

DOI: 10.13332/j.cnki.jbfu.2014.02.018

# 8个种源油松生长和光合生理指标的比较研究

高  琼  王维有  梁  冬  李  悦

(北京林业大学林木育种国家工程实验室,林木花卉遗传育种教育部重点实验室,国家林业局  
树木花卉育种与生物工程重点开放实验室)

**摘要:**以河北平泉、青海互助、北京松山、山西灵空山、陕西北山、内蒙古宁城、内蒙古呼和浩特市土默特、河南卢氏等8个种源的油松幼苗为研究对象,通过 Li-6400 便携式光合仪测定其光合生理指标,并结合生长性状进行综合分析,旨在为油松优良品种的筛选提供依据。结果表明:1)净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )日变化均呈双峰曲线型,“午休”现象明显,但第一次出现峰值时间不同;2)不同种源的光合生理指标表现出较明显的地带差异性,其变异规律是经度偏东的北京、河北种源一般比偏西的陕西种源  $P_n$  高;3)8个种源油松种间苗期的生长及光合生理等指标差异极显著;4)结合对生长性状的分析发现,具有较高  $P_n$  的种源有较大的苗冠高和地径;5)光合指标表现出经度、纬度和海拔三维方向的连续变异模式,而生长性状指标仅表现出经、纬两向的连续变异模式。综合比较后发现,北京松山种源油松对立地环境具有较强的适应能力和生长潜力,不仅具有较高的光合速率和生长量,而且能在干旱环境下最经济地利用水分,具有较高的推广应用价值。

**关键词:**油松;光合作用;生长性状

**中图分类号:**S791.254;S718.43  **文献标志码:**A  **文章编号:**1000-1522(2014)02-0087-07

GAO Qiong; WANG Wei-you; LIANG Dong; LI Yue. **Comparison of growth traits and photosynthetic physiology in *Pinus tabulaeformis* from eight provenances of China.** *Journal of Beijing Forestry University*(2014)**36**(2)87-93[Ch,21 ref.] National Engineering Laboratory for Tree Breeding, Key Laboratory of Genetics and Breeding in Forest Trees and Ornamental Plants of Ministry of Education, Tree and Ornamental Plant Breeding and Biotechnology Laboratory of State Forestry Administration, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China.

To carry out a synthetic analysis between photosynthetic characteristics and growth traits, the physiological indexes of *Pinus tabulaeformis* had been measured from 8 provenances, including Pingquan County of Hebei Province, Huzhu County of Qinghai Province, Songshan Mountain of Beijing City, Lingkongshan of Shanxi Province, Ningshan County of Shaanxi Province, Ningcheng County and Tumed County of Inner Mongolia, and Lushi County of Henan Province. The results indicated that: 1) the diurnal changes of net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) presented a double-peak curve pattern resembling the “noon depression” phenomenon, and they had different peak time for the first time; 2) the photosynthetic physiology of trees from different provenances showed a regional difference, indicating that the pines from eastern China had higher average  $P_n$  than the western relatives; 3) the growth traits and photosynthetic physiology indexes of eight provenances of *P. tabulaeformis* were significantly different; 4) combined with variance analysis on growth traits, we founded that provenance of higher  $P_n$  was closely related to larger crown height and ground diameter; 5) photosynthetic indicators demonstrated a continuous variation of three-dimensional model which included longitude, latitude, and elevation. However, growth indicators only showed a two-dimensional model including longitude and latitude. Comprehensive comparison shows that *P. tabulaeformis* of Beijing Songshan Mountain provenance

收稿日期: 2013-06-02  修回日期: 2013-10-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(C161001)。

第一作者: 高琼。主要研究方向: 森林遗传学。Email: qgao79@163.com  地址: 100083 北京市清华东路 35 号北京林业大学 162 信箱。

责任作者: 李悦, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 生物技术与林木遗传育种。Email: liyue@bjfu.edu.cn  地址: 100083 北京市清华东路 35 号北京林业大学 118 信箱。

本刊网址: <http://journal.bjfu.edu.cn>

is more adaptable to local environment, and it has higher  $P_n$  and utilizes water more efficiently in desert environment, showing higher popularization and application value.

