

G u o s h u Z a i p e i
L i l u n Y u S h i j i a n



果树栽培 理论与实践

束怀瑞 主编

 中国农业出版社

果树栽培理论与实践.....



GUOSHU ZAIPEI LILUN YU SHIJIAN

束怀瑞 主编 □□□□□

中国农业出版社

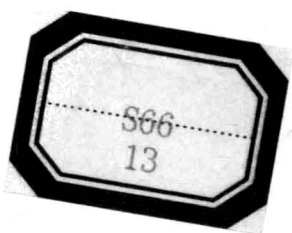
图书在版编目 (CIP) 数据

果树栽培理论与实践/束怀瑞主编. —北京: 中国农业出版社, 2009. 8

ISBN 978-7-109-14045-5

I. 果… II. 束… III. 果树园艺 IV. S66

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2009) 第 119816 号



中国农业出版社出版

(北京市朝阳区农展馆北路 2 号)

(邮政编码 100125)

责任编辑 杨桂华

中国农业出版社印刷厂印刷 新华书店北京发行所发行

2009 年 10 月第 1 版 2009 年 10 月北京第 1 次印刷

开本: 889mm×1194mm 1/16 印张: 90.25

字数: 2650 千字

定价: 200.00 元

(凡本版图书出现印刷、装订错误, 请向出版社发行部调换)

主 编：束怀瑞

副主编：顾曼如 张宪省 李德全 王 斌

石荫坪 张良诚 郝荣庭 翟 衡

孙仲序 魏钦平 刘润进 张 民

陈学森 王丽琴 张开春 杨洪强

彭福田 毛志泉 张江红 吴 俊

邹岩梅

参编人员：除彭福田、毛志泉、张江红、吴俊外，

所有第一作者均为参编人员



前言

我国果树资源丰富，栽培规模大，市场总量大，在国际市场上的数量优势明显，具有显著的经济、社会和生态效益，是农民增收的重要来源。山东农业大学果树学科长期以来多以苹果为试材，从生物学特性、生理学特性、生理学基础、分子技术应用、栽培技术创新等方面做了大量有效的工作，为推动果树产业发展发挥了重要作用。本书总结了近 50 年的研究成果，并将 20 年来毕业研究生的研究成果归类汇编成集，供果树界同行参考指正。本书共分三部分。

山东农业大学果树学科从 1954 年开始苹果根系研究。20 世纪 50~60 年代主要从根系结构与分布，周年生长动态和土壤类型对根系结构的影响进行观测，发现黏土地根系呈线型，沙地呈边缘型，壤土地呈层型，多有机质粗骨土呈均散型特点，据此提出了不同土壤类型的施肥技术。之后对土壤障碍层、黏板层、粗沙层及夏涝季节性死亡和缺素进行研究，证明下层季节性因盐、积涝是造成缺素、早期落叶的主要原因。研究提出的“穴贮肥水旱栽技术”，“起垄沟草技术”在生产上发挥了重大作用。较深入地研究了根系发生的地上碳素供应及激素的作用，观察分析了秋根发生对春根的决定作用和春根与夏季新根生长的补偿效应，提出了稳定根系生长节奏的调节技术。首次提出以当年新生根（生长根和吸收根）演化的分类方法。在总结生产经验基础上，提出土壤作为植株健康稳定发展的营养载体，主要解决瘠薄土的营养供应不稳定和“断线”问题，证明了灌水及施氮引起根系冗余消耗的现象。将根系分为表层根、中层根和深层根，表层根因环境不稳定而影响根系功能的正常发挥进而限制了地上部的生长发育，对该层根应注意保护；中层是肥水消耗层，肥水要合理补充；深层根具有补偿、调节作用，也是供水稳定层，是建园重点改造层。同时研究了重金属残留，根分泌物与连作障碍关系。在已有研究基础上，建立了根域诊断、调控根系冗余转化等技术。提出了碳源饥饿条件下生根诱导，小分子含碳物质和微生物的重要作用。开始对果园土壤微生物在营养调节中的作用和特种微生物的研究，继续开展 VA、AM 菌根研究工作。育成了无融合矮化砧木，选育出抗线虫葡萄砧木、抗根癌樱桃砧木。

根系生长在土壤中，受方法、仪器的限制，研究深度和统计性都有很多不足，感悟到多年生果树根系研究是增产、提质的基础，是生长发育的调控器官，地上地下互相制约，因此，应以物种本质的规律表达、程序稳定、器官完整建造为管理主导思想调节根系，限制肥水的负效应为重点，提高土壤和植株的营养贮备，使营养供应具有稳定性和缓冲性，以保证树体生长发育的正常进行。



二

在 50 年代果树生物学特性研究基础上,分析了五种植株营养类型(丰产树、大小年树、瘠饿树、旺长树、小老树)的形成特征和转化基础,建立了苹果树个体各器官的年周期发生动态模式,提出优质丰产结构组成参数,将枝干组成为骨干部分和侧生部分,形成“枝组”概念。从枝类发生上,提出两季枝、长枝、短枝的分类方法。短枝中一类短枝的比重是反应年产量的重要指标。提出树形结构的三大主枝疏层形,主侧枝粗度比,强调枝组培养下垂独立性、枝量分布的均匀性及缓放修剪、疏枝为主的修剪方法。研究认为:不同芽质枝、单叶面积大小不一,从生产角度要求一定的枝量,重要的是叶质而不是叶量,秋梢新生叶片对秋根生长所提供活性物质是不可缺少的。不同芽质影响枝质,将叶源分为芽内叶原和芽外叶原,提出新梢不同阶段叶质诊断技术,新梢顶部 1~3 节新展叶的生长状况是反应植株碳、氮营养关系的主要标志。提出不同阶段形成叶量和同化功能的布局关系,是评价生产效率的主要结构基础。

