

不同砧木嫁接的赤霞珠葡萄对淹水的生理响应

李 艳, 杜远鹏, 付艳东, 翟 衡*

(山东农业大学园艺科学与工程学院, 山东泰安 271018)

摘 要: 以‘赤霞珠’(Cabernet Sauvignon)葡萄自根苗及其7种不同砧木组合为试材, 采用盆栽淹水法, 研究涝渍对植株生长、叶片光合特性及根系生理指标的影响, 用主成分分析法进行综合评价。结果表明: 所有供试葡萄在淹水条件下其生长均较不淹水的对照明显降低, 根系反应大于地上部, 表现为根系干物质量降低, 根冠比降低, 根系活力下降, 根相对膜透性增加, 以上指标均以自根苗变幅最大, CS/SO₄、CS/101-14M及CS/5BB变幅较小; 同样, 地上部赤霞珠接穗品种的光合能力、荧光参数和叶绿素含量均受根系砧木类型的影响。植株的耐涝性以‘赤霞珠’自根苗最差, 不同砧木组合由强到弱的顺序为: CS/SO₄、CS/101-14M、CS/5BB、CS/3309C、CS/Beta、CS/140Ru、CS/1103P。

关键词: 葡萄; 砧木; 淹水胁迫; 生理响应; 主成分分析

中图分类号: S 663.1

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X(2013)11-2105-10

Physiological Responses of Waterlogging on Different Rootstock Combinations of Cabernet Sauvignon Grape

LI Yan, DU Yuan-peng, FU Yan-dong, and ZHAI Heng*

(College of Horticultural Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

Abstract: Seven rootstock graftings and Cabernet Sauvignon grape own-root seedlings were treated with pot waterlogging to study the effects of waterlogging stress on the growth, leaf photosynthetic characteristics and root physiological indexes. Based on the principle component analysis and cluster analysis, the waterlogging-tolerance of these varieties were comprehensively evaluated. The results showed that, compared with control, the plant growth and photosynthetic capacity obviously declined under waterlogging stress. The root was more seriously affected than leaf, expressed by root dry weight, root/shoot and root activity were decreased, while relative membrane permeability (RMP) in roots was increased, CS/SO₄, CS/101-14M and CS/5BB were less influenced by waterlogging stress, while own-root seedlings was mostly influenced; Besides, the photosynthetic capacity, fluorescence parameters and chlorophyll contents of scion were influenced by rootstocks. Among all the treatments, Cabernet Sauvignon grape own-root seedling was the weakest in waterlogging stress, the order of resistance ability of different rootstock combinations from best to bad was CS/SO₄ > CS/101-14M > CS/5BB > CS/3309C > CS/Beta > CS/140Ru > CS/1103P.

Key words: grape; rootstock; waterlogging stress; physiological response; principle component analysis

收稿日期: 2013-06-05; **修回日期:** 2013-09-16

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CRAS-30-zp); 长江学者和创新团队发展计划项目(IRT1155)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: hengz@sdau.edu.cn)

近年来随着全球气候环境不断恶化, 极端天气事件频繁发生, 其中洪涝灾害、季节性降水、地下水位高以及排灌系统不畅等原因常常引起土壤积水, 造成植物局部或全部淹没, 形成根际低氧逆境, 从而对植物生长发育带来危害。据联合国粮农组织 (FAO) 及国际土壤研究会估算, 世界上水分过多的土壤约占 12% (李玉昌 等, 1998)。有研究认为淹水使植物缺氧, 氧是植物细胞线粒体膜上电子传递的最终受体, 驱动 ATP 和 NAD(P)⁺的合成, 是构成整个植物生命体代谢的核心 (王文泉和张福锁, 2001), 涝渍情况下植物有氧呼吸受到抑制转而进行无氧呼吸, 乙醇、乳酸等有毒物质累积较多, 能量缺乏, 阻碍矿物质的吸收, 改变植物体内的激素水平, 使代谢紊乱 (Geigenberger, 2003; Kaelke & Dawson, 2003)。

不同物种对淹水的响应特征不同, 即使同一物种不同基因型间也存在显著差异。关于水涝胁迫的研究多集中在玉米 (Abiko et al., 2012)、水稻 (Nishiuchi et al., 2012)、小麦 (Yavas et al., 2012)、棉花 (Cao et al., 2012) 及黄瓜 (申杰 等, 2012) 等一年生作物上。欧亚种酿酒葡萄适宜的生长环境为夏秋干旱、春冬湿润的地中海式气候, 所以国际上关于葡萄涝渍逆境的研究尚鲜见报道。中国属于大陆性季风气候区, 葡萄生长季节高温多雨、突发暴雨等使原本干旱半干旱的北方葡萄园经常发生果园内涝, 淹水胁迫已成为葡萄生产上一个不容忽视的问题。葡萄较桃、樱桃等核果类果树耐涝, 总体上是抗涝性较强的果树, 所以中国国内关于葡萄淹水胁迫的研究也不多。

在前期开展了砧木抗涝性鉴定的基础上, 以 ‘赤霞珠’ 葡萄自根苗及其 7 种不同砧木组合为试材, 通过主成分分析, 研究涝渍对不同砧木组合植株生长特性、叶片光合特性及根系生理指标的影响, 旨在探讨不同砧木组合对淹水的适应机理, 进一步比较不同葡萄砧木的耐涝性, 为易涝地区选育葡萄砧木提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

试材选用 1 年生 ‘赤霞珠’ 葡萄自根苗 (CS) 及其与 7 种砧木 SO4、5BB (*Vitis berlandieri* × *Vitis riparia*)、101-14M、3309C (*Vitis riparia* × *Vitis rupestris*)、贝达 (*Vitis riparia* × *Vitis labrusca*)、1103P、140Ru (*Vitis berlandieri* × *Vitis rupestris*) 的嫁接苗, 分别记为 CS/SO4、CS/5BB、CS/101-14M、CS/3309C、CS/Beta、CS/1103P 和 CS/140Ru。

