

# 不同树龄侧柏接穗光合生理的比较研究

倪妍妍,常二梅,刘建锋\*,江泽平

(国家林业局 林木培育重点实验室,中国林业科学研究院 林业研究所,北京 100091)

**摘 要:**以不同年龄侧柏母树(5、100、700 a)的接穗为试验材料,将其嫁接于大小一致的侧柏幼树上,待成活后,光响应曲线参数、叶绿素荧光参数和非结构性碳水化合物含量的测定与分析,试图揭示光合物质生产能力与树木衰亡的关系。结果显示:1)在光响应参数方面,侧柏不同龄段接穗的最大净光合速率( $P_{\max}$ )随着年龄的增加而下降,依次为  $3.92 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (5 a)、 $2.41 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (100 a) 和  $2.18 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (700 a),且 5 a 与 700 a 差异显著( $P < 0.05$ );光饱和点( $LSP$ )从低龄到高龄段亦呈下降趋势,但各年龄段间接穗表观量子效率( $AQY$ )和光补偿点( $LCP$ )差异不显著。2)叶绿素荧光参数方面,3 个年龄段接穗在初始荧光( $F_0$ )、最大荧光( $F_m$ )、可变荧光( $F_v$ )、非光化学猝灭系数( $NPQ$ )、光化学猝灭系数( $QP$ )等参数上均无显著差异,但光系统 II ( $PS II$ )原初光能转换效率( $F_v/F_m$ )和  $PS II$  潜在活性( $F_v/F_0$ )随年龄增加而呈现下降趋势。3)叶绿素色素含量及非结构性碳水化合物含量随年龄增加而呈现下降趋势。综上所述,随年龄增加,树木光合能力下降,进而导致碳供应能力降低可能是树木衰亡的重要原因之一。

**关键词:**侧柏;衰老;光合作用;叶绿素荧光;叶绿素;非结构性碳水化合物

**中图分类号:**S791.38      **文献标志码:**A      **文章编号:**1001-7461(2017)01-0019-06

## Comparison on Photosynthetic Physiology in Various Age Scions of *Platycladus orientalis*

NI Yan-yan, CHANG Er-mei, LIU Jian-feng\*, JIANG Ze-ping

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

**Abstract:** In order to understand the relationship between the productivity of photosynthetic products and aging of *Platycladus orientalis*, scions collected from trees with the ages of 5, 100, and 700 years were grafted in the stocks the same age (5 a). The photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence parameters, and the contents of non-structural carbohydrates were measured after one-year growth. Our results showed that 1) for the light response parameters, no significant differences among various aged scions were detected. The Maximum photosynthetic rate ( $P_{\max}$ ) and light saturation point ( $LSP$ ) which both decreased with ages.  $P_{\max}$  in scions from 5, 100 and 700 a trees were  $3.92, 2.41$  and  $2.18 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , respectively. 2) For chlorophyll fluorescence parameters, only the primary conversion of light energy of photo-system II ( $F_v/F_m$ ) and potential activation of photo-system II ( $F_v/F_0$ ) exhibited downward trends with tree age. 3) The content of chlorophyll a, b, carotenoids, soluble sugars, and non-structural carbohydrates (NSC) in the 5 a scions were higher than those in 100 and 700 a. The above results showed that relatively young *P. orientalis* had higher photosynthetic potentials for substance accumulation. Consequently, we speculated that decreasing photosynthetic potential with tree age may be one of the main factors causing trees' aging or even dying.

收稿日期:2016-05-13    修回日期:2016-09-01  
基金项目:国家自然科学基金项目“端粒相关基因对侧柏衰老的调控作用”(31300555);中央级公益性科研院所基本科研业务费专项基金项目“侧柏古树扦插生根机理研究”(RIF2014-11)。  
作者简介:倪妍妍,女,硕士研究生,研究方向:逆境植物生理。E-mail:2052971048@qq.com  
\*通信作者:刘建锋,男,副研究员,研究方向:植物生理生态。E-mail:Liujf2000cn@163.com

**Key words:** *Platycladus orientalis*; aging; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; chlorophyll content; non-structural carbohydrate

