等 (2002) 对地中海地区森林生态系统的研究表明, 极端干旱条件下生态系统 WUE 随土壤含水量的减少而降低, 其与极端干旱条件下叶片水平 WUE 的研究结果相似。

6 展 望

植物 WUE 是耦合植物光合与水分生理过程的重要指标, 同时也是联系植被生态系统碳循环和水循环的关键因子, 具有重要的生理学、生态学和水文学意义。在不同时空尺度上, 进一步深入开展植物 WUE 的研究, 并建立不同尺度水平 WUE 间的联系机制, 是未来该研究领域的关注点。鉴于此, 笔者认为今后植物 WUE 的研究应把握以下几个趋势: 1) 结合植物叶片气体交换法和稳定碳同位素技术, 从植物生理生态学的角度揭示植物对外界环境因子的响应机制及对特殊生境的适应策略。全球变化过程正在加剧, 大气 CO_2 浓度升高、温度上升、降水格局改变、氮沉降以及由于臭氧层变薄所引起的紫外线辐射增强等已严重影响植物的光合水分生理过程, 进而改变物种间的竞争关系。目前, 有不少关于环境因子对植物 WUE 影响的报道, 但结合生理因子进行深入分析的研究, 以及各环境因子交互作用下 WUE 特征的研究还较少。此外, 揭示不同生境同一植物以及同一生境不同植物水分利用策略的机制, 对探寻植物对特殊生境或干旱生境的适应策略具有重要意义, 也必将在干旱、半干旱区, 以及退化生态系统植物生理生态研究中得到广泛应用。2) 植物 WUE 与叶性状的尺度扩展研究。植物 WUE 与叶性状具有普遍相关性, 二者均已成为研究植物对资源利用策略的重要指标。由于叶性状具有相对稳定性, 其作为植物叶片水平 WUE 的间接指标, 在 WUE 研究尺度的扩展中将起到桥梁作用。3) 开展生态系统 WUE 的研究, 并建立不同尺度 WUE 的联系机制。生态系统 WUE 的研究尚处初始阶段, 其对环境因子的响应机制, 以及不同类型生态系统 WUE 间的比较研究等还较少。此外, 植物叶片水平 WUE 的研究较为深入细致, 但很少将其理论应用于生态系统尺度的研究之中。植物叶片水平的生理生态特征是生态系统结构和功能的基础, 因此深入认识植物叶片、冠层与生态系统间的 WUE 关系是有效预测全球变化对生态系统碳水平衡影响的重要前提。

