

柚木无性系光合生理特征与生长综合评价

刘炳妤 黄桂华 梁坤南* 王西洋 陈天宇 周再知 杨 光

(中国林业科学研究院热带林业研究所 广州 510520)

摘 要 为了掌握柚木无性系光合生理与生长性状遗传变异规律,筛选出优良无性系。基于柚木无性系测定林,测定选自不同种源的 19 个无性系+1 个对照的气体交换、叶绿素荧光参数和生长性状,分析柚木无性系光合生理特征及其与生长的关系。结果表明:气体交换、叶绿素荧光参数和树高在柚木不同无性系间、不同种源间都存在极显著差异,除了 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)其他各性状都具有丰富的遗传变异,但净光合速率等光合生理参数与树高生长没有显著的相关性。结论:早期选出 71-7、FS3 为光合速率高和树高生长好的优良无性系,起源于印度的柚木资源可作为今后高光效育种选择的重点,需要对光合生理和生长测定进行综合评价才能准确地筛选优良无性系。

关键词 柚木 无性系 光合生理 生长性状 遗传变异

中图分类号 Q949.777.5 文献标志码 A doi:10.7525/j.issn.1673-5102.2020.02.007

Evaluation of Photosynthetic Characteristics and Growth Traits
in Teak (*Tectona grandis* L. f) Clones

LIU Bing-Yu HUANG Gui-Hua LIANG Kun-Nan* WANG Xi-Yang
CHEN Tian-Yu ZHOU Zai-Zhi YANG Guang

(Research Institute of Tropical Forestry ,Chinese Academy of Forestry ,Guangzhou 510520)

Abstract This study was to analyze the genetic variation of photosynthetic physiology and growth trait among teak clones ,and to select superior teak clones. The gas exchange ,chlorophyll fluorescence parameters and tree height of 19 teak clones and one CK which selected from different provenances were measured based on a field testing forest , the photosynthetic characteristics and their relationships were analyzed. The gas exchange , chlorophyll fluorescence and growth traits had very significant difference among teak clones and provenances. There were abundant genetic variation in measured traits in teak clones except maximum photochemical efficiency of PS II(F_v/F_m). Photosynthetic physiology of P_n had no significantly correlation with height growth at early stage. The clones 71-7 and FS3 were selected with relatively higher photosynthesis rate and growth. Emphasis should be put on the resources introduced from India in further breeding research that aims at high photosynthetic efficiency in teak. Photosynthetic physiology and field growth should be evaluated to selected superior teak clones.

Key words *Tectona grandis* ;clone ;photosynthetic physiology ;growth trait ;genetic variation

基金项目：十三五"国家重点研发计划——“柚木高效培育技术研究”(2016YFD0600602)课题;中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金“柚木降香黄檀良种选育研究”(CAFYBB2017ZA001-7)

第一作者简介：刘炳妤(1993—)女,硕士研究生,主要从事柚木选育方面的研究。

* 通信作者 E-mail :zhinateak@163.net

收稿日期 2019-07-07

Foundation item :National key research and development plan of the 13th five-year plan “ research on teak efficient cultivation technology ” (2016YFD0600602) project Special fund for basic scientific research operating expenses of public welfare research institutes at the central level “ research on the selection and breeding of improved teak sandalwood species ” (CAFYBB2017ZA001-7)

First author introduction :LIU Bing-Yu(1993—) female postgraduate mainly studying on selection and breeding of Teak.

* Corresponding author E-mail :zhinateak@163.net

Received date 2019-07-07

柚木(*Tectona grandis* L. f.)为马鞭草科(*Verbenaceae*)柚木属(*Tectona*)高大乔木,天然分布于印度南部与中部、泰国北部、缅甸和老挝,是世界名贵的用材树种,素有“万木之王”的美称,是制造军舰、码头、桥梁、建筑、车厢、家具、雕刻等的高级用材^[1~2]。柚木作为速生阔叶珍贵用材树种,近十年来发展迅速,尽快选育出更加高效优质的柚木优良新品系,是大力发展柚木种植业迫切需要的现实问题。

植物在生长过程中是通过光合作用生产有机物,并在植物体内逐渐积累干物质。植物光合作用的强弱是其生长快慢的主要衡量指标之一^[3~4]。研究植物光合生理特征及其与生长的关系,有助于了解植物生长过程及其对环境的适应性,对植物育种具有重要的指导意义。以提高产量为目标的高光效育种研究在作物中已有许多报道^[5~7],林木中相关的理论与实践研究主要集中在杨树上^[8~10]。褚延广等^[8]系统地研究了欧洲黑杨基因资源光合作用气体交换、叶绿素荧光参数及其与生长的关系,发现起源于塞尔维亚及其他南欧、东欧的欧洲黑杨可作为杨树高光效育种选择的重点。柚木叶片十分宽大,属强阳性树种,喜温好光,培育光能利用率高的柚木新品种也是柚木育种的重要目标。当前,虽然已开展了单个柚木无性系盆栽苗期对模拟酸雨胁迫的光合响应^[11]、柚木人工林中不同邻体干扰强度下的光合生理特征^[12],以及柚木无性系盆栽苗期光合生理的日变化和季节性变化^[13],但从育种角度出发,关于柚木基因资源光合生理特征及其与生长关系的研究非常有限^[14]。本文基于柚木无性系大田测定林,测定评价不同无性系的气体交换参数、叶绿素荧光参数和生长性状,分析各性状遗传变异规律,揭示柚木光合生理特征与生长的关系,并筛选出光合效率高的柚木优良无性系。

