

陈图强, 徐贵青, 陈家祯, 刘深思, 李金瑶, 虎海防. 2023. 不同灌水量对核桃树生理、生长和果实品质的影响. 生态学杂志, 42(11): 2578–2587.

Chen TQ, Xu GQ, Chen JZ, Liu SS, Li JY, Hu HF. 2023. Effects of different water supply amounts on physiology, growth, and fruit quality of walnut trees. *Chinese Journal of Ecology*, 42(11): 2578–2587.

不同灌水量对核桃树生理、生长和果实品质的影响

陈图强^{1,2,3} 徐贵青^{1,2,3*} 陈家祯^{4,5} 刘深思^{1,2,3} 李金瑶⁶ 虎海防^{7,8}

(¹中国科学院新疆生态与地理研究所, 荒漠与绿洲生态国家重点实验室, 乌鲁木齐 830011; ²中国科学院阜康荒漠生态国家野外科学观测研究站, 新疆阜康 831505; ³中国科学院大学, 北京 100049; ⁴新疆师范大学地理与旅游学院, 乌鲁木齐 830011; ⁵新疆阿克苏森林生态系统国家定位观测研究站, 新疆阿克苏 652901; ⁶新疆农业大学林学与风景园林学院, 乌鲁木齐 830052; ⁷新疆佳木果树学国家长期科研基地, 新疆阿克苏 652901; ⁸新疆林业科学院, 乌鲁木齐 830011)

摘要 水分是限制干旱区核桃产业提质增产的关键因子,然而不同水分供应下树体结构对核桃树生理、生长及果实品质的影响并不清楚。以‘温 185’核桃为实验材料,设置 3 组灌溉量,亏缺(DI)、保墒(CI)和过量灌溉(EI),测定不同树冠垂直高度(下、中、上)叶片水力性状、光合生理特性、可溶性糖含量、叶面积、枝条生长、果实形态和空壳瘪仁率。结果表明:(1)正午叶水势因灌溉量的减少而显著下降,且随树冠高度的增加而下降,树冠上部的正午叶水势相较于下部显著降低;(2)光补偿点、光饱和点、最大净光合速率、最大光化学效率和叶绿素相对含量(SPAD)随灌溉量的减少无显著差异;(3)灌溉量的减少未对叶片及细根的可溶性糖含量产生显著影响,但核桃仁的可溶性糖含量显著升高,且随树冠高度的增加而累积;(4)叶面积因灌溉量减少显著降低,胡伯尔值显著升高;灌溉量的减少未对果实形态产生显著影响,但会增加核桃的空壳瘪仁率,DI 组相较于 EI 组的空壳瘪仁率上升了 87.9%,并且核桃树上部的空壳瘪仁率相较于下部升高了 41.8%。研究发现,核桃树通过提高胡伯尔值和减少叶面积,以维持稳定光合来抵御干旱,但树冠高度的增加带来的水力限制会加剧植株的水分胁迫,由此造成果实空壳瘪仁率的升高。

关键词 ‘温 185’核桃; 水分胁迫; 空壳瘪仁率; 可溶性糖; 气体交换; 树冠

Effects of different water supply amounts on physiology, growth, and fruit quality of walnut trees. CHEN Tuqiang^{1,2,3}, XU Guiqing^{1,2,3*}, CHEN Jiazhen^{4,5}, LIU Shensi^{1,2,3}, LI Jinyao⁶, HU Haifang^{7,8} (¹Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Urumqi 830011, China; ²Fukang Station of Desert Ecology, Chinese Academy of Sciences, Fukang 831505, Xinjiang, China; ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ⁴College of Geographical Sciences and Tourism, Xinjiang Normal University, Urumqi 830011, China; ⁵Aksu National Observation and Research Station of Chinese Forest Ecosystem, Aksu 652901, Xinjiang, China; ⁶College of Forestry and Landscape Architecture, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China; ⁷Long-term National Research Base of Jiamu Fruit Tree Science in Xinjiang, Aksu 652901, Xinjiang, China; ⁸Xinjiang Academy of Forestry Sciences, Urumqi 830011, China).

Abstract: Water is a key factor limiting the improvement of both quality and yield of walnut industry in arid areas. The effects of different water supply amounts on physiology, growth, and fruit quality of walnut trees remain unclear. We conducted an irrigation experiment with three treatments, i.e., deficit (DI), conventional (CI), and excess irrigation (EI). We measured leaf hydraulic traits, photosynthetic physiological characteristics, soluble sugar content, leaf area, branch growth, fruit morphology and no kernel or deflated kernel rate at different canopy heights of ‘Wen 185’ walnut trees. The results showed that: (1) Midday leaf water potential decreased significantly with decreasing irrigation and increasing canopy height. Midday leaf water potential at the upper canopy was significantly lower than that at the lower canopy. (2) Different irrigation amounts did not affect light compensation point, light saturation point, maximum net photosynthetic rate, maximum photochemical efficiency, and chlorophyll SPAD. (3) Irrigation treatments did not significantly affect soluble sugar content of leaves and fine roots, but the soluble

新疆维吾尔自治区重大科技专项(2021A02002-2)和新疆维吾尔自治区公益性科研院所基本科研业务经费(KY2020030)资助。

收稿日期: 2022-07-04 接受日期: 2023-03-13

* 通信作者 E-mail: xugq@ms.xjb.ac.cn

sugar content of walnut kernels was significantly increased with decreasing irrigation and accumulated with increasing canopy height. (4) Leaf area was significantly decreased and Huber value was significantly increased with the reduction of irrigation. The reduction of irrigation did not affect fruit morphology, but increased the no kernel or deflated kernel rate, with a rate being 87.9% higher in the DI group than in the EI group. The no kernel or deflated kernel rate at the upper canopy was 41.8% higher than that at the lower canopy. Our results indicated that walnut trees resist drought by increasing Huber value and decreasing leaf area to maintain stable photosynthesis, but the hydraulic restriction caused by increasing canopy height will aggravate the drought stress of plants, resulting in an increase in the no kernel or deflated kernel rate.

Key words: ‘Wen 185’ walnut; drought stress; no kernel or deflated kernel rate; soluble sugar; gas exchange; canopy.

