

干旱区胡杨光合作用对高温和 CO₂ 浓度的响应

周洪华^{1,2,3}, 陈亚宁^{1,2,*}, 李卫红^{1,2}, 陈亚鹏^{1,2}

(1. 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011; 2. 中国科学院绿洲生态与荒漠环境重点实验室, 乌鲁木齐 830011;

3. 中国科学院研究生院 北京 100039)

摘要:采用 LI-6400 便携式光合作用测定仪实测的塔里木河下游胡杨 (*Populus euphratica oliv*) 光合作用参数, 探讨了不同地下水埋深下的胡杨光合作用对 CO₂ 浓度增加和温度升高的响应。结果表明:(1) CO₂ 浓度升高减小了胡杨气孔导度, 促进了光合速率、胞间 CO₂ 浓度和水分利用效率的增加, 但不同地下水埋深下, 胡杨光合作用参数对 CO₂ 浓度升高的响应不同, 干旱环境(地下水埋深较深)下的响应程度大于水分适宜(地下水埋深浅)环境下的响应;(2) 高温引起胡杨气孔发生不完全关闭, 导致了光合作用的光抑制发生, 从而降低了胡杨光合速率, 但降低程度受水分条件的影响, 地下水埋深较深环境下的影响程度大于地下水埋深浅的;(3) 地下水埋深是控制干旱区胡杨光合作用对 CO₂ 浓度和温度升高的根本因素, 6m 是胡杨生长正常的临界地下水埋深, 地下水埋深 > 6m, 胡杨即遭到水分胁迫, 地下水埋深 > 7m, 胡杨即受到了较严重的水分胁迫。

关键词:地下水埋深; CO₂ 浓度; 高温; 塔里木河下游

文章编号: 1000-0933(2009)06-2797-14 中图分类号: Q142, Q945, Q948 文献标识码: A

Photosynthesis of *Populus Euphratica olive* and its response to CO₂ concentration and high temperature in arid environment

ZHOU Hong-Hua^{1,2,3}, CHEN Ya-Ning^{1,2,*}, LI Wei-Hong^{1,2}, CHEN Ya-Peng^{1,2}

1 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China

2 Key Laboratory of Oasis Ecology and Desert Environment, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy Sciences, Urumqi 830011, China

3 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(6): 2797 ~ 2810.

Abstract: Based on data of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (g_s), intercellular CO₂ concentration (C_i), transpiration rate (T_r), water use efficiency (WUE) measured by a portable gas exchange system (LI-6400) in *Populus euphratica olive* grown at different groundwater depths in the lower reaches of the Tarim River, the photosynthetic characterization of *P. euphratica* and its response to the elevated CO₂ concentration, [CO₂], and temperature were analyzed. Results showed that the elevation of [CO₂] decreased g_s , increased P_n , C_i , WUE in *P. euphratica*, but the magnitude of the effect of elevated [CO₂] on g_s , P_n , C_i , WUE varied considerably with groundwater depth; the response of photosynthesis to rising [CO₂] was stronger at the deeper groundwater depth than at the shallower groundwater depth. High temperature led to non-uniform stomatal closure and photoinhibition, which ultimately decreased the photosynthesis of *P. euphratica*. The magnitude of decrease resulting from higher temperature was stronger at the deeper (> 6m) than at the shallower groundwater depth. (< 6m). Our study indicates that groundwater depth is the critical factor controlling the response of photosynthesis of *P. euphratica* to elevated [CO₂] and temperature, and that 6m is the threshold groundwater depth for the normal growth of *P. euphratica*. When the groundwater depth increased to more than 6m, *P. euphratica* would encounter moderate water stress, and subject to severe water stress when the groundwater depth is at > 7m.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40671014); 中国科学院西部行动计划资助项目(KZCX2-XB2-03); 国家科技支撑计划资助项目(2006BAC01-A03)

收稿日期: 2008-03-27; 修订日期: 2008-06-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenyn@ms.xjb.ac.cn

Key Words: groundwater depth; CO₂ concentration; high temperature; lowers reaches of Tarim River

光合作用是一个极其复杂的生理过程,受植物本身的生理特性和环境因素双重影响^[1]。其中光照、水分、CO₂浓度和温度是影响光合的重要因素^[1,2]。有研究表明,大气中 CO₂浓度以每年 1.5 mol·mol⁻¹的速度不断增加,今后几十年内,植物将会面临 CO₂浓度倍增的环境^[3]。随着 CO₂浓度的增加,全球平均气温也将不断增加^[4]。CO₂浓度和气温的增加势必引起植物光合作用特性的改变^[5,6]。国内外关于植物光合作用日进程与环境因子关系的研究有很多^[7~12],就胡杨光合的研究来看,刘建平等比较了胡杨、灰叶胡杨光合和蒸腾作用,认为胡杨和灰叶胡杨光合速率日变化为单峰曲线,蒸腾速率和水分利用率为双峰曲线^[13];罗青红等发现胡杨比灰叶胡杨更能适应干旱荒漠区高光、高温与低相对空气湿度环境^[14];苏培玺等研究认为胡杨卵圆形叶光合效率高,更能耐大气干旱^[15];邱箭等研究了胡杨多态叶光合速率与荧光特性,发现胡杨的光合特性与其生长发育进程有关^[16];Chen 等研究了塔里木河下游胡杨光合特性,认为地下水位影响胡杨的光合生理作用过程^[10];常宗强等研究发现 CO₂浓度明显影响胡杨的光合特征^[17]。然而就温室效应对不同地下水埋深下的胡杨光合特性的影响研究还比较少。

胡杨(*Populus euphratica oliv*)是构成我国塔里木河下游绿色屏障的主要建群种^[18]。近几十年来,由于人为和自然原因,塔里木河下游水资源量迅速减少,地下水埋深急剧下降,加剧了胡杨生存环境的干旱胁迫程度^[19]。全球温室效应的作用势必使塔里木河下游的胡杨面临高温、干旱和高 CO₂浓度的多重胁迫。因此,研究塔里木河下游干旱环境下胡杨光合作用对 CO₂浓度增加和温度升高的响应,不仅有助于明确胡杨的光合机制,预测气候变化对胡杨的影响,同时也可为保护和恢复塔里木河下游生态环境提供科学的理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

塔里木河下游段系指从尉犁县的卡拉至若羌县的台特玛湖,地势起伏和缓,北高南低,河道呈东南走向,穿行于塔克拉玛干沙漠与库鲁克沙漠之间狭窄的冲积平原上,浅层地下水主要由河水下渗补给。本区属暖温带干旱气候区,气候干燥,多风沙天气,年平均降水量在 17.4~42.0 mm 之间,平均年蒸发力高达 2500~3000 mm,太阳年总辐射 5692~6360 MJ/m²,日照时数 2780~2980 h,≥10℃年积温为 4100~4300℃,平均日较差 13~17℃,是中国极端干旱地区之一。1972 年大西海子水库的修建,致使塔里木河下游 321 km 河道彻底断流,大部分地区的地下水位都下降到 8~12 m,地表沙漠化过程强烈;植物种类少,植被覆盖度低,处于严重衰败状态。

1.2 试验材料

自 2000 年以来,结合塔里木河下游的生态输水,我们沿输水河道布设了 9 个观测断面、40 眼地下水位监测井和 18 个固定植物样地,以监测断流河道在输水过程中河道两侧地下水位变化和地表植被的响应过程(图 1)。本试验选取亚合甫玛汗断面,在垂直于河道方向,分别以距河道 50、150、250、350 m 处建立 50 m×50 m 样地,各样地选取 5 株 50~55 a,高 8~10 m,健康,无病虫害的成年胡杨为试验材料。亚合甫玛汗是下游生态环境随水资源变化而变化的典型断面,1972 年下游 321 km 河道断流后,亚合甫玛汗断面地下水位大幅度下降,生态应急输水实施后,地下水位逐渐抬升,但抬升幅度随距河道距离的增加而减小。其中,距河道 50 m 的样地地下水位保持在 3~4 m 范围内,土壤沙化程度较轻,乔、灌、草冠层分明,物种多样性相对较高,可充分代表水资源较好的胡杨生长环境;距河道 150 m 和 250 m 的样地,地下水位基本稳定在 5~6 m,土壤沙化,样地中除乔、灌木外还生长着稀疏的耐旱草本,基本代表了下游大部分区域的胡杨生长环境;距河道 350 m 的样地,地下水位 >7 m,土壤沙漠化程度高,植株严重衰败,除胡杨和柽柳等少量乔、灌木外,样地中基本无草本,是下游极端干旱环境的代表。

