

生长调节剂对葡萄扦插苗水分代谢和碳平衡的影响

吕英忠¹, 代永欣², 张鹏云², 史静儒², 王 林²

(¹山西省农业科学院果树研究所, 山西太谷 030815; ²山西农业大学林学院, 山西太谷 030801)

摘 要:【目的】探究水分平衡和碳平衡在葡萄扦插成苗过程中的作用, 并揭示生长素浓度对葡萄扦插苗水分代谢和碳平衡的影响。【方法】设置 IAA 250 mg·kg⁻¹ IBA 250 mg·kg⁻¹、IAA 750 mg·kg⁻¹ + IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照(IAA 0 mg·kg⁻¹ + IBA 0 mg·kg⁻¹) 处理插穗, 测定成苗过程中的生长情况、水势、茎导水损失率(PLC)和最大导水率、叶片光合作用、可溶性糖、淀粉及非结构性碳(NSC)浓度等指标。【结果】IAA 250 mg·kg⁻¹ + IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理苗木生长情况好于 IAA 750 mg·kg⁻¹ + IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照。葡萄在扦插成苗过程中, 凌晨水势无显著变化, 正午水势呈降低趋势, 在 7 月, IAA 250 mg·kg⁻¹ + IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理的正午水势显著低于 IAA 750 mg·kg⁻¹ + IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理, 也略低于对照, 但 6 月不同处理间在正午水势上没有显著性差异。导水损失率(PLC)在扦插成苗过程中不断增大, 由原来的约 20% 增加到接近 50%, IAA 250 mg·kg⁻¹ + IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理的正午 PLC 在 3 个处理中最大。最大导水率除末期(7 月)有少量上升外, 其余时间均不断降低。扦插成苗过程中可溶性糖、淀粉和 NSC 含量均为前期不断下降, 末期持平或略有上升, 下降程度接近 65%。IAA 250 mg·kg⁻¹ + IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理苗木正午水势更低, PLC 更大, NSC 浓度前期下降更快, 末期浓度高于 IAA 750 mg·kg⁻¹ + IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照。【结论】葡萄扦插成苗过程中未受到水分输导障碍的胁迫, 但受到一定程度的碳失衡影响。合适的生长素浓度能够促进苗木生长, 降低胁迫程度。

关键词: 葡萄; 扦插; 水力结构; 碳平衡; 生长素

中图分类号: S663.1

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2020)04-0511-09

Effect of plant growth regulators on water transport and carbon balance in seedling establishment of grape cuttings

LÜ Yingzhong¹, DAI Yongxin², ZHANG Pengyun², SHI Jingru², WANG Lin²

(¹Pomology Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences, Taigu 030815, Shanxi, China; ²College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China)

Abstract: 【Objective】The maintenance of water- and carbon-balance is the basis of plant survival. Current research shows that both hydraulic failure and carbon starvation are important causes of plant death in abiotic stresses such as drought, but at present there is a lack of understanding of the changes in water transport and carbon metabolism during the seedling development of cuttings. This study explored the water- and carbon-metabolism during the seedling establishment from grape (*Vitis vinifera* L.) cuttings by comparing the dynamic changes in water status and carbon balance among treatments with different auxin concentrations and cutting media used. The effect of auxin concentration on water- and carbon-balance during cutting development was analyzed. Results will provide technical support for nursery production of grapes. 【Methods】Grape cuttings were treated with IAA 250 mg·kg⁻¹ + IBA 250 mg·kg⁻¹, or IAA 750 mg·kg⁻¹ + IBA 750 mg·kg⁻¹, or water (CK), then inserted into nutrient cups filled with cutting medium. Root length, seedling height, leaf number and single leaf area of the cuttings were mea-

收稿日期: 2019-09-12 接受日期: 2019-12-24

基金项目: 山西省重点研发计划重点项目(201703D211011); 山西省重点研发计划项目(201703D421003); 国家葡萄产业技术体系项目(CARS-29-yc-5)

作者简介: 吕英忠, 男, 副研究员, 硕士, 研究方向为果树栽培。Tel: 0354-6215428, E-mail: 13934410761@163.com

sured in July. Predawn and midday water potentials, stem xylem embolism (percentage loss of conductivity, PLC), maximum hydraulic conductivity, leaf photosynthesis, and concentrations of soluble sugars, starch and nonstructural carbohydrates (NSC) were measured monthly from March to July. **【Results】**Root length, seeding height and leaf number of grape cuttings under IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ treatment were significantly higher than those under IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ treatment and those in the control. The growth of seedlings in the IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ treatment was better than that treated with IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ and that in the control. During the seedling establishment of grape cuttings, there was no significant change in the predawn water potential in different treatments, being all around -0.2 MPa, while the midday water potential showed a decreasing trend. In July, the midday water potential in the IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ treatment was significantly lower than that in the IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ treatment. It was also slightly lower than in the control, but there was no significant difference among different treatments in June. PLC increased continuously, from about 20% to nearly 50%. The PLC in the IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ treatment was the highest among the three treatments in July. The maximum hydraulic conductivity decreased continuously except for a small increase at the end of the period, from 3.8×10^{-4} kg·m⁻¹·s⁻¹·MPa⁻¹ at the early stage to 1.53×10^{-4} kg·m⁻¹·s⁻¹·MPa⁻¹ in June, with a reduction of about 60%, and to 1.89×10^{-4} kg·m⁻¹·s⁻¹·MPa⁻¹ in July. The IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ treatment had a higher photosynthesis rate and stomatal conductance than the IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ treatment and the control. The contents of soluble sugars, starch and NSC all declined in the early stage, but remained constant or slightly increased in the late stage. The contents of soluble sugars decreased from 2.28% at the beginning of the experiment to 0.88% in June. The content of starch decreased from 1.21% at the beginning of the experiment to 0.43% in June. And the content of NSC dropped from 3.48% at the beginning of the experiment to 1.31% in June. The descent degree for soluble sugars, starch, NSC was 62%, 65% and 63%, respectively. Meanwhile, treatment A (IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹) had a faster decline in NSC concentration in the early stage, but higher NSC concentration in later period. **【Conclusion】**Although grape cuttings treated with IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ had a lower water potential and larger PLC than IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ treatment and CK, they had a higher photosynthesis rate and a faster growth rate, which showed their water utilization was not affected and thus they were not stressed by hydraulic disfunction. Their NSC concentration declined rapidly by more than 60%, but recovered at the end of seedling establishment, which was consistent with the growth of the cuttings. The results suggest that the cuttings were not affected by water transport but affected by carbon reserves to a certain extent. Appropriate auxin concentration could shorten seedling growth time, reduce stress degree and rapidly achieve carbon balance of the cuttings.