我国在核桃经济林方面的研究已有 70 年的历史,在种质资源与新品种培育与栽培、关键技术突破、栽培模式创新、病虫害防控、核桃产品加工和产业经济等方面取得了重要的进展(马庆国等, 2019)。与此同时,新疆核桃的种植面积与产量增长较快,种植面积由 2003 年的 9.8 万 hm^2 增至 2016 年的 35 万 hm^2 , 扩大了 3.6 倍(李源等, 2019)。然而,该地的部分核桃产区存在核桃品质及产量低、空壳瘪仁率高等现象,直接影响农民增收(李源等, 2019)。其中,影响核桃空壳瘪仁率的因素包括非生物和生物因素,非生物因素主要有夏季高温干旱(Gauthier *et al.*, 2011)、土壤肥力不足(徐丽等, 2022)和果实表面微气候(赵芳兄等, 2021);而生物因素包括密植林内株间互作、同体及异株授粉机制,植株营养生长和繁殖生长对光合产物竞争等(宋卫等, 2015)。而水分是限制核桃生长和果实发育的关键因素之一,只有满足其生长过程中的水分需求,才能保证其正常生长及获得较高的果实品质和产量(王兆成等, 2021)。不合理的灌溉可能限制核桃提质增产(刘建军, 2022)。过量的灌溉易造成水肥资源流失、环境污染及生产效益低等问题,但灌溉量不足易使作物遭受水分胁迫,引发产量与品质下降等问题(赵瑞芬等, 2020)。在南疆地区,地表蒸发强,而降水量少引起的水资源短缺加剧了农业用水矛盾(蒋敏等, 2022)。通过探究合理的水分供应量,弥补自然降雨不足,可满足核桃树体正常生长和果实生产的水分需要,有助于促进南疆地区核桃产业的发展。

相较于过量灌溉,灌溉量不足所引发的水分胁迫可能给植物带来更为严重的危害,直接影响着植物的生长发育和品质产量(Gupta *et al.*, 2020; 赵瑞芬等, 2020)。植物可通过生理调节和形态调整来响应及适应水分胁迫(安玉艳等, 2012)。在生理上,随着水分胁迫程度的增加,植物的叶水势会降

低,气孔调节成为应对干旱胁迫的首要策略(罗丹丹等, 2021)。气孔对水分环境的变化极其敏感,它会随着土壤水分减少以及叶片膨压降低而逐渐关闭以减少蒸腾失水,进而影响光合速率(段洪浪等, 2015)。杨标等(2017)对薄皮核桃的研究指出,水分胁迫会对其气孔导度及光合速率等产生明显抑制。但植物可通过渗透调节维持叶片细胞稳定的膨压以保证气孔开放和正常的光合作用(Xu *et al.*, 2011)。可溶性糖是重要的渗透调节物质(Blum, 2017),其含量变化因物种而异。如姚妮尔等(2020)对核桃揪幼苗的研究指出,土壤干旱会使其体内可溶性糖含量升高;但周铁等(2022)对温州蜜柑的研究则指出,水分胁迫并不会对果实的可溶性糖含量产生显著影响。此外,长期的土壤水分亏缺还将影响植物的表型性状。叶片对水分胁迫较为敏感,植物会减小其叶面积来降低水分散失以适应水分亏缺,同时提高胡伯尔值来增加枝条向叶片的供水能力。而对果实而言,水分胁迫主要影响其大小、品质、出汁率和风味等(刘洋等, 2015)。程平等(2022)对苹果的研究指出,水分胁迫显著降低了其产量;牛选明(2018)对薄皮核桃的研究指出,水分亏缺对核桃的出仁率影响显著。此外,随高度增加的水力限制在干旱期间可能加剧树冠顶部胁迫程度,导致顶梢枯死。Fang 等(2021)研究发现,水力限制使小青杨(*Populus pseudo-simonii*)顶梢枯死。然而,在灌溉量不足引起的水分胁迫下,沿树冠高度增加的水力性状变化是否会通过影响植物的生理过程及表型性状,进而对果实品质产生影响,并不清楚。

对于栽培果树而言,如何减少枝条和根系的徒长,优化光合产物在营养生长和果实生产间的分配,以实现节水灌溉的同时,增加果树的产量和提高果实品质是最终目的(Miras-Avalos *et al.*, 2011)。有研究表明,核桃叶片非结构性碳水化合物含量对生

境温度响应敏感(张有福等,2019)。另外,还有研究发现,在果实生长发育过程中,果仁和青皮碳水化合物含量会发生变化(张翠芳等,2019),该结果促进了我们对坚果生长发育过程中碳水化合物代谢特征的初步认识,为核桃坚果品质形成机理提供参考依据。然而,在灌溉亏缺引起的水分胁迫下,水力限制对核桃的光合产物生产、果实形态及品质的影响研究仍然匮乏,阻碍了我们对空壳形成机理的认识。因此,本文对树冠不同高度及不同灌溉量下的核桃叶片水分及光合生理特性、光合产物生产、果实形态及品质等方面进行探究,进一步促进对核桃空壳瘪仁形成机制的理解,为核桃园的经营管理(如水分管理和控冠修剪)提供技术参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况与供试材料

实验依托新疆林科院佳木实验站进行(41°15'N, 80°31'E)。该地属温带大陆性气候,年均气温 10.2 °C,极端最低气温-28.4 °C,年均降水量 63 mm(华焯等,2016),年均蒸发量 2110.5 mm,年均相对湿度 50%,年日照时数为 2750~3029 h,年太阳总辐射量为 5340~6220 MJ·m⁻²,无霜期平均为 209 d(张锐等,2015)。实验站内主栽经济林木‘温 185’核桃。试验植株树龄为 18 a,胸径为 12~16 cm,株高为 5~6 m,冠幅为 4.5~6.6 m,株距和行距均为 5 m。

1.2 实验设计

实验于 2020 年 3—11 月进行。选 3 块土壤质地相对均一,地形平坦,面积为 150~225 m²的样地,依据灌溉量的不同将 3 块样地进行亏缺灌溉(DI)、保墒灌溉(CI,即果园当前管理条件下的灌溉量)和过量灌溉(EI)处理。DI 样地有 6 株‘温 185’核桃,CI 及 EI 样地均为 4 株。DI 组自实验开始后即停止灌溉;CI 组实验期间共灌溉 5 次,每次灌溉 1800 m³·hm⁻²;EI 组实验期间共灌溉 8 次,每次灌溉 1800 m³·hm⁻²(表 1)。其中,3 月 10 日和 11 月 8 日分别对 CI 组和 EI 组进行了春灌和冬灌,而 DI 组并未进行灌溉。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 土壤水势 于 7 月上旬,使用 WP4C 露点水势仪(GQT1-WP4C, Decagon, California, USA)测定 0~30、30~60 和 60~90 cm 处的土壤水势。采用烘干称重法测定土壤含水量。同时,对 0~90 cm 处的土壤进行取样,立即带回实验室称其湿重,随后放入

表 1 灌溉日期及灌溉量(m³·hm⁻²)

Table 1 Date and amount of irrigation (m³·hm⁻²)

灌溉时间 Irrigation time	亏缺灌溉 Deficit irrigation	保墒灌溉 Conservative irrigation	过量灌溉 Excess irrigation
03-10	0	1800	1800
04-03	0	1800	1800
04-14	0	0	1800
05-12	0	1800	1800
06-09	0	0	1800
06-27	0	1800	1800
07-15	0	0	1800
11-08	0	1800	1800
灌溉总量 Total irrigation	0	9000	14400

105 °C 烘箱烘干至恒重。DI 组 0~90 cm 的土壤含水量为 5.8%,CI 组为 9.7%,EI 组为 14.5%。

$$\text{土壤含水量} = (\text{湿重} - \text{烘干土重}) / \text{烘干土重} \times 100\% \quad (1)$$