植物衰老是由基因控制且受内外因素影响最终导致植物自然死亡的一系列衰退和老化过程,是一个复杂的生理过程<sup>[1-2]</sup>。然而,关于木本植物衰老机理方面的研究并不多见<sup>[3-4]</sup>,目前主要集中在古银杏(*Ginkgo biloba*)、古槐(*Sophora japonica*)、古白皮松(*Pinus bungeana*)等体内水分运输、激素、酶系统、矿质元素、叶绿素荧光特性、基因序列等方面<sup>[5-7]</sup>。随着树木年龄的增长,植物体内外受到的胁迫逐渐增加,生存和生殖能力降低<sup>[8-9]</sup>;但是也有学者发现古松树的分生组织并没有显示衰老迹象<sup>[10]</sup>;银杏的老龄树与幼树有着相似的生理代谢能力<sup>[11]</sup>。可见,古树衰老的生理机理尚未获得一致的结论。因此,积极展开古树衰老生理机理的研究,不但有助于我们理解植物衰老过程中其生理功能的变化趋势,而且对于古树资源保存与复壮亦具有重要实践价值。

侧柏(*Platycladus orientalis*)在我国具有悠久的栽培历史且分布广泛,其寿命可长达几百年甚至上千年。我国古树侧柏资源丰富,如陕西黄帝陵的轩辕柏、挂甲柏,但以古侧柏开展树木衰老机理的研究尚不多见。常二梅<sup>[12-13]</sup>等首次从分子调控机制与生理的角度挖掘了侧柏与树龄相关的基因表达差异,同时探究了古侧柏的抗衰老机制中 ROS 清除机制的贡献。众所周知,植物通过光合作用所形成的碳水化合物是植物生长、维持和繁殖的最重要的能量来源<sup>[14-17]</sup>。有研究表明,随着植物年龄的增长,其叶片的光合能力下降,导致向树干和根系输送的物质减少,进而引起树木的衰亡<sup>[18-19]</sup>。然而,根系从土壤吸收矿质营养能力,以及通过茎干向叶片输送能力的高低亦可能影响叶片光合物质的合成。那么,如何区分这三者在树木衰亡过程中的作用与贡献对于揭示树木的衰老生理就显得至关重要。因此,为消除树干输送能力和根系吸收能力以及外界环境因子的影响,本研究利用 3 个年龄段(母树分别为 5、100 a 和 700 a)接穗,随机嫁接在同一年龄的砧木(5 a)上,通过对叶片光合与荧光参数、叶绿素色素含量以及临时储存物质(非结构性碳水化合物)的测定,比较分析来自不同年龄段母树的接穗是否存在光合物质积累能力方面的差异。本研究的预期结果可为理解古树衰老生理机理以及古树复壮提供科学参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

2014 年 5 月,在中国林业科学研究院科研温室

(40°01'N,116°14'E,海拔为 61 m)将统一培育的 5 年生侧柏(种子源于院内同一结实母树)进行修剪以作砧木,培养基质为草炭土:蛭石:珍珠岩=6:3:1,每盆 1 株(盆的内径为 26 cm,高 30 cm);同时,剪取北京市天坛公园内已标记的树龄约为 5、100、700 年生的侧柏顶端新生枝条作为接穗,在每株砧木上 3 个年龄段接穗随机排列,嫁接采用侧方贴接(切接)法。每个年龄段接穗嫁接 80 个,总计砧木 80 棵。常规管理至翌年生长旺季(2015 年 8 月),选择生长旺盛的穗条(每个龄段 5 个接穗,共计 15 个)进行光合生理指标及非结构性碳水化合物(可溶性糖和淀粉)的测定。接穗成活情况详见表 1。

表 1 侧柏不同年龄接穗成活情况  
Table 1 The survival rate of different-age scions of *P. orientalis*

接穗母株年龄/a	接穗个数	成活个数	成活率/%
5	80	33	41.25
100	80	28	35.00
700	80	15	18.75

### 1.2 研究方法

1.2.1 光响应曲线( $P_n$ -PAR)的测定 选择大小一致、长势良好的不同年龄段侧柏接穗各 5 个,每个接穗上选择同向 3 片新叶作为试验测量叶,利用便携式 Li-6400 光合仪(Li-Cor Inc., Lincoln, USA)进行光响应曲线的测定,光合有效辐射梯度设定为 0、25、50、75、100、150、200、400、600、800、1 000、1 200、1 500、2 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,每个光强度梯度下稳定 4 min 后,手动采集相应的净光合速率( $P_n$ )。测量前对叶片进行 20 min 光诱导(1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),测定过程中控制叶室温度为  $27 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ,相对湿度  $40\% \pm 5\%$ , $\text{CO}_2$  浓度为 400  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ( $\text{CO}_2$  注入系统自动控制)。

