

CO₂ 浓度倍增与干旱胁迫对油松 (*Pinus tabulaeformis*) 相对分枝级水力结构的影响

刘娟娟¹, 李吉跃^{2,1,*}, 庞 静¹

(1. 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083; 2 华南农业大学林学院, 广州 510642)

摘要:在密闭式生长箱内经过 13 个月高 CO₂ 浓度培养的 5 年生油松 (*Pinus tabulaeformis*) 为实验对象, 采用改良冲洗法研究了 CO₂ 浓度倍增 (720 μmolmol⁻¹) 与干旱胁迫交互作用对油松相对分枝级水力结构参数的影响。通过测定油松不同分枝级的水力结构参数分别在 720 μmolmol⁻¹ CO₂ 和 380 μmolmol⁻¹ CO₂ (大气现有 CO₂ 浓度) 浓度下随着干旱胁迫的变化, 得出不同分枝级的导水率 (K_h)、比导率 (K_s) 和胡伯尔值 (H_v) 在 2 个 CO₂ 浓度下均随着干旱胁迫的增加而逐渐下降, 叶比导率 (L_{sc}) 在 720 μmolmol⁻¹ CO₂ 浓度下随着干旱胁迫的增加非线性变化 (0 级 > 2 级 > 1 级) 不同于 380 μmolmol⁻¹ CO₂ (0 级 > 1 级 > 2 级)。同期干旱胁迫条件下, 720 μmolmol⁻¹ CO₂ 浓度下的 K_h 、 K_s 、 L_{sc} 和 H_v 均大于 380 μmolmol⁻¹ CO₂ 且差异显著。根据整株苗木的水势将苗木的水分状况分为 4 个梯度, 在正常水分 (-0.45 ~ -0.65 MPa)、轻度干旱 (-1.15 ~ -0.75 MPa) 和重度干旱 (-1.95 ~ -1.35 MPa) 胁迫时, 3 个分枝级均在 720 μmolmol⁻¹ CO₂ 条件下的 K_h 和 K_s 较 380 μmolmol⁻¹ CO₂ 增加, 说明交互作用能提高导水能力, 同时加快水分运输效率。在重度干旱 (< -2.80 MPa) 胁迫时 K_h 比 380 μmolmol⁻¹ CO₂ 增加, 而 K_s 比 380 μmolmol⁻¹ CO₂ 减小, 即交互作用提高了水分运输的安全性, 却减少了有效性。

关键词: CO₂ 浓度倍增; 干旱胁迫; 水势; 油松 (*Pinus tabulaeformis*); 相对分枝级; 水力结构

文章编号: 1000-0933(2008)09-4136-08 中图分类号: Q142, Q945, Q948, S718.5 文献标识码: A

Influences of doubled CO₂ concentration and drought stress on branch hydraulic traits in *Pinus tabulaeformis* saplings

LIU Juan-Juan¹, LI Ji-Yue^{2,1,*}, PANG Jing¹

1 The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9): 4136 ~ 4143.

Abstract: Branch hydraulic traits under 720 μmolmol⁻¹ CO₂ and drought stress were measured by improved flushing method after 5 years *Pinus tabulaeformis* saplings have been exposed to 720 μmolmol⁻¹ CO₂ for 13 months. The results show that hydraulic conductivity (K_h), specific conductivity (K_s) and huber value (H_v) in their branch under 720 μmolmol⁻¹ CO₂ and 380 μmolmol⁻¹ CO₂ concentrations reduce along drought stress, while leaf specific conductivity (L_{sc}) under 720 μmolmol⁻¹ CO₂ declines non-linearly along drought stress. In the same drought stress, K_h , K_s , L_{sc} and H_v under 720 μmolmol⁻¹ CO₂ are respectively larger than that under the lower CO₂ concentration and their differences between the two

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30471370); 国家教育部博士点基金资助项目 (20050022003)

收稿日期: 2008-05-20; 修订日期: 2008-06-30

作者简介: 刘娟娟 (1981 ~), 女, 新疆米泉人, 博士, 主要从事树木水分生理生态研究. E-mail: liujuanjuan323@sina.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ljyymy@vip.sina.com

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30471370) and the Foundation for Doctor of Ministry of Education, China (No. 20050022003)

Received date: 2008-05-20; **Accepted date:** 2008-06-30

Biography: LIU Juan-Juan, Ph. D., mainly engaged in water ecophysiology in trees. E-mail: liujuanjuan323@sina.com

treatments are significant. According to the water potential, the water condition of the trees was divided into four grades. During the normal water($-0.45 \sim -0.65$ MPa), light drought condition($-1.15 \sim -0.75$ MPa) and middle drought condition($-1.95 \sim -1.35$ MPa), the K_h and K_s increase which compared with the plants in the control chamber, which show that the interaction of doubled CO₂ concentration and drought stress improve the hydraulic conductivity ability else the water transport efficiency. While in the heavy drought condition(< -2.80 MPa), K_h increase but K_s decrease compared with the control, which show that the interaction improve the water transport security whereas reduce water transport efficiency. It suggests that the present study focusing on the variation of the hydraulic traits and the key effect of water transport security under elevated CO₂ concentration and drought stress would benefit to afforestation in different water condition soil as increasing CO₂ concentration.

