

# 短枝型苹果研究进展

张朝红, 赵同生, 陈东玫, 杨凤秋, 赵国栋, 赵永波

(河北省农林科学院 昌黎果树研究所, 河北 昌黎 066600)

**摘 要:**短枝型苹果是一类具有树体矮化、紧凑、易管理, 早果、丰产等特点的苹果种质资源, 也是我国苹果矮化密植栽培可以利用的重要种质。现综述了短枝型苹果的特性(生长习性、生理生化特性、结果特性)、遗传(遗传规律、分子机制)、鉴定或评价技术及选育概况等方面的进展, 以期为进一步研究和利用提供指导。

**关键词:**苹果; 短枝型; 特性; 机理; 选育

**中图分类号:**S 661.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2015)18-0206-05

短枝型苹果, 即苹果短枝型品种, 是一类树体的生长、结果习性等多项指标明显有别于普通型或标准型苹果的苹果种质。这类资源表现为短枝率高、以短枝结果为主、枝条节间较短、树体也较矮化等<sup>[1]</sup>, 多数由芽变而来, 少数是经诱变、杂交选育等手段获得。这类资源与乔砧结合, 采用密植栽培可克服乔砧密植单产低、果实品质差、费工、技术复杂、推广难度大等问题<sup>[2]</sup>; 与矮化中间砧相结合, 实行“双矮”密植栽培可实现早果、丰产。据统计, 近年来我国短枝型苹果密植园栽培面积占苹果密植园总面积的五分之一, 并逐年增加<sup>[3]</sup>。短枝型苹果已成为苹果实现密植栽培的重要途径之一。

1921 年在美国发现‘Okanoma’首个短枝型苹果, 1964 年加拿大发现了‘旭’(‘McIntosh’)的自然突变体, 1992 年 LESPINASSE 根据苹果生长习性、结果习性的不同, 将其分为柱型、短枝型、普通型及下垂型 4 种类型<sup>[4]</sup>。短枝型苹果干性较强, 在主枝及主干上密生短枝, 而柱型苹果的节间也短, 腋芽多萌发为大量短枝, 很少或无侧生延长新梢, 呈自然单干形。多年来, 在短枝型品种选育、特性特征、变异机理, 以及遗传机制等方面都取得了较大进展<sup>[3,5]</sup>。该文着重梳理了关于特征特性、遗传、鉴定或评价以及品种选育 4 个方面的研究进展, 旨在为短枝型苹果的进一步研究与利用提供指导。

**第一作者简介:**张朝红(1983-), 男, 博士, 助理研究员, 现主要从事果树种质资源与分子辅助育种等研究工作。E-mail: zchh163@163.com.

**基金项目:**河北省“农业科技创新人才队伍建设”资助项目(2013055004); 国家“863”高技术研究发展计划资助项目(2011AA10020403); 国家苹果产业技术体系资助项目(CARS-28)。

**收稿日期:**2015-05-21

## 1 短枝型苹果的特征特性

### 1.1 短枝型苹果的生长特性

短枝型苹果树体较紧凑, 树冠不易开张, 树干截面积大; 枝条生长直立, 大枝较少, 小枝丰满; 节间短, 短枝系数和萌芽率高<sup>[3,6]</sup>。短枝型苹果要比对照品种(普通型苹果)矮化 20% 或更多<sup>[7]</sup>, 其一年生枝上短枝的平均着生量显著高于普通苹果<sup>[6,8]</sup>。短枝型苹果各品种群间, 短枝量的差异较大, 如‘元帅’品种群短枝率在 80% 以上, ‘金冠’品种群则在 75% 左右, 而‘短枝富士’仅为 66%<sup>[9]</sup>。短枝型苹果枝条皮层的厚度、射线薄壁细胞层次、射线条数、粗度均高于普通苹果<sup>[10]</sup>, 枝条的导管细胞也较普通品种短而窄, 并且侧壁纹孔密度更小一些<sup>[11]</sup>。与短枝型苹果的趋势相同, 柱型苹果的木质导管细胞的平均直径为 43.27  $\mu\text{m}$  显著高于普通品种的 37.64  $\mu\text{m}$ <sup>[12]</sup>。与普通型苹果相比, 短枝型苹果叶片的单位面积干、鲜质量、气孔密度等均显著增大<sup>[13-14]</sup>。另外, 柱型苹果叶片的着生角度、厚度、单位面积叶数量、叶面积、单位面积质量以及气孔的大小、密度, 叶肉内叶绿素含量等亦显著增加<sup>[15]</sup>。

