

## 富士苹果短截、拉枝对当年生新梢叶片光合特性的影响

艾沙江·买买提 阿布都外力·木米尼 王晶晶 刘国杰\*

(中国农业大学 农学与生物技术学院,北京 100193)

**摘要** 以‘富士’苹果(*Malus × Domestica* Borkh.)幼树为试材,研究短截和拉枝处理后抽发的当年生新梢光合特性和叶绿素荧光的差异。结果表明:1)拉枝处理显著提高了叶片叶绿素含量和厚度,短截处理叶片叶面积显著高于拉枝处理和对照;2)短截处理显著提高了叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔导度,但降低胞间 CO<sub>2</sub> 浓度。相反,拉枝处理提高了叶片的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度,但降低了新梢叶片的净光和速率、蒸腾速率,气孔导度与对照基本相同;3)短截处理提高了叶片 PS II 量子效率和光化学猝灭系数,降低了叶片非光化学猝灭系数,短截处理叶片 PS II 量子效率和光化学猝灭系数在整个试验过程中显著高于其他处理,相反,叶片非光化学猝灭系数显著低于其他处理,对照组与拉 90°处理叶片非光化学猝灭系数没有差异。这些结果表明,短截处理叶片 PS II 量子效率的光合电子传递活性较大,较多的能量用于 CO<sub>2</sub> 同化,而用于热耗散的能量相对较少。相反,拉枝叶片 PS II 量子效率的光合电子传递活性较低,用于热耗散的能量相对较多,而用于 CO<sub>2</sub> 同化能量较少。

**关键词** 苹果;短截;拉枝;新梢;光合作用;叶绿素荧光

中图分类号 S 668.4

文章编号 1007-4333(2013)06-0126-06

文献标志码 A

## Effects of cutting back and branch-bending on photosynthetic characteristics of new shoots

MAIMAITI Aishajiang, MUMINI Abuduwaili, WANG Jing-jing, LIU Guo-jie\*

(College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

**Abstract** Young ‘Fuji’ (*Malus × Domestica* Borkh.) apple plants were used to study the effects of various pruning methods (Cutting back and bending) on the photosynthetic characteristics of new shoots. The results showed that branch bending significantly increased the leaf chlorophyll content and blade thickness. The cutting back treatment significantly increased the leaf  $P_n$ ,  $E$  and  $G_s$ , but reduced the  $C_i$ . Bending treatment, on the other hand, increased the leaf  $C_i$ , but decreased  $P_n$  and  $E$ ,  $G_s$  basically the same with control group. Leaf  $\Phi_{PSII}$  and qP of cutting back treatment was significantly higher than that of other treatment in the whole experimental process. Little difference was found in leaf  $\Phi_{PSII}$  and qP between control group and bending treatment. These results indicated that leaf photosynthetic electron transport activity of PS II was higher in cutting back treatment. More energy was used for CO<sub>2</sub> assimilation. The energy used by heat dissipation was relatively small. In contrast, leaf photosynthetic electron transport activity of PS II was lower in branch bending treatment. More energy was used by heat dissipation, The energy for CO<sub>2</sub> assimilation was relatively small.

**Key words** *Malus × Domestica* Borkh.; cutting back; branch bending; new shoot; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

