

DOI:10.12171/j.1000-1522.20180437

生长延缓剂对板栗叶片解剖结构及 非结构性碳水化合物的影响

张亦弛 郭素娟 孙传昊

(北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要:【目的】探究叶面喷施植物生长延缓剂对6年生板栗树叶片解剖结构及非结构性碳水化合物与叶片解剖结构的变化对非结构性碳水化合物含量的影响,为植物生长延缓剂在板栗生长调控中的应用提供理论依据。【方法】以板栗‘燕山早丰’为试验材料,研究分别喷施不同质量浓度的多效唑、矮壮素、烯效唑对板栗叶片非结构性碳水化合物的作用及对叶片形态解剖结构的影响。【结果】(1)多效唑、矮壮素和烯效唑能提高板栗叶片角质层厚度,上角质层最厚可达5.46 μm ,为90 mg/L 烯效唑处理,下角质层最厚可达1.76 μm ,为60 mg/L 烯效唑处理;(2)除60 mg/L 烯效唑处理外,其余处理均能增加叶片、栅栏组织厚度,叶片、栅栏组织厚度增加效果最显著的为100 mg/L 多效唑处理;(3)3种延缓剂均能增加叶片栅海比值,栅海比最高可达1.52,为90 mg/L 烯效唑处理;(4)除60 mg/L 烯效唑处理外,其余处理均能有效增加板栗叶片非结构性碳水化合物含量,在处理120 d增加的最为显著。【结论】在板栗花芽分化期对叶面分别喷施多效唑、矮壮素和烯效唑能影响板栗叶片解剖结构,从而提高板栗对光能的捕获,增强其光合作用,其中100 mg/L 多效唑的效果最好。多效唑、矮壮素和烯效唑能有效促进板栗叶片内非结构性碳水化合物的生成,本研究中60~90 mg/L 烯效唑的效果最佳,延缓剂使得叶片解剖结构改变,从而增强了叶片光合作用,导致叶片同化物增多,进而提高叶片非结构性碳水化合物含量。

关键词: 板栗; 延缓剂; 解剖结构; 非结构性碳水化合物

中图分类号: S718.43; S664.2 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2020)01-0046-08

引文格式: 张亦弛, 郭素娟, 孙传昊. 生长延缓剂对板栗叶片解剖结构及非结构性碳水化合物的影响[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(1):46-53. Zhang Yichi, Guo Sujuan, Sun Chuanhao. Effects of growth retardants on anatomy and non-structural carbohydrates of chestnut leaves[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(1): 46-53.

Effects of growth retardants on anatomy and non-structural carbohydrates of chestnut leaves

Zhang Yichi Guo Sujuan Sun Chuanhao

(Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] The purpose of this study was to investigate the effects of plant growth retardants on the leaf anatomy and non-structural carbohydrates of chestnut saplings, and the effects of leaf anatomical changes on non-structural carbohydrate content, in order to provide a theoretical basis for the application of plant growth retardants in the regulation of chestnut growth. [Method] In this experiment, chestnut (*Castanea*) cultivar ‘Yanshanzaofeng’ was taken as the experimental material, and exposed to different concentrations of paclobutrazol, chlormequat and uniconazole, then the anatomy and non-structural carbohydrates of the leaf were analysed. [Result] (1) Paclobutrazol, chlormequat and uniconazole could

收稿日期: 2019-01-01 修回日期: 2019-06-11

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFD1001604), “十二五”科技支撑专项(2013BAD140B0402)。

第一作者: 张亦弛。主要研究方向: 林木种苗培育理论与技术研究。Email: 17610618590@163.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路35号北京林业大学林学院。

责任作者: 郭素娟, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 林木种苗培育理论与技术、经济林(果树)培育与利用研究。Email: gwangzs@263.net 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

increase the thickness of the cuticle of chestnut leaves. The maximum thickness of the upper cuticle was 5.46 μm treated with 90 mg/L uniconazole, and the thickness of the lower cuticle was 1.76 μm treated with 60 mg/L uniconazole; (2) except for treatment with 60 mg/L uniconazole, the other treatments could increase the thickness of leaves and palisade tissue. The most significant effects of leaf and palisade tissue thickness were 100 mg/L paclobutrazol treatments; (3) three kinds of retardants could increase the palisade to sponge tissue ratio, it was up to 1.52, which was treated with 90 mg/L uniconazole; (4) except 60 mg/L uniconazole treatment, the other treatments could effectively increase the non-structural carbohydrate content of chestnut leaves, the increase of non-structural carbohydrate content was most significant at 120 days after treatment. [Conclusion] Spraying paclobutrazol, chlormequat and uniconazole on the leaf surface in the period of chestnut flower buds could affect the anatomy of chestnut leaves, thereby enhancing the photosynthesis of chestnut, and the best treatment was 100 mg/L paclobutrazol. Paclobutrazol, chlormequat and uniconazole could effectively increase the non-structural carbohydrates content of chestnut leaves, and 60–90 mg/L of uniconazole was the best treatment. Due to the application of retardants, the leaf anatomy changed the photosynthesis of the leaves, which increased the assimilation, and it made the non-structural carbohydrate content of the leaves increase.

