

苹果响应水涝胁迫的研究现状与进展

杨泽华, 尹晓宁, 牛军强, 董铁, 孙文泰, 马明
(甘肃省农业科学院林果花卉研究所, 甘肃 兰州 730070)

摘要: 涝害是中国频发的自然灾害之一, 通过低氧胁迫、能量短缺和过氧化物毒害等方式抑制植物的生长发育, 严重影响苹果(*Malus domestica*)的产量和品质, 造成一定的经济损失。为提高苹果在水涝胁迫下的抗性, 本文阐述了苹果对水涝胁迫的响应, 分析了苹果在此过程中的适应机制, 讨论了提高苹果耐涝性的遗传机制, 总结了苹果水涝灾害的防御和补救措施, 展望了关于苹果抵抗水涝危害的研究方向, 以期为深入研究苹果抗水涝胁迫机制和培育抗水涝苹果提供理论指导。

关键词: 苹果; 水涝胁迫; 植物生理生化; 分子生物学; 防御措施; 补救措施

中图分类号: S661.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 2097-2172(2024)11-0981-07

doi: 10.3969/j.issn.2097-2172.2024.11.001

Research Status and Progress on Apple Response to Waterlogging Stress

YANG Zehua, YIN Xiaoning, NIU Junqiang, DONG Tie, SUN Wentai, MA Ming

(Institute of Fruit and Floriculture Research, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou Gansu 730070, China)

Abstract: Waterlogging is one of the frequent natural disasters in China, which inhibits plant growth and development through hypoxic stress, energy shortage, and peroxide toxicity, and severely affects the yield and quality of apples (*Malus domestica*), causing certain economic losses. In order to improve the resistance of apple to waterlogging, this paper describes the response of apple to waterlogging stress, analyses the adaptive mechanism of apple in this process, discusses the genetic mechanism of improving waterlogging resistance in apple, summarizes the defensive and remedial measures of apple waterlogging disaster, and looks forward to the direction of the research on the resistance of apple to waterlogging, with a view to providing theoretical guidance for the in-depth study of the mechanism of waterlogging resistance in apple and the cultivation of waterlogging-resistant apples.

Key words: Apple; Waterlogging stress; Plant physiology and biochemistry; Molecular biology; Defersive measure; Remedial measure

苹果(*Malus domestica*)属于蔷薇科苹果属, 其果实富含维生素和多种微量元素, 具有较高的营养价值。苹果产业在中国果业中占据重要地位, 已形成渤海湾和黄土高原两大主产区, 使中国成为全球苹果产量最大的国家之一。然而, 随着全球气候变暖, 极端气候事件频发, 部分地区降水量显著增加, 洪涝灾害日益严重。苹果的年需水量约为 500~800 mm, 适宜的土壤相对含水量为 60%~80%, 过多的水分会严重影响苹果的生长、产量和品质, 甚至导致苹果树的枯萎和死亡^[1]。

目前, 关于水涝胁迫的研究主要集中在水稻、小麦等粮食作物和樱桃、葡萄等果树类作物上, 有关苹果水涝研究的报道尚少^[2-5]。为此, 我们系统总结并阐述了苹果应对水涝胁迫过程中的生理生化变化及其分子机制, 以期为苹果耐涝性遗传改良以及保障中国苹果产业的稳步和可持续发展提供参考。

1 苹果对水涝胁迫的响应

近年来, 我国水涝灾害频发(表 1), 部分苹果主产区遭遇了大范围且集中的降水, 导致严重的

收稿日期: 2024-06-24

基金项目: 国家重点研发计划(2022YFD1602107); 国家苹果产业技术体系(CARS-27)。

作者简介: 杨泽华(1998—), 女, 甘肃天水人, 研究实习生, 主要从事苹果栽培生理研究工作。Email: zehuayang123@163.com。

通信作者: 马明(1965—), 男, 甘肃秦安人, 研究员, 主要从事苹果栽培生理研究工作。Email: maming65118@163.com。

表 1 近年来我国苹果产区发生的水涝灾害及其危害

地区	水涝灾害发生时间	危害
渭北地区	2016年10月	引起苹果果实病害多发和商品果率降低 ^[6]
陕西省延安市	2021年9月	导致落果严重 ^[7]
山东省招远市	2013年7月	导致苹果树死亡达15%以上,产量减少30%以上 ^[8]
山东省烟台市、潍坊市	2020年9月	晚熟富士苹果叶部和果实病害频发,尤其是褐斑病和炭疽病、轮纹病更为严重 ^[9]
河南省	2008年6月	导致苹果褐斑病 ^[10]
山西省运城市	2011年9月	造成了大面积减产乃至部分区域绝收 ^[11]
晋南地区	2021年9月	容易引起果面裂纹,并影响糖分积累和果实着色 ^[12]
陕西省渭北旱塬部分地区	2023年8月	果园由于地处低洼地,排水不利,出现了积涝 ^[13]

