

日本落叶松、长白落叶松及其杂种光合生产力比较

许晨璐, 孙晓梅, 张守攻*

(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, 北京 100091)

摘 要:对辽东地区无性系评比林中的日本落叶松、长白落叶松及其正反交杂种的光合速率、呼吸速率、全株总叶面积、生长期、生长节律和生长量等指标进行了测定,以比较它们光合生产力的差异。结果表明:与光合速率相比,生长期和全株总叶面积是形成光合生产力差异的主要因素。与长白落叶松相比,日本落叶松的光合速率较低而呼吸速率较高,但因生长期和总叶面积的优势而光合生产力较高。与纯种相比,杂种光合速率和呼吸速率较高,但没有达到差异显著性水平;由于生长期、总叶面积呈偏母系遗传特性,日本落叶松×长白落叶松杂种继承了日本落叶松生长期长和总叶面积大的特点,因而拥有最高的光合生产力,而长白落叶松×日本落叶松杂种的光合生产力较低。综合来看,日本落叶松×长白落叶松杂种的光合生产力最高,长白落叶松的光合生产力最低,日本落叶松和长白落叶松×日本落叶松杂种居中。

关键词:日本落叶松;长白落叶松;杂种;光合生产力

中图分类号:S718.556 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2012)04-0129-05

Comparative Analysis on Photosynthetic Productivity of *Larix kaempferi*, *L. olgensis* and Their Hybrids

XU Chen-lu, SUN Xiao-mei, ZHANG Shou-gong*

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

Abstract: In order to compare photosynthetic productivities of *Larix kaempferi* and *L. olgensis*, as well as their reciprocal hybrids, traits including photosynthetic and respiration rate, length of growing period, growing rhythm, whole-tree leaf area, and height growth were studied among the four taxa growing in a clone trial located in Dagujia, Liaoning Province, China. The results indicated that compared with photosynthetic rate, length of growing period and whole-tree leaf area appeared to play determinant roles in forming photosynthetic productivity variation. Although both photosynthetic and respiration rates of *Larix kaempferi* were inferior to *L. olgensis*, superiority in length of growing period and whole-tree leaf area endowed it superior photosynthetic productivity. Reciprocal hybrids had the highest photosynthetic and respiration rates compared with the parent species, although not statistically significant. Owing to the maternally inherited pattern of length of growing period and whole-tree leaf area, *L. kaempferi*×*L. olgensis* inherited the superiority in these two elements, which helped it possess the greatest photosynthetic productivity, while *L. olgensis*×*L. kaempferi* only showed moderate photosynthetic productivity due to the same reason. In sum, *L. kaempferi*×*L. olgensis* possessed the highest photosynthetic productivity, *L. olgensis* had the lowest photosynthetic productivity, *L. olgensis*×*L. kaempferi* and *L. kaempferi* was between the two taxa.

收稿日期:2011-10-19 修回日期:2012-01-09

基金项目:国家科技支撑计划课题(2012BAD01B01);国家“973”计划项目(2009CB119100);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金项目(RIF2010-08)。

作者简介:许晨璐,博士研究生,研究方向为落叶松杂种优势。E-mail:gengniure@126.com

* 通讯作者:张守攻,男,研究员,研究方向为森林资源可持续经营与环境、林木育种。

Keywords: *Larix kaempferi*; *L. olgensis*; hybrid; photosynthetic productivity

落叶松(*Larix* spp.)具有适应性强、早期速生、成林快、病虫害少的特点,是我国主要针叶纸浆用材和工业用材树种,我国已成为世界上落叶松人工林经营的第一大国^[1]。日本落叶松(*Larix kaempferi*)和长白落叶松(*L. olgensis*)在辽宁东部地区被广泛种植。研究表明日本落叶松×长白落叶松杂种(*L. kaempferi* × *L. olgensis*)生长超亲优势十分明显^[2-3],但其中原因还未进行系统分析。林木 90%以上的干物质都来自光合作用,光合生产力是决定林木生物量大小的关键,主要取决于光能转化效率和光能截获能力,前者主要与单叶净光合速率有关,后者主要与全株有效总叶面积及光合功能期有关。前人对林木生产力的研究局限在构成光合生产力的部分要素,如光合速率^[4-5]、物候期^[6]、全株总叶面积^[7]等,对构成光合生产力的全部要素进行分析的文章还不多见。本文以辽东地区日本落叶松、长白落叶松及其正反交杂种为研究对象,通过比较构成光合生产力的各个要素,探寻它们光合生产力差异的原因,以期为提高当地短周期人工林光合生产力打下一定基础。

