

网络出版时间:2014-05-28 11:34

DOI:10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.06.002

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/doi/10.13207/j.cnki.jnwafu.2014.06.002.html>

干旱胁迫对欧洲云杉水分生理特征的影响

林 雯¹, 何 茜¹, 苏 艳¹, 李吉跃¹, 王军辉², 邱 权¹

(1 华南农业大学 林学院, 广东 广州 510642; 2 中国林业科学研究院 林业研究所 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

[摘 要] 【目的】探求欧洲云杉对于干旱胁迫的适应机制, 为选择耐旱性较强的欧洲云杉提供科学依据。【方法】通过盆栽试验, 对欧洲云杉 4 个无性系(pab08mg003, pab08mg004, pab08mg005, pab08mg006)在不同干旱胁迫下的叶水势、耗水量、耗水速率和水分利用效率进行研究。【结果】(1)欧洲云杉不同无性系在整个干旱胁迫过程中叶水势均呈下降趋势。正常水分条件下各无性系叶片水势差异不明显($P=0.198$); 在重度干旱胁迫下, 叶水势由高到低为 pab08mg003(-1.96 MPa) > pab08mg005(-2.05 MPa) > pab08mg004(-2.14 MPa) > pab08mg006(-2.25 MPa), 无性系 pab08mg003 和 pab08mg005 在重度干旱下仍能保持较高的水势, 表明其抵御干旱的能力较强。(2)不同干旱胁迫下苗木的白天耗水量占全天耗水量的 85.24%~93.85%。(3)欧洲云杉无性系耗水速率日变化趋势均为明显的双峰曲线, 在受到胁迫时, 第 1 个峰值的出现时间由正常水分条件下的 10:00—12:00 提前到 08:00—10:00, 第 2 个峰值出现时间保持在 14:00—16:00 不变。干旱胁迫后耗水速率日变化值和降幅均为 pab08mg003 > pab08mg005 > pab08mg006 > pab08mg004, 说明无性系 pab08mg003 和 pab08mg005 对于干旱胁迫的反应较为敏感, 有较强的干旱适应能力。(4)轻度和中度干旱胁迫下, 各无性系水分利用效率(WUE)均有所上升, 都能通过提高 WUE 来应对干旱胁迫; 重度干旱胁迫下, pab08mg005 的瞬时 WUE 维持在较高水平((3.72 ± 0.13) mmol/mol), pab08mg003 和 pab08mg006 次之, pab08mg004 则下降为 0。【结论】各无性系适应干旱的能力为 pab08mg005 > pab08mg003 > pab08mg006 > pab08mg004。

[关键词] 欧洲云杉; 干旱胁迫; 叶水势; 耗水量; 耗水速率; 水分利用效率

[中图分类号] S791.189.04

[文献标志码] A

[文章编号] 1671-9387(2014)06-0069-09

Effects of drought stress on water physiological characteristics of *Picea abies*

LIN Wen¹, HE Qian¹, SU Yan¹, LI Ji-yue¹, WANG Jun-hui², QIU Quan¹

(1 College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou, Guangdong 510642, China;

2 Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing, 100091, China)

Abstract: 【Objective】This study aimed to reveal the adaption mechanism of *Picea abies* to drought stress and provide a scientific basis for selection of species with strong drought tolerance. 【Method】Seedlings of four *Picea abies* clones (pab08mg003, pab08mg004, pab08mg005, and pab08mg006) were planted in pots to study the changes of leaf water potential, drought stress, water consumption, water consumption rate and water use efficiency under different drought stresses. 【Result】Water potentials of four *Picea abies* clones decreased during the entire process of drought stress. There was no obvious difference on leaf water

〔收稿日期〕 2013-06-13

〔基金项目〕 国家“十二五”科技支撑计划项目(2012BAD01B01)

〔作者简介〕 林 雯(1987—), 女, 江西赣州人, 在读博士, 主要从事森林生态研究。E-mail: noah870709@hotmail.com

〔通信作者〕 李吉跃(1959—), 男, 四川金堂人, 教授, 博士生导师, 主要从事森林培育、树木生理与森林生态研究。

E-mail: ljyymy@vip.sina.com

王军辉(1972—), 男, 河南郾县人, 研究员, 博士生导师, 主要从事楸树和云杉的遗传改良研究。

E-mail: wangjh@caf.ac.cn

potential among all clones under normal water condition ($P=0.198$). With severe drought stress, the leaf water potentials were in a decreasing order of pab08mg003 (-1.96 MPa) > pab08mg005 (-2.05 MPa) > pab08mg004 (-2.14 MPa) > pab08mg006 (-2.25 MPa). Clones of pab08mg003 and pab08mg005 remained high water potentials, indicating that they had strong resistance to drought. The water consumption in day time accounted for 85.24%~93.85%. Daily variation of *Picea abies* was a double-peak curve. With drought stress, the first peak advanced to 8:00–10:00 from 10:00–12:00, and the second peak remained at 14:00–16:00. The daily variation value and the decrease of water consumption rate were all in a decreasing order of pab08mg003 > pab08mg005 > pab08mg006 > pab08mg004, indicating that clones of pab08mg003 and pab08mg005 were more sensitive to environment change and had strong adaptability to drought. Water use efficiencies of all clones increased when the drought stresses were light and moderate. When the drought stress was serious, only pab08mg005 maintained high level water use efficiency at $((3.72 \pm 0.13)$ mmol/mol), pab08mg003 and pab08mg006 had poor water use efficiencies, while water use efficiency of pab08mg004 reduced to zero. 【Conclusion】 The resistance abilities against drought stress of *Picea abies* clones were in a decreasing order of pab08mg005 > pab08mg003 > pab08mg006 > pab08mg004.

