

欧洲黑杨基因资源稳定碳同位素组成特征*

丁明明, 苏晓华** , 黄秦军

(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: 通过测定从欧洲不同地区引进的 134 个欧洲黑杨无性系叶片的稳定碳同位素比率 ($\delta^{13}\text{C}$ 值), 研究了欧洲黑杨基因资源 $\delta^{13}\text{C}$ 值的特点和水分利用状况。结果表明: (1) 引进的欧洲黑杨基因资源叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -30.40% ~ -27.02% , 水分利用效率具有丰富的多样性, 优于国内乡土树种, 其中来自俄罗斯、土耳其和德国的基因资源 $\delta^{13}\text{C}$ 值明显高于其它国家的基因资源, 可为抗旱杨树新品种的选育提供优良的亲本材料; (2) 相同基因资源在不同地区栽植时, $\delta^{13}\text{C}$ 值受环境的影响较大。生长在内蒙古地区的欧洲黑杨无性系叶片平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -26.53% , 明显高于在陕西和北京地区测得的 -28.39% 和 -28.93% , 故在进行不同基因型的 $\delta^{13}\text{C}$ 值评价和选择时要在相同条件下进行; (3) 生长在不同地区的欧洲黑杨的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生长量的相关程度不同, 生长在北京地区的欧洲黑杨 $\delta^{13}\text{C}$ 值与株高、地径呈极显著正相关 ($P = 0.01$), 相关系数分别为 0.912 和 0.829, 而生长在陕西和内蒙古地区的欧洲黑杨的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生长指标虽然也相关, 但达不到显著水平。在研究植物生长与水分利用效率之间的关系时, 必须结合植物的生长环境进行分析。

关键词: 欧洲黑杨; 基因资源; $\delta^{13}\text{C}$ 值; 水分利用效率

中图分类号: S792.11 文献标识码: A

Study on Stable Carbon Isotopic Composition of *Populus nigra* L. Gene Resource

DING Ming-ming, SU Xiao-hua, Huang Qin-jun

(Research Institute of Forestry, CAF, Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

Abstract Foliar $\delta^{13}\text{C}$ values as the indicating value of water use efficiency (WUE) were measured in 134 clones of *Populus nigra* L. introduced from different areas of Europe. We investigated the characteristics of $\delta^{13}\text{C}$ value and water use efficiency of gene resources. The foliar $\delta^{13}\text{C}$ value of *P. nigra* L. was abundant in diversity, ranging from -30.40% to -27.02% . The difference of $\delta^{13}\text{C}$ value in gene resources from different areas was significant. The clones introduced from Russia, Turkey and Germany had higher $\delta^{13}\text{C}$ value and could be used as parents for breeding new variety. The $\delta^{13}\text{C}$ value of same clones planted in different areas of China was affected by environment greatly. $\delta^{13}\text{C}$ value of *P. nigra* L. clones planted in Inner Mongolia was -26.53% , which was higher than those planted in Beijing and Shaanxi. The correlation between $\delta^{13}\text{C}$ value and growth was different when *P. nigra* L. were planted in different areas. The correlation coefficients between $\delta^{13}\text{C}$ and plant height between $\delta^{13}\text{C}$ and ground diameter of clones in Beijing were 0.912 and 0.829 respectively, whereas between $\delta^{13}\text{C}$ value and growth of clones in Inner Mongolia and Shaanxi showed no significant correlation. Therefore, it is necessary to compare the $\delta^{13}\text{C}$ value of different genotype in the same growth condition and analyze the correlation between $\delta^{13}\text{C}$ value and growth status for future scanning and breeding the new variety with high WUE and high productivity.

Key words *Populus nigra*, gene resources, $\delta^{13}\text{C}$ value, water use efficiency (WUE)

收稿日期: 2005-04-18

作者简介: 丁明明 (1976—), 女, 内蒙古赤峰人, 在读博士。

* 本文得到马常耕研究员的指导, 在此表示感谢!

