

不同植物叶片水分利用效率对光和 CO₂ 的响应与模拟

王建林¹, 于贵瑞^{2,*}, 房全孝¹, 姜德锋¹, 齐 华³, 王秋凤²

(1. 青岛农业大学, 青岛 266109; 2. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 3. 沈阳农业大学, 沈阳 110161)

摘要:植物叶片水分利用效率的高低取决于气孔控制的光合作用和蒸腾作用两个相互耦合的过程, 模拟水分利用效率对环境变化的响应特征和机制是理解生态系统碳循环和水循环及其耦合关系的基础。研究通过人工控制光强和 CO₂ 浓度, 对叶片水分利用效率进行了研究。提出了植物水分利用效率在光强和 CO₂ 浓度共同作用下的估算模型。数据分析表明, 该模型在包括 C₃ 和 C₄ 植物、草本和木本植物在内的 9 种植物上能很好地模拟水分利用效率对光强和 CO₂ 浓度共同作用的响应。该模型可以用于估算 CO₂ 浓度升高条件下光合速率的提高和蒸腾速率的降低对水分利用效率提高的贡献量。CO₂ 浓度变化条件下, 水分利用效率在不同植物之间有巨大差异, 研究区域尺度植物的水分利用效率时至少需要将植物区分为 C₄ 植物和 C₃ 植物, 其中 C₃ 植物区分为草本和木本植物 3 种生态功能型才能较为准确地估算植物的整体水分利用效率。应用本研究提出的水分利用效率估算模型和植物水分利用效率生态功能型分类标准, 可以为建立以植物的水分利用效率为基本参数的陆地生态系统水循环模型和陆地生态系统生产力模型提供重要依据。

关键词:水分利用效率; 光强; CO₂ 浓度; 模拟

文章编号: 1000-0933(2008)02-0525-09 中图分类号: Q142, Q945, Q948 文献标识码: A

Responses of water use efficiency of nine plant species to light and CO₂ and it's modeling

WANG Jian-Lin¹, YU Gui-Rui^{2,*}, FANG Quan-Xiao¹, JIANG De-Feng¹, QI Hua³, WANG Qiu-Feng²

1 Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China

2 Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

3 Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(2): 0525 ~ 0533.

Abstract: Photosynthesis coupled with transpiration determines water use efficiency (WUE) at leaf level, and the responses of WUE controlled by gas exchanges through stomata to environment were the basis of carbon and water cycle in ecosystem. In this paper, by using Li-6400 Portable Photosynthesis System (LI-COR), WUE at leaf level was analyzed under controlled photosynthetic photons flux density (PPFD) and CO₂ concentration conditions across 9 plant species including maize (*Zea mays*), sorghum (*Sorghum vulgare*), millet (*Setaria italica*), soybean (*Glycine max*), peanut (*Arachis hypogaea*), sweet potato (*Ipomoea batatas*), rice (*Oryza sativa*), masson pine (*Pinus massoniana*) and *Schima superba*. We developed a new model to estimate the water use efficiency in response to the combined effects of light and CO₂ concentration. Validation by our measured data showed that this model could simulate the changes of water use efficiency

基金项目:国家杰出青年基金资助项目(30225012);山东省中青年科学家奖励基金资助项目(2005BSB01177)

收稿日期:2006-12-24; **修订日期:**2007-08-23

作者简介:王建林(1976~),男,河北唐山人,博士,副教授,从事植物生理生态研究. E-mail: wangjianlinrice@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yugr@igsrr.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Science Foundation for Talent Youths (No. 30225012), Encouraging Foundation for Outstanding Youth Scientists of Shandong Province (No. 2005BSB01177)

Received date: 2006-12-24; **Accepted date:** 2007-08-23

Biography: WANG Jian-Lin, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in plant ecology. E-mail: wangjianlinrice@yahoo.com.cn

very good under combined effect of light and CO_2 concentration. And it can estimate contribution of photosynthesis increase and transpiration decline on water use efficiency, owing to the CO_2 concentration rising. Great differences in water use efficiency occurred in these different plant species under various CO_2 concentration levels. We concluded that plants should be separated into C_3 plants and C_4 plants, farther, C_3 plants should be separated into herbaceous plants and woody plants if based on water use efficiency at regional scale. Our separation criteria would do great help in the evapotranspiration modeling of terrestrial ecosystem carbon and water balance.

