

文章编号: 1007-0435(2001)03-0202-05

羊草叶片对高 CO<sub>2</sub> 浓度和干旱胁迫的响应高素华<sup>1</sup>, 郭建平<sup>1</sup>, 周广胜<sup>2</sup>

1. 中国气象科学研究院, 北京 100081; 2. 中国科学院植物研究所, 北京 100093)

**摘要:** 本文通过人工模拟试验, 观测了羊草叶片对高 CO<sub>2</sub> 浓度、干旱胁迫的响应状况。结果表明, CO<sub>2</sub> 浓度升高, 叶片光合作用速率增大 45% 左右; 叶片水势下降 9% ~ 12%; 气孔阻力增大 98%; 蒸腾速率下降 30%。干旱胁迫使叶片水势、气孔阻力增大, 蒸腾速率、光合作用速率下降。两者同时发生时, “CO<sub>2</sub> 施肥”效应受干旱胁迫抑制, “施肥”作用明显下降。

**关键词:** CO<sub>2</sub> 浓度; 土壤干旱胁迫; 叶水势; 气孔阻力; 蒸腾速率

**中图分类号:** S543.9 **文献标识码:** A

### The Response to CO<sub>2</sub> Concentration and Soil Drought Stress in *Leymus chinensis* Leaves

GAO Su-hua<sup>1</sup>, GUO Jian-ping<sup>1</sup>, ZHOU Guang-sheng<sup>2</sup>

1. Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China;

2. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract:** Through artificial simulated experiment, the response to high CO<sub>2</sub> and drought stress in *Leymus chinensis* leaves was measured. The results showed that the photosynthetic rate was increased by about 45%. The leaf water potential was decreased by 9% ~ 12%. The stomatal resistance was increased by 98%. The transpiration rate was decreased by 30% when CO<sub>2</sub> enrichment. The drought stress increased leaf water potential, and stomatal resistance and decreased transpiration rate and photosynthetic rate. When the high CO<sub>2</sub> and drought stress appeared at same time, the “CO<sub>2</sub> fertilization” effect was restrained by drought stress, and the “fertilization” effect was remarkable decreased.

**Key words:** CO<sub>2</sub> concentration; Soil drought stress; Leaf water potential; Stomatal resistance; Transpiration rate

羊草 (*Leymus chinensis*) 是我国内蒙古东部和东北西部主要的地带性植物之一, 又是割草场和牧场的主要草种, 在畜牧业生产中占有重要位置。

关于气候条件对羊草生长发育的影响曾有过一些研究<sup>[1~7]</sup>, 结果认为水分状况是影响植物生理活动及产量形成的关键因素。由于人类过度放牧等使草场退化, 草的产量下降, 是限制畜牧业发展的重要因素, 尤其在干旱半干旱地区, 由于水资源短缺, 提

高植物的水分利用率, 了解植物的水分状况, 是解决这一问题的基础之一。但从叶片水势、气孔阻力、蒸腾速率这个角度研究土壤干旱胁迫、CO<sub>2</sub> 浓度的影响还不多见。本文通过人工模拟试验较系统的进行了这方面的研究, 并得到了一些有规律性的结果, 这些研究成果为今后进一步评价干旱对草原生态系统的影响、为退耕还牧等提供科学依据。

收稿日期: 2001-03-01; 修改日期: 2001-05-10

\* 本文由国家重点基础发展规划项目(G1999043400)资助

本试验所使用的羊草样品分别由东北师范大学草地研究所和中科院植物研究所生态中心草原站提供, 深表谢意!