Key words: *Picea abies*; leaf water potential; drought stress; water consumption; water consumption rate; water use efficiency

目前,有关植物在干旱、半干旱地区的水分适应性已有大量研究^[1-3],水是植物生存的必要条件,植物必须选择相应的水分利用策略,才能在严重的水分胁迫条件下生存。在我国北方,干旱半干旱地区占国土面积的 52%,林木抗旱性的强弱往往成为限制其正常生长以及成林的重要因素^[1-2]。水势是反映植物水分亏缺或水分状况的一个直接指标,可用来确定植物受干旱胁迫的程度及其抗旱能力的强弱。植物的抗旱能力指植物从土壤中吸收水分以维持正常生理活动的能力,在相同的水分条件下,植物水势越高,表明植物体内水分状况越好,忍耐和抵抗干旱的能力越强^[3-7]。植物的蒸腾作用在植物水分代谢中起着很重要的调节作用,而蒸腾速率是衡量植物水分平衡的一个重要生理指标,可以反映树种调节自身水分损耗及适应干旱环境的能力^[8-10],对许多植物的耗水速率和耗水量的研究表明,蒸腾作用随着干旱胁迫的加剧而降低^[2,11]。水分利用效率可反映植物有效利用水分的能力,是衡量植物能否适应极限环境条件的一个重要指标,在相同条件下,水分利用效率高的植物抗旱能力较强^[12-15]。

欧洲云杉(*Picea abies*)自然分布于欧洲中部和北部,对气温和土壤的适应范围广,是目前我国从国外引进的云杉中表现最好的树种^[16-17]。国内外已有针对欧洲云杉(*Picea abies*)、白云杉(*Picea glauca*)、黑云杉(*Picea mariana*)、红皮云杉(*Picea koraiensis*)等苗期生长状况以及水分生理特征的研究^[18-23],国内也有不同种源云杉在干旱胁迫下生理

指标变化的比较研究^[24]。而关于欧洲云杉无性系抗旱性的研究较为薄弱,尤其是对其在干旱胁迫下不同无性系水分生理特征的比较更是鲜见报道。为此,本研究对欧洲云杉 4 个无性系在不同程度干旱胁迫处理下的叶片水势、耗水量、耗水速率以及水分利用效率进行测定与分析,以期通过比较不同无性系对干旱胁迫的反应特点,筛选适宜甘肃、陕西等半干旱地区生长的云杉良种^[25]。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地点设在甘肃省小陇山林业科学研究所综合实验基地的塑料大棚内,该地区位于秦岭北坡,渭河支流川台区,地理坐标为东经 $105^{\circ}54'37''$ 、北纬 $34^{\circ}28'50''$,海拔 1 160 m,属于典型的黄土高原地貌。该区气候属于温带半干旱半湿润季风气候,年降雨量 600~800 mm,年蒸发量 1 290.0 mm,年平均气温 10.7°C ,日平均气温 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的活动积温为 3 359.0 $^{\circ}\text{C}$,年最高温 40°C ,年最低温 -19.2°C ,无霜期约 190 d。

1.2 试验材料

4 个有代表性的欧洲云杉无性系 pab08mg003、pab08mg004、pab08mg005、pab08mg006,由甘肃省天水市小陇山林业科学研究所提供。2011-03,采用 30 cm×30 cm 的花盆进行盆栽试验,每个无性系选择 3 年生高度约 64 cm 的云杉栽植 20 盆,每盆 1 株,栽培基质为 V(泥炭): V(黄土): V(鸡粪)=

4 : 5 : 1, 基质体积质量为 $(0.96 \pm 0.02) \text{ g/cm}^3$, 田间持水量 $(43.82 \pm 0.05) \%$ 。经过 3 个月的缓苗生长, 苗木均长势良好, 各无性系苗木生长的基本情况见表 1。

表 1 欧洲云杉 4 个无性系苗木的生长情况
Table 1 Seedling growth of four *Picea abies* clones

无性系 Clones	苗高/cm Height	地径/mm Basal diameter	新梢长/cm new-tip length	总叶面积/cm ² Leaf area
pab08mg003	72.76±5.24	9.63±1.20	6.00±3.28	2 957.74±124.45
pab08mg004	52.22±4.37	8.75±0.89	7.46±3.79	3 886.80±205.56
pab08mg005	69.34±3.70	9.31±1.39	9.62±3.09	3 218.88±122.41
pab08mg006	64.34±6.96	8.75±1.00	6.93±3.93	3 417.31±168.12

1.3 试验设计

从 6 月份开始进行水分胁迫试验。在浇过一次透水后, 用塑料薄膜对苗木进行封盆处理(从苗木根茎处覆盖整个土壤表面, 并密封花盆底部), 以防止水分通过土表蒸散, 此后不再浇水, 使土壤水分通过苗木的蒸腾作用等生理活动自然耗散, 以逐步达到不同程度的干旱胁迫水平。在此期间每个无性系选择 3 盆苗木, 用称重法测定土壤含水量, 同时结合预试验结果, 最终确定封盆后 0~3 d 土壤处在正常水分条件下, 此期间土壤含水量约为田间持水量的 80%~85%, 当土壤质量含水量下降至田间持水量的 50%(封盆后 6 d), 25%(封盆后 12~18 d), 10%(封盆后 24~30 d)时分别视为轻度干旱、中度干旱和严重干旱胁迫。在大棚里挂一个空气温湿度计, 在测定耗水日变化的同时, 监测空气温度和湿度。

1.4 测定项目及其方法

1.4.1 叶水势 每个无性系选取 3 盆, 采用 ARI-MAD3000 植物压力室(30 bar)测定仪, 每株取 1 个叶柄于黎明前测定叶水势。苗木浇透水之后测定 1 次正常水分时期的叶水势, 然后在不同干旱时段各测定 1~2 次叶水势, 结果取 3 盆的平均值。

1.4.2 耗水量 采用称重法, 用 SP-30 电子天平(美国, 精度 1/10 000, 量程 1~30 kg)测定各时段整株苗木的耗水量。2011-06-01, 每个无性系从 20 盆中选择生长中等的 6 盆固定测定单株耗水量, 08:00—20:00 每 2 h 测量 1 次, 第 2 天早上 08:00 再测定 1 次(08:00—20:00 测定结果为白天耗水量, 20:00 到次日早上 08:00 测定结果为夜晚耗水量)。

1.4.3 整株叶面积 每个无性系选取生长良好的 3 株苗木, 于耗水量试验开始之前分单株摘取整株叶片, 用万深 LA-S 植物叶面积分析系统(杭州万深检测科技有限公司)扫描后, 用万深 LA-S 植物图像分析仪测定整株叶面积。

