

干旱胁迫对甘肃地区 5 种经济林苗木水分利用效率的影响

种培芳, 单立山, 苏世平, 李毅
(甘肃农业大学林学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 干旱作为全球最为常见的自然灾害之一,对农林业生产造成了严重的影响。而在干旱地区影响林木成活率的关键因素之一是植物对水分的利用效率的高低。以核桃、枣、枸杞、沙棘和花椒 5 个甘肃地区的经济林 2 年生实生苗木为试材,通过盆栽实验,对其在干旱胁迫(对照、轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫)下的光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、瞬时水分利用效率(WUE_I)、长期水分利用效率(WUE_L)、生物量以及稳定性碳同位素比率($\delta^{13}C$)等进行了测定,分析了 5 种苗木 $\delta^{13}C$ 与长期水分利用效率 WUE_L 之间的关系。结果表明:干旱胁迫处理下,5 个经济林树种的 P_n 、 T_r 、 G_s 在中度和重度胁迫与对照间差异显著($P < 0.05$),而 WUE_I 则仅花椒、枣和枸杞在重度胁迫与对照间差异显著($P < 0.05$)。沙棘因较低的 T_r 而获得了比其它 4 个树种高的 WUE_I 。5 个经济林苗木的 WUE_L 和 $\delta^{13}C$ 在重度胁迫与对照间差异显著($P < 0.05$),而生物量则仅花椒、核桃和枣在重度胁迫与对照间差异显著($P < 0.05$)。分析发现,枸杞和沙棘 $\delta^{13}C$ 与 WUE_L 的相关性较其它 3 个树种高,而枸杞和沙棘在干旱胁迫下的 WUE_L 也高于其它 3 个树种,说明干旱条件下高 $\delta^{13}C$ 是评定经济林高 WUE 的可靠指标。因此,在甘肃地区进行经济林选择时,枸杞和沙棘可在干旱地区种植,而在水分条件较好的地区则可选择其它 3 个树种。

关键词: 干旱胁迫;水分利用效率;经济林;稳定性碳同位素比率($\delta^{13}C$)

中图分类号: Q945.75 **文献标志码:** A

Effects of drought stress on water use efficiency of five economic forest species in Gansu province

CHONG Pei-fang, SHAN Li-shan, SU Shi-ping, LI Yi
(College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: As one of the most common natural disaster in the world, drought had caused serious impact on agricultural production in China. However, one of the key factors that effected the survival rate of trees in arid areas was water use efficiency (WUE) of plant. The net photosynthesis rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s), instant water use efficiency (WUE_I), WUE_L , total biomass and $\delta^{13}C$ were recorded from five economic forest species (*Juglans regia*, *Ziziphus jujuba*, *Lycium chinense*, *Hippophae rhamnoides* and *Zanthoxylum bungeanum*) to analyze the relationship between the comparison of the foliar carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) and long-term WUE (WUE_L). Seedlings were grown under four soil water regimes which were CK, light drought(LD), moderate drought (MD) and severe drought (SD). Compared with CK, P_n , T_r and G_s significantly decreased with the soil water decreasing for five economic forest species, except MiD ($P < 0.05$). For WUE_I , only *Z. bungeanum*, *Z. jujuba* and *L. chinense* shown different water effects between SD and CK ($P < 0.05$). Under four water treatments, *H. rhamnoides* had relatively higher WUE_I and lower T_r than other four economic forest species. The significant differences in WUE_L and $\delta^{13}C$ for five economic forest species were only exhibited between SD and CK ($P < 0.05$), and the WUE_L of *L. chinense* and *H. rhamnoides* were higher than other three species. For total biomass, there was only significant variations in *Z. bungeanum*, *J. regia*, *Z. jujuba* between SD and CK ($P < 0.05$). The relationship between WUE_L and $\delta^{13}C$ was that *L. chinense* and *H. rhamnoides* had higher correlation coefficient than other three species. These results indicated that the $\delta^{13}C$ value could be the reliable evaluation index of WUE to select economic forest species under drought stress. Our

results also indicated that *L. chinense* and *H. rhamnoides* could be selected in arid areas and other three tree species could be selected in sufficient water area of Gansu.

