

砧穗互作对越冬番茄生长及叶片碳氮同化能力的影响

王磊^{1,2}, 高方胜³, 徐坤^{2,*}

¹德州市农业科学研究院, 山东德州253015; ²山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东泰安271018; ³德州学院生态与园林建筑学院, 山东德州253023

摘要: 采用裂区设计, 研究不同砧穗组合对嫁接番茄植株生长、叶片叶绿素含量、光合特性以及叶片氮同化相关物质、关键酶活性的影响。结果表明, 砧木显著影响番茄接穗地上部干物质量, 接穗亦显著影响砧木根系干物质量、根系总长度、根系总面积、根尖数和根系活力, 砧木与接穗之间交互作用显著, 强壮根系砧木与长势强接穗嫁接组合植株长势较强, 产量较高。砧木的长势可显著影响番茄叶片叶绿素含量和光合特性, 其中强壮砧木‘MIDAKO’的所有嫁接组合的叶绿素含量、净光合速率(P_n)、最大光化学效率(F_v/F_m)和PSII反应中心的实际光化学效率(Φ_{PSII})均较高, 而长势较弱砧木嫁接组合均较低, 不同长势接穗也显著调控砧木嫁接后植株叶片光合能力, 定植后100 d时, ‘戴维斯/ANTA-T’组合的叶片 P_n 、 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 显著低于其接穗自根嫁接苗, ‘罗拉/ANTA-T’却显著高于其接穗自根嫁接苗。同时也表明, 不同砧、穗组合显著影响嫁接番茄植株叶片氮同化相关物质和同化关键酶的活性, 在生长后期表现尤为明显。所有嫁接组合中, 强壮砧木与长势强接穗嫁接后, 植株叶片的氮含量、游离氨基酸含量较高, 叶片硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合酶的活性也表现较高, 而长势弱的砧木和接穗嫁接组合表现较差。可见, 砧木和接穗的长势均显著影响嫁接番茄叶片碳和氮的同化能力, 最终共同作用于嫁接植株生长发育。

关键词: 番茄; 砧木; 接穗; 光合; 氮同化

番茄是中国北方地区日光温室栽培的主要蔬菜之一, 在设施蔬菜生产中占有十分重要的地位。但由于日光温室越冬番茄栽培常遭受到土壤病害、低温弱光等生物或非生物环境胁迫, 导致光合速率下降、生长发育缓慢、产量和品质降低, 因此选用抗性砧木进行嫁接栽培已成为保证日光温室越冬番茄高产稳产的技术措施(Schwarz等2010)。前人关于番茄嫁接栽培报道多集中砧木对接穗生长发育改良方面(Venema等2008; Gioia等2010; Schwarz等2013), 关于接穗对砧木根系和嫁接植株调控报道较少(Marsic和Oavald 2004)。由于嫁接植株是砧木和接穗有机结合的共同体, 其间始终保持着物质和信息的交流, 砧木和接穗之间势必交互影响(Martinez-Ballesta等2010), 因此, 从砧木和接穗两个方面揭示嫁接对日光温室越冬番茄植株生长发育的调控机理, 对于选用合理的砧、穗品种调控日光温室番茄的生产具有重要的指导意义。

实验表明, 嫁接因砧木根系强壮, 可显著增加植株叶片叶绿素含量, 提高叶片光合速率(张衍鹏等2004), 同时嫁接也可促进植株地上部生长发育, 增加叶片光合面积, 增强植株群体光合碳同化能力(齐红岩等2006a)。氮作为植物生长发育所必需的大量元素之一, 有研究表明, 嫁接对植株氮素吸收利用效率的调控最为明显(袁亭亭等2010), 适宜砧木嫁接后, 接穗叶片硝酸还原酶、谷氨酰胺合

成酶和谷氨酸脱氢酶的活性显著提升, 叶片氮素同化能力显著增强(赵依杰等2010; 梅芳等2012)。可见, 植株叶片的光合碳素和氮素的同化能力因嫁接根系改变而发生显著变化, 但这些研究多集中从砧木方面调控瓜类作物嫁接植株叶片光合碳同化和氮同化能力, 关于不同接穗及不同砧穗互作影响番茄叶片碳素、氮素同化能力, 明确其对植株生长发育影响的研究未见报道。为此, 本研究选用长势不同的接穗、砧木为试材, 通过测定不同砧穗组合嫁接植株地上部和地下部的生长发育情况, 分析嫁接植株叶片光合特性、氮素同化相关物质含量及氮素同化关键酶活性, 明确砧木与接穗共同调控嫁接番茄植株生长发育的机理, 为日光温室越冬条件下选用适宜砧、穗品种进行番茄嫁接栽培提供理论依据。

材料与方法

1 供试材料与试验设计

试验于2013年8月~2014年4月在山东农业大

收稿 2017-02-20 修定 2017-08-22

资助 山东省现代农业产业技术创新体系(SDAIT-05-05)、国家十二五科技支撑计划(2014BAD05B03)、山东省高等学校科技计划项目(J15LF53)和国家星火计划项目(2015GA740089)。

* 通讯作者(E-mail: xukun@sdau.edu.cn)。

学园艺试验站日光温室内进行。供试土壤为壤土, pH 6.78, 有机质 $9.94 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、碱解氮(N) $120.8 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效磷(P_2O_5) $51.7 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 、速效钾(K_2O) $93.5 \text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。试验采用裂区设计, 主区为番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)接穗, 分别为品种‘戴维森’(D)和‘罗拉’(L) (均由以色列海泽拉种子公司提供), 其中‘戴维森’生长势强于‘罗拉’; 副区为砧木, 分别为‘ANTA-T’(A)、‘MIDAKO’(M)、‘BESUPA’(B)和接穗品种, 砧木按生长势强弱排序为‘MIDAKO’>‘ANTA-T’>‘BESUPA’(接穗和砧木长势由预备试验筛选得出)。试验小区面积为 12 m^2 , 重复3次。供试番茄接穗和砧木于2013年8月26日播种于50孔穴盘内, 9月27日幼苗长至四叶一心时采用劈接法嫁接, 10月17日按行距70 cm, 株距40 cm定植, 2014年4月30日拉秧。栽培过程中采用单干整枝, 其它田间管理按常规方法进行。