Key words: chestnut; retardant; anatomy; non-structural carbohydrate

植物生长调节剂可分为三大类,即植物生长促进剂、植物生长延缓剂和植物生长抑制剂^[1],用于控制树体营养生长的生长延缓剂有多效唑(PP₃₃₃)、烯效唑(S3307)、矮壮素(CCC)等,并大量运用于农林业生产栽培中,调控植物碳水化合物的代谢与分配,以调节植株的生长^[2–3]。碳水化合物可分为结构性碳水化合物(structural carbohydrate, SC)和非结构性碳水化合物(non-structure carbohydrate, NSC),非结构性碳水化合物主要包括蔗糖、淀粉、葡萄糖等,是植物生长过程中所必须的重要物质。有研究表明 PP₃₃₃、S3307 和 CCC 能显著提高植物非结构性碳水化合物含量^[4–6]。光合作用是植物体内有机物质合成、能量贮存与转化的基础,是植物生产力高低的决定性因素,而叶片是植物进行光合作用的主要器官,叶片的解剖结构与植物的光合效率密切相关^[7–8]。有研究表明光合速率与叶片表皮细胞厚度、栅栏组织、叶片厚度呈正相关,且叶片栅栏组织越厚,越有利于光能的捕获,有效提高叶片光合作用速率^[9–10]。PP₃₃₃ 能增加轮台白杏(*Armeniaca vulgaris*)叶片和栅栏组织厚度、栅栏组织和海绵组织比值也显著增加^[11], PP₃₃₃ 和 CCC 能增加黄连木(*Pistacia chinensis*)叶片、上下表皮细胞厚度并提高栅栏组织和海绵组织比值,从而提高叶片对光能的捕获^[12]。

板栗(*Castanea mollissima*)是经济栽培种,属于壳斗科(Fagaceae)栗属(*Castanea*),是我国重要外贸出口果品,营养丰富,富含淀粉、蛋白质和人体必需的多种氨基酸、维生素、微量元素等^[13]。板栗耐贫瘠,抗灾能力强,在不宜生长粮食作物的贫瘠地区种植板栗,是充分利用土地资源的途径之一^[14]。板栗

品种‘燕山早丰’(*C. mollissima* cv. ‘Yanshanzaofeng’)结果能力良好,是唐山市迁西县主栽品种之一^[15–16]。植物生长延缓剂能否通过调节叶片结构以影响板栗叶片内含物变化,从而影响板栗叶片光合作用,能否提高板栗叶片内非结构性碳水化合物含量以及促进板栗的碳供应值得研究,且相关研究目前未见报道。本试验通过在 6 年生板栗花芽分化期叶面喷施不同质量浓度的 PP₃₃₃、CCC、S3307,研究其对板栗叶片解剖结构及非结构性碳水化合物的影响,探讨板栗叶片解剖结构的变化对非结构性碳水化合物含量的影响,以期延缓剂在板栗调控中的实际应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于河北省唐山市迁西县。地理坐标为 39°57′~40°27′ N, 118°06′~118°37′ E 之间,属暖温带大陆性季风气候,年平均气温 10.1 °C,最冷月平均气温 -6.5 °C,最热月平均气温 25.4 °C。年平均降水量 817 mm,其中 5—10 月降雨量为 657.6 mm,占全年降水量的 88%。年平均相对湿度 59%,年平均无霜期 176 d,全年日照 2 581.5 h,日照充足。该地属于低山丘陵区,土壤质地为沙壤土, pH 为 6.44。

1.2 试验设计

15% 多效唑(PP₃₃₃)可湿性粉剂、50% 矮壮素(CCC)水剂、5% 烯效唑(S3307)可湿性粉剂为本试验所用延缓剂,均由四川国光农化股份有限公司生产, PP₃₃₃ 质量浓度设置为 100、200、300 mg/L; CCC 为 100、200、300 mg/L; S3307 为 30、60、90 mg/L,以清

水作为对照(CK)。以6年生板栗树为试验对象,采用完全随机区组试验设计,单株为1个小区,每个处理设5个重复。于2017年5月初,在试验样地内标记健康并且长势较为一致的板栗树,在天气晴朗无风的早晨进行整株喷施,每株喷施相同体积延缓剂,共喷施1次。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 叶片解剖及观察方法

于处理后第90天,选择不同处理板栗树体外围东、南、西、北4个方向的结果枝中部无病虫害、无损伤、完全展开的成熟叶片,多点混合进行取样,每株植株取10片,每个处理共取50片,在叶片基部,避开主脉处用直径0.5 cm的打孔器取样,每个处理共取100个样,立即投入FAA固定液(50%酒精90 mL+冰醋酸5 mL+40%甲醛5 mL)中进行固定,样品采用石蜡包埋切片法制片,系列梯度酒精脱水,二甲苯透明,包埋后使用Lei-ca RM2265型切片机切片,番红-固绿法染色,中性树胶封片,每个处理制作20个切片,在光学显微镜(Olympus BX-51型)下观察拍照,测定相应指标(叶厚、上下角质层厚、上下表皮厚、栅栏组织厚、海绵组织厚),每张切片重复测量5次。

1.3.2 叶片非结构性碳水化合物

分别于处理后第30、60、90、120天的早上09:00—10:00随机选择试验树树冠外围4个方向(东、南、西、北)中部结果枝上健康无损伤的叶片,每株树多点混合取20片叶片,每个处理共取100片,立即置于冰盒中带回实验室进行冲洗,顺序为自来水、0.1%洗涤剂、自来水、去离子水,洗后置于烘箱

中,在105℃下杀青30 min后80℃烘干至恒质量,用不锈钢粉碎机粉碎后,密封于样品袋中待测。可溶性糖、淀粉含量使用蒽酮比色法测定^[17]。

1.4 数据统计与分析

采用Microsoft Excel 2010和SPSS 19.0软件对数据进行统计和分析,使用单因素方差分析(One-way ANOVA)和Duncan法比较不同处理组数据间的差异,显著性水平设定为0.05,采用SigmaPlot 12.5作图。

