

植物叶片水分利用效率研究综述

曹生奎^{1,2}, 冯 起^{1,*}, 司建华¹, 常宗强¹, 卓玛措³, 席海洋¹, 苏永红¹

(1. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 兰州 73000; 2. 青海师范大学生命与地理科学学院, 西宁 810008;

3. 青海民族学院旅游系, 西宁 810007)

摘要: 植物能否适应当地的极限环境条件, 最主要的看它们能否很好地协调碳同化和水分耗散之间的关系, 即植物水分利用效率 (*WUE*) 是其生存的关键因子。就近来研究最多的叶片水平上的 *WUE*, 从叶片 *WUE* 的定义, 方法, 进展等方面对其进行总结概括, 并就今后植物叶片水分利用效率的研究提出了几点看法: 方法上, 叶片碳同位素方法是目前植物叶片长期水分利用效率研究的最佳方法, 而 $\delta^{13}\text{C}$ 的替代指标将继续是方法研究中的一个方向, 前景乐观; 研究内容上, 要加强极端干旱区河岸林木的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 *WUE* 的研究; 结合植物生理生态学, 生物学和稳定同位素技术, 探究植物叶片长期水分利用效率的机理, 特别是要加强运用双重同位素模型加深和理解植物叶片长期水分利用效率变化规律和内在机制的研究; 要结合多种方法, 加强多时空尺度植物叶片 *WUE* 及其之间的转换研究。

关键词: 植物水分利用效率; 叶片水平

文章编号: 1000-0933(2009)07-3882-11 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Summary on the plant water use efficiency at leaf level

CAO Sheng-Kui^{1,2}, FENG Qi^{1,*}, SI Jian-Hua¹, CHANG Zong-Qiang¹, Zhuomacuo³, XI Hai-Yang¹, SU Yong-Hong¹

1 Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 Biological and Geographical Sciences Institute, Qinghai Normal University, XiNing 810008, China

3 Department of tourism, Qinghai University for Nationalities, Xining 810007, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3882 ~ 3892.

Abstract: Whether plants adapt the local condition limited or not mostly depend on whether they may coordinate the relationship between carbon assimilation and water dissipation or not, that is, plant water use efficiency is the key factor of their surviving. However, at the different scale, the meaning of plant water use efficiency is different, this paper summed up the studying progress of *WUE* at the leaf level, which it is mostly researched in the recent, and presented following points studying the leaf water use efficiency for the future: for the methods, Foliar carbon isotope is the optimal way measuring plant foliar long water use efficiency at present, and the substitution indices of $\delta^{13}\text{C}$ will continue to be a prospective direction; For studying contents, we should strengthen the research on $\delta^{13}\text{C}$ and *WUE* of the riparian trees in the extreme arid area; Combined the plant ecophysiology, biology with the stable isotope technique, exploring the mechanism of plant foliar water use efficiency, especially reinforcing the studying of laws and interior mechanism of plant foliar long water use efficiency variety by means of the model of double isotope; using multi-means, research on the *WUEs* through various temporal-spatial scales and conversion.

Key Words: plant water use efficiency; leaf level; progress

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(40725001, 40671010, 40701054, 40501012); 中国科学院西部行动计划资助项目(KZCX2-XB2-04.02)

收稿日期: 2008-04-03; 修订日期: 2008-12-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qifeng@lzb.ac.cn

植物水分利用效率长期以来一直是人们比较关注的问题。了解植物的水分利用效率不仅可以掌握植物的生存适应对策,同时还可以人为调控有限的水资源来获得最高的产量或经济效益。近年来,植物水分利用效率(*WUE*)已经成为国内外干旱、半干旱和半湿润地区农业和生物学研究的一个热点问题。水分利用效率是对植物性能的一种测量,在农作物系统中,提高水分利用效率是面对有限的水供给时增加农作物产量的有效方法^[1];在森林系统中,水分利用效率是树木生产和水分管理间的关键环节;在全球变化研究中,水分利用效率联系陆地植物碳、水循环,并被期望在将来高 CO_2 条件下能提高它^[2-4]。高 *WUE* 被认为是在干旱和半干旱环境里植物能够成功/良好地生长和生产的一个有贡献的特征。目前对农作物 *WUE* 的研究和普通植物的 *WUE* 已经做了系统地归纳和总结,但都涉及到不同的尺度(叶片、单株、林分、群落)问题,综合国内外近来研究的尺度,较多涉及叶片水平 *WUE*,因为叶片水平上水分利用效率的研究可以揭示植物内在的耗水机制,为植被的合理供水提供科学依据,这对极度缺水的干旱区植被恢复和保育十分有益。对此,本文专门就叶片水平上的水分利用效率研究进行概括,为今后植物叶片 *WUE* 的研究提供借鉴和参考。

1 叶片水平水分利用效率的定义和测定方法

WUE 经常被松散地作为一般术语使用。Fischer 最初提出了用蒸发单位水所生产的干物质作为蒸腾效率的术语使用^[5]。叶片水平上的水分利用效率,有 2 种定义:即内部水分利用效率(*WUE_i*)和蒸腾效率(*WT*)。其中,蒸腾效率又表达为瞬时水分利用效率(*WUE_t*)和长期水分利用效率(*WUE_L*)。内部水分利用效率(*WUE_i*)——定义为叶片净 CO_2 吸收率(P_n)与适合于水汽压的气孔导度(g_w)之比,是蒸腾效率(生物量积累与蒸腾耗水之比, $WT = P_n/E$)的一个决定因素^[6]。

WUE 一般根据它们所提供的信息类型和洞察力的不同,可以用 4 种技术方法确定。最老的方法是确定植物蒸腾所消耗的水与生物量之比作为整个植物的水分利用效率(*WUE*)^[7]。田间测定时因难以将蒸腾蒸发分开,对其测定几乎不可能,需要大量细致繁琐的工作,同时花费很昂贵^[8]。因此,此方法多用于农作物和树木优良品种/变种的选择,适用于控制实验。理论上,它是测定水分有效性对干物质生产影响最准确的方法。随着现代气体交换方法的发展,在单叶水平上,蒸腾效率一般通过瞬时的 CO_2 吸收率(P_n)与蒸发效率(E)或者叶片导度(g_s)之比来确定^[9,10]。通常利用便携红外气体分析仪测定植物叶片的光合速率和气孔导度,所测的值可以确定被测植物当时的生理状况。由于所测值是植物叶片在当时测定条件下的瞬时值,用这些值解释植物长期的生理变化是很困难的^[11],因此,只适用于短时间和瞬时植物水分利用效率研究。近 20a 来,植物组织对碳同位素 ^{13}C 的自然识别作为碳同位素识别力(Δ)已经被发展成为一种测量植物叶片水分利用效率的方法^[6]。碳同位素比值(通常报道表示为 $\delta^{13}\text{C}$)已经成功地被用于估计 C_3 植物生长季平均水分利用效率(*WUE*)^[12]。 $\delta^{13}\text{C}$ 与 *WUE* 间关系的存在是因为植物的同位素识别同 C_i/C_a 比值有线性联系(C_i 是叶片细胞间隙的 CO_2 浓度, C_a 是空气浓度)^[6]。在许多研究中,这个模型已被证明是有效的,特别是对于生长在干旱环境的植物^[13]。它消除了在大尺度环境下测量许多个体水分平衡的限制性需要。 $\delta^{13}\text{C}$ 是植物生活期间的一个综合值,仅仅需要小部分干物质样;测量精确,而且在植物生活的任何时段/阶段可对其进行测量。 $\delta^{13}\text{C}$ 不仅可以精确地反映植物的水分状况,而且叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 可以综合反映植物的生理意义,是目前植物叶片长期水分利用效率研究的最佳方法。但此法仍有其局限性:在用到 CO_2 的吸收是否被气孔或者生物化学因素强烈影响时,它的使用受到限制。例如,叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 的增加在 Farquhar 模型中解释为 C_i 的减小,可能是气孔导度的减小(P_{max} 恒定)或者光合能力增加(g_l 恒定)的结果或者两者均有;碳同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)较高的测试成本^[14,15],较高的测试技术要求^[16,17],严重限制了 $\delta^{13}\text{C}$ 的应用。正因如此,近几年,许多研究者都试图寻求碳同位素组成的替代指标,用于研究植物叶片 *WUE*,并已获得许多有价值的结果^[16-20]。主要的替代指标包括:灰分含量, K, Si 浓度, N 浓度,单位叶面积的干物质量(*LDM*),具体关系如下:

①灰分含量 在 C_3 植物中,植物组织的矿物质或者灰分含量与蒸腾比($1/TE$)或者 $\delta^{13}\text{C}$ 的负相关关系已被发现^[16-20]。这些负相关关系的存在说明矿物质是通过蒸腾液流被消极被动地积累的^[20]。 $\delta^{13}\text{C}$ 和矿物质或者灰分含量的负相关关系尚未被很好的理解,但可归因于一个事实:植物组织中矿物质的积累至少部分

地是通过蒸腾流而消极被动地发生^[19]。

②K, Si 浓度 $\delta^{13}\text{C}$ 和 K 浓度^[17,19], Si^[21,22] 发现呈负相关关系。但在单一矿物质, 如硅(Si)和钾(K)被作为 $\delta^{13}\text{C}$ 的替代指标来评价时, 与总矿物质或者灰分含量相比, 它们一贯地显示有低的相关性^[17,19,21,22]。

③N 浓度 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 N 浓度间有正相关关系^[23], 这归因于在高 N 浓度下, 光合能力较大造成 Ci/Ca 比值下降, 导致 $\delta^{13}\text{C}$ 减小。但 Tsialtas 等发现 $\delta^{13}\text{C}$ 与叶片 N 浓度负相关, 而每年的季节变化是十分的^[24]。

④单位叶面积的干物质质量(LDM) LDM 已经被提出作为叶片光合能力指示器^[11] 和一个对 $\delta^{13}\text{C}$ 好的指示器^[25,26]。事实上, LDM(与叶片厚度和 WUE 存在正相关关系)与 $\delta^{13}\text{C}$ 呈正相关关系^[25,26]。LDM 和 WUE 的关系是更加的多变。正相关关系在花生^[25] 和御谷^[26] 中被发现。然而, Ismail 和 Hall 在豇豆中发现这些特征间没有相关性^[27]。鉴于以上各个代用指标还没有被完全地认识, 在野外条件下任何技术能被可靠的运用以前, 确定不同物种的 $\delta^{13}\text{C}$ 和它的替代指标间的关系是必要的。但替代指标法花费小, 测定容易, 将继续是植物叶片长期水分利用效率方法研究中的一个方向, 前景乐观。

2 研究进展

2.1 物种及基因型间差异的研究

WUE 研究的物种类型已经从农作物转向森林和荒漠生态系统的各个主要关键种(含乔木、灌木和草本)。Smedley 等^[28] 对美国西北部干旱地区草原群落 42 种植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的对比研究表明: 1 年生植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值低于多年生植物; 灌木 $\delta^{13}\text{C}$ 值低于禾本科植物; 早开花植物低于晚开花植物。Brooks 等^[29] 测定了 3 个北方森林生态系统主要优势种的 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 不同生活型的植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值表现出相同的大小顺序: 常绿乔木 > 落叶乔木 = 常绿和落叶灌木 = 常绿草本 > 落叶草本 = 苔藓。Kloppel 等^[30] 研究了北半球 20 个样地的落叶松(*Larix* spp.) 及同一地区常绿针叶树种叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值。他们发现在 77% 的样地中, 落叶松的 $\delta^{13}\text{C}$ 低于常绿针叶树, 表明落叶松的 WUE 较低。在美国南部以及西北部的爱达荷州, 落叶阔叶树种的 $\delta^{13}\text{C}$ 显著低于常绿针叶树种^[31,32]。Peñuelas 等^[33] 比较了生长在西班牙亚沙漠地带山谷中 4 种主要植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 结果表明草本植物(*Stipa parviflora*) 和灌木(*Rosmarinus officinalis*) 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比乔木(*Juniperus thurifera*, *Pinus halepensis*) 低大约 2‰。在国内近年来也进行了这方面的研究工作, 如, 渠春梅等^[34] 研究了西双版纳两个热带雨林类型中 226 个植物种叶片植物水分利用状况, 发现藤本植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 最高, 落叶乔木叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 显著高于常绿乔木, 草本植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 较低。严昌荣等研究了暖温带落叶阔叶林主要植物叶片 WUE^[35,36]; 苏波等^[37] 研究了东北样带草原区植物种叶片水分利用效率的特征; 陈世萍等^[38] 对内蒙古锡林河流域不同植物功能群内优势种的水分利用效率进行了研究。就物种叶片的水分利用效率总体来看, 对 C3 植物来说, 杂草类叶片 WUE 和 $\delta^{13}\text{C}$ 最高, 乔木、灌木居次, 草本最低; 常绿植物的 WUE 显著低于落叶植物。这可能是由于乔木、灌木和草本植物在根系分布上的不同导致了不同的水分利用方式。但有些研究却得出不同的结论, 如 Damesin 等^[39] 对地中海森林生态系统进行研究, 发现常绿植物与落叶植物叶片 WUE($\delta^{13}\text{C}$ 指示) 并不存在显著差异, 而 Sobrado & Ehleringer^[40] 发现在委内瑞拉一个季节性干热带森林中, 优势落叶植物叶片的 WUE 值低于常绿植物。产生这种差异的原因很多, 但主要可能是研究样地之间的非生物环境条件不同, 从而导致落叶和常绿植物的水分利用状况不同所致^[36,37]。