### 1.2 短枝型苹果的生理生化特性

**1.2.1 光合及营养特性** 短枝型苹果光合强度的年变化趋势跟普通型苹果相同, 分为光合强度迅速提高期(4月下旬至6月上旬)、稳定期(6月上旬至8月下旬)、下降期(8月下旬)3 个阶段, 不同的是在年周期内光合强度明显高于普通型苹果(35% 左右); 日变化趋势亦呈双峰曲线, 但其光合强度显著高于普通型苹果。随着叶位数的增加, 短枝型苹果光合强度上升幅度大于普通型燕瘦环果<sup>[16]</sup>。短枝型苹果光能利用率高, 呼吸消耗少, 光合强度高, 能够积累较多的光合产物, 因此有利于早果、丰产<sup>[17]</sup>。短枝型苹果地上部的氮素营养、碳素营养

明显高于普通型苹果,地下部根系的营养含量则相反;短枝型苹果耐肥性较高<sup>[18]</sup>。此外,无论在生长前期或后期,短枝型苹果叶、果中氮、磷、钾和粗蛋白含量均显著高于普通型苹果<sup>[19]</sup>。

1.2.2 内源激素含量 短枝型苹果植株的脱落酸(ABA)含量是普通型苹果的2.6倍以上<sup>[20]</sup>,花后80 d时赤霉素(GA)的含量要显著低于普通苹果<sup>[21]</sup>。短枝型苹果茎尖和叶片中GA含量显著降低而细胞分裂素(CTK)含量显著升高,并且CTK/GA值是普通型苹果的4.78倍以上<sup>[22]</sup>,柱型苹果,6月枝条中的CTK,特别是玉米素含量显著高于普通型苹果<sup>[23]</sup>。与普通型苹果相比,短枝型苹果在花芽分化期间内源激素ABA的含量显著高;花序、花朵坐果率亦高,坐果期间子房生长素含量显著升高<sup>[24]</sup>。

1.2.3 酶 短枝型苹果,在生长前期,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)活性均高于普通型苹果,到后期则低于普通型苹果;而多酚氧化酶(PPO)活性在整个生长期均高于普通型苹果<sup>[25]</sup>。另外,酶谱分析发现,短枝型苹果还具有过氧化物同工酶<sup>[26]</sup>和葡糖磷酸变位酶<sup>[27]</sup>多态性位点。

### 1.3 短枝型苹果的结果及果实营养特性

短枝型苹果主要以短枝结果为主,结果早,丰产<sup>[3,7]</sup>,果实成熟较早<sup>[28]</sup>。短枝型苹果果肉中的可溶性固形物含量、果肉硬度及乙醛、丙酮、醇类物质含量差异不显著或略有减少<sup>[24,29]</sup>,酚类物质、果皮色素、可滴定酸、蔗糖、果糖、山梨醇和葡萄糖含量降低<sup>[24,28]</sup>;主要营养元素含量除氮素相近外,均高于普通型苹果<sup>[30]</sup>;柱型苹果果实内果糖、山梨醇和葡萄糖含量高于普通型苹果含量的40%左右<sup>[31]</sup>。短枝型苹果经气调贮藏较普通型苹果脆,且糖酸比要高<sup>[28]</sup>。

## 2 短枝型苹果的遗传

### 2.1 短枝型芽变的细胞学基础

短枝型芽变跟苹果着色芽变、成熟期突变等其它芽变一样,是细胞中遗传物质的突变,只有梢端组织发生层的细胞发生突变时,才有可能是一个芽变。SATINA等<sup>[32]</sup>提出的组织发生层学说在细胞学水平上深入地阐释了芽变机理。该学说认为短枝型芽变属于 $L_{II}$ 、 $L_{III}$ 细胞层内遗传物质的改变。

