果 树 学 报 2026,43(10):2802-2815
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20260031

# 低氮胁迫下外源GR24与Tis108对山定子幼苗根系生长发育的影响

陈星竹[1],张 鑫[1],齐边斌[2],秦嗣军[1],李丽杰[1*]

([1]沈阳农业大学园艺学院,沈阳 110866;[2]辽宁农业职业技术学院,辽宁营口 115009)

**摘 要:【目的】**探究低氮条件下外源独脚金内酯类似物GR24及其抑制剂Tis108对苹果砧木山定子根系生长发育的影响。**【方法】**通过喷施不同浓度GR24及其抑制剂Tis108,测定根系呼吸速率、糖酸含量、根系活力及根系发育相关指标,以及内源激素含量和激素调控相关基因的表达变化。**【结果】**低氮胁迫下,根系呼吸速率显著升高,糖酸含量升高,但根系活力降低,根总表面积、总体积、平均直径、根尖数、链接数和外部链接长度降低,独脚金内酯与生长素含量显著升高。GR24进一步促进了根系呼吸和糖、酸的积累,提高了根系活力,缓解了低氮胁迫对根系生长发育的抑制。GR24下调了根系生长素合成与转运关键基因*TAR2*、*TAA1*和*PIN1*的表达,显著降低了生长素含量;同时上调了独脚金内酯合成关键基因*CCD7*、*CCD8b*和*MAX1a*的表达,显著升高了独脚金内酯含量;而Tis108处理则显著抑制根系独脚金内酯的合成并提高生长素含量,对根系生长的多个指标产生抑制作用。**【结论】**低氮胁迫下,生长素的合成与转运受独脚金内酯调控,2种激素共同参与调控山定子幼苗根系的生长发育。

**关键词:**山定子;低氮胁迫;独脚金内酯;生长素;根系发育

**中图分类号:**S661.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2026)10-2802-14

# Effects of GR24 and Tis108 on root growth and development of *Malus baccata* Borkh. seedlings under low nitrogen stress

Chen Xingzhu[1], Zhang Xin[1], Qi Bianbin[2], Qin Sijun[1], Li Lijie[1*]

*([1]College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, Liaoning, China; [2]Liaoning Agricultural Vocational and Technical College, Yingkou 115009, Liaoning, China)*

**Abstract:**【Objective】Low nitrogen stress is one of the major abiotic constraints limiting fruit tree growth, development, and nutrient utilization. Insufficient nitrogen supply inhibits cell division and differentiation, reduces the synthesis of proteins and carbohydrates, and consequently suppresses plant growth, while also markedly affecting root morphological development and nutrient absorption. As the primary organ responsible for nitrogen uptake, the adaptive physiological and morphological plasticity of the root system constitutes a fundamental basis for improving nitrogen use efficiency in plants. Plant hormones play crucial roles in regulating root responses to low nitrogen stress. Among them, strigolactones, a class of recently identified plant hormones, regulate root growth and development and participate in plant stress responses through interactions with auxin signaling pathways. Given the widespread low organic matter content in orchard soils in China and the resulting decline in nitrogen use efficiency and increased environmental risks caused by excessive nitrogen fertilizer application, this study used *Malus baccata* Borkh., a commonly employed apple rootstock, as the experimental material. By applying strigolactone analog, GR24, and its inhibitor under low nitrogen conditions, we systematically investigated their effects on root respiratory metabolism, root activity, root architecture, endogenous hor-

**收稿日期:**2026-01-20 **接受日期:**2026-03-30

**基金项目:**财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系(CARS-25)

**作者简介:**陈星竹,女,在读硕士研究生,主要从事果树栽培与生理生态研究。E-mail:1442311244@qq.com

***通信作者** Author for correspondence. E-mail:llj45@syau.edu.cn

mone levels, and the expression of related genes. The objective of this study was to elucidate the physiological roles of strigolactone in regulating root adaptation of *M. baccata* Borkh. to low nitrogen stress, thereby providing a theoretical basis for improving nitrogen use efficiency and promoting sustainable orchard production.【Methods】The experiment was conducted at the research station of Shenyang Agricultural University, using one-year-old seedlings of *M. baccata* Borkh., a commonly used apple rootstock, as the experimental material. The seedlings were grown in sand culture in 18 cm × 16 cm plastic pots. Full-strength Hoagland nutrient solution was used as the normal nitrogen treatment (MN: $NO_3^-$ concentration of 868 mg·$L^{-1}$). The low-nitrogen treatment (LN: $NO_3^-$ concentration of 310 mg·$L^{-1}$) was prepared by reducing $KNO_3$ (607 mg·$L^{-1}$) and $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ (944 mg·$L^{-1}$) in Hoagland solution proportionally to one-third of their original concentrations, while KCl and $CaCl_2$ were added to compensate for the corresponding deficiencies in $K^+$ and $Ca^{2+}$. GR24 was dissolved in acetone and diluted with water to prepare solutions of different concentrations. Foliar application was performed once daily for three consecutive days, followed by a five-day interval and another three consecutive days of application. Each treatment consisted of three biological replicates, with five seedlings per replicate. After treatment, root samples were collected, and the optimal GR24 concentration was determined based on measurements of root respiration and sugar contents, which was identified as 10 μmol·$L^{-1}$. Based on this optimal concentration, experiments were conducted in the following year under both normal and low nitrogen conditions, with three treatments established: water control (CK), GR24 treatment, and treatment with the strigolactone biosynthesis inhibitor Tis108. The application concentrations for both GR24 and Tis108 were 10 μmol·$L^{-1}$. The application method and treatment schedule were identical to those used in the GR24 concentration-screening experiment. Root samples were collected after treatment for subsequent analyses.【Results】Low nitrogen stress significantly increased the total root respiration rate of *M. baccata* Borkh. seedlings as well as the contributions of the EMP, TCA, and AOX respiratory pathways, and markedly promoted the accumulation of glucose, fructose, soluble sugars, and TCA cycle intermediates, including malic acid, citric acid, and α-ketoglutaric acid, in the roots. Under normal nitrogen conditions, GR24 had no significant effect on root respiration rate but increased the contents of sugars and some organic acids. Under low nitrogen conditions, increasing GR24 concentration increasingly and significantly enhanced the total respiration rate, the contributions of the three respiratory pathways, and the accumulation of sugars and organic acids, with the 10 μmol·$L^{-1}$ GR24 treatment showing the most pronounced effects. Low nitrogen stress significantly reduced root activity and increased total root length but significantly decreased total surface area, total volume, average diameter, number of root tips, number of links, and external link length. Under normal nitrogen conditions, GR24 significantly increased root activity and promoted root growth. Under low nitrogen conditions, GR24 markedly enhanced root activity, and increased total root length, total surface area, total volume, average diameter and the number of root tips and links, whereas Tis108 significantly suppressed root activity and root growth under low nitrogen conditions. Under low nitrogen stress, the contents of auxin and strigolactones in roots were both significantly increased. Under normal nitrogen conditions, GR24 decreased auxin content and increased strigolactone content, whereas Tis108 showed opposite effects. Under low nitrogen conditions, GR24 showed greater effect in reducing auxin and strigolactone contents, while Tis108 significantly decreased them. Gene expression analysis showed that low nitrogen stress significantly upregulated the expression of strigolactone biosynthesis-related genes *CCD7*, *CCD8b*, and *MAX1a*, and altered the expression of auxin biosynthesis and transport-related genes *TAR2*, *TAA1*, and *PIN1*. Under low nitrogen conditions, GR24 and Tis108 exerted opposite regulatory effects on these

genes as well as on the strigolactone signaling-related genes *MAX2* and *D14*.【Conclusion】This study provides new insights into the physiological roles of strigolactones in regulating the responses of *M. baccata* Borkh. roots to low nitrogen stress. Under low nitrogen conditions, treatment of GR24 increased the contents of sugars and organic acids in roots, enhanced root respiration rates, and improved root activity and functional capacity. The treatment increased endogenous strigolactone levels by regulating the expression of strigolactone biosynthesis-related genes, including *CCD7*, *CCD8b*, and *MAX1a*, but reduced auxin levels by downregulating the expression of auxin biosynthesis and transport-related genes *TAR2*, *TAA1*, and *PIN1*. These coordinated regulatory effects alleviated the inhibitory effects of low nitrogen stress on root growth and development, promoted the formation of a herringbone-type root architecture, and enhanced the adaptability of *M. baccata* Borkh. seedlings to nitrogen-deficient conditions.

