

# 杨树无性系气体交换特征和水分利用效率研究

刘文华<sup>1,2</sup>, 狄晓艳<sup>1</sup>, 王孟本<sup>1</sup>

(1. 山西大学黄土高原研究所, 山西太原 030006; 2. 晋中市职业技术学院, 山西晋中 030600)

**摘要:** 通过对 3 个杨树无性系 (J K-7, J K-10, J K-11) 气体交换参数及其相应环境因子的测定, 对其光合与水分生理生态特征进行了研究。结果表明, 3 个无性系对同一环境的响应不同。J K-7 和 J K-11 的蒸腾速率 ( $T_r$ ) 和净光合速率 ( $P_n$ ) 日变化呈单峰型, J K-10 呈双峰型; 3 个无性系的水分利用效率 (WUE) 日变化均呈双峰型。它们的  $P_n$ ,  $T_r$  差异显著 ( $P < 0.05$ ), WUE 差异不显著, 其中 J K-10 的  $P_n$ ,  $T_r$  均显著高于 J K-7。3 个无性系的气体交换受气孔导度 ( $G_s$ )、光合有效辐射 (PAR) 的影响均比较大, 同时, J K-7 受相对湿度 ( $R_H$ ) 的影响较大, J K-10 受气温 ( $T_a$ ) 影响也较大。3 个无性系的 WUE 均与  $G_s$  显著负相关。

**关键词:** 杨树无性系; 蒸腾速率; 水分利用效率; 净光合速率; 环境因子

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2009)04-0088-05

中图分类号: Q948

## Gas Exchange Characteristics and Water Use Efficiency of Three Poplar Clones

LIU Wen-hua<sup>1,2</sup>, DI Xiao-yan<sup>1</sup>, WANG Meng-ben<sup>1</sup>

(1. Institute of the Loess Plateau, Shanxi University, Taiyuan, Shanxi 030006, China;

2. Jinzhong Vocational and Technical College, Jinzhong, Shanxi 030600, China)

**Abstract:** Gas exchange parameters of three new poplar clones (J K-7, J K-10, and J K-11) and the corresponding environmental factors were measured in order to explore the relationships of net photosynthetic rate ( $P_n$ ), Transpiration rate ( $T_r$ ), water use efficiency (WUE), and the environmental factors such as photosynthetically active radiation (PAR), air temperature ( $T_a$ ), vapor pressure deficit (VPD), and relative humidity ( $R_H$ ). Results showed that the three clones were different in response to the same environmental factors. The diurnal courses of  $P_n$  and  $T_r$  displayed single peak curves in J K-7 and J K-11 and a double peak curve, in J K-10, while the diurnal courses of WUE displayed double-peak curves in all clones. There were significant differences in  $P_n$  and  $T_r$  among these clones ( $P < 0.05$ ), with the highest in J K-10 and lowest in J K-7, and they were significantly higher in J K-10 than in J K-7. There was no significant difference in WUE among these clones. The  $P_n$  and  $T_r$  had close correlations with stomatal conductance ( $G_s$ ) and PAR in the three clones, while they had close correlations with  $R_H$  in J K-7 and  $T_a$  in J K-10. There was significant negative correlation between WUE and  $G_s$  in the clones.

**Keywords:** poplar clone; transpiration rate; water use efficiency; photosynthetic rate; environmental factor

随着全球气候变化和水资源的日益短缺, 植物在干旱条件下的气体交换<sup>[1-4]</sup>、蒸腾耗水<sup>[5-9]</sup>和光合特性<sup>[7-13]</sup>的研究也日益深入。杨树 (*Populus* spp.) 作为我国干旱和半干旱地区的重要造林树种, 在水土保持、防风防沙等方面起着重要作用。然而, 在一些地区由于气候干旱或降水稀少, 使杨树难以正常生长, 逐渐形成“小老树”<sup>[14, 17]</sup>。不同的杨树品种, 其生长和水分利用状况差异很大, 针对不同地区, 选择优良的杨树无性