内涝和洪水,造成了果树死亡、落果严重、大面积减产、病害发生严重等危害,给苹果产业造成了巨大的损失。

1.1 苹果形态对水涝胁迫的响应

根系是植物在水涝胁迫下最直接和最初受影响的部位。当植物根系处于水涝胁迫状态时,其生长受到抑制,根系数量显著减少,根尖变褐,根系体积缩小^[14]。研究表明,水涝胁迫会导致苹果树势下降、细根死亡,并诱发或加重根部病害^[15]。李占营^[16]研究发现,变叶海棠在水涝胁迫后植株根系的总长度减少了6.6%,根尖数量减少了6.8%。水涝胁迫下,植物会消耗前期积累的干物质来维持生命,从而导致植株高度和生物量的减少。对平邑甜茶和变叶海棠等苹果属砧木进行水涝处理后,植物的株高、生物量、鲜重、茎干重、地下部干重和叶片干重等均呈不同程度降低^[17-18]。

研究发现,长期水涝胁迫会导致平邑甜茶、湖北海棠、变叶海棠等叶片叶绿素含量下降,花青素和类胡萝卜素含量上升,引起叶片发黄或发红,甚至出现干枯、萎蔫,最终导致叶片脱落^[19-22]。水涝胁迫会引起植物解剖结构发生变化,具体表现为细胞排列疏松、细胞间隙增大等^[23]。苹果在水涝胁迫后,幼叶表皮细胞表面积增大、成熟叶栅栏组织变薄且表面积增大,叶片厚度降低^[16,20]。此外,水涝胁迫会导致平邑甜茶和变叶海棠的叶片组织结构紧密度下降^[22]。苹果通过形成不定根来应对水涝胁迫造成的危害,在水涝胁迫下,根系中的1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC)合成酶(ACS)被激活,ACS的产生合成大量的ACC,并且集中在根部,ACC又在O₂和ACC氧化酶(ACO)的共同作用下生成乙烯^[24]。乙烯在水涝胁迫响应过程

中被认为是与水涝相关的关键转导分子,能激活下游信号传导途径,诱导活性氧(ROS)的产生,导致覆盖原基顶端的表皮细胞死亡,生成不定根^[25]。新生的不定根更接近地面,可以缩短向根尖供氧的距离,代替初生根系的功能,还能对植株起支撑的作用^[26]。在苹果上,有研究表明,随着水涝胁迫时间的延长,垂丝海棠中乙烯含量也随之升高,说明垂丝海棠可以通过促进体内乙烯的合成来应对水涝胁迫所造成的伤害^[27]。在水涝胁迫下,GL-3野生型苹果和过表达*MhYTP2*的转基因苹果中*ACO1*、*ACO2*、*ACS1*、*ACS3*的表达量均上调,ACC含量均显著高于各自对照组和野生型苹果^[28]。

水涝胁迫下,植物还可以形成纵向的通气组织来运输氧气,以便应对水涝胁迫造成的伤害。通气组织包括初生通气组织和次生通气组织。初生通气组织形成于根部,分为溶生性和裂生性两种^[2]。溶生性通气组织是由水涝产生的ROS诱导根皮层程序性细胞死亡(Programmed cell death, PCD)形成的;裂生性通气组织是裂生性植物通过细胞有规律的分离和分化形成的细胞间隙^[29]。次生通气组织形成于茎、下胚轴、不定根和根瘤中,呈白色海绵状。在苹果中,水涝胁迫时的通气组织比正常供水发达,尤其是长时间水涝处理后,通气组织的变化更加显著,其分子直径变大,通过扩大通气组织的气腔直径,苹果树能够更有效地维持氧气供应,支持细胞呼吸和能量代谢,减轻水涝对生长和发育的负面影响,从而提高抗水涝胁迫的能力^[20]。

