

DOI:10.12171/j.1000-1522.20200059

板栗冠层光合特性的空间异质性研究

马雅莉¹ 郭素娟^{1,2}

(1. 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; 2. 北京林业大学
经济林(板栗)育种和栽培实践基地, 河北 迁西 064300)

摘要:【目的】冠层是林木与外部环境相互作用的重要部分, 研究板栗树冠不同部位光合作用的空间变化规律, 为揭示植物冠层生产力提供理论依据。【方法】以 8 年生板栗树为试验材料, 采用 Li-6400 便携式光合作用测量系统, 于 7 月对板栗树冠不同冠层和不同方位进行光合日变化测定, 并取光合参数的日均值进行方差分析及通径分析, 于 9 月对不同冠层和不同方位的刺苞进行采集, 测定坚果经济性状, 并进行方差分析及相关性分析。【结果】(1)东上、东中、南中及南下冠层的净光合速率日变化呈单峰曲线分布, 其余部位均表现为双峰曲线, 呈双峰曲线分布的区域均于 13:00 出现“午休”现象; 每一冠层区域的水分利用效率日动态均呈双峰曲线。(2)在冠层垂直方向上, 水汽压亏缺及胞间 CO_2 浓度均呈“下部 > 中部 > 上部”的规律, 其最大值分别为 2.13 kPa、274.93 $\mu\text{mol/mol}$, 最小值分别为 1.95 kPa、258.75 $\mu\text{mol/mol}$; 光合速率、气孔导度、蒸腾速率、光合有效辐射、水分利用效率及羧化效率均呈“上部 > 中部 > 下部”的规律, 同时, 相对叶绿素含量 (SPAD) 和比叶面积 (SLA) 在垂直冠层上均有显著差异, 表现为“下层 > 中层 > 上层”的规律。(3)在树冠不同方位, 东面光合能力最强, 各冠层光合生理生态指标有一定差异性, 但无垂直方向差异显著; SLA 在不同方位无显著差异, 仅 SPAD 在东西向与北向差异显著。(4)通径分析得出, 影响板栗净光合速率的主要因子为蒸腾速率、水分利用效率、羧化效率、水汽压亏缺、气孔导度、气温及胞间 CO_2 浓度, 其中, 只有气温对净光合速率起抑制作用, 蒸腾速率是对板栗光合作用影响最大的生理因子, 水汽压亏缺是对板栗光合作用影响最大的环境因子。(5)垂直冠层上, 净光合速率与单粒质量、出实率和单位面积产量均呈显著或极显著正相关, 相关系数分别为 0.872、0.965、0.958; 水平冠层上, 净光合速率与单粒质量、单位面积产量呈显著正相关, 相关系数分别为 0.777、0.487; 对水平和垂直冠层进行综合分析发现, 净光合速率与单粒质量、出实率、单位面积产量均呈显著或极显著正相关关系, 相关系数分别为 0.600、0.669 与 0.532。【结论】板栗光合具有明显的空间异质性, 各光合指标与果实产量的差异性垂直冠层和水平冠层综合作用的结果。因此, 在估算冠层生产力时, 应充分考虑到冠层光合作用的垂直变化和水平变化, 在实际生产中, 应合理修枝, 提高冠层中下部的光能利用率, 从而促进果实产量的提高。

关键词: 板栗; 光合作用; 冠层; 空间异质性

中图分类号: S727.33 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2020)10-0071-13

引文格式: 马雅莉, 郭素娟. 板栗冠层光合特性的空间异质性研究 [J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(10): 71-83. Ma Yali, Guo Sujuan. Spatial heterogeneity of photosynthetic characteristics in Chinese chestnut canopy [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(10): 71-83.

Spatial heterogeneity of photosynthetic characteristics in Chinese chestnut canopy

Ma Yali¹ Guo Sujuan^{1,2}

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

2. Breeding and Cultivation Practice Base for Nonwood Forest (Chinese Chestnut) of Beijing
Forestry University, Qianxi 064300, Hebei, China)

收稿日期: 2020-03-06 **修回日期:** 2020-04-03

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFD1001604), 林业和草原科技成果国家级推广项目(2020133118)。

第一作者: 马雅莉。主要研究方向: 经济林(果树)培育与利用。Email: mayalisary@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>

Abstract: [Objective] Canopy is an important part of the interaction between trees and external environment. The study on spatial variation law of photosynthesis in different parts of Chinese chestnut canopy provides a theoretical basis for revealing Chinese chestnut canopy productivity. [Method] The 8-year-old Chinese chestnut trees were used as tested materials, the Li-6400 portable photosynthesis measurement system was used to determine the diurnal changes of photosynthesis in different canopies and positions of the Chinese chestnut canopy in July, fruit collection was carried out to determine the economic traits of nuts in September. Variance analysis, path analysis and regression analysis were done on the base of indexes. [Result] (1) The daily dynamics of photosynthetic rate (P_n) in the upper east, middle east, south middle, and lower south showed a unimodal curve distribution; the rest of the region showed a bimodal curve, and the areas showing a bimodal curve distribution all presented a “midday depression” phenomenon at 13:00. The daily dynamics of water use efficiency (WUE) in each canopy area presented a bimodal curve. (2) In the vertical direction of the canopy, the deficient vapor pressure (V_{pdL}) and intercellular CO_2 concentration (C_i) were shown as “lower > middle > upper”. The maximum values were 2.13 kPa, 274.93 $\mu\text{mol/mol}$, and the minimum values were 1.95 kPa, 258.75 $\mu\text{mol/mol}$; photosynthetic rate, stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), photosynthetically active radiation (PAR), WUE and carboxylation efficiency (V_c) presented a “upper > middle > lower” phenomenon. The SPAD and specific leaf area (SLA) had significant differences in the vertical canopy ($P < 0.05$), and both showed “lower > middle > upper”. (3) In different directions in the canopy, the strongest photosynthetic capacity was in the east, but the photosynthetic indexes were not significantly different compared with the vertical canopy. The SPAD only had significantly difference in the east, west and north directions. The SLA was not significantly different in varied directions. (4) Path analysis showed that the main factors affecting P_n were T_r , WUE, V_c , V_{pdL} , G_s , air temperature (T_a) and C_i , only T_a had an inhibitory effect on the P_n ; T_r and V_{pdL} were the physiological and environmental factors that had the greatest influence on Chinese chestnut photosynthesis. (5) In the vertical canopy, the P_n was significantly or extremely significantly and positively correlated with the single fruit mass, bur nut rate and yield per unit area, and the correlation coefficients were 0.872, 0.965 and 0.958, respectively. In the horizontal canopy, the P_n was significantly positively correlated with the single fruit mass and yield per unit area, and the correlation coefficients were 0.777 and 0.487, respectively. A comprehensive analysis of the horizontal and vertical canopy showed that the P_n was significantly or extremely significantly and positively correlated with the single fruit mass, bur nut rate and yield per unit area, with correlation coefficients of 0.600, 0.669 and 0.532, respectively. [Conclusion] The photosynthesis of Chinese chestnut has obvious spatial heterogeneity, and the difference between photosynthetic index and fruit yield is the result of synthesis of vertical and horizontal canopy. In Chinese chestnut production, pruning should be reasonable to improve the efficiency for solar energy utilization in the lower and middle part of canopy, so as to increase the fruit yield.

Key words: *Castanea mollissima*; photosynthesis; canopy; spatial heterogeneity

光合作用是生态系统碳氧循环与植物制造养分的重要途径,而由于林木冠层对光的截获能力不同,导致光合特性呈现一定的空间分布,研究光合特性在冠层的变化规律,对于在冠层水平上揭示植物固碳能力和估算植物生产力具有重要意义^[1-2]。

国外学者对林木冠层光合作用的研究较早,如 Hirose 等^[3]以冠层内光辐射和叶片氮含量的分布关系为研究对象,建立了冠层日光合作用的模型,确定了使冠层光合作用最大化的最佳氮分布模式。Sakowska 等和 O'Rourke 等研究发现,冠层光合作用

呈现出一定的空间异质性^[4-5]。Kurachi 等^[6]以日本落叶松(*Larix kaempferi*)为研究对象发现,冠层光合作用与光照、叶龄等因素有关,了解冠层的结构变化,包括非光合器官的结构变化,对冠层光合产物的预测具有重要意义。Suwa 等^[7]研究发现,全年冠层上部叶片光合速率为冠层下部的 3~16 倍。在我国,相关学者对辽东栎(*Quercus wutaishanica*)^[8]、长白落叶松(*Larix olgensis*)^[9]等树种水平冠层和垂直冠层的光合特性也进行了较为深入的研究,并为实际生产提供了依据,但由于不同地区间降水、土壤和