2 结果与分析

2.1 延缓剂及其质量浓度对板栗叶片解剖结构的影响

由表1可知,不同质量浓度的不同延缓剂对板栗叶片角质层和表皮细胞厚度有不同程度的影响。各浓度延缓剂使上下角质层较对照(清水)表现出不同程度的增厚,角质层厚度随CCC质量浓度的增加呈先上升后下降的趋势,而随PP₃₃₃质量浓度的增加变化则相反,上角质层随S3307浓度增加而减小;各处理中,上角质层增厚最为显著的是90 mg/L的S3307处理($P < 0.05$),厚度达5.46 μm,下角质层增厚最为显著的是60 mg/L S3307处理($P < 0.05$),厚度达1.76 μm;200 mg/L PP₃₃₃处理对角质层厚度无显著影响($P > 0.05$)。各浓度延缓剂均使表皮细胞较对照有不同程度增厚,100 mg/L PP₃₃₃处理使上下表皮细胞增厚最为显著($P < 0.05$),较对照分别增加了37.78%、38.49%;随着PP₃₃₃浓度增加,上表皮细胞厚度逐渐减小,而下表皮细胞则表现为先下降后上升的趋势;随CCC质量浓度增加,表皮细胞厚度呈先上升后下降的趋势,其中增厚最为显著的是

表1 延缓剂及其质量浓度对板栗叶片角质层和表皮细胞的影响

Tab. 1 Effects of plant growth retardants on cuticle and epidermal cell of chestnut leaves

延缓剂 Retardant	质量浓度 Mass concentration/ (mg·L ⁻¹)	角质层厚度 Thickness of cuticle/μm		表皮细胞厚度 Thickness of epidermal cell/μm	
		上表皮 Upper epidermis	下表皮 Lower epidermis	上表皮 Upper epidermis	下表皮 Lower epidermis
PP ₃₃₃	100	3.28 ± 0.13cd	1.69 ± 0.18ab	30.34 ± 1.88a	8.42 ± 0.86a
	200	3.27 ± 0.42cd	1.20 ± 0.20dc	23.74 ± 1.25def	7.39 ± 0.54bc
	300	3.96 ± 0.21b	1.38 ± 0.09bc	23.08 ± 1.56f	7.66 ± 0.26ab
CCC	100	3.68 ± 0.51bc	1.34 ± 0.14c	23.56 ± 2.06ef	7.11 ± 0.90bcd
	200	3.88 ± 0.16b	1.37 ± 0.24bc	28.90 ± 2.48ab	7.44 ± 0.62bc
	300	3.26 ± 0.36cd	1.29 ± 0.39c	25.89 ± 1.68cd	6.42 ± 0.44de
S3307	30	3.82 ± 0.31b	1.27 ± 0.11c	25.76 ± 1.88cde	7.33 ± 0.85bc
	60	3.73 ± 0.42b	1.76 ± 0.25a	26.56 ± 1.29c	6.59 ± 0.38cde
	90	5.46 ± 0.26a	1.40 ± 0.36bc	26.97 ± 1.75bc	6.72 ± 0.63cde
CK	0	2.94 ± 0.15d	0.96 ± 0.10d	22.02 ± 1.97f	6.08 ± 0.27e

注:数据为平均值±标准差;同列不同字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。Notes: data are mean ± standard deviation; different letters in the same column indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). The same below.

200 mg/L CCC 处理 ($P < 0.05$), 上下表皮细胞厚度分别较对照增加 31.24%、22.37%; 随 S3307 质量浓度增加, 上表皮细胞厚度逐渐增加, 下表皮细胞厚度变化与 PP₃₃₃ 处理组相同; S3307 处理组中, 上表皮细胞最厚达 26.97 μm , 为 90 mg/L 处理, 除 30 mg/L 处理外, 其余处理对下表皮细胞厚度无显著影响。

由表 2 可知, 3 种延缓剂对叶片厚度有不同程度的影响, 随 PP₃₃₃ 和 S3307 质量浓度的增加, 叶片厚度呈先下降后上升的变化趋势, 而 CCC 处理组的变化则相反。所有处理组中, 叶片增厚效果最为显著的是 100 mg/L PP₃₃₃ 处理组, 相比于对照增加了 25.27%, 厚度高达 201.03 μm ; 60 mg/L S3307 处理使叶片厚度显著减小, 叶片厚度低至 145.11 μm ; 除 60 mg/L S3307 处理使叶片栅栏组织厚度显著减小外, 其余各延缓剂处理均使叶片栅栏组织厚度显著增加, 其中 300 mg/L PP₃₃₃ 处理组的叶片厚度最大, 为 89.89 μm ,

相较于对照增加了 29.69%; CCC 处理组随质量浓度增加, 栅栏组织厚度减小, 而 PP₃₃₃ 和 S3307 处理组则表现为先下降后上升的趋势。各质量浓度延缓剂对海绵组织的厚度影响不同, 各处理组海绵组织厚度减小最显著的为 60 mg/L 的 S3307 处理, 相比对照减小了 16.88%, 为 48.37 μm ; 海绵组织厚度增加最为显著的是 300 mg/L PP₃₃₃ 处理, 相较于对照增加了 18.82%, 为 69.14 μm 。随着 CCC 质量浓度的增加, 海绵组织厚度呈减小趋势, 而 PP₃₃₃ 和 S3307 处理随质量浓度的增加则呈先下降后上升的趋势。除 200 mg/L 的 PP₃₃₃ 和 60 mg/L 的 S3307 处理对栅海比无显著影响外, 其余各浓度延缓剂处理均使栅海比显著增加, 最高可达 1.54, 较对照增加了 29.41% (100 mg/L CCC 处理); PP₃₃₃ 和 S3307 处理组随质量浓度增加栅海比呈先减小后增加的趋势, 而 CCC 处理则表现为逐渐下降的趋势。

表 2 延缓剂及其质量浓度对板栗叶片厚度、栅栏组织、海绵组织的影响

Tab. 2 Effects of plant growth retardants on palisade and spongy tissue of chestnut leaves

