

doi:10.11937/bfyy.20170423

遮阴对“温 185”核桃叶片生理特性的影响

张述斌^{1,2}, 张锐^{1,2}, 徐崇志^{1,2}, 郭留洋³, 高山³, 郭龙⁴

(1. 新疆生产建设兵团南疆特色果树生产工程实验室, 新疆阿拉尔 843300; 2. 塔里木大学 新疆生产建设兵团塔里木盆地生物资源保护利用重点实验室, 省部共建国家重点实验室培育基地, 新疆阿拉尔 843300; 3. 塔里木大学 植物科学学院, 新疆阿拉尔 843300; 4. 新疆生产建设兵团第一师 3 团林业站, 新疆阿拉尔 843011)

摘要:以“温 185”核桃为试材, 设置不同梯度光照处理, 研究了不同光照处理对叶片生理指标及叶片解剖结构的影响, 以探究农业生产中核桃乔化密植枝条叶片相互遮阴对树体造成的影响。结果表明: 43%光照条件短时间会提高叶片中 Chl(a+b) 的含量; 当光照低于 69%透光率时, 对核桃树长时间遮阴会抑制 Chl(a+b) 的合成, 84%的光照条件可以促进 Chl(a+b) 的合成; 各遮阴处理下的脯氨酸含量极显著低于全光照条件; 遮阴处理可以提高叶片水势、丙二醛, 且二者随着遮阴程度的增加而增加; 84%光照处理下的叶片气孔长度、气孔面积显著高于对照, 但随着遮阴程度的加重, 叶片表皮细胞长度、上下表皮厚度、海绵、栅栏组织厚度、海/栅、气孔密度、气孔面积均降低, 气孔长度变大。试验表明, 43%光照短时间遮阴不会对核桃产生影响; 当光照低于 69%时, 长时间遮阴会对核桃生长产生影响, 84%光照对核桃生长具有一定的促进作用。

关键词:核桃; 生育期; 光照; 叶片生理; 叶片解剖结构

中图分类号:S 664.101 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)18-0028-07

光是植物固定碳水化合物的重要能量来源, 生物学产量中 90%以上的物质源于光合作用。光照如果过弱, 会对植物干物质的积累和产量的增加造成影响, 但是如果光照过强会对植物产生光抑制作用, 造成植物“光合午休”现象^[1-3]。在强光照条件下对植物进行适度的遮阴, 则可减少植物的光抑制, 提高植物的净光合速率和气孔导度^[4]。对植物进行模拟人工遮阴, 通过观察叶片生理特性的变化, 可以了解植物在不同光照环境

中的生长发育情况。唐钢梁等^[4]在高温强光的中午对骆驼刺进行不同程度的遮阴, 发现中等自然光可以提高光合色素, 对骆驼刺的生长具有促进作用; 吕晋慧等^[5]发现, 金莲花长时间在重度遮阴作用下生长表现出“抑制-促进-再抑制”的趋势; 郑斌等^[6]研究发现, 败酱花在弱光照条件下, 叶面积、叶片结构形态会发生变化; 陈丽飞等^[7]研究报道, 萱草叶片在弱光条件下气孔密度减少、光合速率降低; 刘济明等^[8]提出极弱光会抑制罗甸小米核桃幼苗的光合速率和生长发育。

核桃(*Juglans regia* L.)在我国栽培种植历史悠久, 深受广大消费者的青睐, 核桃的发展逐步倾向于产业化已成为我国重要的经济树种之一。但农业生产栽培中核桃乔化密植, 存在重度遮阴的现象。为了阐明核桃在生产中乔化密植枝条叶片相互遮阴对树体造成的影响, 该研究对“温 185”核桃品种进行了不同程度的人工遮阴处理, 探究核桃叶片生理指标及叶片解剖结构在不同光照条件中的变化, 了解其叶片生物学特性, 以期为

第一作者简介:张述斌(1992-), 男, 硕士研究生, 研究方向为果树优质高效栽培生理。E-mail: zsbstaru@163.com

责任作者:高山(1978-), 男, 硕士, 副教授, 研究方向为作物栽培生理。E-mail: zhrgrsh@163.com

基金项目:国家科技支撑计划资助项目(2014BAC14B05); 兵团少数民族聚居团场科技特派员科技帮扶资助项目(2013AA002); 塔里木大学研究生创新资助项目(TDGRI201612)。

