

高 CO₂ 浓度和干旱胁迫对 4 种树苗 光合特性的影响

刘娟娟¹, 李吉跃^{2*}, 张建国¹

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 林木遗传育种国家重点实验室, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091;
2. 华南农业大学林学院, 广东 广州 510642)

摘要:在不同 CO₂ 浓度(380, 720 μmol · mol⁻¹)的密闭式生长箱内, 对 5 年生油松和侧柏苗、3 年生元宝枫和刺槐苗进行培养, 研究 CO₂ 浓度升高与干旱胁迫对 4 种树苗光合特性和水分利用效率的影响。结果表明: 高 CO₂ 浓度均能增加正常水分和重度干旱胁迫下 4 个树苗的光合速率(*Pn*)、胞间 CO₂ 浓度(*Ci*)和瞬时水分利用效率(*WUE_i*), 而降低蒸腾速率(*Tr*)和气孔导度(*Cond*); 在轻度干旱和重度干旱条件下, *Pn*、*Ci*、*Tr*、*Cond* 和 *WUE_i* 增加, 刺槐的 *WUE_i* 却减少。CO₂ 浓度增加, 4 个树种在同一干旱时期的碳稳定同位素比值(δ¹³C)减少。随着干旱胁迫加剧, 不同 CO₂ 浓度下 4 个树种的 *Pn*、*Tr* 和 *Cond* 减少, 而 720 μmol · mol⁻¹ CO₂ 浓度下 4 个树种和 380 μmol · mol⁻¹ CO₂ 浓度下刺槐和元宝枫的 *WUE_i* 和 δ¹³C 增加, 而 380 μmol · mol⁻¹ CO₂ 浓度下油松和侧柏的 *WUE_i* 和 δ¹³C 先增加, 到重度干旱时又下降。CO₂ 浓度增加与干旱胁迫的交互作用减弱了干旱胁迫或者 CO₂ 浓度增加中的某一因子对气孔变化的敏感性, 使得气孔变化缓慢, 延迟了水分胁迫的发生。

关键词: CO₂ 浓度增加; 干旱胁迫; 光合特性; 水分利用效率; 碳稳定同位素

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

Influences of Drought Stress on Photosynthetic Characteristics and Water Use Efficiency of 4 Tree Species under Elevated CO₂ Concentration

LIU Juan-juan¹, LI Ji-yue², ZHANG Jian-guo¹

(1. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, State Key Laboratory of Tree Genetics and Breeding, Key Laboratory of Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 2. College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China)

Abstract: Five-year-old *Pinus tabulaeformis* and *Platycladus orientalis* and three-year-old *Acer truncatum* and *Robinia pseudoacacia* saplings were exposed to 720 μmol · mol⁻¹ CO₂ for 13 months. The leaf photosynthetic ratio (*Pn*), internal CO₂ concentration (*Ci*), transpiration ratio (*Tr*) and stomatal conductance (*Cond*) were measured by Li-6400. The leaf carbon isotope ratio (δ¹³C) was measured by Isotope Ratio Mass Spectrometer. Under normal water and heavy drought conditions, the *Pn*, *Ci* and *WUE_i* of the 4 tree species increased, while the *Tr* and *Cond* reduced along with the CO₂ concentration. Under mild drought and moderate drought conditions, the *Pn*, *Ci*, *Tr*, *Cond* and *WUE_i* increased along with CO₂ concentration. The *WUE_i* of *R. pseudoacacia* under 720 μmol · mol⁻¹ CO₂ concentration reduced along with CO₂ concentration under mild drought, moderate drought and heavy drought conditions. In the same drought condition, the leaf δ¹³C values increased along with CO₂ concentration. The *Pn*, *Tr* and *Cond* re-

收稿日期: 2014-04-01

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

作者简介: 刘娟娟, 女, 助理研究员, 主要从事植物生理生化方面的研究。

* 通讯作者: 教授, 博士生导师. E-mail: ljyymy@vip.sina.com

duced along with drought condition. The leaf WUE_i and $\delta^{13}C$ values of the 4 tree species increased under $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ concentration, while *A. truncatum* and *R. pseudoacacia* under $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ concentration increased under mild drought and moderate drought conditions and then reduced under heavy drought condition. The interaction of elevated CO_2 concentration and drought stress decreased the sensitivity of stomata, which changed quickly under elevated CO_2 concentration or drought stress, and postponed the occurrence of drought stress.

