土壤水分条件对甘薯水分利用效率和稳定性碳同位素影响①

张 辉[1,2]，朱绿丹[1]，宁运旺[1]，张丛志[2]，张永春[1*]

(1 江苏省农业科学院农业资源与环境研究所/农业部江苏耕地保育科学观测实验站，南京 210014；
2 土壤与农业可持续发展国家重点实验室(中国科学院南京土壤研究所), 南京 210008)

摘 要：以我国大面积种植的典型旱地作物甘薯为研究对象，进行可控条件的不同水分处理的盆栽试验，研究了水分胁迫下甘薯各典型生育期各器官碳同位素判别值($\Delta^{13}C$)、水分利用效率(WUE)及其之间的关系。试验设 3 个水分条件：分别为田间持水量的 50%(W1)，75%(W2)，100%(W3)。结果表明，各生育期各器官生物量均随着水分增加而增加，在 W3 处理时达到最大，各生育期 WUE 则在 W1 处理时达到最大。尽管 W3 处理最终总生物量积累及产量最高，但高水分处理下将降低光合同化物向地下部的分配比例；同时，甘薯光合速率和 RuBisCO 活性之间呈正相关关系；甘薯不同生育期不同部位的 $\Delta^{13}C$ 各不相同，其中根的 $\Delta^{13}C$ 最小，然后依次为叶柄、茎秆、叶片，表明甘薯叶片光合同化物质在各器官中分配时发生碳同位素的分馏作用；在甘薯的各生育期，各器官$\Delta^{13}C$ 和瞬时 WUE 呈一致性的负相关关系。综上所述，碳同位素可以作为灵敏简单、快速准确的甘薯 WUE 的评价方法。

关键词：水分胁迫；甘薯；生育期；水分利用率；碳同位素判别值

中图分类号：S318

水资源不足是世界主要农业产区普遍存在的问题[1]，而随着农业生产的发展，我国水资源形势也日益严峻。农业是用水大户，水资源已成为制约我国农业生产和发展的关键因素。水分胁迫对作物水分利用效率(water use efficiency, WUE)的影响是节水农业研究的一个重要方面。高水平的 WUE 是缺水条件下农业得以持续稳定发展的关键所在。但作物 WUE 测量的常规传统方法有许多缺陷和困难，如湿度敏感探头的探测法(包括气孔计和光合仪)和利用作物蒸腾失水的称重法(离体快速称重法)只限于单植株某个生长时期 WUE 的测定[2]，而且测定的作物部位也受限制，难以适合于大田群体；大田群体水平上的作物 WUE 则要求测定出作物蒸腾耗水量及作物生物量(包括根系)，常用田间水分平衡方程来估计作物耗水量，但土面蒸发和作物蒸腾在田间很难区分，土壤水的各种去向(径流、下渗、再分配等)也很难准确界定。因此，寻求灵敏简单、快速准确的作物 WUE 评价方法尤为重要。

我国是世界上甘薯生产最多的国家，甘薯作为重要的粮食作物和工业原料作物，其栽培面积和产量仅次于水稻、小麦和玉米而居于第 4 位，近年来，中国甘薯年种植面积约 600 万 hm^2，占世界甘薯种植总面积的 60% 左右，年总产量占世界甘薯总产量的 80% 以上[3]。在我国甘薯主产区，甘薯长期遇到持久干旱，其水分条件是限制甘薯产量的主要因素。因此，如何快速准确地评价水分胁迫条件下甘薯 WUE 的高低具有重要的理论和实践意义。

在甘薯的水分利用中，甘薯一方面通过光合作用固定碳，一方面通过蒸腾作用消耗水分，因此碳的固定与水分的消耗是相互偶联的，稳定性碳同位素有可能应用于甘薯水分利用研究。而且目前已有关于稳定性碳同位素和 WUE 之间关系的研究主要集中于水稻、小麦等谷类作物，而甘薯的相关研究则几乎未见报道。由于作物的基因型、生长环境、取样部位和时间等对稳定性同位素组成均有影响，因此，甘薯稳定性碳同位素和 WUE 之间的关系目前并不明确，稳定性碳同位素能否作为不同水分条件下甘薯 WUE 的评价指标还有待研究。因此，本研究以不同水分条件下的甘薯为研究对象，预期从理论上揭示水分条件影响甘薯稳定性碳同位素的生理机制，进而探讨稳定性碳

①基金项目：公益性行业(农业)科研专项(201203013)、农业科技自主创新资金项目(cx(11)4062)、现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-11-B-15)、土壤与农业可持续发展国家重点实验室开放基金项目(0812201209)和 IPNI 国际合作项目(JIANGSU-11)资助。

* 通讯作者(yczhang66@sina.com)

作者简介：张辉(1983—)，女，江苏淮阴人，博士研究生，主要研究方向为甘薯的营养与施肥。E-mail: 1983hui@sina.com

同位素能否作为甘薯 WUE 的评价指标。旨在进一步推进农业水资源高效利用的相关研究，并为我国甘薯抗旱品种的选育和节水农业的发展提供理论基础和参考。

1　材料与方法

1.1　供试材料

供试甘薯品种为苏薯 14 号，来自江苏省农业科学院粮食作物研究所，系优质食用及食品加工型甘薯新品种，具有鲜薯产量高、熟食品质好的优点。供试土壤为姜堰潮土，土壤理化性质为：田间持水量为 183.7 g/kg，有机质含量 6.34 g/kg，碱解氮 44.14 mg/kg，有效磷 6.71 mg/kg，速效钾 52.00 mg/kg，pH 7.05。

