

贝加尔针茅不同枝条叶片蒸腾特性与水分利用效率对瞬时 CO₂ 和光照变化的响应

孙 伟^{1,2}, 王德利^{2*}, 王 立², 杨允菲²

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093;
2. 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: 利用人工光源测量了不同 CO₂ 浓度条件下贝加尔针茅(*Stipa bacailensis*) 营养枝条与生殖枝条叶片的净光合速率(P_N)、蒸腾速率(E)、气孔导度(g_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)及叶面饱和蒸汽压亏缺(VPD)。营养枝与生殖枝 P_N 及 E 均随 CO₂ 浓度升高而增大, 但 P_N 增加幅度较大, E 增加幅度较小。在高 CO₂ 浓度(1400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$) 条件下, 营养枝叶片最大 P_N (27.23 $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 大于生殖枝(17.13 $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。营养枝与生殖枝之间 E 呈极显著差异。营养枝与生殖枝水分利用效率($WUE = P_N/E$) 均随 CO₂ 浓度升高而增大, 生殖枝 WUE 略高于营养枝, 但差异未达到显著水平。光合速率的显著增加是贝加尔针茅水分利用效率随 CO₂ 浓度升高而增加的主要影响因素。CO₂ 浓度相对稳定条件下(350 $\mu\text{mol}/\text{mol}$), 生殖枝与营养枝 P_N 与 E 均随模拟光辐射(SPR) 强度增加而增大, 但增幅逐渐趋缓, 营养枝最大 P_N 及 E 均大于生殖枝。当 SPR 强度从 0 增加到 400 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 过程中, 营养枝与生殖枝叶片水分利用效率均呈陡然增大趋势, 随着 SPR 的进一步增强, WUE 缓慢增大并在较高值附近达到波动平衡。贝加尔针茅营养枝与生殖枝之间的 g_s 差异是 P_N 与 E 差异的主要影响因素, 也决定了 WUE 对 CO₂ 浓度和模拟光辐射强度变化的响应。

关键词: 蒸腾特性; 水分利用效率; CO₂ 浓度; 光辐射强度; 贝加尔针茅(*Stipa bacailensis*); 营养枝; 生殖枝

Responses in the transpiration properties and water use efficiency of leaves from different shoots of *Stipa bacailensis* to instantaneous changes in the CO₂ concentrations and photosynthetic radiation

SUN Wei^{1,2}, WANG De-Li^{2*}, WANG Li², YANG Yun-Fei² (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. Key Laboratory of Vegetation Ecology of Ministry of Education, Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2437~2443.

Abstract: Net photosynthetic rate (P_N), transpiration rate (E), stomatal conductance (g_s), intercellular CO₂ concentration (C_i), vapor pressure deficit at the leaf surface (VPD) and water use efficiency ($WUE = P_N/E$) of *Stipa bacailensis* leaves were compared between the vegetative and reproductive shoots under a series of CO₂ concentrations and photosynthetic radiation levels. For the vegetative and reproductive shoots, both P_N and E increased with the increase in CO₂ concentration, but the increase in P_N was larger than that in E . The maximal P_N of the vegetative shoots (27.2 $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) was larger than that of the reproductive shoots (17.1 $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) at elevated CO₂ concentration of 1400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$. The increment of E of the vegetative shoots in response to the increase in CO₂ enrichment was significantly higher than the reproductive shoots. Significant difference of E between the vegetative and reproductive shoots was found under a series of CO₂ concentrations.

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目(G1999043407); 国家自然科学基金资助项目(30070545, 30270251)

收稿日期: 2003-11-19; **修订日期:** 2004-06-10

作者简介: 孙伟(1976~), 男, 吉林农安人, 博士生, 主要从事草地生理生态学研究。E-mail: sunwei8868@sina.com.cn

*** 通讯作者** Author for correspondence. E-mail: Wangd@nenu.edu.cn

Foundation item: National Key Basic Research Special Fundamental Project (No. G1999043437); National Natural Science Foundation of China (No. 30070545, 30270251)

Received date: 2003-11-19; **Accepted date:** 2004-06-10

Biography: SUN Wei, Ph.D. candidate, mainly engaged in grassland eco-physiological research. E-mail: Sunwei8868@sina.com.cn

Under elevated CO_2 concentrations, WUE values for the two types of shoots were both increased. The increase in WUE was primarily due to an increase in P_N and not to a decrease in E . P_N and E of the vegetative and reproductive shoots both increased with the level of simulated photosynthetic radiation (SPR) under ambient CO_2 concentration ($350\mu\text{mol/mol}$). As SPR increased from 0 to $400\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, WUE of both types of shoots increased sharply. Then, WUE showed little increase with further increase in SPR . The differences in g_s between the vegetative and reproductive shoots was the main factor determining the differences of P_N and E , and the responses of WUE to simulated CO_2 concentrations and photosynthetic radiation. These results indicate that there are significant differences in P_N and E between the vegetative and reproductive shoots and their responses to changes in both CO_2 enrichment and SPR level. However, there are only slight differences in WUE between the two types of shoots.

