

# 小浆果光合特性研究进展

杨文，于泽源，李兴国

(东北农业大学 园艺学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

**摘要:**文章综述了越橘、树莓、草莓、沙棘等小浆果品种、叶龄叶位、气孔、光合色素等内部因素以及光照、水分、温度、CO<sub>2</sub>浓度等环境因素对小浆果光合作用的影响,综合分析阐述了小浆果光合特性的研究进展。

**关键词:**小浆果;光合特性;内部因素;环境因素

**中图分类号:**S 663   **文献标识码:**A   **文章编号:**1001—0009(2014)22—0196—04

小浆果泛指果实相对较小、柔嫩多汁的一类果树树种。小浆果类果树大多为灌木,少部分为小乔木、藤本和多年生草本植物,主要包括越橘(*Vaccinium*)、树莓(*Rubus*)、沙棘(*Hippophae*)、茶藨子(*Ribes*)、草莓(*Fragaria*)、五味子(*Schisandr*)、酸浆(*Physalis*)等<sup>[1]</sup>。小浆果果肉细腻、风味独特,其营养价值非常高,含有丰富的糖、酸、蛋白质、氨基酸、膳食纤维和维生素等营养物质,还含有超氧化物歧化酶、过氧化氢酶等酶类,这类酶具有抗氧化的作用,能够清除体内的自由基,延缓机体衰老,对人体健康非常重要。小浆果堪称第三代水果,其中,树莓被誉为“黄金水果”,蓝莓被誉为“世界浆果之王”<sup>[2-3]</sup>。

国内外关于作物光合作用的研究报道比较多,但大部分集中于小麦<sup>[4]</sup>、玉米<sup>[5]</sup>、水稻<sup>[6]</sup>等大田作物,番茄<sup>[7]</sup>、黄瓜<sup>[8]</sup>等蔬菜以及苹果<sup>[9]</sup>、梨<sup>[10]</sup>、李树<sup>[11]</sup>等乔木果树的研究,对于小浆果光合特性的研究尚鲜见报道。文章综述了越橘、树莓、草莓、沙棘等小浆果光合特性的相关研究,以期为小浆果的生产栽培研究提供参考。

## 1 小浆果光合作用的基本特性

小浆果的光合作用,在基本过程以及变化规律上与其它植物相似,光合强度有着日变化和年变化。在自然生长状态下,植物光合日变化曲线一般有2种类型,一种为单峰型,即中午光合速率最高,另一种为双峰曲线,上、下午光合速率各出现1个峰值,即存在明显的光合

“午休”现象。

光合午休是普遍存在的现象<sup>[12-14]</sup>,李六林等<sup>[15]</sup>对树莓的光合特性进行了研究,指出树莓光合速率的日变化有明显的光合午休现象,季节性变化也呈双峰变化规律。光合午休与中午光照强度大、空气湿度低、气温高以及胞间CO<sub>2</sub>亏缺等因素有关。许多学者认为空气湿度是光合午休的重要影响因子,苏培玺等<sup>[16]</sup>以‘鬼怒甘’草莓品种为试材,研究了其光合特性及对CO<sub>2</sub>浓度升高的响应,结果表明,中午空气湿度迅速下降到最低点,叶片与空气之间的水蒸气压达到最大值,使其进行光合午休。赵玲珍等<sup>[17]</sup>对3种树莓光合特性的研究中也指出,其光合作用存在午休现象,是由于中午温度高、蒸腾速率过旺、大气相对湿度较低,导致气孔关闭引起的。苏培玺等<sup>[16]</sup>、赵玲珍等<sup>[17]</sup>的研究都认为“午休”现象是由气孔导度引起的,张大鹏等<sup>[18]</sup>认为叶片同化CO<sub>2</sub>的叶肉阻力是光合作用出现“午休”的真正原因。