1.2　试验设计

试验设置 3 个土壤水分处理：①W1：田持 50%，实际土壤含水量为 92 g/kg；②W2：田持 75%，实际土壤含水量为 138 g/kg；③W3：田持 100%，实际土壤含水量为 184 g/kg。每处理设 4 个重复，随机排列。各处理氮、磷、钾施用量均相同，分别为 N 100 mg/kg 风干土、P_2O_5 80 mg/kg 风干土，K_2O 150 mg/kg 风干土。肥料品种为尿素(含 N 46%)、硫酸钾(分析纯，含 K_2O 52%)、磷酸钙(分析纯，含 P_2O_5 12%)，均一次基施。

采用盆栽试验，2011 年在江苏省农业科学院试验大棚内(119°13′21″E, 31°44′03″N)进行，大棚顶覆塑料薄膜，两边门框通风。盆钵为圆柱形塑料桶(高 28.5 cm，直径 28 cm)，装土 15 kg/盆，分别与肥料混匀后灌水至饱和静置 3 天，并保持土壤含水量为田间持水量的 75% 左右。于 7 月松土并插入两根 PVC 管(直径 1 cm，长 30 cm，管底距盆底 6 cm，利用土壤毛管作用进行由下而上的补水)，移栽薯苗 1 株/盆，缓苗 25 天后开始水分处理，缓苗期间土壤水分维持在田间持水量 75% ± 5%，按典型生育期(苗期、旺长期、膨大期、收获期)取样，共取 4 次，分别对应于栽后 41、72、95、128 天。生育期内土壤水分采用称重法控制，每两天进行称重并从 PVC 管中补充水分并记录浇水量。

1.3　指标测定及方法

1.3.1　生物量和 WUE 测定　　按典型生育期(苗期、旺长期、膨大期、收获期)取样，分别采集作物地上部分(茎、叶、柄)和地下部分(根)，105℃ 杀青 30 min，再 70℃ ~ 80℃ 烘箱烘至恒重测定生物量。生物量干重除以生物量累积时期作物蒸腾耗水量可以得到基于地下部分干重的作物 WUE。

1.3.2　光合特性和瞬时 WUE 测定　　光合特性采用便携式光合仪 (Yaxin-1102, 北京) 进行测定，测定指标主要为：叶片光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、叶片周围大气 CO_2 浓度(胞外 CO_2 浓度，C_a)和胞间 CO_2 浓度(C_i)。每次测定均在日照良好(无云或接近无云的天气)条件下于上午 9:00—11:00 之间采用 25 cm × 25 cm 的透明叶室在人工光源(光强 PAR = 1 260 μE/(m^2·s))条件下完成，测定的叶片为该生育期最近完全伸展叶片，每次测定约需 2 min 左右达到稳定。瞬时 WUE 为光合速率与蒸腾速率的比值。

1.3.3　1,5-二磷酸羧化酶(RuBisCO)活性测定　　取 0.3 g 样品(鲜样，务必同时测定叶片含水量)加少量的石英砂和 2.0 ml 提取液进行研磨提取。提取液中包含 0.1 mol/L Tris-HC1(pH 7.8)、10 mmol/L $MgC1_2$、1 mmol/L 乙二胺四乙酸(EDTA)、20 mmol/L 巯基乙醇、10% (w/v)甘油和 1% 聚乙烯吡咯烷酮(PVP)。过滤，滤液在 4℃、15 000 r/min 离心 10 min，弃沉淀；上清液即为酶粗提液，置 0℃保存备用，用作酶活测定。将配制好的反应体系(5 mmol/L 还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸(NADH)0.2 ml、50 mmol/L 三磷酸腺苷 (ATP) 0.2 ml、酶提取液 0.1 ml、50 mmol/L 磷酸肌酸 0.2 ml、0.2 mol/L $NaHCO_3$ 0.2 ml、100 mmol/L Tris-HCl 缓冲液(pH 7.8)0.4 ml、160 μ/ml 磷酸肌酸激酶溶液 0.1 ml、160 μ/ml 磷酸甘油酸激酶溶液 0.1 ml、甘油醛-3-磷酸脱氢酶 0.1 ml、蒸馏水 0.3 ml)摇匀，倒入比色杯内，以蒸馏水为空白，在紫外分光光度计上 340 nm 处反应体系的吸光度作为零点值。将 0.1 ml RuBP 加于比色杯内，并马上计时，每隔 30 s 测一次吸光度，共测 3 min。以零点到第 1 min 内吸光度下降的绝对值计算酶活力。由于酶提取液中可能存在三磷酸甘油酸(PGA)，会使酶活力测定产生误差，因此除上述测定外还需做一个不加 RuBP(1,5-二磷酸核酮糖)的对照。对照的反应体系与上述酶反应体系完全相同，不同之处只是把酶提取液放在最后加，加后马上测定此反应体系在 340 nm 处的吸光度，并记录前 1 min 内吸光度的变化量，计算酶活力时应减去这一变化量。

1.3.4　碳同位素判别值($\Delta^{13}C$)　　在 WUE 测定取样的 4 个生育期对甘薯叶片、叶柄、茎和根部取样，采集各生育期植物样后，烘干，研磨后于中国科学院南京土壤研究所进行碳稳定性同位素测定，测定仪器为同位素质谱仪 MAT253(美国热电-菲尼根 ThermoFinnigan 公司生产)。其中，碳稳定性同位素的国际通用标准物质为 PDB(PeeDeeBelemni，美国南卡罗莱纳州白垩系皮狄组美洲拟箭石)。

同位素比率：$\delta^{13}C=[(R_P/R_S)-1]\times 1\,000$　　(1)

式中：R_P 为样品中碳元素的重轻同位素丰度之比($^{13}C_P/^{12}C_P$)，R_S 为 PDB 中碳元素的重轻同位素丰度之

比($^{13}C_S/^{12}C_S$)；

同位素判别值：$\Delta^{13}C=(\delta^{13}C_a-\delta^{13}C_p)/(1+\delta^{13}C_p/1\,000)$ (2)

