杉木苗木光合作用及其产物分配 对水分胁迫的响应

韦莉莉¹ 张小全^{1*} 侯振宏¹ 徐德应¹ 余雪标²

(¹ 中国林业科学研究院森林生态环境研究所, 北京 100091)

(² 华南热带农业大学, 海南儋州 571737)

摘要 使用 LI-6400 红外 CO₂ 气体分析仪并应用 ¹³C 稳定性同位素脉冲标记方法, 研究了两年生杉木 (*Cunninghamia lanceolata*) 苗木在水分胁迫下的光合特性及光合产物的分配规律和分配格局的变化。干旱处理没有明显抑制苗木在饱和光强以下的净光合速率。干旱处理各器官 ¹³C 自然丰度略高于正常的对照处理。从标记后 1~21 d 苗木光合产物分配的动态过程来看, 干旱处理全株稳定性碳同位素比值 ($\delta^{13}\text{C}$ 值) 和单位质量碳的净增加比率 ($N^{13}\text{CR}$) 的平均值均低于对照, 即水分胁迫限制了苗木对 ¹³C 的吸收, 而且对地上部分的影响大于地下部分。生长季结束时对苗木干重的测定结果表明, 水分胁迫对苗木地上部分生物量影响较大, 而对地下部分生物量的影响不明显。在苗木各器官中, 水分胁迫对当年生针叶的影响最大。水分亏缺条件下当年生针叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值、 $N^{13}\text{CR}$ 和生物量均明显低于对照, 标记后 21 d 内其 $N^{13}\text{CR}$ 降幅最大, 表明水分胁迫使苗木当年生针叶的碳输出增加。当年生针叶生长的降低使苗木光合总面积减少, 因而净初级生产的总量减少。另外, 水分胁迫下苗木全株的平均 $N^{13}\text{CR}$ 降幅大于对照, 即 ¹³C 的流失增加。水分胁迫下光合产物向地下部分尤其是细根迁移, 使地下部分的分配比例增加, 最终改变了苗木光合产物的分配格局, 使根冠比增加。

关键词 水分胁迫 光合作用 光合产物分配 $\delta^{13}\text{C}$ 值 $N^{13}\text{CR}$ 根冠比

EFFECTS OF WATER STRESS ON PHOTOSYNTHESIS AND CARBON ALLOCATION IN *CUNNINGHAMIA LANCEOLATA* SEEDLINGS

WEI Li-Li¹ ZHANG Xiao-Quan^{1*} HOU Zhen-Hong¹ XU De-Ying¹ and YU Xue-Biao²

(¹ Institute of Forest Ecology, and Environment, the Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

(² South China University of Tropical Agriculture, Danzhou, Hainan 571737, China)

Abstract Changing the allocation of carbohydrates to various organs is a central mechanism by which plants cope with temporally or spatially varying environments. Hence, a primary objective of eco-physiological research is to understand when and how this process is affected by specific external conditions. Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*) is one of the most important timber species in Southern China due to its fast growth and good timber quality. Due to large-scale afforestation/reforestation activities, Chinese fir stands, most of which are plantations, have expanded rapidly since the 1950s, and, in particular, since the 1980s, with both the area and standing volume having more than doubled. Therefore, to understand the carbon allocation in Chinese fir in response to varying soil moisture conditions, we studied the photosynthetic response and changes in photosynthate allocation of 2-year-old Chinese fir seedlings under different water treatments. The experiment was conducted in the Subtropical Forestry Experimental Center of the Chinese Academy of Forestry located in Fengyi of Jiangxi Province. Eighty potted 2-year-old Chinese fir seedlings were grown for one growing season under two water treatments: a water stress treatment in which one third the normal water supply was applied and a control (normal water management). The net photosynthetic rate (P_n) in response to photosynthetic photo flux density ($PPFD$) were measured using a LI-6400 portable photosynthesis system from 8:00 to 11:00 on clear days in late June. Air temperature and relative humidity in the chamber were maintained at $(25 \pm 1)^\circ\text{C}$ and $70\% \pm 5\%$. Carbon allocation in seedlings under the two water treatments was measured in the morning of early July using a ¹³C pulse labeling technique. The initial CO₂ concentration in the labeling cham-

ber was about $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ and each labeling lasted 40 minutes. The current-needles, 1-year old needles, branches, stems, fine roots and coarse roots were sampled on day 1, day 3, day 7 and day 21 following labeling. Samples were dried, grinded to a powder, combusted, and then analyzed on an isotope ratio mass spectrometer to measure the stable carbon isotope ratio. Our results showed that water stress did not alter the photosynthetic characteristics of Chinese fir seedlings. The $\delta^{13}\text{C}$ values and net ^{13}C ratio ($N^{13}\text{CR}$), i.e., the ratio of the net increment of ^{13}C to the natural total carbon, of the seedlings decreased in the water-stress treatment. The effect of water deficit on the $\delta^{13}\text{C}$ values and $N^{13}\text{CR}$ in shoots was more significant than in roots. The shoot biomass under water stress was reduced remarkably, while little changes were found for root biomass. Water stress had a more significant effect on current-needles than other organs. The $\delta^{13}\text{C}$ values, $N^{13}\text{CR}$ and dry weight of current-needles under water stress were lower than in the control. The more rapid decline of $N^{13}\text{CR}$ in current-needles of water-stressed seedlings 21 days following labeling indicated that there was an increase in the export of photosynthetic products. The growth decline of the current needles under water stress caused a decrease in leaf area resulting in a reduction in total photosynthesis. Under water stress, more photosynthetic products were transferred to belowground biomass, especially to the fine roots. As a result, carbon allocation patterns were altered and higher root:shoot ratios were found in seedlings experiencing water stress! in comparison to seedlings under conditions of normal water management.