2 测定项目与方法

于2014年1月7日, 每个小区选取3株番茄进行生物量、根构型和根系活力的测定。植株生物量采用烘干法测定; 根构型用WinRHIZO (2007年专业版)进行测定; 根系活力采用氯化三苯基四氮唑(TTC)还原法测定(赵世杰等2002)。

2.1 叶绿素和光合指标的测定

选取番茄植株主干上数第4片展开功能叶, 分别于定植后50和100 d的10:30左右测定相关指标, 每次测定均重复3次。叶绿素采用丙酮浸提法进行测定。净光合速率(P_n)采用PP-Systems公司生产的Ciras-1便携式光合测定系统测定。叶绿素荧光参数采用Hansatech公司生产的FMS-2便携式调制

荧光仪测定。测定前叶片暗适应15 min, 照射检测光($<0.05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)测定初始荧光(F_0), 再照射饱和脉冲光($12\ 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)测定最大荧光(F_m)。每次测定光适应下叶片的荧光参数时, 将待测定叶片加入暗适应夹, 立即启动FMS-2设定的光化光, 光照10 min后, 测定光适应下叶片的 F_m' 和 F_s , 启动远红光后测定 F_0' 。根据测定参数计算, 最大光化学效率 $F_v/F_m=(F_m-F_0)/F_m$, 实际光化学效率 $\Phi_{\text{PSII}}=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_0')$ 。

2.2 氮同化相关物质及关键酶活性的测定

分别于植株定植后50和100 d的上午10时左右, 摘取番茄植株主干上数第4片展开功能叶进行氮同化相关物质和氮同化关键酶的测定。全氮含量采用凯式定氮法测定($\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 联合消煮)。硝态氮采用水杨酸法测定(赵世杰等2002)。游离氨基酸采用茚三酮显色法测定(赵世杰等2002)。硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)活性参照赵世杰等(2002)的方法测定; 谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)活性、谷氨酸合酶(glutamate synthase, GOGAT)活性和谷氨酸脱氢酶(glutamate dehydrogenase, GDH)活性参照Gong等(2013)的方法测定。

3 数据分析

数据采用Microsoft Excel 2003和SPSS 17.0统计软件进行处理分析。

实验结果

1 砧穗互作对越冬番茄植株生长及产量的影响

表1显示越冬番茄不同砧穗组合嫁接苗植株的生长量及产量, 可以看出, 以‘戴维森’为接穗时, 仅

表1 不同嫁接组合番茄的生物量、根系形态、根系活力及产量

Table 1 Biomass, root morphology, root activity and yield of different tomato grafting union

接穗	砧木	地上部干物质量/ $\text{g}\cdot\text{株}^{-1}$	根系干物质质量/ $\text{g}\cdot\text{株}^{-1}$	根系总长度/cm	根系总面积/ cm^2	根尖数/条	根系活力/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$	产量/ $\text{g}\cdot\text{株}^{-1}$
‘戴维森’(D)	‘ANTA-T’(D/A)	198.1 ^c	5.85 ^c	6 127.1 ^c	1 312.1 ^d	17 715 ^c	0.181 ^c	2 560.0 ^c
	‘MIDAKO’(D/M)	229.6 ^a	7.42 ^a	8 579.5 ^a	1 895.0 ^a	31 905 ^a	0.219 ^a	2 955.2 ^a
	‘BESUPA’(D/B)	183.6 ^d	5.10 ^d	5 552.2 ^d	1 649.1 ^b	19 171 ^b	0.146 ^d	2 382.4 ^d
	D(D/D)	204.1 ^b	6.15 ^b	6 708.8 ^b	1 431.1 ^c	19 701 ^b	0.208 ^b	2 835.1 ^b
‘罗拉’(L)	‘ANTA-T’(L/A)	189.2 ^b	6.04 ^b	6 495.0 ^b	1 654.4 ^b	22 176 ^b	0.167 ^b	2 480.3 ^b
	‘MIDAKO’(L/M)	213.2 ^a	6.97 ^a	7 407.6 ^a	1 801.1 ^a	26 498 ^a	0.181 ^a	2 827.2 ^a
	‘BESUPA’(L/B)	155.9 ^d	4.31 ^d	4 572.5 ^d	1 195.1 ^c	12 179 ^c	0.145 ^d	2 222.5 ^d
	L(L/L)	171.5 ^c	4.89 ^c	5 553.9 ^c	1 068.2 ^d	11 863 ^d	0.155 ^c	2 313.6 ^c

同列数值后不同小字母表示处理间差异达0.05显著水平(LSD法)。下表同此。

有砧木‘MIDAKO’嫁接组合的地上部干物质量、根系干物质量、根系总长度、根系总面积、根尖条数、根系活力及植株产量显著高于‘戴维斯’自根嫁接苗。而以‘罗拉’为接穗时, 砧木‘MIDAKO’和‘ANTA-T’的嫁接植株生长量和单株产量均显著优于‘罗拉’自根嫁接苗。可见, 接穗显著调控番茄砧木效应。

为明确接穗、砧木以及穗砧互作对嫁接番茄植株生长量及产量影响, 对表1数据进行统计分析。结果(表2)表明, 以‘戴维斯’为接穗嫁接植株生长势及产量显著优于以‘罗拉’为接穗的组合; 而应用不同砧木的嫁接苗植株地上干物质量、根系干物质量、根系总长度、根系总面积、根尖数、根系活力和单株产量亦均存在显著差异。其中以‘MI-

