

兴安落叶松水分利用效率对模拟气候变暖的响应

王楠¹ 王晶晶² 王传宽² 全先奎^{2*}

(1. 黑龙江科技大学建筑工程学院, 哈尔滨 150020; 2. 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室(东北林业大学), 哈尔滨 150040)

摘要 研究气候变暖对树木水分利用效率的影响, 有利于揭示树木碳水耦合关系对全球气候变暖的响应。2004年, 将4个不同气温地点(年均温从低到高依次为塔河、松岭、孙吴、带岭)生长的兴安落叶松(*Larix gmelinii*)幼树移栽至其自然分布区南缘的同质园(帽儿山), 通过被动增温模拟气候变暖。2022年8月, 在同质园和4个移栽地同步采用气体交换法测定兴安落叶松瞬时水分利用效率(WUE_i)和潜在水分利用效率(WUE_g), 并用碳同位素丰度表示长期水分利用效率(WUE_L), 探讨不同模拟变暖程度对兴安落叶松水分利用效率的影响。结果表明: WUE_i 和 WUE_g 在不同模拟变暖程度下均显著增大, 塔河、松岭、孙吴、带岭的 WUE_i 分别增大33.37%、38.84%、42.06%和58.76%, WUE_g 分别增大15.94%、18.47%、20.84%和39.10%, WUE_L 仅在模拟变暖程度较大的松岭和塔河显著增大16.92%和30.56%。 WUE_i 、 WUE_g 和 WUE_L 增大的幅度均与模拟变暖程度呈线性正相关。模拟气候变暖处理前后, WUE_i 和 WUE_g 均存在显著的地点间差异且具有相似规律, 而 WUE_L 仅在模拟气候变暖处理前具有显著的地点间差异。 WUE_i 对模拟气候变暖处理的响应最为敏感, 而 WUE_L 仅在模拟变暖程度较大时表现出差异性响应。综上, 在研究气候变暖对树木水分利用效率影响时, 既要考虑变暖的程度, 也要考虑计算方法。

关键词 气候变化; 碳水耦合; 水分利用效率; 兴安落叶松; 光合能力

中图分类号: S718.51 文献标志码: A doi: 10.7525/j.issn.1673-5102.2025.05.004

Responses of Water Use Efficiency in *Larix gmelinii* to Simulated Climate Warming

WANG Nan¹ WANG Jingjing² WANG Chuankuan² QUAN Xiankui^{2*}

(1. College of Architectural Engineering, Heilongjiang University of Science and Technology, Harbin 150020; 2. Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education (Northeast Forestry University), Harbin 150040)

Abstract Exploring the impact of climate warming on water use efficiency (WUE) of trees is significant for understanding the responses of tree carbon-water coupling to climate warming. In 2004, *Larix gmelinii* seedlings grown in four sites along temperate gradient (e.g., Tahe, Songling, Sunwu and Dailing) simulating climate warming were transplanted to a common garden (Mao'ershan) near the natural edge of this species' range. In August 2022, in the common garden and four different transplanting sites, the instantaneous water use efficiency (WUE_i) and intrinsic water use efficiency (WUE_g) were measured using the gas exchange method, and long-term water use efficiency (WUE_L) was calculated via carbon-13 isotope abundance to explore the effects of different simulating climate warming magnitudes on WUE of *L. gmelinii*. The results showed that both WUE_i and WUE_g significantly increased, with an increase of 33.37%, 38.84%, 42.06% and 58.76% for WUE_i , and an increase of 15.94%, 18.47%, 20.84% and 39.10% for WUE_g of *L. gmelinii* under the simulated climate warming by transplantation from the sites Tahe, Songling, Sunwu and Dailing, respectively. The WUE_L significantly increased by 16.92% and 30.56% for Songling and Tahe, respectively. The increasing rate of WUE_i , WUE_g and WUE_L showed positive linear correlations with the warming magnitude. Both WUE_i and

基金项目: 黑龙江科技大学基本科研业务费项目(2023-KYYWF-0536); 黑龙江科技大学引进高层次人才科研启动基金项目(HKD202011)。

第一作者简介: 王楠(1982—), 女, 博士, 讲师, 主要从事森林生态学研究。

* 通信作者: E-mail: quanxiankui@nefu.edu.cn。

收稿日期: 2025年3月28日。

WUE_g showed significant and similar site differences in the common garden and among the transplanting sites, while WUE_l showed significant differences only among the transplanting sites. WUE_l was sensitive to all the warming magnitudes, but WUE_l was sensitive only to the high warming magnitude. Therefore, the warming magnitude and the determining methods should be taken into consideration in tree WUE responses to climate warming.

