网络出版时间:2026-02-04 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.08.012

甜樱桃早期生理落果与碳氮营养及蔗糖代谢的关联分析

张锦强,李鹏程,王欢欢,杨湘,苏学德,刘静

(新疆农垦科学院 林园研究所/库尔勒香梨种质创新与提质增效兵团重点实验室,新疆 石河子 832000)

[摘 要] 【目的】针对甜樱桃早期生理落果问题,探究其果实发育期碳氮营养及蔗糖代谢酶活性变化与落果的相关性,为优化栽培、减少落果、提高产量提供理论支撑。【方法】以萨米脱甜樱桃为研究对象,于盛花期后 15 d 开始每隔 7 d 取样测定果实、果柄、新梢生长指标,统计落果率,并测定果实、果柄、新梢叶片、结果枝叶片和新梢茎的全碳、全氮和蔗糖含量及其代谢酶活性,利用主成分分析和通径分析探究营养变化和蔗糖代谢与早期落果的动态关系。【结果】①果实的纵横径生长呈“S”形变化,其快速生长期为盛花期后 29~36 d;果柄长度和粗度的快速生长期则分别在盛花期后 22 d 前和 29 d 前;新梢茎的粗度随时间的推移持续增加,长度的快速生长期为盛花期后 22~36 d,后期生长速度放缓。②各器官全氮含量整体呈下降趋势;全碳含量在果实、果柄和结果枝叶片中呈先上升后下降的趋势,而在新梢茎和新梢叶片中的含量呈上升趋势。③果实中蔗糖含量在盛花期后 29 d 之前先迅速增加后趋于平缓,发育后期果实中蔗糖含量再次迅速增加;其他器官蔗糖含量变化趋势不明显,在 5~35 mg/g 小幅波动。各器官中蔗糖合成酶分解方向(SS-Ⅰ)、蔗糖磷酸合成酶(SPS)和中性转化酶(NI)活性在幼果期差异不大,硬核期后其活性在果实中迅速增加。蔗糖合成酶合成方向(SS-Ⅱ)和可溶性酸性转化酶(S-AI)活性在各器官中整体变化趋势相似,均在盛花期后 36 d 之前有明显的升降趋势。④生理落果期主要集中在盛花期后 15~36 d,整个生理落果过程持续 22 d,在盛花期后 29 d 时达到落果高峰。⑤主成分分析及通径分析结果表明,果实内蔗糖含量对落果发生有直接调控作用,相关代谢酶则通过调控蔗糖含量间接影响落果的发生。【结论】甜樱桃果实发育呈“S”形,新梢与果实营养关系表现为前期竞争,后期协同,盛花期后 22 d 为转折期。早期落果集中于盛花后 15~36 d,果实蔗糖含量是关键调控因子,碳氮配比及蔗糖代谢酶活性可通过影响蔗糖供应间接调控累计落果率。

[关键词] 甜樱桃;果实发育期;碳氮营养;蔗糖代谢;落果

[中图分类号] S662.5 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)08-0111-10

Correlation analysis of early physiological fruit drop and carbon-nitrogen nutrition and sucrose metabolism in sweet cherry (*Prunus avium* L.)

ZHANG Jinqiang, LI Pengcheng, WANG Huanhuan, YANG Xiang, SU Xuede, LIU Jing

(*Institute of Horticulture/Construction Crop Key Laboratory of Korla Fragrant Pear Germplasm Innovation and Quality Improvement and Efficiency Increment, Xinjiang Academy of Agricultural and Reclamation Science, Shihezi, Xinjiang* 832000, *China*)

Abstract: 【Objective】 The stady addressed the issue of early physiological fruit drop in sweet cherries, ex-

[收稿日期] 2025-06-17 [修回日期] 2025-07-29
[基金项目] 新疆生产建设兵团重大科技计划项目(2022AA001);新疆农垦科学院院级科研项目(2024YJQN09)
[作者简介] 张锦强(1995—),男,甘肃张掖人,助理研究员,硕士,主要从事果树栽培与生理研究。E-mail:1179956494@qq.com
[通信作者] 李鹏程(1983—),男,甘肃武威人,研究员,硕士,主要从事果树栽培与生理研究。E-mail:lpc830916@163.com

plored the correlation between fruit drop and changes in carbon and nitrogen nutrition, and between fruit drop and sucrose metabolizing enzyme activities, during fruit development, so as to provide theoretical support for optimizing cultivation, reducing fruit drop and improving yield.【Method】Taking Sato Summit sweet cherry as the research object, 15 days after full bloom, sampling was conducted every 7 days, to determine the growth indicators of fruits, fruit stalks, and new shoots, calculate the fruit drop rate, and record the dynamic changes in total carbon, total nitrogen, sucrose content, and the activity of sucrose metabolism enzymes in fruits, fruit stalks, new shoot leaves, bearing branch leaves, and new shoot stems. Principal component analysis and path analysis were used to explore the dynamic relationship between nutritional changes, sucrose metabolism, and early fruit drop.【Result】① The fruit vertical and horizontal diameters showed a growth pattern of "S"-shaped curve, with the rapid growth period being day 29－36 after full bloom. The rapid growth periods of fruit stalks were before day 22 after full bloom for the length and before day 29 after full bloom for the thickness. The thickness of new shoot stems increased continuously over time, while the rapid growth period for their length was day 22－36 after full bloom, after which the growth rate declined. ② The total nitrogen content in all organs showed an overall decreasing trend. The total carbon content in fruits, fruit stalks, and leaves of bearing branches first increased and then decreased, while that in new shoot stems and new shoot leaves generally increased. ③ The sucrose content in fruits increased rapidly first and then leveled off before day 29 after full bloom, and increased rapidly again in the late developmental stage. No significant changing trend was observed in the sucrose content in other organs, which fluctuated slightly in the range of 5－35 mg/g. The activities of sucrose synthase in the cleavage direction (SS-Ⅰ), sucrose phosphate synthase (SPS) and neutral invertase (NI) in various organs showed little difference in the young fruit stage, but their activities in fruits increased rapidly after the stone hardening stage. The activities of sucrose synthase in the synthetic direction (SS-Ⅱ) and soluble acid invertase (S-AI) in various organs showed an overall similar changing trend, with obvious rising and falling trends before day 36 after full bloom. ④ The physiological fruit drop period was mainly day 15－36 after the full-bloom stage, and the entire physiological fruit drop process lasted for 22 days, with the peak of fruit drop observed at day 29 after the full-bloom stage. ⑤ The results of principal component analysis and path analysis showed that the sucrose content in fruits had a direct regulatory effect on fruit drop, while related metabolic enzymes indirectly affected fruit drop by regulating sucrose content.【Conclusion】The fruit of sweet cherries shows a developing pattern of "S"-shaped curve. The nutritional relationship between new shoots and fruits is characterized by competition in the early stage and synergy in the later stage, with day 22 after the full-bloom stage as the turning point. Early fruit drop is observed mostly in day 15－36 after the full-bloom stage. The sucrose content in fruits is the key regulatory factor, and the carbon-nitrogen ratio and sucrose metabolizing enzyme activities can indirectly regulate the cumulative fruit drop rate by affecting sucrose supply.