Key words: transpiration properties; water use efficiency; CO_2 concentrations; photosynthetic radiation; *Stipa baicalensis*; vegetative shoot; reproductive shoot

文章编号:1000-0933(2004)11-2437-07 中图分类号:Q346 文献标识码:A

CO_2 、水和光合辐射是植物生理活动的物质和能量基础,也是影响植物生长、发育、繁殖和分布的重要生态环境因子^[1~3]。已有研究表明,不同植物或同种植物不同类型枝条对环境条件变化响应存在显著差异^[4~8]。这种差异是植物生存和竞争策略的一部分^[5,9],并显著影响植物的资源获取、利用和分配,最终影响植被的组成和演替^[9~12]。不同光合途径植物光合、蒸腾及水分利用特性对 CO_2 浓度变化响应的研究表明, C_3 及 C_4 植物的水分利用效率均有显著提高, C_3 植物水分利用效率的提高主要源于光合速率的显著提高^[13,14],而 C_4 植物水分利用效率的提高则主要源于蒸腾消耗的减少^[15,16]。

贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)群落是我国东北地区草甸草原的典型群落之一,群落结构简单,有较强的抗旱性,对环境变化敏感。贝加尔针茅不同生理功能枝条蒸腾特性及水分利用效率对瞬时 CO_2 浓度和模拟光辐射强度变化的响应机制研究将有助于揭示草甸草原典型群落植被生产力及群落结构与演替对全球变化的响应机理。

1 研究地区及自然概况

本实验于 2001 年 8 月在吉林省长岭县东北师范大学松嫩草原生态研究站进行,地理位置为北纬 $44^\circ 40' \sim 44^\circ 44'$,东经 $123^\circ 44' \sim 123^\circ 47'$ 。该地区属温带半湿润大陆性季风气候,春季干旱多风,夏季炎热多雨,年均降雨量 $300 \sim 500\text{mm}$,多集中在 6~8 月份,占年降水量的 70% 以上。年均蒸发量约为 1668mm ,为降雨量的 3.5 倍。年均气温为 $4.6 \sim 6.4^\circ\text{C}$ 。土壤为风沙土。

2 实验原理与取样方法

利用红外气体分析仪(LI-6400P, LI-COR Inc.)叶室,配备红、蓝人工光源(LI6400-02B LED Light Source)及 CO_2 注射器(LI6400-01 CO_2 Injector)测量不同光照强度、不同 CO_2 浓度下贝加尔针茅营养枝条与生殖枝条叶片的净光合速率(P_N)、蒸腾速率(E)、气孔导度(g_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和叶面饱和蒸气压亏缺(VPD),实验在 8:00~12:00 及 14:00~18:00 进行,以尽量避免因中午强光和高温而导致的植物生理功能紊乱。 CO_2 浓度的梯度设置为:175,350,525,700,1050,1400 $\mu\text{mol/mol}$,模拟光辐射强度的梯度设置为:0,20,50,100,200,400,600,800,1000,1200,1400,1600,1800,2000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,改变光照强度和 CO_2 浓度以后,最少稳定时间设置为 60s,当测量结果变异率小于 0.05 时由红外气体分析仪自动记录,分别选取两种类型贝加尔针茅枝条的正常叶片进行测量,重复 3 次。因贝加尔针茅叶片较细,单个叶片测量误差较大,在测量过程中将多个叶片粘在一起,利用刻度尺测量叶片宽度,计算并输入叶面积。利用 SPSS 软件对结果进行统计分析。

3 结果与分析

3.1 CO_2 浓度对蒸腾特性与水分利用效率的影响

3.1.1 气孔导度、胞间 CO_2 浓度及叶面饱和蒸气压亏缺对 CO_2 浓度变化的响应 气孔是叶片与大气进行物质交换的通道,气孔的关闭程度会显著影响植物的 CO_2 固定速率和水分的蒸腾散失。随着环境 CO_2 浓度的升高,营养枝和生殖枝的气孔导度(g_s)均呈下降趋势, CO_2 浓度超过 1050 $\mu\text{mol/mol}$ 时,略有升高(图 1)。营养枝与生殖枝之间 g_s 对 CO_2 浓度变化响应存在极显著差异($t=11.87$, $P=0.0001<0.01$, $n=5$)。

营养枝与生殖枝叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)均随环境 CO_2 浓度的升高而增大。营养枝叶片 C_i 略大于生殖枝叶片 C_i (图 2),二者之间未达到显著差异($t=2.40$, $P=0.061>0.05$, $n=5$)。两者

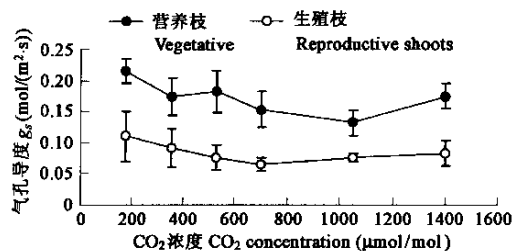


图 1 贝加尔针茅营养枝与生殖枝气孔导度对 CO_2 浓度升高的响应

Fig. 1 Responses of g_s of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to increase of CO_2 concentrations