1 材料与方法

1.1 材料

试验林位于辽宁省清原县大孤家林场西南沟二板石沟,长白山系千山山脉龙岗支脉北坡,属中温带季风气候区,年均气温 6℃,年均降水量 650 mm。该试验林为 2006 年春用 2 年生扦插苗上山造的无性系评比林,完全区组设计,5 次重复,6 株小区,株行距 2 m×2 m。以试验林中的日本落叶松(选择系号为日永 85),长白落叶松(选择系号为长 4C),日本落叶松×长白落叶松杂种(选择系号为日永 85×长 4C),长白落叶松×日本落叶松杂种(选择系号为长 4C×日混)为材料。

1.2 方法

1.2.1 光合速率和呼吸速率的测定 于 2007 年 8 月下旬及 2008 年 8—9 月当地的典型天气下进行光合速率(P_n)的测定。每个系号在区组 I—III 中各选取一株生长正常的标准株作为待测样株,每天对同属一个区组的 4 个样株进行测定,重复测定 5 d。每个样株选择 2~3 个当年生枝,样枝选取部位一致,用一台美国 LI-COR 公司生产的 Li-6400 便携式光合仪的 6400-05 簇状叶室对枝上的一段散生叶进行测定,待仪器稳定后,每隔 10 sec 记录一次数据,连续记录 3 次。交替测定以减少时间对测定结

果的影响及系统误差,从 7:00—16:00 每隔 1 h 测定一次。日落之后进行呼吸速率的测定,每天重复 3 次。测定结束之后立即采下叶子,用数显游标卡尺(精度为 0.01 mm)测定其长和宽(针叶形状为矩形),计算叶面积。取全天净光合速率平均值计算日均净光合速率。

1.2.2 生长期、生长节律、全株总叶面积及生长量的调查 2007 年对试验林进行生长期、生长节律和全株总叶面积的定株观测。在每区组(I—III 区组)各小区内选定生长正常的 2 株作为调查标准株,共 6 次重复。生长期观测为在各标准株上选定南向一健壮 1 年生一级侧枝为标准枝,观测的物候相及方法同文献^[8]。生长节律调查为从 5 月 10 日起到 9 月 30 日止,每 5 d 调查一次,记录树高生长量。全株总叶面积调查于 2007 年 9 月初进行,观测与全株总叶面积相关的指标:冠幅、冠长、主梢新枝长、主梢新枝数、主梢叶长、主梢叶宽、主梢叶数、簇状叶叶长、簇状叶叶数、侧枝长、侧枝数、侧枝新稍长、侧枝新稍数,其中主梢叶数为主梢中部 5 cm 段叶数,簇状叶叶数为每簇针叶个数。于 2008 年秋对 5 个区组内所选系号的生长量进行测定,测定指标包括株高、地径、当年高和保存率。

1.2.3 数据分析 用 SPSS 18.0 进行方差分析,其中侧枝数、主梢新枝数、主梢叶数、侧枝新稍数和簇状叶叶数经过变换,并用 LSD 法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 生长量的比较

造林 2 a 后,日永 85×长 4C 生长表现最好,其树高和地径略大于日永 85,与长 C×日混和长 4C 的差异达到显著水平;日永 85 的树高、地径显著大于长 C×日混和长 4C;长 4C×日混的树高、地径显著大于长 4C。正反交杂种的当年高都超过了 1 m,虽然二者差异不显著,但都显著大于纯种,表现出极强的生长潜力。日本落叶松与长白落叶松的正交组合大于反交组合,这与前人的研究结果相一致^[9]。日永 85 和日永 85×长 4C 的保存率较高,而长 4C 的保存率较低(表 1)。

2.2 光合速率和呼吸速率的比较

光合作用是林木生长的驱动力,日均净光合速率是衡量一天中被林木所固定的 CO₂ 量的重要指标。图 1 所示,除 2007 年 8 月 22 日长 4C 的日均净光合速率稍低及 2008 年 9 月 3 日稍高外,5 d 的测定结果一致,说明所观测的日均净光合速率具有一