1.4.4 耗水速率 耗水速率=每个时间段的耗水量/(单株叶面积×时间)。

1.4.5 叶片瞬时水分利用效率(WUE) 于不同干旱胁迫时期, 选择典型的晴天, 于上午 09:00—11:30 用 Li-6400 便携式光合作用分析系统(美国)测定苗木叶片的净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r), 每个无性系选 3 株苗木, 每株测定 3 片功能叶, 测定时采用人工叶室, 使用 LI-6400-2B 红蓝光源, 光强设置为 $1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 叶温设定为当时气温, 相对湿度 60% 左右, 大气 CO_2 浓度 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 。WUE 计算公式为: $WUE = P_n/T_r$ 。

1.5 数据分析

采用 Excel 2007 对试验数据进行初步的统计分析, 用 SPSS 18.0 对试验数据进行进一步的 ANOVA 方差分析和 Duncan’s 法多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同程度干旱胁迫下欧洲云杉叶水势的变化

水势是衡量植物水分状况的重要指标之一。从表 2 可以看出, 不同无性系的叶水势随着干旱胁迫的加剧均呈下降趋势。在正常水分条件下, 欧洲云杉无性系的叶水势集中在 $-0.65 \sim -0.56 \text{ MPa}$, 平均为 -0.60 MPa 。干旱胁迫 6 d 时(轻度胁迫), 叶水势降至 $-0.72 \sim -0.62 \text{ MPa}$, 维持在较高水平, 各无性系间差异不明显($P=0.198$), 说明此期的干旱胁迫对欧洲云杉各无性系的叶水势影响不是很大, 属于轻度干旱; 干旱胁迫 12~18 d 时(中度胁迫), 各无性系的叶水势开始出现显著差异($P<0.05$), 到 18 d 时, 各无性系的叶水势高低依次为 $\text{pab08mg003}(-0.98 \text{ MPa}) > \text{pab08mg004}(-1.11 \text{ MPa}) > \text{pab08mg005}(-1.29 \text{ MPa}) > \text{pab08mg006}(-1.34 \text{ MPa})$; 干旱胁迫至 24~30 d 时(重度胁迫), 各无性系的叶水势开始出现极显著差异($P<0.001$), 胁迫 30 d 时, 各无性系的叶水势均降至最低值, 表现为 $\text{pab08mg003}(-1.96 \text{ MPa}) > \text{pab08mg005}(-2.05 \text{ MPa}) > \text{pab08mg004}(-2.14 \text{ MPa}) > \text{pab08mg006}(-2.25 \text{ MPa})$ 。

表 2 欧洲云杉不同无性系叶水势随干旱胁迫时间的变化

Table 2 Leaf water potentials of <i>Picea abies</i> clones under different drought stresses		Mpa					
无性系 Clones	干旱胁迫时间/d Drought stress time						
	0	6	12	18	24	30	
pab08mg003	−0.60 a	−0.69 ab	−0.82 c	−0.98 b	−1.37 C	−1.96 D	
pab08mg004	−0.56 a	−0.62 b	−0.90 bc	−1.11 ab	−1.73 AB	−2.14 B	
pab08mg005	−0.60 a	−0.72 a	−0.93 ab	−1.29 a	−1.69 B	−2.05 C	
pab08mg006	−0.65 a	−0.69 ab	−1.02 a	−1.34 a	−1.81 A	−2.25 A	

注:同列数据后标不同小写字母表示差异显著($P<0.05$),标不同大写字母表示差异极显著($P<0.01$)。下表同。
Note:Different lowercase letters in each column mean significant difference ($P<0.05$),and different uppcase letters mean very significant difference ($P<0.01$). The same below.

2.2 不同程度干旱胁迫下欧洲云杉耗水特性的变化

2.2.1 耗水量 蒸腾耗水特性是植物利用水分状况的最直接体现,也是评价植物抗旱性能差异的一个重要指标。由表 3 可以看出,随着干旱胁迫的加剧,各欧洲云杉无性系苗木耗水量均呈下降趋势,但降幅有所不同。正常水分条件下,欧洲云杉各无性系全天耗水量为 104.40~119.54 g/d,其中无性系 pab08mg005、pab08mg006 的白天耗水量和全天耗水量均高于无性系 pab08mg003、pab08mg004;轻度干旱胁迫时,4 个无性系苗木白天的耗水量和全天耗水量均大幅度下降,与正常水分条件相比,各无性系白天耗水量的降幅依次为 pab08mg006(33.53%)>pab08mg005(33.23%)>pab08mg004(26.71%)>pab08mg003(24.93%);中度干旱胁迫下,各无性系耗水量接近,降幅在 65.24%~71.61%;当苗木

处于严重干旱胁迫时,白天耗水量的降幅依次为 pab08mg006(85.69%)>pab08mg005(85.02%)>pab08mg004(82.04%)>pab08mg003(79.90%)。由此可见,各无性系受到干旱胁迫时均通过大幅降低耗水量来减少水分的消耗,其中 pab08mg005、pab08mg006 的白天耗水量和全天耗水量均低于 pab08mg003、pab08mg004,说明 pab08mg005 和 pab08mg006 在土壤水分亏缺时期,表现出了比 pab08mg003 和 pab08mg004 更优的节水能力。总之,植物在受到干旱胁迫时,会通过逐渐关闭气孔、降低蒸腾耗水、改变自身形态等来适应干旱环境。另外,不同干旱时期苗木全天耗水量中,白天耗水量占 85.24%~93.85%,说明欧洲云杉的耗水主要发生在白天,因此,应将其白天的耗水规律作为研究的主要内容。

