

DOI:10.12403/j.1001-1498.20230504

枝条角度对中国沙棘水碳代谢和生长结实的影响

李泽淇, 李海波, 刘永强, 杭宇杰, 张弘毅, 王 林*

(山西农业大学林学院, 山西 晋中 030600)

摘要: [目的] 研究中国沙棘不同角度枝条的水碳代谢与生长结实的关系, 深入了解枝条角度对生长结实的影响及其生理机制, 为沙棘的高效栽培技术措施的制定提供理论依据。[方法] 本研究选择中国沙棘 0°、45°、90°、135° 4 种角度枝条作为研究对象, 比较其水势和水分输导能力、光合作用、非结构性碳水化合物、营养生长和花芽分化情况、结实性状以及果实营养成分上的差异, 并进一步分析不同角度枝条的水碳代谢和生长结实之间的相互关系。[结果] 0°~90°枝条的 7 月水势无显著差异, 135°枝条 7 月凌晨和正午水势显著低于其它角度。随着枝条角度的增加, 7 月和 9 月的枝条 PLC 均呈升高趋势, 枝条叶面积比导水率和茎面积比导水率呈降低趋势。0°~90°枝条的净光合速率差异不显著, 135°枝条净光合速率显著低于其它角度。7 月枝条 NSC 含量无显著差异, 9 月枝条木质部 NSC 含量呈先升后降的趋势, 韧皮部 NSC 含量随枝条角度的增大而降低。随着枝条角度的增大, 叶面积和新梢生长情况均呈降低趋势, 比叶重、新梢总数、花芽占比、花芽纵横径、果实纵横径和百果质量、10 cm 结果数和总黄酮含量均呈先升后降的趋势, 在 45°和 90°达到较高水平。[结论] 随着枝条角度的增加, 干旱时期的水分状况变差, 枝条营养生长变弱, NSC 储藏、花芽分化、结实性状在 45°~90°达到较高水平, 因此在生产上利用 45°~90°枝条结实可以提高中国沙棘产量。

关键词: 中国沙棘; 枝条角度; 水碳代谢; 花芽; 生长; 结实性状

中图分类号: S793.6

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2024)05-0094-11

沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.) 是胡颓子科沙棘属的一种落叶性灌木或小乔木, 其环境适应性强, 营养物质和功能成分丰富, 是我国东北、西北、西南及黄土高原区广泛应用的生态、经济两用树种^[1], 近年来人工种植面积日益增加。然而, 目前我国的沙棘栽培管理相对粗放, 其栽培管理技术水平与大宗经济树种相比尚有较大差距, 中国沙棘的生物学特性和生长结实习性尚未被完全了解, 这成为高效栽培的主要障碍。因此, 深入了解中国沙棘的生物学特性和生长结实习性有利于提升沙棘的栽培管理技术水平。

调整枝条角度是对经济树种整形修剪的核心内

容之一, 枝条角度会影响树体的通风透光、枝条激素水平、叶片光合作用、营养与生殖生长的平衡及目标产品的质量等^[2-4]。之前的研究表明, 不同枝条角度下的植物生长及结实性状存在较大差异。通常情况下, 直立枝条营养生长旺盛, 光合产物储量少, 成花和结实相对困难。随着枝条角度增大, 枝条生长放缓, 会在一定程度上促进花芽分化和结实^[5], 而过大的枝条角度则会导致枝条长势过度衰弱, 对开花结实产生不利影响^[6]。水碳代谢与树木的生长、存活、竞争及结实等多个过程密切相关^[7-8]。前人的研究发现, 枝条角度变化会影响枝叶的水碳代谢过程^[9], 调整枝条角度可通过改变枝

收稿日期: 2023-12-27 修回日期: 2024-07-09

基金项目: 山西农业大学生物育种工程项目 (YZGC139)、山西省重点研发计划项目 (201903D221051)

* 通讯作者: 王林, 博士, 副教授。主要研究方向: 经济林和树木生理生态。电话:18235484591。Email: lwanger@163.com

条的水分平衡、光合作用以及碳水化合物分配过程进而影响树木的生长、结实和果实质量^[10]。本研究前期调查发现,中国沙棘不同角度枝条的生长情况和结实性状同样存在较大差异。然而,沙棘在萌芽率、枝条生长及结实等方面不同于其他大宗经济树种^[11],而且关于枝条角度对沙棘生长和结实影响的研究较少,因此,目前还不了解枝条角度对沙棘水碳代谢、生长、结实的影响。

本研究以中国沙棘 (*Hippophae rhamnoides subsp. sinensis* Rousi) 为研究对象,通过测定不同角度枝条在水势和水分输导能力、光合作用、非结构性碳水化合物、营养生长和花芽分化情况、结实性状以及果实营养成分上的差异,并分析其水碳代谢过程与生长结实性状及果实营养成分间的关系,旨在揭示枝条角度对中国沙棘水碳代谢和生长结实上的影响及其生理机制,为今后针对性制定沙棘栽培技术措施提供理论方面的支撑。

1 材料与方法

1.1 试验地概况及试验材料

试验地位于山西省晋中市太谷区山西农业大学林业站 (112°35'6" E, 37°25'47" N), 该区地处黄土高原东部, 属温带大陆性季风气候, 年均降水量 437 mm, 年日照时数 2 500~2 600 h。受季风气候影响该地区生长季水分状况波动较大, 每年 5 月—7 月上旬时降水偏少, 随后逐渐进入雨季, 土壤水分较为充裕。2023 年 7 月初和 9 月初测定土壤体积含水量分别为 20.53% ± 1.95% 和 31.79% ± 0.94%。

本研究以 5~6 年生中国沙棘为试验材料, 株高约 2.5~3.0 m, 冠幅约 1.5~2.0 m。2023 年 3 月, 选取长势正常的沙棘植株, 在树冠中上部选取生长基本一致且与垂直中心树干形成夹角的度数约为 0°、45°、90°、135° 的 2 年生枝条作为研究对象 (图 1), 每个角度枝条选取 30~40 个。当枝条角度与设计角度有差别时, 通过在枝条中部拉绳的方式使枝条角度达到设计要求。分别于 2023 年的 7 月初 (相对干旱时期) 和 9 月初 (相对湿润时期) 测定枝条的凌晨和正午水势、枝条导水损失率 (PLC)、叶片光合参数、枝条的非结构性碳 (NSC) 含量, 在 2023 年 9 月下旬测定叶、枝、芽的生长情况、结实性状, 并测定不同枝条角度沙棘果实的营养成分。

