

水分胁迫下肥料比对葡萄光合速率与氮代谢的影响

周兴本^{1,2}, 王世光³, 郭修武¹, 王丛丛¹, 李 坤¹, 郭印山¹, 李成祥¹

(1. 沈阳农业大学园艺学院, 辽宁 沈阳 110866; 2. 辽宁水利职业学院, 辽宁 沈阳 110122;
3. 中国农业机械化科学研究院, 北京 100083)

摘 要: 以无核白鸡心葡萄为试材, 设置 3 个水平的水分处理和 3 个肥料配比, 研究水分胁迫下肥料比对无核白鸡心葡萄叶片叶面积、叶绿素含量、光合速率及氮代谢相关酶活性的影响。结果表明: 萌芽期和坐果期土壤水分含量为田间持水量的 55% ~ 60%、施肥配比为 N:P:K = 2:5:3 的水肥处理能有效促进叶面积增加, 提高光合速率, 是较好的水肥处理组合; 转色期和采收后需维持正常含水量和适当增施钾肥可提高光合速率; 土壤水分含量为田间持水量的 55% ~ 60%、施肥配比为 N:P:K = 2:5:3 的水肥处理无核白鸡心葡萄硝酸还原酶活性较高, 能有效促进氮肥的吸收利用; 水分胁迫处理使谷氨酰胺合成酶活性先升高后降低, 且使谷丙转氨酶活性升高。在生长期中轻度水分胁迫、适当增施钾肥能明显提高硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶与谷丙转氨酶活性, 提高氮肥的转化利用。

关键词: 葡萄; 水肥配比; 光合速率; 硝酸还原酶(NR); 谷氨酰胺合成酶(GS); 谷丙转氨酶(GPT)
中图分类号: S663.1 **文献标志码:** A

Effects of fertilizer ratio on the photosynthetic rate and the nitrogen metabolism of grape under water stress

ZHOU Xing-ben^{1,2}, WANG Shi-guang³, GUO Xiu-wu¹, WANG Cong-cong¹,
LI Kun¹, GUO Yin-shan¹, LI Cheng-xiang¹

(1. College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110866, China;
2. Liaoning Water Conservancy Vocational College, Shenyang, Liaoning 110122, China;
3. Chinese Academy of Agricultural Mechanization Sciences, Beijing 100083, China)

Abstract: To investigate the effects of fertilizer ratio on leaves area, chlorophyll content, and key enzymes of nitrogen metabolism under water stress in grape, Centennial Seedless was used with three different water treatment levels and three kinds of fertilizer ratios. The results showed that at the germination and fruit-set stages, a water treatment using 55% ~ 60% that of the field capacity and a fertilizer ratio of N:P:K = 2:5:3 could effectively increase the leaves area and the chlorophyll content of grape leaves, and could also effectively improve the photosynthetic rate. At the color-changing and post-harvesting stages, maintenance of normal water content and proper increase of potassium could improve photosynthetic rate. A water treatment using 55% ~ 60% that of the field capacity and a fertilizer ratio of N:P:K = 2:5:3 could effectively enhance the NR activity and promote the absorption and utilization of nitrogen fertilizer. The GS activity became increased first and was then decreased by water stress, whereas the GPT activity kept increased. At mild stress level, increase of potassium fertilizer could lead to the elevation of NR, GPT and GS activities, improving the transformation and utilization of nitrogen fertilizer.

Keywords: centennial seedless grape; water and fertilizer ratio; photosynthetic rate; NR; GS; GPT

目前, 全球范围内的缺水是露地生产的主要限制因素, 特别在旱地农业中植物营养的基本问题是 如何在水分胁迫下, 合理施用肥料, 充分发挥肥和水的协同效应, 提高水肥的利用效率, 获得最大的经济

收稿日期: 2014-05-05
基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项基金(CARS-30-yz-6)
作者简介: 周兴本(1977—), 男, 山东烟台人, 博士, 主要从事果树栽培生理方面研究。E-mail: zhouxingben@163.com。
通信作者: 郭修武(1959—), 男, 辽宁抚顺人, 教授、博士生导师, 研究方向为果树栽培与生理生态等。E-mail: guoxw1959@163.com。

效益^[1]。水分胁迫影响植物的氮素同化,氮素可以明显影响光合色素的形成,影响核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶和核酮糖二磷酸羧化酶-加氧酶的合成和活性,从而影响叶片的光合能力^[2]。氮代谢是植物的基本生理过程之一,氮素同化的主要途径是经过硝酸盐还原为铵后直接参与氨基酸的合成与转化,期间硝酸还原酶(NR)、谷丙转氨酶(GPT)和谷氨酰胺合成酶(GS)等关键酶参与了催化和调节,阐明其催化特性、效率及其调节的研究倍受关注^[3-4]。Yadav 等^[5]研究表明,小麦在轻度水分胁迫下,硝酸还原酶的活性提高,而在严重水分胁迫下,硝酸还原酶的活性开始下降,这表现出了其对水分胁迫的适应性。已有的氮、磷、钾对 NR 影响研究表明,增加氮素水平增进 NR 活性,而缺氮则会抑制 NR 活性^[6]。谷丙转氨酶(GPT)在生物体内主要承担转氨作用,调节氮元素从谷氨酸向其它氨基酸的转移,从而对相关组成蛋白质、功能蛋白质与次生代谢化合物的代谢产生影响^[7]。增加氮素水平可以提高小麦旗叶 GPT 活性。水分胁迫下增加氮素水平可以提高小麦旗叶及籽粒中 GPT 活性^[8]。前人对于氮素吸收、同化和运输以及种子中氮的贮藏,目前已取得了一些研究成果,且主要集中在一年生作物上。而在多年生木本果树树上涉及甚少,尤其是水分亏缺条件下肥料配比对葡萄的氮素代谢的研究尚未见报道。本研究以葡萄品种无核白鸡心为材料,研究不同水分亏缺条件下肥料配比对葡萄叶片生长发育及氮代谢相关酶活性的影响,以期初步探明葡萄在不同生育期对水肥的需求情况及氮素代谢的基本规律,为进一步探索果树生产中水肥管理及对氮素的利用和产量的提高提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 2011 年在沈阳农业大学葡萄试验园进行,供试材料为 2 a 生无核白鸡心葡萄(Centennial Seedless)贝达砧木嫁接苗。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计 采取 0~20 cm 葡萄园表层土壤,过 5 mm 筛,去除植物残体,将鲜土装入大塑料袋,扎紧备用。室外盆栽试验采用完全随机排列进行,花盆内径 25 cm,每盆装入混合均匀的鲜土 6 L,然后定植生长发育一致的无核白鸡心嫁接苗,定植后盆表面用塑料膜覆盖,置于避雨棚下,防止雨水及水分蒸发对试验的影响。试验期间用重量法定期补充水分,使其含水量维持在试验设定值。

