

4种基因型猕猴桃对淹水胁迫的生理响应及耐涝性评价

白丹凤¹,李 志¹,齐秀娟¹,陈锦永¹,顾 红¹,
黄武权²,任建杰²,钟云鹏^{1*},方金豹^{1*}

¹中国农业科学院郑州果树研究所·中国农业科学院果树生长发育与品质控制重点开放实验室,郑州 450009;
²浙江省绍兴市上虞区农业技术推广中心,浙江绍兴 312300

摘要:【目的】研究淹水胁迫下4种基因型猕猴桃的形态变化及生理响应,以筛选耐涝种质资源,并初步分析猕猴桃耐涝的生理机制。【方法】采用“双套盆”法模拟淹水胁迫,对大籽猕猴桃‘KR2’、对萼猕猴桃‘KR5’、美味猕猴桃‘15-13’及软枣猕猴桃‘永丰一号’的两年生组培盆栽苗进行淹水处理,通过统计涝害指数观察淹水对此4种猕猴桃属植物形态的影响,同时通过测定根系活力、叶片光合能力及根系低氧伤害相关指标研究淹水对猕猴桃属4种植物生理代谢的影响,并通过隶属函数法综合评价4份材料的耐涝性。【结果】随着淹水胁迫时间的延长,4种猕猴桃属植物的涝害指数均呈现逐渐上升的趋势,根系活力逐渐下降,光合相关指标呈现先上升后下降的趋势,超氧阴离子产生速率、过氧化氢及丙二醛含量总体呈现逐渐上升的趋势。但在整个淹水胁迫期间,‘KR2’‘KR5’仍能保持较高的根系活力与光合能力,且受到的低氧伤害较小。隶属函数法综合评价结果表明,4种猕猴桃属植物的耐涝性顺序为:‘KR2’>‘KR5’>‘15-13’>‘永丰一号’。【结论】4种猕猴桃中,‘KR2’和‘KR5’的耐涝性较强,‘15-13’和‘永丰一号’属不耐涝猕猴桃。耐涝猕猴桃在涝害胁迫下可以缓解低氧伤害,维持自身的根系活力,保证地上部的健康生长,进而保证地上部叶片高水平的光合能力,从而表现出较强的耐涝性。

关键词:猕猴桃;基因型;耐涝性;生理机制

中图分类号:S663.4

文献标志码:A

文章编号:1009-9980(2019)02-0163-11

Physiological responses and tolerance evaluation of four species of *Actinidia* to waterlogging stress

BAI Danfeng¹, LI Zhi¹, QI Xiujuan¹, CHEN Jinyong¹, GU Hong¹, HUANG Wuquan², REN Jianjie², ZHONG Yunpeng^{1*}, FANG Jinbao^{1*}

¹Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Fruit Tree Growth, Development and Quality Control of CAAS, Zhengzhou 450009, Henan, China; ²Agricultural Technology Extension Center of Shangyu District, Shaoxing 312300, Zhejiang, China

Abstract: 【Objective】Water is very important for the growth and development of plants. *Actinidia* is extremely sensitive to water stress because of its fleshy and shallow root system, and is one of the most waterlogging-intolerant fruit trees. Due to the large annual rainfall and viscous soil in the south area of China and the heavy rain in summer of Northern China, the orchard is prone to waterlogging because of the poor drainage. Waterlogging is an important factor restricting kiwifruit production. As kiwifruit is mostly propagated by grafting. The waterlogging-tolerance of rootstock directly affects the growth and development of scions of kiwifruit. However, breeding of waterlogging-tolerant kiwifruit rootstock does not receive enough attention at present. There is a shortage of waterlogging-tolerant rootstocks of kiwi-

收稿日期:2018-08-10 接受日期:2018-12-11

基金项目:国家自然科学基金青年科学基金(31801846);中国农业科学院科技创新工程(CAAS-ASTIP-2017-ZFRI);河南省现代农业产业技术体系(S2014-11)

作者简介:白丹凤,女,在读硕士研究生,研究方向为猕猴桃抗性资源筛选与评价。Tel:0371-55906990, E-mail:baidanfeng1993@163.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel:0371-55906990, E-mail:zhongyp_126@126.com; Tel:0371-65330995, E-mail:fangjinbao@caas.cn

fruit in production. The objectives of this research were to screen waterlogging-tolerance germplasm resources and analyze the physiological responses to waterlogging stress in four species of *Actinidia*. Based on the study, waterlogging-tolerance genotypes would be recommended for kiwifruit production. **【Methods】**Two-year-old potted-plantlets of four kiwifruit species, *Actinidia macrosperma* ‘KR2’, *A. valvata* ‘KR5’, *A. chinensis* var. *deliciosa* ‘15-13’ and *A. arguta* ‘Yongfeng 1’, were used as experimental materials. We created waterlogging condition artificially by using the “double basin” method, in which the potted-plantlets were placed into a large plastic container, and the whole roots were submerged. The sampling was conducted 0, 3, 5, 7, 10 d and 14 d after implementation of waterlogging stress. Root activity was determined using fresh samples, and other samples were frozen in liquid nitrogen and stored at $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$. We studied the influences of waterlogging stress on the morphologic change characteristics including waterlogging index, root activity, net photosynthesis rate (P_n), transpiration (T_r), stomatal conductance (G_s), superoxide anion (O_2^-), hydrogen peroxide (H_2O_2) and malondialdehyde (MDA) of the four kiwifruit genotypes. According to the changes of each index in response to waterlogging stress, we analyzed the waterlogging-tolerance of the four species of *Actinidia*. Comprehensive evaluation on waterlogging tolerance of the four species of *Actinidia* was conducted by using the method of membership function. **【Results】**With the prolongation of waterlogging, the waterlogging index of the four species of *Actinidia* increased and the root activity decreased gradually. ‘15-13’ and ‘Yongfeng1’ showed obvious symptoms after 10 days of waterlogging stress. The leaves were yellowing and wilting, and the roots were blacking and became rotted. By fourteen days of waterlogging stress, all the plantlets of ‘Yongfeng 1’ had been dead, and by 21 days of waterlogging stress, all the plantlets of ‘15-13’ had been dead. However, the plantlets of ‘KR2’ and ‘KR5’ basically kept healthy; only some of the leaves became yellowing at the margin, and only some of the root tips became black but not rotted. At the later stage of waterlogging treatment, ‘Yongfeng 1’ and ‘15-13’ had extremely low root activity, but, ‘KR2’ and ‘KR5’ maintained higher root activity. The photosynthetic indexes (P_n , T_r and G_s) increased firstly and then decreased under waterlogging stress generally. By the tenth days of waterlogging stress, ‘Yongfeng1’ had lost photosynthetic capacity, and the values of three (P_n , T_r and G_s) indexes were close to 0. ‘15-13’ also lost photosynthetic capacity, while ‘KR2’ and ‘KR5’ still maintained at a high level of photosynthesis after 14 days of stress. The contents of O_2^- , H_2O_2 and MDA showed an increasing trend during the stress in general. The contents of O_2^- , H_2O_2 and MDA in ‘Yongfeng 1’ and ‘15-13’ increased significantly during waterlogging stress. However, they maintained relatively stable in ‘KR2’ and ‘KR5’, and there was no significant difference compared to control. Four genotypes of kiwifruit had significant differences in hypoxia-tolerance. Through the comprehensive evaluation using membership function, the waterlogging tolerance of the four kiwifruit genotypes was in the order of ‘KR2’ > ‘KR5’ > ‘15-13’ > ‘Yongfeng 1’. **【Conclusion】**‘KR2’ and ‘KR5’ could keep higher root activity, strong photosynthetic capacity and small hypoxia injury under waterlogging stress. Therefore, ‘KR2’ and ‘KR5’ are waterlogging tolerant, and ‘Yongfeng 1’ and ‘15-13’ are sensitive to waterlogging stress. The waterlogging-tolerant genotypes of kiwifruit have the ability to alleviate active oxygen damage to maintain root activity during waterlogging stress.

