

五个苹果品种的光合特性及 叶绿素荧光比较研究

朱志花¹, 马明², 金高明¹, 董铁², 牛军强²

(1. 甘肃农业大学 园艺学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 甘肃省农业科学院 林果花卉研究所, 甘肃 兰州 730070)

摘要:以5个苹果品种“宫崎短枝富士”、“俄矮二号”、“哈蒂”、“天汪一号”和“首红”为试材, 在田间测定了其光合参数及叶绿素荧光参数, 研究了不同苹果品种的光合特性及叶绿素荧光特性, 为优良品种的选择和高效优质的栽培提供理论参考依据。结果表明: 天气晴朗时, 5个苹果品种净光合速率(Pn)日变化都是不对称双峰曲线, 11:00左右出现峰值, 在15:00左右出现次峰; 日变化Pn以“天汪一号”最高, 高低顺序为“天汪一号”>“宫崎短枝富士”>“俄矮二号”>“首红”>“哈蒂”, 所有苹果品种都有“午休”现象, 其中“俄矮二号”的“午休”现象最为明显; 所测苹果品种的初始荧光(Fo)、PSII原初光能转化效率(Fv/Fm)、最大荧光(Fm)、PSII的潜在光化学效率(Fv/Fo)都有明显的日变化现象。其中Fv/Fm、Fv/Fo和Fm的变化趋势相似, 整体上表现为先下降后又上升, 14:00降到最低值, 傍晚时略有回升, 但仍然低于早晨; Fo的最大值均出现在15:00; PI日变化均表现为‘下降-升高-下降’变化。

关键词:苹果; 品种; 光合特性; 叶绿素荧光

中图分类号:S 661.101 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)20-0006-07

目前, 苹果(*Malus domestica* Borkh.)是世界上栽培的主要果树品种之一, 在我国果树产业中苹果不仅是种植面积最大其产量也是最多的果树品种^[1]。近几年来, 随着苹果品种的快速更新, “嘎拉”(‘Gala’)、“首红”(‘Red chief’)等苹果新品种在全球各苹果主产区都得到了迅猛发展^[2-5]。果树90%以上的干物质来自于光合作用, 而叶片光合能力的强弱决定了其生长发育和产量的形成^[6-7]。因此, 研究不同苹果品种的光合特性及叶绿素荧光特性对苹果产业快速而健康的发展具有重要的意义^[8-9]。不同植物间光合特性都存在差异性, 光合功能周期的长短、光照强度、光合速率的强弱等都会影响植物的生长发育状况和果实产量。苹果属喜光性植物, 掌握不同品种间的光合特性及光合速率的特点, 可以为优良品种的选育、栽培措施的改进、高光合速率亲本的选择、产量和品质的提高等提供理论参考^[10]。现今, 国内外对不同植物间光合特性的差异报道较多^[11-12]。利用LI-6400型便携式光合测定仪测定苹果品种光合作用的

各种指标, 分析不同指标的相关性及不同品种光合能力的强弱及影响光合作用的主要因子, 为进一步研究光合作用特性奠定了基础。

叶绿素荧光动力学技术能够精准探测植物体内的各种信息^[13-14]。光合及叶绿素荧光指标反映了不同植物品种间光合特性的差异。该试验选用了甘肃省天水市栽培较为广泛的5个苹果品种, 在前人研究的基础上, 探讨了影响光合速率的主要因素, 并分析了不同苹果品种间光合特性及叶绿素荧光特性的差异, 旨在为提高果树产量和改善果实品质提供理论与技术依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于2014年7—9月在甘肃省天水市秦州区皂郊镇天水市果树研究所的苹果种植区东经105°41.93′, 北纬34°29.35′进行, 年平均气温10.8℃, 海拔(1 289±5)m, 面积共18.3 hm², 为山地果园。平均年降水量550 mm左右, 年日照时数2 200 h, 无霜期200 d, ≥10℃的有效积温3 200℃; 土壤为河滩土, 土层深厚, 配有滴灌设施。

1.2 试验材料

供试苹果树为7年生“宫崎短枝富士”、“天汪一号”、“哈蒂”、“俄矮二号”、“首红”, 以“宫崎短枝富士”为

第一作者简介:朱志花(1991-), 女, 硕士研究生, 研究方向为果树生理学。E-mail: wlkzytd@163.com.

责任作者:马明(1965-), 男, 硕士, 研究员, 现主要从事果树学教学和科研工作。E-mail: zzlzkytd@163.com.

收稿日期:2015-05-20

授粉树,基础为山定子,株行距为 $3\text{ m} \times 4\text{ m}$,5 个品种共选取 25 株树。所选果树树势中庸,生长发育正常,试验园区统一管理,无病虫害。选择树冠外围的新梢叶片(一般选用距基部第 5~7 片叶),确定方向,分别挂牌标号。