** 通讯作者: suxl@caf.ac.cn

我国从 20 世纪 50 年代开始进行杨树育种研究, 杨树新品种评价最初主要是在大田条件下对生物学特性、形态特征、抗性、适应性等指标进行评价, 以后随着评价技术的改进和育种目标的更加具体化, 不但注重新品种的生产力、适应能力, 而且更加关注其遗传多样性、木材品质和抗性(病、虫、干旱、盐碱、寒)等遗传能力^[1]。由于干旱缺水是许多杨树栽培区普遍存在的严重问题, 所以今后把水分利用特性或耐旱性作为评价新品种的必要指标之一, 选育高水分利用效率的杨树品种在水资源缺乏的我国具有重要的经济意义和生态意义。

新近的研究表明: 植物叶片的稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$ 值)能够很好地反映与植物光合、蒸腾作用相关联的水分利用效率(water use efficiency, WUE), 植物对 $^{13}\text{CO}_2$ 判别能力的大小是评价植物水分利用效率的有效指标^[2]。植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与其水分利用效率呈一定程度的正相关, $\delta^{13}\text{C}$ 值越大, 植物水分利用效率越高^[3]。因此测定植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值成为农作物育种和生态研究中判断植物水分利用效率的一种常规方法。与测定光合速率、蒸腾速率得到的瞬时水分利用效率不同, 通过测定植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值来反映的变化由于综合了植物生长周期中叶片吸收 ^{13}C 与 ^{12}C 的特性, 因而可以判定植物长期水分利用效率的高低, 同时为选育高水分利用效率品种提供快速、简便的方法。研究还发现, 由于 $\delta^{13}\text{C}$ 与水分利用效率和蒸腾效率之间的相关性及其高度的可遗传性, $\delta^{13}\text{C}$ 已被作为筛选低蒸腾植物的指标, 广泛应用于树木(如桉树(*Eucalyptus microtheca* F. Muell)、山毛榉(*Fagus sylvatica* L.)、美国西部落叶松(*Larix occidentalis* Nutt)、美国黄松(*Pinus ponderosa* Douglas)、花旗松(*Pseudotsuga menziesii* (Mill) B.S.P.)等育种, 并被视为选育高水分利用型良种的可靠指标之一^[4-6]。国内对 $\delta^{13}\text{C}$ 的研究起步较晚, 对于不同基因型 $\delta^{13}\text{C}$ 值与水分利用效率关系的研究集中在农作物方面^[7-10], 而林木在此方面的研究集中在同一生态条件下不同树种如辽东栎(*Quercus liaotungensis* Koidz)、山杏(*Prunus amurensis* L.)、大叶白蜡(*Fraxinus rhychophylla* Hance)等 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异性比较上^[3, 11, 12], 还未达到选种利用水平, 在基因资源方面的研究还处于空白。本文以稳定碳同位素测定为手段, 研究了引自欧洲及国内不同地区的欧洲黑杨无性系(基因型)的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的遗传变异、种植在国内不同地区的相同基因型的 $\delta^{13}\text{C}$ 值遗传变异与环境

效应之间的关系; 并对欧洲黑杨的水分利用效率与生长指标之间的相关性进行了初步分析, 探索能否通过 $\delta^{13}\text{C}$ 值来预测欧洲黑杨的抗旱潜力, 为高效水分利用型杨树新品种选育提供优良的亲本材料。

1 材料与方法

1.1 试验材料

从 2000 年起分别由欧洲黑杨广泛分布的 15 个国家(南欧: 罗马尼亚、南斯拉夫、西班牙、意大利、保加利亚、克罗地亚、土耳其; 东欧: 俄罗斯; 西欧: 英国、荷兰、比利时; 中欧: 捷克、斯洛伐克、德国、匈牙利)引入多份欧洲黑杨基因资源。经 2 a 的扩繁, 在 2002 年将 134 个欧洲黑杨无性系分别栽植于自然气候明显不同的北京、内蒙古呼和浩特和陕西杨凌苗圃(93 个无性系栽植于北京, 30 个无性系栽植于呼和浩特, 31 个无性系栽植于杨凌, 其中 10 个无性系为三地所共有), 此外 14 个国产欧洲黑杨无性系栽植于北京。3 个试点地理位置和主要气象资料见表 1。