Key Words: water use efficiency (WUE); Photosynthetic photons flux density; CO_2 concentration; Modeling

水分利用效率(Water Use Efficiency, 缩写 WUE), 系指植物消耗单位水量生产出的同化量, 它是反映植物生长中能量转化效率的重要指标^[1], 在各学科领域已被广泛应用^[2]。在不同的学科和范畴对水分利用效率的理解和定义也不相同^[3], 在叶片水平上, 水分利用效率(WUE)以净光合速率(P_n)与蒸腾速率(T_r)之比(P_n/T_r)来表示^[4], 因此植物叶片水分利用效率的高低取决于气孔控制的光合作用和蒸腾作用两个耦合过程。光合作用是植物生产力形成与演化的基础, 是全球碳循环的原初动力, 蒸腾作用直接驱动着生态系统中水分在 SPAC 体系中的运移, 是生态系统水循环的动力, 因此模拟植物水分利用效率成为评价生态系统水循环和碳循环相互作用的关键性指标。

植物的光合作用、蒸腾作用、气孔导度和水分利用效率直接受太阳辐射和大气 CO_2 浓度等环境因子的控制, 同时它们也对环境变化具有很强的自我调节和适应能力, 并做出相应的反应^[5,6]。作为 CO_2 和水汽进出的共同通道的气孔微妙地调节着植物的碳固定和水分散失的平衡关系, 但光合产物和水分的运输系统和方向是不相同的: 一方面, 叶片通过调节气孔导度可以使碳固定达到最大^[7,8], 另一方面, 气孔行为还受光合产物的反馈抑制^[8~12], 这就造成了气孔对 CO_2 和水汽的扩散的不同步^[6,13], 进而影响植物的水分利用效率。因此, 基于对植物气孔行为环境控制机制的理解, 模拟由气孔的气体交换决定的水分利用效率对环境变化的适应特征和机制是理解生态系统碳循环和水循环及其耦合关系的基础^[16,17], 是构建不同尺度陆地生态系统碳循环和水循环模型的迫切需要。鉴于此, 本研究基于叶片气体交换的原理建立了水分利用效率对光和 CO_2 两个重要环境因子的响应模型, 选择包括草本和木本、 C_3 植物和 C_4 植物在内的 9 种植物进行了验证, 并分析了不同生态类型植物水分利用效率的差异, 旨在为揭示陆地生态系统水-碳耦合循环的生理生态机制、建立全球变化条件下的水-碳耦合循环模型提供一定的理论依据。

1 模型介绍

在本研究中, 从叶片尺度对植物的水分利用效率进行研究, 水分利用效率定义为净光合速率(P_n)与蒸腾速率(T_r)的比值, 由下式(式 1)计算:

$$WUE = P_n / T_r \quad (1)$$

净光合速率(P_n)与蒸腾速率(T_r)由下述方程(2~12)给定。

1.1 光合速率

早在 1913 年, Michaelis-Menten 就提出了生化反应速率与底物浓度的关系式, 光虽然不是光合作用的物质底物, 但它是光合作用的能量来源, 因此可以作为底物看待, 光合速率对光强的响应遵循 Michaelis-Menten 方程(式 2), 因而这个方程作为经典关系式被广泛应用于光合速率对光强响应特征的描述:

$$P_n = \frac{\alpha PPFD P_{\max,i}}{\alpha PPFD + P_{\max,i}} - R_d \quad (2)$$

式中, $PPFD$ 为入射到叶片上的光合有效光量子通量密度; α 为表征光合作用最大光能转化率的表观初始量子效率, $P_{\max,i}$ 为一定 CO_2 下的潜在最大光合速率, R_d 为暗呼吸速率。

CO_2 是光合作用的底物, 因此光合速率对 CO_2 浓度的响应也遵循生化反应速率与底物浓度的关系式——

Michaelis-Menten 方程:

$$P_n = \frac{\eta CP_{\max,c}}{\eta C + P_{\max,c}} - R_d \quad (3)$$

式中, C 为叶面 CO₂ 浓度; η 为表征光合作用最大羧化速率的表观初始羧化效率, $P_{\max,c}$ 为一定光强下的潜在最大光合速率。

如果把光和 CO₂ 均看作光合作用的底物, 则在光强和 CO₂ 浓度的共同作用下, 光合速率的响应遵循双底物的 Michaelis-Menten 方程^[18]:

$$P_n = \frac{\alpha PPFD \eta CP_{\max}}{\alpha PPFD P_{\max} + \eta CP_{\max} + \alpha PPFD \eta C} - R_d \quad (4)$$

式中, $P_{\max}$ 为光合有效光量子通量密度和 CO₂ 浓度均无限大时的潜在最大光合速率。

1.2 蒸腾速率

植物叶片的蒸腾速率由叶片总导度(g_{st})和叶面水汽压差(VPD)决定, 蒸腾速率可以表示为:

$$T_r = g_{st} VPD = \frac{W_i - W_a}{1/g_s + 1/g_b} = \frac{\rho C_p (e_w(T_L) - e)}{\gamma \lambda (1/g_s + 1/g_b)} \quad (5)$$