Key words climate change; carbon-water coupling; water use efficiency; *Larix gmelinii*; photosynthetic capacity

植物碳水耦合对气候变暖的响应是全球生态研究的热点之一,叶片水平的碳水耦合是揭示植物个体甚至群落水平碳水耦合的基础^[1]。研究叶片水分利用效率(WUE)对气候变暖的响应,对探究植物个体水平碳水耦合关系应对气候变暖的机制具有重要意义^[2-3]。气候变暖改变土壤水分和空气温、湿度,影响植物蒸腾速率和光合速率,改变 WUE^[4-5]。有研究表明,气候变暖对植物 WUE 的影响存在促进^[5]、抑制^[6]或不明显^[7]等结果,这种不确定性可能与气候变暖程度有关,因为植物碳同化能力随气候变暖程度和持续时间表现出不同的热适应^[8-9],从而影响植物 WUE。目前,模拟气候变暖对植物 WUE 的影响研究多为以植物幼苗为对象开展的短期、单一的被动增温试验^[6,10-11],植物 WUE 对不同变暖程度的响应还有待深入研究。

目前,国内外多采用气体交换法^[10,12]和稳定性同位素法研究树木叶片 WUE^[5-6,12]。气体交换法通过测定光合速率、气孔导度和蒸腾参数,用光合速率和蒸腾速率比值计算瞬时水分利用效率(WUE_l),用光合速率和气孔导度比值计算潜在水分利用效率(WUE_g)。该方法常用于研究植物短期水分利用效率,但在野外条件下,测定高大树木光合速率存在一定困难。稳定性碳同位素法通过测定叶片稳定性碳同位素丰度($\delta^{13}\text{C}$)计算植物个体水平的长期水分利用效率(WUE_l)^[13],被广泛用于研究植物 WUE 与环境因子间的关系^[14-15]。但这 2 种方法在研究植物 WUE 对气候变暖的响应规律是否一致,还需要进一步比较。

兴安落叶松(*Larix gmelinii*)是我国东北林区重要的造林树种和欧亚北方森林的优势树种^[16-17],分析其对气候变暖的响应对研究我国木材生产和区域碳汇功能具有重要意义。根据兴安落叶松在我国的自然分布,本研究将生长在塔河、松岭、孙吴和带岭 4 个年均温差异明显地点的兴安落叶松幼树移植到其在国内分布南缘的同质园,以自然的被动增温模拟气候变暖,通过测定叶光合参数和 $\delta^{13}\text{C}$ 计算 WUE,比较气体交换法和稳定同位素

法测定的 WUE 差异,探讨不同模拟气候变暖程度对兴安落叶松 WUE 的影响。研究结果有助于理解不同程度气候变暖对兴安落叶松碳水耦合的影响,为评价气候变暖背景下东北林区优势树种固碳能力变化规律提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 样地设置

2004 年 9 月,分别在黑龙江省塔河、松岭、孙吴、带岭 4 个地点选择林龄一致的兴安落叶松幼龄人工林(8 a),设立 4 个 20 m×30 m 的固定样地作为对照。每个地点人工林初植株间距均为 1.5 m×1.5 m,苗木均为当地培育的 2 年生实生苗。同时,在每个地点挖取 120 株树木移植到该树种自然分布区南缘——黑龙江省帽儿山,在黑龙江省帽儿山森林生态系统国家野外科学观测研究站建立同质园,形成含有 4 个变暖程度的试验处理(表 1)。移植时以每株树为中心,将其 0.5 m 半径内的灌木、草本植物、地表凋落物和完整根系的土柱(深 30~50 cm 至母质层)一起挖掘,将所有材料经防水处理后密封装车运输至同质园栽植。同质园经过严格的筛选和处理,确保地形、土壤及气候条件一致。同质园内,每个处理设立 4 块 25 m×25 m 重复样地,每个样地移栽树木 25 株,株间距为 1.5 m×1.5 m。共 16 块样地,样地布置采用完全随机设计,所有样地间均设置 2 m 的缓冲带。每个处理留有 20 株移栽木种植于样地边缘备用。

1.2 移栽点和同质园概况

帽儿山位于黑龙江省尚志市境内,为兴安落叶松自然分布的南缘,属中温带大陆性季风气候,年平均气温 3.1 °C,年均降水量 629 mm;塔河移栽点位于黑龙江省塔河县境内,属寒温带大陆性季风气候,年平均气温-2.3 °C;松岭移栽点位于黑龙江省大兴安岭地区松岭区境内,属寒温带大陆性季风气候,年平均气温-0.5 °C;孙吴移栽点位于黑龙江省黑河市孙吴县境内,属寒温带大陆性季风气候,年平均气温 0.6 °C;带岭移栽点位于黑龙江

表1 兴安落叶松4个移栽点和帽儿山同质园的地理和气候基本特征

Table 1 Geographical and climatic conditions of *L. gmelinii* at the four transplanting sites and a common garden in Mao'ershan

地点 Site	纬度 Latitude (N)/(°)	经度 Longitude (E)/(°)	年平均气温 Mean annual temperature/°C	平均年降水量 Mean annual precipitation/mm	1月平均气温 Average temperature in January /°C	7月平均气温 Average temperature in July/°C	无霜期 Frost-free duration/d
帽儿山 Mao'ershan	45.40	127.50	3.10	629.00	-18.5	22.0	140.0
带岭 Dailing	47.08	128.90	1.34	621.27	-22.0	20.3	139.0
孙吴 Sunwu	49.22	127.20	0.62	554.08	-25.5	19.5	90.0
松岭 Songling	50.72	124.42	-0.54	525.36	-26.3	17.6	93.8
塔河 Tahe	52.52	124.65	-2.30	463.44	-25.5	16.7	89.7