表 1 北京、内蒙古、陕西地理位置及主要气象资料

| 地点 | 纬度 / ($^{\circ}$)N | 经度 / ($^{\circ}$)E | 海拔 / m | 年降水量 / mm | 年平均 气温 / $^{\circ}\text{C}$ |
|---------|-------------------------|-------------------------|-----------|--------------|--------------------------------|
| 北京 | 39 56 | 116 17 | 54 | 576.9 | 12.30 |
| 陕西杨凌 | 34 20 | 108 07 | 560 | 553.3 | 13.70 |
| 内蒙古呼和浩特 | 40 49 | 111 41 | 1 063 | 397.9 | 8.13 |

1.2 试验方法

稳定碳同位素比率($\delta^{13}\text{C}$ 值)的测定: 2003 年 9 月对 3 个试点的 1 年生苗分别取样测定。自植株顶向上向下取第 9 片叶子(已成熟具代表性), 每个无性系各选 3 株取样, 混合制样, 作为该无性系的代表样品。70 $^{\circ}\text{C}$ 烘 48 h 粉碎过筛。 $\delta^{13}\text{C}$ 值分析测定由中国农业科学院原子能利用研究所质谱分析室用 MAT-251 同位素质谱仪(分析精度 0.02‰)完成。

株高、地径的测定: 待生长季结束后分别用米尺和游标卡尺测定各无性系的株高和地径, 并计算平均值。

1.3 数据处理

以国际标准物质 PDB(Pee Dee Belemnite)为标准, $\delta^{13}\text{C}$ 值计算公式:

$$\delta^{13}\text{C} = \left(\frac{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{样品}} - {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{PDB}}}{{}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{PDB}}} \right) \times 1000\text{‰} \quad (1)$$

式(1)中: ${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{样品}}$ 是植物叶片样品的 ${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ 比率; ${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}_{\text{PDB}}$ 是测定过程中标准物质 PDB 的 ${}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ 比率。数据用 SPSS 8.0 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 在同一试点欧洲黑杨资源不同基因型 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异

以栽植于北京的 93 个由欧洲不同地区引进的欧洲黑杨 1 年生苗为材料,测定其叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,结果显示,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-30.400\text{‰} \pm 0.006\text{‰} \sim -27.027\text{‰} \pm 0.448\text{‰}$ (表 2),说明不同基因型在此性状上存在着广泛的变异性。土耳其、俄罗斯和德国起源的欧洲黑杨基因资源的 $\delta^{13}\text{C}$ 值显著比其它国家的欧洲黑杨的高,而引自克罗地亚的欧洲黑杨的 $\delta^{13}\text{C}$ 值最低,说明它们之间的水分利用效率有显著不同,此结果可为以后有目标的引种和育种提供参考。

引自东欧地区的欧洲黑杨的平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 -27.267‰ ,与引自西欧和南欧地区的欧洲黑杨 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著,与中欧地区的欧洲黑杨差异不显著;南欧与西欧地区的欧洲黑杨 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著,与中欧地区的欧洲黑杨差异不显著 (表 3)。 $\delta^{13}\text{C}$ 值是植物种和环境共同作用的结果^[11-13],由于各系号的欧洲黑杨生长在相同的环境(北京)中,土壤浇水及自然降水情况相同,因此它们之间的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异主要由自身遗传特性决定。不同地区引进的无性系其 $\delta^{13}\text{C}$ 值不同,这为优良新品种选育提供了丰富的基因资源。

