

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20140452

水分胁迫下 7 个种源辽东冷杉幼苗水分利用效率差异

腰政懋 柴 源 冯 博 徐程扬

(北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室,干旱半干旱地区森林培育及生态系统国家林业局重点实验室)

摘要:以来自辽东冷杉天然分布区之一的辽宁省东部山区的 7 个种源辽东冷杉当年实生幼苗为研究对象,在温室控制条件下研究了辽东冷杉幼苗在充分供水、轻度胁迫、重度胁迫共 3 个水分处理条件下的长期水分利用效率 (WUE_L)、瞬时水分利用效率 (WUE_i)、叶片稳定碳同位素组成 ($\delta^{13}C$) 及相互关系,以探讨辽东冷杉幼苗水分利用效率的种源间差异及其对水分胁迫的生理响应机制。结果表明,随着水分胁迫的加剧,7 个种源辽东冷杉幼苗的 WUE_L 均呈上升趋势,种源间 WUE_L 仅在重度胁迫条件下差异显著 ($P < 0.05$),在充分供水和轻度胁迫条件下,种源间 WUE_L 的差异并不显著; WUE_i 和叶片 $\delta^{13}C$ 也均呈上升趋势,种源间 WUE_i 和叶片 $\delta^{13}C$ 在 3 种水分条件下的差异均极显著 ($P < 0.01$)。从单个种源在 3 种水分条件下的表现来看, WUE_L 在水分处理间均存在显著 ($P < 0.05$) 或极显著差异 ($P < 0.01$),而 WUE_i 和叶片 $\delta^{13}C$ 在水分处理间均存在极显著差异 ($P < 0.01$)。辽东冷杉幼苗的叶片 $\delta^{13}C$ 与其 WUE_L 在各水分条件下均有良好的正相关关系,而且随着水分胁迫的加剧, $\delta^{13}C$ 与 WUE_L 的正相关程度也越来越紧密,所以叶片 $\delta^{13}C$ 可以作为筛选高水分利用效率种源的有效指标。

关键词:辽东冷杉; 水分利用效率; 水分胁迫; 稳定碳同位素组成 ($\delta^{13}C$); 种源

中图分类号:S718.43 **文献标志码:**A **文章编号:**1000-1522(2015)06-0027-08

YAO Zheng-mao; CHAI Yuan; FENG Bo; XU Cheng-yang. **Differences in water use efficiency of *Abies holophylla* seedlings from seven provenances under water stress.** *Journal of Beijing Forestry University* (2015) **37** (6) 27-34 [Ch, 37 ref.] Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Key Laboratory for Silviculture and Forest Ecosystem in Arid and Semi-arid Area of State Forestry Administration, Beijing Forestry University, Beijing, 100083, P. R. China.

By taking current-year seedlings of *Abies holophylla* from seven provenances in one of natural distribution areas (i. e. , eastern mountainous areas of Liaoning Province) as study objects, we studied long-term water use efficiency (WUE_L), instantaneous water use efficiency (WUE_i), stable carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) of *A. holophylla* seedlings, and their relationships under three water treatments (sufficient water supply, slight water stress and severe water stress) in greenhouse, in order to reveal the differences in water use efficiency of *A. holophylla* seedlings among provenances and the mechanisms underlying physiological response of *A. holophylla* seedlings to water stress. The results showed that with the increase of water stress, WUE_L of seedlings from seven provenances increased, and the difference of WUE_L among provenances was significant ($P < 0.05$) only under severe water stress treatment, but there was no significant difference among provenances under sufficient water supply and slight water stress treatment. WUE_i and leaf $\delta^{13}C$ also increased, and the differences of WUE_i and leaf $\delta^{13}C$ among provenances were very significant ($P < 0.01$) under three water treatments. The difference of

WUE_L among different water treatments reached significant ($P < 0.05$) or very significant level ($P < 0.01$), and the difference of WUE_L and leaf $\delta^{13}\text{C}$ among different water treatments all reached very significant level ($P < 0.01$). Leaf $\delta^{13}\text{C}$ and WUE_L of seedlings under each water treatment showed a positive correlation, and this correlation became closer and closer with the increase of water stress. Therefore, leaf $\delta^{13}\text{C}$ can be the effective index for selecting provenances of *A. holophylla* with high water use efficiency.

Key words *Abies holophylla*; water use efficiency; water stress; stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$); provenance

植物水分利用效率是蓝色革命更加具体的思想和举措,是未来农林业发展的关键和潜力所在^[1]。稳定碳同位素组成 $\delta^{13}\text{C}$ 值综合了植物生长周期中各组织的所有碳吸收,为截止采样时植物生活过程的平均水分利用效率,所以比田间测定更加准确,而且可以在生长早期采样测定^[2]。自从 Farquhar 等^[3]首先在小麦 (*Triticum aestivum*) 上证实了通过 $\delta^{13}\text{C}$ 值研究植物水分利用效率的可行性后,国内外已普遍利用植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值来间接反映花生 (*Arachis hypogaea*)^[4]、黑云杉 (*Picea mariana*)^[5]、葡萄 (*Vitis vinifera*)^[6]、甜菜 (*Beta vulgaris*)^[7]、美洲黑杨 (*Populus deltoides*)^[8] 等多种农林 C₃ 作物的长期水分利用效率,大部分研究结果认为 $\delta^{13}\text{C}$ 值与长期水分利用效率有正相关关系。即使在大的区域尺度上, $\delta^{13}\text{C}$ 也可以作为植物水分利用效率的指示指标^[9]。

