

木麻黄无性系光响应特性研究

王明怀, 许秀玉, 魏 龙, 陈建新, 温小莹, 胡新颖, 张方友

(广东省林业科学研究院, 广东 广州 510520)

摘要:对 701、A8、W6 共 3 个木麻黄 *Casuarina equisetifolia* 无性系 1.5 年生幼树进行光响应测定, 利用直角双曲线修正模型及经典 Farquhar 生化模型分别进行模拟. 结果表明, 2 种模型模拟符合度非常高, 且达显著水平. 利用直角双曲线修正模型模拟的 3 个木麻黄无性系光合作用光补偿点分别为 43.43、46.02 和 30.66 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光饱和点分别为 2 707.67、2 579.54 和 2 404.71 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 最大净光合速率分别为 20.69、22.42 和 15.64 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 701、A8 具有较高的光合作用光补偿点、光饱和点和暗呼吸速率, W6 光补偿点、光饱和点和暗呼吸速率较低.

关键词:木麻黄; 光合作用; 光响应; 光补偿点; 光饱和点

中图分类号: S718.4

文献标识码: A

文章编号: 1001-411X(2011)02-0076-04

Photosynthetic Response to Light in Clones of *Casuarina equisetifolia*

WANG Ming-huai, XU Xiu-yu, WEI Long, CHEN Jian-xin, WEN Xiao-ying, HU Xin-ying, ZHANG Fang-you
(Guangdong Academy of Forestry, Guangzhou 510520, China)

Abstract: Photosynthetic response to light conditions in 1.5 years seedling of 3 *Casuarina equisetifolia* clones, 701, A8 and W6, were tested. The measured data were fitted with the rectangular hyperbola model and the classical Farquhar model. The results showed that estimates by the two models were highly consistent and reached significant level (all coefficients of determination r^2 were above 0.99). Simulated with rectangular hyperbola model, light compensation points of the 3 clones were 43.43, 46.02 and 30.66 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively, whereas light saturation points were 2 707.67, 2 579.54 and 2 404.71 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. Maximum net photosynthetic rate were 20.69, 22.42 and 15.64 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. The light compensation points, the light saturation points and the dark respiration rate of 701 and A8 were higher than those of W6.

Key words: *Casuarina equisetifolia*; photosynthesis; light response; light compensation point; light saturation point

木麻黄 *Casuarina equisetifolia* 天然分布于澳大利亚、东南亚和太平洋群岛, 现在世界热带和亚热带地区都有广泛引种栽培, 喜炎热气候, 耐干旱、瘠薄, 也耐潮湿, 具有速生、抗风、固沙、耐盐等特点, 是具有多用途的优良速生树种, 不仅适于滨海防风固沙、盐碱地改良和干旱地区造林, 也是重要的用材、薪材和饲料树种^[1-4]. 国际上对木麻黄研究十分重视, 集中在盐碱地等困难立地适应性、栽培技术、抗逆性选

育、细胞学、遗传多样性、基因工程等分子生物学方面的研究^[5-7], 对木麻黄特别是无性系水平上的光响应特性研究鲜见报道, 而光响应特性研究对于了解其生长潜力与光能利用效率, 人工选取光合能力强、光能利用效率高的优良无性系等具有重要的指导意义.

净光合速率(P)、最大净光合速率($P_{\max}$)、表观量子效率(Q)、光饱和点(L_{sp})与光补偿点(L_{cp})等光响应指标决定着光响应曲线的形状, 是研究植物光

收稿日期: 2010-07-16

作者简介: 王明怀(1972—), 男, 研究员, 硕士, E-mail: wmhazdm@yahoo.com.cn

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划专题(2009BADB2B0101, 2006DAG03A1401); 广东省科技计划项目(2003C201030), 广东省林业局林业科技计划“沿海防护林优良树种选育研究(2004-12)”

