

文章编号:1001-1498(2014)06-0721-08

# 美洲黑杨及其杂种 $F_1$ 无性系光合特性的研究\*

高 暝, 丁昌俊, 苏晓华\*\*, 黄秦军

(林木遗传育种国家重点实验室, 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)

**摘要:**以美洲黑杨杂种  $F_1$  代及亲本为研究材料, 对叶面积、气体交换指标、气孔特征和 RuBP 羧化酶活性等进行测定, 以揭示美洲黑杨亲本与杂交子代的光合速率、气孔特征、RuBP 羧化酶活性差异及其相互之间的关系, 进而探讨美洲黑杨不同生长势子代形成的生物学机理。结果表明: 与亲本和低亲子代相比, 超高亲子代  $H_1$ 、 $H_2$  的光合面积(单叶面积和单株叶面积)最大、光合生产率(平均超母本 46.22%, 超父本 66.37%)、叶绿素含量最高(平均超母本 280.09%, 超父本 452.29%)、RuBP 羧化酶活性最大(平均超母本 20.79%, 超父本 58.56%), 上、下表皮数量比和气孔频度最大, 光饱和点最高(平均为  $2\ 189.33\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 而光补偿点、表观量子效率和暗呼吸速率最低, 使其具有更广的光强适应能力, 高效的光能吸收、转化和碳固定速率, 并促进干物质积累和器官形态建成, 从而提高生长速度。单株叶面积、光合生产率和叶绿素含量可作为生长量评选的间接指标。

**关键词:**美洲黑杨; 杂种  $F_1$ ; 生长优势; 光合作用

中图分类号: S792.11

文献标识码: A

## Comparison of Photosynthetic Characteristics of *Populus deltoides* and Their $F_1$ Hybrid Clones

GAO Ming, DING Chang-jun, SU Xiao-hua, HUANG Qin-jun

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

**Abstract:** In order to observe the divergence and relationship between photosynthetic rate, stomatal characteristics and RuBPCase activity among *Populus deltoides* Bartr. parents and their  $F_1$  hybrids and interpret biological mechanism of different growth vigor of *P. deltoides*, leaf area, gas exchange, stomatal characteristics and RuBPCase activity of intraspecific  $F_1$  hybrids and parents of *P. deltoides* were measured. The results showed that compared with parents and lower-parents  $F_1$  hybrids, the better-parent  $F_1$  hybrids possessed the largest photosynthetic area (including single leaf area and leaf area per plant), the highest photosynthetic productivity (the average of  $H_1$  and  $H_2$  was 46.22% higher than maternal parent and 66.37% higher than paternal parent), chlorophyll content (the average of  $H_1$  and  $H_2$  was 280.09% higher than maternal parent and 452.29% higher than paternal parent), RuBPCase activity (the average of  $H_1$  and  $H_2$  was 20.79% higher than maternal parent and 58.56% higher than paternal parent), the ratio of stomatal number of upper epidermis and lower epidermis and stomatal frequency as well as light saturation point (the average of  $H_1$  and  $H_2$  was  $2\ 189.33\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Meanwhile, light compensation point, apparent quantum yield, dark respiration rate of better-parent  $F_1$  hybrids were lower than those of parents and lower-parent  $F_1$  hybrids. These characteristics of better-parents  $F_1$  hybrids might contribute to broaden light intensity adaptability, accelerate rate of energy absorption conversion and carbon fixation, enhance the ability of dry matter ac-

收稿日期: 2013-01-29

基金项目: 国家“十二·五”科技支撑计划课题“超高产优质杨树速生材新品种选育”(2012BAD01B03)

作者简介: 高暝(1984-), 女, 在读博士. 主要研究方向: 杨树遗传改良研究.

\* 致谢: 本文在试验方法及数据处理过程中受到中国林业科学研究院林业研究所马常耕研究员的悉心指导, 在此表示感谢!

\*\* 通讯作者: 博士, 研究员, E-mail: suxh@caf.ac.cn

cumulation and organ morphogenesis and improve the growth rate. The leaf area per plant, photosynthetic productivity and chlorophyll content could be used as indicators for evaluating the growth. The results of principal component analysis showed that the first principal components of *P. deltoides*' photosynthetic index were photosynthetic rate, chlorophyll content, RuBPCase activity, single leaf area, leaf area per plant and photosynthetic productivity, while the second principal component were the transpiration rate, stomatal conductance, stomata length and ratio of stomatal number of upper epidermis to lower epidermis, respectively.

**Key words:** *Populus deltoides*;  $F_1$  hybrids; growth vigor; photosynthesis

我国是杨树第一栽培大国,人工林面积约 800 万  $hm^2$ ,是世界其他国家杨树人工林总面积的 4 倍,但我国杨树产量却始终处于国际中下水平。因此,通过种内、种间杂交,培育具有速生优质特性的杨树新品种成为杨树超高产育种的目标。光合作用对植物生长十分重要<sup>[1-3]</sup>,在一定程度上决定生长速度<sup>[4-5]</sup>,且杂交后代植株具有较高的光合能力及较长的功能期,这对提高产量具有关键意义<sup>[6]</sup>。目前,水稻、玉米、棉花、油菜等高产作物的超高产育种是以高光效育种结合杂种优势为育种路线,并通过筛选相关指标作为高光效育种的形态指标,从而获得高光效育种新品种<sup>[7-9]</sup>。因此,杨树育种中也需培育出具有高效光能利用效率的速生杨树新品种,同时,光合生理特征也变为评价杨树新品种的重要指标之一。

美洲黑杨(*Populus deltoides* Bartr.)原产于北美密西西比河沿岸,拥有生长期长、生长量大等优良特性<sup>[10]</sup>,是杨树杂交育种中重要的基因供体。将速生性好的美洲黑杨 55/65 (*P. deltoides* Bartr. cl. '55/65')与美洲黑杨 10/17 (*P. deltoides* cl. '10/17')进行种内杂交,可选育出具有高效光能利用效率、且生长速度超过亲本、杂种优势显著的新品种,这对于提高杨树产量具有重要的意义。目前,对杨树的研究主要集中在不同种间杨树光合性能的比较研究<sup>[11-13]</sup>,不同无性系光合生理比较研究<sup>[14-15]</sup>,光合特性对逆境胁迫的响应研究<sup>[16-20]</sup>,转基因杨树光合生理特征研究<sup>[21-22]</sup>,不同地理类型美洲黑杨光合日变化特征研究<sup>[23]</sup>;但是以高光效育种为目的,针对杂交子代及亲本的光合特征比较研究还较少。本研究对美洲黑杨及杂种  $F_1$  的光合能力、气孔特征、羧化酶活性等进行比较研究,揭示杂交子代光合能力差异产生的原因,以期为林木生长优势产生机理、高光效育种和栽培管理提供有益参考。

