

蓝莓抗旱性研究进展

和建平, 黄杏娥, 和加卫, 毕海林, 和琼姬, 王丽娟, 杨文宏* (云南省农业科学院高山经济植物研究所, 云南丽江 674199)

摘要 蓝莓是一种食用、经济、保健价值都很高的果树, 近些年栽培面积越来越大, 受到了人们的热捧。蓝莓的根系主要分布在 20 cm 以内的浅层土壤, 对水分非常敏感, 蓝莓生长非常容易受干旱的影响, 从而影响产量。综述了近年蓝莓在干旱胁迫下的生理、生化响应机制的研究, 旨在为蓝莓抗旱研究提供方向与依据, 为进一步促进蓝莓高产、优质奠定理论基础。

关键词 蓝莓; 抗旱; 干旱胁迫; 机制

中图分类号 S663.9 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2022)13-0018-03

doi:10.3969/j.issn.0517-6611.2022.13.006

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress on Drought Resistance of Blueberry

HE Jian-ping, HUANG Xing-e, HE Jia-wei et al (Institute of Alpine Economic Plant in Yunnan Academy of Agricultural Sciences, Lijiang, Yunnan 674199)

Abstract Blueberry is a kind of fruit tree with high edible, economic and health value. Recent years, the growing area of blueberry is becoming larger and larger, and it has been popular. The roots of blueberry are mainly distributed in shallow soil within 20 cm, and are very sensitive to water. The growth of blueberry is very susceptible to drought, thus affecting the yield. Blueberry growth is easily affected by drought, thus affecting the yield. This paper reviews the physiological and biochemical response mechanism of blueberry under drought stress in recent years, which provides direction and basis for the future research on drought resistance of blueberry, and lays a solid theoretical foundation for further promoting the high yield and high quality of blueberry.

Key words Blueberry; Drought resistance; Drought stress; Mechanism

蓝莓(blueberry)为杜鹃花科(Ericaceae)越橘属(*Vaccinium* L.)植物, 又名越橘、蓝浆果, 为落叶或常绿的多年生灌木^[1-3], 蓝莓果实多为蓝色、蓝黑色或者红色, 近圆形, 果实单果重 0.5~2.5 g, 果实风味清爽, 酸甜适度^[4]。该属全球分布约有 400 种, 我国已知的分布有 91 种^[5], 主要分布于西南以及东北地区, 其中云南分布有 46 个种^[6], 约占我国蓝莓分布种的一半。蓝莓食用、药用价值和栽培经济效益高, 并且具有独特的保健功能, 受到了人们的热捧^[7-8]。

干旱一直以来都是农业工作者所面临的重大课题和严峻挑战。据报道, 全球 1/3 的大陆是干旱、半干旱地区, 而我国这些地区面积已达到国土面积的一半。农作物的产量受到多种胁迫的影响, 其中受干旱胁迫的影响是最严重、也是危害性最强的^[9]。近些年由于全球气候变暖以及社会经济发展等因素的影响, 我国干旱呈现发生频率高、影响面广、造成损失大等特点, 尤其是云南省近些年连续发生了较大范围的重大干旱, 对农业、人民生活以及生态环境等造成了很大的经济损失和影响^[10]。植物抵御干旱环境的能力就称作植物的耐旱性, 由于植物长时间对自然条件的适应, 使得植物内外形态结构、吸收水分特征及体内的生理生化反应、植物细胞、光合作用器官组织等发生变化。植物耐旱机理分为 3 种类型, 首先是避旱性, 即通过调整生长发育, 错开与干旱环境相交的时间; 其次为延迟脱水, 即在干旱胁迫下, 植物通过降低水分流失, 或者通过水分吸收来避免脱水发生得太早; 最后是耐旱性, 植物处于干旱环境时通过代谢来降低或

