

扁桃休眠期前后结果枝内碳水化合物代谢特征及其与坐果的关系

郭春苗^{1,2}, 杨波^{2*}, 木巴热克·阿尤普², 许娟², 车玉红³, 龚鹏²

(1 新疆农业大学 特色果树研究中心, 乌鲁木齐 830052; 2 新疆农业科学院园艺作物研究所, 乌鲁木齐 830091; 3 新疆农业职业技术学院, 新疆昌吉 831100)

摘要:选取连续 3 年持续低产和高产的 2 个果园作为研究对象, 以新疆主栽品种‘纸皮’扁桃为试材, 分析在休眠期前后结果枝韧皮部和花芽中碳水化合物组分及代谢过程中的相关酶活性变化差异, 同时统计 2 个果园当年坐果和产量情况, 探讨扁桃结果枝休眠期前后碳水化合物及相关酶活性代谢变化及其对坐果、产量的影响, 为低产果园改造提供理论依据。结果显示: (1) 休眠期扁桃结果枝中可溶性糖的积累以蔗糖和山梨醇为主。 (2) 休眠期前后高产和低产果园内扁桃结果枝中的碳水化合物与其代谢相关酶(酸性转化酶、中性转化酶、蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶等)活性变化趋势基本一致。 (3) 扁桃休眠期结果枝韧皮部和花芽中的碳水化合物含量和代谢相关酶活性基本表现为高产园大于低产业园。研究表明, 扁桃休眠期结果枝碳水化合物的积累以蔗糖和山梨醇为主, 其含量与相关代谢酶活性密切相关, 其积累水平直接影响着翌年扁桃的座果和产量。

关键词:扁桃; 休眠期; 碳水化合物; 代谢酶; 坐果率

中图分类号: Q945.6 **文献标志码:** A

The Metabolism of Carbohydrate in the Bearing Branches and Its Relationship with Fruit Setting before and after Period of Dormancy in Almond

GUO Chunmiao^{1,2}, YANG Bo^{2*}, MUBAREKE · Ayoupu²,
XU Juan², CHE Yuhong³, GONG Peng²

(1 Institute of Horticulture, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830052, China; 2 Research Center for Xinjiang Characteristic Fruit Tree of Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830091, China; 3 Xinjiang Agricultural Professional Technology College, Changji, Xinjiang 831100 China)

Abstract: To analyze the changes of carbohydrate content and the activities of related enzymes in bearing branches and their effects on fruit setting before and after period of dormancy, and to provide theoretical basis for the transformation of almond low yield garden, we selected the same age and the same species in 2012—2014 under three consecutive years of sustained low yield and sustained high yield orchards as the research object, taking the main cultivated varieties ‘Zhipi’ as test material, analyze the contents of carbohydrate components and activities of related enzymes in the phloem and flower bud of bearing branches before and after the period of dormancy. Meanwhile, we also carried on the statistical analysis to the percent-

收稿日期: 2017-06-09; 修改稿收到日期: 2017-09-28

基金项目: 国家自然科学基金(31460497); 上海合作组织科技伙伴计划(2017E01025)

作者简介: 郭春苗(1982—), 女, 副研究员, 主要从事扁桃发育分子生物学研究。E-mail: chunmiaoguo@126.com

* 通信作者: 杨波, 男, 副研究员, 主要从事扁桃栽培生理与种质创新研究。E-mail: yangboyys@163.com

age of fruit set and the yield per tree, the results show that: (1) soluble sugar accumulation of bearing branches is basically about sucrose and sorbitol during dormancy. (2) The trend of carbohydrate content changes in the phloem and flower bud of bearing branches before and after period of dormancy is identical to the changes of activities of related enzymes(acid invertase, neutral invertase, sucrose synthase, sucrose phosphate synthase, ect.) in the high-yield orchard and low-yield orchard. (3) The carbohydrate contents and related enzyme activities of bearing branches in high-yield orchard are higher than those in low-yield orchard. It is thus clear that the level of carbohydrate accumulation of bearing branches during dormant period is one of the key factors that can influence the percentage of fruit set and the yield in the following year.

Key words: almond; period of dormancy; carbohydrate metabolism; metabolizing enzymes; fruit setting rate

扁桃(*Amygdalus communis* L.)又称巴旦姆,是新疆的特色干果,中国仅在新疆喀什地区规模化种植,具有很高的经济价值和营养价值,目前栽培面积超过 6.67 万 hm²^[1]。而新疆扁桃产区低产园多,扁桃坐果率低、产量不高一直是制约其产业发展的瓶颈问题。休眠期是果树重要的物候期,体内储藏的碳水化合物是其抵御冬季逆境胁迫、维持最基本的生理代谢、花芽进一步分化和春季萌芽生长的重要物质基础^[2]。进入休眠期前各种碳水化合物的积累和相关酶活性的变化,对进入休眠期的果树及后期解除休眠后树体营养的整体状况都起着举足轻重的作用^[3]。碳水化合物的研究一直是国内外果树研究学者关注的热点,研究方向主要集中在打破休眠后碳素营养的组织间运转^[3-6]、休眠前期碳代谢积累^[7]、休眠期碳水化合物及相关酶相关基因表达的变化^[8]、休眠前园艺措施(断根处理)对休眠期营养物质积累的变化^[9]、休眠期碳水化合物的变化与休眠的关系^[2]等方面,但还未见休眠期碳水化合物的变化与坐果方面的研究报道。

扁桃是开花、坐果和新梢生长处于同一时期的果树,打破休眠后的花芽开花、坐果和叶芽萌发均需

消耗上一年树体储存的营养来提供能量,因此推测上一年度树体营养物质储存的多少,是直接影响第二年坐果率和产量高低的因素之一。本研究选取高产扁桃园和低产扁桃园各一,分析休眠期结果枝韧皮部和花芽中碳水化合物和相关酶活性的动态变化,同时测定扁桃园的坐果率和产量,探讨分析其间的相关性,以期探明不同产量扁桃园休眠期碳水化合物的积累水平的差异及其与产量的关系,为新疆扁桃低产园的改造提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验果园概况

