

DOI: 10.5846/stxb201405311127

范晓明,袁德义,杨斐翔,田晓明,唐静,张旭辉,朱周俊.锥栗不同树体结构对光的响应.生态学报,2015,35(22): - .

Fan X M, Yuan D Y, Yang F X, Tian X M, Tang J, Zhang X H, Zhu Z J. Effects of Different Tree Shapes on Light Use in *Castanea henryi*. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(22): - .

锥栗不同树体结构对光的响应

范晓明¹, 袁德义^{1,*}, 杨斐翔², 田晓明³, 唐 静², 张旭辉¹, 朱周俊¹

1 中南林业科技大学经济林培育与保护教育部重点实验室, 长沙 410004

2 湖南应用技术学院, 常德 415000

3 湖南省森林植物园, 长沙 410000

摘要:为探讨锥栗树体结构与光能利用的关系,从而为栗园标准化管理及优质丰产栽培提供科学依据,本文以 8 年生‘长芒子’锥栗为试材,研究了锥栗不同树体结构的相对光照强度、光合作用及叶绿素荧光参数,阐述了不同树体结构对锥栗光合性能及产量的响应。研究表明:(1)三种锥栗树形(开心形、小冠疏层形及自然圆头形)树体的净光合速率日变化(P_n)呈双峰曲线型,峰值均出现在 10:00,次峰值均在 14:00,其中以开心形树体 10:00 的 P_n 最大,为 $9.97 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$; (2)锥栗不同树体结构的光合参数差异显著,开心形锥栗树体叶片的最大光合速率和光饱和点显著高于其他处理,而光补偿点和暗呼吸速率显著低于小冠疏层形和对照处理,表明开心形树体的光合性能较强;(3)叶绿素荧光参数显示开心形锥栗树体电子传递速率(ETR)显著高于其它两种树形及对照;(4)锥栗不同树体结构光合性状与产量的相关分析表明单株产量与 P_n 、蒸腾速率(G_s)、PSII 潜在光化学效率(F_v/F_o)、 ETR 及叶绿素含量呈极显著正相关。综上,开心形锥栗树体在光能利用效率方面优于自然圆头形和小冠疏层形,有利于锥栗增产。

关键词:锥栗;树体结构;光合特性;净光合速率;光合电子传递速率

Effects of Different Tree Shapes on Light Use in *Castanea henryi*

FAN Xiaoming¹, YUAN Deyi^{1,*}, YANG Feixiang², TIAN Xiaoming³, TANG Jing², ZHANG Xuhui¹, ZHU Zhoujun¹

1 Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-wood Forest Trees of Ministry of Education, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2 Hunan Applied Technology University, Changde 415000, China

3 Hunan Forest Botanical Garden, Changsha 410000, China

Abstract: Eight-year-old *Castanea henryi* cv. ‘Changmangzi’ (Fagaceae) trees were studied in order to explore the relationship between tree shape and light use by *C. henryi*, and provide scientific advice on the cultivation and management of this species. An illuminometer, a chlorophyll meter and a portable photosynthesis system were used to measure relative light intensity in different tiers of the canopy, and the diurnal course of ecophysiological and photosynthetic parameters were measured to ascertain the effects of different tree forms on the photosynthetic performance and yield of *C. henryi*. The results showed that: 1) the relative light intensities of the three tree shapes (open center, small and sparse canopy, and natural roundhead) created by specific training and pruning regimes were all significantly higher than the control (trees not trained or pruned, but left to grow naturally) for all the canopy positions. Relative light intensity followed the same trend, regardless of canopy position (open center shape > small and sparse canopy > natural roundhead shape). The relative light

基金项目:国家“十二五”科技支撑计划课题“板栗和锥栗高效生产关键技术研究及示范”(2013BAD14B04);湖南省研究生科研创新项目(CX2014B331)

收稿日期:2014-05-31; 网络出版日期:2015-04-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuan-deyi@163.com

intensity in the outer layer of the open center shape was highest (93.89%), This was 10.34% higher than the value for the small and sparse canopy shapes, 23.29% higher than in the natural roundhead shape, and 41.08% higher than the control. These results indicated that *C. henryi* received more light when it had an open center shape. Diurnally, the net photosynthetic rate (P_n) for *C. henryi* leaves taken from different shaped trees had two peaks at 10:00 and 14:00. The P_n for leaves on the open center shaped trees ($9.97 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) was higher than the values for the other two shapes and the control. 2) Some photosynthetic parameters differed significantly among the tree shapes. The maximum P_n and the light saturation point in trees with the open center shape were higher than the values recorded for the other tree shapes. However, the CO_2 compensation point and dark respiration rate for leaves on the open center shaped trees were lower than the values for the other two tree shapes and the control. Additionally, the carboxylation efficiency of the open center shaped trees was significantly higher than it was for the other shapes, all of which indicated that the photosynthetic performance of the open center shape trees was better than the other shapes. 3) The chlorophyll fluorescence parameter results showed that maximum fluorescence (F_m), PSII maximal efficiency (F_v/F_m), PSII potential efficiency (F_v/F_o), and the electron transport rate (ETR) for each of the three tree shapes significantly improved compared to the control. The ETR in the open center shaped trees was higher than the ETR values for the other two tree shapes and the control. 4) There were significant differences ($P \leq 0.01$) in P_n , transpiration rate, F_v/F_o , ETR , chlorophyll content, and yield per plant, and the correlation index between P_n and yield per plant was highest ($r = 0.835$). Thus, manipulating tree shape by training and pruning can significantly improve the ventilation and light conditions in the inner layer of a tree, improve the utilization ratio of light energy, and increase yield. Based on our results, *C. henryi* trees with an open center shape are superior in light energy use to the ones with small and sparse canopies and natural roundhead shapes. Therefore training and pruning *C. henryi* to have an open center shape will improve yields.