Key words: Grape (*Vitis vinifera* L.); Cutting; Hydraulic architecture; Carbon balance; Auxin

葡萄(*Vitis vinifera* L.)是全球范围内广泛栽培的果树品种之一,因其扦插易生根,扦插繁殖是葡萄生产上被广泛应用的繁殖方式^[1]。扦插苗成活的关键是不定根的形成,很多研究发现,植物激素是调控扦插苗形成不定根的主要因子^[2-4]。不定根形成的关键阶段是根原基的形成。大量试验证实生长素是调控不定根形成的主要激素^[3],很多研究发

现生长素种类和浓度对扦插生根及扦插育苗效果的影响最大^[5-8],因此生长素种类和浓度的选择是扦插成苗过程中调控生根的关键,而不同激素浓度对插穗扦插成苗过程中生理过程的影响是其调控成苗过程的核心方式,但目前对其调控模式尚不完全了解。

植物体内的水分代谢和碳代谢是两种基础代

谢形式,而水分平衡和碳平衡的维持是植物存活的基础^[9-11]。在扦插过程中,插穗剪取破坏了植物的木质部导管和根系,在插穗生根前主要依靠下切口来吸收水分,因此在扦插生根过程中植物体内的水分平衡成为影响扦插成苗的重要因素。尤其是葡萄,属于大导管植物,最长导管可超过1 m,扦插前的茎段剪切破坏了其大部分导管的完整性,能否依靠被破坏的水分输导系统进行水分供应是影响扦插苗成活的关键。非结构性碳(nonstructural carbohydrates, NSC)主要由可溶性糖和淀粉组成,是植物碳素摄取和利用之间的缓冲,并参与植物呼吸代谢、渗透调节、木质部导管气穴栓塞修复等生理功能^[12-13]。在硬枝扦插成苗过程中,前期愈伤组织的生长、根的发生和生长、茎和叶片的生长都依赖于插条储藏的 NSC,因此,在扦插苗生长过程中碳素供应对扦插苗的成苗同样至关重要,尤其是单芽扦插,插穗储藏的光合产物较少,这可能会进一步限制成苗过程中碳的供应,但扦插成苗过程中植物的碳平衡状态目前也了解不足。

笔者以葡萄扦插成苗过程中的水分代谢和碳平衡为切入点,研究不同生长素浓度下扦插苗在生长、水分状况、碳素分配上的变化,研究结果有助于更好地了解影响扦插育苗效果的生理机制,同时为育苗生产提供技术支持。

1 材料和方法

1.1 试验设计

本研究在山西省太谷县(37°25'22"N, 112°34'28"E)山西农业科学院果树研究所试验基地进行,于2017年11月葡萄落叶后采集‘早黑宝’葡萄的1 a(年)生枝条,打捆后储藏在地窖中,2018年3月将枝条取出,选择枝条中段芽体饱满处剪取插穗,采用单芽扦插方式,插穗长度5~6 cm,上方剪口在芽上方0.5~1 cm处,插穗剪切后在清水中浸泡24 h,之后用生长调节剂快速蘸插穗下端,试验设置了3个处理:IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹、IAA 750 mg·kg⁻¹+IBA 750 mg·kg⁻¹、IAA 0 mg·kg⁻¹+IBA 0 mg·kg⁻¹(对照),处理后将插穗放置在电热温床上促根15 d,插穗空隙用湿沙填满,温床温度控制在25~27℃。催根后将插穗扦插到装有育苗基质的8 cm×8 cm营养钵中,育苗基质的配比为V_{泥炭}:V_{珍珠岩}:V_{蛭石}=2:1:1。扦插后进行常规水分管理,保持土壤

相对含水量为60%~80%,温室内温度控制在白天20~28℃,夜间12~16℃,白天温室气温超过30℃时通风降温。芽萌发后保留一个生长势较强的芽生长,其余的抹除。每个处理扦插插穗80~100株,每次随机抽取5~6株进行测定。

从扦插到7月份每间隔1个月检测一次各处理苗木的水势、茎导水损失率(percentage loss of conductivity, PLC)、最大导水率,并取样烘干用于测定苗木的 NSC 含量,在7月份成苗时测定各处理葡萄扦插成苗率、幼苗的光合作用和苗木生长指标。

1.2 测定指标

1.2.1 成苗率、生物量的测定 统计成苗数占扦插总数的比例作为成苗率,生物量测定主要检测新生枝高度、最大叶片的叶面积、叶片数,苗木总根长。新生枝高度为枝条基部到枝条顶端生长点位置的高度,叶面积用叶面积仪测定。