**Key words:** *Malus baccata* Borkh.; Low nitrogen stress; Strigolactones; Auxin; Root development

氮是植物体各种酶类和激素物质的重要组成部分，土壤中有机氮、铵态氮和硝态氮会被植物根系吸收利用，其中硝态氮是苹果获取氮的主要形态[1]。在果树生产中，随着化肥减量增效与绿色栽培措施的推广，果园氮素管理正由高投入向精准投入转变，但受土壤基础肥力差异、施肥经验以及有机肥替代与减施幅度不匹配等因素影响，生产上常出现氮素供应不足的状况，尤其在新梢生长、开花坐果与果实膨大等需氮高峰期更易发生隐性或显性低氮胁迫[2]。低氮胁迫影响细胞分裂、分化和多种生理生化过程。氮供应不足导致蛋白质和碳水化合物等物质合成减少，降低代谢速率，从而减缓植物生长[3]。而植物也形成了一系列的防御机制以应对低氮胁迫。一方面，植株能够改变地上部形态，例如通过降低叶片伸长率和出叶速率，促使更多碳水化合物和氮素向根系转移，从而提高氮素获取能力[4]；另一方面，植株也会改变地下部形态，例如在低氮胁迫下玉米初生根和第一轮冠根平均长度显著增加，表明根系伸长是植物适应低氮胁迫的积极反应[5]。

根系作为植物吸收氮素的主要器官，其生理特征和形态的适应性变化是植物高效利用氮素的重要基础[6]。植物激素在响应低氮胁迫、调节根系发育中发挥重要作用。在低氮胁迫下，生长素通过促进根系伸长和侧根形成，增强根系对土壤氮素的吸收能力[7]。外源施加独脚金内酯类似物处理提高了野生型或独脚金内酯突变体植株还原型谷胱甘肽含量，从而调控侧根形成[8]。在根系的生长发育中，独脚金内酯与生长素互作发挥重要作用。研究表明，生长素能够促进植物内源独脚金内酯的合成。豌豆的独脚金内酯突变体嫁接试验表明，生长素信号可以上调根系中与独脚金内酯合成相关的*MAX3*和*MAX4*基因表达，并且这一过程依赖*AXR1*途径[9]。同时，生长素的极性运输也会影响*MAX3*和*MAX4*转录水平，而这一影响在不同芽基因型中表现出不同程度的差异，表明生长素与独脚金内酯在含量调控及空间分布上存在相互调节的关系[10]。Ligerot等[11]对豌豆研究表明，生长素能够上调独脚金内酯生物合成相关基因*PsD27*、*RMS1*、*RMS5*表达，而独脚金内酯可反馈抑制生长素合成及转运，从而形成相对稳定的反馈调控回路，参与豌豆的根系发育和分枝调控。独脚金内酯可调控生长素转运蛋白PIN1，从而影响生长素由细胞内向质膜外的转运，改变根系生长和发育所需的生长素水平[12]。外源施加GR24能够下调拟南芥*PIN1*、*PIN3*和*PIN7*等生长素转运蛋白基因的表达水平[13]。Koltai等[14]同样发现存在于内胚层中的独脚金内酯信号会抑制根尖生长素水平，从而影响侧根形成、初生根分生组织增大和根毛伸长。上述结果表明，独脚金内酯可通过调控生长素运输水平进而影响根系发育。尽管现有研究在一定程度上阐明了独脚金内酯与生长素在调控根系发育中的作用机制，但在低氮条件下两者的协同互作机制尚缺乏系统研究[15]。

我国部分果园土壤有机质含量偏低、供氮缓冲能力有限，使减氮或常量施肥条件下的氮素短缺风险进一步增大，从而对树体生长、产量形成及果实品质稳定性构成制约[2]。因此，在可持续农业发展背景下，利用植物激素等生物学手段培育能够在恶劣营养环境下高效利用自然资源的植物，是现代植物

研究的主要目标。独脚金内酯是近年来发现的一种能够调节植物各器官生长发育、缓解植物非生物胁迫的新型激素。外源施加GR24可缓解盐胁迫、热胁迫及盐-热复合胁迫对植株生长发育造成的不利影响[16]。GR24是使用最广泛的独脚金内酯人工合成类似物，喷施植物叶片后被气孔吸收，与独脚金内酯发挥相同的生理功能[13]；Tis108为三唑类独脚金内酯生物合成抑制剂，常用于降低内源独脚金内酯水平以进行功能验证[17]。本研究以苹果常用砧木山定子为试材，研究外源喷施独脚金内酯类似物GR24及抑制剂Tis108对低氮胁迫下植株根系呼吸代谢、根系活力、根构型、内源激素及相关基因表达的影响，以期阐明独脚金内酯调节山定子根系响应低氮胁迫的生理效应。

# 1　材料和方法

## 1.1　试验材料与处理

采用山定子（*Malus baccata* Borkh.）实生幼苗（种子采自沈阳农业大学园艺学院科研基地）作为试材，将层积处理的种子催芽后播种于穴盘，待幼苗生长至4~5枚真叶后，移栽于18 cm×16 cm营养钵中沙培，以全量霍格兰营养液作为正常氮处理[MN：$NO_3^-$浓度（$\varphi$，后同）为868 mg·L$^{-1}$]，低氮处理（LN：$NO_3^-$浓度为310 mg·L$^{-1}$）则将全量霍格兰营养液中$KNO_3$（607 mg·L$^{-1}$）和$Ca(NO_3)_2\cdot 4H_2O$（944 mg·L$^{-1}$）等比减少至原浓度的1/3，同时以KCl和$CaCl_2$补足缺失的$K^+$和$Ca^{2+}$。经核算，低氮处理营养液中的氯离子浓度在植株安全耐受范围内，且试验过程中未观察到氯毒害症状。

将GR24溶解于丙酮，配制浓度为1、5、10、20 μmol·L$^{-1}$ GR24水溶液，以正常氮条件下喷施含等量丙酮的水溶液作为对照（CK）。在氮素处理的同时于每日08:00叶片喷施GR24溶液，使用喷雾器对正常氮和低氮处理下的山定子幼苗进行叶面喷施，至叶片正反面和茎表面充分湿润但无液滴凝聚滴落为止。每日叶面喷施1次，连续喷施3 d，间隔5 d后再连续喷施3 d。每个处理设置3次生物学重复，每个生物学重复5株幼苗。于处理第15天采集根系样品，洗净并吸干表面水分后迅速用液氮冷冻，研磨成粉末后保存于−80 ℃冰箱备用。

通过根呼吸和糖含量测定筛选外源GR24最适处理浓度为10 μmol·L$^{-1}$，于第2年进行GR24及其抑制剂Tis108处理。处理共分为3组：（1）Water组，MN0（CK）：正常氮处理下喷施含等量丙酮的水溶液，LN0：低氮处理下喷施含等量丙酮的水溶液；（2）GR24组，MNG：正常氮处理下喷施10 μmol·L$^{-1}$ GR24，LNG：低氮处理下喷施10 μmol·L$^{-1}$ GR24；（3）Tis108组，MNT：正常氮处理下喷施10 μmol·L$^{-1}$ Tis108，LNT：低氮处理喷施10 μmol·L$^{-1}$ Tis108。处理方式与时间与前一年试验相同。

## 1.2　根系呼吸速率的测定

根系呼吸速率的测定参照Bouma等[18]的方法，选取直径和长度分别为1.5 mm和2 cm的新生根系。用双面刀片将白色新根（0.05 g）切割成长约2 mm根段，放置15 min以消除伤呼吸影响，然后置于Oxytherm液相氧电极（Hansatech，英国）内的反应杯中，加入2 mL 0.2 mol·L$^{-1}$磷酸缓冲液，控制反应室的温度为25 ℃，启动OxyTrace$^+$液相氧电极自动测定程序。当耗氧速率稳定后依次加入50 μL 0.5 mol·L$^{-1}$氟化钠、100 μL 0.5 mol·L$^{-1}$丙二酸测定EMP呼吸途径和TCA循环途径呼吸速率。更换根系样品后加入0.1 mol·L$^{-1}$氰化钠和0.1 mol·L$^{-1}$水杨基肟酸测定交替氧化途径呼吸速率。不同途径呼吸速率和贡献率计算参照Zhang等[19]的方法。

## 1.3　葡萄糖、果糖和可溶性糖含量的测定

可溶性总糖含量的测定参照赵明德等[20]的蒽酮比色法。准确称取50 mg样品溶于3 mL 80%乙醇，80 ℃水浴30 min，6000 r·min$^{-1}$离心15 min，收集上清液；沉淀中加入80%乙醇，重复上述操作，合并上清液后用于测定可溶性糖含量。葡萄糖和果糖含量利用高效液相色谱（HPLC）参考Li等[21]的方法测定，稍作改动。

## 1.4　根系活力的测定

称取0.5 g根系鲜样，加入5 mL 0.4%（*m*/*V*）氯化三苯基四氮唑（TTC）和5 mL 1/15 mol·L$^{-1}$磷酸盐缓冲液（pH=7.0），在黑暗条件下37 ℃培养3 h，常温下用乙酸乙酯脱色后提取三苯基甲腙，使用紫外分光光度计测定485 nm处吸光值。

## 1.5　根系形态指标和拓扑结构特性的测定

根系用蒸馏水洗净后放置于装有蒸馏水的透明托盘中，平展铺开，通过数字化扫描仪（Epson，Long Beach，USA）获得扫描图片，用WinRhizo Pro 2016软件（Regent Instruments，Quebec，加拿大）定量分析根系形态指标和拓扑结构，基于拓扑结构指标计算