参照徐叶挺^[10]等对扁桃园产量分级的标准,在新疆喀什莎车县托木斯塘乡分别选取同一树龄、同一品种、花果管理期采用同一管理措施、且 2012~2014 连续 3 年均均为高产或低产的扁桃高产园和低产园各 1 块,果园面积为 15~20 hm²,均为 2001 年定植,株行距 3 m×7 m,中等树势,园内主栽品种为‘纸皮’、‘晚丰’、‘双软’、‘矮丰’按 1:1:1:1 搭配互为授粉树。连续 3 年监测统计果园土壤营养情况、管理情况和 3 年平均产量,详见表 1。

表 1 试验扁桃园土壤条件、产量及管理情况

Table 1 The soil condition, yield and administrative situation of test almond orchard

测试指标 Test parameter	高产园 High yield orchard	低产园 Low yield orchard
土壤质地 Soil texture	沙壤土 Sandy loam soils	偏粘性 Tended to be clayey
pH	7.9	8.2
有机质 Organic matter/%	14.8	11.8
碱解氮 Available nitrogen/(mg/kg)	74.9	65.3
有效磷 Aavailable phosphorus/(mg/kg)	15.6	13.2
三年平均株产 Average yield per plant in 2012—2014/kg	8.2	1.7
三年平均公顷产量 Average yield per ha in 2012—2014/kg	3 675	780
管理措施 Management measure	管理较好:放蜂、花蕾宝、复合肥、有机肥等 Good management: bee pollination, application of foliage fertilizer, compound fertilizer and organic fertilizer, etc	管理较差:放蜂、花蕾宝 Poor management: bee pollination, application of foliage fertilizer

1.2 样树标记及样品采集

在试验果园不同位置分别标记 60 株‘纸皮’扁桃树,其中 30 株用于休眠期扁桃的结果枝动态采样,30 株用于坐果率和产量的调查,10 株为一个生物学重复。自 2014 年 11 月 1 日树体落叶开始到 2015 年 3 月 20 日扁桃开花前期每隔 20 d 采样 1 次,共计 8 次(8 次采样时期分别为 11 月 1 日、11 月 20 日、12 月 10 日、12 月 30 日、1 月 19 日、2 月 9 日、3 月 1 日、3 月 20 日,其中 11 月 1 日至 3 月 1 日前为休眠期,3 月 1 日~3 月 20 日为芽的萌发期)。具体采样方法为在每个标记采样株上东南西北四个方位中部外围各剪取 1 支短果枝(≤ 10 cm),每个处理共 40 个结果枝,带回实验室并用去离子水清洗后,迅速取下结果枝的韧皮部与花芽部分,分别保存在液氮容器中运回乌鲁木齐市实验室进行各项指标的测定。

1.3 试验方法

1.3.1 扁桃坐果率和单株产量的调查 将预先标记好的 30 株‘纸皮’扁桃坐果率和单株产量调查后,于 2015 年 3 月 15 日花蕾膨大期分南北两个方向分别标记两个结果大枝(花朵数不少于 100 朵),调查花朵数(个);于 5 月 25 日生理落果期结束、坐果稳定后调查结果个数,计算坐果率。单株产量的调查方法为实测法,于当年 8 月 1 日分别对高低产业园各 10 株“纸皮”扁桃成熟期单株分别采收成熟果实、人

工脱青皮统一晾晒至含水量到 8% 以下后称重,统计平均值为单株产量。

1.3.2 碳水化合物及酶含量的测定 碳水化合物及酶含量的测定试验在新疆农业科学院园艺作物研究所果树生理实验室进行。采用高效液相色谱法测定样品中蔗糖、葡萄糖、果糖、山梨醇,具体流程参照张丽丽等^[11]的试验方法进行。可溶性糖和淀粉的测定方法采用蒽酮比色法^[12]。粗酶液的制取参照 Keller^[13]的方法进行;中性转化酶(NI)、酸性转化酶(AI)活性的测定参照 Miron^[14]的方法;蔗糖磷酸合成酶(SPS)的测定参照 Najeh^[15]的方法;蔗糖合成酶(SS)活性的测定参照孟海玲^[16]的方法; α -淀粉酶和 β -淀粉酶活性的测定参照高俊凤^[12]的方法进行。

1.4 数据分析

试验数据采用 Excel 2007 处理和作图,采用 DPS 9.50 进行方差分析,以 Duncan’s 新复极差法比较果园间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 高低产业园扁桃休眠期结果枝中碳水化合物含量的比较

