

黑杨无性系间长期水分利用效率差异的生理基础

赵凤君¹, 沈应柏¹, 高荣孚¹, 苏晓华^{2,*}, 张冰玉²

(1. 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083; 2. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091)

摘要: 试验于 2003 年 6 月 10 日至 8 月 20 日在温室中进行, 采用完全随机区组设计, 4 个水分处理(充分供水、轻度胁迫、中度胁迫、重度胁迫), 6 次重复。各水分处理严格控制浇水间隔: 充分供水, 每 2d 浇水 1 次; 轻度胁迫, 每 3d 浇水 1 次; 中度胁迫, 每 4d 浇水 1 次; 重度胁迫, 每 5d 浇水 1 次。每次浇水的量相同, 500ml。试验材料为美洲黑杨杂交无性系, 父本为哈佛杨 (*Populus deltoides* Bartr. CI. 'Harvard'), 母本为山海关杨 (*Populus deltoides* Bartr. CV. 'Shanhaiguanensis'), 共 10 个无性系, 编号为 J1 ~ J10。以当前优良品系 108 杨 (*Populus euramericana* CV. '114/69') 和中林 46 杨 (*Populus deltoides* Bartr. CV. 'Zhonglin 46') 为对照, 编号为 CK₁、CK₂。测定了 12 个无性系间长期水分利用效率 (WUE_L)、光合参数(净光合速率 P_n 、蒸腾速率 T_r 、气孔导度 G_s 、瞬时水分利用效率 WUE_i 、最大净光合速率 P_{max} 、光饱和点 LSP 、羧化效率 C_e) 及气孔特征参数(气孔频度、气孔大小、上/下表皮气孔数目比)、根冠比的差异, 并深入分析了光合参数与 WUE_L 、气孔特征参数与 WUE_L 、根冠比与 WUE_L 及光合参数之间的相互关系。结果表明: 无性系间 WUE_L 存在差异, 这种差异随水分胁迫的加剧而更加显著。无性系间 WUE_L 的差异在 4 个水分处理下表现出一致性, 即 WUE_L 最优的都是 J₂, 其次为 J₆、J₇、J₈、J₉。高 WUE_L 的 J₂ 等无性系其气孔频度、气孔大小、 G_s 、 T_r 、 P_n 和根冠比在所有无性系中都处于适中的位置。它们的上/下表皮气孔数目比大, P_{max} 、 LSP 、 C_e 明显优于对照。 P_{max} 高、 LSP 高、 C_e 大, 表明高 WUE_L 的 J₂ 等无性系光合能力强。 G_s 、 T_r 、 P_n 适中, 表明 J₂ 等无性系在保证具有高 WUE_L 的同时能保持较强的光合能力。根冠比适中, 表明 J₂ 等无性系的光合产物在根、冠之间分配合理, 能有充足的根系分布保证水分的供应, 同时又有较多的光合产物积累在地上部分。气孔特征参数的差异是导致无性系间光合能力和 WUE_L 差异, 并最终导致 WUE_L 差异的一个主要因子。气孔频度和气孔大小适中的无性系, 其 G_s 、 T_r 、 P_n 适中, WUE_L 较高; 上/下表皮气孔数目比大的无性系则具有较强的光合能力。无性系间 WUE_L 的差异是一系列具有差异的生理参数共同作用的结果, 高 WUE_L 的无性系通常光合能力强、 WUE_L 高、根冠比适中。今后工作中选育高 WUE 的无性系时, 除需关注单个生理参数的突出作用外, 更应关注生理参数的协同作用。

关键词: 黑杨; 无性系; 长期水分利用效率 (WUE_L); 光合参数; 气孔特征参数; 根冠比

文章编号: 1000-0933(2006)07-2079-08 中图分类号: Q143, Q945, 948 文献标识码: A

Physiological foundation for the differences of long-term water use efficiency among *Populus deltoides* clones

ZHAO Feng-Jun¹, SHEN Ying-Bai¹, GAO Rong-Fu¹, SU Xiao-Hua^{2,*}, ZHANG Bing-Yu² (1. Institute of Biological Science and Biotechnology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2079 ~ 2086.

Abstract: In this study, an experiment was carried out in accordance with the randomized complete blocks design. There are six replications in greenhouse between June 10th and August 20th in 2003. Four water treatments were designed. They were well-watered condition, slight water stress, moderate water stress and severe water stress. The irrigation intervals were strictly

基金项目: 国家高技术研究发展计划“863”课题资助项目(2002AA241071, 2002AA224011)

收稿日期: 2005-03-23; 修订日期: 2006-04-05

作者简介: 赵凤君(1971~), 女, 北京人, 硕士, 主要从事树木抗逆性生理、植物生理生态学研究. E-mail: zhaofengjun1219@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: suxh@caf.ac.cn

致谢: 本文在试验设计及数据处理过程中都受到中国林科院林业研究所马常耕先生的悉心指导, 在此表示感谢

Foundation item: The project was supported by the National “863” Project (Grant Nos. 2002AA241071, 2002AA224011)

