

苹果紧凑型品种和矮化砧木内源激素的变化

王丽琴 唐 芳 赵 飞 束怀瑞

(山东农业大学园艺学院, 泰安 271018)

摘 要: 以不同矮化程度的苹果品种、砧木和嫁接植株为试材, 研究了春梢旺长期茎尖和春梢停长期叶片的内源激素变化。结果表明, 与普通型品种相比, 紧凑型品种茎尖和叶片中的赤霉素 (GA_{1+3}) 含量显著降低而细胞分裂素 (CTKs) 含量显著升高, 紧凑型品种的 $CTKs/ GA_{1+3}$ 约是普通型品种的 4.78~6.24 倍。不同矮化程度的砧木间相比, 春梢停长期叶片中, M_9 的 IAA 含量比平邑甜茶降低了 53.7%。以 M_{26} 作中间砧, 显著降低了接穗叶片和基砧新根中的 IAA 含量; 但以新红星作中间砧则影响较小。将 M_{26} 中间砧与紧凑型品种组合, 与乔砧普通型植株相比, 春梢停长期叶片和新根中 IAA 含量分别下降了 46.1% 和 33.3%, $CTKs/ GA_{1+3}$ 是其 2.8~3.6 倍, 其变化幅度大于单一应用矮化砧、紧凑型品种的植株。因此, 紧凑型、矮化砧具有不同的激素调节机制, GA、CTK 在紧凑型品种矮化中起重要作用, 而矮砧的矮化可能与 IAA 密切相关。

关键词: 苹果; 紧凑型品种; 矮化砧; 内源激素

中图分类号: S 661.1; Q 946 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2002) 01-0005-04

矮化砧、紧凑型是苹果矮化密植的主要途径, 但由于对其矮化机制缺乏深入的研究, 导致矮密园树势难以维持和控制, 亦因早期鉴定困难而限制了矮化育种的研究进展^[2]。对农作物的研究结果表明, 基因通过激素控制植株高矮^[3], 而果树矮化机制中内源激素作用的研究报道较少, 尤其缺乏相同试材下内源激素平衡的研究^[30], 不同矮化途径异同点的比较则未见报道。本研究以不同矮化程度的苹果品种和砧木及其嫁接植株为试材, 探讨了内源激素平衡与矮化的关系。

1 材料与方法

1.1 试材

苹果普通型品种红星及其紧凑型芽变新红星、玫瑰红取材于山东省平阴园艺场, 10 年生大田栽培, 砧木为八棱海棠 (*Malus micromalus*)。不同矮化程度的砧木分别为平邑甜茶 (*Malus hupehensis*)、 MM_{106} 、 M_{26} 、 M_9 , 取材于山东省果树所矮砧试验园, 2 年生自根苗。不同砧穗组合植株取材于山东农业大学根系实验园, 2 年生盆栽。分别于春梢旺长期 (4 月 25 日) 采集茎尖, 春梢停长期 (5 月 25 日) 采集新梢中部第 7 片大叶和初生细根。每样品重复两次。取样后液 N 速冻, 于 -70℃ 低温冰箱中保存。

1.2 样品的提取、纯化和测定

参照南京农业大学植生室的方法, 采用酶联免疫法测定^[1]。用 80% 冷甲醇提取, PVP 和 Sep-pak C_{18} 小柱 (Waters 公司产品) 纯化。

2 结果与分析

2.1 不同矮化程度品种的内源激素变化

由表 1 可看出, 春梢旺长期紧凑型品种茎尖中的 IAA 含量较普通型品种下降了 3.6%, 差异很小; 而 GA_{1+3} 含量降低了 41.7%~43.2%; 玉米素 (ZR_S)、异戊烯基腺嘌呤 (iPA_S) 含量显著升高, 是普通型品种的 2.8~3.1 倍, 并与矮化顺序一致; 红星、新红星、玫瑰红的 $CTKs/ GA_{1+3}$ 值依次是:

收稿日期: 2001-06-28; 修回日期: 2001-08-23

0.1449、0.6919、0.7873；ABA 含量在两类品种间差异不大，矮化品种仅高于普通型品种 1 % 左右。春梢缓慢生长期叶片中的内源激素含量也有相似的规律，即以高 CTK、低 GA 为矮化的特征，红星、新红星、玫瑰红的 CTKs/ GA₁₊₃ 值依次为 0.1632、0.8426 和 1.018。矮化品种的 CTKs/ GA₁₊₃ 约是普通型品种的 4.78~6.24 倍。