Key words Water stress, Photosynthesis, Carbon allocation, $\delta^{13}\text{C}$, $N^{13}\text{CR}$, Root:Shoot ratio

水分是影响植物光合作用的最重要因素之一, 水分条件的变化会改变在植物体内各组成部分间光合产物的分配。水分胁迫对光合产物分配的影响包括对光合产物运输的影响和对源汇关系变化的影响。水分亏缺能够降低叶片 ^{14}C 同化物的输出速率, 也降低汇组织 ^{14}C 同化物的输入速率, 由于地下部分输入速率的降低幅度小于叶的输出速率的降低幅度, 因此表现出分配到根的产物增加。与营养亏缺相同, 通常水分亏缺对分配格局的改变趋势是分配到根的生物量比例随着水分胁迫的增强而增加, 但是绝对量不增加(Friend *et al.*, 1994)。一般认为水分亏缺引起的整个植物生长的降低是光合作用、叶面积和光合产物分配格局改变的结果(Chartzoulakis *et al.*, 1993; Osório *et al.*, 1997)。杉木(*Cunninghamia lanceolata*)是我国亚热带地区重要的速生用材树种, 研究杉木光合作用及其产物分配与环境因子的关系, 对于揭示杉木人工林产量形成的生理生态学基础, 提高杉木生产力, 具有重要的参考意义。

对光合产物分配过程的研究, 过去常用的典型方法是采用收获法测定植物地上部分和地下部分的干重(Chartzoulakis *et al.*, 1993; McConnaughay & Coleman, 1999; Giardina & Rhoades, 2001; Fernández *et al.*, 2002)。随着同位素示踪技术的发展及其在生物学和生态学领域中的应用, ^{14}C 和 ^{13}C 同位素标记法在研究植物产物分配动态及其与环境条件的关系中逐渐得到广泛应用(陈俊伟等, 1994; Deleens *et al.*, 1994; Ginkel *et al.*, 1997; Stewart & Metherell, 1999; 杨武德等, 2002; Barkosky & Einhellig, 2003;

Kuzyakov *et al.*, 2001)。尤其是 ^{13}C 示踪法除了具有 ^{14}C 示踪法的优点之外还具有无放射性、无污染的优点, 迅速成为生理生态学和全球气候变化研究的重要手段(Svejcar *et al.*, 1990; Simard *et al.*, 1997; 蒋高明等, 1997; 林植芳等, 1995; Kao & Chang, 1998; Peng *et al.*, 2002; Bowling *et al.*, 2002)。

1 实验材料与方法

1.1 实验地概况

实验在中国林业科学院研究亚热带林业实验中心(114°33'E, 27°30'N)进行, 它位于江西分宜, 属亚热带湿润季风气候区, 四季分明、气候温和、日照充足、雨量充沛。年平均温度 16.8 °C, 极端高温 39.9 °C, 无霜期 265 d, 极端低温 -8.3 °C, 年积温 5 355 °C; 年平均日照时数 1 657 h, 太阳辐射年总量约 487 kJ·cm⁻²; 年平均降水量 1 590 mm, 其中 4~6 月降雨量占全年的 45%, 年蒸发量 1 504 mm; 年均相对湿度 80%; 地带性植被为常绿阔叶混交林(张小全和徐德应, 2002a)。

1.2 实验方法

1.2.1 实验材料和实验设计

以两年生杉木苗木为实验材料。实验用土壤取自山地典型红黄壤心土, 土壤 pH 值 4.68, 水解 N 17.49 mg·10⁻² g⁻¹, 速效 P 0.04 mg·10⁻² g⁻¹, 速效 K 8.61 mg·10⁻² g⁻¹。实验容器为瓦盆, 上、下口内径分别为 18~19 cm 和 10~11 cm, 盆高 9~10 cm。

2002 年 12 月底将生长正常的一年生杉木苗(苗高和地径接近于平均值 19.2 cm 和 0.32 cm 的生长

正常的苗木)栽植于瓦盆中,每盆定植 1 株。设置 1/3 浇水量和正常供水(即对照,每次约 1 L)两个处理,根据气候和土壤水分情况 3~5 d 浇 1 次水。每个处理 40 盆,供水管理直至实验结束。下雨前移至温室大棚内,其余时间盆栽苗均处于自然光照条件下。在生长盛期的 7 月初,开展¹³C 标记实验。标记期间控水和正常供水处理的土壤水分差异明显,干旱处理的土壤平均含水量是 23.77%,对照的土壤平均含水量为 35.50%,前者是后者的 66.96%。同时用 LI-6400 红外 CO₂ 气体分析仪(Lincoln, Nebraska, USA)测定不同处理苗木的光合特性。临近生长季结束时(10 月 5~12 日),测定每个处理剩余的 30 株苗木的苗高和地径,然后分别收获当年生针叶、一年生针叶、枝干、细根($d \leq 2$ mm)和粗根($d > 2$ mm),在 100 °C 下杀青后在 80 °C 下烘干至衡重测定各器官的干重。