### 2.2 短枝型芽变的遗传

关于苹果短枝型性状的遗传机制,迄今尚不明确。一种观点认为,短枝型性状为隐性单基因控制<sup>[33-34]</sup>,如‘新红星’的基因型为AaBbcc<sup>[33]</sup>;另一种观点则认为,短枝型性状是受2对显性互补基因控制,如‘新红星’的基因型为AaBb<sup>[26]</sup>;还有学者认为是多基因控制的数量性状<sup>[1]</sup>。比较公认的是,柱型苹果的基因受单显性Co基

因控制<sup>[35-36]</sup>。张朝红等<sup>[37]</sup>经多年调查,发现短枝型苹果杂种后代枝条的短枝率为零与否是由主基因控制的,且非零短枝率对零短枝率为显性,并根据后代群体的分离比推测‘新红星’与‘宫崎短枝富士’的基因型为SsIi。总之,苹果短枝型苹果为自然突变,属于基因突变,芽变品系之间的差异可能是有若干个位点,且其中有些位点具有表型效应不同的多等位基因,或是与修饰基因或整个基因型有关<sup>[1]</sup>,具体机制有待进一步深入研究。

### 2.3 短枝型芽变的分子机理

苹果为多年生果树,在遗传上高度杂合,因此人们对其芽变,尤其是短枝型苹果芽变分子机理的了解还有限,主要集中于反转录转座子的插入、基因结构和表达的差异等方面。

2.3.1 反转录转座子的插入 近年来,研究认为引起苹果无性系变异的原因,与基因的转座插入和逆转座子间重组有关,其中转座子插入是研究的主要热点之一。逆转座子atr1参与了‘元帅’系短枝苹果的变异,利用IRAP技术在‘元帅’系短枝品种中已分离出一条特异性片段,据此在‘元帅’系短枝品种中获得了特异片段的部分侧翼序列,而经序列比对发现4个短枝苹果品种的中特异性片段相同<sup>[38]</sup>。OTTO等<sup>[39]</sup>研究发现,柱型苹果则是在染色体18.8 Mb非编码区处Ty3/Gypsy型逆转座子的插入所致。

2.3.2 基因结构和表达的差异 在短枝型苹果中已克隆出响应赤霉素信号的赤霉素受体基因MdGID1<sup>[21]</sup>,并且短枝型苹果中GA20ox(GA20-氧化酶)和KO(贝壳杉烯氧化酶)的相对表达量与非短枝型苹果差异显著<sup>[40]</sup>。从短枝型苹果中克隆出5条MdRGL基因,其中4条序列都具有DELLA和VHYNP结构域,因此短枝型苹果节间变短并非由MdRGL基因主要功能区的变化引起<sup>[41]</sup>。还有研究分析控制柱型苹果性状的基因位于第10号连锁群上<sup>[35,42]</sup>,约为193 kb的基因片段,可能包含26个基因,其中有3个转录因子基因。柱型苹果与普通型苹果在转录水平上存在着较大差异,经分析,发现其中有287个功能基因与苹果的树体结构有关,这些功能基因中有31个基因位于10号连锁群上,甚至有25个为转录因子<sup>[43]</sup>。WOLTERS等<sup>[44]</sup>研究认为‘Wijcik’基因组中插入了长度为1 956个碱基的非编码DNA,分析显示它与MdCo31基因上游调控亚铁氧化酶(2OG-Fe(II) oxygenase)功能有关,进一步推测MdCo31基因是调控柱型苹果的主要基因。

## 3 短枝型苹果的鉴定技术

经分析,目前短枝型苹果的鉴定或评价有形态指标法、酶谱法、内源激素法和分子标记法4种。

### 3.1 形态指标法

判断是否短枝型的可靠指标是短枝率与平均成枝

数<sup>[45]</sup>;短枝型苹果短枝多,每米枝段上短枝有 20 个以上<sup>[8]</sup>,而短枝数,无论是结果枝还是营养枝都可作为短枝率的衡量指标<sup>[46]</sup>,判断苹果种质是否为短枝型的可靠指标应是短枝率与平均成枝数<sup>[45]</sup>。目前,短枝型种质鉴定的基本方法,尤其是在芽变选种中,易受气候、地点、年份等因素影响。

