

水分胁迫对设施甜椒结果期叶面积扩展及果实发育的影响

杨再强^{1,2}, 侯梦媛¹, 张曼义¹

(1. 南京信息工程大学气象灾害预报预警与评估协同创新中心, 南京 210044; 2. 江苏省农业气象重点实验室, 南京 210044)

摘要: 为了研究土壤水分胁迫对设施甜椒结果期叶面积扩展及果实发育动态的影响, 以品种“凯瑟琳”(Catherine)为试材, 于2016年在南京信息工程大学 Venlo 型玻璃温室内对甜椒植株进行全生育期土壤水分胁迫试验, 设置正常灌溉 CK (田间持水率的 70%~80%)、轻度胁迫 (田间持水率的 60%~70%)、中度胁迫 (田间持水率的 50%~60%)、重度胁迫 (田间持水率的 40%~50%) 4 个土壤水分处理, 采用土壤水分传感器 EM50 监测土壤含水率, 于结果期测定甜椒单叶叶面积扩展动态、果实发育动态和产量。结果表明: 1) 甜椒植株叶片和果实发育均经历了缓慢生长、线性生长和稳定生长 3 个阶段。随水分胁迫程度的加剧, 叶面积和果径明显减小, 重度胁迫处理的单叶叶面积、果实横径、果实纵径的最大值分别比 CK 显著减小 57.48%、38.83%、52.85% ($P<0.05$)。2) 水分胁迫降低了甜椒叶片、果径的最大生长速率, 且叶片和果实的生长速率峰值出现时间随土壤水分胁迫程度的加剧而明显提前, 轻度胁迫下的果径生长速率和叶片相对扩展速率均在果实或叶片发育的后期高于其他处理, 但差异并不显著 ($P>0.05$)。3) 水分胁迫延长了叶片和果实横径的迅速生长时间, 轻度、中度和重度胁迫下的叶片迅速生长时间分别比 CK 延迟 1.18 d、1.18 d、1.46 d ($P<0.05$)。4) 中度和重度水分胁迫显著降低了甜椒单株果实数、平均单果质量和产量 ($P<0.05$), 但轻度胁迫下单株果实数较 CK 增加了 23.61%, 且产量与 CK 无显著差异 ($P>0.05$)。研究认为土壤水分胁迫致使甜椒叶面积和果径减小, 但轻度水分胁迫能够锻炼甜椒对干旱逆境的耐受性, 有利于叶片及果实的后期发育和果实数量的增加。研究结果为设施甜椒环境优化控制提供参考。

关键词: 胁迫; 土壤含水率; 果实; 甜椒; 叶面积; 果径

doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.2017.12.022

中图分类号: P49; S152.7

文献标志码: A

文章编号: 1002-6819(2017)-12-0170-08

杨再强, 侯梦媛, 张曼义. 水分胁迫对设施甜椒结果期叶面积扩展及果实发育的影响[J]. 农业工程学报, 2017, 33(12): 170—177. doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.2017.12.022 <http://www.tcsae.org>

Yang Zaiqiang, Hou Mengyuan, Zhang Manyi. Effects of soil water stress on expansion of leaf area and development of fruit in fruiting period of greenhouse sweet pepper[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE), 2017, 33(12): 170—177. (in Chinese with English abstract)

doi: 10.11975/j.issn.1002-6819.2017.12.022 <http://www.tcsae.org>

0 引言

甜椒 (*Capsicum annuum* L.) 又称灯笼椒, 其果实营养丰富、经济价值高, 是中国主要的设施作物之一, 近年来栽培面积不断增大^[1-2]。土壤水分是影响甜椒生长发育的主要因子^[3-4], 水分过多会造成空气湿度大, 植株病害严重, 土壤水分过少又会造成植株形态结构及生理特性发生改变^[3,5], 严重影响植株产量和果实品质, 因此作物生长发育对不同水分条件的响应规律成为当前研究的热点之一。探讨不同水分胁迫处理下作物生长发育规律及其形态结构特征, 可为水分管理提供有效决策支持^[6]。

国内外关于土壤水分胁迫对作物生长的影响有大量报道。前人研究认为干旱胁迫使植物地上部分及根系的生长受限^[7-8], 从而引起光合速率的变化及同化物分配的改变^[9-10], 进而对果实品质和产量带来影响^[11]。叶片是植物同化物制造和供应的代谢源, 果实是同化物存储和消

耗的主要代谢库, 两者均对水分胁迫较为敏感。厉广辉等^[12]研究表明, 在结荚期进行干旱胁迫, 花生的叶片性状会发生明显改变, 叶片厚度降低, 叶面积减小。陈金平等^[13]研究证实, 开花期水分胁迫能显著影响黄瓜叶片生长速率和叶面积相对扩展速率。李雅善等^[14]认为在葡萄转色前进行水分胁迫会对果实横径与纵径发展造成阻碍, 导致果实体积减小, 产量下降。Dorji 等 (2005) 研究发现^[15], 全生育期亏缺灌溉 (灌水量为正常灌溉量的 1/2) 致使鲜椒产量降低 34.7%。目前研究多集中于单一生育期或单一干旱水平对作物生长的影响, 而关于全生育期不同程度土壤水分胁迫对设施甜椒叶片和果实发育动态的研究较为少见, 生长规律仍不清楚。为此, 本研究利用温室水分控制试验, 探讨结果期甜椒叶片及果实的动态发育对不同土壤水分亏缺程度的响应规律, 以期理解甜椒植株的抗旱机制及优化设施生产的灌溉管理模式提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2016 年 4 月 11 日—6 月 10 日在南京信息工程大学 Venlo 型玻璃温室内进行。温室顶高 5.0 m, 长 30.0 m,

收稿日期: 2016-11-14 修订日期: 2017-02-25

基金项目: 公益性行业 (气象) 科研专项 (重大专项) (GYHY201506001-6)。

作者简介: 杨再强, 男 (汉族), 四川安岳人, 博士, 教授, 博士生导师, 主要从事设施园艺作物环境调控研究。南京 南京信息工程大学江苏省农业气象重点实验室, 210044。Email: yzq@nuist.edu.cn