利用 ^{14}C 、 ^{15}N 同位素技术对 C、N 吸收、运输、利用、分配、贮藏进行了系统研究,得出以下结果:

1. 碳素同化物的运转分配有短枝的局部扩散,长枝的中心供应和整体调节。周年内分为贮藏营养供应期、营养紧张竞争期、营养平衡生产分配期和营养贮藏期。

果实种子发育初期有很强的诱导吸收作用,在种子形成初期可从多渠道获得碳素同化物,强度高于果肉十几倍,而发育中期是平稳吸收期,主要依靠附近叶片供应。

2. 碳素贮藏水平是评价植株营养水平的重要标志,在进入休眠、解除休眠有两个形态转化期,贮藏物质的再利用有两种形式,正常生长情况下,约有 30% 左右用于新器官建造过程代谢所需,随着新生器官的活动而再利用、再移动。有 50% 左右留于贮藏,但遇到逆境损失情况下自身调节时可临时输出,而表现本底损失。

3. 氮素吸收可通过根系和根外部分进行,进入体内多与碳素物质结合,按发育进程而呈现不同的 C、N 结合体作为建造物质基础,为基因性状表达提供支持。氮从土壤吸收形态有季节性差异,根向上运送多以酰胺态、精氨酸为主。年周期中分吸收运输、转化利用和贮藏三个时期。

4. 试验证明了氮素吸收的多源性,有机、无机氮肥的叠加效应和有机肥对过量施氮的缓冲效应及“断线”的分解再利用效应。瘠薄地雨季氮素断线是造成第一期叶片早衰早落主要内因,过量使用氮素化肥是造成土壤酸化和一些地区锰为害的重要原因。在生长发育过程中根际环境及树体内 C、N 关系是正常生长发育的基础,研究发现,氮肥吸收利用决定于碳,提出了“看碳施氮,以氮促碳”,“养根壮树、优质丰产”的观点,创新了适应中国国情的控释肥等技术并用于指导生产,长期实践中建立了亩产达 5 000 千克以上连续高产田。

此外,在 Ca、Zn 为主的缺素研究,钙、水、激素信号作用,细胞程序性死亡,根系分泌物,激素平衡及童期发生机制及调控,水杨酸抗衰老,品质风味物质代谢,水循环与节水、耐涝生理机制,果实成熟阶段性乙烯生理,果实套袋生理与利弊,生长发育数学模型,重金属在土壤中消长对树体影响等都有所发现。



三

从 20 世纪 60 年代开始借助分子生物学技术研究果树，最初在简单条件下育出了苹果花粉植株及多种果树叶片离体培养细胞植株，建立了相适应的技术体系用于实践，比较成功例子是简化组培快繁技术和胚培远缘杂交育种，该技术已进行推广应用。

随着科技平台建设等条件的改善，自 20 世纪 90 年代开始结合生产实际问题，侧重研究了种质资源演化，短枝型基因文库建立和成花、抗性、矮化基因的标记和克隆，培育了部分转基因植株。之后又相对集中到矮化等性状遗传分子机理和无融合矮化种子的培育；抗行砧木分子选育技术；果实风味品质与成熟衰老的分子机理；光合、水分、信号物质分子生理；花、叶、根器官形成的调控等研究工作，并取得一批成果。

研究注意多学科交叉和借鉴基础科学的已有成果，重视总结分析群众实践经验，结合中国实际，使研究成果更多的服务生产。

因水平所限，研究工作的系统性、深入性都存在诸多缺点和不足，恳请读者给予指正，以便在今后的工作中加以完善！

著 者

二〇〇九年十月

中篇 果树栽培生理问题研究

新红富士苹果叶果肉碳水化合物运输和代谢的研究	高 杰 袁晓峰 孙宝强 (322)
甜樱桃果实衰老的调控作用	王军峰 史树强 孙宝强 (324)



目 录

前言

◆ 上篇 根系生物学及根际环境研究

我国苹果根系研究的成就与应用	束怀瑞	王丽琴	(3)
苹果园覆盖膜草把营养穴增产机理的研究	董淑富	束怀瑞	张良诚 (14)
有机物料对苹果生长发育及土壤肥力影响的研究	姚胜蕊	束怀瑞	(39)
苹果根系的层次结构、功能及其介质效应的研究	吕德国	束怀瑞	(67)
果树根系营养空间特性研究	侯立群	束怀瑞	(94)
水分胁迫对苹果新根超微结构和细胞钙离子定位的影响	叶宝兴	束怀瑞	李德全 (112)
丛枝菌根 (AM) 真菌诱导植物抗/耐线虫病害机制的研究	李海燕	束怀瑞	刘润进 (122)
有机物料对平邑甜茶实生苗根系结构与功能影响的研究	毛志泉	束怀瑞	(158)
有机物料和氮素化肥对平邑甜茶实生苗生物学效应的研究	许 衡	束怀瑞	(189)
平邑甜茶 (<i>M. hupehensis</i> Rehd.) 根系钙吸收调节与 Ca^{2+} -ATPase 特性研究	李 佳	束怀瑞	杨洪强 (203)
酚类物质的化感作用及苹果重茬效应的研究	张江红	束怀瑞	王丽琴 (230)
果园土壤中铜的形态研究	李文庆	束怀瑞	张 民 (265)
低氧胁迫对樱桃幼苗生理代谢的影响及钙在低氧胁迫中的作用	生丽霞	束怀瑞	(283)
苹果无融合生殖矮化种质创新——遗传学和分子生物学研究	沙广利	束怀瑞	郝玉金 (305)
苹果园土壤微生物类群与栽培环境关系的研究	陈 伟	束怀瑞	(344)
苹果新根细胞分裂素的分析方法和其周年形成动态研究	王丽琴	束怀瑞	(371)
黄河冲积土苹果园土壤和根际土特性研究	公庆党	束怀瑞	(383)
苹果活跃根研究	王东升	束怀瑞	(407)
苹果砧木新根发生机理及诱导的研究	唐 芳	王丽琴	(430)
有机物料对果园土壤、树体生长以及有机质水平对果实品质的影响	刘孟臣	束怀瑞	(461)
苹果幼树根系周年发生动态的研究	邢全华	束怀瑞	(475)
土壤消毒和轮作对克服苹果连作障碍效果的研究	肖 宏	王丽琴	(514)

