

苹果矮砧育种国内研究进展

杜学梅,杨廷桢,高敬东,王 骞,蔡华成,李春燕,弓桂花
(山西省农业科学院果树研究所/果树种质创制和利用山西省重点实验室,太原 030031)

摘要:为促进国内苹果矮化砧木选育工作的发展,从矮生种质资源、矮砧选育成效、矮生实生苗预选指标、矮砧育种存在问题等方面对国内苹果矮砧育种研究现状进行了综述。中国苹果矮砧育种目前仍以杂交育种、株系选育、实生选种为主,选出了SH系、Y系、‘GM256’等生产上表现较好的品系;在基因工程育种和分子标记辅助育种方面做了探索性研究,取得了可喜的进展;筛选出了材皮率、枝条电阻值、POD酶、内源激素等多种可以应用于杂交实生苗早期预选指标,但任何一个单一指标都不能很好地预测后代矮化性能,要多指标并用方可提高预选的准确率。分析了国内目前苹果矮砧选育中存在砧木育种体系不健全、现代育种技术滞后、育种力量薄弱等问题,并对育种前景进行了展望。

关键词:苹果矮砧;育种;预选指标;研究进展

中图分类号:S661.1

文献标志码:A

论文编号:casb17010115

Advances in Breeding Apple Dwarf Rootstock in China

Du Xuemei, Yang Tingzhen, Gao Jingdong, Wang Qian, Cai Huacheng, Li Chunyan, Gong Guihua

(Pomology Institute, Shanxi Academy of Agricultural Sciences/

Shanxi Key Laboratory of Germplasm Improvement and Utilization in Pomology, Taiyuan 030031)

Abstract: For improving apple dwarf rootstock breeding, its study status in China is summarized from dwarf germplasm resources, breeding effect, preselected indices of seedling, breeding problem and etc. Crossbreeding, selection breeding of strain lines, selecting by seedlings are chief methods of apple rootstock breeding in China now, better series applied to production are selected, such as SH series, Y series, ‘GM256’ and so on. Gene project breeding and molecular marker assisted breeding are studied and have great progress. Preselected indices which could be applied in crossbreeding seedling, such as ratio of xylem and phloem, shoot electron resistance, POD enzyme and hormones, are screened out. Dwarf property of offspring should be forecasted combined with many preselect indices, not by an individual index. Some problems are analyzed including inadequate rootstock breeding system and modern breeding technology, weak breeding ability and etc., and the breeding prospect of apple rootstock is discussed.

Key words: apple rootstock; breeding; preselect indices; advances

0 引言

苹果属蔷薇科苹果属植物,原产于欧洲、中西亚和

土耳其一带。现如今,中国已成为世界上最大的苹果生产国和消费国。有数据表明,2015年国内苹果面积

基金项目:国家科技支撑计划子课题“主要果树新品种选育”(2013BAD02B01-2);农业部产业技术体系建设“国家苹果产业技术体系晋中综合试验站建设”(CARS-28);山西省重点实验室建设项目“果树种质创制和利用山西省重点实验室”(2015012001-12);农业部公益性行业(农业)科研专项“苹果矮化砧木收集、评价、筛选与示范”(201203075-02);农业部公益性行业(农业)科研专项“苹果资源的收集、评价与优异种质创新利用技术研究示范”(201303093);山西省农科院十三五育种工程项目“苹果砧木种质资源创新与新品种选育”(16yzgc070)。

第一作者简介:杜学梅,女,1966年出生,山西汾西人,副研究员,硕士,研究方向为果树资源与育种。通信地址:030800 山西省太谷县科苑路 山西省农业科学院果树研究所, Tel: 0354-6215118, E-mail: sxgsbjbdu@163.com。

通讯作者:杨廷桢,男,1965年出生,山西沁源人,副研究员,本科,主要从事果树育种研究工作。通信地址:030800 山西省太谷县山西省农科院果树研究所, E-mail: ytzabc@126.com。

收稿日期:2017-01-22, **修回日期:**2017-03-10。

达223万hm²,产量超过4000万t^[1],均居世界首位,苹果已成为农村经济发展和农民增收致富的重要途径。苹果矮化密植栽培有节约土地、早果、丰产、省力、便于机械化管理等诸多优点,成为当今世界苹果发展的趋势。而实现苹果矮化密植栽培的重要途径之一就是利用矮化砧木。自从1927年英国东茂林试验站将M系矮化砧介绍给世界后,世界各苹果主产国就开始了苹果矮砧的选育和应用研究工作。中国从1951年引进M系,随后又相继引入了MM系、P系等矮化砧,并结合实际情况开展了苹果矮砧选育研究工作。尽管较世界其他发达国家起步晚,且研究时断时续,但由于地域广阔,资源丰富,选育研究单位相对较多,在苹果矮砧研究方面还是取得了长足的发展。现从矮砧种质资源、育种成效、育种预选指标、存在问题等方面入手,对国内苹果矮砧选育研究做一总结,以期能促进矮化密植栽培理论与实践的发展。

1 矮生种质资源

1.1 从国外引入的矮生资源

中国早在建国前就从国外引入过苹果矮化砧,但最早保存下来材料的则是原华北农业科学研究所1951年从丹麦引进的M系。这以后国内一些单位又陆续引入了MM系(英国)、P系(波兰)、B系(苏联)、CG系(美国)、O系(加拿大)、A系(瑞典)、JM系(日本)、MAC系(美国)。这些都是较好的矮砧种质资源,尤其‘M9’是杂交育种应用较为广泛的一个亲本,在引入的矮砧材料中,‘M26’、P系、B系、JM系等,均是‘M9’的后代。在国内作为矮砧育种亲本应用较多的有‘M2’、‘M7’、‘M8’、‘M9’、‘M26’、‘P22’等。