Key Words: *Castanea henryi*; tree shape; photosynthetic characteristics; net photosynthetic rate; electron transport rate

锥栗(*Castanea henryi* Rehd. et Wils)是我国南方重要的木本粮食树种,其果肉酥脆可口,糯而香甜,营养价值高而广受人们喜爱^[1, 2]。锥栗是喜光树种,因其枝芽顶端优势和果枝顶端结果等特点极易产生结果枝外移而树冠内膛空虚的现象,从而造成外围结果,产量降低^[3]。整形修剪可调整枝态,将营养合理分配和利用从而减少消耗,更重要的是通过不同程度地整形修剪,培育合理的树体结构能够显著改善树体内膛通风透光条件,提高光能利用率从而不同程度提高产量^[4]。故研究锥栗的树体结构和光能利用之间的关系对提高锥栗产量和品质具有重要的理论意义和实践价值。前人对板栗^[5, 6]、日本栗^[7]、欧洲栗^[8, 9]等栗属植物的光合性状、树体培育修剪等单方面开展了相关研究,但对于栗属植物树体结构与光能利用关系的研究鲜见报道,且相关研究在锥栗中还未见报道。

本研究以‘长芒子’锥栗为试材,对锥栗不同树体结构的光照强度、光合作用及叶绿素荧光参数进行了测定和分析,并进一步分析了不同树体结构光合性状与产量的相关关系,以期探明锥栗树体结构与光能利用的相关关系,明确不同树体结构产量对光合性能指标的响应,为锥栗栽培过程中光照和空间潜能利用率高适宜树形的选择提供参考,以及锥栗生产实践中高产优质丰产栽培技术提供科学理论依据。

1 试验部分

1.1 试验地概况

试验地点为中南林业科技大学锥栗试验示范基地(湖南郴州汝城县土桥镇, $25^{\circ}33'43''\text{N}$, $113^{\circ}45'08''\text{E}$), 基地年均降水量 1547.1 mm, 年平均气温 16.6°C , 月平均最高气温出现在 7 月, 为 25.6°C , 年平均无霜期 273 d, 年平均日照 1713 h, 光热充足, 属典型亚热带季风性湿润气候。土壤为红壤, 肥力中等, 每年冬季施基肥一次。

1.2 试验材料及试验设计

供试材料为树龄 8 年生的锥栗‘长芒子’,树体生长良好、树高、冠幅、生长势大体一致。2010—2012 年连续 3 年在冬季修剪时按照经济林木整形修剪的原则和方法,对锥栗树体进行中下等修剪强度整形修剪,培育开心形、小冠疏层形及自然圆头形三种树形,以不修剪为对照,将试验树编号标记挂牌。每个处理单株小区(各实验指标 4 个观测值),5 次重复。

1.3 实验指标方法

1.3.1 光照强度及叶绿素含量的测定

于 2013 年 7 月,在树高 1.5—2 m 处,以树干为中心,对树体冠层水平方向进行划分,将树冠分为外层(距树冠边缘 0—0.5 m)、中层(距树干 1.5—2 m)和内层(距离树干 0—0.5 m)。选择晴天,从上午 8:00 时至下午 18:00 时每 2 h 用分光辐射照度计 CL-500A 测定各处理树体东、南、西、北四个方位上的光照强度,同时测定树冠上方无花枝叶部位的光照强度,其比值为相对光照强度,以及利用叶绿素仪 SPAD-502 测定各方位对应叶片的叶绿素含量。

1.3.2 光合速率日变化的测定

用便携式光合仪 LI-6400,选择 7 月中旬晴朗无云稳定天气,在 8:00—18:00 测定锥栗光合参数日变化。每 2 h 测定 1 次锥栗的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)、水汽压亏缺(VPD)、光合有效辐射(PAR)、空气温度(T_a)、空气相对湿度(RH)及空气 CO_2 浓度(C_a)。每个处理测定 3 株,每株测定 3 片叶子,以 3 d 测定的平均值为光合速率的日变化。

