

# 郁闭柑橘园改造对植株光化学 反应参数及果实品质的影响

胡德玉<sup>1,3</sup>, 刘雪峰<sup>2</sup>, 王克健<sup>3</sup>, 何绍兰<sup>3</sup>, 谢让金<sup>3</sup>, 易时来<sup>3</sup>, 邓烈<sup>3\*</sup>

(<sup>1</sup>西南大学园艺园林学院, 重庆 400715; <sup>2</sup>重庆三峡农业科学院, 重庆 400415;

<sup>3</sup>西南大学·中国农业科学院柑桔研究所, 重庆 400712)

**摘要:**【目的】探明不同整形改造技术对郁闭树体有效光合辐射、叶绿素荧光及果实品质等的影响,为果树冠层微生态环境优化及高产稳产提供理论依据。【方法】以15 a(年)生枳橙砧‘奥林达’夏橙为试材,分别对郁闭植株(CK)进行开心形、篱壁形和变则主干形修剪处理,然后利用CI-110植物冠层分析仪测定植株冠层有效光合辐射分布、利用多功能植物效率分析仪M-PEA测定叶片快速叶绿素荧光的变化。【结果】不同处理植株的光合有效辐射、光合色素含量、快速叶绿素荧光参数在6月至9月差异明显:树体有效光合辐射(PAR)逐月明显下降;叶片光合色素呈先明显上升后略微下降的趋势;在试验测定阶段,植株叶片光系统活性、光能利用率、光合机构性能逐渐提高,叶片放氧复合体(OEC)受到伤害程度降低。几种整形改造方式对树体各项生理指标的影响明显,开心形、篱壁形和主干形等3种处理植株光合有效辐射、光合色素含量、光能利用率及光系统性能等均较对照明显提高。单株产量及果实品质以开心形最优,篱壁形、主干形次之,但均优于对照。【结论】通过树形改造改善了冠层微生态重要因子即光合有效辐射状况,树体的叶片光合色素含量、光合结构性能、光合机构自我保护能力、光合效率、PSI与PSII的协调性等都有极大的提升,明显改善了植株单株产量及果实品质。

**关键词:** 柑橘;整形改造;光合有效辐射;光合色素;叶绿素荧光;果实品质

中图分类号: S666

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2017)05-0552-15

## Effects of tree pruning in a closed citrus orchard on some parameters of photochemical reactions and fruit quality

HU Deyu<sup>1,3</sup>, LIU Xuefeng<sup>2</sup>, WANG Kejian<sup>3</sup>, HE Shaolan<sup>3</sup>, XIE Rangjin<sup>3</sup>, YI Shilai<sup>3</sup>, DENG Lie<sup>3\*</sup>

(<sup>1</sup>College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400715, China; <sup>2</sup>Chongqing Three Gorges Agricultural Science Academy, Chongqing 400415, China; <sup>3</sup>Southwest University · Citrus Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 400712, China)

**Abstract:** 【Objective】This study examined the effects of different tree pruning treatments on leaf photosynthesis, chlorophyll fluorescence and fruit quality in a closed citrus orchard in order to optimize tree canopy structure and improve the microenvironment in the orchard and productivity. 【Methods】In the experiment, 15-year-old trees in a closed Valencia orange orchard were pruned into different canopy shapes, e.g. open center shape, hedgerow shape and trunk shape, and the effects of these different pruning treatments on photosynthetic active radiation (PAR), photosynthetic pigments, fast chlorophyll fluorescence, fruit yield and quality were studied. A digital plant canopy imager (CI-110, CID Bio-Science, Inc. Camas, USA) was used in this experiment, which consisted of an auto-leveling image capturing probe, PAR sensors and a built-in USB interface for an optional palm-top computer installed with CI-110 soft-

收稿日期:2016-11-18 修回日期:2017-02-04

基金项目:“十二五”农村领域国家科技计划课题(2014BAD16B01);国家重点研发计划(2016YFD0200703)

作者简介:胡德玉,女,在读硕士研究生,研究方向为果树栽培生理。Tel:023-68251037, E-mail:hudeyuswu@sina.com

\*通信作者 Author for correspondence. E-mail:liedeng@163.com

ware. PARs in different treatments were recorded. The un-pruned trees in the closed orchard were used as the control (CK), and the signals of PF (prompt fluorescence) and DF (delayed fluorescence) in attached leaves in the treatments were collected. The kinetics of prompt chlorophyll a fluorescence (PF) at 820 nm (MR) was simultaneously recorded by a multifunctional plant efficiency analyzer, M-PEA (Hansatech Instrument Ltd., UK), which was programmed by a special computer software that controlled its operation, data recording and downloading. A well-developed leaf from the middle level of each tree was chosen for the above analyses throughout the whole experiment. 【Results】The PAR, photosynthetic pigment contents and fast chlorophyll fluorescence parameters in plants under different treatments obtained in June to September were significantly different. PAR decreased significantly with time. From June to August, the photosynthetic pigments content showed an increasing trend but decreased in September. Chla/b constantly decreased throughout the experiment. After different pruning treatments, leaf Chl a, Chl b, Chl a+b and Car contents increased significantly compared with CK, indicating that the treatments promoted the accumulation of photosynthetic pigments and photosynthesis in closed orchards. By measuring and analyzing the dynamic changes in leaf chlorophyll fluorescence in different treatments, it was found that the values of  $F_m$ ,  $F_J$ ,  $F_I$  and  $F_o$  all decreased during the experiment, and the values in CK plants was the highest. The activity parameters per unit PSII reaction center (ABS/RC, DI<sub>v</sub>/RC and TR<sub>v</sub>/RC) and the activity parameters per unit cross sectional area (ABS/CS, TR<sub>v</sub>/CS and DI<sub>v</sub>/CS) all decreased with time, but RC/CS displayed an opposite trend. Among all the treatments, the values of ABS/RC, DI<sub>v</sub>/RC, TR<sub>v</sub>/RC, ET<sub>v</sub>/RC, ABS/CS, DI<sub>v</sub>/CS and TR<sub>v</sub>/CS in CK were highest, while those of ET<sub>v</sub>/CS and RC/CS followed a pattern of open center shape > hedgerow shape > trunk shape > CK.  $\Psi_o$ ,  $\phi_{E_o}$  and  $\phi_{P_o}$  increased constantly, while  $\phi_{D_o}$  increased. The values of  $\phi_{P_o}$  and  $\phi_{D_o}$  had little difference between CK and various trunk shapes, but the values of  $\Psi_o$  and  $\phi_{E_o}$  in CK were significantly smaller than in the other treatments. The  $W_k$ ,  $V_J$  and  $M_o$  in all the treatments were highest in June;  $V_I$  reached a maximum value in August, but  $S_m$  and  $N$  fell to minimum in August. At the same period,  $V_J$ ,  $W_k$ ,  $V_I$  and  $M_o$  were the highest and  $S_m$  and  $N$  were the lowest in CK and the electron transfer ability of leaf photosynthetic system was highest in the open center shape, followed by hedgerow shape and trunk shape, and CK had the lowest value. From July to August, the RE<sub>v</sub>/RC, RE<sub>v</sub>/CS,  $\phi_{R_o}$ ,  $\psi_{R_o}$  and  $\delta_{R_o}$  in all the treatments decreased, and the PSI related fluorescence parameters in CK were lower than in the other three treatments.  $PI_{abs}$ ,  $PI_{cs}$  and  $PI_{total}$  in the open center shape and hedgerow shape all increased with time, and were significantly higher than in CK. Yield and fruit quality of open center shape were the best, followed by hedgerow shape and trunk shape, and worst in CK. 【Conclusion】Tree pruning could improve the micro environment in orchard with increased PAR, and thus significantly improved photosynthetic performance, plant productivity and fruit quality. Among the three pruning treatments, the open center shape was the best, followed by hedgerow shape and trunk shape.

**Key words:** Citrus; Tree shaping; Photosynthetic active radiation; Photosynthetic pigments; Chlorophyll fluorescence; Fruit quality

重庆三峡库区许多柑橘园,尤其是以枳橙作砧的柑橘园,树体郁闭、早衰、单产和果实品质下降等问题已普遍发生。笔者的前期调查发现,超过10 a生树龄的植株,高度为5 m左右、冠幅为4~5 m,果园行间、株间枝叶交叉,树冠内膛郁闭,通风透光差,内膛枝叶枯死,结果部位向上、向外推移,植株产量和

果实品质均发生不同程度的下降,对柑橘优质高效生产和可持续发展构成较大影响。而较为乔化的砧木和不当的树体管理等,是导致这些问题的主要原因。可见,认识和了解郁闭柑橘树整形改造的生理、生态效应,对优化冠层微域环境、构建科学合理的整形改造树体管理技术、促进柑橘园持续优质丰产等

具有重要意义。目前,整形改造对果树生态和生理效应的影响已有一些研究报告,戴宏芬等<sup>[1]</sup>发现间伐回缩修剪处理后,荔枝叶片的光合能力和蒸腾作用显著增强,尤其是叶片的光照条件显著改善,比叶重显著增加,叶片质量提高;成果等就多主蔓扇形和厂字形 2 种整形方式对‘赤霞珠’葡萄光合特性及果实品质的影响进行了研究,结果发现厂字形整形可增强叶幕光照透射率,增加果际周围光合有效辐射(PAR),增强叶片光合速率,进而提高果实品质<sup>[2]</sup>;何凤梨等<sup>[3]</sup>对桃的研究结果也如此。而关于不同整形改造技术对柑橘树体,特别是对晚熟柑橘在重庆三峡库区夏季高温、高湿度生态环境下,植株光化学反应部分重要参数的影响研究鲜见报道。

叶绿素荧光技术同基于 CO<sub>2</sub>吸收和 O<sub>2</sub>释放的光合作用测定技术统称为研究植物光合作用的三大技术<sup>[4-5]</sup>,其中,快速叶绿素荧光诱导技术因具有无破坏、简单、快速、有效,并可立体测定等优点,在检测和分析光合作用研究中的作用越来越突出。叶绿素荧光诱导的参数因子丰富,对原初反应中光能的吸收与转换、能量的传递与分配及光化学反应等方面具有独特的作用,而且与电子传递、质子梯度的建立及 ATP 合成和 CO<sub>2</sub>固定等过程也密切相关<sup>[6-7]</sup>。与研究光合作用的其他 2 种方法相比,叶绿素荧光参数更能反映植株内在变化,几乎所有光合作用过程的变化均可通过叶绿素荧光反映出来,在植物的外观形态未显示出任何变化时,叶绿素荧光已发生了显著的变化<sup>[8]</sup>。目前,叶绿素荧光动力学作为深入研究光合作用简单快速又无损伤的技术被广泛应用于植物胁迫生理学和遥感等方面,并取得了显著的效果,成为植物生理学研究的热点,而关于果树,特别是柑橘不同树形叶绿素荧光参数的研究未见报道。

