

越橘氮素吸收利用的年周期变化规律研究

唐雪东, 王思语, 范家赫, 蔡佳欣, 高雪, 谭锐阳, 李亚东*

(吉林农业大学园艺学院, 长春 130118)

摘要:以越橘品种北陆为试材, 分别于休眠期、萌芽期、幼果期、果实膨大期、果实成熟期、落叶期6个时期采集叶片、果实、新梢、一年生枝条、二年生枝条, 对总氮含量、可溶性蛋白含量、谷丙转氨酶活性、谷氨酰胺合成酶活性进行测定。结果表明, 在年周期内北陆越橘不同器官总氮含量为1.05%~2.98%, 可溶性蛋白含量为0.62~2.82 mg/g, 谷丙转氨酶活性为3.87~15.36 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$, 谷氨酰胺合成酶活性为0.32~2.99 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$ 。年周期中越橘叶片和新梢总氮含量、可溶性蛋白含量、谷丙转氨酶活性、谷氨酰胺合成酶活性总体呈先上升后下降的趋势, 枝条中总氮含量、可溶性蛋白含量、谷丙转氨酶活性、谷氨酰胺合成酶活性总体呈现先下降后上升的趋势, 果实中总氮、可溶性蛋白含量呈现逐渐上升的趋势, 谷丙转氨酶活性呈现先下降后上升的趋势, 谷氨酰胺合成酶活性呈现先下降后上升再下降的趋势。在年周期内, 北陆越橘树体氮素含量表现为叶片>果实>新梢>韧皮部>木质部。

关键词:越橘; 氮素; 年周期; 代谢规律

中图分类号: S663.9

文献标识码: A

文章编号: 2096-5877(2023)05-0107-05

Study on the Regularity of Annual Cycle Change of Nitrogen Uptake and Utilization in Blueberry

TANG Xuedong, WANG Siyu, FAN Jiahe, CAI Jiixin, GAO Xue, TAN Ruiyang, LI Yadong*

(College of Horticulture, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China)

Abstract: With the blueberry cultivar 'Northland' as the test material, samples were taken at six stages, namely, dormancy stage, germination stage, young fruit stage, fruit expansion stage, fruit maturity stage and deciduous stage, respectively. Taking leaves, fruits, new shoots, annual branches and biennial branches, total nitrogen content, soluble protein content, glutamic-pyruvic transaminase and glutamine synthetase were determined. The results show that in the annual cycle, the total nitrogen content of 'Northland' blueberry was 1.05%~2.98%, soluble protein content was 0.62~2.82 mg/g, the content of glutamic-pyruvic transaminase was 3.87~15.36 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$, and the content of glutamine synthetase was 0.32~2.99 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$. The total nitrogen content of leaves and shoots, the soluble protein content, the activities of glutamic-pyruvic transaminase and glutamine synthase in the annual cycle of "Northland" blueberry showed an overall trend of first increasing and then decreasing. The total nitrogen content, the soluble protein content, the activity of glutamic-pyruvic transaminase and glutamine synthetase in the branches decreased first and then increased, the total nitrogen content and the soluble protein content in fruits showed a trend of gradual increase, the activity of glutamic-pyruvic transaminase showed a trend of first decrease and then increase, and the activity of glutamine synthase showed a trend of first decrease, then increase and then decrease. During the annual cycle, nitrogen changes to the leaf > fruit > new shoots > phloem > xylem.