表 3 欧洲云杉不同无性系单株耗水量随干旱胁迫程度的变化

Table 3 Water consumptions of <i>Picea abies</i> clones under different water stresses		g/d							
无性系 Clones	正常水分 Normal water condition		轻度干旱 Light drought stress		中度干旱 Moderate drought stress		重度干旱 Serious drought stress		
	白天 Day	全天 All day	白天 Day	全天 All day	白天 Day	全天 All day	白天 Day	全天 All day	
pab08mg003	95.68±8.23	104.40±9.07	71.83±6.52	84.09±8.73	33.26±5.10	38.51±6.11	19.23±2.24	21.23±2.45	
pab08mg004	96.24±7.53	107.12±8.77	70.53±8.05	82.74±9.28	32.88±4.32	37.95±5.13	17.28±1.02	19.58±1.15	
pab08mg005	110.99±12.21	119.54±12.96	74.11±6.03	84.88±6.81	31.51±3.20	36.13±4.41	16.63±0.51	18.83±0.76	
pab08mg006	107.96±9.56	115.04±10.57	71.76±9.51	82.75±10.98	31.78±5.72	36.53±7.02	15.45±0.86	17.60±1.47	

2.2.2 耗水速率日变化 由图 1 可以看出,在正常水分条件下,欧洲云杉各无性系耗水速率日变化趋势均为明显的双峰曲线,峰值均出现在 10:00—12:00和 14:00—16:00;在受到不同程度干旱胁迫时,各无性系苗木耗水速率日变化趋势也为双峰曲线,第 1 个峰值出现的时间由正常水分条件下的 10:00—12:00 提前到 08:00—10:00,第 2 个峰值仍出现在 14:00—16:00。而在作为一天当中太阳辐射最强、空气温度最高的时段 12:00—14:00,欧洲云杉无性系并未达到最大耗水速率,这是由于针叶树种具有发达的角质层和深陷的气孔,能立即关闭

气孔来减少叶片蒸腾,通过提前或者延后耗水速率峰值来适应干旱的变化。正常水分条件下,各无性系的最大耗水速率依次为 pab08mg005(75.0 g/(m²·h))>pab08mg003(72.9 g/(m²·h))>pab08mg006(68.9 g/(m²·h))>pab08mg004(52.9 g/(m²·h)),前 3 个无性系均极显著高于 pab08mg004($P<0.01$)。当土壤处于轻度干旱胁迫时,pab08mg006 最大耗水速率迅速下降至 44.7 g/(m²·h),其降幅(35.12%)高于 pab08mg003(24.03%)、pab08mg004(22.24%)和 pab08mg005(30.30%),无性系 pab08mg005 在遭受轻度干旱胁

迫时与 pab08mg006 的表现比较接近,说明 pab08mg005 和 pab08mg006 对于干旱胁迫的响应更为迅速,通过大幅降低自身耗水速率来抵抗逆境。中度和重度干旱胁迫条件下,4 种苗木最大耗水速

率均大幅度降低,不同时段耗水速率大小均表现为 pab08mg003 > pab08mg005 > pab08mg006 > pab08mg004。

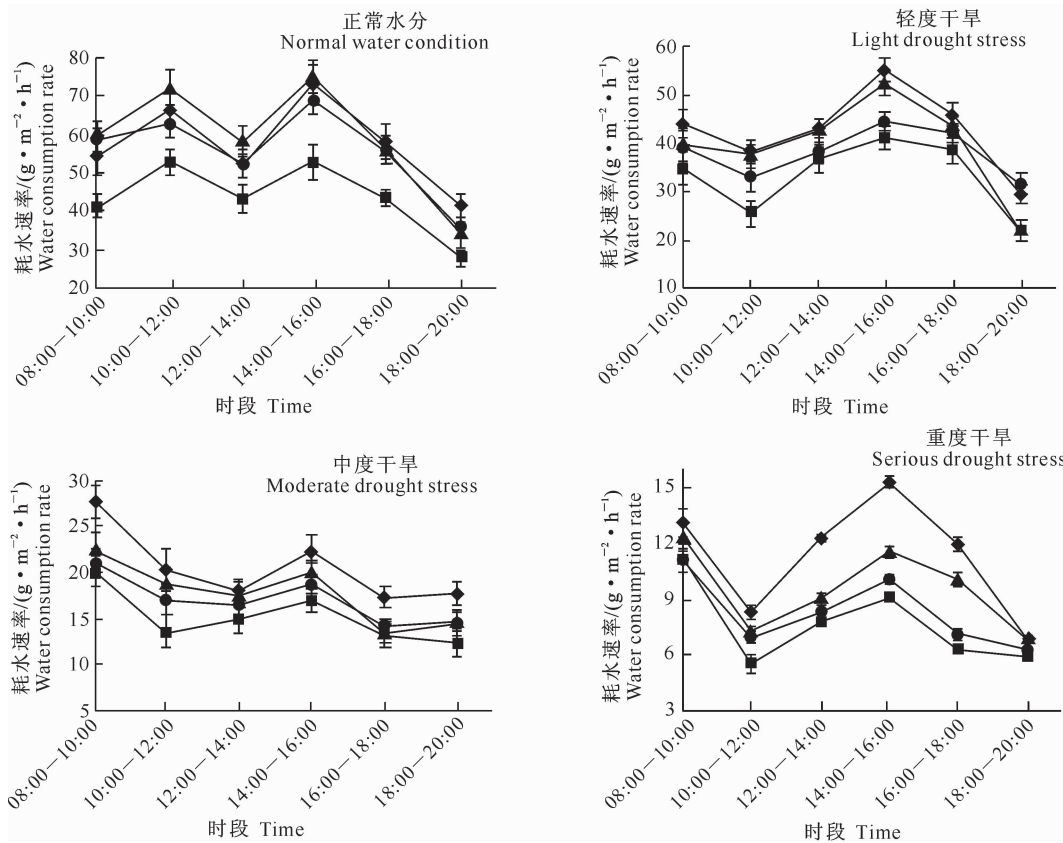


图 1 不同程度干旱胁迫下欧洲云杉无性系耗水速率的日变化

—◆—, pab08mg003; —■—, pab08mg004; —▲—, pab08mg005; —●—, pab08mg006

Fig. 1 Daily variation of water consumption rates of *Picea abies* clones under different drought stresses

