胡杨不同叶形光合特性、水分利用效率 及其对加富 CO₂ 的响应

苏培玺 张立新 杜明武 毕玉蓉 赵爱芬 刘新民

(中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 沙坡头站, 兰州 730000)

摘要 胡杨(*Populus euphratica* Oliv.)叶形多变化,大致归纳为杨树叶(卵圆形叶)和柳树叶(披针形叶)两大类。在内蒙古额济纳旗胡杨林自然保护区,选择成年树同时具有卵圆形叶和披针形叶的标准株,将枝条拉至同一高度,通过活体测定,比较了其光合特征、水分利用效率及对 CO₂ 加富的响应。结果表明:在目前大气 CO₂ 浓度下,当光强为 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,卵圆形叶(成年树主要叶片)(A)和披针形叶(成年树下部萌条叶片)(B)的净光合速率(P_n)分别为 16.40 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 9.38 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,水分利用效率(WUE)分别为 1.52 $\text{mmol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ 和 1.18 $\text{mmol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$;A 的光饱和点和补偿点分别为 1 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 79 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,B 的相对应值则为 1 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 168 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。当 CO₂ 浓度加富到 450 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,A 的光饱和点升高了 150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,光补偿点降低了 36 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,而 B 的光饱和点降低了 272 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,光补偿点则升高了 32 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。这表明,柳树叶的光合效率较低,以维持生长为主,随着树体长大,柳树叶难以维系其生长,出现杨树叶、杨树叶更能耐大气干旱,光合效率高,通过积累光合产物,使胡杨在极端逆境下得以生存并能达到较高的生长量,这就是胡杨从幼苗到成年树叶形变化的原因。随着 CO₂ 加富,两种叶片表现出截然相反的响应,柳树叶的光合时间缩短,光能利用率减小,而杨树叶的光合时间延长,光能利用率提高。如果地下水位下降,近地层空气变干燥,或随着大气 CO₂ 浓度升高,气候变暖,柳树叶可能会逐渐减少以至消失。

关键词 光合作用 蒸腾作用 水分利用效率 CO₂ 加富 胡杨 荒漠

PHOTOSYNTHETIC CHARACTER AND WATER USE EFFICIENCY OF DIFFERENT LEAF SHAPES OF *POPULUS EUPHRATICA* AND THEIR RESPONSE TO CO₂ ENRICHMENT

SU Pei-Xi ZHANG Li-Xin DU Ming-Wu BI Yu-Rong ZHAO Ai-Fen and LIU Xin-Min
(Shapotou Desert Research and Experiment Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, the Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

Abstract *Populus euphratica* Oliv. is an important tree species of desert riparian forest. Leaf shape of *P. euphratica* is variable but can be roughly classified into two types, namely poplar leaf and willow leaf. Representative leaves of these types were ovate and lanceolate respectively. In this study some standard adult plants with both ovate leaves and lanceolate leaves were selected from the Nature Reserve of *Populus euphratica* in Ejinaqi, Inner Mongolia (41°58' N, 101°05' E, 930 m a.s.l.). In this measurement, the branches were put at the same height, then live leaves were measured and their photosynthesis, transpiration and water use efficiency were compared using the LI-6400 Portable Photosynthesis System of LI-cor; the response to CO₂ enrichment was also compared. The purpose of the study was to explore the cause responsible for the changes of leaf shape of *P. euphratica*, so as to provide a scientific basis for the protection of *P. euphratica* forest. In addition, the response of the different leaf shapes to increased CO₂ concentration was analyzed and the possible effects of climatic changes on the growth of *P. euphratica* were predicted.

