

日光温室香瓜茄(*Solanum murcatum*) 叶片光合特性

冯云格^a, 王斌杰^b, 陈菁菁^a, 孙小妹^b, 陈年来^{ab}

(甘肃农业大学 a. 园艺学院, b. 资源与环境学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 以香瓜茄(*Solanum murcatum*)主栽品种“阿斯卡”为材料,在日光温室条件下进行了不同生育时期和施肥处理下叶片气体交换特性及其日变化、光合速率对光强和 CO₂ 响应的研究。结果表明:反季节生产条件下香瓜茄叶片光合色素含量在生育期内先升高后降低,于开花坐果期至果实膨大期达到峰值,有机肥处理的叶绿素含量显著高于不施肥处理,叶绿素 a/b 值约 2.6,具有弱光适应特征。香瓜茄生育期中叶片气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和净光合速率(P_n)均在果实膨大期达到峰值,有机肥处理的叶片 P_n 和 G_s 均值显著高于不施肥处理,但处理间 T_r 差异不显著。香瓜茄叶片 G_s 与 T_r 极显著正相关($r=0.816$)、与 P_n 显著正相关($r=0.555$),但 P_n 与 T_r 相关性不显著($r=0.415$)。自开花坐果期至第一穗果实成熟期,日光温室香瓜茄叶片气体交换参数日变化均呈单峰型,无光合午休现象, P_n 、 G_s (果实膨大期例外)和 T_r 均于正午前后达到峰值,施肥处理叶片的 G_s 和 P_n 显著高于不施肥处理,但 T_r 差异不显著。香瓜茄叶片光合速率的光响应特征可以用直角双曲线修正模型模拟、CO₂ 响应特性可用直角双曲线模型模拟,果实成熟期叶片初始量子效率显著高于、但羧化效率显著低于开花坐果期和果实膨大期,有机肥处理的平均初始量子效率显著低于、但羧化效率显著高于不施肥处理,有机肥处理的叶片补偿光强小于不施肥处理、但饱和光强差异不显著,叶片 CO₂ 补偿点和 CO₂ 饱和点显著低于不施肥处理,但两施肥处理间叶片光呼吸和暗呼吸速率、饱和光强或 CO₂ 条件下的最大净光合速率无显著差异。香瓜茄叶片光合作用可利用光强较高,对弱光利用能力较差,但也有一定弱光适应性,施肥对香瓜茄弱光利用和碳同化能力具有一定调节作用。

关键词: 香瓜茄(*Solanum murcatum*); 施肥; 光合作用; 光响应; CO₂ 响应

文章编号: 1000-694X(2017)05-0925-08

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2017.00025

中图分类号: S641.1

文献标志码: A

0 引言

光合作用是植物生长的重要生理活动,是农作物生长和产量高低的决定性因素^[1],也是生态系统中物质循环与能量流动的基础^[2]。作物光合效率的高低受自身光合能力和光合有效辐射强度、CO₂ 浓度、温度、相对湿度等环境因子及施肥、灌水等农艺措施的综合影响^[3]。叶片光合能力与其养分含量密切相关,而叶片养分含量又在一定程度上依赖于土壤养分供应水平^[4],施肥能提高作物叶片叶绿素含量,有利于提高光能捕获和转化效率,增加作物 CO₂ 固定和光合产物积累^[5]。施肥处理后小麦^[6]、茶树^[7]、巨桉^[8]、花椒^[2] 等的叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)显著高于不施肥处理,施肥甚至能减弱或消除叶片光合“午休”现象,延长光合作用时

间^[6]。

日光温室生产是中国北方地区特色农作物的重要种植模式,在反季节生产条件下,温室内日照时数少,光照强度低,昼夜温差大,空气湿度大,CO₂ 浓度波动剧烈^[9],这种特殊环境的驯化作用会明显影响作物光合机构的生理活性和叶片表观光合特性^[10]。温室栽培葡萄的 P_n 和表观量子效率(AQY)较大,光补偿点(LCP)较低,光饱和点(LSP)、暗呼吸速率(R_d)和对高光强的利用率高于露地栽培的葡萄,但 CO₂ 饱和点(CSP)、羧化效率(CE)和对高浓度 CO₂ 的利用率比露地栽培葡萄低^[11]。

植物光合作用对光强和 CO₂ 的响应因种类品种、发育阶段、环境条件和植株生理状况而不同^[1,10]。利用模型模拟植物光合作用对光强和 CO₂ 的响应可得到最大光合速率(P_{nmax})、表观量子效率(α)、CE、光强

收稿日期:2017-01-23; 改回日期:2017-03-30

资助项目:国家自然科学基金项目(31340020)

作者简介:冯云格(1982—),男,内蒙古乌兰察布人,博士研究生,主要从事蔬菜栽培与生理研究。E-mail: fengyuge317@163.com

通信作者:陈年来(E-mail: chenl@gsau.edu.cn)

和 CO₂ 浓度利用范围等重要叶片生理生态特征参数,是植物光合作用研究的重要手段^[9]。作物光合作用对一种环境因子的响应会随着其他因子水平的变化而改变,理解温室特定环境下作物光合作用对施肥、光强和 CO₂ 浓度的响应,不但能够丰富植物光合作用的生理生态理论,而且对温室科学施肥、提高产量品质和肥料利用效率具有重要指导意义。

