

3 种鲜食枣品种光合作用日变化及光响应特征

程晓建^{1,2}, 王林云², 周顺元³, 童庆元³

(1. 浙江广播电视大学, 杭州 310030; 2. 浙江农林大学林业与生物技术学院, 杭州 311300;
3. 金华兰溪市林业科学研究所, 金华 321100)

摘要: 对3种鲜食枣品种的光合作用日变化和光响应特征进行了观测。结果表明, 3种鲜食枣的净光合速率日变化曲线均为“双峰”型, 其中鲁北冬枣的日平均光合速率和蒸腾速率最高; 午间光合速率降低而气孔限制值升高, 表明光合速率午间降低主要是受气孔限制因素影响。光补偿点在 16.0~49.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, 光饱和点在 1 427.8~1 642.9 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, 表观量子效率在 0.040~0.058 之间, 说明这3种鲜食枣均属阳性植物。在鲜食枣栽培中, 应根据光合速率、水分利用率、蒸腾速率等不同光合特性来选择品种和采取相应的管理措施。

关键词: 枣; 光合作用; 日变化; 光响应; 光合午休

中图分类号: S665.1

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X(2012)06-0998-05

Diurnal variation and light response of photosynthesis in three types of fresh jujube

CHENG Xiao-jian^{1,2}, WANG Lin-yun², ZHOU Shun-yuan³, TONG Qing-yuan³

(1. Zhejiang Radio & TV University, Hangzhou 310030;

2. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300;

3. Research Institute of Forestry in Lanxi, Jinhua 321100)

Abstract: Using the GFS-3000 portable photosynthesis system, diurnal variations and light response of photosynthesis in leaves of three species of fresh jujube were investigated in this paper. The results indicated that the diurnal variation of net photosynthetic rate (Pn) exhibited dual-peak curves because of midday depression. Pn and transpiration rate (Tr) of *Zizyphus Jujuba* Var. *inermis* Lubei-dongzao cultivar were significantly higher than those of fresh jujube. The light increase in stomatal limitation (Ls) accompanied a reduction of Pn at noon indicated that the depression of photosynthetic rate was mainly due to the stomatal limitations. The light compensation point (LCP) and saturation point (LSP) were 16.0~49.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and 1 427.8~1 642.9 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively in these cultivars, and the apparent quantum yield (AQY) were 0.040~0.058. Thus, it is suggested that the three types of fresh jujube are heliophilous plants, and that appropriate cultivars and managing methods should be chosen by different photosynthetic traits such as Pn, WUE and Tr during the production of fresh jujube.

Key words: fresh jujube; photosynthesis; diurnal variations; light response; midday depression

枣(*Zizyphus jujuba* Mill.)为鼠李科(Rhamnaceae)枣属(*Zizyphus* Mill.),有3 000多年的栽培历史,是我国特有的经济树种^[1-2]。浙江是南方枣主产区之一,枣树栽培和枣加工曾是产区的传统产业,随着人们生活水平的提高和保健意识的不断增强,蜜枣类的高糖蜜饯产品市场日渐萎缩^[3]。鲜食枣皮薄肉脆,酸甜可口,风味独特,营养丰富,近年来在我国南方推广发展较快。有关鲜食枣的良种选育、生

物学特性、栽培技术及保鲜等方面的研究较多,而对其光合作用研究较少。光合作用是作物产量和品质构成的决定性因素,同时又是一个对环境条件变化十分敏感的生理过程^[4]。为了尽快使鲜食枣优良品种得到开发和利用,通过对3种鲜食枣光合作用的比较研究,以期品种优质栽培管理提供理论依据。

收稿日期: 2011-11-22

基金项目: 国家科技成果转化重点项目(2006GB2C200113)和浙江省科学技术重大项目(021102537)共同资助。

作者简介: 程晓建,男,教授。E-mail: chengxj@zjtvu.edu.cn

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验在浙江省兰溪市林业科学研究所的鲜食枣基地进行。选取鲁北冬枣、北京鸡蛋枣、鲜优 3 号为材料, 3 个品种在引种地表现出优质、高产、稳产及很强的适应性。其中, 鲁北冬枣引自山东, 是目前我国鲜食枣品种中最优良的品种之一; 北京鸡蛋枣引自国家枣资源圃; 鲜优 3 号为浙江兰溪本地选育出的优良无性系, 均为 6 年生正常结果的嫁接树, 砧木为酸枣实生苗。

