

海南红豆 (*Ormosia pinnata*) 夏季叶片气体交换、 气孔导度和水分利用效率的日变化

赵平, 曾小平, 彭少麟, 孙谷畴

(中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650)

摘要: 对野外海南红豆叶片的气体交换、气孔导度和水分利用效率及其相应环境因子的日变化进行测定的结果表明: 夏季7月叶片净光合速率和蒸腾速率的日变化曲线呈双峰型, 前者的变化主要受光控制, 与气温、叶温和湿度的关系不明显; 后者与光、气温和叶温成正相关, 与湿度成负相关。气孔导度对湿度的敏感性比对光和温度明显得多。分析结果显示, 气孔导度和光合速率受环境因子的响应是相对独立的。海南红豆的水分利用效率最高值出现在上午较早时分, 它与气孔导度变化的相关性明显。

关键词: 气体交换; 净光合速率; 气孔导度; 日变化

中图分类号: Q945.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2000)01-0035-08

DAILY VARIATION OF GAS EXCHANGE, STOMATAL CONDUCTANCE AND WATER USE EFFICIENCY IN SUMMER LEAVES OF *ORMOSIA PINNATA*

ZHAO Ping, ZENG Xiao-ping, PENG Shao-lin, SUN Gu-chou

(South China Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Daily gas exchange, stomatal conductance and water use efficiency in summer leaves of 6-8 years old *Ormosia pinnata* were undertaken in a mixed forest of Heshan Hilly Land Interdisciplinary Experiment Station in 1995. Results showed that the daily variations of net photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (T_r) exhibited a two-peak pattern. P_n was mainly affected by light, and had no obvious correlation with air temperature, leaf temperature and humidity. T_r correlated with light, air temperature and leaf temperature positively, but negatively with the humidity. Stomatal conductance appeared more sensitive to humidity than to light and temperature. Stomatal conductance and P_n responded independently to environmental factors. Water use efficiency of *Ormosia pinnata* peaked in the early morning and demonstrated a significant correlation with stomatal conductance in the daytime.

Key word: Gas exchange; Net photosynthetic rate; Stomatal conductance; Daily variation

收稿日期: 1998-07-10

基金项目: 中国科学院“九·五”重大资助项目(KZ951-B1-110), 广东省自然科学基金项目(980952)和中国生态研究网络研究项目(KZ95T-04-02, KZ951-A1-301)资助。

海南红豆是一原产我国广东和海南岛以及越南等地区的固氮乔木树种,也是华南丘陵荒坡进行植被恢复研究工作中常常被选用的先锋树种之一。在植物群落演替早期(先锋阶段),固氮树种的生态适应性具有明显的优势。先锋阶段的环境特点是太阳辐射强烈,土壤肥力低,有效N供应非常有限,充足的阳光为固氮作用提供能量的保证。植物获取N的途径有多种,如根吸收铵盐和硝酸盐、菌根共生、根瘤固氮等,其中以固氮作用所需的能量最多,生物化学研究结果显示,每固定一个N原子需要传递4-5个电子和7-10个ATP分子。固氮作用能迅速增加系统的N含量,明显加快土壤肥力提高的速度,为后继种类进入群落创造良好的土壤条件^[1]。华南丘陵荒坡进行造林绿化时较多地引种了外来豆科固氮树种,如大叶相思、马占相思、绢毛相思等以营造先锋群落,这些树种在前期显示出较强的迅速改善环境的能力,但经过一段时间以后,群落结构开始分化,群落生物量的增长速度减缓甚至下降,群落的林冠结构不尽理想^[2,3]。海南红豆(*Ormosia pinnata*)作为先锋群落的组成树种,前期的生长速度虽然不如外来树种,但它的林段生产力能保持持续发展,长期性的生态效益优于外来种。因此,本研究以海南红豆作为研究对象,探讨它对昼夜环境变化的生理生态反应。

