

DOI:10.11937/bfyy.201522005

六种高丛越橘的光合特征及水分利用效率研究

张自川, 李根柱, 王贺新, 徐国辉

(大连大学 现代农业研究院,辽宁 大连 116622)

摘要:以辽宁地区种植的6个品种南北高丛越橘为研究对象,使用LI-6400XT便携光合仪测量其在0、20、50、100、200、500、800、1 000、1 200、1 500、1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光合有效辐射梯度下的光合-光响应曲线,采用直角双曲线修正模型进行拟合,计算光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和表观量子效率(AQY)等参数,并用光合参数分析高丛越橘的水分利用情况。结果表明:利用光强和适应强光的能力南高丛品种高于北高丛品种,依次为“库帕”>“奥扎克蓝”>“蓝脊”>“蓝鸟”>“卡拉”>“大粒蓝金”,利用弱光的能力和表观量子效率多数北高丛品种高于南高丛品种,为“大粒蓝金”>库帕>“卡拉”>“蓝鸟”>“蓝脊”>“奥扎克蓝”;多数南高丛越橘的水分利用效率高于北高丛品种,为“蓝脊”>“库帕”>“卡拉”>“大粒蓝金”>“奥扎克蓝”>“蓝鸟”,北高丛品种“大粒蓝金”和“卡拉”蒸腾速率小且水分利用效率较高,是节水耐旱的品种;研究结论旨在为我国种植高丛越橘提供试验依据。

关键词:越橘;光合特征;直角双曲线修正模型;水分利用效率

中图分类号:S 663.9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)22-0022-05

越橘属杜鹃花科(Ericaceae)越桔属(*Vaccinium*)植物,为多年生浆果类灌木,果实可食用,富含维生素、矿物质和抗氧化物质,在营养、保健、医药等方面有重要应用价值^[1-3]。近年来国内外对越橘需求量不断增加,加快了其产业化种植速度,我国越橘产业也得到了快速发展。在栽培上越橘可分为矮丛越橘、兔眼越橘、半高丛越橘和高丛越橘^[4]。高丛越橘又分为南高丛和北高丛2类,其果大质佳,适宜鲜食。北部高丛越橘是最早的栽培种类,为野生的伞房花越橘的变异品种及其种间杂交产生的不同园艺品种,喜冷凉气候,抗寒力较强。南高丛越橘为人工培育出的一个全新品系,是利用伞房花越橘类与佛罗里达州野生越橘及兔眼越橘杂交育种而得,喜湿润、温暖气候。

目前关于越橘方面的研究多在引种育种、物候习性、栽培、土壤改良、修剪和防寒越冬等方面^[5-8],对其光合作用及水分利用效率等方面研究报道不多^[4,9]。光合作用是自然界中非常 important 而又特殊的生命现象,是太阳辐射能进入生态系统并转化为化学能的主要形式,是植物光合产物积累的基本途径。研究植物的光合特征是分析外界环境影响植物光合生理代谢的重要手段。该

研究以辽宁地区的3个北高丛越橘品种和3个南高丛品种为研究对象,分析光合作用和有效水分利用效率等生理指标对不同光照强度的响应,旨在了解南北高丛越橘的光合生理特性及其之间的差异规律,为其引种和栽培提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在辽宁省大连市金州区华家镇新石村大连大学现代农业研究院蓝莓基地,该基地建有组培室和30余栋温室大棚,种植有越橘五大品系200多个品种。该区属季风性大陆性气候,四季分明、气候温和,全年平均气温10℃左右,无霜期180~200 d,年平均降雨量在550~950 mm,降水量60%~70%集中在夏季,年平均日照时数为2 500~2 900 h,日照率为60%,春季最高,秋季多于夏季。

1.2 试验材料

于2014年7月初在试验地栽培品种中选取6个高丛越橘品种,北高丛为“大粒蓝金”、“蓝鸟”、“卡拉”,南高丛为“蓝脊”、“库帕”和“奥扎克蓝”为供试材料。每一品种选择4株长势均一的单株,树龄7年。测定每个供试品种的树高、冠幅、基生枝数量和最大基径(表1)。

1.3 试验方法

设置光照强度(PPFD)由强到弱为0、20、50、100、200、500、800、1 000、1 200、1 500、1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,共11个梯度。