香瓜茄(*Solanum murcatum*)又称“香瓜梨”^[12]或“人参果”^[13],原产于南美安第斯山区,果实富含多种有益元素和必需氨基酸,具有低糖、低脂肪、高蛋白的特点,为广大消费者所喜爱^[14],是甘肃河西地区日光温室种植的重要特色作物之一。虽然香瓜茄在原产地驯化种植已有较长时间^[15],但传播扩散晚,规模化生产历史较短,引入中国大陆种植不足40年^[12],相关基础研究很少,尚未见关于其光合特性研究的报道。

本研究以甘肃省日光温室香瓜茄主栽品种“阿斯卡”为材料,研究其叶片气体交换特性的生育期变化、对施肥水平的响应及叶片光合速率对光强和 CO₂ 的响应,旨在进一步丰富植物光合生理生态理论的实证研究,并为温室香瓜茄科学施肥提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验概况

试验于2015年8月至2016年4月在甘肃省民勤县节能日光温室进行,供试香瓜茄品种为“阿斯卡”。8月中旬扦插育苗,9月底定植。高垄栽培,垄长6.5 m、垄面宽0.7 m、沟口宽0.6 m、沟深0.34 m。每垄定植2行、50株,行距0.55 m、株距0.26 m。

1.2 试验设计

试验设不施肥和施用有机肥两个处理。不施肥区域整地时不施基肥,生育期不施追肥,0~20 cm土层含有机质 15.8 g·kg⁻¹、全氮 0.97 g·kg⁻¹、碱解氮 114 mg·kg⁻¹、速效磷 96.3 mg·kg⁻¹、速效钾 425.3 mg·kg⁻¹。有机肥处理以商品有机肥(欣庆牌,N+P₂O₅+K₂O含量≥5%,有机质含量≥45%)为基肥,施用量 0.4 kg·m⁻²,于整地时一次性撒施,耕翻混匀后起垄。起垄前测定 0~20 cm 土壤含有机质 18.5 g·kg⁻¹、全氮 1.12 g·kg⁻¹、碱解氮 129.7 mg·kg⁻¹、速效磷 107.63 mg·kg⁻¹、速效钾 431.67 mg·kg⁻¹。有机肥处理以腐

熟羊粪(含有机质 201.8 g·kg⁻¹、全氮 10.2 g·kg⁻¹、全磷 2.8 g·kg⁻¹、全钾 37.0 g·kg⁻¹)做追肥,于10月29日一次性施入灌水沟,每沟用量 179 kg。其他农事管理与当地生产性温室相同。

每个处理3次重复,每次重复1垄,小区面积 25.35 m²。为防止养分侧渗影响,小区间设置1垄1沟隔离带。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片光合色素含量测定

参照邹琦^[16]方法进行。

1.3.2 各生育期叶片气体交换特性测定

于香瓜茄幼苗期末(10月30日)、伸蔓期末(12月4日)、开花坐果中期(12月20日)、果实膨大中期(1月15日)和第一穗果实成熟期(3月7日)各测定一次,均选择在晴天09:00—11:30,用 CIRAS-2 便携式光合测定系统(PP-system,英国)同步测定功能叶片气体交换参数(P_n 、 G_s 、 Tr)。每个小区选择5株长势相近的植株,每个时期通过预测定每株确定1个功能叶片,每个叶片记录4组稳定数据。

1.3.3 关键生育期光合作用日动态测定

于香瓜茄的开花坐果期、果实膨大期和第一穗果实成熟期选择晴天,08:30—16:30每1.5~2 h测定1轮功能叶气体交换参数(方法同上),同步记录叶室环境参数。

1.3.4 光合速率光响应和二氧化碳响应

于香瓜茄的开花坐果期、果实膨大期和第一穗果实成熟期选择晴天09:00—11:30进行,每个处理测定5株,每株选测1个功能叶片,在各光强或 CO₂ 梯度下自动记录4组数据。光响应测定时,叶室温度 21~24.5 °C,CO₂ 浓度为 390 μL·L⁻¹,湿度为温室空气相对湿度的 99%,光照强度由高到低,依次设为 2 000、1 600、1 200、900、600、400、200、100、50、20、0 μmol·m⁻²·s⁻¹共11个梯度,相邻两个梯度之间等待 2~3 min 至数据稳定。测定 CO₂ 响应时,光照强度为 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹,温度 22~24.5 °C,湿度控制同上。CO₂ 浓度由低到高设 20、50、100、200、400、700、1 000、1 400、1 800 μL·L⁻¹共9个梯度。相邻两个梯度之间等待约 5 min 至数据稳定。

1.4 数据处理

1.4.1 光响应模拟

利用直角双曲线修正模型拟合光响应曲线,修

正模型^[17]为

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} - R_d \quad (1)$$

式中： P_n 为净光合速率； α 为初始量子效率； I 为光合有效辐射； β 为修正系数； R_d 为暗呼吸速率； $\gamma = \alpha/P_{nmax}$ 。

