

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2022.005.021

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

李海波, 薛浩, 薛静茹, 曹希娟, 王林*

(山西农业大学林学院, 山西 晋中 030600)

摘要: [目的] 为了解沙棘树冠不同位置枝条的水碳代谢与生长结实的关系, 也为制定针对沙棘树形培养的栽培技术措施提供一定的理论依据。[方法] 本研究选取中国沙棘树冠上部、中部、下部的 2 年生枝条为研究对象, 比较其水分状况、光合作用、非结构性碳水化合物 (NSC) 含量、枝叶生长、结实性状和果实营养成分。[结果] 树冠不同部位枝条凌晨水势差异不显著, 下部枝条正午水势显著高于上部和中部枝条; 中部枝条凌晨导水损失率 (PLC) 显著低于上部和下部枝条, 下部枝条正午 PLC 显著高于上部和中部枝条; 上部枝条的茎、叶面积比导水率显著高于中部和下部枝条; 净光合速率按从大到小的顺序为上部枝条>中部枝条>下部枝条; 中部枝条枝条木质部 NSC 含量显著高于上部枝条, 但二者与下部枝条差异都不显著, 各位置间枝条韧皮部 NSC 含量无显著性差异, 上部和中部枝条的叶片 NSC 含量显著性高于下部枝条; 下部枝条的花芽纵横径、纯花芽比例、发芽率、新梢数量、新梢基径、叶面积、比叶质量均显著低于上部和中部枝条, 下部枝条的果实纵横径、坐果率、可溶性固形物含量也低于上部和中部枝条, 上部枝条的枝长、基径显著高于中部枝条, 中部枝条的百果质量和果实纵横径显著高于上部枝条, 不同部位枝条总黄酮、维生素 C 和可滴定酸含量差异不显著。[结论] 下部枝条受遮光的影响较大, 明显限制光合产物摄取和生长, 并较大程度的影响了其结实性状, 上部枝条在生长上占有优势, 中部枝条在结实性状上占有优势。因此, 中国沙棘的树形培养应充分考虑其光照条件, 及时清除下部低光照区域枝条; 同时注意营养生长和生殖生长的平衡, 充分利用树冠上部和中部枝条结实是提高沙棘产量和品质的重要措施。

关键词: 中国沙棘; 枝条着生部位; 水碳代谢; 生长; 结实性状; 果实营养成分

中图分类号: S793.6

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2022)05-0188-08

沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.) 属胡颓子科沙棘属植物, 生态适应性强, 果实营养成分丰富^[1], 是重要的经济生态两用树种。我国是世界上沙棘资源最丰富的国家之一, 其中, 中国沙棘亚种 (*Hippophae rhamnoides* subsp. L. *sinensis* Rousi) 是我国沙棘资源中分布面积最广的类型^[2-3]。对中国沙棘生理和生长结实的研究有利于深入了解中国沙棘的生长结实习性与生理过程的关系。

树冠不同部位的光照条件、温度、湿度、通风

状况等微气候条件存在较大差异^[4-5], 通常情况下上部枝条光照情况良好, 枝条直立; 随枝条着生位置的下移, 枝条光照条件变差, 且开张角度变大。前人研究表明: 树冠不同部位枝条的生长、水碳代谢、结实性状等存在较大差异^[6-7], 但前人的研究多从树形、遗传特性及光合作用的角度对其结实特性的影响进行了分析^[8-10], 且多针对苹果、梨等大宗水果进行, 而笔者的前期观察表明, 沙棘的生长结实性状与苹果、梨等树种存在较大差异, 且目前

收稿日期: 2022-03-31 修回日期: 2022-05-16

基金项目: 山西省重点研发计划项目 (201903D221051); 山西农业大学生物育种工程项目 (YZGC139); 北方功能油料树种培育与研发山西省重点实验室 (201805D111010)

* 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

对沙棘树冠不同位置枝条的生长结实性状及其影响机制尚不了解。

水碳代谢是树木生长和结实的基础,前人研究表明,树木的水分状况、碳素营养的摄取和分配会影响到植物的生长以及碳平衡^[11-12],也会影响到树木的花芽分化、开花结实和果实品质^[13]。另外,树木的冠层特征以及同一棵树的不同部位,受其几何结构和枝叶分布的影响,其光通量、光能截获、光合作用以及蒸腾作用等也会产生差异^[14],从而对树木的生长发育产生影响;但目前对沙棘枝条位置造成的水碳代谢差异、不同冠层结构和枝叶生长对其生长和结实性状的影响尚不了解。

本研究以中国沙棘为研究对象,通过测定树冠上、中、下部枝条的水分状况、光合作用、不同部位的非结构性碳水化合物含量、生长性状、结实性状和果实营养成分,比较分析沙棘树冠不同部位枝条的水碳代谢和生长结实性状的差别,并探讨树冠不同位置枝条的水碳代谢与枝条生长、结实性状和果实营养成分的关系,研究着生部位对沙棘枝条水碳代谢和生长结实的影响,研究结果有助于深入了解树冠位置差异对沙棘碳素分配和生长结实的影响,在生产上为沙棘栽培技术的制定提供理论依据。