1.2 国内选育的矮生种质资源

目前,国内选育的苹果矮化砧有100多个优系(品系),主要有:SH系、J系、S系、Y系(山西);63-2-19、‘GM256’、‘GM310’、‘ZM-2000’(吉林);71-430、71-432、0593、0435、74-14、77-33、77-34、‘辽砧2号’、93-10、93-24、N29、N32和青矮1~3号、青砧1~2号(辽宁);MD001(黑龙江);‘扎矮76’(内蒙古);‘KM’(代号77-23,新疆);西13、SX系(陕西);CX系、U8、75-9-5、75-9-35、76-2(中国农科院);‘中砧1号’(中国农大)等。其中,74-14、76-2、‘中砧1号’、93-10、93-24、‘青砧1号’、‘青砧2号’等均具无融合生殖特性。

1.3 野生矮生资源

中国是苹果属植物的重要起源地之一,且存在着广泛的变异类型,这就为苹果砧木的选育提供了重要保证。从20世纪50年代国内开始苹果矮化砧木选育,到目前为止,被查明有不同程度矮化效应的野生资源

有海棠果中的崂山柰子、平度柰子、莱芜茶果^[2],河南海棠中的武乡海棠^[3],丽江山定子中的维西小海棠、九子海山定子,花红中的毛尖花红、四川矮花红^[4],以及小叶湖北海棠^[5]、八棱海棠^[5]、陇东海棠^[6]、毛山荆子^[6]、花叶海棠^[7]、小金海棠^[8]、山楂海棠^[8]、变叶海棠^[9]、樱桃叶海棠^[10]等。其中丽江山定子、湖北海棠、小金海棠、变叶海棠等具无融合生殖能力^[4,11]。

2 不同育种方法的育种成果

2.1 株系选优和实生选种

中国地域辽阔,资源丰富,变异类型多样,给实生选优提供了可能。20世纪70年代初(1973年),于敬等^[2]在资源调查的基础上,通过株系选优的方法,从武乡海棠自然杂交实生苗中选出了‘S19’、‘S20’、‘S63’等S系矮化中间砧,嫁接品种矮化性状、早果丰产及果实品质等特性超过了当时生产上应用的M系。1974年,青岛农科院果树研究所从崂山县源头、少山、凉泉等地收集到了32份崂山柰子资源,采用株系选择的方法从中选出了N29、N32 2个优良株系,做中间砧嫁接‘红星’、‘富士’等均具较好的亲和性、矮化性与早果性^[12]。1975年,中国农科院郑州果树所播种‘M9’实生种子,初选出50个单株,通过对入选单株的枝条电阻、叶片气孔密度等指标进行测定,复选出了75-9-5、75-9-35 2个株系,用其做中间砧树体矮化、早果性状突出、果实品质优^[13];1985年从小金海棠实生种子中选出了具无融合生殖特性的半矮化优系76-2,嫁接‘金冠’早果丰产品质优,可耐受-45℃低温,抗寒力同毛山定子^[14]。1976年,内蒙古呼伦贝尔盟农科所从该所原始材料圃3~4年生的山定子中发现了1株矮生山定子,编号为‘扎矮76’,为国内发现极抗寒的矮生种质,多年观察其后代表现出了良好的矮生性状^[15]。1981年,青岛市农科所从‘M9’的自然授粉树的种子实生苗中选出了78-43、78-48 2个矮生优系,表现为砧木性状稳定,嫁接亲和性好,嫁接树干性、产量、品质等均优于‘M9’和‘M26’,2012年通过审定分别命名为‘青矮2号’、‘青矮3号’^[16-17]。1990年,中国农业大学从小金海棠自然授粉群体中选出了抗缺Fe黄化失绿的半矮化砧‘中砧1号’,嫁接亲和性好,固地性强,树干直立,抗苹果早期落叶病和枝干轮纹病,高抗苹果褪绿叶斑病毒、茎痘及茎沟槽等潜隐病毒,抗寒力同毛山定子,可抗-45℃低温,且具无融合生殖能力^[18]。2008年,山西农科院果树所从野生晋西北山定子自然实生种子中选出了早花、早果、抗逆性强的Y系矮砧,与‘丹霞’、‘红富士’等品种嫁接亲和性好,与八棱海棠等砧嫁接无大小脚现象,适合西北黄土高原干旱缺水苹

果产区发展。2013年对‘Y-1’、‘Y-2’、‘Y-3’进行了审定,已在甘肃、山西、陕西等地推广^[19]。2008年,吉林省农科院果树所从‘GM256’自然实生种子中选出了极抗寒且矮生性较强的‘ZM-2000’,做中间砧矮化程度30%~40%,与多个品种嫁接亲和性好,于2015年通过了审定^[20]。另外还有湖北农科院果茶所在进行野外资源考察时从湖北海棠实生树中选出了‘兴山16号’、‘兴山24号’、‘兴山35号’、‘兴山39号’、‘兴山40号’和‘龙王1号’、‘龙王2号’等矮化或半矮化优株,进一步砧木比较试验表明,‘兴山16号’、‘兴山24号’较‘M7’矮化,‘龙王1号’和‘龙王2号’矮化性介于‘M26’和‘M7’之间,且早期丰产性能达到甚至超过‘M7’^[21-22]。