1.2 苹果呼吸作用对水涝胁迫的响应

水涝胁迫会造成植物缺氧,作为线粒体电子传递链末端电子受体的氧气供应不足,导致线粒

体内的 ATP 合成和 NADH 的氧化受阻, 使受涝的植物细胞迅速耗尽可利用的 ATP, 这使得植物只能依赖无氧呼吸产生少量的能量来维持生存^[30]。然而, 在无氧呼吸过程中, 糖酵解(EMP)的终产物丙酮酸无法进入三羧酸循环(TCA), 从而无法进一步产生植物所需的能量。丙酮酸会在无氧条件下转化为乳酸、乙醛和乙醇, 生成少量能量以支持植物的基本生存, 然而这些物质积累过多会对植物产生毒害。李翠英^[17]对平邑甜茶和变叶海棠进行水涝处理 15 d 发现, 乙醛、乙醇和乳酸含量均呈先增后减的趋势。

正常情况下, 植物通过 EMP-TCA 循环途径进行有氧呼吸, 为植物的生长发育提供足量的 ATP。在水涝胁迫后, 植物有氧呼吸受到抑制, 启动乙醇发酵、乳酸发酵和丙酮酸发酵等无氧发酵途径。乙醇发酵途径通过诱导 PDC 和 ADH 的产生, 将 EMP 形成的丙酮酸生成乙醇和 CO₂^[31]。乳酸发酵途径主要是通过诱导 LDH 的产生, 将 EMP 形成的丙酮酸还原成乳酸。植物在乳酸发酵途径及质子泵的作用下引起胞质 pH 下降^[32], 抑制 LDH 的活性, 活化 PDC 和 ADH 增强乙醇发酵途径。杨泽华^[28]在苹果进行水涝胁迫发现, PDC、LDH 和 ADH 的活性较对照都有所增加, 说明在水涝胁迫下, 苹果启动了乙醇发酵和乳酸发酵途径。丙酮酸发酵是由谷氨酸和丙酮酸生成丙氨酸的发酵途径, 这种发酵方式必须有氨基酸转移酶的诱导, 只在个别植物中存在^[33](图1)。

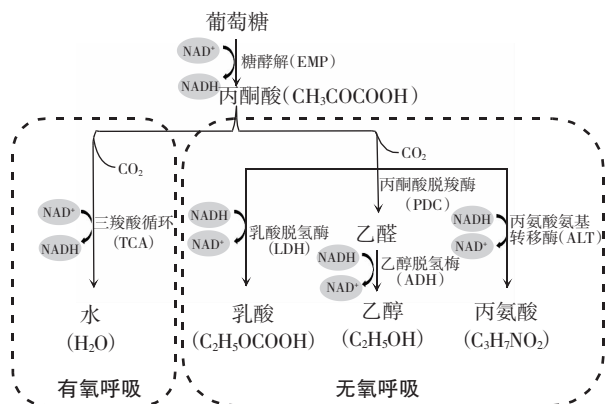


图1 植物体内的呼吸代谢途径

1.3 活性氧代谢对水涝胁迫的响应

与干旱胁迫相同, 水涝胁迫后植物体内的 ROS 含量会显著增加。在水涝胁迫条件下, 植物

细胞内 ROS 的产生与清除失去平衡, 导致超氧阴离子(O₂⁻)、羟自由基(OH⁻)和过氧化氢(H₂O₂)等活性氧的积累。这些活性氧会破坏细胞膜的选择透性, 加剧膜脂过氧化反应, 使植物细胞受到伤害, 甚至导致整个植株死亡。ROS 的产生主要通过非酶促和酶促 2 种途径^[34]。非酶促方式主要发生在线粒体和叶绿体的电子传递链上, O₂ 接受电子后被部分还原形成超氧化物及其他活性更强的 ROS^[34]; 酶促方式则发生在过氧化物酶体、细胞壁、质膜和外质体等细胞器和细胞组分中, 通过酶促反应生成 ROS^[35]。例如, RBOH 基因编码的 NADPH 氧化酶介导的反应可以将 O₂ 转化为 O₂⁻ 并产生 H₂O₂^[36]。水涝胁迫下, 八棱海棠叶片中丙二醛(MDA)、O₂⁻、H₂O₂ 的含量均显著升高^[37]。在对水涝胁迫后的平邑甜茶和变叶海棠叶片进行 NBT 和 DAB 染色时, 均产生大量蓝色斑点, 且变叶海棠的染色面积明显高于平邑甜茶, 表明平邑甜茶的耐涝性强于变叶海棠^[38]。类似的研究还发现, 对嘎啦-3 苹果进行水涝胁迫后, 其叶片的 NBT 和 DAB 染色面积明显大于未受水涝胁迫的叶片^[28]。以上结果表明, 水涝胁迫会导致苹果幼苗积累大量的 ROS, 进一步影响其生长和生存。

