

螺旋环剥对幼龄‘桂味’荔枝果期光合和蒸腾作用的影响

戴宏芬, 邱燕萍*, 袁沛元, 李志强, 王晓容

(广东省农业科学院果树研究所, 广州 510640)

摘要:以6年生幼龄‘桂味’荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn. ‘Guiwei’) 为试材, 于5月果实发育期, 从螺旋环剥处理和对照树上分别选取来自同一基枝的有果枝和无果枝, 观察枝梢生长的情况并进行叶片光合和蒸腾作用的研究。结果表明: 螺旋环剥有利坐果; 螺旋环剥缩小有果叶与无果叶在光合效率上的差别, 显著降低了叶片的最大光合速率 (A_{max})、表观量子效率 (AQY) 和羧化效率 (CE), 提高了光补偿点 (LCP), 削弱了光合效率; 净光合速率 (P_n) 与蒸腾速率 (T_r) 极显著相关, 螺旋环剥显著降低了叶片的 T_r , P_n 也下降但差异不显著, 蒸腾作用减弱的程度比光合作用减弱的程度大; 对照叶片的 P_n 和 T_r 日变化为单峰曲线型, 14:00 时达最高峰, 螺旋环剥叶片的 P_n 和 T_r 在 13:00 时有明显的午休现象, 气孔限制是午休的主要因素; 相同处理的有果枝叶片, 其日均 P_n 和 T_r 都高于无果枝叶片, 说明果实的存在可提高‘桂味’荔枝的 P_n 和 T_r 。

关键词:荔枝; 螺旋环剥; 坐果; 净光合速率; 蒸腾速率

中图分类号: S 667.1

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2010) 08-1241-06

Effects of Trunk Spiral Girdling on Photosynthesis and Transpiration of Young ‘Guiwei’ Litchi During Fruit Development Period

DAI Hong-fen, QIU Yan-ping*, YUAN Pei-yuan, LI Zhi-qiang, and WANG Xiao-rong

(Fruit Research Institute, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China)

Abstract: Trunk spiral girdling was done on young 6-year-old trees of *Litchi chinensis* Sonn. ‘Guiwei’ in December in order to improve fruitset next year. During fruit development in May, effects of spiral girdling on photosynthesis and transpiration of leaves were investigated. The leaves were chosen from fruit-bearing and sterile shoots stemming from the same branch on the spiral girdling treatment or control trees. Trunk spiral girdling was useful for fruitset while fruits on the control trees fell down. The difference of photosynthetic parameters between leaves and no fruit leaves was narrowed by spiral girdling. Compared with the control, the maximum leaf photosynthetic rate (A_{max}), apparent quantum efficiency (AQY) and carboxylation efficiency (CE) were significantly reduced while light compensation point (LCP) was increased. It was deduced that spiral girdling decreased photosynthetic efficiency. Based on

收稿日期: 2010-01-14; 修回日期: 2010-05-06

基金项目: 广东省科技厅科教攻关项目 (2007A02030005-6; 2008B020500002); 国家荔枝产业技术体系项目 (nycytx-32-10); 广东省现代农业产业技术体系岭南水果项目 (粤财教[2009]356); 农业部荔枝行业科研专项 (nyhyzx 07-31)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: qyp5465@yahoo.com.cn; Tel: 020-38765465)

diurnal variation of net photosynthesis (P_n) and transpiration (T_r), it was indicated that the extent of reduced T_r was more serious than P_n by spiral-girdling treatment. P_n was significantly relevant with T_r . Diurnal curves of P_n and T_r of the control exhibited a single peak at 14:00. P_n and T_r of the treatment were shown a clear midday depression mainly caused by stoma limitation. The daily average of P_n and T_r of fruit-bearing leaves were higher than non-fruit-bearing leaves from the same treatment. It was suggested that fruit stimulate the increase of P_n and T_r .

