

遮光条件下不同种源土沉香幼苗的光合特性与生长速率分析

原慧芳^①, 田耀华, 魏丽萍, 陈国云, 寸明

(云南省热带作物科学研究所, 云南 景洪 666100)

摘要: 以3个来源于广东茂名的土沉香 [*Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng.] 种源(大白、小白和大黄)和1个来源于云南的土沉香种源的1年生幼苗为研究对象, 对不同遮光条件下[相对光强100% (对照, 自然光强)、50%、25%和5%] 4个种源幼苗叶片的净光合速率(Pn)的光响应和CO₂响应曲线、光合和气体交换参数、叶绿素含量和叶绿素a/b(Chla/b)值进行了分析, 并比较了4个种源幼苗的相对生长速率(RGR)。结果表明: 4个种源的Pn均随光合光子通量密度的增加而上升, 且对照组各种源的Pn值均明显高于各处理组; 4个种源的Pn值均随胞间CO₂浓度的升高或相对光强的增大逐渐提高。随相对光强的降低, 4个种源的最大光合速率、光补偿点、光饱和点、暗呼吸速率、最大电子传递速率、最大羧化速率和磷酸丙糖利用速率均下降或显著下降($P < 0.05$), 而表观量子效率则略有升高。在相对光强100%~25%条件下, 随相对光强降低, 4个种源的叶绿素含量显著提高、Chla/b值显著减小; 大白和小白种源的RGR逐渐增大, 大黄种源的RGR差异不显著, 而云南种源的RGR显著减小。而在相对光强5%条件下, 大黄和云南种源的叶绿素含量显著降低, Chla/b值显著增大, RGR显著减小; 大白和小白种源幼苗全部死亡。由种源间的比较可见: 4个种源的各项光合参数以及叶绿素含量、相对生长速率均有一定的差异, 其中云南种源的各项指标总体上均最低。综合来看, 土沉香为半阳生植物, 对不同的光环境表现出相对较强的适应性。

关键词: 土沉香; 种源; 遮光处理; 光合特征; 叶绿素; 幼苗生长

中图分类号: Q945.11; S567.1*9 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2012)03-0020-09

Analyses on photosynthetic characteristics and growth rate of *Aquilaria sinensis* seedlings from different provenances under shading conditions YUAN Hui-fang^①, TIAN Yao-hua, WEI Li-ping, CHEN Guo-yun, CUN Ming (Yunnan Institute of Tropical Crops, Jinghong 666100, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2012, 21(3): 20-28

Abstract: Taking one-year-old seedlings of three provenances (Dabai, Xiaobai and Dahuang) of *Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng. from Maoming of Guangdong Province and one provenance of *A. sinensis* from Yunnan Province as research objects, light and CO₂ response curves of net photosynthetic rate (Pn), photosynthetic and gas exchange parameters, chlorophyll content and Chla/b value of seedling leaf of four provenances under different shading conditions [relative irradiance 100% (control, natural light intensity), 50%, 25% and 5%] were analyzed, and seedling's relative growth rate (RGR) was also compared. The results show that Pn value of four provenances all increase with increasing of photosynthetic photon flux density, and Pn value of four provenances in the control all are higher than that in the treatment groups. And Pn value of four provenances gradually increase with rising of intercellular CO₂ concentration or increasing of relative irradiance. With reducing of relative irradiance, the maximum photosynthetic rate, light compensation point, light saturation point, dark respiration rate, maximum electron transport rate, maximum carboxylation rate and triose phosphate utilization rate of four provenances all decrease or significantly decrease ($P < 0.05$), while the apparent quantum yield slightly increases. Under relative irradiance 100%~25% conditions, with reducing of

收稿日期: 2011-11-15

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目(2011BAD30B01); 云南省科技创新强省计划项目(2009AB001); 中国科学院战略性先导科技专项项目子课题(XDA05070303)

作者简介: 原慧芳(1978—), 女, 山西安泽人, 硕士, 助理研究员, 主要从事热带作物生理生态研究。

^①通信作者 E-mail: yau2004graduate@126.com

relative irradiance, chlorophyll content of four provenances significantly increase but their $Chla/b$ value significantly decrease, RGR of Dabai and Xiaobai provenances increase gradually and that of Dahuang provenance has an un-significant difference, but that of Yunnan provenance significantly decreases. Under relative irradiance 5% condition, chlorophyll content of Dahuang and Yunnan provenances significantly decrease and their $Chla/b$ value significantly increase, and their RGR significantly decrease, while all seedlings of Dabai and Xiaobai provenances die. According to comparison result among provenances, it is suggested that there is a certain difference in photosynthetic parameters, chlorophyll content and relative growth rate among four provenances, in which, all indexes of Yunnan provenance generally are the lowest. In general, *A. sinensis* is a semi-sun plant, and has relatively strong adaptability to different light environments.

Key words: *Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng.; provenance; shading treatment; photosynthetic characteristics; chlorophyll; seedling growth

土沉香 [*Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng.] 又称白木香, 属瑞香科 (Thymelaeaceae) 沉香属 (*Aquilaria* Lam.) 植物, 是一种热带亚热带常绿乔木, 也是中药沉香的惟一植物资源, 为中国特有的珍贵药用植物^[1]。土沉香自然繁殖率低、易受虫害, 且由于长期以来的人为掠夺式砍伐及其生存环境的破坏, 土沉香资源遭到严重破坏, 仅残存有零星散生的植株, 目前已被列为国家二级重点保护野生植物^[2]。目前, 土沉香野生资源日益减少, 远不能满足日益增长的市场需求, 因而必须对土沉香进行规模化的栽培。关于土沉香的药用成分和药理研究已有较多报道^[3-4], 但有关土沉香生长过程中所需光照条件及其生理生态特性的研究尚未见报道。