1.3.2 叶片水分状况 在测定完土壤水势一周内,在晴朗无风的天气下,于 12:30—14:00,每个样地取核桃树树冠下部(距地表 1~1.5 m)、中部(距地表 3~3.5 m)和上部(距地表 5~5.5 m)的 3 条光照和生长状况一致的小枝,将其装入有湿纸球的隔热箱中,随后立即用压力室水势仪(Model 3500, PMS Instrument Company, Albany, USA)测量枝条末端叶片的正午水势(Ψ_{mid})。同时,选取中部的 3~4 片叶片,用万分之一天平称其鲜重,再放入蒸馏水中饱和吸水 5 h,随后放入 75 °C 烘箱烘干至恒重,叶片相对含水量(RWC)计算方法如下:

$$\text{叶片相对含水量} = (\text{鲜重} - \text{干重}) / (\text{饱和重} - \text{干重}) \times 100\% \quad (2)$$

1.3.3 光合生理指标 于 7 月中旬,在 10:00—13:00 晴朗无风的天气下,每个样地选择 3 株健康生长且光照条件一致的核桃,使用 LI-6400 便携式光合仪(Li-Cor, Lincoln, NE, USA)测定中下部叶的光响应曲线。选用 2 cm×3 cm 红蓝光源叶室,流速设为 500 μmol·mol⁻¹,光合有效辐射梯度设置为 2000、1800、1400、1000、800、600、400、200、100、50、20 和 0 μmol·m⁻²·s⁻¹,使用 photosynthesis work bench(LI-COR, Lincoln, USA)进行光响应曲线拟合,求得光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、最大净光合速率(P_{max})和表观量子效率(AQE)。利用测定光合速率时剩余的叶片,使用 SPAD-502 叶绿素含量测定仪(Konica Minolta, Japan)测定叶绿素 SPAD 值。选取 3~4 片向阳且健康生长的成熟叶片,利用 SC-1 稳态气孔计(Model SC-1, Decagon, USA)测定

植株的气孔导度(G_s),将通道夹子夹在叶片上,采用手动模式测量其气孔导度并记录数据。最大光化学效率(F_v/F_m)的测定使用 Pocket PEA 植物效率分析仪(Pocket PEA, PE 32 1JL, Hansatech Instruments Ltd, King's Lynn Norfolk, UK)。测量前用夹子夹住叶片暗适应 20 min,随后在 0.8 s 以上调制光的弱脉冲下测量初始荧光(F_0),最大荧光(F_m)在 0.8 s 上施加的饱和光脉冲($8000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)诱导测得。可变荧光(F_v)由 F_m 和 F_0 之差计算得到。

1.3.4 可溶性糖含量测定 于 2020 年 9 月下旬,每个样地选取 3~4 株核桃树冠下、中和上部生长状况及光照一致的叶片和成熟核桃果实的核桃仁及不同灌水量下土表的细根,带回实验室用 75 °C 烘箱烘干至恒重,随后用球磨仪(MM400, Retsch, Düsseldorf, Germany)将样品粉碎后装入密封袋内保存,叶、果实和细根可溶性糖的测定采用改进苯酚硫酸比色法(Buysse *et al.*, 1993)。

1.3.5 叶面积、胡伯尔值和枝条生长量 每个样地各选 3~4 株核桃,对树冠中部的新生小枝进行标记。于 2020 年 4 月 13 日—5 月 18 日用皮尺测量枝条的生长量。同时,使用数码相机垂直于枝条对叶片进行拍照,拍照时将叶片置于具有黑色参照物(5 cm×5 cm)的白板上,使用 ImageJ(US National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA)计算当年生枝条的复叶面积(LA),用游标卡尺测定新生枝条上部的横截面积(心材忽略不计),胡伯尔值(HV)为边材面积与叶面积之比。

1.3.6 果实形态 于 2020 年 9 月,每个样地选 3~4 株核桃,取核桃树树冠下、中、上部的 10 颗核桃果实,用游标卡尺测定果实横径(CD)、纵径(VD),用万分之一天平称其鲜重(W)。于 9 月下旬,每个样地各取 1 株核桃树,采集树冠下部(EI 组 435 颗;CI 组 488 颗;DI 组 284 颗)、中部(EI 组 730 颗;CI 组 500 颗;DI 组 318 颗)及上部(EI 组 462 颗;CI 组 386 颗;DI 组 192 颗)的全部果实,带回实验室逐一统计空壳瘪仁率(RED)。

1.4 数据处理

数据统计分析均在 R 4.0.3(R Core Team 2020)中完成。单因素方差用于分析不同灌溉处理组间及树冠不同高度间的功能性状差异,使用 multcomp 包进行多重比较;使用 Pearson 法进行相关性分析,使用 corplot 包绘制相关性热图;主成分分析使用 R 的基础函数 prcomp 进行分析,使用 ggbiplot 包展示

结果。

2 结果与分析

2.1 土壤与叶片水分状况

各土层深度的水势随着灌溉量的增加显著升高,30、60 和 90 cm 处的土壤水势的均值:DI 组为 -0.73 MPa,CI 组为 -0.42 MPa,EI 组为 -0.18 MPa(图 1)。总体而言,EI 组土壤水分状况最佳,CI 组次之,DI 组水分亏缺最为严重。

核桃叶片水分状况受灌溉量的影响显著,灌溉量的减少降低了核桃叶片的含水量(图 2)。EI 组树冠上中下部正午叶水势的平均值为 -1.36 MPa,CI 组为 -1.42 MPa,DI 组为 -1.81 MPa。随着树冠高度的增加,DI 组及 CI 组的正午叶水势显著下降,DI 组树冠上部的正午叶水势相较于下部下降了 18.4%,CI 组则下降了 34.6%,但 EI 组正午叶水势在树冠不同高度间差异不显著。此外,叶片相对含水量随着灌溉量的减少显著降低,DI 组的叶片相对含水量显著低于 EI 组。

2.2 不同灌水量下核桃的生理响应特征

灌溉量的减少未对核桃叶片的光补偿点、光饱和点、最大净光合速率、表观量子效率、最大光化学效率和叶绿素 SPAD 值产生显著影响(图 3)。具体而言,DI 组的光补偿点、光饱和点、最大净光合速率、最大光化学效率和叶绿素 SPAD 值,较 EI 组分别下降了:19.2%、14.4%、12.0%、13.0%和 5.9%。此外,DI 组的 F_v/F_m 在 0.56~0.78,而 CI 与 EI 组的

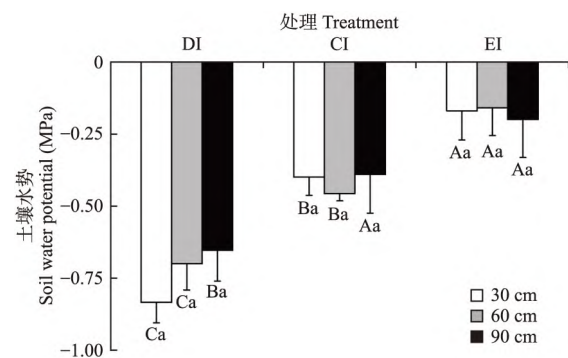


图 1 不同灌水量和土层深度的土壤水势

Fig.1 Soil water potential at different irrigation amounts and soil depths

注:不同小写字母表示同一处理不同土壤深度差异显著;不同大写字母表示同一土壤深度不同处理差异显著($P<0.05$,平均值±标准差, $n=3$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different soil depths for the same treatment; different uppercase letters indicate significant differences between different treatments for the same soil depth ($P<0.05$, mean±standard deviation, $n=3$).

