

中国扁桃种质资源研究进展

王 琳, 姜 喜, 李志军

(塔里木大学 植物科学学院, 新疆 阿拉尔 843300)

摘 要:该文对我国近年来在野生扁桃群体遗传结构、栽培扁桃品种亲缘关系 SSR 分析、扁桃种质的 RAPD、ISSR 和 AFLP 分析、扁桃品种授粉生物学、自交不亲和性及资源抗寒性等方面的研究概况进行了综述;建议今后应进一步采用常规有性杂交与现代生物技术有机结合的技术路线,选育并推广自交亲和与丰产优质的扁桃新品种,同时开展扁桃种质资源分子生物学的研究,为扁桃丰产栽培和遗传改良提供重要的科学依据。

关键词:扁桃;种质资源;生物技术;农业生物学

中图分类号:S 602 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)20-0178-04

扁桃(*Amygdalus communis* L.)属蔷薇科桃属树种,是世界上著名的干果树种,至今约有 6 000 a 的栽培历史。我国扁桃栽培历史迁 1 300 a,由于长期的自然演化和自播繁衍,形成了丰富的资源。目前新疆喀什地区的莎车县和英吉沙县是扁桃主产区,2 县 2010 年栽培面积已发展到 19 200 hm²,已成为新疆喀什地区的重要创汇

产品之一^[1]。目前,对扁桃资源进行较为深入研究的国家有美国、西班牙、意大利、法国和葡萄牙等国,这些国家在扁桃早期的遗传育种、同工酶分析、资源分类和分子标记等方面作了较多的工作,近几年我国在扁桃种质资源的研究上也取得了许多新进展,现将近年来研究工作作以概述,旨在为我国扁桃种质资源的保护与利用提供参考依据。

第一作者简介:王琳(1969-),女,副教授,现主要从事林木种质资源研究工作。E-mail:wlzkytd@163.com.

基金项目:塔里木大学校长基金资助项目(TDZKSS201216, TDZ-KSSZD201202);新疆建设兵团科技攻关计划资助项目(2011AB015)。

收稿日期:2013-05-14

1 我国扁桃种质资源分子生物学研究

1.1 新疆野生扁桃种质资源群体遗传结构

新疆野扁桃(*Amygdalus ledebouriana* Schlecht.)又叫野巴旦杏,属落叶灌木,有“植物活化石”之称。我国仅新疆有天然分布,由于其生境的变化及人为的破坏,

Research Progress on Postharvest Physiology and Storage Technique of Grape

LI Ming-juan^{1,2}, YOU Xiang-rong^{1,2}, WEN Ren-de³, ZHANG Ya-yuan^{1,2}, LI Zhi-chun^{1,2}

(1. Institute of Agro-food Science and Technology, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530007; 2. Guangxi Crop Genetic Improvement and Biotechnology Laboratory, Nanning, Guangxi 530007; 3. Viticulture and Wine Research Institute, Guangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanning, Guangxi 530007)

Abstract: Grape is soft, thin skinned, succulent and has poor storage characteristics. Rot, abscission, water loss and browning happened frequently during storage process, and led to great difficulties for development of table grapes. The quality deterioration and physiological senescence were the significant control factors of postharvest fruit storage. Research on regularity of postharvest physiological changes and refreshing technology was important for postharvest quality retention and physiological senescence delaying of fruits. The research progress on grape postharvest physiology and storage method in recent years were mentioned, the physiological variation including respiration, water physiology, abscission, rot, hormone, browning and fresh-keeping storage methods including physical, chemical and biological methods, and the feasible research directions were prospected, which may provide a subservient references for storage and production application of grape in the future.