合生理特性与评价植物固碳能力及生物生产力的重要指标,近年来被广泛应用;在同一立地条件与生长环境下,如果某植物个体具有较高的最大净光合速率、光饱和点、表观量子产额和较低的光补偿点,说明该个体具有较高的光能利用效率,喜光但也适应在低光照条件下生长,具有更好的光环境适应性、固碳能力与生物生产潜力^[8],因此,研究木麻黄无性系光合生理特征可以作为选育优良木麻黄新品系的重要指标。

1 材料与方法

1.1 试验材料

测定材料为1.5年生701、A8、W6共3个木麻黄无性系30 cm×60 cm规格营养袋幼树,幼树在苗圃施行常规苗木管理,每个无性系选取3株生长大小相近的苗木,其平均胸径、平均树高分别为1.2 cm、3.3 m;0.5 cm、1.9 m;1.1 cm、3.1 m。

1.2 测定方法

利用Li-6400型便携式光合分析仪(LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA)测定木麻黄的净光合速率(P)、最大净光合速率($P_{\max}$)、表观量子效率(Q)、光饱和点(L_{SP})与光补偿点(L_{CP})等主要光响应指标,采用活体小枝法测定光响应变化,每株苗木选取中部8条光合小枝,平行有间隔排列置于Li-6400光合作用系统LED红蓝光源叶室中进行测定。光合有效辐射(PAR)设置为0、20、30、50、100、150、200、400、800、1 200、1 600、2 000、2 300、2 500、2 700 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 共15个梯度级,测定 P 。用游标卡尺测定光合小枝直径,计算光合小枝表面积,即叶面积,测定时间为2009年7月30日,测量时气温在 $(35 \pm 1)^\circ\text{C}$,大气相对湿度60%左右,大气 CO_2 浓度约为360 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,天气晴朗,测量时间为上午10:30—11:30。

1.3 研究方法

利用测定的 P 与PAR值,参考叶子飘等^[9]提出的直角双曲线修正模型(以下简称修正模型)及Far-

quhar等^[10]提出的经典生化模型分别进行模拟,并计算相应的主要光响应参数。

直角双曲线修正模型^[9]: $P = \alpha[(1 - \beta I)/(1 + \gamma I)](I - I_c)$ 。式中: α 为光响应曲线上当 $I = I_c$ 和 $I = 0$ 时2点连线的斜率,即光响应曲线的初始量子效率,即 Q ; β 为修正系数; I 为光照强度; γ 为初始量子效率与植物最大光合速率之比,即 $\gamma = \alpha/P_{\max}$; I_c 为植物的光补偿点。当 $I = 0$ 时,有 $P_0 = R_d = -\alpha I_c$, R_d 就是植物的暗呼吸速率。植物的饱和光强(I_{sat}): $I_{\text{sat}} = (\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1)/\gamma$,由饱和光强可得到植物最大净光合速率: $P_{\max} = [(\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta})/\gamma]^2 - R_d$ 。

Farquhar等^[10]提出的经典生化模型: $P = (IQ + P_{\max} - \sqrt{(QI + P_{\max})^2 - 4QP_{\max}IK})/2K - R_{\text{day}}$ 。其中: K 为曲角, R_{day} 是光下呼吸速率。

所有数据采用Excel 2003与SAS统计分析软件进行分析处理。

2 结果与分析

2.1 光响应曲线模型拟合

采用直角双曲线修正模型模拟木麻黄701、A8、W6这3个无性系光响应测定数据,光响应直角双曲线修正模型分别为:

$$P = 0.038 \frac{1 - 0.00008I}{1 + 0.00105I}(I - 43.4262),$$

$$(r^2 = 0.9985);$$

$$P = 0.0362 \frac{1 - 0.0001I}{1 + 0.000789I}(I - 46.0172),$$

$$(r^2 = 0.9992);$$

$$P = 0.0362 \frac{1 - 0.00008I}{1 + 0.00143I}(I - 30.6556),$$

$$(r^2 = 0.9988).$$

光响应曲线测定值及模拟值绘制散点图(图1)。由图1及模型方程可知,模型符合度非常高,且达显著水平。

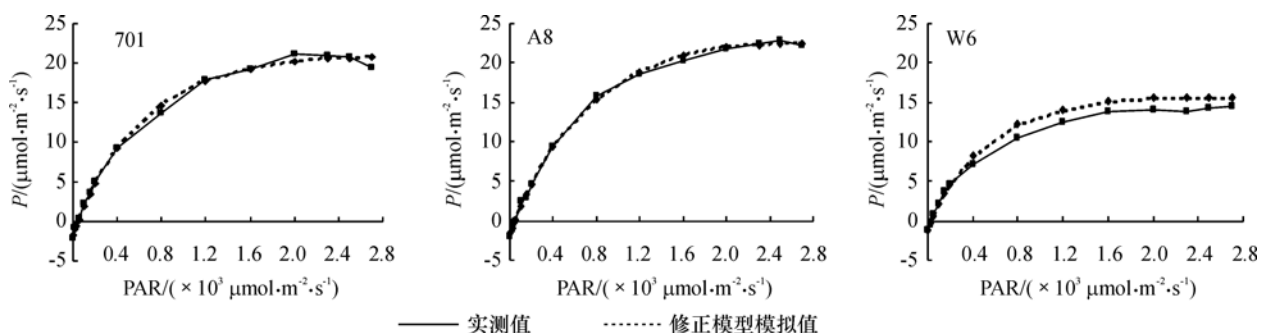


图1 木麻黄的光响应曲线

Fig. 1 Measured and simulated light-response curves of photosynthesis of *Casuarina equisetifolia*

采用 Farquhar 等^[10]提出的生化模型模拟木麻黄 701、A8、W6 这 3 个无性系光响应测定数据,其模型参数列于表 1,由表 1 可见,生化模型模拟与实测值符合程度非常高,且达显著水平。

表 1 Farquhar 生化模型参数¹⁾
Tab. 1 Parameters of Farquhar model

木麻黄 无性系	$Q/$ ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	K	$R_{\text{day}}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$P_{\text{max}}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$I_{\text{sat}}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	r^2
701	0.037 9	0.496 00	1.615 5	25.883	842.65	0.997 7
A8	0.036 0	0.581 10	1.657 7	27.951	920.53	0.999 4
W6	0.042 7	0.007 41	1.293 7	18.300	664.62	0.999 0

1) Q 为光响应曲线的初始量子效率; K 为曲角; R_{day} 为光下呼吸速率; P_{max} 为最大净光合速率; I_{sat} 为植物的饱和光强。

尽管直角双曲线修正模型和生化模型都能较好地模拟实测值,但因生化模型自身限制,饱和光强不能正常模拟,只能以一种间接方法进行推算^[11],因此,推算饱和光强与修正模型和实测值相差较大(表 2)。

2.2 光响应指标分析

采用直角双曲线修正模型和生化模型模拟计算 3 个木麻黄无性系光响应指标,结果见表 2。木麻黄 701、A8 和 W6 无性系修正模型模拟光补偿点分别为 43.43、46.02 和 30.66 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,无性系间变异系数 20.54%;光饱和点分别为 2 707.67、2 579.54 和 2 404.71 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,无性系间变异系数

5.93%;最大净光合速率分别为 20.69、22.42 和 15.64 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,无性系间变异系数 17.99%,表观量子效率分别为 0.038 1、0.036 2 和 0.036 2 $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,无性系间变异系数 2.98%,暗呼吸速率分别为 -1.654 5、-1.665 8、-1.109 7 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,无性系间变异系数 21.53%。可见,701 和 A8 具较高的光补偿点与光饱和点、暗呼吸速率,W6 光补偿点与光饱和点、暗呼吸速率较低,表明 701 和 A8 更具利用高光能力,表观量子效率变异较小,表明 3 个木麻黄无性系在低光条件下量子效率相近。