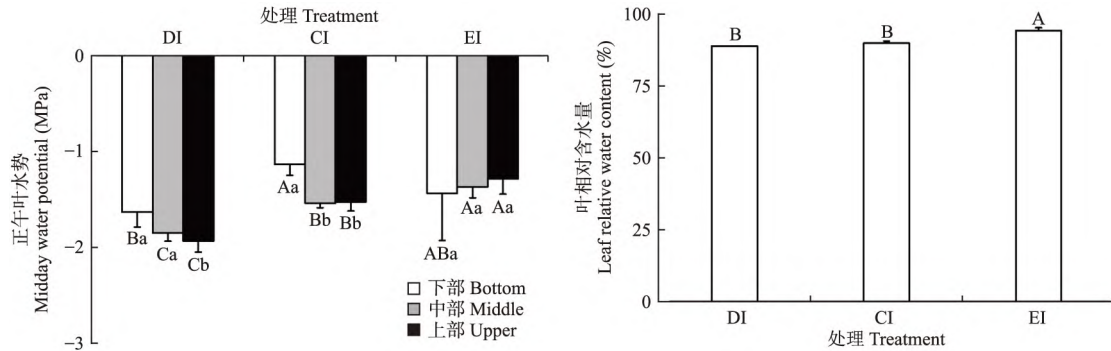


图2 不同灌溉量下的核桃树正午叶水势和叶相对含水量

Fig.2 Midday leaf water potential and relative leaf water content of walnut trees under different irrigation levels

注:不同小写字母表示同一处理不同树冠高度间差异显著($P < 0.05$, 平均值 \pm 标准差, $n = 3 \sim 4$)。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different crown heights of the same treatment; different uppercase letters indicate significant differences between different treatments of the same crown height ($P < 0.05$, mean \pm standard deviation, $n = 3 \sim 4$).

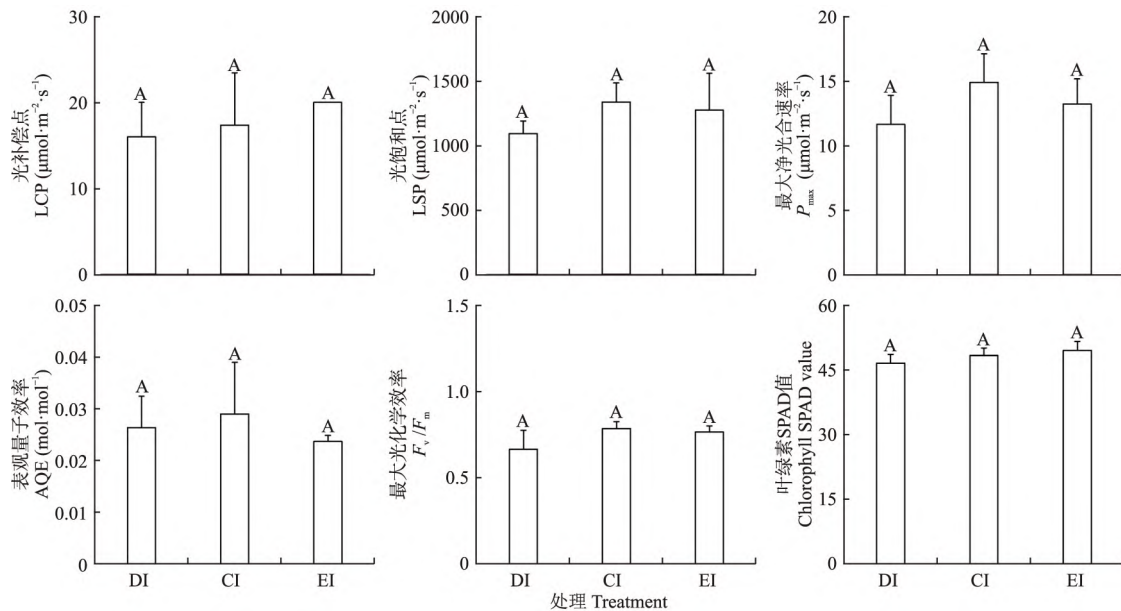


图3 不同灌溉量下的核桃树光合响应曲线特征参数、最大光化学效率和叶绿素 SPAD 值

Fig.3 Characteristic parameters of photosynthetic response curves, maximum photochemical efficiency and chlorophyll SPAD values of walnut trees under different irrigation amounts

注:不同大写字母表示同一树冠高度不同处理差异显著($P < 0.05$, 平均值 \pm 标准差, $n = 3$)。

Note: Different uppercase letters indicate significant differences between different treatments of the same crown height ($P < 0.05$, mean \pm standard deviation, $n = 3$).

F_v/F_m 为 0.73~0.83。

可溶性糖含量在不同灌溉量、树冠不同高度和器官间有所差异(图4)。对叶片而言,EI组树冠上中下部的平均可溶性糖含量为8.6%,CI组为7.4%,DI组为8.1%。DI与EI组叶片可溶性糖含量随树冠高度的增加无显著变化,而CI组的叶可溶性糖含量在树冠的上部显著升高。对核桃仁而言,EI组树冠上中下部的平均可溶性糖含量为6.6%,CI组为7.2%,DI组为9.5%。DI组核桃仁可溶性糖含量随树冠高度的增加显著升高,而CI与EI组无显著差

异。对细根而言,不同灌溉量间的可溶性糖含量无显著差异。总体而言,灌溉量的减少未对核桃叶片及细根产生显著影响,但在一定程度上增加了核桃仁的可溶性糖含量。

2.3 不同灌溉量下的枝叶生长特征

灌溉量的减少显著降低了一年新生枝条叶面积,显著提高了胡伯尔值,但对枝条生长量无显著影响(图5)。相较于EI组,DI组的新生枝条叶面积降低了52.3%,CI组降低了32.5%。同时,亏缺灌溉显著提高了胡伯尔值,相较于EI组,DI组升高了

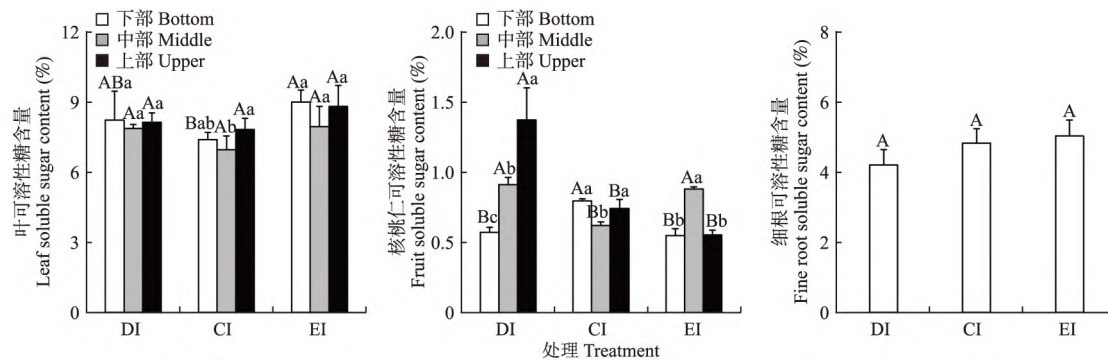


图4 不同灌溉量及树冠高度下的叶片、核桃仁及细根可溶性糖含量

Fig.4 Soluble sugar content of leaves, kernels and fine roots at different irrigation amounts and crown heights