修复由于干旱造成的损伤^[11-12]。近年来, 对植物抗旱方面的研究已经从外部形态、生理代谢、生化过程发展到了细胞及分子水平变化的微观层面, 这些成果为深入了解植物抗旱性提供了科学依据, 与此同时也对选育优良的蓝莓抗旱新品种、分子育种、改良蓝莓品种的抗旱性, 促进我国蓝莓产业的发展具有指导意义^[13-14]。合理的水分灌溉为蓝莓的良好生长提供保障, 蓝莓的根系广泛分布在 20 cm 以内的浅层土壤, 因此, 蓝莓对水分十分敏感, 植株生长非常容易受干旱的影响。尽管目前我国引进的蓝莓品种已多达 300 多种, 但不同品种间的抗旱能力存在很大差异, 从生理特性、植物解剖特征等角度探讨不同蓝莓品种对干旱胁迫的响应有助于深入理解蓝莓抗旱的生理机制^[15]。

1 不同蓝莓品种的耐旱性

在人为的干旱胁迫下, 通过测试蓝莓的叶片相对含水量、电导率、脯氨酸、过氧化物酶(POD)、光合速率和荧光参数的变化, 对 5 个主要的北高丛蓝莓栽培品种“蓝丰”“大果蓝金”“公爵”“卡拉”“双迪”的耐旱性进行评价, 5 个蓝莓品种的耐旱性最强的为“公爵”, 其次为“卡拉”“蓝丰”“大果蓝金”, 耐旱性最弱的为“双迪”^[15]。对叶片相对含水量、丙二醛(MDA)含量、电导率、H₂O₂ 含量等生理生化指标进行测量, 以及用隶属函数法对 4 个高丛蓝莓品种的抗旱性进行多种评价, 结果表明抗旱性强弱依次为“奥尼尔”“夏普蓝”“布里吉塔”“斯巴坦”, 大田干旱试验结果也证明了隶属函数分析法用于生理指标中筛选蓝莓抗旱品种的准确性和可靠性^[16]。研究“园蓝”和“杰兔”2 个品种在干旱胁迫下蓝莓叶片生理生化指标的变化, 结果发现, “园蓝”和“杰兔”都有一定的抗旱性, 从组织含水量的变化情况来看, “杰兔”的耐旱性比“园蓝”好一些^[17]。用叶片解剖法对 8 个蓝莓品种抗旱性相关指标进行研究, 7 项叶片解剖结构指标上的方差分析

基金项目 云南省科学技术厅青年基金项目(2018FD133); 丽江市院士专家工作站(LJGZZ2018001)。

作者简介 和建平(1984—), 女, 云南丽江人, 助理研究员, 硕士, 从事高山经济植物引种栽培研究。* 通信作者, 助理研究员, 硕士, 从事植物资源及遗传育种研究。

收稿日期 2021-07-19

结果都为差异极显著,8个品种抗旱性最强的为“园蓝”,然后依次为“阳光蓝”“梯芙蓝”“灿烂”“密斯黛”“南月”“布里吉塔”“蓝鸟”^[18]。对不同类群的蓝莓品种抗旱性进行比较,抗旱性最强的为兔眼蓝莓,然后依次为半高丛蓝莓、高丛蓝莓和低丛蓝莓^[19]。

2 蓝莓对干旱胁迫的响应

2.1 干旱胁迫下蓝莓叶片组织含水量的变化 在干旱环境中,蓝莓叶片的含水量越高,持水力越久,细胞膜受到水分胁迫的伤害越小,抗旱性越强^[20]。蓝莓叶片组织在干旱胁迫下,其含水量与时间呈反比趋势,但是下降缓慢。在同样的干旱胁迫条件下,“杰兔”的叶片含水量下降趋势比“园蓝”更缓慢一些,所以耐旱性要更强一些^[17]。“布里吉塔”“斯巴坦”“夏普蓝”“奥尼尔”4个品种在轻度以及重度干旱胁迫下,蓝莓叶片相对含水量与对照组比较均显著降低;在重度胁迫下,“奥尼尔”叶片相对含水量最高,然后依次为“夏普蓝”“布里吉塔”,“斯巴坦”最低,说明“奥尼尔”的抗旱性最强^[16]。

