

不同短截程度对苹果枝条修剪反应及新梢叶片光合特性的影响

崔春梅 莫伟平 邢思年 王博茜 张蕾 刘国杰*

(中国农业大学 农学与生物技术学院,北京 100193)

摘要 为研究不同短截程度对苹果修剪反应以及新梢叶片光合特性的影响,以5年生‘富士’(*Malus Domestica* Borkh cv. Fuji)苹果树为试材,在休眠期对一年生外围延长枝条进行不同程度的短截,观察枝条的修剪反应,测定新梢叶片的叶绿素含量及叶片形态特征、光合参数、叶绿素荧光参数。结果表明:1)随短截程度的加重,枝条萌芽率降低,成枝力增大,抽发长枝比率明显增加,叶绿素a含量增加;延长枝增长增粗,延长枝重量、节间数、春秋梢长度显著增加。2)净光合速率、蒸腾速率随短截程度加重明显增大,这可能是短截之后新梢叶片叶肉细胞本身光合能力增强导致。3)最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数(qP)也随短截程度的加重而增大,电子传递更快,用于CO₂同化的能量较多;相反,非光化学猝灭(NPQ)随短截程度加重而降低,用于热散失消耗的较少。

关键词 苹果;短截;修剪反应;光合特性;叶绿素荧光

中图分类号 S 661.1

文章编号 1007-4333(2015)05-0119-07

文献标志码 A

Effects of various cutting back degree on pruning and photosynthetic characteristics of new shoot leaves in apple trees

CUI Chun-mei, MO Wei-ping, XING Si-nian, WANG Bo-xi, ZHANG Lei, LIU Guo-jie*

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

Abstract In this study, effects of various cutting back degree on pruning and photosynthetic characteristics of new shoot leaves were examined by using 5-year-old ‘Fuji’ apple (*Malus Domestica* Borkh cv. Fuji). Within the same tree, during dormancy period, the 1-year-old surrounding extended shoots were treated with cutting back in different degree. The pruning responses of branches such as the content of chlorophyll, the morphology of leaves, leaf photosynthesis and chlorophyll fluorescence were measured after treatments. The results showed that: 1) Cutting back increased the branching rate, the long branch rate, the content of chlorophyll a, the length, diameter, weight, internode number, length of spring and autumn shoots of extended branches, whereas the germination rate was decreased; 2) Cutting back affected the net photosynthetic rates and transpiration rate positively, which probably because cutting back improved the photosynthetic capacity of mesophyll cell; 3) The PS II maximal photochemical efficiency (F_v/F_m), the PS II actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) and the photochemical quenching (qP) increased after cutting back. The more the cutting back degree, the greater the efficiency increase. Hence, the electron transferred faster, and more energy was provided for CO₂ assimilation. On the contrary, the non-photochemical reaction (NPQ) decreased along with the cutting back degree due to less heat for consumption.

Key words apple; cutting back; pruning responses; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence

光合作用是植物生长发育和果实品质形成的基础,受环境条件、植物生长调节剂、库源关系等因素的影响^[1-2]。叶绿素荧光动力学技术是果树生理学

研究中的一项重要技术,被称为测定叶片光合功能快速、无损伤的探针^[3-4]。对于落叶果树来说,冬季修剪在整个修剪管理中尤为重要。短截是冬季修

收稿日期:2014-12-08

基金项目:青年科学基金项目(31200543)

第一作者:崔春梅,硕士研究生,E-mail:cuichunmei@cau.edu.cn

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

剪的一种手法,能够促进枝梢的生长,其效果随短截程度加重愈明显,同时也能提高叶片的比叶重^[5-7]。轻剪长放可促进幼树快速扩大树冠和开花结果^[8],重剪促进新梢生长抑制树干及根系生长^[9]。研究表明,在一定范围内随着修剪程度的增加,叶片净光合速率也增加^[10-11],短截能够提高叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(E)以及PSII的量子效率和光化学猝灭系数^[7];连续剪梢能够提高金叶女贞的初始荧光(F_0)、最大光化学效率(F_v/F_m)以及叶片的光化学猝灭(qP)^[12]。

