

# 光强对欧洲鹅耳枥秋季叶衰期光合性能及内源激素的影响

郭力宇<sup>1,2</sup>, 施曼<sup>1,3</sup>, 吴馭帆<sup>2</sup>, 祝遵凌<sup>1,2,4\*</sup>

(1. 南京林业大学 南方现代林业协同创新中心, 江苏 南京 210037; 2. 南京林业大学 风景园林学院, 江苏 南京 210037;  
3. 南京林业大学 林学院, 江苏 南京 210037; 4. 南京林业大学 艺术设计学院, 江苏 南京 210037)

**摘要:**为探究不同光强下4品种(种)欧洲鹅耳枥(*Carpinus betulus*、*Carpinus betulus* ‘Beekman’、*Carpinus betulus* ‘Frans Fontaine’、*Carpinus betulus* ‘Lucas’)在秋季变色期叶片衰老的主要生理变化规律,提出秋季叶衰老期最佳光照管理措施。采用不同光照强度处理,对欧洲鹅耳枥叶衰老期叶片中叶绿素、光合参数、内源激素进行测定。结果表明,全光照条件下,4品种(种)欧洲鹅耳枥秋季叶片衰老期光合性能最佳;*Carpinus betulus* ‘Lucas’叶片中叶绿素含量、净光合速率、内源激素含量在不同光照强度下差异不显著( $P>0.05$ )或较其他品种(种)差异小,对光强的敏感性弱,更适合园林弱光环境的应用;净光合速率的下降和内源激素 ABA 含量上升是欧洲鹅耳枥叶落期叶衰老较佳的指示指标;在秋季叶片衰老期,4品种(种)欧洲鹅耳枥叶片仍可进行高效的光合作用,具有较强的光合固碳能力,有利于维持大气生态系统碳平衡,是适合园林应用的优选树种。

**关键词:**欧洲鹅耳枥;叶衰老期;光强;光合能力;内源激素

**中图分类号:**S718.43      **文献标志码:**A      **文章编号:**1001-7461(2018)04-0017-07

## Effects of Light Intensity on Photosynthetic Characteristics and Endogenous Hormones of *Carpinus betulus* during Autumn Senescence

GUO Li-yu<sup>1,2</sup>, SHI Man<sup>1,3</sup>, WU Yu-fan<sup>2</sup>, ZHU Zun-ling<sup>1,2,4\*</sup>

(1. Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037, China;  
2. College of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037, China;  
3. College of Forestry, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037, China;  
4. College of Art&Design, Nanjing Forestry University, Nanjing, Jiangsu 210037, China)

**Abstract:** In order to explore the best light management measures for the hornbeam leaves during autumn discoloration, the main physiological changes during leaf senescence of four hornbeam species were investigated, including *Carpinus betulus*, *C. betulus* ‘Beekman’, *C. betulus* ‘Frans Fontaine’, and *C. betulus* ‘Lucas’. The content of chlorophyll, photosynthetic parameters and endogenous hormones in the leaves under different light intensity treatments were determined. The results showed that under full illumination condition, all four varieties (species) presented the best photosynthetic performance. *C. betulus* ‘Lucas’ had no significant difference in chlorophyll content, net photosynthetic rate and endogenous hormone content among different light intensities ( $P>0.05$ ) or less difference than other varieties (species), and had the strongest light tolerance, showing that it was more suitable for the application of garden light environment. The decrease of net photosynthetic rate and the increase of endogenous hormone ABA content were the best indicators of leaf senescence in four hornbeam species. In autumn leaf senescence period, four varieties (species) of hornbeam could still perform high-efficiency photosynthesis, with strong photosynthetic car-

收稿日期:2018-03-06 修回日期:2018-03-16

基金项目:国家自然科学基金(31770752);江苏省工程技术研究中心建设项目(BM2013478);江苏省六大人才高峰项目(NY-029)。

作者简介:郭力宇,男,在读硕士,研究方向:园林植物栽培与应用。E-mail:315504069@qq.com

\*通信作者:祝遵凌,男,博士,教授,研究方向:园林植物栽培与应用。E-mail:zhuzunling@aliyun.com

bon fixation capacity, which was beneficial to maintaining the balance of atmospheric carbon ecological system, which indicated that hornbeam was a preferred tree suitable for landscape applications.

**Key words:** *Carpinus betulus*; leaf senescence; light intensity; photosynthetic capacity; endogenous hormone

欧洲鹅耳枥 (*Carpinus betulus*) 为桦木科鹅耳枥属落叶乔木, 树种枝叶秀丽, 秋叶金黄, 耐荫性较强, 是橡树林下的天然组分, 在欧洲温带地区和小亚细亚森林群落中占有重要地位<sup>[1]</sup>, 同时以行道树和植篱形式广泛植于城市生态系统<sup>[2]</sup>, 是兼具观赏与城市生境颗粒物生物监测的一个适宜物种<sup>[3]</sup>。进一步研究表明其叶中可提取脱镁叶绿酸等活性物质应用于生物医药领域<sup>[4]</sup>, 近年来, 国内也进行了部分园林推广, 适应性良好<sup>[5-6]</sup>。