由图 2 可以看出,欧洲云杉各无性系苗木白天平均耗水速率随干旱胁迫加剧的变化趋势与最大耗水速率基本一致,均迅速下降,但下降幅度不同,各无性系白天平均耗水速率排序为:pab08mg003 > pab08mg005 > pab08mg006 > pab08mg004。在中度干旱胁迫下,无性系 pab08mg003、pab08mg004、pab08mg005 和 pab08mg006 的白天平均耗水速率分别下降了 64.32%, 65.31%, 70.12% 和 69.48%; 在重度干旱胁迫下,其白天平均耗水速率分别下降了 80.35%, 82.46%, 83.91% 和 85.00%。在受到不同程度干旱胁迫的情况下,白天平均耗水速率的下降幅度以 pab08mg003 最小。

2.3 不同程度干旱胁迫下欧洲云杉水分利用效率的变化

叶片瞬时 WUE 用 P_n 与 T_r 的比值表示,其大小主要取决于 P_n 与 T_r 两者的变化。如图 3 所示,

随着干旱胁迫的发展, P_n 与 T_r 均不同程度的降低;干旱胁迫对 4 个欧洲云杉无性系苗木的 P_n 均有较大影响,在正常水分条件下, pab08mg006 和 pab08mg004 的 P_n 较高,分别为 (2.79 ± 0.19) 和 $(2.78 \pm 0.22) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 其次是 pab08mg005 $((2.66 \pm 0.18) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$, pab08mg003 最低 $((1.65 \pm 0.16) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$, 云杉无性系 pab08mg004、pab08mg005、pab08mg006 的 P_n 均显著高于 pab08mg003 ($P < 0.05$)。由图 3 还可以看出,在轻度干旱胁迫下 P_n 下降不明显,4 个云杉无性系的 P_n 为 $0.04 \sim 0.56 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, pab08mg003、pab08mg004、pab08mg005 和 pab08mg006 的 P_n 分别降至正常水分条件下的 97.63%, 94.91%, 87.14% 和 80.07%, 其中 pab08mg006 的降幅最大, pab08mg003 的 P_n 几乎没有变化;在中度干旱胁迫条件下, pab08mg003、pab08mg004、

pab08mg005 和 pab08mg006 4 个无性系的 P_n 快速下降,与正常水分条件相比分别下降了 34.84%,68.35%,41.96%和 54.55%;重度干旱胁迫下,各无性系的 P_n 降至最低,降幅分别为正常条件下的 93.95%,101.80%,89.42%和 96.42%,其中 pab08mg004 的 P_n 为负值,4 个无性系的 P_n 大小排列顺序依次为 pab08mg005 (0.28 ± 0.04)

$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) > \text{pab08mg003} ((0.10 \pm 0.03) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) > \text{pab08mg006} ((0.10 \pm 0.02) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) > \text{pab08mg004} ((-0.05 \pm 0.01) \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$ 。方差分析和多重比较结果表明,从水分胁迫开始到最后,各无性系的 P_n 均差异显著($P < 0.05$)。

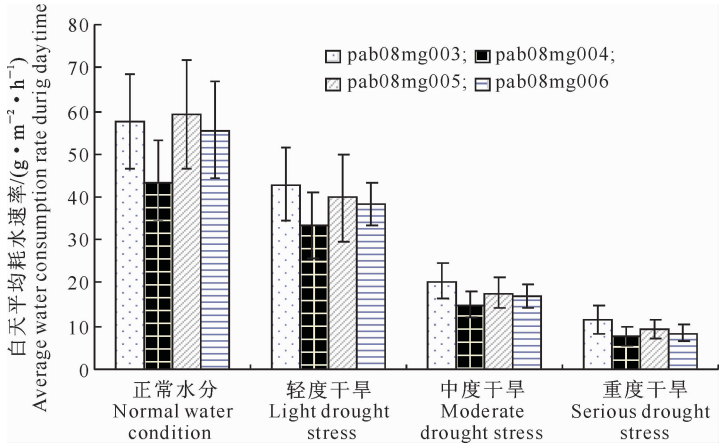


图 2 不同程度干旱胁迫下欧洲云杉无性系白天平均耗水速率的变化

Fig. 2 Water consumption rates of *Picea abies* clones under different drought stresses

Tr 的变化趋势与 P_n 相似,也是随着干旱胁迫程度的加重而逐渐下降,正常水分条件下 Tr 的大小排列顺序为 pab08mg005 (0.46 ± 0.02) $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) > \text{pab08mg006} ((0.42 \pm 0.02) \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) > \text{pab08mg003} ((0.30 \pm 0.03)$

$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) > \text{pab08mg004} ((0.29 \pm 0.03) \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$,方差分析结果表明,pab08mg003 和 pab08mg004 的 Tr 显著小于 pab08mg005 和 pab08mg006。在整个干旱胁迫过程中,无性系 pab08mg005 的 Tr 始终高于其他 3 个无性系。

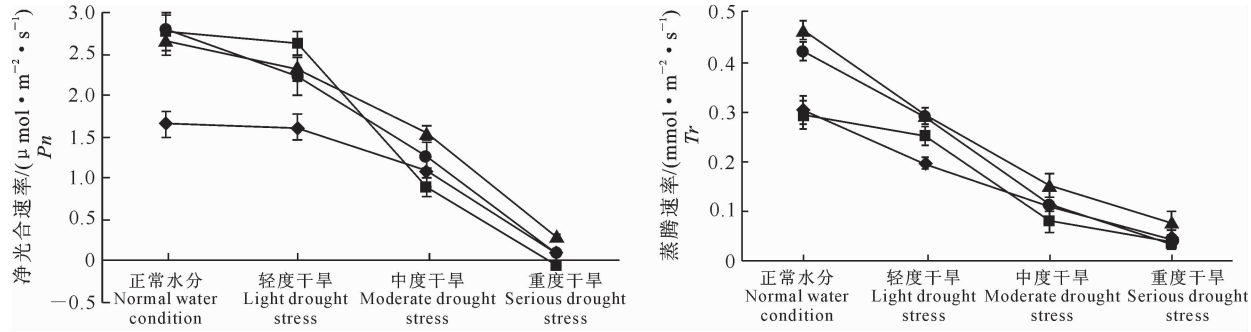


图 3 不同程度干旱胁迫下欧洲云杉无性系净光合速率(P_n)及蒸腾速率(Tr)的变化

—◆—, pab08mg003; —■—, pab08mg004; —▲—, pab08mg005; —●—, pab08mg006

Fig. 3 Daily variation of water consumption rates of *Picea abies* clones under different drought stresses