种间叶片 WUE 比较存在部分争论是由于存在两个问题: 一个是在不同水分可利用性(从降水, 实际蒸散发等估计) 位置间种间比较时, 水分可利用性通常随同其他环境(如蒸发需求, 土壤类型等) 和历史要素(如, 温度, 放牧, 土壤遗传或火历史, 土壤物理化学属性等) 共同变化。因而, 将观察到的位置间的差异单单归因于水分可利用性是困难的; 第二个问题是, 在一个场地内, 通过生活型来比较植物种的 WUE 时, 最可能的情况是水分可利用性并不意味着在物种间是一样的, 因为在根深和物候学上它们是不同的, 为解决这一问题, Golluscio 和 Oosterheld 利用有效土壤水势(EWP) 研究了不同土壤水分条件下巴基斯坦 25 种不同生活型植物的水分利用效率, 结果发现传统观点中所说的最高的 WUE 在一个物种内出现在最干旱年, 在物种间, 出现在

最干旱环境的说法不总是正确的,共存的生活型植物在水分可利用性和水分节约上有很大的不同^[41]。

从 20 世纪初就已经知道水分利用效率在基因型内和基因型间存在变化,但直到最近对这个特性的理解没有太多进步。主要原因在于评价水分利用效率时缺乏简单有效的方法,特别是在野外环境里^[42]。基因型的研究中较多的集中在农作物上,主要用于筛选高产节水和抗旱型强的品种。研究的田间农作物包括菜豆 (*Phaseolus vulgaris* L.)^[43],小麦^[12,44],花生 (*Arachis hypogea* L.)^[25],大麦 (*Hordeum vulgare* L.)^[45] 和豇豆 (*Vigna unguiculata* L.)^[35] 等。这些研究指出碳同位素组成 $\delta^{13}\text{C}$ 上的基因变异在用于提高水分利用效率的挑选工具方面可能是非常的有用。在比较同一环境条件下不同基因型时,一个具有较高 WUE_i 的树比具有较低 WUE_i 的树失去较少的水和/或者维持较高的吸收率^[3]。在基因型间的 WUE_i 的差异可能对生长在同一立地条件下树的成长速率和/或者幸存竞争有影响。

2.2 WUE 时空变化及影响因素

植物叶片水分利用效率的时间变化主要包括短时的日变化和较长的季节和年变化。就日变化而言,较多的采用光合仪测定,一般上午时段的水分利用效率明显高于下午时段的水分利用效率;在季节和年变化的研究中,较多的使用稳定碳同位素($\delta^{13}\text{C}$, Δ),一般生长初期高于生长后期。严昌荣等^[35]对北京东灵山几种主要暖温带落叶乔木和灌木种的叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 分析,发现它们从生长初期到生长末期有逐渐降低的趋势。Garten 等^[46]对 *Quercus prinus* 的研究也发现秋季落叶以前叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值比同年正夏时要低。说明植物叶片中碳稳定同位素的自然丰度在生长过程中是不断变化的,也说明植物叶片中碳稳定同位素的自然丰度同叶片内部的生理生化反应有关^[27]。

叶片水分利用效率的研究从区域上主要集中在干旱和荒漠区,生长在自然条件下的大陆 C3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围在 $-20\text{‰} \sim -35\text{‰}$ ^[47]。在极端干旱区,公开出版的植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-20\text{‰} \sim -26\text{‰}$ ^[49~51]。在经历高降水的地区,已经测量的 $\delta^{13}\text{C}$ 值范围为 $-27\text{‰} \sim -34\text{‰}$ ^[52,53]。方位上来说,林冠顶部叶比冠层中下部叶有高的 WUE 和 $\delta^{13}\text{C}$,是森林郁闭度不同导致光照水平的差异引起的^[54]。也有的研究者认为处于不同冠层高度叶片光合作用时所用的 CO_2 中碳稳定同位素的丰度不一样,林冠下层叶片光合作用的 CO_2 大多来自植物和土壤的呼吸,据 Schlesor 等估计,距地面 1~5m 处的 CO_2 约有 35% 来自土壤呼吸,在这些 CO_2 中, $\delta^{13}\text{C}$ 值明显较对流层中 CO_2 的 $\delta^{13}\text{C}$ 值低,这就造成了冠层不同高度的叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的梯度变化^[55]。在森林区,特别是树冠较高的那些,同位素组成的 CO_2 来源的垂直分层可能使叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的分析复杂化了^[2]。在以前的澳大利亚昆士兰州东南部雨林森林系统的测量研究中说明分层发生的变化范围在 2% 左右^[56]。但对于比较低矮的林木或林分郁闭度低的林分,这种差异则无法表现出来。

植物叶片水分利用效率的影响因子主要包括内部和外部两个方面,内部因素主要指植物内在因子如光合途径、气孔、水势和叶片营养物;外部因素主要指气候环境因子和土壤因子,如水分可利用性(土壤水分,大气降水和湿度);温度,土壤盐分、营养物等的影响。具体如下:

①光合路径 不同光合途径(C3、C4 和 CAM) 因光合羧化酶(RuBP 和 PEP 羧化酶)和发生羧化的时间和空间上的差异对 $\delta^{13}\text{C}$ 有不同的识别和排斥,导致了不同光合途径的植物具有显著不同的 WUE 和 $\delta^{13}\text{C}$ 值,研究表明,C3 植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化在 $-20\text{‰} \sim -35\text{‰}$ (平均为 -26‰),C4 植物变化在 $-7\text{‰} \sim -15\text{‰}$ (平均为 -12‰),而 CAM 植物则差不多介于上述两类植物之间,一般变化在 $-10\text{‰} \sim -22\text{‰}$ 之间(平均为 -16‰)^[15]。说明 C4 植物叶片 WUE 明显比 C3 植物叶片的要高,而 CAM 则介于两者之间。

②气孔导度 气孔导度影响 CO_2 对叶片细胞内空间的供给,光合能力决定 CO_2 需求。Cowan 等^[49]认为,植物对环境的适应使得水分利用效率达到最高,即气孔导度对植物在得到 CO_2 和失去水分的调节中符合最优控制的原则。

③叶片营养物和水势 叶片高氮条件下比低氮条件下植物内部水分利用效率(WUE_i)减小的要大,原因是光合速率比蒸腾速率减小的要大。Sparks 等发现叶片光合能力和叶氮浓度有显著的正相关关系,指出绝大部分氮被用于光合作用器官部分的合成上,特别是,Rubisco(叶蛋白质,在碳吸收众起主要作用)被氮的匮乏

强烈影响, 营养物(特别是 N)的缺少能造成更负的 $\delta^{13}\text{C}$ (更高的 Δ)^[50]; 叶片水势对 WUE 的影响是通过影响气孔行为实现的。

④水分可利用性 包括土壤水分可利用性, 大气相对湿度及大气降水, 水分可利用性的降低导致通过增强气孔关闭来减弱蒸腾作用, 从而提高了植物的 WUE 。有两种潜在的机理导致 WUE 随土壤水分可利用性的增加而增加。一种是, 在水分可利用性梯度的干旱末端, 具有水分保存策略(通过减少水分消耗最大化的提高 WUE)的植物如果竞争物种使用了没有使用的水或者通过蒸发而失去, 则它就可能没有适应优势^[5]。另一种策略是, 在干旱地由于较高的蒸发需求, 干旱地的植物可能有低的 WUE , 仅仅因为它们也比湿润地的植物遭受了较高的蒸发需求^[10]。生理研究已经证明了相对湿度对气孔导度控制的重要性^[51, 52]。在大气水分含量低时, 为减少水分损失, 叶片降低了它们的气孔导度, 这减小了亚气孔间隙和周围大气间的 CO_2 交换, C_i 减小, 由于光合作用的 CO_2 的固定, 导致 C_i/C_a 减小, 并因此有高的 WUE 和 $\delta^{13}\text{C}$ 值^[57]。