表 2 木麻黄光响应模型拟合值与实测值的比较

Tab. 2 Comparison of date fitted by the two models of photosynthetic light-response with measured data

木麻黄 无性系	光响应	$P_{\text{max}}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$L_{\text{CP}}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$L_{\text{SP}}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$Q/$ ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	$R_{\text{d}}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	r^2
701	修正模型	20.69	43.43	2 707.67	0.038 1	-1.654 0	0.998 5
	生化模型	25.88	45.86	842.65	0.037 9	-1.615 5	0.997 7
	实测值	21.11	46.27	2 000.00	0.034 7	-2.051 1	
A8	修正模型	22.42	46.02	2 579.54	0.036 2	-1.665 8	0.999 2
	生化模型	27.95	48.81	920.53	0.036 0	-1.657 7	0.999 4
	实测值	22.94	48.45	2 500.00	0.032 2	-2.015 1	
W6	修正模型	15.64	30.66	2 404.71	0.036 2	-1.109 7	0.998 8
	生化模型	18.30	34.70	664.62	0.042 7	-1.293 7	0.999 0
	实测值	13.83	34.87	2 300.00	0.030 0	-1.260 0	

3 讨论

光响应模型常用有直角双曲线模型、非直角双曲线模型、Farquhar 生化模型、指数曲线、正切函数曲线,或直接用二项式回归的方法,其中以非直角双曲线模型和直角双曲线模型应用较为广泛,本文采用叶子飘等^[11]提出的直角双曲线修正模型和 Farquhar 等^[10]提出的生化模型进行光响应模拟,这 2 种模型都能较好地模拟木麻黄无性系进行光响应模拟,符合

度非常高,决定系数都达 0.99 以上,直角双曲线修正模型能够较好地模拟光响应指标,如直接拟合表观量子效率、饱和光强。

木麻黄 3 个无性系 701、A8、W6 光饱和点较高,分别为 2 707.67、2 579.54 和 2 404.71 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光饱和点光强都超过我们测定时外界当天最高光强,也比亚热带先锋阳性树种马尾松 *Pinus massoniana* 和强阳性树种桉树 *Eucalyptus* spp. 高,马尾松光饱和点为 1 688 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[12],桉树光饱和点

为 $1\,967.7\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ [13], 更比南亚热带植被演替中期树种黎蒴 *Castanopsis fissa*、荷木 *Schima superba*、和演替顶级树种黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna* 都要高, 黎蒴、荷木和黄果厚壳桂光饱和点分别为 503 、 463 、 $468\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ [12]。

研究表明如此高的光饱和点符合木麻黄是强阳性树种特征, 我国南方正常天气情况下, 一般自然光达不到光饱和点, 因此, 光是木麻黄光合能力的限制因子之一, 光合作用不会因为光强产生抑制。据报道, 几种沙地植物如中间锦鸡儿 *Caragana intermedia*、牛心朴子 *Cynanchum komarovii*、油蒿 *Artemisia ordosica* 和沙鞭 *Psammochloa mongolica* 在光辐照度 $1\,500\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时才出现光饱和现象, 而高大灌木如花棒 *Hedysarum scoparium* 和沙柳 *Salix psammophylla* 并没有明显的光饱和点, 牛心朴子的光饱和点也不明显, 反映了荒漠植物对强光环境的特殊适应特点 [14]。沿海裸露沙丘同北方荒漠或沙漠地段一样, 有着光照强、干旱(季节性或生理性干旱)共同特点, 木麻黄也表现出如荒漠植物对强光环境特殊的适应特点, 因此, 木麻黄是热带、亚热带沿海沙质海岸上流动、半流动或固定沙丘上的防护林主栽树种。

