

CO₂ 倍增与干旱胁迫交互作用对幼树 蒸腾耗水日变化的影响*

张雪海¹ 李吉跃^{2,1} 刘娟娟¹ 刘 刚³

(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; 3. 天津市河西区园林管理局)

摘要 采用 BP3400 精密电子天平和 Licor-7000 开路式 CO₂/H₂O 分析仪,于 2007 年夏季研究了不同 CO₂ 浓度梯度和不同干旱胁迫水平下,4 树种幼树的实际耗水量及蒸腾耗水速率的日变化规律。结果表明,在各干旱胁迫水平下,CO₂ 浓度倍增有效地降低了幼树的蒸腾耗水量和耗水速率。在干旱胁迫后期,白蜡、丁香、黄杨、侧柏的日平均耗水量分别比对照下降了 42%、52%、37% 和 20%;日平均耗水速率平均下降了 51%~66%。经过 CO₂ 倍增处理后,4 种幼树的叶面积都明显增加,并且连续处理时间越长,效果越明显。

关键词 CO₂ 浓度倍增 干旱胁迫 蒸腾耗水速率 蒸腾耗水量 叶面积

中图分类号: S718.43 **文献标识码**: A **文章编号**: 1006-4427(2009)02-0001-09

Interactive Effect of Doubled CO₂ Concentration and Drought Stress on Daily Variation in Transpiring Water-Consumption of Tree Saplings

Zhang Xuehai¹ Li Jiyue^{2,1} Liu Juanjuan¹ Liu Gang³

(1. Key Laboratory for Silviculture and Conservation, Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing, 100083;

2. College of Forestry, South China Agricultural University; 3. Hexi District of Tianjin Authority Garden)

Abstract Daily variation of water consumption and transpiring rates of saplings of 4 tree species planted in different CO₂ concentrations and drought stress were studied by BP3400 Precision Electronic Balance and Licor-7000 Open Analysis in the summer of 2007. The results showed that the interaction of doubled CO₂ concentrations with drought stress reduced the water consumption and transpiring rates of the saplings effectively. In the late of drought stress period, the average daily water consumptions of *Fraxinus velutina*, *Syringa oblata*, *Buxus sinica* and *Platycladus orientalis* planted in the doubled CO₂ concentration reduced by 42%, 52%, 37% and 20% respectively than those in the normal CO₂ concentration. During the period of severe drought stress, the daily average transpiring rates of *F. velutina*, *S. oblata*, *B. sinica* and *P. orientalis* planted in the doubled CO₂ concentration reduced averagely by 51%~66% respectively. The leaf areas of saplings in the doubled CO₂ concentration were higher than those in the normal. And the longer the saplings grown in the doubled CO₂ concentration, the more leaf areas of the saplings increased.

Key words doubled CO₂ concentration, drought stress, transpiring water-consumption rate, water consumption, leaf areas

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

第一作者:张雪海(1983-),男,硕士,主要研究方向:树木水分生理生态。电话:010-62390045, E-mail: genuse@163.com。地址:100083,北京林业大学林学院。

通讯作者:李吉跃(1959-),男,教授,博士生导师,主要研究方向:森林培育及栽培生理生态。E-mail: ljyymy@vip.sina.com。地址:510642,华南农业大学林学院。

CO₂ 是重要的温室气体之一,它在大气中所占比例的上升是引发“温室效应”的直接原因。预计到本世纪中叶,全球大气 CO₂ 浓度会达到 550 ~ 700 mol · mol⁻¹,比 20 世纪增加一倍,这将对森林植物产生重要的影响。国内外专家从不同的研究手段、实验材料、实验指标、CO₂ 处理浓度及处理时间,逐渐深入到 CO₂ 与环境因子的交互作用对植物的影响方面。从目前的研究结果来看^[1-9],CO₂ 浓度的升高会改变植物形态,增加植物叶面积,提高植物光合作用和水分利用效率,降低气孔密度和气孔导度,进而影响植物吸收、运输和利用水分的能力,改变植物体内水分供求状况。在水资源短缺的环境下,研究高浓度 CO₂ 对植物尤其是森林树种的耐旱性所产生的影响就显得尤为重要,这对进行合理的植被恢复具有重要的意义。

目前,有关 CO₂ 浓度升高与干旱胁迫交互作用对植物的影响,特别是针对森林培育的基础研究和林木水分生理的核心问题——林木的蒸腾耗水特性的研究几乎没有开展过。本文选取了 4 种北方常用的绿化和观赏树种:针叶树侧柏、阔叶树白蜡、丁香和灌木树种黄杨作为研究对象,在前人研究的基础上^[10-13]从单株幼树蒸腾耗水的角度出发,研究 CO₂ 浓度倍增与干旱胁迫交互作用对树木蒸腾耗水产生的影响。为在水资源短缺和气候变化环境下,筛选耐旱树种、调控林木水分消耗、进行节水抗旱及实现水量平衡的林木培育提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

从北京市地区选取正常生长的 4 年生针叶乔木和阔叶乔木:侧柏(*Platycladus orientalis* (L.) France)、白蜡(*Fraxinus velutina* Torr)和丁香(*Syringa oblata* Lindl),以及 4 年生灌木:黄杨(*Buxus sinica* Cheng ex M. Cheng)为试验材料。