2.2 蓝莓渗透调节物质与抗旱性

2.2.1 干旱胁迫下蓝莓脯氨酸含量的变化。植物通过渗透调节来适应干旱环境,抵御干旱对自身的伤害。脯氨酸是渗透调节物质之一,较强的水合力是其主要特点,是国内外研究的热点^[21]。在干旱胁迫下,随着时间的延长,脯氨酸含量在蓝莓叶片中表现出逐渐升高的趋势,在重度干旱胁迫条件下,脯氨酸含量在“蓝丰”和“蓝雨”中都升到了最大值,是对照组的2倍左右。试验结果表明,脯氨酸含量可以作为评价蓝莓抗旱性强弱的一个重要生化指标^[22]。

2.2.2 干旱胁迫下可溶性糖含量的变化。植物受到干旱影响时,可溶性糖在体内积累,细胞渗透势下降,植物吸水的能力提高,从而保持细胞水分代谢的正常。蓝莓可溶性糖很容易受到干旱胁迫的影响,伴随干旱胁迫的加强,可溶性糖含量先升后降;在受到轻度及中度干旱胁迫时,土壤相对含水量减少,可溶性糖含量升高明显;伴随干旱胁迫时间延长和程度加深,可溶性糖的含量明显增加;之后随着干旱胁迫程度进一步提升,含量却出现了下降。由此可知,蓝莓可溶性糖含量的峰值出现在中度干旱胁迫环境下^[23]。受到干旱胁迫时,蓝莓植株可溶性糖含量的变化,是蓝莓在逆境下维持细胞渗透压的一种方式,这是蓝莓在受到干旱胁迫时的应急性生理反应^[22]。

2.3 蓝莓活性氧代谢与抗旱性

2.3.1 丙二醛(MDA)与抗旱性。植物器官在干旱等逆境条件下时,细胞膜上会发生过氧化作用,丙二醛(MDA)是膜脂过氧化的最终分解物,可以跟细胞膜上的蛋白质、酶等结合,最终破坏生物膜的活性。因为干旱胁迫时植物体内自由基含量上升,最终导致膜脂过氧化反应发生,所以MDA是评价植物抗旱性强弱的一项重要指标^[24-25]。植物在干旱胁迫下,MDA含量会显著升高,生物膜系统受到损伤^[26]。伴随干旱胁迫时间的增加,强度增大,蓝莓体内的丙二醛含量都明显上升^[16-17,23]。南高丛蓝莓品种“夏普蓝”和“奥尼尔”的MDA含量增加相对于北高丛蓝莓品种“布里吉塔”和“斯巴

坦”要少,表明细胞膜的伤害程度受干旱胁迫要小一些^[16]。

2.3.2 超氧化物歧化酶(SOD)与抗旱性。超氧化物歧化酶(SOD)是一种植物体内普遍存在的酶,它与过氧化物酶、过氧化氢酶等酶协同作用,防御活性氧或其他过氧化物自由基对细胞膜系统的伤害。SOD可以催化氧自由基的歧化反应,生成 H_2O_2 , H_2O_2 又在过氧化氢酶的作用下生成 O_2 和水。在干旱胁迫下,植物细胞内的自由基增加,平衡遭到破坏,同时细胞膜系统也遭到多余自由基的破坏,因此SOD的活性密切影响了植物的抗旱能力,是评价植物抗旱性的重要指标^[27-28]。随着干旱胁迫时间的延长,蓝莓叶片中SOD活性均呈现下降趋势^[17-23]。