1.2.2 植物水势、导水损失率(PLC)和最大导水率的测定 水势采用PMS 600D水势仪(PMS Albany, USA)测定,凌晨水势测定时间为大棚保温被揭开前(7:00—8:00),正午水势测定时间为12:00—14:00。扦插前期枝叶幼嫩,无法用水势仪测定水势,只在6月初和7月初进行测定。最大导水率和正午茎导水损失率(即 PLC)的测定时间同正午水势,具体测定方法参照王林等^[14]的方法进行,简要如下:将葡萄插穗两端各在水中剪去1 cm(剩余长度约3 cm)用于 PLC 测定,通过茎段溶液为经过0.44 mm微孔过滤的0.025 mmol·L⁻¹ KCl 溶液,先用2 kPa的压力推动溶液通过茎段,测定茎段初始导水率,流出液用万分之一天平定时称重,并记录在相连的电脑中,将测定茎段的直径和长度值输入LP-FM 软件,用LPFM 软件计算初始导水率(K_i),然后用0.175 MPa压力冲洗茎段5 min,冲去茎段导管中所有的气穴栓塞,再用2 kPa的压力测定导水率,此时的导水率为最大导水率(K_{max}),导水损失率计算公式:PLC/%=(1-K_i/K_{max})×100。

1.2.3 光合作用指标的测定 在2018年7月初测定葡萄扦插苗的气体交换指标,选择连续晴天的上午,于9:00—11:00采用Li-6400光合仪(Li-Cor, Lincoln, USA)光合测定系统中的红蓝光源叶室测定。测量时使用大气CO₂浓度(400 mmol·mol⁻¹),光合有效辐射强度设定为1500 mol·m⁻²·s⁻¹,所测光合速率为最大光合速率,同时记录气孔导度和蒸腾

速率。

1.2.4 非结构性碳(NSC)含量 在葡萄扦插育苗过程中每 20~30 d 检测 1 次,取样时间同 PLC 测定,取扦插苗,用自来水洗净,105 °C 杀青 15 min 后于 70 °C 烘干 48 h,之后将材料粉碎过 100 目筛,用于测定可溶性糖和淀粉浓度(%干物质),可溶性糖和淀粉含量采用硫酸-蒽酮法,具体测定方法参照 Mitchell 等^[15]的方法,NSC 浓度为可溶性糖和淀粉浓度之和。

1.3 统计分析

采用 SPSS 22.0 软件进行数据统计分析,不同处理下相同时间的测定指标差异显著性采用 One-way ANOVA 分析,并用最小显著性差异数法(LSD)进行多重比较,以 $p < 0.05$ 作为显著性的标准。用 SigmaPlot 10.0 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 生长素浓度对扦插苗生长的影响

IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理的成苗率高于 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照;IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理下的根长、株高和叶片数均显著高于 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照($p < 0.05$),分别比对照高 39.78%、17.16%和 30.77%,该浓度尤其在促进根生长方面作用更加明显;IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理的单叶面积略高于对照和 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理,但不同处理间差异不显著。成苗率、根长、株高、叶片数和单叶面积 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理与对照之间均无显著性差异(表 1)。

表1 不同生长调节剂浓度对扦插苗生长量的影响

Table 1 The growth of cuttings under different auxin concentrations

处理 Treatment	成苗率 Survival rate/%	根长 Root length/cm	株高 Plant height/cm	叶片数 Number of leaves	单叶面积 Leaf area/cm ²
IAA 250 mg·kg ⁻¹ +IBA 250 mg·kg ⁻¹	96	32.50±4.51 a	4.78±0.51 a	8.5±0.57 a	36.5±2.6 a
IAA 750 mg·kg ⁻¹ + IBA 750 mg·kg ⁻¹	88	23.70±3.40 b	3.78±0.64 b	7.0±0.81 b	34.8±1.7 a
IAA 0 mg·kg ⁻¹ + IBA 0 mg·kg ⁻¹ (CK)	86	23.25±3.31 b	4.08±0.61 ab	6.5±0.57 b	34.3±3.3 a

注:不同小写字母表示不同处理间的差异显著性($p < 0.05$)。

Note: Different small letters indicate significant difference among the different treatments ($p < 0.05$).

2.2 生长素浓度对苗木水势、导水损失率(PLC)和最大导水率的影响

不同处理间的凌晨水势均没有显著性差异。对于正午水势,IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理的葡萄苗在 7 月的正午水势显著低于 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理($p < 0.05$),也略低于对照,但与对照之间差异不显著(图 1)。

4 月到 7 月间正午茎干 PLC 呈增大趋势,由试验开始时(3 月)的约 20%增大到成苗时(7 月)的 45%~50%。前期和中期(3—6 月)不同处理间差异不显著,到 7 月份时 IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理的 PLC 显著高于 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照。不同处理的最高导水率随时间变化呈相似的规律,即随着时间的延长逐渐降低,除 IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理在 7 月份最大导水率略有上升外,IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照的最高导水率持续下降,到 7 月份时,IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA

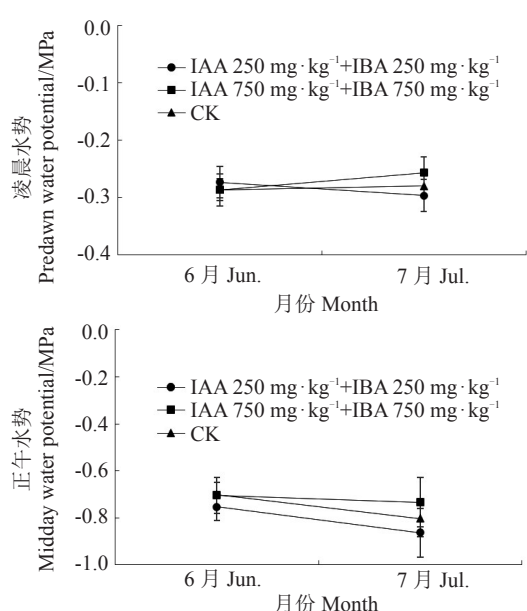
250 mg·kg⁻¹ 处理的最大导水率显著高于 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照($p < 0.05$),3—6 月份不同处理间的最大导水率没有显著差异(图 2)。