Key words: grape; postharvest physiology; storage; research progress

野生林面积在逐渐缩小,因此对新疆野扁桃天然种质资源多样性进行研究显得尤为重要。曾斌等^[2]为了从数量上分析新疆野扁桃天然居群表型性状在居群间和居群内的变异,对分布在新疆的5个野扁桃天然居群的8个表型性状进行了测量和比较分析,发现新疆野扁桃的表型性状变异较为丰富,5个天然居群的8个表型性状观测值在居群间、居群内的变异差异显著,并将5个天然居群可以划分为3类。吕志江等^[3]对新疆野扁桃5个居群的遗传多样性水平及居群遗传结构进行了分析,认为5个野扁桃居群间基因流畅通,群体间遗传变异占总变异的26.6%,新疆野扁桃的遗传变异主要存在于居群内,居群内的遗传分化程度高于居群间。因此,保护和利用野扁桃种质资源的策略是优先保护现有群体,进一步筛选和保护居群内的优良变异单株。同时根据 Nei's 遗传距离对不同居群进行 UPGMA 聚类分析显示,居群间的遗传距离与居群的地理距离之间没有显著的相关性。从获得的 SSR 数据可知,新疆野扁桃群体间遗传变异占总变异的比例较大^[4]。由于群体遗传结构受种的特性影响,而交配系统、遗传漂变、遗传分化系数和基因流等因素是评价群体遗传结构的重要指标,因此,最大程度的维持种内遗传多样性,是实现种质资源可持续利用的前提。所以,对不同野扁桃居群的形态特征进行观测,目的在于揭示居群间、居群内形态性状变异以及不同居群间的聚类关系,为进一步加强我国野扁桃植物资源的保护、开发利用,特别是利用野生种改良及选育栽培新品种等工作提供科学的理论依据。

1.2 栽培扁桃品种亲缘关系 SSR 分析

Xie H 等^[5]对国内23个和国外的15个扁桃品种用 SSR 标记技术进行了亲缘关系分析。曾斌等^[2]用 SSR 分子标记技术对国内外55份扁桃属植物材料的亲缘关系进行了鉴定,并对不同种以及不同品种进行聚类分析,发现同一种源区的大多数栽培品种聚为1类,表明能聚为1类的品种亲缘关系较近,并证明利用分子指纹图谱能够对扁桃种质资源进行科学系统的遗传分类。因此,进行了 SSR 分子标记研究,主要是探讨我国扁桃种质资源之间的亲缘关系,为进一步对该种质资源的遗传图谱的构建和功能基因定位奠定基础。

1.3 扁桃种质的 RAPD、ISSR 和 AFLP 分析

近年来,分子标记已被广泛应用于植物遗传多样性、分类、指纹图谱构建、亲缘关系鉴定、群体遗传学研究中^[6-11]。该技术的采用为科学保护与合理开发利用扁桃种质资源、改良栽培种、选育抗逆新品种及为种质资源评价提供了理论依据。

由于对扁桃多种类型的地方资源和现有品种在遗传上的差异及遗传多样性等方面缺乏系统的研究,致使扁桃种质资源不能被充分利用。由于扁桃基因组较小,

所以扁桃的分子标记研究较其它果树相对容易。在各种分子标记技术中,RFLP 是最早用于扁桃种质资源研究的技术。1995 年西班牙科研人员则采用 RFLP 技术构建了第1个甜扁桃遗传图谱^[12]。2009 年杨波等^[13]对新疆部分优良扁桃栽培品种和引进美国扁桃品种共18个扁桃品种进行遗传多样性和亲缘关系 RAPD 分析,并利用 UPGMA 聚类法进行聚类分析,将18份材料聚为2类。马艳等^[9]利用 AFLP 银染检测技术,对我国54份扁桃材料在遗传多样性研究和分类进行了较详细的阐述。吕志江等^[3]采用 ISSR 分子标记技术对中国新疆分布的野扁桃5个居群共120个个体的遗传多样性进行了研究,发现野扁桃居群总的多态位点比率为92.1%,具有较高的遗传多样性。孙晋科^[14]采用 RAPD 与 ISSR 技术对野扁桃及56个栽培扁桃品种进行亲缘关系鉴定及遗传多样性分析,建立了扁桃 RAPD 和 ISSR 的最优反应体系,获得了61份扁桃种质的 RAPD 和 ISSR 标记系统聚类图,并将61份扁桃种质分为5组,同时利用 RAPD 技术对10个主栽品种成功的进行了指纹图谱的构建。这些研究为进一步了解我国不同扁桃品种的遗传背景、遗传结构及品种间的亲缘关系奠定基础,同时也为今后的育种工作尤为生产中品种的搭配提供参考。

