

柑橘砧木评价及应用研究进展

朱世平^{1,4,*}, 陈 娇², 马岩岩², 闫树堂^{1,4}, 钟广炎^{1,3}

(¹西南大学/中国农业科学院柑桔研究所, 重庆 400712; ²西南大学园艺园林学院, 重庆 400716; ³广东省农业科学院果树研究所, 广州 510640; ⁴国家柑桔工程技术研究中心, 重庆 400712)

摘 要: 优良砧木的选用是柑橘优质丰产的基础。总结了多年来对柑橘砧木在抗生物逆境(柑橘衰退病、裂皮病、流胶病、黄龙病、根结线虫)、耐非生物逆境(耐盐、耐缺素、耐旱、抗寒)等方面的评价以及砧木对接穗生长势、果实品质和产量的影响、砧木与接穗的亲合性等方面的研究进展。

关键词: 柑橘; 砧木; 接穗; 抗性; 亲合性

中图分类号: S 666

文献标志码: A

文章编号: 0513-353X (2013) 09-1669-10

Advances in the Studies on Citrus Rootstock Evaluation and Application

ZHU Shi-ping^{1,4,*}, CHEN Jiao², MA Yan-yan², YAN Shu-tang^{1,4}, and ZHONG Guang-yan^{1,3}

(¹*Citrus Research Institute, Southwest University/Chinese Academy of Agricultural Sciences, Chongqing 400712, China;* ²*College of Horticulture and Landscape Architecture, Southwest University, Chongqing 400716, China;* ³*Institute of Fruit Tree Research, Guangdong Academy of Agricultural Sciences, Guangzhou 510640, China;* ⁴*National Citrus Engineering Research Center, Chongqing 400712, China*)

Abstract: Superior citrus rootstock contributes greatly to citrus production. In this paper, we reviewed the progresses in the evaluation of the resistances to biotic stresses such as *Citrus tristeza virus*, exocortis viroid, gummosis, huanglongbing, nematode, and the tolerance to abiotic stresses such as salinity, cold hardiness, drought and nutrition deficiency. The progresses on the effects of rootstocks to scion cultivars on growth vigour, fruit quality and productivity, and on compatibility of scion-stocks were also summarized.

Key words: citrus; rootstocks; scion; resistant; compatibility

柑橘是世界第一大水果, 橙汁是世界第一大果汁饮料。现有中国、巴西、美国等 138 个国家(地区)种植柑橘, 总产量 1.24 亿吨(权银, 2012)。柑橘也是中国的重要水果, 截止 2011 年底, 共有栽培面积 220 余万公顷, 年产量约 2 900 余万吨, 双列世界第一位。柑橘生产的快速发展离不开优良新品种的推广应用。优良砧木品种的选用是柑橘优质丰产的基础, 砧木不仅影响柑橘的品质和产量, 还影响其适应性和抗逆性。因此, 对柑橘砧木进行抗病、抗虫以及对各种非生物逆境耐性的评价与鉴定, 对其接穗品种生长势、产量和品质变化及嫁接亲和性的比较与分析, 选择出抗/耐逆境强并能促进接穗品种早结、丰产、稳产的优良砧木, 对柑橘产业的发展具有重要意义。

收稿日期: 2013-07-01; **修回日期:** 2013-08-09

基金项目: 国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-27); 公益性行业(农业)科研专项经费项目(201203075-07); 中央高校基本科研业务费专项基金项目(XDJK2012C079)

* E-mail: zhushiping@cric.cn; Tel: 023-68349027

1 柑橘砧木抗生物逆境研究

1.1 对柑橘衰退病的抗性

柑橘衰退病 (*Citrus tristeza virus*, CTV) 是一种单链 RNA 病毒病, 主要通过嫁接和蚜虫传播。砧木的种类与柑橘衰退病为害程度密切相关。酸橙是对 CTV 敏感的砧木, 酸橙砧的甜橙和克里曼丁橘受 CTV 感染后发病严重并给生产造成巨大损失 (Cambra et al., 2000)。枳具有抗 CTV 的相关基因 (Gmitter et al., 1996), 是优良的抗 CTV 砧木。在受 CTV 危害严重的几个国家, 如澳大利亚、南非和西班牙, 枳及其杂种卡里佐枳橙、特洛亚枳橙是最常用的砧木, 金弹 (*Fortunella crassifolia* ‘Meiwa Kumquat’) (Mestre et al., 1997)、强德勒柚 (*Citrus grandis* ‘Chandler Pummelo’) (Fang & Roose, 1999) 对 CTV 病毒也有一定的抗性; 阿来檬 (*C. macrophylla* Wester ‘Alemow’), 印度酸橘 (*C. reshni* Hort. ex Tan. ‘Cleopatra Mandarin’) 和沃尔卡默柠檬 (*C. volkameriana* Pasquale ‘Volkamer Lemon’) (Bruessow et al., 2010) 等对 CTV 具有耐性, 在西班牙某些受盐害危害的地区是用来取代枳及其杂种的砧木。

1.2 对柑橘裂皮病的抗性

柑橘裂皮病 (*Citrus exocotis viroid*) 是一种由分子量较小的 RNA 病毒引起的病害, 侵染柑橘后导致树干的外皮层纵向开裂, 严重影响树势和产量。红橘、酸橙、枳橙、粗柠檬等比较耐病, 感染裂皮病后一般无可见病状。而枳对裂皮病高度敏感, 感染后树干外皮层纵向开裂, 柠檬等感病后也有明显的症状。Roistacher 等 (1991) 比较了酸橙和枳橙砧的华盛顿脐橙在感染裂皮病后表现, 结果表明, 与未感染的砧木相比较, 嫁接在两种感染裂皮病砧木上的华盛顿脐橙果实产量降低, 树体减小, 果实着色变慢; 比较已感染裂皮病的酸橙和枳橙两种砧木, 发现嫁接在枳橙砧上的华盛顿脐橙的产量降低得更多, 树体减小得更为严重, 说明枳橙比酸橙对裂皮病更为敏感。枸橼感染裂皮病的症状更加明显, Duran-Vila 等 (1988) 发现枸橼在感病后表现出叶片末端褐化, 叶柄皱缩和坏死, 叶脉坏死, 叶片偏上性生长且发育受阻。