C_i 对 CO_2 浓度的响应方程均为直线方程,且均达到极显著正相关(表1)。实验结果表明,环境 CO_2 浓度对 C_i 的影响极其显著,大气 CO_2 分压直接影响 CO_2 进入叶片光合组织细胞间隙的速率,进而影响植物叶片光合固定C的数量和速率,尤其是 C_3 光合途径植物。

叶面饱和和蒸气压亏缺(VPD)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^[17]。营养枝叶片与生殖枝叶片 VPD 在 CO_2 浓度升高的起始阶段均呈增加趋势,当 CO_2 浓度大于 $1050\mu\text{mol/mol}$ 时,二者 VPD 均有所下降(图3)。生殖枝与营养枝叶片 VPD 之间差异达到显著水平($t=-3.90$, $P=0.011<0.05$, $n=5$)。 VPD 、 g_s 与 E 三者之间存在一个反馈机制,用以调节叶片水分的蒸腾散失, VPD 是植物体内水分向环境散失的动力,当植物体水分散失超过允许范围时,叶片通过调节气孔导度限制植物体内水分的散失,从而达到有限水分的有效利用。

3.1.2 蒸腾速率与净光合速率对 CO_2 浓度变化的响应 贝加尔针茅营养枝与生殖枝叶片的蒸腾速率(E)均随叶室内 CO_2 浓度的升高而逐渐增大,在测定的 CO_2 浓度范围内,营养枝的 E 都比生殖枝大(图4),两种枝条之间存在极显著差异($t=7.94$, $P=0.001<0.01$, $n=5$)。在 CO_2 浓度从 $200\mu\text{mol/mol}$ 增大到 $1400\mu\text{mol/mol}$ 过程中,营养枝 E 由 $4.22\text{ mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 增加到 $7.02\text{ mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,增加幅度较大,而生殖枝 E 则由 $2.71\text{ mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 增大到 $3.55\text{ mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,仅增加了 $0.84\text{ mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。营养枝 E 对 CO_2 浓度升高的响应曲线是对数曲线,生殖枝的响应曲线则是直线(表1)。

表1 贝加尔针茅营养枝与生殖枝叶片生理参数对 CO_2 浓度升高($175\sim1400\mu\text{mol/mol}$)的响应方程

Table 1 Response equations of physiological parameters of vegetative and reproductive shoots of <i>Stipa baicalensis</i> to CO_2 enrichment				
枝条类型 Shoot types	Y	X	方程 Equations	R^2
营养枝 Vegetative shoots	$P_N(\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s}))$	CO_2 浓度 CO_2 concentrations	$Y=10.87\ln X-52.79$	0.9601
生殖枝 Reproductive shoots			$Y=7.38\ln X-37.38$	0.9824
营养枝 Vegetative shoots	$E(\text{mmol H}_2\text{O}/(\text{m}^2\cdot\text{s}))$	CO_2 浓度 CO_2 concentrations	$Y=1.33\ln X-2.85$	0.9075
生殖枝 Reproductive shoots			$Y=0.0008X+2.57$	0.8764
营养枝 Vegetative shoots	$WUE(\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O})$	CO_2 浓度 CO_2 concentrations	$Y=0.0038X+0.33$	0.9587
生殖枝 Reproductivesioots			$Y=0.0059X-0.75$	0.9904

CO_2 是光合作用的重要原料之一,大气 CO_2 浓度将会显著影响植物叶片的净光合速率(P_N)^[6,7]。随着 CO_2 浓度的升高,营养枝与生殖枝的 P_N 均呈增大趋势(图5),两者对 CO_2 浓度升高的响应曲线均为对数曲线(表1)。两种类型枝条之间的差异达到极显著水平($t=5.34$, $P=0.003<0.01$, $n=5$),营养枝在最高 CO_2 浓度下的 P_N 平均值为 $27.23\mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,生殖枝的平均 P_N 则仅为 $17.13\mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。可见营养枝的 P_N 远大于生殖枝的 P_N ,这也说明了两种枝条在生理功能上的显著差异。

3.1.3 瞬时水分利用效率对 CO_2 浓度变化的响应 贝加尔针茅营养枝与生殖枝叶片水分利用效率(WUE)均随 CO_2 浓度升高而增大(图6),二者 WUE 对 CO_2 浓度升高的响应方程均为直线方程,且均达到极显著正相关(表1)。 WUE 由 P_N 与 E 的比值决定,因此, P_N 与 E 的变化均会对 WUE 产生影响。实验结果表明,尽管营养枝叶片 P_N 大于生殖枝叶片,但其蒸腾消耗同样巨大,从而导致生殖枝叶片平均 WUE 略高于营养枝叶片,但二者之间没有显著差异($t=0.919$, $P=0.40>0.05$, $n=5$)。

3.2 模拟光辐射强度对蒸腾特性与水分利用效率的影响

3.2.1 气孔导度、胞间 CO_2 浓度及叶面饱和和蒸气压亏缺对模拟光辐射强度变化的响应 在 CO_2 浓度相对稳定情况下,营养枝与生殖枝叶片气孔导度(g_s)在模拟光辐射(SPR)强度增强的初始阶段均呈增大趋势,营养枝叶片 g_s 当 SPR 超过 $1400\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 后呈逐渐下降趋势,生殖枝叶片 g_s 当 SPR 强度超过 $1000\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 后大致维持平衡状态(图7)。营养枝叶片在各个 SPR

