

不同LED补光处理下蓝莓光合与 养分重吸收的特征及其对花芽质量的影响

李晶波¹, 张亦鹏¹, 刘名昱¹, 周丽萍², 何丹烧², 张鹏^{1*}

(1. 东北林业大学 林学院, 森林生态系统可持续经营教育部重点实验室, 哈尔滨 150040; 2. 黑龙江省科学院自然与生态研究所, 哈尔滨 150040)

摘要: 为解决设施栽培条件下延季蓝莓因秋季光照不足而导致的花芽生长不佳的问题, 以4年生‘自由’蓝莓容器苗为材料, 利用LED灯作为光源, 设置不同光强、光质(红蓝光质比)、光周期的三因素三水平正交试验, 以温室自然光为对照, 通过测定叶片叶绿素质量分数、气体交换参数、不同时期氮(N)、磷(P)的养分重吸收效率, 以及花芽的质量和形态指标(横径与长度)来研究不同补光条件下蓝莓光合和养分重吸收的特征及其与花芽质量的关系。结果表明, 补光3周后, 不同光照处理下蓝莓光合能力存在差异, 在补光条件为, 低光强(300 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$), 中、低红蓝光质比(1:1、1:3), 中、短光周期(7.5、6 h), 此时蓝莓的净光合速率最高。停止补光2周后, 不同光照处理下的蓝莓养分重吸收效率存在差异, 在中光强(450 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)、高红蓝光质比(3:1)、短光周期(6 h)的补光条件下, N、P的养分重吸收效率最高。在补光条件为, 高光强(600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$), 中、高红蓝光质比(1:1或3:1), 中、短光周期(7.5、6 h), 或者中光强(450 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$), 高红蓝光质比(3:1), 短光周期(6 h), 其花芽质量较好。不同补光处理可以通过调节延季蓝莓的光合和N、P养分重吸收效率来影响花芽的质量, 养分重吸收效率对花芽质量的影响大于净光合速率, 且N的养分重吸收效率对花芽质量的影响大于P养分重吸收效率。综合光合和养分重吸收对花芽质量的影响得出, 中光强(450 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)、低红蓝光质比(1:3)、短光周期(6 h)的补光条件下, 最有利于提高延季蓝莓的花芽质量。

关键词: 蓝莓; 光照; 光合; 养分重吸收; 花芽

中图分类号: S722

文献标识码: A

DOI: 10.7525/j.issn.1006-8023.2026.01.005

The Characteristics of Photosynthesis and Nutrient Resorption of Blueberry under Different LED Supplementary Light Treatments and Their Effects on Flower Bud Quality

LI Jingbo¹, ZHANG Yipeng¹, LIU Mingyu¹, ZHOU Liping², HE Danrao², ZHANG Peng^{1*}

(1. Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management, Ministry of Education, College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China; 2. Institute of Nature and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin 150040, China)

Abstract: In order to solve the problem of poor flower bud growth caused by insufficient light in autumn under facility cultivation conditions, four-year-old blueberry ‘Liberty’ container seedlings were used as materials, and LED lights were used as light sources. Setting different light intensity, light quality (red and blue light ratio) and photoperiod, a three-factor and three-level orthogonal test, and greenhouse natural light was used as a control. The chlorophyll content, gas exchange parameters, and nutrient resorption efficiency of nitrogen (N) and phosphorus (P) in different periods were measured. The weight and morphological indexes (transverse diameter and length) of flower buds were used to

收稿日期: 2025-04-27

基金项目: 黑龙江省学科协同创新项目。

第一作者简介: 李晶波, 硕士研究生。研究方向为森林培育。E-mail: ljb2022120255@163.com

***通信作者:** 张鹏, 博士, 教授。研究方向为森林培育。E-mail: zhangpeng@nefu.edu.cn

引文格式: 李晶波, 张亦鹏, 刘名昱, 等. 不同LED补光处理下蓝莓光合与养分重吸收的特征及其对花芽质量的影响[J]. 森林工程, 2026, 42(1): 44-54.

LI J B, ZHANG Y P, LIU M Y, et al. The characteristics of photosynthesis and nutrient resorption of blueberry under different LED supplementary light treatments and their effects on flower bud quality[J]. Forest Engineering, 2026, 42(1): 44-54.

study the characteristics of photosynthesis and nutrient resorption of blueberry under different light conditions and their relationship with flower bud quality. The results showed that the photosynthetic capacity of blueberry was different under different light treatments after three weeks of supplementary light. The net photosynthetic rate of blueberry was the highest under low light intensity ($300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), medium or low red and blue light quality ratio (1:1 or 1:3), medium or short photoperiod (7.5 h or 6 h). The nutrient resorption efficiency of blueberry under different light treatments was different after two weeks of stopping light supplementation. Under the light conditions of medium light intensity ($450 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), high red and blue light ratio (3:1) and short photoperiod (6 h), the nutrient resorption efficiency of nitrogen (N) and phosphorus (P) was the highest. The quality of flower buds was better under the conditions of high light intensity ($600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), medium or low red and blue ratio (1:1 or 1:3), medium or short photoperiod (7.5 h or 6 h) or medium light intensity ($450 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), high red and blue ratio (3:1) and short photoperiod (6 h). Different light treatments can affect the quality of flower buds by regulating the photosynthesis and the nutrient resorption efficiency of N and P in late-season blueberries. The effect of nutrient resorption efficiency on flower bud quality was greater than that of net photosynthetic rate, and the effect of N nutrient resorption efficiency on flower bud quality was greater than that of P nutrient resorption efficiency. Based on the effects of photosynthesis and nutrient resorption on flower bud quality, it was concluded that medium light intensity ($450 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), low red and blue light ratio (1:3), and short photoperiod (6 h) were most beneficial to improve the flower bud quality of blueberries.

Keywords: Blueberry; light; photosynthesis; nutrient resorption; flower bud

0 引言

蓝莓 (*Vaccinium*) 是杜鹃花科 (Ericaceae) 越橘属 (*Vaccinium*) 灌木, 其果肉细腻, 酸甜适中, 营养成分丰富, 被誉为“浆果之王”^[1], 具有极高的经济价值^[2]。为了填补我国9—10月本土蓝莓鲜果供应的空白, 在设施栽培条件下通过温度控制可实现蓝莓鲜果延季上市, 但却导致蓝莓后期出现因秋季光照较弱而产生的花芽生长不良的问题。

花芽的生长是植物生长发育中的重要阶段, 受到光照、温度、水分、碳水化合物和矿质元素等因素的影响^[3-4]。有研究表明, 光照影响着植物的花芽生长, 如夏季对山杏 (*Prunus armeniaca*) 遮荫处理, 造成一年后较大花芽脱落, 开花坐果率降低^[5]; 采用红色光质LED灯对杨梅 (*Myrica rubra*) 进行14 h补光, 可增加花芽数量、增大花芽横径和长度且促使其提早开花^[6]。改变光周期也会影响植物的花芽分化, 缩短宝巾花 (*Bougainvillea glabra*) 自然光照至8 h, 能有效促进其花芽分化, 并利于花的完全发育与花序形成^[7]。碳水化合物和矿质元素也能影响植物的花芽生长, 碳水化合物能为红掌 (*Anthurium andraeanum*) 的花芽生长提供营养物质^[8], 能够为草莓 (*Fragaria × ananassa*) 的花芽生长提供能量^[9], 叶片碳水化合物的动态变化能为牡丹 (*Paeonia suffruticosa*) 花芽分化提供必要的能量和物质基础^[10]。有研究表明, 在花芽生长发育时期, 苹果 (*Malus domestica*) 叶片中的氮(N)、磷(P)会转移到枝条内以供花芽生长发育^[11], 越橘 (*Vaccinium vitis-idaea*)、红锥 (*Castanopsis hystrix*) 等植物也有相似的表现^[12-13]。另外, Charles-edwards^[14]、Sachs^[15]提出关于

