

王贵平,王金政. 苹果抗逆性研究进展与鉴定方法[J]. 江苏农业科学,2013,41(7):151-153.

苹果抗逆性研究进展与鉴定方法

王贵平, 王金政

(山东省果树研究所, 山东泰安 271000)

摘要:阐述和讨论了苹果在各种逆境胁迫下形态、生理、生化和分子水平等方面的变化,从抗旱、抗涝、抗盐、抗寒、抗热等方面论述了苹果抗逆性研究进展情况和抗逆鉴定方法,并对苹果抗逆方面的研究前景作出展望。

关键词:苹果;逆境胁迫;抗逆性;研究进展;鉴定方法

中图分类号: S661.103.4 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2013)07-0151-03

随着全球气候的变化,干旱、盐、温度等逆境胁迫对果树生产的影响越来越大,对果树抗逆性的研究迫在眉睫。苹果大多栽培在丘陵和山地,在其生长发育进程中易受环境胁迫的伤害。研究苹果的抗逆性,了解苹果对逆境的生理反应,对采取有效的措施与自然灾害作斗争具有重要的理论和实践意义。本文综述了苹果在各种逆境下的研究进展情况及抗逆鉴定方法,并对苹果抗逆性的研究前景进行了展望。

1 抗旱性

干旱导致植物光合作用减弱是作物减产的一个重要原因。干旱明显降低了植株的净光合速率,使叶绿体超微结构损坏,叶绿素降解、含量降低,还可降低光合酶 RuBP 羧化酶和碳酸酐酶等的活性。严重干旱胁迫还改变净光合速率的日变化曲线,苹果净光合速率的日变化曲线由直角双曲线变为二次抛物线,光合速率最大值的出现时间也发生改变^[1]。关于水分胁迫影响光合作用的原因,可能是活性氧代谢失调而诱发的非气孔因素。刘艳等认为,苹果叶绿体内 1,6-二磷酸果糖磷酸酯酶活性的显著下降是净光合速率下降的原因之一^[2]。干旱胁迫下,叶绿素含量下降,叶绿体结构被破坏,导致光合作用下降,并使树木长枝中部成熟叶片的叶绿素含量下降,可以看作是干旱胁迫发展中由功能性影响到器官性伤害的一个中间过程^[3]。干旱胁迫也会引起分子水平的变化。

收稿日期:2012-12-26

基金项目:山东省自然科学基金(编号:ZR2011CM034);国家现代农业产业技术体系建设专项(编号:CARS-28)。

作者简介:王贵平(1980—),女,山东菏泽人,博士,助理研究员,主要从事水果育种与栽培生理研究。Tel: (0538) 8266526; E-mail: guigui-0530@163.com。

通信作者:王金政,研究员,主要从事水果育种栽培和设施果树研究。

Tel: (0538) 8298263; E-mail: wjz992001@yahoo.com.cn。

[5]戴文圣,王白坡,钱银才,等. 拉枝对不同品种幼龄梨树生长结果的影响[J]. 浙江林学院学报,1996,13(2):123-129.

[6]胡瑶,宋明,魏萍. 多效唑、矮壮素和比久在园艺作物上的应用[J]. 南方农业,2007,1(6):65-67.

[7]黄卫东. PP₃₃₃——一种新的植物生长延缓剂[J]. 园艺学报,1988,15(1):27-32.

[8]陈大明,沈德绪,李载龙. 多效唑对桃实生苗开花的促进作用

干旱胁迫下,平邑甜茶和新疆野苹果幼苗叶片的 DNA 和 RNA 含量下降,DNase(DNA 酶)和 RNase(RNA 酶)活性上升;其中 DNA 含量下降的幅度小于 RNA,DNase 活性上升的幅度小于 RNase;抗旱性较强的新疆野苹果改变的幅度低于抗旱性较弱的平邑甜茶^[4]。

苹果的抗旱性是一个较为复杂的综合性状。马双燕等对苹果抗旱性进行研究,发现水分胁迫下,甜菜碱积累和脯氨酸含量等生理指标呈有规律的变化,且品种抗旱性强的甜菜碱含量高于抗旱性弱的品种^[5]。不同品种的光合和蒸腾性能指标对水分胁迫的响应不同,抗旱性弱的品种在胁迫条件下的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度均较低,且下降的幅度大;抗旱性强的品种在中度胁迫条件下水分利用率高,且升高的幅度大^[6-7]。