1 材料与方法

1.1 材料与试验设计

本研究材料是从印度和缅甸不同种源中选择优树组培繁殖的19个柚木无性系,并以柚木嫁接种子园中优良家系为对照(表1)。2016年3月29日采用1年生苗在广东省英德市林业科学研究所(113°76'51"E 24°24'77"N)营建大田测定林,完全随机区组设计9株(3×3)小区,6次重复。带状造林,三行一带,种植带内柚木株行距2 m×2 m,

种植带间距8 m,挖穴规格60 cm×60 cm×50 cm,基肥:1.0 kg 钙镁磷肥+1.5 kg 有机肥。

表 1 参试柚木无性系及其来源信息
Table 1 Information of teak clones and their original provenances

造林编号 Code	无性系 Clone	选自种源 Provenance name
1	6601	国内西双版纳植物园次生种源(缅甸 6601) Domestic Banna botanical garden secondary provenance(Myanmar 6601)
2	71-7	印度种源 3071 India provenance 3071
3	7111	印度种源 3071 India provenance 3071
4	7114	印度种源 3071 India provenance 3071
5	7514	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
6	7544	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
7	7549	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
8	7552	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
9	7559	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
10	7663	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
11	7703	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
12	7765	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
13	7772	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
14	7773	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
15	7886	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
16	CK	种子园家系 Seed orchard pedigree
17	7024	印度种源 3070 India provenance 3070
18	7551	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
19	7813	国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance(Myanmar 83044)
20	FS3	国内尖峰岭次生种源(印度 FS3) Domestic Jianfengling secondary provenance(India FS3)

1.2 指标测定

2016年9月21日,测量了试验林0.5 a 生树高(H)。在天气晴朗的2016年9月22、23、24日(重复测定3天)上午8:30~11:30,每个无性系和对照随机选择4株,每株选择植株顶芽向下数的第2

对同龄向阳功能叶片 采用美国 LI-COR 公司 Li-6400 型便携式光合仪测定瞬时气体交换参数 包括净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)等。测定时利用叶室自动可调光源 $1\,000\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 在自然 CO_2 浓度 $400\pm15\,\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的条件下进行 记录测定叶室温度为 $33\sim38\text{℃}$ 。每次测定时 每叶片测定 3 次稳定值取平均值。

同时 采用美国 OPTI-sciences 公司生产的 OS-30P + 测定叶绿素荧光参数 包括 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 实际光化学效率($\Phi\text{PS II}$)、非光化学淬灭系数(NPQ)^[15-16]。各参试无性系植株测定叶片同上 测定前用叶片夹进行 20 min 遮光处理 以保证叶片完全进入暗适应状态。

1.3 数据分析

水分利用效率(WUE)按公式 $WUE = P_n/T_r$ 计算^[17]。变异系数按公式 $C = S/X$ 计算 式中 S 为标准差 X 为某一指标的总体平均值。采用 SPSS 18.0 软件进行方差分析和 Duncan 多重比较分析 并对光合参数、生长指标、水分利用率进行相关性分析。

2 结果与分析

2.1 柚木不同无性系气体交换、叶绿素荧光与生长特征

柚木不同无性系气体交换、叶绿素荧光及生长性状的方差分析结果见表 2 各参数以及水分利用效率在无性系间都存在极显著差异。柚木不同无性系气体交换参数和水分利用效率邓肯多重比较见表 3 ,主要参数 P_n 、 G_s 和 T_r 的平均值范围为 $9.61\pm4.54\sim19.53\pm3.40$ 、 $0.02\pm0.01\sim0.09\pm0.05$ 和 $1.25\pm0.76\sim3.39\pm1.51\,\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 计算出水分利用效率(WUE)在 $4.69\pm1.69\sim15.26\pm7.15\,\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$ 。叶绿素荧光参数 (表 4)主要参数 $\Phi\text{PS II}$ 、 F_v/F_m 和 NPQ 的平均值范围为 $0.50\pm0.05\sim0.63\pm0.02$ 、 $0.77\pm0.04\sim0.81\pm0.01$ 和 $0.38\pm0.19\sim0.85\pm0.44$ 。5 a 生树高平均值范围为 $0.43\pm0.26\sim0.92\pm0.36\,\text{m}$ 。气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、非光化学淬灭系数(NPQ)和水分利用效率(WUE)变异系数较大 在 $0.511\sim0.670$;PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)变异系数较小 仅为 0.033 。以 CK 为参照 同时控制 20% 的入选率 筛选出早期生长好的柚木无性系 FS3 光合速率高的柚木无性系为 71-7 和 FS3 ;水分利用效率高的柚木无性系为 7703、7024、7552 和 7813。