1.2.2 光合作用测定

使用 LI-6400(2 cm × 3 cm 叶室)和 LI-6400-02B LED 光源测定两个处理当年生针叶的净光合速率(P_n)对光合有效辐射通量密度($PPFD$)的响应。从每个处理取 2 盆杉木平均苗木,分别选取当年生新枝 2 枝。从 2 000~0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 设置 15 个递减的光照强度,测定 P_n - PAR 响应曲线。测定时温度控制在(25 ± 1) °C,相对湿度 70% ± 5%。每个枝条重复 3 次,均在每天上午 8:00~11:00 完成。测定后将夹入叶室的针叶取下粘贴于复印纸上,复印后剪下叶片轮廓,称量剪下的复印纸重量,根据单位面积复印纸的重量换算针叶面积(张小全等,1999)。然后将叶面积值输入 LI-6400 便携式光合分析系统重新计算以获得准确的测定结果。

1.2.3 ¹³C 脉冲标记

标记于 2003 年 7 月 5~8 日上午 8:00~12:00 进行。随机选取生长平均的 4 株杉木苗木,放在自制的玻璃容器内。玻璃容器分内室和外室,内室为标记室,尺寸为 50 cm × 60 cm × 70 cm,内外室之间通入流动自来水,通过控制水流流量和水位高度控制标记室内的温度。在标记室内放入盛有约 0.7 g Na₂¹³CO₃ 的小烧杯,密封标记室后从塑胶软管加入 3 mol · L⁻¹ H₂SO₄ 直至 Na₂¹³CO₃ 完全溶解释放出 ¹³CO₂ 气体,使标记室内 CO₂ 浓度达到约 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。同时用 LI-6200 红外 CO₂ 气体分析仪监控标记室内 CO₂ 气体浓度、温度、湿度等环境条件。标记时间为 40 min,在标记过程中标记室内的温度保持在 27~28 °C,光照强度为 1 000~1 200

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,标记结束时标记室内 CO₂ 浓度约为 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。标记结束后记录标记结束时间。每个处理共标记 8 株苗木以供标记后 4 次取样。

1.2.4 取样和质谱分析

在标记后 1、3、7、21 d 分 4 次收获标记苗木,将当年生针叶、一年生针叶、枝干、细根和粗根分别取样。每次每个处理各收获两株苗木,并将两株苗木相同器官的样品进行混合制备成混合样品。在取样的同时收获两株生长正常的未经标记的苗木,取各器官的对照样品。将样品用蒸馏水冲洗干净,在 60 °C 下烘干至恒重(> 72 h),用粉碎机粉碎成均匀粉末(过 80 目筛)供测试用。每个制备好的测试样品干重不得少于 1 g。样品送中国科学院地质与地球物理研究所稳定同位素实验室分析。采用真空密闭高温氧化法分析 $\delta^{13}\text{C}$ 值:取样品 5 mg 放入真空石英管中在 800 °C 条件下燃烧 24 h 使植物样品的有机质燃烧成气体,再加入氧化剂和催化剂去除杂质和其它气体,最后将纯净的 CO₂ 气体引入 MAT-251 质谱仪测定其稳定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$ 值)。测量误差 0.02%~0.18%($n = 5$)。

由于样品之间的绝对同位素比值差别非常小,因此用样品与标准之间的差异来表达植物所含¹³C 的量能够使重点放在不同样品之间的区别上,常用样品的稳定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}_{\text{Sa}}$)来表示。根据统一规定,样品的 $\delta^{13}\text{C}_{\text{Sa}}$ 值是相对于某一标准的同位素丰度比值的千分差(郑永飞和陈江峰,2000):

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{Sa}} = \left(\frac{R_{\text{Sa}}}{R_{\text{St}}} - 1 \right) \times 1\,000 \tag{1}$$

其中, R_{Sa} 和 R_{St} 分别是样品和标准的同位素丰度比,即某一元素的重同位素原子丰度与轻同位素原子丰度之比(如稳定碳同位素的 $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$)。碳同位素的标准为 PDB(Peedee Belemnite),是美国南卡罗来那州白垩纪皮狄组拟箭石化石,其“绝对”碳同位素比值 $R_{\text{St}} = (11\,237.2 \pm 90 \times 10^{-6})$,定义其 $\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = \delta\,0\text{‰}$ 。