苹果大多栽培在缺乏灌溉条件和水分局流失的山地丘陵,果园旱害时有发生,鉴定抗旱性强的品种尤为重要。干旱条件下,苹果抗旱系数与叶片相对含水量、离体 24 h 保水力、比叶重、叶片水势、光合速率呈正相关,与叶片水分饱和和亏呈负相关,应用模糊隶属法可对苹果抗旱性进行综合评价^[8],利用旱害指数和相对生长量也可对苹果进行抗寒性鉴定^[9]。植物的抗旱性是由多方面因素综合构成的,所以在具体鉴定评价时,要适当多选取几项指标,这样才能保证鉴定结果准确可靠。

2 抗淹涝

淹涝对苹果的伤害并非只是因为水分过多而引起的直接效应,其实质是水涝引起的次生胁迫^[10]。由于水涝限制了氧对根系的供应,从而影响一系列生理代谢活动。果树受涝害较轻时表现为叶片萎蔫、早期落叶、落果、细根死亡、大根腐烂,随水涝时期延长,进一步出现枝干木质部变色、叶片失绿、枝枯、植株萎蔫直到死亡。淹水胁迫下,苹果体内活性氧含量

[J]. 浙江农业学报,1995,7(1):20-23.

[9]张宪政,陈凤玉,王荣富. 植物生理学实验技术[M]. 沈阳:辽宁科学技术出版社,1994:66-69,144-148,150-151.

[10]吴鲜亮,何志爱,杨勇. 拉枝对苹果梨幼树生长发育的影响[J]. 内蒙古农业科技,2008(1):54-55,57.

[11]高术国,吴学仁,苏翠军,等. 生长延缓剂与赤霉素协调应用提高巨峰葡萄坐果及品质试验[J]. 葡萄栽培与酿酒,1993(3):3-5.

增加。杨宝铭等发现在淹水处理前期,寒富苹果树体保护性酶系都表现出上升趋势^[11]。白团辉等对苹果砧木水淹研究表明:淹水后叶片中活性氧自由基 O_2^- 的产生速率和 MDA 积累、电解质泄漏明显增加,随着淹水时间的延长,各砧木的湿害指数呈增加趋势,砧木品种不同,受害程度不同^[12]。

涝害主要是影响水分和各种营养元素的吸收及激素的代谢,同时水涝还产生有毒物质,也为病菌的侵入提供了机会。在水淹的情况下,不抗涝种类的新梢生长量受到限制,叶片受害程度高,根据叶片的受害级数可以判断树体耐涝与否^[13]。

3 抗盐性

有研究发现,盐胁迫对植株生长的影响,主要表现在对生长点的组织分化的抑制作用。已有研究表明,盐胁迫下苹果属植物最初是幼叶瘦长,绽叶速度慢,植株叶片数少;处理 15~20 d 后,新梢上部成熟叶片的叶缘锯齿尖最先出现焦枯的斑点;随盐胁迫程度加重,叶片盐害症状表现为水浸状萎蔫。生理生化指标测定结果表明:盐胁迫下,植物对某些矿质元素的选择性吸收受到限制,并造成体内的营养紊乱^[14]。盐胁迫下苹果叶片中的超氧化物歧化酶(SOD)活性、丙二醛(MDA)含量及蛋白质含量均呈先上升后下降的趋势;细胞质膜透性及叶片内的 Na^+ 、 Cl^- 和脯氨酸含量增加^[15]; K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 含量随 Na^+ 含量的增加而下降^[16];光合能力及叶绿素和类胡萝卜素的含量均呈下降趋势^[17-18]。

