

doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2015.04.013

苹果幼树生理特性和水分生产率对水肥的响应研究*

周罕觅¹ 张富仓^{1,2} Roger Kjelgren³ 吴立峰^{1,2} 高明霞^{1,2} 李志军^{1,2}

(1. 西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室, 陕西杨凌 712100;

2. 西北农林科技大学中国旱区节水农业研究院, 陕西杨凌 712100; 3. 犹他州立大学植物土壤和气候系, 洛根 84322)

摘要: 为探明半干旱地区苹果幼树水肥精准管理模式, 研究了苹果幼树生理特性和水分生产率对不同水肥的响应机制, 试验设置4个灌水水平, 其灌水上下限分别为田间持水率的75%~85% (W_1)、65%~75% (W_2)、55%~65% (W_3)、45%~55% (W_4)和3个施肥水平($N-P_2O_5-K_2O$), 即高肥:0.6-0.6-0.2 g/kg干土(F_1)、中肥:0.4-0.4-0.2 g/kg干土(F_2)、低肥:0.2-0.2-0.2 g/kg干土(F_3)。结果表明: 苹果叶片相对含水率和饱和含水率以及叶绿素 SPAD 值均可以反映土壤水分的亏缺状况; 叶片脯氨酸含量最高和最低分别为 F_1W_4 和 F_3W_1 处理(F_1W_4 比 F_3W_1 增加 440.8%), 丙二醛含量最高和最低分别为 F_3W_4 和 F_1W_1 处理(F_3W_4 比 F_1W_1 增加 167%); 叶片水分利用效率(WUE)最大值出现在 F_2W_2 处理, 与 F_1W_1 相比, 其净光合速率 P_n 、蒸腾速率 T_r 、气孔导度 G_s 分别减小了 18.8%、29.1%、23.2%, 但 WUE 却增加了 14.2%; 水分生产率(CWP)最大值也基本上出现在 F_2W_2 处理, 与 F_1W_1 相比, 虽然其干物质质量减少了 5.2%, 但耗水量却减少了 16.4%, CWP 增加了 13.4%; 叶片水分利用效率在一定程度上能够反映其水分生产率, F_2W_2 处理为节水、节肥的最佳水肥耦合模式。

关键词: 苹果树 水肥 生理 光合 水分利用效率 水分生产率

中图分类号: S274; S661.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-1298(2015)04-0077-11

Response of Physiological Properties and Crop Water Productivity of Young Apple Tree to Water and Fertilizer

Zhou Hanmi¹ Zhang Fucang^{1,2} Roger Kjelgren³ Wu Lifeng^{1,2} Gao Mingxia^{1,2} Li Zhijun^{1,2}

(1. Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid and Semiarid Areas, Ministry of Education,

Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

2. Institute of Water-saving Agriculture in Arid Areas of China, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

3. Department of Plant Soils and Climate, Utah State University, Logan 84322, USA)

Abstract: In order to explore the accurate management mode of water and fertilizer supply for young apple tree in semi-arid region, the bucket cultivation experiment was conducted to study the response mechanism of physiological properties and crop water productivity of two-year-old young apple tree to different water and fertilizer treatments. The treatments consisted of four irrigation levels: 75%~85% (W_1), 65%~75% (W_2), 55%~65% (W_3) and 45%~55% (W_4) of field capacity, and three fertilization ($N-P_2O_5-K_2O$) levels: 0.6-0.6-0.2 (F_1), 0.4-0.4-0.2 (F_2) and 0.2-0.2-0.2 g/kg (F_3) water-free soil. The results showed that relative and saturated water contents and SPAD value of young apple trees' leaves all can reflect the deficit status of soil moisture. The highest and lowest proline were found in F_1W_4 and F_3W_1 treatments (that in F_1W_4 was increased by 440.8% compared with F_3W_1), and the highest and lowest malonaldehyde were found in F_3W_4 and F_1W_1 treatments (that in F_3W_4 was increased by 167% compared with F_1W_1), respectively. The highest water use efficiency of

收稿日期: 2015-01-01 修回日期: 2015-01-26

* 国家高技术研究发展计划(863计划)资助项目(2011AA100504)和高等学校学科创新引智计划(111计划)资助项目(B12007)

作者简介: 周罕觅, 博士生, 主要从事节水灌溉理论与技术研究, E-mail: zhouhm@163.com

通讯作者: 张富仓, 教授, 博士生导师, 主要从事节水灌溉理论与技术研究, E-mail: zhangfc@nwsuaf.edu.cn

leaf (WUE) and crop water productivity (CWP) both appeared in the treatment of F_2W_2 of which the net photosynthetic rate P_n , transpiration rate T_r and stomatal conductance G_s were decreased by 18.8%, 29.1% and 23.2%, respectively, while WUE was increased by 14.2%, dry mass was decreased by 5.2%, water consumption was also decreased by 16.4% and CWP was increased by 13.4%. WUE can reflect the CWP to some degree and the treatment of F_2W_2 reached the best water and fertilizer coupling mode.

Key words: Apple tree Water and fertilizer Physiology Photosynthesis Water use efficiency Water productivity

引言

我国许多果树(如苹果、梨、桃等)多分布在丘陵、山地以及更易受到水分胁迫的干旱、半干旱地区,相当多的果园立地条件较差,灌溉条件较差或根本无灌溉设施,水分利用率也较低,果树生产遭受严重的干旱威胁。果树的正常生长发育需要适量的养分,营养的缺乏或不平衡不但影响果树的树势、光合作用、产量、果实品质和抗性,而且还会严重影响果树产业的经济效益^[1-2]。水分与肥料对作物生长的影响不是孤立的,而是相互作用的,水分与肥料之间存在着耦合效应^[3-5]。合理的水肥有利于作物高产,而粗放的水肥管理不但对作物生长发育不利,还会造成资源浪费和环境污染^[6-7]。Arnon 提出,在旱地农业中,植物营养的基本问题是如何在水分受限制的条件下通过合理施用肥料来提高水分利用效率^[8],之后对水肥耦合的研究才开始处于真正的重视阶段。

国内对水肥耦合的研究主要集中在作物上,沈荣开等^[5]对冬小麦、夏玉米水肥耦合的田间试验和汪玉磊等^[7]对冬小麦水肥耦合的盆栽试验都表明氮肥效益的发挥与水分状况密切相关;张秋英等^[9]认为不同水肥耦合处理下,玉米的光合速率有所不同,气孔导度的变化与光合速率的变化表现基本一致,而对蒸腾速率、细胞间 CO_2 浓度影响不大;周明耀等^[10]通过盆栽试验和田间试验表明节水灌溉处理的水稻茎蘖数、干物质积累量和产量均高于相应的淹水灌溉处理;吴立峰等^[11]认为水肥交互作用下新疆大田棉花灌水量在作物需水量的 80%、施肥量 ($N-P_2O_5-K_2O$) 在 250-100-50 kg/hm² 时,可以获得最高的水分利用效率。而对果树的水肥耦合研究报道较少,即使有研究也主要集中在成龄挂果的果树上^[12-13],对挂果前的幼树研究很少。因此,为探明半干旱地区苹果幼树水肥精准管理模式,本文研究半干旱地区苹果幼树生理特性和水分生产率对水肥的响应规律以及指标间的相关关系,以期干旱或半干旱地区苹果幼树的生长和生理研究以及最

佳水肥耦合机制提供理论基础。

1 材料与方 法

1.1 试验地基本情况

试验于 2012-03-05 至 2012-10-05 在西北农林科技大学中国旱区节水农业研究院移动式防雨棚中进行。研究院地处 34°17'N、108°04'E,海拔高度 520 m,属半干旱半湿润气候,多年平均气温 12.5℃,年日照时数 2 163.8 h,无霜期 210 d,降水量 500 mm,蒸发量 1 400 mm。供试土壤为壤土(经自然风干、磨细过 5 mm 筛),土壤 pH 值为 7.8,有机质 6.38 g/kg,全氮 0.82 g/kg,全磷 0.55 g/kg,全钾 11.2 g/kg,碱解氮 48.3 mg/kg,速效磷 13.68 mg/kg,速效钾 138.47 mg/kg,田间持水率(θ_f)0.24 g/g。

以近年来培育出的新型高产苹果品种柱状苹果(润太一号)2 a 龄幼树为试验材料,幼树于 2012 年 3 月 10 日移栽,移栽后保持充分灌水进行缓苗。5 月 3 日进行水分和施肥处理。

