

薛浩,杨杰,杨淇越,等.河西走廊3种杨树(*Populus* spp.)防护林气体交换特性对环境因子的响应[J].中国沙漠,2026,46(4): 66-76.

河西走廊3种杨树(*Populus* spp.)防护林气体交换特性对环境因子的响应

薛浩¹, 杨杰¹, 杨淇越², 王玉哲¹, 鲁延芳³, 屈鹏⁴

(1. 福建农林大学 林学院, 福建 福州 350002; 2. 中国科学院西北生态环境资源研究院 干旱区生态安全与可持续发展全国重点实验室/临泽内陆河流域研究站, 甘肃 兰州 730000; 3. 张掖市林业科学研究院, 甘肃 张掖 734000; 4. 甘肃省基础地理信息中心, 甘肃 兰州 730000)

摘要: 探究不同杨树(*Populus* spp.)的气体交换特性及其对多情景环境的响应差异,有利于促进对防护林环境适应策略的理解,对维护干旱区绿洲生态系统的可持续发展具有重要生态意义。本研究利用LI-6800F光合-荧光全自动测量系统对3种典型杨树——胡杨(*Populus euphratica*)、新疆杨(*Populus alba* var. *pyramidalis*)、二白杨(*Populus gansuensis*)的温度、饱和水汽压差(*VPD*)和 CO_2 光合响应曲线进行观测,通过模拟增温、增加*VPD*及升高 CO_2 浓度变化,对比分析多情景模式下净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)和水分利用效率(*WUE*)的差异。结果表明:(1)增温显著影响了3种杨树的 P_n 、 G_s 、 Tr 和*WUE*,随增温幅度增加,3种杨树的 P_n 、 G_s 、 Tr 均呈现先上升后下降的趋势,*WUE*均呈现先下降后上升的趋势,整体来看,胡杨具有更高的 P_n 、 G_s 和 Tr ,新疆杨具有更高的*WUE*。(2)增加*VPD*显著降低了3种杨树的 P_n ,但显著提高了其*WUE*(新疆杨除外),胡杨和二白杨的 G_s 及 Tr 随*VPD*的增加呈现先升高后降低的趋势(二白杨 Tr 为线性下降),整体来看,胡杨具有更高的 P_n 、 G_s 和 Tr ,但*WUE*明显小于另外2种杨树。(3) CO_2 浓度升高显著提高了3种杨树 P_n 和*WUE*,而对其 G_s 和 Tr 的影响存在差异,其中新疆杨的 G_s 和 Tr 及胡杨的 Tr 随 CO_2 浓度升高呈现先上升后下降的趋势,二白杨的 G_s 和 Tr 及胡杨的 G_s 随 CO_2 浓度变化不显著。(4)无论是增温还是*VPD*升高处理下,胡杨均表现出更高的 P_n 、 G_s 和 Tr ,表明在同一生境中,胡杨对温度和水分的适应能力强于新疆杨和二白杨;当 CO_2 浓度不高于 $400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,二白杨与胡杨的 P_n 差异不明显,当 CO_2 浓度高于 $400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,二白杨的 P_n 明显更大,表明二白杨对高 CO_2 环境的响应更为敏感。在不同情景模式下,3种杨树的气体交换特性存在明显种间差异。干旱区生存环境严酷,而胡杨在高温、干旱等恶劣环境中表现出较强的生态适应能力,故建议优先将其作为研究区的优势造林树种。

关键词: 杨树防护林; 气体交换; 环境因子; 光合响应曲线; 水分利用效率

文章编号: 1000-694X(2026)04-066-11

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2025.00176

中图分类号: S718.55+1.2

文献标志码: A

0 引言

干旱区约占全球陆地面积的41%,是世界上最脆弱敏感的地区之一,频繁遭受风沙灾害、土地退化、极端天气等一系列严峻挑战^[1-3]。植物作为干旱区生态系统的核心组成部分,在调节气候、维持碳平衡、减缓温室气体浓度上升方面发挥着重要作用^[4-5]。受全球气候变暖的影响,干旱区的干旱强度

和频率都显著增强,导致植被大规模死亡^[6]。在此背景下,探究植物对环境变化的响应机制,成为揭示干旱区生态系统可持续性的关键科学问题。杨树(*Populus* spp.)作为该区域生态防护的主要树种,其生长状况直接关系到生态防护成效。长期以来,杨树因其速生性,能够在相对较短的时间内形成一定规模的植被覆盖,且根系发达,能够有效固定土壤,防止水土流失^[7],因此在阻止沙漠扩张、保护绿

收稿日期:2025-09-10; 改回日期:2025-12-01

资助项目:国家自然科学基金面上项目(52172300);甘肃省陇原青年英才项目;甘肃省自然资源厅科技创新项目(202408)

作者简介:薛浩(2001—),男,甘肃礼县人,硕士研究生,主要从事干旱区生态水文方面的研究。E-mail: 13693595403@163.com

通信作者:杨淇越(E-mail: yangqy@lzb.ac.cn)

洲生态方面发挥了关键作用。然而,近年来该地区杨树出现了衰败现象,严重影响了其生态防护功能的持续发挥。杨树衰败的核心诱因很可能与环境胁迫(如干旱、高温)导致的光合功能受损密切相关。光合作用对植物的生长、发育及生存具有关键作用^[8],净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(Tr)和水分利用效率(WUE)等气体交换参数是量化其抗逆性与环境适应能力的重要指标^[9-12];而光合作用响应曲线的测定是植物光合生理生态学研究的核心方法,有助于判定植物光合作用能力及其环境变化的影响程度^[13]。

研究表明,目前大气中 CO_2 浓度每年以 $1.5 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 速度上升,预计未来将达到 $538 \sim 670 \mu mol \cdot mol^{-1}$ ^[14];同时,全球平均气温也将在2080年比工业革命前高 $2 \text{ } ^\circ C$ ^[15],且全球超过53%的植被覆盖区域饱和水汽压差(VPD)呈急剧增加趋势^[16]。温度、 VPD 和 CO_2 浓度是调控植物 P_n 、 G_s 和 Tr 等气体交换参数的关键环境因子,因此近年来学者们围绕植物气体交换对上述3种环境因子的响应开展了大量研究,已取得系列成果。曹生奎等^[17]对胡杨(*Populus euphratica*)与温度之间的响应关系进行研究发现,胡杨的 P_n 与温度呈二项式关系,最适宜胡杨进行气体交换的温度是 $35 \text{ } ^\circ C$ 左右。李树鑫等^[18]针对杨树与气温之间的响应关系研究时则指出,气温适度增加可促进杨树叶氮含量提高、根茎叶器官生长,但叶 WUE 下降。於嘉禾等^[19]研究发现,较高的 VPD 促使植物倾向于降低 G_s 以便在给定的碳增益下达到水分损失的最小化,限制了植物的实际光合速率。此外,模拟研究表明,大气 CO_2 浓度升高 $200 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 条件下,群众杨(*Populus popularis* ‘35-44’)的叶片 G_s 降低, Tr 减弱, WUE 显著提高^[14]。在非杨属木本植物中也有类似发现,如 CO_2 浓度升高促进了南方红豆杉(*Taxus chinensis* var. *mairei*)的 P_n ,长期处于高 CO_2 浓度环境下,其相关光合结构可能发生了适应性变化^[20]。