为了清除 ROS, 植物细胞内的抗氧化机制做出应激响应, 产生抗坏血酸 (Vc)、谷胱甘肽 (GSH) 等多种抗氧化剂, 还有超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶, 以及与抗氧化物质合成有关的脱氢抗坏血酸还原酶 (DHAR)等^[39]。植物细胞也可通过抗坏血酸 (Ascorbate, AsA) 和谷胱甘肽 (Glutathione, GSH) 循环来清除 ROS^[40]。在苹果上, 砧木 31 和平邑甜茶的 SOD 活性随着水涝胁迫时间的增加均呈先增后降的趋势^[16]; 寒富苹果的叶片在水涝处理 4、5 d 时, SOD 和 POD 活性达到最大值, 随之逐渐下降^[41]; 与寒富苹果变化相似, 岳华/辽砧2号/山荆子(YH/L2/Mb)、岳华/GM256/山荆子(YH/GM256/Mb)、岳华/77-34/山荆子(YH/77-34/Mb)、岳华/山荆子(YH/Mb)等 4 种砧穗组合在水涝胁迫下, SOD 和 POD 的活性随水涝时间的增加均呈先升后降的趋势, 水涝后 3 d 迅速上升, 水涝后 7 d 达到最高值, 之后持续下降, 35 d 降至最低^[42]。

1.4 遗传水平对水涝胁迫的响应

植物遭遇水涝时会启动或抑制一些相关基因的表达(表 2)，通过改变部分形态和生理生化反应来应对水涝胁迫，这也是造成植物之间抗涝性差异的主要原因。在苹果上，甲基紫精(methyl viologen; MV) 处理可以引起 ROS 迅速产生。王娜^[33]用 MV 处理来模拟由于水涝胁迫而产生大量 ROS 的现象，发现过表达 *MhYTP1* 或 *MhYTP2* 基因可以通过提高转基因拟南芥的根长来提高对 MV 处理的抗性，并且 *MhYTP2* 发挥着主要功能。杨泽华^[28]在此基础上，对过表达 *MhYTP2* 的转基因苹果植株进行水涝胁迫处理，发现过表达 *MhYTP2* 的转基因苹果植株的株高、茎粗、干鲜重、无氧呼吸相关酶(ADH、LDH、PDC)的活性均优于对照组植株，进一步明确了 *MhYTP2* 对水涝胁迫的抗性，并且通过 m6A-seq 的结果，发现 *MhYTP2* 可以结合并稳定 *MdERF54* mRNA，说明 *MhYTP2* 是通过调控 *MdERF54* 来进一步调节乙烯通路信号来增强植株的水涝抗性。苏丽艳等^[43]发现 *MdCaM* 基因可能参与了苹果适应采后损伤、高温、抗低氧胁迫的过程。

随着高通量测序技术的发展，转录组测序(RNA-Seq)、全基因组测序(WGS)、全基因组关联分析(GWAS)等技术被逐渐应用到苹果抗逆品种的培育中。陈晓菲^[22]通过对水涝胁迫下的两种苹果砧木进行转录组测序得出，与对照相比，平邑甜茶有 5 110 个基因上调，3 732 个基因下调；变叶海棠有 3 204 个基因上调，4 321 个基因下调，筛选到了一个 ERF 转录因子 *MdSHN1*，并获得过表达 *MdSHN1* 转基因的拟南芥，发现野生型拟南芥在水涝处理后，电导率与过表达 *MdSHN1* 转基因拟南芥相比显著升高，这说明过表达 *MdSHN1* 基因的拟南芥细胞膜受到的损害更低，抵抗力更强，*MdSHN1* 可以提高耐涝性。Meng 等^[44]研究发现，水涝条件