Key words: elevated CO_2 concentration; drought stress; photosynthetic characteristics; water use efficiency; carbon isotope ratio

目前全球大气 CO_2 浓度为 $387.80 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 预计到本世纪末将超过 $700 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ [1]。 CO_2 浓度上升影响植物的生长、竞争和水分关系。国内外学者在高 CO_2 浓度对树木的生理和生长等方面已进行了大量工作 [2-6], 研究表明, 高 CO_2 浓度能引起植物的光合特性发生变化, 包括蒸腾速率 (Tr) 降低, 气孔导度 ($Cond$) 下降, 胞间 CO_2 浓度 (C_i) 增加, 光合速率 (P_n) 提高, 从而导致水分利用效率 (WUE) 提高。 CO_2 浓度变化可以通过改变植物生长和解剖构造、气孔反应等来影响对水分的利用 [7]。土壤水分状况对 CO_2 刺激作用的发挥起限制作用 [8], 这是因为 CO_2 和水分同是光合作用的原料。大气 CO_2 浓度升高导致气温升高, 致使土壤蒸发可能不断增加, 使得我国原本水分不足的北方地区干旱化趋势更加严重。土壤水分条件严重制约了造林绿化工作。干旱导致的水分亏缺对叶片生理特性的影响尤为显著, 主要表现在叶片的光合特性以及水分利用效率的改变。干旱胁迫对植物的生理特性影响显著, 国内外已有大量的试验表明, 干旱降低了蒸腾速率、气孔导度和光合速率 [9-12]。

植物水分利用效率可以客观的评价植物水分利用状况和抗旱性, 是确定植物生长发育所需要的最佳水分供应的重要指标之一 [13-14]。水分利用效率可以用瞬时水分利用效率 (WUE_i) 和长期水分效率 (WUE_L) 来表示。 WUE_i 是测定单叶瞬时的 CO_2 和 H_2O 交换通量来计算, 即 P_n 和 Tr 的比值来确定的。 WUE_L 是指植物吸收单位质量的水所能产生的干生物量。很多研究表明 [15-17], 植物体内的稳定性碳同位素 $\delta^{13}C$ 与其 WUE 之间存在较好的相关关系, 可以通过测定植物组织内 $\delta^{13}C$ 来指示植物的 WUE 。本文以北方地区的 4 个主要造林树种 (油松、侧柏、元宝枫和刺槐) 为研究对象, 且其在干旱胁迫下已进行了大量的试验 [18-19] 而缺少交互作用方面的研究, 因此, 通过研究 CO_2 浓度升高和干旱胁迫交互作用下其光合特性和 WUE 的变化, 揭示树木对 CO_2 浓度

增加和干旱化等全球环境变化的响应。

1 研究方法

1.1 试验设计

由于温度和降雨的影响, 研究植物水分关系的数据准确性会受到一定程度的影响, 所以本试验设计成密闭式控制环境装置 [20]。该生长箱以铝合金做主体骨架, 顶部采用透光率为 80% 以上的 8 mm PC 板覆盖, 侧面采用 4 mm 厚和透光率为 90% 以上的玻璃覆盖, 长 × 宽 × 高为 4 m × 2 m × 2 m。2 个生长箱分别进行 CO_2 浓度对照 (大气现有 CO_2 浓度) 和处理 ($720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 试验。生长箱的温度保持 25°C , 由空调进行恒温控制; 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 CO_2 ; 湿度由除湿器控制在 $65\% \pm 5\%$ 。 CO_2 浓度监测采用 Li-7000 密闭式红外线 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 分析仪 (美国 LI-COR 公司) 进行 24 h 的实时监测, 每 30 s 采集 1 次数据, 同时采用自制 CO_2 控制装置进行气体控制, 将 Li-7000 输出的数据信号由 CO_2 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 CO_2 气体, 流量计将 CO_2 和空气的流速分别控制在 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $2.5 \text{L} \cdot \text{s}^{-1}$, 保持整个生长箱内的 CO_2 的浓度为 $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。对照生长箱中 CO_2 浓度与外界的 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 保持一致。

1.2 试验方法

2005 年 4 月 5 日, 将 5 年生油松 (*Pinus tabulaeformis* Carrière) 和侧柏 (*Platycladus orientalis* (L.) Franco)、3 年生元宝枫 (*Acer truncatum* Bunge) 和刺槐 (*Robinia pseudoacacia* Linn.) 苗植于 $33 \text{cm} \times 28 \text{cm}$ 塑料盆内, 定植 2 个月放入密闭生长箱。每个树种在不同生长箱内各有 10 盆苗。

1.2.1 干旱胁迫 2006 年 7 月 27 号, 将 4 种树苗浇透水后, 将土壤体积分含水量保持在 $18\% \sim 20\%$, 用保鲜膜覆盖密封盆栽土壤, 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。在干旱