1.3 对柑橘流胶病的抗性

柑橘流胶病 (*Citrus gummosis*) 可使柑橘减产 10% ~ 30% (Timmer et al., 2000)。研究表明, 大部分的枳都具有对柑橘流胶病的抗性 (Swingle & Reece, 1967), 兰卜来檬 (*C. limonia* ‘Rangpur Lime’) (Siviero et al., 2006)、阿来檬 (Medina-Urrutia, 2008) 对流胶病也有较好的抗性, 酸橘则对流胶病比较敏感。Siviero 等 (2006) 对酸橘与枳的杂交群体进行了抗流胶病的 QTL 分析, 结果发现, 抗流胶病与多个数量性状位点 (Quantitative trait locus, QTL) 有关。

1.4 对柑橘黄龙病的抗性

柑橘黄龙病 (*Citrus huanglongbing*, HLB) 是一种毁灭性的柑橘病害, 在世界上 40 多个国家发生, 到目前为止还没有行之有效的防治方法。是否存在有抗黄龙病的砧木, 学术界一直有争议。Miyakawa (1980) 报道在常用砧木枳上没有观察到明显的黄龙病症状。Folimonova 等 (2009) 报道枳在嫁接接种黄龙病后的症状表现不稳定, 卡里佐枳橙耐黄龙病。Nariani (1981) 将莫桑比甜橙 (Mosambi Orange) 嫁接到 12 种感染黄龙病的砧木上并在嫁接 1.5 ~ 2 年后观察接穗的症状, 结果显示, 枳橙和枳砧的莫桑比甜橙只表现出轻微的症状, 在兰卜来檬、Kagzi 来檬 (*C. aurantifolia* ‘Kagzi Lime’) 和柚 (*C. grandis*) 砧上的莫桑比甜橙症状表现严重, 而尤力克柠檬 (*C. limon* ‘Eureka Lemon’)、

意大利柠檬 (*C. limon* ‘Italian Lemon’) 和甜来檬 (*C. limotta* ‘Sweet Lime’) 砧上的莫桑比甜橙则不表现症状。Shokrollah 等 (2011) 将感染黄龙病的 limau 橘 (*C. reticulata*) 嫁接到 12 种由基础和中间砧组成的砧木组合上, 结果发现以柚为基础和马蜂柑为中间砧的砧木组合在接种病菌后半年都没有表现出症状, 显示出一定的抗性; 而以酸橙为基础、酸橙和枳杂种为中间砧的砧木组合发病比较严重且发病率较高。Cevallos-Cevallos 等 (2012) 采用 GC-MS 技术对耐黄龙病 (枳和枳橙) 和对黄龙病敏感 (甜橙和葡萄柚) 的材料在接种病原后的代谢产物进行了比较分析, 发现耐病的柑橘品种中 L-甘氨酸和甘露糖的含量较高。

1.5 对根结线虫病的抗性

根结线虫病是一种世界范围内发生的导致柑橘树势缓慢衰退的病害。全世界约 70% ~ 80% 的柑橘感染根结线虫。O'Bannon (1977) 通过统计柑橘砧木品种根上根结线虫雌幼虫的个数和比较柑橘植株的生长状态发现有 5 个枳选系: 阿根廷枳 (*Poncirus trifoliata* ‘Argentine’), 大叶大花枳 (*P. trifoliata* ‘English Large Leaf, Large Flower’), 玻美枳 (*P. trifoliata* ‘Pomeroy’), 李奇 7-5 (*P. trifoliata* ‘Rich 7-5’) 和施文格枳柚 (*C. paradisi* × *P. trifoliata* ‘Swingle Citrumelo’) 对根结线虫病有高度的抗性, 卡里佐枳橙 (*C. sinensis* × *P. trifoliata* ‘Carrizo Citrange’) 对根结线虫病也有一定的抗性, 相反, 葡萄柚、甜橙和酸橙则对根结线虫病比较敏感。朱伟生等 (1993) 根据根结线虫在田间的生长规律比较了几种砧木的抗病性后发现: 枳和枳橙对根结线虫病具有较强抗性; 吴泰旭等 (1995) 对枳、枳橙和酒饼箭的抗病性进行了比较后发现, 酒饼箭对柑橘根结线虫病也具有良好的抗性, 并表现出树势健壮、产量稳定等特点, 是一个具有潜力的砧木。Ling 等 (2000) 以对线虫病敏感的柑橘杂种 LB6-2 [*Clementine Mandarin* (*C. reticulata*) × *Hamlin Orange* (*C. sinensis*)] 与抗线虫病的施文格枳柚的杂交后代群体为对象, 通过分群分析法 (Bulked segregant analysis, BSA) 研究了抗线虫病性状的遗传规律及其连锁标记, 结果发现, 抗线虫病性状的遗传可能是由单个显性基因控制。

2 柑橘砧木耐非生物逆境研究

2.1 耐盐性

土壤盐碱化是干旱、半干旱及沿海滩涂地区面临的重要问题。印度酸橘耐盐性较强, 故通常以它作为对照与其它砧木进行对比研究。Banuls 等 (1997) 将伏令夏橙嫁接在印度酸橘和枳上, 比较了分别在浓度为 60 mmol · L⁻¹ 的 NaCl、KCl 和 NaNO₃ 处理下的生理指标, 发现两种氯盐显著减缓植株的生长, 降低光合作用和气孔传导, 而 NaNO₃ 则无此影响, 印度酸橘砧的伏令夏橙叶片中 Na⁺ 积累较多而 Cl⁻ 积累较少, 而枳砧则相反。Garcia-Sanchez 等 (2006) 研究发现, 在 3、15、30 mmol · L⁻¹ NaCl 浓度条件下, 嫁接在卡里佐枳橙和印度酸橘两种砧木上的克里曼丁叶片中 N、P、K 的含量都随着 NaCl 浓度的增加而降低, 但印度酸橘砧的克里曼丁中的 Na⁺、Cl⁻ 含量比卡里佐枳橙砧的低。Garcia-Sanchez 等 (2002) 用 30、60、90 mmol · L⁻¹ NaCl 处理印度酸橘和卡里佐枳橙并分析了嫁接在这两种砧木上 ‘日辉’ (‘Sunburst’ Mandarin) 的生理指标, 也得出了类似的结果, 尽管印度酸橘根的 Na⁺、Cl⁻ 含量均比卡里佐枳橙高, 但印度酸橘砧 ‘日辉’ 品种叶片中 Na⁺、Cl⁻ 含量要比卡里佐枳橙砧的低。以上研究结果说明印度酸橘能通过根部隔离并减少 Cl⁻ 向地上部的运输来提高柑橘植株对氯盐的耐性。