1.2 处 理

淹水处理于 2011—2012 年在山东农业大学园艺试验站核心示范园进行。设置长 3 m、宽 2 m、深 0.5 m 的水池。盆栽容器为上口径 24 cm、下口径 7 cm、深 22 cm 的塑料盆, 培养基质为壤土。春季将试材各 15 株定植于盆中, 每盆 1 株, 正常管理, 待幼苗长至 8 片完全展开叶时, 将盆放在水池中, 保持水面距盆沿 2 cm 左右。各试材均设置非淹水对照, 正常管理。2011 年 7 月测定光合及荧光参数等指标, 进行耐涝性初筛; 2012 年重复淹水试验, 测定各项指标。以每株为单位取样, 单株样品为 1 次重复, 每项目重复测定 3 次。

1.3 测定指标及方法

分别于淹水处理 0、2、4、6 和 10 d 采用 CIRAS-2 便携式光合仪 (PPSystems, 英国), 在上午 8:00—11:00 对光合指标进行测定; 采用连续激发式荧光仪 (Handy PEA, Hansatech, 英国) 测定快速叶绿素荧光诱导曲线。

于淹水处理 10 d 时, 随机选取不同处理各 3 株进行如下指标测定。

用卷尺测定新梢生长量, 千分之一天平称量地上和地下部鲜样质量及干样质量。

采用常规方法测定叶绿素含量, 根系相对膜透性 (RMP) 及可溶性糖含量 (赵世杰 等, 2002)、根系活力及根系脯氨酸 (Pro) (孔祥生和易现锋, 2008)。

根冠比 = 地下干物质量/地上干物质量。

变化幅度 (%) = (胁迫下测量值 - 对照测量值) / 对照测量值 × 100。

数据用 Excel 和 SPSS17.0 软件处理, Duncan's 法进行多重比较, 主成分分析参考周广生等(2003)的方法。

2 结果与分析

2.1 淹水对赤霞珠葡萄不同砧木组合光合特性的影响

不同试材对淹水的反映不同。如图 1, A 所示, 自根苗 (CS) 随着淹水时间的延长 P_n 明显下降, 砧木组合 CS/101-14M 和 CS/3309C 在淹水 2 d 时 P_n 分别较 0 d 上升 3.34%、0.87%, 然后呈下降趋

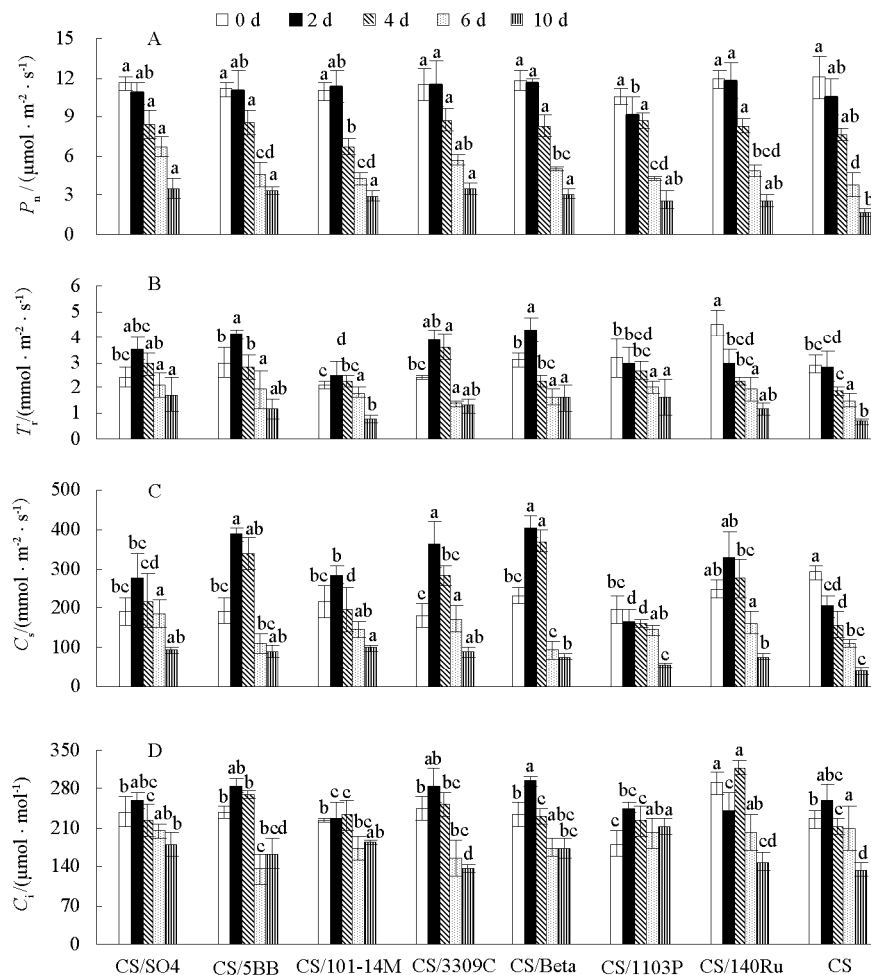


图 1 淹水对赤霞珠葡萄不同砧木组合光合特性的影响

不同小写字母表示不同品种相同处理时间在 0.05 水平上的差异显著性。

Fig. 1 Effect of waterlogging on photosynthesis characteristics in Cabernet Sauvignon grape grafted on different rootstocks

Different small letters meant significant among the same treatments in difference varieties at 0.05 level.