Keywords: drought stress; water use efficiency; economic forest; carbon isotope composition($\delta^{13}\text{C}$)

甘肃位于我国西北部,地域辽阔,自然气候差异大。地形和生态环境的复杂性造就了甘肃丰富的林果树种,苹果、枸杞、大结杏、核桃、花椒、枣等果品优良,驰名中外。但甘肃大部分也都为旱区,具有水资源短缺、降雨量少、蒸发量大的特点,尤其纬度的高低变化使得甘肃省各地水分差异性较大^[1]。在这种大尺度水分变化条件下,同一物种如何在不同地域适应生存是物种进化的关键所在,而水分则是影响干旱地区经济林发展的主要因素。因此,选择和发展水分利用效率高的树种,对保护甘肃地区水土生态环境安全以及调整旱区农业结构、增加农民收入具有非常重要的意义。

水分是限制植物生长、发育和繁殖最重要的因素之一^[2],随着水资源危机和干旱化危害的不断加剧,我国已面临着重大的农林生产问题^[3]。水分利用效率(water use efficiency, WUE) 是植物生理活动中消耗水形成有机物质的基本效率,能够反映植物碳同化与水分耗散之间的关系,作为植物水分利用状况和抗旱性特征的一个客观评价指标,可为不同生境适宜树种的选择提供科学支持^[4]。有研究表明,干旱胁迫下水分利用效率高的植物其生产力也会相对较高^[5]。因此,在水分匮乏条件下,选择高水分利用效率的植物种具有重要意义。目前,有些学者采用光合速率与蒸腾速率之比即瞬时水分利用效率(instant water use efficiency, WUE_i)来表征,但这个值仅代表某特定时间内植物部分叶片的行为,适于研究引起水分利用效率快速变化的生理生态过程,并不能说明植物本身的水分利用特点^[6-7]。所以,更多的研究者利用现代生态学研究的一种新方法即稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$)来代表植物长期生活过程的平均水分利用效率^[8-9]。现在,这一方法的可靠性与稳定性已在许多研究结果中得以证实,例如,张怡等对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比率的研究发现 $\delta^{13}\text{C}$ 可以作为筛选高 WUE 刺槐品种的指标^[10];余新晓等利用 $\delta^{13}\text{C}$ 值研究北京山区典型树种水分利用效率时发现叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值和水分利用效率同向变化^[11]。

甘肃作为国家“一带一路”建设战略的重要地区之一在培育优势林果业方面具有重要的地位,特别是在水资源短缺的条件下发展何种经济林树种是值得思考的一个问题。本研究以甘肃地区主要的 5 种经济林苗木为试材,探讨了这 5 种苗木在不同水分

条件下的水分利用效率特征及其与稳定性碳同位素间的关系,以期为甘肃地区适宜经济林树种的选择及甘肃地区林业可持续发展提供理论依据和方法。

1 研究区概况

研究区位于甘肃省武威市林业高新技术示范园区的良种繁育基地,地处甘肃省河西走廊东北部。该区属典型的温带大陆性荒漠气候,土壤为碱性沙土。具体自然概况见表 1。

表 1 试验地自然概况					
Table 1 The natural profile of the test sample					
地理坐标 Geographical coordinates		海拔 Altitude /m	年均温 Annual meantemp- erature /℃	年降水量 Annual precipit- ation /mm	年蒸发量 Annual evapotrans- piration /mm
N	E				
38°38′	103°51′	1378	7.8	113.2	2604.3

2 材料与方法

2.1 试验材料

试验于 2015 年 4 月—2015 年 10 月进行,试材选用本示范园提供的生长状况相近的核桃(*Juglans regia*)、枣(*Ziziphus jujuba*)、枸杞(*Lycium chinense*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)和花椒(*Zanthoxylum bungeanum*)2 年生实生苗。

2.2 试验设计

以上述 5 个树种为试材,每个树种选择生长健康、大小基本一致的苗木,在 2015 年 4 月上旬移植到高 35 cm,盆口直径为 37 cm 的花盆中,盆土为 90% 苗圃土配 10% 蛭石,每盆 1 株。每个树种各 48 盆,充分浇水,确保苗木生长良好。所有实验材料均放在微生境一致的条件以下排除其它因素对水分利用效率的影响。待缓苗为 2 个月时(约 6 月初)进行干旱处理,设定 4 个水分处理,分别为对照(土壤相对含水量为 75% ~ 90%)、轻度干旱(土壤相对含水量为 60% ~ 70%)、中度干旱(土壤相对含水量为 40% ~ 55%)和重度干旱(土壤相对含水量为 25% ~ 35%),每个处理 12 盆;于每天下午六点用铝盒取回土样后置于 105℃ 烘箱中烘干至恒重计算含水量并根据缺水量补充水分使各处理均达到相应的干旱程度。采用遮雨棚防止自然降雨对干旱处理的影响。于 8 月下旬开始取样,每次随机取 3 株苗木。