下生长的苹果愈伤组织中，有 18 个 *MdWRKY* 基因下调，16 个基因上调；在水涝条件下的苹果叶片和根系中，*MdWRKY90* 和 *MdWRKY125* 在水涝胁迫的前 3 d 表达量升高。白团辉^[45]利用苹果砧木 Ot-tawa 3 × Robusta 的杂交后代 F₁ 群体构建了多个标记位点的连锁图进行定位分析，检测到 2 个耐涝 QTL 分别位于在第 5 染色体的 CH3a09 和 GD154_3 区间和第 13 染色体 E41M48_75 和 Hi7b02_2 区间上，贡献率分别为 15.1% 和 10.9%。Zhang 等^[38]对水涝胁迫下的 *M. hupehensis* 和 *M. toringoides* 进行了 RNA-Seq，共筛选出 13 913 个共同差异表达基因(DEGs)，发现脱落酸受体(*MD15G1060800*)、茉莉酸酰胺合成酶(*MD17G1081081000*)、乙烯响应传感器(*MD11G1306200*)、生长素转运样蛋白(*MD10G1121700*)、生长素诱导蛋白(*MD10G1061300*)和生长素响应因子(*MD01G1083400*)的表达量升高。

2 苹果水涝的防御和补救措施

2.1 防御措施

在规划苹果园时，选择地势较高、排水良好的地区，避免低洼易涝、山涧谷底或地下水水位过高的地方，建设有效的排水系统^[46]。合理规划果园的种植布局，保证果树之间的通风透光良好。起垄结合覆盖的栽培模式，通过增厚根际土层，提高果树的生长发育，并有效降低地下水水位，以减轻水涝对果园的不利影响^[47]。

2.2 补救措施

在果园遭遇水涝后，及时采取排水的措施，开挖临时排水沟，进行灾后疏通，迅速排出积水，维持果园土壤湿度相对稳定^[48]。清除根际淤泥，并对树盘或全园进行翻耕，以促使土壤水分及时散发，改善土壤的通气状况。及时在土壤中增施无机复合肥和有机肥来补充养分，并在叶面上喷施铁、磷、钾微肥，促进树势恢复^[49-50]。水涝过后田间湿度增大，为虫害和细菌的滋生提供了便

表 2 苹果响应水涝胁迫的相关基因

基因	物种	植株生长适应性表型
<i>MdCaM</i>	苹果(<i>Mulus domestica</i>)	存活率 ^[43]
<i>MhYTP1</i>	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	根长 ^[44]
<i>MhYTP2</i>	苹果(<i>Mulus domestica</i>)	叶绿素、株高、干鲜重、根茎粗 ^[33]
<i>MdERF54</i>	苹果(<i>Mulus domestica</i>)	根长、根表面积、根茎粗、根体积 ^[28]
<i>MdSHN1</i>	拟南芥(<i>Arabidopsis thaliana</i>)	新叶、开花、叶绿素 ^[22]

表 3 提高苹果水涝抗性的外源物质

外源物质	物种	作用
褪黑素(MT)	苹果(<i>Mulus domestica</i>)	提高光合作用、增加矿物质含量、提高生物量 ^[55]
水杨酸(SA)	八棱海棠(<i>Malus robusta</i>)	抑制幼苗体内ROS的产生、提高抗氧化酶的活性、降低膜脂过氧化水平 ^[37]
硫化氢(H ₂ S)	苹果(<i>Mulus domestica</i>)	降低 ROS 含量, 提高抗氧化酶活性、根系活力、Pn、WUE、CUE、NR ^[56]
黄腐酸(FA)	苹果(<i>Mulus domestica</i>)	调控氮代谢途径、促进根系生长, 保障根系正常的养分吸收和运输功能 ^[18]
抗坏血酸(AsA)	苹果(<i>Mulus domestica</i>)	提高内源 AsA 水平, 提高抗坏血酸—谷胱甘肽循环, 降低膜上氧化伤害 ^[57]
一氧化氮(NO)	垂丝海棠(<i>Malus halliana</i>)	增加ABA含量、抑制乙烯的产生、提高抗氧化系统的活性 ^[27]

利, 要及时进行病虫害防控^[51-52]。

3 展望与建议

水涝灾害作为我国农业领域的主要威胁之一, 对我国农业的影响不可忽视。苹果作为中国第一大水果, 在中国的种植历史悠久。近年来, 中国苹果种植面积和产量呈稳中有增态势^[53]。但由于全球气候变化的影响, 水涝灾害频繁发生, 严重影响了苹果的正常生长发育, 直接导致其产量和品质下降, 使苹果产业受损严重。因此, 对水涝胁迫的深入研究显得尤为重要, 未来应该加强以下几个方面的研究。

