

doi:10.16779/j.cnki.1003-5508.2017.06.005

核桃耐涝研究进展及展望

范龙惠^{1,2}, 李丕军², 刘 华¹, 邢文曦², 郑崇文²

(1. 安徽农业大学, 安徽 合肥 230036; 2. 四川省林业科学研究院, 四川 成都 610081)

摘要:涝害严重影响了植物的正常生长发育, 对经济林树种核桃的产量造成巨大的损失。了解林木在涝害胁迫下的生理变化以及对胁迫的反应机制非常重要。本文系统综述了国内外对林木以及核桃在水分胁迫下形态结构及生理指标的变化的研究, 探究其抗涝性机理, 并展望了其生产应用前景。

关键词:核桃; 涝害; 水分胁迫

中图分类号: S792.13 文献标识码: A 文章编号: 1003-5508(2017)06-0017-03

Research Progress and Prospect of Walnut Waterlogging

FAN Long-hui^{1,2} LI Pi-jun² LIU Hua¹ XING Wen-xi² ZHENG Chong-wen²

(1. Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China; 2. Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, China)

Abstract: Waterlogging could seriously affect the normal growth and development of plants, which had caused great loss to the production of walnut. It was very important to understand the physiological changes of trees under the stress of water and the mechanism of stress response. The researches were summarized on changes of morphological structure and physiological indexes of walnut trees and under water stress at home and abroad, to explore the mechanism of resistance. And its future application was prospected.

Key words: Walnut, Waterlogging, Water stress

核桃是世界范围内分布广泛、资源丰富的古老干果类树种之一。核桃, 又称胡桃, 为胡桃科核桃属落叶乔木。在众多经济树种中, 核桃以其用途广泛、核仁营养丰富而著称于世, 并因其显著的健康益智和健康保健功能被称为世界“四大坚果”(核桃、榛子、扁桃、腰果)之首。同时, 核桃是兼具经济效益、社会效益和生态效益的重要经济林树种, “十二五”期间, 被国家林业局确定为六大战略性干果树种之一。

我国核桃栽培历史悠久, 种质资源丰富, 云南省

和四川省是我国核桃生产的大省。核桃对其生长环境很严苛, 任何环境胁迫都会影响其经济产量, 特别是在我国南方地区夏季高温多雨的气候条件下, 降水量大, 特别是有时连续几天的淋雨天气容易引发洪涝灾害, 排水不畅通, 对核桃的生长造成严重影响, 所以核桃涝害多发生在我国南方地区或北方地下水位较高的地方。选育具有抗涝性强的核桃品种或砧木, 是为了减少水分胁迫对其产量所造成的损失以及扩大栽培范围、发挥生产潜力的有效途径。鉴于开展耐涝砧木或耐涝主栽品种选育具有重要价

收稿日期: 2017-08-22

基金项目: 突破性林木育种材料与方法创新(2016NYZ0035); 旺核2号核桃高效培育技术示范(16NZ0072); 四川审/认定核桃品种及部分优良种质资源比较与初步筛选(ZL2017)。

作者简介: 范龙惠, 女, (1994-), 硕士研究生, 主要从事林木培育。

通讯作者: 李丕军, 男, (1975-), 博士、研究员, 主要从事核桃、油橄榄等经济林育种;

刘华, 女, 博士、副教授, 主要从事森林培育。

值,本文就国内外有关研究进行了整理和总结,以供我国核桃抗涝性机理研究和抗涝性品种培育参考。

1 涝害对核桃的影响

植物抗涝性是植物对水分过多的适应能力,其类型分为湿害和涝害。湿害是指土壤水分达到饱和时对植物的伤害;涝害是指地面积水淹没了植物的一部分或者全部而造成的伤害^[1~2]。涝害的核心是液相代替了气相,造成植物缺氧。在正常的生境中,淹水胁迫经常性发生,如暴雨、洪水等之后都可以产生涝害。植物的抗涝能力主要取决于形态结构和生理代谢对缺氧的适应能力。