由图 1 可知,扁桃休眠期结果枝中无论是韧皮部中还是花芽中可溶性糖和淀粉的含量均表现为高产园高于低产业园;可溶性总糖的含量随时间呈先逐渐

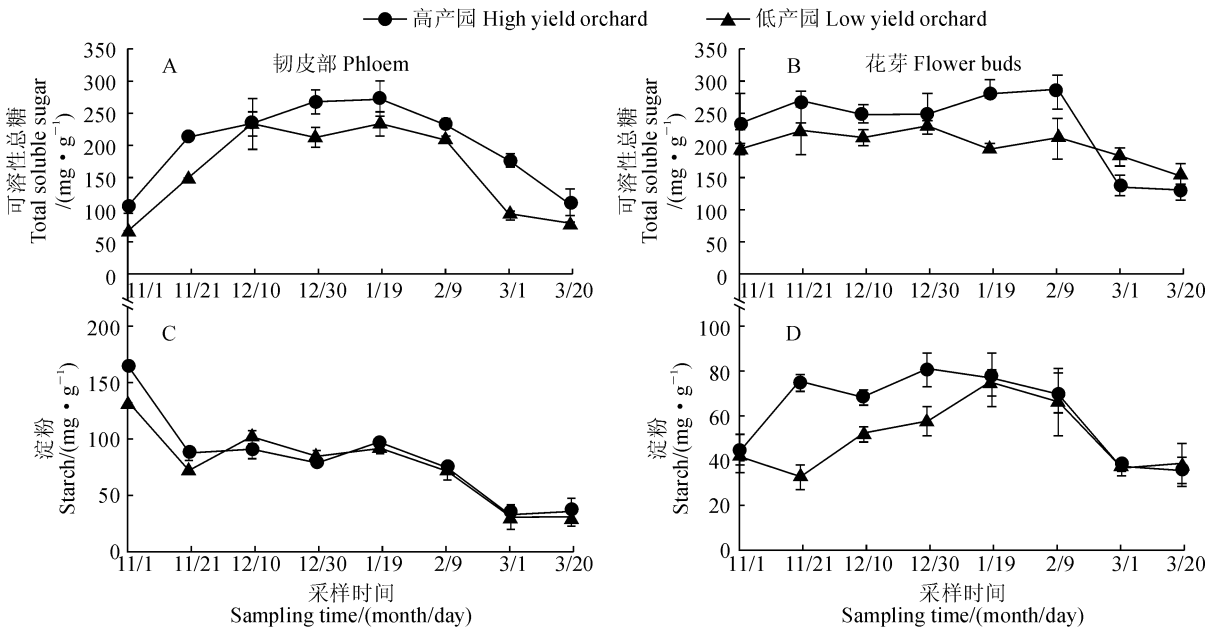


图 1 高低产业园扁桃休眠期结果枝韧皮部(A,C)和花芽(B,D)中可溶性总糖和淀粉含量的变化
Fig.1 The changes of soluble total sugar and starch in phloem(A,C) and bud(B,D) of high and low yield garden almond during the dormant period

升高再降低的变化趋势,其中在休眠前期(11月1日~12月10日)积累迅速,休眠中期积累逐步达到最高值,而后在休眠后期到打破休眠的萌芽前(3月1日~3月20日)迅速降低,推测因供花芽萌芽及开花消耗而降低(图1,A、B);淀粉的含量呈阶梯式降低的变化趋势,在11月1日休眠前最高,休眠前期(11月1日~11月20日)迅速降低,而后休眠中期表现较为平稳,在休眠中后期开始(11月20日)又迅速降低,推测淀粉的积累在休眠前(11月1日)已经积累完成,进入休眠后淀粉再转化成可溶性糖等其他形式的糖储存,而芽中的淀粉含量在前期缓慢升高后,直至休眠后期迅速水解下降(图1,C、D)。

由图2可知,扁桃休眠期高产园和低产园间结果枝韧皮部和花芽中可溶性糖组分的变化趋势大致相同,无论是韧皮部中还是花芽中蔗糖和山梨醇的

含量均表现为高产园高于低产园,而结果枝内葡萄糖和果糖的含量在休眠前期和中期都非常低且高产园与低产园间差异不大,但到休眠后期(2月9日左右)含量开始逐步升高,后期尤其是萌芽后的3月20日高产园的葡萄糖和果糖显著高于低产园;同时,无论是高产园还是低产园,扁桃韧皮部和花芽中各可溶性糖的组分的含量虽不相同,但各组织中萌芽前(3月1日之前)各种糖含量的高低顺序基本相同,即蔗糖和山梨醇最高,其次是葡萄糖和果糖,说明休眠期结果枝内贮存的营养以蔗糖和山梨醇为主。