开花的营养转移假说, 强调了植物可以通过改变营养物质的供应与分布来间接实现开花坐果的调控。养分重吸收则是植物可以改变养分分布的一种策略, 是指植物将衰老组织中的N、P等养分转移到其他生长部位内^[16]。光照条件、碳水化合物以及矿质元素对植物的花芽的生长有影响, 但目前尚不清楚, 不同补光条件是否通过以下2种途径影响蓝莓花芽生长: 一是通过调控光合作用影响营养物质合成; 二是通过调节养分重吸收过程来维持矿质元素平衡。

因此, 本研究以4年生‘自由’蓝莓容器苗为试验材料, 利用LED灯作为光源, 考虑光强、光质和光周期设计三因素三水平的正交试验, 系统研究不同补光条件下蓝莓的光合、养分重吸收特征及其与花芽质量的关系, 旨在筛选出最有利于延季蓝莓花芽生长的补光条件, 为改善延季蓝莓花芽质量提供有效解决方案。

1 材料与amp;方法

1.1 试验地概况

试验在黑龙江省科学院自然与生态研究所温室大棚内进行。棚内10月份平均最高、最低温度分别为19.1、9.7℃; 11月份平均最高、最低温度分别为9.2、3.6℃; 12月份平均最高、最低温度为1.1、-0.6℃, 大棚湿度为60%~70%。

1.2 试验材料

选取苗高、地径大体均匀一致, 苗木生长健壮、无病虫害的4年生经过春季延迟萌动处理的北高丛晚熟‘自由’蓝莓 (*Vaccinium*) 容器苗, 容器为硬质耐老化、下方带排水孔的有效容积为24.5 L的黑色方形加仑盆, 栽培基质主要成分为草炭与松壳, 草炭与松壳的比

例约为2.5:1,栽培基质高度距离盆边约2~3 cm。根据基质湿度进行浇水,浇水使基质含水量达60%~70%。

1.3 试验设计与处理

1.3.1 试验设计

本研究设计三因素三水平的正交试验,三因素分别是光强、光质和光周期。其中,光强为300(低)、450(中)、600(高) $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,红蓝光质比为1:3(低)、1:1(中)、3:1(高),光周期为6 h(短)、7.5 h(中)、9 h(长),以温室内自然光照为对照处理(CK),共10种处理,见表1($R:B$ 代表红色与蓝色光的比例)。每种处理8株蓝莓容器苗,即8次重复。

表1 三因素三水平正交设计表

Tab. 1 Orthogonal design table with three factors and three levels

组号 Group number	光强/ $(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ Light intensity	光质/ $R:B$ Quality of light	光周期/h Photoperiod
1	300	1:3	6
2	300	1:1	7.5
3	300	3:1	9
4	450	1:3	7.5
5	450	1:1	9
6	450	3:1	6
7	600	1:3	9
8	600	1:1	6
9	600	3:1	7.5
CK	温室自然光		

1.3.2 光照处理

植物光源是由广东佛山电器照明股份有限公司生产提供的LED可调节植物照明灯,该灯可根据需求进行光强、红蓝光质比及光周期的调控。红色灯光波长为610~630 nm,LED蓝色灯光波长为450~470 nm。采用远方PLA-30植物光照分析仪在距离植株垂直距离50 cm的上方进行光照参数的测定。各光照调控灯均匀分布,处理间悬挂黑色塑料布进行遮挡,使各处理间互不干扰。光照处理自2022年10月1日开始,至2022年10月28日结束。

1.3.3 取样

成熟叶片采样从补光1周后开始,每周1次,持续至补光结束后4周,共采集7次样品。采样时从每盆植株东、南、西、北4个方向的平行枝条顶部各选取1~2片健康完整的成熟叶片,并将同一处理组的叶片混合。

补光结束后6周,蓝莓进入大量落叶期时,使用网袋收集落叶,作为落叶样本进行分析。在大量落叶后,从各处理组中随机选取10个花芽进行取样,以便进行花芽质量及其形态指标(横径和长度)的测定。

1.4 指标测定

1.4.1 叶绿素质量分数的测定

成熟叶片自补光开始至补光结束每周进行叶绿素质量分数的测定。每个处理随机选取9个叶片,每3个叶片作为1个重复,每个处理有3个重复。使用直径5 cm的打孔器在每个叶片上进行打孔,记录小圆片的质量(W),使用二甲基亚砜法^[17]进行测定。分光光度计分别在665、649、470 nm处测量吸光度。叶绿素质量分数公式为

$$C_{\text{chla}} = (12.47 \times A_{665} - 3.62 \times A_{649}) \times V / 1000 \times W. \quad (1)$$

$$C_{\text{chlb}} = (25.06 \times A_{649} - 6.5 \times A_{665}) \times V / 1000 \times W. \quad (2)$$

$$C_{\text{chla+b}} = C_{\text{chla}} + C_{\text{chlb}}. \quad (3)$$

式中: A_x 为对应波长的吸光值(x 为665、649); V 为浸提液体积,mL; W 为叶片质量,g; C_{chla} 为叶绿素a质量分数,mg/g; C_{chlb} 为叶绿素b质量分数,mg/g; $C_{\text{chla+b}}$ 为叶绿素a和叶绿素b质量分数总和,mg/g。

1.4.2 光合生理指标的测定

在晴朗天气的上午使用便携式光合仪(LI-6400XT,LI-COR,USA)对每个处理中的样品叶片(避开叶脉)进行气体交换参数的测定,包括净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)以及蒸腾速率(T_r)进行测定。

1.4.3 叶片养分质量分数测定

将采集的叶片样本进行烘干处理后用球磨仪(Retsch,MM400)以振动频率23次/s磨碎40 s,过100目(孔径0.149 mm)筛子,分装备用。

1)全氮(N)质量分数的测定方法:采用元素分析仪(EURO EA Elemental Analyzer)进行测定。利用天平称取0.003 g植物样品,用锡箔纸包好放入转盘中,样品进入元素分析仪进行检测,导出数据。

2)全磷(P)质量分数的测定方法:采用全自动连续流动分析仪(Seal AutoAnalyzer AA3)进行测定。称取植物组织样品0.1 g,使用浓硫酸-过氧化氢消煮法^[18]对样品进行消煮。消煮液放入-20℃冰箱保存。测定时将消煮液解冻后使用全自动连续流动分析仪测定,测定完毕后计算,公式为

$$P = C \times V \times 10^{-3} / m. \quad (4)$$

式中: P 为植物全磷质量分数,mg/g; C 为上机测试结果加Baseline的绝对值后减去空白消煮液数值后的数据,mg/L; V 为定容体积,100 mL; m 为植物样品质量,g。

