

干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期氮素吸收利用的影响

宋志娟,马正岩,戚建国,邹养军,李明军*

(西北农林科技大学 园艺学院,陕西 杨陵 712100)

摘要:为研究干旱胁迫对苹果砧木平邑甜茶不同生长时期 N 素吸收利用效率的影响,以 1 年生盆栽平邑甜茶为材料,设置干旱胁迫和对照 2 组处理,其中干旱胁迫是在施肥前对平邑甜茶提前 2 周控水,保持盆土 45%~55%田间最大持水量;对照正常供水,保持盆土 75%~85%田间最大持水量。以¹⁵N 标记的尿素为 N 源,分别于 4 月 10 日、5 月 10 日、7 月 10 日和 9 月 10 日 4 个生长期施 1.0 g ¹⁵N 标记的尿素,分析干旱胁迫对平邑甜茶 4 个生长时期的植株 N 含量、各器官肥料 N 的百分率(N_{dff})、¹⁵N 分配率、利用率以及 N 素转运代谢相关基因表达量的影响。结果表明:1)与对照相比,4 个生长期中,干旱胁迫均降低平邑甜茶植株 N 含量、各器官对 N 的吸收转运能力以及 N 素利用率,其中在 7 月生长期降低的最显著,植株 N 含量降低 27.0%、根、茎、叶的 N_{dff} 值分别降低 23%、35%、40%、N 素利用率降低 42%。2)干旱胁迫下平邑甜茶各器官氮素分配由地上部分向地下部分转移,优先供应植株生长中心。3)干旱胁迫下平邑甜茶根系对 N 素吸收利用能力降低,一是 N 素转运蛋白基因 *DUR* 表达量下调,降低吸收;二是 N 素同化代谢相关基因 *NR*、*GDH2*、*GS*、*NADH-GOGAT* 及 *Fd-GOGAT* 表达量下调,引起 N 同化受到抑制。

关键词:苹果砧木;平邑甜茶;干旱胁迫;氮素吸收

中图分类号:S718.43

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2023)03-0094-07

Effects of Drought Stress on Nitrogen Uptake and Utilization of *Malus hupehensis* at Different Growth Stages

SONG Zhi-juan, MA Zheng-yan, QI Jian-guo, ZOU Yang-jun, LI Ming-jun*

(College of Horticulture, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: The effects of drought stress on nitrogen absorption and utilization efficiency of *Malus hupehensis* (a kind of rootstock of for apple production) at different growth stages were studied. One-year-old potted *M. hupehensis* was used as materials. Two treatments of drought stress were set up by controlling the water capacity two weeks in advance before fertilization and maintaining the maximum water capacity of 45%—55% of basin soil. The normal water supply (control) was carried out by maintaining the maximum water capacity of 75%—85% of basin soil. The ¹⁵N labeled urea was used as nitrogen source and 1.0 g ¹⁵N labeled urea was applied at four growth stages on April 10, May 10, July 10 and September 10, respectively. The effects of drought stress on nitrogen content, N_{dff} (Nitrogen derived from fertilizer) value of each organ, ¹⁵N distribution rate, utilization rate and gene expression level of nitrogen transport and metabolism in *M. hupehensis* seedlings during four growth stages were analyzed. The main results showed that 1) compared with the control, drought stress reduced the nitrogen content of the plant, N absorption and transport capacity of various organs and N use efficiency decreased in the four growth stages, and the decrease was most significant in July. Nitrogen content of plant decreased by 27.0%, N_{dff} values of root, stem and leaf

收稿日期:2022-04-16 修回日期:2022-06-13

基金项目:陕西省重点研发计划(2019TSLNY02-02)。

第一作者:宋志娟。研究方向:果实品质评价。E-mail:songzhijuan1227@163.com

*通信作者:李明军,博士,博士生导师,教授。研究方向:果实品质生物学。E-mail:limingjun@nwsuaf.edu.cn

decreased by 23%, 35% and 40%, respectively, and nitrogen use efficiency decreased by 42%. 2) Under drought stress, nitrogen distribution in various organs transferred from aboveground part to underground part, and the plant growth center was preferred. 3) Under drought stress, the nitrogen uptake ability of the roots reduced: firstly, the expression level of nitrogen transporter gene *DUR* was down-regulated, which decreased the absorption; secondly, the expression levels of nitrogen assimilation metabolism-related genes *NR*, *GDH2*, *GS*, *NADH-GOGAT* and *FD-GOGAT* were down-regulated, which resulted in inhibition of nitrogen assimilation.

