

DOI:10.11937/bfyy.201709002

核桃两种树形光合荧光特性的比较

高 山¹, 孟 漾^{1,2}, 罗立新³, 王宏伟³, 秦江南¹, 张 锐^{2,4}

(1. 塔里木大学 植物科学学院,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,新疆 阿拉尔 843300;3. 新疆生产建设兵团第一师三团,新疆 阿拉尔 843300;
4. 塔里木大学 生命科学学院,新疆 阿拉尔 843300)

摘要:以4年生‘温185号’核桃为试材,比较了主干形与自然开心形2种树形核桃的光合及荧光特性差异。结果表明:2种树形核桃净光合速率(Pn)日变化、蒸腾速率(Tr)日变化、气孔导度(Gs)日变化均呈不对称“双峰”曲线,净光合速率(Pn)日变化峰值分别出现在10:00与16:00左右,且首次峰值比第2次峰值分别高61.29%、51.75%,最大净光合速率分别为主干形 $15.22 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,自然开心形 $14.39 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,14:00出现明显“午休”现象;胞间 CO_2 浓度(Ci)日变化在净光合速率降低时反而呈现升高趋势;2种树形核桃初始荧光(Fo)与荧光淬灭系数(qP)存在显著相关性。

关键词:核桃;主干形;自然开心形;光合荧光特性

中图分类号:S 664.105⁺.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001—0009(2017)09—0009—05

核桃(*Juglans regia L.*)属胡桃科(Juglandaceae)核桃属(*Juglans*)落叶乔木,为主要的木本油料树种,是我国北方最主要的干果之一,且具有很高的经济及药用价值。树形是果树优质栽培的基础,合理的树形结构相比放任生长经济产量相差数倍^[1],前人研究中多以梨^[2]、桃^[3-4]、苹果^[5]、杏^[6]、扁桃^[7]、樱桃^[8]等果树为研究对象,比较了不同树形间光合荧光特性差异,而关于核桃光合特性方面研究常见于不同品种^[9-10]、逆境^[11-12]、水肥^[13-14]等方面,关于核桃树形光合荧光特性研究较为少见。

果树干物质的90%以上由果树叶片光合作用提供,而树形与光合作用密切相关。净光合速率可以有效反映果树进行光合作用的能力,与树形及随树形变化的其它光合参数紧密相关。因此,该研究

第一作者简介:高山(1978-),男,四川绵阳人,硕士,副教授,现主要从事林农间作高效栽培技术等研究工作。E-mail:1227081916@qq.com

责任作者:张锐(1979-),女,博士,副教授,现主要从事核桃高产栽培及分子育种等研究工作。E-mail:zhrgsh@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行动资助项目(2013AA002);塔里木大学研究生创新资助项目(TDGRI201603)。

收稿日期:2016-12-19

对新疆特色核桃产业推广的主干形及生产上应用较为广泛的自然开心形树形的光合特性、荧光参数指标进行初步研究,分析比较光合能力好且适宜密植的高产树形,以提高和延长核桃有效光合作用期,为生产上树形选择、改善核桃栽培措施、科学管理、提高产量和品质提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于新疆生产建设兵团第一师三团核桃生产示范园内,地处塔克拉玛干大沙漠西北边缘,属暖温带大陆性气候,光热资源比较丰富,日照时间长,昼夜温差大,年平均气温11℃,最高气温43.9℃,最低气温-27.1℃,无霜期平均207 d,稳定通过5℃的积温为4 525℃,大于等于0℃年积温4 620.8℃,全年太阳总辐射量142 kcal·cm⁻²,年平均风速21 m·s⁻¹,年平均日照2 793.4 h,年平均降水量65 mm,年平均蒸发量2 337.5 mm,适宜干果生产。

1.2 试验材料

供试核桃品种‘温185号’,树龄4年,南北行向,株行距4.0 m×1.5 m,自然条件生长,管理水平中等。

1.3 试验方法

设置2种树形,分别为主干形和自然开心形。

主干形树体柱形,只有一个中心主干,围绕中心主干直接配备结果枝组,结果枝组在主干上螺旋形排列,枝组间上下间距10~15 cm,最终树高控制在2.8~3.5 m,全树共配备25~30个结果枝组,冠径1.4~2.1 m,结果枝与中心干呈70°~90°,全树呈立体圆柱形,667 m²栽植111株;自然开心形树高2.3~3.3 m,冠径1.8~2.6 m,3~5个主枝,株行距4.0 m×1.5 m,主枝角度平缓,树体结构自然开张。