Received date: 2005-03-23; **Accepted date:** 2006-04-05

Biography: ZHAO Feng-Jun, Master, mainly engaged in stress physiology and physio-ecology. E-mail: zhaofengjun1219@163.com

controlled. Under well-watered treatment, the seeding of the tested clones was irrigated every two days. For the others, the irrigation intervals were every three days, every four days and every five days respectively. However, the volumes of irrigated water were same every time, i. e. 500ml. The 10 tested clones were derived from a cross between the female *Populus deltoides* Bartr. CV. 'Shanhaiguanensis' and the male *Populus deltoides* Bartr. CI. 'Harvard', which were named $J_1 \sim J_{10}$. CK_1 and CK_2 were *Populus euramericana* CV. '114/69' and *Populus deltoides* Bartr CV. 'Zhonglin 46', which perform well currently. The following physiological parameters were examined, the long term water use efficiency (WUE_L), photosynthetic parameters (net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (G_s), instantaneous water use efficiency (WUE_i), maximum photosynthetic rate (P_{max}), light saturation point (LSP), carboxylic efficiency (C_e)), stomatal properties (stomatal frequency, stomatal size, superior/inferior ratio) and root/shoot ratio. The comparison of physiological parameters among different clones was studied under different water treatments. The interrelations between WUE_L and photosynthetic parameters, stomatal properties, root/shoot ratio were analyzed. The results showed that the WUE_L differences were obvious among tested clones, and the differences became greater along with the severer water stress. The WUE_L differences of the tested clones under 4 water treatments were consistent. The best clone was J_2 , and J_6, J_7, J_8, J_9 were quite good. Some physiological parameters, such as stomatal frequency, stomatal size, G_s, Tr, P_n and root/shoot ratio of $J_2 et al$ were moderate, while the superior/inferior ratio, P_{max}, LSP, C_e of $J_2 et al$ were higher than other clones. Higher P_{max}, LSP, C_e implied that $J_2 et al$ had strong photosynthetic capacity. Moderate G_s, Tr, P_n revealed that $J_2 et al$ not only had relatively higher WUE_i but also had relatively strong photosynthetic capacity. Moderate root/shoot ratio indicated that the photosynthetic products distribution was reasonable among root and shoot, which resulted to enough root to ensuring water supply and at the same time more photosynthetic products run up to canopy. The stomatal differences among tested clones might be a key factor which accounting for the photosynthetic capacity differences and WUE_i differences, which ultimately induced to WUE_L differences. The clones with moderate stomatal frequency and stomatal size had suitable G_s, Tr, P_n , and relatively higher WUE_i . The clones with large superior/inferior ratio had strong photosynthetic capacity. The WUE_L differences among tested clones were induced by a series of physiological parameters, and higher WUE_L clones often had strong photosynthetic capacity, a comparatively higher WUE_i , and a satisfied root/shoot ratio. For selecting higher WUE clones in breeding program, the co-operation of several physiological parameters should be concerned more than the effect of a single physiological parameter.

Key words: *Populus deltoides*; clones; long-term water use efficiency (WUE_L); photosynthetic parameters; stoma properties; root/shoot ratio

自 Farquhar 等^[1]首先发现小麦 (*Triticum aestivum*) 基因型间 WUE 存在差异以来,有许多关于基因型间 WUE 存在差异的研究报道^[2,3]。但是到目前为止,基因型间 WUE 差异的生理基础研究在国内外开展的较少。有研究表明,基因型间 WUE 差异的主要原因是净光合速率 P_n ^[3-5]。Martin 等在蕃茄^[6] (*Lycopersicon esculentum*) 上的研究发现野生种比栽培种的 WUE 高,其原因除气孔因子导致的 G_s 低外,还有叶片解剖结构引起的内部 CO_2 同化阻力的减少, Martin 认为 P_n 不是引起基因型间 WUE 差异的主要原因。张正斌^[7] 等对小麦从 2 倍体→4 倍体→6 倍体的进化研究表明, G_s 有下降的趋势,叶片 WUE 和单株 WUE 及大田 WUE 有提高的趋势。张岁歧* 对玉米 WUE 与根冠比关系的研究表明,根重和整株生物量与 WUE 成抛物线关系,合适的根冠比有利于提高 WUE 。前期的研究结果显示黑杨无性系间 WUE_L 差异显著^[8], 本文拟进一步从光合能力、气孔特征、根冠比等方面深入探讨无性系间 WUE_L 差异的生理基础。

* 张岁歧. 根冠关系对作物水分利用的调控. 博士论文, 2001

1 材料和方法

1.1 试验试点

试验在中国林业科学研究院温室内进行,温室顶部有天窗,下雨时关闭,其它时间全部打开。温室四壁由玻璃制成,6~8月份晴天上午9:00~11:00室内有效光辐射 PAR 约为 $800\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,室内 CO_2 浓度变化不大,约 $380\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,无特殊的控温、控湿措施。

1.2 试验材料

试验材料为美洲黑杨杂交无性系,父本为哈佛杨(*Populus deltoides* Bartr. CI. 'Harvard'),母本为山海关杨(*Populus deltoides* Bartr. CV. 'Shanhaiguanensis'),共10个无性系,编号为 $J_1 \sim J_{10}$ 。以当前优良品系108杨(*Populus euramericana* CV. '114/69')和中林46杨(*Populus deltoides* Bartr CV. 'Zhonglin 46')为对照,编号为 CK_1 、 CK_2 。

1.3 试验处理

无性系插穗于2003年4月1日栽于塑料盆中,盆高30cm,内径25cm。培养土为苗圃熟土(10份)、细沙(2份)、草炭土(1份)混合而成,田间持水量为20.20%,土壤容重为 $1.274\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ 。各无性系插穗大小和质量尽可能保持一致,每盆栽1株,在充分供水条件下培养。6月10日苗高达30cm时开始控水试验,至8月20日结束。控水试验采用完全随机区组设计,共有4个水分处理:①充分供水,隔天浇水500ml;②轻度胁迫,隔2d浇水500ml;③中度胁迫,隔3d浇水500ml;④重度胁迫,隔4d浇水500ml。每处理每无性系6盆。每次浇水在上8:00~9:00完成。控水试验结束时4个水分处理的浇水量累计值分别是16500ml、11500ml、8200ml、6700ml,各处理的土壤含水量分别保持在田间持水量的90%~70%、80%~60%、70%~50%、60%~40%。每月施肥1次,充分保证养分的供应。