作者以3个来源于广东茂名的土沉香种源和1个来源于云南的土沉香种源为研究对象, 对土沉香不同种源幼苗在不同遮光条件下(50%、25%、5%和100%自然光强)的光合特性和相对生长速率进行对比研究, 以比较4个土沉香种源的幼苗在弱光环境中的存活能力、生长过程中对光的需求是否一致以及幼苗适应不同光照强度的机制, 以期为土沉香的人工栽培和资源保护提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 实验地概况

实验在云南省西双版纳傣族自治州景洪市云南省热带作物科学研究所内进行。实验地的地理坐标为北纬 22°05′、东经 100°46′, 海拔约 553 m, 属北热带西南季风气候; 干季为 11 月份至次年 4 月份、雨季为 5 月份至 10 月份; 年平均气温为 22.6 °C, ≥ 10 °C 的年积温 8 100.4 °C; 年平均蒸发量 1 310.6 mm, 年

平均降雨量 1 161.8 mm; 平均空气相对湿度 85%; 土壤为砖红壤^[5]。

1.2 实验材料与处理

于2008年7月在广东省茂名市电白县收集了3个形态差异较明显的土沉香种源的种子, 当地俗称分别为大白、小白和大黄, 另外在云南省景洪市普文镇收集了1个土沉香种源的种子, 简称为云南, 在苗圃地培育成幼苗。

采用遮阳网进行遮光处理, 并使用 ZDR-24 照度计(浙江大学电气设备厂)确定相对光强(relative irradiance, RI), 将3个阴棚下的相对光强分别设定为自然光强的50%、25%和5%, 并以自然光强为对照(相对光强100%)。于2009年5月选择生长及株高相对一致的幼苗移栽到高35 cm、直径30 cm的栽培盆内, 每盆1株, 栽培土壤为W(砖红壤):W(复合肥料)=3:1的混合基质。采用随机分组法, 每一种源各15盆; 将幼苗分别置于各光照条件下生长1 a后于2010年9月中旬至10月下旬测量光合参数。幼苗生长过程中统一进行水肥管理, 随时清除杂草、防治病虫害。由于在相对光强5%条件下大白和小白种源的幼苗在2009年10月已全部死亡, 故无法进行此时期光合参数及相关生长指标的测定。

1.3 测定方法

1.3.1 光合特性和叶绿素含量测定 选择晴朗天气, 用 LI-6400 便携式光合测定系统(美国 LI-COR 公司)测定幼苗叶片的净光合速率(P_n), 并绘制 P_n 的光响应曲线和 CO_2 响应曲线。在 8:30 至 12:00 进行测定, 选取植株顶端第 2 或第 3 片生长良好的成熟叶, 所选叶片的空间取向和角度尽量一致, 每处理每一种源各选择 3 株进行测定, 每株 1 片叶。测定叶片净光合速率时, 使用开放气路, 叶片温度控制在

30 ℃, CO₂浓度为 390 μmol · mol⁻¹, 设定的光照强度梯度分别为 2 000、1 600、1 000、1 200、1 000、800、600、400、300、200、150、100、50 和 0 μmol · m⁻² · s⁻¹, 测定时在每一梯度下停留 3 min; 根据叶子飘^[6]的光响应新模型方法对 P_n 的光响应曲线进行拟合, 并计算最大光合速率(P_{max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和表观量子效率(AQY)。将 CO₂浓度分别设定为 2 000、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、120、100、80 和 5 μmol · mol⁻¹, 测定各 CO₂浓度下的 P_n, 测定时在各 CO₂浓度下停留 3 min; 采用叶子飘^[7]的生化模型拟合 P_n 的 CO₂响应曲线, 计算最大电子传递速率(J_{max})、最大羧化速率(V_{cmax})、暗呼吸速率(R_d)和磷酸丙糖利用速率(TPU)。从进行光合测定的植株上共采集 10~15 片完全展开的健康叶片, 参照李合生^[8]的方法测定叶绿素含量。

1.3.2 生长量测定 在 2009 年 8 月至 2010 年 11 月间, 每月月初对各处理 4 个种源幼苗的株高和基径进行测定。株高用卷尺测量, 土壤表面到幼苗顶芽的距离为株高; 在离地面 1 cm 处用游标卡尺测量幼苗茎的直径, 即为基径。每处理每个种源各选 5 株幼苗进行测定, 视为 5 次重复。根据株高和基径测量数据计算相对生长速率(relative growth rate, RGR)。

1.4 数据计算和统计分析方法

按以下公式计算相对生长速率(RGR): $RGR = [\ln(d_2^2 h_2) - \ln(d_1^2 h_1)] / (t_2 - t_1)$ 。式中: d_1 和 d_2 分别为 2009 年 8 月和 2010 年 11 月幼苗的基径(cm); h_1 和 h_2 则为对应时间幼苗的株高(cm); t_1 和 t_2 分别为观测时间(月)^[9]。

用 SPSS 17.0 软件进行统计分析, 并采用 Sigma Plot 9.0 软件绘制图形。其中, 不同处理和不同种源间的方差分析采用二维方差分析方法, 同一处理不同水平间的方差分析采用一维方差分析方法, 并进行 Duncan 多重比较。

2 结果和分析

2.1 土沉香幼苗叶片光合参数的总方差分析结果

总方差分析结果表明: 除表观量子效率(AQY)外, 不同遮光条件(50%、25%、5%和100%自然光强)对土沉香幼苗叶片的最大光合速率(P_{max})、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、最大羧化速率(V_{cmax})、最大电子传递速率(J_{max})、磷酸丙糖利用速率

(TPU)、暗呼吸速率(R_d)、叶绿素含量和叶绿素 a/b (Chla/b) 值均有显著影响。4 个种源间的 P_{max}、LSP、R_d、叶绿素含量和 Chla/b 值均有显著差异, 而 AQY、LCP、V_{cmax}、J_{max} 和 TPU 值无显著差异。而不同遮光条件和不同种源的交叉作用使 P_{max}、LSP、V_{cmax}、R_d、叶绿素含量和 Chla/b 值有显著差异, 而 AQY、LCP、J_{max} 和 TPU 值无显著差异。