1.3 试验方法

1.3.1 不同苹果品种对光合作用的影响 于 2014 年 7—9 月间 9:00—11:30 测定不同苹果品种的光合指标。每个品种测定 5 株,每株选取 2 片成熟叶,每片叶读取 5 个瞬时净光合速率(Pn)、胞间 CO_2 浓度(Ci)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Cond)等参数。然后根据公式计算叶片瞬时水分利用效率 $\text{WUE}(\mu\text{mol}/\text{mmol})$ 、叶片瞬时光能利用效率 $\text{LUE}(\mu\text{mol}/\text{mol})$: $\text{WUE} = \text{Pn}/\text{Tr}^{[15]}$, $\text{LUE} = \text{Pn}/\text{PAR}^{[16]}$ 。日变化测定选择阳光灿烂的天气,从 8:30—17:30 间每 1 h 测定 1 次,测定时采用自然光源和大气中的 CO_2 。选取树冠外围生长良好且无病虫害的枝条,取上部枝条的第 4~6 片成熟叶进行测定,每品种测定 5 株,每株测 2 片叶,每片叶记录 5 次。光响应曲线测定于天气晴朗的 9:00—12:00,通过光合仪系统控制叶片温度为 25°C ,叶室 CO_2 浓度为 $400\text{ }\mu\text{mol}/\text{mol}$,湿度为自然状态下的湿度。用 LI-6400 型便携式光合仪 LED 红蓝光源,光合有效辐射 PAR 分别设定为 0、30、50、80、100、150、200、400、600、800、1 000、1 200、1 400、1 600、1 800、2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,每次间隔 2 min,由仪器自动记录相应的光合指标。 CO_2 响应曲线测定于天气晴朗的 9:00—12:00,在 $1\,500\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光照强度下(光饱和点附近)调节为 CO_2 内置式供气系统测定 CO_2 响应曲线, CO_2 浓度分别设置为 50、80、100、120、

150、200、400、600、800、1 000、1 200、1 400、1 600、1 800 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,每次间隔 3 min,由仪器自动记录相应的光合参数。

1.3.2 5 个苹果品种对叶绿素荧光的影响 在试验果树冠外围选择光照良好的 8 个 1 年生新梢(每个方向各 2 个)。每个新梢选取顶端向下数第 3 或第 5 个叶片测定。先用专用叶片夹夹住叶片中部(避开叶脉),暗适应 20 min,然后移开夹子上的遮光片,按“start”按钮,在饱和脉冲光 $3\,000\text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下照射 1 s,刺激叶片发出叶绿素荧光。最后在仪器中读取:初始荧光 F_0 、PSII 的原初光能转化效率 F_v/F_m 、最大荧光 F_m 、光合性能指数 PI 、PSII 的潜在光化学效率 F_v/F_0 。

1.4 项目测定

光合指标用美国 Li-cor 公司生产的 LI-6400 型便携式光合测定仪,叶绿素荧光指标用英国 Hamsatech Instruments 公司生产的 Handy PEA 植物效率分析仪进行叶绿素荧光参数测定。

1.5 数据分析

试验采用 Microsoft Excel 2013 软件和 SPSS 19.0 统计分析软件对数据进行图表处理及相关性分析。

2 结果与分析

2.1 不同苹果品种对光合作用的影响

2.1.1 不同苹果品种的光合指标日变化趋势 植物的光合作用主要受外界环境条件和植物内部因素的影响,而净光合速率(Pn)是表示植物光合作用变化的重要指标。不同品种对果树的 Pn、Cond、Ci、Tr 都有影响。由图 1 可以看出,5 个苹果品种的净光合速率日变化均为双峰曲线,峰值有所差异,但不明显。5 个品种净光合速

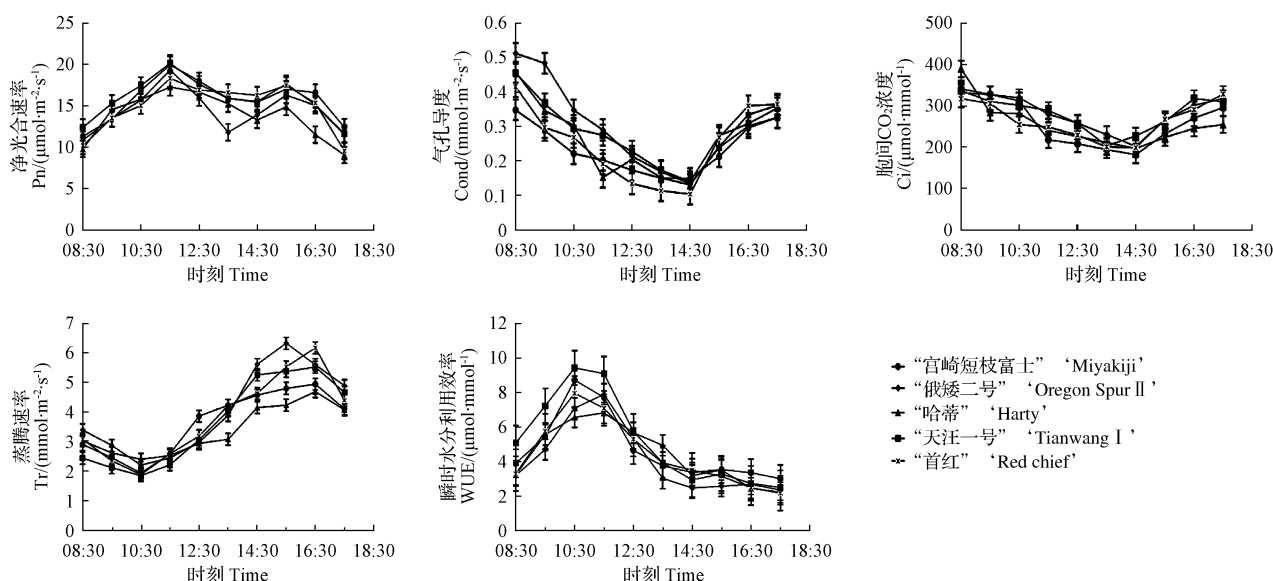


图 1 不同苹果品种的净光合速率(Pn)、胞间 CO_2 浓度(Ci)、气孔导度(Cond)、蒸腾速率(Tr)、瞬时水分利用效率日变化(WUE)