植物水分利用效率在种间的差异是显而易见的,但种内不同种源和基因型间的差异性尚需进行深入研究^[10]。不同水分条件下 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化规律为在不同区域选择提高干旱适应性和高产率的基因型以及高水分利用效率的亲本材料提供了有效的方法^[2]。Osorio 等^[11]对蓝桉 (*Eucalyptus globulus*) 和 Sun 等^[12]对白云杉 (*Picea glauca*) 的研究进一步认为,在各种水分条件下,高 $\delta^{13}\text{C}$ 值均可作为高水分利用效率无性系可靠的选择指标。

辽东冷杉 (*Abies holophylla*) 为松科冷杉属常绿针叶乔木树种,又名沙松,是我国东北地区温带针阔天然混交林中的主要用材树种之一。辽东冷杉为处于群落演替后期的针叶树种,相较于阔叶树种,在种源选择、遗传改良以及种苗生产等方面,存在的首要障碍是幼苗期生长缓慢,这使得优种选择和良种培育过程变得十分缓慢,不利于开发利用,而解决种苗生长缓慢的主要办法就是现代化温室强化育苗。目前已对辽东冷杉的露天和温室育苗技术进行了一些初步研究^[13-17],但温室控制条件下辽东冷杉种源间

水分利用效率的差异及其对水分胁迫的生理响应机制均未见报道。本文以 7 个种源辽东冷杉幼苗为研究对象,在温室控制环境中采用人工控水的方法,研究在 3 个水分条件下瞬时水分利用效率和长期水分利用效率的种源间差异及其与 $\delta^{13}\text{C}$ 的关系,为进一步筛选高水分利用效率种源提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料 with 处理

试验材料为来自辽东冷杉天然分布区之一的辽宁省东部山区的岫岩满族自治县(岫岩)、凤城市(凤城)、宽甸满族自治县(宽甸)、桓仁满族自治县(桓仁)、本溪满族自治县(本溪)、新宾满族自治县(新宾)和清原满族自治县(清原)共 7 个种源地的种子培育的当年生辽东冷杉幼苗。各种源地的地理气候条件见表 1。

试验在北京林业大学实验林场森林培育学科玻璃温室内进行。该温室位于北京市海淀区西北部苏家坨镇境内(40°03'21"N、116°06'11"E),海拔 97 m,占地面积约 1 200 m²,为全自动化智能温室。温室温度控制在昼夜温度 18/22 ℃,相对湿度控制在 70%~80%,通过高压钠灯人工补光,保持每天光照时间在 18 h 左右^[17]。2013 年 4 月下旬播种,选择各种源长势基本一致的健壮幼苗,于 5 月初移植到育苗穴盘,培养基质由草炭和蛭石混合而成,体积比为 1:1。采用完全随机区组设计,设置 3 个水分处理,即每 1 d(充分供水)、每 2 d(轻度胁迫)和每 4 d(重度胁迫)浇水 1 次。每次浇水在 08:00—09:00 之间完成。浇水时必须浇透,记录每次浇水量。每种源处理设 3 次重复,共 63 个小区,每小区 15 株幼苗。按指数施肥方式^[18],自 5 月 2 日起,每周施肥 1 次。7 月 5 日处理结束,共 64 d。基质水分蒸发量采用不栽植苗木的穴盘失水速度测定,每次浇水量与栽植苗木穴盘相同。

表1 辽东冷杉7个种源地的主要地理气候因子

Tab. 1 Geological location and climatic conditions of seven *A. holophylla* provenances

因子 Factor	岫岩 Xiuyan	凤城 Fengcheng	宽甸 Kuandian	桓仁 Huanren	本溪 Benxi	新宾 Xinbin	清原 Qingyuan
北纬 North latitude	40°16'49"	40°27'08"	40°43'53"	41°16'02"	41°18'09"	41°44'03"	42°06'02"
东经 East longitude	123°17'14"	124°04'01"	124°47'01"	125°21'40"	124°07'19"	125°02'34"	124°55'27"
年均温 Mean annual temperature/℃	7. 20	6. 90	6. 50	6. 30	6. 50	5. 80	5. 90
1 月均温 Mean temperature of January/℃	-9. 90	-17. 10	-11. 50	-12. 40	-12. 00	-13. 90	-14. 60
7 月均温 Mean temperature of July/℃	23. 20	28. 20	22. 50	23. 00	24. 30	23. 70	23. 10
≥10 ℃ 积温 Over 10 ℃ accumulated temperature/℃	3 151	3 300	3 000	3 184	3 076	3 000	2 853
年均降水量 Mean annual precipitation/mm	855	1 040	1 100	815	778	780	770
年均蒸发量 Mean annual evaporation/mm	1 214	1 237	1 116	1 213	1 110	1 225	1 275
日照时数 Sunshine duration/h	2 373	2 390	2 470	2 370	2 400	2 386	2 419
无霜期 Frost-free period/d	151	156	129	140	127	130	130