1.3 测定方法

1.3.1 胡杨光合作用对 CO₂浓度响应的测定

每株胡杨分别以东、南、西、北方向挑选中上部健康、成熟叶片 4 片,于 2006 年 6 月晴朗天气,利用美国

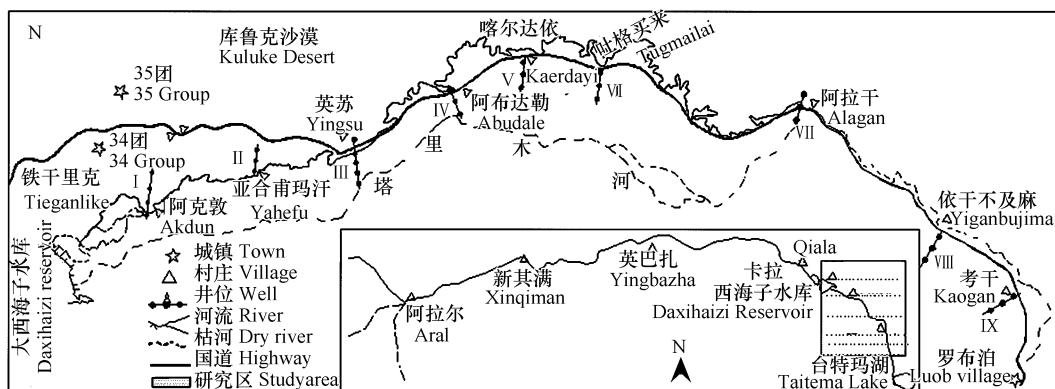
图 1 研究区示意图^[20]

Fig. 1 The sketch map of study area

LI-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合作用测定仪设定的 Light-Curve 程序分别测定 CO₂ 浓度为 360、720 μmol·mol⁻¹ 下的光响应曲线。CO₂ 浓度由光合仪配置的 CO₂ 注入系统控制。光源采用 6400-02B LED 光源, 光照强度设定为 0、20、50、100、400、600、800、1000、1200、1500、2000 μmol·m⁻² s⁻¹。用可伸缩的支架将光合作用测定仪叶室安装在合适位置, 将待测叶片夹入叶室(2 cm × 3 cm)内进行活体测量, 每一叶片重复测定 3 次。待光合作用测定仪系统内各参数稳定后记录净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(g_s)、大气 CO₂ 浓度(C_a)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、光合有效辐射(PAR)、大气温度(T_a)、叶面温度(T_l)等参数。水分利用效率(WUE) = Pn/Tr 。

1.3.2 胡杨光合作用对高温响应的测定

于 2006 年 8 月晴朗天气, 利用 LI-6400 便携式光合作用测定仪的 CO₂ 注入系统控制 CO₂ 浓度保持 375 μmol·mol⁻¹, 气体流速为 400 μmol s⁻¹, 并利用 6400-02B LED 光源设定光合有效辐射(PAR)分别为 0、20、50、100、400、600、800、1000、1200、1500、2000 μmol·m⁻² s⁻¹, 叶片温度设定为 25℃ 和 40℃, 分别测定光响应曲线, 测定顺序为先低温后高温, 测定时先让叶片在待测温度下适应 5~8 min, 待参数稳定后开始测定, 每一叶片重复 3 次读数。胡杨叶片的选择同上, 测量时记录参数同上。

1.4 光响应曲线的拟合

利用 Farquhar 的非直角双曲线模型^[21]来拟合光响应曲线:

$$P_n = \frac{\phi I + P_{\max} - \sqrt{(\phi I + P_{\max})^2 - 4\phi\theta IP_{\max}}}{2\theta} - R_d$$

式中, P_n 为净光合速率, ϕ 为表观量子效率, I 为入射到叶片上的光和有效辐射量, P_{\max} 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率, θ 为光响应曲线曲角。根据上式可求出光响应曲线的最大净光合值(P_{\max})、表观量子效率(AQY)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(R_d)、曲线曲角(θ)及模拟方程的决定系数(R^2)等指标。

2 结果与分析

2.1 光合作用对 CO₂ 浓度的响应

2.1.1 光合效率对 CO₂ 浓度的响应

图 2 是利用非直角双曲线模型拟合的不同 CO₂ 浓度供给下胡杨光合作用 – 光响应的预测曲线和实测结果, 结果表明: 不同 CO₂ 浓度和地下水埋深下胡杨的光合速率不同。同一 CO₂ 浓度下, 水分条件相对较好(地下水埋深为 3.37 m)的胡杨光合速率最大, 随着地下水埋深的增加光合速率逐渐减小, 且这种趋势随着光强的增加而增大, 如 CO₂ 浓度为 360 μmol·mol⁻¹ 下, 光强为 200 μmol·m⁻² s⁻¹ 时, 地下水埋深 5.08、6.12、7.47 m 环境下的胡杨净光合速率较埋深在 3.37 m 下的净光合速率分别减少了 2.44%、2.79%、6.04%; 当光强为 1000

$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时,地下水埋深5.08、6.12、7.47 m环境下的胡杨净光合速率较埋深在3.37 m下的净光合速率分别减少了6.99%、11.29%、19.89%。方差分析表明,除3.37 m与5.08 m之间外,不同地下水埋深之间的胡杨光合速率在相同 CO_2 浓度下存在显著差异($P < 0.05$)。 CO_2 浓度从 $360\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 升至 $720\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 过程中,胡杨净光合速率明显提高,但不同地下水埋深下的胡杨净光合速率提升幅度不同。地下水埋深为3.37、5.08、6.12、7.47 m的胡杨的净光合速率分别增加了31.09%、35.58%、44.70%、32.87%。独立样本T检验表明,除3.37 m与5.08 m之间外,不同地下水埋深之间的胡杨光合速率仍存在显著差异($P < 0.05$)。

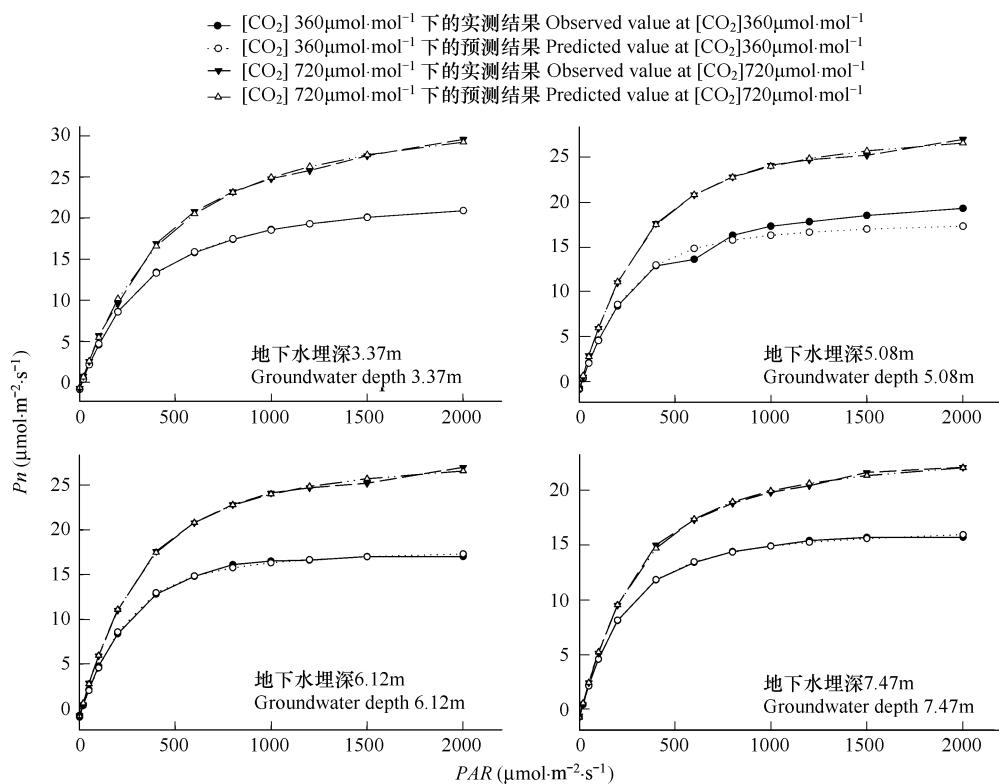


图2 不同地下水埋深下胡杨叶片在不同 CO_2 浓度下的光响应预测曲线和实测曲线

Fig. 2 Predicted and observed response of net photosynthetic rate (P_n) to photosynthetic photon flux density in leaves of *P. euphratica* under different CO_2 concentration in different groundwater depths