Fig. 1 Diurnal apple cultivars of Pn, Ci, Cond, Tr and WUE of daily changes

率的峰值分别出现在 11:30 和 15:30;“天汪一号”和“宫崎短枝富士”的净光合速率最高,除 13:30—14:30 间,其净光合速率在一天当中均高于其它品种;“俄矮二号”和“首红”次之,“俄矮二号”的“午休”现象最明显;在 14:30 左右“哈蒂”的净光合速率最低;日变化 Pn 值高低顺序为“天汪一号”>“宫崎短枝富士”>“俄矮二号”>“首红”>“哈蒂”。气孔导度值和胞间 CO₂ 浓度的变化趋势基本相同,都在 8:30—14:30 间下降,14:30 左右降到最低,14:30—18:30 间上升,但低于早晨的水平;蒸腾速率与气孔导度和胞间 CO₂ 浓度的变化趋势相反,其 10:30 左右降到最低,而 14:30—16:30 间达到最高,“首红”在 14:30—16:30 急剧升高,“俄矮二号”的蒸腾速率在 15:30 达到最高,“天汪一号”和“宫崎短枝富士”居中,“哈蒂”最低;水分利用效率的变化趋势和蒸腾速率也呈负相关,8:30—10:30 间上升,10:30—18:30 间下降,“天汪一号”的水分利用效率显著高于其它,10:30 时达到最高,14:30 时降到最低,其它品种的变化趋势和“天汪一号”基本一致,都是先升后降,差异不明显。在 8:30—11:30,光照强度表现为上升的趋势,此时净光合速率迅速升高,而胞间 CO₂ 浓度和气孔导度却为下降的现象,说明在这个时间段净光合速率升高的原因是由光照强度引起的,但在 12:30—14:30 净光合速率降到最低,光照强度达到最高,胞间 CO₂ 浓度和气孔导度降到最低,即说明果树的“午休”现象是气孔限制因素引起的。“天汪一号”日 Pn 值基本最高,即其树体生长较为旺盛,而“哈蒂”的树势偏弱。“天汪一号”的水分利用效率最高,说明其适应干旱胁迫能力较强或植物耗水量较少,比较适应西北地区的环境,而“哈蒂”的水分利用效率较低,说明其不耐干旱,应注意其水分的灌溉,其它 3 个品种之间差异不明显。

2.1.2 不同苹果品种对光的响应 光响应曲线反映植物净光合速率随光照强度的变化而变化。5 个品种的净光合速率 Pn 对光的响应有所差异,但差异不明显。在一定光照强度内,净光合速率 Pn 随光照强度 PAR 的增大而增大,当超过一定强度后,这种增大的趋势逐渐减弱。即在相同的光照强度条件下,5 个品种的 PAR 在 0~500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,随着光合有效辐射 PAR 的增强,净光合速率 Pn 迅速增加;当光合有效辐射 PAR 在 500~1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,Pn 缓慢上升;当 PAR 达到 1 000~1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,Pn 达到最大值,即出现光饱和点(LSP),超过 LSP 后,Pn 基本保持不变或略有下降;5 个品种的 Pn 对 PAR 响应值整体为:“天汪一号”>“首红”>“俄矮二号”>“哈蒂”>“宫崎短枝富士”。“天汪一号”的 Pn 值在每个点基本保持最大,说明其光能利用率最高;“宫崎短枝富士”PAR 在 0~600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,Pn 值上升最慢,说明其弱光

利用能力不强,后随光强持续上升,即其强光利用能力较强;“哈蒂”的净光合速率整体较低,但其弱光时,Pn 值上升较快;其余 2 个品种净光合速率居中,且 Pn 值较为相近。