Key words: Blueberry; Nitrogen; Annual cycle; Metabolic rule

越橘为杜鹃花科(Ericaceae)越橘属(*Vaccinium*

spp.)植物, 其蓝果类型俗称蓝莓(Blueberry)。氮素是蓝莓生长最重要的矿质元素之一^[1-3], 对蓝莓产量和品质的形成有十分重要的作用。蓝莓生长和产量达到最佳, 需要施入适量的氮肥。有关氮肥施用量和氮素形态对越橘生长和结果的影响报道较多^[4-7], 研究表明, 施氮肥过量或不足均会导致蓝莓植株生长势弱、生长缓慢、果实品质下

收稿日期: 2022-12-06

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFC0504205); 吉林省科技发展计划项目(20200702021NC)

作者简介: 唐雪东(1969-), 男, 教授, 博士, 从事果树生理生态及栽培技术研究。

通讯作者: 李亚东, 男, 硕士, 教授, E-mail: bluberryli@163.com

降^[5]。氮素不足会引起蓝莓植株矮小,叶片黄化,产量降低^[6],施用过量同样也对植株生长以及果实产量和品质产生不利影响^[8]。

目前国内蓝莓园在施肥管理上存在较大的盲目性,一些蓝莓园因施氮肥不当,导致树体产量低,甚至造成树体死亡,主要原因是没有掌握越橘的氮素代谢规律,有关该方面的研究未见报道,因此研究越橘不同器官对氮素的吸收利用情况以及年周期氮素变化规律,可揭示越橘树体的氮素营养机制,为越橘的合理施肥提供参考。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

试验于2020年12月~2021年12月在吉林农业大学越橘设施栽培基地和浆果研究所进行。土壤含碱解氮124.1 mg/kg,速效磷61.0 mg/kg,速效钾140.0 mg/kg,有机质11.2 g/kg。供试品种为三年生半高丛越橘品种北陆。

1.2 取样分析

分别于休眠期、萌芽期、幼果期、果实膨大期、成熟期、落叶期6个时期,选择6株长势基本一致的越橘植株进行随机取样。休眠期取一年生枝条,于2020年12月1日开始,每10天取样1次,共取5次,2021年4月萌芽后取叶片和新梢,每4天取样一次,共取6次,果实生长期采叶片、新梢、果实和二年生枝条,共取6次,落叶期采集叶片、新梢、二年生枝条,共取4次。将样品置于自封袋中放入液氮罐带回实验室,按器官分开,用蒸馏水洗净并用滤纸吸干水分,置于-60℃冰箱中保存,以备测定相关生理生化指标。

1.3 测定项目与方法

对各时期采集的叶片、新梢、果实和枝条进行测定,将枝条分解为木质部和韧皮部。总氮含量采用凯氏定氮法^[9];可溶性蛋白含量采用Lowry法^[10],用考马斯亮兰G250显色,测定OD₅₉₅(以鲜样重为基数),并用凯氏定氮法校正;谷丙转氨酶(GPT)和谷氨酰胺合成酶(GS)活性参照Cren等^[11]的方法。

1.4 数据分析

运用Microsoft Excel 2016和SPSS 23.0进行数据处理。

2 结果与分析

2.1 总氮含量的变化

由图1可知,北陆越橘树体不同器官其总氮

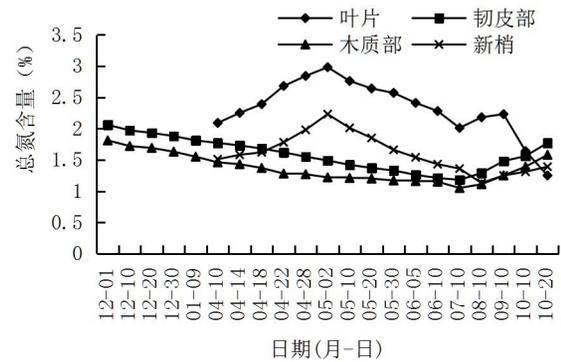


图1 北陆越橘年周期不同器官总氮含量的变化

含量存在差异,其中叶片中总氮含量最高,其次是新梢、韧皮部和木质部。年周期中北陆越橘不同器官总氮含量呈现不同的变化规律,叶片和新梢总氮含量总体呈现先上升后下降的趋势,萌芽后叶片和新梢总氮含量迅速增长,在新梢生长期上升到最高分别为2.98%和2.23%,叶片总氮含量比萌芽初期(4月10日)增加42.58%。从幼果期开始叶片总氮含量迅速下降,落叶前有小幅度上升后迅速下降直至落叶。韧皮部、木质部总氮含量在年周期内总体呈下降趋势,果实采收后有上升趋势。4月22日新梢迅速生长,直至5月2日新梢中总氮含量达到最高为2.23%,随着果实生长,新梢中总氮含量逐渐下降,之后新梢停止生长总氮含量缓慢降低。由图2可知,随着果实生长,果实体内总氮含量逐渐上升,幼果期到果实膨大期增长0.48%,果实膨大期到成熟期增长0.29%。总体呈现快-慢-快的增加趋势。