2.3.3 过氧化物酶(POD)与抗旱性。过氧化物酶(POD)是普遍存在于植物体内的另一种抗氧化酶,是细胞内清除 H_2O_2 的保护酶之一,在干旱胁迫、冻害等逆境下,减少膜脂过氧化反应,保护膜系统^[29]。在干旱胁迫后,POD活性在蓝莓叶片中表现出先升后降的趋势,对照处理5个蓝莓品种的POD活性存在差异,其活性排序依次为“公爵”“卡拉”“大果蓝金”“蓝丰”“双迪”,而峰值期活性排序依然是上述顺序,在重度干旱胁迫下各品种间差异变小且都有了明显下降,随着干旱胁迫的加剧,POD活性的下降明显,且除“双迪”外,其他4个品种都低于对照处理^[15]。

2.4 蓝莓叶片解剖结构与抗旱性 植物叶片组织结构直接影响着其功能,叶片对生长环境中水分含量最敏感,因此植物对外界的抗旱性可以从叶片组织结构和气孔特征中找到答案。人们通过解剖叶片,对结构进行分析以此来评价植物抗旱能力^[18,30]。据报道,具有较强抗旱性的植物,叶片肥厚,栅栏组织更发达,海绵组织占比偏低,角质层也更厚,有明显的蜡质层,叶片表皮层发达、叶片气孔小,密度相对较大,因此,具有这些形态指标的植物其抗旱性更强^[31-33]。通过对北方主栽的“美登”“北陆”“蓝丰”3个蓝莓品种的叶片结构特征和气孔特性进行研究,发现它们的叶片结构特征都存在差异,“美登”的组织密度最大、气孔小排列紧密,抗旱性最强,然后依次是“蓝丰”“北陆”^[34]。

2.5 干旱胁迫对蓝莓光合作用的影响 光合作用是绿色植物最重要的生理活动,是地球上将日光能大规模地转变为化学能的唯一过程。干旱环境下植物的光合作用受到了严重影响,光反应必须有叶绿素的参与,但受到干旱胁迫时,叶绿素含量降低,水分和 CO_2 供应受阻,气孔关闭等都造成了光合效率的下降^[35]。大量研究报道都说明了一个问题,干旱逆境中植物的光合作用下降是受到了气孔限制、非气孔限制的双重影响^[36-37]。干旱胁迫下植物的第一反应是减少蒸腾作用,关闭气孔,然后 CO_2 吸收放缓,是轻、中度干旱胁迫下光合速率下降的主要原因^[38]。在干旱处理下蓝莓的光合速率均随着干旱胁迫程度的加剧而呈明显下降趋势,光合速率在干旱胁迫时受到显著影响,其中以重度胁迫影响最为严重。在轻度和中度干旱胁迫条件下,叶片的 F_v/F_m 受到影响较小,而在重度胁迫时受到显著影响^[15]。与对照组比较,干旱胁迫下不同蓝莓品种叶片的叶绿素含量都有所下降,随着

干旱胁迫程度的加强,叶绿素的含量明显降低^[23]。半高丛蓝莓品种“北空”在干旱胁迫下,其叶片生理组织和功能受到了影响,表现为光合速率下降、叶绿素含量降低、呼吸作用先增强后降低、气孔导度、蒸腾强度上升等,然而其品种叶片在干旱处理连续31 d时,叶片出现了少量焦黄,因此说明“北空”具有较强的抗旱性^[39]。光合速率、 F_v/F_m 、叶绿素含量的下降,说明干旱胁迫直接影响了植物的光合作用,植物失去活力,如果干旱一直持续,会造成叶片枯黄,甚至导致植株死亡。

3 展望

植物在干旱逆境下的表现一直是科学研究的热点,目前对植物在干旱逆境下相关酶的响应、生理生化的响应、内源激素的响应等研究报道已经很多。中国作为农业大国,每年因为干旱造成的经济损失都非常严重,近些年因为极端气候的影响,降雨量减少,干旱的频率和时长都在增加,干旱问题日趋严重,由此造成粮食产量降低等问题越来越严重。对植物的耐旱性进行深入、系统地研究,培育出耐旱品种是非常必要的。目前在国内主栽的蓝莓基本都是从美国、日本等国家引进,引进的品种已经有300多种,但是对蓝莓品种抗旱性的研究报道还很少,还需要在该领域做更加深入的研究。在筛选、培育耐旱品种的同时,也要开展蓝莓植株在环境中对水分利用的生理和分子机制的研究;结合田间栽培试验,研究蓝莓在不同灌溉条件下的生长情况,以提高其田间水分利用,应对未来水资源匮乏的趋势。

