

马占相思林冠层水分利用效率的气候调节*

余孟好^{1,2} 孙谷畴¹ 赵平^{1**}

(¹中国科学院华南植物研究所 广州 510650)

(²中国科学院研究生院 北京 100049)

摘要 由于受直射光、散射光或受遮阴叶层分布以及一天中光、温和水汽压亏缺变化的剧烈影响,植物冠层的水分利用效率(WUE)较为复杂.通过测定叶片的碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}_\text{p}$),估测叶片新固定碳同位素的比率($\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$)和冠层水平的碳同位素甄别率(Δ_canopy),计算华南地区鹤山丘陵地马占相思林冠层WUE.结果显示:从冬季至夏季,最高气温(T_amax)和水汽压亏缺(D_max)明显增高;冬季早上和傍晚的 $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$ 最高,春夏季傍晚有较低的 $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$,秋季的 $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$ 日变动较小,冬季冠层有较其他季节高的 $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$ 和较低的 Δ_canopy .由春季至冬季, $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$ 趋向于增高,而 Δ_canopy 则趋向于下降.夏季马占相思林冠层平均($\pm\text{SD}$) WUE $[(2.01\pm0.38) \text{ mmol mol}^{-1}]$ 明显低于冬季和春季值[分别为 (6.90 ± 0.26) 、 $(5.65\pm0.14) \text{ mmol mol}^{-1}$],年均WUE为 $(4.36\pm2.32) \text{ mmol mol}^{-1}$.环境变化引起叶片胞间和空气 CO_2 浓度的变化,从而改变 Δ_canopy 和 $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$,造成不同季节冠层WUE的差别.冠层WUE与水汽压亏缺(D_i , kPa)、气温(T_a , $^\circ\text{C}$)和叶片水势(Ψ , MPa)成显著负相关.利用 $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$ 计算的WUE与根据Wang和Leuning的Ball-Woodrow-Berry模式求算的WUE契合较好.结果表明,以新固定碳的稳定同位素比率方法是研究环境胁迫对冠层WUE限制的有效方法.图8 表3 参30

关键词 马占相思林;水分利用效率;碳同位素比率;水汽压亏缺;干旱胁迫

CLC Q945

Climatic Control of Water Use Efficiency of *Acacia mangium* Forest Canopy*

YU Menghao^{1,2}, SUN Guchou¹ & ZHAO Ping^{1**}

(¹South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

(²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract Plant canopies are dramatically affected by leaves as sunlit fraction receiving direct light and shaded fraction only receiving diffuse light or being shaded and by variation of light, temperature and water vapor deficit in a day. When scaling up from leaves to canopy there are additional complications that affect the measurement of water use efficiency (WUE). The carbon isotope ratio of leaves ($\delta^{13}\text{C}_\text{p}$) was seasonally measured, and the integrated canopy-level carbon isotope discrimination (Δ_canopy) and the ratio of isotope of newly fixed carbon ($\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$) were estimated for calculating the canopy WUE in an *A. mangium* plantation in the hilly land of Heshan in South China. A general increase was found in the maximum air temperature (T_amax), atmosphere saturation deficit (D_max) and leaf water potential (Ψ , MPa) from winter to summer on the site. The results showed the highest $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$ values occurred in the morning and at the dusk in winter, while the lowest generally appeared at the dusk in spring and summer. No obvious variation of $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$ occurred in autumn. A higher $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$ and a lower Δ_canopy occurred in winter compared with those in other seasons. An increasing $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$ trend and a decreasing Δ_canopy one from spring to autumn were observed. The average ($\pm\text{SD}$) WUE $[(2.01\pm0.38) \text{ mmol mol}^{-1}]$ of the canopy of *A. mangium* occurred in summer, and it was much lower than that observed in winter and spring $[(6.90\pm0.26) \text{ and } (5.65\pm0.14) \text{ mmol mol}^{-1}]$. The difference in canopy WUE in different seasons at this site was primarily due to environment conditions, which would cause the change in integrated ratio of intercellular to ambient CO_2 concentration and be consistent with the changes in Δ_canopy and $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$. There was a strong negative correlation of WUE with air temperature and water vapour pressure deficit (D , kPa), as well as with leaf water potential (Ψ , MPa). An fair agreement between WUE measured using $\delta^{13}\text{C}_\text{plant}$ and that using Ball Woodrow-Berry model following Wang and Leuning (1998) was observed. This result indicated that the stable isotope composition of newly-fixed carbon was a useful canopy-scale tool that would help to study the constrain of environmental stress on canopy WUE. Fig 8, Tab 3, Ref 30

Keywords *Acacia mangium* forest; water use efficiency; carbon isotope ratio; vapor pressure deficit; drought stress

CLC Q945

土壤水分是许多生态系统最受限制的资源^[1],因此水分利用效率(Water use efficiency, WUE),即光合碳同化率

(A_net)与蒸腾速率(E)的比值,是植物生存、生长和产量形成及对环境适应的重要因素.阐明生态系统不同季节的WUE,有助于认识将来气候变化对森林生态系统的碳和能量收支平衡的影响.早期Farquhar等曾通过测定碳同位素证明叶片细胞间和外界 CO_2 浓度的比率(C_i/C_a)与WUE的关系^[2],而叶片组织的碳同位素比率与WUE亦有相应的关系,因为两者均受到胞间 CO_2 浓度(C_i)的影响.不同光合途径植

收稿日期: 2009-11-10 接受日期: 2009-11-26

*国家自然科学基金项目(Nos. 30770328, 30871998)资助 Supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30770328, 30871998)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: zhaoping@scib.ac.cn)

物种间的 C_i/C_a 和WUE差别较大,即使在相同环境下,具有不同生活史和功能群的植物由于叶片气孔气体交换特性的差别, C_i/C_a 区别明显,如落叶阔叶林的植物叶片 C_i/C_a 明显较针叶树高^[3]。同样,叶片蒸腾作用在一定程度上取决于气孔导度的变化。Farquhar和Sharky曾证明气孔导度对叶片蒸腾作用的限制比同化作用明显,所以气孔导度降低叶片仍表现出较高WUE^[2]。但在生态系统水平上,由于叶片气孔导度、空气动力学导度、大气边界层干空气的流动和叶温变化间的相互补偿的影响,即使叶片气孔关闭,森林的蒸腾蒸散作用仍然很高,说明从叶片扩展到冠层或生态系统的WUE受到很多复杂因素的限制^[5]。由于在高的水汽压亏缺(D)范围内气孔导度与 D 成负相关,我们预期WUE与 D 的变化亦呈相似的关系,高温和 D 成为限制冠层或生态系统WUE的重要因素,华南地区夏秋季的较高的温度和 D 可能会成为当地阔叶林WUE的限制因子,全球变暖和随之可能出现的干旱和极端气候事件^[5]对阔叶林WUE的影响将成为人们关注的问题。