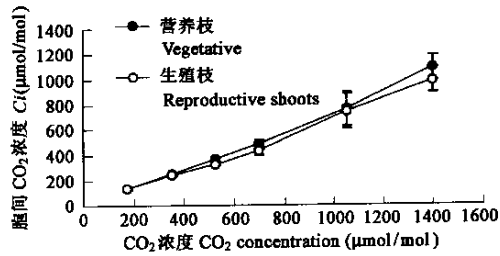


图2 贝加尔针茅营养枝与生殖枝胞间 CO_2 浓度对 CO_2 浓度升高的响应

Fig. 2 Responses of C_i of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to increase of CO_2 concentrations

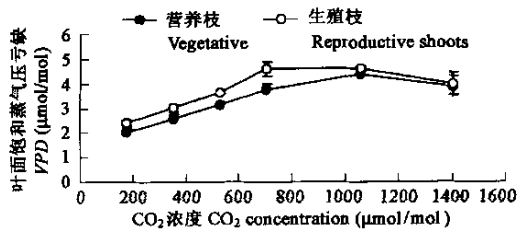


图3 贝加尔针茅营养枝与生殖枝叶面饱和和蒸气压亏缺对 CO_2 浓度升高的响应

Fig. 3 Responses of VPD of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to increase of CO_2 concentrations

强度下的 g_s 均高于生殖枝,在整个光照强度梯度变化范围内,营养枝和生殖枝的最大 g_s 分别为 0.216 和 $0.144\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

贝加尔针茅营养枝与生殖枝叶片 C_i 随 SPR 增强的变化趋势相似,当 SPR 由 0 增至 $400\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的过程中,由于光合速率增大而大量消耗细胞间隙贮存的 CO_2 ,同时,大气 CO_2 通过气孔扩散的补充又没有显著提高,最终导致叶片 C_i 呈陡然下降趋势。随着 SPR 强度的继续增强,叶片 g_s 增大,增加了通过叶片气孔的 CO_2 扩散量,而光合作用消耗 CO_2 的量则呈缓慢增加趋势,从而使得植物叶片 C_i 逐渐维持平衡状态(图8)。营养枝叶片 C_i 值几乎在所有光照梯度上均略高于生殖枝叶片,营养枝叶片 C_i 的最低值为 $211\mu\text{mol}/\text{mol}$,生殖枝叶片 C_i 的最低值为 $200\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。

两种类型枝条叶片叶面饱和蒸气压亏缺(VPD)在 SPR 增强的整个过程中均始终呈增大趋势,生殖枝 VPD 始终大于营养枝。在最大光照强度条件下,生殖枝叶片与营养枝叶片 VPD 均达到最大值(3.33 和 2.97MPa)(图9)。营养枝叶片水分蒸腾散失大于生殖枝,因此其叶面水蒸气亏缺较小, VPD 值的大小也从一定程度上反映了植物对有限水分的利用效率,水分利用效率高的植物往往具有在保持较小的水分蒸腾散失、较大的叶面水蒸气压亏缺条件下正常完成光合生理过程的特性。

3.2.2 蒸腾速率与净光合速率对模拟光辐射强度变化的响应

有效光辐射是植物合成有机物质的能量来源,光照强度不仅直接影响植物叶片的光合速率,还通过调节与光合作用相关的生理过程而影响植物的蒸腾特性。在光照强度增大的起始阶段,由于植物光合作用的增强,呼吸作用旺盛,伴随着叶片蒸腾速率(E)的增大。营养枝叶片的 E 随 SPR 的增强持续增大,当 SPR 超过 $1600\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时才略有减少。生殖枝叶片 E 当 SPR 强度超过 $1000\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后即维持相对稳定状态(图10), E 对 SPR 增强的响应趋势可以用二次方程描述(表2)。营养枝叶片的最大 E ($5.71\text{mmol H}_2\text{O}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 高于生殖枝叶片最大 E ($4.54\text{mmolH}_2\text{O}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),蒸腾失水与叶片气孔导度存在极显著正相关关系,营养枝叶片气孔导度明显高于生殖枝叶片气孔导度,从而导致其水分的蒸腾散失也高于营养枝叶片。

两种类型枝条叶片净光合速率(P_N)均随光照强度增强而逐渐增大,其变化趋势可以用二次方程描述(图11,表2)。营养枝叶片最大 P_N ($16.2\mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 显著高于生殖枝叶片最大 P_N ($10.93\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{s})$),这也进一步表明了两种不同类型枝条生理作用的差异。

3.2.3 瞬时水分利用效率对模拟光辐射强度变化的响应

当 SPR 强度从 0 增加到 $400\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 过程中,营养枝与生殖枝叶片水分利用效率(WUE)均呈陡然增大趋势,随着 SPR 的进一步增强, WUE 缓慢增大并在较高值附近达到波动平衡(图12),两种叶片 WUE 对 SPR 增强的响应趋势可以用二次方程描述