1.2 试验方法

以防雨棚和蒸渗桶为种植环境,即将不锈钢铁桶埋于防雨棚田间地下,有效的控水控肥,温湿度等环境条件与田间一致,能准确地反映田间试验结果。设灌水和施肥 2 个因素,其中灌水处理设 4 个水平(充分供水、轻度亏缺、中度亏缺、重度亏缺),其灌水上下限分别为田间持水率的 75%~85% (W_1)、65%~75% (W_2)、55%~65% (W_3)、45%~55% (W_4),称量法控制其土壤水分。施肥处理设 3 个水平(高肥、中肥、低肥),N、 P_2O_5 、 K_2O 分别为 0.6、0.6、0.2 g/kg 干土 (F_1),0.4、0.4、0.2 g/kg 干土 (F_2),0.2、0.2、0.2 g/kg 干土 (F_3),所用氮、磷、钾肥分别为尿素、磷酸氢二铵和氯化钾,计算施肥深度为 30~40 cm,施肥量按 20 cm 土层风干土的质量换算得出。试验进行完全组合设计,共 12 个处理,设 3 次重复。

试验地竖直铺设外径 60 cm、高 100 cm、厚 5 cm 水泥管,采用直径 50 cm、高 100 cm 蒸渗桶埋于水泥管内,桶面与地表相平。为防止滞水,每桶底部装河

沙 10 kg、风干土 230 kg, 装土容重 1.3 g/cm^3 。试验地上方安装有可移动电动葫芦门式 500 kg 起重机(西安神力起重运输机械有限公司)可升降蒸渗桶, 起重机挂钩上安装电子吊秤(测量范围 4 ~ 500 kg, 精度 25 g, 杭州天辰称重设备有限公司)测其质量并以此来计算各水肥处理下苹果幼树的灌水量。

1.3 测定项目和方法

1.3.1 叶片水分生理指标的测定和计算

叶片水分生理指标采用饱和称量法进行测定^[14-15]。2012年7月25日(果实膨大期)选取各处理苹果幼树上部相同位置的成熟叶片, 取下后迅速装入保鲜袋带回实验室测其鲜质量(W_f, g), 然后放入装有 1 000 mL 蒸馏水的烧杯内浸泡, 至其质量不再增加, 得到其饱和鲜质量(W_s, g), 之后放入 105℃ 干燥箱内杀青 0.5 h, 然后将温度调至 75℃ 干燥至恒质量, 即干质量(W_d, g)。叶片相对含水率($L_R, \text{g/g}$)和叶片饱和含水率($L_S, \text{g/g}$)计算式为

$$L_R = \frac{W_f - W_d}{W_s - W_d} \quad (1)$$

$$L_S = \frac{W_s - W_d}{W_d} \quad (2)$$

1.3.2 叶绿素含量的测定

叶绿素仪主要利用 650 nm 和 940 nm 中心波段叶片透射率进行叶片叶绿素含量的测定, 其读数 SPAD 值可以较好地表征叶片绿度^[16-17]。本研究采用便携式叶绿素仪 SPAD-502 (Knicoa Minolta, Japan) 测定叶绿素含量, 测定时每棵样树随机选取 20 片叶, 测量距离叶片基部 2/3 处的 SPAD 值。

1.3.3 脯氨酸和丙二醛的测定

脯氨酸(PRO)含量(质量比)采用酸性茚三酮显色比色测定法; 丙二醛(MDA)含量(库尔质量浓度)测定采用硫代巴比妥酸反应比色测定法^[18]。于 2012 年 8 月 1 日采集样本, 8 月 1 日—7 日测定。

1.3.4 光合特性的测定和水分利用效率的计算

选择 2012 年苹果幼树不同生育期的晴天: 5 月 30 日(新梢生长期)、6 月 30 日(坐果期)、7 月 27 日(果实膨大期)、8 月 24 日(成熟期), 采用美国 Li-Cor 公司生产的 Li-6400 型光合测定系统测定不同水肥处理苹果树中上部(1.3 ~ 1.6 m)完整叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s), 测定时每株选取 5 片叶, 每个叶片每次连续采集 3 个稳定数据。测定时间为每天 10:00—11:00, 5 片叶取平均值作为该处理的光合数据。叶片水分利用效率(WUE, $\mu\text{mol}/\text{mmol}$)计算式为

$$WUE = \frac{P_n}{T_r} \quad (3)$$

1.3.5 耗水量、干物质质量和作物水分生产率的测定和计算

作物耗水量计算式为^[19]

$$ET = P_r + U + I - D - R - \Delta W \quad (4)$$

式中 ET ——作物耗水量 P_r ——降水量

U ——地下水补给量

I ——灌水量 R ——径流量

D ——深层渗漏量

ΔW ——试验初期和末期土壤水分变化量

由于采用防雨棚和蒸渗桶为种植环境, 故 P_r 、 U 、 R 和 D 均忽略不计, 式(4)简化为

$$ET = I - \Delta W \quad (5)$$

将所取柱状苹果样树基础部与地下部分离, 去掉表面的尘土放入干燥箱在 105℃ 下杀青 0.5 h, 75℃ 干燥至恒质量, 之后放入干燥器中冷却, 用电子天平称质量, 即为干物质质量。

作物水分生产率(Crop water productivity, CWP)表示作物消耗单位水量所能获得的产量, 反映了作物产出量与其耗用水量(ET)间的关系, CWP 中的作物产量可定义为总干物质产量(M_d)或籽粒(谷粒)产量, 其计算式为^[20-21]

$$CWP = \frac{M_d}{ET} \quad (6)$$

1.4 数据统计分析

应用 SPSS Statistics 18.0 统计软件对数据进行处理及相关性分析; 对不同处理间各指标进行方差分析, 若差异显著, 再用 Duncan 多重比较进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同水肥处理对叶片相对含水率和饱和含水率的影响

图 1 是不同水肥处理对苹果幼树叶片的相对含水率和饱和含水率的影响, 其中灌水对苹果叶片相对含水率的影响达到了显著水平($P < 0.05$, $F = 10.404$), 对饱和含水率的影响达到了极显著水平($P < 0.01$, $F = 68.031$); 施肥对苹果叶片相对含水率和饱和含水率影响不显著($P = 0.9$, $F = 0.111$; $P = 0.677$, $F = 0.5$); 水肥交互作用对苹果叶片相对含水率和饱和含水率影响也不显著($P = 0.272$, $F = 1.681$; $P = 0.684$, $F = 0.665$)。

如图 1a 所示, 随着灌水量的增加和土壤含水率的升高, 苹果叶片相对含水率逐渐提高, 表现为施肥一定的条件下, 苹果叶片的相对含水率从大到小依次为: W_1 、 W_2 、 W_3 、 W_4 。在 3 个施肥条件下, 充分供水、轻度和中度亏缺灌溉处理(W_1 、 W_2 、 W_3)的叶片相对含水率较重度亏缺灌溉(W_4)分别增加了

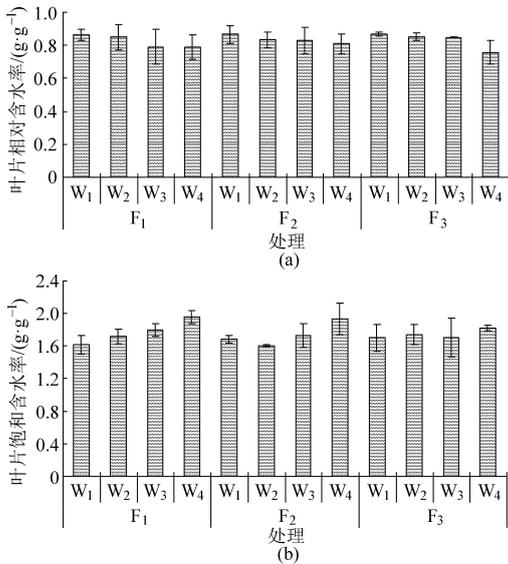


图1 不同水肥处理对苹果幼树叶片相对含水率和饱和含水率的影响

Fig.1 Effects of different water and fertilizer treatments on relative and saturated water content of young apple trees' leaves

9.6%、7.7%、0.3% (高肥条件下), 7.2%、3%、2.3% (中肥条件下), 14.9%、12.3%、11.9% (低肥条件下)。低肥条件下增加最多, 这说明低肥条件下, 土壤水分对苹果叶片相对含水率的影响最大。由此可以说明, 水肥耦合条件下, 苹果叶片相对含水率可以反映土壤水分的亏缺状况。

如图1b所示, 随着灌水量的增加和土壤含水率的升高, 苹果叶片饱和含水率逐渐降低, 表现为施肥一定的条件下, 苹果叶片的饱和含水率从小到大依次为: W_1 、 W_2 、 W_3 、 W_4 。在3个施肥条件下, 充分供水、轻度和中度亏缺灌溉处理 (W_1 、 W_2 、 W_3) 较重度亏缺灌溉 (W_4) 分别减小了 21.3%、14.4%、9.3% (高肥条件下), 14.8%、20.6%、11.9% (中肥条件下), 6.9%、4.7%、6.7% (低肥条件下)。高肥和中肥条件下减小最多, 低肥条件减小最少。由此可以说明, 水肥耦合条件下, 苹果叶片饱和含水率与相对