1.3 计算

为了计算植物器官或组织中净增加的碳的比例,首先将 $\delta^{13}\text{C}_{\text{Sa}}$ 值换算成 R_{Sa} ,再换算成分馏丰度(F_{Sa})(Svejar *et al.*, 1990; Simard *et al.*, 1997; Stewart & Metherell, 1999):

$$R_{\text{Sa}} = \frac{{}^{13}\text{C}}{{}^{12}\text{C}} = \left(\frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{Sa}}}{1\,000} + 1 \right) \times R_{\text{St}} \tag{2}$$

$$F_{\text{Sa}} = \frac{{}^{13}\text{C}}{{}^{13}\text{C} + {}^{12}\text{C}} = \frac{R_{\text{Sa}}}{R_{\text{Sa}} + 1} \tag{3}$$

参考 Deleens 等 (1994) 的方法, 标记前后组织中 ^{12}C 的增加量可以忽略不计, 则标记苗木组织中 R 的增量可表示为:

$$\Delta R = R_L - R_N = \frac{{}^{13}\text{C}_L}{{}^{12}\text{C}} - \frac{{}^{13}\text{C}_N}{{}^{12}\text{C}} = \frac{{}^{13}\text{C}_L - {}^{13}\text{C}_N}{{}^{12}\text{C}} \quad (4)$$

^{13}C 的增加量占组织中原有总碳的比例用来表示 ^{13}C 的净增加比率 (Net ^{13}C increase ratio), 用 $N^{13}\text{CR}$ (%) 表示, 即:

$$N^{13}\text{CR} = \frac{{}^{13}\text{C}_L - {}^{13}\text{C}_N}{{}^{12}\text{C} + {}^{13}\text{C}_N} = \frac{\Delta R}{\frac{1}{1 - F_N}} = \Delta R(1 - F_N) \quad (5)$$

式(4)和(5)中, $^{13}\text{C}_N$ 和 $^{13}\text{C}_L$ 分别表示标记前后苗木的 ^{13}C 量; R_N 和 R_L 分别表示标记前后碳同位素丰度比; ΔR 是标记前后苗木 R 的增量; F_N 是标记前苗木的分馏丰度。

2 实验结果

2.1 在不同水分处理下杉木苗木的光合特性

利用 LI-6400 光合分析系统测定不同处理在 (25 ± 1) °C, 相对湿度 70% ± 5% 和大气 CO₂ 浓度 (380

± 10) μmol·mol⁻¹ 条件下苗木当年生针叶净光合速率 (P_n) 对光合有效辐射通量密度 (PPFD) 的响应, 用下述经验方程对 2 种处理苗木光响应曲线进行拟合 (张小全和徐德应, 2002b):

$$P_n = P_{\max} \times (1 - C_0 \times \exp(-\alpha \times \frac{PPFD}{P_{\max}}))$$

式中: $P_{\max}$ 为最大净光合速率 (μmol·m⁻²·s⁻¹), C_0 为一度量弱光下净光合速率趋近于零的指标, α 为弱光下光量子利用效率 (即表观量子效率)。拟合结果如图 1 和表 1。表中光饱和点 (LSP) 是当净光合速率为 $P_{\max}$ 的 90% 时的光合有效辐射强度 (μmol·m⁻²·s⁻¹), 光补偿点 (LCP) 是当净光合速率为零时的光合有效辐射强度 (μmol·m⁻²·s⁻¹)。

干旱处理的最大净光合速率 ($P_{\max}$) 和光饱和点 (LSP) 均略低于对照, 但是两处理苗木的 $P_{\max}$ ($p = 0.214$)、 C_0 ($p = 0.602$)、 α ($p = 0.264$)、 LCP ($p = 0.649$) 和 LSP ($p = 0.230$) 的差异均不显著。在 1 500 μmol·m⁻²·s⁻¹ 光强以下时, 两者的净光合速率 (P_n) 相近 (图 1)。

表 1 不同水分处理两年生杉木苗木光合速率对光强的响应

处理 Treatments	最大净光合速率 $P_{\max}$ (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	C_0 (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光量子利用效率 α	光补偿点 LCP (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光饱和点 LSP (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	相关系数 R
干旱处理 Water stress	8.231 9 (4, 0.05)	1.066 7 (4, 0.03)	0.038 7 (4, 0.01)	13.739 0 (4, 7.57)	503.634 9 (4, 19.10)	0.981 0
对照 Control	8.308 5 (4, 0.14)	1.012 0 (4, 0.02)	0.044 9 (4, 0.01)	2.200 3 (4, 3.78)	428.315 2 (4, 13.53)	0.990 0

括号中的数字分别表示样本数和标准差 Data within parentheses represent the number of samples and standard deviation

图 1 在不同水分处理下两年生杉木苗木净光合速率 (P_n) 的光响应曲线

Fig.1 Light responses of net photosynthetic rate (P_n) in current-needles of 2-year-old *Cunninghamia lanceolata* seedling with different water availability
PPFD: Photosynthetic photo flux density

2.2 在不同水分处理下苗木标记后 21 d 内光合产物分配的动态变化

2.2.1 不同水分处理苗木的自然 $\delta^{13}\text{C}$ 值

两年生杉木苗木自然同位素比值在 -29.73‰ ~ -25.76‰ 之间。干旱处理苗木各器官的 $\delta^{13}\text{C}$ 值略高于对照处理苗木相应器官的 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 而两个处理苗木枝干的 $\delta^{13}\text{C}$ 值相近 (表 2)。