注:不同小写字母表示同一处理不同树冠高度差异显著;不同大写字母表示同一树冠高度不同处理差异显著 ($P < 0.05$, 平均值 \pm 标准差, $n = 3 \sim 4$)。Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different crown heights of the same treatment; different uppercase letters indicate significant differences between different treatments of the same crown height ($P < 0.05$, mean \pm standard deviation, $n = 3 \sim 4$).

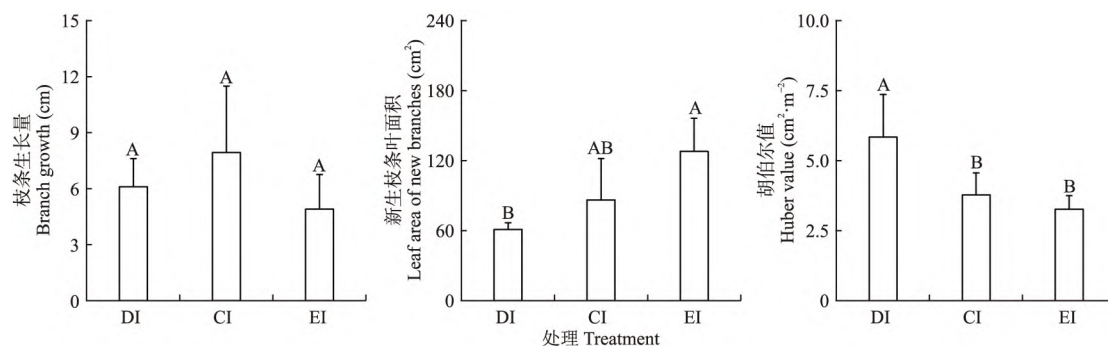


图5 不同灌溉量下核桃树的枝条生长量、枝条末端叶面积和胡伯尔值

Fig.5 Branch growth, branch end leaf area and Huber value at different irrigation amounts of walnut trees

注:不同大写字母表示同一树冠高度不同处理差异显著 ($P < 0.05$, 平均值 \pm 标准差, $n = 3 \sim 4$)。Note: Different uppercase letters indicate significant differences between different treatments of the same crown height ($P < 0.05$, mean \pm standard deviation, $n = 3 \sim 4$).

79.0%, CI组升高了15.7%。

2.4 灌溉量对核桃果实品质的影响

灌溉量的减少对果实的横径、纵径以及重量的影响有限,但却增加了果实的空壳瘪仁率(图6)。对果实横径而言,EI组树冠上中下部的平均果实横径为45.71 mm,CI组为47.33 mm,DI组为44.54 mm。此外,DI组和CI组的果实横径随树冠高度的增加有所下降。而对果实纵径而言,EI组树冠上中下部的平均果实纵径为51.65 mm,CI组为51.77 mm,DI组为50.43 mm。除DI组的果实纵径随树冠高度的增加而显著下降外,CI组与EI组并无显著差异。而对于果实重量而言,EI组树冠上中下部的平均果实重量为51.28 g,CI组为53.41 g,DI组为48.72 g,EI、CI和DI组间的果实重量未随树冠高度的增加发生显著变化。

灌溉量的减少在一定程度上增加了核桃果实的空壳瘪仁率(图6)。EI组树冠上中下部的平均空壳瘪仁率为4.6%,CI组为5.0%,而DI组为8.7%。

此外,DI组与CI组的核桃空壳瘪仁率随树冠高度增加而上升,DI组树冠上部的空壳瘪仁率相较于下部升高了41.8%,而CI组上部相较于下部升高了221.8%,但EI组树冠不同高度间的果实空壳瘪仁率并无此规律。

2.5 不同功能性状间的相关性分析

核桃果实的空壳瘪仁率与其水分状况、果实形态均有显著的相关关系,果实形态、胡伯尔值及气孔导度与核桃水分状况存在显著相关(图7)。具体而言,正午叶水势、果实横径、纵径、重量和叶面积均与核桃果实的空壳瘪仁率呈显著负相关 ($P < 0.05$);正午叶水势与果实横径、纵径及重量呈显著正相关 ($P < 0.05$);叶片相对含水量与胡伯尔值显著负相关 ($P < 0.05$);气孔导度与正午叶水势呈显著正相关 ($P < 0.05$)。

2.6 各性状的主成分分析

主成分分析解释了不同灌溉量下核桃的性状变化(图8)。PC1和PC2分别解释了50.0%和18.6%

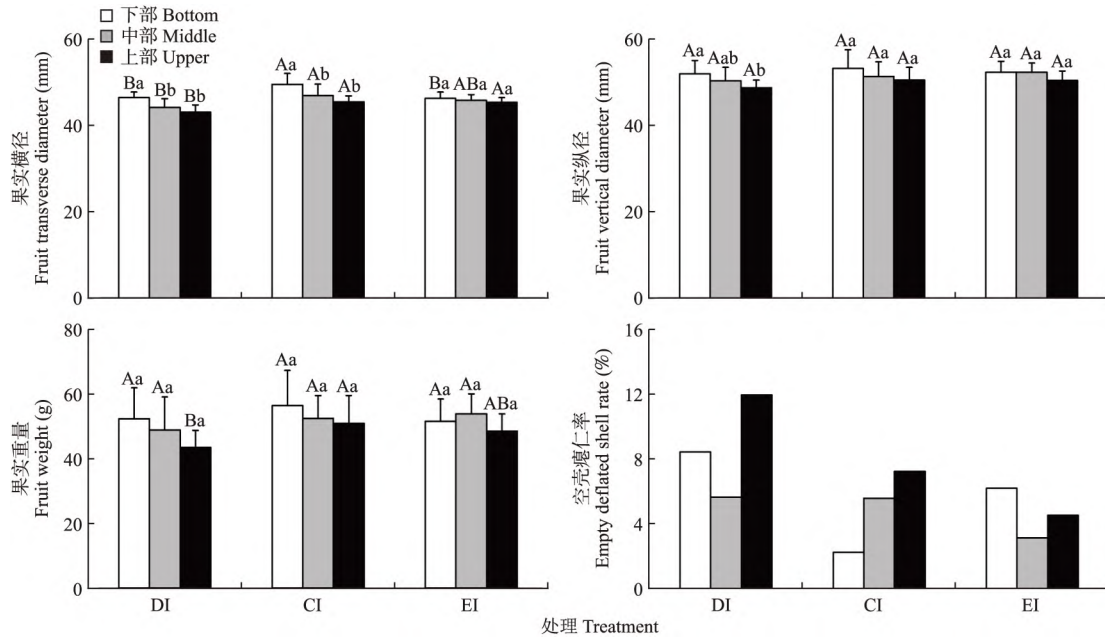


图 6 不同灌溉量及树冠高度下核桃树的果实形态参数、重量及空壳瘪仁率

Fig.6 Fruit morphological parameters, weight and the no kernel or deflated kernel rate of walnut trees under different irrigation amounts and crown heights

注：不同小写字母表示同一处理树冠不同高度差异显著；不同大写字母表示同一树冠高度不同处理差异显著 ($P < 0.05$, 平均值±标准差, $n = 3-4$)。 Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different crown heights of the same treatment; different uppercase letters indicate significant differences between different treatments of the same crown height ($P < 0.05$, mean±standard deviation, $n = 3-4$).