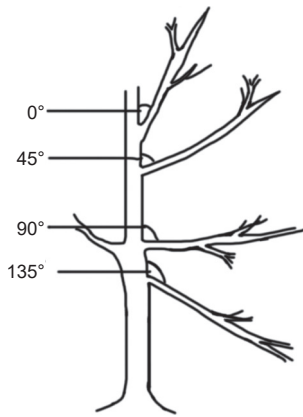


图 1 枝条角度示意图

Fig. 1 Schematic diagram of branch angle

1.2 枝条水势、PLC、茎面积及叶面积比导水率测定

2023 年 7 月初和 9 月初, 选择连续晴天测定枝条的水势和 PLC, 用 Model 600 水势仪 (PMS, Albany, USA) 在 5:00—6:00 测定凌晨水势, 在 12:00—13:00 测定正午水势。PLC 测定采用低压液流法, 具体参照王林等的方法^[12], 凌晨 PLC 和正午 PLC 的测定时间同凌晨水势和正午水势。枝条导水率在 2023 年 9 月测定, 枝条导水率 ($K_{\max}$) 在测定枝条 PLC 时同时测得, 茎面积比导水率与叶面积比导水率计算公式如下:

$$K_{sx} = K_{\max} / A_x \quad (1)$$

$$K_{sl} = K_{\max} / A_l \quad (2)$$

式中: K_{sx} 为茎面积比导水率, K_{sl} 为叶面积比导水率, $K_{\max}$ 为最大导水率, A_x 为下截面茎段面积, A_l 为枝条远端的总叶面积测定值。

1.3 光合指标测定

2023 年 7 月初, 在连续晴天的上午 9:00—11:00 采用 Li-6400 光合测定系统 (LI-COR, Lincoln, USA) 进行光合指标测定, 光照强度设定为 1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 预实验表明沙棘的光饱和点在此强度之下, 分别测定不同角度枝条中部成熟叶片的净光合速率、气孔导度及蒸腾速率。

1.4 非结构性碳水化合物 (NSC) 的测定

2023 年 7 月初和 9 月初采集枝条中段用于测定 NSC, 将采集后的枝条木质部和韧皮部分离, 在 80 °C 下烘干、粉碎, 并过 60 目筛。采用硫酸-蒽酮比色法测定其可溶性糖和淀粉含量, 具体操作参照 Mitchell 等^[13]的方法, NSC 含量为可溶性糖含量和淀粉含量之和。

1.5 叶片、枝条和芽形态的测定

2023 年 6 月初和 9 月初选择枝条春季和秋季生长部分中部的成熟叶片用于测定春梢、秋梢叶面积和比叶重。收集叶片后用 YMJ-C 型叶面积仪（北京同德创业科技有限公司，北京，中国）测定叶面积，将测定叶面积叶片烘干后称量质量，比叶重用公式“比叶重=干质量/叶面积”计算。2023 年 9 月初，随机选取典型枝条测定最大新梢长度、> 10 cm 新梢基径、新梢总数、> 10 cm 新梢数、花芽占比、节间距、花芽纵横径。

1.6 结实性状和果实营养成分测定

2023 年 9 月中旬（果实成熟期）测定果实纵径和横径、百果质量、10 cm 结果数、存果率为 9 月成熟果实数与 4 月坐果数的比值。采用折光仪法测定果实可溶性固形物；酸碱滴定法测定可滴定酸含量^[14]；2, 6-二氯酚靛酚滴定法测定维生素 C（V_c）含量^[15]；紫外分光光度法测定总黄酮含量^[16]。

1.7 数据处理

使用 SPSS 26.0 软件对同一时间不同处理下的同一指标进行 One-way ANOVA 分析，并用邓肯（DunCan）检验进行多重比较。使用 R 语言 Corplot 包对沙棘枝条角度的水碳代谢及生长结实关系进行相关性分析。水碳代谢相关指标均有 4~6 次重复，生长、结实和果实营养成分指标均有 6 次以上重复。

2 结果与分析

2.1 枝条角度对沙棘枝条水势和 PLC 的影响

在 7 月，0°沙棘枝条的凌晨水势显著高于 45°和 135°枝条（ $p < 0.05$ ），也略高于 90°枝条，但无显著差异，135°沙棘枝条的凌晨和正午水势显著低于其它角度枝条（ $p < 0.05$ ）。在 9 月，不同角度沙棘枝条的凌晨水势和正午水势均无显著差异，9 月不同角度沙棘枝条的凌晨水势和正午水势均显著高于对应处理的 7 月枝条水势（图 2A）。

无论是 7 月还是 9 月，0°沙棘枝条的凌晨和正午 PLC 均显著低于其它角度枝条（7 月 90°的凌晨水势除外）（ $p < 0.05$ ），135°沙棘枝条的凌晨和正午 PLC 均显著高于其它角度枝条（ $p < 0.05$ ）。9 月沙棘枝条凌晨和正午 PLC 均低于对应处理的 7 月枝条 PLC（图 2B）。

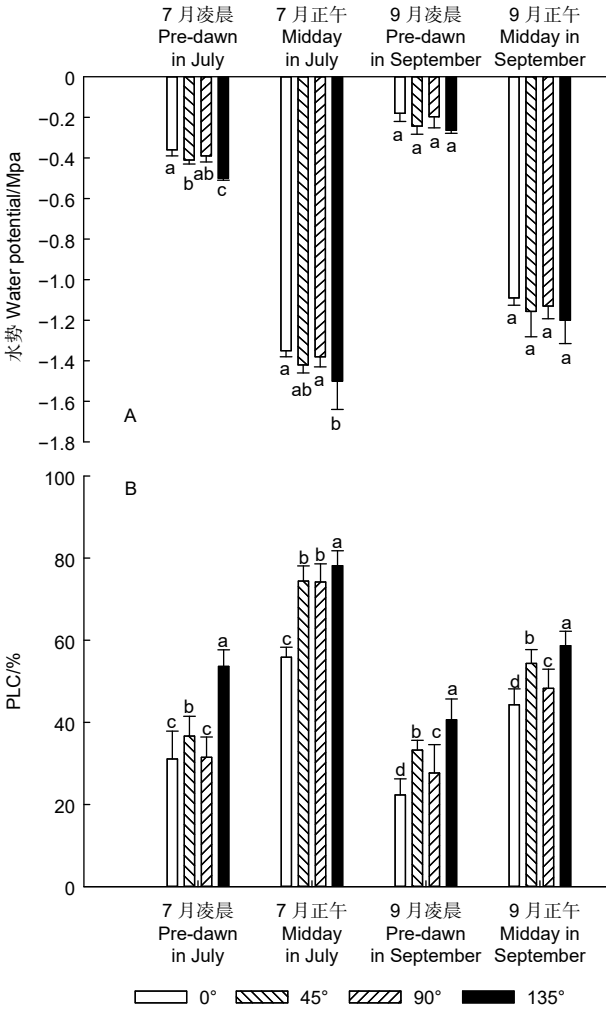


图 2 不同角度枝条的水势和 PLC
Fig. 2 The water potential and PLC of branches at different angles