⑤温度 温度能直接影响光合作用酶活性, 气孔导度(g), CO_2 同化和 C_i/C_a (C_i 是细胞内 CO_2 浓度, C_a 是周围大气 CO_2 浓度), 从而改变碳同位素分馏^[58]。大量的研究指出温度和植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 WUE 存在负相关性^[59], 而其它的研究结果得出结论两者间存在正相关性^[60]。根据 Morecroft 等提出的理论^[61], 植物叶片的 WUE 和 $\delta^{13}\text{C}$ 值随温度的增加而增加可能是由于气孔导度的减小和厚表皮较高的内部阻力所致。连同其它研究的结果显示温度和 $\delta^{13}\text{C}$ 间的关系是复杂的, 这可能是因为不同的物质有不同的光合作用最佳温度。当周围环境温度频频地在光合作用最佳温度以下变化时, 叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值随周围环境温度的升高而增加, 反之则相反^[62]。

⑥土壤盐分 营养物的增加可提高 WUE 。但在具体的物种间是变化的。盐土植物的 WUE 和 $\delta^{13}\text{C}$ 值随盐分的增加而更向正偏向 10%^[63]。然而, 在一些栽培种如 *Gomphrena globosa* 和 *Spartina foliosa* 中, $\delta^{13}\text{C}$ 对盐分不敏感^[64]。光合速率随盐分变化的绝大部分是由于气孔导度的变化, 而且气体交换研究与这一结果一致^[65]。在不同水分状况下土壤盐分的增加导致 $\delta^{13}\text{C}$ 呈线性并显著的增大, 这说明盐压力强迫行为导致对较重的同位素有较小的识别力。 $\delta^{13}\text{C}$ 由于盐分而增加的现象在小麦^[61]中已经有了报道。糖用甜菜和豇豆中轻度盐化减少了每个植物的水分损失率, 依次增加了 WUE ^[66]。盐分水平比海水的增加 26 和 55% 时, 花生提高了光合水分利用效率^[67]。在限定范围里, 土壤营养物越多, 光合作用速率就越快, 细胞内 CO_2 浓度就越低, 并因此而导致更加正的 $\delta^{13}\text{C}$ 和 WUE 。因此, 土壤营养物越少, $\delta^{13}\text{C}$ 值越偏负, WUE 越小^[68]。

在植物和环境相互作用的实际生态学过程中, 依据物种和环境的变化, 各环境因子对植物产生的影响不是单一孤立和一成不变的, 而是互为制约, 综合作用。综合影响植物叶片水分利用效率的内外部因素(图 1), 水分可利用性是通过气孔导度作用影响 WUE 的, 营养物和电子传输速率是通过光合速率作用于 WUE 的, 而气孔导度又是直接作用或通过光合速率间接地作用于 WUE 的。

2.3 机理研究

由图 1 可知, 植物叶片水分利用效率的减小主要归因于叶片光合速率和气孔导度的变化, 主要包括 3 种情况: 气孔导度不变, 光合速率变化; 光合速率一定而气孔导度变化; 两者均有变化。对于瞬时的气体交换, 可以通过直接测定来定义两者的变化; 但对于长期的变化主要借助于双重同位素($\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{18}\text{O}$)模型(模型介绍相见文献^[69, 70]), 叶片水分增富($\delta^{18}\text{O}$ 偏大)随 E 而变化, 在叶片经历类似的叶片-大气水汽压差时 E 与气孔导度 g_s 紧密相关。在 E 和 g_s 相对较高时两个过程限制叶片水分增富: 蒸腾降低叶片温度和叶片内部空间的水汽压, 从而增强 EA/EI (EA : 叶片外部水汽压; EI : 叶片内部水汽压)。蒸腾也影响叶片内水分的混合。在 E 相对较高时, 混合有未分馏水分的对流流动至蒸腾位置占主导, 这易于减小叶片增富^[71~78]。理论预测: g_s 变化驱使 $\delta^{13}\text{C}$ 变化时, $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 间将出现负相关关系, 因为 g_s 的升高增大了 C_i/C_a , 减小了叶片水的增富; 相反, P_{max} 变化驱使 $\delta^{13}\text{C}$ 变化时, 两者间没有相关关系, 因为 P_{max} 不影响 $\delta^{18}\text{O}$ ^[77]; 在 g_s 和 P_{max} 的共同变化驱使 $\delta^{13}\text{C}$ 变化时, 单位 $\delta^{13}\text{C}$ 改变应该使 $\delta^{18}\text{O}$ 变化增加^[71]。这种双重同位素模型目前正处在验证和完善阶段, 因此, 需要继续深入探讨, 但这也将是植物叶片长期水分利用效率机理研究的新方向和新突破所在。

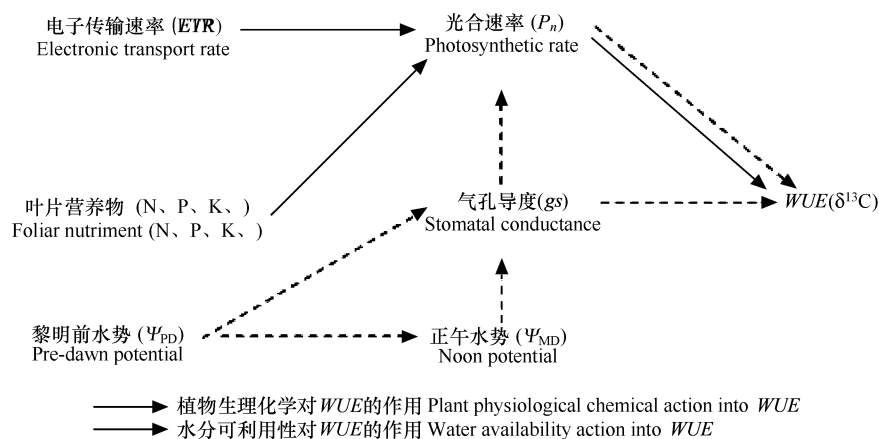


图1 内、外部因素对植物叶片水分利用效率的影响途径

Fig. 1 The pathway influencing on the leaf water use efficiency in plant

然而,叶片光合速率(降低为例)变化导致水分利用效率变化的原因也主要有两个:气孔因素和非气孔因素。前者主要是由于辐射强度、气温、空气湿度等因子变化而引起的植株气孔部分关闭,而后者主要是由于叶肉细胞自身羧化酶活性下降, $\delta^{13}C$ 值对此能做出综合反映。