综上可知,扁桃休眠期结果枝中碳水化合物仍然呈积累或代谢的状态,不同扁桃园结果枝中韧皮部和花芽中各糖的含量有所不同,其变化趋势也不尽相同。

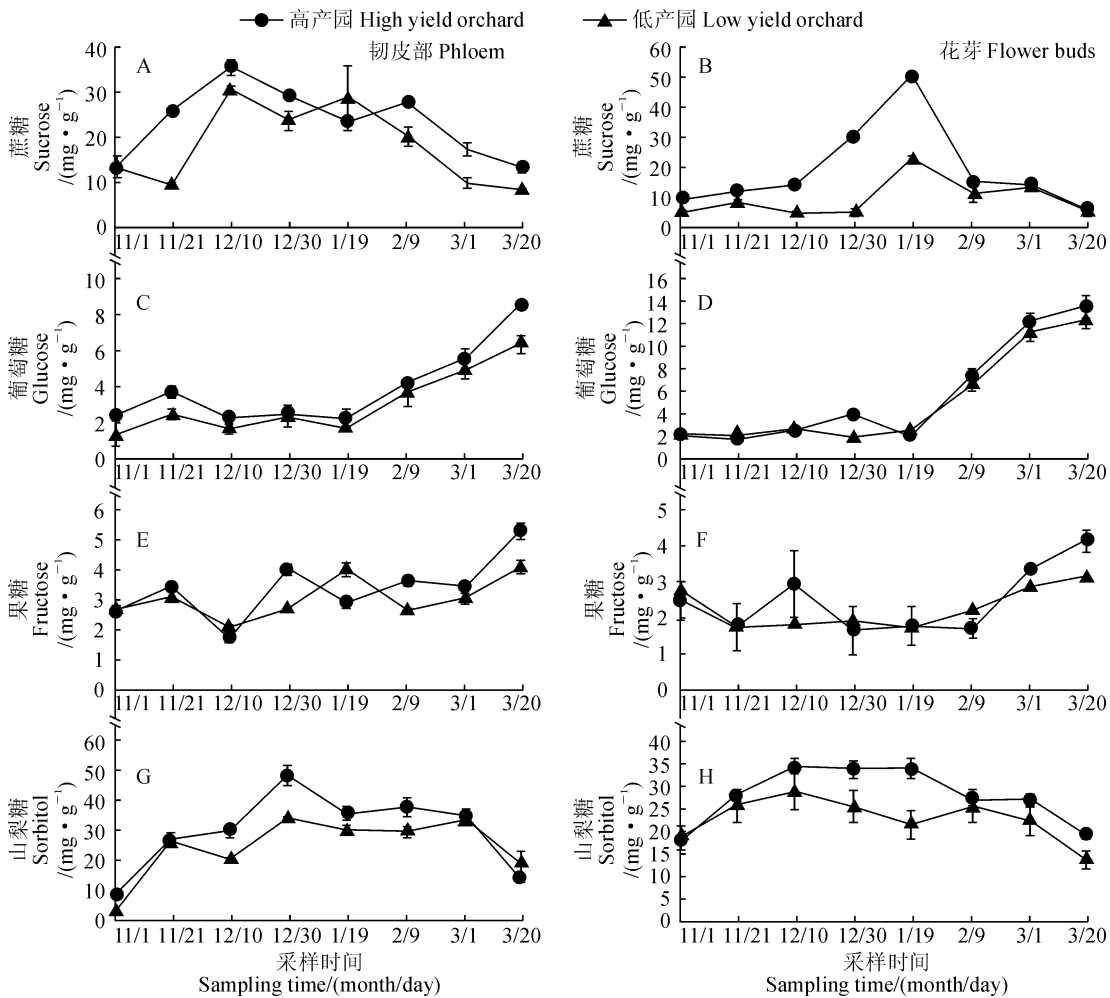


图2 高低产园扁桃休眠期结果枝韧皮部(A、C、E、G)和花芽(B、D、F、H)中各可溶性糖组分含量的变化
Fig.2 The changes of different sugar concentrations in phloem (A,C,E,G)and bud(B,D,F,H) of high and low yield garden almond during the dormant period

2.2 高低产园扁桃休眠期结果枝中碳水化合物代谢相关酶活性的比较

扁桃休眠期结果枝中碳水化合物代谢的相关酶(酸性转化酶 AI、中性转化酶 NI、蔗糖合成酶 SS 合成方向和分解方向、蔗糖磷酸合成酶 SPS、 α -淀粉酶和 β -淀粉酶)的活性在不同组织、不同的休眠阶段变化均不相同(图 3、4)。

2.2.1 蔗糖转化酶(AI 和 NI) 扁桃结果枝韧皮部中酸性转化酶(AI)的活性在休眠期前期(11 月 1

日至 11 月 20 日)升高,且这时间段高产园的 AI 活性要高于低产园,而后随着时间的推移其 AI 活性逐渐降低;而花芽中 AI 的活性直到休眠后期才开始升高(2 月 9 日左右),并在萌芽后期(3 月 20 日)达最高值,而且高产园的 AI 活性高于低产园,推测休眠期前后高产园碳水化合物的积累与代谢的速度快于低产园的速度。扁桃结果枝花芽和韧皮部中性转化酶(NI)活性在扁桃休眠前后无论是高产园还是低产园均表现为波动变化趋势,高产园和低产园中