表1 供试核桃生长情况调查

Table 1 Questionnaire of growth condition for walnut

样本 Samples	干径 Trunk diameter /cm	树高 Height of tree/m	冠径(东西×南北) Canopy diameter /m	株行距 Wider spacing /m
Z-I	6.7	3.08	1.7×1.2	4.0×1.5
Z-II	6.7	3.13	1.7×1.6	4.0×1.5
Z-III	6.6	3.60	1.6×1.4	4.0×1.5
Z-IV	7.0	3.53	2.2×1.7	4.0×1.5
Z-V	6.1	3.92	2.1×1.4	4.0×1.5
K-I	7.4	3.35	3.0×3.2	4.0×1.5
K-II	7.1	3.08	2.6×1.8	4.0×1.5
K-III	5.9	2.52	2.4×2.3	4.0×1.5
K-IV	9.3	2.73	2.6×2.2	4.0×1.5
K-V	7.1	2.37	3.2×2.2	4.0×1.5

注:Z. 主干形;K. 自然开心形。

Note: Z. Trunk shape; K. Open centre model.

1.4 项目测定

1.4.1 光合参数测定 每处理随机选取3株生长势相近健壮植株,每株树选取3片树冠中部外围一年生结果枝成熟顶叶进行测定,单株小区,9次重复。光合日变化测定采用LI-6400x便携式光合系统分析仪(Li-cor,美国),于2015年核桃果实油脂迅速转化期时选择晴朗无风天气条件下进行测定,于北京时间08:00—20:00每隔2 h 测定1次。净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、细胞间隙CO₂浓度(Ci)等数值由仪器直接测得。

1.4.2 荧光参数测定 荧光参数测定采用Junior-pam便携式叶绿素荧光仪(WALZ,德国),数据采集软件WinControl-3。每处理选择3株生长势相近的代表性核桃植株,每株选定树冠中部外围一年生结果枝受光一致的2片成熟叶进行田间活体叶片数据采集。分别测定其初始荧光(F₀),最大荧光(F_m),PSII最大光化学效率(F_v/F_m),PSII总的光化学量子产额(Yield),PSII光化学猝灭系数(qP),PSII非光化学猝灭系数(qN),表观电子传递速率(ETR)等参数指标。

1.5 数据分析

运用Excel和DPS软件进行数据统计分析。

2 结果与分析

2.1 2种树形核桃果实油脂迅速转化期光合特征日变化

由图1通过比较主干形与自然开心形核桃叶片净光合速率(Pn)日变化可以看出,2种树形光合速率日变化均呈双峰曲线,08:00—10:00变化幅度较大,之后出现明显下降趋势。峰值分别出现在10:00和16:00,主干形与自然开心形净光合速率分别为15.20、14.39、9.44、9.48 μmol·m⁻²·s⁻¹,且10:00时主干形核桃叶片净光合速率较自然开心形树形高5.78%,16:00时主干形核桃叶片净光合速率低于自然开心形0.47%;10:00时主干形与自然开心形核桃净光合速率较16:00分别高61.29%、51.75%。2种树形核桃净光合速率在14:00均有不同程度的降低。方差分析结果显示,2种树形核桃叶片净光合速率日变化无显著性差异($P<0.05$)。