省伊春市大箐山县境内,属中温带大陆性季风气候,年平均气温1.3 °C。将兴安落叶松幼树分别从4个移栽点移植到同质园后,源自带岭、孙吴、松岭和塔河的幼树分别自然被动增温1.8(T_{1.8})、2.5(T_{2.5})、3.6(T_{3.6})、5.4 °C(T_{5.4}),年均降水增加1.2%~19.7%,与政府间气候变化专门委员会(IPCC)第六次评估报告预测的气候变化范围相近,即21世纪末兴安落叶松生长区域的年均温在不同的模拟情境下将升高3.0~7.8 °C,降水将增加10.3%~22.9%^[18]。因此,本研究所选的同质园在表征气候变化方面具有一定的代表性。以上移栽点和同质园的其他信息见表1。

1.3 光合参数测定

2022年8月,每个样地选择5株标准树,采用高枝剪离体取下冠层上部向阳方向的当年生枝3个并将其插入盛水的桶中,在水下距切口末端约3 cm处再次剪切,防止空气从切口进入导管,阻碍水分吸收。去除枝条上大部分叶片仅保留顶端2~3 cm生长段的新生叶,采用便携式CO₂/H₂O红外分析仪(LI-6400,美国)测定光合参数。测定前采用饱和光强对叶片进行光诱导2~5 min。测定光响应曲线时叶室环境设定为温度25 °C,相对湿度(50±5)%,外界空气进入叶室的流速500 μmol·s⁻¹,CO₂摩尔分数400 μmol·mol⁻¹,光量子通量密度梯度为2 000、1 500、1 200、800、400、200、150、100、50、0 μmol·m⁻²·s⁻¹,光响应曲线采用以下方程进行

拟合。

$$P_n = P_{\max} (1 - e^{-k \times (I - L_{cp})}) \quad (1)$$

式中: k 为常数; I 为光合有效辐射; L_{cp} 为光补偿点; P_{\max} 为最大净光合速率; P_n 是净光合速率。

WUE_i和WUE_g(公式中记为 σ_i 、 σ_g)通过如下公式计算。

$$\sigma_i = P_{\max} / T_r \quad (2)$$

$$\sigma_g = P_{\max} / G_s \quad (3)$$

式中: T_r 为蒸腾速率; G_s 为气孔导度。

用于光合参数测定的针叶先用扫描仪(Perfection 2400, Epson, 日本)扫描获得叶面积,然后65 °C烘干至恒质量获得叶干质量,最后计算比叶面积(比叶面积=叶面积/叶干质量)。

1.4 稳定碳同位素和叶氮含量测定

光合参数测定结束后,采集针叶10簇放入液氮罐中,30簇针叶放入4 °C冷藏箱,带回实验室。将存入液氮罐中的样品送到北京瑞顶环境科技有限公司,使用稳定同位素比质谱仪(MAT 253, Thermo Fisher, 美国)测定碳同位素自然丰度($\delta^{13}C$)并根据如下公式计算WUE_L(公式中记为 σ_L)^[5,13]。

$$\sigma_L = \frac{C_a(b - \Delta^{13}C)}{1.6(b - a)} \quad (4)$$

$$\Delta^{13}C = \frac{\delta^{13}C_a - \delta^{13}C_p}{1 + \delta^{13}C_p / 1000} \quad (5)$$

式中: a 为CO₂扩散过程中的分馏系数,值为4.4‰;

b 为羧化反应过程的分馏系数, 值为 27‰; 1.6 是气孔对水蒸气和 CO_2 的传导率比率; C_a 为大气 CO_2 摩尔分数; $\Delta^{13}\text{C}$ 是植物碳同位素甄别率; $\delta^{13}\text{C}_p$ 是叶片的碳同位素比率; $\delta^{13}\text{C}_a$ 是大气中 CO_2 的稳定碳同位素丰度, 计算公式如下。

$$\delta^{13}\text{C}_a = -6.429 - 0.006\exp(0.0217(t - 1740)) \quad (6)$$

式中: t 为公元年份。

将冷藏样品 65 °C 烘干至恒质量, 粉碎、过筛后用全自动凯氏定氮仪 (Kjeltec 8400, Foss, 丹麦) 测定叶片氮含量 (N_L)。

1.5 数据处理

为了量化模拟气候变暖对叶水分利用效率的影响, 计算暖化效应 (E_{CW}), 计算公式为

$$E_{\text{CW}} = (\sigma_{T,i} - \sigma_{C,i}) / \sigma_{C,i} \times 100\% \quad (7)$$

式中: σ_T 表示同质园内测定的 WUE, 即处理值, σ_C 表示移栽地测定的 WUE, 即对照值, i 代表 4 个变暖程度, 即 $T_{1.8}$ 、 $T_{2.5}$ 、 $T_{3.6}$ 和 $T_{5.4}$ 。

以每个样地为统计单位, 将地点和气候变暖处理设为固定因子, 采用双因素方差分析比较所有测定参数的地点和处理间差异, 采用线性回归

分析测定参数间的关系。所有数据的统计分析均由软件 R4.4.2 完成, 其中, 方差分析由“agricolae”软件包完成, 多重比较由“multcomp”软件包中的 Duncan 法完成, 线性回归采用“car”软件包完成。统计分析前对所有数据进行方差齐性和正态分布检验。