宽 9.6 m，肩高 4.5 m。供试甜椒品种为“凯瑟琳”(Catherine)，待甜椒植株长至 3 叶 1 心期时，选取长势一致的幼苗，定植于不同苗床中，苗床长 8 m，宽 1 m，深 0.5 m。每个苗床种植 18 株，行距 0.3 m，株距 0.3 m。供试土壤为中壤土，容重 1.19 g/cm^3 ，田间持水率为 32.45%（体积含水率）。主要土壤理化性质为：pH 值为 6.75，有机碳 12 g/kg ，有效氮 69 mg/kg ，有效磷 32 mg/kg ，有效钾 180 mg/kg 。定植缓苗两周后进行水分胁迫试验。每苗床每生育期施复合肥（N：P：K=15：4.8：10.8）12 g。试验设置 4 个水分处理^[16]，即：田间持水率的 70%~80% 为正常灌溉（CK）；田间持水率的 60%~70% 为轻度胁迫；田间持水率的 50%~60% 为中度胁迫；田间持水率的 40%~50% 为重度胁迫。每个处理设 3 个小区（每个苗床为 1 个小区），每个小区面积为 8 m^2 。水分数据采集器为 EM50（Decagon Device, USA），将土壤湿度传感器 ECH2O（Decagon Device, USA）埋在不同处理距土层 15 cm 深度处，采集土壤水分数据，采集频率为 30 min，存储每天的平均值。每处理灌水时间由实测土壤含水率确定，当各处理土壤含水率降低至设计下限时，由自主研制的计算机水分管理系统（主要测定：土层 15 cm 和 30 cm 含水率，测定范围为 $0 \pm 0.5\% \sim 100\% \pm 0.5\%$ ；地表、土层 15 cm 和 30 cm 温度，测定范围为 $-20 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0.5 \text{ }^\circ\text{C} \sim 80 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0.5 \text{ }^\circ\text{C}$ ；空气相对湿度，测定范围为 $0 \pm 0.5\% \sim 100\% \pm 0.5\%$ ）自动控制电磁阀进行定量滴灌（图 1），滴管管道与植株平行，滴头间距为 30 cm，流量为 1.5 L/h。计划湿润层深度为 15 cm，灌水定额按下式计算^[17]：

$$M = \gamma \cdot h \cdot (\beta_1 - \beta_2) \quad (1)$$

式中 M 为灌水定额， m^3/m^2 ； γ 为土壤容重， t/m^3 ； h 为计划湿润层深度，m； β_1 、 β_2 分别为设计土壤水分上限、下限，以田间持水率的相对百分比表示。



图 1 土壤水分管理系统界面

Fig.1 Soil water management system interface

1.2 项目测定及方法

1.2.1 温室环境因子

试验期间，用数据采集器 HOBO（U30NRC，Onset HOBO, USA）采集温室内气象数据，要素为温室内 1.5 m 高度处相对湿度、温度和光合有效辐射值。采集频率为 10 s，存储每 30 min 的平均值。用数据采集器 EM50（Decagon Device, USA）采集土壤水分数据，采集频率为 30 min，存储每天的平均值。

1.2.2 叶片生长指标

甜椒进入结果期后，每个处理选取 3 株长势一致的植株，取主茎顶部的初展叶片挂牌标记，当叶长约 2 cm 时^[18]开始测定标记叶片的叶长、叶宽，每 2 d 测定 1 次，至所有标记叶片的叶面积不再变化为止。根据叶片乘积回归模型^[19]计算得到甜椒单叶叶面积。其中，叶片生长速率按下式计算^[13]：

$$\text{LGR} = (Q_2 - Q_1) / (D_2 - D_1) \quad (2)$$

式中 LGR 为叶片生长速率， cm^2/d ； Q_1 、 Q_2 分别为相邻两次测量的叶面积， cm^2 ； D_1 、 D_2 分别为相邻两次测定的时间，d。叶面积相对扩展速率的计算公式为^[20]：

$$\text{RER} = d(\ln Q) / dt \quad (3)$$

式中 RER 为叶面积相对扩展速率， $\text{cm}^2/(\text{cm}^2 \cdot \text{d})$ ； Q 为叶面积， cm^2 ； t 为时间，d。

1.2.3 果实形态

每个处理选取 3 株长势一致的植株，待甜椒坐果后，取主径中部相同坐果日期且果实形态大小一致、长势良好的甜椒挂牌标记。从甜椒坐果后第 2 天开始，用游标卡尺每 2 d 测定 1 次果实的横径（甜椒最宽处长度）和纵径（甜椒果柄到果基的长度），至所有标记果实大小不再变化为止。果径生长速率的计算公式为^[21]：

$$\text{FGR} = (L_2 - L_1) / (D_2 - D_1) \quad (4)$$

式中 FGR 为果径生长速率， mm/d ； L_1 、 L_2 分别为相邻两次时间测量的果径，mm； D_1 、 D_2 分别为相邻两次测定的时间，d。

1.2.4 产量

每个处理选取 6 株长势一致的植株，待甜椒成熟时每株随机选取 10 个果实统计平均单果质量，一次性收获后统计单株果实数量和单株产量。

1.3 甜椒叶片和果实的 Logistic 生长曲线方程

应用 Logistic 模型模拟甜椒叶片和果实生长动态，Logistic 方程为^[22]：

$$y = k / (1 + ae^{-bx}) \quad (5)$$

式中， y 为各项指标生长量的模拟值（当模拟叶片生长动态时单位为 cm^2 ，当模拟果实生长动态时单位为 mm）； x 为叶片或果实的发育时间（本试验中取叶片出叶后或果实坐果后天数），d； k 为叶片或果径生长的极限值，计算公式为^[22]：

$$k = \frac{y_1 \cdot y_4 (y_2 + y_3) - y_2 \cdot y_3 (y_1 + y_4)}{y_1 \cdot y_4 - y_2 \cdot y_3}, x_2 + x_3 = x_1 + x_4 \quad (6)$$