Key words: *Actinidia*; Genotype; Waterlogging tolerance; Physiological mechanism

我国南方猕猴桃产区由于年均降雨量大,加之土壤黏重极易发生涝害;北方夏、秋季节的短时强降雨也会因为果园排水能力不足而导致园区积水,造成涝害。涝害能够显著影响土壤的物理、化学和生物学特性^[1],导致土壤缺氧^[2],进而影响植物自身的生理代谢,抑制其生长。有研究表明,淹水条件下,由于气体在水中的扩散速率比空气中降低约1万倍^[3],氧气扩散受阻,导致植物根系周围形成低氧或无氧环境,植物通过无氧呼吸提供能量以维持自身生命活动,造成有机物严重损耗^[4],且无氧呼吸产物酒精、乙醛等有毒物质的积累对植物生长造成不同程度的伤害^[5]。淹水条件下,植物地上部生长受到抑制,叶片发黄萎蔫,光合能力受损^[6]。淹水会导致呼吸电子传递链及光合电子传递链被中断,多余的电子泄露给氧分子,产生大量活性氧,活性氧伤害加剧^[7]。同时根系活力持续下降^[8],营养物质运输受阻,严重破坏植株的生长和发育^[9]。

不同物种对淹水胁迫的响应不同^[10-12],同一物种的不同基因型对淹水胁迫的响应亦存在显著差异^[9]。目前,关于涝害胁迫的研究主要集中在水稻^[10]、玉米^[11]及小麦^[12]等作物上。猕猴桃为猕猴桃科(Actinidiaceae)猕猴桃属(*Actinidia* Lindl.)雌雄异株大型落叶木质藤本植物,其根系属于浅根系肉质根,对水分敏感,既喜水又怕水,是最不耐涝的果树树种之一^[13]。猕猴桃主要采用嫁接繁殖,生产上大多采用野生的美味猕猴桃(*Actinidia chinensis* var. *deliciosa*)的实生苗作为砧木^[14]。Sharma等^[15]研究表明,砧木的耐涝性强弱直接影响植株的抗涝程度。李艳等^[16]对葡萄砧木的研究也证明了砧木在抵抗淹水胁迫中起到了主导作用。目前国内对于猕猴桃耐涝性的研究较少,未见耐涝种质资源系统评价报道。

笔者观察了不同基因型猕猴桃淹水胁迫条件下形态变化和生理反应,据此评价不同基因型猕猴桃的耐涝性,并初步探究其耐涝生理机制,以期在生产上筛选耐涝猕猴桃砧木提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料及处理

供试猕猴桃为大籽猕猴桃(代号‘KR2’)、对萼猕猴桃(代号‘KR5’)、美味猕猴桃(‘徐香’)的实生后代优系,代号‘15-13’)以及软枣猕猴桃(辽宁丹东的优系,代号‘永丰一号’)。4份猕猴桃资源均保存于

中国农业科学院郑州果树研究所猕猴桃资源圃,用其2 a(年)生组培盆栽苗为试材,选择健康且生长一致的小植株,每盆1株,每株只保留1个枝梢,其他抹去。于2017年9月采取“双套盆法”模拟淹水胁迫,将苗钵(18 cm×18 cm黑色塑料营养钵)放入不漏水的蓝色塑料周转箱(45 cm×35 cm×16 cm)中,每个周转箱放置6盆,始终保持周转箱中水面高于盆土2~3 cm,进行淹水胁迫处理。淹水后不同时间观察地上部及根系的形态变化,测定根系活力、叶片光合能力以及根系低氧伤害指标,其中取新鲜根尖进行根系活力的测定,其余根样于-80℃保存,用于测定其他生理指标。每2盆作为1个处理,3次重复,即每个时间点取6株。

1.2 试验方法

1.2.1 植株形态观察及涝害指数 分别于淹水后7、10、14和21 d观察并统计叶片的受害程度以及植株死亡率。参照郭洪等^[17]的方法确定涝害指数等级,即将受害程度分为5级,0级:无受害症状;1级:全株有1/3叶片受害;2级:全株2/3叶片受害;3级:全部叶片受害或1/3叶片干枯脱落;4级:2/3叶片干枯脱落;5级:全部叶片干枯脱落、植株死亡。

涝害指数/% = $[\sum(\text{各级株数} \times \text{该级数值}) / (\text{最高级值} \times \text{总株数})] \times 100$ 。

1.2.2 根系活力的测定 标准曲线的制作:取0.4% TTC(2,3,5-氯化三苯基四氮唑)溶液0.25 mL放入10 mL容量瓶中,加少许Na₂S₂O₄粉末,摇匀后用乙酸乙酯定容至刻度。分别取此液0.25、0.50、1.00、1.50、2.00 mL置于10 mL容量瓶中,用乙酸乙酯定容至刻度,即得含三苯基甲脒25、50、100、150、200 μg·mL⁻¹的标准比色系列,以空白作参比,在485 nm波长下测定吸光度,绘制标准曲线。

在淹水后0、3、5、7、10、14、21 d测定根系活力。参照高俊凤^[18]的方法:称取0.5 g新鲜根尖加入5 mL 0.4% TTC溶液和5 mL pH值为7.0的磷酸缓冲液,空白对照先加入稀硫酸再放入根系,37℃水浴暗处理1 h,然后分别加入2 mL 1 mol·L⁻¹ H₂SO₄终止反应。之后用镊子取出根尖,吸干水分,加入乙酸乙酯,研磨、过滤定容至10 mL,采用紫外分光光度计测定485 nm处的吸光值。以空白为对照,通过查询标准曲线,计算TTC的还原量。

根系活力 = $\text{TTC还原量}(\text{mg}) / [\text{根鲜质量}(\text{g}) / \text{时间}(\text{h})]$ 。

1.2.3 叶片光合指标的测定 分别于淹水后0、3、5、7、10、14、21 d的9:30—11:30采用手持便携光合仪CI-340(CID生物科学有限公司,美国),测定叶片的净光合速率、蒸腾速率以及气孔导度。

1.2.4 根系低氧伤害相关指标的测定 分别于淹水处理后0、3、5、7、10、14、21 d对氧化伤害相关指标进行测定。过氧化氢(H_2O_2)含量的测定采用试剂盒法进行(南京建成生物科技有限公司);超氧阴离子(O_2^-)产生速率的测定参照王爱国等^[19]方法;膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量的测定参照李合生^[20]的方法进行。