表 1 苹果不同品种茎尖和叶片的内源激素含量

Table 1 Endogenous hormone content in shoot tips and leaves for different cultivars

(nmol g⁻¹ FW)

样品 Sample	品种 Cultivar	IAA	GA ₁₊₃	ZR _s	ipAs	CTKs (ZR _s + ipAs)	ABA
茎尖 Shoot tip	红 星 Starking	0.7243	10.2462	0.5025	0.9823	1.4848	298.9
	新红星 Starkrimson	0.6986	5.9753	0.7058	3.4286	4.1344	301.2
	玫瑰红 Rosa Red delicious	0.6973	5.8241	0.7299	3.8555	4.5854	303.4
叶片 Leaf	红 星 Starking	0.5057	7.9590	0.3744	0.9042	1.2986	502.2
	新红星 Starkrimson	0.4989	4.5737	0.6759	3.1783	3.8542	581.7
	玫瑰红 Rosa Red delicious	0.4178	4.3773	0.7280	3.7303	4.4583	615.1

2.2 不同矮化程度砧木的内源激素变化

不同矮化程度砧木的 2 年生自根苗（平邑甜茶为孤雌生殖的实生苗）茎尖和叶片的内源激素含量见表 2。春梢旺长期茎尖中的 IAA、GA₁₊₃ 含量随砧木的矮化而降低，ABA 升高，CTK 含量与矮化程度无明显相关。以 M₉ 为例，IAA、GA₁₊₃ 含量分别比平邑甜茶下降了 15.6 % 和 13.8 %，ABA 提高了 16.4 %。在春梢缓慢生长期，叶片中 GA₁₊₃、ABA 含量的变化规律与茎尖相似，CTKs 随砧木的矮化而升高，M₉ 叶片中 GA₁₊₃ 和 CTKs 含量分别比平邑甜茶下降了 20 % 和上升了 15 %，但 IAA 含量差异最大，平邑甜茶是 M₉ 的 2.2 倍。

表 2 苹果不同砧木茎尖和叶片的内源激素含量

Table 2 Endogenous hormone content in shoot tips and leaves for different rootstocks

(nmol g⁻¹ FW)

样品 Sample	砧木 Rootstock	IAA	GA ₁₊₃	ZR _s	ipAs	CTKs (ZR _s + ipAs)	ABA
茎尖 Shoot tip	平邑甜茶 Pingyi Tiancha	0.5192	5.2555	1.3684	4.1325	5.5009	426.8
	MM ₁₀₆	0.4891	4.9064	1.1569	4.2595	5.4164	434.1
	M ₂₆	0.4766	4.6850	1.0119	3.9687	4.9806	478.5
	M ₉	0.4382	4.5328	1.1353	3.6928	4.8281	496.3
	平邑甜茶 Pingyi Tiancha	0.4367	4.1952	1.0118	3.5289	4.5407	724.3
叶片 Leaf	MM ₁₀₆	0.3357	4.0917	1.0595	3.7764	4.8359	725.4
	M ₂₆	0.2477	3.5079	1.0880	4.1289	5.2169	786.7
	M ₉	0.2026	3.3812	1.1118	4.1783	5.2901	795.4

2.3 不同砧穗组合植株的内源激素变化

不同砧穗组合 2 年生嫁接植株的内源激素含量见表 3。盆栽紧凑型品种新红星/平邑甜茶仍呈现与表 1 相似的结果，叶片和新根中的 GA₁₊₃ 比红星/平邑甜茶降低了 38.6 %~50.4 %，CTK/GA 是其 2.3~2.5 倍。与相同的接穗和基础植株（红星/平邑甜茶）相比，以 M₂₆ 作中间砧，接穗叶片和新根中的 GA 下降了 6 %~16 %，ABA、CTKs 升高了 6 %~17 %，IAA 含量差异最大，分别降低了 34.6 % 和 25.6 %。而以紧凑型品种新红星作中间砧，接穗叶片并不呈现紧凑型品种的高 CTK/GA 特征，其 CTKs/ GA₁₊₃ 仅是红星/平邑甜茶的 1.14 倍，叶片和新根的 IAA 含量也只下降了 2.6 %~3.5 %。