2.2 枝条角度对沙棘枝条导水率的影响

随着枝条角度的增大，沙棘叶面积比导水率呈降低趋势，0°沙棘枝条的叶面积比导水率显著高于 45°、90°和 135°枝条（ $p < 0.05$ ），45°和 90°沙棘枝条无显著差异，且均显著高于 135°枝条（ $p < 0.05$ ）。0°沙棘枝条的叶面积比导水率比 45°、90°和 135°枝条分别高了 27.3%、20.5% 和 38.6%（图 3A）。

随着枝条角度的增大，沙棘茎面积比导水率也呈降低趋势，0°沙棘枝条茎面积比导水率显著高于 45°、90°和 135°枝条（ $p < 0.05$ ），0°沙棘枝条的茎面积比导水率比 45°、90°和 135°枝条分别高了 18.2%、18.2% 和 27.3%。45°和 90°沙棘枝条的叶面积比导水率和茎面积比导水率均无显著差异（图 3B）。

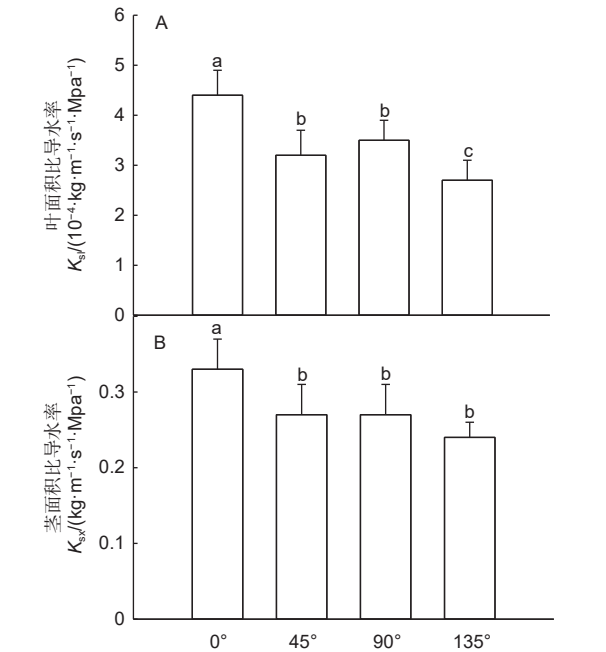


图 3 不同角度枝条的叶面积比导水率和茎面积比导水率
Fig. 3 Leaf area specific hydraulic conductivity and stem area specific hydraulic conductivity of branches at different angles

2.3 枝条角度对沙棘叶片光合作用的影响

135°沙棘枝条上叶片的净光合速率和蒸腾速率显著低于 0°和 90° ($p < 0.05$), 0°沙棘枝条的气孔导度显著高于 135°枝条 ($p < 0.05$), 也略高于 45°和 90°枝条, 但无显著差异 (图 4)。

2.4 枝条角度对沙棘枝条 NSC 含量的影响

在 7 月, 90°沙棘枝条木质部可溶性糖含量显著高于 0°、45°和 135°枝条 ($p < 0.05$), 不同角度沙棘枝条木质部 NSC 含量除 135°枝条显著低于 45°枝条外, 均无显著差异。0°和 90°沙棘枝条韧皮部可溶性糖含量显著高于 45°和 135°枝条 ($p < 0.05$), 135°沙棘枝条的韧皮部 NSC 含量显著低于 0°和 90°枝条 ($p < 0.05$), 也略低于 45°枝条 (图 5A、C)。

在 9 月, 90°沙棘枝条木质部可溶性糖和 NSC 含量显著高于 0°、45°和 135°枝条 ($p < 0.05$), 不同角度枝条木质部淀粉含量无显著差异。沙棘枝条韧皮部可溶性糖含量、淀粉含量和 NSC 含量随枝条角度的增大呈降低趋势。沙棘 0°枝条韧皮部可溶性糖含量、淀粉含量和 NSC 含量显著高于 90°和 135°枝条 ($p < 0.05$) (图 5D~F)。

2.5 枝条角度对沙棘叶、枝条、芽的生长的影响

如表 1 所示, 随着枝条角度的增大, 沙棘的春梢叶面积和秋梢叶面积均显著降低 ($p < 0.05$)。

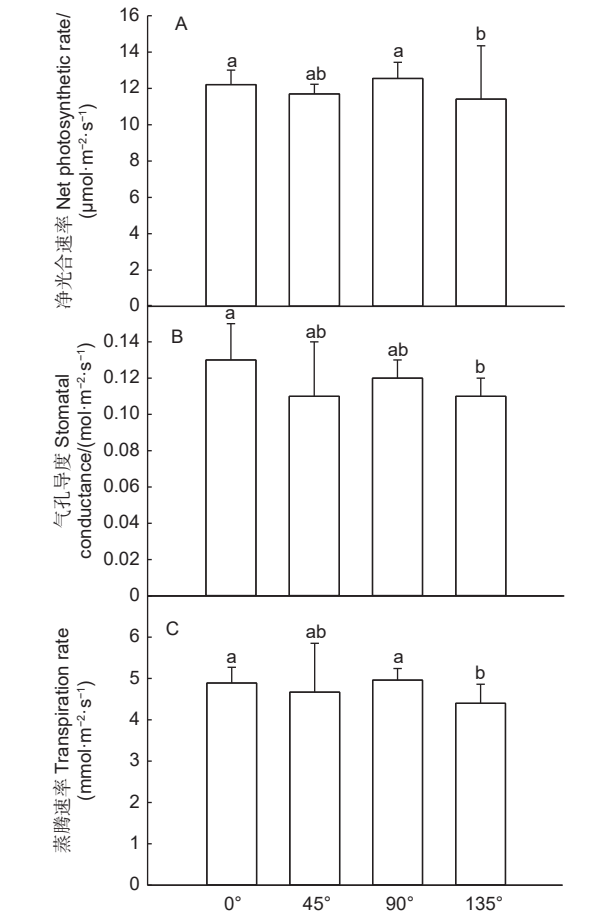


图 4 不同角度枝条的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率
Fig. 4 Net photosynthetic rate, stomatal conductance, and transpiration rate of branches at different angles

45°、90°和 135°沙棘枝条的春梢叶面积比 0°枝条春梢叶面积分别低了 14.2%、33.8% 和 41.7%; 45°、90°和 135°沙棘枝条的秋梢叶面积比 0°枝条秋梢叶面积分别低了 16.6%、29.4% 和 36.5%。无论是春梢还是秋梢的叶片比叶重均呈先升高后降低的趋势, 且在 90°达到最大值, 135°沙棘枝条上叶片的春梢和秋梢比叶重均最小。

随着枝条角度增大, 沙棘枝条的最大新梢长度、> 10 cm 新梢基径、> 10 cm 新梢总数均呈显著降低趋势 ($p < 0.05$)。45°、90°和 135°沙棘枝条的最大新梢长度比 0°枝条分别低了 24.6%、38.6% 和 53.7%, 45°、90°和 135°沙棘枝条的 > 10 cm 新梢基径比 0°枝条分别低了 22.1%、44.3% 和 59.0%。随着枝条角度的增大, 沙棘的新梢总数呈先升高后降低趋势, 在 90°枝条达到最大值。

