

不同生长型桃树光合效能及其季节变化特征初探

习玉森¹, 姜卫兵^{1*}, 文 杨¹, 韩 键¹, 张斌斌², 马瑞娟²

(1 南京农业大学 园艺学院, 南京 210095; 2 江苏省农科院园艺研究所/江苏省高效园艺作物遗传改良重点实验室, 南京 210014)

摘 要: 于 2015 年用 Li-6400 便携式光合测定系统, 测定了不同季节 4 个生长型不同枝类桃树的净光合速率和生理生态因子的日变化特性, 探讨它们在春、夏、秋的光合作用特点以及不同生长型之间的光合能力差异。结果表明: (1) 供试的 4 种生长型桃树, 年光合能力整体表现为矮化型最强, 普通型次之, 垂枝型最弱; 不同季节中, 矮化型、垂枝型和帚型桃的光合能力表现为春季 > 夏季 > 秋季, 而普通型为春季 > 秋季 > 夏季; 同一生长型中, 长枝的光合能力普遍大于中枝和短枝。(2) 4 种生长型桃树, 年水分利用效率为普通型最高, 帚型最低; 4 种生长型桃树水分利用效率日变化曲线春季呈现“W”型, 夏季为“U”型, 秋季为折线型, 并以春季的 WUE 值最高, 而夏季和秋季差异不大。(3) 各个生长型桃树春季和秋季的净光合速率日变化为单峰型, 夏季的光合日变化曲线为双峰型, 出现了光合“午休”现象, 并受到有气孔限制和非气孔限制两种因素影响。(4) 整个生长季内, 影响观赏桃光合日变化的主要生理生态因子为光合有效辐射强度 (PAR)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r)。不同生长型之间以及同一生长型桃树在不同季节的光合效能存在一定的差异, 受到基因型和外界环境的综合影响。

关键词: 观赏桃; 生长型; 光合生理; 日变化;

中图分类号: Q945.79 **文献标志码:** A

Photosynthetic Efficiency and Its Seasonal Changes of Peach Trees with Different Growth Types

XI Yusen¹, JIANG Weibing^{1*}, WEN Yang¹, HAN Jian¹, ZHANG Binbin², MA Ruijuan²

(1 College of Horticulture, Nanjing Agriculture University, Nanjing 210095, China; 2 Institute of Horticulture, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences/ Jiangsu Key Laboratory for Horticulture Crop Genetic Improvement, Nanjing 210014, China)

Abstract: Diurnal variations of photosynthesis and physiological and ecological factors of peach trees with different growth types were studied by LI-6400 portable photosynthetic system in different seasons. The photosynthesis characteristics of them in three seasons and the photosynthetic differences between different growth types were studied in 2015. The results showed that: (1) Among the photosynthetic ability of different growth types, the dwarf type was the highest, followed by the common type, weeping type was the lowest; The photosynthetic ability of dwarf type, weeping type and broom peach showed the following variation: spring > summer > autumn, and the normal type for: spring > autumn > summer; in the same growth type, the photosynthetic ability of long branches is generally higher than middle branches and short branches. (2) Among different growth types, the WUE of common type was the highest, and that of broom type was the lowest; the diurnal variation of water use efficiency (WUE) was a W type curve in spring and a U type curve in summer, while the curve in autumn is a broken line. The WUE in spring was

收稿日期: 2016-07-23; 修改稿收到日期: 2016-08-13

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项 (CARS-31)

作者简介: 习玉森 (1992—), 女, 硕士, 主要从事果树生理研究。E-mail: 2014104021@njau.edu.cn

* 通信作者: 姜卫兵, 教授, 硕士生导师, 主要从事园艺园林树种资源、生理生态学和园林规划设计研究。E-mail: weibingji@njau.edu.cn

the highest, and the difference between summer and autumn was little. (3) The diurnal change of P_n showed a unimodal curve in spring and autumn, but it showed a bimodal curve in summer and has a “mid-day depression” at noon, which caused by stomatal limitation and nstomatal factors. (4) Throughout the growing seasons, the photosynthetic active radiation (PAR), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) were very important to the diurnal change of P_n among the physiological and ecological factors. There were some differences in photosynthetic efficiency of different growth types and that of same growth types in different seasons, which were influenced by the genotype and environmental factors.

Key words: ornamental peach trees; growth type; photosynthetic characteristics; diurnal variation

光合特性是反映果树生理功能的重要指标,不同品种和不同类型枝条叶片间的光合能力均存在一定的差异^[1-3],果树的光合作用受各种因素的影响^[4-6]。桃[(*Prunus persica* (L.) Batsch.)]在中国栽培面积广泛,主要分为食用桃和观赏桃两类,观赏桃在园林绿化、观光农业中应用越来越广泛,深受人们的欢迎^[7]。迄今,人们对桃的光合生理特性已进行了较多的研究,如姜武等^[8]研究了不同水蜜桃品种叶片春、夏、秋三个季节的光合特性,认为其春季光合作用最强,夏季因强光、高温导致其净光合速率(P_n)值降低,而秋季的光合能力较夏季有所回升;王明玉^[9]对红叶桃花色素苷对光合作用的影响进行了探讨,发现在高温强光条件下花色素苷含量受到基因调控的影响而增加,对光反应中心起到了保护作用;还有人针对不同呈色类型^[10]、叶位^[11]、树形^[12]等桃叶片光合特性进行了研究,使桃的光合生理特性研究取得较大进展。观赏桃的生长型主要分为普通型、垂枝型、帚型和矮化型 4 类^[13-14]。目前,人们对不同生长型桃树生理特性之间的比较研究主要集中在叶片结构及内源激素等方面^[15-16],对不同生长型观赏桃的光合特性仅做了初步研究^[17],结果表明节间极短的矮化型桃树光合能力较强,与在短枝型苹果上的研究结果相近^[18];但目前还没有针对不同生长型桃树在整个年生长周期光合作用的研究报道,也缺乏对不同生长型桃资源的光合能力可靠评价,对不同季节的光合特征以及水分利用效率也缺乏系统的比较分析。因此,本试验以 4 个不同生长型桃树品种为材料,研究它们在春、夏、秋的光合作用特点,以期探讨不同生长型之间的光合能力差异,为观赏桃的生理特性研究提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验在江苏省农业科学院溧水植物科学基地桃资源圃进行,供试材料为 4 种不同生长型的桃树品种,即普通直枝桃(普通型)‘银河蟠桃’、垂枝桃(垂

枝型)‘鸳鸯垂枝’、寿星桃(矮化型)‘寿白’和帚型桃(帚型)‘粉红帚型桃’。各品种树龄均为 6 年,株行距 3 m×5 m,试验地为黄棕壤土,肥力适中,桃园管理和树体生长状况正常,叶片生长良好,无病虫害。