The results showed that under present atmospheric CO₂ concentration (350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) and 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ of light intensity, the net photosynthetic rates (P_n) of ovate leaves (leaf blades of adult tree) (A) and lanceolate leaves (lower coppice shoot leaves of adult tree) (B) are 16.40 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and 9.38 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectively; transpiration rates (E) are 10.8 $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and 7.98 $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectively; water use efficiency (WUE) is 1.52 $\text{mmol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ and 1.18 $\text{mmol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ respectively. Under these conditions, the light saturation and compensation points of A are 1 600

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and $79\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectively, while the corresponding values of B are $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and $168\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. When CO₂ concentration reaches $450\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ and $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ of light intensity, the photosynthetic characteristics of A and B exhibited quite different responses. The P_n of A increased by 25.6%, to $20.60\ \mu\text{mol}\ \text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, whereas the P_n of B decreased by 10.0%, to $8.44\ \mu\text{mol}\ \text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. The E of both A and B decreased; values were $9.11\ \text{mmol}\ \text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and $6.26\ \text{mmol}\ \text{H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ respectively. The WUE of A and B was $2.26\ \text{mmol}\ \text{CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ and $1.35\ \text{mmol}\ \text{CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ respectively, i. e. WUE of A increased by 48.7% and WUE of B increased by 14.4%. The light saturation of A rises by $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ but light compensation point falls by $36\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, while the light saturation point of B falls by $272\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and light compensation point rises by $32\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. The two types of leaf blade exhibit completely contrary responses to CO₂ concentration elevation; the poplar leaves are more adapted to atmospheric CO₂ concentration elevation.

This study shows that the willow leaves have a lower photosynthetic efficiency and so are likely mainly used to maintain normal growth. With the growth of the tree the willow leaves can no longer support normal growth and hence poplar leaves occur. Poplar leaves have higher resistance to atmospheric drought and higher photosynthetic efficiency. They can accumulate photosynthetic products to maintain the growth of *P. euphratica* in extremely adverse environments and reach a higher increment. This seems to be the real cause responsible for leaf shape changes of *P. euphratica* from seedlings to adult trees. With the increase in CO₂ concentration the photosynthetic time of willow leaves shortens and light use efficiency decreases, but poplar leaves show the opposite tendency in these two respects. When the ground water level decreases and near-surface air becomes dry, or with climate warming due to increasing atmospheric CO₂ concentration, the number of willow leaves are predicted to decrease, even disappear.

Key words Photosynthesis, Transpiration, Water use efficiency, CO₂ enrichment, Diversiform-leaved poplar (*Populus euphratica*), Desert

胡杨 (*Populus euphratica* Oliv.) 是重要的荒漠河岸林树种, 为杨柳科杨属中最古老、最原始的一个树种, 是荒漠地区特有的珍贵树种, 是我国首批确定的 388 种珍稀濒危植物中的渐危种之一, 早在第三纪就已在古地中海沿岸地区陆续出现成为山地河谷小叶林的重要成分, 第四纪早、中期, 逐渐演变成荒漠河岸林最主要的建群种(中国科学院植物研究所, 1989)。胡杨广泛分布于北纬 30°~50°之间的亚洲中西部、北非和欧洲南部干旱荒漠地区。在蒙古、高加索地区、巴基斯坦、阿富汗、伊朗、伊拉克和埃及等国都有分布。我国是当今世界上胡杨分布范围最大、数量最多的国家, 在内蒙古额济纳旗、新疆塔里木盆地和准噶尔盆地、甘肃、宁夏、青海、山西、陕西、河北以至东北西部都有胡杨的自然分布, 成片的胡杨林大体分布在 3 个地区: 新疆天山南北盆地平原、内蒙古西部额济纳河流域和甘肃西部的疏勒河流域, 主要分布在河流两岸, 大都临近水源(魏庆莒, 1990), 是典型的潜水旱中生至中生植物, 长期适应极端干旱的大陆性气候, 对温度大幅度变化的适应能力很强。胡杨叶形多变化, 在幼苗、幼树和成年树下部萌生条上呈线状披针形、狭披针形或披针形, 似柳树叶; 成年树上的叶呈卵状菱形、卵圆形、三角状卵圆形或肾形等。近年来, 随着全球气候变暖 and 内陆河流域水资源的日益减少, 大片胡杨因没有水源