2 结果与分析

2.1 光合参数及相关因子比较

变暖处理、地点及交互作用对 P_{max} 、 G_s 、 $\delta^{13}\text{C}$ 、比叶面积 (SLA) 和 N_L 均有显著影响 ($P < 0.05$), T_r 仅在地点间存在显著差异 ($P < 0.01$) (表 2)。 P_{max} 和 N_L 在 4 个变暖程度处理下均显著增大 ($P < 0.05$), G_s 和 $\delta^{13}\text{C}$ 仅在 $T_{3.6}$ 和 $T_{5.4}$ 处理下显著增大 ($P < 0.05$) (图 1)。 $T_{1.8}$ 、 $T_{2.5}$ 、 $T_{3.6}$ 和 $T_{5.4}$ 处理下 P_{max} 分别为 12.38、9.77、8.42 和 8.37 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$, 比对照分别增大 14.95%、13.34%、32.60% 和 64.44%。对照处理下, P_{max} 、 G_s 、 T_r 、 $\delta^{13}\text{C}$ 、SLA 和 N_L 均存在显著的地点间差异 ($P < 0.05$); 变暖处理下, 仅 P_{max} 、SLA 和 N_L 存在显著的地点间差异 ($P < 0.05$), 而 G_s 、 T_r 和 $\delta^{13}\text{C}$ 地点间差异不显著 (图 1)。

表 2 兴安落叶松水分利用效率及相关因子的双因素方差分析

Table 2 Two-way analysis of variance of water use efficiency and related variables for *L. gmelinii*

变异来源 Source of variation	最大净光合速率 P_{max}	气孔导度 G_s	蒸腾速率 T_r	碳-13 丰度 $\delta^{13}\text{C}$	潜在水分利用效率 WUE_g	瞬时水分利用效率 WUE_i	长期水分利用效率 WUE_L	叶氮含量 N_L	比叶面积 SLA
地点 Site	63.94**	5.12**	6.18**	13.27**	36.53**	41.79**	13.28**	8.18**	5.13**
处理 Treatment	57.90**	1.79	3.89	6.61**	159.92**	186.11**	6.62**	13.14*	14.83**
地点 × 处理 Site × treatment	2.92*	3.82*	2.15	2.90*	4.95*	2.79*	2.91*	2.94*	3.42*

注: 表中数据为费舍尔统计检验值。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$ 。

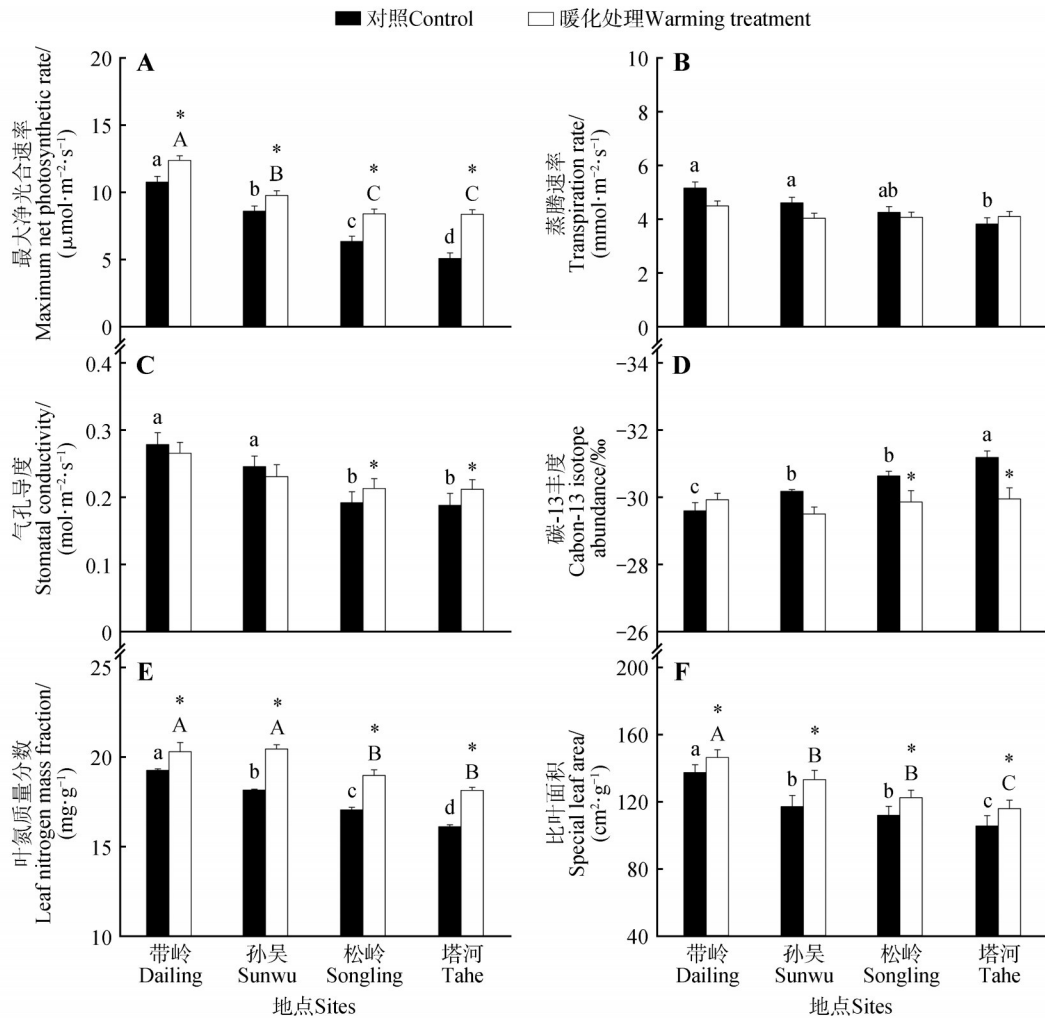
Note: The data in the table were the Fisher's statistical test value. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

