

# 弱光逆境对番茄幼苗形态、生理特征及叶片超微结构的影响

王学文, 王玉珏, 付秋实, 赵冰, 郭仰东

(中国农业大学 农学与生物技术学院, 北京 100193)

**摘要:**以两个不同生态型的番茄变种为试材, 分别在对照 ( $400 \sim 450 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 和弱光逆境下 ( $75 \sim 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 研究番茄形态、生理指标及叶绿体超微结构的变化。结果表明:弱光显著抑制了番茄的生长, 普通大果番茄(美粉二号)和樱桃番茄(红圣果)总的干物质含量分别下降了 22.43 % 和 28.87 %, 二者的壮苗指数分别比对照下降 33.53 % 和 51.48 %, 说明弱光条件下的植株发生了徒长。弱光下叶片光合色素含量显著增加, Chl a/b 则显著下降, 有利于叶片捕获有限的光能。弱光逆境下番茄叶片净光合速率(Pn)下降, 气孔导度也随 Pn 降低, 但胞间  $\text{CO}_2$  浓度增高, 表明弱光下番茄光合作用的限制因素是非气孔因素。弱光使番茄叶片厚度薄, 栅栏组织与海绵组织比值减小。电镜观察结果表明, 番茄叶片栅栏细胞内叶绿体数目及淀粉粒数目成比例减少, 叶绿体和淀粉粒减小, 叶绿体内基粒数和单个基粒中的片层数增加, 这是弱光逆境对番茄叶绿体超微结构影响的首次报道。揭示了弱光与番茄生长及其光合系统结构性能之间的关系, 为番茄耐弱光品种的选育提供理论参考。

**关键词:**弱光;番茄;光合作用;叶绿体超微结构

**中图分类号:**S641.2 **文献标识码:**A **文章编号:**1000 - 7091(2009)05 - 0144 - 06

## Effects of Low Light Stress on Morphological Trait, Physiological Characters and Leaf Ultrastructure of Tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) Seedlings

WANG Xue-wen, WANG Yu-jue, FU Qiu-shi, ZHAO Bing, GUO Yang-dong

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

**Abstract:** Two tomato cultivars were selected for the study, the whole-plant morphology, physiological characters as well as leaf ultrastructure of two tomato cultivars to differential light availabilities were examined in controlled environment. The results showed that, under the low light stress, the growth of the plants was inhibited. The total plant dry weight declined significantly and the reduction was 22.43 % of the common tomato (Meifen-2) and 28.87 % of the cherry tomato (Hongsheng), and the healthy index decreased 33.53 % of Meifen-2 and 51.48 % of Hongsheng, respectively. Chl and Car content of the two cultivars grown under low light condition increased significantly, the Chl a/b ratio decreased during acclimation. Compared with control plants, the amount of soluble proteins and soluble sugars were drastically decreased by low light treatment. As the light intensity was lower, the net photosynthesis rate (Pn) and stomatal conductance (Gs) decreased, but intercellular  $\text{CO}_2$  concentration (Ci) increased. The decrease of net photosynthetic rate was considered as a result of non-stomatal restriction. The blade thickness became thinner under low light stress, and the thickness rate of palisade and sponge tissue declined. The number of chloroplast and starch grain decreased as a result of low light intensity, the number of grana and lamella increased, the size of chloroplast and starch grain minished. The objective of this study revealed the relationship between photosynthetic system characters and low light stress, which could tolerate low light stress.

