

DOI:10.11937/bfyy.201522051

苹果果锈发生机制及防控技术研究进展

李 壮, 厉恩茂, 袁继存, 安秀红, 李 敏, 程存刚

(中国农业科学院 果树研究所, 农业部园艺作物种质资源利用重点实验室, 辽宁 兴城 125100)

摘 要:从品种与品系、组织学、果锈诱发过程、微裂隙诱发因素、内源激素与外源激素作用等方面,系统梳理了近年来有关果锈发生机制研究进展,简要介绍了果锈防控技术,以期为果锈抗性品种选育和感锈品种的分子改良提供思路,同时提出苹果果锈发生机制研究中需要进一步解决的问题。

关键词:果锈;发生机制;防控技术

中图分类号:S 436.611 **文献标识码:**B **文章编号:**1001-0009(2015)22-0198-04

果锈又称水锈,是一种生理性病害,主要发生在梗洼、萼洼上,表现为果实表面浮生一层黄褐色木栓化组织,严重时锈点连片,果面粗糙,影响果实外观,降低商品价值^[1-3]。果锈发生易受到环境因素影响,例如环境长期低温、高湿、光照不良等都会诱发苹果产生果锈^[4-6]。一些不适当的田间操作,例如,幼果期选用铜、汞制剂农

药,药枪喷射压力过大等机械伤害都能导致果锈产生^[2],此外一些虫害和病原微生物也导致果锈发生^[7-8]。落花后3周以内是果锈发生的敏感期,此期也是防控果锈的最佳时期^[9-11]。通过喷施高脂膜、二氧化硅、杀菌剂、套袋、喷施赤霉素(GA)以及加强营养管理等手段可避免或降低果锈发生率^[3,12-13],其中喷施GA是较为高效的方法^[11,14-16]。但喷施GA会使树体表现出一些负面效应,例如枝条生长势弱、降低花芽形成、减少果实种子数量等^[11]。最为环境友好、资源节约的方法是选育优良抗锈品种,通过自身抗性降低果锈发生机率。现对国内外有关果锈研究进行了系统梳理,以期为果锈抗性品种的遗传育种和感锈品种的分子改良提供思路。

第一作者简介:李壮(1975-),男,博士,副研究员,研究方向为果树栽培与生理。E-mail:lizhuangcaas@163.com。

责任作者:程存刚(1969-),男,博士研究生,研究员,研究方向为果树栽培生理。E-mail:ccungang@sohu.com。

基金项目:国家“863”计划资助项目(2013AA102405);现代农业产业技术体系建设专项资金资助项目(CARS-28)。

收稿日期:2015-07-30

[29] 王秀梅,藏连生,邹云伟,等.异色瓢虫成虫对榆紫叶甲卵的捕食作用[J].东北林业大学学报,2012,40(1):70-72.

[30] 王魁,张润志,张帆.异色瓢虫生物生态学研究进展[J].应用生态学报,2007,18(9):2117-2126.

[31] 张忠信,李明刚,孙学瑞.森得保防治榆紫叶甲试验[J].吉林农业,2011(9):72-73.

[32] 程彬,付晓霞,韩启,等.虫害诱导的家榆挥发物对榆紫叶甲寄主选择行为的影响[J].林业科学,2010,46(10):76-82.

Research Progress on Control of *Ambrostoma quadriimpressum* in China

LI Ting^{1,2}, ZHANG Xiaojun², ZHANG Jian², ZHU Mingming¹, SUN Shouhui¹

(1. Forestry College, Shenyang Agricultural University, Shenyang, Liaoning 110866; 2. Jilin Provincial Academy of Forestry Sciences, Changchun, Jilin 130031)

Abstract: *Ambrostoma quadriimpressum* Motschulsky was one of the primary pests damaging *Ulmus pumila* L., even leading to the plant death, during its occurrence in the northeast of China. As a result, it caused enormous economic and ecologic losses. In this study, the damage characteristics, occurrence regular and control techniques were summarized, according recently 30 years' researches. Besides, the prevention technology was elaborated to provide theoretical references for the follow-up studies.