2.2 水分利用效率比较

暖化处理、地点及交互作用对 WUE_i 、 WUE_g 和 WUE_L 均具有显著影响 ($P < 0.05$) (表 2)。 WUE_i 和 WUE_g 在 4 个变暖程度处理下均显著增大 ($P < 0.05$), WUE_L 在 $T_{3.6}$ 和 $T_{5.4}$ 处理下显著增大 ($P < 0.05$) (图 2)。 $T_{1.8}$ 、 $T_{2.5}$ 、 $T_{3.6}$ 和 $T_{5.4}$ 处理前后, WUE_g 分别为 40.19 和 46.60、35.72 和 42.32、32.66 和 39.47、26.21 和 36.45 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, WUE_i 分别为 2.06 和 2.75、1.81 和 2.51、1.47 和 2.09、1.30 和 2.06 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, WUE_L

分别为 68.39 和 69.57、61.38 和 64.42、55.80 和 65.25、49.10 和 64.10 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。 WUE_i 、 WUE_g 和 WUE_L 的暖化效应均与变暖程度 (ΔT) 呈线性正相关 (图 3)。

对照处理下, WUE_i 、 WUE_g 和 WUE_L 均存在显著的地点间差异 ($P < 0.05$) (图 2), 并且均与地点的年均温度和年均降水量线性正相关 (图 4)。变暖处理下, WUE_i 和 WUE_g 仍存在相似的地点间差异, 而 WUE_L 地点间差异不显著。



不同小写字母表示对照处理地点间差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示变暖处理地点间差异显著($P<0.05$)。* 同一地点对照与变暖处理间差异显著($P<0.05$)。

Different lowercase letters indicated significant differences between sites under controls at 0.05 level; different capital letters indicated significant differences between sites under simulated climate warming treatments at 0.05 level. * indicated significant differences between warming treatment and control in the same site at 0.05 level.

图1 模拟气候变暖下兴安落叶松光合参数、稳定性碳同位素丰度及针叶性状

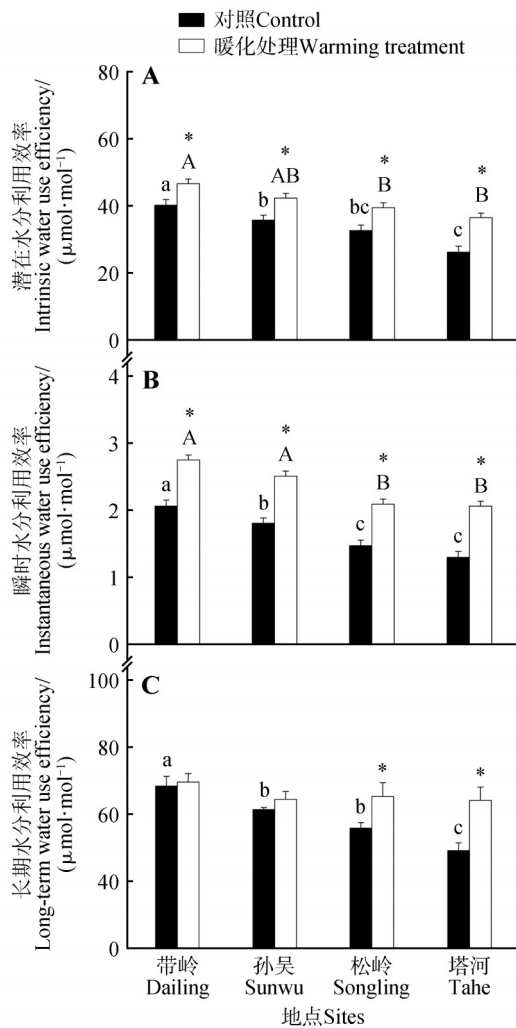
Fig.1 Photosynthetic parameters, carbon-13 isotope abundance, and leaf traits of *L. gmelinii* under simulated climate warming treatments

3 讨论

3.1 水分利用效率在不同模拟气候变暖程度间的差异

本研究表明,模拟气候变暖处理显著增大兴安落叶松 WUE,并且 WUE_i 、 WUE_g 和 WUE_L 的增大程度均随着模拟气候变暖程度的增大而增大(图3)。环境变化会改变叶片养分含量和结构特征,从而影响 WUE^[12,14-15]。首先,温度升高和降水量增加会通过提高叶氮含量,增加叶绿素和光合酶含量,并且较高温度有助于提高光合酶活性,从而增大叶

光合速率^[19-20],提高 WUE。本研究表明,随着模拟气候变暖程度的增大,落叶松 N_L 和 P_{max} 均呈增大趋势,但 G_s 和 T_i 对模拟气候变暖响应变化不明显(图1~2)。因此, WUE_i 和 WUE_g 在模拟气候变暖处理下显著增大是 P_{max} 增大的结果。另外,为了抵御不利的环境,生长在冷干化地点的树木通常具有较厚的叶片和较大比例的表皮^[19,21],这导致 CO_2 进出叶片的阻力变大, CO_2 在胞间存留时间延长,有利于碳同位素分馏,从而使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 降低^[22-23]。随着气候变暖,SLA 增大,叶片变薄, CO_2 进出叶片的阻力减小, CO_2 在胞间存留时间缩短,不利于碳同



