

## 弱光环境下葡萄叶片的生长及其在强光下的光合特性

战吉成 王利军 黄卫东\*

(中国农业大学园艺学院, 北京 100094)

**摘要** 以1年生京玉葡萄(*Vitis vinifera* L. cv. Jingyu)幼苗为材料,用遮阳网营造弱光环境,研究了弱光环境对葡萄叶片生长及其在强光下光合特性的影响。结果表明:弱光环境下长成的葡萄叶片比叶面积、单位重量的叶绿素含量明显高于自然光照下长成的葡萄叶片,叶绿素a与叶绿素b的比值则比对照低。上述变化有利于葡萄在弱光环境下对光能的利用;1800  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照条件下测定的弱光环境下长成的葡萄叶片的净光合速率( $P_n$ )和光系统II(PS II)光化学效率( $F_v/F_m$ )明显低于对照。通过对强光下不同处理的葡萄叶片气孔导度( $G_s$ )、细胞间隙 $\text{CO}_2$ 浓度及气孔限制值的测算可以排除气孔限制的因素存在。光抑制可能是弱光环境下长成的葡萄叶片在强光下光合速率较低的主要原因。

**关键词** 弱光; 比叶面积; 气孔导度; 净光合速率; PS II光化学效率; 光抑制

**中图分类号** S601; S663.1

## Effects of Low Light Environment on the Growth and Photosynthetic Characteristics of Grape Leaves

Zhan Jicheng Wang Lijun Huang Weidong

(College of Horticultural Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

**Abstract** Effects of high light intensity on growth and photosynthesis of 1-year-old young grape plants (*Vitis vinifera* L. cv. Jingyu) grown in different light intensity environment, were studied. The results showed that the specific leaf area (SLA) and chlorophyll content per unit of leaf dry weight of grape grown under low light intensity environment (approx. 35% and 15% of control respectively) are higher, but the value of Chl a/b is lower than that of control. To study their response to strong light, the young grape plants grown under low light were transferred to higher light environment, and the results showed that the net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and PS II photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) of experimental plants were obviously lower than that of control. Also, the data obtained in this study suggested that the lower  $P_n$  of experimental plants maybe caused by photoinhibition, but not the stomata limitation.

**Key words** low light environment; specific leaf area (SLA); net photosynthetic rate ( $P_n$ ); PS II photochemical efficiency; photoinhibition

作为现代农业的重要组成部分,设施农业代表着我国未来农业发展的方向。设施环境生理的研究成为植物生理学领域的新课题。设施环境中一个比较突出的问题是光照强度低,弱光已成为影响设施生产的主要障碍之一<sup>[1]</sup>。光对植物最直接的作用是光合作用,它能够提供同化力形成所需要的能量,活化参与光合作用的关键酶,促使气孔开放<sup>[2]</sup>。Warren<sup>[3]</sup>认为设施作物生

收稿日期: 2001-11-14

国家自然科学基金资助项目(30070531),国家重点科技攻关计划资助项目(96-004-01-18)。

\* 黄卫东,教授,博士生导师,研究方向为设施园艺和果树逆境生理。联系作者。北京圆明园西路2号

长和产量对光照有很强的依赖性,设施内光照强度每下降1%,作物产量也下降1%。Liebig等<sup>[4]</sup>的研究结果还表明光照对温室黄瓜产量形成的作用比温度更重要。本试验试图通过对弱光环境下葡萄叶片生长发育及其转移到强光下短期内光合特性的研究,了解弱光环境下生长的葡萄的光合机构发育和运转情况,确定其光合装置是如何响应光强变化而发生可塑性适应的,以利于寻找改善设施内植物光合作用的适当措施,进一步促进设施生产。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

试验分别于1999年和2000年的4月下旬(2年2次)在中国农业大学科学园进行,试材为1年生京玉葡萄(*Vitis vinifera* L. cv. Jingyu)幼苗(营养袋1年生硬枝扦插苗)。扦插苗萌发,长到3~4片叶时,选择生长健壮、粗度及大小一致的90株扦插苗露地盆栽,并进行遮阳处理。试验共设3种处理:无遮阳网(CK);1层黑色遮阳网,约遮阳65%;2层黑色遮阳网,约遮阳85%。每个处理3次重复,每重复10棵苗。

### 1.2 方法

葡萄长到具有9~10片功能叶时(约遮阳处理30d),每个处理选取9株生长较为一致的葡萄苗,移至统一的自然光照下,适应2天后,于第3天上午9:00用美国CD公司生产的CI-301PS便携式光合测定仪测定在不同光环境下长成的葡萄叶片在自然强光( $1800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )下的光合速率、气孔导度、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度,计算气孔限制值,每株选择处理后长成的相同节位的叶片。每次测定时间40s,重复3次。 $\text{CO}_2$ 取自3m高空。气温为( $33.2 \pm 1.8$ ),叶温为( $33.0 \pm 1.0$ )。