相比之下,针对河西走廊地区的杨树防护林,采用活体测量方法系统开展温度、 VPD 和 CO_2 响应曲线的对比研究仍相对缺乏。本研究以3种杨树防护林为研究对象,开展野外定位观测,通过测定叶片活体气体交换参数及水势,系统比较不同温度、 VPD 和 CO_2 浓度下 P_n 、 G_s 、 Tr 和 WUE 的响应特征。研究结果有助于深入揭示干旱区杨树光合作用对温度、 VPD 和 CO_2 浓度的响应与适应机制,为预测气

候变化情境下杨树生理生态功能变化提供科学依据,同时为干旱区防护林的生态修复与重建提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于巴丹吉林沙漠南缘的中国科学院临泽内陆河流域综合研究站($39^\circ 21' N$ 、 $100^\circ 07' E$)北部及南部的林地,海拔 $1\,384 \text{ m}$ (图1)。该区域属于典型的温带大陆性干旱气候,夏季炎热干燥,冬季严寒,多年平均降水量约 110 mm ,年蒸发量 $2\,390 \text{ mm}$ 。最高气温 $39.1 \text{ } ^\circ C$,最低气温 $-27.0 \text{ } ^\circ C$,年平均气温为 $8.9 \text{ } ^\circ C$,年均风速 $3.2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$,年均无霜期 165 d 。地带性土壤主要为灰棕漠土^[21]。该区域广泛种植多种杨树防护林,本研究选取胡杨、新疆杨(*Populus alba* var. *pyramidalis*)和二白杨(*Populus gansuensis*)3种杨树防护林。在每种防护林内建立3个 $20 \text{ m} \times 20 \text{ m}$ 的样方,在每个样方内分别选取健康、长势一致的3棵杨树,在向阳面中上部选取大小一致且无遮挡的叶片测定光合及其他响应曲线。

1.2 光合响应曲线测定

2023年8月中旬,选择光照充足的时间段(09:00—11:30),利用LI-6800F光合-荧光全自动测量系统(LI-COR,美国)测定杨树光合响应曲线。测定指标包括净光合速率(P_n , $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,以 CO_2 计量)、气孔导度(G_s , $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,以 H_2O 计量)和蒸腾速率(Tr , $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,以 H_2O 计量),根据测定值计算瞬时水分利用效率(WUE , $\mu mol \cdot mmol^{-1}$), $WUE = P_n / Tr$ 。为保证测定结果的可靠性,每株测量重复4次。测量时尽量将叶片铺满叶室,无相互遮盖。测定时选用自带红蓝光源的 $2 \text{ cm} \times 3 \text{ cm}$ 叶室,叶室光强恒为 $1\,800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,叶室压差 0.1 kPa ,气体流速 $500 \mu mol \cdot s^{-1}$,混合风扇转速为 $10\,000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$,叶温 $25 \text{ } ^\circ C$, CO_2 浓度为 $400 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 。根据IPCC发布的增温、高排放 CO_2 浓度和 VPD 情景模式预测以及河西走廊当地气候,分别设定7个温度水平(梯度为 25.0 、 27.5 、 30.0 、 32.5 、 35.0 、 37.5 、 $40.0 \text{ } ^\circ C$),7个 VPD 水平(梯度为 1 、 2 、 3 、 4 、 5 、 6 、 7 kPa)及6个 CO_2 浓度(梯度为 100 、 200 、 400 、 600 、 800 、 $1\,000 \mu mol \cdot mol^{-1}$),在测定每种光合响应曲线时,控制其他环境条件不变。

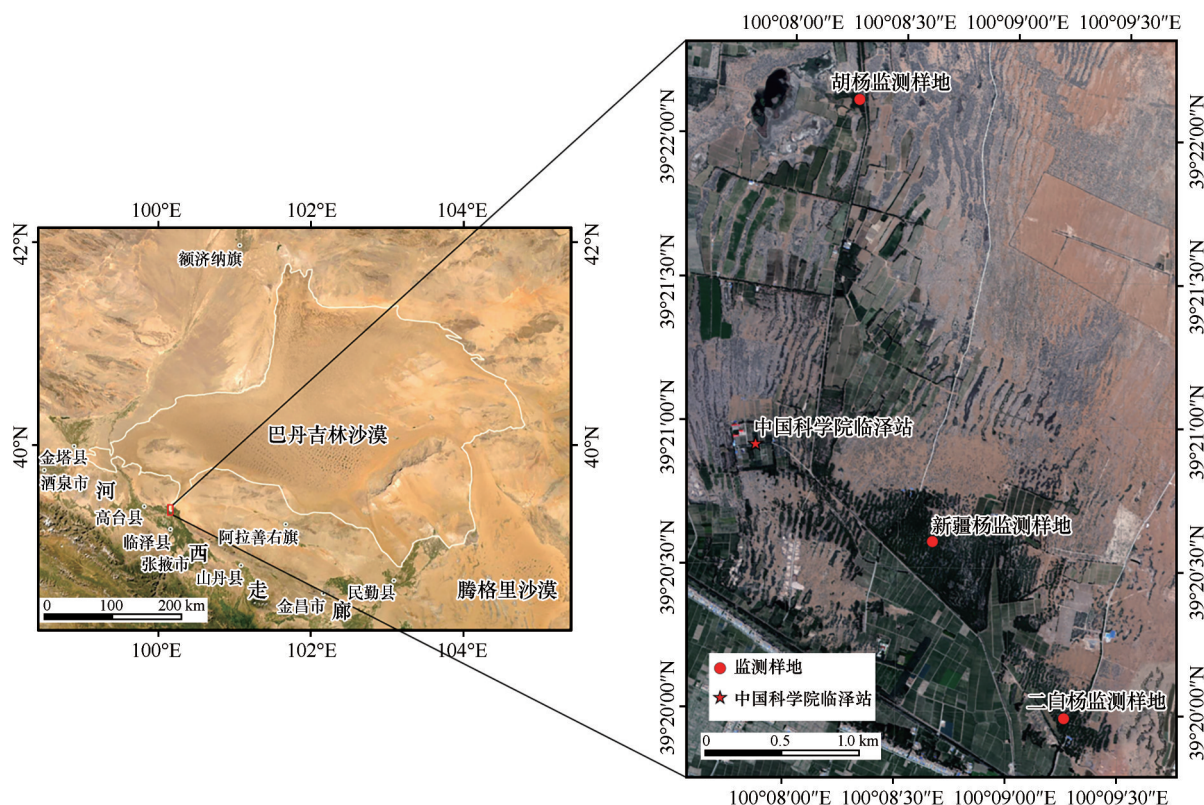


图1 3种杨树监测样地分布

Fig.1 Distribution of the monitoring plots of three *Populus* species

1.3 叶片水势测定

于杨树生长季2023年8月中旬,对拟测定光合响应曲线的叶片取3~5片用植物压力室(Model 1515D; PMS Instrument Company, Corvallis, OR, 美国)于凌晨(04:30—06:00)测定叶水势(Ψ_{pd} , MPa),并用同样方法测定正午(当地时间14:00—15:30)叶水势(Ψ_{mid} , MPa),结果如表1所列。