Key words: sweet cherry; fruit development; carbon and nitrogen nutrition; sucrose metabolism; fruit drop

甜樱桃(*Prunus avium* L.)起源于欧洲,属蔷薇科李属樱桃亚属,是近20年来中国发展最迅猛的果树之一[1],其栽培区域已从山东、辽宁、陕西、甘肃等主产区逐步扩展至新疆等次适栽区,目前在新疆南北疆均有种植。但在甜樱桃的引种推广中,果实发育期频发的幼果异常脱落问题尤为突出,成为制约产量的关键因素,该生理障碍在国内外栽培区均有发生[2-3]。生产上,主要采用修剪整枝、加强土壤水肥管理和使用保果试剂等措施来减少落果的发生,但效果甚微,未能有效解决问题,还催生出由于不当使用各种肥料和保果试剂引起的树体老化等问题。因此,明确生理落果特性及规律,解析树体"源-库"互作关系及调控机制,成为实现甜樱桃优质高产栽培的重要研究方向。植物器官间的营养竞争引发养分分配失衡,是导致器官脱落的关键原因。碳和氮作为植物体内两大核心元素,其代谢动态通过碳水化合物与含氮化合物的合成、转化等过程,直接影响器官建成、产量形成及果实品质。这些化合物的积累水平受植物种类、器官类型及环境条件的协同调控,其动态平衡对植物生长发育起决定性

作用[4-5]。大量研究证实，果实发育中果-叶间糖营养竞争激烈，果实糖浓度若未达一定水平便会脱落[6-8]。其中，蔗糖对植物生长发育、逆境适应及果实品质提升等具有重要作用，其代谢产物既是植物生长发育的能量来源，也可作为信号分子参与细胞代谢调控[9]。已有研究表明，甜樱桃果实脱落与果叶间营养竞争及幼果期营养胁迫密切相关，但关于其幼果生理脱落期不同组织间碳氮营养分配特征、蔗糖代谢动态变化及其与落果的关联机制，尤其是关键蔗糖代谢酶活性的调控作用，目前尚鲜见系统报道。为此，本研究以新疆设施主栽甜樱桃品种‘萨米脱’为试材，于果实发育期对果实、果柄、结果枝叶片、当年生新枝及新梢叶片等5个器官进行测定与分析，重点研究各器官碳氮营养物质含量动态及蔗糖代谢关键酶活性变化规律，解析碳氮营养分配与蔗糖代谢特征，并分析其与早期生理落果的相关性，旨在明确甜樱桃果实正常发育的营养调控机制，为优化栽培管理技术、减少生理落果、提高产量提供理论支撑。

1　材料与方法

1.1　材　料

试验于2024年4—7月在新疆农垦科学院试验基地（44.27° N，85.94° E）日光温室中进行。供试材料为8年生‘萨米脱’甜樱桃，砧木为‘马哈利’，株行距2.0 m×2.0 m，树形为纺锤形，东西行向。土壤pH为8.1，有机质含量为10.8 g/kg，水解性氮含量为14.6 mg/kg，有效磷含量为87.6 mg/kg，速效钾含量为144.5 mg/kg，土质为沙土。水肥管理为滴灌，常规施肥。

1.2　试验方法

1.2.1　试验处理　选择长势均等的树体3株，每棵树均选取树冠外围东南西北4个方位的新梢10个，同时在不同方向随机选择果实10个，分别进行挂绳标记，同时在挂绳新梢茎中部处利用黑色记号笔标记。于盛花期后15 d（坐果后即记为果实发育第0天）开始至成熟期，每隔7 d测定相关指标。

1.2.2　落果统计和生长量测定　利用卷尺测定新梢长度；利用游标卡尺测定新梢粗度、果实纵径、果实横径、果柄粗度和果柄长度。调查标记枝条的果实数，并统计落果（落果以果实出现萎蔫变黄并一触即落为准）情况，参照WANG等[10]的方法计算相对落果率和累计落果率，相对落果率（%/d）=$[(N_{t-1}-N_t)/N_0\times T]\times 100\%$，累计落果率=$[(N_0-N_t)/N_0]\times 100\%$。其中，$N_{t-1}$和$N_t$分别表示前后相邻两个时期的坐果数量，$N_0$为初始坐果数量，$T$是统计的间隔时间（d）。‘萨米脱’樱桃物候期参考罗克明等[11]的研究结果并结合当地气候确定。

1.2.3　生理指标测定　在甜樱桃果实整个发育期内，每隔7 d取不同组织样1次，共取6次。具体取样方法为：选取发育正常的带果柄果实30个及当年生新枝10根、结果枝和新生枝叶片各20片，置于冰壶中，立即带回实验室。一部分样品测鲜质量后装入信封，在烘箱中105 ℃杀青30 min后75 ℃烘干至质量恒定得其干质量，计算干鲜比。其余部分样品利用液氮速冻后放入超低温冰箱中保存，用于测定相关生理指标。全氮（total nitrogen，TN）含量采用凯氏定氮法测定，全碳（total carbon，TC）含量采用分光光度法测定，计算碳氮比；蔗糖（sucrose，Suc）含量、蔗糖合成酶分解方向（synthesis direction of sucrose synthase，SS-Ⅰ）活性、蔗糖合成酶合成方向（sucrose synthetase，SS-Ⅱ）活性、蔗糖磷酸合成酶（sucrose phosphate synthase，SPS）活性、可溶性酸性转化酶（soluble acid invertase，S-AI）活性、中性转化酶（neutral invertase，NI）活性采用相关的试剂盒（购于苏州科铭生物技术有限公司）测定。

1.3　数据分析

采用WPS Office、SPSS 19软件进行数据统计与分析，采用Origin 2021进行绘图，采用DPS进行通径分析。

2　结果与分析

2.1　果实及新梢生长特征

甜樱桃果实及新梢生长动态变化结果如图1所示。由图1可知，甜樱桃果实发育过程中，果实纵、横径生长呈“慢-快-慢”阶段性变化，可分为3个典型阶段：Ⅰ阶段为盛花后（后文简称花后）15～29 d，果实纵、横径生长速度缓慢；Ⅱ阶段为花后29～36 d，果实纵、横径快速膨大；Ⅲ阶段为花后36～50 d，果实纵、横径生长速度逐渐趋于稳定。甜樱桃果柄长度于花后15～22 d快速生长，随后生长基本停滞；果柄粗度在花后15～29 d快速增长，随后生长速度减慢。新梢粗度在果实全发育期呈持续增长趋势，而长度于花后22 d开始迅速生长，在花后43 d进入缓慢生长期。甜樱桃花后15～36 d，果实、果柄及新梢生长量均较大。