参考文献

- 陈 兰, 张守仁. 2006. 增强 UV-B 辐射对暖温带落叶阔叶林土庄绣线菊水分利用效率、气孔导度、叶氮素含量及形态特性的影响. 植物生态学报, **30**(1): 47–56.
- 陈世苹, 白永飞, 韩兴国, 等. 2004. 沿土壤水分梯度黄囊苔草碳同位素组成及其适应策略的变化. 植物生态学报, **28**(4): 515–522.
- 陈世苹, 白永飞, 韩兴国. 2002. 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, **26**(5): 549–560.
- 陈 拓, 冯虎元, 徐世建, 等. 2002. 荒漠植物叶片碳同位素组成及其水分利用效率. 中国沙漠, **22**(3): 288–291.
- 何春霞, 李吉跃, 郭 明, 等. 2008. 4 种乔木叶片光合特性和水分利用效率随树高的变化. 生态学报, **28**(7): 3008–3016.
- 黄建辉, 林光辉, 韩兴国. 2005. 不同生境间红树科植物水分利用效率的比较研究. 植物生态学报, **29**(4): 530–536.
- 蒋高明, 林光辉, Marino BDV. 1997. 美国生物圈二号内生长在高 CO₂ 浓度下的 10 种植物气孔导度、蒸腾速率及水分利用效率的变化. 植物学报, **39**(6): 546–553.
- 李明财, 刘洪艳, 宋大伟, 等. 2007. 青藏高原东部高山植物的水分利用效率与氮素利用效率研究. 西北植物学报, **27**(6): 1216–1224.
- 李永华, 罗天祥, 卢 琦, 等. 2005. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较. 生态学报, **25**(5): 994–999.
- 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 2005. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. 生态学报, **25**(2): 304–311.
- 林植芳. 1990. 稳定性碳同位素技术在植物生理生态学研究中的应用. 植物生理学通讯, **3**(3): 1–6.
- 林植芳, 林桂珠, 孔国辉, 等. 1995. 生长光强对亚热带自然林两种木本植物稳定碳同位素比、细胞间 CO₂ 浓度和水分利用效率的影响. 热带亚热带植物学报, **3**(2): 77–82.
- 卢 玲, 李 新, 黄春林, 等. 2007. 中国西部植被水分利用效率的时空特征分析. 冰川冻土, **29**(5): 777–784.
- 苏 波, 韩兴国, 李凌浩, 等. 2000. 中国东北样带草原区植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及水分利用效率对环境梯度的响应. 植物生态学报, **24**(6): 648–655.
- 苏培玺, 陈怀顺, 李启森. 2003. 河西走廊中部沙漠植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点及其对水分利用效率的指示. 冰川冻土, **25**(5): 597–602.
- 孙双峰, 黄建辉, 林光辉, 等. 2006. 三峡库区岸边共存松栎树种水分利用策略比较. 植物生态学报, **30**(1): 57–63.
- 王国安, 韩家懋. 2001. 中国西北 C₃ 植物的碳同位素组成与年降雨量关系初探. 地质科学, **36**(4): 494–499.
- 王建林, 于贵瑞, 房全孝, 等. 2008. 不同植物叶片水分利用效率对光和 CO₂ 的响应与模拟. 生态学报, **28**(2): 525–533.
- 王玉涛, 李吉跃, 程 炜, 等. 2008. 北京城市绿化树种叶片碳同位素组成的季节变化及与土壤温度和气象因子的关系. 生态学报, **28**(7): 3143–3151.
- 吴大千, 徐 飞, 郭卫华, 等. 2007. 中国北方城市常见绿化植物夏季气孔导度影响因素及模型比较. 生态学报, **27**(10): 4141–4148.
- 熊 伟, 王彦辉, 于澎涛. 2005. 树木水分利用效率研究综述. 生态学杂志, **24**(4): 417–421.
- 许振柱, 周广胜. 2003. 陆生植物对全球变化的适应性研究进展. 自然科学进展, **13**(2): 113–120.
- 闫 巍, 张宪州, 石培礼, 等. 2006. 青藏高原高寒草甸生态系统 CO₂ 通量及其水分利用效率特征. 自然资源学报, **21**(5): 756–767.
- 赵 平, 孙谷畴, 曾小平, 等. 2000. 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. 应用生态学报, **11**(3): 327–332.
- 郑凤英, 彭少麟, 赵 平. 2001. 两种山黄麻属植物在近一世纪里气孔密度和潜在水分利用率的变化. 植物生态学报, **25**(4): 405–409.
- 张小全, 徐德应, 赵茂盛, 等. 2000. CO₂ 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响. 生态学报, **20**(3): 390–396.
- Adams HD, Kolb TE. 2004. Drought responses of conifers in ecotone forests of northern Arizona: Tree ring growth and leaf $\delta^{13}\text{C}$. *Oecologia*, **140**: 217–225.
- Aerts R, Chapin FS III. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, **30**: 1–67.
- Arntz AM, Delph LF. 2001. Pattern and process: Evidence for the evolution of photosynthetic traits in natural populations. *Oecologia*, **127**: 455–467.
- Bert D, Leavitt SW, Dupouey JL. 1997. Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century. *Ecology*, **78**: 1588–1596.
- Brendel O, Handley L, Griffiths H. 2003. The $\delta^{13}\text{C}$ of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles: Spatial and temporal variations. *Annals of Forest Science*, **60**: 97–104.
- Casper BB, Forseth IN, Wait DA. 2005. Variation in carbon isotope discrimination in relation to plant performance in a natural population of *Cryptantha flava*. *Oecologia*, **145**: 541–548.
- Chen SP, Bai YF, Zhang LX, et al. 2005. Comparing physiological responses of two dominant grass species to nitrogen addition in Xilin River Basin of China. *Environmental and Experimental Botany*, **53**: 65–75.
- Damesin C, Lelarge C. 2003. Carbon isotope composition of current-year shoots from *Fagus sylvatica* in relation to growth, respiration and use of reserves. *Plant, Cell and Environment*, **26**: 207–219.
- DeLucia EH, Schlesinger WH. 1991. Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants. *Ecology*, **72**: 51–58.
- Donovan LA, Dudley SA, Rosenthal DM, et al. 2007. Phenotypic selection on leaf water use efficiency and related eco-