气候等因子的限制, 光合在冠层不同层次和方位的研究结果也呈现一定的差异性。在经济林研究领域, 相关学者对光合指标在各冠层的分布规律也进行了研究, 如张赞齐等^[10]探究了最适于无患子(*Sapindus mukorossi*)冠层不同部位叶光合响应模型和合理的光响应参数, 为较好拟合光响应曲线提供了理论依据; 李六林等^[11]以榛子(*Corylus avella*)为对象研究了不同方位叶片光合作用的日变化, 得出了水汽压饱和差和光量子通量密度是影响光合速率的主导因子; 牛莹莹等^[12]以库尔勒香梨为对象, 得出冠层辐射变化规律与冠层方位及冠层高度等均有一定的联系; 张继祥等^[13]以红富士苹果(*Malus domestica* cv. Red Fuji)为研究对象, 说明在垂直冠层条件下, 叶片光合潜力从上到下呈现下降趋势, 叶片光合效率与叶片 N 含量相关关系显著, 根据叶片 N 含量在冠层中的垂直分布间接、定量地判断叶片光合效率的空间分布, 从而为树体管理提供了理论依据。

板栗(*Castanea mollissima*)属壳斗科(Fagaceae)栗属(*Castanea*), 广泛分布于中国的寒温带、温带和暖温带^[14], 是我国重要的木本粮食作物之一, 其经济价值高、适应性强、栽培面积广^[15]。前人对板栗光合特性的研究集中在光合生理特性、光合日变化及光响应曲线方面^[16-19], 但对板栗冠层光合特性的空间异质性鲜有研究。因此, 本文通过测定各方位不同冠层内板栗光合生理参数及微环境因子, 旨在揭示板栗光合特性的空间分布特征, 为在实际生产中制定技术措施提供理论依据。

1 研究地概况与研究方法

1.1 研究地概况

研究区域位于河北省唐山市迁西县的北京林业大学经济林(板栗)育种与栽培试验实践基地, 地理位置 40°18'N、118°54'E, 自然资源丰富, 交通便利, 气候类型为暖温带大陆性季风气候, 四季分明, 年平均气温 10.1 °C, 年平均降水量 804.2 mm。年平均相对湿度 59%, 年平均无霜期 176 d, 全年日照 2581.5 h, 日照充足, 土壤质地为沙壤土, pH 为 6.44, 含有多种适宜板栗树种生长需要的矿质元素和多种微量元素^[20]。

1.2 研究方法

1.2.1 试验材料

以 8 年生板栗‘燕山早丰’(*Castanea mollissima* ‘Yanshanzaofeng’)为试验材料, 园区实行日常的水肥管理和修剪措施, 并定期对树体进行合理间伐, 为树体生长创造必要的空间和光照条件。首先选取 3 个主枝、开张角度为 60°左右的开心型树形板栗树 50 株, 对其进行每木调查, 平均主干高(0.39 ± 0.06)m,

平均树高(2.61 ± 0.26)m, 东西冠幅平均值为(2.59 ± 0.37)m, 南北冠幅平均值为(2.49 ± 0.39)m, 平均冠幅(2.54 ± 0.32)m, 从中选取 5 株能够代表板栗平均生长状况的健康树体为研究对象, 要求树体连年坐果情况好、产量在同一水平、生长健壮、无病虫害, 树体特征见表 1。将树冠从上到下平均分为上、中、下 3 层, 每层用 GPS 确定东、南、西、北 4 个方位, 进行不同冠层和不同方位叶片光合速率的测定。

表 1 板栗光合测定的树体特征

Tab. 1 Characteristics of sample trees for measuring photosynthesis of Chinese chestnut m

样木编号 Sample tree No.	主干高 Trunk height	树高 Tree height	冠高 Canopy height	冠幅 Canopy width	分层宽度 Length of each layer
1	0.40	2.61	2.21	2.56	0.85
2	0.44	2.79	2.35	2.56	0.85
3	0.42	2.68	2.26	2.60	0.87
4	0.45	2.75	2.30	2.54	0.85
5	0.43	2.60	2.17	2.44	0.81

1.2.2 指标测定方法

1.2.2.1 光合参数的测定

试验于 2019 年 7 月和 9 月进行, 于 7 月选择晴朗无风的天气, 采用美国 LI-COR 公司生产的 Li-6400 便携式光合作用测量系统, 于测定前一天选择 4 个方位上中下冠层的枝条前端第 5~7 片生长健康、长势一致的成熟叶片, 并提前做好标记, 用于光合日变化的测定^[21], 于测定当天的 06:00—18:00, 每隔 2 h 选择中间时段按照“顺时—逆时—顺时”的次序进行测定, 每一标记叶片重复测量 3 d。主要测定的光合参数有: 净光合速率(P_n , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、气孔导度(G_s , $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol}/\text{mol}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、水汽压亏缺(V_{pd} , kPa)、气温(T_a , °C)、叶温(T_l , °C)、大气 CO_2 浓度(C_a , $\mu\text{mol}/\text{mol}$)、空气相对湿度(RH, %)、光合有效辐射(PAR, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), 并根据上述测定值计算气孔限制值(L_s)^[1]和羧化效率(V_c)^[2]、水分利用效率(WUE)^[9]。

$$L_s = 1 - \frac{C_i}{C_a} \quad (1)$$

$$V_c = P_n / C_i \quad (2)$$

$$\text{WUE} = P_n / T_r \quad (3)$$

1.2.2.2 其他指标的测定

在叶片不离体的状态下利用 SPAD-502 测定叶片相对叶绿素含量(SPAD)^[22]; 用 YM-1242 叶面积仪测定单叶面积^[23], 用于比叶面积的计算。于 9 月

对不同方位、不同冠层的刺苞进行采集,测定坚果单粒质量和出实率,并进行单位面积产量的计算。

1.3 数据处理及分析

利用 Excel 2019 进行数据整理,用 Origin 2017 完成数据绘图,在 SPSS 25.0 中对各光合生理参数的日均值进行方差分析和多重比较($\alpha=0.05$),并利用通径分析^[24]来确定各参数对净光合速率的影响程度。

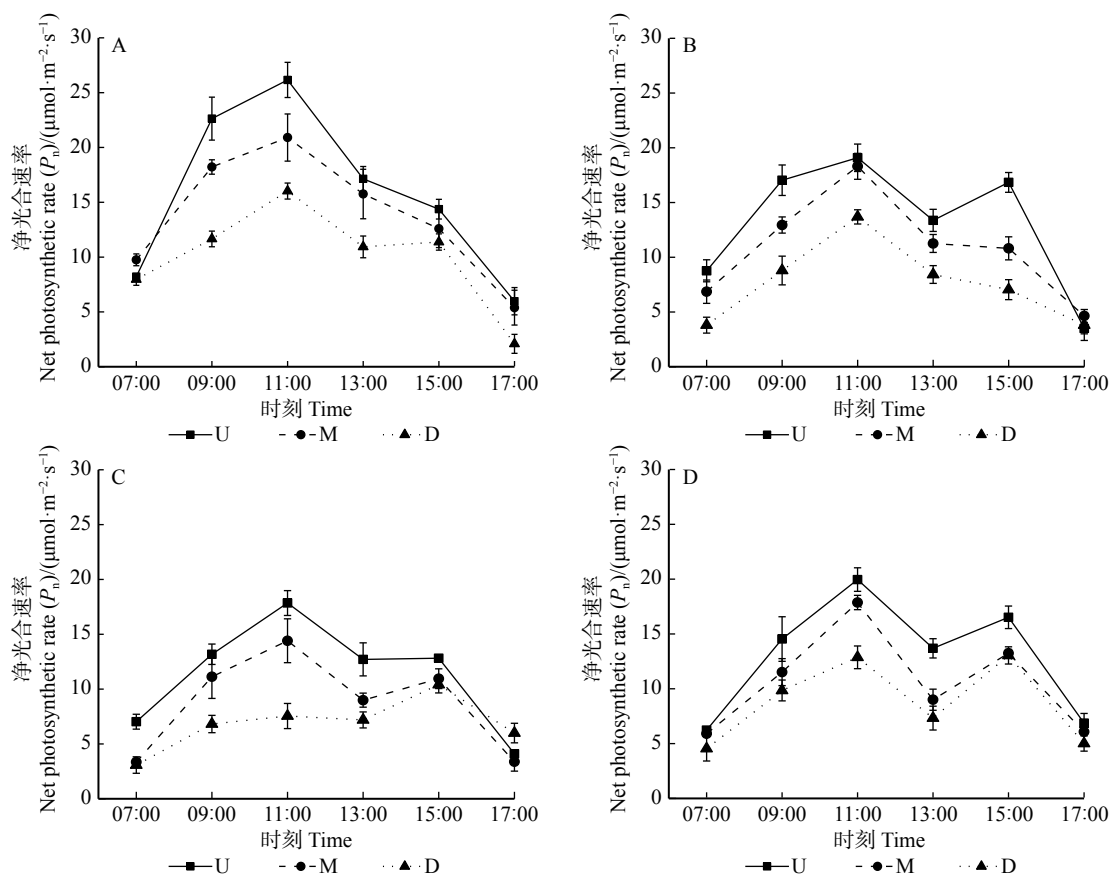
2 结果与分析

2.1 板栗光合速率与水分利用效率日变化的空间效应

2.1.1 板栗不同冠层净光合速率的日变化

如图 1 所示,垂直方向上,除东向冠层上部、中部(简称“东上”“东中”,图 1A)、南向冠层中部、下部

(简称“南中”“南下”,图 1B)的净光合速率呈“单峰”曲线分布外,其余部位的净光合速率均为“双峰”曲线。光合日变化呈双峰曲线分布的冠层区域,均在 09:00—11:00 出现第 1 个峰值,在 13:00 出现“午休”现象,在 13:00—15:00 出现第 2 个峰值。光合日变化呈单峰曲线分布的区域,从 07:00 开始光合速率逐渐升高,至 11:00 出现最大值,而后逐渐下降。同一时刻,除东 07:00、南 17:00、西 17:00 外,光合速率的规律表现为:上 > 中 > 下,而东向 07:00 的光合速率变化规律为:中 > 上 > 下,最大值为 $9.75 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,最小值为 $7.96 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,南向 17:00 的光合速率变化规律为:中 > 下 > 上,最大值为 $4.64 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,最小值为 $3.50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,西向 17:00 的光合速率变化规律为:下 > 上 > 中,最大值为 $6.00 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,最小值为 $3.38 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。