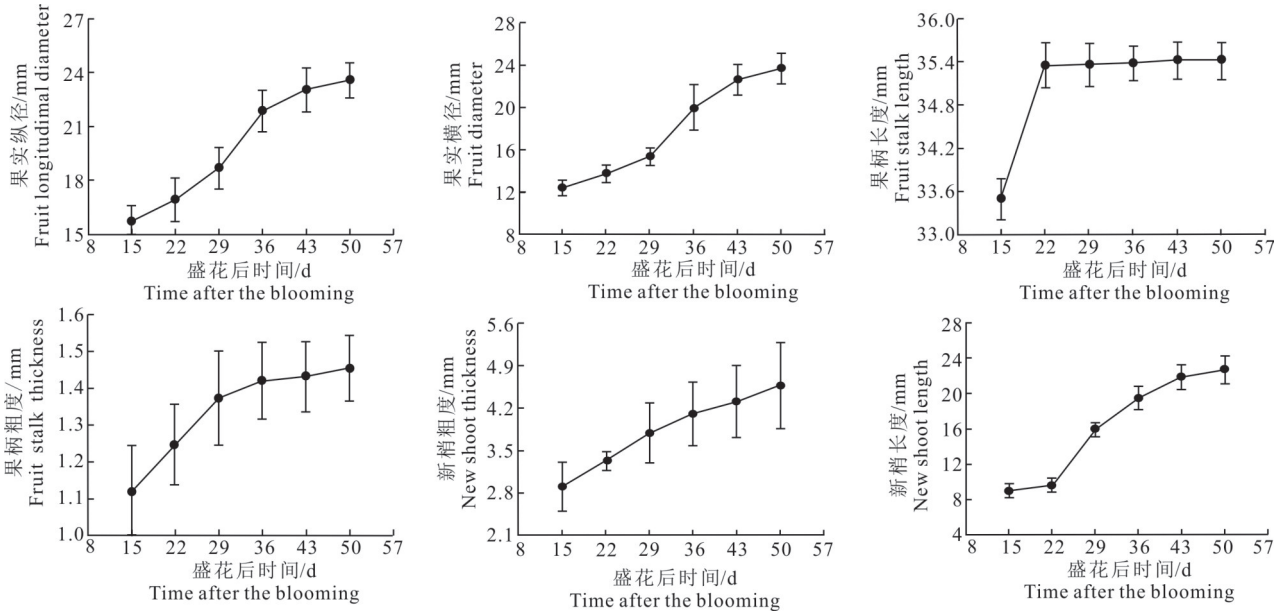


图1 甜樱桃果实及新梢生长动态变化

Fig. 1 Dynamic changes in the growth of sweet cherry fruit and new shoots

2.2 碳氮营养及干物质积累特征

由图2-A可知,在甜樱桃果实发育过程中,果柄、新梢叶片、结果枝叶片及新梢茎中TN含量变化较为一致,均呈下降趋势;而果实中TN含量呈先上升后下降的趋势,在花后29 d达到最高值;新梢叶片和结果枝叶片中TN含量在整个发育期明显高于其他3个器官。

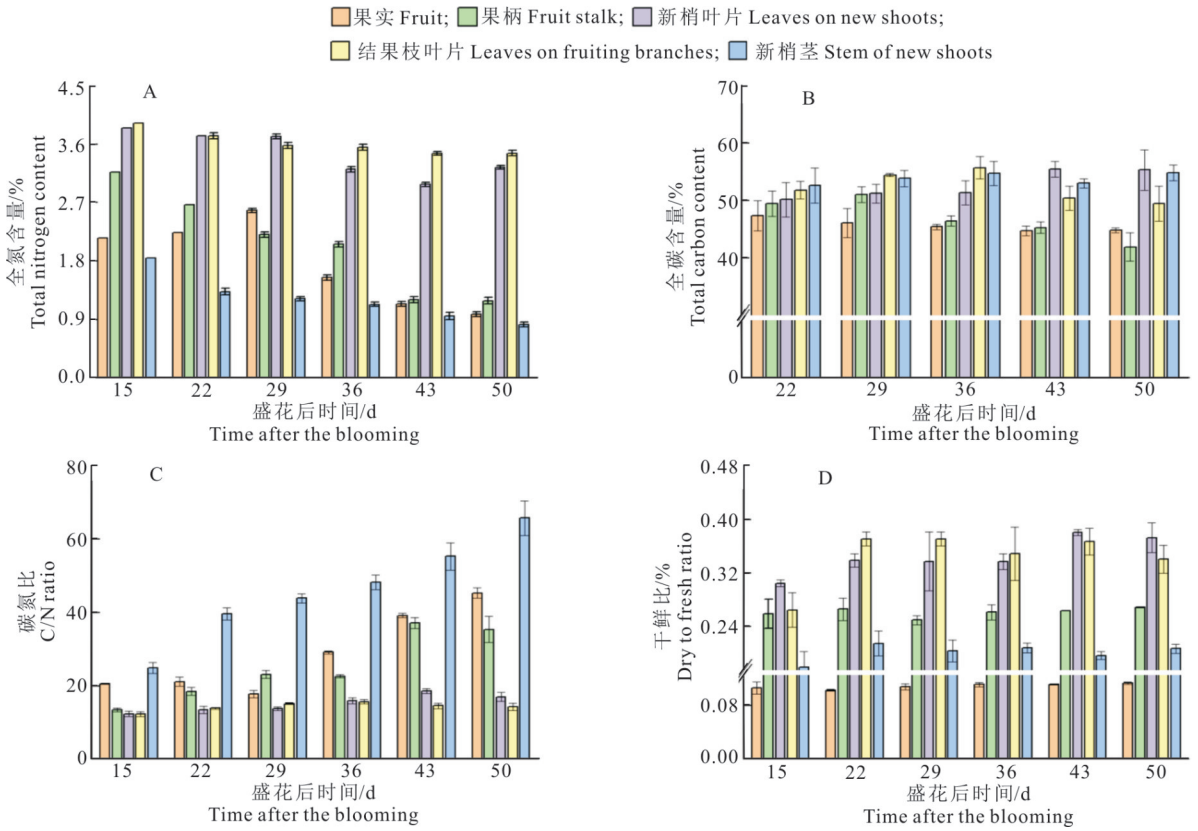


图2 甜樱桃果实及新梢碳氮含量及干物质积累动态变化

Fig. 2 Dynamic changes in carbon and nitrogen content and dry matter accumulation in sweet cherry fruits and new shoots