华南珠江三角洲地区自上世纪80年代以来大面积种植马占相思(*Acacia mangium*),目前已成为该地区主要的人工林型。随着全球变暖和可能出现的水资源短缺,营造和发展节水型人工林,合理利用水资源,无疑是一项重要的生态工程。本研究通过测定光合碳同位素估测不同季节马占相思林冠层WUE及其对环境因素的响应,为进一步在珠江三角洲地区构建和发展优化人工林提供理论和实验依据,以便制订人工林营造和管理的有效策略。

1 材料与方法

1.1 实验地点概况

野外实验在中国科学院鹤山丘陵综合试验站进行。该站位于广东省中部的鹤山市境内,东经112°54',北纬22°41',属于南亚热带粤中丘陵区。土壤为赤红壤土,年平均降水量1 700 mm,蒸发量1 600 mm,9月至次年2月为旱季。马占相思林树龄23 a,林高10~17 m。实验于2006年12月~2007年11月底进行,选择在12月(冬季)、5月(春季)、7月(夏季)和11月(秋季)中旬晴天进行测定,每次进行连续2 d的测定。

1.2 空气碳同位素比率测定

利用电磁泵抽吸马占相思林冠层(15 m高处)的空气样品,直接注入预先抽真空的500 mL气体收集袋。每天从6时至19时,每小时收集一次,2个重复。同时利用光合测定系统的红外线CO₂分析仪(LICOR-6400, Inc. Lincon, NE)自动记录当时冠层空气CO₂浓度。样品经预处理后,利用中国科学院广州地球化学研究所的MAT-252稳定同位素质谱仪,测定空气碳同位素比率($\delta^{13}C_a$)。

$$\delta^{13}C_a = [R_a/R_{s+d} - 1] \times 1000 \quad (1)$$

式中, R_a 和 R_{s+d} 分别为空气和PDB标准样品的 $^{13}C/^{12}C$ 摩尔比率。

1.3 植物样品收集和碳同位素比率测定

每隔1 h时收集测定地马占相思植株冠层中部南向叶片,利用PMS压力室(PMS Instruments, Corvalis, Oregon)压取液汁,记录液汁刚从叶柄断口溢出时的叶片水势(Ψ),用微液管收集多个叶片的液汁混合样,注入10 mL样品瓶内,置于冰箱冷冻储存备用,预处理后利用MAT-252稳定同位素质谱仪测定碳同位素的比率。

$$\delta^{13}C_p = [R_p/R_{s+d} - 1] \times 1000 \quad (2)$$

式中, $\delta^{13}C_p$ 为植物样品的 $^{13}C/^{12}C$ 摩尔比率。

1.4 叶片光合速率测定

利用丘陵坡地特点,在高坡(约离低处地面15 m处)架设光合测定系统(LICOR-6400),测定下方植株伸展枝条的叶片光合速率,每小时连续测定接受太阳辐射和仅接受散射光的叶片各20片,同时记录气温、叶温、空气相对湿度和光合有效辐射。

1.5 土壤水势测定

于早上6:00前用PMS压力室测定叶片水势,以表示当日的土壤水势(Ψ_s)。

1.6 其他测定

1.6.1 叶面积指数(LAI)测定 利用CID-110植物冠层分析仪随机测定20个观测点的冠层叶面积指数^[7]。

1.6.2 冠层总叶面积测定 采用收获法测定标准木的叶面积(A_L)和胸径(DBH)的关系式。

$$A_L = a(\text{DBH})^b \quad (3)$$

式中, a 和 b 为回归分析得出的系数,马占相思树的 $a=0.2847$, $b=1.7535$ ($N=6$, $R^2=0.9064$)^[8],测定供试植株的胸径,并得出树木平均叶面积。

1.7 计算

1.7.1 水蒸汽压亏缺(D) 根据Campbell和Norman的公式(1998)^[9]计算:

$$D = a \times \exp(bT/T+c)(1-RH) \quad (4)$$

式中,常数 a 、 b 和 c 分别为0.611 kPa、17.502和240.97 °C, RH 为空气相对湿度, T 为气温。

1.7.2 叶片细胞间CO₂浓度(C_i) 胞间CO₂浓度得自叶片和空气的碳同位素比率 $\delta^{13}C_p$ 和 $\delta^{13}C_a$:

$$C_i = C_a[(\delta^{13}C_p - \delta^{13}C_a - a)/(b-a)] \quad (5)$$

式中, C_a 为空气CO₂浓度, a 和 b 分别为为C₃植物叶片气孔扩散的 ^{13}C 分馏率(4.4‰, Craig, 1953)^[10]和CO₂在细胞内传输以及RUBP固定的 ^{13}C 分馏率(27.4‰)^[11],叶片碳同位素甄别率(Δ_i)由下式^[2]求得:

$$\Delta_i = a + (b-a) \times C_i/C_a \quad (6)$$

1.7.3 冠层水平的碳同位素甄别率(Δ_{canopy}) 冠层水平的碳同位素甄别率为冠层接受直射太阳辐射和散射光叶片碳同位素甄别率 Δ_i 的平均净CO₂的加权值。

$$C_i = \frac{\sum_{i=1}^n \Delta_i \cdot A_{\text{net},i} \cdot L_i}{\sum_{i=1}^n A_{\text{net},i} \cdot L_i} \quad (7)$$

式中, Δ_i 为叶片碳同位素甄别率(‰), $A_{\text{net},i}$ 为叶片净CO₂同化率, L_i 为接受直射太阳辐射($i=1$)和散射光叶片($i=2$)的叶面积。

1.7.4 冠层接受直射光和散射光的叶面积 根据Chen等(1999)^[12],接受直射太阳辐射和仅接受散射光叶片占总叶面积的比例随太阳方位角(β)余弦和密集指数(Ω)而变化,密集指数是指用于比较两个总体为 N 的取样聚集程度的指标,设取样聚集程度为中,则根据Chen和Chen(2007)^[13]计算:

$$\begin{aligned} L_1 &= 2\cos\beta[1 - \exp(-0.5\Omega L/\cos\beta)] \\ L_2 &= L - L_1 \end{aligned} \quad (8)$$

太阳赤道角随季节变化, 根据Cooper公式^[13]计算:

$$\sigma = \sin[360(284+n)/365] \quad (9)$$

n 为自1月1日起计算的天数, 太阳高度角(h)为

$$\sin h = \sin \phi \cdot \sin \sigma + \cos \phi \cdot \cos \sigma \quad (10)$$

其中, ϕ 为测定地的地理纬度(测定地鹤山市 $\phi=22^\circ 41'$), w 为太阳时角, 正午时 $w=0$, 每隔1 h增加 15° , 上午为负, 下午为正.