1.4.2 CO₂响应模拟

采用直角双曲线模型^[18]拟合 CO₂响应曲线。

$$P_n(C_i) = \frac{\alpha C_i P_{nmax}}{\alpha C_i + P_{nmax}} - R_p$$

式中： P_n 为净光合速率； α 为初始羧化效率； P_{nmax} 为最大净光合效率； R_p 为光呼吸速率； C_i 为胞间 CO₂浓度。

1.4.3 方差分析和回归分析

数据统计分析用 SPSS 20 进行，DPS 拟合光光响应，多重比较采用 LSD 法，图表制作采用 Excel

2003 软件。

2 结果分析

2.1 香瓜茄叶片光合色素含量

日光温室反季节生产条件下，香瓜茄叶片光合色素含量总体呈现先升高后降低的变化，在开花坐果期至果实膨大期达到峰值(表 1)，有机肥处理和不施肥处理香瓜茄叶片叶绿素含量分别达到 1.65 mg · g⁻¹和 1.43 mg · g⁻¹(开花坐果期)、1.70 mg · g⁻¹和 1.34 mg · g⁻¹(果实膨大期)，有机肥处理的叶片叶绿素含量显著高于不施肥处理。叶绿素 a/b 值约 2.6，开花坐果期显著低于其他时期，但施肥处理间差异不显著。叶绿素/类胡萝卜素比值约为 20，开花坐果期略大于其它时期，处理间差异不显著。

表 1 不同施肥处理日光温室香瓜茄叶片光合色素含量(mg · g⁻¹ FW)

Table 1 Photosynthetic pigment content (mg · g⁻¹ FW) of pepino leaves in greenhouse under different fertilization treatments

生育时期	叶绿素 a		叶绿素 b		胡萝卜素		叶绿素 a/叶绿素 b	
	不施肥	有机肥	不施肥	有机肥	不施肥	有机肥	不施肥	有机肥
幼苗期	0.529 ^b	0.986 ^a	0.209 ^b	0.401 ^a	0.039 ^b	0.064 ^a	2.527 ^a	2.459 ^a
伸蔓期	0.678 ^b	0.881 ^a	0.262 ^b	0.336 ^a	0.051 ^a	0.059 ^a	2.590 ^a	2.624 ^a
开花坐果期	0.981 ^b	1.096 ^a	0.420 ^b	0.467 ^a	0.063 ^a	0.070 ^a	2.334 ^a	2.349 ^a
果实膨大期	0.922 ^b	1.144 ^a	0.346 ^b	0.430 ^a	0.067 ^a	0.079 ^a	2.653 ^a	2.663 ^a
果实成熟期	0.830 ^b	1.030 ^a	0.314 ^b	0.395 ^a	0.057 ^a	0.069 ^a	2.639 ^a	2.608 ^a
平均	0.788	1.028	0.311	0.406	0.056	0.059	2.181	2.028

不同小写字母表示同一时期不同处理间具有显著差异(P<0.05)。

2.2 气体交换特性生育期动态

香瓜茄生育期中，叶片 G_s和 Tr 呈现先升高后降低的趋势(图 1)，于果实膨大期出现最大值。P_n在经历伸蔓期降低(均值 6.45 μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹)后于果实膨大期达到峰值(10.62 μmolCO₂ · m⁻² · s⁻¹)。有机肥处理的叶片 G_s均值(180.26 mmolH₂O · m⁻² · s⁻¹)显著高于不施肥处理(142.37 mmolH₂O · m⁻² · s⁻¹)，不施肥处理的叶片 Tr 均值(2.14 mmolH₂O · m⁻² · s⁻¹)显著高于有机肥处理(1.94 mmolH₂O · m⁻² · s⁻¹)，有机肥处理下香瓜茄叶片叶片 P_n均值(9.77 μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹)显著高于不施肥处理(7.91μmolCO₂ · m⁻² · s⁻¹)。香瓜茄叶片 G_s与 Tr 极显著正相关(r=0.816)、与 P_n显著正相关(r=0.555)，但 P_n与 Tr 不显著正相关(r=0.415)。

2.3 温室环境因子日变化

冬季晴天日光温室气温、光合有效辐射强度和 CO₂浓度日变化具有明显的生育期差异(图 2)，深冬季节(开花坐果期和果实膨大期)的光合有效辐射和气温日均值小于早春(果实成熟期)，CO₂浓度高于早春季。光合有效辐射于10:30—12:30(开花坐果期和果实膨大期)或12:30—14:30(果实成熟期)达到最高，之后快速降低；温室气温变化与光合有效辐射相似，但在时间上略迟，变化幅度明显较小，于12:30左右(果实成熟期)或14:30前后(开花坐果期和果实膨大期)达到最高。CO₂浓度均在揭帘照光后快速降低，于12:30(果实成熟期)至14:30前后(开花坐果期)趋于稳定。