◆ 中篇 果树栽培生理问题研究

新红星苹果叶果内碳水化合物运输和代谢的研究	周 睿	束怀瑞	张良诚 (537)
钙对苹果果实衰老的调控作用	关军锋	束怀瑞	张良诚 (554)



水分胁迫下苹果树水分利用效率的研究	曲桂敏	束怀瑞 (584)
银杏叶黄酮形成规律及生理机制研究	程水源	顾曼如 (617)
苹果植株根源干旱信号及其对地上部抗旱生理机制的调控	李 岩	李德全 (633)
水杨酸在苹果、梨果实成熟衰老中的效应研究	张玉星	束怀瑞 郝荣庭 (661)
氮素对苹果果实发育与产量品质的调控	彭福田	顾曼如 (691)
落叶果树自然休眠生物学研究	高东升	束怀瑞 (720)
干旱胁迫下苹果叶片光抑制与活性氧代谢的关系	贾虎森	李德全 束怀瑞 (748)
不同基因型美国黑核桃对干旱胁迫的适应机制研究	姬谦龙	李德全 (769)
美国黑核桃实生苗生理生态过程对环境因子响应的数值模拟	张继祥	束怀瑞 魏钦平 (797)
肥城桃果实发育成熟软化生理机理的研究	薛炳辉	束怀瑞 (811)
黄前流域不同配置经济林防护林水源涵养功能与价值评估	张永涛	束怀瑞 (845)
外源甜菜碱对苹果抗旱性的影响及其生理机制	接玉玲	李德全 (909)
干旱胁迫下光呼吸在葡萄光破坏防御中的作用	管雪强	李德全 束怀瑞 翟 衡 (930)
1-MCP 对几种果实衰老的效应及调控机制研究	李富军	束怀瑞 翟 衡 (958)
栽培架式及负荷对酿酒葡萄和葡萄酒风味物资的影响	赵新节	束怀瑞 翟 衡 (987)
苹果树锌营养生理研究	王衍安	李德全 束怀瑞 (1019)

下篇 分子生物学技术在果树上的应用研究

利用细胞学特征进行果树倍性鉴定	李 云	束怀瑞 石荫坪 (1043)
苹果细菌人工染色体文库的构建和苹果矮化密植性状连锁的分子标记筛选	伏建民	束怀瑞 王 斌 (1058)
苹果柱型基因 (Co) DNA 分子标记的筛选与转换	王彩虹	束怀瑞 (1087)
苹果 APETALA2 同源基因的克隆及转化研究	周盛梅	束怀瑞 张宪省 (1117)
丛枝菌根 (AM) 真菌诱导植物抗/耐线虫病害机制的研究	李海燕	束怀瑞 刘润进 (1124)
杏自交不亲和和相关基因的克隆及表达分析	齐 洁	顾曼如 束怀瑞 (1162)
果树 GA 生物合成基因—贝壳杉烯氧化酶基因的克隆及表达模式的初步研究	石瑛景	束怀瑞 孙仲序 (1189)
甜樱桃 S-RNase 基因的克隆及 S 基因型鉴定	陈晓流	束怀瑞 陈学森 (1208)
桃 [<i>Prunus persica</i> (L.) Batsch] 果实非酸/酸性状的分子标记筛选及遗传连锁图的构建	吴 俊	束怀瑞 张开春 魏钦平 (1221)
樱桃自交不亲和性在遗传育种中的研究及应用	王鸿霞	束怀瑞 张开春 魏钦平 (1244)
cNHX1 基因的融合和功能研究	魏振林	束怀瑞 魏钦平 (1295)
枣种质资源的分子评价及无核性状的分子标记研究	彭建营	束怀瑞 王 斌 (1321)
水分胁迫下苹果 MAPK 基因的克隆、表达特性与信号转到作用	彭立新	李德全 (1344)
苹果醇酰基转移酶基因 MdAAT2 参与酯类香气合成调控机理的研究	李大鹏	李德全 (1371)
苹果多倍体育种体系建立及生物学特性研究	姜中武	束怀瑞 陈学森 (1406)

我国苹果根系研究的成就与应用

朱怀瑞 王丽琴

中国是世界苹果属植物最丰富的国家，作为果树栽培的 (M. asiatica Nakai) 和海棠果 (M. prunifolia Borkh.) 等。中叶以后，尽管栽培历史较短，但发展速度很快。特别是自 1949 年以来，苹果生产有了飞跃式的发展。1984—1994 年，年均增长苹果 150 万 t，从 1997 年开始，苹果生产进入调整期。随着苹果生产面积的扩大，苹果生产开始由数量扩展向质量效益型转变。

