西北植物学报,2014,34(3):0550－0559
Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.

文章编号:1000-4025(2014)03-0550-10　　**doi**:10.7606/j.issn.1000-4025.2014.03.0550

不同橡胶品种幼苗对遮荫的生理响应及耐荫能力评价

原慧芳,陈国云,寸　明,田耀华*

(云南省热带作物科学研究所,云南景洪 666100)

摘　要:以不同遮荫条件(100%、50%、25%和5%自然光)下适应生长1年后的6个橡胶品种幼苗为研究对象,测定分析了干季和雨季时幼苗叶片多项生理生化指标的变化特征,并对幼苗的耐荫性进行综合评价。结果表明:(1)不同光处理对所有6个橡胶品种幼苗叶片的超氧化物歧化酶(SOD)活性、可溶性蛋白质(SP)含量、可溶性糖(SS)含量、蔗糖(Suc)含量、叶绿素(Chl)含量、叶绿素a/b(Chl a/b)、脯氨酸(Pro)含量、丙二醛(MDA)含量和质膜相对透性(RMP)都有显著影响,且幼苗叶片的SOD、SP、SS、Suc、Chl、Chla/b和RMP在6个品种之间也有显著差异。(2)与雨季相比,干季时各品种的SS和Chl显著下降,而SOD、SP、Suc、Pro、Chla/b、MDA和RMP显著升高。(3)各品种的SP、SS、Suc、SOD和MDA均随着光强的减弱而下降。(4)主成分分析法筛选结果显示,与橡胶幼苗对光强反应密切相关7个生理生化指标是SP、SS、Suc、SOD、Pro、Chl a/b和MDA;9个生理生化指标的平均隶属度比较发现,干季和雨季对光强变化适应能力较强的3个品种是'RRIM600'、'云研77-4'和'云研77-2','GT1'和'PR107'品种次之,'热研523'品种最弱。

关键词:橡胶;遮荫处理;生理生化指标;耐荫能力;综合评价

中图分类号:Q945.78　　**文献标志码**:A

Physiological Response to Shade and Shade-tolerant Capability of *Hevea brasiliensis* Seedlings of Different Varieties

YUAN Huifang, CHEN Guoyun, CUN Ming, TIAN Yaohua*

(Yunnan Institute of Tropical Crops, Jinghong, Yunnan 666100, China)

Abstract: In order to compare the different adaptive ability of rubber seedlings to irradiance change among six varieties ('GT1', 'RRIM600', 'PR107', 'Yunyan 77-4', 'Yunyan 77-2' and 'Reyan 523'), we grew the seedlings of each variety in four irradiance levels (100%, 50%, 25%, 5%) for one year, then we compared some biochemical parameters of seedling leaves at dry and rainy season. The results indicated: (1) For each variety, there were significant differences for SOD, SS, Suc, Chl, Chl a/b, SP and RMP among four irradiances, and the varieties also have significant effect on these parameters. (2) For each variety, in dry season, SS and Chl decreased and SOD, SP, Suc, Chl a/b, Pro and MDA increased significantly when compared with rainy season. (3) For all six varieties, SP, SS, Suc, SOD and MDA decreased with the decreasing irradiance. (4) Seven parameters (SP, SS, Suc, SOD, Pro, Chla/b and MDA) were found that are strongly correlated with physiological adaptation to irradiance. (5) Comprehensive evaluation with subordinate function

收稿日期:2013-09-15;**修改稿收到日期**:2013-12-17

基金项目:"十二五"国家科技支撑计划项目(2011BAD30B01);云南省科研院所技术开发研究专项(2011CF017);农业部热作农技推广与体系建设项目(11RZNJ-14);中国科学院战略性先导科技专项子课题(XDA05070303)

作者简介:原慧芳(1978－),女,硕士,助理研究员,主要从事热带作物生理生态研究。E-mail:tyhyhf126.com

*通信作者:田耀华,副研究员,主要从事植物生理生态方面科研工作。E-mail:yau2004graduate@126.com

method，we found ‘RRIM600’，‘Yunyan 77-4’ and ‘Yunyan 77-2’ have stronger，while ‘Reyan 523’ has weaker adaptive ability to irradiance change，and ‘GT1’ and ‘PR107’ are intermediate.

Key words：*Hevea brasiliensis*；shading treatment；physiological-biochemical indexes；shade-tolerant；comprehensive evaluation

橡胶（*Hevea brasiliensis*）为大戟科（Euphobiaceae）橡胶属（*Hevea*）的多年生热带雨林乔木树种。云南省由于其特殊的自然地理位置和气候环境，成为中国最主要的橡胶适宜种植区之一[1]。但另一方面，地势高低起伏大、小环境小气候复杂多变的特点又对橡胶的种植和生长极其不利。这也是导致目前该省橡胶产量参差不齐、影响产业整体发展的主要原因。所以，培育和选择种植适合不同地区自然环境的橡胶品种具有重要意义。

西双版纳地区属于北热带西南季风气候。一年中有明显干季和雨季之分，干季低温（6 ℃～10 ℃）可使有些热带植物遭受冷害，甚至致死[2]。所以该地橡胶不仅受季节性干旱的影响，而且还受低温的影响。温度变化会引起植物多个生理生化指标发生变化，而温度往往与光照协同发生效应，因此要研究温度对植物的影响，了解光强变化对植物生理生化特性的影响也是必需的[3]。目前，有关橡胶栽培所需光照条件及生理生态方面的研究主要集中在短期内幼苗生长对光照的反应等方面[4-5]。因此，本研究试图通过对橡胶树幼苗的早期生长和定居后生长持续两个生长季节的观测，并测定不同遮荫条件下的6 个橡胶品种幼苗叶片在干季与雨季的若干生理生化指标，以了解橡胶幼苗光合器官受伤害及活性氧代谢的情况，比较不同橡胶品种对光环境适应能力的差异，旨在为不同种植区域选择合适的橡胶品种等方面提供科学依据。

1　材料和方法

1.1　试验材料与自然概况

选择 2009 年 4 月在云南省热带作物科学研究所内统一砧木芽接的袋装橡胶幼苗，共 6 个供试品种材料，其包括从 20 世纪 50 年代大规模推广的 3 个品种‘RRIM600’、‘ PR107’、‘GT1’，云南省热带作物科学研究所拥有自主知识产权的 2 个新品种‘云研 77-2’和‘云研 77-4’，以及中国热带农业科学院橡胶所胶木兼优新品种‘热研 523’。