2.3 生长素浓度对苗木光合作用的影响

IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理的光合速率和气孔导度显著高于 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照($p < 0.05$),蒸腾速率虽略高于 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照,但三者之间差异不显著(图 3)。IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理与对照之间光合速率和气孔导度差异均不显著。

2.4 生长调节剂对苗木 NSC 含量的影响

由图 4 可以看出,扦插成苗过程中,可溶性糖含量呈现前期持续下降,后期略有上升的趋势。IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理、IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照的最低值均出现在 6 月份,分别为 0.88%、0.75%和 0.73%,最高



*表示同一时间相同指标间的差异显著性($p < 0.05$)。下同。

* indicates significant difference among the same indicators at the same time ($p < 0.05$). The same below.

图1 葡萄扦插成苗过程中不同的凌晨和正午水势

Fig. 1 Predawn and midday water potential of grapevine cuttings under different treatments

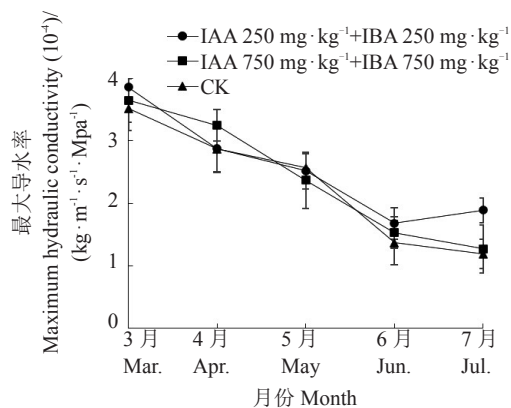
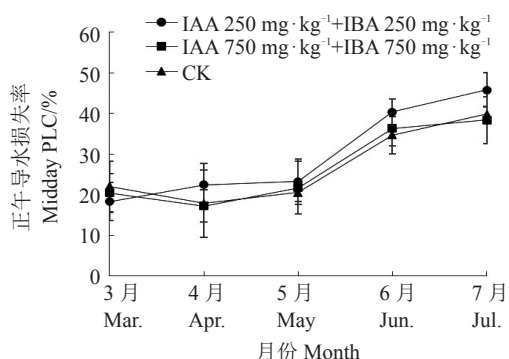
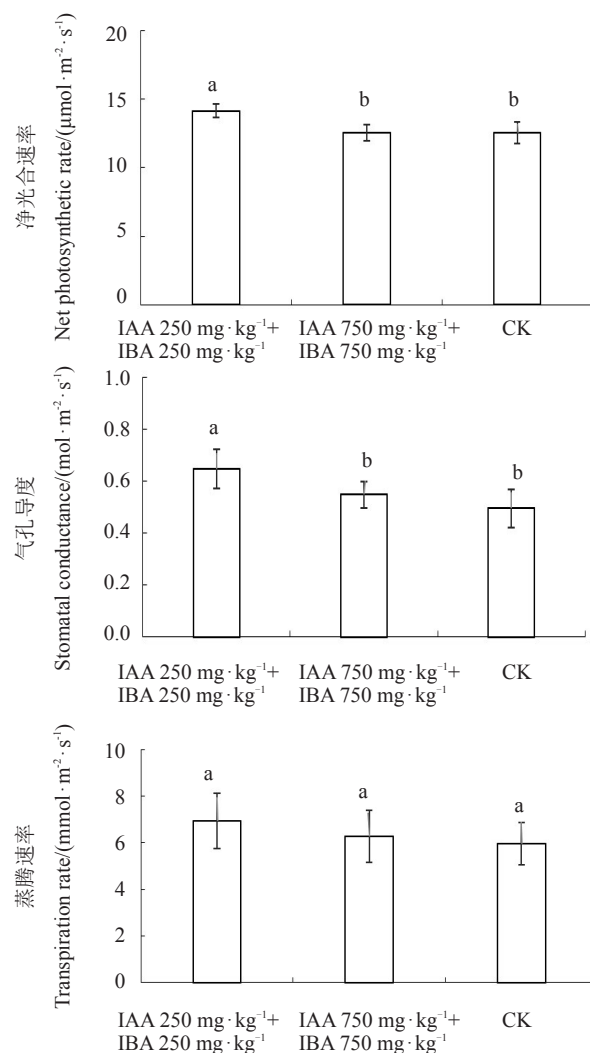


图2 葡萄扦插成苗过程中不同处理的导水损失率(PLC)和最大导水率

Fig. 2 PLC and maximum hydraulic conductivity of grapevine cuttings under different treatments



不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Different small letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

图3 葡萄扦插成苗过程中不同处理的光合速率、气孔导度和蒸腾速率

Fig. 3 Net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate of grapevine cuttings under different treatments

值皆出现在扦插开始时(3月),分别为2.27%、2.39%和2.17%,在4月和5月份IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理的可溶性糖含量明显低于IAA 750 mg·kg⁻¹+IBA 750 mg·kg⁻¹处理和对照,6月份开始高于IAA 750 mg·kg⁻¹+IBA 750 mg·kg⁻¹处理和对照,7月份时,IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理的可溶性糖浓度较6月份上升较大,并显著高于IAA 750 mg·kg⁻¹+IBA 750 mg·kg⁻¹处理和对照($p < 0.05$)。IAA 750 mg·kg⁻¹+IBA 750 mg·kg⁻¹处理和对照的7月可溶性糖含量较6月份也有小幅度上