1.4.4 养分重吸收效率测定方法

叶片养分重吸收效率的计算公式^[19]为

$$N_{\text{RE}x}(\%) = (N_3 - N_x)/N_3 \times 100\% \quad (5)$$

$$P_{\text{RE}x}(\%) = (P_3 - P_x)/P_3 \times 100\% \quad (6)$$

式中: $N_{\text{RE}x}$ 为光照处理停止后第 x 周叶片N的养分重吸收效率; $P_{\text{RE}x}$ 为光照处理停止后第 x 周叶片P的养分重吸收效率; N_3 、 P_3 为光照处理第3周叶片N、P的质量分数; N_x 和 P_x 为停止补光第 x 周叶片N、P质量分数,mg/g。

大量落叶时,以第一周蓝莓成熟叶片养分质量分数为成熟叶片养分质量分数。这时的养分重吸收效率的计算公式为

$$N(P)_{\text{RE}5} = [N_3(P_3) - N_{\text{sen}}(P_{\text{sen}})]/N_3(P_3) \times 100\% \times 0.784 \quad (7)$$

式中: $N(P)_{\text{RE}5}$ 为大量落叶时叶片N(P)的养分重吸收效率; N_3 、 P_3 为补光第3周叶片N、P的质量分数,mg/g; N_{sen} 和 P_{sen} 为落叶的N质量分数和P质量分数;0.784为质量损失校正系数^[16]。

1.4.5 花芽指标的测定

每处理随机选取10个花芽(即10个重复)对其质量、横径及长度进行测定。使用精确度0.0001g的电子天平进行花芽质量的测定,使用精确度为0.1mm游标卡尺进行花芽横径和长度的测定。

1.5 数据统计与分析

数据使用 Microsoft Excel 2021 进行整理,采用 IBM SPSS Statistics 26.0 软件对数据进行统计分析,采

用单因素方差分析法(one-way ANOVA)和邓肯(Duncan)法分析不同处理条件下蓝莓叶片叶绿素质量分数、光合参数、养分重吸收效率以及花芽质量和形态指标的差异,使用 Origin 2021 进行柱状图和相关性分析等图的绘制。

2 结果与分析

2.1 不同补光条件下蓝莓花芽质量与形态指标变化

秋季花芽质量、横径及长度各组之间差异显著($P < 0.05$),见表2。处理组6、处理组8的花芽质量最大,与处理组5、处理组7、处理组9无显著差异,但显著大于其余处理组;CK组为最小值,与处理组1—处理组4无显著差异,但显著小于其他处理组。处理组6、处理组8、处理组9的花芽横径最大,与处理组5、处理组7差异不显著但显著大于其他处理组;CK组最小,与处理组1—处理组4无显著差异,显著小于处理组5—处理组9。处理组6、处理组8的花芽长度表现最优且两组间无显著差异,显著优于其他处理组;CK组最低,与处理组1、处理组2、处理组4、处理组5无显著差异,显著小于处理组3、处理组6—处理组9。可知,在处理组6、处理组8、处理组9补光处理条件下蓝莓花芽质量较好,即,高光强,中、高红蓝光质比,中、短光周期,或者中等光强、高红蓝光质比、短光周期条件下蓝莓花芽质量较好。

表 2 不同补光处理对蓝莓花芽质量、横径及长度的影响

Tab. 2 Effects of different supplementary light treatments on the weight, transverse diameter and length of blueberry flower buds

组号 Group number	花芽质量/(g × 10 ⁻²) Flower bud weight	花芽横径/mm Flower bud transverse diameter	花芽长度/mm Flower bud length
1	2.38 ± 0.57bcde	3.74 ± 1.24bcd	5.56 ± 0.50bc
2	2.18 ± 0.77de	3.74 ± 1.14bcd	5.68 ± 0.78bc
3	2.24 ± 0.49cde	3.59 ± 1.17bcd	5.90 ± 0.90b
4	1.79 ± 0.62e	3.30 ± 0.75cd	5.76 ± 0.86bc
5	2.76 ± 1.00abcd	4.29 ± 1.18abc	5.71 ± 0.79bc
6	3.39 ± 0.72a	5.41 ± 1.28a	6.74 ± 1.08a
7	2.99 ± 0.66abc	4.70 ± 1.49ab	5.84 ± 0.45b
8	3.40 ± 1.44a	5.15 ± 1.68a	6.19 ± 0.76ab
9	3.03 ± 0.60ab	5.32 ± 0.94a	5.98 ± 0.38b
CK	1.62 ± 0.31e	2.91 ± 0.98d	5.08 ± 0.47c

注:不同小写英文字母表示同一指标在不同处理下之间差异显著, $P < 0.05$ 。

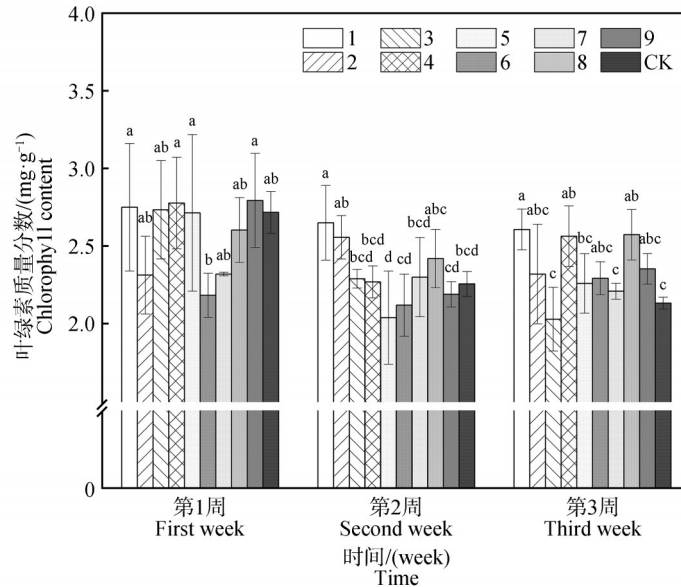
Note: Different lowercase English letters indicated that the same index was significantly different under different treatments, $P < 0.05$.

2.2 不同补光条件下蓝莓光合特征及其与花芽质量的相关性

2.2.1 不同补光条件下蓝莓叶绿素质量分数与光合生理的变化

补光处理进行前2周各处理组间的蓝莓叶片叶绿素质量分数没有显著的差异($P>0.05$)。第3周时,处理组间差异显著($P<0.05$),第1处理组的叶绿素质量

分数最大,与第2、4、6、7、8处理组无显著差异,但显著大于其他处理组;CK处理组的叶绿素质量分数显著地小于第1、4、8处理组,与其他处理组无显著差异。由图1可知,第1、4、8光照处理条件下蓝莓叶片叶绿素质量分数较高,即在低、中光强,低红蓝光质比,短、中光周期和高光强、中红蓝光质比、短光周期的条件下,能够提高蓝莓的叶片叶绿素质量分数。



图例中的数字1~9表示正交试验的9个处理;CK表示对照组;时间表示光照处理的周数;不同小写字母代表同一时间不同处理下 $P<0.05$ 水平上的差异,下同。

The numbers 1~9 in the legend represent the 9 treatments of the orthogonal test, and CK represents the control group; time represents the number of weeks of light treatment; different lowercase letters represent differences at the $P<0.05$ level under different treatments at the same time. The same below.