2 扁桃种质资源农业生物学研究

2.1 授粉生物学研究

开花授粉生物学研究是自花品种选育的重要基础。李利民等^[15]研究表明,新疆3个巴旦杏品种的自花结实率极低,属自花不实类型,混合花粉授粉可以提高坐果率。巴旦杏的有效授粉期为2~4 d。巴旦杏雌蕊退化花的比例为47.3%~59.9%。与韩宏伟等^[16]研究结果一致。对喀什英吉沙县4个主栽巴旦杏品种进行各种授粉试验,发现自然授粉状态下4个主栽品种坐果率较低,基本在9.37%~20.13%之间;人工授粉试验中4个品种9个授粉组合坐果率绝大多数都在40%以上,其中混合花粉授粉试验结果最好;养蜂条件下的坐果率显著高于无蜂自然授粉的坐果率,昆虫传粉与人工混合花粉授粉的效果接近^[15,17]。授粉试验表明扁桃有效授粉时间为开花后花期的前4 d。

2.2 扁桃的自交不亲和性研究

自交不亲和性是植物在长期进化过程中形成的有利于异花授粉,从而保持高度杂合性的一种生殖机制,是植物为实现基因重组的一种精密的繁殖体系,有利于植物遗传变异,在杂种优势利用等方面具有重要的理论及实践意义。一般可分为2类:1类是配子体型自交不亲和性,即花粉在柱头上发芽后可侵入柱头,并能在花柱组织中延伸一段,此后就受到抑制。另1类是孢子体型自交不亲和性。即花粉落在柱头上不能正常发芽,或

发芽后在柱头乳突细胞上缠绕而无法侵入柱头。扁桃^[17]是典型的配子体型自交不亲和性树种,所以在生产栽培中必须配置合适的授粉品种或通过人工授粉等措施来保证高产稳产,如果授粉树配置不当、花期遇不良气候或人工授粉不及时都会造成大幅度减产。因此,开展扁桃自交不亲和性机理的研究以解决生产中实际问题逐渐被重视。我国扁桃自交不亲和性的研究起步比较晚,但近几年有了较大的进展。李利民等^[15]研究表明,新疆“纸皮”、“麻壳”扁桃的自花结实率均为0,“双果”的自花结实率也在5%以下^[16],均为典型的自交不亲和品种。吴玉霞等^[18]调查7个新疆扁桃品系自花结实率平均为1.5%,其中有5个品系自花坐果率基本为0%,自花结实率最高的品系也仅为7.4%。这一研究结果与李文胜等^[19]、乔进春等^[20]、许崇志^[21]在新疆扁桃品种自交、杂交组合的授粉的情况下得出的结果基本一致。另外在扁桃花柱荧光显微观察的研究中还发现,不同品种的扁桃花粉管在相同时间到达花柱的部位不同,高浓度的花柱蛋白比低浓度的花柱蛋白更能诱导不亲和的发生。