1.2.2 叶绿素荧光的测定 叶绿素荧光指标测定的叶片位置以及数量同光响应曲线。利用手持式 Mini 调制式叶绿素荧光仪(Fluoropen-FP100, Photon Systems Instrument, Brno, Czech Republic),采用仪器本身内置的 NPQ 程序。在植物暗适应 0.5 h 后,进行弱光( $<0.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )照射测得初始荧光( $F_0$ ),然后照射饱和脉冲光(3 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 1 s)测得最大荧光( $F_m$ ),其后在 300  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  的活化光下完成 5 次饱和脉冲光(间隔 12 s  $\cdot$  次<sup>-1</sup>),以及在暗恢复阶段完成 3 次饱和脉冲光照射(间隔 26 s  $\cdot$  次<sup>-1</sup>)。统计参数有可变

荧光( $F_v = F_m - F_0$ )、光系统原初光能转换效率( $F_v/F_m$ )、PSⅡ潜在活性( $F_v/F_0$ )、非光化学猝灭系数 NPQ( $F_m/F_m' - 1$ )以及光化学猝灭系数 PQ[( $F_m' - F_s$ )/( $F_m' - F_0$ )]等指标<sup>[20-21]</sup>。完成全部测定后,将叶片剪下,利用 Yaxin-1241 叶面积仪确定叶片面积,回算各项光合参数。

1.2.3 叶绿体色素含量的测定 剪取光合测定叶片附近新生叶片,放入冰盒,带回实验室,部分叶片直接用液氮研磨成粉末。称取 0.1 g,置于 10 mL 离心管中,加入 5 mL 95% 的乙醇溶液,利用振动机使其充分溶解后,10 000 r·min<sup>-1</sup> 离心 5 min,离心管中沉淀再用 95% 乙醇重复提取 2 次,收集 3 次提取的上清液于 25 mL 容量瓶中并定容、摇匀。取上清液,测量在 665、649 nm 和 470 nm 波长下的吸光值。通过吸光值换算不同年龄接穗的叶绿素色素含量<sup>[22]</sup>。

1.2.4 非结构性碳水化合物(Non-structural carbohydrates, NSC)的测定 将剩余新生叶片置于烘箱烘干(60℃, 72 h)后,研磨过筛。可溶性糖和淀粉含量的测定采用蒽酮比色法,测定方法如下。

可溶性糖总糖含量测定:称取烘干粉末 0.1 g,置于 10 mL 离心管中,加入 5 mL 80% 乙醇溶液,80℃ 水浴浸提 30 min 后冷却,10 000 r·min<sup>-1</sup> 离心 4 min;离心管中沉淀再用 80% 乙醇重复提取 2 次,收集 3 次提取的上清液于 25 mL 容量瓶中并定容、摇匀。取上清液,采用蒽酮比色法测定液体在 620 nm 波长下的消光值,根据葡萄糖标准曲线计算可溶性糖含量。

淀粉含量的测定:将沉淀物中的酒精蒸干,加 H<sub>2</sub>O 2 mL,摇匀,至于沸水浴中糊化 15 min,冷至室温,加入 2 mL 冷的 9.2 mol·L<sup>-1</sup> HClO<sub>4</sub>,搅拌均匀,水解淀粉 15 min 后,加 H<sub>2</sub>O 4 mL,摇匀后 10 000 r·min<sup>-1</sup> 离心 5 min,上清液倒入 25 mL 容量瓶中;再向沉淀中加 2 mL 冷的 4.6 mol·L<sup>-1</sup> HClO<sub>4</sub>,不断搅拌,静置提取 15 min 后加水 6 mL,混匀后 10 000 r·min<sup>-1</sup> 离心 5 min,上清液转入容量瓶并定容。用上清液测定淀粉含量,方法同上,淀粉含量=可溶性糖含量×0.9。

NSC 含量=可溶性糖含量+淀粉含量<sup>[23]</sup>。

### 1.3 数据处理

选用直角双曲线修正模型<sup>[24]</sup>对光响应测定结果进行估算。

光响应参数估算的表达式为:

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d \quad (1)$$

式中: $P_n$  是净光合速率( $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), $\alpha$