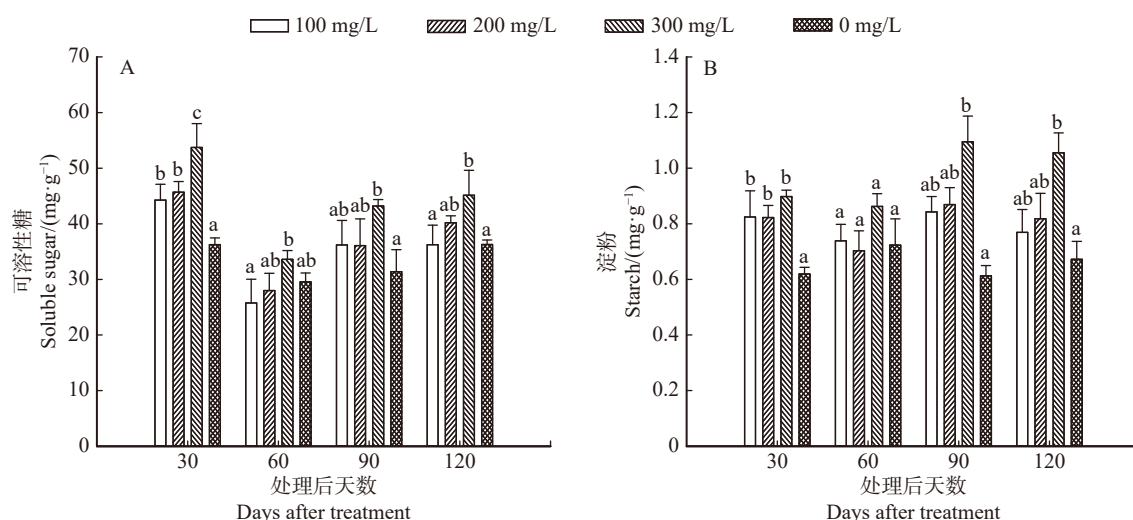
延缓剂 Retardant	质量浓度 Mass concentration/(mg·L ⁻¹)	叶片厚度 Thickness of leaf/ μm	栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue/ μm	海绵组织厚度 Thickness of spongy tissue/ μm	栅海比 The ratio of palisade to spongy tissue
PP ₃₃₃	100	201.03 $\pm$ 6.22a	88.71 $\pm$ 1.92a	67.72 $\pm$ 1.55a	1.31 $\pm$ 0.02cd
	200	176.96 $\pm$ 4.15cd	79.36 $\pm$ 2.94c	63.13 $\pm$ 1.88b	1.26 $\pm$ 0.03de
	300	198.58 $\pm$ 5.48a	89.89 $\pm$ 1.65a	69.14 $\pm$ 1.05a	1.30 $\pm$ 0.09cd
CCC	100	175.35 $\pm$ 3.43d	84.16 $\pm$ 1.22b	54.93 $\pm$ 2.92c	1.54 $\pm$ 0.08a
	200	179.04 $\pm$ 8.46cd	83.38 $\pm$ 2.71b	54.63 $\pm$ 3.33c	1.53 $\pm$ 0.12a
	300	161.43 $\pm$ 3.02e	73.96 $\pm$ 2.74d	50.69 $\pm$ 3.31d	1.46 $\pm$ 0.11ab
S3307	30	187.51 $\pm$ 4.63b	85.53 $\pm$ 2.47b	62.56 $\pm$ 4.14b	1.37 $\pm$ 0.11bc
	60	145.11 $\pm$ 3.32f	57.55 $\pm$ 3.54f	48.37 $\pm$ 0.94d	1.19 $\pm$ 0.06e
	90	182.48 $\pm$ 2.86bc	83.53 $\pm$ 2.31b	55.00 $\pm$ 2.98c	1.52 $\pm$ 0.08a
CK	0	160.48 $\pm$ 2.63e	69.31 $\pm$ 1.46e	58.19 $\pm$ 2.24c	1.19 $\pm$ 0.07e

2.2 延缓剂及其质量浓度对板栗叶片非结构性碳水化合物的影响

不同质量浓度 CCC 对板栗叶片的非结构性碳水化合物的影响程度不同。由图 1A 可知, 各浓度 CCC 处理的叶片可溶性糖含量随处理后时间延长均呈“V”字形变化趋势, 随质量浓度的增加叶片可溶性糖含量呈上升趋势, 300 mg/L 的 CCC 处理始终处于最高水平, 且差异显著, 处理后 30 d 达最高水平, 为 53.74 mg/g, 较对照增加了 48.21%, 且处理后 30 d, 各浓度 CCC 处理组中的叶片可溶性糖含量均显著高于对照。经 CCC 处理后的叶片淀粉含量随时间延长呈先下降后上升再下降的变化趋势(图 1B), 处理后 60 d, 淀粉含量随质量浓度的增加呈先下降后上升的趋势, 而其余时间均呈上升趋势, 300 mg/L

CCC 处理组显著高于对照组, 且始终处于最高水平, 处理后 90 d 淀粉含量高达 1.09 mg/g, 较对照增加了 77.81%, 处理后 30 d, 各浓度处理叶片淀粉含量均显著高于对照。

由图 2A 可知, 随处理后时间的延长, 300 mg/L PP₃₃₃ 处理组的叶片可溶性糖含量呈先上升后下降再上升的变化趋势, 而 100 mg/L PP₃₃₃ 处理变化则相反, 200 mg/L PP₃₃₃ 处理叶片可溶性糖含量随时间延长呈先下降后上升的趋势, 在处理 60 ~ 120 d, 各浓度处理叶片可溶性糖含量均高于对照, 最高达 53.85 mg/g, 较对照增加了 48.39%, 为 300 mg/L PP₃₃₃ 处理后 120 d; 200 mg/L PP₃₃₃ 在处理 30 ~ 60 d 及 120 d 时, 可溶性糖含量均显著高于对照。由图 2B 可知, 经 PP₃₃₃ 处理后的叶片淀粉含量随处理后时间



不同字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。Different letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). The same below.

