

不同库源关系对油茶光合作用及果实品质的影响

袁军^{1,2}, 石斌², 吴泽龙², 谭晓风^{1,2,*}

中南林业科技大学¹经济林培育与保护省部共建教育部重点实验室,²经济林培育与利用湖南省协同创新中心, 长沙410004

摘要:以15年生油茶‘湘林XCL15’为试材, 利用LI-6400XT便携式光合作用测定系统和¹³C示踪技术, 研究了不同库源关系对油茶光合作用、¹³C光合产物分配和果实品质的影响。结果表明, 库源比升高显著提高油茶叶片光合效率, 其中二叶一果处理的叶片SPAD值较四叶一果和六叶一果分别提高了4.30%和4.89%, 净光合速率提高了3.58%和6.45%, 最大光化学效率提高了2.71%和8.00%, 实际光量子产量提高了13.26%和36.20%, 光合电子传递速率提高了17.69%和41.68%。六叶一果处理比四叶一果和二叶一果的果实¹³C总量分别提高了76.74%和200.78%, 单果重较后两者分别提高了60.51%和65.95%; 距离标记叶最近的第一果¹³C总量较第二果和第三果分别高8.91 mg和24.77 mg, 单果重较第二果和第三果分别提高了18.06%和50.24%; 标记对侧中部枝叶果实¹³C积累量较标记上部枝和下部枝分别提高了34.43%和137.75%。源叶的增加显著提高了油茶出籽率, 但不同库源处理对油茶种仁含油率无显著影响。本研究表明, 库源比增加促进源叶叶绿素含量、净光合速率和叶绿素荧光参数升高, 降低果实单果重和出籽率; 叶片光合产物遵循就近分配原则, 果实上部叶片对库的供应能力高于下部叶片。

关键词:油茶; 库源比; 叶绿素荧光; ¹³C; 果实品质

Response of Fruit Quality and Leaf Photosynthesis to Different Sink-Source Relationships in *Camellia oleifera*

YUAN Jun^{1,2}, SHI Bin², WU Ze-Long², TAN Xiao-Feng^{1,2,*}

¹Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-Wood Forest Trees, Ministry of Education, ²Hunan Provincial Cooperative Innovation Center of Non-Wood Forest Cultivation and Utilization, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

Abstract: The photosynthetic parameters, chlorophyll fluorescence kinetics, distribution and utilization of ¹³C and quality of fruits were investigated by LI-6400XT and isotopic tracing under different sink-source relationships, using 15-years *Camellia oleifera* ‘XianglinXCL15’ as materials. The results showed that photosynthetic efficiency was significantly increased after source-sink ratio decreased. SPAD, P_n , F_v/F_m , Φ_{PSII} and ETR under treatment of 1 fruit-2 leaves were raised by 4.30% and 4.89%, 3.58% and 6.45%, 2.71% and 8.0%, 13.26% and 36.20%, 17.69% and 41.68% higher than that of 1 fruit-4 leaves and 1 fruit-6 leaves respectively. ¹³C accumulation in fruits of 6 leaf was raised by 76.74% and 200.78% than 4 and 2 leaves, while the single-fruit weight was raised by 60.51% and 65.95% respectively. ¹³C accumulation in first fruits was increase of 8.91 mg in second fruits and 24.77 mg in the third one, and the single-fruit weight was raised by 18.06% and 50.24% respectively. ¹³C accumulation in fruits marked contralateral branches increased by 34.43% and 137.75% than that marked upper and lower branches. Different source-sink relationship had no significant influence on oil content of fruits, but increase of leaves raised the ration of seeds. The results suggested that increase of sink-source ratio promote content of leaf chlorophyll, P_n and chlorophyll fluorescence parameters, while reduced the weight of fruit and seeds ration. Photosynthetic product followed the principle of distribution to the nearest, and supply capacity of upper leaf was higher than the lower leaf.