系, 减少植物无效蒸腾所散失的水分, 对于提高造林成活率有着极为重要的意义。金科系列杨树无性系是由中德林业合作项目 (1984—1996 年) 培育的杂交品种选育而来, 在苗期其形态特征、抗旱性等形状比较一致, 但随着树龄的增长, 它们的性状出现了较大的差异与明显的分化。目前仅有少数关于它们生长性状<sup>[10]</sup>和抗旱性<sup>[11]</sup>的研究。本研究对 3 个杨树杂交无性系的气体交换特性及水分利用特征进行了比较研究, 以期

收稿日期: 2008-11-08

修回日期: 2009-03-20

资助项目: 山西省自然科学基金项目 (20011079; 20031062)

作者简介: 刘文华 (1971—), 女 (汉族), 山西省孟县人, 硕士, 讲师, 主要从事园艺方面的教学和研究工作。E-mail: wenhualiu180@sina.com。

通信作者: 王孟本 (1954—), 男 (汉族), 山西省万荣县人, 博士生导师, 教授, 主要从事植物生态学教学和研究工作。E-mail: mbwang@sxu.edu.cn。

为优良无性系的筛选提供科学依据,进而为植被恢复与重建提供理论依据和技术指导。

## 1 试验区概况

试验地位于山西省大同市金沙滩林场,地处北纬 $39^{\circ}26'—39^{\circ}43'$ ,东经 $112^{\circ}52'—113^{\circ}32'$ ,属温带大陆性季风气候,年平均气温 $7.2^{\circ}\text{C}$ ,10年积温 $2956.8^{\circ}\text{C}$ ,年日照时数 $2855.2\text{h}$ ,年平均降水量 $374.1\text{mm}$ ,7—9月降水量约占全年降水量的 $70\%—80\%$ ,年蒸发量约 $2000\text{mm}$ ,无霜期 $120—130\text{d}$ ,海拔 $1000\text{m}$ 。主要土壤类型为盐渍化淡栗钙土,有机质含量 $0.5\%$ 以下,pH值约 $9.0$ ,土壤含盐量 $0.35\%$ 。地下水位 $3.0\text{m}$ 以下。

试验地为集约栽培的杨树人工纯林,1996年栽植。株行距 $4\text{m}\times 5\text{m}$ 。林下主要为当年生草本植物,主要有黄香草木樨(*Melilotus officinalis*),猪毛菜(*Salsola collina*),灰菜(*Chenopodium album*),蒺藜(*Tribulus terrestris*)等。2003年实验林平均胸径为 $9.33\text{cm}$ ,平均树高为 $7.77\text{m}$ 。

## 2 材料与方法

### 2.1 试验材料

试验材料为3个杂交无性系:金科7号(JK-7)、金科10号(JK-10)和金科11号(JK-11),其母本为青杨(*Populus cathayana*)或大青杨(*P. ussuriensis*)、父本为美黑(*P. deltoides*)或川杨(*P. szechuannica*)。

### 2.2 叶片气体交换参数及环境因子的测定

采用Li-6400便携式光合测定系统于2003年6月的晴朗无云日,在树冠中部的阳面,选择当年生枝条顶端的倒数第3个健康叶片,测定蒸腾速率( $T_r$ )、净光合速率( $P_n$ )和气孔导度( $G_s$ ),同时测定光合有效辐射(PAR)、气温( $T_a$ )、水汽压亏缺(VPD)、空气相对湿度( $R_H$ )。每个无性系3株,每株1个叶片,进行挂牌标记和定位测定,每叶片重复3次。7:00—19:00间,每1h观测一次。根据 $P_n/T_r$ 计算瞬时水分利用效率(WUE)。同时在各试验植株旁约 $1\text{m}$ 处选取1个测点,分 $10,20,40,60,80,100\text{cm}$ 共6层取土样,每层重复3次,用烘干法测定土壤含水量(SWC)。

### 2.3 数据处理

采用SPSS软件对3个无性系的生理指标和环境因子进行方差分析(若差异达到显著水平时,用Duncan法做多重比较)和相关分析,采用Sigmaplot软件进行图形绘制。

## 3 结果与分析

### 3.1 测定点土壤含水量(SWC)状况

SWC是影响植物气体交换的重要环境因子之一。在测定期内,试验植株旁的SWC的平均值均比较低(表1),3个无性系无显著差异( $P>0.05$ )。

表1 杨树无性系实验地的土壤含水量 %

无性系	深度/cm						均值
	10	20	40	60	80	100	
JK-7	4.48	3.83	5.29	4.77	6.26	8.76	5.57
JK-10	5.31	5.14	4.35	5.28	6.11	6.28	5.41
JK-11	4.39	3.67	6.36	6.22	8.09	7.11	5.97