含水率呈相反的变化趋势, 饱和含水率也可以反映土壤水分的亏缺状况。

2.2 不同水肥处理对叶片叶绿素含量的影响

SPAD 值与叶绿素含量成正比, 能够反映叶绿素含量的高低, 是一个无量纲的数值。叶绿素含量是表明苹果树光和能力的主要指标, 与苹果树的施肥量也密切相关。如图2所示, 不同水肥处理下苹果幼树叶片的 SPAD 值随着生育期的变化均呈现出逐渐增大的变化趋势。一般生育前期 (萌芽开花期和新梢生长期) 由于叶片不断生长 SPAD 值增加最为迅速, 生育中期 (坐果和膨大期) 由于叶片生长趋于稳定 SPAD 值增加趋于平缓, 生育后期 (果实成熟期) 由于叶片基本停止生长, SPAD 值增加缓慢。施肥一定的条件下, 苹果幼树 SPAD 值增加总体呈现为: $W_1 > W_2 > W_3 > W_4$; 灌水一定的条件下, SPAD 值增加总体呈现出: $F_1 > F_2 > F_3$; 水肥耦合条件下最大增值出现在高水高肥的 F_1W_1 处理, 最小增值出现在低水低肥的 F_3W_4 处理, 这与其光合速率变化趋势基本一致 (表1), 由此可以说明苹果幼树 SPAD 值不但与光合速率密切相关, 而且能较好地反映其水肥亏缺状况, 可以作为诊断苹果树水肥亏缺状况的指标之一。

2.3 不同水肥处理对叶片脯氨酸和丙二醛含量的影响

图3是不同水肥处理对苹果幼树叶片的脯氨酸和丙二醛含量的影响, 其中灌水对苹果叶片脯氨酸含量的影响达到极显著水平 ($P < 0.01$, $F = 489.854$), 对丙二醛含量的影响也达到极显著水平 ($P < 0.01$, $F = 397.112$); 施肥对苹果叶片脯氨酸含量的影响达到了极显著水平 ($P < 0.01$, $F = 48.112$), 对丙二醛含量的影响不显著 ($P = 0.08$, $F = 5.197$); 水肥交互作用对苹果叶片脯氨酸含量影响显著 ($P < 0.05$, $F = 3.168$), 对丙二醛含量影响不显著 ($P = 0.647$, $F = 0.712$)。

如图3a所示, 施肥一定的条件下, 随着灌水量

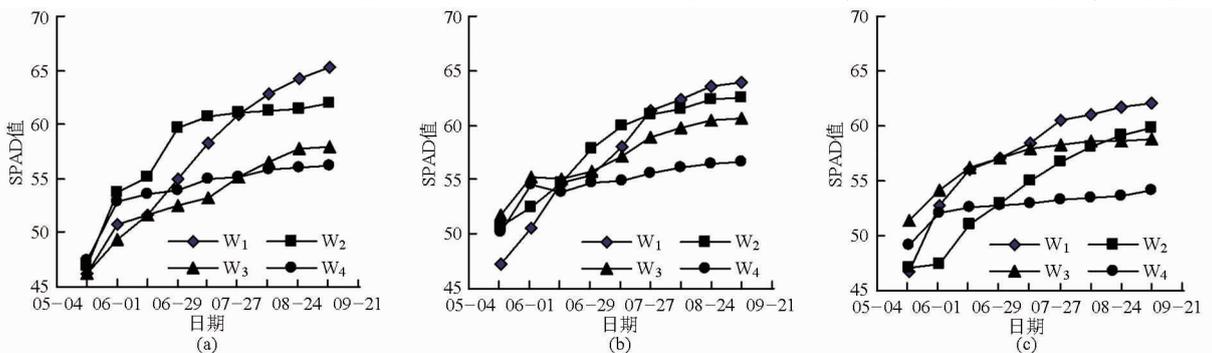


图2 不同水肥处理对苹果幼树叶片的叶绿素含量 (SPAD) 的影响

Fig.2 Effects of different water and fertilizer treatments on SPAD values of young apple trees' leaves

(a) 高肥 F_1 (b) 中肥 F_2 (c) 低肥 F_3

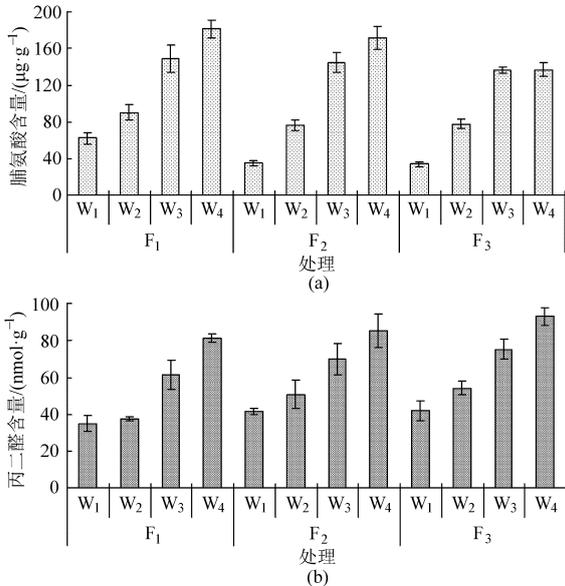


图3 不同水肥处理对苹果幼树叶脯氨酸和丙二醛含量的影响

Fig. 3 Effects of different water and fertilizer treatments on proline and malonaldehyde of young apple trees' leaves

的减少,苹果叶片脯氨酸的含量呈梯度上升趋势,总体表现为(从小到大): W_1 、 W_2 、 W_3 、 W_4 ,这说明亏水逆境条件下,苹果叶片脯氨酸含量明显增加。重度亏缺灌溉处理 W_4 比充分供水处理 W_1 脯氨酸含量增加274.5%。灌水一定的条件下,随着施肥量的减少,苹果叶片脯氨酸的含量基本呈梯度降低的趋势,总体表现为(从大到小): F_1 、 F_2 、 F_3 ,这说明苹果叶片脯氨酸含量与施肥量也密切相关。高肥处理 F_1 比低肥处理 F_3 脯氨酸含量增加25.6%。水肥耦合条件下,苹果叶片脯氨酸含量最高和最低的处理分别为 F_1W_4 和 F_3W_1 (F_1W_4 比 F_3W_1 增加440.8%),水分对脯氨酸含量的影响明显高于施肥的影响,表现为在中度亏水条件下高、中、低3个施肥处理脯氨酸含量差异不大。

如图3b所示,施肥一定的条件下,随着灌水量的减少,苹果叶片丙二醛的含量呈梯度上升的趋势,总体表现为(从小到大): W_1 、 W_2 、 W_3 、 W_4 ,这说明亏水逆境条件下,苹果叶片丙二醛含量明显增加。重度亏缺灌溉处理 W_4 比充分供水处理 W_1 丙二醛含量增加119.5%。但灌水一定的条件下,施肥对苹果叶片丙二醛含量影响很小,这说明苹果叶片丙二醛的含量与施肥量关系不大。水肥耦合条件下,苹果叶片丙二醛含量最高和最低的处理分别为 F_3W_4 和 F_1W_1 (F_3W_4 比 F_1W_1 增加167%)。

2.4 不同水肥处理对叶片光合特性和水分利用效率的影响

表1和表2是不同水肥处理对苹果幼树叶片5月30日(新梢生长期)、6月30日(坐果期)、7月

27日(果实膨大期)、8月24日(成熟期)净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和水分利用效率(WUE)的影响。其中灌水对苹果各生育期叶片 P_n 、 T_r 、 G_s 的影响都达到极显著水平($P < 0.01$);灌水处理前期(新梢生长和坐果期)对WUE影响显著($P < 0.05$),灌水处理后(果实膨大和成熟期)影响极显著($P < 0.01$)。施肥对苹果幼树坐果和膨大期 P_n 影响极显著($P < 0.01$),对成熟期 P_n 影响显著($P < 0.05$),对新梢生长期 P_n 影响不显著;对新梢生长和坐果期 T_r 影响显著($P < 0.05$),对果实膨大和成熟期 T_r 影响极显著($P < 0.01$);对坐果膨大和成熟期 G_s 影响显著($P < 0.05$),对新梢生长期 G_s 影响不显著;对坐果期WUE影响显著($P < 0.05$),对新梢生长、果实膨大和成熟期WUE影响不显著。水肥交互作用仅对苹果幼树坐果期 P_n 、 T_r 产生极显著影响($P < 0.01$),对果实膨大期WUE产生显著影响($P < 0.05$)。