3.1 建立简单高效的苹果抗涝性评价指标

关于苹果水分胁迫的研究中, 大部分是关于干旱胁迫的, 对水涝胁迫的研究少之又少, 致使确定苹果抗涝性评价指标变得更加艰难。科研人员发现, 在水涝条件下, 耐涝树种的普遍特征是茎干增粗、皮孔肥胖、形成不定根、基部叶片延迟衰老、ADH 和 SOD 活性增强、气孔导度和净光合速率降幅小^[54]。因此苹果抗涝性评价指标可以通过借鉴其他树种研究结果, 主要从形态结构、生理代谢、植株的生长、存活率等方面来确定。

3.2 提升对苹果水涝灾害的监测预警和防御能力

目前对苹果水涝灾害的研究成果还不足以满足中国苹果产业的需求。我们需要更精确、更及时的监测和预警系统, 来帮助果农及时采取措施应对水涝灾害。为此, 我们需要构建基于苹果水涝灾害过程的监测指标和预警模型, 并建立相应的应用服务系统, 以提升对水涝灾害的监测、预警和防御能力。

3.3 利用现代分子生物学手段加强选育苹果抗涝性强的新品种或砧木品种

通过对不同苹果品种在水涝条件下进行基因组测序等手段, 筛选和定位与抗涝性状相关的候

选基因; 深入研究功能基因组学, 探究抗涝相关基因的功能和调控机制, 解析其在水分胁迫下的表达模式及信号传导途径, 有助于理解抗涝基因的作用机制, 为精准选育提供理论基础。利用单核苷酸多态性(SNP)标记、简约序列重复(SSR)标记等技术对抗涝性状进行分子标记辅助选择, 加速苹果抗涝性状的遗传改良过程。

3.4 合理开发外源物质提高苹果耐涝性

通过前人的研究发现, 施加外源褪黑素、水杨酸、硫化氢、黄腐酸、抗坏血酸和一氧化氮等物质可以增强苹果属植物在水涝胁迫下的抗性^[18, 27, 37, 55-57](表 3)。通过借鉴别的物种上能够有效提高抗涝性的外源物质, 开发出多种新型的外源物质, 应用到苹果上以增强水涝胁迫的抗性。

参考文献:

- [1] 周吉生, 周中磊, 沈 拉, 等. 2018 年豫西地区苹果失水原因探究及预防[J]. 山西果树, 2019(5): 44-46.
- [2] LIN C, ZHANG Z, SHEN X, et al. Flooding-adaptive root and shoot traits in rice[J]. Functional Plant Biology, 2024, 51(1): 38167593.
- [3] CID G A, FRANCIOLI D, KOLB S, et al. Transcriptomic and metabolomic approaches elucidate the systemic response of wheat plants under waterlogging[J]. Journal of Experimental Botany, 2024, 75(5): 1510-1529.
- [4] 张晓明, 闫国华, 段续伟, 等. 3 个砧木新品种嫁接萨米脱甜樱桃的耐涝性初步评价[J]. 中国果树, 2022(7): 37-39.
- [5] 刘鑫铭, 姜建福, 陈 婷, 等. 1008 份葡萄种质资源涝害情况下裂果调查与分析[J]. 中国果树, 2023(3): 112-115.
- [6] 杨双晓, 马丽君, 都 军. 不良天气对渭北红富士成熟期的影响及对策[J]. 烟台果树, 2020(1): 33-34.
- [7] 刘 红, 党晓东, 贺亚亚, 等. 影响陕西省延安市苹果产量的气象因子及气象灾害分析[J]. 农业灾害研究,