收稿日期:2017-05-27

核桃修剪及合理密植等提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为新疆生产建设兵团 12 团 7~8 年树龄的早熟核桃品种“温 185”。

1.2 试验方法

对“温 185”核桃采用白色尼龙网进行人工遮

阴,展叶末期进行遮阴处理,在不同核桃发育期(硬核期、充实期、油脂转化期、果实成熟期)进行叶片生理指标及叶片结构指标的测定。光照强度利用照度计(TES-1330 台湾)进行测定。透光率 $= (CK - T_i L_1) / CK$,CK 代表首次测定的全光照强度, $T_i L_1$ 代表首次测定各遮阴处理下的光照强度($i=1,2,3,4$ 分别代表不同遮阴处理)。

表 1
Table 1
试验设计
Experiment design

处理 Treatment	项目 Project	透光率 Transmittance /%	光照强度(×100) Light intensity(×100)/lx			
			硬核期 Stone hardening stage(L ₁)	充实期 Filling stage(L ₂)	油脂转化期 Oil conversion stage(L ₃)	果实成熟期 Fruit maturation stage(L ₄)
CK	全光照	100	1 211	1 338	1 028	996
T ₁	一层遮阴	84	1 023	1 037	832	805
T ₂	二层遮阴	69	839	933	672	638
T ₃	三层遮阴	54	656	737	517	520
T ₄	四层遮阴	43	527	586	410	406

1.3 项目测定

1.3.1 叶片水势的测定

选择晴朗无云的天气,在 14:00 将叶片采摘后带回实验室,采用小液流法进行植物叶片水势的测定^[9]。

1.3.2 叶绿素含量及抗逆指标的测定

叶绿素含量测定采用 95%乙醇提取法;脯氨酸(Pro)含量测定采用磺基水杨酸法;丙二醛(MDA)含量测定采用硫代巴比妥酸法^[9]。

1.3.3 叶片解剖结构的测定

在光学显微镜 10×10 倍镜(目镜×物镜)下用测微尺进行表皮细胞长度、上(下)表皮厚度、海绵、栅栏组织厚度的测定,每个切片选出 3 个视野,取平均值。

1.3.4 叶片气孔指标的测定

在光学显微镜 10×40 倍镜(目镜×物镜)下用测微尺测定气孔的长度和宽度,同时记录 40 倍镜下气孔的数量,每个切片选出 3 个视野,取平均值。

1.4 数据分析

用 Excel 2010 软件进行数据处理和制图,并用 DPSS 7.05 软件进行方差分析,LSD 显著不同处理组间的差异,参数以平均数±标准差表示。

2 结果与分析

2.1 遮阴对核桃生理指标的影响

2.1.1 遮阴对叶片叶绿素含量的影响

叶绿素从光中吸收能量,然后将二氧化碳转变为碳水化合物,是一类与植物光合作用有关的重要物质。从图 1 可以看出,Chl(a+b)含量在充实期达到峰值,且 T₁ 透光条件下最高