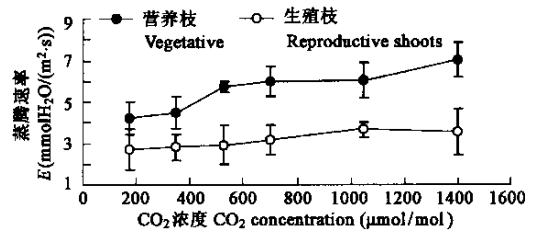


图4 贝加尔针茅营养枝与生殖枝蒸腾速率对 CO_2 浓度升高的响应
Fig. 4 Responses of E of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to increase of CO_2 concentrations

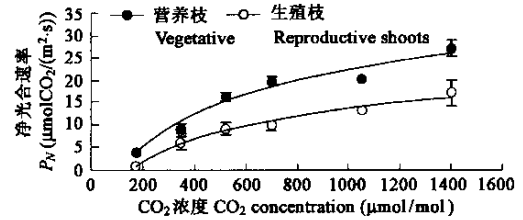


图5 贝加尔针茅营养枝与生殖枝净光合速率对 CO_2 浓度升高的响应
Fig. 5 Responses of P_N of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to increase of CO_2 concentrations

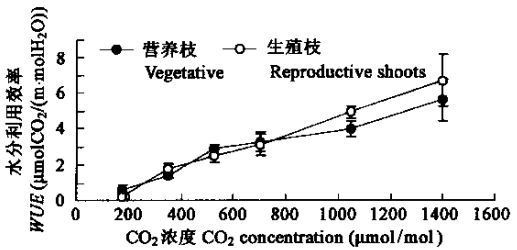


图6 贝加尔针茅营养枝与生殖枝水分利用效率对 CO_2 浓度升高的响应
Fig. 6 Responses of WUE of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to increase of CO_2 concentrations

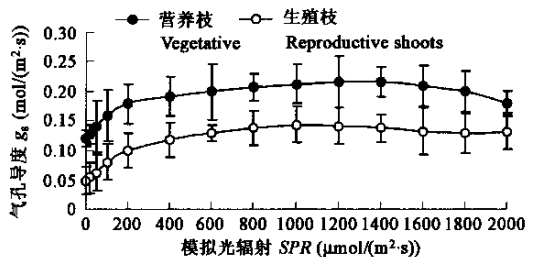


图7 贝加尔针茅营养枝与生殖枝气孔导度对模拟光辐射强度的响应
Fig. 7 Responses of g_s of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to enhance of simulated photosynthetic radiation

(表2)。营养枝叶片WUE略高于生殖枝叶片WUE,但二者之间未达到显著差异($t=-1.411$, $P=0.182>0.05$, $n=13$)。由光合速率和蒸腾速率的变化趋势可以看出,尽管营养枝叶片 P_N 大于生殖枝叶片 P_N ,但其水分的蒸腾耗散也大于生殖枝,从而导致两者之间的WUE差别不大。可见,植物要想获得较高的水分利用效率,必须同时具备较高的光合速率和较低的蒸腾消耗。

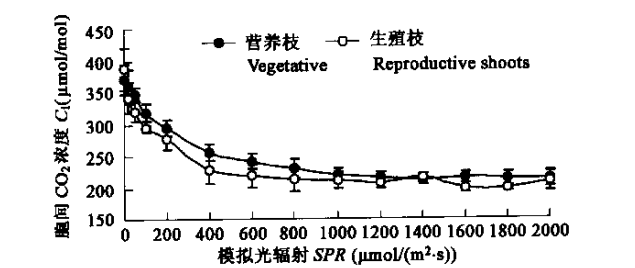


图8 贝加尔针茅营养枝与生殖枝胞间CO₂浓度对模拟光辐射强度的响应

Fig. 8 Responses of C_i of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to enhance of simulated photosynthetic radiation

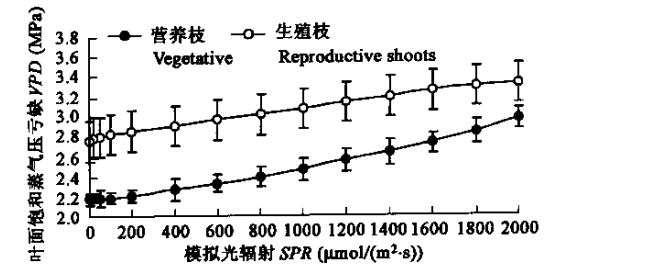


图9 贝加尔针茅营养枝与生殖枝叶面饱和蒸气压亏缺对模拟光辐射强度的响应

Fig. 9 Responses of VPD of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to enhance of simulated photosynthetic radiation