Key words: oil-tea; sink-source ratio; chlorophyll fluorescence; ¹³C; fruits quality

库源关系历来是农作物栽培生理研究的热点问题, 农作物的经济产量和质量在很大程度上依赖于库源互作关系及生态因子(盛大海等2009)。库源关系改变成为提高光合效率和光合产物总量、调整同化物运输与分配的重要途径(Layne和

收稿 2015-05-25 修定 2015-07-01

资助 国家林业公益性行业科研专项(201404702)和中南林业科技大学人才引进项目(2013RJ002)。

* 通讯作者(E-mail: tanxiaofengcn@126.com; Tel: 0731-85623406)。

Flore 1993; Nebauer等2011)。研究表明, 减源和增库处理能提高作物叶片光合能力, 并增加碳氮代谢能力(Iqbal等2012; 朱振家等2015), 光合产物的直接反馈抑制和PSII实际光化学量子效率下降是库源比降低导致源叶净光合速率(P_n)下降的主要原因(彭丽丽等2012)。源库关系的变化对果实大小的影响大于对品质的影响(方金豹等2002), 不同源叶的位置对果实光合产物供应能力也大有不同(Graham和Martin 2000; 刘平等2003)。在生产中, 修剪、摘叶、疏花疏果等措施都会影响库源关系, 改变光合同化产物在库源间的均衡分配, 从而对产量和果实品质产生重要影响(程杰山等2014)。然而, 经济林木生长周期长, 类型多样, 对其源库关系的研究相对滞后。近年来, 随着林木栽培生理的发展和生产中精细化栽培的需要, 经济林果库源关系研究成为热点(彭丽丽等2012)。

油茶(*Camellia oleifera*)是我国特有的重要木本食用油料树种(庄瑞林2008)。目前全国栽培总面积达 $3.67 \times 10^6 \text{ hm}^2$, 年产茶油 $4.5 \times 10^8 \text{ kg}$, 然而油茶的库源关系对光合作用和果实品质的影响还未见报道。为此, 本试验以湖南油茶主栽品种‘湘林XCL15’为试材, 通过研究不同库源关系对其光合

参数、叶绿素荧光参数、 ^{13}C 光合产物分配及果实品质的影响, 探讨油茶库源关系改变中源叶光合作用调控机制, 为优化油茶花果调控以及合理负载提供参考资料。

材料与方法

1 材料与处理

试验于2014年6~11月在中南林业科技大学油茶试验示范基地($112^\circ 03'$, $20^\circ 58'$)开展, 以15年生油茶(*Camellia oleifera* Abel.)为试材, 品种为‘湘林XCL15’, 株行距 $2 \text{ m} \times 3 \text{ m}$, 2006年进入结果期。试验选用立地条件相同、生长势基本一致的植株20株。在油茶果实迅速膨大期(2014年6月15~20日), 选取树冠外围距地面1.5 m南面生长基本一致的枝条, 分别做如下处理(图1), 处理1、2和3分别保留一年生枝梢顶部果实和大小基本一致的2、4和6片成熟叶; 处理4在一个枝条上保留一年生梢, 保留大小基本一致的6片成熟叶, 并分别保留等距的3个果实; 处理5为保留一年生梢底部果实和对侧枝条, 并分别保留上下部等距的一年生枝梢各1枝, 每个枝梢保留大小基本一致的4片成熟叶。每处理5次重复。