作者简介: 高素华(1949), 女, 研究员, 主要从事农业气候资源、气候变化及农业生态等方面的研究

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地点

黑龙江省农科院作物栽培所人工气候室,为自然光玻璃室,每间面积 18m<sup>2</sup>,气温、湿度可自动调控,并可采用生理日光灯自动补光。

### 1.2 试验材料

松嫩平原长岭草原站的羊草(下称“长岭羊草”)和内蒙古锡林浩特草原站的羊草(下称“锡林浩特羊草”),均为移栽。

### 1.3 试验方法

采用盆栽(直径 33cm,高 26cm)。长岭和锡林浩特羊草分别在移栽后的 15d,于 5 月 20 日和 5 月 22 日移植到人工气候室。试验 CO<sub>2</sub> 浓度为 650~700/10<sup>6</sup>,以液体钢瓶 CO<sub>2</sub> 为气源,采用红外 CO<sub>2</sub> 分析仪监测 CO<sub>2</sub> 浓度,以室外 CO<sub>2</sub> 浓度(约 350·10<sup>6</sup>)为对照。CO<sub>2</sub> 通气时间从 5 月 22 日开始到试验结束,每天 24 h 连续通气,通过管道向室内通气。

### 1.4 土壤湿度

设置占田间持水量 30%~45%、45%~60%两个处理,以 60%~80%为对照,羊草移栽前盆内土壤进行湿度处理,试验期间采用称重法以灌溉量控制土壤湿度。

### 1.5 测试项目

叶水势的观测采用美国产 HI-33T 露点水势仪,除测日变化外,其余均在上午 9h 测定,测定叶位为上部功能叶的中间部位,每次测 3 片叶取平均。气孔阻力、蒸腾速率采用美国生产的 Li-6200 气孔仪,重复 3 次。

## 2 结果与分析

### 2.1 高 CO<sub>2</sub> 浓度对叶水势的影响

植物叶片水势能较好地反映植物的水分状况。叶片水势是环境因子和生理活动共同活动的表现,植物叶片水势降低的原因可归为两类:一类为土壤干旱胁迫诱发的叶水势降低,另一类为大气干旱诱

发的叶水势降低。土壤干旱胁迫对植物的影响较大,一般经过一夜的恢复不能使植物的水分状况复原,将直接影响到植物的产量形成。

羊草叶片的水势随着土壤湿度的降低而降低,但变化幅度不大(表 1),在 CO<sub>2</sub> 浓度为 350·10<sup>6</sup> 时,长岭羊草土壤湿度由 60%~80%降到 45%~60%、30%~45%,叶水势分别降低 3.8‰和 6.6‰;锡林浩特羊草分别下降 3.6‰和 4.5‰。

当 CO<sub>2</sub> 浓度升高为 700·10<sup>6</sup> 时,长岭羊草叶水势下降的幅度更大(表 1),土壤湿度为 45%~60%和 30%~45%时,分别下降 9.6‰和 11.6‰;锡林浩特羊草高达 29‰和 31‰。

表 1 不同 CO<sub>2</sub> 浓度和土壤湿度下的羊草叶水势(hpa)

Table 1 The leaf water potential of *Leymus chinensis* under different CO<sub>2</sub> and soil moisture

土壤湿度 Soil moisture	长岭羊草 <i>Leymus chinensis</i> cv. Changling		锡林浩特羊草 <i>Leymus chinensis</i> cv. Xilinhot	
	350·10 <sup>6</sup>	700·10 <sup>6</sup>	350·10 <sup>6</sup>	700·10 <sup>6</sup>
	30%~45%	-2.26	2.80	2.30
45%~60%	-2.20	2.75	2.28	3.48
60%~80%	-2.12	2.51	2.20	-2.79

### 2.2 高 CO<sub>2</sub> 浓度下羊草叶水势日变化

从图 1 可以看出,不论土壤水分状况如何,叶片水势的日变化大体相同,早晚高,中午低,当土壤发生干旱胁迫时,在日出前叶片水势值最大(接近土壤水势),日出后,随着光照强度的增加,气孔张开,植物进行水分蒸腾,叶片水势随之下降,维持一段低值后(下午水势比上午低),到傍晚,因入射光减弱,气孔关闭,叶片水分状况有所恢复,叶片水势又开始升高。