## 2 影响小浆果光合特性的内部因素

### 2.1 品种

根据文献报道,农作物不同基因型间的光合能力是有差异的<sup>[19]</sup>,Jiang等<sup>[20]</sup>在研究中指出,同一作物的不同品种或品系间光合速率存在一定的差异。刘兆玲等<sup>[21]</sup>对‘园蓝’、‘夏普蓝’和‘奥尼尔’3个蓝莓品种进行了光合特性的比较研究,得出‘园蓝’的最大净光合速率和表观量子效率最大,表明其光合能力和抗逆性均最强,而‘奥尼尔’在同等条件下光合能力最弱,抵抗不良环境的能力也差,这些差异都与基因型有关。赵玲珍等<sup>[17]</sup>利用TPS-1便携式光合测定系统,对3个树莓品种的光合特性进行了比较研究,得出A品种的光合午休现象明显,B、C品种不甚明显,这是由品种遗传特性和组织结构差异引起的,且受自身生物学特性(叶片内部面积大小、组织不同等)的影响,A品种的蒸腾速率始终明显低于B、C品种。燕丽萍等<sup>[22]</sup>对4种草莓的光合特性进行了研究,

**第一作者简介:**杨文(1989-),女,硕士研究生,研究方向为果树生理生态学。E-mail:yangwency77@163.com。

**责任作者:**于泽源(1961-),男,博士,教授,博士生导师,研究方向为果树生理生态学。E-mail:yzy@neau.edu.cn。

**基金项目:**黑龙江省研究生创新科研资金资助项目(YJSCX2012-038HLJ)。

**收稿日期:**2014—09—04

得出这 4 个品种草莓的单叶片光合速率变化曲线均呈双峰型,但是不同品种间峰值大小、出峰时间不同,其中‘美香莎’总体光合效率最高。

## 2.2 叶龄叶位

由于叶片形成时的生理基础和环境条件不同,不同部位叶片的光合强度存在差异,果树单叶光合速率变化表现出“低-高-低”的规律,一般叶片初展时,光合速率很低,随叶片生长,光合速率提高,叶片完全成熟时,光合速率达到峰值,随着叶片的衰老脱落,光合速率逐渐下降。

张广华等<sup>[23]</sup>以‘达赛莱克特’草莓品种为试材,研究了不同叶位叶片的光合特性,得出光合速率为上位叶<下位叶<中位叶,饱和光强及光补偿点高低均为上位叶<下位叶<中位叶, $\text{CO}_2$  补偿点、饱和点也因叶位不同而存在差异。在此研究中还得出,光合特性与叶龄存在一定关系,当草莓叶片刚展开时,叶绿素含量和光合速率均较低,随叶龄的增大,叶绿素含量和光合速率逐渐增加,15 d 时达到高峰,之后光合速率缓慢降低,而叶绿素含量在 15~40 d 内较稳定,随后也逐渐下降,表明不同叶龄叶片中叶绿素含量的变化对其光合特性产生了影响。宋于洋等<sup>[24]</sup>对不同生育期(迅速生长期 6 月、果实成熟期 9 月)沙棘叶片的光合速率进行了研究,得出 6 月光合速率高于 9 月,表明不同叶龄的沙棘叶片光合能力不同,生长期叶片较嫩,有助于光合作用,果实成熟期叶片开始老化、功能渐退,主要进行果实内部糖分等物质的转化。

## 2.3 气孔

根据 Farquhar 等<sup>[25]</sup>的观点,如果胁迫使气孔导度减小而叶肉细胞仍在活跃地进行光合,胞间  $\text{CO}_2$  浓度明显下降,气孔限制值升高,这种情况是典型的气孔限制因素,干旱胁迫对光合的影响首先表现在气孔关闭<sup>[26]</sup>;反之,如果叶肉细胞本身光合能力显著下降,使其利用  $\text{CO}_2$  的能力降低,从而使胞间  $\text{CO}_2$  浓度升高,气孔限制值下降,为典型的非气孔限制因素。秦景等<sup>[27]</sup>以不同浓度的 NaCl 溶液处理沙棘,研究对其幼苗生长及光合特性的影响,结果表明,沙棘净光合速率下降的原因短期内以气孔限制为主,长期则以非气孔限制因素为主。