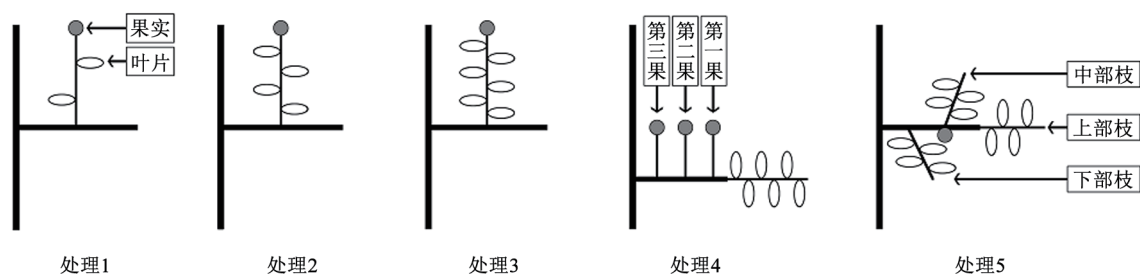


图1 油茶不同库源关系处理示意图

Fig.1 Different sink-source treatments on *C. oleifera*

2 测定指标与方法

2.1 叶绿素含量、光合和荧光参数

在2014年7月20~25日选择天气晴好的上午9:00~11:00, 采用便携式叶绿素计(SPAD-502Plus, KONICA MINOLTA, 美国)测得相对叶绿素含量, 用SPAD值表示。然后采用便携式光合作用系统(LI-6400XT, LI-COR, 美国)测定净光合速率(P_n)、最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光量子产量(Yield)和光合电子传递速率(ETR)等4个光合荧光参数。测量

F_o 、 F_m 、 F_v/F_m 时用锡纸包裹油茶叶片使其暗适应30 min。所有光合指标测定时均测定每个处理中所有叶片的值, 并求平均值。

2.2 光合同化物分配

^{13}C 标记实验在光合测定同时进行。用透光性良好的聚乙烯塑料袋套于要标记的新梢上, 其中处理1、2、3将叶片和果实一并套入塑料袋, 处理4仅套住新梢, 而处理5为分别套上、中、下枝(共3个处理), 抽出袋中空气, 注入无 CO_2 和 H_2O 的空气

(碱石灰吸收), 同时用注射器注入 ^{13}C 丰度为99%的 CO_2 气体(购于上海化工研究院), 标记时间为4 h, 标记结束后进行破坏性取材, 将标记样品分果壳和种仁后 $105\text{ }^\circ\text{C}$ 杀青15 min, 然后 $60\text{ }^\circ\text{C}$ 烘干至恒重, 粉碎, 过100目筛。样品送至中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所进行 ^{13}C 同位素的分析测定, 同时测定样品总碳含量。

2.3 ^{13}C 同位素分配量的计算

^{13}C 的分配量参照尹云锋等(2010)、李晶等(2012)和Lu等(2002)的方法计算。

自然条件下植物(未标记植物)中的 ^{13}C 自然丰度用 $\delta^{13}\text{C}$ 表示, $\delta^{13}\text{C}(\text{‰})=(R_{\text{样品}}/R_{\text{PDB}}-1)\times 1\ 000$; 式中 $R_{\text{样品}}=^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{样品}}$, R_{PDB} 为碳同位素的标准比值($R_{\text{PDB}}=^{13}\text{C}_{\text{PDB}}/^{12}\text{C}_{\text{PDB}}$, 为0.0112372)。

人工 ^{13}C 标记植物丰度采用Atom%表示, $\text{Atom}\%^{13}\text{C}=(\delta^{13}\text{C}+1\ 000)\times R_{\text{PDB}}/[(\delta^{13}\text{C}+1\ 000)\times R_{\text{PDB}}+1\ 000]\times 100$ 。

植物各器官碳量用 C_i 表示, $C_i(\text{g})=\text{干物质量}(\text{g})\times \text{C}\%$ 。

各器官 ^{13}C 量用 $^{13}\text{C}_i$ 表示, $^{13}\text{C}_i(\text{mg})=C_i\times [(\text{Atom}\%^{13}\text{C})_{\text{标记丰度}}-(\text{Atom}\%^{13}\text{C})_{\text{自然丰度}}]\times 1\ 000$ 。

2.4 果实品质及含油率测定

2014年10月24日采摘各处理油茶果实, 用电子天平称重, 游标卡尺测定果实横、纵径, 剥壳后

分别称重, 并计算鲜出籽率=种子质量/果实质量 $\times 100\%$, 随后剥去种皮将种仁烘干, 利用全自动索氏抽提系统(Soxtec 2050, FOSS, 瑞士)测定种仁含油率。

3 数据分析

所有分析均为3次重复, 图表采用Origin 9.0软件制作, 数据分析采用SPSS19.0及Excel 2007完成, 采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)分析不同处理显著性差异。