试验在云南省热带作物科学研究所试验大棚内进行。该地位于东经 100°46′，北纬 22°05′，海拔约 553 m，属北热带西南季风气候，一年中有明显的干季（11 月至次年 4 月）和雨季（5 月至 10 月）之分，年平均气温为 22.6 ℃，年蒸发量 1 310.6 mm，≥10 ℃的年积温 8 100.4 ℃，年降雨量 1 161.8 mm，平均相对湿度 85％，土壤为砖红壤[6]。干季与雨季的散射辐射量很相似，雨季为 284.1 kJ/cm^2，干季为 262.8 kJ/cm^2，雨季时期散射辐射量比直接辐射量多近一倍，干季则相反，直接辐射为散射辐射量的两倍左右。试验期间干季和雨季平均气温分别约为 17 ℃和 26 ℃，相对湿度分别为 80％和 85％左右。

1.2　试验处理

通过增加遮荫网的层数建立 4 个不同的光照强度，并用 ZDR-24 照度计（浙江大学电气设备厂）测定相对光强（RI），设置 3 个荫棚下的光强分别为全光照的 50％（RI_{50}）、25％（RI_{25}）、5％（RI_5），以全光照 100％（不覆盖遮阳网）作为对照（RI_{100}），共 4 个光强水平。于 2009 年 5 月选择长势相对一致的幼苗移栽到高 50 cm、直径 40 cm 的盆钵内，每盆 1 株，土壤为砖红壤与肥料 6∶1 混匀而成。采用随机分组法，将每个品种分为 4 组，每组 10 盆幼苗作为重复，分别放在 4 个光强梯度下适应生长 1 年后开始测量生理生化等指标。整个生长过程中统一进行水肥管理，随时清除杂草，防治病虫害。

1.3　生理生化指标与生长量测定

于 2010 年干季（3 月上旬）和雨季（9 月上旬）两个时期的上午 8∶00 进行取样，同一处理每重复选取 3 株植株中部生长稳定枝条上倒数第 2～3 片功能叶，采后立即装入冰壶带回室内进行各项生理生化指标的测定。叶绿素（Chl）含量测定采用直接浸提法[7]；脯氨酸（Pro）含量的测定采用磺基水杨酸法[8]；丙二醛（MDA）含量测定采用硫代巴比妥酸（TBA）比色法[8]；可溶性糖（SS）和蔗糖（Suc）含量的测定采用蒽酮比色法[8]；可溶性蛋白质的（SP）含量测定采用考马斯亮蓝染色法[8]；质膜相对透性（RMP）采用电导仪测定法[8]。超氧化物歧化酶（SOD）活性用 NBT 光化还原法测定[8]。

于 2009 年 8 月至 2010 年 11 月期间，每月对不同光强下的 6 个橡胶品种幼苗进行株高和基径的测定，每个光处理下选 5 株幼苗，即为 5 次重复。采用如下公式计算相对生长率（RGR）：

$$RGR=[\ln(d_2^2h_2)-\ln(d_1^2h_1)]/(t_2-t_1)$$

式中，d_1 和 d_2 分别为生长前期(2009 年 8 月)和试验终期(2010 年 11 月)橡胶幼苗的基径(cm)；h_1 和 h_2 则为对应时间幼苗的株高(cm)；t_1 和 t_2 分别为观测时间(month)[9]。

1.4 数据统计分析

主成分分析法参照王凯红等的方法[10]。计算各指标间的相关矩阵的特征向量及每个主成分的贡献率和累积贡献率，建立主成分方程、进行因子分析[11]。

隶属函数值计算法参照曾宪海[12]和韩瑞宏等[13]的方法，对测定的各项指标进行隶属函数值 U(xj)的计算并以平均数作为平均隶属度，对各橡胶品种进行耐逆境的综合评价。各指标隶属函数计算公式为：

$$U(X_i)=(X_i-X_{\min})/(X_{\max}-X_{\min})$$

式中，$U(X_i)$ 为测定指标的耐荫性隶属函数值，X_i 为各品种的指标测定值，$X_{\min}$ 和 $X_{\max}$ 分别为各材料中测定指标的最小值和最大值。其中，RMP 和 MDA 与耐性呈负相关，用反隶属函数计算其耐性隶属函数值，其计算公式为：

$$U(X_i)=1-(X_i-X_{i\min})/(X_{\max}-X_{\min})$$

采用双因素方差分析法检测光处理和品种因素对 6 个橡胶品种幼苗生理生化指标的影响，并进行 Duncan 多重比较。

2 结果与分析

2.1 遮荫对 6 个橡胶品种幼苗生长的影响

由表 1 可见，随着光强的减弱，‘热研 523’幼苗的相对生长速率(RGR)先升高后降低，并在 RI_{50} 条件下达到最大值，其余品种的 RGR 均呈逐渐下降的趋势。其中，在 RI_{50} 光照条件下，只有‘RRIM600’和‘云研 77-4’幼苗的 RGR 比对照(RI_{100})显著降低($P<0.05$)，而其余品种则与对照无显著差异($P>0.05$)；在 RI_{25} 处理条件下，所有品种的 RGR 均比对照显著降低，‘云研 77-4’、‘PR107’、‘云研 77-2’和‘热研 523’甚至比 RI_{50} 处理也显著降低；在 RI_5 光照条件下，所有品种均比对照和 RI_{50} 处理显著降低，它们比对照的降低幅度为 50.0%～69.8%，并以‘RRIM600’降幅最大，‘云研 77-4’、‘PR107’降幅较小。品种间比较而言，‘PRIM600’、‘PR107’、‘云研 77-4’的 RGR 在各光照条件下处于最大值或者与最大值品种无显著差异。综合以上分析可知，各橡胶品种幼苗的 RGR 存在显著差异，对遮荫处理的耐性也不尽相同，其中的‘PRIM600’‘PR107’、和‘云研 77-4’在各光照条件下均具有相对较高的 RGR，但品种‘PRIM600’的 RGR 在弱光(RI_5)条件下比对照降幅最大，‘云研 77-4’比对照降幅最小。所以，就幼苗 RGR 表现而言，大部分品种对 RI_{50} 遮荫综合耐荫性以品种‘云研 77-4’最好，其次为品种‘PRIM600’、‘PR107’，其余品种偏低。

2.2 遮荫对 6 个橡胶品种幼苗叶绿素含量的影响

由图 1 可见，从季节角度来看，各品种的总叶绿素含量(Chl)在干季时都比雨季大幅度下降，而 Chl a/b 值有明显上升。雨季时，‘热研 523’叶片的 Chl 含量随着光照强度的降低先升高后降低，并在 RI_{50} 处理时达到最高值，其余 5 个橡胶品种叶片的 Chl 含量均随光强减弱而逐渐升高，各品种遮荫处理大都显著高于对照(RI_{100})，在 RI_5 条件下比对照升幅为 90%～186%；在干季时，‘PR107’叶片的 Chl 含量随光强减弱而逐渐增加，其余 5 个品种叶片的 Chl均随光强减弱而先上升后降低，并均在RI_{50} 处

表 1 不同遮荫条件下 6 个橡胶品种幼苗叶片的相对生长速率

Table 1 Relative growth rate(RGR) for the seedlings of six *H. brasiliensis* varieties under different shading condition