**Key words** *Pinus tabulaeformis*; photosynthesis; growth traits

油松(*Pinus tabulaeformis*)是我国的特有树种,广泛用于造林,发达的根系使其具有持水固沙的能力,是华北地区主要的造林树种之一,具有重要的生态价值。油松分布广泛,我国东北、华北、西北和西南等地的 14 个省(自治区)都有分布<sup>[1-2]</sup>,地理变异大,种内遗传分化明显<sup>[3-4]</sup>。近年来,随着高温少雨、水土流失现象的加剧,人工油松林面临持续干旱的危险,出现了大面积的“小老树”现象,其生长环境和水分生态系统日渐恶化<sup>[5-6]</sup>。

受环境因素和油松种群遗传变异的影响,油松种源衍生出适应力、生产性能等方面存在差异的不同群体类型。前期的学者对不同种源油松的研究主要集中于生长力、蒸腾能力、耗水特性、油松与其他树木光合特性的差异等方面<sup>[7-9]</sup>。

油松品种的选择是解决在干旱等恶劣环境下生长的一个重要课题,生长指标和光合能力又是树种选育的一些重要指标,而在很大程度上,树木光合的能力决定其生长性状<sup>[10]</sup>。目前,对于干旱环境下油松不同种源的光合生理特征的研究虽然有学者进行了报道<sup>[11]</sup>,但没有对油松生长性状和光合作用进行综合研究。本研究以不同地区的 8 个种源油松为材料,在 10 月份对其生长性状和光合指标进行关联分析,旨在通过生长性状及光合生理指标对各油松种群进行比较,揭示自然条件下不同种源油松光合特征的差异,为我国油松品种选育提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验区概况

试验区位于北京林业大学河北平泉种子园实验基地,该区为半湿润半干旱的大陆性季风区,东经 118°27',北纬 40°00',海拔 528 m,年均降水量 525 ~ 545 mm,年平均气温 7.4 °C,年相对湿度 56%,年均日照时数 2 800 ~ 2 900 h,年日照率为 66%,全年无霜期 116 ~ 151 d。

### 1.2 试验材料

以 8 个 3 年生的不同油松种源幼苗为研究对象,种群地理位置及土壤、水热条件等具体信息见表 1。于 2009 年初分赴各种源地采集天然林种子,并于同年 4 月中旬播种,进行正常苗期管理。8 个种源完全随机区组排列,60 株为 1 个小区,每个种源为 1 小区,共 8 个小区,测定光合指标时每个种源 3 次重复,测苗木生长量时每个种源 9 次重复,2012

年进行指标测定。

### 1.3 光合参数的测定

#### 1.3.1 光合速率日变化的测定

采用 Li-6400 型便携式光合测定仪,于 2012 年 10 月 4 日(晴天)08:00—18:00 每 1 h 测定一次,设定样本室温度为 25 °C,空气流速为 400  $\mu\text{mol/s}$ 。选择长势良好、无病虫害和无机械损伤的幼苗,在每株幼苗的上部选取 3 片健康叶片作为测定叶,每个叶片待数据稳定后连续取 3 个数据,取平均值。仪器自动记录净光合速率( $P_n$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )、气孔导度( $G_s$ )、水分利用效率(WUE)等参数。

#### 1.3.2 光合-光响应曲线的测定

测定时叶片选择方法、温度及样本室空气流速的设定同 1.3.1。采用 Li-6400 光合仪自带的 LED 光源,设定光合有效辐射(PAR)分别为 2 600、2 400、2 200、2 000、1 800、1 400、1 200、1 000、800、400、300、200、100、50、0  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。对曲线 PAR 小于 150  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的点进行线性拟合,与横轴的交点即为光补偿点(LCP)。以拟合曲线方程  $y = ax^2 + bx + c$  计算出光饱和点(LSP)。

### 1.4 数据处理和统计方法

调查指标均以平均值作为统计值,以试验重复为固定项,油松种源为随机项,利用混合模型进行巢氏分析,其线性模型为:

$$y_{ijk} = \mu + t_i + z_j + p_k + e_{ijk}$$

式中: $y_{ijk}$ 为小区观测值; $\mu$ 为试验均值; $t_i$ 为区组效应值(固定); $z_j$ 为树种效应值(固定); $p_k$ 为第  $k$  个种源的效应值; $e_{ijk}$ 为剩余效应。

以各油松种源平均值为单元,对生长和光合的适应性指标与地理因子间作皮尔逊相关分析。利用统计软件 SAS 9.10 进行统计分析,软件 SPSS 16.0 绘制了相关图表。

## 2 结果与分析

### 2.1 $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 和 WUE 的日变化

由图 1 可以看出:8 个油松种源的  $P_n$  日变化均呈双峰型曲线,上下午各有 1 个高峰,但出现高峰的时间并不一致,青海种源  $P_n$  的第 1 个峰值出现在 11:00 左右,而其他 7 个种源出现在 10:00 左右;随着时间的推移,光合有效辐射强度逐渐增大,各个种源的  $P_n$  反而逐渐降低,即出现“光合午休”;13:00 全部开始上升,在 14:00 出现第 2 个高峰;此后都逐