由表 4 可以看出,随着干旱胁迫的加剧,欧洲云杉各无性系的 WUE 经历了先升高后降低的过程,但不同无性系的 WUE 对干旱胁迫的响应程度不一致。方差分析和多重比较结果表明,正常水分和干旱胁迫条件下,4 个无性系的 WUE 差异均极显著($P < 0.01$)。在轻度和中度干旱胁迫下, WUE 均有所上升,说明各无性系均能通过降低蒸腾来提高

WUE ;重度胁迫下,各无性系的 WUE 均急剧下降,相比正常水分条件,各无性系 WUE 降幅表现为 pab08mg004 (100%) $> \text{pab08mg003}$ (58.44%) $> \text{pab08mg006}$ (56.43%) $> \text{pab08mg005}$ (34.99%)。pab08mg005 在重度干旱胁迫条件下瞬时 WUE 仍旧维持在较高水平,pab08mg003 和 pab08mg006 次之,pab08mg004 的水分利用效率则降为 0,可见

pab08mg005 的瞬时 WUE 在干旱胁迫过程中变化相对较平缓。轻度和中度干旱胁迫下, WUE 的提高使欧洲云杉无性系在减少水分消耗的同时,能够

维持一定的光合生产力,从而提高其对干旱的忍耐能力,这有利于增强其对极端干旱环境的抵御能力。

表 4 不同程度干旱胁迫下欧洲云杉无性系瞬时水分利用效率(WUE)的变化
Table 4 Variance analysis of WUE of *Picea abies* clones under different drought stresses mmol/mol

无性系 Clones	正常水分 Normal water condition	轻度干旱 Light drought stress	中度干旱 Moderate drought stress	重度干旱 Serious drought stress
pab08mg003	5.47±0.16	8.27±0.03	10.02±0.22	2.27±0.21
pab08mg004	9.45±0.32	10.48±0.12	11.07±0.20	0.00±0.00
pab08mg005	5.72±0.28	7.84±0.38	10.19±0.16	3.72±0.13
pab08mg006	6.61±0.31	7.65±0.20	11.32±0.14	2.88±0.12

3 讨论与结论

3.1 干旱胁迫对欧洲云杉无性系叶水势的影响

植物叶水势反映了植物水分运动的能量水平,是植物各组织水分状况的直接表现,体现了植物在生长季节各种生理活动受环境水分条件的制约程度^[26]。欧洲云杉不同无性系在整个干旱胁迫过程中,随着植物体内水分和土壤含水量的减少,叶水势均呈下降趋势,这与 Sobrado 等^[12]认为受到水分胁迫的植物,其水势会出现明显下降的研究结论相符,这是因为水分亏缺使植物组织含水量减少,水流阻力增加所致。在不同干旱胁迫条件下,欧洲云杉能够通过降低其叶片水势来调节苗木水势与土壤水势之间的水势梯度,从而增加其吸水能力,这是其对土壤干旱胁迫的积极适应。无性系之间叶水势的差异性主要表现在其下降幅度和下降速率上,从而体现了其耐旱能力的不同,无性系 pab08mg003 和 pab08mg005 在重度胁迫时期仍保持较高的叶水势,表明其抵御干旱的能力较强。

3.2 干旱胁迫对欧洲云杉无性系蒸腾耗水的影响

蒸腾耗水量在一定程度上能很好地反映树木耗水量的大小,其与叶面积和叶片蒸腾强度有很大关系。而树木的叶面积会随着苗木生长情况及树冠结构的不同而存在较大差异,因此蒸腾耗水量不能准确反映树木间的蒸腾耗水特征,故在环境条件一致的条件,下,还需要引入蒸腾耗水速率这一稳定性指标^[27-28]。蒸腾耗水速率是指树木单位时间单位叶面积的耗水量,它是树种的内在水分生理特征,具有遗传稳定性。本研究结果表明,在干旱胁迫过程中,欧洲云杉各无性系受到水分胁迫后均通过大幅降低耗水量来减少对水分的消耗,不同干旱时期苗木全天耗水量中白天耗水量占 85.24%~93.85%,可见欧洲云杉的耗水主要发生在白天,因此,可将苗木白天的耗水规律作为研究的主要内容,这与对油松、圆

柏、楸树、毛白杨等大部分树种的研究结果相似^[4,9]。在正常水分条件和受不同程度干旱胁迫时,欧洲云杉无性系苗木蒸腾耗水速率日变化表现为典型的双峰型曲线,这与山杏和奥地利黑松的蒸腾耗水速率日变化趋势相同^[29],双峰型植物在一天中有 2 个时间段高效吸水,有助于适应干旱的土壤环境。欧洲云杉无性系 pab08mg003、pab08mg005 和 pab08mg006 的蒸腾耗水速率明显高于油松、奥地利黑松^[29]和侧柏^[30],在北方干旱地区造林的针叶树种中表现出更好的生长适应能力。当欧洲云杉无性系苗木受到干旱胁迫时,苗木的日最大耗水速率会提前,第 1 个峰值由正常水分条件下的 10:00—12:00 提前到 08:00—10:00,第 2 个峰值出现的时段保持不变;在正常水分条件下,蒸腾耗水在 10:00—14:00 出现明显的“午休”现象,受到干旱胁迫后蒸腾耗水速率在这个时段呈下降趋势,从而有效地降低了耗水的潜能。在受到干旱胁迫后,欧洲云杉 4 个无性系的耗水速率日变化值和下降幅度大小均表现为 pab08mg003>pab08mg005>pab08mg006>pab08mg004,由此可见,无性系 pab08mg003 和 pab08mg005 有较强的干旱适应能力。掌握了欧洲云杉的需水量和需水规律,可以有效地提高水分利用效率,合理选择无性系进行造林,对干旱地区林木的良好生长具有重要意义^[31-32]。

3.3 干旱胁迫对欧洲云杉无性系水分利用效率的影响

长期以来,植物水分利用效率一直是人们比较关注的问题,也是国内外干旱、半干旱地区农林业、生物学以及全球气候变化研究中的一个热点问题。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,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,并为干旱地区植被恢复和保育提供科学依据^[15,29,33]。在以往的研究中,干旱胁迫下针叶树种 Pn 下降的原因可能是植物为了减少

