植物营养与肥料学报 2015,21(3):800-806 doi: 10.11674/zwyf.2015.0328
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer http://www.plantnutrifert.org

不同施氮水平苹果矮化中间砧幼树光合产物的周年分配利用

李 晶, 姜远茂*, 魏绍冲, 葛顺峰, 李洪娜, 门永阁, 周 乐
(山东农业大学园艺科学与工程学院/作物生物学国家重点实验室,山东泰安 271018)

摘要:【目的】光合产物在树体内的利用、分配状况直接影响着果树的产量形成,是果树优质、丰产、稳产的重要因素。氮肥的不合理施用易导致树体 C/N 失衡,造成树体旺长或早衰,直接影响果树的产量、品质形成。因此,研究矮化中间砧苹果在不同氮水平下的光合产物利用、分配特性,为合理协调光合产物在树体内的利用、分配以保证果树稳健生长又及时成花结果打下理论基础。**【方法】**以生产上最常用的 2 年生烟富 3/M_{26}/平邑甜茶幼树为试材进行盆栽试验。设置不施氮肥(N_0)、适宜施氮肥(N_{100})和过量施氮肥(N_{200}) 3 个氮素水平,分别于春梢生长期、春梢停长期、秋梢生长期进行^{13}C 标记,标记 72 h 后取样,整株解析为叶、一年生枝条、主干、中间砧、根系,测定了其^{13}C 丰度,玉米素核苷(ZR),脱落酸(ABA),可溶性淀粉含量,并测定了叶面积和叶绿素含量。**【结果】**与 N_0 相比,不同物候期适宜施氮肥(N_{100})和过量施氮肥(N_{200})处理均显著促进树体生物量的增加,提高叶片面积和叶绿素含量,N_{100}处理对树体生长的促进作用随着氮肥施入时间的延长逐渐显现。春梢生长期和春梢停长期,N_{100}处理细根生长量最高,其次是 N_{200}处理,N_0 处理最低;至秋梢生长期,N_0 处理细根生物量迅速升高至最高且显著高于 N_{200}处理。N_0 处理在不同生长期叶片淀粉含量均显著高于 N_{100}和 N_{200}处理。氮肥施入初期,叶片 ZR 含量为 $N_{200} > N_{100} > N_0$,施肥 30 天后,N_{100}处理叶片仍保持较高的 ZR 含量,但 N_{200}处理 ZR 含量显著下降。氮肥施入初期各处理 ABA 含量无显著差异,随着生育期延长差异性逐渐显著,施肥后 30 天,N_0 处理的叶片 ABA 含量达到最高并保持较高水平至生长后期。不同施氮处理树体根冠比和光合产物分配规律在不同生长期差异显著。氮肥施入至春梢生长期,N_{100}和 N_{200}处理根系^{13}C 分配率分别是 N_0 处理的 285.35% 和 217.98%,而 N_0 处理树体会将更多的光合产物用于地上部生长;至春梢停长期 N_{100}和 N_{200}处理仍保持较高根冠比和根系^{13}C 分配率;至秋梢生长期,N_0 处理根系光合产物分配率升高,而 N_{100}和 N_{200}处理根系^{13}C 分配率分别降低至 N_0 处理根系^{13}C 分配率的 71.98% 和 41.26%,表明生长后期 N_0 处理生长中心逐渐向根系转移。**【结论】**施氮水平对苹果矮化中间砧幼树生长及光合产物利用方式和分配规律的显著影响与玉米素核苷和脱落酸的合成变化密切相关。施氮通过促进 ZR 大量合成显著促使光合产物向根系大量分配,周年尺度上表现为树体根冠比和根系生物量显著升高,树体地上部快速生长。整个生长期内低氮条件下树体光合产物转化为淀粉在叶片中大量贮存是由 ABA 的合成差异所造成。

关键词: 矮化苹果砧木; 氮肥水平; 光合产物; 利用分配
中图分类号: S661.1; S606+.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-505X(2015)03-0800-07

Annual utilization and allocation of urea-^{13}C by *M. hupehensis* Rehd. under different N rates

LI Jing, JIANG Yuan-mao*, WEI Shao-chong, GE Shun-feng, LI Hong-na, MEN Yong-ge, ZHOU Le
(*State Key Laboratory of Crop Biology, College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China*)

Abstract:【Objectives】 Unreasonable use of nitrogen often causes imbalance of C/N, excessive vegetative growth, premature senescence of apple trees and decreases the yield and fruit quality as a result. Utilization and allocation