表 2 柚木不同无性系气体交换、叶绿素荧光、水分利用率及生长参数的方差分析

Table 2 Variance analysis of gas exchange ,chlorophyll fluorescence ,water use efficiency and growth parameters among teak clones

指标类别 Category	指标 Parameter	F 值 F value	P 值 P value	变异系数 Variation coefficient
气体交换 Gas exchange	净光合速率 P_n	40.523	<0.000 1 **	0.318
	气孔导度 G_s	32.508	<0.000 1 **	0.670
	蒸腾速率 T_r	34.729	<0.000 1 **	0.511
叶绿素荧光 Chlorophyll II fluorescence	PSII最大光化学效率 F_v/F_m	12.668	<0.0001 **	0.033
	PS II 实际量子产量 $\Phi\text{PS II}$	11.829	<0.0001 **	0.115
	非光化学淬灭系数 NPQ	4.413	<0.0001 **	0.612
水分利用效率 Water use efficiency	WUE	24.082	<0.000 1 **	0.548
生长 Growth	树高 H	4.446	<0.000 1 **	0.335

注 : * 表示差异显著(0.05 水平) ; ** 表示差异极显著(0.01 水平)。下同。

Note : * indicates a significant difference(0.05 level) ; ** indicates a very significant difference(0.01 level). The same as below.

表 3 柚木不同无性系气体交换参数和水分利用效率特征值
Table 3 Mean values of gas exchange and water use efficiency among teak clones

无性系 Clone	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE
6601	15.55 ± 4.36e	0.05 ± 0.02def	2.28 ± 0.89cde	7.43 ± 2.54fjh
71-7	19.53 ± 3.40a	0.05 ± 0.01bcd	2.64 ± 0.67b	7.67 ± 1.45efjh
7111	16.95 ± 3.33cd	0.05 ± 0.01bcd	2.74 ± 0.72b	6.37 ± 1.39h
7114	17.15 ± 4.77cd	0.04 ± 0.02efg	2.10 ± 0.90e	8.96 ± 2.54cde
7514	14.90 ± 3.00e	0.04 ± 0.01gh	1.79 ± 0.64fg	9.32 ± 3.29cd
7544	12.87 ± 4.76fg	0.03 ± 0.02gh	1.76 ± 0.90fg	9.05 ± 4.36cde
7549	15.45 ± 4.86e	0.06 ± 0.03bc	2.61 ± 1.13b	6.81 ± 3.07jh
7552	9.61 ± 4.54i	0.02 ± 0.01i	1.25 ± 0.76h	10.31 ± 8.57c
7559	12.79 ± 3.72fg	0.05 ± 0.03def	2.12 ± 1.07e	6.79 ± 2.03jh
7663	17.89 ± 3.01bc	0.05 ± 0.02de	2.48 ± 0.88bcd	9.06 ± 8.18cde
7703	14.97 ± 3.51e	0.03 ± 0.02gh	1.35 ± 0.79h	15.26 ± 7.15a
7765	11.23 ± 2.99h	0.03 ± 0.01hi	1.45 ± 0.62h	8.93 ± 3.61cde
7772	11.75 ± 4.54gh	0.03 ± 0.02gh	1.81 ± 0.84f	7.27 ± 2.84fjh
7773	17.14 ± 3.76cd	0.05 ± 0.01bcd	2.18 ± 0.52de	8.25 ± 2.07defj
7886	13.26 ± 4.41f	0.08 ± 0.06a	3.11 ± 1.38a	4.69 ± 1.69i
CK	18.89 ± 4.75ab	0.06 ± 0.04b	2.53 ± 1.12bc	8.47 ± 2.61def
7024	15.88 ± 2.89de	0.04 ± 0.02fg	1.49 ± 0.71gh	12.78 ± 4.6b
7551	15.46 ± 2.64e	0.05 ± 0.03cd	2.24 ± 1.11cde	8.34 ± 3.59def
7813	11.95 ± 4.02fgh	0.03 ± 0.01hi	1.38 ± 0.58h	10.30 ± 4.70c
FS3	18.89 ± 4.84ab	0.09 ± 0.05a	3.39 ± 1.51a	6.59 ± 2.91h

注 : 表中字母相同说明差异不显著 ,字母不同表示差异显著(0.05 水平) ,下同。

Note Same letters indicate that the difference is not significant , and different letters indicate a significant difference(0.05 level). The same as below.