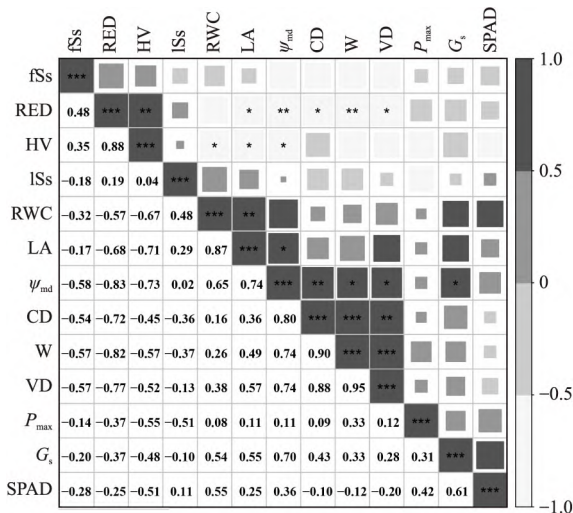


图 7 不同灌溉量下核桃树各指标间的相关性分析

Fig.7 Correlation analysis between indicators of walnut trees at different irrigation levels

注：*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$. fSs: 核桃仁可溶性糖; RED: 空壳瘪仁率; HV: 胡伯尔值; ISs: 叶可溶性糖; RWC: 叶相对含水量; LA: 复叶面积; Ψ_{md} : 正午叶水势; CD: 果实横径; W: 果实重量; VD: 果实纵径; P_{max} : 最大净光合速率; G_s : 气孔导度; SPAD: 叶绿素 SPAD 值。下同。

Note: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$. fSs: Seed kernel soluble sugars; RED: Empty deflated shell rate; HV: Huber value; ISs: Leaf soluble sugars; RWC: Relative leaf water content; LA: Compound leaf area; Ψ_{md} : Midday leaf water potential; CD: Fruit transverse diameter; W: Fruit weight; VD: Fruit vertical diameter; P_{max} : Maximum net photosynthetic rate; G_s : Stomatal conductance; SPAD: Chlorophyll SPAD value. The same below.

的性状变异(图 8a)。沿 PC1 轴的正向,代表了核桃空壳瘪仁率,而与其相反的是植物的水分状况,如正午叶水势,表明正午叶水势与核桃的空壳瘪仁率呈负相关。DI 组与 CI 组及 EI 组沿 PC1 轴分离,而 ANOVA 检验的结果表明,DI 组的 PC1 得分要显著高于 CI 组和 EI 组(图 8b),而 CI 组与 EI 组间并无显著差异,表明灌溉量的减少导致的干旱胁迫增加了核桃的空壳瘪仁率。

3 讨论

3.1 叶片水力性状对不同水分供应状况的响应

叶片水力性状取决于植物的生物学特性以及生长过程中对环境的适应(赵延涛等,2016)。其中,叶水势及叶相对含水量可直接表征植物的水分状况,与土壤水分密切相关(付爱红等,2005)。土壤水势的下降使得土壤水分与植物土-根界面的水势差减小,增加植物根系水分吸收难度,进而影响植物的水分状况(武小飞等,2022)。本研究中,正午叶水势、叶相对含水量随灌溉量的减少而降低,与王丁等(2011)的研究结果一致,这是因为核桃根系生物量较为集中地分布在 0~60 cm 的垂直土层中,占到整个根系生物量的 90.52%(云雷等,2010),而本文中 0~60 cm 的土壤水分状况随灌溉量的减少而显

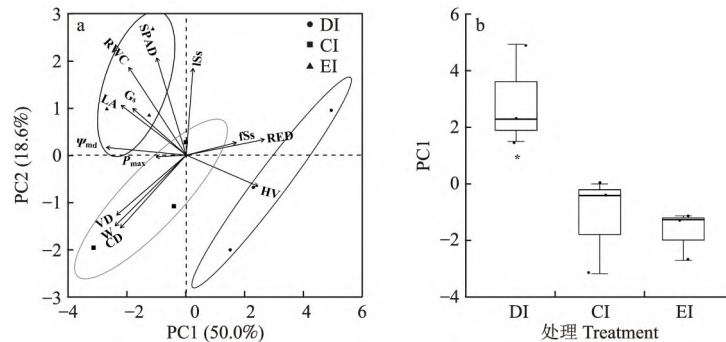


图8 不同灌溉量下核桃树各性状的主成分分析

Fig.8 Principal component analysis of each trait of walnut trees under different irrigation amounts

注: a:核桃树13个性状的主成分分析;b:不同灌溉量下核桃树沿第一轴主成分(PC1)的单因素方差分析。*, $P<0.05$ 。

Note: a: Principal component analysis of 13 traits in walnut trees; b: One-way ANOVA of the principal components (PC1) of walnut trees along the first axis at different irrigation amounts. *, $P<0.05$.

著降低,表明灌溉量减少所导致的土壤干旱限制了核桃的水分利用,加剧了核桃树的水分胁迫。此外,DI组及CI组核桃树上部的正午叶水势显著低于下部,这与 Fang 等(2021)对小青杨(*Populus pseudo-simonii*)的研究结果一致。树冠高度的增加会使水分受到的重力及其与导管的摩擦力加大(Ryan *et al.*, 1997),在重力作用下木质部会形成 $0.01 \text{ MPa} \cdot \text{m}^{-1}$ 的水势梯度(Scholander *et al.*, 1965),而灌溉量的减少可能在一定程度上加剧了这种水力限制作用,导致运输到树冠上部的水分减少。同时,本研究中,灌溉量减少显著提高了胡伯尔值,而胡伯尔值可表征枝条向叶的供水能力(李吉跃等,2000),表明核桃在干旱胁迫下会进行形态调整以适应干旱胁迫。