随着枝条角度的增大, 沙棘枝条节间距呈降低趋势, 花芽占比和花芽纵横径呈先升高后降低的趋

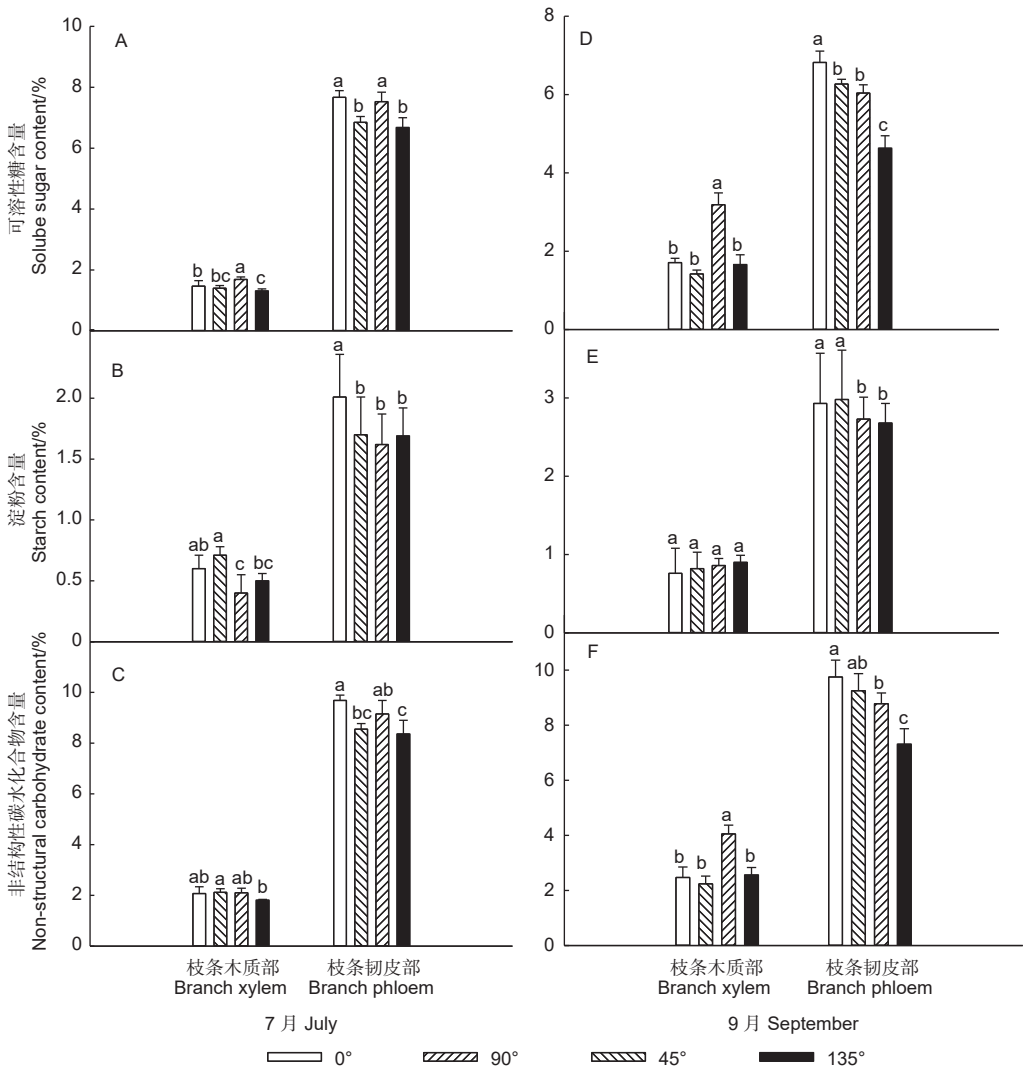


图 5 不同角度枝条的可溶性糖、淀粉和 NSC 含量

Fig. 5 Soluble sugar, starch, and NSC content of branches from different angles

势，90°枝条花芽占比和花芽纵横径最高，135°枝条的花芽占比和花芽纵横径最低。

2.6 枝条角度对沙棘结实性状和果实营养成分的影响

如表 2 所示，随着枝条角度的增大，沙棘的果实纵径、果实横径、百果质量、10 cm 结果数和存果率均呈先升高后降低的趋势，均在 90°达到最大值，45°次之，在 0°和 135°较小。

90°沙棘枝条的果实可溶性固形物显著低于 0°和 45°枝条 ($p < 0.05$)。0°和 90°沙棘枝条上果实的可滴定酸含量显著低于 45°和 135°枝条 ($p < 0.05$)。90°沙棘枝条上果实的维生素 C 含量显著低于 45°和 135° ($p < 0.05$)，也略低于 0°枝条。45°沙棘枝条上果实的总黄酮含量显著高于其它角度枝条 ($p < 0.05$)，135°枝条上果实的总黄酮含

量显著低于其它角度枝条 ($p < 0.05$)。

2.7 沙棘不同角度枝条的水碳代谢与生长和结实性状的相关性

7 月凌晨水势和 7 月凌晨 PLC 与春梢和秋梢叶面积、春梢比叶重、最大新梢长度、> 10 cm 新梢基径、新梢总数、节间距和花芽纵横径成显著或极显著负相关；9 月凌晨 PLC 和正午 PLC 与秋梢叶面积、最大新梢长度、> 10 cm 新梢基径、节间距、花芽纵径和总黄酮含量呈极显著负相关；叶面积比导水率与春梢和秋梢比叶重、最大新梢长度、> 10 cm 新梢基径、> 10 cm 新梢总数、节间距、花芽纵横径和总黄酮含量成显著或极显著正相关；茎面积比导水率与最大新梢长度、> 10 cm 新梢基径、> 10 cm 新梢总数、节间距和花芽纵径成显著或极显著正相关。净光合速率与可溶性固形物和总

表 1 不同角度枝条的叶、枝、芽的生长状况

Table 1 The growth status of leaves, branches, and buds of branches at different angles