1.2 试验方法

选用德国 WALZ 生产的 GFS-3000 便携式光合-荧光测量系统, 测定时选取树冠外围中上部枝条, 从顶端数第 6~8 片生长一致的向阳、健康、成熟叶片, 于 2009 年 5 月下旬, 选择晴天进行光合日变化测定, 7:00~17:00 每 2 h 测定 1 次。测定指标包括: 净光合速率 (P_n)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、空气 CO_2 浓度 (C_a)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、光强 (PAR)、气温 (T_a)、叶温 (T_l)、空气相对湿度 (RH) 等。每个品种选 3 株, 每株测量 3~4 个叶片, 每个叶片记录 3 次数据, 取平均值。计算水分利用效率 (WUE)= P_n/T_r , 气孔限制值 (L_s)= $1-C_i/C_a$ ^[5-6]。

测定光响应曲线的时间为 7:00~11:00, 不同品种鲜食枣每个梯度随机选取 3~5 片叶进行测定, 光合有效辐射设定为: 0、20、50、100、150、200、400、600、800、1 000、1 200、1 500、1 800 和 2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 温度设置为 25℃, 参比室的 CO_2 浓度稳定在 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

测定 CO_2 响应曲线时, CO_2 浓度设在 0、20、

50、100、150、200、500、800、1 000、1 200 和 1 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 温度、湿度、光照强度参照当时自然条件设定。

1.3 数据处理

利用 Prioul 和 Chartier^[7]建立的非直线双曲线模型, 将测得的 P_n 值代入公式 (1), 在 SPSS 中进行非线性回归分析, 得到最大净光合速率 (P_m)、表观光量子效率 (AQY)、暗呼吸速率 (R_d)。利用 0~200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照条件下的 P_n 值进行线性回归, 得到光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP)。非直角双曲线模型理论公式为:

$$P_n = \frac{PAR \times AQY + P_m - \sqrt{(PAR \times AQY + P_m)^2 - 4 \times K \times AQY \times PAR \times P_m}}{2K} - R_d \quad (1)$$

数据分析利用 SPSS 17.0 软件, 进行单因素方差分析与相关性分析, LSD 法进行多重比较, 在数据分析前对所有数据进行正态与齐性检验。

2 结果与分析

2.1 不同品种鲜食枣日平均光合作用特征参数的比较

对 3 种鲜食枣的日平均光合速率、蒸腾速率和水分利用率进行单因素方差分析, 结果见表 1。3 种鲜食枣净光合速率日均值及蒸腾速率存在着显著差异, 鲁北冬枣的净光合速率和蒸腾速率日均值都显著高于北京鸡蛋枣和鲜优 3 号, 其中鲁北冬枣的净光合速率日均值是北京鸡蛋枣的 1.33 倍, 是鲜优 3 号的 1.67 倍。日平均蒸腾速率为鲁北冬枣最大, 北京鸡蛋枣次之, 鲜优 3 号最小。3 种鲜食枣的日平均水分利用率之间无显著差异。

表 1 不同品种鲜食枣日平均光合作用特征参数的比较

Table 1 The comparison of characteristic parameters of diurnal photosynthesis

材料 Material	P_n / $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	T_r / $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	G_s / $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	L_s	WUE / $\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$
鲁北冬枣 Lubei winter jujube	9.98±0.45 ^a	4.15±0.63 ^a	0.16±0.01 ^a	0.27±0.01 ^b	2.71±0.21 ^a
北京鸡蛋枣 Beijing jidan jujube	7.50±0.48 ^b	2.45±0.54 ^b	0.09±0.01 ^b	0.39±0.00 ^a	3.24±0.55 ^a
鲜优 3 号 Xianyou No.3	5.97±0.28 ^c	1.97±0.07 ^c	0.07±0.00 ^b	0.37±0.02 ^a	3.26±0.15 ^a

注: 表中同列数值后不同字母表示差异达到显著水平 $P<0.05$ 。

Note: the different letters followed with the data in the same column mean significant difference at the 0.05 level.

