狗尾草蒸腾特性与水分利用效率对模拟光辐射增强和 CO₂ 浓度升高的响应

孙 伟 王德利* 王 立 杨允菲

(东北师范大学草地研究所, 植被科学教育部重点实验室, 长春 130024)

摘 要 在人工控制光照强度和 CO₂ 浓度条件下, 测量了禾本科 C₄ 植物狗尾草 (*Setaria viridis*) 的光合速率 (P_n), 蒸腾速率 (T_r), 胞间 CO₂ 浓度 (C_i), 气孔导度 (G_s) 和叶面饱和水汽压亏缺 (V_{pdl}) 对不同模拟光辐射 (SPR) 强度与 CO₂ 浓度的响应。结果表明: P_n , T_r 及 G_s 均随 SPR 的升高而增大, 增幅趋缓, 最终趋于动态平衡。 SPR 增强的起始阶段, 水分利用率 (WUE) 逐渐增大, 在 SPR 为 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时达到最大值, 然后逐渐降低。 C_i 与 V_{pdl} 则随 SPR 的增强而减小, SPR 高于 $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之后, 两者均达到平衡状态。CO₂ 浓度从 300 增至 $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的过程中, 狗尾草 P_n 逐渐增大, 从 600 增至 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 过程中, 其 P_n 逐渐降低。 C_i 、 V_{pdl} 和 WUE 随 CO₂ 浓度的升高而增大, G_s 和 T_r 则随 CO₂ 浓度的升高而减小。即禾本科一年生 C₄ 植物的光合作用对 CO₂ 浓度升高响应不敏感, 水分蒸腾消耗的减少和 WUE 的提高对 CO₂ 浓度升高的响应极显著。可见, CO₂ 浓度升高对 C₄ 植物光合作用的直接促进作用有限, 但是却能从提高现有水分利用效率途径促进植物的第一性生产。

关键词 蒸腾特性 水分利用效率 模拟光辐射 CO₂ 浓度 狗尾草

RESPONSE OF TRANSPIRATION CHARACTERISTICS AND WATER USE EFFICIENCY OF *SETARIA VIRIDIS* TO THE ENHANCEMENT OF SIMULATED PHOTOSYNTHETIC RADIATION AND CO₂ ENRICHMENT

SUN Wei WANG De-Li* WANG Li and YANG Yun-Fei

(Key Laboratory for Vegetation Ecology of Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun, 130024, China)

Abstract To determine how transpiration characteristics and water use efficiency of annual C₄ plants respond to simulated photosynthetic radiation enhancement and CO₂ enrichment, we used LI-6400 Portable Photosynthesis System to examine photosynthesis rate (P_n), transpiration rate (T_r), intercellular CO₂ concentration (C_i), stomatal conductance (G_s) and vapor deficit at the leaf surface (V_{pdl}) of *Setaria viridis* under simulated photosynthetic radiation (SPR) intensities from 0 to $2\ 400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and CO₂ concentration from 300 to $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$. P_n , T_r and G_s increased with enhanced SPR intensity. The increase in P_n , T_r and G_s with each unit SPR added was reduced as SPR intensity increased. At last, these physiological parameters tend to dynamic balance. Water use efficiency (WUE) increased with enhanced SPR , then plateaued as SPR intensity exceeded $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. For photosynthesis process demands CO₂, so C_i intensity enhancement. V_{pdl} also decreased with SPR intensity increase, then reached dynamic balance as SPR intensity exceeded $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. P_n increased with CO₂ concentration between 300 and $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, and then decreased as CO₂ concentration increased from 600 to $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$. C_i , V_{pdl} and WUE of *Setaria viridis* rose with the elevation of CO₂ concentration. Both G_s and T_r dropped as the CO₂ concentration was elevated. We conclude that P_n of annual C₄ plants was not sensitive to CO₂ concentration variation. The response of T_r and WUE to CO₂ enrichment was most significant. It is obvious that the function of instantaneous simulated CO₂ enrichment to increased photosynthesis rate was gradually diminished. However, it could enhance primary production by improving the use efficiency of existing water.