$W=(T-12) \times 15^\circ$, T 为北京时间 $-(120^\circ-22^\circ 41')/15$ (h), 则太阳方位角

$$\cos \beta = (\sin h \cdot \sin \phi - \sin \sigma) / \cos h \cdot \cos \phi \quad (11)$$

根据地理纬度、太阳赤纬角及测定时间得出测定时太阳方位角^[11].

1.7.5 植株的新固定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}}$)^[15] 计算公式为:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}} = (\delta^{13}\text{C}_a - \Delta_{\text{canopy}}) / (1 + \Delta_{\text{canopy}}) \quad (12)$$

式中, $\delta^{13}\text{C}_a$ 为空气中的碳同位素比率, 计算生长季节的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}}$, $\delta^{13}\text{C}_a$ 以日平均 $\delta^{13}\text{C}_a$ 为准, Δ_{canopy} 以季节平均值为准.

1.7.6 冠层水分利用效率(WUE) 以冠层新固定碳同位素比率 $\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}}$ 作为冠层叶片碳同位素的比率计算:

$$\text{WUE} = A/E = [C_a - C_a(\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}} - \delta^{13}\text{C}_a + a)/(a+b)] / 1.6V \quad (13)$$

式中, C_a 为空气 CO_2 浓度($\mu\text{mol mol}^{-1}$), V 为细胞间隙与外界空气的水汽浓度差, 假定叶内相对湿度为100%, V 的近似值为气压除以水汽压亏缺值^[16], $\delta^{13}\text{C}_a$ 为空气 CO_2 的碳同位素比率, $\delta^{13}\text{C}_{\text{plant}}$ 为冠层新固定碳同位素比率.

1.7.7 WUE的推算 根据Wang和Leuning气孔导度的经验公式^[17]计算:

$$G_s = g_0 + M \cdot f_w \cdot A_{\text{net}} / [C_a(1+D/D_0)] \quad (14)$$

式中, g_0 为残余气孔导度, 通常假设为0, A_{net} 为叶片净光合速率, D 和 D_0 为水汽压亏缺和气孔对 D 的敏感度参数. 基于液流法测定值估测的马占相思林的 D_0 为 $72.1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1} \text{ kPa}^{-1}$ ^[18], M 为气孔开启最大时胞间 CO_2 浓度, $C_i/C_a=1-1/m$, f_w 为气孔导度 G_s 对土壤水分利用参数, 在测定温度范围内 $f_w=1-1.2$ ^[19], 则 $E=G_s(W_i-W_a)$, W_i 和 W_a 分别为叶片内外水汽摩尔浓度, 假定叶内相对湿度为100%, W_i-W_a 即 V , 其近似值为气压除以水汽压亏缺, 则 $\text{WUE}=A/E$.

1.8 统计

所有数据为重复测定的平均值, 利用SPSS进行变量分析(ANOVA), 所有数据通过最小显著性检验, 最小显著性水平为0.05.

2 结果与分析

2.1 马占相思林环境因子的季节变化

从表1可见, 非生长季冬季(2007年12月)日均最高和最低气温分别为 $(24.46 \pm 1.21)^\circ\text{C}$ 和 $(15.65 \pm 4.85)^\circ\text{C}$, 日间空气较干燥, 一天中水汽压亏缺变化较大, 日均最高和最低水汽压亏缺分别为 $(2.02 \pm 0.78) \text{ kPa}$ 和 $(0.72 \pm 0.12) \text{ kPa}$. 生长季春季(2007年5月)气温相对较高, 日均最高和最低气温分别为 31.5°C 和 23.26°C , 日平均最高水汽压亏缺较冬季高6.9%, 而日均最低水汽压亏缺亦较冬季高23.5%, 土壤水势和叶片水势均较低. 夏季(2007年7月)气温明显增高, 日平均最高气温达到 41.7°C , 日平均水汽压亏缺亦大幅增高, 土壤和日均叶片水势较

春季分别降低46.1%和81%, 叶片日平均水势较春季低18.7%. 秋季(2007年11月)的日平均最高和最低气温变化均较夏季明显, 日平均最高与最低气温相差 10°C , 日平均水汽压较夏季明显回落, 但土壤仍显干旱, 秋季的土壤干旱和空气干燥表现为夏季高温天气的后续效应.

表1 马占相思林环境因子的季节变化
Table 1 Seasonal variation of environmental factors in *A. mangium* plantation

环境因子 Factor	冬季 Winter	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn
$T_{\text{amax}}/^\circ\text{C}$	24.46 ± 5.21	31.56 ± 2.58	41.76 ± 5.61	28.13 ± 2.89
$T_{\text{amin}}/^\circ\text{C}$	15.67 ± 4.85	23.26 ± 4.73	28.63 ± 3.86	18.99 ± 2.52
$D_{\text{max}}/\text{kPa}$	2.02 ± 0.78	2.16 ± 0.55	4.87 ± 1.79	2.68 ± 0.22
$D_{\text{min}}/\text{kPa}$	0.72 ± 0.12	0.89 ± 0.14	1.87 ± 0.25	1.04 ± 0.15
Ψ_d/MPa	-0.11 ± 0.03	-0.13 ± 0.04	-0.19 ± 0.05	-0.43 ± 0.03
$\Psi_{\text{min}}/\text{MPa}$	-1.15 ± 0.18	-1.49 ± 0.16	-1.77 ± 0.14	-1.39 ± 0.21

T_{amax} : 日均最高气温; T_{amin} : 最低气温; D_{max} : 日均最高水汽压亏缺; D_{min} : 日均最低水汽压亏缺; Ψ_d : 黎明前平均土壤水势; Ψ_{min} : 叶片日间最低水势
 T_{amax} : Daily maximum air temperature; T_{amin} : Minimum air temperature; D_{max} : Daily maximum water vapor pressure deficit; D_{min} : Daily minimum water vapor pressure deficit; Ψ_d : Soil water potential at dawn; Ψ_{min} : Daily minimum leaf water potential