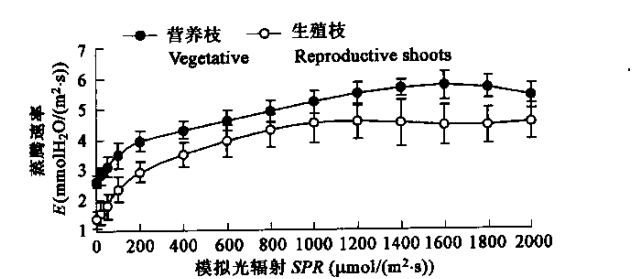


图10 贝加尔针茅营养枝与生殖枝蒸腾速率对模拟光辐射强度的响应

Fig. 10 Responses of E of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to enhance of simulated photosynthetic radiation

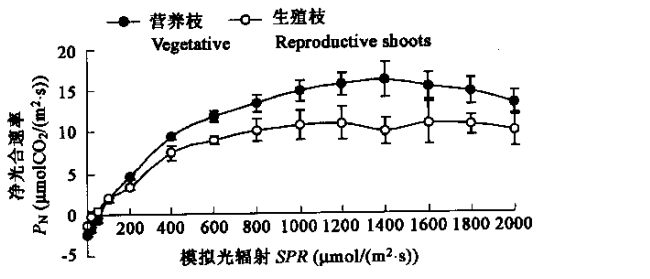


图11 贝加尔针茅营养枝与生殖枝净光合速率对模拟光辐射强度的响应

Fig. 11 Responses of P_N of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to enhance of simulated photosynthetic radiation

表2 贝加尔针茅营养枝与生殖枝主要生理参数对模拟光辐射增强(0~2000μmol/(m²·s))的响应方程

Table 1 Responses equations of physiological parameters of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to the strengthen of simulated photosynthetic radiation

枝条类型 Shoot types	Y	X	方程 Equations	R ²
营养枝 Vegetative shoots	$P_N(\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$	模拟光辐射 SPR	$Y=-0.00001X^2+0.0266X-1.3696$	0.9853
生殖枝 Reproductive shoots			$Y=-0.000006X^2+0.0174X-0.1256$	0.9651
营养枝 Vegetative shoots	$E(\text{mmol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$	模拟光辐射 SPR	$Y=-0.000001X^2+0.0035X+2.9342$	0.9774
生殖枝 Reproductive shoots			$Y=-0.000002X^2+0.0043X+1.7435$	0.9572
营养枝 Vegetative shoots	$WUE(\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol})$	模拟光辐射 SPR	$Y=-0.000002X^2+0.0056X-0.3317$	0.9258
生殖枝 Reproductive shoots			$Y=-0.000002X^2+0.0042X-0.0035$	0.8609

4 结论与讨论

4.1 蒸腾特性与水分利用效率对CO₂浓度的响应

不同光合途径或同种光合途径植物,甚至是同种植物的趋异类型之间在光合、蒸腾生理生态特性上都存在明显的差异^[4~6,10],Epstein 与 Brown 等对北美大平原植物分布与生产模式研究结果表明,不同光合途径植物分布区域存在明显差异^[10,17],而Turner 与Coleman 等的研究结果则表明, C_3 与 C_4 两种光合途径植物之间及同一光合途径之内,植物对CO₂、光、水及营养成分的利用形式存在明显差异^[12,14]。可见,生理生态特性差异将影响植物的潜在分布和竞争策略。对于干旱区植物而言,水分对其是否能够完成整个生活史起决定性作用,同一光合途径下生理功能不同的枝条类型间蒸腾特性与水分利用效率的比较分析,有助于揭示草甸草原典型群落建群种植物的生殖生长和营养生长策略,阐明不同类型枝条生理作用的差异。

许多研究结果认为,无论是 C_3 植物还是 C_4 植物,随着环境 CO_2 浓度的增大, CO_2 能够更容易进入叶肉细胞,植物叶片为了减少有限水分的散失,一般会在一定程度上关闭气孔,降低 g_s ,从而导致 E 的降低^[9,15,18]。本研究结果表明,两种类型枝条平均 E 均有所上升,这与Szente等关于 CO_2 对 C_3 植物蒸腾特性的研究结果一致^[13]。高浓度 CO_2 条件下, g_s 的减小未导致 E 的减少,这可能是受 VPD 增大的影响,因为 VPD 是水分从叶片向大气扩散的动力^[5]。随着 CO_2 浓度的增大,气温逐渐升高,进而导致 VPD 的增大和 E 的增加(图13)。相关分析结果表明,不同 CO_2 浓度下两种枝条 E 与 VPD 及气温均呈显著正相关关系,而 E 与相对湿度之间不存在显著相关关系。此外,模拟实验的实验过程较短,在某种程度上不能反映植物对环境变化的长期调节过程^[8,19]。营养枝的主要生理功能是通过光合作用为整株植物的生长和繁殖提供能量,其生理功能决定了其各项光合及蒸腾生理参数对 CO_2 浓度响应程度要大于生殖枝。营养枝 g_s 显著高于生殖枝,较大的气孔导度决定了 CO_2 向叶片内扩散的速率,同时也决定了水分向大气扩散的速率。在多个 CO_2 浓度梯度下,营养枝叶片平均 E 约为生殖枝的2倍,其 P_N 也约为生殖枝的2倍。