势, 而其它 5 种砧木组合均随着淹水时间的延长逐渐下降, 但在持续测定时间内下降幅度均小于自根苗, 至淹水 10 d 时以 CS/SO4 最高, CS/140Ru 最小, 不同砧木组合较 0 d 时降低了 69.10%~78.15%, 而自根苗降低了 85.64%, 除砧木组合 CS/1103P、CS/140Ru 与自根苗差异不显著外, 其余的砧木组合均与自根苗达到显著差异水平 ($P < 0.05$)。

如图 1, B 所示, 砧木组合 CS/1103P 和 CS/140Ru 及自根苗的蒸腾速率一直呈降低趋势, 而其它砧木组合均在淹水 2 d 时达最大值, 之后呈下降趋势; 至淹水 10 d 时, 砧木组合的蒸腾速率以 CS/SO4 最大, CS/140Ru 较小, 不同砧木组合较 0 d 时降低了 28.77%~75.00%, 而自根苗降低了 77.01%, 砧木组合 CS/SO4、CS/Beta、CS/1103P 与自根苗达到显著差异水平 ($P < 0.05$)。

淹水处理过程中, CS/1103P 及自根苗叶片的气孔导度随着淹水时间的延长持续下降; 而嫁接在其它 6 种砧木上的赤霞珠叶片气孔导度呈先升高后降低的趋势 (图 1, C); 淹水 2 d 时, CS/5BB 和 CS/3309C 的气孔导度增幅较大, CS/101-14M 和 CS/140Ru 增幅较小; 至淹水 10 d 时, 所有供试材料气孔导度均较 0 d 大幅度下降, 降幅在 50.95%~71.67%, 以 CS/1103P 降幅最大, CS/SO4 降幅最小, 而自根苗降幅高达 85.78%, 除 CS/1103P 与自根苗未达到显著差异外, 其余砧木组合均与自根苗达到显著差异水平 ($P < 0.05$)。

从图 1, D 可以看出, 淹水过程中, 自根苗和砧木组合 CS/SO4、CS/3309C、CS/Beta 的胞间 CO_2 浓度呈先升高后降低的趋势, CS/5BB、CS/101-14M、CS/1103P 呈升高—降低—升高的趋势, CS/140Ru 呈降低—升高—降低的趋势。至淹水 10 d 时, 所有供试材料中只有 CS/1103P 的胞间 CO_2 浓度较 0 d 增加 16.88%, 其它 6 种砧木组合以及自根苗均降低, 其中自根苗和 CS/3309C 的降幅较大 (40.65%、44.34%), CS/101-14M 和 CS/SO4 的降幅较小 (17.86%、24.34%), 砧木组合 CS/SO4、CS/101-14M、CS/Beta、CS/1103P 与自根苗达到显著差异水平 ($P < 0.05$)。

2.2 淹水对赤霞珠葡萄不同砧木组合荧光参数的影响

叶绿素荧光参数可反映光合机构内部一系列重要的调节过程。由图 2, A 可以看出, 随着淹水时间的延长, 除 CS/5BB、CS/101-14M 和 CS/3309C 在淹水 4 d 时 PI_{ABS} 比 2 d 时升高, 且差异不显著外, 其它供试材料均呈下降趋势; 至淹水 10 d 时, 叶片光合性能指数 PI_{ABS} 较 0 d 均显著降低 ($P < 0.05$), 以自根苗降幅最大, 达 83.07%, 砧木组合降幅在 68.03%~78.86%, 以 CS/SO4 降幅最小。说明淹水胁迫对葡萄叶片的光合机构造成损伤, 以自根苗损伤最严重, 嫁接能够缓解涝渍对接穗叶片光合机构的损伤。

ET_0/ABS 反映光合机构电子传递的量子产额。除 CS/5BB 和 CS/101-14M 在淹水 4 d 时 ET_0/ABS 略有升高, 其它均逐渐降低 (图 2, B), 淹水 10 d 较 0 d 均显著降低 ($P < 0.05$), 自根苗减少 50.38%, 而 CS/SO4 仅减少 34.61%。

F_v/F_m 是暗适应下 PS II 的最大光化学效率 (图 2, C)。随着淹水时间延长, 所有供试材料整体 F_v/F_m 呈下降趋势, 其中 CS/SO4、CS/5BB、CS/101-14M、CS/3309C 和 CS/1103P 在淹水 4 d 时略有升高, 但差异不显著, 至淹水 10 d 时, 所有供试葡萄较 0 d 均显著下降 ($P < 0.05$), 自根苗减少 11.05%, 而砧木组合仅减少 6.21%~7.56%, 以 CS/SO4 减少量最小。

DI_0/CS_0 是单位叶面积的热耗散。CS/5BB、CS/3309C 和 CS/140Ru 在淹水 4 d 时 DI_0/CS_0 略有降低, 其余均随着淹水时间的延长而升高 (图 2, D), 至淹水 10 d 时, 所有供试品种较 0 d 均显著升高 ($P < 0.05$), 说明淹水下不能用于光合电子传递的过剩光能以热的形式耗散, 导致单位面积热耗散增加, 其中自根苗增幅最大 (82.94%), 砧木组合的增幅在 35.36%~62.90%。

