文章编号:1001-1498(2011)03-0370-09

3年生毛白杨无性系光合特性的比较研究

赵曦阳1,马开峰1,张 明2,边金亮3,焦文燕4,张志毅11

(1. 北京林业大学林木育种国家工程实验室, 林木花卉遗传育种教育部重点实验室, 北京 100083;

- 2. 吉林省四平市林业科学研究院, 吉林 四平 136000;
- 3. 河北省邯郸市峰峰矿区苗圃场,河北 邯郸 056200;
- 4. 河北省邯郸市峰峰矿区林业局,河北 邯郸 056200)

摘要:利用 Lico-6400 便携式光合测定仪,研究了 30 个毛白杨无性系光合指标的变化,并对环境因子与光合指标相关关系进行了探讨。结果表明:毛白杨无性系的净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr) 日变化均呈典型双峰曲线,气孔限制是出现"午休"现象的主要调节因素,胞间 CO_2 浓度(Ci) 日变化曲线呈典型的"V"字型。5 个毛白杨无性系的光合 – 光强(Pn-Par)响应曲线、光合-二氧化碳响应曲线(Pn-Ca)均呈"S"型,且符合 2 次曲线模型,饱和光强下 5 个毛白杨无性系瞬时 Pn 的排序为: $BL204(24.64~\mu mol·m^{-2}·s^{-1}) > BL206(23.76~\mu mol·m^{-2}·s^{-1}) > BL30(21.50~\mu mol·m^{-2}·s^{-1}) > BL207(19.54~\mu mol·m^{-2}·s^{-1}) > BL63(18.64~\mu mol·m^{-2}·s^{-1}) 。饱和 <math>Par$ 和 Ca条件下,无性系 $BL206~\mu mol$ 所量大,达 $BL206~\mu mol$ $BL206~\mu mol$ BL2

关键词:毛白杨;无性系;净光合速率;变异

中图分类号:S792.117

文献标识码:A

Comparative Analysis of the Photosynthetic Characteristics of Three-year-old *Populus tomentosa* Clones

ZHAO Xi-yang¹, MA Kai-feng¹, ZHANG Ming², BIAN Jin-liang³, JIAO Wen-yan⁴, ZHANG Zhi-yi¹

(1. National Engineering Laboratory for Tree Breeding, Beijing Forestry University, Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants, Ministry of Education, Beijing 100083, China; 2. Forestry Science Institute of Siping City,

Siping 136000, Jilin, China; 3. Nursery of Fengfeng Mining District, Handan 056200, Hebei, China;

4. Forestry Bureau of Fengfeng Mining District, Handan 056200, Hebei, China)

Abstract: The photosynthetic characteristics of 30 *Populus tomentosa* clones were measured with lico-6400 photosynthetic instrument, and the relationship between the environmental factors and physiological indicators was studied by correlation analysis and stepwise regression equation. The results showed that the diurnal net photosynthesis rate (Pn) variation of P. tomentosa clones presented a typical double-peak curve, and that stomatal limitation was a major regulatory factor of decreased photosynthesis. The Pn-Par (photosynthetically active radiation) and Pn-Ca

收稿日期: 2010-01-26

基金项目: "十一五"国家科技支撑课题(2006BAD01A15-02)资助

作者简介:赵曦阳(1981-),男,博士.主要研究方向:林木遗传育种.

^{*}通讯作者: 教授,博士生导师. 主要研究方向:林木遗传改良与生物技术.

(CO₂-response) curves of five *P. tomentosa* clones shaped like "S", and also accorded with quadratic equation. Under saturated conditions of the *Ca* and luminous intensity, the *Pn*, light compensation point (lcp), and CO₂ compensation point (ccp) of five selected clones showed significant differences. In addition, with the luminous intensity saturated, the *Pn* rankings of the 5 clones were; BL204 (24.64) > BL206 (23.76) > BL30 (21.50) > BL207 (19.54) > BL63 (18.64 μ mol·m⁻²·s⁻¹). Whereas with the Ca saturated, BL206 had the maximum value (30.15 μ mol·m⁻²·s⁻¹), and BL63 had the minimum value (0.34 μ mol·m⁻²·s⁻¹). Meanwhile, for the five clones, the lcp ranged from 33.08 μ mol·m⁻²·s⁻¹ to 81.17 μ mol·m⁻²·s⁻¹, and ccp ranged from 74.03 μ mol·mol⁻¹ to 93.35 μ mol·mol⁻¹. The values of *Pn*, stomatal conductance (Gs), intercellular CO₂ concentration (Gs) and transpiration rate (Gs) are significantly different (Sig < 0.000). The results also presented that the phenotype variation coefficients of photosynthetic factors changed between 8.94% – 23.22%, and genetic variation coefficients of photosynthetic factors were between 8.78% – 22.79%. And the high repeatability revealed that genetic factors played a major role in phenotypic variation. Furthermore, there existed extremely significant correlations among the photosynthetic factors of the poplar clones, the highest correlation coefficient being 0.731. It is concluded that the photosynthetic indices could be used to evaluate poplar clones.