秋冬季节叶片衰老凋落限制了欧洲鹅耳枥秋叶的有效观赏期, 对维持秋冬落叶季节生态系统碳平衡也有一定影响<sup>[7]</sup>。光照强度是叶片感知与衰老进程中的重要环境因子, 暗诱导或强光环境下都会促使叶片衰老的发生, 影响老化进程<sup>[8]</sup>。而在叶片衰老过程中常伴随着叶绿素降解, 光合能力下降、养分流失以及内源激素失衡等一系列生理变化<sup>[9-10]</sup>。本研究通过比较与结合 4 品种(种)欧洲鹅耳枥秋季叶片衰老时在不同光照强度下的表现, 探究影响欧洲鹅耳枥叶片衰老的主要生理变化规律, 旨在为各欧洲鹅耳枥园林栽培的光照管理提供一定的理论参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验地概况

试验地位于南京林业大学园林教学试验中心 (32°04'N, 118°48'E), 气候温和, 四季分明, 光照充足, 属亚热带季风湿润气候区。

### 1.2 试验材料

所用苗木为法国进口 4 品种(种)欧洲鹅耳枥, 国内行盆栽管理, 每株 1 盆, 苗龄 3 a, 苗高 80~100 cm, 规格统一。分别为实生欧洲鹅耳枥原种 (*Carpinus betulus*) 及其 3 个嫁接园艺品种 (*Carpinus betulus* 'Beekman', *Carpinus betulus* 'Frans Fontaine', *Carpinus betulus* 'Lucas'), 砧木为原种欧洲鹅耳枥, 砧穗径级相一致。下述原种和园艺品种分别以 Original、品种名简称。

### 1.3 试验设计

采用盆栽试验法, 以标准透光率为 50% 的遮荫网营造不同光强环境, 设置 3 种光强梯度处理, 双层、单层遮荫网下透光率分别为  $T_{25\%}$ 、 $T_{50\%}$ , 以不遮荫的全日照条件  $T_{CK}$  为对照处理, 处理时段设于

2014 年 6 月 30 日至 9 月 30 日, 每处理 10 盆植株, 重复 3 次, 即每个处理 30 盆苗。盆与盆间距 1 m, 防止相互遮光。

### 1.4 测定指标与方法

1.4.1 叶绿素总量测定 采用乙醇丙酮混合液法<sup>[11]</sup>。洗净 5 片鲜叶, 滤纸吸干后去除中脉并剪碎, 称取 0.05 g 碎叶放入 10 mL 的离心管中, 加入乙醇丙酮混合液(体积比 1:1)10 mL, parafilm 封口后避光浸提 24 h。待叶片组织完全变白后, 取上清液分别在波长 663、645 nm 下测定吸光值, 测定时间于叶衰老中期, 各品种(种)每处理重复测定 3 次。

1.4.2 光合参数测定 叶衰老中期, 选择晴朗无风、无云的 9:00—11:30, 采用英国 PP-Systems 便携式光合测定仪(CIRAS-2)测定各光合参数, 设定光合有效辐射参数(PAR)为  $1\ 000\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 叶室温度 25℃。测定净光合速率(Net photosynthetic rate,  $P_n$ )、蒸腾速率(Transpiration rate,  $T_r$ )、气孔导度(Stomatal conductance,  $G_s$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度(Inter  $\text{CO}_2$  concentration,  $C_i$ )等指标, 各品种(种)每个处理随机测定 3 株, 每株重复测定 3 次, 选取向阳不遮荫的叶片, 取平均值。

1.4.3 内源激素含量测定 从欧洲鹅耳枥变色衰老期前后开始取样, 每隔 10 d 取样 1 次, 10 月 20 日开始至 11 月 20 日结束, 共 4 次。样品取自冠层外围四面的叶片并置于液氮固定, 在中国农大生理实验室采用酶联免疫吸附法(ELISA)测定叶片中内源生长素(IAA)、赤霉素( $\text{GA}_3$ )、脱落酸(ABA)的含量。

### 1.5 数据处理

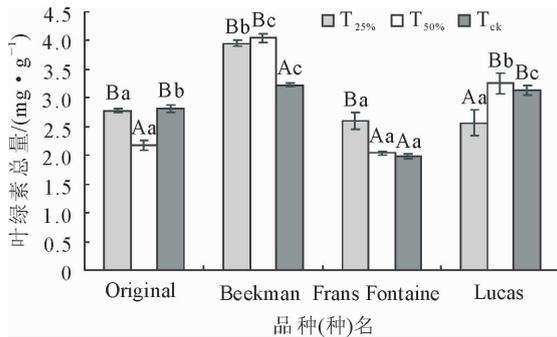
应用 Excel 2016 软件进行数据的统计与绘图, 在 SPSS 22.0 中进行单因素方差分析(One-Way ANOVA)及 Duncan 法多重比较( $\alpha=0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 光照强度对欧洲鹅耳枥叶绿素含量的影响

在欧洲鹅耳枥叶片衰老期, 4 品种(种)对光强的响应存在差异(图 1)。对于 Beekman 和 Frans Fontaine, 遮荫处理与对照差异显著, 遮荫处理下的叶绿素含量显著上升, Frans Fontaine 在  $T_{25\%}$  处理下叶绿素含量显著上升, Beekman 在  $T_{50\%}$  即有明显

变化,说明各品种(种)对光强响应敏感性有差异。而在 Original 与 Lucas 中,3 处理下没有显著的趋势变化,Original 在  $T_{50\%}$  处理下叶绿素含量最低, $T_{CK}$  与  $T_{25\%}$  含量相当;Lucas 则在  $T_{CK}$  和  $T_{50\%}$  处理下有较高的叶绿素含量,在  $T_{25\%}$  下叶绿素含量显著下降。同时发现,在自然全光照环境下 Beekman 与 Lucas 的叶绿素含量较高,与 Original 和 Frans Fontaine 达显著水平,说明此时 Beekman 与 Lucas 持绿性优于其他 2 个品种(种),衰老程度也可能较低。