为光响应曲线的初始斜率,又称表观量子效率( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ ),用 AQY 表示, $\beta$  和  $\gamma$  作为系数(单位  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), $I$  是光合有效辐射( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), $R_d$  为暗呼吸速率( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。令系数  $\beta = 0$  且令  $\gamma = \alpha/P_{\max}$  时,公式(1)则变为直角双曲线模型<sup>[22]</sup>。综上所述,可得出植物的最大净光合速率( $P_{\max}$ )和光饱光点( $LSP$ )如下:

$P_{\max}$  的计算公式为:

$$P_{\max} = \alpha \left( \frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right) \quad (2)$$

$LSP$  的计算公式为:

$$LSP = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma} \quad (3)$$

对上述统计指标,进行单因素方差分析和多重比较(Duncan),检验侧柏不同年龄段接穗在光合生理、NSC 等方面的差异性,从而判断侧柏衰老是否与年龄有关。数据分析用 SPSS v20.0 完成,制图通过 OriginPro 8.5.1 完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同年龄接穗光响应参数比较

图 1 为侧柏不同年龄段接穗叶片的光响应曲线。如图所示,在低光下( $PAR < 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),侧柏不同年龄段接穗的净光合速率( $P_n$ )对光合有效辐射( $PAR$ )响应都比较敏感,即  $P_n$  随着  $PAR$  的增加而快速增加,100 a 与 700 a 接穗具有较高的重合度;当  $PAR > 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  后,各年龄段接穗的  $P_n$  增加强度减缓并逐渐趋向平稳,但 5 a 接穗与 100、700 a 表现出明显差异,5 a 接穗的  $P_n$  显著  $> 100、700$  a;当  $PAR$  接近  $1\,200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,各年龄段接穗的  $P_n$  达到饱和,之后随  $PAR$  的增加而降低,表现出光抑制现象。

表 2 为光和参数拟合结果,可见侧柏各年龄段接穗在表观量子效率(AQY)、光补偿点(LCP)以及暗呼吸速率( $R_d$ )方面均无显著性差异( $P > 0.05$ );但最大净光合速率( $P_{\max}$ )随着年龄的增加而呈现下降趋势,依次为  $3.92 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (5 a)、 $2.41 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (100 a) 和  $2.18 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (700 a),且 5 年生与 700 年生接穗存在显著差异( $P < 0.05$ ),且 5 a 接穗  $P_{\max}$  值  $> 100$  a,100 a 接穗  $P_{\max}$  值  $> 700$  a。在光饱和点( $LSP$ )方面,5 年生穗条的  $LSP$  值最高,达到  $1\,824 \pm 148 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,为 100 a 的 1.2 倍和 700 a 的 1.54 倍。

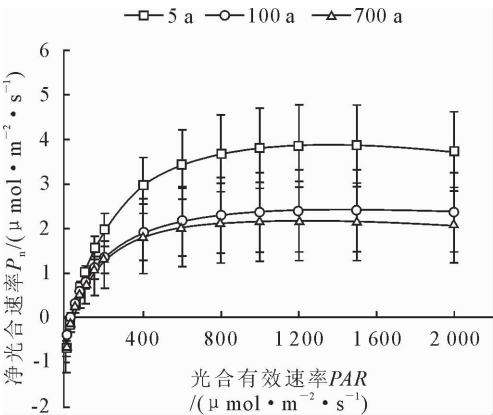


图 1 侧柏不同年龄接穗光响应曲线的比较

Fig. 1 Comparison on  $P_n$ —PAR curves of different-age scions of *P. orientalis*

2.2 不同年龄接穗叶绿素荧光参数比较

叶绿素荧光特性反映植物叶片的光合效率以及潜在能力。初始荧光( $F_0$ )是植物叶片暗适应后,光

表 2 侧柏不同年龄接穗叶片的光合特征参数比较

Table 2 Comparison on photosynthetic parameters of different-age scions of *P. orientalis*

光合作用特征参数	不同年龄接穗		
	5 a	100 a	700 a
$AQY/(\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1})$	$0.024\pm0.004\text{a}$	$0.018\pm0.007\text{a}$	$0.023\pm0.014\text{a}$
$P_{\text{max}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$3.92\pm0.739\text{a}$	$2.41\pm0.903\text{ab}$	$2.18\pm0.738\text{b}$
$LSP/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$1\,824\pm148\text{a}$	$1\,504\pm226\text{ab}$	$1\,185\pm171\text{b}$
$LCP/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$31.8\pm10.1\text{a}$	$24.4\pm8.1\text{a}$	$34.8\pm1.6\text{a}$
$R_d(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$0.70\pm0.301\,4\text{a}$	$0.38\pm0.192\,8\text{a}$	$0.65\pm0.311\,0\text{a}$