1.4 测定项目与方法

1.4.1 气孔 7月20日,在充分供水的苗木中,每品系选一株,取第9片叶,用无色指甲油涂在叶片的同一位置的正反两面,待稍干后,把指甲油层从叶片上撕下,制成临时装片在OLYMPUS BH-2型光学显微镜下观察并拍照。主要测定指标有气孔频度、气孔长轴、气孔上下表皮的数目比,所有测定都重复5个视野。其中,气孔密度为每 mm^2 区域内上下表皮气孔数目之和,单位为个/ mm^2 ;气孔长轴,作为衡量气孔大小的指标,单位 μm 。

1.4.2 光合作用的测定 8月中旬,在苗木基本适应了各种土壤水分条件后,选晴好天气用英国 PP-Systems 公司生产的 CIRAS-2 型便携式光合仪进行光合作用的测定。所有测定均在9:00~11:00完成。

(1)瞬时光合参数 为更好地反映苗木在不同水分处理下光合作用的稳定差异,各水分处理都在浇水的间隔中期进行光合参数的测定,充分供水和重度胁迫在浇水后第2天测定,轻度胁迫和中度胁迫都是在浇水后第3天测定。有效光辐射 PAR 控制在 $800\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,参比气体采自温室顶部, CO_2 浓度约为 $380\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,环境温度和大气湿度没有特别控制。测定的主要光合作用参数有: P_n 、 Tr 、 G_s 、 WUE_i (P_n/Tr)。

(2)响应曲线 在充分供水和重度胁迫浇水后第2天测定,响应曲线测定耗时较长,为保证测定数据的可比性,仅测定了 WUE_L 有明显差异的无性系,即 CK_1 、 CK_2 、 J_2 、 J_7 、 J_9 。

(3)光响应曲线 设置的 PAR 值依次为:1800,1500,1200,1000,900,800,700,600,500,400,300,200,100,80,60,40,20, $0\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。用小钢瓶控制流经仪器的参比气 CO_2 浓度在 $380\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 左右,环境温度和大气湿度没有特别控制。由光响应曲线计算光饱和点 LSP 及饱和光强时的最大净光合速率 P_{max} 。

(4) CO_2 响应曲线 用小钢瓶控制参比气 CO_2 浓度从低向高变化,依次为:0,20,40,60,80,100,150,200,250,300,400,450,550,650,750,850,950 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。PAR 控制在 $800\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,环境温度和大气湿度没有特别控制。由 CO_2 响应曲线初始直线段的斜率计算羧化效率 C_e 。

1.4.3 长期水分利用效率 (WUE_L) 分别在6月10日和8月20日,即控水试验开始前和结束后进行生物量的测定,测定时各处理、各无性系选生长中等的苗木4株,拔出、洗净,放入烘箱中 105°C 杀青0.5h, 70°C 烘至恒重,用万分之一电子感应天平称重,用减重法测得控水期间生物量的累计值。控水期间生物量与累计浇水量

之比即为 WUE_L , 单位为 $mg \cdot ml^{-1}$ 。

1.4.4 根冠比 根据8月20日的生物量测定数据, 地下与地上干物质质量之比即为根冠比。

2 结果分析

2.1 长期水分利用效率 WUE_L

表1显示, 随水分胁迫的加剧 WUE_L 呈现下降趋势。同一水分处理下, 无性系间 WUE_L 差异显著, 进一步的多重比较结果显示: 充分供水条件下, J_2 、 J_7 最优, 其次为 J_9 , 再次为 CK_1 、 CK_2 、 J_3 、 J_4 、 J_6 、 J_8 , 最差为 J_1 、 J_5 、 J_{10} 外; 轻度胁迫下 J_2 最优, 其次为 J_7 、 J_9 、 J_3 、 J_8 、 CK_1 , 再次为 CK_2 、 J_1 、 J_4 、 J_6 , 最差为 J_5 、 J_{10} ; 中度胁迫下, J_2 最优, 其次为 J_6 、 J_9 、 J_7 , 再次为 J_8 , 最差为 J_5 、 J_{10} ; 重度胁迫条件下, 最优仍为 J_2 , 其次为 J_6 、 J_9 、 J_8 、 J_7 , 再次为 J_4 、 J_3 、 J_{10} , 最差为 J_5 。以上分析表明, J_2 在各水分条件下 WUE_L 都是最优的, 其次为 J_6 、 J_7 、 J_8 、 J_9 。

表1 不同水分处理下无性系间 WUE_L 差异的多重比较表

Table 1 Multiple comparisons of WUE_L differences among different clones under different water treatments