Key words: Populus tomentosa; clone; photosynthetic rate; variation

毛白杨(Populus tomentosa Carr)是我国特有的 杨属白杨派树种,具有生长迅速、材质优良、树干高 大通直等特性,主要分布于我国黄淮海流域约 100 万 km² 的范围内。在我国北方,尤其在黄河中下游 林业生产和生态环境建设中占有重要地位。近些 年,随着各种育种方法的不断成熟,生理、生化、分子 标记等手段在杨树育种中被广泛应用,尤其是光合 指标,在杨树抗性育种中起到迅速、便捷的指示剂作 用。植物光合作用过程中,光合指标时刻受到环境 因子的影响,国内外对杨树光合特性的报道有很 多[1-10],但对自然环境下光合指标与环境因子相互 作用的研究较少,同时利用光合指标对无性系进行 立地选择的研究也不多[11],本试验主要对自然条件 下30个毛白杨无性系的瞬时光合指标进行测定分 析,同时对光合指标与环境因子的相关性进行探讨, 以期为了解毛白杨光合指标与环境因子的相互作用 提供理论基础,为毛白杨无性系立地筛选提供新的 手段和方法。

1 试验地概况

2006 年 4 月,在河北省邯郸市峰峰矿区苗圃场 (E 114°03′40″、N 36°20′448″) 营建毛白杨无性系试验林,该区年平均气温 13.5 $\,^\circ$ C,最冷月平均气温 -2.3 $\,^\circ$ C,极端最低气温 -19 $\,^\circ$ C,最热月平均气温 26.9 $\,^\circ$ C,极端最高气温 42.5 $\,^\circ$ C,年平均降水量 589 mm,无霜期约 200 d。

2 试验材料与研究方法

2.1 试验材料

试验材料共 30 个毛白杨无性系,其中包括 29 个毛白杨杂交无性系^[12](BL20、BL22、BL23、BL26、BL28、BL30、BL42、BL46、BL49、BL50、BL53、BL63、BL64、BL67、BL69、BL77、BL78、BL83、BL85、BL87、BL88、BL98、BL99、BL101、BL103、BL204、BL206、BL207)和无性系 LM50。试验林采用随机区组设计,4 株小区,单行排列,4 次重复(16 株/无性系),株行距为 3 m×4 m,设 2 行保护行。2008 年 7 月 20 日进行数据调查。

2.2 研究方法

2.2.1 叶片瞬时 Pn 测定 以试验林第 2 个区组中生长正常的无性系 BL204 单株为试验对象,选择 3 枝主干高度为 5 m 处的南侧侧枝,自枝条顶端叶片至底端的叶片,测定其瞬时 Pn,测定时光照强度设定为 1 400 μ mol·m⁻²·s⁻¹,CO₂ 浓度设定为 400 μ mol·mol⁻¹,温度设定为叶片温度,对其它环境条

件没有特殊控制,叶片 Pn 稳定叶序作为枝条的功能叶片。利用相同方法对同一单株其它 3 个方向同一高度枝条上的叶片进行瞬时 Pn 测定,分析东、南、西、北方向叶片瞬时 Pn 是否存在显著差异,对无性系 BL204 其它单株相同功能叶片进行瞬时 Pn 测定,分析相同无性系不同单株间瞬时 Pn 是否存在显著差异。

2.2.2 光合指标日进程曲线的测定 2008 年 8 月 2 日,天气晴朗,从 6:00—19:00 对 2 个毛白杨无性系(BL204、BL30)净光合速率(Pn)日变化进行测定,每隔 1 h测定 1 次。每个系号随机抽取 1 株,每株选取 3 个主干高度 5 m 处的侧枝,每个侧枝上选择 3 片功能叶片进行测定,仪器同时记录蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、细胞间 CO₂ 浓度(Ci)、环境CO₂ 浓度(Ca)、叶片温度(Tair)、光照强度(Par)和环境相对湿度(RH)。

2.2.3 毛白杨无性系光合-光强(Pn-Par) 响应曲线的测定 对无性系 BL30、BL63、BL204、BL206 和BL207 进行光曲线的测定,每个无性系选择生长良好的 3 个单株,每株选择南侧 5 m 高枝条上的 3 片功能叶进行测定。测定时 CO_2 浓度控制在 400 μ mol·mol⁻¹,光照强度梯度设为 2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、300、200、100、50、0 μ mol·m⁻²·s⁻¹,对温度和相对湿度因子没有特别控制。测定后的结果利用 2 次曲线方程对Pn-Par 曲线进行模拟,方程模式: $Y = b_0 + b_1 X + b_2 X^2$,同时计算曲线方程的光饱和点(lsp),光补偿点(lcp) 和最大 Pn。

2.2.4 毛白杨无性系光合- $CO_2(Pn-Ca)$ 曲线的测定 对无性系 BL30、BL63、BL204、BL206 和 BL207 进行 CO_2 曲线的测定。材料同光曲线测定相同,测定时把光有效辐射控制在光饱和点,控制 CO_2 的浓度为 1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、100、80、40、0 μ mol·m⁻²·s⁻¹(利用调节旋钮调节 CO_2 全吸收设定 CO_2 浓度为 0),对温度和湿度没有特别的控制。测定结果利用二次曲线方程对 Ca-Pn 曲线进行方程模拟,方程模型: $Y = b_0 + b_1 X + b_2 X^2$,同时计算方程的 CO_2 饱和点 (csp), CO_2 补偿点 (cep) 和最大 Pn_0