2.3 扁桃自交不亲和S基因的研究

不论配子体型还是孢子体型自交不亲和性,在遗传上都是由特定的复等位基因控制的。据East^[22]对烟草属植物的研究发现,花粉所携带的S等位基因与雌蕊的基因相同时,花粉管就不能在花柱组织中延伸,最终不能与卵细胞结合;反之,花粉就能参与正常受精作用。同时还观察到,有自交能育的等位基因对自交不亲和性S是显性的。另外,一些被子植物成熟柱头的乳突细胞表面有一层发育完全的蛋白质表膜,它含有一种特殊的糖蛋白,对酯酶活性具有强烈的专化性;与S基因有一定的对应关系,也能识别花粉是亲和或不亲和。郭振宇等^[23]以扁桃为试材,利用RT-PCR技术克隆了1个新的SLF基因和2个新的S-RNase基因的CDNA;马艳等^[24]根据蔷薇科树种S基因引物,利用PCR技术对8个新疆扁桃品种S基因进行扩增,获得了10个大小不同的S基因片段;吴玉霞等^[18]从新疆扁桃授粉习性和S等位基因PCR扩增角度对其进行研究,得出新疆扁桃天然坐果率在各品系间差异很大,选择天然结实率高的品系潜力很大,新疆扁桃具有丰富的S基因型,同时发现个别S基因型新疆扁桃所特有。姜俊卿等^[25]研究检测出南疆10个扁桃品种共包含16种不同的S基因。高启明^[26]以分离和鉴定S基因型为目标,根据参试的24个新疆扁桃栽培品种的杂交授粉结果,确定了10个扁桃品种的S基因型,表明2个品种间的亲和与否取决于品种的S基因型。吕志江^[27]研究了新疆境内裕民、塔城、托里、布尔津、哈巴河5个居群的单株总计120份材料,并选用蔷薇科通用的3对引物组合对野扁桃单株进行S基因型鉴定,29个野扁桃单株共鉴定出9种S基因型组成,并分析自交不

亲和在物种变异中的作用,并为进一步开展野扁桃自交不亲和分子机理研究奠定了理论基础。

2.4 扁桃资源抗寒性研究

低温胁迫不仅会导致植物的生长受到严重损害,甚至会引起植株死亡,给生产带来极大的损失。据统计,每年因冬季低温冻害、早霜、晚霜、晚雪等灾害性天气伤害造成的农林经济损失高达数千亿元^[28],随着极端气候的频发,将使扁桃生产遭受巨大影响。因此,进行扁桃抗寒性的深入研究,已成为近年扁桃研究的热点问题之一。潘晓云等^[29]对从美国引入的7个扁桃品种的抗寒性进行评价,发现越冬指数越小,说明其受到的伤害程度越轻,其抗寒性越强,用离差平方对半致死温度进行聚类分析,可将7个品种划分为3类。为了进一步了解6个引进扁桃品种在新疆莎车地区的抗寒性,龚鹏等^[30]对引进的6个扁桃品种测定其低温胁迫下不同方向枝条的生理生化指标的变化,同时结合大田的冻害调查情况,发现低温胁迫下同品种树体的西面和北面受冻害程度大于东面和南面。徐叶挺等^[31]以野生巴旦杏1a生枝条为材料,得出野生巴旦杏半致死温度为-28.9℃,同时SOD活性、POD活性、CAT活性在-30℃时达到顶峰。杨晓宇等^[32]应用电导法测定其电导率,并配合Logistic方程建立回归方程,确定不同扁桃品种抗寒性大小。谢军等^[33]采取人工模拟外界环境的方法对6种扁桃1a生休眠枝条为试材,发现新疆本地品种的扁桃枝条抗寒力大于美国品种。魏钰等^[34]研究发现野生扁桃种与普通扁桃种均具有较强的抗寒性,可在北方许多地区广泛引种栽培与推广。所以,研究不同品种扁桃的抗寒力大小对于引种栽培有及其重要的意义。尤其是扁桃花期易受晚霜危害,也是巴旦杏低产的主要原因之一,因此,晚花品种的选育具有现实意义。

3 展望

野生扁桃的合理引种并建立野生扁桃苗圃的工作也迫在眉睫,需要对其不同地区的野生扁桃做亲缘关系分析,为科学引种打下基础。同时我国扁桃品种或种数量大,零星分布于各地,许多品种基因型尚未确定,因此需要建立我国扁桃种质资源库。