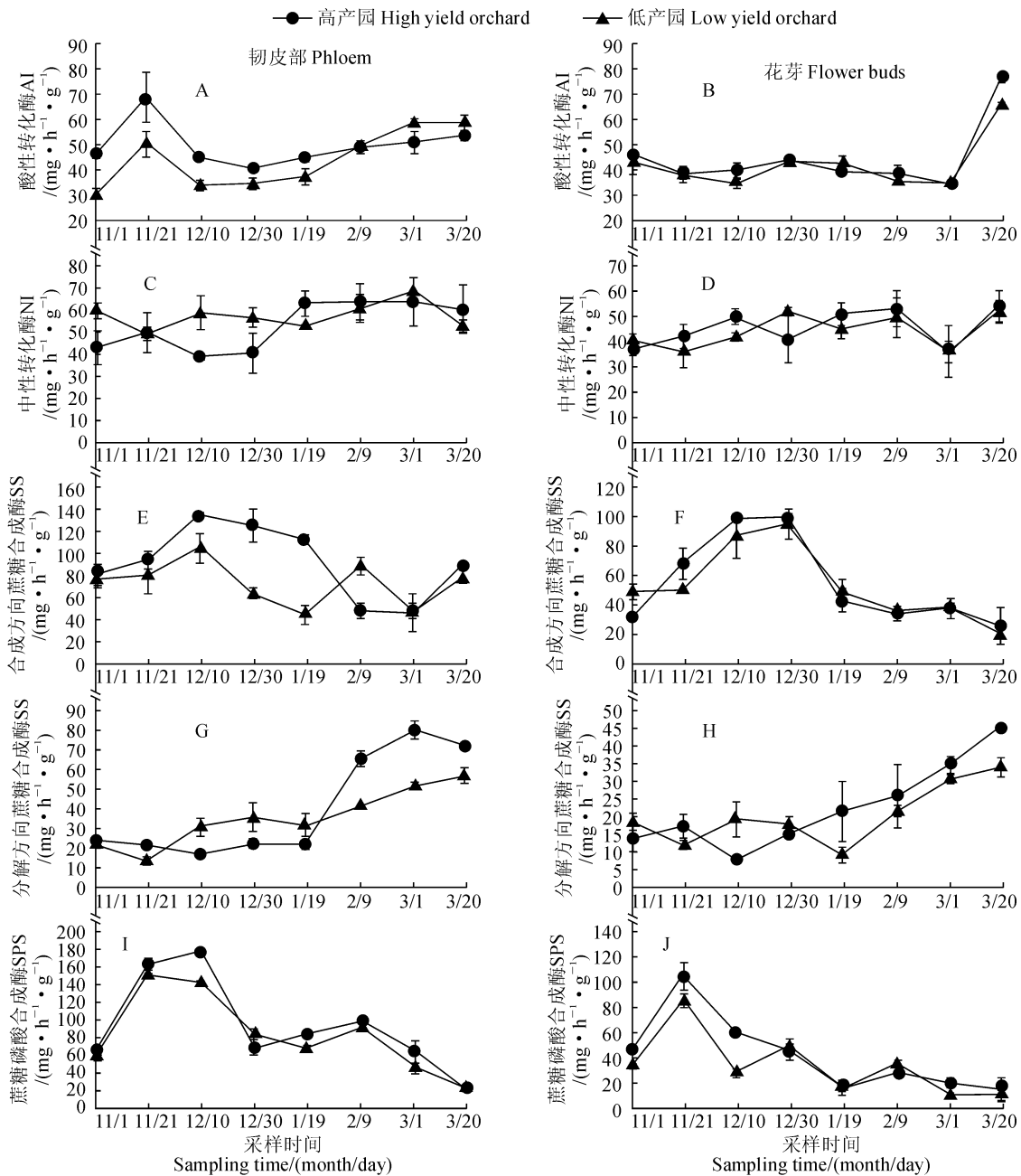


图 3 高低产园扁桃休眠期结果枝韧皮部(A、C、E、G、D)和花芽(B、D、F、H、J)中与蔗糖代谢相关酶活性的变化
Fig. 3 The changes in activities of sucrose metabolizing enzymes in phloem (A,C,E,G,I) and bud (B,D,F,H,J) of low and high yield garden almond during the dormant period

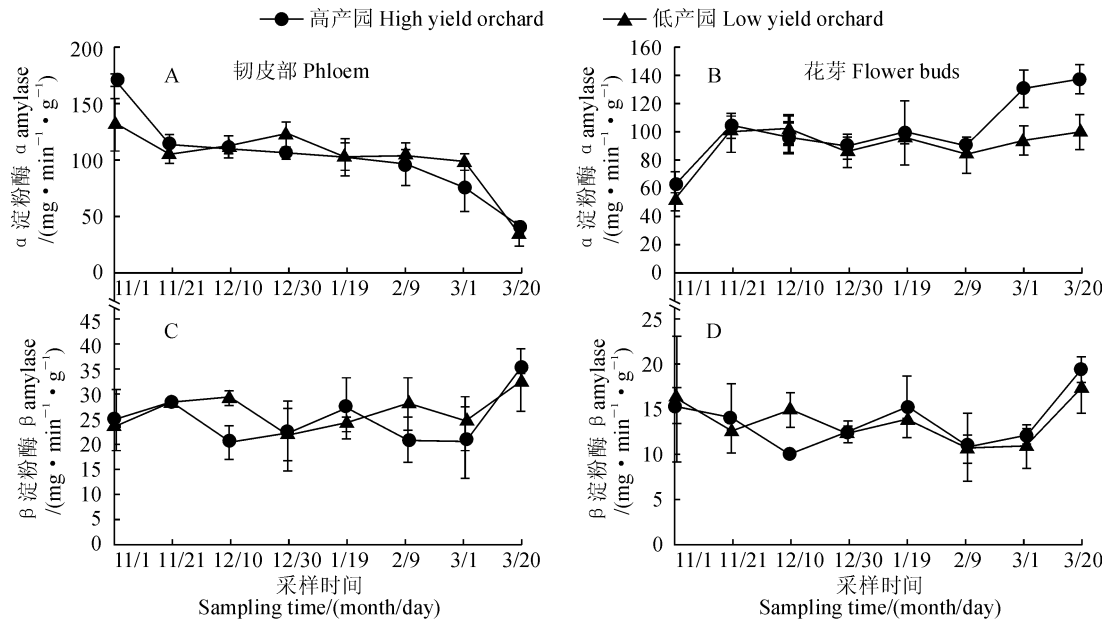


图4 高低产园扁桃休眠期结果枝韧皮部(A,C)和花芽(B,D)中淀粉酶活性的变化
Fig. 4 The changes of amylase activity in phloem (A,C) and bud (B,D) of high and low yield garden almond during the dormant period

也未表现出明显的差异,推测扁桃休眠期前后转化酶中以酸性转化酶(AI)起主要作用(图3,A~D)。

2.2.2 蔗糖合成酶(SS合成方向和分解方向) 蔗糖合成酶在扁桃休眠期表现得比较活跃,高产园和低产园扁桃结果枝韧皮部和花芽中均表现为休眼前期蔗糖合成酶的合成方向活性显著增强,而分解方向活性非常低;到了休眠后期(2月9日左右)开始蔗糖合成酶的分解方向活性迅速增强,而分解方向活性则迅速降低,且高产园的蔗糖合成酶活性显著高于低产园,推测高产园中蔗糖积累与代谢速度高于低产园(图3,E,F)。

2.2.3 蔗糖磷酸合成酶(SPS) 蔗糖磷酸合成酶在扁桃休眼前期(11月1日到11月20日左右)表现得比较活跃,高产园和低产园扁桃结果枝韧皮部和花芽中均表现迅速上升趋势,这时高产园的活性高于低产园的活性;随着时间的推移活性则呈降低趋势,到了休眠后期(2月9日左右)则又迅速降低,这一时期高产园和低产园的酶活性数值接近(图3,G~J)。

2.2.4 淀粉酶(α 淀粉酶和 β 淀粉酶) 图4显示, α -淀粉酶活性在韧皮部和花芽中的变化趋势不同,其于休眼前期(11月1日至11月20日)在韧皮部中降低而在花芽中升高;之后在2月9日左右两组织中活性变化幅度都很小;而到扁桃萌芽后,韧皮部的 α -淀粉酶活性进一步降低,但芽中的 α -淀粉酶活性则呈升高趋势(图4,A,B)。 β -淀粉酶活性在韧皮

表1 试验扁桃园“纸皮”扁桃品种2015年度平均坐果率和平均单株产量

Table 1 The annual average setting rate and average yield per plant of ‘Zhipi’ almond varieties in tested almond garden in 2015