表 1 油松样本种群的地理位置及立地条件							
Tab. 1 Geographic location and site conditions of sample populations of <i>P. tabuliformis</i>							
采集地点	英文缩写	纬度	经度	海拔/m	土壤	气候	水热条件
青海互助	HZPt	36°58'N	102°58'E	2 299	山地栗钙土、山地褐色土,水分含量 6.7%	大陆性干旱、半干旱气候,年均气温 3.5℃	年均日照时数 3 205.7 h,年日照百分率 76%,年均降水量 450 mm
山西灵空山	LKSPt	36°37'N	112°20'E	1 654	栗钙土,水分含量 9.4%	暖温带大陆性季风气候,年均气温 7.8℃	年均日照时数 2 519.3 h,年日照百分率 58%,年均降水量 650 mm
河南卢氏	LSPt	33°44'N	110°49'E	1 908	山地褐土,水分含量 8.5%	温带大陆性季风气候,年均气温 13.2℃	年均日照时数 2 462.2 h,年日照百分率 56%,年均降水量 560 mm
内蒙古宁城	NCPt	42°17'N	118°58'E	1 200	壤土,水分含量 7.1%	中温带大陆性季风气候,年均气温 6.8℃,	年均日照时数 2 819.8 h,年日照百分率 67%,年均降水量 420 mm
陕西宁陕	NSPt	33°29'N	108°23'E	1 423	栗钙土,水分含量 10.3%	暖温带半湿润大陆性季风气候,年均气温 10.8℃	年均日照时数 1 698.7 h,年日照百分率 67%,年均降水量 653 mm
北京松山	SSPt	40°31'N	116°49'E	803	花岗岩土,水分含量 5.7%	半湿润气候向干旱气候过渡,年均气温 8.5℃	年均日照时数 2 774.2 h,年日照百分率 64%,年均降水量 500 mm
内蒙古呼市土默特	TMTPt	40°47'N	111°13'E	1 195	淡栗钙土,水分含量 5.5%	半干旱大陆性气候,年均气温 5.6℃	年均日照时数 2 314.1 h,年日照百分率 50%,年均降水量 400 mm
河北平泉	PQPt	40°00'N	118°27'E	526	栗钙土,水分含量 8.2%	半干旱大陆性气候,年均气温 7.3℃	年均日照时数 2 874 h,年日照百分率为 65%,年均降水量 530 mm

注:以上信息为 2012 年数据。

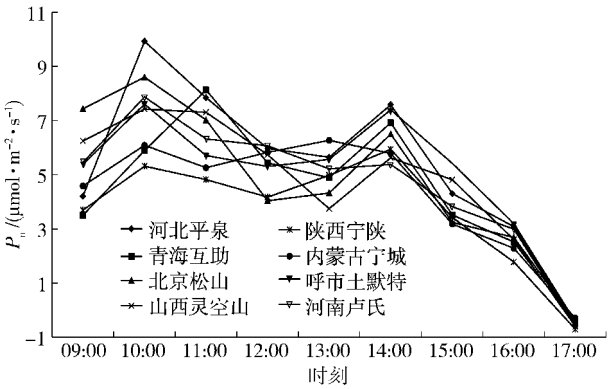


图 1 8 个油松种源  $P_n$  的日变化

Fig. 1 Diurnal variations of  $P_n$  in eight provenances of *P. tabuliformis*

渐降低,在 18:00 左右  $P_n$  已减至 0 以下。河北、北京种源的最大  $P_n$  ( $P_{nmax}$ ) 相对其他种源较高,分别为 9.93 和 8.60  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ;其他种源  $P_n$  排序为:青海互助 (8.13  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) > 河南卢氏 (7.87  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) > 呼市土默特 (7.61  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) > 山西灵空山 (7.43  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) > 内蒙古宁城 (6.09  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) > 陕西宁陕 (5.32  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )。

$G_s$  表征叶子气孔传导  $\text{CO}_2$  的能力,是反映叶片光合吸收、细胞呼吸释放  $\text{CO}_2$  的动态平衡的瞬间因

子<sup>[12]</sup>。图 2 表明, $G_s$  的日变化和  $P_n$  的日变化规律基本一致,为不对称双峰型。青海种源  $G_s$  与其  $P_n$  类似,第一次出现高峰时间与其他种源仍然不同。

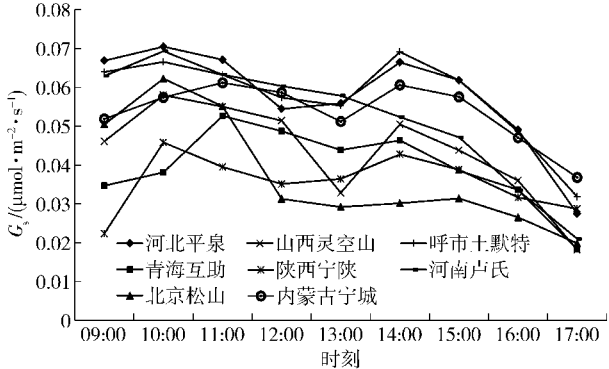


图 2 8 个油松种源  $G_s$  的日变化

Fig. 2 Diurnal variations of  $G_s$  in eight provenances of *P. tabuliformis*

由图 3 可以看出, $C_i$  日变化与  $G_s$  及  $P_n$  日变化规律基本相反,早中晚较高,日变化呈“W”型。在  $P_n$  较高时,叶片固定了大量  $\text{CO}_2$  用于积累糖类营养物质,导致  $C_i$  下降。北京、青海种源  $C_i$  在 14:00 时分别降到 65.71 和 112.79  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ;内蒙古、河南、山西等种源  $C_i$  在 10:00—13:00 变化比较平缓。