基于以上背景,同时配合当前农业部发布的《2016 年老果园改造技术示范项目实施方案》工作的推动,笔者拟通过分析不同整形改造技术对郁闭树体光合有效辐射、光合色素含量、叶绿素荧光等的影响,以期为果树冠层微生态环境优化和整形改造技术的发展提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

试验于 2014—2015 年在重庆市忠县涂井乡友

谊村柑橘园进行。该园年均温度 19.2 ℃,无霜期 320 d 左右,年降雨量 1 200 mm,四季分明,日照较充足,土壤为灰棕紫泥土,常规管理。试材为 15 a 生枳橙 (*Citrus sinensis* × *Poncirus trifoliata* ‘Carrizo Citrange’) 砧‘奥林达’夏橙 (*Citrus sinensis*(L.) ‘Olin-da Valencia Orange’)(以下简称为夏橙)植株。供试植株的行间及株间已严重郁闭,内膛空秃、叶幕层外移。随机选择树形和树势基本一致、无严重病虫害的植株 20 株,以供不同整形改造技术的实施。不同处理植株其他方面的管理均一致。

### 1.2 试验处理

于 2014 年 5 月初果实采收后,对供试植株(20 株)分别进行开心形、篱壁形、变则主干形和对照(不进行整形改造)等 4 个处理,每处理 5 株。整形改造参考李学柱<sup>[9]</sup>的方法进行。

1.2.1 开心形 对供试植株,在中上部适当部位进行回缩疏剪,选留着生角度和方位适宜、生长势相近的 3~4 个主枝,并进行主枝延长枝的回缩处理,保持株间与行间约 30 cm 的间距;树冠内的其余枝组和枝梢尽量保留,并进行适度回缩或短截处理。

1.2.2 篱壁形 在行间区域,对供试植株进行重度垂直篱剪,使冠层厚度保持在 2.5 m 左右(即两侧分别约 1.25 m);在株间,进行主枝延长枝的回缩处理,保持植株之间的距离为 30 cm 左右,形成篱壁形叶幕结构。

1.2.3 变则主干形(以下简称为主干形) 对供试植株从下往上选留主枝 3 个(第一层),接着往上选留主枝 2 个(第二层),并在第二层最上一个主枝上方适当部位进行回缩疏剪,形成具有两层主枝的树冠结构;对保留主枝的延长枝做回缩处理,保持株间与行间约 30 cm 间隔;对树冠内的其余枝组和小枝尽量保留,并进行适度回缩或短截处理。

### 1.3 采样区域划分

按照魏钦平等<sup>[10]</sup>的果树冠层研究方法进行,具体方法为将供试植株在垂直维度分为上、中、下三层,下层为树冠下部最低处向上 1.5 m 处的空间、中层为树冠下部最低处向上 1.5~3.0 m 处的空间、上层为树冠下层向上大于 3.0 m 处的空间;在水平维度上,将树冠中层和下层的叶幕空间分为内膛和外部,内膛为距主干 1 m 以内的叶幕,外部为距主干 1 m 至叶幕层的外缘。结合树形具体情况,开心形在树冠



中层只有外部,而下层可分为内膛和外部;篱壁形则相反;其余处理中、下层均有内膛和外部。

#### 1.4 数据采集

1.4.1 光合有效辐射测定 树体光合有效辐射采用 CI-110 植物冠层分析仪(美国 CID 公司)测量。2015 年 6-9 月,选择晴朗无云天气的 16:00—19:00 时,将冠层分析仪的鱼镜头置于试验树冠层中心距地表 10 cm 处,调整镜头指向北方进行光合有效辐射测定<sup>[11]</sup>。

1.4.2 快速荧光数据测定 每月下旬,选择晴朗无云天气,每株树按照 1.3 所述采样区域,分 4 个方位随机选择生长良好的春梢营养枝,保证每株数量至少 16 枝,挂牌标记后,逐一采集枝梢顶部往下第二、三片叶,按照 Strasser 等<sup>[7]</sup>的方法,采用多功能植物效率分析仪 M-PEA (Hansatech Instruments 公司,英国)测定叶片相同部位的叶绿素荧光。参考 Strasser 等<sup>[7]</sup>及李鹏民等<sup>[12]</sup>的方法计算叶绿素荧光参数。

1.4.3 叶绿素含量测定 将每株试验树测定了叶绿素荧光的叶片样品分别装放,并立即放入冰盒带回实验室,参照 Moses<sup>[13]</sup>方法进行叶绿素含量的测定。

1.4.4 产量及果实品质测定 果实采收期,对每个处理进行产量统计,且从每株树的每个采样区域随机采集果实样品,带回实验室测定品质参数。

#### 1.5 数据处理

将测得的数据用 Excel 2013 进行常规统计分析,用 SPSS 20.0 分析软件对数据进行差异性、相关性等分析,用 Origin 8.0 绘图软件进行图表绘制。

## 2 结果与分析

### 2.1 整形改造对冠层光合有效辐射的影响

根据连续 4 个月对植株冠层光合有效辐射的动态测试,结果显示(图 1),在 6 月,开心形、篱壁形、主干形和 CK 植株冠层平均光合有效辐射最大,分别为 88.01、70.6、49.5、44.5  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,此后呈下降趋势,但各处理冠层光合有效辐射均为开心形>篱壁形>主干形>对照。其中,开心形冠层光合有效辐射提高最显著:6 月的光合有效辐射为对照的 1.97 倍,7 月为对照的 2.77 倍,8 月和 9 月分别为对照的 1.66 倍和 2.09 倍。主干形植株 9 月份的光合有效辐射超过了篱壁形,可能与其“中央主干+分层主枝”的结构使得枝叶空间分布状况优化有关。

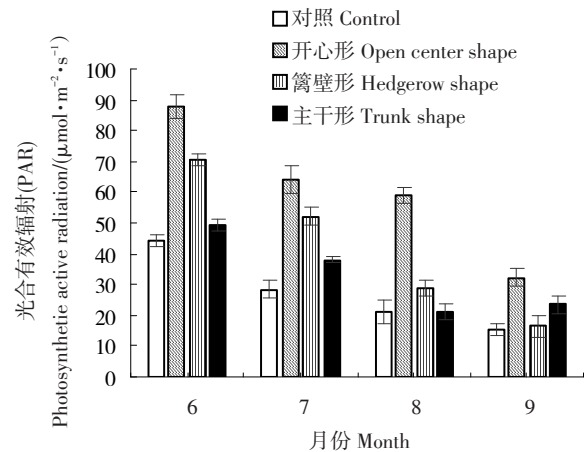


图 1 不同处理对冠层光合有效辐射的影响

Fig. 1 Dynamic variation of photosynthetic active radiation in different treatments

### 2.2 整形改造对植株叶片光合色素含量的影响

从图 2 可以看出,不管对郁闭植株实施何种整形改造方式,‘奥林达’夏橙春梢叶片平均叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 和叶绿素 (Chl a+b) 含量都从 6 月至 8 月快速增加,8 月达到最大值后停止增长或略趋下降。4 种处理的叶片 Chl a、Chl b 和 Chl a+b 含量均呈篱壁形>主干形>开心形>对照的趋势,其中,9 月份开心形、篱壁形及主干形处理的 Chl a+b 含量较对照分别提高 13.17%、17.72% 和 14.50%;各处理叶片类胡萝卜素 (Car) 含量从 6 月至 9 月也呈上升趋势,但以对照植株叶片的含量最低。叶片 Chl a/b 的变化趋势与 Car 含量大致相反。前述结果表明,整形改造后叶片光合色素含量显著增加,有利于树体的光合作用和碳水化合物的合成与积累。

### 2.3 整形改造对植株叶片快速叶绿素荧光的影响

2.3.1 OJIP 曲线的特殊位点荧光变化 植物 OJIP 荧光诱导动力学曲线的特征位点可反映大量关于 PSII 反应中心原初光化学反应的信息<sup>[14]</sup>。由图 3 可见,不同处理植株叶片 OJIP 荧光诱导动力学曲线特征位点  $F_0$ 、 $F_J$ 、 $F_I$ 、 $F_m$  的荧光值几乎均随月份的增加而减小,且开心形、篱壁形和主干形处理均加剧了下降的幅度;在相同时段,3 种整形改造处理的特征位点荧光值皆低于对照,其中以开心形为最小,其 O、J、I、P 各点荧光值比同期对照处理分别降低了 7.86%、12.22%、12.92%、9.49%;6 月和 7 月,篱壁形植株叶片各特征位点的荧光值皆高于主干形,而到 8、9 月,其  $F_0$ 、 $F_J$ 、 $F_I$  值皆降至主干形之下。总体上,

