

日本落叶松 × 长白落叶松杂种光合性状的 父、母本效应研究*

许晨璐¹, 孙晓梅^{1**}, 张守攻¹, 董健²

(1. 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;

2. 辽宁省林业科学研究所, 辽宁 沈阳 110032)

摘要:以辽宁大孤家杂种实生采穗园中的采穗母株为研究材料,对3个不同母本与同一多父本混合花粉杂交组合家系及3个同一母本与不同单一父本杂交组合家系进行了光响应曲线及CO₂响应曲线的测定,以分析父母本对日本落叶松 × 长白落叶松杂种光合性状的影响。结果表明:不同母本与同一多父本混合花粉杂交组合间的表观量子效率、暗呼吸速率、羧化效率存在显著差异,光补偿点、CO₂补偿点存在极显著差异,其他指标差异不显著,表现出较强的母本效应;同一母本与不同父本杂交组合间只有暗呼吸速率差异极显著,其他指标差异不显著,表现出较弱的父本效应。在高光效亲本选择时,应特别重视母本对杂种的影响。

关键词:日本落叶松 × 长白落叶松杂种; 光合性状; 父、母本效应

中图分类号:S791.22

文献标识码:A

Maternal and Paternal Effects on Photosynthetic Characteristics of Several *Larix kaempferi* × *L. olgensis* Hybrids

XU Chen-lu¹, SUN Xiao-mei¹, ZHANG Shou-gong¹, DONG Jian²

(1. Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry

Administration, Beijing 100091, China; 2. Liaoning Academy of Forestry, Shenyang 110032, Liaoning, China)

Abstract: In order to investigate maternal and paternal effects on photosynthetic characteristics of *Larix kaempferi* × *L. olgensis* hybrids, The light response curve and CO₂ response curve were examined among three poly-crossed families and three full-sib families. Results demonstrated that significant differences existed in apparent quantum yield, dark respiration rate, carboxylation efficiency and very significant differences existed in light compensation point, CO₂ compensation point among poly-crossed families, while very significant differences was detected only in dark respiration rate of three full-sib hybrid families. Maternal effect played a major role in determining photosynthetic characteristics of *Larix kaempferi* × *L. olgensis* hybrids. More attention should be paid to maternal effects when selecting high photosynthetic efficiency parents which are used for breeding for high photosynthetic efficiency.

Key words: *Larix kaempferi* × *L. olgensis* hybrid; photosynthetic characteristics; maternal and paternal effects

林木90%的干物质来自光合作用,但长期以来清光合作用与生长量成正相关关系之后,以提高光
合作用与生长量的关系一直存在争议。在逐渐认合效率为目标的林木育种逐渐受到重视,但目前这

收稿日期:2009-06-04

基金项目:国家“十一五”科技支撑课题(2006BAD01A14)和国家“973”计划项目(2009CB119100)

作者简介:许晨璐(1982—),男,河北怀来人,博士研究生。

* 中国林业科学研究院林业研究所马常耕和王笑山研究员审阅本文,并提出修改意见,特此致谢!

** 通讯作者。

方面的研究仅限于不同基因型光合效率的比较^[1-4]。研究表明:光合性状在子代与亲本之间存在着复杂的相关关系^[5],父母本的选择对培育出高光效子代是重要的^[6-7]。在筛选具有良好光合特性亲本的基础上进一步利用其杂种优势,在后代中选择高光效种质是培育高产品种的有效途径^[8],经该途径筛选出的高光效大豆(*Glycine max* Merr.)品种的产量获得大幅度提高^[9]。光合性状的亲本遗传模式具有显著的物种特异性^[10],母本效应^[11-13]或父本效应^[10,14-15]占主导均有报道。与作物多世代聚合育种相比,由于林木生长周期长,其育种主要依赖于双亲的配合力及目标性状的一次重组,因此,父母本选择更具有决定性意义,而木本植物中开展父、母本效应对光合性状影响的研究还不多见^[10,14-16]。