Key Words: doubled CO₂ concentration; drought stress; water potential; *Pinus tabulaeformis*; relative ramification rate; hydraulic architecture

目前大气 CO₂浓度为 $381 \mu\text{molmol}^{-1}$, 预计到 21 世纪末将超过 $720 \mu\text{molmol}^{-1}$ [1]。CO₂ 浓度上升使全球气候和降雨格局发生相应变化, 影响植物的生长、竞争和水分关系。国内外学者在 CO₂ 浓度升高对树木的生理和生长方面 [2~7] 已经进行了大量工作, CO₂ 浓度变化可以通过改变植物生长和解剖构造的变化、气孔反应等来影响植物的水分关系。树木在生长发育阶段可以通过改变水力结构来影响导水阻力和水分需求 [8], 从而对水分运输产生影响。水力结构是指植物在特定的环境条件下, 为适应生存竞争的需要所形成的不同形态结构和水分运输供给策略 [8~10]。尽管植物水力结构的某些变化已经被证实 [11, 12], 但是这些变化对植物水分关系总的影响还没有数量化的评价, 特别是这些变化对水力结构模型、水分运输效率和水分运输安全性等方面产生什么样的影响, 目前还没有答案。

CO₂ 浓度增加是否会导致植物在干旱胁迫下更易遭受空穴和栓塞, 引起木质部功能失调, 导致输水系统破坏而不能存活, 从而严重影响植物的输水安全与生存是一个亟需探索的问题。干旱是我国西北和东北的西部地区的最大的限制因子, 随着 CO₂ 浓度的升高有可能使得该地区的干旱化趋势更加严重。研究高 CO₂ 浓度和干旱胁迫的交互作用对树木水分运输安全性的影响具有十分重要的现实意义。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于北京林业大学苗圃内 (N39°46'、E116°19'、海拔 50 m) 建立的密闭式生长箱内进行。考虑到由于温度及降雨的影响, 研究植物的水分关系数据的准确性会受到一定的影响, 所以设计成一个密闭式控制环境装置。以铝合金做主体骨架, 顶部覆盖采用透光率为 80% 以上的 8mmPC 覆盖, 侧面覆盖采用 4mm 厚透光率为 90% 以上的浮法玻璃覆盖, $4\text{m} \times 2\text{m} \times 2\text{m}$ (长 $\times$ 宽 $\times$ 高) 的生长箱 2 个, 分别进行 CO₂ 浓度为对照 (大气现有 CO₂ 浓度) 和处理 ($720 \mu\text{molmol}^{-1}$) 试验。生长箱的温度由空调进行恒温 25℃ 控制, 对角线摆放 2 个风扇进行空气流通和均匀处理生长箱中通入的空气和 CO₂。处理生长箱中 CO₂ 浓度 ($720 \mu\text{molmol}^{-1}$) 的监测采用 Li-7000 密闭式红外线 CO₂/H₂O 分析仪 (美国) 进行 24h 的实时监测, 每 30s 采集数据一次, 同时采用自制 CO₂ 控制装置进行气体控制, 将 Li-7000 输出的数据信号由 CO₂ 控制装置中的电磁阀进行转化后, 向处理生长箱中通入空气或 CO₂ 气体, 流量计将 CO₂ 和空气的流速分别控制在 $300 \mu\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $2.5 \text{L} \cdot \text{s}^{-1}$, 保持整个生长箱内的 CO₂ 的浓度为 $(720 \pm 20) \mu\text{mol/mol}$ 。对照生长箱中 CO₂ 浓度与外界的 $380 \mu\text{molmol}^{-1}$ 保持一致。

1.2 实验材料和方法

实验材料为密闭式生长箱内经过 13 个月不同 CO₂ 浓度培养的 5 年生油松 (*Pinus tabulaeformis*)。2005 年 4 月 5 日将油松栽植在 $33\text{cm} \times 28\text{cm}$ 白塑料盆定植 2 个月后放入密闭生长箱内, 正常浇水, 正常管理。用标签将待测苗木编号, 将每株苗木的各级分枝情况详细绘制成图 [13]。枝条相对分级是对苗木所有的枝、干的相

对分枝层次而言的,树木的主干是0级分枝级,直接着生在主干上的枝条为1级分枝级,直接着生在1级枝条上的为2级分枝级,依此类推。从2006年7月27号开始进行干旱胁迫,其方法是对待测苗木浇透水后,土壤体积含水量保持在18%~20%,用保鲜膜进行覆盖密封盆栽土壤处理,并用塑料袋将花盆完全套住,以防止土壤水分蒸发失水的影响。在整个干旱过程中在凌晨4点用压力室法(ZLZ-5型,兰州大学)测定整株苗木水势,并根据水势的大小来判断苗木遭受干旱的程度。用干湿球温湿度计每2h测定1次生长箱内温度和相对湿度。每个处理设3个重复。