1 研究地概况及试验材料

试验地在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)内,该地位于黄土高原东部,属温带大陆性季风气候。年平均气温 11℃左右,1月份平均气温-4.4℃,最低气温-11℃;7月份平均气温 24℃,最高气温 30℃。年平均降水量 437 mm,年平均日照时数 2 500~2 600 h,无霜期 150~190 d。

试验材料为 5~6 年生中国沙棘,在 2021 年春季发芽前选取株高、基径和冠幅基本一致的沙棘雌株,在树冠南面上部、中部、下部选择生长基本一致的 2 年生枝条各 30~50 个作为研究对象。

2 研究方法

2.1 水势、导水损失率(PLC)、茎面积及叶面积比导水率的测定

在 2021 年 7 月中旬选择连续晴天进行测定,用 Model 600 水势仪(PMS, 奥尔巴尼, 美国)在 5:00—5:30(日出前)测定凌晨水势,在 12:00—14:00 测定正午水势;凌晨导水损失率

(PLC)和正午 PLC 的测定时间同凌晨和正午水势,使用低压液流法^[15]测定。枝条导水率用比导水率表示,茎面积比导水率 $K_{sx}=K_{max}/A_x$,叶面积比导水率 $K_s=K_{max}/A_l$,式中: K_{max} 为最大导水率, A_x 为下截面茎段面积, A_l 为测定枝条远端的总叶面积。每组数据均重复测定 5~6 次。

2.2 气体交换指标的测定

在 2021 年 7 月中旬选择连续晴天的上午 9:00—11:00 用 Li-6400 光合测定系统(LI-COR, Lincoln, USA)进行测定,选取树冠南面枝条上发育成熟的叶片,设定光强为 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光照强度之下),分别测定其净光合速率、蒸腾作用、气孔导度,水分利用效率(水分利用效率=光合速率/蒸腾速率),重复测定 6 次以上。

2.3 非结构性碳水化合物(NSC)的测定

采用硫酸蒽酮法测定 NSC 含量^[16]。2021 年 7 月底采集样品,分别测定树冠上、中、下部 2 年生枝条的木质部、韧皮部和叶片的可溶性糖、淀粉含量,NSC 为可溶性糖和淀粉含量之和。

2.4 枝条、芽和叶片形态的测定

于 2021 年 4 月中旬(花期)至 2021 年 5 月中旬(果期),在树冠不同部位选取生长基本一致的 2 年生枝条,对其枝长、基径、发芽总数、总芽数、花芽数、混合芽数、叶芽数、每芽坐果数进行调查并记录,并在生长季结束后对其新梢数量、新梢基径以及最大当年生枝条长度进行调查记录。2021 年 8 月底,在树冠不同部位采集 20 个以上发育成熟叶片,采用 YMJ-C 型叶面积仪(北京同德创业科技有限公司,北京,中国)扫描测定其叶面积,将采集的叶片样品置于 80℃ 的烘箱中烘 48 h 至恒质量,称其干质量,比叶质量(LMA)=干质量/叶面积。

2.5 果实性状测定

2021 年 8 月中旬(果实成熟期)使用游标卡尺测定果实纵径、横径及果柄长度;结实密度取 10 cm 单位枝条上的结实数量,百果质量即从收获的果实中随机选取 100 粒果实,用天平称质量。百果质量重复测定 6 次,其他果实性状均重复测定 15 次。果实黄酮含量采用紫外分光光度法测定,可溶性固形物采用折光仪法测定;维生素 C 含量采用 2,6-二氯酚靛酚滴定法测定,可滴定酸含量采用酸碱滴定法测定。

2.6 数据处理

使用 SPSS 26.0 进行数据统计分析, 对照和处理的均值比较采用 T 检验, 不同时间的测定指标差异显著性检验使用 One-way ANOVA 分析, 并用邓肯 (DunCan) 检验进行多重比较。

3 结果与分析

3.1 沙棘树冠上、中、下部枝条的水势和导水损失率 (PLC)

图 1 表明: 沙棘树冠上、中、下部枝条的凌晨水势差异不显著, 下部枝条的正午水势显著高于中部和上部枝条 ($p<0.05$)。中部枝条的凌晨 PLC 显著低于上部和下部枝条的 ($p<0.05$), 下