日本落叶松 × 长白落叶松(*Larix kaempferi* Carr. × *L. olgensis* Herry.)杂种(以下简称日 × 长杂种)具有母本的速生性及父本的抗寒性,是东北地区重点发展的落叶松杂种型(杂种优势群)。本文以3个不同母本与同一多父本混合花粉杂交组合家系及3个同一母本与不同单一父本杂交组合家系为试材,进行光响应曲线及CO₂响应曲线的测定,以期了解父、母本效应对杂种子代光合性状的影响,为高光效亲本的选配提供参考。

1 材料与方 法

1.1 研究材料

试验在辽宁清原县大孤家林场杂种采穗园中进行,立地条件一致。3个不同母本同一多父本混合花粉(4个长白落叶松无性系花粉等量混合)日 × 长杂交组合家系(日永8 × 长混、日清4 × 长混、日永85 × 长混)为1995年杂交制种,1996年春播种育苗,1997年建采穗园;3个相同母本不同父本日 × 长杂交组合家系(日永85 × 长12、日永85 × 长13、日

永85 × 长4C)及日永85自由授粉家系均为1996年杂交制种,1997年春播种育苗,1998年建采穗园。采穗园定植株行距均为1 m × 1 m,母株采用高柱式整形修剪,定高1.3 m,长势健壮、一致,穗条均为当年萌发枝条。

1.2 测定方法

试验于2008年6月11—14日、7月1日—14日晴朗无风的天气条件下进行。采用美国Li-COR公司生产的Li-6400光合测定仪的光响应自动测量程序进行光响应曲线的测定,在每天上午9:00—11:00进行测定,同时保证测定前光诱导充分。用2台仪器进行对比测定,交替使用仪器以减少系统误差。红蓝光源(LED)光强梯度设定为1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、160、120、80、30、0(μmol · m⁻² · s⁻¹)共13个点,叶面温度控制在30℃,CO₂浓度控制在420 μmol · mol⁻¹,每点读数时间设定为120~180 s。

每天下午2:00—4:00测定CO₂响应曲线。CO₂浓度设为2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、170、140、110、84、60(μmol · mol⁻¹)共15点,控制叶面温度为30℃,光强设为1 200 μmol · m⁻² · s⁻¹,每点的读数时间为70~330 s。

对不同母本与同一多父本混合花粉杂交组合家系,随机选择9~10个样株进行测定,对同母本不同父本杂交组合家系,随机选择6个以上样株进行测定,每个样株作为1次重复。选取受光条件、大小一致,健壮无病虫害的针叶进行测定,测定结束之后立即采下叶子,用数显游标卡尺(精度为0.01 mm)测定其长和宽(针叶形状为矩形),计算叶面积。

1.3 数据处理

用Origin7.0软件进行响应曲线的拟合,最大净光合速率(P_{\max})采用非直角双曲线公式拟合^[17]:

$$P_n = \frac{AQY \cdot PAR + P_{\max} - \sqrt{(AQY \cdot PAR + P_{\max})^2 - 4K \cdot AQY \cdot PAR \cdot P_{\max}}}{2K} - Rd$$

式中: P_n -净光合速率; AQY -表观量子效率; PAR -光照强度; P_{\max} -最大净光合速率; Rd -暗呼吸速率; K -曲角。

对低光强(200 μmol · m⁻² · s⁻¹)下的光响应曲线进行直线回归计算表观量子效率、暗呼吸速率、光补偿点,回归方程为:

$$P_n = -Rd + AQY \times PAR$$

当 $P_n = 0$ 时, PAR 即为光补偿点(LCP),光饱和点

(LSP)用如下公式计算:

$$P_{\max} = -Rd + AQY \times LSP$$

在低胞间CO₂浓度(C_i 小于200 μmol · mol⁻¹)下的CO₂响应曲线进行直线回归,回归方程为:

$$P_n = -R_p + CE \times C_i$$

式中: P_n -净光合速率; R_p -光呼吸速率; CE -羧化效率; C_i -胞间CO₂浓度。

当 $P_n = 0$, C_i 即为CO₂补偿点 Γ 。因光下暗呼

吸很小,所以可以把回归直线与Y轴的交点,即光下叶片向无CO₂的空气中释放CO₂的速率近似看作光呼吸速率R_p。

对拟合效果较好的样本(光响应曲线所计算出的参数需R²大于0.96,CO₂响应曲线所计算出的参数需R²大于0.92)进行统计。用Matlab 6.0统计软件进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 不同母本与同一多父本混合花粉杂交组合间光合性状的比较及母本效应

2.1.1 光响应曲线参数的比较 由表1可知:落叶松杂种的最大净光合速率表现出一定差异,日永85×长混最高,日清4×长混最低,但不同杂交组

间差异不显著。日永85×长混的光饱和点比其余2个组合的高,表明其抗强光的能力较强,但3者差异不显著。各杂交组合的光饱和点均低于1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹,而晴天大部分时间的光强超过该值,因此要尽可能地选育光饱和点高的家系以提高抗强光胁迫的能力。日永8×长混的光补偿点极显著低于其他2个杂交组合(P=0.001),表明其利用弱光的能力更强。日清4×长混的表观量子效率显著低于其他2个组合(P=0.041),故其吸收与转换光能的色素蛋白复合体可能较少,利用弱光的能力要弱一些。日永8×长混的暗呼吸速率显著低于其他2个组合(P=0.019),有助于其光合产物的积累。

表1 不同母本与同一多父本混合花粉杂交组合间光响应曲线参数的比较

杂交组合	最大净光合速率/ (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光饱和点/ (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光补偿点/ (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	表观量子效率/ (mol·mol ⁻¹)	暗呼吸速率/ (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)
日永8×长混	35.5±12.7a	757.5±123.70a	36.8±11.9B	0.047 0±0.006 9a	1.72±0.54b
日清4×长混	26.21±3.48a	796.4±2.26a	67.6±22.9A	0.035 2±0.004 0b	2.43±0.99a
日永85×长混	39.47±2.50a	914.4±104.80a	60.7±16.6A	0.044 5±0.010 5a	2.64±0.82a

注:数字后字母不同者表示差异显著,其中大写字母p<0.01,小写字母p<0.05,下同。

2.1.2 CO₂响应曲线参数的比较 CO₂饱和阶段的净光合速率常被称为光合能力,表示叶片不受光、温、水、CO₂等环境条件限制时潜在的光合速率^[18],以光强为1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹、CO₂为2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹的净光合速率作为光合能力进行比较,从表2可以看出:3个杂交组合间光合能力存在差异,日永85×长混的光合能力最高,日清4×长混最低,但3者差异不显著。日清4×长混的羧化效率显著低于其他2个组合(P=0.017),表明其有活性

的Rubisco的量较少,在低CO₂浓度条件下不具有较高的光合速率。因CO₂浓度是光合作用的重要限制因素,CO₂补偿点低的物种常常具有净光合速率高、生长量大的特点,故CO₂补偿点也常常被用作选育优良品种的指标^[19]。日清4×长混的CO₂补偿点极显著高于其他2个组合,而另2个杂交组合较为接近。植物通过光呼吸起到保护光合器官的作用,然而这种功能的发挥是以生产力损失为代价的,3个杂交组合的光呼吸速率的差异很小。

表2 不同母本与同一多父本混合花粉杂交组合间CO₂曲线参数的比较

杂交组合	光合能力/ (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	羧化效率/ (mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光呼吸速率/ (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	CO ₂ 补偿点/ (μmol·mol ⁻¹)
日永8×长混	38.69±3.95a	0.074 0±0.007 4a	7.99±1.53a	112.9±14.15B
日清4×长混	31.70±7.81a	0.045 5±0.008 4b	7.00±1.34a	155.4±24.00A
日永85×长混	44.18±5.95a	0.067 4±0.017 7a	7.42±1.91a	111.1±12.70B