式中， x_1 、 y_1 、 x_4 、 y_4 分别为实测数列的起点、终点， x_2 、 y_2 、 x_3 、 y_3 则为实测数据序列中间 2 个点。 a 、 b 为参数， e 为自然对数的底数。对方程（5）求一阶导数，可求得生长速率 V （当模拟叶片生长动态时单位为 cm^2/d ，当模拟果实生长动态时单位为 mm/d ）：

$$V = \frac{kabe^{-bx}}{(1 + ae^{-bx})^2} \quad (7)$$

当 $x = \ln a / b$ ， $y = k/2$ 时，得到最大生长速率 V_{\max} ：

$$V_{\max} = 0.25kb \quad (8)$$

对方程(5)求三阶导数,并令其为0,可得:

$$x_b = (\ln a - 1.317)/b, x_p = (\ln a)/b, x_e = (\ln a + 1.317)/b$$

x_b 、 x_p 、 x_e 分别对应甜椒叶片或果径发育过程中的开始迅速生长时间(始盛点)、生长高峰时间(高峰点)、终止迅速生长时间(盛末点)^[23]。叶片和果实的迅速生长时间定义为从始盛点至盛末点的时间。

1.4 数据分析

试验数据运用 Excel 2010 软件绘图, SPSS16.0 软件进行相关统计分析。

2 结果与分析

2.1 试验期间温室环境

由图2可见,甜椒生育期间15 cm土壤水分虽有所波动,但均在各水分梯度范围之内。温室内日平均温度最低为17.31℃,最高为30.10℃,整体日平均气温呈上升趋势;相对湿度最低为47.04%,最高为95.83%,基本满足甜椒正常生长条件。光合有效辐射值最低为0.27 MJ/m²,最高为6.14 MJ/m²,波动较大。4月26日—6

月10日,为果实坐果后的10~45 d,日平均温度及光合有效辐射波动较大,会对叶片扩展和果实发育造成影响,这也是叶片生长速率和果径生长速率产生波动的原因。

2.2 水分胁迫对叶面积扩展动态的影响

2.2.1 水分胁迫对叶面积扩展的影响

由图3a可以看出,不同水分处理下,甜椒单叶叶面积生长曲线均呈S型,并可大致分为3个阶段,第一阶段为出叶后0~6 d,叶面积初期缓慢增加,为缓慢生长阶段;第二阶段为出叶后6~18 d,叶面积呈线性快速增加趋势,为线性生长阶段;第三阶段为出叶后18 d之后,叶面积增加趋势明显减慢,并逐渐趋于稳定,为稳定生长阶段。不同水分处理的叶面积均在缓慢生长阶段与CK无显著差异,在稳定生长和线性生长阶段与CK差异显著($P < 0.05$)。不同水分处理下甜椒单叶叶面积均随水分胁迫程度的加剧而减小,在出叶后第30天,轻度、中度和重度胁迫处理的单叶面积分别为50.67、44.18和28.33 cm²,分别比CK(66.63 cm²)下降23.96%、33.69%和57.48% ($P < 0.05$)。

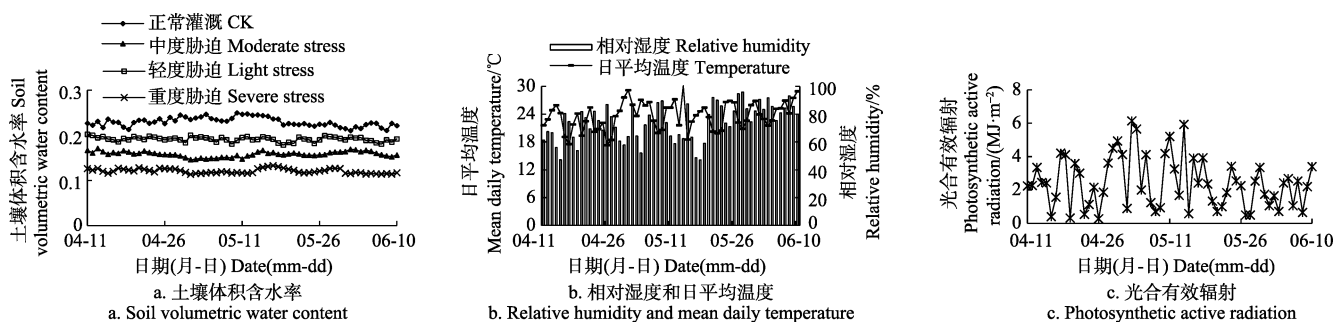


图2 2016年试验期间土壤体积含水率,相对湿度,日平均温度和光合有效辐射变化

Fig.2 Changes of soil volumetric water content, relative humidity, mean daily temperature and photosynthetic active radiation during experiment period in 2016

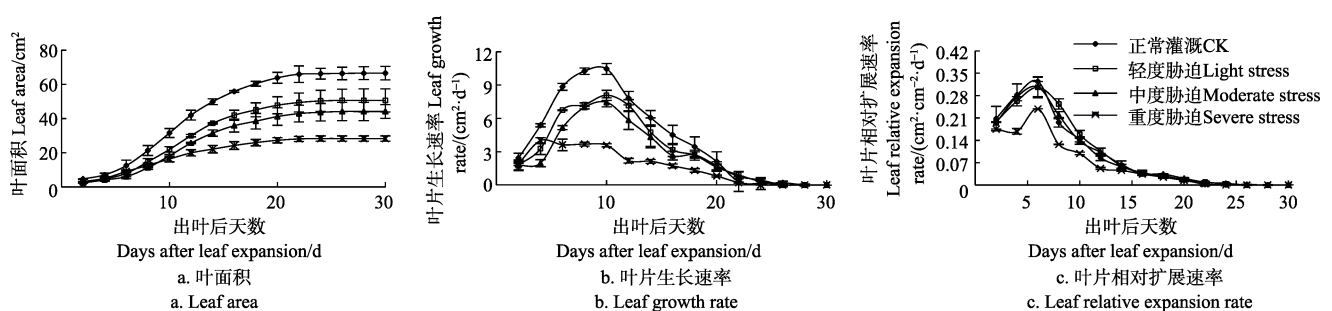


图3 水分胁迫对结果期甜椒叶面积、叶片生长速率和叶片相对扩展速率的影响

Fig.3 Effect of water stress on leaf area, leaf growth rate and leaf relative expansion rate in fruiting period of greenhouse sweet pepper

