

北方落叶果树果实日灼病研究进展

卢立媛, 尤文忠, 刘振盼, 刘广平, 李仁浩, 白云松, 陈喜忠, 孙阳* (辽宁省经济林研究所, 辽宁大连 116031)

摘要 日灼病是一种由高温强光诱发的植物生理性病害, 每年会给北方落叶果树生产造成很大损失。科学合理的日灼防治是果树优质丰产的重要保证。系统综述了以苹果为首的北方落叶果树果实日灼病研究进展, 包括果实日灼的主要类型和症状、日灼形成的影响因素及其生理分子机制、目前生产上主要的应用防治措施, 同时对未来果树日灼病研究的发展趋势进行展望, 以期为今后果实日灼病研究提供依据。

关键词 日灼病; 北方落叶果树; 苹果; 类型; 症状; 影响因素; 防治措施

中图分类号 S436.6 文献标识码 A

文章编号 0517-6611(2021)05-0026-05

doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2021.05.007

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



Research Progress on Fruit Sunscald of Northern Deciduous Fruit Trees

LU Li-yuan, YOU Wen-zhong, LIU Zhen-pan et al (Economic Forest Research Institute of Liaoning Province, Dalian, Liaoning 116031)

Abstract Sunscald is a kind of physiological plant disease caused by high temperature and strong light. It causes great loss to the production of northern deciduous fruit trees every year. Scientific and reasonable prevention and control of sunscald is an important guarantee for high quality and high yield of fruit trees. This article systematically reviewed the research progress of fruit sunscald in northern deciduous fruit trees led by apples, including the main types and symptoms of fruit sunscald, the influencing factors of sunscald formation and its physiological and molecular mechanisms, and the main applied prevention and control measures in current production. Furthermore, the development tendency of the research on sunscald of fruit trees was prospected to offer the reference for further research.

Key words Sunscald; Northern deciduous fruit trees; Apple; Type; Symptom; Influencing factor; Prevention and control measure

日灼是一种严重影响果实市场质量的植物生理性病害, 在干旱和半干旱的水果生产区, 生长季节长时间强烈太阳辐射和高温会使果实表面温度达到非常高的水平, 引起果实日灼病害, 降低果实品质, 增加农业经济损失^[1-2]。据报道, 北方落叶果树栽培区每年都会出现大面积的日灼病害, 造成果树严重减产, 如2003年新疆红地球葡萄日灼病发生严重, 危害面积和产量均在30%以上^[3]。陕西眉县猕猴桃产区猕猴桃病率高达45%, 病果率5.6%, 严重者病果率达15%以上, 给农业造成了严重的经济损失^[4]。位于鲁中南山区的果品生产大县费县山楂园总面积3 733 hm², 年产量1.5亿kg, 但因山楂日灼病危害, 一般年份减产20%左右, 严重时减产40%以上, 直接经济损失达3 000万~4 000万元^[5]。

目前有关落叶果树日灼病的研究主要集中在苹果、梨、葡萄、猕猴桃等大宗水果, 其中对苹果日灼病研究更为全面、系统、深入。由平流层臭氧的持续耗竭导致的紫外线辐射水平增加, 以及化石燃料排放引起的全球变暖日益加剧, 都表明未来极端天气的发生将会更加频繁。因此, 研究果实日灼影响因素、日灼生理和分子响应机制及有效防治措施对于提高北方果树果实品质及丰产稳产性有重要意义。

1 果实日灼症状及主要类型

1.1 不同树种果实日灼症状 果实的体积大, 活跃的气孔和皮孔数量少, 光能利用能力低, 通过蒸腾作用和热对流来消除多余热量, 减轻热损伤的效率远低于叶片, 所以, 与叶片

相比, 果实具有更高的日灼发病率。不同树种果实日灼病表现的症状有所不同, 苹果日灼症状一般发生在树体阳面日光直射的果实上, 为害较轻的果面呈浅绿色渐变白, 形状近圆形, 较重者在近圆形的白色果面处可见褐色条纹, 而后逐渐使患处全部呈现褐色, 严重时, 果实褐色部位凹陷, 细胞组织由浅入深迅速腐烂^[6]。葡萄日灼病主要发生在果穗的肩部和果穗向阳面上, 受害果粒果面上最初出现淡褐色小斑块, 后逐渐扩大形成粗糙不平的干疤, 微凹陷^[7]。猕猴桃果实日灼部位形成不规则、略凹陷、表面粗糙的红褐色斑, 严重时病斑木栓化^[4]。

1.2 苹果果实日灼主要类型 根据苹果日灼病形成的直接诱因、临界条件及症状的不同, 苹果日灼分为3种不同类型: 坏死型日灼、褐变型日灼和光氧化型日灼。

1.2.1 坏死型日灼。 坏死型日灼是由高温引起的最易观察的晒伤类型, 一般在苹果果实表面出现深棕色或黑色的坏死斑点。由于坏死型日灼可以在阳光下自然诱导, 也可以在黑暗中相同的果面温度(FST)下被诱导, 因此光照并不直接参与此诱导过程。当果面温度(FST)达到52℃时, 仅10 min, 果实表皮细胞和皮下细胞即发生热力致死, 从而造成坏死型日灼^[8-9]。发生坏死型日灼部位的果皮相对电导率(REC)显著高于对照组, 这表明坏死部位细胞膜完整性被破坏^[8]。

1.2.2 褐变型日灼。 褐变型日灼是最常见的晒伤类型, 通常在田间暴露于阳光下的苹果表面出现黄色、棕色、青铜色或暗褐色的斑点。苹果褐变型日灼需要光照参与, 同时果面还需要达到一个阈值温度(当水果暴露在全日照下60 min时, 引发症状所需的最低果面温度(FST)被称为阈值温度)。不同苹果品种阈值温度具有差异性, 张建光^[10]对9个不同品种苹果果实进行温度诱导试验, 结果表明, 不同品种苹果果实日灼阈值温度有所不同, 介于45.9~48.5℃, 凯密欧阈值