1.2 测定指标与方法

1.2.1 长期水分利用效率(WUE_L)

分别在处理开始和结束时进行幼苗生物量的测定,各处理各种源采样3株,全株挖出洗净后,放入烘箱内105℃杀青30min,然后80℃烘干至恒质量后称量,前后相减得到处理期间幼苗生物量积累值。水分处理期间的幼苗积累生物量与耗水量(浇水量减去空白基质对照的蒸发量)的比值即为水分处理期间的长期水分利用效率WUE_L,即单位体积水生成的干物质的量,单位为mg/mL。

1.2.2 瞬时水分利用效率(WUE_I)

在幼苗基本适应各处理的水分条件后,于水分处理后后期在各处理的每个种源中,选择长势较好的辽东冷杉幼苗3株,使用Li-6400便携式光合作用测定系统(LI-COR Inc., USA)在温室内测定幼苗的净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)。测定时间选在浇水间隔中期晴朗天气的上午09:00—11:00之间。使用叶室自带的红蓝光源将光照强度稳定在1500μmol/(m²·s),由CO₂注入系统控制CO₂浓度保持在400μmol/mol,温度和湿度与周围环境条件相同。测定结束后取下叶室中被测针叶叶片,带回实验室用数字图像扫描法得出叶面积,据此计算P_n和T_r值。瞬时水分利用效率WUE_I=P_n/T_r(μmol/mmol)。

1.2.3 稳定碳同位素组成(δ¹³C)

处理结束时,各种源分别不同处理各采集5株幼苗的叶片,洗净后放入烘箱内105℃杀青30min,然后80℃烘干至恒质量,研磨过100目筛制成备用样品。取3~5mg样品在Flash EA-1112HT元素分

析仪(Thermo Fisher Scientific Inc., USA)中高温燃烧后生成CO₂,然后用DELTA V ADVANTAGE同位素比率质谱仪(Thermo Fisher Scientific Inc., USA)通过检测CO₂的¹³C与¹²C的比率,与国际标准物(Pee Dee Belemnite, PDB, 美国南卡罗莱纳州白垩系皮狄组拟箭石化石)比对,计算出样品¹³C/¹²C与标准物¹³C/¹²C偏离的千分率,即为样品的δ¹³C值,测定精度为±<0.1‰(此项工作在中国林业科学研究院稳定同位素比率质谱实验室完成)。根据以下公式^[2]进行计算:

δ¹³C 值 = { [(¹³C/¹²C)_{样品} - (¹³C/¹²C)_{标准物}] / (¹³C/¹²C)_{标准物} } × 1 000‰

1.3 数据统计分析

所有数据均通过Microsoft Office Excel 2007进行整理和制图,然后采用SPSS 16.0软件进行多重比较和方差分析。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对不同种源辽东冷杉幼苗WUE_L的影响

随着水分胁迫的加剧,各种源辽东冷杉幼苗的WUE_L均呈上升趋势(表2)。从充分供水到重度胁迫,上升幅度依次为宽甸(48.20%)>岫岩(44.41%)>新宾(43.07%)>桓仁(42.97%)>清原(40.49%)>凤城(26.26%)>本溪(24.25%),且不同种源辽东冷杉幼苗的WUE_L在水分处理间均存在显著(P<0.05)或极显著差异(P<0.01)。在充分供水和轻度胁迫条件下,种源间的WUE_L差异并不显著;而在重度胁迫条件下,种源间WUE_L的差异达

到了显著水平($P < 0.05$)。这说明随着胁迫程度的加深,种源间 WUE_L 的差异也越发明显了。在各种水分条件下,均以宽甸种源的 WUE_L 为最高。

2.2 水分胁迫对不同种源辽东冷杉幼苗 WUE_L 的影响

随着水分胁迫程度的加剧,各种源辽东冷杉幼苗的 P_n 和 T_r 均有明显下降,而 WUE_L 呈上升趋势(表 3)。从充分供水到重度胁迫, P_n 的降幅在 61.44% ~ 29.01%,以凤城种源为最高,新宾种源为最低; T_r 的

降幅在 67.08% ~ 43.10%,明显大于 P_n 的降幅,但也以凤城种源为最高,新宾种源为最低,与 P_n 的表现相同; WUE_L 的升幅以清原种源的 24.98% 为最高,桓仁种源的 8.79% 为最低。不同种源辽东冷杉幼苗的 P_n 、 T_r 和 WUE_L 在水分处理间均存在极显著差异($P < 0.01$)(表 3)。在 3 种水分处理下,种源间的 P_n 、 T_r 和 WUE_L 的差异均达到了极显著水平($P < 0.01$)(表 3)。在各种水分条件下,均以本溪种源的 WUE_L 为最高。