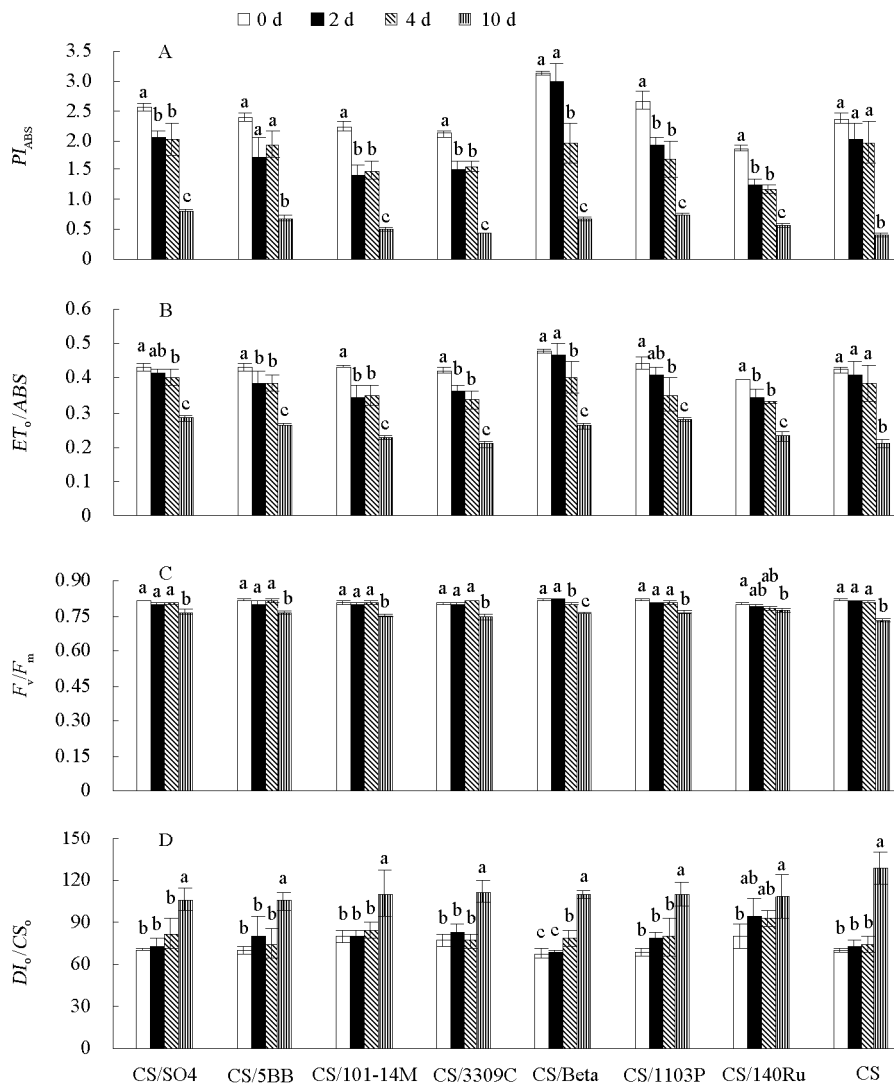


图 2 淹水对赤霞珠葡萄不同砧木组合荧光参数的影响

不同小写字母表示同一砧木组合不同处理时间在 0.05 水平上的差异显著性。

Fig. 2 Effect of waterlogging on fluorescence parameters in Cabernet Sauvignon grape grafted on different rootstocks

Different small letters meant significant difference among treatments in the same rootstock at 0.05 level.

2.3 淹水对赤霞珠葡萄不同砧木组合叶绿素含量的影响

淹水胁迫 10 d 时, 葡萄叶色变浅, 叶片萎焉, 葡萄叶片的叶绿素受到不同程度的破坏 (表 1)。自根苗遭破坏程度最高, 叶绿素总量 Chl.(a+b)、Chl.a 和 Chl.b 分别较 0 d 对照降低 55.22%、52.88% 和 63.33%; 不同砧木组合的 Chl.(a+b) 降幅在 29.03%~52.05% 之间, Chl.b 降幅在 39.08%~64.98% 之间, 均以 CS/140Ru 降低幅度较大, CS/SO4 降幅最小; 而 Chl.a 降幅在 25.77%~50.28% 之间, 以 CS/1103P 降幅最大, CS/3309C 降幅最小。此外, 淹水 10 d 时, CS/3309C 和 CS/5BB 接穗叶绿素含量较高, 其总量 Chl.(a+b) 分别比自根苗高出 35.00%、28.33%。淹水下 Chl.a/Chl.b 明显增加, 说明淹水胁迫使葡萄叶片的叶绿素受到了破坏, 并且叶绿素不同形态间的比值发生改变。

表 1 淹水对赤霞珠葡萄不同砧木组合叶绿素含量的影响

Table 1 Effect of waterlogging on chlorophyll contents in Cabernet Sauvignon grape grafted on different rootstocks

砧木组合 Rootstock combinations	叶绿素 a/ (mg · g ⁻¹) Chl.a		叶绿素 b/ (mg · g ⁻¹) Chl.b		叶绿素(a+b)/ (mg · g ⁻¹) Chl.(a+b)		叶绿素 a/叶绿素 b Chl.a/Chl.b	
	对照	淹水	对照	淹水	对照	淹水	对照	淹水
	Control	Waterlogging	Control	Waterlogging	Control	Waterlogging	Control	Waterlogging
CS/SO4	0.72 c	0.54 bc	0.23 c	0.14 bc	0.95 c	0.67 bc	3.20 c	3.90 de
CS/5BB	0.98 ab	0.61 ab	0.31 a	0.17 a	1.29 ab	0.77 ab	3.21 c	3.74 e
CS/101-14M	0.88 b	0.52 bc	0.28 ab	0.13 bcd	1.16 b	0.65 c	3.15 c	3.92 d
CS/3309C	0.89 b	0.66 a	0.29 ab	0.15 ab	1.19 ab	0.81 a	3.07 c	4.51 b
CS/ Beta	0.99 ab	0.53 bc	0.31 a	0.12 de	1.29 ab	0.65 bc	3.22 c	4.31 c
CS/1103P	0.93 ab	0.46 c	0.25 bc	0.12 de	1.18 ab	0.59 c	3.80 a	3.94 d
CS/140Ru	0.93 ab	0.48 c	0.28 ab	0.10 e	1.21 ab	0.58 c	3.31 bc	4.90 a
CS	1.04 a	0.49 c	0.30 a	0.11 e	1.34 a	0.60 c	3.49 b	4.63 b

注: 同列不同小写字母表示不同砧木组合在 0.05 水平上的差异显著性。下同。

Note: Different small letters in the same column show significant difference among different rootstock at 0.05 level. The same below.