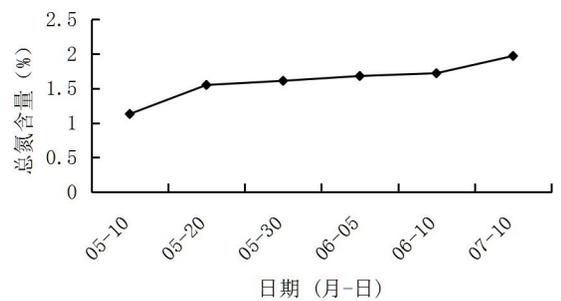


图2 北陆越橘年周期果实总氮含量的变化

2.2 可溶性蛋白含量的变化

由图3可知,休眠期随温度降低韧皮部、木质部可溶性蛋白含量逐渐降低,在一定程度上可以反映出北陆越橘自然休眠的进程。萌芽后不同器官可溶性蛋白含量变化趋势基本一致,均呈现先上升后下降的趋势,其中叶片增长81.93%,增长速度最快。木质部增长32.8%,增长速度最慢。叶片和新梢可溶性蛋白含量在幼果期达到最高,分别为2.82、2.35 mg/g,枝条中可溶性蛋白含量在

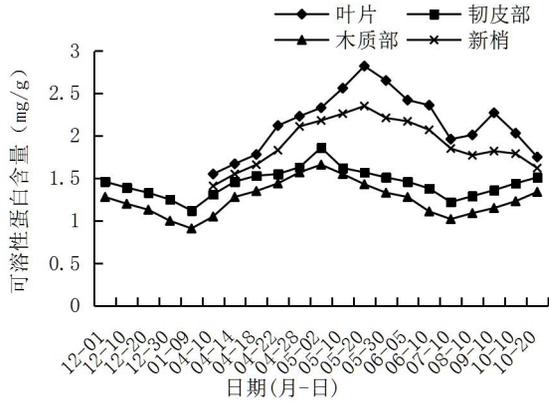


图3 北陆越橘年周期不同器官可溶性蛋白含量的变化

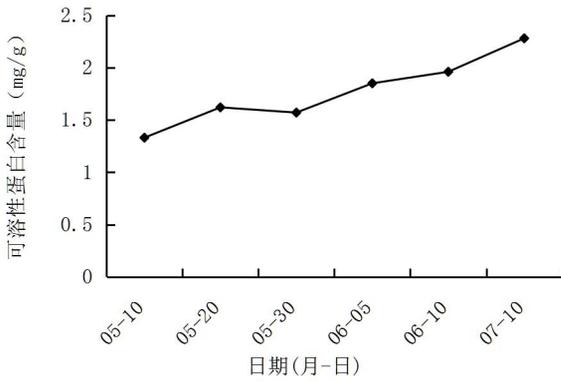


图4 北陆越橘年周期果实可溶性蛋白含量的变化

新梢生长期达到最高为 1.86 mg/g。随着果实生长发育,各部位可溶性蛋白含量逐渐降低,果实成熟后,叶片、新梢可溶性蛋白含量有小幅上升,落叶前迅速降低,枝条中可溶性蛋白含量逐渐升高。总体上来看,叶片中可溶性蛋白含量最高,其次是新梢、韧皮部和木质部。由图4可知,随着果实生长发育,果实中可溶性蛋白含量总体上呈现上升趋势,果实成熟期可溶性蛋白含量上升到最高。