本试验以田间最大持水量(FC)为标准进行 3 个灌水处理,分别为 75%~80% FC(正常灌水量)、55%~60% FC(轻度胁迫水平)、40%~45% FC(中度胁迫水平);同时根据前一年预备试验中表现较好的处理设定 3 个肥料配比:即 N:P:K=2:1:3、N:P:K=2:1:5、N:P:K=2:5:3。共设 9 个处理,每个处理 3 次重复。具体实施方案见表 1。其中所施氮肥为硫酸铵(含 N 量为 21%),磷肥为过磷酸钙(含 P₂O₅ 量为 18%)、钾肥为硫酸钾(含 K₂O 量为 50%)。供试土壤的理化性质为有机质 15.8 g·kg⁻¹,全氮 1.1 g·kg⁻¹、全磷 1.5 g·kg⁻¹、全钾 19 g·kg⁻¹、速效氮 105.45 mg·kg⁻¹、速效磷 19.60 mg·kg⁻¹、速效钾 120 mg·kg⁻¹。

对表 1 中的肥料进行分期追施,分别在萌芽期、坐果期、转色期和采收后 4 个时期进行不同的施肥处理,具体施肥时间分别为萌芽期 5 月 12 日、坐果期 6 月 15 日、转色期 7 月 10 日、采后期 8 月 5 日。每个时期施肥 25 天后进行取样及相关指标测定。分期施肥比例方案见表 2。

表 1 不同水肥处理实施方案

Table 1 Implementation of different water and fertilizer treatments

处理 Treatment	灌水量水平 Irrigation	施 N 量	施 P 量	施 K 量
		/(g·株 ⁻¹)	/(g·株 ⁻¹)	/(g·株 ⁻¹)
		N content /(g·plant ⁻¹)	P content /(g·plant ⁻¹)	K content /(g·plant ⁻¹)
T1	75%~80% FC	3	1.5	4.5
T2	55%~60% FC	3	1.5	4.5
T3	40%~45% FC	3	1.5	4.5
T4	75%~80% FC	3	1.5	7.5
T5	55%~60% FC	3	1.5	7.5
T6	40%~45% FC	3	1.5	7.5
T7	75%~80% FC	3	7.5	4.5
T8	55%~60% FC	3	7.5	4.5
T9	40%~45% FC	3	7.5	4.5

表 2 盆栽无核白鸡心葡萄分期施肥比例方案/%

Table 2 Fertilizing scheme of Centennial Seedless in pot

肥料 Fertilizer	萌芽期 Germination stage	坐果期 Fruit-set period	转色期 Colour-changed period	采收后 After harvesting
N	30	40	0	30
P	30	40	0	30
K	25	40	20	15

1.2.2 叶面积的测定 采用 YMJ 型叶面积仪测定葡萄叶面积。

1.2.3 光合速率的测定 采用 CIRAS-1 型便携式光合仪对叶片的光合速率(P_n)进行测量,所测叶片

均选取从新梢顶端向下第 5~6 片叶。

1.2.4 氮代谢相关指标的测定 摘取新梢顶端向下第 5~6 片长势接近的功能叶,放入冰盒立即带回实验室,置于 - 80℃ 冰箱保存备用。进行氮代谢相关指标的测定。

叶绿素含量的测定采用丙酮法^[9]。总氮含量和总蛋白含量的测定采用微量凯氏定氮法^[10-11],硝酸还原酶活性(NR)的测定采用磺胺比色法^[12],谷丙转氨酶(GPT)活性的测定采用改良赖氏法^[13],谷氨酰胺合成酶(GS)活性的测定采用 FeCl₃ 比色法^[14],各指标均重复 3 次。

1.2.5 数据处理 试验数据采用 Excel 和 DPS 数据处理系统进行统计分析并进行新复极差多重比较。

2 结果与分析

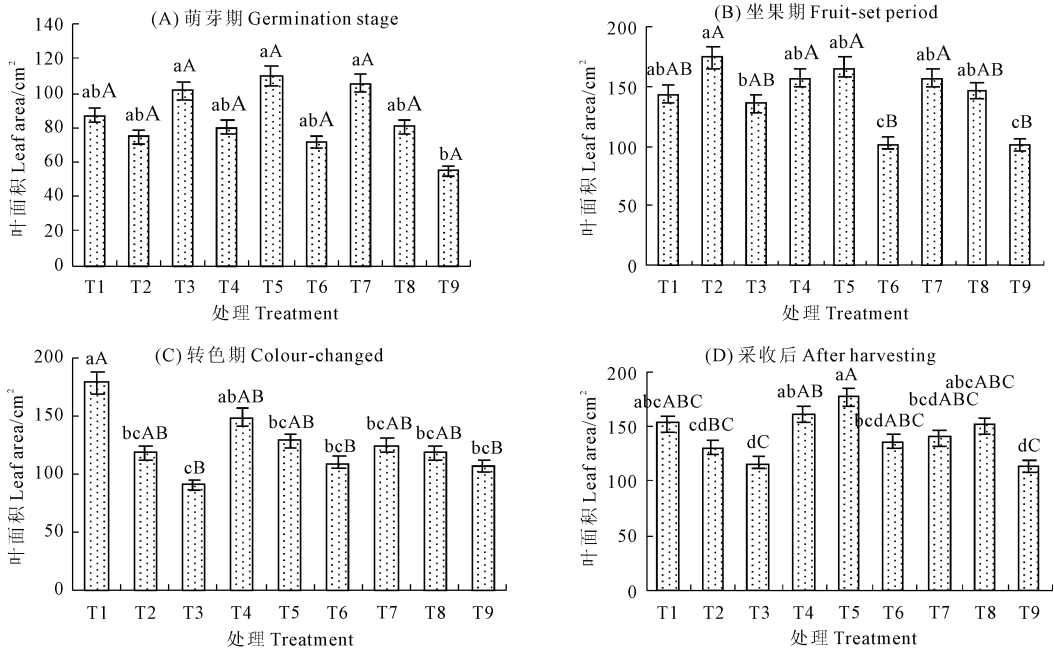
2.1 水分亏缺下肥料配比对葡萄叶面积的影响

由图 1(A)可以看出,萌芽期叶面积在不同处理之间存在差异。T7、T8、T9 三个处理叶面积逐渐减

小,T7 处理显著高于 T9 处理,说明水分胁迫处理会影响无核白鸡心葡萄植株的展叶生长。萌芽期 T5 处理叶面积最大,比 T9 处理增加了 59.3%,说明萌芽期轻度水分胁迫下适量增施钾肥利于葡萄叶片生长,从而增强光合作用。

由图 1(B)可以看出,坐果期 T6 处理叶面积显著低于 T5 处理(166.21 cm²),降低了 38.1%,说明随着水分胁迫处理时间延长,中度水分胁迫不利于叶面积的增大,影响叶片生长发育。轻度水分胁迫下 T2 处理、T5 处理、T8 处理之间叶面积差异不显著,可见坐果期肥料配比不同对叶片的生长发育影响较小。

由图 1(C)可以看出,随着水分胁迫时间的延长、水分胁迫程度的加剧,转色期叶面积均呈现出逐渐下降的规律。T7 处理叶面积 124.86 cm² 显著低于 T1 处理,降低了 30.2%,说明正常灌水条件下,磷肥施用量过大并不利于叶片的生长。



注:不同大写字母表示差异极显著($P < 0.01$);不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$), $n = 3$ 。下同
Note: Different capital letters indicated very significant differences ($P < 0.01$); different lowercases indicated significant differences ($P < 0.05$), $n = 3$. The same below.