Farquhar非直角双曲线模型模拟结果显示(图2和表1),预测曲线与实测结果非常吻合, R^2 均达到0.9以上。相同 CO_2 浓度下,胡杨的最大净光合速率随着地下水埋深的增加而下降,水分条件相对较好(地下水埋深为3.37 m)的环境下的胡杨最大净光合速率最大,地下水埋深为5.08、6.12、7.47 m的胡杨最大净光合速率在 CO_2 浓度为 $360\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和 $720\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 条件下比3.37 m分别减少了4.76%、22.44%、27.62%和7.42%、24.62%、28.90%。 CO_2 浓度从 $360\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 升至 $720\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,胡杨最大净光合速率均增大,但不同地下水埋深下增幅不同,地下水埋深3.37、5.08、6.12、7.47 m的胡杨最大净光合速率分别提升了43.72%、39.69%、58.20%、41.16%。

表观量子效率是反映植物对光能利用效率的指标^[22]。相同 CO_2 浓度下,水分条件较好环境下(地下水埋深为3.37 m)的胡杨表观量子效率最大,光能利用效率最好,随着地下水埋深的加深,表观量子效率减小,光抑制的现象越明显。如 CO_2 浓度为 $360\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,地下水埋深为5.08、6.12、7.47 m的胡杨表观量子效率分别较3.37 m下减少12.00%、17.33%、21.33%; CO_2 浓度为 $720\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,地下水埋深为5.08、6.12、7.47 m的胡杨表观量子效率分别较3.37 m下减少10.26%、11.54%、7.69%。 CO_2 浓度从 $360\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 升高至 $720\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,胡杨表观量子效率均呈增大趋势,且随地下水埋深的增加增幅越大。 $720\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$

CO₂浓度时,地下水埋深3.37、5.08、6.12、7.47m下的胡杨的表观量子效率较CO₂浓度为360μmol·mol⁻¹时分别提高了6.06%、4%、11.29%、22.03%。

光饱和点和光补偿点是度量光强与光合作用关系的上下限指标,反映植物对强光和弱光的利用能力^[23]。从光饱和点来看,相同CO₂浓度供给下,水分条件较好的(地下水埋深3.37m)胡杨光饱和点最高,随着地下水埋深的加深,胡杨光饱和点逐渐下降。当CO₂浓度为360μmol·mol⁻¹和720μmol·mol⁻¹时,地下水埋深为5.08、6.12、7.47m下的胡杨的光饱和点较3.37m下分别降低了14.986、111.044、120.58μmol·m⁻²s⁻¹和80.595、174.68、195.116 μmol·m⁻²s⁻¹。同一地下水埋深下,当CO₂浓度从360μmol·mol⁻¹升高至720μmol·mol⁻¹,胡杨的光饱和点提高,且提升幅度随地下水埋深的增加而加大,如地下水埋深为3.74、5.08、6.12、7.47m下的胡杨光饱和点分别增加了15.21%、17.99%、22.52%、20.54%。从光补偿点来看,CO₂浓度为360μmol·mol⁻¹时,地下水埋深在3.37m和5.08m的胡杨光补偿点变化不大,但当地下水埋深继续加深时,胡杨光补偿点逐渐下降;当CO₂浓度增至720μmol·mol⁻¹时,地下水埋深3.37m的胡杨光补偿点迅速下降至4.35,下降幅度达57.46%,地下水埋深5.08、6.12、7.47m的胡杨光补偿点也分别下降24.19%、21.04%、9.66%。

表1 不同地下水埋深下的胡杨在不同CO₂浓度下的光合参数特征

Table 1 Response of parameters of photosynthetic rate to light intensity of *P. euphratica* under different CO₂ concentrations in different groundwater depths

地下水埋深 Groundwater Depth (m)	[CO ₂] (mol·mol ⁻¹)	P _{max} (mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	AQY (molCO ₂ ·mol ⁻¹ photons)	LSP (mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	LCP (mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	Rd (mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	θ	R ² (n=11)
3.37	360	24.501	0.075	533.99	10.46	0.898	0.375	1
	720	35.212	0.078	693.43	4.35	0.713	0.354	0.999
5.08	360	23.335	0.066	519.004	11.72	1.08	0.098	0.998
	720	32.598	0.07	612.835	8.048	0.884	0.306	1
6.12	360	19.003	0.062	422.946	9.837	0.805	0.725	0.999
	720	28.063	0.069	518.175	7.767	0.904	0.562	1
7.47	360	17.734	0.059	413.41	7.597	0.76	0.601	1
	720	25.034	0.072	498.314	6.863	0.8	0.514	1

2.1.2 气孔导度对CO₂浓度的响应

相同CO₂浓度供给下,不同地下水埋深下的胡杨气孔导度均随光强的增加而增加,但气孔导度的大小受地下水埋深的影响(图3a,b)。如CO₂浓度360μmol·mol⁻¹下,地下水埋深为5.08m的胡杨气孔导度较3.37m增加了2.50%,但两者差异不显著($P > 0.05$);地下水埋深6.12m的胡杨气孔导度较3.37、5.08m分别下降了45%,47.50%,差异达到显著水平($P < 0.05$);地下水埋深7.47m的胡杨气孔导度较6.12m增加,差异达到显著水平($P < 0.05$)。CO₂浓度升高至720μmol·mol⁻¹时,同一地下水埋深下,胡杨气孔导度值减少,随地下水埋深的增加,减小幅度越大,3.37、5.08、6.12、7.47m环境中的胡杨平均气孔导度较360μmol·mol⁻¹CO₂浓度下分别减少了7.92%、8.35%、16.47%、15.88%,其中地下水埋深6.12m和7.47m的差异达到显著水平($P < 0.05$);CO₂浓度的增加还加大了不同地下水埋深下的胡杨气孔导度的变化幅度,地下水埋深5.08m的胡杨平均气孔导度较3.37m下的增加了5.41%,但差异仍不显著,地下水埋深下降至6.12m时,胡杨气孔导度迅速下降,平均气孔导度较3.37m、5.08m分别下降了48.65%、53.16%,差异均达显著水平,地下水埋深7.47m下的胡杨平均气孔导度较6.12m下增加了89.47%,差异达到显著水平($P < 0.05$)。

2.1.3 胞间CO₂浓度对CO₂浓度的响应

相同CO₂浓度供给下,胡杨胞间CO₂浓度随地下水埋深变化而变化,且这种差异随光强的增加而增大(图3c,d)。CO₂浓度360μmol·mol⁻¹和720μmol·mol⁻¹下,地下水埋深3.37m和5.08m的胡杨平均胞间CO₂浓度

