

断根和剪枝对盆栽苹果叶片光合蒸腾及 WUE 的影响

杨洪强 接玉玲 张连忠 崔明刚 罗新书

(山东农业大学园艺学博士后流动站, 泰安 271018)

摘 要: 以 5 年生盆栽苹果 (*Malus domestica* Borkh/ *Malus hupehensis* Rhed) 为试材, 研究了断根和剪枝等处理对叶片净光合速率 (Pn)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (Gs)、水分利用效率 (WUE) 的影响及引起 WUE 变化的原因。结果表明, 断根明显提高了 WUE, 处理后第 2~42 天逐渐升高。同时, 断根后 Tr、Gs 明显下降, 而 Pn 和羧化效率 (CE) 迅速恢复, 并在第 7 天以后明显高于对照; 新根总数及叶片玉米素核苷 (ZR) 浓度则于第 28 天后恢复至对照水平。剪枝使 Pn、CE、Tr、Gs 及叶片 ZR 浓度升高, 但 WUE 只在 28 d 后稍高于对照。断根结合剪枝后第 2 天, Pn、CE、Tr 及 Gs 下降; 21 d 后 Pn 和 CE 高于对照, 而 Tr 及 Gs 与对照相近, WUE 在后期稍有升高。分析认为, 断根通过降低气孔导度极显著地提高了叶片 WUE, 剪枝则通过提高 CE 而使 WUE 升高。

关键词: 苹果; 断根; 剪枝; 水分利用效率; 根信号

中图分类号: S 661.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2002) 03-0197-06

由于资源的限制, 自然界中植物个体之间以及个体内部的器官之间不断地进行着光、热、水、肥等资源的竞争, 只有竞争力较高的个体才能够生存下来。例如, 光照不足时, 增加株高和枝叶量可提高竞争力, 而水分有限时, 形成庞大的根系则能够在竞争中获胜, 这对于生物适应波动环境无疑是有利的, 但从农业生产的角度看, 产生过多的器官 (生长冗余) 可能是一种浪费^[1]。断根和剪枝能够减少生长冗余, 冗余减少之后, 植物会发生怎样的生理变化, 这方面的研究还很少。本试验以苹果幼树为试材, 探讨断根和剪枝对叶片光合、蒸腾和水分利用效率 (WUE) 的影响以及引起 WUE 变化的原因, 为进一步探索提高果树 WUE 的途径提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试材为生长正常、长势相近的 5 年生盆栽新红星苹果 (*Malus domestica* Borkh), 砧木为具有无融合生殖能力的湖北海棠 (*Malus hupehensis* Rhed)。盆直径和高度均为 50 cm, 盆土为沙质壤土, 试验于 1995 年 8~10 月在山东农业大学标本园遮雨棚下进行。

1.2 断根与剪枝处理

单纯断根: 每株树选取 50 % 的根系, 从中部剪去; 单纯剪枝: 每株树选取 50 % 枝条, 从中部剪去; 断根结合剪枝: 根枝各取 50 %, 从中部剪去; 对照: 正常生长, 不断根也不剪枝。处理和对照植株均从盆中取出后移盆, 每盆为 1 个小区 (株/盆), 重复 6 次。处理完浇足水, 使土壤相对含水量始终保持在 75 % \pm 5 %。处理后第 2 天对气体交换参数和激素进行第 1 次测定, 以后每隔 1 周测 1 次。剪枝后第 3 周发现有新梢出现, 遂于处理后第 4 周对新梢和新根生长情况进行全面调查。

1.3 测定方法

净光合速率 (Pn)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (Gs)、细胞间隙 CO₂ 浓度 (Ci)、相对湿度 (RH)、