根系拓扑特性[22]。

### 1.6 激素含量的测定

生长素提取及测定参照Yue等[23]的方法，稍作调整。测定仪器为超高效液相色谱串联质谱（ACQUITY UPLC Xevo TQD，Waters），色谱柱为$C_{18}$柱（2.1 mm×100 mm，1.7 μm；Waters），设定柱温45 ℃，碰撞能量15 V。采用独脚金内酯ELISA检测试剂盒（江莱生物）测定根系中独脚金内酯含量，测定方法参照各试剂盒说明书。

### 1.7 基因相对表达量的测定

植物RNA提取参考Asif等[24]的CTAB法，稍作改动。使用反转录试剂盒（DRR037A，Takara，Dalian，China）依照使用方法进行反转操作。利用在线工具Primer3.0软件设计基因特异性引物，引物序列均通过NCBI Primer-BLAST工具（https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast/）针对*Malus baccata*参考mRNA序列进行设计。在参数设置过程中，确保引物仅与目标基因序列特异性结合，引物序列见表1。使用SYBR® Green Realtime PCR Master Mix（康为世纪，北京）进行实时荧光定量（RT-qPCR），反应体系按照使用说明书配置。PCR反应程序：95 ℃ 30 s预变性，95 ℃ 5 s，60 ℃ 30 s，40个循环。使用384孔板进行扩增，*β*-actin作为内参基因。使用$2^{-\Delta\Delta CT}$方法计算基因的相对表达量[25]。

### 1.8 数据统计与分析

采用Microsoft Excel 2019软件进行数据处理。采用DPS 9.01软件进行单因素试验统计分析，并利用Duncan新复极差法进行数据差异显著性检验，比较处理间在$P<0.05$水平上的差异。采用OriginPro 2019b软件绘图。

**表1 RT-qPCR引物序列**

**Table 1 RT-qPCR primer sequences**

| 基因名 Gene name | 正向引物 Forward primer | 反向引物 Reverse primer |
|---|---|---|
| *TAR2* | ACGCATTGGGTGGGCTCTTG | CCCTGTTCACTGCCGCTCTA |
| *TAA1* | AAAGAGGTTGCCAGAAAG | CAATGGTCGAAGAAGAGC |
| *PIN1* | GCGGGATCCATTGTCTCCATCC | CTGAGACCGCCGCGAGAAAATA |
| *D27a* | CCAGGAAGTTTAATCCAGCA | TCCGATTCCTTTACCTCACA |
| *CCD7* | GATTGGGCTTTCACAGACAC | GCTTCAATAGGCACTCTCCA |
| *CCD8b* | ACCAGATGCTCAGGTTGGTA | TCAATCTTGGTGAGGGTGTT |
| *MAX1a* | AACTGGAATCCATCAACGAA | TGTCCCAGGAATTCTTTTCA |
| *MAX2a* | GATTCACATTCGGGTTGAAG | AATCCCATTCAGGAAGAACC |
| *D14b* | CAAGGTTCTTGAACGATGGA | AGACACGAAAAGCGAGATGT |

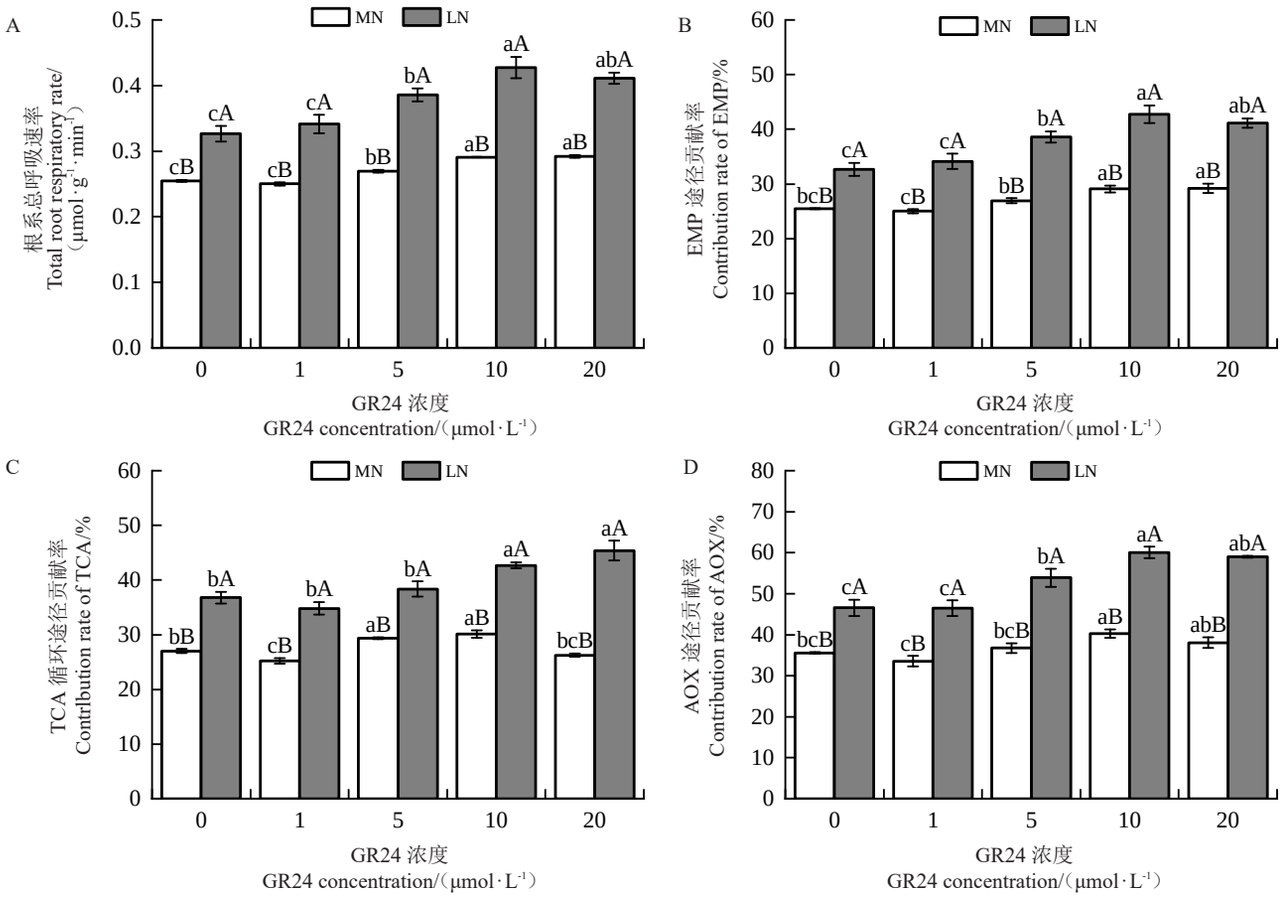
## 2 结果与分析

### 2.1 低氮胁迫下外源GR24对根系呼吸速率的影响

与正常氮处理相比，低氮胁迫下山定子幼苗根系总呼吸速率显著升高28.3%，代谢增强。正常氮处理下，外源喷施GR24后总呼吸速率升高；低氮胁迫下，随着外源喷施GR24浓度的升高，总呼吸速率呈升高趋势，在10 μmol·L$^{-1}$ GR24处理时达到最大值，较0 μmol·L$^{-1}$ GR24处理（CK）显著提高30.8%。与正常氮处理相比，低氮胁迫下山定子幼苗根系EMP途径贡献率、TCA途径贡献率和AOX途径贡献率分别显著提高28.3%、36.1%和30.8%。正常氮处理下，EMP途径贡献率、TCA途径贡献率和AOX途径贡献率均受GR24处理影响较小。低氮胁迫下，当外源喷施GR24浓度达到10、20 μmol·L$^{-1}$时，EMP、TCA和AOX途径贡献率均显著高于0 μmol·L$^{-1}$ GR24处理（图1）。上述结果表明，低氮胁迫增强了山定子幼苗根系呼吸代谢，提高了总呼吸速率及EMP、TCA和AOX呼吸途径贡献率；外源喷施GR24处理进一步促进了根系呼吸代谢，但不同呼吸指标对其浓度的响应程度存在一定差异。

### 2.2 低氮胁迫下外源GR24对根系糖含量和有机酸含量的影响

低氮胁迫下，山定子幼苗根系中葡萄糖和果糖含量均显著高于正常氮处理。正常氮条件下，GR24处理（1 μmol·L$^{-1}$除外）葡萄糖和果糖含量不同程度升高，以10 μmol·L$^{-1}$ GR24处理最高；低氮胁迫下，GR24处理（1 μmol·L$^{-1}$除外）进一步提高葡萄糖和果




MN 和 LN 组内不同浓度处理间的差异分别采用 Duncan 多重比较法进行检验，不同小写字母表示差异显著（$P<0.05$）；同一浓度下 MN 与 LN 组间的差异采用独立样本 $t$ 检验，不同大写字母表示差异显著（$P<0.05$）。下同。

Differences among concentration treatments within the MN and LN groups were analyzed separately using Duncan's multiple range test; different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$). Differences between the MN and LN groups at the same concentration were assessed using an independent-samples $t$-test; different uppercase letters indicate significant differences ($P<0.05$). The same below.

