

‘寒富’及其亲本系叶片光合及叶绿素荧光特性的研究

马慧丽¹, 吕德国^{2,3}

(1. 河南科技大学 林学院, 河南 洛阳 471003; 2. 沈阳农业大学 园艺学院, 辽宁 沈阳 110866;

3. 沈阳农业大学 北方果树育种与生理生态研究所, 辽宁 沈阳 110866)

摘要:以1年生盆栽‘寒富’苹果及其亲本系品种(‘东光’和‘富士’)为试材,通过气体交换等方法对‘寒富’及其亲本系品种光合特性进行了研究,分析了光合速率变化规律及叶绿素含量、比叶重和叶面积对光合速率的影响。结果表明:‘寒富’与亲本系品种的光合能力、羧化效率(CE)、表观量子效率(AQY)、CO₂ 补偿点、CO₂ 饱和点、饱和光强、补偿光强等光合参数有差异;‘东光’对低浓度的 CO₂、强光和弱光的利用率较高,‘富士’对高浓度的 CO₂ 利用率较高,‘寒富’处于二者之间;成熟叶片的叶面积、比叶重和叶绿素含量与 Pn 之间存在相关性;亲本系品种有较高的 Fv/Fm,而‘寒富’苹果具有较高的光合性能指数。

关键词:苹果;‘寒富’;‘东光’;‘富士’;光合特性;叶绿素荧光特性

中图分类号:S 661.1;S 123 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2014)20-0023-05

‘寒富’是1978年以‘东光’为母本,‘富士’为父本杂交而成的优质抗寒大果品种,具有树势生长健壮,叶片大而厚,绒毛较多,叶片反卷,叶绿素含量较高,结实性强,腋花芽坐果率较高等优点^[1],与其亲本系品种生长状况有较大的区别。但‘寒富’苹果的这些特异性状是否与碳素代谢有关,进而影响其生理功能等一直没有相关的报道,该研究以‘寒富’及其亲本系品种为材料,从光合生理特性着手,研究‘寒富’及其亲本系品种光合及荧光特性的差异,以期评价‘寒富’苹果叶片的光合生产潜力提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为沈阳农业大学果树基地的1年生盆栽(盆高25 cm,盆口内径25 cm,盆底内径20 cm)‘寒富’苹果及其亲本系品种(‘东光’和‘富士’),盆土为壤质土。亲本系品种于西丰试验基地打条,春季嫁接,正常管理,且树体生长发育良好。

1.2 试验方法

试验于2012年在沈阳农业大学果树实验基地进行。每处理选3株生长势一致植株,从中选出3个光照

良好的顶部新梢,每个新梢上选1片中部功能叶进行光合参数等指标测定,从7:00—18:00每隔1 h测定1次,同时段不同处理的植株叶片按一定的次序轮换测定,以消除测定时间不同带来的误差,3次重复。

1.3 项目测定

气体交换参数用 CIRAS-1 型便携式光合系统测定。测定时光合有效辐射(PAR)、大气温度(Ta)、叶温(Tl)、水气压(VP)、大气 CO₂ 浓度(Ca)等参数均采用仪器自控系统控制。净光合速率(Pn)的测定选在晴天9:00—11:00测定;Pn-PAR 响应曲线:光强从80~1 600 μmol/mol 分8个梯度,Ca为360~380 μmol/mol 进行测定,每个光强下适应5 min后记录数据,参数均采用仪器自控系统控制。用直线回归求得 Pn-PAR 响应曲线的初始斜率 dPn/dPAR 为表观量子效率(AQY),同时计算光补偿点(LCP),以拟合曲线方程($y=ax^2+bx+c$)计算饱和光强(SL);Pn-CO₂ 响应曲线(Pn-Ca,Ci):CO₂ 从100~1 800 μmol/mol 分12个梯度进行测定,光强为1 600 μmol·m⁻²·s⁻¹,用直线回归求得 Pn-Ci 响应曲线的初始斜率 dPn/dCi 为羧化效率(CE),以 Ci 饱和时 Pn 为 RuBP 最大再生速率;以 Pn-Ca 响应曲线方程计算 CO₂ 补偿点(CCP)与饱和 CO₂ (SC);以没有气孔限制时的同化速率(即 Ci 为 350 μmol/mol 的 Pn)代表光合能力,根据 Farquhar 等^[2]的方法计算气孔限制值($L_s=1-A/A_0$)。叶绿素含量的测定参照 Arnon 等^[3-4]的方法,采用丙酮乙醇混合提取叶绿素,用 UV-1600 分光光度计进行比色分析,用连续激发式荧光仪 PEA(德国)测得 Fv/Fm(光系统II最大光化学效率),PI(光合性能指