我国是世界苹果生产大国，占世界苹果总产量的 50% 以上。苹果生产面积和总产量分别占全世界苹果生产面积和总产量的 43.3%。

上篇 根系生物学及根际环境研究

果树栽培理论与实践

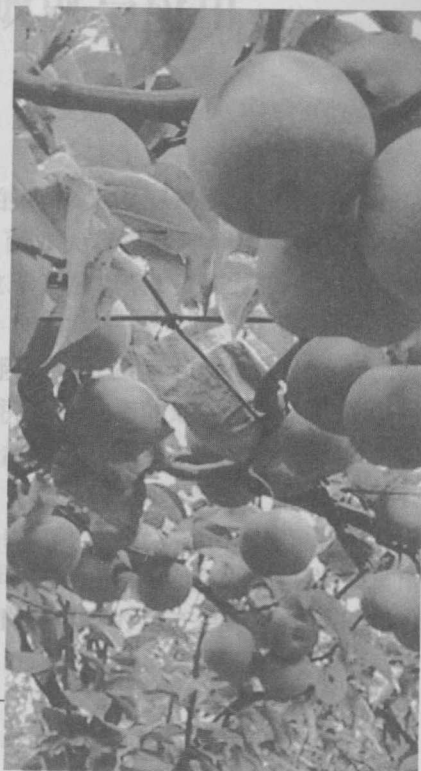


图1 2001年世界苹果产量

我国共有 25 个省（区、市）生产苹果，但面积和产量集中分布于渤海湾、西北黄土高原、黄河故道和西南冷凉高地四大产区。苹果主产区主要是丘陵和黄河冲积土平原。多年来果树发展遵循“上山下滩，不与粮棉争地”的原则，因此立地土壤条件较差，60% 的苹果园土壤有机质含量在 0.5% 以下，一半的果园甚至低于 0.3%，山地果园普遍存在土壤瘠薄、干旱、土层浅、土壤肥力低、树体弱等问题。黄河故道苹果园土壤则存在砂、砾或砂砾交替现象，夏季干旱少雨，土壤肥力低，秋梢旺长，早期落叶，严重影响苹果产量和品质。

根系是植物的重要器官，行使固定、输导、贮藏、吸收、合成及分泌等功能。根系通过吸收土壤中的水分、矿质营养和生长活性物质，为地上部提供养分。地上部通过光合作用制造有机物，通过韧皮部运输到根系，为根系提供能量。根系与地上部相互依存，共同维持植物的正常生长。在果树管理中，应重视根系的管理，如修剪、施肥、中耕等，以提高根系的吸收能力，促进果树的健壮生长。

我国苹果根系研究的成就与应用

束怀瑞 王丽琴

中国是世界苹果属植物最丰富的国家,作为果树栽培的有苹果 (*Malus domestica* Mill)、沙果 (*M. asiatica* Nakai) 和海棠果 (*M. prunifolia* Borkh) 等。西方大苹果品种的引入主要是在 19 世纪中叶以后,尽管栽培历史较短,但发展速度很快,特别是改革开放以后。1952 年,我国的苹果产量只有 11.8 万 t,2001 年达到 2 001.5 万 t。1984—1994 年,年均增产苹果 80 万 t,1994—2000 年,年均增长苹果 150 万 t。从 1997 年开始,苹果生产进入调整阶段,非适宜和管理技术落后、经济效益低下地区的苹果栽培面积大幅度减少,苹果优质生态区及经济效益较高的地区苹果面积稳定发展,苹果生产开始由数量扩展型向质量效益型转变,栽培面积渐趋合理。

我国是世界第一苹果生产大国,统计资料显示(图 1),2001 年我国苹果总产量为 2 001.5 万 t,占世界苹果总产的 38%,栽培面积 206.629 万 hm^2 ,占世界的 40%,近 10 年中国苹果的增长对世界的贡献率高达 84%,在国际市场上占有举足轻重的地位。苹果也是我国的重要水果之一,其面积和产量分别占全国水果总面积和总产量的 1/4 和 1/3。2000 年我国苹果的年产值约为 346 亿元,占到全国水果总产值的 43.3%。

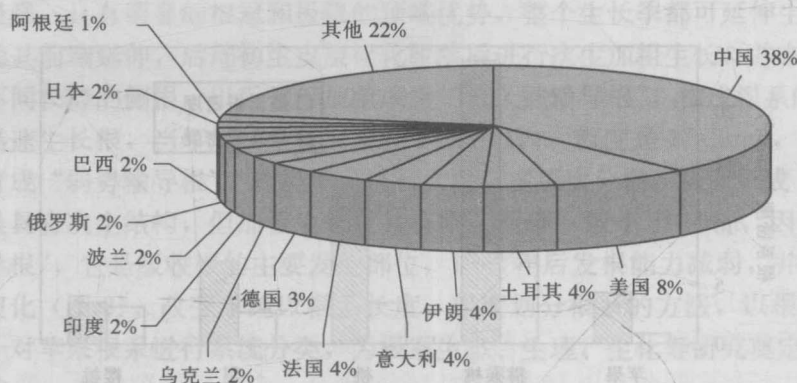


图 1 2001 年世界苹果产量

我国共有 25 个省(区、市)生产苹果,但面积和产量集中分布于渤海湾、西北黄土高原、黄河故道和西南冷凉高地四大产区。苹果主栽区主要是丘陵和黄河冲积土平原。多年来果树发展也一直遵循“上山下滩,不与粮棉争地”的原则,因此立地土壤条件较差,90%的苹果园土壤有机质含量低于 1%,约半数的果园甚至低于 0.5%,山丘地果园普遍存在土壤瘠薄、干旱、土层浅、土壤保水保肥力差、树体衰弱等问题,黄河故道苹果园土壤则存在沙、黏或沙黏交替现象,雨季后期积涝、土壤脱肥、秋梢旺长、早期落叶,严重影响苹果产量和品质。

根系是植物的重要器官,行使固定、输导、贮藏、吸收、合成及分泌等功能,植物地上部分生长依赖于来自根系的水分、矿质营养和生长活性物质,大约 50% 的地上部光合产物运往根系,地上部技术措施的有效性如整形修剪、养叶保叶、花果管理等都要建立在根系良好,树体健壮的基础上,任