无性系 Clones	充分供水 Well-watered $WUE_L (mg \cdot ml^{-1})$	轻度胁迫 Slight water stress $WUE_L (mg \cdot ml^{-1})$	中度胁迫 Moderate Water stress $WUE_L (mg \cdot ml^{-1})$	重度胁迫 Severe water stress $WUE_L (mg \cdot ml^{-1})$
CK_1	$2.13 \pm 0.12ABC$	$2.14 \pm 0.05B$	$1.75 \pm 0.16EF$	$1.65 \pm 0.07DE$
CK_2	$2.24 \pm 0.09ABC$	$1.91 \pm 0.07C$	$1.95 \pm 0.07DE$	$1.67 \pm 0.03DE$
J_1	$1.93 \pm 0.23BCD$	$1.91 \pm 0.07C$	$1.82 \pm 0.11EF$	$1.70 \pm 0.26CDE$
J_2	$2.51 \pm 0.09A$	$2.63 \pm 0.09A$	$2.54 \pm 0.08A$	$2.58 \pm 0.16A$
J_3	$2.18 \pm 0.12ABC$	$2.18 \pm 0.04B$	$1.76 \pm 0.11EF$	$1.78 \pm 0.09BCDE$
J_4	$2.25 \pm 0.11ABC$	$1.87 \pm 0.06C$	$2.00 \pm 0.03CDE$	$1.82 \pm 0.12BCDE$
J_5	$1.89 \pm 0.06CD$	$1.59 \pm 0.03D$	$1.63 \pm 0.11FG$	$1.50 \pm 0.05E$
J_6	$2.17 \pm 0.20ABC$	$1.78 \pm 0.05CD$	$2.38 \pm 0.21AB$	$2.34 \pm 0.16AB$
J_7	$2.46 \pm 0.10A$	$2.20 \pm 0.11B$	$2.24 \pm 0.08ABC$	$2.07 \pm 0.18ABCD$
J_8	$2.14 \pm 0.09ABC$	$2.17 \pm 0.07B$	$2.18 \pm 0.04BCD$	$2.14 \pm 0.51ABCD$
J_9	$2.33 \pm 0.08AB$	$2.19 \pm 0.07B$	$2.32 \pm 0.07AB$	$2.25 \pm 0.12ABC$
J_{10}	$1.63 \pm 0.06D$	$1.32 \pm 0.09E$	$1.44 \pm 0.07G$	$0.77 \pm 0.14E$
均值 Means	2.15 ± 0.08	1.99 ± 0.06	2.00 ± 0.09	1.86 ± 0.12

* 多重比较采用 q 检验, 显著性水准为 0.01, 不同字母表示差异显著 q test is used for multiple comparisons. Different letter indicate the variation between clones are possibly significant at $p \leq 0.01$

2.2 光合作用参数

2.2.1 瞬时光合作用参数 表2数据显示, 随水分胁迫的加剧, G_s 、 Tr 、 P_n 呈下降趋势, WUE_i 呈上升趋势。 G_s 下降幅度最大, 重度胁迫下的 G_s 仅为充分供水的 20%, 而重度胁迫下 P_n 为充分供水时的 55%。 G_s 、 Tr 、 P_n 的下降幅度排序为 $G_s > Tr > P_n$ (表3)。

表2数据同时还显示, 同等水分处理下无性系间瞬时光合参数也存在差异。 WUE_L 高的 J_2 、 J_6 、 J_7 、 J_8 、 J_9 的 G_s 、 Tr 、 P_n 处于中间位置, CK_1 、 CK_2 及其它的无性系的 G_s 、 Tr 、 P_n 值处于最大和最小两个极端。如在充分供水条件下, CK_1 的 G_s 、 Tr 、 P_n 最高, 分别为 $388 mmol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 、 $6.79 mmol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 、 $18.3 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1}$, J_2 分别为 $234 mmol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 、 $5.28 mmol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 、 $15.9 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 。各水分处理下, J_2 、 J_6 、 J_7 、 J_8 、 J_9 的 WUE_i 较高, 但不是最高, WUE_i 最高的是 G_s 低的无性系, 如 J_5 、 J_{10} 。

G_s 与 Tr 、 P_n 正相关, 相关系数分别为 0.96 和 0.89, G_s 与 WUE_i 负相关, 相关系数 -0.70。 G_s 与 Tr 的相关性大于 G_s 与 P_n 的相关性, 这也是 G_s 与 WUE_i 负相关的原因。

2.2.2 最大光合速率 P_{max} 、光饱和点 LSP 、羧化效率 C_e 表4显示, 重度胁迫下 CK_1 和 CK_2 的 P_{max} 、 LSP 要优于充分供水下的值, 如 CK_1 重度胁迫下 P_{max} 为 $19.1 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1}$, 大于充分供水下的 $17.8 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1}$; CK_2 充分供水条件下 $800 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 即出现光抑制, 而在重度胁迫下 $1200 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 才出现光抑制。这说明苗木在经受一段较长时间的多重复干旱胁迫锻炼后, 干旱适应能力增强。表5数据也说明, 无性系间 P_{max} 、 LSP 、 C_e 存在差异, 且充分供水和重度胁迫下趋势相同, 即 WUE_L 高 J_2 、 J_7 、 J_9 的 P_{max} 高、 LSP 高、 C_e 大。

表 2 不同水分处理下无性系间瞬时光合参数的比较表

Table 2 Comparisons of instantaneous photosynthetic parameters of tested clones under different water treatments