表 4 柚木不同无性系叶绿素荧光参数和树高特征值
Table 4 Mean values of chlorophyll fluorescence and tree height among teak clones

无性系 Clone	PS II 实际光 化学效率 ΦPS II	PS II 最大光化 学效率 F_v/F_m	非光化学 淬灭系数 NPQ	树高 H (m)
6601	0.51 ± 0.05ghi	0.79 ± 0.01b	0.53 ± 0.29cdef	0.67 ± 0.37bcd
71-7	0.54 ± 0.04defg	0.81 ± 0.01a	0.50 ± 0.21ef	0.62 ± 0.43dce
7111	0.54 ± 0.03def	0.78 ± 0.02bcd	0.45 ± 0.16ef	0.43 ± 0.26e
7114	0.54 ± 0.04defgh	0.81 ± 0.01a	0.54 ± 0.36cdef	0.85 ± 0.44ab
7514	0.52 ± 0.05efghi	0.8 ± 0.02a	0.56 ± 0.31cdef	0.67 ± 0.41bcd
7544	0.50 ± 0.08hi	0.78 ± 0.02bcd	0.73 ± 0.47abc	0.88 ± 0.44ab
7549	0.58 ± 0.04bc	0.78 ± 0.03bcd	0.41 ± 0.21ef	0.53 ± 0.37cde
7552	0.50 ± 0.05i	0.76 ± 0.02f	0.53 ± 0.31def	0.66 ± 0.37bcd
7559	0.53 ± 0.09defgh	0.77 ± 0.03def	0.57 ± 0.35bcdef	0.68 ± 0.35bcd
7663	0.54 ± 0.04def	0.80 ± 0.01a	0.45 ± 0.22ef	0.46 ± 0.24de
7703	0.60 ± 0.04ab	0.77 ± 0.04f	0.70 ± 0.32abcd	0.62 ± 0.31cde
7765	0.51 ± 0.04fghi	0.79 ± 0.03b	0.43 ± 0.21ef	0.60 ± 0.31cde
7772	0.55 ± 0.06cde	0.78 ± 0.01bc	0.46 ± 0.34ef	0.55 ± 0.33cde
7773	0.63 ± 0.02a	0.77 ± 0.03cdef	0.38 ± 0.19f	0.58 ± 0.36cde
7886	0.56 ± 0.06cd	0.77 ± 0.02def	0.45 ± 0.33ef	0.53 ± 0.39cde
CK	0.58 ± 0.06bc	0.77 ± 0.02ef	0.41 ± 0.28ef	0.86 ± 0.45ab
7024	0.59 ± 0.07b	0.78 ± 0.02bcde	0.76 ± 0.5ab	0.70 ± 0.33abc
7551	0.53 ± 0.07defghi	0.77 ± 0.03def	0.85 ± 0.44a	0.84 ± 0.46ab
7813	0.51 ± 0.06ghi	0.79 ± 0.02b	0.61 ± 0.34bcde	0.72 ± 0.38abc
FS3	0.56 ± 0.03cd	0.79 ± 0.01b	0.55 ± 0.14cdef	0.92 ± 0.36a

2.2 柚木不同种源气体交换、叶绿素荧光与生长特征

如表 5 显示 ,气体交换、叶绿素荧光及生长参数在柚木不同种源间都存在极显著差异。如表 6 ~ 7 显示 ,尖峰国内次生种源(印度 FS3)和 CK 的

表 5 柚木不同种源气体交换、叶绿素荧光、水分利用率及生长参数的方差分析

Table 5 Variance analysis of gas exchange , chlorophyll fluorescence , water use efficiency and growth parameters among teak provenances			
指标类别 Category	指标 Parameter	F 值 F value	P 值 P value
气体交换 Gas exchange	净光合速率 P_n	63.772	<0.0001 **
	气孔导度 G_s	38.207	<0.0001 **
	蒸腾速率 T_r	45.012	<0.0001 **
叶绿素荧光 Chlorophyll II fluorescence	PS II 最大光化学效率 F_v/F_m	13.598	<0.0001 **
	PS II 实际量子产量 ΦPS II	7.379	<0.0001 **
	非光化学淬灭系数 NPQ	3.331	0.006 **
水分利用效率 Water use efficiency	WUE	19.520	<0.0001 **
生长 Growth	树高 H	3.636	0.003 **

净光合速率 P_n 最高 ,其次是种源 3071 ,三者差异不显著 ,尖峰国内次生种源(印度 FS3)的 G_s 和 T_r 值也最高 ,而印度种源 3070 的水分利用效率、PS II 实际光化学效率最高 ,印度种源 3071 的 PS II 最大光化学效率最高 ,尖峰国内次生种源(印度 FS3)树高生长最优。从种源水平来看 ,尖峰国内次生种源(印度 FS3)、印度种源 3071 和 3070 为光合效率高的柚木种源 ;从不同国家的柚木种质资源来看 ,来自印度的柚木资源光合效率优于来自缅甸的柚木资源。

表 6 柚木不同种源气体交换参数和水分利用效率特征值
Table 6 Mean values of gas exchange and water use efficiency among teak provenances

