

引用格式: 肖梦娜, 扈月豪, 蓝增全, 等. 不同间作模式对茶树叶片光合作用及解剖结构的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(11): 1703-1713.
[XIAO M N, HU Y H, LAN Z Q, et al. Photosynthesis and anatomy structure of tea tree leaves under different intercropping patterns[J].
Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(11): 1703-1713.] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.20240373

不同间作模式对茶树叶片光合作用及解剖结构的影响

肖梦娜^{1,2}, 扈月豪^{1,2}, 蓝增全², 罗义菊², 陶燕蓝^{2,3}, 王德新^{2,3*}

(1 西南林业大学 园林园艺学院, 昆明 650224; 2 云南省古茶树资源保护与利用研究中心, 昆明 650224; 3 云南省高校大健康类森林资源开发利用工程研究中心, 昆明 650224)

摘要 【目的】探究不同间作模式下茶树光合生理及叶片结构的变化, 为构建茶树理想栽培模式以及推动茶园可持续发展提供理论依据。【方法】以马樱花-茶(MT)、冬樱花-茶(DT)、核桃-茶(HT)及纯茶园(CK) 4种栽培模式茶树为对象, 观测春秋两季它们的光合生态功能及叶片解剖结构参数, 并分析两类指标间的相关性。【结果】3种间作模式显著降低茶园茶树的光合有效辐射通量及春季茶树叶片温度, 它们的净光合速率、蒸腾速率春秋两季大致呈先上升后下降的单峰曲线变化, 并均与CK差异显著。春秋两季间作模式茶树叶片的栅栏组织厚度、叶片厚度都显著低于CK。春季光合有效辐射通量与栅栏组织厚度、栅海比、组织结构紧密度呈显著正相关, 与组织结构疏松度呈显著负相关; 秋季净光合速率与组织结构紧密度呈显著正相关。【结论】间作有效改变了茶园茶树的相关光合生理指标, 并以MT和DT模式效果更显著; 茶树能逐渐改变叶片形态以适应不同的间作环境; 茶树叶片栅栏组织厚度、下表皮厚度、栅海比、组织结构紧密度可作为判断其光合能力的重要指标。

关键词 茶树; 间作模式; 光合特性; 叶片解剖结构

中图分类号 Q945.79; S571.1 文献标志码 A

Photosynthesis and anatomy structure of tea tree leaves under different intercropping patterns

XIAO Mengna^{1,2}, HU Yuehao^{1,2}, LAN Zengquan²,
LUO Yiju², TAO Yanlan^{2,3}, WANG Dexin^{2,3*}

(1 College of Horticulture and Gardening, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China; 2 Yunnan Research Centre for Conservation and Utilization of Ancient Tea Tree Resources, Kunming 650224, China; 3 Yunnan Engineering Research Centre for the Development and Utilization of Forest Resources in Universities and Colleges of Yunnan Province, Kunming 650224, China)

Abstract [Objective] The study aims to investigate the changes of photosynthetic physiology and leaf structure of tea trees under different intercropping patterns and to provide theoretical basis for the con-

收稿日期: 2024-07-02; 修改稿收到日期: 2024-08-14

基金项目: 国家林业和草原局科技项目(2019130004-149); 云南省重大科技专项(202002AA100007); “兴滇英才支持计划”青年人才专项(XDYC-QNRC-2022-0207); 西南林业大学科学研究预研项目(110822090)

作者简介: 肖梦娜(1997—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事园艺植物遗传育种研究。E-mail: 2353264092@qq.com

* 通信作者: 王德新, 博士, 助理研究员, 主要从事林木遗传改良与资源利用研究。E-mail: woshixin2007@126.com

struction of ideal cultivation pattern of tea trees and the promotion of sustainable development of tea plantation. [Methods] With the tea trees grown under four intercropping patterns as materials, including *Rhododendron delavayi*-tea(MT), *Prunus cerasoides*-tea (DT), *Juglans regia*-tea (HT), and pure tea plantation (CK), we investigated the changes of physiological and ecological functions of the tea trees and the anatomical structure of leaf blades in spring and autumn. The data were analyzed by single factor test and correlation analysis. [Results] The three intercropping modes significantly reduced the photosynthetically active radiation flux and leaf temperature of the tea plants in tea plantations, and the net photosynthetic rate and transpiration rate of different intercropping patterns in spring and autumn showed a single-peak curve with first increase and then decrease, which had significant difference between CK and other intercropping patterns. Thickness of the fenestrated tissues and leaves of tea trees under different intercropping patterns in spring and autumn were significantly lower than that of CK. In spring, photosynthetically active radiant flux was significantly positively correlated with thickness of palisade tissues, ratio of palisade to sponge tissue, and the cell tense ratio, while negatively correlated with the cell looseness ratio. In autumn, the net photosynthetic rate was significantly positively correlated with the tightness of tissue structure. [Conclusion] Intercropping patterns affect the photosynthetic indexes of the tea trees, and MT and DT are most effective. Tea trees grown under different intercropping patterns gradually change leaf morphology to adapt to their environment. The thickness of palisade tissues, lower epidermal thickness, ratio of palisade to sponge tissue, and the cell tense ratio can be used as indexes for evaluating photosynthetic capacity of leaves.

Key words tea trees; intercropping pattern; photosynthetic properties; leaf anatomy structure

茶树 [*Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze] 属山茶科山茶属植物,起源于中国西南地区。茶树有喜阴、好湿、喜温的生态习性,其各个季节生长受光照、温度和环境湿度的影响均比较大。国内茶园较普遍采用单作栽培模式,即纯茶园栽培。这种栽培模式结构简单,基本不受其他植物的影响,具有可集中成片栽培、分层简单、管理方便、便于采集等优点^[1]。但纯茶园栽培模式因分层简单,导致阳光直射以及高温和干旱等影响茶叶品质^[2]。采取合理的茶园间作模式,可以改善茶园栽培环境、土壤肥力、茶树生长状态,提高茶叶品质^[3]。

茶树叶片的光合作用对其产量和品质有重要影响,不同间作模式下茶树叶片生理代谢活动也会随着环境变化而表现出一定差异。研究发现,栗茶间作系统中茶树净光合速率日变化均为单峰曲线,而单作茶树净光合速率日变化为双峰曲线,有“午休”现象^[4];果茶间作模式下茶树的净光合速率、气孔导度与蒸腾速率日变化均呈明显的单峰变化趋势^[5]。同时,间作种植能帮助茶树协调呼吸作用与光合作用的平衡,降低呼吸消耗、增强光合作用,这对茶树实现优质高产具有重要意义^[6-7]。王聪^[8]研究还发现茶园间作药用植物可以明显改善茶园的小气候环境,间作后可降低茶园空气温度,提高茶园空气湿度,由于茶树的蒸腾量降低,茶叶的持嫩性和品质也比单作茶园更

加优越^[9]。另外,茶树叶片形态和解剖结构对环境具有一定的适应性^[10-12],但许多茶树种植模式研究的试验地点不同,甚至品种和种植年限等均存在一定的差异,影响测试和评价的客观性和准确性。