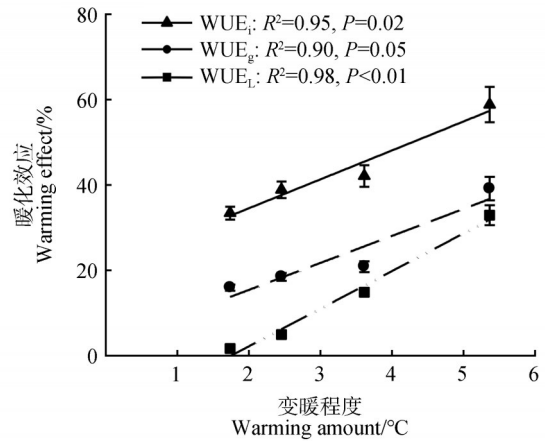
不同小写字母表示对照处理地点间差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示变暖处理地点间差异显著($P<0.05$)*.同一地点对照与变暖处理间差异显著($P<0.05$).

Different lowercase letters indicated significant differences between sites under control treatment at 0.05 level; different capital letters indicated significant differences between sites under simulated climate warming treatments at 0.05 level. * indicated significant differences between warming treatment and control in the same site at 0.05 level.

图2 模拟气候变暖下兴安落叶松叶水分利用效率

Fig.2 Water use efficiency of *L. gmelinii* needles under simulated climate warming treatments

位素分馏, $\delta^{13}\text{C}$ 升高, 从而使 WUE_L 增大^[13-14, 24]。本研究的增温幅度为 1.3~4.0 °C, 降水量增加幅度为 1.2%~35.7%, 这与 IPCC 第六次报告中对兴安落叶松适生区的气候变化预测相似^[18]。这表明, 兴安落叶松 WUE 不仅能适应未来气候变暖而且会随之增大, 这不仅有利于树木生存, 还会提高树木的固碳能力。前期研究^[25]表明, 随着模拟气候变暖程度的增大, 兴安落叶松树木总生物量显著增加,



变暖程度=帽儿山同质园年均温-移栽地年均温。

Warming amount was the difference in mean annual temperature between Mao'ershan common garden and the transplanting site.

图3 兴安落叶松针叶潜在水分利用效率(WUE_g)、瞬时水分利用效率(WUE_i)和长期水分利用效应(WUE_L)的暖化效应与变暖程度间关系

Fig.3 Relationships between warming effects of intrinsic water use efficiency (WUE_g), instantaneous water use efficiency (WUE_i), long-term water use efficiency (WUE_L) of *L. gmelinii* needles and warming amount

这可能与 WUE 增大有关。需要指出的是, 本研究未能将温度与降水量、土壤理化属性等其他影响因素进行区分, 因此, 本研究模拟气候变暖代表的是温度、降水量等因子的综合作用。量化温度、降水量和土壤理化属性对 WUE 的影响程度, 是今后需要深入研究的内容^[4-5]。

3.2 不同方法测定的水分利用效率对模拟气候变暖的响应

本研究表明, WUE_i 、 WUE_g 和 WUE_L 均与移栽点的年均温和年均降水量线性相关(图 2、4), 说明环境对 WUE 存在系统调控作用^[15, 26]。不同的是, WUE_i 和 WUE_g 在不同模拟气候变暖程度下均显著增大, 而 WUE_L 仅在变暖程度较大时显著增大, 这是由于树木不同生理过程对气候变暖适应能力存在分化^[8-9]。其中, WUE_i 和 WUE_g 显著增大是 P_{max} 增强导致的, 而 WUE_L 的变化是由碳同位素分馏不明显, $\delta^{13}\text{C}$ 显著增大引起的。这表明, 气候变暖后, 叶会优先改变细胞内 CO_2 的利用效率, 增大净光合速率, 而非通过增大 G_s 和 T_L 来获取更多的 CO_2 通量, 这更有利于提高叶片 WUE。以往研究^[6-7]中, 叶 WUE 在气候暖化下减小或无变化, 原因在于暖化后产生干旱胁迫, 导致 G_s 下降, 光合速率降低, 从