Key words: apple rootstock; *Malus hupehensis*; drought stress; nitrogen absorption

在自然环境中植物生长随时面临各种极端逆境胁迫,且这些胁迫抑制植物的生长和发育,降低植物生物量的积累^[1],其中干旱是导致果树作物产量损失最严重、最具破坏性的胁迫之一^[2-6],有研究指出,干旱胁迫对植物伤害的原因之一是会直接影响果树根系的发育和养分吸收利用,进而影响树体的光合作用^[7-8]。N素是果树生长发育过程中重要营养元素之一,尤其对果树的花芽分化、新梢生长、开花结果等作用重大^[9-12],N被称为农业生产中消耗和浪费最多的元素之一^[13-14]。植物对N素的吸收利用效率与N素形态、水分和施肥时期密不可分,已有大量研究报道指出水分亏缺影响小麦、银杏、玉米等作物对养分的吸收分配^[15-16],抑制果树幼苗生物量积累以及光合利用效率^[3]。同时,N素供应能有效调控植物不同器官之间养分的转运分配,可以带动整个植物生态系统的水分及养分的应答效应及植株的抗旱性^[17-18]。黄土高原作为苹果的优生区,降雨量少且分布不均匀,长期遭受干旱的困扰,该地区果园施肥要充分考虑干旱、N素形态及施肥时期所产生的复杂影响,研究苹果砧木在不同生长发育时期对N素吸收利用效率与水分条件的关系对于旱区果园科学施肥有重要指导意义。

本研究以干旱胁迫为切入点,以苹果属中具有无融合生殖特性的砧木品种‘平邑甜茶’(*Malus hupehensis*)1年生苗为材料,采用N同位素¹⁵N示踪技术,探讨干旱胁迫对平邑甜茶不同生长期N素吸收、分配及利用的影响,分析影响平邑甜茶N素吸收转运因素和机制,为果树科学施肥和水管理下N素的高效利用提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验地概况与试验材料

试验于2019年4月在西北农林科技大学园艺场(107°59′—108°08′E, 34°14′—34°20′N)进行,年均气温12.9℃,属暖温带季风半湿润气候区。研究材料为苹果属砧木平邑甜茶,具有无融合生殖特性,实生苗个体之间基因型与母体高度一致,变异小,是

我国苹果优良砧木之一^[19]。选取长势一致、无病虫害的1年生平邑甜茶实生苗于2018年11月栽植于塑料盆(28 cm×20 cm)中,盆中土壤为沙土(沙:土=3:1),理化性质为:pH7.19、有机质3.54%、速效N 127.55 mg·kg⁻¹、速效P 140.48 mg·kg⁻¹、速效K 504.00 mg·kg⁻¹、速效钙 4 390.00 mg·kg⁻¹、速效镁 578.90 mg·kg⁻¹、速效铁 20.89 mg·kg⁻¹、速效锰 6.18 mg·kg⁻¹、速效铜 1.91 mg·kg⁻¹、速效锌 2.41 mg·kg⁻¹,试验于2019年4月进行,其间进行正常的田间管理,以保证植株的正常生长。

1.2 试验设计

试验设置中度干旱胁迫和对照2组处理,其中干旱胁迫是通过称重法在施用¹⁵N标记的尿素前2周开始控水,保持盆土45%~55%田间最大持水量(称重确定田间持水量是25%);对照为正常供水,保持盆土75%~85%田间最大持水量。整个试验过程通过称重法确定土壤持水量,依据栽苗用土量计算当时盆内土壤含水量,再根据盆重、土壤干重、土壤饱和重计算得出试验要求土壤持水量^[20],试验期间,每2 d称重1次。采用浇水补充水分到设置的田间最大持水量。以¹⁵N标记的尿素(Urea-¹⁵N)为N源,丰度为10.15%(上海化工研究院)。试验分为4个时期,于2019年4月10日、5月10日、7月10日、9月10日施用¹⁵N标记的尿素,每株施用量1.0 g,每个处理各设置5次重复,每株代表1个重复,每盆种植1株苗。施用¹⁵N标记尿素1个月后进行指标测定,对于植株进行破坏性取样,根、茎、叶三部分并分成2份,1份取好的样品用水冲洗干净迅速置于液N并在-80℃保存备用,1份测定N含量和¹⁵N丰度。

1.3 测定指标及计算方法

1.3.1 氮含量 将解析好的鲜样根、茎、叶按照清水、洗涤剂、清水、0.1%盐酸、3次去离子水的顺序进行冲洗,冲洗后擦干,于105℃杀青30 min,80℃烘干至恒重,用磨样机研磨粉碎后,过60目筛,分别装袋备用。分别称取各组织粉末0.1 g,置于100

mL 消煮管中,加少量去离子水润湿,再加入 5 mL 浓硫酸,轻轻摇匀后静止。采用 $\text{H}_2\text{SO}_4-\text{H}_2\text{O}$ 法在 $270\text{ }^\circ\text{C}$ 左右进行消煮,直至溶液呈无色或清亮,冷却后用水将消煮液定容至 100 mL,使用 AA3 流动分析仪测定植株各器官的 N 含量^[3]。

1.3.2 ^{15}N 丰度 称取 1.3.1 中各样品研磨粉末 0.1 g,加入浓硫酸 4 mL 溶解样品,催化剂为混合物 $\text{K}_2\text{SO}_4:\text{Se}$ 为 500:1,消化 8 h 后用 $0.02\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 稀硫酸吸收后上机操作^[21]。采用质谱计(ZHT-03、北京分析仪器厂)在华科精信检测科技有限公司测定。