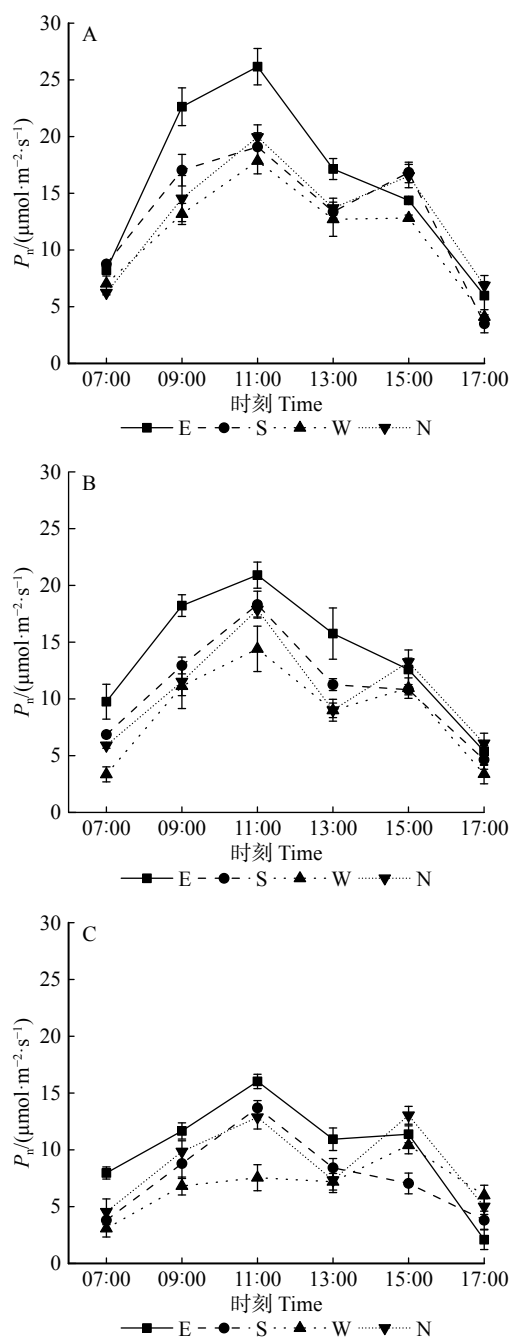
A、B、C、D 分别表示东、南、西、北方向下上、中、下冠层的净光合速率日变化;图中字母 U、M、D 分别指树冠上部、中部、下部。下同。A、B、C and D show the daily changes of P_n in the upper, middle, and lower canopies under the conditions of east, south, west, and north, respectively; U, M, D refer to the upper, middle and lower canopy, respectively. The same below.

图 1 垂直冠层内净光合速率在不同方位条件下的日变化

Fig. 1 Diurnal changes of P_n in vertical canopy under different directions

如图 2 所示,水平条件下,冠层上部(图 2A),除东向光合日变化的曲线呈单峰外,其余方位的光合日变化均呈双峰曲线,即 13:00—15:00,东向光合速率呈下降趋势,南、西、北 3 个方向均出现第 2 次峰值,且第 2 次峰值要小于第 1 次峰值;冠层中部

(图 2B),东向和南向的日变化呈单峰曲线,于 11:00 出现峰值,西向和北向日变化呈双峰曲线,于 11:00 和 15:00 出现峰值;冠层下部(图 2C),南向光合速率日变化为单峰曲线,其余方位的日变化表现为明显的双峰曲线。在 09:00 和 11:00 两个时刻,东



A、B、C 分别表示上、中、下冠层在东西南北方向的净光合速率日变化; 图中字母 E、S、W、N 分别指树冠东向、树冠南向、树冠西向、树冠北向。下同。A、B and C show the daily changes in the net photosynthetic rate of the east, west, south, and north directions in the upper, middle, and lower canopies, respectively; E, S, W, N refer to the east, south, west and north direction of the canopy, respectively. The same below.

图 2 同一冠层不同方位的净光合速率日变化

Fig. 2 Diurnal changes of P_n in different directions at the same canopy

向的光合速率均大于其他 3 个方向。在 17:00, 冠层下部的的光合速率规律为: 西 > 北 > 南 > 东; 冠层中部净光合速率呈现的规律为: 北 > 东 > 南 > 西; 冠层上部光合速率的大小排序为: 北 > 东 > 西 > 南。

2.1.2 板栗不同冠层水分利用效率的日变化

垂直方向上(图 3), 上、中、下冠层的水分利用

效率日动态均呈双峰曲线, 均在 09:00—11:00、13:00—15:00 出现最大值。由图 3 可以看出, 除东向外(图 3A), 11:00 的水分利用效率均以冠层上部最高。17:00 时, 东(图 3A)、南(图 3B)、北(图 3D)3 个方向的水分利用效率均随冠层高度的降低而升高, 西向(图 3C)则呈“下 > 上 > 中”的变化规律。不同方向条件下(图 4), 09:00 和 11:00 时, 冠层中部和下部均以东向的水分利用效率最高, 而冠层上部以南向水分利用效率最高。

2.2 方位及冠层对板栗光合生理生态指标的影响

2.2.1 板栗树冠不同方位光合生理指标的比较

由方差分析可知, 树冠不同方位对板栗光合生理生态指标有一定影响(表 2)。 P_n 在南北向差异不显著($P > 0.05$), 且南北和东、西向差异显著($P < 0.05$), 其光合速率综合排序为: 东 > 北 > 南 > 西; G_s 、 V_{pdL} 、 T_l 、RH、WUE 均在南、西、北 3 面无显著差异($P > 0.05$)。

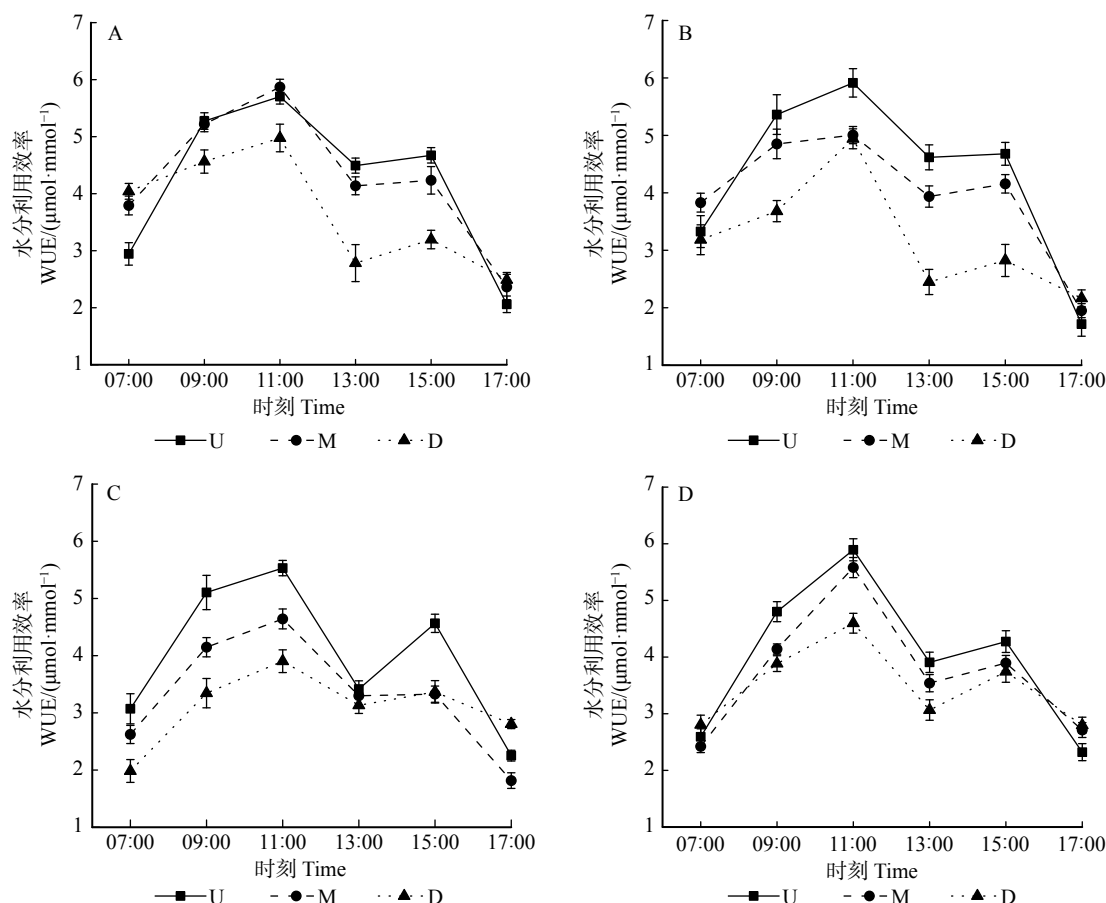
P_n 、 G_s 、 C_i 、 T_l 、WUE、 V_c 值均以东面最大, 分别为 $13.18 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $0.18 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $286.67 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 、 $3.12 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、4.20、0.046, 表明同其他方向相比, 东面对光能利用率高, 光合速率较好。