基金项目 辽宁省农业攻关项目(2019JH2/10200010); 辽宁省公益基金项目(20180006); 辽宁省中央引导地方科技发展专项(2019JH6/10200005)。

作者简介 卢立媛(1993—), 女, 山东日照人, 助理工程师, 硕士, 从事经济林遗传育种与丰产栽培技术研究。*通信作者, 高级工程师, 硕士, 从事经济林遗传育种与丰产栽培技术研究。

收稿日期 2020-07-14

温度最低,布瑞玻恩阈值温度最高。当果面温度(FST)达到最低温度时,在强日照辐射下可以诱导产生褐变型日灼,褐变型日灼病症状的轻重程度取决于太阳辐射强度及照射时间的不同,果面温度(FST)越高,诱导日灼损伤所需要的光照时间越短^[8]。

1.2.3 光氧化型日灼。Felicetti 等^[11]对光氧化型日灼进行了鉴定,光氧化型日灼诱导条件及外观症状与前2种日灼类型有明显的不同。由于果枝移位、夏季修剪、运输过程中果实未遮盖等原因,导致荫蔽生长的苹果突然暴露在阳光下,在果面温度(FST)低于31℃时,光氧化日灼即可被诱导,在日照辐射后24 h内即可检测到漂白的初始症状——果实表面出现一个白色的斑点,随着持续暴露在阳光下,光漂白区域的中心经常出现褐化、坏死症状^[12]。与坏死型日灼、褐变型日灼不同,温度不是光氧化日灼形成的主要因素。

2 日灼形成的影响因素

高温与强光照是造成日灼的主要诱因,尤其是突发性的 高温与强光更易引起日灼发生。除高温、强日照辐射外,许多其他因素如干旱、品种的敏感性、砧木与接穗、行向、树体结构、矿质营养都会影响日灼的发生率和严重程度。

2.1 高温 植物不同生长阶段各有其适宜生长的温度范围,当环境温度高于最适温度就会对生理活动产生不利影响,而超出临界温度后则产生高温伤害。高温是果实日灼形成的主要诱因^[13]。Ferguson 等^[14-15]研究发现苹果日灼与环境温度、果面温度(FST)直接相关,当果面温度(FST)超过40℃时出现日灼症状。相比于太阳辐射加热,最高果面温度(FST)与最高气温的相关性更强,在最高气温低于30℃时,果面温度(FST)从未超过45℃,而当最高气温超过35℃时,FST几乎总是超过45℃^[9]。不同品种苹果果实出现日灼症状的阈值温度不同^[10,12]。郝燕燕等^[16]研究认为果实高温增强了对强光(+UV)的敏感性,启动UV信号途径,UV与高温通过各自的信号传导途径汇集到一个共同的接收器,加剧氧化刺激,引起细胞损伤,导致日灼发生。

2.2 强光照 除高温以外,光照对日灼病的发生同样具有重要影响。张建光等^[17]的试验结果显示,果实温度的变化受光照强度影响,两者显著相关,并提出了果实表面温度(FST)是由气温造成的基本温度(等于气温)和由光照造成的附加温度(果温-气温)共同组成的理论。当最高气温在30~35℃时,光照可使果实表面温度增加14~18℃,太阳辐射是决定最高果面温度(FST)的重要因素之一。实际上,光照不仅能增加果实表面温度,也直接参加日灼的发生过程。Schrader 等^[9]研究发现光照是光氧化型日灼形成的主要因素,即在同样的果面温度条件下,有光的处理发生日灼,而无光的处理则不发生。当遮阴的苹果果实突然暴露到阳光下,即使果面温度(FST)小于31℃时,也能形成严重的光氧化日灼损伤,而一直暴露于阳光下的苹果无明显损伤症状^[12,18]。

2.3 其他影响因素 研究表明,日灼损伤与干旱和水分有关,定期灌溉树木,可以维持植物本身的水分状况并提高植物通过蒸腾失水来调节自身温度的能力,减少日灼发生

率^[19-20]。品种不同,对日灼的敏感性也不同,柴全喜等^[21]对国光等7个苹果品种的调查发现,各品种间发生日灼病的情况存在明显差异;早熟品种红祝发病最重,中晚熟品种次之,而晚熟品种则无日灼发生,红色不耐贮品种重,耐贮品种轻。与传统低密度高树势种植模式相比,高密度低树势种植模式下的果实阳光下的暴露程度更高,对日灼损伤更为敏感^[22]。与乔化砧木相比,矮化砧木限制了植物的营养生长活力,增加了光照对冠层的渗透和植物对日灼的敏感性^[23-25]。行向也是影响果园日灼发生率的重要因素,南北行向植株的西侧、东西行向植株的南侧更易发生日灼^[1]。矿质营养对日灼的发生也有直接或间接的影响,Racskó 等^[26]研究发现氮肥施用量与苹果日灼敏感性之间存在负相关关系,虽然增强的生长活力可以形成更密集的冠层,保护果实免受日灼损伤,但是过量施用氮肥会改变果皮结构,减少表皮厚度,对果实质量和耐贮性产生不利影响,因而这并非是一个可靠的日灼防控手段。

3 果实日灼生理及分子机理

一般认为日灼发生的机理是在高温和强光条件下,果皮色素含量发生变化,细胞内抗氧化系统与超氧阴离子自由基代谢平衡被打破,细胞内抗氧化系统不足以消除其危害,酚类物质被氧化变褐而出现不同程度的日灼症状。了解因高温与强光胁迫造成的果实日灼生理及分子变化,对改善和预防果实日灼具有重要意义。