2.3 指标测定

2.3.1 长期水分利用效率(WUE_L) 生物量测定分别在 6 月初和 8 月底于控水试验开始前和结束后进行,取生长一致的 5 个树种苗木各 3 株,洗净后放入烘箱杀青并烘至恒重。用万分之一的电子感应天平称干物质量,用减重法测得控水期间生物量的累计值(单位:g)。水分处理期间的生物量增加值与总浇水量(扣除参照花盆盆土的蒸发量,即以植株的耗水量为基数)的比值即为控水处理期间的长期水分利用效率 WUE_L ^[8],单位为 $\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$ 。

2.3.2 瞬时水分利用效率(WUE_I) 于控水处理后期(8 月上旬),选晴朗天气 3 天,用手提式光合测定系统(Lepro + Ultra Compact Photosynthesis System, UK)在当地时间 9:00—11:00 分别对标记的 3 株生长势一致和位置相近的叶片进行净光合速率(P_n , CO_2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)测定,同时获得蒸腾速率(Tr , H_2O $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , H_2O $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。每次测定 3 个重复。瞬时水分利用效率根据 $WUE = P_n/Tr$ ^[12]计算。

2.3.3 稳定性碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$) 将用于测定生物量的每个树种每个处理的 3 株叶片 80℃烘干至恒重,研磨过 100 目筛,称 6~7 mg 装入安路玻璃管,在铂金丝的催化下与氧化铜在 550℃~600℃下放出的氧气燃烧,然后把燃烧生产的气体经真空纯化系统纯化得到纯净的 CO_2 ,用 MAT-252 质谱仪

(Finningan MAT Delta S., Bremen, Germany)测定稳定性碳同位素比率,以 PDB(Pee Dee Belemnite)为标准,根据下面的公式进行计算:

$$\delta^{13}\text{C} = \{[(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}} - (^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}]/(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}\} \times 1000$$

其中, $\delta^{13}\text{C}$ 为样品稳定碳同位素比率(‰),因其绝对值非常小,故以 ‰ 表示。 $\delta^{13}\text{C}$ 皆为负值,表明样品中 ^{13}C 小于 PDB 标准中 ^{13}C 。

2.4 统计分析

试验中原始数据的整理采用 Microsoft Excel 2003 软件完成;用 SPSS 19.0 软件进行数据分析,用 LSD 多重比较进行显著性检验。

3 结果与分析

3.1 干旱胁迫对 5 个树种光合速率、蒸腾速率及气孔导度的影响

5 个树种的光合速率(P_n)随干旱胁迫程度的增加而呈逐渐下降趋势(表 2),除枣在轻度胁迫下的 P_n 与 CK 间无差异外,其它 4 个树种在 3 种干旱胁迫处理下(轻度、中度和重度)的 P_n 均与 CK 间差异显著($P < 0.05$)。各树种均在重度干旱胁迫下达到最低值,分别比对照下降了 64.73%(花椒),62.04%(核桃),81.01%(枣),49.97%(枸杞)和 48.48%(沙棘)。

表 2 不同干旱处理下 5 个树种的光合速率

干旱处理 Drought treatment	净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$				
	花椒 <i>Z. bungeanum</i>	核桃 <i>J. regia</i>	枣 <i>Z. jujuba</i>	枸杞 <i>L. chinense</i>	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>
对照 CK	17.35 ± 0.19a	22.13 ± 0.33a	19.33 ± 0.41a	18.23 ± 0.41a	18.46 ± 0.20a
轻度干旱 Light drought	13.55 ± 0.25b	19.14 ± 0.12b	17.59 ± 0.42a	15.21 ± 0.42b	15.53 ± 0.16b
中度干旱 Moderatedrought	6.24 ± 0.03c	14.84 ± 0.15c	11.56 ± 0.18b	9.96 ± 0.42c	13.21 ± 0.50b
重度干旱 Severe drought	6.12 ± 0.04c	8.40 ± 0.09d	3.67 ± 0.15c	9.56 ± 0.38c	9.51 ± 0.18c

注:表中数据为平均值 ± 标准差($n = 9$),不同小写字母表示处理间和树种间在 0.05 水平差异显著,下同。
Note: Data in table is the average ± SD ($n = 9$), different upper cases represent the significant difference between treatments and between species and clones at 0.05 level, respectively; the same as following.

