

柱型苹果突变体叶片解剖结构及光合特性观察

刘伟^{1,2}, 孙欣^{1,2,3}, 王鸣皋^{1,2}, 柏素花^{1,2,4}, 戴洪义^{1,2}, 张玉刚^{1,2,*}

¹青岛农业大学园艺学院, 山东青岛266109; ²青岛市园艺植物遗传改良与育种重点实验室, 山东青岛266109; ³南京农业大学园艺学院, 南京210095; ⁴青岛农业大学生命科学学院, 山东青岛266109

摘要: 柱型苹果因其显著特征是果树省力化栽培树型品种选育的珍贵资源。本文以4组柱型苹果突变体为试材, 对其叶片解剖结构及光合特性的相关参数进行了观察和测定, 结果表明, 柱型苹果叶片颜色浓绿, 叶片较大, 其重量、厚度、叶绿素含量(SPAD)、栅栏组织厚度和栅海比均显著大于普通型苹果。普通型苹果叶片中每层栅栏组织细胞大小一致, 且排列整齐紧密, 而柱型苹果栅栏组织细胞排列相对杂乱。在一天的光合日变化中, 柱型和普通型苹果的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)均高于普通型苹果, 二者均呈明显的双峰曲线, 12:00出现明显的光合午休现象。在固定LED光源下, 柱型苹果净光合速率(P_n)高于普通型, 分别是普通型的1.1~1.3倍。柱型苹果荧光参数值(F_v/F_m)均低于普通型苹果, 表明柱型苹果在转化光合产物过程中以荧光形式散失的能量少, 有助于光合产物的积累, 利于早果和丰产。

关键词: 柱型苹果; 突变体; 解剖结构; 光合速率; 蒸腾速率

苹果树型对产量和品质有重要影响, 柱型苹果(columnar apple)具有节间短, 腋芽萌发为大量的短枝, 很少或无侧生延长新梢的特点, 呈自然单干形, 既不同于普通型, 也不同于一般的短枝型或矮化型。这种树型非常适合高度密植, 还具有叶面积较大, 栅栏组织较厚特点, 有利于光能利用(张玉刚等2010; Zhang和Dai 2011; Zhang和Dai 2012a), 柱型苹果, 修剪量轻, 适合密植栽培和机械化管理。推广该树型将会极大节约劳动力和生产成本, 符合苹果省力化栽培的发展要求(陈学森等2015)。目前关于柱型苹果的研究多集中于柱型基因(*Co*)的分子标记以及相关基因的挖掘与功能鉴定方面(Zhang等2012; Baldi等2013; Wolters等2013; Otto等2014), 关于其生理生态方面的研究相对较少。柱型苹果属高光效树型, 具有较强的光合能力。光合作用是果树产量形成和丰产的基础, 光合高效对于选育高产优质的品种有重要意义, 各种栽培技术运用产生的实际效果都是以对光合作用和产量形成的影响作为判断标准的。目前对于柱型苹果光合特性的研究较少。本文以4组柱型苹果突变体为试验材料, 通过对其叶片进行切片观察, 测定叶片叶绿素(SPAD值)、叶片厚度、重量以及测试叶片的全天净光合速率、蒸腾速率、荧光参数等, 比较其与普通型苹果树的差异, 了解其光合特性, 探明柱型苹果树早果、丰产的原因, 为柱型苹果密植栽培及新品种选育提供理论参考。

材料与方法

1 材料

试验于2015年7月下旬在青岛农业大学胶州育种基地进行, 供试苹果(*Malus × domestica* Borkh.)材料为‘威塞克·旭’(Wijcik, 旭的柱型突变体)、“旭”(McIntosh, 普通型苹果)以及本课题组在杂交后代群体中的3个柱型株系21-C、30-C和77-C中发现的恢复突变体(柱型恢复成普通型)21-S、30-S和77-S(图1)。以上的突变体和对应的野生型材料分成4组均分别嫁接在胶州育种基地的八棱海棠砧木。

2 方法

2.1 叶重量与厚度的测定

每组材料选取南向并且位置相同的枝条, 去除顶部3片新叶后向下的10片成龄叶, 用游标卡尺测其10片叶厚度, 用万分之一天平称量其重量。将采取的叶片带回实验室, 进行冷冻切片。

2.2 叶片的冷冻切片

将处理洗净的柱型与普通型叶片, 选取相同部位切下, 胶水固定包埋, 用HM525型冷冻切片机对已经包埋好的材料进行切割, 切片厚度约10

收稿 2015-11-18 修定 2016-02-28

资助 国家自然科学基金(31372032)、国家现代苹果产业技术体系(CARS-28-01-07)、山东省良种产业化工程、“泰山学者”建设工程和青岛市民生科技计划项目(15-9-2-99-nsh)。