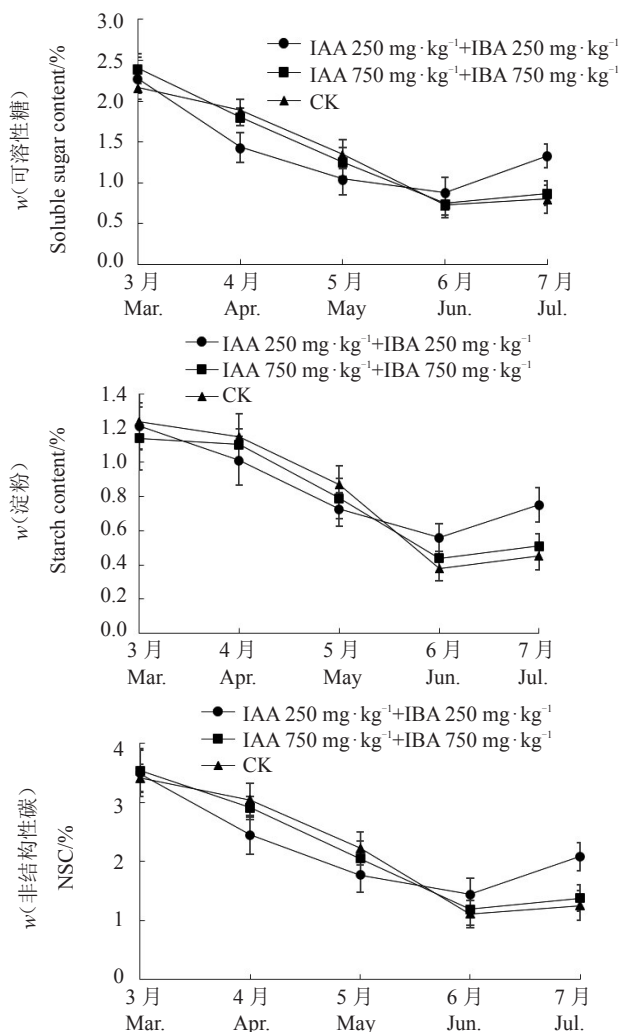


图4 葡萄扦插成苗过程中不同处理的可溶性糖、淀粉和非结构性碳含量

Fig. 4 Soluble sugar, starch and NSC contents in grapevine cuttings under different treatments

升。淀粉含量和 NSC 含量与可溶性糖有相同的变化趋势,即 3—6 月持续降低,7 月开始升高,IAA 250 mg·kg⁻¹+ IBA 250 mg·kg⁻¹ 处理的淀粉含量和 NSC 含量在 4 月和 5 月低于 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照,在 7 月成苗时显著高于 IAA 750 mg·kg⁻¹+ IBA 750 mg·kg⁻¹ 处理和对照 ($p < 0.05$)。

3 讨 论

3.1 葡萄扦插成苗过程的水分代谢和碳平衡

水分输导功能的正常运行是植物存活和生长的基础,而水力结构的完整性是水分输导功能维持的基础^[16-18]。在扦插成苗过程中,前期没有根系,只能依靠植物的下端切口吸收水分,且大部分木质部导管均在修剪过程中受到破坏,因此笔者推测其水

分输导功能可能存在障碍。但本研究结果与预期不同,葡萄扦插苗 6—7 月的凌晨水势为 -0.3~-0.2 MPa,正午水势大部分在 -1.0 MPa 以上,枝条的导水损失率 (PLC) 随着苗木的生长逐渐变大,反而在未生根的扦插前期枝条 PLC 维持在 20% 左右,不同处理间差别不大,以上结果表明葡萄扦插成苗过程中没有受到严重的水分输导障碍的影响。在扦插前期,虽然插穗和新生根的吸水能力弱,但没有叶片的蒸腾作用,耗水量大大减少,而苗木刚开始萌芽长叶的过程中叶面积较小,蒸腾面积小,叶片水分蒸散和根(或切口)的水分吸收与茎秆水分输导之间能够维持平衡,长叶以后蒸腾耗水量骤然增大,也导致了 PLC 升高、正午水势降低,但均在正常范围内。因此在葡萄硬枝扦插期间不存在影响植物正常生理活动的水分胁迫。

从苗木培育开始到成苗,正午 PLC 持续上升,最大导水率先下降后上升,苗木的最大导水率平均下降超过 65%,由扦插开始时的 $3.6 \times 10^{-4} \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ 下降到成苗时的 $(1.0 \times 10^{-4} \sim 1.5 \times 10^{-4}) \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ 。有研究认为在葡萄物种的导管中易形成侵填体,侵填体的主要成分是酚醛树脂和一些其他胶体^[19-20],侵填体的产生可阻碍水分运输,并不能通过高压水冲掉,由此导致最大导水率下降。本研究中最大导水率却出现了下降的趋势,说明不能被高压水冲洗掉的侵填体可能是主要原因。在很多物种上侵填体的形成一般发生在秋冬季,是植物对落叶时伤口的反应,封住伤口可减少各种病原微生物的侵入^[20],在树木上侵填体的形成可使导管永久失去导水功能,这样也许可免去对栓塞导管进行修复的成本投入。本研究中扦插苗的导管中很大可能也形成了侵填体,但却发生在春季,这可能是植物对插穗切口的生理反应。在成苗后期最大导水率却有了回升的趋势,这可能由新导管的形成引起,在自然条件下生长的树木上,形成层分裂的开始和萌芽几乎同时发生^[21],新导管形成以后可承担导水功能。

