

叶用莴苣温室栽培单株光合作用日变化规律

李萍萍 胡永光 赵玉国 毛罕平

(江苏理工大学农业装备工程研究院, 镇江 212013)

摘要: 对不同季节不同天气条件下温室内叶用莴苣光合作用日变化规律进行了系统研究。结果表明, 在夏秋季晴天光合作用呈现双峰曲线, 越是高温强光, 峰值出现越早; 在冬季低温下晴天光合作用呈单峰曲线; 不同季节的阴到多云天气光合速率都随着光强的升降而升降。光合作用的高峰在一天中持续 3~ 4 h, 若上午低温或弱光, 光合速率较低, 下午条件满足后仍可以达到较高峰值。

关键词: 莴苣; 叶用莴苣; 光合作用; 日变化; 温室

中图分类号: S 636. 2; Q 945 文献标识码: A 文章编号: 0513- 353X (2001) 03 0240 06

对温室环境进行优化控制已成为设施园艺研究中一个新的热点。环境控制的重要依据之一是植物在不同环境条件下的光合作用速率及日变化规律, 它是作物产量积累的基础。有关蔬菜作物的光合作用速率与环境条件之间的关系, 前人已进行过不少研究^[1~ 10]。作者以叶用莴苣为材料, 对其在不同季节、不同气候因子条件下的光合作用日变化进行了深入的试验研究, 明确了光温因子对光合作用日变化的影响, 为温室环境优化控制提供一定的依据。

1 材料与方法

试验于 1999 年 5~ 12 月在江苏理工大学设施农业工程实验室进行。供试材料为意大利耐热、耐抽薹叶用莴苣, 属松散结球类型。采用营养液膜方法在玻璃温室中栽培, 在夏、秋、冬季不同温度条件下共种植 3 茬, 每茬在 15~ 20 片叶时选择样株, 对单株的光合作用进行连续 10~ 15 d 的测定。

光合作用测定: 将样株放入烧杯中, 并保持根系浸润营养液。将烧杯中的叶用莴苣植株放在长、宽、高分别为 27、24 和 22 cm 的玻璃同化箱中, 让植株叶片充分伸展, 用 GXH 305 型红外分析仪检测箱内 CO_2 的变化。测定之日从日出至日落每隔 1 h 测定 1 次, 每次测定 3 min, 取平均值。每次重复测定两株。光合叶面积计算时不包括尚未长成的心叶。由于根系呼吸产生的 CO_2 大部分以 HCO_3^- 离子和 CO_2 分子形式溶于营养液中, 故在计算光合速率时可忽略不计^[11]。

环境条件的测定: 温度采用 TM902C 数字式温度计, 传感器导入同化箱中; 湿度用干湿球温度计, 直接放在箱内; 光照强度采用 FGH 1 型光合有效辐射仪, 放在同化箱外。由于同化箱的透光率与温室透光率都为 80%, 因此同化箱内的光照强度可以代表温室内

收稿日期: 2000- 12- 04; 修回日期: 2001- 04- 02

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (39870153)

的光照强度，即为外界实测数据的 80%。测定光合作用同时记录温度、光强和干湿球温度，若测定过程中有变化，取其平均值。

2 结果与分析

2.1 夏季叶用莴苣光合作用日变化规律

在 6 月上中旬的高温条件下，对叶用莴苣的光合作用日变化进行了连续测定。结果表明，在不同的天气条件下，由于光照、温度和湿度条件不同，光合作用的日变化曲线也呈现出很大的差异。

图 1，a 是晴天的测定结果。晴天辐射强、温度高，上午 9 时光通量密度 (PPFD) 达到了 $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，温度接近 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ ，因此光合速率在 9 时即达到了顶峰。10 时以后，温度和光强分别超过 $32\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $1\ 100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，光合速率有所降低，至 12 时形成一个低谷。13 时起，又开始回升，至 14 时形成第 2 个高峰，此后缓慢下降，从而形成了典型的双峰曲线。由于晴天的光温条件较好，光合作用强，白天的光合产物净积累达到 $\text{CO}_2\ 0.356\ \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ ，其中上午 12 时及以前的光合产物积累达到全天的 70%，峰值也达到 $\text{CO}_2\ 13\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，而下午的峰值仅有 $\text{CO}_2\ 8\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

图 1，b 为多云天气下测定的结果。与图 1，a 比较，光照强度下降很多，最高温度也比较低，光合作用的日变化曲线形状与光强变化曲线基本一致，光合速率随着光照强度的升降而升降。上午 12 时以前光强大多在 $240\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下，只有 9 时超过 $300\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，所以 9 时形成一个高峰。下午 13 时光强陡升到 $744\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，光合作用也随之增强，直到 15 时都在较高的水平上，峰值比上午略提高。但全天光合产物的积累只有晴天的 3/4。

