

李晓刚,杨青松,蔺 经,等. 梨杂种后代结果习性及童区与成年区叶片光合作用差异比较[J]. 江苏农业科学,2013,41(12):160-163.

梨杂种后代结果习性及童区与成年区 叶片光合作用差异比较

李晓刚,杨青松,蔺 经,常有宏,王中华

(江苏省农业科学院园艺研究所,江苏南京 210014)

摘要:以 7 年生“华酥×西子绿”梨杂种单株为试材,研究了梨实生苗生长和结果习性及童区与成年区叶片生物学特性及光合作用差异。结果表明:杂种树从第 3 年开始陆续结果,到第 7 年结果率达 100%,结果部位集中在树体 1.2 m 以上,1.2 m 以下结果率为 0;童区叶片叶面积、比叶重、栅栏组织厚度、海绵组织厚度显著低于成年区叶片;童区和成年区叶片净光合速率(P_n)、气孔导率(G_s)、蒸腾速率(T_r)日变化都呈双峰形,胞间 CO_2 浓度(C_i)日变化呈双谷形,且童区光合作用显著低于成年区;童区叶片光补偿点、表观量子效率、rubisco 最大羧化速率和羧化效率显著低于成年区叶片,而光补偿点(CCP)则相反,说明梨实生苗从童年阶段过渡到成年阶段的转折点发生在树冠上一定的空间高度,且成年实生苗在童区范围内仍然保持着童性;童区叶片 P_n 、 G_s 、气孔数量显著低于成年区,说明在很大程度上气孔因素是限制童区光合提高的主要原因。

关键词:梨;杂种;童区;成年区;结果;光合作用

中图分类号: S661.201 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2013)12-0160-04

在全世界 70 多个栽培梨的国家中,我国是梨品种最多、栽培面积最大、总产量最高的国家^[1]。选择适宜品种是发展果树优质生产的关键环节,果树品种对产量、品质、贮藏、抗逆性能等起决定性作用。常规杂交育种是果树品种选育最主要的手段,近 10 年来我国育成的主要梨新品种都是采用常规杂交选种,如翠冠、西子绿等品种^[2]。梨杂交育种后代从播种到花芽分化前有一段营养期称为童期^[3]。光合作用是干物质生产的主要途径,与植物生长关系十分密切,在一定程度上决定植物生长速度,因此树木的光合作用历来受到人们重视。国内外围绕果树童期开展了广泛研究,研究认为梨杂种后代童期的遗传为数量性状,杂种童期的长短与亲本营养期呈显著相关^[4-6]。还有研究认为,杂交亲本品种早实性的遗传组成为异质基因型,并表现为多基因控制的数量性状遗传特性,

砂梨系统的品种大多具有早实性,白梨或西洋梨系统的品种则营养期较长,杂种后代结果较迟^[7-11]。关于童期向成年期转变的生理机制,研究者曾提出了多因子控制假说,认为多种激素、代谢物、营养物等化学物质参与花诱导,其中碳水化合物尤其是蔗糖、内源激素、多胺等起重要作用。目前针对梨杂种后代个体生长及叶片光合作用的报道较少。本研究分析了梨杂种后代结果习性和光合作用规律,以期对杂交育种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及处理

试验在江苏省农业科学院园艺研究所梨选种圃进行。试验材料为梨杂种实生苗,亲本为华酥×西子绿,共 167 株,行株距为 4 m×1 m。所有杂交种子均在 2003 年冬季进行沙藏,于 2004 年 3 月初播种于 128 孔育苗盘中,4 月中旬移栽钵盘(宽、高分别为 18、32 cm),6 月移植大田。所有杂种苗均为常规管理,每年追施尿素 1~3 次,秋季施 1 次腐熟的菜籽饼基肥,每年喷药 5~7 次。在修剪方面,前 3 年都进行顶梢剪截,疏除基部下垂枝,保持顶梢生长优势。3 年后只疏除过密枝和徒长枝。该园年平均温度约 15.4℃,最高气温可达

收稿日期:2013-09-04

基金项目:江苏省农业科技自主创新资金[编号:CX(11)1012];江苏省自然科学基金(编号:BK2010472)。

作者简介:李晓刚(1976—),男,江苏睢宁人,博士研究生,副研究员,主要从事果树栽培生理研究。Tel:(025)84390224;E-mail:xiaogangli8@aliyun.com。

[9]石 玉,于振文,李延奇,等. 施氮量和底追肥比例对冬小麦产量及肥料氮去向的影响[J]. 中国农业科学,2007,40(1):54-62.