建立鉴定和分离S基因型的技术体系,为准确快速鉴定国内自行培育的栽培品种间的亲和性和为进一步开展野扁桃自交不亲和性分子机理研究奠定理论基础。

当前对新疆扁桃品种花期抗寒生理机制研究不够深入系统。由于扁桃是早花型果树,结果树的花器官常会受到晚霜危害,解决扁桃花期的晚霜危害,提高座果率应成为扁桃抗寒迫切需要解决的问题。此外,对扁桃抗寒分子生理机理以及在冻害发生过程中特异蛋白的合成等有待深入研究。

虽然在扁桃种质资源评价、研究等方面做了大量研

究工作,并取得了很大进展,但扁桃育种研究相对较少。由于扁桃多数自交不亲和,产量低而不稳,今后应进一步采用常规有性杂交与现代生物技术有机结合的技术路线,选育并推广自交亲和与丰产优质的扁桃新品种。同时开展扁桃种质资源分子生物学的研究,为扁桃丰产栽培和遗传改良提供重要的科学依据。

参考文献

- [1] 兰彦平,吐拉克孜,郭文英,等. 巴旦杏的研究现状及开发利用前景[J]. 林业科学研究,2004,17(5):674-679.
- [2] 曾斌,罗淑萍,李疆,等. 新疆野扁桃天然居群形态变异的研究[J]. 生物多样性,2008,16(5):484-491.
- [3] 吕志江,李疆,吾买尔夏提·塔汉,等. 新疆野扁桃种质资源遗传多样性的 ISSR 分析[J]. 果树学报,2010,27(6):918-923.
- [4] 曾斌,李疆,罗淑萍,等. 扁桃属植物种质资源鉴定的 SSR 分析研究[J]. 新疆农业科学,2009,46(1):18-22.
- [5] Xie H, Sui Y, Chang F Q, et al. SSR allelic variation in almond (*Prunus dulcis* Mill.)[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112(2):366-372.
- [6] 钱韦,葛颂,洪德元. 采用 RAPD 和 ISSR 标记探讨中国野生稻[J]. 植物学报,2004(7):741-750.
- [7] 马朝芝,傅廷栋,Stine,等. 用 ISSR 标记技术分析中国和瑞典甘蓝型油菜的遗传多样性[J]. 中国农业科学,2003,36(11):1403-1408.
- [8] Martins M, Tenreiro R, Oliveira M. Genetic relatedness of Portuguese almond cultivars assessed by RAPD and ISSR markers[J]. Plant Cell Reports, 2003(22):71-78.
- [9] 马艳,马荣才. 扁桃种质资源的 AFLP 分析[J]. 果树学报,2004,21(6):552-555.
- [10] 毛娟,赵长增,赵丽娟,等. 扁桃基因组 DNA 提取及 RAPD 扩增体系的建立[J]. 甘肃农业大学学报,2005,40(1):17-21.
- [11] 马艳,马荣才,徐锡增. 扁桃基因组 DNA 的制备和 AFLP 技术体系的建立[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2003,27(3):35-39.
- [12] Viruel M A, Messegue R, de Vicente M C, et al. A linkage map with RFLP and isozyme markers for almond [J]. Theor Appl Genet, 1995, 91:964-971.
- [13] 杨波,龚鹏,车玉红,等. 新疆引进扁桃品种与当地品种间种质资源的 RAPD 分析[J]. 新疆农业科学,2009,46(1):91-94.
- [14] 孙晋科. 扁桃种质资源的 RAPD 和 ISSR 分析[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学,2008.
- [15] 李利民,卢春生,艾尔麦克. 巴旦杏授粉受精特性的研究[J]. 中国农学通报,1999,15(1):20-22.
- [16] 韩宏伟,王建友,张永威. 巴旦杏授粉特性的研究[J]. 经济林研究,2001,19(3):12-14.
- [17] 成健红,谭敦炎,李疆,等. 巴旦杏授粉试验及花粉管生长的荧光显微观察[J]. 西北植物学报,2001,21(5):894-899.
- [18] 吴玉霞,何天明,何峰江,等. 扁桃授粉生物学和 S 基因多样性研究初报[J]. 新疆农业大学学报,2008,31(3):36-38.
- [19] 李文胜,陈健红,艾尔肯,等. 扁桃坐果率低的原因调查与分析[J]. 落叶果树,2004(4):16-17.
- [20] 乔进春,朱梅玲,杨敏生,等. 扁桃的开花结实特性[J]. 果树学报,2002,19(3):167-170.