1.2 研究方法

1.2.1 环境条件控制 由于开顶式同化箱在研究植物的水分关系时试验条件较难控制,数据的准确性会受到一定影响,因此本试验设计了 2 个 4 m × 2 m × 2 m 的密闭式同化箱,箱体以铝合金做骨架,顶部使用透光率为 80% 以上的 8 mm PC 板覆盖,四周使用透光率为 90% 以上的 4 mm 浮法玻璃。同化箱的温度和湿度分别用空调和除湿机进行控制,用温湿度计长期监测。2 个同化箱中 CO₂ 浓度为大气现有浓度(约 350 mol · mol⁻¹)的是对照箱,CO₂ 浓度为(700 ± 20) mol · mol⁻¹的是处理箱。处理箱内对角线处摆放风扇进行空气流通,使箱内通入的 CO₂ 分布均匀。

1.2.2 CO₂ 浓度控制 采用 Licor-7000 红外线 CO₂/H₂O 分析仪(美国)对处理箱中 CO₂ 浓度进行 24 h 的实时监测,同时采用 CO₂ 控制装置(自制)进行控制,该装置外接分别装有空气和 CO₂ 的钢瓶。设计原理是将 Licor-7000 输出的数据信号由 CO₂ 控制装置中的电磁阀进行转化后,向处理同化箱中通入空气或 CO₂ 气体,使得处理的 CO₂ 浓度能够达到(700 ± 20) mol · mol⁻¹的要求,并用流量计将 CO₂ 和空气的速度分别控制在 300 mol · s⁻¹和 2.5 L · s⁻¹。具体的工作原理是当 Licor-7000 监测得到处理箱中的 CO₂ 浓度为 680 ~ 720 mol · mol⁻¹时,CO₂ 控制装置不工作;当 CO₂ 浓度超过 720 mol · mol⁻¹时,则由 Licor-7000 给 CO₂ 控制装置一个信号将空气的电磁阀打开向处理箱中通入空气,以降低箱中的 CO₂ 浓度;当 CO₂ 浓度低于 680 mol · mol⁻¹时,由 Licor-7000 给 CO₂ 控制装置一个信号将 CO₂ 的电磁阀打开向处理箱中通入 CO₂,以提高箱内 CO₂ 浓度。处理箱中的 CO₂ 浓度保持在(700 ± 20) mol · mol⁻¹,而对照箱中 CO₂ 浓度与外界保持一致。

1.2.3 试验材料的处理 试验材料均为实生苗,后移入 30 cm × 33 cm 的塑料盆内培育。于 2006 年 10 月挑选长势相同的植株移入同化箱,每个箱内每个树种 12 株,处理箱内持续通入 CO₂,高浓度 CO₂ 培育 10 个月,供试材料中高度最高为 1.7 m,地径最大为 1.8 cm。2007 年 7 月中旬对供试材料一次性浇透水,试验期间不再浇水,用保鲜膜进行覆盖密封盆栽土壤,并用塑料袋将盆完全套住以防止土壤水分蒸发,定期测定苗木水势和环境温度及相对湿度,每隔 4 ~ 5 d 选择典型晴天测定幼树的蒸腾耗水量,试验期间处理箱内继续通入 CO₂。

1.3 测定指标

1.3.1 耗水量和耗水速率 用 BP3400 精密天平(德国)称重测定,量程为 0 ~ 30 kg,精度为 0.1 g。每隔 4 ~ 5 d 选择典型晴天,从 8:00 至 20:00 时每隔 2 h 称重 1 次,每个处理设 3 个重复。日最大耗水量为白天各时段耗水量的最大值;日平均耗水量为白天各时段耗水量的平均值。耗水速率用各时段耗水量除以单株叶面积得到。

1.3.2 叶水势 每隔2~4 d(前期4 d,后期2 d)用压力室法(ZLZ-5型,兰州大学)在黎明前测定。

1.3.3 叶面积 阔叶树种的叶面积每隔10 d,对叶片分级计数,每级选择5~8片典型叶片描绘后,用剪纸称重法(硫酸纸法)测定。针叶树叶面积用以下公式计算:

$$A = 2L(1 + \pi Pn) nVP\pi L$$

式中, A 为叶面积, V 为针叶体积(用排水法测定), n 为每束针叶数量, L 为针叶长度。

1.3.4 空气温度和相对湿度 用干湿球温度计测定,温度计位于同化箱中央位置,距离地面1.6 m,在测定耗水量时同步记录。

2 结果与分析

2.1 环境条件比较与水势划分

2.1.1 试验环境条件的比较 由图1可知,不同 CO_2 浓度下供试树种的环境条件基本一致,经方差分析无显著差异($F_T = 5.41 \times 10^{-5} < F_{0.05} = 4.75$, $F_{RH} = 1.36 < F_{0.05} = 4.75$),表明不同处理所得出的试验结果具有可比性。并且温度与相对湿度呈负相关关系,即温度升高,相对湿度降低,反之亦然。