保证而干枯, 对胡杨林的保护已引起了人们的广泛关注。

自然生长的胡杨, 从幼苗开始, 为柳树叶, 随着树体的生长, 逐渐出现杨树叶, 在这一阶段, 如果土壤水分得不到保证, 幼树就会干枯死亡, 根蘖苗在这一阶段主要依赖母体根系吸收的水分生长。杨树叶出现以后, 树体生长旺盛, 叶幕以杨树叶占绝对优势, 在这一阶段如果根系潜入不到地下水就会逐渐枯萎衰退, 直至死亡。成年树下部萌条的多少与根系所接触的地下水位高低有直接的关系, 生长在河岸沙坡上的同龄树, 其柳树叶要明显少于河岸低地。另一种现象是生长旺盛的胡杨, 其柳树叶要多于生长势弱的胡杨。胡杨干枯是由于地下水位下降, 树体得不到逆境生存所必需的水分所致。

同种植物具有不同形态的叶片是很少见的, 利用胡杨的这一特点, 根据其生长的现象和叶形变化及着生部位, 推测柳树叶光合效率低, 适应大气极端干旱较杨树叶弱, 柳树叶对 CO₂ 浓度升高的适应能力比杨树叶弱。通过测定披针形叶(柳树典型叶片)和卵圆形叶(杨树典型叶片)的光合速率、蒸腾速率和水分利用效率及其对 CO₂ 加富的响应, 试图验证上述推论。本研究的目的是通过揭示胡杨叶形变化的原因, 为胡杨林保护提供科学依据; 同时, 通过分析不同叶形对 CO₂ 浓度升高的响应来预测气候变化

对胡杨的影响。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

观测区在内蒙古额济纳旗胡杨林自然保护区，位于北纬 41°58′，东经 101°05′，海拔高度 930 m。额济纳旗处于阿拉善高原与北山荒漠的交接带，气候极端干旱，年均降水量 37 mm，潜在蒸发量达 4 000 mm，自然条件极为严酷，依赖发源于祁连山的黑河余水维持。这里有天然胡杨林面积 2.6×10^4 hm²，红柳 (*Tamarix ramosissima*) (10×10^4) hm²，梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) (25.2×10^4) hm²，伴生植物主要有芦苇 (*Phragmites communis*) 和甘草 (*Glycyrrhiza uralensis*) 和苦豆子 (*Sophora alopecuroides*) 等。近年来，随着黑河流域上中游用水量的增加，下泄水量减少，地下水位下降，植被退化严重。

1.2 研究方法

利用美国拉哥公司 (LI-COR) 生产的 LI-6400 便携式光合作用测定系统，进行光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (E) 等生理指标测定，气温 (T_a)、叶温 (T_l)、空气相对湿度 (RH)、光合有效辐射 (PAR)、光量子通量密度 (PFD) 等由该仪器同时记录。观测时间为 2001 年 6 月中旬胡杨树旺盛生长期。以同时具有披针形叶和卵圆形叶的成年树为测定对象，披针形叶生长在树冠下部萌条上，卵圆形叶为叶幕主体。不同叶形在树冠阳面各选 3 片功能叶，将枝条拉至同一高度活体测定，每片叶每次测定重复 3 次。

LI-6400 光合作用测定系统具有可调 and 稳定光照、CO₂、H₂O 和温度等环境因子的性能。光反应曲线用仪器已存的 Light-Curve 程序测定，设置光照强度为 0、20、50、100、200、500、1 000、1 500、2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，分别在 CO₂ 浓度为 350、400、450 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 下测定。该系统配有 CO₂ 注射器，安装在主机上，注射器采用可随意使用的 CO₂ 存储器，提供浓度可达 2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ，CO₂ 加富是由仪器程序根据设定提供的稳定浓度。将光合速率除以蒸腾速率即得水分利用效率 (Water use efficiency, WUE)。

2 实验结果

2.1 光合速率对光照强度及 CO₂ 浓度升高的响应

胡杨的两种典型叶片卵圆形叶 (成年树主要叶片 A) 和披针形叶 (成年树下部萌条叶片 B) 的光合速率显著不同，在相同 CO₂ 浓度下，无论光照强度多大，A 的净光合速率 (P_n) 始终大于 B，而且随着光强

图 1 胡杨两种典型叶片光合速率在不同 CO₂ 浓度下随光照强度的变化

Fig.1 Changes in net photosynthetic rate of two type leaves of *Populus euphratica* with different light intensities under different CO₂ concentrations —■— A 卵圆形叶 Ovate leaves —●— B 披针形叶 Lanceolate leaves