2.2.2 水分胁迫对叶片生长速率的影响

图3b为不同水分处理下的甜椒叶片生长速率变化曲线。从图中可以看出,叶片生长速率的最大值随土壤水分的减少而减小,轻度、中度和重度胁迫下叶片生长速率峰值分别为8.09、7.45、4.00 cm²/d,占CK(10.46 cm²/d)的77.34%、71.22%、38.24%,且均与CK差异显著($P < 0.05$)。由此可知,干旱胁迫显著影响了叶片的生长速率。

2.2.3 水分胁迫对叶片相对扩展速率的影响

不同水分处理下的叶片相对扩展速率为单峰曲线(图3c)。不同水分处理下,甜椒叶片相对扩展速率均在出叶后第6天达到最大值,此时重度胁迫处理的叶片相对扩展速率与CK相差最大($P < 0.05$),仅为0.24 cm²/(cm²·d)。进入线性生长阶段后,不同水分处理的叶片相对扩展速率逐渐减小,在出叶后第22天之后,轻度和中度胁迫的叶片相对扩展速率稍大于CK,但与CK差异

不显著，而重度胁迫下的叶片相对扩展速率在叶片生长过程中始终低于 CK，且差异达到显著性水平 ($P<0.05$)。可见，低程度的水分胁迫能够在一定程度上锻炼叶片对干旱逆境的耐受力，而超出甜椒的耐受水平则会对其造成伤害。

2.3 水分胁迫对果实发育动态的影响

2.3.1 水分胁迫对果径发育的影响

图 4a、4b 分别表示不同土壤水分处理下甜椒果实横径和纵径的发育动态。从图中可以看出，不同水分处理下甜椒的果实生长过程可分为缓慢生长(坐果后 0~8 d)、线性生长(坐果后 8~20 d)与稳定生长(坐果后 20 d 后) 3 个阶段。甜椒果实横径和纵径均随土壤水分含量的降低而减小，在坐果后第 44 天，重度胁迫下的果实横径和纵径分别为 58.11 mm、46.49 mm，较 CK 显著下降 38.83%、52.85% ($P<0.05$)；中度、重度胁迫下甜椒果实的纵径显著小于横径 ($P<0.05$)。这说明干旱胁迫较重会导致甜椒果实外观品质的变化。

2.3.2 水分胁迫对果径生长速率的影响

不同水分处理下的甜椒果实横径生长速率和纵径生长速率分别见图 4c 和 4d。可以看出在线性生长阶段，果径的生长速率随水分胁迫程度的加剧而越小；进入稳定生长阶段后，轻度水分胁迫下果径的生长速率稍大于 CK，但差异不显著 ($P>0.05$)。这说明轻度水分胁迫能在一定程度上锻炼甜椒对干旱逆境的耐受性，有利于果实中后期的发育。

2.4 水分胁迫对甜椒产量的影响

不同水分处理对甜椒单株果实数、平均单果质量和单株产量的影响见表 1。可以看出，轻度胁迫下甜椒的单株果实数较 CK 增加了 23.61% ($P<0.05$)，而中度、重度胁迫下的单株果实数则分别比 CK 减少 16.67%、36.13% ($P<0.05$)。甜椒平均单果质量随胁迫程度的加剧而不断降低，轻度、中度、重度胁迫下平均单果质量分别较 CK 下降 14.94%、26.24%、35.45% ($P<0.05$)。中度、重度胁迫处理的单株产量分别比 CK 减少 40.83%、57.67% ($P<0.05$)，但轻度胁迫下的单株产量与 CK 没有显著差异。

2.5 不同水分处理下甜椒叶片和果实的 Logistic 生长模型

对不同水分处理下甜椒叶面积和果径进行 Logistic 生长曲线拟合 ($P<0.01$)，得到模型特征参数见表 2 和表 3。可以看出，重度水分胁迫使甜椒叶片和果径生长速率的始盛点、高峰点和盛末点显著提前，其中重度胁迫下叶片生长速率、果实横径生长速率和果实纵径生长速率的始盛点分别比 CK 提前 1.87 d、4.57 d、3.00 d ($P<0.05$)。叶片生长速率的高峰点和盛末点在轻度和中度胁迫下均较 CK 有不同程度的推迟 ($P<0.05$)，但果径生长速率的高峰点和盛末点则在轻度胁迫下较 CK 延迟 ($P<0.05$)，而中度胁迫下则较 CK 提前 ($P<0.05$)。水分胁迫显著延长甜椒叶片和果实横径的迅速生长时间，轻度、中度和重度胁迫下的叶片迅速生长时间分别比 CK 延迟 1.18 d、1.18 d、1.46 d ($P<0.05$)，但果实纵径的迅速生长时间与 CK 并无显著差异。