将 M₂₆ 中间砧与紧凑型品种组合，嫁接植株出现二者的性状，与乔砧普通型植株相比，春梢停长期叶片和新根中 IAA 含量分别下降了 46.1 % 和 33.3 %，CTKs/ GA₁₊₃ 是红星/平邑甜茶的 2.8~3.6 倍，其变化幅度大于单一应用矮化砧、紧凑型品种的植株。

表 3 不同砧穗组合嫁接植株的内源激素含量

Table 3 Endogenous hormone Content for different scion-rootstock trees (nmol g⁻¹ FW)

样 品 Sample	接穗/ 砧木 Scion/ rootstock	IAA	GA ₁₊₃	ZR _s	ipA _s	CTKs (ZR _s + ipA _s)	ABA
茎 尖 Shoot tip	红星/ 平邑甜茶	0.4640	4.8763	0.4579	2.0267	2.4846	406.9
	Starking/ Pingyi Tiancha						
	红星/ M ₂₆ / 平邑甜茶	0.4467	4.3748	0.4805	2.4364	2.9169	460.5
	Starking/ M ₂₆ / Pingyi Tiancha						
	红星/ 新红星/ 平邑甜茶	0.4518	4.6975	0.4583	2.2712	2.7295	418.2
	Starking/ starkrimson/ Pingyi Tiancha						
	新红星/ 平邑甜茶	0.4457	3.0901	0.5260	2.9897	3.5157	448.3
	Starkrimson/ Pingyi Tiancha						
	新红星/ M ₂₆ / 平邑甜茶	0.4421	2.6024	0.5402	3.1695	3.7097	510.4
叶 片 Leaf	Starkrimson/ M ₂₆ / Pingyi Tiancha						
	红星/ 平邑甜茶	0.3761	2.6257	0.3765	2.0975	2.4740	467.7
	Starking/ Pingyi Tiancha						
	红星/ M ₂₆ / 平邑甜茶	0.2464	2.4692	0.4133	2.2524	2.6657	512.3
	Starking/ M ₂₆ / Pingyi Tiancha						
	红星/ 新红星/ 平邑甜茶	0.3528	2.4185	0.3935	2.1468	2.5403	480.2
	Starking/ starkrimson/ Pingyi Tiancha						
	新红星/ 平邑甜茶	0.3352	1.6113	0.4987	3.0496	3.5483	525.3
	Starkrimson/ Pingyi Tiancha						
新 根 Primary root	新红星/ M ₂₆ / 平邑甜茶	0.2027	1.1952	0.5672	3.3865	3.9537	536.8
	Starkrimson/ M ₂₆ / Pingyi Tiancha						
	红星/ 平邑甜茶	0.4895	9.0986	1.1253	3.1005	4.2258	418.6
	Starking/ Pingyi Tiancha						
	红星/ M ₂₆ / 平邑甜茶	0.3643	7.5782	1.2325	3.2694	4.5019	462.3
	Starking/ M ₂₆ / Pingyi Tiancha						
	红星/ 新红星/ 平邑甜茶	0.4643	8.2168	1.1868	3.1508	4.3376	449.9
	Starking/ starkrimson/ Pingyi Tiancha						
	新红星/ 平邑甜茶	0.4115	4.5123	1.5695	3.7612	5.3307	457.7
	Starkrimson/ Pingyi Tiancha						
	新红星/ M ₂₆ / 平邑甜茶	0.3259	3.5652	1.8908	4.0508	5.9416	497.9
	Starkrimson/ M ₂₆ / Pingyi Tiancha						