2.3 谷丙转氨酶(GPT)活性的变化

由图5可知,在年周期内北陆越橘不同器官GPT活性变化趋势大体相同。叶片和新梢GPT活性总体呈先上升后下降的趋势,枝条中GPT活性总体呈现先下降后上升的趋势。随温度的逐渐降低,各器官GPT活性呈逐渐下降的趋势,木质部GPT活性在休眠后期降到最低为 4.21 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$ 。萌芽后各器官GPT活性逐渐升高,5月10日开始,随果实开始生长发育,各器官GPT活性逐渐降低,说明此时氮素主要作用于果实中。果实成熟后叶片中GPT活性达到最高 15.26 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$,后叶片不断衰老,其体内GPT活性迅速下降。果实成熟采收后进行养分再分配,枝条内GPT活性逐渐增强,说明此时氮素主要贮存于枝条内,以贮

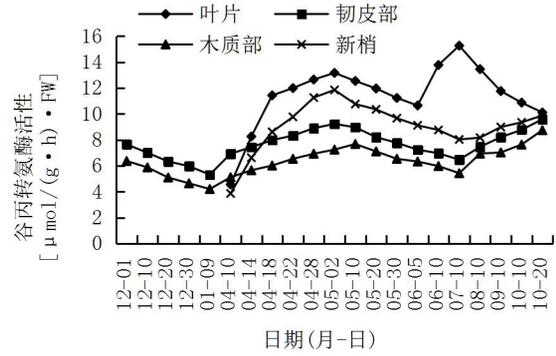


图5 北陆越橘年周期不同器官GPT活性的变化

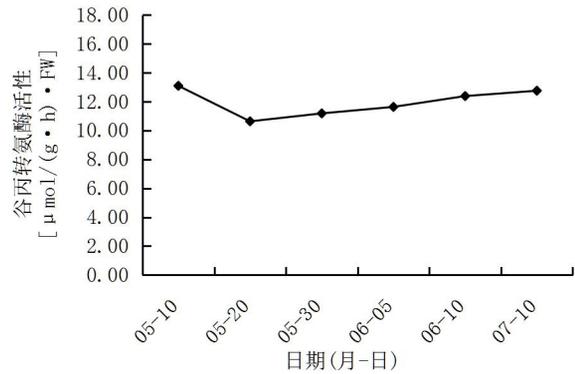


图6 北陆越橘年周期果实GPT活性的变化

营养使树体顺利过冬。由图6可知,随着果实的生长发育,果实体内GPT活性呈先下降后上升的趋势。其中幼果期果实体内GPT活性最高为 13.10 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$ 。

2.4 谷氨酰胺合成酶(GS)活性的变化

由图7可知,叶片和新梢GS活性总体呈现先上升后下降的趋势,枝条中GS活性总体呈现先下降后上升的趋势。叶片中GS活性在萌芽后期升到最高为 2.99 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$,枝条中GS活性在果实成熟期降到最低为 0.32 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$ 。随温度的降低,北陆越橘韧皮部和木质部GS活性逐渐降低。萌芽后各器官GS活性逐渐增强,氮代谢增强。随着果实的生长发育,各部位GS活性有所