如表1、表2所示,施肥一定的条件下,苹果幼树 P_n 、 T_r 、 G_s 总体上从大到小依次为: W_1 、 W_2 、 W_3 、 W_4 ;灌水一定的条件下,苹果幼树 P_n 、 T_r 、 G_s 总体上从大到小依次为: F_1 、 F_2 、 F_3 ,由此可以说明苹果幼树 P_n 、 T_r 、 G_s 随着灌水量和施肥量的增加呈现出明显的上升趋势,在水肥耦合条件下,苹果叶片 P_n 、 T_r 、 G_s 可以反映其水肥亏缺状况。 P_n 、 T_r 、 G_s 三者最大值一般都出现在高水高肥的 F_1W_1 处理,最小值都出现在低水低肥的 F_3W_4 处理,这说明苹果幼树 P_n 、 T_r 、 G_s 三者密切相关,当苹果幼树光合速率和蒸腾速率较高和较低时,自身可以通过控制气孔开放程度的大小以适应环境条件。WUE最大值基本上出现在 F_2W_2 处理,与 F_1W_1 相比,其 P_n 、 T_r 、 G_s 分别减小了18.8%、29.1%、23.2%,但WUE却增加了14.2%,这说明高水高肥的 F_1W_1 处理并不能得到最大的水分利用效率,虽然 F_1W_1 处理有最高的光合速率但其也有最大的蒸腾速率,最佳的水分利用效率出现在 F_2W_2 处理,说明 F_2W_2 处理达到了节水、节肥的最佳水肥耦合模式。

4个生育期不同水肥处理间 P_n 、 T_r 、 G_s 和WUE都有明显的差异,但最大差异都出现在7月27日(果实膨大期),这说明苹果幼树果实膨大期是需水、需肥的最关键时期,此时期控水、控肥可有效地提高用水效率,增加最终果实产量。

2.5 不同水肥处理对苹果幼树水分生产率的影响

表3是不同水肥处理对苹果幼树干物质质量、耗水量和水分生产率(CWP)的影响。其中灌水对干物质质量、耗水量和CWP的影响都达到极显著水平($P < 0.01$);施肥对干物质质量和CWP的影响达

表1 不同水肥处理对苹果幼树叶片净光合速率和蒸腾速率的影响

Tab.1 Effects of different water and fertilizer treatments on net photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (T_r) of young apple trees' leaves

施肥处理	灌水处理	净光合速率/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$				蒸腾速率/ $(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$			
		5月30日	6月30日	7月27日	8月24日	5月30日	6月30日	7月27日	8月24日
F ₁	W ₁	11.35 ± 0.94 ^a	14.54 ± 0.60 ^a	22.37 ± 0.86 ^a	15.30 ± 0.97 ^a	5.08 ± 0.38 ^a	5.11 ± 0.40 ^a	6.52 ± 0.17 ^a	6.60 ± 0.18 ^a
	W ₂	10.00 ± 0.74 ^{ab}	12.29 ± 0.16 ^c	20.60 ± 0.91 ^b	14.23 ± 0.45 ^{ab}	4.30 ± 0.30 ^b	4.05 ± 0.17 ^b	6.18 ± 0.17 ^{ab}	6.10 ± 0.37 ^{ab}
	W ₃	7.58 ± 0.28 ^{cde}	9.24 ± 0.08 ^{ef}	17.46 ± 0.55 ^{de}	12.35 ± 0.56 ^{bc}	3.33 ± 0.09 ^{cd}	3.17 ± 0.08 ^{de}	5.75 ± 0.10 ^{bcd}	5.53 ± 0.23 ^{bc}
	W ₄	6.09 ± 1.11 ^{ef}	8.17 ± 0.13 ^{gh}	16.00 ± 0.44 ^{ef}	8.57 ± 1.21 ^d	2.99 ± 0.29 ^{de}	2.95 ± 0.16 ^{de}	5.63 ± 0.09 ^{cd}	5.02 ± 0.36 ^{cd}
F ₂	W ₁	10.13 ± 0.26 ^{ab}	13.00 ± 0.04 ^b	21.23 ± 1.28 ^{ab}	15.23 ± 0.92 ^a	4.07 ± 0.03 ^b	4.24 ± 0.07 ^b	6.02 ± 0.37 ^{bc}	5.43 ± 0.22 ^{bcd}
	W ₂	8.16 ± 1.62 ^{cd}	10.73 ± 0.44 ^d	19.78 ± 1.00 ^{bc}	12.97 ± 0.08 ^b	2.88 ± 0.68 ^{de}	3.28 ± 0.16 ^{cd}	5.59 ± 0.24 ^{cd}	4.78 ± 0.15 ^{cd}
	W ₃	6.77 ± 0.73 ^{de}	8.61 ± 0.40 ^{fg}	17.54 ± 0.89 ^{de}	11.07 ± 0.65 ^c	2.58 ± 0.05 ^{def}	2.97 ± 0.03 ^{de}	5.36 ± 0.07 ^{de}	4.58 ± 0.01 ^{de}
	W ₄	4.83 ± 0.52 ^{fg}	7.74 ± 0.15 ^h	15.58 ± 1.55 ^f	8.05 ± 0.97 ^{de}	2.04 ± 0.12 ^{fg}	2.54 ± 0.01 ^f	5.04 ± 0.18 ^e	3.91 ± 0.62 ^e
F ₃	W ₁	8.69 ± 0.38 ^{bc}	9.52 ± 0.38 ^c	18.87 ± 0.81 ^{cd}	13.34 ± 0.85 ^b	4.01 ± 0.23 ^{bc}	3.58 ± 0.05 ^c	5.63 ± 0.03 ^{cd}	5.21 ± 0.44 ^{cd}
	W ₂	6.75 ± 0.04 ^{de}	8.72 ± 0.23 ^{fg}	17.44 ± 0.75 ^{de}	10.97 ± 0.80 ^c	2.89 ± 0.11 ^{de}	3.01 ± 0.23 ^{de}	5.27 ± 0.49 ^{de}	5.26 ± 0.48 ^{cd}
	W ₃	4.62 ± 0.12 ^{fg}	7.81 ± 0.06 ^h	15.25 ± 0.44 ^{fg}	8.01 ± 1.20 ^{de}	2.24 ± 0.56 ^{efg}	2.82 ± 0.01 ^{ef}	5.00 ± 0.49 ^e	3.78 ± 0.51 ^e
	W ₄	4.07 ± 0.46 ^g	5.93 ± 0.42 ⁱ	13.75 ± 0.82 ^g	6.48 ± 0.34 ^e	1.74 ± 0.21 ^g	2.56 ± 0.01 ^f	4.33 ± 0.40 ^f	2.79 ± 0.08 ^f
显著性检验 (F 值)									
灌水		91.838 **	217.005 **	141.653 **	97.213 **	163.849 **	783.327 **	80.974 **	38.861 **
施肥		10.840	146.316 **	86.874 **	64.793 *	21.140 *	19.647 *	17.844 **	121.722 **
灌水 × 施肥		0.564	16.294 **	1.080	0.918	0.390	9.541 **	1.026	2.396

注: * 表示差异显著 ($P < 0.05$), ** 表示差异极显著 ($P < 0.01$); 同列数值后不同字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

表2 不同水肥处理对苹果幼树叶片气孔导度和水分利用效率的影响

Tab.2 Effects of different water and fertilizer treatments on stomatal conductance (G_s) and water use efficiency (WUE) of young apple trees' leaves