注:大写字母表示不同处理同一品种(种)在 0.05 水平差异显著性,小写字母表示不同品种(种)同一处理在 0.05 水平差异显著性。下同。

图 1 不同光照强度下欧洲鹅耳枥叶绿素含量变化

Fig. 1 Changes of chlorophyll content in *Carpinus betulus* under different light intensities

## 2.2 光照强度对欧洲鹅耳枥光合特性的影响

### 2.2.1 不同光强下欧洲鹅耳枥净光合速率变化

净光合速率( $P_n$ )是衡量叶片衰老期光合性能最直接的指标,也反映出低光处理下的胁迫响应程度。 $T_{CK}$  处理下 4 欧洲鹅耳枥品种(种)均具有较高的  $P_n$ ,甚至在  $T_{50\%}$  处理下  $P_n$  也处于  $2.7 \sim 4.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (图 2),表明欧洲鹅耳枥衰叶中的叶绿体仍能有效地转化光能以及品种(种)对光较强的利用潜能。其次,随光强度的降低,各品种(种)  $P_n$  呈同步下降的趋势, $T_{CK}$  处理下  $P_n$  有最大值,说明在全光照条件下各欧洲鹅耳枥秋冬叶衰老期进行光合作用累积产物的能力最大化。但这种现象在品种(种)间存在差异,Original 在  $T_{CK}$  处理下  $P_n$  是  $T_{50\%}$ 、 $T_{25\%}$  处理的 1.74、4.52 倍;Beekman 为 1.48、2.67 倍;Frans Fontaine 为 1.34、2.90 倍;Lucas 为 1.06、1.14 倍。可以发现嫁接品种相较原种变化幅度低, Lucas 净光合速率则在 3 种光照强度下未表现显著差异,且均具有较高功效的光合速率,一定程度上反映其对光强的敏感性较弱,失绿度小,也与叶绿素含量吻合,其他品种(种)与叶绿素含量无显著趋同性。

2.2.2 不同光强下欧洲鹅耳枥气孔导度变化 气孔导度( $G_s$ )是叶片气孔开张度与  $\text{CO}_2$  利用效率的

体现。4 种欧洲鹅耳枥在 3 种光照强度下  $G_s$  的强弱一致表现为  $T_{CK} > T_{50\%} > T_{25\%}$ ,与  $P_n$  图示结果一致(图 3),说明两者之间有一定的相关性,低光强对  $G_s$  的抑制作用是影响  $P_n$  的原因之一,但可能不是主要因素。

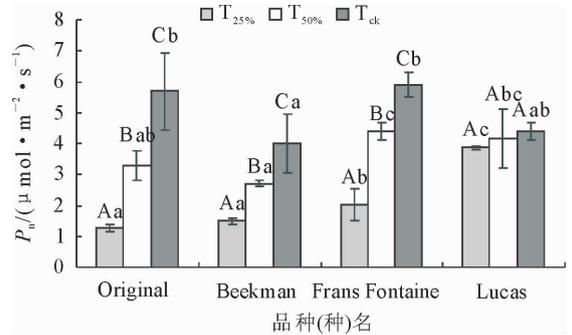


图 2 不同光照强度下欧洲鹅耳枥  $P_n$  变化

Fig. 2 Changes of net photosynthetic rate in *C. betulus* under different light intensities

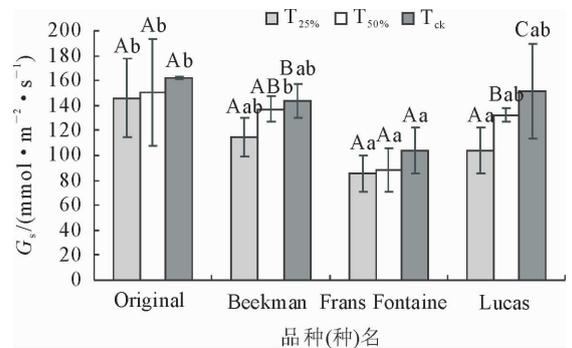


图 3 不同光照强度下欧洲鹅耳枥  $G_s$  变化

Fig. 3 Changes of stomatal conductance in *C. betulus* under different light intensities

同时发现, Lucas 在 3 种光照强度下,  $G_s$  涨幅显著( $P < 0.05$ ),  $T_{CK}$  处理为  $T_{50\%}$ 、 $T_{25\%}$  处理的 1.13、1.47 倍,其余欧洲鹅耳枥品种(种)变化幅度较为稳定,可能反映了 Lucas 对低光强较强的气孔调节机制,对比 Beekman,其在 3 处理下的  $G_s$  变化幅度与值均与 Lucas 相近,但在各处理  $P_n$  表现上,却显著低于 Lucas,进一步佐证了叶衰老期欧洲鹅耳枥  $P_n$  限制的主要因素可能不是气孔原因。