表1 3种杨树植株特征

Table 1 The plant characteristics of three *Populus* species

树种	树高 /m	胸径 /cm	水势/MPa	
			凌晨 Ψ_{pd}	正午 Ψ_{mid}
胡杨	9.54±0.25 ^c	22.15±0.42 ^c	-3.00±0.07 ^b	-3.16±0.09 ^b
新疆杨	12.48±0.19 ^a	28.65±0.55 ^a	-0.49±0.01 ^a	-1.72±0.13 ^a
二白杨	10.67±0.28 ^b	23.75±0.27 ^b	-0.41±0.03 ^a	-1.82±0.12 ^a

注:表中数值为平均值±标准误差(SE);同列中不同字母表示不同树种间差异显著($P<0.05$)。

1.4 数据处理

使用SPSS 27.0软件对数据进行正态分布和方差齐性检验;采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)和Duncan检验对3种杨树的树高、胸径和叶片

水势进行差异显著性分析和事后检验($P<0.05$);利用Pearson相关性系数分析杨树气体交换参数与环境因子之间的相关关系。

1.5 光合响应曲线模型拟合

叶片温度、VPD和CO₂浓度对杨树的 P_n 、 G_s 、 Tr 和 WUE 影响的单因素模型选用常见的经验模型(线性模型和二次曲线模型)进行拟合。

$$Y = aX + b \quad (1)$$

$$Y = aX^2 + bX + c \quad (2)$$

式中: Y 可带入3种杨树的 P_n 、 G_s 、 Tr 和 WUE , X 分别可带入温度(°C)、VPD(kPa)和CO₂浓度($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)进行计算; a 、 b 、 c 为拟合参数。

2 结果与分析

2.1 3种杨树气体交换特性与温度的关系

3种杨树的 P_n 随温度的变化趋势相同,均呈显著二项式关系($P<0.05$)。胡杨的 P_n 在增温过程中先升后降,当温度达到35 °C时, P_n 达到峰值24.88 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;新疆杨和二白杨的 P_n 在增温过程中也先升后降,并且在30 °C时 P_n 达到峰值,分别为23.00

和 $22.98 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (图2A)。3种杨树的 G_s 和 Tr 与温度呈显著二项式关系 ($P<0.05$, 图2B、C), 且3种杨树的 G_s 和 Tr 变化趋势一致, 均随着温度增高先升后降。3种杨树的 WUE 与温度呈显著二项式关

系 ($P<0.05$, 图2D), 在增温过程中3种杨树的 WUE 先降后升。整体来看, 在增温过程中, 3种杨树的 P_n 、 G_s 、 Tr 和 WUE 差距明显, 其中胡杨具有更高的 P_n 、 G_s 和 Tr , 新疆杨具有更高的 WUE 。

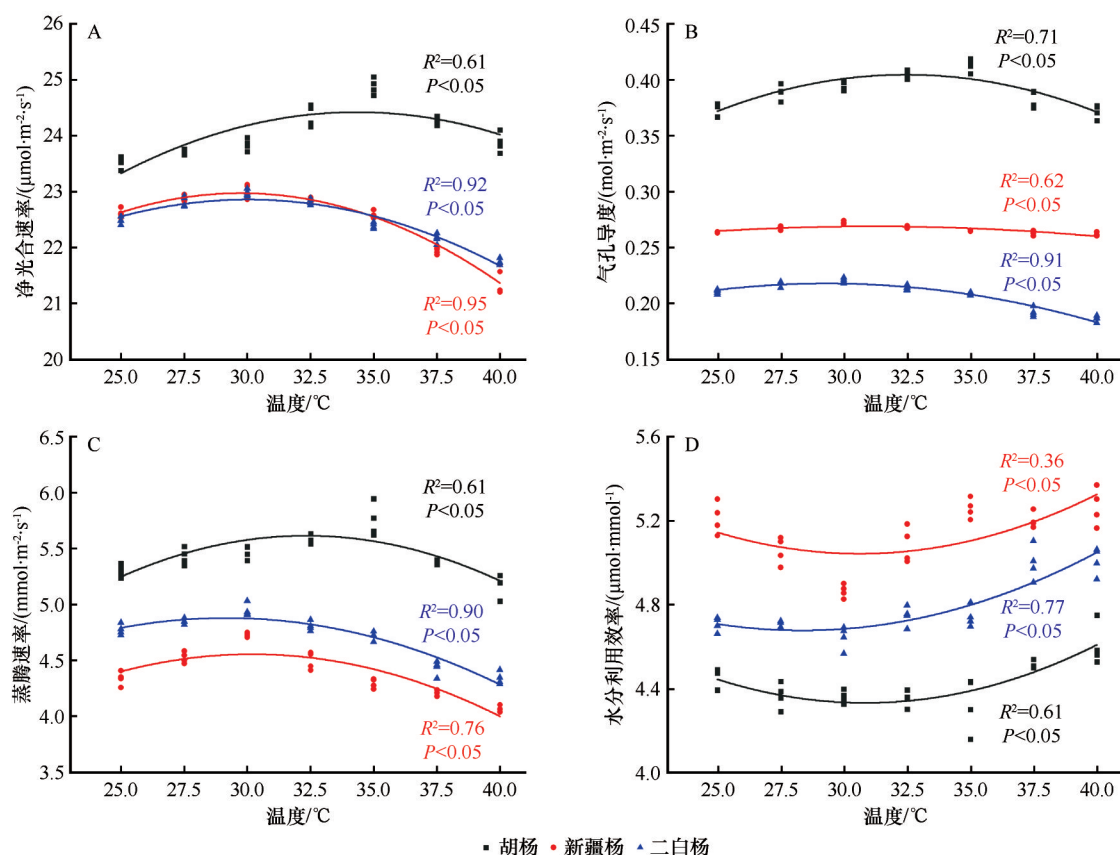


图2 3种杨树气体交换特性与温度的关系

Fig.2 Relationship between gas exchange characteristics and temperature of three *Populus* species

2.2 3种杨树气体交换特性与VPD的关系

随着 VPD 的增加, 3种杨树的 P_n 与 VPD 呈显著线性关系 ($P<0.05$, 图3A), 并且随着 VPD 的增加 P_n 逐渐下降。胡杨和二白杨的 G_s 与 VPD 呈显著二项式关系 ($P<0.05$), 且二者的 G_s 随 VPD 变化呈现先升后降的趋势。相比之下, 新疆杨的 G_s 与 VPD 无显著相关性 ($P>0.05$, 图3B)。在 VPD 增加过程中, 3种杨树的 Tr 随 VPD 的变化趋势不一致, 其中胡杨的 Tr 与 VPD 呈显著二项式关系 ($P<0.05$); 二白杨的 Tr 与 VPD 呈显著线性关系 ($P<0.05$), 并随 VPD 的增加而下降; 新疆杨的 Tr 与 VPD 无显著相关性 ($P>0.05$) (图3C)。此外, 胡杨的 WUE 与 VPD 呈显著二项式关系 ($P<0.05$), 随着 VPD 的增大 WUE 呈缓慢上升趋势; 新疆杨的 WUE 与 VPD 呈显著线性关系 ($P<0.05$), 并随 VPD 的增加而下降; 二白杨的 WUE 与