表 2 不同国家欧洲黑杨的 $\delta^{13}\text{C}$ 值

| 国家 | ($\delta^{13}\text{C}$ 值 \pm SE) / ‰ | 国家 | ($\delta^{13}\text{C}$ 值 \pm SE) / ‰ |
|------|---|------|---|
| 俄罗斯 | -27.267 ± 0.305 | 英国 | -28.572 ± 0.211 |
| 罗马尼亚 | -27.935 ± 0.275 | 荷兰 | -28.509 ± 0.214 |
| 南斯拉夫 | -27.473 ± 0.012 | 比利时 | -29.208 ± 0.174 |
| 西班牙 | -27.295 ± 0.645 | 捷克 | -28.085 ± 0.125 |
| 意大利 | -27.294 ± 0.360 | 斯洛伐克 | -27.907 ± 0.002 |
| 保加利亚 | -28.870 ± 0.004 | 德国 | -27.083 ± 0.280 |
| 克罗地亚 | -30.400 ± 0.006 | 匈牙利 | -27.673 ± 0.331 |
| 土耳其 | -27.027 ± 0.448 | | |

表 3 欧洲不同地区欧洲黑杨 $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异

| 引进地区 | 无性系数 | 标准差 | 平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值 / ‰ |
|------|------|-------|--------------------------------|
| 东欧 | 12 | 0.994 | -27.267a |
| 南欧 | 29 | 0.791 | -28.042b |
| 西欧 | 25 | 0.734 | -28.763c |
| 中欧 | 27 | 0.938 | -27.687ab |

注:同一字母表示差异不显著,不同字母表示差异显著 ($P = 0.05$)。

2.2 相同基因型在不同试点的 $\delta^{13}\text{C}$ 值

本研究中 10 个欧洲黑杨相同基因型分别在北京、陕西、内蒙古同时栽植时,其 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著 ($P < 0.05$) (表 4)。生长在内蒙古地区的欧洲黑杨无

性系叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值平均为 $-26.53\text{‰} \pm 0.178\text{‰}$,生长在陕西和北京地区的分别为 $-28.385\text{‰} \pm 0.505\text{‰}$ 和 $-28.934\text{‰} \pm 0.242\text{‰}$,3 地年平均降水量的关系是北京 $>$ 陕西 $>$ 内蒙古 (表 1), $\delta^{13}\text{C}$ 值随降水量的增加而呈减少趋势,这与严昌荣等^[3,14-17] 研究结果一致。生长在潮湿环境下的物种对 ^{13}C 的判别比长期处于干旱条件下的高,因此水分限制区域的 $\delta^{13}\text{C}$ 值和水分利用效率比水源充分地区的要高^[18-20]。自然条件下,陆地降水量减少,水分胁迫加重,将导致空气湿度、土壤含水量的降低,从而使叶片光合速率、气孔导度下降, $\delta^{13}\text{C}$ 值增大;同时土壤可获得水的减少也会使 $\delta^{13}\text{C}$ 值增加。由于不同地区环境因子有差异, $\delta^{13}\text{C}$ 值的差异有可能是几种环境因素(降水、温度、光照及海拔等)以及土壤可获得水等综合作用的结果。

表 4 3 试点欧洲黑杨 $\delta^{13}\text{C}$ 值的方差分析

| 差异来源 | 平方和 | 自由度 | 均方 | F 值 | 显著性值 |
|------|--------|-----|--------|--------|--------|
| 试点间 | 31.739 | 2 | 15.869 | 13.775 | 0.0001 |
| 无性系间 | 31.105 | 27 | 1.152 | | |
| 总计 | 62.844 | 29 | | | |

2.3 中国乡土欧洲黑杨与国外欧洲黑杨 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的差异

欧洲黑杨自然分布区跨欧亚两洲,但主要在欧洲和亚洲西部,我国处在其自然分布区的东部边缘,仅在我国新疆北部的阿尔泰局部地区有自然分布,分布区内存在辽阔的地理隔离区,有气候的特殊性^[11],比较国产欧洲黑杨与引进群体间的遗传特征有重要的育种学意义。经稳定碳同位素分析看到,国内欧洲黑杨(平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-29.029\text{‰} \pm 0.165\text{‰}$)与国外引进资源(平均 $\delta^{13}\text{C}$ 值为 $-28.439\text{‰} \pm 0.102\text{‰}$)相比, $\delta^{13}\text{C}$ 值之间差异显著 ($P = 0.025 < 0.05$) (表 5)。国外黑杨相对于国内黑杨具有较高的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,即具有较高的水分利用效率,说明外来资源相对于国内资源具有节水潜力,为我国选育高水分利用效率品种奠定了良好的资源基础。