扦插苗成苗前对碳素养分的需求主要来自于插穗储存的营养物质,此时还未形成叶,不能进行光合作用,扦插苗只能依赖于插穗储藏的碳素营养。碳是植物有机体的主要组成元素,主要以各种碳水化合物形式存在,构成植物体的结构物质和活性物质,从而在植物生长、防御、渗透调节等功能中发挥重要作用,淀粉是植物体内碳素储存的主要

形式,当需要时淀粉可分解为可溶性糖,通过转运到达被需要的位置^[22]。本研究测得的 NSC 动态结果表明,淀粉、可溶性糖、NSC 含量在前期均有一个持续降低的过程,此时正处于叶片能进行光合作用之前的时期,扦插苗愈伤组织的形成、生根、萌芽等生理活动需要的碳都来源于储存 NSC,从而导致 NSC 含量降低。

3.2 不同生长素浓度对葡萄扦插苗水分状况的影响

在扦插成苗前期,不同处理的水分状况差别不大,但扦插成苗后期,IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理的正午水势显著低于 IAA 750 mg·kg⁻¹+IBA 750 mg·kg⁻¹处理和对照,正午栓塞显著高于 IAA 750 mg·kg⁻¹+IBA 750 mg·kg⁻¹处理和对照,说明 IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理的水分状况较差,更易受到气穴栓塞的影响。IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理的生长状况和光合能力最优,表现为叶片数量和单叶面积更大,这会导致蒸腾耗水增大,从而导致水势降低、PLC 升高。另一方面,IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理的扦插苗导管直径可能更大,虽然本研究没有测定导管直径,但从后期 IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理的最大导水率增加的幅度更大可间接证明这一点,因为导水率与导管直径密切相关^[22]。后期 IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理相对较差的水分状况并没有影响其生长、光合能力、NSC 含量等指标,表明水分状况并不是扦插苗的限制因素。

3.3 不同生长素浓度对葡萄扦插苗生长和碳代谢的影响

很多研究者认为是由于生长素可使插穗内某些酶,例如 IAA 氧化酶、过氧化酶的活性提高,促进淀粉、蛋白质水解和糖代谢,原生质的粘性降低、原生质膜的透性增加,使得细胞的渗透吸水能力增强,促使插穗基部变成养分吸收中心,从而促进根原基的形成和生长^[8,10]。很多研究证实生长素种类和浓度与生根效果密切相关,IBA 在诱导木本植物上的生根效果优于 IAA,原因是 IBA 稳定性强^[3,7],但有研究认为生长素的相互作用在生根诱导和分化中最有效,最有效的方法是不同生长素的混合^[5]。因此笔者采用 IBA 和 IAA 的组合,结果发现 IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理比 IAA 750 mg·kg⁻¹+IBA 750 mg·kg⁻¹处理的生根效果好,这与前人的研究结果一致^[5-7]。这可能是因为生长素并

不是影响生根的唯一激素,存在多种激素的协同作用,生长素浓度过高不利于其他激素作用的发挥,反而起抑制作用^[3]。

根的发生和生长会进一步影响到水分和养分的摄取,促进叶片的光合作用^[23],进一步推动碳摄取能力,并促进苗木生长^[24]。IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理的扦插苗根发育得最好,根是植物吸收水分和营养的主要器官,同样的条件下,根生长好的扦插苗其地上部分的生长情况必然优于其他处理,生长得快需要的营养物质就多,从而导致其 NSC 含量降低的幅度更大。但是,各处理条件下的插穗在初始阶段 NSC 含量相同,生长量却存在差异,说明扦插苗的生长发育除了受自身营养储存状况的影响外,还与根系发育情况有关,而根系的发育与激素含量有关,由此表明扦插苗的生长是各因素综合作用的结果。

成苗后期叶片形成以后可进行光合作用,碳平衡状态发生改变,出现了碳的积累。IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250 mg·kg⁻¹处理的扦插苗单叶数和单叶面积最大,说明叶片发育状况最好,净光合速率自然高于其他处理,这说明有较强的碳摄取能力。此时光合作用合成的碳除了用于生长、呼吸等生理活动外,还有一部分被储存了起来,碳的供应与需求之间是一种动态平衡,当供应大于需求时,多余的碳被储存起来,但很多研究者认为,在不利的条件下植物会优先储存碳,以应对随时可能出现的碳饥饿,这有利于植物在逆境条件下的存活^[25-27]。长叶之前扦插苗处于碳失衡状态,本研究中 NSC 含量由扦插前的 3.5%降低到 1%以下,而一旦叶片可进行光合作用碳饥饿状态便会逐渐扭转,扦插前储藏 NSC 的含量与枝条的发育程度、采条时期等因素有关,扦插后与扦插苗的生长发育状况、叶片光合能力等因素有关,由此可见,选择合适的激素种类和浓度,对于提高扦插育苗效果至关重要。

4 结 论

比较了不同生长激素浓度下‘早黑宝’葡萄单芽扦插成苗过程中的水分状况和 NSC 含量变化,结果显示,在扦插成苗过程中,水势呈下降趋势,正午 PLC 持续上升,最大导水率在前期和中期持续下降,成苗后期略有升高,在扦插成苗过程中 NSC 含量不断降低,末期升高。IAA 250 mg·kg⁻¹+IBA 250

mg·kg⁻¹质量分数的生长素能促进苗木生长,但前期对储存 NSC 的消耗量增大,后期可通过较强的光合作用得到补偿,其水分状况虽然不是最好,但并没有影响其生长。以上结果表明:葡萄单芽扦插成苗过程中,没有受到水分输导组织破坏导致水力失衡的影响,插穗中 NSC 储量增加有利于苗木生长,因此在生产上,促进插穗枝条 NSC 储藏的措施、采用合适的植物生长调节剂种类和浓度能够促进扦插快速成苗,提高苗木质量。