实验结果

1 不同库源比对油茶叶片SPAD值和净光合速率的影响

库源关系改变对油茶叶片SPAD值和净光合速率有显著影响(图2), 库源比的升高将增加油茶叶片的叶绿素含量及净光合效率。当油茶新梢库源比强相同时, 随着源叶数量的减少, 叶片SPAD值和净光合速率都随之升高, 其中处理1的叶片SPAD值最高, 达78.7, 比处理2和处理3分别提高了4.30%和4.89%, 处理4较处理5的SPAD值提高了8.50%。不同处理叶片净光合速率变化规律与SPAD值相同, 也为处理1最高, 净光合速率达 $9.31\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 比处理2和处理3分别提高了3.58%和6.45%, 其次为处理4, 处理5最低。

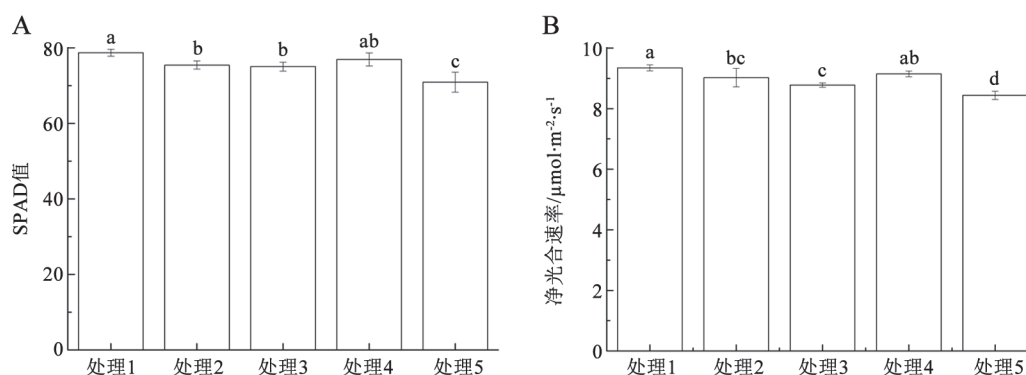


图2 不同库源关系对油茶叶片SPAD值和净光合速率的影响

Fig.2 SPAD and P_n of *C. oleifera* in different sink-source ratio

各柱形上不同小写字母表示差异显著($P<0.05$), 下图同。

2 不同库源比对油茶叶片叶绿素荧光的影响

由表1可知, 不同库源比条件下, 油茶叶片最大光化学效率、实际光量子产量和光合电子传递速率存在显著差异。其中处理1较处理2和处理3

的最大光化学效率分别提高了2.71%和8.00%, 实际光量子产量分别提高了13.26%和36.2%, 光合电子传递速率分别提高了17.69%和41.68%; 处理5叶片最大光化学效率、实际光量子产量和光合电子传递

表1 油茶不同库源比例下源叶的叶绿素荧光参数
Table 1 Chlorophyll fluorescence parameters of *C. oleifera* on different sink-source ratio

不同处理	最大光化学效率	实际光量子产量	光合电子传递速率
处理1	0.91+0.02 ^a	0.20+0.01 ^a	87.08+2.96 ^a
处理2	0.88+0.03 ^{abc}	0.17+0.01 ^b	73.99+1.51 ^b
处理3	0.84+0.04 ^{bc}	0.14+0.02 ^c	61.46+6.91 ^c
处理4	0.89+0.01 ^{ab}	0.18+0.01 ^{ab}	75.65+1.02 ^b
处理5	0.83+0.056 ^c	0.15+0.002 ^c	56.15+1.49 ^c

同列数字后不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$), 下表同。

速率最低, 表明油茶库强相同时, 叶绿素荧光参数随着源叶数量的减少升高; 处理4的叶绿素荧光参数显著高于处理3, 当源叶数相同时, 留果个数的增加可以降低叶片最大光化学效率等叶绿素荧光参数。

3 不同库源比对果实¹³C光合产物的影响

¹³C标记处理表明, 不同去叶处理对油茶果壳和种仁中¹³C量具有显著影响。图3表明, 标记期内处理1、2和3的油茶果实获得¹³C总量分别为21.96、37.38和66.06 mg, 处理3的果实¹³C总量比处理1和处理2分别提高了200.78%和76.74%。果壳和种仁中¹³C含量也以处理3最高, 分别达到18.85和47.21 mg, 就¹³C量在种仁和果壳中分配来看, 在种仁中分配的光合产物量均高于果壳; 处理1、2和3的种仁与果壳中¹³C量比值分别为2.78、2.29和2.50。