表 5 国外欧洲黑杨无性系与国内无性系 $\delta^{13}\text{C}$ 值方差分析表

| 差异来源 | 平方和 | 自由度 | 均方 | F 值 | 显著性值 |
|------|--------|-----|-------|-------|-------|
| 地区间 | 4.647 | 1 | 4.647 | 5.147 | 0.025 |
| 无性系间 | 94.8 | 105 | 0.903 | | |
| 总计 | 99.447 | 106 | | | |

2.4 稳定碳同位素比率与生长性状的相关

Gamez 等^[21]报道 $\delta^{13}\text{C}$ 值可以用来衡量美国黄

松的生长以及水分利用情况。本研究对生长在北京、内蒙古、陕西三地的欧洲黑杨的相同无性系的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生长指标(株高、地径)进行相关分析,结果显示:生长在北京地区的欧洲黑杨 $\delta^{13}\text{C}$ 值与株高、地径呈极显著正相关($P = 0.01$),相关系数分别为 0.912 和 0.829(表 6),而生长在陕西和内蒙古地区的欧洲黑杨的 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生长指标虽然也相关,但达不到显著水平。

表 6 欧洲黑杨 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生长指标的相关系数

| 地点 | $\delta^{13}\text{C}$ 值与株高的相关系数 | $\delta^{13}\text{C}$ 值与地径的相关系数 |
|-----|---------------------------------|---------------------------------|
| 北京 | 0.912* | 0.829* |
| 陕西 | 0.425 | 0.655 |
| 内蒙古 | 0.245 | 0.113 |

注: * * $P = 0.01$ 时显著相关。

3 讨论

欧洲黑杨基因资源在 $\delta^{13}\text{C}$ 值上存在显著遗传变异,它们的引进不但为优良品种的选育提供了丰富的基因资源,而且将会在用材林经营、生态建设中起到重要的作用,为以后合理利用引进资源,保存优良基因和生物多样性奠定了基础。

尽管 $\delta^{13}\text{C}$ 值由遗传控制,但由环境因素引起的 $\delta^{13}\text{C}$ 差异也不能忽视。光照、温度、水分等环境因子的变化都会引起 $\delta^{13}\text{C}$ 的变化。光照条件的变化可影响植物叶子的气孔导度,林植芳等^[22]研究发现,随光照强度的减弱,荷木(*Shima superba* Gardn et Champ)和鬣栲栳(*Castanopsis fixa* (Champ) Rehd et Wils)的叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 降低。林冠顶部叶中的 $\delta^{13}\text{C}$ 高于冠层中下部叶中的 $\delta^{13}\text{C}$,是森林郁闭度不同导致光照水平的差异引起的^[23~25]。 C_3 和 C_4 植物的碳同位素组成对温度的敏感度较小^[26,27]。降水减少,水分胁迫加重,这样空气湿度、土壤含水量必然降低,从而使蒸腾速率、光合速率、叶气孔导度下降,导致 $\delta^{13}\text{C}$ 增大。Francey 等^[15]研究发现,降雨量越大,红松(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc)叶子的 $\delta^{13}\text{C}$ 值越低。Saurer 等^[16]比较了不同土壤水分状况下生长的山毛榉、松树(*Pinus* spp.)及云杉(*Picea glauca* Voss)年轮的 $\delta^{13}\text{C}$ 值,发现生境越干旱,林木的 $\delta^{13}\text{C}$ 越大; Cemusak 等^[28]对羽扇豆(*Lupinus angustifolius* L.)的研究也取得相同结果;海拔高度也会间接影响 $\delta^{13}\text{C}$ 值。 $\delta^{13}\text{C}$ 值在山毛榉^[29]、常绿针叶树^[30]和菊科灌木^[31]种群内的差异与复杂的气候梯度相关,主要与温度和降雨或这些变量的