何影响根系生长的环境因子和栽培措施都会影响整个植株的生长发育，丰产优质必须与养根壮树为前提。即使在土壤性状优良、肥水供应充足的条件下，根系状况仍是肥水起作用的前提。然而，因为根系研究方法和工作难度的限制，根系的研究多年来进展缓慢，与地上部分的研究相比，无论在深度和广度上都十分落后。而且极少农业技术措施是直接以根系作为主要对象的。加强根系生物学习性的研究，并在此基础上制订合理的栽培技术措施，为根系创造良好的土壤营养空间，对苹果丰产优质生产是十分重要和必需的。

对苹果根系进行失水处理，15min 后蛋白激酶和磷酸酶活性开始升高，然后 ABA 含量迅速增加。水分亏缺作为原初信号被根系感知并在细胞内引起 ABA 大量合成，ABA 作为胞间信使由根系运抵叶片，叶片保卫细胞识别脱落酸，经胞内信号转导引起气孔关闭。已证明 ABA 亦是盐逆境、机械逆境（如根系限制）的信号。因此根系不仅可以吸收合成，还可感知环境传导信号来调节地上部的生长发育（杨洪强，2000）。

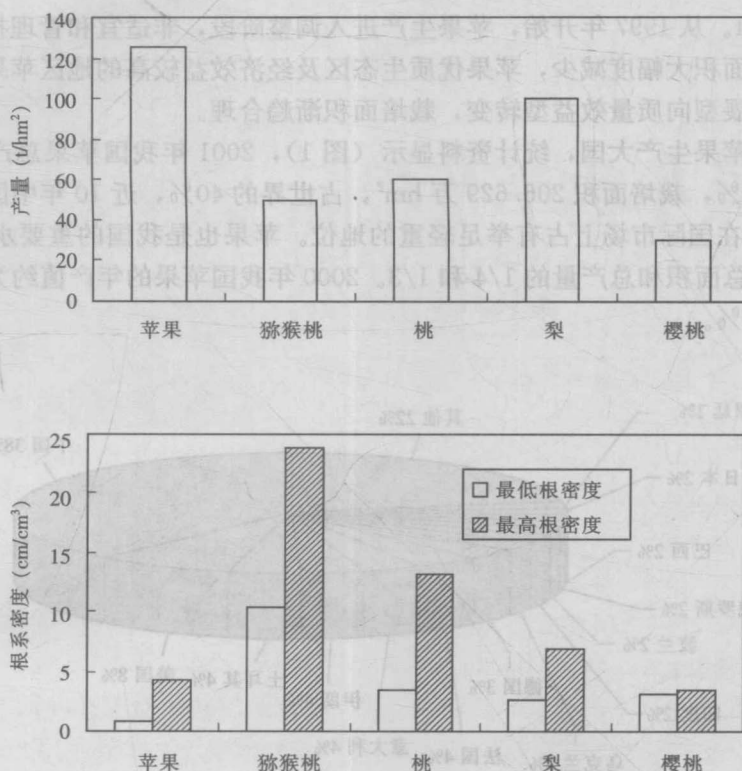


图 2 几种常见果树的产量和根系密度

果树的多年生生长特性及经常负载大量果实的事实，决定了其根系特性和所需营养条件非草本植物和森林树种所比拟。许多研究者认为，根系总长度是影响养分吸收的主要因素，特别是对于难以移动的元素如磷、铁、锌等，所以根系密度（单位土体中的根系长度， cm/cm^3 ）是衡量根系吸收功能的重要指标之一。果树根系密度的分布范围是 0.8~23.8，大大低于禾本科植物（100~4 000）或草本植物（52~310）。然而几种常见果树中，苹果的根系密度又是最低的，仅为 0.8~4.3，但单位土壤面积的苹果产量则较高（图 2）。一株一年生苹果可以拥有 1 700 万条根毛，总长达 3km，但一株黑麦可以有 150 亿条根毛，总长达 600km，而且苹果根毛大多数比较短，实生苗根毛长度约 $328\mu\text{m}$ ，而 M_2 砧根毛则只有 $61\mu\text{m}$ ，因此，即使考虑到根毛的存在，苹果的低根密度仍是不可更改的。所以，多年生、低根密度、高负荷量是苹果的特征，苹果根系的生物学习性应是十分特别的，其研究在苹果

栽培中具有重要的现实意义。

一、苹果根系的类型、演化与特性、功能

与须根系植物不同,苹果的直根系由具次生结构的黄褐色木质化根与具初生结构的白色新根组成。次生根主要行使固定、贮藏和输导水分养分的功能,而初生新根依附于各类根上发生,是矿质营养吸收和活性物质合成的主要器官,次生根由初生根演化而来,但不同形态和结构的初生根其寿命、演化方向和功能各异。传统的苹果根系分类方法,主要从根粗度等形态特征着眼,而对根结构功能等特性体现不足。山东农大通过对苹果新根发生、形态及演变的连续观察,并结合解剖、生理生化特性的研究,将苹果初生根及其演化的相应次生根进行了划分(图3)。

1. 初生根的分类、演化及次生根类型

依据生长势的强弱和次生结构的有无将初生根分为生长根和吸收根两类。生长根长度在5mm以上,主要用于扩展根系分布范围和发生各级侧根,同时具有吸收合成能力,这类根可以发生次生结构,进行不同程度的加粗生长;吸收根长势较弱(直径0.3~0.5mm,长度<5mm),只具初生结构,一般条件下,15~20天皮层褐变,20~30天后自疏死亡,不具次生结构,但吸收根发生量大,根系的总长度和总表面积主要是由吸收根来决定,与生长根不同,其功能主要是吸收同化合成,与地上部短枝叶片的功能相对应。但与叶片萌发、展叶、成熟、衰老、脱落、年周期中进行一次生命循环不同,吸收根随着其死亡又不断发生更新,年周期中可以多次循环,虽其外观细短弱勢,但大量、多次吸收根的建造及呼吸要消耗大量的碳水化合物,虽然吸收根在植株总干重中所占份额可以忽略不计,但在生态碳循环中的作用是不可忽视的,运向根中的碳水化合物,大约30%用于了吸收根的建造与呼吸。