表2 不同嫁接组合番茄的生物量、根系形态、根系活力及产量的方差分析与多重比较

Table 2 Variance analysis and multiple comparison of biomass, root morphology, root activity and yield of different tomato grafting union

处理		地上部干物质量/g·株 ⁻¹	根系干物质量/g·株 ⁻¹	根系总长度/cm	根系总面积/cm ²	根尖数/条	根系活力/mg·g ⁻¹ (FW)	产量/g·株 ⁻¹
接穗	‘戴维斯’(D)	203.9 ^a	6.13 ^a	6 741.9 ^a	1 571.8 ^a	22 123 ^a	0.189 ^a	2 683.2 ^a
	‘罗拉’(L)	182.5 ^b	5.55 ^b	6 007.3 ^b	1 429.7 ^b	18 179 ^b	0.162 ^b	2 460.9 ^b
砧木	‘ANTA-T’	193.7 ^b	5.95 ^b	6 311.1 ^b	1 483.3 ^b	19 946 ^b	0.174 ^c	2 520.2 ^b
	‘MIDAKO’	221.4 ^a	7.20 ^a	7 993.6 ^a	1 848.1 ^a	29 202 ^a	0.200 ^a	2 891.2 ^a
	‘BESUPA’	169.8 ^d	4.71 ^d	5 062.4 ^d	1 422.1 ^c	15 675 ^c	0.146 ^d	2 302.5 ^c
	D或L	187.8 ^c	5.52 ^c	6 131.4 ^b	1 249.7 ^d	15 782 ^c	0.182 ^b	2 574.4 ^b
P值	砧木	0	0	0	0	0	0	0
	接穗	0	0	0.004	0	0	0	0
	砧木×接穗	0.003	0	0	0	0	0	0.005

表中P值小于0.05表示接穗、砧木及砧穗互作对结果有显著影响; 小于0.01表示有极显著影响。

DAKO’为砧木的嫁接苗植株生长量较大, 产量较接穗自根嫁接苗高12.31%; 以‘ANTA-T’为砧木的嫁接苗次之, 产量与自根嫁接苗无显著差异; 以‘BESUPA’为砧木的嫁接苗植株生长量不及自根嫁接苗, 产量较自根嫁接苗低10.56%。表明供试的不同接穗及砧木均对嫁接苗生长势及产量有显著影响, 其中长势强接穗与强壮根系砧木均可显著促进嫁接番茄地上部和根系的生长发育, 提高植株产量。从砧穗互作统计参数看, 其P值均小于0.01, 表明番茄接穗与砧木之间存在极显著的互作效应。

2 砧穗互作对越冬番茄叶片色素含量及光合特性影响

砧木显著影响了嫁接番茄叶片的叶绿素含量(图1-A), 其中长势较强砧木‘MIDAKO’所有嫁接组合的叶绿素含量较高, 长势较弱砧木‘BESUPA’嫁接组合较低。且随着生长进行, 各嫁接处理之间差异更为明显, 定植后50 d时, ‘戴维斯/MIDAKO’嫁接植株叶片的叶绿素含量比‘戴维斯’自根嫁接苗高5.06%; 而定植后100 d时, 则较‘戴维斯’自根嫁接苗高8.46%。

不同嫁接组合番茄叶片净光合速率(P_n)、最大光化学效率(F_v/F_m)和PSII反应中心的实际光化学效率(Φ_{PSII})也存在显著差异(图1-B、C和D)。定植后100 d时, ‘罗拉/MIDAKO’嫁接植株叶片的 P_n 、 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 分别比‘罗拉’自根嫁接苗高23.13%、19.87%和16.51%。同时可以看出, 不同接穗也可显著影响相同砧木嫁接后植株的光合特性, 定植后100 d时, 长势较强接穗‘戴维斯’与砧木‘ANTA-T’嫁接后, 其植株叶片 P_n 、 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 均显著低于‘戴维斯’自根嫁接苗, 而长势较弱接穗‘罗拉’与‘ANTA-T’的嫁接组合 P_n 、 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 却显著高于‘罗拉’自根嫁接苗。

3 砧穗互作对越冬番茄叶片氮素吸收的影响

嫁接显著影响番茄植株叶片总氮含量(图2-A), 其中长势较强砧木‘MIDAKO’嫁接组合叶片的总氮含量较高, 而长势较弱的砧木‘BESUPA’嫁接组合叶片含量较低。定植后100 d时, ‘戴维斯/MIDAKO’和‘罗拉/MIDAKO’叶片总氮含量分别为25.01 mg·g⁻¹(FW)和24.81 mg·g⁻¹(FW), 较‘戴维斯/BESUPA’和‘罗拉/BESUPA’组合分别高12.25%和16.21%, 可见, 砧木长势强弱直接影响植株对氮