测量指标 Measurement index		0°	45°	90°	135°
叶 Leaf	春梢叶面积 Leaf area of spring shoot/mm ²	231.40 ± 13.18a	198.52 ± 12.42b	153.26 ± 9.08c	134.90 ± 13.28d
	秋梢叶面积 Leaf area of autumn shoot /mm ²	279.07 ± 39.5a	232.63 ± 27.8b	197.08 ± 53.05c	177.34 ± 27.49d
	春梢比叶重 Lamina mass per unit area of spring shoot / (g·m ⁻²)	81.35 ± 6.35c	97.67 ± 13.51b	110.78 ± 5.54a	74.20 ± 13.65c
	秋梢比叶重 Lamina mass per unit area of autumn shoot / (g·m ⁻²)	121.57 ± 14.96b	127.80 ± 14.22ab	136.93 ± 30.33a	93.02 ± 7.84c
	最大新梢长度 Maximum annual branch length /mm	17.87 ± 3.08a	13.48 ± 1.75b	10.97 ± 0.73c	8.27 ± 0.27d
	> 10 cm新梢基径 Base diameter of shoot longer than 10 cm /mm	2.71 ± 0.31a	2.11 ± 0.27b	1.51 ± 0.36c	1.11 ± 0.25d
枝 Branch	新梢总数/个 Number of new shoots	21.00 ± 3.43b	25.30 ± 2.54a	27.00 ± 2.45a	17.70 ± 2.63c
	> 10 cm新梢总数/个 Number of new shoots longer than 10 cm	6.20 ± 1.03a	3.80 ± 1.32b	1.30 ± 0.48c	0
	节间距 Internode length /cm	0.97 ± 0.04a	0.84 ± 0.03b	0.70 ± 0.02c	0.53 ± 0.06d
	花芽占比 /% Flower bud ratio	69.01 ± 5.5c	75.62 ± 4.92b	87.94 ± 7.67a	67.26 ± 3.32c
芽 Bud	花芽纵径 Longitudinal diameter of flower bud /mm	1.13 ± 0.29c	1.72 ± 0.24b	2.01 ± 0.19a	0.77 ± 0.11d
	花芽横径 Transverse diameter of flower bud /mm	1.05 ± 0.31c	1.63 ± 0.23b	1.95 ± 0.24a	0.72 ± 0.15d

表 2 不同角度枝条的结实性状和果实营养成分

Table 2 The fruiting characteristics and nutritional components of branches from different angles

测量指标 Measurement index		0°	45°	90°	135°
结实性状 Seed setting character	果实纵径 Fruit longitudinal diameter/mm	5.60 ± 0.27b	5.63 ± 0.47b	5.87 ± 0.20a	5.39 ± 0.15c
	果实横径 Fruit transverse diameter/mm	6.13 ± 0.33c	6.40 ± 0.52b	6.74 ± 0.53a	6.11 ± 0.20c
	百果质量 Weight per 100 fruit/g	14.92 ± 0.79b	14.41 ± 0.87b	15.75 ± 1.07a	13.35 ± 1.17c
	10 cm结果数/个 Fruits number of 10 cm branches	14.78 ± 1.93d	27.80 ± 2.46b	44.67 ± 1.68a	19.47 ± 2.00c
	存果率/% Fruit setting rate	65.89 ± 2.40c	71.28 ± 5.26b	79.72 ± 3.00a	65.27 ± 3.63c
	可溶性固形物/% Soluble solids	7.58 ± 0.79a	7.86 ± 0.79a	6.84 ± 1.05b	7.30 ± 0.60ab
	可滴定酸/% Titratable acid	2.10 ± 0.40b	2.65 ± 0.20a	1.93 ± 0.20b	2.42 ± 0.41a
果实营养成分 Fruit nutrients	维生素C Vitamin C/ (mg·g ⁻¹)	4.18 ± 0.66bc	5.82 ± 1.09a	3.82 ± 0.76c	4.64 ± 0.76b
	总黄酮 Total Flavonoids/ (mg·g ⁻¹)	4.81 ± 0.24b	5.31 ± 0.41a	4.57 ± 0.43b	3.95 ± 0.41c

黄酮含量呈极显著正相关。

7 月枝条木质部可溶性糖含量与存果率、可溶性固形物含量和总黄酮含量呈显著或极显著正相关；7 月枝条韧皮部可溶性糖含量与最大新梢长度、> 10 cm 新梢基径、节间距和总黄酮含量呈显著或极显著正相关；7 月枝条韧皮部 NSC 含量与春梢叶面积、最大新梢长度、> 10 cm 新梢基径和节间距呈显著或极显著正相关。9 月枝条木质部可

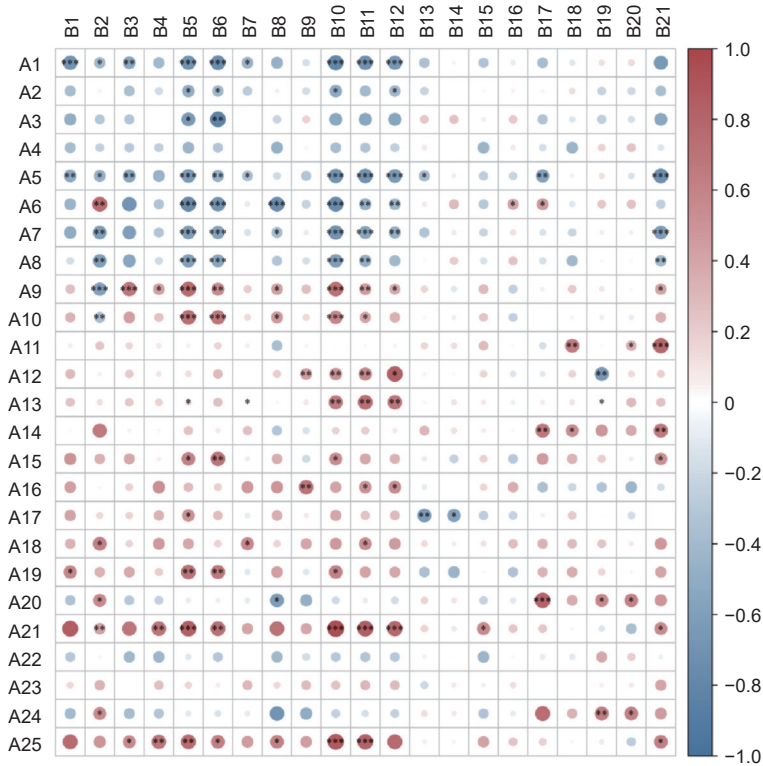
溶性糖含量与秋梢叶面积、存果率、可滴定酸和维生素 C 含量成显著或极显著正相关；9 月枝条韧皮部可溶性糖含量与秋梢叶面积、秋梢比叶重、最大新梢长度、> 10 cm 新梢基径、节间距、花芽纵横径、百果质量和总黄酮含量成显著或极显著正相关；9 月枝条韧皮部 NSC 含量与春梢和秋梢比叶重、最大新梢长度、> 10 cm 新梢基径、> 10