2.2.2 板栗不同冠层光合生理指标的比较

由方差分析可知(表 3), 除 T_a 、 T_l 、 C_a 、RH 在冠层间差异不显著外($P > 0.05$), 其余生理生态指标在垂直方向差异显著($P < 0.05$)。 P_n 、 G_s 、 T_l 、PAR、WUE 及 V_c 值均随冠层高度的降低而减小, C_i 和 V_{pdL} 均随冠层高度的降低而增大。 P_n 在冠层间差异显著, 由上至下分别为 $13.28 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $10.97 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $8.30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 同理, G_s 、 T_l 、PAR 及 V_c 在冠层间差异显著, L_s 在上层要显著高于中层和下层; WUE 在下层要显著低于上层和中层。

2.2.3 冠层不同部位的净光合速率比较

通过以上分析可知, 净光合速率在水平冠层和垂直冠层存在一定差异, 所以对每一冠层区域的光合日均值进行对比, 并进行差异性分析(图 5)。结果表明, 东上、东中、南上、西上和北上的光合数值均高于平均值, 其中, 东上区域的光合能力最强, 为 $15.75 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 且与其他冠层区域相比均有显著差异($P < 0.05$)。在冠层中部, 东向净光合速率显著高于其他 3 个方向, 在冠层下部, 东向净光合速率显著高于西向, 其虽与南、北方向无显著差异, 但净光合速率分别比南、北方向高出 $2.42 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $1.24 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。综上分析得出, 东向的光合能力要高于其他 3 个方向。



A、B、C、D 分别表示东、南、西、北方向下上、中、下冠层的水分利用速率日变化。A、B、C 和 D 分别表示东、南、西、北方向下上、中、下冠层的水分利用速率日变化。A、B、C 和 D 分别表示东、南、西、北方向下上、中、下冠层的水分利用速率日变化。

图3 垂直冠层内水分利用效率在不同方位的日变化

Fig. 3 Diurnal variations of WUE in vertical canopy under different directions

2.3 各光合生理参数对板栗净光合速率的影响

净光合速率是反映植物光合作用的最直接指标,本研究利用通径分析对影响板栗净光合速率的各生理生态因子进行比较(表4)。结果表明, V_c 、 C_i 、 G_s 、WUE、 T_r 、 V_{pdL} 及 T_a 均对 P_n 有直接作用。 V_{pdL} 、 T_a 与 P_n 呈负相关关系,其余因子都与 P_n 呈正相关。从各因子对板栗光合速率的间接作用可以看出, G_s 通过 T_r 影响 P_n 的作用最为明显,为正相关。由决策系数可以看出,各因子对光合速率影响的综合排序为: $T_r > WUE > V_c > V_{pdL} > G_s > T_a > C_i$, T_a 对 P_n 起抑制作用,其余因子均对 P_n 起促进作用。

2.4 不同层次、不同方位的叶绿素含量及比叶面积差异

不同层次、不同方位的叶绿素含量及比叶面积差异见图6。由图6可知,相对叶绿素含量(SPAD)和比叶面积(SLA)在垂直冠层上均有显著差异($P < 0.05$),且均表现出“下层 > 中层 > 上层”的规律。SPAD 仅在东西向与北向差异显著($P < 0.05$),其余方向差异不显著($P > 0.05$),且不同方向间环境条件的变化对 SLA 无显著影响。

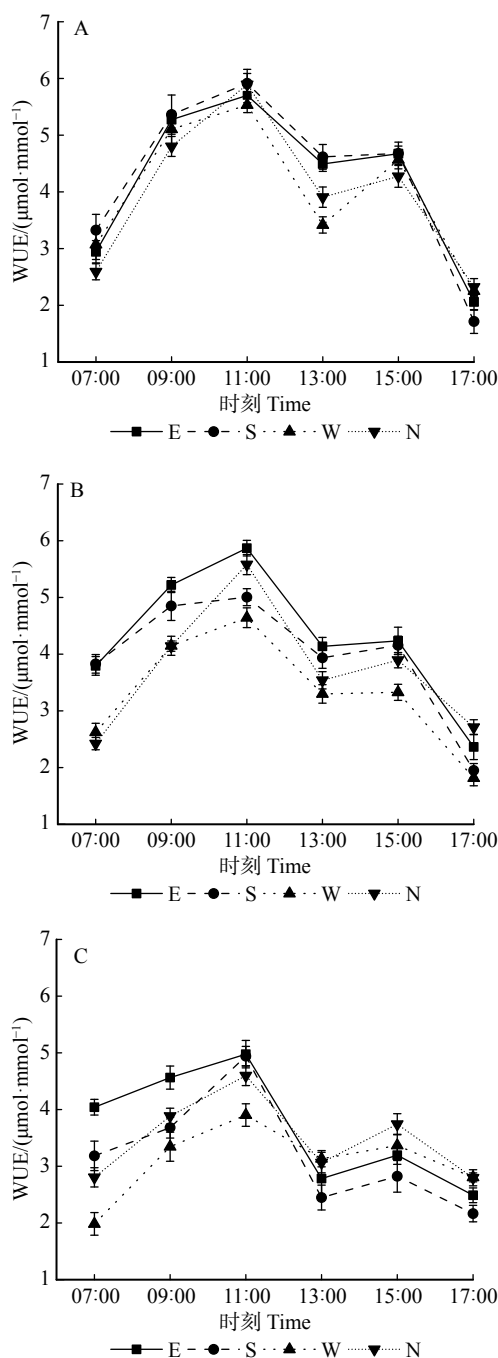
2.5 板栗光合能力与单位面积产量、单粒质量及出实率的关系研究

2.5.1 果实单粒质量与出实率在树冠不同层次及不同方位的差异性

单粒质量和出实率是影响板栗产量的重要因素。由图7可知,单粒质量在水平和垂直冠层间均具有显著差异($P < 0.05$),出实率在水平和垂直冠层间无显著差异($P > 0.05$)。不同方位条件下,东向单粒质量最大,为8.76 g,南向次之,西向最低;东向出实率最高,为33.17%。垂直冠层内,单粒质量与出实率均由上至下递减,且冠层上中部的单粒质量与下部差异显著。

2.5.2 果实单位面积产量在树冠不同层次及不同方位的差异性

单位面积产量在垂直冠层及不同方位的分布如图8所示。垂直条件下,果实产量呈现“上 > 下 > 中”的规律,最大值为0.204 kg/m²,最小值为0.162 kg/m²,其中,冠层上部与其他两个区域均有显著差异($P < 0.05$)。同时,东、南方向的单位面积产量与西、北方向均差异显著($P < 0.05$),其中,果实产量呈



A、B、C 分别表示上、中、下冠层条件下东、西、南、北方向的水分利用效率日变化。A、B 和 C show the daily changes of the WUE in the east, west, south and north directions of the upper, middle, and lower canopies, respectively.