Key words Transpiration characteristics, Water use efficiency, Simulated photosynthetic radiation, CO₂ concentrations, *Setaria viridis*

植物光合特性、蒸腾特性及水分利用效率对 CO₂ 浓度升高的响应已做了大量的研究工作 (Knapp, 1993; Polley *et al.*, 1994; Roden *et al.*, 1997; Coleman & Bazzaz, 1992; Tissue *et al.*, 1995; 蒋高明, 2001)。研究表明, 短期 CO₂ 浓度升高在一定程度上能够促进植物的光合作用、减少水分蒸腾、提高水分利用效率 (Morse & Bazzaz, 1994)。而植物对长期高 CO₂ 浓度适应之后, 光合作用恢复到原来水平甚至下降 (Lawlor & Mitchell, 1991; Norby & O' Neill, 1991; Gunderson *et al.*, 1993)。不同光合途径植物之间对 CO₂ 浓度升高的反应也不同, C₃ 植物光合速率增幅较大, 而 C₄ 植物增幅则较小, 甚至不增加 (Tissue *et al.*, 1995)。目前的工作多为在简单的 CO₂ 倍增或自然光照及固定光照条件下获得的数据, 缺乏在模拟有效光合辐射和 CO₂ 浓度连续升高条件下, 植物光合、蒸腾生理生态特性对模拟有效光合辐射强度和 CO₂ 浓度变化响应的研究。针对这种情况, 本实验从 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 到 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 设置了 8 个 CO₂ 浓度梯度, 并结合从 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 至 2 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的 13 个光照强度梯度, 试图揭示一年生禾本科 C₄ 植物狗尾草 (*Setaria viridis*) 的光合特性、蒸腾特性及水分利用效率对模拟有效光辐射和 CO₂ 浓度升高的响应机制。

1 研究地区自然概况

实验于 6 月 11 日在吉林省长岭县东北师范大学松嫩草地生态研究站进行, 地理位置 44°40' ~ 44°44' N, 123°44' ~ 123°47' E。该地区属温带半湿润大陆性季风气候, 年均降雨量 449.5 mm, 多集中在 6 ~ 8 月, 年均蒸发量 1 668 mm, 年均气温为 4.6 ~ 6.4 °C。

2 实验原理与取样方法

利用红外气体分析仪 (LI-6400P, LI-COR Inc.) 测量光合作用的叶室, 配备红、蓝人工光源 (LI6400-02B LED Light Source) 及 CO₂ 注射器 (LI6400-01 CO₂ injector) 测量不同光照强度、不同 CO₂ 浓度下狗尾草 (*Setaria viridis*) 的光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和叶面饱和水汽压亏缺, 模拟光辐射强度的梯度设置为: 0、20、50、100、200、400、600、800、1 000、1 200、1 600、2 000、2 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO₂ 浓度的梯度设置为: 300、400、500、600、700、800、900、1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 改变光照强度和 CO₂ 浓度以后, 最少稳定时间设置为 60 s, 当测量结果变异率小于

0.5% 时, 由红外气体分析仪自动记录, 选取 3 株一年生禾本科植物狗尾草的正常叶片进行测量, 每次读取 1 个数值, 利用 SPSS 软件对结果进行统计分析。测量过程中环境条件变化幅度如下: 气温: (35.43 ± 2.25) °C; 叶温: (34.28 ± 2.48) °C; 湿度: 17.62% ± 2.53%; 有效光合辐射: (467.80 ± 43.83) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

水分利用效率计算公式如下:

$$WUE = \frac{P_n}{Tr}$$

式中, WUE: 水分利用效率 ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$); P_n: 净光合速率 ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); Tr: 蒸腾速率 ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。

3 结果与分析

3.1 胞间 CO₂ 浓度对模拟光辐射增强和 CO₂ 浓度升高的响应

狗尾草的胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 随模拟光辐射 (SPR) 增强而逐渐减小 (图 1)。SPR 从 0 增至 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 过程中, C_i 有一个急速下降过程, 当 SPR 超过 1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之后, C_i 基本维持恒定。SPR 增大的初始阶段, 恰是叶片光合作用急速增加阶段, 消耗 CO₂ 量较大, 导致 C_i 的急速下降, SPR 超过一定强度之后, 光合作用增幅变缓, 光合消耗 CO₂ 与外界扩散达到平衡, C_i 趋于稳定。C_i 随环境 CO₂ 浓度的升高而增大 (图 2), CO₂ 浓度从 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 增至 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的过程中, C_i 亦从 132 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 增至 531.9 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。环境 CO₂ 浓度的升高, 加速了外界 CO₂ 向细胞内的扩散, 狗尾草为 C₄ 光合途径植物, P_n 对 CO₂ 浓度的升高不敏感, 即光合作用固定 CO₂ 量变异很小, 导致叶片 C_i 随环境 CO₂ 浓度升高而升高。