根据生长强度和次生生长的不同,又将生长根分为迅速生长根、缓慢生长根和吸收生长根三种。迅速生长根长势最强,具有明显的根冠和极强的顶端优势,整个生长季都可延伸生长,甚至可持续到下一个生长季,随其前端延伸,后部初生皮层栓化脱落后进行次生加粗生长,并在伸长区后部和次生结构根分生各种不同长势的侧根,以后逐年加粗成为“永久性输导根”,构成根系的骨架。“缓慢生长根”生长势弱于迅速生长根,当年加长生长一般在20cm以内,粗度是1~3mm,以后仍可进行有限的次生加粗,发育成“弱势输导根”,这类根可进行大量、多级次分根,从而形成“根组”。吸收生长根生长势最弱,虽具有次生结构,但加粗生长极其有限,粗度一般小于1mm,因而被称为“次生根轴”,“临时性输导根”,它是吸收根的主要发生部位,1~2年后发根能力减弱,并最终脱落死亡。苹果根系的分类及演化(图2)。改变单纯以根系长度、粗度划分根系的方法,以根系形态、演化、功能、特性为基础,对苹果根系进行系统分类,为根系生态、生理、生化等研究奠定了基础,是果树根系研究的一项突破。

2. 不同类型根系的解剖结构与生理生化特性

叶宝兴等(1996)研究了两类新根的解剖与超微结构,涉及导管直径、导管数量、导管总面积、细胞电子密度、细胞器等,结果表明,吸收根皮层代谢旺盛,而生长根中柱较活跃。

王丽琴等测定了不同类型根系还原力、碳氮物质、内源激素含量及相关酶类的活性。结果发现,生长根有较高含量的IAA和活跃的氮代谢,对于维持树势、提高植株活性、延缓衰老起作用,而吸收根则对缓和树势、花芽分化有利。杨洪强等在新根多胺的研究中也发现,吸收根内多胺含量多变及峰值最高的时期,与树体的花芽分化期吻合。水分胁迫的试验还证实干旱条件下生长根中脯氨酸、亚精胺和腐胺含量均迅速提高,而吸收根变化不大,脯氨酸和多胺均是渗透调节物质,且脯氨酸常被作为抗旱的指标,因此,生长根具有较强的逆境适应能力(杨洪强,1994)。与地上部枝类组成相似,生长根、吸收根两类新根的数量和组成比例将影响树势和植株的生长发育。基于这些研究结果,通过调节肥料种类与比例、灌溉方式、碳氮组成等方法,有效地调控了新根数量和类型组成,并被成功地