3.1 果皮日灼过程中果皮色素及相关基因变化 苹果果皮的色泽主要由花青苷、叶绿素、类胡萝卜素这3种色素的含量及比例决定,果实的生理状况如不同发育阶段、感病以及环境因素的变化,都会影响果皮的色素含量。苹果中,MYB10及其等位基因MYB1、MYBA通过调控花青苷合成途径中结构基因的转录来调控苹果果皮红色发育^[27]。研究发现,遮阴处果皮中转录因子MdMYB10及7个调控花青苷合成的结构基因(MdPAL、MdCHS、MdCHI、MdF3H、MdDFR1、MdLDOX和MdUGT)表达水平更低,花青苷和黄酮醇含量更少;在采收前7 d将果实旋转180°,测定花青素合成关键基因在阳光照射下的表达及花青素和其他酚类化合物水平,发现无论与对照组遮阴处或日照下果皮相比,旋转之后暴露于阳光下的果皮中MdMYB10和所有7个结构基因的表达显著上调,在旋转后的6~30 h达到高峰,从而导致花青素、黄酮醇和总酚类物质含量升高^[28]。

研究表明,由日灼引起的叶绿素光漂白,会导致日灼部位叶绿素a、叶绿素b、花青苷含量下降,而类胡萝卜素含量显著升高^[29]。Felicetti 等^[30]研究了不同品种苹果果皮中色素浓度变化与日灼的相关性,在日灼损伤部位果皮中作为光保护剂的花青苷浓度更低,表明日灼发生后,花青苷的上调保护能力有限,低浓度的花青苷可能是由于日灼损伤降低了细胞制造和储存花青苷的能力。

八氢番茄红素合酶(phytoenesynthase, PSY)和八氢番茄红素脱氢酶(phytoenedesaturase, PDS)在植物类胡萝卜素生物合成途径中具有重要作用,日灼后,果皮主要色素花青苷

和叶绿素被高温和强光破坏,主要通过提高上游基因 *MdP-SY*、*MdPDS* 的表达量来促进类胡萝卜素含量升高,并通过多酚向醌类物质的转化以保护果皮免受强光的胁迫^[29]。

当果实遭受强光胁迫时,酚类物质的积累一方面起着清除自由基的能力,一方面又作为氧化底物,氧化成醌进而聚合成褐变产物,使果皮成为褐色。多酚氧化酶(PPO)参与此酶促褐变反应,当植物受到机械损伤或病菌侵染后,PPO能迅速催化酚与 O_2 发生氧化反应形成醌,以防止或减轻感染,提高植物抗病能力。张建光等^[31]研究发现苹果果皮中 PPO 的活性变化受高温和强光胁迫影响,随着处理温度和光照强度的升高,PPO 活性也逐渐增强,在高温和强光胁迫最严重的果皮区域 PPO 活性最强,通过适当抑制 PPO 活性,可在一定范围内减轻果实日灼褐变程度。

3.2 日灼对果皮细胞膜透性和氧化产物的影响 植物在光、温胁迫下,体内会积累强氧化性的 ROS,引起膜脂的过氧化链式反应,使细胞膜的功能受损。在果实日烧病程初期果皮褪绿变白,体内 $O_2\cdot^-$ 开始大量积累,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性显著升高,以及抗氧化代谢物抗坏血酸(ASA)和谷胱甘肽(GSH)含量增加;此阶段细胞膜尚未受到损伤,保护酶活性较高,保护物质含量升高,保护系统处于活跃状态,为日灼防治的关键时期^[16,29]。

膜脂过氧化的产物丙二醛(MDA)可与蛋白质和核酸起修饰反应,抑制蛋白质的合成,使酶丧失活性,所以 MDA 会对细胞膜和细胞造成进一步的伤害。通常 MDA 作为膜脂过氧化的指标,表示膜脂过氧化程度和植物对逆境适应性的强弱。在苹果果皮褐化阶段,随着日灼胁迫程度加重,果皮相对电导率、MDA 和 $O_2\cdot^-$ 显著升高,活性氧清除酶 SOD、POD 和 CAT 活性显著降低,且抗坏血酸(ASA)和谷胱甘肽(GSH)的含量下降^[29]。高温强光处理时,苹果果皮内超氧化物歧化酶(SOD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)的活性大幅度下降,果皮 ROS 清除能力显著降低,造成果皮中 ROS 含量的显著增加^[32]。Torres 等^[33]对暴露和未暴露在阳光下的苹果组织进行了比较分析,发现高温和强日照条件下植物会产生渗透胁迫,表现为暴露在阳光下的组织中水分含量降低,山梨醇和葡萄糖等糖含量增加。日灼过程中,苹果果皮中膜脂过氧化作用产生的 MDA 含量一直增加,电解质外渗率呈相同的上升趋势,表明膜透性随着日烧病程的发展一直增强^[16]。因此在一定范围内 SOD、POD、CAT、ASA 和 GSH 对日灼伤害能够发挥较强的防御作用,随着胁迫时间的延长,胁迫程度进一步加剧,它们的调控能力明显降低,果实将受到伤害。

4 植物日灼防御机制

植物利用多种生理生化防御机制来避免炎热生长季节的日灼伤害,其中,一些生理生化特性如上表皮厚度,蜡质和绒毛组成,抗氧化物质和光保护色素积累都会影响植物对日灼的敏感性^[30]。

4.1 活性氧清除系统 高温强日照条件下,当植物组织吸

收的光能超过其自身光合作用能力时,植物体内产生过量的活性氧(reactive oxygen species,ROS),如不及时清除,将造成膜磷脂排列紊乱,会对细胞成分造成氧化损伤,使植物细胞遭受氧化胁迫,最终导致晒伤症状的出现。ROS 包括超氧阴离子自由基($O_2\cdot^-$)、羟基自由基($\cdot OH$)、过氧化氢(H_2O_2)、单线态氧(1O_2)等,植物可通过酶促清除系统及非酶促清除系统来清除植物体内过量的 ROS^[34]。