图 1 不同处理葡萄生长期叶面积的比较

Fig.1 Comparisons of leaf areas at various growth stages with different treatments

由图 1(D)可以看出,采收后 T5 处理叶面积(176.86 cm²)最高,比 T3 处理增加了 51.6%,说明轻度水分胁迫下,适量提高钾肥施用量可增大叶面积。T4 处理、T5 处理之间以及 T7 处理、T8 处理之间差异不显著,说明同正常灌水量相比,轻度水分胁迫

对葡萄叶片生长影响较小。

从整个生长期来看,轻度水分胁迫利于叶片的生长发育,随着水分胁迫的加剧,叶面积也呈下降趋势。转色期过量施用磷肥不利于叶片的生长,生长期适量增施钾肥利于叶面积的增大。

2.2 水分亏缺下肥料配比对葡萄叶绿素含量的影响

由图 2(A)可以看出,萌芽期 T4、T5、T6 三个处理之间叶绿素含量差异显著, T5 处理比 T4 处理 ($281.27\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) 增加了 21.6%, T6 比 T5 处理 ($342.00\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) 增加了 25.4%, 可见短时间内中度水分胁迫不会破坏叶绿素结构, 且随着水分胁迫程度的加剧, 叶绿素含量有所增加。T6 处理 ($428.90\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) 叶绿素含量分别比 T3 处理、T9 处理增加了 18.1%、15.9%, 说明在中度水分胁迫下适当提高钾肥施用量可增加叶绿素含量, 从而减缓水分胁迫对光合作用的影响。

由图 2(B)可以看出, 坐果期 T1 处理叶绿素含量显著低于 T2 处理, T7 处理显著低于 T9 处理, 降低了 14.2%, 由此可见, 坐果期适当控水, 有利于叶片叶绿素含量的增加, 提高光合性能。

由图 2(C)可以看出, 转色期 T5 处理叶绿素含量 $322.95\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 比 T6 处理降低了 20.8%, 说明相同肥料配比下, 中度水分胁迫不足以破坏叶绿素结构, 并能促进叶绿素的积累。

由图 2(D)可以看出, 采收后叶片叶绿素含量随着水分胁迫程度的加剧也呈现递增趋势, T3 处理叶绿素含量 $513.44\text{ }\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ 比 T9 处理提高了 19.5%, 说明施肥配比为 N:P:K = 2:1:3 的肥料处理更有利于叶绿素含量的增加。

整个生长期结果表明, 轻度水分胁迫以及中度水分胁迫并没有破坏叶绿素结构, 且随着胁迫程度的加深, 叶绿素含量呈现渐增趋势, 可能是适当的水肥配比使叶绿素合成受到的影响较小。整体来看, 在中度水分胁迫下, 施肥配比为 N:P:K = 2:1:3 的水肥处理更有利于叶绿素的积累。

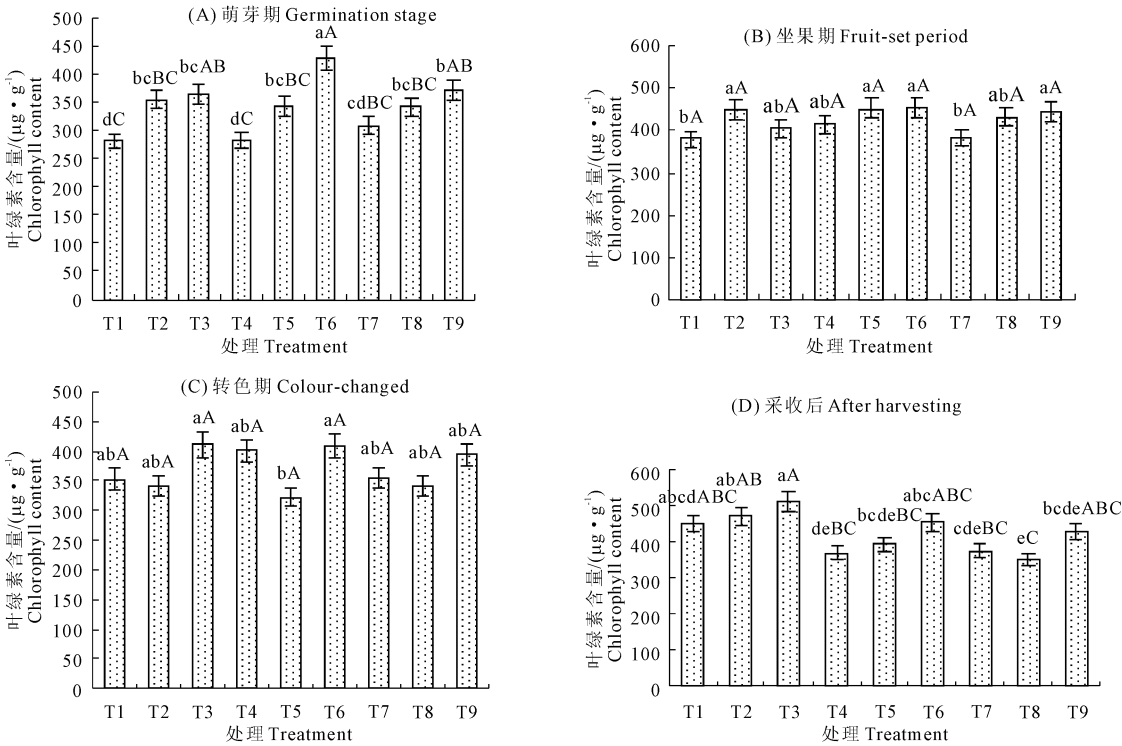


图 2 不同处理葡萄生长期叶绿素含量的比较

Fig.2 Comparisons of chlorophyll contents at various growth stages with different treatments

2.3 水分亏缺下肥料配比对葡萄光合速率的影响

由图 3(A)可以看出, 萌芽期 T8 处理光合速率显著高于 T9 处理, 可见, 光合速率随着水分胁迫程度加剧而降低, 这是由于胁迫初期, 土壤含水量下降, 叶片气孔关闭, 主要是气孔因素限制了果树的光合作用, 光合速率下降^[15]。T7 处理的光合速率显著高于 T4 处理, 可见在正常灌水情况下, 适量提高磷肥的比例有利于光合产物的运转, 并且能促进光

合过程中相关酶的活性, 从而使光合速率提高。

由图 3(B)可以看出, 坐果期 T8 处理的光合速率相对较高, 属于轻度水分胁迫水平, 可见坐果期适当减少灌水量有利于促进无核白鸡心葡萄光合速率的提高, 这与坐果期叶片叶绿素含量的表现基本一致, 存在一定的相关性。T8 处理的光合速率显著高于 T2 和 T5 处理, 由此可见在轻度水分胁迫下, 适当提高磷钾肥的施用可促进氮肥的吸收利用, 从而促