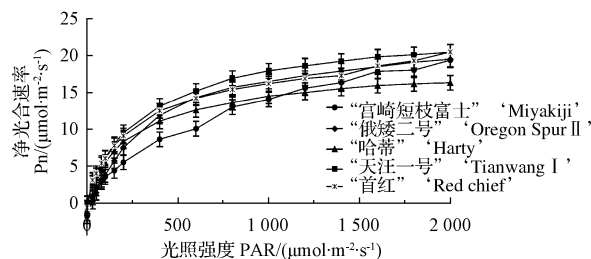


图 2 不同苹果品种的光响应曲线

Fig. 2 Light responses curve of different apple cultivars

2.1.3 不同苹果品种的 Tr、Cond、Ci、WUE 和 LUE 对光的响应 蒸腾作用使植物降低表面的温度,减少了对植物的伤害。由图 3 可以看出,5 个品种蒸腾速率的变化趋势相类似,即当 PAR 在 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以内,随着光强的增加,Tr 随之增大,且此时增幅最大;当 PAR>100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,随着光强的增大,蒸腾速率不断增加,但此时的增幅很小,表明光照强度的增加对引起蒸腾速率的变化几乎是一样的,表明高光强并没有引起植物蒸腾的明显增大。5 个品种的蒸腾速率 Tr 对光的响应值差异不明显,整体为“哈蒂”>“首红”>“宫崎短枝富士”>“天汪一号”>“俄矮二号”。植物体与外界进行气体交换的主要通道是气孔。由图 3 可以看出,5 个品种的气孔导度随光强的增加而缓慢增加。“俄矮二号”的气孔导度在 PAR<200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,增加速率较快,而后其气孔导度值增幅减小。“宫崎短枝富士”的气孔导度 Cond 变化趋势与元帅系的变化趋势一致,但 Cond 值明显低于元帅系品种。同系间差异不明显,“俄矮二号”最小,“首红”最大。Cond 缓慢上升而 Ci 降低,表示此时叶片光合速率降低的原因是气孔限制因素。由图 3 还可以看出,5 个苹果品种的胞间 CO₂ 浓度的光响应曲线变化趋势一致,当光照强度 PAR<400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,胞间 CO₂ 浓度急剧下降;当光照强度 PAR>400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,胞间 CO₂ 浓度变化趋于平缓,几乎不再变化,基本为直线。在 0~400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 间是 PAR 增加的最初阶段,也是光合速率急速上升的阶段,会消耗叶肉细胞中大部分的 CO₂,导致细胞间隙 CO₂ 浓度急速下降,此后光合速率增幅下降,消耗 CO₂ 的量也逐渐降低并趋于稳定,降幅趋于稳定。总的来看,5 个品种的胞间 CO₂ 浓度为:“天汪一号”>“首红”>“哈蒂”>“俄矮二号”>“宫崎短枝富士”。5 个苹果品种的水分利用效率(WUE)的光响应变化趋势与净光合速率 Pn 的变化趋势相似,在一定范围

内 WUE 随着 PAR 的增强而上升,当 PAR 增强到一定范围是,WUE 变化较小;如当光照强度 $PAR < 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,5 个品种的 WUE 随着 PAR 的增强,急剧升高,此时各品种的 WUE 对光的响应比较敏感;当光照强度 PAR 在 $600 \sim 1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 内,除“宫崎短枝富士”随光强的增加而持续上升,其余 4 个品种的 WUE 上升缓慢;当光照强度 $PAR > 1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,除“宫崎短枝富士”持续上升外,其余 4 个品种的 WUE 随着光强的增加变化较小。不同品种 WUE 对光响应整体为:“俄矮二号”>“天汪一号”>“首红”>“宫崎短枝富士”>“哈蒂”。5 个苹果品种的光能利用效率(LUE)的光响应过程差异较为明显,但

都是单峰曲线;当光照强度 PAR 在 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 内时,随着 PAR 的增大,5 个品种的 LUE 急剧上升,对光较为敏感,在 PAR 为 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,LUE 到达峰值,此后 LUE 下降缓慢,在 $PAR > 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,下降幅度趋于平缓;“天汪一号”、“首红”、“俄矮二号”和“哈蒂”在 $PAR < 30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,随着 PAR 的增加,LUE 急剧升高,在 PAR 为 $30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,LUE 达到峰值,此后 LUE 逐渐下降,在 $PAR > 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,下降幅度趋于平缓。整体来看,在低光照下,元帅系苹果的光能利用效率高于“宫崎短枝富士”,高光强时,5 个品种差异不明显。

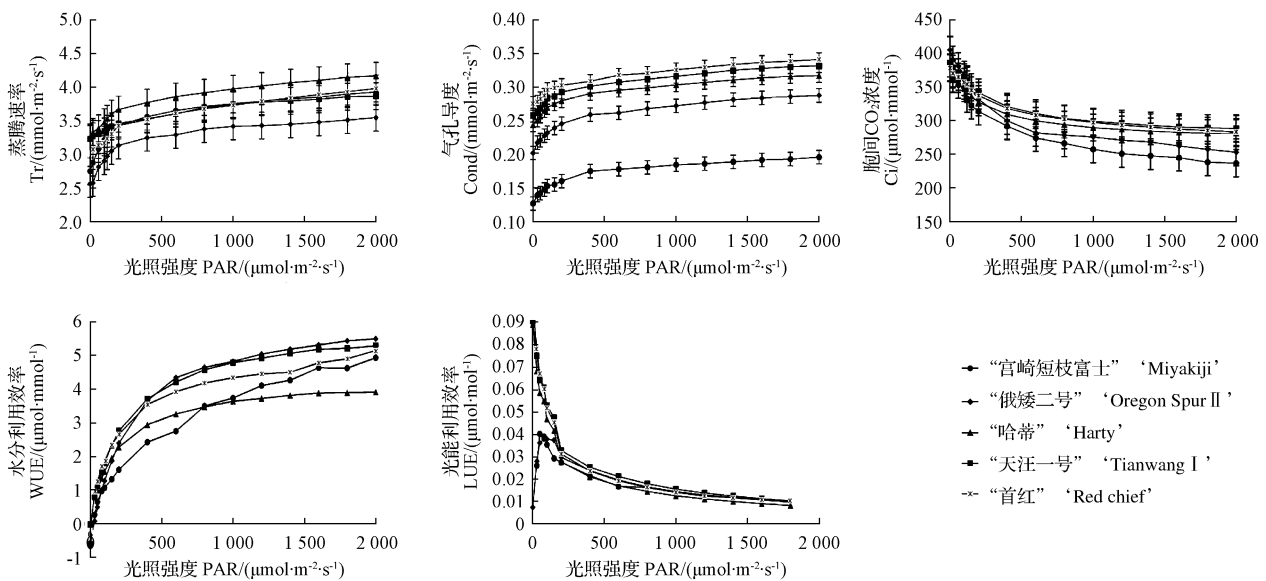


图3 不同苹果品种蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Cond)、胞间 CO_2 浓度(Ci)、水分利用效率(WUE)和光能利用效率(LUE)的光响应曲线