## 1 研究样地概况

研究样地位于北京市海淀区玉泉山苗圃(116°25' E,40°01' N)。该地区年平均气温 11.8℃,最冷月 1 月

的平均气温 -4.6℃,最热月 7 月的平均气温 26.1℃,年平均降水量 638.8 mm,全年无霜期约 195 d,供试土壤为棕壤土,全氮含量为 0.854  $g \cdot kg^{-1}$ ,全磷含量 0.806  $g \cdot kg^{-1}$ ,全钾含量 10.115  $g \cdot kg^{-1}$ 。

## 2 研究方法

### 2.1 研究材料

美洲黑杨 55/65 号杨为中国林科院林研所于 1981 年由南斯拉夫引入我国,该品种干挺拔圆满,速生性好,高抗光肩星天牛,并且在华北地区的造林成活率较高。美洲黑杨 10/17 号杨是河北秦皇岛林业局利用山海关杨 (*P. deltoides* Bartr. cv. 'Shanhaiguanensis')与意大利引进的 *P. deltoides* Bartr. cl. 'Harvard' (I-63/51)杂交选育成的美洲黑杨种内聚合优良种质,速生性强,抗逆性良好,且干通直挺拔。

2002 年 2 月本课题组在中国林科院种子中心温室内以美洲黑杨 '55/65' 为母本,美洲黑杨 '10/17' 为父本进行室内人工控制授粉杂交试验,得到  $F_1$  杂种苗。于 2003 年和 2004 年分 2 批将 149 个  $F_1$  杂种苗引入焦作林科所,通过苗期试验,筛选出 18 个无性系,于 2007 年春在河南焦作市武陟县阳城乡进行造林试验。生长 5 年后,选择美洲黑杨 '55/65' (母本)和美洲黑杨 '10/17' (父本)以及 2 个超高亲  $F_1$  代  $H_1$ 、 $H_2$  (均具有超高亲生长优势,已获得中华人民共和国植物新品种保护权)和 2 个低亲  $F_1$  代  $L_1$ 、 $L_2$  (生长均低于双亲)共 6 个无性系作为本研究的研究材料。

### 2.2 试验设计

供试无性系于 2012 年 4 月扦插种植于北京市海淀区玉泉山苗圃。试验采用完全随机区组设计,3 次区组,每区组每无性系 12 株,试验林两边设置保护行。所有材料为 1 年生扦插苗。

### 2.3 测定项目

2.3.1 生长指标的测定 于树木停止生长后,测量所有参试无性系的树高、胸径和叶片数量。单叶面积采用纸样称质量法,每个无性系的平均叶片数与

单叶面积的乘积作为单株总叶面积。

2.3.2 光合作用日变化的测定 采用 Li—6400 光合测定系统 (Li—COR, USA), 对营养生长旺盛期 (2012 年 7 月) 的美洲黑杨叶片进行净光合速率 ( $P_n$ )、蒸腾速率 ( $Tr$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ) 及光合有效辐射 ( $PAR$ )、叶温 ( $T_l$ ) 等生理参数测定, 同时测定气温 ( $T_a$ ) 和大气相对湿度 ( $RH$ )。每无性系每区组选取健康、长势基本一致的 3 株单株, 测定部位为完全展开的成熟功能叶 (由枝顶往下数第 5~7 片叶), 在晴朗无云的 7 月 17 日、7 月 23 日 06:30—18:30, 每 2 h 测定 1 次。为消除环境变化造成的影响, 每次按相同顺序测量每个无性系。每株测 3 片叶片, 每片叶片重复测量 10 次。瞬时水分利用效率 ( $WUE_i$ ) 计算公式<sup>[24]</sup>:

$$WUE_i = P_n / Tr$$

2.3.3 光合作用—光响应曲线的测定 测定时间为 2012 年 7 月 19 日 08:30—11:00。采用 Li—6400—02B 红蓝光光源, 光合有效辐射在 0~2 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  范围内设定 16 个梯度, 从高到低分别为 2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、80、50、20、0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 每个光合有效辐射下适应 3~5 min 后测定其净光合速率, 3 次重复。温度设为 28℃,  $CO_2$  设为 400  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。光响应曲线模型采用新型的指数方程拟合曲线, 表达式如下:<sup>[25]</sup>

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - Rd) \quad [25]$$

式中:  $\beta$  为修正系数;  $I$  为光合有效辐射;  $\alpha$  是光响应曲线的初始斜率, 即在点  $I=0$  时的斜率; 系数  $\gamma$  等于光响应曲线的初始斜率与植物最大光合速率之比, 即

$$\gamma = \alpha / P_{\max}$$

根据上述公式推导出最大净光合速率 ( $P_{n\max}$ )、表观量子效率 ( $AQY$ )、光饱和点 ( $LSP$ )、光补偿点 ( $LCP$ ) 及暗呼吸速率 ( $Rd$ ) 等光合参数<sup>[25-26]</sup>。

2.3.4 RuBP 羧化酶 (RuBPCase) 活性测定 酶液的制备: 叶片剪下后立即置液氮中, 带回室内。取剪碎的待测叶片 0.5 g 置于预冷的研钵中, 加入 3 mL 预冷的 40  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Tris-HCl 缓冲液 (pH 值 7.6) (内含 10  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $MgCl_2$ , 0.25  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  EDTA (乙二胺四乙酸), 5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  GSH (谷胱甘肽)), 冰浴研磨成匀浆, 4℃ 15 000  $\times g$  离心 10 min, 取上清液备用。