2.2.2 在不同水分处理下杉木苗木 $\delta^{13}\text{C}$ 值的变化

标记后 1 ~ 21 d 内干旱处理 $\delta^{13}\text{C}$ 值的平均值和标记后第二十一天的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均低于对照 (一年生针叶例外) (图 2)。两个处理针叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在标记后 21 d 内均呈下降趋势。其中当年生针叶的变化较大, 在标记后第一天不同处理当年生针叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值没有差别, 但是在标记后第二十一天干旱处理降低了 128.49‰, 对照仅降低 18.1‰。枝干、细

表 2 不同水分处理 2 年生杉木苗木自然 $\delta^{13}\text{C}$ 值(‰)
Table 2 Natural $\delta^{13}\text{C}$ values(‰) in 2-year-old *Cunninghamia lanceolata* seedling with different water availability

处理 Treatments	当年生针叶 Current-needle	一年生针叶 1-year-old needle	枝干 Branch-and -stem	细根 Fine roots	粗根 Coarse roots
干旱处理 Water stress	-28.06 (4,0.28)	-29.55 (4,0.36)	-26.55 (4,0.24)	-25.76 (4,1.05)	-26.49 (4,0.21)
对照 Control	-29.16 (4,0.83)	-29.73 (4,0.92)	-26.54 (4,0.66)	-27.74 (4,0.05)	-26.77 (4,0.06)

括号中的数字分别表示样本数和标准差 Data within parentheses represent the number of samples and standard deviation

图 2 不同水分处理两年生杉木苗木各器官 $\delta^{13}\text{C}$ 值动态曲线
Fig.2 Dynamic curves of $\delta^{13}\text{C}$ values in 2-year-old *Cunninghamia lanceolata* seedling with different water availability

根和粗根的 $\delta^{13}\text{C}$ 值均呈先增加后降低的变化过程,标记后第二十一天和第一天相比,干旱处理枝干、细根和粗根以及对照的细根和粗根的变化均不明显。对照枝干的 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化较大,增加了 30.00‰。

2.2.3 在不同水分处理下杉木苗木 $N^{13}\text{CR}$ 值的变化

苗木各器官 ^{13}C 净增加比率($N^{13}\text{CR}$)的变化规律与 $\delta^{13}\text{C}$ 值的动态趋势相似(图 3a~e)。标记后 1~21 d 两个处理苗木全株的平均 $N^{13}\text{CR}$ 均呈下降趋势,而且标记后 4 次取样干旱处理的平均 $N^{13}\text{CR}$ 均低于对照。标记后第二十一天和第一天的 $N^{13}\text{CR}$ 相比较,干旱处理全株的平均 $N^{13}\text{CR}$ 值由

0.76‰减少到 0.35‰,降低了 0.41‰,对照全株的平均 $N^{13}\text{CR}$ 由 0.85‰减少到 0.78‰,仅降低了 0.07‰,前者的降低幅度(53.95%)明显大于后者(8.24%)(图 3f)。就地上部分而言,两个处理苗木针叶的 $N^{13}\text{CR}$ 均降低,其中干旱处理当年生针叶的 $N^{13}\text{CR}$ 由 2.14‰减少到 0.71‰,降低了 1.43‰,其降幅最大。干旱处理枝干的 $N^{13}\text{CR}$ 基本没有变化,对照枝干的 $N^{13}\text{CR}$ 由 0.49‰增加到 0.82‰,增加了 0.33‰。就地下部分而言,干旱处理地下部分的平均 $N^{13}\text{CR}$ 由 0.15‰增加到 0.19‰,对照地下部分的平均 $N^{13}\text{CR}$ 由 0.45‰增加到 0.48‰,前者的增幅高于后者。

2.3 两年生杉木苗木的生长特性

干旱处理的苗高、地径都显著低于对照($p = 0.001$)。干旱处理的总生物量、当年生针叶、一年生针叶和地上部分干重分别比对照低 31%、81%、49%

和 58%，而细根和地下部分生物量干重比对照分别高 60% 和 29%，根/冠比(R/S)是对照的 3 倍。干旱处理以细根所占的比重最大，而对照处理以当年生针叶所占比重最大(表 3)。

图3 在不同水分处理下两年生杉木苗各器官 $N^{13}CR$ 的变化
Fig.3 Changes of $N^{13}CR$ in 2-year-old *Cunninghamhamia lanceolata* seedling with different water availability

表3 不同水分处理两年生杉木苗生长特性
Table 3 Growth characteristic in 2-year-old *Cunninghamhamia lanceolata* seedling with different water availability