收稿日期: 2013-10-08 **接受日期:** 2014-07-17 **网络出版日期:** 2015-04-21
基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项(CARS-28);公益性行业(农业)科研专项(201103003);山东省农业重大应用创新课题(201009)资助。
作者简介: 李晶(1983—),女,山东济宁人,博士,主要从事果树营养生理研究。E-mail:heavenlyking1010@163.com
* 通信作者 Tel: 0538-8249778, E-mail:ymjiang@sdau.edu.cn

characteristics of photosynthates under different nitrogen application levels should be studied to ensure steady growth and fruiting of apple trees. 【**Methods**】A pot experiment was conducted with two-year-old *M. hupehensis* Rehd. (Yan Fu3/M_{26}) seedlings as test materials. Urea was labeled with ^{13}C and applied in three levels of N 0, 100 and 200 kg/hm^2. The plants were sampled after 72 h of ^{13}C labeling and then divided into roots, branches, interstocks, new shoots and leaves, then dried, grinded and weighed. The abundance of ^{13}C, the ZR (trans-Zeatin-riboside) and ABA (abscisic acid) contents, the soluble starch, leaf area and chlorophyll contents were determined. 【**Results**】Compared in the N_0 treatment, both the rational application rate of nitrogen fertilizer (N_{100}) and overuse rate (N_{200}) promote the tree biomass, the area and chlorophyll contents of leaves, the promoting effect of N_{100} is gradually appeared with the growth stages. At the spring shoot growing stage (SSG) and spring shoot stop growing stage (SSS), the number of fine root in N_{100} treatment is the highest, followed by N_{200} and N_0 treatments successively; at the autumn shoot growing stage (ASG), the fine roots of the N_0 treatment are increased significantly to the highest. The leaf starch content of the N_0 treatment is higher than those of the N_{100} and N_{200} treatments at all the growing stages. At the early stage of nitrogen application, the ZR contents of leaves are in order of $N_{200} > N_{100} > N_0$, gradually, the ZR content of the N_{200} treatment is decreased significantly. In comparison, no significant differences are found on the ABA contents among the treatments at the early fertilization stage, and the ABA content of the N_0 treatment is increased and maintains at high level until the late growing stage. Significant differences can be seen in the root to shoot ratio and photosynthate partition among different nitrogen treatments at different growing stages. The root ^{13}C partitions in the N_{100} and N_{200} treatments are significantly increased to 285.35% and 217.98% (compared with the N_0 treatment) at the spring shoot growing stage, more is distributed to the aboveground in the N_0 treatment. At the stage of autumn shoot growing, the distribution of photosynthate to roots in the N_0 treatment is improved, while those in the N_{100} and N_{200} treatments are decreased to 71.98% and 41.26% of the N_0 treatment. 【**Conclusions**】The impact on the growth and the photosynthate partition under different nitrogen levels is closely related to the synthesis of ZR and ABA. The nitrogen application significantly improves the partition of photosynthate in roots by large amount syntheses of ZR, and the root to shoot ratio and root biomass are significantly increased at the long time scales. More photosynthates convert into starch under the no nitrogen treatment during the growing stage is caused by ABA synthetic differences.

Key words: apple interstock; N fertilization; photosynthate; utilization; distribution

目前我国苹果生产上由于施肥不合理,所谓的高产园也常因缺素或肥料施用不平衡,存在产量不稳定、果品质量差的问题[1]。氮素营养与树体营养生长关系密切,碳水化合物在地上部累积是花芽分化的基础,直接影响着果树的产量、品质形成。栽培过程中氮素偏少树体 C/N 较高,利于从营养生长向生殖生长转化,但生长缓慢,落花落果严重,树体早衰;过量施氮易引起地上部过旺生长,C/N 失调,营养生长与生殖生长争夺养分,落花落果严重[2]。氮肥不足和超量并存等问题[3]导致树体 C/N 失衡直接影响着果实产量和品质形成,如何通过合理施肥既保证树体稳健生长又及时成花结果是苹果栽培管理的核心。目前对矮砧苹果的碳氮特性研究较少,关于苹果矮化中间砧在不同氮水平下光合产物的年周期利用、分配规律研究尚未见报道。本研究以 2 年生烟富 3/M_{26}/平邑甜茶幼树为试材,采用^{13}C 同位素示踪法研究不同施氮水平对苹果矮化中间砧幼树生长及光合产物利用、分配规律的影响,以明确苹果矮化中间砧幼树在不同施氮水平下不同生长期对光合产物的利用及分配规律,以期通过氮肥施用量对树体生长节奏加以调节,维持树体 C/N 平衡,协调营养生长与生殖生长,在早果丰产的基础上保持优质稳产,为苹果矮化中间砧高产优质栽培配套技术提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验设计