2.2 不同遮光条件下 4 个土沉香种源幼苗叶片 P_n 的光响应曲线以及光合参数比较

在不同遮光条件下(50%、25%、5%和100%自然光强), 4 个土沉香种源幼苗叶片的净光合速率(P_n)的光响应曲线见图 1, 最大光合速率(P_{max})、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和表观量子效率(AQY)等光合参数的测定结果见表 1。

由图 1 可见: 4 个种源幼苗的 P_n 均随着光合光子通量密度(PPFD)的增加而上升, 在 PPFD 小于 300 μmol · m⁻² · s⁻¹ 的条件下 P_n 急剧提高, 当 PPFD 达到光饱和点后, P_n 呈缓慢增加或基本恒定的趋势。在对照条件下(100%自然光强), 各种源幼苗叶片的 P_n 值均明显高于各遮光处理组。在相对光强 5% 条件下, 云南种源幼苗叶片的 P_n 值明显低于其他处理组及对照, 而大黄种源幼苗叶片的 P_n 值也低于其他处理组但差异较小。在相对光强 50% 和 25% 条件下, 大白和小白种源幼苗叶片的 P_n 值差异不明显。

由表 1 可见: 4 个土沉香种源幼苗叶片的 P_{max}、LCP 和 LSP 变化趋势相似, 均随着相对光强的减弱而降低, 且对照组 4 个种源的 P_{max}、LCP 和 LSP 均高于 3 个处理组; 而对照组各种源的 AQY 略低于各处理组但差异不显著, 且各处理组间的 AQY 也无显著差异。在相对光强 100% 和 50% 条件下, 大黄和云南种源的 P_{max} 差异不显著, 但对照组的 P_{max} 值显著高于相对光强 25% 和 5% 处理组; 而大白和小白种源的 P_{max} 值随相对光强减弱而显著降低。在各处理条件下 4 个种源的 LCP 无显著差异但均显著低于对照; 在各处理条件下 4 个种源的 LSP 也均显著低于对照, 但除相对光强 5% 条件下云南种源的 LSP 显著低于其他处理组外, 在各处理条件下 4 个种源的 LSP 均无显著差异。

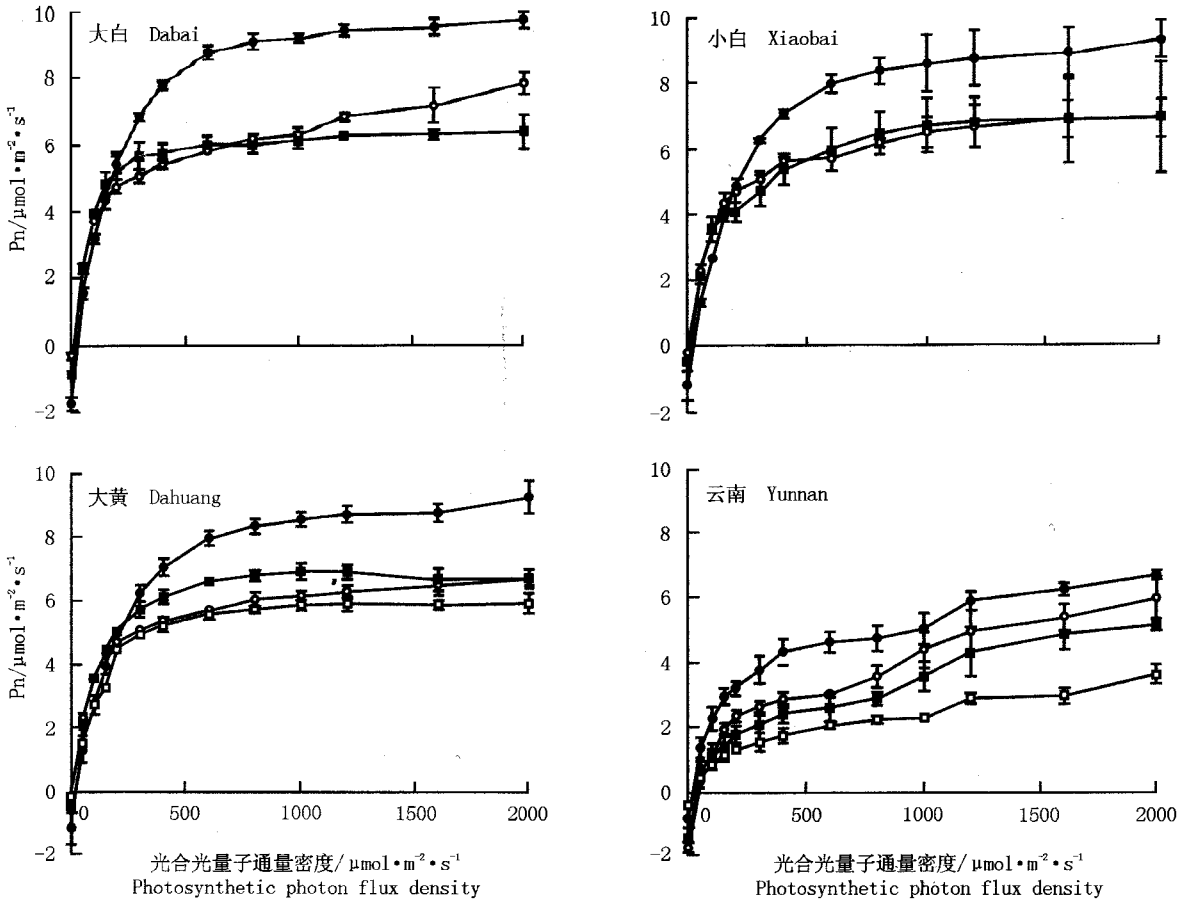
由种源间的比较结果可见: 在相对光强 100%、25% 和 5% 条件下, 云南种源的 P_{max} 显著低于其他种源, 其 LSP 在相对光强 100% 和 5% 的条件下也显著低于其他种源; 除此以外, 在同一处理条件下, 不同种