复合作用有关。本研究中相同欧洲黑杨基因资源在不同生境栽植时, $\delta^{13}\text{C}$ 值差异显著,去除基因本身的作用(相同无性系),水分条件、气温、湿度和海拔等环境条件的不同是导致这种差异的主要原因。 $\delta^{13}\text{C}$ 值随平均气温、平均湿度的增加而呈减小趋势;而与水分条件的关系必须考虑到自然降水和试点的土壤含水量(与管理措施,如浇水等密切相关)两方面,因此可认为这种差异可能是多个环境因子共同作用的结果而非单一环境因子的作用;但是可以证明环境对欧洲黑杨的 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响较大,在进行不同基因型的 $\delta^{13}\text{C}$ 值比较和选择时要在相同条件下进行。

理论上,提高水分利用效率既可以促进植物生长,又可以减缓其生长。Li^[32]对桉树的研究显示,其水分利用效率与生长之间的关系是负相关。本研究中生长在北京地区的欧洲黑杨的稳定碳同位素比率与株高、地径呈极显著正相关($P = 0.01$)。结合气象资料分析,北京地区的年降水量较多,即降水量较多地区的欧洲黑杨的稳定碳同位素比率与生长量有着极显著正相关关系,并且随着降水量的减少,相关关系也逐渐减弱。Prasolova 等^[33]对澳大利亚的湿地松(*P. elliotii* Engelm. var. *elliotii*)和加勒比松(*P. caribaea* var. *hondurensis* Barr. et Golf)的 F_1 代杂种的研究也得到类似结果,冬季 2 个实验地 3 年生无性系平均树高与林冠上层叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 值呈正相关,而夏季仅在湿润地区相关。认为林冠光合能力是影响林冠 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化的主要因素,同时也不应忽略其它气象、地理条件以及管理措施的作用;因此研究植物生长与水分利用效率之间的关系时,必须结合植物的生长环境来进行分析。

由于 $\delta^{13}\text{C}$ 值是高度遗传控制的,因此在新品种培育中选用高水分利用效率亲本就具有现实意义,本研究证明作者引入的欧洲黑杨资源间存在较明显的 $\delta^{13}\text{C}$ 值差异,它们的育种价值各有不同。选出高水分利用的亲本材料,既为培育新品种提供了依据,也为困难立地造林树种的选择提供了更丰富的基因资源。

参考文献:

- [1] 马常耕. 我国杨树育种中的若干问题商榷[J]. 青海农林科技, 2004(S₁): 1~8
- [2] Farquhar G D, Richards R A. Isotopic composition of plant carbon correlated with water use efficiency of wheat genotypes[J]. Aust J Plant Physiol 1984 11: 512~519
- [3] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 等. 六种木本植物水分利用效率和其小生境关系研究[J]. 生态学报, 2001 21(11): 1952~1956

