

3 种落叶松苗期光能利用效率的比较

许晨璐, 孙晓梅*, 张守攻

(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)

关键词: 落叶松; 苗期; 光合生产力

中图分类号: S791.22

文献标识码: A

Photosynthetic Productivity of Seedlings of Three Larch Species in the Mountainous Area of Hebei Province

XU Chen-lu, SUN Xiao-mei, ZHANG Shou-gong

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

Abstract: The photosynthetic rate of *Larix olgensis*, *L. kaempferi* and *L. gmelinii* seedlings were measured in the mountainous area of Hebei province during July to September, 2009. The relevant physiological and morphologic indexes were also investigated to compare their photosynthetic productivities. The results showed that *L. gmelinii* exhibited the maximum CO₂ assimilation capacity, followed by *L. kaempferi* and *L. olgensis*, but the differences were not significantly. The physiological and morphologic indexes of these species varied significantly; *L. olgensis* exhibited the lowest specific leaf weight compared with *L. gmelinii* and *L. kaempferi*. The variation in lateral quantity, lateral length, lateral diameter, needle width and needle length among these species reached significantly level, ranked as *L. kaempferi* > *L. olgensis* > *L. gmelinii*. In summary, although the photosynthetic capacity per unit leaf area of *L. kaempferi* was constricted in this region, the largest whole-seedling leaf area and longest growth period made *L. kaempferi* grow faster than the other species. The photosynthetic productivity ranked as *L. kaempferi* > *L. gmelinii* > *L. olgensis*.

Key words: larch; seedling; photosynthetic productivity

林木 90% 以上的干物质来自光合作用, 单位时间内光能利用效率(包括光能截获能力和光能转化效率)是衡量林木生长潜力的重要指标。光能截获能力主要与叶面积大小及其发展有关, 光能转化效率主要与单叶光合速率有关。自发现光合速率在不同个体间存在明显差异后, 以提高光能利用效率为目标的“高光效育种”受到育种学家的重视^[1-3], 而通过选配高光效种质进行有目的杂交已成为高光效育种的重要手段^[4]。落叶松(*Larix* spp.) 种间杂交

容易, 杂种优势明显, 杂种优势利用是其遗传改良的主要手段^[5], 而探索不同生态区各自最适宜的杂交型(指相应的亲本种和正反交模式)是一项基础工作^[6]。前人对落叶松光合性能的研究主要集中在不同种间光合特性的比较^[7-8], 或杂种与其亲本光能利用效率的比较^[9], 并未开展种间光能利用效率差异研究。为此在冀北山区以当地华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii* Mayr.) 为对照, 比较 3 个外来树种长白落叶松(*L. olgensis* Hreey.)、日本落叶松(*L.*

kaempferi Carr.) 和兴安落叶松 (*L. gmelinii* Rupr.) 在生长季中、后期单叶净光合速率的差异, 结合其他与光能利用效率有关的生理和形态指标, 初步了解种间光能利用效率差异, 以期为冀北山区进一步开展落叶松种间杂交, 利用光合杂种优势进行遗传改良, 加速强杂交优势组合选育提供参考。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验测定于2009年7—9月在河北省围场县木兰林管局龙头山种苗场(41°59'N, 117°41'E)进行。当地平均海拔883 m, 年均降水量380~560 mm, 年均气温4.7 °C, 7—9月平均气温22 °C。试验材料为日本落叶松、长白落叶松和兴安落叶松1年生苗, 于2009年4月中旬从辽宁、黑龙江调入, 以当地华北落叶松1年生苗为对照。试验苗于4月中旬移植到立地条件相同的同一苗圃地内, 密度为180株·m⁻², 苗期管理采用常规管理, 4种落叶松苗期管理一致。

1.2 研究方法

在晴朗无风的天气, 采用美国LI-COR公司生产的Li-6400便携式光合仪测定光合速率日变化。选择生长正常、受光环境一致的苗木作为标准株, 每天每树种测定3株, 重复测定7次(7月23日、7月26日、7月30日、8月29日、8月30日、9月11日和9月12日), 每个树种共测定21株。使用6400-05簇状叶室对侧枝上的一段散生叶进行测定, 待仪器读数稳定后, 每隔10 s记录1次数据, 连续记录3次。每日从7:00至日落每隔2 h测定1次, 每次测定在25 min内完成, 交替测定以减少测定时间对结果的影响及系统误差。全天测定结束之后立即采下叶片, 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, 以叶面积重新计算光合数据。日均值为全天净光合速率的平均值, 用SPSS软件进行方差分析和多重比较。