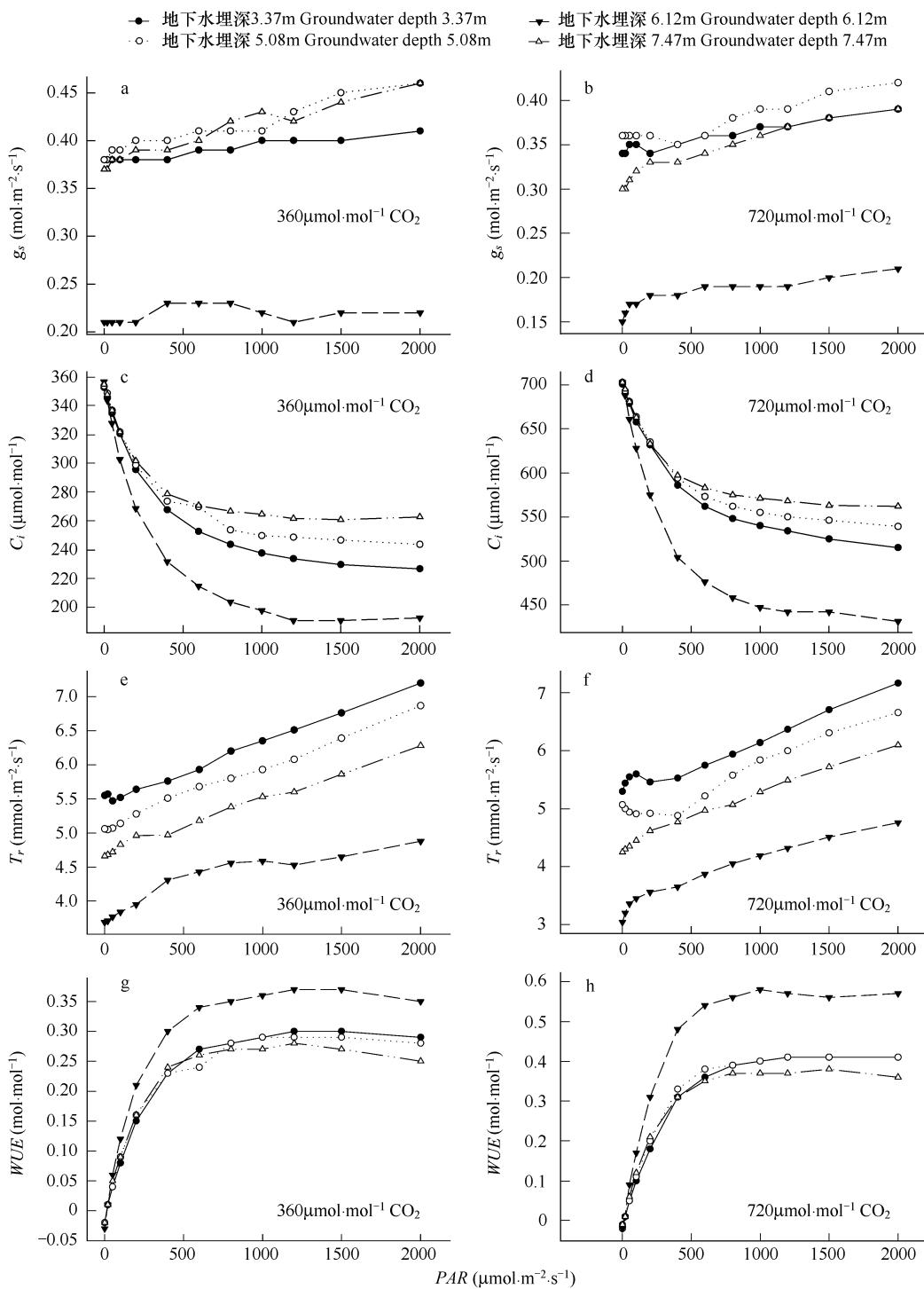


图3 不同地下水埋深下胡杨气孔导度(a, b)、胞间CO₂浓度(c, d)、蒸腾速率(e, f)、水分利用效率(g, h)对CO₂浓度的响应

Fig.3 Response of stomatal conductance (g_s) (a, b), intercellular CO₂ concentration (C_i) (c, d), transpiration rate (Tr) (e, f), water use efficiency (WUE) (g, h) to CO₂ concentration in different groundwater depths

差异不显著($P > 0.05$)；地下水埋深降至6.12m时,平均胞间CO₂浓度比3.37、5.08m下分别降低了9.56%、12.29%和9.98%,11.51%,差异均达到显著水平($P < 0.05$)；当地下水埋深进一步下降到7.47m时,其平均胞间CO₂浓度分别比3.37、5.08、6.12m下增加了5.59%、2.41%、16.76%和3.11%、1.36%、14.55%,与地下水埋深6.12m的胡杨平均胞间CO₂浓度差异达到显著水平($P < 0.05$)。相同地下水埋深下的胡杨胞间CO₂浓度随外界CO₂浓度的增加而增加,但增加幅度随地下水埋深的加深而减小。CO₂浓度从360 μmol·mol⁻¹

升至 720 μmol·mol⁻¹, 水分条件较好的环境下(地下水埋深 3.37 m)的胡杨胞间 CO₂ 浓度增幅最大, 达 114.38%, 地下水埋深 5.08、6.12、7.47 m 下的胡杨胞间 CO₂ 浓度分别增加了 111.51%、113.39%、109.34%, 差异均达到了显著水平($P < 0.05$)。

2.1.4 蒸腾速率对 CO₂ 浓度的响应

CO₂ 浓度在 360 μmol·mol⁻¹ 或 720 μmol·mol⁻¹ 时, 胡杨蒸腾速率随光强的增加均呈上升趋势, 但不同地下水埋深之间的胡杨蒸腾速率存在差异, 当地下水埋深 < 7 m 时, 胡杨蒸腾速率随地下水埋深的增加而减小, 当地下水埋深 > 7 m, 胡杨蒸腾速率开始回升(图 3e,f)。CO₂ 浓度在 360 μmol·mol⁻¹ 和 720 μmol·mol⁻¹ 下, 地下水埋深 5.08 m 环境中的胡杨平均蒸腾速率较 3.37 m 分别减小了 6.35% 和 7.93%, 但差异并不显著($P > 0.05$); 地下水埋深 6.12 m 下的胡杨平均蒸腾速率较 3.37、5.08 m 分别减少了 29.74%、24.98% 和 35.23%、29.65%, 差异均达到显著水平($P < 0.05$); 地下水埋深为 7.47 m 的胡杨平均蒸腾速率较 6.12 m 分别增加了 23.06% 和 29.20%, 达到显著水平($P < 0.05$)。同一地下水埋深下, 胡杨蒸腾速率随 CO₂ 浓度的倍增略有下降, 但差异均未达到显著水平($P > 0.05$)。

2.1.5 水分利用效率对 CO₂ 浓度的响应

胡杨水分利用效率随着光强的增强而增加, 但不同地下水埋深下的胡杨叶片水分利用效率存在差异, 且随着光强的增加, 这种差异逐渐增大。相同 CO₂ 浓度供给下, 地下水埋深 < 7 m, 胡杨水分利用效率随地下水埋深的增加而增强, 但当地下水埋深超过 7 m 后, 水分利用效率迅速下降(图 3g,h)。方差分析表明, 不论 360 μmol·mol⁻¹ 还是 720 μmol·mol⁻¹ CO₂ 下, 地下水埋深 3.37 m 与 5.08 m 下的胡杨水分利用效率差异均未达到显著水平, 当地下水埋深进一步下降至 6.12 m, 水分利用效率显著升高($P < 0.05$), 但当地下水埋深继续下降至 7.47 m, 胡杨水分利用效率迅速降低, 与 6.12 m 下的胡杨水分利用效率有显著差异($P < 0.05$)。CO₂ 浓度从 360 μmol·mol⁻¹ 增至 720 μmol·mol⁻¹ 过程中, 各地下水埋深下的胡杨水分利用效率均增加, 但不同地下水埋深下增加幅度不同。地下水埋深 3.37、5.08 m 下的胡杨水分利用效率随 CO₂ 供给的倍增分别增加了 36.04%、41.28%, 但差异未达到显著水平($P > 0.05$); 地下水埋深 6.12 m 的胡杨水分利用效率随 CO₂ 供给的倍增增加了 57.30%, 差异显著($P < 0.05$); 地下水埋深 7.47 m 的胡杨水分利用效率在 CO₂ 供给的倍增下增加了 36.15%, 差异不显著($P > 0.05$)。

2.2 光合作用对温度的响应

2.2.1 光合效率对温度的响应

温度是影响光合作用生化过程的因素之一, 特别是高温可造成植物叶绿体和生物膜的损伤, 影响光合电子传递, 从而影响光合作用^[24]。图 4 是不同地下水埋深下的胡杨光合速率对常温(25℃)和高温(40℃)的光响应预测曲线和实测结果, 结果表明, 高温显著降低了胡杨的光合速率($P < 0.01$), 但不同地下水埋深下, 高温对净光合速率降低的影响幅度不同, 在 3.37 m 和 5.08 m 时, 由于高温的影响, 胡杨光合速率分别下降了 22.23%、20.70%, 当地下水埋深降至 6.12、7.47 m 时, 40℃ 下的胡杨光合速率较 25℃ 下的光合速率分别降低了 40.95%、55.06%。可见, 在地下水埋深较深(>6 m)时, 高温对胡杨光合速率的抑制作用明显大于地下水埋深浅(<6 m)。