2.2 杂交育种

国内最早开展杂交育种的单位是吉林农业大学。为了克服M系不耐寒的缺点,吉林农大用当地较抗寒的小红果做母本,同矮化效果较好的‘M9’进行杂交,选育出了矮化性能介于‘M9’与‘MM106’之间,同时能耐-36.5℃低温的抗寒优系63-2-19^[23]。这以后,为了克服M系固地性差、不抗寒、适应性差等缺点,国内苹果矮砧选育单位先后以当地具有优异性状的资源做亲本,同具有矮化特性的种质杂交,选育出了一批抗性强、适应性广的优异种质。

2.2.1 SH系、J系 山西省农科院果树所选育。SH系^[24-25]是从‘国光’×河南海棠种间杂交选育而成,其抗性超过了‘M7’、‘M9’、‘M26’等,适宜西北和华北黄土高原发展。表现较好的极矮化砧有4、5、14、20号,矮化砧有1、6、9、12、17、38、40号,半矮化砧有3、7、15、28、29、32号。其共同特点为:早花早果,早期丰产;果实着色成熟早,品质好;新梢停长早且无二次生长;耐旱性能强,抗黄化;叶片光合能力强,吸收矿质元素能力较强;压条生根容易,嫁接亲和,固地性好。目前,生产上应用较多的‘SH1’,2009年通过审定,适宜国内大部分苹果主产区栽植,山西、北京、河北、新疆发展较多;‘SH6’在北京地区苹果矮化栽培中应用最为广泛;‘SH38’、‘SH40’在河北石家庄、保定地区应用较多。此外,还有‘SH3’、‘SH9’、‘SH18’、‘SH17’、‘SH29’、‘SH37’等主要在河北、陕西、山东等地栽植。J系^[26]是用‘甜黄魁’、‘历山王’、‘金冠’等做母本,‘M9’做父本杂交选育而成,嫁接树木矮化或半矮化,其中J131、J134、J143嫁接‘富士’表现矮化,J117、J119嫁接‘羽红’表现为半矮化;嫁接品种果实品质好,早花早果早丰性能好,嫁接亲和性好,压条易生根。

2.2.2 GM256、GM310 由吉林省农科院果树所选育。

‘GM256’^[27](海棠果×M系)为极抗寒矮化砧,嫁接品种早果丰产品质好,果实硬度稍低;‘GM310’^[28](‘红太平’×‘M9’)为极抗寒矮化砧,嫁接亲和性好,枝干韧性强,高抗苹果腐烂病。

2.2.3 青矮1号、青砧1号 由青岛市农业科学研究所选育。‘青矮1号’(代号75-7-1)^[29],由‘M2’×‘M9’杂交选育而成,表现为压条生根容易,嫁接亲和性好,矮化效应好于‘M9’和‘M26’,早果性好于或接近于‘M9’和‘M26’。‘青砧1号’^[30],1999年用平邑甜茶和柱型苹果株系CO杂交选育而成,2000年播种2000多粒种子,经田间观察其矮化性状,于2002年初选出1个优系,编号为PCO2000,同年高接于3年生平邑甜茶鉴定,2005年获得批量种子,其实生后代生长整齐一致,矮化性强。PCO2000做基础砧嫁接‘嘎啦’、‘烟富’等苹果品种表现亲和性好,早花早果能力强,产量高。

2.2.4 77-33、77-34、‘辽砧2号’ 由辽宁省农科院果树所选育。77-33^[31](‘M9’×小黄海棠)为矮砧,77-34^[31](‘M9’×小黄海棠)为半矮砧,‘辽砧2号’^[32](‘助列涅特’×‘M9’)为矮砧,抗寒性均强于‘M26’,嫁接亲和性好,早果丰产性能强,但77-33做中间砧有大脚现象。

2.2.5 KM(代号77-23) ‘KM’ 由新疆建设兵团农七师农科所用‘花红’×‘M9’杂交选育而成,表现为嫁接亲和性好,嫁接树木矮化,早果,丰产,抗寒,在pH 7.8~8.2土壤上能正常生长^[33]。

2.2.6 SX系 西北农林科技大学园艺学院果树所用富平秋子作父本,‘M26’、‘M9’、‘M7’作母本杂交选育而成,表现较好的优系有SX13、SX117、SX126、SX138、SX140、SX157、SX172、SX184等,用其做中间砧致矮作用同‘M26’相当或高,嫁接品种的经济性状超过‘M26’,抗旱性和抗偏斜能力好于‘M26’,抗寒性与‘M26’相当^[34]。另外,还有‘西13’,由陕西省果树研究所1976年用海棠花和‘M9’进行杂交,1980年育成,生长势强于‘M8’^[35]。

2.2.7 CX系列 由中国农科院果树研究所选育,表现较好的有CX3(‘M9’×山定子)、CX5(193×‘M9’)、CX4(‘金红’×‘M9’),均为矮化砧,与嫁接品种亲和性好,早果能力好,越冬性能强于‘M26’^[36]。

2.2.8 93-10、93-24 沈阳农业大学用扎矮76与平邑甜茶杂交,选育出了具有Dw基因的皱叶型矮生后代,从中选出了93-10、93-24 2个优系^[37]。