与光合速率相比,干旱胁迫下 5 个树种的蒸腾速率(Tr)变化较为复杂(表 3)。其中花椒、核桃、枸杞和沙棘均逐渐下降,枣则先升高后下降。5 个树种的 Tr 均在重度干旱胁迫下达到最低,分别比对照降低了 84.32%(花椒),67.87%(核桃),58.74%(枣),49.71%(枸杞)、52.21%(沙棘),与 CK 间差异显著($P < 0.05$)。

5 个经济林树种在不同水分条件下的气孔导度

(G_s)除了枸杞的呈先下降后升高再下降外,其它 4 个树种的 G_s 均随着水分胁迫的增加而逐渐下降(表 4)。在重度胁迫时 5 个树种的 G_s 均达最低值,分别比 CK 下降了 87.8%(花椒)、73.82%(核桃)、83.54%(枣)、10.28%(枸杞)、83.72%(沙棘)。除枸杞外其它 4 个树种的各水分处理间差异显著($P < 0.05$),而枸杞仅中度胁迫与其它处理间差异显著($P < 0.05$)。

表 3 不同干旱处理下 5 个树种的蒸腾速率

Table 3 Comparison of the transpiration rate (Tr) of five economic forest species under drought stress treatments

干旱处理 Drought treatment	蒸腾速率 $Tr/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$				
	花椒 <i>Z. bungeanum</i>	核桃 <i>J. regia</i>	枣 <i>Z. jujuba</i>	枸杞 <i>L. chinense</i>	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>
对照 CK	6.19 ± 0.05a	6.35 ± 0.15a	6.26 ± 0.28a	7.08 ± 0.13a	2.41 ± 0.10a
轻度干旱 Light drought	4.29 ± 0.12b	5.13 ± 0.03a	7.1 ± 0.16a	6.65 ± 0.06a	1.94 ± 0.02b
中度干旱 Moderatedrought	1.84 ± 0.02c	3.46 ± 0.09b	3.79 ± 0.03b	5.53 ± 0.10b	1.46 ± 0.05b
重度干旱 Severe drought	0.97 ± 0.01d	2.04 ± 0.04b	0.83 ± 0.10c	3.56 ± 0.01c	1.06 ± 0.03b

表 4 不同干旱处理下 5 个树种的气孔导度

Table 4 Comparison of the stomatal conductance (G_s) of five economic forest species under different drought stress treatments

干旱处理 Drought treatment	气孔导度 $G_s/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$				
	花椒 <i>Z. bungeanum</i>	核桃 <i>J. regia</i>	枣 <i>Z. jujuba</i>	枸杞 <i>L. chinense</i>	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>
对照 CK	175.78 ± 3.31a	248.33 ± 4.47a	276.89 ± 3.79a	224.78 ± 4.79b	246.44 ± 5.45a
轻度干旱 Light drought	132.78 ± 2.11b	174.00 ± 3.94b	155.44 ± 3.07b	218.00 ± 2.67b	225.33 ± 4.33b
中度干旱 Moderatedrought	95.67 ± 3.15c	78.11 ± 2.57c	59.11 ± 2.99c	311.78 ± 4.93a	117.44 ± 2.71c
重度干旱 Severe drought	21.44 ± 2.26d	68.00 ± 4.82c	45.56 ± 4.96c	191.44 ± 3.50c	40.11 ± 5.67d

3.2 干旱胁迫对 5 个树种瞬时水分利用效率的影响

5 个经济林树种的瞬时水分利用效率(WUE_I)在不同干旱胁迫下的变化不同(表 5)。花椒为升—降—升,在重度干旱胁迫时达到最大值,比 CK 增加了 126.43%。核桃为先升后降,在中度胁迫时达到最大值,比 CK 增加了 23.21%。枣的 WUE_I 在轻度干旱胁迫时开始下降,随着胁迫程度的增加,其值又

开始增加,在重度胁迫时达到最大值,比 CK 增加了 43.68%。枸杞的 WUE_I 则随着干旱胁迫程度的增加而先降低后升高的变化,在重度干旱胁迫时比 CK 增加了 4.44%。沙棘的 WUE_I 呈降—升—降的趋势,在中度干旱胁迫时达到最大值,比 CK 增加了 16.18%。核桃各处理间差异不显著,沙棘仅轻度胁迫与其它处理间差异显著($P < 0.05$),其它 3 个树种则是重度胁迫与对 CK 间差异显著($P < 0.05$)。

表 5 不同干旱处理下 5 个树种的瞬时水分利用效率

Table 5 Comparison of the instant water use efficiency (WUE_I) of five economic forest species under drought stress treatments

干旱处理 Drought treatment	瞬时水分利用效率 $WUE_I/(\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1})$				
	花椒 <i>Z. bungeanum</i>	核桃 <i>J. regia</i>	枣 <i>Z. jujuba</i>	枸杞 <i>L. chinense</i>	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>
对照 CK	2.80 ± 0.05b	3.49 ± 0.09a	3.09 ± 0.11b	2.58 ± 0.14a	8.14 ± 0.15a
轻度干旱 Light drought	3.16 ± 0.09b	3.72 ± 0.03a	2.48 ± 0.07c	2.29 ± 0.09a	7.90 ± 0.08b
中度干旱 Moderatedrought	3.39 ± 0.03b	4.30 ± 0.13a	3.05 ± 0.06b	1.80 ± 0.05b	9.70 ± 0.34a
重度干旱 Severe drought	6.31 ± 0.06a	4.12 ± 0.09a	4.44 ± 0.22a	2.68 ± 0.05b	8.98 ± 0.34a