植物的绝大部分干物质和生物量最终源自光合作用。光合作用是果树生长和结果的基础,研究各

种果树的光合特性为选择优良品种,改善栽培措施等提供理论依据,对科学栽培管理、提高产量和品质

收稿日期:2013-04-27

基金项目:国家自然科学基金项目(31200543);北京市教委资助项目

第一作者:艾沙江·买买提,博士研究生,E-mail:aisajian@cau.edu.cn

通讯作者:刘国杰,教授,主要从事果树栽培生理研究,E-mail:lgj@cau.edu.cn

具有重要意义。国内外学者为了改善冠内光照分布条件,对苹果树形进行了大量研究并取得较大进展<sup>[1-5]</sup>。Rom<sup>[6]</sup>研究表明,在一定范围内随着修剪程度的增加,净光合也增加。Ferree等<sup>[7]</sup>研究表明,增加根部修剪可使净光合速率、蒸腾速率和气孔导度降低,总叶面积和叶干重减少。另外,环剥对光合作用也有影响,Harrell等<sup>[8]</sup>和Williams等<sup>[9]</sup>研究表明,环剥13 d后葡萄叶片CO<sub>2</sub>同化速率比对照降低30%左右。拉枝是果树整形修剪中常采用的方法,业内普遍认为拉枝角度与果树的目标树形有关。如苹果生产上常用的疏散分层形和纺锤形等树形,主枝角度一般在50~90°,很少大于90°<sup>[10]</sup>。近年来,欧洲推行的高纺锤形,要求枝条角度在95~120°,其优点是易成花,树体容易控制<sup>[11]</sup>。目前这一拉枝方法在我国陕西、河南和山西一带富士苹果幼树整形和成龄树改造上已有应用<sup>[12]</sup>,有效解决了富士苹果成花难的问题。戴文圣等<sup>[13]</sup>发现,拉枝后梨树P<sub>n</sub>下降14.2%。叶片光合速率随着拉枝角度的增大而增强,但当拉枝角度过大时叶片光合速率下降<sup>[14]</sup>。

鉴于国内修剪方面的研究主要集中在对修剪反应的生物学基本特征,对修剪反应的生理学特征的研究较少,也不够深入,因此,有必要对苹果修剪反应的生理学基本特征进行研究。本研究借鉴前人研究工作,以富士(*Malus × Domestica* Borkh cv. Red Fuji)苹果幼苗为试材,在新梢生长期研究短截、拉枝对当年生新梢叶片光合特性的影响,旨在丰富苹果修剪技术的理论知识,为今后的苹果修剪技术提供理论依据。

## 1 材料与方法

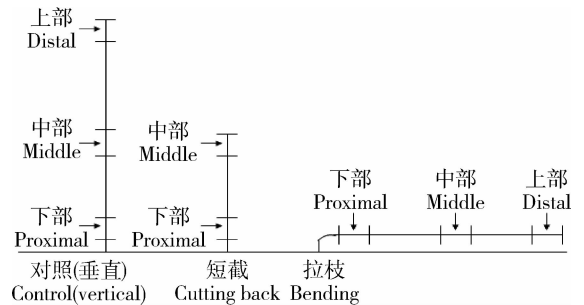
### 1.1 材料

试验于2012年在中国农业大学上庄试验站进行。试材为2009年春季定植的苹果“富士”(*Malus × Domestica* Borkh.),砧木为八棱海棠,株行距0.80 m × 1.25 m。常规管理,土壤肥力中等。

### 1.2 方法

2011年4月对所有一年生枝条进行短截(留5个芽重剪),促使其抽出大量强壮新梢。于2012年2月15日在同一株树上选位置相同、长势和角度一致(垂直)、长度为90~100 cm的1年生枝条3枝,其中一枝短截1/2;一枝拉枝成水平(90°);另一枝不短截不拉枝(垂直)为对照。每个处理重复3次,每个重复10个枝条,共30株树。5月12日选择新

梢中部生长健壮的叶片(从梢尖数起第3片展开叶片)进行标记。短截处理选剪口下第一个芽抽发的新梢挂上标签,拉枝处理选由中上部芽抽发的,健壮的新梢挂上标签,对照选顶芽抽发的新梢挂上标签,每个处理挂30个新梢,处理与取样方法如图1。



不同处理取样的部位相同,箭头所指为取样部位。

Sampling parts of different treatments were homologous. Arrow refers to sampling location.

