

文章编号:1001-1498(2003)05-0575-06

# 桉树无性系苗期光合作用特性研究\*

陆钊华, 徐建民, 陈儒香, 李光友, 白嘉雨, 陈德祥

(中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520)

**摘要:**对6个桉树人工林高产无性系的苗期光合作用特性进行了测定,结果表明:尾叶桉净光合速率与光强呈显著的二次曲线相关关系,光响应的饱和点为 $1\ 967.7\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ 。桉树无性系具较高的净光合速率与蒸腾速率,不同无性系各项光合生理生态指标差异显著,尾×巨桉、尾×细桉等生长量较好的无性系较尾×赤桉和尾叶桉无性系的水分利用效率更高,光合能力更强。净光合速率、蒸腾速率及气孔导度三者日变化进程较为相似,而胞间 $\text{CO}_2$ 浓度的日变化趋势则与净光合速率相反。净光合速率、气孔导度与蒸腾作用与树高、胸径、单株材积等生长指标存在一定程度的正相关关系,可应用于优良无性系的早期选择。

**关键词:**桉树;无性系;光合特性;早期选择

**中图分类号:**S792.39      **文献标识码:**A

桉树(*Eucalyptus* spp.)以其优良的制浆性能和速生丰产特性,自20世纪80年代引入我国后即成为华南地区栽培面积最重要的工业原料林栽培树种<sup>[1]</sup>。桉树无性系造林具有选种效率高、遗传进展快、生长迅速、产量高、林相整齐、易于集约经营等特点,经济效益十分显著;应用优良无性系营造大规模人工林已成为当前桉树人工林产业化发展的基础。

植物的生长实质上是净光合作用的结果,其光合作用能力的高低直接决定了植物的总生长力,并在一定程度上影响植物净生产力状况。8种桉属树种的光合强度与蒸腾强度测定结果表明不同树种的光合作用特性有显著差异<sup>[2]</sup>。本文对几个现有桉树人工林高产无性系品种苗期进行光合作用特性测定,结合大田生长数据进行相关分析,旨在了解不同桉树无性系光合作用特性与生产力的关系,探讨对其进行早期选择的可能性,并可为桉树壮苗培育和栽培管理提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验仪器

本试验采用Li-6400便携式光合作用测定仪完成各项光合生理生态指标的测定,该仪器为美国LI-COR公司生产的LI系列光合作用测定仪的第三代产品。

收稿日期:2002-08-20

基金项目:世界银行贷款NAP和FRDPP项目“桉树速生丰产林培育技术的研究与推广”部分内容

作者简介:陆钊华(1974—),男,广东肇庆人,助理研究员。

\* 非常感谢中国林科院热林所李意德研究员对试验设计过程中给予的悉心指导,感谢中国林科院森环所张小全博士审阅全文并提出宝贵修改意见。

## 1.2 试验材料

共 6 个无性系,每无性系选择生长稳定、大小均匀的 3 月生扦插壮苗 3 株,定位测定每株苗的第 3 和第 4 片叶子。整个测定工作于 2002 年 4 月在中国林科院热带林业研究所苗圃完成,其无性系测定林已于 2000 年 4 月在海南澄迈建立,各无性系苗期及大田生长概况见表 1。

表 1 参试无性系大田试验概况

编号	无性系号	树种	来源	苗高/cm	树高/m	胸径/cm	单株材积/m <sup>3</sup>
1	TH9224	尾 × 赤桉	CAF/ 热林所	25 ~ 30	10.69	7.41	0.019 57
2	DH32-28	尾 × 巨桉	广西东门林场	25 ~ 30	12.21	8.90	0.032 24
3	DH19-6	尾 × 巨桉	广西东门林场	25 ~ 30	12.16	8.88	0.031 96
4	TH9113	尾 × 细桉	CAF/ 热林所	25 ~ 30	10.92	8.20	0.024 48
5	TH9211	尾 × 细桉	CAF/ 热林所	25 ~ 30	11.34	7.85	0.023 29
6	U1	尾叶桉	CAF/ 热林所	25 ~ 30	10.90	7.75	0.021 82

注:各无性系的大田数据采自中国林科院热带林业研究所建于海南省澄迈的 2.5 年生无性系比较试验林。单株材积计算采用澳大利亚 CSIRO 编制的公式<sup>[5]</sup>:  $S_V = H \times D_{BH}^2/3$ 。