第一作者简介:张自川(1973-),男,博士,副教授,现主要从事农业生态和信息化等研究工作。E-mail:zhangzch1973@163.com

基金项目:辽宁省教育厅资助项目(L2012448)。

收稿日期:2015-08-19

表 1

Table 1

6个高丛品种的生长特性

The growth characteristics of six highbush blueberry trees

	品种 Variety	树高 Tree height/cm	冠幅 Canopy/cm	基生枝数量 The base number of branched/个	最大基径 Stem base diameter/mm	树龄 Tree age/a
北高丛越橘	“大粒蓝金”‘Big gold’	99	95×90	5	22	7
	“蓝鸟”‘Bluejay’	123	85×90	6	18	7
	“卡拉”‘Cara’s Choice’	116	100×106	5	19	7
	“蓝脊”‘Blue Ridge’	126	105×115	7	11	7
南高丛越橘	“库帕”‘Cooper’	118	110×105	3	17	7
	“奥扎克蓝”‘Ozarkblue’	108	110×73	3	21	7

1.4 项目测定

使用 LI-6400X 型便携式光合仪测定光响应曲线,温度设置为 27℃,相对湿度为大气湿度的 80%左右,CO₂浓度为 400 μmol/mol,流速 Flow 控制 500 mmol/mol,在每个设置光强下适应 5 min 后记录参数。测量前叶片在最大光强 1 800 μmol·m⁻²·s⁻¹下诱导 30 min。每一单株选取树冠南侧中上部的成熟叶片进行测量。

目前存在许多光响应模型,其中直角双曲线模型和非直角双曲线模型的应用最广,但利用这些模型拟合数据时,计算所得最大净光合速率远大于实测值,而光饱和点远小于实测值,且无法拟合光饱和点后光合速率随光强的增加而降低的数据,也不能直接计算光饱和点和最大净光合速率^[10-13]。直角双曲线修正模型避免了上述缺陷^[14],故研究中采用修正模型拟合光强-光响应曲线,其公式为:

$$A_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} - R_d,$$

式中,α 是光响应曲线的初始斜率,β 和 γ 为系数,I 为光合有效辐射,R_d 为暗呼吸。饱和光强和最大净光合速率计算公式为:

$$I_{sat} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma},$$

$$A_{max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d.$$

1.5 数据分析

数据分析采用 SPSS 20.0、Excel 软件处理。测定均在环境的光强和温度变化不大的天气进行,以使植物各生理参数随时间的变化较小。

2 结果与分析

2.1 6 种高丛越橘叶片光合作用对光强的响应

光是植物进行光合作用的唯一能量源,直接影响其叶片光合生理的变化和植株的生长发育。光合-光响应曲线反映植物净光合速率随光强改变的变化规律,净光合速率随光照强度的升高而增加,到光饱和后光合速率趋于稳定,在高强度的光照射下会出现光抑制现象^[15]。由图 1 实测 6 种高丛越橘的光响应曲线可知,在相同光强

下南高丛越橘“库帕”、“奥扎克蓝”和“蓝脊”的净光合速率大于北高丛越橘的“蓝鸟”、“卡拉”和“大粒蓝金”,其饱和光强也大于北高丛越橘,南高丛越橘饱和光强大于 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹,而北高丛越橘饱和光强小于 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹。表明光合效率和对光强利用能力为“库帕”>“奥扎克蓝”>“蓝脊”>“蓝鸟”>“卡拉”>“大粒蓝金”。

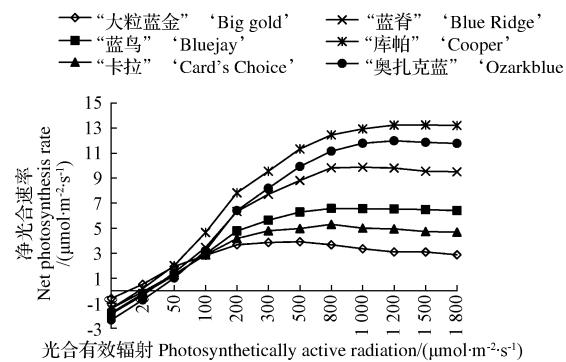


图 1 6 种高丛越橘的光合-光响应曲线

Fig. 1 The photosynthesis-light curve of six highbush blueberry species

2.2 6 种高丛越橘的光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和表观量子效率(AQY)

采用直角双曲线修正模型对光合实测数据进行拟合,计算 6 种越橘的光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和表观量子效率(AQY)。LSP 反映了植物利用强光的能力,LSP 高的植物利用强光的能力好,强光下不易发生光抑制;LSP 低的植物对强光的利用能力差^[16]。从表 2 可知,南高丛越橘 LSP 均在 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹以上,而北高丛越橘均小于 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹,表明南高丛越橘对强光的适应性强于北高丛越橘,6 种高丛越橘的 LSP 由高到低依次为“库帕”>“奥扎克蓝”>“蓝脊”>“蓝鸟”>“卡拉”>“大粒蓝金”。