于生长季末进行生长量、形态及生理指标的测定, 包括苗高、当年高、地径、侧枝数、侧枝长、侧枝直径、叶密度、叶宽、叶长、比叶重及叶绿素含量等, 计算单叶叶面积和全株总叶面积。叶密度为主梢中上部每1 cm区间段内散生叶总数。

单叶叶面积 = 叶宽 × 叶长

全株总叶面积 = 单叶叶面积 × 叶密度 × 侧枝长 × 侧枝数

比叶重 = 叶片干质量 / 叶面积

每种采集30片鲜叶, 测得叶面积后, 80 °C烘至质量恒定并称质量(精度0.0001 g), 计算比叶重; 侧枝数、侧枝长、侧枝直径和叶密度的样本数均为15个, 其余指标的样本数为30个。叶绿素含量采用乙醇浸提法测定^[10], 样本数为5个。

2 结果与分析

2.1 落叶松苗期净光合速率的比较

光合速率除受测定材料的遗传特性影响外, 还与测定时的天气状况密切相关。7—9月的气温和相对湿度见图1、2。气温和相对湿度日变化曲线呈单峰型和U型, 且皆为7月>8月>9月。

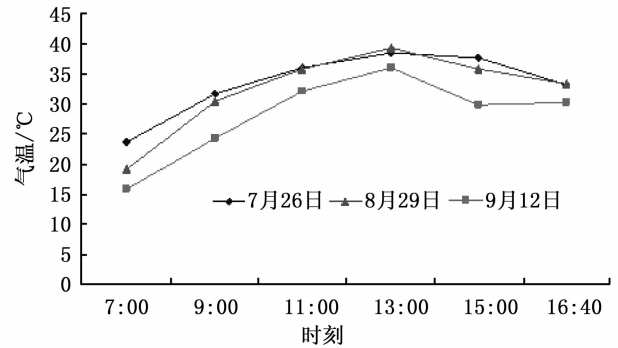


图1 7—9月气温的日变化(16:40为落日时刻)

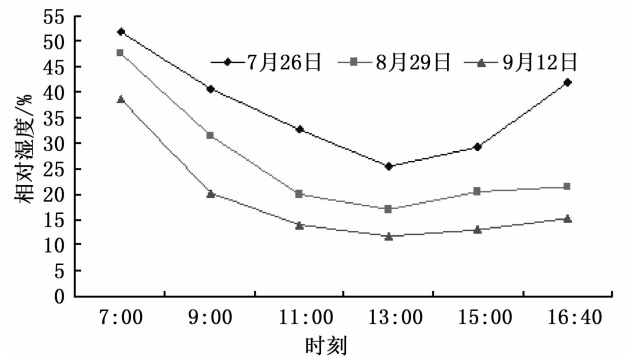


图2 7—9月相对湿度的日变化(16:40为落日时刻)

表1所示:综合3个月的结果看, 华北落叶松净光合速率日均值达到 $9.17 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其值显著大于其他3个外来种; 兴安落叶松净光合速率日均值为 $7.74 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 比日本落叶松高 $0.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 长白落叶松净光合速率日均值最低, 为 $6.64 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 但三者之间的差异并不显著。

7月兴安落叶松月均净光合速率最高, 达到 $10.75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (表1), 分别比长白落叶松、

日本落叶松和华北落叶松高 16.0%、18.7% 和 18.4%。从7月至9月,3个外来树种的净光合速率月均值逐渐降低,长白落叶松下降更快些;而华北落叶松的净光合速率于8月份达到最大值,为 9.83

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。从不同月份净光合速率均值看,排序并不一致,7月份长白落叶松大于日本落叶松,而8—9月,日本落叶松大于长白落叶松。