### 3.2 酶谱法

新梢伸长区节间皮层或相应部位叶片中有过氧化氢酶同工酶 9 带<sup>[26]</sup>;葡萄糖磷酸变位酶酶谱带亦可作为短枝型苹果进行标记<sup>[27]</sup>。这种方法相对稳定可靠,但其测定时间受限制,可作为预选的参考指标之一。

### 3.3 内源激素法

以同系非短枝品种或母树 ABA 含量为参照,若判定植株 ABA 含量是普通品种的 1.8~2.2 倍、2.3~3.5 倍、大于 3.5 倍,则该植株为临界短枝、标准短枝和极度短枝的预选指标<sup>[20]</sup>。它需有参照,可作为预选的参考指标。

### 3.4 分子标记法

利用 RAPD 技术对元帅系、富士系苹果进行了多态性分析,获得了普通型苹果区别于短枝型苹果的 RAPD 标记 OPK20-520<sup>[47-48]</sup>;用集群法以 RAPD 技术对‘新红星’或‘金矮生’为亲本的杂种苗标记时,没有成功获得短枝型苹果的多态性片段<sup>[42]</sup>。

近年来,利用植物逆转座子开发的主要有,逆转座子位点间扩增多态性(IRAP)和序列特异扩增多态性(SSAP)等标记在苹果芽变鉴别上开始应用。如利用

IRAP 技术在‘玫瑰红’中发现了一条特异片段,并成功转化为 SCAR 标记<sup>[49]</sup>,此后又开发出一新的 SCAR 标记,该标记能将‘元帅’及其短枝变异品种进行区分<sup>[38]</sup>。目前的短枝型苹果的分子标记较少,急需发掘。而以分子标记技术,已成功筛选出柱型苹果的多态性标记<sup>[36,50]</sup>。

## 4 品种选育概况

### 4.1 短枝型苹果概况

由表 1 可知,目前全世界共培育出大约 204 个短枝型苹果品种(系),其中以美国和中国培育的品种最多(占总培育品种数的 81%),分别为 91 和 74 个。按所属品种群来看,从多到少依次为‘元帅’品种群(85 个)、“富士”品种群(36 个)、“旭”品种群(31 个)、“金冠”品种群(26 个)、“芹川”和“澳洲青苹”品种群各 6 个、“青香蕉”和“嘎拉”品种群各 5 个、“印度”和“布瑞本”品种群各 4 个、“国光”品种群 3 个、“醇露”品种群 1 个等。

短枝型苹果选育的主要途径为芽变选种,大约有 165 个品种(系)经由芽变选种育成;采用杂交育种途径获得 36 个品种(系),其中以‘旭’的短枝芽变为亲本培育出了 27 个品种(系),包括‘芭蕾’苹果、“鲁加”系列、“金蕾”系列、“Goldlane”、“Civni”以及“Smaragd”<sup>[51]</sup>等,以短枝型苹果为亲本育成‘丽红’、“矮王”、“矮丰”、“Gold Pink”、“Hongro”和“Moonlight”;经辐射诱变而育成的品种最少,只有‘魁红’(“Starkspur Prime Red Delicious”)和‘短枝向阳红’<sup>[52]</sup>等 2 个品种。