Garcia-Sanchez 等 (2000) 比较了不同耐盐性的 3 个砧木品种 (印度酸橘、卡里佐枳橙和大翼橙 (*C. macrophylla* wester ‘Macrophylla’)) 在高盐条件下 (90 mmol · L⁻¹ NaCl) 的耐盐性与根的形状

态、ATPase 活性和电导率的关系,发现印度酸橘在高盐条件下对营养物质的吸收比较少且根形态保持较好,质膜 ATPase 的活性也增高,这可能与其根部对 Na^+ , Cl^- 的吸收有关。Garcia-Sanchez 和 Syvertsen (2006) 研究发现,在 $50 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 条件下提高 CO_2 的浓度 ($700 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$) 能够降低卡里佐枳橙叶片中 Na^+ 和 Cl^- 的含量,但增加了两种离子在印度酸橘叶片中的积累。再结合叶片生长、水分利用效率和盐离子积累的结果比较,说明在盐处理和提高 CO_2 浓度的情况下卡里佐枳橙的耐盐性比印度酸橘提高得多。两种砧木的不同反应说明耐盐性的提高不仅与植物的种类有关,还与整个植株生长状态和离子积累部位有关。Rodríguez-Gamir 等 (2012) 研究了在 $80 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ NaCl 处理条件下 PIP 水通道蛋白类基因在印度酸橘、卡里佐枳橙和枳的表达与根电导率、蒸腾速度和氯离子运输的关系。结果表明,在高浓度 NaCl 条件下,3 种砧木的根电导率和叶片蒸腾速率均降低,而叶片蒸腾速率的降低与叶片中 Cl^- 含量有关。印度酸橘叶片中 Cl^- 含量最低,其次为卡里佐枳橙,而枳中最高;在盐溶液中加入 HgCl_2 ,则叶片中的氯离子含量随着叶片蒸腾速率的下降而显著降低。以上结果表明 PIP 基因在这几种基因型砧木中的表达差异可能是水通道中水分运动影响了叶片对 Cl^- 的吸收。化学物质处理能够提高柑橘的耐盐性。Sharma 等 (2011) 在进行盐处理前一周用 250 和 $500 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 多效唑浇透土壤,用 $3 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ NaCl 处理时用 $50 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 腐胺喷施叶片,90 d 后对植株的生理指标进行测定。结果发现,用腐胺和多效唑处理对盐敏感的砧木卡尔纳尔 (*Citrus karna* Raf. ‘Karna Khatta’) 可以降低叶片中 Na^+ 、 Cl^- 含量,增加 K^+ 含量,这说明砧木可以通过调控相关离子吸收和提高抗氧化物质活性以增强耐盐性。以上研究结果说明,柑橘的耐盐性主要与砧木对离子的选择性吸收和向地上部的运输有关,生产上可以通过一些栽培措施,如在叶片喷施一定的化学物质和对土壤进行预处理来提高柑橘对盐的耐性。

2.2 抗寒性

柑橘的抗寒程度与气候条件密切相关。Young (1977) 根据在温凉气候条件下的几个国家和地区(日本、俄罗斯、西班牙、美国加利福尼亚州)和温和条件下的美国佛罗里达州 1913—1974 年间数次柑橘受冻后的文献记载发现,在两种气候条件下柑橘砧木的抗寒性表现有所不同。温凉气候条件下,枳和香橙 (*C. junos* ‘Yuzu’) 砧柑橘的抗寒性最强,以特洛亚枳橙、酸橙和印度酸橘为砧木的柑橘比较抗寒,萨姆森橘柚 (*C. paradisi* × *C. reticulata* ‘Sampson tangelo’)、邓肯葡萄柚和甜橙砧的抗寒性中等,而粗柠檬则不抗寒。温和气候条件下,枳的抗寒性没有充分表达,枳砧柑橘的抗寒性与酸橙和印度酸橘砧的相当,特洛亚枳橙、卡里佐枳橙、萨维吉枳橙 (*C. sinensis* × *P. trifoliata* ‘Savage Citrange’)、鲁斯克枳橙 (*C. sinensis* × *P. trifoliata* ‘Rusk Citrange’)、施文格枳柚、丹西红橘 (*C. reticulata* ‘Dancy Mandarin’)、酸橘 (*C. reticulata* ‘Sunki Mandarin’)、萨姆森橘柚、阳光橘柚 (*C. parasidi* × *C. reticulata* ‘Sunshine Tangelo’)、台湾酸橙 (*C. aurantium* hybrid ‘Taiwanica Sour Orange’)、邓肯葡萄柚和甜橙具有中等抗寒性,兰卜来檬、哥伦比亚甜来檬 (*C. limotta* ‘Colombia Sweet Lime’)、墨西哥来檬和粗柠檬则不抗寒。同时还发现砧木的抗寒性与树体年龄有关,一般来说成年树比幼树更为抗寒。砧木下 1 次的受冻程度与前 1 次受冻后的气温有关。一般来讲,在温凉气候条件下,如果只是柑橘叶片上受到轻微的伤害,而且气温一直保持比较低,则即使在整个冬季又发生冻害,柑橘受的伤害也很小;而在温和条件下,柑橘受冻之后气温回暖,并能够诱导芽生长,如果接下来再发生冻害,则会使植株对低温更加敏感,受损更为严重。