肥料 N 的百分率(N_{dff}):指植株不同器官从肥料中吸收的 ^{15}N 对该器官全 N 量的贡献率,反映了该器官对 ^{15}N 的吸收征调、转运能力^[22],公式如下:

$$N_{\text{dff}} = (\text{植物样品中 } ^{15}\text{N}_{\text{丰度}} - ^{15}\text{N}_{\text{自然丰度}}) / (\text{肥料中 } ^{15}\text{N}_{\text{丰度}} - ^{15}\text{N}_{\text{自然丰度}}) \times 100\% \quad (1)$$

$$\text{N 肥分配率} = \text{各器官从 N 肥中吸收的 N 量 (g)} / \text{总吸收 N 量 (g)} \times 100\% \quad (2)$$

$$\text{N 肥利用率} = [N_{\text{dff}} \times \text{器官全 N 量 (g)}] / \text{施肥量}$$

$$(\text{g}) \times 100\% \quad (3)$$

$$\text{各器官从氮肥中吸收的 N 量 (g)} = \text{器官全 N 量 (g)} \times N_{\text{dff}} \quad (4)$$

1.3.3 植株 N 代谢及转运相关基因的表达 取根、茎、叶的冻样用 All basic S025 型液氮冷冻研磨机(IKA 公司)研磨粉碎后,分别称取各组织粉末 0.2 g,采用改良的 CTAB-LiCl 法^[23]提取植株总 RNA。cDNAs 通过 SYBR Prime Script RT-PCR Kit II (TaKaRa) 合成。相关基因实时定量 PCR (qRT-PCR)特异引物通过 Primer5.0 设计(表 1)。qRT-PCR 使用 iQ5.0 仪器(Bio-Rad, USA)进行,按照厂家说明使用 SYBR Green qPCR kits (TaKaRa)。EF-1a 作为内参基因对不同基因表达结果进行标准校验。qRT-PCR 的体系为 $20\text{ }\mu\text{L}$,包括 $10\text{ }\mu\text{L}$ SYBR、 $1.0\text{ }\mu\text{L}$ 引物(上下游引物各 $0.5\text{ }\mu\text{L}$)、 $1.0\text{ }\mu\text{L}$ cDNA 和 $9.0\text{ }\mu\text{L}$ H_2O 。qRT-PCR 步骤: $95\text{ }^\circ\text{C}$ 3 min; $95\text{ }^\circ\text{C}$ 20 s, $51\sim 53\text{ }^\circ\text{C}$ 20 s, $72\text{ }^\circ\text{C}$ 20 s,40 次循环。采用 $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$ 方法计算基因相对表达量。

表 1 qRT-PCR 引物

Table 1 Primers used for qRT-PCR analysis

基因名称	qRT-PCR 引物(F)	qRT-PCR 引物(R)
<i>Md DUR3</i>	CAATCCTAGGAGCAACTGTTGG	CTTCTCAACCACGGTGATCTTC
<i>Md GDH2</i>	TGGTGGAGCCAAGGGTGAAT	TCGGGTGCGGGAACATCAGT
<i>Md GSI</i>	ATATCTGCTGGAGATGAACTGTGG	TGGACTTGGTGCTGTAGTTTGTG
<i>Md NADH-GOGAT</i>	TGCCTAAGTTTATCAAGGTTATTCC	CTCATCTTCCTCCTCGTGCTCT
<i>Md Fd-GOGAT</i>	CGAAGGAAGAAGAAGACCACGC	TTGCTGGTGCCTGTTGGGTT
<i>EF-1a</i>	ATTCAAGTATGCCTGGGTGC	CAGTCAGCCTGTGATGTTCC

1.4 统计分析

使用 Excel 2019 和 SPSS16.0 试验数据处理和显著性分析($P<0.05$),Origin 2021 结果作图。

2 结果与分析

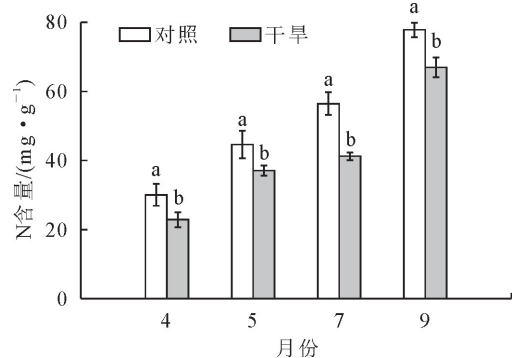
2.1 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期植株氮含量的影响

由图 1 可知,与对照相比,在干旱胁迫下,平邑甜茶植株 N 含量在不同生长时期均显著降低。4、5、7、9 月干旱胁迫后植株的 N 含量(质量分数)分别为 23、37、41、67 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$,与对照相比分别下降 24.0%、17.0%、27.0%、14.0%。其中 7 月干旱胁迫平邑甜茶植株 N 含量降低最多。