4.1.1 酶促清除系统。酶促清除系统主要包括超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)等。SOD 可使 $O_2\cdot^-$ 和 H 反应形成 H_2O_2 和 O_2 ,形成抵御 H_2O_2 的第一道屏障,随后在 CAT、APX 和谷胱甘肽过氧化物酶(glutathione peroxidase,GPX)等的作用下将 H_2O_2 转化为水合分子氧,从而降低 ROS 的毒害作用^[35]。胞质 APX 是植物体内重要的脱氢过氧化物酶,参与活性氧的清除,维持细胞内平衡,苹果、红地球葡萄果皮中 APX 活性的提高有助于抗高温强光能力的增强。除了上述酶外,脱氢抗坏血酸还原酶(DHAR)、单脱氢抗坏血酸还原酶(MDAR)、谷胱甘肽还原酶(GR)、谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)、谷胱甘肽转移酶(GST)等也参与 ROS 的清除。

4.1.2 非酶促清除系统。非酶促清除系统主要包括抗坏血酸(ASA)、谷胱甘肽(GSH)、维生素 E、类胡萝卜素(Car)、类黄酮(Fla)等,这些 ROS 清除剂可以通过直接与活性氧物质反应而将其清除,维持细胞内 ROS 产生和清除代谢的平衡。ASA-GSH 循环是高温强光胁迫下清除苹果果皮组织中活性氧的主要途径之一,还原型谷胱甘肽是细胞内重要的抗氧化物,其结构中含有一个活泼的巯基(-SH),易被氧化脱氢,这一特异结构使其成为主要的自由基清除剂,GSH 在谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)的作用下,可以把细胞内生成的 H_2O_2 还原成 H_2O ,其自身被氧化为 GSSG(谷胱甘肽的氧化型)。在日灼发生过程中,类胡萝卜和细胞内抗氧化系统起着至关重要的作用,类胡萝卜素除了参与光能的捕获外,本身也是一种抗氧化剂,参与单线态氧的猝灭。维生素 E 是一种类囊体膜抗氧化物,极易氧化,是良好的脂溶性抗氧化剂,可清除自由基,保护不饱和脂肪酸和生物大分子,维持生物膜完好,延缓植物衰老^[35]。

4.2 逆境蛋白系统 热激蛋白(HSP)是一类植物在不良环境条件下产生的应激性蛋白质,参与新生肽的运输、折叠、组装、定位,具有防止蛋白质变性的功能。高温通常会抑制正常的蛋白质合成,并激活 HSP 合成。按分子量大小不同,HSP 分为大分子量热激蛋白(ImHSP)和小分子量热激蛋白(SmHSP)。Hsa32,一种分子量 32 kD 左右、在陆地植物中高度保守新型的热激蛋白,热胁迫处理后,Hsa32 蛋白在拟南芥幼苗中大量积累。拟南芥 Hsa32 基因的突变体株系的获得耐热性受到损害,严重的热胁迫甚至导致突变株致死;除 Hsa32 以外,拟南芥热激蛋白 HsFA2 对长期耐热性的获得也具有重要作用^[36-37]。田间温度高于 34 °C、光下 50 min 时,苹果皮层细胞中热激蛋白 HSP70 和 smHSPs 的 mRNA 表达量显著升高^[14]。在田间高温条件下,对不同栽培品种苹果果

皮中 HSP 蛋白进行免疫印迹分析,发现苹果果皮中热休克蛋白的积累在不同品种间存在基因型差异,这些品种不同的日灼抗性可能在一定程度上与 HSP 蛋白品种间的差异有关^[38]。田间观察表明,树冠外围暴露在阳光下的果实对日灼抵抗力远比内膛遮阴果强。比较了两类果实小分子量热激蛋白量的差异发现,曝光果中含有大量 smHSPs,而遮阴果中几乎测不出 smHSPs 的存在,表明 smHSPs 可能对果实具有重要的保护作用,可在一定程度上减轻或防止果实发生日灼^[39]。

5 日灼主要防御栽培管理措施

田间条件下的日灼高发生率表明单单依靠果实自身天然防御机制往往是不够的,因此在生产上应当采取一些减轻日灼的栽培措施,如果实套袋、冷凉灌溉及蒸发致冷、保护性喷雾、遮阳网等。

5.1 果实套袋

果实套袋可以增强果实色泽,减少病菌侵染,降低农药残留,有效改善果实品质,关于果实套袋研究在果树生产中占有越来越重要的位置。

套袋可避免黄金梨、丰水梨果实锈斑的发生与果点的扩大,并有效降低袋内温度,避免日灼的产生^[40]。但如果纸袋选用不当也可能增加日灼伤害。如内外涂黑的报纸袋用于苹果套袋后,果皮出现灼伤点^[41]。套纸罩与目前生产中常用的套果袋有所不同,是于田间将普通白色复印纸制成纸罩套在果柄上,套纸罩处理的果实一直暴露在相对开放的环境中,果实温度与环境温度差异较小。嘎拉和乔纳金树冠外围果实套纸罩可减弱果实受光强度 2/3 左右,生长季晴天果实表面最高温度降低 7℃ 以上,果实日灼率由 45% 左右降为 7%~11%^[42]。王少敏等^[43]以“长富 2”品种苹果为试材,研究了套袋对果皮色素及果肉糖、酸含量的影响,结果表明,套袋果实叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素、可溶性总糖和可滴定酸含量显著低于对照。套袋对果实中木质素含量也有影响,木质素合成的关键酶 PAL 属光诱导酶,其活性与光照呈正相关,果实套袋后 PAL 活性下降,果皮、果肉中木质素可减少 32%^[44]。套袋方法对袋内果实温度有很大影响,袋内通风不良或果实紧贴袋壁都会导致果实温度增高,加大袋内果实发生日灼伤害的风险,同时套袋也增加了额外的生产成本,由于套袋果实长期经受高温、弱光微域环境的驯化,除袋后果实对外界环境条件的变化也更为敏感。不同类型果袋所形成的微域环境不同,果实套袋应选择透气性好、吸水性小、抗张力强、纸质柔软的木浆纸袋,袋子底部要保留透气孔,重点套西南方向和上部的果实。在早晨露水干后或药液干后套袋,雨后不宜立即套袋,等果面露珠干了后再套袋。套袋要打开通气孔,利用通气降低袋内温度 1~2℃^[45]。