**Key words** Low light; Tomato; Photosynthesis; Chlorophyll fluorescence

收稿日期: 2009 - 02 - 12

基金项目: 国家重点基础研究发展计划 (2009CB119000); 国家科技支撑计划 (2007BAD57B04)

作者简介: 王学文 (1981 - ), 女, 河北唐山人, 在读硕士, 主要从事蔬菜生理方面的研究。

通讯作者: 赵冰 (1969 - ), 男, 山西太原人, 副教授, 主要从事为蔬菜遗传育种方面的研究。

郭仰东 (1967 - ), 男, 北京人, 教授, 博士生导师, 主要从事蔬菜遗传育种与生物技术研究。

番茄(*Lycopersicon esculentum* L.)是喜光蔬菜,在植株生长和果实品质形成过程中需要有充足的光照,而在设施栽培过程中,由于设施覆盖材料的老化、棚室骨架结构的遮荫,以及季节性不良气候环境的影响,常会造成设施内光照不足的弱光逆境环境,因此弱光环境是设施园艺产品产量与质量较之于露地明显下降的主要原因。有研究表明,生长在特定光环境中的作物会在植株形态、叶片解剖结构等方面产生一定的生态适应性反应<sup>[1]</sup>,并且同种作物的不同基因型在对弱光的反应上存在适应诱导差异。光是光合作用的能量来源,光照环境对植物叶片的光合特性起重要作用,它可以通过控制光合机构的组成和活性调节光合特性<sup>[2]</sup>。侯兴亮等<sup>[3]</sup>采用遮阳网露地遮荫模拟弱光环境,发现遮荫时番茄苗有徒长趋势,较耐弱光的品种在弱光下有较强的适应能力;苗期弱光使番茄叶片可溶性糖和可溶性蛋白质含量显著下降;叶片厚度与光合速率呈正相关。李伟等<sup>[4]</sup>以黄瓜为试材,研究发现弱光处理后黄瓜叶片的净光合速率较对照极显著降低,植株叶片的叶绿素含量和叶绿素 b/a 值都有一定的上升趋势。叶绿体是光合作用的重要细胞器,光合作用光反应阶段的能量吸收、传递、转化及 ATP 和 NADPH 同化力的形成在类囊体膜系统上进行,而暗反应阶段 CO<sub>2</sub> 的固定、同化在叶绿体间质中完成<sup>[5]</sup>。张振贤等<sup>[6]</sup>研究发现弱光条件下生姜叶片叶绿体的比基粒片层数、淀粉粒数则呈增加趋势。随着植株的生长,植株对净光合产量要求的不断增加,弱光条件对植株生长的负面影响就会更加明显<sup>[7]</sup>,选育耐弱光品种已成为国内外设施园艺的重要研究方向。近年来,有关弱光对植物光合特性影响的研究已有报道,但多限于弱光对植株生长及光合生理方面的影响<sup>[8-10]</sup>,在叶片解剖结构方面的研究非常少。因此,本试验以两个形态不同的番茄变种为材料研究了弱光对其形态及光合生理的影响,并首次研究了弱光对叶绿体超微结构的影响。本研究旨在进一步了解番茄的弱光适应性机理,重点揭示弱光逆境与番茄光合系统结构性能之间的关系,为番茄栽培管理提供理论参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料及处理方法

试验于 2007 年 9 月至 2008 年 12 月在中国农业大学进行,试验材料选用普通大果番茄(美粉二号、MF-2)和樱桃番茄(红圣果、HS)两个不同生态型的番茄变种。采用盆栽方式在日光温室常规育苗,园

土与蛭石 3:1 混合。待植株的第 5 片真叶展开时,选取长势一致的健壮植株在光照培养箱中设对照(CK, 400 ~ 450  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )和弱光(LL, 75 ~ 100  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )2 个处理,每个处理设 20 株植株,随机区组试验设计。试验在 25/18 的昼夜温度下进行,每日照光时数为 12 h,处理 28 d 后进行相关指标的测定。

### 1.2 番茄形态及生理指标的测定

采用卷尺和游标卡尺于处理后分别测定株高和茎粗,并采用称重法测定叶面积<sup>[3]</sup>。采用烘干法分别测定植株根茎叶的干物质含量、根冠比及叶片含水量(LWC)<sup>[11]</sup>。利用公式计算比叶面积(SLA = 叶面积/全株干样质量)和壮苗指数(HI = (粗高比 + 根冠比) × 全株干质量)。选取植株第 3 节位成熟叶片,用丙酮法分别测定新鲜叶片叶绿素及类胡萝卜素含量<sup>[12]</sup>。每个指标的测定进行 3 次重复,取平均值。