收稿日期: 2001-08-27; 修回日期: 2001-11-21

环境 CO_2 浓度、温度及光强等参数用英国 ADC 公司生产的 LCA-4 型便携式光合蒸腾仪同时测定, CO_2 气体采自相对稳定的 3~4 m 的空中。每株树选 2~3 片新梢中部成熟叶, 于上午 9 00~10 30 进行测定, 每处理总计不少于 12 片叶。单叶瞬时水分利用效率 (WUE) 由 $\text{Pn}/\text{Tr}^{[2]}$ 计算得出。羧化效率 (CE) 测定方法同文献 [3], 利用 CO_2 吸附装置仪器, 设 6 个 CO_2 浓度梯度, 测出各浓度下的 Pn 值, Pn 对 CO_2 浓度进行直线回归, 求出的斜率即为羧化效率。重复不少于 4 次。取 2~4 g 根, 用甲醇提取, 减压浓缩, 过 C_{18} 柱, 用 HPLC 测定细胞分裂素^[4]。

2 结果与分析

2.1 断根剪枝后根梢再生

果树新根有延长根和吸收根之分, 延长根主要用于扩展根系分布范围, 与整个根系的生长有更密切的关系^[5], 本研究中调查的新根主要指直径大于 0.5 mm, 长度大于 0.5 cm 白色延长根。

由表 1 可见, 断根后 28 d 新根总数恢复至接近对照水平, 但由断口附近产生的新根占 1/3 以上, 显然这些新根是更新产生的, 它们处于生长初期, 代谢活跃, 对地上部会有较大的影响。断根后剩余延长根 (非断口处新根) 生长 28 d 后明显高于对照, 这表明断根不仅促进新根再生, 对新根的延长生长也有促进作用, 这也是植物进行自动调节尽快恢复根冠平衡的需要。单纯剪枝后新根总数和根长明显低于对照, 而与处理前没有差别, 可见根系的生长发育受到了抑制, 这与地上部同化物的供应减少有关。断根结合剪枝, 根冠比变化不大, 与对照相比新根总数明显低, 与单纯断根相比, 不仅新根总数而且根长和断口处新根数都很低, 这表明断根结合剪枝对根系的更新能力比单纯断根低。与单纯剪枝相比, 断根结合剪枝新根总数虽然稍低, 但断口附近有大量新根, 而且非断口处新根长度值高, 这表明断根结合剪枝对根系的抑制程度比单纯剪枝低。

由表 1 还可见, 断根处理后, 果树为尽快恢复根系的吸收与生长, 将同化物大部分运抵根部, 以致难以发出新梢 (新梢数为 0)。剪枝处理正好相反, 剩余枝叶合成的同化物主要留在地上部, 促进新梢大量萌发, 使根系生长受到抑制。断根结合剪枝的处理, 只发出了少量新梢, 根冠平衡变化不大, 地上地下不需大的调整。

表 1 断根与剪枝 28 d 后苹果根梢的再生

Table 1 The regeneration of root and shoot after 28 days of pruning in apple tree

处 理 Treatment	新根总数 Total No. of new roots (No. /plant)	断口处新根数 No. of new roots near the cutting area (No. /plant)	非断口处新根长度 Length of new roots beyond the cutting area (cm)	新梢数 No. of new shoot (No. /plant)
单纯断根 Root pruning	115.5 ±12	39.0 ±6	4.6 ±0.4	0
单纯剪枝 Shoot pruning	90.5 ±10		2.5 ±0.2	5.5
断根并剪枝 Root and shoot pruning	76.5 ±8	21.5 ±4	3.3 ±0.3	1.0
对照 Control	121.0 ±13		3.8 ±0.4	0.5
处理前 Before treatment	93.5 ±11		2.6 ±0.2	0

2.2 断根和剪枝对光合速率和羧化效率的影响

由图 1 知, 断根后第 2 天 Pn 不及对照的一半, 第 7 天接近对照, 第 14 天已恢复至对照水平, 第 21 天新梢新根出现时开始高于对照, 之后逐渐升高 (第 28~42 天)。剪枝后第 2 天 Pn 没有明显变化, 7 d 之后高于对照, 以后逐渐增加。断根结合剪枝第 2 天 Pn 低于对照, 第 7 天与对照接近, 之后缓慢升高。