20 世纪中国发现的两种野生柑橘资源宜昌橙 (Ding & Zhang, 1990) 和莽山野橘 (Li et al., 1990) 也具有较好的抗寒性,能抵抗 $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$ 至 $-8.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的低温。Liu 等 (2008) 研究发现,资阳香橙也具有较好的抗寒性。

2.3 耐旱性

砧木的耐旱性对接穗品种的生长有很大影响, 砧木的耐旱性越强, 其上部的接穗品种调节渗透压的能力也越强。Rodríguez-Gamir 等 (2010) 比较了柑橘砧木杂种 FA-5 (*C. reshni* Hort ex Tan ‘*Cleopatra mandarin* × *P. trifoliata*’) 及其杂交亲本的耐旱能力。结果显示, FA-5 比其亲本枳和印度酸橘的耐旱能力更强。Perez-Perez 等 (2010) 对卡里佐枳橙和印度酸橘砧的能晚脐橙 (*C. sinensis* ‘Lane late Navel Orange’) 果园进行节水灌溉并进行了经济学分析。结果发现, 由于产量增加、果实增大和单价提高等, 卡里佐枳橙砧果园采用节水灌溉比印度酸橘砧果园能多获利 39%。由于节水灌溉控制了树势, 因此卡里佐枳橙砧果园还减少了修剪成本 16%, 机械操作成本 11%, 农药支出 9%。以上研究结果表明, 在节水灌溉的管理模式下, 采用不同耐旱性砧木能影响水资源的利用效率和柑橘生产成本。

2.4 耐缺素

柑橘树体内矿质元素的丰缺严重影响柑橘正常的生长和结果, 而砧木作为树体的地下部分, 负责将土壤中的矿质元素吸收并运输至地上部, 因此砧木直接影响树体的矿质营养状况。Sudahono 等 (1994) 用碳酸氢盐诱导出缺铁症状并检测了 18 种柑橘砧木在缺铁性土壤中的表现。结果表明, 非枳类型的柑橘砧木对缺铁表现出耐或中等耐性, 而大部分的枳类型则表现出中等敏感或非常敏感, 其中有两种枳杂种 (*C. grandis* ‘Smooth Seville’ × *C. aurantium* ‘Argentine trifoliata’; F-81-12 citrange (*C. sinensis* × *P. trifoliata*)) 对缺铁表现出非常强的耐性。Pestana 等 (2005) 在营养液中加入碳酸钙以模拟石灰质土壤条件, 研究柑橘砧木对缺铁的表现, 结果表明, 特洛亚枳橙耐缺铁性最强, 几乎不需要补充铁元素就能很好地生长; 施文格枳柚则需要添加 $20 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1} \text{Fe}$ 才能维持其正常生长。Cesco 等 (2006) 研究发现在石灰岩土壤中种植禾本科植物能够释放植物铁载体促进柑橘对铁的吸收, 从而减轻柑橘的缺铁症状。在氮的吸收利用方面, Dou 和 Alva (1998) 发现印度酸橘比施文格枳柚吸收好, 使用控释肥比可溶性肥料的氮损失要低。Sorgona 等 (2006) 比较了 4 种不同柑橘砧木的氮使用效率, 发现酸橙的氮利用效率较高, 比较适合含氮量较低的土壤, 而甜橙的氮利用效率则比较低; 在含氮量比较丰富的土壤中, 粗柠檬则具有更大的生产潜力; Sorgona 等 (2010) 分析了酸橙根际对氮的吸收调控, 发现其根尖区域具有对氮的最大吸收能力。Sheng 等 (2009) 和 Li 等 (2011) 比较了在低硼条件下不同砧木的生长情况。Sheng 等 (2009) 研究表明, 枳比卡里佐枳橙对缺硼更为敏感, 其根系和接穗的生长更易受到影响。Li 等 (2011) 比较了 5 种不同砧木对硼的吸收效率, 发现卡里佐枳橙和红橘对硼的吸收效率最高, 枳为中等, 而香橙和酸橙对硼的吸收效率最低。

3 砧木对接穗园艺性状的影响

3.1 对接穗生长势的影响

砧木对接穗的生长势有明显影响, 并以此划分为乔化砧、矮化砧、半矮化砧。矮化砧主要用于密植以提高果树的早期产量。在中国矮化、半矮化砧曾在 20 世纪 70 年代柑橘“矮密早”栽培中广泛使用。美国等目前在柑橘生产中也趋向于采用矮化砧木来降低采摘成本和提高抗冻栽培的效率。Grosser 和 Gmitter (2008) 报道矮化栽培还有利于控制柑橘溃疡病和黄龙病。乔化砧主要用于生长势较弱的接穗品种, 或在比较贫瘠、缺水的土壤上应用。乔化砧往往主根发达, 水肥吸收能力强。

砧木对树势的影响原因主要有三大解释: 第一是激素水平, 第二是类病毒导致矮化, 第三是基

因突变或基因调控。

Michalczuk (2002) 比较了矮化和乔化苹果砧木中游离和偶联 IAA 的含量, 发现在矮化苹果砧木形成层中游离 IAA 的含量显著低于另外两种生长旺盛的砧木。Noda 等 (2000) 比较了矮化砧木飞龙枳、生长势旺盛的砧木枳柚和标准砧木普通枳在嫁接尤力克柠檬后对生长势的影响, 并比较了它们的激素水平, 结果显示, 枳柚砧长势最旺, 飞龙枳砧长势最弱; 在长出的新梢中枳柚砧尤力克柠檬中 IAA 水平最高, 而飞龙枳砧最低; 对 ABA 来说, 飞龙枳砧含量最高, 而枳柚砧含量最低; 这说明柑橘砧木的矮化与新梢中的激素水平有关。柑橘裂皮病类病毒的弱毒系是导致柑橘矮化的主要因素并被广泛用在柑橘矮化密植上以控制树体大小。Bevington (1997) 将裂皮病类病毒接种到枳、枳橙和兰卜来檬上发现, 裂皮病类病毒对枳的矮化效果最好, 而对兰卜来檬的矮化作用最差; 同时还发现矮化程度与接种时间有关, 接种时间越早 (树龄越小) 矮化效果越好。Hasunuma 等 (2004) 将一个真菌果胶甲基酯酶基因转入烟草中表达后, 烟草表现出矮化, 进一步研究发现该基因与细胞壁的代谢相关。Cheng 和 Roose (1995) 发现飞龙枳是一个典型的矮化砧木, 其矮化性状由一个显性基因控制。Lliso 等 (2004) 比较了两个矮化砧木杂种 (可以使接穗矮化 75%) 和正常砧木杂种的生理生化指标, 结果显示, 矮化砧接穗品种果实中和吸收根中碳水化合物的积累比正常砧明显要高, 这说明柑橘矮化可能与营养生长和生殖生长的竞争相关。