**图 1　外源喷施 GR24 对不同氮素水平下山定子根系总呼吸速率和 3 条呼吸途径贡献率的影响**

**Fig. 1　Effects of exogenous spraying GR24 on the total root respiratory rate and the contribution rate of three respiratory pathways in roots of *Malus baccata* Borkh. under different nitrogen conditions**

糖含量。其中，10 μmol·L⁻¹ GR24 处理的葡萄糖和果糖含量显著高于 0 μmol·L⁻¹ GR24 处理，分别提高了 14.5%和 16.8%（图 2）。

由表 2 可知，与正常氮处理相比，低氮胁迫下山定子幼苗根系苹果酸、柠檬酸和 α-酮戊二酸含量显著升高。正常氮处理下，外源喷施 5、10、20 μmol·L⁻¹ GR24 显著提高根系苹果酸含量，10、20 μmol·L⁻¹ GR24 处理显著提高了柠檬酸含量，10 μmol·L⁻¹ GR24 处理显著提高了 α-酮戊二酸含量。低氮胁迫下，10 μmol·L⁻¹ GR24 处理的苹果酸和 α-酮戊二酸含量最高，较 0 μmol·L⁻¹ GR24 处理分别显著提高 15.4%和 48.0%，20 μmol·L⁻¹ GR24 处理的柠檬酸含量最高。上述结果表明，低氮胁迫促进了山定子幼苗根系可溶性糖和有机酸的积累，GR24 处理进一步提高了糖类和有机酸含量，不同代谢产物对 GR24 浓度的响应程度存在一定差异，表明 GR24 有利于低氮条件下根系代谢产物的积累。

### 2.3　低氮胁迫下外源喷施 GR24 和 Tis108 对根系活力的影响

由图 3 可知，低氮胁迫显著抑制了植株的根系活力，使其降低 39.1%；正常氮处理时，外源喷施 GR24 显著提高根系活力，较 MN0 提高 25.0%，而 Tis108 处理对根系活力无显著影响；低氮胁迫下，与 LN0 相比，外源喷施 GR24 处理显著提高了根系活力，使其提高 26.2%，而 Tis108 处理则显著抑制了根系活力，使其降低 26.1%。上述结果表明，低氮胁迫

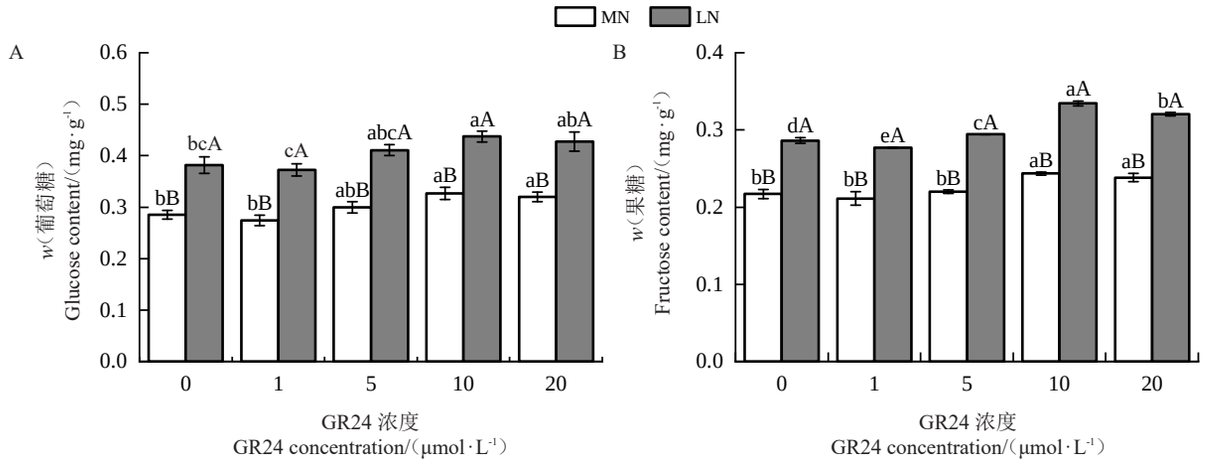



**图 2 外源喷施 GR24 对不同氮素条件下山定子根系葡萄糖和果糖含量的影响**

**Fig. 2 Effects of exogenous spraying GR24 on the contents of glucose and fructose in roots of *Malus baccata* Borkh. under different nitrogen conditions**

**表 2 外源喷施 GR24 对不同氮素条件下山定子幼苗根系 3 种有机酸含量的影响**

**Table 2 Effects of exogenous spraying GR24 on the content of three organic acids in roots of *Malus baccata* Borkh. seedlings under different nitrogen conditions** （μg·g⁻¹）

| c(GR24)/(μmol·L⁻¹) | w(苹果酸) Malic acid content | | w(柠檬酸) Citric acid content | | w(α-酮戊二酸) α-oxoglutaric acid content | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | MN | LN | MN | LN | MN | LN |
| 0 | 551.70±10.22 cB | 778.31±28.27 bcA | 404.03±9.62 cB | 575.49±12.36 bA | 1.05±0.06 bcB | 3.39±0.32 bA |
| 1 | 584.63±10.16 bcB | 743.57±29.67 cA | 389.93±12.98 cB | 579.71±12.97 bA | 0.93±0.08 cB | 3.03±0.17 bA |
| 5 | 606.80±6.28 abB | 819.82±33.74 abcA | 412.74±12.45 bcB | 615.50±17.64 bA | 1.20±0.02 abB | 4.42±0.20 aA |
| 10 | 642.39±12.06 aB | 898.77±28.51 aA | 449.43±11.43 abB | 685.55±8.73 aA | 1.30±0.03 aB | 5.02±0.09 aA |
| 20 | 631.35±15.01 aB | 844.70±5.06 abA | 466.21±12.34 aB | 696.611±2.57 aA | 1.21±0.03 abB | 4.90±0.09 aA |

注：MN 组和 LN 组内不同浓度处理间的差异分别采用 Duncan 多重比较法进行检验，不同小写字母表示差异显著（$P<0.05$）；同一浓度下 MN 组与 LN 组间的差异采用独立样本 $t$ 检验，不同大写字母表示差异显著（$P<0.05$）。下同。

Note: Differences among concentration treatments within the MN and LN groups were analyzed separately using Duncan's multiple range test; different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$). Differences between the MN and LN groups at the same concentration were assessed using an independent-samples $t$-test; different uppercase letters indicate significant differences ($P<0.05$). The same below.

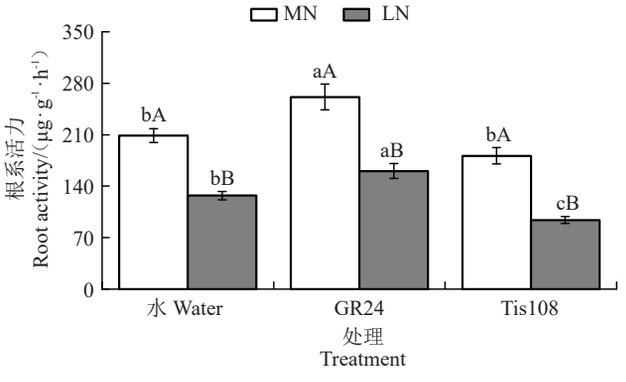



**图 3 外源喷施 GR24 和 Tis108 对不同氮素条件下山定子根系活力的影响**

**Fig. 3 Effects of exogenous spraying GR24 and Tis108 on root activity of *Malus baccata* Borkh. under different nitrogen conditions**

显著抑制山定子幼苗根系活力，外源 GR24 处理能够有效缓解这一抑制作用，而 Tis108 处理则进一步加剧根系活力下降，表明独脚金内酯可能参与调控低氮条件下山定子幼苗的根系活力。

### 2.4 低氮胁迫下外源 GR24 和 Tis108 对根系形态结构的影响

由表 3 可知，与正常氮处理相比，低氮胁迫下植株总根长显著增加 12.3%，总表面积、总体积和平均直径分别显著减小 14.8%、23.1%和 19.4%。正常氮处理时，外源 GR24 处理使植株的总根长、总表面积、总体积和平均直径分别显著增加 10.7%、24.3%、39.6%和 5.6%；Tis108 处理对总根长、总体积和平均直径无显著影响，但显著降低了根系总表面积。低