苹果的耐盐性主要取决于砧木,国内外对苹果砧木的耐盐性鉴定研究较多。杜中军等对 19 种苹果砧木进行了耐盐性测定,以 NaCl 3.0、3.5 mg/g 两种盐浓度下的相对生长量(RG)和盐害指数可以确定苹果砧木耐盐力高低^[19]。孙建设等将苹果试管苗受害级别分为 4 个级别:0 级,生长正常;1 级,少量叶片边缘褐化或胴部有褐化斑点;2 级,50% 左右叶片及少量茎褐化,叶片褐化面积约占总面积的 1/2;3 级,80% 以上叶片褐化或畸形,50% 以上茎褐化;4 级,完全死亡^[20]。一些研究认为,植株体内 Cl^- 含量也可作为果树耐盐性指标^[20],日本京都大学用不同浓度 NaCl 溶液浇灌苹果砧木试验中,将某一浓度 NaCl 浇灌后一定时期内叶片中 Na^+ 、 Cl^- 含量作为指标,鉴定了 9 种砧木的耐盐性。盐胁迫下苹果砧木光合能力的差异、叶片中叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量的对比(处理/对照)以及抗氧化能力的高低也可以反映砧木间耐盐能力的高低^[14,17]。然而人工设置的逆境条件与自然环境不可能完全一致,所以对鉴定过的资源,仍然需要在生产中观察其表现,这样才能得出准确可靠的结论。

4 抗寒性

在我国,不论是南方果树还是北方果树,常遭受不同程度的低温灾害,如 2001—2003 年早春华北地区均发生严重的低温冻害,给果树生产带来严重的经济损失。

低温冻害严重影响植物细胞和组织形态,黄义江等对不同抗寒性的苹果枝条进行对比观察,发现低温使枝条皮层细胞出现质壁分离和胞间连丝中断,抗寒品种出现较早且快;同时还指出抗寒性强的苹果品种表现为生长较早,进入休眠也较早,且休眠较深^[21]。宋洪伟等对苹果枝条进行解剖发现,当年生枝条各组织部位对低温的抵抗力不同,髓及髓射线

最先发生冻害,之后依次为原生质、木质部、后生木质部、皮层、形成层^[22]。

生物膜是植物细胞及细胞器与周围环境间的一个界面结构,低温条件下会引起果树细胞理化特性发生变化。低温胁迫下,叶绿体最先受到伤害,表现为类囊体膜膨胀变形、淀粉粒缩小、减少,叶绿体膜形成小泡。持续低温胁迫会造成类囊体膜瓦解和基质中的脂质小滴积累,最终导致叶绿体膜破裂和叶绿体瓦解。4℃ 低温处理时,寒富苹果叶片净光合速率(P_n)明显下降,叶绿素荧光参数 F_v/F_m 明显降低^[23]。

研究发现,许多生化指标的变化与果树的抗寒性有直接关系,在苹果上有蛋白质、核酸、淀粉、花青苷含量变化与抗寒性关系的报道。早在 1967 年 Seng 用金冠苹果证实,在抗寒锻炼中蛋白质含量增加,且抗寒性强的品种可溶性蛋白质含量高,同时表明低温下有新的抗冻蛋白质合成^[24]。低温下 DNA 不随低温锻炼而变化,RNA 含量的增加水平与抗寒性有关,Li 和 Seise(1969)等测定一年生苹果枝条表明,在抗寒力迅速增加的前 1 周,RNA 含量开始增加,2 周时 RNA 增加 41%。在抗寒锻炼中 RNA 的增加可能提供了酶、蛋白质合成场所,促进物质的能量代谢,新形成的酶对细胞成分合成是必须的,因而可认为 RNA 增加能增强抗寒性。ATP 酶、过氧化物酶、过氧化氢酶(CAT)、超氧化物歧化酶(SOD)和谷胱甘肽还原酶等各种酶或同工酶的量变与果树抗寒性均有一定关系^[25]。在苹果上发现低温锻炼可导致 ATP 酶活力的变化。同工酶在抗寒锻炼中表现不同的形态,吴经柔等对苹果过氧化物同工酶进行测定表明,抗寒性强的品种有 2 条明显酶带即 RS 区的 A1 和 A3 带,不抗寒的品种只有 1 条酶带即 Rm 区的 A6 带^[26]。

确定适宜的抗寒性鉴定指标从而对苹果的抗寒性作正确评价,对指导苹果区域化栽培具有重要意义。目前抗寒性鉴定研究大多采用测试生物膜在低温环境下的伤害情况。抗寒性强的品种细胞膜透性增大程度轻,透性变化可逆转并易恢复正常;抗寒性差的品种与之相反。因此,测量电解质外渗量变化可以比较植物的抗寒性^[26-27]。除用生理指标鉴定抗寒性之外,形态观察和生产调查也是很重要的,它具有直接方便的特点,可以直接反映出果树对某一地区的适应情况。Embree 将苹果砧木低温处理后,再栽植在正常环境条件下进行恢复生产,然后观侧根与木质部的恢复生长情况,恢复生长好的,抗寒力就强,反之,则弱^[28]。