1.2 测定指标和方法

1.2.1 生长指标 于 2015 年 8 月上旬,采用直尺测量植株高度和南北、东西冠幅,冠幅取南北、东西冠幅的平均值。用卷尺测量干周并计算地径,测量高度为地面以上 10 cm。叶面积系数的测定采用直接测量法,用叶面积仪测量单片叶面积。

1.2.2 光合参数 于 2015 年春(5 月下旬)、夏(8 月上旬)、秋(10 月上旬)的晴朗天气,选取树体大小基本一致的植株,在普通型、垂枝型、帚型桃的树冠外围东南方向分别选定 3~5 根长、中、短枝条,各类枝条均对其中部的成熟功能叶进行光合参数测定,矮化型桃因其枝条节间极度缩短,测定时选择其树冠外围东南方向的成熟功能叶进行测定。

应用 Li-6400 便携式光合测定系统从 8:00~18:00 每隔 2 h 测定桃叶片的光合日变化。测定过程中测定参数包括(1)光合特性指标:净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s);(2)气候环境指标:光合有效辐射(PAR)、大气温度(T_a)、大气湿度(RH)、大气 CO_2 浓度(C_a)。每次测定 3 个重复,取平均值。最后用公式计算水分利用效率(WUE): $WUE = P_n / T_r$ 。

1.3 数据处理

首先,将各个生长类型桃树的叶片净光合速率和水分利用效率的日变化值进行比较分析;其次,将三个季节的各个测量参数的长、中、短枝取平均值,进行一些生理指标的比较分析;最后,利用相关分析计算不同生长型的净光合速率与环境 and 气候因子的相关系数,并进行显著检验。

2 结果与分析

2.1 不同生长型桃树植株生长指标的比较

在桃树的旺盛生长期测定各个生长型的树体生

长指标,发现各指标在生长型之间存在显著差异(表1)。其中,叶面积系数以帚型桃最大(5.54),极显著大于普通型和垂枝型桃,其与矮化型桃之间也差异显著;植株高度也是帚型桃最高(315 cm),而以矮化型最低(194.67 cm),且矮化型极显著小于其它3个生长型;地径粗度在矮化型和普通型桃间相近,两者极显著大于帚型和垂枝型,而以帚型桃最低(7.22 cm);植株冠幅在不同生长型桃树间差异较大,具体表现为普通型>垂枝型>矮化型>帚型,且各类型之间差异均达到极显著水平,最大值是最小值的3.19倍。

2.2 不同季节环境因子日变化特征

在试验期间,春、夏、秋三个季节的光照强度

(PAR)、大气温度(T_a)均为单峰曲线,而同期大气 CO_2 浓度(C_a)和空气相对湿度(RH)变化为较相似的倒钟型(图1)。其中, PAR 在夏季最大,并在中午12:00达到最高峰($1\,720\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), PAR 在春季比夏季稍低,而在秋季最低,其中午后迅速下降,至18:00时仅为 $75\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (图1,A)。 T_a 在夏季显著高于春季和秋季,其在8:00~12:00时呈上升趋势,12:00达到 $44.64\,^{\circ}\text{C}$,下午仍保持较高温度;春季 T_a 变化较为平缓,并在8:00温度最低($24.24\,^{\circ}\text{C}$),其它时间均保持在 $30\,^{\circ}\text{C}$ 左右;秋季 T_a 变化范围较大,最高峰出现在14:00($34.09\,^{\circ}\text{C}$),最高和最低温度之间相差 $11.07\,^{\circ}\text{C}$ (图1,B)。 C_a 均表现为早晨和下午较高,而中午降低,且

表 1 不同生长型桃的生长指标比较

Table 1 Growth indicators in peach varieties of different growth types

生长型 Growth type	叶面积系数 Leaf area index	植株高度 Plant height/cm	地径 Diameter/cm	植株冠幅 Plant crown/cm
普通型 Common type	3.53±0.29bB	276.67±10.41bAB	16.57±0.73aA	407.67±11.02aA
垂枝型 Weeping type	3.34±0.05bB	252.00±15.87bB	13.98±0.45bB	365.16±17.39bB
帚型 Broom type	5.54±0.45aA	315.00±13.23aA	7.22±0.42cC	127.62±17.62dD
矮化型 Dwarf type	4.15±0.62bAB	194.67±11.50cC	16.52±1.14aA	259.18±25.66cC

注:表中数字表示“平均值±标准差”,不同大写和小写字母分别代表 $P<0.01$ 和 $P<0.05$ 显著水平。
Note: Data presented in the table are mean values±SD, different capital and normal letters show the significant difference at 0.01 and 0.05 levels, respectively.