### 1.3 番茄叶片气体交换参数的测定

选取植株第 3 节位的成熟叶片,利用 LF6400 型光合仪(LFCOR, USA)测定净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)、细胞间隙 CO<sub>2</sub> 浓度(Ci)、细胞内 CO<sub>2</sub> 浓度(Ca)等参数,水分利用效率 WUE = Pn/Tr、气孔限制值 Ls = 1 - Ci/Ca。测定时光照强度为 500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , CO<sub>2</sub> 浓度为 (400 ± 10)  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ , 温度 (25 ± 1) °C。每个光合参数的测定进行 3 次重复,取平均值。

### 1.4 番茄幼苗叶片显微结构的观测

在各处理的群体中随机选取 3 片植株上部完全展开的功能叶,在叶片中部主脉旁取材(5 mm × 5 mm 左右),用 F. A. A 固定,酒精和二甲苯系列脱水,石蜡包埋,横切片厚度 8  $\mu\text{m}$ ,番红 - 固绿染色。在 OLMPUS 光学显微镜下随机选取 15 个视野,用微测尺测量叶总厚度、栅栏组织厚度和海绵组织厚度,并摄影。

### 1.5 番茄幼苗叶片叶绿体超微结构的观测

随机选取 3 片植株上部完全展开的功能叶,在叶片中部主脉旁取材(2 mm × 2 mm),2.5% 的戊二醛固定,0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.2)冲洗,1% 锇酸固定,乙醇梯度脱水,丙酮置换浸透,环氧树脂 SPURR 包埋聚合,修块切片,醋酸双氧铀和柠檬酸铅双染色,JEOL-1230 透射电镜观察,选取典型视野拍照,并统计栅栏组织单位细胞内叶绿体数、淀粉粒数,并测量叶绿体长度、宽度,淀粉粒长度、宽度,每个处理观测 15 个视野。

数据进行方差分析,差异显著性运用 Duncan's 检验法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 弱光对番茄形态及生理指标的影响

经过弱光处理后,番茄幼苗粗/高比明显下降,叶片含水量(RWC)和比叶面积明显上升。由表 1 可以看出,弱光胁迫显著降低了单株总干物质含量,美粉二号和红圣果的总干物质含量分别下降了

22.43 %和 28.87 %,两个番茄品种的壮苗指数分别比对照下降 33.53 %和 51.48 %。弱光下幼苗根冠比显著下降,即植株的生物产量分配较多流向茎叶,而向根的分配减少。弱光处理使番茄的 Chl. 和 Car. 的含量及 Chl/ Car 较对照都有所增加,Chla/ b 比值下降;美粉二号和红圣果的 Chla/ b 比值分别下降了 8.16 %和 16.94 %。

表 1 弱光逆境对番茄幼苗生理指标的影响

Tab.1 Effects of low light stress on the physiological indexes of tomato seedlings

生理指标 Physiological index	美粉二号 MF-2		红圣果 HS	
	对照 CK	弱光 LL	对照 CK	弱光 LL
茎粗株高比 Diameter/ Height ratio	0.116 ±0.014a	0.092 ±0.008b	0.103 ±0.009a	0.089 ±0.015b
根冠比 Root/ Shoot ratio	0.180 ±0.025a	0.120 ±0.012b	0.140 ±0.017a	0.110 ±0.011b
壮苗指数 Healthy index	1.700 ±0.23a	1.130 ±0.02b	1.690 ±0.11a	0.820 ±0.08b
单株总干物质含量/ g Total dry weight	5.840 ±1.288a	4.530 ±0.265b	6.790 ±1.960a	4.830 ±0.996b
叶片含水量/ % Leaf water content	85.280 ±4.33b	88.590 ±8.73a	84.470 ±4.33b	87.400 ±3.04a
比叶面积/ (cm <sup>2</sup> / mg) SLA	0.130 ±0.015b	0.180 ±0.026a	0.120 ±0.014b	0.230 ±0.025a
叶绿素含量/ (mg/ g) Chl. (a + b)	2.450 ±0.14b	2.960 ±0.28a	2.070 ±0.14b	3.270 ±0.38a
类胡萝卜素含量/ (mg/ g) Carotenoid	0.330 ±0.027b	0.380 ±0.017a	0.280 ±0.003b	0.410 ±0.046a
Chl a/ b ratio	2.820 ±0.066a	2.590 ±0.239b	3.070 ±0.198a	2.550 ±0.019b
Chl/ Car ratio	7.570 ±0.232b	7.810 ±0.428a	7.370 ±0.439b	8.040 ±0.111a