- 2023, 13(8): 208–210.
- [8] 梁俊江. 苹果涝害死树的思考[J]. 中国果菜, 2013(11): 77–79.
- [9] 王义伟, 王文梅, 庄夕江, 等. 多雨年份富士苹果典型叶果病害的发生与防治[J]. 果农之友, 2022(2): 46–48.
- [10] 焦爱华, 宋新武, 索世虎. 豫西地区苹果褐斑病严重发生原因与防治对策[J]. 中国果树, 2010(4): 51–52.
- [11] 王璐, 袁嘉玮, 郭欢, 等. 运城市苹果生长期气象灾害变化特征及其对生产的影响[J]. 现代农业科技, 2024(4): 113–116.
- [12] 王咏梅, 王志伟, 谭江瑞, 等. 1961—2021年晋南苹果生长期气象灾害气候变化特征[J]. 中国果树, 2023(5): 28–34.
- [13] 王春红. 多雨天气对苹果生产的影响与应对措施[J]. 西北园艺, 2024(4): 19–20.
- [14] YAMAUCHI T, NOSHITA K, TSUTSUMI N. Climate-smart crops: key root anatomical traits that confer flooding tolerance[J]. *Breeding Science*, 2021, 71(1): 51–61.
- [15] 赵政阳. 中国果树科学与实践·苹果[M]. 西安: 陕西技术出版社, 2015.
- [16] 李占营. 褪黑素调控苹果砧木水分胁迫耐性及其转录组分析[D]. 郑州: 河南农业大学, 2022.
- [17] 李翠英. 苹果属砧木资源幼苗的耐低氧性评价及其对低氧胁迫适应的生理机理研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2008.
- [18] 郭建卉. 黄腐酸对淹水苹果生理特性和氮素吸收的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2024.
- [19] DELIAS D S, DA-SILVA C J, MARTINS A C, et al. Iron toxicity increases oxidative stress and impairs mineral accumulation and leaf gas exchange in soybean plants during hypoxia[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2022, 29(15): 22427–22438.
- [20] 曲桂敏, 李兴国, 赵飞, 等. 水分胁迫对苹果叶片和新根显微结构的影响[J]. 园艺学报, 1999, 26(3): 147–151.
- [21] 张虎, 曹福亮, 范俊俊, 等. 淹水胁迫对湖北海棠生长及叶绿素荧光动力学的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2018, 42(1): 35–40.
- [22] 陈晓菲. 淹水胁迫下苹果砧木转录组分析及MdSHN1功能鉴定[D]. 郑州: 河南农业大学, 2022.
- [23] KIM M, HYEON D Y, KIM K, et al. Phytohormonal regulation determines the organization pattern of shoot aerenchyma in greater duckweed (*Spirodela polyrrhiza*) [J]. *Plant Physiology*, 2024, 195(4): 2694–2711.
- [24] ZHENG Q, LI G, WANG H, et al. The relationship between ethylene-induced autophagy and reactive oxygen species in *Arabidopsis* root cells during the early stages of waterlogging stress[J]. *PeerJ*, 2023, 11: e15404.
- [25] PAN R, BUITRAGO S, FENG X, et al. Ethylene regulates aerenchyma formation in cotton under hypoxia stress by inducing the accumulation of reactive oxygen species[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2022, 197: 104826.
- [26] MUHLENBOCK P, PLASZCZYCA M, PLASZCZYCA M, et al. Lysigenous aerenchyma formation in *Arabidopsis* is controlled by LESION SIMULATING DISEASE1 [J]. *The Plant Cell*, 2007, 19(11): 3819–3830.
- [27] 廖向新. 外源一氧化氮对垂丝海棠耐涝性的影响研究[D]. 扬州: 扬州大学, 2021.
- [28] 杨泽华. m6A 阅读蛋白 MhYTP2 对苹果低氧胁迫的抗性功能解析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.
- [29] JACKSON M B, ARMSTRONG W. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence[J]. *Plant Biology*, 1999, 1(3): 274–287.
- [30] BISPO T M, VIEIRA E A. Assimilatory deficit and energy regulation in young *Handroanthus chrysotrichus* plants under flooding stress[J]. *Journal of Plant Research*, 2022, 135(2): 323–336.
- [31] WORMUTH D, HEIBER I, SHAIKALI J, et al. Redox regulation and antioxidative defence in *Arabidopsis* leaves viewed from a systems biology perspective [J]. *Journal of biotechnology*, 2007, 129(2): 229–248.
- [32] JAIN V, SINGLA N K, JAIN S, et al. Activities of enzymes of fermentation pathways in the leaves and roots of contrasting cultivars of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) during flooding[J]. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 2010, 16: 241–247.
- [33] 王娜. 苹果 YTH 结构域 RNA 结合蛋白基因 MhYTP1 和 MhYTP2 的功能研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2017.
- [34] SASIDHARAN R, HARTMAN S, LIU Z, et al. Signal dynamics and interactions during flooding stress[J]. *Plant physiology*, 2018, 176(2): 1106–1117.
- [35] MIGNOLET-SPRUYT L, XU E, IDÄNHEIMO N, et al. Spreading the news: subcellular and organellar reactive oxygen species production and signalling[J]. *Journal of*