[10]赵凤霞,姜远茂,彭福田,等. 甜樱桃对¹⁵N 尿素的吸收、分配和利用特性[J]. 应用生态学报,2008,19(3):686-690.

[11]孙文涛,张玉龙,娄春荣,等. 灌溉方法对温室番茄栽培尿素氮利用影响的研究[J]. 核农学报,2007,21(3):295-298,267.

[12]彭福田,姜远茂,顾曼如,等. 氮素对苹果果实内源激素变化动态与发育进程的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2003,9(2):208-213.

[13]Zenetti S,Hartwig U A,van Kessel C,et al. Does nitrogen nutrition

restrict the CO_2 response of fertile grassland lacking legumes? [J]. Oecologia,1997,112(1):17-25.

[14]陈佑良,张启刚,梁振兴,等. 应用富集¹⁵N 研究冬小麦对氮素的吸收规律及其对器官建成的影响[J]. 作物学报,1986,12(2):101-108.

[15]周瑞庆,陈开铁,李合松,等. 应用¹⁵N 示踪技术研究水稻对氮素的吸收利用[J]. 湖南农学院学报,1991,17(4):665-669.

[16]于振文,田奇卓,潘庆民,等. 黄淮麦区冬小麦超高产栽培的理论与实践[J]. 作物学报,2002,28(5):577-585.

37~39℃,最低气温为-9.8~-5℃,无霜期约250 d,年降水量为1 000~1 200 mm,6月份为梅雨季节。土壤为黏质壤土,较瘠薄。

1.2 生物学特性调查和测定

调查实生苗开花比例,每年春天统计单株开花率。

开花率=(未开花单株数/总株数)×100%。

采用分区法对7年生杂种单株进行不同童程调查,分高度<1.2 m、1.2~2 m、>2 m等3个区段进行结果率统计。

采用美国产CAD CI-203激光叶面积仪测定叶片长、宽及叶面积。

比叶重测定:120℃烘箱处理30 min,然后降至80℃烘干24 h后,用电子天平称干重,计算单位面积叶干重(LMA)。

参照许鸿川的方法^[12]制作石蜡切片,进行结构观察。

1.3 光合作用测定

用美国LI-COR公司生产的便携式光合系统(LiCor-6400)测定气体交换参数。测定部位为单株下部<1.2 m未结果带刺新梢(童区)和上部>2 m结果新梢(成年区)的第3~5张叶片。

净光合速率的日变化测定:7月选择晴天的07:00—19:00进行测定,测定时4个处理采用循环测定方法以减少由于时间差引起的误差。

光响应曲线的测定在0~2 000 μmol/(m²·s)内的14个光强水平进行,测定时叶温25℃,CO₂浓度360 μmol/mol,相对湿度约60%。

CO₂响应曲线的测定在10~2 000 μmol/mol内的14个CO₂浓度水平进行。测定条件为叶温25℃,童区和成年区光照分别为600、1 200 μmol/(m²·s),相对湿度约60%。

用光合助手软件(Photosyn Assistant 1.1, Dundee Scientific, UK)拟合光合作用-光响应曲线,计算光补偿点(light compensation point, LCP)、表观量子效率(apparent quantum efficiency, AQY)、CO₂补偿点(CO₂ compensation point, CCP)、1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶(rubisco)最大羧化速率(max carboxylation efficiency of rubisco, V_{cmax})、1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)最大再生速率(max regeneration of RuBP, J_{max})、羧化效率(carboxylation efficiency, CE)、暗呼吸速率(R_d)。