式中：$\delta^{13}C_a$ 和 $\delta^{13}C_p$ 分别为大气和植物组织中的碳同位素比率。

2 结果与分析

2.1 不同水分处理对甘薯不同器官干物质累积的影响

不同水分条件下甘薯各器官生物量累积如表 1 所示。在苗期和旺长期，甘薯叶片生物量均随着土壤水分含量的升高而显著增加。在膨大期和成熟期，W1 和 W2 处理的叶片生物量之间没有显著差异，且显著低于 W3 处理，可见充分的水分条件下，甘薯叶片生物量最高，累积最多。不同水分处理下的甘薯叶片生物量累积变化在不同生育期之间也存在着显著差异。W1 处理中各生育期的叶片生物量干重尽管在统计上没有显著差异，但在数值上，从苗期到旺长期呈增加趋势，而从膨大期开始降低，说明 W1 处理下膨大期和成熟期叶片干物质在往茎部和块根转移。W2 处理中苗期到旺长期，叶片生物量干重略有增长，但没有显著差异，但从旺长期到膨大期，叶片生物量干重显著降低，表明有大量叶片干物质运输到其他器官中，从膨大期到成熟期，叶片生物量干重略有降低，但在统计上并没有显著差异，说明此阶段甘薯光合产物并没有分配到叶片上，而是往其他器官分配。W3 处理中各生育期叶片干生物量累积的变化趋势和 W2 处理一致。

表 1 不同水分处理对甘薯各器官干物质累积 **WUE** 的影响

Table 1 Dry matter partitions and WUEs of sweet potato during different growth stages under different water regimes

生育期	水分处理	叶片 (g/植株)	叶柄 (g/植株)	茎 (g/植株)	根 (g/植株)	WUE
苗期	W1	4.40 (0.32) c	1.84 (0.36) ef	6.55 (0.94) d	1.53 (0.92) g	4.90 (0.26) bc
	W2	6.51 (1.38) b	3.49 (0.73) cd	6.65 (1.70) d	1.77 (0.42) g	3.98 (0.14) de
	W3	8.76 (0.95) a	5.50 (0.71) b	8.28 (1.62) cd	1.59 (0.91) g	3.72 (0.32) e
旺长期	W1	5.02 (0.45) c	2.01 (0.40) ef	10.04 (2.13) bc	15.68 (2.17) f	5.53 (0.45) b
	W2	6.54 (0.80) b	3.82 (1.04) c	11.93 (2.33) b	16.00 (7.70) f	3.97 (0.34) de
	W3	9.37 (1.26) a	6.76 (1.16) a	15.39 (2.39) a	25.31 (4.61) ef	4.23 (0.08) cde
膨大期	W1	4.95 (0.63) c	1.79 (0.43) ef	7.91 (1.61) cd	33.61 (4.69) de	4.46 (0.97) cde
	W2	4.76 (0.11) c	1.65 (0.13) f	9.25 (0.67) bcd	40.27 (2.86) cd	3.80 (0.36) e
	W3	6.83 (1.11) b	2.77 (0.26) de	11.99 (0.48) b	46.90 (9.35) bc	3.74 (0.42) e
成熟收获期	W1	4.18 (0.40) c	1.10 (0.18) f	6.86 (0.99) d	46.60 (8.38) bc	8.41 (0.99) a
	W2	4.07 (0.71) c	1.31 (0.04) f	8.68 (1.23) cd	55.53 (5.81) ab	4.80 (0.53) bcd
	W3	6.76 (1.62) b	2.15 (0.42) e	11.45 (0.74) b	64.07 (4.77) a	5.07 (0.61) b

注：表中数据为平均值，括号中为标准误；同列数据小写字母不同表示差异达到 $P<0.05$ 显著水平，下表同。

从叶柄的数据来看，在苗期和旺长期，叶柄生物量干重累积均随着土壤含水量的升高而显著增加；在膨大期，W1 和 W2 处理的叶柄生物量干重之间没有显著差异，且均显著低于 W3 处理；成熟期 3 种水分处理下的叶柄生物量干重之间的变化趋势和膨大期表现一致。可见在膨大期和成熟期，充分的水分条件能促进叶柄的生长。各生育期的叶柄生物量干重在不同水分处理中也有一定的差异。W1 处理的叶柄生物量在各生育期尽管在统计上无显著差异，但从苗期到旺长期呈增加趋势，然而从旺长期到成熟期呈降低趋势，表明从膨大期开始，叶柄的干物质也往块根等器官分配。W2 处理中，叶柄生物量累积从苗期到旺长期没有显著差异，从旺长期到膨大期，其数值显著降低，表明在甘薯进入生殖生长后，叶柄大部分干物质转移到块根等器官中，从膨大期到成熟期，叶柄的干物质累积没有显著差异。W3 处理中，从苗期到旺长期，叶柄干物质生物量显著增加，说明在水分良好条件下，能显著促进旺长期的甘薯叶柄生长；从旺长期到成熟期，W3 处理下的甘薯叶柄生物量累积和 W2 处理表现一致。

不同水分处理对甘薯茎生物量干重累积的影响和叶片及叶柄的影响有所差异。在苗期，3 种水分处理下茎干物质生物量在统计上没有显著差异。从旺长期到成熟期，W1 和 W2 处理下的甘薯茎生物量累积在各生育期没有显著差异，而 W3 处理下的茎生物量累积却显著高于 W1 和 W2 处理。不同水分处理下茎干物质累积在各生育期的变化有一定差异。W1 处理中，旺长期和膨大期茎生物量干重之间没有显著

差异，但显著高于苗期和成熟期；W2 处理中茎生物量干重从苗期到膨大期的变化趋势和 W1 一致，但从膨大期到成熟期，茎生物量干重没有显著变化；W3 处理中，茎生物量干重从苗期到旺长期显著升高，而从旺长期到膨大期，却呈显著降低趋势，而膨大期和成熟期的茎生物量干重没有显著差异。