2.2 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期各器官 N_{dff} 的影响

由图 2 可知,干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期根茎叶的 N_{dff} 均有显著影响。4、5、7、9 月干旱胁迫处理后根的 N_{dff} 与对照组相比分别降低 18%、14%、23%、17%;7 月干旱胁迫处理对茎的 N_{dff} 影响显著,与对照组相比下降 35%,其他月份干旱胁

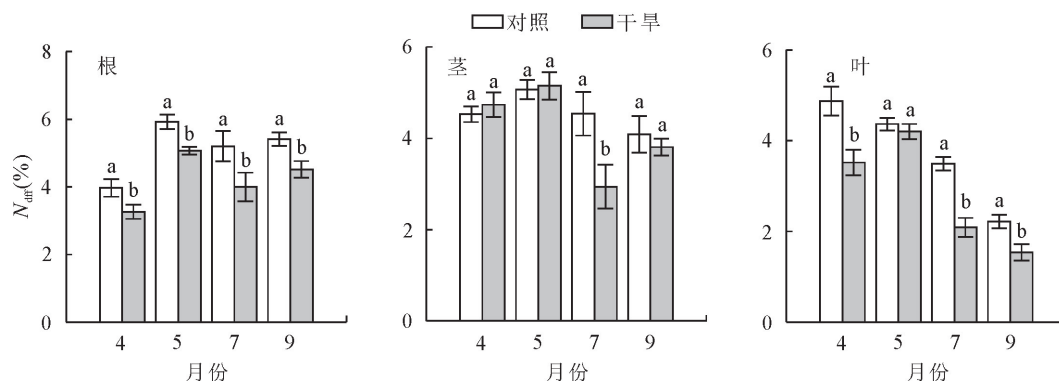
迫处理对茎无显著差异;4、7、9 月干旱胁迫处理对叶的 N_{dff} 存在显著差异,与对照组相比分别下降 28%、40%和 25%。表明在干旱胁迫下,平邑甜茶不同生长时期各器官对 N 的转运能力下降,其中 7 月干旱胁迫对根、茎、叶器官 N 的转运能力下降最显著。



注:不同小写字母表示同一生长期不同处理间差异显著($P<0.05$),下同。

图 1 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期植株 N 含量的影响

Fig. 1 Effects of drought stress on plant nitrogen content of *M. hupehensis* at different growth stages

图2 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期各器官 N_{diff} 的影响Fig. 2 Effects of drought stress on N_{diff} of various organs of *M. hupehensis* at different growth stages

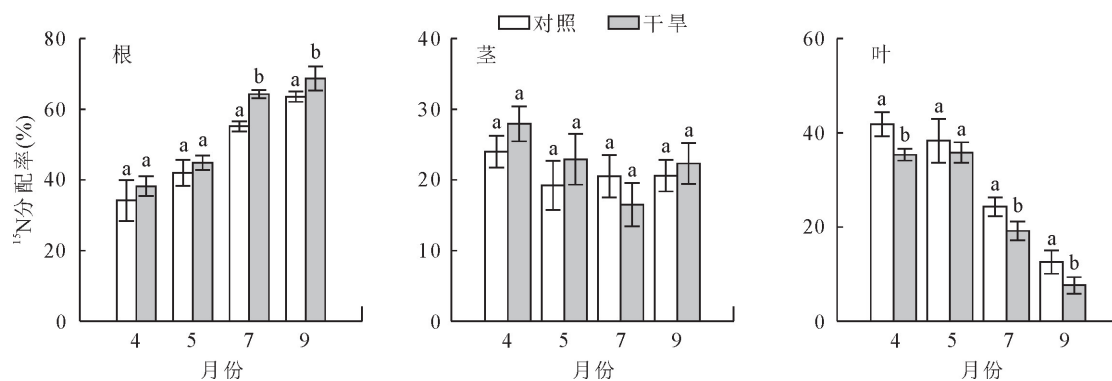
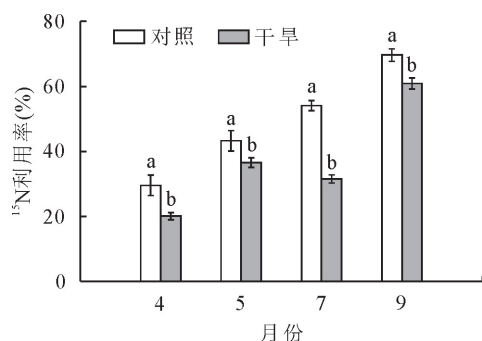
2.3 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期 ^{15}N 分配率的影响

由图3可知,干旱胁迫下平邑甜茶植株在不同生长时期根器官氮素分配均增多,叶器官氮素分配均减少。与对照相比,不同生长时期干旱胁迫下施用 $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ 后植株根系 ^{15}N 分配率均升高,其中7、9月干旱胁迫处理根系 ^{15}N 分配率分别提高了18%、14%,差异显著,4、5月干旱胁迫处理差异不显著;4、5月和9月干旱胁迫处理提高茎的 ^{15}N 分配率,7月干旱胁迫处理降低茎的 ^{15}N 分配率,但提高或降低差异均不显著;植株叶片 ^{15}N 分配率均降低,4、7月和9月分别降低了15%、14%和12%,差异