1.2.5 隶属函数分析 参照曾宪海等^[21]的方法进行耐涝性综合分析。

各指标的隶属函数计算公式如下:

与耐涝性呈正相关的指标的隶属函数值的计算公式为: $U(X_j) = (X_j - X_{min}) / (X_{max} - X_{min})$ $j=1, 2, 3, \dots, n$;

与耐涝性呈负相关的指标的隶属函数值的计算公式为: $U(X_j) = 1 - (X_j - X_{min}) / (X_{max} - X_{min})$ $j=1, 2, 3, \dots, n$;

$U(X_j)$ 为每种指标的耐涝隶属函数,式中 X_j 为第 j 个指标的测定值, X_{min} 、 X_{max} 表示第 j 个指标的最小测量值和最大测量值。

最后将各指标的隶属函数值进行累加求其平均值,平均值越大,其耐涝性越强,反之则耐涝性越弱。

1.3 数据统计与分析

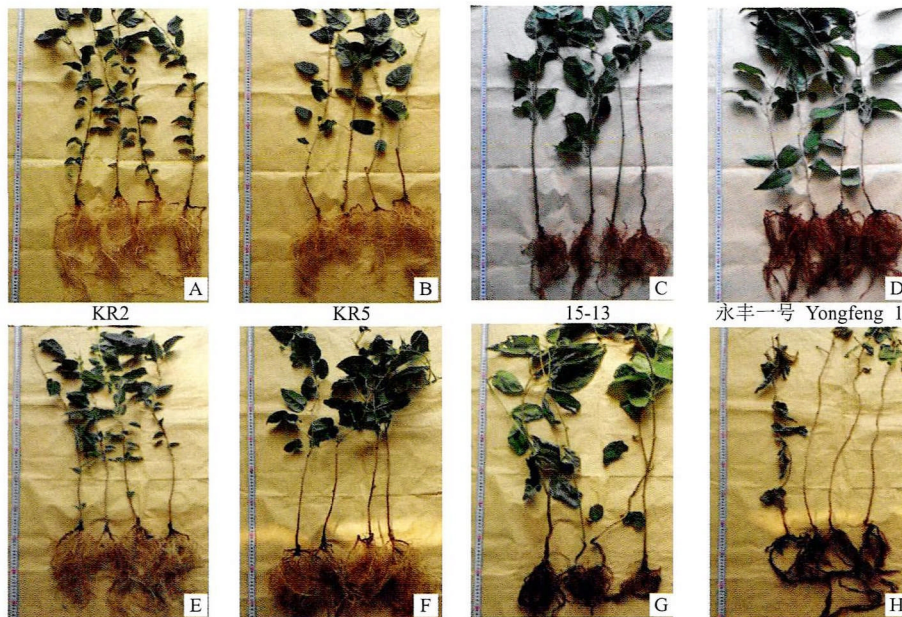
采用 Excel 进行数据统计及制作图表, SPSS 22.0 进行方差分析,以 Duncan($\alpha = 0.05$)进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 淹水对4个基因型猕猴桃形态及涝害指数的影响

淹水胁迫过程中发现,淹水3 d时4个基因型猕猴桃的地上部均无明显的受害症状,但‘永丰一号’根系下半部开始出现发黑症状。淹水5 d,‘永丰一号’地上部叶片黄化,中下部叶片偶有叶缘及叶尖干枯;‘15-13’叶片也出现萎蔫症状且根尖部位开始变黑;淹水7 d,‘15-13’‘永丰一号’地上部出现明显的受害症状,‘15-13’少量叶片已彻底萎蔫,‘永丰一号’近1/3叶片萎蔫,大部分叶片叶尖干枯,部分植株叶片全部干枯,‘永丰一号’根系基本全部受损。至淹水10 d,‘永丰一号’地上部基本无健康叶片,根系全部变黑腐烂,‘15-13’根系亦受害严重。通过图1可以看出淹水14 d,‘15-13’‘永丰一号’基本死亡。‘KR2’‘KR5’在淹水14 d,仅植株下部叶片出现少许黄化现象,少量根系发黑但未腐烂,且在淹水过程中发现‘KR2’‘KR5’淹水35 d形态未出现严重受害症状,表现出较强的耐涝性。

涝害指数主要统计地上部叶片受害情况,淹水



A~D. 对照(淹水前);E~H. 淹水处理 14 d。

A-D. Control(Before waterlogging); E-H. Waterlogging stress for 14 days.

图1 淹水对4种基因型猕猴桃形态的影响

Fig. 1 Effect of waterlogging stress on morphological characteristics in four species of *Actinidia*

第7天部分材料地上部出现明显受害症状,因此从淹水第7天开始统计涝害指数。通过计算涝害指数发现,随着淹水时间的延长,4个基因型猕猴桃的涝害指数均呈上升趋势。如图2所示,淹水7 d,‘15-13’与‘永丰一号’的涝害指数急剧上升,‘永丰一号’的涝害指数在第14天时达到100%,‘15-13’在淹水第14天时涝害指数接近70%,淹水21 d时达到100%。而‘KR2’与‘KR5’在淹水21 d后受害程度依然较轻,涝害指数分别为28.6%、21.4%。从涝害指数这一指标看,‘KR2’‘KR5’的耐涝性远远强于‘15-13’与‘永丰一号’。

2.2 淹水对4个基因型猕猴桃根系活力的影响

由图3可以看出,4个基因型猕猴桃的根系活力随着淹水时间的延长逐渐下降。淹水处理前7 d,除‘KR2’外,其余3个基因型猕猴桃的根系活力均急

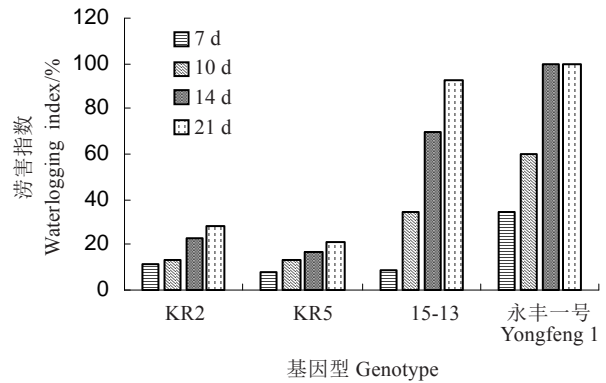
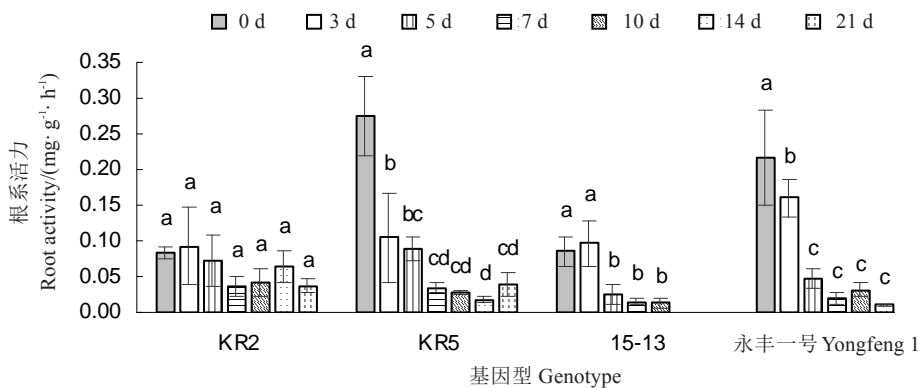


图2 淹水对4种基因型猕猴桃涝害指数的影响
Fig. 2 Effect of waterlogging stress on waterlogging index in four species of *Actinidia*

剧下降,和对照相比,淹水后7 d,‘KR5’‘15-13’和‘永丰一号’根系活力分别下降了88.9%、77.8%、90.9%,下降均达到显著水平($\alpha = 0.05$)。淹水14 d



淹水14 d,15-13的根系活力降为0,淹水21 d,永丰一号也无根系活力。不同字母表示在 $\alpha=0.05$ 水平上具有显著差异(Duncan法)。

By 14 days after waterlogging, root activity in 15-13 had dropped to 0. By days 21 after, Yongfeng 1 had no root activity. Different letters in the same column indicate significant difference at $\alpha=0.05$ level(Duncan’s method).