## 2.4 光合色素与叶绿素荧光特性

光合过程中吸收光能的色素有叶绿素(叶绿素 a、叶绿素 b)和类胡萝卜素(胡萝卜素、叶黄素),目前基本认同叶绿素在光化学反应中起着重要作用,其中,叶绿素 a 是植物利用光能的主要色素,叶绿素 b 是辅助色素。叶绿素含量高低是反映植物光合能力的重要指标之一,关于叶绿素含量与果树光合作用的关系,各研究报告不一,一些研究表明叶绿素含量和光合作用密切相关<sup>[28]</sup>;而另一些研究发现其含量与光合作用无直接相关,燕丽

萍等<sup>[22]</sup>对 4 种草莓光合特性的研究中,得出了叶绿素的含量与光合速率并不呈相应比例关系的结论。

叶绿素荧光动力学技术被称为测定叶片光合功能快速、无损伤的探针,其参数是反映植物叶片 PSII 生理状况的良好指标,是光合作用“内在性”的体现<sup>[29]</sup>。叶片 PSII 对环境胁迫非常敏感,在水分、盐、高温等胁迫下,叶绿素荧光参数  $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{\text{PSII}}$  和  $qP$  均显著降低,而非荧光淬灭系数 NPQ 升高,这表明胁迫下,光系统电子传递活性降低,PSII 天线色素捕获的光能没有用于光合作用,更多的以热能形式耗散了<sup>[30]</sup>。魏海蓉<sup>[31]</sup>以高丛蓝莓品种‘都克’试管苗为试材,研究了高温胁迫下外源 NO 对其 PSII 光化学活性和抗氧化系统的影响,结果表明,高温影响了 PSII 的光化学活性,使其光合机制受到了一定程度的损害。

## 3 影响小浆果光合特性的环境因素

### 3.1 光照

光照条件包括光照强度、光质、光照时间等因素,这些因素不但是光合作用的原动力,而且还调节光合酶活性与叶片气孔开度,进而影响  $\text{CO}_2$ 、水分的进出,因此,光照是决定小浆果生产力的重要环境因素<sup>[32-33]</sup>。

当光补偿点介于  $0\sim 10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,为阴生植物;光补偿点大于  $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,为阳生植物。研究表明,大多数小浆果的光补偿点较低,具有耐阴树种的特性,属于阴生植物。李六林等<sup>[15]</sup>以美国红树莓为试材,对其光合特性进行了研究,得出红树莓的光饱和点明显低于梨、核桃等落叶果树,而且光补偿点较低,表明对强光的要求不高,具有耐阴的特点。杨俊霞等<sup>[34]</sup>以美国黑莓‘赫尔’为试材,研究了遮荫对其生长及光合特性的影响,得出透光率 50% 处理植株的叶绿素含量显著高于全光处理的植株,表明美国黑莓具有一定的耐阴性。迟伟<sup>[35]</sup>对遮荫条件下草莓光合特性的研究中也得出了同样的结论,遮荫条件下,叶绿素含量升高,表观量子效率增加,利用植株吸收更多的光,从而提高其光合速率。孙山等<sup>[36]</sup>以 4 个高丛蓝莓品种为试材,研究了其光合作用对环境因子的响应,高丛蓝莓品种的光补偿点普遍较低,其中‘日出’的光补偿点最低 ( $18.22 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),表明高丛蓝莓具有耐阴生树种的特性。Su<sup>[37]</sup>以蓝莓品种‘Bluecrop’为试材,在不同遮阴条件下,研究了其生长和光合特性,探寻对其生长的最佳光照条件,结果随着遮阴程度的增加,非光化学淬灭系数增加,而量子产值、电子传递速率以及  $\text{CO}_2$  同化率均降低,当光强达到最大光照的 83% 时,有较低的气孔导度,蒸腾速率达到饱和程度,表明一定程度的光照利于蓝莓进行光合作用,促进其生长。