* 通讯作者(E-mail: zyg4458@163.com)。

μm 。用0.1%苯胺蓝+乳酚油染色剂染色。Nikon E80i生物显微镜观察叶片切面, 40倍镜下选取清楚视野拍照。观察过程中随机抽取20个不同的位置, 分别测定栅栏组织厚度和海绵组织厚度, 计算栅海比(栅栏组织厚度/海绵组织厚度)。

2.3 叶绿素含量的测定

采用SPAD-502便携式叶绿素含量测量仪测定叶片叶绿素含量(艾天成等2000)。每组材料选育东、南、西三个方向且位置相同的枝条, 标记好后, 选新梢顶部第4片功能叶进行测量(以下测定光合参数, 荧光参数均取相同的叶片)。每叶片测量3次, 1棵树测量3个位置的叶片取平均值。

2.4 光合参数的测定

光合参数利用德国汉萨CIRAS-3便携式光合测定仪进行测定, 试验材料同2.3节。选晴朗少云、阳光充足的天气, 从6:00~16:00每隔2 h测定1次光合参数, 指标包括: 净光合速率(P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(T_p , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)等。另外设置固定光强(达到光饱和点)对每组材料进行固定光强下的光合参数进行测量。

2.5 荧光参数的测定

采用德国汉莎FMS-2便携调制式荧光仪测定叶片叶绿素荧光参数, 试验材料同2.3节。对待测的叶片进行30 min暗适应, 然后用FMS-2便携调制式荧光仪测出叶片的叶绿素荧光参数初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)和最大光化学量子产量(F_v/F_m)。

2.6 统计方法

采用Excel 2007和SPSS 13.0进行数据分析。

实验结果

1 柱型和普通型苹果树叶片重量、厚度、叶绿素含量及切片比较

从表1中可以看出, 每组材料中柱型苹果树在10片成龄叶重量、厚度、叶绿素含量(SPAD值)和栅栏组织厚度上与普通型苹果树差异显著。柱型和普通型苹果树10片成龄叶重量分别在14.6~20.2 g和8.2~10.6 g之间; 10片成龄叶厚度在3.43~4.39 mm和2.58~3.84 mm之间; 叶绿素含量(SPAD值)在(53.2±2.93)~(62.8±2.45)、(48.1±0.25)~(57.8±1.29)之间。柱型苹果树10片成龄叶重量、叶绿素含量(SPAD值)约是普通型苹果的2倍; 柱型苹果树10片成龄叶厚度约是普通型苹果的1.5倍; 柱型苹果叶片栅栏组织的厚度均大于普通型, 是普通型的1.1~1.4倍; 柱型和普通型叶片海绵组织厚度无显著差异。两种类型苹果的栅海比均大于1, 但4个柱型苹果的栅海比明显高于4个普通型苹果。通过叶片的切片观察, 普通型苹果叶片中每层栅栏组织细胞大小一致, 且排列整齐紧密, 而柱型苹果栅栏组织细胞排列相对杂乱, 这样能够更好利用空间提高光能的吸收效率, 从而有助于光合作用的进行(图2)。

2 柱型和普通型苹果树净光合速率(P_n)日变化及固定光源下光合作用变化

从表2可以看出4组柱型和普通型苹果树的光合日变化趋势相同, 均出现明显的双峰曲线, 且第1次峰值出现在上午10:00, 在12:00出现明显的光合午休现象, 下午14:00出现第2次高峰, 峰值大于第1次峰值, 在2个峰值之间, 柱型苹果树的净光合

表1 柱型和普通型苹果树叶片特征比较

苹果类型	品种(品系)	10片成龄叶重量/g	10片成龄叶厚度/mm	叶绿素含量(SPAD值)	栅栏组织厚度/ μm	海绵组织厚度/ μm	栅海比(P/S)
柱型	21-C	20.2	4.39	62.6±3.70 ^a	75.132±1.63 ^a	52.324±0.18 ^{ab}	1.436
	77-C	14.6	3.43	53.2±2.93 ^c	56.236±2.16 ^d	40.355±0.05 ^c	1.394
	30-C	19.9	4.08	60.3±1.62 ^{ab}	74.364±3.01 ^a	50.364±1.96 ^b	1.477
	Wijeik	18.9	3.84	62.8±2.45 ^a	70.632±1.76 ^b	50.268±0.95 ^b	1.405
普通型	21-S	10.6	3.84	57.8±1.29 ^b	59.834±1.73 ^c	53.687±1.26 ^a	1.114
	77-S	8.2	2.58	48.5±1.34 ^d	49.362±1.00 ^f	39.368±0.99 ^c	1.254
	30-S	9.4	2.68	48.1±0.25 ^d	55.634±1.99 ^{de}	52.128±2.97 ^{ab}	1.067
	McIntosh	9.3	2.96	52.5±0.67 ^c	52.691±1.73 ^{ef}	49.357±3.05 ^b	1.068