定的稳定性,适合用来评判林木光合生产力的大小。日均净光合速率大小依次为长 4C×日混>日永 85×长 4C>长 4C>日永 85,但方差分析表明它们之

间的差异不显著。杂种的日均净光合速率大于纯种,这与杂种的当年高大于纯种规律相一致。

呼吸速率虽然不是构成光合生产力的要素之一,

表 1 生长量比较

Table 1 Comparison on growth

家系	树高/cm	地径/cm	当年高/cm	保存率/%
日永 85	249.48±32.11a	3.31±0.61a	93.74±13.73b	90.0
长 4C	161.75±40.62c	1.92±0.47c	78.75±30.78c	60.0
日永 85×长 4C	262.58±30.67a	3.65±0.68a	124.04±12.70a	80.0
长 4C×日混	205.77±40.88b	2.58±0.66b	117.33±34.01a	86.7

注:样本数依次为 27、18、24、26。

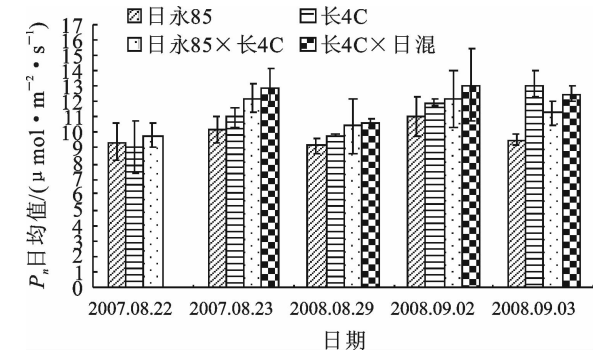


图 1 日均 P_n 比较

Fig. 1 Comparison on daily mean values of P_n

但呼吸会消耗掉积累的光合产物,对生长量的影响较大。呼吸速率(有 2 天没有测定),大小排序为日永 85×长 4C>长 4C×日混>日永 85>长 4 C,但方差分析表明它们之间的差异不显著(图 2)。与日均净光合速率一样,杂种的呼吸速率高于纯种,这说明杂种有较强的新陈代谢。

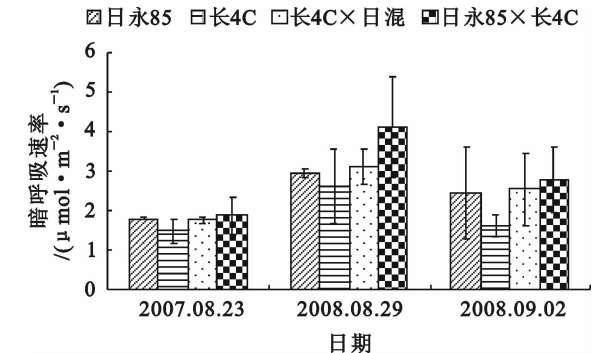


图 2 呼吸速率比较

Fig. 2 Comparison on respiration rate

2.3 生长期和生长节律的比较

林木的物候节律与生物生产力有着必然的联系,生长期的长短直接关系到林木有机物质的生产、积累和消耗,制约着生物生产力的格局和过程^[10]。杂种的生长期表现出偏母系遗传的特性,日永 85、日永 85×长 4C 的生长期最长,达 133 d;而长 4C 和长 4C×日混的生长期较短,分别为 122 和 124 d。日永 85、日永 85×长 4C 落叶盛期比长 4C、长 4C×日混推迟 4 d,而芽开始展开、开始抽梢的时间基本

相同,甚至生长期最长的日永 85 比其他树种还晚 2 d,这表明生长开始的早晚并不是决定生长量大小的主要因素^[11]。

表 2 生长期的比较(单位:月·日)

Table 2 Comparison on growing period (Month, Day)

物候相	日永 85	长 4C	日永 85×长 4C	长 4C×日混
主梢芽开始展开	4·27	4·25	4·25	4·25
侧枝芽开始展开	4·27	4·23	4·25	4·23
主梢芽完全展开	5·09	5·07	5·09	5·07
侧枝芽完全展开	5·09	5·05	5·09	5·07
主梢开始抽梢	5·13	5·11	5·13	5·11
侧枝开始抽梢	5·13	5·09	5·11	5·11
主梢芽开始封顶	8·27	8·13	8·21	8·17
主梢芽完全封顶	9·09	8·27	9·07	8·29
落叶盛期	10·19	10·15	10·19	10·15
生长期/d	133	122	133	124