1.1 涝害对核桃形态结构的影响

1.1.1 根系

植物在受到水淹胁迫之后最直接的受害器官是根系,水淹缺氧诱导根系渗透性暂时性迅速降低,如缺氧时间持续过长会导致根系的伤害,一些根细胞失去活力,从而导致渗透性增加,最终根系的腐烂导致根系完全破坏^[3]。核桃在长时间淹水条件下,对根系剖面观察分析,发现0.5 cm以下的根系及毛细根呈水渍状,能闻到酸酸的腐烂味,导致核桃的根系缺氧,次生根数、根干重、根系吸收面积、根系活力都逐渐下降,同时也会迫使植物原有的初生根系发黑,大量死亡^[4]。刘春风^[5]等对薄壳山核桃在水淹胁迫下根部观察发现,淹水16 d,山核桃出现淹水茎基部皮孔膨大现象,至淹水80 d,山核桃始终未出现不定根;山核桃淹水后的平均总根数先升后降或下降趋势,随着淹水时间的延长,根系表面发黑,腐烂,根数量减少^[6]。

1.1.2 叶片

涝渍胁迫下,叶片是外部形态中反应最敏感的器官,叶片形态的主要变化有利于保水和提高水分的利用率^[7~8]。植物在长时间的淹水条件下,生长势减弱,叶片的形态会产生变化,新叶形成受阻,叶片发红、变黄,出现渍斑,并加快萎焉脱落,且叶片减少、叶面积急剧下降,同时植株矮小。教忠意^[9]发现薄壳山核桃在受涝5 d开始出现了叶斑症状,在20 d时叶片开始脱落。刘春风^[5]等对薄壳山核桃在水淹胁迫下叶部观察发现,山核桃在淹水15 d左右出现受涝害症状,叶变色或出现斑渍,随着淹水时间的延长,山核桃受淹症状变化最显著,淹水40 d

时,山核桃渍斑沿叶脉间向内延伸连片焦枯卷曲,出现植株死亡。淹水时间达到80 d,山核桃受涝害症状最显著,叶片大量脱落,一半以上植株死亡或濒临死亡;从涝害指数的动态变化发现,淹水13 d时,山核桃轻微受害,淹水19 d开始,山核桃的涝害指数逐渐上升,到淹水48 d,山核桃的涝害指数达到0.52,淹水80 d,山核桃的涝害指数达到1;受淹水处理过的山核桃的叶面积指数比值在0.25左右,差异较大,其地径相对增长幅度较小。

1.1.3 生物量

由于水淹胁迫引起缺氧,既降低植物地上部分的生长,又降低植物根系的生长,从而导致植株整体的生物量含量降低和直径生长下降。在生长季节对落羽杉进行水淹处理下,落羽杉形态和解剖结构都产生了巨大影响,水面以上部分的直径和高生长收到显著抑制水淹对植物光合产物的分配也会产生影响,唐罗忠^[11]等研究表明,在涝渍胁迫下,杨树根冠比减少,光合产物更多地分配到杨树的根系。

1.2 涝害对核桃生理过程的影响

1.2.1 涝害对核桃光合作用的影响

淹水条件下,植物反应最敏感的是气孔。淹水胁迫初期,气孔很快关闭,从而植物的蒸腾速率大幅度下降。随着淹水时间的延长,与光合作用相关的酶活性受到抑制^[12],叶绿素降解,叶肉细胞光合能力下降,进而导致植物的净光合速率降低,植物生长缓慢。淹水处理后的两种不同品种的鹅掌楸,其气孔导度总体上随着淹水时间的延长呈不断下降的趋势^[13]。柳树是耐涝树种,在涝渍胁迫下,其气孔导度短时间内下降,但能很快恢复,而杨树恢复能力差,这说明气孔导度在一定程度上能反映植物的抗涝能力^[14]。