5 抗热性

苹果属植物性喜凉爽,耐热性较差。苹果花芽分化期,平均温度高于 28℃,花芽分化受抑制。苹果花期遇到异常的高温干燥气候,柱头很快干枯,影响花粉发芽,严重影响坐果率。在 8—9 月,日最高温度超过 35℃ 或日平均温度超过 30℃ 的天数持续 5 d 以上,可使已充分着色的果实严重褪色。果实在成熟期遇到高温,不利于有机物质的生产,从而使果形变小,果实成熟期不一致,果肉发绵,香味减少,可溶性固形物相应减少,维生素 C 含量也低,不耐贮藏。叶片和树皮由于强光暴晒,易造成叶片、果实及枝干灼伤。

高温可导致膜蛋白变性降解、合成和装配受阻、组分发生变化及膜蛋白与膜类脂发生物理性分离,从而导致膜蛋白

构象和膜结构的改变。高温胁迫下,苹果盆栽苗和组培苗膜脂过氧化程度加剧^[29]。

有效叶面积的高低,是植株生长状况的重要指标。高温对组织的直接伤害和造成的大气干燥,使叶片枯萎、卷曲甚至脱落而降低了植株的有效叶面积。所以,在高温下能保持较高叶面积的,是耐热种类^[30]。细胞膜的热稳定性能够客观地反映植物的耐热能力。在高温胁迫下,苹果细胞膜相对透性持续增大,导致电解质大量外渗^[27],测量电解质外渗量变化可以比较苹果的耐热性。在高温胁迫下,植物体内会产生活性氧,活性氧被认为是启动植物体内抗氧化系统的重要物质,而 SOD、CAT、POD 及 APX 等酶促防御系统具有清除活性氧的能力,是植物抗热的生理基础之一^[31],因而测定高温胁迫下苹果 SOD、CAT、POD 及 APX 等抗氧化酶活性,也可以比较苹果的耐热性^[27]。

6 前景与展望

综上所述,苹果抗逆性研究已取得了一定进展,尽管许多研究者从各方面做了大量工作,对苹果抗逆机理及其指标进行了有益的探索,但迄今有关苹果逆境生理研究还远不如其他一年生作物深入,特别是在通过认识苹果的抗逆机理、改变其遗传基础、提高抗逆性方面,仍处于探索阶段。从改良苹果的抗性出发,在分子水平上阐明其抗性的物质基础及其生理功能,从而通过基因工程手段进行抗性基因重组,以创造抗逆新类型,并用这种基因的表达形式确定抗逆指标是当前研究的一个热点。

近年来,随着分子学科的渗入,科学家们开始运用现代遗传工程技术来研究抗逆的遗传背景,希望通过找出控制抗逆性状的基因,来进一步阐明抗性机理,达到人为修饰、建立调节植物抗逆性状的目的。苹果愈伤组织再生困难,一直是阻碍生物技术在水果上广泛应用的主要因素。在解决再生困难的基础上,大力开展耐逆基因的定位、克隆以及基因转化,将会为提高苹果耐逆性的研究开辟广阔的前景。

参考文献:

- [1] 王克勤,王斌瑞. 土壤水分对金矮生苹果光合速率的影响[J]. 生态学报,2002,22(2):206-214.
- [2] 刘 艳,王丽雪,王有年. 干旱胁迫对苹果叶片叶绿体 1,6-二磷酸果糖磷酸酯酶活性的影响[J]. 内蒙古农业大学学报:自然科学版,2002,23(4):42-45.
- [3] 罗华建,刘星辉. 干旱胁迫对枇杷光合特性的影响[J]. 果树科学,1999,16(2):126-130.
- [4] 曹 慧,韩振海,许雪峰. 抗旱性不同的苹果属植物水分胁迫下核酸代谢及自由基变化[J]. 园艺学报,2002,29(6):505-509.
- [5] 马双艳,姜远茂,彭福田,等. 干旱胁迫对苹果叶片中甜菜碱和丙二醛及脯氨酸含量的影响[J]. 落叶果树,2003(5):1-4.
- [6] 康国栋,程存刚,李 敏,等. 水分胁迫对苹果不同品种光合特性的影响[J]. 吉林农业大学学报,2008,30(1):31-35.
- [7] 张 栋. 干旱胁迫对苹果光合作用和叶绿素荧光的影响及叶片衰老特性研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2011:15.