### 3.2 主要环境因子及气体交换参数的日动态

3.2.1 主要环境因子的日动态 由图1可知,3个无性系的环境因子(PAR,  $T_a$ , VPD和 $R_H$ )无显著差异( $P<0.05$ ),且日变化规律一致。 $T_a$ , VPD与PAR同步变化;且均呈单峰型; $R_H$ 呈“U”型。从7:00开始,PAR不断增强, $T_a$ 和VPD不断升高, $R_H$ 逐渐下降。各无性系的环境因子达到峰值的时间稍有差异,基本均在12:00—15:00达到峰值。

3.2.2 蒸腾速率日动态 蒸腾是树木耗水的主要途径。图2a可见JK-7和JK-11蒸腾速率日变化均呈单峰型,而JK-10呈双峰型,中午有明显的光合午休现象。从早晨7:00开始,光强不断增强,气温上升,空气相对湿度不断降低,叶片气孔开始扩张,气孔导度与蒸腾速率随之增高,3个无性系都在8:00出现一天中的最高峰,气孔导度逐渐降低,蒸腾速率也逐渐下降。而JK-10在12:00以后随着水汽压亏缺的降低,气孔导度又逐渐升高,蒸腾在13:00出现次峰 $[4.59\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$ ,其值约为主峰峰值的 $93.5\%$ ,二者相差不大。逐渐下降,速率日均值 $[\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$ 依次为:JK-10(3.14) $>$ JK-11(2.75) $>$ JK-7(1.75),3个无性系之间差异显著( $P=0.019<0.05$ )其中JK-10和JK-11显著高于JK-7( $P<0.05$ )。

3.2.3 净光合速率日动态 净光合速率日变化(图2b)与蒸腾速率日变化(图2a)规律基本一致。JK-7和JK-11呈单峰型,清晨随着PAR增强, $T_a$ 也逐渐升高, $P_n$ 迅速增大,分别在10:00和9:00达全天的第一峰值,此后,随着PAR的增强, $T_a$ 的升高,气孔导度的降低,胞间 $\text{CO}_2$ 浓度降低, $P_n$ 逐渐降低。JK-10呈双峰型,在10:00和13:00有两个峰值,分别为 $17.47$ 和 $15.08[\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$ ,次峰值为主峰值的

86.3 % ,这可能是午间光合抑制效应午后尚未完全消除引起的,与孙广玉等<sup>[14]</sup>对马蔺叶片  $P_n$  的研究结果相似。净光合速率日均值 ( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 为:JK-10

(12.09) > JK-11(9.71) > JK-7(7.83)。3 个无性系之间差异显著 ( $P=0.015 < 0.05$ ),其中 JK-10 显著高于 JK-7 ( $P=0.004 < 0.05$ )。