3.2 不同水分状况下叶片的光合特性

光合生理过程是植物对环境变化最敏感的适应特征之一(蔡海霞等,2011)。光响应曲线可作为判断植物光合效率受胁迫影响程度的重要方式(李泽等,2017)。有研究指出,随干旱胁迫加剧,植物光饱和点、最大净光合速率、表观量子效率和叶绿素 SPAD 值会持续降低,而光补偿点会增大(李泽等,2017;王海珍等,2017)。但本研究中,光补偿点、光饱和点、最大净光合速率、表观量子效率及叶绿素 SPAD 值并未随灌溉量减少显著下降。可能的解释是,核桃属植物同其他经济林树种相比,属较耐旱的树种(王田利,2021),在受到干旱胁迫后光合系统的自身调节能力较强,可忍耐一定程度的水分亏缺。同时,水分亏缺显著提高了其胡伯尔值,增加了枝条向叶的供水能力,降低了干旱胁迫对光合系统的破坏,从而弱化了不同灌溉量间核桃树的光合生理特性差异。此外,最大光化学效率(F_v/F_m)被认为是叶光合效率的重要指标,表征 PSII 结构的完整性

(耿东梅等,2014)。一般情况下, F_v/F_m 的值处于 $0.75 \sim 0.85$ (吴敏等,2019)。应叶青等(2009)对毛竹(*Phyllostachys edulis*)和董果等(2014)对侧柏(*Platyclusus orientalis*)研究表明,随干旱胁迫加剧,激发能上升会造成能量过剩,致使植物体内活性氧的产生与清除平衡被打破,促使膜脂过氧化加剧,致使 F_v/F_m 下降。但本研究中, F_v/F_m 虽随灌溉量的减少有所下降,差异不显著,DI 组的 F_v/F_m 为 $0.56 \sim 0.78$,而 CI 组与 EI 组的 F_v/F_m 为 $0.73 \sim 0.83$,灌溉量的减少虽使 PSII 受到了一定的破坏,但由于叶绿素 SPAD 值在干旱期间保持稳定,这使 PSII 反应中心在受损后可迅速恢复至正常水平(丁龙等,2017)。

3.3 灌溉量和水力限制对果实品质的影响

核桃果实作为光合生产过程中的“碳汇”之一,可溶性糖等光合产物(来自于叶和外果皮)会被不断地运送到果实,并转化为脂肪(解红恩等,2008)。本研究中,相较于 CI 组,DI 组的果实可溶性糖含量有所提高,且随树冠高度的增加显著增加,这与宋丽华等(2015)对枣树(*Ziziphus jujuba*)的研究结果相似。这可能是由于灌溉量减少阻碍了核桃果实发育过程中可溶性糖向脂肪的转化,积累一定量的可溶性糖维持细胞的渗透压,以保证正常的生理活动。研究指出,在干旱初期,植物会产生应激反应(acute response),先降低或停止生长,而后降低光合速率(Estiar *et al.*, 1999;安玉艳等,2012),因此果实的可溶性糖会有所累积。细根在水分汲取方面有重要作用,土壤水分亏缺会增加细根的可溶性糖(吴敏等,2014)。但本研究中,不同灌溉量下的根系可溶性糖含量无显著差异,这表明核桃可能没有通过增加向地下部分的碳投资来获取更多的水分,而可能通过其他的适应性调整来维持干旱下的生存,如减小

叶面积、提高胡伯尔值。

干旱胁迫会明显抑制植物的生长,叶片对干旱胁迫较为敏感,干旱通过限制叶片的扩展以达到减少水分散失的目的(王雪梅等,2020)。本研究中,核桃树叶面积随灌溉量减少显著降低,这是核桃的一种主动适应策略。此外,土壤水分对果实品质影响巨大,如果实的大小、品质、出汁率和风味等(刘洋等,2015)。但本研究中,灌溉量减少并未对果实形态和重量产生明显影响,与Wagner等(2021)对柠檬的研究结果相似,但是否会在第二年出现果实减小、减产等情况还有待于进一步探究。通常,在果仁灌浆充实期如遇干旱则果实总苞将多次皱缩而得不到缓解,果实成熟后核仁上半部或者整个核仁将干瘪甚至空壳,进而导致产量下降(郭德明等,2007)。本研究中,灌溉量的减少及树冠高度的增加使核桃果实空壳瘪仁率明显上升,而这与核桃水分状况密切相关。相关分析表明,核桃空壳瘪仁率与其果实形态和正午叶水势呈显著负相关,而果实形态与正午叶水势呈显著正相关,表明核桃果实产量和品质受水分状况影响较大。主成分分析结果进一步揭示,核桃果实空壳瘪仁率会因水分胁迫而升高。与此同时,水力限制引起的树冠上部水分减少同样会导致果实空壳瘪仁率上升。

4 结论

亏缺灌溉会降低核桃树正午叶水势,并且随树冠高度的增加会加剧叶片的水分胁迫。核桃树通过调节胡伯尔值和叶面积,维持正常的光合生理过程。各水分处理组,叶片可溶性糖含量均维持较高水平;而果实的可溶性糖含量,受水分亏缺的影响,会有所上升,且随树高的增加而累积。此外,水分亏缺导致核桃的空壳瘪仁率上升。

参考文献

安玉艳,梁宗锁. 2012. 植物应对干旱胁迫的阶段性策略. 应用生态学报, **23**(10): 2907-2915.

蔡海霞,吴福忠,杨万勤. 2011. 干旱胁迫对高山柳和沙棘幼苗光合生理特征的影响. 生态学报, **31**(9): 2430-2436.

程平,赵明玉,李宏,等. 2022. 干旱胁迫对苹果树生长、光合特性及果实品质的影响. 云南大学学报(自然科学版), **44**(2): 405-414.

丁龙,赵慧敏,曾文静,等. 2017. 五种西北旱区植物对干旱胁迫的生理响应. 应用生态学报, **28**(5): 1455-1463.

董果,戴勳,赵勇,等. 2014. 侧柏叶温及叶绿素荧光

特性对土壤水分胁迫的响应. 中国水土保持科学, **12**(1): 68-74.

段洪浪,吴建平,刘文飞,等. 2015. 干旱胁迫下树木的碳水过程以及干旱死亡机理. 林业科学, **51**(11): 113-120.

付爱红,陈亚宁,李卫红,等. 2005. 干旱、盐胁迫下的植物水势研究与进展. 中国沙漠, **25**(5): 744-749.

耿东梅,单立山,李毅,等. 2014. 土壤水分胁迫对红砂幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响. 植物学报, **49**(3): 282-291.

郭德明,王建梅. 2007. 干旱对核桃果实发育的影响. 落叶果树, (4): 50.

华焯,何清,吉春容,等. 2016. 冬季温宿县核桃种植区气温变化特征分析. 干旱区地理, **39**(4): 730-737.

蒋敏,孙三民,孙博瑞,等. 2022. 不同灌水深度条件下南疆枣树根系吸水模型研究. 节水灌溉, (8): 38-45.

李吉跃,翟洪波. 2000. 木本植物水力结构与抗旱性. 应用生态学报, **11**(2): 301-305.

李源,马文强,朱占江,等. 2019. 新疆核桃产业发展现状及对策建议. 农学学报, **9**(7): 80-86.

李泽,谭晓风,卢锟,等. 2017. 干旱胁迫对两种油桐幼苗生长、气体交换及叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, **37**(5): 1515-1524.