图3 淹水对4种基因型猕猴桃根系活力的影响

Fig. 3 Effect of waterlogging stress on root activity in four species of *Actinidia*

后,‘15-13’的根系活力降至0,‘永丰一号’在淹水14 d时根系活力值为0.1,基本已无活性。‘KR5’的根系活力在淹水7 d之后,降速度变慢,其淹水14 d与淹水7 d根系活力无显著差异。‘KR2’在整个淹水期间各个时期根系活力均无显著差异,根系保持高根系活力。说明‘KR2’‘KR5’在淹水期间可以维持自身根系活力,表现出较强耐涝性。

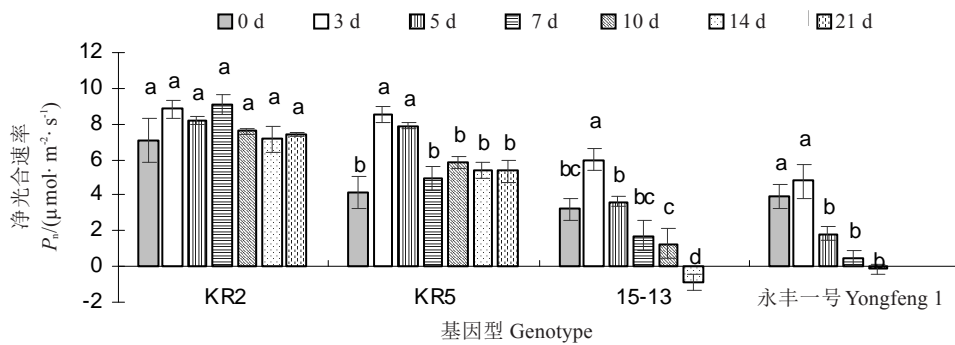
2.3 淹水对4个基因型猕猴桃光合生理指标的影响

淹水14 d,‘永丰一号’叶片已完全干枯萎焉,光合指标仅测至淹水10 d。淹水21 d,‘15-13’叶片完全受害,光合指标测至淹水14 d。

从图4可以看出,淹水期间,4个基因型的净光

合速率整体呈先上升后下降的趋势。‘KR2’的净光合速率在淹水7 d时达到最大值,比之对照上升了28.0%。‘KR5’‘15-13’、‘永丰一号’的净光合速率在淹水3 d达到最大值,分别增长了105.8%、86.0%、21.9%。之后持续下降,淹水10 d时,‘永丰一号’的净光合速率降为负值,呼吸大于光合。淹水14 d时,‘15-13’的净光合速率也降为负值,基本丧失光合能力。‘KR2’、‘KR5’在淹水21 d,仍保持较高的净光合速率,且‘KR2’的净光合速率在整个淹水过程中均无显著差异,并高于其他3份材料。

如图5所示,淹水期间‘KR2’和‘KR5’的蒸腾速率变化规律相似,波动较大,但一直保持较高水平,



15-13 和永丰一号的叶片分别在淹水 14 d 后及淹水 10 d 后全部萎蔫,无叶片可以进行光合指标的测量,因此图上未能显示有关数据。不同字母表示在 $\alpha=0.05$ 水平上具有显著差异(Duncan 法)。图 5~6 同。

The relevant data could not be shown on the map. Because the leaves of 15-13 and Yongfeng 1 were wilted by 14 and 10 days of waterlogging, respectively, the photosynthesis indexes could not be measured. Different letters in the same column indicate significant difference at $\alpha=0.05$ level (Duncan's method). The same Fig.5-6.

图 4 淹水对 4 种基因型猕猴桃净光合速率的影响

Fig. 4 Effect of waterlogging stress on P_n in four species of *Actinidia*

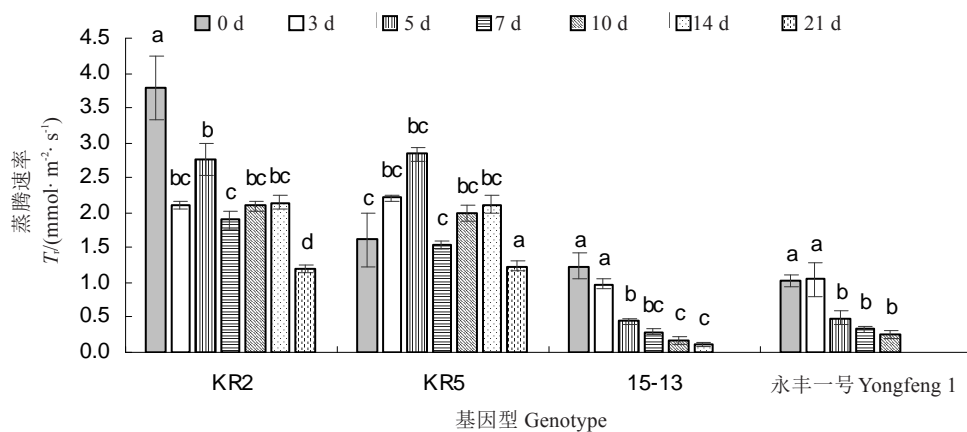


图 5 淹水对 4 种基因型猕猴桃蒸腾速率的影响

Fig. 5 Effect of waterlogging stress on T_i in four species of *Actinidia*

淹水 21 d 时,‘KR2’和‘KR5’的蒸腾速率下降至最低点,与未处理相比分别下降了 68.3%、24.1%。‘15-13’和‘永丰一号’的蒸腾速率在淹水期间一直呈现下降的趋势,淹水前 3 d,下降幅度较小,之后急剧下降,淹水 10 d 后,基本失去蒸腾能力。

图 6 表明,淹水胁迫下,‘15-13’和‘永丰一号’的气孔导度呈先上升后下降的变化趋势,淹水 3 d 达到最大值,比之对照,增加了 27.3%、94.8%,之后急剧下降,淹水 10 d 后,‘15-13’和‘永丰一号’的气孔基本关闭。‘KR2’的气孔导度在淹水前 7 d 无显著差异,之后呈下降趋势,淹水 21 d,比之对照下降了 34.6%,但其气孔导度与淹水 7 d 无显著差异。‘KR5’的气孔导度无明显变化规律,淹水 3 d,气孔导度达到最大值,淹水 21 d 后,‘KR5’的气孔导度与淹水 3

d 无显著差异。

综上所述,‘KR2’和‘KR5’的光合指标在整个淹水期间相对稳定,保持较高光合能力,维持自身生长。而‘15-13’和‘永丰一号’的光合指标在淹水 3 d 后均急剧下降,淹水 10 d 后,基本丧失光合能力。表明‘KR2’和‘KR5’属耐涝猕猴桃资源。