3.2 对接穗品种产量和品质的影响

Fallahi 和 Rodney (1992) 发现费尔柴尔德 (*C. reticulata* 'Fairchild Mandarin') 嫁接在大翼橙后, 短期 (4 年) 内表现出早结丰产特性, 但后期增产效果不明显, 而沃尔卡默柠檬和卡里佐枳橙砧则表现出丰产特性; 在品质方面, 卡里佐枳橙果实可溶性固形物含量最高, 而粗柠檬和沃尔卡默柠檬果实可溶性固形物含量和总酸含量最低。郑永强等 (2010) 研究发现, 卡里佐枳橙和李齐 16-6 枳砧上的哈姆林甜橙具有单株产量高、果实可溶性固形物含量高和风味浓等优点, 是哈姆林甜橙理想的砧木。Cantuarias-Avilés 等 (2011) 比较了 Folha Murcha 甜橙在 12 种砧木上的表现, 飞龙枳砧 Folha Murcha 甜橙表现出丰产特性, 果实的可溶性固形物含量和可滴定酸含量都比较高。Wutscher (1995) 比较了哈姆林甜橙在 16 种砧木上的表现, 结果显示: 哈姆林甜橙只有嫁接在 HRS 852 (长沙橘 × 英吉利大花枳, Changsha Mandarin × English Large-flowered Trifoliate Orange) 上表现优质高产。淳长品等 (2010) 比较了不同砧木对锦橙果实品质的影响, 结果显示, 孙楚沙橘 (*C. reticulata* 'Sunchusha Mandarin')、卡里佐枳橙和 C35 枳橙为砧木的锦橙表现出优质, 而以兰卜来檬和沃尔卡默柠檬为砧木则表现较差。Hutchison (1977) 比较了 26 种砧木对伏令夏橙果实品质和产量的影响。结果发现从产量上讲, 粗柠檬砧产量最高; 从可溶性固形物总量上看, 嫁接在特洛亚和卡里佐枳橙、粗柠檬、酸橙等砧木上的比较高; Hussain 等 (2008) 比较了 9 种砧木对 SRA 85 克里曼丁橘果实产量和品质的影响, 发现在法国科西嘉的酸性土壤条件下 AA18 枳和卡里佐枳橙是克里曼丁橘的适合砧木, 而大红袍橘和枸头酸橙则表现平平。Cantuarias-Avilés 等 (2010) 发现飞龙枳砧的兴津温州蜜柑表现为结果效率高, 果实品质优良, 是适合密植的砧木, 而以 Cravo FCAV' Rangpur lime 和 Cravo Limeira 为砧木的温州蜜柑果实品质较差。Xian 等 (1990) 比较了 16 种柑橘砧木对椪柑生产的影响, 结果显示, 小叶型枳是一种比较好的砧木, 表现出早结、丰产、稳产、树体半矮化且果实具有香味。Al-Jaleel 等 (2005) 比较了艾伦尤力克柠檬在 7 种砧木上的产量和品质, 结果显示: 大翼橙、沃尔卡默柠檬和印度酸橘砧艾伦尤力克柠檬产量较高, 但前两种砧的柠檬果实有机酸含量和可溶性固形物较低。以上研究结果说明, 总体来讲, 枳及其杂种能促进柑橘优质、高产, 是适合甜橙和宽皮柑橘的优良砧木。

4 砧穗嫁接机理研究

据 Pollan (2001) 报道, 嫁接技术最早在中国被用于柑橘生产。砧木与接穗品种之间的亲和性影响到砧木与接穗之间营养物质的运输, 从而影响柑橘的生长势、品质和产量。Nito 等 (2005) 发现, 不同柑橘种类之间嫁接是否亲和与其在分类学上的亲缘关系远近有关。亲缘关系比较近的柑橘之间, 其嫁接口处在解剖学上没有明显区别, 而亲缘关系比较远的嫁接组合, 其嫁接口处的界面比较明显。Alexandra 等 (2011) 报道, 将佩拉甜橙 (Pêra-Rio Sweet orange) 和塔希提来檬 (Tahiti Lime) 嫁接在印度酸橘上, 表现出不亲和, 具体症状为在嫁接口处出现坏死, 严重的会导致植株死亡和果实干枯。在柑橘生产上也可以经常看到嫁接不亲和的砧穗组合在嫁接口处有瘤状突起, 接穗品种的生长势比较弱, 果实产量不高, 品质也较差。Moore 和 Walker (1981) 将 *Sedum telephoides* 嫁接到 *Solanum pennellii* 并观察了嫁接不亲和的组织和形态学变化, 发现 *Sedum* 的嫁接口处细胞经历了致死的衰老过程, 主要表现为细胞壁木栓化, 细胞质囊泡化, 细胞器退化, 质膜的完整性丧失。*Sedum telephoides* 和 *Solanum pennellii* 的嫁接口出现了由降解细胞形成的坏死层和细胞质的残留。但是关于砧木与接穗嫁接机理的报道目前还十分有限。