本研究以云南省大理市南涧县无量山樱花谷种植范围内的马樱花-茶、冬樱花-茶、核桃-茶及纯茶园4种茶树栽培模式为对象,考察不同间作模式下茶树叶片解剖结构以及茶树光合生理生态功能变化规律,探索不同间作模式下茶树的生理适应性以及适合无量山樱花谷的茶树栽培模式,为构建茶树理想栽培模式以及推动茶园可持续发展提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 样地设置

试验地位于云南省境内大理州南涧县无量山樱花谷,选取由大理茶(*C. taliensis*)营建的30年生纯茶园(CK)、马樱花(*Rhododendron delavayi* Franch)-茶间作茶园(MT)、冬樱花[*Prunus cerasoides* (D. Don) Sok]-茶间作茶园(DT)、核桃(*Juglans regia*)-茶间作茶园(HT)4种植模式,分别设置20 m×20 m的样地,重复3次,共12个;4种植模式茶园的茶树修剪、施肥浇水等均按照常规管理进行,除间作树种不同外,各试验样地生长环境基本保持一致,间作乔木相关情况如表1所示。

表 1 间作乔木基本情况
Table 1 Basic information of intercropping trees

间作树种 Intercropping tree	株高 Height/m	冠幅宽度 Crown width/m	株距 Strain spacing/m	郁闭度 Depression/%	种植年限 Planting year
马樱花 <i>R. delavayi</i>	4.5	4.0×4.5	4.5	40~45	30
冬樱花 <i>P. cerasoides</i>	8.0	6.5×5.5	5.0	35~40	30
核桃 <i>J. regia</i>	5.0	6.0×5.5	5.0	35~40	30

1.2 指标测定和方法

1.2.1 光合作用参数

光合作用参数分别于春季(4月份)、秋季(10月份)茶树生长期进行测定。选择良好天气,使用手持式光合作用测量系统 CI-340,从 8:00—18:00 每隔 2 h 测定 1 次样地内的茶树光合指标,每个样方选取间作乔木树冠垂直下方茶树 3 组相同部位的成熟叶片,每个叶片测量 5 次,结果取平均值。主要检测数据有光合有效辐射通量(PAR)、叶片温度(T_L)、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)。

1.2.2 叶片解剖结构

分别于春季(4月份)、秋季(10月份)生长期,在每个样方茶园中按“M”形选取间作乔木树冠垂直下方长势良好的茶树植株 9 株,在每株树冠当年生第 1 轮新梢芽下第 4 叶位开始采集健康完整的叶片 10 片为样本材料,于 70% 乙醇的 FAA 液中固定后用于叶片解剖结构观察。

石蜡切片制作参照李正理^[13]方法。将存放于 FAA 固定液里的植株叶片取出,沿主脉两侧剪取 1 cm×1 cm 的小块叶片,先按 85%、95%、100% 酒精浓度梯度进行洗脱→二甲苯透明→浸蜡→包埋→修蜡→切片→脱蜡复水这一系列过程制片,随后用番红-固绿进行双重染色,最后用中性树脂封片干燥后进行观察。

每个样地的叶片切片制作 5 张,共 60 张。在光学显微镜下观测和拍照,利用系统自带测量工具测量相关特征指标,每个处理观察 30 个视野,取平均值并进行统计分析。观察的解剖特征包括栅栏组织厚度(TPT)、海绵组织厚度(TST)、叶片厚度(LT)、上角质层厚度(UCT)、上表皮厚度(UET)、下表皮厚度(LET)、下角质层厚度(LCT),计算叶肉厚度(MT,栅栏组织厚度+海绵组织厚度)、栅海比(P/S ,

栅栏组织厚度/海绵组织厚度)、组织结构紧密度(CTR,栅栏组织厚度/叶片厚度)以及组织结构疏松度(CLR,海绵组织厚度/叶片厚度)。

1.3 数据处理

先用 Excel 2007 进行数据整理,然后用 SPSS 27.0 进行单因素方差分析(one-way ANOVA)及 Duncan 法显著性检验($\alpha=0.05$),再用 Origin 2021 作图。

2 结果与分析

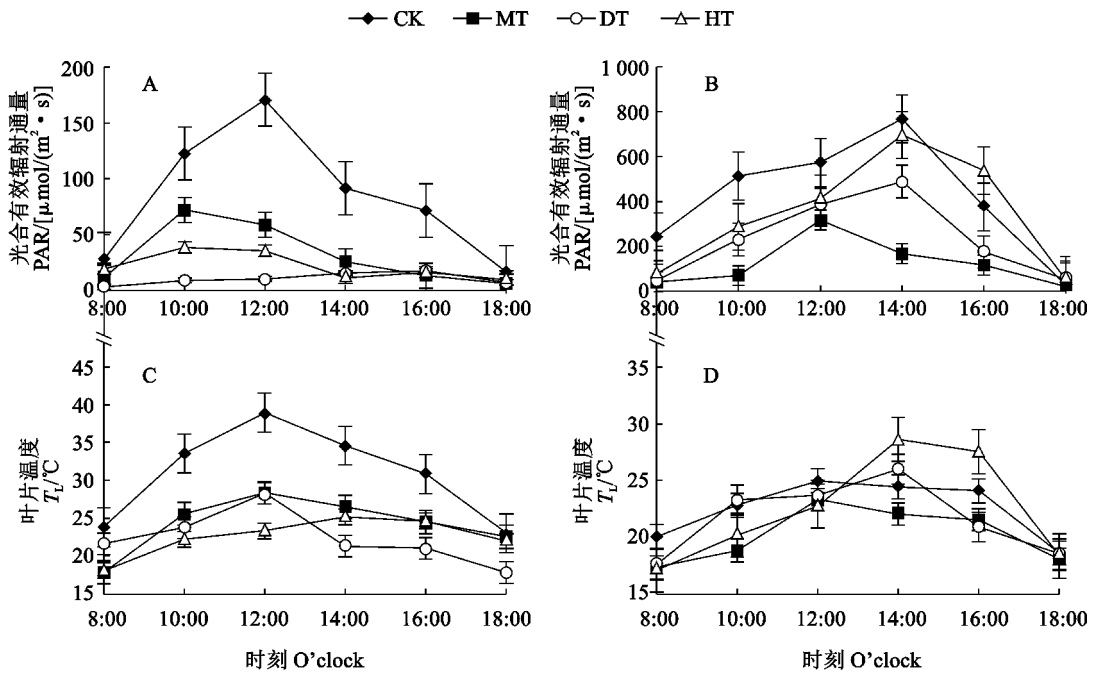
2.1 不同间作模式对茶树叶片光合有效辐射通量和叶片温度的影响

春季及秋季生长期 4 种栽培模式的茶园 PAR 日变化呈一致规律,皆是先上升后下降的单峰曲线变化,但达到峰值的时间不尽相同(图 1, A、B 和表 2)。其中,在春季生长期,3 种间作模式茶园 PAR 始终明显低于同期 CK 模式茶园,它们的平均值均显著低于 CK,但各间作模式间均无显著差异;在秋季生长期时,间作模式茶园 PAR 与 CK 模式茶园比较接近,尽管在 8:00—14:00 各个时段的 PAR 仍低于 CK,但其平均值均与 CK 无显著差异。2 个季节间相比较,各栽培模式茶园 PAR 平均值在春季表现为 $CK > HT > DT > MT$,在秋季表现为 $CK > MT > HT > DT$,即无论春秋生长季 PAR 均值皆以 CK 模式茶园最高,间作模式均降低了茶园的 PAR,但降幅在模式间和季节间存在差异。