进植株体内蛋白质的合成,有利于植株新细胞的形成,进而促进光合速率。

由图 3(C)可以看出,转色期 T4 处理光合速率最高,显著高于 T5 和 T6 处理,综合萌芽期和坐果期来看,短期水分胁迫下, P_n 并不立即下降,而是维持与原来相当的水平,随着水分胁迫处理时间的延长, P_n 下降变快。T1 处理光合速率极显著高于 T2 处理、T3 处理,进一步证明长时间水分胁迫使植株光合作用减弱。

由图 3(D)可以看出,采收后 T4 处理光合速率最高,显著高于 T5 处理和 T6 处理,T1 处理光合速

率极显著高于 T2 和 T3 处理,可见在相同肥料配比下,光合速率随着水分胁迫程度的增加而下降。

整个生长期结果表明,在生长前期,即萌芽期和坐果期,T8 处理光合速率较高,而转色期和采收后,T4 处理光合速率较高,说明在短期水分胁迫下,光合速率并不随着叶片水势的下降而立即下降,而是基本维持在原有水平附近,直到出现叶片水势阈值时光合速率才发生陡降,直至光合速率为负值^[16]; T4 处理的钾肥比例高于 T8 处理,生长后期光合速率较高。因此从光合作用角度来说,生长后期维持正常含水量和适当增施钾肥,有利于提高光合速率。

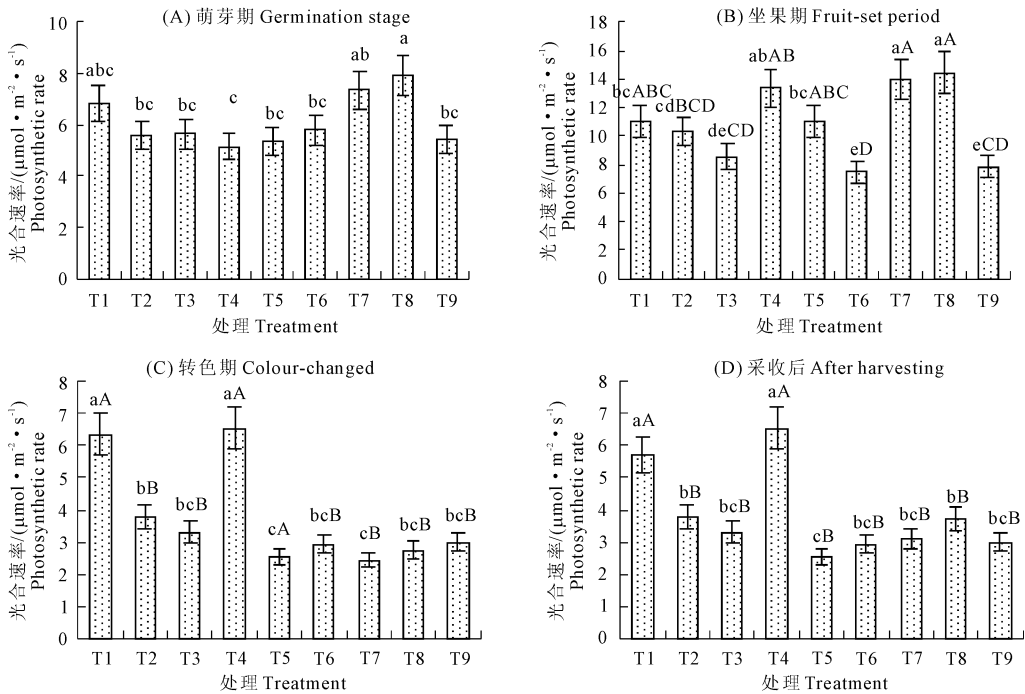


图 3 不同处理葡萄生长期光合速率的比较

Fig.3 Comparisons of photosynthetic rates at various growth stages with different treatments

2.4 水分亏缺下肥料比对葡萄总氮和总蛋白的影响

氮肥可以提高树体内的化合氮,碳水化合物与化合氮结合就形成蛋白质,从而提高了蛋白质含量,可溶性蛋白参与葡萄各种代谢酶的合成,提高酶的活性,从而提高葡萄抗逆性。

由表 3 可知,在无核白鸡心葡萄的不同生育期内,不同处理对叶柄的总氮和总蛋白含量的影响趋势基本一致。萌芽期 T3、T6、T9 处理极显著高于 T1、T4、T7 处理,且以 T6 处理的总氮和总蛋白为最高,分别为 1.529% 和 7.205%。处理 T2、T8 也显著高于 T1、T7,由此可见,轻、中度水分胁迫均可以增加葡萄叶柄中的总氮和总蛋白的含量,从而增强植

株的抗旱性。在相同水分胁迫下,各处理间的总氮和总蛋白含量差异均不显著,但以 T6 处理最高,说明提高钾肥含量可以促进氮肥吸收。

坐果期处理 T9 的总氮和总蛋白含量最高,极显著高于处理 1,可见,中度水分胁迫下增加磷肥的比例也可以提高葡萄总氮和总蛋白含量。

采后期同样以 T6 处理的总氮和总蛋白含量为最高,极显著高于 T7 处理。同样说明,在轻度水分胁迫下适当提高钾肥比例有利于促进氮素积累。

从无核白鸡心葡萄的整个生育期来看,生长前期总氮和总蛋白含量较高,进入到生长后期,总氮和总蛋白含量水平整体有所下降,但仍表现为轻度水分胁迫促进氮素的积累,且提高磷钾肥比例可以有

效减少蛋白质下降的幅度。统计分析表明,各个时期的总氮与叶绿素含量呈正相关关系,且以萌芽期 T6 处理达到极显著水平($r = 0.88^{**}$, $P < 0.01$),这与前人的研究基本一致^[17]。萌芽期总氮含量较高说明葡萄生长前期需氮量较大,所以必须重视开花前氮肥追施,这样有助于发芽、抽枝、开花与坐果。

表 3 不同处理葡萄植株叶柄总氮和总蛋白含量/(g·kg⁻¹)

Table 3 Comparisons of shoot length during plant growth with different treatments

处理 Treatment	萌芽期 Germination stage		坐果期 Fruit-set period		采后期 After harvesting	
	总氮 Total nitrogen	总蛋白 Total protein	总氮 Total nitrogen	总蛋白 Total protein	总氮 Total nitrogen	总蛋白 Total protein
T1	7.75cC	48.52cC	7.74dD	48.37dD	8.25bcAB	51.56bcAB
T2	10.24abABC	64.07abABC	11.37abAB	71.15abAB	8.37bcAB	52.37bcAB
T3	10.82abAB	67.79abAB	12.54aA	78.41aA	9.93abAB	62.01abAB
T4	8.28cBC	51.93cBC	8.52cdD	53.36cdD	8.25bcAB	51.61bcAB
T5	9.33bcABC	58.47bcABC	9.73bcBCD	61.06bcBCD	8.11bcAB	50.9bcAB
T6	15.29aA	72.05aA	11.23abABC	70.31abABC	10.9aA	68.25aA
T7	7.71cC	48.38cC	8.73cdCD	54.71cdCD	7.65cB	48.2cB
T8	10.66abAB	66.97abAB	9.27cdBCD	58.14cdBCD	8.33bcAB	52.1bcAB
T9	10.87abAB	68.03abAB	12.98aA	81.27aA	10.59aB	66.69aB