2.2 不同品种鲜食枣净光合速率等生理指标的变化

由图 1 可知, 自然条件下光强在 7:00~9:00 快速增加, 11:00 左右达最高值, 随后逐渐降低, 而气温在 13:00 左右达到最高值。大气中的 CO_2 浓度最大值出现在早晨, 主要是由于植物在夜间的呼吸作

用而产生的, 随着光强和温度的升高, 植物光合作用逐渐增强, CO_2 浓度随之降低, 9:00 以后趋于平缓。大气相对湿度与 CO_2 的变化曲线大致呈倒置抛物线的变化。

3 种鲜食枣的光合速率日变化均呈“双峰”曲线, 都出现了明显的光合“午休”现象 (图 2-A),

并且3种鲜食枣的光合日变化双峰和“午休”发生的时间一致。3种鲜食枣的光合速率在9:00~13:00下降明显,出现光合“午休”现象。3种鲜食枣胞间CO₂日进程均呈现早晨最高,中午降低,傍晚回升的趋势(图2-B)。

3种鲜食枣均在光合速率下降阶段出现净光合速率(*Pn*)下降、*Ls*升高的趋势(图2-A, 2-C),表明它们的净光合速率午间降低并不是由于非气孔因素引起,即因叶肉细胞羧化能力降低引起,而主

要是由于气孔限制因素引起的叶肉细胞CO₂不足^[8-9]。鲁北冬枣和北京鸡蛋枣的气孔限制值(*Ls*)变化趋势基本一致,接近双峰曲线,两个峰值分别出现在9:00和13:00左右。鲜优3号的气孔限制值*Ls*的日变化趋势整体上呈现倒置的抛物线型单峰曲线,峰值出现在13:00左右。一天中鲁北冬枣和北京鸡蛋枣的气孔限制平均值大于鲜优3号,经单因素方差分析它们之间无显著差异。