图 2 为处理后羧化效率的变化。由图 2 可见, 羧化效率与光合速率变化趋势非常相近, 除第 2 天断根造成羧化效率暂时下降外, 其他时候均是在新梢 (根) 刚出现时 (处理后第 14~21 天) 开始升高。剪枝 7 d 之后, 羧化效率明显高于对照, 断根结合剪枝后第 2 天羧化效率下降, 但在第 14 天以

后, 即新生器官(梢根)出现后, 羧化效率逐渐高于对照。

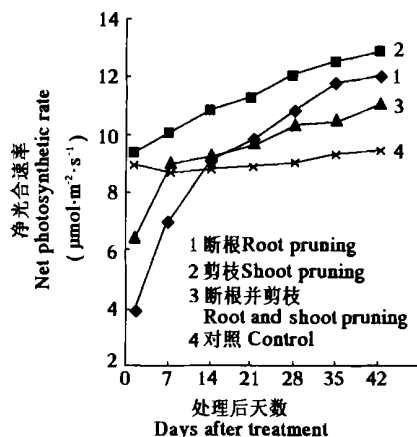


图 1 断根和剪枝对盆栽苹果光合速率的影响

Fig. 1 The effect of root and shoot pruning on photosynthetic rate

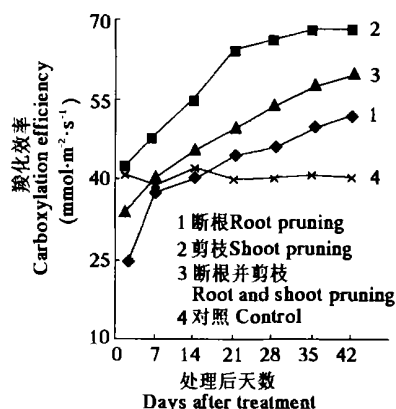


图 2 断根和剪枝对盆栽苹果羧化效率的影响

Fig. 2 The effect of root and shoot pruning on carboxylation efficiency

2.3 断根和剪枝对蒸腾速率和气孔导度的影响

由图 3 和图 4 可见, T_r 和 G_s 变化规律相似, 它们均是在断根后第 2 天大幅度下降, 之后逐渐回升, 但一直到处理后第 42 天也未达到对照水平。断根后气孔导度下降, 说明根系对于气孔开放很可能是必需的。剪枝后第 2 天 T_r 与 G_s 即明显升高, 以后一直高于对照, 只是第 14 天后升高幅度稍有回落。断根结合剪枝第 2 天 T_r 与 G_s 下降, 第 7 天之后恢复, 并稍高于对照。