式中, W_a 、 W_i 分别为空气和气孔下腔的绝对湿度(kg m⁻³), 其中 g_s 为气孔导度, g_b 为叶片边界层导度, ρ 为空气的密度(kg m⁻³), e 为水汽压(Pa), $e_w(T_L)$ 是在叶片温度 T_L 时叶片的饱和水汽压, γ 为干湿球温度计常数(Pa K⁻¹), C_p 是空气的定压比热(J kg⁻¹ K⁻¹), λ 是蒸发潜热(J kg⁻¹)。且有:

$$1/g_{st} = 1/g_s + 1/g_b \quad (6)$$

叶片边界层导度 g_b 由式(7)求得, 式中 u_L 为叶片表面风速(m s⁻¹), W 为叶幅(m), K_b 为实验常数。

$$1/g_b = K_b \sqrt{W/u_L} \quad (7)$$

用式(5)计算蒸腾速率时还必须准确估算气孔导度。因此估算光强和 CO₂ 浓度共同作用下的蒸腾速率需要确定气孔导度对光强和 CO₂ 浓度共同作用的响应规律。

植物气孔导度对光环境的响应函数迄今有很多报告^[19], 但由于气孔的开闭与光合作用的光反应一致, 故一般采用光合作用速率-光响应的双曲线形式来表述气孔导度对光环境的响应特征。

$$g_s = g_{\max,i} \frac{PPFD/PPFD_c}{1 + PPFD/PPFD_c} + g_{ct} \quad (8)$$

其中, $g_{\max,i}$ 为 $PPFD \rightarrow \infty$ 时的潜在最大气孔导度; $PPFD_c$ 气孔导度达到最大气孔导度 1/2 时的 $PPFD$; g_{ct} 为角质层导度。

从气孔运动的机理可以明确, 光合作用引起 CO₂ 浓度的改变, 进而引起气孔运动。气孔对 CO₂ 浓度(C_s)变化有明显的反馈作用, 遵循双曲线函数响应规律^[20]:

$$g_s = \frac{g_{\max,c}}{1 + C_s/C_{s0}} \quad (9)$$

式中, $g_{\max,c}$ 为一定光强下的最大气孔导度; C_{s0} 为实验常数。

应用 Jarvis 模型^[21]的结构, 整合气孔导度对光强和气孔导度对 CO₂ 浓度的响应规律, 可以得到气孔导度对光强和 CO₂ 浓度共同作用的响应模型:

$$g_s = g_{\max} \left(\frac{1}{1 + C_s/C_{s0}} \right) \left(\frac{PPFD/PPFD_c}{1 + PPFD/PPFD_c} \right) + g_{ct} \quad (10)$$

式中, $g_{\max}$ 为叶面 CO₂ 浓度 $C_s \rightarrow 0$, $PPFD \rightarrow \infty$ 时的潜在最大气孔导度。将式(7)和式(10)代入式(2), 得到蒸腾速率对光强和 CO₂ 浓度共同作用的响应规律(式 11)。

$$T_r = \frac{\rho C_p}{\gamma \lambda} \frac{(e_w(T_L) - e)}{1/\left[g_{\max} \left(\frac{1}{1 + C_s/C_{s0}} \right) \left(\frac{PPFD/PPFD_c}{1 + PPFD/PPFD_c} \right) + g_{ct} \right] + K_b \sqrt{W/u_L}} \quad (11)$$

1.3 水分利用效率

根据上述模型,在光强和 CO_2 浓度共同作用下,光合速率由式(4)给定,蒸腾速率由式(11)给定,则水分利用效率对光强和 CO_2 浓度共同作用的响应模型可以由式(12)给定。

$$WUE = \frac{\left\{ 1 / \left[g_{\max} \left(\frac{1}{1 + C_s / C_{s0}} \right) \left(\frac{PPFD / PPFD_c}{1 + PPFD / PPFD_c} \right) + g_{st} \right] + K_b \sqrt{W / u_L} \right\} \left(\frac{\alpha PPFD \eta CP_{\max}}{\alpha PPFD P_{\max} + \eta CP_{\max} + \alpha PPFD \eta C} - R_d \right)}{\frac{\rho C_p}{\gamma \lambda} (e_w(T_L) - e)} \quad (12)$$

2 材料与方法

2.1 材料与实验地

试验于 2002 ~ 2003 年分别在沈阳农业大学和中科院千烟洲试验站进行。沈阳的试验田位于北纬 $41^\circ 48'$ 、东经 $123^\circ 24'$ 、海拔 42m。试验旱田为棕壤土,质地粘重,地力肥沃;试验水田为棕壤土,质地偏轻,地力中等。研究中选择东北地区当前主栽品种为实验材料,对玉米(*Zea mays* L.)、大豆(*Glycine max* Merr.)、谷子(*Setaria italica* (L.) Beauv.)、高粱(*Sorghum vulgare* Pers.)、花生(*Arachis hypogaea* L.)、甘薯(*Ipomoea batatas* Lam.)、水稻(*Oryza sativa* L.)等 7 种作物进行试验,其中前 6 种作物在 5 月上旬 ~ 中旬播种(或移栽),田间施纯氮量 225 kg hm^{-2} , P_2O_5 82.5 kg hm^{-2} , K_2O 187.5 kg hm^{-2} ;水稻秧田采用开闭式保温旱育秧,4 月 13 日育秧,5 月 23 日插秧。插秧行距为 30 cm,穴距为 13.3 cm,每穴插单苗,井水灌溉,田间施纯氮 200 kg hm^{-2} , P_2O_5 20 kg hm^{-2} 。整个生育期栽培管理同一般生产田。千烟洲的试验田位于北纬 $26^\circ 45'$ 、东经 $115^\circ 04'$,为典型的亚热带红壤丘陵区。样地海拔为 107m,为马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)与木荷(*Schima superba* Gardn. et Champ)的针阔叶人工混交林,树龄 18a,研究工作对马尾松和木荷进行了测定。