不同小写字母表示差异显著($P<0.05$), 下表同此。

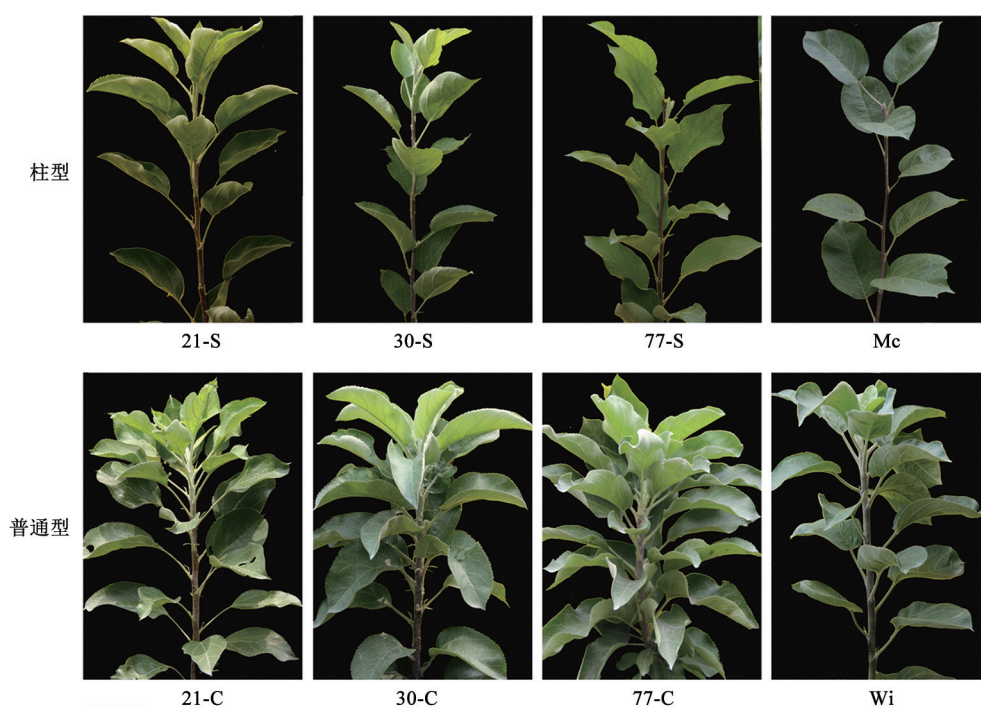


图1 柱型和普通型苹果的枝条比较

Fig.1 Comparison of branch in columnar and standard apple trees

21-C、30-C、77-C和Wi为柱型苹果, 21-S、30-S、77-S和Mc为普通型苹果。下图同此。

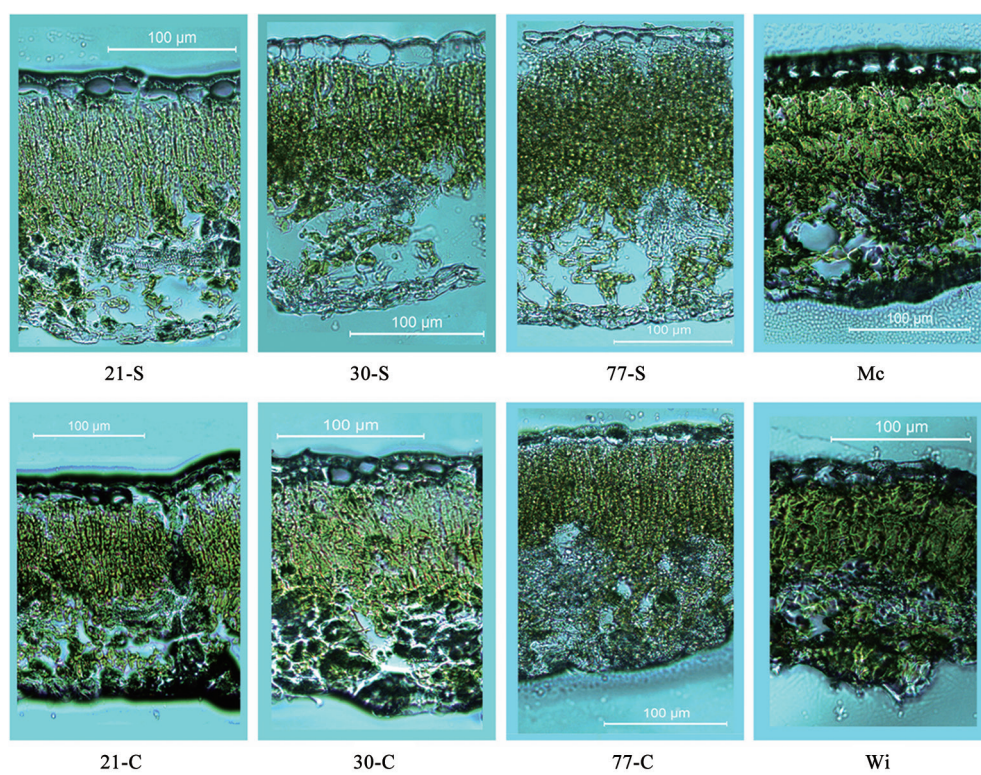


图2 柱型和普通型苹果树叶片切片比较

Fig.2 Comparison of blade section in columnar and standard apple trees leaves

表2 柱型和普通型苹果叶片净光合速率日变化

Table 2 Daily variations of leaf photosynthetic rate in columnar and standard apple trees

苹果类型	品系	$P_n/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$					
		6:00	8:00	10:00	12:00	14:00	16:00
柱型	21-C	4.6±0.40 ^a	7.6±0.55 ^{bc}	19.1±2.79 ^{ab}	16.4±1.00 ^{abc}	20.7±1.70 ^a	5.9±1.21 ^{ab}
	30-C	4.4±0.60 ^a	6.6±0.75 ^{cd}	18.8±3.67 ^{ab}	18.4±2.66 ^a	21.7±1.15 ^a	7.6±0.42 ^a
	77-C	4.7±0.15 ^a	8.8±0.38 ^b	17.9±4.56 ^{ab}	15.6±0.69 ^{bc}	17.1±0.90 ^b	6.0±0.38 ^{ab}