注:同一行中不同字母表示差异显著,  $P < 0.05$ , 表 2, 3, 4 同。

Note: Different small letters on the same row indicate significant differences at a level of  $P < 0.05$ . The same as Tab.2 - 4.

2.2 弱光对番茄叶片气体交换参数的影响

弱光处理后番茄幼苗的  $P_n$  出现较大幅度下降,其中美粉二号和红圣果的  $P_n$  分别下降 48.01 %和 37.78 %,气孔导度也随  $P_n$  降低,但胞间  $CO_2$  浓度增高,气孔限制值下降。弱光下美粉二号和红圣果的蒸腾速率 ( $Tr$ ) 较对照分别下降了 26.11 %和

14.61 %,许多研究表明  $Tr$  的降低可能因弱光限制了气孔的诱导开放,进而气孔导度下降所致。弱光下植株叶片的  $P_n$  和  $Tr$  均下降,但  $P_n$  的降幅要大于  $Tr$ ,因此番茄的水分利用效率(WUE)较对照明显下降(表 2)。

表 2 弱光逆境对番茄叶片气体交换参数的影响

Tab.2 Effects of low light stress on leaf gas exchange of tomato leaves

光合参数 Parameter	美粉二号 MF-2		红圣果 HS	
	对照 CK	弱光 LL	对照 CK	弱光 LL
净光合速率/ ( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) $P_n$	8.04 ±0.42a	4.18 ±0.34b	8.63 ±1.21a	5.37 ±0.54b
气孔导度/ ( $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) $G_s$	110.80 ±5.16a	95.13 ±3.45b	230.00 ±8.04a	128.30 ±8.73b
胞间 $CO_2$ 浓度/ ( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ ) $C_i$	353.50 ±7.01b	425.30 ±6.56a	416.70 ±4.64b	443.70 ±5.51a
蒸腾速率/ ( $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) $Tr$	1.57 ±0.05a	1.16 ±0.07b	2.67 ±0.13a	2.28 ±0.12b
气孔限制值 $L_s$	0.27 ±0.02a	0.15 ±0.03b	0.18 ±0.01a	0.11 ±0.01b
水分利用效率/ ( $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ ) WUE	5.12 ±0.23a	3.60 ±0.13b	3.23 ±0.23a	2.36 ±0.17b

2.3 弱光对番茄幼苗叶片显微结构的影响

正常光照下,番茄叶片的栅栏组织细胞为长柱状,排列较为整齐;栅栏组织细胞内的叶绿体主要沿纵向细胞壁分布(图 1-A,图 1-C)。弱光下,番茄叶片的栅栏组织细胞变短,排列疏松,细胞间隙变大;