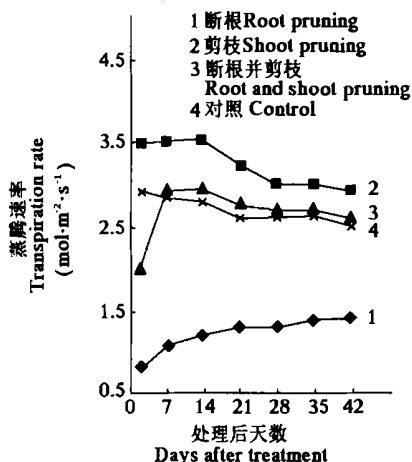


图 3 断根和剪枝对盆栽苹果蒸腾速率的影响

Fig. 3 The effect of root and shoot pruning on transpiration rate

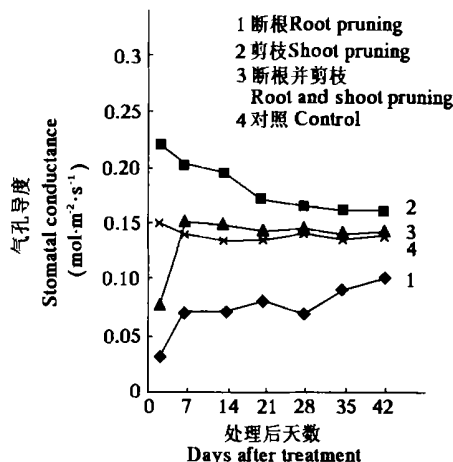


图 4 断根和剪枝对盆栽苹果气孔导度的影响

Fig. 4 The effect of root and shoot pruning on stomatal conductance

2.4 断根和剪枝后 WUE 的变化

由图 5 可见, 断根后第 2 天 WUE 即明显高于对照, 以后进一步升高。WUE 升高的原因在于 P_n 的迅速恢复并于第 7 天之后高出对照, 而 T_r 则始终低于对照。剪枝后 21 d 内 WUE 与对照没有明显差异, 28 d 后高于对照; 断根结合剪枝也是在 28 d 后高于对照, 该现象与这时新梢出现, P_n 持续升高而 T_r 开始回落有关。

2.5 断根和剪枝后细胞分裂素的变化

细胞分裂素能诱导气孔开放, 在根冠信号传导中起重要作用, 它可能是源于根系的诱导气孔开放的信号分子^[6]。由于气孔是 CO_2 和 H_2O 进出的门户, 为进一步探讨 WUE 变化的原因, 我们对处理后

细胞分裂素之一玉米素核苷的变化进行了测定(图6)。

由图可见,断根后第2天叶片ZR浓度即明显下降,第7~21天一直处于较低水平,第28天接近对照,以后高于对照,而断根后Gs一直未恢复到对照水平,ZR与Gs的变化规律不完全一致。由于控制气孔变化的因素并非ZR一种,其它细胞分裂素(如玉米素、二氢玉米素、异戊烯腺嘌呤等)以及其它根源激素(如脱落酸等),对气孔运动也有调节作用,因此,根据现有数据尚难以建立起根源ZR与Gs的明确关系,但这并不意味着ZR与Gs没有关系。

单纯剪枝及断根结合剪枝的叶片ZR浓度均比对照稍高,和Gs的变化颇为相似,同Pn及CE的变化也基本一致。这应当与细胞分裂素能够诱导气孔开放、激活光合酶有关^[7,8]。