注:生长期的重复数分别为 6、2、5、6。

生长节律调查表明:日永 85、日永 85×长 4C 和长 4C×日混在 5 月 15 日之前主梢已经开始生长,生长量分别达 1.33、1.65 和 1.7 cm;而长 4C 早在 5 月 10 日之前就已经生长,到 5 月 15 日生长量达 2.15 cm。虽然长 4C 开始生长的时间比它们提前约 5 d,但是只多生长了大概 0.5 cm。日永 85 和日永 85×长 4C 于 8 月 30 日之后仍然没有结束生长,且从 8 月 30 日之后的生长量分别达到 8.76 和 7.43 cm,而长 4C、长 4C×日混 8 月 30 日已停止生长,这也再次验证了生长结束时间比生长开始时间重要的观点^[11-12]。

在速生期内,日永 85 和日永 85×长 4C 的主梢日均生长速率最高,分别达(0.524±0.102)cm·d⁻¹和(0.492±0.136)cm·d⁻¹,而长 4C 和长 4C×日混的较低,分别只有(0.270±0.106)cm·d⁻¹和(0.360±0.094)cm·d⁻¹。方差分析表明日永 85 与长 4C、长 4C×日混的差异达到显著水平,日永 85×长 4C 与长 4C 的差异达到显著水平,其他两两比较差异不显著。

2.4 全株总叶面积的比较

日本落叶松与长白落叶松相比,日永 85 的冠幅、冠长、侧枝长、主梢新枝长、侧枝新稍长和簇状叶

叶数等与全株总叶面积相关的形态指标显著大于长 4C,长 4C 的冠幅、冠长、侧枝数、主梢新枝长、侧枝新梢长和簇状叶叶数均为最小,其他指标也不具优势,故全株总叶面积最小。杂种的形态性状表现出偏母系遗传特性,其中日永 85×长 4C 的冠幅、冠

长、侧枝长、侧枝数、主梢新枝长、主梢叶宽、侧枝新梢长还显著大于长 4C 和长 4C×日混,这些特征表明日本落叶松及以其为母本的杂种拥有最大的全株总叶面积,而长白落叶松及以其为母本的杂种全株总叶面积较小。

表 3 全株总叶面积的比较
Table 3 Comparison on whole-tree leaf area

形态性状	日永 85	长 4C	日永 85×长 4C	长 4C×日混
冠幅/cm	78.6±8.42a	49.4±10.2b	85.8±10.4a	51.4±12.4b
冠长/cm	148.5±8.1a	73.3±16.6b	159.5±17.6a	77.0±18.7b
侧枝长/cm	47.0±4.8a	31.5±9.3b	48.0±2.8a	30.8±5.0b
侧枝数/个	6.5±1.7b	5.5±3.3b	9.5±2.1a	6.5±1.64b
主梢新枝长/cm)	24.3±3.9a	16.3±4.6b	26.5±4.9a	18.8±6.1b
主梢新枝数/个	9.5±0.6a	11.8±3.2a	9.0±2.8a	5.5±2.9b
主梢叶长/cm	52.3±3.3a	39.8±2.9ab	50.5±14.8ab	37.0±10.7b
主梢叶宽/mm	1.63±0.05bc	1.65±0.06b	1.9±0.00a	1.58±0.04c
主梢叶数/个	35.0±3.4	33.5±7.0	30.0±1.4	32.5±12.1
侧枝新梢长/cm	17.5±3.0a	10.0±2.3b	19.0±1.4a	12.0±4.4b
侧枝新梢数/个	3.0±0.8	4.3±3.3	3.5±0.7	2.3±1.2
簇状叶长/cm	15.0±1.7	16.0±1.6	18.0±1.6	16.0±1.7
簇状叶叶数/个	48.8±4.5a	32.8±5.3b	48.5±0.7a	44.0±6.8a