2.2 同母本与不同父本杂交组合间光合性状比较及父本效应

2.2.1 光响应曲线参数的比较 以日永85为母本,对同母本不同父本杂交组合间的光合差异进行了比较。从表3可见:3个杂交组合的最大净光合速率、光饱和点、表观量子效率均低于纯种(日永85);光补偿点均高于纯种;除日永85×长13外,其

他2个杂交组合的暗呼吸速率高于纯种。日永85×长4C的最大净光合速率、光补偿点和表观量子效率均高于其他2个杂交组合,但是其光饱和点较低,表明其对光能的利用范围较窄,暗呼吸速率最高也不利于它的光合产物的积累。日永85×长12的最大净光合速率和光饱和点均最低,表明其对强光的利用能力最差。日永85×长13的表观量子效率最低,

表明其利用弱光的效率最差,但是其利用强光的能力较强(光饱和点最高),其暗呼吸速率最低。方差分析结果表明:3个杂交组合间只有暗呼吸速率的

差异极显著($p=0.007$),表明父本对杂种组合的影响很有限。

表3 同母本与不同父本杂种组合间光响应曲线参数的比较

杂交组合	最大净光合速率	光饱和点 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点	表观量子效率/ ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	暗呼吸速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
日永85×长12	38.27±0.77a	879.9±96.7a	61.39±18.43a	0.0431±0.0100a	2.54±0.59B
日永85×长13	43.04a	1017.8a	53.05±16.72a	0.0403±0.0111a	2.06±0.76C
日永85×长4C	44.75a	900.2a	68.80±10.73a	0.0514±0.0090a	3.48±0.48A
日永85	51.85±19.6	1034.1±400.6	43.7±13.9	0.0520±0.0020	2.30±0.80

注:无标准差的数值为孤值。

2.2.2 CO₂ 响应曲线参数的比较 由表4可知:3个杂交组合的羧化效率、光呼吸速率均低于日永85,CO₂ 补偿点均高于日永85。杂交组合的光合能力与母本非常接近;除日永85×长13外,杂交组合的光合能力均低于纯种。3个杂交组合的羧化效率

非常接近,日永85×长13略高;日永85×长12的光呼吸速率及CO₂ 补偿点均最低。3个杂交组合间各指标差异均没有达到差异显著水平,说明父本对杂种的影响并不大。

表4 同母本不同父本日×长杂交组合间CO₂ 响应曲线参数的比较

杂交组合	光合能力/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	羧化效率/ ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光呼吸速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	CO ₂ 补偿点/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)
日永85×长12	42.97±8.32a	0.0708±0.0204a	7.65±2.20a	108.2±2.6a
日永85×长13	45.54±3.48a	0.0715±0.0085a	7.96±1.66a	111.3±16.1a
日永85×长4C	43.84±6.03a	0.0690±0.0327a	8.32±4.70a	119.4±18.4a
日永85	45.26±3.36	0.0840±0.0105	8.99±0.72	107.8±10.5

3 结论与讨论

研究表明,父母本都会对落叶松杂种的光合性状产生影响,母本显著影响杂种的表观量子效率、暗呼吸速率、羧化效率、光补偿点和CO₂ 补偿点,而父本只是对暗呼吸速率有极显著影响。母本效应大于父本效应,这与对玉米(*Zea mays* L.)^[11]、水稻(*Oryza sativa* L.)^[20]的研究结果一致。由此在进行落叶松高光效育种亲本选择时,母本必须是高光效基因型,父本可以选择当地生长、干型优良的基因型。