苹果是世界上果树栽培面积较广的树种之一,是我国第一大水果,近14年来我国苹果产量稳居世界首位^[13]。生产上,短截常用于树冠中骨干枝延长枝修剪,特别是幼树的整形修剪,能明显地增加分枝量,减少枝条的“光腿现象”^[14]。短截在维护树势上下均衡,矫正树形等都有重要作用。短截分为轻、中、重、极重这4种程度。近年来关于苹果整形修剪的研究集中在根系修剪^[11]、幼树修剪^[15]对树体生长、光合特性的影响,以及拉枝角度^[16-17],树形^[15,18],篱壁式整形等^[19]对光合特性及果实品质的影响,很少有文献指出,不同短截程度对苹果修剪反应以及新梢叶片光合特性的影响,如何掌握短截的程度,拿捏修剪的轻重,需要进一步进行研究。本研究以前人研究为基础,以富士(*Malus × Domestica* Borkh cv. Fuji)5年生树为试验材料,研究不同程度短截对苹果修剪反应以及光合特性的影响,旨在为苹果修剪技术提供更多的理论依据及生产指导意见。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于2013年在河北省廊坊市三河市苹果园进行。试材为2008年春季定植的5年生‘富士’(*Malus Domestica* Borkh cv. Fuji),砧木为八棱海棠(*Malus robusta* Rehd),株行距3 m×5 m,单层主干树形。常规管理,土壤为粘壤土,肥力中等。

1.2 方法

本试验有4个处理,分别是甩放(对照)、截取顶芽、短截1/3、短截2/3。每个小区4个枝条,3次重复(随机分布)。试验采取单株区组,重复10次的设计。选取生长正常,长势一致的苹果树10株,每株分别在树冠中部外围选位置相同、角度一致、长度为50±5 cm的一年生枝条12枝,于休眠期对其分别

采取不同的短截处理。待抽出新梢后分别在剪口下第一芽(甩放处理选顶芽抽发的新梢)挂上标签。5月中旬选择新梢中部生长健壮的叶片(从新梢基部起第6~9片展开叶片)进行标记。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 修剪反应

萌芽后观察每个处理的萌芽率(萌发芽数占总芽数的百分率),新梢停止生长后定枝观察成枝力(以长枝占总萌芽数的百分率来表示)、枝组类型(各枝组占萌发所有枝所占百分率)(长枝≥20 cm,中枝5~20 cm,短枝≤5 cm)等形态指标。甩放(对照)处理选顶芽抽发的新梢挂上标签,短截处理选择剪口下第一个芽抽发的新梢挂上标签。新梢停止生长后测量新梢的长度、粗度(距枝条基部2 cm处的直径)、枝条重量(除去所有叶片的重量)、枝条的节间数、春梢的长度、秋梢的长度以及春秋梢比例等。

1.3.2 叶绿素含量及叶片形态指标

叶绿素的提取和含量的测定:参照李合生等^[20]分别于2013年8月20日、8月30日、9月11日对所标记的叶片进行取样,采用乙醇浸提法,用95%的乙醇浸提24 h后,分别在665和649 nm下比色测定。

于2013年8月30日对所标记的叶片进行取样,测定比叶重(单位面积的叶片重量)、叶面积(使用ECA-YMO2叶面积仪测量)、叶片厚度等形态指标。

1.3.3 光合参数

采用Li-6400型便携式光合仪(LI-COR Inc, Lincoln, NE, USA)测定光合参数,分别于6月28日、7月28日每天9:00—11:00测定各处理标记叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(E)、胞间CO₂浓度(C_i)。测定条件:光强1 000 μmol/(m²·s),CO₂浓度为400 μmol/L。

1.3.4 叶绿素荧光参数

荧光参数使用FMS-2便携式脉冲调制式荧光仪测定。分别于2013年8月20日、8月30日、9月11日、9月21日、10月3日进行测定。将苹果叶片暗适应20 min后测定最大光化学效率(F_v/F_m),光适应下测定PSII量子效率(Φ_{PSII})。光化学猝灭系数(qP)、非光化学猝灭(NPQ)根据Quick的方法计算^[21]。测定时每个处理选3片生长健壮叶片,每片叶子重复测定3次。

所有数据都是以平均值表示,采用 SPSS 16.0 对数据进行处理和统计分析,使用 Excel 2007 作图。

2 结果与分析

2.1 不同短截程度对一年生枝条修剪反应的影响

从表 1 可以看出,不同短截程度处理的苹果一

年生枝条的萌芽率、成枝力有显著的差异。萌芽率以甩放为最高,短截 2/3 处理萌芽率最低,短截程度越重,萌芽率越低。相反,抽生长枝的比率以短截 2/3 为最高,对照最低,总趋势是随短截程度的加重成枝力逐渐增高。而抽生中短枝比率随短截程度的加重而逐渐降低,长枝比率逐渐增高。这说明短截程度加重,枝条生长势增强。