VPD 呈显著线性关系 ($P<0.05$) (图3D), 并随 VPD 的增加而上升。整体来看, 在 VPD 增加的过程中, 3种杨树的 P_n 、 G_s 、 Tr 和 WUE 差异明显, 其中胡杨具有更高的 P_n 、 G_s 和 Tr , 但 WUE 明显小于另外2种杨树。

2.3 3种杨树气体交换特性与CO₂的关系

随 CO_2 浓度的升高, 3种杨树 P_n 的变化趋势基本一致, 均与 CO_2 浓度呈极显著二项式关系 ($P<0.01$, 图4A)。随 CO_2 浓度的升高, 二白杨的 P_n 明显增大, 并在3种杨树中表现出最强的光合能力 ($41.14 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); 新疆杨的 P_n 增加较慢; 胡杨的 P_n 在 CO_2 浓度 $\leq 400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 其 CO_2 响应曲线与二白杨趋于一致, 且二者的 P_n 差异不明显, 而在 CO_2 浓度 $> 400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 二白杨的 P_n 明显大于胡杨。新疆杨的 G_s 随 CO_2 浓度升高呈显著二项式关系 ($P<0.05$), 随 CO_2 浓度升高 G_s 呈先升后降的趋势;

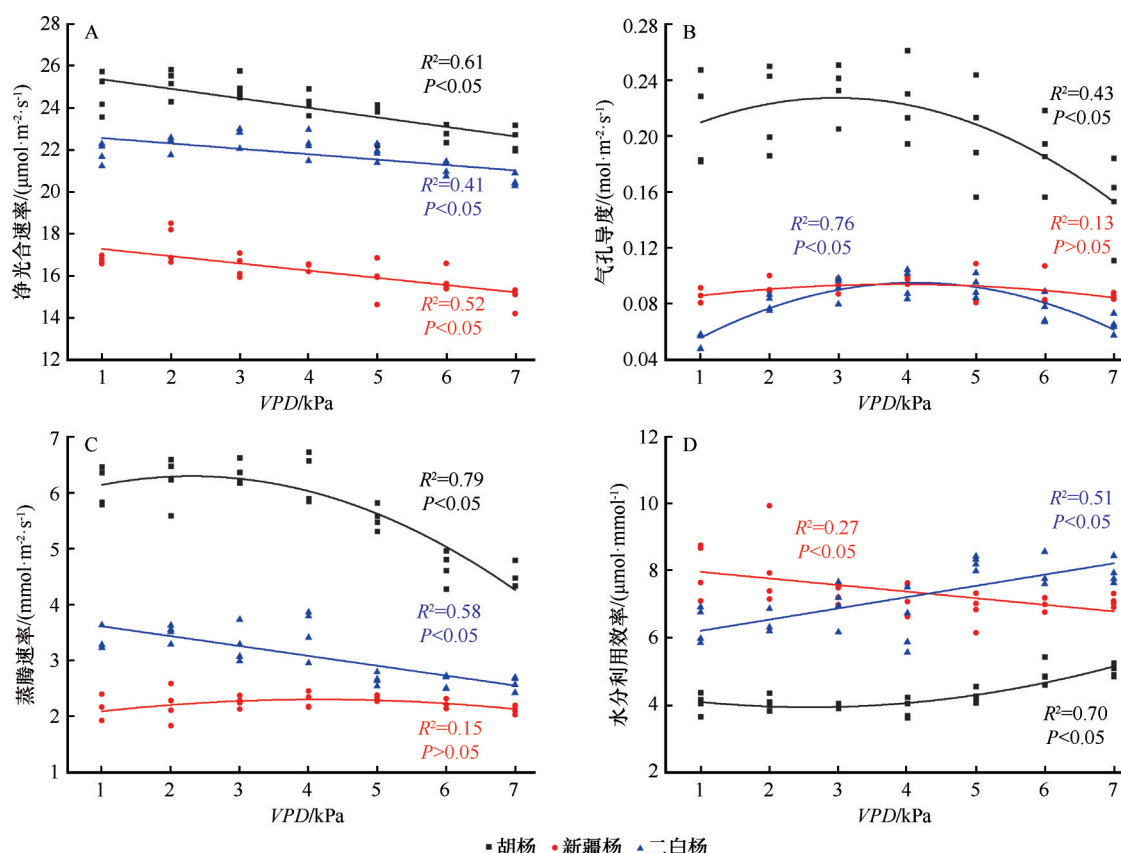


图3 3种杨树气体交换特性与VPD的关系

Fig.3 Relationship between gas exchange characteristics and VPD of three *Populus* species

胡杨和二白杨的 G_s 随 CO_2 浓度变化无关联, 变化不显著 ($P>0.05$, 图4B)。胡杨和新疆杨的 Tr 与 CO_2 浓度呈显著二项式关系 ($P<0.05$), 均随 CO_2 浓度升高表现出先升后降的趋势; 相比之下, 二白杨的 Tr 与 CO_2 浓度之间相关性不显著 ($P>0.05$, 图4C)。3种杨树的 WUE 与 CO_2 浓度呈极显著二项式关系 ($P<0.01$, 图4D), 随 CO_2 浓度升高 WUE 逐渐上升后趋于稳定, 其中胡杨和新疆杨的 WUE 较为接近。

2.4 3种杨树气体交换特性与环境因子的关系

通过对3种杨树叶片气体交换特性与环境因子进行相关分析(表2)发现, 3种杨树的 P_n 均与温度、VPD和 CO_2 浓度呈极显著相关 ($P<0.01$)。其中, 胡杨 P_n 与温度呈极显著正相关, 新疆杨和二白杨 P_n 与温度呈极显著负相关; 3种杨树的 P_n 与 CO_2 浓度都呈极显著正相关 ($P<0.01$), 与 VPD 都呈极显著负相关 ($P<0.01$)。3种杨树的 WUE 与 VPD、 CO_2 浓度呈极显著相关 ($P<0.01$), 其中胡杨和二白杨的 WUE 与 VPD 呈极显著正相关, 新疆杨的 WUE 与 VPD 呈极显著负相关。温度、VPD 和 CO_2 浓度会通过影响叶

片气孔的开放, 间接对 Tr 和 P_n 造成影响。3种环境因子与 Tr 和 G_s 的相关性因杨树种类不同而存在差异, 具体来说, 温度分别与新疆杨和二白杨的 Tr 和 G_s 呈显著负相关 ($P<0.05$), 而与胡杨的 Tr 和 G_s 的相关性不显著 ($P>0.05$); VPD 与胡杨的 Tr 和 G_s 呈极显著相关 ($P<0.01$), 而与新疆杨的 Tr 和 G_s 相关性不显著 ($P>0.05$); CO_2 浓度与新疆杨的 Tr 和 G_s 呈极显著相关 ($P<0.01$), 而与二白杨的 Tr 和 G_s 之间相关性不显著 ($P>0.05$)。

3 讨论

3.1 温度对3种杨树气体交换特性的影响

温度是影响植物生长发育的重要因子, 对植物的光合作用以及气孔开合等过程具有重要影响^[22]。本研究表明, 3种杨树的 P_n 随温度的增加呈先升高后下降的趋势, 胡杨的 P_n 在 $35^\circ C$ 时达到最大值, 而新疆杨和二白杨的 P_n 在 $30^\circ C$ 左右时便达到最大值, 这与曹生奎等^[17]对胡杨的研究结果一致。这说明胡杨在一定程度上能够耐受相对较高的温度, 并且