目前大部分研究都是针对砧木对接穗的生理生化产生的影响, 如矿质营养代谢、激素水平、光合作用及光合产物的分配问题、水分代谢及生理生化状态等 (周开兵和夏仁学, 2006), 对嫁接分子机理的研究还鲜见报道。Harada (2010) 综述了在模式植物拟南芥及其它果菜类植物中采用嫁接实验的研究成果, 显示出在砧木和接穗嫁接过程中 RNA 可以通过韧皮部组织进行长距离的运输和转移, 将相应的物质运送到目标组织中, 目前已经有 12 个基因 (包括 mRNA, miRNA 和 siRNA) 被证实可长距离转运, 但是在木本植物中目前还没有发现类似的能够长距离运输的基因报道。

5 展望

中国是柑橘最重要的起源中心, 具有丰富的柑橘种质资源, 目前在柑橘生产和砧木育种上广泛使用的枳起源于中国。虽然枳及其杂种的综合抗性较强, 但它们对裂皮病比较敏感, 对盐、碱及缺素型土壤的适应性不强, 对某些柑橘品种还存在嫁接不亲和的问题。酸橙是一种抗寒性和土壤适应性比较强的砧木, 曾在世界范围内广泛应用, 但对柑橘衰退病毒比较敏感。印度酸橘的耐寒性、耐盐性和耐衰退病的能力较强, 但对果实的品质影响一般, 以它为砧木, 其接穗品种结果较晚。其它砧木品种, 如兰卜来檬、粗柠檬、沃尔卡默柠檬等的综合抗/耐逆境性比较好, 但是由于它们对柑橘的产量和品质的作用有限, 在生产上应用不广泛。因此, 加强柑橘新型砧木的培育, 加快柑橘砧木评价, 筛选和开发其它种类的柑橘砧木, 将对柑橘产业的健康、稳定和可持续发展具有重要意义。

References

- Alexandra L, Moraes C, Moreira A, Peereira J C R. 2011. Incompatibility of 'Cleopatra' mandarin rootstock for grafting citrus in Central Amazon, State of Amazonas. Brazil Revista Ciencias Agrarias, 54 (3): 299 - 306.
- Al-Jaleel A, Zekri M, Hammam Y. 2005. Yield, fruit quality, and tree health of 'Allen Eureka' lemon on seven rootstocks in Saudi Arabia. Scientia Horticulturae, 105: 457 - 465.
- Banuls J, Serna M D, Legas F, Talon M, Primo-Millo E. 1997. Growth and gas exchange parameters of citrus plants stressed with different salts. Journal of Plant Physiology, 150: 194 - 199.
- Bevington K B. 1997. Effect of rootstock on the response of navel oranges trees to dwarfing inoculations. Proceedings of the International Society of Citriculture, 2: 567 - 570.

- Bruessow F, Asins M J, Jacas J A, Urbaneja A. 2010. Replacement of CTV-susceptible sour orange rootstock by CTV-tolerant ones may have triggered outbreaks of *Tetranychus urticae* in Spanish citrus. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 137: 93 – 98.
- Cantuarias-Avilés T, Filho F de A A M, Stuchi E S, Silva da S R, Espinoza-Nunez E. 2010. Tree performance and fruit yield and quality of ‘Okitsu’ satsuma mandarin grafted on 12 rootstocks. *Scientia Horticulturae*, 123: 318 – 322.
- Cantuarias-Avilés T, Filho F de A A M, Stuchi E S, da Silva S R, Espinoza-Nunez E. 2011. Horticultural performance of ‘Folha Murcha’ sweet orange onto twelve rootstocks. *Scientia Horticulturae*, 129: 259 – 265.
- Cambra M, Gorris M T, Marroquin C, Roman M P, Olmos A, Martínez M C, de Mendoza A H, Lopez A, Navarro L. 2000. Incidence and epidemiology of citrus tristeza virus in the Valencian community of Spain. *Virus Research*, 71: 85 – 95.
- Cesco S, Rombola A D, Taglivini M, Varanini Z, Pinton R. 2006. Phytosiderophores released by graminaceous species promote ⁵⁹Fe-uptake in citrus. *Plant Soil*, 287: 223 – 233.
- Cevallos-Cevallos J M, Futch D B, Shilts T, Folimonova S Y, Reyes-de-Corcuera J I. 2012. GC-MS metabolomic differentiation of selected citrus varieties with different sensitivity to *Citrus huanglongbing*. *Plant Physiology and Biochemistry*, 53: 69 – 76.
- Cheng F S Z, Roose M L. 1995. Origin and inheritance of dwarfing by the citrus rootstock *Poncirus trifoliata* ‘Flying Dragon’. *Journal of American Society of Horticultural Sciences*, 120 (2): 286 – 291.
- Chun Chang-pin, Peng Liang-zhi, Lei Ting, Tang Hai-tao, Cao Li, Jiang Cai-lun, Ling Li-li. 2010. Effect of rootstocks on fruit quality of ‘Jincheng’ sweet orange. *Acta Horticulturae Sinica*, 37 (6): 991 – 996. (in Chinese)
- 淳长品, 彭良志, 雷霆, 唐海涛, 曹立, 江才伦, 凌丽莉. 2010. 不同柑橘砧木对‘锦橙’果实品质的影响. *园艺学报*, 37 (6): 991 – 996.
- Ding Su-qin, Zhang Xian-nu. 1990. *Citrus ichangensis* in Yunnan. *Proceedings of the International Society of Citriculture*, 5-8: 170 – 173.
- Dou H, Alva A K. 1998. Nitrogen uptake and growth of two citrus rootstock seedlings in a sandy soil receiving different controlled-release fertilizer sources. *Biology Fertile Soils*, 26: 169 – 172.
- Duran-Vila N, Pina J A, Ballester J F, Roistacher C N, Rivera Bustamante R, Semancik J S. 1988. The citrus exocortis disease: A complex of viroid-RNAs. Diseases induced by viroids and viroidlike pathogens. Tenth International Organization of Citrus Virologists Conference: 152 – 164.
- Fallahi E, Rodney D R. 1992. Tree Size, Yield, fruit quality, and leaf mineral nutrient concentration of ‘Fairchild’ mandarin on six rootstocks. *Journal of American Society of Horticultural Sciences*, 117 (1): 28 – 31.
- Fang D Q, Roose M L. 1999. A novel gene conferring citrus tristeza virus resistance in *Citrus maxima* (Burm.) Merrill. *HortScience*, 34 (2): 334 – 335.
- Folimonova S Y, Robertson C J, Garnsey S M, Gowda S, Dawson W O. 2009. Examination of the responses of different genotypes of citrus to Huanglongbing (citrus greening) under different conditions. *Phytopathology*, 99: 1346 – 1354.
- Garcia-Sanchez F, Carvajal M, Sanchez-Pina M A, Martí'nez V, Cerda' A. 2000. Salinity resistance of *Citrus* seedlings in relation to hydraulic conductance, plasma membrane ATPase and anatomy of the roots. *Journal of Plant Physiology*, 156: 724 – 730.
- Garcia-Sanchez F, Jifon J L, Carvajal M, Syvertsen J P. 2002. Gas exchange, chlorophyll and nutrient contents in relation to Na⁺ and Cl⁻ accumulation in ‘Sunburst’ mandarin grafted on different rootstocks. *Plant Science*, 162: 705 – 712.
- Garcia-Sanchez F, Perez-Perez J G, Botia P, Martí'nez V. 2006. The response of young mandarin trees grown under saline conditions depends on the rootstock. *European Journal of Agronomy*, 24: 129 – 139.
- Garcia-Sanchez F, Syvertsen J P. 2006. Salinity tolerance of Cleopatra mandarin and Carrizo citrange citrus rootstock seedlings is affected by CO₂ enrichment during growth. *Journal of American Society of Horticultural Sciences*, 131 (1): 24 – 31.
- Gmitter F G Jr, Xiao S Y, Huang S, Hu X L, Garnsey S M, Deng Z. 1996. A localized linkage map of the citrus tristeza virus resistance gene region. *Theory and Applied Genetics*, 92: 688 – 695.
- Grosser J W, Gmitter F G Jr. 2008. In-vitro breeding provides new and unique opportunities for conventional citrus breeding. *Proceedings of the International Society of Citriculture*, 1: 237 – 242.
- Harada T. 2010. Grafting and RNA transport via phloem tissue in horticultural plants. *Scientia Horticulturae*, 125: 545 – 550.
- Hasunuma T, Fukusaki E, Kobayashi A. 2004. Expression of fungal pectin methylesterase in transgenic tobacco leads to alteration in cell wall metabolism and a dwarf phenotype. *Journal of Biotechnology*, 111: 241 – 251.