项目 Items	生长特性 Growth characteristic		各器官干重占总生物量的% Percentage of dry weight of organs in total dry weight	
	干旱处理 Water stress	对照 Control	干旱处理 Water stress	对照 Control
苗高 Height (cm)	46.53(30, 1.98)	53.17(30, 1.64)		
地径 Root collar diameter (cm)	0.63(30, 0.03)	0.65(30, 0.03)		
总生物量 Gross dry weight (g)	8.55	12.4	100	100
当年生针叶 Current-needle (g)	1.31	6.87	15.32	55.40
一年生针叶 1-year-old needle (g)	0.39	0.77	4.56	6.21
枝干 Branch and stem (g)	1.87	0.90	21.87	7.26
细根 Fine roots (g)	3.72	2.32	43.51	18.71
粗根 Coarse roots (g)	1.26	1.54	14.74	12.42
地上部分 Above-ground (g)	3.57	8.54	41.75	68.87
地下部分 Below-ground (g)	4.98	3.86	58.25	31.13
根冠比 Roots/shoots ratio	1.39	0.45	15.32	55.40

括号中的数字分别表示样本数和标准差   Data within parentheses represent the number of samples and standard deviation

3 讨 论

3.1 苗木光合作用对水分胁迫的响应

一般认为长期水分胁迫降低植物净光合速率 (Chartzoulakis *et al.*, 1993; Cayón *et al.*, 1997)。本实验处理条件下, 在 $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强以下时, 水分胁迫没有显著影响两年生杉木苗木的净光合速率 (图 1)。Lloyd 和 Kunkel (2000) 对一品红 (*Euphorbia pulcherrima*) 进行的水分处理实验也得到同样的结果。他们发现, 实验初期 (水分处理 21 d) 干旱处理的光合速率明显低于对照处理, 随后 (水分处理 25 d) 干旱处理的光合速率升高, 到实验结束时 (水分处理 29 d) 两种处理间光合速率没有差别。水分胁迫对植物光合速率的影响包括气孔和非气孔限制。一般轻度水分胁迫时光合作用只受气孔因素影响, 而气孔的开闭是快速而可逆的。只有当水分亏缺严重时, 光合机构受损 (即受非气孔因素影响), 单位面积的光合能力才不能够得到恢复。可见 $1/3$ 的供水量并没有导致两年生杉木苗木光合机构的破坏, 因而苗木经过一段时间的适应能够恢复其净光合速率。

3.2 苗木光合产物分配对水分胁迫的响应

3.2.1 自然 $\delta^{13}\text{C}$ 值对水分胁迫的响应

杉木苗木两个处理间不同器官 $\delta^{13}\text{C}$ 值均存在差异 (表 2)。严昌荣等 (1998) 对暖温带落叶阔叶林生态系统主要乔灌木植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的测定表明, 生境条件, 特别是土壤水分含量和土壤厚度, 对植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值有较大影响。他们的实验结果也发现, 生长在干旱生境中的植物具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值, 与本实验结果基本一致。

3.2.2 光合产物分配的动态特征

标记后 1~21 d 对照当年生针叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $N^{13}\text{CR}$ 均高于一年生针叶, 而且从标记后第一天到第二十一天前者的降幅远远小于后者, 说明正常供水苗木当年生针叶固定和吸收的光合产物较多而且主要用于自身的生长, 一年生针叶固定吸收的光合产物则较多地输送给其它器官。干旱处理当年生针叶和一年生针叶以及对照苗木一年生针叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $N^{13}\text{CR}$ 差别很小。两个处理苗木的当年生针叶相比较, 两者光合速率相近 (图 1), 但是水分胁迫下苗木当年生针叶的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $N^{13}\text{CR}$ 在 21 d 内的降幅较大。表明水分胁迫严重限制了苗木当年生针叶的生长, 促进其光合产物的输出。

标记后 21 d 内干旱处理和对照的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值

和 $N^{13}\text{CR}$ 均呈下降趋势, 前者的降幅远大于后者。前者地上部分平均降低幅度和地下部分平均增加幅度均高于后者。干旱处理的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $N^{13}\text{CR}$ 总是低于对照。可见, 水分胁迫限制了苗木各器官的生长, 但是对地上部分和地下部分的抑制程度不同, 因而改变了苗木光合产物的分配策略, 促进光合产物向地下部分运输。从苗木在标记后 1~21 d $N^{13}\text{CR}$ 的变化来看, 水分胁迫还促使苗木碳的流失。

3.2.3 苗木生物量分配特性对水分胁迫的响应

一般来说, 水分对大部分植物的生长和光合产物分配都有影响。两年生杉木苗木对水分十分敏感。干旱处理与对照相比, 苗高降低 12.49%, 地径减小 3.07%, 总干重减少 31%, 根冠比增加 2.08 倍 (表 3)。可见水分胁迫改变了苗木的分配格局, 使根部干物质的分配比例增加。水分胁迫下苗木的生长受到限制的原因之一是水分胁迫限制了当年生针叶的生长, 使光合总面积减少, 光合产物的总量也随之减少。同时, 水分胁迫使苗木的碳流失增加, 使总碳量进一步减少。这可能是水分胁迫下植物细胞呼吸作用增强、植物器官的枯落物和根系分泌活动增加的结果。旱雀麦 (*Bromus tectorum*) 幼苗标记后 24 h 吸收的总 ^{13}C 的 29% 因植物呼吸和根分泌物的排出而丢失 (Svejar *et al.*, 1990)。北美白桦 (*Betula papyrifera*) 和花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*) 在标记后 6 d 丢失 44% 的碳 (Simard *et al.*, 1997)。