注:表中数据为平均值±标准偏差,同一行数值带有不同小写字母表示侧柏不同年龄叶片在 0.05 水平上差异显著,下同。

表 3 不同年龄侧柏接穗叶绿素荧光参数比较

Table 3 Comparison on chlorophyll fluorescence parameters of different-age scions of *P. orientalis*

叶绿素 荧光参数	不同年龄接穗		
	5 a	100 a	700 a
$F_0$	$2\,464\pm1\,430\text{a}$	$3\,139\pm1\,325\text{a}$	$3\,170\pm4\,64\text{a}$
$F_m$	$9\,936\pm5\,561\text{a}$	$9\,421\pm4\,493\text{a}$	$9\,975\pm3\,844\text{a}$
$F_v$	$7\,472\pm4\,414\text{a}$	$6\,282\pm3\,186\text{a}$	$6\,868\pm3\,401\text{a}$
$F_v/F_m$	$0.76\pm0.077\text{a}$	$0.66\pm0.036\text{a}$	$0.66\pm0.090\text{a}$
$F_v/F_0$	$2.96\pm1.14\text{a}$	$2.00\pm0.32\text{a}$	$2.13\pm0.79\text{a}$
$NPQ$	$2.00\pm0.19\text{a}$	$2.29\pm0.16\text{a}$	$1.77\pm0.60\text{a}$
$QP$	$0.22\pm0.05\text{a}$	$0.36\pm0.05\text{a}$	$0.32\pm0.04\text{a}$

2.4 不同年龄接穗非结构性碳水化合物含量比较

表 5 为不同年龄段侧柏接穗非结构性碳水化合物的含量。由表可见,侧柏 5 a 接穗的可溶性糖含量显著高于 100 a 接穗( $P<0.05$ ),高于 700 a 接穗( $P>0.05$ );而各年龄接穗淀粉含量相近(30~34  $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ),可溶性糖与淀粉比值无显著差异;5 a 接穗 NSC 含量高于 100、700 a。

系统 II (PS II )反应中心处于完全开放时的荧光产量<sup>[24]</sup>,最大荧光( $F_m$ )表示 PS II 反应中心在植物叶片处于完全关闭时的荧光产量<sup>[24]</sup>,反映 PS II 电子传递的情况,而可变荧光( $F_v$ )作为  $F_m$  与  $F_0$  的差值,表示 PS II 原初电子受体质醌(QA)的还原情况。通过对侧柏各年龄段接穗叶片的叶绿素荧光各参数进行分析发现, $F_0$ 、 $F_m$ 、 $F_v$ 、PS II 原初光能转换效率( $F_v/F_m$ )、PS II 潜在活性( $F_v/F_0$ )、非光化学猝灭系数( $NPQ$ )和光化学猝灭系数( $PQ$ )均无显著性差异(表 3),但是 5 a 接穗叶片的  $F_v$ 、 $F_v/F_m$  和  $F_v/F_0$  值>100、700 a;而 5 a 接穗的  $NPQ$  值>700 a,  $QP$  值则<700 a。

2.3 不同年龄接穗叶绿素色素含量比较

由表 4 可知,不同年龄段侧柏接穗叶绿素色素的含量存在差异( $P<0.05$ )。侧柏 5 a 接穗的叶绿素 a、叶绿素 b 以及类胡萝卜素含量均最高,且显著>700 a 接穗。

3 结论与讨论

研究发现侧柏的最大光合速率( $P_{\text{max}}$ )随着接穗龄段的增加而降低,这与黄国伟<sup>[25]</sup>等对罗田垂枝杉(*Cunninghamia lanceolata*)以及高健<sup>[26]</sup>等对杨树(*Populus tremula*)的研究结果相似。 $P_{\text{max}}$ 反映植物潜在的最大光合利用能力,本研究中 5 a 接穗的  $P_{\text{max}}$  值>100、700 a 接穗,表明高龄侧柏即使在环境适宜条件下,其物质生产能力仍将弱于低龄个体。 $LSP$  表示植物光照强度和光合作用关系的上限临界指标,反应植物对光照条件的需求<sup>[27-28]</sup>,其值越高表明植物的生长发育越不容易受到强光的抑制<sup>[24]</sup>。本研究中, $LSP$  值随年龄增长而呈现下降趋势,说明侧柏随树龄增加对光强的耐受幅度或者利用范围逐渐变窄;这与高增璐<sup>[29]</sup>等得出的结果是一致的,即在相同光照条件下中龄段中间锦鸡儿(*Caragana davazamcii*)比老龄段植株有着更大的光能利用范围。臧润国<sup>[30]</sup>等在野外实测中也发现天山高龄段云杉(*Picea schrenkiana* var. *tianschanica*)光合能力大于低龄段。但王爱民<sup>[31]</sup>等对不同年龄(幼苗、