### 2.3 高 CO<sub>2</sub> 浓度对叶水势季节变化的影响

叶片水势随着生育日数的增加而呈降低趋势(图 2),反映出叶片在成熟及衰老过程中水分状况的变化。叶片水势随着生育期的延长而下降,在 42d 后下降速度加快,当土壤湿度低时,下降更快(图 2)。到第 55d,土壤湿度为 30%~45%,下降了 14.4%,而土壤湿度 60%~80%时仅下降 8.8%。高 CO<sub>2</sub> 条件下的变化趋势完全一致(图 3)。高 CO<sub>2</sub> 条件下,叶片水势始终高于低 CO<sub>2</sub> 时,而下降速度较缓慢。高 CO<sub>2</sub> 浓度条件下,叶水势在 42d 到 55d 下

降5%,55d到120d下降8%,而低CO<sub>2</sub>时,分别下降6%、12%。叶水势下降小有利于功能叶进行光合和干物质积累,延长了产量形成的时间,延长功能叶的寿命,也是增产的有利措施。羊草叶片水势对土壤

干旱胁迫的影响与文献[1]相比不如小麦强烈,这可能因为试验环境条件不一样,文献[1]是在大田条件下,本试验是在人工气候室内,室内的相对湿度要比室外大,另外植物种类不同也有差异。

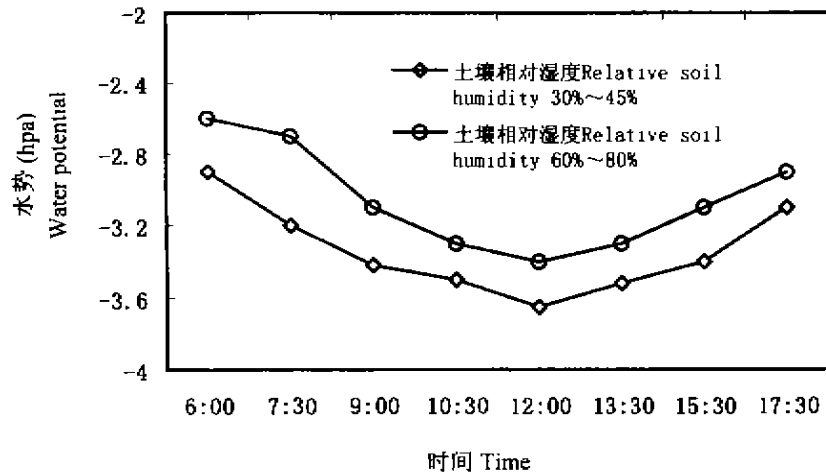


图1 羊草叶片水势日变化(CO<sub>2</sub>浓度700·10<sup>-6</sup>)

Fig. 1 Daily change of leaf water potential in leaves of *Leymus chinensis*

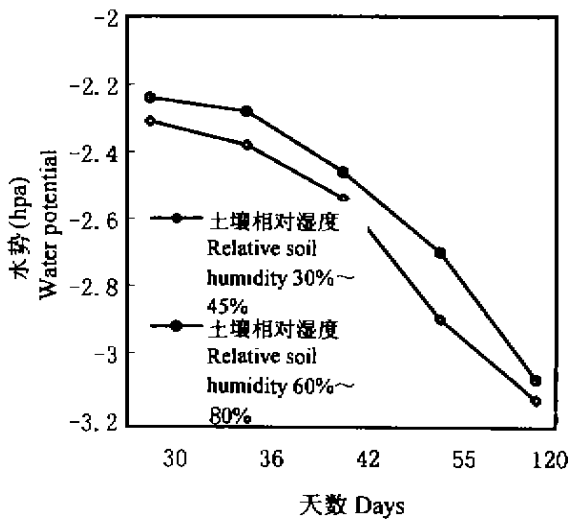


图2 羊草叶片水势季节变化

Fig. 2 Seasonal change of leaf water potential

#### 2.4 高CO<sub>2</sub>浓度对叶片气孔阻力的影响

CO<sub>2</sub>浓度升高使气孔阻力增加,蒸腾速率下降,水分利用率提高。从10月17日6个时次平均值来看,700·10<sup>-6</sup>CO<sub>2</sub>浓度时的气孔阻力比对照增加98.2%(表2)。