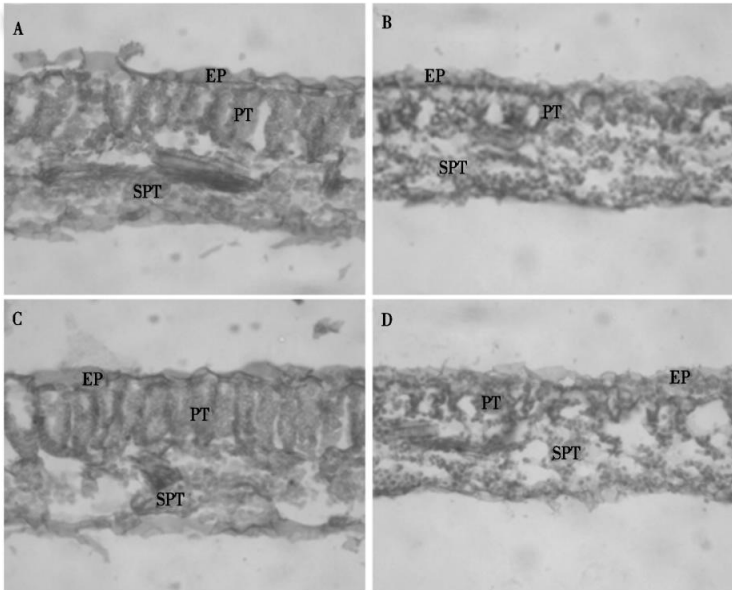
叶绿体在细胞内不规则分布(图 1-B,图 1-D)。弱光处理 28 d 后,番茄叶片厚度、栅栏组织和海绵组织厚度都减小,美粉二号和红圣果叶片厚度下降幅度分别为 24.19 %和 22.37 % (表 3),即叶片变薄。但是栅栏组织与海绵组织比值减小,表明番茄叶片在

表 3 弱光逆境下番茄叶片解剖结构的变化

Tab.3 Changes of anatomical structure of tomato leaves under low light stress

参数 Parameter	美粉二号 MF-2		红圣果 HS	
	对照 CK	弱光 LL	对照 CK	弱光 LL
叶片厚度/ $\mu\text{m}$ Leaf thickness	189.20 ±9.34a	143.50 ±4.35b	195.30 ±2.89a	151.60 ±7.89b
栅栏组织厚度/ $\mu\text{m}$ Palisade tissue thickness	81.52 ±1.68a	57.34 ±3.54b	87.35 ±3.21a	61.67 ±3.54b
海绵组织厚度/ $\mu\text{m}$ Spongy tissue thickness	106.30 ±2.56a	83.25 ±1.55b	108.40 ±8.98a	87.98 ±1.89b
栅栏组织/ 海绵组织 Palisade / spongy tissue	0.77 ±0.01a	0.69 ±0.04b	0.81 ±0.02a	0.70 ±0.01b

弱光下以栅栏组织变薄为主,即栅栏组织的相对比例减少。



A. 美粉二号对照;B. 美粉二号弱光;C. 红圣果对照;D. 红圣果弱光;EP. 表皮细胞;PT. 栅栏组织;SPT. 海绵组织。  
A. MF2,CK;B. MF2,LL;C. HS,CK;D. HS,LL;EP. Epidermal cell;PT. Palisade tissue;SPT. Spongy tissue.