	Wijcik	3.8±0.53 ^{ab}	7.5±1.36 ^{bc}	21.3±1.81 ^a	18.3±0.85 ^a	21.7±1.99 ^a	7.5±1.34 ^a
普通型	21-S	4.0±0.61 ^a	10.3±0.26 ^a	18.7±0.10 ^{ab}	14.4±1.10 ^c	18.0±0.50 ^b	5.7±0.10 ^{ab}
	30-S	3.9±0.36 ^{ab}	6.8±0.49 ^{cd}	15.7±1.85 ^b	14.5±1.04 ^c	17.5±0.78 ^b	7.0±0.47 ^a
	77-S	3.8±0.86 ^{ab}	7.2±1.45 ^c	18.4±1.07 ^{ab}	14.8±1.40 ^c	20.6±2.17 ^a	4.8±2.52 ^b
	McIntosh	3.0±0.25 ^b	5.7±0.45 ^d	19.2±1.16 ^{ab}	17.5±0.95 ^{ab}	19.2±1.50 ^{ab}	6.5±0.23 ^{ab}

速率(P_n)变化较为平缓。在一天的日变化中, 恢复成普通型突变体77-S的2次高峰均高于其对应的柱型77-C, 其余3组中柱型苹果树的净光合速率(P_n)均高于普通型。

光强达到植物光饱和点时, 其他外界条件充足的情况下, 植物此时光合作用也应达到最高点, 此后光合作用不随着光强的增加而增加。由图3看出, 每组柱型和普通型苹果在固定LED光源下, 净光合速率均达到最大值, 在同组材料中柱型苹果树净光合速率(P_n)高于普通型, 分别是普通型的1.1~1.3倍, 说明当达到光饱和点时, 同组的柱型苹果树光合作用能力强于普通型苹果树。

3 柱型和普通型苹果树蒸腾速率(T_t)的比较

由表3可以看出, 柱型苹果树和普通型苹果树叶片的蒸腾作用日变化也呈双峰曲线, 一天中, 柱型苹果树蒸腾速率(T_t)均大于普通型苹果。蒸腾速率在6:00~10:00时迅速上升, 至10:00达到第一次高峰, 然后迅速下降, 12:00后又回升, 14:00左右达到