处理 Treatments	无性系 Clones	G_s ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	WUE_i ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)
充分供水 Well-watered	CK ₁	388 ± 6	6.79 ± 0.23	18.3 ± 0.5	2.78 ± 0.1
	CK ₂	364 ± 3	6.68 ± 0.32	16.4 ± 0.7	2.46 ± 0.3
	J ₁	321 ± 7	6.46 ± 0.61	16.3 ± 0.6	2.73 ± 0.2
	J ₂	234 ± 4	5.28 ± 0.25	15.9 ± 0.5	3.01 ± 0.3
	J ₃	230 ± 9	5.63 ± 0.42	11.6 ± 0.4	2.06 ± 0.1
	J ₄	318 ± 8	6.40 ± 0.65	13.5 ± 0.3	2.11 ± 0.4
	J ₅	142 ± 2	3.26 ± 0.71	10.3 ± 0.2	3.16 ± 0.2
	J ₆	291 ± 3	5.57 ± 0.29	14.9 ± 0.3	2.77 ± 0.5
	J ₇	286 ± 5	5.42 ± 0.32	15.5 ± 0.4	2.86 ± 0.6
	J ₈	222 ± 4	5.18 ± 0.54	15.2 ± 0.6	2.93 ± 0.1
	J ₉	274 ± 6	5.32 ± 0.62	15.5 ± 0.7	2.91 ± 0.3
	J ₁₀	181 ± 3	3.65 ± 0.55	11.3 ± 0.5	3.10 ± 0.2
均值 Means		271 ± 5	5.47 ± 0.43	14.6 ± 0.5	2.74 ± 0.3
轻度胁迫 Slight water stress	CK ₁	321 ± 10	6.06 ± 0.66	16.5 ± 0.3	2.72 ± 0.4
	CK ₂	259 ± 9	5.15 ± 0.75	13.5 ± 0.2	2.62 ± 0.2
	J ₁	227 ± 8	5.63 ± 0.23	14.2 ± 0.4	2.52 ± 0.1
	J ₂	174 ± 6	3.67 ± 0.36	14.6 ± 0.5	3.98 ± 0.4
	J ₃	94 ± 7	1.69 ± 0.43	7.8 ± 0.5	4.62 ± 0.3
	J ₄	153 ± 9	3.74 ± 0.71	10.7 ± 0.4	1.80 ± 0.2
	J ₅	101 ± 3	1.78 ± 0.65	8.2 ± 0.3	4.61 ± 0.1
	J ₆	155 ± 6	3.69 ± 0.29	13.6 ± 0.2	3.69 ± 0.21
	J ₇	151 ± 5	3.78 ± 0.19	12.9 ± 0.1	3.41 ± 0.19
	J ₈	158 ± 9	3.82 ± 0.33	13.8 ± 0.6	3.61 ± 0.13
	J ₉	165 ± 2	3.62 ± 0.43	12.9 ± 0.4	3.56 ± 0.22
	J ₁₀	87 ± 9	1.28 ± 0.65	6.4 ± 0.2	5.00 ± 0.32
均值 Means		170 ± 8	3.66 ± 0.49	12.1 ± 0.4	3.51 ± 0.19
中度胁迫 Moderate stress	CK ₁	90 ± 11	3.23 ± 0.22	9.9 ± 0.2	3.07 ± 0.21
	CK ₂	104 ± 13	3.75 ± 0.34	8.7 ± 0.3	2.32 ± 0.23
	J ₁	66 ± 12	2.56 ± 0.17	8.8 ± 0.3	3.44 ± 0.18
	J ₂	68 ± 9	2.58 ± 0.21	11.3 ± 0.2	4.38 ± 0.17
	J ₃	46 ± 10	1.68 ± 0.34	8.5 ± 0.5	5.06 ± 0.21
	J ₄	61 ± 5	2.68 ± 0.27	8.8 ± 0.2	3.28 ± 0.31
	J ₅	47 ± 8	1.56 ± 0.53	8.3 ± 0.6	5.32 ± 0.22
	J ₆	66 ± 5	2.71 ± 0.26	10.6 ± 0.2	3.91 ± 0.19
	J ₇	68 ± 8	2.68 ± 0.19	11.1 ± 0.3	4.14 ± 0.30
	J ₈	63 ± 9	2.85 ± 0.30	10.8 ± 0.2	3.79 ± 0.15
	J ₉	68 ± 4	2.88 ± 0.22	10.4 ± 0.1	3.60 ± 0.17
	J ₁₀	45 ± 8	1.60 ± 0.15	8.5 ± 0.6	5.31 ± 0.14
均值 Means		66 ± 9	2.56 ± 0.23	9.6 ± 0.4	3.97 ± 0.20
重度胁迫 Severe water stress	CK ₁	63 ± 4	2.01 ± 0.32	8.0 ± 0.5	3.98 ± 0.18
	CK ₂	85 ± 3	2.63 ± 0.44	7.9 ± 0.3	3.00 ± 0.19
	J ₁	83 ± 2	2.65 ± 0.26	7.6 ± 0.2	2.87 ± 0.22
	J ₂	53 ± 6	1.62 ± 0.17	9.8 ± 0.1	6.05 ± 0.25
	J ₃	34 ± 5	0.95 ± 0.41	6.1 ± 0.3	6.42 ± 0.27
	J ₄	50 ± 3	1.34 ± 0.29	7.9 ± 0.2	5.90 ± 0.19
	J ₅	39 ± 7	1.02 ± 0.11	6.9 ± 0.5	6.76 ± 0.23
	J ₆	51 ± 3	1.57 ± 0.32	8.6 ± 0.3	5.48 ± 0.18
	J ₇	54 ± 2	1.79 ± 0.20	10.8 ± 0.4	6.03 ± 0.19
	J ₈	52 ± 5	1.32 ± 0.35	8.1 ± 0.1	6.14 ± 0.18
	J ₉	53 ± 4	1.54 ± 0.40	8.2 ± 0.3	5.32 ± 0.19
	J ₁₀	41 ± 3	1.03 ± 0.22	7.3 ± 0.5	7.09 ± 0.15
均值 Means		55 ± 5	1.62 ± 0.31	8.1 ± 0.3	5.42 ± 0.18

2.3 气孔特征参数

表 5 显示,无性系间气孔特征参数存在很大差异。多重比较结果表明:气孔频度以 J₇ 最大 470 个/mm², CK₂ 最小 210 个/mm², J₂、J₆、J₈、J₉ 气孔频度分别为 436 个/mm²、383 个/mm²、375 个/mm²、370 个/mm²。气孔长轴以 CK₂ 最大 106.8 μm, 其次为 J₄ 89.4 μm、J₅ 87.2 μm、J₁₀ 86.6 μm, J₂、J₆、J₇、J₈、J₉ 的气孔较小分别为 67.4 μm、

76.3 μm 、65.4 μm 、76.1 μm 、67.6 μm 。无性系间上/下表皮气孔的数目比也存在差异, J_2 、 J_6 、 J_7 、 J_8 、 J_9 的上/下表皮气孔数目比都在 1.0 以上, 最高为 1.42 (J_7), 其次为 1.13 (J_2), 最低为 0.54 (CK_1), 其次为 0.75 (J_4)、0.80 (J_5)、0.83 (CK_2)、0.90 (J_{10}) 等。由此可看出, WUE_L 高的 J_2 、 J_6 、 J_7 、 J_8 、 J_9 气孔频度、气孔长轴大小适中, 且上/下表皮气孔数目比大。