5.2 冷凉灌溉及蒸发致冷

干旱时及时浇水,保持土壤湿润,改善小气候条件,减轻日灼。采用不同方式控制冷凉灌溉系统,不仅具有明显的节水效果,而且能够更有效地预防果实日灼。与对照相比,嘎拉、金冠和富士果实日灼率分别降低 10.55%、9.95%、15.12%^[10]。

蒸发冷却是指当空气或果实温度超过给定阈值时,用一

种全树微喷灌溉系统来冷却果实的技术。果实表面水分蒸发有利于降低中午果实表面温度(FST)和空气温度,减轻果实日灼病害^[46-47]。在晴天中午进行蒸发致冷,可以使果实温度降低 6.1℃(直接暴露在阳光下的果实为 6.8℃,荫蔽下的果实为 5.4℃)。当对照组果实表面最高温度上升至 45.6℃时,蒸发冷却水果表面温度降低了 8.1℃^[22]。与对照组相比,蒸发致冷增加了植物的净光合作用和气孔导度,蒸发致冷处理的叶片白天呼吸作用减少了 60%~70%,叶片的 CO₂ 补偿点明显降低^[48]。蒸发致冷不影响果实的大小、硬度和红色,但降低了可溶性固形物的浓度,增加了可滴定酸含量^[22]。也有报道称蒸发致冷处理下可以增加苹果果实硬度、果实大小、可溶性固形物含量,使苹果果皮着色更好,花青苷含量更高^[47]。蒸发致冷虽然能有效降低果实表面温度(FST),但并不能有效减少有害的紫外线辐射,因此对紫外线引起的日灼没有防治作用^[49]。

5.3 保护性喷雾

生长季果实上喷布反射光线,尤其是反射 UV-B 的叶面保护剂可以降低叶片温度,有效预防果实日灼。高岭土颗粒制剂,最初作为杀虫剂用来防治病虫害,后来发现喷施这些颗粒制剂具有反射到达叶子和果实表面的日照辐射,特别是紫外线的作用。与对照树相比,喷施高岭土颗粒制剂的树叶面温度和果皮温度分别显著降低了 12% 和 17%,同时增加叶片碳同化,改善果实品质特征^[50]。叶面喷施不同浓度高岭土(2.50%、5.00%、7.50%)影响苹果日灼严重程度,与对照相比,6月初喷施不同浓度的高岭土处理都具有减轻果实日灼的作用,各试验处理之间无显著差异;在7月初对苹果喷施 7.50% 浓度的高岭土对日灼防治效果最佳^[51]。在富士和凯蜜欧上的试验结果表明,喷施以高岭土为主要成分的颗粒制剂可以降低果实日灼 7.50%~12.41%^[10]。

外源物质影响植物的抗氧化特性,有研究表明,叶面喷施 S-ABA(ABA 的生物活性形式)可以增强植物总抗氧化能力,降低不同品种苹果的日灼发生率。与对照组相比,试验组果皮中抗坏血酸、总酚、叶绿素 a 和 b、总花青苷含量更高,而脂质过氧化产物丙二醛 MDA 含量更低^[52-53]。然而,也有研究发现,在南非地区,苹果施用 S-ABA 对日灼防治没有效果^[54]。施用外源活性氧发生剂也能增加内源 O₂^{·-} 的含量,同时极显著提高 SOD 的活性,不同种类外源活性氧发生剂对内源 O₂^{·-} 含量影响的效能有所不同^[10]。植物体内的槲皮素是一类重要的黄酮类化合物,可以有效消除植物体内产生的自由基。夏季高温强光季节喷施槲皮素制剂,可以减轻猕猴桃叶片高温强光灼伤症状,提高中华猕猴桃强光下的光合速率、果实品质,降低植物日灼伤害^[55]。

5.4 遮阳网

遮阳网具有减弱太阳辐射、降低植物周围温度和风速、增加空气湿度、减轻日灼伤害的作用。在高温强光环境下,适度遮阴可以有效提高植物光合效率。张建光等^[17]研究表明,遮阴可以减少苹果果实表面接收的光能,使果实表面温度下降 9.6℃,当果面温度接近气温后,继续遮阴处理并不能显著降低果面温度。应用遮阳网对紫香葡萄

果穗遮阴,具有明显的日灼防控效果,并且遮阳网对葡萄果实着色没有影响^[56]。但也有报道称遮阳网的使用会影响红色果实着色过程^[47]。遮阳网保护水果不受紫外线辐射,通常可以有效防止褐变型日灼和光氧化日灼。不同猕猴桃品种间适宜的遮阴率不同,猕猴桃品种翠玉、米良一号分别遮阴25%、50%时,果实产量分别增加1.2、1.8倍^[57]。研究表明猕猴桃采用遮光率30%~40%的遮阴网为宜^[58-59]。遮阴显著降低了单个果实的平均重量,在冷藏期间,遮阴果实硬度、可溶性固形物浓度低于对照,但遮阴对果实淀粉或总糖含量、果实颜色和叶绿素浓度均无显著影响^[60]。

6 展望

我国北方落叶果树产区大多分布在夏季高温干旱地区,随着全球变暖,高温、干旱等极端气候事件频次增加、强度加大,果实日灼日益成为当前农业生产上极为突出和严峻问题。确定果实日灼形成的阈值温度、光照等气象因子,以及进一步比较不同树势、品种对果实日灼敏感性的差异,对比、分析栽培过程中果实日灼防治措施,有利于日灼病的科学防治及应对全球气候变化栽培新方案的制定。

近年来,随着优质果品消费需求增加,水果产业竞争越发激烈,果品的整体质量变得越来越重要。果实色泽和果实大小决定着果实等级。找到一种有效防治日灼,同时提高果实的产量和质量,对果树光合等生理过程负面影响最小的技术是目前研究的重点之一。探讨高温和强光照胁迫条件下果实反应规律及其抗性机理,定位并确定与日灼相关的蛋白和基因具体功能,对于利用基因工程策略培育抗日灼新品种、增强果树的抗逆性具有重要意义。

参考文献

[1] BARBER H N, SHARPE P J H. Genetics and physiology of sunscald of fruits[J]. Agric Meteorol, 1971, 8: 175-191.