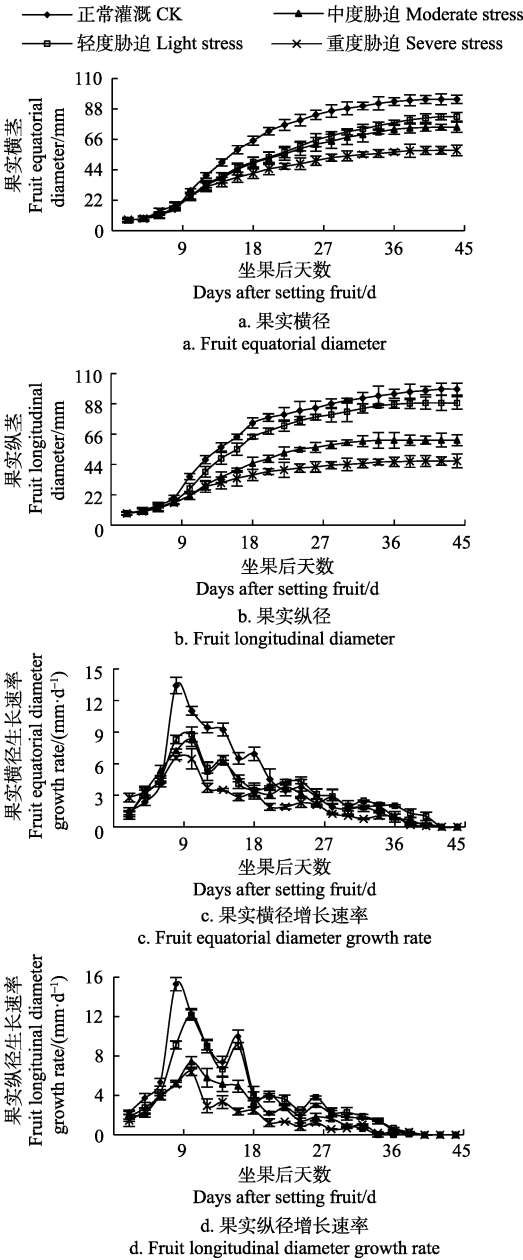


图 4 水分胁迫对结果期甜椒果实横径、果实纵径、果实横径生长速率、果实纵径生长速率的影响

Fig.4 Effect of water stress on fruit equatorial diameter, fruit longitudinal diameter, fruit equatorial diameter growth rate, fruit longitudinal diameter growth rate in fruiting period of greenhouse sweet pepper

表 1 不同水分处理对甜椒单株果实数、单株平均单果质量和单株产量的影响

Table 1 Total number of fruit per plant (TNF), mean fresh weight of fruit per plant (MFWF) and yield per plant (YF) of sweet pepper under different soil moisture treatments

| 处理 Treatment | 单株果实数 TNF | 单株平均单果质量 MFWF/g | 单株产量 YF/g |
|-------------------------|--------------|--------------------|------------------|
| 正常灌溉 CK | 24.00±2.65b | 161.46±3.70a | 3 830.67±166.74a |
| 轻度胁迫 Light stress | 29.67±2.08a | 137.34±7.79b | 3 965.67±62.77a |
| 中度胁迫 Moderate stress | 20.00±1.00c | 119.09±4.01c | 22 66.67±137.25b |
| 重度胁迫 Severe stress | 15.33±2.08d | 104.23±5.13d | 1 756.39±199.16c |

表 2 不同土壤水分处理下甜椒叶片的 Logistic 生长模型及特征值
Table 2 Leaf Logistic growth model and eigenvalue in fruiting period of greenhouse sweet pepper under different soil moisture treatments

| 指标 Index | 处理 Treatment | 回归方程 Regressive equation | 最大生长速率 Maximum growth rate $V_{max}/(\text{cm}^2\cdot\text{d}^{-1})$ | 始盛点 Beginning point x_b/d | 高峰点 Peak point x_p/d | 盛末点 End point x_e/d | 叶片迅速生长时间 Leaf rapid growth time L_r/d | 决定系 数 R^2 |
|------------------|----------------------|---------------------------------|---|--|----------------------------------|---------------------------------|--|----------------|
| 叶面积 Leaf area | 正常灌溉 CK | $y = 66.70/(1+38.82e^{-0.36x})$ | 5.95 | 6.51 | 10.16 | 13.82 | 7.32 | 0.991** |
| | 轻度胁迫 Light stress | $y = 50.91/(1+31.41e^{-0.31x})$ | 3.68 | 6.87 | 11.12 | 15.37 | 8.50 | 0.986** |
| | 中度胁迫 Moderate stress | $y = 44.45/(1+32.80e^{-0.31x})$ | 3.14 | 7.01 | 11.26 | 15.51 | 8.50 | 0.986** |
| | 重度胁迫 Severe stress | $y = 28.44/(1+14.99e^{-0.30x})$ | 1.71 | 4.63 | 9.02 | 13.41 | 8.78 | 0.968** |

注: *表示在 0.05 水平上显著相关, **表示在 0.01 水平上显著相关, 下同。y 为叶面积的模拟值, cm^2 ; x 为出叶后的天数, d。
Note: *, **mean significant relationship at 0.05 and 0.01 levels, respectively, the same below. y is the simulated value of leaf area, cm^2 ; x is the days after leaf expansion, d.

表 3 不同土壤水分处理下甜椒果实的 Logistic 生长模型及特征值
Table 3 Fruit Logistic growth model and eigenvalue in fruiting period of greenhouse sweet pepper under different soil moisture treatments

| 指标 Index | 处理 Treatment | 回归方程 Regressive equation | 最大生长速率 Maximum growth rate $V_{max}/(\text{mm}\cdot\text{d}^{-1})$ | 始盛点 Beginning point x_b/d | 高峰点 Peak point x_p/d | 盛末点 End point x_e/d | 果实迅速生长时间 Fruit rapid growth time L_r/d | 决定系 数 R^2 |
|---|----------------------|---------------------------------|---|--|-------------------------------------|---------------------------------|---|----------------|
| 果实横径 Fruit equatorial diameter | 正常灌溉 CK | $y = 95.50/(1+21.39e^{-0.18x})$ | 4.36 | 9.70 | 17.02 | 24.33 | 14.63 | 0.988** |
| | 轻度胁迫 Light stress | $y = 84.49/(1+11.66e^{-0.13x})$ | 2.82 | 8.76 | 18.89 | 29.02 | 20.26 | 0.990** |
| | 中度胁迫 Moderate stress | $y = 76.04/(1+12.39e^{-0.15x})$ | 2.82 | 8.00 | 16.78 | 25.56 | 17.56 | 0.991** |
| | 重度胁迫 Severe stress | $y = 58.88/(1+7.65e^{-0.14x})$ | 2.10 | 5.13 | 14.53 | 23.94 | 18.81 | 0.990** |
| 果实纵径 Fruit longitudinal diameter | 正常灌溉 CK | $y = 96.30/(1+15.79e^{-0.18x})$ | 4.37 | 8.01 | 15.33 | 22.65 | 14.63 | 0.980** |
| | 轻度胁迫 Light stress | $y = 90.65/(1+17.77e^{-0.17x})$ | 3.95 | 9.18 | 16.93 | 24.67 | 15.49 | 0.988** |
| | 中度胁迫 Moderate stress | $y = 62.09/(1+14.03e^{-0.18x})$ | 2.80 | 7.36 | 14.67 | 21.99 | 14.63 | 0.978** |
| | 重度胁迫 Severe stress | $y = 46.73/(1+8.32e^{-0.16x})$ | 1.91 | 5.01 | 13.24 | 21.47 | 16.46 | 0.987** |

注: y 为果径的模拟值, mm; x 为坐果后的天数, d。
Note: y is the simulated value of fruit diameter, mm; x is the days after setting fruit, d.