2.2.3 不同光强下欧洲鹅耳枥蒸腾速率变化 蒸腾速率( $T_r$ )是叶片光合水分代谢的重要指标,叶片衰老干枯含水量下降与秋季环境湿度降低可能都会造成影响。与  $P_n$ 、 $G_s$  结果相似,各欧洲鹅耳枥随着光强度的降低,  $T_r$  也表现为下降趋势(图 4)。在  $T_{CK}$  处理下, Original、Lucas 的  $T_r$  均显著高于 Beekman、Frans Fontaine,在  $T_{50\%}$  处理下, Frans 与其他 3 品种(种)  $T_r$  差异达显著水平。说明在中度遮荫的环境下, Original 与 Lucas、Beekman 仍存在高效

的蒸腾作用。在  $T_{25\%}$  处理下 4 品种(种)的  $T_r$  均落至最低值,特别是 Original 与 Lucas,相较  $T_{50\%}$  处理,4 品种(种)降幅分别为 47.1%、14.3%、4.0%、38.2%,即 Original > Lucas > Beekman > Frans Fontaine,说明重度遮荫环境对 Original 的  $T_r$  影响较大。

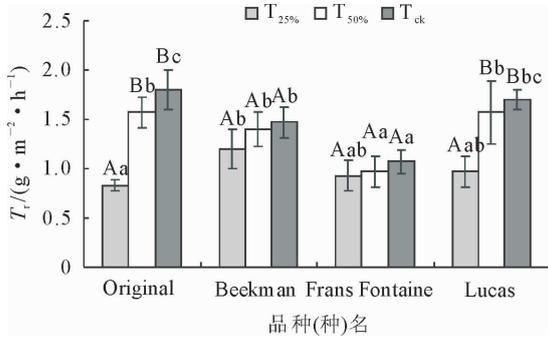


图 4 不同光照强度下欧洲鹅耳枥  $T_r$  变化

Fig. 4 Changes of transpiration rate in *C. betulus* under different light intensities

#### 2.2.4 不同光强下欧洲鹅耳枥胞间 $CO_2$ 浓度变化

Lucas 随着光强度的降低,细胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )呈小幅上升趋势,稳定在  $328 \sim 344 \mu mol \cdot mol^{-1}$  (图 5),进一步与其  $P_n$  表现衔接,其他 3 个品种(种)则呈现相反趋势, $C_i$  逐渐升高,可能与胞间  $CO_2$  作为光合作用原料有关,当植物  $P_n$  增大时, $C_i$  应当下降,两者表现为负相关。同时,在  $T_{ck}$  处理下 Frans Fontaine 的  $C_i$  值最小为  $271.67 \mu mol \cdot mol^{-1}$ ,与其  $P_n$  在  $T_{ck}$  下的表现有一定联系,而 Frans Fontaine 在  $G_s$  或  $T_r$  中 3 处理下均表现为小幅变化趋势,且值低于其他 3 个品种(种),结合  $G_s$  表现,再一次表明可能是品种(种)间的差异等其他因素导致了  $P_n$  的差异性,气体交换特性等对其影响微弱。

### 2.3 光照强度对欧洲鹅耳枥内源激素的影响

#### 2.3.1 不同光强下欧洲鹅耳枥 IAA 含量变化

4 品种(种)欧洲鹅耳枥叶片衰老期生长素(IAA)含量整体呈上升的趋势,但各品种(种)间以及处理间均存在差异(图 6)。Original 的  $T_{25\%}$ 、 $T_{ck}$  处理,Beekman、Frans Fontaine 的  $T_{ck}$  处理以及 Lucas 的  $T_{25\%}$ 、 $T_{50\%}$  处理均呈现升—降—升的趋势,在 10 月 30 日以及 11 月 20 日有 IAA 含量的累积峰,且 11 月 20 日的 IAA 含量显著高于 10 月 30 日。在 11 月 10 日,各欧洲鹅耳枥 3 处理的 IAA 含量回落至低点。表明 IAA 可能具有双重性,在衰老前期促进欧洲鹅耳枥叶片的生长发育,而后期却加速了叶片的衰老。11 月 10 日 3 处理均有较低的值,说明此时可能处于欧洲鹅耳枥缓慢衰老期,对环境变化有

了一定适应性。对于处理而言,Original、Beekman 后期在  $T_{50\%}$  条件下有较高值,Frans Fontaine、Lucas 则在  $T_{ck}$  条件下叶片 IAA 含量高,这与叶绿素、光合参数的结果有一定联系,欧洲鹅耳枥的品种差异可能导致了不同光照强度响应的差异。同时, Lucas 遮荫处理与对照条件之间 IAA 含量差异不显著,这也进一步说明其对光照条件的敏感程度较低。

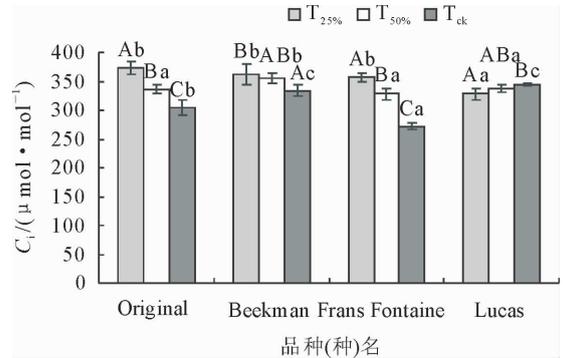


图 5 不同光照强度下欧洲鹅耳枥  $C_i$  变化

Fig. 5 Changes of inter  $CO_2$  concentration in *C. betulus* under different light intensities