注:样本数分别为:4,4,2,6。

3 结论与讨论

林木光合生产力主要取决于光能转化效率和光能截获能力,前者主要与单叶净光合速率有关,后者主要与全株有效总叶面积及光合功能期有关,其中全株有效总叶面积包括总叶面积和叶子的合理分布,光合功能期是指叶绿素持续时间。日永 85 的日均净光合速率最低,单叶 CO₂ 同化能力不具有优势,但是它拥有最长的生长期和较大的总叶面积;长 4C 虽然日均净光合速率高于日永 85,但生长期和总叶面积均最小。二者生长量、当年高和主梢日均生长速率存在显著差异表明单叶水平的光合速率可能不是构成光合生产力差异的最主要原因,这一结论与作物^[13-17]中相关研究结果相一致,林木研究也有类似的结论,如相比光合速率,光合面积和光合时间对马褂木(*Liriodendron chinense*)的生长的贡献更大^[18],杨树(*Populus*)叶面积和叶片的光合功能期是生物量的关键确定者,光合速率仅有间接效应^[19];总叶面积比光合速率对刚松(*Pinus rigida*)、火炬松(*Pinus taeda*)及其杂种(*Pinus ridiga*×*taeda*)的生长贡献更大^[20];落叶松的高生长并不是因为单叶尺度光合能力的提高,而是由于针叶生物量增加 30%的缘故^[21]等。

杂种的日均净光合速率、呼吸速率高于纯种,由于杂种的生长期和总叶面积表现出偏母系遗传特性,日永 85×长 4C 凭物候期、全株总叶面积的优势而拥有最高的光合生产力,进而表现出最大的生长

量和当年高,而长 4C×日混由于生长期和全株总叶面积的劣势限制了其快速生长。尽管杂种与长 4C 生长量存在显著差异,但光合速率差异并不显著,这与 Samuelson^[20]等对 *Pinus ridiga*×*taeda* 及其亲本的研究结果相一致;但光合速率差异不显著也可能是本试验测定的样本数较少致使杂种与亲本间本来存在的差别在统计上不显著,有研究表明,要想在田间用红外气体分析仪测定出平均值 10%的基因型差异($p<0.05$),每个基因型需要测定 24 张叶片^[22]。

综合来看,日本落叶松×长白落叶松杂种凭借生长期和全株总叶面积的优势而拥有最大的光合生产力,长白落叶松由于生长期和全株总叶面积的劣势而光合生产力最低,日本落叶松和长白落叶松×日本落叶松杂种居中。

参考文献:

[1] 马常耕,孙晓梅.我国落叶松遗传改良现状及发展方向[J].世界林业研究,2008,21(3):58-63.
MA C G, SUN X M. Larch genetic improvement and its future development in China [J]. World Forestry Research, 2008, 21(3):58-63. (in Chinese)
[2] 王景章,丁振芳.落叶松杂种优势及其利用的研究[J].遗传,1989,11(4):1-4.
[3] 孙晓梅,张守攻,王笑山,等.日本落叶松×长白落叶松杂种组合间生根性状及幼林生长的遗传变异[J].林业科学,2008,44(4):41-47.
SUN X M, ZHANG S G, WANG X S, et al. Genetic variation on rooting ability of stem cutting and juvenile growth of

Larix kaempferi × *L. olgensis* interspecific hybrids[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(4):41-47. (in Chinese)

[4] 王文章, 陈杰, 张宝有, 等. 落叶松光合特性与初级生产力[J]. 东北林业大学学报, 1994, 22(4):15-21.
WANG W Z, CHEN J, ZHANG B Y, *et al.* Study on the photosynthetic characteristics and the primary productivity of *larix olgensis* [J]. *Journal of Northeast Forest University*, 1994, 22(4):15-21. (in Chinese)

[5] 耿丽英, 温宝阳, 刘继英, 等. 几个杨树优良品种光合净生产力的测定[J]. 防护林科技, 2004, 59(2): 11-12.
GENG L Y, WEN B Y, LIU J Y, *et al.* Determination of photosynthetic net productivity of several superior varieties of poplar[J]. *Protection Forest Science and Technology*, 2004, 59(2): 11-12. (in Chinese)

[6] 温远光, 刘世荣. 杉木物候期地理变化规律及其与生产力关系的研究[J]. 林业科学, 1994, 30 (4) :313 - 319.
WEN G Y, LIU S R. Study on geographical variation of phenology of Chinese fir and its correlation, to productivity in China[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1994, 30 (4) :313 - 319. (in Chinese)