2.5 水分亏缺下肥料比对葡萄硝酸还原酶(NR)活性的影响

植物中所需要的氮素主要来自土壤中硝酸态氮和铵态氮,但是植物吸收硝酸态氮后,必须经过一系列还原变成 NH₃ 后才能用于形成氨基酸和蛋白质。而第一步还原反应(NO₃⁻→NO₂⁻)就需要 NR 催化^[18]。由图 4(A)可以看出,萌芽期 T8 处理、T9 处理 NR 活性极显著高于其他处理,可见萌芽期提高磷、钾肥的施用量可促进氮肥的吸收利用,从而提高氮肥利用率。T4、T5、T6 三个处理 NR 活性随着水分胁迫程度的加剧呈上升趋势,T5 处理、T6 处理分别比 T4 处理(0.523 μg·g⁻¹·h⁻¹)提高了 7.6%、14.3%,可见轻度水分胁迫、中度水分胁迫会使无核白鸡心葡萄 NR 活性升高。

由图 4(B)可以看出,坐果期 T4、T5、T6 三个处理之间差异达到极显著水平,T5 处理、T6 处理分别比 T4 处理(2.270 μg·g⁻¹·h⁻¹)提高了 6.9%、19.7%,说明随着胁迫时间的延长,中度水分胁迫不但不会降低 NR 活性,反而相对比正常灌水量的情况会有所增加,可见中度水分胁迫程度不足以破坏无核白鸡心葡萄 NR 活性。T6 处理 NR 活性最高为 2.717 μg·g⁻¹·h⁻¹,说明坐果期适当提高钾肥施用量会促进氮肥的吸收利用。

由图 4(C)可以看出,转色期 T3 处理 NR 活性(2.959 μg·g⁻¹·h⁻¹)比 T1 处理提高了 10.3%,说明中度水分胁迫使 NR 活性升高。转色期整体来看,不同处理之间差异不显著,可能是因为转色期只施钾肥,植株对氮肥的吸收利用较少。

由图 4(D)可以看出,采收后 T1、T2、T3 三个处

理之间 NR 活性差异极显著,且呈上升趋势,T2 处理、T3 处理比 T1 处理(2.546 μg·g⁻¹·h⁻¹)提高了 2.9%、8.4%,说明相同肥料配比下,中度水分胁迫利于 NR 活性的提高。T5 处理 NR 活性比 T2 处理提高了 5.8%,可见轻度水分胁迫下,适量增施钾肥可提高 NR 活性,从而利于氮肥的利用。

整个生长期结果表明,生长前期 NR 活性较低,轻度水分胁迫、中度水分胁迫会提高 NR 活性。生长期适量增施钾肥会促进氮肥的吸收利用,提高 NR 活性。统计分析表明,叶片总氮与 NR 在不同生育期均呈现负相关关系,但相关性较低,且不同处理间差异均不显著。

2.6 水分亏缺下肥料比对葡萄谷氨酰胺合成酶(GS)活性的影响

谷氨酰胺合成酶(GS)是参与氮的同化和谷氨酰胺形成的主要酶。谷氨酰胺和谷氨酸是许多化合物(谷氨酸、核苷酸以及其他含氮化合物如叶绿素等)生物合成的氮素供体^[19]。

由图 5(A)可以看出,萌芽期 T5 处理、T8 处理 GS 活性较高,两处理之间无显著差异,可见轻度水分胁迫利于 GS 活性的提高,且适当提高磷肥、钾肥的施用量能有效促进氮肥的利用。T1、T2、T3 三个处理 GS 活性呈逐渐增加,T2 处理、T3 处理比 T1 处理提高了 5.0%、6.1%,可见无核白鸡心葡萄植株生长前期,水分胁迫可促进 GS 活性的增加。

由图 5(B)可以看出,坐果期 T1、T2、T3 三个处理 GS 活性呈降低趋势,T2 处理、T3 处理分别比 T1 处理降低了 8.0%、9.3%,可见随着水分胁迫时间的延长,水分胁迫导致无核白鸡心葡萄 GS 活性下

降。同样,T4、T5、T6 三个处理 GS 活性也呈下降趋势,T5 处理、T6 处理分别比 T4 处理降低了 4.8%、7.3%,进一步说明随着水分胁迫程度的加深,水分胁迫

可使 GS 活性降低。T4 处理 GS 活性最高为0.688 $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$,可见坐果期适量增施钾肥可提高无核白鸡心葡萄 GS 活性,从而有利于氮肥的吸收。

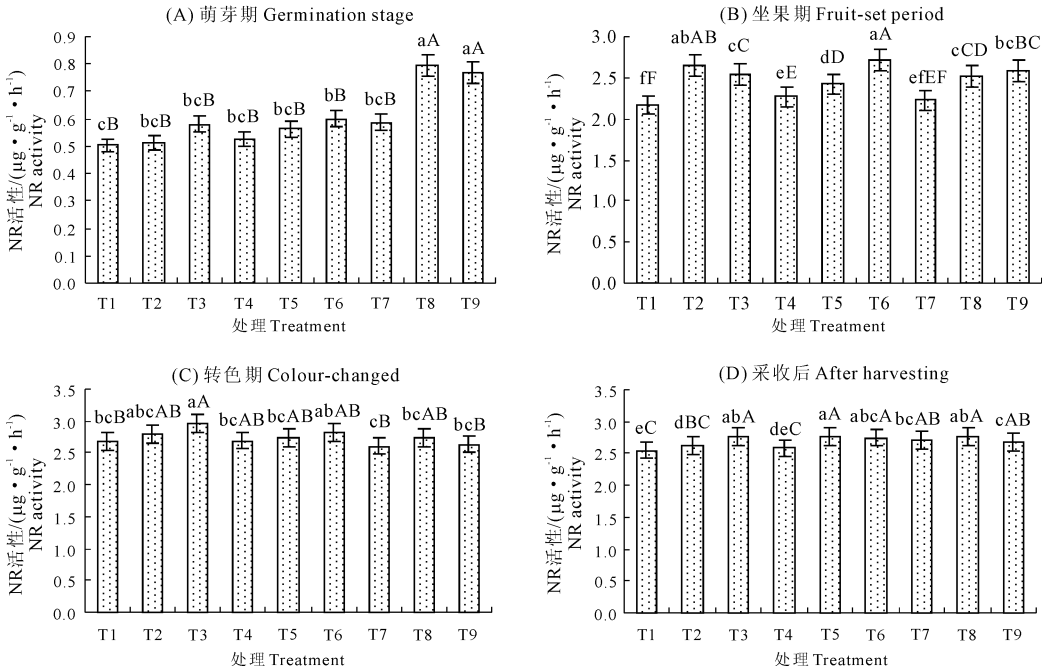


图 4 不同处理葡萄生长期硝酸还原酶(NR)活性的比较

Fig.4 Comparisons of NR activities at various growth stages with different treatments