RuBPCase 初始活性的测定参照 Lilley 等<sup>[27]</sup> 的方法。反应液的总体积为 2.9 mL, 内含 0.1  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Tris-HCl 缓冲液 (pH 值 7.8) (内含 12  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $MgCl_2$ , 0.4  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  EDTA) 1.4 mL, 5  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  NADH (还原型辅酶-I) 0.2 mL, 50  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  ATP (三磷酸腺苷) 0.2 mL、酶液 0.1 mL、50  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  Cr-P (磷酸肌酸) 0.2 mL、0.2  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$   $NaHCO_3$  0.2 mL、160  $U \cdot \text{L}^{-1}$  CPK (磷酸肌酸肌激酶) 0.1 mL、160  $U \cdot \text{L}^{-1}$  3-PGK (3-磷酸甘油酸激酶) 0.1 mL、160  $U \cdot \text{L}^{-1}$  GAPDH (3-磷酸甘油醛脱氢酶) 0.1 mL、蒸馏水 0.3 mL 于 30℃ 恒温水浴 10 min, 加入 9  $\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$  的 RuBP 溶液 0.1 mL, 迅速测定 1 min 内反应混合液在 340 nm 处的吸光值。另做一个不加 RuBP 的对照的反应体系在 340 nm 处的吸光值, 计算酶活时减去这一变化量。以上反应体系均采用紫外可见分光光度计测定其在 340 nm 处的吸光值, 每隔 5 s 测定 1 次, 测 3 min, 分别计算酶活性。3 次重复。酶活力用每毫升粗酶液每分钟还原 NDAH 数计算。

2.3.5 叶绿素含量测定 采用 SPAD-502 型叶绿素计 (日本) 测定。每株选取第 5 片功能叶, 毛刷刷净叶片表面的污物, 分别在叶基、叶中、叶尖处、避开主叶脉测得 SPAD 值, 求出每片叶的 SPAD 平均值。

2.3.6 气孔观测 用脱脂棉轻轻刷去叶片上的灰尘, 然后在上下表皮中部靠近主脉的两侧快速涂上 1 层 3 cm  $\times$  1 cm 面积的透明指甲油, 待风干结成膜后, 轻轻剥下膜, 粘于载玻片上编号, 制成临时切片。在光学显微镜下观察、照相。目镜 20 倍, 物镜 45 倍, 视野直径  $D = 445 \mu\text{m}$ , 视野面积 0.16  $\text{mm}^2$ 。观察上下表皮气孔数量, 计算气孔长径。

## 2.4 数据统计分析方法

应用 SPSS 18.0 统计分析软件进行数据分析处理, Duncan 新复极差法检验差异显著性, 应用 Excel 软件进行图形和表格处理。

## 3 结果与分析

### 3.1 美洲黑杨亲本与杂种 $F_1$ 代生长性状的比较

由表 1 可知: 1 年生美洲黑杨种内杂交杂种  $H_1$ 、 $H_2$  的苗高、地径、叶片数量极显著高于亲本; 而杂种  $L_1$ 、 $L_2$  的苗高、地径、叶片数量显著低于亲本, 其中,  $H_1$  和  $H_2$  的苗高、地径、叶片数分别比母本高 10.14% 和 15.55%、10.14% 和 15.55%、24.03% 和 10.58%, 分别比父本高 2.68% 和 7.71%、2.75% 和 7.79%、33.45% 和 18.98%。杂种  $L_1$  苗高、地径、叶

片数分别比母本低 8.09%、8.09%、18.38%，比父本低 14.32%、14.26%、12.18%， $L_2$  的苗高、地径和叶片数量分别比母本低 21.07%、21.07%、21.60%，比父本低 26.42%、26.37%、15.65%。

表 1 美洲黑杨亲本与杂种  $F_1$  代生长性状的比较

样本	无性系号	苗高/cm	地径/mm	叶片数量/个
亲本	55/65	278.53 ± 5.46 bc	23.21 ± 0.69 b	85 ± 0.05 b
	10/17	298.67 ± 1.18 b	24.89 ± 0.87 a	79 ± 0.64 b
超高亲	H <sub>1</sub>	306.77 ± 0.98 ab	25.56 ± 0.54 a	105 ± 0.46 a
	H <sub>2</sub>	321.83 ± 0.94 a	26.82 ± 0.35 a	94 ± 0.41 b
低亲	L <sub>1</sub>	256.33 ± 5.42 c	21.33 ± 0.34 bc	69 ± 0.44 c
	L <sub>2</sub>	219.83 ± 9.55 d	18.32 ± 0.62 c	67 ± 0.71 c

注：不同字母表示系号间差异极显著 ( $p < 0.01$ ) 下同。

### 3.2 亲本与杂种 $F_1$ 净光合速率 ( $P_n$ ) 和蒸腾速率 ( $T_r$ ) 的日变化特征

由表 2 可知：亲本和杂种  $F_1$  的净光合速率日均值大小不同， $H_1 > H_2 > 55/65 > 10/17 > L_1 > L_2$ ，

表 2 美洲黑杨亲本与杂种  $F_1$  净光合速率、蒸腾速率、瞬时水分利用效率日均值的比较

无性系	净光合速率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	蒸腾速率/ ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	瞬时水分利用效率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ )	气孔导度/ ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )
55/65	11.46 ± 0.42 a	8.21 ± 0.55 a	1.28 ± 0.22 a	0.59 ± 0.03 a	312.31 ± 1.41ab
10/17	11.28 ± 0.12 a	8.04 ± 0.22 a	1.30 ± 0.17 a	0.50 ± 0.02 a	317.31 ± 2.21 bc
H <sub>1</sub>	11.92 ± 0.68 a	8.26 ± 0.78 a	1.35 ± 0.18 a	0.59 ± 0.03 a	311.05 ± 1.12 ab
H <sub>2</sub>	11.46 ± 0.71 a	7.87 ± 0.80 a	1.41 ± 0.21 a	0.53 ± 0.02 a	308.22 ± 2.61 a
L <sub>1</sub>	10.60 ± 0.49 b	7.75 ± 0.59 a	1.26 ± 0.19 a	0.48 ± 0.01 a	322.12 ± 0.77 bc
L <sub>2</sub>	9.75 ± 0.75 b	7.49 ± 0.85 a	1.22 ± 0.17 a	0.52 ± 0.02 a	323.56 ± 3.81 cd