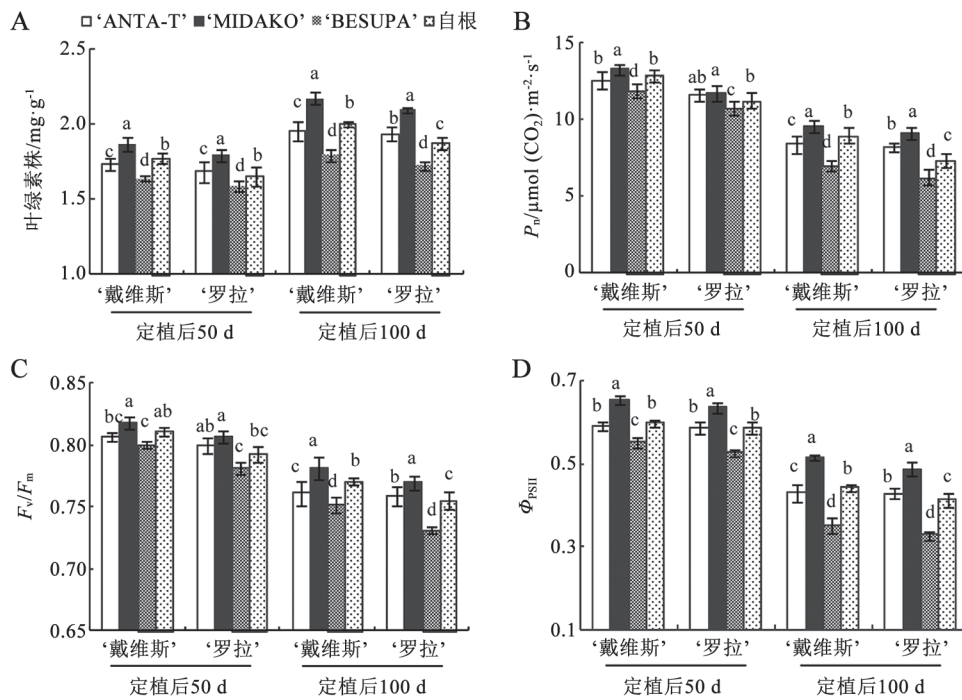


图1 砧穗互作对越冬番茄叶片叶绿素含量和叶片光合特性的影响

Fig.1 Comparative effects of rootstock and scion on leaf chlorophyll contents and photosynthetic characteristics of overwintering tomato

元素的吸收。不同嫁接组合其植株叶片硝态氮的含量也表现显著差异(图2-B), 每个时期均以长势较弱砧木‘BESUPA’嫁接组合的含量较高, 而长势较强砧木的‘MIKADO’嫁接组合含量较低, 这说明长势较弱砧木的嫁接组合硝态氮积累较多, 其氮同化能力较弱, 而长势较强砧木组合则氮同化能力较强。同时从图2-C中也可以看出, 各嫁接组合叶片游离氨基酸的含量在定植后100 d时表现较低, 说明低温弱光逆境显著降低了叶片中游离氨基酸的含量, 但此时各嫁接处理之间差异较大, 其中长势较强接穗与长势较强砧木嫁接组合‘戴维斯/MIDAKO’叶片中游离氨基酸含量较高, 为 $2.82 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (FW), 而长势较弱接穗与长势较弱砧木嫁接组合‘罗拉/BESUPA’的含量最低, 为 $1.49 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (FW)。

4 砧穗互作对越冬番茄叶片氮同化关键酶的影响

越冬番茄氮同化关键酶活性因接穗和砧木不同而表现显著差异, 随生长进行, 嫁接处理之间差异增大(图3)。定植50 d时, ‘罗拉/MIDAKO’植株叶片的NR活性较‘罗拉’自根嫁接苗高5.87%, 定植后100 d时, 却较自根嫁接苗高15.60% (图3-A)。GS和GOGAT是氮同化的关键酶, 接穗和砧木的长势强弱均可显著影响GS和GOGAT活性, 定植后50

和100 d时均以‘戴维斯/MIDAKO’的叶片GS和GOGAT活性较高, ‘罗拉/BESUPA’的叶片酶活性较低(图3-B和C); 其中定植后100 d时, ‘戴维斯/MIDAKO’的GS和GOGAT活性较‘罗拉/BESUPA’分别高61.26%和83.33%。图3-D显示, 砧木和接穗也显著调控番茄植株叶片的GDH活性, 同一接穗均以‘MIDAKO’砧木的嫁接组合GDH活性较高, ‘BESUPA’嫁接组合较低, 同一砧木以‘罗拉’接穗嫁接植株叶片的GDH活性较高, ‘戴维斯’接穗较低, 说明长势强砧木提高了叶片中GDH活性, 但长势强接穗却降低GDH活性。

讨 论

嫁接因选择砧木不同, 其植株叶片光合特性、生长发育及产量表现显著差异(吕兴光等2016; 李欣等2007; 孙丽丽等2014)。高方胜等(2014)表明, 不同砧木的嫁接番茄植株茎叶鲜重变异系数高达20%左右, 产量变异系数也达17.16%。不同砧木之间的嫁接植株表现差异原因可能与砧木根系强弱密切相关, 强壮根系砧木因其较强吸水能力导致植株体内元素和水分状况较好(Oda等2005; Rouphael等2008), 更有利植株叶片叶绿素

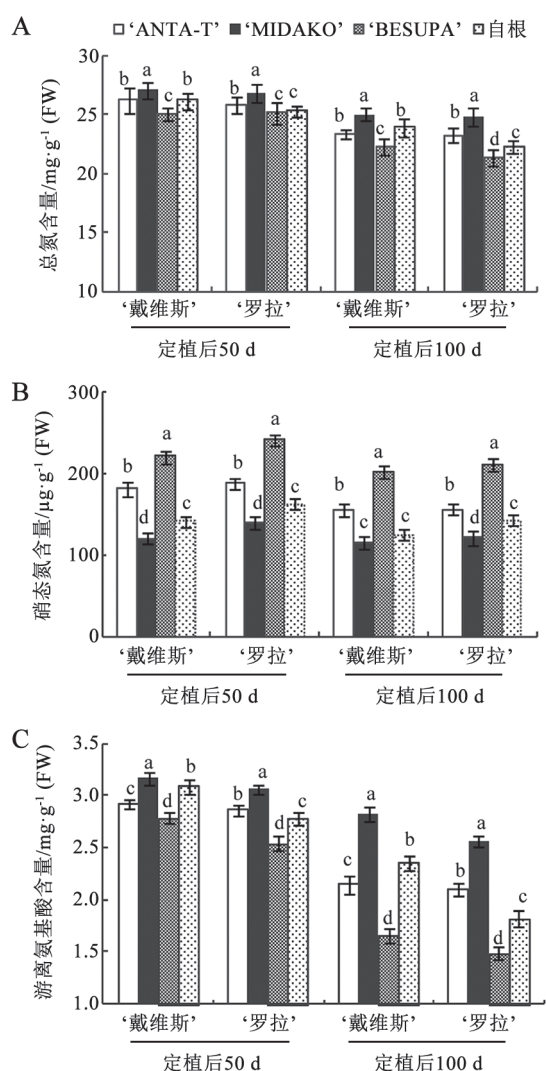


图2 砧穗互作对越冬番茄叶片氮相关物质的影响

Fig.2 Comparative effects of rootstock and scion on leaf nitrogen substance of overwintering tomato