Fig. 3 Light responses curve of the transpiration rate (Tr), stomatal conductance (Cond), substomatal CO_2 (Ci), the water use efficiency (WUE) and light use efficiency (LUE) of different apple cultivars

2.1.4 苹果不同品种对 CO_2 的响应 CO_2 是光合作用的底物,其浓度直接影响植物的光合作用。由图 4 可知,在一定 CO_2 浓度内, CO_2 浓度增加的同时 P_n 也随着迅速上升,但当 CO_2 浓度到达一定浓度后, P_n 将不再增加,此时 P_n 到达最大值,出现了 CO_2 饱和点, CO_2 浓度在 $1\,500 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 左右,超过饱和点后, P_n 也不再增加或略有下降。即在 CO_2 浓度 $< 200 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, P_n 随着 CO_2 浓度的增大而急速上升。此时在同一 CO_2 浓度下,几个品种差异不显著。此时,“天汪一号” CO_2 浓度在 $600 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 以下时, P_n 值上升最快;当 CO_2 浓度继续上升时,其 P_n 值基本不变,即出现 CO_2 饱和点(CSP),说明“天汪一号”对低浓度 CO_2 利用效率最高,“首红”次之,“宫崎短枝富士”和“哈蒂”居中,“俄矮二号”的 CO_2 利用效率最低。

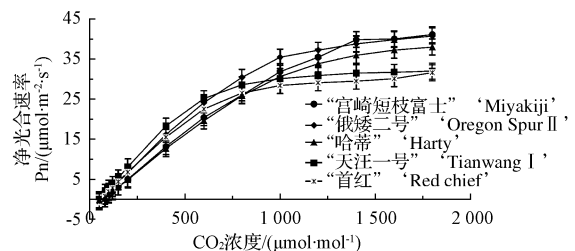


图4 不同苹果品种的 CO_2 响应曲线

Fig. 4 CO_2 responses curve of the net photosynthetic rate (P_n) level of different apple cultivars

2.2 5 个苹果品种对叶绿素荧光的影响

叶绿素荧光参数反映光合系统内重要的适应调节过程,其日变化过程即为植物光合系统的调节及适应过程。初始荧光 F_0 是 PSII 反应中心完全开放时的荧光水

平^[17], F_o 上升则表示光系统II反应中心受到破坏或者发生可逆失活现象^[18-19]。由图 5 可知, 5 个品种的 F_o 日变化峰值均出现在 15:00, F_o 先下降后上升, 可能是植物经历高温及高光强时, PSII 反应中心出现了可逆失活; “哈蒂”经历强光和高温后, F_o 降低最低, PSII 反应中心失活严重, 表明其不耐强光和高温; “天汪一号”、“宫崎短枝富士”和“俄矮二号”的 F_o 均呈先上升后下降趋势, 说明光抑制是叶片光合系统受到强光破坏或可逆失活的结果。“首红”的 F_o 值在全天基本最高, 表明其耐强光和高温。最大荧光 F_m 是 PSII 反应中心完全关闭时的荧光产量, 表示通过 PSII 反应中心的电子传递情况, 而产生光抑制的明显特征是 F_m 的下降^[20]。5 个品种的 F_m 最小值都出现在 14:00, 5 个品种差异不显著, 其中“首红”的 F_m 值最高, “俄矮二号”的 F_m 值最低, 说明“首红”对高光强产生的光抑制作用强于“俄矮二号”; 其它 3 个品种处于中间。 F_v/F_m 是光系统II中最大光化学量子的产量, 其表示光系统II反应中心中光能转换效率或称光系统II中最大光能转换效率, 是用来标明环境胁迫程度的探针和指标^[21], 其变化规律是研究中最为广泛的光抑制指标。 F_v/F_m 变化规律是先下降后上升, 8:00—13:00, 5 个品种的 F_v/F_m 值变化不大, “宫崎短枝富士”和“首红”的值均高于另外 3 个品种; 随着光强和温度的增加, 5 个品种的 F_v/F_m 值急剧下降, 在 14:00 时降到最低, 而后 F_v/F_m