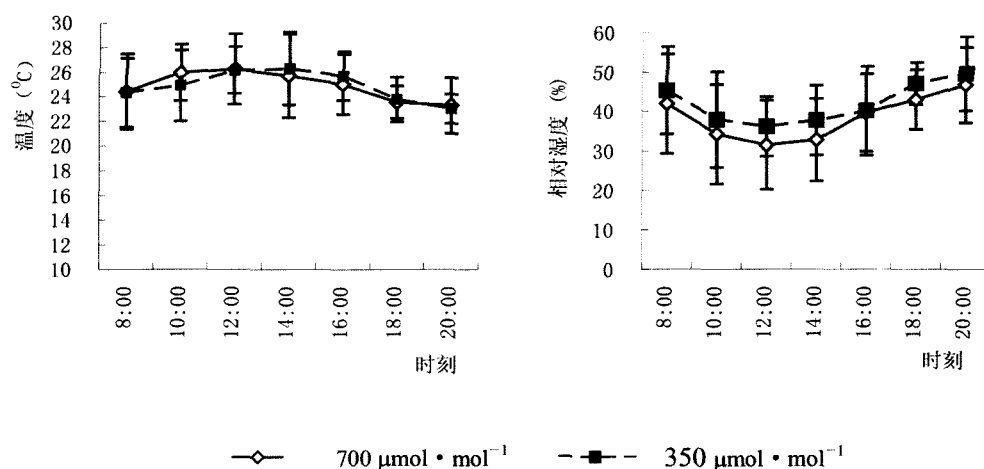


图1 不同 CO_2 浓度下温度和相对湿度日变化

2.1.2 水势划分标准 目前,对不同水分胁迫程度的划分还不能定量地给出具体的标准,一般都是以植物的水势值和土壤含水率的状况进行划分。根据本次试验供试树种叶水势变化的情况 and 对应耗水量的大小,以水势为条件将4种幼树的干旱胁迫水平划分为正常、轻度胁迫、中度胁迫、重度胁迫4种情况(见表1)。

表1 不同干旱胁迫时期幼树的水势

单位:MPa

干旱胁迫水平	划分标准	水势			
		白蜡 <i>F. velutina</i>	丁香 <i>S. oblata</i>	黄杨 <i>B. sinica</i>	侧柏 <i>P. orientalis</i>
正常水分	> -1	-0.43 ± 0.10	-0.73 ± 0.15	-0.69 ± 0.10	-0.70 ± 0.10
轻度胁迫	$-1 \sim -2$	-1.52 ± 0.32	-1.78 ± 0.17	-1.59 ± 0.32	-1.46 ± 0.17
中度胁迫	$-2 \sim -4$	-2.99 ± 0.52	-3.12 ± 0.55	-3.24 ± 0.21	-3.26 ± 0.40
重度胁迫	< -4	-4.68 ± 0.69	-5.12 ± 0.67	-4.38 ± 0.19	-4.27 ± 0.21

2.2 耗水量日变化的比较

2.2.1 正常 CO_2 浓度下供试树种的耗水量日变化规律 从图2可知,正常水分条件下,供试树种的耗水量日变化呈现“单峰型”规律,即耗水量从早晨开始逐渐增加,在中午达到峰值,之后逐渐减小。白蜡、丁香、侧柏的日最大耗水量出现在12:00~14:00时段,黄杨的日最大耗水量出现在10:00~12:00时段。同一树种在这两个时段的耗水量相差不大,并且在10:00~14:00时段的耗水量占日耗水总量的41%~49%,因此幼

树在白天的蒸腾耗水主要集中在这一时段。这与招礼军对苗木蒸腾耗水日变化的研究结果一致^[14]。4种幼树的日平均耗水量依次为:黄杨>丁香>侧柏>白蜡,这与供试树种的日变化最大耗水量的排序一致。