显著,5月干旱胁迫处理差异不显著。表明干旱胁迫下,平邑甜茶各器官氮素分配由地上部分向地下部分转移,优先供应植株生长中心。

2.4 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期 ^{15}N 利用率的影响

由图4可知,在干旱胁迫下,平邑甜茶植株对 $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ 的利用率在不同生长时期均显著降低,与对照组相比分别降低了32%、16%、42%和13%。其利用率分别达到20%、37%、31%和61%,差异显著。这表明干旱胁迫抑制平邑甜茶对氮素的吸收利用,其中7月干旱胁迫下平邑甜茶植株对 $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ 的利用率最小,9月利用率最大。

图3 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期 ^{15}N 分配率的影响Fig. 3 Effects of drought stress on ^{15}N distribution rate of *M. hupehensis* in different growth stages图4 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期 ^{15}N 利用率的影响Fig. 4 Effects of drought stress on ^{15}N utilization rate of *M. hupehensis* in different growth stages

2.5 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期根系氮素相关基因表达的影响

由图5可知,4月和5月干旱胁迫对平邑甜茶植株氮素转运及代谢相关基因表达趋势一致,7月和9月干旱胁迫对平邑甜茶植株氮素转运及代谢相关基因表达趋势一致。4月和5月在干旱胁迫下基因 *DUR3* 和 *Fd-GOGAT* 表达量显著上调, *DUR3* 分别是对照组的1.57、1.96倍, *Fd-GOGAT* 分别是对照组的1.62、1.60倍,而其他基因表达量显著下调;7月和9月干旱胁迫下平邑甜茶植株氮素转运及代谢相关基因表达均下调,其中7月干旱

处理下 *GDH2* 和 *Fd-GOGAT* 下调不显著,而 *DUR3*、*NR*、*GS1* 及 *NADH-GOGAT* 表达量分别是对照组的 0.58、0.53、0.64、0.60 倍。9 月干旱处

理下 *Fd-GOGAT* 下调不显著,而 *DUR3*、*NR*、*GDH2*、*GS1* 及 *NADH-GOGAT* 分别是对照组的 0.39、0.71、0.46、0.54、0.43 倍。

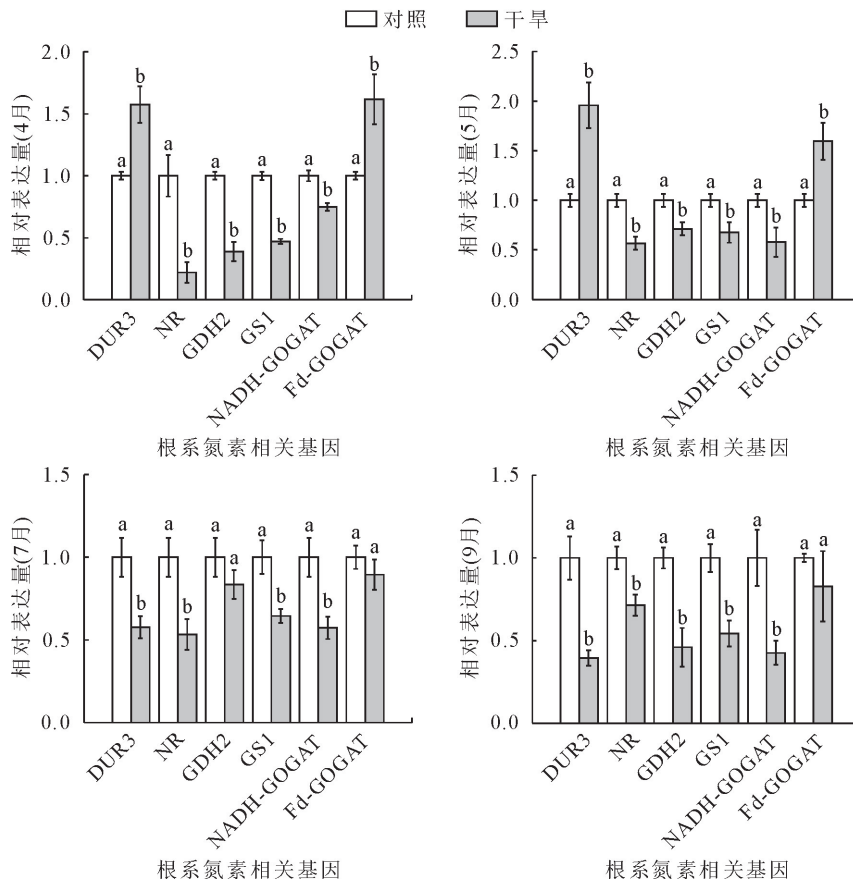


图5 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期根系氮素相关基因表达的影响

Fig. 5 Effects of drought stress on the expression of nitrogen-related genes in roots of *M. hupehensis* in different growth stages