试验于 2011 年在山东农业大学园艺试验站进行。试材为定植在园艺试验站的 2 年生烟富 3/M26/平邑甜茶,不同处理间设置隔离树。供试土壤为粘质壤土,有机质 10.13 g/kg、碱解氮 76.63 mg/kg、速效磷 27.28 mg/kg、速效钾 184.99

mg/kg、硝态氮37.95 mg/kg、铵态氮16.17 mg/kg、pH 6.7。于2011年4月15日各选取9株生长势基本一致、无病虫害的植株,试验设氮(N)施用量:0、100、200 kg/hm^2(以下简称N_0、N_{100}、N_{200})三个水平。施肥后立即浇水,进行常规管理,各处理生长条件和其他栽培管理保持一致。分别于2011年6月1日(春梢生长期)、7月1日(春梢停长期)、8月15日(秋梢生长期)进行^{13}C标记,72 h后破坏性采样。各处理均取3株,单株重复3次。

1.2 取样与测定

玉米素核苷(ZR)和脱落酸(ABA)含量的测定采用酶联吸附免疫测定法(ELISA)[4],ELISA试剂盒由中国农业大学提供,在中国农业大学进行。可溶性淀粉的测定采用蒽酮法[5]。叶面积采用手持式YMJ-B活体叶面积仪测定。叶绿素含量采用SPAD502叶绿素仪测定。^{13}C标记72 h后取样,整株解析为叶、一年生枝条、主干、中间砧、根系。样品按清水→洗涤剂→清水→1%盐酸→3次去离子水顺序冲洗后,80℃下烘干至恒重,粉碎后过0.25 mm筛,混匀后装袋备用,^{13}C丰度在DELTA^{plus} XP型质谱仪中测定。

1.3 计算及统计方法

^{13}C计算公式为[6-7]:

$$Atom\%\ ^{13}C = (\delta^{13}C + 1000) \times R_{PBD} / [(\delta^{13}C + 1000) \times R_{PBD} + 1000] \times 100$$

式中:Atom%为^{13}C丰度;R_{PDB}为碳同位素的标准比值,$R_{PDB}=0.0112372$。

$$Ci = 干物重(g) \times C\%$$

式中:Ci为各器官所含的碳量。

$$^{13}C_i(mg) = Ci \times [(Atom^{13}C\%)_{标记丰度} - (Atom\ ^{13}C\%)_{自然丰度}] \times 1000$$

式中:Ci为各器官所含的碳量;$^{13}C_i$为各器官^{13}C量。

$$^{13}C_i\% = {}^{13}C_i / {}^{13}C_{净吸收} \times 100$$

式中:$^{13}C_i$%为该器官的^{13}C量占树体净吸收^{13}C量的百分比。

所有数据均采用DPS 7.05软件进行单因素方差分析,LSD法进行差异显著性比较,应用Microsoft Excel 2003进行图表绘制。

2 结果与分析

2.1 施氮水平对树体生长的影响

氮肥施入至春梢生长期,施氮肥增加树体生物量,但不同处理间差异不显著;至春梢停长期,N_{100}和N_{200}处理对树体生长的促进作用逐渐显著,N_{100}处理(196.2 g)和N_{200}处理(209.8 g)树体生物量显著升高至N_0处理(151.63 g)的125.2%和133.8%,但二者之间无显著性差异;至秋梢生长期,N_{100}处理(351.4 g)和N_{200}处理(323.0 g)仍保持较高树体生物量,分别为N_0处理的144.0%和132.3%,二者之间虽无显著性差异,但N_{100}处理对树体生长的促进作用随着氮肥施入时间的延长逐渐显现(图1)。

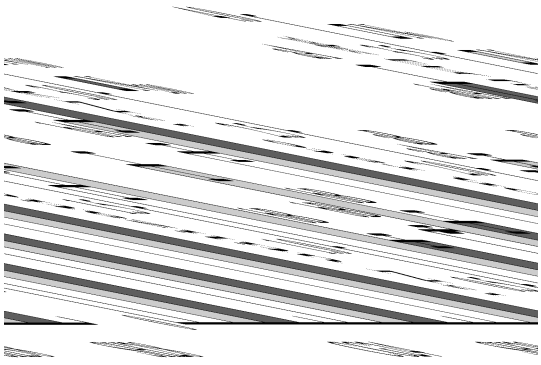

图1 施氮水平对树体生长的影响

Fig. 1 Effects of different N rates on growth vigor

[注(Note):SSG—春梢生长期 Spring shoot growing stage;SSS—春梢停止生长期 Spring shoot stop growing;ASG—秋梢生长期 Autumn shoot growing stage;图中不同字母表示同一时期处理间差异达到5%显著水平 Different letters above the bars mean significant differences at the same stage at the 5% level.]