水力结构测定根据 Zimmermann^[9] 的测量方法和 Sperry^[14] 的实验。导水率采用改良的冲洗法^[15],所用的冲洗液为 $10\text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的草酸溶液,测定供试苗木不同部位茎段单位时间的液流通量,每一茎段样品测定2h,由计算机每分钟自动采集数据,取最大值作为该茎段的标准液流通量。并测定茎段长度和去皮直径,直径取茎断面上相互垂直的两个方向数值的平均值。茎段末端的叶干重用烘干法(105°C , 8h)测定。

1.3 水力结构参数计算方法

1.3.1 导水率

导水率($K_h, \text{g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$)是单位时间、单位压力梯度下的草酸溶液通过量。它等于通过一个离体茎段的水流量($F, \text{kg}\cdot\text{s}^{-1}$)与该茎段引起水流动的压力梯度($dp/dx, \text{MPa}\cdot\text{m}^{-1}$)的比值,即^[10]

$$K_h = F / (dp/dx)$$

式中, F 为单位时间的水流量, dp/dx 为压力梯度。

1.3.2 比导率

比导率($K_s, \text{g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$)是单位木质部横截面积的导水率,它是茎段横切面上孔隙度大小的反映^[10]。

$$K_s = K_h / A_w$$

式中, A_w 是单位茎段边材的横截面积(cm^2)。

1.3.3 叶比导率

叶比导率($LSC, \text{g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$)是供给单位质量干叶的导水率,它是衡量茎段末端叶供水状况的重要指标。当导水率 K_h 被茎段末端的叶面积或叶干重(LA, m^2 或 g)除时,可得到 LSC ^[10],即

$$LSC = K_h / LA$$

1.3.4 胡泊尔值

胡泊尔值($H_v, \text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$)是单位质量干叶的木质部横截面积积累量。它是反映可供单位茎末端叶面水分供应的边材横截面积(如环孔材,或有时是茎横截面积,如散孔材及针叶树),即后者被前者除^[10]:

$$H_v = A_w / LA$$

式中, LA 是叶面积(或叶重)。胡泊尔值是无量纲值,测定的是每单位叶面积的茎组织多少。从上述定义中可以推出: $LSC = H_v \times K_s$ 。

1.4 数据分析

用 SPSS 13.0 软件对数据进行方差分析(One Way ANOVA)和多重比较(LSD test)。

2 结果

2.1 不同于干旱胁迫下的水势变化

水势能敏感地反映出苗木在干旱胁迫下水分的变化。水势值越高,植物体水分状况越好;水势值越低,植物体水分状况越差,受到的水分胁迫越严重。按照不同 CO_2 浓度处理下的油松,在不同时间段的水势值,确定所遭受的干旱胁迫程度,并划分为4个等级(表1)。

在测定初期,由于供水良好,供试苗木的叶水势处于正常范围 $-0.65 \sim -0.45\text{MPa}$ (图1),随着苗木的蒸腾耗水,苗木开始遭受干旱胁迫,水势逐渐下降。当水势下降到 -0.75MPa 时,轻度干旱开始。在干旱处理第14天后,对照 CO_2 油松水势为 -0.75MPa ,而同期 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松的水势为 -0.60MPa ,仍处于正

表 1 油松在不同干旱胁迫下的水势变化

Table 1 Changes of water potential in different water condition

干旱胁迫 Water stress	正常水分 Normal water	轻度干旱胁迫 Light drought	中度干旱胁迫 Middle drought	重度干旱胁迫 Heavy drought
水势 (MPa) Water potential	-0.45 ~ -0.65	-1.15 ~ -0.75	-1.95 ~ -1.35	< -2.80

常水分水势范围,到第 18 天时才达到 -0.75MPa ,此时对照 CO₂ 油松的水势又降低为 -0.86MPa ,也就是 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 水势大于同期对照 CO₂ 油松的,此情况一直持续到第 45 天,油松处于中度干旱的程度。从第 45 天开始,对照 CO₂ 油松的水势值与 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松相差不大,一直到油松干旱胁迫致死。

2.2 不同 CO₂ 浓度和干旱胁迫下水力结构参数的变化

2.2.1 导水率的变化

在正常水分条件下,随着枝条相对分级的增加,对照 CO₂ 油松的平均 Kh 逐渐下降,而 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松发生变化出现 0 级 > 2 级 > 1 级的变化规律。 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松在 0 级,1 级和 2 级分枝级的 Kh ((3.550 ± 0.345) 、 (0.366 ± 0.048) 、 (0.476 ± 0.240) $\text{g} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) 均分别大于对照 CO₂ 油松的 ((3.438 ± 0.463) 、 (0.356 ± 0.049) 、 (0.315 ± 0.047) $\text{g} \cdot \text{m} \cdot \text{MPa}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$),即在正常水分下,CO₂ 浓度倍增能够提高不同分枝级的导水能力。 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松在 0 级,1 级和 2 级分枝的导水率分别比对照 CO₂ 的提高了 3.26%、2.89% 和 51.07%,2 级分枝的 Kh 提高幅度最大(图 2)。