图1 矮壮素及其质量浓度对板栗叶片非结构性碳水化合物的影响

Fig. 1 Effects of chlormequat and its mass concentration on non-structural carbohydrates in leaves of chestnut trees

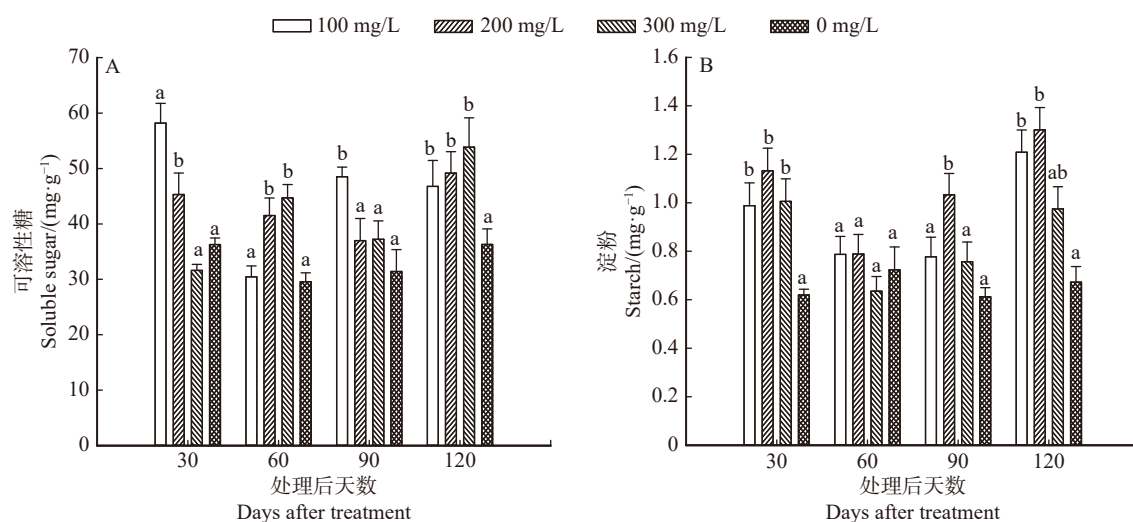


图2 多效唑及其质量浓度对板栗叶片非结构性碳水化合物的影响

Fig. 2 Effects of paclobutrazol and its mass concentration on non-structural carbohydrates in leaves of chestnut trees

延长呈“V 字形”变化趋势;随处理浓度的增加,叶片淀粉含量呈先上升后下降的趋势,200 mg/L PP₃₃₃ 处理始终处于最高水平,在处理后 120 d 达到最高,为 1.30 mg/g;各质量浓度的 PP₃₃₃ 处理后 30 d,淀粉含量均显著高于对照,各浓度 PP₃₃₃ 处理后 60 d 对叶片淀粉含量无显著影响。

由图 3A 可知,60 mg/L 和 90 mg/L 的 S3307 处理随时间延长,叶片可溶性糖含量呈逐渐上升的趋势,而 30 mg/L 处理则呈先下降后上升再下降的变化趋势;各处理在处理 60~120 d 叶片可溶性糖含量始终显著高于对照,60 mg/L 和 90 mg/L S3307 处理在处理 120 d,达到各自最高水平,分别为 49.17 mg/g、51.27 mg/g,较对照分别增加了 35.49%、41.28%。60 mg/L 的 S3307 处理随时间延长,叶片淀粉含量呈直线下降趋势(图 3B),30 mg/L 处理呈先

下降后上升再下降的变化趋势,90 mg/L 处理则呈先上升后下降的趋势;各浓度 S3307 处理叶片淀粉含量始终高于对照;各处理淀粉含量最高达 1.20 mg/g,为 90 mg/L S3307 处理后 90 d。

3 讨论

3.1 延缓剂及其质量浓度对板栗叶片解剖结构的影响

前人研究表明除温度、湿度、光照、二氧化碳浓度、土壤肥性等因素影响植物叶片净光合速率之外^[18-21],叶片解剖结构也是影响植物光合效率的因素之一,而植物生长延缓剂可通过影响植物叶片结构来提高植物的光合效率^[22-23]。植物的光合作用受到生长延缓剂的影响,以此调控光合产物的分配、物质代谢等生理过程,从而影响植物的生长发育^[24]。叶片是植

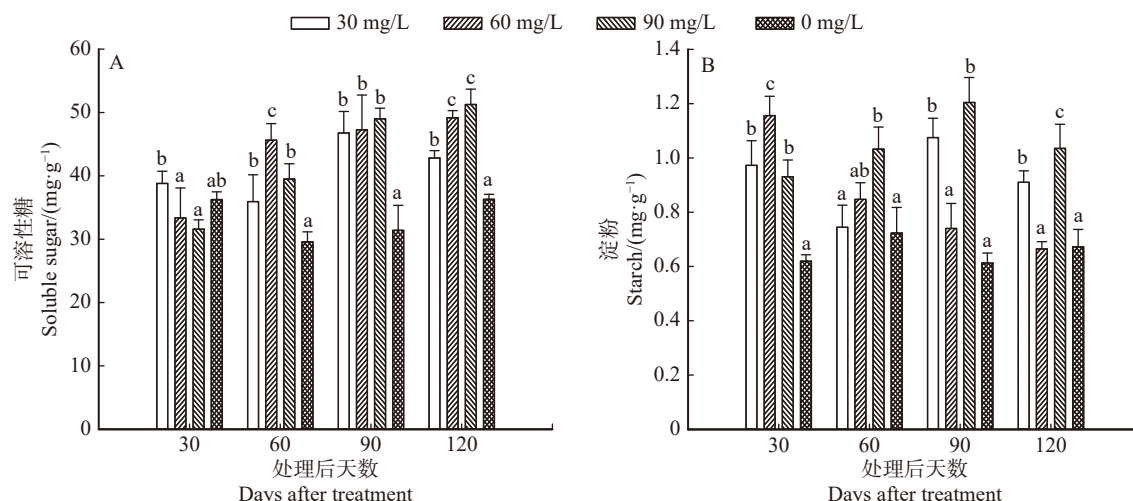


图3 烯效唑及其质量浓度对板栗叶片非结构性碳水化合物的影响

Fig. 3 Effects of uniconazole and its mass concentration on non-structural carbohydrates in leaves of chestnut trees