2 结果与分析

2.1 实生苗开花结果习性

由图1可见,华酥×西子绿杂种单株到第3年才陆续开花结果,第3年结果率仅为2.4%,第5年结果率达到45.1%,第7年结果率达100%。

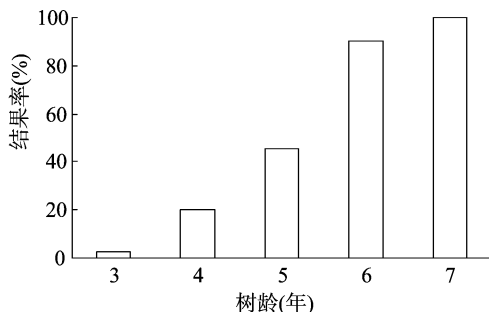


图1 不同年份梨实生苗的结果特性

由图2可见,7年生杂种树结果部位主要集中在树体2 m以上,而下部(<1.2 m)结果率为0,中间(1.2~2 m)为童区和成年区的过渡区。

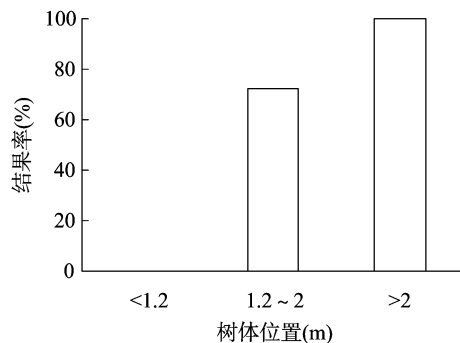


图2 梨结果单株连续3年结果部位调查

2.2 梨童区和成年区叶片生长结构比较

从表1可见,不同发育区段对叶片生长发育、形态结构影响较大。各单株叶片随着位置的提高,叶面积增大,叶片也由薄变厚,成年区单叶面积比童区高68.5%,且差异显著;成年区比叶重(LMA)比童区显著减少了37.2%。栅栏组织厚度和海绵组织厚度都表现为成年区高于童区,栅栏组织厚度在不同发育区间增加的幅度比海绵组织厚度大。

2.3 梨童区和成年区叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)的日变化

梨叶片光合速率的日变化进程与光量子通量密度相类似,早晚低、中午高,是一条典型的单峰曲线,当遇到逆境时叶片光合速率的日变化进程可以变成一条典型的双峰曲线,即上午、下午各有1个高峰,下午峰往往低于上午峰,在这2个峰之间有1个低谷,该低谷被称为“午休”。从图3可以看出,梨童区和成年区叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 光合日变化属于双峰形,且成年区梨叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 值都显著高于童区。 P_n 与 T_r 成正比,而与 C_i 成反比。