施肥处理	灌水处理	气孔导度/ $(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$				水分利用效率/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1})$			
		5月30日	6月30日	7月27日	8月24日	5月30日	6月30日	7月27日	8月24日
F ₁	W ₁	155.34 ± 51.38 ^a	277.46 ± 12.20 ^a	481.32 ± 38.80 ^a	220.03 ± 13.83 ^a	2.23 ± 0.02 ^{ab}	2.85 ± 0.10 ^{bcd}	3.43 ± 0.05 ^{ab}	2.32 ± 0.08 ^{cde}
	W ₂	129.77 ± 26.58 ^{ab}	240.54 ± 2.00 ^{ab}	456.40 ± 2.67 ^{ab}	178.85 ± 26.27 ^{ab}	2.32 ± 0.01 ^{ab}	3.03 ± 0.09 ^{abc}	3.34 ± 0.06 ^{abc}	2.34 ± 0.07 ^{cde}
	W ₃	77.62 ± 24.37 ^{cde}	199.97 ± 26.98 ^{bcd}	365.88 ± 73.32 ^{bcd}	112.38 ± 27.77 ^{cde}	2.28 ± 0.02 ^{ab}	2.91 ± 0.05 ^{bcd}	3.04 ± 0.07 ^{de}	2.23 ± 0.01 ^{cde}
	W ₄	62.28 ± 8.85 ^{cde}	166.80 ± 25.14 ^{def}	276.60 ± 62.01 ^{de}	117.72 ± 29.51 ^{cde}	2.02 ± 0.17 ^b	2.78 ± 0.19 ^{cd}	2.84 ± 0.06 ^e	1.72 ± 0.36 ^f
F ₂	W ₁	109.54 ± 8.44 ^{abc}	245.69 ± 12.04 ^{ab}	422.95 ± 56.31 ^{ab}	194.14 ± 16.07 ^a	2.49 ± 0.08 ^{ab}	3.07 ± 0.06 ^{ab}	3.53 ± 0.10 ^a	2.80 ± 0.05 ^a
	W ₂	90.70 ± 8.51 ^{bcd}	218.85 ± 14.42 ^{bc}	410.64 ± 43.60 ^{abc}	150.33 ± 4.62 ^{bc}	2.85 ± 0.11 ^a	3.27 ± 0.02 ^a	3.53 ± 0.06 ^a	2.72 ± 0.10 ^{ab}
	W ₃	85.15 ± 10.67 ^{bcd}	180.53 ± 33.05 ^{cde}	311.87 ± 8.25 ^{cde}	139.08 ± 12.39 ^{bcd}	2.62 ± 0.33 ^{ab}	2.90 ± 0.10 ^{bcd}	3.27 ± 0.13 ^{abcd}	2.41 ± 0.14 ^{bcd}
	W ₄	46.53 ± 1.90 ^e	146.07 ± 40.92 ^{ef}	274.02 ± 78.28 ^{de}	94.09 ± 21.17 ^{de}	2.39 ± 0.40 ^{ab}	3.04 ± 0.06 ^{ab}	3.09 ± 0.26 ^{cde}	2.07 ± 0.08 ^e
F ₃	W ₁	100.17 ± 8.06 ^{bcd}	185.47 ± 3.05 ^{cde}	356.82 ± 61.74 ^{bcd}	146.49 ± 19.13 ^{bc}	2.17 ± 0.22 ^{ab}	2.66 ± 0.14 ^d	3.35 ± 0.13 ^{abc}	2.56 ± 0.05 ^{abc}
	W ₂	75.52 ± 25.37 ^{cde}	157.48 ± 0.98 ^{def}	257.91 ± 81.57 ^{ef}	139.07 ± 13.24 ^{bcd}	2.34 ± 0.10 ^{ab}	2.90 ± 0.14 ^{bcd}	3.32 ± 0.22 ^{abc}	2.09 ± 0.04 ^{de}
	W ₃	51.56 ± 19.43 ^{de}	129.17 ± 14.73 ^f	264.72 ± 41.86 ^{def}	86.17 ± 17.44 ^e	2.13 ± 0.59 ^{ab}	2.77 ± 0.03 ^{cd}	3.07 ± 0.21 ^{cde}	2.11 ± 0.03 ^{de}
	W ₄	52.84 ± 5.19 ^{de}	84.94 ± 3.01 ^g	169.73 ± 36.86 ^f	72.63 ± 9.43 ^e	2.37 ± 0.55 ^{ab}	2.31 ± 0.16 ^e	3.19 ± 0.21 ^{bcd}	2.32 ± 0.19 ^{cde}
显著性检验 (F 值)									
灌水		33.765 **	38.794 **	78.317 **	91.140 **	11.810 *	14.212 *	56.189 **	30.935 **
施肥		1.693	31.322 *	12.790 *	34.158 *	1.073	22.527 *	2.927	11.751
灌水 × 施肥		1.577	1.021	1.925	1.584	0.631	3.250	3.656 *	3.773

到显著水平 ($P < 0.05$); 水肥交互作用对干物质质量、耗水量和 CWP 影响不显著。

如表3所示, 施肥一定的条件下, 苹果幼树干物质质量和耗水量总体上从大到小依次为: W₁、W₂、W₃、W₄; 灌水一定的条件下, 苹果幼树干物质质量和耗水量总体上从大到小依次为: F₁、F₂、F₃, 由此可以说明苹果幼树干物质的积累和耗水量随

着灌水量和施肥量的增加呈现出明显的上升趋势, 在水肥耦合条件下, 苹果幼树干物质质量和耗水量可以反映其水肥亏缺状况。干物质质量和耗水量最大值一般都出现在高水高肥的 F₁W₁ 处理, 最小值都出现在低水低肥的 F₃W₄ 处理, 这说明苹果幼树在高水高肥的情况下耗水量最大, 干物质质量积累的最多, 干物质质量的积累与其耗水量

密切相关。CWP 最大值基本上出现在 F_2W_2 处理, 与 F_1W_1 相比, 虽然其干物质质量减小了 5.2%, 但耗水量却减小了 16.4%, CWP 增加了 13.4%, 这说明高水高肥的 F_1W_1 处理并不能得到最佳的水分生产率, 最佳的水分生产率出现在 F_2W_2 处理, F_2W_2 处理为节水、节肥的最佳水肥耦合模式。

表 3 不同水肥处理对苹果幼树干物质质量、耗水量和水分生产率的影响

Tab.3 Effects of different water and fertilizer treatments on dry mass, water consumption and crop water productivity (CWP) of young apple trees

施肥处理	灌水处理	干物质质量/ (g·株 ⁻¹)	耗水量/ (L·株 ⁻¹)	水分生产率/ (kg·m ⁻³)
F ₁	W ₁	341.47 ± 11.60 ^{ab}	208.01 ± 4.95 ^a	1.64 ± 0.01 ^{def}
	W ₂	337.27 ± 10.61 ^{ab}	190.33 ± 7.78 ^b	1.77 ± 0.01 ^{bc}
	W ₃	288.93 ± 7.07 ^{cd}	168.45 ± 7.35 ^c	1.72 ± 0.04 ^{cd}
	W ₄	224.13 ± 7.07 ^f	140.71 ± 1.81 ^{de}	1.59 ± 0.07 ^{efg}
F ₂	W ₁	348.21 ± 7.78 ^a	207.32 ± 7.07 ^a	1.68 ± 0.01 ^{de}
	W ₂	323.67 ± 6.36 ^b	173.95 ± 2.12 ^c	1.86 ± 0.01 ^a
	W ₃	271.97 ± 3.75 ^{de}	149.70 ± 0.72 ^d	1.82 ± 0.01 ^{ab}
	W ₄	223.68 ± 15.20 ^f	131.22 ± 2.83 ^e	1.71 ± 0.08 ^{cd}
F ₃	W ₁	293.18 ± 7.07 ^c	186.06 ± 6.65 ^b	1.58 ± 0.02 ^{fg}
	W ₂	265.52 ± 8.64 ^c	162.93 ± 7.78 ^c	1.63 ± 0.03 ^{def}
	W ₃	237.32 ± 7.92 ^f	148.14 ± 6.31 ^d	1.60 ± 0.01 ^{efg}
	W ₄	203.01 ± 3.90 ^g	133.24 ± 2.12 ^e	1.53 ± 0.05 ^g
显著性检验 (F 值)				
灌水		4 143.262 **	1 510.599 **	81.435 **
施肥		65.238 *	11.185	19.803 *
灌水 × 施肥		2.606	2.503	1.228

2.6 指标间的相关关系

2.6.1 净光合速率与其他指标间的相关关系

光合作用是植物体内极为重要的代谢过程, 光合作用的强弱对植物的生长、产量及其抗逆性都具有十分重要的影响^[22-23]。因此研究苹果幼树叶片净光合速率与其他生理指标间的相关关系尤为重要。图 4 分析后得出净光合速率与丙二醛含量、蒸腾速率和气孔导度之间都呈二次曲线关系。净光合速率与丙二醛含量之间相关关系的决定系数 $R^2 = 0.792$; 净光合速率与蒸腾速率之间 $R^2 = 0.947$; 净光合速率与气孔导度之间 $R^2 = 0.907$, 这说明苹果幼树叶片净光合速率与丙二醛含量、蒸腾速率和气孔导度密切相关, 光合作用能直接影响其光合速率、蒸腾速率、气孔导度和丙二醛含量。净光合速率与脯氨酸含量间 $R^2 = 0.511$; 净光合速率与叶片相对含水量间 $R^2 = 0.228$; 净光合速率与叶片饱和含水量间 $R^2 = 0.265$, 这说明苹果幼树叶片净光合速率与脯氨酸含量、叶片相对含水量和饱和含水量有一定的关系但关系不大。

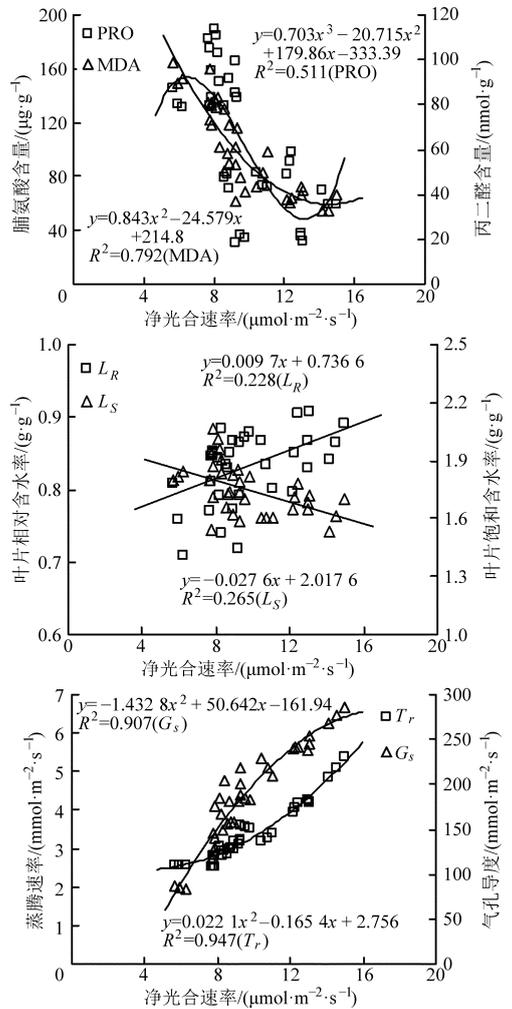


图 4 苹果幼树叶片净光合速率与其他指标间的相关关系

Fig.4 Relationships between net photosynthetic rate (P_n) and other indexes of young apple trees