- Hussain S, Curk F, Tison G, Luro F, Jacquemond C. 2008. New rootstock evaluation for common Clementine in Corsica. The Proceedings of the International Society of Citriculture, 1: 212.
- Hutchison D J. 1977. Influence of rootstock on the performance of Valencia sweet orange. Proceedings of the International Society of Citriculture, 2: 523 - 525.
- Li M, Sheng O, Peng S A, Zhou G F, Wei Q J, Li Q H. 2011. Growth, root morphology and boron uptake by citrus rootstock seedlings differing in boron-deficiency responses. Scientia Horticulturae, 129: 426 - 432.
- Li W B, Zhang Y N, Liu G F, He S W. 1990. Morphological and isozymic analysis of open-pollinated wild citrus rootstock seedlings. The Proceedings of the International Society of Citriculture: 253 - 259.
- Ling P, Duncan L W, Deng Z, Dunnd, Hu X, Huang S, Gmitter F G Jr. 2000. Inheritance of citrus nematode resistance and its linkage with molecular markers. Theory and Applied Genetics, 100: 1010 - 1017.
- Liu J J, Chen K L, Li H W, He J, Guan B, Hu Q, Yang M, Zhou Q M. 2008. Identification and utilization of Ziyang Xiangcheng (*Citrus junos* Sieb. Ex Tanaka). The Proceedings of the International Society of Citriculture, 1: 152 - 155.
- Lliso I, Forner B, Talon M. 2004. The dwarfing mechanism of citrus rootstocks F & A 418 and #23 is related to competition between vegetative and reproductive growth. Tree Physiology, 24 (2): 225 - 232.
- Medina-Urrutia V M. 2008. Rootstock research for Mexican lime trees (*Citrus aurantifolia* Swingle) in Mexico: An overview// Proceedings of the International Society of Citriculture: 200 - 201.
- Mestre P F, Asins M J, Pina J A, Navarro L. 1997. Efficient research for new resistant genotypes to the *Citrus tristeza closterovirus* in the orange subfamily *Aurantioideae*. Theory and Applied Genetics, 95: 1282 - 1288.
- Michalcuk. 2002. Indole-3-acetic acid level in wood, bark and cambial sap of apple rootstocks differing in growth vigour. Acta Physiologiae Plantarum, 24 (2): 131 - 136.
- Miyakawa T. 1980. Experimentally-induced symptoms and host range of citrus likubin (greening disease). Annal of Phytopathology Society in Japan, 46: 224 - 230.
- Moore R, Walker D B. 1981. Studies of vegetative compatibility-incompatibility in higher plants. II. A structural study of an incompatible heterograft between *Sedum telephoides* (Crassulaceae) and *Solanum pennellii* (Solanaceae). American Journal of Botany, 68 (6): 831 - 842.
- Nariani T K. 1981. Integrated approach to control citrus greening disease in India. Proceedings of the International Society of Citriculture, 1: 471 - 472.
- Nito N, Han S H, Katayama Y. 2005. Evaluation of graft compatibility for taxonomic relationships among species of the orange subfamily. Acta Horticulturae, 692: 85 - 89.
- Noda K, Okuda H, Iwagaki I. 2000. Indole acetic acid and abscisic acid levels in new shoots and fibrous roots of citrus scion-rootstock combinations. Scientia Horticulturae, 84: 245 - 254.
- O'bannon J H. 1977. Resistance in citrus rootstocks to *Radopholus similes* and *Tylenchulus semipenetrans* (Nematoda). Proceedings of the International Society of Citriculture, 2: 544 - 549.
- Perez-Perez J G, Garci' J, Robles J M, Boti' A P. 2010. Economic analysis of navel orange cv. 'Lane late' grown on two different drought-tolerant rootstocks under deficit irrigation in south-eastern Spain. Agricultural Water Management, 97: 157 - 164.
- Pestana M, Varennes de A, Abasi'a J, Faria E A. 2005. Differential tolerance to iron deficiency of citrus rootstocks grown in nutrient solution. Scientia Horticulturae, 104: 25 - 36.
- Pollan M. 2001. Botany of desire. New York: Random House.
- Quan Yin. 2012. Booklet of high efficient and safety citruculture. Beijing: Chemical Industry Press. (in Chinese)
- 权 银. 2012. 柑橘安全高效栽培掌中宝. 北京: 化学工业出版社.
- Rodríguez-Gamir J, Ancillo G, Legaz F, Primo-Millo E, Forner-Giner M A. 2012. Influence of salinity on pip gene expression in citrus roots and its relationship with root hydraulic conductance, transpiration and chloride exclusion from leaves. Environmental and Experimental Botany, 78: 163 - 166.
- Rodríguez-Gamir J, Primo-Millo E, Forner J B, Forner-Giner M A. 2010. Citrus rootstock responses to water stress. Scientia Horticulturae, 126: 95 - 102.