种源 Provenance	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE
印度种源 3070 India provenance 3070	15.88 ± 2.89b	0.04 ± 0.02d	1.47 ± 0.71d	12.78 ± 4.6a
印度种源 3071 India provenance 3071	17.88 ± 4.05a	0.05 ± 0.02c	2.49 ± 0.82b	7.67 ± 2.14bcd
国内尖峰岭次生种源(印度 FS3) Domestic Jianfengling secondary provenance (India FS3)	18.89 ± 4.84a	0.09 ± 0.05a	3.39 ± 1.51a	6.59 ± 2.91d
国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance (Myanmar 83044)	13.78 ± 4.52c	0.04 ± 0.03cd	1.96 ± 1.06c	8.75 ± 5.29b
国内西双版纳次生种源(缅甸 6601) Domestic Banna botanical garden secondary provenance (Myanmar 6601)	15.55 ± 4.36b	0.05 ± 0.02c	2.28 ± 0.89b	7.43 ± 2.54cd
CK	18.89 ± 4.75a	0.06 ± 0.04b	2.54 ± 1.14b	8.47 ± 2.61bc

表 7 柚木不同种源叶绿素荧光参数和树高特征值

Table 7 Mean values of chlorophyll fluorescence and tree height among teak provenances

种源 Provenance	PS II 实际光化学效率 ΦPS II	PS II 最大光化学效率 F_v/F_m	非光化学淬灭系数 NPQ	树高 H(m)
印度种源 3070 India provenance 3070	0.59 ± 0.07a	0.78 ± 0.02b	0.76 ± 0.5a	0.71 ± 0.34bc
印度种源 3071 India provenance 3071	0.54 ± 0.04c	0.80 ± 0.02a	0.50 ± 0.26b	0.66 ± 0.43c
国内尖峰岭次生种源(印度 FS3) Domestic Jianfengling secondary provenance (India FS3)	0.56 ± 0.03bc	0.79 ± 0.01b	0.55 ± 0.14b	0.92 ± 0.37a
国内尖峰岭次生种源(缅甸 83044) Domestic Jianfengling secondary provenance (Myanmar 83044)	0.54 ± 0.07c	0.78 ± 0.03b	0.55 ± 0.34b	0.67 ± 0.42c
国内西双版纳次生种源(缅甸 6601) Domestic Banna botanical garden secondary provenance (Myanmar 6601)	0.51 ± 0.05d	0.79 ± 0.01b	0.54 ± 0.3b	0.67 ± 0.37c
CK	0.58 ± 0.06ab	0.77 ± 0.02c	0.41 ± 0.28b	0.87 ± 0.45ab

表 8 柚木无性系气体交换、叶绿素荧光、水分利用效率与生长参数的相关性分析

Table 8 Correlation analysis among gas exchange ,chlorophy II fluorescence ,WUE and growth parameters of teak clones

指标类别 Category	指标 Index	气体交换 Gas exchange			叶绿素荧光 Chlorophy II fluorescence			水分利用效率 Water use efficiency	生长 Growth
		P_n	G_s	T_r	ΦPS II	F_v/F_m	NPQ	WUE	H
气体交换 Gas exchange	P_n								
	G_s	0.604 **							
	T_r	0.641 **	0.947 **						
叶绿素荧光 Chlorophy II fluoresence	ΦPS II	0.482 *	0.416	0.234					
	F_v/F_m	0.394	-0.063	0.15	-0.268				
	NPQ	-0.144	-0.29	-0.383	-0.185	-0.135			
水分利用效率 Water use efficiency	WUE	-0.123	-0.617 **	-0.748 **	0.172	-0.103	0.522 *		
生长 Growth	H	0.121	0.047	-0.042	-0.161	-0.027	0.513 *	0.144	

2.3 柚木无性系光合特征、水分利用效率与生长的相关性

柚木无性系各参数的相关性分析表明(表 8) 净光合速率与气孔导度、蒸腾速率呈极显著正相关 ,与 PS II 实际量子产量呈显著正相关 ,但与树高没有显著正相关。

柚木无性系气孔导度和蒸腾速率呈极显著正相关 ,说明气孔导度大 ,有利于蒸腾作用。但是 ,水分利用效率与气孔导度、蒸腾速率呈极显著负相关 ,说明气孔导度大 ,蒸腾作用强的柚木资源 ,其水分利用效率低。另外 ,柚木无性系水分利用效率、树高与非光化学淬灭系数呈显著正相关。

2.4 柚木无性系净光合速率和树高的聚类分析

用 SPSS 软件以欧氏距离尺度对 20 个柚木无性系的净光合速率和树高均值进行聚类分析。根据分析结果将 20 个柚木无性系分为 5 类(图 1)。

第一类是 CK、FS3、71-7 ,第二类是 7114、7663、7111、7773 ,第三类是 7514、7703、7551、6601、7549、7024 ,第四类是 7544、7559、7886、7772、7813、7765 第五类是 7552。由表 9 可以看出 第一类柚木无性系的净光合速率与树高均为最高。