2.4 根冠比

表 4 充分供水、重度胁迫下无性系的光响应和 CO_2 响应曲线参数

Table 4 Light and CO_2 response curve parameters of clones under well-watered and severe water stress treatments

水分处理 Treatments	无性系 Clones	P_{max} ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)	C_e
充分供水 Well-watered	CK_1	17.8 \pm 0.12B	> 1800	0.15 \pm 0.01B
	CK_2	16.3 \pm 0.15BC	800(出现光抑制)	0.10 \pm 0.03C
	J_2	20.1 \pm 0.13A	> 1800	0.19 \pm 0.02A
	J_7	21.0 \pm 0.14A	> 1800	0.18 \pm 0.01A
	J_9	21.4 \pm 0.17A	> 1800	0.16 \pm 0.03AB
严重胁迫 Severe water stress	CK_1	19.1 \pm 0.11B	> 1800	0.18 \pm 0.05AB
	CK_2	16.3 \pm 0.20C	1200(出现光抑制)	0.13 \pm 0.04C
	J_2	20.1 \pm 0.15A	> 1800	0.21 \pm 0.03A
	J_7	20.9 \pm 0.16A	> 1800	0.19 \pm 0.02A
	J_9	21.4 \pm 0.14A	> 1800	0.17 \pm 0.03AB

* 充分供水和重度胁迫处理下的光响应曲线测定都是在浇水后第 2 天; 多重比较采用 q 检验, 显著性水准 0.01, 不同字母表示差异显著

The light response parameters were measured on second day after watering under well-watered and severe water treatments; q test is used for multiple comparisons. Different letter indicate the variation between clones are possibly significant at $p \leq 0.01$

无性系间根冠比方差分析结果显示, 充分供水处理下根冠比差异不显著, 其它水分处理下根冠比差异显著, 进一步的多重比较结果见表 6。轻度胁迫下, CK_1 的根冠比最大, J_3 最小, J_2 仅次于 J_3 , 其它无性系差异不显著; 中度胁迫下, 除 CK_1 外, 其它无性系差异不显著; 重度胁迫下, 无性系间根冠比差异较大, CK_1 、 J_{10} 最大, J_3 、 J_4 最小, 其它品系差异不显著。综合以上数据, WUE_L 高的 J_2 、 J_6 、 J_7 、 J_8 、 J_9 的根冠比居于中间位置, 说明它们具有适宜的根冠比。

3 结论与讨论

黑杨无性系间 WUE_L 存在差异, 4 个水分处理下 J_2 、 J_6 、 J_7 、 J_8 、 J_9 都是 WUE_L 较优的无性系。无性系间气孔特征参数、光合参数、根冠比也存在差异, J_2 、 J_6 、 J_7 、 J_8 、 J_9 的气孔频度、气孔大小、 G_s 、 Tr 、 C_i 、 P_n 和根冠比在所有无性系中都处于适中的位置, 但它们的上/下表皮气孔数目比大, P_{max} 高、 LSP 高、 C_e 大。本文进一步分析了各参数间的相互关系, 及它们对无性系间 WUE_L 差异的影响。

3.1 光合参数与 WUE_L

光合作用是植物生长的基础, 光合能力强的无性系有机物积累能力强, 光合能力的强弱是 P_n 、 P_{max} 、 C_e 、

表 3 不同水分处理下 G_s 、 Tr 、 P_n 、 WUE_i 的变化幅度比较表

Table 3 Comparisons of G_s 、 Tr 、 P_n 、 WU_i changed degree under different water treatments

水分处理 Water treatment	G_s (%)	Tr (%)	P_n (%)	WUE_i (%)
充分供水 Well-watered	100	100	100	100
轻度胁迫 Slight water stress	63	67	83	128
中度胁迫 Moderate water stress	24	47	66	145
重度胁迫 Severe water stress	20	30	55	198

* 以充分供水为基准 The benchmark was well watered treatment

表 5 充分供水条件下无性系间气孔特征参数的比较

Table 5 Comparisons of stomatal properties among different clones under well-watered treatment

无性系 Clones	气孔频度 (个/ mm^2) Stoma frequency	气孔长轴 (μm) Major axis of stoma	上/下表皮 气孔数目比 Superior/inferior ratio
CK_1	365 \pm 34 DE	87.2 \pm 10.3 BC	0.54 \pm 0.07 E
CK_2	210 \pm 19 H	106.8 \pm 9.1 A	0.83 \pm 0.13 CD
J_1	335 \pm DE F	82.8 \pm 8.2 BC	1.05 \pm 0.14 BC
J_2	436 \pm 26 AB	67.4 \pm 8.1 D	1.13 \pm 0.11 B
J_3	415 \pm 20 BC	65.3 \pm 9.5 D	0.92 \pm 0.08 BC D
J_4	321 \pm 21 EF	89.4 \pm 9.3 B	0.75 \pm 0.09 DE
J_5	288 \pm 13 F	87.2 \pm 8.7 BC	0.80 \pm 0.06 D
J_6	383 \pm 10 CD	76.3 \pm 8.1 CD	1.03 \pm 0.09 BC
J_7	470 \pm 23 A	65.4 \pm 8.7 D	1.42 \pm 0.08 A
J_8	375 \pm 17 CD	76.1 \pm 8.2 CD	1.03 \pm 0.03 BC
J_9	370 \pm 11 CD	67.6 \pm 9.3 D	1.04 \pm 0.06 BC
J_{10}	283 \pm 11 G	86.6 \pm 0.0 BC	0.90 \pm 0.11 CD