根系生物量干重在水分处理和生育期之间呈现了很好的规律性。苗期甘薯根系还未膨大，只形成了须根，因此表 1 中苗期根系生物量显著低于其他生育期。甘薯根系生物量干重累积随着土壤水分和生长期的增加而增加。甘薯各生育期的 WUE 均在 W1 处理下最高，随着水分含量的增加而降低，W2 和 W3 处理之间无显著差异。WUE 在不同生育期的表现，总体看来在苗期、旺长期和膨大期无显著差异，在甘薯成熟收获期最大，平均值为 6.09 g/kg。不同水分处理下，各生育期之间的 WUE 变化存在有差异，W1 处理下，WUE 从苗期的 4.90 g/kg，升高到旺长期的 5.53 g/kg，膨大期最低为 4.46 g/kg，成熟收获期达到最大 8.41 g/kg；W2 处理下，WUE 从苗期到膨大期无显著差异，变化范围为 3.80 ~ 3.98 g/kg，在成熟收获期上升到 4.80 g/kg；W3 处理下，WUE 从苗期到膨大期无显著差异，变化范围为 3.72 ~ 4.23 g/kg，在成熟收获期上升到 5.07 g/kg。

2.2　不同水分处理对甘薯气体交换和 RuBisCO 活性的影响

不同水分处理对甘薯不同生育期光合特性的影响如表 2 所示。尽管 3 种水分处理下的甘薯在各生育期的光合速率在数值上均随着土壤水分的增加而增加，但在统计上却呈现不一致的趋势，苗期的光合速率在 3 种水分条件下没有显著差异，成熟期和苗期类似；在旺长期和膨大期，W2 和 W3 处理之间的光合速率没有显著差异，却显著高于 W1 处理。生育期对甘薯光合速率具有重要影响。3 种水分处理中，甘薯光合速率的变化在数值上具有一致性，即从苗期到旺长期呈增加趋势，随后从旺长期到膨大期及从膨大期到成熟期，光合速率均在呈降低趋势。蒸腾速率的变化趋势总体上和光合速率一致，即各生育期的蒸腾速率在数值上均随着土壤水分的增加而增加。从苗期到旺长期蒸腾速率呈增加趋势，随后从旺长期到膨大期及从膨大期到成熟期，蒸腾速率均在呈降低趋势。

表 2　不同水分处理对甘薯不同生育期光合特性的影响

Table 2　Effects of water stress on gas exchanges of sweet potato during different growth stages

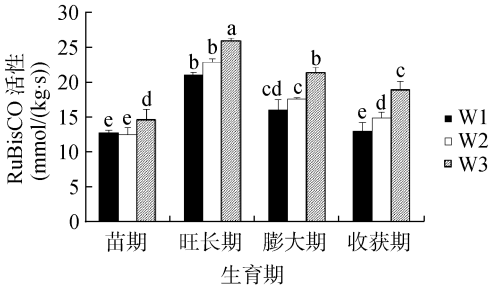
生育期	水分处理	光合速率 P_n (μmol/(m^2·s))	蒸腾速率 E (mmol/(m^2·s))	气孔导度 G_S	瞬时 WUE P_n/E (CO_2, μmol/mmol H_2O)	C_i/C_a
苗期	W1	8.89 (2.01) de	2.83 (0.91) cd	190.45 (32.70) bc	3.44 (1.82) bc	0.71 (0.03) cd
	W2	11.14 (0.42) cd	3.97 (0.14) bc	263.10 (21.76) a	2.80 (0.01) c	0.86 (0.03) ab
	W3	13.48 (2.78) bcd	4.89 (0.04) ab	282.35 (32.38) a	2.75 (0.54) c	0.89 (0.04) a
旺长期	W1	12.41 (0.50) bcd	3.01 (0.29) cd	181.88 (38.21) bc	4.15 (0.34) bc	0.70 (0.04) cd
	W2	16.97 (3.48) ab	4.33 (0.16) b	231.06 (22.89) ab	3.93 (0.83) bc	0.76 (0.03) abc
	W3	17.87 (1.75) a	5.45 (1.08) a	247.63 (22.32) a	3.32 (0.35) bc	0.77 (0.04) bc
膨大期	W1	9.12 (1.09) de	2.38 (0.88) de	100.17 (28.81) ef	3.96 (1.25) bc	0.53 (0.13) e
	W2	14.67 (2.99) bc	3.83 (0.98) bc	122.26 (28.96) de	3.89 (0.43) bc	0.57 (0.07) e
	W3	16.99 (3.60) ab	4.47 (0.74) b	158.56 (13.84) cd	3.84 (0.70) bc	0.59 (0.09) de
成熟收获期	W1	4.67 (0.29) e	0.86 (0.11) f	48.57 (5.45) f	5.63 (0.22) a	0.64 (0.06) e
	W2	5.90 (0.67) e	1.37 (0.32) ef	60.43 (4.65) f	4.40 (0.67) bc	0.57 (0.08) e
	W3	9.04 (0.98) de	2.13 (0.35) de	72.77 (4.54) ef	4.36 (0.21) b	0.51 (0.06) cde

各生育期 W1、W2 和 W3 处理对甘薯叶片气孔导度 G_s 的影响和光合速率及蒸腾速率一致，即 G_s 随着水分胁迫程度的增加而降低(表 2)。另外，在各水分处理中，生育期对 G_s 的影响也表现出一致的趋势，G_s 均随苗期、旺长期、膨大期、成熟期的生长而逐渐降低。