2.2.9 U8 中国农科院郑州果树所育成。亲本组合为‘M8’×八棱海棠,矮化砧,做中间砧与基础八棱海棠和‘富士’等苹果品种嫁接亲和性好,丰产性能好,且对苹果枝干轮纹病抗性较强^[3]。

2.2.10 MD001 黑龙江省农科院牡丹江农业科学研究所选育。亲本组合为大秋果×‘M8’，半矮化砧，抗寒力极强，做中间砧与基砧山定子和‘金红’等苹果品种嫁接亲和性好，且早果丰产^[3]。

2.2.11 71-430、71-432、0593、0435 由大连市农科所选育。用‘西伯利亚曙光’与‘北探’杂交，选育出71-340、71-342优系，用71-340同‘M9’杂交选育出了矮化优系0539，但有大小脚现象；用71-342同‘M9’杂交，选育出了半矮化优系0435，无大小脚现象^[35]。

2.3 辐射育种

辐射诱变方法培育苹果矮砧常用的辐射源有⁶⁰Co- γ 射线、快中子和热中子等，辐射对象有种子、休眠枝条等。目前已选育出一些较有前途的优系。如CX10^[36]，中国农科院果树所用⁶⁰Co射线照射63-2-19半矮化砧枝条变异选育，树体略高于‘M26’，越冬性能明显好于‘M26’，且早果丰产性能强，嫁接国光品种4年开花，株产明显高于‘M26’；74-14^[38]和‘青砧2号’(A1)^[39]，由青岛市农科所1978年用5000~6000 R的⁶⁰Co- γ 射线照射经过层积处理的平邑甜茶种子，从中选出了较有希望的矮化单系74-14，1996年用5000 R的⁶⁰Co- γ 射线处理平邑甜茶层积种子，获得了矮生突变体A1，表现为树势中庸，半矮化，适应性强，与‘富士’、‘嘎啦’等品种嫁接亲和性好，有望替代现行营养系砧木和有性实生砧木应用于生产。

2.4 生物技术辅助育种

生物技术是指在离体条件下，人为地使植物细胞或组织繁殖生长，产生一些次生代谢物质，以及对生物体进行遗传修饰的各项技术总称^[40]。早期生物技术在果树育种实践上的应用主要是茎尖培养、胚乳培养、胚培养、花药培养以及原生质体培养与融合等方面，而有目的地将一些理想基因导入果树品种的研究始于20世纪80年代后期^[41]，并在90年代获得了一些带有目标基因的新品种，如国内先后在‘金矮生’、‘富士’、‘早生富士’等品种上成功导入*Bt*基因并表达^[42]。而在苹果砧木上的研究相对滞后一些，仍处于探索阶段。

2.4.1 基因工程 苹果矮砧基因工程方面的研究多集中在植株矮化、生根及抗性基因转化等方面。2003年，杨梦悦^[43]首次将*Rirol*基因转入八棱海棠，获得了具有卡那霉素抗性的苹果砧木新种质，其中14个株系可以在去除卡那霉素的无菌条件下稳定遗传。王三红等^[44]于2007年将*DREB*、*IRT1*和*rolC*融合三价基因(*Rirol*)通过农杆菌介导法转化八棱海棠，获得了一批*npt II*抗性植株，对其相关性状分析表明，转基因八棱海棠表现为节间缩短，分枝性强，侧根发达，并且比对照具有较

强的耐盐性。丛郁^[45]通过超声波直接转导法和超声波辅助农杆菌介导法将*rolC*基因转化进入八棱海棠基因组，其中3个转基因八棱海棠株系的株高、节间长度、节间数均极显著低于对照植株，同时证明，在无性繁殖过程中，外源的*rolC*基因能够稳定遗传，而且能在转录水平上稳定表达。李海云^[46]用携带*rolB*基因的根癌农杆菌C58C1感染‘GM256’试管苗植株，经PCR检测有2株根中导入了*rolB*基因。姜志昂等^[47]从苹果砧木‘SH40’茎尖组织中克隆了1条*NCED*基因，命名为*MdNCED1*，进一步分析研究表明，该基因同矮生程度呈正相关。李永红^[48]将*MdNHX1*耐盐基因通过农杆菌介导法转入‘M26’，获得15个卡那霉素抗性株系，其中的N7株系表现出最高和最稳定的*MdNHX1*基因表达水平，一系列检测表明，转基因可提高植株的耐盐性。

2.4.2 分子标记辅助育种技术 分子标记辅助育种的概念最早由Lande和Thompson提出^[49]，它是通过分析目标基因紧密连锁的分子标记的基因型而对目标基因进行间接选择的一种方法^[50]。在果树育种上主要应用于亲本的选配，杂交实生苗的早期筛选，一些重要农艺性状如抗病性等的直接筛选方面，可大大提高选择的准确性，缩短育种年限，提高育种效率。中国在砧木育种方面做了许多探索，并取得了一些进展。周爱琴等^[51]采用RPDA技术，用OPQ15为引物构建了国内生产上常用的19个苹果砧木的DNA指纹图谱，依据该图谱区分了供试砧木基因型的17个，区分率达95%。祝军^[52]对国内苹果生产上常用矮化砧木‘M7’、‘M9’、‘M26’、‘M27’、‘MM106’进行了AFLP指纹图谱构建研究，并从中筛选出了5对多态性高、分辨能力强的引物，依据P44/M64引物构建了5个苹果矮化砧木的基因指纹，各基因分别均有特征带。王涛等^[53]还构建了20个苹果砧木的AFLP指纹图谱，并分析了其遗传差异和亲缘关系，用UPGMA聚类分析法将苹果属中2个亚属的砧木聚成了2个大组，其研究结果同已知苹果砧木间的关系一致。这说明研究结果可靠，同时可为杂交亲本及组合的选配提供参考。蒲娜娜^[54]对7种SH系砧木进行了DNA多态性和遗传多样性分析，多态率为47%，对AFLP扩增结果进行UPGMA聚类，在0.58水平上分为2个大类群。张开春等^[55]利用群体分析法从平邑甜茶和‘扎矮76’杂交后代中获得了2个与矮化基因连锁的RAPD标记。唐建明^[56]应用RAPD分子标记对小金海棠和山荆子的79株实生苗进行了早期鉴定，在3种RAPD特异带型中，“新带型”鉴定杂种正确率可达100%，并获得了13株杂种实生苗。孙红叶^[57]