[2] MORALES-QUINTANA L, WAITE J M, KALCSITS L, et al. Sun injury on apple fruit: Physiological, biochemical and molecular advances, and future challenges[J]. Scientia horticulturae, 2020, 260 [2020-04-03]. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108866>.

[3] 容新民. 葡萄日灼产生的原因及预防对策[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2005(2): 35-36.

[4] 黄晓静, 孙春兰. 猕猴桃日灼病发生与防治措施[J]. 西北园艺(果树专刊), 2009(2): 10.

[5] 孙鹏飞, 李德刚, 李德禄, 等. 山楂日灼病的发生与防治试验[J]. 北方果树, 2001(5): 15.

[6] 乐文全. 苹果果实日灼的发生与防治[J]. 河北果树, 1992(2): 46-47.

[7] 王厚玲. 葡萄日灼病的发生及防治[J]. 中国林业, 2008(13): 34.

[8] SCHRADER L E, ZHANG J G, DUPLAGA W K. Two types of sunburn in apple caused by high fruit surface(peel) temperature[J]. Plant health progress, 2001, 2(1): 1-9.

[9] SCHRADER L, ZHANG J G, SUN J S. Environmental stresses that cause sunburn of apple[J]. Acta Hort, 2003, 618: 397-405.

[10] 张建光. 苹果(*Malus domestica* Borkh.)果实日灼原因、机理及预防[D]. 保定: 河北农业大学, 2005.

[11] FELICETTI D A, SCHRADER L E. Photooxidative sunburn of apples: Characterization of a third type of apple sunburn[J]. Int J Fruit Sci, 2008, 8(3): 160-172.

[12] SCHRADER L, SUN J S, ZHANG J G, et al. Heat and light-induced apple skin disorders: Causes and prevention[J]. Acta Hort, 2008, 772: 51-58.

[13] YURI J A, TORRES C, BASTIAS R, et al. Sunscald on apple. II. Causes and biochemical responses[J]. Agro Ciencia, 2000, 16(1): 23-32.

[14] FERGUSON I B, SNEELGAR W, LAY-YEE M, et al. Expression of heat shock protein genes in apple fruit in the field[J]. Functional plant biology, 1998, 25(2): 155-163.

[15] FERGUSON I, VOLZ R, WOOLF A. Preharvest factors affecting physiological disorders of fruit[J]. Postharvest Biol Technol, 1999, 15(3): 255-262.

[16] 郝燕燕, 黄卫东. 苹果日灼病程中果皮抗氧化系统在细胞超微结构的变化[J]. 植物生理与分子生物学报, 2004, 30(1): 19-26.

[17] 张建光, 刘玉芳, 孙建设, 等. 光照强度对苹果果实表面温度变化的影响[J]. 生态学报, 2004, 24(6): 1306-1310.

[18] BROOKS C, FISHER D F. Some high-temperature effects in apples: Contrast in the two sides of an apple[J]. J Agric Res, 1926, 32: 1-16.

[19] VAN DEN ENDE B. Sunburn management[J]. Compact Fruit Tree, 1999, 32(1): 13-14.

[20] GONDA I, LAKATOS L, RAKONCZAS N, et al. The effect of summer pruning on solar radiation conditions in apple orchards[J]. Int J Hort Sci, 2006, 12(4): 87-91.

[21] 柴全喜, 宋素志. 苹果果实日灼病的发生与防治[J]. 山西果树, 1992(1): 23-24.

[22] PARCHOMCHUK P, MEHERIUK M. Orchard cooling with pulsed over-tree irrigation to prevent solar injury and improve fruit quality of 'Jonagold' apples[J]. HortScience, 1996, 31(5): 802-804.

[23] MIDDLETON S, MCWATERS A, JAMES P, et al. The productivity and performance of apple orchard systems in Australia[J]. Compact Fruit Tree, 2002, 35(2): 43-47.

[24] GONDA I, LAKATOS L, RAKONCZÁS N, et al. The effect of summer pruning on solar radiation conditions in apple orchards[J]. Int J Hort Sci, 2006, 12(4): 87-91.

[25] RACSKÓ J, SZABÓ Z, MILLER D D, et al. Sunburn incidence of apples is affected by rootstocks and fruit position within the canopy but not by fruit position on the cluster[J]. Int J Hort Sci, 2009, 15(4): 45-51.

[26] RACSKÓ J, SZABO Z, SOLTESZ M, et al. Effect of nitrogen fertilization on sunburn injury and fruit cracking of apple[C]//27th international horticultural congress & exhibition. Seoul, Korea: International Society for Horticultural Science, Korean Society for Horticultural Science, 2006: 124.

[27] TELIAS A, KUI L W, STEVENSON D E, et al. Apple skin patterning is associated with differential expression of MYB10[J]. BMC Plant Biol, 2011, 11(1): 1-14.

[28] FENG F J, LI M J, MA F W, et al. Phenylpropanoid metabolites and expression of key genes involved in anthocyanin biosynthesis in the shaded peel of apple fruit in response to sun exposure[J]. Plant Physiol Biochem, 2013, 69: 54-61.

[29] 刘玉莲, 左存武, 车飞, 等. 日灼后苹果果皮保护机制研究[J]. 西北林学院学报, 2017, 32(6): 18-24.

[30] FELICETTI D A, SCHRADER L E. Changes in pigment concentrations associated with sunburn browning of five apple cultivars. II. Phenolics[J]. Plant Sci, 2009, 176(1): 84-89.

[31] 张建光, 陈少春, 李英丽, 等. 高温强光胁迫对苹果果皮 PPO 活性的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(10): 4645-4651.

[32] 孙山. 苹果绿色果皮光合生理特性及果皮灼伤机制的研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2009.

[33] TORRES C A, SEPULVEDA A, GONZALEZ-TALICE J, et al. Fruit water relations and osmoregulation on apples (*Malus domestica* Borkh.) with different sun exposures and sun-injury levels on the tree[J]. Sci Hortic, 2013, 161: 143-152.