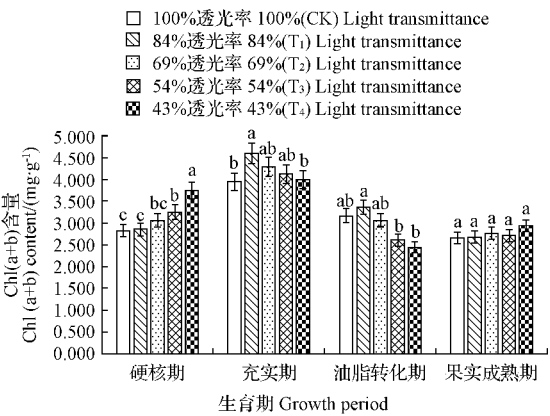


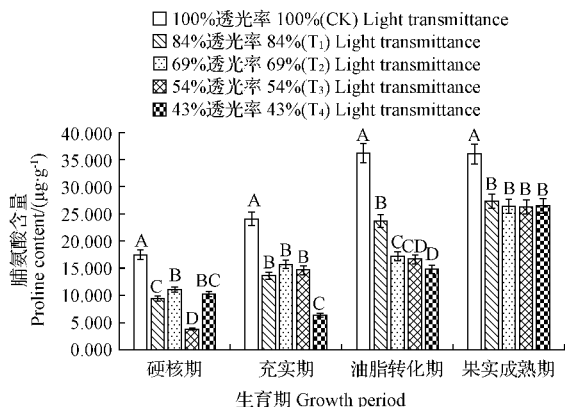
图 1 遮阴对叶片叶绿素含量的影响

Fig. 1 Change of Chl(a+b) content of leaves under different light stress

(4.601 mg · kg⁻¹)。方差分析表明,硬核期时 T₃、T₄ 透光条件下的 Chl(a+b) 含量显著高于 T₁、CK 透光条件;在充实期, T₁ 透光条件下 Chl(a+b) 含量显著高于 CK、T₄ 透光条件,高于 T₂、T₃ 透光条件下的 Chl(a+b) 含量,但无显著性差异;在油脂转化期时, T₁ (3.359 mg · kg⁻¹) 处理下的 Chl(a+b) 值显著高于 T₃ (2.614 mg · kg⁻¹)、T₄ (2.442 mg · kg⁻¹);在成熟期各处理间 Chl(a+b) 无显著性差异。上述分析表明,短时间重度遮阴可以提高核桃叶片的叶绿素含量,长时间适度遮阴(84%透光)可以提高核桃叶片的叶绿素含量,长时间重度遮阴降低了叶绿素的合成。该试验结果表明,自充实期、油脂转化期后 T₃、T₄ 处理下的叶绿素 Chl(a+b) 的合成受到抑制。

2.1.2 遮阴对叶片脯氨酸含量的影响

在逆境条件下,植物体内脯氨酸含量会显著增加,反映了植物的抗逆性,脯氨酸含量增加品种抗逆性强。由图 2 可知,在核桃的各生育期,CK 处理下的 Pro 含量均高于各遮阴处理,且差异极显著。伴随着叶片的衰老,脯氨酸积累增多,油脂转化期相差最大,CK 处理下的脯氨酸含量较 T₄ 处理高出了 21.315 μg · g⁻¹。



注:a、b、c 分别表示在 $P < 0.05$ 水平上差异显著。下同。

Note:a, b, c represent significant difference at 0.05 level.

The same below.

图 2 遮阴对叶片脯氨酸含量的影响

Fig. 2 Change of proline content of leaves under different light stress

2.1.3 遮阴对叶片水势的影响

水势是表示植物水分状况或水分亏缺程度的

一个直接指标^[10]。由图 3 可以看出,在整个生育期中,核桃叶片水势随生育期的延长逐渐降低,全光照条件下的叶片水势低于遮阴处理下的叶片水势,随着遮阴程度的加重,叶片水势逐渐升高。在整个生育期内,硬核期至充实期这一时间内,各处理间的平均叶片水势变化速率最大,下降了 0.787 MPa,占整个生育期的 61.8%,充实期到油脂转化期叶片水势变化速率较低,降低了 0.184 MPa,占整个生育期的 14.5%;油脂转化期至果实成熟期叶片水势降低了 0.303 MPa,占整个生育期的 23.7%。遮阴条件下水势的平均变化速率(24.7%)低于 CK(26.5%)。

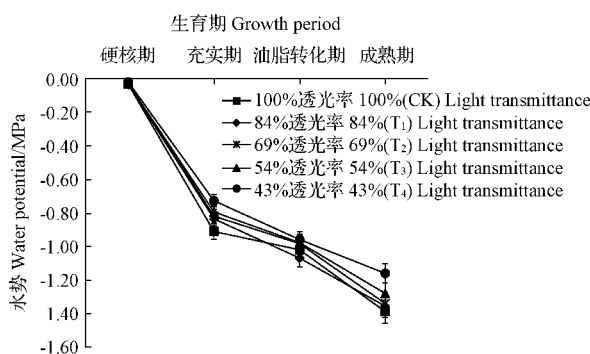


图 3 遮阴对叶片水势的影响

Fig. 3 Change of water potential of leaves under different light stress

2.1.4 遮阴对叶片丙二醛含量的影响

丙二醛是植物在逆境下,发生膜脂过氧化产物之一,反映植物对逆境响应的强弱。图 4 表明,硬核期各光照条件下的丙二醛含量无显著性差异,说明短时间遮阴不会对核桃产生逆境