图 4 同一冠层不同方位的水分利用效率日变化

Fig. 4 Diurnal changes of WUE in different directions at the same canopy

“南 > 东 > 西 > 北”的规律, 最大值 0.200 kg/m^2 , 最小值 0.149 kg/m^2 , 极差为 0.051 kg/m^2 。

2.5.3 不同冠层内板栗光合速率与单位面积产量、单粒质量及出实率的相关性

由表 5 可知, 每一类型的冠层区域与果实单粒质量、出实率及单位面积产量均具有一定相关性。垂直冠层上, P_n 与单粒质量、出实率及单位面积产量

均呈显著或极显著正相关, G_s 与出实率呈显著负相关, T_r 与单粒质量呈显著正相关; 水平冠层上, P_n 与单粒质量、单位面积产量均呈显著正相关关系, WUE 与单粒质量呈极显著正相关; 同时, 对水平和垂直冠层综合进行相关性分析发现, 在 12 个冠层区域内, P_n 和 WUE 均与单粒质量、出实率、单位面积产量呈显著或极显著正相关关系。综合以上分析可以得出, 无论是冠层垂直方向还是水平方向, 净光合速率与果实单粒质量、出实率和单位面积产量的相关关系最明显, 且单粒质量、出实率与单位面积产量是水平和垂直冠层综合作用的结果。

3 讨 论

植物叶片光合作用一直是近年来的研究热点, 对于经济林领域来讲, 研究冠层光合作用是估算植物生产力, 进行林木调控与发挥果实品质产量的必要途径。因此, 本研究通过测定板栗在水平冠层及垂直冠层的光合指标及微环境因子, 了解其空间差异性, 对估计冠层光合作用, 充分发挥冠层生产潜力具有重要意义。

3.1 板栗光合日变化的空间效应

本研究中, 板栗冠层光合作用日变化存在明显的空间差异性。净光合速率是同化 CO_2 效率与反映植物生长和代谢状况的重要指标^[10,25], 除东上、东中、南中及南下冠层的光合日变化呈单峰曲线外, 其余区域净光合速率日变化均呈双峰曲线, 并于 13:00 均出现“午休”现象, 此研究结果与前人研究结果一致^[26-27]。本研究发现, 呈双峰曲线分布的区域, 在 13:00 时胞间 CO_2 浓度 (C_i) 均下降, 气孔限制值 (L_s) 均上升, 表明光合“午休”现象主要受气孔限制^[28]。同时, 本研究得出, 在 09:00 和 11:00 两个时刻, 东向的光合速率均大于其他 3 个方向, 通过将不同冠层区域光合日均值与冠层平均光合速率进行对比分析 (图 5) 表明, 东面的光合能力要强于其他 3 个方向, 说明东面对光合的利用能力最强。本研究还发现, 南面中部的的光合速率与冠层平均光合速率较接近, 在进行以光合日均值为目的的试验时, 可将南面中部光合日变化的平均值视为整个冠层 P_n 的日均值, 在实际生产中, 对降低野外测量工作强度、在短时间内容获得精准数据具有重要意义。

3.2 板栗各光合指标在水平冠层和垂直冠层的差异性研究

本研究中, 板栗各光合生理指标存在明显的空间异质性。垂直方向上, P_n 、 G_s 、 T_r 在上中下冠层间差异显著, 且均呈“上 > 中 > 下”的规律, C_i 在中、下层则显著高于上层, 此研究结果与刘强等^[10]的研究

表 2 板栗不同方位光合生理指标的比较

Tab. 2 Comparison of photosynthetic physiological indexes in different directions of Chinese chestnut

光合生理生态指标 Physiological and ecological index of photosynthesis	方向 Direction			
	东 East	南 South	西 West	北 North
净光合速率 Net photosynthetic rate (P_n)/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	13.18 $\pm$ 2.95a	10.50 $\pm$ 2.54b	8.94 $\pm$ 2.30c	10.78 $\pm$ 1.90b
气孔导度 Stomatal conductance (G_s)/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	0.18 $\pm$ 0.05a	0.15 $\pm$ 0.02b	0.14 $\pm$ 0.02b	0.15 $\pm$ 0.04b
胞间CO ₂ 浓度 Intercellular CO ₂ concentration (C_i)/($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	286.67 $\pm$ 22.00a	272.17 $\pm$ 18.24b	263.60 $\pm$ 10.53b	251.00 $\pm$ 18.41c
蒸腾速率 Transpiration rate (T_r)/($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	3.12 $\pm$ 0.54a	2.64 $\pm$ 0.35bc	2.47 $\pm$ 0.39c	2.80 $\pm$ 0.63b
水汽压亏缺 Vapor pressure deficit (V_{pdl})/kPa	1.89 $\pm$ 0.18a	2.05 $\pm$ 0.12b	2.08 $\pm$ 0.14b	2.10 $\pm$ 0.19b
气温 Air temperature (T_a)/ $^{\circ}\text{C}$	31.67 $\pm$ 0.50a	31.68 $\pm$ 0.44a	31.98 $\pm$ 0.48ab	32.12 $\pm$ 0.98b
叶温 Leaf temperature (T_l)/ $^{\circ}\text{C}$	31.52 $\pm$ 0.52a	31.66 $\pm$ 0.56ab	31.87 $\pm$ 0.49ab	32.01 $\pm$ 0.99b
大气CO ₂ 浓度 Atmospheric CO ₂ concentration (C_a)/($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	441.44 $\pm$ 20.25a	415.50 $\pm$ 8.62b	409.12 $\pm$ 8.21c	414.70 $\pm$ 3.94b
空气相对湿度 Relative air humidity (RH)/%	52.15 $\pm$ 2.03a	50.66 $\pm$ 1.37b	50.37 $\pm$ 1.74b	50.82 $\pm$ 3.07b
光合有效辐射 Photosynthetically active radiation (PAR)/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	731.63 $\pm$ 58.24a	747.22 $\pm$ 64.59a	749.90 $\pm$ 31.65b	703.40 $\pm$ 56.30b
气孔限制值 Stomatal limitation (L_s)	0.350 $\pm$ 0.05a	0.345 $\pm$ 0.04a	0.356 $\pm$ 0.02a	0.395 $\pm$ 0.04b
水分利用效率 Water use efficiency (WUE)	4.20 $\pm$ 0.52a	3.97 $\pm$ 0.79ab	3.65 $\pm$ 0.90b	3.99 $\pm$ 0.86ab
羧化效率 Carboxylation efficiency (V_c)	0.046 $\pm$ 0.01a	0.040 $\pm$ 0.01b	0.033 $\pm$ 0.01c	0.043 $\pm$ 0.01a

注: 不同小写字母代表各光合生理生态因子在不同处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。Notes: different lowercase letters represent significant differences among photosynthetic physiological and ecological factors in different treatments ($P < 0.05$). The same below.

表 3 板栗不同冠层光合生理指标的比较

Tab. 3 Comparison of photosynthetic physiological indexes in different canopies of Chinese chestnut

光合生理生态指标 Physiological and ecological index of photosynthesis	冠层 Canopy		
	上 Upper	中 Middle	下 Lower
P_n /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	13.28 $\pm$ 2.11a	10.97 $\pm$ 2.41b	8.30 $\pm$ 1.43c
G_s /($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	0.18 $\pm$ 0.04a	0.15 $\pm$ 0.03b	0.13 $\pm$ 0.02c
C_i /($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	258.75 $\pm$ 23.68a	271.40 $\pm$ 20.19b	274.93 $\pm$ 18.53b
T_r /($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	3.11 $\pm$ 0.45a	2.76 $\pm$ 0.49b	2.41 $\pm$ 0.46c
V_{pdl} /kPa	1.95 $\pm$ 0.19a	2.02 $\pm$ 0.15b	2.13 $\pm$ 0.15c
T_a / $^{\circ}\text{C}$	31.90 $\pm$ 0.62a	31.82 $\pm$ 0.59a	31.86 $\pm$ 0.76a
T_l / $^{\circ}\text{C}$	31.77 $\pm$ 0.64a	31.69 $\pm$ 0.62a	31.83 $\pm$ 0.81a
C_a /($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	423.15 $\pm$ 20.96a	419.65 $\pm$ 17.52a	417.78 $\pm$ 11.93a
RH/%	51.29 $\pm$ 2.19a	51.14 $\pm$ 1.85a	50.57 $\pm$ 2.58a
PAR/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	757.88 $\pm$ 34.19a	723.43 $\pm$ 61.08b	678.23 $\pm$ 62.78c
L_s	0.389 $\pm$ 0.05a	0.353 $\pm$ 0.04b	0.364 $\pm$ 0.04b
WUE	4.29 $\pm$ 0.53a	4.02 $\pm$ 0.83a	3.54 $\pm$ 0.82b
V_c	0.052 $\pm$ 0.01a	0.040 $\pm$ 0.01b	0.030 $\pm$ 0.01c

结果基本一致。本研究中,除 C_i 、 V_{pdl} 、 T_a 、 T_l 、 L_s 外,各光合生理指标均由上至下递减,郑元等^[21]研究表明,刺槐(*Robinia pseudoacacia*)树冠不同层次的大部分光合生理生态指标表现为:上 > 中 > 下,本研究结果与其相似。板栗各光合生理生态指标虽在不同方位间有一定差异,但没有垂直方向间差异显著。前人以欧榛(*Corylus avella*)^[12]、柑橘(*Citrus reticulata*)^[29]等为研究对象说明,不同方位叶片光合速率有一定

差异;黄良帅等^[30]以华北落叶松(*Larix principis-rupprechtii*)为研究对象说明树冠不同方位的大部分光合指标均无显著差异;臧润国等^[31]以天山云杉(*Picea schrenkiana* var. *tianschanica*)为研究对象,说明阳生叶的净光合速率要显著高于阴生叶的净光合速率。从以上前人研究可知,树冠在不同方位的受光条件不同导致了叶片形态及解剖结构的差异,加之不同方向的微环境因子的限制,导致了方位间各