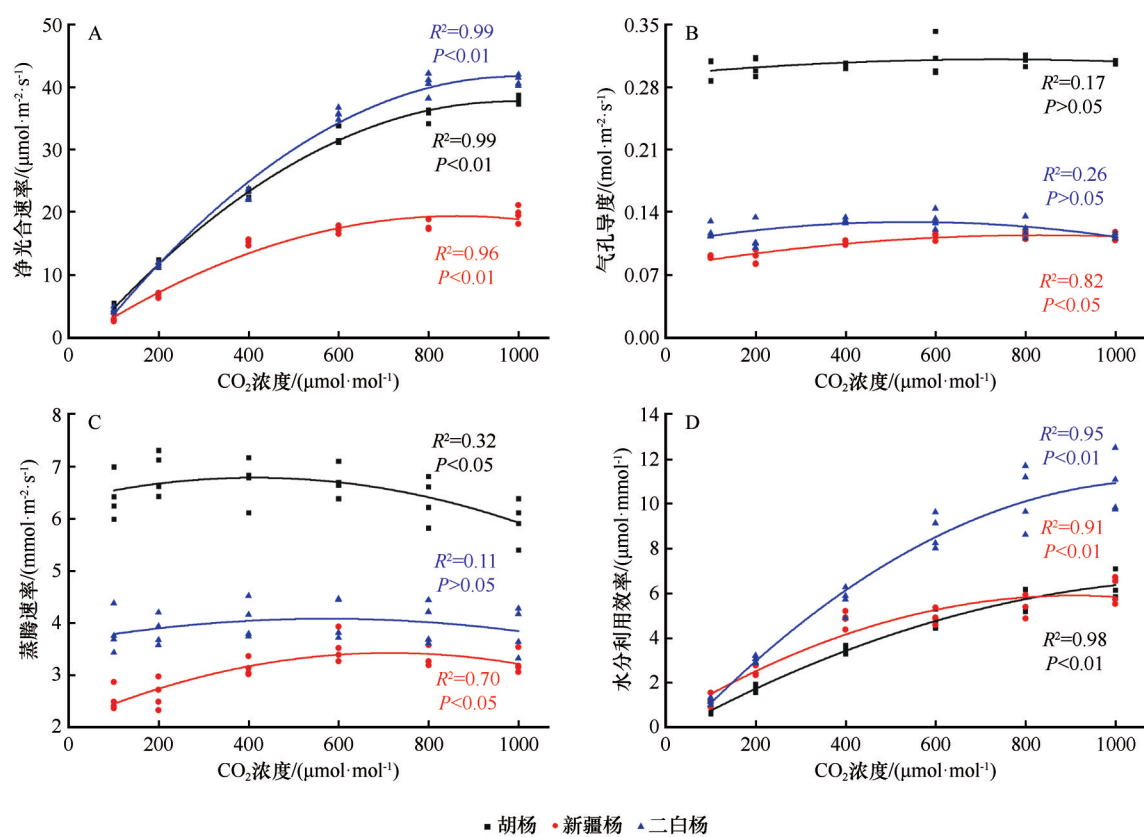


图 4 3 种杨树气体交换特性与 CO₂ 的关系

Fig.4 Relationship between gas exchange characteristics and CO₂ of three *Populus* species

表 2 3 种杨树气体交换特性与环境因子相关系数

Table 2 Correlation coefficient between gas exchange characteristics and environmental factors of three <i>Populus</i> species					
树种	环境因子	净光合速率 P_n	蒸腾速率 Tr	气孔导度 G_s	水分利用效率 WUE
胡杨	温度	0.518**	-0.017	-0.065	0.486**
	饱和水汽压差 VPD	-0.791**	-0.526**	-0.801**	0.724**
	CO ₂ 浓度	0.960**	0.352	-0.441*	0.974**
新疆杨	温度	-0.770**	-0.434*	-0.643**	0.417*
	饱和水汽压差 VPD	-0.736**	-0.061	0.079	-0.543**
	CO ₂ 浓度	0.915**	0.838**	0.688**	0.904**
二白杨	温度	-0.724**	-0.789**	-0.797**	0.787**
	饱和水汽压差 VPD	-0.656**	0.120	-0.773**	0.728**
	CO ₂ 浓度	0.959**	0.006	0.076	0.954**

注：*和**分别代表在 $P<0.05$ 和 $P<0.01$ 水平上的显著。

在 35 °C 附近能够达到光合作用的最佳状态。在所设定的增温水平内,胡杨的 P_n 明显大于新疆杨和二白杨,一方面可能是因为胡杨的叶片较厚^[23]、角质层发达,能够有效减少其在高温下水分的流失^[24];另一方面,参与胡杨光合作用相关的酶,如核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)在 25~35 °C 具有较高的活

性和稳定性,能够更有效地催化 CO₂ 的固定和同化反应,提高光合效率^[25]。而新疆杨和二白杨的相关酶对温度的适应性较胡杨差,在这一温度范围内活性相对较低。此外,在增温过程中,胡杨始终具有更高的 P_n 、 Tr 和 G_s ,这可能是因为胡杨有更发达的根系,使其能够在干旱环境中从更深更广的土壤中吸收水分,为光合作用等生理过程提供充足的水分

供应,从而保证高净光合速率的维持^[26]。在本研究中,杨树的 T_r 和 G_s 随温度增加呈现先上升后下降的变化趋势,这与前人对沙棘 (*Hippophae rhamnoides*)、糙皮桦 (*Betula utilis*) 和杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 的研究结果一致^[27-28]。这是因为植物的气孔功能和水分平衡机制均受温度的调控。当温度未超过植物生理耐受上限时,植物通过加快 T_r 释放由温度升高带来的多余热量,以避免叶片温度过高导致的热损伤。而蒸腾增加通常伴随着 G_s 的上升,因为气孔开放是蒸腾作用的前提^[29]。当温度继续升高,超过植物的生理耐受上限时, T_r 的持续升高会导致叶片水分流失速度远超根系吸水速度,迫使植物进入水分胁迫状态,同时叶片合成的脱落酸 (ABA) 等信号分子会诱导保卫细胞失水收缩,促使气孔关闭^[30]。这一机制是植物在极端高温引发水分亏缺环境下的一种长期适应性策略。

水分利用效率 (WUE) 是光合作用和蒸腾特性的综合体现^[31]。本研究发现,增温显著提高了3种杨树的 WUE ,这与前人对泡泡刺 (*Nitraria sphaerocarpa*)、梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 和柠条 (*Caragana korshinskii*) 的研究结果一致^[32]。这是因为在增温处理下,植物的 P_n 通常会随酶活性及光反应效率的提升而增加,从而固定更多的 CO_2 ,促进植物生长并提高植物 WUE ^[33]。同时,温度升高时,植物通过感知水分状况或温度信号,促使气孔部分关闭,以此抑制 T_r 的增幅。由于此时光合作用的提升幅度通常大于水分蒸发的增加速率,因此最终表现为植物 WUE 的提高^[34]。此外,本研究还发现,3种杨树的 WUE 存在明显差异,在短期增温处理下,新疆杨的 WUE 明显大于胡杨,这与前人对杨树的研究结果不一致^[35],这可能是因为3种杨树对各自原生境的长期适应,短期的升温对其核心水分利用策略影响有限,但通过温度胁迫的梯度变化,放大了其在 P_n 和 T_r 响应上的固有差异,最终导致 WUE 差异更明显^[18]。其中,胡杨对原生境的适应策略在短期增温下未体现出优势,反而限制了其 WUE 的提升,使得其 WUE 小于新疆杨。