第一作者简介:马慧丽(1977-),女,河南洛阳人,硕士研究生,研究方向为果树栽培与生理。E-mail:xiaoma77@sohu.com.

责任作者:吕德国(1967-),男,博士生导师,教授,现主要从事果树栽培与生理等研究工作。E-mail:Lvdeguo@163.com.

基金项目:国家农业部“948”计划资助项目(2006-G28);辽宁省自然科学基金资助项目(20082121)。

收稿日期:2014-05-27

数)。测定前叶片充分暗适应 25 min,重复测定 10 次。

1.4 数据分析

试验数据采用 Excel 软件作图,采用 DPS 软件进行统计分析(LSD)。

2 结果与分析

2.1 ‘寒富’及其亲本系品种叶绿素含量、比叶重、叶面积与 Pn 的关系

由表 1 可以看出,‘寒富’苹果叶片的叶绿素 a(Chl a)含量、叶绿素总量(Chl a+b)、比叶重、叶面积介于二亲本之间且与亲本系品种差异显著;Chl b 含量最低,而 Chl a/b 的比值则最高。成熟植物叶片中叶绿素含量的多少主要取决于植物本身的特性,叶片中 Chl a/b 值不同,在光合作用中会产生不同的生理效应。在能量传递效

率方面,Chl a 是能量的最后接受者,能量由 Chl b 传递给 Chl a 时大约为 100%,Chl a 含量较高时,被能量激发的分子数就多,参加光合作用的分子数也多,因而 Pn 就高。‘寒富’的 Chl a/b 虽然较高,但 Chl a 处于 2 个亲本之间,Chl b 最低,这可能是‘寒富’Pn 处于 2 个亲本之间的一个原因。

叶片是植株接收光能的主要器官,其面积的大小与光合有着直接的关系,该试验表明,叶面积与 Pn 的变化趋势相同。关于果树的比叶重与 Pn 的关系,杨江山等^[5]认为,SLW 与 Pn 呈正相关关系。由表 1 可看出,‘东光’的比叶重最高,‘寒富’处于 2 个亲本之间,这与 Pn(‘东光’>‘寒富’>‘富士’)的变化趋势相同。

表 1 ‘寒富’及其亲本系品种叶绿素含量、比叶重及叶面积比较

Table 1 Comparison of chlorophyll content, SLW, leaf area of ‘Hanfu’ apple and its parents’ variety

材料 Material	叶绿素 a Chl a/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 b Chl b/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a+b Chl a+b/(mg·g ⁻¹)	叶绿素 a/b Chl a/b	比叶重 SLW/(mg·cm ⁻²)	叶面积 Leaf area/cm ²
“东光”‘Dongguang’	1.57±0.1a	0.58±0.1a	2.15±0.04a	2.71±0.01a	5.94±0.02a	2.15±0.05a
“寒富”‘Hanfu’	1.36±0.2b	0.43±0.1b	1.79±0.01b	3.16±0.01b	4.98±0.01b	1.79±0.02b
“富士”‘Fuji’	1.24±0.1c	0.44±0.1b	1.68±0.01c	2.82±0.01c	4.74±0.01c	1.68±0.01c

注:表中数据为平均值±标准差。同一列内不同小写字母表示 5% 差异显著水平。下同。

Note: Values are means±SE. Different lowercase letters in a column show 5% significant level. The same below.