由图2-B可以看出,在整个果实发育期果柄、结果枝叶片和新梢茎中TC含量均呈先上升后下降的

趋势，其中果柄中 TC 含量在花后 29 d 达到最高，而结果枝叶片 TC 含量在花后 36 d 达到最高；果实 TC 含量在果实发育期总体呈下降趋势；新梢叶片 TC 含量在果实发育期一直呈增加趋势。

甜樱桃果实、果柄及新梢茎中 C/N 变化规律相似，总体呈升高趋势；结果枝叶片和新梢叶片 C/N 增加趋势不明显，且明显低于其他 3 个器官（图 2-C）。

在整个果实发育期，甜樱桃果实、果柄、新梢叶片、结果枝叶片及新梢茎的干鲜比变化趋势相似，均无明显变化，硬核期（22～29 d）干鲜比大小依次为结果枝叶片＞新梢叶片＞果柄＞新梢茎＞果实（图 2-D）。

2.3　蔗糖含量及相关代谢酶活性变化特征

随着甜樱桃果实发育进程的推进，果实中蔗糖含量呈明显的上升趋势；果柄中蔗糖含量虽呈上升趋势，但变化幅度不大；新梢叶片、结果枝叶片及新梢茎中蔗糖含量在整个果实生育期无明显的变化趋势，含量基本保持在 20～35 mg/g（图 3-A）。

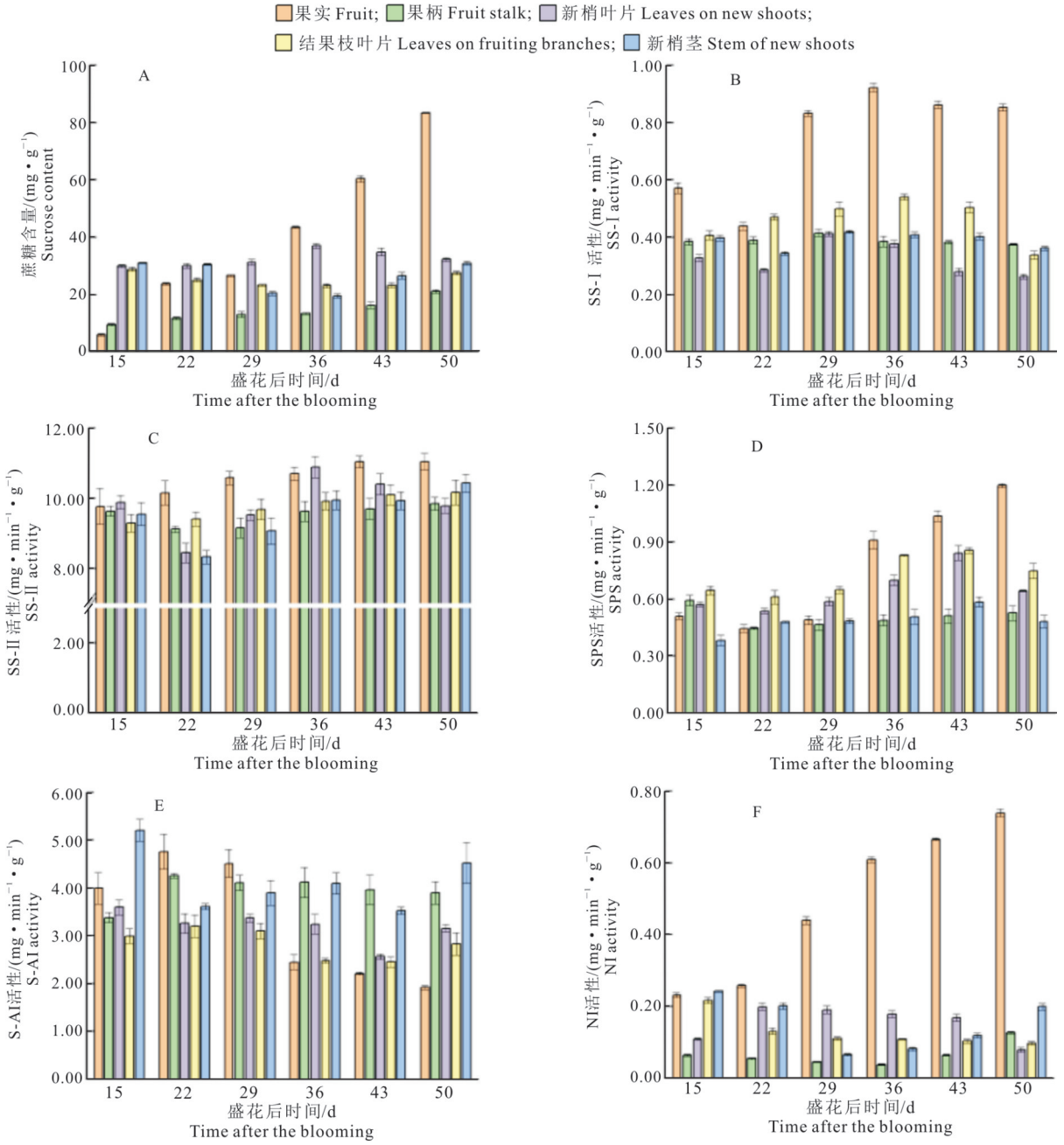


图 3　甜樱桃果实及新梢蔗糖含量及相关代谢酶活性变化

Fig. 3　Changes in sucrose content and related metabolic enzyme activity in sweet cherry fruit and new shoots

果实、新梢叶片和新梢茎中SS-Ⅰ活性整体变化基本一致,均呈先下降后上升再下降的变化趋势,最低值均出现在花后22 d;果柄和结果枝叶片中SS-Ⅰ活性呈先上升后下降的趋势,分别在花后29和36 d达到最大值(图3-B)。

果实和结果枝叶片中SS-Ⅱ活性呈上升趋势,均在花后22~36 d活性上升较快;果柄和新梢茎中SS-Ⅱ活性呈先下降后上升的趋势,均在花后22 d降至最低水平;新梢叶片SS-Ⅱ活性呈现先下降后上升再下降的变化趋势,在花后22 d达到最低值,在36 d达到最高值,在22~36 d SS-Ⅱ活性上升较快(图3-C)。

各器官SPS活性在整个时期表现出明显的差异,随着果实发育,整体呈升高趋势,但不同器官升高时期和增加幅度不同。果实和果柄中SPS活性变化呈现先下降后上升的趋势,均在花后22 d时达到最低值;新梢叶片和结果枝叶片中SPS活性呈先下降后上升再下降的趋势,均在花后22 d达到最低值,在花后43 d达到最高值(图3-D)。

由图3-E可知,果实生长发育过程中,果实和果柄S-AI活性呈先上升后下降的趋势,在花后22 d时达到最高值,果柄中S-AI活性在果实发育后期下降相对缓慢;新梢叶片中S-AI活性在花后43 d有明显下降,在其他时期变化不明显;结果枝叶片中S-AI活性呈先上升后下降再上升的趋势,在花后22 d达到最高值,在花后36 d达到最低值;新梢茎中S-AI活性呈先下降后上升再下降再上升的趋势,在花后43 d达到最低值。