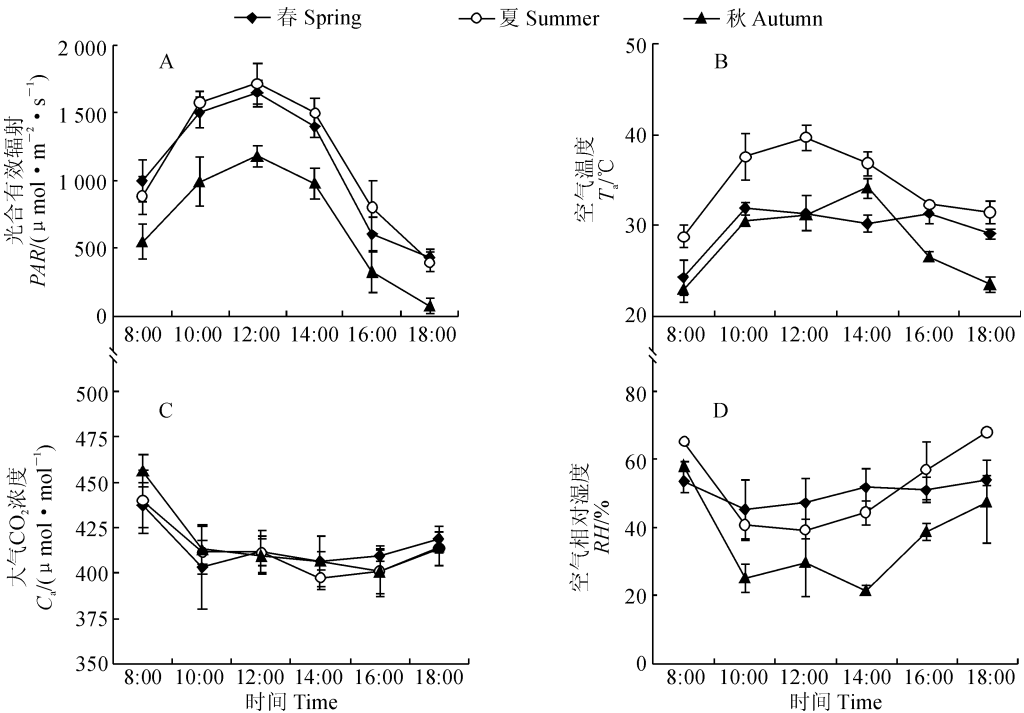


图 1 不同季节主要环境因子日变化

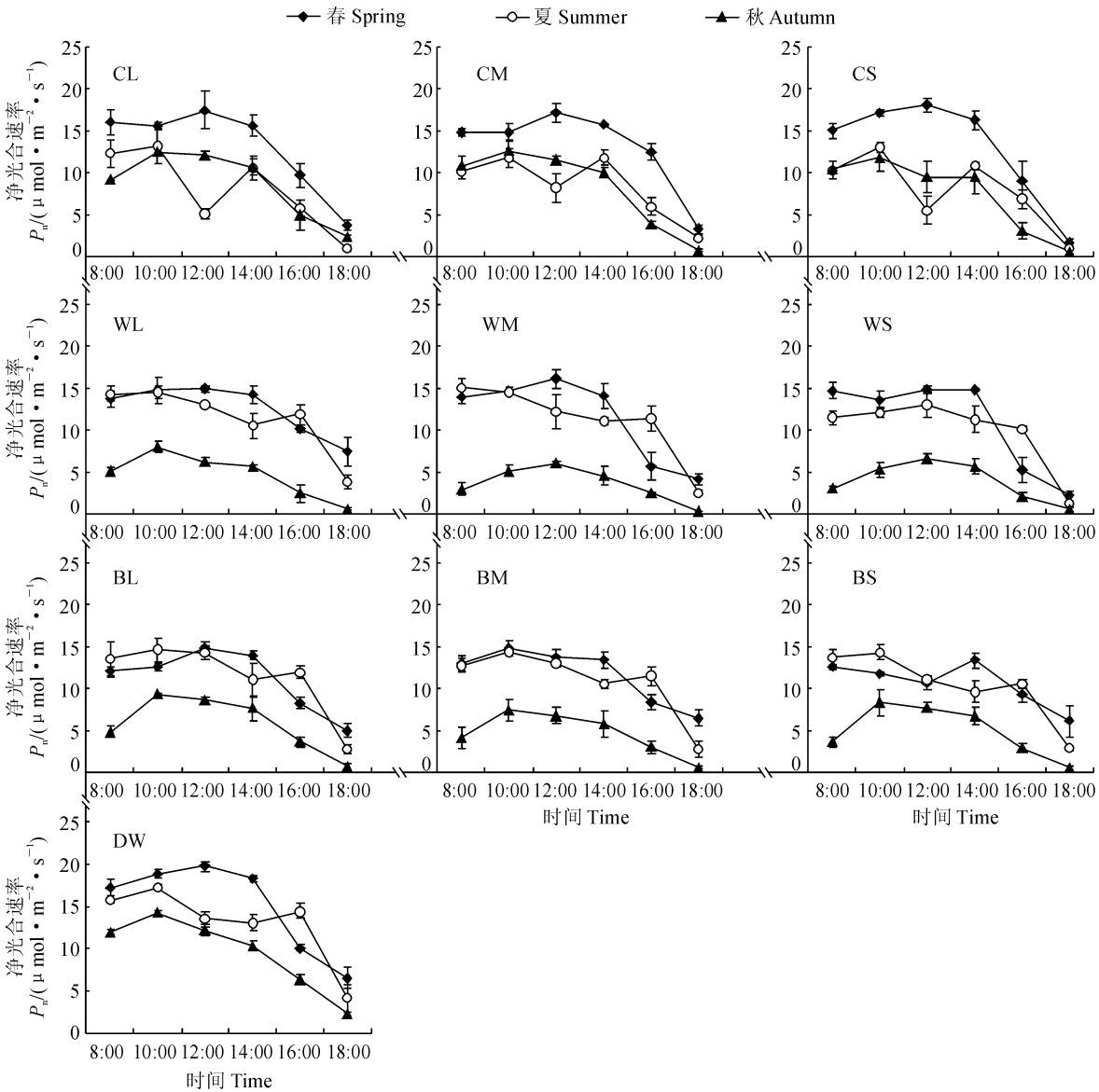
Fig. 1 Diurnal changes of environmental factors in three seasons

三个季节之间差异不大,变化范围为 397.65 ~ 456.46 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (图 1,C)。RH 在秋季低于春季和夏季;其在春季变化较为平缓,但在 10:00 ~ 14:00 高于夏季;夏季早晨和傍晚 RH 值较高,分别为 65.19%和 67.87%(图 1,D)。

2.3 不同生长型桃树净光合速率的日变化及季节差异

许多研究表明,晴天时落叶果树的净光合速率

(P_n)日变化曲线呈双峰型或单峰型^[19-21]。在本研究中,不同生长型桃树叶片的 P_n 日变化曲线在春季、秋季均为单峰型,而在夏季均为双峰型,出现了明显的“午休”现象;而同一生长型不同枝长桃树叶片的 P_n 日变化曲线趋势基本相同(图 2)。春季各生长型桃树叶片的 P_n 在 8:00 ~ 14:00 均保持较高水平,而后迅速降低。其中,普通型桃树 P_n 最高峰出现在 12:00,峰值均在 17.22 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,



CL,CM,CS 分别表示普通型长枝、中枝和短枝桃; WL,WM、WS 分别表示垂枝型长枝、中枝和 短枝桃; BL,BM、BS 分别表示帚型长枝、中枝和短枝桃; DW 表示矮化型桃;下同

图 2 三个季节不同生长型桃净光合速率日变化

CL,CM and CS stand for long, middle and short branch of common type, respectively; WL,WM and WS stand for long, middle and short branch of weeping type, respectively; BL,BM and BS stand for long, middle and short branch of broom type, respectively; DW stand for dwarf type;The same as below

Fig. 2 Diurnal course of P_n in peach varieties of different growth types in three seasons