2.2 马占相思林冠层光合速率的季节变化

在冬季, 上午太阳高度较低, 马占相思林受遮阴或仅接受散射光的叶片面积所占比例较高(图1-a), 随着时间推移和太阳高度增加, 受直射光照射的叶片占冠层总LAI比例增大, 约在11:00~12:00时冠层的受光叶面积占总叶面积(A_L)的比例达到最大值, 冠层叶片的光合速率亦接近最大值(图2-a). 14:00时冠层受光叶片总面积和仅接受散射光或遮阴的叶面积接近, 但受光叶层的光合速率占总光合速率的比率较仅接受散射光的高($P<0.05$)(图2-a). 在春季, 一天中从7:00~9:00时, 接受光的叶面积与仅接受散射光或遮阴叶片相近(图1-b), 9:00~15:00时接受光的叶面积略较接受散射光的高, 但15:00时后受光叶面积大幅降低. 一天中接受散射光或遮阴叶片约占冠层叶面积的48.4%, 而接受直射光的叶面积为51.6%, 两者相近(表2), 但前者的光合速率占总光合速率的42.2%, 而后者则为57.8%. 在春季, 无论接受直射光或散射光叶片, 其光合作用速率的日变化均表现为双峰曲线(图2-b). 在夏季, 上午太阳高度角大, 接受直射光的冠层叶片面积(仅限于冠层外部叶片)占总叶面积的比例较接受散射光或遮阴叶片低(图1-c), 但接受散射光的叶片的光合速率明显较低(图2-c), 仅为 $(5.72 \pm 1.74) \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 而接受直射光叶片则达到 $(9.78 \pm 1.07) \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 10:00~12:00时平均气温为 35.4°C , 冠层的平均光强为 $(243.9 \pm 84.1) \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 水汽压亏缺值为 2.04 kPa , 而相应的叶片蒸腾速率达到 $(5.72 \pm 1.74) \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. 午后15:00时气温仍高至 $(41.25 \pm 0.69)^\circ\text{C}$, 冠层平均光强 $(264.9 \pm 12.7) \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, D 值达 $(4.95 \pm 0.55) \text{ kPa}$, 冠层平均气孔导度降低62.2%, 平均光合速率降低43.9%, 显示环境对气孔导度的限制较对光合速率的大.

在秋天, 10:00~15:00时冠层接受直射光的叶面积(占总叶面积的比率)较接受散射光的叶片大(图1-d), 前者亦有较后者高的光合速率(图2-d). 图1和图2的结果表明, 不同季节的一天中随着太阳高度的变化, 冠层中接受直射光和接受散射光或遮阴叶片的叶面积和冠层光合速率亦发生变化.

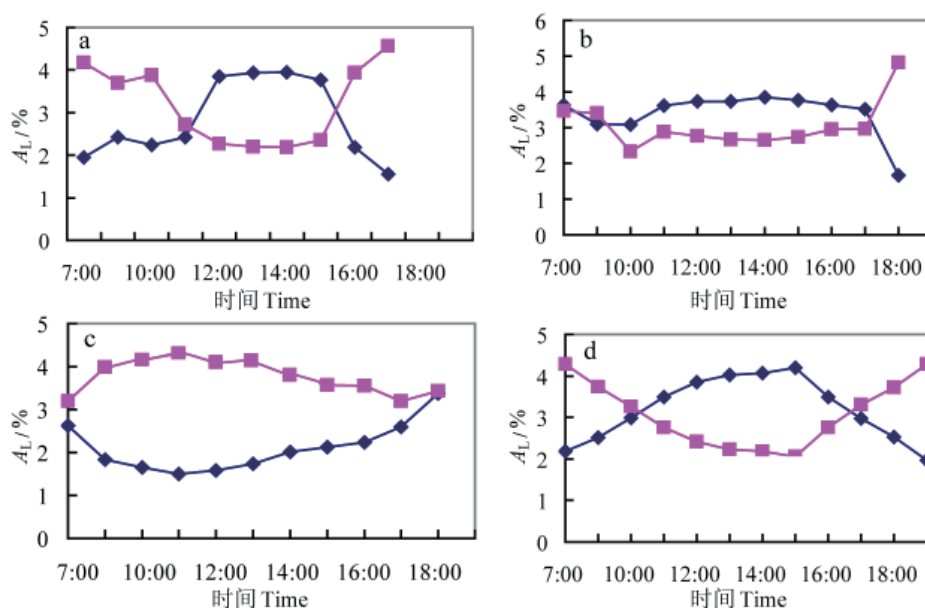


图1 不同季节马占相思林冠层接受直射光和接受散射光(♦)或遮阴(■)叶片叶面积比率的日变化

Fig. 1 Daily changes in leaf area percentage ($A_L/\%$) for sunlit fraction (♦) receiving the direct light and shade fraction (■) receiving diffuse light or being shaded in *A. mangium* plantation in different seasons

a. Winter (Dec 2006, $A_L/\%$ =6.12); b. Spring (May 2007, $A_L/\%$ =6.50); c. Summer (July 2007, $A_L/\%$ =5.80); d. Autumn (Nov 2007, $A_L/\%$ =6.25)

表2 不同季节马占相思林叶面积指数 (LAI)、接受直射太阳辐射叶片和接受散射光或遮阴叶片占总叶面积比率 ($A_L/\%$) 和占冠层光合速率比率 ($A_{net}/\%$) 的变化

Table 2 Seasonal variations of leaf area index (LAI) and percent of LAI ($A_L/\%$), and the contribution of overall photosynthesis ($A_{net}/\%$) for sunlit fraction of leaves receiving direct light and the fraction of leaves receiving diffuse light or being shaded in canopy of *A. mangium* plantation

参数 Parameter	冬季 Winter	春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn
LAI/m ² m ⁻²	6.12±1.13	6.50±1.32	5.80±1.01	6.25±1.43
Sunlit $A_L/\%$	49.3±2.5	51.6±3.1	33.3±1.2	58.0±2.8
Sunlit $A_{net}/\%$	55.3±3.5	57.8±2.3	70.2±5.4	56.1±2.5
Shaded $A_L/\%$	50.7±1.2	48.4±2.7	66.7±1.5	42.6±2.4
Shaded $A_{net}/\%$	44.7±4.6	42.2±3.9	29.8±3.3	43.0±1.9

2.3 马占相思林冠层平均新固定碳同位素比率 $\delta^{13}C_{plant}$ 的季节变化

从图3-a可见, 冬季早上太阳辐射较低, 叶片有低的光合速率, 通过冠层叶片加权光合碳同位素甄别率(公式6)得出的新固定碳同位素比率($\delta^{13}C_{plant}$)较高(-26.75‰)。随着时间推移, 太阳辐射增强, 冠层叶片 $\delta^{13}C_{plant}$ 降低, 除10:00时 $\delta^{13}C_{plant}$ 略见增高外, 中午前后 $\delta^{13}C_{plant}$ 较低, 14:00时后则逐渐增高。在春季, 上午冠层叶片 $\delta^{13}C_{plant}$ 随时间的推移逐渐降低, 10:00时达到最低值(-31.71‰), 一天中 $\delta^{13}C_{plant}$ 波动明显, 日平均 $\delta^{13}C_{plant}$ 为-30.48‰±1.03‰, 较冬季 $\delta^{13}C_{plant}$ 平均值低($P>0.05$) (图3-b)。夏季早上太阳辐射较强, 叶片有较低的 $\delta^{13}C_{plant}$, 除中午时略见波动外, $\delta^{13}C_{plant}$ 逐步降低(图3-c)。秋季, 冠层 $\delta^{13}C_{plant}$ 的日间变化相对平稳, 日平均 $\delta^{13}C_{plant}$ 为-29.19‰±0.31‰。结果显示春夏季马占相思林冠层的 $\delta^{13}C_{plant}$ 较冬季低, 秋季亦有较低的 $\delta^{13}C_{plant}$ 值(图3-d)。