处理 Treatment	相对生长速率 Relative growth rate/(cm·cm^{-1}·month^{-1})					
	RRIM600	PR107	GT1	云研 77-2 Yunyan 77-2	云研 77-4 Yunyan 77-4	热研 523 Reyan 523
RI_{100}	0.43±0.02aA	0.36±0.03aAB	0.26±0.03aBC	0.27±0.02aBC	0.38±0.02aAB	0.25±0.01aC
RI_{50}	0.26±0.02bAB	0.29±0.02aAB	0.23±0.01abB	0.25±0.01aB	0.29±0.02bAB	0.31±0.02aA
RI_{25}	0.24±0.04bA	0.18±0.05bAB	0.17±0.03bcAB	0.17±0.04bcAB	0.21±0.02cAB	0.13±0.01bB
RI_5	0.13±0.01cAB	0.12±0.02bAB	0.13±0.01cAB	0.11±0.01cB	0.19±0.03cA	0.10±0.04bB

注：RI_{100}、RI_{50}、RI_{25} 和 RI_5 分别表示处理光强是自然光强的 100%(对照)、50%、25%和 5%；同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异，同行不同大写字母表示品种间在 0.05 水平存在显著性差异。下同。

Note: RI_{100}, RI_{50}, RI_{25} and RI_5 stand for the treatments light intensity are 100%(CK), 50%, 25% and 5% of natural light intensity; Different normal letters in the same column indicate the significant difference among different treatments at 0.05 level, while different capitals in the same row indicate the significant difference among different provenances at 0.05 level; The same as below.

理时达到最高值，且 RI_{50} 和 RI_{25} 处理均不同程度高于对照，‘PR107’和‘GT1’在 RI_5 处理下分别高于对照 73％和 46％，而其余品种比对照降低 5％～33％，且以‘热研 523’降幅最大。同时，雨季各品种幼苗的 Chl a/b 在遮荫条件下均比对照大幅显著降低（RI_{50} 处理时的‘RRIM600’除外），并有随光强减弱而降低的趋势，在 RI_5 光强时比对照降低的幅度为 45％～103％，且除‘热研 523’外的品种间无显著差异；干季各品种幼苗的 Chl a/b 在遮荫条件下均比对照有一定程度降低，且随光照减弱均有先降低后升高的趋势，并均在 RI_{25} 光强时达到最低值，此时各品种比对照的降幅为 18％～34％，品种‘云研 77-4’的降幅最大。可见，在遮荫条件下干季和雨季各品种的 Chl 含量有均有升高的趋势，而同期 Chla/b 却有降低的趋势，且在雨季的升降幅度更大；在各光处理下各品种表现的升降幅度不一，其品种间的差异显著性大多不显著。各品种中以‘RRIM600’、‘云研 77-4’、‘云研 77-2’、‘PR107’和‘GT1’耐阴性较强，而‘热研 523’品种较弱。

2.3　遮荫对 6 个橡胶品种幼苗渗透调节物质含量的影响

由图 2 可见，从季节角度来看，各品种的可溶性糖（SS）在干季时都比雨季大幅度下降，而干季时可溶性蛋白（SP）、蔗糖（Suc）、脯氨酸（Pro）有明显上升。在雨季，6 个橡胶品种的 SP 和 Suc 均随着随光强减弱而下降，在 RI_5 处理时比对照降低的幅度分别为 49.0％～70.1％、37.9％～67.8％，‘云研 77-4’和‘热研 523’降幅最大，‘GT1’的降幅均最小。‘云研 77-2’和‘热研 523’叶片的 SS，及‘RRIM600’、‘PR107’和‘热研 523’叶片的 Pro 均随着光照强度的降低先升高后降低，并在 RI_{50} 处理时达到最高值，其余橡胶品种叶片的 SS 和 Pro 均随光强减弱而下降，在 RI_5 处理时比对照降低的幅度分别为 20.1％～38.9％、0.1％～50％，并以‘云研 77-2’和‘云研 77-4’降幅最大，‘热研 523’降幅均最小；在干季时，‘PR107’和‘云研 77-2’叶片的 SS，及‘GT1’、‘云研 77-2’和‘热研 523’叶片的 SP、Suc 和‘PR107’的 Suc 均为 RI_{50} 处理高于对照值，各品

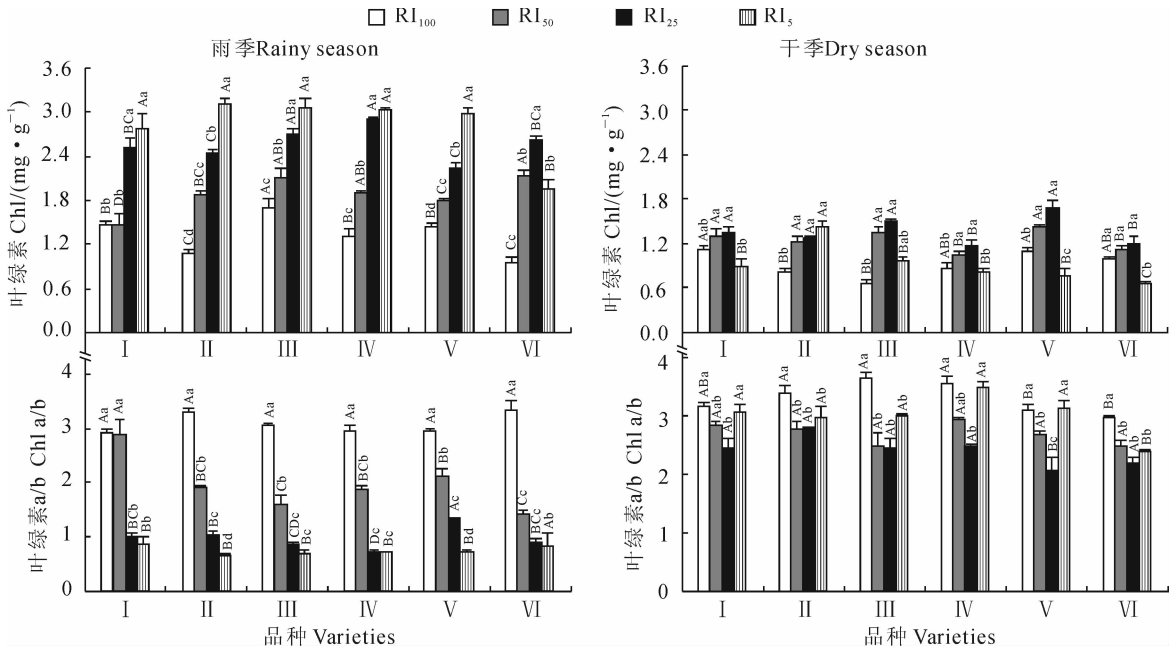

图 1　不同光强下干季和雨季 6 个橡胶品种幼苗叶片的叶绿素含量和叶绿素 a/b 值（n＝3）

不同小写字母表示同一品种不同光照间在 0.05 水平差异显著；不同大写字母表示相同光照下不同品种间在 0.05 水平差异显著；Ⅰ～Ⅵ. 试验品种名称：Ⅰ. RRIM600；Ⅱ. PR107；Ⅲ. GT1；Ⅳ. 云研 77-2；Ⅴ. 云研 77-4；Ⅵ. 热研 523；下同