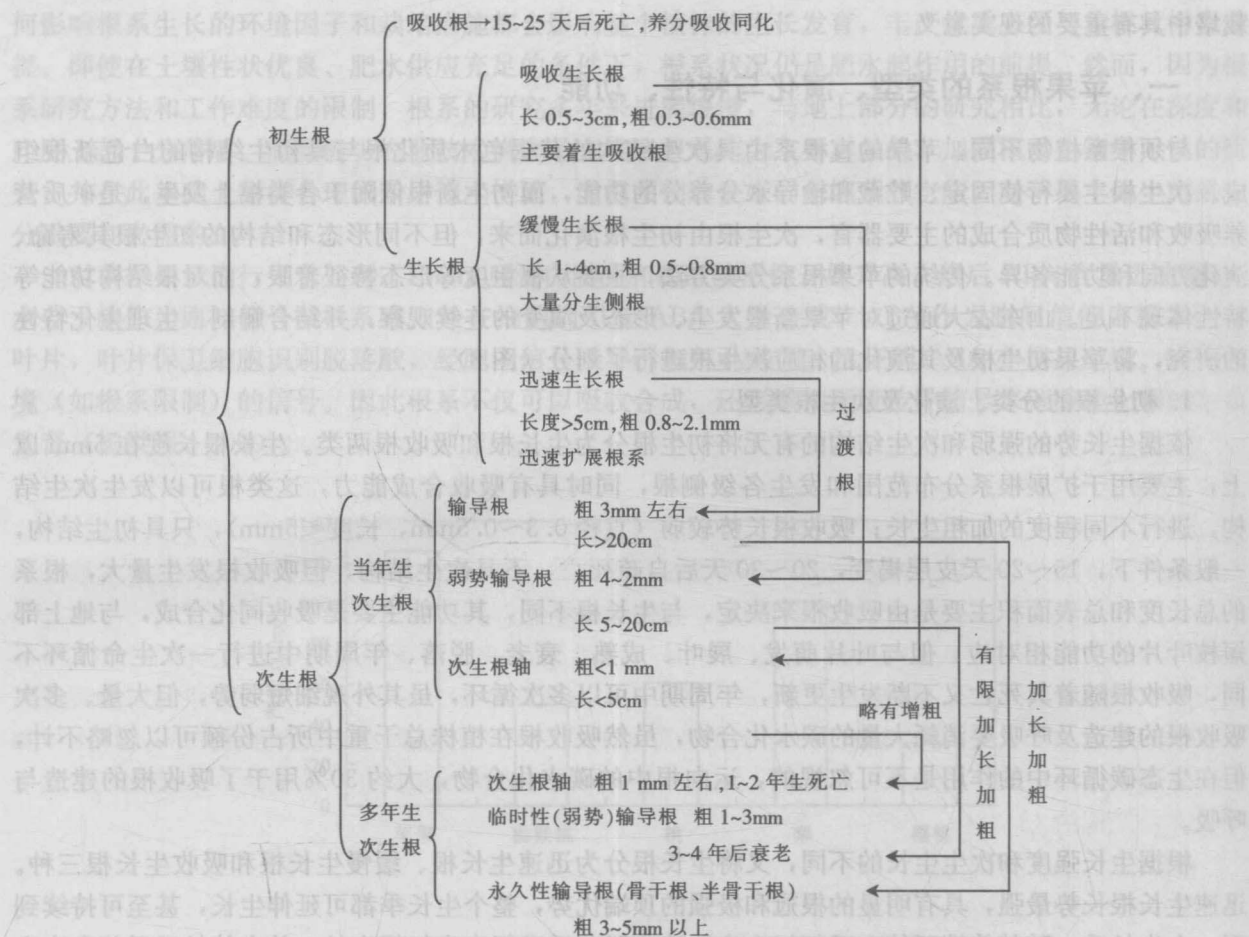


图 3 苹果根系的分类与演化

应用于百万亩苹果幼树的早期丰产(束怀瑞, 1996)。

二、新根发生与根系的诱导更新

1. 影响新根发生的内因

地上部的许多措施如修剪、摘叶、环割等均影响新根的发生与生长。将地上部枝条进行短截、缓放和去秋梢处理, 生长根和吸收根中 IAA 含量以短截最高, 去秋梢处理最低, 完全去除秋梢, 秋季新根的发生量显著降低, 特别是生长根, 且所发新根的根系活力仅为对照的 60%; 春季去除茎尖和幼叶, 新根数量显著下降, 生长根几乎没有发生; 秋梢、茎尖均是 IAA 合成源, 激素测定也发现, 去除茎尖秋梢后新根中的 IAA 浓度降低。摘除成熟叶或环剥处理, 吸收根数量和活力最早受到影响, 完全去除成熟叶后, 生长根、吸收根开始枯死脱落。因此, 碳水化合物和生长素是根系发生和生长所必需, 但碳素物质对吸收根的发生和活性影响较大, 而生长根的发生与延长对 IAA 的依赖性更强(唐芳, 1998)。

2. 根系的诱导更新

杨洪强(1998)应用 30~70 μ mol/mol 的 IBA、2.4-D 和 NAA 处理一年生湖北海棠幼苗后, 吸收根和生长根数量均增加, 但以 IBA 处理诱发的根类更接近自然状态, 而 2.4-D、NAA 则使生长根增多, 且 2.4-D 处理刺激了生长根的发生但抑制其延长生长。将 IBA 与 GA₃ 配合使用效果更好, 新根数量和鲜重均显著增加(唐芳, 1998)。PP₃₃₃ 处理则抑制生长根生长而显著增加了吸收根的数量



量。但外源生长调节剂处理必须在树体具备一定的碳素物质水平的基础上才起作用。以生长素为主的生根剂，有效地促进了扦插压条、苗木移栽时植株的生根。

根系修剪可以刺激剪口发生大量新根，但根剪的时期、方法和修剪量影响更新的效果。王丽琴等(1995)以盆栽5年生苹果衰弱树试材的试验表明，秋剪根显著增加了新生吸收根数量、吸收面积，叶片质量和壮短枝数量，可维持中庸树的树势，春剪根则使迅速生长根和中长梢数量显著增加，对树势有较强的更新复壮能力。短截根系，新根集中发生于剪口及附近根段，以剪去1/3发生量大而发生时间早；早春从基部疏除60%的粗根，不仅刺激疏剪口发生新根，还可促进相邻留下的粗根大量发生侧根，不仅在数量上而且在根系发生部位上均有利于更有效地吸收土壤养分。多年生果树内膛，根系常发生粗根密集、细侧根自疏死亡现象，采用放射沟隔年轮替施肥，不仅改善了内膛恶化的土壤状况，同时也利用了根系疏截作用而使根系更新。

3. 根系周年发生节奏与补偿生长

与树冠不同，根系没有自然休眠。苹果根开始生长与否依赖于土壤温度，苹果根一般在4~5℃开始生长、20~25℃为最适温度。自20世纪60年代始，我国果树工作者即开始观察苹果新根的周年发生节奏，但因试材和环境条件的不同，结果差异很大，单峰、双峰、三峰曲线均有报道(曲泽州，1983；沈隽，1963)。王丽琴等(1997)以自然条件下盆栽幼树和大田不同类型植株为试材，研究了幼树、丰稳产树、大年树、小年树、旺长树和衰弱树的新根周年发生动态。结果表明，1~2年生幼树萌芽后新根发生总量持续增加，呈单峰曲线。在同样的环境条件下，大田植株的新根发生动态因植株类型而异，双峰和三峰曲线皆存。春季不同类型树体发根差异最大，小年树、弱树发根晚、发生量少，但在萌芽后缓慢上升，不随春梢的迅速生长而降低，可持续到7月份，因而呈双峰曲线，大年树、旺长树在春梢旺长前达到高峰，之后下降形成低谷，丰稳产树新根量随春梢旺长亦有所下降，但仍能维持较高水平，春季新根的发生与根中贮藏的淀粉量成正相关。春梢停长后，各类树体发根均达高峰，此高峰发根量最大，持续时间最长，但在7—8月随秋梢生长、高温期而结束，但不同类型植株高峰大小各异，以弱树最低，丰稳树、小年树较高，旺长树高峰偏晚但时间长，可持续到秋梢生长期。秋梢停长后出现秋季高峰，但大年超负荷树秋季高峰消失，并影响次年春季(小年树)新根的发生。总之，弱树新根特别是生长根发生量始终最小，丰稳产树发生量高而稳定，旺长树受新梢生长、大小年树受果实发育影响显著。