(1)气孔限制因素 植物在轻度和中度水分胁迫下最敏感的反应就是气孔关闭^[77],此时,胞间 CO_2 浓度(C_i)可能降低,植物能选择吸收的 $^{12}CO_2$ 相对减少,造成 $\delta^{13}C$ 的增大。但也有植物随着水分胁迫的加重,气孔导度反而出现增大的现象^[78]。这可能是气孔的表皮细胞失水快于保卫细胞,导致气孔被动开大、降低了气孔限制的结果。此时,胞间 CO_2 浓度加大,植物的 $\delta^{13}C$ 值降低。因此,气孔限制的一个不可缺少的判据是 C_i 降低,而不是光合效率 P_n 与气孔导度 g_s 成正相关^[79]。

(2)非气孔限制因素 严重水分胁迫下,光合效率和气孔导度下降,但胞间 CO_2 浓度却呈现增加或恒定不变的趋势^[80,81]。有人推断这是由于非气孔因素的限制,如叶肉细胞光合活性的降低(ATP、Rubisco 含量和活性降低等)引起,而不是气孔导度降低的结果^[82,83]。气孔关闭使 C_i 值下降,羧化酶活性下降导致 C_i 值上升,当两种因素均存在时, C_i 的变化方向取决于占优势的一方,判断哪个因素占优势的标准应当是 C_i 变化的方向而不是变化幅度。按照 Farquhar 和 Sharkey 的观点,判断叶片光合速率降低的原因是气孔限制还是非气孔限制要根据 C_i 和气孔限制值($L_s, L_s = 1 - C_i/C_a$)的变化,当 C_i 降低的同时 L_s 增加,此时才能说明光合速率降低的原因主要是由于气孔关闭引起的,而 C_i 增加和 L_s 降低则表明主要原因是非气孔因素。

(3)气孔不均匀关闭 除上述两种情况外,植物还存在一种“气孔不均匀关闭”的现象,即一部分气孔保持其开度,而另一部分则完全关闭。因为气孔关闭可以充分解释以前猜想的光合作用的非气孔限制^[83]。所以只有在通过实验确知是否发生了气孔不均匀关闭现象的前提下,才能对环境胁迫特别是水分亏缺条件下 $\delta^{13}C$ 值和光合水分利用效率变化的主要原因是不是非气孔因素做出正确的判断。

2.4 水分利用效率与干旱忍耐,产量关系研究

WUE 是反映植物耐旱性的一个有效指标,水分利用效率显示植物有效利用水分的能力,即在相同条件下,水分利用效率高的植物的抗旱能力强^[84]。水分利用效率又是一个重要的生理特征,指示植物对干旱的适应^[1,54]。Cohen^[85]预测在干旱期间,水分利用模式变得更加保守。一个更加正的 $\delta^{13}C$ 值指示一种更加保守的水分利用模式。Passioura^[86]提出 2 种相反的植物适应策略,保守的和挥霍的,分别代表较高和较低 WUE 植物种群。Smith 和 Nowak 调查指出,高 WUE 与干旱忍耐力的增加有联系,并在干旱区树木中发现了此结果^[87]。陈拓^[88]、苏培玺^[89]等对荒漠植物的水分利用效率研究认为灌木可能更适应干旱胁迫。陈世莘^[90]选取了内蒙古锡林河流域 6 个水分条件不同的典型植物群落,测定了各群落中黄囊苔草(*Carex korshinskyi*) 叶片 $\delta^{13}C$ 值、叶片含水量(LWC) 及其种群特征的变化,结果表明,生长在不同生境下的黄囊苔草种群能够通过改变其

水分利用效率适应不同的土壤水分状况,使其在植物群落中表现出更强的竞争能力和生态适应性。总的来说,在较干旱的生境里,具有较高的 WUE ,使用较保守的水分利用策略以允许植物生长,生存和维持。而在较湿润环境里,较低的 WUE 和挥霍的水分利用模式能使植物获得较高的生产力。

许多研究已经揭示在干旱条件下,具有高 WUE 的植物被期待显示相对高的产量^[43]。因此,在水分限制条件下挑选具有高 WUE 和/或者高潜在生产力是育种家的一个重要目标。植物的生物量与 $\delta^{13}C$ 值呈负相关^[52,91]。由于许多 C3 植物种的 $\delta^{13}C$ 存在丰富的遗传变异,并且这种变异具有高的广义遗传力(如在硬质小麦(*Triticum durum*)中为 0.76~0.85^[21])和低的基因型×环境互作效应($G \times E$)^[16,92,93]。这些特点使 $\delta^{13}C$ 正成为选育高 WUE 植物品种的一个重要指标。它也被作为评价整株水平的 WUE 和选育节水基因型的有力工具,已应用于小麦、大麦、水稻、棉花等作物的遗传改良和育种工作^[94~96]。许多实验研究表明作物产量或生物量只与特定器官的 $\delta^{13}C$ 值呈负相关^[97,98]。因此,将 $\delta^{13}C$ 值用于植物产量或生物量的研究同样也具有一定的器官特异性和生长阶段性。

3 展望

在较干旱的环境里,保存水分是植物生存、生长和再生产的本质策略^[5]。一种机制是通过较小的叶来减少叶表面的蒸发,从而减少水的使用,为做到这一点,植物减少了固定碳的总数。另一种潜在适应策略是提高叶片水分利用效率以至于植物在一定可利用水分条件下最大程度地固定碳。鉴于以上植物叶片水分利用效率研究的成果,今后植物叶片水分利用效率研究应该注意以下几点:

(1)在方法上,叶片 $\delta^{13}C$ 不仅可以精确地反映植物的水分状况,而且可以综合反映植物的生理意义,是目前植物叶片长期水分利用效率研究的最佳方法。但质谱仪价格昂贵且需专门的技术人员操作,对于有大量样品的育种项目显得比较昂贵,探寻它的替代指标是研究者们所期望的。因此, $\delta^{13}C$ 的替代指标将继续是方法研究中的一个方向,前景乐观。

(2)在研究的地区物种上, $\delta^{13}C$ 方法在生态学研究中的运用在中国不是很普遍。使用 $\delta^{13}C$ 研究的绝大多数主要集中在我国北部温带地区的落叶森林和草地中,少数研究者也对中国南部亚热带针叶和常绿森林和荒漠植被进行了研究。但没有极端干旱区河岸林木的 $\delta^{13}C$ 和 WUE 的季节变化和它们对环境因素变化的响应进行调查研究。

(3)从多时空尺度上,应用多种方法测定 WUE ,进一步阐明植物的气体交换特性以及抗旱性机理,以便能够选择出低耗水、生产效率高、抗性强的树种/品种。

(4)尽管 $\delta^{13}C$ 与 WUE 关系已经有许多研究,但对影响这些关系复杂机制的了解还处于基础阶段。对植物叶片长期水分利用效率的内在机理需使用多种途径进行探讨,特别是近来提出的双重同位素模型需要更深入的研究;对根系和地上部分相互作用机制(如根部脱落酸对植物叶片 $\delta^{13}C$ 值的影响),叶片 $\delta^{13}C$ 与树木枝条长度(水分在植物体内传输的距离)及树龄的关系,对植物特殊发育阶段(如开花期) WUE 随时间的变化等,还需要进一步的了解。