阴雨天的光合作用变化见图 1，c。阴天温度较低，且变化平缓，始终在 $22\sim 26\text{ }^{\circ}\text{C}$ 之间，只是在 13 时由于光强的升高而有个小高峰。测定日的光强大部分时间里在 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下，最高值仅为 $208\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，光强不足成为主要限制因子。光合速率呈随着光强的升降而同步升降的趋势，光强和光合作用均呈单峰曲线。全天的光合作用产物

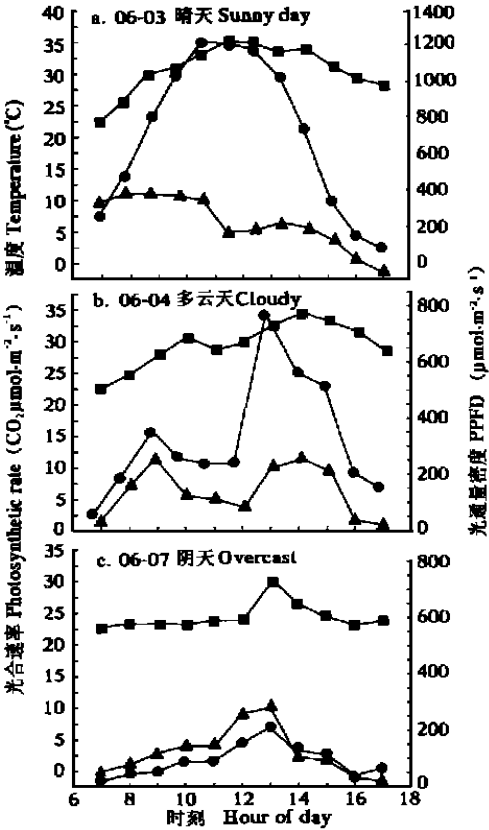


图 1 叶用莴苣夏季光合作用日变化

▲ 光合速率 ■ 温度 ● 光通量密度

Fig. 1 Daily variation of photosynthesis of butterhead lettuce in summer

▲ Photosynthetic rate ■ Temperature ● PPFD

积累很低，不足晴天的 1/2。

2.2 秋季叶用莴苣光合作用日变化规律

秋季的试验时间为9月下旬至10月上旬，这一季节晴天最大光强为 $880\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，最高气温在 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以下。

图2, a 是晴天的光合作用测定结果。当上午8时光强达到 $350\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上时，光合速率迅速升高到 $\text{CO}_2\ 10\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上，此后，随着光强进一步上升，光合速率略有提高。到12时，尽管光强达到 $880\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的最高点，但光合速率下降，在13时出现低谷，而在14时又出现一个高峰。因此秋季晴天的光合作用与夏季相似，也呈现双峰曲线。全天光合产物积累达到 $\text{CO}_2\ 0.356\ \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$ ，与夏季晴天相等，其中上午占67%。

从图2, b 对多云天气条件下的光合作用测定结果可以看出，光合强度基本上是随着光强的变化而变化。9时前，光强低于 $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，光合速率仅在 $\text{CO}_2\ 4\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下。10时，光强跃升到 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上，光合速率迅速提高到 $\text{CO}_2\ 13\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。在10时至13时，光强在 $350\sim 660\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的范围内，温度在 $20\sim 25\text{ }^{\circ}\text{C}$ 之间，光合作用一直维持在较高的水平上。直至14时以后，光合强度随着光强下降而下降，基本上呈单峰曲线。由于中午前后光照较强，所以全天光合产物积累也较多，为晴天的90%。

秋季阴天的光合作用日变化曲线示于

图2, c。由于光强低，所以光合强度随着光强的升降而呈现规律性的变化。在测定日里，9时、11时和14时出现光照强度的3个峰值，因此光合作用也同步出现3个峰值。但受到光强的限制，峰值都较低，全天的光合产物也只有晴天的1/2。

2.3 冬季叶用莴苣光合作用日变化规律

在12月上中旬测定了冬茬叶用莴苣的光合作用。冬季的主要气候条件特征为气温低，光照也不如夏秋季高。

图3, a 是晴天的测定数据。上午9时，当气温上升到 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ，光强达到 $240\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时，光合速率迅速上升到 $\text{CO}_2\ 6.8\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，10时和11时，温度分别为 $12\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $14\text{ }^{\circ}\text{C}$ ，光强分别为380和 $540\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，光合速率达到 $\text{CO}_2\ 8.0\sim 8.4\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的

