

引用格式: 李想, 石广丽, 耿佳麒, 等. 温室栽培对软枣猕猴桃叶片形态及叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(7): 1037-1045.
[LI X, SHI G L, GENG J Q, et al. Effects of greenhouse cultivation on leaf morphology and chlorophyll fluorescence characteristics of *Actinidia arguta*[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(7): 1037-1045.] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.20230777

温室栽培对软枣猕猴桃叶片形态及 叶绿素荧光特性的影响

李 想, 石广丽, 耿佳麒, 孙 丹, 王振兴, 艾 军*

(吉林农业大学 园艺学院, 长春 130118)

摘要 【目的】深入研究温室栽培条件下软枣猕猴桃叶片的形态与叶绿素荧光特性, 探明温室与露地栽培环境下叶片光形态建成的差异。【方法】以软枣猕猴桃品种‘佳绿’和‘魁绿’的5年生植株为试材, 测定温室及露地栽培条件下不同叶龄叶片的叶绿素相对含量及叶绿素荧光参数, 分析这些参数在温室与露地栽培条件下的差异。【结果】温室与露地栽培软枣猕猴桃的光形态建成均处于1~40 d叶龄间, 不同栽培条件下的同一品种荧光特性趋于一致; 花期后, 不同栽培条件下的同一品种荧光特性差异较大。温室栽培的软枣猕猴桃叶片叶面积较大, 叶绿素 b 含量较高, 趋于阴生叶特性, 以吸收光能为基础的性能指数等显著低于露地栽培, 对光能的吸收捕获能力较强, 但热耗散较高, 用于电子传递的能量低于露地栽培, 叶绿素荧光参数表现出对环境的适应性变化。【结论】软枣猕猴桃叶片的光形态建成时间为展叶后1~40 d, 即在花期之前完成, 不同栽培环境无明显差异; 温室栽培软枣猕猴桃叶片的光形态建成与露地栽培具显著差异, 叶面积明显增大; 温室栽培在一定程度上改变了叶片的叶绿素荧光特性, 降低了光合性能。

关键词 软枣猕猴桃; 温室栽培; 叶绿素荧光参数; 生长动态

中图分类号 Q945; S663.4 **文献标志码** A

Effects of greenhouse cultivation on leaf morphology and chlorophyll fluorescence characteristics of *Actinidia arguta*

LI Xiang, SHI Guangli, GENG Jiaqi, SUN Dan, WANG Zhenxing, AI Jun*

(College of Horticulture, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

Abstract [Objective] The study aims to further study the leaf morphology and chlorophyll fluorescence characteristics of *Actinidia arguta* under greenhouse cultivation conditions, and to explore the differences of leaf photomorphogenesis between greenhouse and open field cultivation. [Methods] In this experiment, the 5-year-old plants of *A. arguta* varieties ‘Jialv’ and ‘Kuiv’ were used as test materials to determine the relative chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters of leaves at different leaf ages under greenhouse and open field cultivation conditions. The differences in photomorphogenesis and chlorophyll fluorescence characteristics under greenhouse and open field cultivation conditions were analyzed. [Results] The photomorphogenesis of *A. arguta* cultivated in greenhouse and open field was between 1—

收稿日期: 2023-12-02; 修改稿收到日期: 2024-02-17

基金项目: 吉林省科技发展计划项目(20210202086NC)

作者简介: 李 想(1999—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事果树栽培生理研究。E-mail: lx18043696103@163.com

* 通信作者: 艾 军, 博士, 教授, 主要从事软枣猕猴桃等北方特色浆果种质资源评价与利用研究。E-mail: aijun1005@163.com

40 d leaf age, and the fluorescence characteristics of the same variety under different cultivation conditions tended to be consistent. After flowering, the fluorescence characteristics of the same variety under different cultivation conditions were quite different. The leaf area of *A. arguta* cultivated in greenhouse was larger and the content of chlorophyll b was higher, which was tending to shade leaf characteristics. The performance parameters such as PI_{abs} were significantly lower than those of open field cultivation. The absorption and capture ability of light energy was stronger, but the heat dissipation was higher. The energy used for electron transfer was lower than that of open field cultivation, and the chlorophyll fluorescence parameters showed adaptive changes to the environment. [Conclusion] The photomorphogenesis time of *A. arguta* leaves is 1—40 days after leaf expansion, that is, before flowering. The photomorphogenesis of *A. arguta* leaves in greenhouse cultivation is different from open field cultivation, and the photosynthetic capacity is decreased slightly with the increase of leaf area. Greenhouse cultivation changes in the chlorophyll fluorescence characteristics of leaves to a certain extent and reduces photosynthetic performance.

Key words *Actinidia arguta*; greenhouse cultivation; chlorophyll fluorescence parameters; growth dynamics

软枣猕猴桃 [*Actinidia arguta* (Sieb. et Zucc.) Planch. ex Miq.], 为猕猴桃科 (Actinidiaceae) 猕猴桃属 (*Actinidia*) 大型落叶木质藤本植物^[1]。果实表皮光滑无毛, 品质风味独特^[2]。其果实营养丰富, 可鲜食亦可加工, 具有抗氧化、降血糖和通便润肠等功效^[3], 是很有开发利用前景的野生浆果类果树^[4]。中国软枣猕猴桃人工栽培始于 20 世纪 60 年代^[1], 多以露地栽培为主, 温室栽培起步相对较晚^[5]。有研究表明, 软枣猕猴桃的需冷量相对较低, 大部分品种在 1 000 h 以内, ‘魁绿’为 840 h、‘佳绿’为 672 h^[6], 较低的需冷量使软枣猕猴桃温室促早栽培具有一定的可行性。温室栽培可以合理控制时间进行促早栽培, 填补软枣猕猴桃鲜果市场空窗期, 有效应对自然灾害及病虫害, 提高果实外观品质, 进而带来显著的经济效益, 具有较好发展前景。

虽然温室栽培带来的经济效益显著, 但其内部的温度、光照等环境因子与露地具有较大差异, 在特定环境下叶片的状态容易受到影响^[7], 研究表明, 不同环境下的叶片在形态等方面具有不同的光环境特征^[8]。叶片是植物进行光合作用最重要的部分, 叶片中的叶绿素 a 分子接收的能量可以经历不同的失活途径: 其一是通过电子传递启动光合作用; 其二是以热量形式耗散多余的能量; 其三是荧光形式发射多余的能量。由于这三方面相互竞争, 某一过程的效率变化会影响到另一个过程的效率^[9]。叶绿素荧光已被证明与光合作用呈正相关^[10], 目前对不同温度、光照条件下植物叶片的叶绿素荧光特性研究较多^[11-12], 但针对不同栽培环境下软枣猕猴桃叶片形态及叶绿素荧光特性的变化研究较少。因此, 本研究以温室栽培的软枣猕猴桃品种‘佳绿’与‘魁绿’

为试材, 通过形态学、叶绿素荧光技术等方法, 探究温室条件下软枣猕猴桃叶片形态及叶绿素荧光特性的动态变化, 了解温室环境对叶片光形态建成的影响, 并确定建成时期, 以期减轻温室栽培的盲目性, 为建立科学、规范的温室栽培模式提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验于 2023 年 1—9 月在吉林农业大学软枣猕猴桃资源圃与设施农业基地内进行。试验采用日光温室栽培模式, 以传统的露地栽培为对照。

1.2 试验材料

供试材料为软枣猕猴桃品种‘佳绿’和‘魁绿’的 5 年生植株, 以雄株品种‘绿王’为授粉树。温室及露地栽培均为单龙干整形。温室栽培于 2023 年 1 月 16 日进行升温处理, 露地栽培随气候变化自然进行, 试验期间 2 种栽培模式的整形修剪、肥水管理与病虫害管理等措施保持一致。

1.3 测定指标及方法

在 2 种栽培环境下, 标记结果枝新梢基部第 5 片叶, 每个品种标记 10 片叶。待其叶片展开时即为 1 d 叶龄, 在 6 d 叶龄时测定色素相对含量及叶绿素荧光参数, 每 3 d 测定 1 次, 直至果实成熟期采收为止; 当叶面积不变时, 使用叶面积测量仪进行叶面积等指标的测量。以上每个处理均重复 10 次。露地栽培‘佳绿’、温室栽培‘佳绿’、露地栽培‘魁绿’以及温室栽培‘魁绿’分别以 J1、J2、K1、K2 标记。

1.3.1 叶片光谱反射率及叶绿素相对含量

参考郭建辉等^[13]的方法, 使用英国 Hansatech 公司生产的 UniSpec-SC 光谱分析仪在整个生长季

内进行叶片光谱反射率的测定,测定波段范围为 310~1 130 nm,分别选取现蕾期、盛花期、果实生长期与果实成熟期时的光谱反射率比较不同品种、环境下的差异;根据叶片反射指标计算叶绿素相对含量,选取 635, 680, 800 nm 处的光谱反射率数值 (R_{635} 、 R_{680} 、 R_{800}),按照 Blackburn^[14]的方法计算叶绿素 a(C_a)与叶绿素 b(C_b)相对含量,并计算叶绿素 a+b(C_{a+b})与叶绿素 a/b($C_{a/b}$)。

$$C_a = (R_{800} - R_{680}) / (R_{800} + R_{680})$$

$$C_b = (R_{800} - R_{635}) / (R_{800} + R_{635})$$

$$C_{a+b} = C_a + C_b$$

$$C_{a/b} = C_a / C_b$$

1.3.2 叶绿素荧光参数

该试验参考郭建辉等^[13]的方法,将叶片在黑暗条件下处理 1 h,使用 Pocket-PEA 非调制式荧光仪(Hansatech,英国)测定软枣猕猴桃叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P 曲线),参考 Stras-ser 等^[15]的方法进行分析,并根据公式 $(F_t - F_o) / (F_m - F_o)$ 标准化处理,得到标准化数据、比活性参数、性能指数、驱动力、量子产量、速率等参数。

1.3.3 叶片形态指标

使用浙江托普云农科技股份有限公司生产的叶

面积测量仪测量叶面积、叶长及叶宽。

1.4 数据分析

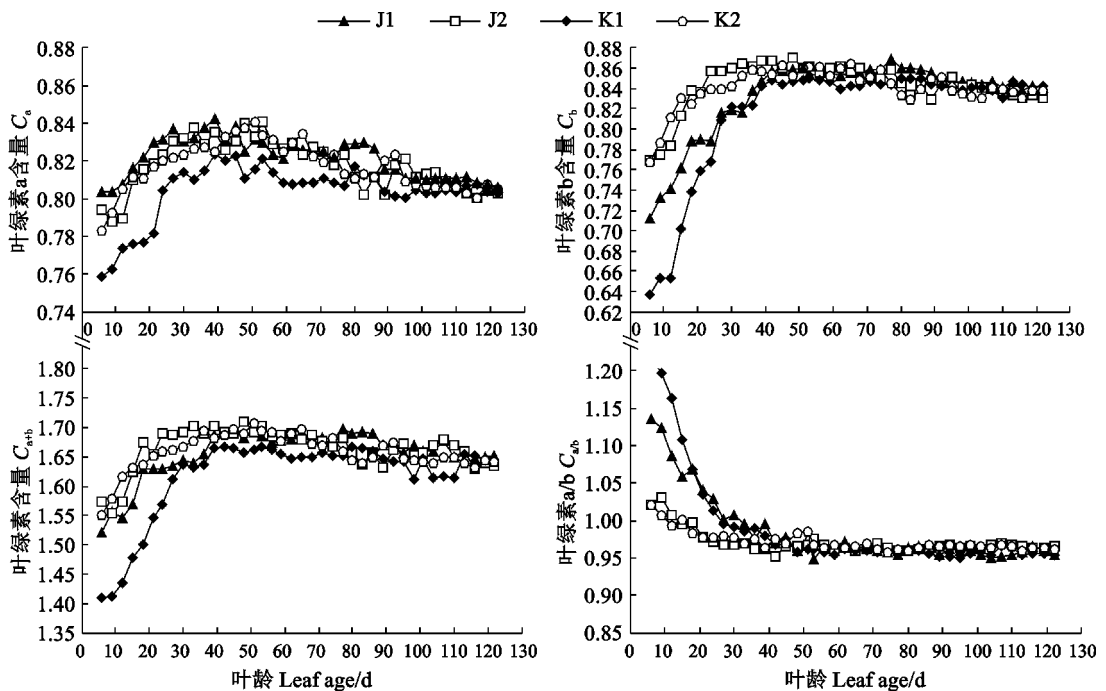
利用 SPSS 20 统计软件进行方差分析,Office 2021 进行数据处理与制图。

2 结果与分析

2.1 温室栽培对软枣猕猴桃叶片叶绿素相对含量动态变化的影响

4 种处理软枣猕猴桃叶片叶绿素 a 相对含量 (C_a)随着叶龄增加均先快速升高后保持稳定,再逐步降低(图 1)。其中,叶龄在 6~40 d, C_a 迅速升高,在此期间‘佳绿’露地栽培>‘佳绿’温室栽培>‘魁绿’温室栽培>‘魁绿’露地栽培;叶龄在 40~75 d,温室栽培的 2 个品种逐步高于露地栽培;但在 75 d 后, C_a 出现下降趋势,直至 95 d 左右曲线趋于平缓。

4 种处理叶片叶绿素 b 相对含量 (C_b)在叶龄 6~40 d 均呈上升趋势,2 个品种在此期间表现为温室栽培始终高于露地栽培,在叶龄 40 d 后趋于平稳一致(图 1)。叶片叶绿素相对含量 (C_{a+b})变化趋势与 C_b 较为一致,在叶龄 6~70 d,表现为温室栽培高于露地栽培(图 1)。



J1、J2、K1、K2 依次对应露地栽培‘佳绿’、温室栽培‘佳绿’、露地栽培‘魁绿’、温室栽培‘魁绿’。下同。

图 1 软枣猕猴桃叶片叶绿素相对含量动态变化差异

J1, J2, K1, and K2 correspond to ‘Jialv’ in open field, ‘Jialv’ in greenhouse, ‘Kuilv’ in open field, and ‘Kuilv’ in greenhouse, respectively. The same as below.

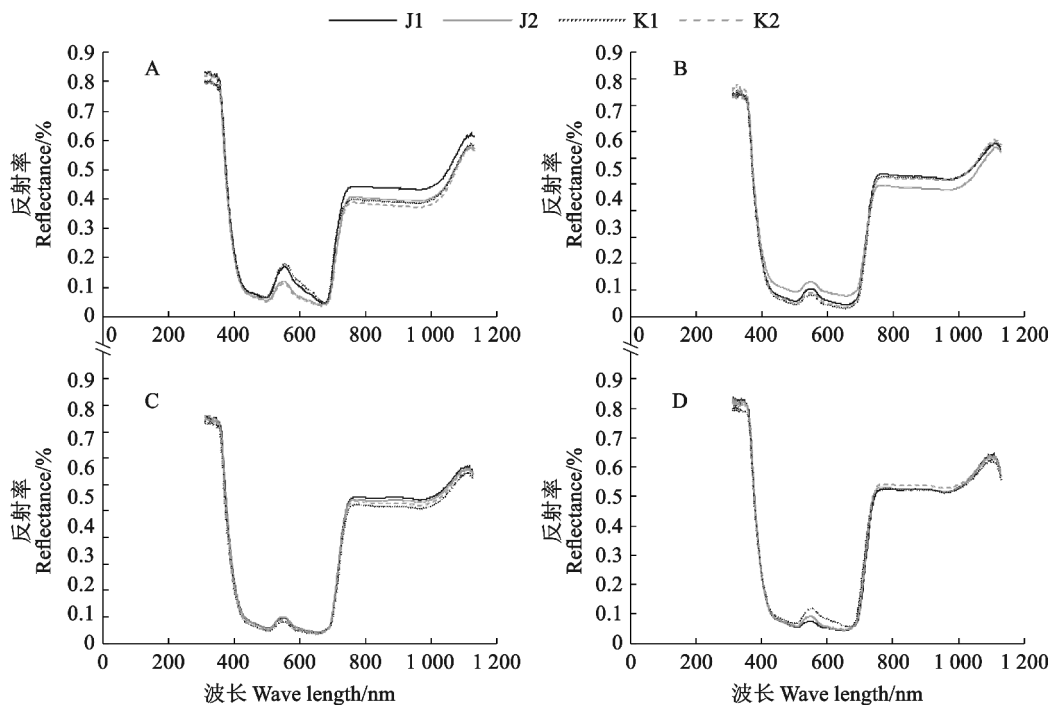
Fig.1 Differences in dynamic changes of relative chlorophyll content in leaves of *A. arguta*

4种处理叶片叶绿素 a/b ($C_{a/b}$) 随着叶龄的变化趋势与 C_a 、 C_b 、 C_{a+b} 表现相反, 总体呈逐渐下降趋势, 并在叶龄 6~40 d 迅速下降, 在此过程中温室栽培品种降幅显著小于露地栽培品种, 在叶龄 40 d 后趋于平稳一致(图 1)。以上结果说明温室栽培下 2 个品种的叶片色素含量与露地栽培差异显著, 且叶绿素 b 含量显著升高, 叶片受到温室光照条件的限制。

2.2 温室栽培对软枣猕猴桃叶片光谱反射率的影响

在现蕾期、盛花期、果实生长期与果实成熟期 4 个不同物候期, 对软枣猕猴桃叶片在 310~1130 nm 间的光谱反射率分析结果(图 2)可知, 4 个处理表现具有较大差异。其中, 在现蕾期, 露地栽培品种

光谱反射率在 550~680 nm 区段显著高于温室栽培, 在 750~1100 nm 区段内则为露地栽培的‘佳绿’显著高于其余 3 种处理; 但当处于盛花期时, 温室栽培的‘佳绿’光谱反射率在 550~680 nm 区段显著高于 3 种处理, 在 750~1100 nm 区段反而显著低于另外 3 种处理; 当过渡到果实生长期时, 4 种处理光谱反射率在 550~680 nm 间无明显差异, 在 750~1100 nm 区段较为一致; 在果实成熟期时, 露地栽培的‘魁绿’在 550~680 nm 区段光谱反射率最高, 温室栽培的‘魁绿’在 750~1100 nm 区段光谱反射率最高。以上结果说明, 不同环境下叶片的光谱反射率在生长前期差异较大, 在后期差异较小, 从一定程度上反映出叶片光形态建成的时间。



A、B、C、D 分别代表现蕾期、盛花期、果实生长期与果实成熟期。

图 2 不同物候期软枣猕猴桃叶片光谱反射率差异

A, B, C, and D represent squaring stage, full-bloom stage, fruit growth stage, and fruit ripening stage, respectively.

Fig. 2 Differences in spectral reflectance of *A. arguta* leaves at different phenological periods

2.3 温室栽培对软枣猕猴桃叶绿素荧光参数动态变化的影响

软枣猕猴桃叶片 j 点的相对可变荧光值 (V_j) 随叶龄增加呈先迅速下降后逐步降低的变化趋势, 在叶龄 6~24 d 表现为露地栽培品种高于温室品种, 当叶龄到达 24 d 后则温室栽培品种均显著高于露地栽培品种(图 3); 叶片单位反应中心捕获的光能 (TR_0/RC) 在叶龄 6~24 d 明显以露地栽培‘魁绿’

最高, 当叶龄到达 24 d 后整体表现为温室栽培品种高于露地栽培品种, 同步呈波浪式变化(图 3)。叶片性能指数 (PI_{jbs}) 在叶龄 6~24 d 明显以露地栽培‘魁绿’最低, 但在叶龄 24~36 d, 露地栽培的 2 个品种迅速升高并显著高于温室栽培品种, 而温室栽培品种则在 53 d 叶龄时有较小幅度升高, 随后 4 种处理呈波动式变化(图 3); 在整个软枣猕猴桃叶片生长发育期间, 温室栽培品种单位面积的热耗散 (DI_0/CS_m)

均显著高于露地栽培品种,并且与上述 3 种参数相似,在 24 d 叶龄后达到相对稳定的状态(图 3)。以上结果说明温室栽培的软枣猕猴桃叶片受到光照、温度的影响,表现为光合性能指数的降低与热耗散的升高。

同时,在软枣猕猴桃现蕾期,叶片叶绿素荧光参数中除部分比活性参数外,温室栽培的 1 个品种均显著高于相应的露地栽培品种,而且差异较大(4, A);当物候期为盛花期时(图 4, B),只有性能指数 PI_{abs} 为露地栽培品种较高,其余指标均被温室栽培的品种包裹其中,即均以相应的温室栽培品种较高;

在果实生长期时(图 4, C),与盛花期较为相似,表现为露地栽培的 PI_{abs} 较高,同时温室栽培的其余参数相较上一时期均有一定升高,1 种环境下差异较小;到达果实成熟期时(图 4, D),露地栽培的 PI_{abs} 仍较高,但此时单位反应中心的比活性参数差异较大,温室栽培单位反应中心吸收、捕获、传递、耗散的光能均高于露地栽培,其余参数无显著变化。以上结果表明,现蕾期正处于叶片光形态建成时期,盛花期至果实生长期的荧光参数较为稳定,当果实成熟时,荧光参数变化较大,并主要体现在单位反应中心的比活性参数上。

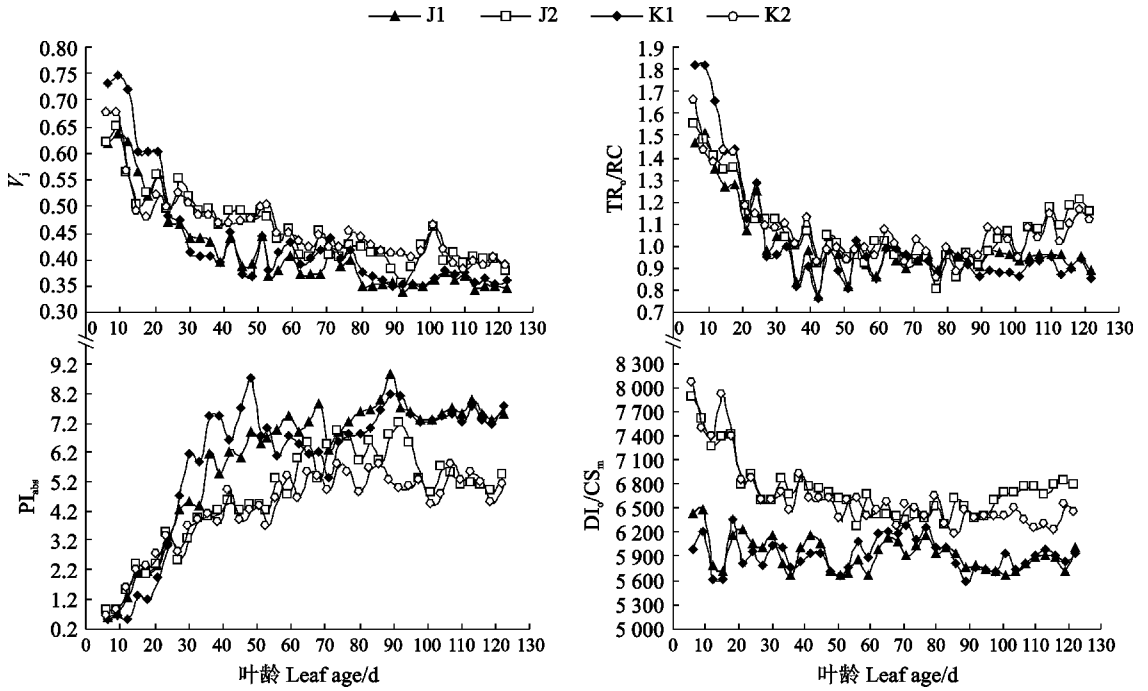
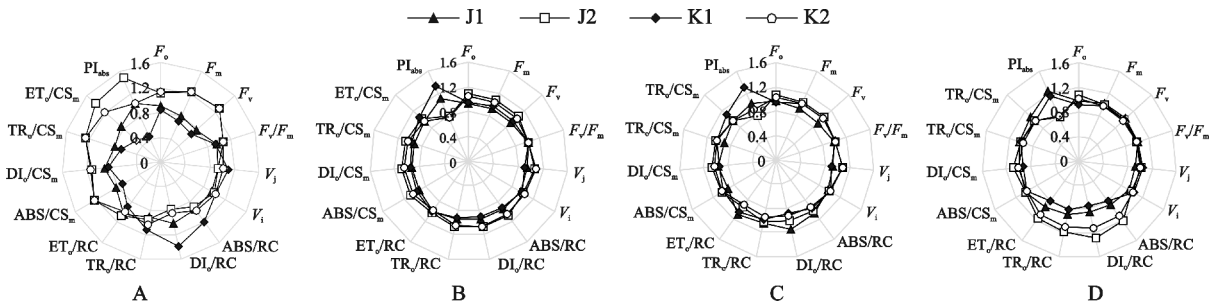


图 3 软枣猕猴桃叶片叶绿素荧光参数动态变化差异

Fig. 3 Differences in dynamic changes of chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *A. arguta*



A, B, C, D 分别代表现蕾期、盛花期、果实生长期与果实成熟期。

图 4 不同物候期软枣猕猴桃叶绿素荧光标准化数据、比活性参数及性能指数的差异

A, B, C, and D represent squaring stage, full-bloom stage, fruit growth stage, and fruit ripening stage, respectively.

Fig. 4 Differences in chlorophyll fluorescence normalized data, specific fluxes, and partial performances of *A. arguta* at different phenological stages

2.4 温室栽培对软枣猕猴桃叶片形态的影响

表 1 显示,温室栽培软枣猕猴桃‘佳绿’的叶面积、叶长均显著高于相应露地栽培,增幅分别为 12.93%、15.64%,而温室栽培对叶宽的影响较小;温室栽培‘魁绿’的叶面积、叶宽、叶长与露地相比均无显著差异,但叶面积、叶长仍较露地栽培高出 4.54%、10.90%。两品种叶形指数受环境影响均较小,不同栽培环境间均无显著差异。

2.5 软枣猕猴桃叶片 JIP-tset 参数 PCA 聚类分析

对软枣猕猴桃现蕾期(图 5, A)叶片进行叶绿素荧光参数测定,通过对所选的 JIP-tset 参数进行主成分分析(PCA),结果形成了分离较好的 4 个簇(Cluster),其中 2 个位于 PC1(Cluster2、4)上,2 个位于 PC2(Cluster1、3)上。每一组参数描述不同的光合生理过程,分别为光能的捕获吸收阶段(Cluster1)、PS II 反应中心性能(Cluster2)、电子传递链末

端性能(Cluster3)、受体侧电子传递能力及光化学阶段(Cluster 4)。PC1 代表电子传递能力,PC2 代表 PS II 反应中心对光能的吸收捕获能力。对不同栽培环境下 2 个品种进行聚类发现,露地栽培的‘佳绿’集中在 Cluster1 附近,具有较高的捕获吸收光能的能力;温室栽培的‘佳绿’集中在 Cluster1 与 Cluster4 中间,具有良好的光能捕获吸收与电子传递能力;露地栽培的‘魁绿’集中在 Cluster2 与 Cluster3 中间,但 PC1 与 PC2 值较低,综合表现较差;温室栽培的‘魁绿’集中在 Cluster4 附近,且 PC1 值较高,具有较强的电子传递能力。2 个栽培环境下‘佳绿’整体分布在坐标系的上半部,PC2 值较高,对光能的捕获吸收能力较强,‘魁绿’的表现与‘佳绿’相反;而温室栽培的 2 个品种则分布在坐标系的右半部,PC1 值较高,电子传递能力较强,露地栽培品种的表现则与之相反。

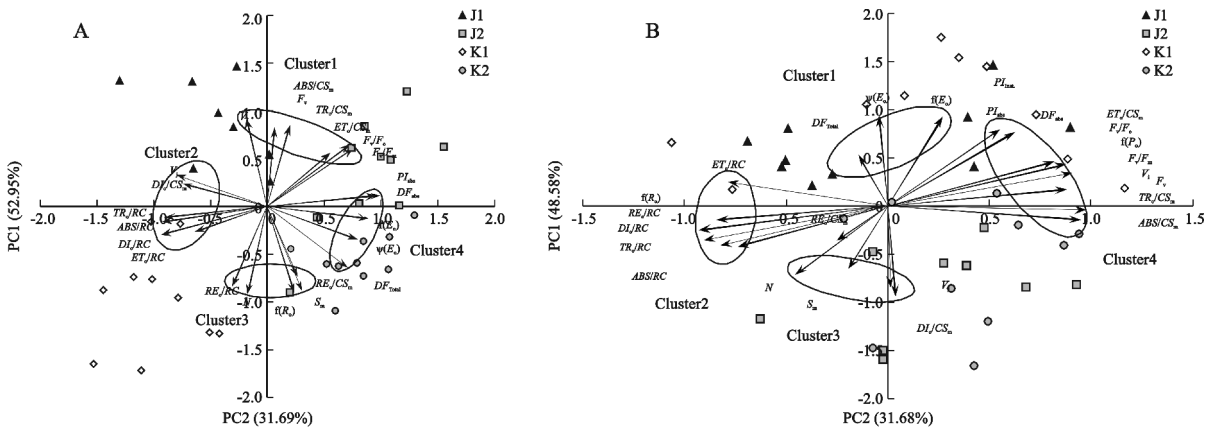
表 1 软枣猕猴桃叶片形态相关参数统计

Table 1 Statistics of related parameters of leaf morphology of *A. arguta*

种质名称 Varieties	栽培环境 Ambient	叶面积 Leaf area/mm ²	叶宽 Leaf width/mm	叶长 Leaf length/mm	叶形指数 Leaf shape index
佳绿 Jialv	露地 Open field	8189.50±311.23b	88.57±1.89a	116.55±4.81b	1.30±0.05ab
	温室 Greenhouse	9248.27±239.99a	93.06±1.70a	134.78±4.36a	1.49±0.06a
魁绿 Kuiliu	露地 Open field	7675.43±436.32b	91.67±2.48a	105.97±5.76b	1.15±0.09b
	温室 Greenhouse	8023.67±384.43b	92.21±1.78a	117.52±3.76b	1.28±0.03ab

注:同列不同小写字母表示在 0.05 水平显著差异。

Note: Different small letters within same column indicate significant differences at 0.05 level.



A、B 分别代表现蕾期与果实生长期。

图 5 不同物候期软枣猕猴桃叶片 JIP-tset 参数 PCA 聚类分析的差异

A and B represent squaring stage and fruit growth stage, respectively.

Fig. 5 Differences in PCA cluster analysis of JIP-tset parameters in leaves of *A. arguta* at different phenological stages

同时,对果实生长期(图 5, B)叶绿素荧光参数的 PCA 聚类分析发现,与显蕾期相比, V_j 、 DI_o/CS_m 能

量分配比率参数(φ_{E_o} 、 ψ_{E_o})、以单位材料面积为基础的推动力(DF_{Total})等参数转移至 PC2 上,单位面积

吸收的光能 (ABS/CS_m)、单位面积捕获的光能 (TR_o/CS_m)、单位面积电子传递的量子产额 (ET_o/CS_m) 等参数转移至 PC1 上,且 φ_{E_o} 、 ψ_{E_o} 、 DF_{Total} 组成新的簇 (Cluster1) 位于 PC2 上,表明该生育期叶片光能的吸收捕获及电子传递能力发生改变。在果实生长期的 PCA 分析中,PC1 代表 PS II 反应中心对光能的吸收捕获能力,PC2 代表电子的传递能力。对 4 个处理进行聚类发现,离散程度较大,但露地栽培的 2 个品种分布在坐标系上半部,PC2 值较高,电子传递能力较强,温室栽培品种的表现与之相反,这与现蕾期差异较大。4 个处理的 PC1 值近乎一致,对光能的捕获吸收能力无显著差异。

3 讨 论

光合能力是植物正常生长发育过程中必要的一环,叶绿素荧光即反映光合作用中的光反应进程。不同的栽培环境下,植物叶绿体中 PS II 的活性会受到一系列环境因子的影响^[16]。其中光照强度的差异会影响叶绿素的含量及叶绿素 a、b 的比例等^[17-19],温、湿度的差异会影响 PS II 反应中心的活性及电子传递链的性能^[20-22],进而影响光反应进程。

3.1 软枣猕猴桃温室栽培对相对叶绿素含量及光形态建成的影响

温室栽培软枣猕猴桃可提前采收、上市,但冬季的日照时长远低于夏季,且温室构造在一定程度上遮挡或减弱光照强度,导致整个生长季内,尤其在萌芽、展叶、新梢伸长期间温室栽培的软枣猕猴桃日照时长显著低于露地栽培,导致温室与露地栽培叶片形态建成的差异。光是一种环境信号,诱导叶绿素生物合成。植物在弱光环境下的叶绿素含量比强光环境下高^[23],软枣猕猴桃 2 个品种在 6~40 d 叶龄间,温室栽培的叶绿素 a+b 含量均显著高于露地栽培,与前人研究^[24-25]一致;且温室栽培叶绿素 b 含量在前期显著高于露地栽培、叶绿素 a/b 在前期显著低于露地栽培,前人研究已得出叶绿素 b 含量较高的叶片具有阴生叶的性质^[26-27],表明前期较短的日照时长及弱光条件影响了软枣猕猴桃叶片的光形态建成。但温室栽培的‘佳绿’与‘魁绿’在部分指标稍有区别,可能是由于品种或树势差异导致的。而在 40 d 叶龄后,温室内外栽培品种叶片的相对叶绿素含量趋近一致,由此可知软枣猕猴桃萌芽期至花期这段物候期是叶片光形态建成的关键时期,花期过后叶片形态建成基本完毕,受环境影响较小。对 4 个物候期软枣猕猴桃叶片的光谱反射率分析结果

同样表明,在现蕾期和花期时,2 种栽培环境间叶片在 550~680 nm、750~1 100 nm 区段的反射率差异较大,但在果实生长期无明显差异。

3.2 软枣猕猴桃温室栽培对叶绿素荧光参数的影响

环境影响植物叶片的形态建成,叶绿素荧光参数可以反映叶片受环境影响下的状态,以探究植物在温室和露地环境下对各种非生物和生物胁迫的反应^[28-29]。目前已有前人利用叶绿素荧光技术对不同环境下叶片的 PS II、PS I 初级光化学反应阶段进行比较^[30]。温室环境是多因素协同影响下的复杂环境,在相同的物候期下,温室前期较露地具有高温、高湿、弱光等特点,这些因素同时影响并改变叶片的光合特性^[31]。本研究对软枣猕猴桃叶片叶绿素荧光参数进行动态调查发现,叶片在 6~24 d 叶龄间荧光参数变化剧烈,24~40 d 叶龄间变化平稳,在 40 d 叶龄后围绕稳定值呈波动式上下变化,这与叶绿素含量的变化趋势^[32]较为一致,再次印证软枣猕猴桃花期之前为光形态建成的关键时期。

此外, V_j 为 2 ms 时有活性的反应中心关闭程度,研究表明其值与叶片受胁迫程度呈正相关,形态建成后温室软枣猕猴桃 V_j 值远高于露地,这与李中瀚等^[33]的研究结果相似。本研究中温室软枣猕猴桃叶片 TR_o/RC 在整个生长季内也较露地栽培高,这可能与较高的叶绿素 b 含量有关,受弱光环境的影响,捕光色素分子增加导致 TR_o/RC 较高,与前人对紫堇属植物的研究^[26]一致,但捕获较多的光能并不意味着较高的光能利用效率^[34]。本研究通过对性能指数 PI_{abs} 测定可知,在叶片发育前期温室与露地栽培间差异较小,叶龄 24 d 后露地栽培的 PI_{abs} 呈断崖式上升,稳定后其高于温室栽培,与李伟等^[35]对牡丹的研究一致。温室内软枣猕猴桃较高的 TR_o/RC 与较低的 PI_{abs} 说明其叶片捕获吸收的光能除电子传递外,可能由于热耗散出现了大量的散失,在整个生长季内温室栽培的 DI_o/CS_m 远高于露地栽培,表明软枣猕猴桃叶片的光合特性会受环境影响,其叶片始终维持较高的热耗散来保证光系统免受活性氧积累的影响,这与前人研究^[36]一致。

由 JIP-test 参数 PCA 聚类分析可知,软枣猕猴桃现蕾期与果实生长期 PC1 与 PC2 意义明显不同,且 2 个品种在归一后平面的聚合位置及离散程度有较大差异,在光形态建成前露地与温室的‘佳绿’共同显示了较强的光能捕获吸收能力,而温室栽培的两个品种表现出较高的电子传递能力;在光形态建成后,露地栽培的 2 个品种则共同表现出较强的电

子传递能力,而温室栽培的 2 个品种受叶片结构的影响,导致电子传递能力下降,使光合性能低于露地栽培。

4 结 论

软枣猕猴桃在温室与露地栽培下具有不同的表现。首先表现为叶绿素含量的变化,温室栽培的叶片叶绿素 b 含量显著高于露地栽培,且叶绿素 a/b 的比值显著低于露地栽培,说明光照对其影响较大;其次表现在叶绿素荧光参数的变化,温室栽培的品

种叶片光合性能指数降低,表明其光合能力下降,另外捕获的光能较高,但传递到光反应中心的较少,大部分用于热耗散阶段,是温室栽培软枣猕猴桃光合能力降低的原因之一;最后温室栽培品种的叶面积增加,倾向于阴生植物特性,与叶绿素含量、光捕获能力的变化相同,同时有利于散热。本研究虽已明确温室栽培对软枣猕猴桃叶片形态及叶绿素荧光特性的影响,但由于试材限制,仅对‘佳绿’与‘魁绿’2 个品种进行研究,后续将对资源圃中剩余品种进行温室栽培试验,进行进一步深入探究。

参考文献:

- [1] 艾军. 中国软枣猕猴桃种质资源[M]. 北京: 中国农业出版社, 2023.
- [2] 艾军. 软枣猕猴桃栽培与加工技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2014.
- [3] 许丽文, 秦红艳, 王衍莉, 等. 软枣猕猴桃成分分析及润肠通便功效的研究[J]. 特产研究, 2023, 45(3): 18-23.
XU L W, QIN H Y, WANG Y L, *et al.* Component analysis of *Actinidia arguta* and study on its effect of moi-stening intestines and defecating[J]. *Special Wild Economic Animal and Plant Research*, 2023, 45(3): 18-23.
- [4] 方金豹, 钟彩虹. 新中国果树科学研究 70 年: 猕猴桃[J]. 果树学报, 2019, 36(10): 1352-1359.
FANG J B, ZHONG C H. Fruit scientific research in New China in the past 70 years: Kiwifruit[J]. *Journal of Fruit Science*, 2019, 36(10): 1352-1359.
- [5] 赵凤军. 软枣猕猴桃温室栽培技术[J]. 北方果树, 2020(6): 24-26.
ZHAO F J. Cultivation techniques of *Actinidia arguta* in greenhouse[J]. *Northern Fruits*, 2020(6): 24-26.
- [6] 石广丽, 艾军, 秦红艳, 等. 不同软枣猕猴桃资源的需冷量[J]. 北方园艺, 2018(16): 81-84.
SHI G L, AI J, QIN H Y, *et al.* Chilling requirement of different *Actinidia arguta* [J]. *Northern Horticulture*, 2018 (16): 81-84.
- [7] XING K X, NIINEMETS Ü, RENGEL Z, *et al.* Global patterns of leaf construction traits and their covariation along climate and soil environmental gradients[J]. *The New Phytologist*, 2021, 232(4): 1648-1660.
- [8] FOTIS A T, CURTIS P S. Effects of structural complexity on within-canopy light environments and leaf traits in a northern mixed deciduous forest[J]. *Tree Physiology*, 2017, 37(10): 1426-1435.
- [9] OSPINA CALVO B, PARAPUGNA T L, LAGORIO M G. Variability in chlorophyll fluorescence spectra of eggplant fruit grown under different light environments; A case study[J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 2017, 16(5): 711-720.
- [10] HIKOSAKA K. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence and photochemical reflectance index in photoinhibited leaves [J]. *Functional Plant Biology: FPB*, 2021, 48(8): 815-826.
- [11] LIN H H, LIN K H, JIANG J Y, *et al.* Comparisons between yellow and green leaves of sweet potato cultivars in chlorophyll fluorescence during various temperature regimes under high light intensities [J]. *Scientia Horticulturae*, 2021, 288: 110335.
- [12] PUGLIELLI G, VARONE L, GRATANI L, *et al.* Specific leaf area variations drive acclimation of *Cistus salvifolius* in different light environments[J]. *Photosynthetica*, 2017, 55 (1): 31-40.
- [13] 郭建辉, 王振兴, 孙丹, 等. 不同光照强度对两份五味子资源 PS II 活性的影响[J]. 西南农业学报, 2022, 35(12): 2788-2793.
GUO J H, WANG Z X, SUN D, *et al.* Effect of different light intensity on PS II activity of two resources of *Schisan-dra chinensis*[J]. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences*, 2022, 35(12): 2788-2793.
- [14] BLACKBURN G A. Spectral indices for estimating photosynthetic pigment concentrations; A test using senescent tree leaves[J]. *International Journal of Remote Sensing*, 1998, 19(4): 657-675.
- [15] STRASSER R J, TSIMILLI-MICHAEL M, SRIVASTAVA A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient[M]// PAPAGEORGIOU G C, Govindjee. Advance in photosynthesis and respiration. Vol. 19: Chlorophyll a fluorescence: A signature of photosynthesis. Dordrecht: Springer Netherlands, 2004: 321-362.
- [16] 朱学慧, 张雯, 马云龙, 等. 不同生态环境下葡萄光合特性差异性[J]. 新疆农业科学, 2023, 60(8): 1913-1921.
ZHU X H, ZHANG W, MA Y L, *et al.* Effects of high temperature stress on photosynthetic characteristics of grape [J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2023, 60(8): 1913-1921.
- [17] 黄永健, 崔建军, 陈心怡, 等. 异枝江蓠对温度和光照强度的光合生理响应[J]. 南方水产科学, 2023, 19(4): 139-147.

- HUANG Y J, CUI J J, CHEN X Y, *et al.* Photophysiological responses of *Gracilariopsis bailinae* to temperature and light intensity[J]. *South China Fisheries Science*, 2023, 19(4): 139-147.
- [18] 张瑞洁, 贺忠群, 刘雨杭, 等. 植物工厂中光强对番杏生长发育及品质的影响[J]. 西北农业学报, 2022, 31(7): 886-892.
- ZHANG R J, HE Z Q, LIU Y H, *et al.* Effect of light intensity on growth and quality of *Tetragonia tetragonoides* (Pall.) Kuntze in plant factory[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2022, 31(7): 886-892.
- [19] 周璇. 光照时长与光照强度对叶用莴苣生长及生理特性的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2023.
- [20] 张琛, 刘辉, 郗笃隽, 等. 短期高温下 6 个品种甜樱桃幼苗耐热性比较[J]. 中国南方果树, 2023, 52(2): 147-152.
- ZHANG C, LIU H, XI D J, *et al.* Comparison of heat tolerance of six sweet cherry seedlings under short-term high temperature[J]. *South China Fruits*, 2023, 52(2): 147-152.
- [21] 罗文秀, 米琪, 陆尤, 等. 温度升高对灯盏花光合生理特性的影响[J]. 北方园艺, 2023(22): 108-115.
- LUO W X, MI Q, LU Y, *et al.* Effects of temperature rise on photosynthetic physiological characteristics of *Erigeron breviscapus*[J]. *Northern Horticulture*, 2023(22): 108-115.
- [22] 付一峰, 张泽锦, 唐丽. 避雨栽培对四川盆地春季茄子光合电子传递、产量及品质的影响[J]. 中国瓜菜, 2023, 36(8): 12-18.
- FU Y F, ZHANG Z J, TANG L. Effects of rain-shelter cultivation on photosynthetic electron transport, yield and quality of eggplant in spring in Sichuan Basin[J]. *China Cucurbits and Vegetables*, 2023, 36(8): 12-18.
- [23] 许申平, 袁秀云, 张燕, 等. 温度与光照强度对蝴蝶兰光合生理与花序发育的影响[J]. 浙江农业学报, 2023, 35(10): 2389-2397.
- XU S P, YUAN X Y, ZHANG Y, *et al.* Effects of temperature and light intensity on photosynthetic physiology and axillary bud development of flower stalk in *Phalaenopsis* [J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2023, 35(10): 2389-2397.
- [24] 李玉莲. 不同设施类型对冬枣生长发育及果实性状的影响[D]. 太谷: 山西农业大学, 2022.
- [25] 苏泽阳, 杨再强, 龙宇芸, 等. 寡照条件下补光频率对番茄幼苗叶片光合特性的影响[J]. 中国农业气象, 2022, 43(9): 720-731.
- SU Z Y, YANG Z Q, LONG Y Y, *et al.* Effect of light supplementation frequency on photosynthetic characteristics of tomato seedling leaves under weak light[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2022, 43(9): 720-731.
- [26] 王亚楠, 董丽娜, 丁彦芬, 等. 遮阴对 4 种紫萁属植物光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2020, 31(3): 769-777.
- WANG Y N, DONG L N, DING Y F, *et al.* Effects of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of four *Corydalis* species[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(3): 769-777.
- [27] 唐星林, 姜姜, 金洪平, 等. 遮阴对闽楠叶绿素含量和光合特性的影响[J]. 应用生态学报, 2019, 30(9): 2941-2948.
- TANG X L, JIANG J, JIN H P, *et al.* Effects of shading on chlorophyll content and photosynthetic characteristics in leaves of *Phoebe bournei*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(9): 2941-2948.
- [28] MUNIZ C R, FREIRE F C O, VIANA F M P, *et al.* Monitoring cashew seedlings during interactions with the fungus *Lasiodiplodia theobromae* using chlorophyll fluorescence imaging[J]. *Photosynthetica*, 2014, 52(4): 529-537.
- [29] WONG S L, HUANG M Y, CHEN C W, *et al.* Light induction of nonphotochemical quenching, CO₂ fixation, and photoinhibition in woody and fern species adapted to different light regimes[J]. *Photosynthetica*, 2014, 52(2): 272-280.
- [30] MATHUR S, JAIN L, JAJOO A. Photosynthetic efficiency in sun and shade plants[J]. *Photosynthetica*, 2018, 56(1): 354-365.
- [31] 王振兴, 艾军, 陈丽, 等. 软枣猕猴桃叶片光系统 II 活性对不同温度的响应[J]. 西北植物学报, 2015, 35(2): 329-334.
- WANG Z X, AI J, CHEN L, *et al.* Activity of photosystems II in leaves of *Actinidia arguta* under different temperature treatments [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(2): 329-334.
- [32] 尤佳玲. ‘黑比诺’葡萄不同叶龄叶片形态结构和功能变化及其转录组分析[D]. 扬州: 扬州大学, 2023.
- [33] 李中瀚, 张成超, 翟衡, 等. 不同葡萄品种叶片对温光胁迫的生理响应[J]. 中国果树, 2022(2): 43-47.
- LI Z H, ZHANG C C, ZHAI H, *et al.* Physiological response of different grape variety leaves to combination of temperature and light stress[J]. *China Fruits*, 2022(2): 43-47.
- [34] 李鹏民, 高辉远, RETO J S. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005(6): 559-566.
- LI P M, GAO H Y, RETO J S. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study [J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2005(6): 559-566.
- [35] 李伟, 张辛华, 郝青, 等. 不同区域小气候环境因子对牡丹光合生理的影响[J]. 经济林研究, 2018, 36(1): 99-104.
- LI W, ZHANG X H, HAO Q, *et al.* Effects of different microclimate environment factors on photosynthetic physiology in *Paeonia suffruticosa* [J]. *Nonwood Forest Research*, 2018, 36(1): 99-104.
- [36] 尹敏鹏, 鹿嘉智, 魏雪莹, 等. 适当遮光对高温强光下番茄幼苗叶片光合功能的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2020, 51(1): 43-51.
- YIN Z P, LU J Z, WEI X Y, *et al.* Effects of appropriate shading on photosynthetic function of tomato seedling leaves under high temperature and high light[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2020, 51(1): 43-51.