2.4 叶片气体交换特性的日变化

自开花坐果期至第一穗果实成熟期，反季节日

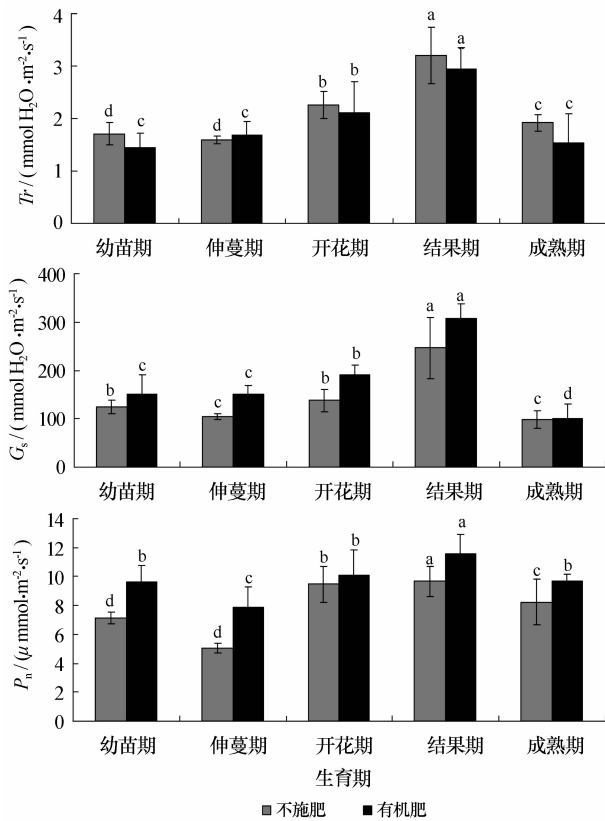


图1 日光温室反季节种植香瓜茄气体交换参数生育期动态

Fig. 1 Gas exchange parameter change of pepino during off-season greenhouse production

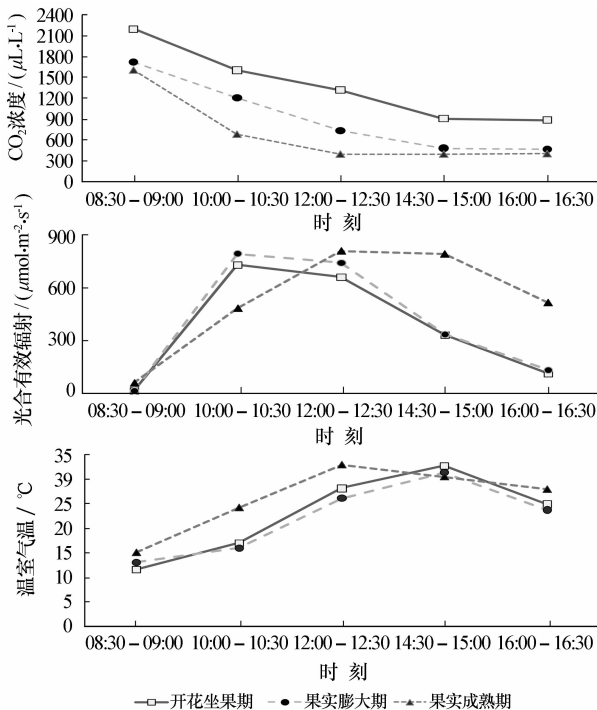


图2 反季节生产香瓜茄关键生育期温室环境因子动态

Fig. 2 Diurnal change of greenhouse environmental factors at key growth stages of pepino off-season production

光温室香瓜茄叶片气体交换参数日变化均呈单峰型,无光午休现象(图3), P_n 于正午前(果实膨大期和果实成熟期)至正午时分(开花坐果期)出现峰值,两处理 P_n 日均值果实成熟期($7.05 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) > 果实膨大期($4.87 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) > 开花坐果期($3.91 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),有机肥处理在3个生育时期的 P_n 日均值(分别为4.57、5.59、 $7.99 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)显著大于不施肥处理(3.26 、 4.14 、 $6.11 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

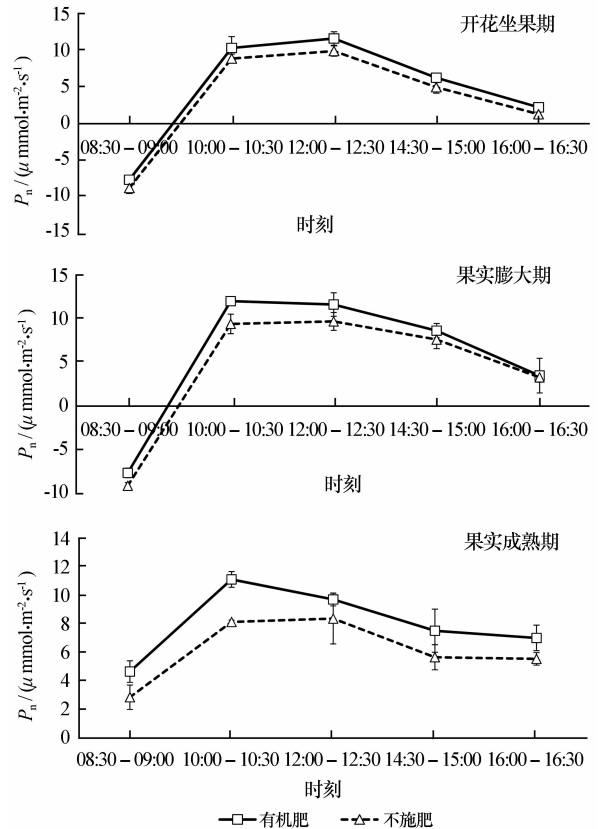


图3 反季节种植香瓜茄关键生育期叶片净光合速率日动态

Fig. 3 Diurnal dynamics of leaf net photosynthetic rates at key growth stages of off-season planted pepino

日光温室香瓜茄叶片 G_s 日动态具有明显的生育期间差异(图4)。果实膨大期 G_s 先升高后降低,于中午时分达到峰值,开花坐果期和果实成熟期 G_s 自揭帘到正午逐渐下降,正午以后基本稳定或略有回升。果实膨大期 G_s 日均值($211.76 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)显著高于其他两个时期(分别为148.1、 $141.4 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),有机肥处理的叶片 G_s 在3个生育时期(分别为159.3、 218.4 、 $155.1 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)均显著高于不施肥处理(136.9 、 205.1 、 $127.7 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