其短枝 P_n 在 18:00 的值最低,与最高值相差 $16.51 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;垂枝型长、中枝桃树 P_n 都在 12:00 达到最大值,其短枝最高峰在 14:00;帚型桃树 P_n 最高值与最低值之间差距较小,长枝和中枝在 12:00 达到最大值,短枝呈先降后升再降低的趋势,最高峰出现在 14:00;矮化型的寿星桃 P_n 在 12:00 达到最高峰,峰值值为 $19.83 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。夏季各生长型桃树的光合强度低于春季。其中,普通型桃光合“午休”幅度较大,但持续时间不长,12:00 为光合低谷,第一、二峰值分别出现在 10:00 和 14:00;垂枝型桃的光合最低谷出现在 14:00,为 $10.52 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;帚型桃光合“午休”幅度较低,第一峰值均大于第二峰值,峰谷差值较小,在 $3.53 \sim 4.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间;矮化型桃光合“午休”时间大致在 12:00~14:00,第一、第二峰值分别出现在 10:00 和 16:00,峰值相差 $2.82 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。秋季各生长型桃树的 P_n 值明显低于春季和夏季。其中,普通型长、中、短枝桃树在 10:00~14:00 保持较高的 P_n ,而午后迅速降低,帚型桃与之相似;垂枝型中、短枝桃 P_n 峰值出现在中午 12:00,长枝峰值出现在 10:00;矮化型桃 P_n 于上午 10:00 达到最大值,午后迅速降低,最高值与最低值相差 $11.99 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在秋季 18:00 时,除矮化型的寿星桃和普通型长枝桃外,其他类型桃的 P_n 均小于 $1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,可能是因为秋季日照长度变短,光强较弱(18:00 时仅为 $75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

所致。

进一步将各个种类桃树每个季节的全天的 P_n 取平均值,得到 P_n 日均值(表 2),结果发现矮化型、垂枝型、帚型桃树 P_n 日均值均表现为春季>夏季>秋季,而普通型长枝则为春季>秋季>夏季。综合比较平均值,不同生长型的桃树 P_n 排序为矮化型>普通型>帚型>垂枝型,矮化型的 P_n 总平均值最高($12.60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),其次是普通型长枝($9.88 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),而垂枝型短枝最低($8.22 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。同一生长型长、中、短枝的光合能力差异不显著,但随着枝条长度的增长, P_n 值也逐渐增加。

2.4 不同生长型桃树水分利用效率的季节差异与效能比较

三个季节的不同生长型桃树的水分利用效率(WUE)有所差异(图 3)。春季 WUE 以早晨最高,全天整体呈不规则的“W”型变化趋势,大部分类型在 14:00 左右小幅度上升,而垂枝型短枝和普通型中枝在 16:00 较高;夏季的 WUE 日变化呈“U”型,从早晨 8:00 逐渐降低,于 12:00 达到最低谷,后又逐渐上升,一天中傍晚的值最高,而各类型中以普通型中枝最高($6.70 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$),帚型桃中枝最低($3.34 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$);秋季的 WUE 日变化曲线较复杂,矮化型、垂枝型和普通型桃的 WUE 在早晨 8:00~10:00 迅速降低,而后上下波动,变化范围较小,帚型中枝在 10:00 达到最低值($1.35 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$),

表 2 三个季节不同生长型桃的 P_n 日均值变化
Table 2 Diurnal mean of P_n in peach varieties of different growth types in three seasons/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

生长型 Growth type	枝类型 Branch type	日均值 Diurnal mean			季节平均 Season average	枝类平均 Branch type average
		春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumn		
普通型 Common type	长 Long	13.05±0.18bB	7.98±0.93eD	8.61±0.40bB	9.88bAB	9.68bA
	中 Middle	13.07±0.40bB	8.37±0.29eD	8.28±0.21bB	9.91bAB	
	短 Short	12.90±0.54bBC	7.92±0.41eD	6.95±0.14cC	9.26bAB	
垂枝型 Weeping type	长 Long	12.55±0.67bBCD	11.35±0.49bcB	4.65±0.38eE	9.52bAB	8.82bA
	中 Middle	11.45±0.51cDE	11.14±0.31bcBC	3.57±0.16fF	8.72bAB	
	短 Short	10.90±0.57cE	9.90±0.70dC	3.87±0.16fF	8.22bB	
帚型 Broom type	长 Long	11.15±0.20cE	11.56±0.38bB	5.78±0.29dD	9.50bAB	9.05bA
	中 Middle	11.62±0.80cCDE	10.68±0.60bcdBC	4.60±0.56eE	8.97bAB	
	短 Short	10.68±0.50cE	10.38±0.34cdBC	4.99±0.29eE	8.68bAB	
矮化型 Dwarf type	短 Short	15.16±0.04aA	13.05±0.26aA	9.59±0.14aA	12.60aA	12.60aA

注:表中数字表示“平均值±标准差”;同列不同大写和小写字母分别代表 0.01 和 0.05 水平的显著性差异。表 3 同
Note: Data presented in the table are mean values±SD, different capital and normal letters show the significant difference at 0.01 and 0.05 levels, respectively. The same as Table 3

普通型长枝的 WUE 较高,其最低值和最高值分别为 2.10 和 7.78 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$,帚型桃 WUE 三个季节的变化幅度均不大,且春季明显高于夏季和秋季。

将供试的不同生长型桃三个季节的全天水分利用效率取平均值,得到 WUE 日均值(表 3)。综合比较,不同季节中,各个生长型的水分利用效率均以春季最高,矮化型和普通型的 WUE 在秋季略大于夏季,而垂枝型和帚型则为夏季大于秋季;从季节的平均值来看,普通型桃的水分利用效率最高,说明抗旱能力较强,其长枝的 WUE 日均值(4.01 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)与帚型桃各个枝类差异显著,帚型桃中枝的 WUE 日均值最低(2.54 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$);同一生长

型中,随着枝条长度的降低, WUE 值呈下降趋势。

2.5 不同生长型桃树叶片胞间 CO_2 浓度、气孔导度在三个季节的日变化特征

春季 4 种生长型桃的叶片胞间 CO_2 浓度日变化呈现类似“W”型,其在早晨 8:00 较高,8:00~10:00 迅速下降,10:00 出现第 1 个低谷,中午由于温度较高,呼吸作用释放的 CO_2 量增加,所以 CO_2 浓度略有上升,至 16:00 出现第 2 个低谷,16:00 后在光照强度很弱的情况下,光合作用消耗的 CO_2 量很少,叶片胞间 CO_2 浓度较高;夏季各生长型桃树叶片的胞间 CO_2 浓度整体略高于春季,日变化幅度较大,普通型桃在 18:00 的值最高,其他品种都是早晨 8:00 最高;秋季各生长型桃树叶片的胞间 CO_2 浓