Fig. 1　The chlorophyll contents and Chl a/b values in seedling leaf of six *H. brasiliensis* varieties under different light intensities in dry season and rainy season（n＝3）

Different normal letters above columns of the same variety indicate significant difference within different light intensities at 0.05 level by Student's *t*-test，and different capital letters indicate significant differences among different varieties under the same light intensity at 0.05；Ⅰ～Ⅵ. Six *H. brasiliensis* varieties：Ⅰ. RRIM600；Ⅱ. PR107；Ⅲ. GT1；Ⅳ. Yunyan 77-2；Ⅴ. Yunyan 77-4；Ⅵ. Reyan 523；The same as below

种在 RI_5 处理时的 SP、Suc 比对照降低的幅度分别为 32.2%～63.1%、1%～54.7%，各品种的 Pro 在 RI_{50}～RI_{25} 光范围下均比对照和 RI_5 处理下的值有一定程度降低，其降幅约为 15%～45%（‘云研 77-2’除外）。总之，在各光处理下各品种表现的升降幅度不一，表现有明显的显著差异；从品种间的比较可见，其差异显著性不明显，以对温度和光照相对较敏感的 SP、SS、Suc 和 Pro 含量高低来反映橡胶耐荫性的强弱，并表现为‘RRIM600’、‘PR107’、‘云研 77-4’、‘云研 77-2’强于‘GT1’和‘热研 523’。

2.4 遮荫对 6 个橡胶品种幼苗膜透性的影响

由图 3 可见，从季节角度来看，各品种的超氧化物歧化酶（SOD）、丙二醛（MDA）和质膜相对透性（RMP）在干季均明显高于雨季下的值。在雨季，6 个橡胶品种叶片的 SOD 和 MDA 均为对照高于（RI_{50}～RI_5）光处理范围内的值，而此光强范围升降

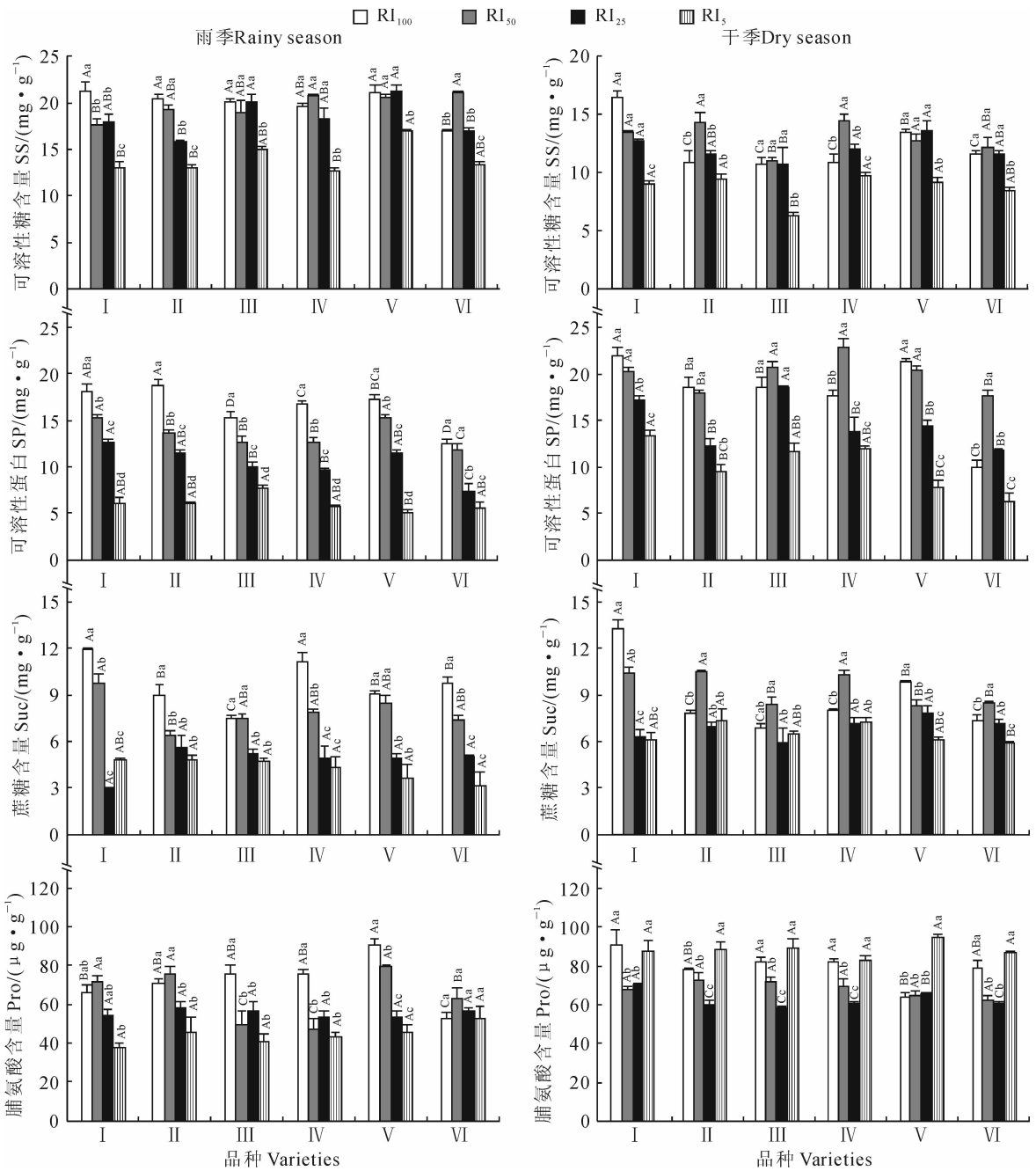

图 2 不同光强下干季和雨季 6 个橡胶品种幼苗叶片的渗透调节物质含量（n=3）

Fig. 2 The osmoregulation substance value in seedling leaf of six *H. brasiliensis* varieties under different light intensities in dry season and rainy season（n=3）