3.3 干旱胁迫对 5 个树种生物量的影响

随干旱胁迫程度的加剧,花椒、核桃和枣 3 个树种的生物量呈现逐渐下降的趋势(表 6),而枸杞和沙棘的生物量则在轻度胁迫时较 CK 有所上升,之后又呈下降趋势。5 个树种均在重度干旱胁迫下达到最低值,分别比 CK 下降了 73.73%(花椒)、54.52%(核桃)、70.49%(枣)、12.91%(枸杞)、

11.81%(沙棘),且花椒、核桃和枣在重度干旱胁迫时与 CK 间差异显著($P < 0.05$),而枸杞和沙棘则差异不显著。

3.4 干旱胁迫对 5 个树种长期水分利用效率的影响

花椒和枣的 WUE_L 随干旱胁迫加剧表现为先升高后降低,核桃是先降低后升高,枸杞和沙棘则是逐

渐上升(表 7)。各树种在达到了最大值时分别比 CK 增加了 11.31%(花椒)、12.56%(核桃)、21.15%(枣)、43.06%(枸杞)、41.26%(沙棘),且与 CK 间差异显著($P < 0.05$)。

3.5 干旱胁迫对 5 个树种稳定碳同位素的影响

5 个树种的 $\delta^{13}\text{C}$ 整体呈随干旱胁迫程度的加剧而增加的趋势(表 8),均在重度干旱胁迫时达到最大值。与 CK 相比,花椒增加了 8.14‰,核桃增加了 11.59‰,枣增加了 7.40‰,枸杞增加了 10.29‰,沙棘增加了 8.83‰。此外,5 个树种间的 $\delta^{13}\text{C}$ 也存在差异,尤其是枸杞叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在对照和重度干旱胁迫均大于其它 4 个树种,且可以看出干旱胁迫所引起的 $\delta^{13}\text{C}$ 差异要比树种间的差异大,可以说水分是引起 $\delta^{13}\text{C}$ 的差异的主要因素。

3.6 $\delta^{13}\text{C}$ 与 WUE_L 的关系

5 个树种 $\delta^{13}\text{C}$ 与 WUE_L 的关系均呈显著正相关性(图 1),相关系数分别可达到 0.504(花椒)、0.666(核桃)、0.746(枣)、0.839(枸杞)和 0.899(沙棘)。

而不同水分处理下两者的相关性分别为 0.592(CK)、0.597(轻度胁迫)、0.901(中度胁迫)、0.938(重度胁迫)。这表明随着水分胁迫程度的增加, $\delta^{13}\text{C}$ 与 WUE_L 的相关关系也越来越紧密。

4 讨 论

干旱胁迫会导致植物发生一系列生理生态反应,从而适应干旱环境。这种反应包括生物量的调配和水分利用效率的提高等^[13]。本研究发现,重度干旱胁迫下 5 个树种的 WUE_L 均比 CK 高。这与陈超等^[14]研究指出,在干旱条件下植物的水分利用效率会得到提高,水分利用方式会更加有效的报道一致,只是干旱胁迫的程度不同而已。 WUE 与植物生理因子如叶水势、气孔、光合速率、蒸腾速率等有关^[15],其中气孔由于对 CO_2 和水汽扩散的影响不同步,进而影响植物 WUE 。在本研究中,干旱胁迫导致 5 个树种气孔导度下降,而水分利用升高,这与 Farquhar^[16]和龚吉蕊等^[17]的研究结果相似。分析 5

表 6 不同干旱处理下 5 个树种的生物量
Table 6 Comparison of the total biomass of five economic forest species under drought stress treatments

干旱处理 Drought treatment	生物量 Total biomass/g				
	花椒 <i>Z. bungeanum</i>	核桃 <i>J. regia</i>	枣 <i>Z. jujuba</i>	枸杞 <i>L. chinense</i>	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>
对照 CK	80.24 ± 3.35a	45.21 ± 0.09a	52.10 ± 3.11a	17.81 ± 0.14a	12.45 ± 0.15b
轻度干旱 Light drought	72.30 ± 3.57a	35.68 ± 0.03b	45.52 ± 2.07a	18.18 ± 0.59a	17.65 ± 0.28a
中度干旱 Moderatedrought	46.25 ± 2.26b	28.52 ± 0.13c	30.08 ± 2.88b	16.26 ± 0.45a	11.84 ± 0.34b
重度干旱 Severe drought	21.08 ± 1.81c	11.56 ± 0.09d	15.57 ± 1.22c	15.50 ± 0.35a	10.18 ± 0.49b