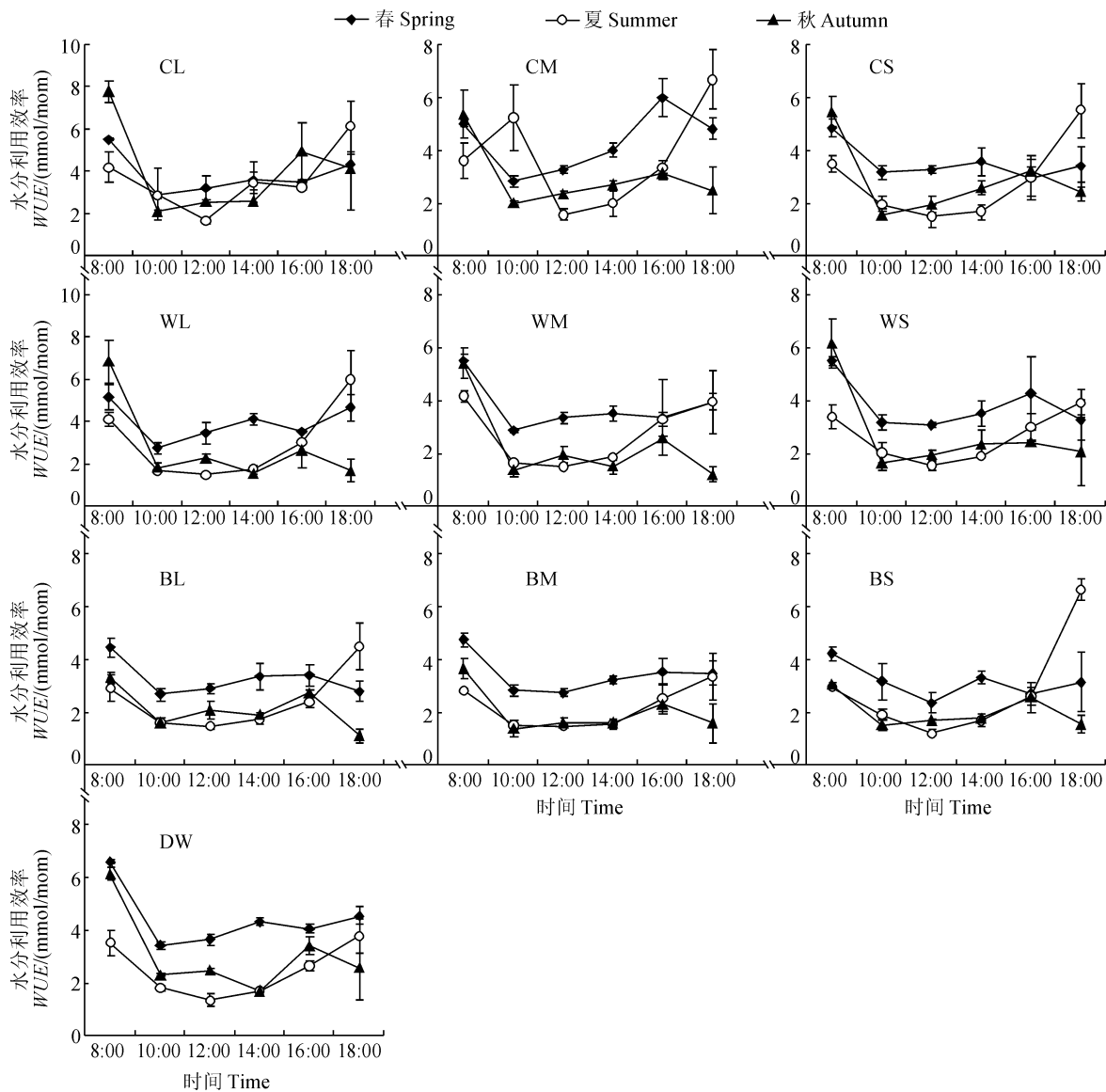


图 3 三个季节不同生长型桃水分利用效率日变化

Fig. 3 Diurnal course of WUE in peach varieties of different growth types in three seasons

度日变化呈现类似“U”型,矮化型早晨 8:00 的值大于傍晚 18:00,其他 3 个生长型与之相反(图 4,A—C)。4 种生长型桃的气孔导度日变化曲线较复杂。其中,春季气孔导度在 8:00~14:00 较高,14:00 后迅速下降,可能是由于午后光照和温度等降低,所以气孔开度减小,气孔导度也相应的降低;夏季气孔导度日变化趋势与胞间 CO₂ 浓度日变化相似;秋季 4 个类型桃的气孔导度日变化均为单峰曲线,并于 10:00 达到最高峰,之后逐渐降低,且表现为矮化型

>普通型>帚型>垂枝型。

2.6 不同生长型桃净光合速率与不同季节主要生理生态因子的相关性分析

相关性分析表明,不同生长型桃的 P_n 与主要的生理生态指标的相关性在三个季节间有一定的差别(表 4)。其中,春季 4 个类型桃的 P_n 与 G_s 呈极显著正相关,与 T_r 呈显著正相关,与 PAR 呈极显著正相关(矮化型和垂枝型)或者显著正相关(普通型和帚型);夏季除矮化型外,其它 3 个生长型的 P_n

表 3 三个季节不同生长型桃的 WUE 日均值变化

Table 3 Diurnal mean of WUE in peach varieties of different growth types in three seasons/(mmol·mol⁻¹)

生长型 Growth type	枝类型 Branch type	日均值 Diurnal mean			季节平均 Season average	枝类平均 Branch type average
		春季 Spring	夏季 Summer	秋季 Autumnn		
普通型 Common type	长 Long	3.82±0.14bcBC	3.59±0.72bB	4.01±1.05aA	3.81abA	
	中 Middle	4.31±0.10aA	4.74±0.42aA	2.99±0.26bBC	4.01aA	3.63aA
	短 Short	3.52±0.17cdeBCD	2.84±0.43cdBC	2.86±0.10bBC	3.08bcAB	
垂枝型 Weeping type	长 Long	3.94±0.08bAB	3.00±0.28bcBC	2.79±0.17bcBC	3.24abcAB	
	中 Middle	3.75±0.29bcdBC	2.73±0.27cdBC	2.32±0.11bcdBC	2.94cAB	3.08 aA
	短 Short	3.80±0.38bcBC	2.63±0.16cdBC	2.75±0.35bcdBC	3.06bcAB	
帚型 Broom type	长 Long	3.25±0.07eFD	2.42±0.22cdC	2.10±0.15cdBC	2.59cB	
	中 Middle	3.42±0.11defCD	2.19±0.43dC	2.00±0.27dC	2.54cB	2.59 aA
	短 Short	3.14±0.31fD	2.82±0.14cdBC	2.01±0.10dC	2.66cB	
矮化型 Dwarf type	短 Short	4.41±0.10aA	2.45±0.12cdC	3.08±0.16bAB	3.32abcAB	3.32 aA