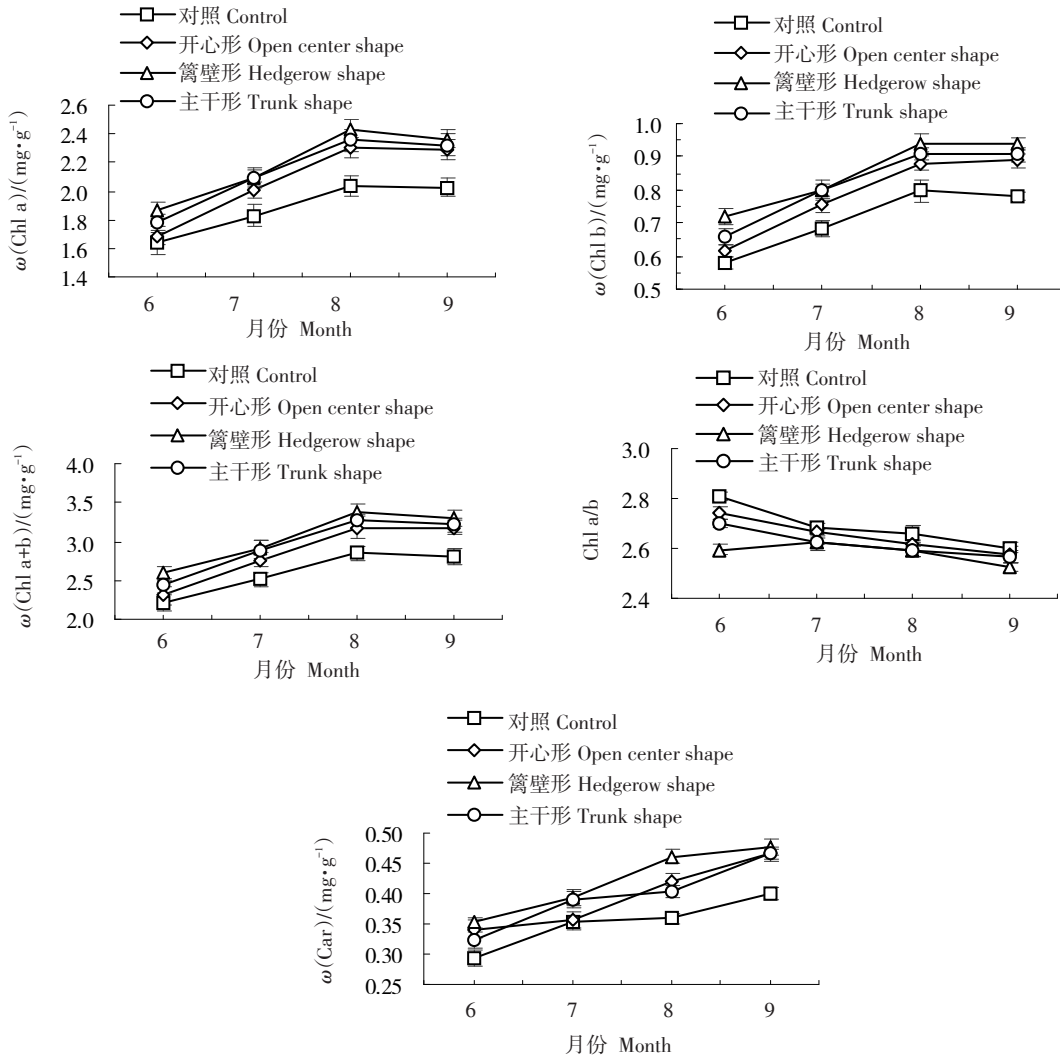


图2 不同处理对叶片光合色素含量的影响

Fig. 2 Dynamic variations of leaf photosynthetic pigment content in different treatments

夏橙叶片 OJIP 荧光诱导动力学曲线的特征位点值变化趋势为对照>篱壁形>主干形>开心形。

2.3.2 单位 PSII 反应中心活性变化 在 JIP-test 参数中, ABS/RC 反映单位反应中心吸收的光能; DI<sub>v</sub>/RC 反映单位反应中心耗散掉的能量; TR<sub>v</sub>/RC 反映单位反应中心捕获的用于还原 Q<sub>A</sub> 的能量; ET<sub>v</sub>/RC 则反映单位反应中心捕获的用于电子传递的能量。通过分析以上 4 个参数, 可了解植物当 Q<sub>A</sub> 处在可还原态时单位 PS II 反应中心的活性变化情况。

从表 1 可见, 从 6 月至 9 月, 开心形 ABS/RC 分别比对照降低了 11.42%、8.97%、9.21% 和 8.71%, 且达显著水平; 主干形与篱壁形处理植株基本一致, 均随时间推移 ABS/RC 呈下降趋势。各处理的 DI<sub>v</sub>/RC 逐月变化趋势同 ABS/RC 一致; 对照的 DI<sub>v</sub>/RC 明显高于 3 种整形改造处理, 与开心形比较 (6 月至 9 月),

分别高出 20.66%、9.96%、11.47% 和 14.52%。对照、开心形、篱壁形和主干形的 TR<sub>v</sub>/RC 逐月变化趋势与 ABS/RC、DI<sub>v</sub>/RC 相似, 9 月达到最小值, 相比 6 月分别降低了 18.38%、17.82%、20.35% 和 17.49%; 各处理间, 以对照的 TR<sub>v</sub>/RC 最大。各处理的 ET<sub>v</sub>/RC 在 6 月至 8 月呈上升趋势, 9 月出现下降; 同一时期, 对照与篱壁形差异不大, 但均显著高于开心形和主干形。

2.3.3 单位横截面积比活性参数的变化 在分析植株单位横截面积比活性参数时发现, 不同整形改造处理对冠层叶片单位受光面积活性的影响存在一定差异 (图 4)。ABS/CS<sub>v</sub>、DI<sub>v</sub>/CS<sub>v</sub> 和 TR<sub>v</sub>/CS<sub>v</sub> 基本一致地表现为从 6 月至 7 月迅速下降, 7 月至 8 月则变化很小, 8 月到 9 月再迅速下降; 各处理植株的冠层 ABS/CS<sub>v</sub>、DI<sub>v</sub>/CS<sub>v</sub> 和 TR<sub>v</sub>/CS<sub>v</sub> 均呈对照>主干形>篱壁形>开

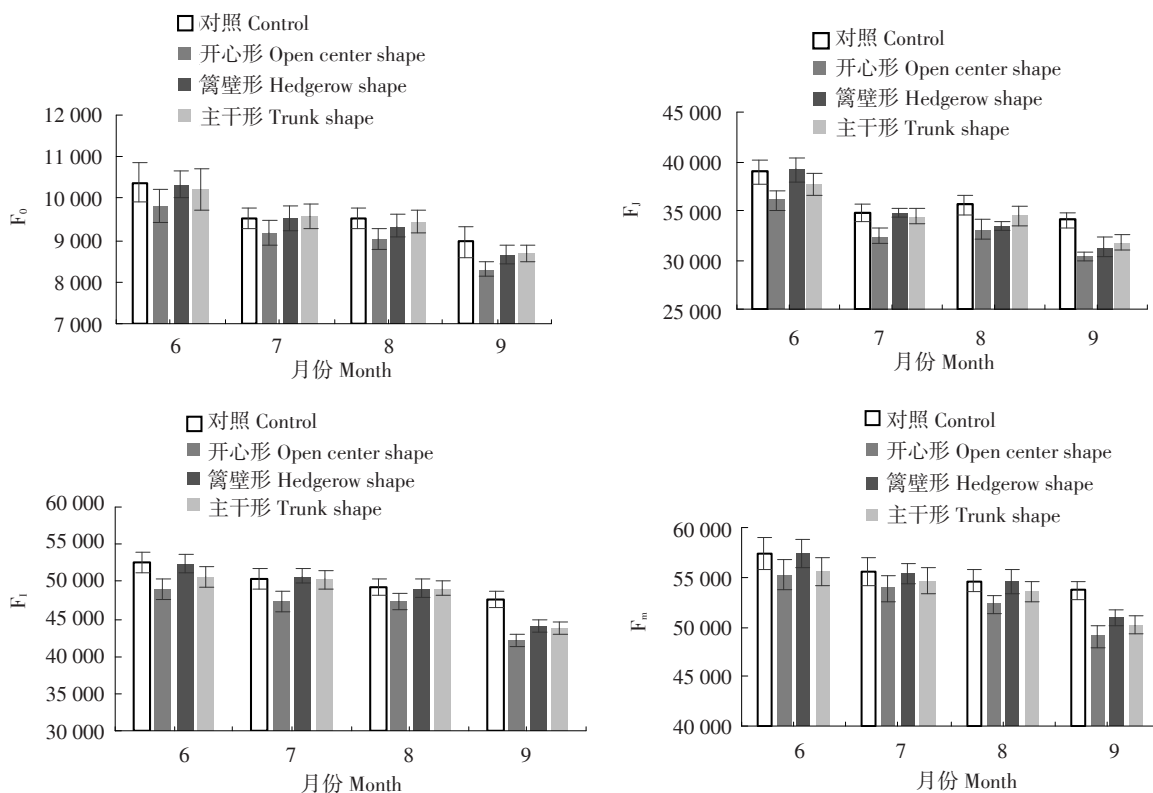


图3 不同处理叶片 OJIP 曲线的特殊位点荧光差异

Fig. 3 Differences in fluorescence parameters of OJIP curve in different treatments

表1 不同处理叶片单位 PSII 反应中心活性的变化

Table 1 Dynamic variations of leaf PSII reaction center activity in different treatments

月份 Month	处理 Treatments	反应中心活性比参数 Specific energy fluxes			
		ABS/RC	DI/RC	TR/RC	ET/RC
6月 June	对照 Control	1.514±0.099 a	0.292±0.041 a	1.219±0.079 a	0.481±0.013 ab
	开心形 Open center shape	1.341±0.020 b	0.242±0.009 a	1.100±0.013 b	0.454±0.016 b
	篱壁形 Hedgerow shape	1.457±0.037 a	0.273±0.026 a	1.184±0.034 ab	0.486±0.016 a
	主干形 Trunk shape	1.431±0.037 ab	0.272±0.022 a	1.155±0.036 ab	0.456±0.018 b
7月 July	对照 Control	1.428±0.039 a	0.254±0.006 a	1.172±0.032 a	0.484±0.007 a
	开心形 Open center shape	1.300±0.056 b	0.231±0.016 b	1.072±0.040 b	0.471±0.003 b
	篱壁形 Hedgerow shape	1.342±0.016 b	0.234±0.004 b	1.107±0.012 b	0.485±0.003 a
	主干形 Trunk shape	1.336±0.002 b	0.234±0.012 b	1.089±0.004 b	0.466±0.009 b
8月 August	对照 Control	1.392±0.008 a	0.243±0.004 a	1.148±0.005 a	0.493±0.017 a
	开心形 Open center shape	1.264±0.077 b	0.218±0.014 b	1.045±0.064 b	0.470±0.005 b
	篱壁形 Hedgerow shape	1.307±0.055 ab	0.225±0.011 b	1.082±0.046 ab	0.490±0.018 a
	主干形 Trunk shape	1.311±0.014 ab	0.233±0.006 ab	1.091±0.027 ab	0.475±0.002 b
9月 September	对照 Control	1.195±0.044 a	0.213±0.007 a	0.995±0.031 a	0.427±0.004 a
	开心形 Open center shape	1.091±0.002 b	0.186±0.003 b	0.904±0.002 b	0.412±0.003 c
	篱壁形 Hedgerow shape	1.140±0.058 ab	0.197±0.019 ab	0.943±0.040 ab	0.424±0.009 ab
	主干形 Trunk shape	1.159±0.057 ab	0.204±0.018 ab	0.953±0.039 ab	0.415±0.003 bc

心形的变化趋势;ET/CS<sub>0</sub>则呈先下降、后上升、再下降的趋势,且在8月,各处理达最大值,开心形、篱壁形和主干形比对照处理分别提高4.05%、7.25%和3.02%;各处理间,ET/CS<sub>0</sub>的变化趋势为篱壁形>开心形>主干形>对照。作为反映单位面积有活性反

