

蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片 光合作用和叶绿素荧光特性的比较

郑玉红^{1,2}, 樊聪², 邓波³, 张智³, 智永祺¹, 周坚^{1,①}

[1. 南京林业大学生物与环境学院, 江苏 南京 210037; 2. 江苏省中国科学院植物研究所(南京中山植物园), 江苏 南京 210014;
3. 南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095]

摘要: 对蕾后期和花前期切花菊 (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) 品种‘神马’(‘Jinba’)不同部位叶片光合作用参数日变化、叶绿素荧光参数、光响应曲线及参数进行了研究。结果表明:蕾后期和花前期品种‘神马’叶片蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和净光合速率(P_n)的日变化均为单峰曲线,峰值出现在 10:00 或 12:00;胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化则先降低后升高,谷值出现在 12:00。蕾后期和花前期品种‘神马’叶片 T_r 、 C_i 和 G_s 值的平均值总体上随叶片位置降低而逐渐升高;蕾后期不同部位叶片 P_n 值的平均值差异较小,花前期叶片 P_n 值的平均值则随叶片位置降低而逐渐降低。随着叶片位置降低,蕾后期和花前期品种‘神马’叶片的初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、表观量子效率(AQE)和最大净光合速率(P_{max})以及蕾后期的暗呼吸速率(R_d)均逐渐降低,而花前期的 R_d 值以及蕾后期和花前期的光补偿点(LCP)均逐渐升高。随着光合有效辐射(PAR)升高,蕾后期不同部位叶片以及花前期中部叶和下部叶的 P_n 值呈先急剧升高后趋于平稳的变化趋势,而花前期上部叶的 P_n 值则呈先急剧升高后逐渐下降的变化趋势。研究结果显示:在切花菊设施栽培过程中适当补充光照可提高切花菊品质。

关键词: 切花菊品种‘神马’; 光合作用; 叶绿素荧光参数; 光响应曲线

中图分类号: Q945.11; S682.1⁺1 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2017)02-0061-07

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2017.02.08

Comparison on photosynthesis and chlorophyll fluorescence characteristics of leaves in different positions of cultivar ‘Jinba’ of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium*) at post-budding and pre-blooming stages ZHENG Yuhong^{1,2}, FAN Cong², DENG Bo³, ZHANG Zhi³, ZHI Yongqi¹, ZHOU Jian^{1,①} (1. College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Institute of Botany, Jiangsu Province and Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China; 3. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2017, 26(2): 61-67

Abstract: Photosynthetic parameter diurnal changes, chlorophyll fluorescence parameters, and light response curves and parameters of leaves in different positions of cultivar ‘Jinba’ of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) at post-budding and pre-blooming stages were studied. The results show that at post-budding and pre-blooming stages, the diurnal changes in transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s) and net photosynthetic rate (P_n) of leaves of cultivar ‘Jinba’ all are single peak curves, with the peak values at 10:00 or 12:00, and that in intercellular CO_2 concentration (C_i) decreases at first and then increases, with the valley value at 12:00. In general, the average values of T_r , C_i and G_s of leaves of cultivar ‘Jinba’ at post-budding and pre-blooming stages increase gradually with decreasing of leaf position. There is a small differences in the average value of P_n of leaves among different leaf positions at post-budding stage, and the average value of P_n of leaves at pre-blooming stage

收稿日期: 2017-03-09

基金项目: 江苏省博士后科研资助计划(142126C)

作者简介: 郑玉红(1976—),女,河南潢川人,博士,副研究员,主要从事观赏植物资源收集评价和改良等方面的研究。

①通信作者 E-mail: zhiwu@njfu.edu.cn

decreases gradually with decreasing of leaf position. With decreasing of leaf position, initial fluorescence (F_o), the maximum fluorescence (F_m), variable fluorescence (F_v), apparent quantum efficiency (AQE) and the maximum net photosynthetic rate (P_{max}) of leaves of cultivar 'Jinba' at post-budding and pre-blooming stages, and dark respiration rate (Rd) at post-budding stage decrease gradually, while Rd value at pre-blooming stage and light compensation point (LCP) at post-budding and pre-blooming stages increase gradually. With increasing of photosynthetically active radiation (PAR), Pn value of leaves in different leaf positions at post-budding stage and that of middle and lower leaves at pre-blooming stage increase sharply at first and then change to be steady, while that of upper leaves at pre-blooming stage increases sharply at first and then decreases gradually. It is suggested that during the facility cultivation process of cut chrysanthemum, appropriate light supplement can enhance quality of cut chrysanthemum.

Key words: cultivar 'Jinba' of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.); photosynthesis; chlorophyll fluorescence parameters; photosynthetic response curve

菊花 (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) 是中国十大传统名花之一, 在中国有 3 000 多年的栽培历史。切花菊是世界四大鲜切花之一, 也是中国出口创汇的主要切花种类。2015 年, 中国切花菊的总栽培面积超过 7 200 hm^2 , 其中, 栽培面积最大的品种 '神马' ('Jinba') 由大连东华农业有限公司于 1998 年从日本引入中国, 约占总栽培面积的 80%^[1-3]。

由于栽培技术的发展, 切花菊早已实现周年栽培, 栽培方式几乎均为设施栽培。设施栽培中普遍存在的问题是光照不足。据测算, 即使在晴好的夏季, 日光温室内一天中最大光照强度也不会超过 1 200 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ^[4]; 如遇阴雨天气, 光照强度则更低。该光照强度远未达到切花菊这类喜光植物的光饱和点。设施栽培的种植密度高, 通风不佳, 植物的光合作用必然会对环境因子做出各种响应和适应。在植物叶片生长发育过程中, 随着组织结构和功能的分化, 其光合作用的能力也会相应变化^[5]。了解设施栽培条件下切花菊光合作用的特点和规律, 对于实现其优质高效栽培具有重要意义。

本研究选取切花菊品种 '神马' 生长周期中最重要 2 个阶段, 即蕾后期和花前期, 研究植株不同部位叶片光合作用和叶绿素荧光特性的特点和规律, 以期对切花菊的优质高效栽培提供实验依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料为切花菊品种 '神马' 不同生长阶段的扦插苗。其中, 蕾后期植株的株高约 80 cm, 分别测定其上部 (株高 70 cm 处)、中部 (株高 40 cm 处) 和

下部 (株高 20 cm 处) 叶片的光合参数和叶绿素荧光参数; 花前期植株的株高约 90 cm, 分别测定其上部 (株高 80 cm 处)、中部 (株高 50 cm 处) 和下部 (株高 20 cm 处) 叶片的光合作用参数和叶绿素荧光参数。每个时期测量 3 株。

1.2 方法

实验于 2014 年 10 月进行。测量当天最高气温 26 $^{\circ}C$ 、最低气温 19 $^{\circ}C$ 。采用 GFS-3000 型高级光合作用-荧光测量系统 (德国 Walz 公司) 的开放式气路自动测定光合作用参数。测定过程中, 首先利用自带光源 (光照强度 700 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 照射叶片, 适应 30 min 后, 测定品种 '神马' 叶片的蒸腾速率 (Tr)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、气孔导度 (G_s) 和净光合速率 (Pn) 等光合作用参数; 然后分别设定光合有效辐射 (PAR) 为 0、200、400、600、800、1 000、1 200、1 400 和 1 600 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 每个光合有效辐射下适应 3 min 后, 测定 Pn 值, 用于拟合光响应曲线。

采用 Junior-PAM 荧光仪 (德国 Walz 公司) 对不同生长阶段切花菊 '神马' 叶片叶绿素荧光参数进行测定。首先将待测叶片暗适应 30 min, 然后记录初始荧光 (F_o)、最大荧光 (F_m), 并计算可变荧光 (F_v)、PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、PS II 活性 (F_v/F_o)、光化学猝灭系数 (qP) 和非光化学猝灭系数 (NPQ) 等叶绿素荧光参数。

1.3 数据分析

实验数据采用 EXCEL 2007 软件进行统计和计算; 利用 DPS 9.50 软件, 采用直角双曲线修正模型拟合光响应曲线, 根据光响应曲线方程计算表观量子效率 (AQE)、光补偿点 (LCP)、暗呼吸速率 (Rd) 和最大净光合速率 (P_{max})。

2 结果和分析

2.1 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’叶片光合作用参数的比较

2.1.1 蒸腾速率(Tr)的日变化 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’叶片 Tr 值的日变化见表 1。由表 1 可见:蕾后期和花前期品种‘神马’不同部位叶片 Tr 值的日变化均为单峰曲线,峰值均出现在 12:00,而最低值均出现在 16:00。蕾后期品种‘神马’不同部位叶片 Tr 值在 10:00、12:00 和 14:00 显著高于 8:00 和 16:00;而花前期上部叶和下部叶的 Tr 值在 12:00 显著高于其他时间,不同部位叶片 Tr 值在 16:00 显著低于其他时间。

在蕾后期,品种‘神马’叶片 Tr 值在 8:00 至 14:00 均随叶片位置降低而逐渐升高,其中,中部叶和下部叶的 Tr 值在 8:00 和 14:00 显著高于上部叶,不同部位叶片间的 Tr 值在 10:00 和 12:00 均差异不显

著;上部叶和下部叶的 Tr 值在 16:00 显著高于中部叶。

在花前期,随着叶片位置降低,品种‘神马’叶片 Tr 值在 8:00、10:00 和 16:00 均呈“升高—降低”的变化趋势,在 12:00 和 14:00 均呈“降低—升高”的变化趋势,其中,不同部位叶片间的 Tr 值在 8:00 至 16:00 均差异不显著。

蕾后期品种‘神马’各部位叶片 Tr 值的平均值随叶片位置降低而逐渐升高,而花前期则呈“降低—升高”的变化趋势。

2.1.2 胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片 C_i 值的日变化见表 2。由表 2 可见:蕾后期和花前期品种‘神马’不同部位叶片 C_i 值的日变化均呈先降低后升高的变化趋势,谷值均出现在 12:00,但同一部位不同时间的叶片 C_i 值均差异不显著。

蕾后期和花前期品种‘神马’叶片 C_i 值在不同时间总体上随叶片位置降低而逐渐升高,但同一时间不同部位叶片间的 C_i 值均差异不显著。

表 1 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片蒸腾速率(Tr)的日变化($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

Table 1 Diurnal change in transpiration rate (Tr) of leaves in different positions of cultivar ‘Jinba’ of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) at post-budding and pre-blooming stages ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

时间 Time	不同部位叶片的 Tr 值/ $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ Tr value of leaves in different positions		
	上部叶 Upper leaf	中部叶 Middle leaf	下部叶 Lower leaf
蕾后期 Post-budding stage			
8:00	1.345±0.001bB	1.973±0.004aB	2.214±0.025aB
10:00	3.231±0.016aA	3.601±0.014aA	4.294±0.007aA
12:00	4.158±0.021aA	4.844±0.002aA	4.885±0.001aA
14:00	2.262±0.002bA	3.003±0.005aA	4.764±0.010aA
16:00	1.026±0.004aB	0.788±0.004bB	1.124±0.014aB
M ²⁾	2.404	2.842	3.456
花前期 Pre-blooming stage			
8:00	2.005±0.002aB	2.488±0.003aA	2.057±0.003aB
10:00	3.831±0.004aB	3.956±0.002aA	3.702±0.007aB
12:00	5.450±0.002aA	4.382±0.004aA	5.668±0.012aA
14:00	3.093±0.002aB	2.610±0.005aA	2.966±0.019aB
16:00	0.234±0.008aC	0.498±0.003aB	0.436±0.029aC
M ²⁾	2.923	2.787	2.987

¹⁾ 同行中不同小写字母表示同一时间不同部位叶片间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same row indicate the significant difference among different leaf positions at the same time ($P < 0.05$); 同列中不同大写字母表示同一部位叶片不同时间间差异显著 ($P < 0.05$) Different capitals in the same column indicate the significant difference among different times in the same leaf position ($P < 0.05$).

²⁾ M: 平均值 Average.

表 2 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

Table 2 Diurnal change in intercellular CO_2 concentration (C_i) of leaves in different positions of cultivar ‘Jinba’ of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) at post-budding and pre-blooming stages ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

时间 Time	不同部位叶片的 C_i 值/ $\mu mol \cdot mol^{-1}$ C_i value of leaves in different positions		
	上部叶 Upper leaf	中部叶 Middle leaf	下部叶 Lower leaf
蕾后期 Post-budding stage			
8:00	382.449±0.083aA	387.447±0.198aA	403.409±0.011aA
10:00	343.553±0.288aA	349.861±0.292aA	359.939±0.063aA
12:00	323.426±0.006aA	339.678±0.042aA	325.961±1.670aA
14:00	348.168±0.105aA	351.398±0.087aA	353.063±0.104aA
16:00	389.318±0.231aA	387.575±0.140aA	397.237±0.017aA
M ²⁾	357.383	363.202	367.922
花前期 Pre-blooming stage			
8:00	372.955±0.128aA	387.537±0.035aA	389.629±0.077aA
10:00	372.224±0.161aA	363.850±0.085aA	378.424±0.195aA
12:00	341.894±0.195aA	344.861±0.125aA	354.865±0.051aA
14:00	353.464±0.074aA	367.655±0.091aA	361.480±0.104aA
16:00	370.066±1.087aA	384.410±0.189aA	387.436±0.263aA
M ²⁾	362.121A	369.663	374.367

¹⁾ 同行中不同小写字母表示同一时间不同部位叶片间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same row indicate the significant difference among different leaf positions at the same time ($P < 0.05$); 同列中不同大写字母表示同一部位叶片不同时间间差异显著 ($P < 0.05$) Different capitals in the same column indicate the significant difference among different times in the same leaf position ($P < 0.05$).

²⁾ M: 平均值 Average.

蕾后期和花前期品种‘神马’叶片 G_s 值的平均值均随叶片位置降低而逐渐升高,且蕾后期不同部位叶片 G_s 值的平均值均略低于花前期。

2.1.3 气孔导度(G_s)的日变化 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片 G_s 值的日变化见表3。由表3可见:与 Tr 值的日变化相同,蕾后期和花前期品种‘神马’叶片 G_s 值的日变化均为单峰曲线,除花前期下部叶 G_s 值的峰值出现在 12:00,2 个时期其他部位叶片 G_s 值的峰值均出现在 10:00,最低值均出现在 16:00。蕾后期和花前期各部位叶片 G_s 值在 8:00 至 12:00 总体上显著高于 14:00 和 16:00。

在蕾后期,品种‘神马’叶片 G_s 值在 8:00、10:00 和 14:00 均随叶片位置降低而逐渐升高,且下部叶的 G_s 值显著高于上部叶和中部叶;叶片 G_s 值在 12:00 随叶片位置降低呈“升高—降低”的变化趋势,且中部叶和下部叶的 G_s 值显著高于上部叶;叶片 G_s 值在 16:00 随叶片位置降低呈“降低—升高”的变化趋势,且下部叶的 G_s 值显著高于上部叶和中部叶。

表3 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片气孔导度(G_s)的日变化($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

Table 3 Diurnal change in stomatal conductance (G_s) of leaves in different positions of cultivar ‘Jinba’ of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) at post-budding and pre-blooming stages ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

时间 Time	不同部位叶片的 G_s 值/ $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ G_s value of leaves in different positions		
	上部叶 Upper leaf	中部叶 Middle leaf	下部叶 Lower leaf
蕾后期 Post-budding stage			
8:00	302.860±0.019bA	330.894±0.037bA	372.075±0.027aA
10:00	377.050±0.020bA	426.503±0.027bA	493.359±0.013aA
12:00	315.375±0.025bA	384.683±0.012aA	376.671±0.243aA
14:00	165.309±0.014cB	221.701±0.002bB	372.173±0.021aA
16:00	133.028±0.012bB	104.707±0.015bB	152.467±0.008aB
M ²⁾	258.725	293.698	353.353
花前期 Pre-blooming stage			
8:00	315.734±0.036bA	399.859±0.017aA	353.735±0.008aA
10:00	491.966±0.033aA	486.693±0.015aA	435.439±0.035bA
12:00	447.791±0.048aA	332.430±0.010bA	462.627±0.003aA
14:00	249.564±0.007aB	203.270±0.017aB	229.549±0.035aB
16:00	82.711±0.017bC	201.949±0.031aB	177.923±0.001aB
M ²⁾	317.553	324.840	331.855

1) 同行中不同小写字母表示同一时间不同部位叶片间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same row indicate the significant difference among different leaf positions at the same time ($P < 0.05$); 同列中不同大写字母表示同一部位叶片不同时间间差异显著 ($P < 0.05$) Different capitals in the same column indicate the significant difference among different times in the same leaf position ($P < 0.05$).

2) M: 平均值 Average.

在花前期,品种‘神马’叶片 G_s 值在 8:00 和 16:00 均随叶片位置降低呈“升高—降低”的变化趋势,且上部叶的 G_s 值则显著低于中部叶和下部叶;叶片 G_s 值在 10:00 随叶片位置降低呈逐渐降低,且上部叶和中部叶的 G_s 值显著高于下部叶;叶片 G_s 值在 12:00 和 14:00 随叶片位置降低呈“降低—升高”的变化趋势,其中 12:00 时中部叶的 G_s 值显著低于上部叶和下部叶。

蕾后期和花前期品种‘神马’叶片 G_s 值的平均值均随叶片位置降低而逐渐升高。

2.1.4 净光合速率(P_n)的日变化 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片 P_n 值的日变化见表4。由表4可见:与 Tr 和 G_s 值的日变化相同,蕾后期和花前期品种‘神马’叶片 P_n 值的日变化均为单峰曲线,其中,蕾后期上部叶和中部叶 P_n 值的峰值出现在 10:00,蕾后期下部叶以及花前期各部位叶片 P_n 值的峰值均出现在 12:00;最低值均出现在 16:00,且总体上显著低于其他时间。

在蕾后期,品种‘神马’叶片 P_n 值在 8:00、10:00

表4 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片净光合速率(P_n)的日变化($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

Table 4 Diurnal change in net photosynthetic rate (P_n) of leaves in different positions of cultivar ‘Jinba’ of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) at post-budding and pre-blooming stages ($\bar{X} \pm SE$)¹⁾

时间 Time	不同部位叶片的 P_n 值/ $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ P_n value of leaves in different positions		
	上部叶 Upper leaf	中部叶 Middle leaf	下部叶 Lower leaf
蕾后期 Post-budding stage			
8:00	4.771±0.525aB	3.167±0.206aB	1.297±0.027bB
10:00	12.355±0.020aA	12.119±0.027aA	10.605±0.013aA
12:00	11.307±0.025aA	10.189±0.012aA	12.966±0.243aA
14:00	4.446±0.014bB	5.509±0.002bB	8.405±0.021aA
16:00	0.904±0.012aC	0.859±0.015aC	0.400±0.008bB
M ²⁾	6.756	6.368	6.734
花前期 Pre-blooming stage			
8:00	5.767±0.358aB	3.288±0.541aB	2.695±0.008aB
10:00	7.188±0.033aB	8.348±0.015aA	3.481±0.035bB
12:00	13.243±0.048aA	9.490±0.010aA	10.332±0.003aA
14:00	4.984±0.007aB	2.555±0.017bB	3.556±0.035aB
16:00	1.135±0.017aC	0.914±0.031aC	0.485±0.001bC
M ²⁾	6.464	4.919	4.110

1) 同行中不同小写字母表示同一时间不同部位叶片间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same row indicate the significant difference among different leaf positions at the same time ($P < 0.05$); 同列中不同大写字母表示同一部位叶片不同时间间差异显著 ($P < 0.05$) Different capitals in the same column indicate the significant difference among different times in the same leaf position ($P < 0.05$).

2) M: 平均值 Average.

和 16:00 均随叶片位置降低呈逐渐降低的趋势,其中,上部叶和中部叶的 P_n 值在 8:00 和 16:00 显著高于下部叶,不同部位叶片间的 P_n 值在 10:00 差异不显著;不同部位叶片 P_n 值在 14:00 的变化趋势则相反,随叶片位置降低而逐渐升高,且下部叶的 P_n 值显著高于上部叶和中部叶;叶片 P_n 值在 12:00 随叶片位置降低呈“降低—升高”的变化趋势,但不同部位叶片间差异不显著。

在花前期,品种‘神马’叶片 P_n 值在 8:00 和 16:00 均随叶片位置降低呈逐渐降低的趋势;叶片 P_n 值在 10:00 随叶片位置降低呈“升高—降低”的变化趋势,且下部叶的 P_n 值显著低于上部叶和中部叶;叶片 P_n 值在 12:00 和 14:00 随叶片位置降低呈“降低—升高”的变化趋势,其中,12:00 时不同部位叶片间的 P_n 值差异不显著,14:00 时中部叶的 P_n 值显著低于上部叶和下部叶。

蕾后期品种‘神马’不同部位间叶片 P_n 值的平均值差异较小,花前期叶片 P_n 值的平均值则随叶片位置降低呈逐渐降低的趋势,且蕾后期不同部位叶片

P_n 值的平均值均高于花前期。

2.2 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’叶片叶绿素荧光参数的比较

蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片叶绿素荧光参数的比较结果见表 5。由表 5 可见:蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’叶片初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)和可变荧光(F_v)均随叶片位置降低呈逐渐降低的趋势, F_o 、 F_m 和 F_v 值均为上部叶最高,分别为 356、2 070、1 714 和 373、1 814、1 441,中部叶次之,下部叶最低。蕾后期和花前期品种‘神马’叶片的 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)和 PS II 活性(F_v/F_o)则均为上部叶最高,分别为 0.83、4.81 和 0.79、3.86,下部叶次之,中部叶最低。蕾后期品种‘神马’不同部位叶片光化学淬灭系数(qP)的差异较小;而花前期其上部叶的 qP 值较高,下部叶次之,中部叶最低。蕾后期品种‘神马’上部叶的非光化学淬灭系数(NPQ)最高,下部叶次之,中部叶最低;而花前期则为中部叶的 NPQ 值最高,上部叶次之,下部叶最低。

表 5 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片叶绿素荧光参数的比较¹⁾

Table 5 Comparison on chlorophyll fluorescence parameters of leaves in different positions of cultivar ‘Jinba’ of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) at post-budding and pre-blooming stages¹⁾

不同部位叶片 Leaves in different positions	F_o	F_m	F_v	F_v/F_m	F_v/F_o	qP	NPQ
蕾后期 Post-budding stage							
上部叶 Upper leaf	356	2 070	1 714	0.83	4.81	0.65	0.79
中部叶 Middle leaf	352	1 698	1 346	0.79	3.82	0.67	0.71
下部叶 Lower leaf	257	1 346	1 089	0.81	4.24	0.68	0.75
花前期 Pre-blooming stage							
上部叶 Upper leaf	373	1 814	1 441	0.79	3.86	0.81	0.71
中部叶 Middle leaf	371	1 173	802	0.68	2.16	0.63	0.78
下部叶 Lower leaf	261	974	713	0.73	2.73	0.71	0.65

¹⁾ F_o : 初始荧光 Initial fluorescence; F_m : 最大荧光 The maximum fluorescence; F_v : 可变荧光 Variable fluorescence; F_v/F_m : PS II 最大光化学效率 The maximum photochemical efficiency of PS II; F_v/F_o : PS II 活性 Activity of PS II; qP : 光化学淬灭系数 Photochemical quenching coefficient; NPQ : 非光化学淬灭系数 Non-photochemical quenching coefficient.

2.3 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’叶片光响应曲线参数的比较

蕾前期和花后期切花菊品种‘神马’叶片光响应曲线参数的比较结果见表 6。由表 6 可见:蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’叶片表观量子效率(AQE)均随叶片位置降低呈逐渐降低的趋势,上部叶和中部叶的 AQE 值均明显高于下部叶。蕾后期和花前期品种‘神马’叶片光补偿点(LCP)的变化趋势则与 AQE

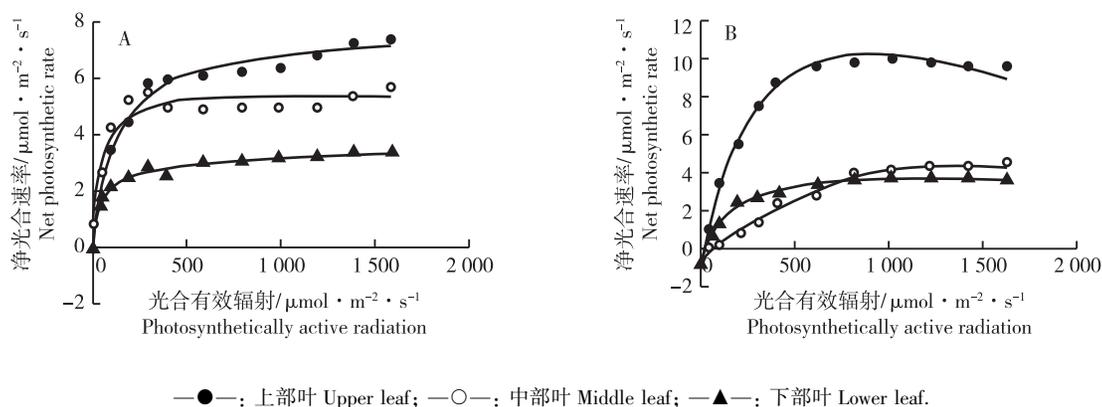
值相反,2 个时期的 LCP 值均随叶片位置降低呈逐渐升高的趋势。随着叶片位置降低,蕾后期品种‘神马’叶片暗呼吸速率(R_d)呈逐渐降低的趋势,而花前期的 R_d 值的变化趋势与之相反,呈逐渐升高的趋势。蕾后期和花前期品种‘神马’叶片最大净光合速率(P_{max})均随叶片位置降低呈逐渐降低的趋势,蕾后期品种‘神马’上部叶的 P_{max} 值($7.44 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)明显低于花前期($9.59 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$);而蕾后期中部

表6 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片光响应曲线参数的比较¹⁾

Table 6 Comparison on light response curve parameters of leaves in different positions of cultivar ‘Jinba’ of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) at post-budding and pre-blooming stages¹⁾

不同部位叶片 Leaves in different positions	AQE	LCP	Rd	P _{max}
蕾后期 Post-budding stage				
上部叶 Upper leaf	0.038	1.72	1.42	7.44
中部叶 Middle leaf	0.032	1.93	1.40	5.74
下部叶 Lower leaf	0.013	3.15	0.77	3.89
花前期 Pre-blooming stage				
上部叶 Upper leaf	0.031	4.66	0.43	9.59
中部叶 Middle leaf	0.030	5.89	0.49	4.43
下部叶 Lower leaf	0.021	6.32	0.91	3.93

¹⁾ AQE: 表观量子效率 Apparent quantum efficiency; LCP: 光补偿点 Light compensation point ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); Rd: 暗呼吸速率 Dark respiration rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); P_{max}: 最大净光合速率 The maximum net photosynthetic rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).



A: 蕾后期 Post-budding stage; B: 花前期 Pre-blooming stage.

图1 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片的光响应曲线
Fig. 1 Light response curve of leaves in different positions of cultivar ‘Jinba’ of cut chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) at post-budding and pre-blooming stages

3 讨 论

本研究中,切花菊品种‘神马’叶片的蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和净光合速率(P_n)的日变化均为典型的单峰曲线,胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化则呈先降低后升高的变化趋势,而海南地区种植的品种‘神马’叶片光合作用参数日变化却呈双峰型,中午有明显的光抑制现象^[6],这可能与海南地区纬度低、光照强度大、气温高有关。蕾后期品种‘神马’下部叶以及花前期各部位叶片 P_n 值的峰值均出现在12:00,为没有午休的单峰曲线,这种现象一般出现在

叶的 P_{max} 值为 $5.74 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,高于花前期($4.43 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$);蕾后期和花前期下部叶的 P_{max} 值则十分接近,分别为 3.89 和 $3.93 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

2.4 蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’叶片光响应曲线的比较

蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’不同部位叶片的光响应曲线见图1。由图1可见:蕾后期和花前期切花菊品种‘神马’上部叶的净光合速率(P_n)总体上高于中部叶和下部叶。

随着光合有效辐射(PAR)升高,蕾后期不同部位叶片 P_n 值呈先急剧升高后趋于平稳的变化趋势;花前期上部叶的 P_n 值则呈先急剧升高后逐渐下降的变化趋势,而中部叶和下部叶的 P_n 值呈先急剧升高后趋于平稳的变化趋势。

土壤水分充足,叶温及水汽压饱和和亏缺(V_{pd})都不高的条件下^[7]。此时,叶片 T_r 值最高,胞间 CO_2 浓度(C_i)最低; G_s 值的峰值出现时间总体上早于 P_n 值,为光合作用储备足够的 CO_2 原料。蕾后期上部叶和中部叶 P_n 值的峰值出现在10:00,为午休型单峰曲线^[7],这种现象一般发生在叶温较高, V_{pd} 值较大且中午以后叶温和 V_{pd} 值都没有明显缓解的条件下^[8]。产生这一现象的原因可能是蕾后期品种‘神马’的新陈代谢更旺盛,其不同部位叶片 P_n 值的平均值均高于花前期,根系吸收的水分优先供应下部叶,造成上部叶和中部叶存在一定的水分亏缺。测量过程中也观察到,蕾后期上部叶和中部叶的 V_{pd} 值

较大。本研究结果再次证实在不同生长阶段,植物光合作用的日变化并不是固定不变的,而是可能随生育期和环境因子的不同呈现多种变化模式^[9]。

菊花为 C₄ 植物^[10],是典型的阳生植物^[11],叶片的光合作用能力和利用弱光能力都很强。本研究中,切花菊品种‘神马’叶片叶绿素荧光参数的测定结果和光响应曲线的拟合结果也证实了这一结论。总体来看,蕾后期品种‘神马’叶片光合作用的能力高于花前期。叶片是源器官,在花前期光合作用强有利于营养生长,这也符合“源-库”理论^[12]。这一结果与辣椒(*Capsicum annuum* Linn.)^[13]和多年生香豌豆(*Lathyrus pratensis* Linn.)^[14]不同生育期光合作用的研究结果一致。同时,叶龄较小的上部叶的 Pn 值大于中部叶和下部叶,这与抽雄期 C₄ 植物玉米(*Zea mays* Linn.)的研究结论一致^[15]。在叶片生长发育过程中,其 Pn 值的变化可分为3个阶段:迅速上升的幼叶期、达到峰值且相对稳定的成龄期和逐渐下降的衰老期;叶片的功能也经历了从最初的消费者到生产者的转变^[5]。本研究选取品种‘神马’上、中、下3个部位的叶片总体上分别为新生叶、成熟叶和老叶,从不同位置叶片的 Pn 值看,基本为上位叶最高、中位叶次之,下位叶最低,其 Pn 值的变化趋势与其生长发育阶段吻合。

品种‘神马’叶片的光补偿点(LCP)(1.72~6.32 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)远远低于阳生植物叶片 LCP 平均值(10~20 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[6],说明植物的 LCP 值并非恒定不变,如遮光处理和日光温室栽培导致高山杜鹃[*Rhododendron lapponicum* (Linn.) Wahl.]品种‘Furnival’s Daughter’和杏(*Armeniaca vulgaris* Lam.)品种‘金太阳’(‘Sungold’)叶片的 LCP 值降低^[16-17]。虽然无法根据直角双曲线修正模型计算出品种‘神马’不同部位叶片的光饱和点,但从光响应曲线仍可以看出蕾后期同一位置叶片的光饱和点非常接近,不同部位叶片的光饱和点介于 400~600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,而日光温室中冬季上午光照强度为 80~120 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,春季晴好天气时光照强度为 80~200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[4],远远低于品种‘神马’叶片的光饱和点。考虑到设施栽培中切花菊

高密度种植的特点,植株叶片能接收到的光照强度应该更低,因此,在切花菊设施栽培时,尤其是在阴雨天,建议采取适当补光措施,不仅能提高光合速率,加快植株的生长速度,缩短栽培周期,更有利于避免植物徒长,提高切花菊的品质。

参考文献:

- [1] 苏君伟,杨迎东,都兴范,等.切花菊神马生物学和生态学特征特性[J].辽宁农业科学,2005(6):50.
- [2] 梁芳,郑成淑,孙宪芝,等.低温弱光胁迫及恢复对切花菊光合作用和叶绿素荧光参数的影响[J].应用生态学报,2010,21(1):29-35.
- [3] 旷野.花卉生产平稳·内销增长明显:2015年全国花卉统计数据[J].中国花卉园艺,2016(15):38-42.
- [4] 高丽红,张福曼.日光温室黄瓜生产中存在问题及解决途径[J].沈阳农业大学学报,2000,31(1):113-116.
- [5] 许大全.光合作用学[M].北京:科学出版社,2013:189-382.
- [6] 陈仁利.日本神马菊花在海南适应性栽培试验及其技术的研究[D].海口:华南热带农业大学农学院,2006:23.
- [7] 高辉远,邹琦,程炳高.大豆光合日变化的不同类型及其影响因素[J].大豆科学,1992,11(3):219-225.
- [8] 朱万泽,王金锡,薛建辉.引种台湾椴木的水分生理特性[J].武汉植物学研究,2004,22(6):539-545.
- [9] 宋丽莉,赵华强,朱小倩,等.高温胁迫对水稻光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J].安徽农业科学,2011,38(22):13348-13353.
- [10] 潘瑞焱.植物生理学[M].6版.北京:高等教育出版社,2008:83.
- [11] 孙宪芝,郑成淑,王秀峰.高温胁迫对切花菊‘神马’光合作用与叶绿素荧光的影响[J].应用生态学报,2008,19(10):2149-2154.
- [12] FUJII J A, KENNEDY R A. Seasonal changes in the photosynthetic rate in apple trees[J]. Plant Physiology, 1985, 78: 519-524.
- [13] 蓬桂华,张爱民.辣椒不同生育期光合作用比较[J].长江蔬菜,2016(24):63-66.
- [14] 高景慧,张越利,许浩然,等.栽培型多年生香豌豆不同生育期的光合日动态[J].草地学报,2011,19(3):438-442.
- [15] 姜英,林叶春,许和水,等.两种 C₄ 作物不同叶位光合及叶绿素荧光特性比较[J].中国农业大学学报,2012,17(3):34-42.
- [16] 王松,蔡艳飞,李枝林,等.光照条件对高山杜鹃光合生理特性的影响[J].西北植物学报,2012,32(10):2095-2101.
- [17] 王鸿,王发林,牛军强,等.日光温室内外金太阳杏光合特性的比较研究[J].果树学报,2005,22(5):479-482.

(责任编辑:张明霞)