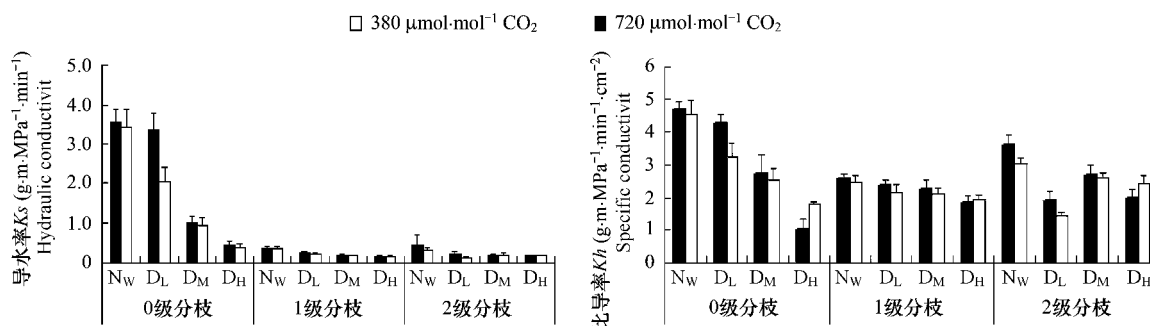
图 2 不同干旱胁迫和 CO₂ 浓度下油松不同分枝级的导水率和比导率的变化

Fig. 2 Hydraulic conductivity and specific conductivity of *Pinus tabulaeformis* with relative ramification rate in different periods and CO₂ concentration
N_w: 正常水分 Normal water; D_L: 轻度干旱 Light drought; D_M: 中度干旱 Middle drought; D_H: 重度干旱 Heavy drought; 0 级分枝 Relative ramification rate 0; 1 级分枝 Relative ramification rate 1; 2 级分枝 Relative ramification rate 2; 下同 the same below

在油松遭受轻度干旱时,其水势在 $-1.15 \sim -0.75\text{MPa}$ 范围内变化。 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松在 0 级,1 级和 2 级分枝 Kh 均分别比对照 CO₂ 油松的提高了 63.85%、15.61% 和 78.19%,高于在正常水分条件下提高的 3.26%、2.89% 和 51.07%。可见,在轻度干旱时,高 CO₂ 处理可以减缓干旱胁迫造成的导水能力下降。

当水势下降至 $-1.95 \sim -1.35\text{MPa}$ 时,油松遭受中度干旱胁迫。 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松在 0 级,1 级和 2 级分枝的 Kh 分别比对照 CO₂ 油松的提高了 3.36%、5.05% 和 4.85%。当水势 $< -2.80\text{MPa}$ 时,油松遭受重度干旱, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松在 0 级,1 级和 2 级分枝的 Kh 分别比对照 CO₂ 油松的提高了 22.12%、2.72% 和 3.48%,0 级分枝的导水率增幅最大。在遭受中度和重度干旱后,高 CO₂ 处理对不同分枝级 Kh 有所提高,但比正常水分和轻度干旱时对导水能力提高的幅度小。不同 CO₂ 处理与干旱胁迫的交互作用下,油松不同分

枝级 K_h 差异极显著 ($P=0.000$)。

2.2.2 比导率的变化

正常水分下, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松在 0 级, 1 级和 2 级分枝级的 K_s ((4.678 ± 0.241) 、 (2.547 ± 0.169) 、 $(3.612 \pm 0.291)\text{g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$) 均比对照 CO_2 油松 ((4.546 ± 0.421) 、 (2.476 ± 0.222) 、 $(3.020 \pm 0.197)\text{g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{cm}^{-2}$) 的大, 分别提高了 2.92%、2.88% 和 19.61%。 CO_2 浓度倍增在正常水分下, 能够提高不同分枝级的输水效率, 2 级分枝的比导率增幅高于 0 级和 1 级的 (图 2)。

轻度干旱时, 与 K_h 变化趋势一致。从正常水分到轻度干旱, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松 0 级分枝 K_s 下降了 8.29%, 对照 CO_2 油松下降了 28.51%; $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松 1 级分枝下降了 7.38%, 对照 CO_2 油松下降了 12.88%; $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松 2 级分枝下降了 47.18%, 对照 CO_2 油松下降了 51.62%。2 级分枝要比其他枝条对轻度水分胁迫更加敏感。同时, 轻度干旱时 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松在 0 级, 1 级和 2 级分枝级的 K_s 分别比对照 CO_2 油松的提高了 31.99%、9.41% 和 30.60%, 高于在正常水分条件下提高的 2.92%、2.88% 和 19.61%。轻度干旱时, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松比正常水更能提高油松的输水效率, CO_2 增加和干旱胁迫交互作用大于仅 CO_2 增加提高的输水效率。