2.4 马占相思林冠层水分利用效率的季节变化

图4-a显示, 冬季早上6:00~7:00时或18:00时后太阳辐

射较低, 叶片气孔导度低, 冠层叶片表现较高的 $\delta^{13}C_{plant}$ 和WUE; 中午有明显低的 $\delta^{13}C_{plant}$, 冠层WUE明显降低。在15:00后 $\delta^{13}C_{plant}$ 逐渐增高, WUE恢复上升。与其他季节相比较, 冬季有较高的 $\delta^{13}C_{plant}$ ($P<0.05$)。

春季是植株生长和发展期, 冠层叶片有较高光合速率, 从早上6:00~7:00时, 冠层平均光合速率达到(4.16±2.49) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 较冬季时高 ($P<0.05$)。

春季WUE的日变化进程显示, 在早上8:00时冠层WUE略低, 在约9:00时达到最高。随着时间推移冠层WUE降低, 午后达至最低(图4-b), 平均WUE较冬季时低 ($P<0.05$)。

夏季虽然太阳辐射较强, 但太阳高度角大, 冠层接受散射光叶片比率占整个冠层叶片面积的比比较大, 冠层平均光合速率则较春季时略低 ($P>0.05$), 仅为(3.95±3.15) $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 但没有达到统计意义上的显著性水平。夏季冠层新固定碳同位素的比率 $\delta^{13}C_{plant}$ 和碳同位素甄别率 Δ_{canopy} 较春季低 ($P>0.01$)。秋季马占相思植株叶片进入成熟后期, 气温和水汽压亏缺亦较夏季回落(表1)。从表3可见, 马占相思林碳同位素比率 $\delta^{13}C_{plant}$ 较夏季略高(图4-d), 而 Δ_{canopy} 则较夏季低 ($P>0.05$), 夏秋季冠层WUE较冬春季低 ($P<0.05$), 一年中冬季冠层有高的 $\delta^{13}C_{plant}$ 和较低 Δ_{canopy} , 春至秋季 $\delta^{13}C_{plant}$ 趋向于增高 ($P>0.05$), 而 Δ_{canopy} 趋向于降低; 从当年冬季至翌年秋季, WUE趋向降低, 特别是夏季, 高的气温和水汽压亏缺明显降低马占相思林的WUE。随着气温和水汽压亏缺升高导致植物蒸腾和土壤蒸散作用增大, 土壤水势和植物叶片水势的下降(表1)可能是限制WUE的因素。2006年冬季至2007年秋季冠层平均WUE为(4.36±2.32) mmol mol^{-1} 。

图5显示基于稳定同位素估测的马占相思林冠层WUE和根据Wang和Leuning (1998)的Bell-Boodrow-Beary模式^[17]计算的大叶气孔导度估测的WUE, 两种方法的数据分别在1:1趋势线两侧, 显示利用碳同位素技术是直接估测冠层WUE

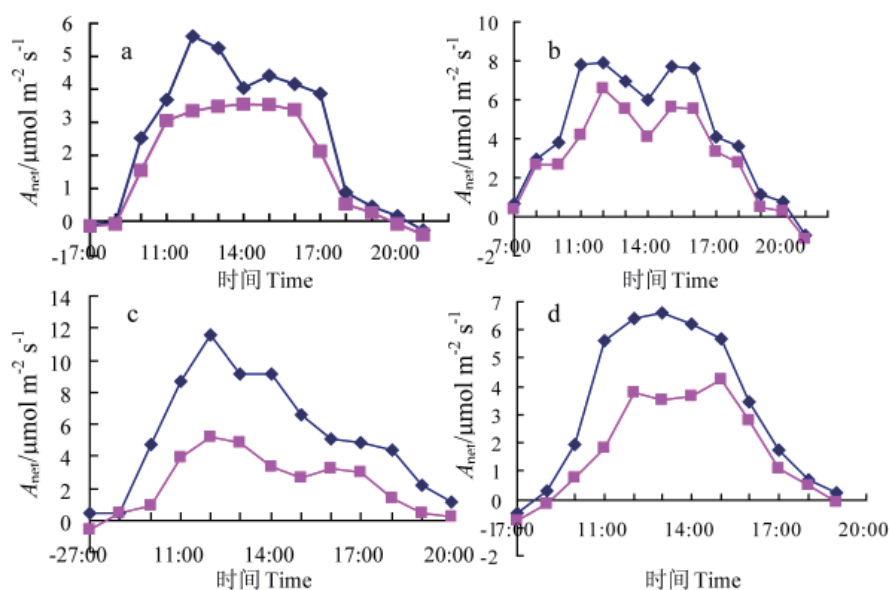


图2 不同季节马占相思林冠层受光叶片(◆)和部分遮阴(■)叶片光合CO₂同化速率(A_{net})的日变化

Fig. 2 Photosynthetic CO₂ assimilation rate (A_{net}) for sunlit leaves (◆) and shaded leaves (■) of *A. mangium* plantation canopy in different seasons a. Winter (Dec 2006); b. Spring (May 2007); c. Summer (July 2007); d. Autumn (Nov 2007)

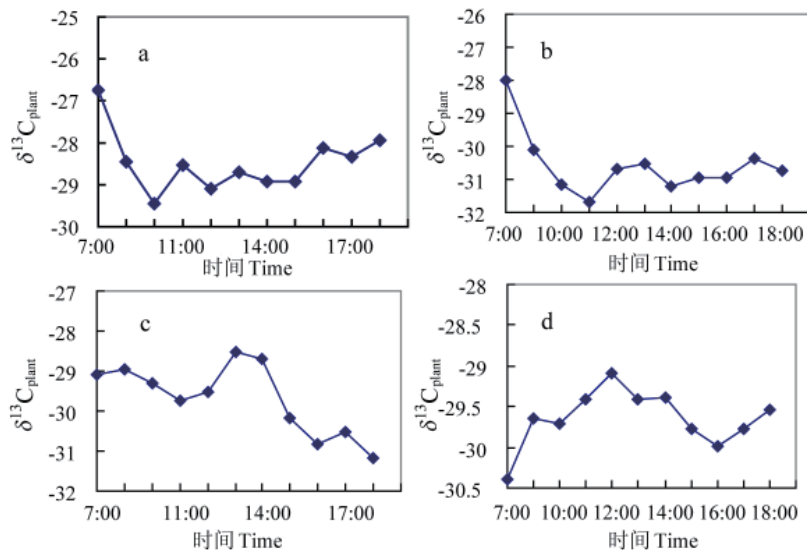


图3 马占相思林冠层日平均新固定碳同位素比率($\delta^{13}C_{plant}$)的季节变化

Fig. 3 Seasonal variation in daily canopy carbon isotope ratio of newly-assimilated carbon ($\delta^{13}C_{plant}$) in *A. mangium* plantation a. Winter (Dec 2006); b. Spring (May 2007); c. Summer (July 2007); d. Autumn (Nov 2007)