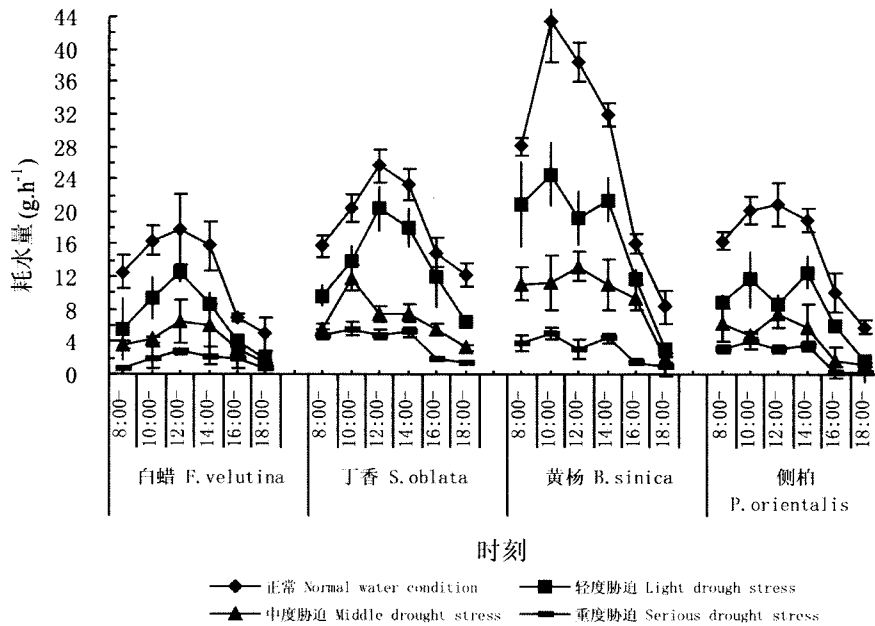


图2 4种幼树在正常CO₂浓度和不同干旱时期的耗水量日变化

干旱胁迫发生后,4种幼树的耗水量出现不同程度地下降,干旱胁迫越严重,蒸腾耗水的“单峰型”变化越不明显,日变化幅度也逐渐减小。轻度干旱胁迫时,白蜡、丁香、侧柏和黄杨的日平均耗水量分别是正常水分的57%、72%、53%和61%。在太阳辐射最强烈的12:00~14:00时段,黄杨和侧柏的耗水量并不是最大值,日变化出现“双峰型”规律,即在中午幼树的耗水日变化出现短暂的“下降—再上升”的过程。李吉跃对植物耐旱性及其机理的研究表明^[15]:在水分胁迫条件下,植物叶片气孔行为有“阈值”特征,即气孔的开闭决定于一个水势或空气相对湿度的临界水平,低于这个水平气孔就关闭,气孔阻力剧增。据此,笔者认为侧柏和黄杨出现“双峰型”日变化的原因是由于午后太阳辐射强烈,空气湿度迅速下降到低于侧柏和黄杨气孔行为的“阈值”,导致叶片气孔大部分关闭,幼树的蒸腾耗水急剧下降。

在中度和重度干旱胁迫时期,供试树种的蒸腾耗水量进一步减少。重度干旱时期,黄杨、白蜡、侧柏和丁香的日平均耗水量分别比正常水分时下降了89%、86%、84%和79%;日变化最大耗水量分别比正常水分时下降了89%、84%、80%和78%。

2.2.2 CO₂ 倍增和干旱胁迫交互作用对供试树种耗水量的影响 由图3可知,经过CO₂倍增和干旱胁迫处理后,4种幼树耗水量日变化的总趋势是:正常水分条件下,日变化呈现“单峰型”规律,耗水量主要集中在10:00~14:00时段;干旱胁迫发生后,日变化最大耗水量和平均耗水量逐渐下降,随着胁迫程度的加剧,耗水量日变化幅度越来越小,“单峰型”规律逐渐不明显。这与正常CO₂浓度下幼树的耗水量日变化规律一致。

与正常CO₂浓度下的供试树种比,经过CO₂倍增和干旱胁迫交互处理后,处理幼树的耗水量小于同种对照的,经二维方差分析显示:丁香($F=5.72 > F_{0.01}=5.29, df=3$)、侧柏($F=7.14 > F_{0.01}=5.29, df=3$)、黄杨($F=18.82 > F_{0.01}=5.29, df=3$)的差异极显著,白蜡($F=3.98 > F_{0.05}=3.24, df=3$)差异显著。对照幼树在水分条件良好时,日最大耗水量出现在12:00~14:00时段,在遭受干旱胁迫后,一般提前至10:00~12:00时段。而经过交互作用处理的幼树,无论是否处于干旱胁迫状态,其日最大耗水量几乎都出现在10:00~12:00时段。对这种现象的解释,笔者推测,CO₂浓度升高可能会促使树木在太阳辐射强烈时“主动”关闭气