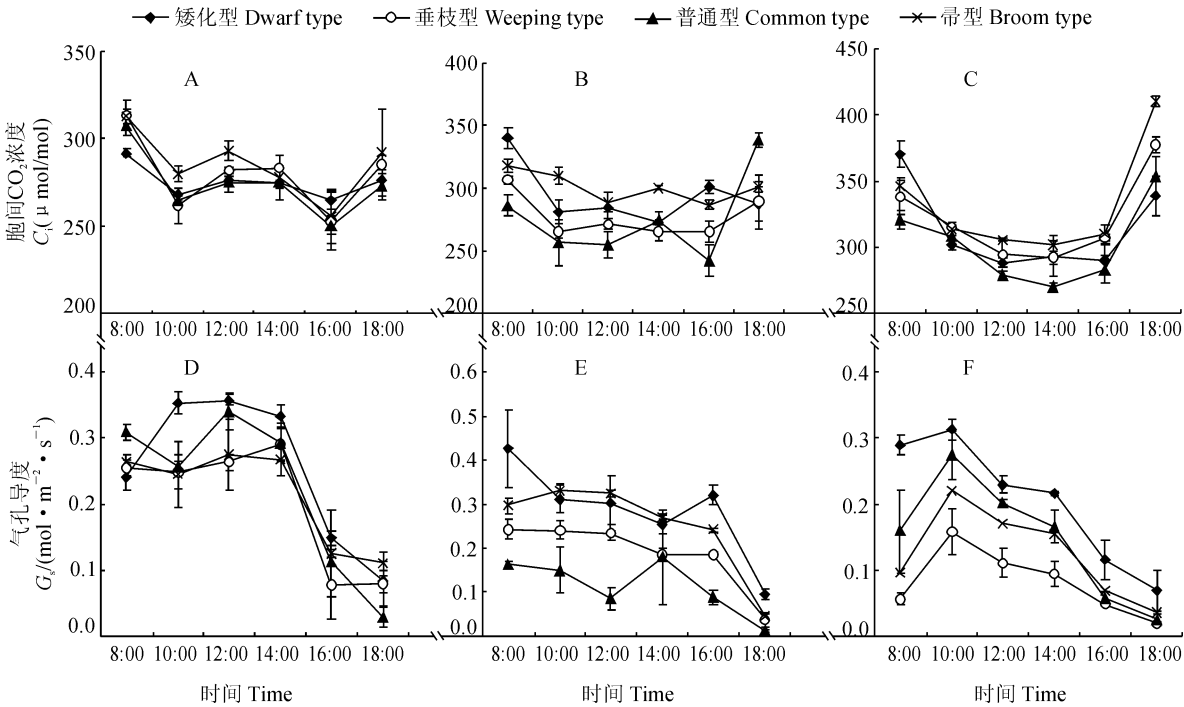


图 4 三个季节不同生长型桃胞间 CO₂ 浓度、气孔导度日变化

Fig. 4 Diurnal course of C_i and G_s in peach varieties of different growth types in three seasons

表 4 三个季节不同生长型桃的 P_n 与主要生理生态因子的相关系数

Table 4 Relational coefficients between P_n and main physiological and ecological factors of different growth types in three seasons

季节 Season	生长型 Growth type	相关系数 Relational coefficient							
		PAR	T_a	RH	C_a	G_s	C_i	T_l	T_r
春季 Spring	普通型 Common type	0.894 *	0.059	−0.578	−0.128	0.961 **	0.249	0.060	0.912 *
	垂枝型 Weeping type	0.926 * *	−0.059	−0.524	−0.036	0.971 **	0.289	−0.055	0.875 *
	帚型 Broom type	0.913 *	0.003	−0.525	−0.124	0.963 **	0.209	−0.033	0.837 *
	矮化型 Dwarf type	0.953 * *	0.039	−0.600	−0.126	0.970 **	0.226	−0.019	0.861 *
夏季 Summer	普通型 Common type	0.620	0.221	−0.483	0.146	0.964 **	−0.526	0.621	0.847 *
	垂枝型 Weeping type	0.701	0.305	−0.569	0.181	0.996 **	−0.188	0.654	0.747
	帚型 Broom type	0.698	0.323	−0.581	0.174	0.979 **	0.160	0.716	0.812 *
	矮化型 Dwarf type	0.624	0.233	−0.524	0.125	0.893 *	0.244	0.540	0.701
秋季 Autumn	普通型 Common type	0.903 *	0.590	−0.443	0.229	0.959 **	−0.485	0.614	0.859 *
	垂枝型 Weeping type	0.985 * *	0.779	−0.669	−0.077	0.918 **	−0.783	0.694	0.908 *
	帚型 Broom type	0.971 * *	0.802	−0.723	−0.149	0.976 **	−0.798	0.927 **	0.956 * *
	矮化型 Dwarf type	0.855 *	0.510	−0.384	0.255	0.967 **	−0.151	0.309	0.731

注: * * 和 * 分别表示 0.01 和 0.05 水平的显著相关性

Note: * * and * stand for significant correlarion at 0.01 and 0.05 level, respectively

均与 G_s 呈极显著正相关,普通型和帚型的 P_n 与 T_r 呈显著正相关;秋季各个类型桃 P_n 均与气孔导度 G_s 呈极显著正相关,与 PAR 均呈显著(普通型、矮化型)或极显著(垂枝型、帚型)正相关,与除矮化型外的 T_r 也呈显著(普通型、垂枝型)或极显著(帚型)正相关,帚型 P_n 还与 T_l 为极显著正相关;另外, RH 在三个季节和 P_n 的相关性均为负值,且相关系数数值较大。

3 讨 论

3.1 不同生长型桃的光合能力差异

考量季节差异,除普通型桃树,其它生长型桃树的净光合速率日均值都为春季最高,秋季最低。春季桃树处于快速生长发育期,一天中的光合产物积累量多,叶片的光合能力较强。在秋季测量月份时(10月中旬),叶片生理功能已开始衰退,光合能力下降。而普通型桃的净光合速率日均值也为春季最高,但秋季高于夏季,说明普通型桃树相对于观赏型桃的叶片机能旺盛,光合功能期较长,所以在栽培管理时应该注重延长观赏桃叶片的光合功能期^[22]。

桃树的不同生长型由遗传因素决定,垂枝性状($plpl$)是受单个基因控制的隐性性状,帚型性状($brbr$)对垂枝性状($plpl$)具有隐性上位效应^[23],矮化性状($dwdw$)也是单基因控制的隐性性状^[24]。桃树的不同生长型是基因调控各种激素共同作用的结