源的 P_{max} 、LCP、LSP 和 AQY 均无显著差异。

2.3 不同遮光条件下4个土沉香种源幼苗叶片 P_n 的 CO_2 响应曲线及气体交换参数比较

在不同遮光条件下(50%、25%、5%和100%自

然光强),4个土沉香种源幼苗叶片的净光合速率(P_n)的 CO_2 响应曲线见图2,最大电子传递速率(J_{max})、最大羧化速率($V_{c_{max}}$)、暗呼吸速率(R_d)和磷酸丙糖利用速率(TPU)的测定结果见表2。



—●—: 对照,100%自然光强 Control with 100% natural light intensity; —○—: 50%自然光强 50% natural light intensity; —■—: 25%自然光强 25% natural light intensity; —□—: 5%自然光强 5% natural light intensity.

A: 广东大白种源 Dabai provenance from Guangdong Province; B: 广东小白种源 Xiaobai provenance from Guangdong Province; C: 广东大黄种源 Dahuang provenance from Guangdong Province; D: 云南种源 A provenance from Yunnan Province.

图1 不同遮光条件下4个土沉香种源幼苗叶片净光合速率(P_n)的光响应曲线
Fig. 1 Light response curve of net photosynthetic rate (P_n) of seedling leaf of *Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng. from four provenances under different shading conditions

表1 不同遮光条件下4个土沉香种源幼苗叶片的光合参数($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

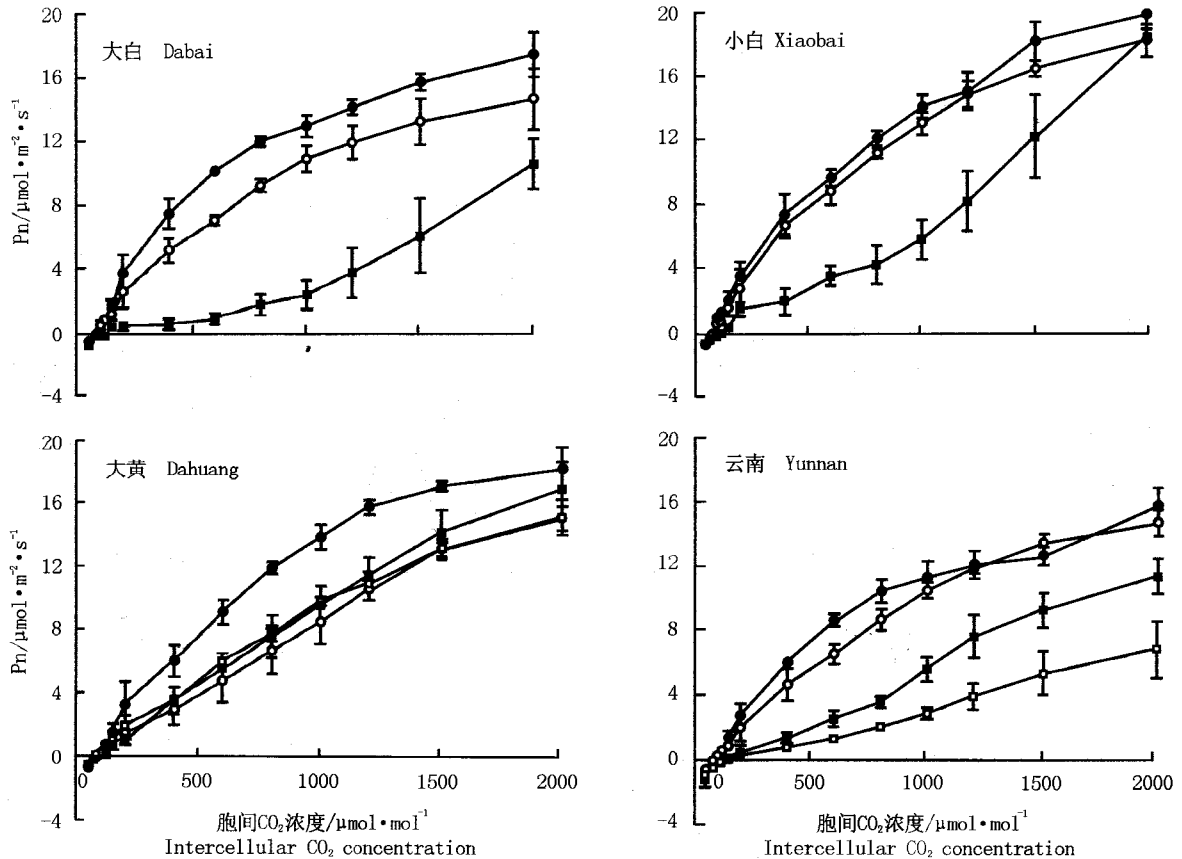
Table 1 Photosynthetic parameters of seedling leaf of *Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng. from four provenances under different shading conditions ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	各种源的最大光合速率(P_{max})/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Maximum photosynthetic rate (P_{max}) of different provenances				各种源的表现量子效率(AQY)/ $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ Apparent quantum yield (AQY) of different provenances			
	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan
100% (CK)	10.81±0.07aA	10.49±0.25aA	10.60±0.04aA	7.24±0.42aB	0.050±0.005aA	0.048±0.001aA	0.052±0.003aA	0.042±0.007aA
50%	7.70±0.53bA	6.74±0.46bA	7.27±0.82abA	6.76±0.69aA	0.053±0.001aA	0.056±0.005aA	0.052±0.002aA	0.049±0.005aA
25%	5.93±0.05cA	5.64±0.16cA	6.77±0.19abA	5.32±0.16bB	0.056±0.004aA	0.059±0.012aA	0.054±0.002aA	0.051±0.013aA
5%	-	-	6.05±0.17bA	2.80±0.29cB	-	-	0.058±0.002aA	0.055±0.013aA