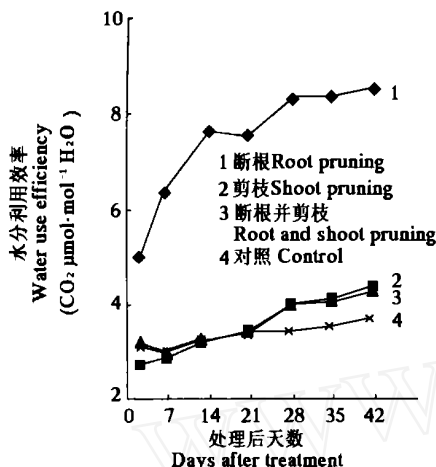


图5 断根和剪枝对盆栽苹果水分利用效率的影响

Fig. 5 The effect of root and shoot pruning on water use efficiency

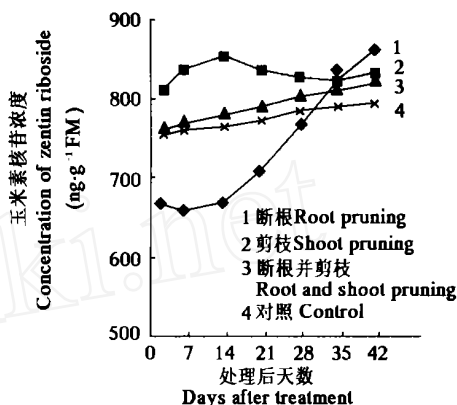


图6 断根和剪枝对盆栽苹果叶片玉米核苷的影响

Fig. 6 The effect of root and shoot pruning on zeatin riboside

3 讨论

3.1 气孔因素和非气孔因素与叶片瞬时WUE的关系

气孔是CO₂和H₂O进出叶片的共同通道,是控制WUE的重要因素。当气孔开度增大时,Pn会提高,同时Tr也随着升高,而Pn/Tr(即瞬时WUE)很少有明显变化,反之亦然。WUE曾被认为是一个取决于物种基因型^[9,10]、难以通过气孔调节来改善的保守指标。但植物光合作用的生理生态机制研究表明,气孔阻力在光合CO₂传输中所起的作用不象蒸腾水汽传输中所占的份额那样大,事实上CO₂扩散阻力只是水蒸汽的0.64倍^[11,12],Gs下降对光合的影响小于对蒸腾的影响,Tr对气孔有较强的依赖性,部分气孔关闭有利于叶片WUE的提高^[12],从图3~5中已能看到这种现象。光合速率除受气孔限制外,非气孔因素(光合酶活性及其再生能力等)也起着相当重要的作用^[13,14],在气孔开度基本不变时,改善非气孔因素会有利于提高WUE。

羧化效率(CE)是重要的非气孔因素,试验中看到Pn与CE变化趋势非常相近,这表明Pn对CE依赖性更强。断根后期与剪枝处理后Pn升高,主要在于CE的升高。除气孔运动受到激素调节外,非气孔因素也受激素的影响。据报道,细胞分裂素能够阻止叶绿素降解,促进光能转换,提高光合酶活性^[7,8],因而有利于羧化效率的提高。断根后期Pn升高,很可能在于新根出现后,细胞分裂素合成能力增强,运到叶片的ZR浓度升高,而使羧化效率提高。剪枝后Pn升高也可能与ZR浓度的升高有关(图6)。

3.2 断根与叶片WUE的关系

根系能够通过合成一些激素[如细胞分裂素(CTK)、脱落酸(ABA)]来调节地上部的变化^[6]。

已知新根是合成 CTK 的主要部位^[4], 根系合成的 ZR 能通过蒸腾流输送到地上部, 促进侧芽萌发、诱导气孔开放及延缓叶片衰老等^[7], 这也在转基因植物中得到证实^[15]。而断根不仅使吸水减少, 也使合成 CTK 的器官减少, 并导致叶片 ZR 浓度下降。由于细胞分裂素对气孔开放有诱导作用, ZR 浓度降低后, 这种诱导作用下降, Gs 必然降低 (图 4)。断根等切伤也会促进 ABA 合成^[16], 而 ABA 能够运到叶片诱导气孔关闭, 因此, 断根后蒸腾失水减少, WUE 提高。

此外, 根系是光合产物重要的“库”, 断根后虽然“库容”减少, 第 2 天 Pn 也有所下降, 但随后因根系再生需要大量同化物, “库强”增大, Pn 很快恢复, 并随新根的出现和生长“库容库强”不断增大, 在“库”的拉动下, Pn 进一步提高; 再则, 新根出现后 ZR 合成能力恢复, 后期叶片 ZR 浓度升高, ZR 由于能提高光合酶活性改善光能转化而对 Pn 有促进作用, 因此, 断根最终表现为增强了光合, 降低了蒸腾, 使 WUE 明显提高。

另一方面, 断根能够减少生长冗余。盛承发认为^[1], 植物生长在充满竞争的环境中, 为获得更多的生存机会, 必然出现生长冗余, 如产生大量根系。在一定条件下促进根系生长增加根量能够抗旱增产, 但并非根系越多越好, 当光合产物用于根系较多时, 分配到冠部的必然减少, 而使 WUE 降低^[17]。从水分吸收的角度看, 在土壤水分状态优越, 部分根系吸收的水已能够满足正常需要时, 如果全部根系都在大量吸水, 势必增大对地上部的供水强度和供水量, 提高叶片蒸腾强度, 使水分大量散失; 相反, 如果在水分充足的情况下适当限制根系生长, 甚至去掉部分根系则会提高水分利用效率。Ferree 报道^[18], 田间栽培的成年苹果树, 经适当断根处理, 在正常灌水的条件下光合速率升高。本试验结果表明, 在土壤田间持水量 70%~80% 的状态下, 断根显著提高了 WUE, 则为此提供了直接证据。