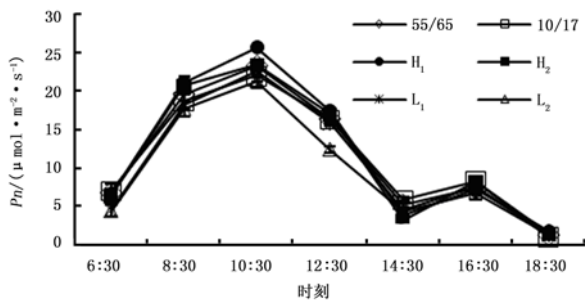


图 1 美洲黑杨亲本与杂种  $F_1$  净光合速率 ( $P_n$ ) 日变化

亲本和杂种  $F_1$  的蒸腾速率日变化与净光合速率的变化趋势一致，也呈“双峰”曲线（图 2），只是第 2 个峰值均提前至 14:30 出现。第 1 高峰时，超高亲  $H_1$ 、 $H_2$  的峰值（分别为 11.41、11.39  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）高于亲本（分别为 10.92、10.59  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）和低亲杂种  $L_1$ 、 $L_2$ （分别为 11.07、10.99  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）。亲本与杂种  $F_1$  的  $T_r$  日均值大小顺序为  $H_1 > 55/65 > 10/17 > H_2 > L_1 > L_2$ ，差异不显著 ( $P > 0.05$ )。

前 4 个无性系差异不显著，均极显著高于低亲杂种  $F_1$  ( $P < 0.01$ )。亲本和杂种  $F_1$  的净光合速率日进程均呈现出“双峰”变化趋势（图 1）。 $P_n$  变化曲线从 6:30 到 10:30 迅速上升，10:30 达到第 1 峰值，其中，超高亲杂种  $H_1$ 、 $H_2$  峰值最高 ( $P_n$  分别为 25.64、23.40  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )，其次为母本和父本 ( $P_n$  分别为 23.34、22.02  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )，而低亲杂种  $L_1$ 、 $L_2$  最低 ( $P_n$  分别为 18.19、17.67  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )；然后急剧下降，出现光合“午休”现象，14:30 时降到低谷，超高亲杂种  $H_1$ 、 $H_2$  的  $P_n$  下降最明显（分别为 3.78、3.11  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ），低于亲本（分别为 5.28、5.77  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）和低亲杂种  $F_1$ （分别为 4.46、4.44  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ）；之后所有无性系的  $P_n$  略微上升，16:30 时达到第 2 峰值，此时超高亲杂种  $H_1$ 、 $H_2$  的  $P_n$  最高，上升程度大于亲本和低亲杂种  $F_1$ ；之后 6 个无性系的  $P_n$  均降至一天中最低点。

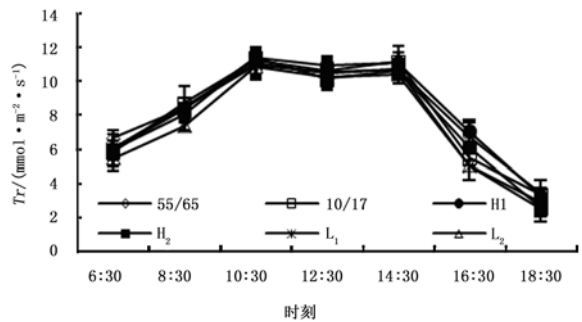


图 2 美洲黑杨亲本与杂种  $F_1$  蒸腾速率 ( $T_r$ ) 日变化

亲本与杂种  $H_1$ 、 $H_2$  和  $L_1$ 、 $L_2$  的  $WUE_i$  日变化均现“双峰”变化趋势（图 3），在 10:30 达到第 1 峰值， $WUE_i$  日均值顺序为  $H_2 > H_1 > 10/17 > 55/65 > L_1 > L_2$ ，差异不显著 ( $P > 0.05$ )。

### 3.3 美洲黑杨亲本与杂种 $F_1$ 气孔导度 ( $G_s$ ) 和胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 ( $C_i$ ) 日变化特征

亲本和杂种  $F_1$  的气孔导度日均值排序为 55/65

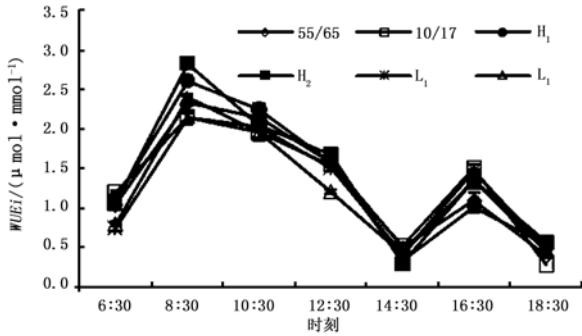


图3 亲本与杂种 F<sub>1</sub> 瞬时水分利用效率 (WUE<sub>i</sub>) 的日变化

$> H_1 > H_2 > L_2 > 10/17 > L_1$  (差异不显著,  $p > 0.05$ )。早晨,大气温度、叶片温度、光合有效辐射快速上升,相对湿度下降,同时林内外湍流运动非常强烈,潜热交换量非常大,进而促使气孔张开,亲本和杂种 F<sub>1</sub> 的  $G_s$  从 6:30 迅速上升,至 10:30 达到峰值。随后由于气温增至最高,光合有效辐射相对较高,蒸腾作用失水较多,导致叶水势降低,各无性系气孔导度在 14:30 时减小至第 1 个最低值。之后随着气温、光合有效辐射的减少,气孔导度上升,16:30 时又升至第 2 高峰,随后伴随日落及光合有效辐射的明显减少,在 18:30 时,亲本及低亲杂种的气孔导度降到测定时段内的最低值(图 4)。 $G_s$  与  $P_n$  的日变化趋势类似,即第 1 高峰时,超高亲杂种  $H_1$ 、 $H_2$  的  $G_s$  (分别为  $0.94$ 、 $0.93 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 高于亲本 55/65 和 10/17 (分别为  $0.87$ 、 $0.77 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 和低亲杂种  $L_1$ 、 $L_2$  (分别为  $0.77$ 、 $0.81 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ );到 14:30 低谷时,超高亲杂种  $H_1$ 、 $H_2$  的  $G_s$  下降最明显,降幅分别达到 66% 和 77%;到第二高峰时,超高亲杂种  $H_1$ 、 $H_2$  的  $G_s$  的增幅高于亲本和低亲杂种  $L_1$ 、 $L_2$ 。

亲本和杂种 F<sub>1</sub> 的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ ) 均与净光合速率的趋势(图 5) 相反,即从 6:30 开始  $C_i$  下降,到 10:30 出现第 1 次低谷,随后稍有上升,但 16:30