另外,水分利用效率模型的研究也是水分利用效率今后研究发展的方向。

References:

- [1] Richards R A, Rebetzke G J, Condon A G, van Herwaarden A F. Breeding opportunities for increasing the efficiency of water use and crop yield in temperate cereals. *Crop Science*, 2002, 42: 111–121.
- [2] Ehleringer J R. Carbon and water relations in desert plants: an isotopic perspective. In: Ehleringer J R, Hall A E, Farquhar G D eds. *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. Academic, San Diego, 1993. 155–172.
- [3] Guehl J M, Nguyen-Queyrens A, Loustau D, Ferhi A. Genetic and environmental determinants of water use efficiency and carbon isotope discrimination in forest trees. In: Sandermann H, Bonnet-Masimbert M eds. *EUROSILVA Contribution to Forest Tree Physiology*. INRA, Paris, 1995. 297–321.
- [4] Winter K, Aranda J, Garcia M, Virgo A, Paton S R. Effect of elevated CO_2 and soil fertilization on whole-plant growth and water use in seedlings of a tropical pioneer tree. *Ficus insipida* Willd. *Flora*, 2001, 196: 458–464.

- [5] Fischer R A. Growth and water limitation to dryland wheat yield in Australia: a physiological framework. *J Aust Inst Agric Sci*, 1979,45: 83—94.
- [6] 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—552.
- [7] Wang B R, Wang B T. Runoff forestry in Loess plateau. Beijing: Chinese Forestry Press,1996. 145—148.
- [8] Paul J K, John S B. Water relations of plants and soils. San Diego: Academy Press, 1995.
- [9] Zhang Z B, Shan L. Research development in estimation models of crop water use efficiency and transpiration and evaporation. *Agricultural research in the arid areas*, 1997,15(1):73—78.
- [10] Liu W Z. Dynamic interrelations of crop production, water consumption and water use efficiency. *Journal of natural resources*, 1998,13(1):23—27.
- [11] Martin B, Thorstenson Y R. Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$), water use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F1 hybrid. *Plant Physiol*, 1988,88:213—217.
- [12] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1989,40:503—537.
- [13] Williams D G, Ehleringer J R. Carbon isotope discrimination and water relations of oak hybrid populations in Southwestern Utah. *West N Am Naturalist*, 2000,60:121—129.
- [14] Xie X Q. The research on the crop necessary water, consuming water and water use efficiency of agricultural ecosystem in main kind area in China. Farmland ecologically trial study. Beijing: Weather Press, 1996. 64—81.
- [15] Hall A E, Richards R A, Condon A G, Wright G C, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination and plant breeding. *Plant Breed Rev*, 1994,12:81—113.
- [16] Araus J L, Amaro T, Casadesús J, Asbati A, Nachit M M. Relationships between ash content, carbon isotope discrimination and yield in durum wheat. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1998,25:835—842.
- [17] Tsialtas J T, Kassoumi M, Veresoglou D S. Evaluating leaf ash content and potassium concentration as surrogates of carbon isotope discrimination in grassland species. *J Agron Crop Sci*, 2002,188:168—175.
- [18] Frank A B, Ray I M, Berdahl J D, Karn J F. Carbon isotope discrimination, ash and canopy temperature in three wheatgrass species. *Crop Sci*, 1997,37:1573—1576.
- [19] Masle J, Farquhar G D, Wong S C. Transpiration ratio and plant mineral content are related among genotypes of a range of species. *Aust J Plant Physiol*, 1992,19:709—721.
- [20] Jones L H P, Handreck K A. Studies of silica in the oat plant. III. Uptake of silica from soil by the plant. *Plant Soil*, 1965,24:79—96.
- [21] Merah O, Dele'ens E, Souyris I, Monneveux P. Ash content might predict carbon isotope discrimination and grain yield in durum wheat. *New Phytol*, 2001,149:275—282.
- [22] Walker C D, Lance R C M. Silicon accumulation and ^{13}C composition as indices of water-use efficiency in barley cultivars. *Aust J Plant Physiol*, 1991,18:427—434.
- [23] Sparks JP, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects. *Oecologia*, 1997,109:362—367.
- [24] Tsialtas J T, Handley L L, Kassoumi M T, Veresoglou D S, Gagianas A A. Interspecific variation in potential water-use efficiency and its relation to plant species abundance in a water-limited grassland. *Funct Ecol*, 2001,15:605—614.
- [25] Wright G C, Nageswara Rao R C, Farquhar G D. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in peanut under water deficit conditions. *Crop Sci*, 1994,34:92—97.
- [26] Brown R H, Byrd G T. Relationships between specific leaf dry weight and mineral concentration among genotypes. *Field Crops Research*, 1996,54:19—28.
- [27] Ismail A M, Hall A E, Bray E A. Drought and pot size effects on transpiration efficiency and carbon isotope discrimination of cowpea accessions and hybrids. *Aust J Plant Physiol*, 1994,21:23—35.
- [28] Smedley M P, Dawson T E, Comstock J P, Donovan L A, Sherrill D E, Cook C S, Ehleringer J R. Seasonal carbon isotope discrimination in a grassland community. *Oecologia*, 1991,85:314—320.
- [29] Brooks J R, Flanagan J R, Buchmann N, Ehleringer J R. Carbon isotope composition of boreal plants: functional grouping of life forms. *Oecologia*, 1997,110:301—311.
- [30] Kloeppel B D, Gower S T, Treichel I W, Kharuk S. Foliar carbon isotope discrimination in *Larix* species and sympatric evergreen conifers: a global comparison. *Oecologia*, 1998,114:153—159.
- [31] Garten Jr C T, Taylor Jr G E. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species sources of variation. *Oecologia*,