表 2 不同水分处理下 7 个种源辽东冷杉幼苗的长期水分利用效率

Tab.2 WUE_L of <i>A. holophylla</i> seedlings from seven provenances under different water treatments				$mg \cdot mL^{-1}$
种源 Provenance	充分供水 Sufficient water supply	轻度胁迫 Slight water stress	重度胁迫 Severe water stress	Sig.
岫岩 Xiuyan	0.115 ± 0.019 Ab	0.132 ± 0.012 BCb	0.166 ± 0.017 BCa	0.024
凤城 Fengcheng	0.120 ± 0.013 Ab	0.121 ± 0.010 Cb	0.151 ± 0.012 Ca	0.030
宽甸 Kuandian	0.132 ± 0.010 Ab	0.159 ± 0.014 Ab	0.196 ± 0.002 Aa	0.006
桓仁 Huanren	0.109 ± 0.011 Ab	0.129 ± 0.013 BCb	0.156 ± 0.010 BCa	0.007
本溪 Benxi	0.127 ± 0.017 Ab	0.148 ± 0.012 ABab	0.158 ± 0.009 BCa	0.042
新宾 Xinbin	0.126 ± 0.006 Ab	0.139 ± 0.019 ABb	0.181 ± 0.006 ABa	0.004
清原 Qingyuan	0.124 ± 0.003 Ab	0.137 ± 0.013 ABb	0.174 ± 0.014 ABa	0.004
Sig.	0.386	0.069	0.014	

注:表中数据为平均值 ± 标准差($n = 3$)。不同大写字母表示相同水分条件下不同种源间差异显著($P < 0.05$),不同小写字母表示相同种源在不同水分条件下差异显著($P < 0.05$)。下同。Notes: Values are mean ± SD ($n = 3$). Different capital letters indicated significant differences among different provenances under the same water treatment at $P < 0.05$ level, and different small letters indicated significant differences among varied water treatments of the same provenance at $P < 0.05$ level. The same below.

表 3 不同水分处理下 7 个种源辽东冷杉幼苗的光合参数和瞬时水分利用效率

Tab.3 Photosynthetic parameters and WUE_L of <i>A. holophylla</i> seedlings from seven provenances under different water treatments					
参数 Parameter	种源 Provenance	充分供水 Sufficient water supply	轻度胁迫 Slight water stress	重度胁迫 Severe water stress	Sig.
$P_n / (\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	岫岩 Xiuyan	6.14 ± 0.23 Ba	5.34 ± 0.10 Ab	3.58 ± 0.20 Bc	0.000
	凤城 Fengcheng	5.03 ± 0.13 Ea	2.65 ± 0.12 Db	1.94 ± 0.17 Dc	0.000
	宽甸 Kuandian	6.16 ± 0.21 Ba	4.76 ± 0.09 Bb	2.54 ± 0.23 Cc	0.000
	桓仁 Huanren	5.32 ± 0.07 DEa	4.32 ± 0.21 Cb	2.43 ± 0.05 Cc	0.000
	本溪 Benxi	6.55 ± 0.18 Aa	4.70 ± 0.07 Bb	4.35 ± 0.13 Ac	0.000
	新宾 Xinbin	5.77 ± 0.13 Ca	4.66 ± 0.21 Bb	4.09 ± 0.10 Ac	0.000
	清原 Qingyuan	5.57 ± 0.19 CDa	4.93 ± 0.23 Bb	3.52 ± 0.15 Bc	0.000
	Sig.	0.000	0.000	0.000	
$T_r / (mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	岫岩 Xiuyan	0.739 ± 0.004 Ca	0.576 ± 0.005 Bb	0.360 ± 0.015 Cc	0.000
	凤城 Fengcheng	0.811 ± 0.007 Aa	0.377 ± 0.002 Eb	0.267 ± 0.002 Ec	0.000
	宽甸 Kuandian	0.739 ± 0.012 Ca	0.546 ± 0.013 Cb	0.271 ± 0.013 Ec	0.000
	桓仁 Huanren	0.772 ± 0.014 Ba	0.619 ± 0.016 Ab	0.324 ± 0.004 Dc	0.000
	本溪 Benxi	0.712 ± 0.012 Da	0.486 ± 0.013 Db	0.397 ± 0.015 Bc	0.000
	新宾 Xinbin	0.747 ± 0.007 Ca	0.577 ± 0.005 Bb	0.425 ± 0.010 Ac	0.000
	清原 Qingyuan	0.686 ± 0.011 Ea	0.543 ± 0.014 Cb	0.347 ± 0.013 Cc	0.000
	Sig.	0.000	0.000	0.000	

表 3(续)

参数	种源	充分供水	轻度胁迫	重度胁迫	Sig.
Parameter	Provenance	Sufficient water supply	Slight water stress	Severe water stress	
WUE _L /(μmol·mmol ⁻¹)	岫岩 Xiuyan	8.32 ± 0.27 Bc	9.27 ± 0.10 Bb	9.93 ± 0.14 BCa	0.000
	凤城 Fengcheng	6.21 ± 0.10 Eb	7.04 ± 0.27 Ea	7.27 ± 0.57 Ea	0.008
	宽甸 Kuandian	8.33 ± 0.14 Bb	8.72 ± 0.05 Cb	9.37 ± 0.39 Da	0.005
	桓仁 Huanren	6.90 ± 0.03 Db	6.97 ± 0.16 Eb	7.50 ± 0.06 Ea	0.001
	本溪 Benxi	9.19 ± 0.10 Ac	9.67 ± 0.10 Ab	10.98 ± 0.10 Aa	0.000
	新宾 Xinbin	7.72 ± 0.10 Cb	8.07 ± 0.30 Db	9.63 ± 0.01 CDa	0.000
	清原 Qingyuan	8.12 ± 0.15 Bc	9.06 ± 0.20 Bb	10.15 ± 0.03 Ba	0.000
	Sig.	0.000	0.000	0.000	