胁迫期间,凌晨4点在选定的树苗上剪下小枝装入事先放好湿毛巾的塑料袋,立即带回实验室测定水势,用压力室法(ZLZ-5型,兰州大学)^[21]测定整株

树苗的水势,并根据水势的大小判断树苗遭受干旱胁迫的程度,并将其分为正常水分、轻度干旱、中度干旱和重度干旱胁迫(表1)。

表1 4个树种的幼苗在不同干旱胁迫下的水势变化

树种	水势(MPa)			
	正常水分	轻度干旱胁迫	中度干旱胁迫	重度干旱胁迫
油松	-0.65 ~ -0.45	-1.14 ~ -0.75	-1.95 ~ -1.35	< -2.80
侧柏	-0.91 ~ -0.62	-1.42 ~ -1.05	-3.00 ~ -1.88	< -3.50
元宝枫	-0.95 ~ -0.30	-1.95 ~ -1.05	-3.10 ~ -2.25	< -4.70
刺槐	-0.96 ~ -0.70	-2.15 ~ -1.25	-3.70 ~ -2.45	< -4.50

1.2.2 指标的测定 当各个干旱胁迫达到时,使用Li-6400(红蓝光源,光合有效辐射(PAR)设为1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 在上午9:30—11:00点测定4个树种叶片的 P_n 、 Tr 、 C_i 和 $Cond$ 等指标。每盆树苗测定3个叶片。测定之后采集叶片进行碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)的测定。

将采回的叶片先进行105℃杀青,然后置于恒温干燥箱中烘干(60℃,连续烘干48 h),粉碎后过80目筛,制成备用样品进行 $\delta^{13}\text{C}$ 测定。样品为3个重复的混合样。在中国科学院植物研究所质谱仪分析室进行稳定碳同位素分析(测定精度<0.1‰),用质谱仪(DELTAplus XP和元素分析仪Falsh EA1112)测定 $\delta^{13}\text{C}$,并根据下面的公式进行计算^[22],标样为国际标准PDB:

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}}{\text{sample}} / \frac{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}}{\text{standard}} - 1 \right) \times 1000\text{‰}$$

1.3 基于植株水势的不同进行干旱胁迫程度的界定

水势能敏感地反映出树苗在干旱胁迫下水分的变化。树苗的水势变化直接受土壤含水量的影响,按照不同干旱胁迫下4个树种的水势值,确定所遭受的干旱胁迫程度^[23],并划分为4个等级(表1)。

1.4 数据分析

用SPSS 16.0软件对数据进行方差分析(ANO-

VA)和多重比较(LSD)。

2 结果与分析

2.1 叶片的光合特性随CO₂浓度和干旱胁迫的变化

2.1.1 光合速率(P_n) 同一水分条件下,CO₂浓度升高,4个树种叶片的 P_n 均增加(图1),但是CO₂浓度对 P_n 的影响差异不显著,而交互作用下差异均极显著(表2)。4个树种的 P_n 均随着干旱胁迫的加剧而减小,其中,元宝枫和刺槐的 P_n 大于油松和侧柏的。正常水分条件下,CO₂浓度为720 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时,油松、侧柏、刺槐和元宝枫叶片的 P_n (5.248、4.007、5.406和6.654 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)分别比380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂浓度增加了4.27%、6.01%、1.50%和14.59%;轻度干旱时,4个树种叶片 P_n 分别比380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂浓度增加了11.97%、35.61%、5.66%和17.93%;中度干旱时,4个树种的叶片 P_n 分别比380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂浓度增加了12.90%、29.55%、16.77%和24.23%;重度干旱时,4个树种叶片的 P_n 分别比380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂浓度增加了47.72%、68.02%、13.66%和14.35%。在轻度干旱时,油松和侧柏增加的幅度小于元宝枫和刺槐,而在中度干旱和重度干旱时,针叶树的增幅大于阔叶树。

表2 4个树种的幼苗光合特性和水分利用效率随CO₂浓度和干旱胁迫变化的方差分析结果

差异源	P_n	$Cond$	C_i	Tr	WUEi	$\delta^{13}\text{C}$
树种(T)	204.996 ***	10 033.666 ***	3 501.060 ***	142.119 ***	76.869 ***	1 272.298 ***
CO ₂ 浓度(C)	0.122	18.031 ***	80.655 ***	1.781	7.164 *	13 475.688 ***
干旱胁迫(W)	135.347 ***	67.937 ***	321.883 ***	44.031 ***	5.904 **	11.924 ***
T×C	2.171	25.375 ***	12.288 ***	6.162 **	1.582	519.463 ***
T×W	26.183 ***	92.856 ***	64.038 ***	26.578 ***	3.213 **	14.550 ***
C×W	2.137	4.983 **	10.566 ***	3.239 *	2.056	14.060 ***
T×C×W	2.779 **	7.567 ***	2.705 **	3.412 **	0.750	15.341

注:***、**、* 分别表示LSD多重比较结果在 $P < 0.05$ 、 0.01 、 0.001 水平上的差异显著性。

2.1.2 蒸腾速率(Tr) CO_2 浓度升高,在正常水分和重度干旱时,4个树种叶片的 Tr 减少,而在轻度和中度干旱时 Tr 增加;随着干旱胁迫的增加,4个树种的 Tr 减小(图1)。方差分析(表2)表明: CO_2 浓度及其与干旱胁迫的交互作用均对 Tr 的影响显著。 CO_2 浓度为 $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时,油松在轻度和中度干旱时的 Tr 分别比正常水分($2.60 \pm 0.05 \text{ mmol} \cdot$