Key words : litchi ; spiral girdling ; fruitset ; net photosynthesis ; transpiration

国内外有关荔枝 (*Litchi chinensis* Sonn.) 光合特性研究较多, 常结合内部生理因素与外部环境生态因素进行综合研究, 如叶片水势降低 (孙谷畴, 1988)、空气 CO_2 增高 (孙谷畴等, 2003)、水分胁迫 (Menzel et al., 1995; 宋世文等, 2007) 等对光合作用的影响, 不同生长发育期的叶片和果实的光合作用 (Hieke et al., 2002) 等, 在荔枝果树的栽培中, 通过对幼树和营养生长壮旺树的枝干螺旋环剥, 促进花芽分化和坐果, 是一项行之有效的技术措施, 但未见螺旋环剥对荔枝光合作用影响的报导。水分管理是果树栽培中的重要内容之一, 气孔是二氧化碳和水蒸气的共同通道 (吕忠恕, 1982; 黄占斌和山仑, 1998; 李天忠和张志宏, 2008), 反应树体水分状态的蒸腾作用与光合作用密切相关。因此本试验从生产角度出发, 于幼龄‘桂味’荔枝的果实发育期, 研究螺旋环剥对树体光合生理和蒸腾作用的影响, 以期进一步理解螺旋环剥的保果机理, 并为螺旋环剥技术在栽培中的科学运用以及探索其它栽培技术提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验于 2007—2008 年连续两年在广东省农业科学院果树研究所荔枝园进行。两年的试验趋势一致, 本文为 2008 年的试验数据。2007 年 12 月 25 日, 选取 6 株长势一致, 同一坡度的 6 年生‘桂味’荔枝, 分为对照和螺旋环剥处理。2008 年 5 月上旬, 每株树于树冠东南、西南方向各取 1 组长势较为一致的枝条, 每组选取 2 条来自同一主枝且长度、粗度较为一致的有果枝和无果枝, 从上至下选第 2 或 3 位大小一致、健康、受光良好的功能叶片, 分为螺旋环剥有果叶、螺旋环剥无果叶、对照有果叶、对照无果叶。每组 6 片叶, 进行光合参数和光合日变化测定。

1.2 光响应曲线测定

选择晴朗天气, 设定参比室 CO_2 浓度为 $(400 \pm 2) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 叶温 T_1 为 $(30 \pm 1) ^\circ\text{C}$, 应用便携式光合测定仪 Li-6400 的光响应曲线自动程序进行测定。光曲线的理论模型采用非直线双曲线模型 (黄玉清等, 2006) 用 SPSS 建模。表观量子效率 (AQY): 将光照强度 (PAR) 在 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以内的 PAR 和净光合速率 (P_n) 成对值进行直线回归, 斜率即为 AQY。光补偿点 (LCP): 根据光曲线模型, 求出当 $A = 0$ 时的 Q 值。光饱和点 (LSP): 将 PAR 在 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以内的 PAR - P_n 直线方程与直线 $Y = A_{\text{max}}$ 相交, 交点在 Y 轴上的数值即为 LSP (黄玉清等, 2006)。

1.3 羧化效率 (CE) 和 CO_2 补偿点 (CCP) 测定

设定 PAR 为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, T_1 为 $(30 \pm 1) ^\circ\text{C}$, 将 CO_2 浓度在 $250 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 以内的 CO_2 浓度和 P_n 成对值进行直线回归, 斜率即为 CE; 同时求出当 $P_n = 0$ 时的 CO_2 浓度值, 即 CCP。

1.4 光合日变化测定

选择晴朗天气，从 7:00—18:00 每小时 1 次，用 Li-6400 进行测定，重复 2 次。记录净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、光照强度 (PAR)、气温 (T_a)、叶温 (T_l)、基于叶温的蒸汽压亏缺 (V_{pdl})、空气 CO_2 浓度和空气相对湿度等。

利用 SPSS 统计软件进行叶片 P_n 、 T_r 与其它生理生态因素的距离相关分析，叶片 P_n 、 T_r 和 G_s 的两个独立样本非参数检验 (李志辉 等, 2003)，并比较各组叶片的日均 P_n 和 T_r 。

2 结果与分析

2.1 枝梢生长和坐果情况

对照树：5 月初无果枝顶芽开始萌动；5 月中旬树冠外围以无果枝 (含落果枝) 为主，无果枝大量抽春梢，有果枝零星挂果；6 月初果实落尽，春梢叶片开始转绿，整树长满新叶，树冠浓密。

螺旋环剥树：5 月小果期至 6 月底采收期，此期虽有落果，但树冠外围以有果枝为主，树冠通透，大部分为墨绿的老叶；无果枝有零星抽梢，但短且弱，约 1~2 cm，2~3 片叶。