物进行光合作用的主要部位,其中,栅栏组织影响着植物对光能的吸收和利用^[25],发达的栅栏组织有利于组织细胞对CO₂的吸收,从而促进植物的光合作用^[26]。叶片栅栏组织越厚,叶绿素含量越高^[10,25],且发达的栅栏组织可有效利用衍射光进行光合作用,从而有利于光合作用的进行。栅海比值的增加,能够增加光的吸收量,提高光合作用^[27]。本研究结果表明,PP₃₃₃和CCC均对栅栏组织厚度有不同程度的促进作用,且显著提高叶片栅海比,从而有利于叶片对光能的捕获和吸收,这与前人在黄连木上的研究结果一致^[12]。有研究表明,喷施PP₃₃₃对木芙蓉(*Hibiscus mutabilis*)叶片表现出增厚效应^[28]。本试验中,除60 mg/L S3307处理外,其余处理均使叶片厚度增加,效果最为显著的是100 mg/L PP₃₃₃处理,叶片厚度的增加对净光合速率的提高有一定的积极作用^[29-30],同时,增强了叶储水能力,从而在一定程度上可防止蒸腾作用造成蒸汽压亏缺而不利于植物光合作用^[31]。本研究结果表明,3种植物生长延缓剂均能使上、下表皮角质层厚度增加,较厚的角质层有助于植物减少水分蒸腾,提高植物抗逆性,对上下角质层增厚效果最为显著的处理分别为90 mg/L和60 mg/L的S3307处理。有研究表明,S3307处理使得姜荷花(*Curcuma alismatifolia*)叶片的上下表皮细胞都变小。本试验中PP₃₃₃、CCC和S3307处理均使板栗叶片表皮细胞厚度增加。

3.2 延缓剂及其质量浓度对板栗叶片非结构性碳水化合物的影响

植物组织中NSC含量可衡量植物碳吸收与消耗的关系^[32],反映了可供植物生长利用的物质水平及碳供应状况^[33-34]。上述研究表明PP₃₃₃、CCC和S3307通过影响植物叶片结构,从而提高植物的光合作用,而光合作用的增强使得光合产物增多。有

研究表明,PP₃₃₃能显著提高毛竹非结构性碳水化合物含量^[6],可增加紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)叶片可溶性糖含量^[35]。本试验中,PP₃₃₃在处理30 d及处理后90~120 d,能增加板栗叶片非结构性碳水化合物含量,其中,300 mg/L PP₃₃₃处理效果最为显著。有研究结果表明,PP₃₃₃能显著提高板栗叶片可溶性糖和淀粉含量^[36]。CCC处理后120 d能显著增加叶片可溶性糖含量,这与在银杏叶片上的研究结果一致^[4],而有研究表明,CCC使单株梭梭(*Haloxylon ammodendron*)非结构性碳水化合物总量降低^[37],与本研究结果相反,不同植物的生理特性不同,这可能与植物对CCC的响应不同有关。不同质量浓度的S3307对板栗叶片的非结构性碳水化合物影响不同,60 mg/L S3307随着处理时间的延长,叶片淀粉含量呈直线下降的趋势,而30 mg/L和90 mg/L S3307处理能有效提高板栗叶片淀粉含量;处理后60 d,各浓度S3307能显著增加可溶性糖含量,其中效果最为显著的是90 mg/L处理。有研究表明,S3307能显著提高青钱柳(*Cyclocarya paliurus*)和金钱树(*Zamioculcas zamiifolia*)叶片内可溶性糖含量^[38-39]。60 mg/L S3307处理为何使板栗叶片淀粉含量下降还有待研究。

4 结 论

板栗花芽分化期在叶面分别喷施PP₃₃₃、CCC和S3307能影响板栗叶片解剖结构,从而提高板栗对光能的捕获,增强其光合作用,其中100 mg/L PP₃₃₃的效果最好。PP₃₃₃、CCC和S3307能有效增加板栗叶片内非结构性碳水化合物含量,本试验中60~90 mg/L S3307的效果最好。延缓剂使得叶片解剖结构改变,从而增强了叶片光合作用,导致叶片同化物增多,进而提高叶片非结构性碳水化合物含量。