表 1 世界各国短枝型苹果的选育概况

Table 1 Breeding condition of spur-type apple all around the world

种群类型 Group type	美国 American	中国 China	日本 Japan	加拿大 Canada	英国 British	捷克 Czech Republic	新西兰 New Zealand	韩国 Korea	其它 Others	合计 Total
‘元帅’‘Red Delicious’	55	28	0	0	0	0	0	1	1	85
‘富士’‘Fuji’	4	22	9	0	0	0	0	0	1	36
‘旭’‘McIntosh’	2	9	0	7	7	4	0	1	1	31
‘金冠’‘Golden Delicious’	9	10	0	1	2	1	0	2	1	26
‘芹川’‘Rome Beauty’	6	0	0	0	0	0	0	0	0	6
‘澳洲青苹’‘Granny Smith’	2	0	0	0	0	0	0	0	4	6
‘青香蕉’‘Winter Banana’	1	4	0	0	0	0	0	0	0	5
‘嘎拉’‘Gala’	1	3	0	1	0	0	0	0	0	5
‘印度’‘Indo’	0	4	0	0	0	0	0	0	0	4
‘布瑞本’‘Breaburn’	1	0	0	0	0	0	3	0	0	4
‘国光’‘Ralls Janet’	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3
‘醇露’‘Winesap’	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
其它 Other	9	4	0	0	0	0	0	0	1	14
合计 Total	91	87	9	9	9	5	3	4	9	

### 4.2 世界各国短枝型苹果选育概况

4.2.1 我国短枝型苹果选育情况 我国短枝型苹果的选育起步较晚。1964 年开始我国先后从阿尔巴尼亚、波兰、加拿大、美国、日本引进了‘新红星’、‘金矮生’等多个短枝型苹果品种,并以此进行了相关试验。1972 年,昌黎果树研究所在国内首次发现了第一株元帅系的短枝

型变异树<sup>[53]</sup>,即后来的‘新元帅’;1991 年以‘红星’和‘金矮生’为亲本进行杂交而育成了短枝型新品种‘丽红’;2004 年,以柱型苹果为亲本杂交,培育出鲁加系列新品种。新选育的品种有‘天红 2 号’、‘新首红’、‘沂源红’、‘龙富’和‘静宁 1 号’等。经过近 40 年的努力,经我国选育短枝型苹果品种的数量已跃居世界第二。



4.2.2 美国短枝型苹果选育情况 美国短枝型苹果选育历时最长,已有 90 多年,其中以 20 世纪 50—90 年代为该系列品种选育的黄金时期(育成的品种达 58 个)。近年来,短枝型苹果的选育数量相对较少,但目前美国短枝型苹果的拥有量仍最多。从品种群来看,美国先后在 10 多个品种上都有短枝型苹果育成,如‘元帅’品种群、‘金冠’品种群、‘芹川’品种群和‘澳洲青苹’品种群等;而一些品种群,如‘元帅’品种群先后已有 5 代品种推出,其中受欢迎的有‘新红星’、‘俄勒冈 2 号’等。近年来新选育的品种有‘Eppich 2’、‘New York 1’和‘New York 2’。

4.2.3 其他国家短枝型苹果选育情况 加拿大在 1964 年选育出‘McIntosh’的短枝型芽变-‘Wijicik’(‘威赛克旭’),此后共有 8 个新品种育成,最新育成的有‘8S2743’和‘September Sentinel’。英国东茂林试验场 1989 年以‘McIntosh Wijicik’为亲本进行杂交,成功培育成著名的芭蕾系列苹果,旭品种群由此引起了世界果树界的极大关注。近年来又新推出了 2 个新品种,‘Obelisk’和‘Totem’。捷克育成了 4 个短枝型苹果,分别为‘Cumulus’、‘Goldlane’、‘Herald’和‘Moonlight’<sup>[54]</sup>;新西兰育成了‘Breaburn’的 3 个短枝型芽变;韩国育成了‘Hongro’、‘Hongso’<sup>[55]</sup>、‘Wonkyo Ga-Dangwagi 1’等 3 个短枝型新品种。此外,意大利博洛尼亚大学新育成了‘Gold Pink’;塞尔维亚育成了‘Smaragd’<sup>[51]</sup>;澳大利亚育成了‘PLFOG99’;日本新育成了‘Hwarang’。