2.2.5 毛白杨无性系瞬时光合指标的测定 对 30 个毛白杨无性系进行瞬时光合指标的测定,每个无性系选择 3 个单株,每个单株选择 3 片功能叶片。光照强度设定为 1 400 μmol·m⁻²·s⁻¹,CO,设定

为 400 μ mol·mol⁻¹,其它环境因子没有特别控制。测定叶片的瞬时 P_n 、 T_R 、 C_i 、 G_s ,瞬时水分利用效率 Wue = Pn/Tr,同时记录空气温度 (T_n, \mathcal{C}) 、空气 CO_2 浓度 $(C_a, \mu mol \cdot mol^{-1})$ 和空气相对湿度 (RH, \mathcal{C}) 等环境因子。

2.2.6 光合指标与环境因子相关性分析 利用日变化测得的数据对各光合指标与环境因子进行相关性分析,同时利用逐步回归分析方法,计算 Pn、Tr、Ci、Gs 的回归方程,探讨环境因子对光合指标的贡献率。

2.2.7 数据统计分析方法 所有数据利用 spss 软件进行分析。

- (1)方差分析线性模型为: $x_{ij} = \mu + P_i + a_j + e_{ij}$, 式中: μ 为总体平均值, P_i 为无性系效应, a_j 为区组效 应, e_{ii} 为环境误差;
- (2)根据续九如^[13]的方法估算无性系重复力: R = 1 1/F, F 为方差分析的 F 值;
- (3) 表型变异系数: $CV = S/\bar{X} \times 100\%$, 式中: S 为表型标准差; \bar{X} 为某一性状群体平均值;
- (4)遗传变异系数^[14]: $GCV = \sqrt{\sigma_g^2}/\bar{X} \times 100\%$, 式中: σ_g 为遗传方差; \bar{X} 为某一个性状的平均值;
 - (5) 表型相关分析采用公式[13]:

 $r_{p_{12}} = \frac{Cov_{p_{12}}}{\sqrt{\sigma_{p_1}^2 \cdot \sigma_{p_2}^2}},$ 式中: $Cov_{p_{12}}$ 为 2 个性状的表型协方差; $\sigma_{p_1}^2$, $\sigma_{p_2}^2$ 分别为 2 性状的表型方差。

3 结果与分析

3.1 毛白杨无性系叶片瞬时 Pn 变化规律

无性系 BL204 相同枝条叶片瞬时 Pn 变化见图 1。从顶端至底端叶片 Pn 的变化呈先上升后下降曲线,第 1 片叶至第 3 片叶由于处于新生状态,叶片功能发育不成熟,叶绿素含量低,净光合速率低,第5~15 片为成熟稳定的功能叶,第 16 片以下的叶片光合速率随着叶片的逐步老化而降低,将第 5~15 叶片作为功能叶片。对同一单株的 4 个方向测定结果表明:不同方向瞬时 Pn 差异不显著,相同无性系不同单株瞬时 Pn 差异也不显著。

3.2 毛白杨光合指标日变化

由图 2 可知:净光合速率(Pn)的日变化呈典型 双峰曲线,早晨 6:00 开始 Pn 迅速上升,无性系 BL204 第 1 个峰值出现在 10:00(18.41 μ mol·m⁻²·s⁻¹),之后下降,12:00(9.92 μ mol·m⁻²·s⁻¹)出

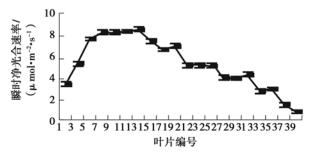
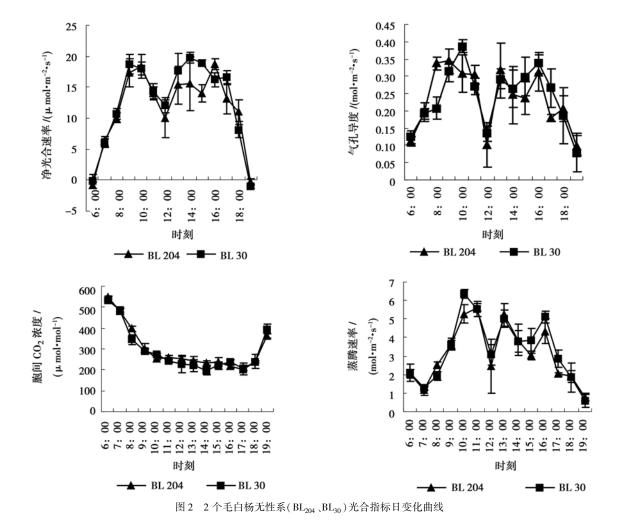