时又降至最低谷,而后上升。各无性系  $C_i$  差异极显著 ( $P < 0.01$ ),  $L_2 > L_1 > 10/17 > 55/65 > H_1 > H_2$ 。

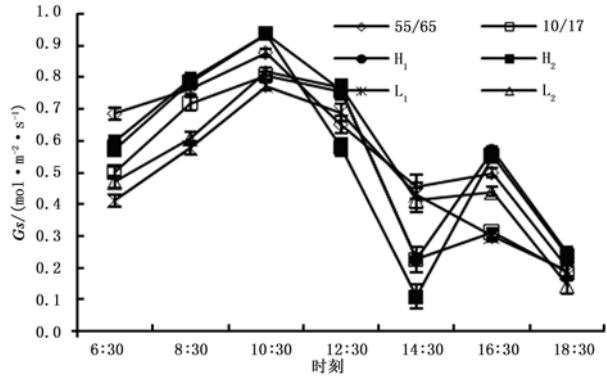


图4 亲本与杂种 F<sub>1</sub> 气孔导度 ( $G_s$ ) 的日变化

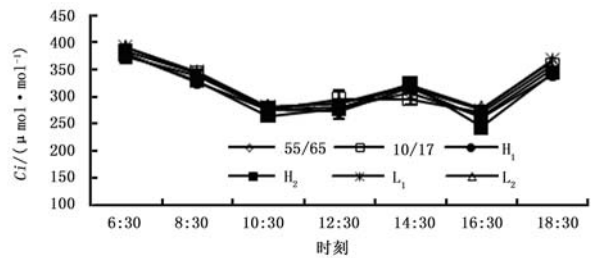


图5 亲本与杂种 F<sub>1</sub> 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ ) 的日变化

### 3.4 美洲黑杨亲本与杂种 F<sub>1</sub> 光合-光响应曲线 ( $P_n$ -PAR) 及其特征参数的比较

由图 6 看出:亲本和杂种 F<sub>1</sub> 的光合-光响应曲线拟合良好,总体趋势相似:当光照强度在  $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  以内,亲本和杂种 F<sub>1</sub> 的  $P_n$  呈线性增长,随着光照强度的加强, $P_n$  增长平缓,达到一定值后基本稳定,即达到光饱和点。超高亲  $H_1$ 、 $H_2$  在所有光强梯度下的  $P_n$  均高于亲本和低亲 F<sub>1</sub>。同时(表 3) 显示:在亲本和杂种 F<sub>1</sub> 的光合特征参数存在一定差异,超高亲杂种  $H_1$ 、 $H_2$  的最大光合速率 ( $P_{max}$ ) 最高,母本 55/65 大于低亲杂种  $L_2$ 、 $L_1$  及父本 10/17。光饱和点 ( $LSP$ ) 大小顺序为  $H_2$ 、 $H_1 >$

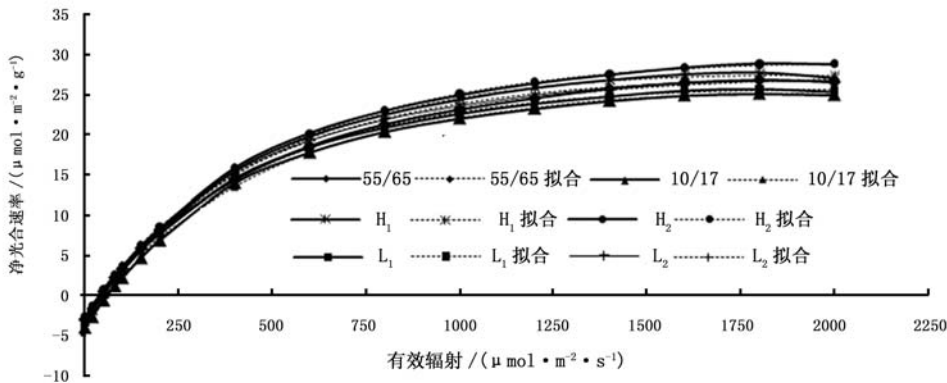


图6 亲本与杂种 F<sub>1</sub> 的光响应曲线

55/65 > L<sub>2</sub> > L<sub>1</sub> > 10/17, 但是差异不显著 ( $p > 0.05$ )。亲本与杂种 F<sub>1</sub> 的光补偿点 (LCP) 差异极显著, H<sub>2</sub> 极显著低于其他无性系, 另一超高亲 H<sub>1</sub> 极显著低于父本 10/17, 但与母本 55/65 和低亲 F<sub>1</sub>

差异不显著。表观量子效率 (AQY) 的排序为 L<sub>1</sub> > 10/17 > 55/65 > H<sub>1</sub> > L<sub>2</sub> > H<sub>2</sub>, 但差异不显著。超高亲 H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub> 的暗呼吸速率也极显著低于亲本和低亲 F<sub>1</sub>。

表3 美洲黑杨亲本和杂种 F<sub>1</sub> 光合特征参数

无性系	表观量子效率/ (mol · mol <sup>-1</sup> )	最大光合速率/ (μmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	光饱和点/ (μmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	光补偿点/ (μmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )	暗呼吸速率/ (μmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup> )
55/65	0.0749 ± 0.0008 a	27.19 ± 0.15 a	2 019.69 ± 74.64 a	44.59 ± 0.64 ab	3.10 ± 0.07 b
10/17	0.0752 ± 0.0016 a	25.07 ± 0.26 a	1 768.22 ± 97.05 a	60.21 ± 1.95 c	4.10 ± 0.03 c
H <sub>1</sub>	0.0741 ± 0.0008 a	27.90 ± 2.22 a	2 021.87 ± 113.50 a	47.83 ± 4.10 b	3.01 ± 0.02 a
H <sub>2</sub>	0.0691 ± 0.0039 a	28.26 ± 0.13 a	2 356.79 ± 283.74 a	38.28 ± 1.12 a	2.53 ± 0.19 a
L <sub>1</sub>	0.0753 ± 0.0007 a	25.58 ± 0.26 a	1 838.51 ± 204.02 a	49.06 ± 0.92 b	3.40 ± 0.03 bc
L <sub>2</sub>	0.0737 ± 0.0009 a	26.29 ± 0.26 a	1 970.75 ± 510.03 a	44.54 ± 0.12 ab	3.07 ± 0.02 b