续表1 Table 1 (Continued)

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	各种源的光补偿点(LCP)/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ Light compensation point (LCP) of different provenances				各种源的光饱和点(LSP)/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ Light saturation point (LSP) of different provenances			
	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan
	100% (CK)	17.92±0.70aA	16.26±0.65aA	26.52±1.06aA	19.60±1.71aA	1064.64±101.97aA	1053.69±49.96aA	1172.63±98.13aA
50%	6.41±0.15bA	7.54±1.03bA	6.58±0.59bA	5.42±0.76bA	645.05±89.50bA	629.93±24.94bA	683.69±75.27bA	538.91±10.56bA
25%	5.91±0.91bA	7.39±0.64bA	6.10±0.96bA	4.33±0.52bA	530.28±13.16bA	585.64±96.16bA	641.78±33.74bA	532.70±11.17bA
5%	-	-	4.60±0.82bA	3.34±0.64bA	-	-	568.27±27.16bA	310.61±53.72cB

1) 同列中不同的小写字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$), 同行中不同的大写字母表示不同种源间同一参数差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference among different treatments ($P < 0.05$), and different capitals in the same row indicate the significant difference of the same parameter among different provenances ($P < 0.05$).
 2) 按照自然光强设定的相对光强 Relative irradiance according to natural light intensity.



—●—: 对照, 100% 自然光强 Control with 100% natural light intensity; -○-: 50% 自然光强 50% natural light intensity; -■-: 25% 自然光强 25% natural light intensity; -□-: 5% 自然光强 5% natural light intensity.

A: 广东大白种源 Dabai provenance from Guangdong Province; B: 广东小白种源 Xiaobai provenance from Guangdong Province; C: 广东大黄种源 Dahuang provenance from Guangdong Province; D: 云南种源 A provenance from Yunnan Province.

图2 不同遮光条件下4个土沉香种源幼苗叶片净光合速率(Pn)的CO₂响应曲线
 Fig. 2 CO₂ response curve of net photosynthetic rate (Pn) of seedling leaf of *Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng. from four provenances under different shading conditions

由图2可见: 4个土沉香种源幼苗叶片的Pn均随胞间CO₂浓度(Ci)的升高逐渐提高, 且随相对光强的增大其Pn呈升高趋势。总体来看, 在Ci低于200

$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时4个种源的Pn上升幅度均较小, 而在Ci高于200 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, Pn均随Ci的升高而呈线性上升趋势。

由表2可见:4个种源幼苗叶片的 J_{\max} 、 $V_{c_{\max}}$ 、 R_d 和TPU的变化趋势相似,均随相对光强的升高而提高。对照(相对光强100%)以及各处理间大白种源的 J_{\max} 和 $V_{c_{\max}}$ 均有显著差异;而在相对光强25%和5%条件下,小白和云南种源的 J_{\max} 和 $V_{c_{\max}}$ 显著低于对照和相对光强50%处理组;对照以及各处理间大黄种源的 J_{\max} 无显著差异,但在相对光强5%的条件下其 $V_{c_{\max}}$ 显著低于对照和相对光强50%处理组。除大白种源外,对照以及各处理间其他3个种源的 R_d 均无显著差异。在相对光强25%的条件下,大白种源的TPU显著低于对照;而小白和大黄种源的TPU在对照以及各处理间均无显著差异;在相对光强100%、50%

和25%的条件下云南种源的TPU无显著差异,而在相对光强5%的条件下显著降低。

由种源间的比较可见:在同一处理条件下4个土沉香种源的 J_{\max} 和 R_d 均无显著差异。在相对光强100%和50%条件下,4个种源的 $V_{c_{\max}}$ 和TPU均无显著差异;在相对光强25%条件下大白、小白和云南种源的 $V_{c_{\max}}$ 显著低于大黄种源,而在相对光强5%条件下云南种源的 $V_{c_{\max}}$ 也显著低于大黄种源。在相对光强25%的条件下大白和云南种源的TPU显著低于小白和大黄种源,而在相对光强5%条件下云南种源的TPU显著低于大黄种源。

表2 不同遮光条件下4个土沉香种源幼苗叶片的气体交换参数($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

Table 2 Gas exchange parameters of seedling leaf of *Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng. from four provenances under different shading conditions ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	各种源的最大电子传递速率(J_{\max})/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Maximum electron transport rate (J_{\max}) of different provenances				各种源的最大羧化速率($V_{c_{\max}}$)/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Maximum carboxylation rate ($V_{c_{\max}}$) of different provenances			
	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan
100% (CK)	51.71±8.68aA	46.63±10.19aA	45.14±2.45aA	42.90±3.63aA	31.79±4.62aA	25.98±3.15aA	28.94±4.36aA	24.02±1.92aA
50%	30.79±2.17bA	41.04±8.43aA	39.21±9.53aA	38.41±3.21aA	19.22±1.03bA	22.24±1.99aA	24.13±2.79aA	18.20±0.81aA
25%	11.22±1.58cA	17.21±7.88bA	27.49±1.74aA	16.47±6.82bA	7.83±0.26cB	10.55±2.08bAB	15.93±1.70abA	8.86±1.26bAB
5%	-	-	24.52±4.69aA	10.55±2.65bA	-	-	13.92±1.74bA	5.54±0.52bB

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	各种源的暗呼吸速率(R_d)/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Dark respiration rate (R_d) of different provenances				各种源的磷酸丙糖利用速率(TPU)/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ Triose phosphate utilization rate (TPU) of different provenances			
	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan
100% (CK)	1.52±0.08aA	1.44±0.38aA	1.59±0.18aA	1.27±0.07aA	8.23±0.50aA	8.55±0.58aA	8.11±0.61aA	6.03±0.04aA
50%	1.29±0.08bA	1.18±0.19aA	1.25±0.26aA	1.20±0.24aA	6.26±0.67abA	7.00±0.27aA	6.83±0.52aA	5.59±0.08aA
25%	0.98±0.01cA	0.81±0.25aA	0.92±0.17aA	1.05±0.41aA	4.98±0.30bB	6.42±0.24aA	6.47±0.58aA	5.07±0.49abB
5%	-	-	0.71±0.10aA	0.58±0.12aA	-	-	5.30±0.29abA	2.57±0.61bB

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$),同行中不同的大写字母表示不同种源间同一参数差异显著($P < 0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference among different treatments ($P < 0.05$), and different capitals in the same row indicate the significant difference of the same parameter among different provenances ($P < 0.05$).