幅度不规律，但各品种的 SOD 均为 RI_5 处理下最低，比对照降幅为 37.8%～54.9%，而 RMP 与其相反，随着光照强度的降低而呈上升趋势，在 RI_5 处理时达到最高值，比对照升幅为 17%～64%；在干季时，‘GT1’和‘云研 77-4’叶片的 SOD 含量随光强减弱而下降，其余 4 个品种叶片的 SOD 均随光强减弱而先上升后降低，并均在 RI_{50} 处理时达到最高值，各品种在 RI_5 处理时比对照降低的幅度为 28.5%～50%。随着光强的减弱，各橡胶品种的 RMP 呈上升趋势，但在 RI_{25} 处理下‘RRIM600’、‘云研 77-2’和‘热研 523’的 RMP 高于 RI_5 处理下的值。各品种的 MDA 均为对照显著高于 RI_{50}～RI_5 遮光处理范围下的值，同样此光强范围内降低幅度不规律，在 RI_5 处理时比对照降低的幅度为 18.4%～45.2%。品种间比较而言，6 个橡胶品种间的差异显著性不明显；综合以上分析可知，各品种对遮荫处理的耐性也不尽相同，其中‘RRIM600’、‘云研 77-2’和‘云研 77-4’在 RI_5 处理下下具有相对高的 SOD，其余品种‘PR107’、‘GT1’和‘热研 523’的 SOD 在低光照条件（RI_5）下比对照降幅最大，所以，就幼苗的 SOD 表现而言，对弱光综合耐性以品种‘RRIM600’、‘云研 77-4’、‘云研 77-2’强于‘PR107’、‘GT1’和‘热研 523’。

总之，用以上任何单一项指标评价橡胶品种耐荫性都有片面性。所有指标对逆境的响应各有侧重。从而使得它们所提供的信息发生重叠。同时，

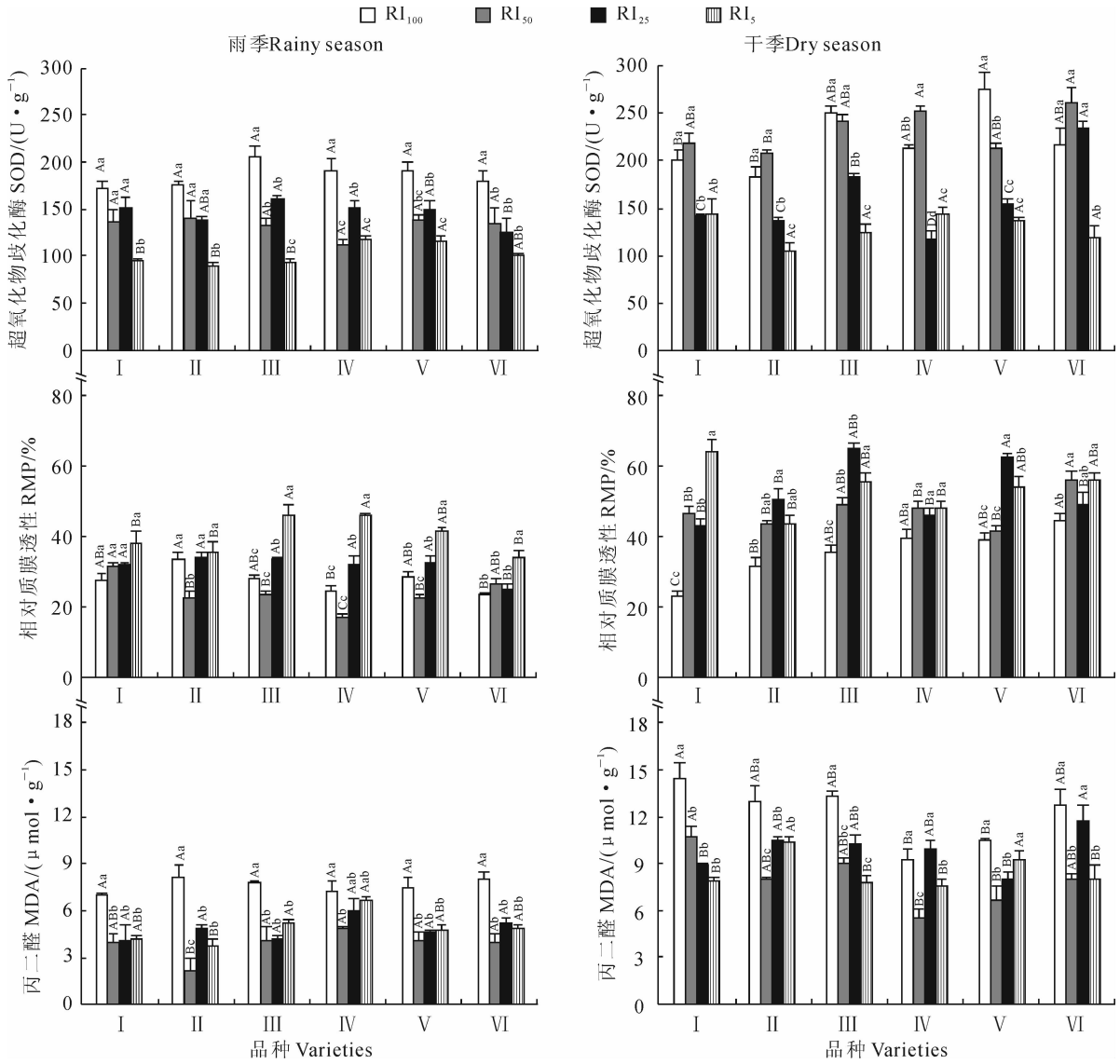

图 3　不同光强下干季和雨季 6 个橡胶品种幼苗叶片的超氧化物歧化酶、丙二醛和质膜相对透性（n=3）

Fig. 3　The SOD, MDA and RMP in seedling leaf of six *H. brasiliensis* varieties under different light intensities in dry season and rainy season (n=3)

由于各单项指标在橡胶耐性中所起的作用也不尽相同，所以若直接利用这些单一指标进行评价，则不能准确评价各橡胶品种耐荫性的适应性强弱。因此需要进行主成分分析。

2.5 橡胶品种耐荫性的主成分分析和综合性评价

2.5.1 主成分分析 经 9 个单项指标的主成分分析结果(表 2)表明，在干季前 3 个主成分的累积贡献率达 78.924%，即这 3 个综合指标反映了原指标 78.695%的信息，可代替原来 9 个单项指标对橡胶各品种幼苗的耐荫性进行综合评价，且各综合指标所代表的信息不再重叠。其中，第 1 主成分特征向量较大的有 Suc、SS 和 SP，其贡献率达 44.39%，这些参数是植物体内重要的能源物质和许多生理生化反应的基础[14]；第 2 主成分特征向量较大的为 Chl a/b 和 Pro，其贡献率为 22.409%，表明橡胶叶片的 Chl a/b和Pro相应变化能有效地吸收光能作出适

表 2 不同光强下 6 个橡胶品种干季和雨季生理生化指标的主成分分析结果

Table 2 Principal component analysis of physiological-biochemical indexes of six *H. brasiliensis* varieties under different light intensities in dry season and rainy season