3 结论与讨论

3.1 结论

以干旱胁迫为切入点,探讨干旱胁迫对苹果属砧木平邑甜茶不同生长时期 N 素吸收、分配及利用的影响,得到以下结论。

1) 干旱胁迫下平邑甜茶不同生长时期对 N 素的吸收抑制存在显著差异,抑制作用表现为 7 月 > 4 月 > 5 月 > 9 月。

2) 干旱胁迫下 N 素的分配会随着植株生长中心的转移而转移。

3) 干旱胁迫下平邑甜茶根系 N 素的转运和同化代谢相关基因表达量下调,抑制了 N 素的转运和同化代谢。

综上所述,干旱胁迫显著影响果树不同生长时期对 N 肥的吸收利用能力,为提高旱区果园果树不同生长时期 N 肥利用率,在不同生长时期遭受干旱胁迫时需及时补充水分,促进 N 素吸收利用,但当夏季连续高温干旱时一方面补充水分,另外可适当

减少 N 肥施用,降低生产成本投入提升经济效益。

3.2 讨论

1) 干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期各器官 N_{dff} 及 ^{15}N 利用率的影响不同。N 素代谢与水分胁迫在植物体内存在复杂的调控网络,涉及植物生长发育各方面^[25-27]。研究指出水分亏缺会影响植株根系营养吸收动力学^[28],降低植株体内氮含量;李丽^[28]研究发现水分亏缺会减少植株根际 N 含量;本试验研究发现,与对照相比,干旱胁迫下平邑甜茶植株 N 含量在不同生长时期均显著降低,与前人观点一致,同时还发现 7 月植株 N 含量降低明显,可能是夏季果树处于新梢停止生长到果实采收前期,对 N 素的吸收会减少,因此植株 N 含量少^[30]。

有报道指出水氮互作具有复杂性,这种复杂性还表现在时空特异性^[31]。本研究发现干旱胁迫对平邑甜茶不同生长时期 N 素吸收抑制存在差异,施加 $CO(NH_2)_2$ 后,抑制作用表现为 7 月 > 4 月 > 5 月 > 9 月,而植株各器官的 N_{dff} 与植株 N 素利用率的高低直接相关,并且各器官 N_{dff} 在不同生长时期

干旱胁迫下的降低程度总体上与利用率的降低相符合。这与王力等^[31]的土壤水分在一定范围内,N 素的利用率与土壤水量成正比结果相一致;还有学者指出春季是树体器官构造的重要时期,需要大量 N 素,夏季果树处于新梢停长期,果树对 N 素的吸收利用较少,秋季果实采收后为主要保证翌年器官的分化和产量的形成,此时期果树根系对 N 素的吸收会增大^[30]。

2)干旱胁迫影响平邑甜茶不同生长期¹⁵N 分配率及吸收利用能力。¹⁵N 分配率表示植株体内¹⁵N 的分配规律,本试验发现 4 个生长期干旱胁迫下,施尿素后在不同器官的分配中存在一定规律,整体上平邑甜茶根系的¹⁵N 分配率提高,叶片的¹⁵N 分配率降低,表明在干旱胁迫下,植株所吸收的 CO(NH₂)₂ 是由地上部向地下部转移,与前人研究相一致,N 素的分配会随着植株生长中心的转移而转移,叶片中的 N 素向根和茎转移,¹⁵N 向贮藏器官回流、积累从而保证植株有良好的生殖生长条件^[33]。

植株对 N 素的吸收主要取决于植株根系,根系对 N 素的吸收主要分为 2 个过程,一是根系对 N 素的获取。酰胺态氮无法被植物直接利用,需在土壤中经矿化作用转化为无机 N 才能被植物利用;但是 N 矿化作用受到明显抑制时,部分植物也可以直接吸收利用有机 N^[34]。前人对拟南芥和水稻的研究发现,植物根部存在高亲和力和低亲和力 2 个尿素转运系统^[35],*DUR3* 是植物体内一类重要的尿素转运蛋白,外界尿素浓度较低时逆尿素梯度主动吸收尿素,属于高亲和力尿素转运体^[36]; *MIPS* (major intrinsic proteins) 属于低亲和力的尿素转运体,用于调控尿素的被动运输。二是 N 的同化。N 素的同化根据所吸收的 N 素形态分为谷氨酰胺合成酶(*GS*)/谷氨酸合成酶(*GOGAT*)途径和谷氨酸脱氢酶(*GDH*)途径,其中 *GS*/*GOGAT* 途径是最主要的 N 素同化途径,谷氨酸脱氢酶(*GDH*)途径的作用可能是避免 N 的过度同化,从而维持体内的 C/N 平衡^[37]。本试验表明,4 月和 5 月干旱处理导致 N 素同化基因 *DUR3* 和 *Fd-GOGAT* 表达上调,但其余氮素同化基因表达均下调,例如 *NR*、*GS1* 和 *NADH-GOGAT* 等,从基因表达水平说明 4、5 月干旱处理主要是通过抑制 CO(NH₂)₂ 同化过程从而降低平邑甜茶植株根系对 CO(NH₂)₂ 的吸收利用;7 月和 9 月干旱处理导致 CO(NH₂)₂ 转运及代谢相关基因表达均下调,即从基因表达水平说明 7、9 月干旱处理对 CO(NH₂)₂ 的吸收和同化 2 个过程均被抑制。