由图 1, C、D 和表 2 可知,4 种栽培模式在春季及秋季茶树叶片温度变化趋势大致一致,即先上升后下降的单峰曲线变化,不过达到峰值的时间不同。在春季生长期,3 种间作模式茶园叶片温度明显低于同期 CK 模式茶园,它们的平均值均显著低于 CK,但各间作模式间均无显著差异;在秋季生长期时,间作模式茶园叶片温度与 CK 模式茶园变化较为一致,其平均

值均与CK无显著差异。2个季节间相比较,茶树叶片日均温度在CK、MT、DT模式下皆是春季大于秋季,而HT模式茶树叶片温度则是春季小于秋季,各

栽培模式茶园叶片温度平均值在春季表现为CK>MT>DT>HT,在秋季表现为HT>CK>DT>MT,间作模式降低了春季茶园的叶片温度。



CK, 纯茶园; MT, 马缨花-茶间作茶园; DT, 冬樱花-茶间作茶园; HT, 核桃-茶间作茶园。下同。

图1 春季(A、C)和秋季(B、D)茶树叶片光合有效辐射通量和叶片温度日变化

CK, pure tea plantations. MT, *R. delavayi*-tea. DT, *P. cerasoides*-tea. HT, *J. regia*-tea. The same as below.

Fig. 1 Diurnal variation of photosynthetically active radiation flux and leaf temperature of tea trees in spring (A, C) and autumn (B, D)

表2 不同栽培模式、生长时期的茶树叶片光合有效辐射通量、叶片温度及气体交换参数日均值

Table 2 Daily means of photosynthetic effective radiation flux, leaf temperature, and gas exchange parameters of tea tree leaves under different intercropping patterns and growth periods

季节 Season	模式 Model	光合有效辐射通量 PAR/ [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	叶片温度 $T_r/^\circ\text{C}$	净光合速率 $P_n/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	蒸腾速率 $T_r/[(\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))]$	气孔导度 $G_s/[\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	胞间 CO_2 浓度 $C_i/(\mu\text{mol}/\text{mol})$
春季 Spring	CK	835.6 \pm 237.61a	30.70 \pm 6.44a	4.57 \pm 1.58a	1.40 \pm 0.62a	2.99 \pm 1.29ab	377.21 \pm 68.44a
	MT	313.84 \pm 112.28b	24.04 \pm 3.83b	2.54 \pm 1.24bc	0.95 \pm 0.35a	3.37 \pm 1.14ab	437.92 \pm 71.14a
	DT	105.20 \pm 21.71b	22.60 \pm 2.54b	2.80 \pm 0.89abc	1.21 \pm 0.52a	3.12 \pm 1.02ab	446.61 \pm 48.96a
	HT	218.20 \pm 50.35b	22.34 \pm 3.49b	2.11 \pm 0.77bc	1.26 \pm 0.63a	2.15 \pm 0.40b	429.95 \pm 51.35a
秋季 Autumn	CK	394.56 \pm 99.22b	22.52 \pm 2.59b	3.81 \pm 2.03ab	1.15 \pm 0.38a	2.88 \pm 0.90ab	250.14 \pm 24.82b
	MT	122.41 \pm 44.46b	20.21 \pm 2.42b	1.29 \pm 1.52c	0.81 \pm 0.38a	4.59 \pm 2.07a	256.98 \pm 34.03b
	DT	235.06 \pm 71.70b	21.67 \pm 3.24b	1.30 \pm 1.63c	0.89 \pm 0.38a	3.47 \pm 1.87ab	261.73 \pm 58.07b
	HT	343.46 \pm 117.65b	22.72 \pm 5.18b	1.81 \pm 1.01c	1.24 \pm 0.73a	3.14 \pm 1.77ab	298.22 \pm 74.17b

注:同列不同小写字母表示间作模式及生长时期在0.05水平上差异显著。下同。

Note: Different normal letters within same column indicate significant differences among intercropping patterns and growth periods at the 0.05 level. The same as below.

2.2 不同间作模式对茶树叶片光合气体交换参数的影响

2.2.1 净光合速率

图 2, A、B 和表 2 显示, 在春季生长期, CK、MT、DT、HT 模式茶树叶片 P_n 的日变化趋势基本一致, 呈明显的单峰曲线, 并都在 12:00 时达到全天最高值, 且 3 种间作模式在全天各个时段均低于相应 CK 模式, 日均值多显著低于 CK。在秋季生长期, CK、MT 模式茶园叶片 P_n 于 12:00 达到全天峰值, DT 和 HT 间作模式皆是在 14:00 达到全天峰值,

日均值显著低于 CK; CK、MT、DT 模式茶园的 P_n 在 16:00—18:00 时出现大幅度降低, 甚至出现了低于 0 的值, 说明此时茶树叶片的呼吸速率在持续增强并超越了总光合速率。

2.2.2 蒸腾速率

由图 2, C、D 和表 2 可知, 在春季生长期, 4 种茶园模式的 T_r 日变化总体呈先较大幅度持续上升后较小幅度持续下降的单峰曲线; 4 种茶园模式的叶片 T_r 均在 12:00 时达到最大值, 它们的日均值表现为 CK > HT > DT > MT, 但无显著差异。