表 1 不同短截程度修剪反应观察
Table 1 Pruning responses of different cutting back degree %

处理 Treatment	萌芽率 Germination rate	成枝力 Branch rate	短枝率 Short branch rate	中枝率 Medium branch rate	长枝率 Long branch rate
甩放	88.8 a	19.5 d	28.8 a	30.9 a	40.2 d
截取顶芽	80.4 b	31.3 c	24.5 b	28.8 b	46.7 c
短截 1/3	69.1 c	38.9 b	20.6 c	24.8 c	54.6 b
短截 2/3	51.9 d	45.8 a	13.7 d	18.5 d	67.8 a

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 different letter are significantly different according to Duncan's multiple range test at $P<0.05$. The same as in the following table.

不同短截处理对剪口下第一芽当年生新梢生长影响差异显著。由表 2 可以看出随短截程度的加重,剪口下第一芽当年生新梢的枝条长度、枝条粗度、枝条重量、节间数、春梢长度、秋梢长度逐渐增加。枝条长度有显著差异,其中短截 2/3 抽生的枝

条最长,甩放的枝条顶芽抽生枝条最短。春秋稍比例除对照外随短截程度的加重而增大,对照为最大值。这说明短截程度加重,使枝条生长势增强,可见重剪较轻剪更利于营养生长。

表 2 不同短截程度对剪口下第一芽萌发新梢生长的影响
Table 2 Effects of different cutting back degree on growth of new shoot

处理 Treatment	枝长/cm Lenght	枝粗/cm Diameter	枝条重量/g Weight	节间数 Internode number	春梢长度/cm Length of spring shoots	秋梢长度/cm Length of autumn shoots	春秋稍比例/% Ratio
甩放	35.6 d	0.60 c	6.7 d	30 d	23.1 d	11.5 c	49.78 a
截取顶芽	46.9 c	0.67 b	8.2 c	35 c	33.7 c	13.2 bc	39.17 c
短截 1/3	52.1 b	0.71 ab	11.3 b	38 b	37.4 b	14.7 b	39.30 c
短截 2/3	62.7 a	0.75 a	13.9 a	44 a	43.1 a	19.6 a	45.48 b

2.2 不同短截程度对当年生新梢叶片叶绿素含量和形态特征的影响

不同短截处理新梢叶片叶绿素含量如表 3 所示。随短截程度的加重,叶绿素 a 的含量逐渐增多,短截后新梢叶片的叶绿素 a 的含量与对照相比显著增加,但是不同短截处理之间的增加差异不显著。而叶绿

素 b 的含量没有显著性的差异。短截显著增加了叶绿素 a+b 的总含量,但是没有达到显著性水平。叶绿素 a 和叶绿素 b 的比值反映植物对光能利用的多少,从表中可以看出短截 2/3 的叶绿素 a/b 的值最大,与其他处理有显著性的差异,其他处理之间差异不明显,说明重短截之后的叶片光能利用率比较短截的高。

表 3 不同短截程度对新梢叶片叶绿素质量分数的影响

Table 3 Effects of Leaf chlorophyll contents of new shoots grown from cutting back in different degree mg/g

处理 Treatment	叶绿素 a Chlorophy II a	叶绿素 b Chlorophy II b	叶绿素 a+b Chlorophy II a+b	叶绿素 a/b Chlorophy II a/b
甩放	1.14 b	0.42 a	1.56 b	2.71 b
截取顶芽	1.23 ab	0.47 a	1.70 a	2.62 b
短截 1/3	1.28 a	0.49 a	1.77 a	2.61 b
短截 2/3	1.31 a	0.45 a	1.77 a	2.91 a

表 4 为不同短截处理剪口下第一芽萌发新梢叶片形态特征,从表中可知:不同短截处理下,新梢叶片的比叶重表现为短截 2/3>短截 1/3>截取顶芽>对照,但是没有达到显著水平。相反,对照组比叶面积最大,其次为截取顶芽、短截 1/3,短截 2/3 处理叶片的比叶面积最小。短截处理会增大新梢叶面积,随短截程度增加,叶片面积呈增加