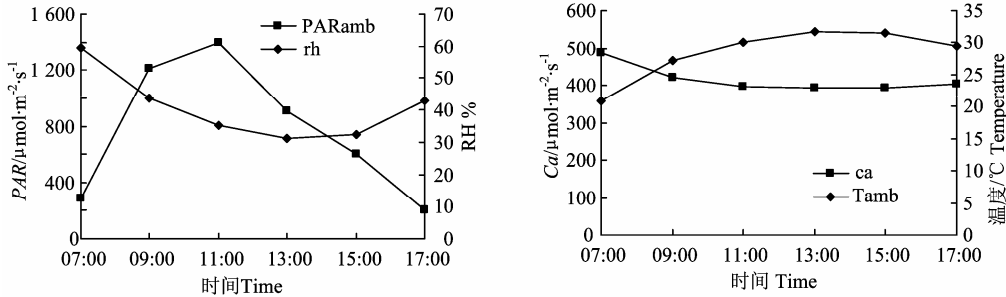


图1 环境因子日变化

Figure 1 The diurnal variations of environmental factors

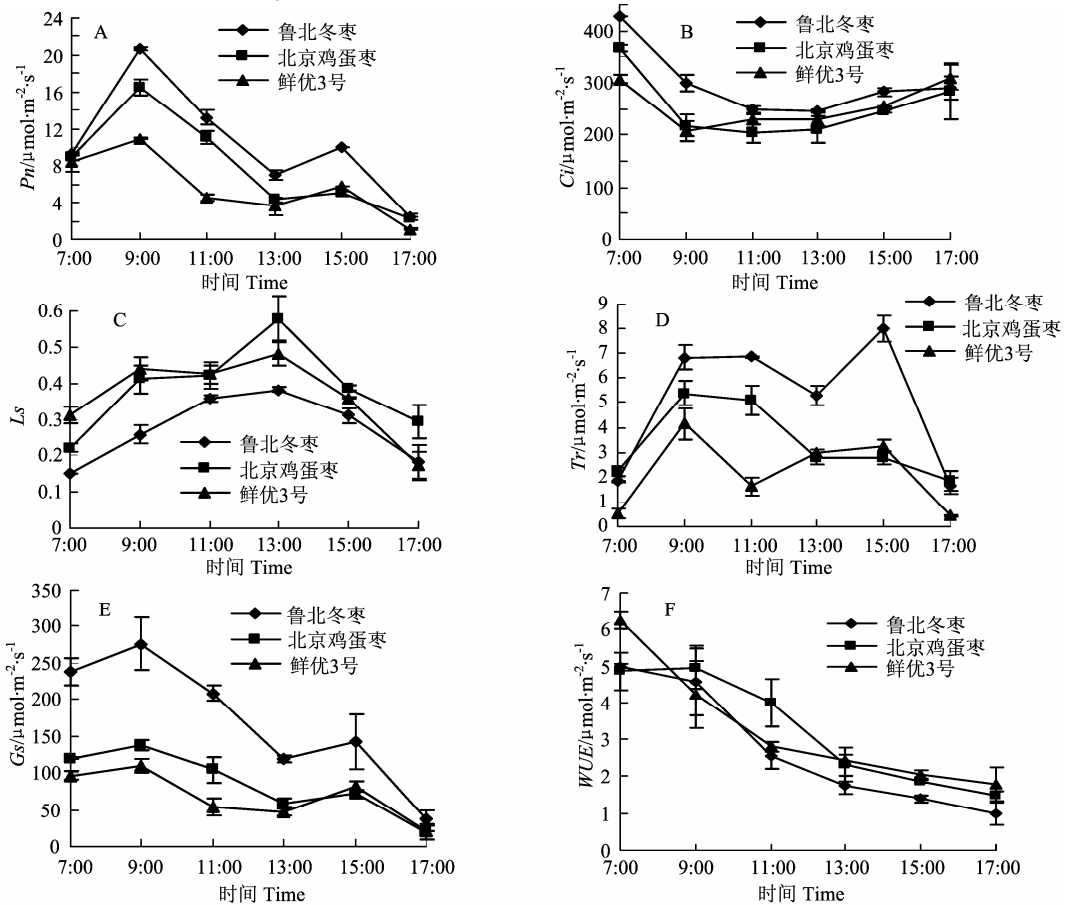


图2 3种鲜食枣叶片净光合速率(*Pn*)、胞间CO₂浓度(*Ci*)、气孔限制值(*Ls*)、蒸腾速率(*Tr*)、水分利用率(*WUE*)及气孔导度(*Gs*)日变化

Figure 2 The diurnal variations of net photosynthetic rate (*Pn*), internal CO₂ concentration (*Ci*), stomatal limitation (*Ls*), transpiration rate (*Tr*), water use efficiency (*WUE*) and stomatal conductance (*Gs*) in the leaves of Three Fresh Jujube

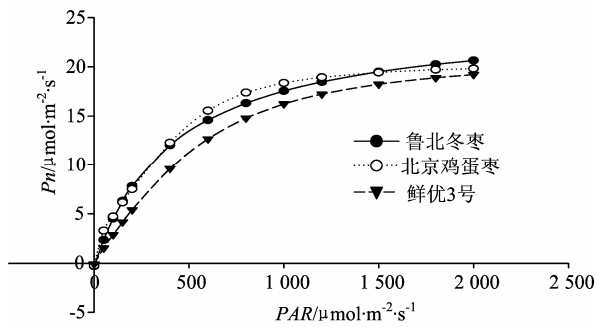


图 3 3 种不同品种鲜食枣净光合速率的光响应曲线
Figure 3 Light response curves of Pn in Three Fresh Jujube

3 种鲜食枣的蒸腾速率、气孔导度与净光合速率的日变化趋势相似, 均为双峰曲线, 并且峰值、谷值出现时间也与净光合速率的基本相同(图 2-C, 2-D, 2-E)。