2.6.2 叶片水分利用效率和水生产率与其他指标间的相关关系

图 5 是苹果幼树叶片水分利用效率与净光合速率和气孔导度及水分生产率与净光合速率和叶片水分利用效率间的相关关系。分析后得出叶片水分利用效率与净光合速率和气孔导度有一定的指数函数关系, 叶片水分利用效率与净光合速率间 $R^2 = 0.341$; 叶片水分利用效率与气孔导度间 $R^2 = 0.404$ 。水分生产率与净光合速率和叶片水分利用效率间呈二次函数关系, 水分生产率与净光合速率间 $R^2 = 0.257$; 水分生产率与叶片水分利用效率间 $R^2 = 0.743$, 这说明苹果幼树水分生产率与叶片净光合速率关系不大, 但与叶片水分利用效率关系密切, 叶片水分利用效率在一定程度上能够反映其水分生产率。

3 讨论

植物的抗旱性与体内的水分状况密切相关, 叶片相对含水量和饱和含水量能较好地反映植物的水

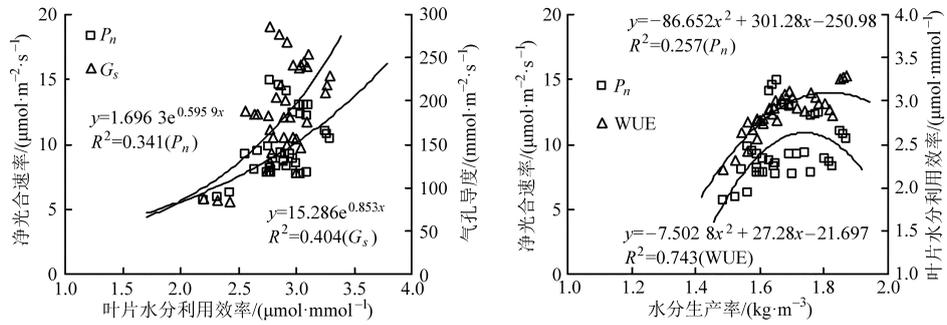


图5 苹果幼树叶片水分利用效率与净光合速率和气孔导度及水分生产率与净光合速率和叶片水分利用效率间的相关关系

Fig.5 Relationships between WUE and P_n , WUE and G_s , CWP and P_n , CWP and WUE of young apple trees

分状况。张烈等在土壤干旱胁迫下的试验表明玉米叶片的相对含水率下降而饱和含水率上升^[24]；薛青武等的研究认为严重胁迫时，高氮处理小麦叶片相对含水率降低幅度大于低氮处理^[25]；朱再标等研究发现，干旱下施氮能够降低柴胡叶片的保水力，高氮处理下叶片相对含水率显著降低，细胞膜相对透性明显上升，细胞膜稳定性降低^[26]。本研究则表明，水肥耦合条件下，随着灌水量的增加和土壤含水率的升高，苹果叶片相对含水率逐渐提高而饱和含水率逐渐降低。

叶绿素是植物进行光合作用的主要色素，干旱胁迫对植物叶绿素的含量有明显影响，但研究结果不尽相同。Mäkelä等在研究中发现干旱胁迫使番茄体内的叶绿素含量升高^[27]，相反，Herbinger等、Nayyar等则认为干旱胁迫降低了植物的叶绿素含量^[28-29]。宋丽梅等认为干旱严重抑制了百脉根叶片的延伸生长，但由于叶片内部的保护作用，叶绿素的合成受到的影响较小，使得叶绿素的绝对含量并未减少，加之叶片的含水率降低，从而产生了类似“浓缩”的现象，导致叶绿素浓度增加^[30]，可见植物的不同干旱对叶绿素含量的影响会有较大差异。本研究表明，增加灌水和施肥量能够提高苹果叶片叶绿素含量，这与夏阳^[31]和曾化伟^[32]的结论相似。

植物在受到逆境环境危害时，比如干旱、高盐引起的渗透胁迫，为适应环境中的渗透胁迫，在许多植物中会有脯氨酸（PRO）的累积。脯氨酸是一种相容性渗透调节物质，并且是植物体内储存氮和碳的一种方式。脯氨酸作为一种理想的渗透调节物质，分子量小，是一种极易溶于水的氨基酸，它在植物抗渗透胁迫中有重要作用^[33]。自1954年Kemble和MacPherson首次在萎蔫的燕麦中发现有PRO的累积以来^[34]，随后在其他植物中也有类似的报道。Sofa等认为干旱胁迫能使橄榄树叶片的PRO增加，PRO的累积程度能反映其抗旱能力^[35]；李予霞等认为水分胁迫使葡萄幼龄叶片PRO和可溶性总糖含量增加^[36]；夏阳等认为高盐处理的苹果叶片PRO

含量相对提高^[37]；李莉等认为水分胁迫增加了盆栽苹果梨叶片PRO的含量^[38]。本研究表明，施肥一定的条件下，随着灌水量的减少，苹果叶片PRO的含量呈梯度上升的趋势，灌水量一定的条件下，随着施肥量的减少，苹果叶片PRO的含量基本呈梯度降低的趋势，这与夏阳研究的苹果在水分逆境下PRO含量变化不大^[31]的结论不一致。

丙二醛（MDA）是植物在胁迫环境中进行膜脂过氧化作用产生的重要产物之一，其含量的高低可以反映植物细胞受环境胁迫程度的大小^[39]。有研究表明，随着土壤含水率的下降和施肥量的减少，梨树幼苗叶片中MDA含量依次增加，在低水低肥处理下MDA含量达到最大^[40]；增施氮素可降低花生叶片MDA含量^[41]；干旱胁迫能使橄榄树叶片的MDA含量增加^[35]；苹果属植物MDA含量随水分胁迫的加重而逐渐增加^[30]；百脉根叶片MDA含量随着干旱时间的延长逐渐升高^[42]；缺硼条件下柑橘幼苗叶片MDA含量高于不缺硼处理^[43]；高温条件下苹果叶片MDA积累增加^[44]；葡萄砧木随土壤含盐量增加MDA含量逐渐升高^[45]；水稻水氮胁迫处理的MDA含量均高于不胁迫处理^[46]；干旱胁迫下施氮巨桉叶片MDA含量明显高于不施氮^[47]；小粒咖啡幼树叶片的MDA含量随灌水或施肥量的减小而逐渐增加^[48]。这些研究结论说明植物在胁迫环境中MDA含量整体呈现出上升的水平，这与本研究得到的结论基本一致。本研究表明施肥一定的条件下，随着灌水量的减少，苹果叶片MDA的含量呈梯度上升的趋势，但灌水量一定的条件下，施肥对苹果叶片MDA含量影响很小。

光合作用是植物将太阳能转换为化学能，并利用它将二氧化碳和水等无机物合成有机物时释放出氧气的过程，植物对环境的适应性沿着有利于光合作用的方向发展^[49-50]。本研究表明，苹果幼树 P_n 、 T_r 、 G_s 三者密切相关，当其光合速率和蒸腾速率较高或较低时，自身可以通过控制气孔开放程度的大小以适应其环境条件。WUE最大值基本上出现在

F_2W_2 处理,与 F_1W_1 相比,其 P_n 、 T_s 、 G_s 分别减小了 18.8%、29.1%、23.2%,但 WUE 却增加了 14.22%,这说明高水高肥的 F_1W_1 处理并不能得到最大的水分利用效率,虽然 F_1W_1 处理有最高的光合速率但其也有最大的蒸腾速率,最佳的水分利用效率出现在 F_2W_2 处理。

通常作物产量或干物质质量与用水量呈抛物线关系,灌溉供水充足时,过度的植被生长可能导致较弱的根系活力、不健康的冠层结构以及较低的收获指数或收获比,这意味着充足供水条件下的高生物量产出并不一定会带来高水平的 CWP,适宜的灌溉可通过改善收获指数达到既提高粮食产量又减小灌溉用水量的目的^[51]。局部灌溉、非充分灌溉、滴灌等方法具有增加 CWP 的效果,但相应的产量或许有所下降^[52-53],这与本研究得到的结论基本一致。本研究表明,高水高肥的 F_1W_1 处理并不能得到最佳的水分生产率,最佳的水分生产率出现在 F_2W_2 处理。