图1 不同补光处理下蓝莓叶片叶绿素质量分数随补光时间的变化

Fig. 1 Changes of chlorophyll content in blueberry leaves under different supplementary light treatments with supplementary light time

补光处理进行前2周各处理组间净光合速率、气孔导度和蒸腾速率无显著差异($P>0.05$)。补光进行至第3周时,处理组1的净光合速率达最高值,显著高于处理组4、处理组7及CK组,与其余处理组无显著差异;CK组最低,显著低于处理组1、处理组2、处理组6、处理组8,与其余处理组无显著差异。处理组2的气孔导度最高,仅与处理组1无显著差异;CK组最低,与处理组6—处理组9无差异,显著低于其余组。处理组2的蒸腾速率最高,与处理组1、处理组3—处理组5无显著差异;CK组显著低于所有处理组。补光处理3周蓝莓叶片的胞间 CO_2 浓度均有显著差异($P<0.05$),第1周处理组1最高,与2、处理组3、处理组5、处理组8无显著差异;CK组显著低于处理组1、处理组3,与其余处理组无显著差异。第2周处理组5达最大值,显著高于处理组6、处理组9、CK组;CK组最低,与处理组4、处理组6、处理组9无差异。第3周处理组2最高,与处

理组1、处理组3—处理组6无显著差异,CK组最低,与处理组6—处理组9无显著差异,如图2所示。综合4个参数的整体情况来看处理组1、处理组2的光合参数较高,即在低光强,中、低红蓝光质比,中、短光周期的补光条件下,能够显著地提高蓝莓的光合能力。

2.2.2 不同补光条件下蓝莓光合能力与花芽质量的关系

由图3可知,补光处理3周的叶绿素质量分数、净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度以及蒸腾速率与花芽质量、花芽横径和长度进行相关性分析,结果表明叶绿素质量分数与花芽的质量、横径和长度之间无显著相关性($P>0.05$);补光处理第3周净光合速率与花芽长度呈显著正相关关系,气孔导度、胞间 CO_2 浓度及蒸腾速率与花芽质量、横径和长度之间无显著相关性。补光进行3周后,蓝莓叶片的净光合速率对花芽的长度生长有影响。

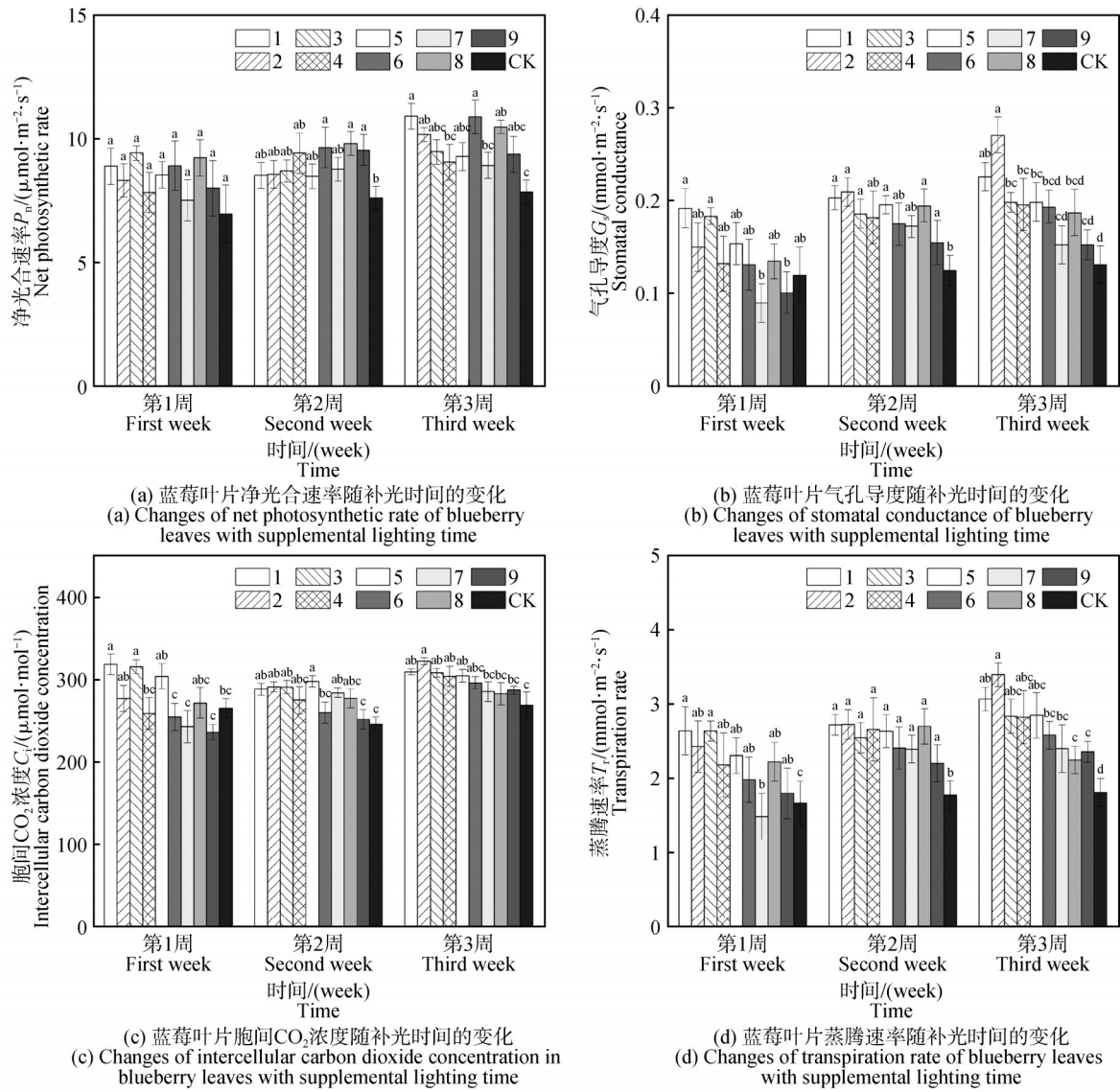


图 2 不同补光处理下蓝莓叶片光合参数随补光时间的变化

Fig. 2 The changes of photosynthetic parameters of blueberry leaves under different supplementary light treatments with supplementary light time