从正常水分到中度干旱胁迫, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松 0 级分枝的 K_s 下降了 41.90%, 对照 CO_2 下降了 44.54%; $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松 1 级分枝下降了 11.07%, 对照 CO_2 下降了 14.78%; $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松 2 级分枝下降了 25.19%, 对照 CO_2 下降了 13.84%。 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松在 0 级, 1 级和 2 级分枝级的 K_s 分别比对照 CO_2 提高了 7.81%、7.33% 和 3.87%。

油松遭受重度干旱时, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松在 0 级, 1 级和 2 级分枝级的 K_s 分别比对照 CO_2 油松减少了 42.83%、7.10% 和 18.24%。在重度干旱胁迫下, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松的输水效率明显下降, 而此时其导水能力是提高了。方差分析得出不同 CO_2 处理、不同 CO_2 处理和干旱胁迫交互作用的 K_s 差异显著 ($P=0.020$, $P=0.020$)。

2.2.3 叶比导率的变化

正常水分下, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松在 0 级, 1 级和 2 级分枝级的 LSC 分别较对照 CO_2 油松提高了 30.39%、13.22% 和 22.30% (图 3)。对照 CO_2 油松随着分枝级增加, LSC 减小, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松的 LSC 大小则是 0 级 > 2 级 > 1 级, 即 2 级茎段末端叶供水状况比 1 级的好, 0 级分枝最好。轻度干旱下, 与正常水分的变化规律一致。 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松的 LSC ((0.198 ± 0.011) 、 (0.126 ± 0.016) 、 $(0.154 \pm 0.035)\text{g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) 分别大于对照 CO_2 油松的 ((0.115 ± 0.011) 、 (0.109 ± 0.018) 、 $(0.098 \pm 0.043)\text{g}\cdot\text{m}\cdot\text{MPa}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$)。

中度干旱时和重度干旱时, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松各 3 个分枝级的 LSC 均高于对照 CO_2 油松的。随着分枝级的增加, 对照 CO_2 油松 LSC 是下降, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松则出现不同的规律为 0 级 > 2 级 > 1 级。方差分析得出不同 CO_2 处理, 不同 CO_2 处理和干旱胁迫交互作用的 LSC 差异极显著 ($P=0.020$, $P=0.000$)。

2.2.4 胡伯尔值的变化

不同水分条件下, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松随着分枝级增加, H_v 下降, 对照 CO_2 油松的 H_v 变化趋势不明显, 变化差异很小。正常水分和轻度干旱下, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 在各分枝级的 H_v 大于对照 CO_2 油松的, 中度和重度干旱时则相反 (表 2)。方差分析得出不同 CO_2 处理、不同 CO_2 处理和干旱胁迫交互作用的 H_v 差异极显著

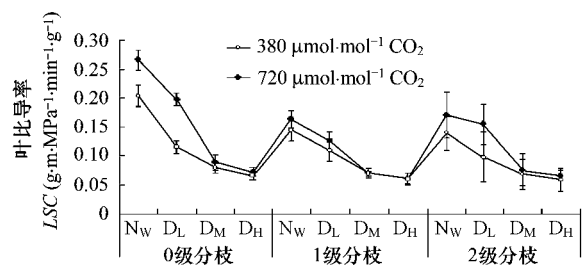


图3 不同干旱胁迫、 CO_2 浓度下油松不同分枝级的叶比导率的变化

Fig. 3 Leaf specific conductivity of *Pinus tabulaeformis* with relative ramification rate in different periods and CO_2 concentration

($P=0.027, P=0.000$)。

表2 不同干旱胁迫、CO₂浓度对不同分枝级油松的胡泊尔值的变化(平均值±标准差)

Table 2 Huber value of *Pinus tabulaeformis* with relative ramification rate in different periods and CO₂ concentration (mean ± SD)

干旱胁迫 Water stress	相对分枝级 relative ramification rate	720 μmolmol ⁻¹ CO ₂	对照 Control chamber
正常水分 Normal water	0 级	0.047 ± 0.004	0.041 ± 0.002
	1 级	0.045 ± 0.003	0.037 ± 0.004
	2 级	0.040 ± 0.007	0.037 ± 0.004
轻度干旱胁迫 Light drought	0 级	0.049 ± 0.003	0.030 ± 0.003
	1 级	0.044 ± 0.003	0.031 ± 0.003
	2 级	0.041 ± 0.007	0.029 ± 0.002
中度干旱胁迫 Middle drought	0 级	0.035 ± 0.004	0.033 ± 0.003
	1 级	0.032 ± 0.001	0.034 ± 0.003
	2 级	0.030 ± 0.002	0.031 ± 0.006
重度干旱胁迫 Heavy drought	0 级	0.035 ± 0.003	0.036 ± 0.005
	1 级	0.033 ± 0.004	0.032 ± 0.005
	2 级	0.028 ± 0.003	0.029 ± 0.007