1.3.3 光合参数的测定

于 2013 年 7 月中旬选择晴朗无云天气,利用 LI-6400 仪器上的自控系统控制测定时的叶温、光强及 CO_2 浓度。净光合速率-光合有效辐射(P_n - PAR)响应曲线的条件设置为: CO_2 浓度 $360 \mu\text{mol mol}^{-1}$,叶温 27°C ,红蓝光源提供的光强梯度由高到低为 2000、1800、1500、1300、1000、900、800、700、500、200、175、150、125、100、75、50、25、 $0 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$;采用光响应新模型方程^[10],拟合锥栗 P_n - PAR 曲线,最大光合速率(P_{max})、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、暗呼吸速率(R_d)由方程拟合得到,以光补偿点处的量子效率作为该处理的表光量子效率(AQY)^[11]。净光合速率-胞间 CO_2 浓度(P_n - CO_2)响应曲线的设置条件为:光强 $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,叶温 27°C ,测定仪器自动匹配 CO_2 浓度, CO_2 来源为液态 CO_2 小钢瓶,其浓度梯度为 50、100、200、300、400、600、800、1000、1200、 $1500 \mu\text{mol mol}^{-1}$;采用 CO_2 新模型^[12]拟合锥栗 P_n - CO_2 曲线, CO_2 补偿点(CCP)、 CO_2 饱和点(CSP)及羧化效率(CE)均由方程拟合得到。

1.3.4 叶绿素荧光参数的测定

各处理将选定的叶片,白天用锡纸包裹,经过一个晚上的暗适应,于凌晨破晓前用 LI-6400 测定初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII 潜在光化学效率(F_v/F_o)。给待测叶片以一个饱和强闪光($6000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),脉冲 0.8 s 测定电子传递速率(ETR)。

1.3.5 单株产量的测定

于‘长芒子’锥栗果实采收期(9 月底,10 月初)分别收集每一株挂牌标记树体的所有坚果,计数并称重,单果重=单株坚果总量/单株坚果数量。

1.4 数据处理与分析

数据结果的统计分析用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS19.0 完成,图形的绘制用 Sigmaplot 10.0 完成。

2 结果与分析

2.1 锥栗不同树体结构树冠各层次相对光照强度的空间分布

锥栗不同树形冠层内各部位相对光照强度存在一定差异和变化趋势(表 1)。经整形修剪培育后树体的相对光照强度在各层均显著高于对照,且均呈开心形>小冠疏层形>自然圆头形>CK 的趋势,说明整形修剪能

显著增加植株透光率。三种树形中,开心形植株树冠外层相对光照强度最高(93.89%),分别高出小冠疏层形、自然圆头形和对照 10.34%、23.29%和 41.08%;树体的三个层次中,开心形植株树冠外层的相对光照强度显著高于树冠内层,与树冠中心无显著差异,而其他两种树形及对照树冠外层的相对光照强度均显著高于树冠内层及中心,且开心形树体在树冠三个层面的光照强度平均值显著高于另外两个树形及对照树体,表明开心形锥栗树体能更大程度接收光照。

表 1 锥栗不同树形树冠内各层次相对光照强度

Table 1 Relative light intensity in different tier of canopy of *C. henryi* with different tree composition

树形 Tree composition	相对光照强度 Relative light intensity /%			
	树冠外层 The outer layers of the canopy	树冠内层 The inner layers of the canopy	树冠中心 The center of the canopy	平均值 Average value
开心形 Open center shape	93.89±1.23 a	82.67±1.04 b	92.30±3.91 a	89.62
小冠疏层形 Small and sparse canopy shape	83.55±1.44 b	65.09±2.35 c	54.39±2.01 d	60.33
自然圆头形 Natural roundhead shape	70.60±2.10 c	11.99±1.98 e	9.72±0.64 e	30.77
对照 CK	52.81±1.11 d	7.55±0.87 f	6.45±0.71 f	22.27

注:不同的小写字母代表不同树形、不同冠层之间存在显著性差异($P<0.05$)

2.2 锥栗不同树体结构光合指标的日变化

不同树形树体功能叶片净光合速率(P_n)日变化均呈不对称双峰曲线(图 1A)。10:00 前, PAR 逐渐增强, VPD 及 T_a 逐渐上升, P_n 均上升至第 1 峰值,此时 C_i 、 C_a 及 RH 下降显著(图 1C、E-I)。随后 PAR 、 VPD 和 T_a 持续升高, RH 进一步降低, P_n 呈下降趋势,至 12:00 出现光合午休现象,此时 C_i 达到最低或次低值,表明光合午休与气孔的调节作用密切相关。14:00 P_n 上升至第 2 峰值, G_s 逐步升高,但由于光合作用固定的 CO_2 较多,因此 C_i 较低(图 1B)。

总体而言,三种树形 P_n 的峰值均分别出现在 10:00 和 14:00,早于对照的 14:00 和 16:00,第 1 峰值在各树形中均为最大值;开心形树体叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 日均值高于其他两种树形,表明开心形树体结构的总体光合能力强于其他两种树形(表 2);各树形的 G_s 和 T_r 的日变化也呈双峰型,与 P_n 的变化情况基本一致,表明 P_n 对 G_s 和 T_r 具有反馈调节作用(图 1B、D)。