**表3　外源喷施GR24和Tis108对不同氮素条件下山定子根系形态的影响**

**Table 3　Effects of exogenous spraying GR24 and Tis108 on root morphology of *Malus baccata* Borkh. under different nitrogen conditions**

| 处理 Treatment | 总根长 Total root length/cm | | 总表面积 Root surface area/cm² | | 总体积 Root volume/cm³ | | 平均直径 Root average diameter/mm | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | MN | LN | MN | LN | MN | LN | MN | LN |
| 水 Water | 1 790.45 ±44.10 bB | 2 010.49 ±32.11 bA | 212.13 ±6.04 bA | 180.79 ±2.58 bB | 1.82 ±0.12 bA | 1.40 ±0.09 bB | 0.36 ±0.007 bA | 0.29 ±0.008 bB |
| GR24 | 1 981.50 ±53.76 aA | 2 250.59 ±56.01 aA | 263.63 ±11.54 aA | 225.53 ±9.91 aA | 2.54 ±0.16 aA | 1.80 ±0.11 aB | 0.38 ±0.070 aA | 0.32 ±0.006 aB |
| Tis108 | 1 694.00 ±34.55 bA | 1 785.94 ±45.05 cA | 184.76 ±6.11 cA | 155.42 ±1.91 cB | 1.60 ±0.07 bA | 0.97 ±0.08 cB | 0.35 ±0.005 bA | 0.28 ±0.006 bB |

氮胁迫时，外源GR24处理显著增加了总根长、总表面积、总体积和平均直径，使其分别增加11.9%、24.7%、28.6%和10.3%；Tis108处理则显著抑制了总根长、总表面积和总体积，对平均直径的影响未达到显著水平。不同处理对根系形态的影响如图4所示。上述结果表明，低氮胁迫促进了山定子幼苗根系的纵向延伸，但抑制了根系表面积、总体积和平均直径的增加，表现出根系延长与径向生长不协调的变化特征。GR24处理能够缓解低氮胁迫引起的根系形态失衡，而Tis108处理则呈相反效应，表明GR24处理有利于维持低氮条件下根系形态的协调生长。

**图4　外源喷施GR24和Tis108对不同氮素条件下山定子幼苗的根系表型图**

**Fig. 4　Root phenotype map of exogenous spraying GR24 and Tis108 on *Malus baccata* Borkh. seedlings under different nitrogen conditions**

### 2.5　低氮胁迫下外源喷施GR24和Tis108对根系拓扑结构的影响

由表4可知，与正常氮处理相比，低氮胁迫下植株根系根尖数、链接数和外部链接长度分别显著降低15.6%、21.5%和17.6%。正常氮处理时，外源GR24处理显著增加植株根尖数和外部链接长度，Tis108处理显著抑制了链接数。低氮胁迫时，外源GR24处理显著增加根尖数和链接数，并显著降低拓扑指数（TI），但对链接分支角度无显著影响；Tis108处理对根尖数、链接数、外部链接长度、链接分支角度和TI均无显著影响。TI可反映根系构型特征，TI接近0.5表示二分枝型构型，接近1表示鲱鱼骨型构型。外源GR24处理使山定子幼苗根系TI显著变化并趋近于1，表明GR24处理促进根系构型向鲱鱼骨型转变。上述结果表明，低氮胁迫整体抑制了山定子幼苗根系分枝与连接结构的形成。外源GR24处理提高了根尖数、链接数和外部链接长度，并促使根系拓扑结构向鲱鱼骨型偏移，而Tis108处理总体呈相反变化，表明GR24能够缓解低氮对根系拓扑结构的抑制，并调节根系构型。

表 4 外源喷施 GR24 和 Tis108 对不同氮素条件下山定子根系拓扑特征的影响

**Table 4 Effects of exogenous spraying GR24 and Tis108 on root topological traits of *Malus baccata* Borkh. under different nitrogen conditions**

| 处理 Treatment | 根尖数 Number of tips | | 链接数 Number of links | | 链接分支角度 Branching angle/(°) | | 外部链接长度 External path length | | 拓扑指数 Topological index | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | MN | LN | MN | LN | MN | LN | MN | LN | MN | LN |
| 水 Water | 7200 ±248 bA | 5578 ±250 bB | 33 469 ±661 abA | 26 282 ±1215 bB | 55.77 ±0.37 aA | 56.67 ±0.42 abA | 272 284 ±8313 bA | 224 229 ±9214 abB | 1.41 ±0.007 aA | 1.43 ±0.003 aA |
| GR24 | 8849 ±306 aA | 7138 ±378 aB | 36 442 ±1651 aA | 30 884 ±974 aA | 54.83 ±0.45 aA | 55.87 ±0.32 bA | 306 579 ±13 189 aA | 250 895 ±13 321 aB | 1.39 ±0.001 bA | 1.40 ±0.008 bA |
| Tis108 | 6522 ±240 bA | 5011 ±181 bB | 29 964 ±1135 cA | 23 842 ±969 bB | 55.90 ±0.44 aA | 57.60 ±0.47 aA | 254 185 ±9835 bA | 208 955 ±10 958 bB | 1.42 ±0.002 aA | 1.44 ±0.007 aA |

## 2.6 低氮胁迫下外源喷施 GR24 和 Tis108 对根系独脚金内酯和生长素含量的影响

独脚金内酯和生长素是参与调控根系生长发育的2种重要激素。由图5可知，与正常氮处理相比，低氮胁迫下植株根系独脚金内酯和生长素含量分别显著提高73.4%和47.5%。正常氮处理下，外源GR24处理显著降低根系生长素含量，提高独脚金内酯含量；Tis108处理则显著提高根系生长素含量，降低独脚金内酯含量。低氮胁迫下，外源GR24处理使生长素含量显著降低28.9%，独脚金内酯含量显著升高28.6%；而Tis108处理则显著降低根系独脚金内酯含量，显著升高生长素含量。上述结果表明，低氮胁迫改变了山定子幼苗根系中独脚金内酯和生长素的积累水平。外源GR24处理提高了独脚金内酯含量并降低了生长素含量，而Tis108处理则呈相反变化。

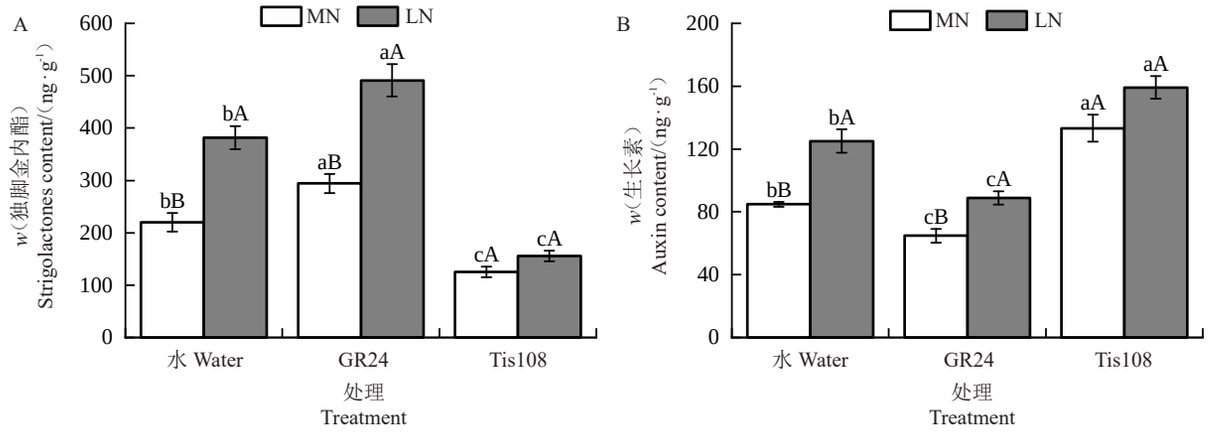



图 5 外源喷施 GR24 和 Tis108 对不同氮素条件下山定子根系独脚金内酯和生长素含量的影响

**Fig. 5 Effects of exogenous spraying GR24 and Tis108 on the contents of strigolactones and auxin in roots of *Malus baccata* Borkh. under different nitrogen conditions**

## 2.7 低氮胁迫下外源喷施 GR24 和 Tis108 对根系生长素合成与转运关键基因表达量的影响

*TAR2* 和 *TAA1* 是参与生长素合成的关键基因，*PIN1* 是参与生长素转运的关键基因。由图6可知，与正常氮处理相比，低氮胁迫下植株根系 *TAR2* 表达量显著上调，*PIN1* 表达量显著下调，*TAA1* 表达量上调，但无显著差异。低氮胁迫下，与LN0处理相比，LNG处理显著下调 *TAR2*、*TAA1* 和 *PIN1* 表达量，分别降低78.8%、65.7%和66.6%；而LNT处理则显著上调 *TAR2*、*TAA1* 和 *PIN1* 表达量，分别提高55.9%、158.2%和134.8%。上述结果表明，在低氮条件下，外源GR24处理后生长素合成与运输相关基因的表达量整体下降；Tis108处理后相关基因的表达量则整体上升，两种处理下上述基因呈现相反的变化趋势。