孔,减少水分消耗,这在客观上减少了蒸腾耗水量,提高了树木的耐旱性。

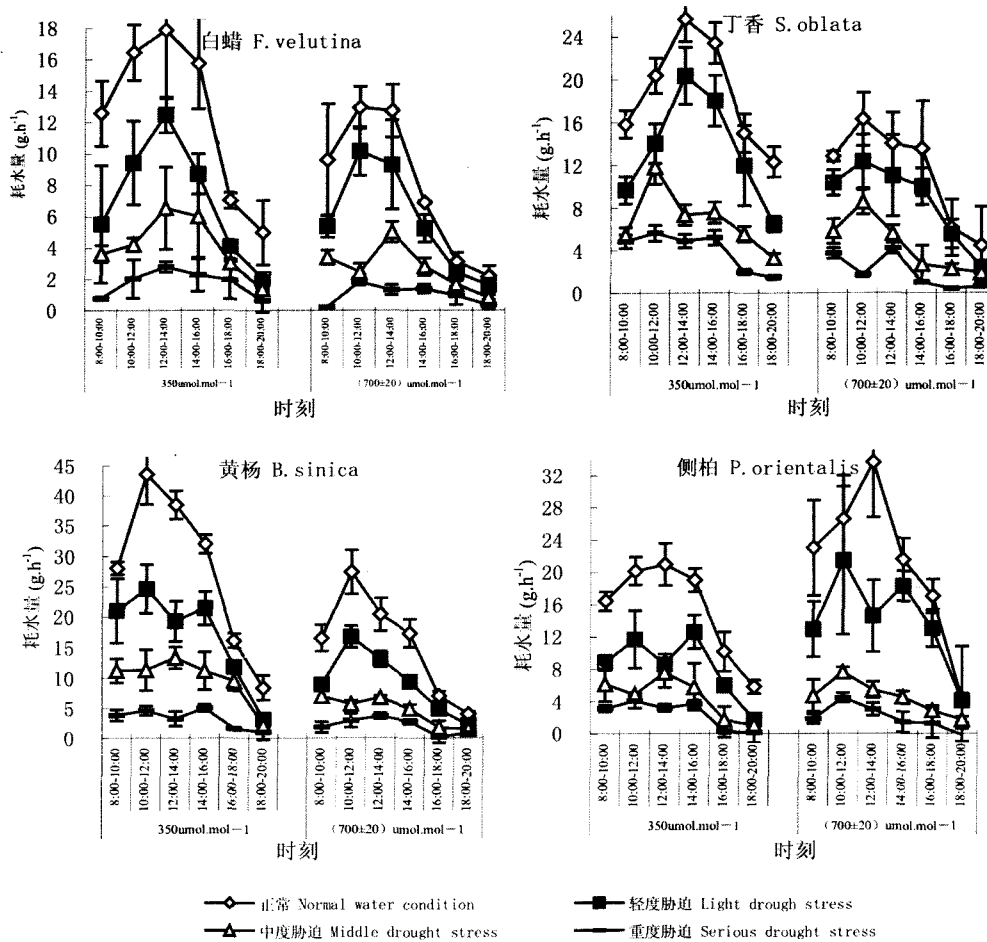


图3 4种幼树在不同CO₂浓度和不同干旱时期的耗水量日变化

表2 不同处理和干旱时期幼树的日平均耗水量比较

干旱胁迫水平	处理 (mol·mol ⁻¹)	日平均耗水量 (g·h ⁻¹)			
		白蜡 <i>F. velutina</i>	丁香 <i>S. oblata</i>	黄杨 <i>B. sinica</i>	侧柏 <i>P. orientalis</i>
正常水分	350	12.45 ± 0.76	18.75 ± 1.67	27.75 ± 1.23	15.45 ± 1.19
	700	7.91 ± 1.11	11.21 ± 2.40	15.43 ± 2.00	21.03 ± 3.40
轻度胁迫	350	7.05 ± 0.99	13.42 ± 1.67	16.86 ± 2.22	8.26 ± 0.85
	700	5.69 ± 1.30	8.61 ± 0.97	9.16 ± 0.86	14.07 ± 1.99
中度胁迫	350	4.14 ± 1.00	6.83 ± 0.90	9.73 ± 1.54	4.53 ± 1.24
	700	2.69 ± 0.31	4.47 ± 0.43	4.55 ± 0.12	4.49 ± 0.59
重度胁迫	350	1.75 ± 0.37	4.01 ± 0.53	3.16 ± 0.26	2.43 ± 0.42
	700	1.01 ± 0.11	1.94 ± 0.25	2.00 ± 0.54	1.97 ± 0.40

表3 不同处理和干旱时期幼树的日最大耗水量比较

干旱胁迫水平	处理 (mol · mol ⁻¹)	日最大耗水量 (g · h ⁻¹)			
		白蜡 <i>F. velutina</i>	丁香 <i>S. oblata</i>	黄杨 <i>B. sinica</i>	侧柏 <i>P. orientalis</i>
正常水分	350	17.88 ± 4.35	25.64 ± 2.10	43.57 ± 5.00	20.98 ± 2.59
	700	12.95 ± 1.33	16.28 ± 2.49	27.39 ± 3.62	33.63 ± 6.84
轻度胁迫	350	12.49 ± 1.14	20.33 ± 2.69	24.64 ± 4.00	12.61 ± 2.06
	700	10.17 ± 1.54	12.33 ± 2.50	16.76 ± 1.81	21.47 ± 4.43
中度胁迫	350	6.54 ± 2.62	11.83 ± 1.56	13.29 ± 1.79	7.56 ± 1.80
	700	5.02 ± 0.66	8.55 ± 1.13	6.94 ± 0.98	7.64 ± 1.01
重度胁迫	350	2.79 ± 0.33	5.65 ± 0.75	5.00 ± 0.61	4.10 ± 0.90
	700	1.81 ± 0.19	4.21 ± 0.51	3.62 ± 0.48	4.50 ± 0.81

由表2、表3可知,处理白蜡、丁香、黄杨的日平均耗水量和日最大耗水量都小于对照。就日平均耗水量而言,在不同水分条件下,处理白蜡分别是对照的64%、81%、65%和58%,比对照平均下降了33%;处理丁香分别是对照的60%、64%、65%和48%,比对照平均下降了41%;处理黄杨分别是对照的56%、54%、47%和63%,比对照平均下降了45%。由此可知,高浓度CO₂可以使供试树种的蒸腾耗水有效降低,延缓植物的水分丧失,在一定程度上抵消由于干旱胁迫带来的不利影响。郭建平等对杨柴生理反应的研究和任红旭等对蚕豆的研究都得到了相似的结论^[16-17]。

国内外许多研究已经证明:随着大气CO₂浓度的升高,植物叶片的部分气孔关闭,气孔密度会逐渐减小^[18-24]。这一变化的直接影响是可能导致气孔导度长期不可逆的下降,进而降低植物叶片的蒸腾作用,减少水分丧失,提高光合作用对CO₂的吸收和植物的水分利用效率,从而延迟水分胁迫的发生。因此,CO₂浓度增加可以通过提高植物的水分利用效率来减少对水分的利用,改善植物体内的水分胁迫状况。