[34] 方允中, 李文杰. 自由基与酶: 基础理论及其在生物学和医学中的应用[M]. 北京: 科学出版社, 1989: 147.

[35] 薛鑫, 张芊, 吴金霞. 植物体内活性氧的研究及其在植物抗逆方面的应用[J]. 生物技术通报, 2013(10): 6-11.

[36] CHARNG Y Y, LIU H C, LIU N Y, et al. Arabidopsis Hsa32, a novel heat shock protein, is essential for acquired thermotolerance during long recovery after acclimation[J]. Plant Physiol, 2006, 140(4): 1297-1305.

[37] LÄMKE J, BRZEZINKA K, ALTMANN S, et al. A hit-and-run heat shock factor governs sustained histone methylation and transcriptional stress memory[J]. EMBO J, 2016, 35(2): 162-175.

[38] RITENOUR M A, KOCHHAR S, SCHRADER L E, et al. Characterization of heat shock protein expression in apple peel under field and laboratory conditions[J]. J Am Soc Hortic Sci, 2001, 126(5): 564-570.

[39] 张建光, 刘玉芳, 孙建设, 等. 嘎拉苹果高温处理与果实日灼的关系[J]. 中国农业科学, 2003, 36(6): 731-734.

[40] 张琳, 赵思东, 石明旺, 等. 套袋对黄金、丰水梨果实品质的影响[J]. 北方果树, 2004(1): 10-11.

- 645-653.
- [35] RYAN P R, RAMAN H, GUPTA S, et al. The multiple origins of aluminum resistance in hexaploid wheat include *Aegilops tauschii* and more recent *cis* mutations to *TaALMT1*[J]. The plant journal, 2010, 64(3): 446-455.
- [36] KOCHIAN L V, PIÑEROS M A, LIU J P, et al. Plant adaptation to acid soils: The molecular basis for crop aluminum resistance[J]. Annual review of plant biology, 2015, 66(1): 571-598.
- [37] SHARMA T, DREYER I, KOCHIAN L, et al. The ALMT family of organic acid transporters in plants and their involvement in detoxification and nutrient security[J/OL]. Frontiers in plant science, 2016, 7: 1488[2020-03-25]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01488>.
- [38] XU M Y, GRUBER B D, DELHAIZE E, et al. The barley anion channel, HvALMT1, has multiple roles in guard cell physiology and grain metabolism[J]. Physiologia plantarum, 2015, 153(1): 183-193.
- [39] NIE L, GRELL E, MALVIYA V N, et al. Identification of the high-affinity substrate-binding site of the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family transporter from *Pseudomonas stutzeri*[J]. Journal of biological chemistry, 2016, 291(30): 15503-15514.
- [40] FURUKAWA J, YAMAJI N, WANG H, et al. An Aluminum-activated citrate transporter in barley[J]. Plant & cell physiology, 2007, 48(8): 1081-1091.
- [41] LIU J, MAGALHAES J V, SHAFF J, et al. Aluminum-activated citrate and malate transporters from the MATE and ALMT families function independently to confer *Arabidopsis* aluminum tolerance[J]. The plant journal, 2009, 57(3): 389-399.
- [42] SAWAKI Y, KIHARA-DOI T, KOBAYASHI Y, et al. Characterization of Al-responsive citrate excretion and citrate-transporting MATEs in *Eucalyptus camaldulensis*[J]. Planta, 2013, 237(4): 979-989.
- [43] MARON L G, PIÑEROS M A, GUIMARÃES C T, et al. Two functionally distinct members of the MATE (multi-drug and toxic compound extrusion) family of transporters potentially underlie two major aluminum tolerance QTLs in maize[J]. Plant journal, 2010, 61(5): 728-740.
- [44] MAGALHAES J V, LIU J P, GUIMARÃES C T, et al. A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in sorghum[J]. Nature genetics, 2007, 39(9): 1156-1161.
- [45] YOKOSHO K, YAMAJI N, MA J F. An Al-inducible MATE gene is involved in external detoxification of Al in rice[J]. The plant journal, 2011, 68(6): 1061-1069.
- [46] FURUKAWA J, YAMAJI N, WANG H, et al. An aluminum-activated citrate transporter in barley[J]. Plant & cell physiology, 2007, 48(8): 1081-1091.
- [47] DEGENHARDT J, LARSEN P B, HOWELL S H, et al. Aluminum resistance in the *Arabidopsis* mutant *alr-104* is caused by an aluminum-induced increase in rhizosphere pH[J]. Plant physiology, 1998, 117(1): 19-27.
- [48] MIYASAKA S C, HAWES M C. Possible role of root border cells in detection and avoidance of aluminum toxicity[J]. Plant physiology, 2001, 125(4): 1978-1987.
- [49] WATANABE T, OSAKI M. Influence of aluminum and phosphorus on growth and xylem sap composition in *Melastoma malabathricum* L. [J]. Plant & soil, 2001, 237(1): 63-70.
- [50] 陈振. 狗牙根种质资源耐铝性评价及耐铝机理研究[D]. 海口: 海南大学, 2015.
- [51] MA J F, ZHENG S J, MATSUMOTO H, et al. Detoxifying aluminium with buckwheat[J]. Nature, 1997, 390(6660): 569-570.
- [52] 沈丹艳, 梅笑漫, 姚巧美, 等. 铝对荞麦根系 DNA 损伤的效应研究[J]. 水土保持学报, 2013, 27(5): 244-248.
- [53] LI W, DU J, FENG H, et al. Function of NHX-type transporters in improving rice tolerance to aluminum stress and soil acidity[J]. Planta, 2020, 251(3): 1-13.
- [54] SHEN R F, CHEN R F, MA J F. Buckwheat accumulates aluminum in leaves but not in seeds[J]. Plant & soil, 2006, 284(1/2): 265-271.
- [55] LARSEN P B, CANCEL J, ROUNDS M, et al. *Arabidopsis* *ALS1* encodes a root tip and stele localized half type ABC transporter required for root growth in an aluminum toxic environment[J]. Planta, 2007, 225(6): 1447-1458.
- [56] HUANG C F, YAMAJI N, CHEN Z C, et al. A tonoplast-localized half-size ABC transporter is required for internal detoxification of aluminum in rice[J]. The plant journal, 2012, 69(5): 857-867.
- [57] CAMPBELL T A, JACKSON P R, XIA Z L. Effects of aluminum stress on alfalfa root proteins[J]. Journal of plant nutrition, 1994, 17(2/3): 461-471.
- [58] 杨建立, 俞雪辉, 刘强, 等. 铝胁迫对小麦根尖细胞蛋白质及苹果酸分泌的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2005, 11(3): 390-393, 411.
- [59] 张向荣. 铝胁迫对 3 种地被植物生长及营养元素吸收的影响研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2010.
- [60] 肖祥希, 杨宗武, 肖晖, 等. 铝胁迫对龙眼叶片活性氧代谢及膜系统的影响[J]. 林业科学, 2003, 39(S1): 52-57.
- [61] 王芳, 黄朝表, 刘鹏, 等. 铝对荞麦和金荞麦根系分泌物的影响[J]. 水土保持学报, 2005, 19(2): 106-109.
- [62] DIPIERRO N, MONDELLI D, PACIOLLA C, et al. Changes in the ascorbate system in the response of pumpkin (*Cucurbita pepo* L.) roots to aluminium stress[J]. Journal of plant physiology, 2005, 162(5): 529-536.
- [63] 许玉凤, 曹敏建, 王文元, 等. 植物耐铝毒害的研究进展[J]. 沈阳农业大学学报, 2002, 33(6): 452-455.
- [64] 张冉, 韩博, 任健, 等. 铝对植物毒害及草本植物耐铝毒害机制研究进展[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2020, 35(2): 353-360.

