

冬季覆土厚度对树莓生长、水力结构和部分生理指标的影响

吕英忠^a, 陈汉鑫^b, 代永欣^b, 张拥兵^a, 王 林^{b,①}

(山西农业大学: a. 果树研究所, b. 林学院, 山西 太谷 030801)

摘要:以树莓(*Rubus idaeus* Linn.)品种‘Royalty’的当年生枝条(T1组)、冬季覆土厚度15 cm的二年生枝条(T2组)和冬季覆土厚度30 cm的二年生枝条(T3组)为研究对象,对6月和8月各处理组的二年生枝条木质部径向生长量、单小叶面积、小叶比叶质量、枝条水力结构(包括凌晨水势、正午水势、正午导水损失率和最大比导水率)、叶光合特性(包括净光合速率、气孔导度和水分利用效率)以及叶和枝条的非结构性碳含量(包括可溶性糖含量、淀粉含量和非结构性碳总含量)进行比较,并对不同处理组枝条的栓塞脆弱性曲线进行分析。结果表明:在6月和8月,T2组的二年生枝条木质部径向生长量显著($P<0.05$)低于T3组;3个处理组间的单小叶面积、正午水势、正午导水损失率、净光合速率和气孔导度差异显著,其中,正午导水损失率表现为T1组最低、T2组最高,其余指标表现为T1组最高、T2组最低;T2和T3组的凌晨水势、最大比导水率、可溶性糖含量、淀粉含量和非结构性碳总含量基本上低于或显著低于T1组,且T2组的上述指标低于T3组,而T2和T3组的小叶比叶质量和水分利用效率显著高于T1组。根据枝条栓塞脆弱性曲线,导水损失率为50%时,T1、T2和T3组的水势分别为-1.24、-0.73和-0.94 MPa,说明T1组的枝条栓塞脆弱性最小,T2组的枝条栓塞脆弱性最大。总体来看,在8月,各处理组的小叶比叶质量、正午导水损失率和水分利用效率低于6月,其余指标则高于6月。冬季覆土可明显降低树莓的低温冻害程度,且覆土厚度30 cm的效果优于覆土厚度15 cm。

关键词: 树莓; 覆土厚度; 越冬防寒; 水力结构; 光合特性; 非结构性碳

中图分类号: Q945.78; S663.2 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2020)05-0041-07

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2020.05.05

Effects of covering soil thickness in winter on growth, hydraulic architecture, and some physiological indexes of *Rubus idaeus* LYU Yingzhong^a, CHEN Hanxin^b, DAI Yongxin^b, ZHANG Yongbing^a, WANG Lin^{b,①} (Shanxi Agricultural University: a. Pomology Institute, b. College of Forestry, Taigu 030801, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2020, 29(5): 41-47

Abstract: Taking annual branch (T1 group), biennial branch with covering soil thickness of 15 cm in winter (T2 group), and biennial branch with covering soil thickness of 30 cm in winter (T3 group) of cultivar ‘Royalty’ of *Rubus idaeus* Linn. as research objects, xylem radial increment of biennial branch, area of single leaflet, specific leaf mass of leaflet, hydraulic architecture (including predawn water potential, midday water potential, percentage loss of hydraulic conductivity at midday, and maximum specific hydraulic conductivity), leaf photosynthetic characteristics (including net photosynthetic rate, stomatal conductance, and water use efficiency), and non-structural carbon content in leaf and branch (including soluble sugar content, starch content, and total content of non-structural carbon) of each treatment group in June and August were compared, and vulnerability curves of branch embolism of different treatment groups were analyzed. The results show that in June and August, xylem radial increment of biennial branch of T2 group is significantly ($P<0.05$) lower than that of T3 group; there are

收稿日期: 2019-10-18

基金项目: 山西省重点研发计划重点项目(201702D211011); 山西省自然科学基金项目(2018D121246)