3.2 VPD对3种杨树气体交换特性的影响

饱和水汽压差 (VPD) 通常用于衡量植物生长环境的水分状况,是描述空气中水分干燥程度的指标,可影响植物气孔的开闭程度,调控植物蒸腾和光合

等生理过程^[36-37]。本研究表明,随着 VPD 的增大,3种杨树的 P_n 均呈显著下降趋势,这与前人对油松的研究结果一致^[38],这是因为 VPD 增大会加剧叶片水分亏缺,从而影响光合作用相关酶的活性;水分不足时,羧化酶等酶的空间结构与活性中心构象可能改变,降低其对底物的亲和力与催化效率,最终致使光合作用暗反应受阻,净光合速率下降^[25]。研究表明,胡杨和二白杨的 G_s 和 T_r 均呈现降低趋势,且胡杨的 G_s 和 T_r 值明显大于新疆杨和二白杨,这说明较新疆杨和二白杨而言,胡杨是一种高光合、高蒸腾的树种^[39]。此外,虽然胡杨和二白杨的 P_n 和 T_r 总体均呈降低趋势,但 WUE 却随 VPD 增大而呈上升趋势,可能的原因如下:一是渗透调节机制,即在水分胁迫条件下,胡杨和二白杨能够主动积累脯氨酸和可溶性糖等物质,以降低细胞渗透势、维持渗透平衡,从而减少水分散失^[40];二是气孔调控因素,水分胁迫下胡杨和二白杨 P_n 的下降速度滞后于 T_r 的下降,表明蒸腾作用对水分胁迫的响应较光合作用更敏感,其提前下降有助于提升叶片 WUE 。研究表明, VPD 通过调控气孔开闭行为显著影响植物的 WUE ^[41-42]。当 VPD 增大时,叶片通过降低水势引起气孔关闭来减小蒸腾水分散失 (表1),以减小小穴的危险性和膨压损失,从而维持植物体内的水分平衡与生理稳定,确保植物在复杂多变的环境中得以正常生长与发育,这是 VPD 增大时胡杨和二白杨 WUE 升高的主要原因。之前研究表明^[43],随着 VPD 的增大,植物叶片的 G_s 先升后降,在适度的 VPD 范围内,叶片 G_s 达到最大值,而后开始减小,这与本研究结果一致,而与高冠龙等^[42]对胡杨的研究结果不一致,一方面可能是因为 VPD 刚开始增加时,胡杨会将其识别为一种轻度的环境胁迫,为了保证光合作用的正常进行会作出一定的应激反应,短暂地提高 G_s ,以增加 CO_2 的吸收,从而维持光合作用的效率,满足自身生长和代谢的需求;另一方面可能是植物激素在气孔运动的调节中起到重要作用,如生长素、细胞分裂素等激素的含量可能会相对增加,这些激素可以促进气孔开放,导致 G_s 升高^[43]。

3.3 CO_2 浓度对3种杨树气体交换特性的影响

当 CO_2 浓度在短期内升高时,植物叶片内部的 CO_2 分压会随之上升,这一变化为光合作用提供了更充足的底物,不仅能诱导 Rubisco 酶的羧化活性

增强,还能有效抑制光呼吸过程,因此光合作用效率提高,从而促进植物生长^[44]。同时,气孔导度降低导致植物蒸腾速率下降,进而导致叶片 WUE 升高。本研究表明,随 CO_2 浓度的升高,3种杨树的 P_n 和 WUE 显著上升, G_s 和 Tr 受 CO_2 浓度变化的影响较小,其中新疆杨的 G_s 和 Tr 随 CO_2 浓度的升高先增大后减小。这表明3种杨树对 CO_2 的响应敏感性体现在 P_n 和生长发育方面,对 G_s 和 Tr 影响较小,这与 Kimball 等^[45] 研究结果一致,这可能是因为在光照充足、温度较高的环境下,即使 CO_2 浓度有所变化,植物为了散热和保证光合作用的正常进行,气孔可能仍然保持一定程度的开放,使得 G_s 和 Tr 不会因 CO_2 浓度的变化而发生显著改变。本研究中,当 CO_2 浓度较小时,3种杨树的 Tr 随 CO_2 浓度的升高而缓慢增加,当 CO_2 浓度达到一定值后 Tr 不再增加而开始下降,这说明在自然环境中, CO_2 浓度通常处于一个相对稳定的范围,3种杨树已经适应了在该范围内进行气体交换和光合作用。当 CO_2 浓度出现异常升高时,植物通过调整 G_s 和 Tr 来维持自身的生长和代谢平衡,以保证在不同的 CO_2 浓度条件下都能尽可能地适应环境,保持生存和生长的能力,这与前人对胡杨气孔导度研究结果一致^[30]。在 CO_2 富集环境中,植物会减少叶片气孔数量以降低 G_s ,维持水分平衡,这是植物为避免过量 CO_2 进入细胞引发代谢紊乱而形成的一种自我调节机制。

提高 WUE 是大气 CO_2 浓度升高对植物生长最有利的效应之一^[46]。本研究表明,在 CO_2 浓度升高条件下,3种杨树的 WUE 也随之提升,但升幅逐渐缓慢,这与段利民等^[13] 对杨树的研究结果一致;这可能是由于随着 CO_2 浓度持续升高,气孔导度进一步减小, Tr 降低的同时, CO_2 进入叶片的速率也受到限制,导致 P_n 的增长趋于饱和,从而使得 WUE 的升幅逐渐减小。此外,张小全等^[47] 研究表明, CO_2 浓度升高促使叶片 WUE 提升,这是 P_n 显著提升和 Tr 相应降低共同作用的结果,而 Rogers 等^[48] 和 Chai 等^[49] 则指出,在 CO_2 浓度升高时植物 P_n 增加有限,叶片 WUE 的提高更多是由于 Tr 降低引起的。因此,这些研究及本研究得出的叶片 WUE 随 CO_2 浓度升高而增加是由 P_n 的显著上升和 Tr 先增大后减小共同决定的,这为 CO_2 浓度升高促进叶片 WUE 提供支持。王建林等^[50] 研究发现,不同类型的植物在 WUE 对 CO_2 的响应机制存在差异, C_3 植物 WUE 的提高主要

依赖 P_n 的上升,而 C_4 植物则主要依靠 Tr 的降低。本研究所用的3种杨树均属于 C_3 植物,因此其 WUE 的提升与 P_n 显著增加密切相关。总体而言,叶片 WUE 的提高究竟是来源于 P_n 的上升、 Tr 的降低或二者共同作用,仍需进一步探讨。就本研究而言, CO_2 浓度升高引起 P_n 的显著增加,并促使气孔部分关闭,是导致叶片 WUE 显著升高的主要原因。需要注意的是, CO_2 浓度升高对植物的影响是复杂的,许多机制尚不明确^[10]。例如,部分研究表明,长期 CO_2 浓度升高处理会导致植物的光合能力逐渐下降,即出现了光合适应现象^[51]。然而,本研究的 CO_2 浓度仅设定在 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 以内,对于更高浓度下植物气体交换特性的变化,仍有待进一步研究。