大量模拟实验结果认为, CO_2 浓度升高能够显著提高植物叶片水分利用效率^[8,13], C_4 植物 WUE 的提高主要受 E 减少的影响^[15,16],而 C_3 植物 WUE 的增大则主要受 P_N 增大的影响^[13,14]。在 CO_2 浓度增大、蒸腾失水增加的状况下,两种类型枝条叶片 WUE 均呈显著增加趋势,主要是因为 P_N 随 CO_2 浓度升高而增大,在消耗相同数量水分条件下,固定的 CO_2 量明显增加。 C_3 光合途径植物因为其光合及蒸腾特性往往受 CO_2 浓度的限制,环境 CO_2 浓度的升高在短期内能够增加植物的光合积累。在北美草原,不同光合途径植物对长期 CO_2 浓度倍增的响应研究表明, C_4 植物的重要值随 CO_2 浓度的升高而降低, C_3 光合途径灌丛的重要值有所增加^[20], CO_2 通过影响其它资源的有效性(水分利用效率、养分利用率等)而有利于 C_3 植物的生长和分布^[21]。 CO_2 浓度不能单独决定植物间的竞争及植被的演替结果, CO_2 浓度与温度、水分、养分等重要环境因子的综合作用才是其决定因素^[7,16]。

4.2 模拟光辐射对蒸腾特性及水分利用效率的影响

在一定 CO_2 浓度($350\mu mol/mol$)及一系列 SPR 强度条件下,测得的 C_3 光合途径植物贝加尔针茅两种不同类型枝条最大 P_N (营养枝为生殖枝的1.49倍)、最大 E 之间(营养枝为生殖枝的1.26倍)存在显著差异,但是两者 WUE 之间却未达到显著差异。瞬时 WUE 是由 P_N 和 E 共同决定的,营养枝虽然具有较高的 P_N ,但是其水分的蒸腾耗散同样较大,因此其 WUE 仅略高于生殖枝。 g_s 与初始羧化酶固定 CO_2 能力的差异是不同光合途径植物及相同光合途径不同生理功能枝条间 P_N 、 E 和 WUE 存在差异的原因。气孔是一种进化完全的器官,可以响应环境因子的变化,控制植物体过多水分散失的同时,使植物达到最大水分利用效率^[5,9,16]。 g_s 与 E 之间存在极显著的线性关系, E 对 g_s 的变异非常敏感,这已为大量实验和耦合模型所证实^[4,22]。生殖枝与营养枝之间 g_s 的显著差异(营养枝为生殖枝的1.65倍)是导致 P_N 、 E 显著差异的直接原因。 g_s 大的植物,利于 CO_2 的扩散,其 C_i 相对较高,能够增进光合作用。同时 g_s 大必然会导致植物叶片水分的蒸腾散失增多,蒸腾速率增大,水分利用效率降低。

Turner等对北美高草原不同光合途径植物研究结果表明,在湿润且光照成为限制因素地区, C_4 高草较 C_3 植物具有竞争优势^[12],而Lauenroth等的研究却得出了相反的结论,即某些针茅属的 C_3 光合途径高草在湿润低光照条件下产量较高^[23]。Alan等的研究结论认为,在有效光辐射不断改变条件下, C_3 光合途径植物的气孔导度响应速率约为 C_4 植物的2倍,但是 C_3 植物的蒸腾和能量消耗却大于 C_4 植物^[9]。松嫩草甸草原属于高光合辐射,气候温暖,受季节性干旱影响的区域,这种条件非常适合 C_4 植物的生长繁殖。贝加尔针茅只有凭借特殊的叶片结构,占据典型区域中的非典型地带,才能具有一定的竞争优势。

References:

万方数据

[1] Smith S D, Huxman T E, Zitzer S F, et al. Elevated CO_2 increasing productivity and invasive species success in an arid ecosystem.

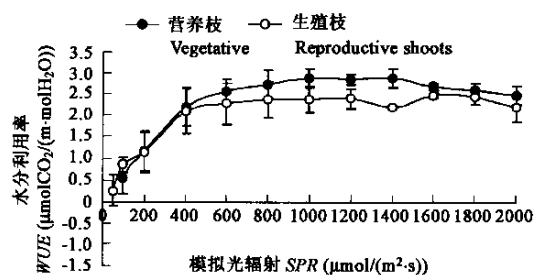


图12 贝加尔针茅营养枝与生殖枝水分利用效率对模拟光辐射强度的响应

Fig. 12 Responses of WUE of vegetative and reproductive shoots of *Stipa baicalensis* to enhance of simulated photosynthetic radiation

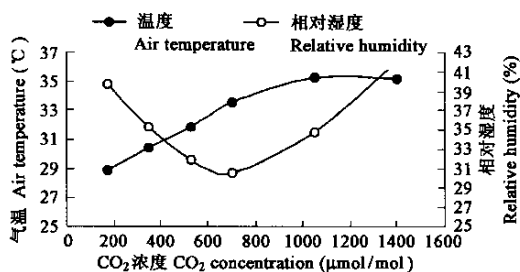


图13 测量过程中气温和相对湿度变化

Fig. 13 Air temperature and relative humidity during the experiment

Nature, 2000, **408**: 79~82.