#### 2.3.2 不同光强下欧洲鹅耳枥 $GA_3$ 含量变化

赤霉素( $GA_3$ )属于生长促进剂,有促进叶片的生长发育,抑制叶片衰老脱落的作用。遮荫处理下各欧洲鹅耳枥叶片  $GA_3$  含量随衰老进程呈持续上升的趋势,在 11 月 10 日衰老后期,遮荫处理下  $GA_3$  含量剧烈上升达峰值(图 7)。说明在弱光胁迫下,欧洲鹅耳枥通过上调叶片中  $GA_3$  含量的抵御机制来维持其在叶片衰老期的养分供应。反观对照处理下,4 欧洲鹅耳枥品种(种)呈缓慢下降的波动趋势,逐渐降低叶片中  $GA_3$  含量,减缓叶片发育和养分消耗,促使叶片及时脱落。在 Beekman、Frans Fontaine、Lucas 叶片中  $GA_3$  含量均表现  $T_{25\%} > T_{50\%} > T_{ck}$ ,在 Original 则表现为  $T_{50\%} > T_{25\%} > T_{ck}$ ,说明随着遮荫程度的加深,欧洲鹅耳枥叶片  $GA_3$  含量会进一步上升,其中 Original 和 Lucas 在衰老后期  $GA_3$  变化幅度最高,Original 在  $T_{25\%}$  处理上涨幅为 40.2%、 $T_{50\%}$  处理为 51.0%,Lucas 在  $T_{25\%}$ 、 $T_{50\%}$  处理下分别上涨 90.3%、51.8%,可能表明这 2 个品种(种)对弱光胁迫较强的  $GA_3$  调节机制。

#### 2.3.3 不同光强下欧洲鹅耳枥 ABA 含量变化

脱落酸(ABA)是植物受到胁迫以及衰老期的敏感激素指标。随叶片的衰老,叶片中 ABA 含量稳定上升,各欧洲鹅耳枥一致表现为  $T_{25\%} > T_{50\%} > T_{ck}$  (图 8),说明欧洲鹅耳枥叶片衰老与 ABA 具有一定相关性,随着叶片变黄干枯失水,ABA 会在叶片中逐渐生成与累积,进而调控叶片的衰老与脱落,而在

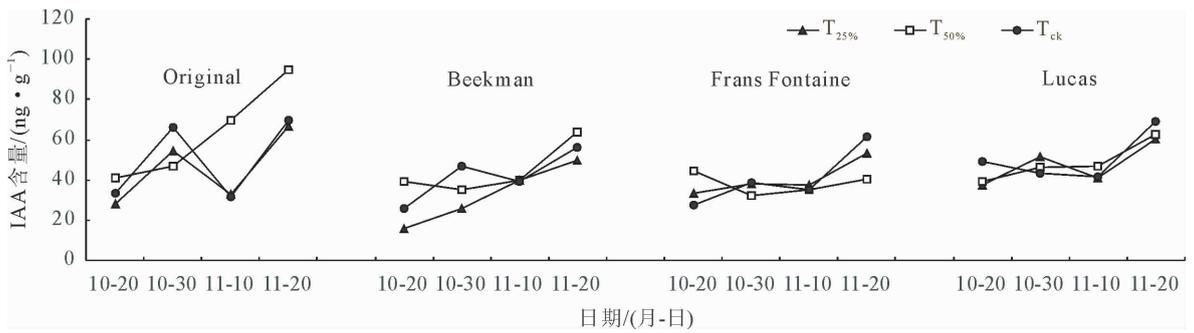


图 6 不同光照强度下欧洲鹅耳枥 IAA 含量变化

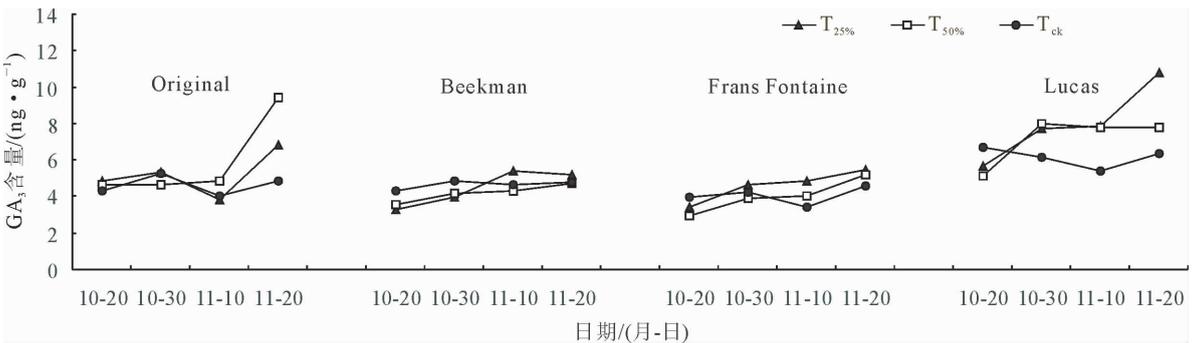
Fig. 6 Changes of IAA content in *C. betulus* under different light intensities