$\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 降低了 18.74% 和 63.11%,且比 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ 浓度降低的少,其它3个树种也出现同样的规律;在重度干旱时,油松、侧柏和元宝枫的 Tr 比正常水分降低了 95.79%、92.66% 和 94.18%,且略比 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ 浓度降低的高,而刺槐的 Tr 比正常水分降低了 84.63%,比 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ 浓度降低的少。

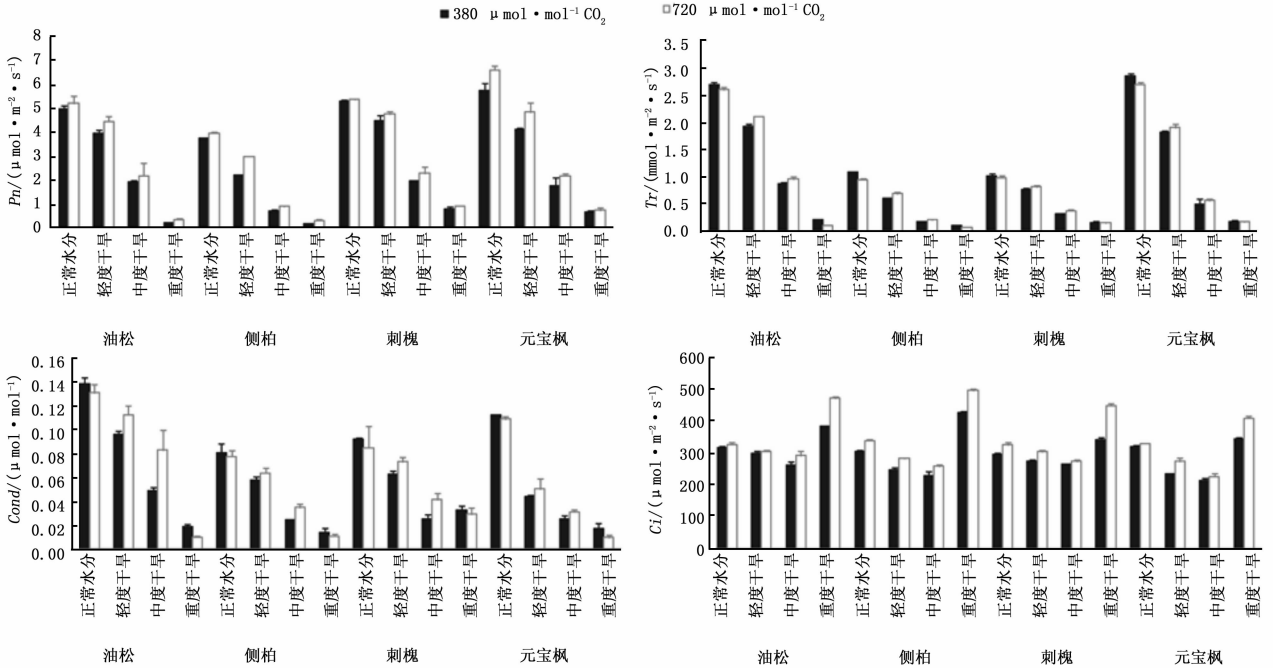


图1 4个树种幼苗叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度($Cond$)和胞间 CO_2 浓度(C_i)随干旱胁迫和 CO_2 浓度的变化

2.1.3 气孔导度($Cond$) CO_2 浓度升高,在正常水分和重度干旱时,4个树种叶片的 $Cond$ 减小(图1),而在轻度和中度干旱时 $Cond$ 增大。4个树种的 $Cond$ 均随着干旱胁迫的增加而减小。方差分析表明, CO_2 浓度及其与干旱胁迫的交互作用均对 $Cond$ 的影响极显著(表2)。 CO_2 浓度为 $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时,在正常水分和重度干旱时,油松、侧柏、刺槐和元宝枫的 $Cond$ 比 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ 浓度分别减少了 5.30% 和 48.15%、4.32% 和 21.83%、7.84% 和 10.43%、2.87% 和 45.06%;轻度和中度干旱时,4个树种的 $Cond$ 分别增加了 17.33% 和 69.56%、10.21% 和 45.52%、16.06% 和 61.96%、14.07% 和 24.78%。

2.1.4 胞间 CO_2 浓度(C_i) CO_2 浓度升高,在同一水分条件下,油松、侧柏、刺槐和元宝枫叶片的 C_i 均增加(图1),到重度干旱时(473.75、498.00、475.00 和 $411.00 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 的增幅最大,分别比