表1 落叶松净光合速率日均值的比较

样株编号	测定日期(月-日)	净光合速率/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$			
		长白落叶松	日本落叶松	兴安落叶松	华北落叶松
1	07-23	9.12	6.83	7.33	8.61
2	07-23	6.54	6.14	5.44	6.68
3	07-23	6.51	6.00	7.15	5.81
4	07-26	8.56	7.28	6.24	8.35
5	07-26	5.40	7.07	6.83	9.64
6	07-26	6.22	5.70	5.85	5.84
7	07-30	8.95	10.21	9.29	12.94
8	07-30	6.51	9.04	6.77	12.17
9	07-30	9.27	9.06	10.75	9.08
	7月均值	9.27 ± 1.50	9.06 ± 1.59	10.75 ± 1.70	9.08 ± 2.54
10	08-29	6.01	10.55	10.52	11.70
11	08-29	9.09	7.88	7.30	11.44
12	08-29	5.99	6.13	8.52	9.57
13	08-30	6.60	6.65	7.80	9.23
14	08-30	6.92	8.03	9.14	7.93
15	08-30	4.00	6.00	7.06	9.14
	8月均值	6.43 ± 1.65	7.54 ± 1.71	8.39 ± 1.30	9.83 ± 1.46
16	09-11	4.60	4.94	5.59	6.36
17	09-11	6.04	4.90	4.49	7.10
18	09-11	3.46	3.67	6.72	5.66
19	09-12	8.40	8.32	9.56	11.28
20	09-12	5.59	8.87	8.88	11.69
21	09-12	5.60	6.59	11.39	12.28
	9月均值	5.62 ± 1.65	6.21 ± 2.07	7.77 ± 2.61	9.06 ± 3.00
	总均值	6.64 ± 1.70 ^b	7.14 ± 1.78 ^b	7.74 ± 1.87 ^b	9.17 ± 2.36 ^a

注:数字后字母不同者表示差异显著($p < 0.05$)。

2.2 落叶松苗生理和形态指标的比较

3个外来种中,日本落叶松的叶绿素 a 含量最高,为 $0.851 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (表2),兴安落叶松的叶绿素 b 含量最高,为 $0.384 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,但三者叶绿素总量的差异不显著。华北落叶松苗叶绿素总量和叶绿素 b 含量分别为 1.632 、 $0.578 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,均显著比其它3种落叶松苗的高,华北落叶松叶绿素 a 含量显著比长白落叶松和兴安落叶松的高,与日本落叶松不显著。

与光能利用效率有关的形态指标中,除叶密度

种间差异不显著外,其它形态指标种间的差异均显著(表3),其中,日本落叶松的叶宽和单叶叶面积显著大于长白落叶松和兴安落叶松,叶长显著大于兴安落叶松,比叶重显著大于长白落叶松,这表明日本落叶松虽单叶面积最大,但并不稀薄,所含的蛋白复合体较多,有助于其进行光合作用。长白落叶松的比叶重显著低于其他2个树种,较低的比叶重虽有助于其在一定的生物量条件下产生更多的叶面积进行光合作用,但单叶的光合能力因所含的光合蛋白少而下降。

表2 4种落叶松种间叶绿素含量差异

指标	长白落叶松	日本落叶松	兴安落叶松	华北落叶松
叶绿素总量/ $(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	1.092 ± 0.157 ^b	1.207 ± 0.186 ^b	1.209 ± 0.179 ^b	1.632 ± 0.305 ^a
叶绿素 a / $(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	0.789 ± 0.099 ^b	0.851 ± 0.124 ^{ab}	0.826 ± 0.107 ^b	1.055 ± 0.122 ^a
叶绿素 b / $(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	0.303 ± 0.061 ^b	0.356 ± 0.065 ^b	0.384 ± 0.074 ^{ab}	0.578 ± 0.185 ^a

注:数据为平均值 ± 标准差,数字后字母不同者表示差异显著($p < 0.05$)。

从表 3 可知:日本落叶松的侧枝数、侧枝长、侧枝直径均显著高于长白落叶松和兴安落叶松,因此,拥有最大的全株总叶面积;兴安落叶松的侧枝长显著低于日本落叶松和长白落叶松,故其全株总叶面积最小。长白落叶松居于日本落叶松和兴安落叶松之间。3 种落叶松苗全株总叶面积的差异显著。