2.2 测定方法

用 LI-6400 便携式光合测定仪(LI-COR 公司生产)对成熟健康的功能叶片光合速率、蒸腾速率、气孔导度以及相应的生态环境要素进行测定。在测定过程中,光合测定仪的流速均设定为 $500 \mu\text{mol s}^{-1}$,叶室温度为 30°C 。对于上述 7 种草本作物设定的光合有效辐射通量密度($PPFD$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)为 2000, 1800, 1600, 1400, 1200, 1000, 800, 600, 400, 200, 100, 60, 20, 10, 0 共 15 个水平,参比室 CO_2 浓度(C_r , $\mu\text{mol mol}^{-1}$)设定 0, 50, 100, 200, 300, 400, 600, 800, 1000 共 9 个水平;对于木荷与马尾松设定的光合有效辐射通量密度为 1000, 800, 600, 400, 200, 100, 80, 60, 40, 20, 10, 5, 0 共 13 个水平,参比室 CO_2 浓度设定 0, 50, 100, 200, 300, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1400, 1600 共 11 个水平。测定采用自动程序进行, CO_2 浓度由 LI-6400 的 CO_2 泵控制,在设定的 CO_2 浓度下,光强序列利用 LI-6400 的红蓝光源由自动程序控制。在每种 CO_2 浓度下,测定前的预处理时间大于 30min,每个测定数据点的响应时间设定为作物 $> 120\text{s}$,树木 $> 180\text{s}$ 。测定时的叶面积,按测定时实际进入叶室的面积计算,其中马尾松叶面积以针叶宽轴的投影面积计算。