2.2 ‘寒富’及其亲本系品种光合生理参数差异

由表 2 可以看出,‘寒富’与其亲本系品种的光合速率和光合能力的变化趋势相同,表现为‘东光’>‘寒富’>‘富士’,羧化效率也表现出相似的趋势,说

明‘东光’对低浓度的 CO₂ 利用率较高;Rubp 最大再生速率则表现为‘富士’最高,‘寒富’最低,说明‘富士’对高浓度的 CO₂ 利用率较高,气孔限制值表现为‘寒富’最高。

表 2 ‘寒富’及其亲本系品种光合生理参数差异

Table 2 Difference of photosynthetic parameters of ‘Hanfu’ apple and its parents’ variety

材料 Material	光合速率 Pn/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光合能力 Pc/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	羧化效率 CE	表观量子效率 AQY	气孔限制值 Ls/%	RuBP 最大再生速率 Max regeneration velocity of RuBP /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)
“东光”‘Dongguang’	13.9±0.2Aa	24.6±0.5Aa	0.072±0.003Aa	0.028±0.007Aa	48.2±3.2Bb	46.2±2.3Bb
“寒富”‘Hanfu’	12.0±0.8Aab	22.0±1.1Ab	0.071±0.008Aa	0.032±0.009Aa	68.2±2.4Aa	40.5±3.6Bb
“富士”‘Fuji’	11.2±1.0Ab	17.9±0.7Bc	0.043±0.004Bb	0.039±0.008Aa	41.9±3.0Bb	66.1±4.0Aa

2.3 ‘寒富’及其亲本系品种光合作用对 CO₂ 和光强的响应

由图 1 可知,在 350 μmol/mol 以下低 CO₂ 浓度范围内,‘寒富’及‘东光’的 Pn 上升的较快,‘富士’上升的较慢。经对低 CO₂ 浓度下 Pn 响应值直线回归可知,‘富士’、‘寒富’、‘东光’的 CO₂ 补偿点(CCP)分别为 59.5±7.5、84.2±5.9、87.5±1.4 μmol/mol。‘富士’、‘寒富’、‘东光’的 CO₂ 饱和点(CSP)分别是 2 961±41、1 572±16、1 381±23 μmol/mol。‘富士’的 CO₂ 饱和点显著高于其它品种,说明‘富士’能利用高浓度 CO₂ 进行光合作用。

从 Pn-PAR 响应曲线方程得出,‘富士’、‘寒富’、‘东光’的光饱和点(SL)分别为 1 300±56.6、1 418±31、1 665±20 μmol·m⁻²·s⁻¹;光补偿点(LCP)分别为

9.05±2.1、21.1±1.4、5.9±1.8 μmol·m⁻²·s⁻¹,可以看出‘东光’对强光和弱光的利用率均较高。

2.4 ‘寒富’及其亲本系品种光合作用的日变化

从图 2-A 可以看出,‘寒富’及其亲本系品种的光合日变化均呈双峰曲线,净光合速率变化趋势基本一致,10:00 三者均出现第 1 个峰值,随着温度和光强的升高,净光合速率逐渐下降,到 12:00—13:00 光合速率最低,出现谷值,之后光合速率又逐渐回升,15:00 出现第 2 个高峰,第 2 次峰值明显比第 1 次的平缓。全天整体上‘东光’的净光合速率最高,‘富士’的最低,‘寒富’处于二者之间。

从图 2-B 可以看出,10:00 前‘寒富’及其亲本系品种的 Gs 均迅速下降,而后基本维持在一定的数值,整体上‘东光’和‘寒富’的 Gs 比‘富士’的高。图 2-C 表明,Ci