由上可知，在 5 月生理落果期，对照树以营养生长为主，螺旋环剥树以生殖生长为主。

2.2 叶片的光合参数

由表 1 可知，螺旋环剥处理显著降低叶片的最大光合速率 (A_{max})、表观量子效率 (AQY) 和羧化效率 (CE)，提高了光补偿点 (LCP)。强光下的高光合速率和弱光下的高光合量子效率意味着高的光合效率，光合效率高的品种往往有明显高的羧化效率 (许大全, 2002)。因此螺旋环剥降低了叶片对弱光的适应能力和对强光的利用能力，削弱了叶片的光合效率；对照两种叶片的各项光合参数之差均大于螺旋环剥处理，说明螺旋环剥有助于缩小有果叶与无果叶在光合效率上的差别；相同处理的有果叶的光饱和点 (LSP) 高于无果叶，说明果实的存在提高了叶片对强光的利用能力；低 CO_2 补偿点 (CCP) 常被作为选育高产品种的指标 (许大全, 2002)，苹果叶片的 CCP 为 $20 \mu mol \cdot mol^{-1}$ (吕忠恕, 1982)，低于本试验中荔枝叶片，说明苹果叶片固定 CO_2 比荔枝叶片更有效。

表 1 叶片的光合参数
Table 1 Photosynthetic parameters of leaves

处理 Treatment	叶片类型 Leaf type	最大光合速率 ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) A_{max}	表观量子 效率 AQY	光饱和点/ ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) LSP	光补偿点/ ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) LCP	羧化效率 CE	CO_2 补偿点/ ($\mu mol \cdot mol^{-1}$) CCP
对照 Control	无果叶 Without fruit	13.921B	0.0356B	379.31ab	11.38dB	0.0283aA	29.33a
	有果叶 With fruit	15.762A	0.0396A	395.75a	13.06cB	0.0313aA	34.18a
螺旋环剥 Spiral girdled	无果叶 Without fruit	10.102C	0.0284C	370.83b	18.63aA	0.0146bB	32.45a
	有果叶 With fruit	10.406C	0.0281C	381.12ab	17.12bA	0.0133bB	29.84a

注：数字后不同大写或小写字母分别表示处理间存在 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 的显著性差异 (最小显著差异法)

Note: Different capital and small letters denote significant difference at $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively (LSD).

2.3 光合日变化

2.3.1 叶片日均 P_n 、 T_r 和 G_s 的比较

由表 2 可知，各处理叶片的日均 P_n 差异不显著，日均 T_r 、 G_s 以对照有果叶最高，螺剥无果叶最低。

表 2 叶片日均 P_n 、 T_r 和 G_s

Table 2 Averaged net photosynthesis, transpiration and stomatal conductance of leaves in the day

处理 Treatment	叶片类型 Leaf type	净光合速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) P_n	蒸腾速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) T_r	气孔导度/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) G_s
对照	无果叶 Without fruit	4.32a	1.29ab	0.048AB
Control	有果叶 With fruit	5.30a	1.43a	0.054A
螺旋环剥	无果叶 Without fruit	4.60a	0.97b	0.038B
Spiral girdled	有果叶 With fruit	4.92a	1.08ab	0.043AB