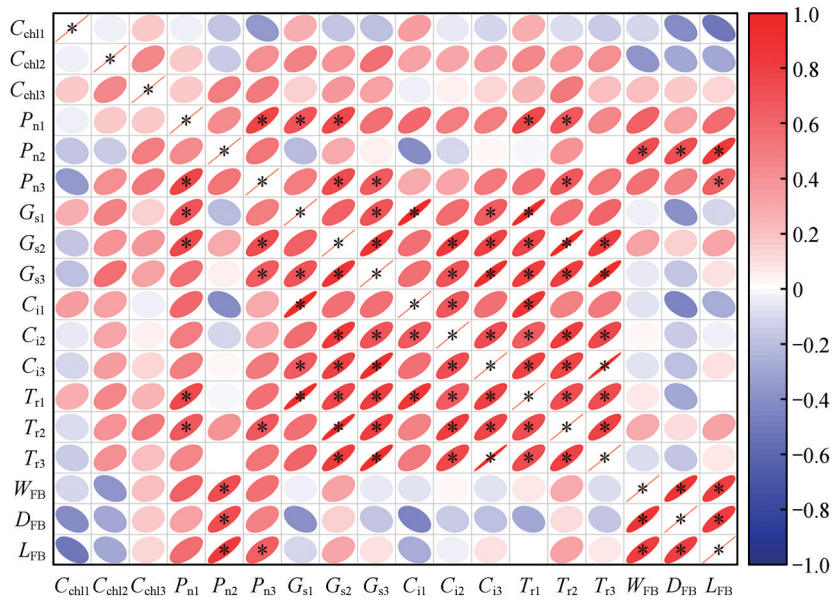
2.3 不同补光条件下蓝莓养分重吸收特征及其与花芽质量的关系

2.3.1 不同补光条件下蓝莓氮、磷养分重吸收效率

5个不同时间点(停止补光1周、2周、3周、4周以及大量落叶时)蓝莓的叶片氮(N)的养分重吸收效率(N_{RE})各组间差异显著($P < 0.05$)。停止补光1周时,处理组1与处理组6的氮养分重吸收效率处于最高水平,两处理组间无显著差异,但显著高于其他处理组;CK组显著高于处理组5、处理组8,但低于处理组6、处理组7。停止补光2周时处理组6的氮养分重吸收效率最高,与处理组3、处理组5、处理组7、处理组9无显著差异,显著高于其他处理组;CK组最低,与处理组1、处理组2、处理组4、处理组5、处理组8无显著差异。停止补光3

周时,处理组6的氮养分重吸收效率显著优于所有处理组;CK组显著低于处理组2、处理组6,与处理组7、处理组8无差异,但显著高于其余处理组。停止补光4周时处理组6与CK组的氮养分重吸收效率无显著差异,且显著高于其他处理组;CK组与处理组2、处理组6无显著差异。大量落叶时,处理组6的氮养分重吸收效率保持显著优势;CK组次之,与处理组2无差异,但显著高于其他处理组,如图4所示。不同时期,光照对叶片氮的养分重吸收效率影响有一定的差异,综合来看第6处理组的补光条件下能够提高蓝莓叶片氮的养分重吸收效率,即中光强、高红蓝光质比、短光周期。

5个不同时间点(停止补光1周、2周、3周、4周以及大量落叶时期)的蓝莓叶片磷(P)的养分重吸收效

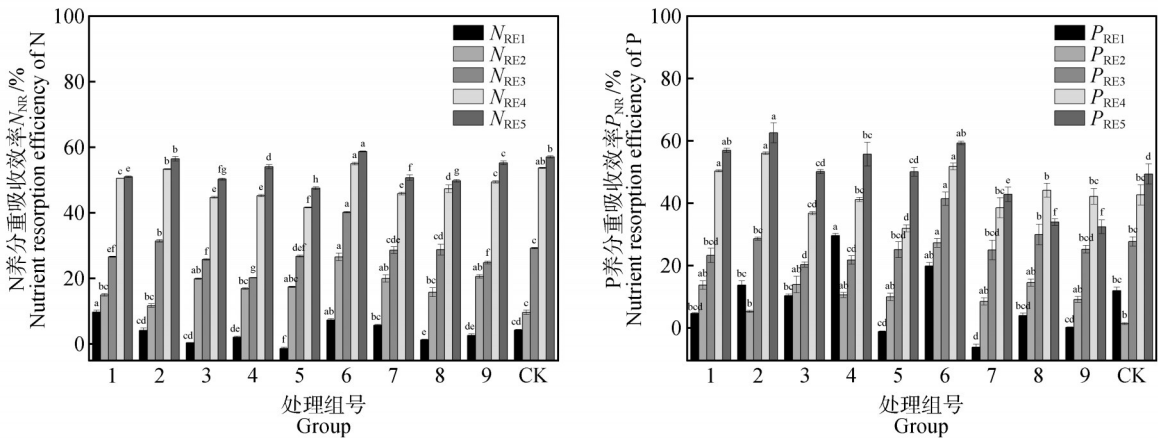


* $P \leq 0.05$; C_{chl} 为叶绿素质量分数, P_n 为净光合速率, G_s 为气孔导度, C_i 为胞间 CO_2 浓度, T_r 为蒸腾速率, W_{FB} 为花芽质量, D_{FB} 为花芽横径, L_{FB} 为花芽长度。1、2、3 分别表示光照处理第1周、第2周、第3周, 红色表示正相关, 蓝色表示负相关, 红色椭圆面积越小表示相关性越强。

* $P \leq 0.05$; C_{chl} represents chlorophyll content, P_n represents net photosynthetic rate, G_s represents stomatal conductance, C_i represents intercellular carbon dioxide concentration, T_r represents transpiration rate, W_{FB} represents flower bud weight, D_{FB} represents flower bud transverse diameter, L_{FB} represents flower bud length. 1, 2 and 3 represent the first week, the second week and the third week of light treatment, respectively. Red indicates positive correlation, blue indicates negative correlation, and the smaller the red ellipse area is, the stronger the correlation is.

图3 不同补光处理下光合生理指标与花芽质量指标的相关性分析热图

Fig. 3 Correlation analysis heat map of photosynthetic physiological indexes and flower bud quality indexes under different supplementary light treatments



(a) 不同补光处理下5个时间点蓝莓叶片N的养分重吸收效率
(a) Nutrient resorption efficiency of N in blueberry leaves at 5 time points under different supplementary light treatments

(b) 不同补光处理下5个时间点蓝莓叶片P的养分重吸收效率
(b) Nutrient resorption efficiency of P in blueberry leaves at 5 time points under different supplementary light treatments

N_{RE} 和 P_{RE} 表示氮养分重吸收效率和磷养分重吸收效率; 下标 1、2、3、4、5 表示 5 个时期分别是停止 LED 光照后第 1 周、第 2 周、第 3 周、第 4 周以及大量落叶时期; 不同小写字母代表同一时间不同处理下 $P < 0.05$ 水平上差异。

N_{RE} and P_{RE} represent the nitrogen nutrient resorption efficiency and phosphorus nutrient resorption efficiency, the subscript 1, 2, 3, 4, 5 represents the five periods are the first week, the second week, the third week, the fourth week and a large number of defoliation period after stopping LED lighting. Different lowercase letters represent differences at the $P < 0.05$ level under different treatments at the same time.