2.4 淹水对 4 个基因型猕猴桃低氧伤害相关指标的影响

通过比较形态及根系活力发现,‘永丰一号’在淹水 14 d 已死亡,因此从只测定淹水 10 d 的低氧伤害相关指标数据。‘15-13’虽然淹水 14 d 根系活力降至为 0,但叶片还未完全萎蔫,因此其低氧伤害相关指标数据测至淹水 14 d。

调查结果表明,‘15-13’和‘永丰一号’的超氧阴

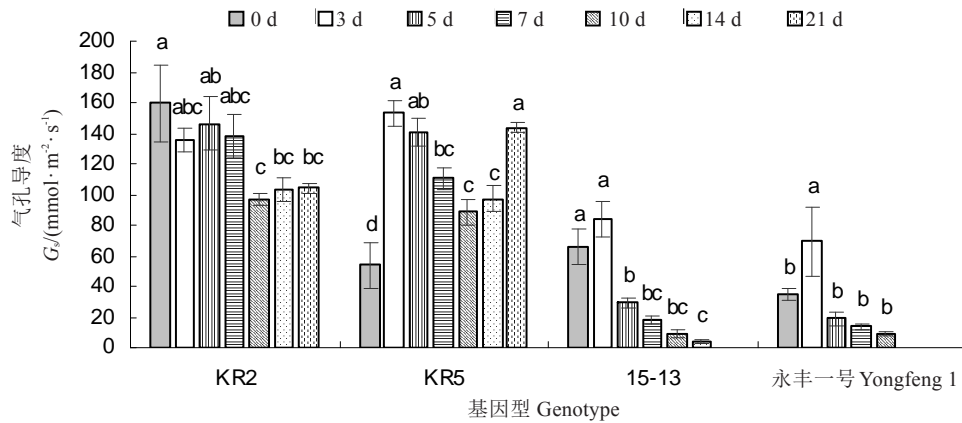


图 6 淹水对 4 种基因型猕猴桃气孔导度的影响

Fig. 6 Effect of waterlogging stress on G_s in four species of *Actinidia*

离子产生速率(图7)、过氧化氢(图8)以及丙二醛(图9)含量波动均较大。‘永丰一号’的超氧阴离子产生速率在淹水第5天达到最大值,比之对照增加了95.1%。‘15-13’的超氧阴离子产生速率在淹水后

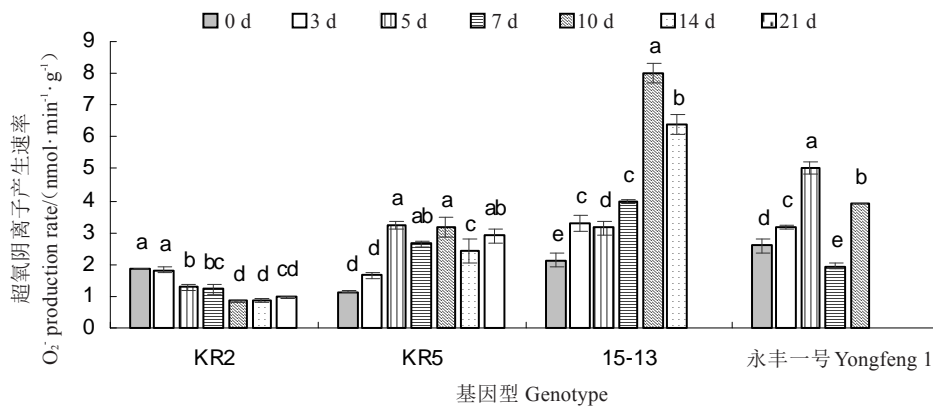


图 7 淹水对 4 种基因型猕猴桃超氧阴离子含量的影响

Fig. 7 Effect of waterlogging stress on the contents of O_2^- in four species of *Actinidia*

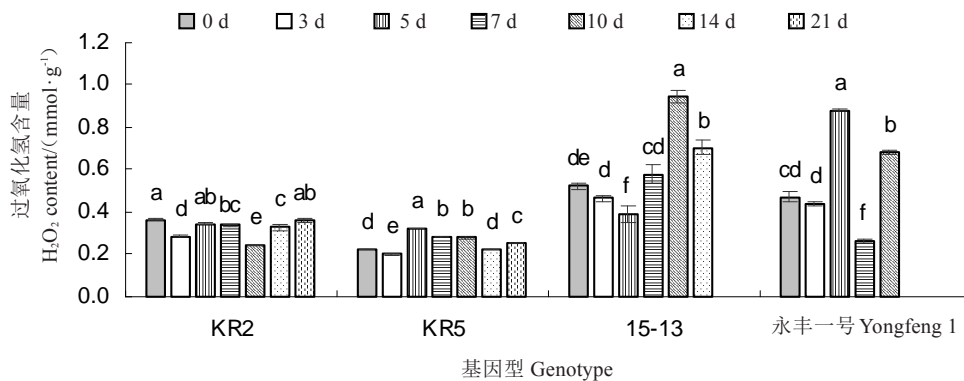


图 8 淹水对 4 种基因型猕猴桃过氧化氢含量的影响

Fig. 8 Effect of waterlogging stress on the contents of H_2O_2 in four species of *Actinidia*

15-13 和永丰一号的根系及地上部分别在淹水 14 d 后以及淹水 10 d 后均已死亡,表明整株死亡。因此,对已死亡的植株未进行根系低氧伤害指标的测量。不同字母表示在 $\alpha=0.05$ 水平上具有显著差异(Duncan 法)。图 8-9 同。

The roots and shoots of 15-13 and Yongfeng 1 died by 14 and 10 days of waterlogging, respectively. Therefore, the index of root hypoxia injury of the dead plants were not measured. The different letters in the same column indicate significant difference at $\alpha=0.05$ level(Duncan's method). The same Fig.8-9.