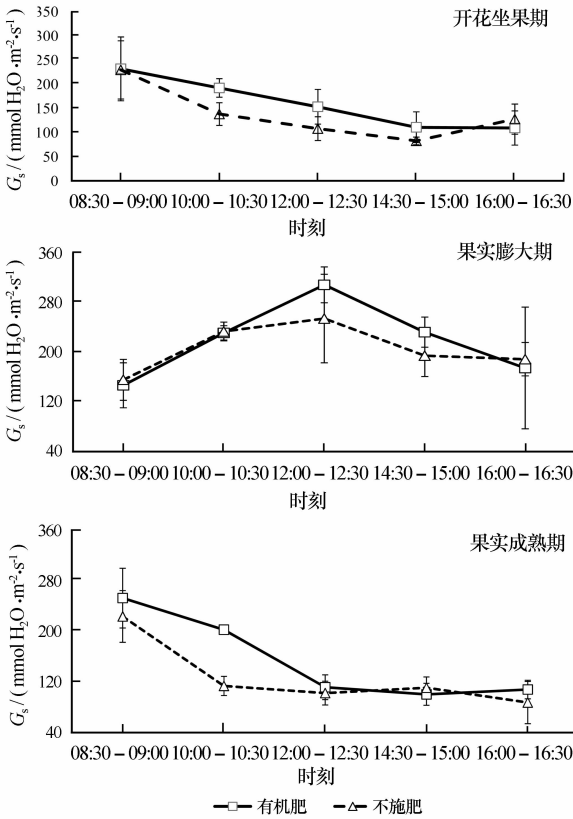


图 4 反季节种植香瓜茄关键生育期叶片气孔导度日动态
Fig. 4 Diurnal dynamics of leaf stomatal conductance at key growth stages of off-season planted pepino

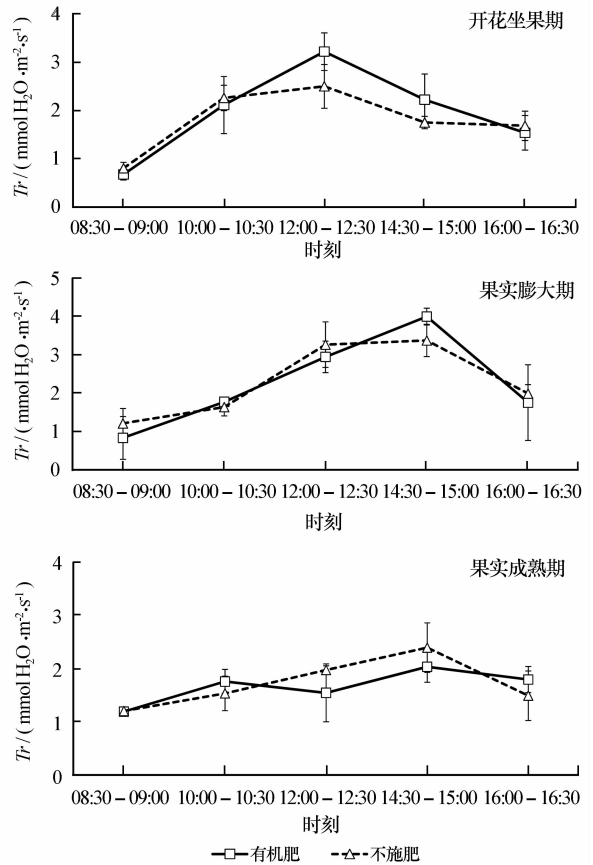


图 5 反季节种植香瓜茄关键生育期叶片蒸腾速率日动态
Fig. 5 Diurnal dynamics of leaf transpiration rate at key growth stages of off-season planted pepino

日光温室反季节生产香瓜茄叶片 Tr 日变化整体上呈单峰型变化(图 5),果实膨大期日均 Tr ($2.28 \text{ mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)显著大于开花坐果期 ($1.88 \text{ mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和果实成熟期 ($1.70 \text{ mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),但两施肥处理间差异不显著。开花坐果期叶片 Tr 峰值出现在正午前,果实膨大期和果实成熟期则出现在午后。第一穗果实成熟期,温室内光照和温度条件明显改善,有机肥处理香瓜茄叶片 Tr 在正午时分略有降低,表现为双峰型。

2.5 光合作用的光响应

香瓜茄叶片光合速率的光响应可以用直角双曲线修正模型模拟,果实成熟期 IQE 均值 (0.042) 显著高于开花坐果期 (0.036) 和果实膨大期 (0.034),有机肥处理 IQE 的均值 (0.032) 显著低于不施肥处理 (0.042),但 3 个时期和两个施肥处理间 AQY 差异均不显著(表 2)。开花坐果期最大净光合速率 (P_{max}) 均值 ($11.5 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 显著低于果实膨大期 ($14.0 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和果实成熟期 ($14.6 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),有机肥处理在饱