Farquhar 非直角双曲线模型拟合结果表明(图 4 和表 2): 利用模型获得的预测曲线与实测结果拟合很好, R^2 达到 0.9 以上。常温下(25℃), 地下水埋深在 3.37、5.08 m 下的胡杨最大净光合速率变幅小于 3%, 但当地下水埋深增加至 6.12 m 和 7.47 m 时, 胡杨最大净光合速率较 3.37 m 下分别下降 5.22% 和 15.93%。当温度升至 40℃, 胡杨最大净光合速率迅速降低, 降低幅度随着地下水埋深的增加而增大, 四种地下水埋深下的胡杨最大净光合速率分别下降了 10.46%、22.53%、24.58%、27.88%。

温度从 25℃ 增加至 40℃ 时, 地下水埋深为 3.37、5.08、6.12 m 下的胡杨表观量子效率均有所升高, 说明温度的增高增强了胡杨的光能转化效率, 但当地下水埋深达 7.47 m 时, 胡杨表观量子效率却表现为下降, 表明此水分条件下, 温度的升高引起了光合作用的光抑制。当地下水埋深 < 7 m, 高温促使胡杨光饱和点和光补偿

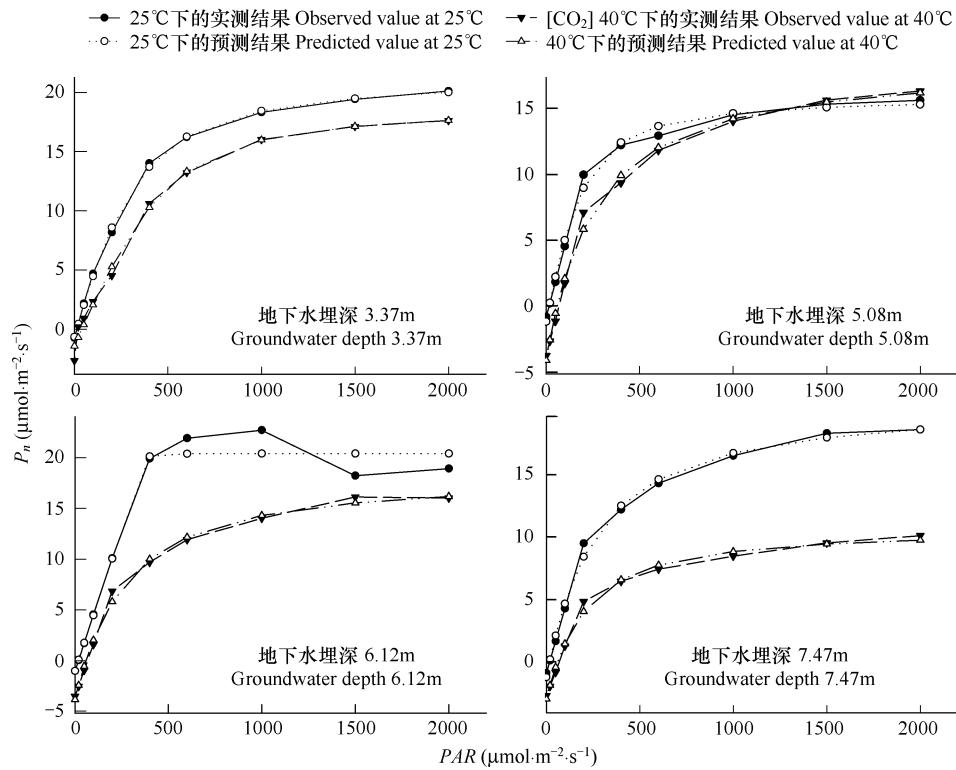


图4 不同地下水埋深下的胡杨叶片在不同温度下的光响应预测曲线和实测曲线

Fig. 4 Predicted and observed response of net photosynthetic rate (P_n) to photosynthetic photon flux density in leaves of *P. euphratica* under different temperature in different groundwater depths

点增大,3.37、5.08、6.12m下的光饱和点和光补偿点分别增加了37.50%、47.35%、22.64%和31.753、52.847、49.247 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。地下水埋深7.47m时,高温不仅刺激着胡杨光补偿点进一步增加,还刺激着胡杨光饱和点的下降,这进一步说明,当地下水埋深<7m,适度高温可以提高胡杨对高光强的利用效率,降低对弱光的利用能力,但当地下水埋深>7m后,高温降低了胡杨对强光和弱光的适应性和利用程度,光能转化效率低,光强的生态适应范围窄,从而严重限制了胡杨光合作用。

表2 不同地下水埋深下胡杨叶片在不同温度下的光合参数特征

Table 2 Response of parameters of photosynthetic rate to light intensity of *P. euphratica* under different temperature in different groundwater depths

地下水埋深 Groundwater depth (m)	温度 Temperature (°C)	P_{\max} ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	AQY ($\mu\text{molCO}_2\cdot\mu\text{mol}^{-1}$ photons)	LSP ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	LCP ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	R_d ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	θ	R^2 ($n=11$)
3.37	25	22.608	0.056	503.905	8.072	0.639	0.699	0.999
	40	20.243	0.066	692.822	39.825	1.416	0.819	0.994
5.08	25	22.015	0.073	331.249	15.972	1.156	0.704	0.994
	40	17.056	0.082	488.098	68.819	4.095	0.176	0.995
6.12	25	21.428	0.05	403.652	19.638	1.031	0.999	0.982
	40	16.161	0.073	495.054	68.885	3.862	0.331	0.996
7.47	25	19.006	0.075	440.518	18.083	1.237	0.281	0.996
	40	13.708	0.058	435.069	89.349	2.983	0.372	0.994

2.2.2 气孔导度和胞间CO₂浓度对高温的响应

25℃或40℃下,胡杨气孔导度均随光强的增加而增强,且各地下水埋深之间的胡杨气孔导度均有显著差

异($P < 0.05$)。当温度从 25℃ 增加到 40℃, 胡杨气孔导度随温度的升高而降低(图 5a,b), 4 种不同地下水埋深下的胡杨气孔导度对温度升高的响应都非常显著($P < 0.01$), 并且随着地下水埋深的加深, 气孔导度对温度升高的响应程度越大, 地下水埋深 3.37、5.08、6.12m 和 7.47m 环境下, 温度的升高促使气孔导度分别下降了 20.43%、26.15%、34.74%、54.49%。

不论是在 25℃ 还是 40℃ 时, 不同地下水埋深下的胡杨胞间 CO₂ 浓度基本保持在一定的恒定水平(图 5c,d), 差异并不显著($P > 0.05$), 并且在同一地下水埋深下, 高温也未引起叶片胞间 CO₂ 浓度发生显著变化($P > 0.05$)。所以高温作用下, 胡杨的气孔导度下降并未伴随胞间 CO₂ 浓度的下降, 即气孔导度的下降并没有限制外界 CO₂ 通过气孔进入细胞间隙。

2.2.3 蒸腾速率和水分利用效率对高温的响应

不论是水分条件较好还是比较干旱的环境下, 温度从 25℃ 升高到 40℃ 过程中, 胡杨蒸腾速率都显著上升($P < 0.05$), 这是因为强烈的蒸腾作用可以加速热量的散失, 避免胡杨遭受高温胁迫。由于高温的影响, 各地下水埋深下的胡杨蒸腾速率分别增加了 102.26%、205.60%、163.59%、48.16% (图 5e,f)。可见, 当地下水埋深 >6m 后, 受高温引起的胡杨蒸腾速率的增加幅度随地下水埋深的增加而减小。

25℃ 时, 地下水埋深 5.08m 和 6.12m 的水分利用效率较高, 特别是在光强为 500~1000 μmol·m⁻²s⁻¹ 范围时, 当地下水埋深继续下降至 7.47m, 胡杨叶片水分利用效率迅速下降。随着温度从 25℃ 升高至 40℃, 胡杨的水分利用效率下降, 3.37、5.08、6.12、7.47m 下的胡杨蒸腾速率受高温的影响分别降低了 60.82%, 68.97%, 77.20% 和 71.82%, 且地下水埋深越深, 高温引起的胡杨叶片水分利用效率下降幅度越大(图 5g,h)。