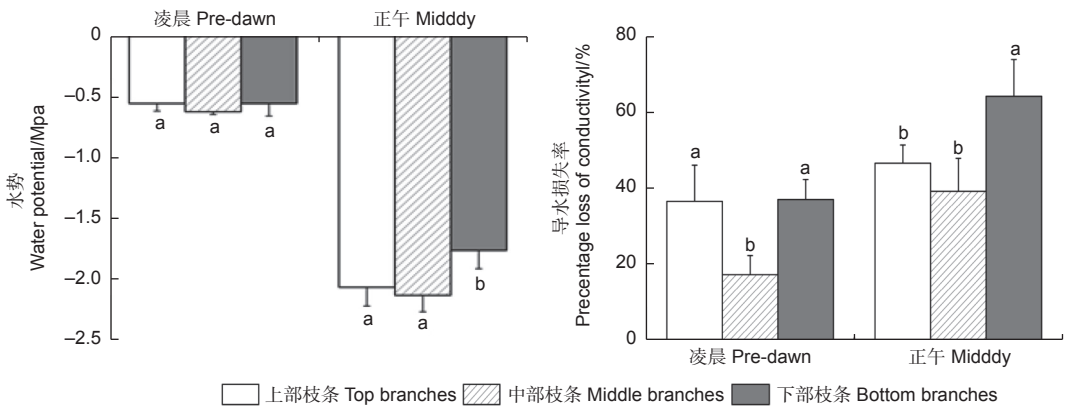


图 1 沙棘树冠不同位置枝条的水势和导水损失率

Fig. 1 Pre-dawn water potential and midday water potential of branches at different positions of the sea-buckthorn canopy

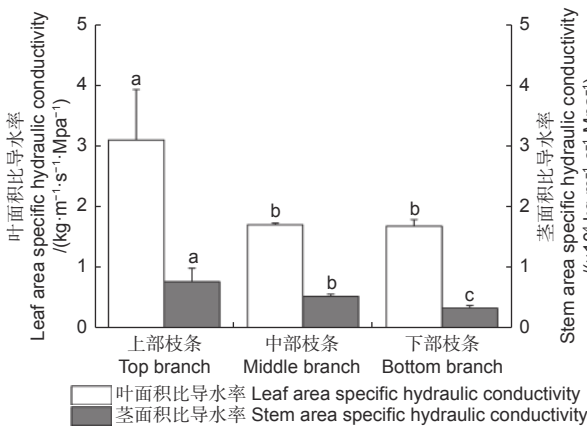


图 2 沙棘树冠不同位置枝条的茎面积比导水率和叶面积比导水率

Fig. 2 Stem area specific hydraulic conductivity and leaf area specific hydraulic conductivity of branches at different positions of the sea-buckthorn canopy

部枝条的正午 PLC 显著高于上部和中部枝条的 ($p<0.05$), 上部和中部枝条的正午 PLC 间差异不显著。

3.2 沙棘树冠上中下部枝条的导水率

图 2 表明: 树冠上、中、下部枝条的茎面积比导水率间均差异显著 ($p<0.05$), 从大到小的顺序为: 上部>中部>下部; 中部枝条和下部枝条的茎面积比导水率比上部枝条分别降低了 30.8%、55.5%。树冠上部枝条的叶面积比导水率显著高于中部枝条和下部枝条 ($p<0.05$), 但中部枝条和下部枝条的叶面积比导水率差异不显著, 中部枝条和下部枝条的叶面积比导水率比上部枝条分别下降了 44.8% 和 45.8%。

3.3 沙棘树冠上、中、下部叶片光合作用

图 3 表明: 树冠上、中、下部叶片的净光合速率、水分利用效率间均差异显著 ($p<0.05$), 从大到小的顺序为上部>中部>下部, 中部和下部枝条的光合速率比上部枝条的分别下降了 22.1% 和 55.8%, 上部枝条和中部枝条叶片的气孔导度和蒸腾速率均差异不显著, 但均显著大于下部叶片 ($p<0.05$)。

3.4 沙棘树冠不同位置枝条和叶片的可溶性糖、淀粉及非结构性碳水化合物含量

图 4 表明: 中部枝条木质部可溶性糖含量显著高于上部枝条 ($p<0.05$), 也略高于下部枝条, 不同部位枝条韧皮部可溶性糖含量差异不显著, 上部和中部叶片可溶性糖含量均显著大于下部叶片 ($p<0.05$), 但上部和中部叶片可溶性糖含量差异不显著。中部枝条木质部淀粉含量显著大于上部和

下部 ($p<0.05$), 枝条韧皮部淀粉含量间差异不显著, 上部和中部叶片的淀粉含量显著大于下部叶片 ($p<0.05$)。中部枝条木质部的非结构性碳水化合物 (NSC) 含量显著大于上部枝条, 略大于下部

枝条, 但差异不显著 ($p=0.07$), 3 个部位枝条韧皮部间的 NSC 含量差异不显著, 上部和中部叶片的 NSC 含量差异不显著, 但均显著大于下部叶片 ($p<0.05$)。