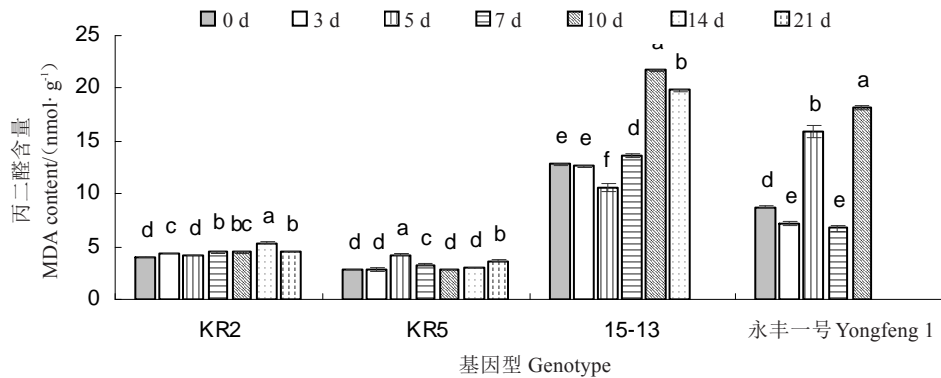


图 9 淹水对 4 种基因型猕猴桃丙二醛含量的影响

Fig. 9 Effect of waterlogging stress on the contents of MDA in four species of *Actinidia*

期保持相对稳定。‘15-13’和‘永丰一号’的过氧化氢含量与超氧阴离子变化趋势相似。在淹水 5 d, ‘永丰一号’的过氧化氢含量达到最大值, 比之对照上升了 87.2%。‘15-13’的过氧化氢含量在淹水 10 d 时达到最大值, 与对照相比增加了 80.8%。而丙二醛含量‘永丰一号’在 10 d 天达到最大值, 比对照上升了 106.6%。‘15-13’的丙二醛含量在淹水 10 d 后达到最大值, 比对照上升了 69.2%。综合 3 个指标来看, 2 份材料中, ‘永丰一号’最先受到低氧伤害。

而‘KR2’和‘KR5’的超氧阴离子产生速率(图 7)、过氧化氢(图 8)以及丙二醛(图 9)含量在整个淹水期间较为稳定。‘KR5’的超氧阴离子产生速率在淹水前 5 d 持续上升, 与对照相比上升了 180.7%, 但整体水平仍低于‘15-13’和‘永丰一号’, 之后逐渐保持稳定水平, 淹水 21 d 的超氧阴离子产生速率与淹水 5 d 无显著差异。‘KR2’的超氧阴离子产生速率在

整个淹水期间有小幅下降。淹水期间, ‘KR2’和‘KR5’的过氧化氢以及丙二醛含量也相对稳定。

综上所述, ‘15-13’和‘永丰一号’对淹水非常敏感, 超氧阴离子、过氧化氢、丙二醛 3 个指标变化都比较剧烈, 受到的涝害胁迫较重。而‘KR2’和‘KR5’的 3 个指标在整个淹水期间的含量相对比较稳定。

2.5 耐涝性综合评价结果分析

通过隶属函数法得出每个基因型猕猴桃的每个指标的隶属值, 最终得出每个基因型猕猴桃的平均隶属值, 平均隶属值越大则耐涝性越强。根据平均隶属值可以得出, 4 个基因型猕猴桃的耐涝性顺序为: ‘KR2’>‘KR5’>‘15-13’>‘永丰一号’, 表明 4 个基因型中‘KR2’的耐涝性最强(表 1)。但是综合评价显示, ‘KR2’与‘KR5’值相近, ‘15-13’与‘永丰一号’值相近, 且‘KR2’与‘KR5’的综合评价价值远大

表 1 4 种基因型猕猴桃各生理生化指标的隶属函数值及综合评价

Table 1 Subordination values of waterlogging-tolerance indicators and comprehensive evaluation of waterlogging-tolerance of four species of *Actinidia*

基因型 Genotype	隶属函数值 U(X)								综合评价价值 The value of comprehensive evaluation	耐涝性排序 The order of waterlogging tolerance
	涝害指数 WI	根系活力 RA	净光合速率 P_n	蒸腾速率 T_r	气孔导度 G_s	超氧阴离子 O_2^-	过氧化氢 H_2O_2	丙二醛 MDA		
KR2	0.847	0.222	0.874	0.604	0.792	0.943	0.832	0.911	0.753	1
KR5	0.881	0.307	0.670	0.512	0.705	0.778	0.927	0.977	0.720	2
15-13	0.586	0.154	0.262	0.122	0.187	0.423	0.396	0.295	0.303	3
永丰一号 Yongfeng 1	0.411	0.302	0.184	0.119	0.131	0.468	0.380	0.391	0.298	4

于‘15-13’与‘永丰一号’的综合评价价值。综合评价价值越高, 表明耐涝性越强, 因此可以得出‘KR2’和‘KR5’属耐涝猕猴桃种质资源, ‘15-13’和‘永丰一号’属不耐涝猕猴桃资源。

3 讨 论

植株外部形态对逆境胁迫反应最敏感的器官是叶片, 淹水胁迫下, 植物地上部叶片逐渐发黄萎蔫,

直至脱落^[22]。所以基于叶片受害程度的涝害指数可指示植物的耐涝性,且与植株的耐涝性呈负相关^[23]。本研究中发现,淹水期间,‘KR2’‘KR5’‘15-13’和‘永丰一号’均出现不同程度的受害症状。淹水14 d时,‘KR2’和‘KR5’只有少数叶片发黄、萎蔫,根系部分变黑和表皮脱落,但‘15-13’叶片全部萎蔫,根系全部变黑腐烂,‘永丰一号’的叶片已经全部脱落,根系腐烂脱落,受害最严重。结果表明,4个基因型猕猴桃的耐涝性存在显著差异。在淹水处理过程中,‘KR2’和‘KR5’的涝害指数明显低于‘15-13’和‘永丰一号’,表现出较强耐涝性。本试验中,所有试材在淹水5 d时,地上部形态未出现明显受害症状,而张琛^[24]的研究表明,中华猕猴桃‘红阳’在淹水第5天整株叶片就已大量脱落,这与我们的研究结果不一致,可能与试材基因不同有关。

淹水胁迫下,植物根尖首先受到伤害,影响根系的生理生化活动,进而导致植株生长、形态等发面发生显著变化^[25],随着淹水时间的延长,猕猴桃根尖逐渐变黑,糜烂,根尖表皮脱落,直至根系死亡^[26]。植物根系是植物吸收并运输水分及养分的重要器官,根系活力是植物根系抗逆性的重要指标。本研究结果表明,根系淹水胁迫下,不同基因型猕猴桃的根系活力均受到伤害表现为根系活力的下降,但不同基因型猕猴桃受到的伤害程度不同,这与张琛等^[27]研究的结果相一致。淹水处理后期,‘KR2’和‘KR5’依旧保持较高根系活力,表明‘KR2’和‘KR5’在淹水处理后期仍然能维持自身根系的生理机能,从而保证地上部的生长,其耐涝性强于‘15-13’和‘永丰一号’。

叶片是植物进行光合作用的主要机构,对逆境胁迫反应敏感,用叶片光合生理特性的变化可指示植物的耐涝性^[28]。研究表明,淹水胁迫条件下,植物叶片气孔开度减小是抑制光合作用降低的主要因素,且净光合速率、蒸腾速率均与气孔导度呈正相关^[22]。在本研究中,4个基因型猕猴桃的净光合速率、蒸腾速率及气孔导度均随着淹水胁迫时间的延长先上升后下降,表明淹水3 d对4个基因猕猴桃的光合能力没有产生抑制现象。淹水10 d后,‘15-13’和‘永丰一号’基本丧失光合能力。而‘KR2’和‘KR5’的光合特性下降到一定程度后趋于平稳,保持一定的光合能力,表明‘KR2’和‘KR5’在淹水胁迫条件下仍能够保持较高的光合