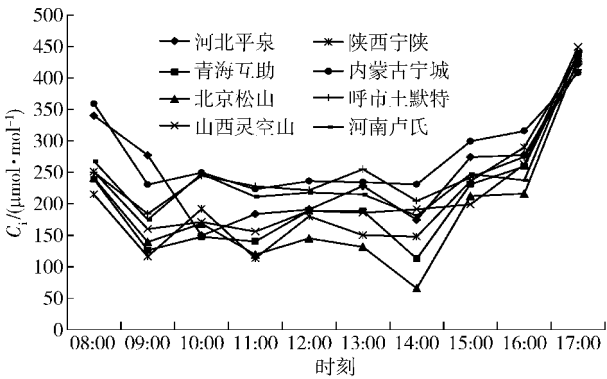


图3 8个油松种源  $C_i$  的日变化

Fig.3 Diurnal variations of  $C_i$  in eight provenances of *P. tabuliformis*

WUE 是指叶片每蒸腾一定量的  $H_2O$  所同化的  $CO_2$  量,即  $P_n$  与蒸腾速率的比值。WUE 的最大值排序为:青海互助 (3.81 mmol/mol) > 北京松山 (3.56 mmol/mol) > 河北平泉 (3.32 mmol/mol) > 河南卢氏 (3.08 mmol/mol) > 山西灵空山 (2.99 mmol/mol) > 陕西南宁 (2.75 mmol/mol) > 内蒙古宁城 (2.14 mmol/mol) > 呼和浩特市 (1.98 mmol/mol)。北京种源的 WUE 的日均值最高、日最大值第二高,分别为最低值呼和浩特市源的 1.672 倍和 1.798 倍,能最经济地利用水分。

2.2 不同种源光合-光响应参数的比较

植物光合能力的强弱在一定程度上由该物种的遗传特性决定,LSP、LCP 的大小可以表征植物对强(弱)光的利用能力,而  $P_n$  值能够反映植物光合能力的强弱<sup>[13]</sup>。观察表 2 发现,不同种源的  $P_{nmax}$ 、LSP

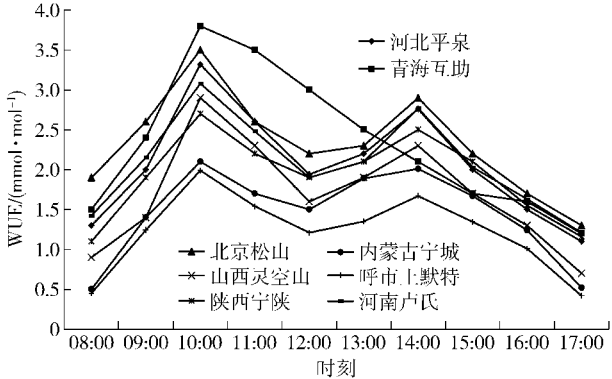


图4 8个种源 WUE 的日变化

Fig.4 Diurnal variations of water use efficiency (WUE) in eight provenances of *P. tabuliformis*

和 LCP 3 项光合生理指标均存在显著差异。而图 1 和图 3 高峰出现时间不同主要是由 LSP 大小不同造成的,不同种源油松对光照条件的要求不同。青海种源的  $P_n$ 、 $G_s$  高峰出现在 11:00 时,LSP 较高,为 2 400.42  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,此时环境的 PAR 为 2 460.58  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ;其他 7 个种源油松的  $P_n$ 、 $G_s$  第 1 个高峰出现在 10:00 时,其 LSP 为 1 021.16 ~ 2 130.07  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,此时环境的 PAR 为 1 953.85  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。从表 2 可知,各个种源对弱光的利用能力有显著差异。一般 LCP 越小植物对弱光的利用程度越高<sup>[14]</sup>。河北种源对弱光利用能力高于其他种源,LCP 为 20.16  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,是适应其原产地生态环境的结果;内蒙古宁城种源对弱光利用能力最弱,LCP 为 75.83  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

表 2 8 个种源油松光合-光响应曲线参数

Tab.2 Photosynthesis-light response parameters in eight provenances of *P. tabuliformis*  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