参考文献

- [1] 方瑞征. 中国植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [2] 吴征镒. 云南植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [3] 李亚东. 越桔(蓝莓)栽培与加工利用[M]. 长春: 吉林科学技术出版社, 2001: 41-42.
- [4] 王丽丽. 蓝莓非接触式采摘机械手机构研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2009.
- [5] 方瑞征. 中国越桔属的研究[J]. 云南植物研究, 1986, 8(3): 239-258.
- [6] 中国科学院昆明植物研究所. 云南植物志: 第5卷[M]. 北京: 科学出版社, 1991.
- [7] 聂飞, 韦吉梅, 文光琴. 蓝莓的经济价值及其在我国产业化发展的前景探讨[J]. 贵州农业科学, 2007, 35(1): 117-119.
- [8] 顾姻, 贺善安. 蓝浆果与蔓越桔[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001: 190-195.
- [9] 余叔文. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1992.
- [10] 杨光, 高俊. 云南省干旱特点和抗旱工作探讨[J]. 人民珠江, 2012, 33(4): 73-75.
- [11] 李吉跃. 植物耐旱性及其机理[J]. 北京林业大学学报, 1991, 13(3): 92-100.
- [12] DUNBAR-CO S, SPORCK M J, SACK L. Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian *Plantago* radiation[J]. International journal of plant sciences, 2009, 170(1): 61-75.
- [13] 沈少炎, 吴玉香, 郑郁善. 植物干旱胁迫响应机制研究进展: 从表型到

分子[J]. 生物技术进展, 2017, 7(3): 169-176.