陆生维管植物叶片气孔控制二氧化碳由大气进入叶肉组织以及水分从叶子内部湿润的表面扩散到周围的空气中,这是一个对内部和外部因子敏感性极高、具有调节作用(或者是妥协)的阀门。气孔开放有利于叶片光合作用的碳固定,并由于蒸腾的降温作用使叶片在高温的情况下避免热损伤;气孔关闭能减少水分的消耗,降低由于过分失水而导致植物出现极度水分亏缺的危险。研究植物气孔对环境因子,如光、温、湿度和水分可利用程度等的响应,有助于理解植物气孔在不同环境条件下调控功能的意义。对湿润或半湿润地区生态系统植物叶片的气孔导度和气体交换的日进程的观测和有关研究相当多,包括阔叶落叶林^[4-6]、落叶灌木丛^[7]、落叶针叶林^[8]、热带森林^[9,10]等。本文研究南亚热带人工林常绿树种海南红豆在夏季高温、湿润的自然条件下叶片气体交换的日变化,气孔对环境因子变化的响应,描述这一时间进程的变化特点,并分析各生理生态指标之间的相互关系。

1 材料与方 法

野外生理生态的试验工作在中国科学院鹤山丘陵综合试验站进行,鹤山试验站地处南亚热带,7月是该地区平均气温最高的月份,也是降雨密度大,雨量较高(200-250 mm)的月份,平均空气相对湿度可达86%。该定位站主要开展丘陵荒坡的退化生态系统的恢复研究工作,引种具有不同生物学特性的乔木树种构建人工林生态系统,豆科阔叶混交林是其中的一种林型。1995年7月24-25日,我们选择豆科阔叶混交林的海南红豆(6-8年树龄),于不同部位选取6片健康叶片进行气体交换的重复观测试验,每隔1h测定一次,完成一昼夜(24h)的试验,剔除极端测定值,取平均值。

用ASSA-1610型植物红外二氧化碳同化仪测定植物叶片的净光合速率,叶室为开放式。以LI-1600型稳态气孔计测定植物叶片的蒸腾速率、气孔导度、光合有效辐射、气温、叶温、空气相对湿度,并用LI-3000型便携式叶面积仪测定叶片面积。

2 结果与讨论

2.1 气孔气体交换昼夜变化的型式

尽管湿润地区的植物不会像干旱和半干旱地区的植物那样常常面临长时间的水分胁迫的压力, 但短时间的无雨、旺盛的蒸腾速率、植物群落高的叶面积指数等原因也会使土壤短暂的缺水现象迅速发展, 造成一定程度的水分胁迫的现象。曾有报道, 美洲热带常绿森林在偶尔的短暂干旱期, 它的水势可下降到 -4 MPa ^[6,11]。生长在湿润地区的植物, 叶片的气孔行为与干旱或半干旱地区的植物略有不同, 但气孔行为总是以优先获得最大的 C 收益, 尽量减少水分损耗为特点, 它们变化规律上的差异只是反映在量上而不是质上, 这种变化特点与海南红豆对环境因子变化的响应情况相似(图 1)。白天环境因子变化以气温高且变动小、湿度的变幅大(44%—100%)为特点。早上 10:00 以前和下午 4:00 以后, 净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的变化主