建立了苹果砧木 SRAP 和 SSR 反应体系, 筛选出了适宜苹果耐盐筛选的 SRAP、SSR 分析的稳定性高、多态性高的引物对, 获得了 14 条差异带, 其中 4 条为 SRAP 标记耐盐相关带, 10 条为 SSR 标记耐盐相关带。马荣群等^[58]利用 SSR 标记对青砧 2 号同‘M9’杂交组合的 79 株 F₁ 代杂种实生苗进行鉴定, 获得 18 株杂种实生苗, 并建立了 SSR 体系, 可快速、准确、高效地鉴定早期无融合生殖苹果砧木 F₁ 代有性杂种, 检出率 100%。

3 早期预选指标

3.1 形态指标

形态指标预选为传统的矮化砧选育方法, 是根据实生苗或植株的外观形态, 如节间短、株型紧凑、树体矮小等作为初选指标, 然后再通过选种圃嫁接鉴定, 依据对其矮化性、早果性、生根难易等性状的观察决定取舍, 一般需要 4~5 年甚至更长的时间^[59]。李嘉瑞等^[60]的研究就表明, 嫁接苗幼树高度与盛果树的树冠大小呈正相关关系, 干周也可在一定程度上反映砧木矮化效应的强弱, 但也需 3 年左右的时间。

3.2 解剖结构

研究表明, 根皮率同矮化程度呈负相关^[61], 但因根系采集要求较严格, 且根系及其皮部受土壤等因素影响较大, 加之有些种类如无融合生殖的实生砧苗就不适合用根皮率进行预选^[59], 后来研究更多转向枝条的解剖结构等方面。王中英等^[62-63]研究表明, 1 年生枝的材皮比在 2~3 时趋于矮化, 3 以上则为乔化; 导管密度与砧木植株的体积呈正相关, 导管占木质部的百分率乔砧大于矮砧和半矮化砧, 导管与木质部的面积之比在 60% 以下, 树体矮化; 栅海比和砧木植株的体积呈负相关, 矮化砧栅栏组织的厚度大于乔化砧, 栅栏组织与海绵组织之比大于 1^[62,64-65]; 气孔密度可稳定遗传, 比气孔大小更具规律性, 短枝型的气孔密度小于普通型^[66]。另外, 张新忠等^[67]在对矮砧及乔砧苹果树嫁接接口解剖结构进行观察时发现, 矮化砧的嫁接接口内愈伤组织细胞层数最多, 导管不同轴程度最高, 而乔化砧正好与之相反, 半矮化砧则介于两者之间。也有研究表明, 由于枝条解剖结构的不同, 枝条的电阻值也就不同, 枝条电阻与生长势成正相关^[68], 预选苹果砧木矮化性的准确性达 94.3%^[69]。但枝条电阻值受枝条粗度、温度等多种因素的影响, 取材时应注意材料选择要均匀一致^[70]。

3.3 酶含量及活性法

与矮化性状相关的酶是过氧化物酶(POD)和过氧化物同工酶。POD 酶的活性与枝长、节间长呈显著负相关^[71], 极矮化砧、矮化砧、半矮化砧的 POD 酶活性依次减小^[72], 以春季叶片 POD 酶活性显著高于春梢茎

尖、春梢韧皮部、秋季叶片和秋梢韧皮部, 所以春季叶片的 POD 酶活性可作为砧木矮化性的衡量指标^[65]。

过氧化物同工酶同矮化性状也有一定的相关性。研究表明, 苹果矮化砧同工酶谱比乔化砧多一个酶带 A9, 酶带 A9 是苹果矮化砧的显著标记, 可作为矮化砧木早期鉴定的参考指标^[45,73-74]。

3.4 内源激素法

果树树体大小受激素的明显控制, 且与 IAA、GA、CTK、ABA 4 类激素有明显直接的关系^[75]。邵开基等^[76]认为, ABA 含量与树体矮化程度呈显著正相关, ABA 在叶片中的含量可以作为 M、MM、P 和 S 系砧木的矮化预选指标。牛自勉等^[77]认为, ABA 可准确预选短枝型品种, 短枝品种与同系非短枝品种或母树叶片 ABA 比值 2.3~3.5 倍为标准短枝, >3.5 倍为极度短枝。曹致格等^[45]认为, 秋梢韧皮部 IAA/ABA 值是否大于 1, 可以区分乔化砧木和矮化砧木, 其 IAA/ABA 和 (IAA + GA + ZR)/ABA 的比值随着砧木矮化性的增加而减少, 可以作为矮化预选指标。

4 问题与展望

4.1 问题

4.1.1 没有完善的砧木育种体系 国内苹果矮砧选育工作经过 50 多年的发展已取得了一些成绩, 但同世界进步国家相比, 仍有很大差距, 可以说国内的苹果矮砧选育仍处于初步阶段。如在实生苗预选方面, 虽然从形态学、解剖学、生理生化、分子标记等方面已做了相当的研究工作, 提出了一些预选指标, 但至今没有一个完整简便的砧木预选标准。再如在亲本选配时更多是依据表现型, 而对特异性状遗传背景、遗传规律方面的研究甚少, 不能有针对性地进行亲本组合。因此, 急需建立一个砧木高效育种体系。