## 1.3 研究方法

1.3.1 光合作用光响应的测定 仅对尾叶桉无性系 U1 进行测定,启动 LF6400 光响应自动测定程序,将光强从 0 升至 25、200、400、600、800、1 000、1 200、1 400、1 600、1 800、2 000、2 200、2 400、2 600、2 800、3 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,测量净光合速率的变化,间隔 3 min。 $\text{CO}_2$  浓度控制在当前大气  $\text{CO}_2$  平均浓度值 ( $356 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),温度控制在 23 ~ 25 范围内,湿度为自然状态下的湿度。

1.3.2 光合生理生态特性的测定 对全部 6 个无性系进行测定,根据光响应强度曲线,确定 1 800  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  为试验的固定光强。在典型晴天下,将  $\text{CO}_2$  浓度控制在 360  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,自 8:00 ~ 18:00,每间隔 2 h 测定各无性系的光合生理生态指标,为减少误差,每次测定均要求在 30 min 内完成。

## 1.4 主要观测指标

净光合速率 ( $P_n$ ,  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率 ( $E$ ,  $\text{molH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气孔导度 ( $g_s$ ,  $\text{molH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ) 和水分利用效率 ( $WUE$ ,  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{H}_2\text{O}$ )。水分利用效率 ( $WUE$ ) 定义为净光合速率与蒸腾速率的比值。

## 1.5 统计分析

采用 SAS 统计软件<sup>[4]</sup>进行数据分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 尾叶桉苗期光合作用的光响应

从光强与净光合速率的变化图可见(图 1),尾叶桉 (*Eucalyptus urophylla* S. T. Blake) 在 0 ~ 1 800  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  强度的光照下净光合速率  $P_n$  一直呈上升状态,至 1 800 ~ 2 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时达到最高值,其后随

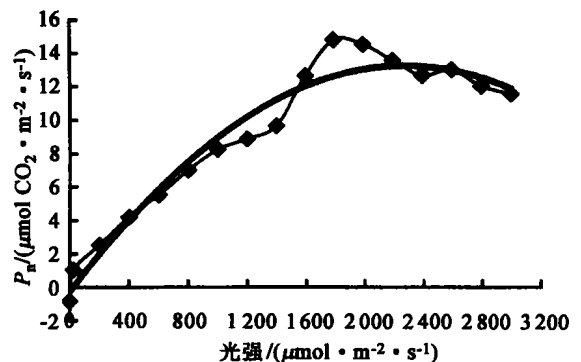


图 1 尾叶桉苗期光合作用的光响应

着光强继续升高,光合作用出现微弱的下降趋势,但  $P_n$  亦较稳定地保持在  $11.5 \sim 14.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  范围内,光抑制并不明显。

将  $P_n$  与光强 ( $PPFD$ ) 进行回归,可以发现  $P_n$  与  $PPFD$  呈显著的二次曲线相关,相关方程为:

$$y = - 0.000\ 003x^2 + 0.011\ 8x - 0.255\ 7$$

$$R^2 = 0.959\ 0$$

该曲线极值的光强为  $1\ 967.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,落在峰值  $1\ 800 \sim 2\ 000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  之间,可认为该点为尾叶桉的光饱和点 ( $LSP$ )。

### 2.2 不同无性系光合作用特性比较研究

方差分析结果表明(表 2):净光合速率  $P_n$ 、蒸腾速率  $E$ 、气孔导度  $g_s$ 、胞间  $\text{CO}_2$  浓度  $C_i$  等指标在不同无性系间及不同时段间差异均达到极显著水平。

表 2 不同无性系光合指标方差分析

变因	DF	光合速率			蒸腾速率			气孔导度			胞间 $\text{CO}_2$ 浓度		
		SS	MS	F 值	SS	MS	F 值	SS	MS	F 值	SS	MS	F 值
时段间	5	535.48	107.10	45.53 **	117.48	23.50	49.28 **	1.45	0.29	29.87 **	5 035.59	1 007.12	9.40 **
品系间	5	152.89	30.58	13.00 **	18.41	3.68	7.72 **	0.33	0.07	6.75 **	1 999.55	399.91	3.73 **
误差	25	58.80	2.35		11.93	0.48		0.24	0.01		2 679.76	107.19	
总和	35	747.16			147.81			2.02			9 714.90		