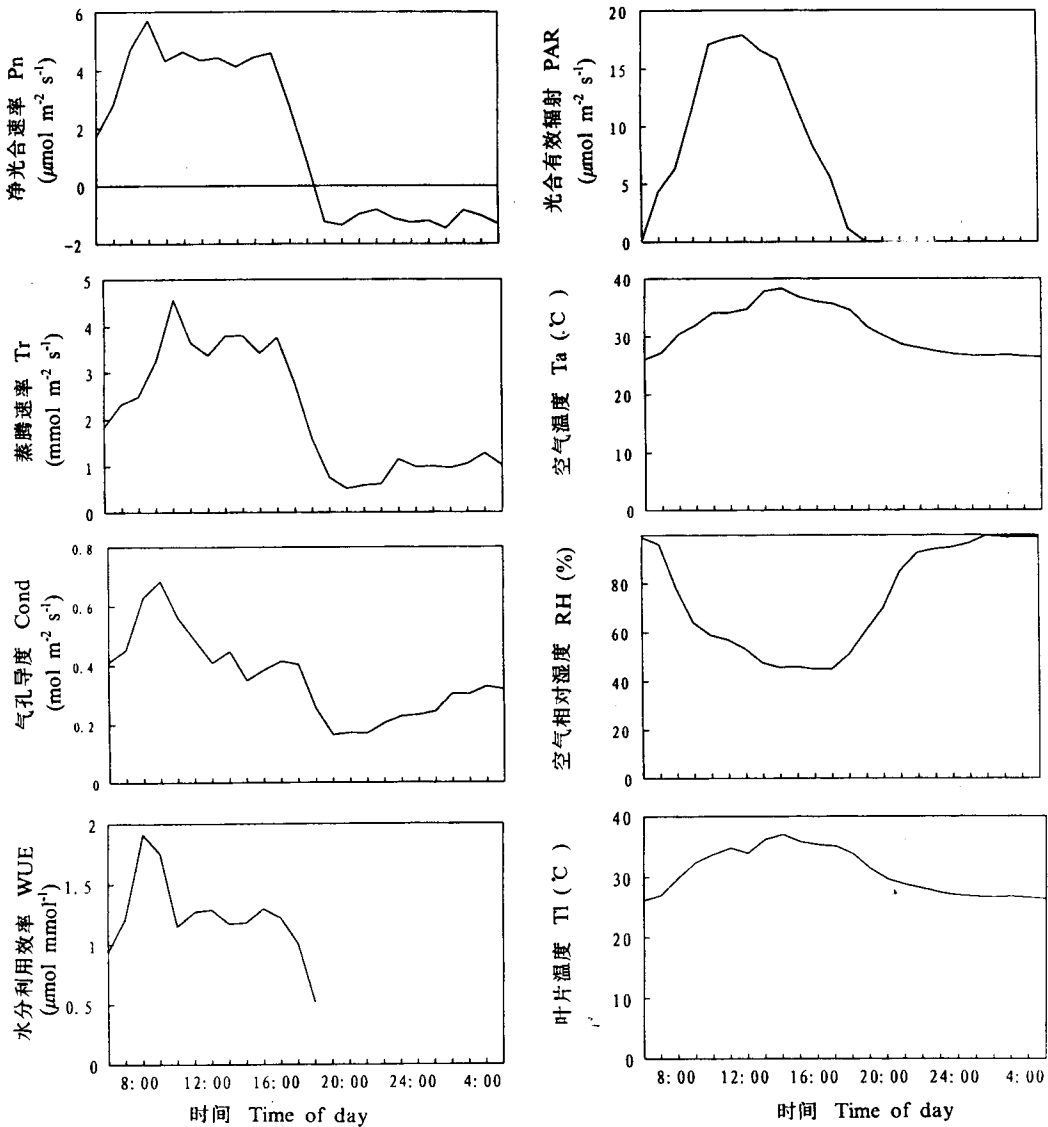


图 1 海南红豆叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率、叶温及光合有效辐射、气温、空气相对湿度变化的日进程
 Fig. 1 Daily variation of net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (Cond), water use efficiency (WUE), leaf temperature (Tl) of *Ormosia pinnata* and photosynthetic active radiation (PAR), air temperature (Ta), relative humidity (RH)

要依赖于光合有效辐射,白天的变化曲线呈现双峰型;中午时分,气温升高,大气的蒸发加剧使相对湿度下降,净光合速率和蒸腾速率略有下降,并在较小的范围内进行波动,气孔导度的下降则比较明显。这说明午休阶段光合与蒸腾的变化主要是受温度尤其是叶温调节,而气孔的开张程度与湿度的关系更密切一些。进入夜间,叶片的呼吸变化平缓,呼吸速率维持在 $-1.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 左右;蒸腾速率在傍晚 20:00 时左右出现最低点以后逐步回升,并在 $1 \text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 上下变动;气孔导度于 20:00 时降到最低,然后逐步上升,其变化趋势与空气相对湿度相似。在夜间,气孔导度的变化受湿度影响较大。所以无论是白天还是夜间,影响气孔导度的主要环境因子是空气湿度,与 Grace、Loesch 等研究湿润季节气孔变化的结果相似,他们的观测结果显示大气水汽分压的亏缺是气孔导度变化的主导因子^[12]。

从图 1 的日变化进程可看出,光对气孔导度的影响是短时间的,即在早上随着光照的增强,刺激气孔的开放,引起光合和蒸腾的迅速上升,太阳辐射的进一步增强使得气温上升和湿度下降,迫使气孔部分关闭而降低气孔导度。在余下的时间里,气孔导度的变化基本上是与空气相对湿度的变化一致的。日变化曲线还显示,虽然中午出现下降现象,但气孔未完全关闭,光合与蒸腾还保持在比较高的水平。气孔与光合速率的关系非常紧密,但两者不一定是因果关系^[13-15],因为光合速率可以在光照强度发生变化时迅速作出反应,而气孔的开与闭显然是一个稍慢的过程,气孔的行为更多的是最大限度地与固有的光合潜力相协调。因此,中午时分气孔不完全关闭,是为了保证叶片周围的 CO_2 向气孔内细胞间隙的扩散,使得光合作用不至于因胞间 CO_2 过度被消耗同时又得不到补充而受到限制,当然先决条件是环境的水资源不匮乏,植物不出现极端的水分亏缺,被测试的海南红豆的生态环境基本符合该条件^[15-17]。