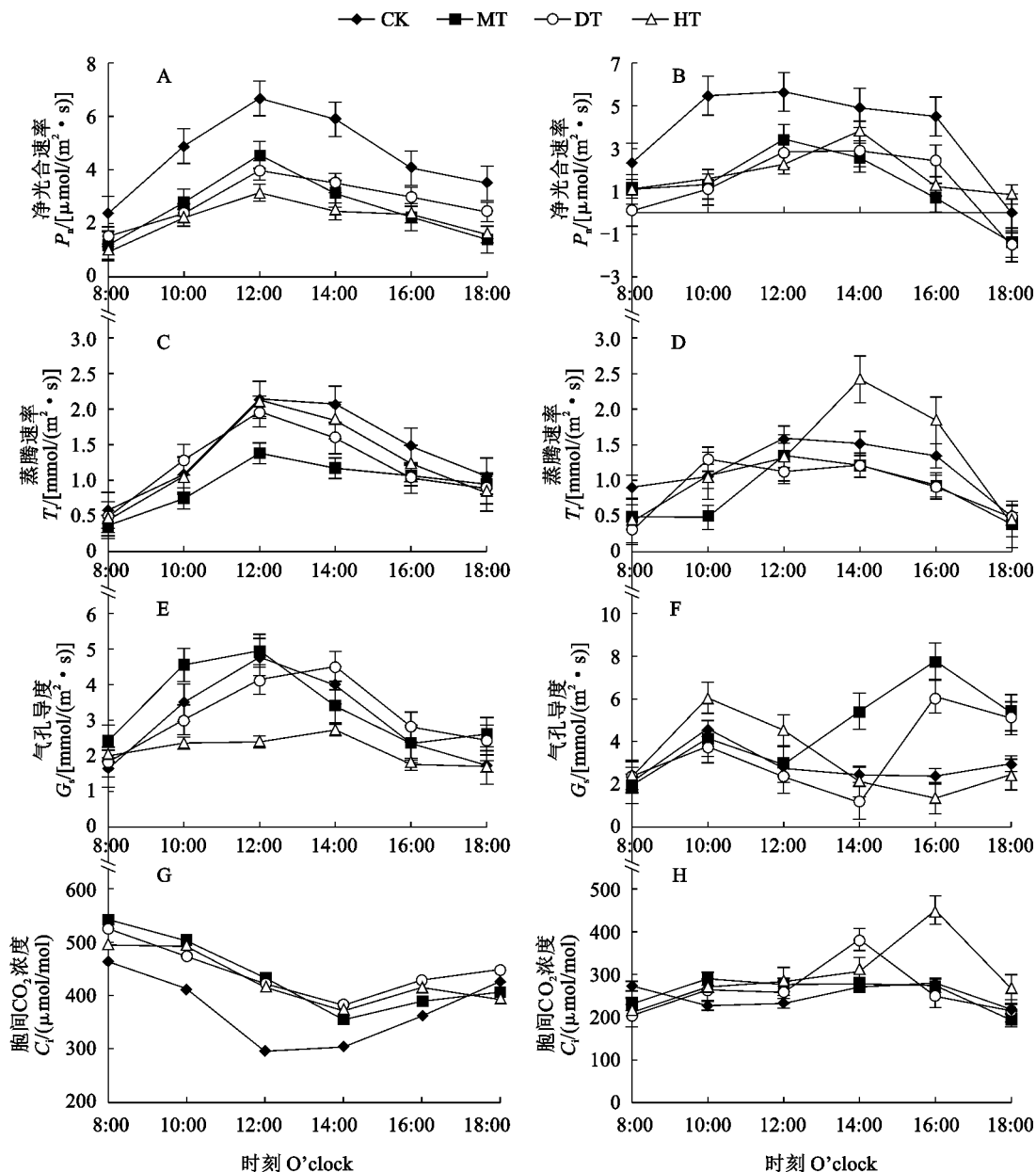


图 2 春季(A、C、E、G)和秋季(B、D、F、H)茶树叶片光合气体交换参数日变化
Fig. 2 Daily variation of photosynthetic gas change parameters of tea leaves in spring (A, C, E, G) and autumn (B, D, F, H)

在秋季生长期, MT、HT 和 CK 模式茶园的茶树叶片 T_r 日变化呈现出一致的先上升后下降的单峰曲线, 全天叶片 T_r 均值表现为 $HT > CK > DT > MT$, 但其间无显著差异。

2.2.3 气孔导度

图 2、E、F 和表 2 表明, 在春季生长期, 各模式茶园茶树叶片 G_s 日变化趋势为单峰曲线, 但 MT 和 CK 模式在 12:00 时达到峰值, DT 和 HT 模式则在 14:00 达到全天峰值, 各模式茶园叶片 G_s 均值都不同程度小于 CK, 但无显著差异。在秋季生长期, MT 和 DT 间作模式茶园叶片 G_s 的日变化呈现“M”形, 都在 16:00 时达到峰值, CK 和 HT 模式都呈先升后降再缓慢上升趋势, 都在 10:00 达到峰值, 但各模式均值之间无显著差异。各模式 G_s 均值表现为秋季均不同程度高于春季, 尤其是 MT、DT 模式表现更为突出。

2.2.4 胞间 CO_2 浓度

由图 2、G、H 和表 2 可知, 在春季生长期, 4 种茶园模式的 C_i 日变化趋势为“U”形曲线, 皆是先下

降后上升, MT、DT 和 HT 模式均在 14:00 达到最低值, 而 CK 模式则在 12:00 达到最低值, 其总体上与春季各模式茶园叶片 G_s 变化趋势相反。在秋季生长期, 4 种模式茶园茶树叶片 C_i 在 14:00—18:00 的变化趋势与同期 G_s 相反, 且 MT、CK 模式日间波动较小, DT 和 HT 模式基本呈先升后降趋势, 分别在 14:00 和 16:00 达到峰值。对比春季和秋季之间茶树叶片 C_i 日均值发现, 各茶园模式均表现为春季显著高于秋季, 但春季或者秋季时期各茶园模式间都无显著差异。

2.3 不同间作模式对茶树叶片解剖结构特征的影响

从图 3 可知, 不同间作模式茶园茶树叶片由表皮组织、叶肉组织和叶脉 3 部分组成, 具有明显的异面叶结构特征。其中, 上下表皮细胞外部具有明显的角质层结构; 叶肉组织由明显的栅栏组织和海绵组织 2 部分组成, 栅栏组织位于上表皮细胞的下方, 由长柱状细胞紧密排列而成, 海绵组织由不规则椭圆细胞组成, 排列较疏松。

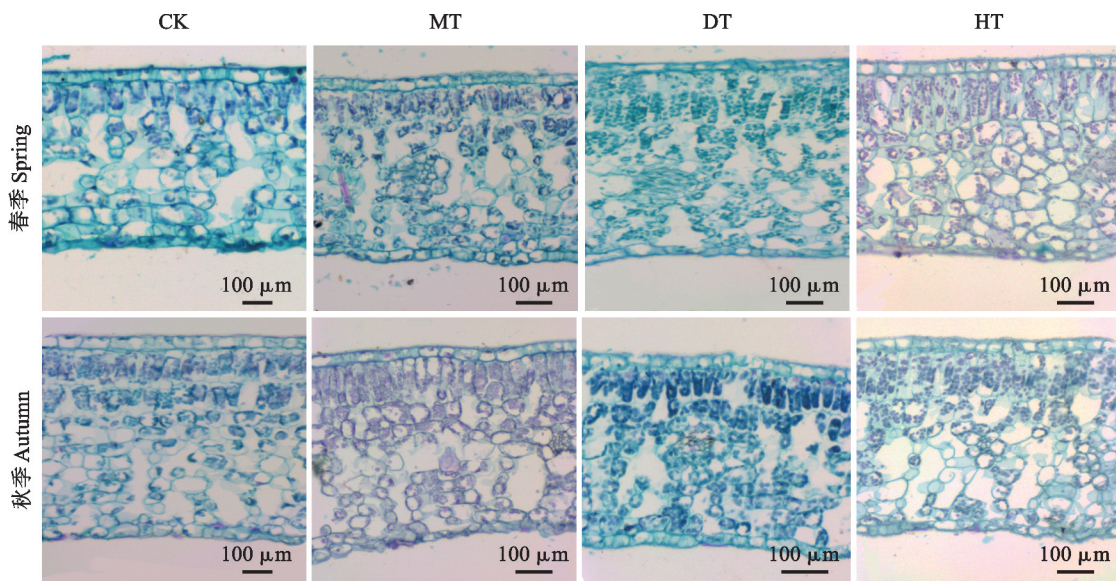


图 3 春季和秋季 4 种模式茶树叶片解剖结构

Fig. 3 Anatomical structure of tea tree leaves in spring and autumn under four patterns