Keywords: *Ambrostoma quadriimpressum*; *Ulmus pumila* L.; control methods; research progress

1 苹果品种或品系的果锈敏感性

不同苹果品种对果锈的敏感性差异较大,根据果锈感病严重程度,可以为品种进行评级分级^[17]。STEVEN等^[11]认为“金冠”、“富士”和“嘎拉”都是果锈敏感性品种。晁无疾等^[2]根据果锈敏感性,把“红星”、“鸡冠”、“祝”、“印度”、“陆奥”、“王林”、“祥玉”、“富士”、“金翠”、“金霞”和“澳洲青苹”划分为无锈品种;“大国光”、“旭”、“玉俄”、“葵花”、“秦冠”、“赤阳”等为轻锈品种;“金冠”、“红玉”、“金丰”、“胜利”、“倭锦”为重锈品种。MILLER等^[18]调查发现“克雷斯顿”(‘Creston’)、‘Gala Supreme’、‘富士红色芽变’、“阳脆”(‘Suncrisp’)、“静香”(‘Shizuka’)作为感锈品种,而“晨阳”(‘Sunrise’)、“金娇”(‘Ginger Gold’)、“幸运”(‘Fortune’)、“布瑞本”等是抗锈品种。课题组在生产中发现“珊夏”、“嘎拉”等较容易产生果锈,“乔纳金”较抗果锈。“富士”一般是较抗果锈品种,因气候条件、栽植技术水平差异等,果锈时有发生,值得研究并在生产中加以防范。目前公认抗锈品种是“红星”,易感果锈品种是“金冠”,而“金冠”不同品系对果锈敏感性存在明显差异。“金冠”苹果的6个品系果锈敏感性不同,感锈顺序如下:‘Reinette Grise’>‘Clone B’>‘Smoothee’>‘Reinders’>‘Crielaard’>‘Rosmarina Bianca’,其中‘Reinette Grise’最容易感锈,‘Rosmarina Bianca’抗果锈能力最强^[19]。我国最近从“金冠”中选育的“丰帅”品种也比普通“金冠”表现出少锈或无锈的性状^[20]。

2 果皮组织结构与果锈敏感性的关系研究

FAUST等^[21]利用电镜发现,抗果锈“元帅”果实表皮细胞排列整齐,蜡质层呈复瓦状,而“金冠”果实表皮细胞排列较乱,无明显结构特征,随着幼果生长,表皮蜡质层易被撑开而产生果锈。BELL^[22]观察到“金冠”苹果无果锈部分与有果锈部分相比,角质层更厚或具有双层角质层。SIMONS等^[10]发现,抗锈品种表皮由多层排列整齐的细胞构成,角质层厚,而感锈品种,表皮细胞排列无序、角质层薄且没有规则,在果实体积增加过程中容易破裂。张敏等^[23]观察到诱变获无锈“金冠 4-10-1”果皮细胞排列整齐、紧密,角质层均匀,很少有缝隙,而普通“金冠”果皮细胞排列松散,角质层在果皮上覆盖不均匀,且常见有间隙或裂缝,裂缝中往往充满果锈。夏春森等^[24]认为,“金冠”苹果表皮细胞大、壁薄、细胞外壁向外突起,凸凹不平,下皮细胞排列疏松、不整齐,皮孔呈唇状突起,这些结构为果锈的形成创造了有力条件。李健花等^[25]比较研究了“金冠”及其无锈芽变品种“丰帅”的果品组织结构特征,普通“金冠”在花后4~6周表皮蜡质层和角质层开裂、破碎、脱落,刺激木栓形成层活动,细胞壁加厚,果皮呈褐锈色。“丰帅”苹果则均匀覆盖着

蜡质层,即使有少量微小裂口,但没有扩展。此外,通过电镜的扫描发现在角质层的微裂隙中出现了蜡质的沉积,说明蜡的沉积可能起到修复的作用^[26]。以上研究认为微裂隙和果锈与果实表皮结构有直接联系。感锈品种的表皮的特殊结构导致,果皮角质层容易出现裂隙,使表皮下层细胞裸露在外,当受到水分、药液等外来刺激时,木栓分生组织启动,在裂隙处形成愈伤组织,产生果锈,起到保护果实内部细胞的作用。