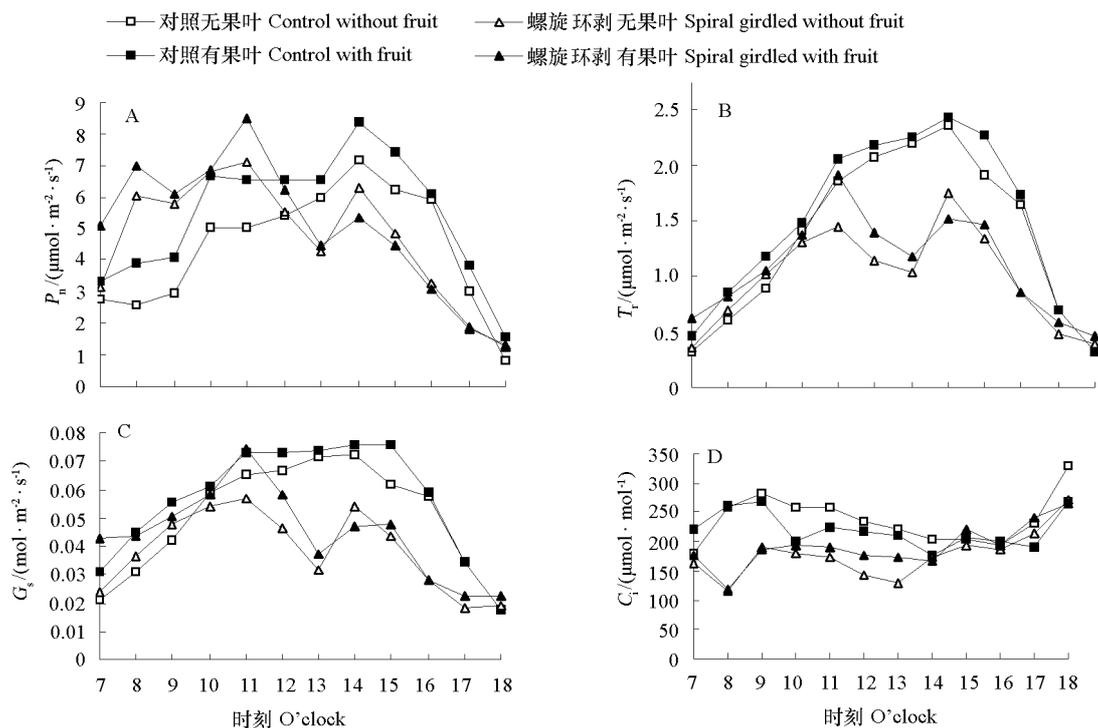
注：数字后不同大写或小写字母分别表示处理间存在 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 的显著性差异（最小显著差法）

Note: Different capital and small letters denote significant difference at $P < 0.01$ and $P < 0.05$, respectively (LSD).

日均 P_n 由高到低依次为对照有果叶 > 螺剥有果叶 > 螺剥无果叶 > 对照无果叶，对照有果叶与无果叶日均 P_n 相差 18.5%，螺剥有果叶与无果叶相差 6.5%，说明螺旋环剥有助于减少有果叶与无果叶的日均 P_n 差异；日均 T_r 、 G_s 由高到低依次为对照有果叶 > 对照无果叶 > 螺剥有果叶 > 螺剥无果叶，对照的蒸腾作用和气孔导度大于螺旋环剥处理；相同处理的有果叶的日均 P_n 和 T_r 均高于无果叶，说明果实的存在可提高 P_n 和 T_r ；对照有果叶的日均 P_n 和 T_r 均为最高，但却落果殆尽。

2.3.2 叶片 P_n 、 T_r 、 G_s 和 C_i 的日变化曲线

由图 1, A ~ C 可知，对照叶片的 P_n 、 T_r 日变化为单峰曲线型，14:00 时达最大值，有果叶的 P_n 、 T_r 和 G_s 高于无果叶；螺剥叶片的 P_n 日变化呈锯齿峰状， T_r 和 G_s 的日变化为双峰曲线型， P_n 、 T_r 和 G_s 在 13:00 时均出现低谷，有明显的午休现象。

图 1 叶片 P_n 、 T_r 、 G_s 和 C_i 的日变化Fig. 1 Diurnal variation of leaves' net photosynthesis, transpiration, stoma conductivity and intercellular CO_2 concentration

叶片的 C_i 日变化呈较凌乱的锯齿状折线状（图 1, D），可能与 C_i 受气孔、叶肉细胞光合活性、呼吸等多种因素的影响有关（许大全，2002），但伴随螺旋环剥叶片 P_n 、 T_r 和 G_s 在 13:00 时出现低谷， C_i 在 11:00—13:00 时呈下降趋势。

判断叶片光合速率降低的主要原因是气孔限制还是非气孔限制，一般只根据 C_i 的变化方向便可作出正确判断， C_i 降低表明 G_s 降低是主要因素（许大全，2002）。因此，气孔限制使螺旋环剥叶片 G_s 降低，减少水分损失和 CO_2 供应，是引起叶片 T_r 和 P_n 午休的主要因素。