### 3.2 温度

光合作用是由一系列酶催化的化学反应,而温度直

接影响光合酶的活性。高温下,植物光合速率下降的原因有2个:一是植物蒸腾加剧,气孔导度降低,CO<sub>2</sub>传导受限;二是当温度高于某一特定值,光呼吸大幅度上升,光合速率急剧下降。长期高温胁迫可明显降低植物净光合速率、叶绿素含量和光化学效率等。温度不仅影响植物的净光合速率,而且对气孔导度和胞间CO<sub>2</sub>浓度也产生一定的影响。宋于洋等<sup>[24]</sup>对不同生育期沙棘叶片的光合速率与其环境因子日变化规律进行了研究,得出6月份气温比沙棘叶温高2.9℃,9月份气温比叶温高1.8℃,当6月气温高于27.8℃,9月气温高于25.8℃时,沙棘气孔开始关闭,气孔导度迅速下降,抑制蒸腾速率的继续增大,表明高温影响了沙棘叶片气孔的开闭,进而影响其光合作用。

### 3.3 水分

水分是植物体重要的组成成分,是植物生命活动不可缺少的,因而也是影响植物光合作用最重要的环境因子之一。水分充足时,植物才能保持直立状态、叶片才能舒展,有利于光合作用的进行。

Raluca-Petronela等<sup>[38]</sup>研究了干旱条件下,经呋喃甾醇糖苷处理的草莓生长状况及相应的光合特性,得出干旱胁迫降低了草莓的根冠比、PSII参数和有效电子传递速率,光合速率、水分利用效率也出现降低现象,表明草莓的生长及光合作用的顺利进行需要充足的水分。阮成江等<sup>[39]</sup>对半干旱黄土丘陵区沙棘的光合特性及其影响因子进行了研究,得出7月份光合速率达到年峰值,主要是因为7月份降雨较多,水分供应充足,利于沙棘光合作用的进行。刘瑞香<sup>[40]</sup>研究了不同土壤水分条件对中国沙棘和俄罗斯沙棘光合的影响,结果表明土壤水分状况良好时,无论是中国沙棘雌株、雄株,还是俄罗斯沙棘雌株、雄株,光合速率最大值均为干旱胁迫时的3倍左右,而且峰值出现的时间随土壤水分条件的变化而改变。

### 3.4 CO<sub>2</sub>浓度

CO<sub>2</sub>是绿色植物光合作用的原料,它的浓度高低影响光合作用暗反应的进行,在一定范围内提高CO<sub>2</sub>浓度能提高光合作用的速率。苏培玺等<sup>[16]</sup>研究了日光温室草莓对CO<sub>2</sub>浓度升高的响应,1d中CO<sub>2</sub>浓度的变化呈中午低,早晚高的凹形曲线,随CO<sub>2</sub>浓度的增加,低光强下Pn的增长速率减小,并且气孔导度明显增大,在1000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>光强下,CO<sub>2</sub>饱和点为943.3 μmol/mol,CO<sub>2</sub>补偿点为91.7 μmol/mol。张广华等<sup>[23]</sup>通过测定草莓光合速率对光强及CO<sub>2</sub>的响应,研究了叶片的光合特性,得出CO<sub>2</sub>浓度增加至大气CO<sub>2</sub>浓度的2倍时,光合速率也增加近2倍,表明CO<sub>2</sub>对光合速率的影响极大。王贞红等<sup>[41]</sup>研究了CO<sub>2</sub>增加对江孜沙棘光合特性的影响,当CO<sub>2</sub>浓度升高时,沙棘同化

CO<sub>2</sub>和对光能利用效率的能力均提高,水分利用效率同样提高,但当CO<sub>2</sub>浓度超过600 μmol/mol时,其光合能力稍有下降,表明沙棘光合作用会产生CO<sub>2</sub>过饱和现象。

### 4 结语

目前,关于小浆果光合作用的研究主要包括光合机理与调节、环境因素以及植株生长状况、品种特性、所处发育阶段等影响,已取得了一定研究成果,但大多集中于光合生理研究,分子方面的报道尚少。因此,要对小浆果光合特性及其作用机理进行更系统深入的认识,需要结合植物生理学、分子生物学、基因工程学等学科综合研究,这样更具有理论和生产应用价值。