图 7 不同光照强度下欧洲鹅耳枥 GA₃ 含量变化

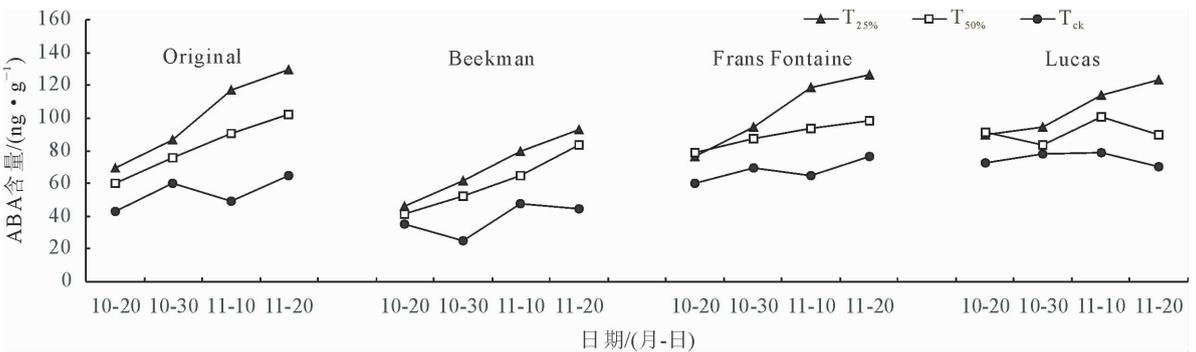
Fig. 7 Changes of GA₃ content in *C. betulus* under different light intensities

图 8 不同光照强度下欧洲鹅耳枥 ABA 含量变化

Fig. 8 Changes of ABA content in *C. betulus* under different light intensities

弱光胁迫下,随胁迫时间加长,处理与对照差异越明显,这种累积效应会随胁迫程度与时间的加深进一步增强,加速叶片的衰老凋落。4 品种(种)处理间的差异大小为 Original>Frans Fontaine>Beekman>Lucas,说明 Lucas 对于光强的敏感性低于其他品种(种),荫照条件下衰老程度与全光条件接近,更能适应荫庇环境。

### 3 结论与讨论

#### 3.1 讨论

植物叶片秋季着色主要原因是叶片内色素比例的倒置,也表示植物叶器官的衰老。随着衰老进程,叶片中叶绿素一般呈持续下降的趋势<sup>[12]</sup>,但在弱光

逆境下,植物叶片叶绿素含量因品种、光照强度与时间长短变化较大<sup>[13]</sup>。本研究中,Beekman 和 Frans Fontaine 在遮荫处理下,叶绿素含量与对照相比显著上升,且两者分别在中度遮荫处理和重度遮荫处理下表现显著差异,而 Original 与 Lucas 并未出现显著的波动,表明欧洲鹅耳枥各品种(种)对光强的响应存在差异。低光条件下叶绿素含量的上升,可能是一种补偿效应<sup>[14]</sup>,叶片通过产生较多的叶绿素来吸收光量子以补充光照条件的不足,或是维持了叶绿体结构,进而满足树体生长的需要。持续光照或强光对色素具有漂白作用<sup>[15]</sup>,全光照条件下欧洲鹅耳枥的叶绿素含量低于荫照处理,也可能是光产生色素光氧化的副效应导致,这些在枫香<sup>[16]</sup>、紫叶

李<sup>[17]</sup>等秋色叶植物转色的研究中也有一定体现。

植物叶片的光合能力随衰老时段同步下降,因此通过测定有关的光合参数可以较好地反映叶片光合功能是否衰退<sup>[8]</sup>。净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、细胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )是常见的衡量叶片光合功能的指标。各欧洲鹅耳枥的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率随着遮荫度的加深逐渐下降,而胞间  $CO_2$  浓度则呈现相反的趋势,随遮荫度的加深逐渐升高,原因是胞间  $CO_2$  浓度作为光合作用的原料被消耗<sup>[18-19]</sup>,全光照条件下欧洲鹅耳枥叶片能更有效地执行光合作用, $CO_2$  消耗量更多。此外,研究还发现,各欧洲鹅耳枥即使处于衰老期与荫照条件下,叶片具有较高的净光合速率,说明其在衰老期仍能进行高效的光合作用,这因树种而异,与 Zhang<sup>[7]</sup>、罗紫东<sup>[9]</sup>等在珍珠花、枫香叶片衰老过程光合能力的研究结果一致,有利于增加秋冬季节碳吸收量、延长碳吸收时间。但要指出,各品种(种)净光合速率在 3 处理下的表现与叶绿素并不同步,Beekman 在荫照条件下叶片中叶绿素的含量较高,但并未表现在其光合的功能性上,结合两点,可以推测欧洲鹅耳枥叶衰老期叶片中的叶绿素含量已足够在叶衰期进行正常的光合作用,并不对光合功能产生限制<sup>[19]</sup>,从侧面反映出欧洲鹅耳枥较强的光利用潜能。