2.4 淹水对赤霞珠不同砧木组合生长发育的影响

淹水明显抑制了葡萄植株的生长和干物质积累(表 2), 淹水 10 d, 与 0 d 对照相比, 以自根苗受抑制程度最大, 新梢生长量、总干物质质量分别减少 12.90%和 32.54%; 新梢生长量以 CS/SO4 降幅最小(11.27%), CS/1103P 降幅最大(45.80%); 植株总干物质质量以 CS/5BB 降幅最小(4.36%), CS/1103P 降幅较大(31.59%)。

淹水对地下部影响高于地上部, 表现为地下部干物质累积量降低幅度高于地上部, 并以自根苗地下部受影响程度最高, 表现为根冠比显著降低, 自根苗根冠比较对照下降 16.08%, 而砧木组合根冠比下降幅度在 2.52% ~ 11.82%之间, 以 CS/SO4 下降幅度最小, CS/ Beta 下降幅度最大。比较不同试材间生长量发现, 淹水 10 d 的 CS/SO4 的接穗生长受影响程度最小, 新梢生长量、地上部干物质质量、总干物质质量均最大, 比同期淹水的自根苗分别高 75.00%、87.98%、84.82%。

表 2 淹水对赤霞珠葡萄不同砧木组合生长发育的影响

Table 2 Effect of waterlogging on growth and development in Cabernet Sauvignon grape grafted on different rootstocks

砧木组合 Rootstock combinations	新梢生长量/cm Shoot growth		地上部干物质/g Up ground dry matter		地下部干物质/g Under ground dry matter		总干物质质量/g Total dry matter		根冠比 Root/shoot	
	对照	淹水	对照	淹水	对照	淹水	对照	淹水	对照	淹水
	Control	Waterlogging	Control	Waterlogging	Control	Waterlogging	Control	Waterlogging	Control	Waterlogging
CS/SO4	14.20 ab	12.60 a	25.85 a	25.02 a	30.71 a	28.93 a	56.56 a	53.95 a	1.19 d	1.16 c
CS/5BB	15.87 a	10.47 ab	16.82 cd	16.50 cde	31.17 a	29.40 a	47.99 bc	45.90 b	1.86 a	1.79 a
CS/101-14M	13.13 bc	9.67 ab	14.94 d	14.31 de	18.36 c	16.73 c	33.30 d	31.04 d	1.23 d	1.17 c
CS/3309C	11.80 c	9.20 ab	23.68 a	21.03 b	29.34 a	25.03 b	53.02 ab	46.06 b	1.24 d	1.19 c
CS/Beta	16.20 a	9.10 ab	22.99 ab	19.85 bc	25.20 b	19.24 c	48.19 bc	39.09 bc	1.10 e	0.97 d
CS/1103P	13.90 abc	7.53 b	22.45 ab	16.04 de	28.35 ab	18.71 c	50.80 ab	34.75 cd	1.27 d	1.17 c
CS/140Ru	8.87 d	7.27 b	20.07 bc	17.28 cd	31.40 a	24.15 b	51.47 ab	41.43 bc	1.57 b	1.40 b
CS	8.27 d	7.20 b	17.83 cd	13.31 e	25.44 b	15.88 c	43.27 c	29.19 d	1.43 c	1.20 c

2.5 淹水对赤霞珠葡萄不同砧木组合根系生理特性的影响

淹水胁迫 10 d 后, 各试材根系活力较对照均降低(表 3), 但自根苗降低的幅度(51.20%)远高于砧木组合(12.80% ~ 48.39%), CS/1103P 降幅较大, 其次是 CS/SO4 和 CS/101-14M, 以 CS/5BB 降幅最小; 砧木 SO4、5BB、101-14M 和 Beta 根系活力显著高于自根苗, 分别比自根苗高出 38.86%、35.53%、33.41%和 35.79%, 说明淹水胁迫下参与根系代谢活动的还原力减少, 采用砧木嫁接缓解了淹水对根系还原力的影响。

淹水胁迫条件下, 自根苗的相对膜透性较对照增幅高达 63.90%, 明显高于砧木组合 (16.35%~60.06%), 砧木组合以 CS/SO4 的 RMP 增加最少, 说明砧木嫁接缓解了淹水胁迫对根系膜的破坏, 减轻了其受伤害程度。

淹水 10 d, CS/SO4 和 CS/5BB 植株根系中的脯氨酸含量较对照分别增加了 78.60%和 70.66%, 而自根苗仅增加了 13.81%, 说明嫁接苗能够通过增加渗透调节物质抵御涝渍伤害。

淹水胁迫下, CS/140Ru 和 CS/1103P 以及自根苗根系的可溶性糖含量较对照分别减少了 1.66%、10.77%和 3.31%, 其余砧木组合可溶性糖含量均增加, 增加幅度为 6.44%~47.78%, 其中以 CS/SO4 增加量最少, CS/101-14M 增加量最多。

表 3 淹水对赤霞珠葡萄不同砧木组合根系生理特性的影响

Table 3 Effect of waterlogging on root physiological characteristics in Cabernet Sauvignon grape grafted on different rootstocks

砧木组合 Rootstock combinations	根系活力/ ($\mu\text{g} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$) Root vitality		相对膜透性/% RMP		脯氨酸/ ($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$) Pro		可溶性糖/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Soluble sugar	
	对照	淹水	对照	淹水	对照	淹水	对照	淹水
	Control	Waterlogging	Control	Waterlogging	Control	Waterlogging	Control	Waterlogging
CS/SO4	218.58 bc	181.47 a	44.85 a	52.18 bc	7.55 abc	13.48 a	1.97 c	2.09 cd
CS/5BB	203.13 c	177.13 a	30.73 bc	43.71 d	7.44 bc	12.70 a	1.88 cd	2.20 cd
CS/101-14M	218.02 bc	174.36 a	33.20 bc	44.44 d	9.11 a	12.50 ab	2.03 c	3.00 a
CS/3309C	221.80 bc	150.13 ab	43.95 a	62.36 a	7.75 abc	11.61 abc	2.17 bc	2.42 bc
CS/Beta	235.91 abc	177.47 a	29.10 c	47.06 cd	8.69 abc	10.15 bc	1.55 d	1.79 de
CS/1103P	248.91 ab	128.47 b	41.97 a	60.64 a	7.49 abc	12.81 a	1.86 cd	1.66 e
CS/140Ru	273.80 a	148.69 ab	34.93 bc	55.91 ab	7.13 c	10.05 c	2.41 b	2.37 bc
CS	267.80 a	130.69 b	35.16 b	57.63 ab	9.06 ab	10.31 bc	2.82 a	2.73 ab