此外,侧柏与其他3个树种不同。在4个时期,处理侧柏的日平均耗水量分别是对照的1.4倍、1.7倍、1.0倍和0.8倍,在正常水分和轻度干旱胁迫时期处理的耗水量大于对照。这是因为处理侧柏在CO₂浓度倍增的同化箱内培育了连续培养了24个月,而白蜡、丁香、黄杨只连续培养了9个月,与它们相比处理侧柏叶面积得到了显著增加。正如有学者发现,经连续5年高浓度CO₂处理的西特喀云杉幼树2年生叶面积显著增大,但是一年生叶和当年生叶以无变^[25-26]。由于叶面积的异常增加,导致在干旱前期处理侧柏的蒸腾耗水量大于对照,值得注意得是在重度干旱胁迫时期,处理侧柏的耗水量还是比对照减少了20%,这充分证明高CO₂浓度可以部分抵消干旱胁迫给植物带来的负面影响。在各个干旱胁迫时期,相同CO₂浓度下幼树的日平均耗水量和最大耗水量的排序基本一致,处理的是侧柏>黄杨>丁香>白蜡,对照的则是黄杨>丁香>侧柏>白蜡。

2.3 耗水速率日变化的比较

2.3.1 CO₂ 浓度倍增对供试树种叶面积的影响

表4 不同处理和干旱时期幼树的叶面积比较

干旱胁迫水平	处理 (mol · mol ⁻¹)	叶面积 (m ²)			
		白蜡 <i>F. velutina</i>	丁香 <i>S. oblata</i>	黄杨 <i>B. sinica</i>	侧柏 <i>P. orientalis</i>
正常水分	350	0.3997 ± 0.0174	0.1141 ± 0.0050	0.1934 ± 0.0084	0.7857 ± 0.0342
	700	0.4447 ± 0.0194	0.1172 ± 0.0051	0.2649 ± 0.0115	1.7273 ± 0.0753
轻度胁迫	350	0.3448 ± 0.0150	0.1100 ± 0.0048	0.1659 ± 0.0072	0.7708 ± 0.0336
	700	0.3815 ± 0.0166	0.1134 ± 0.0049	0.2485 ± 0.0108	1.6981 ± 0.0740
中度胁迫	350	0.2652 ± 0.0116	0.1005 ± 0.0044	0.1592 ± 0.0069	0.6973 ± 0.0304
	700	0.3238 ± 0.0141	0.1128 ± 0.0049	0.2300 ± 0.0100	1.6753 ± 0.0730
重度胁迫	350	0.2254 ± 0.0098	0.0864 ± 0.0038	0.1370 ± 0.0060	0.6828 ± 0.0298
	700	0.2637 ± 0.0115	0.1056 ± 0.0046	0.1838 ± 0.0080	1.6186 ± 0.0706

由表4可知,4种幼树的叶面积经过CO₂倍增处理后有不同程度的增加,白蜡、丁香、黄杨和侧柏的叶面积分别增加了11.3%、2.7%、37.0%和119.8%。随着干旱胁迫的发生,供试树种的叶面积逐渐减小。到重度干旱胁迫时,对照白蜡、丁香、黄杨和侧柏的叶面积比正常水分时有所下降,降幅分别达到了43.6%、27.3%、29.2%和13.1%;而处理幼树叶面积的降幅分别是40.7%、9.9%、30.6%和6.3%,处理幼树的叶面积仍比对照的分别增加了17.0%、22.2%、34.2%和137.1%,降幅小于或略大于对照的。

与阔叶树种和灌木树种相比,针叶树种侧柏叶面积的降幅最小。当水分供应减少时,植物通过减少蒸腾耗水来适应干旱胁迫,针叶树种主要通过气孔关闭降低蒸腾,而阔叶树种是以气孔关闭和落叶相结合的形式来减少蒸腾失水。在试验过程中发现,中度水分胁迫时,白蜡的叶片开始萎蔫卷曲,到重度胁迫时开始大量落叶;而侧柏在中度和重度胁迫下叶片萎蔫现象不明显,这是由于针叶树种具有发达的角质层和深陷的气孔,能有效地减少蒸腾耗水。

2.3.2 CO₂倍增和干旱胁迫交互作用对供试树种耗水速率的影响 由于不同的树种或者相同树种的不同生长期之间的生物量(主要是叶面积)有很大差异,因此在评价某一树种的耗水能力时就不能单纯依靠耗水量来衡量,还应该引入另一个指标——耗水速率,即苗木在不同时间段单位面积上的耗水量。耗水速率是树木固有的生理特性,是衡量水分平衡的一个重要生理指标,可以反映树种调节自身水分损耗的能力和在不同环境中的实际耗水力,因而具有很强的可比性。