4 结论

(1) 低肥条件下,土壤水分对苹果幼树叶片相对含水率的影响最大;水肥耦合条件下,苹果幼树叶片饱和含水率与相对含水率呈相反的变化趋势,相

对含水率和饱和含水率可以反映土壤水分的亏缺状况;增加灌水量和施肥量可以增加叶片叶绿素含量。

(2) 水肥耦合条件下,苹果幼树叶片脯氨酸含量最高和最低的处理分别为 F_1W_4 和 F_3W_1 (F_1W_4 比 F_3W_1 增加 440.8%),水分对脯氨酸含量的影响明显高于施肥对其的影响;亏水逆境条件下,苹果叶片丙二醛含量明显增加,重度亏缺灌溉处理 W_4 比充分供水处理 W_1 丙二醛含量增加 119.5%,施肥对苹果幼树叶片丙二醛含量影响很小;水肥耦合条件下,苹果幼树叶片丙二醛含量最高和最低的处理分别为 F_3W_4 和 F_1W_1 (F_3W_4 比 F_1W_1 增加 167%)。

(3) WUE 最大值出现在 F_2W_2 处理,与 F_1W_1 相比,其 P_n 、 T_s 、 G_s 分别减小了 18.8%、29.1%、23.2%,但 WUE 却增加了 14.2%;CWP 最大值也基本上出现在 F_2W_2 处理,与 F_1W_1 相比,虽然其干物质质量减少了 5.2%,但耗水量却减少了 16.4%,CWP 增加了 13.4%。 F_2W_2 处理为节水、节肥的最佳水肥耦合模式。

(4) 苹果幼树叶片净光合速率与丙二醛含量、蒸腾速率和气孔导度密切相关,光合作用能直接影响其光合速率、蒸腾速率、气孔导度和丙二醛含量;叶片水分利用效率在一定程度上能够反映其水分生产率。

参 考 文 献

- 1 申连英. N、P、K 供应水平对枣幼树生长发育的影响[D]. 保定:河北农业大学,1988.
- 2 侯福林. 植物生理学实验教程[M]. 北京:科学出版社,2004.
- 3 Wolfe D W, Henderson D W, Hsiao T C, et al. Interactive water and nitrogen effects on senescence of maize. I. leaf area duration, nitrogen distribution, and yield [J]. American Society of Agronomy, 1988, 80(6): 859-864.
- 4 Bennett J M, Mutti L S M, Rao P S C, et al. Interactive effects of nitrogen and water stresses on biomass accumulation, nitrogen uptake, and seed yield of maize[J]. Field Crops Research, 1989, 19(4): 297-311.
- 5 沈荣开,王康,张瑜芳,等. 水肥耦合条件下作物产量,水分利用和根系吸氮的试验研究[J]. 农业工程学报,2001,17(5): 35-38.
Shen Rongkai, Wang Kang, Zhang Yufang, et al. Field test and study on yield, water use and N uptake under varied irrigation and fertilizer in crops[J]. Transactions of the CSAE, 2001, 17(5): 35-38. (in Chinese)
- 6 Elmi A A, Madramootoo C, Egeh M, et al. Water and fertilizer nitrogen management to minimize nitrate pollution from a cropped soil in southwestern Quebec, Canada[J]. Water, Air, and Soil Pollution, 2004, 151(1-4): 117-134.
- 7 汪玉磊,杨劲松,杨晓英. 水肥耦合对冬小麦产量、品质和氮素利用的影响研究[J]. 灌溉排水学报,2008,27(6): 31-33.
Wang Yulei, Yang Jingsong, Yang Xiaoying. Effects of the coupling of water-fertilizer on winter wheat grain yield and its quality and apparent N uses[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2008, 27(6): 31-33. (in Chinese)
- 8 Arnon I. Physiological principles of dryland crop production[M] // Gupta U S. Physiological Aspects of Dryland Farming. New Delhi: Oxford & IBH Pub. Co., 1975: 3-145.
- 9 张秋英,刘晓冰,金剑,等. 水肥耦合对玉米光合特性及产量的影响[J]. 玉米科学,2001,9(2): 64-67.
Zhang Qiuying, Liu Xiaobing, Jin Jian, et al. Effect of water and fertilizer coupling on photosynthetic characteristic and yield in corn[J]. Journal of Maize Sciences, 2001, 9(2): 64-67. (in Chinese)
- 10 周明耀,赵瑞龙,顾玉芬,等. 水肥耦合对水稻地上部分生长与生理性状的影响[J]. 农业工程学报,2006,22(8): 38-43.
Zhou Mingyao, Zhao Ruilong, Gu Yufen, et al. Effects of water and nitrogen coupling on growth and physiological characteristics of overground part of rice[J]. Transactions of the CSAE, 2006, 22(8): 38-43. (in Chinese)
- 11 吴立峰,张富仓,周罕觅,等. 不同滴灌施肥水平对北疆棉花水分利用率和产量的影响[J]. 农业工程学报,2014,30(20): 137-146.

- Wu Lifeng, Zhang Fucang, Zhou Hanmi, et al. Effect of drip irrigation and fertilizer application on water use efficiency and cotton yield in North of Xinjiang[J]. Transactions of the CSAE, 2014, 30(20): 137 - 146. (in Chinese)
- 12 朱德兰, 王文娥, 楚杰. 黄土高原丘陵区红富士苹果水肥耦合效应研究[J]. 干旱地区农业研究, 2004, 22(1): 152 - 155.
Zhu Delan, Wang Wen'e, Chu Jie. Study on the coupling effect of water and fertilizer on apple in hilly area of Loess Plateau[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2004, 22(1): 152 - 155. (in Chinese)
- 13 王巧仙, 张江红, 张玉星. 水肥耦合对梨园土壤养分和果实品质的影响[J]. 中国果树, 2013(4): 18 - 23.
- 14 刘祖琪, 张石诚. 植物抗性生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994: 84 - 123.
- 15 Gindaba J, Rozanov A, Negash L. Response of seedlings of two *Eucalyptus* and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress[J]. Forest Ecology and Management, 2004, 201(1): 119 - 129.
- 16 Blackmer T M, Schepers J S, Varvel G E. Light reflectance compared with other nitrogen stress measurements in corn leaves[J]. Agronomy Journal, 1994, 86(6): 934 - 938.
- 17 Costa C, Dwyer L M, Dutilleul P, et al. Inter-relationships of applied nitrogen, SPAD, and yield of leafy and non-leafy maize genotypes[J]. Journal of Plant Nutrition, 2001, 24(8): 1173 - 1194.
- 18 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- 19 Oweis T Y, Farahani H J, Hachum A Y. Evapotranspiration and water use of full and deficit irrigated cotton in the Mediterranean environment in northern Syria[J]. Agricultural Water Management, 2011, 98(8): 1239 - 1248.
- 20 许迪, 龚时宏, 李益农, 等. 作物水分生产率改善途径与方法研究综述[J]. 水利学报, 2010, 41(6): 631 - 639.
Xu Di, Gong Shihong, Li Yinong, et al. Overview of recent study on improvement approaches and methods for crop water productivity[J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2010, 41(6): 631 - 639. (in Chinese)
- 21 Ali M H, Talukder M S U. Increasing water productivity in crop production—a synthesis[J]. Agricultural Water Management, 2008, 95(11): 1201 - 1213.
- 22 惠红霞, 许兴, 李前荣. 外源甜菜碱对盐胁迫下枸杞光合功能的改善[J]. 西北植物学报, 2003, 23(12): 2137 - 2142.
Hui Hongxia, Xu Xing, Li Qianrong. Exogenous betaine improves photosynthesis of *Lycium barbarum* under salt stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2003, 23(12): 2137 - 2142. (in Chinese)
- 23 周罕觅, 张富仓, 李志军, 等. 桃树需水信号及产量和果实品质对水分的响应研究[J]. 农业机械学报, 2014, 45(12): 171 - 180.
Zhou Hanmi, Zhang Fucang, Li Zhijun, et al. Response of water demand signal, yield and fruit quality of peach tree to soil moisture[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2014, 45(12): 171 - 180. (in Chinese)
- 24 张烈, 沈秀瑛, 孙彩霞. 脯氨酸对玉米抗旱性影响的研究[J]. 华北农学报, 1999, 14(1): 38 - 41.
Zhang Lie, Shen Xiuying, Sun Caixia. Studies on effects of proline on drought resistance in maize[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 1999, 14(1): 38 - 41. (in Chinese)
- 25 薛青武, 陈培元. 快速水分胁迫下氮素营养水平对小麦光合作用的影响[J]. 植物学报, 1990, 32(7): 533 - 537.
Xue Qingwu, Chen Peiyuan. Effects of nitrogen nutrition level on photosynthesis of wheat under rapid water stress[J]. Acta Botanica Sinica, 1990, 32(7): 533 - 537. (in Chinese)
- 26 朱再标, 梁宗锁, 王渭玲, 等. 氮磷营养对柴胡抗旱性的影响[J]. 旱地区农业研究, 2005, 23(2): 95 - 99.
Zhu Zaibiao, Liang Zongsuo, Wang Weiling, et al. Effects of nitrogen and phosphorous on the drought resistance of *Bupleurum chinense*[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2005, 23(2): 95 - 99. (in Chinese)
- 27 Mäkelä P, Kärkkäinen J, Somersalo S. Effect of glycinebetaine on chloroplast ultrastructure, chlorophyll and protein content, and RuBPCO activities in tomato grown under drought or salinity[J]. Biologia Plantarum, 2000, 43(3): 471 - 475.
- 28 Herbinger K, Tausz M, Wonisch A, et al. Complex interactive effects of drought and ozone stress on the antioxidant defence systems of two wheat cultivars[J]. Plant Physiology Biochemistry, 2002, 40(6): 691 - 696.
- 29 Nayyar H, Singh S, Kaur S, et al. Differential sensitivity of *Macrocarpa* and *Microcarpa* types of chickpea (*Cicer arietinum* L.) to water stress: association of contrasting stress response with oxidative injury[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2006, 48(11): 1318 - 1329.
- 30 宋丽梅, 代微然, 任健, 等. 干旱胁迫及复水处理对百脉根叶片丙二醛含量及抗氧化酶活性的影响[J]. 云南农业大学学报, 2014, 29(1): 37 - 42.
Song Limei, Dai Weiran, Ren Jian, et al. Effect of progressive drought and subsequent water recovery on MDA accumulation and anti-oxidant enzyme activity in leaves of birdsfoot trefoil[J]. Journal of Yunnan Agricultural University, 2014, 29(1): 37 - 42. (in Chinese)
- 31 夏阳. 水分逆境对果树脯氨酸和叶绿素含量变化的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 1993, 28(1): 26 - 31.
Xia Yang. Effects of water stress on changes of proline and chlorophyll in fruit crops [J]. Journal of Gansu Agricultural University, 1993, 28(1): 26 - 31. (in Chinese)
- 32 曾化伟. 土壤水分与施氮量对辣椒部分生理特性及产量品质的影响[D]. 贵阳: 贵州大学, 2007.
Zeng Huawei. Effect of soil water content and nitrogen fertilizer rates on some physiological characters, yield and quality of hot pepper[D]. Guiyang: Guizhou University, 2007. (in Chinese)
- 33 王丽媛, 丁国华, 黎莉. 脯氨酸代谢的研究进展[J]. 哈尔滨师范大学: 自然科学学报, 2010, 26(2): 84 - 89.
Wang Liyuan, Ding Guohua, Li Li. Progress in synthesis and metabolism of proline[J]. Nature Science Journal of Harbin Normal