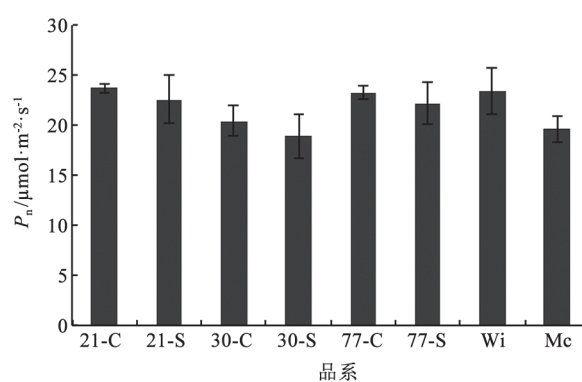


图3 在LED固定光源下柱型和普通型苹果叶片净光合速率变化

Fig.3 Daily variations of leaf photosynthetic rate in columnar and standard apple trees under LED light source

第2次高峰, 随后一直下降。2次高峰间呈现“低谷”现象, 说明二者均存在“蒸腾午休”现象。与净光合速率一样柱型苹果树的午休现象比较平稳且一直高于普通型苹果, 二者的变化趋势相同。

表3 柱型和普通型苹果叶片蒸腾作用的日变化

Table 3 Daily variations of leaf transpiration rate of columnar and standard apple trees

苹果类型	品系	$T_t/\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$					
		6:00	8:00	10:00	12:00	14:00	16:00
柱型	21-C	3.42±0.49 ^a	4.18±0.02 ^a	5.18±0.18 ^a	3.72±0.35 ^a	4.74±0.16 ^a	3.87±0.19 ^a
	30-C	2.61±0.07 ^b	3.58±0.01 ^c	4.32±0.12 ^b	3.41±0.47 ^{ab}	4.37±0.37 ^{abc}	2.77±0.10 ^{cd}
	77-C	3.06±0.06 ^{ab}	3.62±0.12 ^c	4.69±1.04 ^{ab}	3.56±0.11 ^{ab}	4.21±0.49 ^{bc}	3.95±0.03 ^a
	Wijcik	3.34±0.17 ^a	3.85±0.05 ^b	4.85±0.22 ^{ab}	4.04±0.39 ^a	4.43±0.59 ^{ab}	4.11±0.61 ^a
普通型	21-S	3.09±0.45 ^{ab}	3.65±0.03 ^c	4.65±0.66 ^{ab}	3.55±0.40 ^{ab}	3.92±0.29 ^{cd}	3.66±0.62 ^{ab}
	30-S	2.58±0.26 ^b	3.16±0.01 ^e	4.17±0.10 ^b	3.01±0.10 ^b	3.60±0.36 ^d	2.39±0.10 ^d
	77-S	2.63±0.33 ^b	3.35±0.02 ^d	4.55±0.12 ^{ab}	3.69±0.16 ^{ab}	4.02±0.12 ^{bcd}	3.68±0.18 ^{ab}
	McIntosh	2.57±0.42 ^b	3.22±0.17 ^{de}	4.41±0.09 ^{ab}	3.73±0.93 ^a	4.00±0.05 ^{bcd}	3.19±0.46 ^{bc}

4 柱型和普通型苹果树荧光参数比较

植物叶绿素吸收的光能主要用于光合作用,也往往有一部分在形成同化力之前以热耗散和荧光的形式重新发射出来(尹承苗等2014)。如图4所示,每组材料中柱型苹果树的荧光参数值 F_v/F_m 均低于普通型苹果树。柱型和普通型苹果树荧光值分别在0.26~0.36和0.31~0.40之间,表明柱型苹果树在转化光合产物过程中以荧光形式散失的能量少,更有助于柱型苹果对光合产物的积累。

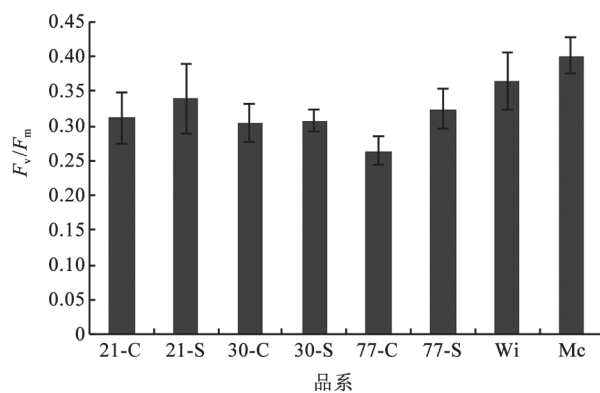


图4 柱型和普通型苹果树荧光参数比较

Fig.4 Comparison of fluorescence parameters of columnar and standard apple trees

讨 论

果树光合作用的强弱对其结果及丰产有重要影响。苹果不同品种之间的光合速率差异很大,除了叶绿素含量影响之外,还与不同品种之间的叶片结构(高照全等2010)和树型(高照全等2013)有关。光质的不同(许大全等2015)以及植物体内在调节机制的差异(Hohmann-Marriott和Blankenship 2011)也会影响到植物的光合速率。