2.2 水分利用效率

水分利用效率是植物消耗单位重量水分所固定 CO_2 的数量,表示植物对水分的利用水平,所以,净光合速率/蒸腾速率比值在任何环境和任何水资源不丰富的条件下,对植物的初级生产力是非常关键的,当植物的供水出现紧张和叶温越来越高时显得尤其重要。从图 1 可看出,水分利用效率最高值出现在上午 8:00 和 9:00 之间。此时,光照逐渐上升,气孔的开度较大,光合速率增加较快,空气的湿度还处于较高的水平,蒸腾速率还未达到最大,所以水分利用效率高。10:00 以后由于气温的上升,相对湿度明显下降,引起气孔部分关闭而限制了 CO_2 由气孔外向内的扩散,此时光合速率已经开始下降,而气温显著上升和相对湿度的下降使得水分的蒸腾损失仍然维持较高的水平,并在 10:00 达到最高,因而水分利用效率下降明显;16:00 以后,光照逐渐变为零,净光合速率减少导致了水分利用效率进一步下降。

水分利用效率的大小直接由净光合速率和蒸腾速率来决定,气孔导度又是后两种生理生态过程的重要影响因素。从图 2 中可看出,海南红豆的气孔导度变化与净光合速率呈现较明显的正相关。由于蒸腾失水与气孔对气体扩散的导度成直接的函数关系^[18],因此气孔导度对水分利用效率的影响也是非常明显的(图 2),比较高的水分利用效率往往出现在气孔导度值较高之时^[18]。这种关系并非意味着气孔导度越大,水分利用效率永远是越高;虽然气孔导度大有利于气体交换,但光合速率还受到光照、气温等环境因子的制约, H_2O 的扩散速率是 CO_2 的 1.56 倍,蒸腾速率升高的同时,光合速率未必也高,水分利用效率因此或许还会下降,正如图 1 的水分利用效率日变化的曲线中,10:00 蒸腾速率达到最高,但水分利用效率却明显地下降。源于多因子作用的复杂性,很难以个别的例子定量地描述水分利用效率与气孔导度的关系;无论在何种

环境, 植物一般趋向于通过调节气孔的开放程度以达到高的水分利用效率的同时维持较高的光合速率, 尤其是环境水分供应出现不足时, 植物会尽量降低蒸腾速率, 提高水分的利用效率, 这是植物明显的适应特征^[19-21]。

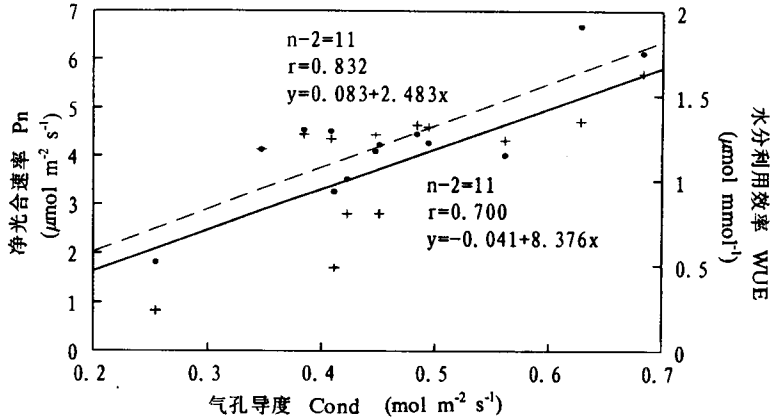


图 2 海南红豆叶片气孔导度与净光合速率、水分利用效率的关系
 Fig. 2 Net photosynthetic rate (Pn) and water use efficiency (WUE) in leaves of *Ormosia pinnata* in relation to stomatal conductance (Cond)
 —+— 净光合速率 (Pn); —•— 水分利用效率 WUE