$380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ 浓度增加了 23.45%、16.36%、31.96% 和 19.48%。方差分析表明, CO_2 浓度及其与干旱胁迫的交互作用均对 C_i 的影响极显著(表2)。4个树种的 C_i 先是随干旱胁迫的增加而降低,到重度干旱时却大幅度回升。 CO_2 浓度为 $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时,4个树种的 C_i 在轻度和中度干旱时比正常水分的降幅小于 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ 浓度的,而重度干旱时却比正常水分的大。与 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ 浓度相比,侧柏一直保持较高的 C_i 增幅,而到重度干旱时,却低于其它3个树种的增幅。

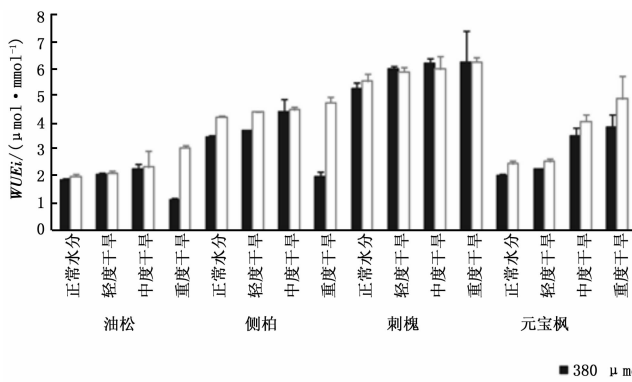
2.2 叶片的水分利用效率随 CO_2 浓度和干旱胁迫的变化

2.2.1 瞬时水分利用效率(WUE_i) CO_2 浓度升高,在同一水分条件下,3个树种叶片的 WUE_i 均增加(图2),而刺槐却在轻度、中度和重度干旱时减少。正常水分条件下, CO_2 浓度为 $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$

时,4 个树种叶片的 WUE_i (2.01、4.22、5.53 和 2.48 $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$) 分别比 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度增加了 7.30%、21.32%、5.00% 和 22.39%;在轻度干旱时,油松、侧柏和元宝枫叶片的 WUE_i 分别比 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 增加了 1.97%、17.82% 和 12.37%;中度干旱时分别增加了 2.76%、2.09% 和 15.00%;重度干旱时分别增加了 164.79%、135.90% 和 26.73%;而刺槐在轻度、中度和重度干旱时却分别比 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度降低了 1.73%、3.77% 和 0.27%。

720 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下 4 个树种和 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下刺槐和元宝枫的 WUE_i 均随着干旱胁迫的增加而增加,而 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下油松和侧柏的 WUE_i 随着干旱胁迫的增加先增加,到重度干旱时又下降。CO₂ 浓度为 720 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时,油松在轻度和中度干旱时的 WUE_i 比正常水分提高了 5.51% 和 16.48%,均小于 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下的增幅,其它 3 个树种也出现同样的规律。

2.2.2 碳稳定同位素比率($\delta^{13}\text{C}$) CO₂ 浓度升高,



4 个树种的 $\delta^{13}\text{C}$ 在干旱胁迫的 4 个时期均降低(图 2),方差分析表明,CO₂ 浓度及其与干旱胁迫的交互作用均对 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响极显著(表 2)。在正常水分条件下,CO₂ 浓度为 720 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时,油松、侧柏、刺槐和元宝枫的 $\delta^{12}\text{C}$ 值(分别为 -32.473‰、-33.905‰、-37.07‰和 -33.391‰)分别比 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度的 $\delta^{13}\text{C}$ 值(分别为 -29.219‰、-28.529‰、-30.953‰和 -30.024‰)低;轻度干旱时分别降低了 8.49%、18.58%、22.37% 和 10.85%;中度干旱时分别降低了 8.88%、20.45%、19.15% 和 13.04%;重度干旱时分别降低了 4.14%、17.35%、19.29% 和 12.97%。

在干旱胁迫条件下,CO₂ 浓度为 720 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时的 $\delta^{13}\text{C}$ 值大小依次为油松、侧柏、元宝枫和刺槐,而 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度依次为侧柏、油松、元宝枫和刺槐。随着干旱胁迫的加剧,720 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下 4 个树种和 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下刺槐和元宝枫的 $\delta^{13}\text{C}$ 值逐渐增大,而 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下油松和侧柏在干旱胁迫到重度干旱时,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值反而下降。

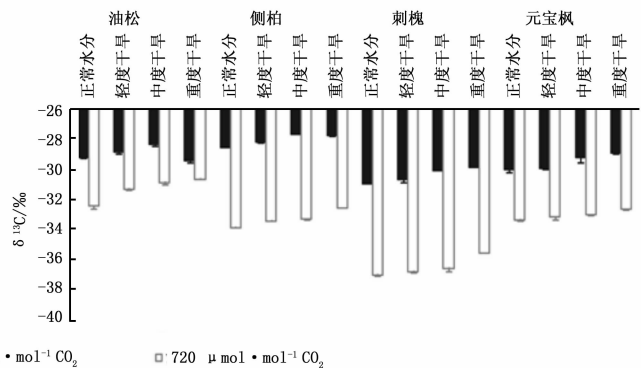


图 2 4 个树种叶片的瞬时水分利用效率(WUE_i)和碳稳定同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)随干旱胁迫和 CO₂ 浓度的变化