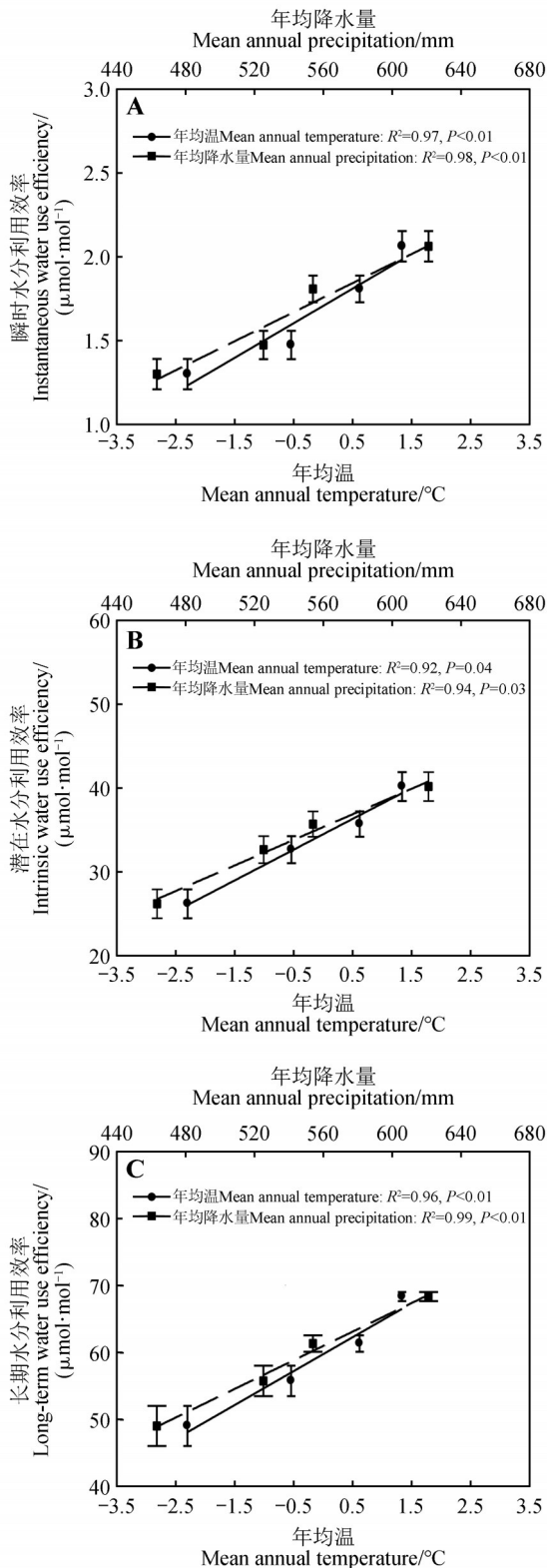


图4 兴安落叶松针叶水分利用效率与移栽地年均温和年均降水间关系

Fig.4 Relationships between water use efficiency of *L. gmelinii* needles and mean annual temperature and mean annual precipitation of transplanting sites

而抑制叶 WUE。本研究中,温度升高的同时,降水量也同步增加,并未出现干旱胁迫,这与研究地区未来气候变暖的趋势相符,表明气候变暖对 WUE 的影响是温度和降水共同作用的结果。同时,当气候变暖程度较大时,树木才开始通过获取更多的 CO_2 通量用于光合作用,导致进入叶片的 CO_2 利用率提高,碳同位素的分馏效应减弱^[27],从而使 WUE_L 显著增加。本研究中, $T_{3.6}$ 和 $T_{3.4}$ 处理下 P_{\max} 分别增大 32.60% 和 64.44%, 高于 $T_{1.8}$ 和 $T_{2.5}$ 处理下 P_{\max} 的增幅 (14.95% 和 13.34%), 这也支持了上述观点。虽然 WUE_L 在 $T_{1.8}$ 和 $T_{2.5}$ 处理下增大不显著,但 WUE_i 、 WUE_g 和 WUE_L 的暖化效应与暖化程度均呈线性正相关。这说明,气体交换法和稳定性碳同位素法求得的兴安落叶松 WUE 对气候变暖的响应趋势是一致的。但是,前者对气候变暖更为敏感,而后者则反映了较大的单位耗水生产出的碳同化量,这由光合作用对 CO_2 的需求过程和程度所决定。

4 结论

气候变暖可提高兴安落叶松水分利用效率,水分利用效率提高的程度因测算方法和变暖程度的不同而存在差异。其中,气体交换法求得的 WUE_i 和 WUE_g 在各变暖程度下均显著增大,且暖化效应随着暖化程度的增强而增强,而 WUE_L 仅在变暖程度较大时显著增大。如果按照年均温升高 2°C 预测,对兴安落叶松叶片水平 WUE 的测算采用气体交换法较为合理,这一结论也可用于解释模拟气候变暖处理下兴安落叶松生物量显著增加。今后在研究气候变暖对 WUE 的影响时,既要考虑测算方法,也需兼顾气候变暖的程度。

参 考 文 献

- [1] 于贵瑞,高扬,王秋风,等. 陆地生态系统碳-氮-水循环的关键耦合过程及其生物调控机制探讨[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2013, 21(1): 1-13.
- [2] YU G R, GAO Y, WANG Q F, *et al.* Discussion on the key processes of carbon-nitrogen-water coupling cycles and biological regulation mechanisms in terrestrial ecosystem[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2013, 21(1): 1-13.
- [3] SAXE H, CANNELL M G R, JOHNSEN Ø, *et al.* Tree and forest functioning in response to global warming[J]. New Phytologist, 2001, 149(3): 369-399.
- [4] HUANG M T, PIAO S L, SUN Y, *et al.* Change in terrestrial ecosystem water-use efficiency over the last three de-