## 2.8 低氮胁迫下外源喷施 GR24 和 Tis108 对根系独脚金内酯合成与信号转导关键基因表达量的影响

*D27a*、*CCD7*、*CCD8b* 和 *MAX1a* 是苹果内参与

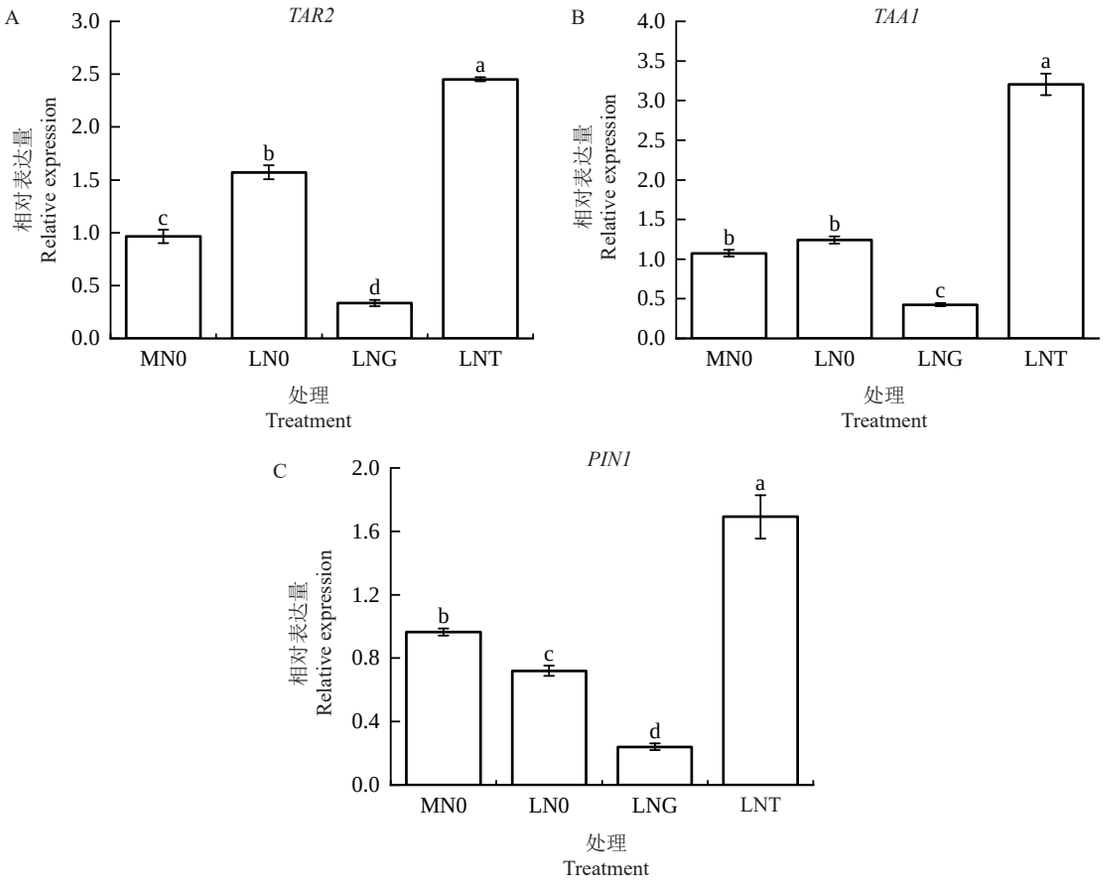



**图 6　外源喷施 GR24 和 Tis108 对低氮胁迫下山定子根系生长素合成关键基因表达量的影响**

**Fig. 6　Effects of exogenous GR24 and Tis108 on key genes expression involved in auxin biosynthesis in roots of *Malus baccata* Borkh. under low nitrogen stress**

独脚金内酯生物合成的4个关键基因。由图7可知，与正常氮处理相比，低氮胁迫下植株根系*CCD7*、*CCD8b*和*MAX1a*表达量显著上调。低氮胁迫下，与LN0处理相比，LNG处理显著上调*CCD7*、*CCD8b*和*MAX1a*表达量，分别提高107%、176.3%和136.7%，但对*D27a*表达量无显著影响；而LNT处理则显著下调*D27a*、*CCD7*和*MAX1a*表达量，分别减少66.2%、86.1%和64.5%。

*MAX2a*和*D14b*是苹果内参与独脚金内酯信号转导的2个关键基因。由图8可知，与正常氮处理相比，低氮胁迫下植株根系*D14b*表达量显著下调。低氮胁迫下，与LN0处理相比，LNG处理显著下调*MAX2a*和*D14b*表达量，分别降低78.6%和68.3%；而LNT处理则显著上调*MAX2a*和*D14b*表达量，分别提高53.0%和219.7%。上述结果表明，在低氮条件下，外源GR24处理后独脚金内酯生物合成相关基因表达量整体提升，信号转导相关基因的表达量也发生明显变化；Tis108处理下，上述相关基因总体呈相反的变化趋势。

## 3　讨　论

根系呼吸与植物各种生理功能和形态建成过程密切相关，也是评估植物根系功能及应对逆境胁迫的重要指标之一[26]。EMP呼吸途径和TCA呼吸途径是主要的底物呼吸途径。EMP呼吸途径以葡萄糖和果糖为底物，产生丙酮酸、ATP和NADH。植物在低氮胁迫下会积累可溶性糖，同时增强EMP呼吸功能[27]。本研究发现，在低氮胁迫下山定子幼苗根系葡萄糖和果糖含量显著升高，EMP呼吸途径贡献率随着底物的增加而提高。EMP呼吸途径产生的丙酮酸是TCA呼吸途径的重要底物。在本试验中，由于底物丙酮酸的增加，TCA呼吸途径贡献率显著升高。低氮胁迫下，外源喷施GR24进一步促进了根系中葡萄糖和果糖的积累；随着呼吸底物的增加，EMP呼吸途径和TCA呼吸途径贡献率也随之升高，根系总呼吸速率提高。一方面，EMP呼吸功能增强

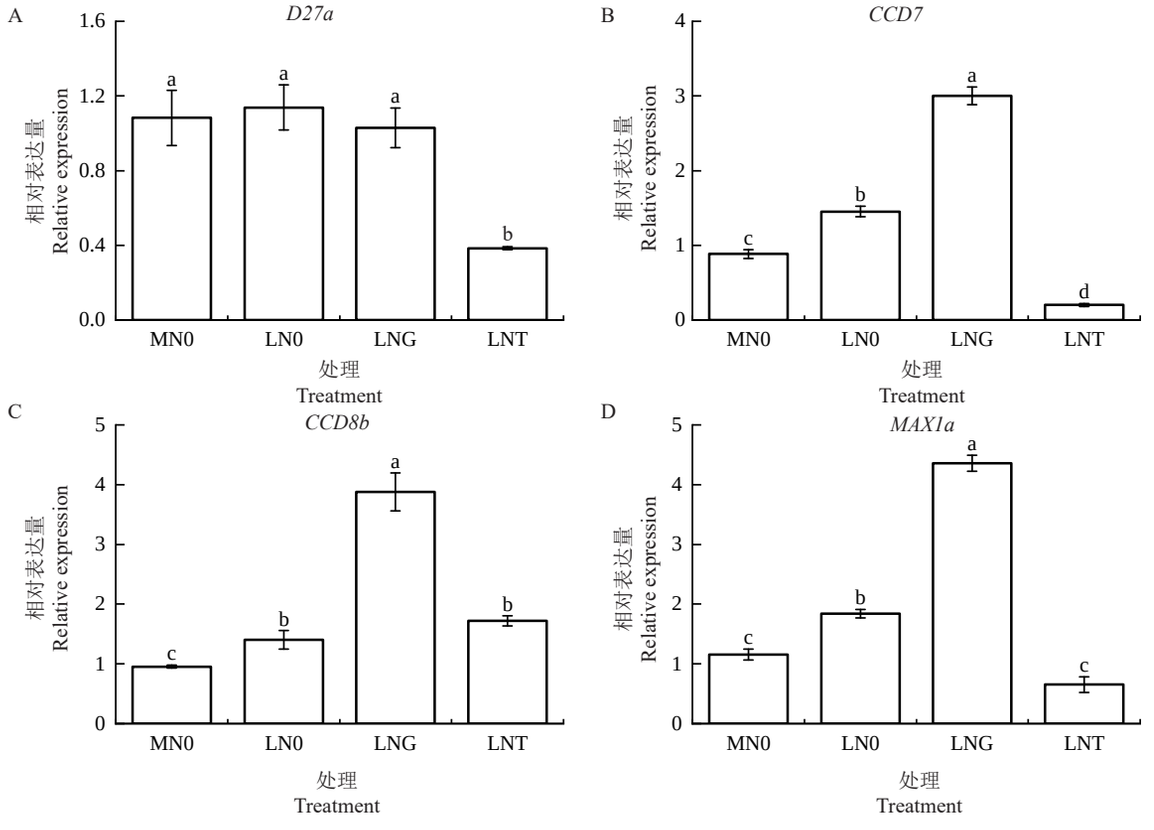



**图 7 外源喷施 GR24 和 Tis108 对低氮胁迫下山定子根系独脚金内酯合成关键基因表达量的影响**

**Fig. 7 Effects of exogenous spraying GR24 and Tis108 on key genes expression involved in strigolactones biosynthesis in roots of *Malus baccata* Borkh. under low nitrogen stress**