测定完光合速率后,将所测叶片取下,用美国CD公司生产的CI-203手持式激光叶面积仪测定叶面积;用便携式叶绿素荧光仪测定叶绿素a的荧光动态变化情况,同时取对照及遮阳棚中各处理的葡萄叶片进行测定和比较;80%的丙酮提取后用UV-6201紫外分光光度计测定叶片叶绿素含量<sup>[5]</sup>。

## 2 结果与分析

### 2.1 遮阳对葡萄叶片生长的影响

表1表明:与对照相比,遮阳处理的叶片叶面积增大,干重降低,比叶面积(SLA)显著增加,因而叶片捕获太阳辐射能的效率提高。这与Hunt和Halligan<sup>[6]</sup>的试验结果相同,他们认为这种形态上的变化是植物在弱光条件下提高光能截留的有利反应。

表1 不同遮阳处理下对京玉葡萄叶片的生长特性

处 理	叶面积/ $\text{cm}^2$	叶干重/g	比叶面积/ $(\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1})$
对照	129.55 ± 1.59	0.3289 ± 0.0011	393.89
65% 遮阳	150.24 ± 1.83	0.2897 ± 0.0017	518.61
85% 遮阳	158.13 ± 6.12	0.1619 ± 0.0039	976.71

### 2.2 遮阳对京玉葡萄叶片叶绿素含量的影响

从表2可以看出,弱光环境下生长的京玉葡萄叶片的叶绿素含量(Chl a + b)以单位干重或鲜重表示时,明显高于对照;以单位面积表示时低于对照。叶绿素a(Chl a)与叶绿素b(Chl

b) 的比值则明显较对照低。叶绿素含量的上升及叶绿素 b 含量的相对增加有利于植物在低光照条件下更有效地吸收利用光能, 从而有利于其在弱光环境下的生长<sup>[7]</sup>。

表 2 不同遮阳处理对京玉葡萄叶片叶绿素含量的影响

处 理	叶 绿 素 指 标			
	Chl a/Chl b	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}$	$\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}\text{LA}$
对照	3.767 ± 0.010	1.611 ± 0.017	8.370 ± 0.089	0.0266 ± 0.00031
65% 遮阳	3.317 ± 0.019	1.716 ± 0.031	17.400 ± 0.382	0.0249 ± 0.00044
85% 遮阳	2.685 ± 0.028	2.041 ± 0.046	20.611 ± 0.460	0.0218 ± 0.00045

### 2.3 遮阳对京玉葡萄叶片在强光下光合特性的影响

移到自然光环境后, 于上午 9:00 时  $1800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  强光照下测定不同光环境下长成的京玉葡萄叶片的光合作用。结果表明弱光环境下长成的叶片的净光合速率( $P_n$ )明显比对照低。叶片的蒸腾速率( $T_r$ )和气孔导度( $G_s$ )则明显比对照高。由于其气孔导度( $G_s$ )和胞内  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )比对照高, 而气孔限制值( $L_s$ )低于对照, 表明不是气孔限制导致弱光环境下长成的葡萄叶片在强光下光合速率低于自然光下长成的葡萄叶片(表 3)。

表 3 不同遮阳处理下京玉葡萄叶片对强光响应的影响

处 理	净光合速率 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	蒸腾速率 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	气孔导度 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	胞内 $\text{CO}_2$ 质量分数 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$	气孔限制值
对照	11.54 ± 1.15	2.84 ± 0.11	69.80 ± 1.54	123.30 ± 15.26	0.69
65% 遮阳	8.59 ± 0.65	3.28 ± 0.07	74.97 ± 2.49	225.60 ± 23.34	0.44
85% 遮阳	6.64 ± 0.21	3.59 ± 0.05	89.80 ± 2.17	298.23 ± 10.35	0.25

### 2.4 遮阳对葡萄叶片光系统 II (PS II) 的光化学效率的影响

通过叶绿素荧光测定可以探知光合机构的运转情况。在荧光测定中, 最常用到的基本荧光参数是  $F_0$ 、 $F_m$  和  $F_v/F_m$ 。 $F_0$  为初始荧光, 是 PS II 反应中心全部开放时的荧光水平;  $F_m$  为最大荧光, 是 PS II 反应中心全部关闭时的荧光水平。最大荧光与初始荧光之差被称为可变荧光  $F_v$ 。可变荧光与最大荧光之比  $F_v/F_m$ , 即被称为 PS II 的光化学效率。因此可根据  $F_v/F_m$  的变化推测反应中心的状况。

从图 1 可以看出, 将一直在弱光环境中生长的葡萄幼苗置于强光照下, 其叶片 PS II 的光化学效率降低, 明显低于其在原来生境下 PS II 的光化学效率。光化学效率降低表明在较强的光环境下, 弱光环境下长成的叶片的 PS II 光化学反应中心的活性和原初电子转化效率减弱, 受到明显的光抑制<sup>[8]</sup>。

## 3 讨 论

植物的形态结构和生理机对环境的适应, 能使植物最有效利用环境资源, 从而趋于最佳生长状态<sup>[9]</sup>。研究表明弱光环境下长成的葡萄叶片单位干重和鲜重的叶