逐渐恢复, 但 5 个品种的降幅和恢复时间也不尽相同; “天汪一号”恢复最快, 到 18:00 时“首红”恢复最高, “俄矮二号”和“哈蒂”次之, “宫崎短枝富士”最低。 F_v/F_m 的下降表明所有品种在强光及高温下, 表现为 PSII 光化学效率下降, 出现光抑制; 而下午随着光强的下降, F_v/F_m 值逐渐恢复, 说明中午时 PSII 的下降是短暂可逆的, 而中午时 PSII 的下降应该是植物避免因光强过大而伤害叶片的一种适应调节方式。5 个品种 F_v/F_m 的日变化过程, 其光抑制强弱顺序为“首红”>“天汪一号”>“俄矮二号”>“哈蒂”>“宫崎短枝富士”。 F_v/F_o 表示植物叶片 PSII 反应中心的潜在活性, 其值的大小表示植物 PSII 潜在活性的高低。不同苹果品种的 F_v/F_o 与 F_o/F_m 的变化趋势有些类似。在 8:00—12:00 间“俄矮二号”的 F_v/F_o 最高, 说明其具有较高的 PSII 潜在活性, 在 14:00—16:00 “首红”的 F_v/F_o 最高, 比其余 4 种具有较高的 PSII 潜在活性。16:00—18:00 间“宫崎短枝富士”的 F_v/F_o 急剧下降, PSII 潜在活性低于另外 4 个品种。PI 代表以吸收光能为基础的性能指数。5 个苹果品种的 PI 日变化整体上呈‘下降-上升-下降’的趋势, 最小值都出现在 15:00。在 8:00—12:00 之间“天汪一号”的 PI 值高于“俄矮二号”, 但 13:00—18:00 之间“俄矮二号”的 PI 值高于其它品种; “首红”和“宫崎短枝富士”的 PI 值次之, “哈蒂”的 PI 值最低; “天汪一号”较低。

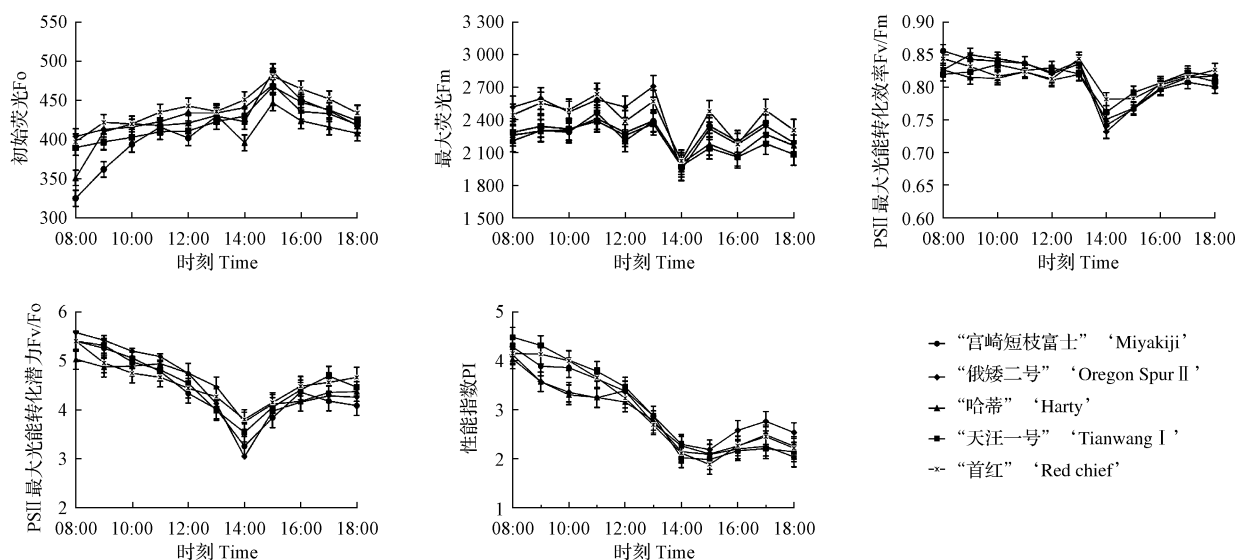


图 5 不同品种苹果的 F_o 、 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 PI 日变化

Fig. 5 Diurnal variations of F_o , F_m , F_v/F_m , F_v/F_o and PI of different apple cultivars

3 结论与讨论

自然环境条件下, 植物光合作用的日变化曲线主要有单峰型和双峰型 2 种^[22-23]。在中午高温和高光强的条件下, 叶肉细胞中酶的活性降低, 而羧化能力也随之下降, 导致净光合速率(Pn)降低。此时, 由于气孔的部

分关闭, 胞间 CO_2 浓度的降低使光合作用的碳源减少, 也会引起净光合速率(Pn)的降低^[24]。该试验结果显示, 5 个苹果品种的净光合速率 Pn 的日变化均呈双峰曲线, 双峰出现的时间不相同, 这与张全军等^[25]研究结果一致, 分别在 11:30 和 15:30; 5 个品种都有明显的“午休”

现象,但出现的时间不尽相同,“俄矮二号”的“午休”时间在 13:30,其余 4 个品种的都在 14:30。在 11:30—14:30 间,由于光照强度、温度等过高,使叶片蒸腾速率增加,引起了气孔导度(Cond)和胞间 CO_2 浓度(Ci)的急速下降,从而使净光合速率(Pn)降低,形成了气孔限制。