- physiological traits for natural populations of desert sunflowers. *Oecologia*, **152**:13–25.
- Donovan LA, Ehleringer JR. 1991. Ecophysiological differences among juvenile and reproductive plants of several woody species. *Oecologia*, **86**:594–597.
- Duquesnay A, Breda N, Stievenard M, *et al.* 1998. Changes of tree-ring $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) in north-eastern France during the past century. *Plant, Cell and Environment*, **21**:565–572.
- Duursma RA, Marshall JD. 2006. Vertical canopy gradients in $\delta^{13}\text{C}$ correspond with leaf nitrogen content in a mixed-species conifer forest. *Trees*, **20**:496–506.
- Ehleringer JR. 1993. Carbon and water relations in desert plants: An isotopic perspective// Ehleringer JR, Hall AE, Farquhar GD, eds. *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. San Diego: Academic Press:155–172.
- Evans JR. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia*, **78**:9–19.
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT. 1989. Carbon-isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**:503–537.
- Farquhar GD, O'Leary MH, Berry JA. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, **9**:121–137.
- Ferrio JP, Florit A, Vega A, *et al.* 2003. $\delta^{13}\text{C}$ and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia*, **137**:512–518.
- Gimenez C, Mitchell VJ, Lawlor DW. 1992. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiology*, **98**:516–524.
- Golluscio RA, Oesterheld M. 2007. Water use efficiency of twenty-five co-existing Patagonian species growing under different soil water availability. *Oecologia*, **154**:207–217.
- Greitner CS, Winner WE. 1988. Increases in $\delta^{13}\text{C}$ values of radish and soybean plants caused by ozone. *New Phytologist*, **108**:489–494.
- Hanba YT, Mori S, Lei TT, *et al.* 1997. Variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ along a vertical profile of irradiance in a temperate Japanese forest. *Oecologia*, **110**:253–261.
- Heschel MS, Riginos C. 2005. Mechanisms of selection for drought stress tolerance and avoidance in *Impatiens capensis* (Balsaminaceae). *American Journal of Botany*, **92**:37–44.
- Holtum JAM, Winter K. 2005. Carbon isotope composition of canopy leaves in a tropical forest in Panama throughout a seasonal cycle. *Trees*, **19**:545–551.
- Hultine KR, Marshall JD. 2000. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, **123**:32–40.
- Kimball BA, Lamorte RL, Seay RS, *et al.* 1994. Effects of free-air CO_2 enrichment on energy balance and evapotranspiration of cotton. *Agricultural and Forest Meteorology*, **70**:259–278.
- Kloeppel BD, Gower ST, Treichel IW, *et al.* 1998. Foliar carbon isotope discrimination in *Larix* species and sympatric evergreen conifers: A global comparison. *Oecologia*, **114**:153–159.
- Lefi E, Medrano H, Cifre J. 2004. Water uptake dynamics, photosynthesis and water use efficiency in field grown *Medicago arborea* and *Medicago citrina* under prolonged Mediterranean drought conditions. *Annals of Applied Biology*, **144**:299–307.
- Leidi EO, López M, Gorham J, *et al.* 1999. Variation in carbon isotope discrimination and other traits related to drought tolerance in upland cotton cultivars under dryland conditions. *Field Crops Research*, **61**:109–123.
- Li SG, Tsujimura M, Sugimoto A, *et al.* 2007. Temporal variation of $\delta^{13}\text{C}$ of larch leaves from a montane boreal forest in Mongolia. *Trees*, **21**:479–490.
- Livingston NJ, Whitehead D, Kelliher FM, *et al.* 1998. Nitrogen allocation and carbon isotope fractionation in relation to intercepted radiation and position in a young *Pinus radiata* D. Don tree. *Plant, Cell and Environment*, **21**:795–803.
- McDowell N, Brooks JR, Fitzgerald SA, *et al.* 2003. Carbon isotope discrimination and growth response of old *Pinus ponderosa* trees to stand density reductions. *Plant, Cell and Environment*, **26**:631–644.
- Niu SL, Peng Y, Jiang GM, *et al.* 2004. Differential responses to simulated precipitation exhibited by a typical shrub and a herb coexisted in hunshandak sandy land. *Acta Botanica Sinica*, **46**:1170–1177.
- Osmond CB, Björkman O, Anderson DJ. 1980. *Physiological Processes in Plant Ecology: Toward a Synthesis with Atriplax*. Berlin, Springer-Verlag.
- Osório J, Osório ML, Chaves MM, *et al.* 1998. Effects of water deficits on $\delta^{13}\text{C}$ discrimination and transpiration efficiency of *Eucalyptus globulus* clones. *Australian Journal of Plant Physiology*, **25**:645–653.
- Otieno DO, Schmidt MWT, Kinyamario JI, *et al.* 2005. Responses of *Acacia tortilis* and *Acacia xanthophloea* to seasonal changes in soil water availability in the savanna region of Kenya. *Journal of Arid Environments*, **62**:377–400.
- Panek JA, Waring RH. 1995. Carbon isotope variation in Douglas-fir foliage: Improving the $\delta^{13}\text{C}$ -climate relationship. *Tree Physiology*, **15**:657–663.
- Paul JK, John SB. 1995. *Water Relations of Plants and Soils*. San Diego: Academy Press.
- Picon-Cochard C, Coll L, Balandier P. 2006. The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: The case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia*, **148**:373–383.
- Picotte JJ, Rosenthal DM, Rhode JM, *et al.* 2007. Plastic responses to temporal variation in moisture availability: Consequences for water use efficiency and plant performance. *Oecologia*, **153**:821–832.