2.6 赤霞珠不同砧木组合抗涝能力的主成分分析

主成分分析法是在不损失或很少损失原有信息的前提下, 将多个而且彼此相关的指标转换成新的个数较少且彼此独立的综合指标。由表 4 可知, 前 3 个主成分的累计贡献率已达 90.30%, 权重系数分别为 5.10、1.86、1.17, 基本保留了 9 个耐涝相关性状的全部信息。主成分 1 的贡献率达 56.65%, 说明主成分 1 反映的信息量最大, 质量、净光合速率、PIABS、根系活力、脯氨酸在主成分 1 上有较高载荷。叶绿素、RMP、可溶性糖在主成分 2 上有较高载荷, 新梢生长量在主成分 3 上有较高载荷。主成分 2、主成分 3 基本反映了新梢生长量、叶绿素、RMP、可溶性糖 3 个指标的信息。

表 4 主成分特征值、贡献率及累计贡献率

Table 4 Characteristics value, contribution ratio and accumulated variance of principal components

主成分编号 Principal component numbers	特征值 Eigenvalue	贡献率/% Contribution ratio	累计贡献率/% Accumulative contribution ratio
1	5.10	56.65	56.65
2	1.86	20.61	77.26
3	1.17	13.04	90.30

根据主成分载荷矩阵和特征值计算出前 3 个主成分的特征向量。将得到的特征向量和标准化后的数据相乘, 得出主成分 1、主成分 2、主成分 3 的表达式:

$$F1 = 0.01X1 + 0.40X2 + 0.40X3 + 0.26X4 - 0.42X5 + 0.37X6 - 0.39X7 + 0.33X8 + 0.21X9;$$

$$F2 = -0.03X1 + 0.25X2 + 0.04X3 - 0.49X4 + 0.10X5 + 0.32X6 + 0.10X7 - 0.46X8 + 0.60X9;$$

$$F3 = 0.92X1 + 0.14X2 - 0.28X3 - 0.04X4 - 0.08X5 - 0.09X6 - 0.20X7 - 0.08X8 + 0X9。$$

以每个主成分所对应的特征值占所提取主成分总的特征值之和的比例作为权重计算主成分综合模型： $F = 0.13X_1 + 0.33X_2 + 0.22X_3 + 0.05X_4 - 0.25X_5 + 0.29X_6 - 0.25X_7 + 0.09X_8 + 0.27X_9$ 。

X_1 表示新梢生长量， X_2 表示质量， X_3 表示净光合速率， X_4 表示 PIABS， X_5 表示叶绿素， X_6 表示根系活力， X_7 表示相对膜透性， X_8 表示脯氨酸， X_9 表示可溶性糖。

根据主成分综合模型即可计算综合主成分值（表 5）。可以看出，供试葡萄的耐涝性以赤霞珠自根系最弱，不同砧木砧木组合耐涝性由强到弱的顺序为：CS/SO4、CS/101-14M、CS/5BB、CS/3309C、CS/Beta、CS/140Ru、CS/1103P。

表 5 综合主成分值

Table 5 Comprehensive principal component values

砧木组合 Rootstock combinations	F1	排名 Ranking	F2	排名 Ranking	F3	排名 Ranking	F	排名 Ranking
CS/SO4	3.00	1	-1.05	6	1.20	2	1.81	1
CS/5BB	2.19	2	0.08	5	-0.68	6	1.30	3
CS/101-14M	1.44	3	2.02	1	0.27	4	1.40	2
CS/3309C	0.66	4	0.36	3	0.23	5	0.52	4
CS/Beta	-1.34	7	1.45	2	-1.45	7	-0.72	5
CS/1103P	-0.75	5	-2.08	8	-1.46	8	-1.15	7
CS/140Ru	-1.23	6	-1.06	7	0.61	3	-0.92	6
CS	-3.96	8	0.29	4	1.27	1	-2.24	8

3 讨论

3.1 葡萄砧木根系对嫁接品种耐涝性的影响

根系是植物受淹涝胁迫直接伤害的器官。本研究发现，淹水胁迫下赤霞珠自根苗受伤害程度远高于砧木组合，表现为自根苗根系和地上部干物质减少量高，根冠比下降幅度大，新梢生长量少。而各砧木组合在淹水胁迫下由于根系生长受抑制程度小，根系生物量降低较少，特别是具有河岸葡萄（*Vitis riparia*）亲缘关系的砧木，根系生物量仅比对照下降 5.68%~14.69%，相应的地上部新梢生长受抑程度也较小，因此根冠比变化较小。

淹水对根系的伤害主要是使细胞膜的功能受损或结构受破坏，使其透性增大，导致电解质外渗量的增加和根系活力的下降，进而影响植物代谢。本试验中淹水导致自根苗根系膜透性的显著增加及根系活力的显著降低，而耐涝性砧木受伤害程度较低，具有较高的根系活力，如砧木 SO4、5BB、101-14M 和 Beta 根系活力比自根苗高出 33.41%~38.86%，进一步研究发现砧木根系中积累了大量的渗透调节物质脯氨酸，该物质在缓解淹水胁迫伤害中起到了重要作用（Yoshida et al., 1997），维持了细胞的膨压，保持植物进行正常的生理活动；同时，上述砧木根系中可溶性糖含量增加，降低了细胞渗透势（王义强 等，2005），从而提高葡萄的抗涝性，而砧木 140Ru、1103P 以及自根苗可溶性糖含量下降，说明受涝程度较重。