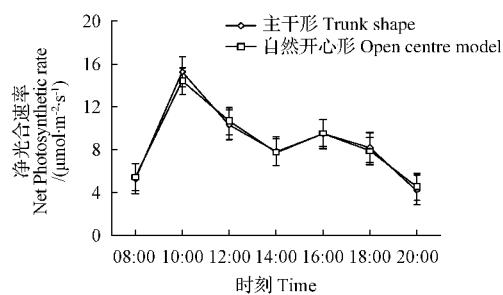


图1 核桃叶片净光合速率日变化

Fig. 1 Changes of walnut leaf net photosynthetic rate

蒸腾速率在一定程度上反映植物调节水分散失及适应环境的能力,是反映蒸腾作用的一个重要指标。由图2可以看出,2种树形蒸腾速率(Tr)呈现“升高—降低—升高—降低”的双峰变化趋势,具有明显的波峰与波谷。2种树形蒸腾速率在08:00—10:00变化幅度较大,主干形与自然开心形分别增加3.11、3.55 mmol·m⁻²·s⁻¹,12:00时变化较为平缓。2种树形蒸腾速率均在12:00出现第一次高峰,18:00时达到新的高度,随后有所下降。在12:00时主干形与自然开心形蒸腾速率分别为5.63、5.40 mmol·m⁻²·s⁻¹,14:00有所降低,2种树形蒸腾速率在18:00达到最大,分别为主干形6.47 mmol·m⁻²·s⁻¹、自然开心形6.91 mmol·m⁻²·s⁻¹,主干形较自然开心形低6.37%,2种树形18:00波峰最大值较12:00涨幅分别为主干形15.00%、自然开心形27.93%。方差分析结果显示,2种树形核桃蒸腾速率日变化差异不显著($P<0.05$)。

气孔导度是反映植物叶片气孔开闭程度的指标。通过图3比较2种树形核桃叶片气孔导度(Gs)变化值发现,2种树形均呈明显的双峰曲线,具有明显的波峰波谷。2种树形气孔导度值在08:00—10:00变化幅度较大,主干形增长 $0.114 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,较自然开心形增长 $0.105 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 高了7.92%。10:00时出现全天最大峰值,主干形与自然开心形分别为 0.153 、 $0.146 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;随后急剧下降至14:00出现波谷,主干形较自然开心形低4.15%,主干形降低 $0.083 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 较自然开心形降低 $0.072 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 高了14.79%;在18:00出现全天第2次高峰,主干形为 $0.124 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、自然开心形为 $0.117 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,但分别低于第一次峰值主干形23.96%、自然开心形24.45%,2次峰值主干形均高于自然开心形。方差分析数据表明,2种树形气孔导度日变化不存在显著差异($P < 0.05$)。

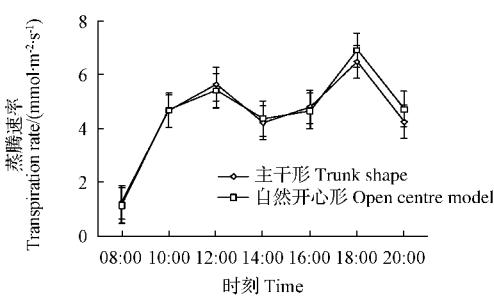


图2 核桃叶片蒸腾速率日变化
Fig. 2 Changes of walnut leaf transpiration rate

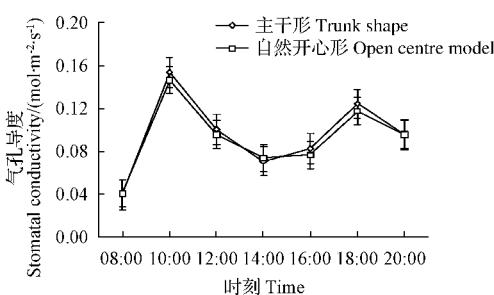


图3 核桃叶片气孔导度日变化
Fig. 3 Changes of walnut leaf stomatal conductance

胞间CO₂浓度指内环境中的CO₂浓度。通过图4比较2种树形核桃叶片胞间CO₂浓度(Gi)变化可以看出,曲线呈现“降低—升高—降低—升高”的变化趋势。08:00—16:00曲线变化较为平稳,大致在 $120 \sim 160 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 内波动,最低值出现在10:00,主干形与自然开心形值分别为 127.92 、 $126.11 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$;在16:00—20:00时段2种树形

核桃叶片胞间CO₂浓度值迅速上升,全天最大值出现在20:00,主干形值为 $245.82 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 较自然开心形 $235.07 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 高了4.57%,主干形核桃胞间CO₂浓度值上升 $103.12 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 较自然开心形 $105.65 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 低2.45%。方差分析结果表明,2种树形间核桃叶片胞间CO₂浓度不存在显著性差异。