LCP 是反映植物利用弱光能力的一个重要指标,LCP 越低表明其对弱光的利用能力越强,可在弱光下进行最大可能的光合作用^[17]。从表 2 可知,多数北高丛越橘 LCP 小于南高丛越橘,表明北高丛越橘利用弱光的能力要强

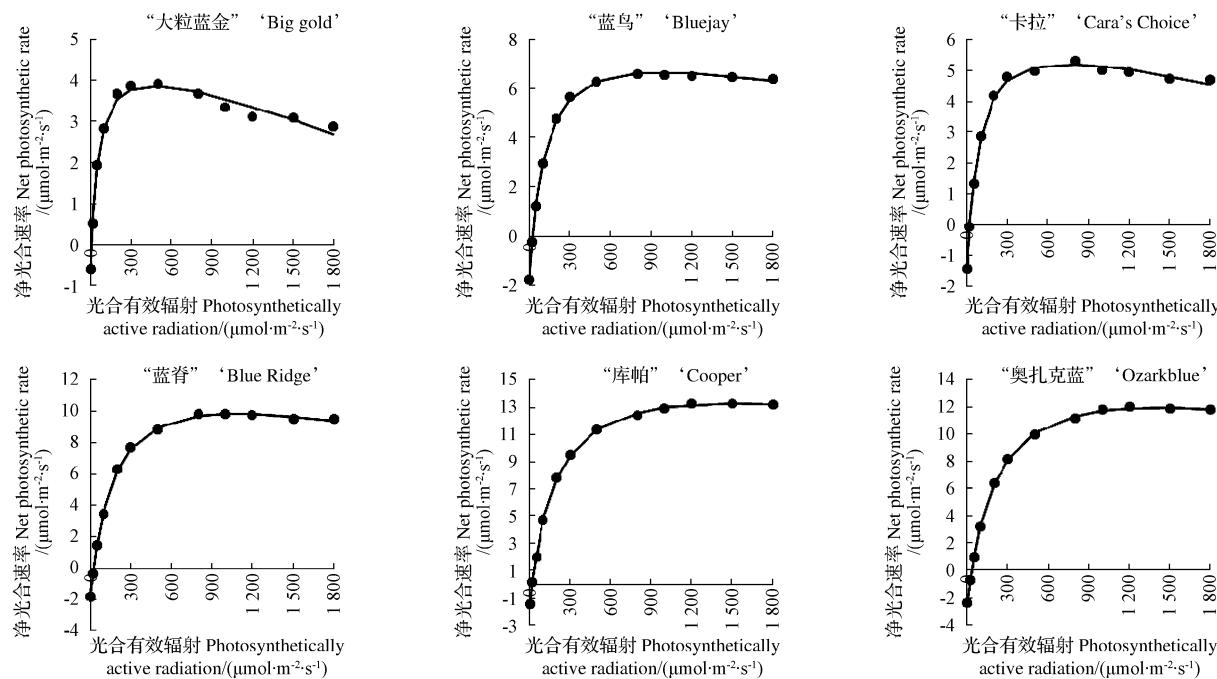


图 2 6 种高丛越橘的直角双曲线光响应修正模型拟合曲线

Fig. 2 The photosynthesis-light curve fitted by modified rectangular hyperbola model of six highbush blueberry species

表 2 6 种高丛越橘的光饱和点、光补偿点和表观量子效率

Table 2

LSP, LCP and AQY of six highbush blueberry species

品种 Variety	光饱和点 LSP/(μmol·m⁻²·s⁻¹)	光补偿点 LCP/(μmol·m⁻²·s⁻¹)	表观量子效率 AQY	最大净光合速率 Amax/(CO₂ μmol·m⁻²·s⁻¹)	暗呼吸速率 Rd/(CO₂ μmol·m⁻²·s⁻¹)
北高丛越橘	“大粒蓝金” “Big gold”	468.460	8.313	0.097	3.877
	“蓝鸟” “Bluejay”	986.308	24.042	0.091	6.658
	“卡拉” “Cara's Choice”	754.709	19.907	0.092	5.211
	“蓝脊” “Blue Ridge”	1 076.507	24.950	0.087	9.888
南高丛越橘	“库帕” “Cooper”	1 515.790	17.633	0.094	13.264
	“奥扎克蓝” “Ozarkblue”	1 411.065	32.266	0.082	11.922