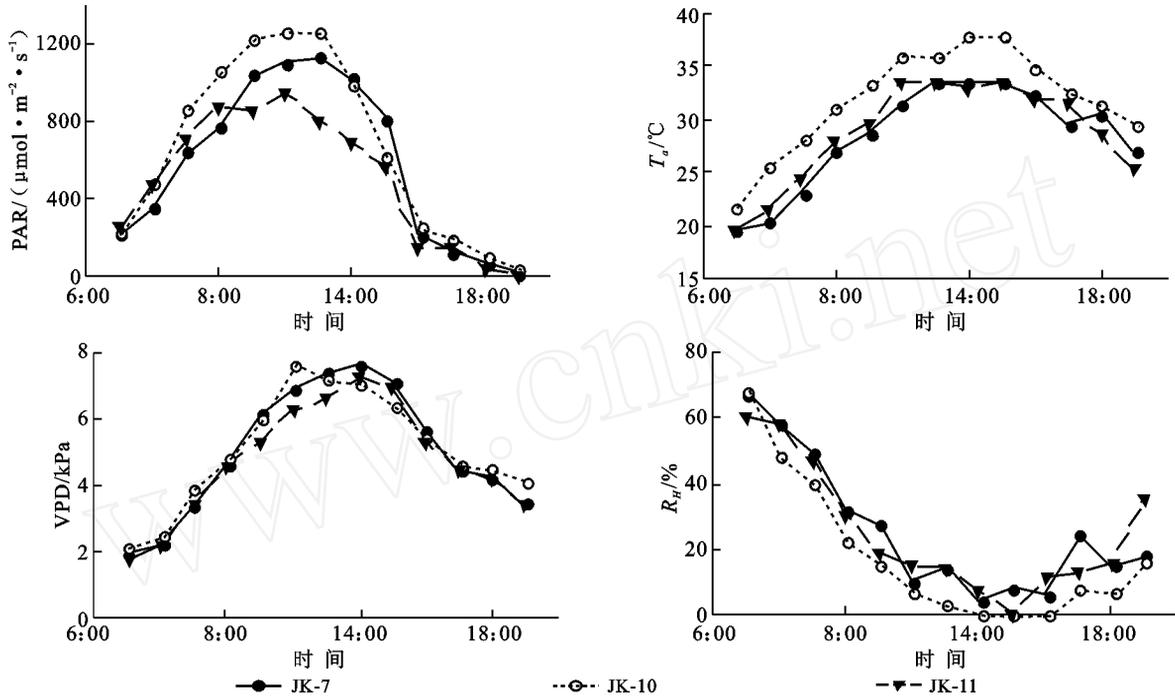


图 1 实验期的光合有效辐射 (PAR)、气温 ( $T_a$ )、水汽压亏缺 (VPD) 和空气相对湿度 ( $R_H$ ) 的日变化

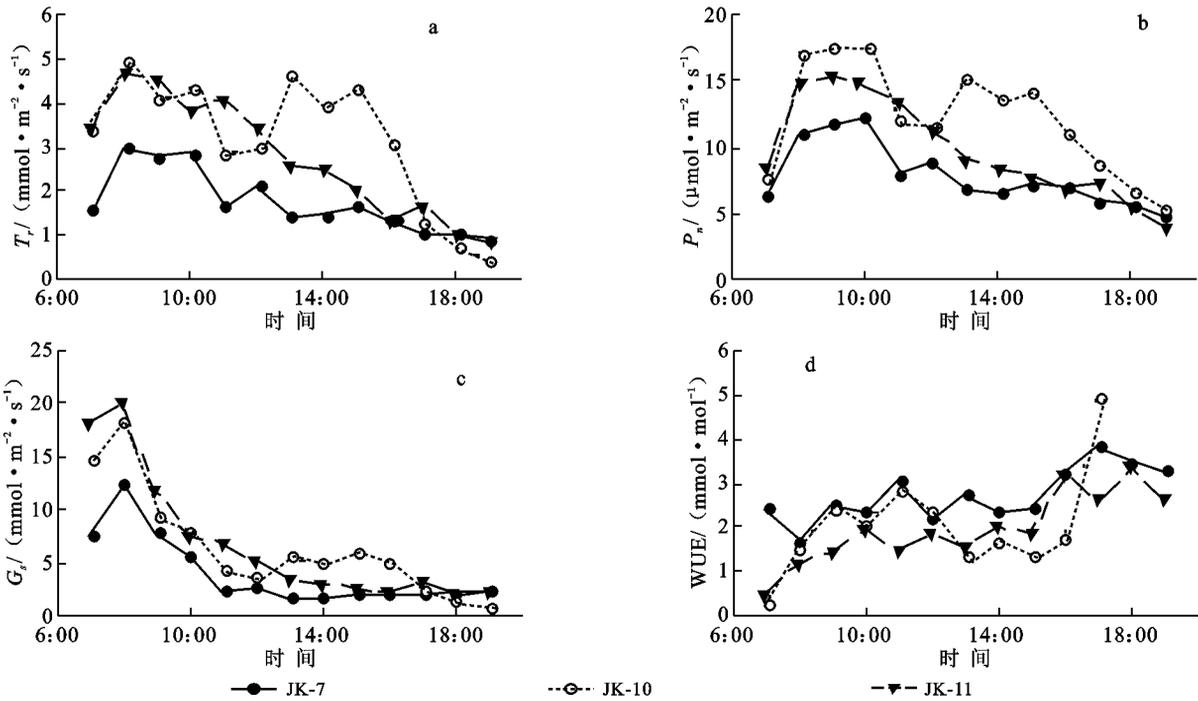


图 2 杨树无性系蒸腾速率 ( $T_r$ )、净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ ) 和水分利用效率 (WUE) 的日变化