2.2 施氮水平对根系生长的影响

图2可见,施氮水平对苹果幼树细根生长影响显著。春梢生长期和春梢停长期,不同施氮处理树体细根生物量差异显著,N_{100}处理细根生长量最高,其次是N_{200}处理,N_0处理最低,表明氮肥施入在较长时间内对细根生长量的增加有一定促进作用,且N_{100}施氮水平相对于N_{200}处理更利于细根生长。至秋梢生长期,N_0处理细根生物量迅速升高至最高且显著高于N_{200}处理,与N_{100}处理无显著差异。施氮水平对根冠比年周期变化趋势无影响(图3),均表现为随着生长期的延长根冠比逐渐降低,施氮水平只改变不同生长期根冠比大小。氮肥施入初期,N_{100}和N_{200}施氮肥处理至春梢生长期根冠比显著升高至N_0处理的119.04%和119.66%,表明施氮可促进根系快速生长,表现为根冠比的快速提高。随着氮肥施入时间和生长期的延长,至春梢停长期各处理根冠比逐渐降低,但N_{100}和N_{200}施氮处理根冠比仍显著高于N_0,表明N_{100}和N_{200}氮水平对根系生

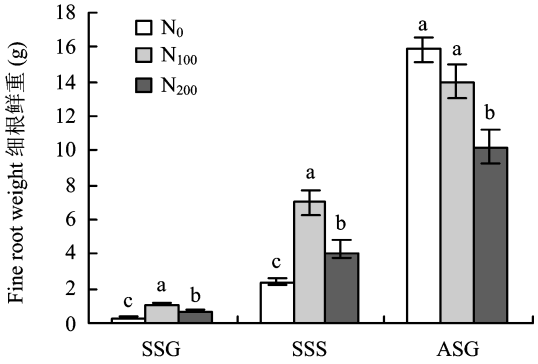

图 2　施氮水平对细根生长的影响

Fig. 2　Effects of different N rates on fine roots growth

[注(Note): SSG—春梢生长期 Spring shoot growing, SSS—春梢停止生长期 Spring shoot stop growing; ASG—秋梢生长期 Autumn shoot growing. 柱上不同字母表示同一时期处理间差异达到5%显著水平 Different letters above the bars mean significant differences at the same stage at the 5% level.]

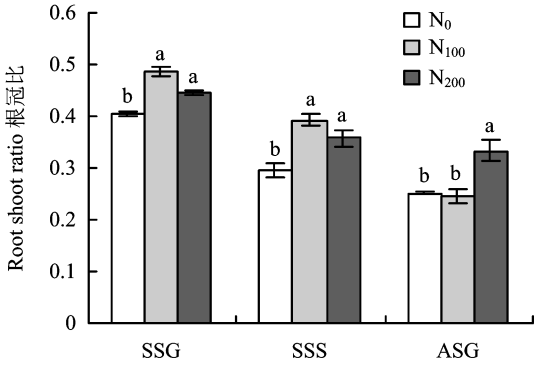

图 3　施氮水平对根冠比的影响

Fig. 3　Effects of different N rates on root to shoot ratio

[注(Note): SSG—春梢生长期 Spring shoot growing, SSS—春梢停止生长期 Spring shoot stop growing; ASG—秋梢生长期 Autumn shoot growing. 柱上不同字母表示同一时期处理间差异达到5%显著水平 Different letters above the bars mean significant differences at the same stage at the 5% level.]

长的促进作用仍显著高于 N_0。至秋梢生长期,随着 N_{100} 处理地上部快速生长,根冠比则持续降低至与 N_0 无显著差异。

2.3　施氮水平对叶片内源激素含量的影响

施氮对树体 ZR 含量影响显著(图 4)。氮肥施入至第 3 天,叶片 ZR 含量为 $N_{200} > N_{100} > N_0$;生长期延长至施肥 30 天,N_{100} 处理叶片仍保持较高的 ZR 含量,且显著高于 N_{200} 和 N_0 处理;至施肥 60 天,不同施氮处理叶片 ZR 含量差异性逐渐降低,仍表现为 $N_{100} > N_{200} > N_0$;至施肥 90 天,各处理叶片的 ZR 含量无显著差异。氮肥施入初期各处理 ABA 含量无显著差异,随着氮肥施入时间的延长差异性逐渐显著(图 5)。至施肥后 30 天,N_0 处理的叶片 ABA 含量呈现升高趋势并保持较高水平至生长后期。施肥 30 天 N_{100} 和 N_{200} 处理的叶片 ABA 含量显著低于 N_0,且两者间无显著差异,至施肥 60 天仍表现为 $N_0 > N_{200} > N_{100}$。施肥时间延长至 90 天,叶片 ABA 含量改变为 $N_0 > N_{100} > N_{200}$。