图1 同一枝条叶片瞬时净光合速率(Pn)对比图

现波谷,12:00 后继续上升,16:00 出现第 2 个波峰 (18.66 μ mol·m⁻²·s⁻¹)。无性系 BL30 的 Pn 第 1 个波峰出现在 9:00 (18.68 μ mol·m⁻²·s⁻¹),之后 迅速下降,波谷出现在 12:00 (12.07 μ mol·m⁻²·s⁻¹),第 2 个峰值为 14:00 (19.76 μ mol·m⁻²·s⁻¹),之后 Pn 缓慢下降,17:00 仍保持较高的光合

速率($16.69 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$),随着 Par 的变弱,18:00 迅速下降至 $8.17 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 19:00 出现负值。2 个毛白杨无性系的 Gs 与 Tr 日变化趋势基本与 Pn 相同,呈现双峰现象,中午 12:00 有波谷出现,说明 2 个毛白杨无性系的 Pn 与 Gs、Tr 有很强的相关性。2 个无性系 Gi 的日变化趋势呈现典型的"V"字型曲线,从 6:00 开始下降,直到 17:00 出现波谷后稍有回升,这是植物利用 CO_2 进行光合作用而使环境中的 CO_2 浓度降低而导致的结果。环境因子的日变化趋势见图 3,环境中 Par 与 Tair 呈单峰曲线,随着光照强度增加,温度上升,Par 于 12:00 出现最大值($1450.36 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$),Tair 于 13:00 出现最大值($34.29 \, ^{\circ} C$)。Ca 与 RH 呈先下降后上升的趋势。



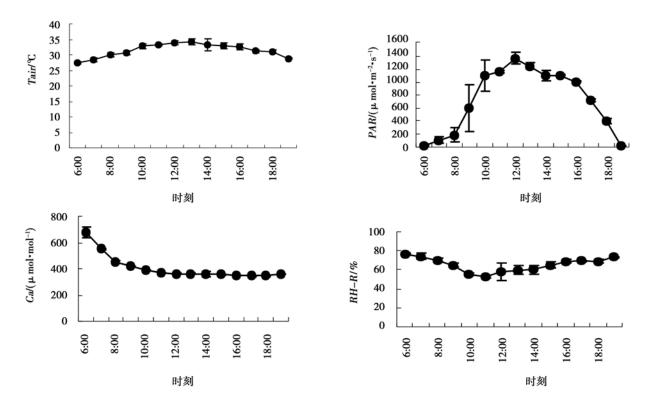


图 3 光合有效辐射(PAR)、空气温度(Tair)、空气 CO_2 浓度(Ca) 和空气相对湿度(RH) 的日变化曲线

3.3 5 个毛白杨无性系的光合-光强(Pn-Par)响应曲线

5 个毛白杨无性系的 Pn-Par 曲线(图 4)呈 S 形, 开始光照强度为 0, Pn 均为负值,随着 Par 的增加, Pn呈抛物线趋势上升, Par 增加到 800 μmol·m⁻²·s⁻¹ 后, Pn 增加缓慢,当 Par 达到 1 400 μmol·m⁻²·s⁻¹, 无性系瞬时 Pn 达到最大值,之后随着 Par 增加, Pn不再增大, Par 达到2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹, 无性系 BL204 出现轻微光抑制现象。毛白杨无性系的 Pn-Par 曲线模拟方程见表 1,5 个毛白杨无性系的 lsp 为 1 396.55 ~1 469.86 μmol·m⁻²·s⁻¹, 无性系 BL63 的 lsp 最高, 但处于 lsp 的 Pn 只有 18.64 μmol·m⁻² \cdot s⁻¹。5 个毛白杨无性系的 lcp 差异显著,无性系BL63 最高(81.17 μ mol·m⁻²·s⁻¹),BL206 最低(33.08 μ mol·m⁻²·s⁻¹),说明无性系 BL206 在光照很弱的条件下就可以进行光合作用^[15]。5 个毛白杨无性系的 Gs-Par 曲线和 Tr-Par 曲线均呈缓慢上升趋势,随着 Par 的增加,无性系 BL30 的 Gs 和 Tr 一直处于最大值,而 BL207 则一直处于最低值状态,Par 到达 1 800 μ mol·m⁻²·s⁻¹,无性系 Gs 和 Tr 开始下降。5 个毛白杨无性系的 Gi 均呈下降趋势,Par 达到 600 μ mol·m⁻²·s⁻¹以后,随着 Par 上升,Gi 处于平稳状态。

表 1 5 个毛白杨无性系 Pn-Par 曲线模拟方程以及最大净光合速率 (Pn)、光饱和点 (lsp)、光补偿点 (lcp)

无性系	光曲线方程	判定系数(R ²) -	最大 Pn	lsp	lcp
儿住尔	九曲线刀性		(μmol · m $^{-2}$ · s $^{-1}$)	
BL30	$Y = -0.000\ 011\ 26Par^2 + 0.031\ 89Par - 1.076\ 8$	0.972	21.50	1 415.73	57.97
BL207	$Y = -0.000\ 009\ 64Par^2 + 0.027\ 85Par - 0.573\ 2$	0.966	19.54	1 444.61	54.18
BL204	$Y = -0.000\ 012\ 44Par^2 + 0.035\ 17Par - 0.202\ 7$	0.979	24.64	1 412.69	62.50
BL206	$Y = -0.000\ 012\ 16Par^2 + 0.033\ 98Par - 0.035\ 3$	0.975	23.76	1 396.55	33.08
BL63	$Y = -0.000\ 009\ 62Par^2 + 0.028\ 29Par - 2.153\ 5$	0.966	18.64	1 469.86	81.17