### 3.5 美洲黑杨亲本与杂种 F<sub>1</sub> 叶绿素含量的比较

SPAD 值代表植物叶片叶绿素含量的相对值, 数值越大, 代表叶绿素含量越高。由表4看出: 亲本与杂种 F<sub>1</sub> 的叶绿素含量差异显著。超高亲 H<sub>1</sub> 的 SPAD 值与母本 55/65 差异显著, 比母本高 3.52%, 与父本 10/17 的差异极显著, 比父本高 7.99%; H<sub>2</sub> 的 SPAD 值与双亲差异均极显著, 比母本高 10.00%, 比父本高 14.72%。低亲杂种 F<sub>1</sub> 的 SPAD 值极显著低于超高亲杂种 F<sub>1</sub>, L<sub>1</sub> 比母本低 9.26%, 比父本低 5.34%; L<sub>2</sub> 比母本低 5.24%, 比父本低 1.16%。

表4 美洲黑杨亲本与杂种 F<sub>1</sub> 叶绿素与 RuBP-羧化酶活性的比较

无性系	SPAD 值	RuBP-羧化酶活性/(μmol · min <sup>-1</sup> · g <sup>-1</sup> )
55/65	41.58 ± 0.51 cd	1.74 ± 0.06 b
10/17	39.86 ± 0.60 de	1.28 ± 0.07 cd
H <sub>1</sub>	43.04 ± 0.84 bc	2.29 ± 0.13 a
H <sub>2</sub>	45.73 ± 0.59 a	1.77 ± 0.08 b
L <sub>1</sub>	37.73 ± 0.40 f	1.01 ± 0.08 cd
L <sub>2</sub>	39.40 ± 0.88 ef	0.62 ± 0.07 d

### 3.6 亲本与杂种 F<sub>1</sub> RuBP 羧化酶含量比较

超高亲杂种 H<sub>1</sub> 的 RuBP 羧化酶活性极显著高于母本 55/65 及父本 10/17 (比母本高 31.61%, 比父本高 78.91%), H<sub>2</sub> 极显著高于父本 (比父本高 38.20%)。低亲杂种 F<sub>1</sub> 极显著低于超高亲杂种 F<sub>1</sub> 和母本, 与父本差异不显著。

### 3.7 气孔特征参数

由表5看出: L<sub>1</sub>、L<sub>2</sub> 的气孔长轴极显著大于亲本, 而 H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub> 气孔长轴最小。气孔频度以 H<sub>2</sub> 最大, 其次为 H<sub>1</sub>、父本 10/17、L<sub>1</sub>、母本 55/65, L<sub>2</sub> 的气孔频度最小。H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub> 的上、下表皮数量比最大, 其次为母本 55/65、L<sub>2</sub>、L<sub>1</sub>, 父本 10/17 的上、下表皮数量比

最小, 但是系号间差异不显著。

表5 美洲黑杨亲本与杂种 F<sub>1</sub> 气孔特征参数的比较

无性系	气孔长轴/μm	气孔频度/(个 · mm <sup>2</sup> )	上、下表皮数量比
55/65	26.58 bc	29.43 ab	0.80 a
10/17	27.98 b	30.63 ab	0.66 a
H <sub>1</sub>	26.98 bc	32.09 ab	0.83 a
H <sub>2</sub>	26.05 c	33.36 a	0.83 a
L <sub>1</sub>	29.76 a	29.81 ab	0.69 a
L <sub>2</sub>	30.53 a	27.53 b	0.75 a

### 3.8 美洲黑杨亲本与子代叶面积及光合生产率的比较

由表6可知: 1年生美洲黑杨种内杂交杂种 H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub> 的单叶面积和单株叶面积最大, 极显著高于亲本, 分别比母本高 22.24% 和 22.48%、51.00% 和 35.45%, 比父本高 27.43% 和 27.69%、69.39% 和 51.95%; 而杂种 L<sub>2</sub> 的单叶面积和单株叶面积最小, 较母本低 9.41% 和 28.59%, 较父本低 5.56% 和 19.91%。

H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub> 的光合生产率极显著大于亲本和低亲子代, 分别比母本高 56.97% 和 35.46%, 比父本高 79.09% 和 53.64%; L<sub>1</sub> 和 L<sub>2</sub> 的光合生产率最低, 分别比母本低 27.22% 和 39.31%, 比父本低 16.97% 和 30.76%。

表6 美洲黑杨亲本与杂种 F<sub>1</sub> 叶面积及光合生产率的比较

无性系号	单叶面积/ cm <sup>2</sup>	单株叶面积/ cm <sup>2</sup>	光合生产率/ (μmol · s <sup>-1</sup> )
55/65	77.26 ± 2.74 b	6 567.10 ± 233.13 b	7.53 ± 0.26 c
10/17	74.11 ± 3.09 b	5 854.69 ± 244.41 bc	6.60 ± 0.28 cd
H <sub>1</sub>	94.44 ± 2.54 a	9 916.20 ± 266.89 a	11.82 ± 0.32 a
H <sub>2</sub>	94.63 ± 6.84 a	8 895.22 ± 643.63 a	10.20 ± 0.74 b
L <sub>1</sub>	74.84 ± 3.32 b	5 163.96 ± 229.34 c	5.48 ± 0.24 de
L <sub>2</sub>	69.99 ± 6.86 b	4 689.33 ± 459.39 c	4.57 ± 0.45 e

注: 光合生产率 (PP) = 单株叶面积 × 净光合速率

### 3.9 美洲黑杨 生长量与光合指标之间的相关分析

从表7发现:苗高和单株叶面积、光合生产率、气孔导度、叶绿素含量呈显著正相关,地径和单株叶面积、光合生产率、气孔导度、叶绿素含量呈显著正

相关,而苗高和地径与光合速率、单叶面积相关性不显著。光合速率与蒸腾速率、光合生产率、气孔导度、羧化酶活性呈显著正相关,与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度呈显著负相关。