的增大，这种差异越大 (图 1)。在目前大气 CO₂ 浓度 (根据我们测定，2001 年巴丹吉林沙漠南缘 10 m 高处大气 CO₂ 浓度为 366 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (另见报道))，为了和前人研究结果相比较，目前浓度仍设为 350 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 下，光照强度为 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，A 和 B 的 P_n 分别为 16.40 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 9.38 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，A 比 B 高出 7 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，A 和 B 的蒸腾速率 (E) 分别为 10.8 mmolH₂O $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 7.98 mmolH₂O $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，在光照强度为 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，A 的 P_n 为 1.36 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，而 B 已停止同化， P_n 为 -0.47 $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。由图 1 拟合的光曲线二次方程可见 (表

1) 在当前大气状况下 ,A 的光饱和点和补偿点分别为 $(1\,600 \pm 2) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $(79 \pm 1) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而 B 的相对应值则为 $(1\,500 \pm 4) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $(168 \pm 3) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。当 CO₂ 浓度加富到 $450 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,光照强度为 $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 ,A 和 B 表现出明显的不同 ,A 的 P_n 提高到 $20.60 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,提高了 25.6% ;而 B 的 P_n 则降低到 $8.44 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,降低了 10.0% ;A 和 B 的 E 都减小 ,分别为 $9.11 \text{ mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $6.26 \text{ mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;A 的光饱和点升高了 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光补偿点降低了 $36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;而 B 的光饱和点降低了 $272 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光补偿点则升高了 $32 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,两种叶片表现出截然相反 的响应。卵圆形叶的光补偿点明显低于披针形叶 ,当前大气状况下披针形叶的光补偿点高出卵圆形叶 1 倍多 ,在 CO₂ 浓度升高到 $450 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时 ,披针形叶的光补偿点高出卵圆形叶 3 倍多。

2.2 水分利用效率对光照强度及 CO₂ 浓度升高的响应

水分利用效率是植物光合、蒸腾特性的综合反映 ,结果表明 ,卵圆形叶(A)的水分利用效率(WUE)明显高于披针形叶(B) ,随着光强的增大 ,这种差异增大(图 2) ,在当前大气 CO₂ 浓度下 ,当光照强度为 $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 ,A 和 B 的 WUE 分别为 $1.52 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ 和 $1.18 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$,A 比 B 高 $0.34 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$;在全光照条件下 ,A 和 B 的 WUE 分别为 $1.59 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ 和 $1.07 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$,A 比 B 高 $0.52 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ 。在当前大气 CO₂ 浓度下 ,当光照达

到 $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 ,B 的 WUE 达到最大 ,此时的 P_n 为 $9.38 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,虽然光合速率未达到最大 ,但由于蒸腾速率(E)比达到光饱和点时的 $9.16 \text{ mmol}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 小 $1.18 \text{ mmol}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,因此提高了水分利用效率。A 的峰值不明显 ,通过对 A 曲线拟合得到 ,卵圆形叶水分利用效率随光照强度变化的关系式为 : $Y = -0.000\,001X^2 + 0.002\,9X - 0.227\,6$ ($r = 0.976\,0$) ,得出 A 的 WUE 在光照 $1\,450 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时达到最大 ,A 比 B 高 $450 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,从水分利用效率也可看出卵圆形叶比披针形叶更适应高光强。

当 CO₂ 浓度升高到 $450 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,光照强度为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 ,A 和 B 的 WUE 分别为 $2.26 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ 和 $1.35 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$,A 的 WUE 比 B 高 $0.91 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$;CO₂ 浓度升高后 ,两种叶形的 WUE 都提高了 ,但提高的程度不同 ,A 提高了 $0.74 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$,B 只提高了 $0.17 \text{ mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ 。B 同样是在光照强度为 $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 WUE 达到最大。通过对 A 曲线拟合得到 ,卵圆形叶水分利用效率随光照强度变化的关系式为 : $Y = -0.000\,001X^2 + 0.004X - 0.169\,9$ ($R = 0.982\,7$) ,据此得到 ,A 的 WUE 在光照 $2\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时达到最大 ,A 比 B 高 $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。可以看出 ,在 CO₂ 浓度升高到 $450 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时 ,B 的水分利用效率略有提高 ,但达到最大 WUE 的光强没有增加 ,但 A 的 WUE 提高幅度大 ,达到 WUE 最大的光强提高了 $550 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,达到了全光照。反映出随着 CO₂ 浓度升高 ,杨树叶水分利用效率明显提高(A 比 B 提高幅度大 34.3%) ,更能适应环境的变化。