图4 不同补光处理下5个时间点蓝莓叶片N的养分重吸收效率和P养分重吸收效率

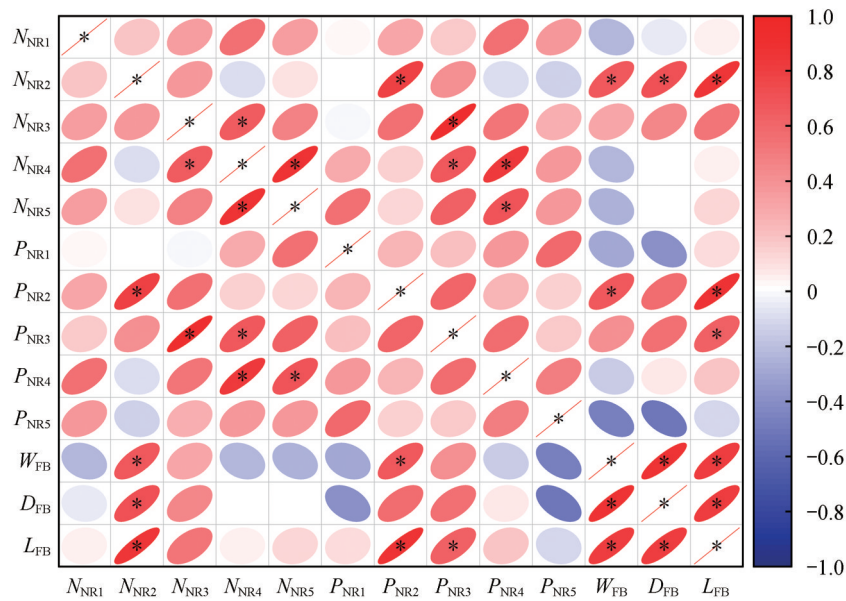
Fig. 4 Nutrient resorption efficiency of N and P in blueberry leaves at five time points under different supplementary light treatments.

率(P_{RE})各组间差异显著($P < 0.05$)。停止补光 1 周时,处理组 4 与处理组 6 的磷养分重吸收效率达最高水平,两组间无差异,显著高于其他处理组;CK 组显著低于处理组 4,但高于处理组 7。停止补光 2 周时,处理组 6 的磷养分重吸收效率显著高于处理组 2 及所有其他处理组;CK 处理组仅显著低于处理组 6,与其余处理组无差异。停止补光 3 周时,处理组 6 的磷养分重吸收效率最大且显著地大于其他处理组;CK 处理组显著小于第 6 处理组与其他处理组无显著差异。停止补光 4 周时,处理组 1、处理组 2、处理组 6 的磷养分重吸收效率处于最高水平,组间无差异,但显著高于其他处理组;CK 组显著低于处理组 1、处理组 2、处理组 6,但高于处理组 5。由图 4 可知,大量落叶时,处理组 1、处理组 2、处理组 6 的磷养分重吸收效率最高,组间无差异,但显著高于其他处理组;CK 组显著低于处理组 1、处理组 2、处

理组 6,但高于处理组 3—处理组 5。不同时期,光照对叶片磷的养分重吸收效率影响有一定的差异。综合来看,在低光强,中红蓝光质比,中、短光周期,或中光强、高红蓝光质比、短光周期的条件下能提高蓝莓叶片磷的养分重吸收效率。

2.3.2 蓝莓氮、磷养分重吸收效率与花芽质量、形态的相关性分析

对 5 个不同时间点的氮、磷养分重吸收效率与花芽质量和横纵径进行相关性分析。由图 5 可知,补光停止后 2 周氮的养分重吸收效率(N_{RE2})与花芽质量和花芽横径呈显著正相关,与花芽长度呈极显著正相关;补光停止后 2 周磷的养分重吸收效率 P_{RE2} 与花芽质量、花芽长度呈极显著正相关;其他时期的 N、P 养分重吸收效率与花芽质量无显著的相关性。可见,补光停止后 2 周时,蓝莓叶片的 N、P 养分重吸收对花芽的生长有影响。



* $P < 0.05$; W_{FB} 为花芽质量, D_{FB} 为花芽横径, L_{FB} 为花芽长度, $N(P)_{RE}$ 为叶片 N(P) 的养分重吸收效率; 1、2、3、4 分别为光照处理停止后第 1、2、3、4 周, 5 为大量落叶时期。

* $P < 0.05$; W_{FB} represents the weight of flower buds, D_{FB} represents the transverse diameter of flower buds, and L_{FB} represents the length of flower buds, $N(P)_{RE}$ represented the nutrient resorption efficiency of N(P) in leaves, 1, 2, 3 and 4 represented the 1, 2, 3 and 4 weeks after the cessation of light treatment, and 5 represented the period of large amount of defoliation.

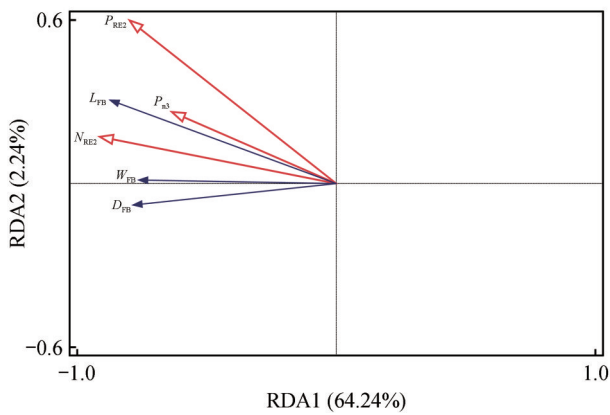
图 5 不同补光处理下蓝莓叶片氮、磷养分重吸收效率与花芽质量、横径及长度的相关性分析热图

Fig. 5 Correlation analysis heat map of nitrogen and phosphorus nutrient resorption efficiency of blueberry leaves with flower bud weight, transverse diameter and length under different supplementary light treatments

2.4 光合和养分重吸收对花芽质量和形态相关性分析

对与花芽质量有显著相关性的补光 3 周的蓝莓叶片净光合速率和停止补光 2 周时氮、磷养分重吸收效率进行冗余分析,比较其对花芽质量的影响程度。由图 6 可以看出, P_{n3} 与花芽长度呈正相关关系,停止光照

处理第 2 周时, N、P 养分重吸收效率与花芽质量、横径和长度呈正相关关系。根据图中线长度可知, P_{RE2} 对花芽长度的影响较大, N_{RE2} 对花芽的质量和横径影响较大。养分重吸收效率对花芽质量的影响大于净光合速率,光照更多地通过影响停止补光 2 周的 N、P 养分重吸收效率来影响花芽的质量。



P_{n3} 为光照处理第3周叶片的净光合速率; N_{RE2} 、 P_{RE2} 表示停止光照处理第2周叶片 N 和 P 的养分重吸收效率; RDA 为冗余分析。

P_{n3} is the net photosynthetic rate of leaves in the third week of light treatment; N_{RE2} and P_{RE2} indicated the nutrient resorption efficiency of N and P in leaves in the second week after stopping light treatment; RDA is redundancy analysis.