3 讨 论

叶片是作物有机物同化和水分蒸腾的主要器官, 其面积大小能够反映作物对环境的适应能力。本研究表明, 甜椒叶面积随干旱程度的加剧而减小, 这与白刺花^[6]、花生^[12]、杠柳^[24]等的研究是一致的。水分胁迫下甜椒叶片生长速率和叶面积相对扩展速率的最大值均随水分胁迫程度的加重而减小, 这是因为叶片生长中大部分的细胞分裂主要集中在叶面积扩展的初始阶段^[25], 水分亏缺条件下, 甜椒叶片细胞分裂的数目减少, 细胞延展受到抑制^[26], 从而影响叶面积扩展。在叶片生长的后期, 轻度和中度水分胁迫下的叶面积相对扩展速率大于 CK, 而重度胁迫下的叶片相对扩展速率在生长过程中始终小于 CK, 这与前人研究并不一致^[13], 主要是植株抗旱性的差异引起的。水分胁迫显著延长甜椒叶片的迅速生长时间; 轻度和中度胁迫下, 甜椒叶片生长速率的始盛点、高峰点和盛末点出现不同程度的推迟, 但在重度胁迫下提前, 这表明甜椒能对低程度的干旱逆境做出适应性调节, 但在重度干旱环境下受到严重胁迫, 不能较好适应, 需将快速发育的进程提前以此减轻水分消耗。

就果实发育而言, 大部分学者认为随着干旱强度的增加, 果径减小^[14,27]。但也有学者认为轻度干旱胁迫下的果径高于无干旱处理^[28]。本研究表明, 甜椒果径随胁迫

程度的加重而显著降低 ($P<0.05$), 这一方面是因为水分亏缺影响细胞伸长与分裂而抑制果实生长^[29], 另一方面是由于干旱条件下植株同化物供应降低导致的^[30]。进入稳定生长阶段后, 轻度干旱胁迫下的果径生长速率大于 CK, 这是因为甜椒对轻度干旱适应后光合速率提高, 源供应增加^[31-32], 表明轻度水分胁迫能锻炼甜椒对干旱逆境的耐受性, 有利于果实中后期的发育。吴桂林和王克勤^[33]研究发现, 水分供应越充足果实成熟越早, 这和本研究结论并不一致, 这种差异与其他环境条件、遗传调控因子等众多因素的共同作用有关^[34]。在本研究中, 甜椒平均单果质量随水分胁迫程度的加剧而不断降低, 这种变化不仅在于果实体积的减小, 更重要的原因可能是由于作物在自身水分供应不足时果实中积累的水分也相应减少^[15]。中度和重度干旱胁迫致使甜椒单株果实数量及平均单果质量显著减少 ($P<0.05$), 从而造成单株产量的明显下降 ($P<0.05$), 这与 Showemimo & Olarewaju^[11]的研究是一致的。但轻度胁迫下甜椒单株产量与 CK 差异并不显著, 这是因为甜椒在轻度胁迫条件下形成了一定的耐旱机制, 且与 CK 相比拥有更为良好的根系通气条件^[35], 因此落花落果数减少, 果实数量增加, 从而并未显著影响产量。

本研究在温室内空气温度、空气相对湿度、辐射一致的情况下进行, 仅研究土壤水分胁迫对甜椒叶片和果

实扩展动态的影响,但由于不同土壤水分可能导致土壤蒸发量和植株蒸腾量不一致,引起土壤温度有所差异,今后应该进一步控制土壤温度,减少因水分处理引起地温差异导致试验误差。

4 结 论

本研究利用温室水分控制试验研究了干旱胁迫对甜椒结果期叶面积扩展和果实动态发育的影响,研究认为:1) 随土壤水分胁迫程度的增加,甜椒叶面积和果径显著减小,叶片和果径的最大生长速率显著降低,生长速率峰值的出现时间显著提前,而叶片和果实横径的迅速生长时间延长 ($P < 0.05$)。2) 土壤含水率为田间持水率的 60%~70% 能够锻炼甜椒对干旱逆境的耐受性,使果径生长速率和叶片相对扩展速率在果实或叶片生长的后期高于其他处理,较 CK 果实数量增加 23.61% ($P < 0.05$),且产量不受影响。研究证实了甜椒在适宜生长水分范围内,适当减少灌溉量,有助于甜椒形成一定的耐旱机制,利于叶片及果实的后期发育及果实数量的增加,该研究为设施甜椒环境优化控制提供重要支持。

[参 考 文 献]