趋势,短截 2/3 叶片面积最大,但是增加趋势并没有达到显著水平。相反,叶片厚度会因为短截处理而变薄,但是不同短截程度之间没有显著性的差异。对照的叶片厚度虽然明显高于处理,但是叶面积显著低于处理,有可能是叶片重量相对并没有增加,甚至减少,导致比叶重之间没有显著差异。

表 4 不同短截程度对新梢叶片形态特征的影响

Table 4 Effects of Leaf morphological characteristics of new shoots grown from cutting back in different degree

处理 Treatment	叶面积/cm ² Leaf area	叶片厚度/μm Thickness	比叶重/(mg/cm ²) Specific leaf weight	比叶面积/(cm ² /mg) Specific leaf area
甩放	30.10 b	354.7 a	9.43 a	0.107 a
截取顶芽	32.77 ab	319.3 b	9.47 a	0.106 a
短截 1/3	36.30 a	312.7 b	9.53 a	0.105 a
短截 2/3	36.51 a	316.0 b	9.54 a	0.105 a

2.3 不同短截程度对新梢叶片光合参数的影响

从表 5 可以看出,苹果新梢叶片发育过程中,6 月 28 日—7 月 28 日,各处理叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(E)及胞间二氧化碳浓度(C_i)随着叶片发育逐渐增加。短截处理显著提高了叶片的 P_n 和 E ,并随短截程度的增大而增大,短截 2/3 均达到最大值。短截使 G_s 增加,其中短截 2/3 的 G_s 明显增大。相反随短截程度的增加 C_i 的变化没有显著规律。 P_n 、 E 和 G_s 同时增加 C_i 却没有明显规律,说明短截处理后,叶片光合能力的增加与气孔导度的增加可能基本一致, CO_2 的供应速度与同化速度基本一致而表现出 C_i 没有显著规律。这些结果说明,随着短截程度的加重,叶片的光合能力增强。

2.4 不同短截程度对新梢叶片叶绿素荧光参数的影响

F_v/F_m 表示的是 PS II 光合作用反应中心最大的光化学效率。由图 1(a)可以看出,随短截程度的

不同,长出的新梢叶片的 F_v/F_m 有显著差异。短截程度越大, F_v/F_m 越大。随着叶龄的增加, F_v/F_m 逐渐增加。到 9 月 11 号开始呈下降趋势,可能是因为随着叶片的成熟和衰老,叶片的光合能力减弱。到 10 月 3 日,短截 2/3 的值最大,其他处理之间的差异并不显著。由图 1(b)可以看出苹果新梢叶片的 Φ_{PSII} 的值在 0.66~0.75 波动,随短截程度的加重, Φ_{PSII} 的值逐渐变大。由图 1(c)可以看出苹果新梢叶片的 qP 值随叶龄的增加而逐渐增加,但是到了 9 月 11 日,叶片的光合能力逐渐减弱,qP 值也逐渐下降。不同处理的 qP 之间差异显著,短截会使 qP 值增加,并随短截程度的增加其 qP 值增加的幅度更大。由图 1(d)可以看出,不同的短截处理长出来的新梢叶片 NPQ 之间差异显著,短截处理降低了叶片的 NPQ 的值,随短截程度的加重,NPQ 值越小,从 9 月 11 日开始 NPQ 的值开始下降,短截 2/3 的 NPQ 值始终处于最低水平。

表 5 不同短截程度对新梢叶片光合参数的影响

Table 5 Effects of various cutting back on photosynthetic characteristics of new shoot leaves mol/m² · s

测定日期及处理 Date and treatment		光合参数 Photosynthetic characteristics			
		净光合速率	气孔导度	胞间二氧化碳浓度	蒸腾速率
		<i>P_n</i>	<i>G_s</i>	<i>C_i</i>	<i>E</i>
06-28	甩放	10.777 c	0.089 b	156.909 b	3.070 c
	截取顶芽	11.714 b	0.112 a	188.769 a	3.174 b
	短截 1/3	12.199 b	0.105 a	163.385 b	3.131 b
	短截 2/3	13.541 a	0.106 a	157.823 b	3.561 a
07-28	甩放	12.256 b	0.132 b	208.970 c	3.191 c
	截取顶芽	12.483 b	0.135 b	218.184 a	3.316 bc
	短截 1/3	12.710 b	0.138 b	211.937 bc	3.502 ab
	短截 2/3	13.867 a	0.155 a	215.436 ab	3.758 a