表 4 侧柏不同年龄段接穗叶绿素色素含量比较

Table 4 Chlorophyll contents of different-age scions of *P. orientalis* (mg · g<sup>-1</sup>)

年龄/a	叶绿素 a	叶绿素 b	叶绿素总和	类胡萝卜素
5	1.140±0.223a	0.389±0.073a	1.530±0.295a	0.099±0.024a
100	1.038±0.111ab	0.336±0.053ab	1.374±0.162ab	0.075±0.016ab
700	0.883±0.089b	0.276±0.026b	1.160±0.111b	0.045±0.019b

表 5 侧柏不同年龄段接穗叶片 NSC 含量比较

Table 5 Comparison on NSC contents of different-age scions of *P. orientalis*

年龄/a	非结构性碳水化合物 NSC/(mg · g <sup>-1</sup> )	可溶性糖 /(mg · g <sup>-1</sup> )	淀粉 /(mg · g <sup>-1</sup> )	可溶性糖/淀粉
5	91.72±8.16a	59.71±6.17a	32.01±3.105a	1.87±0.18a
100	83.47±14.64a	48.60±5.14b	34.87±12.49a	1.61±0.80a
700	84.91±6.06a	54.15±2.45ab	30.76±5.84a	1.81±0.38a

幼树、成树)白桦(*Betula platyphylla*)的研究发现,实际光合能力和潜在光合能力均以幼苗阶段最低且光补偿点最高。因而,不同树种的光合能力随年龄变化趋势及其内在调控机理尚需进一步研究。

叶绿素荧光是光合作用的有效探针<sup>[32]</sup>。 $F_v/F_m$ 表示最大原初光化学量子效率, $F_v/F_0$ 则表示PSⅡ的潜在活性,两者共同反映植物PSⅡ反应中心潜在的最大光能转换效率<sup>[33]</sup>。绿色植物在适宜生长条件下 $F_v/F_m$ 处于0.75~0.85<sup>[34-35]</sup>。本研究发现,5 a侧柏接穗 $F_v/F_m$ 介于上述范围,且与刘建锋<sup>[27]</sup>等对侧柏 $F_v/F_m$ 测量值基本一致,而100、700 a接穗低于上述范围,结合AQY,可以认为在试验环境下低龄段侧柏接穗可正常生长,而中高龄段侧柏接穗生长受到抑制;同时5 a接穗 $F_v/F_0$ 值也高于100、700 a,说明低龄侧柏接穗的光能转化效率更高,对环境的适应潜力更强。植物叶片叶绿素吸收的光能主要通过光合电子传递、叶绿素荧光发射以及热耗散3种途径消耗,3种途径之间存在彼消此长的关系。 $NPQ$ 是指由非光化学反应引起的荧光产量的降低,通常用来表示以热的形式耗散的能量; $QP$ 是光合作用引起的荧光猝灭,常用来反映PSⅡ所捕获的光量子转化为化学能的效率,结合 $NPQ$ 反映植物过刺激发能的多少<sup>[36]</sup>,植物是否受到过刺激发能的伤害。5 a接穗和100 a接穗的 $NPQ$ 值高于700 a接穗,说明低龄侧柏具有相对较高的热耗散能力,保护机体不受剩余光能的损害。

叶绿素直接参与植物光合作用中光能吸收与能量转化的过程,是保障植物光合作用顺利进行的前提<sup>[37]</sup>。试验表明,侧柏接穗叶绿素含量随着龄段的增加而呈下降趋势,与本文侧柏的 $P_{max}$ 趋势一致。植物同化作用所形成的非结构性碳水化合物是植物的生长发育的物质基础<sup>[38]</sup>。当植物的光合产量超过其同时呼吸消耗时,超出部分便会转化为糖的形