作者简介: 吕英忠(1969—),男,山西祁县人,硕士,副研究员,主要研究方向为果树栽培和容器育苗。

①通信作者 E-mail: lwanger@163.com

significant differences in area of single leaflet, midday water potential, percentage loss of hydraulic conductivity at midday, net photosynthetic rate, and stomatal conductance among three treatment groups, in which, percentage loss of hydraulic conductivity at midday of T1 group is the lowest, while that of T2 group is the highest, and other indexes of T1 group are the highest, while those of T2 group are the lowest; predawn water potential, maximum specific hydraulic conductivity, soluble sugar content, starch content, and total content of non-structural carbon of T2 and T3 groups are basically lower or significantly lower than those of T1 group, and above indexes of T2 group are lower than those of T3 group, while specific leaf mass of leaflet and water use efficiency of T2 and T3 groups are significantly higher than those of T1 group. According to vulnerability curve of branch embolism, when percentage loss of hydraulic conductivity is 50%, water potentials of T1, T2, and T3 groups are -1.24 , -0.73 , and -0.94 MPa, respectively, indicating that vulnerability of branch embolism of T1 group is the smallest, while that of T2 group is the largest. Overall, in August, specific leaf mass of leaflet, percentage loss of hydraulic conductivity at midday, and water use efficiency of each treatment group are lower than those in June, while other indexes are higher than those in June. Covering soil in winter can evidently decrease the degree of low temperature freezing injury of *R. idaeus*, and the effect of covering soil thickness of 30 cm is better than that of 15 cm.

Key words: *Rubus idaeus* Linn.; covering soil thickness; overwinter protection against cold; hydraulic architecture; photosynthetic characteristics; non-structural carbon

树莓(*Rubus idaeus* Linn.)的中文学名为复盆子,隶属于蔷薇科(Rosaceae)悬钩子属(*Rubus* Linn.),主要分布在北半球的温带地区。树莓果实营养丰富,富含多种糖、有机酸、维生素和矿质元素,还含有黄酮类和酚类等成分,被认为是第3代水果和保健食品,发展前景广阔^[1-3]。树莓在欧美地区广泛栽培,近年来在国内也开始种植^[4]。目前,国内有关树莓的研究主要集中在引种试验、抗性评价、水肥管理、果实品质和功能性成分分析以及品种繁育等方面^[5-6],而关于其生理生态特征的深入研究却较少,不利于针对树莓制定高效的栽培管理措施。

树莓的地上部主要由当年生枝条和二年生枝条组成,且结果枝条主要为二年生枝条,但笔者在前期研究中发现树莓二年生枝条的生长势及叶片大小较当年生枝条差。虽然树莓的适应性较强^[7],并具有一定的抗旱性^[8-9],但抗寒性不强,在寒冷地区越冬需要采取埋土防寒措施^[4]。相关研究结果表明:低温冰冻可导致植物体内气穴栓塞,增加栓塞脆弱性,破坏木质部的水分输导功能^[10],进而影响植物的光合作用和碳代谢^[11]。据此推测,低温冰冻可能是导致树莓二年生枝条生长变差的主要原因^[12-13],但目前尚无直接的实验证据。

鉴于此,以树莓品种‘Royalty’的当年生枝条和二年生枝条(冬季覆土厚度分别为15和30 cm)为研究对象,对6月和8月各处理的二年生枝条木质部径向生长量、单小叶面积和小叶比叶质量、枝条水力结

构、叶光合特性以及叶和枝条的非结构性碳含量进行了比较,并对不同处理枝条的栓塞脆弱性曲线进行了分析,以期探讨冬季覆土厚度对树莓生长、水力结构、叶光合特性以及叶和枝条的非结构性碳含量的影响,初步分析树莓二年生枝条生长变差与其水力结构改变的关系,为华北和黄土高原区树莓冬季防寒措施制定提供参考依据。

1 研究地概况和研究方法

1.1 研究地概况

本研究在山西省太谷县山西农业大学果树研究所试验基地(东经 $112^{\circ}30'21''$ 、北纬 $37^{\circ}20'59''$)完成。该区域属温带大陆性季风气候,年均温 5°C ~ 10°C ,1月均温 -6.4°C ,极端最低温 -21.0°C ,年均降水量458 mm,年均太阳总辐射量 $5\ 100\ \text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}$,年均日照时数2 500~2 600 h,无霜期160~190 d。

1.2 材料

选择基地内种植的引自沈阳农业大学的树莓品种‘Royalty’进行实验。供试样株为2018年春季定植的植株,行距2.5 m、株距0.6 m。严重缺水时进行沟灌补水。

1.3 研究方法

1.3.1 枝条冬季覆土处理 在冬季来临前(2018年11月上旬),将树莓枝条沿地面水平放置,在生长状况相近的邻行样株枝条上分别覆盖厚度15和30 cm

的土壤进行防寒处理,分别记为 T2 和 T3 组。每个处理组 3 行,记为 3 个生物学重复,每行约 15 株。以样株基部萌发的枝条作为当年生枝条,记为 T1 组。

1.3.2 二年生枝条木质部径向生长量测定 分别在 2019 年 6 月中旬(干早期,土壤含水量 13%~15%) 和 8 月中旬(湿润期,土壤含水量 29%~33%), 每组随机选取 6 个二年生枝条,在枝条中部进行横切,用 OLYMPUS BH-2 光学显微镜(日本 Olympus 公司)观察并拍照,用 ToupView 软件测量前一年年轮晚材以外部分的宽度,即二年生枝条木质部径向生长量。