3.2.4 气孔导度日动态 3 个无性系的  $G_s$  日变化 (图 2c) 与  $T_r$  日变化规律基本一致 (图 2a), 均在 8:00 达到最大值, 随后 JK-7 和 JK-11 迅速降低, 13:00 到 19:00 基本都维持在较低水平, 而 JK-10 在 11:00 后

$G_s$  增加, 于 15:00 出现一个次高峰, 后又继续下降。比较  $T_r$  和  $G_s$  的日变化发现: 尽管 10:00 后因气孔进一步关闭,  $G_s$  快速下降, 但  $T_r$  却维持较高水平, 高于 10:00 前  $G_s$  较高时的  $T_r$ 。这可能是午间高温加大了

蒸腾拉力,在气孔一定程度关闭的情况下仍维持较高的蒸腾。这与气孔导度和蒸腾速率总体呈正相关,但二者的变化趋势并非始终一致的研究结果一致<sup>[2]</sup>。3个无性系  $G_s$  日均值 [ $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ]依次为:JK-11(0.068) > JK-10(0.065) > JK-7(0.040)。

3.2.5 水分利用效率日动态 水分利用效率受多种因素影响,其日变化及长期变化是内部生理因子(树种、树龄等)和外部环境因子(土壤水分、大气温度、空气湿度、光照等)共同作用的结果,但在较短时期内,由于内部生理因子相对稳定,外部环境因子就成为主要影响因素<sup>[6]</sup>。JK-10在18:00和19:00的WUE分别为9.88和12.88  $\text{mmol}/\text{mol}$ (图2d中未标出)。3个无性系的WUE波动比较大,基本呈双峰型,中午12:00—15:00有所下降。这可能是  $P_n$  和  $T_r$  变化的非同步性造成的<sup>[7]</sup>。3个无性系WUE的第一峰在10:00—11:00,此时,  $T_a$  随着PAR的上升逐渐上升,  $R_H$  逐渐降低,引起气孔的部分关闭而限制了  $\text{H}_2\text{O}$  和  $\text{CO}_2$  由气孔向外的扩散,此时  $P_n$  和  $T_r$  较低,而气孔对  $T_r$  的影响大于对  $P_n$  的影响,从而导致其WUE较高。3个无性系WUE的第二峰出现在17:00后,此时,PAR逐渐趋近于0,  $T_a$  降低,  $R_H$  升高,  $G_s$  趋近于0,叶内部的扩散阻力对蒸腾的限制程度比  $\text{CO}_2$  吸收的限制程度大,  $T_r$  的降幅大于  $P_n$  的降幅,导致其WUE最高,表明3个无性系均在下午光合和蒸腾受轻微限制时,得到水消耗和  $\text{CO}_2$  吸收的最优协调。3个无性系WUE均与  $G_s$  显著负相关 ( $P < 0.05$ ),它们的差异未达到显著水平 ( $P > 0.05$ ),

日均值 ( $\text{mmol}/\text{mol}$ ) 排序为:JK-10(5.13) > JK-7(4.74) > JK-11(3.97)。

### 3.3 气体交换参数、水分利用效率与其影响因子的关系

蒸腾速率、净光合速率的变化不仅受树木本身生理因子的影响,同时也受外界环境因子的影响。相关系数(表2)表明,JK-7的  $P_n$  与  $G_s$  显著正相关 ( $P < 0.05$ );它的  $T_r$  与  $R_H$  均显著正相关 ( $P < 0.05$ )。JK-10和JK-11的  $P_n$  和  $T_r$  均与PAR显著正相关 ( $P < 0.05$ )。3个无性系的  $G_s$  均与  $T_r$ ,  $T_a$ ,  $R_H$ , VPD显著或极显著相关。JK-10和JK-11的  $P_n$  和  $T_r$  均与PAR显著正相关,光照是影响其气孔气体交换的主要因子。3个无性系的  $G_s$  均与  $T_a$ ,  $R_H$  和 VPD显著或极显著相关,表明它们能针对外界水热环境变化作出反应,一旦出现了水分胁迫便能够很快地调整气孔状态。