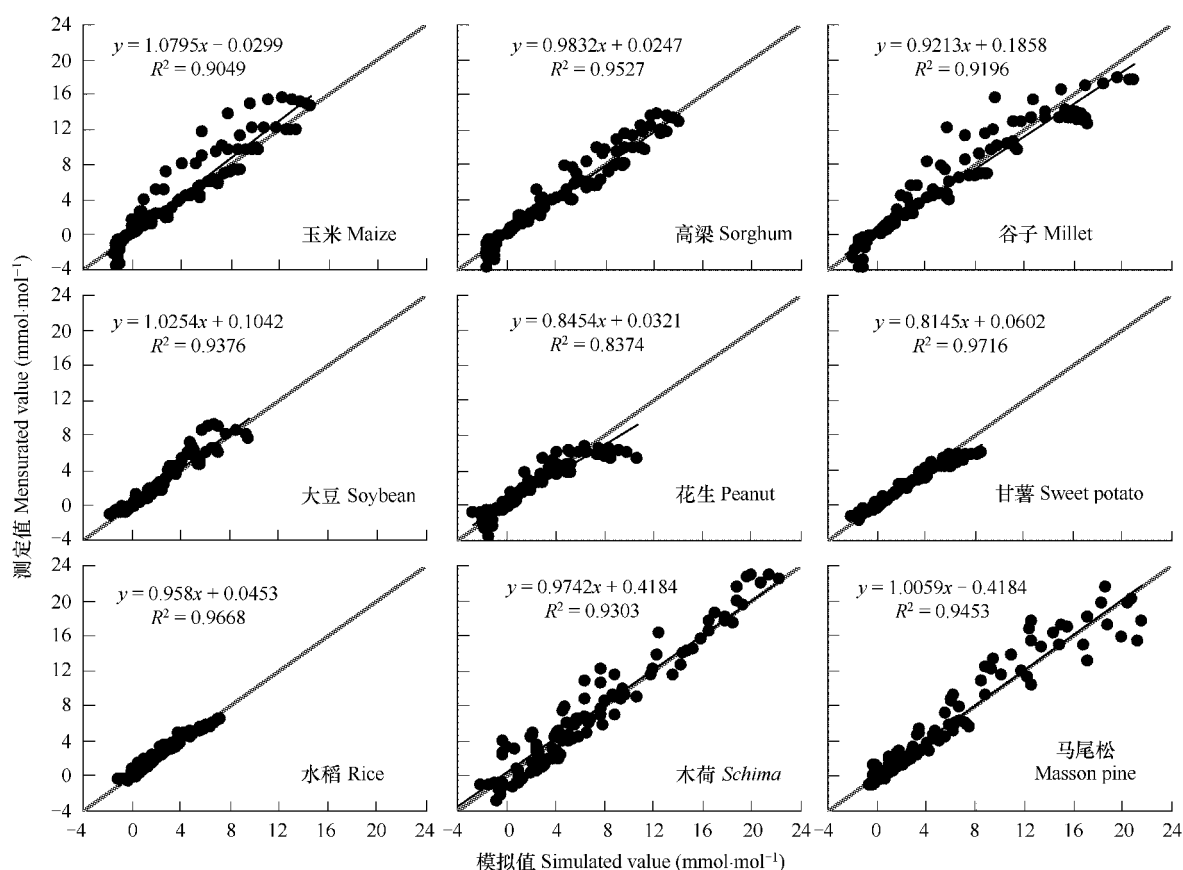
3 响应特征与数值验证

采用式(12)对光和 CO_2 共同作用下 9 种植物的水分利用效率进行模拟,得到的模拟值与测定值之间的关系如图 1 所示。回归分析表明,模拟值与测定值之间的斜率接近 1,截距较小,对 9 种植物的模拟均达到了极显著水平,说明式(12)能较好地模拟出水分利用效率在光强和 CO_2 浓度共同作用下的响应规律。

4 分析与讨论

4.1 CO_2 浓度变化对植物水分利用效率影响的原因

以 CO_2 浓度升高为主要特征的全球变化影响植物的水分利用效率,而植物水分利用效率的改变又会反过来影响全球的水循环过程,继而影响碳循环过程。因此研究水分利用效率对大气 CO_2 浓度变化的可能响应是预测全球水碳循环对 CO_2 浓度升高的响应过程、并进行有效管理的重要手段。前人对 CO_2 浓度变化对水分利用效率的影响已经进行了大量研究工作。研究表明在 CO_2 浓度倍增条件下植物的水分利用效率提高 50% ~

图1 在光强和 CO₂ 浓度协同作用下水分利用效率的测定值与模拟值的关系Fig. 1 Relationship between mensurated and simulated value of water use efficiency under interaction of light and CO₂

150%^[22]。大多数研究结果表明,CO₂浓度的增大使叶片水平水分利用效率的提高是光合速率的提高和蒸腾速率的降低共同作用的结果^[22]。但 Murray^[23]认为 CO₂浓度的增大引起气孔导度的降低特别是使部分气孔关闭是植物水分利用效率提高的主要因子。Rogers^[24]也发现 CO₂浓度增时光合速率并未增加,水分利用效率的提高仅仅是由于蒸腾降低引起的。而 Kimball^[25]则得到相反的结果,认为 CO₂浓度增大引起的水分利用效率的提高是由于光合速率增大所致,蒸腾速率降低并不明显。因此关于水分利用效率的提高是来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并无定论。光合速率作为植物在高 CO₂浓度环境中反应最迅速、最直接的生理因子,是在这一研究领域中被研究最多的一个指标。几乎所有的实验结果都证明,在实验初始阶段,高 CO₂浓度下光合速率是增加的,但许多实验又表明,随实验时间的延长,会出现光合下调现象。但也有为期 1a 以上的研究中,增加率仍达到 29.69%。并且许多研究发现,适应下调的可能原因是在高 CO₂浓度下,光合速率增加,导致光合产物在叶内积累,不能及时运输,最终导致产物抑制,引起光合速率的下降,即源壅关系不协调所致。这说明虽然光合产物在叶内积累量增加,造成下调,但光合速率的下调幅度是很小的,只能缓解光合产物积累的压力,而不能导致总量的减少,在时间的延长时,它会一直处于高于现有 CO₂水平时的值。这就足以说明在高 CO₂浓度下植物光合速率的提高是植物水分利用效率的提高重要方面。气孔导度也是对高 CO₂浓度较为敏感的一个指标。它的下降是植物对高 CO₂浓度的一种适应:由于大气 CO₂浓度的升高,导致细胞间 CO₂浓度增加,为保持细胞间 CO₂分压始终低于大气 CO₂分压约 20% ~ 30%,植物通过调节气孔开闭程度来降低胞间 CO₂浓度,气孔对胞间 CO₂浓度很敏感,胞间 CO₂浓度的增加常伴随着气孔的关闭和气孔导度的降低,即气孔阻力的增大。这种变化是植物自身对环境的机理性反馈,在 CO₂浓度倍增下会使气孔阻力增大 33% ~ 50% 或者更大^[22,26~28]。气孔导度的降低必然伴随蒸腾速率的降低,因此高 CO₂浓度