2.3 气体交换及气孔导度与环境因子的回归关系

表 1 与图 3 的分析结果显示, 海南红豆的叶片净光合速率对光的响应较明显, 而对温度和湿度的反应不敏感, 相关系数远比相对应的显著水平临界值低或高(反相关的情况下), 影响海南红豆光合速率的主要环境因子是光。显然, 阳性乔木海南红豆的生长要求较充足的阳光, 这与其作为先锋树种的要求是相一致的, 同时固氮作用需要通过光合作用获取更多的能量。海南红豆是属湿润的亚热带和热带地区分布的种, 光合作用的生物化学过程中许多催化酶的活性在较高温度范围(25-30℃)里随着温度上升而提高不大^[22,23], 本项研究的野外观测在最热的月份进行, 昼夜温差相对较小, 因而光合速率对温度的反应并不明显。在湿润地区, 空气与叶片气孔内部之间大的水势差异很少出现, 湿度对植物光合作用的重要性极小^[22], 本研究的结果基本与这一结论相吻合。

蒸腾速率的变化与光、温、水关系极为密切, 蒸腾与光的关系是间接的, 很大程度通过光调节气孔和促使叶温变化来影响植物叶片蒸腾的, 气温和湿度对蒸腾的作用是直接的, 因为蒸腾不仅仅是生理过程, 也是物理过程, 气温和湿度是水分运动非常重要的两个环境因子, 回归分析结果显示它们与蒸腾速率呈现明显的相关关系。

海南红豆叶片的气孔导度对湿度的敏感性比对光和温度明显得多, 其他学者在相似的条件下的获得的研究结果与本研究的观测结果是一致的^[21]。尽管许多研究结果显示气孔导度与光合的大小关系密切^[13,25], 比较光合速率和气孔导度与环境因子的回归分析结果发现, 两者对环境因子的响应是相对独立的, 进一步肯定了气孔的行为与光合速率之间不一定有因果关系, 气孔导度的变化要最大限度地与植物固有的光合能力相匹配的论点^[1]。事实上, 气孔导度与光合速率之间的关系还会更复杂一些, 它们之间的关系是通过水分的变化相耦联, 湿度下降时, 叶片与空气之间

表 1 回归分析结果
Table 1 Results of regression analysis

	光合有效辐射 PAR	气温 Ta	叶温 Tl	空气相对湿度 RH
净光合速率 Net photosynthetic rate	n-2=11 r=0.723 $\alpha=0.684$ (p<0.01)	n-2=11 r=0.300 $\alpha=0.553$ (p<0.05)	n-2=11 r=0.384 $\alpha=0.553$ (p<0.05)	n-2=11 r=-0.309 $\alpha=0.553$ (p<0.05)
蒸腾速率 Transpiration rate	n-2=12 r=0.890 $\alpha=0.661$ (p<0.01)	n-2=22 r=0.783 $\alpha=0.515$ (p<0.01)	n-2=22 r=0.795 $\alpha=0.515$ (p<0.01)	n-2=22 r=-0.721 $\alpha=0.515$ (p<0.01)
气孔导度 Stomatal conductance	n-2=12 r=0.392 $\alpha=0.661$ (p<0.01)	n-2=22 r=0.372 $\alpha=0.404$ (p<0.05)	n-2=22 r=0.399 $\alpha=0.404$ (p<0.05)	n-2=22 r=0.415 $\alpha=0.404$ (p<0.05)

n: 样品数 Sample numbers; r: 相关系数 Correlation coefficient; α : 显著水平临界值 Threshold value of significance; PAR: Photosynthetic active radiation; Ta: Air temperature; Tl: Leaf temperature; RH: Relative humidity