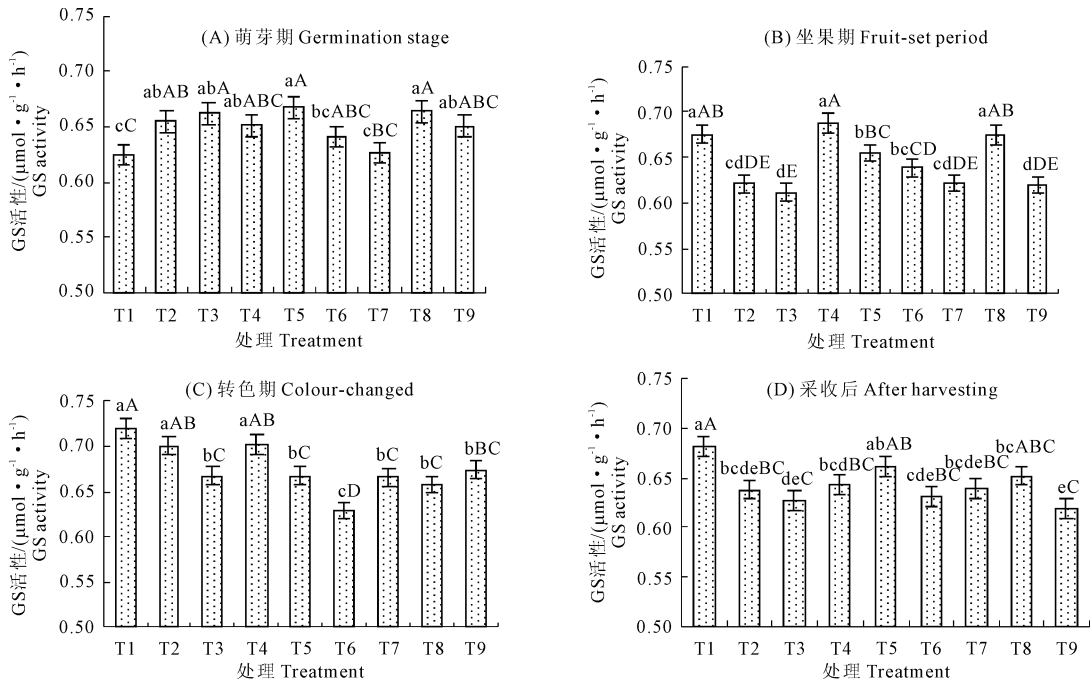


图 5 不同处理葡萄生长期谷氨酰胺合成酶(GS)活性的比较

Fig.5 Comparisons of GS activities at various growth stages with different treatments

由图 5(C)可以看出,转色期 GS 活性与坐果期表现出相同的规律,T3 处理 GS 活性分别比 T1 处理、T2 处理降低了 7.2%、4.9%,说明随着水分胁迫

时间的延长,中度水分胁迫使无核白鸡心葡萄谷氨酰胺合成酶的活性明显降低。

由图 5(D)可以看出,采收后 T1 处理 GS 活性最

高,为 $0.682\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$,可见正常灌水量情况下,肥料配比为 N:P:K=2:1:3 的水肥处理组合能有效提高 GS 活性。

整个生长期结果表明,水分胁迫处理使萌芽期 GS 活性升高,而随着水分胁迫时间的延长,坐果期、转色期及采收后三个时期 GS 活性降低。同时,坐果期适量增施钾肥利于无核白鸡心葡萄 GS 活性的提高。统计分析表明,各个时期的总氮与 GS 呈现正相关关系,且以萌芽期 T8 处理达到极显著水平($r=0.56^{**}$, $P<0.01$),GS 与 NR 呈现一定负相关性,但差异不显著,且相关系数较低。这与前人的研究基本一致^[18]。

2.7 水分亏缺下肥料配比对葡萄谷丙转氨酶(GPT)活性的影响

由图 6(A)可以看出,萌芽期 T1、T2、T3 三个处理 GPT 活性呈上升趋势,且 T1 处理与 T2、T3 处理之间具有极显著差异,T2 处理、T3 处理分别比 T1 处理提高了 3.6%、5.2%,可见萌芽期水分胁迫可使 GPT 活性升高。T8 处理 GPT 活性比 T2 处理提高了 2.8%,可见轻度水分胁迫下,适量提高磷肥比例可提高 GPT 活性。T4、T5、T6 三个处理 GPT 活性也呈梯度增加,T5 处理、T6 处理分别比 T4 处理增加了 3.4%、5.4%,进一步说明萌芽期水分胁迫可促进无核白鸡心葡萄 GPT 活性的提高。

由图 6(B)可以看出,T8 处理 GPT 活性最高,为

$0.725\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$,比 T2 处理提高了 3.4%,可见坐果期适量提高磷肥施用量可使 GPT 活性升高。T1、T2、T3 三个处理之间具有显著差异,且呈梯度上升趋势,T2 处理、T3 处理分别比 T1 处理提高了 1.6%、4.8%,可见坐果期水分胁迫可提高无核白鸡心葡萄 GPT 活性。

由图 6(C)可以看出,转色期 T5 处理 GPT 活性最高,为 $0.750\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$,比 T2 处理提高了 7.0%,可见转色期轻度水分胁迫下,适量提高钾肥施用量可使无核白鸡心葡萄 GPT 活性升高。

由图 6(D)可以看出,采收后 T6 处理 GPT 活性($0.770\ \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$)分别比 T3 处理、T9 处理提高了 2.5%、1.6%,进一步说明适量增施钾肥有利于 GPT 活性的提高。T1、T2、T3 三个处理 GPT 活性呈梯度增加趋势,T2 处理、T3 处理分别比 T1 处理提高了 2.6%、6.7%,可见水分胁迫处理可使无核白鸡心葡萄采收后 GPT 活性有所提高。

整个生长期结果表明,轻度水分胁迫、中度水分胁迫处理可使 GPT 活性升高,适当提高磷、钾肥比例可促进 GPT 活性的提高。统计分析表明,各个时期的总氮与 GPT 呈现显著正相关关系,且以萌芽期 T8 处理($r=0.65^{**}$, $P<0.01$)、坐果期 T8 处理($r=0.58^{**}$, $P<0.01$)、采后期 T6($r=0.61^{**}$, $P<0.01$)达到极显著水平。