下蒸腾速率的降低也是水分利用效率提高的重要方面。从本研究结果看,随着 CO_2 浓度的增大,植物的光合速率增大,气孔导度降低,因此也证明高 CO_2 浓度下水分利用效率的提高是光合速率的提高和蒸腾速率的降低共同作用的结果。关于光合速率的提高和蒸腾速率的降低对水分利用效率提高的贡献率,在不同光强条件下会有所不同。本研究中提出的水分利用效率对光强和 CO_2 浓度共同作用的响应模型可以准确计算二者的贡献率,这对于准确定量地预测全球变化条件下生态系统水循环和碳循环格局具有重要意义。表 1 以 $\text{PPFD} = 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时为例,计算了 CO_2 浓度从 $375 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 增加到 $750 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 时光合速率的提高和蒸腾速率的降低对水分利用效率提高的贡献率。显然, C_3 植物和 C_4 植物在水分利用效率的变化上存在有差异, C_3 植物水分利用效率的提高主要在于光合速率的提高,而 C_4 植物水分利用效率的提高主要在于蒸腾速率的降低。

表 1 模拟 CO_2 浓度升高时光合速率升高和蒸腾速率降低对水分利用效率提高的贡献率 ($\text{PPFD} = 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

Table 1 Elevated WUE by increased photosynthesis and decreased transpiration while doubled CO_2 concentration

物种 Species	[CO_2] = $375 \mu\text{mol mol}^{-1}$			[CO_2] = $750 \mu\text{mol mol}^{-1}$			WUE 提高 的比例 (%)	P_n 提高 的贡献率 (%)	Tr 降低 的贡献率 (%)
	P_n ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E_m ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	WUE (mmol mol^{-1})	P_n ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E_m ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	WUE (mmol mol^{-1})			
玉米 Maize	29.88	3.24	9.23	32.95	2.09	15.77	70.86	15.76	84.24
高粱 Sorghum	29.97	3.05	9.84	34.46	2.14	16.12	63.82	26.04	73.96
谷子 Millet	24.73	2.46	10.07	28.69	1.65	17.35	72.29	24.80	75.20
大豆 Soybean	22.24	6.04	3.68	34.79	4.90	7.10	92.93	70.82	29.18
甘薯 Sweet potato	22.01	4.50	4.89	31.22	3.33	9.37	91.62	54.40	45.60
花生 Peanut	24.28	9.14	2.66	36.30	7.90	4.59	72.56	75.94	24.06
水稻 Rice	15.40	4.70	3.28	20.75	3.48	5.96	81.71	49.66	50.34
木荷 Schima	12.78	2.86	4.47	22.91	2.19	10.44	133.56	72.28	27.72
马尾松 Masson pine	7.20	2.04	3.53	14.64	1.72	8.53	141.64	84.57	15.43

4.2 大气 CO_2 浓度变化条件下植物水分利用效率的物种间差异

植物依据其光合途径和原初产物的不同可以分为 C_3 植物、 C_4 植物和 CAM 植物(景天酸代谢植物), 这些植物因其内部光合途径和其它生理特征的不同,其水分利用效率也不同^[29],在当前大气 CO_2 浓度下,一般来说,CAM 植物的水分利用效率比 C_3 植物和 C_4 植物的高^[30], C_4 植物的比 C_3 植物的高^[31]。由于 C_3 植物和 C_4 植物占整个陆地植被的 99% 以上,因此 C_3 植物和 C_4 植物的水分利用效率是决定陆地生态系统水-碳耦合循环的驱动力。准确区分 CO_2 浓度变化条件下 C_3 植物和 C_4 植物在水分利用效率上的差异性对于准确预测全球变化对陆地生态系统水-碳耦合循环的影响是必要的。以表 1 数据为例,以 CO_2 浓度为 375 和 $750 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 时的水分利用效率及其提高的比例为指标,归一化处理后 $x/x_{\max}$ 进行聚类分析表明(图 2),在 CO_2 浓度变化条件下, C_3 植物和 C_4 植物在水分利用效率上有明显差异, C_3 植物中,草本和木本也存在一定的差异。这种差异的来源在于不同植物对大气 CO_2 浓度变化的反应不同所致。由于植物水分利用效率受到光合速率和蒸腾速率两方面的影响,在功能类型划分上需要进行综合考虑。从本研究的结果看,在 CO_2 浓度变化条件下,研究区域尺度植物的水分利用效率时至少需要将植物区分为 C_4 植物和 C_3 植物,其中 C_3 植物区分为草本和木本植物

3 种生态功能型才能较为准确的估算植物的整体水分利用效率。

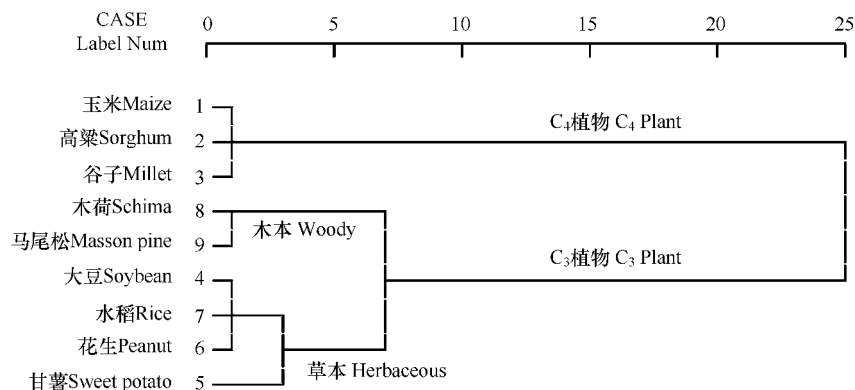


图2 对9种植物在375和750 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 两种CO₂浓度下水分利用效率及其变率的聚类分析