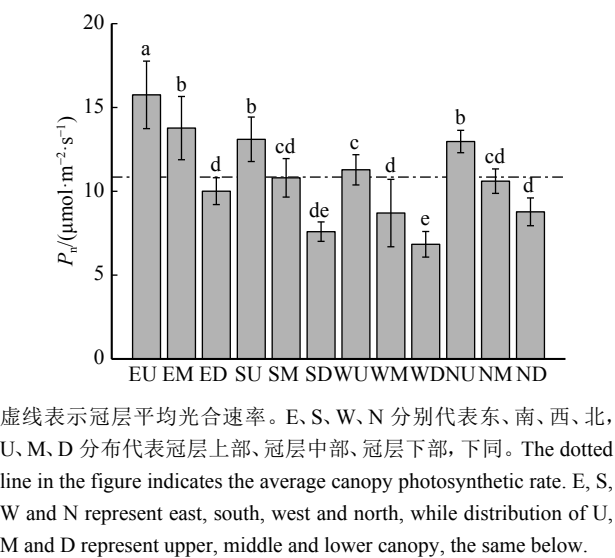


图 5 冠层不同区域净光合速率的分析对比

Fig. 5 Analysis of net photosynthetic rate in different regions of the canopy

光合生理参数的差异性, 而关于各光合因子在板栗各方位有无差异性暂时还无定论。

光合生理参数是反映植物光合能力的重要指标, 本研究运用通径分析得出, 蒸腾速率(T_r)、水分

利用效率(WUE)、羧化效率(V_c)、水汽压亏缺(V_{pdL})、气孔导度(G_s)、气温(T_a)及胞间 CO_2 浓度(C_i)都是影响板栗净光合速率(P_n)的主要因子。只有 T_a 对 P_n 起抑制作用, 说明气温升高到一定程度时, 光合速率反而下降, 这与 Gao 等^[32]的研究结果一致。通径分析表明, 羧化效率(V_c)与 P_n 呈正相关, 且相关性极高, 为 0.904 5, 蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)分别具有最大的直接作用的间接作用, 其值分别为 0.572 和 0.733 6, 由直接通径系数可以看出, 水汽压亏缺(V_{pdL})是对板栗光合作用影响最大的环境因子, 其值为-0.135, 蒸腾速率(T_r)是对板栗光合作用影响最大的生理因子, 其值为 0.572, 前人对油桃等的研究当中也有所体现^[33-35]。

3.3 板栗光合指标与叶片生长及单位面积果实产量的关系

相关学者以板栗、玉米等为研究对象表明, 光合速率与果实产量呈正相关关系^[36-37]。本研究对不同冠层区域板栗产量进行研究发现, 无论是垂直冠层还是水平冠层, 光合速率与单位面积果实产量均呈显著或极显著的正相关关系, 且与垂直冠层的相关

表 4 生理生态因子对板栗净光合速率的通径分析结果

Tab. 4 Path analysis results of Chinese chestnut net photosynthetic rate with physiological and ecological factors

因子 Factor	简单相关系数 Simple correlation coefficient	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient								决策系数 Decision coefficient
			V_c	C_i	G_s	WUE	T_r	V_{pdL}	T_a	总计 Total	
V_c	0.904 5	0.178		-0.020 4	0.018 8	0.310 2	0.358 6	0.056 6	0.002 7	0.726 5	0.290 3
C_i	0.065 0	0.074	-0.049 1		0.005 5	-0.059 2	0.077 8	0.029 4	-0.013 4	-0.009 0	0.004 1
G_s	0.762 6	0.029	0.115 5	0.014 0		0.088 2	0.441 0	0.069 1	0.005 7	0.733 6	0.043 4
WUE	0.582 8	0.548	0.100 7	-0.008 0	0.004 7		-0.072 6	0.051 0	-0.041 0	0.034 8	0.338 4
T_r	0.720 0	0.572	0.111 6	0.010 1	0.022 4	-0.069 6		0.041 0	0.032 5	0.148 0	0.496 5
V_{pdL}	-0.545 0	-0.135	-0.074 6	-0.016 1	-0.014 8	-0.207 1	-0.173 9		0.076 6	-0.410 0	0.128 9
T_a	-0.027 0	0.108	0.004 5	-0.009 2	0.001 5	-0.208 2	0.172 2	-0.095 7		-0.135 0	-0.017 5

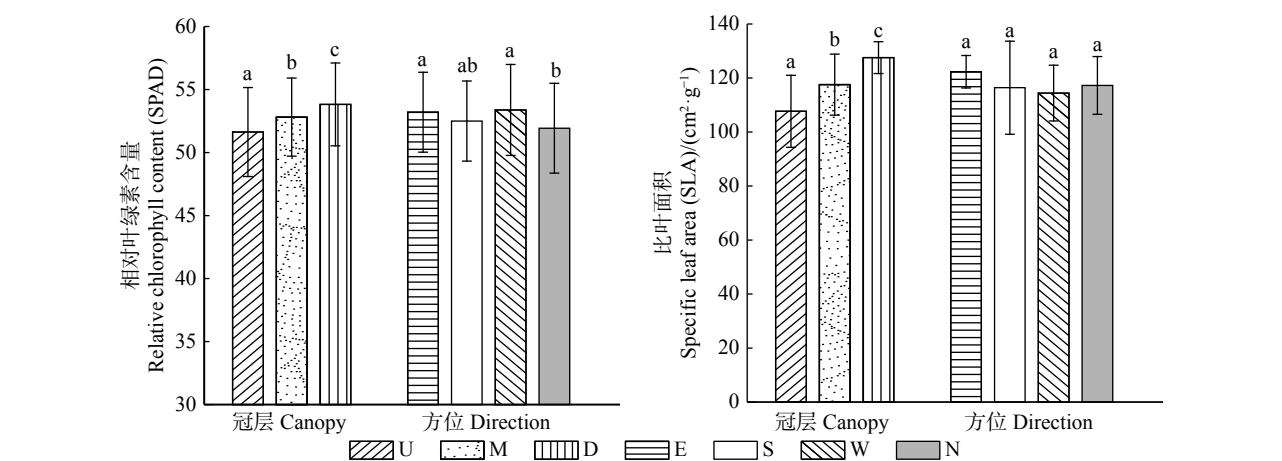


图 6 不同层次、不同方位的相对叶绿素含量及比叶面积分析对比

Fig. 6 Analysis and comparison of SPAD and SLA at different canopies and directions

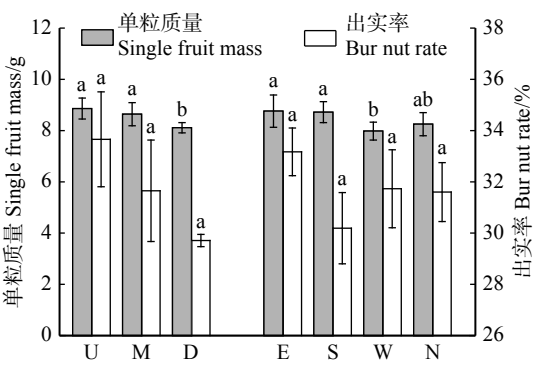


图 7 板栗果实单粒质量及出实率在垂直冠层和不同方位的差异性
Fig. 7 Differences in single fruit mass and bur nut rate between vertical canopies and different directions

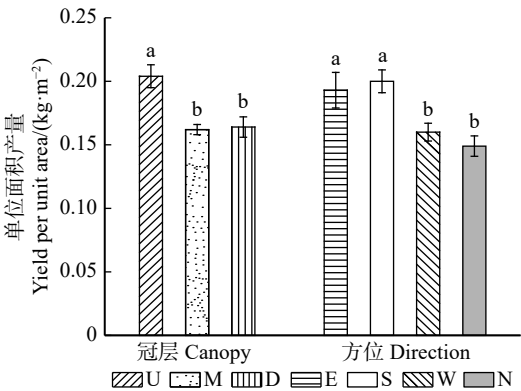


图 8 板栗果实单位面积产量在垂直冠层和水平冠层的差异性
Fig. 8 Differences of yield per unit area of Chinese chestnut fruit in vertical and horizontal canopies

性最强,这与前人研究结果一致。同时,单粒质量和出实率作为影响果实产量的重要经济性状指标,对发挥果实产量起着重要作用,本研究表明,无论在某一冠层区域,光合速率与单粒质量或出实率呈显著或极显著正相关关系,这说明光合速率会影响果实单粒质量与出实率,从而间接影响果实产量。

本研究得出,相对叶绿素含量(SPAD)和比叶面积(SLA)有着明显的垂直变化规律。垂直冠层上,

SPAD 和 SLA 随着冠层高度的下降而显著升高,前人对毛竹(*Phyllostachys pubescens*)^[38]、红松(*Pinus koraiensis*)^[39]的研究也得出过相似的结论。SPAD 和 SLA 是反映植物光合能力的一个重要指标,7 月份处于板栗果实营养生长的关键时期,冠层上部叶绿素含量较低,其通过增加单位面积叶片重量来增加对光能的吸收利用效率,从而促进了光合速率的提高。本研究表明,SPAD 和 SLA 在垂直冠层间差异显著,在水平冠层间 SPAD 差异较小而 SLA 无显著差异,这说明 SPAD 和 SLA 可能是造成树冠不同层次叶片净光合速率变化的原因,关于此推测还需要进一步验证。