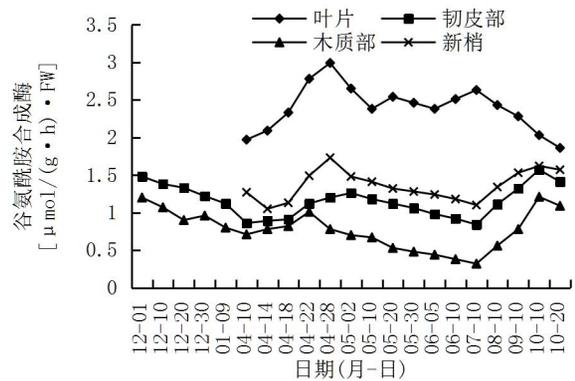


图7 北陆越橘年周期不同器官GS活性变化

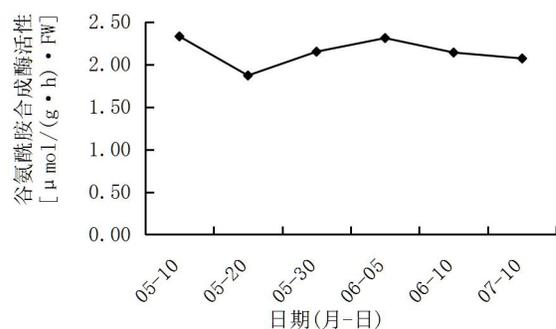


图8 北陆越橘年周期果实GS活性变化

下降。叶片中GS活性有小范围波动性增长,在落叶前GS活性迅速下降。枝条中GS活性在果实采收后呈逐渐上升的趋势,而后缓慢下降。由图8可知,果实中GS活性呈现先下降后上升再下降的趋势,在5月20日GS活性降到最低,之后迅速上升,在6月5日升到 $2.31 \mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$ 后缓慢下降。在幼果期,果实中GS活性最高为 $2.33 \mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})\cdot\text{FW}$ 。

3 讨论

3.1 越橘不同器官氮素变化规律

休眠期随温度降低,越橘韧皮部、木质部的各项指标含量均呈逐渐下降趋势,说明此时越橘树体代谢活动减弱,在一定程度上体现越橘植株对低温的反应,大体可反映越橘的自然休眠进程。这与范宗民^[12]在赤霞珠葡萄上研究结果一致。从越橘萌芽开始,除枝条外,叶片、新梢各项指标的含量均呈上升趋势,说明此时枝条中营养物质集中运输到叶片和新梢中,以促进叶片和新梢的生长。果实生长过程中,果实总氮含量、可溶性蛋白含量、GPT活性、GS活性逐渐升高,叶片、新梢、枝条总氮含量、可溶性蛋白含量、GPT活性、GS活性均逐渐下降,这与田歌^[13]在兔眼越橘上研究结果一致。同时也说明此时叶片干物质消耗较快,果实生长发育调运大量有机氮化合物,使叶片营养物质运输到果实等生长部位,因此,果实总氮含量增加,同时氮代谢增强,与刘春梅等^[14]对芸豆氮代谢酶活性研究的结果一致,主要因为此时越橘果实不断生长,体内蛋白质含量增高,氮代谢增强,酶活性也不断升高^[15]。果实采收后,进行养分再分配,不同器官的各项指标含量均有所上升。年周期内北陆越橘枝条韧皮部中各指标含量均高于木质部,说明年周期内韧皮部中氮含量高于木质部,这与曾襄等^[16]研究结果一致,但是否与氮素营养运输方式有关,有待进一步研究。在年周期内北陆越橘叶片总氮含量最高,依次是果实、新