和光强下的平均 P_{max} ($13.8 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 略大于不施肥处理 ($12.9 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),但差异不显著。开花坐果期香瓜茄叶片光补偿点 ($LCP, 101.4$) 高于其他两个时期(分别为 80.1 和 77.1),成熟期叶片 LSP ($1667.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 高于开花坐果期 ($1584.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和果实膨大期 ($1572.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),可利用光强范围较大。有机肥处理的叶片 LCP 显著小于不施肥处理,但二者 LSP 差异不显著。开花坐果期叶片 R_d ($4.6 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),显著大于其他两个时期(分别为 $2.4 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $2.0 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),但两施肥处理间无显著差异。

2.6 光合作用的 CO_2 响应

香瓜茄光合速率的 CO_2 响应可以用直角双曲线模型模拟(表 3)。果实成熟期叶片羧化效率 ($CE, 0.042$) 显著低于前两个生育时期(分别为 0.051 和 0.055),有机肥处理的叶片 CE (0.054) 高于不施肥处理 (0.044)。开花坐果期叶片 CO_2 补偿点 ($CCP, 155.4 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$) 较高, CO_2 饱和点 ($CSP, 1456.3$

表2 西瓜茄叶片光合作用的光响应相关参数

Table 2 Light response parameters of photosynthesis in Leaves of pepino

时期	处理	<i>IQE</i>	<i>AQY</i>	P_{max}	<i>LSP</i>	<i>LCP</i>	R_d
开花坐果期	有机肥	0.035	0.025	12.5	1 585.7	91.2	4.8
	不施肥	0.036	0.027	10.6	1 583.3	1 11.7	4.4
果实膨大期	有机肥	0.027	0.026	13.1	1 575.0	62.3	2.6
	不施肥	0.042	0.027	14.8	1 570.2	97.9	2.1
果实成熟期	有机肥	0.036	0.027	15.9	1 692.9	69.4	1.3
	不施肥	0.048	0.028	13.4	1 642.6	84.7	2.7

IQE, 初始量子效率; *AQY*, 表观量子效率; P_{max} , 最大净光合速率; *LCP*, 光补偿点; *LSP*, 光饱和点; R_d , 暗呼吸速率。

表3 西瓜茄光合作用的 CO₂ 响应相关参数Table 3 CO₂ response parameters of photosynthesis in Leaves of pepino

时期	处理	<i>CE</i>	P_{max}	<i>CSP</i>	<i>CCP</i>	R_p
开花坐果期	有机肥	0.058	27.6	1 312.5	137.6	11.28
	不施肥	0.044	20.4	1 600.0	173.2	7.46
果实膨大期	有机肥	0.059	25.8	1 725.0	120.0	9.1
	不施肥	0.051	34.5	2 025.0	167.1	8.07
果实成熟期	有机肥	0.047	36.6	2 040.0	127.1	7.45
	不施肥	0.038	28.7	1 938.9	151.9	8.45

CE, 羧化效率; P_{max} , 最大净光合速率; *CSP*, CO₂ 饱和点; *CCP*, CO₂ 补偿点; R_p , 光呼吸速率。

$\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$) 较低, 可利用 CO₂ 范围较窄, 在饱和 CO₂ 下的 P_{max} 均值 ($24.0 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 显著低于果实膨大期 ($30.1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和成熟期 ($32.7 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。有机肥处理下叶片 *CCP* ($128.3 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$) 和 *CSP* ($1 692.5 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$) 均显著低于不施肥处理 (分别为 $164.1 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 $1 854.6 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$), 但两施肥处理间在 CO₂ 饱和下的 P_{max} 和光呼吸速率 (R_p) 均值差异不显著。

3 讨论

3.1 西瓜茄叶片光合作用对温室环境的适应性

与露地环境相比, 反季节温室环境具有日照时间短、光照强度弱、昼夜温差大、相对湿度高的特点, 这些生态因子能诱导植物在可塑性范围内产生适应性响应^[19], 通过叶片光合色素含量、气孔导度、光合酶活性或电子传递速率等调节光合作用^[20-21], 引起叶片光合速率日动态及对环境因子响应的变化。露地栽培樱桃 P_n 日动态为双峰型, 温室条件下则有“单峰”、“双峰”和“三峰”3 种类型, 因品种而异^[22]。油桃在露地栽培的叶片 P_n 日变化呈典型双峰曲线, 在日光温室却基本呈单峰曲线^[23]。葡萄品种在露地和温室栽培的 P_n 日变化均为“双峰”曲线, 但温室栽培葡萄叶片对较高光强的利用率高于露地栽培, 对高浓度 CO₂ 的利用率却比露地栽培低^[11]。本研究发现, 适应光照强度先逐步变弱、再日渐增强的

自然变化, 日光温室反季节种植西瓜茄生育期内叶片叶绿素含量呈现先增加、后降低的态势, 日照最短、光强最弱的冬至前后叶绿素 a/b 比值降低, 表明西瓜茄叶片可通过增加天线色素分子比例来适应弱光环境, 增加光能捕获量^[24]。3 个生育期西瓜茄叶片 P_n 日变化均呈单峰型曲线, 无光合午休现象。导致作物叶片 P_n 出现午休低谷的原因主要有气孔限制或非气孔限制两种机理^[25], 当正午前后 P_n 降低伴随着强光、高温、低湿度的环境条件和叶片 G_s 、 C_i 降低时, 一般认为是气孔限制导致羧化位点 CO₂ 供应不足引起的。而当 P_n 降低与 G_s 不相关、并伴随叶片 C_i 升高时, 则认为主要由叶肉光合活性下降引起, 属于非气孔限制^[26]。日光温室西瓜茄叶片 P_n 单峰型变化及不同时期具有不同的 G_s 日变化态势表明, 其光合作用主要受环境光照强度或/和叶肉同化能力限制^[26]。