式运送到植物各器官用于生长(营养、生殖)或者储存,储存方式为非结构性碳水化合物<sup>[23]</sup>。本试验中低龄(5 a)侧柏接穗的可溶性糖含量、NSC含量、可溶性糖与淀粉的比值均高于中高龄侧柏接穗(100、700 a),虽达不到统计上的显著水平,但在一定程度上说明了低龄侧柏具有相对较高的NSC供应。这与我们在光合测量中低龄段侧柏接穗相对于中、高年龄段具有较高的光合潜能相呼应。

在本研究中,尽管无法确保不同年龄侧柏接穗遗传背景的统一性,但是本试验方法有效避免了不同年龄接穗的母树个体大小、立地条件以及环境变化的差异,同时消除了树干输送能力和根系吸收能力以及外界环境因子差异的影响。本研究结果初步认为,随着树龄增加,树木光合能力下降导致物质供应水平下降,这可能导致树木生长碳供应不足,进而引起树木的衰亡。

参考文献:

[1] NOODEN L D,GUIAMET J J,JOHN I. Senescence mechanisms [J]. *Physiol Plant*,1997,101:746-753.

[2] 沈成国. 植物衰老生理与分子生物学[M]. 北京:中国农业出版社,2001.

[3] THOMAS H. Senescence,ageing and death of the whole plant [J]. *New Phytologist*,2012,197:696-711.

[4] SHEFFERSON R P,ROACH D A. Longitudinal analysis in *Plantago*:strength of selection and reverse-age reveal age-inde-  
terminate senescence [J]. *Journal of Ecology*,2013,101,577-584.

[5] PEÑUELAS J. Plant physiology;a big issue for trees[J]. *Nature*,2005,437(7061):965-966.

[6] ROACH D A. Evolutionary senescence in plants[M]//Genet-  
ics and evolution of aging. The Nether lands; Springer, 1994:  
71-82.

[7] 张艳洁,丛日晨,赵琦,等. 适用于表征古树衰老的生理指标  
[J]. *林业科学*,2010,46(3):134-138.

ZHANG Y J,CONG R C,ZHAO Q,*et al.* Physiological inde-

xes applied to characterize aging old trees[J]. Scientia Silvae Singcae, 2010, 46(3): 134-138. (in Chinese)

[8] MUNNÉ-BOSCH S. Aging in perennials[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2007, 2(3): 123-138.

[9] MENCUCCINI M, MARTLNEZ-VILALTA J, VANDERKLEIN D, *et al.* Size-mediated ageing reduces vigour in trees[J]. Ecology Letters, 2005, 8: 1183-1190

[10] MENCUCCINI M, ONATE M, PENUELAS J, *et al.* No signs of meristem senescence in old Scots pine[J]. Journal of Ecology, 2014, 102(3): 555-565.

[11] 徐德嘉. 古树体内活性氧防御酶系统酶活性的初步研究[J]. 苏州城建环保学院学报, 1995, 8(2): 48-54.

[12] 常二梅. 侧柏古树抗衰老分子机理研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012.

[13] 常二梅, 史胜青, 刘建锋, 等. 古侧柏针叶活性氧产生及其清除机制[J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(11): 8-11.

[14] 陶俊, 陈鹏. 银杏光合特性的研究[J]. 园艺学报, 1999, 26(3): 157-160.

[15] 朱万泽, 王金锡, 薛建辉, 等. 四川桫木光合生理特性研究[J]. 西南林学院学报, 2001, 21(4): 196-204.

[16] 刘鹏, 康华靖, 张志详, 等. 香果树(*Emmenopterys henryi*)幼苗生长特性和叶绿素荧光对不同光强的响应[J]. 生态学报, 2008, 28(11): 5656-5664.

LIU P, KANG H J, ZHANG Z X, *et al.* Responses of growth and chlorophyll florescence of *Emmenopterys henryi* seedlings to different light intensities[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5656-5664. (in Chinese)

[17] 孙磊, 章铁, 李宏开, 等. 柿树光合速率日变化及其影响因子的研究[J]. 北方果树, 2006(2): 4-6.

[18] BOND B J. Age-related changes in photosynthesis of woody plants[J]. Trends in Plant Science, 2000, 5(8): 349-353.

[19] PÄRNIK T, IVANOVA H, KEERBERG O, *et al.* Tree age-dependent changes in photosynthetic and respiratory CO<sub>2</sub> exchange in leaves of micropropagated diploid, triploid and hybrid aspen[J]. Tree Physiology, 2014, 34(6): 585-594.