## 5 展望

矮化密植栽培已成为世界苹果业发展的方向,而应用短枝型苹果是苹果密植栽培的途径之一。近年来,关于短枝型苹果的研究取得了较大进展,如先后选育出 200 余个新品种,为密植栽培提供了有利的种质保证。但关于其遗传机制的研究,因研究条件(研究方法不成熟、研究体系尚未建立)和材料本身因素(短枝型苹果由多基因控制,或受主效基因所控制、微效多基因修饰的数量性状)的限制,进展缓慢。随着分子标记技术的发展,一系列分子标记技术如 SSR、SNP、IRAP、S-SAP 开始应用于苹果的遗传分析或芽变的鉴定,为短枝型苹果遗传机制、芽变机理的研究提供了新方法和途径,也势必加快短枝型苹果的研究进程,特别是关于早期选择、亲本选配、分子变异机理等方面。随着苹果基因草图的完成<sup>[56]</sup>,苹果研究进入了基因组学或比较基因组学时代<sup>[57]</sup>。大量的基因信息更有利于基因的分离、克隆及功能验证、表达分析、转录因子分析等,深入到分子层面上揭示短枝型的特性、遗传、形成等,这些或将成为未来研究的方向。

## 参考文献

- [1] 束怀瑞. 苹果学[M]. 北京:中国农业出版社,1999.
- [2] 马宝焜,徐继忠,孙建设. 关于我国苹果矮砧密植栽培的思考[J]. 果

树学报,2010,27(1):105-109.

- [3] 韩振海. 苹果矮化密植栽培:理论与实践[M]. 北京:科学出版社,2011.
- [4] JAIN S M, PRIYADARSHAN P M. Breeding plantation tree crops: temperate species[M]. New York:Springer,2009:33-81.
- [5] 汪景彦. 苹果短枝型研究[M]. 北京:中国农业科技出版社,1988.
- [6] BLAZEK J. Segregation and general evaluation of spur type or compact growth habits in apples[J]. Acta Horticulturae,1992,317:71-79.
- [7] FALLAHI E, SIMONS B R, FELLMAN J K, et al. Tree growth and productivity and postharvest fruit quality in various strains of ‘Delicious’ apple[J]. J Am Soc Hort Sci,1994,119(3):389-395.
- [8] WARRINGTON I J, FERREE D C, SCHUPP J R, et al. Strain and rootstock effects on spur characteristics and yield of ‘Delicious’ apple strains[J]. J Am Soc Hort Sci,1990,115(3):348-356.
- [9] 孟月娥,杨庆山,马香莲,等. 十年生苹果短枝型品种比较试验[J]. 河南农业科学,1991(6):23-25.
- [10] 杨佩芳,郝燕燕,田彩芳. 苹果短枝型品种导管分子的解剖学研究[J]. 园艺学报,2000,27(1):52-54.
- [11] 秦巧平. 短枝型苹果不同枝类木质部细胞解剖构造及枝条矿质养分含量的相关性研究[D]. 太谷:山西农业大学,2001.
- [12] ZHANG Y G, GUO S X, DAI H Y. Morphological differences of vessels in the secondary xylem of columnar and standard apple trees[J]. Int J Exp Bot, 2012,81:229-232.
- [13] 侯玉珏,张晓云,赵彩平,等. 矮化型、短枝型和柱型苹果苗枝芽特性和叶片特征比较[J]. 西北农业学报,2012,21(7):134-137.
- [14] 杨传友,史金玉,杜欣阁,等. 苹果叶片气孔的研究[J]. 山东农业大学学报,1998,29(1):8-14.
- [15] TALWARA S, GROUT B W W, TOLDAM-ANDERSEN T B. Modification of leaf morphology and anatomy as a consequence of columnar architecture in domestic apple (*Malus domestica* Borkh.) trees[J]. Scientia Horticulturae, 2013,164(17):310-315.
- [16] 张绍玲,杨庆山,马香莲,等. 苹果短枝型品种光合特性研究[J]. 果树科学,1991,8(3):129-134.
- [17] 杨建民,王中英. 短枝型与普通型苹果叶片光合特性比较研究[J]. 中国农业科学,1994,27(4):31-36.
- [18] 高东升,李宪利,顾曼如,等. 苹果短枝型品种矮化早果机制研究-营养特性[J]. 果树科学,1996,13(4):223-228.
- [19] 刘和,杨佩芳,古润泽,等. 短枝型苹果叶片及果实内氮磷钾含量研究[J]. 华北农学报,1997,12(3):125-129.
- [20] 牛自勉,王贤萍,赵梁军,等. 内源激素在苹果短枝型品种预选上的应用研究[J]. 中国农学通报,1995,11(5):14-18.
- [21] 宋杨,张艳敏,吴树敬,等. 短枝型苹果赤霉素受体基因 *MdGID1a* 及其启动子克隆和表达分析[J]. 园艺学报,2013,40(11):2237-2244.
- [22] 王丽琴,唐芳,赵飞,等. 苹果紧凑型品种和矮化砧木内源激素的变化[J]. 园艺学报,2002,29(1):5-8.
- [23] WATANABE M, SUZUKI A, KOMORI S, et al. Comparison of endogenous IAA and cytokinins in shoots of columnar and normal type apple trees[J]. J Japan Soc Hort Sci,2004,73(1):19-24.
- [24] 牛自勉,王贤萍,李全,等. 短枝红富士苹果结果特性的研究[J]. 中国农业科学,1996,29(2):45-51.
- [25] 郭晓勇. 短枝型苹果矿质元素含量与 SOD、POD、PPO 的相关性研究[D]. 太谷:山西农业大学,2002.
- [26] 唐秀芝,张维强,王允才,等. 矮生型苹果早期预选的同工酶标志及其遗传规律[J]. 核农学报,2001,15(1):21-25.
- [27] PANCALDI M. Molecular survey in the typologies of vegetative habitus