- [21] 许崇志. 扁桃自交不亲和强度差异的机理初探[D]. 杨凌:西北农林科技大学,2007.
- [22] East E M. The genetics of the genus *Nicotiana*[J]. Bibliographia Genetica, 1928(4):243-320.
- [23] 郭振宇,常凤启,谢华,等. 扁桃 SLF 基因和 S-RNase 基因的克隆及表达分析[J]. 园艺学报,2006,33(6):1185-1192.
- [24] 马艳,马荣才. 扁桃自交不亲和基因的多态性分析[J]. 园艺学报,2006,33(1):137-139.
- [25] 姜俊卿,冯建荣,曹晓艳. 南疆扁桃品种自交不亲和和 S-RNase 基因型鉴定[J]. 新疆农业科学,2011,48(7):1177-1182.
- [26] 高启明. 新疆栽培扁桃自交不亲和性的研究[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学,2011.
- [27] 吕志江. 新疆野扁桃居群遗传多样性分析及 S 基因型鉴定[D]. 乌鲁木齐:新疆农业大学,2011.
- [28] 曹慧明,史作民,周晓波,等. 植物对低温环境的响应及其抗寒性研究综述[J]. 中国农业气象,2010,31(2):310-314.
- [29] 潘晓云,王根轩,曹琴东. 兰州地区引种的美国扁桃的越冬伤害与临界致死低温[J]. 园艺学报,2002,29(1):63-65.
- [30] 龚鹏,李秀霞,李增萍,等. 低温胁迫对扁桃枝条细胞膜系统和渗透调节物质的影响[J]. 新疆农业科学,2007,44(5):561-566.
- [31] 徐叶挺,李疆,罗淑萍,等. 低温胁迫下野生巴旦杏抗寒生理指标的测定[J]. 新疆农业大学学报,2008,31(4):1-4.
- [32] 杨晓宇,田建保,韩凤,等. 应用电导法测定晋扁系列扁桃抗寒性研究[J]. 山西农业科学,2010(3):20-22.
- [33] 谢军,耿文娟,何峰江,等. 以电导法配合 Logistic 方程测定 6 种扁桃枝条的抗寒性[J]. 新疆农业大学学报,2011,34(1):32-34.
- [34] 魏钰,郭春会,张国庆,等. 我国几个扁桃种抗寒性的研究[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2012,40(6):99-106.

Research Progress on Germplasm Resources of China Almond

WANG Lin, JIANG Xi, LI Zhi-jun

(College of Plant Science, Tarim University, Alar, Xinjiang 843300)

Abstract: The wild almond population genetic structure, almond varieties cultivated phylogenetic relationship analysis of SSR and almond varieties RAPD, ISSR and AFLP analysis, almond cultivars and pollination biology, self-incompatibility and self incompatibility research were reviewed in our country in recent years; and some suggestions for future research were put forward, such as using a technical route combined conventional sexual hybridization with modern biotechnology to breed and promote new almond varieties which were self-compatibility with high yield and quality; meanwhile, doing some research on almond germplasm and molecular biology research, to provide important scientific basis for fertility cultivation and genetic improvement.

Key words: almond; germplasm resources; biotechnology; agricultural biology