- [4] O s ó r i o J , P e r e i r a J S . G e n o t y p i c d i f f e r e n c e i n w a t e r u s e e f f i c i e n c y a n d ^{13}C d i s c r i m i n a t i o n i n *Eucalyptus globules* [J] . *Tree Physiol* 1994, 14 : 871~ 882
- [5] J e a n n e A P , R i c h a r d H W . C a r b o n i s o t o p e v a r i a t i o n i n D o u g l a s f i r f o l i a g e i m p r o v i n g t h e $\delta^{13}\text{C}$ -c l i m a t e r e l a t i o n s h i p [J] . *Tree Physiol* 1995, 15 : 657~ 663
- [6] H e l l e G , S c h l e s e r G H . B e y o n d CO_2 -f i x a t i o n b y r u b i s c o n a n i n t e r p r e t a t i o n o f $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ v a r i a t i o n s i n t r e e r i n g s f r o m n o v e l i n t r a s e a s o n a l s t u d i e s o n b r o a d l e a f t r e e s [J] . *Plant Cell Environ*, 2004, 27 : 367~ 380
- [7] 薛慧勤. 稳定性碳同位素辨别力与花生水分利用效率的关系及其应用 [J] . *花生科技*, 1995 (2) : 27~ 29
- [8] 张正斌, 山仑. 碳同位素分辨率在小麦水分利用效率研究中的应用进展 [J] . *西北植物学报*, 1998, 8 (1) : 108~ 111
- [9] 刘文兆. 作物生产、水分消耗与水分利用效率间的动态联系 [J] . *自然资源学报*, 1998, 13 (1) : 23~ 27
- [10] 李秧秧. 碳同位素技术在 C_3 作物水分利用效率研究中的应用 [J] . *核农学报*, 2000, 14 (2) : 115~ 121
- [11] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 等. 暖温带落叶阔叶林主要植物叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的种间差异及时空变化 [J] . *植物学报*, 1998, 40 (9) : 853~ 859
- [12] 严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 等. 中国暖温带落叶阔叶林中某些树种的 $\delta^{13}\text{C}$ 自然丰度: $\delta^{13}\text{C}$ 值及其生态学意义 [J] . *生态学报*, 2002, 22 (12) : 2163~ 2166
- [13] 冯虎元, 安梨哲, 王勋陵. 环境条件对植物碳同位素组成的影响 [J] . *植物学通报*, 2000, 17 (4) : 312~ 318
- [14] 梁春梅, 韩兴国, 苏波, 等. 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 [J] . *植物学报*, 2001, 43 (2) : 186~ 192
- [15] F r a n c e y R J , F a r q u h a r G D . A n e x p l a n a t i o n f o r t h e $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ v a r i a t i o n s i n t r e e r i n g s [J] . *Nature* 1982, 297: 28~ 31
- [16] S a u r e r M , S i g e n t h a l e r U , S c h w e i n g r u b e r F . T h e c l i m a t e c a r b o n i s o t o p e r e l a t i o n s h i p i n t r e e r i n g s a n d t h e s i g n i f i c a n c e o f s i t e c o n d i t i o n s [J] . *Tellus* 1995, 46B: 320~ 330
- [17] F r a n c e y R J , F a r q u h a r G D . A n e x p l a n a t i o n o f $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ v a r i a t i o n i n t r e e r i n g s [J] . *Nature* 1982, 297 (5861) : 28~ 31
- [18] 喻方圆, 徐锡增, Robert D Guy. 水分和热胁迫处理对 4 种针叶树苗木气体交换和水分利用效率的影响 [J] . *林业科学*, 2004, 40 (2) : 38~ 44
- [19] S a r a n g a Y , F l a s h I , Y a k i r D . V a r i a t i o n i n w a t e r u s e e f f i c i e n c y a n d i t s r e l a t i o n t o c a r b o n i s o t o p e r a t i o i n c o t t o n [J] . *Crop Sci* 1998, 38 (3) : 782~ 787
- [20] Y a k i r D , D e N i n o M J , E p h r a t h J E . E f f e c t o f w a t e r s t r e s s o n o x y g e n h y d r o g e n a n d c a r b o n i s o t o p e r a t i o s i n t w o s p e c i e s o f c o t t o n p l a n t s [J] . *Plant Cell Environ* 1990, 13: 949~ 955