因此，根系生长的周期性主要依赖于枝梢生长和果实的负荷量。但新梢生长并非简单地抑制新根发生，从而出现根梢交替生长现象，同时新梢的旺长也要以一定新根量作基础。根梢生长既互相促进，又相互矛盾，新梢生长与根系竞争养分，过度的新梢旺长将降低新根的发生，但根系特别是生长根的发生又需要幼叶茎尖产生的IAA刺激，超负荷、早期落叶、秋梢与新根的关系亦如此，超负荷不仅降低了下运的光合产物，也因有限的秋梢生长而减少了IAA的向基运输。超负荷、早期落叶不仅影响秋根的生长，还使翌年春季新根发生量少而晚，但夏季生长根发生量大而且早，呈现补偿效应。

针对根系的年周期发生习性，束怀瑞提出了“以秋施为主提高贮藏营养，春季因树区别对待，夏季不断线”的施肥原则，平衡了营养生长和生殖生长，克服了大小年现象，实现了苹果的早产丰产和连年稳产。

三、根系寿命与根系效益

1. 根系寿命

如前所述，苹果吸收根一年中有多次生命循环，所以新根的寿命是衡量物质循环和根系效能的一个重要指标。传统的方法是采用根箱根窖玻璃窗口肉眼观察，耗时费工，所获信息有限且难以追踪。近年来，计算机技术的发展使根系研究者获益匪浅。采用根镜录像分析法(Minirhizotron)，将刻录



窗口的透明管埋于地下根区,用微型探头、摄像机、显示器将窗口画面摄录下来,每周、隔周或每月录制一次,将录像带在计算机上放映,并数字化和存贮有根系出现的窗口,应用特制软件分析根直径、长度,并追踪较大群体新根的衰老、死亡生命过程,以50%新根死亡的天数来表示根系的寿命(Media root lifespan)。Eissenstat等(1998)追踪春根停长后,6月份发生的一组新根,其半数根死亡的天数为34天,幸存根多为不同生长势、直径大于0.3mm的生长根,直径在0.5~1mm的新根可以活过冬季;但高温干旱处理显著缩短了苹果根系的寿命。将土壤温度提高5~10℃,柑橘根系的呼吸速率在短期内迅速提高,但几个小时到一天后,趋向与对照基本无差异,干旱处理减缓了根系呼吸,高温干旱互作使柑橘根系的代谢减缓,但并不影响其根系的寿命。与柑橘不同,土壤加温可显著提高苹果根系的呼吸强度,高温干旱、根系效益低下时新根自疏死亡,这可能是苹果根系节约能量、保持高效、以低根密度承载高负荷量的原因之一。

2. 根系效益 (Root Efficiency)

通常我们总是以根系的干重、新根总量辅以分布、密度来衡量根系,较少考虑根系寿命,基本上完全忽略以吸收/消耗表示的根系效益,新根总量、根系密度、根系寿命并非越高越好,维持大量低效或无效的根系是得不偿失的。

根系究竟消耗多少碳水化合物?简便的方法是解析植株称取干重,一株6年生的富士/M₉,大约30%的干物质运往果实,而细根干重只占2%~3%,苹果根系的半数死亡期以4~6周来估计,则每年至少8%~12%的干物质被用于直径小于1mm细根的建造。根系呼吸也要消耗大量的碳水化合物,但至今为止,甚少研究涉及根系生命周期和呼吸变化。现在应用氧电极法、CO₂测定仪配合开放式气路系统可以分别测定离体和整株根系的呼吸强度。新根发生后1周内,呼吸强度急剧升高,其后开始下降,建造1克干重的新根大约需要42.3mmol的CO₂,新根到第15天时,呼吸消耗已大约等同于建造消耗,维持生命的呼吸要消耗大量碳水化合物。因此吸收/消耗模型显示,逆境土壤中的根系或丧失营养吸收能力的根系应被建造高吸收能力的根系所取代而非维持,每日或生命周期中根系的效益应是衡量根系的重要指示,尽管此方面的研究尚少,但已有一些结果显示局部施氮、局部灌水提高了富氮区和湿润区根系的效益(Eissenstat etc, 2002)。根系研究者已着手建立根系效益与根量、根系密度和根系寿命的数学模型,寻求达到最高根系效益的根量、密度和寿命的最佳值,并进行计算机图像模拟。

四、苹果根系分布、密度及异质土壤条件下的生态适应性

1. 苹果根系分布与根型

土壤的水肥气热因素对根系发生、生长、分布与密度均有影响。根系在果园土壤中因介质与环境的多样性,而表现出不同的生态表现型。黏土地根系分布型,并常呈“线性”分布,分根少,密度小,吸收根量小,在粗度1mm的细根上,其吸收根密度仅为2.4条/cm,但在延伸过程中,如遇到透气性好的区域,分根就会大量发生;肥水条件较好的根系分布深远,分根多,吸收根量大,每厘米细根上吸收根可达39条,常呈“匀性”分布;透气性好但贫瘠、干旱的沙地、粗骨土果园,根系分布广、密度小,吸收根细短干枯、功能差,根系的分布呈“疏远型”;山地、冲积平原土果园,砾石层,黏板层常限制根系向下扩展,因而根系常集中分布于表层,而呈“层性”分布。黏土地育出的苗木移栽到沙土地中生长良好,反之从沙土地移到黏土地,则细根大量死亡,缓苗期长。所以育苗基质或苗圃地应有一定的黏粒组成,肥水条件对根系的形状也有影响,缺氮植株生长根量减少,分根量大,而富氮缺磷、钾处理的根系生长根多,抑制侧根的发生。不论土壤、树势、树龄、品种,粗度小于1mm以下的细根均集中分布于40cm以上的土层,在土层较薄的山丘地、透气性差的黏土地集中分布层次更浅。换言之,不管根系分布的绝对深度有多深,大部分根系80%都接近土壤表层,然而清耕休闲制管理的果园,每年多次破坏0~20cm表层根系。