#### 2.5 高CO<sub>2</sub>浓度对叶片蒸腾速率的影响

CO<sub>2</sub>浓度升高使叶水势下降,气孔阻力增大,因而使蒸腾速度大大减小(表3)。CO<sub>2</sub>浓度为700·10<sup>-6</sup>时,比对照减小了30.2%,提高了水分利用率。

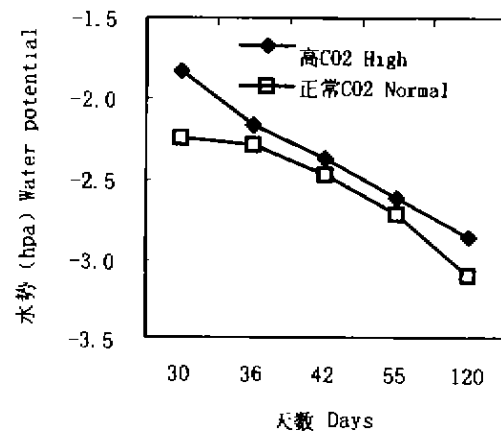


图3 CO<sub>2</sub>浓度对叶片水势的影响

Fig. 3 The impacts of CO<sub>2</sub> concentration on leaf water potential

#### 2.6 高CO<sub>2</sub>浓度对光合作用速率的影响

CO<sub>2</sub>浓度升高使光合作用速率增大,两种羊草变化趋势一致,在5个时次,高CO<sub>2</sub>浓度处理的羊草的光合作用速率明显高于对照,如9h,长岭羊草高CO<sub>2</sub>浓度的光合作用速率比对照高47.5%,锡林

浩特羊草高 42.4%, 16:30 分时, 长岭羊草高 25.2%, 锡林浩特高 47.8%, 5 个时段平均长岭羊草高 71.9%, 锡林浩特羊草高 52.9% (图 4)。两种羊草

增加的幅度虽有差异, 但增加趋势十分明显。CO<sub>2</sub> 浓度升高使光合作用速率提高, 有利于干物质的积累, 这是 CO<sub>2</sub> 浓度升高使羊草生物量增加的理论依据。

表 2 CO<sub>2</sub> 浓度对长岭羊草气孔阻力 (s·cm<sup>-1</sup>) 的影响 (10 月 17 日)

Table 2 The impact of CO<sub>2</sub> concentration on stomatal resistance of Changling *Leymus chinensis*

CO <sub>2</sub> 浓度 Concentration	时间 Time						平均 Average
	6:30	7:30	10:30	12:00	13:30	15:30	
700 × 10 <sup>-6</sup>	7.42	17.20	6.89	9.48	11.80	8.35	10.19
350 × 10 <sup>-6</sup>	4.55	5.10	3.83	3.98	4.60	6.90	5.14

表 3 CO<sub>2</sub> 浓度对长岭羊草蒸腾速率 (mg·dm<sup>-2</sup>·h<sup>-1</sup>) 的影响 (10 月 17 日)

Table 3 The impact of CO<sub>2</sub> concentration on transpiration rate of Changling *Leymus chinensis*

CO <sub>2</sub> 浓度 Concentration	时间 Time						平均 Average
	6:30	7:30	10:30	12:00	13:30	15:30	
700 × 10 <sup>-6</sup>	0.579	0.228	1.855	1.347	0.778	1.423	1.01
350 × 10 <sup>-6</sup>	0.762	0.736	2.342	1.674	1.605	1.811	1.494