便捷的适用于树木冠层水平的估测方法。

2.5 环境因素对马占相思林冠层WUE的影响

从图6可见,随着水汽压亏缺(D)增高,WUE降低。当 D 小于2 kPa,WUE相对变化较少,当 D 大于2 kPa时,WUE随 D 降低而较快下降,两者呈现负的线性关系。华南地区夏季日平均水汽压亏缺在1.87~4.87 kPa,秋季1.04~2.68 kPa,高的水汽压亏缺明显限制马占相思林冠层的WUE。高的气温与马占相思林冠层的WUE呈负的线性相关,即随着气温上升而WUE下降(图8)。高的气温和水汽压亏缺下可能导致高的植物和土壤蒸腾蒸散作用,引起土壤干旱和叶片水势降低,冠层WUE明显下降(图7)。因此,高的气温和水汽压亏缺限制马占相思林的WUE。

3 讨论与结论

植物冠层叶片吸收太阳辐射能和利用空气CO₂合成有机物并构成生物量,与此同时,冠层叶片通过气孔和叶片角质层蒸腾和蒸散作用失水,以保持适宜的叶温和气孔导度,以利于光合作用。由于植物固有的生理特性和生长地环境的差异,不同植物其对环境适应的重要指标WUE有差异,在不同地区,优势植物功能群在不同植被之间也是受制于水分利用特性。

随着全球气候变化和可能出现的水分匮乏对植物的影响,植物WUE的估测日益为人们关注。近年来我国特别是西北干旱地区植物水分特征的研究取得长足发展^[20-21],但大尺度、便捷和有效的方法仍是我们探索的对象。早期Farquhar

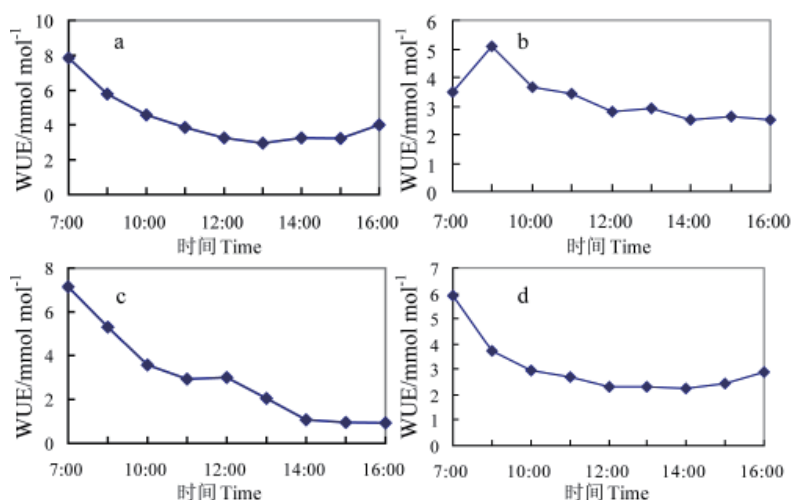


图4 不同季节马占相思林冠层水分利用效率(WUE)的日变化

Fig. 4 Seasonal variation of canopy-level WUE in *A. mangium* plantation

a. Winter (Dec 2006); b. Spring (May 2007); c. Summer (July 2007); d. Autumn (Nov 2007)

表3 马占相思林平均空气碳同位素比率($\delta^{13}C_a$)、平均冠层新合成碳同位素甄别率($\delta^{13}C_{plant}$)、平均冠层碳同位素甄别率(Δ_{canopy})和平均水分利用效率(WUE)的季节变化Table 3 Seasonal mean carbon isotope ratio of air ($\delta^{13}C_a$), isotopic ratio of newly assimilated carbon ($\delta^{13}C_{plant}$), canopy carbon isotopic discrimination (Δ_{canopy}) and average WUE in *A. mangium* plantation

	$\delta^{13}C_a$ /‰	$\delta^{13}C_{plant}$ /‰	Δ_{canopy} /‰	WUE/mm $mol\ mol^{-1}$
冬季 Winter	-8.45 (0.60)	-23.38 (0.71)	19.93 (0.96)	6.90 (0.26)
春季 Spring	-9.67 (0.46)	-30.48 (1.03)	20.62 (1.35)	5.65 (0.14)
夏季 Summer	-9.31 (0.38)	-29.67 (0.88)	20.39 (1.08)	2.01 (0.38)
秋季 Autumn	-9.33 (0.22)	-29.19 (0.31)	20.26 (0.33)	2.78 (0.21)

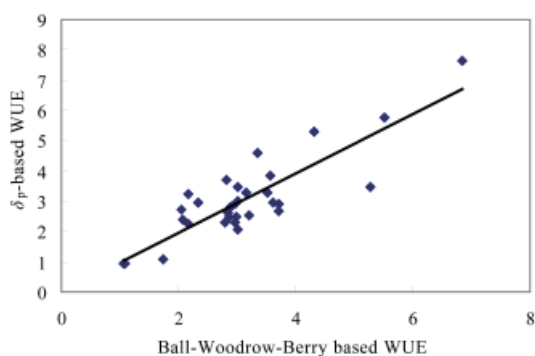
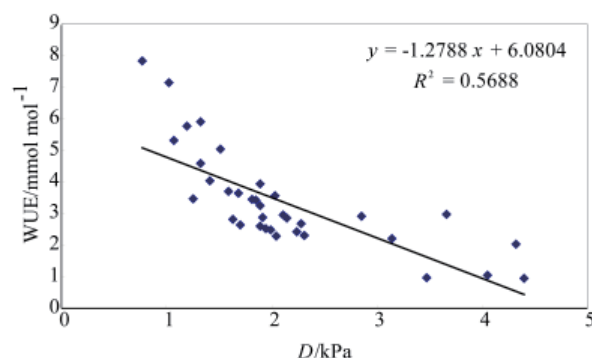
图5 基于稳定同位素测量的冠层WUE (δ_{p-wue} , Y轴)和Ball-Woodrow-Berry模式的大叶气孔导度计算WUE (X轴) (图中趋势线代表1:1比较线)

Fig. 5 Comparison between canopy WUE calculated using stable isotope measurements (Y-axis) and that based on the bulk stomatal conductance of leaves for water vapor following Ball-Woodrow-Berry (X-axis) (The line represents the one-to-one comparison)

等(1989)曾利用碳同位素方法估测作物的水分利用效率^[2],但这一方法难以应用于大面积的田间植物和森林生态系统的WUE估测,因为田间尺度或生态系统WUE受诸多环境因素(如光、温度和湿度)的影响,表现出较大的不确定性.近年来有学者利用Keeling plot方法研究两种碳源混合交换,估测呼吸释放CO₂的碳同位素比率($\delta^{13}C_R$)^[22-23],Ponton等(2006)利用 $\delta^{13}C_R$ 测定值估测欧洲山杨(*Populus tremula*)、道格拉斯冷杉(*Pseudotsuga menziesii*)和当地草地生态系统的WUE^[20].但利用 $\delta^{13}C_R$ 估测生态系统WUE仍有很大的不确定性,因为植物同化碳进入呼吸链后经过一系列酶促过程,碳同位素经过再次分馏,呼吸释放出的CO₂的 $\delta^{13}C_R$ 已与当时