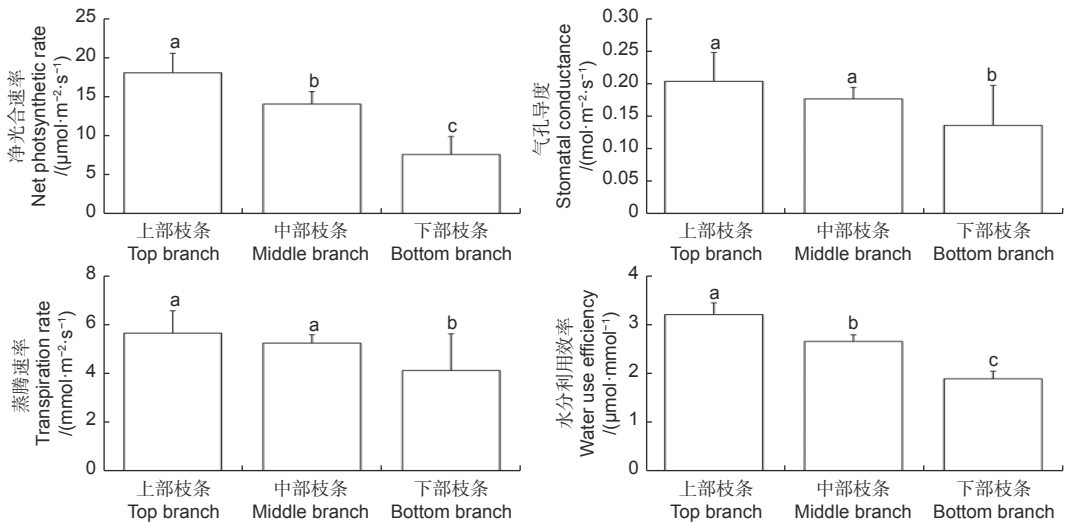


图3 沙棘树冠不同位置枝条的光合作用、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率

Fig. 3 Photosynthesis, stomatal conductance, transpiration rate and water use efficiency of branches at different positions of the sea-buckthorn canopy

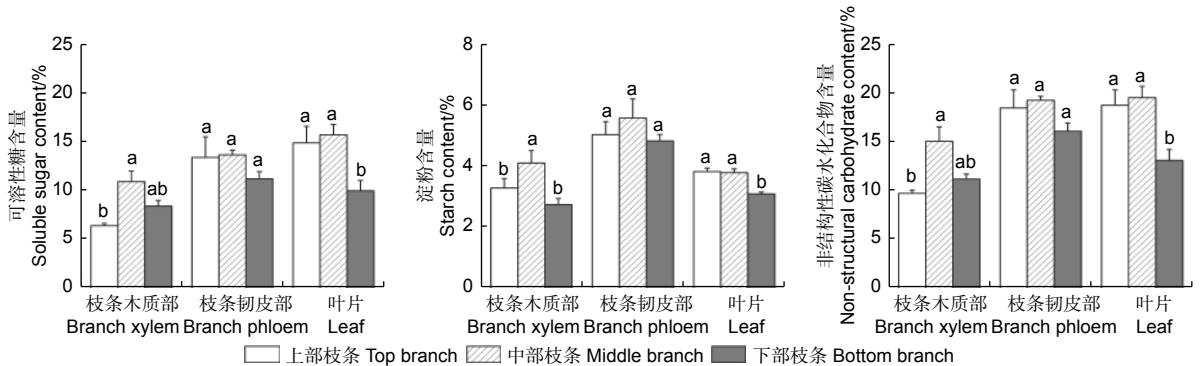


图4 沙棘树冠不同位置枝条和叶片的可溶性糖、淀粉及非结构性碳水化合物含量

Fig. 4 Soluble sugar, starch and NSC contents of branches and leaf at different positions of the sea-buckthorn canopy

3.5 沙棘树冠上、中、下部枝条的芽、枝、叶生长

表1表明: 上部枝条的 10 cm 芽数、纯花芽比例显著大于下部, 叶芽比例显著小于下部 ($p<0.05$), 混合芽比例在不同部位间差异不显著, 上、中、下部枝条叶芽比例间均差异显著 ($p<0.05$), 从大到小的顺序为下部>中部>上部, 上部和中部枝条的花芽纵径、花芽横径、发芽率显著大于下部枝条 ($p<0.05$)。

2 年生枝条的长度和基径从大到小的顺序为上部>中部>下部, 且均差异显著 ($p<0.05$)。上部和中部单个 2 年生枝条上生长的新梢总数显著大于

下部枝条 ($p<0.05$), 但长度大于 10 cm 新梢数量间差异不显著。上部和中部枝条的 >10 cm 新梢长度和新梢基径均显著大于下部枝条 ($p<0.05$)。

上部和中部枝条的叶面积和比叶质量均显著大于下部 ($p<0.05$), 但上部和中部枝条的叶面积和比叶质量间差异不显著, 下部枝条叶片的叶面积为上部叶片的 81.9%, 比叶质量为上部叶片的 88.4%。