图1 拉枝和短截处理示意图

Fig. 1 Diagrammatic representation of shoot manipulations

### 1.3 测定项目及方法

光合速率的测定:自2012年5月14每隔8 d于晴朗的上午9:00—11:30采用Li-6400型便携式光合仪(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)测定各处理标记叶片的净光合速率(P<sub>n</sub>)、气孔导度(G<sub>s</sub>)、蒸腾速率(E)、胞间CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>i</sub>);

荧光参数的测定:荧光参数使用英国Hansatech公司生产的FMS-2便携式脉冲调制式荧光仪测定。将苹果叶片暗适应20 min测定初始荧光(F<sub>0</sub>)、暗中最大荧光(F<sub>m</sub>)和最大光化学效率(F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>),光适应下测定得到PS II量子效率(Φ<sub>PSII</sub>)、光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭(NPQ)计算公式参考文献[15-16]的方法。测定时每个处理选3片叶,每片叶子重复测定3次。每次测定的同时对所标记的叶片进行取样,液氮速冻后保存在-40℃冰箱中,用于测定叶片叶绿素含量及叶片生物量。

叶绿素的提取和含量的测定<sup>[17]</sup>:分别于2012年5月14日、5月22日、6月7日和6月15日对所标记的叶片进行取样,用95%的乙醇浸提24 h后,分别在665和649 nm下比色测定叶绿素a和b的含量并对4次结果做平均值做表分析。

分别于2012年6月15日对所标记的叶片进行

取样,测定比叶重、叶面积和叶片厚度等形态指标。

所有数据采用新复极差法进行统计分析,软件为 Excel 2010 和 SPSS 16.0。

## 2 结果与分析

### 2.1 短截和拉枝对当年生新梢叶片净光合速率及相关光合参数的影响

不同处理新梢叶片净光合速率及相关光合参数如图 2 所示,苹果新梢叶片发育过程中,各处理叶片的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $E$ )

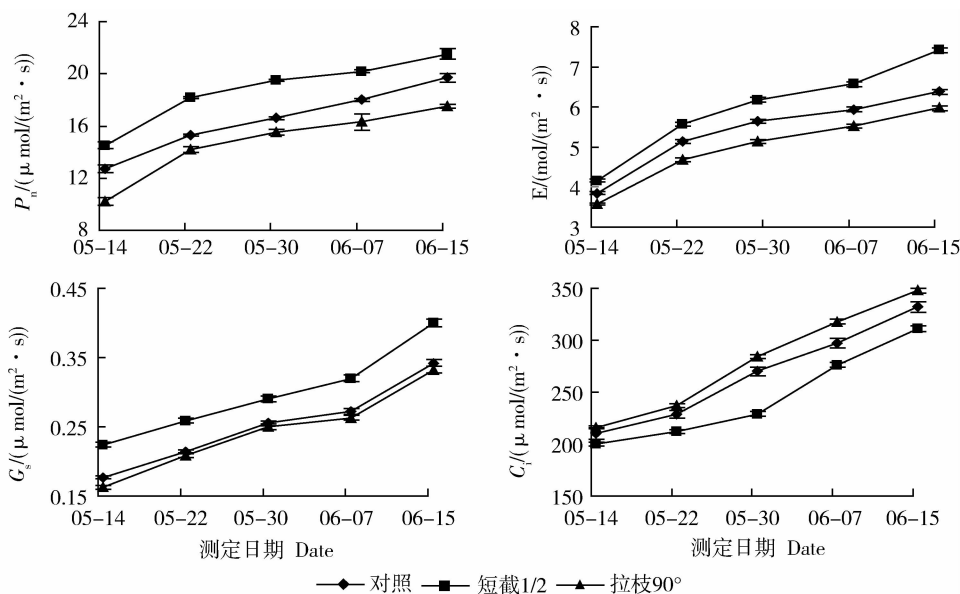


图 2 短截和拉枝对新梢叶片净光合速率及气体交换参数的影响

Fig. 2 Influence of cutting back and bending on net photosynthetic rate and gas exchange parameters of new shoot leaves

### 2.2 短截、拉枝对当年生新梢叶片叶绿素含量和形态特征的影响

不同处理新梢叶片叶绿素含量如表 1 所示。从表 1 可以看出,拉枝处理显著提高了叶片叶绿素含量,拉枝处理叶片叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b

及胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )随着叶龄的增加逐渐升高。短截处理显著提高了叶片  $P_n$ 、 $E$  和  $G_s$ ,说明短截处理叶肉光合能力增加的速度可能大于气孔导度的增加速度, $\text{CO}_2$  的供应速度满足不了同化速度而表现出  $C_i$  下降。相反,拉枝处理提高了叶片的  $C_i$ ,但降低了新梢叶片的  $P_n$ 、 $E$ 、 $G_s$  与对照基本相同。由此可见,拉枝处理光合速率下降是由非气孔限制引起的。 $G_s$  基本不变  $C_i$  反而上升,说明拉枝处理叶肉同化  $\text{CO}_2$  的能力下降,造成细胞间隙  $\text{CO}_2$  供过于求,表现出  $C_i$  上升。

含量显著高于对照和短截处理叶片,对照组叶片叶绿素含量最低。短截处理叶片叶绿素 a 和叶绿素 a+b 含量高于对照组,但没有达到显著性水平,而短截处理叶片叶绿素 b 含量显著高于对照组叶片。相反对照组叶片叶绿素 a/b 值为最高,其次为短截处

表 1 短截和拉枝对新梢叶片的叶绿素含量的影响

Table 1 Influence of cutting back and bending on chlorophyll contents of new shoot leaves mg/g

处理 Treatments	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	叶绿素 a+b Chlorophyll a+b	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b
对照 Control	1.26 b	0.44 c	1.70 b	2.88 a
拉枝 90° Bending	1.37 a	0.54 a	1.91 a	2.55 b
短截 1/2 Cutting back	1.29 b	0.48 b	1.77 b	2.70 ab

注:同一列数据后字母为新复极差多重比较的差异显著性,小写字母表示  $P < 0.05$  显著水平。下同。

Note: Values followed by the same letter are not significantly different according to Duncan's multiple range test at  $P < 0.05$ . The same below.

理,拉枝处理叶片叶绿素 a/b 值最低。剪 1/2 处理与其他处理之间没有差异。

比叶重(Specific leaf weight, SLW),是指单位叶面积的叶干重,是衡量叶片光合作用性能的一个参数。其倒数称为比叶面积(Specific leaf area, SLA)。它与叶片的光合作用,叶面积指数,叶片的发育相联系。在同一个体或群落内显示受光越弱而比叶面积( $\text{cm}^2/\text{g}$ )越大的倾向,一般作为叶遮荫度的指数而使用。从表 2 可以看出,新梢叶片的叶面

积和叶片厚度不同处理之间差异显著,短截处理叶片叶面积最大,显著大于对照和拉枝处理。对照与拉枝处理叶片叶面积差异不显著。拉枝处理显著增加了叶片厚度,相反短截处理叶片的厚度显著低于对照和拉枝处理叶片的厚度。不同处理长出的新梢叶片比叶重和比叶面积没有差异,拉枝处理叶片比叶重最大,其次为短截处理叶片,对照组叶片比叶重最小。相反,对照组比叶面积最大,其次为短截处理叶片,拉枝处理叶片比叶面积最小。

表 2 短截和拉枝对新梢叶片形态特征的影响

Table 2 Influence of cutting back and bending on morphological characteristics of new shoot leaves

处 理 Treatments	叶面积/ $\text{cm}^2$ Leaf area	叶片厚度/ $\mu\text{m}$ Thickness	比叶重/ $(\text{mg}/\text{cm}^2)$ Specific leaf weight	比叶面积/ $(\text{cm}^2/\text{mg})$ Specific leaf area
对照 Control	44.6 b	244.0 b	9.39 a	0.109 a
拉枝 $90^\circ$ Bending	43.2 b	261.2 a	9.58 a	0.104 a
短截 1/2 Cutting back	58.7 a	235.9 c	9.42 a	0.107 a