图6 马占相思林冠层水分利用效率(WUE)对水汽压亏缺(D)的响应
Fig. 6 Response of canopy-level WUE to water vapor pressure deficit (D) in *A. mangium* plantation

叶片进行光合作用的产物有很大差别,且不同季节呼吸代谢所利用的基质不同, $\delta^{13}C_R$ 也随之变化^[25].此外, $\delta^{13}C_R$ 对D和空气相对湿度的响应有几天滞后,同化物从叶片输送到呼吸组织也有滞后^[26], $\delta^{13}C_R$ 并不等同于实时的光合产物的碳同位素比率,因而并不能完全反映当时碳同化的过程.

正如人们所知,当植物利用太阳能和空气CO₂施行光合作用时,进行着碳同位素甄别.环境因子对光合过程的影响反映在细胞间CO₂浓度(C_i)上^[27].当CO₂供给功能降低时, C_i/C_a 则下降,此时碳同位素甄别比率区域降低,并趋向a值.当环境空气的相对湿度高时,气孔保持开启, C_i/C_a 趋于1, Δ 趋于最大值(b值), Δ 受到冠层气孔导度和光合生化的调节.由 Δ_{canopy} 得到的 $\delta^{13}C_{plant}$ 代表植物即时新固定碳的比率^[15],由此得出的WUE更具实际意义.

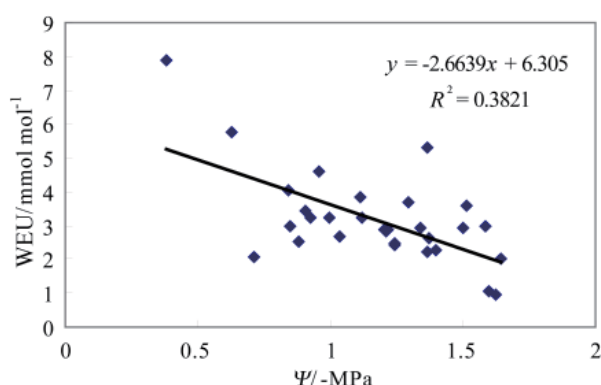


图7 马占相思林冠层水分利用效率 (WUE) 对叶片水势 (Ψ) 变化的响应
Fig. 7 Response of canopy-level WUE to leaf water potential (Ψ) in *A. mangium* plantation

植物冠层是众多叶片的集合, 复杂的冠层结构不同于单一叶片^[28], 包括接受直射太阳辐射和仅接受散射光和遮阴的叶片, 且一天中不同时刻冠层有不同受光和遮阴叶层面积, 并表现出不同的光合速率 (图1, 图2)。不同叶层的气孔导度和光合速率中之一或两者的同时变化都会导致 C_i/C_a 的变化并引起 Δ 和 $\delta^{13}C_{\text{plant}}$ 相应的变化。Scartazza等 (2009) 亦曾观察到山毛榉 (*Quercus rubra*) 生态系统 Δ 受冠层气孔的调节^[29]。Monelus 等 (2005) 指出 *Populus sxcutamercaca* 29个表型 Δ 的差异受气孔的调节^[30]。对于 C_3 植物, 光合作用和水分蒸腾作用的比率直接反映在 Δ_{canopy} 上, 其冠层的光合与蒸腾比率的变化则表现在 $\delta^{13}C_{\text{plant}}$ 的变化上。当土壤和土表的水分蒸散作用较低时, 生态系统的 WUE 决定于冠层叶片气体交换特性和环境因素 (气温和湿度)。在不同季节随着气温和水汽压亏缺的变化, 不同季节植物冠层有着不同的 WUE。

在春季马占相思林冠层的叶片处于生长和发展的生理时期, 冠层表现较高的 $\delta^{13}C_{\text{plant}}$ 和 Δ_{canopy} , 冠层的 WUE 达到 $(5.65 \pm 0.14) \text{ mmol mol}^{-1}$ 。夏季冠层叶片处于成熟期, 但夏天气温较高, 水汽压亏缺高, 伴随着土壤干旱胁迫, 冠层气孔导度降低的程度较光合速率大, C_i 明显下降, 并表现出较春季高的 $\delta^{13}C_{\text{plant}}$ 和较低的 Δ_{canopy} , 以及明显低的 WUE。在夏季马占相思林生态系统的 WUE 受到环境因素的明显限制。在秋季, 华南地区的季节性干旱, 马占相思林水分利用效率仍然较低。而在冬季, 通常 $\delta^{13}C_{\text{plant}}$ 较高并保持较其余季节高的 WUE ($P < 0.05$)。为了比较马占相思林 WUE 的环境调节, 我们以两种方法估测 WUE: 一种是气孔导度和叶面水汽压饱和和亏缺的 Ball Woodrow-Berry 公式估测的 WUE; 另一种是我们利用新固定碳同位素比率的方法估测 WUE, 两者的结果有较好的一致性, 显示碳同位素比率的方法是估测生态系统 WUE 的有效方法。我们的结果亦表明, 气温、水汽压亏缺和土壤干旱胁迫导致 Δ_{canopy} 和 $\delta^{13}C_{\text{plant}}$ 的变化和低的水分利用效率, 随着全球气候变化高温和干旱持续出现, 因此在华南地区营造节水型人工林势在必行。

References

- Boyer JS. Plant productivity and environment. *Science*, 1982, **218**: 443~448
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol & Plant Mol Biol*, 1989, **40**:

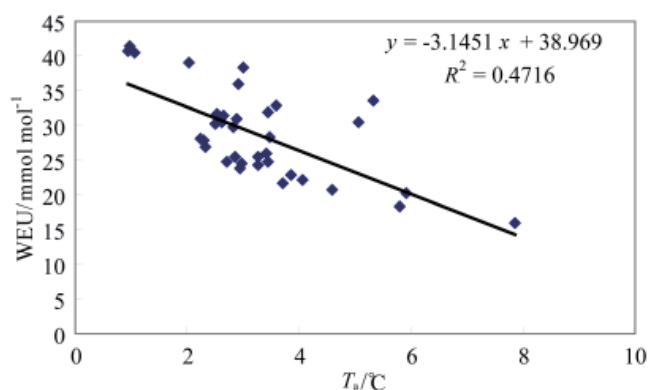


图8 马占相思林冠层水分利用效率 (WUE) 对气温 (T_a) 的响应
Fig. 8 Response of canopy-level WUE to air temperature (T_a) in *A. mangium* plantation