试验扁桃园 Tested almond orchard	坐果率 Fruit setting rate/%	平均单株产量 Average yield per plant/kg
高产园 high yield orchard	24.21±8.18aA	8.45±2.11aA
低产园 Low yield orchard	7.91±1.77bB	2.11±0.87bB

注:经邓肯氏新复极差法显著性测定,小写和大写字母分别表示差异达0.05和0.01显著水平

Note: Different letters indicate that the values are significantly different at the 0.05 level with normal letters and 0.01 level with capital letters by Duncan’s multiple range test

部和芽中的变化基本相同,它们在整个休眠过程中变化幅度都很小,只在萌芽后 β -淀粉酶活性有所升高(图4,C,D)。高产园和低产园相比较,两者 α -淀粉酶的活性只在休眠开始前(11月1日)和休眠结束后(3月20日)差异大,并表现为高产园高于低产园,其余时间高低产园活性并没有显著的差异;而 β -淀粉酶活性在整个休眠期前后高产园和低产园之间均无明显的差异。

2.3 高低产园扁桃坐果率和产量的比较

表1显示,高产园“纸皮”扁桃品种的平均坐果率(24.21%)和单株产量(8.45 kg)均极显著高于低产园,分别为相应低产园的3.06倍和4.01倍($P<0.01$)。同时,与图1和图2结果对比发现,高产园

中扁桃的坐果率高于低产园的坐果率,休眠期中高产园扁桃韧皮部和花芽中可溶性糖、蔗糖、山梨醇等碳水化合物的积累量也明显高于低产园,说明扁桃坐果率与结果枝中可溶性糖、蔗糖、山梨醇的积累量密切相关。可见,对于同树龄、同品种(‘纸皮’)扁桃,其休眠期碳水化合物积累量不同,其产量也大不相同,休眠期碳水化合物的积累直接影响着翌年扁桃的产量。

3 讨 论

3.1 扁桃休眠期前后结果枝碳水化合物的代谢与休眠、萌芽的关系

碳水化合物代谢为果树提供维持生命活动的能源物质和结构物质,果树体内在休眠、萌芽过程中会发生一系列微弱的生理变化来维持其基本的生命活动,而碳水化合物作为贮藏养分其种类及量的变化是比较敏感的生理指标,这些变化会很大程度地影响植株的生长、发育、代谢^[17]。

本研究中,扁桃结果枝韧皮部的淀粉积累在进入休眠前已完成积累并达到最大量,随后进入休眠后淀粉含量呈现逐步减少的趋势,而可溶性糖含量则表现出相反的上升变化趋势,推测树体在进入休眠之前大量积累淀粉为休眠过冬做准备,而进入休眠后淀粉被分解为可溶性糖以适应树体自身内部的需要。韧皮部和花芽中可溶性总糖、蔗糖和山梨醇含量等均在休眠前期(11月1日开始~12月10日)迅速增加,并在休眠中期达到最大值,而在休眠后期到萌芽前(3月1日~3月20日)迅速降低,这说明树体在休眠期积累大量碳水化合物以增强抗性和储备营养,积累的碳水化合物日后供给花芽萌芽及开花消耗,该研究结果与王慧、李秀珍等^[2,3]研究一致。同时,扁桃韧皮部和花芽中葡萄糖和果糖含量在休眠期变化缓慢,于萌芽时大幅度升高,而此时相应的蔗糖含量表现为下降趋势,此结果又说明萌芽初期蔗糖被分解为单糖用于萌芽。另外,扁桃休眠中期结果枝韧皮部蔗糖积累达到最大值,而后逐渐降低,与此同时花芽中的蔗糖含量变化趋势与其相反,推测韧皮部蔗糖有向花芽转化以备萌发消耗的可能。总的来说萌芽前期开始蔗糖含量迅速下降而淀粉含量也迅速下降,说明此时期花芽内部生理代谢加强,需要更多的营养物质,淀粉、蔗糖被分解用于花芽内部器官的进一步生长发育,该研究结果与李燕^[18]一致。

经综合分析可知,扁桃在秋冬季节时结果枝内

的可溶性糖分积累以蔗糖和山梨醇为主,而葡萄糖和果糖较少,这与苹果在秋冬季节结果枝积累可溶性糖分以山梨醇为主^[7],而桃、油桃、李三者均以山梨醇、葡萄糖、果糖为主,蔗糖含量很少不同^[19],这说明不同的树种在休眠期糖组分的积累贮藏的方式不同。但在扁桃休眠期前后各种糖组分的变化规律与桃^[8]、苹果^[9]、欧洲李^[2]中休眠期的变化规律基本一致,说明果树休眠前后虽糖分的积累种类有差异但积累与代谢的规律却存在一致性。然而,本研究中扁桃韧皮部淀粉的积累在休眠前已经完成的结果和变化规律与前人类似研究并不一致,具体原因有待进一步深入研究。

3.2 扁桃休眠期结果枝碳水化合物的代谢与相关酶活性的关系

蔗糖代谢是糖积累的关键环节,蔗糖转化酶(Ivr)、蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(SPS)是蔗糖代谢的关键酶^[20]。本研究中扁桃休眠前期(11月1日至12月10日)酸性转化酶(AI)、SPS和SS合成方向活性显著升高,且高产园的相关酶活性高于低产园,这其中又以SPS和SS合成方向的酶活性值最高,这也与这一时期蔗糖的含量相对应,说明休眠前期在蔗糖的积累过程中这2种酶起主要作用。而后在休眠后期至打破休眠的萌芽期(2月9日至3月20日)正值蔗糖向葡萄糖和果糖转化时期,而此时SPS、SS合成方向的活性迅速降低,而这时AI和SS分解方向的活性显著升高,这也与这一时期蔗糖含量降低、葡萄糖和果糖含量的升高相对应,与王永章等^[21]的蔗糖酸性转化酶(AI)和中性转化酶(NI)的变化趋势与果糖和葡萄糖含量的关系密切的研究结论有所不同,在本研究中NI的变化无明显的规律,具体差异机理还需更深一步的研究。另外,本研究中 α -淀粉酶和 β -淀粉酶活性的变化规律与前人的研究略有差异,本研究中 α -淀粉酶的活性与淀粉含量变化规律一致,但 β -淀粉酶活性只在萌芽前有所升高,说明休眠期 α -淀粉酶对淀粉的积累起主要作用。