3 讨论

3.1 GA 是紧凑型品种矮化机制中最重要的激素，高 CTK/ GA 是紧凑型品种的特征

许多研究认为，高 ABA 含量导致了紧凑型品种的矮化^[3]，但多数试验只测定了 ABA 单一激素的含量。在本试验的结果中看到，元帅系紧凑型品种茎尖、叶片中 GA 含量明显低于普通型品种。虽然迄今尚未有直接证据表明 GA 决定节间长度，但外源喷布 GA 拮抗剂 PP₃₃₃显著降低新梢总长和节间长度，而对叶片或新梢的节数基本无影响^[5]。以紧凑型品种作砧木，则矮化的作用很小，因此紧凑型品种的矮化主要是由地上部控制的，GA 无疑是其矮化机制中最重要的激素，CTK 及其它激素也参与了这一机制。新红星、玫瑰红叶片中 CTK 积累，这与 Looney 和 Lane^[6]在 Wijcik 旭上的研究结果一致，但 Wijcik 旭的 GA 含量没有测定。本试验中发现，紧凑型 CTKs/ GA₁₊₃是普通型的 4.5 ~ 6 倍。CTK 在解除顶端优势、提高侧芽萌发、促进叶绿体分化和叶绿素的合成中具有重要作用^[4,8]。因此，紧凑型品种叶色浓绿、栅栏组织厚、叶绿体密集、叶片秋季晚衰及萌芽率高、易成花等特性与其叶片的高 CTK 含量一致。

3.2 IAA 向基运输在苹果砧木矮化中的作用

乔矮砧茎尖的内源激素含量差异很小，但矮砧及矮砧嫁接植株的叶片、新根中 IAA 含量明显低于乔砧。有鉴于矮化中间砧的矮化作用（表 3），因此矮砧可能并不直接影响 IAA 的发生源，而是通过影响 IAA 向基运输中的代谢或阻滞而起作用。由于矮砧运向根中的 IAA 数量的变化，从而影响根量、

根系类型和 GA_5 、CTKs 的合成。IAA 向根运输中的浓度梯度及代谢过程尚待深入研究。众多的研究已确认生长素促进生根, 诱导木质部分化, 影响顶端优势^[4,7], 矮化砧总根量小、细根比例大、皮层厚、木质部不发达、广角分枝、侧芽膨大等都体现了其低 IAA 特征。

因此, 矮化砧和紧凑型品种具有不同的激素作用机制, 需要不同的利用方式。

参考文献:

- 1 李宗霆, 周 雯. 植物激素及其免疫检测技术. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996. 279 ~ 284
- 2 杨 进. 苹果矮密高产研究的回顾与展望. 烟台果树, 1993, (4): 1 ~ 5
- 3 曾 骧. 果树生理学. 北京: 北京农业大学出版, 1992. 110 ~ 116
- 4 Bangerth F. Polar auxin transport as a signal in the regulation of tree and fruit development. Acta Hort., 1993, 329: 70 ~ 74
- 5 Faust M, Steffens G.S. Correlation between internode length and tree size in apple. Acta Hort., 1993, 349: 81 ~ 84
- 6 Looney N E, Lane W D. Spur-type growth mutants of McIntosh apple: A review of their genetics, physiology and field performance. Acta Hort., 1984, 146: 31 ~ 41
- 7 Wang S. M, Faust M.J. Apical dominance in apple (*Malus domestica* Borkh.): The possible role of indole-3-acetic acid (IAA). J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1994, 119 (6): 1215 ~ 1221
- 8 Wertheim S.J, Estabrooks E.N. Effect of repeated spray of 6-BA on the formation of lateral shoots in apple in the fruit-tree nursery. Scientia Hort., 1994, 60 (1/2): 31 ~ 39

Effect of Compact Mutants and Dwarfing Rootstocks on Endogenous Hormone Content of Apple

Wang Liqin, Tang Fang, Zhao Fei, and Shu Huairui

(Department of Horticulture, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018)

Abstract: Endogenous hormone regulation should be very important for apple dwarfing mechanism. Starking and its compact mutants, rootstocks in different dwarfing level were used to determine endogenous hormone content. The results were as follows: Compared to Red Delicious, its compact mutants had lower GA_{1+3} and higher CTKs. CTKs/ GA_{1+3} for dwarfing cultivars were 4.78 to 6.24 times of that for general cultivar. ABA, IAA content differed a little between compact and general apple cultivars. GA_{1+3} , ABA and CTKs in shoot tips and leaves varied about 13 % - 20 % for normal and dwarfing rootstocks. However, IAA in M_9 leaves was 53.7 % less than that in normal rootstock during the rest period of shoot growth. Using M_{26} as inter rootstock, IAA in scion leaves and fine roots of basic rootstocks dropped 34.6 % and 25.6 %. But the plant with Starkrimson as inter rootstock did not have this effect. So GA was very important for compact varieties. It performed directly on above ground. But Dwarfing mechanism for rootstocks maybe was closed to polar transition of IAA.

Key words: Apple; Compact mutants; Dwarf rootstocks; Endogenous hormone