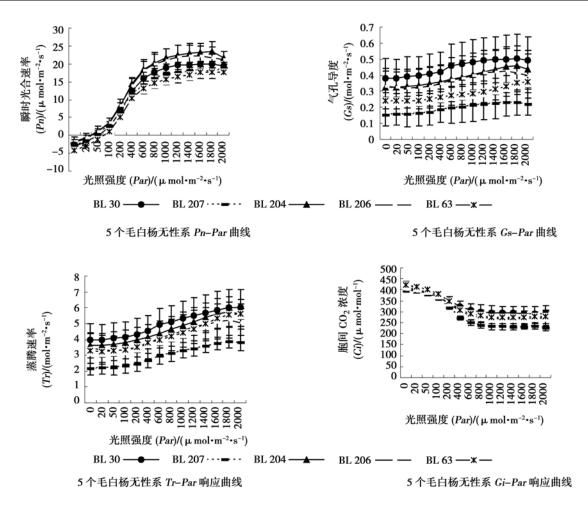


图 4 5 个毛白杨无性系光强 - 光合指标曲线

3.4 毛白杨无性系光合 - 二氧化碳(Pn-Ca) 曲线

由图 5 可知:随着 Ca 增加,毛白杨无性系 Pn 增大,直到 Ca 达 800 μ mol·mol⁻¹时,除 BL30 外,其他 4 个无性系的 Pn 均趋于平稳。由表 2 可知,无性系 csp 差异不显著,处于 974.03 ~ 1 080.50 μ mol·mol⁻¹间,最大 Pn 和 ccp 差异显著,无性系 BL30 的 ccp 最小(74.03 μ mol·mol⁻¹),无性系 BL63 的 ccp 最大(93.35 μ mol·mol⁻¹)。饱和 CO_2 、饱和 Par 条件下,无性系 BL206 的 Pn(30.15 μ mol·m⁻²·s⁻¹) 最大,BL63 最小,只有 20.34 μ mol·m⁻²·s⁻¹。

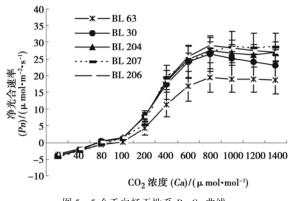


图 5 个毛白杨无性系 Pn-Ca 曲线

表 2 5 个毛白杨无性系 Pn-Ca 曲线模拟方程以及最大净光合速率 (Pn)、二氧化碳饱和点 (csp)、二氧化碳补偿点 (ccp)

无性系	光曲线方程	判定系数(R ²)	最大 Pn (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	$\frac{\mathit{csp}}{(\mu\mathrm{mol}\cdot\mathrm{mol}^{-1})}$	$\frac{\mathit{ccp}}{(\;\mu\mathrm{mol}\;\boldsymbol{\cdot}\;\mathrm{mol}^{\;-1}\;)}$
BL30	$Y = -0.00003320Par^2 + 0.06468Par - 4.2576$	0.990	27.24	974.03	74.03
BL207	$Y = -0.00003000Par^2 + 0.06482Par - 4.9111$	0.990	30.11	1 080.50	80.68
BL204	$Y = -0.00003098Par^2 + 0.06416Par - 4.1478$	0.988	29.07	1 035.58	75.41
BL206	$Y = -0.00003306Par^2 + 0.06746Par - 4.2544$	0.993	30.15	1 020.11	74.94
BL63	$Y = -0.00002231Par^2 + 0.04668Par - 4.0723$	0.995	20.34	1 046.12	93.35

3.5 毛白杨无性系光合指标变异分析

光照强度与二氧化碳浓度固定的条件下,30 个 毛白杨无性系的不同光合指标差异显著(表 3),平均 Pn 为 19. 82 μ mol·m⁻²·s⁻¹,无性系 BL204 的 Pn 最大,为 24. 60 μ mol·m⁻²·s⁻¹, 最小的是无性系 BL67,只有 15. 30 μ mol·m⁻²·s⁻¹,最小的是无性系 BL67,只有 15. 30 μ mol·m⁻²·s⁻¹。 Gs 平均值为 0. 37 mol·m⁻²·s⁻¹,无性系 BL98 (0. 518 mol·m⁻²·s⁻¹)最大,无性系 BL53 (0. 196 mol·m⁻²·s⁻¹)最小; Ci 平均值为 263. 68 μ mol·mol⁻¹,最大值为无性系