应中心的数量的荧光参数RC/CS<sub>0</sub>在7月至9月呈上升趋势,各处理的RC/CS<sub>0</sub>呈开心形>篱壁形>主干形>对照的趋势,且在7月,各处理差异最大,开心形、篱壁形及主干形比对照分别升高7.19%、5.23%和4.29%。

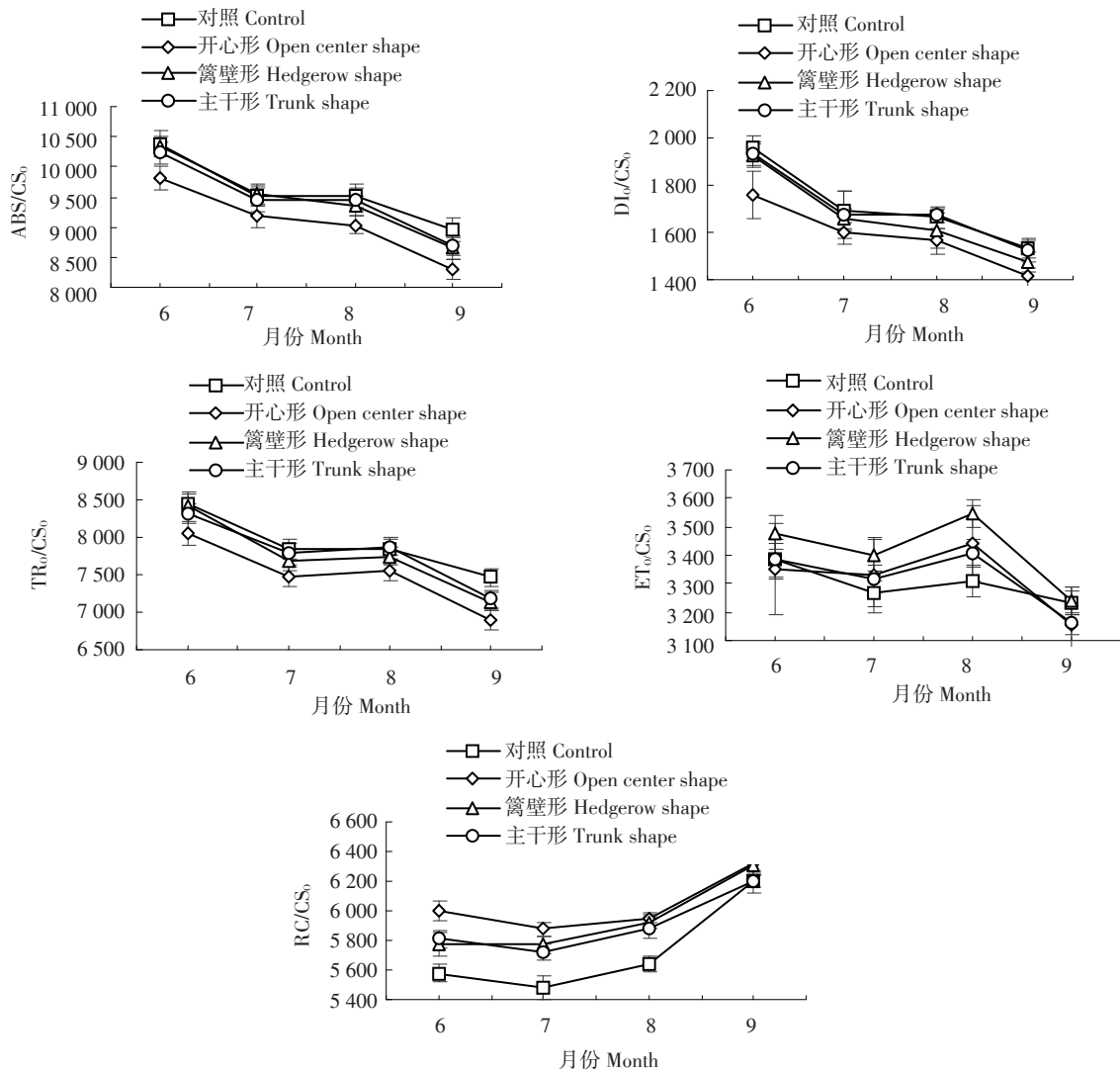


图 4 不同处理叶片单位横截面积比活性参数的变化

Fig. 4 Dynamic variations of leaf horizontal section area ratio in different treatments

2.3.4 能量分配比率的变化 从图5中可以看出,不同整形改造处理明显影响了夏橙叶片对光能的吸收、转化、传递及耗散。“JIP-test”参数中, $\Psi_o$ 反映了在反应中心捕获的激子中,用来推动电子传递到电子传递链 $Q_A$ 下游的其他电子受体的激子占用来推动 $Q_A$ 还原的激子的比率,同时可反应照光2 ms时有活性的反应中心的开放程度。图5中,各处理条件下 $\Psi_o$ 随月份的增大呈上升趋势;与其他3种处理相比,对照上升趋势较快,但同期相比,其 $\Psi_o$ 值皆低于3种整形改造处理。 $\phi_{E_0}$ 反映了反应中心捕获的光能将电子传递到电子传递链中超过 $Q_A$ 的其他电子受体的概率。各处理 $\phi_{E_0}$ 的月份变化趋势同 $\Psi_o$ 一致;同期相同时段,仍以对照的 $\phi_{E_0}$ 最小。 $\phi_{P_0}$ 反映了暗反应后PSII的最大光化学效率。在图5中, $\phi_{P_0}$ 随月份的

增加先快速上升,后缓慢上升;相同时段,对照的 $\phi_{P_0}$ 与主干形差异不大,但低于开心形和篱壁形。而 $\phi_{D_0}$ 是反映用于热耗散的量子比率,各处理的 $\phi_{D_0}$ 随月份的增加呈下降趋势;同一时期,对照与主干形的 $\phi_{D_0}$ 差异不大,但高于开心形和篱壁形。

2.3.5 PSII供体侧和受体侧的变化 从图6可以看出,不同处理对夏橙叶片PSII供体侧和受体侧都具有显著影响。在OJIP曲线中,J点为PSII电子受体 $Q_A$ 第一次被完全还原成还原态时的荧光值,在JIP-Test分析中, $V_j$ 可以表征PSII反应中心受体侧的性能状态,反映PSII受体侧受到伤害引起 $Q_A$ 积累的状况, $V_j$ 升高通常反映 $Q_A$ 大量积累<sup>[5]</sup>。本试验中,各处理 $V_j$ 逐月均呈下降趋势;在相同时期,对照处理的 $V_j$ 最大。 $V_i$ 反映PSII受体侧PQ库的异质性,本试验各

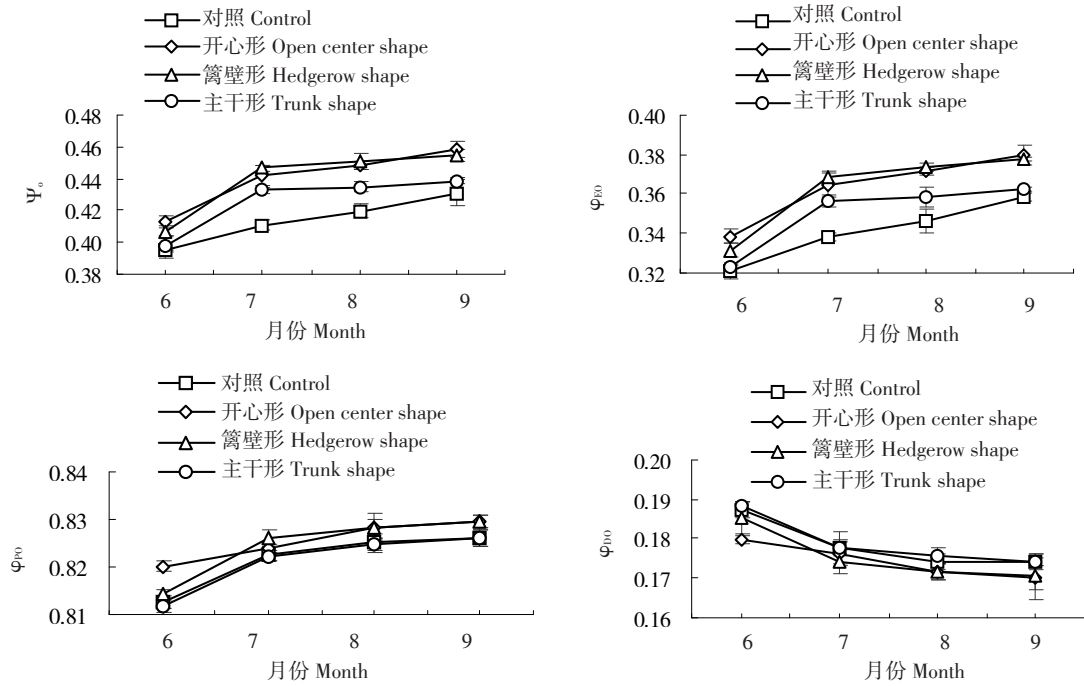


图5 不同处理叶片能量分配比率的变化

Fig. 5 Dynamic variations of leaf energy distribution ratio in different treatments

处理的  $V_i$  逐月皆呈先上升后下降的趋势;同期,以对照的  $V_i$  最大,开心形的最小。 $M_o$  反映  $Q_A$  被还原的相对速率,它与反应中心色素、捕光色素和  $Q_A$  所处的状态有关。各处理  $M_o$  的变化趋势同  $V_i$  基本一致,且

以对照处理的  $M_o$  比其他处理大,  $Q_A^-$  积累较多。 $W_k$  反映 PSII 供体侧放氧复合体受伤害程度。从图6中可见,各处理的  $W_k$  皆随月份的增加呈先迅速下降后平缓上升再迅速下降趋势;在相同时期,以对照的