2.3 锥栗不同树体结构光合参数

不同树形锥栗叶片的 P_n - PAR 响应曲线趋势基本一致,均随着光强的增加,对光的利用率提高,当光强达到饱和光强后,净光合速率达到最大值。随光强的增加,不同树形锥栗叶片的 P_n - PAR 响应曲线略有下降(图 2A)。锥栗不同树体结构的光合响应特征参数差异显著(表 3),开心形锥栗树体叶片的最大光合速率和光饱和点分别为 $10.10 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 和 $1261.13 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,显著高于其他树形和对照处理;而光补偿点和暗呼吸速率显著低于小冠疏层形和对照处理。在表观量子效率方面,以小冠疏层形树体最低,其余处理无显著差异。

不同树形锥栗叶片 P_n - CO_2 浓度响应曲线与 P_n - PAR 响应曲线具有一定的差异。在低于 $1200 \mu\text{mol/mol}$ CO_2 浓度下, P_n 随 CO_2 浓度的升高而升高,特别是在低于 $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 初期响应阶段, P_n 随着 CO_2 浓度的增加呈线性迅速上升;当 CO_2 浓度超过饱和 CO_2 浓度之后, P_n 随 CO_2 浓度的升高而下降(图 2B)。由表 3 可以看出,开心形树体叶片的羧化效率显著高于其他树形和对照;自然圆头形树体 CO_2 饱和点最高为 $1409.90 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,小冠疏层形树体 CO_2 补偿点最低($82.82 \mu\text{mol mol}^{-1}$),均与其他两种树形及对照差异显著。

2.4 锥栗不同树体结构叶绿素荧光特性

与 CK 相比,经整形修剪培育后锥栗树体叶片 F_m 、 F_v/F_m 及 F_v/F_o 及 ETR 值均显著提高(表 4)。以反映光系统 II(PSII)的最大光能转化效率(F_v/F_m)和 PSII 潜在光化学效率(F_v/F_o)的两个参数来分析,经整形修剪

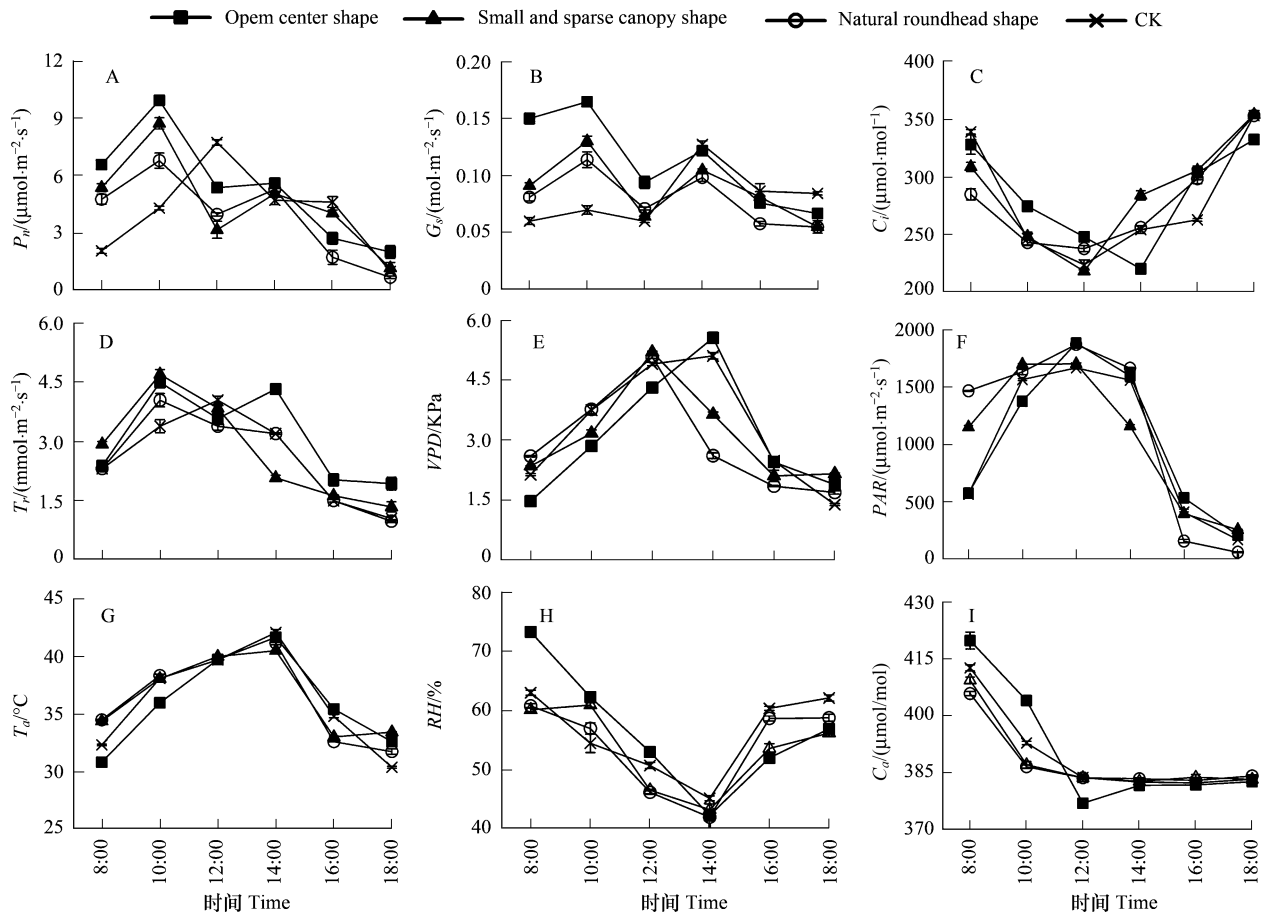


图 1 锥栗不同树形生理生态参数日进程

Fig. 1 Diurnal course of photosynthetic ecophysiological parameters on different tree composition of *C. henryi*