参考文献:

- [1] FAROOQ M, KOBAYASHI N, ITO O, *et al.* Broader leaves result in better performance of indica rice under drought stress [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(13): 1066-1075.
- [2] ALAM S A, HUANG J G, STADT K J, *et al.* Effects of competition, drought stress and photosynthetic productivity on the radial growth of white spruce in western Canada [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 1915.
- [3] 黄琳琳. 干旱胁迫和不同氮素水平对苹果根系氮素吸收和代谢的影响研究[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2018.
- [4] BRENDAN C, BRODRIBB T J, BRODERSEN C R, *et al.* Triggers of tree mortality under drought [J]. *Nature*, 2018, 558(7711): 531-539.
- [5] MARTINEZ-VILALTA J, ANDEREGG W, SAPES G, *et al.* Greater focus on water pools may improve our ability to understand and anticipate drought induced mortality in plants [J]. *New Phytologist*, 2019, 223(1): 22-32.
- [6] 罗丹丹, 王传宽, 金鹰. 木本植物水力系统对干旱胁迫的响应机制[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(9): 925-941.
LUO D D, WANG C K, JIN Y. Response mechanisms of hydraulic systems of woody plant to drought stress [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(9): 925-941. (in Chinese)
- [7] 肖云学. 苹果树腐烂病发生影响因素及防治研究[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2013.
- [8] 刘坤. 干旱胁迫对果树的影响及防控措施[J]. *北方果树*, 2020, (2): 27-28, 32.
LIU K. Effects of drought stress on fruit trees and control measures [J]. *Northern Fruits*, 2020, (2): 27-28, 32. (in Chinese)
- [9] LAWLOR D W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(370): 773-787.
- [10] RAESE J T, DRAKE S R, CURRY E A. Nitrogen fertilizer influences fruit quality, soil nutrients and cover crops, leaf color and nitrogen content, biennial bearing and cold hardiness of 'golden delicious' [J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2007, 30(10): 1585-1604.
- [11] 丁宁. 矮化中间砧苹果氮素吸收、利用及其对叶片衰老影响的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2015.
- [12] 苏兰茜, 白亭玉, 鱼欢, 等. 氮素营养对菠萝蜜幼苗生长及光合荧光特性的影响[J]. *中国南方果树*, 2019, 48(3): 67-72.
SU L Q, BAI T Y, YU H, *et al.* Effects of nitrogen nutrition on growth, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of jackfruit seedlings [J]. *South China Fruits*, 2019, 48(3): 67-72. (in Chinese)
- [13] 刘福妹, 劳庆祥, 庞圣江, 等. 不同氮素水平对米老排苗期生长和叶绿素荧光特性的影响[J]. *西北林学院学报*, 2018, 33(1): 62-67.
LIU F M, LAO Q X, PANG S J, *et al.* Effects of nitrogen fertilization on growth performance and chlorophyll fluorescence parameters of *mytilaria laosensis* seedlings [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2018, 33(1): 62-67. (in Chinese)
- [14] 周志强, 彭英朋, 孙铭隆, 等. 不同氮素水平对濒危植物黄檗幼