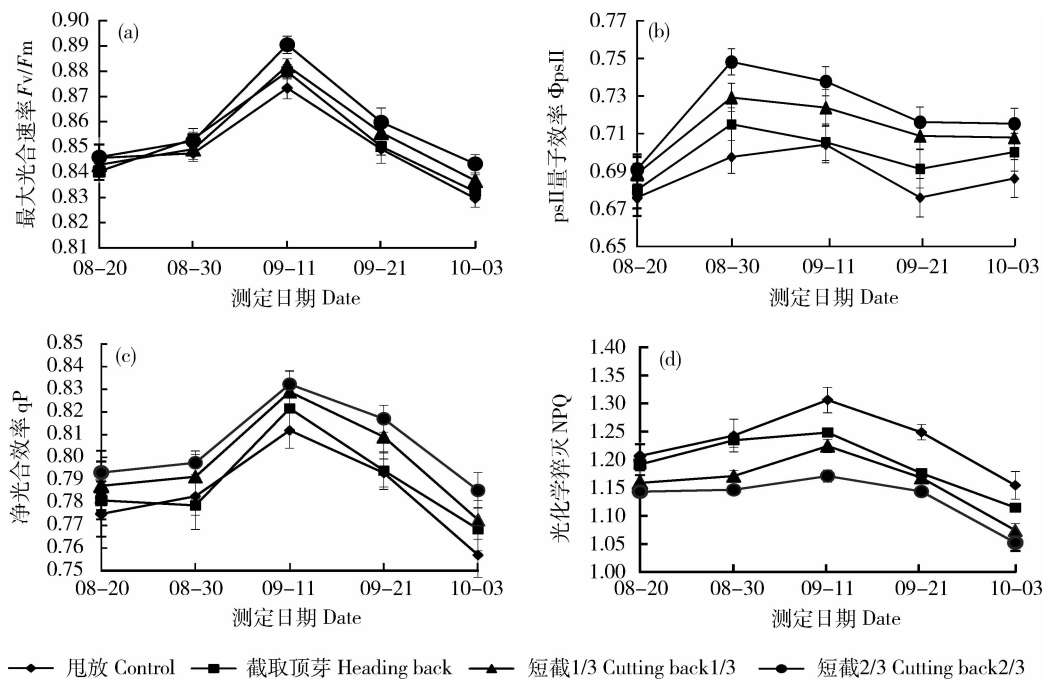


图 1 不同短截程度对新梢叶片叶绿素荧光参数的影响

Fig. 1 Effects of various cutting back on chlorophyll fluorescence of new shoot leaves

3 讨 论

萌芽率表示枝条上芽的萌发能力,影响枝量增加速度和结果的早晚。成枝力强弱对树冠的形成快慢和结果早晚有很大影响。研究表明:短截之后,樱桃、板栗、核桃、苹果、桃的萌芽率降低,成枝力升高^[5-7,10]。本试验表明随短截程度的加重,萌芽率显著降低,成枝力显著升高。叶绿素是植物进行光合

作用的主要色素,研究表明多种作物叶绿素含量与净光合速率密切相关^[22]。由表 3 可知随短截程度的增加叶绿素含量呈增加趋势,同样的由表 5 可知 *P_n* 也是随着短截程度的增加而增加,说明叶绿素含量与净光合速率成正相关。

光合作用是决定作物产量的最重要因素,光合能力大小直接影响作物产量的高低。衰老树采用回缩和短截等更新修剪方法,调节树体营养与水分的

分配运转,改善树体营养状况,提高叶片的光合速率^[7,23]。重剪均明显改善树冠内部光照条件,增加光合能力^[10-11,24]。本试验主要研究了短截程度对光合能力的影响,随着短截程度加重,富士苹果的光合能力增强。限制光合作用的因素可以被分成气孔因素限制和非气孔因素限制2种因素^[25],本试验中,随短截程度的增加 P_n 增高, G_s 也增高,但是 C_i 并没有因为 G_s 的增高而增高,说明光合速率的增加并非由于气孔导度增加使环境中进入细胞的 CO_2 浓度增高引起,而非气孔因素有关,可能是叶肉细胞本身光合能力增强而引起,通过试验看到短截之后叶片中叶绿素含量升高(表3),叶片的比叶重增大(表4),这都说明了短截能够使叶片叶肉细胞的光合能力增强,从而有更多营养物质的积累,使新梢生长较快,长的更长更粗,表1的结论同样也证实了这一点。由表5可以看出蒸腾速率 E 与净光合速率 P_n 呈显著正相关,也与气孔导度 G_s 呈显著正相关,说明较高水平的蒸腾速率 E 可以保持植物正常的生理功能。