1.3.3 单小叶面积和小叶比叶质量测定 在 2019 年 6 月中旬和 8 月中旬,每组随机选取 6 个枝条,用 LI-3100C 叶面积仪(美国 LI-COR 公司)测量枝条中上部成熟叶中间小叶的面积,即单小叶面积;将小叶于 70 °C~80 °C 烘干 2 d,用万分之一电子天平称量单小叶干质量;根据公式“小叶比叶质量=单小叶干质量/单小叶面积”计算小叶比叶质量。

1.3.4 枝条水力结构测定 分别在 2019 年 6 月中旬和 8 月中旬选择连续晴天,每组随机选取 6 个枝条,用 PMS 600D 水势仪(美国 PMS 公司)在 5:00 至 5:30 测定枝条的凌晨水势,在 12:00 至 14:00 测定枝条的正午水势;参照王林等^[14]的方法在 12:00 至 14:00 测定枝条的正午导水损失率,同时获得枝条的最大比导水率。

在 2019 年 8 月中旬,每组随机选取 3 个枝条,参照 Wang 等^[15]的方法,用 PMS 1505D-EXP 水势仪(美国 PMS 公司)测定枝条的导水率。在水下,将枝条接近基部位置剪断;剪取枝条中部约 30 cm 的无分枝茎段,修平剪口;去除气穴室内枝条的韧皮部,用 0.175 MPa 高压 KCl 溶液(经 0.22 μm 微孔过滤器抽

滤)冲洗 20 min;用低压液流测定系统测定枝条的最大导水率,之后用气穴室逐渐加压,测定不同压力下的导水率,并计算各压力下的导水损失率,直到导水损失率达到或接近 90% 时停止检测。根据测定结果绘制枝条栓塞脆弱性曲线,并拟合方程。

1.3.5 叶光合特性指标测定 分别在 2019 年 6 月中旬和 8 月中旬连续晴天的 9:00 至 11:30,每组随机选取 3~4 个枝条,在每个枝条的中上部选取 1 枚成熟叶,用 LI-6400 光合仪(美国 LI-COR 公司)测定叶的净光合速率、气孔导度和水分利用效率。测定时,设定光照强度 1 500 μmol·m⁻²·s⁻¹,空气 CO₂ 浓度 410 μmol·mol⁻¹。

1.3.6 叶和枝条非结构性碳含量测定 分别在 2019 年 6 月中旬和 8 月中旬,每组随机选取 3 个枝条,采集枝条中上部的叶和枝条,采用硫酸-蒽酮法^[16]测定可溶性糖和淀粉的含量,并计算非结构性碳总含量(可溶性糖含量和淀粉含量的总和)。各指标均重复测定 3 次。

1.4 数据处理及分析

采用 SPSS 13.0 软件对数据进行处理及单因素方差分析(one-way ANOVA)和多重比较(LSD 法),并采用 SigmaPlot 软件绘制枝条栓塞脆弱性曲线。

2 结果和分析

2.1 冬季覆土厚度对树莓二年生枝条木质部径向生长和小叶生长的影响

不同处理组树莓二年生枝条木质部径向生长和小叶生长的统计结果(表 1)表明:在 6 月和 8 月,冬季覆土厚度 30 cm 的树莓二年生枝条(T3 组)木质部

表 1 冬季覆土厚度对树莓枝条和小叶生长的影响($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

Table 1 Effect of covering soil thickness in winter on growth of branch and leaflet of *Rubus idaeus* Linn. ($\bar{X}\pm SD$)¹⁾

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	二年生枝条木质部径向生长量/mm Xylem radial increment of biennial branch		单小叶面积/cm ² Area of single leaflet		小叶比叶质量/(m ² ·g ⁻¹) Specific leaf mass of leaflet	
	6 月 June	8 月 August	6 月 June	8 月 August	6 月 June	8 月 August
T1			52.34±2.40Aa	57.73±2.87Aa	66.10±4.46Ab	60.71±3.35Ab
T2	0.04±0.01Bb	0.10±0.01Ab	9.07±0.67Bc	13.62±1.54Ac	89.50±4.88Aa	80.88±2.53Ba
T3	0.13±0.01Ba	0.36±0.01Aa	25.51±2.53Ab	29.58±2.45Ab	82.84±3.61Aa	75.89±2.75Ba

¹⁾ 同列中不同小写字母表示同一指标在相同月份不同处理组间差异显著($P<0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P<0.05$) difference of the same index in the same month among different treatment groups; 同行中不同大写字母表示同一处理组同一指标在不同月份间差异显著($P<0.05$) Different uppercases in the same row indicate the significant ($P<0.05$) difference of the same index of the same treatment group among different months.