的合成及叶片光合能力的提高(王平荣等2009)。此外,也有研究表明,嫁接显著影响植株叶片及伤流液中脱落酸、赤霉素等内源激素含量(于贤昌等1999;齐红岩等2006b),而这些内源激素含量的高低显著影响植株叶片的光合能力(Liang等1997;周玲等2010;周宇飞等2014),对苹果研究表明,与乔化砧相比,矮化砧嫁接后不仅植株各部位赤霉素含量降低(张晨光等2016),而且根源细胞分裂素和赤霉素向接穗转运能力也显著降低(Van Hooijdonk等2010),因而砧木根系强弱不同,导致根系内源激素合成及运转能力不同,从而显著调控接穗光合特性及植株生长发育。本试验结果也表明,越冬番茄接

穗光合能力与砧木根系强弱密切相关,采用根系较强砧木进行嫁接,其叶片叶绿素含量增加,净光合速率和实际光化学效率显著提高,植株地上部干物质质量显著增加,产量提高,而根系较弱砧木表现较差。同时也表明,接穗的长势也显著影响嫁接植株的光合特性及生长状况,本研究中长势强接穗其嫁接植株的叶片光合速率高,植株地上部和根系干物质质量也较大,根系活力较高,这可能与地上部光合产物向根系分配增多有关(倪纪恒等2006)。

氮素同化是植株生长的基本生理过程。王海宁等(2012)对苹果表明,不同砧木对氮素吸收同化及利用的差异是根系形态和根系活力等多因素共同作用的结果,根系对硝态氮的吸收主要集中于根尖部位,而铵态氮却可被根系的任何部位吸收,因此,根尖数、根系长度和根系总面积与砧木对氮的吸收同化存在显著的正相关。这在本试验中也得到证实,长势较强的砧木'MIKADO'根系的根尖数多,根系总长度和总面积大,导致其氮的吸收量较大,茎叶对氮的征调能力也较高,砧木'MIKADO'的嫁接植株叶片氮含量也表现较高,而根系较弱砧木'BESUPA'表现刚好相反。本试验也表明,长势强接穗能够促进砧木根系的生长,因此,'戴维斯/MIKADO'组合叶片氮含量较高,而'罗拉/BESUPA'在所有处理中表现最差。

硝态氮和铵态氮虽都能够被根系直接吸收,但在一般土壤条件下, NO_3^- 是植物吸收的主要形式,铵态氮可直接被利用合成氨基酸,硝态氮必须经过代谢还原形成铵态氮后才能被利用。硝态氮在叶内和根中都可进行还原,通常绿色组织叶片中硝态氮的还原比非绿色组织根系活跃。本试验结果表明,砧木可显著影响接穗叶片硝酸还原酶的活性、硝态氮以及游离氨基酸的含量,长势较强砧木'MIKADO'嫁接组合叶片NR活性高,硝态氮积累少,氮同化最终产物游离氨基酸的含量较高;长势较弱砧木'BESUPA'嫁接组合NR活性低,导致叶片硝态氮积累量较高,游离氨基酸含量较低,这与Pulgar等(2000)在嫁接西瓜上研究结果一致。同时表明,接穗也显著影响嫁接植株叶片NR活性,接穗'戴维斯'嫁接组合叶片NR活性较高,硝态氮积累量也较高,而Ruiz和Romero(1999)对甜瓜研究表明,接穗对其嫁接植株叶片的NR和硝态