²⁾ 按照自然光强设定的相对光强 Relative irradiance according to natural light intensity.

2.4 不同遮光条件下4个土沉香种源幼苗叶片叶绿素含量的比较

在不同遮光条件下(50%、25%、5%和100%自然光强),4个土沉香种源幼苗叶片的叶绿素含量及叶绿素 a/b ($Chla/b$)值见表3。由表3可见:在相对光强100%、50%和25%条件下,随相对光强降低,4个种源的叶绿素含量显著升高、 $Chla/b$ 值显著降低;但在相对光强5%条件下,大黄和云南种源的叶绿素含量显著降低,而 $Chla/b$ 值显著升高;在相对光强25%条件下,4个种源的叶绿素含量均最高、 $Chla/b$ 值均最小。

由种源间的比较可见:对照组(相对光强100%)

4个种源的叶绿素含量差异不显著,小白种源的 $Chla/b$ 值显著高于大白和大黄种源但与云南种源差异不显著。在相对光强50%条件下,小白和大黄种源的叶绿素含量显著高于大白和云南种源,而大白和云南种源的 $Chla/b$ 值显著高于小白和大黄种源。在相对光强25%条件下,小白种源的叶绿素含量最高,云南种源的叶绿素含量最低且与另3个种源差异显著,按叶绿素含量由高至低4个种源依次排序为小白、大白、大黄、云南种源;云南种源的 $Chla/b$ 值显著高于另3个种源,且另3个种源的 $Chla/b$ 值差异不显著。在相对光强5%条件下,大黄种源的叶绿素含量显著高于云南种源,而其 $Chla/b$ 值显著高于云南种源。

表3 不同遮光条件下4个土沉香种源幼苗叶片的叶绿素含量和叶绿素a/b值($\bar{X}\pm SE$)¹⁾Table 3 Chlorophyll content and Chla/b value in seedling leaf of *Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng. from four provenances under different shading conditions ($\bar{X}\pm SE$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	各种源的叶绿素含量/mg·g ⁻¹ Chlorophyll content of different provenances				各种源的叶绿素a/b值 Chla/b value of different provenances			
	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan
100% (CK)	1.11±0.09cA	1.02±0.02cA	1.17±0.01cA	1.11±0.16bA	1.91±0.11aB	2.91±0.06aA	1.77±0.13bB	2.21±0.40aAB
50%	1.86±0.07bB	2.22±0.02bA	2.33±0.04bA	1.82±0.08aB	1.75±0.09aA	1.35±0.05bB	1.20±0.03cB	2.04±0.21bA
25%	2.82±0.09aAB	3.01±0.05aA	2.71±0.05aB	1.98±0.07aC	0.78±0.05bB	0.67±0.02cB	0.85±0.04dB	1.77±0.18bA
5%	-	-	1.25±0.03cA	1.12±0.03bB	-	-	2.63±0.04aB	3.14±0.08aA

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$), 同行中不同的大写字母表示不同种源间同一参数差异显著 ($P<0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference among different treatments ($P<0.05$), and different capitals in the same row indicate the significant difference of the same parameter among different provenances ($P<0.05$).

²⁾ 按照自然光强设定的相对光强 Relative irradiance according to natural light intensity.

2.5 不同遮光条件下4个土沉香种源幼苗相对生长速率的比较

在不同遮光条件下4个土沉香种源幼苗的相对生长速率见表4。由表4可见:在相对光强100%(对照)、50%和25%的条件下,随相对光强的降低,大白和小白种源的相对生长速率逐渐增大,且对照组的相对生长速率显著低于2个处理组。在相对光强50%和25%条件下,大黄种源的相对生长速率最高但与对照差异不显著;而在相对光强5%的条件下,大黄种源的相对生长速率最小且与对照及其他处理组有显著差异。3个处理组云南种源的相对生长速率均显著低于对照,其中在相对光强5%条件下云南种源的相对生长速率最低,显著低于对照及其他处理组,而另外2个处理组间差异不显著。

由种源间的比较可见:在相对光强100%条件下,4个种源的相对生长速率差异不显著;在相对光强

50%和25%条件下,云南种源的相对生长速率低于或显著低于其他3个种源,而另3个种源间差异不显著;在相对光强5%条件下,云南种源的相对生长速率小于大黄种源但二者间差异不显著。总体上看,大白种源的相对生长速率最大,而云南种源的相对生长速率最小,按相对生长速率由大至小4个种源依次排序为大白、小白、大黄、云南种源。

3 讨 论

一般而言,光合速率的下降幅度与植物的耐弱光能力有关,当植物的光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)均降低,表明其对弱光的利用能力较强,能在弱光环境中生存,为耐阴植物^[10-11]。本实验结果表明:遮光处理使4个土沉香种源幼苗叶片最大光合速率(P_{max})、LSP和LCP值降低,使叶片的需光特性改变并与弱光条件相适应。4个土沉香种源幼苗叶片的光合特性对相对光强的响应趋势大致相同,均随相对光强的降低而降低,在自然光下具有相对较高的LSP和LCP,能有效维持叶片的能量平衡,以利用更多的光能并能保护光合机构^[12-13]。4个土沉香种源幼苗通过3种途径适应相对光强的降低。第一,在相对光强50%~5%条件下各种源幼苗叶片均有较低的LSP、LCP和暗呼吸速率(R_d)以及相对较高的表观量子效率(AQY),表明在遮光条件下它们对弱光的利用能力提高,有利于充分利用光能进行碳同化,以维持植株正常生长^[14]。第二,通过调整叶绿素含量,减少光能捕获。在相对光强25%~100%条件下,4个土沉香种源幼苗叶片的叶绿素含量均随相对光强的降低而显著提高,且均在相对光强25%条件下叶绿素含