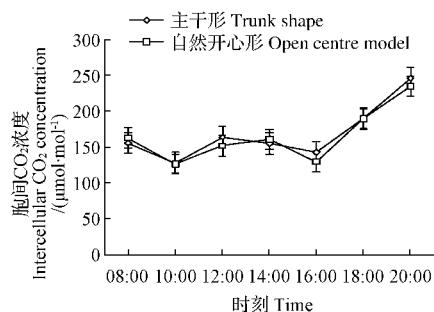


图4 核桃叶片胞间CO₂浓度日变化

Fig. 4 Changes of walnut leaf intercellular CO₂ concentration

2.2 2种树形核桃果实油脂迅速转化期荧光参数变化特性

Fo表示PSII反应中心处于完全开放时的荧光产量。由表2可知,通过比较2种树形核桃初始荧光强度值发现,主干形核桃高于自然开心形25.89%,且2种树形间存在显著差异($P < 0.05$)。

Fm表示PSII反应中心处于完全关闭时的荧光产量,可反映通过PSII的电子传递情况。通过比较2种树形最大荧光产量值发现,主干形核桃较自然开心形高23.08%,说明当PSII系统完全关闭时,主干形电子传递情况较好。

Fv/Fm表示PSII最大量子产量,反映了植物的最大光化学效率。通过比较2种树形最大光化学效率发现,自然开心形核桃在最大光能利用效率上较主干形具有更大潜力。

表现电子传递速率ETR及光化学量子产额Yield反映光合电子传递速率及植物叶片光合电子传递速率快慢的相对指标。通过比较叶片表现电子传递速率(ETR)、PSII总的光化学量子产额(Yield)可以看出,主干形核桃树形分别高于自然开心形11.08%、10.95%,方差分析结果表明,2种树形间无显著差异($P < 0.05$)。

叶绿素荧光淬灭包括光化学淬灭(qP)与非光化学淬灭(qN)。光化学淬灭系数(qP)反映PSII所捕获的光量子转化成化学能的效率,非光化学淬灭qN指

植物耗散过剩光能为热能的能力,反映了植物的光保护能力。可以看出主干形核桃 qP、qN 值显著高于自然开心形达 73.17%、27.43%,2 种树形在光化学淬灭系数间存在显著差异($P<0.05$)。

表 2

2 种树形荧光参数变化特性

Table 2

Variation characteristics of two kinds of tree shape on fluorescence parameters

树形 Tree shape	参数 Parameters						
	Fo	Fm	Y(II)	Fv/Fm	qP	qN	ETR
主干形 Trunk shape	141±14a	416±38a	0.304±0.018a	0.661±0.034a	1.233±0.243a	0.827±0.028a	191.5±11.1a
自然开心形 Open centre model	112±10b	338±70a	0.274±0.040a	0.663±0.045a	0.712±0.055b	0.649±0.182a	172.4±24.9a

注:邓肯氏新复极差法比较,同一列中标记相同字母者表示无显著差异,不同小写字母表示差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示差异极显著($P<0.01$)。

Note: Statistical multiple comparisons according to the SSR test, the same letter indicates no significance in the same column, the lowercase letter indicates significance at 0.05 level, the capital letter indicates significance at 0.01 level.

3 讨论

植物的光合作用受多种因素同时变化而产生错综复杂的影响^[15],在长期的植物光合作用研究中光合参数已被普遍认同和广泛应用^[16~17]。杨雨华等^[18]研究发现,核桃净光合速率(Pn)日变化呈现“双峰”曲线,峰值分别出现在 10:00 和 16:00 左右,14:00 时有明显“午休”现象。宗建伟等^[19]研究发现,4 个核桃品种净光合速率日变化呈现双峰曲线,且均在 14:00 左右出现光合“午休”现象。该试验研究中,2 种树形净光合速率日变化呈不对称双峰曲线,且峰值分别出现在 10:00 与 16:00 左右,14:00 左右有明显的“午休”现象,这与许大全^[20]的研究结果一致;在 08:00—10:00 光照与温度条件较低时,2 种树形净光合速率随着光照的增加、温度的升高出现急剧增高,且 2 种树形均在 14:00 出现光合“午休”现象;这与试验地植株处于干旱胁迫状态,致使水分缺失,部分气孔关闭,CO₂ 供应不足,进而影响植株光合作用密不可分,此结果与金耀华等^[21]的研究结果相符。该试验中,2 种树形核桃净光合速率、气孔导度日变化规律基本一致,对胞间 CO₂ 浓度分析表明,当净光合速率最高时,细胞间隙 CO₂ 浓度达最低值;当出现光合“午休”时,细胞间隙 CO₂ 浓度并没有随着气孔导度的下降而下降,反而出现上升趋势,说明叶片净光合速率下降并不是由于气孔导度下降而引起的,此结论与许大全^[22]和马媛等^[23]研究结论相符。