但近年来的一些研究结果与上述观点存在一定异议。KHANAL等^[27]为了确定果锈的敏感性是否与果实表皮结构相关,在果实成熟期,采集了22个对果锈敏感性差异较大的苹果品种为试验材料,分别测定单位面积表皮上角质层质量、脱蜡后的角质层质量以及角质层的蜡质含量。结果表明,这3个指标在品种间变化幅度较大,但这种变化与品种的果锈敏感性没有简单相关性,说明果皮结构与果锈间没有直接联系。KNOCH等^[28-29]发现通过苹果果皮浸水48 h,可以诱导角质层产生很多微裂隙并产生果锈,而用 GA_{4+7} 处理可明显降低或不产生微裂隙和果锈。通过测定浸水后用 GA_{4+7} 处理及没处理的对照的角质层和蜡质的相关指标,发现处理和对照在单位面积上的角质层和蜡质沉积物比率和数量没有差异,因此,微裂隙和果锈的发生决定因素并不是角质层,而起决定作用的可能是表皮和皮下细胞层的结构。CURRY^[16]用 GA_{4+7} 15 mg/L和30 mg/L分别处理“金冠”苹果,果锈比对照分别降低了40%和83%,通过同步显微观测,发现处理果实果皮单位面积上的表皮细胞数量分别增加了14%和27%,表明 GA_{4+7} 是通过降低表皮细胞的密度和大小来降低果锈。KNOCH等^[30]认为GA处理幼果后,增加果皮单位面积的细胞数量,意味着单位面积的细胞变小了,而角质层厚度保持不变或更厚了,角质层的结构更坚固,那么每个平面细胞能承受的压力也变小了。这些研究认为,表皮下的细胞分化发育才是微裂隙和果锈产生的直接原因。

3 果锈诱发的过程

尽管我国学者吴厚玖等^[3]认为果锈的发生是由内而外产生的,即果锈的发生是先局部表皮和下皮细胞变成黄褐色,细胞发生不正常分裂增殖形成木栓形成层,木栓形成层进一步分裂形成木栓组织,顶破角质层,破损的角质层亦变为黄褐色果锈。但国外学者普遍研究认为果锈发生是由外而内形成的,即果实表皮受到外部环境的刺激,角质层首先发生龟裂产生微裂隙,使果皮细胞失去了角质层的保护,暴露到空气中,受刺激分裂增殖,促发木栓组织形成,木栓化的周皮取代了原表皮,在果实表面形成褐色、粗糙的周皮,即为果锈^[10,14,31-33]。

4 角质层微裂隙产生的动力因素研究

研究认为果实生长的张力是角质层微裂隙形成的

驱动力。果实发育期间,随着果实体积增加,果皮不断被拉伸绷紧,果肉体积增加在果皮纵向和横向两个切线方向产生张力,由于果皮本身的延展性和柔韧性,果皮无异常现象^[34-35],当张力超过果皮延展性极限时,就会撕裂果皮。由于角质层位于果实最外层,受到的张力最大,因此首先在角质层上出现微裂隙。研究表明,果实发育呈“S”形生长曲线,在落花后3周以内,果实相对生长速率达到峰值时,此时果皮承受的表面张力和压力达到最大,角质层最容易破裂出现裂隙,而这也是果实对果锈最敏感的时期^[36-38]。

5 内源激素与果锈的关系

由于激素是植物体内的信号物质,植物感受和适应周边环境以及改变自身的生长发育,都是激素的信号作用得以实现的。因此诱发果锈的组织结构、机械特性以及营养等生理变化均有可能与激素的变化有关。ECCHER等^[19,39-41]以果锈敏感程度不同的“金冠芽变”为试材,系统研究了果锈与内源激素间的关系。研究发现果锈最敏感的芽变B系的幼果内源GA含量最低,标准“金冠”苹果含量居中,不感病的Richared芽变GA含量最高,说明苹果果锈诱发原因可能是幼果发育初期GA代谢发生了改变。用GA抑制剂多效唑处理果实,起到了相反的效果,增加了果锈而且果形变扁,进一步说明了果锈的发生与GA内源激素间存在一定关系。进一步发现果锈敏感“金冠”系比不敏感系的GA₇含量高,而GA₄含量低。推测果锈敏感期的GA₄/GA₇比值越高,抗果锈的能力越强。