表4 不同遮光条件下4个土沉香种源幼苗的相对生长速率($\bar{X}\pm SE$)¹⁾Table 4 Relative growth rate of seedling of *Aquilaria sinensis* (Lour.) Spreng. from four provenances under different shading conditions ($\bar{X}\pm SE$)¹⁾

处理 ²⁾ Treatment ²⁾	各种源的相对生长速率/cm·cm ⁻¹ ·month ⁻¹ Relative growth rate of different provenances			
	大白 Dabai	小白 Xiaobai	大黄 Dahuang	云南 Yunnan
100% (CK)	0.31±0.0bA	0.27±0.01bA	0.29±0.02aA	0.20±0.02aA
50%	0.38±0.02aA	0.35±0.02aA	0.32±0.02aA	0.15±0.02bB
25%	0.40±0.02aA	0.37±0.04aA	0.32±0.03aAB	0.17±0.01bB
5%	-	-	0.20±0.03bA	0.11±0.01cA

¹⁾ 同列中不同的小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$), 同行中不同的大写字母表示不同种源间差异显著 ($P<0.05$) Different small letters in the same column indicate the significant difference among different treatments ($P<0.05$), and different capitals in the same row indicate the significant difference among different provenances ($P<0.05$).

²⁾ 按照自然光强设定的相对光强 Relative irradiance according to natural light intensity.

量最高,说明土沉香幼苗叶片为维持正常的光合作用而表现出较强的适应能力;但相对光强降至5%下,大黄和云南种源的叶绿素含量显著降低,表现为叶绿素降解速率大于合成速率,说明它们在极弱光环境下光合能力明显减弱^[15-16];4个种源的Chla/b值的变化趋势则与叶绿素含量的变化趋势相反。第三,4个土沉香种源幼苗叶片通过多种途径耗散过剩能量,可以抵御光破坏,如提高强光下幼苗叶片的Rd,使叶片的 P_{max} 维持较高水平,加速了激发电子的利用和流动,使光合电子传递利用光能保护光合机构免受光破坏^[17-18]。由本实验结果还可见:4个土沉香种源幼苗叶片的最大羧化速率($V_{c_{max}}$)和最大电子传递速率(J_{max})均随相对光强的降低而不同程度下降,说明长期生长在弱光条件下土沉香植株叶片中光合电子传递和光合作用关键酶含量都明显降低,从而使光饱和条件下的光合速率降低,导致光合磷酸化作用和NADPH的合成等受到一定限制^[19-21]。上述结果表明:4个土沉香种源幼苗叶片能对弱光条件进行适应性调节,从而保证光合作用的正常进行。

不同光强对树种生长的影响程度是评估一个树种是否耐阴的重要标准^[22]。从植物生理学角度来看,植物的相对生长速率通常随光照的增强而增大,其可塑性则适应于植物生长环境中光照的短期或瞬时变化^[23]。从本实验结果来看,在相对光强25%~100%条件下,除云南种源外,大白、小白和大黄3个土沉香种源的相对生长速率均随相对光强的降低都有不同程度增加,说明其生物量在单位时间内的净积累效率并未减弱,且能一直保持稳定的生长速率,具有较强的适应弱光的能力,暗示着在较高的光照负担下必然要求分配较多的干物质到根系以增加吸水来补偿水分蒸腾的损失,而分配到叶片的干物质质量就很少,从而引起光合产物积累和相对生长速率降低。在实验过程中还观察到,自然光(相对光强100%)下土沉香幼苗的日灼和虫害程度最严重,而在相对光强50%~25%条件下只见轻微的虫害。可见,在生产实践中,在强光下种植土沉香幼苗一定要及早做好充分的病虫害防治工作。另外,在相对光强5%条件下,土沉香幼苗生长速率非常缓慢,幼苗明显处于饥饿制约生长状态,并表现出黄化现象。

综合分析结果表明:云南种源较适宜于在相对光强100%~25%的生境条件下栽植,大白、小白和大黄种源则较适宜于栽植在相对光强50%~25%的生境

中。大黄种源对光照的适应性较强,在强光和弱光下均可生长;而大白和小白种源对弱光环境的适应性相对较差,更适于种植在半荫蔽的环境中。在相对光强5%的条件下,明显可见弱光胁迫对土沉香幼苗生长发育的限制,因光合作用受到抑制而使生长缓慢。据此,在生产中对土沉香林分进行改造时则应适当疏伐一部分原有乔木以减小林分郁闭度、增加林下透光率,或适当改变株行距的设定,为土沉香幼苗存活以及新栽植的苗木提供适宜的光环境。

土沉香幼苗对生境中光强的变化有相对较大的耐受幅度,不仅在几乎完全裸露的强光生境下生长良好,也可在高于相对光强5%的条件下生存。虽然在相对光强5%的条件下大白和小白2个种源的幼苗因各种原因没有存活,但在其他光照条件下表现良好。因此,生产上可依据土沉香不同种源的光照适应特性,筛选出适宜的栽培条件。

参考文献:

- [1] 田耀华,原慧芳,倪书邦,等.沉香属植物研究进展[J].热带亚热带植物学报,2009,17(1):98-104.
- [2] 汪科元.中药瑰宝:沉香[M].广州:南方日报出版社,2005:1-2.
- [3] 陈亚.沉香化学成分和质量评价研究[D].广州:广州中医药大学中药学院,2005:5-46.
- [4] 刘军民.沉香(白木香)药材规范化种植(GAP)研究[D].广州:广州中医药大学中药学院,2005:35-66.
- [5] 岳海,熊朝阳,潘育文,等.澳洲坚果幼苗耐磷强度初探[J].热带作物学报,2010,31(3):355-360.
- [6] 叶子飘.光合作用对光响应新模型及其应用[J].生物数学学报,2008,23(4):710-716.
- [7] 叶子飘.光合作用对光和CO₂响应模型的研究进展[J].植物生态学报,2010,34(6):727-740.
- [8] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].1版.北京:高等教育出版社,2000:134-137.
- [9] BALTZER J L, THOMAS S C. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings[J]. Journal of Ecology, 2007, 95: 1208-1221.
- [10] 曹建新,张光飞,张磊,等.滇青冈幼苗的光合和生长对不同生长光强的适应[J].广西植物,2008,28(1):126-129.
- [11] 蔡仕珍,陈其兵,潘远智,等.遮光对花叶细辛光合特性和荧光参数的影响[J].四川农业大学学报,2004,22(4):326-331.
- [12] BAROLI I, MELIS A. Photoinhibitory damage is modulated by the rate of photosynthesis and by the photosystem II light-harvesting chlorophyll antenna size[J]. Planta, 1998, 205: 288-296.
- [13] 冯玉龙,曹坤芳,冯志立.生长光强对4种热带雨林树苗光合机构的影响[J].植物生理与分子生物学报,2002,28(2):

- 153-160.
- [14] LANGENHEIM J H, OSMOND C B, BROOKS A, et al. Photosynthetic responses to light in seedlings of selected Amazonian and Australian rainforest tree species[J]. *Oecologia*, 1984, 63: 215-224.
- [15] 张好好, 蒋昌华, 刘庆华, 等. 遮荫对鸛尾属品种生理和形态特征的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2009, 37(9): 43-44.
- [16] CAO K F, OHKUBO T. Allometry, root/shoot ratio and root architecture in understory saplings of deciduous dicotyledonous trees in central Japan[J]. *Ecological Research*, 1999, 13: 217-227.
- [17] BOARDMAN N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1977, 28: 355-377.
- [18] BASSMAN J H, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones[J]. *Tree Physiology*, 1991, 8: 145-159.
- [19] GRASSI G, BAGNARESI U. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient[J]. *Tree Physiology*, 2001, 21: 959-967.
- [20] HIKOSAKA K, NABESHIMA E, HIURA T. Seasonal changes in the temperature response of photosynthesis in canopy leaves of *Quercus crispula* in a cool-temperate forest[J]. *Tree Physiology*, 2007, 27: 1035-1041.
- [21] HARLEY P C, THOMAS R B, REYNOLDS J F, et al. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1992, 15: 271-282.
- [22] CALLAWAY R M. Morphological and physiological responses of three California oak species to shade[J]. *International Journal of Plant Science*, 1992, 153: 434-441.
- [23] 李晓征, 彭峰, 徐迎春, 等. 不同光强下6种常绿阔叶树幼苗的生理特性[J]. *广西农业科学*, 2005, 36(4): 312-315.

(责任编辑: 张明霞)

欢迎订阅 2013 年《植物科学学报》

邮发代号 38-103(国内), BM872(国外)

国内统一连续出版物号 CN 42-1817/Q, 国际标准连续出版物号 ISSN 2095-0837

《植物科学学报》(原名:武汉植物学研究)是中国科学院主管、中国科学院武汉植物园主办、科学出版社出版、国内外公开发行的植物学综合性学术期刊,主要刊载植物学及各分支学科的原始研究论文。本刊为中国自然科学核心期刊,已被中国科学引文数据库核心库、《中文核心期刊要目总览》、中国科技论文与引文数据库、中国生物医学文献数据库、中国核心期刊(遴选)数据库、中国知识资源总库——中国科技期刊精品数据库、中国期刊全文数据库、《中国药学文摘》、美国《化学文摘》、美国《生物学文摘》、美国《剑桥科学文摘:自然科学》、俄罗斯《文摘杂志》、日本《科学技术文献速报》、英国《国际农业与生物科学研究中心文摘》、波兰《哥白尼索引》、万方数据——数字化期刊群、中国学术期刊(光盘版)等国内外检索期刊及数据库作为核心期刊或统计源期刊收录。本刊曾相继获全国优秀科技期刊奖、中国科学院优秀期刊奖、湖北省优秀期刊奖。

栏目设置:特邀综述、系统与进化、生态与生物地理、遗传与育种、生理与发育、资源与植物化学、技术与方法、研究快报、学术讨论、重要书刊评介和学术动态等。读者对象:科研院所和高等院校从事植物科学研究的科研人员、教师和研究生,以及相关学科、交叉学科的科技工作者。

本刊为双月刊,大16开本;国内定价每期50元,全年定价300元。全国各地邮局均可订阅,邮发代号38-103。可通过天津“联合征订服务部”订阅,地址:天津市大寺泉集北里别墅17号联合征订服务部(邮编300385);电话:022-23962479,022-23973378;E-mail:lhzd@public.tpt.tj.cn。也可直接与本刊编辑部联系订阅(免收邮挂费),地址:武汉市武昌磨山中国科学院武汉植物园内《植物科学学报》编辑部(邮编430074);电话:027-87510755;E-mail:editor@wbgeas.cn, zwkxbjb@wbgeas.cn。本刊已开通了网站和远程稿件管理系统(<http://www.plantscience.cn>),目前所有过刊及现刊已全部上网,并免费提供读者服务。欢迎广大新老作者和读者在线投稿、免费查询下载使用过刊,请继续支持和关注本刊。

欢迎赐稿! 欢迎订阅! 欢迎刊登广告!