表 3 3 种落叶松苗形态指标的比较

形态指标	长白落叶松	日本落叶松	兴安落叶松
叶宽/mm	1.30 ± 0.12 ^b	1.44 ± 0.07 ^a	1.15 ± 0.08 ^c
叶长/mm	44.22 ± 6.82 ^b	47.14 ± 5.14 ^{ab}	34.85 ± 4.55 ^c
叶面积/mm ²	57.9 ± 11.5 ^b	68.0 ± 9.8 ^a	40.2 ± 6.8 ^c
比叶重/(g · m ⁻²)	70.7 ± 7.5 ^b	83.1 ± 7.9 ^a	78.8 ± 10.8 ^a
叶密度/(片 · cm ⁻¹)	4.56 ± 0.61 ^a	4.52 ± 0.86 ^a	3.96 ± 1.32 ^a
侧枝数/个	5.73 ± 1.62 ^b	9.47 ± 3.94 ^a	5.40 ± 1.18 ^b
侧枝长/cm	11.52 ± 4.28 ^b	17.83 ± 4.95 ^a	6.66 ± 2.60 ^c
侧枝直径/cm	1.80 ± 0.63 ^b	2.79 ± 0.87 ^a	1.53 ± 0.35 ^b
全株总叶面积/cm ²	180.9 ± 92.2 ^b	466.6 ± 129.5 ^a	59.7 ± 49.5 ^c

注:数据为平均值 ± 标准差,数字后字母不同表示差异显著($p < 0.05$,下同)。

2.3 落叶松苗期光能利用效率的比较

单位时间内光能利用效率除包括光合速率外,还包括全株有效叶面积(指总叶面积大小及单叶的合理分布)。从表 3 发现:日本落叶松的全株总叶面积大于长白落叶松和兴安落叶松,这决定了日本落叶松有最大的光合作用面积,在种间光合速率差异不显著的情况下,光合面积成为决定生产力高低的重要指标,由此认为日本落叶松具有最大的光能利用效率,长白落叶松次之。兴安落叶松虽然单叶 CO₂ 同化能力较强,但全株总叶面积最小,故光能利用效率最低,这与生长量数据相一致。表 4 表明:日本落叶松的苗高、当年高和地径分别为 45.27 cm, 19.47 cm 和 7.19 mm,显著大于长白落叶松和兴安落叶松,长白落叶松显著大于兴安落叶松。

表 4 3 种落叶松生长量的差异

指标	长白落叶松	日本落叶松	兴安落叶松
苗高/cm	38.71 ± 5.45 ^b	45.27 ± 8.54 ^a	25.25 ± 7.31 ^c
当年高/cm	15.49 ± 2.18 ^b	19.47 ± 3.67 ^a	9.59 ± 2.78 ^c
地径/mm	5.27 ± 0.98 ^b	7.19 ± 1.13 ^a	4.52 ± 0.79 ^c

3 结论与讨论

长白落叶松、兴安落叶松和日本落叶松是我国北方主要造林树种,尽管前人从生理生态角度对落叶松种间光合特性进行过比较^[8,11-12],但这些研究偏重关注光合速率随环境的变化规律。王文章等^[13]对黑龙江不同地区的落叶松初级生产力进行

了比较,但还未见以育种为目的开展种间光能利用效率比较的报道。由于生长季前期苗木还处于缓苗期,加之阴雨天过多,故未进行光合速率的测定;通过生长季中、后期的测定发现,在冀北山区,兴安落叶松净光合速率日均值最高,日本落叶松次之,长白落叶松最低,但三者苗期单叶净光合速率日均值差异并不显著。从生长季来看,7 月份兴安落叶松净光合速率日均值最高,这可能与其生长期最短有关;长白落叶松净光合速率下降更快,这可能与其光饱和点^[11]及叶绿素含量较低有关。落叶松净光合速率的差异可能与它们各自生长地环境和生态适应性有关,如长白落叶松喜寒冷湿润,与兴安落叶松相比,其耐寒性较差,要求更丰富的降水条件;日本落叶松对土壤、水分要求较高,适应年温差小、凉冷湿润的环境,在气候干旱的地方生长量较小;兴安落叶松更耐寒,适生地降水量 300 ~ 600 mm,与调查地的降水量接近。日本落叶松、长白落叶松的光合速率可能受当地降水量较少的影响,而兴安落叶松发挥了最大的 CO₂ 同化能力。这一观点与 Bongarten 等^[14]对火炬松(*Pinus taeda* Linn.)的研究结论相同。