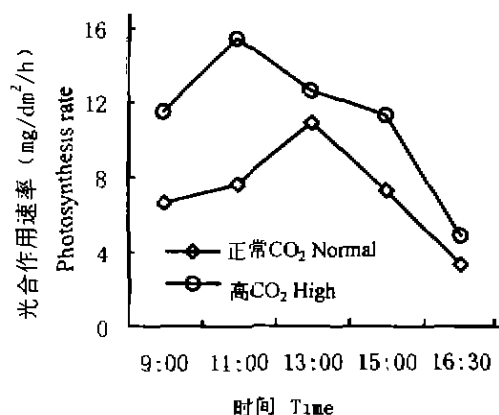


图 4 CO<sub>2</sub> 浓度与光合作用速率

(mg/dm<sup>2</sup>·h, 锡林浩特, 2000 年 9 月 13 日测定)

Fig. 4 The relationship between CO<sub>2</sub> concentration and photosynthetic rate (Xilinhaote)

### 3 讨论

#### 3.1 高 CO<sub>2</sub> 浓度时, 土壤干旱胁迫对羊草叶片气孔阻力和蒸腾速率的影响

3.1.1 羊草为了适应土壤干旱胁迫, 通过加大气孔阻力减小气孔的开张度, 达到减少叶片的蒸腾, 维持生理过程的进行。土壤湿度由 60%~80% 下降到 45%~60%、30%~45%, 气孔阻力分别增加 86.5% 和 81.7%, 土壤发生严重干旱时, 气孔阻力的增加高达 8 倍多, 蒸腾速率分别减少 88.7% 和 77.7% (图 5, 6)。由此可见, 蒸腾速率的变化与气孔阻力有

关, 但并非简单的单调关系, 因蒸腾速率的变化仍受大气环境的影响, 如风速、温度、辐射等的制约。

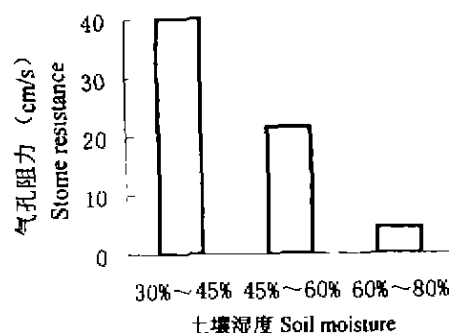


图 5 土壤湿度对羊草气孔阻力的影响

Fig. 5 The impacts of soil moisture on stomatal resistance

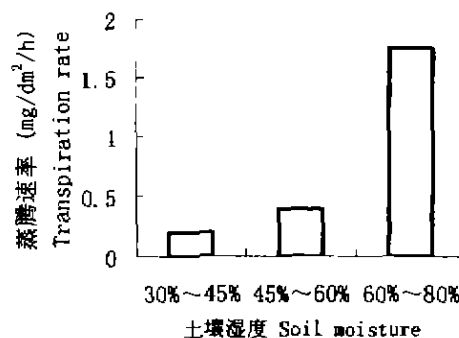


图 6 土壤湿度对羊草蒸腾速率的影响

Fig. 6 The impacts of soil moisture on transpiration rate of *Leymus chinensis*

3.1.2  $\text{CO}_2$  浓度升高和土壤干旱使气孔阻力增大,蒸腾速度减少,但两者的生物学意义却完全不同, $\text{CO}_2$  浓度升高气孔阻力增大,蒸腾速率减少最终提高了水分利用率,干物质的积累也随着  $\text{CO}_2$  浓度的升高而增加,生物量增多。而干旱胁迫虽然也使气孔阻力增大、蒸腾速率减少,但最终造成生物量减小。随着土壤湿度的降低蒸腾速率也明显减少,土壤湿度为 30%~45%、 $\text{CO}_2$  浓度为  $700 \cdot 10^{-6}$  时的蒸腾速率比 60%~80% 减少 49.8%,而  $\text{CO}_2$  浓度为  $350 \cdot 10^{-6}$  时蒸腾速率高于高  $\text{CO}_2$  浓度时的蒸腾速率,三种土壤湿度条件下分别高 1.05、1.74、1.56 倍,锡林浩特羊草有完全相同的变化趋势,只是变化幅度有差异,如低  $\text{CO}_2$  浓度条件下,土壤湿度为 45%~60% 时蒸腾速率约高 1.44 倍,在高  $\text{CO}_2$  浓度条件下发生土壤干旱胁迫因蒸腾速率的减少对缓解干旱胁迫的影响还是起到了积极的作用。从上面的数字可以看出,在严重干旱胁迫时的  $\text{CO}_2$  浓度的正作用有所减弱。当干旱达到一定程度时, $\text{CO}_2$  浓度升高的正作用也可能被干旱的负作用完全抵消(表 4)。