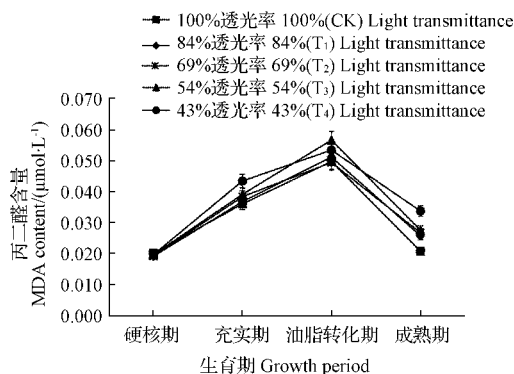


图 4 遮阴对叶片丙二醛含量的影响

Fig. 4 Change of MDA content of leaves under different light stress

胁迫;果实成熟期,CK 处理下的丙二醛含量为($0.020\ 8\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$),与 T_1 、 T_2 处理无显著性差异,显著低于 T_3 ($0.027\ 6\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$),极显著低于 T_4 ($0.033\ 6\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$),说明长时间重度遮阴提高叶片中的丙二醛含量,对植物产生了弱光胁迫。在生育期中,不同光照条件下叶片丙二醛含量变化呈单峰曲线变化, T_3 处理下的丙二醛含量最高($0.056\ 3\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$),其次是 T_4 ($0.053\ 1\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$),CK 最低($0.049\ 5\ \mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$),可知长时间重度遮阴不利于核桃的生长。

2.2 遮阴对叶片气孔特征的影响

由表 2 可知, T_1 处理下气孔面积和气孔长度显著或极显著高于 CK、 T_2 、 T_3 、 T_4 ,说明适度遮阴有利于叶片气孔面积和长度的提高。叶片气孔的宽度和密度随着遮阴程度的加重而下降,CK 处理下叶片气孔宽度与 T_1 、 T_2 无显著性差异,显著高于 T_3 、 T_4 ,分别高出了 2.7 、 $3.2\ \mu\text{m}$;CK 处理下的叶片气孔密度极显著高于 T_4 ,高出了 $3.4\ \text{个}\cdot\text{mm}^{-2}$,说明随着遮阴会降低叶片的气孔密度。

表 2 不同光照对叶片气孔特征的影响

Table 2 Effect of different light stress on stomatal characteristic of walnut leaf

处理 Treatment	气孔长度 Stomatal length/ μm	气孔宽度 Stomatal width/ μm	气孔面积 Area of porosity/ μm^2	气孔密度 Stomatal density/($\text{个}\cdot\text{mm}^{-2}$)
全光(CK) All potical	$27.7\pm2.55\text{bB}$	$21.1\pm2.71\text{aA}$	$594.6\pm120.3\text{A}$	$9.1\pm0.78\text{aA}$
84%透光率(T_1) Transmittance 84%	$31.0\pm2.83\text{aA}$	$20.9\pm1.97\text{aA}$	$649.2\pm84.6\text{A}$	$9.0\pm0.87\text{aA}$
69%透光率(T_2) Transmittance 69%	$28.3\pm1.66\text{bAB}$	$20.1\pm2.67\text{abAB}$	$571.8\pm107.3\text{AB}$	$8.8\pm0.83\text{aA}$
54%透光率(T_3) Transmittance 54%	$28.0\pm1.50\text{bbB}$	$18.4\pm1.42\text{bcAB}$	$511.0\pm55.7\text{B}$	$7.3\pm1.23\text{bB}$
43%透光率(T_4) Transmittance 43%	$28.0\pm2.45\text{bB}$	$17.9\pm2.15\text{cB}$	$503.3\pm104.3\text{B}$	$6.7\pm0.87\text{bB}$

2.3 遮阴对叶片解剖结构的影响

研究植物叶片内部结构在不同逆境条件下的变化,有助于了解植物对生境做出的响应,是一种从微观角度了解植物生长状况的方法。由表 3 可知,叶片表皮细胞长度、上下表皮细胞厚度、海绵组织、栅栏组织厚度及栅栏组织比海绵组织(栅/海),随着遮阴程度的增加均呈现递减的趋势。方差分析表明,CK 下的上、下表皮厚度高于 T_1 、