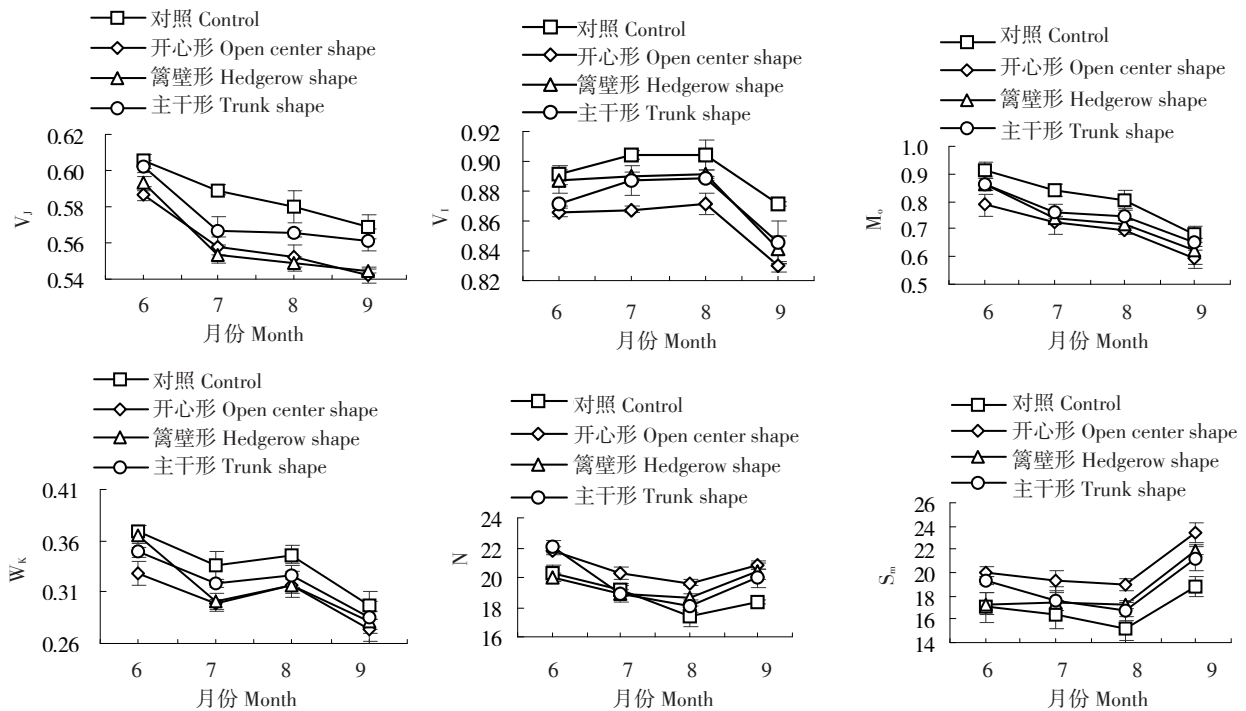


图6 不同处理叶片 PSII 供体侧和受体侧的变化

Fig. 6 Dynamic variations of leaf PSII donor side and acceptor side in different treatments



$W_k$ 最大,且在8月比开心形、篱壁形和主干形分别高11.18%、10.71%和5.96%。 $S_m$ 反映PSII反应中心受体侧PQ库的大小,N则反映开始照光到 $t=t_{trm}$ 时间段内 $Q_A$ 被还原的次数。结果显示各处理的 $S_m$ 、N逐月变化趋势基本一致,且与 $V_i$ 的变化相反,呈先降低后增加的趋势;同一时期,主干形、开心形、篱壁形的 $S_m$ 和N均高于对照。

**2.3.6 PSI相关参数的变化** 为了获取光合电子传递的完整信息,有必要对PSII和PSI之间以及PSI受体侧电子传递变化进行研究。在与PSII、PSI密切相关的参数中, $RE_o/RC$ 反映PSII和PSI能量传递的通畅程度。如图7所示,几种处理的 $RE_o/RC$ 逐月呈先下降后上升的变化趋势;9月,开心形、篱壁形和主

干形的 $RE_o/RC$ 均上升达最大值,比对照分别高22.16%、17.77%和15.24%; $RE_o/RC$ 在各处理间表现为开心形>篱壁形>主干形>对照。同样反映PSII和PSI协调性的 $RE_o/CS_m$ 也表现出与 $RE_o/RC$ 相似的变化趋势,各处理以开心形最大,6月至9月分别比对照高出16.47%、31.04%、30.49%和25.03%。 $RE_o/CS_m$ 呈6月至7月下降,7月到9月上升的趋势,各处理在8月差异最大,开心形、篱壁形和主干形比对照分别高出32.15%、24.19%和15.69%;作为反映PSI能力利用率的 $\varphi_{R_o}$ 、 $\psi_{R_o}$ 和 $\delta_{R_o}$ ,其变化趋势同 $RE_o/CS_m$ 基本一致,以开心形的 $\varphi_{R_o}$ 、 $\psi_{R_o}$ 明显高于同期的对照,高出23.94%~41.41%和23.31%~36.54%,到9月,开心形、篱壁形和主干形的 $\delta_{R_o}$ 比对照分别提高26.32%、

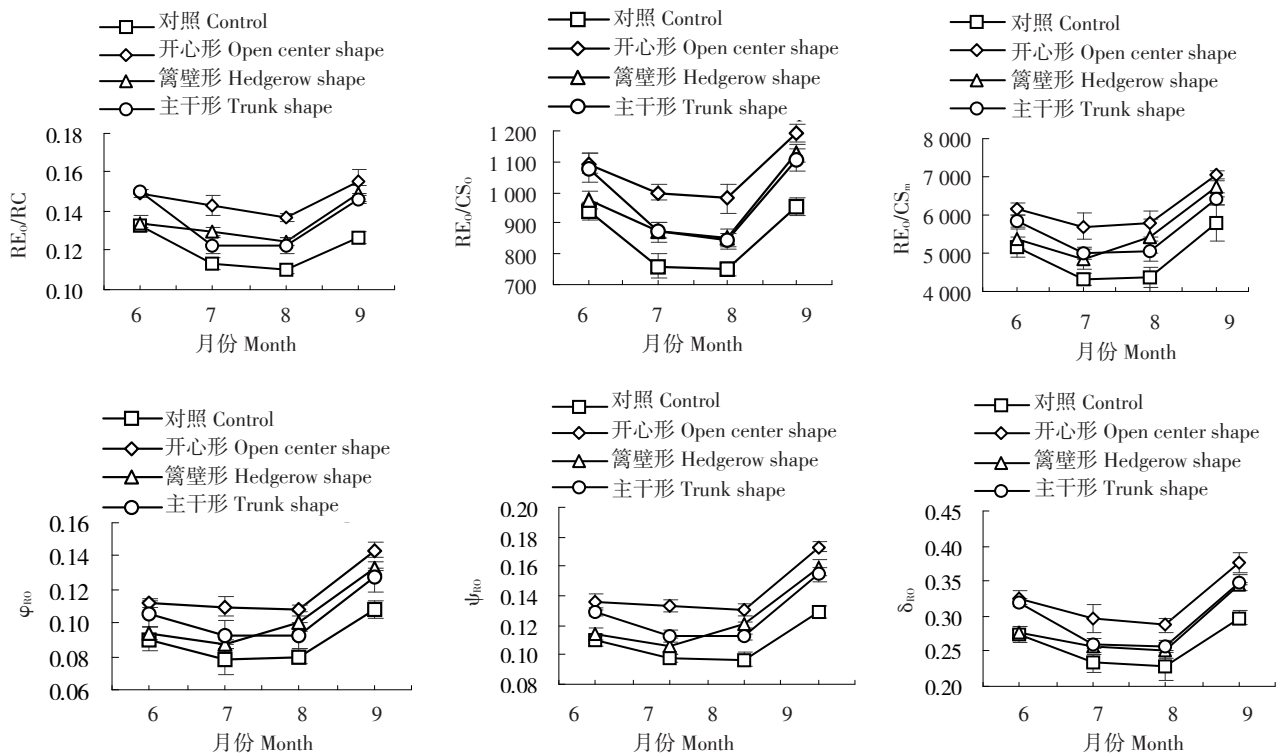


图7 不同处理叶片PSI相关参数的变化

Fig. 7 Dynamic variations of leaf PSI related parameters in different treatments

16.15%和16.88%。

**2.3.7 光系统性能参数的变化** 利用快速 $PI_{abs}$ 、 $PI_{cs}$ 和 $PI_{total}$ 可以更精确的表达叶片在不同环境条件下光系统的功能。在“JIP-test”参数中 $PI_{abs}$ 、 $PI_{cs}$ 和 $PI_{total}$ 为反映性能的指数,其中 $PI_{abs}$ 以吸收光能为基础, $PI_{cs}$ 以单位面积基础, $PI_{total}$ 为综合性参数<sup>[16]</sup>。从表2可见,各处理的 $PI_{abs}$ 、 $PI_{cs}$ 皆随月份的增加呈上升趋势,为开心形>篱壁形>主干形>对照;开心形、篱壁形和

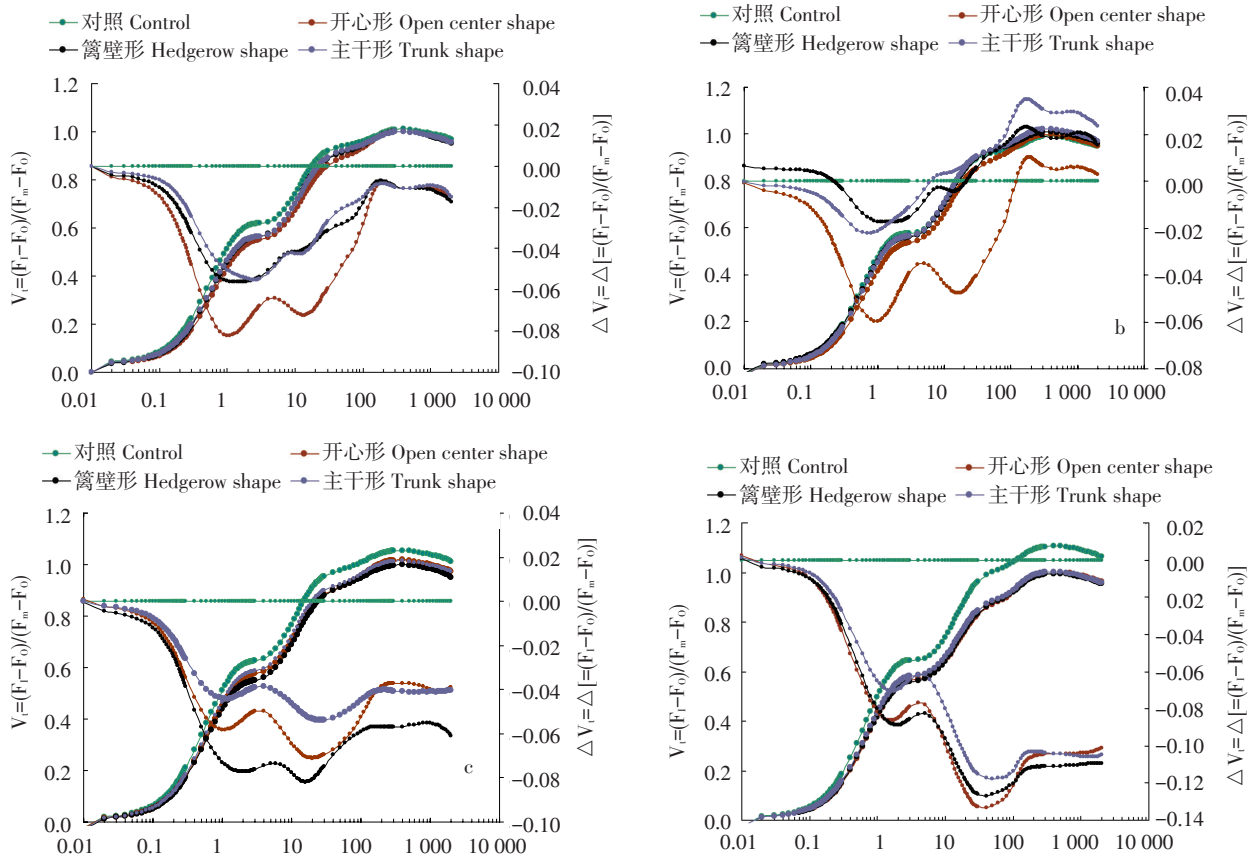
主干形的 $PI_{total}$ 变化同 $PI_{abs}$ 、 $PI_{cs}$ 基本一致,而对照的 $PI_{total}$ 在7月有一次下降趋势; $PI_{total}$ 为开心形最高,篱壁形和主干形次之,对照显著低于其他处理。