在春季生长期, 间作模式对茶园茶树叶片结构影响较为显著(表 3)。其中, 3 种间作模式茶园叶片栅栏组织厚度都显著低于 CK 模式; 组织结构紧密度表现为 $CK > MT > HT > DT$, 3 种间作模式与 CK 模式间存在显著性差异($P < 0.05$); 组织结构

疏松度表现为 $HT > DT > MT > CK$, HT 和 DT 模式间无显著性差异, 但均显著高于 MT 和 CK 模式。各间作模式茶园茶树叶片上表皮厚度都大于下表皮厚度, 上角质层厚度也都大于下角质层。

同时, 在秋季生长期, 茶树叶片表皮厚度均显著

高于春季生长期,在相同间作模式中又表现为上表皮厚度都大于下表皮厚度;秋季叶片角质层厚度与春季相比明显变小,其中厚度降低程度最大的是 DT 模式的上角质层厚度,降幅为 52.12%。秋季茶园叶片栅栏组织厚度表现为 MT 和 CK 模式显著高于 DT 和 HT 间作模式;MT、DT 以及 HT 模式茶园叶片海绵

组织厚度、叶片厚度、叶肉厚度都显著低于 CK 模式;组织结构紧密度表现为 CK>MT>DT>HT,且 3 种间作模式与 CK 模式均存在显著性差异($P<0.05$);叶片组织结构疏松度呈现为 HT(CK)>MT>DT,但 MT、HT 与 CK 模式间均无显著性差异,DT 模式与 CK 和 HT 模式均差异显著(表 3)。

表 3 春季和秋季不同间作模式叶片结构比较分析

Table 3 Comparative analysis of leaf structure under different intercropping patterns in spring and autumn

季节 Season	模式 Model	上角质层厚度 Upper cuticle thickness/ μm	上表皮厚度 Upper epidermal thickness / μm	栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue / μm	海绵组织厚度 Thickness of sponge tissue / μm	下表皮厚度 Lower epidermal thickness / μm	下角质层厚度 Lower cuticle thickness/ μm
春季 Spring	CK	7.30±2.04b	14.05±2.43ab	69.48±10.79a	142.08±25.03c	12.48±3.14b	2.73±1.18c
	MT	6.94±2.13b	12.84±2.76c	61.34±8.31b	151.89±13.79b	10.40±2.32c	3.45±1.75b
	DT	9.49±2.67a	13.64±2.19b	54.68±9.73d	154.83±25.9b	12.11±2.41b	5.89±2.54a
	HT	5.20±2.16c	14.58±2.96a	57.78±9.49c	166.24±24.49a	14.55±2.86a	2.92±1.28c
秋季 Autumn	CK	3.39±0.96ab	21.67±3.10a	108.54±18.23a	230.13±34.55a	14.20±2.76b	3.18±0.95a
	MT	3.12±1.15b	22.16±6.78a	104.41±18.82a	198.92±30.49b	17.03±3.38a	3.19±1.25a
	DT	3.57±1.02a	21.60±5.57a	65.63±17.88c	167.26±40.18c	17.50±6.02a	2.82±1.02b
	HT	1.76±0.70c	16.27±3.93b	90.30±19.46b	194.26±26.32b	13.41±2.53b	1.29±0.70c
季节 Season	模式 Model	叶片厚度 Leaf thickness / μm	叶肉厚度 Mesophyll thickness/ μm	栅海比 Ratio of palisade to sponge tissue	组织结构紧密度 Cell tense ratio/%	组织结构疏松度 Cell looseness ratio/%	
春季 Spring	CK	261.90±34.07b	211.56±28.92b	0.50±0.10a	0.27±0.04a	0.67±0.05c	
	MT	261.60±17.27b	213.23±15.46b	0.41±0.07b	0.23±0.03b	0.71±0.04b	
	DT	260.28±28.71b	209.51±28.03b	0.36±0.09c	0.21±0.04c	0.74±0.05a	
	HT	273.08±27.37a	224.02±26.40a	0.35±0.08c	0.21±0.03c	0.74±0.04a	
秋季 Autumn	CK	408.09±51.32a	338.67±47.26a	0.48±0.07a	0.26±0.06a	0.68±0.03c	
	MT	351.34±46.81b	303.33±43.95b	0.53±0.09a	0.30±0.03b	0.66±0.04d	
	DT	280.40±44.97d	229.66±39.08d	0.42±0.17b	0.29±0.15b	0.63±0.21e	
	HT	319.52±28.26c	284.56±31.74c	0.48±0.14a	0.28±0.05b	0.68±0.06c	

注:同季节不同小写字母表示间作模式间在 0.05 水平上差异显著。

Note: Different normal letters within same season indicate significant difference among different intercropping patterns at 0.05 level.

2.4 茶树叶片光合生理指标与解剖结构的关系

在春季生长期,PAR 与 T_L 、TPT、P/S、CTR 呈显著正相关($P<0.05$,下同),与 C_i 、CLR 呈显著负相关; T_L 与 P_n 、TPT、P/S、CTR 呈显著正相关,与 C_i 、CLR 呈显著负相关; G_s 与 LET 呈显著负相关;TPT 与 P/S、CTR 呈显著正相关;LT 与 MT 呈显著正相关;P/S 与 CTR 呈极显著正相关($P<0.01$,下同),与 CLR 呈极显著负相关;CTR 与 CLR

也呈极显著负相关(表 4)。同时,在秋季生长期,PAR 与 T_L 呈显著正相关,与 G_s 呈显著负相关;TL 与 G_s 呈显著负相关; P_n 与 CTR 呈显著正相关; T_L 与 LET 呈显著负相关; C_i 与 UET、LCT 分别呈显著负相关、极显著负相关;UCT 与 UET 呈显著正相关;UET 与 LCT 呈显著正相关;TPT 与 MT 呈显著正相关;TST 与 LT、MT 显著正相关;LT 与 MT 呈显著正相关(表 4)。

表 4 春季(对角线以上)和秋季(对角线以下)茶树叶片光合生理指标与解剖结构特征相关系数

Table 4 Correlation coefficients between photosynthetic indexes and anatomical structure characteristics of tea leaves in spring (above diagonal) and autumn (under diagonal)