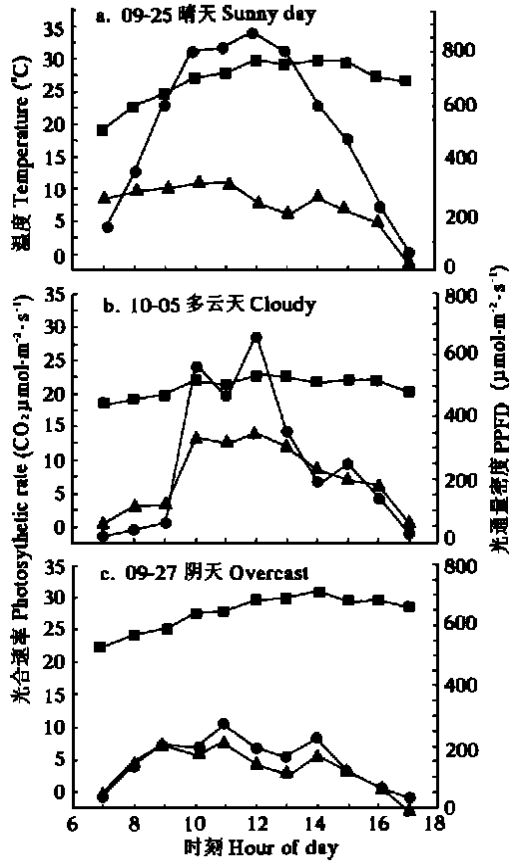


图2 叶用莴苣秋季光合作用日变化

▲ 光合速率 ■ 温度 ● 光通量密度

Fig. 2 Daily variation of photosynthesis of butterhead lettuce in autumn

▲ Photosynthetic rate ■ Temperature ● PPFD

高峰。12 时之后，光合作用强度已开始下降。14 时以后，光合作用随着光强的下降进一步下降。光合作用呈现单峰曲线。尽管全天的光照条件较适宜，但由于温度低，光合作用产物积累只有夏秋季晴天的约 60%，其中上午的光合产物积累占全天的 60.9%。

在阴到多云的天气条件下，光合强度除受到温度的影响外，还受到光强的制约，光合作用日变化的曲线形状与光强日变化曲线相似。如图 3，b 所示，9 时以前，光强和温度都低，光合速率也低。10 时以后，随着光强上升到接近 $300\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，温度上升到 $13\text{ }^{\circ}\text{C}$ ，光合速率提高到 $\text{CO}_2\ 7\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上，当 12 时光强出现 $349\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的峰值时，光合作用速率也出现 $\text{CO}_2\ 7.4\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的峰值，以后又随着光强的下降而下降。

图 3，c 是在特殊的雾转晴天的条件下测定的结果。11 时以前，由于光强很低，温度也低，光合速率一直在 $\text{CO}_2\ 4\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下。12 时雾散转晴，光强陡升到 $660\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上，温度随之提高，光合速率也迅速提高到 $\text{CO}_2\ 7.8\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。12~ 14 时，光合速率基本保持一个定值。直到 15 时以后，光强下降，光合速率也随之下降。光合作用的峰值由晴天的 10~ 11 时推迟到 12~ 14 时之间。

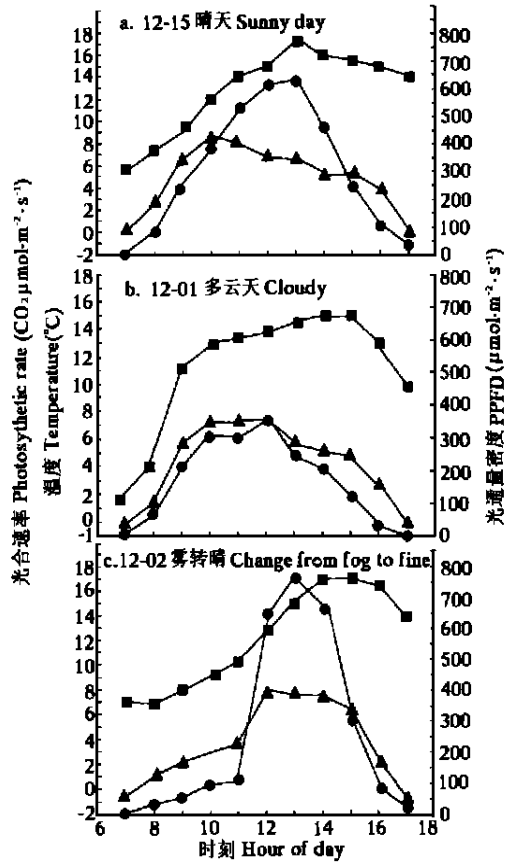


图3 叶用莴苣冬季光合作用日变化
▲ 光合速率 ■ 温度 ● 光通量密度
Fig. 3 Daily variation of photosynthesis of butterhead lettuce in winter
▲ Photosynthetic rate ■ Temperature ● PPFD