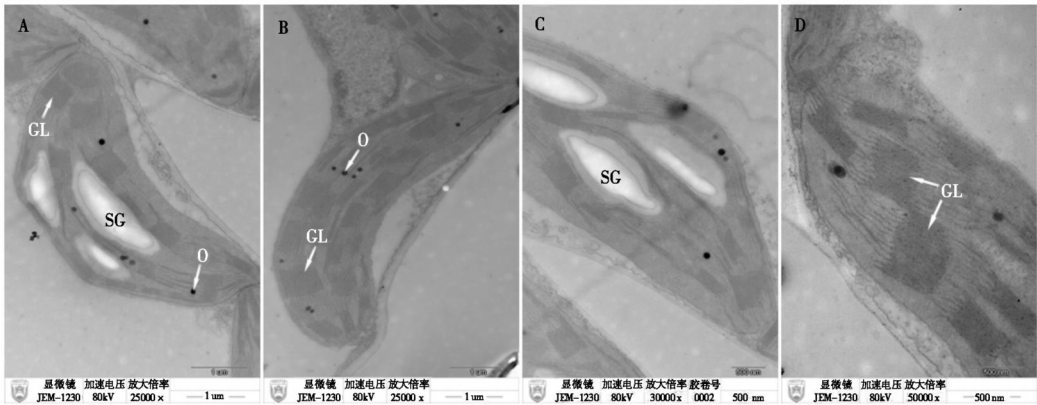
图1 弱光逆境对番茄叶片解剖结构的影响

Fig.1 Effects of low light stress on the anatomical structure of tomato leaves

2.4 弱光对叶绿体超微结构的影响

通过电镜观察发现,弱光下番茄栅栏组织单位细胞内的叶绿体数目呈不同程度的减少,减少幅度在29.61%~38.46%(表4),叶绿体的大小和形状变化不大。对照的叶绿体基质片层和基粒片层与叶绿体长轴近似平行排列,排列有序,有较多淀粉粒

(图2-A,图2-C)。弱光处理后叶绿体内的基粒数和基粒片层厚度与对照相比明显增加(图2-B,图2-D),两个品种的基粒片层厚度分别比对照上升15.79%和23.53%(表4)。弱光下番茄叶绿体中的淀粉粒数目明显减少或消失,并且淀粉粒的长度和宽度都有所下降,淀粉粒变小(表4,图2-B,图2-D)。



A、C. 美粉二号对照;B、D. 美粉二号弱光;SG. 淀粉粒;GL. 基粒片层;O. 嗜锇体。  
A, C. MF2 CK; B, D. MF2 LL; SG. Amyloid; GL. Grana layer; O. Osmophore.

图2 弱光对番茄叶片叶绿体超微结构的影响

Fig.2 Effects of low light on the ultrastructure of chloroplast of tomato leaves

表4 弱光逆境对番茄叶片叶绿体超微结构的影响

Tab.4 Effects of low light stress on the ultrastructure of chloroplast of tomato leaves

参数 Parameter	美粉二号 MF2		红圣果 HS	
	对照 CK	弱光 LL	对照 CK	弱光 LL
叶绿体数/细胞 Chloroplast No. / Cell	12.43 ±2.32a	7.65 ±0.56b	11.82 ±0.03a	8.32 ±0.02b
叶绿体长×宽/μm Chloroplast length ×width	5.32 ×1.94	4.81 ×1.93	5.43 ×2.09a	5.21 ×2.04
淀粉粒数/细胞 Amyloid No. / Cell	3.00 ±0.27a	1.00 ±0.35b	3.00 ±0.45a	1.00 ±0.23b
淀粉粒长×宽/μm Amyloid length ×width	1.46 ×0.52	0.79 ×0.34	1.74 ×0.56	0.57 ×0.26
基粒片层厚度/μm Grana layer	0.19 ±0.05b	0.22 ±0.02a	0.17 ±0.38b	0.21 ±0.14a

### 3 讨论

弱光是影响番茄设施生产的重要逆境之一,不同光照强度对番茄生长发育和产量的形成有重要影响<sup>[13]</sup>。在本试验中,弱光胁迫后番茄植株同化产物的合成与积累减少,全株干样质量下降,造成生长发育不良,与前人研究结果一致<sup>[14]</sup>。弱光下番茄的根冠比显著下降,表明干物质向茎叶的分配比例增加,向根的分配比例减少,弱光逆境使光合产物的分配格局发生了明显变化。这可能是植物应对环境胁迫的有效方式之一,这有利于增加株高和叶面积,以便更好地利用弱光环境中有限的光能,从而满足其生长和结实的需要。通常认为叶绿素的作用是吸收光能,高含量对于光合作用有利<sup>[3]</sup>。本试验结果表明,弱光逆境使番茄植株叶片的叶绿素含量上升,叶绿素 a/b 值明显下降。光合色素的增加是植物的一种保护性反应,也可能是低光密度造成植株某些合成过程的紊乱,使一些与光合有关产物的合成失调。Chlb 含量的增加有助于利用弱光环境中占优势的较短波长的蓝紫光,有助于捕光色素复合体含量的提高,从而提高捕光能力<sup>[9]</sup>。