指标 Index	PAR	T_L	P_n	T_r	G_s	C_i	UCT	UET	TPT	TST	LET	LCT	LT	MT	P/S	CTR	CLR
PAR	0.98*	0.90	0.53	0.14	-0.97*	-0.14	0.13	0.98*	-0.78	-0.061	-0.64	-0.21	-0.23	0.97*	0.97*	-0.97*	
T_L	0.96*	0.96*	0.55	0.24	-0.95*	0.033	0.073	0.95*	-0.86	-0.13	-0.49	-0.35	-0.38	0.99*	0.97*	-0.98*	
P_n	0.78	0.57	0.62	0.32	-0.88	0.28	0.068	0.84	-0.89	-0.15	-0.24	-0.50	-0.55	0.93	0.89	-0.92	
T_r	0.91	0.92	0.59	-0.47	-0.70	-0.0054	0.80	0.38	-0.21	0.66	-0.19	0.19	0.057	0.41	0.35	-0.37	
G_s	-0.97*	-0.97*	-0.67	-0.83	0.061	0.67	-0.90	0.19	-0.70	-0.97*	0.37	-0.95*	-0.88	0.36	0.35	-0.38	
C_i	0.24	0.45	-0.33	0.56	-0.23	0.19	-0.35	0.93	0.66	-0.16	0.64	0.064	0.11	-0.91	-0.90	0.89	
UCT	-0.27	-0.40	0.16	-0.64	0.17	-0.94	-0.42	-0.21	-0.44	-0.49	0.85	-0.84	-0.89	0.040	-0.033	-0.033	
UET	-0.44	-0.61	0.098	-0.74	0.41	-0.97*	0.95*	0.017	0.39	0.98*	-0.29	0.72	0.61	-0.077	-0.10	0.11	
TPT	0.15	-0.091	0.57	0.22	0.11	-0.25	-0.10	0.11	-0.77	-0.16	-0.70	-0.21	-0.20	0.97*	0.98*	-0.97*	
TST	0.50	0.25	0.86	0.46	-0.29	-0.30	-0.0015	0.91	-0.44	0.58	0.10	0.78	0.78	-0.90	-0.88	0.90	
LET	-0.83	-0.80	-0.61	-0.97*	0.69	-0.53	0.68	0.71	-0.60	-0.60	-0.25	0.83	0.73	-0.27	-0.29	0.30	
LCT	-0.36	-0.57	0.22	-0.66	0.36	-0.99**	0.92	0.99*	0.25	0.25	0.60	-0.48	-0.53	-0.50	-0.56	0.51	
LT	0.38	0.11	0.83	0.30	-0.17	-0.46	0.15	0.27	0.92	0.98*	-0.45	0.41	0.99*	-0.43	-0.39	0.44	
MT	0.35	0.11	0.75	0.37	-0.12	-0.27	-0.061	0.094	0.97*	0.98*	-0.55	0.24	0.97*	-0.43	-0.38	0.43	
P/S	-0.37	-0.52	0.0046	-0.15	0.60	-0.090	-0.22	0.081	0.82	0.51	-0.10	0.17	0.54	0.67	1.00**	-1.00**	
CTR	0.66	0.43	0.98*	0.41	-0.57	-0.52	0.35	0.30	0.56	0.84	-0.43	0.42	0.84	0.73	0.0072	-1.00**	
CLR	0.66	0.57	0.62	0.84	-0.46	0.39	-0.64	-0.57	0.69	0.76	-0.95	-0.44	0.64	0.76	0.41	0.47	

注: PAR, 光合有效辐射通量; T_L , 叶片温度; P_n , 净光合速率; T_r , 蒸腾速率; G_s , 气孔导度; C_i , 胞间二氧化碳浓度; UCT, 上角质层厚度; UET, 上表皮厚度; TPT, 栅栏组织厚度; TST, 海绵组织厚度; LET, 下表皮厚度; LCT, 下角质层厚度; LT, 叶肉厚度; MT, 叶肉厚度; P/S, 栅海比; CTR, 组织结构紧密度; CLR, 组织疏松度。* 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$ 。

Note: PAR, photosynthetic effective radiation flux. T_L , leaf temperature. P_n , net photosynthetic rate. T_r , transpiration rate. G_s , stomatal conductance. C_i , intercellular carbon dioxide concentration. UCT, upper cuticle thickness. UET, upper epidermal thickness. TPT, thickness of palisade tissue. TST, thickness of sponge tissue. LET, lower epidermal thickness. LCT, lower cuticle thickness. LT, leaf thickness. MT, mesophyll thickness. P/S, ratio of palisade to sponge tissue. CTR, cell tense ratio. CLR, cell looseness ratio. * Indicates $P < 0.05$. ** indicates $P < 0.01$.

3 讨 论

光合作用是植物一切生理活动的基础,它对外界环境因子的响应高度敏感^[14]。不同间作模式下植物光合生理指标的变化规律存在一定的差异性^[15]。光照时间、光质、光强均影响茶树光合利用效率,光照和温度在茶园生态因子年变化中起主导作用,茶树光合作用适宜的叶温为 1~30 ℃,高于 35 ℃会发生光抑制^[16]。本研究结果表明,与纯茶园模式(CK)对比,不同间作模式下茶园光合有效辐射通量有显著性差异,间作不同树种的茶园在春季及秋季均能够有效降低茶园光合有效辐射通量,其中春季以 DT(冬樱花-茶间作)效果最佳,秋季以 MT(马樱花-茶间作)效果最佳,光合有效辐射通量全天变化值相对平稳,能够很好地维持茶园茶树的生态环境,不会受极端天气影响,间作不同高度和遮阴密度使得 MT、DT、HT 间作模式均构建了塔形受光模式,有利于增加茶园的散射光和漫射光,同时极显著降低了茶园的直射光,本试验结果与黄静^[17]、田亚玲^[18]和田梦阳等^[19]的研究结果一致。不同间作模式下茶树叶片温度的变化趋势在春季为 CK>MT>DT>HT,3 种间作模式的叶片温度显著低于 CK 模式。茶树是喜阴植物,通过对比发现间作不同的树种能够有效降低茶园叶片温度,使茶树叶片能够处在适宜的温度下生长。

净光合速率、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率和气孔导度 4 个方面可以体现光合作用的强弱,对光合作用影响较大的指标是蒸腾速率和气孔导度^[20]。本研究中 4 种模式茶园茶树叶片净光合速率日变化呈单峰曲线,在春季生长期 MT 和 HT 间作模式茶园茶树的净光合速率增长幅度皆大于 CK 及 DT 模式,这可能由于不同间作树种的遮阴度及高度不同,导致春季 8:00—12:00 时 DT 间作模式茶园温度偏低,对茶树的光合作用产生影响,从而使茶树叶片净光合速率上升较缓慢。茶园茶树胞间 CO₂ 浓度日均值表现为春季生长期大于秋季生长期,在春季生长期表现为 DT>MT>HT>CK,在秋季生长期表现为 HT>DT>MT>CK;由此可见间作不同树种均可以有效提高茶园茶树叶片胞间 CO₂ 浓度,充足的胞间 CO₂ 浓度能够为茶树的光合作用提供保障。蒸腾速率反映植物对水分的需求和供应状况,对植物水分平衡的调节和维持起重要作用^[21]。本研究中不同间作模式茶园茶树叶片在秋季时期全天叶片蒸腾速率表现为 CK>HT>DT>MT,说明