于南高丛越橘。6 种越橘的 LCP 低到高依次为“大粒蓝金”<“库帕”<“卡拉”<“蓝鸟”<“蓝脊”<“奥扎克蓝”。

AQY 作为植物光能利用率的一个重要指标, 反映植物对弱光的利用能力。6 种越橘的表观量子效率在 0.082~0.097, 由小到大的顺序为“大粒蓝金”>“库帕”>“卡拉”>“蓝鸟”>“蓝脊”>“奥扎克蓝”。

2.3 6 种高丛越橘气孔导度对光强的响应

气孔导度用来表示植物叶片气孔张开的程度。气孔是叶片与外界进行气体交换的主要通道, 其开张程度随环境因子的变化而调节, 进而影响叶片的光合作用、呼吸作用及蒸腾作用。从图 3 可知, 3 种南高丛越橘的气孔导度大于其余 3 种北高丛越橘, 且随着光强的升高南高丛越橘的气孔导度快速变大, 而北高丛越橘变化平缓, 当光强升到一定高度, 所有越橘的气孔导度呈现稳定态势, 说明越橘的气孔导度只是在一定的光强范围内随光强而变化, 气孔的大小和结构也决定了这一特性。按照气孔导度大小排序为“奥扎克蓝”>“库帕”>“蓝

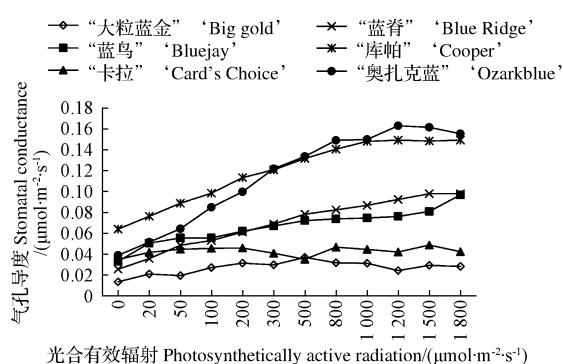


图 3 6 种高丛越橘的气孔导度-光强响应曲线

Fig. 3 The stomatal conductance-light curve of six highbush blueberry species

脊”>“蓝鸟”>“卡拉”>“大粒蓝金”。

2.4 6 种高丛越橘蒸腾速率对光强的响应

由图 4 可知, “奥扎克蓝”、“库帕”和“蓝鸟”3 个品种蒸腾作用较强, 且随光合有效辐射升高其蒸腾作用增强

较快;“蓝脊”、“卡拉”和“大粒蓝金”3个品种蒸腾作用相对较弱,随着光强的升高,其增强趋势比较平缓;“大粒蓝金”的蒸腾作用一直处在最下端,变化也比较平缓,受光强影响较小。表明在相同光照条件下,南高丛越橘耗水大于北方品种,“奥扎克蓝”耗水量大、相对不耐旱;“大粒蓝金”和“卡拉”耗水量少、比较耐旱。

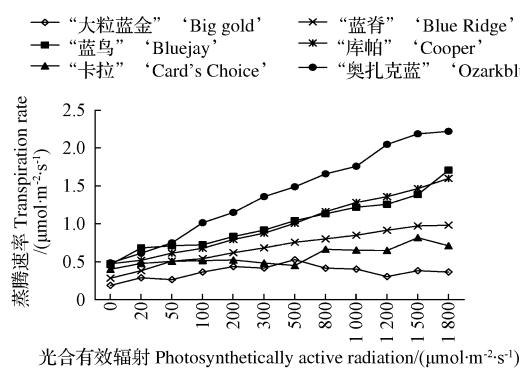


图 4 6 种高丛越橘的蒸腾速率-光响应曲线

Fig. 4 The transpiration-light curve of six highbush blueberry species

2.5 6 种高丛越橘的有效水分利用效率

从生理意义上定义,有效水分利用效率为净光合速率与蒸腾速率的比值,可以反映越橘对水分的利用效率,在一定程度上也反映了越橘的耗水性和抗旱性^[18]。有效水分利用效率-光强响应曲线则可以说明不同品种越橘随着光照强度改变其对水分利用效率的变化规律,据此可以因地制宜确定不同品种越橘的灌溉量,达到合理灌溉、科学节水的目的。