注: P_n . 净光合速率 Net photosynthetic rate; G_s . 气孔导度 Stomatal conductance; C_i . 胞间 CO_2 浓度 Inter-cellular carbon dioxide concentration; T_r . 蒸腾速率 Transpiration rate; VPD . 蒸汽压亏缺 Vapor pressure deficit; PAR . 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation; T_a . 空气温度 Air temperature; RH . 空气相对湿度 Air relative humidity; C_a . 空气二氧化碳浓度 Free-air carbon dioxide enrichment.

的锥栗树体提高了锥栗叶片叶绿素分子捕获激发光能的效率及 PSII 潜在活性,然三种树形之间并无显著差异;以反映实际光强下的表观电子传递效率的参数(ETR)来比较,开心形锥栗树体叶片显著高于小冠疏层形和自然圆头形。

表 2 锥栗不同树形生理生态参数日平均值

Table 2 Daily mean of photosynthetic ecophysiological parameters of *C. henryi* with different tree composition

树形 Tree composition	净光合速率 P_n	气孔导度 G_s	胞间 CO_2 浓度 C_i	蒸腾速率 T_r	蒸汽压亏缺 VPD	光合有效辐射 PAR
开心形 Open center shape	5.390.23 a	0.110.0081 a	284.704.01 a	3.190.11 a	3.090.094 a	1066.5745.78 a
小冠疏层形 Small and sparse canopy shape	4.600.22 b	0.0890.0067 b	286.653.36 a	2.730.16 ab	3.100.18 a	1026.8653.47 a
自然圆头形 Natural roundhead shape	3.860.22 c	0.0800.0033 b	278.32 $\pm$ 3.30 a	2.560.26 b	2.980.12 a	1086.7651.68 a
对照 CK	4.060.19 c	0.0810.0049 b	280.342.87 a	2.580.31 b	3.280.16 a	1013.9061.74 a

注: 每列不同的小写字母代表不同树形之间存在显著性差异 ($P < 0.05$)

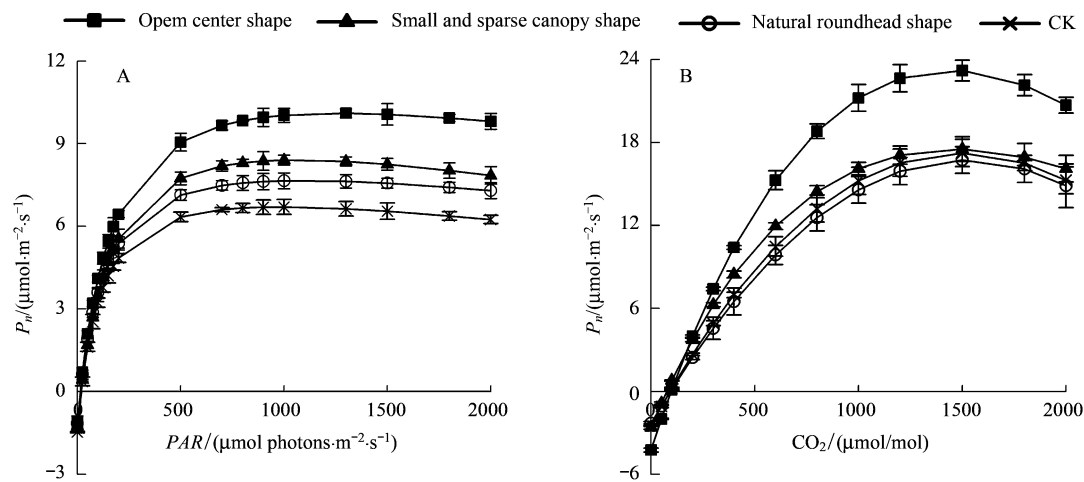


图 2 锥栗不同树形 P_n -PAR 响应曲线和 P_n - CO_2 响应曲线

Fig. 2 Responses of the net photosynthetic rate (P_n) to different PAR and different intercellular CO_2 concentrations of *C. henryi* for different tree composition

表 3 锥栗不同树形光合响应特征参数

Table 3 Parameters of photosynthetic rate in response to PAR and CO_2 concentration of *C. henryi* for different tree composition