参考文献

- [1] 张锋, 潘康标, 田子华. 植物生长调节剂研究进展及应用对策[J]. *现代农业科技*, 2012(1): 193-195.
Zhang F, Pan K B, Tian Z H. Research progress and application strategies of plant growth regulators[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2012(1): 193-195.
- [2] 张亦弛, 郭素娟, 孙传昊. 生长延缓剂对板栗枝条的促壮效应和叶片发育及生理的影响[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2019, 47(9): 79-89.
Zhang Y C, Guo S J, Sun C H. Effects of growth retardants on the branches growth, leaves development and physiology of chestnut[J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2019, 47(9): 79-89.
- [3] 宋海凤, 李绍才, 孙海龙, 等. 根施不同浓度多效唑对紫穗槐生长特性和相关生理指标的影响[J]. *植物生理学报*, 2015, 51(9): 1495-1501.
Song H F, Li S C, Sun H L, et al. Effects of soil-applied paclobutrazol on growth and physiological characteristics of *Amorpha fruticosa*[J]. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(9): 1495-1501.
- [4] 许锋, 张威威, 孙楠楠, 等. 矮壮素对银杏叶片光合代谢与萜内酯生物合成的影响[J]. *园艺学报*, 2011, 38(12): 2253-2260.
Xu F, Zhang W W, Sun N N, et al. Effects of chlorocholine chloride on photosynthesis metabolism and terpene trilactones biosynthesis in the leaf of *Ginkgo biloba*[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, 38(12): 2253-2260.
- [5] 闫艳红, 万燕, 杨文钰, 等. 叶面喷施烯效唑对套作大豆花后碳氮代谢及产量的影响[J]. *大豆科学*, 2015, 34(1): 75-81.
Yan Y H, Wan Y, Yang W Y, et al. Effect of spraying uniconazole on carbon and nitrogen metabolism and yield of relay strip intercropping soybean[J]. *Soybean Science*, 2015, 34(1): 75-81.
- [6] 杨丽芝, 潘春霞, 邵珊瑚, 等. 多效唑和干旱胁迫对毛竹实生苗活力、光合能力及非结构性碳水化合物化合物的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(6): 2082-2091.
Yang L Z, Pan C X, Shao S L, et al. Effects of PP₃₃₃ and drought stress on the activity photosynthetic characteristics and non-structural carbohydrates of *Phyllostachys edulis* seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(6): 2082-2091.
- [7] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2008: 58.
Pan R Z. Plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2008: 58.
- [8] 郑国琦, 张磊, 郑国保, 等. 不同灌水量对干旱区枸杞叶片结构、光合生理参数和产量的影响[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(11): 2806-2813.
Zheng G Q, Zhang L, Zheng G B, et al. Effects of irrigation amount on leaf structure, photosynthetic physiology, and fruit yield of *Lycium barbarum* in arid area[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(11): 2806-2813.
- [9] 张婧雯, 郭太君, 刘瑞文, 等. 树冠不同部位叶片结构与固碳释氧和增湿降温相关性[J]. *北方园艺*, 2018(1): 98-103.
Zhang J W, Guo T J, Liu R W, et al. Correlation between leaf structure and carbon fixation, oxygen release and humidification in different parts of canopy[J]. *Northern Horticulture*, 2018(1): 98-103.
- [10] 冯乃杰, 郑殿峰, 赵玖香, 等. 植物生长物质对大豆叶片形态解剖结构及光合特性的影响[J]. *作物学报*, 2009, 35(9): 1691-1697.
Feng N J, Zheng D F, Zhao J X, et al. Effect of plant growth substances on morphological and anatomical structure of leaf and photosynthetic characteristics in soybean[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(9): 1691-1697.
- [11] Yang W L, Zhou W Q, Sun J F, et al. Effects of PP₃₃₃ and exogenous ABA on leaf tissue structure of *Armeniaca vulgaris* 'Luntaibaixing' [J]. *Agricultural Science & Technology*, 2017, 18(12): 2241-2245.
- [12] 董倩, 王洁, 庞曼, 等. 生长调节剂对黄连木光合生理指标和荧光参数的影响[J]. *西北植物学报*, 2012(3): 484-490.
Dong Q, Wang J, Pang M, et al. Effects of growth regulators on photosynthetic and physiological indices and chlorophyll fluorescence parameters of *Pistacia chinensis*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012(3): 484-490.
- [13] 张宇和, 柳鑫, 梁维坚, 等. 中国果树志(板栗榛子卷)[M]. 北京: 中国林业出版社, 2005: 11-14.
Zhang Y H, Liu L, Liang W J, et al. China fruit tree (chestnut scorpion roll)[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2005: 11-14.
- [14] 张玉星. 果树栽培学各论(北方本)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2003: 260-289.
Zhang Y X. Theory of fruit cultivation (northern)[M]. Beijing: China Agricultural Press, 2003: 260-289.
- [15] Zou F, Guo S J, Xiong H, et al. A morphological and histological characterization of male flower in chestnut (*Castanea*) cultivar 'Yanshanzaofeng' [J]. *Advance Journal of Food Science and Technology*, 2013, 5(9): 1192-1197.
- [16] Guo S J, Zou F. Observation on the pistillate differentiation of chestnut (*Castanea*) cultivar 'Yanshanzaofeng' [J]. *Journal of Chemical and Pharmaceutical Research*, 2014, 6(1): 689-690.
- [17] 张振清. 植物生理学试验手册[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1985: 134-138.
Zhang Z Q. Plant physiology test manual[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1985: 134-138.
- [18] 吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 等. 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32(19): 6033-6043.
Lü J H, Wang X, Feng Y M, et al. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and anatomical structure of *Trollius chinensis* Bunge[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(19): 6033-6043.
- [19] 李建明, 潘铜华, 王玲慧, 等. 水肥耦合对番茄光合、产量及水分利用效率的影响[J]. *农业工程学报*, 2014, 30(10): 82-90.
Li J M, Pan T H, Wang L H, et al. Effects of water-fertilizer coupling on tomato photosynthesis, yield and water use efficiency[J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2014, 30(10): 82-90.
- [20] 张宇, 宋敏丽, 李利平. 亚高温下不同空气湿度对番茄光合作用和物质积累的影响[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(2): 342-347.
Zhang Y, Song M L, Li L P. Effects of air humidity on tomato plant photosynthesis and dry matter accumulation at sub-high