在相同的光照强度条件下,5 个品种的 PAR 在 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,随着光照强度 PAR 的增强,5 个品种的 Pn、Cond、Tr、WUE、LUE 迅速升高,而 Ci 却迅速下降;当光照强度 PAR 在 $200 \sim 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,LUE 下降幅度较大;当光照强度 $\text{PAR} > 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,Cond、Tr 和 WUE 上升幅度趋于平缓,Ci 和 LUE 下降幅度趋于平缓;当光照强度 $\text{PAR} > 1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,Pn 缓慢上升,即 Pn 达到最大值。“宫崎短枝富士”低光强时,Pn 值上升最慢,说明其弱光利用能力不强,后随光强持续上升,即其强光利用能力较强;“天汪一号”的 Pn 值在每个点基本保持最大,其光能利用率最高,对光环境的适应性较强,反之对光环境的适应性较弱;“哈蒂”的净光合速率整体较低,但其低光时,Pn 值上升较快;“俄矮二号”和“首红”净光合速率居中,且 Pn 值较为相近。整体来看,“元帅”系苹果对光环境的适应性稍弱于“宫崎短枝富士”。

CO_2 对植物光合作用的影响,已有大量研究,短期内 CO_2 浓度的增加促进了植物的光合作用,但达到一定浓度(大于 $1\,000 \mu\text{mol}/\text{mol}$)后,净光合速率基本趋于稳定,不再升高。该试验表明,光响应曲线与 CO_2 响应曲线变化趋势相类似,表明植物的光合速率明显受光照强度及 CO_2 浓度的影响。“天汪一号”和“首红”对低浓度 CO_2 利用率较高,能充分利用大气中的 CO_2 ,具有高光效和高产的光合特性;“俄矮二号”和“宫崎短枝富士”对高浓度 CO_2 利用率较高,“哈蒂”对高浓度 CO_2 利用率高于“天汪一号”和“首红”,低浓度 CO_2 利用率低于“天汪一号”和“首红”。

叶片的光合机构吸收光能过量后导致 PSII 反应中心 Fv/Fm 的下降,一般情况下,大多数植物的 Fv/Fm 为 0.83 左右,低于 0.83 时则说明发生了光抑制现象,光抑制现象较为严重时,可能会导致 PSII 反应中心的不可逆失活^[26-27]。该试验表明,“首红”的 Fv/Fm 变化平缓,全天维持较高水平,说明该品种耐光抑制有明显优势;“俄矮二号”的 Fm、Fv/Fm 和 Fv/Fo 等荧光参数的下降幅度比其余 4 个品种大,光抑制现象也比其余 4 个品种严重。随着光照强度的下降,5 个品种都能恢复,但都没有恢复到上午的状态,说明高温和高光强可能使 5 个苹果品种的光合功能受到伤害或失活。此时光合性能指数 PI 也明显降低,也证明在这个时段光合系统的功能受到伤害或失活。PSII 反应中心的可逆失活也会使 Fo 升高^[28-29]。该研究表明,“哈蒂”和“宫崎短枝富士”比其余品种的 Fo

低,上午随着光照强度的增加,非辐射耗能也随之增加,以保护光合系统不受强光伤害。而中午后,光照强度越来越大,Fo 急剧升高说明 PSII 反应中心出现可逆失活或破坏,这与在梨树^[30]上的研究结论一致。Fm、Fv/Fm 和 Fv/Fo 的变化趋势有些类似,大体上都表现为先下降后上升趋势,在中午时降到最低,傍晚有回升,但仍比早晨低;PI 的日变化表现为‘下降-升高-下降’的趋势。荧光参数的变化说明植物的光合系统在高光强及高温下其光合活性受到了抑制,随着温度及光照强度的下降其光合机构的功能得以恢复,但也有部分因被破坏而不能恢复。

综上所述,在制约天水地区苹果光合作用的生态环境因子上,光照强度和 CO_2 浓度是最主要的影响因子。不同苹果品种的光合特性有着明显的差异,在选择推广品种及制定栽培措施时,要考虑不同苹果品种的特性。如:“宫崎短枝富士”的弱光利用率较低,栽培时可加大株行距,使其受光充分,长枝比例偏高,应注意长中短枝的比例;“天汪一号”的光能利用率和水分利用效率都比较高,说明其对环境的要求不高,也耐干旱,浇水不便的地区可选择种植物;而“哈蒂”的水分利用效率较低,不耐干旱,干旱地区应注意水分供给;加强果园管理,适时灌溉,通风,可选用喷灌,满足果树水分需要的同时,也降低了果园温度、增强空气湿度和流通性;“俄矮二号”要注意克服“午休”现象。