3.2 西瓜茄叶片光合作用对施肥的响应

施肥能提高作物叶片叶绿素含量, 促进电子传递与气孔开放, 有利于提高光能捕获、转化效率和 CO₂ 固定速率^[2,5,8], 甚至能减弱或消除光合“午休”现象, 延长光合作用时间^[6]。氮能增强对强光的利用效率, 磷可增强对弱光的利用能力, 钾能提高电子传递效率^[27]。研究表明, 施肥能显著提高葡萄^[28]、核桃^[29]、牡丹^[26]等植物的叶片 P_n 。本研究发现, 有机肥处理的西瓜茄叶片 *CE* 和各生育期 P_n 显著提

高, *LCP*、*CCP* 和 *CSP* 均显著降低, 表明施肥可以提高香瓜茄对弱光和 CO_2 的利用能力。

香瓜茄规模化生产历史较短, 全球种植范围有限, 仅有的基础研究主要集中在品种选育和病虫害(特别是病毒)控制方面。本研究发现, 日光温室反季节种植香瓜茄叶片气体交换参数日变化均呈“单峰”型, 无光合“午休”现象, 可能与反季节生产期间温室内光照强度较弱有关。香瓜茄叶片 *LCP* 明显高于同科植物番茄^[30]和茄子^[31], *LSP* 与番茄和茄子相当^[32], 对强光利用能力较高、弱光利用能力较差, 整体上属于不耐荫作物。但叶片捕光色素比值、*LCP*、*AQY* 和 P_{max} 随生育期环境因子而变化, 也具有一定的弱光适应能力^[10, 32]。有机肥处理下香瓜茄叶片 *LCP* 显著降低、*CCP* 和 *CE* 提高, 表明叶片养分状况对香瓜茄弱光利用和碳同化能力具有明显调节作用。在生产实践中合理的群体结构可以提高作物光能利用率^[33]。除此外应注意提早揭帘、延长光照时间, 整枝落蔓、改善冠层光强, 合理施肥、提高叶肉光合活性, 以充分发挥其叶片的光合潜力, 增加同化物合成, 为优质高产打好物质基础。

迄今未见香瓜茄需肥规律的报道, 如何利用生态因子互补作用, 通过施肥提高叶片光合能力, 弥补反季节生产中的弱光限制, 应是未来香瓜茄光合生理研究的重要方向。

参考文献:

[1] 刘宇锋, 李伏生. 灌溉方式与施肥水平对超级稻光合生理的影响[J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(4): 416—425.

[2] 王景燕, 龚伟, 包秀兰, 等. 水肥耦合对汉源花椒幼苗叶片光合作用的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(5): 1321—1330.

[3] 李廷亮, 谢英荷, 任苗苗, 等. 施肥和覆膜垄沟种植对旱地小麦产量及水氮利用的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(1): 212—220.

[4] 倪纪恒, 毛罕平, 马万征. 不同营养液浓度对温室黄瓜叶片光合特性的影响[J]. 农业工程学报, 2011, 27(10): 277—281.

[5] Shang G Z, Shao M, Dyckmans J. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat[J]. Journal of Plant Physiology, 2000, 156(1): 46—51.

[6] 赵海波, 林琪, 刘义国, 等. 氮磷肥配施对超高产冬小麦灌浆期光合日变化及产量的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(10): 2545—2550.

[7] 彭晚霞, 王克林, 宋同清, 等. 施肥结构对茶树(*Camellia sinensis* (L.) Kuntze)光合作用及其生态生理因子日变化的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(1): 84—91.

[8] 李小平, 王景燕, 王东, 等. 施肥水平对巨桉幼树叶片气体交换日变化的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(11): 2734—2741.

[9] 张大龙, 张中典, 李建明. 环境因子对温室甜瓜蒸腾的驱动和调控效应研究[J]. 农业机械学报, 2015, 46(11): 137—144.

[10] Ibrahim M H, Jaafar H Z E. Photosynthetic capacity, photochemical efficiency and chlorophyll content of three varieties of *Labisia pumila*, Benth. exposed to open field and greenhouse growing conditions[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33(6): 2179—2185.

[11] Wei M A, Niu Y Y, Luo Q W, et al. Differences of photosynthetic characteristics of the grape cultivated in greenhouse and open field in Turpan[J]. Agricultural Science & Technology, 2016, 17(6): 1285—1288.

[12] 郑麟, 陈清浩, 董祖林, 等. 南美香瓜梨引种栽培初报[J]. 中国果树, 1988(2): 19—21.

[13] 蒲凌奎, 朱元珍, 祝英, 等. 人参果漫谈[J]. 甘肃农业, 2008(1): 82—84.

[14] Lim T K. *Solanum Muricatum* [M]. Netherlands: Springer 2013: 389—394.

[15] Rodríguez-Burruezo A, Prohens J, Fita A M. Breeding strategies for improving the performance and fruit quality of the pepino (*Solanum muricatum*): a model for the enhancement of underutilized exotic fruits[J]. Food Research International, 2011, 44(7): 1927—1935.

[16] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 72—75.