就地上部分而言, 植物在水分胁迫下趋向于具有较小的叶重比 (LWR) (Fernández *et al.*, 2002) 和地上总生物量 (Lloyd & Kunkel, 2000)。杉木苗木在水分胁迫下地上生物量比对照降低 58%, 主要表现在当年生针叶干重的降低。干旱处理当年生针叶的干重和 LWR 都显著低于对照, 降幅达 81%。就地下部分而言, 碳的分配因植物种类、干旱处理的时间长短和水分胁迫强度的变化而不同。如, 短期的水分胁迫 (土壤水分 $< 0.10\ \text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$) 限制牧草根的生长 (Newton *et al.*, 1996)。周期性缺水的环境条件促进植物根系生长 (Stewart & Metherell, 1999)。两年生一品红的地下生物量没有受干旱的影响 (Lloyd & Kunkel, 2000)。长期的干旱处理对坎特伯雷草原牧草根的碳分配也没有显著影响 (Stewart & Metherell, 1999)。Friend 等 (1994) 提出, 木本植物分配到根的生物量比例随着水分胁迫的增强而增加, 但是绝对量不增加。杉木苗木地下生物量的变化不明显, 根部总干重基本没有变化, 细根的干重略高于对照, 但是其干重比比对照的高 60%。虽然细根的生物量

略有增加,但是其 ^{13}C 的净增加比率比对照的低。因此干旱处理细根的生物量的增加与光合产物的再分配有关。

4 结 论

1)在光饱和点以下的光照条件下,干旱处理和对照的净光合速率相近,两者的 $P_{\max}$ 、 C_0 、 α 、 LSP 和 LCP 的差异均不显著。

2)比较不同水分处理标记苗木的稳定碳同位素比值($\delta^{13}\text{C}$ 值)和 ^{13}C 的净增加比率(即 ^{13}C 的增加量占组织中原有总碳量的比例,用 $N^{13}\text{CR}$ 表示)的结果表明,水分胁迫对苗木光合产物分配的影响较大。(1)水分胁迫对苗木地上部分的影响大于地下部分。干旱处理的平均 $N^{13}\text{CR}$ 在示踪期间均低于对照。示踪结束时,对照全株的平均 $N^{13}\text{CR}$ 比干旱处理的高 0.43‰,地上部分和地下部分分别比干旱处理的高 0.52‰和 0.29‰。可见,干旱处理使苗木 $N^{13}\text{CR}$ 的根冠比增加。(2)水分亏缺促使苗木当年生针叶光合产物的输出。在标记 21 d 内,干旱处理苗木当年生针叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $N^{13}\text{CR}$ 的降幅远大于对照,同时,枝干 $\delta^{13}\text{C}$ 值和 $N^{13}\text{CR}$ 的增加幅度小于对照,两个处理地下部分的差异不明显。(3)干旱处理全株平均 $N^{13}\text{CR}$ 的降幅以及地上部分平均 $N^{13}\text{CR}$ 的降幅均大于对照,两个处理地下部分的增加幅度相近。

3)水分胁迫限制了两年生杉木苗木各器官的生长,尤其是对苗木当年生针叶的影响最大。水分胁迫对地上部分的限制大于地下部分,促使针叶的光合产物向地下部分运输,因而改变了两年生杉木苗木光合产物的分配格局,使地下部分的分配比例增加,具有较大的根冠比。