光合参数 Photosynthetic parameter	开心形 Open center shape	小冠疏层形 Small and sparse canopy shape	自然圆头形 Natural roundhead shape	对照 CK
最大光合速率 Pn_{max} Maximum net photosynthetic rate ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	10.10±0.40 a	8.38±0.15 b	7.64±0.43 c	6.78±0.45 d
光补偿点 LCP Light compensation ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	14.78±1.46 c	17.63±0.63 b	15.22±1.07 c	19.60±0.77 a
光饱和点 LSP Light Saturation ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1261.13±62.84 a	1093.20±45.022 b	1097.99±42.32 b	962.90±26.07 c
暗呼吸速率 R_d Dark respiration rate ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1.11±0.039 c	1.22±0.050 b	1.15±0.040 bc	1.46±0.045 a
表观量子效率 AQY Apparent quantum yield ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	0.076±0.0026 a	0.069±0.0044 b	0.077±0.0025 a	0.076±0.0023 a
CO_2 补偿点 CCP Carbon dioxide compensation ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	111.37±5.67 a	82.82±6.33 b	106.73±9.76 a	113.39±6.21 a
CO_2 饱和点 CSP Carbon dioxide saturation ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	1230.11±40.15 b	1244.03±45.57 b	1409.90±26.24 a	1312.50±52.71 b
羧化效率 CE Carboxylation efficiency ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	0.044±0.0027 a	0.034±0.0035 b	0.027±0.0025 c	0.030±0.0016 bc

注:每排不同的小写字母代表不同树形之间存在显著性差异 ($P<0.05$)

表 4 锥栗不同树形叶绿素荧光参数

Table 4 TChlorophyllII fluorescene parameters of *C. henryi* with different tree composition

树形 Tree composition	初始荧光 Initialfluorecene F_o	最大荧光 Maximal fluorecene F_m	PSII 最大光化学效率 PSII maximal efficiency F_v/F_m	PSII 潜在光化学效率 PSII potential efficiency F_v/F_o	电子传递速率 Electron transport rate ETR
开心形 Open center shape	167.9613.15 a	868.9514.27 a	0.810.018 a	4.350.31 a	121.787.60 a
小冠疏层形 Small and sparse canopy shape	157.2710.62 a	828.5927.63 b	0.810.0065 a	4.280.18 a	99.629.78 b
自然圆头形 Natural roundhead shape	155.0716.08 a	796.4023.41 b	0.810.015 a	4.000.14 a	103.975.54 b
对照 CK	147.6511.13 a	677.3620.42 c	0.780.010 b	3.600.22 b	105.90±6.15 b

注:每列不同的小写字母代表不同树形之间存在显著性差异 ($P<0.05$)

2.5 锥栗不同树体结构光合性状与产量的相关关系

将光合性能指标各时段动态数据平均值与最终平均单果重、单株果实个数和单株产量做相关分析,各性能指标与产量的相关分析见表5。通过分析可以看出,平均单果重与光合指标中 P_n 、 G_s 、 C_i 及 F_v/F_o 呈极显著正相关,与 T_r 及 F_v/F_m 呈显著正相关,其中 P_n 与平均单果重相关性最大 ($r=0.854^{**}$),其次为 C_i 和 F_v/F_o ,其相关系数分别为 0.842 和 0.793,可见锥栗叶片 P_n 、 C_i 及 G_s 与平均单果重密切相关。光合性能指标中,与果实个数及单株产量均呈极显著正相关的指标有 P_n 、 G_s 、 F_v/F_o 、 ETR 及叶绿素含量,其中 P_n 与单株产量相关性最强 ($r=0.835^{**}$),表明这五个指标对单株果实个数和单株产量有极重要的作用。

表5 锥栗不同树形光合性状与产量的相关关系

Table 5 Correlation analysis between photosynthetic characteristics and single plant yield (n=20)

光合性能指标 Photosynthetic performance index	平均单果重 Average single fruit weight	果实个数 The number of fruit	单株产量 Yield per plant
净光合速率 Net photosynthetic rate (P_n)	0.854 **	0.759 **	0.835 **
气孔导度 Stomatal conductance (G_s)	0.621 **	0.802 **	0.828 **
胞间 CO ₂ 浓度 Intercellular CO ₂ concentration (C_i)	0.842 **	0.397	0.440
蒸腾速率 Transpiration rate (T_r)	0.479 *	0.500 *	0.566 *
PSII 最大光化学效率 PSII maximal efficiency (F_v/F_m)	0.518 *	0.711 **	0.373
PSII 潜在光化学效率 PSII potential efficiency (F_v/F_o)	0.793 **	0.641 **	0.595 **
电子传递速率 Electron transport rate (ETR)	0.245	0.704 **	0.779 **
叶绿素含量 Chlorophyll content	0.374	0.575 **	0.581 **

注: ** 显著水平 $P<0.01$, * 显著水平 $P<0.05$

3 结论与讨论

树体结构是形成果实个体与群体经济产量的基础,光合作用是果实产量形成的生理基础^[13,14]。因此,改善树体结构,可极大提高锥栗光合效能,实现其丰产和稳产。本研究根据不同树形树势,连续三年冬季对树体进行中等强度的修剪,将树体培育为开心形、小冠疏层形及自然圆头形三种树形,研究表明,与对照相比,三种树形均能显著提高树冠各层相对光照强度、光和能力、叶绿素含量及单株产量;通过不同锥栗树体结构光合特性与单株产量的相关性分析可知:单株产量与 P_n 、 G_s 、 F_v/F_o 、 ETR 及叶绿素含量呈极显著正相关,与 T_r 呈显著正相关。