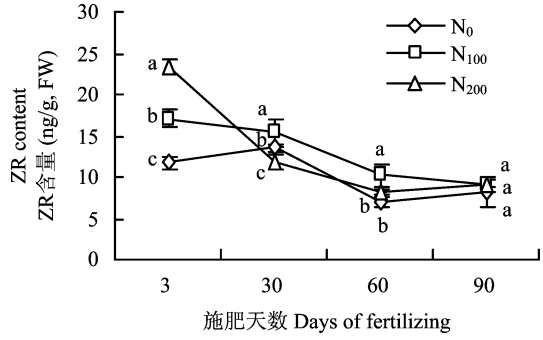

图 4　施氮水平对叶片玉米素核苷 ZR 含量的影响

Fig. 4　Effects of different N rates on ZR contents in leaves

[注(Note): 图中不同字母表示不同处理间在 $P<0.05$ 水平差异显著 Different letters indicate a significant difference among treatments ($P<0.05$).]

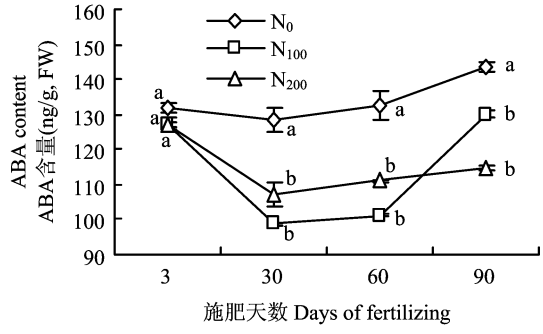

图 5　施氮水平对叶片脱落酸 ABA 含量的影响

Fig. 5　Effects of different N rates on ABA contents in leaves

[注(Note): 图中不同字母表示不同处理间在 $P<0.05$ 水平差异显著 Different letters indicate a significant difference among treatments ($P<0.05$).]

2.4　施氮水平对叶片生长的影响

施氮水平对叶片生长影响显著。表 1 可见,至秋梢生长期,N_{100} 和 N_{200} 处理叶面积分别为 32.33 cm^2 和 31.54 cm^2,均显著高于 N_0 处理(26.73 cm^2),表明施氮利于叶面积的显著提高,但 N_{100} 和 N_{200} 处理的叶片面积差异不显著。氮作为叶绿素的

组成成分,氮供应浓度与叶绿素含量密切相关。本次试验叶绿素含量(叶片SPAD值)在各物候期均表现为 $N_{200} > N_{100} > N_0$,以春梢停长期不同施氮处理间差异性最为显著,表明施氮利于叶绿素含量的提高,但随着施氮量的增加,对叶绿素含量的促进作用也逐渐降低。淀粉是多数植物非结构性碳水化合物的主要贮存形式,作为能量的主要贮存物质对植物的生长发育具有重要作用。氮肥施入至春梢生长期,不同施氮处理叶片淀粉含量差异性最为显著,N_0 处理叶片淀粉含量分别为 N_{100} 和 N_{200} 处理的174.9%和152.3%;随着生长期延长至春梢停长期,不同施氮处理叶片淀粉含量差异程度逐渐降低,但 N_0 处理叶片淀粉含量仍是 N_{100} 和 N_{200} 处理的122.8%和148.4%;至秋梢生长期,不同施氮处理叶片淀粉含量的差异程度降低,但 N_0 处理叶片仍表现为较高的淀粉含量,为 N_{100} 和 N_{200} 处理的112.4%和121.9%,表明 N_0 处理更多的光合产物转化为淀粉进行贮藏。