果实中NI活性明显高于其他器官,且一直呈升高趋势,在花后22~36 d上升幅度较大;果柄中NI活性变化幅度不大;新梢叶片中NI活性呈先上升后下降的变化趋势,在花后22 d达到最大值;结果枝叶片中NI活性在果实发育过程中先降低后趋于平缓;新梢茎中NI活性呈先下降后上升的趋势,在花后29 d达到最低值(图3-F)。

2.4 果实发育过程中早期落果动态变化

'萨米脱'甜樱桃生理落果期为花后15~36 d,整个生理落果过程持续22 d,相对落果率峰值出现在花后22 d,此后进入缓慢落果期。甜樱桃在花后15 d开始落果,至花后22 d累计落果率高达52.08%,此时相对落果率最高(6.29 %/d),为甜樱桃的落果高峰。花后15~22 d为快速落果期,历时7 d,其间相对落果率和累计落果率均处于较高水平。在花后29~36 d,相对落果率保持在0.17~1.15 %/d,处于较低水平,且呈下降趋势。花后36 d累计落果率达53.32%,比花后22 d(42.77%)提高了19.79%,其间累计落果率以每周2.11%的平均速率增加,上升幅度小,因此花后29~36 d为甜樱桃的缓慢落果期,历时7 d。

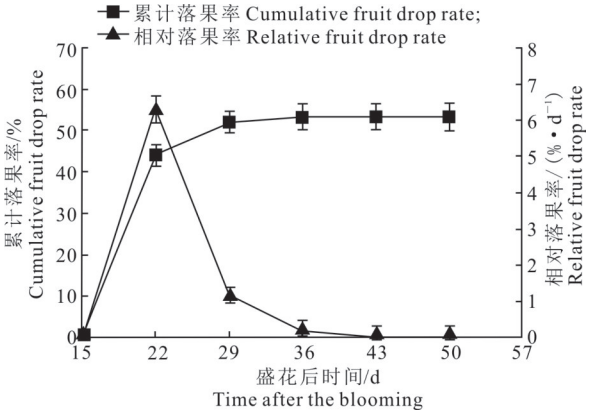
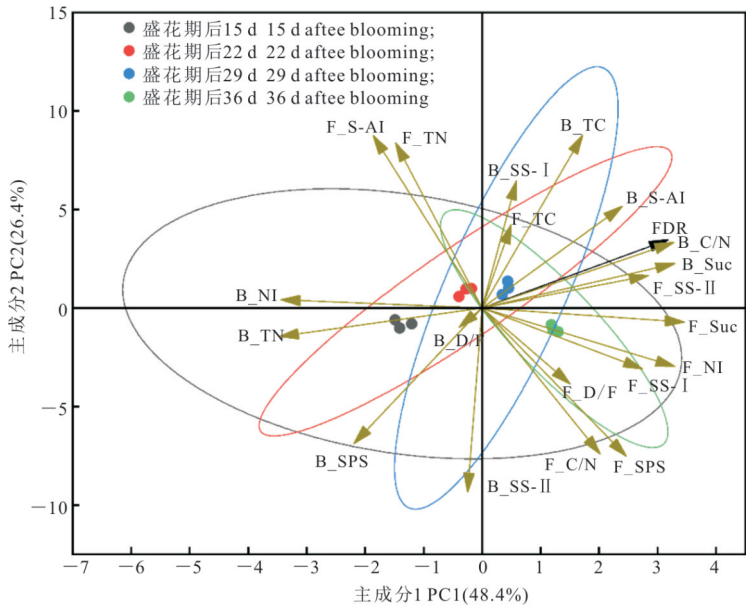


图4 甜樱桃果实脱落动态变化

Fig. 4 Dynamic changes in sweet cherry fruit drop

2.5 落果特征与碳氮营养含量及蔗糖代谢的关系

2.5.1 碳氮营养含量及蔗糖代谢与落果的PCA分析 采用PCA法分析果实碳氮营养含量及蔗糖代谢相关酶活性与落果的关系,结果如图5所示。通过分析协方差矩阵的特征值,发现2个主成分(PC1和PC2)占数据集总方差的74.5%,表明降维后的数据能够很好地表征原始数据。花后15和36 d置信椭圆主轴斜向左上方,表明其特征向量方向一致,说明花后36 d特征值在主要方向上与花后15 d未发生显著变化,但花后36 d椭圆较小,代表特征值较小。花后22和29 d的置信椭圆主轴斜向右上方,说明与花后15 d相比,其特征值发生了一定变化。花后22 d的置信椭圆主轴方向与花后29 d一致,说明特征值未发生显著变化。结果表明,果实不同发育时期累计落果率与果实和果柄中TC、TN、Suc含量,C/N、干鲜比及SS-Ⅰ、SS-Ⅱ、SPS、S-AI和NI的活性有明显的相关性,果柄中Suc、TC含量,C/N,SS-Ⅰ、S-AI活性及果实中Suc、TC含量,SS-Ⅰ、SS-Ⅱ、SPS、NI活性,C/N、D/F与累计落果率之间的夹角均为锐角,表明其间存在正相关关系,果柄D/F,TN含量,NI、SPS、SS-Ⅱ活性及果实中S-AI活性、TN含量与累计落果率间的夹角均为钝角,表明其间存在负相关关系。



FDR. 累计落果率；F_D/F. 果实干鲜比；F_TN. 果实 TN 含量；F_TC. 果实 TC 含量；F_C/N. 果实碳氮比；F_Suc. 果实蔗糖含量；F_SS-Ⅰ. 果实 SS-Ⅰ活性；F_SS-Ⅱ. 果实 SS-Ⅱ活性；F_SPS. 果实 SPS 活性；F_S-AI. 果实 S-AI 活性；F_NI. 果实 NI 活性；B_D/F. 果柄干鲜比；B_TN. 果柄 TN 含量；B_TC. 果柄 TC 含量；B_C/N. 果柄碳氮比；B_Suc. 果柄蔗糖含量；B_SS-Ⅰ. 果柄 SS-Ⅰ活性；B_SS-Ⅱ. 果柄 SS-Ⅱ活性；B_SPS. 果柄 SPS 活性；B_S-AI. 果柄 S-AI 活性；B_NI. 果柄 NI 活性。表 1 同。

FDR. Cumulative fruit drop rate; F_D/F. Fruit dry to fresh ratio; F_TN. Fruit total nitrogen content; F_TC. Fruit total carbon content; F_C/N. Fruit carbon nitrogen ratio; F_Suc. Fruit sucrose content; F_SS-Ⅰ. Fruit sucrose synthase (SS-Ⅰ) activity; F_SS-Ⅱ. Fruit sucrose synthase (SS-Ⅱ) activity; F_SPS. Fruit sucrose phosphate synthase activity; F_S-AI. Fruit soluble acid invertase activity; F_NI. Fruit neutral invertase activity; B_D/F. Fruit stalkt dry to fresh ratio; B_TN. Fruit stalk total nitrogen content; B_TC. Fruit stalk total carbon content; B_C/N. Fruit stalk carbon nitrogen ratio; B_Suc. Fruit stalk sucrose content; B_SS-Ⅰ. Fruit stalk sucrose synthase (SS-Ⅰ) activity; B_SS-Ⅱ. Fruit stalk sucrose synthase (SS-Ⅱ) activity; B_SPS. Fruit stalk sucrose phosphate synthase activity; B_S-AI. Fruit stalk soluble acid invertase activity; B_NI. Fruit stalk neutral invertase activity. The same as in Table 1.