净光合速率的日变化特征是植物光合生理活性和环境因素的综合体现,反映了植物对环境的适应能力^[15-17]。本研究结果表明,三种锥栗树形叶片净光合速率日变化呈不对称双峰曲线,出现了明显的光合“午休”现象。具体表现为:清晨太阳出来后,随着光合有效辐射的逐渐增强,叶片捕获的光能逐渐增多,为光合作用提供同化力所需的能量,而此时大气 CO₂、空气湿度都处于最佳状态,伴随着植物叶片气孔的开放, P_n 随之增大,10:00 出现最高峰;随光合有效辐射的进一步增强,叶片吸收的光能出现过剩,同时伴随着其他环境因子较大的变化(气温升高、大气湿度下降),12:00 出现了光合午休现象。有研究表明,植物出现午休现象的主要原因是强光、高温、低湿和土壤干旱等环境条件引起的气孔部分关闭和光合作用光抑制的发生^[18-20]。比较三种锥栗树形 P_n 日变化发现,开心形锥栗树体叶片净光合速率最高峰为 $9.97 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,显著高于小冠疏层形和自然圆头形,这可能由于开心形锥栗树体结构透光能力强,对外界因素变化反应敏感所致,具体原因有待

进一步验证。

P_n -PAR 和 P_n -CO₂ 响应是衡量植物光合特性的两个方面,其指标主要包括: P_{max} 、 LSP 、 LCP 、 CSP 及 CCP ^[21,22]。 P_{max} 指标代表植物潜在最大光合能力以及植物物质积累能力; LSP 和 LCP 分别表示植物利用强光和弱光的能力; CSP 和 CCP 分别表示植物利用高 CO₂ 和低 CO₂ 的能力^[23-26]。本研究表明三种树形锥栗叶片对光和 CO₂ 的利用率随着光强和 CO₂ 浓度的增加而提高,当光强和 CO₂ 浓度达到一定值后, P_n 基本上稳定在一定水平。同一时期不同树形锥栗叶片对光的利用能力不同,开心形锥栗树体叶片的最大光合速率和光饱和点显著高于小冠疏层形和自然圆头形,而光补偿点和暗呼吸速率显著低于其他树形,表明开心形锥栗树体对光能适应性广,光合能力强;同一时期不同树形锥栗叶片对 CO₂ 的利用能力也不尽相同,三种树形中,自然圆头形树体 CO₂ 饱和点最高为 1409.90 $\mu\text{mol mol}^{-1}$,小冠疏层形树体 CO₂ 补偿点最低 (82.82 $\mu\text{mol mol}^{-1}$)。

叶绿素荧光参数是光合作用的探针,可描述植物的光合作用机理和光合生理状态^[27-29]。植物的 ETR 很大程度上体现了植物光合速率的大小,反应了植物吸收的光能沿光合电子传递链的传递利用效率^[30-32]。本研究三种锥栗树形中,开心形锥栗树体 ETR 值显著高于小冠疏层形和自然圆头形,表明开心形锥栗树体具有较高的光化学效率,可能原因是 PS II 反应中心把吸收的光能较多地分配给光合电子传递用于叶片的光合作用,从而表现出较高的电子传递速率和光化学效率,形成了更多的 ATP 和 NADPH,为光合碳同化提供了充分的还原能力和能量,这可能是锥栗开心形树体高产的重要生理基础之一。综上所述,开心形锥栗树体在光合利用效率方面优于自然圆头形和小冠疏层形,有利于锥栗增产,适宜在生产中推广应用。

参考文献 (References):