表1 梨童区和成年区叶片生长结构比较

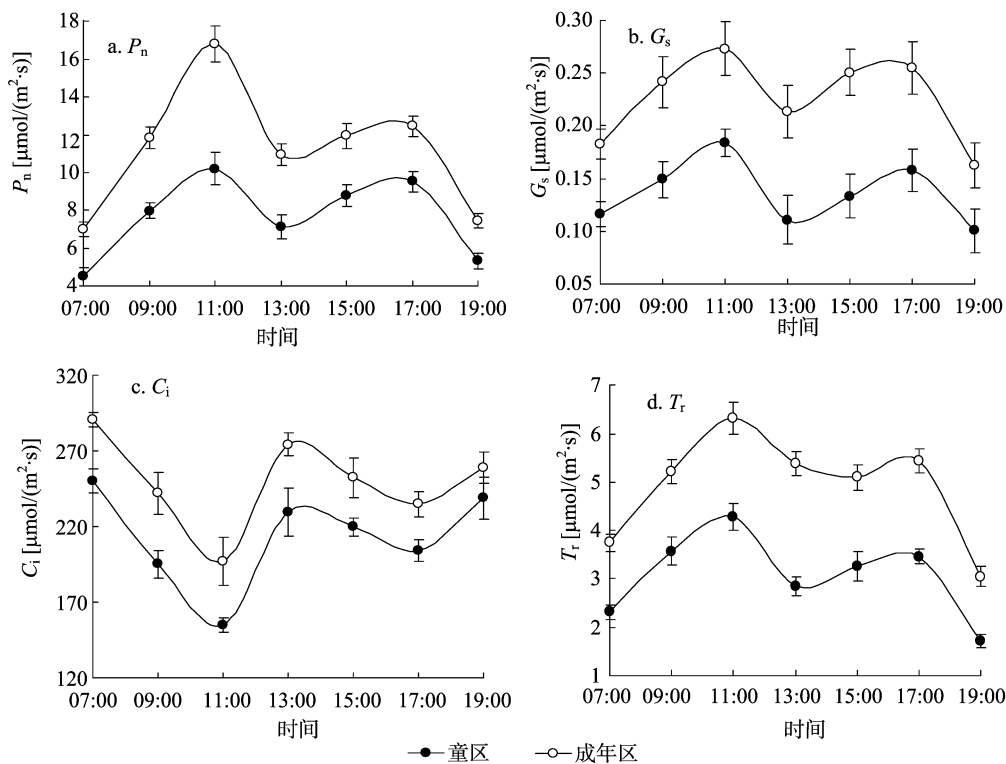
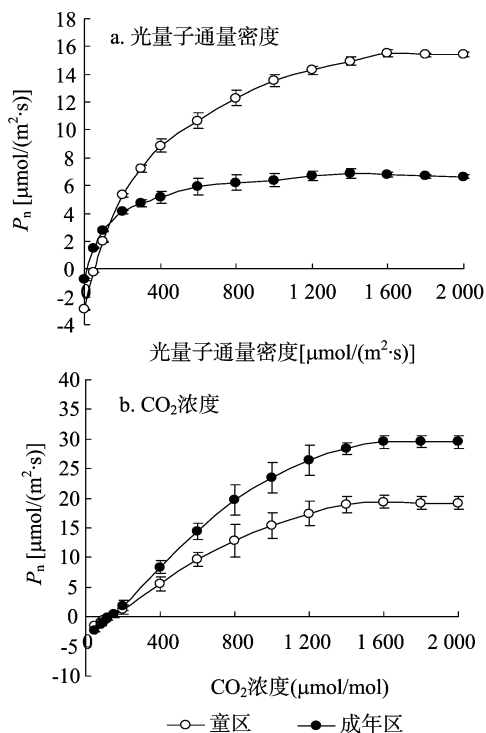
处理	单叶面积 (cm ²)	比叶重 (mg/cm ²)	叶片厚度 (μm)	栅栏组织厚度 (μm)	海绵组织厚度 (μm)
童区	24.28 ± 1.93b	0.86 ± 0.04a	38.41 ± 0.11b	15.07 ± 0.14b	12.17 ± 0.04b
成年区	40.90 ± 3.08a	0.54 ± 0.01b	56.75 ± 0.08a	24.58 ± 0.05a	21.45 ± 0.02a

注:同列数据后不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$)。

2.4 梨童区和成年区叶片光合特性参数比较

由图4-a可见,在光强低于200 μmol/(m²·s)的初期响应阶段,经相关分析与回归分析,光量子通量密度(PFD)为

0~200 μmol/(m²·s)时,梨童区和成年区叶片 P_n 与PFD的相关系数均大于0.991 4($r_{0.01,10} = 0.886 3$),呈极显著直线相关关系,直线斜率即表观量子效率(AQY)分别为0.048 9、

图3 梨童区与成年区叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_r 的日变化图4 梨童区与成年区叶片 P_n 对光和 CO_2 浓度的响应曲线

0.062 9, 即梨童区叶片 AQY 比成年区叶片显著低了 22.26%。当梨童区和成年区叶片的 PFD 分别约为 200 ~ 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 200 ~ 1200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 随着光强增加, P_n 呈极显著曲线上升趋势, 相关系数均大于 0.995 6 ($r_{0.01,10} = 0.8910$)。而当童区和成年区梨叶片 PFD 分别大于

600、1200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 光合作用几乎为一平线, 即 P_n 已达到饱和水平, 几乎不再随 PFD 的增大而提高。