本实验室前期研究表明淹水对砧木苗 SO4、101-14M、3309C 和贝达砧木苗的影响较小，而对 1103P、140Ru、110R 砧木苗的影响较大（李艳 等，2013）。本试验进一步采用这些砧木的嫁接苗进行研究，获得了与前期研究相一致的结果。陈继峰等（2000）的研究也表明砧木品种 SO4、5BB、3309C 和 Beta 的抗涝能力强于栽培品种巨峰；Lee 和 Lee（1989）也认为砧木品种中 SO4 耐涝性较强，本结果一方面证明了前人的研究结果，另一方面也可以归纳出，砧木的耐涝能力与遗传因素有关，具有河岸葡萄亲缘关系的砧木，如 SO4、5BB、101-14M、3309C 等，抗涝性较强，而来自沙地葡萄（*Vitis rupestris* Scheele）亲缘关系的砧木，如 110R、140Ru、1103P 等抗涝性较差，但仍然明显强于栽培品种自根苗。由此可见，砧木在植株抵抗淹水胁迫中起到了主导作用。

3.2 葡萄砧木耐涝性对地上部接穗的影响

本试验采用砧木嫁接缓解了淹水对地上部接穗的抑制作用。叶绿素是植物进行光合作用的主要色素, 淹水胁迫导致叶片失绿、发黄和凋落 (Kozlowski, 1997), 且主要表现在老叶上。Isiam 和 Macdonald (2004) 认为叶片失绿的现象与膜受损导致电解质外渗有关。本试验中淹水 10 d 时 3309C 和 5BB 嫁接苗接穗叶绿素总量 Chl. (a + b) 分别比自根苗高 34.12% 和 33.53%, 说明通过嫁接可缓解淹水对接穗品种的叶片黄化的影响。

淹水 10 d 时, 各砧木显著提高了接穗的气孔导度、光合速率和蒸腾速率, 分别是自根苗的 1.35 ~ 2.41 倍、1.50 ~ 2.04 倍和 1.15 ~ 2.58 倍。所以说, 虽然淹水胁迫降低了葡萄叶片的光合能力, 但各砧木组合均在一定程度上缓解了淹水胁迫对接穗的影响, 说明砧木可以在一定程度上改善涝渍对地上部的影响, 并以砧木 SO4 效果较好。

光合作用受到伤害的最初部位与 PS II 紧密相连 (Havaux & Tardy, 1996)。PIABS 是反映植物光合综合性能的一个参数, 淹水下 PI_{ABS} 显著下降, 说明葡萄叶片光合机构受到损伤。非胁迫条件下 F_v/F_m 基本在 0.83 左右, 在胁迫条件下该参数明显下降 (Demming & Bjorkman, 1987), 本试验中淹水胁迫下葡萄叶片的光化学效率介于 0.73 ~ 0.77 之间, 说明淹水对葡萄叶片的 PS II 造成一定的影响。同时淹水胁迫过程中, 葡萄叶片 PS II 的实际光化学效率的变化也为下降的趋势, 而单位叶面积的热耗散 DI_0/CS_0 增加, 说明色素吸收的能量中以热耗散的能量增加, 通过 PS II 的电子传递明显受到抑制 (Hulsebosch et al., 1996)。淹水 10 d 时, 各砧木组合的 PI_{ABS} 、 F_v/F_m 、 ET_0/ABS 均高于自根苗, 而 DI_0/CS_0 均低于自根苗, 说明嫁接可以缓解淹水对光合机构的损伤。

砧木的抗性可以传导到地上部, 嫁接苗的抗性与砧木扦插苗的抗性是一致的 (綦伟 等, 2007)。本试验中砧木嫁接降低了涝害对地上部接穗光合特性、叶绿素含量和生长发育的影响原因, 推测可能由于砧木根系在淹水胁迫下积累了渗透调节物质脯氨酸缓解了涝渍胁迫, 表现为比自根苗有着较高的根系活力, 维持根系正常呼吸及水分养分代谢, 在一定程度上保证了对接穗品种水分和养分的供应, 维持了地上部叶片的正常生长发育。因此, 综合分析认为, 在多雨易涝和地下水位较高的地区可以选用耐湿性较强的砧木 SO4、101-14M、5BB、3309C 进行嫁接栽培, 能够在一定程度上保证接穗品种的正常生长发育。

综上, 砧木在植株抵抗淹水胁迫中起到了主导作用, 赤霞珠不同砧木组合的耐涝性由强到弱的顺序为: CS/SO4、CS/101-14M、CS/5BB、CS/3309C、CS/Beta、CS/140Ru、CS/1103P, 以赤霞珠自根系最弱。

References

- Abiko T, Kotuia L, Shiono K, Malok A I, Colmer T D, Nakazono M. 2012. 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. *Plant, Cell and Environment*, 35 (9): 1618 - 1630.
- Cao Guang, Wang Xiu-gui, Liu Yu, Luo Wen-bing. 2012. Effect of waterlogging stress on cotton leaf area index and yield. *Procedia Engineering*, 28: 202 - 209.
- Chen Ji-feng, Liu San-jun, Kong Qing-shan, Zhang Shi-ying. 2000. Study of grape rootstock resistance to unsuitable conditions. *Sino-overseas Grapevine and Wine*, (2): 16 - 17. (in Chinese)
- 陈继峰, 刘三军, 孔庆山, 张世英. 2000. 葡萄砧木的抗逆性试验. *中外葡萄与葡萄酒*, (2): 16 - 17.
- Demming B, Bjorkman O. 1987. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O_2 evolution in leaves of higher plants. *Planta*, 171 (2): 171 - 184.
- Geigenberger P. 2003. Response of plant metabolism to too little oxygen. *Current Opinion in Plant Biology*, 6 (3): 247 - 256.