注:  $F_{0.01} = 3.59$ ,  $F_{0.05} = 2.49$ ; \*, \*\* 分别表示在 5% 和 1% 水平上差异显著。

多重比较结果表明(表 3),净光合速率与气孔导度值最大的为 3 号无性系,而蒸腾速率与胞间  $\text{CO}_2$  浓度最大的为 4 号无性系。 $P_n$  和  $g_s$  值的排序分别为:  $3 > 5 > 2 > 4 > 6 > 1$  和  $3 > 4 > 5 > 2 > 1 > 6$ ,  $E$  和  $C_i$  值排序分别为:  $4 > 3 > 5 > 2 > 6 > 1$  和  $4 > 2 > 6 > 1 > 3 > 5$ ;杂种桉无性系的光合作用能力普遍较尾叶桉纯种无性系为高,其中 3 号尾  $\times$  巨桉 ( $E. urophylla$  S. T. Blake  $\times$   $E. grandis$  W. Hill ex Maiden) 无性系 DH19-6 的  $P_n$  和  $g_s$  值分别比 6 号尾叶桉无性系 U1 大 50.56% 和 50.65%。从树种上综合看,尾  $\times$  巨桉、尾  $\times$  细桉 ( $E. urophylla$  S. T. Blake  $\times$   $E. tereticornis$  Smith) 等生长量较好的无性系较尾  $\times$  赤桉 ( $E. urophylla$  S. T. Blake  $\times$   $E. camaldulensis$  Dehuh.) 和尾叶桉无性系的光合作用强。

表 3 不同无性系光合指标 Duncan 多重比较

无性系	光合速率/ ( $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )		无性系	蒸腾速度/ ( $\text{molH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )		无性系	气孔导度/ ( $\text{molH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )		无性系	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	
	LSR	0.05 0.01		LSR	0.05 0.01		LSR	0.05 0.01		LSR	0.05 0.01
3	17.801	a A	4	6.986	a A	3	0.815	a A	4	293.06	a A
5	15.766	a AB	3	6.984	a A	4	0.795	a A	2	292.85	a AB
2	13.221	b BC	5	6.528	a A	5	0.699	ab AB	6	288.91	ab AB
4	12.980	b BC	2	6.374	a A	2	0.687	b B	1	286.07	abc AB
6	11.823	b C	6	6.140	a A	1	0.565	b B	3	274.67	bc AB
1	11.004	b C	1	5.012	b B	6	0.541	b B	5	273.57	c B

进一步比较各无性系的水分利用效率(图 2),3 号、5 号和 1 号等生长较快的无性系具有较高的水分利用效率,分别为  $2.549$ 、 $2.415$ 、 $2.196 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ ;而 4 号、2 号和 6 号无性系

则相对较低,分别为 1.858、2.074、1.926  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ ,表明消耗等量的水分前 3 个无性系能够固定更多数量的  $\text{CO}_2$ ,即更有效地利用土壤水分。

### 2.3 净光合速率与蒸腾速率的日变化

与其他树种相比,在光合作用的日进程中,桉树无性系表现出较高的净光合速率<sup>[5-7]</sup>和蒸腾速率,最高分别可达 18.880  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 7.88  $\text{molH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。从图 3 可见,桉树无性系苗的  $P_n$  和  $E$  在 8:00 ~ 16:00 相对稳定,差异较少,至 18:00 随外部的光强显著减弱两者均降至最低。各无性系  $P_n$  出现最大值的时间并不一致,TH9211 和 DH32-28 出现在早上 8:00,TH9224 在 10:00,DH19-6 在中午 12:00,而尾叶桉 U1 却出现在 14:00;各无性系蒸腾速率峰值基本出现于 10:00 这个时段。就日变化格局来看,大多数无性系表现出在中午前后(10:00 ~ 16:00)有较高的蒸腾速率,早上和傍晚较低。这是植物通过蒸腾扩散水分降低叶片温度,减轻高温环境对叶片造成灼伤,表现为对高光强的一种适应。