MT 间作模式能更有效地减少春秋季节茶树叶片的蒸腾作用。

有研究表明,植物叶片组织发生变化是植物适应环境的主要方式之一,因此研究植物叶片解剖结构的差异可揭示在不同间作模式下环境变化对植物的影响^[22-23]。赵国华等^[24]发现栓皮栎的叶片组织会通过改变自身的结构来适应弱光环境,叶片组织的厚度会随着弱光胁迫的增强而逐渐降低。叶肉组织是植物叶片进行光合作用、合成和储藏有机物质的重要场所,而叶片中的叶绿体主要分布于栅栏组织细胞中,栅栏细胞密度越大、层数越多、叶片越厚则光合能力越强,合成和积累的有机物就越多^[25]。本研究中相关分析结果表明,春季茶树叶片栅海比与组织结构紧密度呈极显著正相关,叶片厚度与叶肉厚度呈显著正相关。春秋两季不同间作模式下茶树叶片的栅栏组织厚度、叶片厚度都显著低于 CK 模式。春季生长期叶片的栅栏组织厚度和栅海比均表现为 CK>MT>HT>DT 模式,且栅栏组织厚度在各模式间存在显著性差异;在秋季生长期中,栅栏组织厚度和栅海比仍表现为 CK>MT>HT>DT 模式,且各模式间均存在显著差异;叶片组织结构紧密度在春秋两季都显示为 3 种间作模式显著小于 CK 模式。综合分析其原因,间作模式茶园的茶树由于多年在遮阴和保湿环境下生长,逐渐适应和改变自身叶片形态,从而表现出有利于弱光利用的生理特征。

植物的光合作用不仅受到外界环境的影响,而且与自身叶片结构特征紧密相关^[26-27]。已有研究表明油橄榄(*Olea europaea* L.)栅栏组织厚度、栅海比与净光合速率极显著正相关,在一定时期和范围内可作为判断光合能力的重要指标^[28]。植物光合特性受多个叶片结构性状相互影响^[29],同时各性状间可能存在较大的相关性,董梦宇等在香花芥属植物中发现 8 个叶片结构参数与光合生理参数的相关性较强,表明此类指标可作为研究 2 种香花芥属植物光合生理变异的可靠指标,其中栅海比对光合生理变化作用力最强^[30]。本研究亦发现茶树叶片结构特征与其光合生理指标之间具有一定相关性,春季生长期光合有效辐射通量与叶片栅栏组织厚度、栅海比、组织结构紧密度呈显著正相关,与组织结构疏松度呈显著负相关,秋季生长期叶片净光合速率与组织结构紧密度呈显著正相关。栅栏组织含有丰富的叶绿体,而叶绿体作为植物重要的光合作用场所,对提高净光合速率起到关键作用^[31]。茶树叶片下表皮厚度在春季生长期与气孔导度呈显著负相

关,在秋季生长期与蒸腾速率也呈显著负相关。气孔主要分布在下表皮,下表皮越薄越不利于叶片保持水分,进而影响叶片的蒸腾速率、气孔导度,胞间 CO₂ 浓度与上表皮厚度、下角质层厚度分别呈显著和极显著负相关。因此,也可以认为在一定时期和范围内,栅栏组织厚度、下表皮厚度、栅海比、组织结构紧密度可作为判断叶片光合能力的重要指标。此外,光合有效辐射通量在春秋两季都与叶片温度呈显著正相关,在春季与胞间 CO₂ 浓度呈显著负相关,在秋季与气孔导度呈显著负相关,说明光合有效辐射通量与叶片温度、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度有着密切联系,这与王叶等^[32]在不同生境茶叶产量与品质形成的光合生理生态机制研究中的结果较为一致。

4 结 论

(1)不同间作模式均显著降低了茶园茶树的光

合有效辐射通量及春季茶树叶片温度,其中春季以冬樱花-茶间作模式效果最佳,秋季以马樱花-茶间作模式效果最佳。不同间作模式也显著降低了茶园茶树叶片的净光合速率和蒸腾速率,其中马樱花-茶间作模式也能更有效地减少春秋两季茶树叶片的蒸腾作用;3种间作模式均显著提升了茶园茶树叶片胞间 CO₂ 浓度,其中春秋两季都以冬樱花-茶间作模式为最佳。

(2)茶树的生长代谢功能会随着环境差异而改变,不同间作模式下生长的茶树能逐渐改变叶片生理形态以适应不同的环境特征,春秋两季不同间作模式下茶树叶片的栅栏组织厚度、叶片厚度都显著低于纯茶园模式。茶树叶片解剖结构特征与光合生理指标之间有一定的相关性,在一定时期和范围内,茶树叶片栅栏组织厚度、下表皮细胞、栅海比、组织结构紧密度可作为判断叶片光合能力的重要指标。

参考文献:

- [1] 戈照平. 不同生态模式茶园小气候变化及对茶叶品质影响研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013.
- [2] 李兰英, 刘东娜, 张慧, 等. 四川茶区遮阴栽培对绿茶产量及制茶品质的综合影响[J]. 中国农学通报, 2023, 39(22): 83-90.
LI L Y, LIU D N, ZHANG H, *et al.* Study on comprehensive effects of shading cultivation on yield and quality of green tea in Sichuan tea area[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2023, 39(22): 83-90.
- [3] 陈实. 云南省澜沧县古茶树茶农绿色生产意愿影响因素分析[D]. 昆明: 云南农业大学, 2023.
- [4] 孙磊. 栗茶间作系统中栗树对茶园生态生理因子的影响[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2006.
- [5] 张晓磊. 果茶间作模式下茶园环境、茶树生长及茶叶品质的特征研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2019.
- [6] ZHAO T T, LIU S H, YAN S J, *et al.* Effects of intercropping and shading systems on tea photosynthesis and respiration[J]. *Agricultural Science & Technology*, 2016, 17(10): 2225-2227.
- [7] DUAN Y, SHANG X W, LIU G D, *et al.* The effects of tea plants-soybean intercropping on the secondary metabolites of tea plants by metabolomics analysis[J]. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 482.
- [8] 王聪. 茶药间作模式下茶园环境、茶树光合生理及茶叶品质的特征研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2023.
- [9] 陈宗懋. 中国茶叶大辞典[M]. 北京: 中国轻工业出版社, 2008.
- [10] 许爱祝, 江海都, 浦乾琨, 等. 3种地宝兰属植物叶片解剖结构及光合特性的比较研究[J]. 广西植物, 2024, 44(1): 113-125.
XU A Z, JIANG H D, PU Q K, *et al.* Comparative study on