3.6 沙棘树冠上、中、下部枝条的结实性状和果实营养成分

表2表明: 中部枝条的 10 cm 结果数、百果质量、果实横径、果实纵径、果柄长度均显著大于

下部枝条 ($p<0.05$), 上部枝条的 10 cm 结果数和百果质量也显著大于下部枝条 ($p<0.05$), 但上部枝条的果实纵径、果实横径及果柄长度与下部枝条无显著差异, 且上部枝条的百果质量、果实纵径、果实横径显著性低于中部枝条 ($p<0.05$)。上

部枝条的坐果率显著大于下部枝条 ($p<0.05$), 也略高于中部枝条, 但差异不显著。上部和中部枝条果实的可溶性固形物含量显著高于下部果实 ($p<0.05$); 上、中、下部枝条果实的总黄酮、维生素 C 和可滴定酸含量均差异不显著。

表 1 着生位置对枝条、芽、叶片形态的影响

Table 1 The influence of the position of implantation on the morphology of branches, buds and leaves

测量指标 Measurement index	上部枝条 Top branch	中部枝条 Middle branch	下部枝条 Bottom branch	
芽 Bud	10 cm芽数 Buds number of 10 cm branches/个	12.6±1.4 a	12.1±0.9 ab	10.3±1.9 b
	纯花芽比例 Flower bud ratio/%	74±8 a	67±8 a	40±2 b
	混合芽比例 Mixed bud ratio/%	15±6 a	12±5 a	17±2 a
	叶芽比例 Leaf bud ratio/%	11±2 c	21±5 b	43±2 a
	花芽纵径 Flower bud longitudinal diameter/mm	2.45±0.08 a	2.37±0.16 a	1.93±0.12 b
	花芽横径 Flower bud transverse diameter/mm	3.35±0.18 a	3.53±0.0.11 a	2.86±0.18 b
	发芽率 germination percentage/%	91.2±5.3 a	92.2±6.0 a	77.2±8.2 b
枝 Branch	2年生枝条长度 Biennial branch length/cm	66.0±3.4 a	57.8±3.9 b	46±7.4 c
	2年生枝条基径 Biennial branch base diameter/mm	9.8±1.1 a	8.2±0.9 b	7.1±1.6 c
	新梢数量 Number of new shoots /个	10.5±2.6 a	11.5±2.9 a	5.2±2.6 b
	>10 cm新梢数量 Number of new shoots greater than 10 cm/个	4.4±1.9 a	4.4±2.3 a	5.6±2.7 a
	>10 cm新梢基径 Shoot base diameter greater than 10 cm/mm	3.7±0.5 a	3.7±0.5 a	2.8±0.4 b
	>10 cm新梢长度 Shoot length greater than 10 cm/cm	30.0±6.8 a	33.7±5.5 a	20.3±2.2 b
叶 Leaf	叶面积 Leaf area/mm ²	378.2±31.0 a	386.4±19.8 a	309.8±23.2 b
	比叶质量 Specific leaf weight/ (g·m ⁻²)	114.8±12.3 a	117.7±15.3 a	101.5±22.4 b

表 2 着生位置对枝条结实性状和果实营养成分的影响

Table 2 The influence of the position of implantation on branch fruiting characters and fruit nutritional components

测量指标 Measurement index	上部枝条 Top branch	中部枝条 Middle branch	下部枝条 Bottom branch	
结实性状 Seed setting character	10 cm结果数 Fruits number of 10 cm branches/个	23.2±3.6 a	26.2±1.6 a	12.3±3.7 b
	百果质量 Weight per 100 fruit/g	11.6±0.3 b	12.4±0.2 a	10.9±0.2 c
	果实纵径 Fruit longitudinal diameter/mm	5.36±0.30 b	5.70±0.27 a	5.19±0.28 b
	果实横径 Fruit transverse diameter/mm	6.56±0.30 b	6.90±0.29 a	6.49±0.26 b
	果柄长度 Fruit stalk length/mm	1.96±0.09 ab	2.04±0.17 a	1.89±0.18 b
	坐果率 Fruit setting rate/%	73.7±7.2 a	64.3±5.6 ab	52.9±2.0 b
果实营养成分 Fruit nutrients	可溶性固形物 Soluble solids/%	13.97±0.96 a	14.15±0.08 a	9.38±0.15 b
	总黄酮 Flavonoids/ (mg·g ⁻¹)	11.1±0.7 a	10.7±0.2 a	10.7±1.7 a
	维生素C Vitamin C/ (mg·g ⁻¹)	5.87±0.54 a	6.20±0.50 a	6.00±0.60 a
	可滴定酸 Titratable acid/%	2.18±0.12 a	2.39±0.25 a	2.35±0.14 a