### 2.3 短截、拉枝对当年生新梢叶片叶绿素荧光参数的影响

不同处理长出的新梢叶片叶绿素荧光测定结果如图 3 所示。 $F_v/F_m$  是 PS II 最大光化学量子产量(Optimal/maximal photochemical efficiency of PS II in the dark)或称 PS II 的最大光能转换效率(Optimal/maximal PS II efficiency)。由图 3(a)可以看出,不同处理新梢叶片  $F_v/F_m$  差异显著,试验初期短截处理叶片  $F_v/F_m$  显著高于其他处理,对照

组和拉枝( $90^\circ$ )处理叶片  $F_v/F_m$  差异不显著。随着叶龄的增加, $F_v/F_m$  逐渐增加;随着叶片的发育和成熟,不同处理叶片  $F_v/F_m$  的差异相对减小,到春梢缓慢生长期不同处理叶片  $F_v/F_m$  的差异不显著。

$\Phi_{\text{PSII}}$  (Actual photochemical efficiency),它反映 PS II 反应中心在有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率,叶片不经过暗适应在光下直接测得。 $qP$  是 PS II 光化学猝灭系数,反映的是被 PS II 天线色素吸收来并用以光合作用的能量部分。NPQ 是

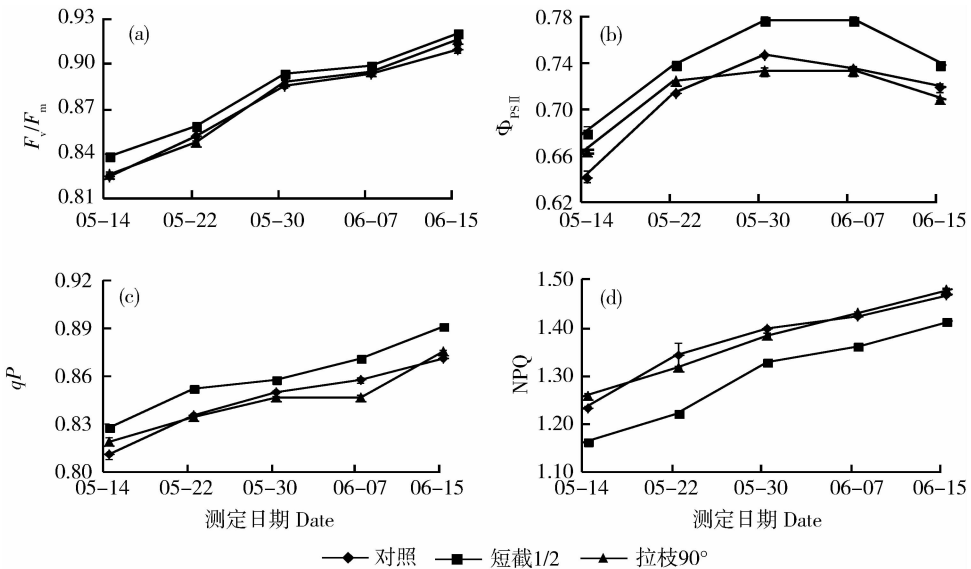


图 3 短截和拉枝对新梢叶片叶绿素荧光参数的影响

Fig. 3 Effects of cutting back and branch bending on chlorophyll fluorescent differences of new shoot leaves

PS II 非光化学猝灭系数,它反映的是被 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的部分。它是一种自我保护机制,对光系统起一定的保护作用。