由图 5 越橘水分利用效率的变化曲线可知,在水分充足的条件下,6 种高丛越橘的水分利用效率随着光强变大而逐渐升高,在光强 500~1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 分别达到最大,然后平缓下降。南高丛越橘“蓝脊”和“库帕”表现出来最大的水分利用效率,达到了 11 以上,而北高丛越橘“蓝鸟”和南高丛越橘“奥扎克蓝”水分利用效

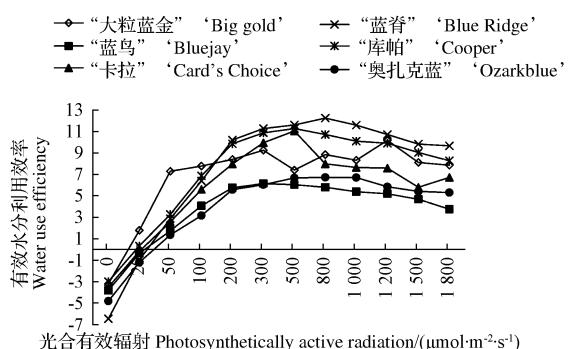


图 5 6 种高丛越橘的水分利用效率-光强响应曲线

Fig. 5 The water use efficiency-light curve of six highbush blueberry species

率较低,只有 6.5 左右,“大粒蓝金”和“卡拉”对水分利用效率居中,最高值在 10 左右。由图 5 还可看出,“大粒蓝金”在光强 50 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的弱光条件下,其水分利用效率就达到了较高的数值,其后就一直在高位平缓波动,而“卡拉”在 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下达到最大,然后随光照增强而逐渐下降。6 种高丛越橘有效水分利用效率的最大值从大到小排列依次为“蓝脊”>“库帕”>“卡拉”>“大粒蓝金”>“奥扎克蓝”>“蓝鸟”,结果表明,排在前面的越橘品种能更好的利用土壤水分,在消耗等量水分时,可以积累较多的光合产物。

3 结论与讨论

植物的光响应曲线对了解光反应过程的效率非常重要,反映了植物对光照强度的利用能力。高丛越橘的 6 条光响应曲线随着光照的增强,其净光合速率随之升高,到达饱和光强后呈缓慢下降趋势。南高丛越橘的净光合速率皆高于北高丛品种,各品种之间差别明显,同时北高丛越橘的净光合速率先于南高丛越橘达到最大值。“库帕”的净光合速率最高,曲线走势一直在最高端,最大净光合速率为 CO_2 13.3 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,其它依次是“奥扎克蓝”、“蓝脊”、“蓝鸟”、“卡拉”和“大粒蓝金”,“大粒蓝金”最低,为 CO_2 3.9 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。响应曲线表明了南高丛越橘对光照强度的利用能力高于北高丛品种,在相同光强下,南高丛越橘通过光合作用能够积累更多有机物质。

由拟合结果可知,6 种高丛越橘的光饱和点差异明显,3 个南高品种都大于 3 个北高品种,说明南高丛越橘对强光的适应能力高于北高丛品种,不易受到强光胁迫;3 个北高品种的光补偿点低于南高品种“蓝脊”和“奥扎克蓝”,南高品种“库帕”仅高于北高品种“大粒蓝金”,说明多数北高丛越橘对弱光的适应能力高于南高丛品种;6 种越橘的表观量子效率大小排序与光补偿点相同,也表明了多数北高丛品种对弱光的利用效率高于南高丛品种。

蒸腾速率-光响应曲线说明多数南高丛越橘的蒸腾速率大于北高品种,其耗水量也高于北高品种,易产生干旱胁迫。北高品种“大粒蓝金”和“卡拉”蒸腾速率最低,且在不同光强条件下稳定不变,这也说明这 2 个品种需水量少且受光强影响较小。

有效水分利用效率反映了 6 种高丛越橘对水分的利用情况。6 种越橘按有效水分利用效率大小排序为“蓝脊”>“库帕”>“卡拉”>“大粒蓝金”>“奥扎克蓝”>“蓝鸟”,其中“奥扎克蓝”和“蓝鸟”蒸腾速率较高,但水分利用效率却比较低。“大粒蓝金”和“卡拉”蒸腾速率低,但它们的水分利用效率却比较高,是节水耐旱的 2 个北