**2.3.8 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的变化** 在分析快速叶绿素荧光诱导动力学曲线时,常将荧光强度按照 $V_t=(F_t-F_o)/(F_m-F_o)$ 标准化后进行分析<sup>[12]</sup>。从图8可知,随着月份增加,对照处理的叶绿素荧光曲线与其他处理差异逐渐增大,在不同月份,开心

表2 不同处理植株叶片性能参数的动态变化

Table 2 Dynamic variations of leaf performance parameters in different treatments

月份 Month	处理 Treatments	性能参数 Performance indexes		
		PI <sub>abs</sub>	PI <sub>total</sub>	PI <sub>cs</sub>
6月 June	对照 Control	2.19±0.12 c	0.88±0.25 b	22 731.89±925.77 c
	开心形 Open center shape	2.60±0.05 a	1.28±0.08 a	25 411.22±957.73 a
	篱壁形 Hedgerow shape	2.36±0.02 b	0.90±0.14 b	24 449.85±814.61 ab
	主干形 Trunk shape	2.29±0.04 bc	1.06±0.08 ab	23 461.58±446.53 bc
7月 July	对照 Control	2.48±0.05 c	0.80±0.01 c	23 614.34±590.61 c
	开心形 Open center shape	3.14±0.07 a	1.36±0.04 a	28 451.02±665.46 ab
	篱壁形 Hedgerow shape	3.07±0.06 ab	1.00±0.05 b	29 301.58±902.89 a
	主干形 Trunk shape	2.91±0.10 b	1.03±0.05 b	27 504.93±679.28 b
8月 August	对照 Control	2.61±0.09 c	0.82±0.03 d	24 848.60±559.47 c
	开心形 Open center shape	3.39±0.07 a	1.40±0.04 a	30 584.50±913.16 a
	篱壁形 Hedgerow shape	3.35±0.05 a	1.21±0.02 b	31 307.87±597.51 a
	主干形 Trunk shape	2.89±0.16 b	1.03±0.03 c	27 516.24±930.85 b
9月 September	对照 Control	3.44±0.01 c	1.57±0.01 c	30 763.39±42.47 b
	开心形 Open center shape	4.06±0.01 a	2.53±0.08 a	33 736.18±137.36 a
	篱壁形 Hedgerow shape	4.00±0.06 a	2.29±0.08 ab	34 070.37±577.98 a
	主干形 Trunk shape	3.61±0.12 b	1.95±0.10 b	31 172.86±401.05 b



a. 6月; b. 7月; c. 8月; d. 9月 a. June; b. July; c. August; d. September

图8 不同处理叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的变化

Fig. 8 Dynamic variations of leaf fast chlorophyll fluorescence induction dynamics in different treatments

形、主干形和篱壁形的 $\Delta V_t$  ( $\Delta V_t = V_{t处理} - V_{t对照}$ )均小于0,且随着月份增加,3种处理的相对可变荧光 $V_t$ 明显小于对照,在0.3 ms左右,开心形、篱壁形和主干形的荧光曲线与对照之间差异几乎最大, $V_t$ 曲线变

化最显著的位点为K点。

#### 2.4 整形改造对植株产量和果实品质的影响

对郁闭植株进行整形方式改造处理后,植株的单株产量及果实品质均有显著提高(图9)。其中,

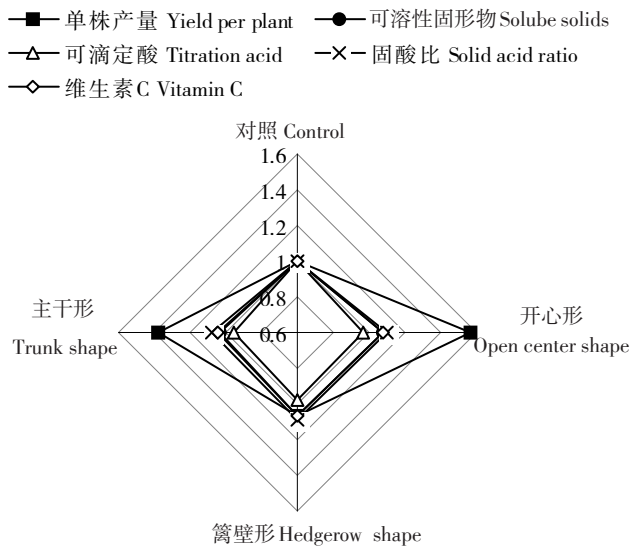


图 9 不同处理植株产量及果实品质变化

Fig. 9 Changes in yield and fruit quality in different treatments

开心形植株的单株产量最高、果实品质最好,其次为篱壁形和主干形。由此可见,通过对郁闭树冠进行树形改造优化,改善树体通风透光,增强树体光合能力,明显地提高单株产量和果实品质。

### 3 讨论

#### 3.1 整形改造对柑橘树体光合有效辐射的影响

对果树进行整形改造,主要目的是为果树冠层各区域创造良好的光照条件。而对于成年果园,其栽植方式已经确定,在栽培管理技术相同的条件下,树形则成为影响树冠内光照分布状况的主要因素<sup>[17]</sup>。

光合有效辐射是反映植物光合作用的关键因子,直接影响果树的营养生长、生殖生长及优质高产,因此被认为是反映植株长势和预测群体质量和产量的重要特征参数之一。目前,国内有关果树光合有效辐射的研究报道较少,在柑橘的研究就更少,本研究利用冠层仪对郁闭树体整形改造后各时期树体光合有效辐射实时监控,结果显示,柑橘植株冠层的光合有效辐射在6月至9月之间皆呈下降趋势,这与前人研究结果相似<sup>[18-19]</sup>。这一时期,正值植株夏、秋梢的相继抽生,随着叶片增多,叶面积指数逐渐上升,叶片之间因相互遮蔽和重叠而降低树冠内的透光率,减少了冠内有效受光面积,从而影响光能的截获。但本试验实施的开心形、篱壁形和主干形改造,树体冠层光合有效辐射较对照植株显著提高,表明

整形改造处理增大了冠层的透光性,使冠层的中、下部叶片可以获得较好的光照条件。

#### 3.2 整形改造对柑橘叶片光合色素含量的影响

光合色素在植物光合作用原初光反应中起着关键作用。其中,叶绿素起着光能吸收、传递和转化的作用,类胡萝卜素则参与光能捕获和光破坏防御两个重要过程。植物叶片光合色素含量的变化除了与自身生理活性有关外,还与外界生态因子有关<sup>[20]</sup>,因此,对植物光和色素的研究成为了解植物光合效率的必要手段。在本试验测定期间,Chl a/b呈逐月下降趋势。而有研究发现<sup>[21]</sup>Chl a/b的下降将导致直接参与光化学反应的分子减少,光合作用也会因此而降低,说明随着时间推移和叶片增加,冠层光照强度逐渐降低,相应导致树冠的光合效率逐渐降低。本试验各处理冠层叶片的Chl a、Chl b、Chl a+b和Car呈上升趋势,表明光合色素合成增加,可能与冠层光强逐渐变弱、植株叶片光合能力自我调节和自我适应的结果密切相关<sup>[22-23]</sup>;对照的Chl a、Chl b、Car含量和Chl a+b明显低于3种整形改造植株,即经树形改造后的植株光合效率显著高于对照。

#### 3.3 整形改造对柑橘植株快速叶绿素荧光的影响

植物叶片PSII的光化学反应特性是衡量外界环境变化对光合器官影响的有效指标,对环境变化最敏感<sup>[24]</sup>。从快速叶绿素荧光动力学曲线的4个特征位点看,本试验期间,不同处理的 $F_v$ 变化存在明显差异,6月至9月几种处理的 $F_v$ 均呈下降趋势。 $F_v$ 反映了PSII反应中心活性状态<sup>[25]</sup>,说明随着光照强度的降低,植株光系统活性变强,但在同一时期,开心形、篱壁形和主干形的 $F_v$ 变化最为明显,下降幅度明显大于对照。一般认为, $F_v$ 还可在一定程度上表征植物类囊体膜受损的程度, $F_v$ 减少量越多,表明其类囊体膜受损程度越轻<sup>[26]</sup>;对照植株叶片的 $F_v$ 高于同期整形改造处理的植株,暗示对照植株叶片PSII反应中心出现了可逆性失活或不可逆性破坏,PSII系统活性降低,其结果可能削弱叶片光合作用能力。在本试验条件下,各处理荧光曲线的特征位点J、I和P的荧光强度皆同O点的变化趋势一致,该结果与Wen等<sup>[27]</sup>的研究结果相似;对照植株的 $F_j$ 、 $F_i$ 和 $F_p$ 均高于同期的其他处理,说明整形改造处理改变了冠层叶片PSII反应中心的活性状况,加快了 $Q_A$ 向 $Q_B$ 的传递,减少了PSII受体侧 $Q_A$ 的积累量,同时快还原型的PQ库也相应增加,更有利于叶片光合作用的进