图6 净光合速率和养分重吸收效率对花芽质量和形态影响的冗余分析图

Fig. 6 Redundancy analysis of the effects of net photosynthetic rate and nutrient resorption efficiency on flower bud weight and morphology

3 讨论

适宜的光照条件能够提高蓝莓的叶绿素质量分数。已有研究表明,当光强在 $369\sim 379 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,果实期的蓝莓叶绿素质量分数最高^[20];遮荫 80% (光强约 $300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) 时蓝莓叶绿素质量分数最高^[21];对于一年生的蓝莓幼苗也有相同的现象,光强为 $300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,红蓝光质比 1:3 时最有利于叶绿素质量分数的积累^[22];红蓝光质比 1:3 的复合光能有效地提高蓝莓叶绿素质量分数^[23]。还有研究表明,在高光强 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、红蓝光质比 1:1 和光周期 6 h 的条件下叶绿素质量分数能够积累。可见在以往的研究中低光强与低光质比组合或高光强与中红蓝光质比搭配 6 h 的光周期条件能够提高蓝莓的叶绿素质量分数,与本研究的结果一致。另外发现较长光周期不适宜蓝莓叶绿素质量分数的积累。适宜的光照条件能够提高植物的净光合速率,但不同的植物的适宜光照条件不同。如西番莲 (*Passiflora edulis* var. *flavicarpa*) 在遮荫 50% 的光强下,其净光合速率高于遮荫 15% 及 100%^[24];色木槭 (*Acer mono*) 当光强小于 $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,净光合速率随光强增加而急剧上升;当光强大于 $400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,色木槭的净光合速率达到最大趋于稳定,不再上升^[25]。本研究表明,不同补光条件对

蓝莓的气体交换参数的影响不同,低、中光强搭配低、中红蓝光质比和短、中光周期时,蓝莓的净光合速率和气孔导度更高,这可能与叶片通过调节叶绿素质量分数增强捕光能力有关。在全球尺度上,65% N 和 62% P 会通过养分重吸收被植物重新利用^[26]。已有研究结果表明,养分重吸收受到多种因素影响,包括植物叶片功能性状、发育阶段、土壤肥力和光照等因素^[27]。其中有研究指出,光照对植物的养分重吸收有所影响。在高光强的条件下,糖槭 (*Acer saccharum*) 和挪威槭 (*Acer platanoides*) 的氮养分重吸收效率高于其他光强;但对葡萄牙栎 (*Quercus faginea*) 进行 5% 和 20% 的遮荫与全阳光相比 N、P 的养分重吸收效率都有所增长^[28]。50% 的遮荫可以使雌性青杨 (*Populus cathayana*) N 的养分重吸收效率降低,但对 P 的养分重吸收效率无影响^[29],说明对于不同的植物光强对其养分重吸收的影响不同。在本研究中,低、中光强 ($300, 450 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) 的条件下搭配适宜的红蓝光质比和光周期能提高蓝莓的氮、磷养分重吸收效率。关于红蓝光质比和光周期对植物养分重吸收的影响较少,本研究中高红蓝光质比和短光周期对 N 的养分重吸收效率产生影响,中、低红蓝光质比和中、短光周期对 P 的养分重吸收效率产生影响,这可能是由于该补光条件下光合能力的增强为养分重吸收的过程提供了能量。在芒果中也有相似的情况,其枝梢枯死后会影响光合能力,进而降低大量元素的养分重吸收效率。

本研究结果表明,不同补光条件下蓝莓的净光合速率能够影响花芽的质量,在其他植物中也有类似的结果,如越橘的光合能力的增强且促进其花芽的生长发育,红松 (*Pinus koraiensis*) 为保证花芽正常生长发育增强其针叶的光合能力^[30],香草 (*Vanilla planifolia*) 在提高其光合能力后花芽分化率显著地升高^[31]。已有研究中并未提出养分重吸收效率直接影响花芽的生长发育,但养分重吸收能够为植物体提供 N、P 等矿质元素,这对于花芽的生长发育来说是十分必要的。如文冠果 (*Xanthoceras sorbifolium*) 枝条与叶片中的 N、P 随着花芽的生长发育进程逐渐减少,而花芽中的 N、P 质量分数逐渐增加,这说明在此过程枝条与叶片中的 N、P 进行了转移,为花芽生长发育提供矿质元素^[32]。葡萄 (*Vitis vinifera*) 在花序原基分化期 20 d 后,叶片中的 N、P 质量分数显著下降,这是由于花芽分化需要大量的 N、P^[33]。本研究结果表明当停止光照处理 2 周后的 N、P 的养分重吸收效率与花芽的质量有显著的正相关关系,这说明在这一时期,养分重吸收为花芽的分化提供了矿质元素。

4 结论

适宜的光照处理能够提高蓝莓的光合能力和叶片氮、磷的养分重吸收效率。相关分析显示,蓝莓花芽的形态指标与净光合速率呈显著正相关,表明光合能力的增强促进了花芽生长。同时,停止补光2周时,N、P的养分重吸收效率与花芽质量仍呈显著正相关,而且氮的养分重吸收效率对花芽质量的影响大于磷的养分重吸收效率和净光合速率。因此,在中光强[450 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$]、低红蓝光质比(1:3)、短光周期(6 h)的补光条件下,最有利于延季蓝莓的花芽质量的提高。