(上接第 30 页)

- [41] 潘增光, 辛培刚. 不同套袋处理对苹果果实品质形成的影响及微域生境分析[J]. 北方园艺, 1995(2): 21-22.
- [42] 张建光, 刘玉芳, 孙建设, 等. 苹果套纸罩对防止果实日灼的效应[J]. 中国生态农业学报, 2005, 13(3): 99-100.
- [43] 王少敏, 高华君, 张骁兵. 套袋对红富士苹果色素及糖、酸含量的影响[J]. 园艺学报, 2002, 29(3): 263-265.
- [44] 鞠志国, 刘成连, 原永兵, 等. 莱阳梨酚类物质合成的调节及其对果实品质的影响[J]. 中国农业科学, 1993, 26(4): 44-48.
- [45] 周芳, 白金生. 猕猴桃日灼病的发生与防治[J]. 烟台果树, 2019(3): 40.
- [46] YURI J A, LEPE V, MOGGIA C, et al. Apple sunburn[J]. Journal article, 2005, 140(8): 7-10.
- [47] IGLESIAS I, SALVIA J, TORGUET L, et al. The evaporative cooling effects of overtree microsprinkler irrigation on 'Mondial Gala' apples[J]. Sci Hort, 2005, 103(3): 267-287.
- [48] GINDABA J, WAND S J E. Comparative effects of evaporative cooling, kaolin particle film, and shade net on sunburn and fruit quality in apples[J]. HortSci, 2005, 40(3): 592-596.
- [49] QUICKENDEN T I, IRVIN J A. The ultraviolet absorption spectrum of liquid water[J]. J Chem Phys, 1980, 72(8): 4416-4428.
- [50] GLENN D M, PRADO E, EREZ A, et al. A reflective, processed-kaolin particle film affects fruit temperature, radiation reflection, and solar injury in apple[J]. J Am Soc Hort Sci, 2002, 127(2): 188-193.
- [51] SAROOGHINIA F, KHADIVI A, ABBASIFAR A, et al. Foliar application of kaolin to reduce sunburn in 'red delicious' apple[J]. Erwerbs-Obstbau, 2020, 62(1): 83-87.
- [52] IAMSUB K, SEKOZAWA Y, SUGAYA S, et al. Improvement of fruit quality by s-aba and the fertilizer formulated K, P, Mg, Bo, Mn containing S-ABA as pre-harvest application on peaches and apples[J]. Acta Hort, 2008, 804: 219-224.
- [53] IAMSUB K, SEKOZAWA J, SUGAYA S, et al. Alleviating sunburn injury in apple fruit using natural and fertilizer forms of S-abcisic acid and its underlying mechanism[J]. J Food Agric Environ, 2009, 7: 446-452.
- [54] MUPAMBI G, ANTHONY B M, LAYNE D R, et al. The influence of protective netting on tree physiology and fruit quality of apple: A review[J]. Sci Hort, 2018, 236: 60-72.
- [55] 庄武豹, 姚康有, 杨妙贤, 等. 糊皮素对猕猴桃高温强光伤害的缓解作用[J]. 园艺学报, 2009, 36(6): 787-792.
- [56] 边凤霞, 容新民, 文旭. 遮阳网对紫香无核果实日灼及着色的影响[J]. 农业科技通讯, 2016(8): 252-253.
- [57] 何科佳, 王中炎, 王仁才. 夏季遮阴对猕猴桃园生态因子和光合作用的影响[J]. 果树学报, 2007, 24(5): 616-619.
- [58] ALLAN P, CARLSON C. Effects of shade level on Kiwifruit leaf efficiency in a marginal area[J]. Hort Sci, 2003, 610: 509-516.
- [59] BURNETT M J, ALLAN P, MORK K. Effect of different shade levels on production and photosynthesis of young kiwifruit vines in South Africa[J]. J S Afr Soc Hort Sci, 1997, 7(1): 4-7.
- [60] SNEGLAR W P, HOPKIRK G. Effect of overhead shading on yield and fruit quality of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) [J]. J Hort Sci Biotechnol, 1988, 63(4): 731-742.