全天的变化趋势基本呈“V”字型,即先高后低再高的趋势,整体上也表现出‘东光’和‘寒富’的 C_i 比‘富士’的高。

由图 2-D 可以看出,在全天内‘寒富’及其亲本系品种的蒸腾速率均表现为由高到低的趋势,三者之间的差异不明显。

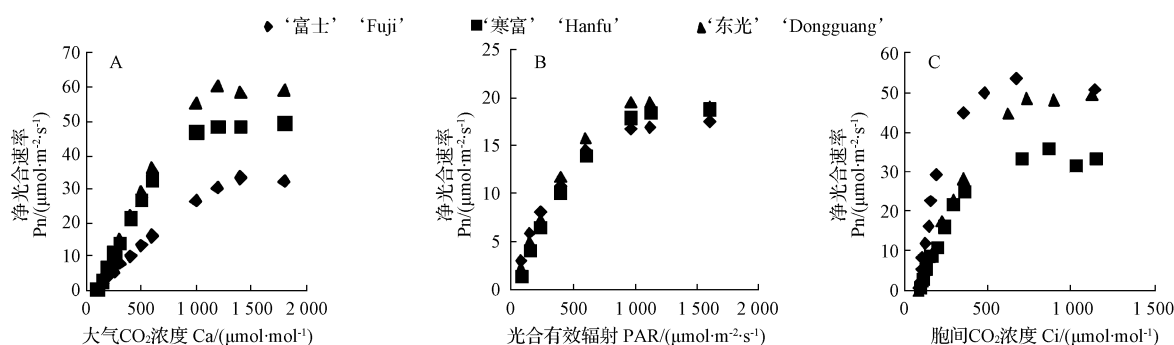


图 1 ‘寒富’及亲本系品种的 Pn-Ca 响应曲线(A)、Pn-Ci 响应曲线(B)、Pn-PAR 响应曲线(C)

Fig. 1 Responses of photosynthesis to different CO_2 concentrations (A), different intercellular CO_2 (B) and different photon flux densities (C) of ‘Hanfu’ and its parents’ variety

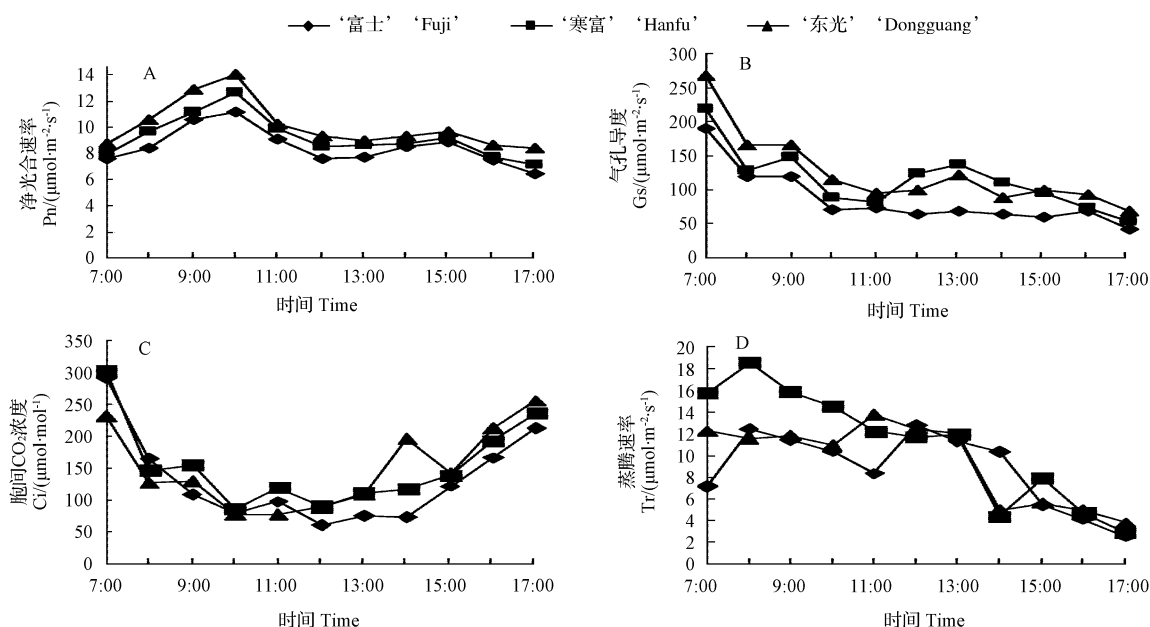


图 2 ‘寒富’与其亲本系品种净光合速率(A)、气孔导度(B)、胞间 CO_2 浓度(C)、蒸腾速率(D)的日变化

Fig. 2 The diurnal variation of Pn (A), Gs (B), C_i (C) and Tr (D) of ‘Hanfu’ and its parents’ variety