表 7 不同干旱处理下 5 个树种的长期水分利用效率
Table 7 Comparison of the long-term water use efficiency (WUE_L) of five economic forest species under drought stress treatments

干旱处理 Drought treatment	长期水分利用效率 $WUE_L/(\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1})$				
	花椒 <i>Z. bungeanum</i>	核桃 <i>J. regia</i>	枣 <i>Z. jujuba</i>	枸杞 <i>L. chinense</i>	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>
对照 CK	1.96 ± 0.02b	1.83 ± 0.28b	1.56 ± 0.03b	2.09 ± 0.12c	2.01 ± 0.03b
轻度干旱 Light drought	2.11 ± 0.01a	1.72 ± 0.05c	1.83 ± 0.05a	2.32 ± 0.06b	2.31 ± 0.03a
中度干旱 Moderate drought	2.21 ± 0.09a	1.85 ± 0.01b	1.89 ± 0.05a	2.53 ± 0.01b	2.59 ± 0.02a
重度干旱 Severe drought	2.19 ± 0.08a	2.05 ± 0.04a	1.79 ± 0.01a	2.99 ± 0.09a	2.86 ± 0.11a

表 8 不同干旱处理下 5 个树种的稳定碳同位素比率比较
Table 8 Comparison of the Foliar carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$) of five economic forest species under drought stress treatments

干旱处理 Drought treatment	$\delta^{13}\text{C}/\text{‰}$				
	花椒 <i>Z. bungeanum</i>	核桃 <i>J. regia</i>	枣 <i>Z. jujuba</i>	枸杞 <i>L. chinense</i>	沙棘 <i>H. rhamnoides</i>
对照 CK	-30.53b	-31.67d	-30.81b	-30.01b	-29.99b
轻度干旱 Light drought	-28.44a	-30.24c	-29.65b	-29.03b	-29.06b
中度干旱 Moderatedrought	-28.26a	-29.35b	-28.86a	-28.26b	-28.36a
重度干旱 Severe drought	-28.04a	-27.99a	-28.53a	-26.93a	-27.34a