4 讨论

4.1 沙棘上、中、下部枝条的水分状况

本研究中, 沙棘树冠下部枝条受到上部和中部

枝条遮荫的影响, 一定程度上减少水分蒸散, 对枝条的水分状况有利^[17-18]; 同时下部枝条位置较低, 水分输送距离较短, 因此, 其正午水分状况较好; 但不同部位枝条的凌晨水势没有差别表明, 在夜间

低蒸散的情况下,不同位置枝条的水分状况均得到较好的恢复。

气穴栓塞是影响植物水分长距离运输系统导水速率的重要原因,进而影响叶片水分状况,植物气穴栓塞动态变化受到水势、抗栓塞能力、栓塞修复能力等多方面的影响^[19-20]。本研究中,中部枝条的凌晨导水损失率(PLC)显著低于上部和下部,下部枝条的正午 PLC 显著高于上部和中部枝条,这可能是因为遮荫改变了木质部导管形态结构^[21-22],进而导致的栓塞脆弱性提高。另一方面,遮荫限制了下部枝条的碳摄取和 NSC 积累^[23],进而限制了下部枝条导管的栓塞修复^[20],导致气穴栓塞积累,PLC 增加^[24]。上部与中部枝条的凌晨 PLC 差别可能主要与木质部 NSC 含量差别导致的栓塞修复能力差别有关。

本研究结果表明,枝条茎面积比导水率大小顺序为上部>中部>下部,这使得上部和中部枝条有更大的水分输导能力,是与其较强水分蒸散需求相适应的结果,上部枝条的叶面积比导水率显著大于中部和下部枝条,也印证了这一规律;但本研究结果也表明,中部和下部枝条的叶面积比导水率差异不显著,这主要因为下部枝条上的叶面积较小,同时芽的萌发率较低导致下部枝条的总叶面积降低,在一定程度上提高了下部枝条的叶面积比导水率。

4.2 沙棘树冠上、中、下部枝条的光合作用和 NSC 含量

树冠不同部位叶片的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率呈现一致规律,即上部>中部>下部,这表明在本研究环境条件下,光合速率主要受到光照的影响,光合速率随着遮荫程度的加重而降低^[25]。前人对沙棘的研究也表明,沙棘属于典型的阳性树种,对遮荫的耐受能力较差^[26]。中、下部叶片气孔导度和蒸腾速率的下降也表明沙棘的蒸散主要受光照调节,与枝条的水分状况关系不大。下部枝条较好的水分状况(较高的水势)并没有对其光合作用和气孔导度起到改善作用,这表明在本研究条件下光是下部叶片光合作用的限制因素,而非水分^[27]。

NSC 是碳摄取和利用之间的缓冲,与植物的碳摄取能力、碳的运输、碳素分配策略等因素相关。本研究中,叶片 NSC 含量为上部和中部枝条显著大于下部枝条,这主要是因为光合速率下降降低了叶片的碳摄取能力^[28]。但枝条木质部的 NSC

含量却是上部枝条最低,这是因为上部枝条分支角度较小,生长较旺盛,光合产物更多的向结构性碳转化^[29],树冠不同位置(或角度)枝条的 NSC 含量的差异也反映了光合产物分配策略的差异,这与前人报道的枝条角度开张有利于光合产物积累的研究结果一致^[30]。

4.3 沙棘上、中、下部枝条生长结实性状和果实营养成分及与水碳代谢的关联性

树冠上、中、下部枝条在生长上有较大差别,树冠中部和上部枝条的新梢总数显著高于下部枝条,这表明上部和中部的1年生枝条在第2年会有更多的芽萌发,这与其他果树的萌芽有差别,一方面是沙棘具有较高的萌芽率,不同位置的萌芽率普遍为75%~95%;另一方面大部分果树受顶端优势的影响直立枝条的萌芽数量较少,而水平枝条的萌芽数量较多,但从本研究的萌芽率和新梢总数看不符合这一规律,反而树冠下部枝条的萌芽力较低,这可能是因为 NSC 含量较低引起,也可能与树体不同位置的激素调控有关。不同位置枝条生长的>10 cm 新梢在数量上没有差异,但树冠下部枝条的>10 cm 新梢基径和新梢长度均较小,这表明树冠下部位置限制了枝条的发生和增粗生长。

本研究发现,沙棘枝条上着生的芽从基部到顶部分为纯花芽、混合花芽和叶芽,上部和中部枝条的纯花芽比例显著高于下部枝条,这表明较好的光照条件和碳水化合物浓度有利于花芽的形成^[31]。树冠上部的花芽比例更多,有利于结实。对结实性状的测定结果表明,下部枝条的10 cm 结果数、百果质量和果实纵横径均显著小于中部枝条。这表明下部枝条的结实性状受到了明显抑制,主要与遮光导致的碳可用性降低有关^[32]。本研究结果还表明,树冠上部2年生枝条的长度、基径均高于中部枝条,表明上部枝条在其生长过程中更侧重于营养生长;而中部枝条的百果质量及果实纵横径均高于上部枝条,表明中部枝条的结实能力占有一定的优势。对果实品质的检测结果表明,下部枝条的果实可溶性固形物含量显著低于上部和中部枝条,不同部位果实的黄酮含量、可滴定酸含量、维生素 C 含量差异不显著,这表明实验条件下树冠不同部位的差别没有影响到这些营养成分含量。