2.5 ‘寒富’及其亲本系品种叶绿素荧光特征

F_v/F_m 是暗适应下 PSII 反应中心完全开放时的最大光化学效率,反映 PSII 反应中心最大光能转换效率。其值不同品种之间有差异,在非胁迫条件下, F_v/F_m 的值很稳定,据 Bjorkman and Demmig 对大量植物的测定,其平均值为 0.832 ± 0.004 [6]。从图 3-A 可以看出,‘寒富’与其亲本之间有差异,但差异不显著,表现为母本‘富士’最高(0.805),‘寒富’(0.794)处于 2 个亲本系之间,三者没有达到常规植物的平均值,可能是与栽培方式有关。光合性能指数(Performance Index, PI_{ABS})是反映植物光合机构活性最敏感的指标, $PI_{ABS} = (RC/ABS) \cdot [\phi P_o / (1 - \phi P_o)] \cdot [\phi O / (1 - \phi O)]$ 。由图 3-B 可以看出,‘寒富’苹果的性能指数(2.177)高于 2 个亲本系品种(‘东

光’为 1.848;‘富士’为 2.044),但三者之间差异不显著。

3 讨论

光合特性的品种间差异是受遗传特性控制的,其机理尚不完全清楚[7]。从该试验结果可以看出,‘寒富’与其亲本系品种光合特性的差异主要有以下几方面。

叶面积和比叶重的差异与不同品种的遗传特性有关。有研究报道成熟叶片的叶面积和比叶重与 Pn 呈正相关关系[5]。SLW 越大,叶片越厚,叶绿素含量高,栅栏组织发育程度越高,因而提高了植物的 Pn。该试验中,‘寒富’苹果植株的叶面积和比叶重均处于 2 个亲本系品种之间,这也可能是‘寒富’苹果 Pn 处于 2 个亲本系品种之间的一个原因。

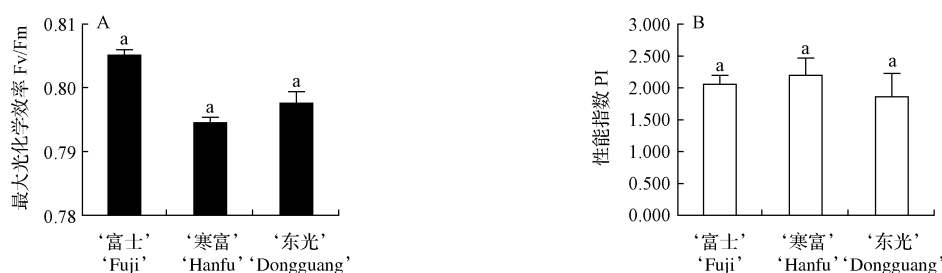


图3 ‘寒富’及其亲本系品种的最大光化学效率(Fv/Fm)与性能指数(PI)的差异

Fig. 3 Difference of Fv/Fm, PI of 'Hanfu' and its parents' variety

叶绿素是光合作用中吸收光能的光合色素,因此,植物体内叶绿素含量的高低直接影响光合作用的强弱^[8]。但对叶片中叶绿素含量与光合作用的关系,各研究表现出不同的观点。赵宗方等^[9]对梨树光合特性研究认为,成熟正常叶的光合能力与叶绿素含量无显著线性关系,这可能是在饱和光合下,叶绿素含量通常不是叶片光合速率的限制因素。秦嗣军等^[10]通过对樱桃砧木光合特性的研究也表明,樱桃砧木光合能力的强弱与叶绿素含量高低不完全一致。但杨建民等^[11]研究表明 Chl a/b 值不同,在光合作用中会产生不同的生理效应。在光能的相对吸收方面,光波长在 600~700 nm 时,Chl a 的最大吸收率为 78%,Chl b 的最大吸收率只有 32%,说明 Chl a 对光能的吸收率高,Chl a/b 值越大,品种 Pn 越高。闫萌萌等^[12]研究表明,不同光质对花生幼苗叶片叶绿素含量的影响不同,叶绿素含量增加的,则光合效率高。不利于叶绿素积累的,则光合效率降低。该研究中‘寒富’的 Chl ab 值虽然最高,但由于其 Chl b 含量最低,其能量的传递者相对较少,这可能是‘寒富’的 Pn 处于 2 个亲本之间的又一原因。