3 结论与讨论

在正常水分和重度干旱胁迫下,CO₂ 浓度增加,4 个树种叶片的 P_n 、 C_i 和 WUE_i 增加,而 Tr 和 $Cond$ 减少。Springer 等^[5] 和 Qaderi 等^[8] 的研究结果表明,正常水分条件下 CO₂ 浓度增加,导致 C_i 增加,相应的 P_n 也会增加^[24]。植物在 CO₂ 浓度较高的环境下不需要通过增加气孔导度获得光合同化所需的 CO₂,即较高的 C_i ,而 $Cond$ 增加势必会增加植物叶片的水分丧失,因此,高 CO₂ 条件下植物降低 $Cond$,水蒸气扩散出去的速度变慢, Tr 降低,因此, WUE_i

增加。气孔的关闭和开放是对 C_i 而不是对 C_a (大气 CO₂ 浓度)做出响应,当叶肉细胞对 CO₂ 的需求减少时, C_i 就会升高,Woodward 等^[25] 和 Beerling 等^[26] 认为是通过气孔数量的变化来降低 C_i ,具体是气孔关闭程度还是数量的变化,或是共同作用需要进一步验证。

在轻度和中度干旱条件下,CO₂ 浓度为 720 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时,4 个树种叶片的 P_n 、 C_i 、 Tr 、 $Cond$ 和 WUE_i 均增加,而刺槐的 WUE_i 减少。CO₂ 浓度 380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时,却由于干旱胁迫造成的水分亏缺而引起 4 个树种的气孔关闭,导致 $Cond$ 下降,引起 C_i

下降,植物得不到足够的 CO_2 , 导致 P_n 下降, 而 P_n 下降的幅度小于 Tr , 因此 WUE_i 增加。当 CO_2 浓度为 $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时, 4 个树种因 CO_2 浓度增加, 为了使 Ca 与 Ci 间的比值基本保持恒定^[27-28], 而打开部分气孔导致 $Cond$ 增加, Ci 增加, P_n 和 Tr 同时增加, 均大于同期干旱条件下在 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度下的数值, P_n 增加的幅度大于 Tr , 因此 WUE_i 增加; 而 CO_2 浓度为 $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时刺槐出现例外, 可能是作者 CO_2 浓度增加导致刺槐叶面积增大的比例比其它 3 个树种大有关^[20], 也可能是因为刺槐的叶片两面都有气孔, 在正常水分时上表面的气孔一直呈开放状态, 而下表面气孔则打开和关闭调节降低蒸腾作用, 受到轻度干旱胁迫时, 上表面的气孔比正常水分下开放的更加完全。 P_n 和 Tr 增加且 P_n 增幅小于 Tr , 而 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度下刺槐 P_n 下降幅度大于 Tr , 因此 WUE_i 减少。方差分析和多重比较结果表明, 干旱胁迫对各指标的影响均显著, 而 CO_2 浓度对 P_n 和 Tr 的影响不显著, 但是二者的交互作用对 $Cond$ 、 Ci 、 Tr 、 WUE_i 和 P_n 的影响均极显著, 说明 CO_2 浓度增加与干旱胁迫引起的变化产生了交互作用。与正常水分相比, CO_2 浓度为 $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时, 4 个树种在轻度和中度干旱时的 P_n 、 Ci 、 Tr 和 $Cond$ 的下降幅度均小于 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度, 可能是 CO_2 浓度增加和干旱胁迫的交互作用减弱了干旱胁迫或者 CO_2 浓度增加中的某一单因子对气孔变化的敏感性, 使得气孔变化缓慢, 到中度干旱时, 依旧保持轻度干旱时的变化趋势, 表明 CO_2 浓度增加延迟了水分胁迫的发生, 改善了植物体内的水分胁迫, 可以用同期干旱下水势值的大小来验证是否延迟水分胁迫。与蒋高明^[29]的研究结果一致, 高 CO_2 浓度可以缓解干旱对植物产生的胁迫。

重度干旱胁迫时, CO_2 浓度为 $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时, 4 个树种与正常水分时的 $Cond$ 和 Tr 小于 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度的变化趋势一致, 说明此时 CO_2 浓度增加引起的 Ci 和 P_n 增加, 不仅是对气孔方面的影响, 还包括叶肉细胞对 CO_2 的需求减少, 这与 Ci 增加由非气孔因素造成的影响与 Ci 大幅度回升且大于正常水分的 Ci 值的变化现象相符。此时 P_n 增加, Tr 减少, WUE_i 则大幅增加, 而李吉跃等^[18-19]认为随着干旱胁迫的进一步加剧, 植物的水分利用效率反而会下降, 再次说明 CO_2 浓度增加延迟了水分胁迫的发生, 改善了植物体内的水分胁迫。