²⁾ T1: 当年生枝条 Annual branch; T2: 冬季覆土厚度 15 cm 的二年生枝条 Biennial branch with covering soil thickness of 15 cm in winter; T3: 冬季覆土厚度 30 cm 的二年生枝条 Biennial branch with covering soil thickness of 30 cm in winter.

径向生长量和单小叶面积显著 ($P < 0.05$) 高于冬季覆土厚度 15 cm 的二年生枝条 (T2 组); 在 6 月和 8 月, T2 和 T3 组的小叶比叶质量显著高于当年生枝条 (T1 组), 但二者间的小叶比叶质量差异不显著。

由表 1 还可见: 在 8 月, 各处理组的二年生枝条木质部径向生长量及单小叶面积均高于 6 月, 而小叶比叶质量却低于 6 月; 并且, 各处理组的二年生枝条木质部径向生长量在不同月份间差异显著, T2 组的单小叶面积以及 T2 和 T3 组的小叶比叶质量在不同月份间也差异显著。

2.2 冬季覆土厚度对树莓枝条水力结构的影响

不同处理组树莓枝条水力结构的统计结果 (表 2) 表明: 在 6 月, 树莓当年生枝条 (T1 组) 的凌晨水势显著 ($P < 0.05$) 高于冬季覆土厚度 15 cm 的二年生枝

条 (T2 组), 略高于冬季覆土厚度 30 cm 的二年生枝条 (T3 组); 在 8 月, 3 个处理组间的凌晨水势差异不显著, 表现为 T1 组最高、T2 组最低。在 6 月和 8 月, 3 个处理组间的正午水势和正午导水损失率差异显著, 其中, 正午水势表现为 T1 组最高、T2 组最低, 而正午导水损失率则表现为 T1 组最低、T2 组最高。在 6 月, T1 和 T3 组的最大比导水率显著高于 T2 组, 但二组间差异不显著; 在 8 月, 3 个处理组间的最大比导水率差异显著, 表现为 T1 组最高、T2 组最低。

由表 2 还可见: 在 8 月, 各处理组的凌晨水势、正午水势和最大比导水率均高于 6 月, 而正午导水损失率却低于 6 月; 并且, 各处理组的凌晨水势、正午水势和正午导水损失率以及 T1 组的最大比导水率在不同月份间差异显著。

表 2 冬季覆土厚度对树莓枝条水力结构的影响 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 2 Effect of covering soil thickness in winter on branch hydraulic architecture of *Rubus idaeus* Linn. ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	凌晨水势/MPa Predawn water potential		正午水势/MPa Midday water potential		正午导水损失率/% Percentage loss of hydraulic conductivity at midday		最大比导水率/($\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) Maximum specific hydraulic conductivity	
	6月 June	8月 August	6月 June	8月 August	6月 June	8月 August	6月 June	8月 August
T1	-0.56±0.04Ba	-0.18±0.04Aa	-1.35±0.05Ba	-0.86±0.05Aa	62.6±5.2Ac	37.9±5.5Bc	(1.49±0.17)×10 ⁻⁴ Ba	(2.27±0.22)×10 ⁻⁴ Aa
T2	-0.68±0.04Bb	-0.23±0.05Aa	-1.74±0.09Bc	-1.23±0.11Ac	91.8±5.8Aa	76.8±8.6Ba	(1.03±0.17)×10 ⁻⁴ Ab	(1.17±0.19)×10 ⁻⁴ Ac
T3	-0.58±0.08Bab	-0.20±0.04Aa	-1.55±0.06Bb	-1.01±0.05Ab	73.8±5.8Ab	50.6±6.3Bb	(1.43±0.14)×10 ⁻⁴ Aa	(1.69±0.20)×10 ⁻⁴ Ab

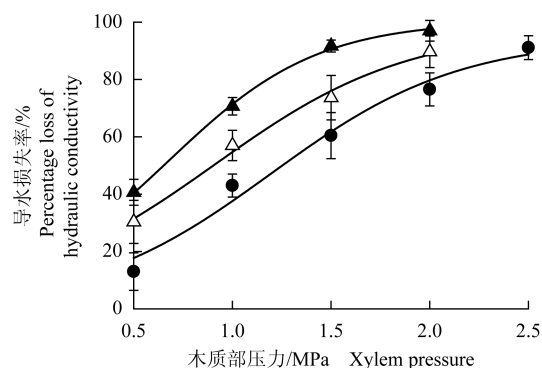
¹⁾ 同列中不同小写字母表示同一指标在相同月份不同处理组间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) difference of the same index in the same month among different treatment groups; 同行中不同大写字母表示同一处理组同一指标在不同月份间差异显著 ($P < 0.05$) Different uppercases in the same row indicate the significant ($P < 0.05$) difference of the same index of the same treatment group among different months.