4.1.2 育种力量薄弱, 不稳定 国内矮砧育种工作开展得较迟且时断时续, 国家扶持力度小, 缺乏长期性和连续性, 缺乏创新能力强的团队^[78], 与砧木育种工作是一个长期的系统研究不相适应。这也是中国至今没能选出适宜大规模推广应用的苹果矮化砧木的原因之一。

4.1.3 对易繁殖的育种目标重视程度不够 目前国内苹果矮化砧木选育的主要是营养系砧木, 这就要求所选砧木要扦插压条发根能力强, 繁殖容易, 繁殖系数高, 而目前自主选育的砧木大都存在压条不易生根、扦插繁殖困难的问题。这也印证了国内矮砧 95% 是以中间砧形式利用的, 而国外的主要利用形式是自根砧。中间砧苗木一方面繁殖难度大, 一方面同品种、基砧亲和性方面也存在一些问题, 一定程度上影响了矮砧栽培的发展。

4.1.4 抗性育种开展较少 国内目前的抗性育种多注重于抗寒、耐黄化,也选出了一些新品种并且应用于生产,而对抗病如抗白粉病、根腐病、根癌病和抗虫(如抗绵蚜)方面的研究较少,虽然有些单位做了一些探索性的工作,但大面积应用于生产上的未见报道。

4.1.5 生物技术育种研究滞后 经过20多年的发展,苹果矮化砧木生物技术育种取得了可喜的成绩,但与生产实际应用尚有很大距离。分子标记体系的准确性、效率还有待提高,仍有许多基础性工作需要开展,转基因工程方法、转基因技术体系还不完善,仍需深入研究。

4.1.6 对选出的新品系缺乏系统的研究 到目前为止,国内自主选育的矮砧在生产上的利用仅占25%左右,这一方面受砧木品种本身的适应性局限,但同时因对选出的新品系缺乏系统的研究,如对新砧木在不同地区的适应性、砧穗组合、砧木利用方式、配套栽培技术等方面研究较少,影响了砧木新品种的推广应用。

4.2 展望

果树矮化栽培可充分利用土地和空间,具有结果早、投产快、管理方便等优点,是世界果树生产发展的方向,国外苹果在20世纪50年代就基本实现了宽行密植栽培,而国内矮砧栽培发展较为缓慢,这主要是由于没有适合国内气候、土壤条件的优良砧木,培育生态适应性强、易繁殖的矮化砧木迫在眉睫。育种工作者应重点调查收集保存挖掘开发和利用现有的砧木资源,对其特异性状,包括矮化性状进行分子水平的评价,分析其遗传背景、基因型、亲缘关系、遗传规律及亲本的配合力等,依据选种目标,有目的地设计亲本组合,探索建立苹果矮砧群体杂交后代的早期预选方法体系,杂交优系复选、决选指标及评价体系,最终建立苹果矮化砧木高效育种技术体系。加强基因工程育种的研究,挖掘目的基因,如抗旱、抗盐碱、抗寒、抗病等基因,加强优良基因定位与克隆工作,尽可能导入同源的目的基因,增强外援基因的表达强度;加强基因受体和转化方法的研究,提高转化效率,完善基因转化体系。同时,国家应加大扶持力度,整合优化资源,建立全国性和区域性的砧木育种创新团队,确保研究工作能稳定持续开展。

纵观国内外研究,苹果矮砧选育仍以传统的杂交育种、实生选种和株系选优为主,一种新的砧木从育种到商业化应用需要30年甚至更长的时间。如M系1917年选出,MM系1928年选出,一直到20世纪中叶才实现了商业化的应用,历时30多年;国内选育的SH系1978年杂交,21世纪初才开始大面积推广应用。传统

育种技术早期筛选难度大,后期评价繁琐,评价手段单一,极大地延缓了砧木的育种进程。如何将现代生物技术有机地融合到传统育种技术中,缩短育种进程,选育适应性强、易繁殖、多抗性矮砧仍是国内今后苹果矮砧育种工作研究的重点。同时还应加强苹果矮化密植栽培技术的研究,好的品种还需配套适宜的栽培技术才能实现优质高效,最终推动苹果产业的健康发展。