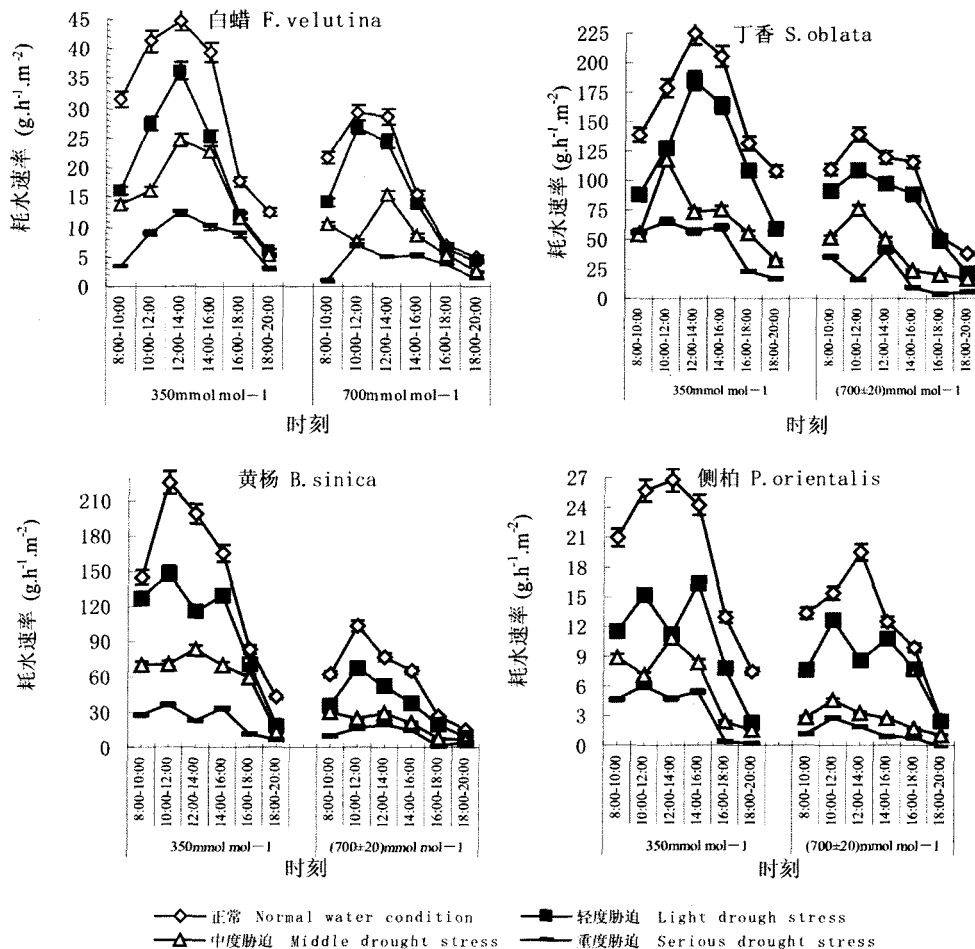


图4 4种幼树在不同CO₂浓度和不同干旱时期的耗水速率日变化

由图 4 可知,正常水分条件下,供试树种的耗水速率日变化同样呈现“单峰型”变化规律,峰值出现在 10:00~14:00 时段,随着干旱胁迫的发生,耗水速率逐渐下降,不同树种的降幅不同,这与耗水量日变化有相似的规律。阔叶树种白蜡、丁香和灌木树种黄杨的耗水速率大于针叶树种侧柏,排序是丁香>黄杨>白蜡>侧柏。在 CO₂ 倍增和干旱胁迫交互作用下,处理的耗水速率小于对照,经二维方差分析显示:白蜡($F=5.54 > F_{0.01}=5.29, df=3$)、侧柏($F=5.59 > F_{0.01}=5.29, df=3$)、黄杨($F=30.00 > F_{0.01}=5.29, df=3$) 的差异极显著,丁香($F=4.14 > F_{0.05}=3.24, df=3$) 差异显著。

正常水分条件下,处理白蜡、丁香、黄杨和侧柏的日平均耗水速率分别是对照的 57.1%、58.2%、40.6% 和 61.9%。轻度干旱胁迫时,处理分别比对照下降了 16.2%、20.7%、36.7% 和 32.0%,降幅较大的是黄杨和侧柏,分别下降了 $21.42 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $3.89 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$,降幅较小的是丁香和白蜡,分别下降了 $19.77 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $2.88 \text{ g} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 。对照黄杨、侧柏和处理侧柏的日变化规律出现“双峰型”。

中度干旱胁迫时,处理幼树的日平均耗水速率分别是对照的 46.8%、41.4%、34.0% 和 22.0%,降幅最大的是侧柏,降幅为 78%,其余 3 种幼树的降幅为 41% 左右。与正常水分时相比,重度干旱胁迫时处理侧柏的日平均耗水速率下降了 90%,其余 3 种则平均下降了 80%。处理白蜡、丁香、黄杨和侧柏的日平均耗水速率分别是对照的 49.4%、39.6%、47.1% 和 34.2%。

不难看出,在各个干旱时期,经过 CO₂ 倍增处理的幼树耗水速率明显小于对照的,即在一定时间内单位叶面积上的蒸腾耗水量比对照少,这种差距随干旱胁迫水平的加剧越加明显,说明 CO₂ 倍增处理可以有效提高幼树延迟脱水和忍耐干旱的能力,在干旱后期这种能力尤为突出。郭建平等对高 CO₂ 浓度和土壤水分胁迫下红松和云杉苗木的研究也表明:土壤水分胁迫使苗木水势降低,高 CO₂ 浓度使苗木水势升高,且高 CO₂ 浓度的正效应小于土壤水分胁迫的负效应^[27]。

3 结论

3.1 供试树种的耗水量和耗水速率的日变化相似:正常水分条件下,二者均呈明显的“单峰型”,日最大耗水量和最大耗水速率集中在 10:00~14:00 时段,随着干旱胁迫水平的加剧,耗水量和耗水速率的日变化幅度趋缓,“单峰型”规律逐渐不明显,有的出现“双峰型”变化。但高浓度 CO₂ 可使供试树种日最大耗水量出现时间提前,避开由于午后强烈的太阳辐射造成的植物大量蒸腾失水,使植物更有效地利用水分,提高抵御干旱环境的能力。

