

番茄耐弱光性的研究进展

专题综述

侯兴亮 李景富 许向阳

(东北农业大学蔬菜园艺系 哈尔滨 150030)

摘要 综述了国内外近年来对低照度下番茄的植株形态、光合作用以及矿质营养等方面的研究进展,讨论了弱光对番茄生长发育与产量的影响以及耐弱光种质资源筛选的指标问题。

关键词 番茄 耐弱光性 生长发育 光合作用

关于番茄耐弱光性的研究,国外从60年代就开始进行探讨^[1~4]。到了80年代,随着蔬菜生产的蓬勃发展,蔬菜育种技术的改进,以及逆境生理学理论研究的进一步深入,这方面逐渐成为热点问题。许多国家努力并试图在番茄耐弱光品种培育上有所突破。其中荷兰园艺作物育种研究所从1981年就开始研究弱光条件下番茄不同基因型在植物学和生理学上的差异^[5,6],经过几年的探索,仍没有找到某一个衡量番茄对弱光耐性的较为可靠的指标,只能用几个指标对其进行综合评价。

进入90年代,随着我国国民经济的发展和人民生活水平的提高,对蔬菜(特别是番茄)周年供应的要求愈加迫切,这在北方尤为突出。保护地栽培及其技术的大面积使用和推广,有效地缓解了这个问题。但它同时也给育种工作者们提出了新的课题——如何减轻节能温室与大棚的低温弱光条件对番茄生长发育造成的不良影响。在整个育种程序中,选配好适当的亲本是培育出耐低温弱光番茄品种的关键。但筛选众多的原始材料却并非易事,这就要求找出一种较容易鉴定番茄耐弱光性的方法或指标,可以通过简单实验或表型直接观察获得,从而达到育种上的快速与高效。同时,对弱光条件下番茄生长发育及生理代谢过程变化的研究,也可以推动逆境生理学的发展,并为深入研究植物光反应机制作出贡献。

1 对弱光条件下生长的番茄植株植物学性状的研究

1.1 弱光下番茄的营养生长

收稿日期:1999-01-19;修回日期:1999-04-26

— 48 —

有研究表明,植物叶片数目的多少与光照强度有明显的相关性^[7]。随着光照的减弱,番茄叶数呈下降趋势^[8]。这是由于遮荫条件下植株同化量降低,使其侧枝和叶的发育速度减缓或停滞的结果。番茄植株的叶面积在弱光条件下减少,茎粗与总干样质量都有不同程度的降低^[8,9]。如同时伴随低温,植株的生长速率(RGR),叶面积比(叶面积/全株干样质量,LAR),叶质量比(叶质量/全株干样质量,LWR)等营养生长指标减小。其中比叶面积(叶面积/叶片干样质量,SLA)与LAR呈正相关,而RGR的降低主要取决于LAR与SLA的减少^[10~12]。对此也有相反的报道,Cockshull & C. R. J. Cave认为在遮荫条件下的番茄植株与不遮荫的相比,株高并没有显著的变化,而叶面积有所增加,展开叶的平均叶面积在轻度与重度遮荫处理中分别为对照的122.1%和148.8%^[13]。产生上述不同的结果可能是由于光照水平和环境温度等不同所导致的。

1.2 弱光下番茄的生殖生长

番茄作为喜光植物,其正常生长发育要求一定的光照水平,尤其在植物体内营养生长过渡到生殖生长阶段时,更需要有良好的光照环境。番茄植株在这段时期对光照非常敏感,在光照不足条件下,花芽分化延迟,着花数目下降,第1着花节位上升,并且造成落花落果等不良影响,降低了植株光合速率与净同化率,最终影响产量^[1,8,14]。

一般环境与栽培条件只影响到植物的生长状况和生长速率,对于生长曲线上的特征值(拐点)则不能改变。Cockshull等研究了遮荫对番茄开花期的影响,结果发现,遮荫条件对每一穗花的第1朵花到达

开花期的平均日数影响并不显著。从播种到开花,对照(不遮光)为 88.3 d(天),而重度遮光处理为 89.7 d(天)^[13]。在前 10 穗花中,可正常开花的数目与花芽分化之后的光照强度密切相关,且其影响并不因品种的差异而改变(Athertor & Othman,1983)。

光照度与温度之间的交互作用对花序节位和着花数也有一定影响。喀维尔特经研究发现,在低温弱光下生长的番茄,其第 1 穗花节位明显上升,着花数显著下降。在弱光环境中,花的发育速度缓慢,从分化到开花の日数增多,同时各个器官的发育也都依次变差,形成小花,花粉的发育也明显不良^[1]。

对于喜光植物来说,弱光必然导致植株生物产量与经济产量的下降。伴随光照减弱,植物大幅减产,二者是非线性关系。但此时分配到番茄叶片部分的生物产量比例却有轻微增加,这是以降低向果实转移的比例为代价的^[13]。植物正是以此来增加光合面积,促进光合作用,以尽量保持体内代谢平衡的。同时,随着流入果实中的同化产物的减少,也造成了坐果率与单果质量下降,小果比例增加(Buite-laar & Janse,1983;Bailey & Hunter,1988)。Cockshull 认为,在第 10 穗果以前,弱光对果实成熟期长短并无显著影响。一般果实的成熟期是由品种基因型所决定的,在相同时间内,果实获得相对较少的营养供给,可能是造成弱光下小果比例增加的原因。

弱光条件也可降低果实的不均匀成熟和畸形果的发生率^[13,15],但这必须是在植株体内物质积累减少的前提下。

2 对弱光条件下生长的番茄植株光合特性的研究

2.1 弱光下番茄叶片叶绿素含量的变化

叶绿素在光合作用中起着吸收光能的作用,其含量的大小直接影响到植株光合作用的强弱。一般在弱光条件下,番茄叶片的叶绿素含量有增加趋势。许多人从花生、大豆、辣椒等作物上也证实了这一结论^[16~18]。但朱龙英等^[14]对番茄不同品种的研究与上述有些不同,经低温弱光处理的植株除齐研矮粉(较耐弱光)之外,叶绿素含量均有不同程度的下降,幅度为 5.6%~25.2%。两种结果都表明,如果弱光下叶绿素含量相对增加较多,则该品种可能较为耐阴。

叶绿素 a 以吸收长波光为主,而叶绿素 b 则能有效地吸收以短光波为主的漫射光。在弱光环境

中,叶绿素 b 含量增加幅度较大,a/b 值有所下降(Rager & Krauss,1970)。这与对大豆、花生、辣椒等的研究结果相一致。作者于试验中发现弱光处理的番茄亦有同样的变化趋势。

2.2 弱光对光合作用的影响

光照度的大小对番茄光合作用有显著影响。在光照度小于 $195 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 的条件下,番茄净光合速率随着光照度增加而呈直线上升^[19]。与番茄等阳生植物相比,阴生植物的叶片具有较低的光合补偿点和饱和点,这使它们能够在深度遮荫下正常生长。但如果它们暴露在强光下,光系统 则会钝化,光化学功能受到严重破坏^[20]。由此可知,较为耐阴的番茄材料在强光下的光合表现也不一定好于不耐阴的番茄。

Brugemann W. 发现低温弱光下生长的番茄 RuBP 羧化酶的活性有下降趋势^[21]。不同种以及同种在不同光强下栽培的植物,RuBP 羧化酶的活性与光合作用曲线高峰成正比^[7]。遮荫条件下,单位叶面积可溶性蛋白的含量随光强的减弱而降低,同时 RuBP 羧化酶的活性也急剧下降,并且其下降的速率往往大于可溶性蛋白的降解速度^[10]。Kouki Hikosaka 对葡萄的研究与此一致^[22]。

3 对弱光条件下番茄植株矿质营养的研究

碳素同化作用与日照强度、日照时间、光质、气温、 CO_2 浓度等有关,另一方面也与养分、水分的吸收等有密切关系。反过来,同化产物下降也造成了番茄植株矿质营养含量的一些变化。在低温弱光条件下,番茄叶片中氮、磷的含量有下降趋势,氮素还原能力减弱^[23]。这与斋滕研究的结果一致,他发现在阳光充足时,即使多施一些氮,对番茄植株也没有明显影响,而在弱光下用氮多,则容易出现氮素过剩的症状^[5]。但是,氮、磷的吸收和运输以及氮素还原能力并不是决定番茄不同基因型在低温弱光下生长差异的主要因素^[5,23]。

此外,在高夜温、弱光照条件下,番茄植株各器官中的碳水化合物、植物生长激素和核酸等物质的含量也减少。它也是导致植物生长不良的原因之一^[1]。

4 关于鉴定番茄耐弱光性(植物学上)的指标问题

L. Smeets 等认为培育出耐弱光品种必须先了解番茄适应低能量环境的生理基础,这样就能根据有关生理指标选择适应耐低温弱光的亲本,发展在大量遮荫幼苗中选出所需要的植株,以增加得到期望基因型机率的高新技术^[6]。

目前还没有找到某个可以用来鉴定番茄材料耐弱光性的可靠指标,只能根据几个形态与生理指标进行综合筛选。下面列出几个与番茄耐弱光(植物学上)相关性较大的指标,它们对植株产量也有重要影响。

光补偿点与光饱和点 一般较低的光补偿点与光饱和点是耐阴植物的重要特征。利用它来鉴定番茄材料的耐弱光程度准确度较高,是公认的指标。但是二者常随外界环境条件的变化而发生波动,可比性较差,在实际应用中有一定的难度。

比叶面积(SLA) 比叶面积用来表示叶片的厚薄程度。叶片厚度与光合强度有一定的正相关^[24],但较厚的叶片无论生长还是呼吸消耗都较大,势必造成光合面积的相应减少。弱光下 SLA 值高意味着植株叶片较薄且面积较大,其光能利用率与 RGR 也较高^[10-12,16,17,25],这样对保护地栽培更有利一些。

叶绿素含量与 a/b 值 叶绿素相对含量高与 a/b 值低的番茄材料应较为耐阴^[7,14,16-18]。但并不是越高越好,不应超过一定的限度(20 mg·dm⁻²左右)^[24]。

净光合速率 净光合速率在弱光下变化较小,则植株耐弱光性较强。

RuBP 羧化酶活性 RuBP 羧化酶是光合作用 CO₂ 固定的重要酶类。其活性的大小直接关系到植物的耐弱光程度的强弱。

除上述的以外,还包括净同化率、呼吸速率、坐果率等一些受光照强度影响较大的指标。每种植物或材料都有一定的光适应范围,高光强下表现不良的植株不一定在弱光环境中也表现不良。所以,在利用这些指标鉴定番茄材料耐弱光性的时候,只有在弱光条件下同时测量它们的绝对与相对值,并综合评价,才较为可靠。

针对番茄弱光变化机理及耐弱光种质资源的筛选问题,应在对其弱光下变化研究的基础上进行深入的探讨,特别应注意群体对光合速率的影响;另外,还应对番茄叶片的叶绿体超微结构进行研究,探讨与光合的相关性,进而选育出对光强适应范围较

广的品种。

番茄属的种质资源极其丰富,分布于多种多样的生态环境中,这就为育种工作者培育出耐弱光品种提供了可能。如果能够找到控制番茄耐弱光性的基因,则将为今后的番茄育种工作开创美好的前景。但根据目前的研究分析,耐弱光性不太可能是一个或几个主效基因控制,而是由许多微效和主效基因联合调控的。所以,进行这项工作将任重而道远。

参考文献

- 1 斋滕隆,片岡节男(日). 番茄生理基础. 王海廷等译. 上海科学技术出版社,1981
- 2 Kinet J M. Effect of light condition on the development of the inflorescence in tomato. *Scientia Hortic.*,1997(6):15~26
- 3 Kinet J M. Effect of defoliation and growth substances on the development of inflorescence of tomato under low energy conditions. *Scientia Hortic.*,1977(6):27~35
- 4 Hogenboom N G. Research in relation to adaptation of tomato to poor energy conditions. Proc Meeting Eucarpia Tomato Working Group, Leningrad, USSR, 1978, 135~139
- 5 杜永臣. 弱光对番茄生育的影响. *中国蔬菜*,1996(6):51~53
- 6 Smeets L, Hogenboom N G. Introduction to an investigation into the possibilities of using growth and physiological characters in breeding tomato for low energy conditions. *Euphytica*, 1985, 34:705~707
- 7 . . 采利尼克尔(苏). 木本植物耐阴性的生理学原理. 王世绩译. 北京:科学出版社,1986
- 8 吴晓雷,尚春明,张学东,等. 番茄品种耐弱光性的综合评价. *华北农学报*,1997,12(2):97~101
- 9 El-Gzawy AM, Gmaa HM. Effect of different shading levels on tomato plants. 1. Growth, flowering and chemical composition. *Acta Horticulturae*,1992,323:341~347
- 10 Smeets L and Garretsen F. Growth analysis of tomato genotypes grown under low night temperatures and low light intensity. *Euphytica*,1986,35:701~715
- 11 Nieuwhof M, Garretsen F, Van Oeveren J C. Growth analysis of tomato genotypes grown under low energy conditions. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences*,1991,39:191~196
- 12 Dijk S J van de. Differences between tomato genotypes in stomatal resistance and specific leaf fresh weight in relation to differences in net photosynthesis under low light intensity and low night temperatures. *Euphytica*,1985,34:717~723
- 13 Cockshull K E, Graves C J, Cave C R J. Shading on yield of glasshouse tomatoes. *J. Hort. Sci.*,1992,67:11~24
- 14 朱龙英,徐悌惟. 番茄耐低温和耐弱光性能鉴定方法初

保护地番茄筋腐病、畸形果和空洞果 的发生及其防止途径

专题讲座

——蔬菜病虫害的综合治理(十六)

洪玉善 郑士金 郑建超

(吉林省蔬菜花卉研究所 长春 130031)

随着保护地蔬菜生产的不断发展,保护地番茄的生理性病害发生日趋加重,被害率一般为15%~30%,重者高达50%~60%,给生产造成很大的损失。经调查研究,这类病害主要是因栽培管理措施不当所致的非传染性病害。目前生产上较常见的有畸形果、僵果、空洞果、筋腐病、脐腐病、裂果、日烧病、果实着色不良、冻害果、卷叶、落花落果、花前枝、无生长点等,其中发生最普遍并给生产带来较严重危害的是筋腐病、畸形果和空洞果,现将其主要症状、发生原因以及防止途径简介如下。

1 筋腐病

1.1 发病时间与主要症状 保护地番茄的筋腐病一般在第1~2穗果转红期发生,主要症状是果实着色不匀。轻者果形无明显变化;重者靠胎座部位的果面凸起,呈红色,靠种子腔的部位凹陷,仍呈绿色,

个别果还呈茶褐色。切开病果,可见果皮维管束呈茶褐色、发硬,完全失去了商品价值。近几年此病发生较普遍,发病率一般在20%~30%,个别严重年份可达40%~50%。

筋腐病与病毒病的症状有些类似,但仔细观察仍有较大区别,患筋腐病的植株生长很旺盛,一般用肉眼看不出茎和叶有任何病状,但经解剖后,能观察到离根部20cm处的茎输导组织遭破坏,呈褐色;而感染病毒病的植株,往往顶部叶片表现花叶,严重时病叶皱缩、畸形,茎上有坏死条斑。患筋腐病的病果只是在绿熟果转红期表现症状,果实着色不均匀,转红的部位发软,呈茶褐色的部位发硬;而病毒病在果实发育的全过程中均可发生,使整个病果变硬、果肉脆,严重的呈褐色。这两种病在保护地有时可混合发生。

收稿日期:1999-04-20

- 探. 上海农业学报,1998,14(1):45~50
- 15 李天来,须晖,郭泳. 苗期光照度对番茄畸形果发生的影响. 辽宁农业科学,1997(2):22~25
- 16 陈银华,蒋健箴. 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
- 17 梁镇林,梁慕勤,潘世元. 大豆耐阴性研究Ⅹ:不同耐阴性大豆叶片叶绿素含量和比叶重研究. 贵州农学院学报,1992,11(2):16~22
- 18 姚君平,杨新道. 光照强度对花生苗期和花针期植株生育的影响. 花生科技,1992(4):
- 19 郭泳,李天来. 环境因素对番茄单叶净光合速率的影响. 沈阳农业大学学报,1998,29(2):127~131
- 20 利奥波德 A.C. & 克里德曼 P.E. 编著. 植物的生长和发育. 颜季琼等译. 北京:科学出版社,1984
- 21 Brillggena nn. W. Long-term Chilling of Young Tomato Plants under Low Light. Differential Chilling Sensitivity of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase is Linked to the Oxidation of Cysteine Residues. Plant Cell Physiol,1995,36(4):733~736
- 22 Kouki Hikosaka. Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the organization of the photosynthetic apparatus in leaves of a vine (*Ipomoea tricolor Cav*) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves. Planta 1996,198(1):144~150
- 23 Dijk S J van de. Differences between genotypes of tomato in foliar contents of total phosphorus, total nitrogen and nitrate nitrogen under low light intensity and low night temperatures. Netherland J. Agri. Sci.,1986,34:49~55
- 24 沈允钢,王天铎. 光合作用——从机理到农业. 上海科学技术出版社,1978,117
- 25 王绍辉,郝翠玲,张振贤. 植物遮荫效应的研究与进展. 山东农业大学学报,1998,29(1):130~134