3 讨论

3.1 叶用莴苣光合作用日变化规律

在夏、秋季高温高光强条件下，叶用莴苣的光合作用上午较强，在 9~ 10 时之间有一个峰值，且越是温度高、光照强，光合作用的峰值就越早出现。中午 12~ 13 时出现一个低谷，14 时许出现一个小峰值。所以光合作用的日变化呈现双峰曲线，即光合作用有“午休”现象。据前人研究，出现午休的主要原因是温度高、湿度低，导致蒸腾强烈而引起^[12, 13]。本试验中测得凡是出现午休的时间，温度都在 $30\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上，光强在 $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上，但湿度只有 44%~ 52%，这与前人的研究结果基本一致。但是在冬季温度较低条件下，即使光照强，湿度低，也不出现午休现象。如 12 月 15 日所测的 12 时和 13 时湿度都只有 52%，但并未出现低谷，光合作用呈单峰曲线。在光照较弱的天气里，光合

作用的日变化曲线基本上同光强变化曲线一致,不是简单地呈单峰或双峰曲线。

3.2 叶用莴苣光合作用的适宜光温条件

本试验是以整个植株为对象进行光合速率的测定,植株处于自然状态下,各部位受光强度不一,尤其是下层叶片因遮荫而受光量少,所以测得的晴天光合速率峰值大多在 CO_2 $10 \sim 13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,比单叶的研究结果要低,且峰值的大小受植物生长阶段的影响^[12]。据试验数据,得到如下回归方程式: $P_n = -1.547 + 0.652 T + 27.869 L + 0.621 TL - 0.0203 T^2 - 36.538 L^2$, 其中, L 为光强值除以 1 000。对回归方程检验结果表明,各回归系数均在不同程度上显著,回归方程也极显著。经计算得到光温的最优组合为: 温度 $T = 25.1^\circ\text{C}$, 光照强度 $L = 594 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 此时的 $P_{n\text{max}}$ 为 CO_2 $14.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 在温度为 $20 \sim 30^\circ\text{C}$, 光强为 $380 \sim 700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内, 光合速率值均超过 CO_2 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 这与实际吻合,说明这一范围是意大利耐热叶用莴苣光合作用的适宜条件。当光强超过 $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 温度超过 32°C 时, 光合作用反而下降, 这与作者以往研究中得出的意大利耐热莴苣品种在夏季高温下较其它莴苣品种生长表现好^[14]及 32°C 为其适宜生长温度上限的结果^[15]一致。冬季 15°C 左右的温度下, 即使光强达到 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上, 光合速率也只有 CO_2 $8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 与夏秋季 $22 \sim 25^\circ\text{C}$ 适温条件下, $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右光强时的光合速率基本相同, 表明只满足温度或光照一个条件, 光合速率难以提高。

3.3 叶用莴苣光合特性与温室环境调控

从以上试验数据中可以看出, 每一天里光合作用高峰的持续时间最多为 $3 \sim 4$ h。当上午光温条件适宜时, 植物光合作用强烈, 达到一个峰值, 到中午以后, 即使光温条件良好, 光合作用强度也会下降。但是如果上午光温条件未满足, 则中午或下午遇到适宜的条件, 光合强度会迅速上升, 并且持续一段时间。这一点在温室冬季环境控制中很有意义。如采用常规的 4 段变温管理法^[10], 上午加温经常需要耗费大量的能量, 而下午自然温度上升时, 则光合速率已下降。因此, 可以采用上午不必把温度加到最适点, 如果下午仍不能达到最适范围再行加温的新控制方法。从意大利叶用莴苣的夏季环境调控来看, 当光照强度超过 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 需用遮阳网进行遮光; 若温度超过 32°C , 应采用相应的降温措施; 晴天中午前后高温低湿时, 采用蒸发降温措施可以提高空气相对湿度, 缓和光合作用的午休现象。

参考文献:

- 1 徐 坤, 康立美, 赵红军, 等. 结球莴苣光合特性研究. 园艺学报, 1995, 22 (4): 363~ 366
- 2 徐克章, 史跃林, 许贵民, 等. 保护地黄瓜叶片光合作用温度特性的研究. 园艺学报, 1993, 20 (1): 51~ 55
- 3 陈银华, 蒋健威. 光照强度对辣椒光合特性与生长发育的影响. 上海农业学报, 1998, 14 (3): 46~ 50
- 4 张振贤, 郑国生, 赵德婉. 大白菜光合作用特性的研究. 园艺学报, 1993, 20 (1): 38~ 44
- 5 胡永光, 李萍萍, 毛罕平. 温室生菜的光合特性及环境参数优化的试验研究. 江苏理工大学学报, 1998, 20 (3): 1~ 3
- 6 赵德婉, 徐 坤, 陈利平. 生姜光合作用特性的研究. 园艺学报, 1991, 18 (1): 55~ 60
- 7 Chun C, Mitchell C A. Dynamic control of photosynthetic photon flux for lettuce production in CESS, Acta Horticulturae, 1996, 440: 7~ 12

- 8 Goto E, Takakura T. The effect of artificial light on the growth of lettuce. *Acta Horticulturae*, 1988, 230: 313~ 318
- 9 Takakura T. Dynamic simulation of plant growth and environment in the greenhouse. *Transaction of ASAE*, 1971, 14 (5): 964 ~ 971
- 10 高 正基. 野菜工場—未来の农业システム. 东京: 丸善株式会社, 1986. 3~ 7
- 11 橘 昌司. 养液栽培における环境要因と根の机能. 养液栽培の新技术, 1988, 61 (1): 143~ 148
- 12 许大全. 光合作用“午休”现象的生态生理与生化. 植物生理通讯, 1990, 26 (6): 5~ 10
- 13 郑广华. 植物栽培生理. 济南: 山东科学技术出版社, 1980. 1~ 58
- 14 李萍萍. 生菜周年无土栽培品比试验. 长江蔬菜, 1998, (3): 24~ 25
- 15 李萍萍. 温室生菜周年无土栽培的高产技术体系研究. 南京大学学报, 1997, (博士后论文专辑): 259~ 261

A Study on Daily Variation of Photosynthesis in Greenhouse Butter-head Lettuce

Li Pingping, Hu Yongguang, Zhao Yuguo, and Mao Hanping

(*Institute of Agricultural Equipment Engineering, Jiangsu University of Science and Technology, Zhenjiang 212013*)

Abstract: The tests of daily variation of photosynthetic rate of butterhead lettuce grown in greenhouse are conducted. The results show that the daily variation of photosynthetic rate is a two-peak curve in sunny days in summer and autumn season. While in winter with lower temperature, it is a one-peak curve pattern. In the cloudy and raining days, the change of photosynthesis just follow the change of radiation. The photosynthesis maintaining at its high value is not more than 3– 4 hours within a day. If the radiation and temperature cannot meet the need of crop in the morning, it is still possible to produce a photosynthetic peak in the afternoon with suitable environment factors for the crop photosynthesis.

Key words: Lettuce; Butterhead lettuce; Photosynthesis; Daily variation; Greenhouse

广 告

广西柳州稀土动植物宝有限公司系列新产品介绍 (10)

豆粒宝 (稀土植宝豆类助长复合剂)

常年诚征经销商 资料备案

功能: 适用于豆类及油料作物。对根瘤的形成与生长及豆类植株的生长发育有明显的促进作用, 使植株高度适宜, 增强分枝能力, 增加结荚数、粒数, 提高百粒重和豆粒饱满度; 促进不饱和脂肪酸合成与积累, 提高蛋白质和含油率; 提高抗病抗腐烂和耐寒耐旱性; 防治根腐病、黄叶病、叶斑病、霜霉病、立枯病等; 并可降解产品中农药残毒。本品属专用复合型增产剂, 集营养、调节、抗病于一体, 兼有植物生理生化激活剂、有机络合微肥、生长调节剂、微量元素肥料、光合促进剂、增效剂、抗逆剂及抗菌剂等多方面的优点, 属于我国民族工业具有自主知识产权的技术创新产品。具体使用方法见产品说明书, 欢迎购买使用并来函索取产品技术手册及本产品在豆类作物上试验示范应用一书。三证齐全, 质量保证。

专用复合型系列产品还有: 蔬菜、果树、花卉、烟草、甘蔗、甜菜、食用菌、茶叶、桑蚕、棉花、粮食作物等专用型及拌种剂、种衣剂、着色增甜剂、促花保果素、农药残毒降解剂、果蔬鲜花保鲜剂等。

地址: 柳州市屏山大道京港小区内 311 号 邮编: 545005 电话: 0772-3814851 3814663