季节 Season	主成分 Principal component	Suc	MDA	SS	RMP	Pro	Chl	Chl a/b	SOD	SP	特征值 Eigenvalue	贡献率 Contribution rate/%	累计贡献率 Accumulative contribution rate/%
干季 Dry season	1	0.26	−0.24	0.23	−0.20	−0.01	−0.02	0.13	0.00	0.24	4.00	44.39	44.39
	2	0.11	−0.06	−0.05	0.04	0.34	−0.37	0.43	−0.01	0.05	2.02	22.41	66.80
	3	0.00	−0.19	0.05	0.22	0.06	0.10	0.03	0.90	−0.06	1.10	12.13	78.92
雨季 Rainy season	1	0.28	0.28	−0.214	−0.34	0.05	−0.23	0.31	0.07	0.08	6.27	69.70	69.71
	2	−0.13	−0.52	0.47	0.25	0.16	0.06	−0.17	0.13	0.14	1.02	11.35	81.10

表 3 干季不同光强下 6 个橡胶品种生理生化指标的隶属函数值及耐性综合评价

Table 3 Subordinate function values U(X) of physiological-biochemical indexes and comprehensive evaluation of tolerance in six *H. brasiliensis* varieties under different light intensities in dry season

光处理 Light treatment	品种 Variety	SOD	MDA	SP	SS	Suc	RMP	Pro	Chl	Chl a/b	平均隶属度 Average of SF	耐性排序 Order of tolerance
RI_{100}	RRIM600	0.56	0.73	0.95	1.00	1.00	0.64	0.10	0.56	0.31	0.65	2
	PR107	0.46	0.46	0.75	0.45	0.26	0.44	0.46	0.85	0.16	0.48	5
	GT1	0.86	0.74	0.75	0.44	0.14	0.63	0.34	1.00	0.00	0.54	3
	云研 77-2	0.63	0.77	0.69	0.44	0.29	0.74	0.34	0.81	0.07	0.53	4
	云研 77-4	1.00	0.58	0.91	0.70	0.53	0.61	0.83	0.59	0.35	0.68	1
	热研 523	0.55	0.53	0.23	0.52	0.20	0.68	0.43	0.68	0.43	0.47	6
RI_{50}	RRIM600	0.67	0.41	0.85	0.70	0.61	0.49	0.73	0.38	0.51	0.60	6
	PR107	0.61	0.72	0.71	0.79	0.62	0.81	0.61	0.45	0.56	0.65	3
	GT1	0.80	0.61	0.87	0.46	0.34	0.77	0.61	0.34	0.73	0.62	5
	云研 77-2	0.86	1.00	1.00	0.81	0.61	1.00	0.69	0.64	0.44	0.78	1
	云研 77-4	0.63	0.87	0.85	0.64	0.33	0.80	0.82	0.26	0.61	0.65	4
	热研 523	0.92	0.73	0.69	0.57	0.35	0.67	0.88	0.54	0.72	0.67	2
RI_{25}	RRIM600	0.22	0.62	0.66	0.63	0.07	0.49	0.68	0.34	0.75	0.50	4
	PR107	0.76	0.30	0.34	0.51	0.17	0.73	0.93	0.47	0.91	0.57	1
	GT1	0.45	0.46	0.74	0.43	0.02	0.44	1.00	0.18	0.75	0.50	3
	云研 77-2	0.07	0.51	0.46	0.57	0.17	0.48	0.93	0.51	0.74	0.49	5
	云研 77-4	0.29	0.72	0.49	0.72	0.26	0.46	0.80	0.00	1.00	0.53	2
	热研 523	0.19	0.44	0.37	0.51	0.15	0.42	0.94	0.41	0.54	0.44	6
RI_{5}	RRIM600	0.23	0.00	0.43	0.26	0.03	0.32	0.18	0.77	0.36	0.29	2
	PR107	0.00	0.17	0.20	0.30	0.20	0.36	0.18	0.27	0.43	0.23	4
	GT1	0.09	0.14	0.00	0.13	0.00	0.16	0.17	1.00	0.29	0.22	5
	云研 77-2	0.23	0.58	0.35	0.34	0.18	0.01	0.31	0.85	0.11	0.33	1
	云研 77-4	0.19	0.45	0.10	0.28	0.03	0.16	0.00	0.89	0.33	0.27	3
	热研 523	0.12	0.13	0.33	0.00	0.08	0.00	0.14	0.71	0.41	0.21	6

应性调节；第 3 主成分特征向量与 SOD 密切相关，其贡献率达到 12.126%，SOD 是植物抗氧化保护系统的关键酶[15]，表明橡胶叶片 SOD 活性升高能有效地清除弱光逆境产生过量活性氧，保护植物细胞免受伤害。

同时，雨季前 2 个主成分的累积贡献率达 81.053%，能反映了原指标的大部分信息。其中，第 1 主成分特征向量较大的有 Suc、Chl a/b 和 MDA，其贡献率达 69.705%，Chl a/b 和 MDA 值与植物耐荫性呈负相关，Chl a/b 和 MDA 值降低有利于提高植物的抗性能力，第 1 主成分已把 6 个橡胶品种 69.705%的信息反映出来；第 2 主成分特征向量与 SS 密切相关，其贡献率为 11.348%，表明随着光强减弱橡胶叶片的 SS 也随之明显减少。

主成分中各指标的特征向量代表了各变量对相应的主成分作用权数，即各单项指标对综合指标的贡献大小。可见，干季和雨季条件下，橡胶叶片 Suc、SS、Chla/b 均为主成分特征向量较大的相同指标，而 SP、Pro、SOD 和 MDA 在干季和雨季各有侧重，这 7 个综合指标的贡献率不同、在评价橡胶的抗性中所起的作用也不同。因此，需对测定的 9 个指标进一步进行隶属函数分析，并求平均值，对橡胶耐荫性顺序进行综合评价[10]。

2.5.2　隶属函数分析　运用隶属函数公式对干季和雨季各橡胶品种所有 9 个生理指标 U 值进行计算及平均值作为平均隶属度（表 3 和表 4）。

表 3 结果显示，干季除了‘PR107’和‘热研 523’在 RI_{100} 处理下平均隶属度偏低（<0.5）外，其它品种在 RI_{100}～RI_{50} 光照范围内的平均隶属度为 0.5～0.8 范围内；在 RI_{25} 处理下，除了‘云研 77-4’和‘PR107’的平均隶属度在 0.5 以上，其它品种在此光处理下的平均隶属度均在 0.4～0.5 以内；在 RI_5 处理下，各品种的平均隶属度均在 0.2～0.3 范围内，表现为光处理下的最低值。不同橡胶品种在同一光强下的适应能力表现不一。从强光（RI_{100}）和弱光（RI_5）下综合表现比较其耐阴性强弱，大致顺序

表 4　雨季不同光强下 6 个橡胶品种生理生化指标的隶属函数值及耐性综合评价

Table 4　Subordinate function values U(X) of physiological-biochemical indexes and comprehensive evaluation of tolerance in six *H. brasiliensis* varieties under different light intensities in rainy season