表 4 羊草在不同  $\text{CO}_2$  浓度和土壤湿度下的蒸腾速率( $\text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ )

Table 4 The transpiration of *Leymus chinensis* under different  $\text{CO}_2$  and soil moisture

土壤湿度 Soil moisture	$700 \cdot 10^{-6}$	$350 \cdot 10^{-6}$
30%~45%	0.302	0.62
45%~60%	0.437	1.20
60%~80%	0.602	1.51

### 3.2 高 $\text{CO}_2$ 浓度下土壤干旱胁迫对羊草光合作用速率的影响

土壤干旱胁迫使羊草的光合作用速率降低,土壤湿度为 45%~60% 时,锡林浩特羊草的光合作用

速率为  $8.96 \text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ ,土壤湿度为 60%~80% 时为  $12.67 \text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ ,两者相差 36.4%。2.6 节讨论了  $\text{CO}_2$  浓度升高对光合作用速率的影响,其变化趋势与干旱胁迫完全相反,两种情况同时发生时,以锡林浩特羊草为例,通过试验测定在高  $\text{CO}_2$  浓度条件下土壤发生干旱胁迫对羊草光合作用速率的综合影响与对照相比也是正效应,如  $\text{CO}_2$  浓度为  $700 \cdot 10^{-6}$ 、土壤湿度为 60%~80% 时,锡林浩特羊草光合作用速率为  $12.67 \text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ ,对照为  $8.97 \text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ ,当土壤湿度降到 45%~60% 时, $\text{CO}_2$  浓度为  $700 \cdot 10^{-6}$  时,羊草光合作用速率为  $10.91 \text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ ,对照为  $6.54 \text{mg}/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$ ,在发生干旱胁迫时(胁迫程度相同) $\text{CO}_2$  浓度高,光合作用速率仍比对照高 53.5%。

综上所述,在高  $\text{CO}_2$  浓度条件下发生干旱胁迫,随着干旱程度的加重,“ $\text{CO}_2$  施肥”效应减弱,当干旱达一定程度时,这种施肥效应有可能完全被干旱胁迫的负效应所抵消。

### 参考文献

- [1] 杨春红,王宏,于好勋等. 农田作物环境试验研究[M]. 北京:气象出版社,1998. 145~150
- [2] 邓慧平,祝廷成. 全球气候变化对松嫩草原土壤水分和生产力的影响研究[J]. 草地学报,1998,6(2):147~151
- [3] 李月树,祝廷成. 羊草种群地上部生物量形成规律的探讨[J]. 植物生态学地植物学丛刊,1983,7(1):290~296
- [4] 杨允菲,祝玲. 松嫩平原天然羊草种群结实器官性状的波动与气候因子关系的研究[J]. 植物学报,1993,35(6):472~477
- [5] 郭继助,祝廷成. 气候因子对东北羊草草原羊草群落产量影响的分析[J]. 植物学报,1994,36(10):730~736
- [6] 杨利民,韩梅,李建东等. 松嫩平原主要草地群落放牧退化演替阶段的划分[J]. 草地学报,1996,4(4):281~286
- [7] 王昱生. 中国东北羊草草原种群生态研究—1. 羊草种群数量的初步研究[J]. 中国草原,1985,(5):11~15