3.2 高浓度 CO₂ 有效抵消干旱胁迫给供试树种造成的不利影响,显著降低了树种的蒸腾耗水量和耗水速率。在干旱胁迫后期,白蜡、丁香、黄杨、侧柏的日平均耗水量分别比对照下降了 42%、52%、37% 和 20%;日平均耗水速率下降了 51%~66%。CO₂ 浓度升高起到了延迟脱水、提高树种耐旱性的作用,但干旱胁迫带给植物的负效应仍要大于高浓度 CO₂ 的正效应。值得注意的是,经过高浓度 CO₂ 处理的幼树在干旱后期的蒸腾耗水大幅度减少,会有效延长植物在极端干旱环境中的生存时间,对提高植物的生存能力具有重要意义。

3.3 高浓度 CO₂ 对植物叶面积的增加有不同程度的促进作用,处理时间持续得越长,促进作用的效果越明显。叶面积增大的一个可能的后果是:虽然耗水速率有所减小,但最终可能导致植物整体蒸腾耗水量的增加。

参考文献

- [1] 张小全,徐德应. CO₂ 增长对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响[J]. 生态学报,2000,20(3):390-396.
- [2] 蒋高明,林光辉,Marino DV. 美国生物圈二号内生长在高 CO₂ 浓度下的 10 种植物气孔导度、蒸腾速率及水分利用效率的变化[J]. 植物学报,1997,39(6):546-553.
- [3] Rogers AL, Humphries SW. A mechanistic evaluation of photosynthetic acclimation at elevated CO₂[J]. Global Change Biology,2000,(6):1005-1011.

- [4] Mortenson LM. Growth response of some greenhouse plants to environment, VIII Effect of CO₂ on photosynthesis and growth of Norway spruce [J]. *Meldinger fra Norges Landbrukshogskole*, 1983, 62 (10): 1-13.
- [5] 刘娟娟, 李吉跃. CO₂ 浓度倍增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.
- [6] 林舜华, 项斌, 高雷明, 等. 辽东栎对大气 CO₂ 倍增的响应[J]. *植物生态学报*, 1997, 21(4): 297-303.
- [7] Poorter H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration[J]. *Vegetatio*, 1993, 104/105: 77-79.
- [8] 王森, 代力民, 韩士杰, 等. 高 CO₂ 浓度对长白山阔叶红松林主要树种的影响[J]. *应用生态学报*, 2000, 11(5): 675-679.
- [9] 欧志英, 彭长连. 高浓度二氧化碳对植物影响的研究进展[J]. *热带亚热带植物学报*, 2003, 11(2): 190-196.
- [10] 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.
- [11] 邓东周, 范志平, 王红, 等. 林木蒸腾作用测定和估计方法[J]. *生态学杂志*, 2008, 27(6): 1051-1058.
- [12] 魏天兴, 朱金兆, 张学培. 林木蒸散耗水量测定方法述评[J]. *北京林业大学学报*, 1999, 21(3): 85-91.
- [13] 马履一, 王华田, 林平. 北京地区几个造林树种耗水性比较研究[J]. *北京林业大学学报*, 2003, 25(2): 15-18.
- [14] 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.
- [15] 李吉跃. 植物耐旱性及其机理研究[J]. *北京林业大学学报*, 1991, 13(3): 92-100.
- [16] 郭建平, 高素华, 王连敏, 等. 杨柴对高 CO₂ 浓度和土壤干旱胁迫的响应[J]. *植物资源与环境学报*, 2002, 11(1): 14-16.
- [17] 任红旭, 陈雄, 吴冬秀. CO₂ 浓度升高对干旱胁迫下蚕豆光合作用和抗氧化能力的影响[J]. *作物学报*, 2001, (6): 729-736.
- [18] 李吉跃. 全球 CO₂ 变化与植物水分关系[J]. *世界林业研究*, 1997(5): 16-25.
- [19] 蒋高明, 韩兴国. 大气 CO₂ 浓度升高对植物的直接影响——国外十余年来模拟实验研究之主要手段及基本结论[J]. *植物生态学报*, 1997, 21(6): 489-502A.
- [20] 刘世容, 蒋有绪, 郭泉水. 大气 CO₂ 浓度增加对树木生长和生理的可能影响[J]. *东北林业大学学报*, 1997, 25(3): 30-37.
- [21] Farquhar GD, Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982(33): 317-345.
- [22] Long SP, Drake BG. Photosynthetic CO₂ assimilation and rising atmospheric CO₂ concentrations[S]// Baker NR, Thomas H, ed. *Crop Photosynthesis, Spatial and Temporal Determinants*. New York: Elsevier Science Publishers BV, 1992: 69-103.
- [23] Morrison JL. Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂[S]// Zeiger, ed. *Stomatal Function*. Stanford: Stanford University Press, 1987: 229-251.
- [24] Mott KA. Sensing of atmospheric CO₂ by plants[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1990, (13): 731-737.
- [25] Radoglou KM, Jarvis PG. Effects of CO₂ enrichment on four poplar clones I Growth and leaf anatomy[J]. *Annals of Botany*, 1990(65): 617-626.
- [26] Tolley LC, Strain BR. Effects of CO₂ enrichment and water stress on growth of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings[J]. *Canadian Journal of Botany*, 1984(62): 2135-2139.
- [27] 郭建平, 高素华, 王连敏, 等. CO₂ 浓度与土壤水分胁迫对红松和云杉苗木影响的试验研究[J]. *气象学报*, 2004, 62(4): 493-497.