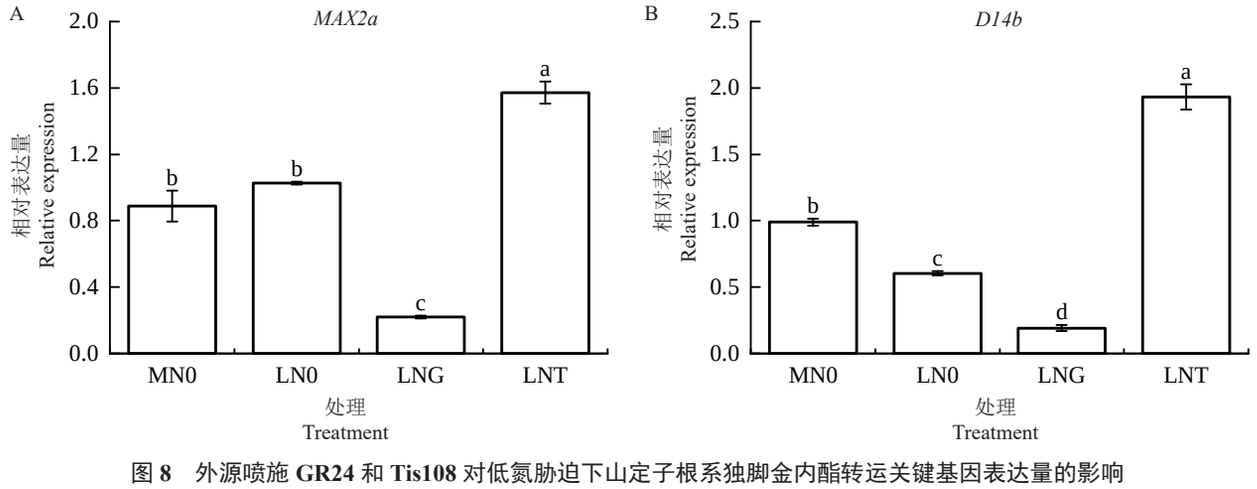



**图 8 外源喷施 GR24 和 Tis108 对低氮胁迫下山定子根系独脚金内酯转运关键基因表达量的影响**

**Fig. 8 Effects of exogenous spraying GR24 and Tis108 on key genes expression involved in strigolactones transport in roots of *Malus baccata* Borkh. under low nitrogen stress**

产生的丙酮酸参与AOX呼吸途径，提高了AOX呼吸途径的贡献率，减少了电子向$O_2$的传递，从而降低了山定子幼苗根系活性氧含量[28]；另一方面，TCA呼吸功能增强使其苹果酸、柠檬酸和$\alpha$-酮戊二酸等重要中间产物进一步积累，为山定子幼苗根系氮代谢提供充足的底物。

根系作为植物吸收氮素的主要器官，其生理特征和形态的适应性变化是植物高效利用氮素的重要物质基础[5]。本试验中，在低氮胁迫的影响下，山定子幼苗总根长增加，而总表面积、总体积、平均直径显著减小。这可能是由于低氮胁迫下植物为获取更多养分，促使根系向外延伸，而根系生物量下降，导

致根系向长而细发展。拓扑特征中，链接数和外部链接长度受低氮胁迫的影响显著降低，表明低氮胁迫降低了植株利用周边资源的有效性[29]。本研究中，低氮处理伴随着氯离子浓度的轻微升高，尽管未观察到典型毒害症状如根尖坏死，但此因素仍可能对结果产生细微影响，未来研究需采用更严格的离子平衡设计以完全排除干扰。低氮胁迫下外源喷施GR24后，山定子根系总根长、总表面积、总体积和平均直径显著增加，根系伸长及加粗有利于增大其与介质的接触面积，促进养分获取。同时，根尖数、链接数和外部链接长度均有不同程度增加，促使根系向外生长，提高利用周边养分的有效性。根据拓扑指数可将根系构型划分为二分枝型（TI=0.5）或鲱鱼骨型（TI=1.0）两种类型[30]。在本试验中，喷施GR24后植株根系向鲱鱼骨型发展，这种分支通过增加细根长度和细根生物量，在较大土壤空间范围内获取养分和水分，增强山定子幼苗对养分匮乏的适应能力。

植物内源激素在调节根系生命活动中发挥重要作用[31]。低氮胁迫会促进植物根系生长素积累[27,32]，同时生长素合成、运输和信号转导相关基因也受到氮的调控[33]。本试验中，低氮胁迫下山定子根系生长素含量显著升高，这可能与生长素合成关键基因*TAR2*表达量上调有关。PIN1是生长素外排的主要载体，*PIN*突变体根长和分生组织大小均减小[34-35]。本研究发现，在低氮胁迫下*PIN1*显著下调表达，表明低氮条件可能抑制生长素外排过程并阻碍根系正常生长发育。独脚金内酯依赖PIN家族基因调控茎尖生长素极性运输[36]。本研究中，低氮胁迫下外源喷施GR24后，根系生长素含量降低至正常氮条件下同一水平，这可能与生长素合成关键基因*TAR2*、*TAA1*下调表达有关。低氮胁迫下外源喷施Tis108后，*TAR2*、*TAA1*和*PIN1*显著上调表达，基于生长素和独脚金内酯含量变化趋势，表明生长素在根系合成与转运过程中受内源独脚金内酯调控。此外，*MAX2a*和*D14b*的表达变化表明，独脚金内酯信号转导参与调控根系对低氮胁迫的响应，但其与生长素的互作关系及对根系发育的调控机制仍需进一步研究。

## 4　结　论

低氮胁迫下，外源独脚金内酯类似物GR24一方面可显著提高山定子幼苗根系糖、酸含量，提高根系呼吸速率并增强根系活力；另一方面，GR24可通过调控*CCD7*、*CCD8b*、*MAX1a*等基因表达提高内源独脚金内酯含量，并通过调控*TAR2*、*TAA1*及*PIN1*表达降低根系生长素含量，从而缓解低氮胁迫对山定子根系生长发育的抑制作用。低氮胁迫下，外源喷施GR24处理促使根系构型向鲱鱼骨型方向发展，有利于提高山定子幼苗对氮素匮乏环境的适应能力。与GR24作用相反，低氮胁迫下独脚金内酯生物合成抑制剂Tis108显著抑制了根系独脚金内酯合成，同时提高了根系生长素含量，并对根系生长的多个指标产生抑制作用。

## 参考文献 References：


[1] Crawford N M. Nitrate：Nutrient and signal for plant growth[J]. The Plant Cell，1995，7(7)：859-868.

[2] 路永莉，康婷婷，张晓佳，高晶波，陈竹君，周建斌 . 秦岭北麓猕猴桃果园施肥现状与评价：以周至县俞家河流域为例[J]. 植物营养与肥料学报，2016，22(2)：380-387.
Lu Yongli，Kang Tingting，Zhang Xiaojia，Gao Jingbo，Chen Zhujun，Zhou Jianbin. Evaluation of current fertilization status in kiwifruit orchards on the northern slope of Qinling Mountains：A case study of Yujiahe catchment，in Zhouzhi county[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers，2016，22(2)：380-387.

[3] Adams C，Godfrey V，Wahlen B，Seefeldt L，Bugbee B. Understanding precision nitrogen stress to optimize the growth and lipid content tradeoff in oleaginous green microalgae[J]. Bioresource Technology，2013，131：188-194.

[4] 母小焕 . 叶片水平上玉米氮素高效利用的生理机制[D]. 北京：中国农业大学，2017.
Mu Xiaohuan. The physiological mechanism of efficient nitrogen use in maize leaves[D]. Beijing：China Agricultural University，2017.

[5] Gao K，Chen F J，Yuan L X，Zhang F S，Mi G H. A comprehensive analysis of root morphological changes and nitrogen allocation in maize in response to low nitrogen stress[J]. Plant，Cell & Environment，2015，38(4)：740-750.

[6] Lynch J. Root architecture and plant productivity[J]. Plant Physiology，1995，109(1)：7-13.

[7] Hu B，Chu C C. Nitrogen-phosphorus interplay：Old story with molecular tale[J]. New Phytologist，2020，225(4)：1455-1460.

[8] Marquez-Garcia B，Njo M，Beeckman T，Goormachtig S，Foyer C H. A new role for glutathione in the regulation of root architecture linked to strigolactones[J]. Plant，Cell & Environment，2014，37(2)：488-498.