梢、韧皮部和木质部,说明叶片是氮素吸收利用的主要器官,这与马文娟等^[17]对葡萄氮素吸收利用与累积年周期变化规律的结果一致。

3.2 越橘不同物候期氮素变化规律

采样期内越橘叶片、新梢和果实氮含量随物候期渐进呈波动变化。早春越橘器官建造时,枝条中氮含量为全年最高时期;当器官建造完成后其氮含量明显下降;晚秋树体养分回流,枝条中氮含量开始逐渐增加。对苹果树体氮含量的研究有相似结果^[18]。本研究表明,4月10日~5月10日,越橘树体中氮累积量呈增加趋势,枝条中氮累积量逐渐下降,叶片和新梢器官中氮累积量均增加,以新生器官叶片中氮累积量增加幅度最大,此阶段根系从土壤中吸收一定的氮素才能满足果树器官建造的需求,同时不同器官间氮累积量的差异也是贮藏养分重新分配的结果。落叶果树早春根系的生长以及花、果、叶、新梢和芽等器官分化与发育,利用的氮素约80%来自树体的贮藏养分,仅20%来自当年供给^[19],所以此时必需保证有效充分的氮素供应水平。从5月10日~7月10日,越橘树体中氮累积量呈下降趋势,此期根系仍在生长中,花芽分化也在进行,果实也开始生长,这些生长发育必须有相应的蛋白质,所以此期叶片、新梢和枝条可溶性蛋白含量下降,氮主要用于维持各部位正常功能及果实发育,为营养稳定期。此期应少量供应氮素,过量氮肥影响果实着色、硬度与耐贮性等^[20]。7月10日后,树体氮累积量明显增加,7月10日~9月10日,由于果实采收后减少养分消耗,叶片同化能力强,叶片总氮和可溶性蛋白含量增加;9月10日后,叶片总氮含量和可溶性蛋白含量下降,枝条中总氮、可溶性蛋白含量增加,为氮素营养储备期,叶中氮素逐步回流到枝条和根系,树体养分明显升高,这与Maria等^[21]研究结果一致。此阶段氮含量高低对下一年丰产、稳产、分化优质器官起着重要作用。应注意保护叶片、延长叶的光合能力,及时进行根际、根外追肥来提高树体的贮藏养分水平,为来年丰产、稳产打好基础。

4 结论

越橘年周期中叶片和新梢总氮含量、可溶性蛋白含量、GPT活性、GS活性总体呈先上升后下降的趋势,枝条中总氮含量、可溶性蛋白含量、GPT活性、GS活性总体呈先下降后上升的趋势,果实中总氮、可溶性蛋白含量呈逐渐上升的趋

势,GPT活性呈先下降后上升的趋势,GS活性呈先下降后上升的趋势。在年周期内,北陆越橘树体氮素含量表现为叶片>果实>新梢>韧皮部>木质部。建议在越橘栽培管理过程中要掌握正确的施肥时间合理施肥,早春萌芽及新梢等器官建造期必需保证有效而充分的氮素供应水平;果实生长期氮素主要用于维持各部位正常功能及果实发育,为营养稳定期,此期应少量供应氮素;果实采收后为氮素营养储备期,应注意保护叶片、延长叶的光合能力,及时进行根际、根外追肥来提高树体的贮藏养分水平。

参考文献:

- [1] 唐雪东,赵珊珊,李亚东,等. 氮肥施用量对越橘根域微生物数量及根际效应的影响[J]. 东北农业大学学报, 2012, 43(10): 35-40.
- [2] Aimé J Messiga, Dennis Haak, Martine Dorais. Blueberry yield and soil properties response to long-term fertigation and broadcast nitrogen[J]. Scientia Horticulturae, 2018, 230: 92-101.
- [3] Douglas S A, John W D, Anish M. Nitrogen-source preference in blueberry (*Vaccinium* sp.): Enhanced shoot nitrogen assimilation in response to direct supply of nitrate[J]. Journal of Plant Physiology, 2017, 216: 79-87.
- [4] 庞 薇, 侯智霞, 李国雷, 等. 氮肥对蓝莓树体生长及果实品质的影响[J]. 中国农学通报, 2012, 28(13): 225-229.
- [5] 李亚东, 赵 爽, 张志东, 等. 不同氮素形态配比对越橘生长、产量及叶片元素含量的影响[J]. 吉林农业大学学报, 2008, 30(4): 477-480.
- [6] Bailey J S, Gersten B, Valach E, et al. Response of Rubel blueberry bushes to ammonium sulfate and sulfate of potash-magnesia[J]. Proceedings of the American Society for Horticultural Science, 1966, 89: 237-242.
- [7] 张 磊, 杨 建, 侯云鹏, 等. 控释氮肥与速效氮肥配施对玉米氮素吸收及利用的影响[J]. 东北农业科学, 2017, 42(1): 24-27.
- [8] Goulart B L, Demchak K, Yang W Q. Organic matter and nitrogen level effects on mycorrhizal infection in 'Bluecrop' highbush blueberry plants[J]. Journal of Small Fruit & Viticulture, 1995, 3: 151-164.
- [9] 曾碧涛, 朱 涛, 王天霞. 蕨类植物一支箭中总氮含量的测定[J]. 技术与市场, 2015, 22(12): 71, 73.
- [10] 上海植物生理学会. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京: 科学技术出版社, 1999: 130-157.
- [11] Cren M, Hirel B. Glutamine synthetase in higher plant: regulation of gene and protein expression from the organ to the cell[J]. Plant Cell Physiology, 1999, 40: 1187-1193.
- [12] 范宗民. 不同砧木对'赤霞珠'葡萄枝条抗寒性、果实品质及酒质的影响[D]. 石河子: 石河子大学, 2020.
- [13] 田 歌. 年周期苹果氮素最大效率期及氮素变化动态研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2018.
- [14] 刘春梅, 王孟雪, 孙海燕, 等. 施氮水平对芸豆叶片氮代谢酶活性和氮吸收及营养品质的影响[J]. 东北农业科学, 2020, 45(3): 16-21.
- [15] 李亚飞, 常 栋, 孙军伟, 等. 酶调节剂对烟草氮代谢及其化学成分的影响[J]. 中国烟草科学, 2017, 38(1): 29-34.
- [16] 曾 骧, 郝中宁. 枣树(*Zizyphus jujuba* Mill.)叶片内氮素贮藏和循环利用的研究[J]. 核农学报, 1991, 5(1): 37-43.
- [17] 马文娟, 同延安, 高义民. 葡萄氮素吸收利用与累积年周期变化规律[J]. 植物营养与肥料学报, 2010, 16(2): 504-509.
- [18] 顾曼如, 张若抒, 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, 8(4): 21-28.
- [19] 曾 骧. 果树生理学[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1992: 389-393.
- [20] Komamura K, Suzuki A, Fukumoto M, et al. Effects of long-term nitrogen application on tree growth, yield, and fruit qualities in a 'Jonathan' apple orchard [J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 2000, 69(5): 617-623.
- [21] Maria A Pescie, Marcela P Borda, Daniela P, et al. Absorption, distribution and accumulation of nitrogen applied at different phenological stages in southern highbush blueberry[J]. Scientia Horticulturae, 2018, 230: 11-17.
- (责任编辑: 王 昱)
- ~~~~~
- (上接第60页)
- [20] 邱轶兵. 试验设计与数据处理[M]. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 2008: 101-165.
- [21] 刘尊英, 吕艳春, 姜微波. 1-甲基环丙烯及乙烯对绿芦笋采后品质的影响[J]. 中国农业大学学报, 2003, 8(6): 26-28.
- [22] 苏新国, 郑永华, 张 兰, 等. 菜用大豆采后用不同浓度1-MCP处理对贮藏期间衰老及腐烂的影响[J]. 中国农业科学, 2003, 36(3): 318-323.
- [23] 肖 政, 徐艳琴, 罗 念, 等. 植物原生质体在分子细胞生物学研究中的应用[J]. 广西植物, 2020, 40(4): 576-582.
- [24] 陈 鹏. 马铃薯叶片和悬浮细胞原生质体的分离与培养[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2014.
- [25] 张志军, 李会珍, 何 云, 等. 硝酸银处理对马铃薯离体苗生长与结薯的影响(英文)[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2006, 32(1): 36-40.
- [26] 刘 娟, 汤浩茹, 王小蓉, 等. 硝酸银在植物离体培养中的应用之研究进展[J]. 中国农学通报, 2007, 23(10): 400-406.
- [27] 孙雪梅. 马铃薯原生质体培养研究进展[J]. 黑龙江农业科学, 2011(1): 134-136.
- [28] Haberlach G T, Cohen B A, Reichert N A, et al. Isolation, culture and regeneration of protoplasts from potato and several related solanum species[J]. Plant Science, 1985, 39(1): 67-74.
- (责任编辑: 范杰英)