2.3 水分胁迫对不同种源辽东冷杉幼苗叶片 δ¹³C 的影响

随着水分胁迫的加剧,各种源辽东冷杉幼苗的叶片 δ¹³C 均呈上升趋势(表 4)。从充分供水到重度胁迫,上升幅度依次为新宾(4.60%)>桓仁(2.01%)>清原(1.35%)>宽甸(1.17%)>凤城(1.08%)>岫岩(0.77%)>本溪(0.68%)。不同

种源辽东冷杉幼苗的 δ¹³C 在水分处理间均存在极显著差异($P<0.01$)。在 3 种水分处理下,种源间叶片 δ¹³C 的差异均达到了极显著水平($P<0.01$)。在充分供水和轻度胁迫条件下,均以宽甸种源的 δ¹³C 值为最高;在重度胁迫条件下,则以新宾种源的 δ¹³C 值为最高。

表 4 不同水分处理下 7 个种源辽东冷杉幼苗叶片的稳定碳同位素组成

Tab. 4 Foliar δ¹³C of *A. holophylla* seedlings from seven provenances under different water treatments ‰

种源	充分供水	轻度胁迫	重度胁迫	Sig.
Provenance	Sufficient water supply	Slight water stress	Severe water stress	
岫岩 Xiuyan	-31.21 ± 0.05 Db	-31.13 ± 0.05 Db	-30.97 ± 0.06 Ea	0.005
凤城 Fengcheng	-31.05 ± 0.07 Cc	-30.89 ± 0.05 Cb	-30.71 ± 0.04 Da	0.001
宽甸 Kuandian	-30.67 ± 0.05 Ac	-30.41 ± 0.06 Ab	-30.31 ± 0.04 Ba	0.000
桓仁 Huanren	-31.17 ± 0.05 Db	-31.13 ± 0.06 Db	-30.55 ± 0.07 Ca	0.000
本溪 Benxi	-30.87 ± 0.04 Bb	-30.72 ± 0.06 Ba	-30.66 ± 0.04 Da	0.005
新宾 Xinbin	-31.55 ± 0.08 Ec	-30.51 ± 0.06 Ab	-30.10 ± 0.07 Aa	0.000
清原 Qingyuan	-30.68 ± 0.07 Ac	-30.42 ± 0.06 Ab	-30.27 ± 0.06 Ba	0.000
Sig.	0.000	0.000	0.000	

2.4 不同水分处理下 δ¹³C 与 WUE_L 的关系

在 3 个水分处理下,辽东冷杉幼苗叶片 δ¹³C 与 WUE_L 均呈正相关关系(图 1)。在充分供水条件下,相关系数为 0.402 4,线性方程为 $y = 0.009\ 9x + 0.428\ 3$ ($R^2 = 0.161\ 9$);在轻度胁迫条件下,相关系数为 0.642 6,线性方程为 $y = 0.025\ 7x + 0.928\ 6$ ($R^2 = 0.413\ 0$);在重度胁迫条件下,相关系数为 0.653 3,线性方程为 $y = 0.034\ 1x + 1.208\ 7$ ($R^2 = 0.426\ 8$)。从相关系数可以看出,随着水分胁迫的加剧,δ¹³C 与 WUE_L 的正相关程度也越来越紧密。可以认为,对于这 7 个辽东冷杉种源幼苗来说,通过测定叶片的 δ¹³C 值能够快速有效地鉴定和筛选水分利用效率高的种源。在相同水分条件下,δ¹³C 高的种源

WUE_L 也高。

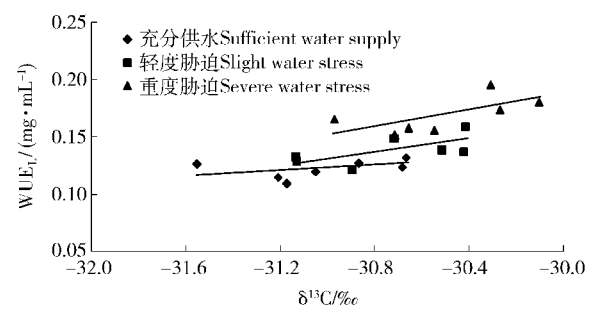


图 1 不同水分处理下 7 个种源辽东冷杉幼苗叶片 δ¹³C 与 WUE_L 的相关性

Fig. 1 Correlation between foliar δ¹³C and WUE_L of *A. holophylla* seedlings from seven provenances under different water treatments

3 结论与讨论

在水分相对缺乏的生境中,植物能否有效利用有限的水资源对于完成其生活史过程是极为重要的。植物的水分利用效率可以有效地反映不同植物物种和基因型利用水分的能力^[19]。