从表 2 数据来看，各处理甘薯各生育期的瞬时 WUE 随着水分胁迫程度的增加而增加。W1 处理中，从苗期到膨大期 WUE 变化平缓，在苗期最小(3.44 g/kg)，而在成熟期则显著增大(5.63 g/kg)；W2 处理下的 WUE 也是在苗期最小，从旺长期到膨大期没有显著差异，而成熟期略有增加；W3 处理下的甘薯WUE 变化趋势和 W2 一致，从苗期的 2.75 g/kg 逐渐上升到旺长期的 3.32 g/kg，然后逐渐升高到成熟期的 4.36 g/kg；水分胁迫 W1 处理下在各生育期均高于其余 2 个处理，其变化范围为 3.44 ~ 5.63 g/kg。

3 种水分处理的甘薯在不同生育期的大气 CO_2 浓度与胞间 CO_2 浓度比值(C_i/C_a)如表 2 所示。从甘薯的全生长期来看，大气 CO_2 浓度(C_a)在各生长期之间有所差异，于 366.8 ~ 385.4 μmol/mol 之间波动，而在甘薯的各生育期内则没有显著差异(P>0.05)。苗期充分灌溉处理(W3)的甘薯叶片 C_i/C_a 高于水分胁迫的处理(W1 和 W2)，这是由于在水分胁迫条件下，甘薯叶片气孔关闭而导致了胞间 CO_2 浓度降低。同样地，在随后的旺长期、膨大期和成熟期，C_i/C_a 在 W1、W2 和 W3 处理中，均呈现依次增加的趋势，这同样是由于轻度和中度水分胁迫使得甘薯叶片气孔关闭，从而导致胞间 CO_2 浓度降低[4]；一般来说，水分胁迫引起 C_i/C_a 变化的原因有两个：①随着水分胁迫的增加，甘薯叶片气孔周围的表皮细胞失水快于保卫细胞，气孔被动开大，从而导致 C_i 加大[5]；②在严重水分胁迫条件下，甘薯叶片光合活性降低，胞间 CO_2 大部分没有被光合固定，从而导致 C_i 增大[6–7]。在成熟期，甘薯叶片 C_i/C_a 随着水分胁迫的增加而增加(表 3)，其原因是成熟期甘薯叶片的老化程度随着水分胁迫的增加而加快，从而加快了叶片光合活性(ATP、PEP 羧化酶、RuBP 羧化酶含量和活性等)的降低，因此使得 C_i/C_a 依次随着土壤水分增加而降低。

图 1 为不同水分处理对甘薯各生育期功能叶片 RuBisCO 活性的影响。从水分处理来看，W1 和 W2 处理的 RuBisCO 活性从苗期到膨大期没有显著差异，且显著低于水分充分的 W3 处理。在收获期，RuBisCO 活性随着水分胁迫的增加而显著降低。从生育期来看，从苗期到旺长期甘薯叶片 RuBisCO 活性显著上升，而后在膨大期有所降低，在成熟期由于叶片老化而进一步降低。



(图中小写字母不同表示差异达到 P<0.05 显著水平，下图同)

图 1 不同水分处理对甘薯各生育期 **RuBisCO** 活性的影响

Fig. 1 Effects of water stress on the activities of RuBisCO during different growth stages of sweet potato

图 2 为甘薯叶片 RuBisCO 活性和光合速率的关系。RuBisCO 是 C3 植物光合固碳的重要羧化酶，且光合作用的效率由于 RubisCO 的存在而得到认可[8–9]。W1、W2、W3 3 种水分条件下甘薯光合速率和 RuBisCO 活性之间的回归方程分别为：y = 0.675x – 1.846，y = 0.798x – 1.370，y = 0.516x + 3.887，其相关系数分别为 0.826，0.740，0.614。可见，甘薯光合速率和 RuBisCO 活性之间呈正相关关系，而且随着水分胁迫的增加，其相关系数逐渐增加。可见光合酶活性对光合具有一定的影响[10]。同时，水分胁迫程度越高，RuBisCO 活性受到的影响越大(图 1)，而 RuBisCO 活性影响光合速率的影响越大，进而使得叶片 RuBisCO 活性和光合速率之间的相关性随着水分胁迫的增加而增加，并最终影响了光合产物的形成和干物质的分配。

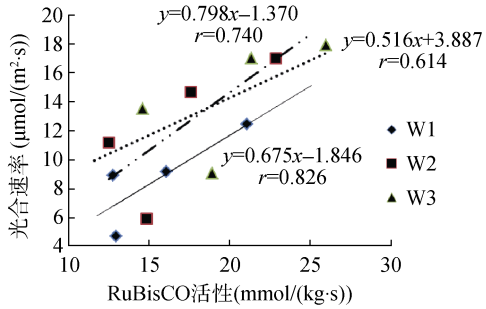


图 2 甘薯叶片 **RuBisCO** 活性和光合速率的关系

Fig. 2 Relationship between the activity of RuBisCO and Photosynthetic rate

2.3 不同水分处理对甘薯各器官稳定性碳同位素的影响

甘薯各器官在 3 种水分条件下全生育期的 $\Delta^{13}C$ 变化趋势如图 3 所示。在苗期，3 种水分处理下叶片 $\Delta^{13}C$ 没有显著差异，而旺长期充分灌溉条件下的$\Delta^{13}C$ 显著高于其他水分处理，膨大期和成熟期土壤水分最低的 W1 处理的叶片$\Delta^{13}C$ 显著低于 W2 和 W3 处理，总体趋势为充分灌溉条件下的 $\Delta^{13}C$ 高于其余水分处理。

各器官 $\Delta^{13}C$ 值越低表明该器官吸收 ^{13}C 的量越多，反之则表明该器官对 ^{13}C 的判别程度越大。甘薯各器官在各水分处理中所表现的总体趋势为 $\Delta^{13}C$ 随着土壤含水量的降低而降低，并且一些水分处理达极显著水平(图 2)。这与豇豆[11]、黑麦[12]等的试验结果相一致，表明土壤水分对甘薯各器官 $\Delta^{13}C$ 的影响趋势是一致的。