表 9 柚木无性系净光合速率与树高聚类分析结果

Table 9 The result of P_n and tree height Cluster analysis among teak clones

类型 Category	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	树高 H (m)
1	19.106	0.803
2	17.283	0.585
3	15.368	0.677
4	12.311	0.667
5	9.610	0.669

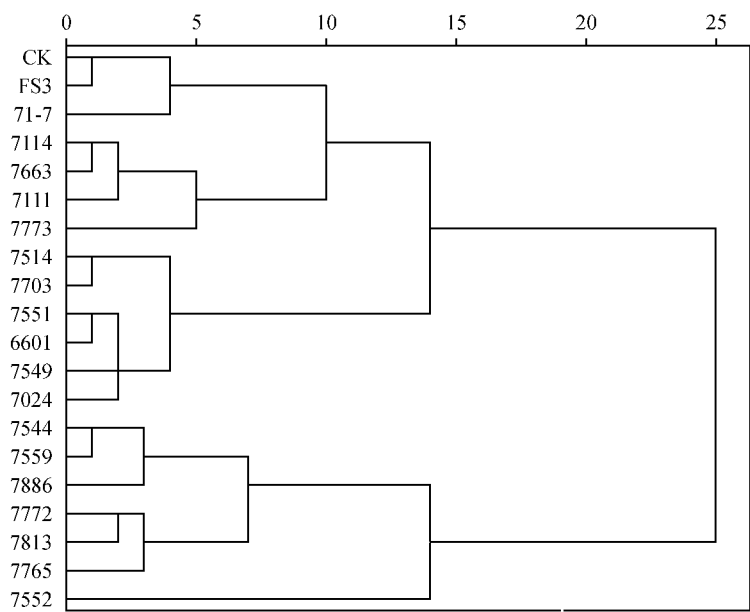


图1 柚木无性系净光合速率与树高的系统聚类图

Fig.1 Cluster analysis of Pn and tree height among teak clones

3 讨论

植物的生长、产量与光合生理密切相关^[3~4]，植物的光合生理受遗传控制和立地因子的影响，正是遗传与立地的相互作用影响着植物的生理和生长^[19]。目前，已有较多关于胁迫环境对林木光合生理影响的研究^[20~23]。从育种角度出发，前期对柚木无性系多点大田测定生长性状进行了分析评价^[24]，本研究重点研究柚木基因资源的光合生理特征及其与生长的关系，为柚木育种的早期快速评价提供了借鉴和参考，对今后柚木资源的引种、改良和利用具有重要的理论意义和实践意义。

本研究结果表明，气体交换参数、叶绿素荧光参数以及树高在柚木无性系间都存在极显著差异，除了PSⅡ最大光化学效率 F_v/F_m (0.033)变异系数较小外，其他各参数的变异系数(0.115~0.670)均较大，说明柚木不同基因型在这些性状上存在广泛的变异，这为柚木高光效新品种的培育提供了理论基础与基因资源。早期初步筛选出无性系71-7和FS3具有较高的净光合速率。进一步分析表明，柚木不同种源气体交换、叶绿素荧光和生长参数都具有丰富的变异。从柚木不同种源来看，尖峰国内次生种源(印度FS3)、印度种源3071和3070为光合效率高的柚木种源；从不同国家来看，起源于印度的柚木种质资源具有相对高

的光合效率，这与黄桂华等^[14]研究结果一致。但是，前期大田测定结果显示，选自缅甸柚木种源的无性系耐寒性、适应性和生长普遍优于来自印度的无性系。印度与缅甸虽然均处于热带季风气候，但其地理位置相差较大，受不同洋流的影响，气象条件不同，并且不同的立地条件、土壤性质导致两个种源的柚木生长特性差异明显，其深层次的原因，有待收集更多的柚木种源、无性系，开展不同立地条件的多地点测定，从生长、光合生理和立地因子进行综合全面的解析。本研究与前期研究^[14]一致发现，大田自然生长柚木的光合速率明显高于盆栽柚木无性系光合速率，可见盆栽柚木在根系空间和水分利用上受到了一定程度的胁迫，抑制了光合作用和生长速度。另外，本研究柚木PSⅡ最大光化学效率(F_v/F_m)遗传变异系数相对其他光合生理指标较小，这与欧洲黑杨无性系的光合生理特征相似^[8]。

相关性分析表明，本研究大田柚木净光合速率等光合参数与树高没有显著正相关。黄桂华等^[14]研究的苗圃盆栽柚木无性系光合速率与苗高显著正相关，而和同批无性系大田的树高没有显著正相关，二者结果也相互吻合。这点和欧洲黑杨基因资源光合与生长的研究结果相同^[8]，其他树种研究也得出了类似的结论^[25~26]。因此，通过光合生理特征进行柚木无性系早期选择，需要结

合柚木大田生长测定的结果。

相关性分析还表明,水分利用率和蒸腾速率呈显著负相关关系,说明当达到一天蒸腾速率高值时,水分利用率可能会下降。这与黄桂华等^[13]在广州8月和10月测得柚木无性系净光合速率的日变化为双峰曲线而出现“午休”现象相吻合,可知夏季晴天中午光照强,温度高时,蒸腾过于旺盛,水分利用率由高降低,生长可能会受到影响。