参考文献

- [1] 2015年苹果形势报告[EB/OL].<http://yanchuan.sxny.gov.cn/templet/luochuan/showarticle.jsp?id=435196>
- [2] 潘增光,辛培刚,束怀瑞.我国苹果砧木资源及砧木育种[A].//中国园艺学会.中国园艺学会成立70周年纪念优秀论文选编[M].北京:中国科学技术出版社,1999:42-50.
- [3] 李登科,陈俊,杜学梅,等.苹果属河南海棠矮砧种质特性及利用[J].中国农学通报,1998,14(1):40-42.
- [4] 韩振海主编.苹果矮化密植栽培理论与实践[M].北京:科学出版社,2011.
- [5] 陈琳琳,吴瑞姣,刘连芬,等.湖北海棠的研究进展及应用前景[J].北方园艺,2013(16):217-221.
- [6] 王根旺,刘富顺.甘肃子午岭林区野生果树种质资源调查研究[J].甘肃林业科技,2006,31(2):8-11,28.
- [7] 张玉芹,宋加录.甘肃蔷薇科野生果树种质资源及开发利用[J].中国林副特产,2012(2):80-83.
- [8] 张玉萍,刘丽强.海棠种质资源的研究及其应用[A].//第四届全国果树种质资源研究与开发利用学术研讨会论文集汇编[C].2010:52-58.
- [9] 王海英,徐庆,樊高强,等.变叶海棠的研究进展与其应用前景[J].中国农学通报,2009,25(23):155-160.
- [10] 缪松林,蒋建中,陈其峰,等.苹果实生矮化砧樱桃叶海棠[J].中国果树,1983(2):25-26.
- [11] 郗荣庭,韩其谦.主要果树砧木[M].北京:中国林业出版社,1998:38-58.
- [12] 吴梅君,刘学才,姜林.苹果矮化砧崂山柰子的特性和利用的研究[J].园艺学报,1990,17(2):89-94.
- [13] 赵大鹏,孟素琴,陈新平.无性系苹果矮化砧木两株系嫁接富士试验初报[J].果树科学,1986(4):33-35.
- [14] 王继世,董绍珍,张桂琴,等.苹果无融合砧木76-2的利用研究现状[J].果树科学,1985,5(1):14-19.
- [15] 孟庆炎,王晓红,塔娜,等.苹果属矮生抗寒种质——扎矮山定子[J].中国果树,1997(3):13-14.
- [16] 姜林,邵永春,张翠玲,等.苹果半矮化砧木新品种‘青矮2号’[J].园艺学报,2013,40(1):183-185.
- [17] 姜林,张翠玲,邵永春,等.苹果半矮化砧木新品种‘青矮3号’[J].园艺学报,2012,39(1):1201-1202.
- [18] 韩振海,王忆,张新忠,等.苹果砧木新品种中砧1号[J].农业生物技术学报,2013,21(7):879-882.
- [19] 杨廷植,高敬东,王骞,等.早果、矮化、抗逆苹果砧木Y系的选育研究[J].中国农学通报,2016,32(22):68-75.
- [20] 李粤渤,张冰冰,宋宏伟,等.苹果抗寒矮化砧木新品种‘ZM-2000’