- Ponton S , Flanagan LB , Alstad KP , *et al.* 2006. Comparison of ecosystem water-use efficiency among Douglas-fir forest , aspen forest and grassland using eddy covariance and carbon isotope techniques. *Global Change Biology* , **12** : 294–310.
- Reich PB , Uhl C , Walters MB , *et al.* 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species. *Oecologia* , **86** : 16–24.
- Reichstein M , Tenhunen JD , Rouspard O , *et al.* 2002. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites : Revision of current hypotheses. *Global Change Biology* , **8** : 999–1017.
- Rogers HH , Runion GB , Krupa SV. 1994. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environment Pollution* , **83** : 155–189.
- Rosenberg NJ. 1974. Microclimate : The Biological Environment. New York : John Wiley & Sons Press.
- Saurer M , Borella S , Schweingruber F , *et al.* 1997. Stable carbon isotopes in tree rings of beech : Climatic versus site-related influences. *Trees* , **11** : 291–297.
- Saurer M , Siegenthaler U , Schweingruber F. 1995. The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus Series B , Chemical and Physical Meteorology* , **47** : 320–330.
- Scanlon TM , Albertson JD. 2004. Canopy scale measurements of CO₂ and water vapor exchange along a precipitation gradient in southern Africa. *Global Change Biology* , **10** : 329–341.
- Schulze ED , Williams RJ , Farquhar GD , *et al.* 1998. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia. *Australian Journal of Plant Physiology* , **25** : 413–425.
- Schuster WSF , Phillips SL , Sandquist DR , *et al.* 1992. Heritability of carbon isotope discrimination in *Gutierrezia microcephala* (Asteraceae). *American Journal of Botany* , **79** : 216–221.
- Silim SN , Guy RD , Patterson TB , *et al.* 2001. Plasticity in water-use efficiency of *Picea sitchensis* , *P. glauca* and their natural hybrids. *Oecologia* , **128** : 317–325.
- Sparks JP , Ehleringer JR. 1997. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects. *Oecologia* , **109** : 362–367.
- Sun B , Dilcher DL , Beerling DJ , *et al.* 2003. Variation in *Ginkgo biloba* L. leaf characters across a climatic gradient in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* , **100** : 7141–7146.
- Terwilliger VJ , Kitajima K , Le Roux-Swarthout DJ , *et al.* 2001. Intrinsic water-use efficiency and heterotrophic investment in tropical leaf growth of two neotropical pioneer tree species as estimated from $\delta^{13}\text{C}$ values. *New Phytologist* , **152** : 267–281.
- Tsialtas JT , Handley LL , Kassoumi MT , *et al.* 2001. Interspecific variation in potential water-use efficiency and its relation to plant species abundance in a water-limited grassland. *Functional Ecology* , **15** : 605–614.
- Vitousek PM , Field CB , Matson PA. 1990. Variation in foliar $\delta^{13}\text{C}$ in Hawaiian *Metrosideros polymorpha* : A case of internal resistance. *Oecologia* , **84** : 362–370.
- Welker JM , Jónsdóttir IS , Fahnestock JT. 2003. Leaf isotopic ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) and nitrogen contents of *Carex* plants along the Eurasian Coastal Arctic : Results from the North-east Passage expedition. *Polar Biology* , **27** : 29–37.
- Wilkins MB. 1984. Advanced Plant Physiology. London : Pitman Publishing Inc.
- Yu GR , Song X , Wang QF , *et al.* 2007. Water-use efficiency of forest ecosystems in eastern China and its relations to climatic variables. *New Phytologist* , **177** : 927–937.

作者简介 李机密,女,1984年生,硕士研究生。主要从事植物生理生态研究。E-mail : similar520@163.com
责任编辑 王 伟