从图 3 来看，水分胁迫对甘薯 $\Delta^{13}C$ 的影响程度随甘薯生育期和不同部位而异。在苗期，除了叶片，各器官(叶柄、茎秆、根系)W1 处理的 $\Delta^{13}C$ 显著低于 W2 和 W3 处理，其原因可能是叶片是最近形成的植株器官，而最近形成的植株器官受环境因素影响比较小[13]，同时也说明了 ^{13}C 在不同水分条件下在不同器

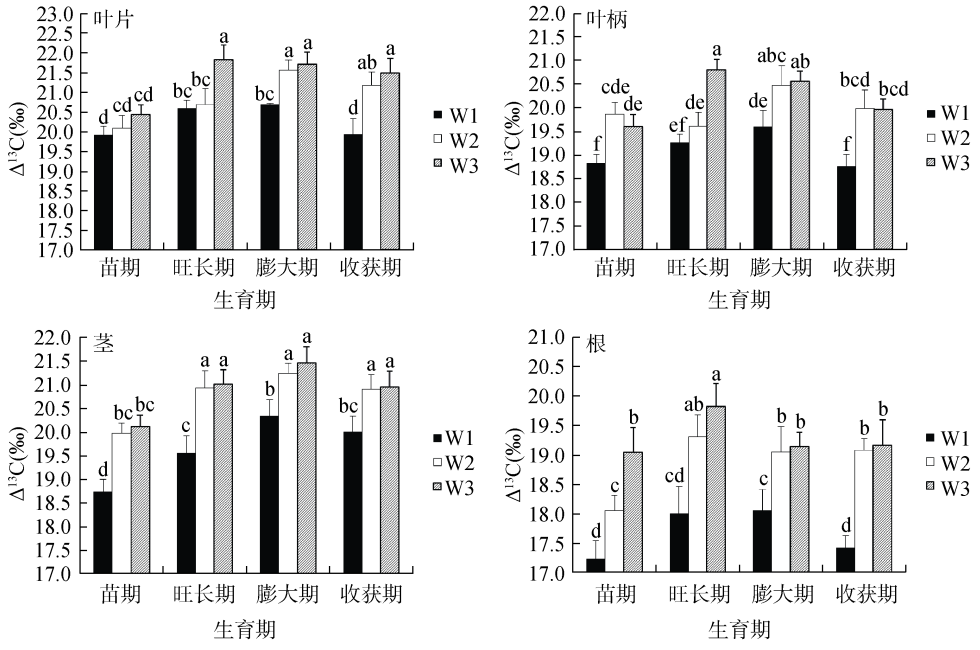


图 3　不同水分处理对甘薯各器官稳定性碳同位素的影响

Fig. 3　Variations of $\Delta^{13}C$ of various organs of sweet potato in different growth stages under three water regimes

官的富集状况不同，也间接证明了水分胁迫对光合干物质的运输转移和分配产生了重要影响。

总体来说，甘薯不同生育期不同部位的 $\Delta^{13}C$ 各不相同，其中根的 $\Delta^{13}C$ 最小，然后依次为叶柄、茎秆、叶片。方差分析结果在植株不同部位之间的差异达显著水平。很显然，以上结果总的趋势为：与叶片和茎秆相比，根中的 $\Delta^{13}C$ 比较容易富集，其原因可能是甘薯根系是库器官，其 C 在累积过程中受制于各环境因素和代谢因素，其干物质的转化过程是造成根系 $\Delta^{13}C$ 变化的主要原因，这与以往旱稻[13]、小麦[14]等 C_3 作物上的研究结果一致，植物不同部位的 $\Delta^{13}C$ 是不同的，尤其是籽粒和根比叶片和茎秆容易富集 ^{13}C。Brugnoli 和 Farquhar[15]概括指出可能的原因包括：韧皮部的输出、装载、下载过程中以及碳水化合物从源运输到库(比如籽粒)过程中可能发生的 ^{13}C 分馏；另外，植株不同部位的化学组成成分不同可能也能引起 ^{13}C 的分馏。比如，油脂和木质素含量比较高的植株器官往往 ^{13}C 含量低，而纤维素含量高的器官往往 ^{13}C 富集。另一方面，Condon 等[16]认为植物生殖器官中的 ^{13}C 富集可能与植物生长后期土壤比较干旱而造成的气孔关闭有关。这样的可能性推测并不适合本试验结果，因为即使干旱处理 W1 和 W2 处理，甘薯不同部位之间的 $\Delta^{13}C$ 差异依然存在。

2.4　瞬时 WUE 和稳定性碳同位素之间的关系

甘薯属于 C_3 植物，其光合作用过程中 $\Delta^{13}C$ 和 WUE 的关系可表示为[17–19]：

$$WUE=\left[C_a(1-\phi_C)(b-\Delta^{13}C)\right]/\left[1.6v(1+\phi_W)(b-a)\right] \quad (3)$$

式中：$\Delta^{13}C$ 为甘薯叶片碳同位素判别值；a、b 分别为扩散、RuBisCO 羧化反应过程中的碳同位素判别值；C_a 为大气中 CO_2 浓度；v 为蒸汽压亏缺(vapor pressure deficit)，其中 $v=\mu(1-RH)$，μ 为大气饱和蒸汽压，RH 为空气的相对湿度，1.6 为气孔对大气和 CO_2 传导率的转换系数；ϕ_C 为呼吸所泄漏的已固定的碳；ϕ_W 为气孔关闭不完全损失的已吸收的水。因此理论上，WUE 与作物 $\Delta^{13}C$ 呈负相关。本试验结果与此相吻合(图 4)。而且从整个生育期来看，WUE 和各器官 $\Delta^{13}C$ 也呈现显著负相关(图 4)。