* 多重比较采用 q 检验, 显著性水准 0.01, 不同字母表示差异显著 q test is used for multiple comparisons. Different letter indicate the variation between clones are possibly significant at $p \leq 0.01$

LSP 等参数的综合反映。在相对稳定的环境条件下,影响光合能力的主要环境因子是光强,因此利用光响应曲线参数,配合实际的光合有效辐射 PAR,通过积分求得日光合产量的方法,可以很好的反映无性系间有机物积累的差异,滕小锴^[9]等用表 5 数据在此方面进行了有益的尝试,结果显示 J₂ 的日光合产量高于 CK₂,这和无性系间 WUE_L 差异的结果相符。

表 6 不同水分处理下无性系间根冠比差异的多重比较

Table 6 Multiple comparisons of root/shoot ratio differences among different clones under different water treatments

无性系 Clones	充分供水 Well-watered	轻度胁迫 Slight water stress	中度胁迫 Moderate water stress	严重胁迫 Severe water stress
CK ₁	0.214 ± 0.038	0.130 ± 0.013 a	0.169 ± 0.059 a	0.225 ± 0.039 a
CK ₂	0.201 ± 0.044	0.078 ± 0.022 abc	0.095 ± 0.027 ab	0.107 ± 0.018 bc
J ₁	0.156 ± 0.162	0.091 ± 0.015 abc	0.114 ± 0.008 ab	0.096 ± 0.015 bc
J ₂	0.162 ± 0.016	0.057 ± 0.026 bc	0.089 ± 0.015 ab	0.086 ± 0.037 bc
J ₃	0.156 ± 0.027	0.054 ± 0.034 c	0.056 ± 0.030 ab	0.047 ± 0.016 c
J ₄	0.160 ± 0.016	0.079 ± 0.016 abc	0.094 ± 0.003 ab	0.076 ± 0.034 c
J ₅	0.168 ± 0.106	0.082 ± 0.009 abc	0.097 ± 0.017 ab	0.119 ± 0.032 bc
J ₆	0.152 ± 0.064	0.089 ± 0.022 abc	0.105 ± 0.039 ab	0.090 ± 0.038 bc
J ₇	0.110 ± 0.013	0.090 ± 0.048 abc	0.119 ± 0.048 ab	0.103 ± 0.037 bc
J ₈	0.131 ± 0.013	0.121 ± 0.031 ab	0.115 ± 0.040 ab	0.119 ± 0.033 bc
J ₉	0.170 ± 0.017	0.118 ± 0.040 abc	0.111 ± 0.061 ab	0.114 ± 0.025 bc
J ₁₀	0.170 ± 0.007	0.102 ± 0.021 abc	0.112 ± 0.021 ab	0.175 ± 0.050 a

* 多重比较采用 q 检验,显著性水准 0.05,不同字母表示差异显著 q test is used for multiple comparisons. Different letter indicate the variation between clones are possibly significant at $\rho \leq 0.05$

WUE_i 等于 Pn/Tr,反映 CO₂ 固定时水的消耗状况。WUE_i 高,表明用水节约。表 2 数据显示, WUE_i 最高的往往是 G_s 最低的无性系,如 J₅、J₁₀,但它们由于 Pn 低,所以 WUE_L 很低。由于 G_s 与 Tr 的相关性大于 G_s 与 Pn 的相关性,这就使得在保证较高 Pn 的同时,选择较低的 Tr 成为可能。J₂、J₇ 等就是这样的无性系,它们的 G_s、Tr、Ci、Pn 适中,既能保证较高的 WUE_i 又能保证较强的光合作用。

3.2 气孔特征参数与 WUE_L

林植芳等^[10]对 130 种包括 C₃、C₄、CAM 途径植物的叶片上/下表皮气孔数目进行了研究,结果显示:C₃ 植物有较低的上/下表皮气孔数目比,乔灌木种类的上表皮几乎没有气孔,上/下表皮气孔数目比高的 C₃ 物种往往生长迅速,产量高。表 6 数据显示,所有的黑杨无性系叶片的上下表皮都有气孔,且比值较高。叶片上下表皮都有气孔,说明叶片的上下表皮可同时进行光合作用,光合产物的量必然增加,但同时也增加了蒸腾,这可能就是黑杨派杨树速生、耗水量大的原因;J₂ 等无性系的上/下表皮气孔数目比大,说明其光合能力强,生长迅速;J₅、J₁₀ 等无性系上/下表皮数目比小,说明光合能力弱,生长缓慢。

气孔是叶片和外界环境进行气体和水分交换的主要通道,气孔的开闭程度是影响光合和蒸腾的主要因素,这也就决定了气孔和 WUE 具有不可分割的联系。蒋高明^[11]对气孔阻力的研究指出,气孔越大,气孔阻力越小。马书荣等^[12]在裂叶沙参 (*Adenophora lobophylla* Hong) 和泡沙参 (*Adenophora potaninii* Korsh.) 的气孔形态的对比研究中指出,气孔频度大同时气孔小是抗旱适应的一种表现。表 6 数据显示, WUE_L 高的 J₂、J₆、J₇、J₈、J₉ 气孔频度、气孔长轴适中,表明它们有一定的抗旱适应力,具有水分利用节约的特性,同时其上/下表皮数目比大,光合能力强,这些都是最终导致 J₂、J₆、J₇、J₈、J₉ WUE_L 高的原因。

3.3 根冠比与 WUE_L

强大而深密的根系是适应缺水环境的重要机制,长期以来人们均以根系大小作为植物抗旱性强弱的指标,但庞大的根系并非时时有利。Passioura^[13]指出生产单位重量根系所需消耗的同化产物相当于形成等量冠层物质的两倍。张岁歧* 对玉米 WUE 与根冠比关系的研究表明,根重和生物量与其 WUE 成抛物线关系,过