刘洋,梁红霄,史薪钰,等. 2015. 干旱胁迫对薄皮核桃果实品质的影响. 北方园艺, (7): 17-19.

刘建军. 2022. 南疆地区水资源保障问题和对策分析. 水资源开发与管理, **8**(8): 8-11.

罗丹丹,王传宽,金鹰. 2021. 木本植物水力系统对干旱胁迫的响应机制. 植物生态学报, **45**(9): 925-941.

马庆国,乐佳兴,宋晓波,等. 2019. 新中国果树科学研究70年-核桃. 果树学报, **36**(10): 1360-1368.

牛选明. 2018. 干旱胁迫对薄皮核桃果实品质的影响. 山东林业科技, **48**(5): 61-63.

宋卫,刘淑玉,朱亚丽. 2015. 阿克苏地区核桃低产低质的原因及改造措施. 山西果树, (4): 23-25.

宋丽华,秦芳,白祥,等. 2015. 气温升高与干旱胁迫对灵武长枣坐果与果实品质的影响. 西北林学院学报, **30**(2): 129-133.

王丁,姚健,杨雪,等. 2011. 干旱胁迫条件下6种喀斯特主要造林树种苗木叶片水势及吸水潜能变化. 生态学报, **31**(8): 2216-2226.

王海珍,韩路,徐雅丽,等. 2017. 干旱胁迫下胡杨光合光响应过程模拟与模型比较. 生态学报, **37**(7): 2315-2324.

王田利. 2021. '温185'核桃丰产栽培技术. 北方果树, (5): 43-44.

王兆成,王磊,周梦钰,等. 2021. 3个薄壳山核桃品种叶片结构特征和枝条导水功能比较. 植物资源与环境学报, **30**(3): 38-45.

王雪梅,闫帮国,史亮涛,等. 2020. 水分和种植密度对干热河谷车桑子生长性状及种内相互关系的影响. 生态学报, **40**(21): 7767-7776.

吴敏,张文辉,周建云,等. 2014. 干旱胁迫对栓皮栎幼苗细根的生长与生理生化指标的影响. 生态学报, **34**(15): 4223-4233.

吴敏,邓平,赵英,等. 2019. 喀斯特干旱环境对青冈

- 栎叶片生长及叶绿素荧光动力学参数的影响. 应用生态学报, **30**(12): 4071-4081.
- 武小飞, 杨帆, 岩晓莹, 等. 2022. 土壤-刺槐系统水流阻力对水分胁迫的响应. 水土保持研究, **29**(2): 274-280.
- 解红恩, 黄有军, 薛霞铭, 等. 2008. 山核桃果实生长发育规律. 浙江林学院学报, **25**(4): 527-531.
- 徐丽, 张海燕, 辛国, 等. 2022. 核桃土壤养分水平与果实品质相关性分析. 经济林研究, **40**(1): 74-81.
- 杨标, 刘壮壮, 彭方仁, 等. 2017. 干旱胁迫和复水下不同薄壳山核桃品种的生长和光合特性. 浙江农林大学学报, **34**(6): 991-998.
- 姚妮尔, 彭祚登, 李春兰, 等. 2020. 土壤水分对核桃楸幼苗生长和生理特性的影响. 灌溉排水学报, **39**(S1): 1-6.
- 应叶青, 郭璟, 魏建芬, 等. 2009. 水分胁迫下毛竹幼苗光合及叶绿素荧光特性的响应. 北京林业大学学报, **31**(6): 128-133.
- 云雷, 毕华兴, 马雯静, 等. 2010. 晋西黄土区核桃花生复合系统核桃根系空间分布特征. 东北林业大学学报, **38**(7): 67-70.
- 张有福, 廉小芳, 陈春艳, 等. 2019. 不同海拔核桃叶中非结构性碳水化合物相关指标的变化及相关分析. 植物资源与环境学报, **28**(2): 18-24.
- 张翠芳, 王世伟, 马彬, 等. 2019. ‘新新2号’核桃果实发育进程中碳水化合物积累与变化. 北方园艺, **21**: 13-19.
- 张锐, 张琦, 陈加利, 等. 2015. 水肥耦合对核桃光合特性与品质的影响. 果树学报, **32**(6): 1170-1178.
- 赵延涛, 许洛山, 张志浩, 等. 2016. 浙江天童常绿阔叶林不同演替阶段木本植物的水力结构特征. 植物生态学报, **40**(2): 116-126.
- 赵瑞芬, 程滨, 郑普山, 等. 2020. 不同灌水量对吕梁山区微灌核桃生长特性、耗水规律和产量的影响. 河南农业科学, **49**(7): 110-117.
- 赵芳兄, 刘立强, 任佳星, 等. 2021. 核桃果实表面微气候环境与果实外观品质的关系. 中国农业气象, **42**(5): 412-425.
- 周铁, 潘斌, 李菲菲, 等. 2022. 膨大期干旱对温州蜜柑品质形成的影响及复水后树体水分吸收转运规律. 园艺学报, **49**(1): 11-22.
- Blum A. 2017. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell & Environment*, **40**: 4-10.
- Buyse J, Merckx R. 1993. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, **44**: 1627-1629.
- Estiart EM, Peñuelas J. 1999. Excess carbon: The relationship with phenotypical plasticity in storage and defense functions of plants. *Orsis: Organismes Isistemas*, **14**: 159-203.
- Fang LD, Ning QR, Guo JJ, et al. 2021. Hydraulic limitation underlies the dieback of *Populus pseudo-simonii* trees in water-limited areas of northern China. *Forest Ecology and Management*, **483**: 118764.
- Gauthier MM, Jacobs DF. 2011. Walnut (*Juglans* spp.) eco-physiology in response to environmental stresses and potential acclimation to climate change. *Annals of Forest Science*, **68**: 1277-1290.
- Gupta A, Rico-Medina A, Cano-Delgado A. 2020. The physiology of plant responses to drought. *Science*, **368**: 266-269.
- Miras-Avalos JM, Egea G, Nicolas E, et al. 2011. QualiTree, a virtual fruit tree to study the management of fruit quality. II. Parameterisation for peach, analysis of growth-related processes and agronomic scenarios. *Trees*, **25**: 785-799.
- Ryan MG, Yoder BJ. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, **47**: 235-242.
- Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, et al. 1965. Sap pressure in vascular plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, **148**: 339-346.
- Wagner Y, Pozner E, Bar-on P, et al. 2021. Rapid stomatal response in lemon saves trees and their fruit yields under summer desiccation, but fails under recurring droughts. *Agricultural and Forest Meteorology*, **307**: 108487.
- Xu GQ, Li Y, Xu H. 2011. Seasonal variation in plant hydraulic traits of two co-occurring desert shrubs, *Tamarix ramosissima* and *Haloxylon ammodendron*, with different rooting patterns. *Ecological Research*, **26**: 1071-1080.

作者简介 陈图强,男,1997年生,硕士研究生,主要研究方向为植物生理生态。E-mail: chentuqiang20@mails.ucas.ac.cn
责任编辑 牟琳