cm 新梢总数、节间距、花芽纵径和总黄酮含量成显著或极显著正相关（图 6）。

3 讨论

3.1 枝条角度对沙棘水碳代谢影响

增加枝条角度能削弱枝条的顶端优势，缓和新梢长势，改变激素水平，改变芽的萌发情况^[16]。在



注/Notes: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. A1:7 月凌晨水势 Pre-dawn water potential in July; A2:7 月正午水势 Midday water potential in July; A3:9 月凌晨水势 Pre-dawn water potential in September; A4:9 月正午水势 Midday water potential in September; A5:7 月凌晨 PLC Pre-dawn PLC in July; A6:7 月正午 PLC Midday PLC in July; A7:9 月凌晨 PLC Pre-dawn PLC in September; A8:9 月正午 PLC Midday PLC in September; A9:叶面积比导水率 Leaf area specific hydraulic conductivity; A10:茎面积比导水率 Stem area specific hydraulic conductivity; A11:净光合速率 Net photosynthetic rate; A12:气孔导度 Stomatal conductance; A13:蒸腾速率 Transpiration rate; A14:7 月枝条木质部可溶性糖含量 Solube sugar contentin of branch xylem in July; A15:7 月枝条韧皮部可溶性糖含量 Solube sugar contentin of branch phloem in July; A16:7 月枝条木质部淀粉含量 Starch contentin of branch xylem in July; A17:7 月枝条韧皮部淀粉含量 Starch contentin of branch phloem in July; A18:7 月枝条木质部 NSC 含量 Non-structural carbohydrate content of branch xylem in July; A19:7 月枝条韧皮部 NSC 含量 Non-structural carbohydrate content of branch phloem in July; A20:9 月枝条木质部可溶性糖含量 Solube sugar content of branch xylem in September; A21:9 月枝条韧皮部可溶性糖含量 Solube sugar content of branch phloem in September; A22:9 月枝条木质部淀粉含量 Starch content in of branch xylem September; A23:9 月枝条韧皮部淀粉含量 Starch content of branch phloem in September; A24:9 月枝条木质部 NSC 含量 Non-structural carbohydrate content of branch xylem in September; A25:9 月枝条韧皮部 NSC 含量 Non-structural carbohydrate content of branch phloem in September; B1:春梢叶面积 Leaf area of spring shoot; B2:秋梢叶面积 Leaf area of autumn shoot; B3:春梢比叶重 Lamina mass per unit area of spring shoot; B4:秋梢比叶重 Lamina mass per unit area of autumn shoot; B5:最大新梢长度 Maximum annual branch length; B6:> 10 cm 新梢基径 Base diameter of shoot longer than 10 cm; B7:新梢总数 Number of new shoots; B8:> 10 cm 新梢总数 Number of new shoots longer than 10 cm; B9:花芽占比 Flower bud ratio; B10:节间距 Internode length; B11:花芽纵径 Longitudinal diameter of flower bud; B12:花芽横径 Transverse diameter of flower bud; B13:果实纵径 Fruit longitudinal diameter; B14:果实横径 Fruit transverse diameter; B15:百果质量 Weight per 100 fruit; B16:10cm 结果数 Fruits number of 10 cm branches; B17:存果率 Fruit setting rate; B18:可溶性固形物 Soluble solids; B19:可滴定酸 Titratable acid; B20:维生素 C Vitamin C; B21:总黄酮 Total Flavonoids

图 6 不同角度枝条的水碳代谢指标和生长结实指标的相关性

Fig. 6 The correlation between water and carbon metabolism indicators and growth and fruiting indicators of different angle branches

此过程会影响枝条的水分输导能力,进而改变枝条水分状况^[17]。前人研究表明,树木水分长距离运输功能的维持能力与树木水分状况密切相关^[18-19],但目前对枝条角度影响枝条水分状况的研究较少。在本研究中,135°沙棘枝条的7月凌晨水势和正午水势均显著低于其它角度,0°~90°枝条水分状况差异不大,不同处理的9月沙棘枝条凌晨和正午水势没有显著差异,表明过大的枝条角度对沙棘的水分状况不利,但90°以下角度不足以造成明显的枝条水分状况差异。本研究同时也发现枝条的7月和9月PLC随着枝条角度增大呈现升高趋势,枝条PLC除受水势作用外,还受到诸如栓塞脆弱性、气穴栓塞修复能力等其他因素的影响,较高的PLC不利于保持水分的长距离输送功能。同时,本研究结果也表明随着枝条角度的增大,沙棘枝条的叶面积比导水率和茎面积比导水率均呈降低趋势,导水率的下降和PLC升高均导致水分输导能力下降,对水分状况产生影响,并进一步影响光合作用。在本研究中沙棘枝条角度在0°~90°时对水分状况和光合作用影响较小,但135°枝条角度较大幅度的影响了沙棘叶片的水分状况和光合作用。在水分状况较差的7月,不同角度枝条的凌晨和正午水势有一定差异,而在水分状况较好的9月不同角度枝条的凌晨和正午水势没有显著差异,表明在水分匮乏时期枝条角度会对枝条水分状况产生一定的影响^[20],而在水分充足时期,枝条角度差别产生的导水率和PLC变化没有影响到枝条的水分状况。

光合作用是植物碳固定最主要的方式,受水分状况、光合产物的运输和分配等多种因素的调控^[21-22]。在本研究中,0°、45°、90°沙棘枝条上的叶片光合速率、气孔导度和蒸腾速率均无显著差异,且均高于135°枝条上叶片,表明小于90°的枝条角度对叶片光合速率的影响较小,而135°沙棘枝条水势较0°~90°枝条有一定程度的降低可能是导致光合速率降低的重要原因^[23]。本研究不能排除枝条角度变化导致的激素浓度改变等其他原因导致的光合速率下降。

光合作用合成的碳水化合物是参与植物代谢过程的重要物质,NSC是碳固定和碳消耗间的缓冲,又具有重要生理功能。NSC含量在植物体内的一方面可以反映植物的碳平衡状态,另一方面还

可表征植物的存活生长能力及应对外界胁迫干扰的碳代谢缓冲能力^[24-25]。本研究中,在7月不同角度沙棘枝条韧皮部和木质部NSC含量变化幅度均不大,但在9月表现出了一定的差异,即90°沙棘枝条的9月枝条木质部NSC含量显著高于0°、45°和135°,135°沙棘枝条韧皮部NSC含量显著低于其它角度,表明枝条的NSC储藏及不同处理间的差别会随物候期发生变化,这与富士苹果(*Malus pumila* Mill)的研究结果一致^[26],可能与枝条生长和果实膨大的节律性有关。

前人的研究表明,接近水平的枝条会较直立或大角度下垂枝条有更高的NSC储藏^[9],这与本研究中9月的结果相似,碳储藏增加,有利于花芽分化和进一步的开花结实。然而,7月没有表现出这一规律,可能是因为7月正处于中国沙棘果实膨大期,而90°枝条的结实量最大,对光合产物的需求增加,导致枝条NSC储藏减少。

3.2 枝条角度对沙棘生长和结实性状的影响

叶面积和比叶重是体现叶性状的重要指标,与光合作用、环境适应性、长叶时期的树体水分和养分供应情况均有密切的关系^[27]。在本研究中,随着枝条角度的增大,春梢和秋梢叶面积呈降低趋势,春梢和秋梢比叶重呈先升高后降低的趋势,这可能与长叶时期的水分状况有关。大角度枝条的叶面积降低减小了光合面积,影响了碳固定^[28]。