3.2 气孔导度对模拟光辐射增强和 CO₂ 浓度升高的响应

气孔导度 (G_s) 总体上随 SPR 的增强而逐渐增大, 但是增幅逐渐变小 (图 1)。SPR 从 0 增至 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 过程中, G_s 变化与总体趋势不符, 可能因为从自然状态下转入控制状态, 稳定时间不够所致。气孔是叶片获取 CO₂ 的通道, SPR 增强导致 P_n 的增大, 消耗 CO₂ 增大, 叶片为了弥补 CO₂ 的消耗, 通过调节气孔, 增大 G_s 来加速外界 CO₂ 向叶细胞内的扩散。因此, G_s 随 SPR 的增强而增大。G_s 随 CO₂ 浓度的升高而减小 (图 2), 由外界 CO₂ 浓度为 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时的 0.12 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 逐渐降至

图1 胞间CO₂浓度和气孔导度对模拟光辐射增强的响应
Fig.1 Responses of intercellular CO₂ concentrations (*C_i*) and stomatal conductance (*G_s*) to enhanced photosynthetic radiation intensity

图2 胞间CO₂浓度和气孔导度对CO₂浓度升高的响应
Fig.2 Responses of intercellular CO₂ concentrations (*C_i*) and stomatal conductance (*G_s*) to increasing CO₂ concentrations

CO₂ 浓度为 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时的 $0.05\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。随着外界环境 CO₂ 浓度的升高,植物叶片越来越容易获得 CO₂,而光合作用消耗 CO₂ 量增加不多,导致 *C_i* 的增大,为保持胞间 CO₂ 分压始终低于大气 CO₂ 分压,植物通过调节气孔开闭程度来降低 *C_i* (Morse & Bazzaz, 1994)。气孔是植物与外界进行气体交换的通道,对 *C_i* 的变化很敏感,*C_i* 的增加常伴随着气孔的关闭,导致 *G_s* 逐渐减小。

3.3 光合速率对模拟光辐射增强和 CO₂ 浓度升高的响应

狗尾草净光合速率(*P_n*)随 *SPR* 的增强而逐渐增大,但是增加幅度趋于减小(图 3),*P_n* 对 *SPR* 的响应模型为二次方程(表 1)。研究表明,*P_n* 始终随 *SPR* 的增强而增大,即使 *SPR* 超过当地最大自然光照强度之后,*P_n* 仍继续升高,可见,短期 *SPR* 增强对 *P_n* 没有表现出抑制作用。高光强条件下,植物蒸腾旺盛,水分散失量增多。自然状态持续高光强条件下,植物体为了控制水分的散失,*G_s* 逐渐降低,*C_i* 减小,*P_n* 减小,即光合午休。

CO₂ 浓度从 300 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 增至 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的过程中,狗尾草的 *P_n* 逐渐增大,由 $16.09\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 增至 $20.11\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,随着 CO₂ 浓度的继续升高,其 *P_n* 逐渐减小,减至 17.08

$\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (图 4),*P_n* 对 CO₂ 浓度升高的响应模型为二次方程(表 1)。C₄ 植物初始羧化酶固定 CO₂ 能力较强,CO₂ 饱和点较低,一定范围内升高 CO₂ 浓度对其光合作用有一定程度的促进作用,超过 CO₂ 饱和点之后,继续升高 CO₂ 浓度对光合作用已无贡献。

图3 光合速率与蒸腾速率对模拟光辐射增强的响应
Fig.3 Responses of photosynthetic rate (*P_n*) and transpiration rate (*T_r*) to enhanced photosynthetic radiation intensity

图4 光合速率与蒸腾速率对CO₂浓度升高的响应
Fig.4 Responses of photosynthetic rate (*P_n*) and transpiration rate (*T_r*) to increasing CO₂ concentrations

3.4 蒸腾速率对模拟光辐射增强和 CO₂ 浓度升高的响应

狗尾草的蒸腾速率(*T_r*)随 *SPR* 的增强而增大,其变化趋势与 *P_n* 的变化趋势基本一致(图 3),*T_r* 对 *SPR* 增强的响应模型为二次方程(表 1)。*SPR* 增强,*P_n* 增大,植物叶片对 CO₂ 需求增大,*G_s* 增大,单位面积叶片蒸腾失水增多。*T_r* 随环境 CO₂ 浓度的升高而减小(图 4),*T_r* 对 CO₂ 浓度升高的响应模型为直线方程,即环境 CO₂ 浓度升高对植物的蒸腾作用有极显著的降低作用(表 1),这与已有研究结论相同(Coleman & Bazzaz, 1992)。气孔的开关程度影响植物叶片水分散失的多少,两者之间存在极显著正相关关系(Knapp, 1993; 祖元刚等, 1998),环境 CO₂ 浓度升高,*C_i* 增大,气孔的逐渐闭合,导致叶片 *G_s* 下降,植物叶片蒸腾失水减少,*T_r* 逐渐减小。