表 1 胡杨两种典型叶片在不同 CO₂ 浓度下的光饱和点和补偿点

Table 1 Light saturation point and compensation point in two type leaves of *Populus euphratica* under different CO₂ concentrations

叶 型 Leaf type	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	曲线方程 Quadratic equation	光饱和点 Light saturation point ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 Light compensation point ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
A	350	$Y_1 = -0.000\,009X_1^2 + 0.028\,8X_1 - 2.223$ $p < 0.000\,1, R^2 = 0.973\,8$	$1\,600 \pm 2$	79 ± 1
	450	$Y_1 = -0.000\,01X_1^2 + 0.035X_1 - 1.482\,8$ $p < 0.000\,1, R^2 = 0.977\,9$	$1\,750 \pm 3$	43 ± 2
B	350	$Y_2 = -0.000\,007X_2^2 + 0.021X_2 - 3.330\,4$ $p = 0.000\,2, R^2 = 0.945\,8$	$1\,500 \pm 4$	168 ± 3
	450	$Y_2 = -0.000\,009X_2^2 + 0.022\,1X_2 - 4.054$ $p = 0.000\,3, R^2 = 0.937\,2$	$1\,228 \pm 3$	200 ± 5

A ,B 同图 1 See Fig. 1

图2 胡杨两种典型叶片水分利用效率在不同 CO₂ 浓度下随光照强度的变化

Fig.2 Changes in water use efficiency of two type leaves of *Populus euphratica* with different light intensities under different CO₂ concentrations

—■— A —●— B 同图 1 See Fig.1

3 讨论

植物光合作用受到很多环境因素的影响,如光照强度、温度、湿度等。从本研究看,卵圆形叶和披针形叶拉至同一高度测定时,气温、空气湿度基本一致,光强和 CO₂ 浓度设定又是相同的,因此测定结果具有可比性。分析测定的相关参数,当 CO₂ 浓度为 350 μmol·mol⁻¹ 时,在 P_n 随光强变化(0~2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹)的测定中(图 1),卵圆形叶片与空气之间的水蒸气压差(VPD)为(3.6±0.1)kPa,而披针形叶与空气之间的水蒸气压差为(5.3±0.1)kPa,二者之间存在极显著差异(|t|=30.97>t_{0.01}=3.36,以下检验可信度均为 99% 水平),卵圆形叶(A)和披针形

叶(B)的气孔导度(G_s)分别为(0.26±0.03)mol·m⁻²·s⁻¹和(0.12±0.02)mol·m⁻²·s⁻¹,二者之间同样存在极显著差异(|t|=53.92);A 和 B 的叶温(T_l)分别为(34.04±0.31)℃和(35.99±0.28)℃,差异极显著(|t|=10.08)。两种叶形在相同气候条件下的生理调节差异,导致了它们 P_n 和 WUE 的显著差异。

通过我们测定,自然状况下,成年树柳树叶着生部位的空气相对湿度比杨树叶树冠中部日平均相对湿度高出 3.8%,相差最大值出现在测定 9 h 后,为 6.5%,相差最小值出现在测定 17 h 后,为 1.1%。柳树叶所处小气候环境的空气湿度较高。湿度除了能影响气孔导度外,还可以直接影响叶肉细胞的光合活性。当湿度下降时,随着 VPD 的增加,叶片羧化效率和最大光合能力都下降。引起光合速率下降的原因主要归纳为两类,一类为气孔因素,主要受气孔开度的影响(Cornic & Briantaris, 1991; Quick *et al.*, 1992);另一类为非气孔因素,即内部的调控机制(Lal *et al.*, 1996),如 1,5-二磷酸核酮糖羧化氧化酶(Rubisco) 1,6-二磷酸果糖酶合成酶(FBPase)的活性,光系统 II 反应中心电子流的状态(Mohammed *et al.*, 1995)等均影响光合能力。柳树叶光合下降的主要原因为什么,还有待进一步的实验来确定。