种源	$P_{nmax}$	LSP	LCP
河北平泉	9.93 ± 0.41 <sup>a</sup>	1 525.67 ± 28.45 <sup>c</sup>	20.16 ± 2.24 <sup>e</sup>
青海互助	8.13 ± 0.53 <sup>bc</sup>	2 400.42 ± 53.09 <sup>a</sup>	35.37 ± 2.45 <sup>cd</sup>
北京松山	8.60 ± 0.41 <sup>b</sup>	2 130.07 ± 35.76 <sup>b</sup>	41.46 ± 3.51 <sup>bed</sup>
山西灵空山	7.43 ± 0.57 <sup>c</sup>	2 024.15 ± 40.23 <sup>b</sup>	45.47 ± 4.95 <sup>b</sup>
陕西南宁	5.32 ± 0.48 <sup>d</sup>	2 031.53 ± 57.41 <sup>b</sup>	44.36 ± 4.39 <sup>bc</sup>
内蒙古宁城	6.09 ± 0.33 <sup>d</sup>	1 282.59 ± 32.87 <sup>d</sup>	75.83 ± 6.35 <sup>a</sup>
呼和浩特市	7.61 ± 0.42 <sup>e</sup>	1 021.16 ± 27.12 <sup>e</sup>	21.47 ± 3.25 <sup>e</sup>
河南卢氏	7.87 ± 0.88 <sup>bc</sup>	1 106.93 ± 39.33 <sup>e</sup>	33.91 ± 2.71 <sup>d</sup>

注:每列数据中,标有相同字母者表示它们之间无显著差异 ( $P>0.05$ ),标有不同字母者表示它们之间有显著差异 ( $P<0.05$ )。

2.3 光合生理指标的分析

对 8 个种源油松的  $P_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 、WUE、LSP 和 LCP (除  $C_i$ 、 $G_s$  为 10:00 的值外,其他指标取一天内的最大值)进行方差分析,结果见表 3。不同种源油松间各项光合生理指标差异均极显著,各项指标变异幅度大,变异系数均  $\geq 0.20$ ,表明种群内不同的种源间具有较大的变异。

植物的  $P_n$  是植物生长和形成产量的物质基础,在植物日变化研究中占有重要地位,是外界环境和植物综合作用的表征,其大小制约着植物的生长速度和生长量<sup>[15]</sup>。8 个种源油松  $P_n$  平均值为 7.62  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , $P_n$  大于平均值的有 4 个,其顺序依次为河北平泉 > 北京松山 > 青海互助 > 河南卢氏 > 平均值,前两者的  $P_n$  分别高于平均值 30.3% 和



12.9%,后两者  $P_n$  仅分别高于平均值 6.7% 和 3.3%。另有 4 个种源的  $P_n$  小于平均值, $P_n$  水平较

低。可以发现,经度偏东的北京、河北种源一般比偏西的陕西种源日均  $P_n$  高 40% 左右。

表 3 光合生理指标统计值和方差分析

Tab.3 Statistic values and variance analysis of photosynthetic physiology

性状	平均值	标准差	变异范围	变异系数	F 值
$P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	7.62	1.44	5.32 ~ 9.93	0.20	8.03 **
$G_s/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	0.052	0.022	0.038 ~ 0.071	0.42	3.57 **
$C_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	196.45	44.32	147.76 ~ 249.48	0.23	6.31 **
$WUE/(\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1})$	2.92	0.64	1.99 ~ 3.80	0.22	12.63 **
$LSP/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	1 690.32	518.37	1 021.16 ~ 2 400.42	0.31	63.26 **
$LCP/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	39.75	17.45	20.16 ~ 75.83	0.44	20.56 **

注:\*\* 表示相关显著水平为 0.01,下同。

2.4 生长量指标的分析

不同种源油松在试验生境下的生长特征亦有不同。植物苗冠高是光合积累效果的直观反映,可反映生长情况<sup>[1]</sup>。对 8 个种源的苗高、地径进行方差分析,结果见表 4。各种源间苗冠高、地径差异极显著,苗冠高、地径的平均值分别为 7.34 cm 和 2.84 cm,其中苗冠高变幅为 3.32 ~ 14.16 cm,地径变幅为 0.79 ~ 6.02 cm,两者变异系数分别为 0.38 和 0.49,表明这 2 种生长指标的变异幅度均较大。

表 4 苗期生长性状统计特征值和方差分析结果

Tab.4 Statistical characteristic values and variance analysis results of seedling growth traits

性状	平均值/ cm	标准差/ cm	变异范围/ cm	变异 系数	F 值
苗冠高	7.34	2.82	3.32 ~ 14.16	0.38	12.31 **
地径	2.84	1.39	0.79 ~ 6.02	0.49	7.89 **

由图 5 可知:北京油松在所有种群中生长最好,苗冠高为 (10.87 ± 3.26) cm;河北平泉种源生长次之,苗冠高为 (9.82 ± 3.11) cm;山西灵空山油松生长最差,苗冠高为 (4.83 ± 2.21) cm。结合图 1 可