3.5 水分利用效率对模拟光辐射增强和 CO₂ 浓度

升高的响应

SPR 增强的初始阶段,狗尾草的水分利用效率 (*WUE*)随 *SPR* 的增强而升高,在 *SPR* 为 1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹时达到最大值,之后逐渐趋于稳定(图 5)。*SPR* 超过一定强度之后,单位数量 *SPR* 的增强对 *P_n* 和 *T_r* 增大的贡献率相当,使得 *WUE* 在 *SPR* 超过一定强度之后趋于恒定, *WUE* 与 *SPR* 之间的响应关系可以用对数模型描述(表 1)。

WUE 随 CO₂ 浓度的升高而增大(图 6),两者之间的响应关系可以用指数模型描述,表明 CO₂ 浓度的升高对 *WUE* 的增大有极显著的影响(表 1)。*WUE* 由 *P_n* 与 *T_r* 的比值决定,CO₂ 浓度的升高对 C₄ 植物的 *P_n* 增大作用不大,其 *WUE* 的升高是因为 *T_r* 的持续降低,特别是在 CO₂ 浓度较高的条件下,单位浓度的 CO₂ 升高对光合作用几乎没有贡献,甚至略有减小,而其对 *T_r* 降低的作用依然十分显著,使得 *WUE* 随 CO₂ 浓度升高增幅变大。气孔在高浓度 CO₂ 条件下变窄或关闭,细胞内的水分向外扩散的阻力比 CO₂ 由气孔外向里运动的阻力大,植物可以在细胞间隙内保持一定的水分和 CO₂ 进行光合作用,消耗单位重量的水所固定的 CO₂ 数量增大,所以 CO₂ 浓度升高条件下 *WUE* 增大。

3.6 叶面饱和水汽压亏缺对模拟光辐射增强和CO₂浓度升高的响应

叶面饱和水汽压亏缺 (*V_{pdl}*)随 *SPR* 的增强而呈逐渐下降趋势, *SPR* 增强的初始阶段, *V_{pdl}* 下降较快, *SPR* 超过 400 μmol·m⁻²·s⁻¹之后, *V_{pdl}* 处于波动状态(图 5)。*SPR* 增强导致 *C_i* 增大, *T_r* 增大,蒸腾失水增多,叶面附近水蒸气压升高,叶片内外水蒸气压亏缺降低。 *SPR* 超过一定强度之后, *C_i* 趋于波动平衡, *T_r* 增幅减小,导致 *V_{pdl}* 的波动状态。

随环境 CO₂ 浓度的升高,狗尾草的 *V_{pdl}* 呈增大趋势(图 6),由 4.08 MPa 增至 5.93 MPa。 *V_{pdl}* 受叶面小环境水蒸气压变动的影响,与植物叶片蒸腾失水关系密切(于强等,1998)。环境 CO₂ 浓度、*C_i* 增大, *G_s*、*T_r* 减小,叶片蒸腾失水减少,周围小环境水蒸气压减小,叶细胞到大气的饱和蒸气压亏缺逐渐增大, *V_{pdl}* 增大,即 *V_{pdl}*、*G_s* 与 *T_r* 三者之间构成一个反馈环。植物针对外界环境条件变异与植株自身状况,通过调节气孔的开闭程度,在保持植株正常生理活动前提下,达到最大 CO₂ 固定量与最小水分散失量。

4 结论与讨论

有效光合辐射是光合作用的能量来源,与光合

过程的各生理特性密切相关(Turner & Knapp,1996;李美茹等,2001)。自然光照条件下,光照强度超过一定程度之后,大部分植物具有不同程度的光合午休现象(王德利等,1999;郭志华等,1998),本研究设置的瞬时 *SPR* 强度超过自然条件下最高光强,但是狗尾草未表现明显的光抑制现象,表明导致光合午休的因素不是过高的光辐射强度,而是由光辐射强度高而导致的叶温过高,蒸腾失水过多,尤其是在水分供应不充足的情况下,植物体为了减少水分散失,多采用关闭气孔,减少蒸腾散失的策略,气孔的关闭造成胞间 CO₂ 浓度降低,光合速率随之减小(李文瑞等,1999)。