本研究柚木净光合速率和气孔导度极显著正相关,这也与前期研究^[14]认为柚木净光合速率主要受气孔因素控制的结果一致。但同时植物动态光合作用不仅受自身气孔、叶绿素含量等遗传因素的影响,还受到CO₂浓度、光照、养分、温度、水分等多因素综合作用,是植物内因和外因及其互作的复杂过程^[27]。

本研究柚木无性系净光合速率差异远大于欧洲黑杨无性系^[8]和美洲黑杨无性系^[9],这是由柚木不同无性系光合生理遗传差异所决定,还是由于其他原因所导致,需要深入研究。另外,树木生长受光合效率和光合面积的共同制约^[28~29],下一步还需要测定柚木不同无性系的单株叶面积,才能评选出真正光能利用率高的优良无性系。最后,有待进一步开展更多种源、更多无性系的光合生理与大田生长性状遗传变异规律的研究,进行多地点的光合生理和生长性状相结合分析。

参 考 文 献

- [1] Ard A K, Teak(*Tectona grandis* L. f.) :Its natural distribution and related factors[J]. Natural History Bulletin of the Siam Society ,1981 ,19 :55 - 74.
- [2] 徐大平,丘佐旺. 南方主要珍贵树种栽培技术. 广州:广东科技出版社,2013 :213 - 230.
Xu D P, Qiu Z W. Cultivation Techniques of Valuable Tree Species in South China[M]. Guangzhou :Guangdong Science and Technology Publishing House ,2013 :213 - 230.
- [3] Yamori W ,Kondo E ,Sugiura D ,et al. Enhanced leaf photosynthesis as a target to increase grain yield :Insights from transgenic rice lines with variable Rieske FeS protein content in the cytochrome *b₆/f* complex[J]. Plant , Cell & Environment 2016 ,39(1) :80 - 87.
- [4] Zhu X G ,Long S P ,Ort D R. Improving photosynthetic efficiency for greater yield[J]. Annual Review of Plant Biology 2010 ,61 :235 - 261.
- [5] 侯爱菊,徐德昌. 植物高光效基因工程育种[J]. 中国生物工程杂志 2005 ,25(9) :19 - 23.
- [6] 陈悦,袁隆平,王学华,等. 超级杂交水稻谷粒产量与叶光合速率的关系[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2007 ,33(3) :235 - 243.
Chen Y ,Yuan L P ,Wang X H ,et al. Relationship between grain yield and leaf photosynthetic rate in super hybrid rice[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology 2007 ,33(3) :235 - 243.
- [7] Long S P ,Zhu X G ,Naidu S L ,et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields ?[J]. Plant ,Cell & Environment 2006 ,29(3) :315 - 330.
- [8] Blake T J ,Yeatman C W. Water relations ,gas exchange , and early growth rates of outcrossed and selfed *Pinus banksiana* families[J]. Canadian Journal of Botany , 1989 ,67(6) :1618 - 1623.
- [9] 褚延广,苏晓华,黄秦军,等. 欧洲黑杨基因资源光合生理特征与生长的关系[J]. 林业科学 2010 ,46(7) :77 - 83.
Chu Y G ,Su X H ,Huang Q J ,et al. Relationships between photosynthetic characteristics and growth traits in gene resources of *Populus nigra*[J]. Scientia Silvae Sini-cae 2010 ,46(7) :77 - 83.
- [10] 高暝,丁昌俊,苏晓华,等. 美洲黑杨及其杂种 F₁ 无性系光合特性的研究[J]. 林业科学研究 ,2014 ,27(6) :721 - 728.
Gao M ,Ding C J ,Su X H ,et al. Comparison of photosynthetic characteristics of *Populus deltoides* and their F₁ hybrid clones[J]. Forest Research 2014 ,27(6) :721 - 728.
- [11] 郑飞翔,温达志,旷远文. 模拟酸雨对柚木幼苗生长、光合与水分利用的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2006 ,14(2) :93 - 99.
Zheng F X ,Wen D Z ,Kuang Y W. Effects of simulated acid rain on the growth ,photosynthesis and water use efficiency in *Tectona grandis*[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany 2006 ,14(2) :93 - 99.
- [12] 陈德祥,班小泉,李意德,等. 热带柚木(*Tectona grandis* L. f.)人工林中不同邻体干扰强度下林木 CO₂ 气体交换特征[J]. 生态学报,2008 ,28(9) :4059 - 4069.
Chen D X ,Ban X Q ,Li Y D ,et al. Responses of gas exchange to neighborhood interference in leaves of teak (*Tectona grandis* L. f.) in a tropical plantation forest [J]. Acta Ecologica Sinica 2008 ,28(9) :4059 - 4069.
- [13] 黄桂华,梁坤南,周再知,等. 柚木无性系光合作用的日季节变化及其主要影响因素[J]. 中南林业科技大