知,山西灵空山种源的  $P_n$  并非最低,意味着  $P_n$  不是决定生长量的唯一因素。油松种源间苗冠高存在显著差异,显示出油松在试验生境下生长潜力以及适应性方面的变异。8 个种源油松生长量和  $P_n$  变化有很强的正相关关系。综合分析图 1 和图 5,具有最大  $P_n$  的河北平泉和北京松山种源也具有最大的苗冠高和地径,即生长情况也最佳。

青海互助和山西灵空山 2 个种源的苗冠高和地径最小且相差不大,这可能与受环境因子的影响较其他种源大有关,也可能与该种源的物候期和生长节律以及遗传特性有关。

2.5 生长性状与光合生理指标的相关分析

植物生长性状与光合生理指标之间的相关分析结果(表 5)表明: $P_n$ 、苗冠高、地径及  $G_s$  两两之间呈极显著正相关,其中苗冠高与地径的正相关系数最高,达 0.851;苗冠高、地径与  $P_n$  也具有较高的正相关系数,分别为 0.756 和 0.729; $P_n$  与  $G_s$  正相关系数达 0.682,与  $C_i$  负相关系数达 -0.461,均达到极显著水平,这与图 1 ~ 3 的结论吻合。另外, $P_n$  与 LCP 呈显著负相关关系,与 LSP 呈显著正相关关系,与 WUE 相关不显著。

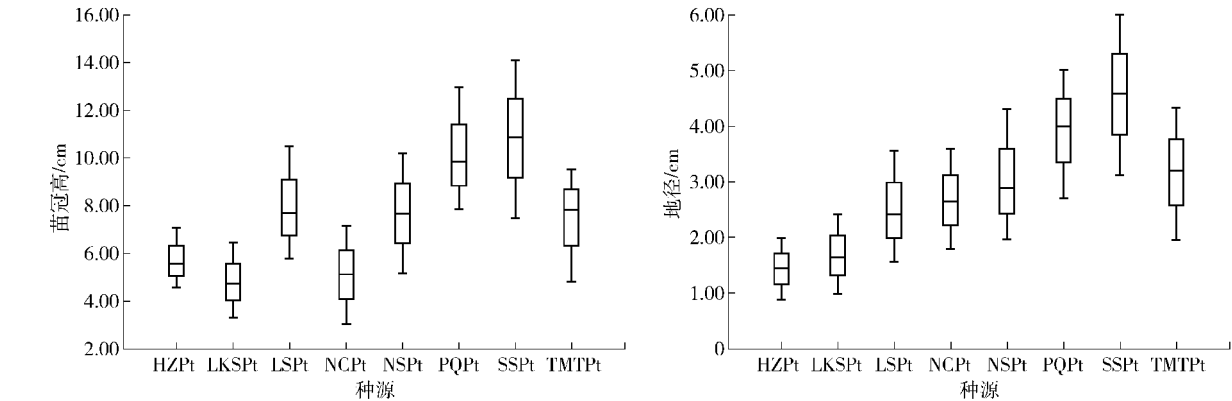


图 5 生长性状在群体间变异的箱图统计图

Fig.5 Box-plots of growth trait among populations

表 5 光合生理指标与生长性状之间的皮尔逊相关分析

Tab. 5 Pearson correlation analysis of photosynthetic physiology and growth traits

指标	$P_n$	$G_s$	$C_i$	WUE	LSP	LCP	苗冠高
$G_s$	0.682 **						
$C_i$	-0.461 **	-0.569 **					
WUE	-0.214	0.127	0.074				
LSP	0.458 *	0.227	-0.441 *	0.168			
LCP	-0.445 *	-0.461 *	0.135	0.081	-0.549 **		
苗冠高	0.756 **	0.653 **	-0.612 **	-0.074	0.478 *	-0.412 *	
地径	0.729 **	0.573 **	-0.559 **	-0.195	0.629 **	-0.459 *	0.851 **

2.6 各指标与地理因子之间的相关分析

上述所研究的 8 个指标与地理因子之间的相关分析结果见表 6。在各指标中,除了  $C_i$  外,其余表征光合生理的 5 个指标和体现生长状况的 2 个指标均表现出与纬度极显著的相关性,其中 LCP 和 WUE 与纬度极显著负相关, $P_n$ 、 $G_s$ 、LSP、苗高和地径与纬度极显著正相关。 $C_i$  与纬度的相关系数小于 0.2,反映出  $C_i$  在地理纬度水平上是随机变异的。 $P_n$ 、 $G_s$ 、LSP、苗冠高和地径等指标与纬度的相关性较大,纬度水平上呈连续变异<sup>[16]</sup>。