许多盆栽和田间试验证实了作物WUE和稳定性碳同位素的这一关系，特别是在水分亏缺的条件下。Ehdaie等[20]利用盆栽试验证实了不同水分处理下小麦的这一相关性；WUE与作物与$\Delta^{13}C$之间的负相关关系在棉花[21]、旱稻[13]以及其他作物[17]中均有报道。但是，尽管关于水分胁迫条件下作物$\Delta^{13}C$的变化研究较多，但是各种作物$\Delta^{13}C$和WUE之间的关系并不明确，这也是目前$\Delta^{13}C$未能广泛作为作物WUE评价指标的关键所在。尤其是目前关于甘薯$\Delta^{13}C$和WUE之间关系的研究几乎未见报道。同时，在旱稻[13]和小麦[14]等C_3作物上的研究表明，作物不同部位的 $\Delta^{13}C$是不同的，尤其是籽粒和根比叶片和茎秆容易富集^{13}C，许多研究者普遍认为同化物质在植物各部分分配和运输时会产生碳同位素的分馏。而甘薯的产量形成机制(光合同化物形成及其往块根分配和运输)和目前有关稳定性碳同位素研究较多的谷类作物(如水稻、小麦)的产量形成机制(光合同化物形成及其往籽粒分配)存在着一定的差异，导致各种作物的不同组织器

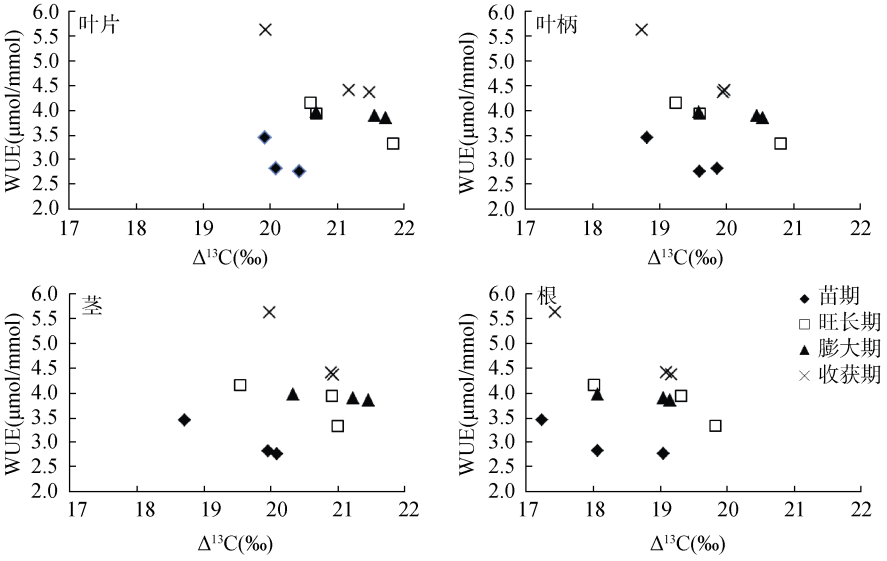


图 4 不同水分处理对甘薯 **WUE** 和各器官稳定性碳同位素之间关系的影响
Fig. 4 Relationship between WUE and $\Delta^{13}C$ of sweet potato under different water regimes

官的 $\Delta^{13}C$ 均可能存在差异[13]，因此探讨水分胁迫条件下甘薯 $\Delta^{13}C$ 的变化机制及其和 WUE 之间的关系，在理论和实践上均具有一定的必要性。

本研究中，水分处理对甘薯 $\Delta^{13}C$ 与 WUE 之间关系的影响为：①充分灌溉条件下(W3 处理)，甘薯叶片气孔开放，蒸腾耗水量增加，从而导致 WUE 降低；同时胞间 CO_2 浓度升高，甘薯能选择吸收的 $^{12}CO_2$ 含量较高，$^{13}CO_2$ 利用相对较少，使得同化物质光合作用过程前后的 ^{13}C 变化大，$\Delta^{13}C$ 较大；②在轻度和中度水分胁迫下(W1 和 W2 处理)，甘薯叶片气孔关闭，蒸腾耗水量降低，从而导致 WUE 升高；同时胞间 CO_2 浓度降低，甘薯能选择吸收的 $^{12}CO_2$ 含量相对减少，光合过程中 $^{13}CO_2$ 利用增加，使得同化物质光合作用过程前后的 ^{13}C变化小，$\Delta^{13}C$ 较小。

从本研究结果来看，可以通过测定 $\Delta^{13}C$ 来判断干旱条件下甘薯 WUE，为选育高 WUE 甘薯提供快速、简便的方法。但是目前还存在许多不同的研究结论，同时本文探讨了各器官 $\Delta^{13}C$ 与 WUE 之间的关系，而 Condon 等[22]指出，将叶片水平测得的蒸腾效率扩展到整个作物生长阶段水平时，其相关关系容易不稳定，还有研究者发现 WUE 与作物 $\Delta^{13}C$ 存在不同情况，因此，稳定性碳同位素在甘薯 WUE 中的研究还需要进一步深入。

3 结论

甘薯各生育期各器官生物量均随着水分增加而增加，WUE 则在田间持水量 50%(W1)时达到最大，在田间持水量 75%(W2)和田间持水量 100%(W3)中则没有显著差异，且 WUE 在甘薯收获期达到最大值。甘薯光合速率和 RuBisCO 活性之间呈正相关关系；甘薯不同生育期叶片光合同化物质在各器官中分配时发生碳同位素的分馏作用，甘薯光合同化物向地下部的分配比例随着水分增加而降低；在甘薯的各生育期，各器官 $\Delta^{13}C$ 和甘薯 WUE 呈一致性的负相关关系。因此，碳同位素可以作为甘薯 WUE 的评价方法。