参 考 文 献

- Barkosky RR & Einhellig FA(2003). Allelopathic interference of plant-water relationships by para-hydroxybenzoic acid. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 44, 53 – 58.
- Bowling DR, McDowell NG, Bond BJ, Law BE, Ehleringer JR (2002). ^{13}C content of ecosystem respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. *Oecologia*, 131, 113 – 124.
- Cayón MG, El-Sharkawy MA, Cadavid LF(1997). Leaf gas exchange of cassava as affected by quality of planting material and water stress. *Photosynthetica*, 34, 409 – 418.
- Chen, JW(陈俊伟), Ni ZR(倪竹如), Liu ZH(刘智宏), Fu ZJ(付志坚)(1994). Study on photosynthetic products distribution and root exudates of *Cinesische* by ^{14}C tracer technique. *Acta Agricuturae Nucleatae Sinica*(核农学报), 8, 167 – 171. (in Chinese with English abstract)
- Chartzoulakis K, Noitsakis B, Therios I(1993). Photosynthesis, plant growth and carbon allocation in *Kiwi* cv. Hayward, as influenced by water deficits. *Acta Horticulturae*, 335, 227 – 234.
- Deleens E, Cliquet JB, Prioul JL(1994). Use of ^{13}C and ^{15}N plant label near natural abundance for monitoring carbon and nitrogen partitioning. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21, 133 – 146.
- Fernández RJ, Wang M, Reynolds JF(2002). Do morphological changes mediate plant responses to water stress? A steady-state experiment with two C_4 grasses. *New Phytologist*, 155, 79 – 88.
- Friend AL, Coleman MD, Bebrands JG(1994). Carbon allocation to root and shoot systems of woody plants. In: Davis TD, Haissig BE eds. *Biology of Adventitious Root Formation*. Plenum Press, New York, 1 – 6.
- Giardina C, Rhoades C(2001). Clear cutting and burning affect nitrogen supply, phosphorus fractions and seedling growth in soils from a Wyoming lodgepole pine forest. *Forest Ecology and Management*, 140, 19 – 28.
- Ginkel JHV, Gorissen A, van Veen JA(1997). Carbon and nitrogen allocation in *Lolium perenne* in response to elevated atmospheric CO_2 with emphasis on soil carbon dynamics. *Plant and Soil*, 188, 299 – 308.
- Jiang GM(蒋高明), Huang YX(黄银晓), Wan GJ(万国江), Chen YC(陈业材), Geng LN(耿龙年), Zeng YQ(曾毅强), Wang HW(王宏卫)(1997). A study on the $\delta^{13}\text{C}$ values of tree rings and their indicative functions in revealing atmospheric CO_2 changes in North China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 21, 155 – 160. (in Chinese with English abstract)
- Kao WY, Chang KW(1998). Stable carbon isotope ratio and nutrient contents of the *Kandelia candel* mangrove populations of different growth forms. *Botanical Bulletin of Academic Sinica*, 39, 39 – 45.
- Kuzakov Y, Ehrensberger H, Stahr K(2001). Carbon partitioning and below-ground translocation by *Lolium perenne*. *Soil Biology & Biochemistry*, 33, 61 – 74.
- Lin ZF(林植芳), Lin GZ(林桂珠), Kong GH(孔国辉), Zhang HB(张鸿彬)(1995). Effects of growth irradiance on stable carbon isotope ratio, intercellular CO_2 concentration and water-use efficiency of two woody plants in subtropical natural forest. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 3(2), 77 – 82. (in Chinese with English abstract)
- Lloyd JE, Kunkel BA(2000). Effects of water availability on carbon assimilation and structural integrity of potted greenhouse poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*). *Ornamental Plants Annual Reports and Research Reviews*, Special Circular, 101 – 177.
- McConnaughay KDM, Coleman JS(1999). Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, 80, 2581 – 2593.
- Newton PH., Bell CC, Glasgow E(1996). Interaction of soil moisture and elevated CO_2 on the above-ground growth rate, root length density and gas exchange of turves from temperate pasture.

Journal of Experimental Botany, 47, 771 – 779.

Osório JM, Osório L, Chaves MM, Pereira JS(1997). Leaf gas exchange of cassava as affected by quality of planting material and water stress. *Photosynthetica*, 34, 409 – 418.

Peng CL, Duan J, Lin GZ, Chen YZ, Peng SL(2002). Response of photosynthesis, growth, carbon isotope discrimination and osmotic tolerance of rice to elevated CO₂. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 44, 76 – 81.

Simard SW, Durall DM, Jones MD(1997). Carbon allocation and carbon transfer between *Betula papyrifera* and *Pseudotsuga menziesii* seedlings using a ¹³C pulse-labeling method. *Plant and Soil*, 191, 41 – 55.

Stewart DPC, Metherell AK(1999). Carbon (¹³C) uptake and allocation in pasture plants following field pulse-labeling. *Plant and Soil*, 210, 61 – 73.

Svejcar TJ, Boutton TW, Trent JD(1990). Assessment of carbon allocation with stable carbon isotope labeling. *Agronomy Journal*, 82, 18 – 21.

Yan CR(严昌荣), Han XG(韩兴国), Chen LZ(陈灵芝), Huang JH(黄建辉), Su B(苏波)(1998). Foliar δ ¹³C within temperate deciduous forest: its spatial change and interspecies variation. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 40, 853 – 859. (in Chinese with English abstract)

Yang WD(杨武德), Hao XL(郝晓玲), Yang Y(杨玉)(2002). Distributive regulation of photosynthetic products and its relation to percentage of seeds setting in buckweat. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 35, 934 – 938. (in Chinese with English abstract)

Zhang XQ(张小全), Zhao MS(赵茂盛), Xu DY(徐德应)(1999). Spatial distribution and seasonal changes of needle-leaf area density within 17-year-old Chinese fir crown. *Forest Research* (林业科学研究), 12, 612 – 619. (in Chinese with English abstract)

Zhang XQ(张小全), Xu DY(徐德应)(2002a). Effects of temperature on the photosynthetic physio-ecology of 18-year-old Chinese fir. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 38(3), 27 – 33. (in Chinese with English abstract)

Zhang XQ(张小全), Xu DY(徐德应)(2002b). *Ecophysiological Modelling on Forest* (森林生长和产量的生理生态模型). Chinese Science and Technology Press, Beijing, 101. (in Chinese)

Zheng YF(郑永飞), Chen JF(陈江峰)(2000). *Stable Isotope Geochemistry* (稳定同位素地球化学). Science Press, Beijing, 4 – 195. (in Chinese)

责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 张丽赫