叶绿素荧光是绿色植物光抑制程度的非常良好探针^[3-4],本研究通过研究了不同短截叶绿素荧光的变化,更深层次的说明不同短截处理光合能力强弱的原因。 F_v/F_m 表示的是 PS II 光合作用反应中心最大的光化学效率,反应了 PS II 反应中心的原初光能转化的效率,是度量光抑制程度的重要指标^[26-27]。 Φ_{PSII} 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,常用来反映电子在 PS II 与 PS I 的传递情况,不仅与碳同化有关,也与光呼吸及依赖 O_2 的电子流有关,1988 年 Krause^[28]证实光呼吸可以防止强光和 CO_2 亏缺条件下发生光抑制。本试验结果与前人的结果基本一致^[7,27,29],但是对于短截程度的研究,前人并没有相关报道。由图1(a)可知随短截程度增加, F_v/F_m 的值有明显增加,通过测定光响应曲线可知,富士苹果叶片的在光强为 $1\ 000\ \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 左右就能达到光饱和点,而环境中的光强远远大于饱和点,这就会导致光抑制现象的发生,由图1(b)知短截之后电子传递速率比对照快,使叶片吸收的光能更有效的被利用,所以 F_v/F_m 值相对较大,光抑制程度减轻。 qP 表示 PS II 光化学淬灭系数,反映了 PS II 原初电子受体 Q_A 的还原状态,它由 Q_A 重新氧化形成。光化学淬灭系数 qP 愈大, Q_A 重新氧化形成 Q_A 的量愈大,即 PS II 的电子传递活性愈大,反之, qP 变小,从 PS II 氧化

侧向 PS II 反应中心的电子流动受到抑制^[30]。图1(c)趋势说明短截处理后 PS II 反应中心开放程度更高,活性更强,这就能够使得电子的传递活性变大,更多的光能被有效的利用,光抑制的程度减轻。 NPQ 是 PS II 反应中非光化学淬灭系数,反映的是 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光能部分^[31]。由图1(d)可以看出短截处理之后 NPQ 的值降低,说明短截处理的在改善光合作用的同时激发了叶片光合机构的高速运转,电子传递更快,过剩光能以热耗散形式耗散,从而减轻对光合机构的伤害,这与图1(b)的结果相互印证。

综上所述,随短截程度的加重,枝条萌芽率降低、成枝力增大,抽发长枝比率明显增加,延长枝增长增粗,重量及节间数明显增加,叶绿素 a 含量增加。净光合速率,蒸腾速率随短截程度明显增大,这可能是由短截之后的新梢叶片叶肉细胞本身光合能力增强所致。最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光化学效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(qP)也随短截程度的增大而增大,电子传递更快,用于 CO_2 同化的能量较多,相反,非光化学淬灭(NPQ)随短截程度加重而降低,用于热散失消耗的较少。在生产实践上,根据树势条件,对于上强下弱树的调整,疏除粗大侧枝基部新生枝条,冬季修剪应在饱满芽处进行 1/3 短截,促进更新枝,以小换大,新生枝条缓防成花后,对上部粗大侧枝进行回缩,以枝换干。对于下强上弱树修剪时,对于主干上部长势较弱枝条,冬剪时应进行 2/3 短截,诱发壮枝,以短换长,加大上部营养生长优势。

参 考 文 献

- [1] Pessarkli, Mohamad. Handbook of Photosynthesis[M]. Second edition. London: CR Cpress, 2005: 169-451
- [2] 单守明, 刘国杰, 李绍华, 等. DA-6 对草莓叶绿体光化学效率和 Rubisco 活性的影响[J]. 中国农业大学学报, 2008, 13(2): 7-10
- [3] Gnty B, Briantais J M, Ba Kernr. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. Biochim Biophys Acta, 1989, 990(1): 87-92
- [4] Schreiber U, Bilgerw, Neubauer. Chlorophyll fluorescence as a non destructive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis[J]. Ecological Studies, 1994, 100: 49-70
- [5] 陈素传, 肖正东, 何定华, 等. 不同短截强度对节节红板栗生长