由于林木 90% 以上的干物质来自光合作用,生长量数据可间接比较长白落叶松、兴安落叶松和日本落叶松间光能利用差异。虽然 3 树种净光合速率日均值和叶绿素含量的差异并不显著,但形态指标间差异显著,这可能是导致生长量显著差异的原因。前人也研究发现,光合面积对林木光能利用效率的贡献远大于光合速率^[9,15-18],光合面积可能是影响 3 种落叶松苗光能利用效率的主要因子。

光合作用作为一动态概念,其速率随时间改变而变化,某一时间点的净光合速率不能全面反映苗木光合能力的大小,不宜作为比较的指标;而净光合速率日均值直接体现了一天中被固定的 CO₂ 量,是评判光能利用效率最直接的光合生理指标。加之一天之中温度、相对湿度和 CO₂ 浓度等环境条件随光强变化而变化,由净光合速率反映出的植物对光强的反应比光响应曲线测定结果更接近真实情况,但由于光合作用的复杂性,在某一环境下种间差异可能体现一定的规律性,但当环境改变或逆境胁迫下不同种对其适应能力不一样,有可能打破原有的规律^[19]。前人认为,在东北地区,日本落叶松的光合能力比兴安落叶松高^[8],而冀北山区刚好相反,这也表明光合改良应重视基因与立地的互作效应,各个

气候区分别自主选育,就近使用^[20]。

参考文献:

- [1] Moss D N, Musgrave R B. Photosynthesis and crop production [J]. *Advances in Agronomy*, 1971, 23:317-336
- [2] Long S P, Zhu X G, Naidu S L, *et al.* Can improved photosynthesis increase crop yields? [J]. *Plant Cell Environ*, 2006, 29:315-330
- [3] Zhu X G, Long S P, Ort D R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield [J]. *Ann Rev Plant Biol*, 2010, 61: 235-261
- [4] 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
- [5] Pâques L E. A critical review of larch hybridization and its incidence on breeding strategies [J]. *Ann Sci For*, 1989, 46: 141-153
- [6] 马常耕,孙晓梅. 我国落叶松遗传改良现状及发展方向[J]. *世界林业研究*, 2008, 21(3):58-63
- [7] 赵溪竹,姜海凤,毛子军. 长白落叶松、日本落叶松和兴安落叶松幼苗光合作用特性的比较研究[J]. *植物研究*, 2007, 27(3): 361-366
- [8] 李文华,吴万兴,鲁周民,等. 4种落叶松的引种效果和光合日进程[J]. *西南林学院学报*, 2006, 26(4):1-4
- [9] 许晨璐,孙晓梅,张守攻. 日本落叶松、长白落叶松及其杂种光合生产力比较[J]. *西北林学院学报*, 2012, 27(4):129-133
- [10] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社, 2002: 129-137
- [11] 毛子军,赵溪竹,刘林馨,等. 3种落叶松幼苗对CO₂升高的光合生理响应[J]. *生态学报*, 2010, 30(2): 317-323
- [12] 姜海凤. 三种落叶松光合生理生态学特性比较研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2003
- [13] 王文章,陈杰,张宝有,等. 落叶松光合特性与初级生产力[J]. *东北林业大学学报*, 1994, 22(4):15-21
- [14] Bongarten, B C, Teskey R O. Dry weight partitioning and its relationship to productivity in loblolly pine seedlings from seven [J]. *For Sci*, 1987, 33:255-267
- [15] 叶金山,王章荣. 杂种马褂木杂种优势的遗传分析[J]. *林业科学*, 2002, 38(4):67-71
- [16] 朱春全,王世绩,王富国,等. 六个杨树无性系苗木生长、生物量和光合作用的研究[J]. *林业科学研究*, 1995, 8(4):388-394
- [17] Samuelson L J, Seiler J R, Feret P P. Gas exchange and canopy structure of 9-year-old loblolly pine, pitch pine and pitch × loblolly hybrids [J]. *Trees*, 1992, 6:28-31
- [18] Matussek R, Schulze E D. Heterosis in hybrid larch (*Larix deciduas* × *leptolepis*). II. Growth characteristics [J]. *Trees*, 1987, 1: 225-231
- [19] 张伟,宋显军,谢甫绶,等. 不同大豆品种光合特性的比较[J]. *大豆科学*, 2008, 27(3):391-396
- [20] 许晨璐. 日本落叶松、长白落叶松及其杂种光合作用比较——落叶松高光效育种探索研究[D]. 北京:中国林业科学研究院, 2009