参考文献 References:

- [1] FOURIE P H, HALLEEN F. Chemical and biological protection of grapevine propagation material from trunk disease pathogens [J]. *European Journal of Plant Pathology*, 2006, 116(4): 255-265.
- [2] REN H Y, HU H Y, LUO X J, ZHANG C C, LI X Y, LI P Y, LI W J, KHAWAR A, SUN X X, REN Z L, SHEN C J. Dynamic changes of phytohormone signaling in the base of *Taxus media* stem cuttings during adventitious root formation[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 246(27): 338-346.
- [3] 王金祥,严小龙,潘瑞焜. 不定根形成与植物激素的关系[J]. *植物生理学通讯*, 2005, 41(2): 133-142.
WANG Jinxiang, YAN Xiaolong, PAN Ruizhi. Relationship between adventitious root formation and plant hormones[J]. *Plant Physiology Communications*, 2005, 41(2): 133-142.
- [4] 闫帅,张少瑜,徐锴,袁继存,李晓光,周江涛,程存刚,赵德英. 杜梨组培生根过程中多胺、内源激素及相关氧化酶活性的变化[J]. *果树学报*, 2019, 36(3): 318-326.
YAN Shuai, ZHANG Shaoyu, XU Kai, YUAN Jicun, LI Xiaoguang, ZHOU Jiangtao, CHENG Cungang, ZHAO Deying. Dynamic changes in polyamines, endogenous hormones and oxidase activities during rooting of *in vitro* plantlets of *Pyrus betuli-folia* Bunge[J]. *Journal of Fruit Science*, 2019, 36(3): 318-326.
- [5] KESARI V, KRISHNAMACHARI A, RANGAN L. Effect of auxins on adventitious rooting from stem cuttings of candidate plus tree *Pongamia pinnata* (L.), a potential biodiesel plant[J]. *Trees (Berlin)*, 2009, 23(3): 597-604.
- [6] 徐振国,黄大勇,梁晓静,李立杰,梁萍. 基质、激素种类和浓度及其交互作用对麻竹扦插生长的影响[J]. *中南林业科技大学学报*, 2019, 39(2): 47-52.
XU Zhenguo, HUANG Dayong, LIANG Xiaojing, LI Lijie, LIANG Ping. Effects of substrate, hormone types, concentration and their interactions on branch cuttage growth of *Dendrocalamus latiflorus*[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2019, 39(2): 47-52.
- [7] 张乐华,王书胜,单文,李晓花,王凯红,王兆宏. 基质、激素种类及其浓度对鹿角杜鹃扦插育苗的影响[J]. *林业科学*, 2014, 50(3): 45-54.
ZHANG Lehua, WANG Shusheng, SHAN Wen, LI Xiaohua, WANG Kaihong, WANG Zhaohong. Influences of growth media, and hormone types and concentrations on cutting propagation of *Rhododendron latoucheae*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, 50(3): 45-54.
- [8] 王建华,孙晓梅,王笑山,徐成立,丁彪,王效东. 母株年龄、激素种类及其浓度对日本落叶松扦插生根的影响[J]. *林业科学研究*, 2006, 19(1): 102-108.
WANG Jianhua, SUN Xiaomei, WANG Xiaoshan, XU Chengli, DI Biao, WANG Xiaodong. Effects of age, type of axuon and treatment concentration on rooting ability of *Larix leptolepis*[J]. *Forest Research*, 2006, 19(1): 102-108.
- [9] MCDOWELL N G, POCKMAN W T, ALLEN C D, DAVID D, BRESHEARS D D, NEIL C N, KOLB T, PLAUT J, SPERRY J, WEST A, WILLIAMS D G, YEPEZ E A. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?[J]. *New Phytologist*, 2008, 178(4): 719-739.
- [10] CHOAT B, JANSEN S, BRODRIBB T J, COCHARD H, DELZON S, BHASKAR R, BUCCI S J, FIELD T S, GLEASON S M, HACKE U G, JACOBSEN A L, LENS F, MAHERALI H, MARTINEZ-VILALTA J, MAYR S, MENCUCCINI M, MITCHELL P J, NARDINI A, PITTERMANN J, PRATT R B, SPERRY J S, WESTOBY M, WRIGHT I J, ZANNE A E. Global convergence in the vulnerability of forests to drought[J]. *Nature*, 2012, 491: 752-755.
- [11] 王林,代永欣,郭晋平,高润梅,万贤崇. 刺槐苗木干旱胁迫过程中水力学失败和碳饥饿的交互作用[J]. *林业科学*, 2016, 52(6): 1-9.
WANG Lin, DAI Yongxin, GUO Jinping, GAO Runmei, WAN Xianchong. Interaction of hydraulic failure and carbon starvation on *Robinia pseudoacacia* seedlings during drought[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, 52(6): 1-9.
- [12] 李婷婷,薛璟祺,王顺利,薛玉前,胡凤荣,张秀新. 植物非结构性碳水化合物代谢及体内转运研究进展[J]. *植物生理学报*, 2018, 54(1): 25-35.
LI Tingting, XUE Jingqi, WANG Shunli, XUE Yuqian, HU Fengrong, ZHANG Xiuxin. Research advances in the metabolism and transport of non-structural carbohydrates in plants[J]. *Plant Physiology Journal*, 2018, 54(1): 25-35.
- [13] DICKMAN L T, MCDOWELL N G, GROSSIORD C, COLLINS A D, WOLFE B T, DETTO M, WRIGHT S J, MEDINA-VEGA J A, GOODSMAN D, ROGERS A, SERBIN S P, WU J, ELY K S, MICHALETZ S T, XU C G, KUEPPERS L, CHAMBERS J Q. Homeostatic maintenance of nonstructural carbohydrates during the 2015-2016 El Niño drought across a tropical forest precipitation gradient[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2019, 42(5): 1705-1714.
- [14] 王林,代永欣,樊兴路,张芸香,黄平,万贤崇. 风对黄花蒿水力学性状和生长的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(13): 4454-