- [21] G o m e z A G , M i c h a e l J S , P o w e r R E , e t a l . S o i l c o m p a c t i o n e f f e c t s o n w a t e r s t a t u s o f p o n d e r o s a p i n a s s e s s e d t h r o u g h $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ c o m p o s i t i o n [J] . *Tree Physiol* 2002, 22 (4) : 459~ 467
- [22] 林植芳, 林桂珠, 孔国辉, 等. 生长光强对亚热带自然林两种木本植物稳定碳同位素比、细胞间 CO_2 浓度和水分利用效率影响 [J] . *热带亚热带植物学报*, 1995, 3 (2) : 77~ 82
- [23] E h l e r i n g e r J R , F i e l d C , L i n Z F , e t a l . L e a f c a r b o n i s o t o p e a n d m i n e r a l c o m p o s i t i o n i n s u b t r o p i c a l p l a n t s a l o n g a n i r r a d i a n c e c l i n e [J] . *Oecologia* 1986, 70: 520~ 526
- [24] E h l e r i n g e r J R . C a r b o n i s o t o p e d i s c r i m i n a t i o n a n d t r a n s p i r a t i o n e f f i c i e n c y [J] . *Crop Sci* 1991, 31 (6) : 1611~ 1615
- [25] N i n a V P , Z h o n g X u , G r a h a n D F , e t a l . C a n o p y c a r b o n a n d o x y g e n i s o t o p e c o m p o s i t i o n o f 9 - y e a r - o l d h o o p p i n e f a m i l i e s i n r e l a t i o n t o s e e d l i n g c a r b o n i s o t o p e c o m p o s i t i o n , g r o w t h f i e l d g r o w t h p e r f o r m a n c e , a n d c a n o p y n i t r o g e n c o n c e n t r a t i o n [J] . *Can J For Res* 2001, 31 (4) : 673~ 681
- [26] O ' l e a r y M H . C a r b o n i s o t o p e f r a c t i o n a t i o n i n p l a n t s [J] . *Phytochemistry* 1981, 20: 553~ 567
- [27] O ' l e a r y M H . C a r b o n i s o t o p e i n p h o t o s y n t h e s i s [J] . *Biosci* 1988, 38 (5) : 328~ 336
- [28] C e m u s a k L A , P a t e J S , F a r q u h a r G D . D i u r n a l v a r i a t i o n i n t h e s t a b l e i s o t o p e c o m p o s i t i o n o f w a t e r a n d d r y m a t t e r i n f r u i t i n g *Lupinus angustifolius* u n d e r f i e l d c o n d i t i o n s [J] . *Plant Cell and Environment* 2002, 25 : 893~ 907
- [29] R e a d J , F a r q u h a r G . C o m p a r a t i v e s t u d i e s i n N o t o f a g u s (F a g a c e a e) I . L e a f c a r b o n i s o t o p e d i s c r i m i n a t i o n [J] . *Funct Ecol* 1991, 5: 684~ 695
- [30] H u l t i n e K R , M a r s h a l J D . A l t i t u d e t r e n d s i n c o n i f e r l e a f m o r p h o l o g y a n d s t a b l e c a r b o n i s o t o p e c o m p o s i t i o n [J] . *Oecologia* 2000, 123: 32~ 40
- [31] C o m s t o c k J P , E h l e r i n g e r J R . C o r r e l a t i n g g e n e t i c v a r i a t i o n i n c a r b o n i s o t o p i c c o m p o s i t i o n w i t h c o m p l e x c l i m a t i c g r a d i e n t s [J] . *Proc Natl Acad Sci* 1992, 89 : 7747~ 7751
- [32] L i C Y . P o p u l a t i o n d i f f e r e n c e s i n w a t e r - u s e e f f i c i e n c y o f *Eucalyptus microtheca* s e e d l i n g s u n d e r d i f f e r e n t w a t e r r e g i m e s [J] . *Physiologia plantarum*, 2000, 108 : 134~ 139
- [33] P r a s o l v a N V , X u Z H , L u n d k v i s t K , e t a l . G e n e t i c v a r i a t i o n i n f o l i a r c a r b o n i s o t o p e c o m p o s i t i o n i n r e l a t i o n t o t r e e g r o w t h a n d f o l i a r n i t r o g e n c o n c e n t r a t i o n i n c l o n e s o f t h e F1 h y b r i d b e t w e e n s l a s h p i n e a n d C a r i b b e a n p i n e [J] . *Forest Ecology and Management* 2003, 172: 145~ 160