光处理 Light treatment	品种 Variety	SOD	MDA	SP	SS	Suc	RMP	Pro	Chl	Chl a/b	平均隶属度 Average of SF	耐性排序 Order of tolerance
RI_{100}	RRIM600	0.70	0.66	0.95	1.00	1.00	1.00	0.47	0.77	0.17	0.75	1
	PR107	0.87	0.57	0.89	0.98	0.68	0.61	0.00	0.77	0.14	0.61	4
	GT1	1.00	0.50	0.75	0.87	0.51	0.70	0.28	0.66	0.11	0.60	5
	云研 77-2	0.86	0.24	0.85	0.81	0.92	0.61	0.28	0.84	0.14	0.62	3
	云研 77-4	0.74	0.73	1.00	0.90	0.67	0.80	0.38	0.94	0.00	0.68	2
	热研 523	0.78	0.55	0.54	0.49	0.76	0.49	0.72	1.00	0.00	0.59	6
RI_{50}	RRIM600	0.41	0.71	0.75	0.58	0.76	0.43	0.35	0.78	0.17	0.55	3
	PR107	0.43	1.00	0.63	0.77	0.38	0.51	0.28	0.57	0.54	0.57	2
	GT1	0.37	0.68	0.56	0.72	0.50	0.38	0.77	0.47	0.65	0.57	2
	云研 77-2	0.20	0.54	0.56	0.93	0.55	0.40	0.83	0.56	0.54	0.57	2
	云研 77-4	0.42	0.68	0.74	0.92	0.62	0.55	0.21	0.61	0.45	0.58	1
	热研 523	0.39	0.70	0.50	0.98	0.50	0.22	0.52	0.45	0.70	0.55	3
RI_{25}	RRIM600	0.53	0.68	0.55	0.61	0.00	0.52	0.68	0.28	0.87	0.52	1
	PR107	0.41	0.54	0.48	0.37	0.30	0.34	0.61	0.31	0.85	0.47	4
	GT1	0.61	0.67	0.37	0.86	0.25	0.00	0.65	0.19	0.92	0.50	2
	云研 77-2	0.54	0.35	0.33	0.65	0.22	0.45	0.71	0.10	0.97	0.48	3
	云研 77-4	0.51	0.59	0.47	0.99	0.22	0.06	0.70	0.41	0.74	0.52	1
	热研 523	0.30	0.50	0.18	0.50	0.23	0.38	0.64	0.23	0.90	0.43	5
RI_5	RRIM600	0.03	0.06	0.19	0.27	0.19	0.22	0.94	0.03	0.99	0.32	3
	PR107	0.00	0.00	0.07	0.04	0.21	0.51	0.85	0.00	1.00	0.30	4
	GT1	0.05	0.03	0.08	0.04	0.21	0.02	1.00	0.15	0.92	0.28	5
	云研 77-2	0.25	0.15	0.05	0.00	0.15	0.41	0.90	0.04	0.98	0.33	2
	云研 77-4	0.23	0.11	0.00	0.49	0.08	0.26	0.86	0.06	0.98	0.34	1
	热研 523	0.10	0.20	0.04	0.09	0.02	0.21	0.72	0.54	0.56	0.28	6

为‘云研 77-2’>‘RRIM600’>‘云研 77-4’>‘PR107’>‘GT1’>‘热研 523’。

表 4 显示，雨季橡胶各品种平均隶属度(U 值)于 RI_{100}、RI_{50}、RI_{25} 和 RI_5 光处理下的分别均在 0.59～0.75、0.55～0.58、0.52～0.43 和 0.34～0.28范围内，RI_5 光强依然为各光处理下的最低的值。同样，按强光(RI_{100})和弱光(RI_5)下综合表现比较其耐阴性强弱，大致顺序为‘云研 77-4’>‘云研 77-2’>‘RRIM600’>‘PR107’>‘GT1’>‘热研 523’。

为了能够比较全面地反映橡胶各品种的耐荫性，通过隶属函数法将强光(RI_{100})和弱光(RI_5)下 9 个生理生化指标对供试品种耐荫性进行综合评价，按平均隶属度高低分为 3 级。Ⅰ级(干季：>0.65、>0.27；雨季：>0.62、>0.32)为高耐性品种，包括‘RRIM600’、‘云研 77-4’和‘云研 77-2’；Ⅱ级(干季：>0.53、>0.23；雨季：>0.60、>0.28)为中耐性品种，包括‘GT1’和‘PR107’；Ⅲ级(干季：>0.47、>0.21；雨季：>0.59、>0.28)为低耐性品种，包括‘热研 523’。

3 讨 论

自然降温和光照强度变化对植物的影响是一个复杂的生理过程，而植物抵抗逆境的能力又是一个多系统的综合生理反应。本研究中 6 个橡胶品种叶片的各指标随着温度与光强的降低变化趋势不一，各品种抗逆机制不同、对某一具体指标的反应也不尽相同。采用单一指标难以全面准确地反映植物的抗逆性强弱，应该用多种指标来综合评价作物对逆境的适应能力。因而，采用主成分与隶属函数相结合的方法，找出指标间的内在联系以及与植株抗逆性密切相关的重要指标，既能减少评价指标的数量，又能保留原有指标的绝大部分信息[12-13]。一般光强的变化常伴随着温度的改变，自然条件下温度呈现季节性波动，从而导致了叶片功能的变化[16]。本试验在测定各项生理指标基础上，采用主成分分析法将原来 9 个彼此相关的指标转换成 2 ～ 3 个相互独立的新指标，依据各指标的累积贡献率及特征向量大小确定 SS、Suc、SP、SOD、Chl a/b、Pro 和 MDA 为橡胶抗逆性评价的主要指标。

从本实验结果来看，干季和雨季时 6 个橡胶品种叶片的 SS、Suc、SP 和 SOD 随着光强的减弱而总体上呈下降趋势，均表现为 RI_5 光强下明显低于 RI_{100}～ RI_{25} 光强范围的值，这暗示着遮荫使叶片中碳水化合物的积累量降低。因为当光合作用强时，叶绿体形成较多的磷酸丙糖，运输到细胞溶质，形成较多蔗糖；当光合作用弱时，运输到细胞溶质的磷酸丙糖少，蔗糖的合成速度减慢，保留在叶绿体里的磷酸丙糖就转化成淀粉，当然这也可能与遮荫后呼吸作用增强、消耗的光合产物增加等方面有关。SOD 活性明显降低表明，弱光下抵御活性氧等有害物质的能力也明显减弱，植物体内积累的高含量活性氧导致叶绿体内的 SOD 失活或降解[17]。干季时，温度降低，橡胶叶片的 Pro 和 Chl a/b 在 RI_{100} 和 RI_5 处理下升高，而 Chl 与 Chl a/b 呈相反趋势，这说明幼苗叶片以维持膜结构的完整性和膜正常功能的进行，从而起到保护植株免受逆境的伤害作用，这时植株生理上表现明显的胁迫，光合作用受到一定影响。在极弱光强(RI_5)下，各品种的 RMP 及干季的 MDA 呈升高趋势，表现出细胞膜的膜质过氧化，说明逆境导致细胞膜受伤害。以上指标与橡胶抗性关系密切，可作为橡胶幼苗抗逆性的评价指标。