4461.
WANG Lin, DAI Yongxin, FAN Xinglu, ZHANG Yunxiang, HUANG Ping, WAN Xianchong. Effects of wind on hydraulic properties and growth of *Artemisia annua* Linn.[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(13): 4454-4461.
- [15] MITCHELL P J, O' GRADY A P, TISSUE D T, WHITE D A, OTTENSCHLAEGER M L, PINKARD E A. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality[J]. New Phytologist, 2013, 197(3): 862-872.
- [16] KLEIN T, ZEPPEL M J B, ANDEREGG W R L, BLOEMEN J, KAUWE M G D, HUDSON P, RUEHR N K, POWELL T L, ARX G, NARDINI A. Xylem embolism refilling and resilience against drought-induced mortality in woody plants: processes and trade-offs[J]. Ecological Research, 2018, 33(5):839-855.
- [17] ANDEREGG W R L, ANDEREGG L D L, BERRY J A, FIELD C B. Loss of whole-tree hydraulic conductance during severe drought and multi-year forest die-off[J]. Oecologia, 2014, 175(1): 11-23.
- [18] SEVANTO S, MCDOWELL N G, DICKMAN L T, PANGLE R, POCKMAN W T. How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses[J]. Plant, Cell and Environment, 2014, 37(1): 153-161.
- [19] ZHAO X H, LIU L Y, NAN L J, WANG H, LI H. Development of tyloses in the xylem vessels of Meili grapevine and their effect on water transportation[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2014, 61(2): 194-203.
- [20] SUN Q, ROST T, MATTHEWE M. Wound-induced vascular occlusions in *Vitis vinifera* (Vitaceae): Tyloses in summer and gels in winter[J]. American Journal of Botany, 2008, 95(12): 1498-1505.
- [21] DELPIERRE N, VITASSE Y, CHUINE I, GUILLEMOT J, BAZOT S, RUTISHAUSER T, RATHGEBER C B K. Temperate and boreal forest tree phenology: from organ-scale processes to terrestrial ecosystem models[J]. Annals of Forest Science, 2016, 73(1): 5-25.
- [22] DIETZE M C, SALA A, CARBONE M S, CZIMCZIK C I, MANTOOTH J A, RICHARDSON A D, VARGAS R. Nonstructural carbon in woody plants[J]. Annual Review of Plant Biology, 2014, 65: 667-687.
- [23] 宁改星, 马宗桓, 毛娟, 李文芳, 王颖, 胡紫璟, 史星雲, 陈佰鸿. 施氮量对荒漠区‘蛇龙珠’葡萄叶片质量的影响[J]. 果树学报, 2019, 36(9): 1150-1160.
- NING Gaixing, MA Zonghuan, MAO Juan, LI Wenfang, WANG Ying, HU Zijing, SHI Xingyun, CHEN Baihong. Effects of nitrogen application rates on the leaf quality of ‘Cabernet Gernischet’ in desert areas[J]. Journal of Fruit Science, 2019, 36(9): 1150-1160.
- [24] 王辉, 傅彩琦, 姜亦文, 杜远鹏, 翟衡. 设施内不同土壤管理模式对地温、土壤特性及春季葡萄生长发育的影响[J]. 果树学报, 2019, 36(11): 1505-1514.
- WANG Hui, FU Caiqi, JIANG Yiwen, DU Yuanpeng, ZHAI Heng. Effects of different soil management modes on rhizospheric temperature, soil properties and grape growth in the greenhouse[J]. Journal of Fruit Science, 2019, 36(11): 1505-1514.
- [25] SALA A, WOODRUFF D R, MEIZER F C. Carbon dynamics in trees: feast or famine[J]. Tree Physiology, 2012, 32(6): 764-775.
- [26] WILEY E, HELLIKER B. A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth[J]. New Phytologist, 2012, 195(2): 285-289.
- [27] WILEY E, HUEPENBECKER S, CASPER B B, HELLIKER B R. The effects of defoliation on carbon allocation: can carbon limitation reduce growth in favour of storage?[J]. Tree Physiology, 2013, 33(11): 1216-1228.

喜报:《果树学报》被 SCOPUS 数据库收录

Scopus 是全球最大的文摘和引文数据库,由 Elsevier 公司在 2004 年底正式推出,为科研人员提供一站式获取科技文献的平台。Scopus 收录了全球 105 个国家,5000 多家出版商的超过 23000 多本期刊的内容,涉及领域包括自然科学、工程技术、医学、社会科学以及艺术人文等学科,收录内容全面、学科广泛。同时配备多种文献计量工具帮助用户,对科研内容进行跟踪、分析和可视化研究。

2020 年 1 月 20 日《果树学报》正式被 SCOPUS 数据库收录。近年来,《果树学报》致力于期

刊的质量提升与扩大国际传播,进行了一系列的出版措施的创新,包括参考文献中英文对照,图表中英文对照,英文摘要加长为 1000 字左右的长英文摘要等,此外还拥有独立的英文网站。Scopus 数据库对于期刊的遴选标准及程序非常严格,一般有 6~12 个月的审核期并且经过同行专家推荐,作为一本中文科技期刊能被 Scopus 收录是对《果树学报》期刊质量和影响力的高度认可。这次收录对于进一步提升《果树学报》的国际影响力有非常重要的意义。

SCOPUS 数据库网址: <http://www.scopus.com>