- [1] 范晓明, 袁德义, 段经华, 唐静, 杨斐翔, 张琳. 锥栗种仁发育期叶片与果实矿质元素含量变化. 园艺学报, 2014, 41(1): 44-52.
- [2] 宋爱云, 陈钦, 雷日平, 陈辉. 锥栗栽培品种果实营养成分差异的分析. 经济林研究, 2001, 19(4): 5-7.
- [3] 李中涛, 郎丰华. 栗芽发育特性的研究. 园艺学报, 1964, 3(1): 17-30.
- [4] 段伟华, 袁德义, 高超, 龚春, 雷小林, 廖婷. 普通油茶不同树体结构与光能利用的关系. 林业科学研究, 2013, 26(1): 118-122.
- [5] 陈建华, 曹阳, 闫文德, 罗勇, 李昌珠, 何虎. 板栗的光合性状. 中南林学院学报, 2006, 26(2): 72-74, 95-95.
- [6] 杨晓玲, 杨晴, 郭守华, 刘艳芳, 王华方. 燕龙板栗光合作用及其相关因素的日变化. 经济林研究, 2008, 26(1): 67-70.
- [7] Proietti P, Palliotti A, Famiani F, Antognozzi E, Ferranti F, Andreutti R, Frenguelli G. Influence of leaf position, fruit and light availability on photosynthesis of two chestnut genotypes. Scientia Horticulturae, 2000, 85(1-2): 63-73.
- [8] Maltoni A, Mariotti B, Jacobs D F, Tani A. Pruning methods to restore *Castanea sativa* stands attacked by *Dryocosmus kuriphilus*. New Forests, 2012, 43(5-6): 869-885.
- [9] Kerr G, Morgan G. Does formative pruning improve the form of broadleaved trees?. Canadian Journal of Forest Research, 2006, 36(1): 132-141.
- [10] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640.
- [11] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型比较. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [12] 叶子飘, 高峻. 光响应和 CO₂ 响应新模型在丹参中的应用. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2009, 37(1): 129-134.
- [13] Guimong C M, Lang G A, Andrews P K. Timing and severity of summer pruning affects flower initiation and shoot regrowth in sweet cherry. HortScience, 1998, 33(4): 647-649.
- [14] 孙桂丽, 徐敏, 李疆, 梅闯. 香梨两种树形净光合速率特征及影响因素. 生态学报, 2013, 33(18): 5565-5573.
- [15] 张永平, 张英华, 王志敏. 不同供水条件下冬小麦叶与非叶绿色器官光合日变化特征. 生态学报, 2011, 31(5): 1312-1322.
- [16] Lin Y S, Medlyn B E, Ellsworth D S. Temperature responses of leaf net photosynthesis: the role of component processes. Tree Physiology, 2012, 32: 219-231.
- [17] Yamori W, Hikosaka K, Way D A. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. Photosynthesis Research, 2014, 119(1-2): 101-117.
- [18] 王云贺, 韩忠明, 韩梅, 杨利民. 遮荫处理对东北铁线莲生长发育和光合特性的影响. 生态学报, 2010, 30(24): 6762-6770.
- [19] 程建峰, 姜锐, 沈允钢. 修枝截干对二球悬铃木叶片光合特性的影响. 中国生态农业学报, 2009, 17(3): 469-473.
- [20] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.
- [21] 董志新, 韩清芳, 贾志宽, 任广鑫. 不同苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 品种光合速率对光和 CO₂ 浓度的响应特征. 生态学报, 2007, 27(6): 2272-2278.

- [22] Liang K M, Lin Z F, Ren H, Liu N, Zhang Q M, Wang J, Wang Z F, Guan L L. Characteristics of sun- and shade-adapted populations of an endangered plant *Primulina tabacum* Hance[J]. *Photosynthetica*, 2010, 48(4): 494-506.
- [23] Li Y, Hu T, Duan X, Zeng F M, Chen H, Wu X H. Effects of decomposing leaf litter of *Eucalyptus grandis* on the growth and photosynthetic characteristics of *Lolium perenne*. *Journal of Agricultural Science*, 2013, 5(3): 123-131.
- [24] Cao Z, Zhou G, Wen G, Jiang P, Zhuang S, Qin H, Wong M. Bamboo in subtropical China: Efficiency of solar conversion into biomass and CO₂ sequestration. *The Botanical Review*, 2011, 77(3): 190-196.
- [25] Ma Y H, Guo S R. 24-epibrassinolide improves cucumber photosynthesis under hypoxia by increasing CO₂ assimilation and photosystem II efficiency. *Photosynthetica*, 2014, 52(1): 96-104.
- [26] Zhang Y J, Yang Q Y, Lee D W, Goldstein G, Cao K F. Extended leaf senescence promotes carbon gain and nutrient resorption: importance of maintaining winter photosynthesis in subtropical forests. *Oecologia*, 2013, 173(3): 721-730.
- [27] 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 刘音. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响. *生态学报*, 2007, 27(8): 3457-3464.
- [28] Zarco-Tejada P J, Morales A, Testi L, Villalobos F J. Spatio-temporal patterns of chlorophyll fluorescence and physiological and structural indices acquired from hyperspectral imagery as compared with carbon fluxes measured with eddy covariance. *Remote Sensing of Environment*, 2013, 133: 102-115.
- [29] Zarco-Tejada P J, Catalina A, González M R, Martín P. Relationships between net photosynthesis and steady-state chlorophyll fluorescence retrieved from airborne hyperspectral imagery. *Remote Sensing of Environment*, 2013, 136: 247-258.
- [30] 郑淑霞, 上官周平. 8 种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较. *生态学报*, 2006, 26(4): 1080-1087.
- [31] Yang Z Q, Li Y X, Zhang J B, Zhang J, Zhu J, Gu L L, Zhang B. Effects of the red: far-red light ratio on photosynthetic characteristics of greenhouse cut *Chrysanthemum*. *Horticultural Science*, 2013, 40(1): 40-43.
- [32] Duarte B, Santos D, Marques J C, Caçador I. Ecophysiological adaptations of two halophytes to salt stress: Photosynthesis, PS II photochemistry and anti-oxidant feedback-Implications for resilience in climate change. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 67: 178-188.