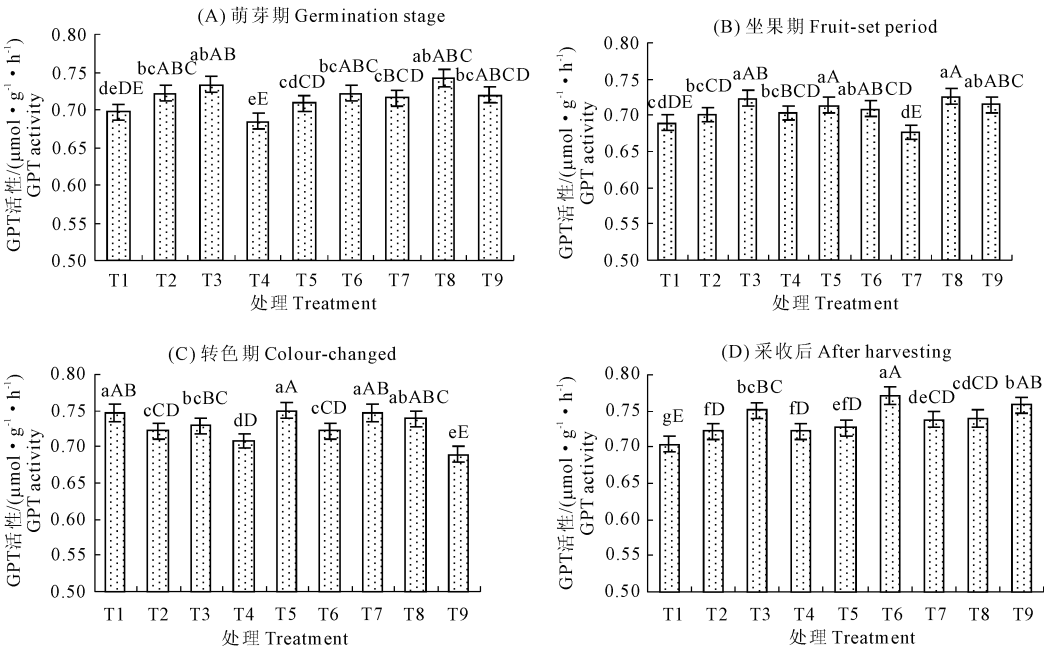


图 6 不同处理葡萄生长期谷丙转氨酶(GPT)活性的比较

Fig.6 Comparisons of GPT activities at various growth stages with different treatments

3 讨 论

在早期的研究中已经发现,植物生长对水分亏缺较为敏感,影响的程度与植物种类有关,也受土壤水分胁迫的时间和程度的影响^[20]。植物在生长过程中,受到水分胁迫时,植物体内代谢发生变化,生长状况必然会发生变化。因此,水分胁迫直接影响到植株的生长量与生长状况,主要包括植株高度、基部直径、叶片数量与叶面积等。水分胁迫使植物根系吸收的水分无法补偿蒸腾作用耗水,造成体内水分亏缺,引起膨压的降低,光合器官受到损伤,植物细胞分裂和生长受到抑制,影响植物的正常生长发育^[21]。本试验结果表明,在轻度水分胁迫(水分为田间持水量的 55%~60%)、肥料配比为 N:P:K=2:1:5 的水肥处理下无核白鸡心葡萄的叶面积等重要形态指标均处于较高水平,这充分说明,轻度水分胁迫下适当提高钾肥施用量能有效增加无核白鸡心葡萄植株生物量,促进植株的生长发育。这与郭修武等^[22]在葡萄上的研究结果一致。

氮作为植物必需的大量元素,不仅是植物营养生长所必需的,更是保证作物高产、优质的前提^[23-24]。植物氮素同化的主要途径是硝酸盐被还原为铵后直接参与氨基酸的合成与转化,NR、GS、GPT 等关键酶参与了催化和调节。氮、磷、钾是植物体内代谢的重要元素成分。氮作为氮代谢的底物诱导物,通过影响反应物和参与酶活性而直接影响氮代谢,而磷主要通过蛋白活化修饰(磷酸化)和构成与调节酶而调节代谢,钾主要对酶活性有调节作用。

硝酸还原酶(NR)是植物氮代谢中一个重要的调节酶和限速酶^[25]。已有的氮、磷、钾对硝酸还原酶影响研究表明,增加氮肥量可增进硝酸还原酶活性,而缺氮则抑制硝酸还原酶活性^[26-27],林春华等^[6]研究认为缺磷、缺钾抑制硝酸还原酶活性。本试验结果表明,轻度水分胁迫、中度水分胁迫会适当提高硝酸还原酶活性。从整个生长期来看,在轻度水分胁迫(水分为田间持水量的 55%~60%)下、施肥配比为 N:P:K=2:1:5 的水肥处理下硝酸还原酶活性较高,能有效促进氮肥的吸收利用,且生长期适量增施钾肥可有效提高硝酸还原酶活性。试验所得结果与侯大斌等^[28]在附子上的研究结果一致。

谷氨酰胺合成酶(GS)和谷丙转氨酶(GPT)在生物体内主要承担的是转氨作用,调节氮元素从谷氨酸向其它氨基酸的转移,对相关组成蛋白质、功能蛋白质与次生代谢化合物的代谢进行调节^[29]。本试验研究结果表明,水分胁迫处理使谷氨酰胺合成酶

活性先升高后降低,且使谷丙转氨酶活性升高。生长期增施钾肥对葡萄 GS 与 GPT 活性均有明显效应,使二者活性显著增高,这说明 N、K 施用之间存在互作效应,增施 K 肥可提高葡萄的氮代谢活动。

综合叶面积与光合速率来看,萌芽期和坐果期水分为田间持水量的 55%~60%、施肥配比为 N:P:K=2:5:3 的水肥处理能有效促进叶面积增加,提高光合速率,是较好的水肥处理组合;转色期和采收后需维持正常含水量和适当增施钾肥可提高光合速率。从氮代谢角度分析,总蛋白、总氮与 NR、GS、GPT 之间存在一定的相关性,且肥料配比对其之间相关性的影响不大。在轻度水分胁迫下,增加钾肥的使用量,可以提高氮代谢相关酶的活性,提高蛋白质含量和氮肥效能,从而提高植株对水分胁迫的抵抗能力。

参 考 文 献:

- [1] 汪德水.旱地农田肥水协调效应与耦合模式[M].北京:气象出版社,1999:45-49.
- [2] Bellert C, Longuenesse J J, Robin P. Limitation of rose photosynthetic capacity under N deprivation. Second international symposium on roses [J]. ISHS Acta Horticulture, 1996, 424: 73-78.
- [3] Foyer C H, Not or G, Lelandais M. Short-term effects of nitrate, nitrite and ammonium assimilation and amino biosynthesis in maize [J]. Plant, 1994, 192: 211-220.
- [4] Solomonson L P, Barber M J. Assimilatory nitrate reductase: Functional properties and regulation [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1990, 41: 225-253.
- [5] Yadav R S, Sharwa R L, Pandey U K. Effects of various water potential treatment on nitrogen reductase activity in wheat genotypes [J]. Agric Sci Digest, 1998, 18(2): 73-75.
- [6] 林春华,黄亮华,张玲,等.缺氮、磷、钾、钙、镁对芥蓝硝酸盐积累、硝酸还原酶和过氧化物酶活性的影响 [J]. 华南农业大学学报, 1998, 19(4): 55-58.
- [7] 范雪梅,姜东,戴廷波,等.花后干旱和渍水下氮素供应对小麦籽粒蛋白质和淀粉积累关键调控酶活性的影响 [J]. 中国农业科学, 2005, 38(6): 1132-1140.
- [8] 梁艳荣,胡晓红,张颖力,等.植物过氧化物酶生理功能研究进展 [J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2003, 24(2): 110-113.
- [9] 程瑞平,束怀瑞.水分胁迫对果树生长和叶中矿质元素含量的影响 [J]. 植物生理学通讯, 1999, 28(1): 32-34.
- [10] 彭方仁,郭娟,徐柏森.木本植物营养贮藏蛋白质研究进展 [J]. 植物学通报, 2001, 18(4): 445-450.
- [11] 高俊凤.植物生理学实验技术 [M]. 北京:世界图书出版公司, 2000: 59-63.
- [12] 李忠光,龚明.磺胺比色法测定植物组织硝酸还原酶活性的改进 [J]. 植物生理学通讯, 2009, 45(1): 67-68.
- [13] 叶应妩,王毓三.全国检验操作规程 [M]. 南京:东南大学出版社, 1997: 209.