3 讨论与结论

3.1 不同水分条件下胡杨光合作用与 CO₂ 浓度的关系

应用 Farquhar 非直角双曲线模型模拟发现水分条件较好时(地下水埋深 3.37m), 360 μmol·mol⁻¹ 和 720 μmol·mol⁻¹ CO₂ 供给下胡杨光饱和点分别为 533.99 μmol·m⁻²s⁻¹ 和 693.43 μmol·m⁻²s⁻¹, 这一结果与 Deng 等^[26] 和 伍维模等^[27] 分别对塔克拉玛干沙漠地区成年胡杨树和盆栽的 2 年胡杨幼树的测定值基本一致, 但却远低于 Ma 等^[28]、马焕成等^[29] 以及苏培玺等^[15] 报道的 1750~2800 μmol·m⁻²s⁻¹。其原因是描述光合作用-光响应曲线的数学模型较多, 如二次多项式模型^[30]、指数模型^[31]、Michaelis-Menten 方程^[32]、直角双曲线模型^[33] 和非直角双曲线模型^[21]。不同模型模拟得到的参数值也各不相同, 本文和 Deng 等^[27]、伍维模等^[28] 均采用的是 Farquhar 非直角双曲线模型, 而 Ma 等^[29]、马焕成等^[30] 以及苏培玺等^[15] 用的是一元二次回归模型, 后者的 LSP 是曲线中 P_n 达到最大值时所对应的 PAR 值, 而在非直角双曲线模型中是用非线性回归方法来估计模型参数的, 同时将 PAR 在 0~200 μmol·m⁻²s⁻¹ 时 P_n 观察值近似为一条直线, 它与 X 轴(PAR)的交点就是光补偿点(LCP)^[22], 该直线与 $Y = P_{n\max}$ 直线相交, 交点所对应 X 轴的数值即光饱和点(LSP)^[34], 从而使非直角双曲线模型值远低于二项式计算结果。Hands 和 Peter 研究发现多数植物的光饱和点均在 500~1000 μmol·m⁻²s⁻¹, C₃ 植物的光饱和点仅有全日照的 1/4~1/2^[32]。在塔里木河下游, 平均全日照在 2000 μmol·m⁻²s⁻¹ 左右, 因此利用 Farquhar 非直角双曲线模型计算得到的胡杨光饱点完全符合这一论断。

CO₂ 浓度上升对植物最直接、最迅速的影响就是植物的光合作用^[5], 但环境胁迫会影响大陆性植物对 CO₂ 浓度升高的响应^[24]。Wong 和 Dunin^[25] 以及苏培玺等^[15] 研究报道, CO₂ 浓度的升高可降低光补偿点, 提高光能转化效率, 增强植物的光能利用范围。本研究证实了此结论, 且地下水埋深越深, 这种刺激作用越强, 这表明, 干旱环境(地下水埋深较深)下胡杨对 CO₂ 浓度增加的响应程度大于水分适宜(地下水埋深浅)环境下的响应。

Zeiger 等研究认为当 CO₂ 浓度为当前大气 CO₂ 浓度的两倍时, 植物的气孔导度一般减少 40%^[35], 但也有研究表明某些树种对 CO₂ 浓度的升高却表现出较低气孔响应性^[36]。本研究结果表明, CO₂ 浓度的增加导致胡杨气孔导度减小, 地下水埋深 <6m, 气孔导度随 CO₂ 浓度升高而减小的差异不显著, 当地下水埋深 >6m, 气孔

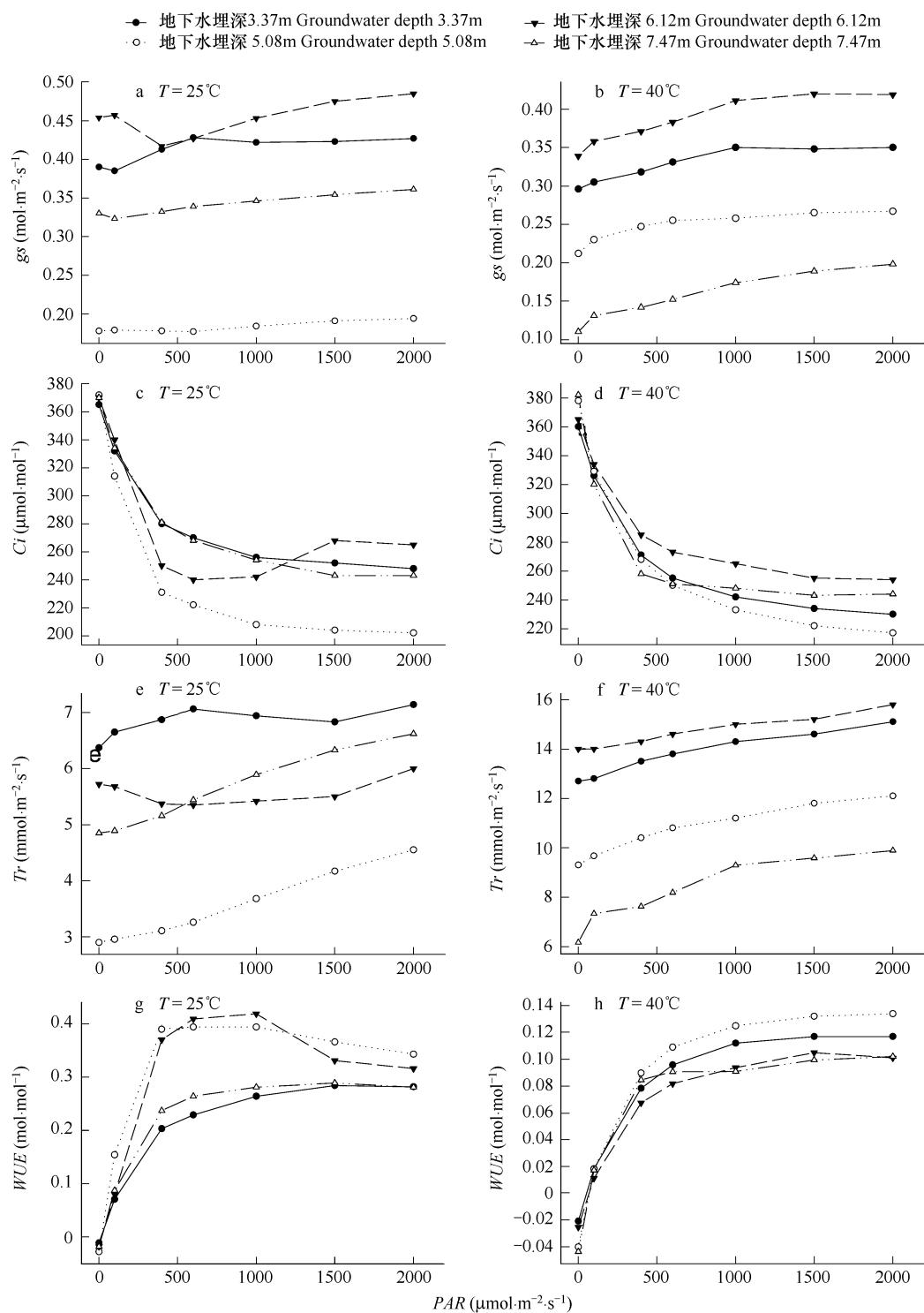


图5 不同地下水埋深下胡杨气孔导度(a, b)、胞间CO₂浓度(c, d)、蒸腾速率(e, f)、水分利用效率(g, h)对高温的响应

Fig. 5 Response of stomatal conductance (g_s) (a, b), intercellular CO₂ concentration (C_i) (c, d), transpiration rate (Tr) (e, f), water use efficiency (WUE) (g, h) to temperature in different groundwater depths

导度显著减少。因此,胡杨气孔导度对CO₂浓度倍增的响应主要取决于胡杨生长的水分条件。

当外界CO₂供给从360 μmol·mol⁻¹增加720 μmol·mol⁻¹时,水分条件良好环境下的胡杨胞间CO₂浓度对CO₂浓度升高的响应最大,增幅达114.38%,随着地下水埋深的加深,增加的幅度逐渐减少,可见,外界CO₂浓