T_2 、 T_3 、 T_4 ,上表皮厚度分别提高了 0.06 、 0.07 、 0.08 、 $0.13\ \mu\text{m}$,下表皮厚度分别提高了 0.02 、 0.04 、 0.09 、 $0.12\ \mu\text{m}$,但各处理间无显著性差异; T_1 处理下的叶片海绵组织厚度显著高于 T_3 、 T_4 ,分别高出了 1.25 、 $2.03\ \mu\text{m}$,与 CK、 T_2 无显著性差异;CK 下的叶片栅栏组织显著高于 T_3 、 T_4 ,分别高出了 3.11 、 $4.69\ \mu\text{m}$,CK 下的表皮细胞长度显著高于 T_2 、 T_3 、 T_4 ,与 T_1 处理无显著性差异。

表 3 不同光照下核桃叶片解剖结构的差异

Table 3 Difference of anatomical structure of walnut leaf under different light stress

处理 Treatment	上表皮 Upper epidermis / μm	下表皮 Lower epidermis / μm	海绵组织 Spongy tissue / μm	栅栏组织 Palisade tissue / μm	表皮细胞长度 Epidermis length / μm	栅/海值 Palisade/Spongy
全光(CK) All potical	$1.20\pm0.320\text{a}$	$1.01\pm0.145\text{a}$	$5.33\pm1.700\text{ab}$	$12.00\pm2.598\text{a}$	$19.54\pm3.656\text{a}$	$2.25\pm0.205\text{a}$
84%透光率(T_1) Transmittance 84%	$1.14\pm0.207\text{a}$	$0.99\pm0.169\text{a}$	$5.77\pm1.392\text{a}$	$11.67\pm3.317\text{a}$	$19.57\pm2.261\text{a}$	$2.02\pm0.187\text{a}$
69%透光率(T_2) Transmittance 69%	$1.13\pm0.132\text{a}$	$0.97\pm0.087\text{a}$	$4.89\pm1.453\text{abc}$	$9.81\pm1.993\text{ab}$	$16.80\pm2.284\text{b}$	$1.97\pm0.203\text{a}$
54%透光率(T_3) Transmittance 54%	$1.12\pm0.068\text{a}$	$0.92\pm0.148\text{a}$	$4.52\pm1.002\text{bc}$	$8.89\pm2.028\text{bc}$	$15.46\pm1.971\text{c}$	$1.95\pm0.266\text{a}$
43%透光率(T_4) Transmittance 43%	$1.07\pm0.180\text{a}$	$0.89\pm0.117\text{a}$	$3.74\pm0.416\text{c}$	$7.31\pm2.554\text{c}$	$13.01\pm2.791\text{c}$	$0.57\pm0.197\text{a}$

3 讨论

3.1 遮阴与核桃叶片水势的关系

植物体内水分亏缺时叶水势反应最为敏感^[10]。研究发现核桃叶片水势随着光照条件的减弱而增加,说明遮阴处理可以提高叶片水势,这与唐钢梁等^[4]、刘国华等^[11]分别在遮阴对骆驼刺和鸢尾草叶水势影响的变化结果一致。研究表明,水势越高植物气孔的导度越大^[12],减弱了植物“光合午休”,一定程度上增加了植物的光合作用^[5]。水势的高低可以反映植物进行生命活动需水的规律和程度。充实期到油脂转化期,CK下的叶片水势变化速率高于遮阴条件,说明CK对水分的敏感程度高于各遮阴处理;油脂转化期至果实成熟期,遮阴条件下水势的平均变化速率(24.7%)低于CK(26.5%),说明遮阴处理可缓解植物对水分的需求。在整个生育期内,硬核期至充实期这一时间段内,核桃叶片水势速率变化最大,下降了0.88 Mpa,占到了整个生育期的65.1%,说明此阶段核桃对水分需求比较敏感,因此在此时期应注意及时灌水,减少水分胁迫对核桃产生的影响,有助于加快有机物的转运和合成,利于果仁充实。