果。果树的树体大小与赤霉素密切相关,垂枝桃枝条下垂的原因是赤霉素的含量较高及分布不均^[25],而植株矮化多数是因为影响赤霉素合成与信号转导酶的基因发生突变,使赤霉素含量减少^[26],本研究表明,帚型桃株高和叶面积系数均显著大于其它生长型,生长势较强,可能与赤霉素代谢途径的关键酶基因有关,但帚型性状产生的分子机制还需要进一步探索。本实验表明,就单位叶面积的净光合速率日均值而言,矮化型桃的平均值最高,普通型次之,垂枝型最低,这与朱运钦等^[17]的研究结果相似;但以单位土地面积上叶片净光合速率日均值计算,则矮化型最高,帚型次之,垂枝型最低,与帚型桃有较高的叶面积系数有关。同时,本研究中同一生长型不同枝长的光合能力大部分呈现出从长枝到短枝逐渐下降的趋势,可能是因为长枝大多生长在树冠外围,而中枝和短枝生长在靠近内膛,接受的光照不足而导致的光合能力较弱。另外,本研究中水分利用效率为普通型桃叶片最高,帚型最低,水分利用效率和植物的抗旱性有关,气孔密度也和植物的抗旱性有关,气孔密度越大抗旱性越强,牛良等^[15]对不同生长型桃气孔密度的研究表明,帚型桃的气孔密度最低,所以帚型桃的水分利用效率低的原因可能由于其气孔密度较低。

3.2 不同生长型桃光合“午休”机制

果树光合作用日变化曲线类型有单峰型、双峰

型等,与果树的品种和光合测定时的外界环境条件有关。本研究的三个季节中,春季和秋季 4 个生长型桃树的光合日变化曲线为单峰型,夏季均为双峰型,出现了不同程度的光合“午休”现象。引起植物光合“午休”的因素包括气孔限制和非气孔限制^[27]。根据邹琪等^[28]提出的判定光合作用气孔与非气孔限制因素的方法,当 G_s 减小而 C_i 值也随之减小时,则证明光合速率的降低的主要因素为气孔因素,如果 C_i 值不变或者是升高,则证明光合作用的主要限制因素是非气孔因素。根据本实验的结果,矮化型、垂枝型和普通型桃夏季发生光合‘午休’时, G_s 降低, C_i 也降低,因此是气孔限制导致光合‘午休’,帚型桃发生光合‘午休’时 G_s 降低, C_i 升高,是非气孔因素导致‘午休’发生,帚型桃的光合‘午休’可能是由于在夏季午后高温、强光的情况下,其叶肉细胞的碳同化能力下降引起的。

3.3 不同环境和生理因子对净光合速率的影响

植物的光合作用受到生理因子和生态因子的共同影响^[29],光照为光合作用提供能量,是植物进行光合作用的基础^[30],本研究结果表明春季和秋季各生长型桃的 P_n 与 PAR 都呈现显著或者极显著正

相关,夏季为不显著正相关,与庄猛在红叶桃与紫叶李上的研究结果相似^[31];朱运钦等^[17]测得不同观赏桃的光饱和点为 $1\,428\sim1\,726\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,本研究中夏季光强最大值为 $1\,720\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,接近观赏桃的光饱和点,所以光强不是夏季光合作用主要的环境限定因子。矮化型桃夏季的 G_s 与 P_n 的相关系数为显著正相关,其它生长型三个季节均达到了极显著正相关,说明桃树在夏季的光合作用中,叶片气孔起到较大的影响限定作用。温度影响光合碳同化有关酶的活性,是影响光合作用的重要因素,从春季到秋季,本研究中温度与 P_n 的相关系数逐渐增大,但未达到显著相关。另外,三个季节中 RH 与 P_n 均呈显著负相关。环境因子之间紧密互相作用影响着 P_n , PAR 是主要的生态影响因子,与 P_n 的变化趋势一致,在 PAR 的驱动下引起 T_a 的变化,而 T_a 影响 C_a 和 RH ^[30]。本研究表明,对光合日变化影响较大的生理因子为 G_s 和 T_r ,这与前人在“金杏青梅”^[32]和无患子^[33]上的研究结果一致。春季 T_r 与不同生长型桃的 P_n 均为显著正相关,秋季与帚型桃则达到了极显著正相关。

参考文献:

- [1] 姜卫兵,庄 猛,沈志军,等.不同季节红叶桃、紫叶李的光合特性研究[J].园艺学报,2006,**33**(3):577-582.
JIANG W B, ZHUANG M, SHEN Z J, *et al.* Study on the photosynthetic characteristics of red-leaf peach and purple-leaf plum in different seasons [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2006, **33**(3): 577-582.

[2] PROIETTI P, FAMIANI F. Diurnal and seasonal changes in photosynthetic in different olive (*Olea europaea* L.) cultivars [J]. *Photosynthetica*, 2002, **40**(2): 171-176.

[3] 盛宝龙,常有宏,蔺 经,等.梨不同类型枝条叶片的光合特性比较研究[J].长江大学学报,2007,**4**(2): 6-8.
SHENG B L, CHANG Y H, LIN J, *et al.* Studies on photosynthesis characteristics of different branch types of pear cultivars [J]. *Journal of Yangtze University*, 2007, **4**(2): 6-8.

[4] 白志强,毛培利,刘 华.天山西部野杏光合作用日变化特征与其生理生态因子的关系[J].西北植物学报,2012,**32**(11):2 321-2 327.
BAI Z Q, MAO P L, LIU H. *Armeniaca vulgaris* diurnal Variation of photosynthesis and relationship with the eco-physiological factors in the west of Tianshan Mountains [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* [J]. 2012, **32**(11): 2 321-2 327.

[5] GUAN X Q, ZHAO S J, LI D Q, *et al.* Photo protective function of photorespiration in several grapevine cultivars under drought stress [J]. *Photosynthetica*, 2004, **42**(1): 31-36.

[6] 戴美松,姜卫兵,庄 猛.大棚栽培条件下葡萄叶片净光合速

率与其他生理、生态参数的灰色关联分析[J].果树学报,2005,**22**(5):474-478.
DAI M S, JIANG W B, ZHUANG M. Gray relational grade analysis of ecological and other physiological characteristics to leaf net photosynthetic rate of grapevine under plastic-greenhouse cultivation [J]. *Journal of Fruit Science*, 2005, **22**(5): 474-478.

[7] 陈 霁,马瑞娟,俞明亮,等.观赏桃种质资源与创新利用研究进展[J].江苏农业科学,2010,(5):237-240.
CHEN J, MA R J, YU M L, *et al.* Advance in reaserch of germplasm resources and innovation utilization of ornamental peach [J]. *Jiangsu Agricultural Science*, 2010, (5): 237-240.

[8] 姜 武,沈志军,姜卫兵,等.不同季节水蜜桃品种光合生理指标的比较[J].江苏农业学报,2008,**24**(3):321-330.
JIANG W, SHEN Z J, JIANG W B, *et al.* Comparison of photosynthetic characteristics in different honey peach cultivars in three seasons [J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2008, **24**(3): 321-330.