大气 CO₂ 浓度上升对植物最直接、最迅速的影响是植物的光合作用(Walker & Steffen, 1997),相同光合作用途径的植物(C₃、C₄ 或 CAM 植物),其类型不同(不同的生活型、不同的生态型),对 CO₂ 浓度升高的响应也不同,甚至不同类型叶片对 CO₂ 浓度升高的响应也是不同的。许多研究证明大气 CO₂ 浓度升高使植物的水分利用效率提高(Curtis & Wang, 1998; Huber *et al.*, 1984; Bowes, 1991; Mousseau & Saugier, 1992),本文的研究结果也证明了这一点。不同 CO₂ 浓度对胡杨水分利用效率的影响主要是对叶片光合速率的影响,同一光照强度下,随着 CO₂ 浓度从 200 μmol·mol⁻¹ 到 1 000 μmol·mol⁻¹ 的升高,蒸腾速率相差不大,1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 光强时,卵圆形叶和披针形叶蒸腾速率分别变化于 8.90~9.06 mmol·m⁻²·s⁻¹ 和 6.56~7.73 mmol·m⁻²·s⁻¹ 之间,平均为 9.01 mmol·m⁻²·s⁻¹ 和 7.09 mmol·m⁻²·s⁻¹;全光照条件下,卵圆形叶和披针形叶蒸腾速率分别在 11.30~11.50 mmol·m⁻²·s⁻¹ 和 8.90~9.66 mmol·m⁻²·s⁻¹ 之间变化,平均为 11.42 mmol·m⁻²·s⁻¹ 和 9.38 mmol·m⁻²·s⁻¹,可见 CO₂ 加富对蒸腾速率的影响不大。当 CO₂ 浓度升高到 450 μmol·mol⁻¹ 时,卵圆形叶的光补偿点降低,而披针形叶则升高(表 1),

Wong 和 Dunin(1987)报道,在高 CO₂ 浓度下,植物光补偿点下降,本研究对胡杨卵圆形叶研究的结果和 Wong 和 Dunin(1987)的结论一致,但披针形叶则反之。可见随着大气 CO₂ 浓度的升高,卵圆形叶对光强的利用范围变宽,而披针形叶对光强的利用范围变窄。也许可以利用 CO₂ 浓度升高后植物叶片光补偿点的升降来判断植物是否适应这种变化。进一步分析 CO₂ 浓度升高到 450 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,两种叶片的其它参数,A 的 VPD 为 $(3.1 \pm 0.2) \text{ kPa}$,B 的 VPD 为 $(6.4 \pm 0.2) \text{ kPa}$,与当前大气状况下相比,A 主动调节,以适应变化的环境,而 B 调节能力明显差,致使 VPD 进一步提高了 1 kPa 以上;另外,比较 Tl 可以看出,A 的 Tl 为 $(34.86 \pm 0.25)^\circ\text{C}$,B 的 Tl 为 $(37.80 \pm 0.18)^\circ\text{C}$,与当前大气状况相比较,A 的 Tl 升高了 0.8 $^\circ\text{C}$,而 B 升高了 1.8 $^\circ\text{C}$,由于 B 调节功能差,导致随着大气 CO₂ 浓度升高,成年树柳树叶可能会逐渐减少以至消失。毛乌素沙地沙柳在高温下(Tl > 40 $^\circ\text{C}$)没有净光合作用,其衰退与高温有关(蒋高明等,2001)本文的结果支持这种观点,高温能严重抑制柳树叶的光合作用。