- 学报 2016 36(4) : 11 – 16.
- Huang G H ,Liang K N ,Zhou Z Z ,et al. Diurnal and seasonal photosynthetic characteristics and influencing factors in teak clones[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology 2016 36(4) : 11 – 16.
- [14] Huang G H ,Liang K N ,Zhou Z Z ,et al. Variation in photosynthetic traits and correlation with growth in teak (*Tectona grandis* Linn.) clones[J]. Forests ,2019 ,10 (1) : 44.
- [15] Maxwell K ,Johnson G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide[J]. Journal of Experimental Botany , 2000 51(345) : 659 – 668.
- [16] Schreiber U. Pulse-amplitude-modulation(PAM) fluorometry and saturation pulse method : an overview [M]. //Papageorgiou G ,Govind J. Chlorophyll a Fluorescence. Dordrecht Springer 2004 279 – 319.
- [17] Wang R Z ,Gao Q. Photosynthesis ,transpiration and water use efficiency in two divergent *Leymus chinensis* populations from northeast China[J]. Photosynthetica , 2001 39(1) : 123 – 126.
- [18] 段爱国 张雄清 张建国 等. 21 年生杉木无性系生长与遗传评价[J]. 林业科学研究 2014 27(5) : 672 – 676.
- Duan A G Zhang X Q Zhang J G et al. Growth and genetic evaluation of 21-year-old Chinese fir clonal plantation[J]. Forest Research 2014 27(5) : 672 – 676.
- [19] Yamori W. Photosynthetic response to fluctuating environments and photoprotective strategies under abiotic stress[J]. Journal of Plant Research 2016 129(3) : 379 – 395.
- [20] 吴永波 薛建辉. 盐胁迫对 3 种白蜡树幼苗生长与光合作用的影响[J]. 南京林业大学学报 : 自然科学版 , 2002 26(3) : 19 – 22.
- Wu Y B ,Xue J H. Impacts of salt stress on the growth and photosynthesis of three *Fraxinus* species[J]. Journal of Nanjing Forestry University(Natural Sciences Edition) 2002 26(3) : 19 – 22.
- [21] 曹福亮 蔡金峰 汪贵斌 等. 淹水胁迫对乌桕生长及光合作用的影响[J]. 林业科学 2010 46(10) : 57 – 61.
- Cao F L ,Cai J F ,Wang G B ,et al. Effects of waterlogging stress on the growth and photosynthesis of *Sapium sebiferum*[J]. Scientia Silvae Sinicae 2010 46(10) : 57 – 61.
- [22] 张璐颖 文笑 林勇明 等. 盐胁迫对台湾桫欏木幼苗光合作用的影响[J]. 福建林学院学报 , 2013 33(3) : 193 – 199.
- Zhang L Y ,Wen X ,Lin Y M ,et al. Effect of salt stress on photosynthetic and chlorophyll fluorescent characteristics in *Alnus formosana* seedlings[J]. Journal of Fujian College of Forestry 2013 33(3) : 193 – 199.
- [23] 冯玉龙 巨关升 朱春全. 杨树无性系幼苗光合作用和 PV 水分参数对水分胁迫的响应[J]. 林业科学 , 2003 39(3) : 30 – 36.
- Feng Y L Ju G S Zhu C Q. Responses of photosynthesis and PV-parameters to water stress in poplar clone seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae 2003 39(3) : 30 – 36.
- [24] 黄桂华 梁坤南 周再知 等. 柚木无性系生长性状的遗传变异与选择效应[J]. 华南农业大学学报 2019 , 40(1) : 101 – 106.
- Huang G H Liang K N Zhou Z Z ,et al. Genetic variation and selective effect of growth traits of teak clones [J]. Journal of South China Agricultural University , 2019 40(1) : 101 – 106.
- [25] Sulzer A M ,Greenwood M S ,Livingston W H ,et al. Early selection of black spruce using physiological and morphological criteria[J]. Canadian Journal of Forest Research ,1993 23(4) : 657 – 664
- [26] Larsen J B ,Wellendorf H. Early test in *Picea abies* full sibs by applying gas exchange ,frost resistance and growth measurements[J]. Scandinavian Journal of Forest Research ,1990 5(1 – 4) : 369 – 380.
- [27] Ceulemans R ,Impens I ,Steenackers V. Variation in photosynthetic ,anatomical ,and enzymatic leaf traits and correlations with growth in recently selected *Populus* hybrids[J]. Canadian Journal of Forest Research ,1987 17 (4) : 273 – 283.
- [28] Fujimoto R ,Taylor J M ,Shirasawa S ,et al. Heterosis of *Arabidopsis* hybrids between C24 and Col is associated with increased photosynthesis capacity[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 2012 109(18) : 7109 – 7114.
- [29] Turnbull M H ,Murthy R ,Griffi K L. The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*[J]. Plant ,Cell & Environment 2002 25(12) : 1729 – 1737.