- [1] 孙克香, 杨莎, 郭峰, 等. 高温强光胁迫下外源钙对甜椒 (*Capsicum frutescens* L.) 幼苗光合生理特性的影响[J]. 植物生理学报, 2015, 51(3): 280—286.
Sun Kexiang, Yang Sha, Guo Feng, et al. Effects of exogenous calcium on photosynthetic characteristics of sweet pepper (*Capsicum frutescens* L.) seedlings[J]. Plant Physiology Journal Plant Physiology Journal, 2015, 51(3): 280—286. (in Chinese with English abstract)
- [2] 王林闯, 贺超兴, 张志斌. 不同灌水量及畦面覆盖物影响温室甜椒产量的生理机制研究[J]. 华北农学报, 2010, 25(S2): 196—199.
Wang Linchuang, He Chaoping, Zhang Zhibin. Physiological study on different irrigation quantity and soil mulches to yield of sweet pepper in greenhouse[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2010, 25(S2): 196—199. (in Chinese with English abstract)
- [3] Chen Kaili, Li Jianming, He Huiqiang, et al. Effects of water on photosynthesis in different age of tomato leaves[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(16): 4919—4929.
- [4] Mostafa H, Amir G. Effects of water stress and inoculation with plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on antioxidant status and photosynthetic pigments in basil (*Ocimum basilicum* L.)[J]. Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences, 2012, 11(1): 57—61.
- [5] Dias P C, Araujo W L, Moraes G, et al. Morphological and physiological responses of two coffee progenies to soil water availability[J]. Journal of Plant Physiology, 2007, 164(12): 1639—1647.
- [6] 李芳兰, 包维楷, 吴宁. 白刺花幼苗对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应[J]. 生态学报, 2009, 29(10): 5406—5416.
Li Fanglan, Bao Weikai, Wu Ning. Morphological and physiological responses of current *sophora davidii* seedlings to drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29 (10): 5406—5416. (in Chinese with English abstract)
- [7] Niinemets Ü, Díaz-Espejo A, Flexas J, et al. Role of mesophyll diffusion conductance in constraining potential photosynthetic productivity in the field[J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(8): 2249—2270.
- [8] Jia W, Zhang J. Stomatal movements and long-distance signaling in plants[J]. Plant Signaling and Behavior, 2008, 3(10): 772—777.
- [9] Álvarez S, Navarro A, Emilio Nicolás, et al. Transpiration, photosynthetic responses, tissue water relations and dry mass partitioning in callistemon plants during drought conditions[J]. Scientia Horticulturae, 2011, 129(16): 306—312.
- [10] Li Fanglan, Bao Weikai, Wu Ning. Morphological, anatomical and physiological responses of *campylotropis polyantha* (Franch.) schindl. seedlings to progressive water stress. Scientia Horticulturae, 2011, 127(23): 436—443.
- [11] Showemimo F A, Olarewaju J D. Drought tolerance indices in sweet pepper (*Capsicum annum* L.)[J]. International Journal of Plant Breeding and Genetics, 2007, 1(1): 29—33.
- [12] 厉广辉, 张昆, 刘凤珍, 等. 不同抗旱性花生品种的叶片形态及生理特性[J]. 中国农业科学, 2014, 47(4): 644—654.
Li Guanghui, Zhang Kun, Liu Fengzhen, et al. Morphological and physiological traits of leaf in different drought resistant peanut cultivars[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(4): 644—654. (in Chinese with English abstract)
- [13] 陈金平, 刘祖贵, 段爱旺, 等. 温室黄瓜叶面积扩展与光合特性对土壤水分的响应研究[J]. 中国生态农业学报, 2007, 15(1): 91—95.
Chen Jinping, Liu Zugui, Duan Aiwang, et al. response of leaf area expansion and photosynthetic characteristics of cucumber to soil water status in greenhouse[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2007, 15(1): 91—95. (in Chinese with English abstract)
- [14] 李雅善, 李华, 王华, 等. 设施栽培下不同灌溉处理对‘希姆劳特’植株生长及果实的影响[J]. 中国农业科学, 2014, 47(9): 1784—1792.
Li Yashan, Li Hua, Wang Hua, et al. Effects of different irrigation treatments on the growth and fruit quality of *himrod* in protected cultivation[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(9): 1784—1792. (in Chinese with English abstract)
- [15] Dorji K, Behboudian M H, Zegbe D J A. Water relations growth yield and fruit quality of hot pepper under deficit irrigation and partial root zone drying[J]. Sci. Hortic, 2005, 104(2): 137—149.
- [16] 刘明, 吕爱锋, 武建军, 等. 干旱对农业生态系统影响研究进展[J]. 中国农学通报, 2014, 30(32): 165—171.
Liu Ming, Lü Aifeng, Wu Jianjun, et al. A review of impacts of drought on agro-ecosystem[J]. Chinese Agricultural