- cares [J]. *Global Change Biology*, 2015, 21 (6): 2366-2378.
- [4] PICOTTE J J, ROSENTHAL D M, RHODE J M, *et al.* Plastic responses to temporal variation in moisture availability: consequences for water use efficiency and plant performance [J]. *Oecologia*, 2007, 153(4): 821-832.
- [5] KLEIN T, DI MATTEO G, ROTENBERG E, *et al.* Differential ecophysiological response of a major Mediterranean pine species across a climatic gradient [J]. *Tree Physiology*, 2013, 33(1): 26-36.
- [6] SCHULZE E D, TURNER N C, NICOLLE D, *et al.* Species differences in carbon isotope ratios, specific leaf area and nitrogen concentrations in leaves of *Eucalyptus* growing in a common garden compared with along an aridity gradient [J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127 (3): 434-444.
- [7] NIU S L, XING X R, ZHANG Z, *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.
- [8] WAY D A, OREN R. Differential responses to changes in growth temperature between trees from different functional groups and biomes: a review and synthesis of data [J]. *Tree Physiology*, 2010, 30(6): 669-688.
- [9] REICH P B, SENDALL K M, RICE K, *et al.* Geographic range predicts photosynthetic and growth response to warming in co-occurring tree species [J]. *Nature Climate Change*, 2015, 5(2): 148-152.
- [10] PRIETO I, LEÓN-SÁNCHEZ L, NICOLÁS E, *et al.* Warming reduces both photosynthetic nutrient use efficiency and water use efficiency in Mediterranean shrubswarming reduces nutrient use efficiency [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 210: 105331.
- [11] QUEREJETA J I, REN W, PRIETO I. Vertical decoupling of soil nutrients and water under climate warming reduces plant cumulative nutrient uptake, water-use efficiency and productivity [J]. *New Phytologist*, 2021, 230(4): 1378-1393.
- [12] 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.
- CAO S K, FENG Q, SI J H, *et al.* Summary on the plant water use efficiency at leaf level [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(7): 3882-3892.
- [13] FARQUHAR G D, RICHARDS R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1984, 11(6): 539-552.
- [14] 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 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(2): 119-124.
- REN S J, YU G R. Carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) of C₃ plants and water use efficiency in China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(2): 119-124.
- [15] 蔡锦枫, 薛子静, 黄康祥, 等. 梅里雪山植物稳定碳同位素组成及其内在水分利用效率随海拔梯度的变化 [J]. *生态学杂志*, 2024, 43(6): 1558-1565.
- CAI J F, XUE Z J, HUANG K X, *et al.* Changes in stable carbon isotope composition and intrinsic water use efficiency of plants along an altitude gradient in the Meili Snow Mountain [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(6): 1558-1565.
- [16] GOWER S T, RICHARDS J H. Larches: deciduous conifers in an evergreen world [J]. *Bioscience*, 1990, 40(11): 818-826.
- [17] 国家林业和草原局. 中国森林资源报告 [M]. 北京: 中国林业出版社, 2019: 275-365.
- National Forestry and Grassland Administration. China forest resources report [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2019: 275-365.
- [18] LEE J Y, MAROTZKE J, BALA G, *et al.* Future global climate: scenario-based projections and near-term information [M] // MASSON-DELMOTTE V, ZHAI P, PIRANI A, *et al.* Climate change 2021: the physical science basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2021: 553-672.
- [19] JU Y L, WANG C K, WANG N, *et al.* Transplanting larch trees into warmer areas increases the photosynthesis and its temperature sensitivity [J]. *Tree Physiology*, 2022, 42(12): 2521-2533.
- [20] 苏波, 韩兴国, 李凌浩, 等. 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 [J]. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 648-655.
- SU B, HAN X G, LI L H, *et al.* Responses of $\delta^{13}\text{C}$ value and water use efficiency of plant species to environmental gradients along the grassland zone of northeast China transect [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2000, 24(6): 648-655.
- [21] 季子敬, 全先奎, 王传宽. 兴安落叶松针叶解剖结构变化及其光合能力对气候变化的适应性 [J]. *生态学报*, 2013, 33(21): 6967-6974.
- JI Z J, QUAN X K, WANG C K. Variations in leaf anatomy of *Larix gmelinii* reflect adaptation of its photosyn-

- thetic capacity to climate changes[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(21): 6967-6974.
- [22] ROUSSEL M, LE THIEC D, MONTPIED P, *et al.* Diversity of water use efficiency among *Quercus robur* genotypes: contribution of related leaf traits[J]. *Annals of Forest Science*, 2009, 66(4): 408.
- [23] 刘飞, 刘攀, 曹铭, 等. 稳定同位素技术在植物水分关系研究中的应用综述[J]. *生态科学*, 2020, 39(6): 224-232.
- LIU F, LIU P, CAO M, *et al.* Review on applications of stable isotope technique in the study of plant and water relation[J]. *Ecological Science*, 2020, 39(6): 224-232.
- [24] GOLLUSCIO R A, OESTERHELD M. Water use efficiency of twenty-five co-existing *Patagonian* species growing under different soil water availability [J]. *Oecologia*, 2007, 154(1): 207-217.
- [25] 梁逸娴, 王传宽, 臧妙涵, 等. 落叶松径向生长和生物量分配对气候变暖的响应[J]. *植物生态学报*, 2024, 48(4): 459-468.
- LIANG Y X, WANG C K, ZANG M H, *et al.* Responses of radial growth and biomass allocation of *Larix gmelinii* to climate warming[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2024, 48(4): 459-468.
- [26] 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.
- LI J H, LI H, WEI Y W, *et al.* Water use efficiency of *Pinus sylvestris*, *Pinus tabulaeformis*, *Quercus mongolica* and their response differences to environmental factors [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2016, 36(4): 581-587.
- [27] 史芮林, 张庆芬, 李铭, 等. 植物碳同位素分馏在水分利用效率研究中的应用[J]. *中国农学通报*, 2022, 38(23): 15-20.
- SHI R L, ZHANG Q F, LI M, *et al.* Application of plant carbon isotope fractionation in the study of water use efficiency[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2022, 38(23): 15-20.