通常将影响植物光合作用的因素分为气孔因素和非气孔因素<sup>[10,15]</sup>。在本试验中,随着光合速率的下降,气孔导度降低而胞间 CO<sub>2</sub> 浓度增加,说明光合作用暗反应对 CO<sub>2</sub> 的利用率降低,因此光合速率的下降是非气孔因素造成的,如 Cyt b<sub>6</sub>f 和质醌等光合电子传递链组分的减少<sup>[16]</sup>,光合作用关键酶 Rubisco 羧化活性下降,无机磷 Pi 限制等<sup>[17]</sup>,阻碍叶肉细胞对 CO<sub>2</sub> 的利用,从而导致胞间 CO<sub>2</sub> 的积累,这与前人的试验结果相一致<sup>[13]</sup>。同时,光源发出的低密度光量子使叶片截获的光能大幅减少,也是造成 Pn 下降的主要外界原因。弱光下番茄幼苗的蒸腾速率也明显下降,使得养分的运输与传导受到抑制,由于气孔开度对植株蒸腾有着直接影响<sup>[18]</sup>,因此弱光下较低的气孔导度可能是番茄幼苗蒸腾速率降低的主要原因。

叶片是植物进行光合作用的主要细胞器,弱光对番茄叶片形态结构有一定的影响。本试验结果表明,弱光逆境下番茄叶片变薄,其原因可能是植株为保证正常的光合作用,将有限的同化产物用于维持叶面积的正常大小,以保证吸收足够的光能,而造成叶片厚度的减少<sup>[19]</sup>。一般认为栅栏组织的光合能力大于海绵组织的光合能力,本试验结果表明,弱光下番茄幼苗叶片的栅栏组织和海绵组织变薄,栅栏组织的相对比例下降,故弱光下栅栏组织的相对变

薄不利于植株对光能的充分利用<sup>[20]</sup>。弱光处理番茄叶片的叶绿体超微结构有较大变化,这是对强光改变适应的结果。本研究结果表明遮光后叶绿体数目减少,个体减小,但叶绿体的基粒数和基粒片层数增加,使附着在基粒片层上的补光色素与光合酶增多,这些变化有利于植物吸收较多的光能以弥补弱光的不足,有利于光能在类囊体的传递,进而使光合作用的光化学效率增加,这与前人在桃、黄瓜等作物上的研究结果相似<sup>[21,22]</sup>。弱光处理使得番茄叶片叶绿体内的淀粉粒数减少且变小,与前人对生姜<sup>[6]</sup>、黄瓜<sup>[23]</sup>等的研究结果不同。前人研究结果表明弱光处理使植物叶片叶绿体内的淀粉粒数明显增加,是由于光合产物合成后迅速转化为淀粉暂时贮存于叶绿体中,而弱光逆境下同化产物输出速度和输出量降低,使淀粉积累在叶绿体内形成较大的颗粒。本试验中叶绿体内的淀粉粒数明显降低,可能是由于弱光降低了叶绿体内的电子传递速率,因而影响叶片光合产物的生产能力<sup>[24]</sup>,使光合产物总量减少。

本试验以两个形态不同的番茄变种为材料,研究了番茄的形态及生理特征、叶片解剖结构和叶绿体超微结构对弱光逆境的响应机制,二者对弱光的响应存在着一定的差异。在本试验中,美粉二号的壮苗指数和总干物质含量下降的程度均小于红圣果,由于壮苗指数是评价植株健壮与否的指标<sup>[3]</sup>,弱光下壮苗指数变化幅度小的品种对弱光的适应能力强。同时,我们认为在弱光下比对照具有较低 Chla/b 水平的番茄品系,应该是对弱光适应性强的品系;弱光下红圣果 Chl. / Car. 比值的增加幅度大于美粉二号,对弱光胁迫的反应较敏感。植物的抗性由多基因控制,不同环境条件、发育时期和营养状况下,其抗性不同;不同学者采用的试材、方法和试验条件不同,所获结论也有一定差异。因此,我们应根据具体情况,采用合适的生理指标指导生产。