由图 2(b)~(d)可以看出,叶片  $\Phi_{PSII}$ 、 $qP$  和 NPQ 随叶龄的增加有逐渐增高趋势,到春梢缓慢生长期,随着叶片的发育和成熟叶片  $\Phi_{PSII}$  开始缓慢下降。不同处理长出的新梢叶片  $\Phi_{PSII}$ 、 $qP$  和 NPQ 差异显著,短截处理提高了叶片  $\Phi_{PSII}$  和  $qP$ ,降低了叶片 NPQ,短截处理叶片  $\Phi_{PSII}$  和  $qP$  在整个试验过程中显著高于其他处理。试验初期拉枝处理叶片  $\Phi_{PSII}$  显著高于对照组,到后期对照与拉枝处理叶片  $\Phi_{PSII}$  没有差异。短截处理叶片 NPQ 在整个试验过程中显著低于其他处理,对照组与拉 90° 处理叶片 NPQ 没有差异。这些结果表明短截处理叶片 PS II 的光合电子传递活性较大,较多的能量用于 CO<sub>2</sub> 同化,而用于热耗散的能量相对较少。相反,拉枝和对照叶片 PS II 的光合电子传递活性较低用于热耗散的能量相对较多,而用于 CO<sub>2</sub> 同化能量较少。

### 3 讨论

光合作用是植物生长发育和产量品质形成的基础。叶片光合速率随着叶龄的变化而变化。果树单叶光合速率变化,一般规律是叶片初展尚呈绿黄色时,净光合速率很低,随叶片生长,净光合速率提高,叶片定形时,净光合速率最高,维持一段时间,随叶片衰老,净光合速率降低<sup>[18]</sup>。在一定范围内随着夏剪程度的增加,净光合也增加<sup>[6]</sup>。本试验结果表明,随叶片生长,净光合速率提高,短截使叶片光合速率增加,在桃、苹果和葡萄上也有类此的报道<sup>[6,19-20]</sup>。短截处理叶片  $P_n$ 、 $E$  和  $G_s$  同时增加  $C_i$  反而下降,说明短截处理叶肉光合能力增加的速度可能大于气孔导度的增加速度,CO<sub>2</sub> 的供应速度满足不了同化速度而表现出  $C_i$  下降。另外,短截处理叶片气孔导度、PS II 和  $qP$  显著高于对照和拉枝处理,而 NPQ 显著低于对照和拉枝处理。据 Iglesias 等<sup>[21]</sup> 和 Zhou 等<sup>[22]</sup> 报道,改变光合产物的库与源比例后观察到光合速率的变化。部分去叶提高了库源比会导致源叶中碳水化合物含量下降,不仅增加对存留叶片生产光合产物的需要,而且也减小对来自根系的细胞分裂素和无机营养的竞争,从而使存留叶片的光合速率提高,修剪根系可以减小这种提高,但应用激动素可以部分抵消修剪根系造成的影响,用这种

激素喷叶可以使修剪根系植株和对照植株光合作用都增加<sup>[23]</sup>。Zhou 等<sup>[22]</sup> 在苹果上的研究表明,去除 90% 叶片处理后,叶片的净光合效率增加了 45.6%。短截后,枝条内的供新梢生长的碳水化合物含量明显减少,库源比发生了变化。短截促进叶片光合速率的原因首先可能是短截后只有剪口下几个芽抽出枝条,减少了叶幕,改变了库源比,增加对存留枝梢叶片生产光合产物的需要,而且也减少与来自根系的细胞分裂素和无机营养的竞争,从而使存留叶片的光合速率提高。另外,一年生强壮的枝条短截后,可在截口下发 1~3 个较长的枝条,枝条直立,顶端优势强,年生长量大,养分消耗多。开张角度小的直立枝,光合产物自留量少,外运入主轴和根中的数量多,源器官处于饥饿状态,从而提高光合速率。