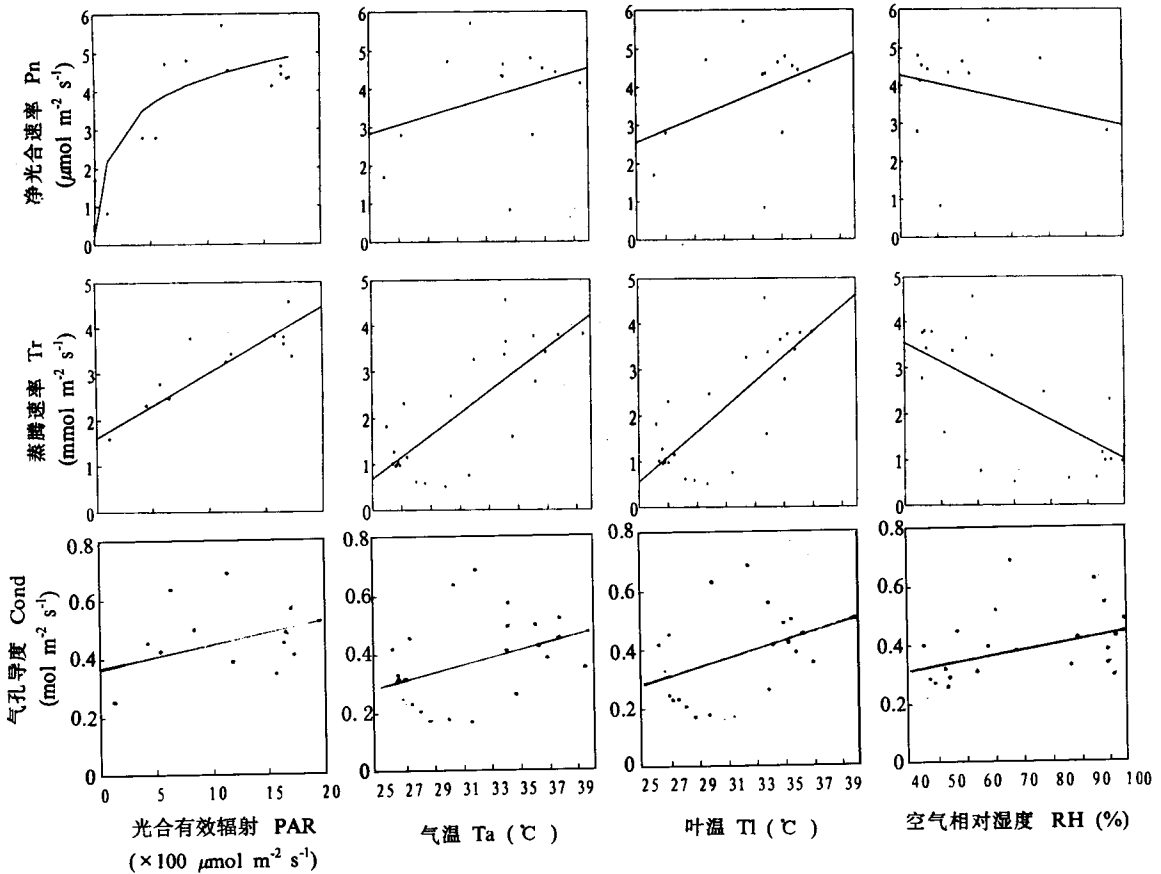


图 3 海南红豆叶片气体交换、气孔导度与环境因子的回归曲线

Fig. 3 Curves of regression of gas exchange and stomatal conductance in leaves of *Ormosia pinnata* in relation to environmental factors

的水蒸汽分压之差变大导致气孔导度的下降, 并会由此减少胞间 CO_2 的浓度使得光合下降。气孔导度下降的初期, 光合速率受影响较小, 一旦湿度明显下降使得空气与叶片的水蒸汽分压差非常大时, 光合速率受影响的程度会明显增大。

气孔对环境响应的生理生态特性一直是植物生理生态学研究领域的重点之一, 对气体交换过程中植物叶片响应的监测将有助于阐明气孔的响应如何影响植物光合生产力、植物生长和最终影响植物的演替。因实验手段上的限制, 本研究还未涉及到气孔变化机理性的内容, 如胞间 CO_2 浓度、细胞水势、细胞离子浓度等一些同样重要的特征对气孔行为影响的规律性, 尤其是胞间 CO_2 浓度的测定, 更能阐明气孔导度与光合速率、蒸腾速率的相互关系, 因为胞间 CO_2 浓度直接影响叶片的光合速率, CO_2 的扩散直接受控于气孔导度, 蒸腾速率的变化既有气孔导度上的原因也有植物本身为维持最大水分利用效率控制适当失水的需要, 因而必然与胞间 CO_2 的变化密切相关。

参考文献:

- [1] Chapin F S, Bloom A J, Field C B et al. Plant responses to multiple environmental factors [J]. *BioScience*, 1987, 37(1):49-57.
- [2] Bossel H, Schaefer H, Wang Z H. System analysis and simulation of carbon and nitrogen dynamics of an *Acacia auriculiformis* stand in South China [J]. *Environmental System Analysis (Kassel University, Germany)*, 1987, 1:1-29.
- [3] 徐于秋. 马占相思人工林系统仿真模拟 [D]. 中国科学院华南植物研究所硕士研究生毕业论文, 1998, 28-32.
- [4] Schulze E D. Der CO_2 -Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Abhaengigkeit von den Klimafaktoren im Freiland [M]. *Flora*, 1970, 159:177-232.
- [5] Kaufmann M R. Leaf conductance as a function of photosynthetic photo flux density and absolute humidity difference from leaf to air [J]. *Plant Physiol*, 1982, 69:1018-1022.
- [6] Weber J A, Jurik T W, Tenhunen J D et al. Analysis of gas exchange in seedlings of *Acer saccharum*: Integration of field and laboratory studies [J]. *Oecologia*, 1985, 65:338-347.
- [7] Kueppers M. Carbon relations and competition between woody species in a central European hedgerow. I. Photosynthetic characteristics [J]. *Oecologia*, 1984, 64:332-343.
- [8] Running S W. Environmental control of leaf water conductance in conifers [J]. *Can J For Res*, 1976, 6:104-112.
- [9] Pearcy R W. The light environment and growth of C_3 and C_4 tree species in the understory of a Hawaiian forest [J]. *Oecologia*, 1983, 58:19-25.
- [10] Pearcy R W, Calkin H. Carbon dioxide exchange of C_4 Hawaiian *Euphorbia* species native to diverse habitats [J]. *Oecologia*, 1983, 55:333-341.
- [11] Robichaux R H, Rundel P W, Stemmer L et al. Tissue water deficits and plant growth in wet tropical environments [A]. In: Medina E, Mooney H A, Vasquez-Yanez C. *Physiological Ecology of the Wet Tropics* [M]. The Hague: Junk, 1984, 99-112.
- [12] Grace J, Okali U U, Fasehun F E. Stomatal conductance of two tropical trees during the wet season in Nigeria [J]. *J Appl Ecol*, 1983, 19:659-670.
- [13] Wong S C, Cowan I R, Farquar G D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity [J]. *Nature*, 1979, 182:424-426.
- [14] Pearcy R W, Bjorkman O, Caldwell M M et al. Carbon gain by plants in natural environments [J]. *BioScience*, 1987, 37(1):21-29.
- [15] Koerner C, Scheel J A, Bauer H. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants [J]. *Photosynthetica*, 1979, 13:45-82.

- [16] 赵平, 余作岳, 曾小平. 广东鹤山丘陵地三种相思树生长早期蒸腾失水的初探 [A]. 热带亚热带森林生态系统研究, 第七集 [C], 北京: 科学出版社, 1990, 12-16.
- [17] 李志安, 翁袁, 陈兆其等. 鹤山林业科学研究所丘陵地之土壤 [A]. 热带亚热带森林生态系统研究, 第七集 [C]. 北京: 科学出版社, 1990, 51-59.
- [18] Osmond C B, Bjoerkman O, Anderson D J. Physiological process in plant ecology [A]. Ecological Studies 36 [C]. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1980, 347-354.
- [19] Mooney H A, Field C, Williams W E et al. Photosynthetic characteristics of plants of a California cool coastal environment [J]. Oecologia, 1983, 57:38-42.
- [20] Mooney H A, Chu C. Stomatal responses to humidity of coastal and interior populations of a California shrub [J]. Oecologia, 1983, 57:148-150.
- [21] Nowak R S, Anderson J E, Toft N L. Gas exchange of *Agropyron desertorum*: diurnal patterns and response to water vapor gradient and temperature [J]. Oecologia, 1988, 77:289-295.
- [22] Larcher W. 瞿志席, 郭玉海, 马永泽等译. 植物生理生态学 [M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1991, 84-90.
- [23] 赵平, 余作岳, 曾小平. 自然条件下植物叶片 CO₂ 同化率昼夜变化的生理生态特性 [J]. 应用与环境生物学报, 1996, 2(4):340-346.
- [24] Tenhunen J D, Pearcy R W, Lange O L. Diurnal variation in leaf conductance and gas exchange in natural environments [A]. Stomatal Function [M]. Stanford: Stanford University Press, 1987, 323-351.
- [25] Schulze E D, Hall A E. Stomatal responses, water loss and CO₂ assimilation rates of plants in contrasting environments [A]. In: Lange O L, Noble P S, Osmond C B et al. Physiological Plant Ecology II [M]. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag, 1982, 181-230.