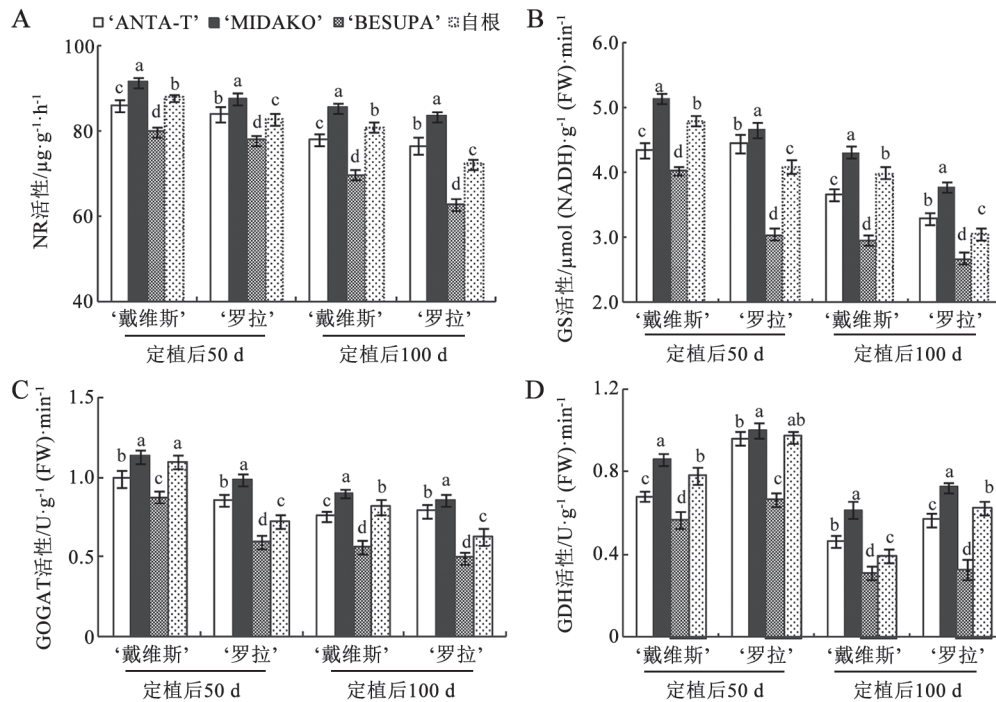


图3 砧穗互作对越冬番茄叶片氮代谢相关酶的影响

Fig.3 Comparative effect of rootstock and scion on leaf nitrogen metabolism enzymes of overwintering tomato

氮无显著影响,这可能由于选用接穗本身叶片硝态氮含量并无显著性差异。植物细胞中通常是通过GS/GOGAT循环来同化利用铵态氮,GS和GOGAT作为此循环的关键酶,其活性的高低可以反映铵素同化能力的强弱。本研究看出,不同长势砧木、接穗嫁接显著影响嫁接番茄叶片GS和GOGAT活性,特别是在嫁接后100 d低温弱光胁迫严重时,其处理之间差异更加显著,根系强砧木与长势强接穗嫁接组合‘戴维斯/MIKADO’叶片GS和GOGAT活性较强,弱砧木与弱接穗‘罗拉/BESUPA’叶片GS和GOGAT活性较弱。周宝利等(2011)在茄子上也报道了以长势强的野生茄为砧木,可显著提高茄子叶片铵同化关键酶活性。而GDH活性虽以根系强砧木嫁接组合表现较高,但却以长势弱接穗表现较高。虽然GDH与NH₃的亲合力很低,但仍在铵态氮积累时发挥较大作用,张丽莹等(2011)表明,GS-GOGAT途径减弱,某种程度上可以促进GDH活性的升高,因此,长势较弱接穗的嫁接组合叶片可表现较高的GDH活性。

参考文献

Gao FS, Wang L, Xu K (2014). Comprehensive evaluation of relation-

ship between rootstocks and yield and quality in grafting tomato. *Sci Agric Sin*, 47 (3): 605–612 (in Chinese with English abstract) [高方胜, 王磊, 徐坤(2014). 砧木与嫁接番茄产量品质关系的综合评价. *中国农业科学*, 47 (3): 605–612]

Gioia FD, Serio F, Buttaro D, Ayala O, Santamaria P (2010). Influence of rootstock on vegetative growth, fruit yield and quality in ‘Cuore di Bue’ an heirloom tomato. *J Horti Sci Biotech*, 85 (6): 477–482

Gong B, Wen D, Vanden LK, Wei M, Yang FJ, Shi QH, Wang XF (2013). Comparative effects of NaCl and NaHCO₃ stress on photosynthetic parameters, nutrient metabolism, and the antioxidant system in tomato leaves. *Sci Horti*, 157: 1–12

Li X, Shen SX, Gao YK, Chen XP, Li XF (2007). Photosynthetic characteristics in fruiting period of grafted cucumber on different genotype stocks. *J Plant Genet Resour*, 8 (2): 200–204 (in Chinese with English abstract) [李欣, 申书兴, 高彦魁, 陈学平, 李晓峰(2007). 不同基因型砧木嫁接黄瓜结瓜盛期光合特性的比较. *植物遗传资源学报*, 8 (2): 200–204]

Liang J, Zhang J, Wong MH (1997). Can stomatal closure caused by xylem ABA explain the inhibition of leaf photosynthesis under soil drying? *Photosynth Res*, 51 (2): 149–159

Lv XG, Zhou MD, Li M (2016). Effects of low temperature stress on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence in leaves of grafted and own root muskmelon seedlings. *Plant Physiol J*, 52 (3): 334–342 (in Chinese with English abstract) [吕星光, 周梦迪, 李敏(2016). 低温胁迫对甜瓜嫁接苗及自根苗光合及叶绿素荧光特性的影响. *植物生理学报*, 52 (3): 334–342]