就整个 CO₂ 浓度升高过程而言,C₄ 光合途径植物狗尾草的 *P_n* 变异程度较小,表明 C₄ 植物对短期 CO₂ 浓度升高的反应不敏感,这与 Tissue 等(1995)的研究结论基本一致。多数研究结果认为短期 CO₂ 浓度升高对植物的光合作用具有一定的促进作用(蒋高明等,1997),C₃ 植物的反应要比 C₄ 植物敏感,这与两种光合途径初始羧化酶固定 CO₂ 的能力有关(蒋高明等,1996)。本研究结论认为,C₄ 植物对短期 CO₂ 浓度升高反映不敏感,过高的 CO₂ 浓度条件下, *P_n* 维持波动状态或有所下降。

图5 水分利用率和叶面饱和水汽压亏缺对模拟光辐射升高的响应
Fig.5 Responses of water use efficiency and vapor pressure deficit at the leaf surface to enhanced photosynthetic radiation intensity

图6 水分利用率和叶面饱和水汽压亏缺对CO₂浓度升高的响应
Fig.6 Responses of water use efficiency and vapor pressure deficit at the leaf surface to increasing CO₂ concentrations

表 1 光合速率、蒸腾速率及水分利用率对模拟光辐射增强和 CO₂ 浓度升高的响应方程
Table 1 The equations of photosynthetic rate, transpiration rate and water use efficiency response to enhanced photosynthetic radiation intensity and increasing of CO₂ concentrations

Y	X	响应方程 Equations	R ²	相关系数 R
光合速率 Photosynthetic rate ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	模拟光辐射 SPR ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$Y = -0.000\ 009 X^2 + 0.038\ 6 X - 2.4125$ ($0 \leq X \leq 2\ 400$)	0.99	0.957 **
	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	$Y = 0.000\ 2 X^2 + 0.032 X + 8.765\ 2$ ($300 \leq X \leq 1\ 000$)	0.60	-0.065
蒸腾速率 Transpiration rate ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	模拟光辐射 SPR ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$Y = -0.000\ 000\ 9 X^2 + 0.004\ 7 X + 0.567\ 5$ ($0 \leq X \leq 2\ 400$)	0.98	0.963 **
	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	$Y = -0.004\ 7 X + 6.247\ 4$ ($300 \leq X \leq 1\ 000$)	0.95	-0.975 **
水分利用率 Water use efficiency ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)	模拟光辐射 SPR ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$Y = 2.275\ 3 \ln(X) - 8.825\ 3$ ($0 < X \leq 2\ 400$)	0.89	0.715 **
	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	$Y = 0.918\ 3 e^{0.002\ 2 X}$ ($300 \leq X \leq 1\ 000$)	0.94	0.938 **

** : $p < 0.01$

CO₂ 浓度升高能够减小植物的 T_r , 提高 WUE (Polley *et al.*, 1994)。本实验亦表明, 狗尾草 T_r 的减小和 WUE 的升高对 CO₂ 浓度升高的响应均达到极显著水平, 其中 T_r 为直线下降, 单位浓度 CO₂ 升高对其影响几乎相同, 加之 P_n 增幅较小, 甚至下降, 使得 WUE 呈指数增长。影响植物叶片 T_r 的主要因素是气孔的关闭程度 (Knapp, 1993; 王德利等, 1999), CO₂ 浓度的升高, 通过增大 G_i 而使气孔逐渐关闭, 进而降低叶片的水分蒸腾消耗, 提高 WUE 。仅从光合角度看, CO₂ 浓度升高对 C₄ 植物光合作用的促进作用较小, 其第一性生产不会有显著提高。但是 CO₂ 浓度升高能够明显降低单位面积叶片的蒸腾失水, 提高水分利用效率, 对于半干旱草原区以水分限制因素的 C₄ 植物而言, 将从提高水分利用效率途径促进植物的竞争优势, 扩大分布范围。也有一些研究结果认为, 虽然 CO₂ 浓度升高能够提高单位面积叶片的水分利用效率, 就整株植物而言, 则因叶面积指数的增加而增大了水分的蒸腾消耗。

参 考 文 献

Coleman, J. S. & F. A. Bazzaz. 1992. Effects of CO₂ and temperature on growth and resource of co-occurring C₃ and C₄ annuals. *Ecology*, **73**: 1244 ~ 1259.