内源激素是植物叶片老化过程中主要的生理调控因子之一<sup>[21]</sup>。叶片衰老常伴随着 IAA、ABA 含量倍增,GA 含量下降的一系列变化<sup>[10]</sup>,以促进叶的脱落。随叶逐渐衰老,各欧洲鹅耳枥叶 IAA 含量在 10 月 30 日和 11 月 20 日有较高的积累,且后时段值更高,表明 IAA 在叶衰期可能具有双重性<sup>[22]</sup>,在衰老前期促进欧洲鹅耳枥叶片的生长发育,而后期却加速了叶片的衰老,由于处于衰老期,这种前期的促进作用与生长期促进效率不同,因此低于 IAA 启动加速衰老功能的含量。在 4 品种(种)中 IAA 含量也存在差异,Lucas 荫照处理与全光条件下,衰老叶中 IAA 含量相近,表明 Lucas 品种可能属于光照的弱敏感型及强适应型,通过基因型对光能的强捕捉力,使暗呼吸速率减少从而减缓有机物在衰老期的分解以适应胁迫环境<sup>[23-24]</sup>。GA<sub>3</sub> 在 4 品种(种)中荫照与对照处理的表现相反,在对照处理中 GA<sub>3</sub> 值缓慢下降或略有浮动,而在荫照条件下,则随着处理时间呈持续上升的趋势,表明弱光一定程度上加速了欧洲鹅耳枥叶片衰老的进程,而导致树体养分供应不足,叶中 GA<sub>3</sub> 受调节含量上升,以抵御弱光胁迫带来的影响。但也有研究表明叶中 GA<sub>3</sub> 有抑制叶绿素分解的作用,两者具有协同性<sup>[25]</sup>,弱光条

件下品种(种)叶绿素含量上升可能原因是受到 GA<sub>3</sub> 含量上调的影响。ABA 被称为“胁迫激素”,在逆境中会大量增加,加强植物抗逆性,各品种(种)叶中 ABA 含量一致表现为重度遮荫>中度遮荫>全光照条件,并随着叶的老化含量缓步上升,表明欧洲鹅耳枥叶片衰老与 ABA 含量相关性较高,这与多数植物叶落衰老 ABA 含量上升相似<sup>[26-27]</sup>,ABA 可能作为欧洲鹅耳枥叶衰期主要调控激素启动叶片的衰老,且弱光条件进一步缩短各欧洲鹅耳枥叶片的衰老进程,但 Lucas 在不同处理间较其他品种(种)差异程度低,说明 Lucas 品种更适宜弱光环境的应用。

### 3.2 结论

全光照条件下,4 品种(种)欧洲鹅耳枥秋季叶衰期光合性能最佳。*Carpinus betulus* ‘Lucas’ 叶片中叶绿素含量、净光合速率、内源激素含量在不同光照强度下差异不显著( $P>0.05$ )或较其他品种(种)差异小,对光强的敏感性弱,在弱光条件下有较强的适应性,具有更广的光适应范围;净光合速率和内源激素 ABA 是欧洲鹅耳枥叶落期叶衰老较佳的指示指标;各欧洲鹅耳枥叶衰期对光能仍有高效利用性,这对维持秋冬季节生态系统碳平衡有利,延长了碳同化期,可以同时结合各品种(种)的观赏特性、生长习性进行园林栽培与推广。

### 参考文献:

- [1] COART E, GLABEKE S V, PETIT R J, *et al.* Range wide versus local patterns of genetic diversity in hornbeam (*Carpinus Betulus* L.)[J]. Kluwer Academic Publishers, 2005, 6(2): 259-273.
- [2] MEIJDEN R V D. Heukels' Flora Van Nederland. 23th Ed[M]. The Netherlands: Noordhoff Uitgevers B. v, 2005.
- [3] BRACKX M, WITTENBERGHE S V, VERHELST J, *et al.* Hyperspectral leaf reflectance of *Carpinus Betulus* L. saplings for urban air quality estimation[J]. Environmental Pollution, 2017, 220(Pt A): 159-167.
- [4] QIANQIAN S, XIANYING F, ZUNLING Z, *et al.* Seasonal variation of pheophorbide a and flavonoid in different organs of two *Carpinus* species and its correlation with immunosuppressive activity[J]. In Vitro Cellular & Developmental Biology Animal, 2016, 52(6): 61-654.
- [5] 祝遵凌, 施曼, 周琦, 等. 欧洲鹅耳枥区域化试验及适应性初步评价[J]. 浙江农林大学学报, 2016, 33(5): 834-840.  
ZHU Z L, SHI M, ZHOU Q, *et al.* Regional adaptability trials for *Carpinus betulus* in China[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2016, 33(5): 834-840. (in Chinese)
- [6] 施曼, 周琦, 祝遵凌. 不同地区欧洲鹅耳枥营养生理特性[J]. 西北林学院学报, 2017(3): 41-45.  
SHI M, ZHOU Q, ZHU Z L. Nutrition physiology of *Carpinus betulus* in different regions[J]. Journal of Northwest Forestry