叶绿素荧光参数是光合作用的探针,可描述植物的光合生理状态。叶绿素荧光参数 Fv/Fm 表征植物叶片 PSⅡ原初光能转化效率和 PSⅡ潜在活性的重要参数,已经被广泛用作光抑制的诊断指标^[24]。马志航等^[25]通过对扁开心形的叶绿素荧光参数分析可知,在 09:00,扁开心形的 Fm、Fv/Fm 显著高于对照,ETR 和 Yield 均高于开心形和对照,说明光照强度较为合适时,扁开心形的光能利用率要比开心形和对照的好,扁开心形树形显著改善提高了 PSⅡ系

统活性和开放程度以及光合机构的自我保护机制。植物的 ETR 反映了植物吸收光能沿光合电子传递链的传递利用效率,很大程度上体现植物光合速率的大小。范晓明等^[26]研究指出开心形锥栗树体 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。该试验结果中,主干形树形的最大荧光产量(Fm)低于自然开心形,说明主干形受光抑制反应较为敏感;主干形树形光化学淬灭系数(qP)与自然开心形存在显著差异,说明主干形树形光能转化效率高于自然开心形;非光化学淬灭系数(qN)不存在显著差异,主干形较自然开心形高,说明主干形树形光保护能力略高于自然开心形;主干形树形表观电子传递速率 ETR 高于自然开心形,说明主干形树形光合机构自我保护机制及光合电子传递速率强于自然开心形;Yield 值高说明主干形具有更高的光能转化效率,可促进碳水化合物的积累,提供更多能量。

4 结论

主干形与自然开心形核桃叶片光合参数日变化不存在显著差异,限于该试验核桃田间生长状况,研究对象是核桃幼树,株行间通风透光条件良好有一定相关性。主干形核桃 Pn、qP、qN、ETR、Yield 均高于自然开心形,说明主干形核桃具有较高的光能转化效率可积累更多光能,同时对光抑制反应较为敏感,光合机构自我保护能力较强。主干形树形光合作用期在一定范围内较自然开心形高,提高栽植密度,能否有效延长光合作用期,实现理想的经济产量,有待于进一步研究。

参考文献

- [1] 孙桂丽,徐敏,李疆,等.香梨两种树形净光合速率特征及影响因素[J].生态学报,2013(18):5565~5573.
- [2] 魏树伟,王宏伟,张勇,等.不同树形对丰水梨光合特性的影响[J].山东农业科学,2012(4):53~55.
- [3] 王秋晓,韩明玉,赵彩平,等.桃不同树形光合特性的研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2009(4):145~150.