- in apple-tree (*M. × domestica* Borkh.) [D]. Bologna: Bologna University, 1996.
- [28] DRAKE S R, ELVING D C, FALLAHI E. Fruit quality of spur-type and nonspur-type 'Delicious' apple strains[J]. J Am Pomol Soc, 2001, 55(4): 209-215.
- [29] MEHERIUK M, FISHER D V, LAPINS K O. Some morphological and physiological features of several Red Delicious apple sports[J]. Can J Plant Sci, 1973, 53: 335-339.
- [30] 孟月娥, 张绍铃, 杨庆山, 等. 短枝型苹果树主要营养元素含量的季节性变化[J]. 果树科学, 1994, 11(3): 166-168.
- [31] ISMAIL H A, TAPER C D, CHONG C. A comparative study of sorbitol and related carbohydrates in standard and spur 'McIntosh' apple[J]. Scientia Horticulturae, 1980, 13(3): 221-226.
- [32] SATINA S, BLAKESLEE A F, AVERY A G. Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras[J]. Am J Bot, 1940, 27(10): 895-905.
- [33] DECOURTYE L, LANTIN B. Contribution a la connaissance de mutants spurs de pommier; heredité du caractère[J]. Les Annales de l'Amélioration des Plantes, 1969, 19: 227-238.
- [34] 满书铎, 丛佩华, 牛健哲, 等. 苹果品种间杂交矮化遗传倾向的研究[J]. 辽宁农业科学, 1991(5): 11-16.
- [35] BAI T, ZHU Y, FERNANDEZ-FERNANDEZ F, et al. Fine genetic mapping of the *Co* locus controlling columnar growth habit in apple[J]. Mol Genet Genomics, 2012, 287: 437-450.
- [36] TIAN Y K, WANG C H, ZHANG J S, et al. Mapping *Co*, a gene controlling the columnar phenotype of apple, with molecular markers[J]. Euphytica, 2005, 145(1): 181-188.
- [37] 张朝红, 杨凤秋, 陈东玫, 等. '新红星'与'宫崎短枝富士'正反交后代枝条主要性状的遗传分析[J]. 河北农业大学学报, 2014, 37(3): 39-43, 70.
- [38] 郭静. 逆转座子 *atr1* 诱导元帅系苹果短枝变异分子机理的初步研究[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2013.
- [39] OTTO D, PETERSEN R, BRAUKSIEPE B, et al. The columnar mutation ('*Co* gene') of apple (*Malus × domestica*) is associated with an integration of a Gypsy-like retrotransposon[J]. Mol Breeding, 2014, 33(4): 863-880.
- [40] 宋杨, 张艳敏, 刘金, 等. GA 含量与其合成酶基因在'长富 2 号'苹果及其短枝型芽变品种之间的比较分析[J]. 中国农业科学, 2012, 45(13): 2668-2675.
- [41] 宋杨, 张艳敏, 刘美艳, 等. 苹果 *MdRGL* 基因的克隆及原核表达分析[J]. 中国农业科学, 2012, 45(7): 1347-1354.
- [42] MORIYA S, OKADA K, HAJI T, et al. Fine mapping of *Co*, a gene controlling columnar growth habit located on apple (*Malus × domestica* Borkh.) linkage group 10[J]. Plant Breeding, 2012, 131(5): 641-647.
- [43] ZHANG Y, ZHU J, DAI H Y. Characterization of transcriptional differences between columnar and standard apple trees using RNA-Seq[J]. Plant Mol Biol Rep Molecular Biology Reporter, 2012, 30(4): 957-965.