3 讨论

3.1 水势的变化

树木水势变化直接受土壤含水量的影响,光照强度通过蒸腾作用使树体消耗大量水分,从而间接地影响树木的水势变化。本试验的盆栽土壤经覆膜密封处理以后,蒸腾耗水是待测苗木向外界失水的唯一途径^[16],且水势于凌晨4点测定,可以反映当时油松所受的干旱胁迫程度。在正常水分时不同CO₂浓度下的水势变化是一致的,当油松开始遭受轻度干旱胁迫,720 μmolmol⁻¹CO₂条件下油松的水势要明显高于对照CO₂油松的,持续到中度干旱胁迫发生,到重度干旱胁迫后两者的水势变化较为一致。Hamerlynck^[17]等人对沙漠灌木(*Larrea tridentate*)的研究、Allen^[18]等人对大豆的研究、Wall^[19]对小麦的研究都表明在干旱条件下,高浓度CO₂条件下的水势高于正常CO₂浓度的。在环境胁迫下,当植物水势下降时,植物木质部水分处于负压之下,产生水蒸气而空穴化^[14]。油松在受到可以缓解的干旱胁迫(轻度干旱和中度干旱胁迫)时,720 μmolmol⁻¹CO₂处理可以减缓水势的降低,减少干旱胁迫对油松造成空穴和栓塞的危险性。

3.2 水力结构参数的变化

水力结构参数通常用导水率(K_h)、比导率(K_s)、叶比导率(Lsc)和胡泊尔值(H_v)来描述。单位压力梯度下的导水率是最常测量的参数,具有较高 K_h 值的茎段,其导水率越大,导水能力较强^[10]。随着干旱胁迫的增加, K_h 是逐渐下降的,即0级>1级>2级,与翟洪波^[20]等人的结果一致。 K_h 下降是由于水势下降木质部产生栓塞引起的^[21,22]。在同期干旱条件下,720 μmolmol⁻¹CO₂浓度下油松的 K_h 大于对照CO₂的,即正常水分下的CO₂浓度增加和CO₂浓度增加与干旱胁迫交互作用均可以缓解干旱胁迫对油松导水能力的压力,在正常水分条件和轻度干旱胁迫时期要显著大于中度和重度干旱胁迫。其中720 μmolmol⁻¹CO₂的2级分枝在正常水分和轻度干旱胁迫下与对照CO₂油松相比,提高的幅度大于0级和1级,不同于翟洪波^[13]等人对油松仅在干旱胁迫时研究得出的结论,即0级分枝与1级分枝之间的 K_h 变化最大。本试验的油松2级分枝是在720 μmolmol⁻¹CO₂培养一段时间后生长出来的枝条和叶片,暴露在高CO₂浓度处理的时间最长,比在高CO₂浓度培养前就已生长的0级和1级分枝的导水能力强。因此,完成生长在CO₂浓度增加条件下的枝条可能含有更多的输水组织,提高导水能力,能够缓解一定程度的干旱胁迫,这有待对更多的试验进行研究验证,例如从播种、发芽^[23]开始就在720 μmolmol⁻¹CO₂下培养到幼苗观测其输水组织的变化。Sperry^[11]等人的研究也表明树木有更多的较细的导管或管胞从主干移动到末端枝条。但是到重度干旱胁迫时,0级分枝的导水率提高幅

度最大,首先受害的是2级分枝,也就是说在干旱胁迫到一定严重程度后, CO_2 浓度增加没有改变油松采取抵御干旱胁迫的生态策略,尽可能的保存主干和低分枝级的部分。

比导率(K_s)反映出树木各部分输水系统的效率,在茎段边材横截面积一定的条件下, K_s 越大,则该部分输水效率越高,单位有效面积输水能力越强。在正常水分、轻度干旱和轻度干旱胁迫时, K_s 与 K_h 的变化趋势一致,3个分枝级的 K_s 均在 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 条件较对照 CO_2 油松增加,说明交互作用提高导水能力的同时加快水分运输的有效率。重度干旱时, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松 K_s 的增幅小于对照 CO_2 的,此时交互作用下油松在提高水分运输的安全性时,有效性降低了。其中中度干旱胁迫时, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松0级和1级分枝比导率的增幅大于对照 CO_2 油松的,而2级分枝小于对照 CO_2 的,2级分枝是暴露在高 CO_2 浓度处理时间最长的枝条,可能含有较多的输水组织,但是其 K_s 却低于0级和1级的。 CO_2 浓度倍增下,水分运输有效性和安全性在干旱胁迫发生到一定程度后不可以完全兼得,但在正常水分和轻度干旱时却是可以兼得的,而刘晓燕^[24]等人对油松的研究结果也表明水分运输有效性和安全性不可完全兼得,说明 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 使得2级分枝在单位茎段横截面增加了输水组织的同时,会减少管胞的数量或者管胞的直径来抵御干旱胁迫, K_s 会随着单位茎段横截面的导管数量或导管直径减少而减小。Sperry^[11]等人也提出说明单位面积管胞减少和增加管胞的直径的变化可能会是有效性和安全性的折衷,Hacke^[12]等人通过试验也验证了抵抗空穴与提高空穴安全性和运输有效性的折衷的假说。 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 提高水分运输的安全性大于水分运输的有效性,首先确保的是植物存活的安全性,具体是减少管胞的数量或减小管胞的直径还是同时变化还需要做进一步的深入研究。