4 ¹³C光合产物在不同距离果实的积累

由图4可知, 油茶叶片¹³C光合产物随着离叶片距离的增加而减少, 其中距离一年生新梢最近的

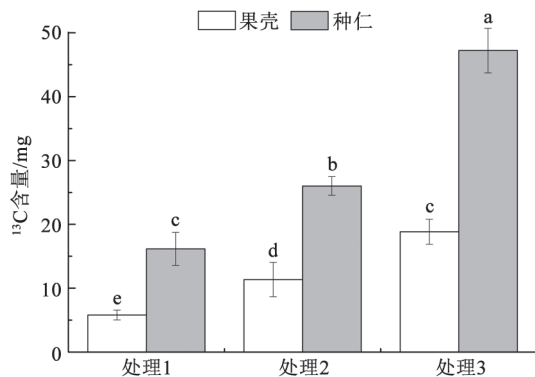


图3 不同库源比条件下¹³C在油茶果实中的积累量
Fig.3 Accumulation of ¹³C under different sink-source ratio

果实¹³C总量最高, 达26.91 mg, 较第二果和第三果分别高8.91和24.77 mg。第一果的果壳¹³C光合产物的积累量分别是第二、第三果1.06和7.93倍, 而种仁是第二、第三果的1.88和17.84倍。在距离新梢较近的第一果和第二果中, 种仁中分配的¹³C光合产物量均高于果壳, 而第三果中则相反。第一、二和三果的种仁与果壳中¹³C量比值分别为1.97、1.11和0.88。

5 不同位置新梢叶片¹³C光合产物在果实中的积累

油茶不同位置新梢叶片¹³C光合产物在果实中的积累量存在显著差异(图5)。标记中部枝叶果实获得的¹³C光合产物积累量最高, 达38.91 mg, 相对于标记上部枝和下部枝分别提高了34.43%和137.75%; 上部枝和中部枝供应种仁光合产物的能力显著高于下部枝, 是下部枝条的1.06和3.28倍, 而对果壳供应也以中部枝条最高, 上部枝最低; 上

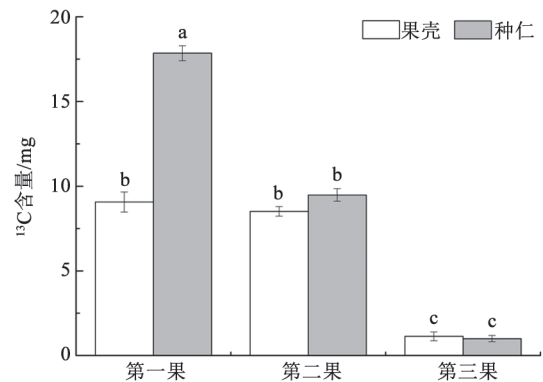


图4 处理4中¹³C光合产物在不同距离果实中的分配
Fig.4 Accumulation of ¹³C in fruit of different distances from leaf in treatment 4

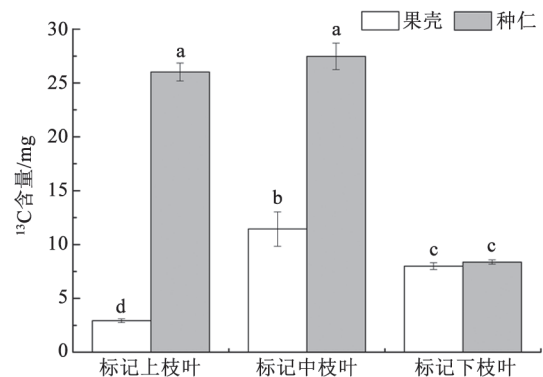


图5 不同位置枝条¹³C光合产物在果实中的积累
Fig.5 ¹³C accumulation in fruit from leaves in different position