- 发育的影响[J]. 经济林研究, 2004, 22(2): 51-52
- [6] 吴开志, 肖千文, 唐礼贵, 等. 修剪强度对早实核桃萌芽率和成枝力的影响[J]. 北方园艺, 2007(4): 47-49
- [7] 艾沙江, 阿布都外力, 王晶晶, 等. 富士苹果短截拉枝对当年生新梢叶片光合特性的影响[J]. 中国农业大学学报, 2013, 18(6): 126-131
- [8] 白岗栓, 杜社妮, 侯喜录. 不同修剪措施对苹果幼树生物量的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2005, 33(1): 91-95
- [9] Jonkers H. Testing Koopmann's rules of apple tree pruning[J]. Sci Hortic, 1982, 16(3): 209-215
- [10] 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(3): 18-20
- [11] Ferree D C. Time of root pruning influences vegetative growth, fruit size, biennial bearing and yield of Jonathan delicious apple trees[J]. J Am Soc Hortic Sci, 1992, 117(2): 198-202
- [12] 彭丽丽, 姜卫兵, 韩建, 等. 连续剪梢对金叶女贞不同叶位呈色和光合特性的影响. 江苏农业学报, 2013, 29(2): 399-404
- [13] 董少鹏, 曹彩荣, 郭创业, 等. “增阻降流”苹果修剪理论创建及应用研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(13): 227-231
- [14] 范双喜, 李光晨. 园艺植物栽培学[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2007: 201-208
- [15] 李绍华, 李明, 刘国杰, 等. 直立中央领导干树形条件下幼年苹果树体生长特性的研究[J]. 中国农业科学, 2002, 35(7): 826-830
- [16] Lauri P E, Lespinasse J M. Genotype of apple trees affects growth and fruiting responses to shoot bending at various times of year[J]. J Am Soc Hortic Sci, 2001, 126(2): 169-174
- [17] 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
- [18] 秦玲, 魏钦平, 李嘉瑞, 等. 成龄苹果树形改造对根系生长分布的影响[J]. 果树学报, 2006, 23(1): 105-107
- [19] 徐胜利, 陈小青, 李绍华. 篱壁式红富士苹果光照分布对光合作用和果实品质的影响[J]. 新疆农业科学, 2001, 38(6): 309-312
- [20] 李合, 孙群, 赵世杰, 等. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 192-194
- [21] Quick W P, Stitt M. An examination of factors contributing to non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in barley leaves[J]. Biochim Biophys Acta, 1989, 977(3): 287-296
- [22] Turgeon R. The sink source transition in leaves[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40: 119-138
- [23] 李明霞, 白岗栓, 闫亚丹, 等. 山地苹果树更新修剪对树体营养及生长的影响[J]. 园艺学报, 2011, 38(1): 139-144
- [24] 宋凯, 魏钦平, 岳玉苓, 等. 不同修剪方式对红富士苹果密闭园树冠光分布特征与产量品质的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(5): 1224-1230
- [25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and Photosynthesis[J]. Annu Rev Plan Phys, 1982, 33: 317-346
- [26] 许大全, 张玉忠, 张荣铎. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243
- [27] Yang X H, Zou Q, Wang W. Photoinhibition in shaded cotton leaves after exposing to light and the time course of its restoration[J]. Acta Botanica Sinica, 2001, 43(12): 1255-1259
- [28] Krause G H. Photoinhibition of photosynthesis-An evolution of damaging and protection mechanisms[J]. Physiol Plantarum, 1988, 74(3): 566-574
- [29] Yang Y Q, Yi X F, Prasad P. Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence quenching to leaf dichotomorphism in *Ligustrum vicaryi*, an ornamental herb[J]. Photosynthetica, 2009, 47(1): 137-140
- [30] Ort D R, Whitmarsh J. Inactive photosystem-II centers - A resolution of discrepancies in photosystem-II quantitation[J]. Photosynthesis Research, 1990, 23(1): 101-104
- [31] Demmig B, Winter K, Kruger A, et al. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves - A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy[J]. Plant Physiol, 1987, 84(2): 218-224

责任编辑: 王燕华