表1 施氮水平对叶片生长的影响

Table 1 Effects of different N rates on leaf growth

项目 Item	叶片生长 Leaf growth	N_0	N_{100}	N_{200}
叶面积 Leaf area(cm^2)	秋梢生长期 Autumn shoot growing	26.73 ±0.52 b	32.33 ±0.63 a	31.54 ±0.24 a
叶绿素含量 Chlorophyll content	春梢生长期 Spring shoot growing	42.43 ±0.47 b	45.44 ±0.30 a	46.35 ±0.26 a
	春梢停止生长期 Spring shoot stop growing	53.50 ±0.58 c	56.98 ±0.41 b	58.76 ±0.53 a
	秋梢生长期 Autumn shoot growing	56.50 ±0.45 b	58.99 ±0.26 a	60.14 ±0.50 a
淀粉含量 Starch content (mg/g, FW)	春梢生长期 Spring shoot growing	4.60 ±0.28 a	2.63 ±0.11 b	3.02 ±0.24 b
	春梢停止生长期 Spring shoot stop growing	3.71 ±0.13 a	3.02 ±0.05 b	2.50 ±0.06 b
	秋梢生长期 Autumn shoot growing	3.17 ±0.04 a	2.82 ±0.07 b	2.60 ±0.12 b

注(Note):同行不同小写字母表示处理间差异为5%显著水平($n=3$) Different letters mean significant differences among the treatments at the same stage at the 5% level.

2.5 施氮水平对年周期^{13}C分配率的影响

^{13}C同化产物分配到各个器官的比率与其竞争能力有关,竞争能力指代谢及生长旺盛部位从标记叶片中吸取^{13}C的能力[7]。施氮水平对不同生长期光合产物在树体内的分配影响显著(表2)。春梢生长期至秋梢生长期,N_0 处理地上部^{13}C分配率先高后低,根系^{13}C分配率至生长后期显著增高;N_{100} 和 N_{200} 处理则表现为地上部光合产物分配率的逐渐增强和根系光合产物分配率的逐渐降低。

氮肥施入至春梢生长期,低氮 N_0 处理根系的^{13}C分配率仅为10.40%,而 N_{100} 和 N_{200} 处理的根系^{13}C分配率分别升高至 N_0 处理的285.35%和217.98%,表明施氮可促进根系光合产物分配率的快速提高,利于光合产物向根系的快速转运,且 N_{100} 施氮水平对根系光合产物分配率的促进作用较 N_{200} 更为显著,低氮条件下春梢生长期树体会将更多的光合产物用于地上部生长。至春梢停长期,随着地上部旺盛生长,地上部光合产物分配率增高至81.36%,根系光合产物分配率(9.44%)仍显著低于 N_{100} 和 N_{200} 处理,根系^{13}C分配率由高到低依然表现为 $N_{100} > N_{200} > N_0$,表明 N_{100} 和 N_{200} 处理依然显著促进光合产物向根系的大量运输,且 N_{100} 处理对根系生长的促进作用较 N_{200} 更为显著。秋梢生长期 N_0 处理根系光合产物分配率升高至其春梢停长期光合产物分配率的179.91%,且显著高于 N_{100} 和 N_{200} 处理,地上部光合产物的分配率降低至与 N_{100} 无显著差异,表明至生长后期 N_0 处理生长中心逐渐向根系转移。

3 讨论与结论

施氮水平引起的树体生长及光合产物分配、利用差异均与内源激素的合成密切相关。在氮肥施入初期,适宜施氮肥 N_{100} 处理和过量施氮肥 N_{200} 处理根冠比(图 3)和根系 ^{13}C 分配率(表 2)在氮肥施入初期均显著高于 N_0 处理,可能是由于施氮可诱导根中细胞分裂素合成酶基因 *IPT*3 快速表达和细胞分裂素大量合成[8-9],根系中细胞分裂素的大量合成对光合产物的运输产生加速和定向作用[10-12],促进了光合产物向根系的分配比率和根系生长。光合产物向根系的大量运输在短时间尺度上表现为显著增高的根系 ^{13}C 分配率(表 2),在月或年的长时间尺度上则表现为不同器官光合产物分配积累量的改变[13-14],即根系生物量和根冠比的显著升高。

表 2　施氮水平对年周期各器官 ^{13}C 分配率的影响

Table 2　Effects of different N rates on ratio of ^{13}C – urea partition of different organs