部枝、中部枝和下部枝种仁与果壳中¹³C量比值分别为8.88、2.40和1.05。

6 库源关系改变对油茶果实大小及经济性状的影响

由表2可知, 不同库源关系条件下, 油茶果实单果重、横径、纵径和出籽率存在显著差异, 但种仁含油率无显著差异。其中处理5果实单果重、

横径和纵径均显著高于其他处理; 处理3果实单果重较处理2和处理1分别提高了60.51%和65.95%; 处理4中第一果果实单果重较第二果和第三果分别提高了18.06%和50.24%。从表中还可以看出, 果实较大的处理5、处理3和处理2的鲜出籽率显著高于其他处理。

表2 不同库源关系对油茶果实大小及含油率的影响

Table 2 Effects of different sink-source relationship on weight, size, seed yield and oil content of *C. oleifera*

不同处理	单果重/g	果实横径/mm	果实纵径/mm	出籽率/%	含油率/%
处理1	11.81±0.99 ^e	27.45±2.69 ^b	24.83±1.39 ^b	42.0±1.48 ^{bc}	44.50±1.48 ^a
处理2	12.21±1.03 ^e	28.35±1.65 ^b	25.77±1.01 ^b	45.8±0.4 ^{ab}	44.82±1.37 ^a
处理3	19.59±1.69 ^b	35.24±0.49 ^a	29.87±1.44 ^a	45.3±0.2 ^{ab}	43.51±1.12 ^a
处理4 第一果	12.31±0.99 ^e	27.49±1.39 ^b	25.54±1.16 ^b	44.2±0.5 ^b	44.12±1.45 ^a
第二果	10.43±0.43 ^e	23.14±0.30 ^c	21.67±0.68 ^c	43.5±0.6 ^b	44.56±1.66 ^a
第三果	8.19±0.84 ^d	20.75±0.40 ^d	18.32±0.55 ^d	40.0±0.4 ^c	43.75±1.48 ^a
处理5	25.37±0.80 ^a	36.70±0.44 ^a	31.38±0.88 ^a	46.6±0.3 ^a	44.69±1.87 ^a

讨 论

库源关系改变通过影响卡尔文循环过程、PSII反应中心光化学效率、叶片气孔开张调控等调控果树光合作用及光合产物的运输与分配, 从而对果树的产量产生重要影响(彭丽丽等2012; 程杰山等2014)。很多研究表明, 去叶处理使库的需求增加, 库源比率升高, 促进叶片的同化物向库器官分配, 保留下来的叶片光合能力往往也会增强(Layne和Flore 1993)。油茶去叶处理导致的源叶叶绿素含量和净光合速率升高, 一方面是由于在库相同的条件下, 去叶处理使源库比例下降, 光合产物被库快速吸收, 从而带动源叶净光合速率的升高, 印证了“反馈抑制假说”(Nebauer等2011)。另一方面, 油茶树形紧凑, 叶片叶绿素含量高, 树体大部分叶片很难发挥其光合潜力(庄瑞林2008), 去叶处理后, 油茶叶片最大光化学效率、实际光量子产量和光合电子传递速率随着源叶数的减少而升高, 表明减源不仅没有造成外源胁迫, 还使PSII反应中心活性提高(Iqbal等2012), 去叶处理使剩余叶片能够获得更好的光能条件, 光合潜力得到了进一步发挥。去叶处理虽然提高了叶片的光合效率, 但光合总叶片数的减少导致源对库供给的同化物总量不够, 而随着标记源叶数的增加, 果实获得的¹³C光合产物量增加(朱振家等