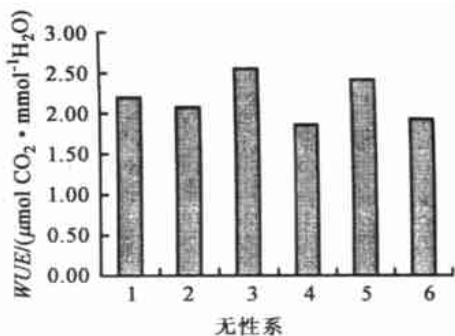


图 2 各无性系水分利用效率(WUE)比较

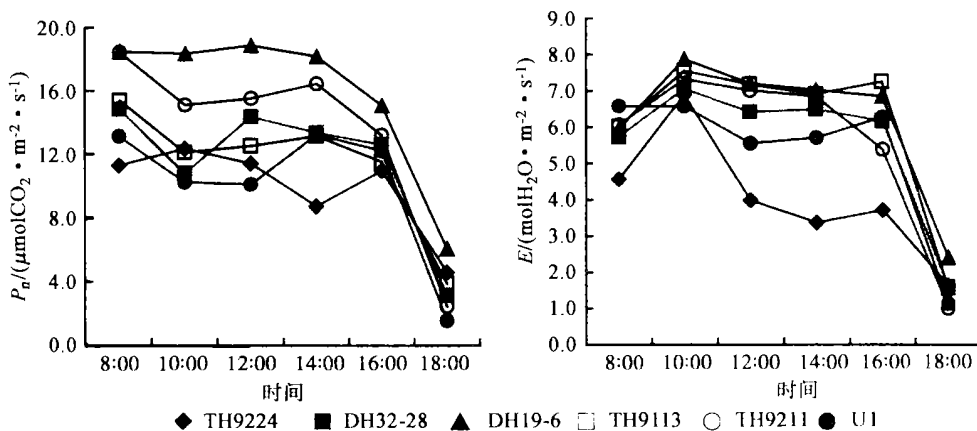


图 3 净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $E$ )的日变化

### 2.4 气孔导度与胞间 $\text{CO}_2$ 浓度的日变化

气孔导度的日变化进程与净光合速率基本一致,其变化趋势也较为相似:8:00 ~ 16:00 期间相对稳定,差异较少,至 18:00 突降至最低点(图 4);而无性系的胞间  $\text{CO}_2$  浓度的变化则与净光合速率的变化方向有较大程度的相反,即当  $P_n$  降低时往往伴随着  $C_i$  的提高,尤以 18:00 时段为明显(图 4)。

### 2.5 桉树无性系苗期光合作用指标与生长相关

在影响光合作用的主要因子中,光照、温度、气孔导度等都与净光合速率存在着线性或非线性关系<sup>[8]</sup>。光合作用特性与大田 2.5 年生无性系生长数据相关分析结果表明(表 4), $P_n$  与  $g_s$ 、 $WUE$  呈显著的正相关( $r = 0.05$ ),导度增加,气孔开启度加大,显然有利于光合作用的进行; $C_i$  与  $P_n$ 、 $E$ 、 $g_s$  均表现出一定程度的负相关,并与  $P_n$  和  $WUE$  呈显著负相关关系。

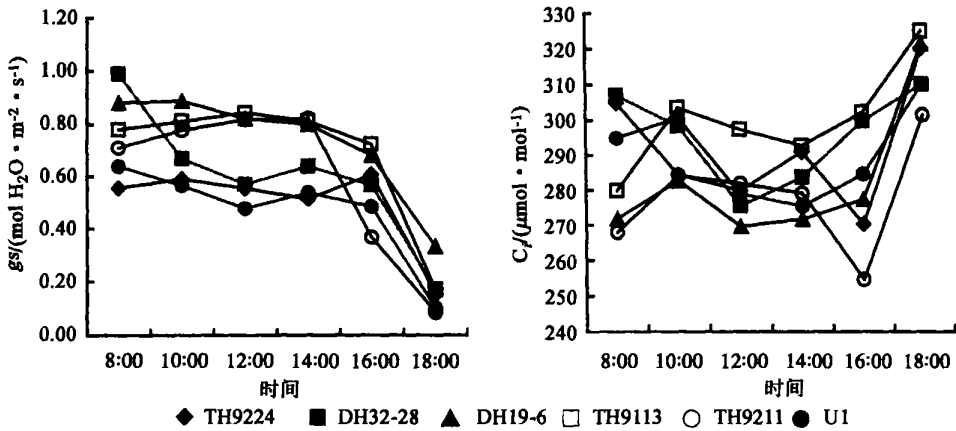


图 4 气孔导度( $g_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )的日变化

表 4 光合作用指标与大田 2.5 年生无性系生长性状相关分析

项目	$P_n$	$E$	$g_s$	$C_i$	$WUE$	$H$	$D_{BH}$	$S_V$
净光合速率( $P_n$ )	1							
蒸腾速率( $E$ )	0.673 4 *	1						
气孔导度( $g_s$ )	0.743 2 **	0.778 4 ***	1					
胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )	-0.769 8 **	-0.153 5	-0.261 5	1				
水分利用效率( $WUE$ )	0.782 1 **	0.099 4	0.325 1	-0.919 1	1			
树高( $H$ )	0.684 1 *	0.516 9	0.539 6	-0.255 5	0.495 2	1		
胸径( $D_{BH}$ )	0.600 5	0.677 4 *	0.699 7 *	-0.006 1	0.231 3	0.919 7 ***	1	
单株材积( $S_V$ )	0.622 4 *	0.611 2	0.646 5 *	-0.075 4	0.320 4	0.962 0 ****	0.990 9 ****	1