表7 美洲黑杨生长性状与光合性能指标的相关性

	苗高	地径	光合速率	蒸腾速率	气孔导度	胞间 CO <sub>2</sub> 浓度	羧化酶活性	SPAD 值	单叶面积	单株叶面积	光合生产率
苗高	1	0.796*	0.701	0.541	0.907*	-0.837*	0.701	0.866*	0.797	0.812*	0.867*
地径		1	0.721	0.535	0.987**	-0.848*	0.767	0.869*	0.769	0.861*	0.879*
光合速率			1	0.925**	0.900*	-0.875*	0.949**	0.646	0.644	0.772	0.859*
蒸腾速率				1	0.810	-0.711	0.872*	0.412	0.415	0.599	0.691
气孔导度					1	-0.898*	0.831*	0.761	0.659	0.748	0.777
胞间 CO <sub>2</sub> 浓度						1	-0.903*	-0.920**	-0.834*	-0.872*	-0.892*
羧化酶活性							1	0.739	0.790	0.897*	0.949**
SPAD 值								1	0.924**	0.883*	0.838*
单叶面积									1	0.975**	0.932**
单株叶面积										1	0.983**
光合生产率											1

## 4 结果与讨论

杨树育种利用其亲本杂合性,通过杂交分化出具有不同表现型的杂交子代。本研究中,速生性好的美洲黑杨种内杂交,能产生生长速率显著高于亲本的杂交子代和显著低于亲本的杂交子代。由于光合作用对植物生长具有重要的意义,因此,比较不同生长势杂交子代的叶面积、气体交换参数、气孔特征和羧化酶活性等差异,推测美洲黑杨超高亲杂种 F<sub>1</sub> (H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub>) 与低亲杂种 F<sub>1</sub> (L<sub>1</sub>、L<sub>2</sub>) 生长势不同,可能有以下几方面影响因素:

首先,美洲黑杨超高亲杂种 F<sub>1</sub> (H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub>) 较低亲杂种 F<sub>1</sub> (L<sub>1</sub>、L<sub>2</sub>) 有更大的光合面积。叶面积大有助于增加叶片的叶绿素含量,有利于植物进行光合作用<sup>[28]</sup>。本研究中,超高亲杂种 F<sub>1</sub> 的单叶面积和单株叶面积均最大,同时光合生产率最高;而低亲杂种 F<sub>1</sub> 与之相反,单叶面积、单株叶面积和光合生产率均最低,说明美洲黑杨大的光合面积是其生长旺盛的生理基础。此外,超高亲杂种 F<sub>1</sub> 的落叶期晚于低亲杂种 F<sub>1</sub>,这无疑有利于其提前开始光合作用,加速生长,为其生长优势奠定基础。有关研究表明,叶绿素是叶片吸收、传递和转化光能的基本物质,其含量的高低与叶片净光合速率密切相关<sup>[29-30]</sup>。本研究中,超高亲杂种 F<sub>1</sub> (H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub>) 的叶绿素含量显著大于亲本,有利于超高亲杂种 F<sub>1</sub> 对光能的吸收、转化和碳固定,并促进干物质积累和器官形态建成,为产量增加奠定基础;而2个低亲杂种 F<sub>1</sub> (L<sub>1</sub>、L<sub>2</sub>) 的叶绿素含量显著小于亲本,则不利于其光合作用。

美洲黑杨超高亲杂种 F<sub>1</sub> 光合能力最强,低亲杂种 F<sub>1</sub> 的光合能力较差。净光合速率达到第1个峰值时,超高亲杂种 F<sub>1</sub> 峰值最高,低亲杂种 F<sub>1</sub> 最低;之后降到低谷时,超高亲杂种 H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub> 的 P<sub>n</sub> 下降最明显, P<sub>n</sub> 显著低于亲本和低亲杂种 F<sub>1</sub>; 而到第2峰值时,超高亲杂种 F<sub>1</sub> 的 P<sub>n</sub> 最高,上升程度大于亲本和低亲杂种 F<sub>1</sub>, 说明超高亲杂种 F<sub>1</sub> 有最高的光合能力,且能从高光强伤害中迅速恢复;同时,超高亲 H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub> 在所有光强梯度下的 P<sub>n</sub> 均高于亲本和低亲 F<sub>1</sub>, 最大光合速率也最高,而低亲杂种 F<sub>1</sub> 与之相反。

美洲黑杨超高亲杂种 F<sub>1</sub> 上、下表皮数量比最大,气孔频度最大,气孔长径最小。一般认为,上、下表皮气孔数量比高的植物生长迅速,且产量较高<sup>[31]</sup>。气孔频度大且气孔又小是植物适应性广泛的表现<sup>[32]</sup>。本研究结果显示,超高亲杂种 F<sub>1</sub> 的上、下表皮数量比最大,气孔频度最大,气孔长径最小,说明其光合速率最高,适应能力强,生长最迅速;而低亲杂种 F<sub>1</sub> 与之相反,其上、下表皮数量比较小,气孔长径最大,气孔频度较小,说明其生长速度较 H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub> 缓慢。本试验中,早晨,超高亲杂种 H<sub>1</sub>、H<sub>2</sub> 的气孔导度高于亲本和低亲杂种,说明超高亲杂种 F<sub>1</sub> 的光合速率较高;下午 14:30 左右,超高亲杂种 F<sub>1</sub> 的气孔导度下降最明显,说明超高亲杂种 F<sub>1</sub> 能迅速关闭气孔,减少蒸腾作用,保护高光强对植株的伤害;而后,超高亲杂种 F<sub>1</sub> 的气孔导度增幅又高于亲本和低亲杂种 F<sub>1</sub>, 说明其能迅速的从高光强伤害中恢复,使之光合能力高于亲本和低亲杂种 F<sub>1</sub>。

美洲黑杨不同生长势杂种 F<sub>1</sub> 的 RuBP 羧化酶活性不同。核酮糖 -1,5 - 二磷酸羧化酶是 C<sub>3</sub> 植物

光合作用中的关键酶,既可催化光合作用中  $\text{CO}_2$  的固定,又制约着碳素向 Calvin 循环和光呼吸循环分流<sup>[33]</sup>,其活性的大小对光合速率起决定作用。本研究中,超高亲杂种  $F_1$  的 RuBPCase 活性高于亲本和低亲杂种  $F_1$ ,这也是造成其净光合速率产生差异的原因之一。

本研究结果表明:超高亲杂种  $F_1$  的光饱和点(LSP)最高且光补偿点(LCP)最低,说明其对光的生态适应性较强;而低亲杂种  $F_1$  的 LSP 较低,LCP 较高,说明其对光适应性能力不高,且受到强光刺激时易发生光抑制。此外,超高亲杂种  $F_1$  的表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(Rd)都较小,说明其具有高收入、低消耗的特点,而低亲杂种  $F_1$  ( $L_1$ 、 $L_2$ ) 的 AQY、Rd 都较大,说明其具有高消耗、低收入的特点。