行<sup>[28]</sup>。

PSII是光合结构的重要组成部分,在光合作用的光能转换过程中起着重要作用。前人研究发现<sup>[19,29]</sup>,高温或强光可能会造成PSII反应中心可逆性失活,成为一个能量陷阱,能吸收光能但不能推动电子传递,一旦这一逆境解除,反应中心又会恢复活性,这种反应中心失活可能是植物自身避免光合结构受到损坏的一种保护机制<sup>[30]</sup>。此外,过弱光照也会对PSII产生不利影响<sup>[31]</sup>。本试验结果表明,不同处理植株叶片ABS/RC、DI<sub>o</sub>/RC和TR<sub>o</sub>/RC在6月至9月均呈下降趋势,而ET<sub>o</sub>/RC在6月至8月呈上升趋势,9月呈下降趋势,这可能由于重庆地区7、8月的高温和强光导致了植株PSII反应中心比活性的降低<sup>[29]</sup>;9月PSII反应中心比活性参数均减少,可能是由于9月份试验区出现的阴雨天气,光照强度明显减弱所致。过弱光照同样会使冠层叶片PSII反应中心活性受到影响,本试验结果与贾浩等<sup>[32]</sup>研究遮阴对‘保佳红’桃树叶快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响结果相似。本试验几种处理中,对照植株单位反应中心吸收、消耗的能量(ABS/RC、DI<sub>o</sub>/RC)均显著高于其他3种处理。各处理植株反映单位受光面积各种量子效率的荧光参数ABS/CS、TR<sub>o</sub>/CS和DI<sub>o</sub>/CS皆随着月份增加而呈降低的趋势,推测可能是7月和8月为重庆地区的最高温所致,在这种条件下,植物蒸腾作用增强,导致气孔关闭,叶片单位受光面积活性也相应降低而致使光合作用降低<sup>[33]</sup>。到9月,一般重庆地区阴雨天增多,光照减弱,植物吸收的光能及用于还原Q<sub>A</sub>的能力降低,只能通过降低单位面积的热耗散(DI<sub>o</sub>/CS)及增加单位面积有活性反应中心的数量(RC/CS)来缓解环境对其光合作用的影响。在重庆地区高温高湿的夏季,对照植株叶片单位受光面积吸收、捕获及热耗散量子效率(ABS/RC、TR<sub>o</sub>/RC及DI<sub>o</sub>/CS)相对于开心形、篱壁形和主干形均有所增加,而ET<sub>o</sub>/CS却有所降低,推测可能是处于郁闭状态的对照植株叶片部分反应中心失活或裂解后(RC/CS降低),使剩余的有活性的反应中心负担加重,从而迫使剩余的有活性反应中心效率提高,加大耗散了电子传递链中的能量(DI<sub>o</sub>/CS增加)。

在“JIP-test”参数中, $\Psi_o$ 、 $\phi_{E_o}$ 、 $\phi_{P_o}$ 和 $\phi_{D_o}$ 为4个反映能量分配状况的荧光参数。在本试验过程中, $\Psi_o$ 、 $\phi_{E_o}$ 、 $\phi_{P_o}$ 均随月份增加呈上升趋势,而 $\phi_{D_o}$ 则呈下降趋

势,可能由于夏、秋梢的抽生和生长,冠层光照强度相应降低,而使植株叶片增大有活性反应中心的开放程度,调整能量在PSII反应中心分配的比率,即提高最大光化学效率( $\phi_{P_o}$ )和用于电子传递的量子比率( $\phi_{E_o}$ ),降低了用于热耗散的量子比率( $\phi_{D_o}$ );对照植株的 $\phi_{P_o}$ 和 $\phi_{D_o}$ 与整形改造处理差异不大,但 $\Psi_o$ 、 $\phi_{E_o}$ 明显小于整形改造处理,表明整形改造处理虽对最大光化学效率( $\phi_{P_o}$ )和热耗散的量子比率( $\phi_{D_o}$ )没有显著影响,但可显著促进叶片PSII有活性反应中心的开放程度,提高树体叶片吸收的光能用于电子传递的概率<sup>[8]</sup>。

PSII原初光化学反应主要是由PSII的供体侧与受体侧参与的一系列相关的电子传递链进行的。在外界环境发生改变时,O-J-I-P曲线会发生相应变化来反映外界环境对植物PSII供体侧与受体侧的影响情况,因此,可以从PSII原初光化学反应的角度来解释植物受到胁迫时的响应<sup>[34]</sup>。本试验各处理植株叶片的荧光动力学曲线上K、J点的相对可变荧光( $W_k$ 和 $V_j$ )在6月最高,随后的几个月呈下降趋势,而 $\Psi_o$ 和 $\phi_{E_o}$ 则相反,在6月为最小值,说明在高光强的6月,植株叶片受到了光抑制,其OEC受到伤害,使得PSII受体侧Q<sub>A</sub><sup>-</sup>大量积累,同时阻碍了受体侧Q<sub>A</sub>下游的电子传递链将电子传递给Q<sub>B</sub><sup>[6]</sup>。7月和8月,由于夏、秋梢的抽生和生长,冠层枝叶量有所增加,因此光合有效辐射相对于6月有所降低,致使有活性反应中心关闭的程度降低( $V_j$ ),同时减缓Q<sub>A</sub>被还原的速率( $M_o$ ),但相对于6月,7月和8月温度呈上升趋势,叶片在受到热胁迫时,PSII受体侧慢还原型PQ库( $V_i$ )增加,OEC受到伤害程度( $W_k$ )增加,D<sub>1</sub>蛋白降解加剧,结果使电子传递体,特别是Q<sub>B</sub>易从蛋白复合体脱落,造成受体库的容量( $S_m$ )减小<sup>[31]</sup>,同时Q<sub>A</sub>的还原次数(N)下降。可推测,整形改造处理后植株的OEC伤害程度可得以降低,有活性反应中心开放程度可能增加,PSII反应中心受体侧PQ库增大。表明合理的树形可缓解高光强或高温对光系统的胁迫,提高光合系统自身的保护能力,从而提升光合效率,增强树体营养,可为果树优质高产奠定基础<sup>[35]</sup>。

光化学反应是PSII和PSI协同完成的结果,要获得高效的光合作用,除了提高PSII的效率,PSI效率的提高同等重要<sup>[36]</sup>。7月和8月,本试验不同处理冠层叶片PSI相关荧光参数皆呈下降趋势,该结果与李鹏民<sup>[8]</sup>研究快速叶绿素荧光诱导动力学在高温



胁迫中的应用结果相似。在试验测定的各个时期,开心形、篱壁形和主干形植株叶片的PSI相关荧光参数均高于同期的对照,表明整形改造处理可缓解高温高湿环境对PSI的胁迫作用,增强PSII和PSI之间的协调性。性能指数(PI)是反映光化学反应效率的一个重要指标<sup>[37]</sup>。在试验测定的各阶段,开心形、篱壁形和主干形的 $PI_{abs}$ 、 $PI_{es}$ 和 $PI_{total}$ 呈上升趋势,且显著高于对照,说明合理的整形改造可提高叶片光合机构的性能,从而有利于叶片更高效率的合成更多植株生长发育所需的营养物质。

### 3.4 整形改造对植株产量及果实品质的影响

本研究发现,整形改造处理后,‘奥林达’夏橙单株产量及果实品质都得到了明显提高,这与树体冠层微域环境的改善有密不可分的关系,通过整形改造,改善了树冠内通风透光状况,提高了冠内各部位叶片的光合效率,促进树体有机物质的积累和可移动营养元素向果实的运转,从而提高了植株产量和果品质量<sup>[38]</sup>。

## 4 结 论

郁闭树形经过整形改造后,冠层微生态重要因子即光合有效辐射状况,树体整体的光合色素含量、光合结构性能、光合效率等都有极大的提升,明显改善改善了植株单株产量及果实品质。而果树叶片营养及光合作用强度除受光照影响外,还与树体其他微域环境因子密切相关,如冠层温度、湿度、通风状况等,而有关不同的整形改造处理与这些因子的相互关系和互相影响,有待进一步研究。

### 参考文献 References :

- [1] 戴宏芬,邱燕萍,袁沛元,凡超. 间伐回缩修剪对荔枝叶片光合和蒸腾作用的影响[J]. 果树学报, 2016, 33(6): 701-708.  
DAI Hongfen, QIU Yanping, YUAN Peiyuan, FAN Chao. Effects of tree thinning and heavy pruning on leaf photosynthesis and transpiration in litchi[J]. Journal of Fruit Science, 2016, 33(6): 701-708.
- [2] 成果,陈立业,王军,陈武,陈振文. 2种整形方式对‘赤霞珠’葡萄光合特性及果实品质的影响[J]. 果树学报, 2015, 32(2): 215-224.  
CHENG Guo, CHEN Liye, WANG Jun, CHEN Wu, ZHANG Zhenwen. Effect of training system on photosynthesis and fruit characteristics of Cabernet Sauvignon[J]. Journal of Fruit Science, 2015, 32(2): 215-224.
- [3] 何凤梨,王飞,魏钦平,王小伟,张强. 桃树冠层相对光照分布与果实产量品质关系的研究[J]. 中国农业科学, 2008, 41(2): 502-507.  
HE Fengli, WANG Fei, WEI Qiping, WANG Xiaowei, ZHANG Qiang. Relationship between distribution of relative light intensity in canopy and yield and quality of peach fruit[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(2): 502-507.
- [4] KAUTSKY H, HIRSCH A. Neue versuche zur kohlen säureassimilation[J]. Naturwissenschaften, 1931, 19(48): 964-964.
- [5] STRASSER R J, SRIVASTAVA A. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. Photochem Photobiol, 1995, 61(1): 32-42.
- [6] ALLAKHVERDIEV SI, NISHIYAMA Y, MIYAIRI S, YAMAMOTO H, INA-GAKI N, KANESAKI Y, MURATA N. Salt stress inhibits the repair of photodamaged photosystem II by suppressing the transcription and translation of psbA genes in Synechocystis [J]. Plant Physiology, 2002, 130(3): 1443-1453.
- [7] STRASSER R J, TSIMILLI-MICHAEL M, SRIVASTAVA A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient[J]. Springer Netherlands, 2004, 19: 321-362.
- [8] 李鹏民. 快速叶绿素荧光诱导动力学在植物逆境生理研究中的应用[D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.  
LI Pengmin. Application of chlorophyll a fluorescence transient in study of plant physiology under stress conditions[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2007.
- [9] 李学柱. 柑桔的整形修剪[M]. 重庆: 重庆出版社, 1990.  
LI Xuezhong. Shaping and pruning of citrus[M]. Chongqing: Chongqing Press, 1990.
- [10] 魏钦平,鲁初强,张显川,王小伟,高照全,刘军. 富士苹果高干开心形光照分布与产量品质的关系研究[J]. 园艺学报, 2004, 31(3): 291-296.  
WEI Qiping, LU Renqiang, ZHANG Xianchuan, WANG Xiaowei, GAO Zhaoquan, LIU Jun. Relationships between distribution of relative light intensity and yield and quality in different tree canopy shapes for ‘Fuji’ apple[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2004, 31(3): 291-296.
- [11] 张继祥,魏钦平,张静,王连新,孙协平,王翠玲,宋凯. 利用冠层分析仪测算苹果园叶面积指数及其可靠性分析[J]. 园艺学报, 2010, 37(2): 185-192.  
ZHANG Jixiang, WEI Qiping, ZHANG Jing, WANG Lianxin, SUN Xieping, WANG Cuiling, SONA Kai. Leaf area index estimated with plant canopy analyzer in apple orchards and analysis of its reliability[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2010, 37(2): 185-192.
- [12] 李鹏民,高辉远,Strasser R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559-566.  
LI Pengmin, GAO Huiyuan, STRASSER R J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Bi-