3 讨论

螺旋环剥削弱了叶片的光合效率，降低了叶片的 P_n ，但有利于树体生殖生长。反馈抑制假说的支持者（李天忠和张志宏，2008）认为通过阻止叶片光合产物的输出，使叶片中光合产物增加，可以降低叶片光合速率。周贤军等（1996，1998，1999）在研究荔枝螺旋环剥机理时发现，螺旋环剥减少碳水化合物向根系运转，抑制了源叶光合产物的输出，增加叶片和果实中碳水化合物含量，使果实与根、梢的库力竞争中获得优势。因此，螺旋环剥降低叶片的光合能力，可能是正常的源—库反馈调节。相同处理的有果叶的 P_n 高于无果叶。在果树上有很多例子说明果实的存在对 P_n 的增高有刺激作用。丹麦学者 Hansen 在一系列研究中，证明果实的存在可提高 P_n ，以及加速光合产物由叶内外运的现象（吕忠恕，1982）。虽然对照有果叶的日均 P_n 和 T_r 均为最高，但却落果殆尽，树体大量抽梢，同化物优先向营养器官分配。同化物分配是源、库代谢和运输过程相互协调的结果（李天忠和张志宏，2008），螺旋环剥改变养分的运输情况，有效地促进了坐果。

在自然的果园环境和常规的栽培管理下，幼龄‘桂味’荔枝的果实发育期， G_s 是与 P_n 和 T_r 关系最为密切的变量， P_n 与 T_r 的相关性也极显著，螺旋环剥降低了叶片的 P_n 但差异不显著， T_r 和 G_s 则显著下降。这与李天忠和张志宏（2008）在果树环境生物学中的研究一致：虽然光合与蒸腾作用的理化性质不同，但气孔是植物进行气体交换的主要通道，控制着叶片和大气之间的 CO_2 和水蒸气的扩散传导，气孔导度 G_s 是反映气孔开度的重要参数，水分散失对气孔开度的依赖大于光合作用对气孔的依赖，如果气孔阻力增加，水分输送阻力增加的比例比 CO_2 输送阻力增加的比例要大，蒸腾作用减弱的程度比光合作用减弱的程度大。螺旋环剥对叶片 P_n 和 T_r 的影响类似于水分胁迫。水分胁迫对果树光合与蒸腾作用的主要影响都是由于气孔关闭引起的（吕忠恕，1982）。黄占斌和山仑（1998）认为严重水分亏缺使作物蒸腾作用降低而影响光合作用等生理过程，一般轻度水分胁迫对光合作用影响小，但可使蒸腾作用明显下降。在荔枝生产上，螺旋环剥措施只适用于水肥条件良好，生长健壮的果树，并且螺旋环剥的程度因树而异，过重会造成树势迅速衰退，甚至死亡。植物水分代谢是根系吸水与叶片蒸腾失水间的平衡过程，蒸腾作用与植物水分状况密切相关（黄占斌和山仑，1998），但螺旋环剥对荔枝树体水分状态的影响，还有待于结合组织水势，含水量等其它植物水分状态指标进一步深入研究。

在荔枝栽培的生产实践中，人们发现螺旋环剥不仅能有效地促进花芽分化和保花保果，还能减轻果实膨大期由于暴雨使果皮吸水落后于果肉吸水而引发的严重裂果。因此，能否通过对根进行机械损伤，或控制土壤水分，或使用抗蒸腾剂，或使用脱落酸等使气孔关闭的物质，达到类似螺旋环剥的效果，将有待于在生产中进行验证。

References

- Hieke S, Menzel C M, Lüdders P. 2002. Effects of leaf, shoot and fruit development on photosynthesis of lychee trees (*Litchi chinensis*). *Tree Physiol*, 22: 955–961.
- Huang Yu-qing, Wang Xiao-ying, Lu Shu-hua, Wang Qing, Zhao Ping. 2006. Studies of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of some dominant species in rocky desert area, Guangxi, China. *Guihaia*, 26 (2): 171–177. (in Chinese)
- 黄玉清, 王晓英, 陆树华, 汪青, 赵平. 2006. 岩溶石漠化治理优良先锋植物种类光合、蒸腾及水分利用效率的初步研究. *广西植*