梨童区和成年区叶片 P_n 对 CO_2 浓度的响应曲线表明(图 4-b), 其变化趋势与光响应曲线基本相同, 分为 3 个阶段。第 1 阶段为近似直线段(CO_2 浓度小于 200 $\mu\text{mol}/\text{mol}$), 叶片 P_n 随着胞间 CO_2 浓度的增大而迅速增高, 直线斜率即为叶肉导度或羧化效率, 即梨童区和成年区叶片羧化效率(CE)分别为 0.380 5、0.671 0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。第 2 阶段梨童区和成年区 CO_2 浓度分别为 200 ~ 800 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 和 200 ~ 1400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 光合速率随胞间 CO_2 浓度增大而缓慢增加。第 3 阶段几乎也是直线段(CO_2 浓度分别大于 800、1400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$), P_n 基本上不再随胞间 CO_2 浓度的增大而增加, 表明它已达到饱和水平, P_n 分别为 15.48、29.60 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

通过 Photosyn Assistant 1.1 光合软件对童区和成年区梨叶片的光响应曲线和 CO_2 浓度响应曲线计算得出相关的光合参数 AQY、 V_{cmax} 、 J_{max} 、CE、 R_d 、LCP、CCP。由表 2 可知, 除梨童区叶片 CCP 比成年区叶片高 178.77% 外, 梨童区叶片 AQY、 V_{cmax} 、 J_{max} 、CE、 R_d 、LCP 分别比成年区叶片低了 22.26%、34.38%、48.84%、43.29%、72.92%、75.14%。

3 结论与讨论

3.1 结论

7 年生杂种梨实生苗结果部位主要集中在树体 2 m 以上, 而下部(<1.2 m)结果率为 0, 中间(1.2 ~ 2 m)为童区和成年区的过渡区, 说明梨实生苗从童年阶段过渡到成年阶段的转折点发生在树冠上一定的空间高度, 且成年实生苗在童区范围内仍然保持着童性。

表 2 梨童区和实生区叶片 AQY、 V_{cmax} 、 J_{max} 、CE、 R_d 、LCP、CCP

项目	AQY ($\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$)	V_{cmax} [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	J_{max} [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	CE [$\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	R_d [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	LCP [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	CCP [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]
童区	0.048 9 \pm 0.000 9	44.1 \pm 0.4	198 \pm 2	0.380 5 \pm 0.001 1	0.78 \pm 0.07	13.43 \pm 0.25	45.44 \pm 0.24 *
成年区	0.062 9 \pm 0.001 1 *	67.2 \pm 0.3 *	387 \pm 4 *	0.671 0 \pm 0.002 4 *	2.88 \pm 0.05 *	54.03 \pm 0.74 *	16.30 \pm 0.33

注：“*”表示在 0.05 水平上差异显著。

成年区叶片表现出叶面积增大,光合效能提高,更利于碳水化合物如蔗糖等养分的积累,从而缩短童期。由此,笔者认为高接树自身叶片光合效能提高,引起光合产物增加,可能是促进自身生长加快,提前进入成年区的一个重要原因。童区叶片叶面积和比叶重显著低于成年区,而栅栏组织厚度和海绵组织厚度都表现为成年区高于童区,但两者增加的幅度不同,栅栏组织厚度在不同发育区间增加的幅度比海绵组织厚度大。成年区叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)显著高于童区,说明气孔因素是童区限制光合提高的主要原因。