- [2] Krause G H, Schmdue C, Garden H, *et al.* Effects of solar ultraviolet radiation on the potential efficiency of photosystem II in leaves of tropical plants. *Plant Physiology*, 1999, **121**: 1349~1358.
- [3] Thomas S C, Jasienski M & Bazzaz F A. Early vs. asymptotic growth responses of herbaceous plants to elevated CO₂. *Ecology*, 1999, **80** (5): 1552~1567.
- [4] Wang D L, Wang Z W, Zhang X J. The comparison of photosynthetic physiological characteristics between the two divergent *Aneurolepidium chinense* types. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(6): 837~843.
- [5] Sun W, Wang D L, Wang L, *et al.* A comparison of transpiration characteristics and water use efficiency between poaceae plants and chenopodiaceae plants under the simulated light source. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(4): 814~819.
- [6] Wang R Z & Gao Q. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency in two divergent *Leymus chinensis* populations from Northeast China. *Photosynthetica*, 2001, **39**(1): 123~126.
- [7] Catherine Potvin & Liette Vasseur. Long-term CO₂ enrichment of a pasture community species richness, dominance, and succession. *Ecology*, 1997, **78**(3): 666~677.
- [8] Tissue D T, Griffin K L & Thomas R B. Effects of low and elevated CO₂ on C₃ and C₄ annuals II. photosynthesis and leaf biochemistry. *Oecologia*, 1995, **101**: 21~28.
- [9] Alan K K. Gas exchange dynamics in C₃ and C₄ grasses consequences of differences in stomatal conductance. *Ecology*, 1993, **74**: 113~123.
- [10] Epstein H E, Lauenroth W, Boker I C, *et al.* Productivity patterns of C₃ and C₄ functional types in the U. S. great plains. *Ecology*, 1997, **78**(3): 722~731.
- [11] Pearcy R W & Ehleringer J. Comparative eco-physiology of C₃ and C₄ plants. *Plant, Cell and Environment*, 1984, **7**: 1~13.
- [12] Turner C L & Knapp A K. Responses of a C₄ grass and three C₃ forbs to variation in nitrogen and light in tallgrass prairie. *Ecology*, 1996, **77**: 1738~1749.
- [13] Szente K Nagy Z & Tuba Z. Enhanced water use efficiency in dry loess grassland species grown at elevated air CO₂ concentration. *Photosynthetica*, **35**(4): 637~640.
- [14] Coleman J S & Bazzaz F A. Effects of CO₂ and temperature on growth and resource use of co-occurring C₃ and C₄ annuals. *Ecology*, 1992, **73**: 1244~1259.
- [15] Polley H W, Johnson H B & Mayeux H S. Increasing CO₂ comparative responses of the C₄ grass *Schizachyrium* and grassland invader *Prosopis*. *Ecology*, 1994, **75**: 976~988.
- [16] Sun W, Wang D L, Wang L, *et al.* Responses of transpiration characteristics and water use efficiency of *Setaria viridis* to the enhancement of simulated photosynthetic radiation and CO₂ enrichment. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, **27**(4): 448~453.
- [17] Brown D A. Early nineteenth-century grasslands of the mid-continent plains. *Annals of the Association of American Geographers*, 1993, **83**: 589~612.
- [18] Roden J S, Wiggins D J & Ball M C. Photosynthesis and growth of two rain forest species in simulated gaps under elevated CO₂. *Ecology*, 1997, **78**: 385~393.
- [19] Lawlor D W & Mitchell R A C. The effects of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity: A review of field studies. *Plant, Cell and Environment*, 1991, **14**: 807~818.
- [20] Owensby C E, Coyne P J, Ham J M, *et al.* Biomass production in tall grass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated CO₂. *Ecological Applications*, 1993, **3**: 644~653.
- [21] Morse S R & Bazzaz F A. Elevated CO₂ and temperature alter recruitment and size hierarchies in C₃ and C₄ annuals. *Ecology*, 1994, **75** (4): 966~975.
- [22] Yu Q, Wang T D. 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*, 1998, **40**(8): 740~754.
- [23] Lauenroth W K, Milchunas D G, Dodd J L, *et al.* Effects of grazing on ecosystems of the great plain. Ecological implications of livestock herbivory in the west. *Society for Range Management, Denver, Colorado*, 1994, 69~101.

参考文献:

- [4] 王德利, 王正文, 张喜军. 羊草两个趋异类型的光合生理生态特性比较的初步研究. *生态学报*, 1999, **19**(6): 837~843.
- [5] 孙伟, 王德利, 王立, 等. 模拟光条件下禾本科植物和藜科植物蒸腾特性与水分利用效率比较. *生态学报*, 2003, **23**(4): 814~819.
- [16] 孙伟, 王德利, 王立, 等. 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. *植物生态学报*, 2003, **27**(4): 448~453.
- [22] 于强, 王庆文. 光合-蒸腾作用-气孔导度的耦合模型及 C₃ 植物叶片对环境因子的生理响应. *植物学报*, 1998, **40**(8): 740~754.