- 物, 26 (2) : 171–177.
- Huang Zhan-bin, Shan Lun. 1998. Research progression on water use efficiency and its physio-ecological mechanism. *Eco-agriculture Research*, 6 (4) : 19–23. (in Chinese)
- 黄占斌, 山 仑. 1998. 水分利用效率及其生理生态机理研究进展. *生态农业研究*, 6 (4) : 19–23.
- Li Tian-zhong, Zhang Zhi-hong. 2008. *Modern fruit biology*. Beijing : Science Press. (in Chinese)
- 李天忠, 张志宏. 2008. *现代果树生物学*. 北京 : 科学出版社.
- Li Zhi-hui, Luo Ping, Hong Nan, Wu Wei-jian. 2003. *Statistics analysis course of SPSS for windows*. Beijing : Publishing House of Electronics Industry Press. (in Chinese)
- 李志辉, 罗 平, 洪 楠, 吴伟健. 2003. *SPSS for windows 统计分析教程*. 北京 : 电子工业出版社.
- Lú Zhong-shu. 1982. *Pomology physiology*. Shanghai : Shanghai Science Technology Press. (in Chinese)
- 吕忠恕. 1982. *果树生理*. 上海 : 上海科学技术出版社.
- Menzel C M, Oosthuizen J H, Roe D J. 1995. Water deficits at anthesis reduce CO₂ assimilation and yield of lychee (*Litchi chinensis* Sonn.) tree. *Tree Physiol*, 15 : 611–617.
- Song Shi-wen, Wang Ze-huai, Zhao Xiao-qin, Xie Shi-gong, Zeng Ya-ni, Li Jian-guo, Xie Yong-hong. 2007. Effects of water stress on diurnal changes in the net photosynthetic rate of adult litchi in different seasons. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 15 (6) : 482–486. (in Chinese)
- 宋世文, 王泽槐, 赵晓勤, 谢世恭, 曾亚妮, 李建国, 谢永红. 2007. 水分胁迫对成年荔枝不同季节光合速率日变化的影响. *热带亚热带植物学报*, 15 (6) : 482–486.
- Sun Gu-chou. 1988. Effects of decreasing leaf water potential on photosynthesis of *Litchi chinensis*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 30 (1) : 99–102. (in Chinese)
- 孙谷畴. 1988. 叶片水势降低对荔枝光合作用的影响. *植物学报*, 30 (1) : 99–102.
- Sun Gu-chou, Zeng Xiao-ping, Zhao Ping, Peng Shao-lin. 2003. Photosynthesis and free radical yield of *Litchi chinensis* leaves under increased CO₂ partial pressure in atmosphere. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 14 (3) : 331–335. (in Chinese)
- 孙谷畴, 曾小平, 赵 平, 彭少麟. 2003. 空气 CO₂ 增高条件下荔枝叶片光合作用和超氧自由基产率. *应用生态学报*, 14 (3) : 331–335.
- Xu Da-quan. 2002. *Photosynthetic efficiency*. Shanghai : Shanghai Science Technology Press. (in Chinese)
- 许大全. 2002. *光合作用效率*. 上海 : 上海科学技术出版社.
- Zhou Xian-jun, Huang De-yan, Huang Hui-bai, Wu Ding-yao. 1999. Carbohydrate and endohormone status in relation to fruit set as influenced by trunk spiral girdling of young litchi trees. *Acta Horticulturae Sinica*, 26 (2) : 77–80. (in Chinese)
- 周贤军, 黄德炎, 黄辉白, 吴定尧. 1999. 螺旋环剥对‘糯米糍’荔枝坐果与碳水化合物及激素的影响. *园艺学报*, 26 (2) : 77–80.
- Zhou Xian-jun, Wu Ding-yao, Huang Hui-bai. 1998. Translocation and distribution of ¹⁴C-photosynthate in lychee (*Litchi chinensis* Sonn. cv. Nuomici) by spiral girdling. *Acta Agriculturae Nucleatae Sinica*, 12 (6) : 365–368. (in Chinese)
- 周贤军, 吴定尧, 黄辉白. 1998. 螺旋环剥对荔枝 ¹⁴C 光合产物转运及分配的影响. *核农学报*, 12 (6) : 365–368.
- Zhou Xian-jun, Wu Ding-yao, Huang Hui-bai, Lai Jun, Huang Dong-guang. 1996. Manipulating growth and fruiting of young litchi trees by spiral girdling. *Acta Horticulturae Sinica*, 23 (1) : 13–18. (in Chinese)
- 周贤军, 吴定尧, 黄辉白, 赖 军, 黄东光. 1996. 螺旋环剥对幼龄荔枝树生长结果的调控作用. *园艺学报*, 23 (1) : 13–18.