水分丧失,缩小或关闭气孔,从而限制了 CO_2 进入叶内,对光合作用产生影响,导致 P_n 降低,同时针叶蒸腾速率也降低,本研究结果与此一致,可理解为这是欧洲云杉对于干旱胁迫的一种生理适应。此外,云杉幼苗的 WUE 在水分不足或过量的条件下均会降低,说明云杉可以通过调节 WUE 来适应不同生境的水分条件^[18]。本研究结果显示,在轻度和中度干旱胁迫下,欧洲云杉各无性系的 WUE 均有所上升,说明各无性系均能通过提高 WUE 来应对干旱胁迫;在重度干旱胁迫下,各无性系 WUE 的变化结果说明 pab08mg005 对干旱的忍耐能力较强,pab08mg003 和 pab08mg006 能适应严重干旱的气候,pab08mg004 则不适于在重度干旱的地区生长。

综上所述,随着干旱胁迫的加剧,欧洲云杉各无性系的叶水势、耗水特性和 WUE 均发生了不同程度的变化,这些变化也存在差异,分析无性系对干旱的响应可知,耐旱性较好的 pab08mg005 在干旱胁迫下能维持较高的叶水势和 WUE ,耗水速率降低响应较快,其次是 pab08mg003 和 pab08mg006, pab08mg004 最差。本试验通过研究欧洲云杉不同无性系对干旱胁迫的适应机制,为干旱沙区选择耐旱性较强的欧洲云杉提供了科学依据。

[参考文献]

- [1] 王 丁,姚 健,杨 雪,等. 干旱胁迫条件下 6 种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化:以喀斯特山区 6 种造林苗木为例 [J]. 生态学报,2011,31(8):2216-2226.
Wang D, Yao J, Yang X, et al. Changes of leaf water potential and water absorption potential capacities of six kinds of seedlings in Karst mount area under different drought stress intensities: Taking six forestation seedlings in karst Mountainous region for example [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(8): 2216-2226. (in Chinese)
- [2] 赵 燕,李吉跃,刘海燕,等. 水分胁迫对 5 个沙柳种源苗木水势和蒸腾耗水的影响 [J]. 北京林业大学学报,2008,30(5):19-25.
Zhao Y, Li J Y, Liu H Y, et al. Effect of different water supply on water potential and transpiring water-consumption of five *Salix psammophila* provenances [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2008, 30(5): 19-25. (in Chinese)
- [3] 曾凡江,张希明, A Foetzk, 等. 新疆策勒绿洲胡杨水分生理特性研究 [J]. 干旱区研究, 2002(2): 26-30.
Zeng F J, Zhang X M, Foetzk A, et al. Research on moisture physiology characteristic of *Populus euphratica* in Cele of Xinjiang [J]. Arid Zone Research, 2002(2): 26-30. (in Chinese)
- [4] 何 茜. 毛白杨抗旱节水优良无性系评价与筛选 [D]. 北京: 北京林业大学, 2008.
He Q. Evaluation and selection on *Populus tomentosa* superior clones with drought resistance and water-saving [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2008. (in Chinese)
- [5] Mrema A M, Granhall U. Sennerby forest plant growth, leaf water potential nitrogenase activity and nodule anatomy in *Leucaena leucocephala* as affected by water stress and nitrogen availability [J]. Trees Structure and Function, 1997, 12(1): 42-48.
- [6] Teskey R O, Hineckley T M. Influence of temperature and water potential on root growth whiteoak [J]. Physiol Plant, 1981 (52): 363-369.
- [7] Mazzoleni S, Dickmann D I. Differential physiological and morphological responses of hybrid populus clones to water-stress [J]. Tree Physiol, 1998, 4(1): 61-70.
- [8] Kramer P J. Water relations of plants [M]. New York: Academic Press, 1983.
- [9] 招礼军, 李吉跃, 于界芬, 等. 干旱胁迫对苗木蒸腾耗水日变化的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2003, 25(3): 42-47.
Zhao L J, Li J Y, Yu J F, et al. Daily variation in transpiring water-consumption rates of seedlings in different drought stress [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2003, 25(3): 42-47. (in Chinese)
- [10] Welander N T, Ottosson B. The influence of low light, drought and fertilization on transpiration and growth in young seedlings of *Quercus robur* L [J]. Forest Ecology and Management, 2000, 127(1/2/3): 139-151.
- [11] 张迎辉, 王华田, 亓立云, 等. 水分胁迫对 3 个藤本树种蒸腾耗水性的影响 [J]. 江西农业大学, 2005, 27(5): 723-728.
Zhang Y H, Wang H T, Qi L Y, et al. Influence of soil moisture on transpiration water consumption of three lianas [J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2005, 27(5): 723-728. (in Chinese)
- [12] Sobrado M A. Relation of water transport to leaf gas exchange properties in three mangrove species [J]. Trees, 2000, 14: 258-262.
- [13] 王庆伟, 于大炮, 代力民, 等. 全球气候变化下植物水分利用效率研究进展 [J]. 应用生态学报, 2010, 21(12): 3255-3265.
Wang Q W, Yu D P, Dai L M, et al. Research progress in water use efficiency of plants under global climate change [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(12): 3255-3265. (in Chinese)
- [14] 罗亚勇, 赵学勇, 黄迎新, 等. 植物水分利用效率及其测定方法研究进展 [J]. 中国沙漠, 2009, 29(4): 648-655.
Luo Y Y, Zhao X Y, Huang Y X, et al. Research progress on plant water use efficiency and its measuring methods [J]. Journal of Desert Research, 2009, 29(4): 648-655. (in Chinese)
- [15] 曹生奎, 冯 起, 司建华, 等. 植物叶片水分利用效率研究综述 [J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3882-3892.
Cao S K, Feng Q, Si J H, et al. Summary on the plant water use efficiency at leaf level [J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3882-3892. (in Chinese)
- [16] 董 健, 于世河, 陆爱君, 等. 云杉引种及优良种-种源选择的