也有父本效应大于母本效应的报道,如:杂种夏腊梅(*Sinocalycanthus chinensis* × *Calycanthus floridus*)的光合能力与父本相似,较母本表现出明显优势^[14]。红云杉与黑云杉的杂种(*Picea rubens* × *P. mariana*)的最大量子效率(F_v/F_m)、开放的PS II反应中心的激发能捕获效率(F_v'/F_m')^[10]、叶绿素含量主要受父本控制^[15],这可能与叶绿体的父系遗传有关^[21-23]。

另有研究结果表明:光合性状的亲本遗传模式具有显著的物种特异性,如:超高产水稻在光能捕获、转化和电子传递方面更接近父本,而在光合碳固

定方面更靠近母本^[24]。另一篇文章发现水稻的光合速率、光合功能期、CO₂ 补偿点及饱和点等性状受母本(不育系)影响大,父本(恢复系)对叶绿素含量、叶片寿命和量子效率等性状作用较大^[25]。桃(*Prunus persica* L.)子代的光合能力随着父本的不同而表现不同,水蜜桃(*Prunus persica* L. Batsch cv. 'Hujingmilu')与水蜜桃杂交后代的光合能力较父本高,而水蜜桃与蟠桃(*P. persica* var. *platycarpa* Bailey)杂交后代的光合能力却比其父本的低^[16]。

日清4×长混的光合能力、最大光合速率、表观量子效率、羧化效率最低,而光补偿点、CO₂ 饱和点最高,光合效率表现最差,而其幼林生长表现也是最差的;日永85×长混的光合能力、最大净光合速率、光饱和点最高,CO₂ 补偿点最低,其幼林生长表现也较好^[26],这表明光合效率与生长可能存在着一定的正相关^[4,27-28],故在生长表现优良的家系内可能更容易选择出光合效率高的基因型。

本文是对多父本混合授粉杂交子代进行研究,由于使用的是混合花粉,虽然重复数为9个以上,母本效应研究还不够理想,有待进一步开展多个日本落叶松与长白落叶松亲本材料的双列杂交试验进行

验证。

比较同母本不同父本杂种组合间的光合参数发现,不会出现某一组合在所有光合指标上都强的现象。这是因为光合作用是一个涉及到多个步骤的复杂过程,各光合参数只是从某一角度反映一种局部的光合状态;组合间 CO_2 补偿点存在着较大的差异,而前人很早就认为 CO_2 补偿点是评价林木光合性能的一个可靠指标^[29],这提示进行指标筛选的必要。

参考文献:

- [1] 吴承祯,侯智勇,洪伟,等. 桉树无性系光合光响应研究[J]. 福建林学院学报,2008,28(3):198-202
- [2] 江锡兵,李博,张志毅,等. 美洲黑杨与大青杨杂种无性系苗期光合特性研究[J]. 北京林业大学学报,2009,31(5):151-154
- [3] 曹珂,朱更瑞,冯义斌,等. 杏、李和杏李光合特性比较及优质种质筛选[J]. 植物遗传资源学报,2007,8(3):331-335
- [4] 贺立红,贺立静,梁红,等. 银杏不同品种叶绿素荧光参数的比较[J]. 华南农业大学学报,2006,27(4):43-46
- [5] 胡延吉,赵檀方. 小麦光合作用的遗传和改良潜力的初步研究[J]. 中国农业科学,1995,28(增刊):14-21
- [6] 刘振业,刘贞琦. 作物光合作用的遗传与育种研究进展[J]. 贵州农学院学报,1991,10(2):20-28
- [7] 赵明,杨相勇,赵秀琴,等. 利用野生资源进行水稻高光效资源创新[M]//. 匡廷云. 作物光能利用效率与调控. 济南:山东科学技术出版社,2004:318-336
- [8] 段美娟,唐海燕,袁定阳,等. 水稻关键光合功能因子及高光效育种途径刍议[J]. 杂交水稻,2008,23(4):1-3
- [9] 杜维广,张桂茹,满为群,等. 大豆高光效品种(种质)选育及高光效育种再探讨[J]. 大豆科学,2001,20(2):110-115
- [10] Major J E, Barsi D C, Mosseler A, et al. Predominant paternal inheritance pattern of light-energy processing adaptive traits in red and black spruce hybrids [J]. Can J For Res, 2007, 37(2): 293-305
- [11] 赵明,王美云. 玉米亲本及杂交种光合速率的关系[J]. 北京农业大学学报,1995,21(3):265-269
- [12] 张其德,朱新广,王强,等. 冬小麦杂种 F1 及其亲本光合特性的研究初报[J]. 作物学报,2001,27(5):653-657
- [13] 季本华,焦德茂. 光抑制条件下水稻籼粳亚种及其正反交 F₁ 杂种的 PS II 光化学效率和 CO_2 交换特点[J]. 植物学报,1999,41(5):508-514
- [14] 盛宁,姚青菊,任全进. 夏腊梅和美国腊梅属间杂种形态和光合生理特征[J]. 浙江林学院学报,2008,25(6):728-732
- [15] Major J E, Barsi D C, Mosseler A, et al. Genetic variation and control of chloroplast pigment concentrations in *Picea rubens*, *Picea mariana* and their hybrids. I. Ambient and elevated [CO_2] environments[J]. Tree Physiol. 2007, 27(3): 353-364
- [16] 姜卫兵,庄猛,戴美松,等. 桃不同杂交组合亲后代品种的光合特性初探[J]. 江苏农业科学,2005(4):66-68
- [17] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intercellular resistance to photosynthetic CO_2 fixation: a critical analysis of the methods used[J]. Annals of Botany, 1977, 41:789-800
- [18] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出版社,2002:44-45
- [19] Medrano R E, Keys A J, Lawlor D W, et al. Improving plant production by selection for survival at low CO_2 concentrations [J]. J Exp Bot, 1995, 46:1389-1396
- [20] 焦德茂,季本华,童红玉,等. 水稻籼粳亚种杂交 1 代的光合光抑制特性[J]. 植物学报,1994,36(3):190-196
- [21] Sutton, B C S, Flanagan D J, Gawley J R, et al. Inheritance of chloroplast and mitochondrial DNA in *Picea* and composition of hybrids from introgression zones [J]. Theor Appl Genet, 1991, 82(2):242-248
- [22] Neale D B, Wheeler N C, Allard R W. Paternal inheritance of chloroplast DNA in Douglas-fir [J]. Can J For Res, 1986, 16(5): 1152-1154
- [23] Wagner D B, Furnier G R, Saghai-Marouf M A, et al. Chloroplast DNA polymorphisms in lodgepole and jack pines and their hybrids [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1987, 84(7): 2097-2100
- [24] 欧志英,彭长连,林桂珠. 田间条件下超高产水稻培矮 64S/E32 及其亲本旗叶的光合特性 [J]. 作物学报, 2005, 31(2): 209-213
- [25] 翟虎渠,曹树青,唐运来,等. 籼型杂交水稻光合性状的配合力及遗传力分析[J]. 作物学报,2002,28(2):154-160
- [26] 孙晓梅,张守攻,王笑山,等. 日本落叶松 × 长白落叶松杂种组合间生根性状及幼林生长的遗传变异[J]. 林业科学,2008,44(4):41-47
- [27] Ceulemans R, Impens U, Steenackers V. Variations in photosynthetic, anatomical, and enzymatic leaf traits and correlations with growth in recently selected *Populus* hybrids [J]. Can J Bot, 1987, 17: 273-283
- [28] 周永斌,马学文,姚鹏,等. 不同生长速度杨树品种的光合生理生态特性研究 [J]. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(3): 336-339
- [29] Cannell M G R, Last F T. Tree physiology and yield improvement [M]. London, New York: Academic Press, 1976:46-47