参考文献

- [1] 张建光,刘玉芳,施瑞德.不同砧木上苹果品种光合特性比较研究[J].河北农业大学学报,2004,27(5):31-40.
- [2] ELFVING D C. Trends in the Washington State tree fruit industry[J]. Acta Hort,1997,451:31-43.
- [3] 刘志坚.乔纳金栽培应注意的几个问题[J].山西果树,1995(3):33-35.
- [4] TERENCE L R. Interaction of tree form and rootstock on light interception, yield and efficiency of Empire, Delicious and Jonagold apple trees trained to different systems[J]. Acta Hort,1997,451:427-458.
- [5] TISTIN S D, FERREE S, MYERS L, et al. The international apple growth study[J]. Acta Hort,1997,451:693-699.
- [6] 束怀瑞.果树栽培生理[M].北京:农业出版社,1993:1-35.
- [7] MASSAI R, REMORINI D, TATTINI M. Gas exchange water relations and osmotic adjustment in two scion/rootstock combinations of Prunus under various salinity concentrations[J]. Plant Soil,2004,259:153-162.
- [8] MELGAREJOP, SALAZARD M, ARTESF. Organic acids and sugars composition of harvested pomegranate fruits[J]. European Food Research and Technology,2000,211(3):185-190.
- [9] 李志国,翁忙玲,姜武,等.模拟酸雨对乐乐拟单性木兰幼苗部分生理指标的影响[J].生态学杂志,2007,26(1):31-34.
- [10] 姜武.水蜜桃品种不同季节的光合特性研究[D].南京:南京农业大学,2007.
- [11] WHITEHEAD D, WALCROFT A S, SCOTT N A, et al. Characteristic of photosynthesis and stomatal conductance in the shrubland Species mānuka (*Leptospermum scoparium*) and kānuka (*Kunzea ericoides*) for the estimation of annual canopy carbon uptake[J]. Tree Physiology,2004,24:795-804.
- [12] 姜卫兵,李刚,翁忙玲,等.五种木兰科树种在南京地区冬春季的

光合特征[J]. 应用生态学报, 2007, 18(4): 749-755.

[13] 何洁, 刘鸿先, 王以柔, 等. 低温与植物的光合作用[J]. 植物生理学通讯, 1986, 22(2): 1-6.

[14] 李怀玉. 抗寒优质苹果新品种-短枝寒富[J]. 中国果树, 1995(1): 1-2.

[15] NURS I, FERRIS R, BLUM H. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO₂ enrichment[J]. Plant, Cell and Environment, 1997, 20: 1041-1050.

[16] LONG S P, BAKER N R, RAINES C A. Analyzing the response of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration[J]. Vegetation, 1993, 104/105: 33-45.

[17] 徐德聪, 吕芳德, 潘晓杰. 叶绿素荧光分析技术在果树研究中的应用[J]. 经济林研究, 2003, 21(3): 88-91.

[18] 马博英, 金松恒, 徐礼根, 等. 低温对三种暖季型草坪草叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国草地学报, 2006(1): 58-62.

[19] 刘鹏, 孟庆伟, 赵世杰. 敏感植物的低温光抑制及其生长保护机制[J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(1): 76-82.

[20] 李林光, 李芳东, 王颖, 等. 苹果四倍体品种叶绿素荧光参数的日变化[J]. 果树学报, 2011, 28(1): 129-133.

[21] 陈建明, 俞晓平, 程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 浙江农业学报, 2006, 18(1): 51-55.

[22] KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics[J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1991, 43: 633-662.

[23] JOHNSON G N, YOUNG A J, SCHOLLES J D, et al. The dissipation of

excess excitation energy in British plant species[J]. Plant Cell Environ, 1993, 16: 673-679.

[24] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide[J]. J Exp Bot, 2000, 51: 659-668.

[25] 张全军, 阎振立, 张顺妮, 等. 普通华冠和短枝华冠苹果叶片光合特性比较[J]. 河南农业科学, 2006(11): 86-89.

[26] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W, BARKER D H, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. Physiologia Plantarum, 1996, 98: 253-264.

[27] BERNARD G, JEREMY H, JEAN-MARIE B, et al. The relationship between non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and the rate of photosystem 2 photochemistry in leaves[J]. Photosynthesis Research, 1990, 25: 249-257.

[28] DEMMIG B, WINTER K, KRÜGER A. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy[J]. Plant Physiol, 1987, 84: 218-224.

[29] KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics[J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1991, 42: 313-349.

[30] WANG Z L, CHEN H J, LIN M J, et al. Photoinhibition and recovery of photosynthesis in pear leaves[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2009, 36(9): 1261-1268.

Comparative Studies on Photosynthetic Characteristics and Chlorophyll Fluorescence in Five Apple Cultivars

ZHU Zhihua¹, MA Ming², JIN Gaoming¹, DONG Tie², NIU Junqiang²

(1. Horticulture College, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070; 2. Institute of Woods and Flowers, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu 730070)

Abstract: The photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescent characteristics of different apple cultivars were investigated for providing scientific basis for choosing excellent cultivars and high efficiency cultivation. The photosynthetic parameters and chlorophyll fluorescent parameters of 'Miyakiji', 'Oregon Spur II', 'Harty', 'Tianwang I', 'Red chief' cultivars were measured in field. The results showed that, the daily changes of net photosynthetic rate (Pn) in five different cultivars were two-peak pattern curves in sunny day. Exhibited only one peak in the curves at 11:00, and second peak occurred at 15:00 respectively. The cultivar of 'Tianwang I' had the highest daily Pn value ('Tianwang I' > 'Miyakiji' > 'Oregon Spur II' > 'Red chief' > 'Harty'). All cultivars had an obvious phenomenon of mid-day depression occurred, in which the 'Oregon Spur II' was the most obvious. The changes of F_o, F_m, F_v/F_m and F_v/F_o in a day were significant. F_m, F_v/F_m and F_v/F_o showed similar changes, and all the values first declined and then rose. The lowest values appeared at noon, however, tetraploid varieties dropped more greatly than diploid varieties. F_m, F_v/F_m and F_v/F_o values rebounded in the evening but were still lower than that in the morning. F_o's reached maximum at 15:00. The daily changes of PI followed the trend of decline-rise-decline.

Keywords: apple; cultivar; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence