

高寒地区日光温室延后栽培红地球葡萄的光合特性

杨江山, 常永义

(甘肃农业大学农学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 以高原高寒地区日光温室延后栽培红地球葡萄为试材, 研究了其在果实膨大期、转色期和成熟期光合特性和叶绿素含量的变化。结果表明: 不同物候期红地球葡萄净光合速率(P_n)日变化均呈双峰曲线变化趋势, 有光合午休现象; 从果实膨大期、转色期到成熟期, P_n 日变化的峰值和均值逐渐降低; 膨大期和成熟期 P_n 午休主要是非气孔限制所致, 转色期 P_n 午休主要是气孔限制引起; 日光温室延后葡萄栽培可以极大地提高葡萄 WUE , 冬季低温季节表现更明显; $Chla$ 、 $Chlb$ 和 $Chl(a+b)$ 含量均为膨大期 > 转色期 > 成熟期, 成熟期 $Chlb$ 表现显著下降; P_n 同 $Chlb$ 呈显著正相关关系。

关键词: 高寒区; 日光温室; 延后栽培; 红地球葡萄; 光合特性

中图分类号: S663.101 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7601(2013)04-0124-05

Photosynthetic characteristics of “Red Globe” grape under delayed cultivation in greenhouse in alpine region

YANG Jiang-shan, CHANG Yong-yi

(College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: In fruit enlargement, colouring and maturity period, the changes of photosynthetic characteristics and chlorophyll contents in “Red Globe” grape were studied under delayed cultivation in greenhouse in alpine region. The results showed that the diurnal variation of P_n appeared as double-peak curve and there was a “noon break” phenomenon in all phenophases. The peak and average value of diurnal P_n reduced gradually from fruit enlargement, colouring to maturity period. The “noon break” phenomenon in fruit enlargement and maturity period was mainly caused by non-stomatal limitation, but that in colouring period was mainly caused by stomatal limitation. Delayed cultivation in greenhouse could remarkably increase WUE of grape, which was more effective when the temperature was low in winter. The contents of $Chla$, $Chlb$ and $Chl(a+b)$ were wholly ordered as: enlargement period > colouring period > maturity period, and the content of $Chlb$ reduced significantly in maturity period. There was a significant positive relationship between P_n and $Chlb$ content.

Keywords: alpine region; greenhouse; delayed cultivation; “Red Globe” grape; photosynthetic characteristics

植物的生长发育与光合作用密切相关, 光合作用是植物干物质积累和产量形成的基础^[1]。光合作用是制约植物生长发育最重要的生理过程, 也是对环境条件变化很敏感的生理过程^[2]。有关葡萄光合作用的研究已有大量报道^[3-7], 主要研究了葡萄不同品种、不同架式、露地和设施促成栽培中葡萄的光合能力、净光合速率及相关生理生态因子日变化规律、净光合速率与生态因子的响应等, 探讨了影响葡萄光合作用的主要限制因子, 提出了提高葡萄光合

效率的管理措施。

日光温室延后栽培葡萄生产是近年来甘肃农业大学在甘肃河西地区、青海和宁夏部分高寒冷凉地区研发推广的创新型葡萄栽培模式, 通过设施环境和葡萄生育期调控, 使葡萄延后到元旦和春节鲜采上市, 经济效益十分显著, 栽培规模和区域迅速扩大, 栽培品种以红地球葡萄为主, 还有少量红宝石无核、摩尔多瓦和秋黑等品种。目前, 虽然葡萄延后栽培技术已经成熟, 但有关高寒冷凉地区设施延后葡

收稿日期: 2012-05-31

基金项目: 甘肃省科技计划资助(1104NKCA079); 农业部公益性行业(农业)科研专项(201203095)

作者简介: 杨江山(1969—), 男, 甘肃古浪人, 教授, 博士, 主要从事果树栽培技术与生理研究。E-mail: yangjs@gsau.edu.cn。

萄栽培生理机制研究尚处于初步阶段,光合特性研究尚未见报道。本试验通过研究设施延后栽培红地球葡萄果实膨大期、转色期和成熟期光合作用和叶绿素含量变化,探索高寒冷凉区设施延后栽培红地球葡萄光合作用规律和影响因素。

1 材料与方法

1.1 试验区概况与试验材料

天祝藏族自治县处于青藏高原、黄土高原和内蒙古高原的交汇地带,属青藏高原东北边缘。试验点为天祝县林技站农业技术示范园,海拔 2 200 m,年均气温 $-0.2^{\circ}\text{C} \sim 4.0^{\circ}\text{C}$,无霜期 130 d,年均降雨量 450 mm,冻土深度 1.8~2.0 m。

试验以设施延后栽培 4 年生盛果期红地球葡萄为试材,株行距 $0.8\text{ m} \times 1.8\text{ m}$,有干双臂“Y”整形。测试植株选择生长中庸、长势一致、无病虫害植株 10 株,单株留葡萄 7 穗,每穗疏留果 50 粒。

天祝县延后葡萄生产周期为每年 5 月中下旬揭草帘升温发芽,7—8 月揭棚膜露地生长,9 月一次年 1 月上棚膜管理至浆果成熟,次年 2—5 月盖帘降温休眠。

1.2 测定项目

光合特性测定:于果实膨大期(8 月中旬)、转色期(10 月中旬)和成熟期(12 月下旬),用手提式光合测定系统(Lepro + Ultra Compact Photosynthesis System, UK),晴天日光温室揭草帘后,选枝条中部(5 节左右)功能叶片,在自然条件下测定葡萄净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、光合有效辐射(PAR)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和大气 CO_2 浓度(C_a)等光合生理参数日变化,测定间隔 1 小时。每次测定

3 株,每株 3 叶,重复测定 3 次。叶片水分利用效率(WUE)根据公式 $WUE = P_n/Tr$ 计算。

叶绿素含量:采用丙酮乙醇混合液法测定^[8]。

1.3 数据整理

利用 Excel、DPS 软件对试验数据进行整理和差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 日光温室延后栽培红地球葡萄 P_n 日变化

图 1 结果显示,高寒地区日光温室延后红地球葡萄叶片 P_n 日变化在果实膨大期、转色期和成熟期均呈现双峰“午休”曲线,早晨随着 PAR 升高 P_n 迅速升高,在 11:30、10:30 和 11:30 左右分别出现果实膨大期、转色期和成熟期的 P_n 高峰值;随后 PAR 增加, P_n 下降,膨大期、转色期和成熟期 PAR 分别于中午 13:30、12:30 和 13:30 左右最高时, P_n 则分别达到低谷值;然后 PAR 持续下降,而不同时期 P_n 小幅回升后逐渐下降,膨大期、转色期和成熟期 P_n 分别在 15:30、14:30 和 14:30 左右达到次高峰值。膨大期和转色期“午休”现象明显,成熟期“午休”不明显,膨大期和转色期 P_n 两高峰值明显高于成熟期。膨大期、转色期和成熟期 P_n 日平均值分别为 5.532 、 4.279 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 2.383 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,膨大期 P_n 日平均值较转色期和成熟期分别高出 29.291% 和 132.169%,转色期较成熟期高出 79.572%;膨大期、转色期和成熟期 PAR 日平均值分别为 1069.873 、 378.539 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 262.150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,膨大期 > 转色期 > 成熟期。就日平均值而言, PAR 高的时期, P_n 较高。