6 苹果果锈的外源激素防控研究

目前防控果锈应用最多的激素是GA,多个试验已经表明GA处理幼果可以明显降低果锈。但赤霉素中GA₃对防控果锈几乎没有效果,GA₄、GA₇、GA₄₊₇均对防控果锈有较好的效果。其中GA₄略好于GA₇,GA₄与GA₄₊₇之间的效果差异不大。GA₇和GA₄₊₇处理苹果树,对花芽的形成具有副作用,可减少果树短枝花芽形成,而GA₄则无明显效果,使用浓度较高时,差异更明显。因此,有研究人员建议防止果锈时,选用的商用GA₄₊₇中应适当增加GA₄的数量,减少或去掉GA₇的影响^[14-15,38]。STEVEN等^[11]研究发现,利用GA合成抑制剂调环吡钙(P-Ca)也可以降低果锈的发生程度,甚至效果好于GA₄₊₇,这似乎与前面的研究存在一定矛盾。在GA代谢过程中,P-Ca阻遏了很多酶的活性,其中还阻止了代谢不活跃的GA向代谢活跃的GA₁,GA₄的转变,这可能是P-Ca具有降低果锈作用的原因。

果实不同发育阶段对果锈的敏感性差异明显。果实发育早期,即落花20d以内对果锈非常敏感,环境条件刺激或田间管理不当,敏感品种很容易感锈。而落花

后30d,任何品种对果锈均不敏感;因此防控果锈的关键时期是落后20d以内。GA对植物生长作用期约为7~15d,喷施时间从落花后开始,每隔7~10d喷施1次,连续喷施3~4次,并在1个月内操作完成。喷施浓度为10~20mg/kg,具体浓度可根据品种的感锈程度、环境气候条件而调整,品种对果锈极其敏感,气候条件较潮湿,可适当采用较大浓度^[42]。

7 建议

随着科研仪器设备和分子生物学的更新发展,通过分子手段研究表皮果锈形成机制已经成为可能^[43],今后可以开展以下工作:第一,对果实发育过程中表皮的化学成分进行精细分离、测定,动态变化进行系统研究;第二,通过分子生物学手段研究,GA分解代谢对果锈的调控路径;第三,建立果锈的抗感后代群体,研究果锈的遗传特性,阐明果锈是数量性状还是质量性状;第四,开发果锈的分子标记,乃至克隆相关基因,为遗传育种和分子生物学改良奠定基础。