度的增加显著增加了各地下水埋深下的胡杨胞间 CO₂ 浓度,但水分条件较好的环境下的胡杨比干旱环境下的胡杨响应更大。同时对两种 CO₂ 浓度处理下不同埋深下的胡杨 CO₂ 浓度变化分析可知,胡杨 CO₂ 浓度的倍增还减少了不同地下水埋深间的胡杨气孔导度的差异,为 CO₂ 浓度升高促进胡杨光合速率的增加提供了条件。

有学者研究认为,CO₂ 浓度加富对胡杨蒸腾速率影响不大^[15]。本研究证实,在相同水分条件下,CO₂ 浓度升高确实对胡杨蒸腾速率影响不大,但分析不同 CO₂ 浓度供给中不同水分条件下的胡杨蒸腾速率的变化可知,CO₂ 浓度的增加加剧了干旱环境下(地下水埋深较深)胡杨蒸腾速率的改变。

有研究发现,植物的水分利用效率会因 CO₂ 浓度的增加而增加^[15,37],而另外的研究却认为植物的水分利用会随 CO₂ 的增加而减小^[38]。本研究发现,胡杨的水分利用效率随 CO₂ 浓度的增加而提高,但其响应程度取决于胡杨生长的地下水埋深条件。当地下水埋深 < 6m,胡杨叶片的水分利用效率受 CO₂ 浓度的影响并不显著,当地下水埋深 > 6m,胡杨叶片水分利用效率显著升高,这有利于胡杨在水分供应有限的环境下的生长和生存^[39],当地下水埋深 > 7m,胡杨水分利用效率随 CO₂ 浓度倍增的增加不显著,这主要是由于地下水埋深过深胡杨根系吸水困难,而强烈的蒸腾又导致了水分大量散失,从而减缓了水分利用效率的提高。

3.2 不同水分条件下胡杨光合作用与高温的关系

干旱和高温胁迫通常伴随发生,而且干旱会加剧高温对植物的光合影响^[40]。本研究发现,高温对胡杨光合的影响受水分条件的限制,当地下水埋深 < 7m,受高温的影响,胡杨净光合速率、最大净光合速率随地下水埋深的加深而降低,但光饱和点、光补偿点和表观量子效率随地下水埋深的加深而增大,说明高温降低胡杨光合速率的同时增强了胡杨对强光的利用范围和光能转化能力;当地下水埋深 > 7m 时,高温不仅降低了胡杨的净光合速率和光饱和点,并进一步增大了胡杨的光补偿点,可见此水分条件下,高温不仅加剧了胡杨光合速率的降低,还严重限制了胡杨对光强的利用范围,进一步分析发现,此时高温还导致了表观量子效率的明显降低,说明此时的光合速率的降低主要是因为发生了光合作用的光抑制。因此,高温降低了胡杨光合作用,但干旱环境下的光合作用对高温的响应强于水分条件较好的环境。

高温显著降低了胡杨的气孔开启程度,并且干旱胁迫程度大(地下水埋深 7.47m)时,高温使得胡杨气孔关闭程度最大。Farquhar 指出如果光合速率的降低伴随着气孔导度和细胞间隙二氧化碳浓度的降低,即气孔导度降低限制了外界二氧化碳通过气孔进入细胞间隙,从而降低了光合速率,属于气孔限制^[41]。本研究发现,不论水分条件较好(地下水埋深较浅)还是干旱胁迫下(地下水埋深较深),高温都未引起胞间 CO₂ 浓度的显著变化,其原因很可能是高温使胡杨气孔发生了不均匀关闭^[42]。这是因为胡杨为避免高温的胁迫,一方面,气孔的关闭可以限制蒸腾速率的增强,从而抑制水分散失的加剧,以保证胡杨的水分利用效率,另一方面,气孔必须保持一定的开度,让强烈的蒸腾带走过多的热量,以适应高温环境^[43]。不同地下水埋深环境下的胡杨蒸腾速率和水分利用效率对高温响应结果也证实了这一点。

3.3 干旱环境与胡杨光合作用的关系

综上可知,地下水埋深是控制干旱区胡杨光合作用对 CO₂ 浓度和温度升高的响应的根本因素。相同 CO₂ 浓度下,地下水埋深 3.37、5.08m 环境下的胡杨净光合速率、气孔导度,胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率和水分利用效率差异均不显著,最大净光合速率、表观量子效率及光饱和点和光补偿点变化也不大,但当地下水埋深 > 6m,胡杨净光合速率的下降伴随着气孔导度和胞间 CO₂ 的显著下降,这表明此时主要是由于气孔关闭限制了外界 CO₂ 进入细胞间隙导致了光合速率的降低,同时此地下水埋深下胡杨的蒸腾速率也显著降低,而水分利用效率却显著增加。有研究表明,当植物遭到一定程度的干旱胁迫时,植物的水分利用效率将提高^[39,44],其原因之一是水分胁迫下胡杨叶片气孔导度减小,净光合速率随气孔导度的减小而下降的速度滞后于蒸腾速率的下降速度,使叶片水分利用效率有所提高,二是胡杨在生长过程中,遇到干旱胁迫时能够积累脯氨酸和可溶性糖等渗透调节物质,主动降低渗透势,提高渗透调节能力,保持原生质与环境渗透平衡,防止水分的散失,抵御水分胁迫,以保证胡杨在干旱情况下的生存^[45,46]。因此,推断 6m 是胡杨生长正常的临界地下水埋深,当地下水埋深超过 6m,胡杨即遭到水分胁迫。相同 CO₂ 浓度或温度处理下,当地下水埋深 > 7m 后,胡杨的净光合速率急

剧下降,光适应范围窄,光能转化效率低,水分利用效率急速降低,同时伴随着气孔导度、胞间CO₂浓度和蒸腾速率的迅速增加,这说明此时的光合速率降低并不是由于气孔限制造成,而是由于强烈的蒸腾和过低的水分利用效率造成的水分供应不足和强光引发的光抑制造成的,因此,我们推断地下水埋深>7m,胡杨即受到了较严重的水分胁迫。

References:

- [1] Villalobos A E, Peláez D V. Influence of temperature and water stress on germination and establishment of *Prosopis caldenia* burk. *Journal of Arid Environments*, 2001, 49: 321—328.
- [2] O'Connor T G, Haines L M, Snyman H A. Influence of precipitation and species composition on phytomass of a semi-arid African grassland. *Journal of Ecology*, 2001, 89: 850—860.
- [3] Kerstiens G, Townend J, Heath J, et al. Effects of water and nutrient availability on physiological responses of woody species to elevated CO₂. *Forestry*, 1995, 68: 303—315.
- [4] Hansen J, Fung I, Lacis A, et al. Global climate changes as forecast by Goddard Institute for Space Studies three-dimensional model. *J. Geophys. Res.*, 1988, 93: 9341—9364.
- [5] Walker B, Stefen W. An overview of the implication of global change for natural and managed terrestrial ecosystem. *Conservation Ecology*, 1997, 1:2—20.
- [6] Baker N R. Possible role of photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Plant Physiol*, 1991, 81:563—570.
- [7] Jin Z X, Ke S S. The Photosynthetic characteristics of the main species of the *Heptacodium miconioides* community in Tiantai mountain of Zhejiang Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10):1645—1662.
- [8] Duan X N, Wang X K, Feng Z Z, et al. Study on the photosynthetic and transpiration properties of wild *Phragmites australis* in the Wuliangsuhan Lake, Inner Mongolia. *Arid Land Geography*, 2004, 27 (4):637—641.
- [9] Ke S S, Jin Z X, Chen X T. The Photosynthetic characteristics of six broad-leaved species including *Heptacodium miconioides* in the tiantai mountains in Zhejiang Province. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, 26(3):363—371.
- [10] Chen Y P, Chen Y N, Li W H, et al. Characterization of photosynthesis of *Populus euphratica* grown in the arid region. *Photosynthetica*, 2006, 44 (4):622—626.
- [11] Kouki H, Masaharu C K, Tad A H. Photosynthetic rates and partitioning of absorbed light energy in photoinhibited leaves. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121:699—708.
- [12] Elizabeth A A, Alistair R. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30:258—270.
- [13] Liu J P, Han L, Gong W J, et al. A Comparision Study on Transpiration, Photosynthesis of *Populus Euphratica* and *P. pruinosa* Journal of Tarim University of A cultural Reclamation, 2004, 1 6(3): 1—6.
- [14] Luo Q H, LI Z J, WU W M, et al. Comparative Study of Photosynthetic and Chlorophyll Fluorescence Characteristics of *Populus euphratica* and *P. pruinosa*. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2006, 26(5):983—988.
- [15] Su P X, Zhang L X, Du M, et al. Photosynthetic character and water use efficiency of different leaf shapes of *Populus euphratica* and their response to CO₂ enrichment. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2003, 27(1):34—40.
- [16] Qiu J, Zheng C X, Yu W P. Comparison of photosynthetic rate and fluorescence characteristics of heteromorphism leaf of *Populus euphratica*. *Jilin Forestry Science and Technology*, 2005, 34(3):19—21.
- [17] Chang Z Q, Feng Q, Su Y H, et al. Photosynthetic characters of *Populus euphratica* leaves and response rate to light intensity and CO₂ concentration in Ejina oasis of Northwest China. *Arid Land Geography*, 2006, 29(4):496—502.
- [18] Chen Y N, Wang Q, Li W H, et al. Rational groundwater table indicated by the ecophysiological parameters of the vegetation: A case study of ecological restoration in the lower reaches of the Tarim River. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51(Supp): 8—15.
- [19] Chen Y N, Zilliacus H, Li W H, et al. Ground-water lever affects plant species diversity along the lower reaches of the Tarim river. *Journal of Arid Environments*, 2006, 66:231—246.
- [20] Chen Y J, Zhou K F, Chen Y N, et al. Response of groundwater chemistry to water deliveries in the lower reaches of Tarim Rive, Northwest China. *Environmental Geology*, 2008, 53(6): 1365—1373.