- Science Bulletin, 2014, 30(32): 165—171. (in Chinese with English abstract)
- [17] 张学, 王宝英. 农田灌水定额的确定[J]. 西北水资源与水利工程, 1994, 5(4): 18—24.
Zhang Xue, Wang Baoying. Determination of irrigating water quota of crops[J]. Water Resources & Water Engineering, 1994, 5(4): 18—24. (in Chinese with English abstract)
- [18] 刁明, 戴剑锋, 罗卫红, 等. 温室甜椒叶面积指数形成模拟模型[J]. 应用生态学报, 2008, 19(10): 2277—2283.
Diao Ming, Dai Jianfeng, Luo Weihong, et al. Simulation model on the formation of greenhouse sweet pepper leaf area index[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(10): 2277—2283. (in Chinese with English abstract)
- [19] 刘浩, 孙景生, 段爱旺, 等. 基于 Auto CAD 软件确定番茄与青椒叶面积的简易方法[J]. 中国农学通报, 2009, 25(5): 287—293.
Liu Hao, Sun Jingsheng, Duan Aiwang, et al. Simple model for tomato and green pepper leaf area based on auto CAD software[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2009, 25(5): 287—293. (in Chinese with English abstract)
- [20] Granier C, Tardieu F. Spatial and temporal analyses of expansion and cell cycle in sunflower leaves: A common pattern of development for all zones of a leaf and different leaves of a plant[J]. Plant Physiology, 1998, 116(3): 991—1001.
- [21] 张芮, 成自勇, 王旺田, 等. 水分胁迫对延后栽培葡萄果实生长的影响[J]. 华南农业大学学报, 2015, 36(6): 47—54.
Zhang Rui, Cheng Ziyong, Wang Wangtian, et al. Effect of water stress on grape fruit growth under delayed cultivation[J]. Journal of South China Agricultural University, 2015, 36(6): 47—54. (in Chinese with English abstract)
- [22] 吴俊文, 何茜, 李吉跃, 等. 不同氮素指数施肥下楸树无性系叶片发育动态变化[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(07): 19—28.
Wu Junwen, He Qian, Li Jiyue, et al. Dynamic changes of foliage growth of *catalpa bungei* clones under different nitrogen exponential fertilizations[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(07): 19—28. (in Chinese with English abstract)
- [23] 崔党群. Logistic 曲线方程的解析与拟合优度测验[J]. 数理统计与管理, 2005, 24(1): 112—115.
Cui Dangqun. Analysis and making good fitting degree test for logistic curve regression equation[J]. Application of Statistics and Management, 2005, 24(1): 112—115. (in Chinese with English abstract)
- [24] 安玉艳, 梁宗锁, 郝文芳. 杠柳幼苗对不同强度干旱胁迫的生长与生理响应[J]. 生态学报, 2011, 31(3): 0716—0725.
An Yuyan, Liang Zongsuo, Hao Wenfang. Growth and physiological responses of the *periploca sepium* bunge seedlings to drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(3): 0716—0725. (in Chinese with English abstract)
- [25] Maksymowych R. Analysis of leaf development[M]. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1973: 51—57.
- [26] Griffiths H, Parry M A J. Plant responses to water stress[J]. Annals of Botany, 2002, 89(7): 801—802.
- [27] 赵建华, 李浩霞, 周旋, 等. 干旱胁迫对宁夏枸杞生长及果实糖分积累的影响[J]. 植物生理学报, 2012, 48(11): 1063—1068.
Zhao Jianhua, Li Haoxia, Zhou Xuan, et al. Influence of drought stress on plant growth and sugar accumulation in fruit of *lycium barbarum* L.[J]. Plant Physiology Journal, 2012, 48(11): 1063—1068. (in Chinese with English abstract)
- [28] 王瑞辉, 钟飞霞, 廖文婷, 等. 土壤水分对油茶果实生长的影响[J]. 林业科学, 2014, 50(12): 40—46.
Wang Ruihui, Zhong Feixia, Liao Wenting, et al. Effects of soil moisture on fruit growth of *camellia oleifera*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2014, 50(12): 40—46. (in Chinese with English abstract)
- [29] Hsiao T C. Plant responses to water stress[J]. Ann Rev. Plant Physiol, 1973, 24(1): 519—570.
- [30] Pinheiro C, Chaves M M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(3): 869—882.
- [31] 原保忠, 千晶晶, 别之龙, 等. 亏缺灌溉对大棚甜瓜果实发育及品质的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(8): 2053—2059.
Yuan Baozhong, Qian Jingjing, Bie Zhilong, et al. Effect of deficit irrigation on development and quality of muskmelon in plastic greenhouse[J]. Chinese Journal of Ecology, 2014, 33(8): 2053—2059. (in Chinese with English abstract)
- [32] 戴良香, 刘孟娟, 成波, 等. 干旱胁迫对花生生长发育和光合产物积累的影响[J]. 花生学报, 2014, 43(2): 12—17.
Dai Lingxiang, Liu Mengjuan, Cheng Bo, et al. Effect of drought on development and photosynthate accumulation of peanut[J]. Journal of Peanut Science, 2014, 43(2): 12—17. (in Chinese with English abstract)
- [33] 吴桂林, 王克勤. 不同水分供应对西瓜营养和果实生长及果实品质的影响[J]. 河北农业大学学报, 2008, 31(2): 37—41.
Wu Guilin, Wang Keqin. Effect of water treatment on vegetative and fruit growth and fruit quality of watermelon[J]. Journal of Agricultural University of HeBei, 2008, 31(2): 37—41. (in Chinese with English abstract)
- [34] Costa F, Alba R, Schouten H, et al. Use of homologous and heterologous gene expression profiling tools to characterize transcription dynamics during apple fruit maturation and ripening[J]. BMC Plant Biology, 2010, 10(1): 229.
- [35] 杨再强, 邱译萱, 刘朝霞, 等. 土壤水分胁迫对设施番茄根系及地上部生长的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(3): 748—757.
Yang Zaiqiang, Qiu Yixuan, Liu Zhaoxia, et al. The effects of soil moisture stress on the growth of root and above-ground parts of greenhouse tomato crops[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(3): 748—757. (in Chinese with English abstract)

Effects of soil water stress on expansion of leaf area and development of fruit in fruiting period of greenhouse sweet pepper

Yang Zaiqiang^{1,2}, Hou Mengyuan¹, Zhang Manyi¹

(1. Collaborative Innovation Center on Forecast and Evaluation of Meteorological Disasters, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China; 2. Jiangsu Key Laboratory of Agricultural Meteorology, Nanjing, 210044, China)

Abstract: Taking Catherine that was one variety of *Capsicum annuum* L. as test materials, the experiment with 4 soil moisture contents was conducted to investigate the effect of different soil water on the expansion of leaf area and the fruit dynamic development of greenhouse sweet pepper in Venlo greenhouse of Nanjing University of Information Science & Technology in 2016. The 4 treatments in the experiment included field water holding capacity of 70%-80% (CK), 60%-70% (light stress), 50%-60% (moderate stress) and 40%-50% (severe stress). Soil water sensor EM50 was used to monitor soil water content. The leaf area expansion dynamics, the fruit development dynamics and the yield of sweet pepper were determined in fruiting period. The results showed that: 1) Leaf and fruit development of sweet pepper experienced 3 stages including slow growth, linear scale growth and stable constant growth stage. With the increase of the water stress, the leaf area and fruit diameter were evidently reduced. Compared with CK, the maximum leaf area, fruit equatorial diameter and longitudinal diameter under severe stress treatment were reduced by 57.48%, 38.83% and 52.85% ($P<0.05$), respectively. 2) Soil water stress reduced the maximum growth rate of leaf and the fruit diameter of sweet pepper. The maximum of leaf and the fruit growth rate appeared obviously earlier with the increase of soil water stress. The growth rate of fruit equatorial diameter, the growth rate of fruit longitudinal diameter and the leaf relative expansion rate in the late development stage of leave or fruit under light stress were higher than other treatments, but the difference was not significant ($P>0.05$). 3) Soil water stress prolonged the rapid growth time of leaf and fruit equatorial diameter significantly. Compared with CK, the leaf rapid growth time under light stress, moderate stress and severe stress delayed by 1.18, 1.18 and 1.46 d ($P<0.05$), respectively. 4) The total number of fruit per plant, the mean fresh weight of individual fruit per plant and the yield per plant were significantly reduced under moderate and severe stress ($P<0.05$), but the fruit number per plant increased by 23.61% compared with CK under light stress, and the yield was not significantly different from CK ($P>0.05$). This study indicated that soil water stress decreased the leaf area and the fruit diameter, but light water stress treatment could improve the tolerance to drought stress, promote the late development of leaves or fruits and increase the fruit number of greenhouse sweet peppers. The results provide a reference for the optimal control of the greenhouse sweet pepper environment.

Keywords: stresses; soil moisture; fruits; sweet pepper; leaf area; fruit diameter