- Marsic NK, Oavald J (2004). The influence of grafting on yield of two tomato cultivars (*Lycopersicon esculentum* Mill.) grown in a plastic house. *Acta Agric Slov*, 83 (2): 243–249
- Martínez-Ballesta MC, Alcaraz-López C, Muries B, Mota-Cadenas C, Carvajal M (2010). Physiological aspects of rootstock-scion interactions. *Sci Hort*, 127 (2): 112–118
- Mei F, Yang TZ, Liu JJ, Zhang XQ, Zhang GP, Wu YJ, Liu ZW, Li HC (2012). Effect of grafting on tobacco key enzyme activities of nitrogen metabolism and the contents of chlorophyll. *Acta Agri Boreali-Occident Sin*, 21 (5): 132–135, 150 (in Chinese with English abstract) [梅芳, 杨铁钊, 刘剑君, 张小全, 张广普, 武云杰, 刘中威, 李洪臣(2012). 嫁接对烤烟氮代谢关键酶活性及叶绿素含量的影响. *西北农业学报*, 21 (6): 132–135, 150]
- Ni JH, Luo WH, Li YX, Dai JF, Jin L, Xu GB, Chen YS, Chen CH (2006). Simulation of greenhouse tomato dry matter partitioning and yield prediction. *Chin J Appl Ecol*, 17 (5): 811–816 (in Chinese with English abstract) [倪纪恒, 罗卫红, 李永秀, 戴剑锋, 金亮, 徐国彬, 陈永山, 陈春宏(2006). 温室番茄干物质分配与产量的模拟分析. *应用生态学报*, 17 (5): 811–816]
- Oda M, Maruyama M, Mori G (2005). Water transfer at graft union of tomato plants grafted onto *Solanum* rootstocks. *J Japan Soc Horti Sci*, 74 (6): 458–463
- Pulgar G, Villora G, Moreno DA, Romero L (2000). Improving the mineral nutrition in grafted watermelon plants: nitrogen metabolism. *Biol Plant*, 43 (4): 607–609
- Qi HY, Li TL, Liu YF, Li D (2006a). Effects of grafting on photosynthesis characteristics, yield and sugar content in melon. *J Shenyang Agri Univ*, 37 (2): 155–158 (in Chinese with English abstract) [齐红岩, 李天来, 刘轶飞, 李丹(2006a). 嫁接对薄皮甜瓜光合特性、产量与含糖量的影响. *沈阳农业大学学报*, 37 (2): 155–158]
- Qi HY, Liu YF, Li D, Li TL (2006b). Effects of grafting on nutrient absorption, hormone content in xylem exudation and yield of melon (*Cucumis melo* L.). *Plant Physiol Comm*, 42 (2): 199–202 (in Chinese with English abstract) [齐红岩, 刘轶飞, 李丹, 李天来(2006b). 嫁接对薄皮甜瓜养分吸收、伤流液中激素含量和产量的影响. *植物生理学通讯*, 42 (2): 199–202]
- Rouphael Y, Cardarelli M, Colla G, Rea E (2008). Yield, mineral composition, water relations, and water use efficiency of grafted mini-watermelon plants under deficit irrigation. *Hortscience*, 43 (3): 730–736
- Ruiz JM, Romero L (1999). Nitrogen efficiency and metabolism in grafted melon plants. *Sci Hort*, 81 (2): 113–123
- Schwarz D, Oztekin GB, Tuzel Y, Bruckner B, Krumbein A (2013). Rootstocks can enhance tomato growth and quality characteristics at low potassium supply. *Sci Hort*, 149: 70–79
- Schwarz D, Rouphael Y, Colla G, Venema JH (2010). Grafting as a tool to improve tolerance of vegetables to abiotic stresses: thermal stress, water stress and organic pollutants. *Sci Hort*, 127 (2): 162–171
- Sun LL, Xu Y, Guo SR, Li H, Shu S, Gao P, Sun J (2014). Effects of different rootstocks on survival rate, seedling growth, yield and fruit quality of grafted tomato. *J Nanjing Agric Univ*, 37 (5): 55–62 (in Chinese with English abstract) [孙丽丽, 徐扬, 郭世荣, 李鹤, 束胜, 高攀, 孙锦(2014). 不同砧木嫁接对番茄成活率、生长及果实品质的影响. *南京农业大学学报*, 37 (5): 55–62]
- Van Hooijdonk B, Woolley D, Warrington I, Tustin D (2010). Initial alteration of scion architecture by dwarfing apple rootstocks may involve shoot-root-shoot signalling by auxin, gibberellin, and cytokinin. *J Horti Sci Biotech*, 85 (1): 59–65
- Venema JH, Dijk BE, Bax JM, van Hasselt PR, Elzena JT (2008). Grafting tomato (*Solanum lycopersicum*) onto the rootstock of a high-altitude accession of *Solanum habrochaites* improves suboptimal-temperature tolerance. *Environ Exp Bot*, 63 (1): 359–367
- Wang HN, Ge SF, Jiang YM, Wei SC, Peng FT, Chen Q (2012). Growth characteristics and absorption, distribution and utilization of 15NO_3^- -N and 15NH_4^+ -N application for five apple rootstocks. *Acta Hort*, 39 (2): 343–348 (in Chinese with English abstract) [王海宁, 葛顺峰, 姜远茂, 魏绍冲, 彭福田, 陈倩(2012). 苹果砧木生长及吸收利用硝态氮和铵态氮特性比较. *园艺学报*, 39 (2): 343–348]
- Wang PR, Zhang FT, Gao JX, Sun XQ, Deng XJ (2009). An overview of chlorophyll biosynthesis in higher plants. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 29 (3): 629–636 (in Chinese with English abstract) [王平荣, 张帆涛, 高家旭, 孙小秋, 邓晓建(2009). 高等植株叶绿素生物合成的研究进展. *西北植物学报*, 29 (3): 629–636]
- Yu XC, Xing YX, Ma H, Wei M, Li B (1999). Changes of hormone in grafted and non-grafted cucumber seedlings under low temperature stress. *Acta Hort*, 26 (6): 406–407 (in Chinese with English abstract) [于贤昌, 邢禹贤, 马红, 魏珉, 李滨(1999). 低温胁迫下黄瓜嫁接苗和自根苗内源激素的变化. *园艺学报*, 26 (6): 406–407]
- Yuan TT, Song XY, Wang ZB, Yang JP, Xu KP (2011). Effect of grafting cultivation and fertilization on the yield, NPK uptake and utilization of tomatoes. *Plant Nutr Fert Sci*, 17 (1): 131–136 (in Chinese with English abstract) [袁亭亭, 宋小艺, 王忠宾, 杨建平, 徐坤(2011). 嫁接与施肥对番茄产量及氮、磷、钾吸收利用效率的影响. *植物营养与肥料学报*, 17 (1): 131–136]
- Zhang CG, Zhao DY, Yuan JC, Xu K, Cheng CG, Yan S (2016). Effect of T337 dwarf root stock on N, P, K accumulation and endogenous hormones contents of young apple tree. *Plant Physiol J*, 52 (12): 1950–1958 (in Chinese with English abstract) [张晨光, 赵德英, 袁继存, 徐锴, 程存刚, 闫帅(2016). 矮化自根砧T337对苹果幼树N、P、K积累量和内源激素含量的影响. *植物生理学报*, 52 (12): 1950–1958]
- Zhang LY, Wang RL, Zhang JS, Cheng XH, Yun XF, Yu J (2011). Effects of water and fertilizer coupling on nitrogen metabolism of cucumber under soilless culture in greenhouse. *Acta Hort*, 38 (5): 893–902 (in Chinese with English abstract) [张丽莹, 王荣莲, 张俊生, 程兴华, 云兴福, 于健(2011). 水肥耦合对温室无土栽培黄瓜氮代谢的影响. *园艺学报*, 38 (5): 893–902]
- Zhang YP, Yu XC, Zhang ZX, Zhao XL, Li YS (2004). Studies on the photosynthetic characteristic and protective enzyme of grafted cucumber leaves in solar greenhouse. *Acta Hort Sin*, 31 (1): 94–96 (in Chinese with English abstract) [张衍鹏, 于贤昌, 张振贤, 赵雪丽, 李衍素(2004). 日光温室嫁接黄瓜的光合特性和保护酶活性. *园艺学报*, 31 (1): 94–96]
- Zhao SJ, Shi GA, Dong XC (2002). *Plant Physiology Experiment In-*