气孔是叶片与外界环境进行气体交换的重要门户和调节机构。从‘寒富’及亲本系品种的 Pn 与 Gs 在全天日变化中可以看出,‘寒富’及‘东光’的 Pn 全天整体上比‘富士’的高,而 Gs 也表现出相似的趋势,高的 Gs 有利于使 CO₂ 供应相应充足,从而保持 Ci 的稳定,避免了因 CO₂ 供应不足导致的碳同化(暗反应)过程的过度受限。‘富士’全天 Gs 整体上开张较小,这可能是其 Pn 在全天同时刻较‘东光’和‘寒富’低的一个原因,说明气孔的行为与光合作用密切相关,直接关系到 Pn 的大小。

Fv/Fm 指 PSII 最大光化学效率(PSII 原初光能转化效率),它的变化代表 PSII 光化学效率的变化,Fv/Fm 降

低常用来判断植物是否受到了光抑制,比值越低证明其发生光抑制的程度越高。从测定结果显示,在供试的 3 个品种中,Fv/Fm 的大小顺序为:‘富士’(0.805) > ‘东光’(0.797) > ‘寒富’(0.794),表明‘寒富’苹果植株较倾向于亲本系品种。性能指数是个综合指标,是表示 PSII 结构和功能状态的参数,其值高可以表示光合系统 PSII 状态良好,具有较高的光能转化效率,可以表明‘寒富’是光合效率高的品种。

参考文献

- [1] 李怀玉,孙红旭,乔凤岐,等. 抗寒优质苹果新品种-短枝寒富[J]. 中国果树,1995(1):1-2.
- [2] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and Photosynthesis [J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33: 317.
- [3] Arnon D L. Copper enzymes in isolate chloroplasts; Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* [J]. Plant Physiol, 1949, 24: 1-15.
- [4] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42: 313-349.
- [5] 杨江山,常永义,种培芳. 樱桃不同节位光合特性与解剖特性比较研究[J]. 果树学报, 2005, 22(4): 323-326.
- [6] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 科学技术出版社, 2002.
- [7] 刘庆忠,刘鹏,赵红军,等. 同源四倍体皇家嘎啦苹果的生物学及光合生理特性研究[J]. 中国农业科学, 2002, 35(12): 1573-1578.
- [8] 董丽平,郭平毅,王鑫. 2,4-D 丁酯对罂粟叶绿素含量及光合作用的影响[J]. 广东农业科学, 2011(24): 31-32.
- [9] 赵宗方,凌裕平,吴建华,等. 梨树的光合特性[J]. 果树学报, 1993, 10(3): 154-156.
- [10] 秦嗣军,吕德国,杜国栋,等. 5 种樱桃砧木光合特性研究[J]. 园艺学报, 2006, 36(4): 813-816.
- [11] 杨建民,王中英. 短枝型与普通型苹果叶片光合特性比较研究[J]. 中国农业科学, 1994, 27(4): 31-36.
- [12] 闫萌萌,王铭伦,王洪,等. 波光质对花生幼苗叶片光合色素含量及光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(2): 483-487.

Study on Photosynthetic and Chlorophyll Fluorescence Characteristics of 'Hanfu' Apple and Its Parents' Variety

MA Hui-li¹, LYU De-guo^{2,3}

(1. College of Forestry, Henan Science and Technology University, Luoyang, Henan 471003; 2. College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110866; 3. Research Laboratory for Breeding and Physiology-Ecology of Northern Fruit Tree Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110866)

不同施肥方式对核桃容器苗生长的影响

王 进¹, 高焕章¹, 赵振军¹, 向一兵², 刘 曲^{1,3}, 税玉成⁴

(1. 长江大学 园艺园林学院, 湖北 荆州 434025; 2. 湖北省长阳县科技局, 湖北 长阳 443500; 3. 中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400; 4. 湖北阿甘林业有限责任公司, 湖北 松滋 434200)