[7] MCGARVEY R C, MARTIN T A, WHITE T L. Integrating within-crown variation in net photosynthesis in loblolly and slash pine families [J]. *Tree Physiology*, 2004, 24: 1209-1220. (in Chinese)

[8] 孙晓梅, 张守攻, 周德义, 等. 落叶松种间及种内和种间杂种家系间的物候变异与早期选择[J]. 林业科学, 2008,44(1): 77- 84.
SUN X M, ZHANG S G, ZHOU D E, *et al.* Phenological variation of *Larix* species and their intra-species and inter-species hybrid families and early selection [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2008, 44(1): 77-84. (in Chinese)

[9] 张含国, 张成林, 兰士波, 等. 落叶松杂种优势分析及家系选择[J]. 南京林业大学学报, 2005,29(3):69-72.
ZHANG H G, ZHANG C L, LAN S B, *et al.* The analysis and selection for families of hybrid larch[J]. *Journal of Nanjing Forestry University*, 2005, 29(3):69-72. (in Chinese)

[10] SHEFFIELD M P, GAGNON J L, JACK S B, *et al.* Phonological patterns of mature longleaf pine under two different soil moisture regimes[J]. *Forest Ecology and Management*, 2003, 179: 157-167.

[11] CANNELL M G R, LAST F T. *Tree physiology and yield improvement*[M]. New York: Academic Press,1976.

[12] BALTUNIS B S, GREENWOOD M S. Variation in lateral shoot elongation patterns and hybrid vigor in full-sib families and interspecific hybrids of larch[J]. *Tree Physiology*, 1999, 19: 131-136.

[13] 王树安, 王纪华, 梁振兴. 杂种小麦源库基本特性的研究[J]. 作物学报, 1994, 20(4):426-431.
WANG S A, WANG J H, LIANG Z X. Study on basic performance of source-sink in hybrid wheat [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1994, 20(4):426-431. (in Chinese)

[14] AHMADZADEH A, LEE E A, TOLLENAAR M. Heterosis for leaf CO₂ exchange rate during the grain-filling period in maize[J]. *Crop Sci*, 2004,44(6):2095-2100.

[15] CUONG VAN PHAM, MURAYAMA S, KAWAMITSU Y, *et al.* Heterosis in temperature responses of photosynthetic characters in F1 hybrid rice[J]. *Environ Control Biol*, 2005, 43(3): 193-200.

[16] 向珣朝, 李平, 何立斌, 等. 超高产水稻的高光效特性和高光效材料的筛选[J]. 中国农学通报, 2005, 21(1):81-84.
XIANG X X, LI P, HE L B, *et al.* The high photosynthetic efficiency characters of super-high-yield rice and its screening [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(1):81-84. (in Chinese)

[17] LAWLOR D. Photosynthesis, productivity and environment [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46:1449-1461.

[18] 叶金山, 王章荣. 杂种马褂木杂种优势的遗传分析[J]. 林业科学, 2002, 38(04):67-71.
YE J S, WANG Z R. Genetic analysis of heterosis for hybrid tulip tree [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, 38(04):67-71. (in Chinese)

[19] 朱春全, 王世绩, 王富国, 等. 六个杨树无性系苗木生长、生物量和光合作用的研究[J]. 林业科学研究, 1995, 8(4): 388-394.
ZHU C Q, WANG S J, WANG F G, *et al.* Comparison of growth, biomass and photosynthesis among six poplar clones in cold semi-arid area of northeast China [J]. *Forest Research*, 1995, 8(4):388-394. (in Chinese)

[20] SAMUELSON L J, SEILER J R, FERET P P. Gas exchange and canopy structure of 9-year-old loblolly pine, pitch pine and pitch × loblolly hybrids[J]. *Trees*, 1992, 6(1):28-31.

[21] MATYSSEK R, SCHULZE E D. Heterosis in hybrid larch (*Larix deciduas* × *leptolepis*). II. growth characteristics [J]. *Trees*, 1987, 1(4): 225-231.

[22] NELSON C J, ASAY K H, HORST G L, *et al.* Field measurement of photosynthesis in a forage grass breeding program [J]. *Crop Sci*, 1974, 14(1):26-30.