能力,可以通过光合作用合成碳水化合物,为根系提供呼吸代谢的底物,避免淹水胁迫造成的根系‘能量饥饿’。

正常条件下,植物本身也会产生ROS,但植物会维持某种平衡使自身不受其伤害。逆境条件下,ROS产生加剧,破坏质膜,膜脂过氧化加剧,植物体内ROS的产生和清除平衡被打破,导致植物受害死亡^[29]。MDA作为膜脂氧化的最终产物,其含量的增加既是细胞质膜受损的结果,也是细胞质膜遭受损害的原因^[30]。米银法等^[31]的研究表明,低氧促使猕猴桃根系中超氧阴离子和过氧化氢的积累,进而导致膜脂过氧化,产生有害物质丙二醛。在本试验中,不同基因型猕猴桃在淹水期间O₂、H₂O₂、MDA的产生存在显著差异。‘15-13’和‘永丰一号’三个指标含量波动较大,但整体呈上升趋势,表明对涝害胁迫非常敏感。而‘KR2’和‘KR5’的这3个指标相对稳定,可能存在着有效的活性氧清除系统,也可能由于自身特性在淹水胁迫下能够避免产生活性氧,活性氧的含量受到抑制,进而过氧化氢及丙二醛的产生也受到抑制,进而表现出较强的耐涝性。

果树耐涝性评价是一个复杂的问题,很难用单一指标进行准确的评价。近年来,综合评价植株的耐涝性大多采用模糊数学中的隶属函数法,如桃^[23]、西瓜^[32]、石楠^[33]及水稻^[34]都采用隶属函数法来评价其耐涝性,将各个指标进行综合考虑,因而评价结果较为准确和可靠。本试验中隶属函数分析结果表明,4种基因型猕猴桃的耐涝性顺序为:‘KR2’>‘KR5’>‘15-13’>‘永丰一号’。

4 结 论

综合形态及生理指标得,4种基因型猕猴桃的耐涝性强弱依次为:‘KR2’>‘KR5’>‘15-13’>‘永丰一号’。本试验得到两份耐涝性强的猕猴桃资源,即大籽猕猴桃‘KR2’和对萼猕猴桃‘KR5’。

耐涝性强的猕猴桃种质资源在涝害胁迫下能够有效的清除根系活性氧,缓解低氧伤害,保持自身较高的根系活力,维持根系正常的呼吸作用及水分和营养代谢,从而保证地上部的正常生长。地上部叶片生理功能的正常进行及高水平的光合作用可以供给根系充足的碳水化合物,地上部与根系之间的相互促进,保证了整个植株的健康生长,也使植株表现出较强的耐涝性。

参考文献 References:

- [1] 张星. 淹水胁迫对不同土壤类型理化特性及玉米养分吸收分配的影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2017.
ZHANG Xing. Effects of waterlogging stress on physicochemical properties and maize nutrient absorption and distribution in different soil types[D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2017.
- [2] JACKSON M B, ARMSTRONG W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence[J]. *Plant Biology*, 1999, 1(3): 274-287.
- [3] 张建华. 水稻生长过程对涝害的响复模型研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2013.
ZHANG Jianhua. A study on the response and recovery of models of rice growth processes to waterlogging disaster[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2013.
- [4] 向镜, 陈惠哲, 张玉屏, 张义凯, 朱德峰. 淹涝条件下水温对水稻幼苗形态和生理的影响[J]. *中国水稻科学*, 2016, 30(5): 525-531.
XIANG Jing, CHEN Huizhe, ZHANG Yuping, ZHANG Yikai, ZHU Defeng. Morphological and physiological response of rice seedlings to water temperature under complete submergence[J]. *China Journal Rice Science*, 2016, 30(5): 525-531.
- [5] 尹冬梅. 菊花近缘种属植物涝性评价及耐涝机理研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2011.
YIN Dongmei. Evaluation on waterlogging tolerance and its mechanisms in chrysanthemum morifolium and its related species[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2011.
- [6] 徐子祺, 饶良懿, 朱金兆, 赵洋. 水淹胁迫下饲料桑苗的生长及光合响应[J]. *农业工程学报*, 2015, 31(22): 105-114.
XU Ziqi, RAO Liangyi, ZHU Jinzhao, ZHAO Yang. Growth and photosynthesis characteristics of mulberry under flooding stress [J]. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2015, 31(22): 105-114.
- [7] 齐琳, 马娜, 吴雯雯, 安玉艳, 徐君成, 秦祥宏, 汪良驹. 无花果品种幼苗淹水胁迫的生理响应与耐涝性评估[J]. *园艺学报*, 2015, 42(7): 1273 - 1284.
QI Lin, MA Na, WU Wenwen, AN Yuyan, XU Juncheng, QIN Xianghong, WANG Liangju. Physiological responses and tolerance evaluation of fig cultivars to waterlogging[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, 42(7): 1273 - 1284.
- [8] 王阳, 汪李平, 杨静, 王润东. 甜瓜幼苗对淹水胁迫响应的形态差异及根系生理指标的比较[J]. *现代园艺*, 2017, 1(2): 7-8.
WANG Yang, WANG Liping, YANG Jing, WANG Rundong. Morphological differences in response of muskmelon seedlings to flooding stress and comparison of Root physiological Indexes [J]. *Xiandai Horticulture*, 2017, 1(2): 7-8.
- [9] 李艳, 付艳东, 马艳春, 杜远鹏, 翟衡. 淹水对不同葡萄砧木生长及光合特性的影响[J]. *中国农业科学*, 2013, 46(5): 995-1004.
LI Yan, FU Yandong, MA Yanchun, DU Yuanpeng, ZHAI Heng. Effects of waterlogging on characteristics of growth and photosynthesis in different grape rootstocks[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(5): 995-1004.
- [10] NISHUICHI S, YAMAUCHI T, TAKAHASHI H, KOTULA L, NAKAZONO M. Mechanisms for coping with submergence and waterlogging in rice[J]. *Rice*, 2012, 5(1): 1-14.
- [11] ABIKO T, KOTULA L, SHIONO K, MALIK A I, COLMER T D, NAKAZONO M. Enhanced formation of aerenchyma and induction of a barrier to radial oxygen loss in adventitious roots of *Zea nicaraguensis* contribute to its waterlogging tolerance as compared with maize (*Zea mays* ssp. *mays*) [J]. *Plant Cell & Environment*, 2012, 35(9): 1618-1630.
- [12] YAVAS I, UNAY A, AVDIN M. The waterlogging tolerance of wheat varieties in western of Turkey[J]. *The Scientific World Journal*, 2012(12): 1-7.
- [13] 黄宏文. 猕猴桃研究进展 II [M]. 北京: 科学出版社, 2003.
HUANG Hongwen. Research progress of kiwifruit II [M]. Beijing: Science Press, 2003.
- [14] 王莉, 王圣梅, 黄宏文. 猕猴桃属种间嫁接亲和性试验研究及抗根结线虫砧木的初步筛选[J]. *武汉植物学研究*, 2001, 19(1): 47-51.
WANG Li, WANG Shengmei, HUANG Hongwen. Graft compatibility among *Actinidia* species and screening rootstocks resistant to root-knot nematodes[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2001, 19(1): 47-51.
- [15] SHARMA S, SHARMA N. Effect of rootstocks on leaf water potential, water relations, antioxidant activities and drought tolerant in flemish beauty pear under water stress conditions[J]. *Indian Journal of Plant Physiology*, 2008, 13(3): 266-271.
- [16] 李艳, 杜远鹏, 付艳东, 翟衡. 不同砧木嫁接的赤霞珠葡萄对淹水的生理响应[J]. *园艺学报*, 2013, 40(11): 2105-2114.
LI Yan, DU Yuanpeng, FU Yandong, ZHAI Heng. Physiological responses of waterlogging on different rootstock combinations of Cabernet Sauvignon grape[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013, 40(11): 2105-2114.
- [17] 郭洪, 赵密珍, 周建涛. 若干桃砧木的抗涝性[J]. *中国南方果树*, 1999, 28(2): 47.
GUO Hong, ZHAO Mizhen, ZHOU Jiantao. Waterlogging tolerance of peach rootstocks[J]. *South China Fruits*, 1999, 28(2): 47.
- [18] 高俊凤. 植物生理学试验技术[M]. 西安: 世界图书出版社, 2000: 159-198.
GAO Junfeng. Plant physiology test technique[M]. Xi'an: World Book Publishing Press, 2000: 159-198.
- [19] 王爱国, 罗广华. 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系[J]. *植物生理学通讯*, 1990, 31(6): 55-57.
WANG Aiguo, LUO Guanghua. Quantitative relation between the reaction of hydroxylamine and superoxide anion radicals in plants[J]. *Plant Physiology Communication*, 1990, 31(6): 55-57.