参 考 文 献

- [1] 李亚东,刘成,魏鑫,等. 2024年中国蓝莓产业发展报告[J]. 吉林农业大学学报, 2025, 47(1): 1-14.
LI Y D, LIU C, WEI X, et al. Development report of 2024 China blueberry industry [J]. Journal of Jilin Agricultural University, 2025, 47(1): 1-14.
- [2] 吴林,胡晶,唐雪东,等. 我国蓝莓产业的现状与思考[J]. 中国果树, 2025(2): 1-5.
WU L, HU J, TANG X D, et al. Current situation and thinking of the blueberry industry in China [J]. China Fruits, 2025(2): 1-5.
- [3] 杨盛,白牡丹,高鹏,等. 果树花芽分化机理研究进展[J]. 落叶果树, 2017, 49(6): 22-25.
YANG S, BAI M D, GAO P, et al. Research progress on flower bud differentiation mechanism of fruit trees [J]. Deciduous Fruits, 2017, 49(6): 22-25.
- [4] 谢利娟,麦瑞娟,孙敏. 影响植物花芽分化的内部因素研究进展[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(30): 14585-14588, 14631.
XIE L J, MAI R J, SUN M. Research progress of internal factors on flower bud differentiation of plant [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2009, 37(30): 14585-14588, 14631.
- [5] BARTOLINI S, VITI R, ANDREINI L. The effect of summer shading on flower bud morphogenesis in apricot (*Prunus armeniaca* L.) [J]. Central European Journal of Biology, 2013, 8(1): 54-63.
- [6] 孙鹂,张淑文,郑锡良,等. 不同光质补光对杨梅花芽发育的影响[J]. 果树学报, 2023, 40(3): 527-535.
SUN L, ZHANG S W, ZHENG X L, et al. Effects of different quality light supplement treatments on flower bud development of bayberry (*Myrica rubra*) [J]. Journal of Fruit Science, 2023, 40(3): 527-535.
- [7] HUANG L Y, WU Q, ZENG X Y, et al. Effect of photoperiod duration on flower bud differentiation and related gene expression in *Bougainvillea glabra* 'Sao Paulo' [J]. Frontiers in Bioscience, 2024, 29(4): 156.
- [8] WAN X, ZOU L H, PAN X Y, et al. Auxin and carbohydrate control flower bud development in *Anthurium andraeanum* during early stage of sexual reproduction [J]. BMC Plant Biology, 2024, 24(1): 159.
- [9] ESHGHI S, TAFAZOLI E, DOKHANI S, et al. Changes in carbohydrate contents in shoot tips, leaves and roots of strawberry (*Fragaria* \times *Ananassa* Duch.) during flower-bud differentiation [J]. Scientia Horticulturae, 2007, 113(3): 255-260.
- [10] 董晓晓,别沛婷,袁涛. 3个牡丹品种花芽分化过程形态及叶片碳水化合物质量分数变化[J]. 东北林业大学学报, 2020, 48(7): 34-39.
DONG X X, BIE P T, YUAN T. Changes of morphology and carbohydrate content in leaves of three tree peony during flower bud differentiation [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2020, 48(7): 34-39.
- [11] 王金鑫,张丹,邵建柱,等. '天红2号'苹果花芽分化期枝条和叶片中矿质元素含量动态变化研究[J]. 河北农业大学学报, 2024, 47(2): 29-37.
WANG J X, ZHANG D, SHAO J Z, et al. Studies on dynamic variations of nutrient element content in branches and leaves during flower bud differentiation of 'Tianhong 2' apple [J]. Journal of Hebei Agricultural University, 2024, 47(2): 29-37.
- [12] 谭长强,覃文锋,陆顺能,等. 红锥花芽分化期叶片生理及营养动态变化[J]. 广西林业科学, 2023, 52(1): 47-53.
TAN C Q, QIN W F, LU S N, et al. Dynamic changes of physiology and nutrition at bud differentiation stage of *Castanopsis hystrix* [J]. Guangxi Forestry Science, 2023, 52(1): 47-53.
- [13] 周强,耿佳麒,王宇航,等. 越橘花芽分化期叶片矿质元素含量和C/N变化分析[J]. 东北农业大学学报, 2017, 48(2): 37-45.
ZHOU Q, GENG J Q, WANG Y H, et al. Change of mineral nutrient content and C/N in blueberry leaves during flower-bud differentiation [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2017, 48(2): 37-45.
- [14] CHARLES-EDWARDS D A. An hypothesis about the control of flowering [J]. Annals of Botany, 1983, 52(1): 105-107.
- [15] SACHS R M. Nutrient diversion: An hypothesis to explain the chemical control of flowering [J]. HortScience, 1977, 12(3): 220-222.
- [16] VERGUTZ L, MANZONI S, PORPORATO A, et al. Global resorption efficiencies and concentrations of car-

- bon and nutrients in leaves of terrestrial plants [J]. *Ecological Monographs*, 2012, 82(2):205-220.
- [17] 王文杰,贺海升,关宇,等. 丙酮和二甲基亚砷法测定植物叶绿素和类胡萝卜素的方法学比较[J]. *植物研究*, 2009, 29(2):224-229.
WANG W J, HE H S, GUAN Y, et al. Methodological comparison of chlorophyll and carotenoids contents of plant species measured by DMSO and acetone-extraction methods [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2009, 29(2):224-229.
- [18] 陆姣云,段兵红,杨梅,等. 植物叶片氮磷养分重吸收规律及其调控机制研究进展[J]. *草业学报*, 2018, 27(4):178-188.
LU J Y, DUAN B H, YANG M, et al. Research progress in nitrogen and phosphorus resorption from senesced leaves and the influence of ontogenetic and environmental factors [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, 27(4):178-188.
- [19] WANG X C, CHEN Y, LIU F, et al. Nutrient resorption estimation compromised by leaf mass loss and area shrinkage: Variations and solutions [J]. *Forest Ecology and Management*, 2020, 472:118232.
- [20] LONG J, TAN T Y, ZHU Y Z, et al. Response of blueberry photosynthetic physiology to light intensity during different stages of fruit development [J]. *PLoS One*, 2024, 19(9):e0310252.
- [21] KIM S J, YU D J, KIM T C, et al. Growth and photosynthetic characteristics of blueberry (*Vaccinium corymbosum* cv. Bluecrop) under various shade levels [J]. *Scientia Horticulturae*, 2011, 129(3):486-492.
- [22] 施杰,杨海燕,吴文龙,等. 不同光质对蓝莓生长发育及生理特性的影响[J]. *北方园艺*, 2022(6):15-23.
SHI J, YANG H Y, WU W L, et al. Effects of different light quality on the growth and physiological characteristics of blueberry [J]. *Northern Horticulture*, 2022(6):15-23.
- [23] 张栋. LED光对蓝莓组培苗生长及生理特性的影响[D]. 武汉:华中农业大学, 2022.
ZHANG D. Effects of LED light on the growth and physiological characteristics of blueberry tissue culture seedlings [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2022.
- [24] NI Y W, LIN K H, CHEN K H, et al. Flavonoid compounds and photosynthesis in *Passiflora* plant leaves under varying light intensities [J]. *Plants*, 2020, 9(5):633.
- [25] ZHANG J F, GE J R, DAYANANDA B, et al. Effect of light intensities on the photosynthesis, growth and physiological performances of two maple species [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13:999026.
- [26] BRANT A N, CHEN H Y H. Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants [J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2015, 34(5):471-486.
- [27] YASUMURA Y, ONODA Y, HIKOSAKA K, et al. Nitrogen resorption from leaves under different growth irradiance in three deciduous woody species [J]. *Plant Ecology*, 2005, 178(1):29-37.
- [28] SANZ-PÉREZ V, CASTRO-DÍEZ P, MILLARD P. Effects of drought and shade on nitrogen cycling in the leaves and canopy of Mediterranean *Quercus* seedlings [J]. *Plant and Soil*, 2009, 316(1-2):45-56.
- [29] TANG S L, LIN X Z, LI W, et al. Nutrient resorption responses of female and male *Populus cathayana* to drought and shade stress [J]. *Physiologia Plantarum*, 2023, 175(4):e13980.
- [30] 谷健. 不同结实特性红松花芽分化期间光合营养生理[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2022.
GU J. Photosynthetic and nutrition physiology of Korean pine with different fruit characteristics during flower bud differentiation [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2022.
- [31] 王辉,赵青云,朱自慧,等. 不同遮阴处理对香草兰光合作用及花芽分化的影响[J]. *福建农业学报*, 2017, 32(1):42-46.
WANG H, ZHAO Q Y, ZHU Z H, et al. Effects of shading on photosynthesis and flower bud differentiation of *Vanilla* plants [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2017, 32(1):42-46.
- [32] 雒小菲. 文冠果枝叶营养状态及枝条类型对芽分化的影响[D]. 北京:北京林业大学, 2022.
LUO X F. Influence of nutritions of branches and leaves, and branch types on bud differentiation in *Xanthocera sorbifolium* Bunge [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2022.
- [33] 罗惠格,朱维,黄泳碧,等. 阳光玫瑰葡萄生长期花芽分化形态进程及相关生理分子水平变化研究[J]. *果树学报*, 2023, 40(1):74-87.
LUO H G, ZHU W, HUANG Y B, et al. A study on the morphological process and physiological and molecular changes of flower bud differentiation in Shine Muscat grape during fruit growing season [J]. *Journal of Fruit Science*, 2023, 40(1):74-87.