一些学者认为,强光胁迫下植物叶片的光合速率下降,发生光抑制现象,光合机构易发生氧化伤害(郭连旺等,1996;Demming-Adams & Adams,1992),其它一些环境因素如干旱、高温等因素可以加重植物的光抑制(许大全等,1992),从图 1 看出,在不同 CO₂ 浓度下,其光饱和点不同,也就是说,在不同 CO₂ 浓度下相同叶片的光抑制程度不同。胡杨 A 的气孔导度(G_s)和蒸腾速率(E)在光照强度从 0 ~ 2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的变幅中,当 CO₂ 浓度为 350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, G_s 从 230 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 提高到 295 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,增大 65 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, E 从 8.87 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 升高到 12.1 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,提高 3.23 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;在相同的情况下,B 的 G_s 从 84 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 提高到 170 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,增大 86 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, E 从 5.12 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 升高到 9.94 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,提高 4.82 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。在 CO₂ 浓度升高到 450 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,在光照强度相同的变幅中,A 的 G_s 在 237 ~ 283 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间,增大 46 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, E 在 7.71 ~ 9.87 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间,提高 2.16 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;B 的 G_s 在 75 ~ 82 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间,增大 7 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, E 在 5.44 ~ 6.20 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,提高 0.76 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。低 CO₂ 浓度时植物的气孔导度、蒸腾速率受光

照的影响较高 CO₂ 浓度时明显,两种不同叶形都表现出相同的趋势,这和蒋高明等(1997)在美国生物圈二号内,在高 CO₂ 浓度(> 2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)下生长 4.5 年的其它植物上的研究结果是一致的。说明利用 LI-6400 光合作用测定系统配置的 CO₂ 加富方法,对研究植物对 CO₂ 浓度升高的响应是可行的。

柳树叶光合效率低,蒸腾速率较低,耗水量小,以维持生长为主,随着树体的进一步生长,柳树叶难以维系其生长,出现杨树叶,杨树叶更能耐大气干旱,光合效率高,能经受更严重的环境胁迫,使胡杨在极端逆境下得以生存并能达到较高生长量。从柳树叶着生部位的空气相对湿度较高和在高温干燥大气中光合能力显著下降推断,胡杨林柳树叶越多,表示大气越湿润,地下水位越高;柳树叶的消失,表示大气干燥,地下水位下降,土壤水分已成为胡杨生长发育的限制因子,进而水分亏缺可使胡杨逐渐衰退、死亡。通过进一步研究,可以把胡杨柳树叶的丰度和大小作为其生长区地下水位下降和胡杨衰退的表征。

参 考 文 献

- Bowes, G. 1991. Growth at elevated CO₂: photosynthetic responses mediated through Rubisco. *Plant, Cell and Environment*, **14**: 795 ~ 806.
- Cornic, G. & J. M. Briantaris. 1991. Partitioning of photosynthetic electron flow between CO₂ and O₂ reduction in a C₃ leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentrations and during drought stress. *Planta*, **183**: 178 ~ 184.
- Curtis, P. S. & X. Wang. 1998. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, **113**: 299 ~ 313.
- Demming-Adams, B. & W. W. Adams. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **43**: 599 ~ 600.
- Guo, L. W. (郭连旺), D. Q. Xu (许大全) & Y. G. Shen (沈允钢). 1996. Photoinhibition of photosynthesis without net loss of D1 protein in wheat leaves under field conditions. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **38**: 196 ~ 202. (in Chinese with English abstract)
- Huber, S. C., H. H. Rogers & D. W. Israel. 1984. Effect of CO₂ enrichment on photosynthesis and photosynthate partitioning in soybean (*Glycine max*) leaves. *Physiologia Plantarum*, **62**: 95 ~ 101.
- Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences (中国科学院植物研究所). 1989. Valuable rarefaction and imminent danger plants in China. Shanghai: Shanghai Education Press. 288 ~ 289. (in Chinese)
- Jiang, G. M. (蒋高明), G. H. Lin (林光辉) & D. V. Bruno. 1997. Changes in stomatal conductance, transpiration and water use efficiency of ten species experienced in high CO₂ concentrations in Biosphere 2. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **39**: 546 ~ 553. (in Chinese with English abstract)
- Jiang, G. M. (蒋高明) & G. J. Zhu (朱桂杰). 2001. Effects of

natural high temperature and irradiation on photosynthesis and related parameters in three arid sandy shrub species. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), **25**: 525 ~ 531. (in Chinese with English abstract)

Lal, A. , M.S.B. Ku & G.E. Edwards. 1996. Analysis of inhibition of photosynthesis due to water stress in the C₃ species *Hordeum vulgare* and *Vicia faba*: electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity. *Photosynthetic Research*, **49**: 57 ~ 69.