[9] 王明玉.不同红叶性状桃叶片花色苷及有关光合特性研究[D].南京:南京农业大学,2014.

[10] 谢智华,姜卫兵,韩 键,等.早熟桃夏季红叶现象的生理机制研究[J].园艺学报,2012,**39**(7):1 271-1 277.
XIE Z H, JIANG W B, HAN J, Studies on physiological mechanism of red leaf phenomena of early maturing peach in summer [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2012, **39**(7): 1 271-1 277.

- [11] 陈晓强,马瑞娟,俞明亮,等. 桃不同叶位光合特性研究[J]. 江苏农业科学, 2007, 5: 104-106.
CHEN X Q, MA R J, YU M L, *et al.* Studies on photosynthesis characteristics of peach leaves at different positions [J]. *Jiangsu Agricultural Science*, 2007, 5: 104-106.
- [12] 王秋晓,韩明玉,赵彩屏. 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, 37(4): 145-150.
WANG Q X, HAN M Y, ZHAO C P, *et al.* Photosynthetic characteristics of different peach tree shapes [J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2009, 37(4): 145-150.
- [13] 牛 良,王志强,刘淑娥,等. 桃树不同生长型及其研究进展[J]. 果树学报, 2004, 21(4): 354-359.
NIU L, WANG Z Q, LIU S E, *et al.* Advances in research on growth habits of peach tree[J]. *Journal of Fruit Science*, 2004, 21(4): 354-359.
- [14] 胡东燕,张佐双. 观赏桃[M]. 北京:中国林业出版社, 2010.
- [15] 牛 良,王志强,刘淑娥,等. 不同生长型桃树叶片形态解剖结构及其与营养生长的关系[J]. 江苏农业学报, 2008, 24(4): 480-484.
NIU L, WANG Z Q, LIU S E, *et al.* Leaf morphological and anatomical characters of different growth types of peach tree and their relations with vegetative growth[J]. *Jiangsu Journal of Agricultural Sciences*, 2008, 24(4): 480-484.
- [16] 王 磊. 不同株型桃树枝叶内源激素与根系形态研究[D]. 山东泰安:山东农业大学, 2008.
- [17] 朱运钦,王志强,李 靖. 不同生长型桃树光合作用特性研究[J]. 果树学报, 2007, 24(6): 737-741.
ZHU Y Q, WANG Z Q, LI J. Research on the photosynthetic characteristics of peach trees with various growth habits[J]. *Journal of Fruit Science*, 2007, 24(6): 737-741.
- [18] 杨建民,王中英. 短枝型与普通型苹果叶片光合特性比较研究[J]. 中国农业科学, 2007, 40(1): 31-36.
YANG J M, WANG Z Y. Study on the photosynthetic characteristics of spur-type and common-type apples [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(1): 31-36.
- [19] 张纯明,王继和,马全林,等. 干旱沙区 2 种梨树光合特性的研究[J]. 西北植物学报, 2001, 21(1): 94-100.
ZHANG C M, WANG J H, MA Q L, *et al.* A research on the photosynthetic characteristics of *Pyrus bretschneideri* (CV. jinfeng and pingguoli) and strimson[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2001, 21(1): 94-100.
- [20] 张吉祥. 黑琥珀李光合特性的研究[J]. 果树学报, 2005, 22(1): 84-86.
ZHANG J X. Studies on photosynthetic characteristics of Black Amber plum cultivar [J]. *Journal of Fruit Science*, 2005, 22(1): 84-86.
- [21] 李文华,张忠良,鲁周民,等. 不同枇杷品种光合作用特性研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2005, 33(1): 29-33.
LI W H, ZHANG Z L, LU Z M, *et al.* Studies on photosynthetic characteristics of different loquat cultivars[J]. *Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition)*, 2005, 33(1): 29-33.
- [22] RICHARDS R A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 51(2): 447-458.
- [23] WERNER D J, CHAPARRO J X. Genetic interactions of pillar and weeping peach genotypes[J]. *Hort Science*, 2005, 40(1): 18-20.
- [24] LAMMERETS W E. The breeding of ornamental editable peaches formild climates. I. Inheritance of tree and flower characters [J]. *American Journal of Botany*, 1945, 32: 53-61.
- [25] 沈 向,李亚蒙,康 弯,等. 垂枝桃枝条发育形态和内源激素的关系[J]. 园艺学报, 2008, 35(3): 395-402.
SHEN X, LI Y M, TANG L, *et al.* Relationship between morphology and hormones during weeping Peach (*Prunus persica* var. *pendula*) Shoot development [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2008, 35(3): 395-402.
- [26] 欧春青,姜淑琴,王 斐,等. 果树矮化机理的研究进展[J]. 浙江农业科学, 2010, (3): 487-491.
OU C Q, JIANG S L, WANG F, *et al.* The advance in the research of dwarfing mechanism of fruit trees[J]. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2010, (3): 487-491.
- [27] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual. Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [28] 邹 琦. 作物在水分逆境下的光合作用[J]. 作物学报, 1994, (5): 1-4.
ZOU Q. Photosynthesis of plants under water stress[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1994(5): 1-4.
- [29] 徐春华,张 华,张 兰,等. 基于通径分析的兰州北山三种典型植物光合作用影响因子[J]. 生态学杂志, 2015, 34(5): 1 289-1 294.
XU C H, ZHANG H, ZHANG L, *et al.* Factors influencing photosynthesis of three typical plant species in Beishan Mountain of Lanzhou based on path analysis[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(5): 1 289-1 294.
- [30] 靳甜甜,傅伯杰,刘国华,等. 不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子[J]. 生态学报, 2011, 31(7): 1 783-1 793.
JIN T T, FU B J, LIU G H, *et al.* Diurnal changes of photosynthetic characteristics of *Hippophae rhamnoides* and the relevant environment factors at different slope locations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(7): 1 783-1 793.
- [31] 庄 猛. 不同季节红叶桃与紫叶李光合作用及相关生理特性的研究[D]. 南京:南京农业大学, 2005.
- [32] 刘遵春,包东娥. ‘金杏梅’叶片净光合速率与生理生态因子的关系[J]. 西北植物学报, 2008, 28(3): 564-568.
LIU Z C, BAO D E. Relationship between net photosynthetic rate and its physo-ecological factors in ‘Jinguang’ plum[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, 28(3): 564-568.
- [33] 刁松锋,邵文豪,董汝湘,等. 无患子光合生理日变化及其与生理生态因子的关系[J]. 西北植物学报, 2014, 34(4): 828-834.
DIAO S F, SHAO W H, DONG R X, *et al.* Diurnal variation of photosynthesis and relationship with the eco-physiological factors of *Sapindus mukorssi* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(4): 828-834.

(编辑:裴阿卫)