- University, 2017, 32(3): 41-45. (in Chinese)
- [7] ZHANG Y, YANG Q, LEE D, *et al.* Extended leaf senescence promotes carbon gain and nutrient resorption; importance of maintaining winter photosynthesis in subtropical forests[J]. *Oecologia*, 2013, 173(3): 30-721.
- [8] BROUWER B, ZIOLKOWSKA A, BAGARD M. The impact of light intensity on shade-induced leaf senescence[J]. *Plant Cell and Environment*, 2012, 35(6): 1084-1098.
- [9] 罗紫东, 关华德, 章新平, 等. 枫香叶片衰老过程中光合能力的变化[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(10): 3129-3136.  
LUO Z D, GUAN H D, ZHANG X P, *et al.* Changes in photosynthetic capacity during leaf senescence of *Liquidambar formosana* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(10): 3129-3136. (in Chinese)
- [10] 张艳军, 赵江哲, 张可伟. 植物激素在叶片衰老中的作用机制研究进展[J]. *植物生理学报*, 2014, 50(9): 1305-1309.  
ZHANG Y J, ZHAO J Z, ZHANG K W. Research progress on mechanisms of phytohormones regulating leaf senescence [J]. *Plant Physiology Journal*, 2014, 50(9): 1305-1309. (in Chinese)
- [11] 张宪政. 植物叶绿素含量测定——丙酮乙醇混合液法[J]. *辽宁农业科学*, 1986(3): 26-28.
- [12] HUMBECK K, KRUPINSKA K. The abundance of minor chlorophyll A/b-binding proteins Cp29 and lhci of barley (*hordeum Vulgare* L.) during leaf senescence is controlled by light[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(381): 375-383.
- [13] 李春玲. 遮阴条件下逆向衰老小麦顶二叶的生理特性[D]. 杨陵: 西北农林科技大学, 2013.
- [14] 牟会荣. 拔节至成熟期遮光对小麦产量和品质形成的影响及其生理机制[D]. 南京: 南京农业大学, 2009.
- [15] LI X P, HU W Y. Effects of light and hormones on plant leaf senescence[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1990, 32(12): 957-965.
- [16] 王冬雪, 德永军, 施翔, 等. 4个枫香家系在不同环境下的叶色变化[J]. *林业科学研究*, 2017, 30(3): 146-153.  
WANG D X, DE Y J, SHI X, *et al.* Change of leaf color of four *Liquidambar formosana* families under different environmental conditions[J]. *Forest Research*, 2017, 30(3): 146-153. (in Chinese)
- [17] 田野, 张会慧, 王娟, 等. 遮荫对紫叶李幼苗叶片花色苷含量和光合能量分配的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2013, 33(6): 64-69.  
TIAN Y, ZHANG H H, WANG J, *et al.* Effects of shade measures on anthocyanin contents and photosynthetic energy distribution in leaves of *Prunus cerasifera* Ehrhart f. *atropurpurea* Jacq seedlings[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2013, 33(6): 64-69. (in Chinese)
- [18] 张其德, 卢从明, 匡廷云. 大气 CO<sub>2</sub> 浓度升高对光合作用的影响[J]. *植物学通报*, 1992, 9(4): 18-23.  
ZHANG Q D, LU C M, KUANG T Y. Effects of the rising CO<sub>2</sub> levels on photosynthesis[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1992, 9(4): 18-23. (in Chinese)
- [19] 汤正辉, 沈植国, 罗颖, 等. 遮荫对凤丹白光合特性的影响[J]. *西北林学院学报*, 2017, 147(5): 52-57.  
TANG Z H, SHEN Z G, LUO Y, *et al.* Effects of shading on the photosynthetic characteristics of *Paeonia ostii* cv. 'Phoenix White' [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2017, 32(5): 46-51. (in Chinese)
- [20] 王丹英, 章秀福, 邵国胜, 等. 不同叶色水稻叶片的衰老及对光强的响应[J]. *中国水稻科学*, 2008, 22(1): 77-81.  
WANG D Y, ZHANG X F, SHAO G S, *et al.* Leaf senescence of different leaf color rice and its response to light intensity [J]. *Chinese J Rice Sci*, 2008, 22(1): 77-81. (in Chinese)
- [21] WOO H-R. ORE9, an F-Box protein that regulates leaf senescence in arabidopsis[J]. *The Plant Cell Online*, 2001, 13(8): 1779-1790.
- [22] 王海波, 王帅, 王孝娣, 等. 光质对设施葡萄叶片衰老与内源激素含量的影响[J]. *应用生态学报*, 2017, 34(11): 3535-3543.  
WANG H B, WANG S, WANG X D, *et al.* Effects of light quality on leaf senescence and endogenous hormones content in grapevine under protected cultivation[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(11): 3535-3543. (in Chinese)
- [23] 秦玉芝, 邢铮, 邹剑锋, 等. 持续弱光胁迫对马铃薯苗期生长和光合特性的影响[J]. *中国农业科学*, 2014, 47(3): 537-545.  
QIN Y Z, XING Z, ZOU J F, *et al.* Effects of sustained weak light on seedling growth and photosynthetic characteristics of potato seedlings[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(3): 537-545. (in Chinese)
- [24] 程龙霞, 祝遵凌, 徐惠群, 等. 欧洲鹅耳枥秋冬变色期叶色变化的生理特性研究[J]. *西部林业科学*, 2014, 43(6): 143-147.  
CHENG L X, ZHU Z L, XU H Q, *et al.* Physiological characteristics of leaf color changes of *Carpinus betulus* in autumn and winter[J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2014, 43(6): 143-147. (in Chinese)
- [25] 曹柳青. 赤霉素对冬枣光合作用和内源激素的影响[D]. 保定: 河北农业大学, 2006.
- [26] 董志强, 舒文华, 翟学军, 等. 棉株不同器官中几种内源激素的变化及相关关系[J]. *核农学报*, 2005, 19(1): 62-67.  
DONG Z Q, SHU W H, ZHAI X J, *et al.* The change and relationship of several endogenesis hormonein different organs of cotton plant[J]. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 2005, 19(1): 62-67. (in Chinese)
- [27] 李丽, 牛俊峰, 文志, 等. 干旱和臭氧浓度升高对元宝枫早生和晚生叶片色素和脱落酸含量的影响[J]. *生态学报*, 2016, 36(21): 6804-6811.  
LI L, NIU J F, WEN Z, *et al.* The effects of elevated ozone and chronic drought on leaf pigments and abscisic acid contents in early and late-flush leaves of Shantung maple (*Acer truncatum* Bunge) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(21): 6804-6811. (in Chinese)