- [14] 郭慧, 吕长平, 郑智, 等. 园林植物抗旱性研究进展[J]. 安徽农学通报, 2009, 15(7): 53-55.
- [15] 李根柱, 张自川, 郑云普, 等. 五种北高丛蓝莓对干旱胁迫的生理响应及其耐旱性评价[J]. 北方园艺, 2016(24): 10-14.
- [16] 陈文荣, 曾玮玮, 李云霞, 等. 高丛蓝莓对干旱胁迫的生理响应及其抗旱性综合评价[J]. 园艺学报, 2012, 39(4): 637-646.
- [17] 杨海燕, 吴文龙, 阎连飞. 干旱胁迫对蓝莓叶片生理特征的影响[J]. 江苏农业科学, 2020, 48(4): 131-133.
- [18] 张德巧, 徐增莱, 褚晓芳, 等. 蓝莓叶片与抗旱性相关的解剖结构指标研究[J]. 果树学报, 2008, 25(6): 864-867.
- [19] 吴林, 李亚东, 张志东, 等. 三种类型越桔对干旱胁迫的生理反应[J]. 吉林农业大学学报, 1998, 20(2): 1-4.
- [20] ABRAHAM E M, HUANG B R, BONOS S A, et al. Evaluation of drought resistance for Texas bluegrass, Kentucky bluegrass, and their hybrids[J]. Crop science, 2004, 44(5): 1746-1753.
- [21] 段娜, 王佳, 刘芳, 等. 植物抗旱性研究进展[J]. 分子植物育种, 2018, 16(15): 5093-5099.
- [22] 方品武, 王瑶, 张群英, 等. 干旱胁迫下蓝莓苗木抗旱指标的初步筛选[J]. 中国园艺文摘, 2012, 28(11): 18-19.
- [23] 彭定荣, 杨雪莲, 冯佳. 干旱胁迫对不同蓝莓品种的影响[J]. 绿色科技, 2015(10): 59-62.
- [24] 陈少裕. 膜脂过氧化对植物细胞的伤害[J]. 植物生理学通讯, 1991, 27(2): 84-90.
- [25] 邱真静, 李毅, 种培芳. PEG胁迫对不同地理种源沙拐枣生理特性的影响[J]. 草业学报, 2011, 20(3): 108-114.
- [26] 曹艳春, 司志国, 赵振利. 木本植物抗旱性研究进展[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(12): 192-194, 215.
- [27] MCKERSIE B D, BOWLEY S R, HARJANTO E, et al. Water-deficit tolerance and field performance of transgenic alfalfa overexpressing superoxide dismutase[J]. Plant physiology, 1996, 111(4): 1177-1181.
- [28] 蒋明义, 郭绍川. 水分亏缺诱导的氧化胁迫和植物的抗氧化作用[J]. 植物生理学通讯, 1996, 32(2): 144-150.
- [29] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 活性氧清除系统对干旱胁迫的响应机制[J]. 西北植物学报, 2005, 25(2): 413-418.
- [30] 孟繁霞, 张蜀秋, 姜成后. 气孔功能的结构基础[J]. 植物学通报, 2000, 17(1): 27-33.
- [31] 张彤, 齐麟. 植物抗旱机理研究进展[J]. 湖北农业科学, 2005, 44(4): 107-110.
- [32] 刘全宏, 王孝安, 田先华, 等. 太白红杉(*Larix chinensis*)叶的形态解剖学特征与环境因子的关系[J]. 西北植物学报, 2001, 21(5): 885-893.
- [33] 李志东, 黎可华, 何会蓉, 等. 华南地区7个暖季型草坪草种的抗旱性与灌溉节水的初步研究[J]. 草业科学, 2008, 25(11): 120-124.
- [34] 谢兆森, 宋世鑫, 曹红梅. 不同蓝莓品种的叶片结构和气孔特性比较[J]. 北方园艺, 2015(4): 5-8.
- [35] ALLEN D J, ORT D R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants[J]. Trends in plant science, 2001, 6(1): 36-42.
- [36] ROUHI V, SAMSON R, LEMEURE R, et al. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery[J]. Environmental and experimental botany, 2007, 59(2): 117-129.
- [37] NI B R, PALLARDY S G. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms[J]. Plant physiology, 1992, 99(4): 1502-1508.
- [38] CORNIC G, MASSACCI A. Leaf photosynthesis under drought stress[M]. Dordrecht: Photosynthesis and the Environment, 1996: 347-366.
- [39] 吴林, 李亚东, 张志东, 等. 淹水、干旱条件下北空越桔生理反应的研究[J]. 果树科学, 1998, 15(2): 137-140.

(上接第13页)

- [52] BAI X F, HUANG Y, HU Y, et al. Duplication of an upstream silencer of *FZP* increases grain yield in rice[J]. Nature plants, 2017, 3(11): 885-893.
- [53] HUO X, WU S, ZHU Z F, et al. *NOG1* increases grain production in rice[J]. Nature communications, 2017, 8(1): 1-11.
- [54] 李金吉, 张银霞, 赵娜, 等. 水稻粒形与千粒质量的 QTL 分析[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(2): 54-60.

- [55] 周优, 林冬枝, 董彦君. CRISPR/Cas9 技术定点编辑水稻谷蛋白基因 *GluA3*[J]. 上海农业学报, 2019, 35(1): 22-28.
- [56] 张强, 罗能杰, 韦圣博, 等. 基于 CRISPR/Cas9 技术对水稻 *ALOG* 家族成员的基因敲除突变体的构建[J]. 分子植物育种, 2019, 17(3): 834-840.
- [57] 王子璇, 靳亚军, 张洒举, 等. 水稻成花素家族 *OsDTH1* 基因的 CRISPR/Cas9 编辑突变体的创制[J]. 天津农业科学, 2019, 25(11): 1-6.