WUE_L反映了幼苗整株水平上单位耗水所积累的干物质质量^[20]。本研究发现,随着水分胁迫的加剧,7个种源辽东冷杉幼苗的WUE_L均有不同程度的上升。这说明在水分胁迫条件下,幼苗积累的总生物量降低了。冯燕等^[21]对霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)和柠条(*Caragana Korshinskii*)的研究也发现,降低生长是水分利用效率得以提高的关键。本水分处理试验得出的7个种源辽东冷杉幼苗的WUE_L数据表明,宽甸种源幼苗的WUE_L最高。这说明宽甸种源幼苗在消耗相同水分的条件下,得到了比其他种源幼苗更多的生物量,使水分得到了充分利用,这有利于其在干旱生境下顺利生长^[22],也就是说宽甸种源幼苗通过提高其水分利用效率适应了干旱逆境。

叶片水分利用效率作为植物生理活动过程中消耗水分形成有机物质的基本效率,成为确定植物体生长发育所需要的最佳水分供应的重要指标之一^[23]。叶片光合作用与蒸腾作用同时进行,两者的比值决定了植物叶片水平上水分利用效率的高低^[24]。 P_n 和 T_r 等气体交换参数是反映幼苗光合作用情况的重要指标,环境胁迫对苗木生长的影响程度可以直观地从 P_n 上表现出来^[25]。各种源辽东冷杉幼苗的 P_n 和 T_r 的下降幅度均较大,说明其对水分缺乏较为敏感,但不同种源的 P_n 和 T_r 下降幅度不同,表明其对水分胁迫的敏感程度不同。WUE_L是测定瞬间叶片 P_n 和 T_r 的比值,它反映CO₂固定时的水分消耗状况^[7]。因此,本研究中水分胁迫程度的加剧使辽东冷杉幼苗 T_r 下降的幅度大于 P_n 下降的幅度,从而使WUE_L表现出上升趋势。这种在水分匮乏条件下,由于光合参数下降导致WUE_L明显提高的现象也在多个针叶树种的研究^[26-27]中得到了证实。

叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值可以用作估计C₃植物长期水分利用效率的1个重要指标。本研究中,在不同水分条件下,辽东冷杉幼苗叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的取值范围为-31.55‰~-30.10‰,符合C₃植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值-35.00‰~-20.00‰^[28-29]的变化范围,因此辽东冷杉也为C₃植物。Farquhar等^[30]把植物对 $\delta^{13}\text{C}$ 的

分辨力定义为 Δ , $\delta^{13}\text{C}$ 值越大则 Δ 值越小; Δ 由气孔扩散分辨力和羧化酶分辨力的差异而引起。对于C₃植物,碳代谢过程中只有1种Rubisco酶,因此同一种C₃植物 $\delta^{13}\text{C}$ 变化的主要影响因子是气孔。气孔的行为特征既由遗传因子决定,同时又对环境因子特别敏感,其中最重要的环境因子就是水分^[31]。干旱通常会通过降低气孔导度而使 $\delta^{13}\text{C}$ 值增大^[32]。随着干旱程度的加深,7个种源辽东冷杉幼苗的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值均显著提高。已有的许多研究^[33-35]也得出了与此相同的结果。这说明植物主要是通过调整叶片的气孔导度来改变水分利用效率以适应环境。不同种源辽东冷杉幼苗 $\delta^{13}\text{C}$ 值上升的幅度不同。上升幅度大的种源如新宾等可能有更广泛的生态幅度,对水分等环境条件的变化反应不敏感,适应能力较强,在环境条件发生变化时能够更好地存活。

从辽东冷杉幼苗叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与WUE_L的正相关关系来看, $\delta^{13}\text{C}$ 对WUE_L有较好的指示作用,一些研究也证实了这一点^[31,36],但不能很好地反映WUE_L,因为 $\delta^{13}\text{C}$ 由遗传控制,稳定性高,WUE_L是一定生长期单位水分的干物质产出,是植物和各种环境因子长期综合作用的结果,较为准确,也比较稳定,但WUE_L只代表测定瞬间植物部分叶片的功能,而且 P_n 和 T_r 等光合参数受测定时的生长季节和环境因子影响而变化较大,从而可能引起WUE_L的非规律性变化^[37],单独起来难以作为表示水分利用效率的可靠指标。因此,可以推论 $\delta^{13}\text{C}$ 能够作为筛选辽东冷杉高水分利用效率种源的一种手段,即通过测定辽东冷杉幼苗叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,可以快速有效地鉴定和筛选水分利用效率高的种源。

参 考 文 献

- [1] 郭鹏,邢海涛,夏新莉,等. 3个新引进黑杨无性系间水分利用效率差异性研究[J]. 北京林业大学学报, 2011, 33(2): 19-24.
- GUO P, XING H T, XIA X L, et al. Discrimination of water use efficiency (WUE) among three *Populus deltoids* clones [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2011, 33(2): 19-24.
- [2] 丁明明,苏晓华,黄秦军. 碳稳定同位素技术在林木遗传改良中的应用[J]. 世界林业研究, 2006, 18(5): 21-26.
- DING M M, SU X H, HUANG Q J. Application of stable carbon isotope techniques in genetic improvement of forest [J]. World Forestry Research, 2006, 18(5): 21-26.
- [3] FARQUHAR G D, RICHARDS R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes [J]. Functional Plant Biology, 1984, 11(6): 539-552.

[4] HUBICK K T, FARQUHAR G D, SHORTER R. Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse peanut (*Arachis*) germplasm [J]. Functional Plant Biology, 1986, 13(6) : 803-816.