- Roistacher C N, Pehrson J E, Semancik J S. 1991. Effect of citrus viroids and the influence of rootstocks on field performance of navel orange. Viroids and viroid induced diseases. The 11th International Organization of Citrus Virologists conference: 234 - 239.
- Sharma D K, Dubey A K, Srivastav M, Singh A K, Sairam R K, Pandey R N, Dahuja A, Kaur C. 2011. Effect of putrescine and paclobutrazol on growth, physiochemical parameters, and nutrient acquisition of salt-sensitive citrus rootstock karna khatta (*Citrus karna* Raf.) under NaCl stress. Journal of Plant Growth and Regulator, 30: 301 - 311.
- Sheng O, Song S W, Peng S A, Deng X X. 2009. The effects of low boron on growth, gas exchange, boron concentration and distribution of 'Newhall' navel orange (*Citrus sinensis* Osb.) plants grafted on two rootstocks. Scientia Horticulturae, 121: 278 - 283.
- Shokrollah H, Abdullah T L, Sijam K, Abdullah S N A. 2011. Potential use of selected citrus rootstocks and interstocks against HLB disease. Crop Protection, 30: 521 - 525.
- Siviero A, Cristofani M, Furtado E L, Garcia A A F, Coelho A S G, Machado M A. 2006. Identification of QTLs associated with citrus resistance to *Phytophthora* gummosis. Journal of Applied Genetics, 47 (1): 23 - 28.
- Sorgona A, Abenavoli M R, Gringeri P G, Cacco G. 2006. A comparison of nitrogen use efficiency definitions in citrus rootstocks. Scientia Horticulturae, 109: 389 - 393.
- Sorgona A, Cacco G, Dio L D, Schmidt W, Perry P J, Abenavoli M R. 2010. Spatial and temporal patterns of net nitrate uptake regulation and kinetics along the tap root of *Citrus aurantium*. Acta Physiologiae Plantarum, 32: 683 - 693.
- Sudahono, Burne D H, Rouse R E. 1994. Greenhouse screening of citrus rootstock for tolerance to bicarbonate-induced iron chlorosis. HortScience, 29 (2): 113 - 116.
- Swingle W T, Reece P C. 1967. The botany of citrus and its wild relatives// Reuther W, Webber H J, Batchelor L D. The citrus industry. Berkeley, California: University of California Press, 1: 190 - 430.
- Timmer L W, Garnsey S M, Graham J H. 2000. Compendium of citrus diseases. Minnesota: APS Press.
- Wu Tai-xu, Cen Yi-jing, Deng Shi-xing. 1995. Preliminary studies of rootstocks resistance to citrus root nematode. China Citrus, 24 (1): 36. (in Chinese)
- 吴泰旭, 岑伊静, 邓仕杏. 1995. 柑橘根结线虫抗病砧木试验初报. 中国柑橘, 24 (1): 36.
- Wutscher H K. 1995. Performance of 'Hamlin' orange on 16 rootstocks in east-central Florida. HortScience, 30 (1): 41 - 43.
- Xian Xing-Cai, Huang Shu-rong, Zhou Nian-sun, Liang Wu-yuan, Ma Pei-qia. 1990. Study on the rootstocks of Ponkan in Guangdong. Proceedings of the International Society of Citriculture, 5-8: 110 - 113.
- Young R H. 1977. The effect of rootstock on citrus cold hardiness. Proceedings of the International Society of Citriculture, 2: 518 - 521.
- Zheng Yong-qiang, Deng Lie, He Shao-lan, Zhou Zhi-qin, Yi Shi-lai, Mao Sha-sha, Zhao Xu-yang. 2010. Effect of seven rootstocks on tree growth, yield, fruit quality of 'Hamlin' sweet orange in south China. Acta Horticulturae Sinica, 37 (4): 532 - 538. (in Chinese)
- 郑永强, 邓烈, 何绍兰, 周志钦, 易时来, 毛莎莎, 赵旭阳. 2010. 几种砧木对哈姆林甜橙植株生长、产量和果实品质的影响. 园艺学报, 37 (4): 532 - 538.
- Zhou Kai-bing, Xia Ren-xue. 2006. The development and tendencies in the study on the physiological interaction between scions and rootstocks for citrus. Chinese Agricultural Science Bulletin, 22 (2): 239 - 245. (in Chinese)
- 周开兵, 夏仁学. 2006. 柑橘砧穗生理互作研究进展及展望. 中国农学通报, 22 (2): 239 - 245.
- Zhu Wei-sheng, Chen Hui, Lan Xiao-yu, Chen Quan-you, Qian Ke-ming. 1993. Population of citrus root nematode in field and resistance of different rootstocks. China Citrus, 22 (1): 17 - 18. (in Chinese)
- 朱伟生, 陈荟, 兰晓瑜, 陈全友, 钱克明. 1993. 柑橘根线虫田间消长规律及不同砧木抗病性观察. 中国柑橘, 22 (1): 17 - 18.