图 5　甜樱桃落果率与生理指标的主成分分析

Fig. 5　Principal component analysis of fruit drop rate and physiological indicators in sweet cherries

2.5.2　碳氮营养含量及蔗糖代谢与落果的通径分析　影响甜樱桃落果的因素复杂多样，各因子既可直接影响落果，又可间接通过其他因子影响落果。为了更准确地找出影响落果的因子，对各因子进行通径分析，结果见表 1。由表 1 可知，果实 TN 含量通过果实 Suc 含量对累计落果率（Y）的间接作用最大，且为负效应（间接通径系数为－0.685），二者的相关系数达到－0.210。果实 Suc 含量对 Y 的作用主要是直接作用（直接通径系数为 1.288）。果实 SPS、NI 活性通过果实 Suc 含量对 Y 的间接作用最大，且均为正效应（间接通径系数为 0.955 和 1.158）。果实 S-AI 活性通过果实 Suc 含量对 Y 的间接作用最大，且为负向效应（间接通径系数为－0.742）。果柄 D/F、C/N、Suc 含量及 S-AI 活性均通过果实 Suc 含量对 Y 的间接作用最大，且均为正向效应。果柄 SS-Ⅰ活性通过果实 SPS 活性对 Y 的间接作用最大，且为正向效应。对直接通径系数和间接通径系数进行综合比较可知，果实蔗糖含量和果柄蔗糖含量变化对甜樱桃落果具有重要作用。

表 1　甜樱桃累计落果率与理化指标的通径分析

Table 1　Path analysis of accumulative fruit drop rate and physicochemical indicators of sweet cherries

因子 Factor	与 Y 相关系数 Correlation coefficient with Y	直接通径系数 Direct diameter coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient				
			F_TN	F_Suc	F_SPS	F_S-AI	F_NI
F_TN	－0.210	0.020		－0.685	0.601	－0.248	0.143
F_Suc	0.910	1.288	－0.011		－0.506	0.164	－0.239
F_SPS	0.710	－0.682	－0.017	0.955		0.275	－0.224
F_S-AI	－0.210	－0.285	0.017	－0.742	0.657		0.195
F_NI	0.690	－0.266	－0.011	1.158	－0.575	0.209	
B_D/F	0.020	0.005	－0.004	0.042	－0.029	0.014	0.027

表1(续) Table 1(continued)

因子 Factor	与Y相关系数 Correlation coefficient with Y	直接通径系数 Direct diameter coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient				
			F_TN	F_Suc	F_SPS	F_S-AI	F_NI
B_C/N	0.890	0.125	−0.002	1.100	−0.284	0.067	−0.216
B_Suc	0.910	0.057	−0.004	1.134	−0.333	0.092	−0.214
B_SS-Ⅰ	0.240	−0.031	0.011	0.092	0.223	−0.109	−0.030
B_S-AI	0.870	0.089	0.000	0.886	−0.111	−0.012	−0.108

因子 Factor	间接通径系数 Indirect path coefficient					合计 Total	决策系数 Decision coefficients
	B_D/F	B_C/N	B_Suc	B_SS-Ⅰ	B_S-AI		
F_TN	−0.001	−0.010	−0.011	−0.017	0.000	−0.228	−0.009
F_Suc	0.000	0.107	0.050	−0.002	0.061	−0.365	0.686
F_SPS	0.000	0.052	0.028	0.010	0.014	1.109	−1.434
F_S-AI	0.000	−0.029	−0.018	−0.012	0.004	0.054	0.038
F_NI	−0.001	0.102	0.045	−0.004	0.036	0.972	−0.438
B_D/F		−0.017	−0.011	−0.005	−0.005	0.017	0.000
B_C/N	−0.001		0.053	−0.014	0.063	0.769	0.207
B_Suc	−0.001	0.118		−0.007	0.063	0.853	0.100
B_SS-Ⅰ	0.001	0.057	0.012		0.013	0.259	−0.016
B_S-AI	0.000	0.088	0.040	−0.005		0.778	0.147

注:Y代表累计落果率。

Note: Y is accumulative fruit drop rate.

3 讨 论

3.1 果实及新梢生长特征

从花后15 d开始,甜樱桃果实发育分为3个阶段,其纵、横径呈慢-快-慢的"S"形生长趋势,与核果类果树规律一致[12]。果柄长度生长集中于硬核期前,粗度生长持续到硬核期结束。新梢生长与果实发育关系密切,前期竞争,后期协同。新梢快速生长在花后22~43 d,日增长量随后下降。果实第一次生长高峰期与新梢养分竞争激烈,依赖树体贮藏养分;中期竞争减弱,养分转向新叶光合产物;后期果实成熟、部分新梢停止生长,叶片光合有机物供果实膨大,此结果与前人对杏的研究结果[13]一致。

3.2 碳氮营养及干物质积累特征

植物生长中碳氮代谢动态直接影响光合产物合成转化、矿物质吸收及蛋白质合成等[14]。氮素集中于新生器官等活跃部位,是常见的生长限制因子[15]。本试验结果表明,不同生育期甜樱桃枝、叶、果实养分积累趋势不同。甜樱桃果实发育期,果柄、新梢叶片、结果枝叶片及新梢茎TN含量均下降,与严江勤等[16]的研究结果相似,这可能是新梢、叶片生长消耗氮素导致营养稀释的结果[17]。果实TC含量先上升后下降,花后29 d达最高,与前人对玛瑙红樱桃的研究结果[18]一致,可能与果实初期需大量矿质营养供细胞分裂有关。干物质积累是生物产量的基础,花后干物质的转运分配影响经济产量[19]。本研究中,果实发育期各器官干物质先增后降,但变化幅度较小,硬核期前后达最大,积累量依次为:新梢茎>果实>果柄>结果枝叶片。C/N是衡量光合产物分配及源库协调性的重要指标,本研究中,果实、果柄及新梢茎C/N逐渐升高,叶片C/N变化不明显。植物将超50%的氮分配给光合器官,以维持光合作用,导致各器官C/N出现差异[20]。