自然条件下, 3 种鲜食枣水分利用效率日变化趋势整体上呈下降趋势, 鲁北冬枣和北京鸡蛋枣 WUS 在 9:00 左右有个小高峰。鲁北冬枣的水分利用效率日均值为 $2.711 \mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$, 北京鸡蛋枣为 $3.241 \mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$, 鲜优 3 号 $3.257 \mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$ 。在这 3 种鲜食枣中, 鲁北冬枣的净光合速率和蒸腾

速率均高于北京鸡蛋枣, 而水分利用率却低于其它 2 个品种, 因此其生长所需要的水分要多于北京鸡蛋枣和鲜优 3 号, 是需水量较高的栽培品种, 由于它具有较高的光合速率, 而水分利用率较低, 因此在相同的光合产量下与其它品种相比是一个相对耗水的高产品种。

2.3 不同鲜食枣品种光合作用的光响应特征

通过拟合光合作用响应曲线获得 3 种鲜食枣叶片的光饱和点、光补偿点、表观量子效率和最大净光合速率等光合参数, 3 种鲜食枣的光响应拟合曲线见图 3。

由图 3 可知, 当叶室温度为 25°C , 参比室 CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 3 种鲜食枣对光合有效辐射的响应曲线基本一致。

植物的光合能力是指正常的 CO_2 和 O_2 浓度、最适温度和相对湿度以及光饱和条件下的净光合速率, 也称为最大净光合速率, 它能够反映植物的光合潜能^[10]。从表 2 中可看出, 鲁北冬枣最大净光合速率和表观光量子效率均高于北京鸡蛋枣和鲜优 3 号, 表明鲁北冬枣的光合能力大于北京鸡蛋枣和鲜优 3 号。

表 2 3 种不同品种鲜食枣的光响应曲线的特征参数值

Table 2 The parameters of light response curves in the leaves of Three Fresh Jujube

品种 Variety	光补偿点 LCP/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	光饱和点 LSP/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	最大净光合速率 Amax/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	表观光量子效率 AQY/ $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	暗呼吸速率 Rday/ $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
鲁北冬枣 Lubei winter jujube	16.0	1500.0	25.11	0.058	-1.310
北京鸡蛋枣 Beijing jidan jujube	20.6	1427.8	23.76	0.051	-0.944
鲜优 3 号 Xianyou No.3	49.1	1642.9	21.96	0.040	-2.360

表 3 光合速率(Pn)与主要生理生态因子的相关性分析

Table 3 Relational coefficients between Pn and main physiological and ecological factors

品种 Variety	相关系数 Correlation coefficients							
	PAR	Ta	RH	Ca	Tr	Gs	Ci	Ls
鲁北冬枣 Lubei winter jujube	0.427	-0.349	0.331	0.192	0.796	0.879*	-0.006	0.193
北京鸡蛋枣 Beijing jidan jujube	0.435	-0.470	0.314	0.295	0.785	0.920**	-0.208	0.002
鲜优 3 号 Xianyou No.3	0.128	-0.457	-0.035	0.418	0.634	0.976**	-0.378	0.420

注: *表示在 0.05 水平显著, **表示在 0.01 水平极显著。

Note: * represents significant difference at the 0.05 level, and ** represents significant difference at the 0.01 level.

2.4 不同鲜食枣品种净光合速率(Pn)与生态因子的相关性分析

从表 3 中可看出, 不同鲜食枣品种的净光合速率与大气温度(Ta)和胞间 CO_2 (Ci) 均呈负相关。鲁北冬枣净光合速率与气孔导度(Gs)呈显著正相关, 而北京鸡蛋枣和鲜优 3 号的净光合速率与 Gs 呈极显著正相关。说明光合作用是由自身生理因子

和环境生态因子共同作用的复杂过程。

3 讨论

本试验中 3 种鲜食枣的光合日进程呈明显的双峰曲线, 高峰值分别出现在 9:00 和 15:00 左右, 均在 13:00 左右出现光合“午休”现象。本试验中 3 个鲜食枣品种的净光合速率与气孔限制值的变化方