拉枝能有效阻止光合产物由枝条地上部向下方运输,使光合产物更多地流向促进生长发育器官。因此主枝抽生枝条数量较多,长枝减少,中短枝较多<sup>[8-9,13]</sup>。本试验发现,拉枝处理叶片  $G_s$  基本不变  $C_i$  反而上升,说明拉枝处理叶肉同化 CO<sub>2</sub> 的能力在下降,造成细胞间隙 CO<sub>2</sub> 供过于求,表现出  $C_i$  上升。这上面的研究结果一致。但也有相反报道,韩明玉等<sup>[24]</sup> 报道,随着拉枝角度的增大,苹果光合速率增高。在低库力情况下,往往也能观察到光抑制现象的发生<sup>[25]</sup>。拉枝降低了叶片  $\Phi_{PSII}$ ,可能是由于拉枝处理后同化物的运输受阻,同化能力下降导致的电子传递过度还原所致。NPQ 反应了热耗散效率的变化,常常作为判定 PS II 是否过度还原的一个指标<sup>[26]</sup>。拉枝处理叶片 NPQ 较高,说明叶片吸收的光能较多的用于热耗散。相应的拉枝处理枝条新梢叶片气孔导度  $G_s$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $qP$  显著低于短截处理,而  $C_i$  和 NPQ 显著高于短截。叶片中同化物的积累会使叶片光合作用降低<sup>[27]</sup>。可能拉枝部分截断了光合同化产物从源到库的运输,降低库力,使得对同化物的需求变小,造成其在源叶中积累而导致叶片光合作用降低<sup>[22-23,28]</sup>。另外,拉枝后,叶片的结构发生了改变,拉枝处理枝条长出的新梢叶片较厚,叶片的叶绿素含量高,可能是因为拉枝角度较大,枝条的损伤程度严重,枝条内蒸腾液流呈单方向运输,且速度减慢,生长素、赤霉素含量减少,运输到叶片的氮素营养减少而碳水化合物输出量又相对减少,导致供给叶片自身生长的矿物质和水分运输严重受阻,叶片的碳水化合物外运减少,以致于影响叶片的解剖结构<sup>[29]</sup>。另外,在库强低的情况下,叶片中可能

产生脱落酸(ABA)调节叶片的光合作用<sup>[30]</sup>。

综上所述,短截处理叶片 PS II 的光合电子传递活性较大,较多的能量用于 CO<sub>2</sub> 同化,而用于热耗散的能量相对较少。短截促进叶片光合速率的原因可能是剪口下长出来的新梢枝条开张角度小,直立而旺盛,光合产物自留量少,外运入主枝和根中的数量多,源器官处于饥饿状态,从而提高光合速率。相反,拉枝和对照叶片 PS II 的光合电子传递活性较低,用于热耗散的能量相对较多,而用于 CO<sub>2</sub> 同化能量较少。拉枝使光合速率下降的原因可能是造其成叶片和根系的联系切断,根系活性降低,矿质营养运输受阻,光合产物的输出受到抑制,库源比例发生了变化,造成反馈抑制,从而影响光合作用。拉枝和短截对新梢叶片光合作用的调控及其与库源比之间的关系需要进一步研究。

### 参 考 文 献

[1] Jackson J E. Light interception and utilization by orchard systems[J]. *Hortic Rev*, 1986(2):208-267

[2] Palmer J N. The effects of row orientation, tree height time of year and latitude on light interception and distribution in model apple hedgerow canopy[J]. *Heretic*, 1989, 64(2):137-145

[3] Lakso A N, Robinson T L, Carpenter S G. The palmate leader: A tree design for improved light distribution light[J]. *Hort Science*, 1989, 24(2):271-275

[4] Robinson T C, Lakso A N, Ren I B. Modifying apple tree canopies for improved production efficiency[J]. *Hort Science*, 1991, 26(8):1005-1012

[5] Warrington I J, Stomley C J, Tustin D S. Light transmission, yield distribution, and fruit quality in six tree canopy forms of 'Granny Smith' apple[J]. *Tree Fruit Production*, 1996(1):27-54

[6] Rom C R. 夏季修剪时期和强度对幼年桃树净光合作用、蒸腾作用和干重分配的影响[J], *园艺学文摘*, 1985

[7] Ferree D C, Scurlock D M, Schmid J C. Root pruning reduces photosynthesis transpiration, growth, and fruiting of container-grown French-American hybrid grape vines[J]. *Hort Science*, 1999, 34(6):1064-1067