参考文献：

[1] Boyer JS. Plant productivity and environment[J]. Science, 1982, 218: 443–448
[2] 许振柱, 周广胜. 农业水分利用率及其对环境和管理活动的响应[J]. 自然资源学报, 2003, 18(3): 294–303
[3] 李强, 刘庆昌, 翟红, 马代夫, 王欣, 李雪琴, 王玉萍. 中国甘薯主要亲本遗传多样性的 ISSR 分析[J]. 作物学报, 2008, 34(6): 972–977
[4] Chaves MM, Pereira JS, Maroco J, Rodriques ML, Ricardo CP, Osório ML, Carvalho I, Faria T, Pinheiro C. How plants cope with water stress in the field[J]. Photosynthesis and Growth．Annals of Botany, 2002, 89(7): 907–9l6
[5] 陈英华, 胡俊, 李裕红, 薛博, 严重玲. 碳稳定同位素技术在植物水分胁迫研究中的应用[J]. 生态学报, 2004, 24(5): 1 027–1 033
[6] Ebukanson GJ．Retardation of chloroplast ATPase activity in maize seedlings by drought stress. Journal of Plant Physiology, 1987, 129(1): 187–l89
[7] Gimenez C, Mitchell VG, Lawlor DW. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress[J]. Plant Physio1ogy, l992, 98(2): 5l6–524
[8] Hayes JM. Global methanothophy at the Archean-Proterozoic transition[A]//Bengston S. Early Life on Earth[M]. New York: Columbia University Press, 1994: 220–236
[9] Sage RF. The evolution of C4 photosynthesis[J]. New Phytologist, 2004, 161: 341–370

[10] Foyer CH, Vanacker H, Gomez LD, Harbinson J. Regulation of photosynthesis and antioxidant metabolism in maize leaves at optimal and chilling temperatures: Review[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2002, 40: 659–668
[11] Ismail AM, Hall AE. Inheritance of carbon isotope discrimination and water-use efficiency in cowpea[J]. Crop Science, 1993, 33: 498–503
[12] Frank AB, Berdahl JD. Gas exchange and water relations in Diploid and Tetraploid Russian Wildrye[J]. Crop Science, 2001, 41: 87–92
[13] Zhao BZ, Kondo M, Maeda M, Ozaki Y, Zhang JB. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in two cultivars of upland rice during different developmental stages under three water regimes[J]. Plant and Soil, 2004, 261: 61–75
[14] Farquhar GD, Richards RA. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes[J]. Australia Journal of Plant Physiology, 1984, 11: 539–552
[15] Brugnoli E, Farquhar GD. Photosynthetic fractionation of carbon isotopes[A]//Leegood RC, Sharkey TD, von. Caemmerer S. Photosynthesis: Physiology and Metabolism[M]. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2000: 352–434
[16] Condon AG, Richards RA, Farquhar GD. The effect of variation in soil water vailability, vapour pressure deficit and nitrogen nutrition on carbon isotope discrimination in wheat[J]. Australia Journal of Agricultural Research, 1992, 43: 935–947
[17] Wright GC, Hubick KT, Farquhar GD. Discrimination in carbon isotopes of leaves correlates with water use efficiency of field grown peanut cultivars[J]. Australia Journal of Plant Physiology, 1988, 15: 815–825
[18] Ehleringer JR, Klassen S, Clayton C, Sherrili D, Fuller HM, Qing NF, Cooper TA. Carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in common bean[J]. Crop Science, 1991, 31: 1 611–1 615
[19] Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. Ann Review of Plant Physiology, 1989, 40: 503–537
[20] Ehdaie B, Waines JG. Variation in water-use efficiency and its components in wheat I. Well-watered pot experiment[J]. Crop Science, 1993, 33: 294–299
[21] Saranga Y, Flash I, Paterson AH, Yakir D. Carbon isotope ratio in cotton varies with growth stage and plant Organ[J]. Plant Science, 1999, 42: 47–56
[22] Condon AG, Richards RA, Farquhar GD. Relationship between carbon isotope discrimination, water use efficiency and transpiration efficiency for dryland wheat[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1993, 44: 1 693–1 711

Effect of Water Deficit Condition on Water Use Efficiency and Carbon Isotope Discrimination in Sweet Potato

ZHANG Hui[1,2], ZHU Lv-dan[1], NING Yun-wang[1], ZHANG Cong-zhi[2], ZHANG Yong-chun[1*]

(1 *Institute of Agricultural Resources and Environment*, *Jiangsu Academy of Agricultural Sciences*/*Scientific Observation and Experimental Station of Arable Land Conservation of Jiangsu Province*, *Ministry of Agriculture*, *Nanjing* 210014, *China*; 2 *State Key Laboratory of Soil and Sustainable Agriculture* (*Institute of Soil Science*, *Chinese Academy of Sciences*), *Nanjing* 210008, *China*)

Abstract: A pot experiment was conducted to study the variation of water use efficiency (WUE) and carbon isotope discrimination in maize under water deficit conditions and their relationship. Three water regimes were imposed and they took up the fraction of field capacity of the soil were: 50% (W1), 75% (W2), 100% (W3). The results showed that the biomass of various organs of sweet potato increased with moisture increases, and reaching the maximum in the 100% of field capacity (W3). WUE under 50% of field capacity (50%) was highest. However, the high moisture treatment reduced the proportion of the photoassimilates distributed to the underground; meanwhile, photosynthetic rate positively correlated with RuBisCO activity; $\Delta^{13}C$ of different organs of sweet potato were different during different growth stages under the three water treatments. $\Delta^{13}C$ in root was the smallest, and then followed by petioles, stems, leaves, indicating that the carbon isotope fractionation occurred when the photoassimilates distributed in various organs, $\Delta^{13}C$ of various organs presented consistent negative correlation with WUE during different growth stages. In summary, the carbon isotopes can be used as a simple, quick and accurate method for evaluating WUE of sweet potato.

Key words: Water stress, Sweet potato, Growth stage, Water use efficiency, Carbon isotope discrimination