断根除了能够减少吸水器官, 降低对地上部的供水强度和供水量外, 也能够降低根系向叶片供给 CTK 的强度和数量, 降低气孔开度, 两方面均会减少水分散失, 这一点在水分充足的盆栽和田间栽培条件应该是一样的。在轻度干旱的条件下, 不论是否断根, 盆栽和田间栽培的植物根系都能合成一定量的 ABA, 运到叶片引起气孔部分关闭, 降低蒸腾速率而光合速率变化不大, 使 WUE 提高^[12,19]。但在严重干旱的条件下, 盆栽果树的所有根系均处于程度相近的干旱土壤中, 不论是否断根, 均会合成大量的 ABA, 大量 ABA 运到叶片将使气孔全部关闭, 引起光合蒸腾大幅度下降, 使 WUE 降低^[19]; 但在田间栽培的条件下, 土壤干旱从上向下逐渐减弱, 上层土壤中的根系积累的 ABA 量高于下层土壤中的根系, 若不断根, 将会有大量的 ABA 运到叶片使气孔全部关闭, 明显降低 WUE; 若断根, 由于田间条件下切断的主要是上层土壤中的根系, 相当于切除了 ABA 的主要合成“源”, 结果将减弱根系向叶片供给 ABA 的强度和数量, 使气孔只有部分关闭, 在这种情况下 WUE 会明显提高^[20]。

3.3 剪枝与叶片 WUE 的关系

剪枝虽然对根系生长有所抑制, 但由于枝叶量减少, ZR 浓度不仅没有降低, 反而始终高于对照, ZR 可通过对气孔和光合酶的诱导而使 Pn 和 Tr 升高。另一方面, 光合产物的“源”器官 (叶片) 大量减少, 而“库”器官 (根系) 减少不多, 剩余叶片受“库”的拉力相对增强, 刺激了“源”的活性, 使 Pn 升高; 同时, 剪枝后蒸腾面积大量减少, 而吸水面积 (根系表面积) 没有太大降低, 剩余叶片供水相对增多, 刺激了蒸腾, 使 Tr 也提高, 因此, 剪枝早期 WUE 没有大的变化。但到后期, 新梢出现, 蒸腾面积加大, 分散了根系的供水强度, 使 Tr 回落; 同时新梢建造消耗大量光合产物, 增加了“库”器官, 对“源”的拉力加强, Pn 进一步升高, 最终表现为 WUE 升高。另外, 新梢能合成大量 IAA, IAA 运抵根系促进根系生长, 一方面提高根系“库”强, 另一方面促进新根 CTK 合成能力增强, 使叶片 ZR 浓度升高, 这两方面都会增强 Pn, 提高 WUE。

参考文献:

- 1 盛承发. 生长的冗余—作物对于虫害的超越补偿作用的一种解释. 应用生态学报, 1990, 1 (1): 26~30

- 2 张正斌, 山 仑. 小麦旗叶水分利用效率比较研究. 科学通报, 1997, 42 (17): 1876 ~ 1881
- 3 张振贤, 艾希珍, 邹 琦, 等. 生姜光合效率日变化的研究. 园艺学报, 2000, 27 (2): 107 ~ 111
- 4 吴耕西, 陈美霞, 付 蕾, 等. 高效液相色谱法分析苹果新根中的细胞分裂素. 山东农业大学学报, 1996, 27 (3): 341 ~ 345
- 5 杨洪强, 罗新书. 果树根系的发生与生长, 见: 刘振岩主编. 山东果树. 上海: 上海科技出版社, 2000. 60 ~ 62
- 6 Jackson M B. Are plant hormones involved in the root to shoot communication? Adv. Bot. Res., 1993, 19: 103 ~ 187
- 7 赵毓桔. 细胞分裂素的作用机理. 见: 余叔文主编. 植物生理与分子生物学. 北京: 科学出版社, 1992. 340 ~ 353
- 8 张华敏, 刘 愚, 沈允钢. 小麦叶绿体中细胞分裂素结合蛋白的功能. 植物生理学报, 1994, 20 (4): 373 ~ 378
- 9 Farquar G D, Richard R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water use efficiency of wheat genotypes. Aust. J. Plant Physiol., 1984, 11: 639 ~ 552
- 10 Kidambi S P, Krieg D R, Rosenow D T. Genetic variation for gas exchange rates in grain sorghum. Plant Physiol., 1990, 92 (4): 1211 ~ 1214
- 11 黄占斌, 山 仑. 水分利用效率及其生理生态机理研究进展. 生态农业研究, 1998, 6 (4): 19 ~ 23
- 12 Plaut Z. Sensitivity of crop plants to water stress at specific developmental stages: Revaluation of experimental findings. Israel. J. of Plant Sci., 1995, 43: 99 ~ 111
- 13 Sharkey T D. Photosynthesis in intact leaves of C_3 plant: Physiology and rate limitations. Bot. Rev., 1985, 51 ~ 105
- 14 Tayler G E, Gunderson J. Physiological site of ethylene effects on carbon dioxide assimilation in *Glycine max* L. Merr. Plant Physiol., 1987, 86: 85 ~ 92
- 15 Faiss M, Zalubilov J, Strnad M. Conditional transgenic expression of the ipt gene indicates a function for cytokinins in paracrine signaling in whole tobacco plants. Plant J., 1997, 12 (2): 401 ~ 415
- 16 Zhang J H. Accumulation of ABA in maize roots in response to root severing. New Phytol., 1994, 127: 309 ~ 314
- 17 上官周平, 邵明安. 提高干旱地区作物水分利用效率的生理机制. 水利学报, 1999, 10 (4): 33 ~ 37
- 18 Ferree D C. Time of root pruning influences vegetative growth, fruit size, biennial bearing, and yield of 'Jonathan' apple. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1992, 117 (2): 198 ~ 202
- 19 接玉玲, 杨洪强, 崔明刚, 等. 土壤含水量与苹果叶片水分利用效率的关系. 应用生态学报, 2001, 12 (3): 387 ~ 390
- 20 杨洪强, 接玉玲. 果树根系对地上部的调控及其与水分利用效率的关系. 园艺学报, 2001, 28 (增刊): 603 ~ 608

Effects of Root Pruning and Shoot Pruning on Water Use Efficiency of Apple Leaves

Yang Hongqiang, Jie Yuling, Zhang Lianzhong, Cui Minggang, and Luo Xinshu

(Horticultural Post-doctor Station of Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China)

Abstract: The effect of root pruning and shoot pruning on net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (G_s), leaf water use efficiency (WUE), and the reason causing the changes in WUE were explored in potted five-year old apple (*Malus pumila* Mill/ *Malus hupehensis* Rhed) trees. The results showed that root pruning increased WUE obviously from the second day to the 42th day after treatment. In the mean time, Tr and G_s decreased obviously, but P_n and carboxylation efficiency (CE) recovered rapidly and was higher than control on the seventh day of treatment. The total number of new roots and the concentration of zeatin riboside (ZR) in leaf restored to the control level after 28 days of treatment. Shoot pruning increased P_n , CE, Tr , G_s and the concentration of ZR, but WUE heighten a little over control after 28 days of treatment. P_n , CE, Tr and G_s all decreased on the second day after both root and shoot pruning, then on the 21th day, P_n and CE was higher than control, Tr and G_s went up to the control level, so the WUE had a little rise in the late stage of treatment. It is proposed that root pruning increased WUE by decreasing G_s significantly and shoot pruning increased WUE by increasing CE.

Key words: Apple; Root pruning; Shoot pruning; Water use efficiency; Root signal