Fig. 2 Hierarchical cluster analysis of 9 plants according as WUE and their changes under two concentrations of 375 and 750 $\mu\text{mol mol}^{-1}$

4.3 水分利用效率模型在区域尺度上的应用

在区域尺度上植物净初级生产力(*NPP*)经常用以下公式 $NPP = WUE \times T_r$ 进行计算,因此植物水分利用效率在估算区域尺度上植物净初级生产力时具有重要意义。国际上许多著名的陆地生态系统生产力模型是以植物的水分利用效率为基本参数通过估算蒸散量来反演估算 *NPP* 而建立的。如著名的 Chikugo(筑后)模型^[32]的一个重要特征就是在假设水分利用效率为常数的基础上建立的。但近来的研究表明,植物的水分利用效率不可能是常数,它随着环境条件和植物类型变化很大^[6]。从本研究的结果看,C₃植物和C₄植物在水分利用效率上存在极显著差异,C₃植物中的草本和木本也存在极显著差异,因此水分利用效率存在巨大的变异性,不能一概而论。特别是水分利用效率随着CO₂浓度的增大而显著增大,因此在以水分利用效率预测全球变化条件下的植物生产力变化时也不能将其视为常数。本研究给出了在区域尺度上利用水分利用效率的植物生态功能型分类标准,提出了在大气CO₂浓度变化条件下水分利用效率变化的准确估算模型。这为建立以植物的水分利用效率为基本参数的陆地生态系统水-碳循环模型和通过估算蒸散量来反演的陆地生态系统生产力模型提供了重要依据。

5 结论

通过人工控制光强和CO₂浓度,基于气体交换对叶片水分利用效率进行了研究。提出了植物水分利用效率在光强和CO₂浓度共同作用下的估算模型。数据分析表明,该模型在包括C₃和C₄植物、草本和木本植物在内的9种植物上能很好地模拟水分利用效率对光强和CO₂浓度共同作用的响应。用该模型可以准确估算CO₂浓度升高条件下光合速率的提高和蒸腾速率的降低对水分利用效率提高的贡献率。CO₂浓度变化条件下,水分利用效率在不同植物之间存在巨大差异,研究区域尺度植物的水分利用效率时至少需要将植物区分为C₄植物和C₃植物,其中C₃植物区分为草本和木本植物3种生态功能型才能较为准确的估算植物的整体水分利用效率。应用本研究提出的水分利用效率估算模型和植物水分利用效率生态功能型分类标准,可以为建立以植物的水分利用效率为基本参数的陆地生态系统水循环模型和通过估算蒸散量来反演的陆地生态系统生产力模型提供重要依据。

References:

- [1] Shan L. Water use efficiency. In: Zou C L ed. Present biology. Beijing: Chinese Zhigong Press, 2000. 399—400.
- [2] Shan L. Plant water use efficiency and agricultural water in the half-arid area. Plant Physiology Communications, 1994, 30(1): 61—66.
- [3] Liu W Z. Dynamic interrelations of crop production, water consumption and water use efficiency. Journal of Natural Resources, 1998, 13(1): 23—27.