- University, 2010, 26(2): 84 - 89. (in Chinese)
- 34 Kemble A R, Macpherson H T. Determination of monoamino monocarboxylic acids by quantitative paper chromatography[J]. Biochemistry Journal, 1954, 56(4): 548 - 555.
- 35 Sofo A, Dichio B, Xiloyannis C, et al. Lipoygenase activity and proline accumulation in leaves and roots of olive trees in response to drought stress[J]. Physiologia Plantarum, 2004, 121(1): 58 - 65.
- 36 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.
- Li Yuxia, Cui Baiming, Dong Xinping, et al. Relationship between accumulation of proline and soluble sugar with age of grape leaves in water stress[J]. Journal of Fruit Science, 2004, 21(2): 170 - 172. (in Chinese)
- 37 夏阳, 梁慧敏, 束怀瑞, 等. NaCl 胁迫下苹果幼树叶膜透性、脯氨酸及矿质营养水平的变化[J]. 果树学报, 2005, 22(1): 1 - 5.
- Xia Yang, Liang Huimin, Shu Huairui, et al. Changes of leaf membrane penetration, proline and mineral nutrient contents of young apple tree under NaCl stress[J]. Journal of Fruit Science, 2005, 22(1): 1 - 5. (in Chinese)
- 38 李莉, 任金平, 曲柏宏, 等. 水分胁迫对苹果梨叶片可溶性糖、脯氨酸含量的影响[J]. 吉林农业科学, 2007, 32(1): 51 - 54.
- Li Li, Ren Jinping, Qu Baihong, et al. Effect of water stress on soluble sugar and proline content of leaves of apple-pear[J]. Journal of Jilin Agricultural Sciences, 2007, 32(1): 51 - 54. (in Chinese)
- 39 余淑文, 汤章城. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 336 - 389.
- 40 张志亮. 灌水和施氮对果树幼苗水分传输和耗水规律的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2008.
- Zhang Zhiliang. Effect of irrigation and nitrogen on water transportation and water consumption of fruit seedling[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2008. (in Chinese)
- 41 李向东, 王晓云, 张高英, 等. 花生衰老的氮素调控[J]. 中国农业科学, 2000, 33(5): 30 - 35.
- Li Xiangdong, Wang Xiaoyun, Zhang Gaoying, et al. The regulation of nitrogen for peanut senescence[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2000, 33(5): 30 - 35. (in Chinese)
- 42 彭立新, 束怀瑞, 李德全. 水分胁迫对苹果属植物抗氧化酶活性的影响研究[J]. 中国生态农业学报, 2004, 12(3): 44 - 46.
- Peng Lixin, Shu Huairui, Li Dequan. Effects of water stress on the activities of antioxidant enzymes of *Malus L.* plant[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2004, 12(3): 44 - 46. (in Chinese)
- 43 Han S, Chen L, Jiang H, et al. Boron deficiency decreases growth and photosynthesis, and increases starch and hexoses in leaves of citrus seedlings[J]. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(3): 1331 - 1341.
- 44 Ma Y, Ma F, Zhang J, et al. Effects of high temperature on activities and gene expression of enzymes involved in ascorbate-glutathione cycle in apple leaves[J]. Plant Science, 2008, 175(6): 761 - 766.
- 45 李会云, 郭修武. 盐胁迫对葡萄砧木叶片保护酶活性和丙二醛含量的影响[J]. 果树学报, 2008, 25(2): 240 - 243.
- Li Huiyun, Guo Xiuyu. Influence of NaCl on activities of protective enzymes and MDA content in grape rootstock leaves[J]. Journal of Fruit Science, 2008, 25(2): 240 - 243. (in Chinese)
- 46 郝树荣, 郑姬, 冯远周, 等. 水稻拔节期水氮互作的后效性影响研究[J]. 农业机械学报, 2013, 44(3): 92 - 96.
- Hao Shurong, Zheng Ji, Feng Yuanzhou, et al. After effects of water-nitrogen interaction on rice at jointing stage[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2013, 44(3): 92 - 96. (in Chinese)
- 47 胡红玲, 张健, 胡庭兴, 等. 不同施氮水平对巨桉幼树耐旱生理特征的影响[J]. 西北植物学报, 2014, 34(1): 118 - 127.
- Hu Hongling, Zhang Jian, Hu Tingxing, et al. Drought tolerance comparison of *Eucalyptus grandis* saplings under different nitrogen application levels[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2014, 34(1): 118 - 127. (in Chinese)
- 48 刘小刚, 张岩, 程金焕, 等. 水氮耦合下小粒咖啡幼树生理特性与水氮利用效率[J]. 农业机械学报, 2014, 45(8): 160 - 166.
- Liu Xiaogang, Zhang Yan, Cheng Jinhuan, et al. Biochemical property and water and nitrogen use efficiency of young Arabica coffee tree under water and nitrogen coupling[J]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2014, 45(8): 160 - 166. (in Chinese)
- 49 Meianied J, Thomasc H. Nickel toxicity in mycorrhizal birch seedlings infected with *Lactarius rufus* or *Scleroderma flavidum* I. Effects on growth photosynthesis respiration and transpiration[J]. New Phytologist, 1988, 108(4): 451 - 459.
- 50 Silvia A, Marta C, Monica G, et al. Estimation of Mediterranean forest transpiration and photosynthesis through the use of an ecosystem simulation model driven by remotely sensed data[J]. Global Ecology and Biogeography, 2004, 13(4): 371 - 380.
- 51 Yang J, Zhang J, Liu L, et al. Carbon remobilization and grain filling in Japonica/Indica hybrid rice subjected to postanthesis water deficits[J]. Agronomy Journal, 2002, 94(1): 102 - 109.
- 52 Ali M H, Hoque M R, Hassan A A, et al. Effects of deficit irrigation on yield, water productivity, and economic returns of wheat[J]. Agricultural Water Management, 2007, 92(3): 151 - 161.
- 53 Jalota S K, Sood A, Chahal G B S, et al. Crop water productivity of cotton (*Gossypium hirsutum L.*)-wheat (*Triticum aestivum L.*) system as influenced by deficit irrigation, soil texture and precipitation[J]. Agricultural Water Management, 2006, 84(1 - 2): 137 - 146.