- [20] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 164-194.
LI Hesheng. Principles and techniques of plant physiology and biochemistry experiments[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 164-194.
- [21] 曾宪海, 安锋, 蔡明道, 陈俊明, 林位夫. 高渗胁迫后橡胶树萌发籽苗抗旱性主成分及隶属函数分析[J]. 中国农学通报, 2010, 26(1): 260-264.
ZENG Xianhai, AN Feng, CAI Mingdao, CHEN Junming, LIN Weifu. Analysis of the principal component and the subordinate function on rubber seedling drought resistance under hypertonic solution stresses[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(1): 260-264.
- [22] 郑佳秋, 郭军, 梅焱, 吴永成, 祖艳侠, 王薇薇. 辣椒幼苗形态及生理特性对涝害胁迫的响应[J]. 西南农业学报, 2016, 29(3): 536-540.
ZHENG Jiaqiu, GUO Jun, MEI Yi, WU Yongcheng, ZU Yanxia, WANG Weiwei. Response of morphology and physiological characteristics of hot pepper seedling to waterlogging stresses[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2016, 29(3): 536-540.
- [23] 郁万文, 蔡金峰, 高长忠. 不同桃砧木类型对淹水胁迫的生理响应及耐涝性评价[J]. 中国果树, 2016(3): 1-6.
YU Wanwen, CAI Jinfeng, GAO Changzhong. Physiological response and waterlogging tolerance of different peach rootstocks to flooding stress[J]. China Fruits, 2016(3): 1-6.
- [24] 张琛. 三个类型猕猴桃品种实生苗对淹水胁迫的生理反应及其耐涝性比较[D]. 杭州: 浙江师范大学, 2013.
ZHANG Chen. Tolerance comparison and physiology response of three kiwifruit cultivars to waterlogging[D]. Hangzhou: Zhejiang Normal University, 2013.
- [25] AHMED S, NAWATA E, HOSOKAWA M, DOMAE Y, SAKURATANI T. Alterations in photosynthesis and some antioxidant enzymatic activities of mungbean subjected to waterlogging[J]. Plant Science 2002, 163(1): 117-123.
- [26] 刘凤礼. 淹水对不同砧木猕猴桃生理生化特性的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2015.
LIU Fengli. Effects of the physiological and biochemical characters of kiwifruit growed on different stocks with waterlogging treatment[D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2015.
- [27] 张琛, 张慧琴, 肖金平, 马常念, 谢鸣. 三个品种猕猴桃实生苗的耐涝性比较[J]. 浙江农业学报, 2013, 25(5): 1007-1012.
ZHANG Chen, ZHANG Huiqin, XIAO Jinping, MA Changnian, XIE Ming. Comparison on seedling waterlogging tolerance of three cultivars of *Actinidia chinensis* Planch[J]. Acta Agricul-turae Zhejiangensis, 2013, 25(5): 1007-1012.
- [28] 马瑞娟, 张斌斌, 蔡志翔, 沈志军, 俞明亮. 不同桃砧木品种对淹水的光合响应及其耐涝性评价[J]. 园艺学报, 2013, 40(3): 409-416.
MA Ruijuan, ZHANG Binbin, CAI Zhixiang, SHEN Zhijun, YU Mingliang. Evaluation of peach rootstock waterlogging tolerance based on the responses of the photosynthetic indexes to continuous submergence stress[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2013, 40(3): 409-416.
- [29] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 张慧. 植物中活性氧的产生及清除机制[J]. 生物工程学报, 2001, 17(2): 121-125.
DU Xiumin, YIN Wenxuan, ZHAO Yanxiu, ZHANG Hui. Production and scavenging mechanism of reactive oxygen species in plants[J]. Chinese Journal of Biotechnology, 2001, 17(2): 121-125.
- [30] 陈由强, 朱锦懋, 叶冰莹. 水分胁迫对芒果(*Mangifera indica* L.)幼叶细胞活性氧伤害的影响[J]. 生命科学研究, 2000, 4(1): 60-64.
CHEN Youqiang, ZHU Jinmao, YE Bingying. Effects of drought stress on active oxygen damage and membrane lipid peroxidation of leaves in mango (*Mangifera indica* L.) [J]. Life Science Research, 2000, 4(1): 60-64.
- [31] 米银法, 马锋旺, 马小卫. 根际低氧对不同抗性猕猴桃幼苗抗氧化系统的影响[J]. 中国农业科学, 2008, 41(12): 4328-4335.
MI Yinfa, MA Fengwang, MA Xiaowei. Effect of root-zone hypoxia stress on anti-oxidative system of Chinese gooseberry seedlings with different resistances[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(12): 4328-4335.
- [32] 陈杰, 高青海, 马横宇, 曹笑. 西瓜砧木苗期耐涝性鉴定及指标选择[J]. 北方园艺, 2018(8): 7-13.
CHEN Jie, GAO Qinghai, MA Hengyu, CAO Xiao. Identification for flooding stress tolerance and selection for indexes of watermelon root stock at seedling stage[J]. Northern Horticulture, 2018(8): 7-13.
- [33] 陈春芳. 四种石楠属苗木对土壤水分胁迫的生理响应[D]. 南京: 南京林业大学, 2009.
CHEN Chunfang. Physiological responses of four photinia seedlings to water stress[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2009.
- [34] 熊英, 欧阳杰, 何永歆, 黄乾龙, 王静. 芽期耐低温淹水的水稻种质的评价与筛选[J]. 杂交水稻, 2015, 30(4): 54-58.
XIONG Ying, OUYANG Jie, HE Yongxin, HUANG Qianlong, WANG Jing. Evaluation and screening of rice genetic resources with tolerance to low temperature and submergence in germinating stage[J]. Hybrid Rice, 2015, 30(4): 54-58.