Gunderson, C. A., R. J. Norby & S. D. Wullschlegel. 1993. Foliar gas exchange responses of two deciduous hard woods during three years of growth in elevated CO₂: no loss of photosynthetic enhancement. *Plant, Cell and Environment*, **16**: 797 ~ 807.

Guo, Z. H. (郭志华), B. S. Wang (王伯荪) & H. D. Zhang (张宏达). 1998. On the characteristics of transpiration and its responses to shade in *Ginkgo biloba*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **40**: 567 ~ 572. (in Chinese with English abstract)

Jiang, G. M. (蒋高明) & G. H. Lin (林光辉). 1996. Photosyn-

thetic responses to light intensity in intact leaves of some coastal desert and tropical rain forest plant species in atmospheres with different CO₂ concentrations. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **38**: 972 ~ 981.

Jiang, G. M. (蒋高明), X. G. Han (韩兴国) & G. H. Lin (林光辉). 1997. Response of plant growth to elevated [CO₂]: a review on the chief methods and basic conclusions based on experiments in the external countries in past decade. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **21**: 489 ~ 502. (in Chinese with English abstract)

Jiang, G. M. (蒋高明). 2001. Review on some hot topics towards the researches in the field of plant physioecology. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **25**: 514 ~ 519. (in Chinese with English abstract)

Knapp, A. K. 1993. Gas exchange dynamics in C₃ and C₄ grasses consequences of differences in stomatal conductance. *Ecology*, **74**: 113 ~ 123.

Lawlor, D. W. & R. A. C. Mitchell. 1991. The effects of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies. *Plant, Cell and Environment*, **14**: 807 ~ 818.

Li, M. R. (李美茹), Y. R. Wang (王以柔), H. X. Liu (刘鸿先) & Z. F. Lin (林植芳). 2001. The regulation of light intensity on leaf antioxidative ability in four subtropical forest species. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **25**: 460 ~ 464. (in Chinese with English abstract)

Li, W. R. (李文瑞), J. C. Feng (冯金朝), T. R. Jiang (江天然), L. X. Zhang (张立新) & X. M. Liu (刘新民). 1999. Seasonal changes in photosynthetic characteristics of *Ammopiptanthus mongolicus*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **41**: 190 ~ 193. (in Chinese with English abstract)

Morse, S. R. & F. A. Bazzaz. 1994. Elevated CO₂ and temperature alter recruitment and size hierarchies in C₃ and C₄ annuals. *Ecology*, **75**: 966 ~ 975.

Norby, R. J. & E. G. O'Neill. 1991. Leaf area compensation and nutrient interactions in CO₂-enriched seedling of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera*). *New Phytologist*, **117**: 515 ~ 528.

Polley, H. W., H. B. Johnson & H. S. Mayeux. 1994. Increasing CO₂ comparative responses of the C₄ grass *Schizachyrium* and

- grassland invader *Prosopis*. *Ecology*, **75**: 976 ~ 988.
- Roden, J. S., D. J. Wiggins & M. C. Ball. 1997. Photosynthesis and growth of two rain forest species in simulated gaps under elevated CO₂. *Ecology*, **78**: 385 ~ 393.
- Tissue, D. T., K. L. Griffin & R. B. Thomas. 1995. Effects of low and elevated CO₂ on C₃ and C₄ annuals. II. Photosynthesis and leaf biochemistry. *Oecologia*, **101**: 21 ~ 28.
- Turner, C. L. & A. K. Knapp. 1996. Responses of a C₄ grass and three C₃ forbs to variation in nitrogen and light in tallgrass prairie. *Ecology*, **77**: 1738 ~ 1749.
- Wang, D. L. (王德利), Z. W. Wang (王正文) & X. J. Zhang (张喜军). 1999. The comparison of photosynthetic physiological characteristics between the two divergent *Aneurolepidium chinense* types. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **19**: 837 ~ 843. (in Chinese with English abstract)
- Yu, Q. (于强) & T. D. Wang (王天铎). 1998. Simulation of the physiological responses of C₃ plant leaves to environmental factors by a model which combines stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **40**: 740 ~ 754.
- Zu, Y. G. (祖元刚), X. F. Yan (阎秀峰), W. H. Zhang (张文辉), S. X. Wu (吴双秀), F. J. Zhou (周福军) & H. Q. Sun (孙海芹). 1998. Gas exchange and water use efficiency of *Adenophora lobophylla* (Campanulaceae) at different altitudes on the east boundary of the Qing-Zang plateau. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **40**: 947 ~ 954.

责任编辑: 周广胜 责任编辑: 姜联合