### 参考文献

- [1] 郭琳,于泽源,李兴国.几种小浆果挥发性成分研究概述[J].园艺学报,2008,35(4):611-617.
- [2] 宣景宏.红树莓超氧化物歧化酶的分离纯化[J].中国果树,2007(1):11-13.
- [3] 李丽敏.中国蓝莓市场现状及产业发展对策研究[J].中国果树,2011(3):70-73.
- [4] 郭天财,冯伟,赵会杰.两种穗型冬小麦品种旗叶光合特性及氮素调控效应[J].作物学报,2004,30(2):115-121.
- [5] Andreas H. Root morphology and photosynthetic performance of maize inbred lines at low temperature[J]. European Journal of Agronomy, 2007, 27(1):52-61.
- [6] 王国莉,郭振飞.低温对水稻不同耐冷品种幼苗光合速率和叶绿素荧光参数的影响[J].中国水稻科学,2005,19(4):381-383.
- [7] 朱静,杨再强.高温胁迫对设施番茄和黄瓜光合特性及抗氧化酶活性的影响[J].北方园艺,2012(1):63-68.
- [8] Zhang L D. Rubisco gene expression and photosynthetic characteristics of cucumber seedlings in response to water deficit[J]. Scientia Horticulturae, 2013, 161:81-87.
- [9] Fujii J A, Kennedy R A. Seasonal changes in the photosynthetic rate in apple trees[J]. Plant Physiol, 1985, 78(3):519-524.
- [10] 柴仲平.香梨不同生长期光合特性日变化研究[J].北方园艺,2006(1):17-18.
- [11] 杨建民,张国良,张林平,等.李幼树光合特性的研究[J].园艺学报,1997,24(4):381-382.
- [12] 傅金民.夏大豆群体光合特性研究[J].大豆科学,1994,13(1):16-21.
- [13] 傅金民,苏芳,张庚灵.花生群体光合速率发展动态和日变化[J].中国油料,1995,17(3):17-21.
- [14] 刘静,王连喜,马力文,等.枸杞的生理因子与外环境气象因子的日变化规律研究[J].干旱地区农业研究,2003,21(1):77-82.
- [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] 苏培玺,杜明武,张立新.日光温室草莓光合特性及对CO<sub>2</sub>浓度升高的响应[J].园艺学报,2002,29(5):423-426.
- [17] 赵玲珍,朱首军.三种树莓光合特性的研究[J].西北林学院学报,2006,21(4):39-42.
- [18] 张大鹏,黄丛林,王学臣,等.葡萄叶片光合速率量子效率日变化的研究及利用[J].植物学报,1995,10(1):110-114.
- [19] 谭新星,许大全.叶绿素缺乏的大麦突变体的光和作用湖叶绿素荧光[J].植物生理学报,1996(22):51-57.