叶比导率(LSC)是衡量茎段末端叶供水状况的重要指标。 LSC 越大,说明单位叶面积的供水情况越好。在压力势梯度相同的情况下, LSC 越高,可以获得更多的水分,跟水分呈线性关系^[25]。在4个水分梯度下, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松的平均末端叶供水状况均大于对照 CO_2 的。很多研究表明 CO_2 浓度升高单叶面积^[3],单叶数量^[6],叶片总厚度^[7],比叶重^[4]等均增加,本实验得出 CO_2 浓度升高和干旱胁迫下叶干重较对照 CO_2 油松是降低的,Qaderi^[6]等人也研究得出部分叶干重随着干旱和 CO_2 浓度升高时是下降的。根据 LSC 的计算公式可以知道 K_h 被茎段末端的 LA 或叶干重除时得到 LSC ,上文得出 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 油松 K_h 较对照 CO_2 油松增加,叶干重较对照 CO_2 油松减少,即 LSC 增加。胡泊尔值(H_v)越大,则维持单位叶面积水分供给所需的茎干组织越粗。不同树种的胡泊尔值不同,同一树种的 H_v 变化比较小,与 LSC 的变化趋势一致。

总的来说,不同分枝级的导水率(K_h)、比导率(K_s)和胡泊尔值(H_v)在不同 CO_2 浓度下均随着干旱胁迫的增加是逐渐下降的,即0级>1级>2级。同期干旱胁迫条件下, $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 浓度下的 K_h 、 K_s 、 LSC 和 H_v 均大于对照 CO_2 油松且差异显著。特别是中度干旱胁迫时,2级分枝的各参数出现不同的变化规律。此时是油松可以忍受的干旱程度的最后一个阶段,到重度干旱后面临死亡,本研究的2级分枝是完全在高 CO_2 浓度内生长出来的,为了验证上述现象发生的原因,建议可以将中度干旱和重度干旱胁迫再细化,找到 $720\mu\text{molmol}^{-1}\text{CO}_2$ 浓度不再发生作用的胁迫时的水势阈值,且2级分枝之间进行高 CO_2 浓度内生长的和生长之后进行高 CO_2 浓度培养2部分与对照 CO_2 油松相比,是否与其内在的结构变化有关等做进一步的研究。

References:

- [1] Long S P, Ainsworth E A, Rogers A, *et al.* Rising atmospheric carbon dioxide: Plants face the future. *Annu Rev Plant Biol*, 2005, 55: 591—628.
- [2] Li Y H, Liu L N, Ye Q S. Effects of elevated CO_2 on the growth and photosynthesis of *Anthurium andraeanum*. *Journal of Tropical Subtropical Botany*, 2005, 13(4): 343—346.
- [3] Li Y H, Wang X, Kong D Z, *et al.* Effects of long-term CO_2 enrichment on photosynthesis and plant growth in *Anthurium andraeanum* L. seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(5): 1852—1857.
- [4] Li J Y. Relations between global $[\text{CO}_2]$ change and plant water. *World Forestry Research*, 1997, 5: 16—25.
- [5] Jiang G M, Han X G, Lin G H. Response of plant growth to elevated $[\text{CO}_2]$: A review on the chief methods and basic conclusions based on experiments in the external countries in past decade. *Acta Phytocologica Sinica*, 1997, 21(6): 489—502.
- [6] Qaderi M M, Kurepin LV, Reid DM, *et al.* Growth and physiological responses of canola (*Brassica napus*) to three components of global climate change: Temperature, carbon dioxide and drought. *Physiologia Plantarum*, 2006, 128: 710—721.