3.2 讨论

光合作用是植物形成生物产量的生理代谢基础^[13-15]。本研究表明,同一单株第 3 年才开始挂果,而结果部位集中在树体 1.2 m 以上。故梨实生苗须要生长一定时间达到一定高度后,迅速完成其童年阶段,获得开花结果能力。这与前人认为时间和树体大小是影响梨实生苗阶段转变的 2 个因素^[16]相一致。梨童区和成年区叶片在 P_n 日变化进程上的差异,表明童区叶片晴天 P_n 日均值以及光合能力显著小于成年区,“午休”现象也较严重,这说明成年区梨叶片的光能利用能力高于童区。限制 P_n 的因素主要分为 2 大类,一类是气孔因素阻止了 CO_2 的供应,主要受气孔数量、孔径、开度等因素的影响^[17];另一类为非气孔因素,主要受细胞内部的酶活力和光合组分控制^[18]。本研究中成年区叶片 P_n 、 G_s 显著高于童区,说明气孔因素是童区限制光合作用提高的主要原因。通过叶片扫描和透视电镜比较发现,童区叶片表面气孔数量明显少于成年区叶片,而童区叶片气孔关闭、成年区气孔开张也进一步证明了这一点。另外,叶面积及叶片结构也是影响光合作用重要因子,本研究中单株叶片随着位置的提高,叶面积增大,叶片也由薄变厚,栅栏组织厚度和海绵组织厚度都表现为成年区高于童区,但两者增加幅度不同,栅栏组织厚度在不同发育区间增加的幅度比海绵组织厚度大。通过对 P_n 对 PFD、 CO_2 浓度响应的进一步分析表明,杂种梨童区叶片最大羧化速率(V_{cmax})和羧化效率(CE)显著低于成年区叶片,表明梨树杂种童区可能主要影响 RuBP 再生。而成年区叶片表观量子效率(AQY)显著低于童区,而较高的电子传递速率能提供较多的 NADPH、ATP,促进 RuBP 再生,有利于光合作用。

参考文献:

[1] 滕元文,柴明良,李秀根. 梨属植物分类的历史回顾及新进展[J]. 果树学报,2004,21(3):252-257.

- [2] 姜卫兵,高光林,俞开锦,等. 近十年来我国梨品种资源的创新与展望[J]. 果树学报,2002,19(5):314-320.
- [3] 吴翠云,王新建,王 飞. 梨农艺性状的遗传研究进展[J]. 塔里木大学学报,2006,18(2):41-46.
- [4] Bell L R. Pears genetics and germplasm - priority for breeding[J]. Acta Horticulture,1982,124:13-20.
- [5] Visser T. Juvenile phase and growth of apple and pear seedling[J]. Euphytica,1964,13(2):119-129.
- [6] Li Z L. Advances of pear breeding program at Zhejiang Agricultural University[J]. Aria Hort,1990,279:167-184.
- [7] 杨宗骏. 梨若干性状的遗传研究[J]. 华中农学院学报,1982(3):32-45.
- [8] 蒲富慎,曾宪朴,徐汉英,等. 梨不同品种主要性状的遗传分析[C]//中国园艺学 1962 年年会果树论文集. 北京:农业出版社,1962.
- [9] 王宇霖,魏闻东,李秀根. 梨杂种后代亲本性状遗传倾向的研究[J]. 果树科学,1991,8(2):75-82.
- [10] 魏闻东,李秀根. 早酥梨正反交后代亲本性状的遗传倾向分析[J]. 果树科学,1993,10(4):218-220.
- [11] 李载龙,沈德绪,郑淑群. 梨实生苗的童程、结果和遗传[J]. 浙江农业大学学报,1981(3):55-62.
- [12] 许鸿川. 植物学实验技术[M]. 北京:中国林业出版社,2003:12-15.
- [13] 庄辉发,王 辉,王 华,等. 不同荫蔽度对香草兰光合作用与产量的影响[J]. 江苏农业科学,2012,40(8):239-240.
- [14] 张志鹏,王艳秋,邹剑秋,等. A1 和 A3 细胞质甜高粱灌浆期光合参数日变化特点[J]. 江苏农业科学,2012,40(4):85-87.
- [15] 王 一,曹敏建,李春红,等. 玉米幼苗叶片光合速率及叶绿素荧光参数对 PEG-6000 处理的响应[J]. 江苏农业科学,2011,39(6):164-166.
- [16] Zimmerman R H. Juvenility and flowering of fruit trees[J]. Acta Hort,1973,34:139-142.
- [17] Quick W P,Chaves M M,Wendler R,et al. The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions[J]. Plant Cell and Environment,1992,15(1):25-35.
- [18] Lal A M,Ku S B,Edwards G E. Analysis of inhibition of photosynthesis due to water stress in the C_3 species *Hordeum vulgare* and *Vicia faba*: electron transport, CO_2 fixation and carboxylation capacity[J]. Photosynthesis Research,1996,49(1):57-69.