- [4] Zhang Z B, Shan L. Research development in estimation models of crop water use efficiency and transpiration and evaporation. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1997, 15(1): 73—78.
- [5] Yu G R, Nakayama K, Matsuoka N, *et al.* A combination model for estimating stomatal conductance of maize (*Zea mays* L.) leaves over a long term. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, 92: 9—28.
- [6] Yu G R, Zhuang J, Yu Z L. An attempt to establish a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior for maize and soybean plants grown in field. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158: 861—874.
- [7] Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. In: Jennings D H ed. *Integration of Activity in the Higher Plants*. So Exp Biol Symp, 1977, 31: 471—505.
- [8] Leuning R. Modeling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1990, 17: 159—175.
- [9] Ball J T, Woodrow I E and Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Biggins I ed. *Progress in Photosynthesis Research*. Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers, 1987, 221—224.
- [10] Jones H G. *Plants and Microclimate*. 2nd ed. New York: Cambridge University Press, 1992. 163—214.
- [11] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C_3 plants. *Plant, Cell and Environment*. 1995, 18: 339—355.
- [12] Lloyd J. Modelling stomatal responses to environment in *Macadamia integrifolia*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1991, 18: 649—660.
- [13] Kosugi Y, Nakamura A, Tanaka K, *et al.* Characteristics of CO_2 and H_2O fluxes of leaves of trees under different seasonal and soil moisture conditions in a buffer green zone. *J. Japan. Social Reveget. Tech.*, 1997, 22 (3): 163—180.
- [14] Henderson-Sellers A, McGuffie K and Gross C. Sensitivity of global climate model simulations to increased stomatal resistance and CO_2 increases. *Journal of Climate*, 1995, 8: 1738—1756.
- [15] Sellers P J, Bounoua L, Collatz G J, *et al.* Comparison of radiative and physiological effects of doubled atmospheric CO_2 on climate. *Science*, 1996, 271: 1402—1406.
- [16] Yu G R, Kobahashi T, Zhuang J, *et al.* A coupled model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior for maize (*Zea mays* L.) grown in the field. *Plant and Soil*, 2003, 249: 401—415.
- [17] Yu G R, Wang Q F, Zhuang J. Modeling the water use efficiency of soybean and maize plants under environmental stresses: application of a synthetic model of photosynthesis-transpiration. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 16(3): 303—318.
- [18] Thornley J H M (Wang T D translated). *Mathematical models in plant physiology: A quantitative approach to problems in plant and crop physiology*. Beijing: Academic Press, 1983. 107—129.
- [19] Seen D L, Chehbouni A, Njoku E, *et al.* An approach to couple vegetation functioning and soil-vegetation-atmosphere transfer models for semiarid grasslands during the HAPEX-Shale experiment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1997, 83: 49—74.
- [20] Wang J L, Yu G R, Wang B L, *et al.* Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of rice (*Oryza Sativa* var. *Japonica*) to light intensity and CO_2 concentration in Northern China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29 (1): 16—25.
- [21] Jarvis A J. The interpretation of the variations in water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. 1976, 273: 593—610.
- [22] Zhang X Q, Xu D Y, Zhao M S, *et al.* The responses of 17-years old Chinese fir shoots to elevated CO_2 . *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 390—396.
- [23] Murray D R. Plant response to carbon dioxide. *American Journal of Botany*, 1995, 82: 690—697.
- [24] Rogers H H, Runion G B and Krupa S V. Plant responses to atmospheric CO_2 enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environ Poll.*, 1994, 83: 155—189.
- [25] Kimball B A, LaMorte R L, Seay R S, *et al.* Effects of free-air CO_2 enrichment on energy balance and evapotranspiration of cotton. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 70: 259—278.
- [26] Cure J D & Acock B. Crop response to carbon dioxide doubling: A literature survey. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1986, 38: 127—145.
- [27] Hileman D R, Huluka G, Kenjige P K, *et al.* Canopy photosynthesis and transpiration of field-grown cotton exposed to free-air CO_2 enrichment (FACE) and differential irrigation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1994, 70: 189—207.
- [28] Zhang F C, Kang S Z, Ma Q L. The effects of the atmospheric CO_2 concentration increase on physiological characters and growth of cotton. *Journal*

of Basic Science and Engineering, 1999, 7(3): 267—273.

- [29] Tanner C B, Sinclair T R. Efficient water use in crop production: Research or research. In: Taylor H M, Jordan W R, Sinclair T R eds. Limitation to Efficient Water Use in Crop Production. American Society of Agronomy, Inc, 1983, 1—25.
- [30] Nobel P S. Achievable productivities of certain CAM plants: Basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. New Phytologist, 1991, 119: 183—205.
- [31] Jiang G M, He W M. Species and habitat variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu Sand Area. Acta Botanica Sinica, 1999, 41(10): 1114—1124.
- [32] Uchijima Z, Seino H. Agricultural evaluation of net primary productivity of nature vegetation. The Society of Agricultural Meteorology of Japan, 1985, 40: 343—352.

参考文献:

- [1] 山仑. 水分利用效率. 见: 邹承鲁主编. 当代生物学. 北京: 中国致公出版社, 2000. 399~400.
- [2] 山仑. 植物水分利用效率和半干旱地区农业用水. 植物生理学通讯, 1994, 30(1): 61~66.
- [3] 刘文兆. 作物生产、水分消耗与水分利用效率间的动态联系. 自然资源学报, 1998, 13(1): 23~27.
- [4] 张正斌, 山仑. 作物水分利用效率和蒸发蒸腾估算模型的研究进展. 干旱地区农业研究, 1997, 15(1): 73~78.
- [18] Thornley J H M 著, 王天铎 译. 植物生理的数学模型. 北京: 科学出版社, 1983. 107~129.
- [20] 王建林, 于贵瑞, 王伯伦, 等. 北方粳稻光合速率、气孔导度对光强和 CO₂ 浓度的响应. 植物生态学报, 2005, 29(1): 16~25.
- [22] 张小全, 徐德应, 赵茂盛, 等. CO₂ 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响. 生态学报, 2000, 20(3): 390~396.
- [28] 张富仓, 康绍忠, 马清林. 大气 CO₂ 浓度升高对棉花生理特性和生长的影响. 应用基础与工程科学学报, 1999, 7(3): 267~273.
- [31] 蒋高明, 何维明. 毛乌素沙地若干植物光合作用、蒸腾作用和水分利用效率种间及生境间差异. 植物学报, 1999, 41(10): 1114~1124.