表 6 各指标与地理因子之间的皮尔逊相关分析

Tab. 6 Pearson correlations between each indicators and geographical factors

指标	纬度	经度	海拔
$P_n$	0.532 **	0.504 **	0.561 **
$G_s$	0.417 **	0.632 **	0.482 **
$C_i$	0.125	-0.453 **	0.326 *
WUE	-0.524 **	0.297 *	0.264 *
LSP	0.642 **	0.211 *	0.538 **
LCP	-0.512 **	0.178	-0.437 **
苗高	0.223 **	0.135	-0.117
地径	0.167 **	0.198 *	0.246

在经度方面,除 LCP 和苗高外,其他各指标均与经度呈显著相关或极显著相关。 $C_i$  与经度呈负相关,其余指标均与经度呈正相关。其中, $P_n$  和  $G_s$  与经度的相关系数超过了 0.5,其余指标与经度的相关系数在 0.135 ~ 0.297 之间。 $C_i$  虽然在纬度上呈随机变异,但与经度的负相关系数达到 -0.453,表明其在经度上呈连续变异状态。

8 个指标中,除了反映生长情况的苗冠高和地径外,其他指标均与海拔呈显著或极显著相关。 $C_i$ 、WUE 与海拔呈显著正相关,相关系分别为 0.326 和 0.264;其余指标则与海拔呈极显著正负相关,相关系数在 -0.437 ~ 0.561 之间,正相关系数均比较大。

3 结论与讨论

1) 光合作用是植物生长发育的基础,生长性状取决于物种光合作用的能力,而  $P_n$  是光合作用能力的重要表征。尹伟伦<sup>[17]</sup> 在研究不同品种杨树 (*Populus*) 的生长及其光合性能上的差异时,发现生长量与光合性能的多方面指标密切相关,同时还受到一些直接或间接与光合作用有关的形态因子的综合影响。本文对不同种源油松的  $P_n$  进行比较,并结合生长量的数据,利用皮尔逊分析法得出具有较高  $P_n$  的油松种源,也具有较大的苗冠高和地径以及较快的生长能力,表明光合作用在一定程度上决定着植物的生长性状。植物在不同生境中长期适应的结果使其形成了不同的生活习性和不同的光照获取策略。本文研究发现山西灵空山种源的油松生长最差但  $P_n$  并非最小,这可能是由于灵空山地处暖温带,由于受半湿润季风气候的影响较严重,其水热因子变化明显,环境变化相对复杂,而低生长量被认为是适应环境的表现<sup>[18]</sup>,这体现出光合能力与生长量之间的复杂性。

2) 植物光合能力的强弱在相当程度上取决于物种的遗传特性<sup>[19]</sup>,植物的 LSP 与 LCP 分别表征了光照强度与光合作用关系的临界值。低 LCP、高 LSP 的植物对光环境的适应性较强,而高 LCP、低 LSP 的植物对光照的适应性较弱。从 8 个种源的 LSP 和 LCP 来看,青海互助 LSP 较高,而 LCP 较低,说明其对光照的适应性较强。结合其种源地的信息(表 1)不难发现,青海互助海拔 2 299 m,年均日照时数高达 3 205.7 h,年日照百分率也在所有种源地中最高,达 76%,常年处于高光照状态,此环境诱导青海种源油松适应在强光下生存,这可能是导致其高 LSP、低 LCP 的原因。相比之下,内蒙古呼市土默特种源 LCP 较低,对弱光利用能力强,这可能是由于其种源地光照相对不足,年平均日照时数仅 2 314.1 h(表 1),其适应在弱光下生长的结果。

综合比较 8 个种源的特征参数,发现北京松山的油松具有高的 LSP 和 WUE,因此具有高光效和高 CO<sub>2</sub>利用率等光合特性,是有较高光能生产潜力的油松品种,有应用价值。不同种源油松在不同土壤和水热条件选择压力下形成不同适应类型,其光合生理特征体现了外界生态因子的影响和植株对环境的适应性。北京松山种源生长在气温高、土壤水分含量低(表 1)的环境中,气孔小以减少蒸腾失水量是对干旱环境的适应<sup>[20]</sup>,但同时为了维持生长,其叶片 CO<sub>2</sub>和水蒸气进出能力可能大大增强,因而形成了较高的光合速率。

3)油松地理分布广阔,分布地域内气温、水分差异较大。在长期的环境适应和自然选择过程中,形成了形态、生理特征各异的不同种源和地理小种<sup>[21]</sup>。本研究发现,其地理变异规律是经度偏东的北京、河北种源一般比偏西的陕西种源日均 P<sub>n</sub>高。