随着枝条角度的增大,枝条的顶端优势逐渐降低,营养生长放缓,这与植物激素的运输和分布密切相关,枝条角度较大有利于枝条从营养生长向花芽分化、开花结实的转化^[29]。在本研究中最大新梢长度、>10 cm新梢基径和>10 cm新梢总数均随着枝条角度的增大而降低,而新梢总数随枝条角度的增大呈先升高后降低的趋势,在90°达到最大值,这表明增大枝条角度明显抑制了枝条的生长,受激素含量和比例改变的影响,90°枝条萌芽率最高,新梢总数最大^[30]。本研究同时也发现随着枝条角度的增大,节间距变小,花芽纵横径和花芽占比均先升后降,在90°达到最大值,这和前人的研究结果一致^[31],适当增加枝条角度有利于抑制沙棘的营养生长和节间伸长,促进花芽分化,但当枝条角度过大(>90°)时,受NSC含量较低的因素的影响,花芽分化也受到抑制。

对枝条结实性状的检测也表明,随着枝条角度

的增大果实纵横经、百果质量、枝条 10 cm 结果数、存果率均呈先升改后降低的趋势, 均在 45°~90°维持较高水平, 这也表明沙棘的结实和大部分经济树种相似, 维持适当的枝条角度有利于沙棘的结实数量和果个增大^[32]。然而, 对果实营养成分的检测却发现不同的规律, 在沙棘果实可溶性固形物含量方面, 其在 0°和 135°维持较高水平, 可滴定酸、VC、总黄酮含量均在 45°保持较高水平, 而 90°枝条的果实营养成分维持较低水平, 这可能由 90°枝条较大的结实量造成树木对养分的供应不足引起^[33]。

3.3 沙棘不同角度枝条的水碳代谢与生长结实的关系

水碳代谢与植物的生长结实关系密切, 影响着植物的各项生命活动^[34]。在本研究中发现多个水碳代谢指标与生长结实和果实营养成分密切相关, 比较集中的相关关系有以下两处: 一是枝条水势和 PLC 与多个生长指标负相关, 叶面积比导水率和茎面积比导水率与多个生长指标正相关, 这表明较好的水分供应有利于沙棘枝条的生长; 二是枝条韧皮部可溶性糖含量和 NSC 含量与多个生长指标正相关, 这表明充足的 NSC 储藏有利于枝条的生长和花芽分化^[23]。同时, 在本研究还发现果实总黄酮含量与枝条 PLC 负相关, 与光合速率、韧皮部可溶性糖或 NSC 含量正相关, 表明较好的水分供应能力和充足的碳储藏有利于黄酮类化合物的合成, 这与受海拔影响沙棘果实黄酮类化合物含量变化的研究一致^[35]。上述结果均表明植物的水碳代谢与生长结实和果实营养成分存在复杂的内部相互影响。

4 结论

本研究比较了中国沙棘 0°、45°、90°和 135°枝条的水碳代谢及生长结实性状的差别, 并分析了不同角度枝条水碳代谢指标与生长结实性状的关系。结果表明, 随着枝条角度的增大, 干旱时期的枝条的水分状况变差, 但对水分充足时期的枝条水分状况没有影响, 135°枝条上叶片的光合速率显著低于 0°~90°枝条, 随着枝条角度的增大, 枝条营养生长变弱, NSC 储藏、花芽分化、结实性状在 45°~90°达到较高水平。本研究同时也发现较好的水分状况和充足 NSC 储藏有利于枝条的生长和花芽分化。表明水碳代谢是枝条角度影响沙棘生

长和结实性状的重要途径, 在生产上多利用 45°~90°枝条结实能够促进产量形成。

参考文献:

- [1] 王 林, 李海波, 陈汉鑫, 等. 海拔高度对中国沙棘水碳代谢和生长的影响——以关帝山区为例 [J]. 生态学报, 2023, 43(5): 1995-2004.
- [2] KHANDAKER M M, ISMAIL N H, ABDULLAHI U A, *et al.* Tree physiology, fruit growth and nutrient elements of wax apple (*Syzygium Samarangense*) as affected by branch bending angle[J]. *Basrah Journal of Agricultural Sciences*, 2021, 34(1): 206-221.
- [3] 宁万军, 黄闽敏, 张 强, 等. 不同角度拉枝下刻芽摘心处理对‘温 185’核桃枝条性状的影响 [J]. 果树学报, 2020, 37(12): 1878-1884.
- [4] 李宏建, 王 宏, 刘 志, 等. 不同拉枝角度对寒富苹果树生理特性和果实品质的影响 [J]. *江西农业大学学报*, 2013, 35(4): 703-708.
- [5] 魏常燕, 张雪梅, 齐国辉, 等. 不同时期拉枝刻芽对‘绿岭’核桃萌芽成枝和内源激素含量的影响 [J]. *林业科学*, 2013, 49(6): 167-171.
- [6] 王振磊, 林敏娟, 付银洋, 等. 不同拉枝角度对富士苹果树体生理特性和果实品质的影响 [J]. *新疆农业科学*, 2013, 50(8): 1462-1467.
- [7] TRIFILÒ P, KIORAPOSTOLOU N, PETRUZZELLIS F, *et al.* Hydraulic recovery from xylem embolism in excised branches of twelve woody species: relationships with parenchyma cells and non-structural carbohydrates[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 139: 513-520.
- [8] BIRAMI B, NÄGELE T, GATTMANN M, *et al.* Hot drought reduces the effects of elevated CO₂ on tree water - use efficiency and carbon metabolism[J]. *New Phytologist*, 2020, 226(6): 1607-1621.
- [9] 苏曼琳, 马履一, 段 劫, 等. 文冠果叶碳氮含量对人为拉枝干扰的响应机制 [J]. 中南林业科技大学学报, 2016, 36(8): 27-32.
- [10] YANG S J, MAO J, ZUO C W, *et al.* Branch age and angle as crucial drivers of leaf photosynthetic performance and fruiting in high-density planting: a study case in spur-type apple “Vallee Spur”(Malus domestica)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 246: 898-906.
- [11] 李海波, 薛 浩, 薛静茹, 等. 中国沙棘树冠上中下部枝条的水碳代谢与生长结实性状研究 [J]. *林业科学研究*, 2022, 35(5): 188-195.
- [12] 王 林, 代永欣, 樊兴路, 等. 风对黄花蒿水力学性状和生长的影响 [J]. 生态学报, 2015, 35(13): 4454-4461.
- [13] MITCHELL P J, O'GRADY A P, TISSUE D T, *et al.* Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree

- mortality[J]. *New Phytologist*, 2013, 197(3): 862-872.
- [14] 张瑜瑜, 宋怀飞, 刘佳妮, 等. 云南主栽蓝莓果实可滴定酸及抗氧化活性评价研究 [J]. *东北农业科学*, 2023, 48(1): 124-128 + 135.
- [15] 陈 光, 孙 妍. 2, 6-二氯酚酚滴定法测定蜂胶中维生素 C[J]. *理化检验 (化学分册)*, 2014, 50(8): 1041-1042.
- [16] 郑瑞霞, 杨峻山. 中国沙棘果实化学成分的研究 [J]. *中草药*, 2006(8): 1154-1155.
- [17] XING L B, ZHANG D, ZHAO C P, *et al.* Shoot bending promotes flower bud formation by mi RNA - mediated regulation in apple (*Malus domestica* Borkh.) [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(2): 749-770.
- [18] HAN H H, COUTAND C, COCHARD H, *et al.* Effects of shoot bending on lateral fate and hydraulics: invariant and changing traits across five apple genotypes [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(13): 3537-3547.
- [19] ROWLAND L, da COSTA A C L, GALBRAITH D R, *et al.* Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation [J]. *Nature*, 2015, 528(7580): 119-122.
- [20] SANCHEZ-MARTINEZ P, MENCUCCINI M, GARCÍA-VALDÉS R, *et al.* Increased hydraulic risk in assemblages of woody plant species predicts spatial patterns of drought-induced mortality [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2023, 7(10): 1620-1632.
- [21] WANG L, DAI Y X, SUN J Z, *et al.* Differential hydric deficit responses of *Robinia pseudoacacia* and *Platycladus orientalis* in pure and mixed stands in northern China and the species interactions under drought [J]. *Trees*, 2017, 31(6): 2011-2021.
- [22] CHALLABATHULA D, ANALIN B, MOHANAN A, *et al.* Differential modulation of photosynthesis, ROS and antioxidant enzyme activities in stress-sensitive and-tolerant rice cultivars during salinity and drought upon restriction of COX and AOX pathways of mitochondrial oxidative electron transport [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2022, 268: 153583.
- [23] NAKAI H, YASUTAKE D, HIDAKA K, *et al.* Starch serves as an overflow product in the regulation of carbon allocation in strawberry leaves in response to photosynthetic activity [J]. *Plant Growth Regulation*, 2023, 101(3): 875-882.
- [24] TIXIER A, GAMBETTA G A, GODFREY J, *et al.* Non-structural carbohydrates in dormant woody perennials; the tale of winter survival and spring arrival [J]. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2019, 2: 18.
- [25] BLUMSTEIN M, HOPKINS R. Adaptive variation and plasticity in non - structural carbohydrate storage in a temperate tree species [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2021, 44(8): 2494-2505.
- [26] 高敬东, 王 骞, 蔡华成, 等. 拉枝角度对 SH1 矮化中间砧长富 2 号苹果树体生长结果的影响 [J]. *中国果树*, 2022(11): 56-58.
- [27] 金雅琴, 李冬林. 遮光对红果榆幼苗光合作用及叶片解剖结构的影响 [J]. *西北植物学报*, 2023, 43(6): 1006-1016.
- [28] VIRDI K S, SREEKANTA S, DOBBELS A, *et al.* Branch angle and leaflet shape are associated with canopy coverage in soybean [J]. *The Plant Genome*, 2023, 16(2): e20304.
- [29] WAGENMAKERS P S, BOOTSMAN J H, GROOT M J, *et al.* Orchard systems for apple and pear: conditions for success [C]//VII International Symposium on Orchard and Plantation Systems 557, 2000: 209-227.
- [30] 李雪薇, 李丙智, 刘富庭, 等. 刻芽、扭枝和去顶梢对富士苹果枝条导水率、激素含量和花芽形成的影响 [J]. *中国农业科学*, 2013, 46(17): 3643-3650.
- [31] 赵国栋, 贾林光, 张新生, 等. 拉枝角度对‘宫崎短枝富士’树体生长、果实品质和质地的影响 [J]. *西北农业学报*, 2021, 30(1): 102-108.
- [32] SRIVASTAVA K K, SINGH S R, DAS B, *et al.* Influence of branch angles on branch diameter and fruit expansion of apricot [J]. *Indian Journal of Horticulture*, 2013, 70(2): 206-210.
- [33] 位 杰, 蒋 媛, 马建江, 等. 拉枝角度对库尔勒香梨枝叶生长及果实品质的影响 [J]. *西北林学院学报*, 2018, 33(3): 111-116.
- [34] LIU Y Y, WANG A Y, AN Y N, *et al.* Hydraulics play an important role in causing low growth rate and dieback of aging *Pinus sylvestris* var. *mongolica* trees in plantations of Northeast China [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2018, 41(7): 1500-1511.
- [35] 代永欣, 薛静茹, 杨 楠, 等. 关帝山不同海拔和季节对沙棘黄酮含量的影响 [J]. *核农学报*, 2024, 38(2): 374-383.

Effects of Water and Carbon Metabolism on Growth Traits from the Angle of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi

LI Ze-qi, LI Hai-bo, LIU Yong-qiang, HANG Yu-jie, ZHANG Hong-yi, WANG Lin

(College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Jinzhong 030600, Shanxi, China)

Abstract: [Objective] The aims of the study are to explore the relationship between water-carbon metabolism and growth and fruiting of different angle branches of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi, deeply understand the impact of branch angle on water-carbon metabolism and growth and fruiting, as well as its intrinsic physiological mechanisms, and provide a theoretical basis for the formulation of efficient cultivation techniques for seabuckthorn. [Method] Based on the four angle branches (0°, 45°, 90°, and 135°) of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi, the differences in water status, photosynthesis, non-structural carbohydrate (NSC) content, branch and leaf buds growth status, fruiting traits, and fruit nutritional components of different angle branches were compared, and the relationship between water-carbon metabolism and growth and fruiting of different angle branches was analyzed. [Result] There was no significant difference in the water potential between 0°-90° branches in July. The water potential of 135° branches in the early morning and noon of July was significantly lower than other angles. With the increase of branch angle, the PLC of branches in July and September showed an increasing trend, while the specific leaf area hydraulic conductivity and the specific stem area hydraulic conductivity of branches showed a decreasing trend. The difference in net photosynthetic rate between 0°-90° branches was not significant, while the net photosynthetic rate of 135° branches was significantly lower than other angles. There was no significant difference in NSC content in branches in July, but the NSC content in the xylem of branches increased first and then decreased. The NSC content in the phloem of branches decreased with the increase of branch angle in September. Leaf area and growth of new shoots decreased with the increase of branch angle. While specific leaf weight, total number of new shoots, flower bud proportion, flower bud longitudinal and transverse diameter, fruit longitudinal and transverse diameter and 100-fruit weight, number of fruits per 10 cm and total flavonoids content increased first and then decreased, reaching a higher level at 45° and 90°. [Conclusion] With the increase of branch angle, the water condition during drought period and the nutritional growth of branches deteriorates. The NSC storage, flower bud differentiation, and fruiting traits perform better at 45°-90°. This indicates that water-carbon metabolism is an important pathway for the influence of branch angle on the growth and fruiting characteristics of seabuckthorn. The utilizing of 45°-90° branches can promote yield formation in production.

Keywords: *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi; shoot angle; water-carbon metabolism; flower bud; growth; fruiting traits

(责任编辑: 张 研)