Mohammed, G. H. , W. D. Binder & S. L. Gillies. 1995. Chlorophyll fluorescence: a review of its practical forestry applications and instrumentation. *Scandinavian Journal of Forest Research*, **10**: 383 ~ 410.

Mousseau, M. & B. Saugier. 1992. The effect of increased CO₂ on gas exchange and growth of forest tree species. *Journal of Experimental Botany*, **43**: 1121 ~ 1130.

Quick, W. P. , M. M. Chaves, R. Wendler, M. David, M. L. Rodrigues, J. A. Passaharinho & J. S. Pereira. 1992. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant, Cell and Environment*, **15**: 25 ~ 35.

Walker, B. & W. Steffen. 1997. An overview of the implication of global change for natural and managed terrestrial ecosystem. *Conservation Ecology*, **1**: 2 ~ 20.

Wei, Q. J. (魏庆苕). 1990. Diversiform-leaved poplar(*Populus euphratica*). Beijing: China Forestry Publishing House. 1 ~ 20. (in Chinese)

Wong, S. C. & F. X. Dunin. 1987. Photosynthesis and transpiration of trees in a eucalypt forest stand: CO₂, light and humidity responses. *Australian Journal of Plant Physiology*, **14**: 619 ~ 632.

Xu, D. Q. (许大全), Y. Z. Zhang(张玉忠) & R. X. Zhang(张荣铎). 1992. Photoinhibition of photosynthesis in plant. *Plant Physiology Communications*(植物生理学通讯), **28**: 237 ~ 243. (in Chinese)

责任编辑 : 蒋高明 责任编辑 : 姜联合

《植物生态学报》 ICT ”最佳论文奖及其赞助单位介绍

《植物生态学报》年度最佳论文由《植物生态学报》编辑委员会经两次投票从每年度本刊发表的论文中评出,每年 1 篇,从 1999 年开始实行。具体操作方法是先由每一位编委会成员每期评出 1 篇,再由编委会从中投票选出 1 篇作为本年度的优秀论文(2/3 以上的编委投票)。对获奖文章颁发证书, 获选作者将获得一定的物质奖励 人民币 4000 元, 并向文章每一位作者赠送下年度期刊 1 套) 所需费用由澳大利亚 ICT 公司(ICT International Pty Ltd)赞助。

ICT 公司长期从事植物、土壤与环境仪器的销售与开发, 代理国外各种先进的专业仪器, 并提供各种技术咨询与服务。ICT 公司经营的主要业务有以下几个方面:

灌溉技术开发与应用 由 Peter Cull 博士结合土壤水分和植物生长状态的监测, 开发成功的一个农业灌溉管理系统(PROBE)。该系统通过动态监测土壤水分和农作物的水分进行合理的灌溉和生产管理, 从而实现节水作物高产高效。

土壤监测仪器 主要有土壤含水量测定仪器(503DR 中子仪、Trase 时域反射仪、MP406 精密土壤水分探头); 张力计; Guelph 入渗仪; 土壤水势仪(WP4、Aqualab、Wescor、Thermo link 水势仪); 土化参数测量仪器(盐桥、电导仪、反射式光度计) 和各种土壤物理参数测量仪器等。

植物生理生态仪器 主要有光合作用测定系统(LCA-4 , LCI)、叶绿素荧光仪、气孔计、植物压力室、植物液流计、叶面积仪、生长箱等。

环境监测仪器 全自动气象站、数据采集器、水质分析仪(NOVA、U10)、红外 CO₂ 气体分析仪等。

ICT 公司和很多国外仪器厂商有着广泛的联系和密切的合作, 因此 ICT 公司自 1995 年进入中国之后, 对于推动中国农学、林学、生态学、土壤学与环境科学的发展起了很大的促进作用。

关于 ICT 公司进一步的情况可以直接与其联系。ICT 公司地址 北京市德外大街甲 11 号美江大厦 303 室 联系人 : 陈耘、范春梅 电话 010-82082353 传真 010-82082341 E-mail : ictsales@ictchina.com