亚热带先锋阳性树种马尾松, 南亚热带植被演替中期树种黎蒴、荷木, 及演替顶级树种黄果厚壳桂的光补偿点分别为 66.0 、 16.0 、 18.7 和 $12.1\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ [12], 研究表明大部分温带植物光补偿点小于 $100\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 热带植物光补偿点小于 $50\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而荒漠植物的光补偿点更高, 在 $100 \sim 500\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。可见, 热带树种木麻黄具有较高的光补偿点。

马尾松、黎蒴、荷木和黄果厚壳桂表观量子效率分别为 $0.039\ 8$ 、 $0.035\ 1$ 、 $0.029\ 9$ 和 $0.029\ 5\ \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 暗呼吸速率分别为 2.63 、 0.51 、 0.56 和 $0.36\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ [12]。荒漠沙生植物的暗呼吸速率很高, 暗呼吸速率变化于 $2 \sim 6\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 而大部分植物的暗呼吸速率小于 $2\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ [14]。木麻黄表观量子效率与马尾松、黎蒴接近且较高, 表明木麻黄在弱光下光合效率较高, 而暗呼吸速率低于荒漠植物, 高于演替的中生与顶极树种, 与马尾松接近。马尾松、黎蒴、荷木和黄

果厚壳桂最大净光合速率分别为 10.61 、 5.14 、 4.32 和 $4.60\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 木麻黄最大净光合速率远高于这些树种, 这决定了木麻黄具速生性特点。

木麻黄具有较高的光补偿点和光饱和点, 正常气候条件下不会因为外界太阳光强产生光抑制, 表明木麻黄是一个喜光的阳性树种, 也因此成为华南沿海防护林沙质海岸不可替代的主栽树种。

参考文献:

- [1] 王明怀, 陈建新, 殷祚云, 等. 五种木麻黄的种源引种初报[J]. 林业科学研究, 2002, 15(6): 751-755.
- [2] 仲崇禄. 木麻黄科植物分类研究进展[J]. 热带植物研究, 1995(36): 27-32.
- [3] 叶功富, 冯泽幸, 潘惠忠, 等. 木麻黄国际种源苗期生长及抗盐性试验[J]. 福建林学院学报, 1995, 15(4): 301-306.
- [4] 叶功富, 郑仁华, 冯泽幸. 木麻黄专题文献研究[J]. 福建林业科技, 1994, 21(1): 57-61.
- [5] 黄桂华, 仲崇禄, 张勇. 我国木麻黄科植物遗传改良研究进展[J]. 广东林业科技, 2005, 21(4): 65-78.
- [6] 姜清彬, 仲崇禄, 张勇, 等. 木麻黄科植物共生基因遗传转化研究进展[J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(2): 205-210.
- [7] 郑金双. 木麻黄逆境生理研究进展(综述)[J]. 亚热带植物科学, 2006, 35(2): 70-73.
- [8] 钟全林, 胡松竹, 贺利中, 等. 刨花楠不同种源主要光响应指标分析[J]. 林业科学, 2008, 44(7): 118-123.
- [9] 叶子飘, 王建林. 植物光合-光响应模型比较分析[J]. 井冈山学院学报: 自然科学版, 2009, 30(4): 9-13.
- [10] FARQUHAR G D, VON CAEMMERERS S, BERRY J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species[J]. Planta, 1980, 149: 78-90.
- [11] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型的比较[J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [12] 张进忠, 林桂珠, 林植芳, 等. 几种南亚热带木本植物光合作用对生长光强的响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2005, 13(5): 413-418.
- [13] 陆钊华, 徐建民, 陈儒香, 等. 桉树无性系苗期光合作用特性研究[J]. 林业科学研究, 2003, 16(5): 575-580.
- [14] 蒋高明, 何维明. 一种在野外自然光照条件下快速测定光合作用-光响应曲线的新方法[J]. 植物学通报, 1999, 16(6): 712-718.

【责任编辑 李晓卉】