本文通过对不同冠层区域的光合生理参数及叶片特征进行研究,说明了各参数在不同冠层间的差异性,并找出影响冠层光合速率的主要因子,为估算冠层生产力、制定技术措施提供了理论依据。已有研究表明,气孔温度、叶龄^[40]、光环境的变化^[41]等外界因素及叶绿体^[42]、叶绿素含量、N 含量^[43]等内部因素均是导致冠层光合作用空间异质性的原因。板栗冠层结构特性决定了冠层光合的差异性,同时也是导致树冠不同区域果实产量和品质出现差异的原因之一,本文仅针对影响冠层光合作用的生理参数和微环境因子进行了探究,并未涉及到内在机制,这将是今后研究的重点。

4 结 论

(1)光合日变化呈双峰曲线分布的冠层区域,均于 13:00 出现“午休”现象,在 13:00 时,随着净光合速率的降低,胞间 CO₂ 浓度下降,气孔限制值则上升,表明此时刻光合速率的变化是由于气孔限制引起的。

(2)板栗净光合速率与果实经济性状指标具有明显的空间异质性。垂直冠层上,光合速率、单粒质

表 5 果实单粒质量、出实率及单位面积产量与光合指标的相关性

Tab. 5 Correlations between single fruit mass, bur nut rate and yield per unit area of fruit and photosynthetic index						
冠层类型 Canopy type	指标 Index	P_n	G_s	C_i	T_r	WUE
垂直冠层 Vertical canopy	单粒质量 Single fruit mass	0.872*	-0.799	0.946	0.986*	0.061
	出实率 Bur nut rate	0.965**	-0.921*	0.996	0.917	0.301
	单位面积产量 Yield per unit area	0.958**	-0.988	0.892	0.569	0.759**
水平冠层 Horizontal canopy	单粒质量 Single fruit mass	0.777*	0.720	0.728	0.668	0.842**
	出实率 Bur nut rate	0.610	0.720	0.416	0.687	0.393
	单位面积产量 Yield per unit area	0.487*	0.527	0.849	0.337	0.499
水平 × 垂直 Horizontal canopy × vertical canopy	单粒质量 Single fruit mass	0.600*	0.363	0.206	0.490	0.699*
	出实率 Bur nut rate	0.669*	0.536	0.112	0.654*	0.606*
	单位面积产量 Yield per unit area	0.532**	0.460	0.572*	0.441	0.498*

量、出实率均呈“上 > 中 > 下”的规律, 单位面积产量呈“上 > 下 > 中”的规律; 水平冠层上, 树体东面光合速率最强, 果实单粒质量与出实率最大, 南向单位面积产量最高, 达 0.200 kg/m^2 , 仅比东面高 0.007 kg/m^2 。因此, 在估算冠层生产力时, 应充分考虑到冠层光合作用的垂直变化和水平变化, 在实际生产中, 应合理修枝, 提高冠层中下部的光能利用率。

(3) 相对叶绿素含量 (SPAD) 和比叶面积 (SLA) 在垂直冠层间有着明显的变化规律, 均随冠层高度的升高而降低, 冠层上部相对叶绿素含量最低, 其通过增加单位面积叶片重量来提高对光能的吸收利用效率, 从而促进光合速率提高。

(4) 蒸腾速率是对板栗光合作用影响最大的生理因子, 水汽压亏缺是对板栗光合作用影响最大的环境因子, 气温对板栗光合起抑制作用。

参 考 文 献

- [1] 夏国威, 孙晓梅, 陈东升, 等. 日本落叶松冠层光合特性的空间变化[J]. 林业科学, 2019, 55(6): 13–21.
- Xia G W, Sun X M, Chen D S, et al. Spatial variation of photosynthetic characteristics in canopy of *Larix kaempferi*[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2019, 55(6): 13–21.
- [2] 夏国威, 陈东升, 孙晓梅, 等. 日本落叶松冠层光合生理参数的空间异质性研究[J]. 林业科学研究, 2018, 31(6): 130–137.
- Xia G W, Chen D S, Sun X M, et al. Spatial heterogeneity of photosynthetic and physiological parameters in *Larix kaempferi* crown[J]. Forest Research, 2018, 31(6): 130–137.
- [3] Hirose T, Werger M J A. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy[J]. Oecologia, 1987, 72(4): 520–526.
- [4] Sakowska K, Alberti G, Genesio L, et al. Leaf and canopy photosynthesis of a chlorophyll deficient soybean mutant[J]. Plant Cell and Environment, 2018, 41(6): 1427–1437.
- [5] O'Rourke P A, Terjung W H. Relative influence of city structure on canopy photosynthesis[J]. International Journal of Biometeorology, 1981, 25(1): 1–19.
- [6] Kurachi N, Hagihara A, Hozumi K. Canopy photosynthetic production in a Japanese larch forest (II): estimation of the canopy photosynthetic production[J]. Ecological Research, 1993, 8(3): 349–361.
- [7] Suwa R, Hagihara A. Seasonal changes in canopy photosynthesis and foliage respiration in a *Rhizophora stylosa* stand at the northern limit of its natural distribution[J]. Wetlands Ecology and Management, 2007, 16(4): 313–321.
- [8] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 辽东栎冠层光合生理特性的空间异质性[J]. 生物学杂志, 2014, 31(1): 33–36.
- Hu Y S, Yao X Y, Liu Y H. Spatial heterogeneity of photosynthetic characteristics of *Quercus wutaishanica* canopy[J]. Journal of Biology, 2014, 31(1): 33–36.
- [9] 刘强, 董利虎, 李凤日, 等. 长白落叶松冠层光合作用的空间异质性[J]. 应用生态学报, 2016, 27(9): 2789–2796.
- Liu Q, Dong L H, Li F R, et al. Spatial heterogeneity of canopy photosynthesis for *Larix olgensis*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(9): 2789–2796.
- [10] 张赞齐, 高世轮, 卫星构, 等. 光合模型对无患子叶片光合响应参数计算结果的影响[J]. 北京林业大学学报, 2019, 41(4): 32–40.
- Zhang Y Q, Gao S L, Wei X B, et al. Effects of photosynthetic models on the calculation results of photosynthetic response parameters in *Sapindus mukorossi* leaves[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2019, 41(4): 32–40.
- [11] 李六林, 季兰. 欧榛光合特性及影响因子的研究[C]//中国园艺学会第七届青年学术讨论会论文集. 北京: 中国园艺学会, 2006: 52–57.
- Li L L, Ji L. Studies on photosynthetic characteristics and influencing factors of *Corylus avella*[C]//Proceedings of the 7th Youth Symposium of Chinese Horticultural Society. Beijing: Chinese Society for Horticultural Society, 2006: 52–57.
- [12] 牛莹莹, 廖康, 赵世荣, 等. 不同栽植密度库尔勒香梨冠层光合有效辐射变化规律研究[J]. 新疆农业科学, 2016, 53(3): 420–428.
- Niu Y Y, Liao K, Zhao S R, et al. Study on PAR change rule of Korla fragrant pear canopy in different planting densities[J]. Xinjiang Agricultural Sciences, 2016, 53(3): 420–428.
- [13] 张继祥, 魏钦平, 张静, 等. 苹果密植园与间伐园树冠层内叶片光合潜力比较[J]. 应用生态学报, 2009, 20(12): 2898–2904.
- Zhang J X, Wei Q P, Zhang J, et al. Leaf photosynthetic potential in canopy layers of un-thinned and thinned apple orchards[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(12): 2898–2904.
- [14] 周连第, 兰彦平, 韩振海. 板栗品种资源分子水平遗传多样性研究[J]. 华北农学报, 2006, 21(3): 81–85.
- Zhou L D, Lan Y P, Han Z H. Study on heritance diversity of Chinese chestnut (*Castanea mollissima*) variety resources at molecule level[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2006, 21(3): 81–85.
- [15] 张丽, 郭素娟, 孙慧娟, 等. 硼砂和蔗糖对板栗果实非结构性碳水化合物含量的影响[J]. 果树学报, 2018, 35(3): 319–325.
- Zhang L, Guo S J, Sun H J, et al. Effects of borax and sucrose on the non-structural carbohydrate content in Chinese chestnut fruit[J]. Journal of Fruit Science, 2018, 35(3): 319–325.
- [16] 张俊杰, 陈宗游, 韩愈, 等. 不同砧木嫁接对‘桂栗一号’大果锥栗苗木生长及光合特性的影响[J]. 中国农业科技导报, 2018, 20(3): 10–19.
- Zhang J J, Chen Z Y, Han Y, et al. Effects of different rootstocks on growth and photosynthetic characteristics of large-fruit *Castanea henryi* ‘Guili 1’[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2018, 20(3): 10–19.
- [17] 田寿乐, 孙晓莉, 沈广宁, 等. 尿素与磷酸二氢钾配施对板栗光合特性及生长结实的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(3): 747–754.
- Tian S L, Sun X L, Shen G N, et al. Effects of compound fertilizer of $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$ and KH_2PO_4 on the chestnut photosynthesis