[5] FLANAGAN L B, JOHNSEN K H. Genetic variation in carbon isotope discrimination and its relationship to growth under field conditions in full-sib families of *Picea mariana* [J]. Canadian Journal of Forest Research, 1995, 25(1) : 39-47.

[6] DE SOUZA C R, MAROCO J P, DOS SANTOS T P, et al. Impact of deficit irrigation on water use efficiency and carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) of field-grown grapevines under Mediterranean climate [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(418) : 2163-2172.

[7] MONTI A, BRUGNOLI E, SCARTAZZA A, et al. The effect of transient and continuous drought on yield, photosynthesis and carbon isotope discrimination in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(6) : 1253-1262.

[8] 赵凤君, 沈应柏, 高荣孚, 等. 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 与长期水分利用效率的关系 [J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(6) : 40-45.

ZHAO F J, SHEN Y B, GAO R F, et al. Relationship between foliar carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) and long-term water use efficiency (WUE_L) [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2006, 28(6) : 40-45.

[9] 任书杰, 于贵瑞. 中国区域478种 C_3 植物叶片碳稳定性同位素组成与水分利用效率 [J]. 植物生态学报, 2011, 35(2) : 119-124.

REN S J, YU G R. Carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) of C_3 plants and water use efficiency in China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35(2) : 119-124.

[10] 郭鹏, 夏新莉, 尹伟伦. 3种黑杨无性系水分利用效率差异性分析及相关 *ERECTA* 基因的克隆与表达 [J]. 生态学报, 2011, 31(11) : 3239-3245.

GUO P, XIA X L, YIN W L. The differences of water use efficiency (WUE) among three *Populus deltoids* clones, and the cloning and characterization of related gene, *PdERECTA* [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(11) : 3239-3245.

[11] OSORIO J, PEREIRA J S. Genotypic differences in water use efficiency and ^{13}C discrimination in *Eucalyptus globulus* [J]. Tree Physiology, 1994, 14(7-9) : 871-882.

[12] SUN Z J, LIVINGSTON N J, GUY R D, et al. Stable carbon isotopes as indicators of increased water use efficiency and productivity in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings [J]. Plant, Cell & Environment, 1996, 19(7) : 887-894.

[13] 孙岳胤, 杨宏焯. 沙松光周期塑料大棚容器育苗技术的研究 [J]. 林业科技, 1999, 24(6) : 7-8.

SUN Y Y, YANG H Y. Effects of photoperiod on *Abies holophylla* container seedlings in plastic greenhouse [J]. Forestry Science & Technology, 1999, 24(6) : 7-8.

[14] 李广祥, 胡啸妍. 沙松播种育苗技术 [J]. 吉林林业科技, 2004, 9(5) : 24-25.

LI G X, HU X Y. Seedling techniques by sowing of *Abies holophylla* [J]. Jilin Forestry Science and Technology, 2004, 9(5) : 24-25.

[15] 金鑫, 胡万良, 孔祥文, 等. 遮荫对沙松苗木生长的影响 [J]. 辽宁林业科技, 2008(1) : 29-34.

JIN X, HU W L, KONG X W, et al. Effects of shading on growth of *Abies holophylla* seedlings [J]. Journal of Liaoning Forestry Science & Technology, 2008(1) : 29-34.

[16] 刘秀香, 赵鹏展, 朱庆堂, 等. 影响沙松裸根苗生长主要因子的研究 [J]. 林业勘查设计, 2010(1) : 97-98.

LIU X X, ZHAO P Z, ZHU Q T, et al. Study on main factors of affecting the growth of naked stocks of *Abies holophylla* [J]. Forest Investigation Design, 2010(1) : 97-98.

[17] 林晓明. 空气湿度和光周期对沙松幼苗顶芽形成的控制 [D]. 北京: 北京林业大学, 2011.

LIN X M. Controls of air humidity and light period on buds set of *Abies holophylla* Maxim. seedling in greenhouse [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2011.

[18] DUAN J, XU C Y, JACOBS D F, et al. Exponential nutrient loading shortens the cultural period of *Larix olgensis* seedlings [J]. Scandinavian Journal of Forest Research, 2013, 28(5) : 409-418.

[19] MA F, ZHAO C, MILNE R, et al. Enhanced drought-tolerance in the homoploid hybrid species *Pinus densata*; implication for its habitat divergence from two progenitors [J]. New Phytologist, 2010, 185(1) : 204-216.

[20] CONDON A G, RICHARDS R A, REBETZKE G J, et al. Improving intrinsic water-use efficiency and crop yield [J]. Crop Science, 2002, 42(1) : 122-131.

[21] 冯燕, 王彦荣, 胡小文. 水分胁迫对两种荒漠灌木幼苗生长与水分利用效率的影响 [J]. 草业学报, 2011, 20(4) : 293.

FENG Y, WANG Y R, HU X W. Effects of soil water stress on seedling growth and water use efficiency of two desert shrubs [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2011, 20(4) : 293.

[22] 张怡, 罗晓芳, 沈应柏. 干旱胁迫下四倍体刺槐幼苗水分利用效率及稳定碳同位素组成的研究 [J]. 西北植物学报, 2009, 29(7) : 1460-1464.

ZHANG Y, LUO X F, SHEN Y B. Water use efficiency and carbon isotopic compositions in tetraploid clones of black locust under drought resistance [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(7) : 1460-1464.