利用相关光合指标对杂交子代进行筛选,方便易行、不伤植株,能够帮助育种者快速评价植株,并更好的根据育种目标进行育种和引种。本文相关分析结果显示,对美洲黑杨苗期生长具显著影响的主要因素是光合面积的大小(单株叶面积)、光合生产率和叶绿素,而光合速率与生长性状不相关,因此,可考虑用单株叶面积、光合生产率、叶绿素作为生长量评选的间接指标,减少选择的盲目性,缩短选择时间,提高选择效率。

#### 参考文献:

- [1] 褚延广,苏晓华,黄秦军,等. 欧洲黑杨基因资源光合生理特征与生长的关系[J]. 林业科学,2010,46(7):77-83.
- [2] 王振兴,朱锦慧,王健,等. 闽楠幼树光合特性及生物量分配对光环境的响应[J]. 生态学报,2012,32(12):3841-3848.
- [3] 邱念伟,周峰,顾祝军,等. 5种松属树种光合功能及叶绿素快相荧光动力学特征比较[J]. 应用生态学报,2012,23(5):1181-1187.
- [4] 姜小文,易干军,陶爱群,等. 四季柚净光合速率与生理生态因子间的关系[J]. 中南林业学院学报,2005,25(5):45-48.
- [5] 陈建华,曹阳,闫文德,等. 板栗的光合性状[J]. 中南林业学院学报,2006,26(2):72-74.
- [6] 张斌斌,姜为兵,韩键,等. 桃光合性状杂种优势研究[J]. 园艺学报,2011,38(1):25-34.
- [7] 张亚黎,姚贺盛,罗毅,等. 海岛棉和陆地棉叶片光合能力的差异及限制因素[J]. 生态学报,2011,31(7):1803-1810.
- [8] 张耀文,王竹云,田建华,等. 甘蓝型油菜同质异核细胞质雄性不育系与其保持系的光合特性[J]. 中国油料作物学报,2012,34(3):249-255.
- [9] 王鹏,张天真. 利用棉花海陆种间染色体片段导入系剖析光合色素含量的遗传基础[J]. 作物学报,2012,38(6):947-953.
- [10] 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.
- [11] 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.
- [12] 王彬,李宏,毕刚蕊. 俄罗斯杨和银×新杨光合日变化的研究[J]. 北方园艺,2010(17):96-99.
- [13] 杨培林,彭俊,钟新才. 不同水分处理下胡杨、俄罗斯杨光合特性的研究[J]. 新疆农业科学,2012,49(1):52-57.
- [14] 张江涛,刘友全,赵蓬晖,等. 欧美杨无性系幼苗的光合生理特性比较[J]. 中南林业科技大学学报,2007,27(4):8-22.
- [15] 王勇,赵曦,沈应柏,等. 不同施氮量对6个黑杨新无性系光合特性的影响[J]. 西北农业学报,2010,19(3):168-173.
- [16] 张守仁,高荣孚. 光胁迫下杂种杨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.
- [17] 张守仁,高荣孚,王连军. 杂种杨无性系的光系统II放氧活性、光合色素及叶绿体超微结构对光胁迫的响应[J]. 植物生态学报,2004,28(2):143-149.
- [18] 杨敏生,李艳华,梁海永,等. 白杨派杂种无性系及其亲本光合和生长对盐胁迫的反应[J]. 林业科学,2006,42(4):19-26.
- [19] 汤玉喜,刘友全,吴敏,等. 淹水胁迫下美洲黑杨无性系生理生化指标的变化[J]. 中国农学通报,2008,24(8):156-161.
- [20] 江锡兵,宋跃朋,马开峰,等. 低温胁迫下美洲黑杨与大青杨杂种无性系若干生理指标变化研究[J]. 北京林业大学学报,2012,34(1):59-63.
- [21] 刘海涛,张川红,郑勇奇,等. 抗虫转基因欧洲黑杨苗期光合特性研究[J]. 北京林业大学学报,2011,33(1):36-43.
- [22] 尹吴,李丽莎,王立科,等. 转玉米PEPC基因杨树的光合生理特性分析[J]. 林业科学,2012,48(6):65-71.
- [23] 李文文,黄秦军,丁昌俊,等. 南方型和北方型美洲黑杨幼苗光合作用的日季节变化[J]. 林业科学研究,2010,23(2):227-233.
- [24] Wang R Z, Gao Q. Photosynthesis, transpiration and water use efficiency in two divergent *Leymus chinensis* populations from northeast China[J]. Photosynthetica, 2001, 39: 123-126.
- [25] 叶子飘,于强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型比较[J]. 沈阳农业大学学报,2007,38(6):771-775.
- [26] 聂乐兴,姜兴印,吴淑华,等. 胺鲜酯对高产夏玉米产量及叶片光合羧化酶和保护酶活性的影响[J]. 应用生态学报,2010,21(10):2558-2564.
- [27] Lilley R, Walker D. An improved spectrophotometric assay for ribulosebiphosphate carboxylase[J]. Biochimica et biophysica Acta, 1974, 358:226-229.
- [28] Fujimoto R, Taylor J M, Shirasawa S. et al.,. Heterosis of *Arabidopsis* hybrids between  $C_{24}$  and Col is associated with increased photosynthesis capacity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(18):7109-7114.
- [29] 郑殿君,张治安,姜丽艳,等. 不同产量水平大豆叶片净光合速率的比较[J]. 东北林业大学学报,2010,41(9):1-5.
- [30] 陈展宇,徐克章,吴磊,等. 旱作条件下旱稻和水稻叶片光合特性及 RuBP 羧化酶活的比较[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2012,40(5):87-98.
- [31] 林植芳,李双顺,林桂珠. 叶片气孔的分布与光合途径[J]. 植物学报,1986,28(4):387-395.
- [32] 马书荣,阎秀峰,陈柏林. 不同海拔裂叶沙参和泡沙参气孔形态的对比研究[J]. 东北林业大学学报,1999,27(6):94-97.
- [33] Kelly G J, Lutzko E. Regulatory aspects of photosynthetic carbon metabolism[J]. Ann Rev Plant Physiol,1976(27):181-205.
- [34] 杨兴洪,邹琦,赵世杰. 遮荫和全光生长的棉花光合作用和叶绿素荧光特征[J]. 植物生态学报,2005,29(1):8-15.