5 结论

本研究结果表明,树冠下部枝条受遮荫的影响

水分状况趋好,但遮荫造成的碳摄取限制对其木质部气穴栓塞修复造成一定程度的影响,下部枝条的光合速率显著低于上部和中部枝条,且下部叶片的 NSC 含量显著低于上部和中部枝条。树冠下部枝条的萌芽率较低且生长受到抑制,下部枝条纯花芽比例、坐果率显著降低,结实密度较低、果个较小,且可溶性固形物含量较低;树冠上部枝条的营养生长优于中部枝条,但结实性状比中部枝条差。以上结果表明:下部枝条受遮光的影响较大,明显限制其 NSC 的积累和生长,并较大程度的影响了其结实性状和果实营养成分;上部枝条比中部枝条有更强的水分供应能力,营养生长更旺盛,中部枝条有更多的 NSC 积累,结实性状优于上部枝条。因此,沙棘的树形培养应充分考虑其光照条件,减少枝条相互遮荫,及时清除下部低光照区域枝条,控制上部枝条旺长,同时注意营养生长和生殖生长的平衡,充分利用树冠上部和中部枝条结实。

参考文献:

- [1] 黄 铨,于倬德.沙棘研究[M].北京:科学出版社,2006.
- [2] 郭学斌.山西省中国沙棘天然种群优树表型变异研究[J].林业科学研究,2021,34(4):111-119.
- [3] 张建国,罗红梅,黄 铨,等.大果沙棘不同品种果实特性比较研究[J].林业科学研究,2005,18(6):643-650.
- [4] Griffin K L, Turnbull M, Murthy R. Canopy position affects the temperature response of leaf respiration in *Populus deltoides*[J]. New Phytologist, 2010, 154(3): 609-619.
- [5] Campos C V, González G, Bahamonde H A, et al. Effect of irradiation and canopy position on anatomical and physiological features of *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* leaves[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 152(7): 232-242.
- [6] 张显川,高照全,舒先迂,等.苹果开心型树冠不同部位光合与蒸腾能力的研究[J].园艺学报,2005,32(6):975-979.
- [7] Lintunen A, Kallioikoski T. The effect of tree architecture on conduit diameter and frequency from small distal roots to branch tips in *Betula pendula*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*[J]. Tree Physiology, 2010, 30(11): 1433-1447.
- [8] 王开良,姚小华,任华东,等.余甘子结果母枝和结果枝生长发育特性研究[J].林业科学研究,2006,19(3):326-330.
- [9] 夏玉洁,姚小华,王开良,等.不同无性系山核桃结果性状对比分析[J].中南林业科技大学学报,2018,38(11):53-60.
- [10] 徐 进,王章荣,陈亚斌,等.马尾松种子园无性系结实量、种实性状及遗传参数的分析[J].林业科学,2004,40(4):201-205.
- [11] Henrik H, Waldemar Z, Olaf K, et al. Thirst beats hunger - declining hydration during drought prevents carbon starvation in Norway spruce saplings[J]. New Phytologist, 2013, 200(2): 340-349.
- [12] 董 蕾,李吉跃.植物干旱胁迫下水分代谢、碳饥饿与死亡原理[J].生态学报,2013,33(18):5477-5483.
- [13] Pivec J, Brant V, Becka D. The influence of weather conditions on the sap flow of *Brassica napus* L. during the fructification and maturation stages[J]. Ekologia Bratislava, 2009, 28(1): 43-51.
- [14] 张显川,高照全,付占方,等.苹果树形改造对树冠结构和冠层光合能力的影响[J].园艺学报,2007,34(3):537-542.
- [15] 王 林,王延书,高勇富,等.刺槐根、茎木质部水力结构特征[J].山西农业科学,2015,43(6):689-692.
- [16] 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.
- [17] Sun S J, Meng P, Zhang J S, et al. Variation in soil water uptake and its effect on plant water status in *Juglans regia* L. during dry and wet seasons[J]. Tree Physiology, 2011, 31(12): 1378-1389.
- [18] 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.
- [19] Sperry J S, Tyree M T. Mechanism of Water Stress-Induced Xylem Embolism[J]. Plant physiology, 1988, 88(3): 581-587.
- [20] 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(7): 513-520.
- [21] Cochard H, Lemoine D, Dreyer E. The effects of acclimation to sunlight on the xylem vulnerability to embolism in *Fagus sylvatica* L.[J]. Plant, Cell & Environment, 2010, 22(1): 101-108.
- [22] Christman M A, Sperry J S, Smith D D. Rare pits, large vessels and extreme vulnerability to cavitation in a ring-porous tree species[J]. New Phytologist, 2012, 193(3): 713-720.
- [23] 代永欣,王 林,万贤崇.遮荫和环剥对刺槐、侧柏苗木碳素分配和水力学特性的影响[J].林业科学,2017,53(7):37-44.
- [24] Dietze M C, Sala A, Carbone M S, et al. Nonstructural Carbon in Woody Plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65(1): 667-687.
- [25] Hilker T, Coops N C, Schwalm C R, et al. Effects of mutual shading of tree crowns on prediction of photosynthetic light-use efficiency in a coastal Douglas-fir forest[J]. Tree Physiologist, 2008, 28(6): 825-834.
- [26] 靳甜甜,傅伯杰,刘国华,等.不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子[J].生态学报,2011,31(7):1783-1793.
- [27] 王 林,代永欣,张劲松,等.水分和光照条件对核桃-黄豆农林复合系统中黄豆光合作用和生长的影响[J].林业科学,2020,56(4):188-196.
- [28] 翟玫瑰,李纪元,徐迎春,等.遮荫对茶花幼苗生长及生理特性的影响[J].林业科学研究,2009,22(4):533-537.
- [29] Wilson B F. Apical control of branch growth and angle in woody plants[J]. American Journal of Botany, 2000, 87(5): 601-607.
- [30] 王 磊,姜远茂,彭福田,等.主枝开张角度对盆栽红富士苹果¹³C和¹⁵N分配、利用的影响[J].植物营养与肥料学报,2011,17(2):433-437.
- [31] 陈 晨,喻方圆.林木花芽分化研究进展[J].林业科学,2020,56(9):119-129.
- [32] 张吉旺,董树亭,王空军,等.遮荫对夏玉米产量及生长发育的影响[J].应用生态学报,2006,17(4):4657-4662.