²⁾ T1: 当年生枝条 Annual branch; T2: 冬季覆土厚度 15 cm 的二年生枝条 Biennial branch with covering soil thickness of 15 cm in winter; T3: 冬季覆土厚度 30 cm 的二年生枝条 Biennial branch with covering soil thickness of 30 cm in winter.

根据不同处理组树莓的枝条栓塞脆弱性曲线 (图 1), 在 0.5~2.0 MPa 内, 相同木质部压力下 T2 组的导水损失率均最高, T1 组的导水损失率均最低; T1、T2 和 T3 组的木质部压力 (x) 与导水损失率 (y) 的拟合方程分别为 $y = 94.42 / \{1 + \exp[(1.20 - x) / 0.48]\}$ 、 $y = 97.43 / \{1 + \exp[(0.68 - x) / 0.37]\}$ 和 $y = 94.86 / \{1 + \exp[(0.91 - x) / 0.48]\}$, R^2 值分别为 0.981、0.998 和 0.993, 导水损失率为 50% 时的水势分别为 -1.24、-0.73 和 -0.94 MPa。

2.3 冬季覆土厚度对树莓叶光合特性的影响

不同处理组树莓叶光合特性的统计结果 (表 3) 表明: 在 6 月和 8 月, 不同处理组间树莓叶净光合速率和气孔导度的差异均显著 ($P < 0.05$), 3 个处理组中, 当年生枝条 (T1 组) 的净光合速率和气孔导度均最高, 而冬季覆土厚度 15 cm 的二年生枝条 (T2 组)



●: 当年生枝条 Annual branch; ▲: 冬季覆土厚度 15 cm 的二年生枝条 Biennial branch with covering soil thickness of 15 cm in winter; △: 冬季覆土厚度 30 cm 的二年生枝条 Biennial branch with covering soil thickness of 30 cm in winter.

图 1 冬季覆土厚度对树莓枝条栓塞脆弱性的影响
Fig. 1 Effect of covering soil thickness in winter on vulnerability of branch embolism of *Rubus idaeus* Linn.

的净光合速率和气孔导度均最低。在6月,3个处理组间的水分利用效率差异显著,表现为T1组最低、T2组最高;而在8月,T1组的水分利用效率显著低于T2组和冬季覆土厚度30cm的二年生枝条(T3组),且T2组略低于T3组。

由表3还可见:在8月,各处理组的净光合速率和气孔导度显著高于6月,而水分利用效率却低于6月,且T1和T3组的水分利用效率显著低于6月。

2.4 冬季覆土厚度对树莓叶和枝条非结构性碳含量的影响

不同处理组树莓叶和枝条非结构性碳含量的统计结果(表4)表明:在6月和8月,冬季覆土厚度15cm的树莓二年生枝条(T2组)和冬季覆土厚度30cm的二年生枝条(T3组)的叶可溶性糖含量均显著($P <$

0.05)低于当年生枝条(T1组),且二组间的叶可溶性糖含量在6月差异显著、在8月差异不显著;而在6月和8月,T2组的枝条可溶性糖含量显著低于T1和T3组,且T3组的枝条可溶性糖含量略低于T1组。在6月和8月,T2组的叶淀粉含量显著低于T1和T3组,且T3组的叶淀粉含量略低于T1组;在6月,T2组的枝条淀粉含量显著低于T1组,T3组的枝条淀粉含量略低于T1组并略高于T2组,而在8月,T2组的枝条淀粉含量显著低于T1和T3组,且T3组的枝条淀粉含量略高于T1组。在6月和8月,3个处理组间的叶非结构性碳总含量差异显著,表现为T1组最高、T2组最低;在6月,3个处理组间的枝条非结构性碳总含量也差异显著,也表现为T1组最高、T2组最低,而在8月,T2组的枝条非结构性碳总含量显著低

表3 冬季覆土厚度对树莓叶光合特性的影响($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 3 Effect of covering soil thickness in winter on leaf photosynthetic characteristics of *Rubus idaeus* Linn. ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	净光合速率/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Net photosynthetic rate		气孔导度/($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Stomatal conductance		水分利用效率/($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$) Water use efficiency	
	6月 June	8月 August	6月 June	8月 August	6月 June	8月 August
T1	9.13±0.33Ba	12.32±1.18Aa	0.33±0.02Ba	0.47±0.01Aa	2.08±0.09Ac	1.72±0.19Bb
T2	3.43±0.41Bc	5.55±0.45Ac	0.12±0.01Bc	0.23±0.01Ac	3.12±0.06Aa	2.44±0.15Ba
T3	5.60±0.67Bb	8.16±0.37Ab	0.18±0.02Bb	0.30±0.03Ab	2.69±0.11Ab	2.59±0.18Aa