- [20] Jiang H, Xu D Q. The cause of the difference in leaf net photosynthetic rate between two soybean cultivars [J]. Photosynthetica, 2001, 39(3): 453-459.
- [21] 刘兆玲,温国胜,胡莉.3个蓝莓品种光合特性的比较研究[J].中国南方果树,2011,40(5):59-61.
- [22] 燕丽萍,金芳,郑平生.四种草莓光合特性的研究[J].甘肃农业大学学报,2004,12(6):620-624.
- [23] 张广华,葛会波.草莓不同叶位叶片光合特性研究[J].河北农业大学学报,2004,27(4):37-39.
- [24] 宋于洋,塔依尔,王炳举,等.沙棘叶片光合速率与其环境因子的日变化规律研究[J].西北林学院学报,2007,22(1):8-11.
- [25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and Photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33:317-345.
- [26] 赵昌杰.果树对干旱胁迫的响应研究进展[J].中国果树,2011(4):60-62.
- [27] 秦景,贺康宁.NaCl 胁迫对沙棘和银水牛果幼苗生长及光合特性的影响[J].应用生态学报,2009,20(4):791-797.
- [28] Wood B W. Fruiting affects photosynthesis and senescence of pecan[J]. J Amer Sov Hort Sci, 1988, 113(3):432-436.
- [29] 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.
- [30] 郭天财,冯伟.两种穗型冬小麦品种旗叶光合特性及氮素调控效应[J].作物学报,2004,30(2):115-121.
- [31] 魏海蓉.高温胁迫下外源 NO 对高灌蓝莓 PSII 光化学活性和抗氧化系统的影响[J].应用生态学报,2010,21(10):2529-2535.
- [32] 种培芳,陈年来.光照强度对园艺植物光合作用影响的研究进展[J].甘肃农业大学学报,2008,43(5):104-109.
- [33] 吕芳德,徐德聪,潘晓杰.果树光合作用研究进展[J].湖南林业科技,2003,30(3):34-37.
- [34] 杨俊霞,郭宝林.遮荫对美国黑莓生长及光合特性的影响[J].园艺学报,2005,32(2):292-294.
- [35] 迟伟.遮荫条件下草莓的光合特性变化[J].应用生态学报,2001,12(4):566-568.
- [36] 孙山,李鹏民.高灌蓝莓光合作用对若干环境因子的响应[J].园艺学报,2007,34(1):67-70.
- [37] Su J K. Growth and photosynthetic characteristics of blueberry (*Vaccinium corymbosum* cv. Blue crop) under various shade levels [J]. Scientia Horticulturae, 2011, 129(3):486-492.
- [38] Raluca-Petronela C. Influence of furostanol glycosides treatments on strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) growth and photosynthetic characteristics under drought condition [J]. Scientia Horticulturae, 2014, 169: 179-188.
- [39] 阮成江,李代琼.半干旱黄土丘陵区沙棘的光合特性及其影响因子[J].植物资源与环境学报,2000,9(1):16-21.
- [40] 刘端香.不同土壤水分条件对中国沙棘和俄罗斯沙棘的光合和蒸腾作用的影响[J].内蒙古大学学报,2006,37(2):164-169.
- [41] 王贞红.CO<sub>2</sub>增加对榆树·江孜沙棘光合特性的影响[J].安徽农业科学,2011,39(30):18661-18662.

## Research Progress on Photosynthetic Characteristics of Small Berries

YANG Wen, YU Ze-yuan, LI Xing-guo

(College of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang 150030)

**Abstract:** This paper reviewed the internal factors and environmental factors on photosynthetic characteristics of small berries (blueberry, raspberry, strawberry, sea-buckthorn, etc.), such as varieties, leaf age, leaf position, leaf stomata, photosynthetic pigment, light, water, temperature, CO<sub>2</sub> concentration and so on, the research progress of small berries photosynthetic characteristics were comprehensive analyzed and described.

**Keywords:** small berries; the photosynthetic characteristics; internal factors; environmental factors

## 浆果的功效(一)

草莓预防癌症。美国华盛顿农业研究中心水果实验室最新研究发现,草莓中活性物质鞣酸具有抗癌作用。意大利科学家发现,新鲜草莓中的化学物质波里芬诺可阻止癌细胞形成。

葡萄降血压。美国《老年医学:生物学》杂志刊登密歇根大学一项新研究发现,经常吃葡萄(包括葡萄干)可以降低高血压。原因是,葡萄中富含的黄酮类化合物具有降血压功效。

蓝莓保护心脏。美国哈佛大学和英国东安格利亚大学最新研究发现,每周吃3份蓝莓(1份约合28克)可以使心脏病危险降低1/3。研究还发现,每周至少吃1份蓝莓,高血压危险降低10%。蓝莓中花青素有益血管健康,能降低心脏病和高血压危险。

浆果的功效:蔓越橘有益膀胱。加拿大麦吉尔大学研究人员发现,喝蔓越橘汁可治疗膀胱炎。蔓越橘粉有助于抗击导致膀胱炎的奇异变形菌,防止细菌附着于膀胱壁及尿道壁导致感染。

(下转 203 页)