- 的选育[J].中国果树,2016(3):55-56.
- [21] 湖北省农科院果树所苹果组.湖北海棠矮生类型资源调查出报[J].中国果树,1979(1):8-11.
- [22] 雷振亚,明宗贤,杨波.湖北海棠实生系矮砧选育初报[J].中国南方果树,1998,27(4):38-39.
- [23] 杨进.我国苹果矮化砧木选育概况及今后育种方向[J].山东农业科学,1995(1):17-19.
- [24] 邵开基,李登科,张忠仁.SH系列苹果矮化砧木育种研究[J].华北农学报,1988,3(2):86-93.
- [25] 邵开基,李登科,张忠仁,等.SH系列苹果矮化砧性状及生理特性的研究[J].园艺学报,1991,18(4):259-295.
- [26] 邵开基,李登科,张忠仁.J系列苹果矮化砧生产性能的研究[J].中国果树,1992(2):1-3.
- [27] 王殿发,孙祎龙,崔金虎,等.GM256矮化中间砧苹果树的栽培试验[J].中国果树,1993(1):3-5.
- [28] 张冰冰,李粤渤,宋洪伟,等.苹果抗寒矮化砧木新品种GM310的选育[J].中国果树,2011(6):4-5.
- [29] 姜林,于福顺,张翠玲,等.苹果矮化砧木新品种‘青矮1号’[J].园艺学报,2012,39(1):191-192.
- [30] 沙广利,郝玉金,宫象晖,等苹果无融合生殖砧木‘青砧1号’[J].园艺学报,2013,40(7):1407-1408.
- [31] 李恩生,荣志祥,李喜森,等.苹果矮化砧木优系77-33、77-34选育初报[J].北方果树,1990(3):24-25,27.
- [32] 刘志,李喜森,伊凯,等.苹果矮化砧木‘辽砧2号’选育[J].果树学报,2004,21(5):501-502.
- [33] 李国萍,凌一章,宋梅,等.苹果KM矮化砧的选育[J].中国果树,2004(4):1-3.
- [34] 樊秀芳,刘旭峰,张建堂,等.SX系列矮化砧对苹果生长结果的影响[J].果树学报,2004,21(5):399-401.
- [35] 宣景宏.M8和M9在苹果矮化砧木育种中的应用[J].北方果树,2001(4):1-4.
- [36] 刘捍中,任庆棉,蒲富慎,等.苹果矮化砧CX系3、4、5、10号的选育初报[J].北方果树,1989(1):5-14.
- [37] 董文轩.苹果实生矮砧育种途径研究[D].沈阳:沈阳农业大学,1995.
- [38] 杨进,吴梅君.苹果砧木辐射育种简报[J].原子能农业应用,1980(3):7-9.
- [39] 沙广利.苹果无融合生殖砧木种质资源创新[D].泰安:山东农业大学,2007.
- [40] 马颖,柴慈江.生物技术在果树上的应用[J].北方果树,2004(1):1-3.
- [41] 邓秀新,刘继红.果树遗传转化及基因组转移研究进展[J].武汉植物学研究,1996,14(4):357-369.
- [42] 过国南,阎振立,张顺妮.我国建国以来苹果品种选育研究的回顾及今后育种的发展方向[J].果树学报,2003,20(2):127-134.
- [43] 杨梦悦.农杆菌介导三价融合基因(*Rirol*)转化八棱海棠的研究[D].南京:南京农业大学,2003.
- [44] 王三红,杨梦悦,顾敏,等.农杆菌介导三价融合基因 *Rirol* 转化八棱海棠的研究[J].果树学报,2007,24(6):731-736.
- [45] 丛郁.转基因八棱海棠的活动及其表达研究[D].南京:南京农业大学,2006.
- [46] 李海云.苹果砧木品种组织培养体系的优化与 *RoIB* 基因遗传转化的研究[D].吉林:吉林农业大学,2005.
- [47] 姜志昂,孙建设,彭建营,等.苹果砧木 SH40 *MdNCED1* 基因克隆与表达分析[J].植物遗传资源学报,2014,15(1):153-159.
- [48] 李永红.农杆菌介导 *MdNHX1* 基因转化苹果砧木 M26 的研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2010.
- [49] 张文龙,陈志伟,杨文鹏,等.分子标记辅助选择技术及其在作物育种上的应用研究[J].种子,2008,27(4):39-43.
- [50] 瞿华香,张玉焯,张岳平,等.分子标记辅助选择育种研究进展[J].作物研究,2008,22(5):315-358.
- [51] 周爱琴,祝军,曲云军,等.应用 RAPD 技术鉴定苹果砧木[J].莱阳农学院学报,2000,17(3):166-169.
- [52] 祝军,周爱琴,李光晨,等.苹果 M 系矮化砧木 AFLP 指纹图谱的构建与分析[J].农业生物技术学报,2000,8(1):59-62.
- [53] 王涛,祝军,李光晨,等.苹果砧木亲缘关系 AFLP 分析[J].中国农业科学,2002,34(3):256-259.
- [54] 蒲娜娜,杜国强,李明媛,等.7种SH系苹果砧木的 AFLP 分析[J].中国农学通报,2007,23(6):141-144.
- [55] 张开春,毕晓颖,李荣旗,等.苹果属(*Malus*)显性矮化主基因 *Dw* 的 RAPD 分子标记[J].农业生物技术学报,1999,7(2):183-185.
- [56] 唐建明.用 RAPD 和 SSR 分子标记鉴定小金海棠 F1 代杂种实生苗研究[D].重庆:西南农业大学,2006.
- [57] 孙红叶.苹果砧木实生后代耐盐性鉴定的分子标记筛选及相关基因片段分析[D].保定:河北农业大学,2009.
- [58] 马荣群,李佳,沙广利,等.SSR 标记鉴定无融合生殖苹果砧木杂种实生苗[J].中国果树,2013(2):11-13.
- [59] 李文光.果树矮化效应预测方法的评论[J].河北农业技术师范学院学报,1992,6(4):64-69.
- [60] 李嘉瑞,张履道,杨兴虎,等.苹果矮化砧木早期鉴定方法的研究[J].青海农林科技,1980(2):25-29.
- [61] 李文敏,熊红,张雪峰,等.苹果砧木矮化效应鉴定—根皮率法的研究[J].山西果树,1983(3):5-9.
- [62] 王中英,解思敏,杨佩芳,等.苹果砧木叶片解剖构造与生长势关系[J].山西果树,1983(2):13-17.
- [63] 王中英,解思敏,杨佩芳,等.苹果矮砧解剖构造研究[J].果树科学,1988,5(1):6-10.
- [64] 魏晓雯.苹果砧木矮化性评价指标的研究及应用[D].保定:河北农业大学,2014.
- [65] 曹敏格,杨海玲,张文,等.苹果砧木矮化性评价指标的研究[J].中国农业大学学报,2008,13(5):11-18.
- [66] 杨传友,史金玉,杜欣阁,等.苹果叶片气孔密度研究[J].山东农业大学学报,1998,29(1):8-14.
- [67] 张新忠,章德明,张建阁,等.矮砧及乔砧苹果树嫁接口的解剖观察[J].园艺学报,1995,22(2):117-122.
- [68] 成明昊,李恩生,温树英,等.苹果矮化砧木选育预选方法——枝条电阻法的探讨[J].园艺学报,1980,7(3):17-21.
- [69] 刘捍中,蒲富慎.电阻与气孔测定方法在苹果矮化种质资源预测鉴定中的应用[A].//中国农业科学院果树研究所.中国农科院果树科学研究所年报[C].兴城,1980:63-66.
- [70] 鄢新民,王献革,李学营,等.苹果矮生型杂交后代筛选[J].河北农业科学,2012,16(1):69-71.
- [71] 聂华堂,钟广炎,陈竹生,等.叶片过氧化物酶活性作为柑桔短枝型品种预选指标初探[J].果树学报,1991(1):56-60.
- [72] 徐继忠,史宝胜,马宝焜,等.苹果不同矮砧与其对应中间砧植株

-
- POD、IOD 酶活性的研究[J].中国农业科学,2002,35(4):415-420.
- [73] 张维强,唐秀芝.矮生型苹果苗的预选指标[J].植物学报,1987,29(4):377-400.
- [74] 刘彦红,张志华.果树矮化机理的研究进展[J].河北农业大学学报,2002,25(5):92-94.
- [75] 李洪娜,许海港,任饴华,等.不同施氮水平对矮化富士苹果幼树生长、氮素利用及内源激素含量的影响[J].植物营养与肥料学报,2015,21(5):1304-1311.
- [76] 邵开基,牛自勉,张忠仁,等.苹果砧木矮化程度与ABA含量的关系研究[J].园艺学报,1987,14(2):7-11.
- [77] 牛自勉,王香萍.内源激素在苹果短枝型品种预选上的应用[J].中国农业科学,1995,11(5):14-18.
- [78] 束怀瑞.中国果树产业可持续发展战略研究[J].落叶果树,2012,24(1):1-4.