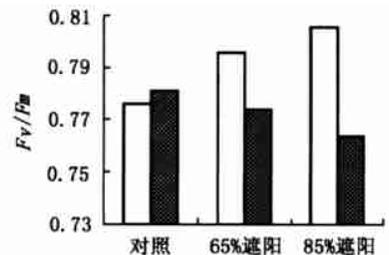


图 1 遮阳对葡萄叶片在强光下

$F_v/F_m$  比值的影响

系列 1: 不同光环境处理 30 d

■ 系列 2: 不同光环境处理 30 d 后  
移入自然强光

绿素含量和比叶面积明显较对照高,叶绿素 a/b 比值较低,Chl a/Chl b 比值对叶绿体的光合活性具有重要意义,比值减小即Chl b 相对含量较高时,叶绿体对 2, 6-二氯酚靛酚的还原能力增加,叶绿体光合磷酸化活性增高。弱光下Chl b 含量的增加有助于利用漫射光中占优势的较短波长的蓝紫光,从而提高捕光能力<sup>[7]</sup>;同时Chl b 也是LHCP 稳定存在的前提,Chl b 在弱光下的增加有利于捕光叶绿素蛋白复合体(LHCP)含量的提高。LHCP 的主要功能是捕获光量子,使类囊体膜垛叠以形成基粒(基粒是光能转变为化学能的重要场所)和调节激发能在PS I 与PS II 之间的均衡分配<sup>[10]</sup>。因此这些变化有利于其在弱光环境下对弱光的利用,亦说明京玉葡萄的光合机构对弱光环境有一定的适应性。

遮阳条件下生长发育的葡萄叶片光合机构对弱光环境产生了一些生态性适应,在弱光下的光合能力甚至高于自然光下生长的葡萄叶片<sup>[11]</sup>,但其利用强光的能力明显较自然光照下生长的葡萄叶片低,更容易发生光抑制。这主要表现在较低的光合速率和PS II 光化学效率上。叶绿素 a 的荧光动力学的分析结果表明,处于强光下时,弱光环境下长成的葡萄叶片PS II 的光化学效率较其在原来生境时明显降低,也低于对照,这可能是其光合速率较对照低的主要原因。气孔导度、胞内CO<sub>2</sub> 浓度及气孔限制值的测算结果基本上可以排除气孔限制因素的存在,说明此时光合作用的主要限制因素是光能利用而不是CO<sub>2</sub> 供应。另外,虽然弱光环境下生长的葡萄叶片单位重量的叶绿素含量明显高于对照,但单位面积的叶绿素含量较对照低,而光合速率的测定恰是以单位面积来计算的。因此就光合速率而言,单位面积的叶绿素含量较低也应是其光合速率较对照低的一部分原因,但不是主要原因。

上述结果表明将弱光环境中生长的葡萄幼苗移到强光下会发生明显的光抑制,但这只是短期内的测定结果。许多研究认为弱光环境下生长的植物移到强光下,经过长时间的驯化后,还能调整重建其光合机制,逐渐适应强光环境<sup>[12]</sup>。这一点是值得进一步研究的。

对北方设施生产来说,一般不注重苗期光照管理,而苗期(冬春季)又恰恰是光照最弱的时候。从上述讨论看,一直在弱光环境下生长的葡萄幼苗,突然给以充足的光照亦不能立即充分利用。这对设施生产中的光照管理有着有益的启示。

## 参 考 文 献

- 1 睦晓蕾,蒋健箴,王志源,等. 弱光对甜椒不同品种光合特性的影响. 园艺学报, 1999, 26(5): 314~ 318
- 2 沈允钢,施教耐,许大全. 动态光合作用. 北京: 科学出版社, 1998. 129~ 139
- 3 Warren wilson. Light interception and photosynthesis efficiency in some glasshouse crops. J Exp Bot, 1992, 43(248): 363~ 373
- 4 Liebig H P, Krug H. Response of cucumber to climate. Acta Horticulturae, 1990, 287: 47~ 50
- 5 Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenol oxidase in *beta vulgaris*. Plant Physiol, 1949, 24(1): 1~ 15
- 6 Hunt W F, Halligan G. Growth and development of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) grown at constant temperature: I Influence of light and temperature on growth and net assimilation. J Austr Plant Physiol, 1981, 18: 181~ 190
- 7 Jacques D, Jeanette B. Evidence for a light-harvesting chlorophyll a-protein complex in a chlorophyll b-less barely mutant. Photosyn Res, 1987, 11: 141~ 151
- 8 李新国,许大全,孟庆伟. 银杏叶片光合作用对强光的响应. 植物生理学报, 1998, 24(4): 354~ 360
- 9 陈德兴,王天铎. 叶片叶肉结构对环境光强的适应及对光合作用的影响. 应用生态学报, 1990, 1(2): 142~ 148
- 10 Malkin S. Estimation of the light distribution between photosystem I and II in intact wheat leaves by fluorescence and photoacoustic measurements. Photosyn Res, 1986, 7: 257~ 267
- 11 Bjorkman O, et al. Carnegie Inst. Washington Yearbook 71: 107-135, 74: 94~ 102
- 12 崔继林. 光合作用与生产力. 南京: 江苏科学技术出版社, 2000. 198~ 207