- [8] 张沛生,李耀维,韩学孟,等. 模糊隶属法在苹果抗旱性综合评价中的应用[J]. 山西农业科学,1993,21(3):71-74.
- [9] 叶乃好,翟 衡,杜中军,等. 水分胁迫条件下 10 种苹果砧木抗旱性评价[J]. 果树学报,2004,21(5):395-398.
- [10] Levitt J. Responses of plants to environmental stresses. Volume II. Water, radiation, salt, and other stresses[M]. New York: Academic Press, 1980:213-228.
- [11] 杨宝铭,吕德国,秦嗣军,等. 持续淹水处理对寒富苹果抗逆性酶及光合作用影响初探[J]. 北方园艺,2007(8):32-34.
- [12] 白团辉,马锋旺,李翠英,等. 苹果砧木幼苗对根际低氧胁迫的生理响应及耐性分析[J]. 中国农业科学,2008,41(12):4140-4148.
- [13] 成明昊,李晓林,张云贵. 苹果属植物的耐旱性与耐热性[J]. 四川果树,1997(2):1-3.
- [14] 尹 蓉. 苹果属植物幼苗对盐胁迫的耐性评价及生理响应[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2010:1,24-25.
- [15] 张 兰. 苹果砧木组培苗诱变耐盐筛选技术研究[D]. 保定:河北农业大学,2002:23-26.
- [16] 王慧英. 水培条件下苹果砧木耐盐性指标筛选及鉴定培养体系研究[D]. 保定:河北农业大学,2002:20-23.
- [17] 杜中军,翟 衡,潘志勇,等. 盐胁迫下苹果砧木光合能力及光合色素的变化[J]. 果树学报,2001,18(4):200-203.
- [18] 李 超. 盐胁迫下不同抗盐苹果砧木响应的生理差异及褪黑素的缓解效应[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2012:23-24.
- [19] 杜中军,翟 衡,王志刚,等. 苹果砧木耐盐性田间鉴定[J]. 中国果树,2001(2):1-4.
- [20] 孙建设,王海英,刘冬云. 利用苹果砧木组培苗进行耐盐筛选和诱变技术研究[J]. 中国农学通报,2000,16(2):25-27.
- [21] 黄义江,王宗清. 苹果属果树抗寒性的细胞学鉴定[J]. 园艺学报,1982,9(3):23-30.
- [22] 宋洪伟,林凤起. 苹果种质资源抗寒性鉴定评价[J]. 吉林农业科学,1998(3):86-89.
- [23] 王 贺,刘国成,吕德国,等. 低温对寒富苹果及其亲本叶绿素荧光特性的影响[J]. 华北农学报,2008,23(2):38-40.
- [24] 孟庆瑞,杨建民,樊英利. 果树抗寒机制研究进展[J]. 河北农业大学学报,2002(25):89-91.
- [25] 杨凤军,李宝江,高玉刚. 果树抗寒性的研究进展[J]. 黑龙江八一农垦大学学报,2003,15(4):23-29.
- [26] 吴经柔,张之菱. 应用过氧化物酶同工酶谱测定苹果的抗寒性[J]. 果树科学,1990,7(1):41-44.
- [27] 沙广利,黄 粤,李 凌. 苹果新矮砧抗寒性电导法测定[J]. 中国农学通报,2000,16(1):51-52.
- [28] Embree C. Apple rootstock cold hardiness evaluation[J]. Compact Fruit Tree,1988,21:99-105.
- [29] 庞 勇. 高温胁迫对苹果生理效应及耐热性诱导的研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2004:17.
- [30] 杨静慧,杨焕婷. 苹果砧木耐热性研究[J]. 西南农业大学学报,1996,18(3):217-220.
- [31] 陈少裕. 膜脂过氧化与植物逆境胁迫[J]. 植物学通报,1989,6(4):211-217.