叶片生长 Leaf growth	氮水平 N rate	叶片 Leaf	新梢 New shoot	枝干 Branch	中间砧 Interstock	根系 Root
春梢生长期 Spring shoot growing stage	N_0	41.57 ± 1.75 a	9.24 ± 0.16 a	17.03 ± 1.01 a	21.77 ± 2.11 a	10.40 ± 0.51 b
	N_{100}	29.24 ± 1.37 b	9.91 ± 1.50 a	12.53 ± 1.76 b	18.64 ± 1.96 a	29.68 ± 4.02 a
	N_{200}	32.12 ± 2.36 b	10.85 ± 0.31 a	14.14 ± 0.58 ab	20.33 ± 2.22 a	22.56 ± 0.68 a
春梢停长期 Spring shoot stop growing stage	N_0	52.56 ± 1.17 a	16.46 ± 1.87 a	12.34 ± 1.25 a	9.20 ± 1.40 b	9.44 ± 0.80 c
	N_{100}	42.75 ± 1.57 b	12.04 ± 0.62 a	9.34 ± 0.54 b	11.75 ± 0.99 b	24.12 ± 1.63 a
	N_{200}	40.96 ± 0.38 b	13.23 ± 1.65 a	12.70 ± 0.45 a	16.80 ± 1.48 a	16.32 ± 0.66 b
秋梢生长期 Autumn shoot growing stage	N_0	37.81 ± 0.38 a	21.04 ± 0.56 a	9.99 ± 0.96 a	14.17 ± 1.08 a	16.98 ± 0.50 a
	N_{100}	34.18 ± 0.92 a	22.49 ± 1.18 a	13.19 ± 2.02 a	17.21 ± 1.49 a	12.94 ± 0.90 b
	N_{200}	39.95 ± 2.97 a	22.93 ± 1.37 a	11.13 ± 1.94 a	16.63 ± 1.13 a	9.35 ± 0.51 c

注(Note):不同字母表示同一时期不同处理间差异为 5% 显著水平($n = 3$) Different letters mean significant differences at the 5% level among different treatments at the same stage.

过量施氮肥 N_{200} 处理至秋梢生长期逐渐减低的根系 ^{13}C 分配率则与过量施氮肥生长后期高浓度的 NO_3^--N 长期持续刺激细胞分裂素含量增加,拮抗生长素,显著降低根中 3-吲哚乙酸(IAA)含量[15-16]和促进乙烯的产生,抑制细根生长[17-18],根系对光合产物的需求显著降低有关。不施氮肥处理至秋梢生长期根系 ^{13}C 分配率逐渐增高(表 2)则与秋梢生长期树体新生器官生长转为依靠当年吸收氮素营养,土壤中氮素耗竭,诱导根中生长素含量增高,通过一氧化氮介导的信号途径刺激根的伸长生长[19],根系对光合产物的需求逐渐增加有关。

淀粉累积量与果树成花显著相关。本试验整个生长期内,叶片淀粉含量均表现为不施氮肥条件下最高,同时不施氮肥条件下叶片 ABA 含量也表现为最高,不仅是由于根系生长缓慢降低光合产物极性运输至根系的比率,较高的 ABA 合成量(图 5)对 GA 产生拮抗,抑制 α-淀粉酶合成[20],可能是不施氮肥条件下光合产物以淀粉(表 1)的形式在地上部大量累积的主要原因。因此不同氮水平下树体光合产物利用形态的差异是由 ABA 的合成差异所造成,可能是前人研究认为高淀粉含量和高 ABA 含量与成花有平行关系的主要原因[2,21]。

综合本次试验及前人研究结果表明,施氮水平对苹果矮化中间砧幼树生长的影响与施氮引起的 ZR 和 ABA 合成差异和光合产物的利用和分配差异密切相关。ZR 是细胞分裂素(CTK)在木质部运输的主要形式,施氮对树体生长的促进作用是通过诱导 ZR 的大量合成促进根系光合产物分配率显著提高以促进快速根系生长,长时间尺度上则表现为根冠比和根系的显著升高,进而促进地上部快速生长。低氮条件下光合产物转化为淀粉在叶片中大量贮存是由 ABA 的大量合成造成。

参考文献:

[1] 丁平海, 郗荣庭, 张玉星, 等. 河北省主要苹果营养状况及施肥设计[J]. 河北农业大学学报. 1994, 17(3): 5-10.
Ding P H, Xi R T, Zhang Y X *et al*. The nutrition conditions and fertilizer application design of main apple varieties in Hebei Province[J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 1994, 17(3): 5-10.

[2] 李文庆, 张民, 束怀瑞. 氮素在果树生理上的作用[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2002, 33(1): 96-100.
Li W Q, Zhang M, Shu H R. The physiological effects of nitrogen on fruit trees[J]. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science), 2002, 33(1): 96-100.

[3] 姜远茂, 张宏彦, 张福锁. 北方落叶果树养分资源综合管理理论与实践[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2007.
Jiang Y M, Zhang H Y, Zhang F S. Concepts and practice of integrate nutrient resource management in northern deciduous fruit [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2007.

[4] 赵平, 林克惠, 郑毅. 氮钾营养对烟叶衰老过程中内源激素与叶绿素含量的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(3): 379-384.
Zhao P, Lin K H, Zheng Y. Effect of N and K nutrition on chlorophyll content and endogenous hormones in the process of tobacco senescence[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 2005, 11(3): 379-384.