气孔气体交换是植物复杂的生理过程,受各种环境因子变化的综合影响。因此,为了进一步分析净光合速率和蒸腾速率与其影响因子的关系,分别以这两个参数为因变量,以PAR,  $T_a$ ,  $R_H$ ,  $G_s$  及他们的平方为自变量,采用逐步回归法,建立逐步多元回归模型(表2)。其  $R^2$  均达到极显著水平 ( $P < 0.01$ ),表明环境因子和生理因素协同作用对  $T_r$ ,  $P_n$  的影响显著;由回归模型可以看出,  $G_s$  和PAR对3个无性系气体交换的影响最大,这与简单相关结果一致。同时,  $R_H$  对JK-7的气体交换影响显著,而  $T_a$  对JK-10气体交换的影响显著。

表2 3个杨树无性系的蒸腾速率( $Y_1$ )、净光合速率( $Y_2$ )与其影响因子的逐步回归模型

无性系	模型	决定系数 $R^2$	$n$
JK-7	$Y_1 = 0.483 + 31.319 G_s - 3.493 \times 10^{-4} R_H + 6.143 \times 10^{-4} \text{PAR}$	0.956**	13
	$Y_2 = 4.917 + 115.234 G_s - 0.0172 R_H^2$	0.831**	13
JK-10	$Y_1 = -7.244 + 35.615 G_s + 0.253 T_a$	0.935**	13
	$Y_2 = 3.478 + 0.032 \text{PAR} - 1.966 \times 10^{-5} \text{PAR}^2$	0.918**	13
JK-11	$Y_1 = 0.560 + 0.002 \text{PAR} + 14.825 G_s$	0.978**	13
	$Y_2 = 5.692 + 8.075 \times 10^{-3} \text{PAR}$	0.725**	13

注: \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ 。

## 4 讨论

不同杨树无性系的生理因子对同一环境的响应不同<sup>[5,7]</sup>。一般情况下,午间的高光辐射、高温、低湿是相联系的,强烈的太阳辐射本身对植物的光合作用和蒸腾作用有直接影响之外,它还是引起一天中空气温度、湿度等环境因子一系列变化的根本原因,导致

植物气孔导度等一些生理因素的变化,最终反映到植物的光合和蒸腾的变化上<sup>[9]</sup>。

本研究中3个无性系的  $T_r$  和  $G_s$  随着清晨PAR的逐渐增加,在8:00达到第1高峰,  $P_n$  在10:00左右达到高峰,表明  $P_n$  较  $T_r$  对  $G_s$  的反应迟缓,之后随着PAR增强,  $T_a$  升高,  $R_H$  急剧下降导致  $G_s$  逐渐下降,  $T_r$  和  $P_n$  也随之下降。而JK-10的  $G_s$  在12:00

以后有所升高,这时虽然 PAR 和  $T_a$  均比较,  $R_H$  也比较低,但 VPD 却开始下降,从而导致  $T_r$  和  $P_n$  也升高达到峰值。这可能是 JK-10 通过气孔扩散水分以降低高温环境对叶片造成灼伤的一种反应,也可能与其较强的水分输导作用有关,有关原因尚待进一步研究。

3 个无性系的环境因子均无显著差异(土壤水分含量、PAR,  $T_a$ , VPD 和  $R_H$ )。  $T_r$  或  $P_n$  的差异均达到显著水平( $P < 0.05$ ),表明它们对同一环境的适应能力存在很大差别。

JK-10 的  $P_n$ ,  $T_r$ , WUE 的日均值高于 JK-7 和 JK-11;属于高光合、高蒸腾、高水分利用效率的优良的无性系,这可能与气孔在高 PAR、高  $T_a$  和低  $R_H$  下仍保持较高的  $G_s$  有关。JK-11 的  $T_r$  显著高于 JK-7,  $P_n$  略高于 JK-7, 而 WUE 低于 JK-7, 这表明 JK-11 较 JK-7 耗水量大,消耗等量的水分生产的干物质的量少,在水分缺乏的地区,为保持土壤水分稳定,可适当增加灌溉,以避免造成土壤深层水分分化,充分发挥其生产潜力<sup>[14]</sup>。JK-7 在整个测定日的  $P_n$ ,  $T_r$  和  $G_s$  均比较低;属于低光合、低蒸腾的无性系。3 个无性系的  $P_n$ ,  $T_r$  差异显著的原因在于各无性系本身对环境条件的响应不同。