3.2 遮阴与核桃抗逆指标的关系

核桃是喜光喜温作物,光照太弱会对核桃造成逆境胁迫。Pro、MDA、可溶性糖、可溶性蛋白质含量的变化,可以反映植物遭受逆境的胁迫程度。该试验表明,全光照条件下的脯氨酸含量极显著高于各遮阴处理,这与唐钢梁等^[4]、吕晋慧等^[5]的研究结果一致;遮阴提高叶片中的Pro含量,方差分析表明,全光照条件下的MDA含量为(0.020 8 $\mu\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$),与84%、69%透光条件间无显著性差异,显著低于54%透光(0.027 6 $\mu\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$),极显著低于43%透光(0.033 6 $\mu\text{mmol} \cdot \text{L}^{-1}$),这与吕晋慧等^[5]、张哲等^[13]、刘钟等^[14]在遮阴条件下对金莲花、豆科牧草、马铃薯的研究相一致,与唐钢梁等^[4]对遮阴降低了骆驼刺体内的丙二醛研究结果不一致,这可能与沙漠中的强光对骆驼刺产生了强光胁迫,遮阴反而改善了骆驼刺的生境有关。

3.3 遮阴与光合色素的关系

叶绿素是绿色植物实现光能转化的重要物

质。研究发现阳生植物在遮阴条件下Chl a、Chl b会提高,来实现植物在弱光条件下Chl(a+b)的合成,适应弱光环境^[15-17]。也有研究报道,植物在弱光条件下降低类胡萝卜素中 β -胡萝卜素比例,提高新黄素和类胡萝卜素相对含量适应弱光环境^[18]。该研究发现,短时间重度遮阴(43%透光率)及长时间适度遮阴(84%透光率)均会提高Chl(a+b)含量。长时间重度遮阴则不利于植物叶绿素的合成,这可能跟叶绿素多种合成酶的活性受光调控有关。长时间适度遮阴有利于植物叶绿素的合成,一方面可能跟适度遮阴提高了植物的蒸腾拉力,促进了植物对 Mg^{2+} 、N等合成光合色素元素的吸收,增加了叶绿素的合成;另一方面可能是适度遮阴减弱了夏季高温强光对植物的胁迫,减少了高温强光对叶绿体结构破坏及叶绿素合成酶的影响。此外,该研究发现自充实期、油脂转化期后54%、43%透光条件下的叶绿素Chl(a+b)的合成受到抑制,因此生产上应在充实期之前及时对核桃树进行拉枝修剪,提高树体光合色素的增加,增加树体对碳水化合物的固定能力,对果树实现优质高产具有重要意义。

3.4 遮阴与核桃叶片解剖结构的关系

叶片形态学变化是植物在弱光环境中为捕获光能,增强对环境的适应性所做出的调整^[5]。该研究发现,随着光照强度的减弱,叶片表皮细胞长度、上下表皮细胞厚度、海绵组织、栅栏组织厚度及海/栅值均降低,这与吴能表等^[19]和王家保等^[20]分别在桂花幼苗及番荔枝幼苗上的研究结果一致。研究报道,上、下表皮厚度增大是植物在弱光环境中的响应,用来适应弱光环境^[21]。该研究发现,随着光照强度的减弱,叶片上、下表皮厚度均减少,说明核桃对弱光的适应能力差,农业生产中核桃乔化密植枝条叶片间的相互遮阴对核桃产生影响。此外,该研究还发现84%自然光照可以提高叶片海绵组织厚度、叶片表皮细胞长度及栅/海比值,但与CK无显著性差异,说明核桃对84%自然光照条件具有适应性,这与李芳兰等^[22]报道指出栅栏组织发达是强光生境叶片的典型特征,海绵组织发达是对弱光适应的研究结果相一致。

3.5 遮阴与气孔特征的关系

气孔是调节植物光合作用和蒸腾作用的重要

门户,植物通过气孔不仅可以和外界环境发生气体交换,也在植物体内对气体交换速率的调节起着主要的作用^[23]。气孔特征的变化与温度、湿度、光照及 CO₂ 浓度等环境因子密切相关,研究植物气孔的变化有助于了解植物生长发育的特点^[24-26]。研究发现遮阴处理会提高叶片气孔的长度,但会降低气孔宽度、气孔面积以及气孔密度,这可能与低光降低了植物的蒸腾作用,来维持叶片的水分平衡,增加光能的接受能力,提高水分利用率有关,这与覃凤飞等^[27]在遮阴对紫花苜蓿上的研究结果相一致。全光照处理下的叶片气孔密度高于遮阴处理,这可能与高温强光有关,气孔密度增加可减少叶片对 CO₂ 扩散的阻力,对维持水分平衡也有重要作用,这与史刚荣等^[28]研究白三叶对光强响应的结果相一致。此外研究发现叶片气孔的宽度和密度随着遮阴程度的加重呈现递减的趋势,84%透光处理下的叶片气孔长度和气孔面积显著高于全光照,说明 84%透光处理下叶片气孔面积的增加是通过增加气孔长度实现的。