[8] Harrell D C, Williams L E. Effect of trunk girdling and gibberellins(GS3) application on leaf net CO<sub>2</sub> assimilation rate of two seedlings grape varieties [J]. *Plant Physiology (Supplement)*, 1985, 77(4):61

[9] Harrell D C, Williams L E. Net CO<sub>2</sub> assimilation rate of grape leaves in response to trunk girdling and gibberellic acid application[J]. *Plant Physiology*, 1987, 83(3):457-459

[10] 耿玉韬. 苹果树修剪大全[M]. 郑州:河南科技出版社, 1995

[11] 韩明玉, 李丙智, 高妍. 美国等 7 个苹果主产国生产简况[J]. *中国果树*, 2005(5):61-62

[12] 王金泉, 左奎旺. 苹果树高光纺锤形树形建造及优质丰产技术[J]. *山西果树*, 1999(3):2-12

[13] 戴文圣, 王白坡, 钱银才. 拉枝对不同品种幼龄梨树生长结果的影响[J]. *浙江林学院学报*, 1996, 13(2):123-129

[14] 韩明玉, 李永武, 范崇辉, 等. 拉枝角度对富士苹果树生理特性和果实品质的影响[J]. *园艺学报*, 2008, 35(9):1345-1350

[15] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1989, 990:87-92

[16] Demmig-Adams B, William W. Adams III. Xanthophyll cycle and light stress in nature: Uniform response to excess direct sunlight among higher plant species[J]. *Planta*, 1996, 198:460-470

[17] 邹琪. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社, 2000:191

[18] 牟云官, 李宪利. 几种落叶果树光合特性的探索[J]. *园艺学报*, 1986, 13(3):157-162

[19] Taylor B H. 夏季修剪对苹果幼树光合作用、蒸腾作用、落叶及干物质积累的影响[J]. *园艺学文摘*, 1981(3):43-46

[20] 吴俊, 钟家煌, 徐凯, 等. 生长季修剪和环剥对藤稔葡萄果实生长及叶片光合作用的影响[J]. *山东农业大学学报*, 2002, 33(2):148-153

[21] Iglesias D J, Lliso I, Tadeo F R, et al. Regulation of photosynthesis through source: Sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves[J]. *Physiol Plant*, 2002, 116:63-572

[22] Zhou R, Quebedeaux B. Changes in photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature apple leaves in response to whole plant source-sink manipulation [J]. *J Amer Soc Hort Sci*, 2003, 128(1):113-119

[23] Wareing P F, Khalifa M M, Treharne K J. Rate-limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities[J]. *Nature*, 1968, 220:453-457

[24] Urban L, Alphonsout L. Girdling decreases photosynthetic electron fluxes and induces sustained photo protection in mango leaves[J]. *Tree Physiol*, 2007, 27:345-352

[25] Ivanov B, Edwards G. Influence of ascorbate and the Mehler peroxidase reaction on non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in maize mesophyll chloroplasts[J]. *Planta*, 2000, 210:765-774

[26] Neales T F, Incoll L D. The control of leaf photosynthesis rate by the level of assimilate concentration in the leaf: Are view of the hypothesis[J]. *Bot Rev*, 1968, 34:107-125

[27] Roper T R, Williams L E. Net CO<sub>2</sub> assimilation and carbohydrate partitioning of grapevine leaves in response to trunk girdling and gibberellic acid application [J]. *Plant Physiol*, 1989, 89:1136-1140

[28] 彭福田, 姜远茂. 不同产量水平苹果园氮磷钾营养特点研究. *中国农业科学*[J]. 2006, 39(2):361-367

[29] Brenner M L. The role of hormones in photosynthate partitioning and seed filling[M]//Davies P J. *Plant Hormones and Their Role in Plant Growth Development*. Boston: Martinus Nijhoff Publishers, 1987

[30] 杨勇, 韩明玉, 张满让, 等. 拉枝角度对富士芽和叶碳氮含量的影响[J]. *西北农业学报*, 2011, 20(7):123-126