[20] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide[J]. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659-668.

[21] 崔秋芳, 常海荣, 陈家林, 等. 树冠遮蔽对侧柏生长和叶绿素荧光的影响[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(2): 28-32.

CUI Q F, CHANG H R, CHEN J L, *et al.* Effect of crown shading on the growth and chlorophyll fluorescence parameters of *Platycladus orientalis*[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2016, 31(2): 28-32. (in Chinese)

[22] 初江涛, 王进鑫, 邹朋, 等. 干旱和铅胁迫对生长初期的国槐和侧柏叶绿素的影响[J]. 西北林学院学报, 2012, 27(4): 19-23.

CHU J T, WANG J X, ZOU P, *et al.* Effects of drought and Pb stress on the contents of chlorophylls of *Sophor japonica* and *Platycladus orientalis* in their Initial growth stages [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2012, 27(4): 19-23. (in Chinese)

[23] 李迈和, Kräuchi N. 全球高山林线研究现状与发展方向[J]. 四川林业科技, 2005, 26(4): 36-42.

[24] 叶子飘. 光合作用对光和 CO<sub>2</sub> 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.

[25] 黄国伟, 杜超群, 马林江, 等. 罗田垂枝杉不同年龄侧枝光合生理及形态特征[J]. 森林与环境学报, 2015, 35(3): 236-242.

[26] 高健, 黄大国. 影响滩地杨树净光合速率的生理生态因子研究[J]. 中南林学院学报, 2002, 22(2): 40-43.

[27] 刘建锋, 杨文娟, 史胜青, 等. 崖柏与侧柏光合特性和叶绿素荧光参数的比较研究[J]. 西北植物学报, 2011, 31(10): 2071-2077.

[28] 韦记青, 蒋水元, 唐辉, 等. 岩黄连光合与蒸腾特性及其对光照强度和 CO<sub>2</sub> 浓度的响应[J]. 广西植物, 2006, 26(3): 317-320.

[29] 高增璐, 高玉葆, 郑志荣, 等. 皇甫川流域梁地生境中间锦鸡儿不同龄级植株光合生理特性的比较研究[J]. 植物研究, 2009, 29(2): 182-186.

[30] 臧润国, 刘华, 张新平, 等. 天山中部天然林分中不同龄级天山云杉光合特性[J]. 林业科学, 2009, 45(5): 60-68.

ZANG R G, LIU H, ZHANG X P, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* of different age classes in a natural stand in the central part of tianshan mountains[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2009, 45(5): 60-68. (in Chinese)

[31] 王爱民, 祖元刚. 东北帽儿山地区白桦种群光—光合特性的比较研究[J]. 植物研究, 2004, 24(3): 323-325.

[32] 张阿宏, 齐孟文, 张晔晖. 调制叶绿素荧光动力学参数及其计量关系的意义和公理化讨论 [J]. 核农学报, 2008, 22(6): 909-912.

[33] SHARP R E, MATTHEWS M A, BOYER J S. Kok Effect and the quantum yield of photosynthesis light partially inhibits dark respiration[J]. Plant Physiology, 1984, 75(1): 95-101.

[34] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS III W W, BARKER D H, *et al.* Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. Physiologia Plantarum, 1996, 98(2): 253-264.

[35] 惠红霞, 许兴, 李前荣. NaCl 胁迫对枸杞叶片甜菜碱、叶绿素荧光及叶绿素含量的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2004, 22(3): 109-114.

HUI H X, XU X, LI Q R. Effects of NaCl stress on betaine, chlorophyll fluorescence and chloroplast pigment of leaves of *Lycium barbarum* L.[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2004, 22(3): 109-114. (in Chinese)

[36] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448.

[37] 刘俊峰, 王进鑫, 邹朋, 等. 水分和铅交互胁迫对侧柏幼苗叶片生理指标的影响 [J]. 西北林学院学报, 2014, 29(2): 32-36.

LIU J F, WANG J X, ZOU P, *et al.* Effects of interactive drought and lead stress on physiological index of *Platycladus orientalis* seedling [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2014, 29(2): 32-36. (in Chinese)

[38] 孟祥娇. 浙江天童常见中幼苗非结构性碳水化合物贮藏和分配特征[D]. 上海: 华东师范大学, 2013.