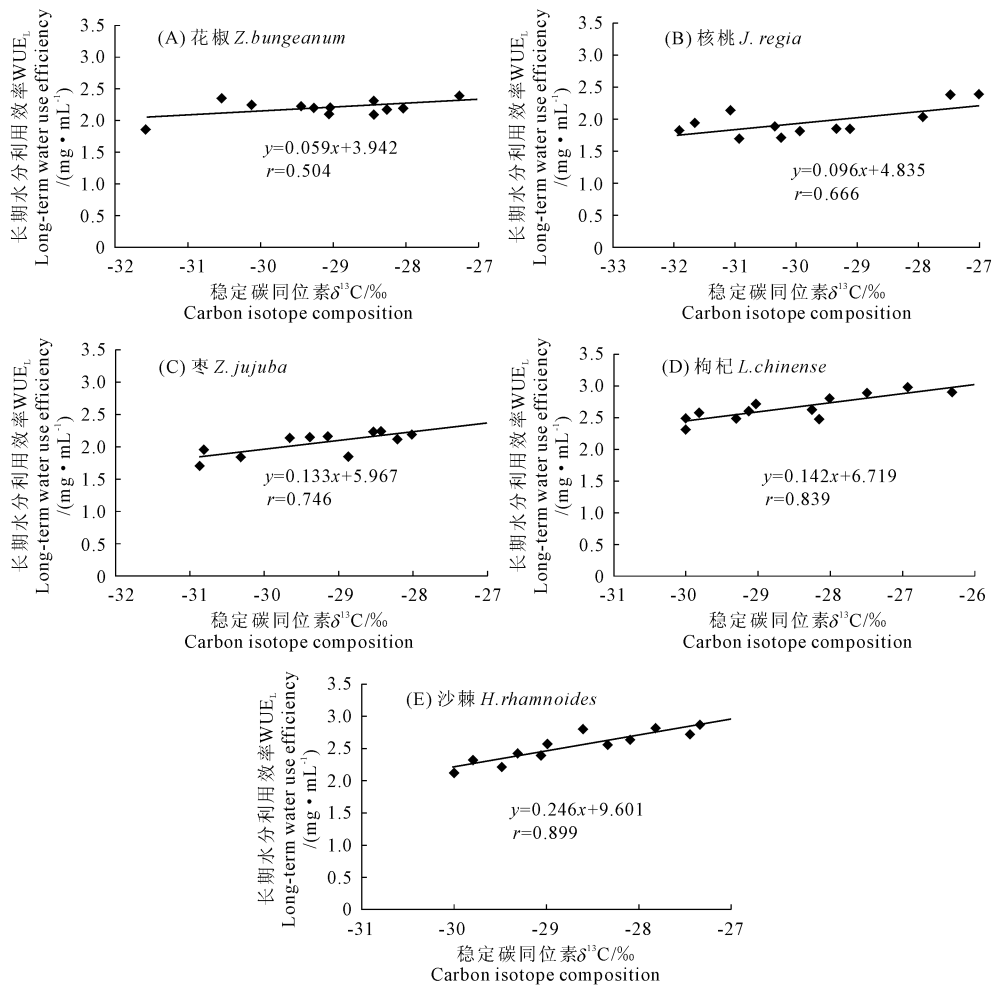


图 1 5 个经济林树种稳定碳同位素组成 ($\delta^{13}C$) 和 WUE_L 的相关性分析

Fig.1 Analysis of the relationship between $\delta^{13}C$ and WUE_L in five economic forest species

个树种出现这种现象的主要原因是,气孔导度下降,引起光合速率和蒸腾速率的下降,但蒸腾速率下降比光合速率下降快,最终使得水分利用效率升高。

长期水分利用效率能代表一个植物个体的水分状况^[18]。本研究结果表明,5 种经济林树种在正常供水条件下和重度干旱胁迫 WUE_L 值大小的排序不同,说明 5 个树种除了在遗传因素上的 WUE_L 差异外,水分条件的改变也会使其 WUE_L 不同。植物降低生长可以提高 WUE ,适应干旱环境^[19]。本研究发现,干旱胁迫导致 5 个树种的生物量下降,水分利用效率提高,与前人研究结果相似。但纵观 5 个树种在重度胁迫下 WUE_L 的增幅和生物量的降幅(表 6 和表 7)可以看出,枸杞和沙棘的 WUE_L 的增幅显著大于其它 3 个树种,但生物量的降幅却小于它们。说明干旱胁迫不但提高了沙棘和枸杞的水分利用效率,也使得它们能利用这些水分来减缓干旱胁迫引起的生物量下降,从而提高对其自身干旱的适应性,这可能是它们响应干旱的一种生理机制。

C_3 植物 ^{13}C 的自然丰度提供了一个有效测定植物长期碳水平衡的措施^[20]。近年来,国内外许多学者对不同树种及其不同基因型的 $\delta^{13}C$ 和 WUE 的关系进行了研究^[21-24],结果表明,水分因子的改变造成植物的 WUE 差异都能在 $\delta^{13}C$ 值上反映出来, $\delta^{13}C$ 和 WUE_L 有很强的相关性。尤其是在干旱胁迫下,高 $\delta^{13}C$ 可作为植物高 WUE 无性系选择的可靠指标^[25-26]。但也有学者认为,在正常水分条件下, $\delta^{13}C$ 与 WUE_L 呈负相关,而在干旱条件下, $\delta^{13}C$ 则与 WUE_L 没有相关性^[27]。本研究结果发现,5 个树种之间的 $\delta^{13}C$ 和 WUE_L 之间的相关性各不相同。就树种而言,沙棘 $\delta^{13}C$ 与 WUE_L 间的相关性最大,其它依次为枸杞 > 核桃 > 枣 > 花椒。就不同水分处理间比较,则随水分的减少, $\delta^{13}C$ 与 WUE_L 间的相关性越来越显著,即重度胁迫 > 中度胁迫 > 轻度胁迫 > CK。这说明,干旱胁迫下高 $\delta^{13}C$ 是评定这 5 个树种高 WUE 的可靠指标。此结论与张怡等在刺槐上的研究结果相似^[10],而与赵凤君等在黑杨上的研究

结果不同^[26]。可能是因为干旱处理的方法不同,也可能是物种间水分利用效率机制不同。

Brooks 等^[28]认为,落叶乔木 $\delta^{13}\text{C}$ 大于落叶灌木的 $\delta^{13}\text{C}$ 。本研究的 5 个树种中,核桃、花椒和枣是属于落叶乔木或小乔木,但它们的 $\delta^{13}\text{C}$ 小于灌木枸杞和沙棘 $\delta^{13}\text{C}$ 。这和以往的研究的结果不同,可能是分析方法或植物的生态适应性不同,或者是因为所选择的核桃、花椒和枣较小的苗木,所以其本身的 $\delta^{13}\text{C}$ 较小的缘故。当然, $\delta^{13}\text{C}$ 还和其它很多因素有关,究其和水分利用效率的关系,也会和其它因素如物种、水分条件、气候环境等有关,需要进行进一步的研究。

综上所述,干旱胁迫下枸杞和沙棘因其高水分利用效率和高 $\delta^{13}\text{C}$ 值而比其它几个树种拥有更高的抗旱性。所以在甘肃省水分条件较差的地区可以选择这 2 个经济林树种,以发挥其水分利用高的特点来适应当地生境,而在水分较好的地区则可以发展其它 3 个树种。

参 考 文 献:

[1] 闫业庆,胡雅杰.甘肃省降水量时空分布特征浅析[J].甘肃科技,2011,27(1):63-66.