- Havaux M, Tardy F. 1996. Temperature-dependent adjustment of the thermal stability of photosystem II *in vivo*: Possible involvement of xanthophyll-cycle pigments. *Planta*, 198 (3): 324 - 333.
- Hulsebosch R J, Hoff A J, Shuvalov V A. 1996. Influence of KF, DCMU and removal of Ca^{2+} on the high-spin EPR signal of the cytochrome b-599 heme Fe(III) ligated by OH- in chloroplasts. *Biochimica et Biophysica Acta-Bioenergetics*, 1277 (1): 103 - 106.
- Isiam M A, Macdonald S E. 2004. Ecophysiological adaptations of black spruce (*Picea mariana*) and tamarack (*Larix laricina*) seedlings to flooding. *Trees*, 18: 35 - 42.
- Kaelke C M, Dawson J O. 2003. Seasonal flooding regimes influence survival, nitrogen fixation and the partitioning of nitrogen and biomass in *Alnus incana* ssp. *Rugosa*. *Journal of Plant and Soil*, 254 (1): 167 - 177.
- Kong Xiang-sheng, Yi Xian-feng. 2008. Techniques of plant physiological experiment. Beijing: China Agriculture Press. (in Chinese)
孔祥生, 易现锋. 2008. 植物生理学实验技术. 北京: 中国农业出版社.
- Kozłowski T T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. *Tree Physiology Monograph*, 1: 1 - 29.
- Lee D K, Lee J C. 1989. Studies on flooding tolerance and its physiological aspects in fruit trees. I. Flooding tolerance by cultivars in different fruit species. *The Korean Society for Horticultural Science*, 30 (3): 215 - 223.
- Li Yan, Fu Yan-dong, Ma Yan-chun, Du Yuan-peng, Zhai Heng. 2013. Effects of waterlogging on characteristics of growth and photosynthesis in different grape rootstocks. *Scientia Agricultura Sinica*, 46 (5): 995 - 1004. (in Chinese)
李 艳, 付艳东, 马艳春, 杜远鹏, 翟 衡. 2013. 淹水对不同葡萄砧木生长及光合特性的影响. *中国农业科学*, 46 (5): 995 - 1004.
- Li Yu-chang, Li Yang-sheng, Li Shao-qing. 1998. Progress in research on injury to rice growth and development under submergence stress and mechanism of submergence tolerance. *Chinese Journal of Rice Science*, 12: 70 - 76. (in Chinese)
李玉昌, 李阳生, 李绍清. 1998. 淹涝胁迫对水稻生长发育危害与耐涝性机理研究的进展. *中国水稻科学*, 12: 70 - 76.
- Nishiuchi S, Yamauchi T, Takahashi H, Kotula L, Nakazono M. 2012. Mechanisms for coping with submergence and waterlogging in rice. *Rice*, 5 (2): 1 - 14.
- Qi Wei, Li En-mao, Zhai Heng, Wang Xiao-fang, Du Yuan-peng, Tan Hao. 2007. Effects of partial rootzone drying on the growth of *Vitis vinifera* cv. Malvasia grafted on varied rootstocks. *Scientia Agricultura Sinica*, 40 (4): 794 - 799. (in Chinese)
綦 伟, 厉恩茂, 翟 衡, 王晓芳, 杜远鹏, 谭 皓. 2007. 部分根区干旱对不同砧木嫁接玛瓦斯亚葡萄生长的影响. *中国农业科学*, 40 (4): 794 - 799.
- Shen Jie, Liu Mei-yan, Wang Jing-jing, Liu Dan, Zhang Jian. 2012. Study on enhancement of waterlogging of cucumber seedlings by 6-BA. *Northern Horticulture*, (1): 18 - 20. (in Chinese)
申 杰, 刘美艳, 王景景, 刘 丹, 张 健. 2012. 6-BA 浸种提高黄瓜幼苗耐涝性的研究. *北方园艺*, (1): 18 - 20.
- Wang Wen-quan, Zhang Fu-suo. 2001. The physiological and molecular mechanism of adaptation to anaerobiosis in higher plants. *Plant Physiology Communications*, 37 (1): 63 - 70. (in Chinese)
王文泉, 张福锁. 2001. 高等植物厌氧适应的生理及分子机制. *植物生理学通讯*, 37 (1): 63 - 70.
- Wang Yi-qiang, Gu Wen-zhong, Yao Shui-pan, Tang Long-ping, Jiang Shun-cun. 2005. Variation of the main biochemistry index of ginkgo under flooding stress. *Journal of Central South Forestry University*, 25 (4): 78 - 83. (in Chinese)
王义强, 谷文众, 姚水攀, 唐隆平, 蒋舜村. 2005. 淹水胁迫下银杏主要生化指标的变化. *中南林学院学报*, 25 (4): 78 - 83.
- Yavas I, Unaya A, Aydin M. 2012. The waterlogging tolerance of wheat varieties in western of Turkey. *The Scientific World Journal*, 5: 1 - 7.
- Yoshida Y, Kiyosue T, Nakashima K, Shinozaki K Y. 1997. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant Cell Physiology*, 38 (10): 1095 - 1102.
- Zhao Shi-jie, Shi Guo-an, Dong Xin-chun. 2002. Techniques of plant physiological experiment. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press. (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.
- Zhou Guang-sheng, Mei Fang-zhu, Zhou Zhu-qing, Zhu Xu-tong. 2003. Comprehensive evaluation and forecast on physiological indices of waterlogging resistance of different wheat varieties. *Scientia Agricultura Sinica*, 36 (11): 1378 - 1382. (in Chinese)
周广生, 梅方竹, 周竹青, 朱旭彤. 2003. 小麦不同品种耐湿性生理指标综合评价及其预测. *中国农业科学*, 36 (11): 1378 - 1382.