- 1992,90: 1—7.
- [32] Marshall J D, Zhang J. Carbon isotope discrimination and water-use efficiency in native plants of the north-central Rockies. *Ecology*, 1994,75: 1887—1895.
- [33] Peñuelas J, Filella I, Terradas J. Variability of plant nitrogen and water use in a 100-m transect of a subdesertic depression of the Ebro valley (Spain) characterized by leaf $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Acta Oecologica*, 1999,20: 119—123.
- [34] Qu C M, Han X G, Su B, Huang J H, Jiang G M. The characteristics of foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of plants and plant water use efficiency indicated by $\delta^{13}\text{C}$ values in two fragmented rainforests in Xishuangbanna, Yunnan. *Acta Botanica Sinica*, 2001,43 (2): 186—192.
- [35] Yan C R, Han X G, Chen L Z. Water use efficiency of six woody species in relation to micro-environmental factors of different habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 2001,21(11): 1952—1956.
- [36] Yan C R, Han X G, Chen L Z, Huang J H, Su B. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within temperate deciduous forest: its spatial change and interspecies variation. *Acta Botanica Sinica*, 1998,40 (9): 853—859.
- [37] Su B, Han X G, Li L H, Huang J H, Bai Y F, Qu C M. 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. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000,24: 648—655.
- [38] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Variation of water-use efficiency of *Leymus chinensis* and *Cleistogenes squarrosa* in different plant communities in Xilin River Basin, Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 2002,44: 1484—1490.
- [39] Damesin C, Rambal S, Toffre R. Between-tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* among Mediterranean habitats with different water availability. *Oecologia*, 1997,111: 26—35.
- [40] Sobrado M A, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope ratios from a tropical dry forest in Venezuela. *Flora*, 1997,192: 121—124.
- [41] Sala O E, Lauenroth W K, Parton W J, Trlica M J. Water status of soil and vegetation in a shortgrass steppe. *Oecologia*, 1981,48: 327—331.
- [42] Thumma B R, Naidu B P, Cameron D F, Bahnisch L M. Transpiration efficiency and its relationship with carbon isotope discrimination under well watered and water-stressed conditions in *Stylosanthes scabra*. *Aust J Agric Res*, 1998,49: 1039—1045.
- [43] Ehleringer J R, Klassen S, Clayton C, Sherrill D, Fuller-Holbrook M, Fu Q A, Cooper T A. Carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in common bean. *Crop Sci*, 1991,31: 1611—1615.
- [44] Condon A G, Farquhar G D, Richards R A. Genotypic variation in carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in wheat: leaf gas exchange and whole plant studies. *Aust J Plant Physiol*, 1990,17: 9—22.
- [45] Acevedo E. Potential of carbon isotope discrimination as a selection criterion in barley breeding. In: Ehleringer, J. R., et al. (Eds.), *Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations*. Academic Press Inc., New York, 1993. 399—417.
- [46] Garten Jr C T, G. E. Taylor Jr. Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within a temperate deciduous forest: spatial, temporal, and species sources of variation. *Oecologia*, 1992,90: 1—7.
- [47] Lin Z F, Lin G Z, Kong G H, Zhang H B. Effect of growth irradiance on stable carbon isotope ratio, intercellular CO_2 concentration and water-use efficiency of two woody plant in subtropical natural forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1995,3 (2): 77—82.
- [48] Ehleringer J R, Cooper T A. Correlations between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia*, 1988,76: 562—566.
- [49] Cowan I R. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H eds. *Physiological plant ecology II*. Encyclopedia of Plant Physiology, new series, vol 12B. Springer, Berlin Heidelberg New York, 1982. 589—613.
- [50] Sparks J P, Ehleringer J R. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content for riparian trees along elevational transects. *Oecologia*, 1997, 109: 362—367.
- [51] Ehleringer J R, Rundel P W, Palma B, et al. carbon isotope ratios of Atacama desert plants reflect hyperaridity of region. *Reviews Chil Hist Nat*, 1998,71: 79—86.
- [52] O'Leary M H. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, 1981, 20 (4): 553—567.
- [53] Deines P. The isotopic composition of reduced organic carbon. In: Fritz P, Fontes J C eds. *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry I. The Terrestrial Environment*. Amsterdam: Elsevier, 1980: 329—406.
- [54] Ehdaie B, Hall A E, Farquhar G D, Nguyen H T, Waynes J G. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in wheat. *Crop Science*, 1991,31: 1282—1288.
- [55] Schleser G H, Jauasckera R. $\delta^{13}\text{C}$ variations of leaves in forests as an indication of reassimilated CO_2 from the soil. *Oecologia*, 1985,65: 536—542.
- [56] Stewart G R, Turnbull M H, Schmidt S, Erskine P D. ^{13}C natural abundance in plant communities along a rainfall gradient: A biological integrator of water availability. *Aust J Plant Physiol*, 1995,22: 51—55.
- [57] Farquhar G D, O'Leary M H, Bent J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982,9: 121—137.
- [58] Francey R J, Gifford R M, Sharkey T D, Weir B. Physiological influences on carbon isotope discrimination in huon pine (*Lagarostrobos*

- franklinii). *Oecologia*, 1985, 66: 211 — 218.
- [59] Kerner C H, Farquhar G D, Roksaudic Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia*, 1988, 74: 623 — 632.
- [60] Loader N J, Switsur V R, Field E M. High resolution stable isotope analysis of tree rings: implications of “microdendroclimatology” for paleoenvironmental research. *Holocene*, 1995, 5: 457 — 460.
- [61] Morecroft M D, Woodward F I, Marrs R H. Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and ^{13}C of *Alchemilla alpine*. *Funct Ecol*, 1992, 6: 730 — 740.
- [62] Schleser G H. Investigations of the $\delta^{13}\text{C}$ pattern in leaves of *Fagus sylvatica* L. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41: 565 — 572.
- [63] Guy R D, Reid D M, Krouse H R. Factors affecting $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of inland halophytes I. Controlled studies on growth and isotope composition of *Puccinellia nuttalliana*. *Can J Bot*, 1986, 64: 2693 — 26.
- [64] McNulty S G, Swank W T. Wood $\delta^{13}\text{C}$ as a measure of annual basal area growth and soil water stress in a Pinus strobes forest. *Ecology*, 1995, 76: 1581 — 1586.
- [65] O’Leary M H. Carbon isotopes in photosynthesis (fractionation techniques may reveal new aspects of carbon dynamics in plants). *Bioscience*, 1988, 38: 328 — 336.
- [66] Tsialtas J T, Karadimos D A. Leaf carbon isotope discrimination and its relation with qualitative root traits and harvest index in sugar beet (*Beta vulgaris* L.). *J Agron Crop Sci*, 2003, 189: 286 — 290.
- [67] Craufurd P Q, Wheeler T R, Ellis R H, Summerfield R J, Williams J H. Effect of temperature and water deficit on water-use efficiency, carbon isotope discrimination, and specific leaf area in peanut. *Crop Sci*, 1999, 39: 136 — 142.
- [68] Zhang H, Nobel P S. Dependency of Ci/Ca and leaf transpiration efficiency on the vapour pressure deficit. *Aust J Plant Physiol*, 1996, 23: 561 — 568.
- [69] Y. Scheidegger, M. Saurer, M. Bahn, R. Siegwolf. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia*, 2000, 125: 350 — 357.
- [70] Patrick F. Sullivan, Jeffrey M. Welker. Variation in leaf physiology of *Salix arctica* within and across ecosystems in the High Arctic: test of a dual isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$) conceptual model. *Oecologia*, 2007, 151: 372 — 386.
- [71] Barbour M M, Fischer R A, Sayre K D, Farquhar G D. Oxygen isotope ratio of leaf and grain material correlates with stomatal conductance and grain yield in irrigated wheat. *Aust J Plant Physiol*, 2000, 27: 625 — 637.
- [72] Barbour M M, Cernusak L A, Farquhar G D. Factors affecting the oxygen isotope ratio of plant organic material. In: Flanagan L B, Ehleringer J R, Pataki D E eds. *Stable isotopes in biosphere-atmosphere interactions: processes and biological controls*. Elsevier/Academic, Amsterdam/New York, 2005. 9 — 28.
- [73] Farquhar G D, Lloyd J. Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere. In: Ehleringer J R, Hall A E, Farquhar G D eds. *Stable isotopes and plant carbon - water relations*. Academic, New York, 1993. 47 — 70.
- [74] Farquhar G D, Barbour M M, Henry B K. Interpretation of oxygen isotope composition of leaf material. In: Griffiths H ed. *Stable isotopes: integration of biological, ecological and geochemical processes*. BIOS Scientific Publishers, Warsaw, 1998. 27 — 60.
- [75] Yakir D, Israeli Y. Reduced solar irradiance effect on net primary productivity (NPP) and the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values in plantations of *Musa* sp. *Musaceae*. *Geochim Cosmochim Acta*, 1995, 59: 2149 — 2151.
- [76] Saurer M, Aellen K, Siegwolf R. Correlating $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in cellulose of trees. *Plant Cell Environment*, 1997, 20: 1543 — 1550.
- [77] Chaves M M, Pereira J S, Maroco J, et al. How Plants Cope with Water Stress in the Field? Photosynthesis and Growth. *Annals of Botany*, 2002, 89 (7): 907 — 916.
- [78] Xu D Q. Photosynthetic efficiency. Shanghai: Science and Technology. Shanghai: Press of Shanghai, 2002. 84 — 98.
- [79] Beyschlag W, Lange O L, Tenhunen J D. Diurnal patterns of leaf internal CO_2 partial pressure of the sclerophyll shrub *Arbutus unedo* growing in Portugal. In: Tenhunen J D, Catarino F M, Lange O L, et al. eds. *Plant Response to Stress: Functional Analysis in Mediterranean Eco systems*. Berlin: Springer-Verlag, 1987. 355 — 368.
- [80] Raschke K, Resemann A. The midday depression of CO_2 assimilation in leaves of *Arbutus unedo*: Diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. *Planta*, 1986, 168 (4): 546 — 558.
- [81] Ebukanson G J. Retardation of chloroplast ATPase activity in maize seedlings by drought stress. *J Plant Physiol*, 1987, 129 (1): 187 — 189.
- [82] Gimenez C, Mitchell G, Lawlor D W. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiol*, 1992, 98 (2): 516 — 524.
- [83] Downton W J S, Loveys B R, Grant W J R. Stomatal closure fully accounts for the inhibition of photosynthesis by abscisic acid. *New Phytol*, 1988, 108 (2): 263 — 266.