BI26(309.00 μ mol·mol⁻¹),最小值为无性系 BI23 (212.00 μ mol·mol⁻¹); Tr 值最大的无性系为 BI98 (5.57 mol·m⁻²·s⁻¹),最小值为 BI207(3.16 mol·m⁻²·s⁻¹), Wue 是 Pn 与 Tr 的比值,30 个无性系中,无性系 BI206 的 Wue 最大(6.76 μ mol·mol⁻¹),最小值是无性系 BI22(3.34 μ mol·mol⁻¹)。30 个毛白杨无性系的 5 个光合指标的表型变异系数 (CV)为 8.94% ~ 23.22%,遗传变异系数(GCV)为 8.78% ~ 22.79%,重复力均大于 0.862,高变异、高重复力有利于无性系选择。

表 3 毛白杨无性系各光合指标遗传参数

性状	自由度	均方	组间与组内 方差比(F)	显著性 参数	均值	标准差	最小值	最大值	变异系数 (CV)/%	遗传变异 系数(<i>GCV</i>)/%	重复力 (R)
净光合速率(Pn)	29	13.481	20.279	0.000	19.82	2.200	15.30	24.60	11.10	10.42	0.9507
气孔导度(Gs)	29	0.0218	50.519	0.000	0.37	0.086	0.196	0.518	23.22	22.79	0.9802
胞间二氧化碳浓度(Ci)	29	1 640.31	50.871	0.000	263.68	23.584	212.00	309.00	8.94	8.78	0.9803
蒸腾速率(Tr)	29	1.103 0	10.103	0.000	4.38	0.658	3.16	5.57	15.02	13.14	0.9010
水分利用效率(Wue)	29	1.189	7.248 9	0.000	4.60	0.706	3.34	6.76	15.34	12.70	0.8620

注: Pn、Gs、Ci、Tr、Wue 的均值、标准差、最小值、最大值的单位分别为: pmol·m⁻²·s⁻¹、pmol·mol⁻¹、mol·m⁻²·s⁻¹、pmol·mol⁻¹。

3.6 光合指标与环境因子相关性分析及回归方程

植物的光合指标不仅受到生物结构特征的影响,同时与光照强度、温度、空气中的二氧化碳浓度和相对湿度等环境因子密切相关^[16]。毛白杨无性系光合指标之间、光合指标与环境之间的相关系数见表 4, Pn 与 Gs 显著正相关,与 Tr 极显著正相关;环境因子

Tair 与 Pn 极显著正相关,Ca 、RH 与 Pn 极显著负相关;Gs 与 Gi、Tr 和 Ga 极显著正相关;Gi 与 Tr、Par 和 Tair 极显著负相关,与 Ga 、Ga 、Ga

表 4 毛白杨无性系的光合指标与环境因子的相关系数

因子	瞬时光合速率 (Pn)	气孔导度 (Gs)	胞间 CO ₂ 浓度 (<i>Ci</i>)	蒸腾速率 (Tr)	光照强度 (<i>Par</i>)	环境温度 (Tair)	环境 CO ₂ 浓度 (Ca)	环境相对湿度 (RH)
Pn	1	0.129 *	-0.653 **	0.731 **	0.761 **	0.691 **	-0.555 **	-0.536**
Gs		1	0.384 **	0.430 **	0.020	-0.096	0.407 **	-0.038
Ci			1	-0.337 **	-0.706 **	-0.801 **	0.895 **	0.580 **
Tr				1	0.745 **	0.683 **	-0.328 **	-0.759 **
Par					1	0.856 **	-0.560 **	-0.781 **
Tair						1	-0.726 **	-0.753 **
Ca							1	0.488 **
RH								1

注:*表示 0.05 水平相关显著,**表示 0.01 水平相关显著。

为了探讨对光合指标影响最大的环境因子,进一步对各因子进行回归分析,采用逐步引入 - 剔除法,对光合指标建立回归方程,模型的判定系数为 R^2 ,调整判定系数为 Ra,各个方程经过方差分析,得到 F 值与 P(sig) 值,检验方程的线性关系,结果见表 5。最先引入 Pn 方程的变量是 Par,说明 Par 是

影响叶片 Pn 的主导因子, Ca 也引入 Pn 回归方程, R^2 = 0. 604, 判定系数 Ra = 0. 601, Sig 值为 0. 00, 说明 Pn 与 Par、Ca 有显著线性关系。最先引入 Ci 回归方程的环境因子是 Ca,环境中的 Ca 对细胞间隙的二氧化碳浓度有最显著的影响,由日变化可以看出,2 个毛白杨无性系的 Ci 与 Ca 变化趋势相同,可以说明 Ci 与 Ca 具有一定的相关性。 Ci 回归方程中

最先引入的变量是 Ca,虽然判定系数只有 0. 248,但是 Sig 0. 00,可以判定线性模型拟合显著。Tr 方程中最先引入的变量是 RH,其次是 Par。由表 4 还可