[5] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001.
Zhang Z L. Plant physiology experiment [M]. Beijing: Higher Education Press, 2001.

[6] Lu Y H, Watanabe A, Kimura M. Input and distribution of photosynthesized carbon in a flooded soil [J]. Global Biogeochemistry Cycles, 2002, 16: 321-328.

[7] 齐鑫, 王敬国. 应用^{13}C脉冲标记方法研究不同施氮量对冬小麦净光合碳分配及其向地下输入的影响[J]. 农业环境科学学报, 2008, 27(6): 2524-2530.
Qi X, Wang J G. Distribution and translocation of assimilated C pulse-labeled with ^{13}C for winter wheat (*Trticum aestivums* L.), as affected by nitrogen supply[J]. Journal of Agro-Environment Science, 2008, 27(6): 2524-2530.

[8] Takei K, Sakakibara H, Taniguchi M, Sugiyama T. Nitrogen dependent accumulation of cytokinins in root and the translocation to leaf: implicaion of cytokinin species that induces gene expression of maize response regulator [J]. Plant and Cell Physiology, 2001, 42(1): 85-93.

[9] 彭静, 彭福田, 魏绍冲, 等. 氮素形态对平邑甜茶 *IPT*3 表达与内源激素含量的影响[J]. 中国农业科学, 2008, 51(11): 3716-3721.
Peng J, Peng F T, Wei S C et al. Effect of nitrogen forms on *IPT*3 expression and hormone contents of Pingyitiancha (*Malus hupenensis* Rehd.)[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 51(11): 3716-3721.

[10] Shindy W W. Export of photosynthetic effected when leaves are pretreated with growth substances[J]. Nature, 1970, 277: 301-302.

[11] Weaver R J, Shindy W W, Kliewer W M. Growth regulator induced movement of photosynthetic products into fruits of Black Corinth grapes[J]. Plant Physiology, 1969, 44: 183-188.

[12] 彭良志, 胥洱. BA 和 GA_3 对华盛顿脐橙幼果^{14}C-光合产物调配的影响. 园艺学报, 1990, 17(2): 111-116.
Peng L Z, Xu E. The effects of BA and GA_3 on ^{14}C-assimilate partitioning in young fruits of Washington navel orange (Citrus Sinensis Osbeck)[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1990, 17(2): 111-116.

[13] Cairney J W G, Alexander I J. A study of aging of spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.] ectomycorrhizas. II. Carbohydrate allocation in aging *Picea sitchensis/Tylospora fibrillosa* (Burt.) Donk ectomycorrhizas[J]. New Phytologist, 1992, 122: 153-158.

[14] Domisch T, Finer L, Lehto T. Effects of soil temperature on biomass and carbohydrate allocation in Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings at the beginning of the growing season[J]. Tree Physiology, 2001, 21: 465-472.

[15] Walch L P, Ivanov I I, Filleur S *et al*. Nitrogen regulation of root branching[J]. Annals of Botany, 2006, 97: 875-881.

[16] Caba J M, Centeno M L, Fernandez B *et al*. Inoculation and nitrate alter phytohormone levels in soybean roots: differences between a supernodulating mutant and the wild type[J]. Planta, 2000, 211: 98-104.

[17] Tian Q Y, Chen F J, Liu J X, et al. Inhibition of maize root growth by high nitrate supply is correlated with reduced IAA levels in roots[J]. Journal of Plant Physiology, 2008(165): 942-951.

[18] Tian Q Y, Sun P, Zhang W H. Ethylene is involved in nitrate-dependent root growth and branching in *Arabidopsis thaliana* [J]. New Phytologist, 2009(184): 918-931.

[19] Zhao D Y, Tian Q Y, Li L H, Zhang W H. Nitric oxide is involved in nitrate-induced inhibition of root elongation in *Zea mays* L[J]. Annals of Botany, 2007(100): 497-503.

[20] 郭建军, 叶庆生, 李玲. GA 调节禾谷类 α-淀粉酶基因表达的信号转导及分子机制[J]. 植物学通报, 2002, 19(1): 63-69.
Guo J J, Ye Q S, Li L. Physiological and molecular mechanism of GA regulating α-amylase gene expression in cereal grains[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2002, 19(1): 63-69.

[21] 沈德绪, 林伯年. 果树童期与提早结果[M]. 上海: 上海科技出版社, 1989.
Shen D X, Lin B N. The juvenescent phase and early fruiting in fruit trees [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Publishers, 1989.