- [84] Sobrado M A. Relation of water transport to leaf gas exchange properties in three mangrove species. *Trees*, 2000, 14: 258—262.
- [85] Cohen D. The expected efficiency of water utilization in plants under different competition and selection regimes. *Israel J Bot*, 1970, 19: 50—54.
- [86] Passioura J B. Water in the soil-plant-atmosphere continuum. In: Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, Ziegler H, eds. *Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol. 12B. Physiological Plant Ecology 2. Water Relations and Carbon Assimilation*. Springer-Verlag, Berlin, 1982. 5—33.
- [87] Smith S D, Nowak R S. Physiology of plants in the inter-mountain lowlands. In: Osmond C B, Pitelka L F, Hidy G M eds. *Plant biology of the basin and range*, vol 80. *Ecological studies*, 1990. 179—241.
- [88] Chen T, Feng H Y, Xu S J, Qiang Weiya, An Lizhe. Stable carbon isotope composition of desert plant leaves and water-use efficiency. *Journal of Desert Research*, 2002, 22(3): 288—291.
- [89] Su P X, Chen H S, Li Q S. Characteristics of $\delta^{13}\text{C}$ values of desert plants and their water utilization efficiency indicated by $\delta^{13}\text{C}$ values in the desert of central hexi corridor region. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2003, 25(5): 597—602.
- [90] Chen S, Bai Y, Lin G, Huang J, Han X. Isotopic carbon composition and related characters of dominant species along an environmental gradient in Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 2007, 71: 12—28.
- [91] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1989, 40(1): 503—537.
- [92] Ismail A M, Hall A E, Bray E A. Drought and pot size effects on transpiration efficiency and carbon isotope discrimination of cowpea accessions and hybrids. *Aust J Plant Physiol*, 1994, 21: 23—35.
- [93] Lambides C J, Chapman S C, Shorter R. Genetic variation for carbon isotope discrimination in sunflower: association with transpiration efficiency and evidence for cytoplasmic inheritance. *Crop Science*, 2004, 44(5): 1642—1653.
- [94] Hubick K T, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in cultivars of barley. *Plant, Cell and Environment*, 1989, 12: 795—804.
- [95] Read J J, Johnson D A, Asay K H, *et al.* Carbon isotope discrimination, gas exchange and *WUE* in crested wheat grass clones. *Crop Science*, 1991, 31: 1203—1208.
- [96] Rebetzke G J, Condon A G, Richards R A, *et al.* Selection for reduced carbon isotope discrimination increases aerial biomass and grain yield of rainfed bread wheat. *Crop Science*, 2002, 42: 739—745.
- [97] Condon A G, Richards R A, Farquhar G D. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field grown wheat. *Crop Sci.*, 1987, 27(5): 996—1001.
- [98] Craufurd P Q, Austin R B, Acevedo E, *et al.* Carbon isotope discrimination and grain yield in barley, *Field Crops Res.*, 1991, 27: 301—313.

参考文献:

- [7] 王斌瑞, 王百田. 黄土高原径流林业. 北京: 中国林业出版社, 1996. 145~148.
- [9] 张正斌, 山仑. 作物水分利用效率和蒸发蒸腾估算模型的研究进展. *干旱地区农业研究*, 1997, 15(1): 73~78.
- [10] 刘文兆. 作物生产、水分消耗与水分利用效率间的动态联系. *自然资源学报*, 1998, 13(1): 23~27.
- [14] 谢贤群. 我国主要类型地区农业生态系统作物需水、耗水、水分利用效率研究. 农田生态试验研究. 北京: 气象出版社, 1996. 64~81.
- [34] 渠春梅, 韩兴国, 苏波, 黄建辉, 蒋高明. 云南西双版纳片断化热带雨林植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点及其对水分利用效率的指示. *植物学报*, 2001, 43(2): 186~192.
- [35] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝. 六种木本植物水分利用效率及其小生境关系研究. *生态学报*, 2001, 21(11): 1952~1956.
- [36] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 黄建辉, 苏波. 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. *植物学报*, 1998, 40(9): 853~859.
- [37] 苏波, 韩兴国, 李凌浩, 黄建辉, 渠春梅. 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. *植物生态学报*, 2000, 24: 648~655.
- [47] 林植芳, 林桂珠, 孔国辉, 张鸿彬. 生长光强对亚热带自然林两种木本植物 $\delta^{13}\text{C}$ 、*Ci* 和 *WUE* 的影响. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(2): 77~82.
- [88] 陈拓, 冯虎元, 徐世建, 强维亚, 安黎哲. 荒漠植物叶片碳同位素组成及其水分利用效率. *中国沙漠*, 2002, 22(3): 288~291.
- [89] 苏培玺, 陈怀顺, 李启森. 河西走廊中部沙漠植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点及其对水分利用效率的指示. *冰川冻土*, 2003, 25(5): 597~602.