本试验采用的材料有3组是本课题组育种过程中发现的柱型苹果突变体。4组突变体材料中,每组内材料叶片特征及光合特性变化规律基本一致,但是不同组的柱型苹果未必表现的比其它组普通型苹果光合参数高,原因是4个组的突变体材料遗传背景不同,亲本也不一致,各自的生长势也有差别,所以不同组的比较存在结论不一致的情况。

苹果叶片特征及其解剖结构反应了柱型和普通型苹果之间的光合差异。柱型苹果叶片在枝条

上排列紧凑,叶面肥厚,平均单叶面积大,叶片厚度显著高于普通型苹果(图1),约是普通型苹果的1.5倍,叶片的这些表型特征提高了柱型苹果的叶面积指数。柱型苹果的栅栏组织细胞排列相对杂乱,栅海比明显高于普通型苹果,这些特点能够使其更合理的利用空间,从而更好的捕捉光能进行光合作用。叶绿素含量是光合作用的基础之一,SPAD值(绿色度)与叶片的叶绿素含量是成正相关,SPAD值显示柱型苹果叶绿素含量约是普通型苹果的2倍,柱型苹果叶片颜色深、浓绿。柱型苹果树在叶片上的优势更有利于充分利用光能,能更高效的进行光合同化物的生产。

植物的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)及胞间 CO_2 浓度(C_i)均反应了植物的光合性能强弱(孙克香等2015)。作为主要指标,柱型苹果净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)均高于同组的普通型苹果,二者呈明显的双峰曲线。在双峰之间,柱型苹果变化相对平缓,说明柱型苹果对于外界光源的变化不如普通型敏感。随着温度的升高,植物叶片散失水分过多,蒸腾作用所产生的蒸腾拉力为植物输送水分与矿物质,为植物光合作用提供营养源,所以随着蒸腾速率的升高,植物净光合速率也升高,二者成正比。中午强烈的太阳辐射和高温低湿,使叶片过热,水份代谢失调,引起气孔关闭, CO_2 供应不足(马慧丽和吕德国2014),这时出现“光合午休”现象,随之二者速率均减弱。当外界条件一致、固定LED光源使其光强达到饱和点时,柱型苹果的净光合速率(P_n)高于普通型苹果树,进一步证明了柱型苹果光合作用强于普通型苹果,从而能制造更多光和产物。

植物的荧光参数 F_v/F_m 反应了植物对光能的吸收和转化利用效率(焦念元等2015)。植物叶绿素吸收的光能主要用于推动光合作用,也往往有一部分在形成同化力之前以热耗散和荧光的形式重新发射出来,由于各个过程存在对能量的相互竞争关系,光合作用和热耗变化便会引起荧光发射的相应变化(Peterson等1988)。但是在非胁迫条件下 F_v/F_m 变化很小,只有胁迫条件下,才有较大的变化(杨再强等2016)。柱型苹果树的荧光参数值低于普通型苹果树,这说明柱型苹果树能更好的形成光合同化力,从而更好的集聚能量,再加之柱型