参考文献

- [1] 张敏. 无锈“金冠苹果4-6-3”[J]. 中国果树, 1991(3): 23-25.
- [2] 晁无疾, 李维林. 苹果果锈研究现状[J]. 山西果树, 1994(1): 24-27.
- [3] 吴厚玖, 陈荣柱, 李育农. 金冠苹果果锈发生时期与锈化过程的研究[J]. 园艺学报, 1984, 11(1): 51-56.
- [4] CREASY L L. The correlation of weather parameters with russet of ‘Golden Delicious’ apples under orchard conditions [J]. J Amer Soc Hort Sci, 1980, 105: 735-738.
- [5] KNOCH M, GRIMM E. Surface moisture induces microcracks in the cuticle of ‘Golden Delicious’ apple [J]. Hort Science, 2008, 43: 1929-1931.
- [6] NICOLA N, TOMMASO E. ‘Golden Delicious’ apple fruit shape and russetting [J]. Sci Hort, 1996, 65: 2009-2013.
- [7] GILDEMACHER P R, HEIJNE B, HOUBRAKEN J, et al. Can phyllosphere yeasts explain the effect of scab fungicides on russetting of Elstar apples [J]. Eur J Plant Pathol, 2004, 110: 929-937.
- [8] NEJATZADEH B, TALAIE A. The effect of gibberellins on russetting in golden delicious apples [J]. Journal of Horticulture and Forestry, 2009, 1(4): 61-64.
- [9] FAUST M, SHEAR C B. Russetting of apples, an interpretive review [J]. Hort Science, 1972(7): 233-235.
- [10] SIMONS R K, CHU M C. Periderm morphology of mature Golden Delicious apple with special reference to russetting [J]. Sci Hort, 1978(8): 333-340.
- [11] STEVEN M, OBERMILLER J D. Prohexadione-Ca reduces russet and does not negate the efficacy of GA₄₊₇ sprays for russet control on ‘Golden Delicious’ [J]. Apples Hort Science, 2007, 42(3): 550-554.
- [12] 纪明山. 喷药操作技术对金冠苹果果锈发生的影响[J]. 中国果树, 1992(1): 28-29.
- [13] S’ANCHEZ E, SOTO J M, UVALLE J X, et al. Chemical treatments in ‘Golden Delicious spur’ fruit in relation to russetting and nutritional status [J]. J Plant Nutr, 2001, 24(1): 191-202.
- [14] LOONEY N E, GRANGER R L, CHU C L, et al. Influences of gibberellins A₄, A₄₊₇, and A₄ + iso-A₇ on apple fruit quality and tree productivity. I. Effects on fruit russet and tree yield components [J]. J Hort Sci, 1992, 67: 613-618.