¹⁾ 同列中不同小写字母表示同一指标在相同月份不同处理组间差异显著($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) difference of the same index in the same month among different treatment groups; 同行中不同大写字母表示同一处理组同一指标在不同月份间差异显著($P < 0.05$) Different uppercases in the same row indicate the significant ($P < 0.05$) difference of the same index of the same treatment group among different months.

²⁾ T1: 当年生枝条 Annual branch; T2: 冬季覆土厚度15cm的二年生枝条 Biennial branch with covering soil thickness of 15 cm in winter; T3: 冬季覆土厚度30cm的二年生枝条 Biennial branch with covering soil thickness of 30 cm in winter.

表4 冬季覆土厚度对树莓叶和枝条非结构性碳含量的影响($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 4 Effect of covering soil thickness in winter on non-structural carbon content in leaf and branch of *Rubus idaeus* Linn. ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	叶中可溶性糖含量/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Soluble sugar content in leaf		叶中淀粉含量/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Starch content in leaf		叶中非结构性碳总含量/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Total content of non-structural carbon in leaf	
	6月 June	8月 August	6月 June	8月 August	6月 June	8月 August
T1	22.10±1.16Aa	19.08±0.57Ba	3.58±0.43Ba	4.93±0.14Aa	25.68±1.29Aa	24.01±0.55Aa
T2	13.12±0.79Bc	15.17±0.61Ab	2.77±0.17Bb	4.67±0.13Ab	15.89±0.76Bc	17.82±0.64Ac
T3	14.56±0.41Ab	15.53±0.63Ab	3.23±0.22Ba	4.87±0.21Aa	17.76±0.37Bb	20.45±0.63Ab
处理组 ²⁾ Treatment group ²⁾	枝条中可溶性糖含量/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Soluble sugar content in branch		枝条中淀粉含量/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Starch content in branch		枝条中非结构性碳总含量/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Total content of non-structural carbon in branch	
	6月 June	8月 August	6月 June	8月 August	6月 June	8月 August
T1	14.64±1.01Aa	12.50±0.81Ba	2.97±0.11Ba	4.57±0.12Aa	17.61±0.94Aa	17.61±0.91Aa
T2	8.11±0.75Bb	9.52±0.32Ab	2.23±0.31Bb	3.96±0.22Ab	10.34±0.79Bc	12.82±0.39Ab
T3	12.63±0.82Aa	11.47±0.90Aa	2.54±0.28Bab	4.61±0.23Aa	15.17±0.73Bb	16.08±0.35Aa

¹⁾ 同列中不同小写字母表示同一指标在相同月份不同处理组间差异显著($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant ($P < 0.05$) difference of the same index in the same month among different treatment groups; 同行中不同大写字母表示同一处理组同一指标在不同月份间差异显著($P < 0.05$) Different uppercases in the same row indicate the significant ($P < 0.05$) difference of the same index of the same treatment group among different months.

²⁾ T1: 当年生枝条 Annual branch; T2: 冬季覆土厚度15cm的二年生枝条 Biennial branch with covering soil thickness of 15 cm in winter; T3: 冬季覆土厚度30cm的二年生枝条 Biennial branch with covering soil thickness of 30 cm in winter.

于 T1 和 T3 组,且 T3 组的枝条非结构性碳总含量略低于 T1 组。

由表 4 还可见:在 8 月,T1 组的叶和枝条可溶性糖含量显著低于 6 月,而 T2 组的叶和枝条可溶性糖含量却显著高于 6 月;各处理组的叶和枝条淀粉含量均显著高于 6 月;而 T2 和 T3 组的叶和枝条非结构性碳总含量显著高于 6 月。另外,同一月份,相同处理组的叶可溶性糖含量、淀粉含量和非结构性碳总含量均高于枝条。

3 讨论和结论

本研究结果表明:冬季覆土厚度 15 cm 的树莓二年生枝条(T2 组)木质部径向生长量显著($P < 0.05$)低于冬季覆土厚度 30 cm 的二年生枝条(T3 组),表明冬季覆土厚度 15 cm 的树莓二年生枝条较冬季覆土厚度 30 cm 的二年生枝条受低温冰冻的影响更大。叶面积减小、比叶质量增加通常是植物对水分条件变差的响应^[17]。实验期间,T2 和 T3 组的单小叶面积显著低于当年生枝条(T1 组),而小叶比叶质量却显著高于 T1 组,表明经历低温冰冻的树莓二年生枝条的水分状况较未经历低温冰冻的当年生枝条差,这可能与低温冰冻导致枝条受到一定的损伤有关^[18-19]。