3.3 蔗糖含量及相关代谢酶变化特征

蔗糖代谢是糖积累与代谢的关键环节,相关酶(蔗糖转化酶、蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶等)活性是衡量库大小的重要生化指标[8]。本研究显示,甜樱桃果实蔗糖含量初期持续上升,花后22~29 d趋于稳定,之后显著增加;新梢茎、新梢叶片及结果枝叶片的蔗糖含量呈波动性变化,总体增幅不明显。花后15~22 d,营养器官(新梢叶、茎)蔗糖含量显著高于幼果组织(果实、果柄),在发育初期,幼果组织与营养器官作为强势库器官,会竞相消耗贮藏养分,在果实发育后期,叶片完成形态建成并转变为源器官开始生产养分,而果实仍保持强库活性,持续吸收营养,导致蔗糖含量升高[8]。吴孔杰等[21]研究发现,果实发育初期蔗糖分解酶占主导,膨大期合成酶活性显著增强。本研究中,甜樱桃果实、新梢叶和新梢茎中SS-Ⅰ活性均先下降后上升再下降,花后22 d达最低;果实NI活性花后15~22 d无明显变化,22 d后迅速增加。花后22 d之前,各器官SS-Ⅰ和NI活性差异不大,之后果实中二者活性远

高于其他器官，说明前期各器官蔗糖转化分解水平相当，存在养分竞争，后期随着叶片光合功能的建成，实现了由“库”向“源”的角色转变，而果实蔗糖转化分解能力继续增强[22]。果实中SS-Ⅱ活性呈上升趋势，各时期均高于其他器官。幼果期各器官SPS活性差异不大，29 d后果实、果柄及新梢叶中SPS活性快速增加，这与前人对扁桃的研究结果[8]相似，说明幼果期蔗糖代谢以转化分解为主。果实发育期，各器官S-AI活性变化趋势不同，果实中呈下降趋势，这有利于果实蔗糖的积累[22]。

3.4　落果率与碳氮营养含量及蔗糖代谢的关系

果树新梢生长会消耗大量碳素营养，在与幼果的竞争中占优，导致幼果因碳素营养胁迫而脱落[23]。本研究中，甜樱桃落果主要集中在花后36 d前，15～22 d快速增长并达到峰值，与尚磊等[24]对蜂糖李的研究结果相似。主成分分析显示，累计落果率与果实和果柄中TC、TN、Suc含量，C/N、干鲜比及SS-Ⅰ、SS-Ⅱ、SPS、S-AI和NI的活性有明显的相关性。通径分析结果表明，幼果期果实中Suc含量是影响落果的关键因素，果实TN含量及SPS、S-AI活性通过果实Suc含量间接影响落果。SPS活性为正效应，S-AI活性为负效应，说明幼果期蔗糖转化分解可为果实生长提供更多能量和原材料，利于形态构建[25]。果柄是物质传输与代谢调控的核心通道，其结构与果实发育直接相关，承担有机同化物及矿质营养转运功能。本研究发现，果柄中的D/F、C/N、Suc含量和S-AI活性通过果实Suc含量对落果率的间接作用最大，且均为正向效应。王一等[26]发现，荔枝相对坐果率高的品种果柄糖分水平明显更高。本研究中，甜樱桃落果期果柄蔗糖代谢呈分解趋势，表现为分解酶（SS-Ⅰ、S-AI）活性增强及水解产物积累，其代谢特征与落果动态显著相关，蔗糖分解代谢关键酶可能通过调控碳同化物分配参与果实脱落的调控[25]。综上，甜樱桃幼果脱落源于新梢等与幼果的库源竞争引发的蔗糖代谢变化，相关酶通过调控糖分分配间接影响幼果存续。

4　结　论

甜樱桃果实从花后15 d开始，其发育呈“S”形，果柄于花后29 d前快速生长。碳氮代谢协同调控器官发育，甜樱桃果实TN含量先上升后下降，花后29 d达峰值，其他器官TN含量持续下降；干鲜比仅在硬核期前叶片中有明显增加；果实、果柄及新梢茎C/N逐渐升高，叶片因要维持光合作用C/N变化不显著。蔗糖代谢呈阶段性变化特征，花后22 d前营养器官Suc含量高于果实（竞争贮藏养分），此后果实维持强库活性，蔗糖含量持续增加；幼果期SS-Ⅰ、NI活性较高，硬核期后SS-Ⅱ、SPS活性升高，S-AI活性下调，这有利于蔗糖积累。早期生理落果集中于花后15～36 d，22 d达峰值。果实蔗糖是调控落果的关键，果实及果柄中碳氮营养、蔗糖代谢酶通过影响果实蔗糖供应而间接影响落果。综上，甜樱桃早期落果与新梢-幼果营养竞争引发的蔗糖代谢动态相关，调控碳氮配比及蔗糖代谢关键酶可减少生理性落果。

[参考文献]

[1] 阮若昕，骆慧枫，张琛，等. 杭州地区不同需冷量甜樱桃品种休眠阶段花芽转录组分析[J]. 园艺学报，2023，50(6)：1187-1202.
RUAN R X，LUO H F，ZHANG C，et al. Transcriptome analysis of flower buds of sweet cherry cultivars with different chilling requirements during dormancy stages in Hangzhou[J]. Acta Horticulturae Sinica，2023，50(6)：1187-1202.

[2] 边卫东. 露地、温室大樱桃落花落果规律对比研究[J]. 河北职业技术师范学院学报，2002，16(1)：9-10.
BIAN W D. Comparative study of flower and fruit dropping of outdoor and greenhouse cherries[J]. Journal of Hebei Vocation-Technical Chnical Teachers College，2002，16(1)：9-10.

[3] BLANUSA T，ELSE M A，ATKINSON C J，et al. The regulation of sweet cherry fruit abscission by polar auxin transport[J]. Plant Growth Regulation，2005，45(3)：189-198.

[4] 关义新，林葆，凌碧莹. 光、氮及其互作对玉米幼苗叶片光合和碳、氮代谢的影响[J]. 作物学报，2000，26(6)：806-812.
GUAN Y X，LIN B，LING B Y. The interactive effects of growth light condition and nitrogen supply on maize（*Zea mays* L.）seedling photosynthetic traits and metabolism of carbon and nitrogen[J]. Acta Agronomica Sinica，2000，26(6)：806-812.

[5] 阮新民，施伏芝，罗志祥. 施氮对高产杂交水稻生育后期叶碳氮比与氮素吸收利用的影响[J]. 中国土壤与肥料，2011(2)：35-38.
RUAN X M，SHI F Z，LUO Z X. Effects of nitrogen application on the leaf of C/N and nitrogen uptake and utilization at later developmental stages in different high yield hybrid rice varieties[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China，2011(2)：35-38.