高丛品种。该研究结果可为北方地区栽培南高丛越橘，南方地区栽培北高丛品种提供科学遮阴及供水参考依据。

参考文献

- [1] 李根柱,王贺新,骆国华.广东河源地区蓝莓优良品种引进及栽培研究初报[J].中国南方果树,2013,42(4):94-96.
- [2] 葛翠莲,黄春辉,夏思进,等.10个蓝莓品种主要营养成分与色素含量分析[J].中国南方果树,2012,41(4):33-35.
- [3] 田密霞,李亚东,胡文忠,等.60种蓝莓花青素的含量及抗氧化性的比较研究[J].食品研究与开发,2014(21):1-6.
- [4] 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.
- [5] 乌凤章,王贺新,陈英敏.3种类型越橘生长发育和开花结果特性[J].果树学报,2010,27(5):683-688.
- [6] 乌凤章,王贺新,陈英敏,等.我国蓝莓生理生态研究进展[J].北方园艺,2006(3):48-49.
- [7] 王连润,胡忠荣,李坤明,等.兔眼蓝莓园在昆明的引种表现及栽培要点[J].中国南方果树,2012,41(1):87-88.
- [8] 唐雪东,李亚东,臧俊华,等.土壤施肥对越橘生长发育的影响[J].东北农业大学学报,2004,35(5):553-560.
- [9] 贾晓鹰,吕国华,邵丽萍,等.不同蓝莓品种光合特性的比较[J].石河子大学学报(自然科学版),2012,30(4):439-443.
- [10] EVANS J G, JAKONBSEN I, ÖGREN E. Photosynthetic light-response curves; 2. gradients of light absorption and photosynthetic capacity[J]. Planta, 1993, 189(2): 191-200.
- [11] KYEI-BOAHEN S, LADA S, ASTATKIE T, et al. Photosynthetic response of carrots to varying irradiances[J]. Photosynthetica, 2003, 41(2): 301-305.
- [12] LEAKEY A D B. Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought[J]. Plant Physiology, 2006, 140(2): 779-790.
- [13] 高峻,孟平,吴斌,等.杏-丹参林药复合系统中丹参光合和蒸腾特性的研究[J].北京林业大学学报,2006,28(2):64-67.
- [14] YE Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*[J]. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640.
- [15] 俞开锦.梨光合作用的环境和树体影响因素研究[D].南京:南京农业大学,2002.
- [16] 金则新,柯世省.云锦杜鹃叶片光合作用日变化特征[J].植物研究,2004(4):447-452.
- [17] 蔡时青,许大全.大豆叶片CO₂补偿点和光呼吸的关系[J].植物生理学报,2000(6):545-550.
- [18] 孙燕,张福海,李成忠,等.不同供硅水平对芍药光合特性及水分利用效率的影响[J].北方园艺,2015(8):81-85.

Study on Photosynthetic Characteristics and Water Use Efficiency of Six Highbush Blueberry Species

ZHANG Zichuan, LI Genzhu, WANG Hexin, XU Guohui

(Institute of Modern Agricultural Research, Dalian University, Dalian, Liaoning 116622)

Abstract: Six varieties of northern and southern highbush blueberry grew in the southern region of Liaoning Province were chosen as the research object, photosynthetic active radiation gradient of light photosynthetic-light response curve was measured by use of LI-6400XT portable photosynthesis system at 0, 20, 50, 100, 200, 500, 800, 1 000, 1 200, 1 500, 1 800 μmol · m⁻² · s⁻¹, using the rectangular hyperbola correction model fitting, computation of parameters of the light saturation point (LSP), light compensation point (LCP) and apparent quantum yield (AQY), simultaneously, use these photosynthetic parameters to analyze water use of highbush blueberry. The results showed that the ability of using the intensity of light and adapting hard light of southern highbush cultivars was higher than that of northern highbush cultivars, followed by ‘Cooper’>‘Ozarkblue’>‘Blue Ridge’>‘Bluejay’>‘Cara’s Choice’>‘Big gold’, the ability and efficiency of using the weak light of majority of the northern cultivars were higher than southern highbush, followed by ‘Big gold’>‘Cooper’>‘Cara’s Choice’>‘Bluejay’>‘Blue Ridge’>‘Ozarkblue’; Water use efficiency of the majority of southern highbush blueberry was higher than that of northern highbush cultivars, followed by ‘Blue Ridge’>‘Cooper’>‘Cara’s Choice’>‘Big gold’>‘Ozarkblue’>‘Bluejay’, northern highbush cultivars of ‘Big gold’ and ‘Cara’s Choice’ transpiration rate were little, and water use efficiency was higher, regarded as water-saving and drought resistant cultivars. The conclusion of the study aimed to provide experimental basis for cultivating highbush blueberry in China.

Keywords: blueberry; photosynthetic characteristics; modified rectangular hyperbola model; water use efficiency