4 结论

43%自然光短时间对核桃树体不会产生影响,但遮阴至充实期时,当透光条件低于 69%,其 Chl(a+b)、Pro 及叶片解剖结构指标值会下降,与全光照存在显著或极显著差异,说明长时间重度遮阴会对核桃产生不利影响;利用 84%自然光长时间对核桃进行遮阴处理,可以提高叶片的叶绿素、脯氨酸含量,叶片水势,同时可以很好的改善叶片解剖结构。此外,通过对叶片水势测定发现,硬核期至充实期这一时间段内,核桃叶片水势变化速率最大,说明此阶段是核桃需水最为敏感的时期,因此此时期应注意及时灌水,减少水分胁迫对核桃产生的影响,有助于加快有机物的转运和合成,利于果仁充实。

综合分析,在农业生产中核桃乔化密植枝条叶片间的重度遮阴对树体产生了影响。因此,核桃建园时应适当加大树体间的行间距,利于后期树体采光;在修剪作业中,应在充实期来临前对核桃及时进行疏枝修剪,同时对核桃树实施拉枝等整形措施增加果树内堂及外围的光照,提高核桃的有效光合辐射,增加树体碳水化合物的同化能

力,以期实现优质高产。

(该文作者还有张建良,单位为新疆生产建设兵团第一师 3 团林业站。)

参考文献

- [1] 高辉远,邹琦,程炳嵩.甘薯光合活力、羧化效率日变化与光合午休的关系[J].作物学报,1997(1):62-65.
- [2] ISHIDA A, TOMA T. Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree[J]. Tree Physiology, 1999, 19(7):467-473.
- [3] 唐建昭,王靖,潘学标,等.农牧交错带油葵光合作用日变化及午休现象的研究[J].中国农业大学学报,2014(6):81-87.
- [4] 唐钢梁,李向义,林丽莎,等.骆驼刺在不同遮荫下的水分状况变化及其生理响应[J].植物生态报,2013,37(4):354-364.
- [5] 吕晋慧,李艳锋,王玄,等.遮阴处理对金莲花生长发育和生理响应的影响[J].中国农业科学,2013,46(9):1772-1780.
- [6] 郑斌,陈洪国,颜志强,等.遮阴对白花败酱叶片形态解剖结构及生理的影响[J].湖北农业科学,2014,53(13):3111-3115.
- [7] 陈丽飞,江鹏道,王艳,等.不同光照条件对大花萱草叶片解剖结构的影响[J].北方园艺,2011(23):63-65.
- [8] 刘济明,闫国华,徐国瑞,等.罗甸小米核桃幼苗对光照强度变化的生理响应[J].西南农业学报,2012,25(6):2059-2064.
- [9] 王学奎.植物生理生化实验原理和技术[M].2版.北京:高等教育出版社,2006.
- [10] 刘峰,张婷,岳婉婷,等.遮阴对海姆维斯蒂梅子叶片生理生化特性的影响[J].湖北农业科学,2014,53(21):5184-5186.
- [11] 刘国华,芦建国.遮阴对几种鸢尾属植物形态与生理特性影响[J].林业科技开发,2010,24(3):42-45.
- [12] 孙谷畴,林植芳,林桂珠.不同光强下生长的几种亚热带森林树木的 Rubisco 羧化速率和碳酸酐酶的活性[J].武汉植物学研究,2001,19(4):304-310.
- [13] 张哲,杜桂娟,马凤江,等.遮阴对 5 种豆科牧草形态和生理指标影响的初探[J].草业科学,2011,28(7):1296-1300.
- [14] 刘钟,薛英利,杨圆满,等.人工遮阴条件下 3 个马铃薯品种耐阴性研究[J].云南农业大学学报,2015,30(4):566-574.
- [15] MURCHIE E H, HORTON P. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to the light environment are dependent on the differential expression of the responses to altered irradiance and spectral quality[J]. Plant, Cell and Environment, 1998, 21(2):139-148.
- [16] BAIG M J, ANAND A, MANDAL P K, et al. Irradiance influences contents of photosynthetic pigments and proteins in tropical grasses and legumes[J]. Photosynthetica, 2005, 43(1):47-53.
- [17] 孙治强,张强,张惠梅.低温弱光对番茄叶绿素含量变化的影响[J].华北农学报,2005,20(1):82-85.
- [18] ADAMS B D, ADAMS W W. Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms[J]. Plant, Cell and Environment, 1992, 15(4):411-419.