同时,经度、纬度和海拔的不同组合,可形成特殊的温度、湿度、光照和降雨等环境条件,对植物的光合能力和生长发育有不同程度的影响。由各性状与地理因子的相关关系(表 6)可以看出:在光合指标上表现为经度、纬度和海拔三维方向的连续变异模式,而生长性状指标上仅表现为经、纬两向的连续变异模式,在垂直方向的变异较弱。这种变异模式实质上表明各种源对于旱、潮湿、冷暖的需求量变化走势。某位置的地理坐标代表了该地特殊的气候条件。当青海、内蒙古等地的油松种源被移植到试验地河北平泉相对干燥、少雨的环境后,随之而来的各种水热、土壤条件等环境因子的变化,导致了不同油松种源在指标上的差异。

4)本研究仅通过 10 月份的测定数据得出相关结论,而在其他月份或季节,油松的生理表现是否与 10 月份的表现一致,尚待试验证实。随着气候和水热条件等环境因子的变化,油松的生长情况、光合能力也会随之调整。某一个月份得到的生理测定结果可能具有一定的偶然性,但是这种偶然结果也包含其必然性的内在客观属性,对于进行分季节测定及各月份光合与生长情况比较的验证还需要开展更多的工作。

参 考 文 献

[ 1 ] TANG J L, XU H C. Comparative research on the water potential and transpiration rate of Chinese pine plantations from different provenances in Beijing[ J]. Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica, 1992, 16(2): 97-107.

[ 2 ] 徐化成. 油松[ M]. 北京:中国林业出版社,1993:17-26.

[ 3 ] 徐化成,李长喜,唐谦. 北京地区油松生态型变异的研究[ J].

林业科学,1992,28(2):142-148.

[ 4 ] WANG M B, GAO F Q. Genetic variation in Chinese pine (*Pinus tabulaeformis*), a woody species endemic to China [ J]. Biochemical Genetic, 2009, 47(1-2): 154-164.

[ 5 ] LI C, CHAI B F, WANG M B. Population genetic structure of *Pinus tabulaeformis* in Shanxi Plateau, China [ J]. Biochemical Genetics, 2008, 39(1): 34-40.

[ 6 ] 郑淑霞,上官周平. 黄土高原油松和刺槐叶片光合生理适应性比较[ J]. 应用生态学报,2007,18(1):16-22.

[ 7 ] 张卫强,贺康宁,王正宁,等. 光辐射强度对侧柏油松幼苗光合特征与水分利用效率的影响[ J]. 中国水土保持科学,2006,4(2):108-113.

[ 8 ] ZHANG W Q, HE K N, WANG Y Q, et al. Effects of light radiation intensity on photosynthetic characteristics and water use efficiency of *Platycladus orientalis* and *Pinus tabulaeformis* seedlings[ J]. Frontiers of Forestry in China, 2007, 2(2): 192-197.

[ 9 ] 步兆东,高大鹏,王文智,等. 油松刺槐造林成活生长最低土壤水分指标的测定[ J]. 水土保持研究,2003,10(4):170-171, 202.

[ 10 ] 杨细明,洪伟,吴承祯. 雷公藤无性系苗木光合生理特性研究[ J]. 福建林学院学报,2008,28(1):14-18.

[ 11 ] 狄晓艳,池喜梅,陈建文,等. 5 个种源光合特性的比较研究[ J]. 植物研究,2012,32(2):165-170.

[ 12 ] 孙伟,王德利,王立,等. 狗尾草蒸腾特性与水分利用效率对模拟光辐射增强和 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应[ J]. 植物生态学报, 2003,27(4):25-31.

[ 13 ] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal gsuctance and photosynthesis[ J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 3: 337-345.

[ 14 ] 曾小平,赵平,蔡锡安,等. 25 种南亚热带植物耐阴性的初步研究[ J]. 北京林业大学学报,2006,28(4):88-95.

[ 15 ] 李六林,杨佩芳,田彩芳. 树莓光合特性的研究[ J]. 园艺学报, 2003,30(3):314-316.

[ 16 ] 梁冬,毛建丰,赵伟,等. 高山松及其亲本种群在油松生境下的苗期性状[ J]. 植物生态学报,2013,37(2):150-163.

[ 17 ] 尹伟伦. 不同品种杨树光合性能和生长特性的比较研究[ D]. 北京:北京林业大学,1982.

[ 18 ] COLEY P D. Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree[ J]. Oecologia, 1986, 70: 238-241.

[ 19 ] LI J G, JIANG G Y, WANG P S, et al. Studies on hereditary variations of millet seed after high altitude balloon flight [ J]. Space Medicine & Medical Engineering, 1999, 12(5):346-350.

[ 20 ] 吕晋慧,王玄,冯雁梦. 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响[ J]. 生态学报,2012,32(19):6033-6043.

[ 21 ] LI X, ZHANG L, MA L, et al. Elevated carbon dioxide and/or ozone concentrations induce hormonal changes in *Pinus tabulaeformis*[ J]. Journal of Chemical Ecology, 2011, 37(7): 779-784.

( 责任编辑  董晓燕 )