[23] 王会肖, 刘昌明. 作物光合、蒸腾与水分高效利用的试验研究 [J]. 应用生态学报, 2003, 14(10) : 1632-1636.

WANG H X, LIU C M. Experimental study on crop photosynthesis, transpiration and high efficient water use [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(10) : 1632-1636.

[24] 方晓娟, 李吉跃, 聂立水, 等. 毛白杨杂种无性系稳定碳同位素值的特征及其水分利用效率 [J]. 生态环境学报, 2009, 18(6) : 2267-2271.

FANG X J, LI J Y, NIE L S, et al. The characteristics of stable

- carbon isotope and water use efficiency for *Populus tomentosa* hybrid clones[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2009, 18(6): 2267-2271.
- [25] 喻方圆, 徐锡增, Robert D Guy. 水分和热胁迫处理对 4 种针叶树苗木气体交换和水分利用效率的影响[J]. 林业科学, 2004, 40(2): 38-44.
- YU F Y, XU X Z, GUY R D. Effects of water plus heat stress on gas exchange and water use efficiency in four species of coniferous seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2004, 40(2): 38-44.
- [26] 马飞, 姬明飞, 陈立同, 等. 油松幼苗对于旱胁迫的生理生态响应[J]. 西北植物学报, 2009, 29(3): 548-554.
- MA F, JI M F, CHEN L T, et al. Responses of *Pinus tabulaeformis* seedlings to different soil water moistures in ecophysiological characteristics [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(3): 548-554.
- [27] MARSHALL J G, RUTLEDGE R G, BLUMWALD E, et al. Reduction in turgid water volume in jack pine, white spruce and black spruce in response to drought and paclobutrazol[J]. Tree Physiology, 2000, 20(10): 701-707.
- [28] GRIFFITHS H. Carbon isotope discrimination and the integration of carbon assimilation pathways in terrestrial CAM plants[J]. Plant, Cell & Environment, 1992, 15(9): 1051-1062.
- [29] 郑淑霞, 上官周平. 陆生植物稳定碳同位素组成与全球变化[J]. 应用生态学报, 2006, 17(4): 733-739.
- ZHENG S X, SHANGGUAN Z P. Terrestrial plant stable carbon isotope composition and global change [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(4): 733-739.
- [30] FARQUHAR G D, O'LEARY M H, BERRY J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves[J]. Functional Plant Biology, 1982, 9(2): 121-137.
- [31] 赵凤君, 高荣孚, 沈应柏, 等. 水分胁迫下美洲黑杨不同无性系间叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和水分利用效率的研究[J]. 林业科学, 2005, 41(1): 36-41.
- ZHAO F J, GAO R F, SHEN Y B, et al. A study on foliar carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) and water use efficiency of different *Populus deltoides* clones under water stress [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2005, 41(1): 36-41.
- [32] 苏波, 韩兴国, 李凌浩, 等. 中国东北样带草原区植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值及水分利用效率对环境梯度的响应[J]. 植物生态学报, 2000, 4(6): 648-655.
- SU B, HAN X G, LI L H, et al. Responses of $\delta^{13}\text{C}$ value and water use efficiency of plant species to environmental gradients along the grassland zone of Northeast China transect [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 4(6): 648-655.
- [33] 李磊, 贾志清, 朱雅娟, 等. 不同灌溉量梯度下胡杨和新疆杨苗期的抗旱性比较[J]. 干旱区资源与环境, 2009, 23(7): 154-161.
- LI L, JIA Z Q, ZHU Y J, et al. Drought resistance of *Populus euphratica* and *Populus bolleana* seedling under different irrigation regime[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2009, 23(7): 154-161.
- [34] 贡汉伯, 陈拓, 刘晓宏, 等. 祁连山青海云杉叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 特征及其与生理指标关系[J]. 冰川冻土, 2010, 32(1): 151-156.
- YUN H B, CHEN T, LIU X H, et al. Relationship between foliar stable carbon isotope composition and physiological factors in *Picea crassifolia* in the Qilian Mountains[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2010, 32(1): 151-156.
- [35] 张凤良, 张方秋, 段安安, 等. 不同种源红锥光合特性与水分利用效率变异分析[J]. 西南林业大学学报, 2012, 32(4): 12-16.
- ZHANG F L, ZHANG F Q, DUAN A A, et al. Variation analysis on photosynthetic characteristics and water use efficiency of 17 *Castanopsis hystix* provenances[J]. Journal of Southwest Forestry University, 2012, 32(4): 12-16.
- [36] ANYIA A O, SLASKI J J, NYACHIRO J M, et al. Relationship of carbon isotope discrimination to water use efficiency and productivity of barley under field and greenhouse conditions[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2007, 193(5): 313-323.
- [37] 何茜, 李吉跃, 沈应柏, 等. 毛白杨杂种无性系叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 差异与气体交换参数[J]. 植物生态学报, 2010, 34(2): 144-150.
- HE Q, LI J Y, SHEN Y B, et al. Difference in $\delta^{13}\text{C}$ and gas exchange parameters among *Populus tomentosa* clones[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(2): 144-150.

(责任编辑 李 契
责任编辑 孟 平)