- [7] Han M, Ji C J, Zuo E Y, *et al.* Interactive effects of elevated CO₂ and temperature on the leaf anatomical characteristics of eleven species. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (2): 326—333.
- [8] Li J Y, Zhai H B. Hydraulic architecture and drought resistance of woody plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11 (2): 301—305
- [9] Zimmermann M H. Hydraulic architecture of some diffuse-porous trees. *Can J Bot*, 1978, 56: 2286—2295.
- [10] Tyree M T, Ewers F W. The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol*, 1991, 119: 345—360.
- [11] Sperry J S, Meinzer F C, McCulloh K A, *et al.* Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell and Environment*, 2008, 31 (5): 632—645.
- [12] Hacke U G, Sperry J S, Wheeler J K, *et al.* Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 2006, 26 (6): 689—701.
- [13] Zhai H B, Li J Y, Nie L S, *et al.* The hydraulic architecture character of *Pinus tabulaeformis*. *Scientia Silvae Sinicae*, 2003, 39 (2): 14—20.
- [14] Sperry J S, Donnelly J R, Tyree M T. A method for measuring hydraulic architecture conductivity and embolism in xylem. *Plant, Cell and Environment*, 1988, (11): 35—40.
- [15] Zhai H B, Li J Y, Li B H, *et al.* Application of Darcy's laws in testing water conductivity characteristics of *Pinus tabulaeformis* xylem. *Journal of Beijing Forestry University*, 2001, 23 (4): 6—9
- [16] Li J Y, Zhou P, Zhao L J. Influence of Drought Stress on Transpiring Water-consumption of Seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22 (9): 1380—1386.
- [17] Hamerlynck E P, Huxman T E, Loik M E, *et al.* Effects extreme high temperature, drought and elevated CO₂ on photosynthesis of the Mojave Desert evergreen shrub, *Larrea tridentate*. *Plant Ecology*, 2000, 148: 183—193.
- [18] Allen L H, Valle Raul R, Jones J W, *et al.* Soybean leaf water potential responses to carbon dioxide and drought. *Agronomy Journal*, 1998, 90: 375—383.
- [19] Wall G W. Elevated atmospheric CO₂ alleviates drought stress in wheat. *Agriculture, ecosystems and environment*, 2001, 87 (3): 261—271.
- [20] Zhai H B, Li J Y, Jiang J P. Effects of drought stress on hydraulic architecture characteristics of *Pinus tabulaeformis* and *Platycladus orientalis* seedlings. *Journal of Beijing Forestry University*, 2002, 23 (5-6): 45—49
- [21] Macinnis-Ng C, McCleanahan K, Eamus Derek. Convergence in hydraulic architecture, water relations and primary productivity amongst habitats and across seasons in Sydney. *Functional Plant Biology*, 2004, 31: 429—439
- [22] Liu J J, Li J Y, Wang J Q. Hydraulic architecture characteristics of urban afforestation trees in Beijing. *Journal of Beijing Forestry University*, 2006, 8 (Supp. 1): 38—46.
- [23] Cochard H, Coste S, Chanson B, *et al.* Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiology*, 2005, 25 (12): 1545—1552.
- [24] Liu X Y, Li J Y, Zhai H B, *et al.* Discussion on drought resistance through hydraulic architecture of trees. *Journal of Beijing Forestry University*, 2003, 25 (3): 48—54.
- [25] Mencuccini M, Comstock J P. Variability in hydraulic architecture and gas exchange of common bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars under well-watered conditions: Interactions with leaf size. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1999, 26: 115—124.

参考文献:

- [2] 李永华,刘丽娜,叶庆生,等. 高 CO₂ 浓度对红掌的生长和光合作用的影响. *热带亚热带植物学报*, 2005, 13 (4): 343~346.
- [3] 李永华,王献,孔德政,等. 长期 CO₂ 加富对苗期红掌 (*Anthurium andraeanum* L.) 植株生长和光合作用的影响. *生态学报*, 2007, 27 (5): 1852~1857.
- [4] 李吉跃. 全球[CO₂]变化与植物水分关系. *世界林业研究*, 1997, 5: 16~25.
- [5] 蒋高明. 大气 CO₂ 浓度升高对植物的直接影响——国外十余年来模拟试验研究之主要手段及基本结论. *植物生态学报*, 1997, 21 (6): 489~502.
- [7] 韩梅,吉成均,左闻韵,等. CO₂ 浓度和温度升高对 11 种植物叶片解剖特征的影响. *生态学报*, 2006, 26 (2): 326~333.
- [8] 李吉跃,翟洪波. 木本植物水力结构与抗旱性. *应用生态学报*, 2000, 11 (2): 301~305.
- [13] 翟洪波,李吉跃,聂立水. 油松的水力结构特征. *林业科学*, 2003, 39 (2): 14~20.
- [15] 翟洪波,李吉跃,李保华,等. Darcy 定律在测定油松木质部导水特征中的应用. *北京林业大学学报*, 2001, 23 (4): 6~9.
- [16] 李吉跃,周平,招礼军. 干旱胁迫对苗木蒸腾耗水的影响. *生态学报*, 2002, 22 (9): 1380~1386
- [20] 翟洪波,李吉跃,姜金璞. 干旱胁迫对油松侧柏苗木水力结构特征的影响. *北京林业大学学报*, 2002, 24 (5~6): 45~49.
- [22] 刘娟娟,李吉跃,王继强. 北京城市绿化树种的水力结构特征. *北京林业大学学报*, 2006, 28 (增刊 1): 38~46.
- [24] 刘晓燕,李吉跃,翟洪波,等. 从树木水力结构特征探讨植物耐旱性. *北京林业大学学报*, 2003, 25 (3): 48~54.