注: \*、\*\*、\*\*\*分别表示在 10%、5%和 1%水平上差异显著。

除  $C_i$  与树高、胸径和单株材积呈微弱的负相关关系外,  $g_s$ 、 $P_n$ 、 $E$  和  $WUE$  与生长指标均呈正相关关系,其中  $P_n$  与树高及单株材积,  $E$  与胸径,  $g_s$  与胸径及单株材积呈较显著的相关关系(=0.10)。据此对桉树良种无性系进行苗期选择,可有效缩短选育周期,在更短的时间内培育出桉树产业化生产上急需的优良无性系。

### 3 结果与讨论

(1) 尾叶桉净光合速率与光强呈显著的二次曲线相关关系,光响应的饱和点为  $1\ 967.7\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ 。

(2) 桉树无性系具有较高的净光合速率与蒸腾速率,不同无性系各项光合生理生态指标差异显著,杂种桉无性系的光合作用能力普遍较尾叶桉纯种无性系为高;尾 × 巨桉、尾 × 细桉等生长量较好的无性系较尾 × 赤桉和尾叶桉无性系的水分利用效率更高,光合能力更强。

(3) 净光合速率、蒸腾速率及气孔导度三者日变化进程有一定的相似性,8:00~16:00 期间相对稳定,差异较少,至 18:00 突降至最低点。胞间  $CO_2$  浓度的日变化趋势与净光合速率相反,即当  $P_n$  降低时往往伴随着  $C_i$  的提高,18:00 时段尤为明显。

(4) 净光合速率、气孔导度、蒸腾作用与树高、胸径、单株材积等生长指标存在较显著的正

相关关系,为桉树无性系早期选择提供了可行性;在苗期进行桉树无性系的选择,可大大缩短优良无性系的选育时间,对当前华南地区桉树人工林建设具有重要意义。

### 参考文献:

- [1] 祁述雄. 中国桉树[M]. 北京:中国林业出版社,1989. 21~35
- [2] 陈天杏,邓端文,潘永言,等. 桉树生理生态特性研究初报[A]. 见:曾天勋. 雷州短轮伐期桉树生态系统研究[C]. 北京:中国林业出版社,1995. 13~20
- [3] Mckenney D W, Davis J S, Turnbull J W, et al. The impact of Australian tree species research in China. Canberra[J]. ACIAR Economic Assessment Series, 1991(12): 6~7
- [4] SAS Institute. SAS/STAT User's Guide for Personal Computers. Release 6.03 edition[M]. Gary, NC, USA: SAS Institute. 1988
- [5] 李国泰. 8种园林树种光合作用特征与水分利用效率比较[J]. 林业科学研究, 2002, 15(3): 291~296
- [6] 陈应龙,弓明钦,陈羽,等. 外生菌根接种对红锥生长及光合作用的影响[J]. 林业科学研究, 2001, 14(5): 514~522
- [7] 陈德祥. 全球气候变化背景下几种主要热带植物光合特性研究[D]. 北京:中国林业科学研究院, 2002
- [8] 沈允钢,施教耐,许大全. 动态光合作用[M]. 北京:科学出版社,1998. 126~152

## Study on Photosynthesis of Eucalyptus Clones Seedling

LU Zhao-hua, XU Jian-min, CHEN Ru-xiang, LI Guang-you, BAI Jia-yu, CHEN De-xiang

(Research Institute of Tropical Forestry, CAF, Guangzhou 510520, Guangdong, China)

**Abstract:** The photosynthesis of 6 superior eucalyptus clones were tested. The results were as follows: The net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of *E. urophylla* and irradiance had a conic correlation evidently, the light response saturation point was  $1\ 967.7\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ . All photosynthesis were significantly different among clones,  $P_n$  and transpiration rate ( $E$ ) of the eucalyptus clones were higher than other local broad-leaved tree species. Some clones of *E. urophylla*  $\times$  *E. grandis* and *E. urophylla*  $\times$  *E. tereticornis* grew not only faster than those of clones of *E. urophylla*  $\times$  *E. camaldulensis* and *E. urophylla*, but also with high water used efficiency ( $WUE$ ) and stronger ability of photosynthesis. The daily variation of  $P_n$ ,  $E$  and leaf conductance ( $g_s$ ) were similar, but leaves of intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) and  $P_n$  showed the other way round in the diurnal courses.  $P_n$ ,  $g_s$  and  $WUE$  had positive correlation with the  $H$ ,  $D_{BH}$  and  $S_V$ , these results could be useful for early selection of superior eucalyptus clones.

**Key words:** eucalyptus; clones; photosynthesis; early selection