- 苗光合荧光特性的影响[J]. 北京林业大学学报, 2015, 37(12): 17-23.
- ZHOU Z Q, PENG Y P, SUN M L, *et al.* Effects of nitrogen levels on photosynthetic and fluorescence characteristics in seedlings of endangered plant *Phellodendron amurense* [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2015, 37(12): 17-23. (in Chinese)
- [15] ASRAR A, ELHINDI K M. Alleviation of drought stress of marigold (*Tagetes erecta*) plants by using arbuscular mycorrhizal fungi[J]. Saudi Journal of Biological Sciences, 2011, 18(1): 93-98.
- [16] 汪贵斌, 袁安全, 曹福亮, 等. 土壤水分胁迫对银杏无机营养元素含量的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2005, 29(6): 15-18.
- WANG G B, YUAN A Q, CAO F L, *et al.* The effects of water stress on nutrient element contents in root, stem and leaf of *Ginkgo* [J]. Journal of Nanjing Forestry University: Natural Science Edition, 2005, 29(6): 15-18. (in Chinese)
- [17] JACKSON L E, MARTIN B, CAVAGNARO T R. Roots nitrogen transformations, and ecosystem services [J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 341-363.
- [18] 邓华平, 王光军, 耿庚. 樟树人工林土壤氮矿化对改变凋落物输入的响应[J]. 北京林业大学学报, 2010, 32(3): 47-51.
- DENG H P, WANG G J, GENG G. Response of nitrogen mineralization to litter addition and exclusion in soils of cinnamomum camphora plantation [J]. Journal of Beijing Forestry University, 2010, 32(3): 47-51. (in Chinese)
- [19] 吴永成, 王志敏, 周顺利. ^{15}N 标记和土柱模拟的夏玉米氮肥利用特性研究[J]. 中国农业科学, 2011, 44(12): 2446-2453
- WU Y C, WANG Z M, ZHOU S L. Studies on the characteristics of Nitrogen fertilizer summer maize based on techniques of soil column utilization in and ^{15}N -label [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2011, 44(12): 2446-2453. (in Chinese)
- [20] 孙协平. 苹果不同砧穗组合苗期水分利用效率的评价[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2013.
- [21] 张大鹏. 不同滴灌施肥方案对苹果生长及 ^{15}N 吸收、分配和利用的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2012.
- [22] 顾曼如. ^{15}N 在苹果氮素营养研究中的应用[J]. 中国果树, 1990(2): 46-48.
- GU M R. Application of ^{15}N in the study of nitrogen nutrition in apple [J]. China Fruits, 1990(2): 46-48. (in Chinese)
- [23] CHANG S J, PURYEAR J, CAIRNEY J. A simple and efficient method isolating RNA from pine trees [J]. Plant Molecular Biology Reporter, 1993, 11(2): 113-116.
- [24] KANT S, BI Y M, ROTHSTEIN S J. Understanding plant response to nitrogen limitation for the improvement of crop nitrogen use efficiency [J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(4): 1499-1509.
- [25] ZHONG L, CHEN D, MIN D, *et al.* AtTGA4, a bZIP transcription factor, confers drought resistance by enhancing nitrate transport and assimilation in *Arabidopsis thaliana* [J]. Biochemical and Biophysical Research Communications, 2015, 457(3): 433-439.
- [26] 胡梦芸, 门福圆, 张颖君, 等. 水氮互作对作物生理特性和氮素利用影响的研究进展[J]. 麦类作物学报, 2016, 36(3): 332-340.
- HU M Y, MEN F Y, ZHANG Y J, *et al.* Research progress on water-nitrogen interaction and its effects on crop growth and utilization of nitrogen [J]. Journal of Triticeae Crops, 2016, 36(3): 332-340. (in Chinese)
- [27] HUANG L L, LI M J, SHAO Y, *et al.* Ammonium uptake increases in response to PEG-induced drought stress in *Malus hupehensis* Rehd [J]. Environmental and Experimental Botany, 2018, 151: 32-42.
- [28] 李丽. 麦类作物对水氮胁迫及高 CO_2 浓度响应的生理生化机制[D]. 北京: 中国农业科学院, 2021.
- [29] 顾曼如, 张若籽, 束怀瑞, 等. 苹果氮素营养研究初报——植株中氮素营养的年周期变化特性[J]. 园艺学报, 1981(4): 21-28.
- GU M R, ZHANG R Z, SHU H R, *et al.* A Study on the nitrogen nutrition of apple tree—the variation of nitrogen nutrition within the plant in a year's cycle [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1981(4): 21-28. (in Chinese)
- [30] WUNNA H, JOGLOY S, TOOMSAN B, *et al.* Response to early drought for traits related to nitrogen fixation and their correlation to yield and drought tolerance traits in peanut (*Arachis hypogaea* L.) [J]. Asian Journal of Plant Sciences, 2009, 8(2): 138-145.
- [31] 王力, 侯庆春. 林地施肥与水肥效益[J]. 西北林学院学报, 2000, 15(2): 84-88.
- WANG L, HOU Q C. Fertilizing of wood land and water & fertilizer efficiency [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2000, 15(2): 84-88. (in Chinese)
- [32] GREGERSEN P L, HOLM P B, KRUPINSKA K. Leaf senescence and nutrient remobilisation in barley and wheat [J]. Plant Biology (Stuttgart, Germany), 2008, 10(Suppl. 1): 37-49.
- [33] 赵春桥, 朱毅, 李晓娜, 等. 能源植物荻秋季各器官中的氮素动态[J]. 草业科学, 2020, 37(5): 926-932.
- ZHAO C Q, ZHU Y, LI X N, *et al.* Nitrogen dynamic of different organs of the energy plant *Triarrhena sacchariflora* during autumn [J]. Pratacultural Science, 2020, 37(5): 926-932. (in Chinese)
- [34] 霍常富, 孙海龙, 范志强, 等. 根系氮吸收过程及其主要调节因子[J]. 应用生态学报, 2007, 18(6): 1356-1364.
- HUO C F, SUN H L, FAN Z Q, *et al.* Physiological processes and major regulating factors of nitrogen uptake by plant roots [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(6): 1356-1364. (in Chinese)
- [35] WANG W H, KÖHLER B, CAO F Q, *et al.* Rice DUR3 mediates high-affinity urea transport and plays an effective role in improvement of urea acquisition and utilization when expressed in *Arabidopsis* [J]. The New Phytologist, 2012, 193(2): 432-444.
- [36] LIU X J, ZHANG Y, HAN W X, *et al.* Enhanced nitrogen deposition over China [J]. Nature, 2013, 494(7438): 459-462.
- [37] PAUNGFOO-LONHIENNE C, VISSER J, LONHIENNE T G A, *et al.* Past, present and future of organic nutrients [J]. Plant and Soil, 2012, 359(1/2): 1-18.