$\delta^{13}\text{C}$ 值与植物的 WUE 呈正相关关系, 能反映植物长期的水分利用状况。 CO_2 浓度升高, 4 个树种在干旱胁迫的 4 个时期的 $\delta^{13}\text{C}$ 减少。在单因子条件下, 这与郑凤英等^[30]和 Williams 等^[31]研究的 $\delta^{13}\text{C}$ 在 CO_2 浓度升高条件下下降, 以及赵凤君等^[32]得出的干旱胁迫下 $\delta^{13}\text{C}$ 明显增加的结论一致。随着干旱胁迫的加剧, $720 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度下 4 个树种和 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度下刺槐和元宝枫的 $\delta^{13}\text{C}$ 均增加, 而 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度下油松和侧柏的 $\delta^{13}\text{C}$ 先增加, 到重度干旱时又下降, 与 WUE_i 变化相一致。说明刺槐由于 CO_2 浓度增加导致叶面积增大的比例较大, 而导致 P_n 和 Tr 增加且 P_n 增幅小于 Tr 的解释成为可能, 证明 CO_2 浓度增加对叶面积的增加并不是越大越好。 CO_2 浓度增加和干旱胁迫都会引起叶片的 $Cond$ 下降, 而 CO_2 浓度增加引起 Ci 增加, 干旱胁迫引起 Ci 减少。由于干旱胁迫引起 Ci 减少, CO_2 由气孔腔进入叶肉细胞的这一过程所遇到的阻力很大^[33], 植物细胞因 CO_2 供应不足而来不及分馏重碳同位素, 使叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值增大; 但 CO_2 浓度增加引起 Ci 增加而降低了 $\delta^{13}\text{C}$ 值。因此, 通过分析 $\delta^{13}\text{C}$ 值可以推测树木光合作用的长期气孔限制程度。当干旱胁迫到重度干旱时, $\delta^{13}\text{C}$ 值继续下降, 再次说明此时还包括有非气孔限制因素在内。

总的来说, 在 CO_2 浓度增加与干旱胁迫交互作用下, 植物的 P_n 、 Ci 、 Tr 和 $Cond$ 不再是简单的随干旱胁迫的加剧或者 CO_2 浓度的增加而变化, 是双因子共同作用的结果。在干旱胁迫下, CO_2 浓度增加的确增加了 $Cond$ 、 Ci 、 P_n 和 Tr , P_n 增加的幅度大于 Tr 而使 WUE_i 增加。交互作用减弱了某一单因子对气孔变化的敏感性, 使气孔在交互作用下反映缓慢, 而 Ci 在重度干旱时的剧烈变化说明此时是非气孔因素的主导作用。这些为高 CO_2 浓度和干旱胁迫的交互作用下树木对 CO_2 浓度增加和干旱化等全球环境变化的响应提供依据。由于本研究未测定气孔的数量, 且只是通过 Ci 的变化来判定是非气孔因素的影响, 今后可以通过微观结构对气孔数量的观察以及叶绿素荧光参数和有关酶活性的测定等, 对气孔和非气孔因素做进一步的深入研究。

参考文献:

- [1] Long S P, Ainsworth E A, Rogers A, et al. Rising atmospheric carbon dioxide: Plants FACE the future [J]. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55: 591-628.