- [21] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 1980, 149: 78—90.
- [22] Xu D Q. The efficiency of photosynthesis. Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2002. 33.
- [23] Taub D R, Seemann J R, Coleman J S. Growth in elevated CO₂ protects photosynthesis against high-temperature damage. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23: 649—656.
- [24] Sage R F. Atmospheric modification and vegetation responses to environmental stress. *Global Change Biol.*, 1996, 2: 79—84.
- [25] Wong S C, Dunin F X. Photosynthesis and transpiration of trees in a eucalypt forest stand: CO₂, light and humidity responses. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1987, 14: 619—632.
- [26] Deng X, Li X M, Zhang X M, et al. The studies about the photosynthetic response of the four desert plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 598—605.
- [27] Wu W M, Li Z J, Luo Q H, et al. Effects of Soil Water Stress on Light Response Curves of Photosynthesis of *Populus euphratica* and *Populus pruinosa*. *Science Silvae Sinicae*, 2007, 43(5): 30—35.
- [28] Ma H C, Lindsay F, Wang S S, et al. Photosynthetic response of *Populus euphratica* to salt stress. *Forestry Ecology Management*, 1997, 93: 55—61.
- [29] Ma H C, Wang S S, Jiang X N. The characteristics of gas exchange of *Populus euphratica*. *Journal of Southwest Forestry College*, 1998, 18(1): 24—32.
- [30] Wu J L, Li Y H, Ye Q S. Studies on Photosynthesis Characteristics of *Chorisia speciosa*. *Acta Horticulture Sinica*, 2005, 32(6): 1061—1064.
- [31] Basman J B, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa Populus deltoides Populus clone*. *Tree Physiology*, 1991, 11(8): 145—149.
- [32] Hands M, Peter S. Plant Physiology. *Economic Botany*, 1996, 50(3): 339.
- [33] Wang T D. Light use ability of plant and mathematics' models. Process in photosynthesis research. Bejing: Science Press, 1990. 128—211.
- [34] Walker D A. Automated measurement of leaf photosynthetic O₂ evolution as a function of photon flux density. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B Biological Sciences*, 1989, 323(1216): 313—325.
- [35] Zeiger E, Farquhar G D, Cowan I R. Stomatal Function. Stanford: Stanford University Press, 1987. 229—251.
- [36] Ellsworth D S. CO₂ enrichment in a maturing pine forest: are CO₂ exchange and water status in the canopy affected? *Plant Cell Environ.*, 1999, 22(5): 461—472.
- [37] Liang N, Maruyama K. Interactive effects of CO₂ enrichment and drought stress on gas exchange and water use efficiency in *Alnus firma*. *Environ. Exp. Bot.*, 1995, 35: 353—361.
- [38] Atkinson C J, Taylor J M, Wilkins D, et al. Effects of elevated CO₂ on chloroplast components, gas exchange and growth of oak and cherry. *Tree Physiol.*, 1997, 17: 319—325.
- [39] Romà O, Josep P. Comparative field study of *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*: photosynthetic response to experimental drought conditions. *Environ. Exp. Bot.*, 2003, 50: 137—148.
- [40] Xu Z Z, Zhou G S. Effects of water stress and high nocturnal temperature on photosynthesis and nitrogen level of a perennial grass *Leymus chinensis*. *Plant Soil*, 2005, 269: 131—139.
- [41] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis Ann. Rev. Plant Physiol., 1982, 33: 317—345.
- [42] Xu D Q, Zhang Y Z, Zhang R X. Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications*, 1992, 28(4): 237—243.
- [43] Berry J A, Bjorkman O. photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1980, 31: 491—543.
- [44] Horton J L, Kolb T E, Hart S C. Responses of riparian trees to inter annual variation in groundwater depth in a semi-arid river basin. *Plant Cell Environ.*, 2001, 24: 293—304.
- [45] Chen Y N, Chen Y P, Li W H. Response of the accumulation of praline in the bodies of *Populus euphratica* to the change of groundwater level at the lower reaches of Tarim River. *Chinese Science Bulletin*, 2003, 48 (18): 1995—1999.
- [46] Chen M, Chen Y N, Li W H, et al. Drought resistance mechanism of tree plant species in the middle reaches of Tarim River, China. *Acta. Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2007, 27(4): 747—754.

参考文献:

- [7] 金则新,柯世省.浙江天台山七子花群落主要植物种类的光合特性. *生态学报*, 2002, 22(10): 1645~1662.

- [8] 段晓男,王效科,冯兆忠,等. 乌梁素海野生芦苇光合和蒸腾特性研究. 干旱区地理,2004,27 (4):637 ~ 641.
- [9] 柯世省,金则新,陈贤田. 浙江天台山七子花等 6 种阔叶树光合生态特性. 植物生态学报,2002,26(3):363 ~ 371.
- [13] 刘建平,韩路,龚卫江,等. 胡杨、灰叶胡杨光合、蒸腾作用比较研究. 塔里木农垦大学学报,2004,16 (3):1 ~ 6.
- [14] 罗青红,李志军,伍维模,等. 胡杨、灰叶胡杨光合及叶绿素荧光特性的比较研究. 西北植物学报,2006, 26(5):983 ~ 988.
- [15] 苏培玺,张立新,杜明武,等. 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. 植物生态学报,2003,27(1):34 ~ 40.
- [16] 邱箭,郑彩霞,于文鹏. 胡杨多态叶光合速率与荧光特性的比较研究. 吉林林业科技,2005,34(3):19 ~ 21.
- [17] 常宗强,冯起,苏永红,等. 额济纳绿洲胡杨的光合特征及其对光强和 CO₂ 浓度的响应. 干旱区地理,2006,29(4):496 ~ 502.
- [22] 许大全. 光合作用效率. 上海:上海科学技术出版社,2002. 33.
- [27] 伍维模,李志军,罗青红,等. 土壤水分胁迫对胡杨、灰叶胡杨光合作用-光响应特性的影响. 林业科学,2007,43(5):30 ~ 35.
- [28] 马焕成,王沙生,蒋湘宁. 胡杨气体交换特性. 西南林学院学报,1998,18(1):24 ~ 32.
- [30] 吴吉林,李永华,叶庆生. 美丽异木棉光合特性的研究. 园艺学报,2005,32(6):1061 ~ 1064.
- [33] 王天铎. 植物群落的光利用效率与数学模型. 光合作用研究进展. 北京:科学出版社,1990. 128 ~ 211.
- [42] 许大全,张玉忠,张荣铣. 植物光合作用的光抑制. 植物生理学通讯,1992,28(4): 237 ~ 243.
- [46] 陈敏,陈亚宁,李卫红,等. 塔里木河中游地区 3 种植物的抗旱机理研究. 西北植物学报,2007,27(4):747 ~ 754.