- characteristics, growth and fruiting[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(3): 747–754.
- [18] 陈锦璞. 锰对‘石门早硕’板栗光合特性及矿质营养的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2013.
- Chen J P. Effect of $MnSO_4$ on photosynthetic characteristics and mineral nutrition in ‘Shi-men-zao-shuo’ chestnut tree[D]. Taian: Shandong Agriculture University, 2013.
- [19] 彭方仁, 黄宝龙. 密植板栗树光合特性的研究[J]. 浙江农林大学学报, 1997, 14(2): 151–154.
- Peng F R, Huang B L. Photosynthetic characteristics of chestnuts in high density planting orchards[J]. Journal of Zhejiang Forestry College, 1997, 14(2): 151–154.
- [20] 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影响[J]. 北京林业大学学报, 2020, 42(1): 46–53.
- Zhang Y C, Guo S J, Sun C H. Effects of growth retardants on anatomy and non-structural carbohydrates of chestnut leaves[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(1): 46–53.
- [21] 郑元, 赵忠, 周慧, 等. 刺槐树冠光合作用的空间异质性[J]. 生态学报, 2010, 30(23): 6399–6408.
- Zheng Y, Zhao Z, Zhou H, et al. Spatial heterogeneity of canopy photosynthesis in black locust plantations[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(23): 6399–6408.
- [22] 姜丽芬, 石福臣, 王化田, 等. 叶绿素计 SPAD-502 在林业上应用[J]. 生态学杂志, 2005, 24(12): 1543–1548.
- Jiang L F, Shi F C, Wang H T, et al. Application tryout of chlorophyll meter SPAD-502 in forestry[J]. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(12): 1543–1548.
- [23] 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 branches growth, leaves development and physiology of chestnut[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2019, 47(9): 79–89.
- [24] 宋小园, 朱仲元, 刘艳伟, 等. 通径分析在 SPSS 逐步线性回归中的实现[J]. 干旱区研究, 2016, 33(1): 108–113.
- Song X Y, Zhu Z Y, Liu Y W, et al. Application of path analysis in stepwise linear regression SPSS[J]. Arid Zone Research, 2016, 33(1): 108–113.
- [25] 李六林, 季兰. 杂种榛子不同方位叶片光合作用的日变化[J]. 林业科学, 2006, 42(12): 50–56.
- Li L L, Ji L. Diurnal variation in photosynthesis of differently directional leaves in hybrid hazels (*Corylus heterophylla* × *Corylus avellana*)[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2006, 42(12): 50–56.
- [26] 杨晓玲, 杨晴, 郭守华, 等. 燕龙板栗光合作用及其相关因素的日变化[J]. 经济林研究, 2008, 26(1): 67–70.
- Yang X L, Yang Q, Guo S H, et al. Diurnal variations of photosynthesis in Yanlong chestnut and some related factors[J]. Nonwood Forest Research, 2008, 26(1): 67–70.
- [27] 刘庆忠, 董合敏, 刘鹏, 等. 板栗的光合特性研究[J]. 果树学报, 2005, 22(4): 335–338.
- Liu Q Z, Dong H M, Liu P, et al. Studies on the photosynthetic characteristics of chestnut trees[J]. Journal of Fruit Science, 2005, 22(4): 335–338.
- [28] 曹阳, 文国宇, 李茂军, 等. 种植密度对烤烟光合特性日变化及其主要化学成分的影响[J]. 南京农业大学学报, 2019, 42(4): 641–647.
- Cao Y, Wen G Y, Li M J, et al. Effect of plant density on diurnal changes of photosynthetic characteristics and its main chemical components of flue-cured tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)[J]. Journal of Nanjing Agricultural University, 2019, 42(4): 641–647.
- [29] 唐雨薇, 魏新宇, 李晨, 等. 三峡库区柑橘树冠光合特征的空间异质性[J]. 湖北农业科学, 2016, 55(19): 5025–5029.
- Tang Y W, Wei X Y, Li C, et al. Spatial heterogeneity of canopy photosynthesis of citrus plantation in Three Gorges Reservoir Region[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2016, 55(19): 5025–5029.
- [30] 黄良帅, 韩海荣, 牛树奎, 等. 华北落叶松冠层光合生理特性的空间异质性[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2017, 41(2): 193–197.
- Huang L S, Han H R, Niu S K, et al. Spatial heterogeneity of canopy photosynthesis in *Larix principis-rupprechtii* Mayr. plantations[J]. Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition), 2017, 41(2): 193–197.
- [31] 臧润国, 刘华, 张新平, 等. 天山中部天然林分中不同龄级天山云杉光合特性[J]. 林业科学, 2009, 45(5): 60–68.
- Zang R G, Liu H, Zhang X P, et al. Photosynthetic characteristics of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* of different age classes in a natural stand in the central part of Tianshan Mountains[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2009, 45(5): 60–68.
- [32] Gao Y B, Zheng W W, Zhang C, et al. High temperature and high light intensity induced photoinhibition of bayberry (*Myrica rubra* Sieb. et Zucc.) by disruption of D1 turnover in photosystem II [J]. Scientia Horticulturae, 2019, 248: 132–137.
- [33] 高清华, 叶正文, 章镇, 等. 设施栽培中早熟甜油桃的光合特性研究[J]. 农业现代化研究, 2006, 27(4): 307–310.
- Gao Q H, Ye Z W, Zhang Z, et al. Photosynthetic characteristic in precocious and sweet nectarine trees in greenhouse[J]. Research of Agricultural Modernization, 2006, 27(4): 307–310.
- [34] 穆宏平, 叶万辉, 陈贻竹, 等. 不同磷营养水平对朱砂根和山血丹光合作用及生长的影响[J]. 武汉植物学研究, 2008, 26(5): 514–519.
- Mu H P, Ye W H, Chen Y Z, et al. Photosynthesis and growth of and under different phosphorus nutrition levels[J]. Journal of Wuhan Botanical Research, 2008, 26(5): 514–519.
- [35] 唐凤德, 武耀祥, 韩士杰, 等. 长白山阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2008, 28(11): 5649–5655.
- Tang F D, Wu Y X, Han S J, et al. Relationship of stomatal conductance of leaf with environmental factors in broadleaved Korean pine forest at Changbai Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5649–5655.
- [36] 胡昌浩, 董树亭, 岳寿松, 等. 高产夏玉米群体光合速率与产量

- 关系的研究[J]. *作物学报*, 1993, 19(1): 63–69.
- Hu C H, Dong S T, Yue S S, et al. Studies on the relationship between canopy apparent photosynthesis rate and grain yield in high yielding summer corn (*Zea mays* L.)[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1993, 19(1): 63–69.
- [37] 郭素娟, 熊欢, 李广会, 等. 树体结构对板栗冠层光辐射与光合特征及产量的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2014, 42(1): 14–18.
- Guo S J, Xiong H, Li G H, et al. Effect of chestnut (*Castanea mollissima* Bl.) tree structure on canopy light radiation, photosynthesis and yield[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2014, 42(1): 14–18.
- [38] 曹永慧, 周本智, 王小明, 等. 冠层高度对毛竹叶片光合生理特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2016, 36(11): 2256–2266.
- Cao Y H, Zhou B Z, Wang X M, et al. Effects of canopy height on photosynthetic physiology characteristics of *Phyllostachys pubescens* leaves[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, 36(11): 2256–2266.
- [39] 霍宏, 王传宽. 冠层部位和叶龄对红松光合蒸腾特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(6): 1181–1186.
- Huo H, Wang C K. Effects of canopy position and leaf age on photosynthesis and transpiration of *Pinus koraiensis*[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(6): 1181–1186.
- [40] 商天其, 孙志鸿. 香樟幼龄林不同叶龄叶片的光合特征和单萆释放规律[J]. *应用与环境生物学报*, 2019, 25(1): 89–99.
- Shang T Q, Sun Z H. Photosynthetic characteristics and monoterpenes emission are related to foliage ontogeny in *Cinnamomum camphora*[J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, 25(1): 89–99.
- [41] 张小全, 徐德应, 赵茂盛. 林冠结构、辐射传输与冠层光合作用研究综述[J]. *林业科学研究*, 1999, 12(4): 411–421.
- Zhang X Q, Xu D Y, Zhao M S. Review of canopy structure, radiation transmission and canopy photosynthesis[J]. *Forest Research*, 1999, 12(4): 411–421.
- [42] Wei X, Otieno D, Ko J, et al. Conditional variations in temperature response of photosynthesis, mesophyll and stomatal control of water use in rice and winter wheat[J]. *Field Crops Research*, 2016, 199: 77–88.
- [43] 李勇, 韩海荣, 康峰峰, 等. 油松人工林冠层光合生理特性的空间异质性[J]. *东北林业大学学报*, 2013, 41(4): 32–35.
- Li Y, Han H R, Kang F F, et al. Spatial heterogeneity of photosynthetic characteristics of *Pinus tabulaeformis* canopy[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2013, 41(4): 32–35.

(责任编辑 范娟 崔艳红
责任编辑 孟平)