低温冰冻是导致植物导水损失率和栓塞脆弱性增加的重要原因^[20-21]。其中,导水损失率增加主要是因为是在结冰过程中,导管内汁液中溶解的气体析出,在导管内形成气穴栓塞^[21];栓塞脆弱性增加主要是因为低温冰冻对纹孔膜的结构产生不可逆的破坏作用^[10,22]。在越冬后,T2 和 T3 组的正午导水损失率在 6 月和 8 月较 T1 组显著升高,说明 T2 和 T3 组的枝条栓塞脆弱性显著增加,且 T2 组的枝条栓塞脆弱性较 T3 组更大,这种现象被称为“霜冻疲劳”^[10],这可能与低温冰冻导致木质部导管结构产生不可逆变化有关^[18-21]。T2 和 T3 组的正午导水损失率显著高于 T1 组,这是枝条的栓塞脆弱性增大和水势降低共同作用的结果。越冬后,树莓枝条正午导水损失率和枝条栓塞脆弱性增加严重影响枝条次年的水分输导能力,导致二年生枝条及其叶片的水分状况变差,这种现象在较干旱时期(6 月)表现尤为突出。在受到低温冰冻伤害后,植物在春季依靠根压和栓塞修复等机制对木质部气穴栓塞进行修复^[23-24],新生木质部也能在一定程度上修复植物的抗栓塞能力^[10]。T2

和 T3 组的正午导水损失率和栓塞脆弱性显著高于 T1 组,表明树莓的抗栓塞能力受到低温冰冻伤害后不能完全修复,这可能是二年生枝条水分输导能力变差的主要原因。另外,T2 和 T3 组的二年生枝条木质部径向生长量较低,且 T2 组的二年生枝条木质部径向生长量显著低于 T3 组,这可能是限制树莓二年生枝条栓塞修复的重要原因,还可能是 T2 组的枝条栓塞脆弱性明显高于 T3 组的主要原因。

植物水分输导能力降低可影响其叶片的光合能力^[25-27]。在 6 月和 8 月,T2 和 T3 组的正午水势、净光合速率和气孔导度显著低于 T1 组,且 T2 组的正午水势、净光合速率和气孔导度显著低于 T3 组,说明树莓二年生枝条的叶光合作用严重受阻,据此推测低温冰冻可导致树莓水分状况变差,影响叶光合作用,且冬季覆土厚度 15 cm 的枝条受到冻害的程度显著高于冬季覆土厚度 30 cm 的枝条。但是 T2 和 T3 组的水分利用效率显著高于 T1 组,说明树莓二年生枝条越冬后受到的胁迫程度尚未严重损伤光合系统。

非结构性碳含量降低会影响植物的生长、呼吸及栓塞修复等生理过程^[16,18-19]。在 6 月和 8 月,T2 和 T3 组的叶非结构性碳总含量显著低于 T1 组,表明树莓二年生枝条上叶的碳平衡能力低于当年生枝条;T2 组的枝条非结构性碳总含量显著低于 T1 和 T3 组,表明覆土厚度不够导致枝条受低温冰冻伤害严重,使枝条也受到一定程度的碳限制,进而影响植物的生长和生理功能。在 8 月,T2 和 T3 组的枝条和叶非结构性碳总含量均显著高于 6 月,表明随着树莓水分状况好转,低温冰冻对枝条碳失衡的影响在一定程度上得到缓解。

本研究结果显示:冬季覆土可明显降低树莓受到的低温冰冻伤害程度,且覆土厚度 30 cm 的效果优于覆土厚度 15 cm。在华北和黄土高原区,树莓枝条的冬季覆土厚度应在 30 cm 以上,最佳覆土厚度有待深入研究。

参考文献:

- [1] 赵彦华. 山西省红树莓发展现状及前景分析[J]. 中国果树, 2018(5): 102-104.
- [2] TOSUN M, ERCISLI S, KARLIDAG H, et al. Characterization of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) genotypes for their physicochemical properties [J]. Journal of Food Science, 2009, 74(7): C575-C579.
- [3] 房琳琳, 赵余庆. 树莓的现代药学及生物活性研究进展[J]. 沈