以发现,4个光合指标回归方程中,Par 均被引入,说明光照强度在不同程度上对4种光合指标起着制约和促进作用,在杨树光合作用中起重要作用。

表 5	毛白杨无系性光合指标的回归方程
12 3	七日物儿术压儿日目你们日为刀住

性状	光曲线方程	判定系数	调整判定系数	组间与组内	显著性参数
往外	九曲线刀柱	(R^2)	(Ra)	方差比(F)	(Sig.)
瞬时光合速率(Pn)	$Pn = 0.007 \ 1Par - 0.012 \ 3Ca + 10.284 \ 8$	0.604	0.601	189.815	0.00
胞间 CO ₂ 浓度(Ci)	Ci = 1.0777Ca - 0.07271Par - 72.9527	0.862	0.861	779.826	0.00
气孔导度(Gs)	Gs = 0.0008388Ca + 0.00008156Par - 0.1580	0.254	0.248	42.499 8	0.00
蒸腾速率(Tr)	$Tr = -0.096 \ 39RH + 0.001 \ 063Par + 8.645 \ 0$	0.636	0.633	217.615	0.00

4 结论与讨论

杨树叶片从春季萌动、展叶、成熟到衰老的过程中,光合速率随着叶绿素含量的变化、组织成熟和衰老程度的变化而变化^[17],幼叶叶绿素含量低,光合速率低,老化叶片功能下降,光合速率低,测定光合指标的功能叶片区域与杨树叶片的成熟区基本大体一致,从顶端至底端是低一高一低的过程。

毛白杨无性系 BL204 和 BL30 的 Pn 日变化呈典型的双峰曲线,中午由于环境中的 Par 过高导致光抑制现象发生,这与高健等[18]和邓松录等[5]对杨树无性系光合日进程研究的结果相似。气孔导度与光合速率同步化,表明是气孔导度降低限制了外界二氧化碳通过气孔进入细胞间隙,并进一步降低了光合速率,属于气孔调节现象[19]。2 个无性系BL204 和 BL30 的 Pn 波峰出现时间不同,表明不同基因型与对环境适应过程不同,上午的瞬时 Pn 没有下午高,可能是由于早晨环境相对湿度过高(76.7%),导致叶片处于高度休眠状态,随着光照强度增加,温度上升,湿度下降,叶片逐渐打破休眠,下午出现高光合速率。

光可以参与调节酶的活性和气孔开度^[20],植物出现光饱和点的实质是因为强光下暗反应跟不上光反应从而限制了光合速率随着光强的增加而增高,同时光饱和点是可以反映最大光能利用率重要的光合指标^[21]。在光曲线的测定中,5 个毛白杨无性系的最大 *Pn* 与 *lcp* 差异显著,在光照达到饱和状态下,无性系 BL204 与 BL206 显示了高光合速率,在 *Par* 上升过程中,这 2 个无性系也显示了高 *Tr* 速率,表明这 2 个无性系适合在光照强度与水分充足的条件下栽培。无性系 BL206 的 *lcp* 最低,可以看出 BL206 在低光照强度下就可以进行光合作用。无性系 BL207 的最大 *Pn* 只有 19. 54 μmol·m⁻²·s⁻¹,但 *Tr*

一直是 5 个无性系中最低的一个,说明 BL207 无性系水分利用效率高,在水分条件受制约的情况下,可以选择栽培 BL207 无性系。

光合作用的过程是极复杂的过程,既受植物自 身结构的调节,也受外界环境因子的影响[22-25],毛 白杨无性系的 Pn 与 $Gs \setminus Ci$ 和 Tr 相关均达到显著水 平, Pn 增大, Gs 增大而导致 Tr 增加。叶片光合作用 强,消耗的 CO, 多, 而气态的 CO₂ 在液相的胞间或 胞内的扩散阻力导致胞间 CO。浓度得不到迅速补 充,其胞内 CO_2 浓度就会下降,所以出现 Ci 与 Pn、 Tr 显著负相关的结果。杨树 Tr 是指水蒸气进入细 胞间隙之后扩散到叶片外环境的过程,因此 Tr 与气 孔的开放程度有密切的关系,而 Gs 和气孔的开闭一 致,从日变化可以看出,Gs 与 Tr 的变化趋势基本一 致,从相关性也可以看出 Gs 与 Tr 相关达到极显著 水平。对蒸腾速率进行环境因子回归方程中发现, 最先进入方程的环境因子是 RH,说明由于空气的湿 度大,水蒸气向环境中扩散的速度减低,所以 RH 成 了影响 Tr 变化的主导因子。

影响植物光合作用的环境因子很多,有些因子直接参与光合作用,如光和 CO₂,另一些因子如水分和温度等,则主要是间接起作用^[26],比如温度^[27]的一部分效应就是增加叶片气孔内外蒸汽压的梯度以及光合作用中的酶活性,从而增加光合作用的进程^[28]。在 Pn-Par 的光合曲线不同阶段,影响光合速率的主要因子不同,弱光下,Par 是控制 Pn 的主要因素,随着 Par 的提高,叶片吸收光能增多,光化学反应速度加快,CO₂ 固定速率加快,从而 Ca 成了限制 Pn 的主导因子。从相关性来说,Par、Tair 与Pn 极显著正相关说明了环境因子对 Pn 有重要影响,Pn 与环境因子回归方程的建立进一步说明环境中的 Par 与 Ca 是限制 Pn 的主导因子。由于 CO₂ 是光合作用的主要原料,CO₂ 浓度的高低是决定 Ci 大