- [4] 黄国嫣,唐宗福,彭雅婷,等.不同树形对‘丽江雪桃’光合作用强度及果实品质的影响[J].天津农业科学,2015(4):103-106.
- [5] 刘业好,魏钦平,高照全,等.“富士”苹果树3种树形光照分布与产量品质关系的研究[J].安徽农业大学学报,2004(3):353-357.
- [6] 王少敏,王峰辉,魏树伟,等.不同树形对“金太阳”杏光合特性的影响[J].安徽农业科学,2008(24):10324-10325,10388.
- [7] 龚鹏,杨波,辛玉宝,等.扁桃不同树形光合特性及产量的比较研究[J].新疆农业科学,2008(3):479-483.
- [8] 李志强,林碌,蔚露,等.不同树形对甜樱桃光合特性的影响[J].山西农业科学,2015(7):818-822.
- [9] 黄亚欣,樊卫国.不同核桃品种的光合特性[J].贵州农业科学,2012(2):128-132.
- [10] 姚跃,潘存德,胡安鸿.新疆早实核桃主栽品种光合特性[J].新疆农业科学,2011(6):981-987.
- [11] 文萍,刘济明,徐国瑞,等.水分胁迫对罗甸小米核桃光合与蒸腾作用的影响[J].贵州农业科学,2013(8):57-60.
- [12] 赵靖明,孙凡,姚小华,等.NaCl 胁迫对薄壳山核桃幼苗生长及光合生理特性的影响[J].西南师范大学学报(自然科学版),2012(12):93-97.
- [13] 张锐,张琦,陈加利,等.水肥耦合对核桃光合特性与品质的影响[J].果树学报,2015(6):1170-1178.
- [14] 杜研,杨文忠,孙林琦,等.不同施肥处理对核桃叶片光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J].甘肃农业大学学报,2015(4):97-102.
- [15] 樊慧敏,赵志军,程福厚,等.不同梨品种的光合特性研究[J].广东农业科学,2010(11):115-117.
- [16] 贺奇,王贵,常月梅,等.早实核桃光合特性的初步研究[J].山西农业大学学报,2010,30(3):197-199.
- [17] 王红霞,张志华,王文江,等.田间条件下核桃光合特性的研究[J].华北农学报,2007,22(2):125-128.
- [18] 杨雨华,宗建伟,杨风岭,等.核桃光合日变化的特征研究[J].北方园艺,2013(20):31-33.
- [19] 宗建伟,杨雨华,杨风岭,等.4个核桃品种光合特性的日变化[J].草业科学,2013(3):397-401.
- [20] 许大全.光合作用效率[M].上海:上海科学技术出版社,2002:72.
- [21] 金耀华,刘杜玲,李青锋.不同核桃品种光合特性比较研究[J].陕西林业科技,2012(3):25-27,33.
- [22] 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(4):241-244.
- [23] 马媛,刘娟,廖康,等.不同杏品种光合日变化特性研究[J].新疆农业科学,2011(7):1189-1195.
- [24] 徐崇志,全绍文,朱玲,等.不同核桃品种叶绿素荧光动力学参数比较研究[J].中国农学通报,2015(7):6-12.
- [25] 马志航,薛进军,丁政程,等.龙眼树形对生长结果及机理影响初探[J].广西植物,2015(6):880-884.
- [26] 范晓明,袁德义,杨斐翔,等.锥栗不同树体结构对光的响应[J].生态学报,2015(22):7426-7434.

Comparison of Two Kinds of Tree Shape on Photosynthetic Fluorescence Characteristics of Walnut

GAO Shan¹, MENG Xiao^{1,2}, LUO Lixin³, WANG Hongwei³, QIN Jiangnan¹, ZHANG Rui^{2,4}

(1. College of Plant Science and Technology, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300; 2. Xinjiang Production & Construction Corps Key Laboratory of Protection and Utilization of Biological in Tarim Basin, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300; 3. Agricultural and Animal Husbandry Regimental Farm 3 of Agricultural Production Division 1 of Xinjiang Production and Construction Corps, Alar, Xinjiang 843300; 4. College of Life Science, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300)

Abstract: The photosynthetic and fluorescence characteristics of two kinds of tree shape of walnut were compared with the 4-year-old ‘Wen 185’ walnut as the test material. The results showed that, the two kinds of tree walnut that diurnal variation of net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (G_s) were asymmetrical ‘bimodal curve’, the net photosynthetic rate (P_n) diurnal variation of peak appeared at around 10:00 and 16:00, and the first peak than the second peak were high 61.29%, 51.75%, and the maximum net photosynthetic rate were the main stem form $15.22 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, open centre model $14.39 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 14:00 appeared obvious ‘noon break’ phenomenon. The diurnal variation of intercellular CO_2 concentration (C_i) showed a trend of increasing with the decrease of net photosynthetic rate. The initial fluorescence (F_0) and the fluorescence quenching coefficient (qP) of the two kinds of walnut were significantly correlated with the fluorescence quenching coefficient.

Keywords: walnut; trunk shape; open centre model; photosynthetic fluorescence characteristics