2015), 果实的单果重增加, 因此在本研究中六叶一果处理的单果重显著高于二叶一果和四叶一果。光合同化物在各个器官的分配也取决于库的竞争能力强弱以及与源的相对位置关系等条件(Graham和Martin 2000), 本研究发现油茶果实发育所需的营养物质主要由同枝上临近叶片提供, 离源叶越近, 获得的¹³C光合产物量越大, 且果实中部和上部枝梢叶片对果实的光合产物供应能力高(Proietti 2003)。本研究结果中处理4的总果重显著高于处理3, 表明由于处理4中库强的增加, 使得临近枝条的叶片光合产物分配到果实中。同时, 本研究观测到随着库源比减小, 源叶光合产物在种仁中分配光合产物比例随之升高, 且光合产物向种仁中的运输量显著高于果壳, 因此果实的出籽率更高, 且并没有降低果实中的含油量(Proietti等2006), 这表明光合能力有限的条件下, 光合产物优先分配给种子发育利用, 源库关系的变化对油茶果实大小的影响大于对品质和其他特性的影响(方金豹等2002)。油茶叶片光合能力与叶绿素等的含量并不存在相关性, 且存在叶片较多、果实分布不均的情况(曹永庆2014), 本研究结果说明, 通过修剪、去叶等农艺措施能够优化油茶库源关系和树体结构, 有利于油茶叶片光合潜能的发挥, 并提高果实单果重和出籽率, 从而促进茶油产量的上升。在生产中, 油茶整形修剪要尽量保留果实临

近的树冠外围叶片,并确定合理的叶果比,但最适宜叶果比及树体负载量还需进一步研究。

参考文献

- 曹永庆,姚小华,王开良,龙伟,林萍,任华东(2014).不同树形油茶无性系发枝及光合特性研究.林业科学研究,27(3):367~373
- 程杰山,王利军,蒋爱丽,奚晓军,田益华(2014).果树库源关系改变对原液光合作用的影响机制研究进展.中国农学通报,30(19):75~80
- 方金豹,田莉莉,陈锦永,张威远,李绍华(2002).猕猴桃源库关系的变化对果实特性的影响.园艺学报,29(2):113~118
- 李晶,姜远茂,魏绍冲,周恩达,陈汝,葛顺峰(2012).富士苹果秋梢连续摘心对¹³C和¹⁵N利用、分配的影响.园艺学报,39(10):2238~2244
- 刘平,温陟良,彭士琪,郭振怀(2003).库-源关系对枣树¹⁴C-光合产物分配的影响.林业科学,39(4):37~42
- 彭丽丽,姜卫兵,韩健(2012).源库关系变化对果树产量及果实品质的影响.经济林研究,30(3):134~140
- 盛大海,刘元英,李广宇(2009).水稻源库关系研究进展与应用.东北农业大学学报,40(5):117~122
- 尹云锋,杨玉盛,高人,马红亮,卢茜(2010).植物富集¹³C标记技术的初步研究.土壤学报,47(4):790~793
- 朱振家,姜成英,史艳虎,吴文俊,陈年来(2015).库源比改变对油橄榄产量及源叶光合作用的调节.中国农业科学,48(3):546~554
- 庄瑞林(2008).中国油茶[第2版].北京:中国林业出版社,3~5
- Graham IA, Martin T (2000). Control of photosynthesis, allocation and partitioning by sugar regulated gene expression. In: Richard CL, Thomas DS, Susanne VC (eds). Photosynthesis: Physiology and Metabolism. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 233~248
- Iqbal N, Masood A, Khan NA (2012). Analyzing the significance of defoliation in growth, photosynthetic compensation and source-sink relations. Photosynthetica, 50(2): 161~170
- Layne DR, Flore JA (1993). Physiological responses of *Prunus cerasus* to whole-plant source manipulation. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence, water relations and carbohydrate concentrations. Physiol Plant, 88(1): 44~51
- Lu Y, Watanabe A, Kimura M (2002). Input and distribution of photosynthesized carbon in a flooded rice soil. Glob Biogeochem Cycles, 16(4): 321~328
- Proietti P (2003). Changes in photosynthesis and fruit characteristics in olive in response to assimilate availability. Photosynthetica, 41(4): 559~564
- Proietti P, Nasini L, Famiani F (2006). Effect of different leaf-to-fruit ratios on photosynthesis and fruit growth in olive (*Olea europaea* L.). Photosynthetica, 44(2): 275~285
- Nebauer SG, Renau-Morata B, Guardiola JL, Molina RV (2011). Photosynthesis down-regulation precedes carbohydrate accumulation under sink limitation in *Citrus*. Tree Physiol, 31: 169~177