通过本试验的研究,再次论证了垄沟灌溉能够有效地提高水分利用率,且试验表明灌水与施肥位置在一定程度上对氮肥的利用以及作物的生长有着密切的关系,这可为垄沟灌溉模式下制定合理的灌水施肥方案提供一定理论依据,进一步提高水分和氮素的有效利用率。由于本试验采用旱棚小车模拟试验,并未考虑降雨、地下水等因素,与大田试验相比有一定的局限性,因此,应结合大田试验对此进行进一步论证,另外,本试验只考虑了施氮部位这一因素,而不同施肥水平或灌溉水平下间(套)作垄沟灌溉土壤水氮分布有待进一步研究,以探求更好的垄沟灌溉施肥制度。

参 考 文 献:

[1] Dang T, Cai G, Guo S, et al. Effect of nitrogen management on yield and water use efficiency of rainfed wheat and maize in Northwest China [J]. *Pedosphere*, 2006, 16(4):495-504.

[2] Dordas C A, Sioulas C. Safflower yield, chlorophyll content, photosynthesis, and water use efficiency response to nitrogen fertilization under rainfed conditions [J]. *Industrial Crops and Products*, 2008, 27(1):75-85.

[3] 张福锁,崔振岭,王澄清,等.中国土壤和植物养分管理现状与改进策略[J].*植物学通报*,2007,24(6):687-694.

[4] 叶优良,肖焱波,黄玉芳,等.小麦/玉米和蚕豆/玉米间作对水分利用的影响[J].*中国农学通报*,2008,24(3):445-449.

[5] 张风云,吴普特,赵西宁,等.间(套)作提高农田水分利用效率

的节水机理[J].*应用生态学报*,2012,23(5):1400-1406.

[6] 叶优良,孙建好,李 隆,等.小麦/玉米间作根系相互作用对氮素吸收和土壤硝态氮含量的影响[J].*农业工程学报*,2005,21(11):41-45.

[7] 王自奎,吴普特,赵西宁,等.模拟垄沟灌溉土壤水分入渗特性试验研究[J].*干旱地区农业研究*,2011,29(3):24-28.

[8] Fahong W, Xuqing W, Sayre K. Comparison of conventional, flood irrigated, flat planting with furrow irrigated, raised bed planting for winter wheat in China[J]. *Field Crops Research*, 2004, 87(1):35-42.

[9] 张勇勇,吴普特,赵西宁,等.垄沟灌溉施氮土壤水氮分布特征试验研究[J].*排灌机械工程学报*,2013,31(5):440-448.

[10] 刘小刚,张富仓,田育丰,等.水氮处理对玉米根区水氮迁移和利用的影响[J].*农业工程学报*,2008,24(11):19-24.

[11] 王贺贺,吴普特,赵西宁,等.不同施肥方式对垄沟灌溉水氮分布的影响[J].*干旱地区农业研究*,2013,31(2):157-163.

[12] 赵允格,邵明安.不同整地方式下施肥对夏玉米产量及水氮利用效率的影响[J].*农业工程学报*,2004,20(4):40-44.

[13] 杨启良,张富仓,刘小刚,等.沟灌方式和水氮对玉米产量与水分传导的影响[J].*农业工程学报*,2011,27(1):15-21.

[14] Siyal A A, Bristow K L, šimůnek J. Minimizing nitrogen leaching from furrow irrigation through novel fertilizer placement and soil surface management strategies [J]. *Agricultural Water Management*, 2012, 115(0):242-251.

[15] 张 婷,吴普特,赵西宁,等.垄沟种植模式对玉米生长及产量的影响[J].*干旱地区农业研究*,2013,31(1):27-30.

[16] 李亚贞,焦念元,尹 飞,等.垄沟种植对土壤水分变化及夏玉米生育的影响[J].*中国农学通报*,2010,26(13):140-143.

[17] 王西娜,王朝辉,李生秀.施氮量对夏季玉米产量及土壤水氮动态的影响[J].*生态学报*,2007,27(1):197-204.

(上接第 36 页)

[14] 陈毓荃.生物化学实验方法和技术[M].北京:科学出版社,2006:113-114.

[15] 孙洪强,庞占荣,蒋春光.水分胁迫对果树形态和生理生化指标的影响[J].*北方果树*,2008,(1):1-3.

[16] 滕元文,周湘红.果树气孔反应及其对叶水势的调控[J].*干旱地区农业研究*,1993,11(4):61-64.

[17] Eans J R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat [J]. *Plant Physiol*, 1983, 72:297-302.

[18] 房玉林,耿万刚,孙 伟,等.赤霞珠葡萄休眠及萌发过程中的氮素代谢[J].*中国农业科学*,2011,44(24):5041-5049.

[19] 王昊翔,赵德英,马怀宇,等.甜樱桃花芽分化过程中叶片氮代谢初步研究[J].*华北农学报*,2009,24(增刊):201-204.

[20] Schulze E D. Soil water deficits and atmospheric humidity as environmental signal[J]. *Griffiths Water Deficits*, 1993:129-145.

[21] 李予霞,崔百明,董新平,等.水分胁迫下葡萄叶片脯氨酸和可溶性总糖积累与叶龄的关系[J].*果树学报*,2004,21(2):170-172.

[22] 郭修武,王丛丛,周兴本.水分胁迫下肥料配比对葡萄生长发育的影响[J].*华北农学报*,2012,27(2):140-145.

[23] 王征宏,吕淑芳,张雅冰.盐胁迫下外源 NO 对玉米叶片氮代谢产物的影响[J].*安徽农业科学*,2007,35(17):5055-5056.

[24] 杨 阳,钟晓敏,闫志刚,等.氮素形态对巨峰葡萄果实品质的影响[J].*植物营养与肥料学报*,2010,16(4):1037-1040.

[25] 余让才,李明启,范燕萍.高等植物硝酸还原酶的光调控[J].*植物生理学通讯*,1997,33(1):61-65.

[26] 高祖明,张耀栋,张道勇,等.氮磷钾对叶菜硝酸盐积累和硝酸还原酶、过氧化物酶活性的影响[J].*园艺学报*,1989,16(4):293-297.

[27] 张智猛,万书波,宁堂原,等.氮素水平对花生氮素代谢及相关酶活性的影响[J].*植物生态学报*,2008,32(6):1407-1416.

[28] 侯大斌,舒光明,任正隆.氮磷钾施用对附子几种氮代谢酶活性的影响[J].*西南农业学报*,2006,19(5):857-862.

[29] 莫良玉,吴良欢,陶勤南.高温胁迫下水稻氨基酸态氮与铵态氮营养效应研究[J].*植物营养与肥料学报*,2002,8(2):57-66.