- 研究 [J]. 辽宁林业科技, 2007(5): 1-3.
- Dong J, Yu S H, Lu A J, et al. Introduction and selection of superior species and provenances of *Picea* spp [J]. Journal of Liaoning Forestry Science & Technology. 2007(5): 1-3. (in Chinese)
- [17] 安三平, 王丽芳, 王美琴, 等. 欧洲云杉无性系苗期选育 [J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(12): 16-19, 23.
- An S P, Wang L F, Wang M Q, et al. Selection and breeding of cutting clones of *Picea abies* during seedling stage [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2011, 39(12): 16-19, 23. (in Chinese)
- [18] 杨 燕, 刘 庆, 林 波, 等. 不同施水量对云杉幼苗生长和生理生态特征的影响 [J]. 生态学报, 2005, 25(9): 2152-2158.
- Yang Y, Liu Q, Lin B, et al. Effects of water supply on the growth and eco-physiology of seedlings of the dragon spruce *Picea asperata* Mast. [J]. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(9): 2152-2158. (in Chinese)
- [19] 狄杜娟, 徐永波, 梁延海, 等. 黑云杉、白云杉苗期生长性状研究 [J]. 防护林科技, 2005(4): 16-18.
- Di D J, Xu Y B, Liang Y H, et al. Studying on the growth characteristics of the Black Spruce and the White Spruce during the seedling stage [J]. Protection Forest Science and Technology, 2005(4): 16-18. (in Chinese)
- [20] 蒋 明, 马建伟, 刘林英, 等. 欧洲云杉、黑云杉、白云杉苗期对比试验 [J]. 甘肃林业科技, 2008, 33(2): 9-11.
- Jiang M, Ma J W, Liu L Y, et al. Comparative test on the seedling stage of *Picea abies*, *Picea mariana*, *Picea glauca* [J]. Journal of Gansu Forestry Science and Technology, 2008, 33(2): 9-11. (in Chinese)
- [21] Möttönen M, Lehto T, Rita H, et al. Recovery of *Norway spruce* (*Picea abies*) seedlings from repeated drought as affected by boron nutrition [J]. Trees-Structure and Function, 2005, 19(2): 213.
- [22] Dias M, Brüggemann W. Water-use efficiency in *Flaveria species* under drought-stress conditions [J]. Photosynthetica, 2010, 48(3): 469.
- [23] Zellnig G, Perktold A, Zechmann B. Fine structural quantification of drought-stressed *Picea abies* organelles based on 3D reconstructions [J]. Protoplasma, 2010, 243(1): 129.
- [24] 冯祥元, 于柱英, 种培芳. 不同种源地云杉的苗期抗旱性评价 [J]. 甘肃农业大学学报, 2012, 47(1): 95-102.
- Feng X Y, Yu Z Y, Chong P F. Evaluation of seedling drought resistance of five species in the genus *Picea* Linn. from different provenance [J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2012, 47(1): 95-102. (in Chinese)
- [25] 李 贺, 张维康, 王国宏. 中国云杉林的地理分布与气候因子间的关系 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(5): 372-381.
- Li H, Zhang W K, Wang G H. Relationship between climatic factors and geographical distribution of spruce forests in China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36(5): 372-381. (in Chinese)
- [26] 乌日汗. 额济纳胡杨光合和水分生理特性的研究 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2005.
- Wu R H. The research on photosynthesis and moisture physiology characteristic of *Populus euphratica* in Ejina [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2005. (in Chinese)
- [27] 李吉跃, 朱 妍. 干旱胁迫对北京城市绿化树种耗水特性的影响 [J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(S1): 32-37.
- Li J Y, Zhu Y. Effect of drought stress on the characteristics of water consumption of greening tree species in Beijing [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2006, 28(S1): 32-37. (in Chinese)
- [28] 李吉跃, 周 平, 招礼军. 干旱胁迫对苗木蒸腾耗水的影响 [J]. 生态学报, 2002, 22(9): 1380-1386.
- Li J Y, Zhou P, Zhao L J. Influence of drought stress on transpiring water-consumption of seedlings [J]. Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(9): 1380-1386. (in Chinese)
- [29] 康博文, 侯 琳, 王得祥, 等. 几种主要绿化树种苗木耗水特性的研究 [J]. 西北林学院学报, 2005, 20(1): 29-33.
- Kang B W, Hou L, Wang D X, et al. A study on the characteristics of water consumption by transpiration of the seedlings of main afforestation tree species [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2005, 20(1): 29-33. (in Chinese)
- [30] 张卫强, 贺康宇, 田晶会, 等. 不同土壤水分下侧柏苗木光合特性和水分利用效率的研究 [J]. 水土保持研究, 2006, 13(6): 44-47.
- Zhang W Q, He K N, Tian J H, et al. Characteristics of photosynthesis and water use efficiency of *Platycladus orientalis* under different soil moisture [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2006, 13(6): 44-47. (in Chinese)
- [31] 胡新生, 王世绩. 树木水分胁迫生理与耐旱性研究进展及展望 [J]. 林业科学, 1998, 34(2): 77-89.
- Hu X S, Wang S J. Research progress and prospects of water stress physiology and drought resistance of trees [J]. Scientia Silvae Sinicae, 1998, 34(2): 77-89. (in Chinese)
- [32] 郭连生, 田有亮. 9 种针阔叶幼树的蒸腾速率、叶水势与环境因子关系的研究 [J]. 生态学报, 1992, 12(1): 47-52.
- Guo L S, Tian Y L. Transpiration rate of coniferous and broadleaf young trees as a function of water potential of their leaves and of environmental factors [J]. Acta Ecologica Sinica, 1992, 12(1): 47-52. (in Chinese)
- [33] 孙洪仁, 张英俊, 历卫宏, 等. 北京地区紫花苜蓿建植当年的耗水系数和水分利用效率 [J]. 草业学报, 2007, 16(1): 41-46.
- Sun H R, Zhang Y J, Li W H, et al. Water consumption coefficient and water use efficiency of *Medicago sativa* in the establishment year in the Beijing Plain [J]. Acta Pratacul Turae Sinica, 2007, 16(1): 41-46. (in Chinese)