小的关键,Ci 对环境因子回归方程中起主导作用的因子是Ca,也进一步证明了这一点。

本试验通过对 30 个毛白杨无性系瞬时光合指标测定分析,初步筛选出 2 个瞬时 Pn 和 Tr 均高的无性系 BL204 和 BL206,这 2 个无性系可以在水分和光照强度充分的条件下栽培,而 BL207 无性系则显示出高光合、低蒸腾的特性,可以在水分受制约的条件下栽培,其它无性系也显示了较高的瞬时光合速率和水分利用效率,还有待于进一步测定分析。

参考文献:

- [1] Ceulenans R J. Prospects of using physiology components of productivityas selection *Poplar* breeding[J]. Ho lzzucht, 1989, 43:17 25
- [2] Bassman J B, Zwier J c. Gas exchange characteristics of populus trichocarpa, Populus deltoides and Populus trichocarpa × P. eltoides clone [J]. Tree Physiology, 1991 (8):145-14
- [3] 吴瑞云.4 个杨树杂交品系的净光合速率特征[J]. 中央民族学院学报:自然科学版,1999,18(4):10-12
- [4] 苏东凯,周永斌,唐庆华,等.不同杨树品种光合生理生态特性的研究[J].西北林学院学报,2006,21(2):39-41
- [5] 邓松录, 狄晓艳, 王孟本, 等. 杨树无性系光合特征的研究[J]. 植物研究, 2006, 26(5); 600-608
- [6] 郑彩霞,邱 箭,姜春宁,等. 胡杨多形叶气孔特征及光合特性的 比较[J]. 林业科学,2006,42(8):19-24
- [7] 周永斌,马学文,姚 鹏,等.不同生长速度杨树品种的光合生理特性研究[J]. 沈阳农业大学学报,2007,38(3):336-339
- [8] 张守仁,高荣孚. 光胁迫下杂种杨树无性系光合生理生态特性的研究[J],植物生态学报,2000,24(5),528-533
- [9] 邱 箭,郑彩霞,于文鹏. 胡杨多态叶光合速率与荧光特性的比较研究[J]. 吉林林业科技,2005,34(3):19-21
- [10] 房 用,慕宗昭,王月海,等.16 个杨树无性系蒸腾特性及其影响因子研究[J].山东大学学报,2006,41(6):168-172
- [11] 李静怡,张志毅. 三倍体毛白杨无性系光合特性的研究[J]. 北京林业大学学报,2000,22(6):12-15
- [12] 李善文. 杨树杂交亲本与子代遗传变异及分子基础研究[D]. 北京:北京林业大学,2005:33
- [13] 续九如. 林木数量遗传学[M]. 北京:中国林业出版社,2006:28

-29

- [14] 续九如. 重复力及其在树木育种中的应用[J]. 北京林业大学学报,1988,10(4):97-102
- [15] 冯 岑,陈建华,吴际友,等. 4个台湾桤木无性系光合特性研究[J].中国农学通报,2009,25(12):75-78
- [16] 温达志,周国逸,张德强,等.4 种禾本科牧草植物蒸腾速率与水分利用效率的比较[J]. 热带亚热带植物学报,2000(3):67-76
- [17] 陈冠喜,李开绵,叶剑秋,等.6个木薯品种光合特性的研究 [J].中国农学通报,2009,25(12):263-266
- [18] 高 健,黄大国.影响滩地杨树净光合速率的生理生态因子研究[J].中南林学院学报,2002,22(2):40-43
- [19] Arquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. AnnRev Plant Physiol, 1982,33:317
- [20] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002·129
- [21] Surabhi G K K, Reddy R, Singh S K. Photosynthesis, fluorescence, shoot biomass and seed weight responses of three cowpea(Vigna unguiculata (L.) Walp) cultivars with contrasting sensitivity to UV-B radiation [J]. Environmental and Experimental Botany, 2009, 66: 160-171
- [22] 曹雪丹,李文华,鲁周民,等. 北缘地区枇杷春季光合特性的研究[J]. 西北林学院学报,2008,23(6);33-37
- [23] 尤 扬,杨立峰,周 建,等. 白兰花秋季光合特性研究[J]. 西 北林学院学报,2009,24(6):24-27
- [24] Calfapietra C, Tulva I, Eensalu E, et al. Canopy profiles of photosynthetic parameters under elevated CO₂ and N fertilization in a poplar plantation [J]. Environmental Pollution, 2005, 137:525 535
- [25] Li S W,S. Pezeshki R, Goodwin S. Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in cattail (*Typha latifolia*) [J]. Acta Oecologica, 2004, 25:17 – 22
- [26] 赵天锡,陈章水. 中国杨树集约栽培[M]. 北京:中国科学技术 出版社,1994:95
- [27] Kim S H, Gitz D C, Richard C, et al. Temperature dependence of growth, development, and photosynthesis in maize under elevated CO₂ [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61: 224
- [28] 彭振华. 长江中下游滩地杨树栽培与利用[M]. 北京:中国林业出版社,2002;32