[9] Hayward A，Stirnberg P，Beveridge C，Leyser O. Interactions between auxin and strigolactone in shoot branching control[J]. Plant Physiology，2009，151(1)：400-412.

[10] Richmond B L，Coelho C L，Wilkinson H，Mckenna J，Ratchinski P，Schwarze M，Frost M，Lagunas B，Gifford M L. Elucidating connections between the strigolactone biosynthesis pathway，flavonoid production and root system architecture in *Arabidopsis thaliana*[J]. Physiologia Plantarum，2022，174(2)：e13681.

[11] Ligerot Y，De Saint Germain A，Waldie T，Troadec C，Citerne S，Kadakia N，Pillot J P，Prigge M，Aubert G，Bendahmane A，Leyser O，Estelle M，Debellé F，Rameau C. The pea branching RMS2 gene encodes the PsAFB4/5 auxin receptor and is involved in an auxin-strigolactone regulation loop[J]. PLoS Genetics，2017，13(12)：e1007089.

[12] Koltai H，Dor E，Hershenhorn J，Joel D M，Weininger S，Lekalla S，Shealtiel H，Bhattacharya C，Eliahu E，Resnick N，Barg R，Kapulnik Y. Strigolactones' effect on root growth and root-hair elongation may be mediated by auxin-efflux carriers[J]. Journal of Plant Growth Regulation，2010，29(2)：129-136.

[13] Ruyter-Spira C，Kohlen W，Charnikhova T，Van Zeijl A，Van Bezouwen L，De Ruijter N，Cardoso C，Lopez-Raez J A，Matusova R，Bours R，Verstappen F，Bouwmeester H. Physiological effects of the synthetic strigolactone analog GR24 on root system architecture in *Arabidopsis*：Another belowground role for strigolactones[J]. Plant Physiology，2011，155(2)：721-734.

[14] Koltai H，Kapulnik Y. Unveiling signaling events in root responses to strigolactone[J]. Molecular Plant，2013，6(3)：589-591.

[15] 洪林，杨蕾，杨海健，王武，谭平 . 独脚金内酯调控植物非生物胁迫响应的研究进展[J]. 植物生理学报，2020，56(6)：1097-1108.
Hong Lin，Yang Lei，Yang Haijian，Wang Wu，Tan Ping. Advances in the regulation of plant abiotic stress response by strigolactones[J]. Plant Physiology Communications，2020，56(6)：1097-1108.

[16] 魏建业，许春苗，张国斌，牛天航，毛震宇，范桃会 . 独脚金内酯对盐、热及其复合胁迫下辣椒生长发育的影响[J]. 中国瓜菜，2025，38(12)：110-124.
Wei Jianye，Xu Chunmiao，Zhang Guobin，Niu Tianhang，Mao Zhenyu，Fan Taohui. Effects of strigolatone on the growth and development of chilli pepper under salinity，heat，and their combined stresses[J]. China Cucurbits and Vegetables，2025，38(12)：110-124.

[17] Ito S，Umehara M，Hanada A，Kitahata N，Hayase H，Yamaguchi S，Asami T. Effects of triazole derivatives on strigolactone levels and growth retardation in rice[J]. PLoS One，2011，6(7)：e21723.

[18] Bouma T J，Yanai R D，Elkin A D，Hartmond U，Flores-Alva D E，Eissenstat D M. Estimating age-dependent costs and benefits of roots with contrasting life span：Comparing apples and oranges[J]. New Phytologist，2001，150(3)：685-695.

[19] Zhang L T，Gao H Y，Zhang Z S，Xue Z C，Meng Q W. Multiple effects of inhibition of mitochondrial alternative oxidase pathway on photosynthetic apparatus in *Rumex* K-1 leaves[J]. Biologia Plantarum，2012，56(2)：365-368.

[20] 赵明德，刘晶，吉云，阴梦琪，李惠梅 . 不同温度条件下高原多年生牧草幼苗的生理和生长对碱胁迫的响应[J]. 西南农业学报，2020，33(12)：2807-2813.
Zhao Mingde，Liu Jing，Ji Yun，Yin Mengqi，Li Huimei. Responses of physiology and growth of plateau perennial grass seedlings to alkali stress under different temperature conditions[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences，2020，33(12)：2807-2813.

[21] Li L J，Yang B L，Zhao X P，Wang P，Lyu D G，Qin S J. Auxin participates in the regulation of the antioxidant system in *Malus baccata* Borkh. roots under sub-low temperature by exogenous sucrose application[J]. Horticulturae，2023，9(3)：297.

[22] Beidler K V，Taylor B N，Strand A E，Cooper E R，Schönholz M，Pritchard S G. Changes in root architecture under elevated concentrations of $CO_2$ and nitrogen reflect alternate soil exploration strategies[J]. New Phytologist，2015，205(3)：1153-1163.

[23] Yue P T，Wang Y N，Bu H D，Li X Y，Yuan H，Wang A D. Ethylene promotes IAA reduction through PuERFs-activated *PuGH3.1* during fruit ripening in pear (*Pyrus ussuriensis*)[J]. Postharvest Biology and Technology，2019，157：110955.

[24] Asif M，Trivedi P，Solomos T，Tucker M. Isolation of high-quality RNA from apple (*Malus domestica*) fruit[J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry，2006，54(15)：5227-5229.

[25] Livak K J，Schmittgen T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method[J]. Methods，2001，25(4)：402-408.

[26] 李志霞，秦嗣军，吕德国，聂继云 . 植物根系呼吸代谢及影响根系呼吸的环境因子研究进展[J]. 植物生理学报，2011，47(10)：957-966.
Li Zhixia，Qin Sijun，Lü Deguo，Nie Jiyun. Research progress in root respiratory metabolism of plant and the environmental influencing factors[J]. Plant Physiology Journal，2011，47(10)：957-966.

[27] 李邦，刘春娟，郭俊杰，武宇昕，邓志成，张敏，崔彤，刘畅，周宇飞 . 低氮胁迫下外源色氨酸对高粱幼苗根系伸长的调控作用[J]. 作物学报，2023，49(5)：1372-1385.
Li Bang，Liu Chunjuan，Guo Junjie，Wu Yuxin，Deng Zhicheng，Zhang Min，Cui Tong，Liu Chang，Zhou Yufei. Effects of exogenous tryptophan on root elongation of sorghum seedlings under low nitrogen stress[J]. Acta Agronomica Sinica，2023，49(5)：1372-1385.

[28] 张鑫，马迎杰，齐边斌，于波，吕德国，秦嗣军 . 独脚金内酯类似物 GR24 对山定子幼苗低氮胁迫的缓解作用[J]. 应用生态学报，2023，34(6)：1592-1600.
Zhang Xin，Ma Yingjie，Qi Bianbin，Yu Bo，Lü Deguo，Qin Sijun. Alleviation effect of GR24，a strigolactone analogue，on low-nitrogen stress in *Malus baccata* seedlings[J]. Chinese Jour-

nal of Applied Ecology，2023，34(6)：1592-1600.

[29] Fitter A H. Spatial and temporal patterns of root activity in a species-rich alluvial grassland[J]. Oecologia，1986，69(4)：594-599.

[30] Fitter A H，Stickland T R，Harvey M L，Wilson G W. Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency[J]. New Phytologist，1991，118(3)：375-382.

[31] Aloni R，Aloni E，Langhans M，Ullrich C I. Role of cytokinin and auxin in shaping root architecture：Regulating vascular differentiation，lateral root initiation，root apical dominance and root gravitropism[J]. Annals of Botany，2006，97(5)：883-893.

[32] Tian Q Y，Chen F J，Liu J X，Zhang F S，Mi G H. Inhibition of maize root growth by high nitrate supply is correlated with reduced IAA levels in roots[J]. Journal of Plant Physiology，2008，165(9)：942-951.

[33] Mounier E，Pervent M，Ljung K，Gojon A，Nacry P. Auxin-mediated nitrate signalling by NRT1.1 participates in the adaptive response of *Arabidopsis* root architecture to the spatial heterogeneity of nitrate availability[J]. Plant，Cell & Environment，2014，37(1)：162-174.

[34] Zeng J Y，Zhang M，Hou L，Bai W Q，Yan X Y，Hou N，Wang H X，Huang J，Zhao J，Pei Y. Cytokinin inhibits cotton fiber initiation by disrupting PIN3a-mediated asymmetric accumulation of auxin in the ovule epidermis[J]. Journal of Experimental Botany，2019，70(12)：3139-3151.

[35] Blilou I，Xu J，Wildwater M，Willemsen V，Paponov I，Friml J，Heidstra R，Aida M，Palme K，Scheres B. The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in *Arabidopsis* roots[J]. Nature，2005，433(7021)：39-44.

[36] Bennett T，Sieberer T，Willett B，Booker J，Luschnig C，Leyser O. The *Arabidopsis* MAX pathway controls shoot branching by regulating auxin transport[J]. Current Biology，2006，16(6)：553-563.