- stuction. Beijing: China Agricultural Sciencetech Press, 40–99 (in Chinese) [赵世杰, 史国安, 董新纯(2002). 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业科学技术出版社, 40–99]
- Zhao YJ, Zhang XH, Lin H, Lin Q (2010). Effect of rootstock on the nitrogen metabolism of muskmelon leaves. *Chin J Trop Crops*, 31 (2): 203–206 (in Chinese with English abstract) [赵依杰, 张小红, 林航, 林强(2010). 砧木对甜瓜叶片氮代谢的影响. 热带作物学报, 31 (2): 203–206]
- Zhou BL, Zhao Y, Li XB, Chen ZX, Du L, Zheng JD (2011). Effect of grafting on eggplant growth and activities of nitrogen metabolism enzymes under different nitrogen application levels. *China Veget*, (20): 45–50 (in Chinese with English abstract) [周宝利, 赵莹, 李兴宝, 陈志霞, 杜亮, 郑继东(2011). 不同施氮条件下嫁接对茄子生长和氮代谢相关酶活性的影响. 中国蔬菜, (20): 45–50]
- Zhou L, Wei XC, Zheng Q, Ma P (2010). Effects of ABA and GA₃ on Guar photosynthetic characteristics and endogenous hormones. *Crops*, (1): 15–20 (in Chinese with English abstract) [周玲, 魏小春, 郑群, 马萍(2010). 脱落酸与赤霉素对瓜尔豆叶片光合作用及内源激素的影响. 作物杂志, (1): 15–20]
- Zhou YF, Wang DQ, Lu ZB, Wang N, Wang YT, Li FX, Xu WJ, Huang RD (2014). Effects of drought stress on photosynthetic characteristics and endogenous hormone ABA and CTK contents in green-stayed sorghum. *Sci Agric Sin*, 47 (4): 655–663 (in Chinese with English abstract) [周宇飞, 王德权, 陆樟镛, 王娜, 王艺陶, 李丰先, 许文娟, 黄瑞冬(2014). 干旱胁迫对持绿性高粱光合特性和内源激素ABA、CTK 含量的影响. 中国农业科学, 47 (4): 655–663]

Effect of rootstock-scion interaction on plant growth and leaf carbon-nitrogen assimilation in overwintering tomato

WANG Lei^{1,2}, GAO Fang-Sheng³, XU Kun^{2,*}

¹Academy of Agriculture Science of Dezhou City, Dezhou, Shandong 253015, China; ²College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; ³College of Ecology and Garden Architecture, Dezhou University, Dezhou, Shandong 253023, China

Abstract: The grafting experiment was conducted with a split plot design to study the effects of different scion and rootstock on plant growth, leaf chlorophyll content, photosynthesis and leaf nitrogen substance and enzyme activity. The result showed that rootstock had significant effect on dry matter of aerial part, and scion also had significant effect on root dry matter, root length, root area, root tips, and root activity, and their interactions were also significant. Rootstocks vigor had significant effect on leaf chlorophyll content and leaf photosynthesis, which all grafting union with stronger rootstock ‘MIDAKO’, performed higher induced higher chlorophyll content, net photosynthetic rate (P_n), optimal photosynthetic efficiency of PSII (F_v/F_m) and actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}), whereas all grafting union with weaker rootstock had poorer performance. Moreover, scion vigor also had significant effects on leaf photosynthesis of grafting tomato with the same rootstock, which P_n , F_v/F_m and Φ_{PSII} of ‘D/ANTA-T’ was lower than self-root grafted scion D/D, but ‘L/ANTA-T’ was higher than L/L, at 100 d after transplanting. There were also significant effects of rootstock and scion on leaf nitrogen assimilation substance and assimilation enzyme activities, especially in the later period of tomato growth. Nitrogen content, free amino acid content and the activities of NR, GS and GOGAT were higher in leaf of grafting tomato with stronger rootstock and scion. However, these indexes of leaf were lower in tomato with weaker rootstock and scion. It was proved that rootstock and scion vigor all significantly influenced leaf carbon and nitrogen assimilation, and eventually worked together to growth and development of grafting tomato.

Key words: tomato; rootstock; scion; photosynthesis; nitrogen assimilation

Received 2017-02-20 Accepted 2017-08-22

This work was supported by Project of Shandong Modern Agricultural Technology System (Grant No. SDAIT-05-05), Project of Science & Technology Pillar Program during the Twelfth Five-Year Plan Period (Grant No. 2014BAD05B03), Project of Shandong Province High-School Science & Technology Plan (Grant No. J15LF53) and Project of National Spark Program (Grant No. 2015GA740089).

*Corresponding author (E-mail: xukun@sdau.edu.cn).