4 结论

本研究通过模拟增温、增 VPD 及升 CO_2 浓度变化情景,探究了胡杨、新疆杨和二白杨的光合生理响应差异,结果表明:不同处理下3种杨树的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(Tr)和水分利用效率(WUE)的变化趋势存在差异。在增温与增 VPD 条件下,胡杨均表现出较高的 P_n 、 G_s 和 Tr ,其光合活性与资源利用能力显著优于新疆杨和二白杨,体现出对温度波动和水分胁迫更强的生态适应能力;在 CO_2 浓度升高处理中,当 CO_2 浓度不高于 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,二白杨与胡杨的 P_n 差异不显著,当 CO_2 浓度高于 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,二白杨的 P_n 显著高于胡杨,说明二白杨对高 CO_2 环境的响应更为敏感。综上所述,在不同情景模式下,3种杨树的气体交换特性存在种间差异和响应强度区别。胡杨对高温、干旱等严酷生境表现出更强的生态适应性,因此建议在本研究区域优先选用胡杨作为优势造林树种。

参考文献:

- [1] Bello J, Hasselquist N J, Vallet P, et al. Complementary water uptake depth of *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in mixed stands during an extreme drought[J]. Plant and Soil, 2019, 437 (1/2): 93–115.
- [2] 周红娟, 刘子赫, 刘柯言, 等. 不同降雨条件下北京土石山区混生乔灌植物的水分吸收和生态位特征[J]. 植物生态学报, 2024, 48(9): 1089–1103.
- [3] 杨杰, 薛浩, 杨淇越, 等. 巴丹吉林沙漠不同林龄梭梭(*Haloxylon ammodendron*)气体交换对增温的适应策略[J]. 中国沙

- 漠, 2025, 45(1): 195–203.
- [4] Vandvik V, Althuizen I H J, Jaroszynska F, et al. The role of plant functional groups mediating climate impacts on carbon and biodiversity of alpine grasslands[J]. *Scientific Data*, 2022, 9(1): 451.
 - [5] 王云霞, 刘莹, 付雨辰, 等. 干旱胁迫对连翘幼苗非结构性碳分配和水力特性的影响[J]. *生态学报*, 2024, 44(11): 4698–4707.
 - [6] Xu C Y, Liu H Y, Anenkhonov O A, et al. Long-term forest resilience to climate change indicated by mortality, regeneration, and growth in semiarid Southern Siberia[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(6): 2370–2382.
 - [7] 岳广阳, 赵哈林, 张铜会, 等. 科尔沁沙地杨树苗木生长过程中蒸腾耗水规律研究[J]. *中国沙漠*, 2009, 29(4): 674–679.
 - [8] 贺晓慧, 司建华, 周冬蒙, 等. 不同林龄梭梭(*Haloxylon ammodendron*)的光合特性和水分利用效率[J]. *中国沙漠*, 2023, 43(1): 20–26.
 - [9] 张翼, 叶尔江·拜克吐尔汗, 王宣璆, 等. 4种乔木幼树的光合性状对氮添加的响应[J]. *森林与环境学报*, 2023, 43(5): 457–464.
 - [10] 康红梅, 李花花, 徐当会, 等. 大气CO₂浓度及温度升高对高山灌木鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)生长及抗氧化系统的影响[J]. *生态学报*, 2020, 40(1): 367–376.
 - [11] Niinemets Ü. Variation in leaf photosynthetic capacity within plant canopies: optimization, structural, and physiological constraints and inefficiencies[J]. *Photosynthesis Research*, 2023, 158(2): 131–149.
 - [12] Alivia P, Subhankar M, Asmita P, et al. Seed priming with NaCl helps to improve tissue tolerance, potassium retention ability of plants, and protects the photosynthetic ability in two different legumes, chickpea and lentil, under salt stress[J]. *Planta*, 2023, 257(6): 111.
 - [13] 段利民, 闫雪, 刘廷玺, 等. 多重情景下半干旱地区人工杨树林光合生理特征[J]. *水土保持学报*, 2019, 33(1): 213–220.
 - [14] 王卫锋, 赵瑜琦, 高苗琴, 等. 群众杨幼苗叶光合特性与碳氮分配对CO₂浓度和气温升高的响应[J]. *林业科学*, 2023, 59(2): 40–47.
 - [15] 樊星, 秦圆圆, 高翔. IPCC第六次评估报告第一工作组报告主要结论解读及建议[J]. *环境保护*, 2021, 49(增刊2): 44–48.
 - [16] Yuan W P, Zheng Y, Piao S L, et al. Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth[J]. *Science Advances*, 2019, 5(8): eaax1396.
 - [17] 曹生奎, 冯起, 司建华, 等. 胡杨光合蒸腾与影响因子间关系的研究[J]. *干旱区资源与环境*, 2012, 26(4): 155–159.
 - [18] 李树鑫, 卢元兵, 段宝利, 等. 杨树(*Populus*)生理生态特性对增温、大气CO₂浓度升高和干旱响应的Meta分析[J]. *山地学报*, 2017, 35(5): 636–644.
 - [19] 於嘉禾, 王卫光, 陈泽峰. 全球旱地饱和水汽压差和根区土壤水分变化对植被生产力的影响及其成因[J]. *生态学报*, 2024, 44(11): 4808–4819.
 - [20] 张智勇, 黄庆丰. 不同CO₂浓度对南方红豆杉光合速率的影响[J]. *贵阳学院学报(自然科学版)*, 2023, 18(1): 49–52.
 - [21] 马帅, 周海, 种培芳, 等. 平茬对四翅滨藜补偿生长及水分生理特征的影响[J]. *西北植物学报*, 2024, 44(3): 353–361.
 - [22] 游桂莹, 张志渊, 张仁铎. 全球陆地生态系统光合作用与呼吸作用的温度敏感性[J]. *生态学报*, 2018, 38(23): 8392–8399.
 - [23] 马迎宾, 黄雅茹, 苏智, 等. 乌兰布和沙漠绿洲3种杨树叶片性状研究[J]. *中南林业科技大学学报*, 2019, 39(8): 10–15.
 - [24] 李端, 司建华, 张小由, 等. 胡杨(*Populus euphratica*)对干旱胁迫的生态适应[J]. *中国沙漠*, 2020, 40(2): 17–23.
 - [25] 孙永江, 王琪, 邵琪雯, 等. 高温胁迫对植物光合作用的影响研究进展[J]. *植物学报*, 2023, 58(3): 486–498.
 - [26] 张波, 卢凯燕, 张晓宇, 等. 盐胁迫下胡杨根系发育与遗传调控[J]. *北京林业大学学报*, 2025, 47(1): 72–84.
 - [27] 叶旺敏, 熊德成, 杨智杰, 等. 模拟增温对杉木幼树生长和光合特性的影响[J]. *生态学报*, 2019, 39(7): 2501–2509.
 - [28] 阮成江, 李代琼. 黄土丘陵区沙棘气孔导度及其影响因子[J]. *西北植物学报*, 2001(6): 30–36.
 - [29] 张雅婷, 叶旺敏, 熊德成, 等. 杉木幼树光合特性与生长的季节变化及其对土壤增温的响应[J]. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 195–202.
 - [30] 司建华, 常宗强, 苏永红, 等. 胡杨叶片气孔导度特征及其对环境因子的响应[J]. *西北植物学报*, 2008, 28(1): 125–130.
 - [31] 王堃莹, 邱贵福, 刘子赫, 等. 气候变化对不同退化程度小叶杨林分生长和内在水分利用效率的调节[J]. *植物生态学报*, 2025, 49(2): 343–355.
 - [32] 郭彬, 罗维成, 单立山, 等. 模拟增温对河西走廊典型荒漠灌木光合作用的影响[J]. *草业学报*, 2025, 34(7): 145–157.
 - [33] 王晓燕, 彭礼琼, 金则新. 模拟增温条件下接种AMF对夏蜡梅幼苗生长与光合生理特性的影响[J]. *生态学报*, 2016, 36(16): 5204–5214.
 - [34] 顾文杰, 周广胜, 吕晓敏, 等. 克氏针茅物候对气候变暖和水分变化的响应及其光合生理生态机制[J]. *生态学报*, 2022, 42(20): 8322–8330.
 - [35] 蔺蕊, 吉小敏, 梁继业. 新疆南疆地区绿洲外围混交林中胡杨和新疆杨光合特性比较[J]. *干旱区资源与环境*, 2011, 25(9): 128–131.
 - [36] Liu M Z, Jiang G M, Li Y G, et al. Gas exchange, photochemical efficiency, and leaf water potential in three *Salix* species[J]. *Photosynthetica*, 2003, 41(3): 393–398.
 - [37] 翟树琛, 王天娇, 李鑫豪, 等. 毛乌素沙地黑沙蒿水分利用效率环境调控: 从叶片到生态系统[J]. *应用生态学报*, 2024, 35(4): 997–1006.
 - [38] 孙旭, 杨文慧, 焦磊, 等. 不同时间尺度北京蟒山油松树干液流对环境因子的响应[J]. *生态学报*, 2022, 42(10): 4113–4123.
 - [39] 张志刚, 李宏, Walther D, 等. 塔里木河中游胡杨与灰叶胡杨气体交换特性对比研究[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(12):