向相反,根据前人的研究结果^[8-9,11],推断其光合速率的差异主要是由气孔因素引起的。相关的分析结果表明,其气孔导度与净光合速率之间有显著或极显著的相关性,也进一步证明了上述光合“午休”现象是由气孔限制因素引起的结论。

蒸腾是植物体内水分以气体状态向外散失的过程,蒸腾作用的强弱是反映植物水分代谢的一个重要指标。3种鲜食枣的蒸腾速率日变化与净光合速率日变化趋势一致,可能是通过中午的部分气孔关闭来避免水分的过度散失和光合器官的过分破坏,也可能是对叶肉光合活性(如RUBP羧化酶活性)降低或光、暗呼吸增高引起胞间CO₂浓度升高的响应^[12]。

果树一般为C₃植物,落叶的阔叶果树比常绿果树光合速率要高^[13]。姜小文等^[14]在2003年对毛叶枣光合特性研究中发现其净光合速率高于一般的果树品种,这可能是青枣生长快,结果早,产量高的原因之一。鲜食枣为落叶果树,从本试验中可得出3种鲜食枣的最大净光合速率达到21.96~25.11 μmol·m⁻²·s⁻¹,且这3个品种之间的日平均光合特征参数之间均呈显著差异。鲁北冬枣的日平均净光合速率和蒸腾速率均明显高于北京鸡蛋枣和鲜优3号,说明鲁北冬枣具有光合生产能力高的潜力,这为鲁北冬枣的推广提供一定的理论依据。又因该品种需水量大,因此在栽培过程中应注意水分供给。

台湾青枣光补偿点为11.12~51.60 μmol·m⁻²·s⁻¹,光饱和点为800~2000 μmol·m⁻²·s⁻¹,具有阳生植物的强光合能力特征^[15],本试验的鲜食枣光补偿点和光饱和点也在该范围。鲜食枣光饱和点及表观量子效率的方差分析表明3个品种之间无显著差异。因此,这3种鲜食枣时应选择光照比较充足的地块栽培,并注意整形修剪,增加透光量。

参考文献:

- [1] 曲泽洲,王永蕙. 中国果树志·枣卷[M]. 北京: 中国林业出版社, 1993.
- [2] 山西省园艺学会. 山西省果树志[M]. 北京: 中国经济出版社, 1991.
- [3] 周顺元,童庆元,唐卫平. 鲜食枣北枣南移试验简报[J]. 浙江林业科技, 2003, 23(3): 19-27.
- [4] 王志强,何方,牛良,等. 设施栽培油桃光合特性研究[J]. 园艺学报, 2000, 27(4): 245-250.
- [5] L. Plant physioecology [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 1997: 93-94.
- [6] Penuelas J, Filella I, Llusia J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photo-biology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Philyrea latifolia*[J]. Journal of Experiment Botany, 1998, 49(319): 229-238.
- [7] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: a critical analysis of the methods used[J]. Annals of Botany, 1977, 41 (4): 789-800.
- [8] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Ann Rev Plant Physiology, 1982(33): 317-345.
- [9] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. Annu Rev Plant Physiology, 1989(40): 520-523.
- [10] Walter L. 翟志席,郭玉海,等译. 植物生理生态学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1997: 35-36.
- [11] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
- [12] 许大全. 光合作用研究进展: 从分子机理到绿色革命[J]. 植物生理学报, 2001, 22(2): 97-108.
- [13] Dejong T M. CO₂ assimilation characteristics of five Prunus tree fruit species[J]. J Ameri Soc for Hort Sci, 1983, 108(2): 303-307.
- [14] 姜小文,易干军,霍合强,等. 毛叶枣光合特性研究[J]. 果树学报, 2003, 20(6): 479-482.
- [15] 梁开明,曹洪麟,徐志防,等. 台湾青枣及野生种的光合作用日变化及光响应特征[J]. 园艺学报, 2008, 35(6): 793-798.