- leaf anatomical structures and photosynthetic characteristics of three *Geodorum* species[J]. *Guihaia*, 2024, 44(1): 113-125.
- [11] 曹林青, 钟秋平, 邹玉玲, 等. 不同千年桐种质叶片结构及光合特性[J]. 森林与环境学报, 2022, 42(6): 592-599.
CAO L Q, ZHONG Q P, ZOU Y L, *et al.* Leaf structural and photosynthetic characteristics of different *Vernicia montana* germplasm[J]. *Journal of Forest and Environment*, 2022, 42(6): 592-599.
- [12] SOMAVILLA N S, KOLBR M, ROSSATTO D R. Leaf anatomical traits corroborate the leaf economic spectrum: A case study with deciduous forest tree species[J]. *Brazilian Journal of Botany*, 2014, 37(1): 69-82.
- [13] 李正理. 植物制片技术[M]. 2版. 北京: 科学出版社, 1987.
- [14] 穆若兰, 刘旻霞, 徐璐, 等. 黄土高原半干旱区典型植物资源利用效率及光合日变化探析[J]. 植物生理学报, 2022, 58(7): 1381-1391.
MU R L, LIU M X, XU L, *et al.* Diurnal variation of photosynthesis and resource utilization efficiency of the typical plants in the semi-arid area of Loess Plateau[J]. *Plant Physiology Journal*, 2022, 58(7): 1381-1391.
- [15] 尧渝, 张厅, 马伟伟, 等. 不同间作模式对茶树光合生理及茶叶品质的影响[J]. 山西农业科学, 2016, 44(4): 470-473.
YAO Y, ZHANG T, MA W W, *et al.* Effects of different intercropping patterns on photosynthetic physiology characteristics of tea plants and tea quality[J]. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 2016, 44(4): 470-473.
- [16] 孙君, 朱留刚, 林志坤, 等. 茶树光合作用研究进展[J]. 福建农业学报, 2015, 30(12): 1231-1237.

- SUN J, ZHU L G, LIN Z K, *et al.* Research progress on photosynthesis of tea plants[J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2015, 30(12): 1231-1237.
- [17] 黄静. 红花合欢间作与重度遮阴对夏秋茶品质影响[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2022.
- [18] 田亚玲. 银杏和茶树复合经营系统生理生态效应研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2012.
- [19] 田梦阳, 朱树林, 窦全琴, 等. 薄壳山核桃-茶间作对‘安吉白茶’速生期光合特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2024, 48(2): 86-96.
- TIAN M Y, ZHU S L, DOU Q Q, *et al.* The effects of intercropping of *Carya illinoensis* and *Camellia sinensis* ‘Anjibaicha’ on photosynthetic characteristics of *C. sinensis* tree during rapid growth period[J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Sciences Edition), 2024, 48(2): 86-96.
- [20] DA SILVA P P, SOARES L, DA COSTA J G, *et al.* Path analysis for selection of drought tolerant sugarcane genotypes through physiological components[J]. *Industrial Crops and Products*, 2012, 37(1): 11-19.
- [21] 邵雪蓉, 陈世仁, 陈应群, 等. 植物水分利用效率与植物功能性群落结构的关系研究综述[J]. 世界林业研究, 2024, 37(1): 37-44.
- SHAO X R, CHEN S R, CHEN Y Q, *et al.* A review of the relationship between plant water use efficiency and plant functional community structure [J]. *World Forestry Research*, 2024, 37(1): 37-44.
- [22] 郭文文, 卓么草, 方江平, 等. 藏东南季拉山薄毛海绵杜鹃叶解剖结构特征与环境适应性[J]. 西北植物学报, 2020, 40(5): 811-818.
- GUO W W, ZHUO M C, FANG J P, *et al.* Anatomical characteristics and environmental adaptability of *Rhododendron aganniphum* var. *schizopeplum* leaf in Sejila Mountain, southeastern Tibet[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, 40(5): 811-818.
- [23] 吕佳峻. 广西南宁市不同生境下 5 种绿化灌木叶片结构与功能性状的比较研究[D]. 南宁: 广西大学, 2023.
- [24] 赵国华, 李厦, 尤海舟, 等. 光照胁迫对栓皮栎幼苗叶片解剖结构的影响[J]. 安徽农业科学, 2022, 50(23): 103-105.
- ZHAO G H, LI X, YOU H Z, *et al.* Effects of light stress on leaf anatomical structure of *Quercus variabilis* [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2022, 50(23): 103-105.
- [25] 蔡东升, 陈情情, 裴欣醒, 等. 不同氮素形态对油茶苗叶片解剖结构与光合特性的影响[J]. 森林与环境学报, 2023, 43(2): 194-200.
- CAI D S, CHEN Q Q, PEI X X, *et al.* Effects of different nitrogen forms on leaf anatomical structure and photosynthetic characteristics of *Camellia oleifera* seedlings[J]. *Journal of Forest and Environment*, 2023, 43(2): 194-200.
- [26] 纪佳慧, 张付春, 钟海霞, 等. 杂交葡萄‘M10’及其亲本叶片解剖结构与光合特性研究[J]. 西北农业学报, 2023, 32(5): 714-722.
- JI J H, ZHANG F C, ZHONG H X, *et al.* Anatomical structure and photosynthetic characteristics of leaves of hybrid grape ‘M10’ and its parents[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2023, 32(5): 714-722.
- [27] 孟畅, 彭洋, 赵杨, 等. 2 种叶型膏桐幼苗的形态结构和光合特性[J]. 林业科学, 2022, 58(12): 32-41.
- MENG C, PENG Y, ZHAO Y, *et al.* Morphological structure and photosynthetic characteristics of *Jatropha nigrovisensugosus* cv. Yang and *Jatropha curcas* seedlings with different leaf types[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2022, 58(12): 32-41.
- [28] 刘露. 凉山引进油橄榄品种的光合特性研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2016.
- [29] 李耀琪, 王志恒. 植物叶片形态的生态功能、地理分布与成因[J]. 植物生态学报, 2021, 45(10): 1154-1172.
- LI Y Q, WANG Z H. Leaf morphological traits; Ecological function, geographic distribution and drivers [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(10): 1154-1172.
- [30] 董梦宇, 王金鑫, 吴萌, 等. 2 种香花芥属植物叶片结构及光合特性研究[J]. 草业学报, 2022, 31(7): 172-184.
- DONG M Y, WANG J X, WU M, *et al.* Leaf structure and photosynthetic characteristics of two species of *Hesperis* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(7): 172-184.
- [31] 金雅琴, 李冬林. 遮光对红果榆幼苗光合作用及叶片解剖结构的影响[J]. 西北植物学报, 2023, 43(6): 1006-1016.
- JIN Y Q, LI D L. Effects of shading on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Ulmus szechuanica* seedlings [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(6): 1006-1016.
- [32] 王叶, 张国林, 阳树英, 等. 生境对茶叶品质和产量影响的光合生理机制[J]. 应用生态学报, 2018, 29(11): 3596-3606.
- WANG Y, ZHANG G L, YANG S Y, *et al.* Photosynthetic mechanism of tea yield and quality affected by different habitats [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(11): 3596-3606.