3.3 扁桃休眠期结果枝碳水化合物代谢与坐果率和产量的关系

已有的研究表明扁桃幼果的生理脱落是影响其坐果率和产量最主要的原因之一,在扁桃的幼果生理大量脱落期(花后7d到22d)脱落的幼果占到了80%~90%^[22]。而本研究从休眠期碳水化合物代谢的角度发现:扁桃在休眠期无论是韧皮部还是花芽中可溶性糖、蔗糖、山梨醇的含量均表现为高产园

高于低产业园,在休眠后期葡萄糖和果糖的含量也表现为高产园高于低产业园,同时高产园中坐果率和产量显著高于低产业园,这说明扁桃坐果率和产量与其休眠期结果枝中可溶性糖、蔗糖、山梨醇等碳水化合物积累量相关,矿质营养的积累与代谢差异是形成坐果率与产量差异的重要原因,休眠期碳水化合物的积累直接影响着翌年的产量。前人研究也得到一致的结果,如 Garcoa 等^[23]对花果脱落期碳水化合物储量的变化进行了研究,推测出碳水化合物可能是坐果的一个限制因素;Chaplin 等^[24]的研究也指出碳水化合物贮藏量缺乏,明显减少坐果;Nzi-ma^[25]、Atkinson 等^[26]的大量研究结果也证实,果实发育过程中的果-叶之间对碳水化合物营养存在激烈的竞争,如果果实中碳水化合物含量不能达到一定水平,那么这些果实就很可能发生脱落,胡仕碧等^[27]通过¹⁴C 示踪试验得到了相同的结论;Carme

等^[28]认为花芽的分化和发育及其发育时间对杏树的坐果率有很大的影响,他同时猜测花芽的分化发育不良是花芽与新梢的生长存在激烈的营养争夺所致。

休眠期前后果树体内碳水化合物的代谢与土壤、根系以及果树采后树体的管理都密切相关,李六林等^[29]研究表明结果枝与根中碳水化合物含量密切相关,周克友等^[9]则进一步发现采用秋季断根处理的园艺措施可使休眠期结果枝中山梨醇、蔗糖和可溶性糖的含量增加,同时导致了碳水化合物代谢相关酶的活性增强。因此,树体进入休眠期前一系列管理措施包括增施有机肥、深翻改良土壤、冬季修剪、浇冬灌水等措施对果树形成产量有着举足轻重的作用,故加强扁桃园的管理,提高碳水化合物的代谢水平是改造低产业园和提高扁桃产量的重要措施。

参考文献:

[1] 杨 波,车玉红,郭春苗,等. 扁桃生理落果期不同组织激素浓度的动态变化及其对落果的影响[J]. 西北植物学报, 2015, **35**(1): 118-124.
YANG B, CHE Y H, GUO C M, *et al.* Dynamic changes of hormones in the different tissue of almond during the physiological fruit drop and its effect on fruit drop[J]. *Acta Bota. Borea-Occident. Sinica*, 2015, **35**(1): 118-124.

[2] 李秀珍,陈苏丹,李天忠. 休眠期欧李碳水化合物代谢与休眠关系的分析[J]. 中国农业大学报, 2012, **17**(4): 75-80.
LI X Z, CHEN S D, LI T Z. Relation of bud dormancy to carbohydrate metabolism in *Cerasus humilis* (Bge.) Sok[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2012, **17**(4): 75-80.

[3] NICOLAS E, LESCOURRET F, GENARD M, *et al.* Does dry matter partitioning to fruit in early- and late-ripening peach (*Prunus persica*) cultivars confirm the branch autonomy theory [J]. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2006, **81**: 444-448.

[4] MCFADYEN L M, ROBERTSON D, SEGDDLEY M, *et al.* Post-pruning shoot growth increases fruit abscission and reduces stem carbohydrates and yield in macadamia [J]. *Annals of Botany*, 2011, **107**(6): 993-1 001.

[5] DAL C V, BOSCHETTI A, DORIGONI A, *et al.* Benzylaminopurine application on two different apple cultivars (*Malus domestica*) displays new and unexpected fruit let abscission features [J]. *Annals of Botany*, 2007, **99**(6): 1 195-1 202.

[6] RACSKO J, LEITE G B, PETRI J L, *et al.* Fruit drop: The role of inner agents and environmental factors in the drop of flowers and fruits[J]. *International Journal of Horticultural Science*, 2007, **13**(3): 13-23.

[7] 夏国海,宋尚伟,张大鹏. 苹果幼树休眠前后可溶性糖和氨基酸的变化[J]. 园艺学报, 1998, **25**(2): 129-132.
XIA G H, SONG S W, ZHANG D P. Changes of soluble sugar and amino acids in young apple trees before and after dormancy stage [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 1998, **25**(2): 129-132.

[8] 王 慧,李 玲,谭 钺,等. 休眠期间油桃花芽碳水化合物代谢及其相关基因的表达变化[J]. 植物生理学报, 2011, **47**(6): 595-600.
WANG H, LI L, TAN Y, *et al.* Changes in carbohydrate metabolism and related gene expression in nec-tarine floral buds during dormancy[J]. *Plant Physiology Journal*, 2011, **47**(6): 595-600.