Correlation between Water-carbon Metabolism and Growth and Fruiting Traits of Upper, Middle and Lower Branches in the Crown of *Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis* Rousi

LI Hai-bo, XUE Hao, XUE Jing-ru, CAO Xi-juan, WANG Lin

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

Abstract: [Objective] To understand the relationship between water and carbon metabolism and growth and fruiting of branches at different positions in the crown of *Hippophae rhamnoides* for providing a certain theoretical basis for the formulation of cultivation technical measures for *Hippophae rhamnoides* tree shape culture. [Method] According to the two-year-old branches in the upper, middle and lower crown of *Hippophae rhamnoides*, water status, photosynthesis, non-structural carbohydrate (NSC) content, branch and leaf growth, fruiting traits and fruit nutrients were compared. [Result] The results showed that there was no significant difference in the pre-dawn water potential of branches in different parts of the crown, and the water potential of the bottom branches at midday was significantly higher than that of the upper and middle branches. The percentage loss of conductivity (PLC) of the middle branch in pre-dawn was significantly lower than that of upper and lower branches, and the PLC of the bottom branch at midday was significantly higher than that of top and middle branches. The stem and leaf area specific hydraulic conductivity of upper branches was significantly higher than that of middle and lower branches. The net photosynthetic rate in the top branch was the largest, followed by middle branch and bottom branch. NSC content in xylem of middle branches was significantly higher than that of upper branches, but there was no significant difference between the upper and lower branches, as well as between the middle and lower branches. There was no significant difference in NSC content in phloem among branches, and the NSC content in leaves of upper and middle branches was significantly higher than that of lower branches. The longitudinal and transverse diameter of flower buds, the proportion of pure flower buds, the germination rate, the number of new shoots, the basal diameter of new shoots, the leaf area and the specific leaf mass of the bottom branches were significantly lower than those of the upper and middle branches. The longitudinal and transverse diameter of fruit, fruit setting rate and soluble solid content of the bottom branches were both lower than those of the upper and middle branches. The branch length and base diameter of the upper branches are significantly higher than that of the middle branch. The fruit quality and fruit vertical and horizontal diameter of the middle branch were significantly higher than those of the upper branch. There was no significant difference in the contents of flavonoids, vitamin C and titratable acid among different branches. [Conclusion] The lower branches are greatly affected by shading, which significantly restricts the uptake and growth of photosynthetic products, and affects their fruiting traits. The upper branches are dominant in growth, and the middle branches are dominant in fruiting traits. Therefore, the tree-shaped cultivation of *Hippophae rhamnoides* should take full account of its light conditions, and timely remove the branches in the lower light area. At the same time, we should pay attention to the balance between nutritional growth and reproductive growth, and making full use of the upper and middle branches of the crown for improving the yield and quality of *Hippophae rhamnoides*.

Keywords: *Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi; Branch growth position; Water-carbon metabolism; growth; Fruiting properties; Fruit nutrients