- [44] WOLTERS P J, SCHOUTEN H J, VELASCO R, et al. Evidence for regulation of columnar habit in apple by a putative 2OG-Fe(II) oxygenase[J]. New Phytol Phytologist, 2013, 200(4): 993-999.
- [45] 贾定贤, 陈素芬, 张凤兰. 短枝型苹果品种鉴别指标的可靠性[J]. 中国果树, 1989(3): 33-35.
- [46] LAPINS K O, FISHER D V. Four natural spur-type mutants of McIntosh apple[J]. Canadian Journal of Plant Science, 1974, 54: 359-362.
- [47] 张今今, 王跃进, 李荣旗. 苹果短枝型性状的 RAPD 研究[J]. 农业生物技术学报, 2000, 8(3): 285-288.
- [48] SESTRAS R, PAMFIL D, ARDELEAN M, et al. Use of phenotypic and MAS selection based on bulk segregant analysis to reveal the genetic variability induced by artificial hybridization in apple[J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2009, 37(1): 273-277.
- [49] 周军永. 苹果 IRAP 体系的建立及苹果芽变无性系的鉴定[D]. 合肥: 安徽农业大学, 2010.
- [50] PETERSEN R, KROST C. Tracing a key player in the regulation of plant architecture; the columnar growth habit of apple trees (*Malus × domestica*) [J]. Planta, 2013, 238: 1-22.
- [51] OGNJANOV V. 'Smaragd' apple[J]. Hortscience, 2011, 36(6): 952-954.
- [52] 赵永波, 乐文全, 郭春长, 等. 诱变苹果新品种-短枝向阳红[J]. 园艺学报, 2000, 27(4): 308.
- [53] 河北省农林科学院昌黎果树研究所. 河北省果树志第 3 卷. 河北省苹果志[M]. 北京: 农业出版社, 1985.
- [54] TUPY J, LOUDA O, ZIMA J. Columnar apple tree named 'Moonlight' [P]. Czech Republic. US PP21511P3. 2010-11-23.
- [55] KIM M J, PAEK P N, NAM J C, et al. A mid-maturing apple cultivar 'Hongso', high density cultivation type having a good taste[J]. Korean Journal of Breeding Science, 2009, 41(4): 556-559.
- [56] VELASCO R, ZHARKIKH A, AFFOURTIT J, et al. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.) [J]. Nature genetics, 2010, 42(10): 833-839.
- [57] TROGGIO M, GLEAVE A, SALVI S, et al. Apple, from genome to breeding[J]. Tree Genetics and Genomes, 2012, 8(3): 509-529.

## Research Advances on Spur-type Apple

ZHANG Chaohong, ZHAO Tongsheng, CHEN Dongmei, YANG Fengqiu, ZHAO Guodong, ZHAO Yongbo  
(Changli Institute for Pomology, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Science, Changli, Hebei 066600)

**Abstract:** Spur-type apple is a type of apple tree with dwarf, compact, easy to manage, early fruit and high yield. In this paper, we reviewed the processes in growth habits, fruiting habits, physiological-biochemical characteristics and inheritance characteristics of spur-type apple. The processes on breeding condition of spur-type apple were also summarized.

**Keywords:** apple; spur-type; characteristic; mechanism; breeding