[9] 周克友,艾立山,岳 伟,等. 秋季断根对渭北黄土高原苹果越冬前后树体碳水化合物及相关酶活性的影响[J]. 果树学报, 2014, **31**(4): 596-601.
ZHOU K Y, AI L S, YUE W, *et al.* Effects of root pruning in autumn on carbohydrate metabolism and related enzyme activity before and after winter in young ‘Fuji’ apple trees in weibei Loess Plateau[J]. *Journal of Fruit Science*, 2014, **31**(4): 596-601.

[10] 徐叶挺,杨 波,李金明,等. 一种估测不同树龄扁桃树产量的方法[J]. 新疆农业科学, 2012, **49**(9): 1 712-1 716.
XU Y T, YANG B, LI J M, *et al.* An estimating method of the almond yield of different ages[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2012, **49**(9): 1 712-1 716.

[11] 张丽丽,刘威生,刘有春,等. 高效液相色谱法测定 5 个杏品种的糖和酸[J]. 果树学报, 2010, **27**(1): 119-123.
ZHANG L L, LIU W S, LIU Y C, *et al.* Measurement of sugars, organic acids in 5 apricot cultivars by high perform-

- ance liquid chromatography[J]. *Journal of Fruit Science*, 2010, **27**(1): 119-123.
- [12] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社, 2005: 145-191.
- [13] KELLER F, LUDLOW M M. Carbohydrate metabolism in drought stressed leaves of pigeon pea (*Cajanus cajan*) [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1993, **44**(8): 1 351-1 359.
- [14] MIRON D, SCHAFFER A. Sucrose phosphate synthase sucrose snthase and invertase activities in developing fruit of *Lycopersicon hirsutum* humb and bonp[J]. *Plant Physiology*, 1991, 95: 623-627.
- [15] NAJEH D, DOMINIQUE M, SERGE Y. Evidence for the involvement of sucrose phosphatase synthase in the pathway of sugar accumulation in sucrose-accumulating tomato fruits[J]. *Plant Physiology*, 1992, **99**(2): 434-439.
- [16] 孟海玲, 王有年, 李奕松, 等. 桃树子房发育初期蔗糖含量及其相关酶活性的变化[J]. 中国农业科学, 2008, **41**(3): 779-785.
MENG H L, WANG Y N, LI Y S, *et al.* Changes of sucrose content and activities of relative enzymes in sucrose metabolism in the early developing ovaries of peach[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2008, **41**(3): 779-785.
- [17] 毕 磊. 七月酥梨休眠期内含物变化及生理代谢研究[D]. 保定: 河北农业大学. 2009.
- [18] 李 燕. 休眠期前和萌芽期苹果树枝芽中糖及相关酶活性变化[D]. 陕西杨陵. 西北农林科技大学. 2016.
- [19] GONZALEZ R D, REIG C, DOVIS V, *et al.* Changes on carbohydrates and nitrogen content in the bark tissues induced by artificial chilling and its relationship with dormancy bud break in prunus sp[J]. *Scientia Horticulturas*, 2008, **118**(4): 275-281.
- [20] 于年文, 李俊才, 王家珍, 等. 果实糖代谢及调控因子的研究进展[J]. 江西农业学报 2011, **23**(3): 40-44.
YU N W, LI J C, WANG J Z, *et al.* Research progress in sugar metabolism and its regulatory factors in fruits[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2011, **23**(3): 40-44.
- [21] 王永章, 张大鹏. ‘红富士’苹果果实蔗糖代谢与酸性转化酶和蔗糖合酶关系的研究[J]. 园艺学报, 2001, **28**(3): 259-261.
WANG Y Z, ZHANG D P. The research of relationship between acid invertase sucrose synthase and glucose metabolism in (*Malus domestica* Borkh. CV. Red Fuji) apple fruit[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2001, **28**(3): 259-261.
- [22] 杨 波, 龚 鹏, 车玉红, 等. 6 个美国扁桃品种在新疆喀什地区的引种适应性[J]. 西北农业学报, 2012, **21**(1): 115-120.
YANG B, GONG P, CHE Y H, *et al.* The adaptability study of introduce six America almond varieties in xinjiang kahsi[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2012, **21**(1): 115-120.
- [23] Garcoa L A, Fomes F, Guardiola J L. Competition and fruitlet abscission in satsuma mandarin[J]. *Proceedings of the International Society of Citriculture*, 1988, 24: 485-496.
- [24] CHAPLIN M. H, WESTWOOD M. N. J. Relationship of nutritional factors to fruit set[J]. *Plant Nutr*, 1980, 2: 477-505.
- [25] NZIMA M D, MARTIN G C, NISHIJIMA C. Effect of fall defoliation and spring shading on shoot carbohydrate and growth parameters among individual branches of alternate bearing ‘Kerman’ pistachio trees[J]. *Horticultural Science*, 1999, 124: 52-60.
- [26] ATKINSON C J, ELSE M A, STANKIEWICZ A. The effects of phloem girdling on the abscission of *Prunus avium* L. fruits[J]. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 2002, 77: 22-27.
- [27] 胡仕碧, 赵 强. 巨峰葡萄开花前至落果期¹⁴C-光合产物的运转分配及与落花落果的关系[J]. 河北农业大学学报, 1997, **20**(4): 55-61.
HU S B, ZHAO Q. Study on the relationship between the translocation of ¹⁴C-assimilates and the shedding of flowers and fruitlets in “Kyoho” grape from prebloom till fruitlet shedding stage[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 1997, **20**(4): 55-61.
- [28] CARME JULIAN. Flower bud differentiation and development in fruiting and non-fruiting shoots in relation to fruit set in apricot[J]. *Trees*, 2010, 24: 833-841.
- [29] 李六林, 田彩芳. 新红星苹果枝与根中碳水化合物含量的相关性[J]. 园艺学报, 2000, **27**(2): 133-134.
LI L L, TIAN C F. Carbohydrate content relevance of branches and roots in *Malus domestica* Mill ‘Starkrimson’[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2000, **27**(2): 133-134.

(编辑:裴阿卫)