- ology, 2005, 31(6): 559-66
- [13] CHO M A, SKIDMORE A K. A new technique for extracting the red edge position from hyperspectral data: The linear extrapolation method[J]. Remote Sensing of Environment, 2006, 101(2): 181-193.
- [14] SUSPLUGAS S, SRIVASTAVA A, STRASSER R J. Changes in the photosynthetic activities during several stages of vegetative growth of *Spirodela polyrhiza*: effect of chromate[J]. Journal Plant Physiol, 2000, 157(5): 503-512.
- [15] 李芳东. 冷凉地区生草制苹果园水分与光能利用特性及调控机制研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2013.
- LI Fangdong. Study on moisture and light utilization characteristics and regulation mechanism of sod-culture apple orchard in cool area[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2013.
- [16] APPENROTH K J, STÖCKEL J, SRIVASTAVA A, STRASSER R J. Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements[J]. Environmental Pollution, 2001, 115(1): 49-64.
- [17] WILLAUME M, LAURI P É, SINOQUET H. Light interception in apple trees influenced by canopy architecture manipulation[J]. Trees, 2004, 18(6): 705-713.
- [18] 李亚兵, 毛树春, 冯璐, 韩迎春, 王国平, 范正义, 孙恩虹. 基于地统计学的棉花冠层光合有效辐射空间分布特征[J]. 农业工程学报, 2012, 28(22): 200-206.
- LI Yabing, MAO Shuchun, FENG Lu, HAN Yingchun, WANG Guoping, FAN Zhengyi, SHUN Enhong. Spatial distribution characteristics of photosynthetic active radiation in cotton canopy based on geo-statistics[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering (Transactions of the CSAE), 2012, 28(22): 200-206.
- [19] HIGASHIDE T. Light interception by tomato plants (*Solanum lycopersicum*) grown on a sloped field[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2009, 149(5): 756-762.
- [20] 韩春丽, 孙中海, 王艳, 张向男. 不同光强对纽荷尔脐橙叶片 PS II 功能和光能分配的影响[J]. 果树学报, 2008, 25(1): 40-44.
- HAN Chunli, SUN Zhonghai, WANG Yan, ZHANG Xiangnan. Effects of different light intensity on the PS II functions and absorbed light allocation in Newhall navel orange leaves[J]. Journal of Fruit Science, 2008, 25(1): 40-44.
- [21] 唐钢梁, 李向义, 林丽莎, 李磊, 鲁建荣. 短期环割对骆驼刺气孔导度及叶绿素荧光的影响[J]. 生态学报, 2014, 34(23): 6817-6827.
- TANG Gangliang, LI Xiangyi, LIN Lisha, LI Lei, LU Jianrong. Effect of short-term girdling on stomatal conductance and chlorophyll fluorescence in *Alhagi sparsifolia*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(23): 6817-6827.
- [22] 彭镜波. 果树栽培学各论(南方本) [M]. 北京: 中国农业出版社, 1999: 38-43, 74-79.
- PENG Jingbo. Theory of the cultivation of fruit trees (Southern Edition) [M]. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1999: 38-43, 74-79.
- [23] SYVERTSEN J P. Light acclimation in citrus leaves. II. CO<sub>2</sub> assimilation and light, water, and nitrogen use efficiency[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1984, 109(6): 812-817.
- [24] 魏海蓉, 宗晓娟, 谭钺, 王甲威, 张道辉, 陈新, 徐丽, 刘庆忠. 温室弱光条件下樱桃砧木幼苗移栽到自然光下的光合和荧光特性研究[J]. 果树学报, 2014, 31(S1): 78-83.
- WEI Hairong, ZONG Xiaojuan, TAN Yue, WANG Jiawei, ZHANG Daohui, CHEN Xin, XU Li, LIU Qing-zhong. Studies on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of sweet cherry rootstock seedlings transplanted from lowlight-grown in greenhouse to sunlight[J]. Journal of Fruit Science, 2014, 31(S1): 78-83.
- [25] 李林光, 李芳东, 王颖, 王玉霞, 李慧峰, 杨建明, 张志宏. 苹果四倍体品种叶绿素荧光参数的日变化[J]. 果树学报, 2011, 28(1): 129-133.
- LI Linguang, LI Fangdong, WANG Ying, WANG Yuxia, LI Hui-feng, YANG Jianming, ZHANG Zhihong. Diurnal changes in chlorophyll fluorescence parameters of tetraploid apple[J]. Journal of Fruit Science, 2011, 28(1): 129-133.
- [26] 范苓, 段伟, 程杰山, 李绍华, 王利军, 刘国杰. 水杨酸对高温胁迫下及恢复期间葡萄幼苗叶片光合机构 PS II 的影响[J]. 果树学报, 2009, 26(5): 623-627.
- FAN Ling, DUAN Wei, CHENG Jieshan, LI Shaohua, WANG Lijun, LIU Guojie. Effects of salicylic acid on photosynthetic apparatus PS II in leaves of young grape plants under heat stress and during the recovery period from stress[J]. Journal of Fruit Science, 2009, 26(5): 623-627.
- [27] WEN X, GONG H, LU C. Heat stress induces a reversible inhibition of electron transport at the acceptor side of photosystem II in a cyanobacterium *Spirulina platensis*[J]. Plant Science, 2005, 168(6): 1471-1476.
- [28] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 王琳, 贾文锁. 胡杨异形叶叶绿素荧光特性对高温的响应[J]. 生态学报, 2011, 31(9): 2444-2453.
- WANG Hanzhen, HAN Lu, XU Yali, WANG Lin, JIA Wensuo. Response of chlorophyll fluorescence characteristics of *Populus euphratica* heteromorphic leaves to high temperature [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(9): 2444-2453.
- [29] 艾军勇, 张道勇, 牟书勇, 潘响亮. EDTA 对波士顿蕨吸收 Hg 的影响及其光合响应[J]. 应用与环境生物学报, 2011, 17(2): 219-222.
- AI Junyong, ZHANG DAO yong, MU Shuyong, PAN Xiangliang. Effect of EDTA on Accumulation and Translocation of Hg in *Nephrolepis exaltata* and Responses of Photosystem II [J]. Chinese Journal of Applied & Environmental Biology, 2011, 17(2): 219-222.
- [30] LEE H Y, HONG Y N, CHOW W S. Photoinactivation of photo-

- system II complexes and photoprotection by non-functional neighbours in *Capsicum annuum* L. leaves[J]. *Planta*, 2001, 212 (3): 332-342.
- [31] FU W, LI P, WU Y. Effects of different light intensities on chlorophyll fluorescence characteristics and yield in lettuce[J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 135: 45-51.
- [32] 贾浩, 郝建博, 曹洪波, 韩燕, 李丹, 陈海江. 遮荫对‘保佳红’桃树叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(9): 1861-1867.
- JIA Hao, HAO Jianbo, CAO Hongbo, HAN Yan, LI Dan, CHEN Haijiang. Effects of shading on fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of ‘Baojiahong’ peach leaves[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(9): 1861-1867.
- [33] 邱翠花, 计玮玮, 郭延平. 高温强光对温州蜜柑叶绿素荧光、D1 蛋白和 Deg1 蛋白酶的影响及 SA 效应[J]. *生态学报*, 2011, 31(13): 3802-3810.
- QIU Cuihua, JI Weiwei, GUO Yanping. Effects of high temperature and strong light on chlorophyll fluorescence, the D1 protein, and Deg1 protease in satsuma mandarin, and the protective role of salicylic acid[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31 (13): 3802-3810.
- [34] 陈丽, 王振兴, 艾军, 许培磊, 秦红艳, 赵滢, 刘迎雪, 焦竹青, 沈育杰. 干旱胁迫对山葡萄左山二幼苗叶片光系统 II 活性的影响[J]. *果树学报*, 2011, 28(6): 977-983.
- CHEN Li, WANG Zhenxing, AI Jun, XU Peilei, ZHAO Ying, LIU Yingxue, JIAO Zhuqing, SHEN Yujie. Effects of drought stress on activities of photosystems II in leaves of young plants of amur grape Zuoshan 2[J]. *Journal of Fruit Science*, 2011, 28 (6): 977-983.
- [35] 马志航. 龙眼郁闭树改造及综合管理研究[D]. 南宁: 广西大学, 2014.
- MA Zhihang. Research on transformation of closed longan tree and integrated management[D]. Nanning: Guangxi University, 2014.
- [36] 姚广, 王鑫, 高辉远, 张立涛, 部建雯. 盐胁迫对高羊茅叶片光系统活性的影响[J]. *中国草地学报*, 2009, 31(2): 46-52.
- YAO Guang, WANG Xin, GAO Hhuiyuan, ZHANG Litao, BU Jianwen. Effects of salt-stress on photosystem activity in leaves of *Festuca arundinacea*[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2009, 31 (2): 46-52.
- [37] TSMILLI-MICHAEL M, STRASSER R J. *In vivo* assessment of stress impact on plant's vitality: applications in detecting and evaluating the beneficial role of mycorrhization on host plants [M]// *Mycorrhiza*. Springer Berlin Heidelberg, 2008: 679-703.
- [38] 张显川, 高照全, 付占方, 方建辉, 李天红. 苹果树形改造对树冠结构和冠层光合能力的影响[J]. *园艺学报*, 2007, 34(3): 537-542.
- ZHANG Xianchuan, GAO Zhaoquan, FU Zhanfang, FANG Jianhui, LI Tianhong. Influences of tree form reconstruction on canopy structure and photosynthesis of apple[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34(3): 537-542.