503~537

- Brooks JR, Flagnagan LB, Buchman N, Buchmann N, Ehleringer JR. Carbon isotope composition of boreal plants: Functional grouping of life forms. *Oecologia*, 1997, **110**: 301~311
- Farquhar GD, Sharky TD. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, **33**: 317~345
- Balochi D, Falge E, Gu LH, Olson R, Hollinger D, Running S, Anthoni P, Bernhofer C, Davis K, Evans R, Fuentes J, Goldstein A, Katul G, Law B, Lee XH, Malhi Y, Meyers T, Munger W, Oechel W, Paw UKT, Pilegaard K, Schmid HP, Valentini R, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S. FLUX NET: A new tool to study the temporal and spatial variability of ecosystem-scale carbon dioxide water vapor, and energy fluxes. *Bull Am Meteorol Soc*, 2001, **82**: 2415~2434
- IPCC. Climate Change 2007. The Physical Science Basis Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of Intergovernmental Panel for Climatic Change. New York, USA: Cambridge Press, 2007
- Zeng XP (曾小平), Zhao P (赵平), Rao XQ (饶兴权). Measurement of leaf index of three plantation and their seasonal changes in Heshan hilly land. *J Beijing For university* (北京林业大学学报), 2008, **30**: 33~38
- Zeng XP (曾小平). Studies on net primary productivity structure and function of tree plantation communities in Heshan hilly-land: [PhD Degree Dissertation]. Beijing, China: The Graduate School of the Chinese Academy of Science, 2007
- Campbell GS, Norman JM. An Introduction of Environment Biophysics. New York, Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1998. 36~51
- Craig H. Carbon-13 in plants and the relationship between carbon-13 and carbon-14 variations in nature. *J Geol*, 1953, **62**: 115~149
- Chen BZ, Chen JM. Seasonal and international variability of carbon isotope discrimination at the canopy level in response environmental factor in a boreal forest ecosystem. *Plant Cell Environ*, 2007, **30**: 1223~1239
- Chen JM, Liu J, Cihlar J, Guolden ML. Daily canopy photosynthesis model through temporal and spatial scaling for remote sensing applications. *Ecol Modell*, 1999, **124**: 99~119
- Cooper PI. The absorption of solar radiation in solar stills. *Sol Energy*, 1959, **12**: 333~346
- Pearcy RW. Radiation and light measurements. In: Pearcy RW,

- Ehleringer JR, Mooney HA, Rundel PW. *Plant Physiological Ecology, Field methods and instrumentation*. London, New York: Chapman and Hall, 1989
- 15 Cai T, Flanagan LB, Jassal RS, Black A. Modeling environmental controls on ecosystem photosynthesis and the carbon isotope composition of ecosystem-respired CO₂ in a coastal Douglas-fir forest. *Plant cell & Environ*, 2008, **31**: 435~453
- 16 Schymanski S, Roderic ML, Sivapalan M, Hutley LB, Beringer J. A test of the optimality approach to modeling canopy properties and CO₂ uptake by natural vegetation. *Plant Cell & Environment*, 2007, **30**: 1586~1598
- 17 Wang YP, Leung R. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I: Model description and comparison with multi-layered model. *Agric & For Meteorol*, 1998, **91**: 81~111
- 18 Zhao P (赵平), Liu H (刘慧), Sun GC (孙谷畴). Inter species variation in stomatal sensitivity to vapor pressure deficit in four plant species. *Acta Sci Nat Univ Sunyatsen* (中山大学学报自然科学版), 2007, **46**: 63~68
- 19 Bonan GB. A biophysical surface –energy budget analysis of soil-temperature in boreal forest of interior Alaska. *Water Resour Res*, 1991, **27**: 167~781
- 20 Bai XF (柏新富), Zhu JJ (朱建军), Zhao AF (赵爱芬), Su PX (苏培玺), Bu QM (卜庆梅), Zhao X (赵雪). Comparison of physiological adaptabilities of several desert plants to drying stress. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2008, **14** (6): 763~768
- 21 Li XY (李向义), Lin LS (林丽莎), Zhang XM (张希明), Zeng FJ (曾凡江). Characteristics of water status in *Populus euphratica* outside the Oases in the Taklamakon Desert. *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2007, **13** (6): 763~766
- 22 Keeling CD. The concentration and isotopic abundance of atmospheric carbon dioxide in rural areas. *Geochim et Cosmochim Acta*, 1958, **13**: 322~334
- 23 Hemming D, Yakir D, Ambus P, Aurela M, Bessons C, Black K, Buchmann N, Burllett R, Cescatti A, Clement R, Gross P, Granier A, Grünwald T, Havrankova K, Janous D, Janssens IA, knohl A, Östuer BK, Kowalski A, Laurila T, Mata C, Marcolla B, Matteucci G, Moncrieff J, Moors EJ, Osborne B, Perera JS, Pihlatie M, Pihlatie M, Pilegaard K, Ponti F, Rosova Z, Rossi F, Scartazza A, Vesala T. Pan-European delta C-13 values of air and organic mater from forest ecosystems. *Global Change Biosphere*, 2005, **11**: 1065~1093
- 24 Hymus GJ, Maseyk K, Valentini R, Yakir D Large daily variation in ¹³C-enrichment of leaf-respired CO₂ in two *Quercus* forest canopies. *New Phytologist*, 2005, **167**: 337~384
- 25 Ponton S, Flanagan LB, Alstaed KP, Johnson B, Morgenstern K, Kljun N, Black TA, Barr A. Comparison of ecosystem water use efficiency among Douglas-fir forest, aspen and grassland using eddy covariance and isotope techniques. *Global Change Biol*, 2006, **12**: 294~310
- 26 Högberg P, Johansson C, Hällgren JE. Studies of ¹³C in the foliage reveal interaction between nutrients and water in fertilization experiments. *Plant & Soil*, 1993, **152**: 207~214
- 27 Sage RF, Kubian DS. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthetic products and ecosystem respiratory CO₂ and their response to seasonal climate variability. *Oecologia*, 2007, **140**: 340~351
- 28 Percy RW, Muracka H, Vallaclares F. Crown architecture in sun and shade environments: Assessing functional and trade-offs with a three dimensional simulation model. *New Phytologist*, 2005, **166**: 791~800
- 29 Scartazza A, Mata C, Matteucci G, Yakir D, Moscatello S, Brugnoli E. Comparison of δ¹³c of photosynthetic products and ecosystem respiration CO₂ and their response to seasonal climate variability. *Oecologia*, 2004, **140**: 340~351
- 30 Monclus R, Dreyer E, Villar M, Delmotte FM, Delay D, Petit JM, Barbaroux C, Thiec DL, Bréchet C, Brignolas F. Impact of drought on productivity and water use efficiency in 29 genotypes of *Populus deltoides* & *Populus nigra*. *New Phytologist*, 2006, **169**: 765~777