- [2] Bobich E G, Barron-Gafford G A, Rascher K G, *et al.* Effects of drought and changes in vapour pressure deficit on water relations of *Populus deltoides* growing in ambient and elevated CO₂ [J]. *Tree physiology*, 2010, 30(7): 866 – 875.
- [3] Streit K, Siegwolf R T W, Hagedorn F, *et al.* Lack of photosynthetic or stomatal regulation after 9 years of elevated [CO₂] and 4 years of soil warming in two conifer species at the alpine treeline [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2014, 37: 315 – 326.
- [4] 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 [J]. *生态学报*, 2007, 27 (5): 1852 – 1857.
- [5] Springer C J, Thomas R B. Photosynthetic responses of forest understory tree species to long-term exposure to elevated carbon dioxide concentration at the Duke Forest FACE experiment [J]. *Tree Physiology*, 2007, 27(1): 25 – 32.
- [6] Xu Z, Shimizu H, Ito S, *et al.* SEffects of elevated CO₂, warming and precipitation change on plant growth, photosynthesis and peroxidation in dominant species from North China grassland [J]. *Planta*, 2014, 239: 421 – 435.
- [7] Keenan T F, Hollinger D Y, Bohrer G, *et al.* Increase in forest water-use efficiency as atmospheric carbon dioxide concentrations rise [J]. *Nature*, 2013, 499(7458): 324 – 327.
- [8] Qaderi M M, Kurepin L V, Reid D M. Growth and physiological responses of canola (*Brassica napus*) to three components of global climate change: Temperature, carbon dioxide and drought [J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 128(4): 710 – 721.
- [9] Kaiser W M. Effect of water deficit on photosynthetic capacity [J]. *Physiologia Plantarum*, 1987, 71(1): 142 – 149.
- [10] Garcia-Mata C, Lamattina L. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress [J]. *Plant Physiology*, 2001, 126(3): 1196 – 1204.
- [11] 王荣荣, 夏江宝, 杨吉华. 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较 [J]. *植物生态学报*, 2013, 37(2): 111 – 121.
- [12] 曾 伟, 蒋延玲, 李 峰, 等. 蒙古栎 (*Quercus mongolia*) 光合参数对水分胁迫的响应机理 [J]. *生态学报*, 2008, 28(6): 2504 – 2510.
- [13] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝. 六种木本植物水分利用效率及其小生境关系研究 [J]. *生态学报*, 2001, 21(11): 1952 – 1956.
- [14] Bohn B A, Kershner J L. Establishing aquatic restoration priorities using a watershed approach [J]. *Journal of Environmental Management*, 2002, 64: 355 – 363.
- [15] Ebdon J S, Petrovic A M, Dawson T E. Relationship between carbon isotope discrimination, water use efficiency and evapotranspiration in Kentucky blue grass [J]. *Crop Science*, 1998, 38: 157 – 162.
- [16] Arslan A, Zapata F, Kumarasinghe K S. Carbon isotope discrimination as indicator of water use efficiency of spring wheat as affected by salinity and gypsum additions [J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1999, 30: 2681 – 2693.
- [17] 任书杰, 于贵瑞. 中国区域 478 种 C₃ 植物叶片碳稳定性同位素组成与水分利用效率 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(2): 119 – 124.
- [18] 李吉跃, 周 平, 招礼军. 干旱胁迫对苗木蒸腾耗水的影响 [J]. *生态学报*, 2002, 22(9): 1380 – 1386.
- [19] 招礼军, 李吉跃, 于界芬, 等. 干旱胁迫对苗木蒸腾耗水日变化的影响 [J]. *北京林业大学学报*, 2003, 25(3): 42 – 47.
- [20] 刘娟娟, 李吉跃. CO₂ 浓度增加对苗木生长和养分含量的影响 [J]. *福建林学院学报*, 2008, 28(2): 184 – 189.
- [21] Scholander P F. A pressure in vascular plants [J]. *Science*, 1965, 148: 339 – 346.
- [22] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves [J]. *Plant Physiology*, 1982, 9: 121 – 137.
- [23] 刘娟娟, 李吉跃, 庞 静. 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 [J]. *生态学报*, 2009, 28(9): 4136 – 4143.
- [24] Ellsworth D S, Thomas R, Crous K Y, *et al.* Elevated CO₂ affects photosynthetic responses in canopy pine and subcanopy deciduous trees over 10 years [J]. *Global Change Biology*, 2012, 18(1): 223 – 242.
- [25] Woodward F I, Bazzaz F A. The responses of stomatal density to CO₂ partial pressure [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1988, 39: 1771 – 1781.
- [26] Beerling D J, Chaloner W G. The impact of atmospheric CO₂ and temperature change on stomatal density: observations from *Quercus robur* Lammas leaves [J]. *Annals of Botany*, 1993, 71: 231 – 235.
- [27] Kimball B A, Kobayashi K, Bindi M. Responses of agricultural crops to free-air CO₂ enrichment [J]. *Advance in Agronomy*, 2002, 77: 293 – 368.
- [28] Gesch R W, Kang I H, Gallo-Meagher M, *et al.* Rubisco expression in rice leaves is related to genotypic variation of photosynthesis under elevated growth CO₂ and temperature [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26: 1941 – 1950.
- [29] 蒋高明. 全球大气二氧化碳浓度升高对植物的影响 [J]. *植物学通报*, 1995, 12(4): 1 – 7.
- [30] 郑凤英, 彭少麟, 赵 平. 两种山黄麻属植物在近一世纪里气孔密度和潜在水分利用效率的变化 [J]. *植物生态学报*, 2001, 25(4): 405 – 409.
- [31] Williams D G, Gempko V, Fravolini A, *et al.* Carbon isotope discrimination by *Sorghum bicolor* under CO₂ enrichment and drought [J]. *New Phytologist*, 2001, 150: 285 – 293.
- [32] 赵凤君, 高荣孚, 沈应柏, 等. 水分胁迫下美洲黑杨不同无性系间叶片 δ¹³C 和水分利用效率的研究 [J]. *林业科学*, 2005, 41(1): 36 – 41.
- [33] O'Leary M H. Carbon isotope fractionation in plants [J]. *Phytochemistry*, 1981, 20: 553 – 567.