在光照和温度协同作用逆境下，植株叶片的各生理生化指标变化能反映出受逆境伤害的程度[14]。而由于本试验期间的干季时温度偏高(暖冬)，在各遮荫条件下植株没有造成极端低温的影响，这暗示温度和弱光照协同胁迫作用减弱，偏重于光照单因素引发植物体代谢失衡。而干季橡胶品种的 SOD、SP、Chl a/b、Pro、RMP 和 MDA 的含量均高于雨季下的值，它们的增加积累表明对逆境环境下表现出适应性调节作用，如在干季的弱光强(RI_5)下 RMP 和 MDA 含量上升，即说明植物体内活性氧的产生与清除的动态平衡没有维持在良好的水平。耐逆境(低温和光照)强的橡胶品种可维持相对高的 SS、Suc 和 SP 含量以及 Pro 的积累，而 MDA 含量降低，这表明其清除 H_2O_2 的能力强，膜结构受损相对较轻。经以上试验数据比较分析，本实验中橡胶各品种幼苗在强光和弱光环境下适应能力强弱依次顺序大致为：‘RRIM600’>‘云研 77-4’>‘云研 77-2’>‘PR107’>‘GT1’>‘热研 523’。

总体来看，在重度遮荫(RI_5)光强下，对橡胶生长非常不利，叶片的膜脂过氧化作用加剧使得整个膜系统受到一定伤害，使得各生理指标产生明显变化。而在 RI_{50}～RI_{25} 中光强下，橡胶幼苗叶片生长发育良好，表现出能满足其生长和生理的需要，且从生理生化指标的变化幅度来看，膜系统没有受到明显的损伤。目前，对于生产上不同生境的光照强度及日辐射均随着地形的变化而变化，选择适宜的品

种种植尤为关键。因此，文中各品种的适应能力强　　弱可以为种植区域的选择提供一定参考价值。

参考文献：

[1] LI G H(李国华)，TIAN Y H(田耀华)，NI SH B(倪书邦)，*et al*. Advances in physioecology of rubber tree(*Hevea brasiliensis*)[J]. *Ecology and Environmental Sciences*(生态环境学报)，2009，**18**(3)：1 146－1 154(in Chinese).

[2] CRAWFORD R M. Studies in plant survival，ecological case histories of plant adaptation to adversity[M]. Oxford Boston：Blackwell Scientific Publication，1989.

[3] HE J(何　洁)，LIU H X(刘鸿先)，WANG Y R(王以柔)，*et al*. Low temperature and photosynthesis of plants[J]. *Plant Physiol. Comm.*(植物生理学通讯)，1986，(2)：1－6(in Chinese).

[4] WANG L F(王立丰)，CHEN Y Y(陈月异)，TIAN W M(田维敏). Review and perspective on the photosynthesis of *Hevea brasiliensis*[J]. *Chin. J. Trop Crops*(热带作物学报)，2011，**32**(1)：176－181(in Chinese).

[5] TIAN Y H(田耀华)，YUAN H F(原慧芳)，LONG Y F(龙云锋)，*et al*. Influence of growth light intensity on photosynthetic characteristics in six varieties of *Hevea brasiliensis* seedlings[J]. *J. Trop Subtrop Bot.*(热带亚热带植物学报)，2012，**20**(3)：270－276(in Chinese).

[6] YUE H(岳　海)，XIONG ZH Y(熊朝阳)，PAN Y W(潘育文). Intensity of resistance of *Macadamia* seedlings to phosphorus[J]. *Chin. J. Trop Crops*(热带作物学报)，2010，**31**(3)：355－400(in Chinese).

[7] 陈建勋，王晓峰. 植物生理学实验指导(第 2 版)[M]. 广州：华南理工大学出版社，2006.

[8] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京：高等教育出版社，2006，5.

[9] BALTZER J L，THOMAS S C. Determinants of whole-plant light requirements in Bornean rain forest tree saplings[J]. *Journal of Ecology*，2007，95：1 208－1 221.

[10] WANG K H(王凯红)，LING J H(凌家慧)，ZHANG L H(张乐华)，*et al*. Analysis of principal components and subordinate function on heat tolerance of two seedlings of *Rhododendron subgenus hymenanthes*[J]. *J. Trop. Subtrop. Bot.*(热带亚热带植物学报)，2011，**19**(5)：412－418(in Chinese).

[11] XIE H X(谢恒星)，CAI H J(蔡焕杰)，ZHANG ZH H(张振华)，*et al*. Research on muskmelon growth formula in greenhouse based on principal component analysis[J]. *Agric. Res. Arid Areas*(干旱地区农业研究)，2009，**27**(6)：134－138(in Chinese).

[12] ZENG X H(曾宪海)，AN F(安　锋)，CAI M D(蔡明道)，*et al*. Analysis of the principal component and the subordinate function on rubber seedling drought resistance under hypertonic solution stresses[J]. *Chin. Agric. Sci. Bull.*(中国农学通报)，2010，**26**(1)：260－264(in Chinese).

[13] HAN R H(韩瑞宏)，LU X SH(卢欣石)，GAO G J(高桂娟)，*et al*. Analysis of the principal components and the subordinate function of alfalfa drought resistance[J]. *Acta Pratac. Sin*(草地学报)，2006，**14**(2)：142－146(in Chinese).

[14] PAN Y ZH(潘远智)，JIANG M Y(江明艳). Effects of shade on the photosynthetic characteristics and growth of *Poinsettia*[J]. *Acta Pratac. Sin.*(园艺学报)，2006，**33**(1)：100(in Chinese).

[15] CAI ZH Q(蔡志全)，CAO K F(曹坤芳)，FENG Y L(冯玉龙)，*et al*. Effect of low nocturnal temperature stress on fluorescence characteristics and active oxygen metabolism in leaves of *Garcinia hanburyi* seedlings grown under two levels of irradiance[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.*(应用生态学报)，2003，**14**(3)：326－331(in Chinese).

[16] LIN ZH F(林植芳)，LIN G ZH(林桂珠)，KONG G H(孔国辉)，*et al*. Effect of irradiance and winter temperature on physiological properties of leaves of three subtropical trees[J]. *J. Trop. Subtrop. Bot.*(热带亚热带植物学报)，1994，**2**(3)：54－61(in Chinese).

[17] ZHAI M G(翟玫瑰)，LI J Y(李纪元)，XU Y CH(徐迎春)，*et al*. Effects of Shading on growth and physiological characteristics of *Camellia japonica* seedlings[J]. *Forest Research*(林业科学研究)，2009，**22**(4)：533－537(in Chinese).