苹果树分枝少, 营养生长不如普通型苹果强, 从而集聚更多能量为早花早果, 丰产提供更好的能量基础。

参考文献

- Ai TC, Li FM, Zhou ZA, Zhang M, Wu HR (2000). Study on relation between SPAD value and chlorophyll in plant leaves. *J Hubei Agric College*, 20 (1): 6–8 (in Chinese with English abstract) [艾天成, 李方敏, 周治安, 张敏, 吴海荣(2000). 作物叶片叶绿素含量与SPAD值相关性研究. *湖北农学院学报*, 20 (1): 6–8]
- Baldi P, Wolters PJ, Komjanc M, Viola R, Velasco R, Salvi S (2013). Genetic and physical characterisation of the locus controlling columnar habit in apple (*Malus × domestica* Borkh). *Mol Breeding*, 31: 429–440
- Chen XS, Han MY, Su GL, Liu FZ, Guo GN, Jiang YM, Mao ZQ, Peng FT, Shu HR (2015). Discussion on today's world apple industry trends and the suggestions on sustainable and efficient development of apple industry in China. *J Fruit Sci*, 27 (4): 598–604 (in Chinese with English abstract) [陈学森, 韩明玉, 苏桂林, 刘凤之, 过国南, 姜远茂, 毛志泉, 彭福田, 束怀瑞(2015). 当今世界苹果产业发展趋势及我国苹果产业优质高效发展意见. *果树学报*, 27 (4): 598–604]
- Gao ZQ, Feng SZ, Li TH, Zhang XC (2010). Comparisons of anatomical structure, component and photosynthetic capacity of leaves at different apple canopy positions. *Chin J Eco-Agricult*, 18 (6): 1245–1250 (in Chinese with English abstract) [高照全, 冯社章, 李天红, 张显川(2010). 苹果树冠不同部位叶片结构、内含物和模拟光合能力的比较. *中国生态农业学报*, 18 (6): 1245–1250]
- Gao ZQ, Zhao CX, Li ZQ, Zhang XC (2013). Analysis of photosynthetic capacity of four apple canopy structures in China. *Chin J Eco-Agricult*, 21 (7): 853–859 (in Chinese with English abstract) [高照全, 赵晨霞, 李志强, 张显川(2013). 我国4种主要苹果树形光合能力差异研究. *中国生态农业学报*, 21 (7): 853–859]
- Hohmann-Marriott MF, Blankenship RE (2011). Evolution of photosynthesis. *Ann Rev Plant Biol*, 62: 515–548
- Jiao NY, Li YH, Li FP, Hu HB, Mu YD, Zhang YB, Zhang Y (2015). Photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics in ear leaves of intercropped maize. *Plant Physiol J*, 51 (7): 1029–1037 (in Chinese with English abstract) [焦念元, 李亚辉, 李法鹏, 胡浩博, 穆耀东, 张煜帛, 张岳(2015). 间作玉米穗位叶的光合和荧光特性. *植物生理学报*, 51 (7): 1029–1037]
- Ma HL, LV DG (2014). Effects of light condition on structure and photosynthetic characteristics of leaves in 'Hanfu' apple. *Chin J Appl Ecol*, 25 (7): 1927–1932 (in Chinese with English abstract) [马慧丽, 吕德国(2014). 光照条件对'寒富'苹果叶片结构和光合特性的影响. *应用生态学报*, 25 (7): 1927–1932]
- Otto D, Petersen R, Brauksiepe B, Braun P, Schmidt ER (2014). The columnar mutation ("Co gene") of apple (*Malus × domestica*) is associated with an intergration of a Gypsy-like retrotransposon. *Mol Breeding*, 33: 863–880
- Peterson RB, SivakM N, Walker DA (1988). Relationship between steady-state fluorescence yield and photosynthetic efficiency in spinach leaf tissue. *Plant Physiol*, 88: 158–163
- Sun KX, Yang S, Guo F, Liu CM, Meng JJ, Hu CM, Li XG (2015). Effects of exogenous calcium on photosynthetic characteristics of sweet pepper (*Capsicum frutescens* L.) seedlings. *Plant Physiol J*, 51 (3): 280–286 (in Chinese with English abstract) [孙克香, 杨莎, 郭峰, 刘翠敏, 孟静静, 胡春梅, 李新国(2015). 高温强光胁迫下外源钙对甜椒(*Capsicum frutescens* L.)幼苗光合生理特性的影响. *植物生理学报*, 51 (3): 280–286]
- Wolters PJ, Schouten HJ, Veasco R, Si-Ammour A, Baldi P (2013). Evidence for regulation of columnar habit in apple by a putative 2OG-Fe(II) oxygenase. *New Phytol*, 200: 993–999
- Xu DQ, Gao W, Ruan J (2015). Effects of light quality on plant growth and development. *Plant Physiol J*, 51 (8): 1217–1234 (in Chinese with English abstract) [许大全, 高伟, 阮军(2015). 光质对植物生长发育的影响. *植物生理学报*, 51 (8): 1217–1234]
- Yang ZQ, Han D, Wang XL, Jin ZF (2016). Changes in photosynthetic parameters and antioxidant enzymatic activity of four tea varieties during a cold wave. *Acta Ecol Sin*, 36 (3): doi: 10.5846/stxb201405130981 (in Chinese with English abstract) [杨再强, 韩冬, 王学林, 金志凤(2016). 寒潮过程中四个茶树品种光合特性和保护酶活性变化及品种间差异. *生态学报*, 36 (3): doi: 10.5846/stxb201405130981]
- Yin CM, Zhang XF, Hu YL, Shen X, Chen XS, Wu SJ, Mao ZQ (2014). Effect of different concentrations of organic matter fermentation fluid on the young apple tree leaf photosynthesis fluorescent parameters and root antioxidant activity under replant conditions. *Sci Agric Sin*, 47 (9): 1847–1857 (in Chinese with English abstract) [尹承苗, 张先富, 胡艳丽, 沈向, 陈学森, 吴树敬, 毛志泉(2014). 不同浓度有机物料发酵体对连作苹果幼树叶片光合荧光参数和根系抗氧化酶活性的影响. *中国农业科学*, 47 (9): 1847–1857]
- Zhang YG, Dai HY (2011). Comparison of photosynthetic and morphological characteristics and microstructure of roots and shoots, between columnar apple and standard apple trees of hybrid seedlings. *Phyton-Int J Exp Bot*, 80: 119–125
- Zhang YG, Dai HY (2012). Morphological differences of the vessel in secondary xylem of columnar and standard apple trees. *Phyton-Int J Exp Bot*, 81: 229–232
- Zhang YG, Liang MX, Zhu J, Dai HY (2010). Comparison of photosynthetic characteristics of columnar and standard apple trees derived from the cross between 'Gala' and 'Telamon'. *J Fruit Sci*, 27 (S): 35–37 (in Chinese with English abstract) [张玉刚, 梁美霞, 祝军, 戴洪义(2010). '嘎拉'×'特拉蒙'杂交后代中柱型和普通型苹果叶片光合特性比较. *果树学报*, 27 (专刊): 35–37]
- Zhang YG, Zhu J, Dai HY (2012). Characterization of transcriptional differences between columnar and standard apple trees using RNA-Seq. *Plant Mol Biol Rep*, 30 (4): 957–966