- [15] MORITZ K, BISHNU P. Khanal russetting and microcracking of 'Golden Delicious' apple fruit concomitantly decline due to Gibberellin A₄+7 application [J]. J Amer Soc Hort Sci, 2011, 136(3): 159-164.
- [16] CURRY C. Increase in epidermal planar cell density accompanies decreased russetting of 'Golden Delicious' apples treated with gibberellin A₄+7 [J]. Hort Science, 2012, 47(2): 232-237.
- [17] 史云东. 苹果套袋正负面效应分析及应对措施[J]. 中国南方果树, 2007, 36(2): 64-66.
- [18] MILLER S, MCNEW R, BELDING R L. Performance of apple cultivars in the NE-183 regional Project planting; II. fruit quality characteristics [J]. J Amer Pomol Soc, 2004, 58: 65-77.
- [19] ECCHER T, HAJNAJARI H, LELLAL S D, et al. Gibberellin content of apple fruit as affected by genetic and environmental factors [J]. Acta Hort, 2008, 774: 221-228.
- [20] 杨丽媛, 师忠轩, 徐秀丽, 等. 金冠苹果芽变新品种丰帅的选育[J]. 中国果树, 2012(2): 1-4.
- [21] FARST M, SHEAR C B. Fine structure of the fruit surface of three apple cultivars [J]. Amer Soc Hort Sci, 1972, 97: 351-355.
- [22] BELL H P. The origin of russetting in the Golden Delicious apple [J]. Can J For Res, 1937, 15: 560-566.
- [23] 张敏, 杨彬, 高爱农. 金冠果皮结构和致锈关系研究初报[J]. 果树, 1987(4): 4-7.
- [24] 夏春森, 周萍. 影响金冠苹果锈形成的因子[J]. 园艺学报, 1988, 15(2): 139-142.
- [25] 李健花, 高晶晶, 冯新新. '金冠'苹果与其无锈芽变的果皮性状比较和防锈技术研究[J]. 园艺学报, 2014, 41(1): 35-43.
- [26] PETRACEK P D, BUKOVAC M J. Rheological properties of enzymatically isolated tomato fruit cuticle [J]. Plant Physiol, 1995, 109: 675-679.
- [27] KHANAL B P, GRIMM S, FINGER A, et al. Intracuticular wax fixes and restricts strain in leaf and fruit cuticles [J]. New Phytol, 2013, 200(1): 134-143.
- [28] KNOCHÉ M. Russetting in apple seems unrelated to the mechanical properties of the cuticle at maturity [J]. Hort Science, 2013, 48(9): 1135-1138.
- [29] KNOCHÉ M, GRIMM E. Surface moisture induces microcracks in the cuticle of 'Golden Delicious' apple [J]. Hort Science, 2008, 43: 1929-1931.
- [30] KNOCHÉ M, PESCHEL S. Water on the surface aggravates microscopic cracking of the sweet cherry fruit cuticle [J]. J Amer Soc Hort Sci, 2006, 131: 192-200.
- [31] VERNER L. Histology of apple fruit tissue in relation to cracking [J]. J Agr Res, 1938, 57: 813-824.
- [32] HATCH A H. The influence of mineral nutrition and fungicides on russetting of 'Goldspur' apple fruit [J]. J Amer Soc Hort Sci, 1975, 100: 52-55.
- [33] ASHIZAWA M Y, CHUJO T. Histological studies on the cause of russet in 'Golden Delicious' apple [J]. Tech Bul Fac Agr Kagawa Univ, 1984, 35: 89-99.
- [34] DOMINUEZ E J, HEREDIA A. An overview on plant cuticle biomechanics. Plant Sci, 2011, 18(12): 77-84.
- [35] KHANAL B P, GRIMM E, KNOCHÉ M. Fruit growth cuticle deposition, water uptake and fruit cracking in jostaberry, gooseberry and black currant [J]. Sci Hortic, 2011, 128: 289-296.
- [36] CURRY E A. Growth-induced microcracking and repair mechanisms of fruit cuticles. proceedings of the SEM annual conference [J]. Albuquerque New Mexico USA, 2009(6): 1-4.
- [37] GINZVERGA I, FOGELMANA E, ROSENTHALA L, et al. Maintenance of high epidermal cell density and reduced calyx-end cracking in developing 'Pink Lady' apples treated with a combination of cytokinin 6-benzyladenine and gibberellins A₄ + A₇ [J]. Sci Hortic, 2014, 165: 324-330.
- [38] ECCHER T, BOFFELLI G. Effects of dose and time of application of GA₄+7 on russetting, fruit set and shape of 'Golden Delicious' apples [J]. Sci Hortic, 1981(14): 307-314.
- [39] ECCHER T. Russetting of 'Golden Delicious' apples as related to endogenous and exogenous gibberellins [J]. Acta Hort, 1978, 2 (179): 381-385.
- [40] ECCHER T. Russetting and shape of 'Golden Delicious' apples as related to endogenous GA content of fruitlets [J]. Acta Hort, 1986, 2 (179): 767-770.
- [41] ECCHER T, HAJNAJARI H. Fluctuations of endogenous Gibberellin A₄ and A₇ content in apple fruits with different sensitivity to russet proc [J]. Acta Hort, 2006, 727: 544-537.
- [42] BARANDOOZI N F, TALAIE A. The effect of gibberellins on russetting in golden delicious apples [J]. J Hortic For, 2009, 1(4): 61-64.
- [43] LEGAY S, GUERRIERO G, DELERUELLE A, et al. Apple russetting as seen through the RNA seq lens; strong alterations in the exocarp cell wall [J]. Plant Mol Biol, 2015, 88(1): 21-40.

Review of Inducing Mechanism of Apple Fruit Russetting and Prevention and Control Techniques

LI Zhuang, LI Enmao, YUAN Jicun, AN Xiuhong, LI Min, CHENG Cungan

(Key Laboratory of Horticulture Crops Germplasm Resources Utilization, Ministry of Agriculture/Institute of Pomology, Chinese Academy of Agricultural Science, Xingcheng, Liaoning 125100)

Abstract: In order to provide some inspiration of fruit russet-resistant varieties breeding and molecular improvement, apple fruit russetting was studied systematically from the following perspectives, including the cultivars, strains, histology, occurring process, factors inducing microcrack, endogenous hormone, and exogenous hormone function so on. Then, prevention and control technologies about fruit russetting were briefly reviewed. At the end of the article, some advice were given and problems needed to be resolved in order to understand mechanism of inducing fruit russetting.

Keywords: russetting; inducing mechanism; prevention and control techniques