### 参考文献:

- [1] Pessarakli M. Handbook of Photosynthesis[M]. 2nd Edition. Taylor & Francis, New York, 2005.
- [2] Barkey KO, Wells R. Response of soybean photosynthesis and chloroplast membrane function to canopy development and mutual shading[J]. Plant Physiology, 1991, 97: 245 - 252.
- [3] 侯兴亮, 李景富, 许向阳. 弱光处理对番茄不同生育期形态和生理指标的影响[J]. 园艺学报, 2002, 29(2): 123 - 127.
- [4] 李伟, 黄金丽, 张振贤, 等. 黄瓜幼苗光合及荧光特性对弱光的响应[J]. 园艺学报, 2008, 39(1): 119 - 122.

- [5] 王学文,付秋实,郭仰东,等.水分胁迫对番茄生长及光合系统结构性能的影响[J].中国农业大学学报,1999,17(4):44-48.
- [6] 张振贤,郭延奎,邹琦.遮荫对生姜叶片显微结构及叶绿体超微结构的影响[J].园艺学报,1999,26(2):96-100.
- [7] 鲁福成,张静芳,张仲国,等.弱光对番茄幼苗生长的影响[J].华北农学报,2002,17(4):44-48.
- [8] Bradford M M. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye-binding[J]. Anal Biochem,1976,72:248-54.
- [9] Malkin. Estimation of the light distribution between photosystem and in intact wheat leaves by fluorescence an photoacoustic measurements[J]. Photosyn Res,1986,7:265-267.
- [10] 付秋实,李红岭,郭仰东,等.水分胁迫对辣椒光合作用及相关生理特性的影响[J].中国农业科学,2009,42(5):1859-1866.
- [11] 邹琦.植物生理学实验指导[M].北京:中国农业出版社,2000.
- [12] 李合生.植物生理生化实验原理和技术[M].北京:高等教育出版社,2000.
- [13] Rylski L,Spigelman M. Effect of shading on plant development, yield and fruit quality of sweet pepper grown under conditions of high temperature and radiation[J]. Scientia Horticulturae,1986,2:31-35.
- [14] 杨延杰,李天来,林多,等.弱光对不同类型番茄干物质积累及矿质营养分配的影响[J].华北农学报,2006,21(3):121-124.
- [15] Winter K,Schramm M J. Analysis of stomatal and nonstomatal components in the environmental control of CO<sub>2</sub> exchanges in leaves of *welwitschia mirabilis* [J]. Plant Physiology,1986,82:173-178.
- [16] 崔继林.光合作用与生产力[M].南京:江苏科学技术出版社,2000.
- [17] 周艳虹,黄黎锋,喻景权.持续低温弱光对黄瓜叶片气体交换、叶绿素荧光猝灭和吸收能量分配的影响[J].植物生理与分子生物学学报,2004,30(2):153-160.
- [18] 许大全.气孔不均匀关闭与非气孔限制[J].植物生理学通讯,1995,31(4):246-252.
- [19] 付秋实,王学文,郭仰东,等.弱光对辣(甜)椒光合特性及光合启动时间的影响[J].华北农学报,2008,23(增刊):22-26.
- [20] 黄卫东,吴兰坤,战吉.中国矮樱桃叶片生长和光合作用对弱光环境的适应性调节[J].中国农业科学,2004,37(12):1981-1985.
- [21] 艾希珍,郭延奎,马兴庄,等.弱光条件下日光温室黄瓜需光特性及叶绿体超微结构[J].中国农业科学,2004,37:268-273.
- [22] 姚允聪,王绍辉,孔云.弱光条件下桃叶片结构及光合特性与叶绿体超微结构变化[J].中国农业科学,2007,40(4):855-863.
- [23] 甄伟,张福墁.弱光对黄瓜功能叶片光合特性及超微结构的影响[J].园艺学报,2000,27(4):290-292.
- [24] Johnson Z,Barber R T. The low-light reduction in the quantum yield of photosynthesis: potential errors and biases when calculating the maximum quantum yield[J]. Photosynthesis Research,2003,75(1):85-95.