[17] 李晓宇, 杨成超, 于雷, 等. DPS 软件在中缓 12 杨光响应曲线拟合中的应用[J]. 湖南林业科技, 2015(3): 85—89.

[18] 叶子飘. 光合作用对光和 CO_2 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727—740.

[19] Sarijeva G, Knapp M, Lichtenthaler H K. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of Ginkgo and Fagus[J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(7): 950—955.

[20] Zheng Y, Mai B, Wu R, et al. Acclimation of winter wheat (*Triticum aestivum* cv. Yangmai 13) to low levels of solar irradiance[J]. Photosynthetica, 2011, 49(3): 426—434.

[21] 吴明开, 刘海, 沈志君, 等. 珍稀药用植物白芨光合与蒸腾生理生态及抗旱特性[J]. 生态学报, 2013, 33(18): 5531—5537.

[22] 王顺才, 呼雨萍. 温室栽培欧洲甜樱桃“红灯”和“美早”光合特性研究[J]. 果树学报, 2014(S1): 84—89.

[23] 王发林. 温室内外杏、油桃的光合特性研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2007.

[24] Evans J R, Poorter H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain[J]. Plant Cell & Environment, 2001, 24(8): 755—767.

[25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Reviews of Plant Physiology, 1982, 33(33): 317—345.

[26] 丁小涛, 金海军, 张红梅, 等. 遮荫处理对温室四种蔬菜生长及光合作用日变化的影响[J]. 浙江农业学报, 2010, 22(1): 51—56.

[27] 王帅. 长期不同施肥对玉米叶片光合作用及光系统功能的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2014.

[28] 谭博, 曹晓艳, 刘怀峰, 等. 不同施肥方式对全球红葡萄光合日变化及品质的影响[J]. 新疆农业科学, 2014, 51(3): 410—416.

- [29] 程乾斗,肖志东. 不同施肥处理对核桃幼苗光合特性的影响[J]. 林业科技, 2016, 41(5): 39-41.
- [30] 熊璐,曲英华,范冰琳,等. 不同 CO₂ 浓度下番茄苗期及果期的光合特性[J]. 北方园艺, 2015(9): 6-9.
- [31] 孙丽,陈景玲,王谦,等. 日光温室边际区温度变化及其对茄子光合特性的影响[J]. 河南农业大学学报, 2010, 44(6): 639-643.
- [32] Wang H, Wang F, Wang G, et al. The responses of photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence and chlorophyll content of nectarine (*Prunus persica* var. *Nectarina*, Maxim) to greenhouse and field grown conditions[J]. *Scientia Horticulturae*, 2007, 112(1): 66-72.
- [33] 谢飞,魏慧,张凯,等. 间作时期和种植密度对甜瓜/向日葵间作系统光能利用效率的影响[J]. 中国沙漠, 2015, 35(3): 652-657.

Photosynthetic Properties of Pepino Grown in Greenhouse

Feng Yunge^a, Wang Binjie^b, Chen Jingjing^a, Sun Xiaomei^b, Chen Nianlai^{ab}

(a.College of Horticulture/b.College of Resource and Environmental Sciences, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: To determine photosynthetic dynamics of pepino leaves in growth stages and photosynthetic responses to light densities and CO₂ concentrations under different fertilizations, gas exchange parameters and their diurnal changes at different growth stages, photosynthetic responses to *PAR* and CO₂ were measured in a greenhouse experiment employing pepino cv. *Ascar* as the materials. The results showed that the chlorophyll contents of the pepino leaves increased initially and then decreased during plant growth, and reached the peak at fruit developmental stage. Chlorophyll contents with organic fertilizer application were significantly higher than those without fertilizer; the chl_a/chl_b ratio was lower than species in the same family and at mid-winter implying low light adaptability to some degree. Leaf stomatal conductance (G_s) and evaporation (Tr) increased from seedling to fruit developmental stage and then decreased, with those from fertilized plants significantly higher than those without fertilization. Leaf G_s was very significantly positively correlated with Tr ($r=0.816$), and significantly correlated with net photosynthetic rate (P_n , $r=0.555$), while Tr and P_n was not significantly correlated ($r=0.415$). Gas exchange parameters of pepino leaves demonstrated a single peak type from flowering till fruit ripening, with the peaks at around noon, no midday depression of photosynthesis was found under greenhouse condition. Leaf G_s and P_n under fertilization was higher than those from no fertilization but no significant difference was found in *EVAP* between two treatments. Photosynthetic response to photosynthetic available radiation could be fitted with the modified rectangular hyperbola model, and to the CO₂ concentration with the rectangular hyperbola model. The initial quantum efficiency at fruit ripening stage was significantly higher than but the carboxylation efficiency was significantly lower than those at flowering or fruit developmental stage. The initial quantum efficiency under fertilization was significantly lower than but the carboxylation efficiency was significantly higher than those without fertilization. Light compensation point, CO₂ compensation point and CO₂ saturation point of leaves from fertilized plants were significantly lower than those from no fertilized plants, but no difference in light saturation point, maximum net photosynthetic rate, respiration rates under dark or light were found between the two treatments. The results suggest that pepino leaves have better ability to utilize high light intensity but poor capacity for low light, though they showed some weak light adaptability, and fertilization may have potential to increased low light utilization and carbon assimilation of pepino under greenhouse production.

Key words: *Solanum murcatum*; fertilization; photosynthesis; light response; CO₂ response