- temperature[J]. Chinese Journal of Ecology, 2012, 31(2): 342–347.
- [21] 张丽红, 宋阳, 张之为, 等. 长期增施 CO₂ 条件下黄瓜叶片淀粉积累对光合作用的影响[J]. 园艺学报, 2015, 42(7): 1321–1328. Zhang L H, Song Y, Zhang Z W, et al. Effects of the starch accumulation on photosynthesis of cucumber leaves under long term elevated CO₂ condition[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2015, 42(7): 1321–1328.
- [22] 王丽特, 徐照丽, 杨利云, 等. 4 种化学调控剂对烟草幼苗耐冷性及其光合特性的效应研究[J]. 西北植物学报, 2015, 35(4): 801–808. Wang L T, Xu Z L, Yang L Y, et al. Effects of four chemical regulators on chilling tolerance and photosynthetic characteristics of tobacco seedlings[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2015, 35(4): 801–808.
- [23] 姜延付, 张述斌, 张锐, 等. 两种植物生长延缓剂对核桃叶片光合特性的影响[J]. 塔里木大学学报, 2017, 29(1): 100–104. Jiang Y F, Zhang S B, Zhang R, et al. Two kinds of plant growth retardants effects on walnut leaf photosynthetic characteristics[J]. Journal of Tarim University, 2017, 29(1): 100–104.
- [24] Han S W, Fermanian T W, Juvik J A, et al. Growth retardant effects on visual quality and nonstructural carbohydrates of creeping bentgrass[J]. Hort Science, 1998, 33(7): 1197–1199.
- [25] 张桂茹, 杜维广, 满为群, 等. 不同光合特性大豆叶的比较解剖研究[J]. 植物学通报, 2002(2): 208–214. Zhang G R, Du W G, Man W Q, et al. comparative anatomical study on soybean leaves with different photosynthetic characteristics[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2002(2): 208–214.
- [26] Miyazawa S I, Terashima I. Slow development of leaf photosynthesis in an evergreen broad-leaved tree, Castanopsis sieboldii: relationships between leaf anatomical characteristics and photosynthetic rate[J]. Plant Cell and Environment, 2001, 24: 279–291.
- [27] 祁传磊, 靳春莲, 李开隆, 等. 不同倍性大青杨的光合特性及叶片解剖结构比较[J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(9): 917–922. Qi C L, Jin C L, Li K L, et al. Comparison of photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of different ploidy *Populus euphratica* Kom[J]. Plant Physiology Journal, 2010, 46(9): 917–922.
- [28] 张永玉. 植物生长抑制素对木芙蓉矮化机理研究[J]. 安徽农业科学, 2013, 41(29): 11714–11715. Zhang Y Y. Study on the mechanism of retardants of hibiscus[J]. Anhui Agricultural Sciences, 2013, 41(29): 11714–11715.
- [29] 董如磊, 喻方圆, 欧阳献. 遮荫对东京野茉莉幼苗叶片形态和解剖结构的影响[J]. 江西农业大学学报, 2010, 32(5): 974–981. Dong R L, Yu F Y, Ouyang X. Effects of shading treatments on leaf morphology and anatomical structure of *Styrax tonkinensis* seedlings[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2010, 32(5): 974–981.
- [30] 段文军, 沈雅飞, 曹志华, 等. 叶面肥对油茶容器苗叶片解剖结构和光合特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2015, 43(1): 92–97. Duan W J, Shen Y F, Cao Z H, et al. Effects of foliar fertilizer on leaf anatomy structure and photosynthetic characteristics of *Camellia oleifera* seedlings[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2015, 43(1): 92–97.
- [31] 胡营, 楚海家, 李建强. 4 个花苜蓿居群叶片解剖结构特征及其可塑性对不同水分处理的响应[J]. 植物科学学报, 2011, 29(2): 218–225. Hu Y, Cu H J, Li J Q. Response of leaf anatomy characteristics and its plasticity to different soil-water conditions of *Medicago ruthenica* in four populations[J]. Plant Science Journal, 2011, 29(2): 218–225.
- [32] Mai L I, Xiao W F, Shi P, et al. Nitrogen and carbon source-sink relationships in trees at the Himalayan treelines compared with lower elevations[J]. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(10): 1377–1387.
- [33] 吕茹冰, 杜莹, 鲍永新, 等. 氮沉降对毛竹非结构性碳组成与分配的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(3): 584–591. Lü R B, Du Y, Bao Y X, et al. Effects of simulated nitrogen deposition on the composition and allocation of non-structural carbohydrates of *Phyllostachys edulis*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(3): 584–591.
- [34] Shi P L, Rner C K, Hoch G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas[J]. Functional Ecology, 2008, 22: 213–220.
- [35] 刘静雅, 李绍才, 孙海龙, 等. 多效唑对紫穗槐生长及生理特性的影响[J]. 植物科学学报, 2016, 34(2): 271–279. Liu J Y, Li S C, Sun H N, et al. Growth and physiological changes in *Amorpha fruticosa* Linn. seedlings following paclobutrazol treatment[J]. Plant Science Journal, 2016, 34(2): 271–279.
- [36] 王丽媛, 郭素娟. 2 种植物生长调节剂对板栗叶片生理特性的影响[J]. 西南农业学报, 2016, 29(2): 266–269. Wang L Y, Guo S J. Effect of plant growth regulators on physiological characteristics of chestnut leaves[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2016, 29(2): 266–269.
- [37] 崔旭盛, 郑雷, 杜友, 等. 植物生长调节物质对梭梭和肉苁蓉生长的调节作用[J]. 中国农业大学学报, 2013, 18(5): 83–89. Cui X S, Zheng L, Du Y, et al. Effect of plant growth regulators on the growth of *Haloxylon ammodendron* and *Cistanche deserticola*[J]. Journal of China Agricultural University, 2013, 18(5): 83–89.
- [38] 谢寅峰, 王莹, 张志敏, 等. 烯效唑对青钱柳试管苗生长及生理特性的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2010, 19(4): 50–55. Xie Y F, Wang Y, Zhang Z M, et al. Effects of uniconazole on the growth and physiological characteristics of testis seedlings[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2010, 19(4): 50–55.
- [39] 姜英, 彭彦, 李志辉, 等. 植物生长延缓剂对金钱树抗寒性指标的影响[J]. 草业科学, 2010, 27(9): 51–56. Jiang Y, Peng Y, Li Z J, et al. Effects of plant growth regulators on cold tolerance of *Zamioculcas zamiifolia*[J]. Pratacultural Science, 2010, 27(9): 51–56.

(责任编辑 范娟 崔艳红
责任编辑委 孟平)