摘 要:以核桃(*Juglans regia* L.)容器苗为试材,研究了不同施肥方式对其主要形态生长指标的影响。结果表明:不同施肥方式核桃容器苗高生长量之间呈极显著差异,单点、深度 10~15 cm 的施肥方式最佳,高生长量为 14 cm,其次是双点、深度 10~15 cm 的施肥方式,高生长量为 13.4 cm;地径生长量之间呈极显著差异,双点、深度 10~15 cm 的施肥方式最佳,地径生长量为 0.43 cm,其次是三点、深度 10~15 cm 的施肥方式,地径生长量为 0.39 cm;第 1 分枝生长量之间呈极显著差异,双点、深度 2~7 cm 的施肥方式最佳,第 1 分枝长度生长量为 5.80 cm,其次是单点、深度 2~7 cm 的施肥方式,第 1 分枝长度生长量为 0.39 cm。综合分析结果表明,采取深度为 10~15 cm、单点或双点的施肥方式,可显著提高核桃容器苗质量。

关键词:核桃;容器苗;尿素;株高生长量;地径生长量;分枝生长量

中图分类号:S 664.1 **文献标识码:**B **文章编号:**1001-0009(2014)20-0027-03

核桃(*Juglans regia* L.)系胡桃科核桃属多年生落叶果树,又名胡桃、羌桃。核桃属(*Juglans*)共有 20 多个种,分布于亚洲、欧洲、美洲。据考证,核桃在我国有 2 000 多年栽培历史,各地广泛栽培,品种很多,原产于我国的有 5 种 1 变种。核桃适应范围广,在世界各地栽培或自然分布中,核桃的垂直分布在伊朗可达海拔 1 400 m,土耳其分布上限为 2 000 m^[1]。在我国核桃分布的最高海拔在 4 300 m,最低分布在吐鲁番盆地海平面 34.5 m 以

下^[2]。核桃为深根性树种,适应性强,寿命长,喜温、喜光喜肥。

核桃是珍贵的食用干果、油料树种和经济林用材树种,因其果品营养价值丰富、风味独特且具有极高的保健功能而跻身世界著名的“四大干果”行列^[3]。我国是核桃生产大国,但核桃优质种苗繁育、田间管理等方面存在很多问题。课题组认为,优质核桃苗木的生产、科学的田间管理,是解决核桃产业制约的关键性环节。该试验通过比较不同的施肥方式对核桃容器苗的生长的影响,旨在为核桃种苗的田间管理探索新途径,为核桃优质种苗生产提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为课题组于长阳泰盛农业发展有限公司所培育的核桃实生芽苗,苗木规格、长势基本一致。供

第一作者简介:王进(1988-),男,硕士研究生,研究方向为园林植物栽培与应用。E-mail:wj.8631216@163.com.

责任作者:高焕章(1955-),男,教授,现主要从事林木育种与栽培等研究工作。E-mail:ghzxl@163.com.

基金项目:湖北省农业科技成果转化资金资助项目(SQ2011ECD100059)。

收稿日期:2014-05-19

Abstract: Taking one-year-old ‘Hanfu’ apple and its parents’ variety of ‘Dongguang’ and ‘Fuji’ as test materials, the photosynthetic characteristics were studied by gas exchange method, the changing of Pn and the effect of leaf area, SLW and chlorophyll content on Pn were analyzed. The results showed that there were differences among photosynthetic capacity, carboxylation efficiency (CE), apparent quantum yield (AQY), CO₂ compensation points, CO₂ saturation points, light compensation points, light saturation points among ‘Hanfu’, ‘Dongguang’ and ‘Fuji’. ‘Dongguang’ had higher using efficiency to low concentration CO₂, low intensity illumination and high intensity illumination, ‘Fuji’ had higher using efficiency to high concentration CO₂; there were relativity between Pn and leaf area, SLW and chlorophyll content in mature leaves. Fv/Fm of ‘Dongguang’ and ‘Fuji’ were higher than that of ‘Hanfu’. PI of ‘Hanfu’ was higher than that of ‘Dongguang’ and ‘Fuji’.

Keywords: apple; ‘Hanfu’; ‘Dongguang’; ‘Fuji’; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence characteristics