阿布力米提·买买提明^[15]等比较不同类型核桃品种在土壤水分胁迫下的光合和蒸腾性能发现,在不同水分梯度的处理下,不同的品种间净光合速率差异较大,魁核桃均保持最高的净光合速率,野核桃的净光合速率均最低。在田间持水量为100%时,不同品种的蒸腾速率和气孔导度均表现出差异性,这说明净光合速率、蒸腾速率和气孔导度可以作为不同品种抗涝能力的指标。

1.2.2 涝害对核桃渗透调节物质的影响

渗透调节是植物适应逆境的重要生理机制,淹水胁迫下,植物的渗透机制会随之调节。研究发现

对林木渗透调节的物质主要有脯氨酸、可溶性糖等。脯氨酸作用是渗透调节、保护生物大分子并参与氮代谢和能量代谢,在植物细胞缺水时,脯氨酸会大量积累,脯氨酸增加有助于保持植物细胞和组织的持水能力。可溶性糖是另一类渗透调节物质,在水分胁迫下,淀粉和糖类主动水解,光合产物不能被植物正常利用,因此植物细胞中可溶性糖的含量也会大量增加^[16]。植物在遭受淹水胁迫时,叶片中总蛋白的合成速率也会随之发生变化^[17],可溶性蛋白含量变化可以反映细胞内蛋白质合成、变性及降解等多方面信息^[18]。

罗祺^[19]研究表明,薄壳山核桃在水淹前 5 天相对电导率略有下降,随着淹水时间的延长,电导率逐渐增大且变化幅度小,淹水 30 天后,相对电导率呈下降趋势;游离脯氨酸的含量在淹水前 5 天比对照略下降,随后逐渐升高,到淹水 30 天后,其值达到最高值 $120.40 \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$,随后呈下降的趋势,直到 40 天,脯氨酸的含量持平;丙二醛(MDA)的含量在淹水初期持续下降,水淹第 10 天达到最低值 $0.23 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{FW}$,随着水淹胁迫的持续,MDA 的含量开始急剧增加。

1.2.3 涝害对核桃抗氧化酶系统的影响

抗氧化酶系统主要包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(AsA-POD)、谷胱甘肽还原酶(GR)等。大量研究表面,SOD、CAT 的活性和丙二醛(MDA)含量是评价植物耐涝性的重要指标。

张往祥^[20]等研究发现,在涝渍胁迫下,美国山核桃的超氧化物歧化酶(SOD)活性显著提高,可溶性蛋白含量基本保持整体增长趋势,但在涝渍胁迫 30 d 后超氧化物歧化酶和可溶性蛋白含量均呈下降的趋势,而超氧化物歧化酶降幅达到 68.6%,至涝渍胁迫 50 d 时,美国山核桃的超氧化物歧化酶活性仅稍高于对照,可溶性蛋白累积量已下降到对照水平。

2 我国对核桃抗涝性研究展望和生产应用前景

综上所述,植物的抗涝性非常复杂,涝害对核桃的危害主要是由于水分过多对植物产生的次生胁迫,淹水环境下植物所受到的伤害首先发生在根部,

从生理生化角度看,根系缺氧,植物渗透调节系统以及酶保护系统受到极大的破坏,从而引起植物体生物代谢功能发生紊乱。孤立的用某个单一的指标来解释植物耐涝这复杂的生理过程,不利于揭示植物耐涝性的本质,应加强生态学、生理学和育种学的合作,深入了解植物抗缺氧胁迫的适应机制,建立一个完善的耐涝性综合评价体系。

近年来在植物逆境胁迫研究中,部分技术日渐成熟,如电导率法、叶绿素荧光法、核磁共振法等测定植物的抗逆性,其中电导率法测定细胞膜渗透性和叶绿素荧光法测定光合器官的稳定性作为一个有效手段已广泛用于植物的抗逆性研究^[21-29]。嫁接是实现核桃品种化栽培、提高经济效益的重要途径,用核桃耐涝砧木作为嫁接的载体,对核桃嫁接品种的抗逆性、适应性,以及产量、品质、树势、结果年限等方面都具有重要的影响。另外,随着生物技术和分子生物学的发展,利用转基因技术培育抗涝性植物材料成为抗涝性育种的重要方法之一。