- experimental botany, 2016, 67(13): 3831–3844.
- [36] CHAPMAN J M, MUHLEMANN J K, GAYOMBA S R, et al. RBOH-dependent ROS synthesis and ROS scavenging by plant specialized metabolites to modulate plant development and stress responses[J]. *Chemical research in toxicology*, 2019, 32(3): 370–396.
- [37] 白团辉, 马锋旺, 李翠英, 等. 水杨酸对根际低氧胁迫八棱海棠幼苗活性氧代谢的影响[J]. *园艺学报*, 2008, 35(2): 163–168.
- [38] ZHANG K, CHEN X, YUAN P, et al. Comparative physiological and transcriptome analysis reveals potential pathways and specific genes involved in waterlogging tolerance in apple rootstocks[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(11): 9298.
- [39] FOYER C H, NOCTOR G. Ascorbate and glutathione: the heart of the redox hub[J]. *Plant physiology*, 2011, 155(1): 2–18.
- [40] 里程辉, 于 辉, 刘 志, 等. 淹水胁迫下不同中间砧对苹果岳冠叶片和根系抗氧化酶和非酶类抗氧化物活性的影响[J]. *江苏农业科学*, 2021, 49(3): 121–125.
- [41] 杨宝铭, 吕德国, 秦嗣军, 等. 持续淹水处理对寒富苹果抗逆性酶及光合作用影响初探[J]. *北方园艺*, 2007(8): 32–34.
- [42] STROMMER J, GARABAGI F. ADH and PDC: Key roles for enzymes of alcoholic fermentation. *Petunia: evolutionary, developmental and physiological genetics* [M]. New York: Springer, 2009.
- [43] 苏丽艳, 田爱梅, 陶贵荣, 等. 苹果 MdCaM 的克隆及其对果实采后非生物胁迫的响应[J]. *华北农学报*, 2017, 32(1): 47–52.
- [44] MENG D, LI Y, BAI Y, et al. Genome-wide identification and characterization of WRKY transcriptional factor family in apple and analysis of their responses to waterlogging and drought stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 103: 71–83.
- [45] 白团辉. 苹果砧木根际低氧耐性差异机理及 QTL 定位研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [46] 臧宝锋. 浅谈果树栽培管理措施及种植技术要点[J]. *农业科技与发展*, 2023, 2(5): 76–78.
- [47] 宋素智, 柴全喜. 果树水淹后的管理措施[J]. *烟台果树*, 2012(3): 52–53.
- [48] 徐孙霞, 刘昌道, 穆家壮, 等. 叶面喷施不同铁肥对苹果叶片缺铁黄化的防治效果[J]. *中国南方果树*, 2023, 52(2): 153–159.
- [49] 尹晓宁, 刘 芬, 马 明, 等. 苹果园重茬障碍机理研究进展[J]. *寒旱农业科学*, 2023, 2(12): 1085–1096.
- [50] 王田利. 现代苹果绿色生产病虫害防治历[J]. *河北果树*, 2018(Z1): 76–79.
- [51] 郭云云, 刘小艳, 陈杰新, 等. 杀菌剂对苹果树腐烂病的田间防效[J]. *寒旱农业科学*, 2023, 2(2): 164–167.
- [52] 张 放. 近十年全球苹果生产变化简析[J]. *中国果业信息*, 2021, 38(1): 24–33.
- [53] YAMAMOTO F, KOZLOWSKI T T. Effect of flooding of soil on growth, stem anatomy, and ethylene production of *Cryptomeria japonica* seedlings[J]. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1987, 2(1–4): 45–58.
- [54] 张 婷. 外源褪黑素对低氧胁迫下苹果砧木幼苗生长的缓解效应研究[D]. 郑州: 河南农业大学, 2018.
- [55] 魏国芹. 淹水土壤 H₂S 生成及 H₂S 对平邑甜茶生理特性的调控[D]. 泰安: 山东农业大学, 2019.
- [56] BAI T, MA P, LI C, et al. Role of ascorbic acid in enhancing hypoxia tolerance in roots of sensitive and tolerant apple rootstocks[J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 164: 372–379.
- [57] SEKI M, NARUSAKA M, ISHIDA J, et al. Monitoring the expression profiles of 7000 *Arabidopsis* genes under drought, cold and high salinity stresses using a full-length cDNA microarray[J]. *The Plant Journal*, 2002, 31(3): 279–292.