- 阳药科大学学报, 2014, 31(1): 74-80.
- [4] 李品隽. 寒地红树莓栽培技术[J]. 中国农技推广, 2014, 30(2): 31-33.
- [5] 李玉梅, 姜云天. 四个树莓栽培品种对混合盐胁迫的生理响应及其耐盐性评价[J]. 北方园艺, 2018(15): 18-26.
- [6] 张志敏, 朱祥, 刘针杏, 等. 树莓栽培育种现状及主要性状的研究进展[J]. 现代园艺, 2017(6): 10-12.
- [7] 张利利. 秋果型红树莓延后栽培条件及修剪方式研究[D]. 南京: 南京农业大学园艺学院, 2015: 2-3.
- [8] 弓萌萌, 张培雁, 张瑞禹, 等. 干旱胁迫及复水处理对‘秋福’红树莓苗期生理特性的影响[J]. 经济林研究, 2019, 37(1): 94-99.
- [9] 彭少兵, 郭军战, 林立挺. 树莓、黑莓不同品种叶解剖构造与抗旱性的研究[J]. 西北林学院学报, 2006, 21(1): 51-53.
- [10] CHRISTENSEN-DALSGAARD K K, TYREE M T. Frost fatigue and spring recovery of xylem vessels in three diffuse-porous trees *in situ*[J]. Plant, Cell and Environment, 2014, 37: 1074-1085.
- [11] CHOAT B, MEDEK D E, STUART S A, et al. Xylem traits mediate a trade-off between resistance to freeze-thaw-induced embolism and photosynthetic capacity in overwintering evergreens[J]. New Phytologist, 2011, 191: 996-1005.
- [12] LEMOINE D, GRANIER A, COCHARD H. Mechanism of freeze-induced embolism in *Fagus sylvatica* L.[J]. Trees, 1999, 13: 206-210.
- [13] PEARCE R S. Plant freezing and damage[J]. Annals of Botany, 2001, 87: 417-424.
- [14] 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.
- [15] WANG R, ZHANG L, ZHANG S, et al. Water relations of *Robinia pseudoacacia* L.: do vessels cavitate and refill diurnally or are R-shaped curves invalid in *Robinia*?[J]. Plant, Cell and Environment, 2014, 37: 2667-2678.
- [16] 王林, 代永欣, 郭晋平, 等. 刺槐苗木干旱胁迫过程中水力学失败和碳饥饿的交互作用[J]. 林业科学, 2016, 52(6): 1-9.
- [17] 王林, 冯锦霞, 万贤崇. 土层厚度对刺槐旱季水分状况和生长的影响[J]. 植物生态学报, 2013, 37(3): 248-255.
- [18] DAI Y, WANG L, WAN X, et al. Frost fatigue and its spring recovery of xylem conduits in ring-porous, diffuse-porous, and coniferous species *in situ*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2020, 146(1): 177-186.
- [19] MILLS L J, FERGUSON J C, KELLER M, et al. Cold-hardiness evaluation of grapevine buds and cane tissues[J]. American Journal of Enology and Viticulture, 2006, 57(2): 194-200.
- [20] COCHARD H, LEMOINE D, AMÉGLIO T, et al. Mechanisms of xylem recovery from winter embolism in *Fagus sylvatica*[J]. Tree Physiology, 2001, 21: 27-33.
- [21] CHRISTENSEN-DALSGAARD K K, TYREE M T. Does freezing and dynamic flexing of frozen branches impact the cavitation resistance of *Malus domestica* and the *Populus* clone Walker?[J]. Oecologia, 2013, 173: 665-674.
- [22] FENG F, DING F, TYREE M T. Investigations concerning cavitation and frost fatigue in clonal 84K poplar using high-resolution cavitron measurements[J]. Plant Physiology, 2015, 168: 144-155.
- [23] AMÉGLIO T, BODET C, LACOINTE A, et al. Winter embolism, mechanisms of xylem hydraulic conductivity recovery and springtime growth patterns in walnut and peach trees[J]. Tree Physiology, 2002, 22: 1211-1220.
- [24] WESTHOFF M, SCHNEIDER H, ZIMMERMANN D, et al. The mechanisms of refilling of xylem conduits and bleeding of tall birch during spring[J]. Plant Biology, 2008, 10: 604-623.
- [25] 赵孟良, 赵文菊, 郭怡婷, 等. 干旱胁迫及复水对菊芋生长及叶片光合和生理特性的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2019, 28(4): 49-57.
- [26] MCDOWELL N G. Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality[J]. Plant Physiology, 2011, 155: 1051-1059.
- [27] 刘彧, 王琳, 杨伊如, 等. 干旱胁迫下转 *CINAC9* 基因露地菊品种‘纽9717’叶片光合及叶绿素荧光特性的比较[J]. 植物资源与环境学报, 2018, 27(3): 41-48.

(责任编辑: 佟金凤)