- [19] 吴能表,谈锋,肖文娟,等. 光强因子对少花桂幼苗形态和生理指标及精油含量的影响[J]. 生态学报,2005,25(5):1159-1164.
- [20] 王家保,王令霞,陈业渊,等. 不同光照度对番荔枝幼苗叶片生长发育和光合性能的影响[J]. 热带作物学报,2003,24(1):48-51.
- [21] PUTZ F E, MOONEY H A, BULLOCK S H. The biology of vines[M]. England: Trends in Ecology and Evolution, 1989.
- [22] 李芳兰,包维楷. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. 植物学通报,2005(S1):118-127.
- [23] ANNA D S. The role of cytoskeleton in stomata functioning[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2006, 28(1): 59-79.
- [24] 王曙光,李中青,贾寿山,等. 小麦叶片气孔性状与产量和抗旱性的关系[J]. 应用生态学报,2013,24(6):1609-1614.
- [25] ZEIGE E, ZHU J. Role of zeaxanthin in blue light photo reception and the modulation of light-CO₂ interactions in guard cells[J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(1): 433-442.
- [26] 高冠龙,张小由,常宗强. 植物气孔导度的环境响应模拟及其尺度扩展[J]. 生态学报,2016,36(6):1491-1500.
- [27] 覃凤飞,李强,崔焯茗. 越冬期遮阴条件下3个不同秋眠型紫花苜蓿品种叶片解剖结构与其光生态适应性[J]. 植物生态学报,2012,36(4):333-345.
- [28] 史刚荣,蔡庆生. 白三叶叶片解剖可塑性及其对光强的响应[J]. 草地学报,2006,14(4):301-305.

Effect of Shading on Physiological Characteristic of 'Wen 185' Walnut Leaves

ZHANG Shubin^{1,2}, ZHANG Rui^{1,2}, XU Chongzhi^{1,2}, GUO Liuyang³, GAO Shan³, GUO Long⁴, ZHANG Jianliang⁴

(1. Xinjiang Production and Construction Corps of Xinjiang Characteristic Fruit Production Engineering Laboratory, Alar, Xinjiang 843300; 2. Xinjiang Production and Construction Corps Key Laboratory of Protection and Utilization of Biological Resources in Tarim Basin, Alar, Xinjiang 843300; 3. College of Plant Science and Technology, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300; 4. Xinjiang Production and Construction Corps First Division of the 3 Forestry Station, Alar, Xinjiang 843011)

Abstract: Walnut is a kind of tall tree and closely cultivated species in agricultural production, so is shaded seriously among tree body. Our aim is to explore the effects of severe shading on walnut trees. 'Wen 185' walnut cultivars were selected as the test material and with white nylon mesh for their artificial shade in the walnut leaf stage. The effects of different light treatments on physiological indexes and leaf anatomical structure of leaves were studied. The results showed that, shading for a short time, 43% lighting conditions will improve Chl(a+b) contents of walnut's leaves. For a long time, Chl(a+b) contents will be limited when light was lower 69% lighting conditions, and the light reached 84% of natural light, it could improve the growth of Chl(a+b) contents. Variance analysis showed that the proline contents of 100% natural light was significantly higher than that of shading conditions. On the other hand, shading reduced the water potential and MDA. The length and size of stomata of 84% lighting condition were significantly higher than that of CK. With the increased of shade degree, the length of epidermal cell, thickness of the upper and lower epidermis, sponges tissue thickness, palisade tissue thickness, ratio of spongy tissue and palisade tissue, stomatal density and area were decreased, stomatal length became longer. The conclusion was, for a short time of sever shade would not affect the walnut, if a long time shading on the walnut tree, when the light was lower than 69%, it could inhibit the growth of walnut, however slight shade (84% light conditions) would promote physiological effects in walnut trees.

Keywords: walnut; growth period; light; physiological index; leaf anatomical structure