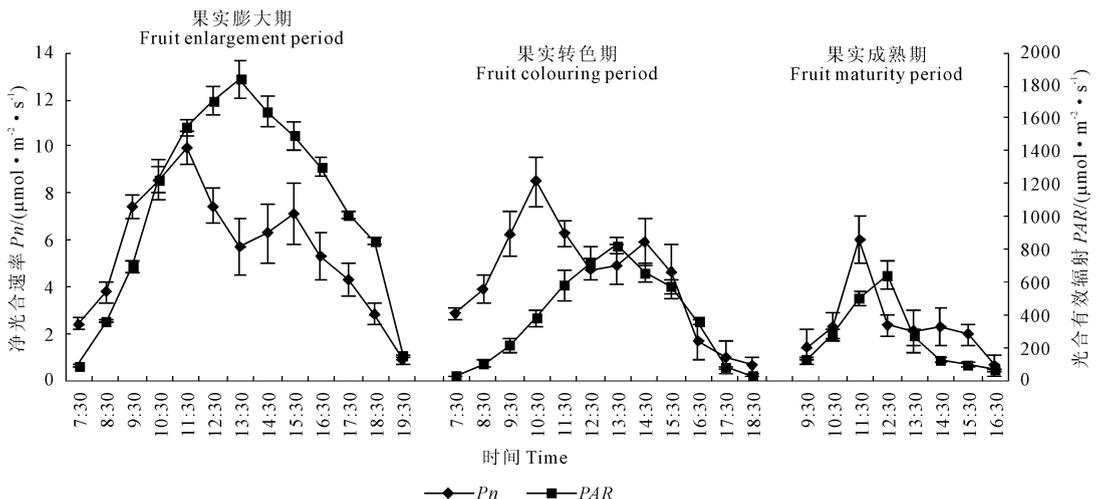


图 1 不同物候期日光温室红地球葡萄 P_n 日变化

Fig. 1 Diurnal change of P_n in leaves of “Red Globe” grape in greenhouse in different phenophases

2.2 延后栽培红地球葡萄 C_i 和 C_a 日变化

图 2 表明,延后栽培红地球葡萄果实膨大期揭棚膜露地生长,环境和胞间 CO_2 浓度早晨较高, C_a 在 9:30 后基本处于平缓水平, C_i 在下降到 12:30 后逐渐升高。果实转色期和成熟期上膜管理,早晨 C_a 和 C_i 浓度较高,然后随葡萄光合作用的增强, C_a 和

C_i 迅速下降,中午 12:30 达到最低,随后又逐渐上升,其中成熟期 C_a 和 C_i 上升趋势明显。膨大期、转色期和成熟期叶片 C_i 日平均值分别为 273.473、365.604 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和 363.299 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, C_a 日平均值分别为 366.853、484.287 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和 521.822 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

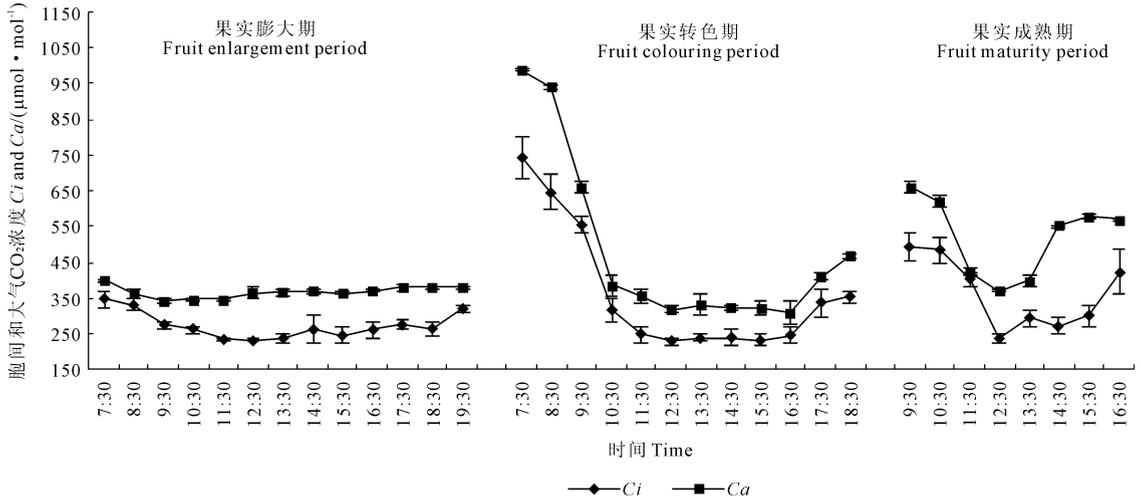


图 2 不同物候期日光温室红地球葡萄 C_i 和 C_a 日变化

Fig.2 Diurnal change of C_i and C_a in leaves of "Red Globe" grape in greenhouse in different phenophases

2.3 延后栽培红地球葡萄叶片 G_s 日变化

试验中不同物候期红地球葡萄叶片 G_s 日变化也表现了双峰曲线变化趋势(见图 3),早晨 G_s 迅速升高,达到高峰值后下降,中午达到低谷值,随后又上升到次高峰值,以后持续降低,转色期变化趋势最明显。膨大期、转色期和成熟期叶片 G_s 上午高峰值分别出现在 10:30、10:30 和 11:30 左右,次高峰值出现在 15:30、15:30 和 13:30 左右,低谷值出现在 13:30、12:30 和 12:30 左右。上午膨大期 G_s 高峰值出现比 P_n 高峰值早 1 小时,转色期和成熟期 G_s 和 P_n 高峰值同时出现;下午 G_s 和 P_n 次高峰值同时出现,转色期和成熟期次高峰值 G_s 较 P_n 均早 1 小时出现;膨大期和转色期 G_s 与 P_n 低谷值同时出现,成熟期 G_s 低谷值较 P_n 早 1 小时。膨大期、转色期和成熟期叶片 G_s 日平均值分别为 0.167、0.152 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 0.043 $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,膨大期较转色期和成熟期分别高 9.696% 和 292.313%,转色期较成熟期高 257.636%。

2.4 延后栽培红地球葡萄叶片 T_r 日变化

3 个物候期红地球葡萄叶片 T_r 日变化也表现了双峰曲线变化趋势(见图 4),膨大期、转色期和成熟期叶片 T_r 上午高峰值分别出现在 10:30、11:30 和 11:30 左右,下午高峰值出现在 14:30、15:30 和 13:30 左右,低谷值分别出现在中午 13:30、12:30 和

12:30 左右。膨大期下午 T_r 高峰值大于上午,转色期和成熟期 T_r 上午高峰值大于下午。膨大期、转色期和成熟期叶片 T_r 日平均值分别为 5.311、2.146 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 0.994 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,膨大期较转色期和成熟期高 147.489% 和 434.202%,转色期较成熟期高 115.849%。说明高温季节露地生长红地球葡萄叶片 T_r 较高,低温季节 T_r 逐渐降低。

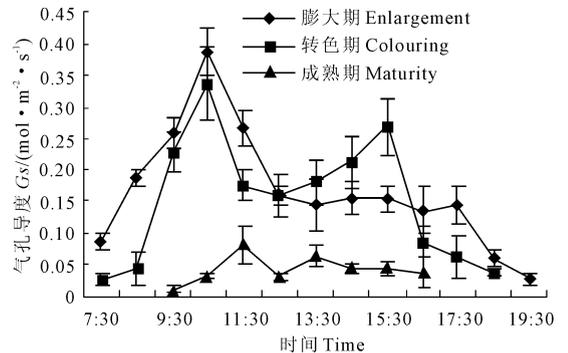


图 3 不同物候期日光温室红地球葡萄 G_s 日变化

Fig.3 Diurnal change of G_s in leaves of "Red Globe" grape in greenhouse in different phenophases

2.5 延后栽培红地球葡萄叶片 WUE 日变化

由图 5 可知,红地球葡萄叶片露地生长果实膨大期早上 WUE 值明显低于温室生长转色期和成熟期,转色期和成熟期早上 WUE 值较高,然后迅速下

降,而膨大期下降缓慢,11:30 后各物候期葡萄叶片 WUE 变化均呈平缓波折变化趋势。膨大期、转色期和成熟期葡萄叶片 WUE 日平均值分别为 1.150、3.043 $\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$ 和 3.372 $\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$,成熟期较转色期和膨大期高 10.806%和 193.359%,转色期和膨大期高 164.750%。说明日光温室延后葡萄栽培可以极大提高 WUE ,低温季节表现更明显。

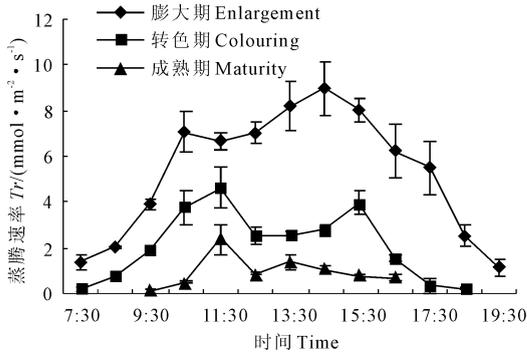


图 4 不同物候期日光温室红地球葡萄 Tr 日变化
Fig.4 Diurnal change of Tr in leaves of "Red Globe" grape in greenhouse in different phenophases

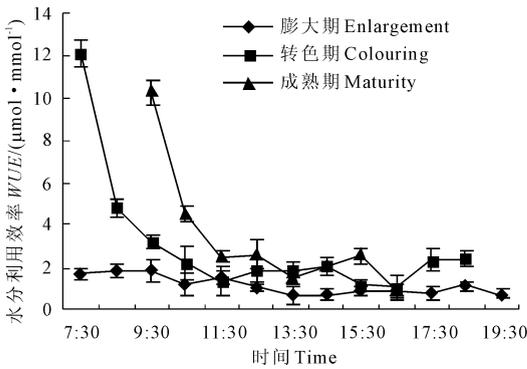


图 5 不同物候期日光温室红地球葡萄 WUE 日变化
Fig.5 Diurnal change of WUE of "Red Globe" grape in greenhouse in different phenophases

2.6 延后栽培红地球葡萄叶片叶绿素含量变化

试验结果显示(见表 1),红地球葡萄叶片中 $Chla$ 、 $Chlb$ 和 $Chl(a+b)$ 含量均为膨大期 > 转色期 > 成熟期,膨大期和转色期叶片中 $Chla$ 和 $Chl(a+b)$ 含量极显著高于成熟期, $Chla$ 分别高 80.000%和 69.613%, $Chl(a+b)$ 分别高 64.041%和 53.978%,膨大期 $Chlb$ 显著高于成熟期,高 25.729%。

表 1 日光温室红地球葡萄叶片叶绿素含量变化/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)
Table 1 Change of chlorophyll contents in leaves of "Red Globe" grape in greenhouse

物候期 Phenophase	叶绿素 a Chla	叶绿素 b Chlb	叶绿素(a+b) Chl(a+b)
果实膨大期 Fruit enlargement period	1.629aA	0.474aA	2.103aA
果实转色期 Fruit colouring period	1.535aA	0.439abA	1.974aA
果实成熟期 Fruit maturity period	0.905bB	0.377bA	1.282bB

注:表中同列不同小写字母表示 $P < 0.05$ 水平显著差异,大写字母表示 $P < 0.01$ 水平显著差异。

Note: Different small letters in the same rows indicate significant difference at $P < 0.05$, and capital letters indicate significant difference at $P < 0.01$.

2.7 延后栽培红地球葡萄影响叶片 Pn 各因子的相关性

通过 3 个物候期与葡萄光合作用相关的各因子相关性分析结果表明(表 2),日光温室红地球葡萄 Pn 与 PAR 、 Tr 、 Gs 和 Chl 含量存在正相关关系,其中与 $Chlb$ 显著正相关,而与 Ci 、 Ca 和 WUE 呈负相关关系。另外, $Chla$ 与 Gs 极显著正相关; $Chl(a+b)$ 与 Gs 显著正相关; $Chl(a+b)$ 与 $Chla$ 显著正相关; WUE 与 PAR 极显著负相关; Tr 与 Ca 显著负相关。

表 2 影响日光温室红地球葡萄叶片 Pn 因子的相关性分析

Table 2 Correlation analysis on factors affecting Pn in leaves of "Red Globe" grape in greenhouse

因子 Factors	Pn	PAR	Ci	Tr	Gs	Ca	WUE	$Chla$	$Chlb$	$Chl(a+b)$
Pn	1									
PAR	0.874	1								
Ci	-0.788	-0.988	1							
Tr	0.929	0.992	-0.960	1						
Gs	0.956	0.693	-0.573	0.779	1					
Ca	-0.918	-0.995	0.967	-1.000*	-0.762	1				
WUE	-0.876	-1.000**	0.987	-0.992	-0.696	0.995	1			
$Chl a$	0.959	0.701	-0.582	0.786	1.000**	-0.769	-0.704	1		
$Chl b$	0.999*	0.851	-0.760	0.911	0.968	-0.900	-0.853	0.971	1	
$Chl a+b$	0.966	0.720	-0.603	0.802	0.999*	-0.786	-0.722	1.000*	0.977	1

注: * 显著相关, ** 极显著相关。Note: * Significant correlation at $P < 0.05$. ** Significant correlation at $P < 0.01$.

3 讨 论

研究表明,在炎热和环境高温季节,日光温室设施延后栽培红地球葡萄 P_n 日变化有着明显的光合午休现象,这一结果同晁无疾等^[3]在温室乍娜和凤凰 51、刘廷松等^[4]在温室红双味、满丽婷等^[6]在露地红地球和张付春等^[7]在红地球、巨峰和里扎马特等葡萄品种上的研究结果一致。但随着季节变化,环境温度和光照强度逐渐降低,设施延后栽培红地球葡萄叶片 P_n 也逐渐减小,尤其下午次高峰值趋于平缓。不同物候期 P_n 日平均值膨大期 > 转色期 > 成熟期。这种变化可能与高原高寒区光照强度的季节变化和低温季节环境温度的快速升降有直接关系。

各物候期延后栽培红地球葡萄 C_i 和 C_a 日变化趋势相似,但露地环境和日光温室环境存在明显差异,设施环境早晨 C_i 和 C_a 明显高于露地,下午升高快,且越到后期升高时间越提前。 C_i 表现了与 P_n 相反的变化规律,但膨大期、转色期和成熟期 P_n 低谷值分别出现在中午 13:30、12:30 和 13:30 左右,而 C_i 低谷值均出现在中午 12:30 左右。叶片 G_s 日变化也与 P_n 变化相似,果实膨大期和转色期中午 G_s 和 P_n 同时出现低谷值,成熟期 G_s 低谷值较 P_n 早 1 小时。果实膨大期 G_s 较 C_i 迟 1 小时出现低谷值,转色期和成熟期 G_s 和 C_i 同时达到低谷值。许大全^[9]认为,造成植物叶片净光合速率日间降低的植物自身因素有气孔限制因素和非气孔限制因素,前者是由于气孔部分关闭引起,后者是由于叶肉细胞的光合活性下降引起。只有当光合速率和胞间 CO_2 浓度变化方向相同,如两者同时减小,且气孔限制值增大时,才可以认为光合速率的下降主要是由气孔限制因素引起的,否则就要归因于非气孔限制因素^[10-11]。张付春等^[7]研究红地球、巨峰和里扎马特葡萄光合特性时发现,巨峰 G_s 较高时, C_i 和 P_n 也相应较高,其午休现象可能主要是由气孔因素引起。但红地球和里扎马特在 13:00 时 G_s 从低谷开始上升,而 C_i 、 P_n 下降,15:00 时达谷底, P_n 下降是由非气孔因素引起。因此,试验结果表明,设施延后栽培红地球葡萄膨大期和成熟期 P_n 午休现象主要是非气孔限制所致,转色期 P_n 午休主要是气孔限制引起。蒸腾速率是反映植物水分代谢的重要生理指标,试验中 3 个物候期红地球葡萄叶片 T_r 日变化均表现了双峰曲线变化趋势,露地管理阶段 T_r 明显高于设施内,设施内通风差,相对湿度大,再加生育后期低温环境, T_r 较低。结合 G_s 变化可知,气孔导

度是影响蒸腾速率变化的最主要因素,进而影响到光合。气孔开口的减小或完全关闭,阻断了 CO_2 进入叶细胞的主要通道,使蒸腾降低,引起 CO_2 扩散力的增大,同时也降低了羧化酶的活性,增大叶肉细胞的阻力,从而影响光合的进行^[12]。日光温室延后葡萄栽培可以极大提高 WUE ,低温季节表现更明显,这可能与高原高寒地区温室降温快,空气相对湿度较高,相对低温下气孔导度低,蒸腾速率还未达到最大值有关。

延后红地球葡萄叶片叶绿素含量变化,从果实膨大期、成熟期到转色期,Chla、Chlb 和 Chl(a+b)均逐渐下降,成熟期 Chlb 显著下降。通过影响日光温室红地球葡萄叶片 P_n 相关因子分析发现,Chla 和 Chl(a+b)与 P_n 存在正相关关系, P_n 与 Chlb 显著正相关。植物 Chla、Chlb、胡萝卜素和叶黄素都可以吸收光能,但只有少部分 Chla 可以转化光能,大部分的 Chla、全部的 Chlb、胡萝卜素和叶黄素吸收的光能只有传递给少部分的 Chla,才能最终将光能转化成化学能。Chla 主要吸收红光,Chlb 主要吸收蓝紫光,植物对 610~720 nm 的红、橙光辐射的吸收约占生理辐射光能的 55%,对 400~510 nm 的蓝、紫光辐射的吸收约占生理辐射光能的 8%左右^[13]。 P_n 与 Chlb 显著正相关关系说明,高原地区紫外线照射强,由于光质成分不同于低海拔平原地区,Chlb 在葡萄光合作用中起了重要作用,吸收蓝紫光能,传递给 Chla,进行光合作用。

研究还发现,延后红地球葡萄叶片 Chla 与 G_s 极显著正相关,Chl(a+b)与 G_s 显著正相关,Chl(a+b)与 Chla 显著正相关,说明葡萄叶片生理生态因子通过气孔首先影响 Chla 合成,进而影响 Chl(a+b)和 Chlb 含量,影响葡萄光合作用。郭春爱等^[14]认为 Chla 可以经水解和脱植基叶绿素 a 加氧酶催化过程形成 Chlb,而 Chlb 在一定的条件下也可还原为 Chla,形成叶绿素循环。Tanaka 等^[15]认为,叶绿素循环在调控 Chla/Chlb 比值过程中起重要作用,以适应不同的生理环境。高原高寒地区 Chla 和 Chlb 的循环调控生理机制有待进一步研究。

参 考 文 献:

- [1] 许大全. 光合速率、光合效率与作物产量[J]. 生物学通报, 1999, 34(8): 8-10.
- [2] Day W, Chalabi Z S. Use of models to investigate the link between the modification of photosynthesis characteristics and improved crop yields [J]. Plant Physiol Biochem, 1998, (26): 511-517.
- [3] 晁无疾, 厉秀茹, 张春和. 设施栽培条件下葡萄光合特性初探 [J]. 葡萄栽培与酿酒, 1997, (4): 4-7.

号的根冠比和根叶比增加幅度最大,分别达到了18.52%和15.91%,高于另外3个水稻品种的平均值10.08%和9.07%。但在铵硝配比0:100处理下,水分胁迫程度由0增加到5%,扬稻6号和中早3号的根冠比增加幅度很大(分别达到了126.32%和71.43%),远高于冈优527、农垦57的根冠比增幅(分别为31.03%和26.67%);根叶比增加幅度也很大(分别达到了112.12%和68.00%),远高于冈优527、农垦57的根叶比增幅(分别为28.57%和26.67%)。本试验结果还表明,中早3号叶片的Pro含量(图6)与吸氮量(图5)趋势相同,而本试验选用的另外3个水稻品种相反。同一水分处理下,3个水稻品种的铵硝配比0:100处理的Pro含量最高,50:50处理次之,100:0处理最低,但中早3号恰好相反。这些品种在本试验中对适度水分胁迫下增硝对不同基因型水稻苗期生长及生理特性的响应特性能否能够代表了所在基因型所有品种的相关特性,还有待于进一步研究。

参考文献:

- [1] 高迎旭,周毅,郭世伟,等.不同形态氮素营养对水稻抗旱性影响的研究[J].干旱区研究,2006,23(4):598-603.
- [2] 宋娜,郭世伟,沈其荣.不同氮素形态及水分胁迫对水稻苗期水分吸收、光合作用及生长的影响[J].植物学通报,2007,24(4):477-483.
- [3] 周毅,郭世伟,宋娜,等.水分胁迫和供氮形态耦合作用下分蘖期水稻的光合速率、水分与氮素利用[J].中国水稻科学,2006,20(3):313-318.
- [4] 周毅,郭世伟,陈贵,等.胁迫萌发与不同水分胁迫强度下水稻对供氮形态的响应[J].南京农业大学学报,2006,29(1):57-62.
- [5] 柏彦超,钱晓晴,沈淮东,等.不同水、氮条件对水稻苗生长及伤流液的影响[J].植物营养与肥料学报,2009,15(1):76-81.
- [6] 孙娜.水分胁迫对不同基因型水稻生理及根系蛋白组的影响[D].杭州:浙江师范大学,2009.
- [7] 段英华,张亚丽,沈其荣.增硝营养对不同基因型水稻苗期氮素吸收同化的影响[J].植物营养与肥料学报,2005,11(2):210-215.
- [8] 段英华,张亚丽,沈其荣.增硝营养对不同基因型水稻苗期吸铵和生长的影响[J].土壤学报,2005,42(2):260-265.
- [9] 曹云,范晓荣,孙淑斌,等.增硝营养对不同基因型水稻苗期硝酸还原酶活性及其表达量的影响[J].植物营养与肥料学报,2007,13(1):99-105.
- [10] 曹云,范晓荣,贾莉君,等.不同水稻品种对NO₃⁻同化差异的比较[J].南京农业大学学报,2005,28(1):52-56.
- [11] 李勇,周毅,郭世伟,等.铵态氮和硝态氮营养对水、旱稻根系形态及水分吸收的影响[J].中国水稻科学,2007,21(3):294-298.
- [12] 孙园园,孙永健,吴合洲,等.水分胁迫对水稻幼苗氮素同化酶及光合特性的影响[J].植物营养与肥料学报,2009,15(5):1016-1022.
- [13] 毛达如,申建波.植物营养研究方法[M].第2版.北京:中国农业出版社,2005.
- [14] 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.
- [15] 肖凯,张树华,邹定辉,等.不同形态氮素营养对小麦光合特性的影响[J].作物学报,2000,26(1):53-58.
- [16] 周毅,郭世伟,宋娜,等.供氮形态和水分胁迫对苗期-分蘖期水稻光合与水分利用效率的影响[J].植物营养与肥料学报,2006,12(3):334-339.
- [17] 陈贵,周毅,郭世伟,等.水分胁迫和不同形态氮素营养对苗期水稻光合特性的影响[J].南京农业大学学报,2007,30(4):78-81.
- [18] 陈贵,周毅,郭世伟,等.水分胁迫条件下不同形态氮素营养对水稻叶片光合效率的调控机理研究[J].中国农业科学,2007,40(10):2162-2168.
- [19] 朱维琴,吴良欢,陶勤南.氮营养对干旱逆境下水稻体内可溶性渗透调节物质的影响[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),2003,29(5):479-484.
- [20] 戴高兴,彭克勤,萧浪涛,等.聚乙二醇模拟干旱对耐低钾水稻幼苗丙二醛、脯氨酸含量和超氧化物歧化酶活性的影响[J].中国水稻科学,2006,20(5):557-559.

(上接第128页)

- [4] 刘廷松,李桂芬.设施栽培条件下葡萄盛花期的光合特性[J].园艺学报,2003,30(5):568-570.
- [5] 房林,张振文,贾媛媛,等.杨凌地区3个葡萄品种光合特性比较[J].干旱地区农业研究,2009,27(5):203-208.
- [6] 满丽婷,赵文东,郭修武,等.不同架式晚红葡萄浆果膨大期光合特性研究[J].河南农业科学,2009,(3):82-85.
- [7] 张付春,潘明启,卢春生.吐鲁番四个葡萄品种光合日变化及其光响应特征[J].新疆农业科学,2011,48(6):1001-1005.
- [8] 邹琦.植物生理生化试验指导[M].北京:中国农业出版社,1995.
- [9] 许大全.光合作用气孔限制分析中的一些问题[J].植物生理学通讯,1997,33(4):241-244.
- [10] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982,(33):317-345.
- [11] Farquhar G D. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1989,(40):520-523.
- [12] Wunsche J N, Palmer J W, Greer D H. Effect of crop load on fruiting and gaseous change characteristics of Braeburn/M26apple trees at full canopy[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2000,125(1):93-99.
- [13] 刘水丽.人工光源在封闭式植物工厂中的应用研究[D].北京:中国农业科学院,2007.
- [14] 郭春爱,刘芳,许晓明.叶绿素b缺失与植物的光合作用[J].植物生理学通讯,2006,42(5):967-973.
- [15] Tanaka A, Ito H, Tanaka R, et al. Chlorophyll a oxygenase (CAO) is involved in chlorophyll b formation from chlorophylla[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1998,(95):12719-12723.