[2] 肖春旺,周广胜.毛乌素沙地中间锦鸡儿幼苗生长、气体交换和叶绿素荧光对模拟降水量变化的响应[J].应用生态学报,2001,21(5):692-696.

[3] 张光灿,刘霞,贺康宁,等.金矮生苹果叶片气体交换参数对土壤水分的响应[J].植物生态学报,2004,28(1):66-72.

[4] 严昌荣,韩兴国,陈灵芝,等.暖温带落叶阔叶林主要植物叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的种间差异及时空变化[J].植物学报,1998,40(9):553-859.

[5] Lucero D W, Grieu P, Guckert A. Water deficit and plant competition effects on growth and water use efficiency of white clover (*Trifolium repens* L.) and ryegrass (*Lolium perenne* L.)[J]. Plant and Soil, 2000,227:1-15.

[6] 刘冰,赵文智.荒漠绿洲过渡带怪柳和泡泡刺光合作用及水分代谢的生态适应性[J].中国沙漠,2009,29(1):101-107.

[7] 闫海龙,张希明,许浩,等.塔里木沙漠公路防护林植物沙拐枣气体交换特性对于干旱胁迫的响应[J].中国沙漠,2007,27(3):460-465.

[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.

[9] 宋锋惠,吴正保,俞涛,等.新疆 5 个枣品种叶片碳同位素组成、瞬时水分利用效率的季节变化及与气象因子的关系[J].果树学报,2012,29(1):66-70.

[10] 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.

[11] 余新晓,杨芝歌,白艳婧,等.基于 $\delta^{13}\text{C}$ 值的北京山区典型树种水分利用效率研究[J].应用基础与工程科学学报,2013,21(4):593-599.

[12] 李荣生,许煌灿,尹光天,等.植物水分利用效率的研究进展[J].林业科学研究,2003,16(3):366-371.

[13] 陈平,孟平,张劲松,等.两种药用植物生长和水分利用效率对于干旱胁迫的响应[J].应用生态学报,2014,25(5):1300-1306.

[14] 陈超,赵丽丽,王普昶,等.百脉根对于干旱胁迫的生长、生理生态响应及其抗旱性评价[J].水土保持学报,2014,28(3):300-306.

[15] 蔡丽平,吴鹏飞,侯晓龙,等.干旱胁迫对水土保持先锋植物类芦光合特性的影响[J].水土保持学报,2011,25(6):237-214,259.

[16] Farquhar G,张玉翠译.水分利用效率与用水有效性:基于气孔视角的稳定同位素应用研究[J].中国生态农业学报,2014,22(8):886-889.

[17] 龚吉蕊,黄永梅,葛之藏,等.4 种杂交杨对土壤水分变化的生态学响应[J].植物生态学报,2009,33(2):387-396.

[18] 陈平,张劲松,孟平,等.稳定碳同位素测定水分利用效率的可行性分析—以决明子为例[J].生态学报,2014,34(19):5453-5459.

[19] Saraswathi S G, Paliwal K. Drought induced changes in growth, leaf gas exchange and biomass production in *Albizia lebbeck* and *Cassia siamea* seedlings[J]. Journal of Environmental Biology, 2011,32:173-178.

[20] 刘海燕,李吉跃.稳定碳同位素在植物水分利用效率研究中的应用[J].西北林学院学报,2008,23(1):54-58.

[21] 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,2000,24(6):648-655.

[22] 孙守家,孟平,张劲松,等.华北石质山区核桃-绿豆复合系统氮同位素变化及其水分利用[J].生态学报,2010,30(14):3718-3726.

[23] 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.

[24] 严昌荣,韩兴国,陈灵芝.六种木本植物水分利用效率和其小生境关系研究[J].生态学报,2001,21(11):1952-1956.

[25] Osorio J, Pereira J S. Genotypic differences in water use efficiency and ^{13}C discrimination in *Eucalyptus globules*[J]. Tree Physiology, 1994,(4):871-882.

[26] 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.

[27] Ehleringer J R, Hall A E, Farquhar G D. Stable Isotopes and Plant Carbon - water Relations[M]. New York: Academic Press, 1993:247-267.

[28] Brooks J R, Flanagan B, Buchmann N, et al. Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms[J]. Oecologia, 1997,110:301-311.