水分胁迫问题是核桃栽培生产中的一个重要环节,研究核桃水分胁迫的逆境、选择适宜的栽培方式、筛选抗涝能力强的砧木或品种是开展这项工作的关键。

总之,通过对核桃水分胁迫的研究,达到合理化灌溉栽培,并利用相应的栽培措施,降低核桃水分胁迫的发生,可以促进核桃产业的健康发展。

参考文献:

- [1] 赵可夫. 作物抗性生理[M]. 北京:中国农业出版社,1990.
- [2] 汤章诚. 植物抗逆性生理生化研究的某些进展[J]. 植物生理学通讯,1991,27(2):146~148.
- [3] 曹福亮,方升佐. 水分(淹水)胁迫与林木适应性[M]. 北京:中国林业出版社,2003.
- [4] 刘海磊,刘建敏,刘国生,等. 核桃树日灼病与根腐病的发病机理与防止[J]. 现代农村科技,2017,2:35.
- [5] 刘春风,汪贵斌,曹福亮. 淹水胁迫对落羽杉等 4 个树种苗木生长的影响[J]. 林业科技开发,2011,25(1):48~51.
- [6] 刘春风. 淹水对 15 个树种苗木生长和形态特征的影响[D]. 南京林业大学,2009.
- [7] 吴林,李亚东,刘洪,等. 果树水分胁迫研究进展[J]. 吉林农业大学学报,1996,18(2):94~100.
- [8] 庆雁,周宴起. 果树抗旱性研究进展[J]. 北方果树,2001(6):1~3.
- [9] 教忠意,罗祺,张纪林,等. 水淹胁迫下 10 个树种耐水淹能力某些生理指标的变化及其耐水淹能力的比较[J]. 植物资源与环境学报,2007,16(1):69~73. (下转第 93 页)

究。另外,由于整个调查周期较短和地理限制等因素,还有一些地域未能全部调查,资料记载的邛崃山系杜鹃花未全部找到,如海绵杜鹃,有待开展进一步的调查研究。

致谢:本次川港卧龙自然保护区持续合作项目的相关工作得以顺利完成,离不开参与工作的各界人士。其中,特别感谢杜鹃花专家耿玉英,植物学专家曲上,中国大熊猫保护研究中心周世强,邛崃山系范围内的各保护区和林业局以及相关工作人员(刘明冲、陈守廷、曾昭兵、李贵仁、王明华、韦燎、庞万美、刘世才、张亮)的大力支持。

参考文献:

- [1] 方文培. 中国四川杜鹃花[M]. 北京:科学出版社,1986.
- [2] 方瑞征. 中国植物志(第五十七卷第一分册)[M]. 北京:科学出版社,1999.
- [3] 高宝纯. 四川植物志(第17卷)[M]. 成都:四川民族出版社,2007.
- [4] 耿玉英. 中国杜鹃花属植物[J]. 上海:上海科学技术出版社,2014.
- [5] 胡琳贞,方明渊. 中国植物志(第五十七卷第二分册)[M]. 北京:科学出版社,1994.
- [6] 张长芹. 杜鹃花[M]. 北京:中国建筑工业出版社,2003.
- [7] 何明友,许介眉,胡琳贞. 四川杜鹃花属新分类群[J]. 植物分类学报,1997,35(1):63~66.
- [8] 胡锦涛. 邛崃山的大熊猫[J]. 西华师范大学学报(哲学社会科学版),1986,1:21~22.
- [9] 唐丹林,何明友. 四川大邑县大飞水地区杜鹃花属(Rhododendron)植物化[J]. 四川大学学报:自然科学版,1996,33(4):443~447.
- [10] 鲜小林,陈睿,秦帆,等. 四川杜鹃花资源调查及其育种意义研究[J]. 北方园艺,2012(2):92~96.
- [11] 肖寒,白洁. 常绿杜鹃亚属云锦杜鹃亚组26种植物叶片微形态特征及其分类学意义[J]. 四川大学学报(自然科学版),2013,2:031.
- [12] 王颖. 四川野生杜鹃花属植物资源的调查与评价[D]. 北京:北京林业大学,2008,19~23.
- [13] 张长芹,黄承玲,黄家勇,等. 贵州百里杜鹃自然保护区杜鹃花属种质资源的调查[J]. 植物分类与资源学报,2015,3:016.
- [14] 罗祺. 10个园林树种耐涝性比较研究[D]. 南京农业大学,2008.
- [15] 张往祥,张晓燕,曹福亮,等. 涝渍胁迫下3个树种幼苗生理特性的响应[J]. 南京林业大学学报自然科学版,2011,35(5):11~15.
- [16] 唐罗忠,徐锡增,程淑婉. 淹水胁迫对杨树生物量及生理性状影响的比较[J]. 南京林业大学学报,1998,22(2):14~18.
- [17] Schaffer B, Andersen P C, Ploetz R C. Responses of fruit crops to flooding[J]. Hort Rev,1992,13:257~313.
- [18] 李兴桃. 三种植物对土壤水势适应性的研究[D]. 东北林业大学,2012.
- [19] 文萍,刘济明,徐国瑞,等. 水分胁迫对罗甸小米核桃光合与蒸腾作用的影响[J]. 贵州农业科学,2013,41(8):57~60.
- [20] 吕芳德,徐德聪,栗彬. 水分胁迫对美国山核桃叶绿素荧光参数的影响[J]. 中南林业科技大学学报,2006,26(4):27~30.
- [21] 常君,姚小华,杨水平,等. 水分胁迫对美国山核桃苗木生长的影响[J]. 林业科学研究,2009,22(1):134~138.
- [22] 史胜青,孙晓光,王颖,等. 水分胁迫对4树种幼苗叶水势和持水力的影响[J]. 河北农业大学学报,2009,32(6):24~28.
- [23] Ghoul H, Montpied P, Epron D, et al. Thermal optima of photosynthetic functions and thermostability of photo-chemistry in cork oak seedlings,2003,23:1031~1039.
- [24] Neuner G, Pramsöhler M. Freezing and high temperature thresholds of photosystem 2 compared to ice nucleation, frost and heat damage in evergreen subalpine plants[J]. Physiologia Plantarum,2006,126:196~204.
- [25] Yamaoto F Y, Christov K N, Popova L P. Antioxidative enzymes in barley plants subjected to soil flooding[J]. Environmental and Experimental Botany,2004,51:93~101.
- [26] Tang L. Effects of flooding stresses on biomass and physiological properties of poplar clones[J]. Nanjing linye Daxue Xuebao,1998.
- [27] Ye Y, Tam N F Y, Wong Y S, Lub C Y. Growth and physiological responses of two mangrove species(Brugiera gymnorrhiza and Kandelia cande) to waterlogging. Environmental and Experiment Botany,2003,49:209~221.
- [28] 张晓平. 不同种源鹅掌楸和杂种鹅掌楸对淹水胁迫的响应[D]. 南京林业大学,2004.
- [29] Seago J L, Peterson C A, Enstone D E. Cortical development in roots of the aquatic plant pontederi acordata (Pontederiaceae)[J]. American Journal of Botany,2000,87:1116~1127.
- [30] 阿布力米提·买买提明,张俊佩,裴东. 不同类型核桃的光合和蒸腾性能对土壤水分胁迫响应的研究[J]. 河北农业大学学报,2004,27(4):26~30.
- [31] 从心黎,黄绵佳,杨意伯. 干旱胁迫对红掌离体叶片生理指标的影响. 广西农业科学,2007,38(6):669~672.
- [32] 颜华,贾良辉,王根轩. 植物水分胁迫诱导蛋白的研究进展[J]. 生命的化学,2002,22(2):165~168.
- [33] 邵世光,阎斌伦,许云华,等. Cd²⁺对条斑紫菜的胁迫作用[J]. 河南师范大学学报:自然科学版,2006,34(2):113~116.

(上接第19页)