- 2506–2511.
- [40] 周洪华,陈亚宁,李卫红,等.塔里木河下游胡杨气体交换特性及其环境解释[J].中国沙漠,2008,28(4):665–672.
- [41] Yang J, Duursma R A, Kauwe M G D, et al. Incorporating non-stomatal limitation improves the performance of leaf and canopy models at high vapour pressure deficit[J]. Tree Physiology, 2019, 39(12): 1961–1974.
- [42] 高冠龙,冯起,刘贤德.自然条件下胡杨叶片光合作用的气孔、非气孔限制[J].干旱区资源与环境,2020,34(11):182–188.
- [43] 李静.几种植物叶片气孔导度与植物激素对大气湿度的响应[D].青岛:山东大学,2014.
- [44] Reich P B, Hobbie S E. Decade-long soil nitrogen constraint on the CO₂ fertilization of plant biomass [J]. Nature Climate Change, 2013, 3(3): 278–282.
- [45] Kimball B A, LaMorte R L, Seay R S, et al. Effects of free-air CO₂ enrichment on energy balance and evapotranspiration of cotton[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1994, 70(1/4): 259–278.
- [46] Boretti A. Evaluating water use efficiency and CO₂ absorption in plants under rising atmospheric carbon dioxide levels [J]. Journal of Atmospheric and Solar-Terrestrial Physics, 2025, 266: 106409.
- [47] 张小全,徐德应,赵茂盛,等.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.
- [48] Rogers H H, Runion G B, Krupa S V. Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere[J]. Environmental Pollution, 1994, 83(1/2): 155–189.
- [49] Chai Y F, Miao C Y, Berghuijs W R, et al. Global reduction in sensitivity of vegetation water use efficiency to increasing CO₂ [J]. Journal of Hydrology, 2024, 641: 131844.
- [50] 王建林,于贵瑞,房全孝,等.不同植物叶片水分利用效率对光和CO₂的响应与模拟[J].生态学报,2008,28(2):525–533.
- [51] 毛子军,赵溪竹,刘林馨,等.3种落叶松幼苗对CO₂升高的光合生理响应[J].生态学报,2010,30(2):317–323.

Response of gas exchange characteristics to environmental factors in three *Populus* shelterbelts of the Hexi Corridor

Xue Hao¹, Yang Jie¹, Yang Qiyue², Wang Yuzhe¹, Lu Yanfang³, Qu Peng⁴

(1.College of Forestry, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China; 2.State Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands / Linze Inland River Basin Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; 3.Zhangye Forestry Research Institute, Zhangye 734000, Gansu, China; 4.Geomatics Center of Gansu Province, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Exploring how gas-exchange characteristics of different *Populus* shelterbelts respond to multiple environmental scenarios can deepen our understanding of their environmental adaptation strategies and provide important ecological insights for sustaining oasis ecosystems in arid regions. Using the LI-6800F photosynthesis-fluorescence automatic measurement system, we conducted field experiments to assess photosynthetic response curves of three typical *Populus* species (*P. euphratica*, *P. alba* var. *pyramidalis*, and *P. gansuensis*) to changes in temperature, saturation vapor pressure difference (*VPD*), and CO_2 . By simulating increased temperature, *VPD*, and CO_2 concentration, we analyzed changes in net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (G_s), and water-use efficiency (*WUE*) across scenarios. The results showed: (1) Warming significantly affected P_n , G_s , Tr , and *WUE* in all three species. With increasing temperature, P_n , G_s , and Tr showed an initial rise followed by a decline, whereas *WUE* showed the opposite trend. Overall, *P. euphratica* maintained higher P_n , G_s , and Tr , while *P. alba* var. *pyramidalis* demonstrated higher *WUE*. (2) Increasing *VPD* significantly reduced P_n but enhanced *WUE* (except for *P. alba* var. *pyramidalis*) in all species. The G_s and Tr of *P. euphratica* and *P. gansuensis* first increased and then decreased with rising *VPD*. Although *P. euphratica* exhibited higher P_n , G_s , and Tr , its *WUE* was significantly lower than that of the other two species. (3) Elevated CO_2 significantly increased P_n and *WUE* in all species, but G_s and Tr responded differently: They increased and then declined in *P. alba* var. *pyramidalis* and *P. euphratica*, while changes in *P. gansuensis* and the G_s of *P. euphratica* were minimal. (4) Under both warming and elevated *VPD*, *P. euphratica* showed superior P_n , G_s , and Tr , indicating stronger ecological adaptability to temperature and water stress compared to *P. alba* var. *pyramidalis* and *P. gansuensis*. Under elevated CO_2 , there was no significant difference in P_n between *P. gansuensis* and *P. euphratica* at CO_2 concentrations no higher than $400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, whereas *P. gansuensis* showed higher P_n than *P. euphratica* at CO_2 concentrations above $400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, suggesting greater sensitivity to high CO_2 . Overall, significant interspecific differences were observed in gas exchange responses, with *P. euphratica* demonstrating the greatest adaptability to extreme arid conditions, supporting its designation as the dominant pioneer species for afforestation in the study region.

Key words: *Populus* shelterbelts; gas exchange; environmental factors; photosynthetic response curve; water-use efficiency