Observation on leaf anatomy structure and photosynthetic characteristics of columnar apple (*Malus × domestica* Borkh.) mutants

LIU Wei^{1,2}, SUN Xin^{1,2,3}, WANG Ming-Xiao^{1,2}, BAI Su-Hua^{1,2,4}, DAI Hong-Yi^{1,2}, ZHANG Yu-Gang^{1,2,*}

¹College of Horticulture, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China; ²Qingdao Key Laboratory of Genetic Development and Breeding in Horticultural Plants, Qingdao, Shandong 266109, China; ³College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ⁴College of Life Sciences, Qingdao Agricultural University, Qingdao, Shandong 266109, China

Abstract: The columnar apple tree is a valuable resource for genetic improvement of cultivated apples due to its special architecture. In this paper, using four groups of columnar mutants as materials, the leaf structure was observed, and the photosynthesis and fluorescence parameters of the leaves were measured. The results showed that, the leaf color of each columnar type apple was dark green and the leaf area was more bigger, and the weight, thickness, chlorophyll content (SPAD) of the leaf, palisade tissue thickness and palisade tissue/spongy parenchyma (P/N) were significantly higher than those of the standard apple. The size of each layer palisade tissue cells in the standard apple leaves was consistent, and its arrangement was closely and regular. While the arrangement of the palisade tissue cells in column apple was relatively disorderly and irregular. Within the daily variations of leaf photosynthetic, the net photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (T_r) of the columnar apple were all significantly higher than those of the standard apple, and the daily variations of P_n and T_r both showed a double peak curve in columnar and standard apple. At 12:00 columnar and standard apple all appeared obviously photosynthetic midday depression. Under the fixed LED light source, the net photosynthetic rate (P_n) of the columnar apple in the same group was higher than that of the standard apple, which was 1.1–1.3 times of the standard apple. The fluorescence parameters value (F_v/F_m) of the columnar apple were all lower than those of the standard apple, which showed that the transformation of photosynthetic products with fluorescence loss less energy in columnar apple, and showed that the tree architecture of columnar apple is helpful to the accumulation of photosynthetic products and for early fruit and high yield.

Key words: columnar apple (*Malus × domestica* Borkh.); mutant; anatomy structure; photosynthetic; transpiration

Received 2015-11-18 Accepted 2016-02-28

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31372032), China Agriculture Research System Foundation (CARS-28-01-07), Shandong Provincial Improved Variety Engineering System Foundation, Taishan Scholar Constructive Foundaion and Qingdao Scientific Research Foundation (15-9-2-99-nsh).

* Corresponding author (E-mail: zyg4458@163.com).