[6] BERÜTER J，DROZ P. Studies on locating the signal for fruit abscission in the apple tree[J]. Scientia Horticulturae，1991，46(3/4)：201-214.

[7] NZIMA M D S，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]. Journal of the American Society for Horticultural Science，1999，124(1)：52-60.

[8] 郭春苗,杨波,木巴热克·阿尤普,等. 扁桃生理落果期不同组织蔗糖代谢动态特征及与落果的关系[J]. 植物生理学报,2020,56(2):317-326.
GUO C M, YANG B, MUBAREKE·Ayoupu, et al. The sucrose metabolism dynamics in different tissues of almond during the physiological fruit drop and its relations with fruit drop[J]. Plant Physiology Journal,2020,56(2):317-326.

[9] SADDHE A A, MANUKA R, PENNA S. Plant sugars: homeostasis and transport under abiotic stress in plants[J]. Physiologia Plantarum,2021,171(4):739-755.

[10] WANG Y C, LI T L, MENG H Y, et al. Optimal and spatial analysis of hormones, degrading enzymes and isozyme profiles in tomato pedicel explants during ethylene-induced abscission [J]. Plant Growth Regulation,2005,46(2):97-107.

[11] 罗克明,穆雪,李荣飞,等. 16个大樱桃品种在贵阳地区的引种试验[J]. 中国南方果树,2023,52(5):180-183.
LUO K M, MU X, LI R F, et al. Introduction of sixteen sweet cherry cultivars[J]. South China Fruits,2023,52(5):180-183.

[12] 雷银慧,李雯雯,周涛,等. 不同生育期杏果实动态及黄酮醇含量变化[J]. 新疆农业大学学报,2022,45(6):457-461.
LEI Y H, LI W W, ZHOU T, et al. Changes in fruit dynamics and flavonol content of apricots at different fertility stages[J]. Journal of Xinjiang Agricultural University, 2022, 45(6): 457-461.

[13] 刘志琨,王端,景晨娟,等. 极早熟杏新品系SN14-6-17E新梢与果实生长发育动态研究[J]. 湖北农业科学,2022,61(9):92-94,145.
LIU Z K, WANG D, JING C J, et al. Study on dynamics of shoots and fruits growth and development of a very early-maturing apricot strain SN14-6-17E[J]. Hubei Agricultural Sciences,2022,61(9):92-94,145.

[14] 宁宇,邓惠惠,李清明,等. 红蓝光质对芹菜碳氮代谢及其关键酶活性的影响[J]. 植物生理学报,2015,51(1):112-118.
NING Y, DENG H H, LI Q M, et al. Effects of red and blue light quality on the metabolites and key enzyme activities of carbon-nitrogen metabolism in celery [J]. Plant Physiology Journal,2015,51(1):112-118.

[15] 武蓓,何丽娟,罗瑞,等. 老芒麦体内碳氮分配对氮素添加的响应研究[J]. 草原与草坪,2019,39(6):19-25.
WU B, HE L J, LUO R, et al. Study on the response of carbon and nitrogen partitioning to nitrogen addition in *Elymus sibiricus*[J]. Grassland and Turf,2019,39(6):19-25.

[16] 严江勤,曹永庆,姚小华,等. 油茶春梢发育期叶片和果实中氮磷钾元素的动态变化[J]. 中南林业科技大学学报,2016,36(2):50-55.
YAN J Q, CAO Y Q, YAO X H, et al. Changes of nitrogen, phosphorous, potassium contents in leaves and fruits during spring shoots development phase of oil-tea *Camellia*[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2016,36(2):50-55.

[17] JARRELL W M, BEVERLY R B. The dilution effect in plant nutrition studies[J]. Advances in Agronomy,1981,34:197-224.

[18] 江旭升,宋莎,解璞,等. '玛瑙红'樱桃胚败育果实与正常果实内源激素和矿质元素变化比较[J]. 种子,2024,43(12):19-26.
JIANG X S, SONG S, XIE P, et al. Comparison of changes in endogenous hormones and mineral elements between embryo abortion of *Prunus* pseudoceresrs 'Manaohong' and normal fruits[J]. Seed,2024,43(12):19-26.

[19] 王燕武,廖道龙,刘子凡,等. 樱桃番茄不同生长阶段各器官干物质积累动态及分配规律[J]. 热带农业科学,2021,41(9):56-60.
WANG Y W, LIAO D L, LIU Z F, et al. Dry matter accumulation dynamics and distribution of cherry tomato in different growth stages [J]. Chinese Journal of Tropical Agriculture, 2021,41(9):56-60.

[20] SAIBO N J M, LOURENÇO T, OLIVEIRA M M. Transcription factors and regulation of photosynthetic and related metabolism under environmental stresses [J]. Annals of Botany,2009,103(4):609-623.

[21] 吴孔杰,胡承孝,谭启玲,等. 柑橘果实糖积累特征及蔗糖转运机制研究进展[J]. 园艺学报,2022,49(12):2543-2558.
WU K J, HU C X, TAN Q L, et al. Research advanced on character of sugar accumulation and mechanism of sucrose transport in *Citrus* fruit[J]. Acta Horticulturae Sinica,2022,49(12):2543-2558.

[22] 郭春苗,杨波,木巴热克·阿尤普,等. 扁桃酸性转化酶在生理落果期的特征分析及与落果的关系[J]. 分子植物育种,2019,17(14):4785-4790.
GUO C M, YANG B, MUBAREKE·Ayoupu, et al. Characteristics of acid invertase(AcAI) and its relationship with fruit drop during the physiological fruit drop of almond[J]. Molecular Plant Breeding,2019,17(14):4785-4790.

[23] MCFADYEN L M, ROBERTSON D, SEDGLEY 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):993-1001.

[24] 尚磊,高倩,李悦,等. 蜂糖李果实内源激素含量与其生理落果的关系[J]. 南方农业学报,2022,53(11):3184-3191.
SHANG L, GAO Q, LI Y, et al. Relationship between endogenous hormone content and physiological fruit drop of Fengtang plum[J]. Journal of Southern Agriculture,2022,53(11):3184-3191.

[25] 杨为海,陆超忠,向沛锦. 糖代谢与信号调控果实脱落的研究进展[J]. 江苏农业科学,2022,50(1):14-19.
YANG W H, LU C Z, XIANG P J. Research progress on glucose metabolism and signal regulation of fruit abscission [J]. Jiangsu Agricultural Sciences,2022,50(1):14-19.

[26] 王一. 糖代谢影响荔枝果柄发育和果实脱落的机制研究[D]. 广州:华南农业大学,2021.
WANG Y. Roles of sugar level and sugar metabolism in the pedicel development and fruit abscission of litchi[D]. Guangzhou: South China Agricultural University,2021.

(责任编辑:马秋明)