* 张岁歧.根冠关系对作物水分利用的调控. 博士论文,2001

大的根系反而会降低玉米的 WUE , 合适的根冠比有利于提高 WUE 。表 7 数据显示, 4 个水分处理下, CK_1 都具有最大的根冠比, CK_1 由于有较多比例的光合产物用于根系的生长, 虽然其光合能力强, 但根系生长消耗了大量的光合产物, 因此其 WUE_L 不高。J₂ 的根冠比适中, 使其在具有较强光合能力的同时, 有较多比例的光合产物用于地上部的生长, 由于生成冠层物质所消耗的光合产物仅是生成等量根系物质的一半, 所以其 WUE_L 最高。在世界性的水资源短缺面前, 人工林集约经营的目的是要在最少的耗水量前提下取得最大木材量, 因此在同等耗水量前提下, 经营者不希望有太多的同化物被根系消耗而减少地上部的产量, 寻求适宜的根冠比有利于取得最大的水分利用效率。

综上所述, 本文认为无性系间 WUE_L 的差异是一系列具有差异的生理参数的综合反映, 高 WUE_L 的无性系光合能力强、 WUE_i 高、根冠比适中。气孔特征参数的差异可能是导致无性系间光合能力和 WUE_i 差异的基础, 气孔频度和气孔适中的无性系, 其 G_s 、 Tr 、 Pn 适中, 在保证具有高 WUE_i 的同时能保持较高的光合能力。上/下表皮气孔数目比的无性系具有较强的光合能力。因此, 林木遗传育种上选育高 WUE 的无性系时, 除关注单个生理参数的突出作用外, 更应关注生理参数的协同作用。

References:

- [1] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes, *Aust J Plant Physiol*, 1984, 11: 539 ~ 52.
- [2] Wang M Y, Li S K, Zhao M. Relationship between water use efficiency and leaf photosynthesis of Maize. *Acta Agronomica Sinica*, 1997, 23(3): 345 ~ 352.
- [3] Li S K, Ma F Y, Li M C, *et al.* Studies on water use efficiency of cotton leaves and its relations with environment factors. *Acta Gossypii sinica*, 1997, 9(4): 314 ~ 317.
- [4] Zhao M, Li S K, Wang M Y. Studies on the factors effecting leaf water use efficiency of *Maize*. *Journal of China Agricultural University*, 1997, 9(1): 89 ~ 94.
- [5] Morgan J A, Lecain D R. Leaf gas exchange and related leaf traits among 15 winter wheat genotypes. *Crop Sci.*, 1991, 31: 443 ~ 448.
- [6] Martin B J, Nienhuis G K, Schaefer A. Restriction fragment length polymorphisms associated with water use efficiency in tomato. *Science*, 1989, 243: 1725 ~ 1728.
- [7] Zhang Z B, Shan L. The comparative studies on water use efficiency of flag leaves in wheat. *Chinese Science Bulletin*, 1997, 42(17): 1876 ~ 1881.
- [8] Zhao F J, Gao R F, Shen Y B, *et al.* A study on foliar carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) and water use efficiency of different *Populus deloides* clones under water stress. *Scientia Silvae Sinicae*, 2005, 41(1): 36 ~ 41.
- [9] Teng X N, Zhao F J, Zhang J, *et al.* A correlation research on determination of the daily fixed CO_2 gross in *Populus deloides* clone and nursery stock production potentiality. *HeBei Journal of Forestry and Orchard Research*, 2005, 20(3): 21 ~ 25.
- [10] Lin Z F, Li S S, Lin G Z. The distribution of stomata and photosynthetic pathway in leaves. *Acta botnica sinica. Acta Botanica Sinica*, 1986, 28(4): 387 ~ 395.
- [11] Jiang G M. The concept and measurement of stomatic resistance. *Journal of Plant*, 1996, 6: 27 ~ 28.
- [12] Ma S R, Yan X F, Chen B L. Comparative study on stomatal morphology of *Adenophora lobophylla* and *Potaninii* in different altitude. *Journal of Morteast Forestry University*, 1999, 27(6): 94 ~ 97.
- [13] Passioura J B. Roots and drought resistance. *Agricultural Water Management*, 1983, 7: 265 ~ 280.

参考文献:

- [2] 王美云, 李少昆, 赵明. 关于玉米光合作用与叶片水分利用效率关系的研究. *作物学报*, 1997, 23(3): 345 ~ 352.
- [3] 李少昆, 马富裕, 李蒙春, 等. 棉花叶片水分利用效率及其影响因素的研究. *棉花学报*, 1997, 9(4): 314 ~ 317.
- [4] 赵明, 李少昆, 王美云. 影响玉米单叶水分利用效率内在因素的研究. *中国农业大学学报*, 1997, 9(1): 89 ~ 94.
- [7] 张正斌, 山仑. 小麦旗叶水分利用效率比较研究. *科学通报*, 1997, 42(17): 1876 ~ 1881.
- [8] 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 $\delta^{13}C$ 和水分利用效率的研究. *林业科学*, 2005 (1): 36 ~ 41.
- [9] 滕小镨, 赵凤君, 张锦, 等. 黑杨无性系日 CO_2 固定总量的测定及与苗木生产潜能的相关性研究. *河北林果研究*, 2005, 20(3): 21 ~ 25.
- [10] 林植芳, 李双顺, 林桂珠. 叶片气孔的分布与光合途径. *植物学报*, 1986, 28(4): 387 ~ 395.
- [11] 蒋高明. 植物气孔阻力及其测定. *植物杂志*, 1996, 6: 27 ~ 28.
- [12] 马书荣, 阎秀峰, 陈柏林. 不同海拔裂叶沙参和泡沙参气孔形态的对比研究. *东北林业大学学报*, 1999, 27(6), 94 ~ 97.