气孔是叶片和外界环境进行气体和水分交换的主要通道,气孔的开闭程度是影响光合和蒸腾的主要因素,这也就决定了气孔和 WUE 具有不可分割的联系。本研究中 3 个无性系的  $G_s$  与 WUE 显著负相关,这与赵凤君人等<sup>[8]</sup>对 12 个黑杨杂交无性系的研究结果一致。3 个无性系 WUE 的日变化基本呈双峰型,JK-10 比 JK-7 和 JK-11 的 WUE 出现第一峰的时间略微提前;而出现第二峰的时间明显推迟,表明它对同一环境因子的生理反应不同于其余两个无性系。

本研究中  $G_s$  和 PAR 均对 3 个无性系 PAR 和  $T_r$  的影响较大,其 PAR 对  $T_r$  的影响很大程度上是通过光调节气孔和促使气温的变化来影响叶片蒸腾的。同时,  $R_H$  对 JK-7 的气体交换影响显著,而  $T_a$  对 JK-10 气体交换的影响显著,表明了 JK-7, JK-10 和 JK-11 可能分别属于光湿型、光温型和光照型树种,对环境因素的适应性不同。

综上所述,可以认为 3 个杨树无性系在光合生理生态上有显著的差异,这与它们对同一环境因子的响应有关,但其作用的机理还有待进一步的研究。

#### [参 考 文 献]

- [1] 邓雄, 李小明, 张希明, 等. 多枝桤柳气体交换特性研究[J]. 生态学报, 2003, 23 (1) : 180-187.
- [2] 吕爱霞, 杨吉华, 夏江宝, 等. 3 种阔叶树气体交换特性及水分利用效率影响因子的研究[J]. 水土保持学报, 2005, 19(3) : 188-191, 200.
- [3] 郑淑霞, 上官周平. 8 种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较[J]. 生态学报, 2006, 26 (4) : 1080-1087.
- [4] 张津林, 张志强, 查同刚, 等. 沙地杨树人工林生理生态特性[J]. 生态学报, 2006, 26(5) : 1523-1531.
- [5] 房用, 慕宗昭, 王月海, 等. 16 个杨树无性系蒸腾特性及其影响因子研究[J]. 山东大学学报:理学版, 2006, 41(6) : 168-172.
- [6] 格日乐, 乌仁陶德, 张力, 等. 几种沙漠植物蒸腾作用特性及其环境响应机制的研究[J]. 水土保持研究, 2007, 14(1) : 184-186.
- [7] 杨建伟, 梁宗锁, 韩蕊莲, 等. 不同干旱土壤条件下杨树的耗水规律及水分利用效率研究[J]. 植物生态学报, 2004, 28 (5) : 630-636.
- [8] 赵凤君, 沈应柏, 高荣孚, 等. 黑杨杂交无性系间叶片  $^{13}C$ 、长期水利用效率和光合特性的研究[J]. 西北植物学报, 2005, 25(11) : 2250-2258.
- [9] 万雪琴, 夏新莉, 尹伟伦, 等. 不同杨树无性系扦插苗水分利用效率的差异及其生理机制[J]. 林业科学, 2006, 42(5) : 133-137.
- [10] 麻德业, 汪清锐, 李丕全. 半干旱地区杨树新品种选育初报[J]. 山西农业大学学报, 2003, 23(4) : 380-382.
- [11] 邓松录, 狄晓艳, 王孟本, 等. 杨树无性系 PV 曲线水分参数的研究[J]. 西北植物学报, 2007, 27 (1) : 98-103.
- [12] 张守仁, 高荣孚. 光胁迫下杂种杨无性系光合生理生态特性的研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24 (5) : 528-533.
- [13] 冯玉龙, 巨关升, 朱春全. 杨树无性系幼苗光合作用和 PV 水分参数对水分胁迫的响应[J]. 林业科学, 2003, 39 (3) : 30-36.
- [14] 孙广玉, 蔡淑燕, 胡彦波, 等. 盐碱地马蔺光合生理特性的研究[J]. 植物研究, 2006, 26(1) : 74-78.