

苹果对干旱胁迫响应的研究进展

刘佩^{1,2}, 黄耀龙^{1,2}, 李国梁^{1,2}

(1. 甘肃省经济作物技术推广站, 甘肃 兰州 730030;

2. 甘肃省果业管理办公室, 甘肃 兰州 730030)

摘要: 干旱是影响苹果树体生长发育、果实产量和品质的非生物胁迫因素之一。由于我国大部分苹果栽培区自然降水偏少、分布不均匀,加之果园多地处复杂的丘陵和山地,土壤瘠薄,水资源短缺,灌溉成本高,干旱带来的不利影响制约着苹果产业的可持续发展。本文系统综述了近年来国内外关于干旱胁迫对苹果的营养生长、生殖生长、生理生化反应以及相关基因表达等方面影响的研究,在此基础上,对今后的研究方向进行了展望,以期苹果抗旱性研究、早作栽培和生产指导提供理论参考。

关键词: 苹果; 干旱胁迫; 生理; 生化; 基因表达

中图分类号: S661.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 2097-2172(2025)02-0105-08

doi: 10.3969/j.issn.2097-2172.2025.02.002

Research Progress on the Response of Apples to Drought Stress

LIU Pei^{1,2}, HUANG Yaolong^{1,2}, LI Guoliang^{1,2}

(1. The Cash Crop Technology Promotion Station of Gansu Province, Lanzhou Gansu 730030, China;

2. Fruit Industry Management Office of Gansu Province, Lanzhou Gansu 730030, China)

Abstract: Drought is one of the abiotic stress factors that affect the growth, development, fruit yield and quality of apples. Due to the low natural precipitation and uneven distribution in the majority of apple cultivation areas in China, as well as the fact that orchards mostly located in hilly and mountainous areas with complex terrain conditions, poor soil fertility, scarce water resources and high irrigation costs, the adverse effects of drought are constraining the sustainable development of the apple industry. This paper systematically reviews the research on the effects of drought stress on the nutritional growth, reproductive growth, physiological and biochemical responses, and related gene expression of apples both domestically and internationally in recent years. Based on this, the future research directions are prospected in order to provide theoretical references for the study of drought resistance, dry cultivation, and production guidance of apples.

Key words: Apple; Drought stress; Physiological; Biochemical; Gene expression

苹果(*Malus pumila* Mill.)是蔷薇科落叶果树^[1]。据《2023年度苹果产业发展报告》显示,中国是世界苹果最大产区,2023年产量为4 960.17万t,占世界总产量的57.36%^[2]。我国苹果主栽品种繁多,品质优良,富含多种营养物质,深受消费者喜欢。然而,近年来由于干旱年份的频次增多和水分胁迫程度的加剧,尤以土层浅薄、土质瘠薄及早作栽培区果园更甚,直接影响到苹果产业的可持续发展。

干旱胁迫能诱导苹果树体枝叶萎蔫干枯,甚至发生细胞程序性死亡,果实的品质、产量也深

受影响^[3]。防止失水的短期调整包括气孔开度的减少、导水率的降低等,长期调整包括叶面积的减少、根部的生物量增加等^[4]。同时,干旱胁迫会诱导一系列生理和生化反应,如离子外渗、脂质过氧化、丙二醛(MDA)的积累、叶片水势的降低,以及通过增强水解蛋白酶活性、增加可溶性蛋白(SP)含量导致蛋白质降解^[5]。苹果感知水压力信号并产生信号分子,诱导下游基因表达,如直接参与代谢的功能基因,或充当转录因子以调节下游基因的表达的调节基因,使苹果能够在干旱环境中生存^[6]。本文综述了干旱胁迫对苹果营

收稿日期: 2024-04-15; 修订日期: 2024-10-28

基金项目: 甘肃省农业农村厅农业科技支撑项目(KJIC-2024-8)。

作者简介: 刘佩(1994—),女,甘肃会宁人,农艺师,主要从事果树研究及推广工作。Email: 2098829107@qq.com。

通信作者: 李国梁(1968—),男,甘肃会宁人,推广研究员,主要从事苹果及葡萄等新品种、新技术、新模式的研究示范推广工作。Email: lgliang888@sina.com。

养生长、生殖生长、生理生化反应及其相关基因表达方面的影响, 以期为苹果抗旱性研究提供一定参考。

1 干旱对苹果树体生长的影响

1.1 营养生长

1.1.1 根系 根系是苹果吸收水分、养分的主要器官, 发达的根系使苹果能够在干旱早期生存。干旱胁迫会缩短不同直径毛细根的使用寿命, 从而促进根毛的伸长^[7]。Song 等^[8]发现, 在干旱年份, 黄土高原半干旱丘陵区的苹果树细根系的平均深度和生物量均增加, 以提取深层土壤水分维持生长。根系通过感知土壤周围水分状况来调节自身吸收能力, 合成脱落酸(ABA)致使气孔关闭, 同时木质部产生气穴并引起栓塞, 减弱导水能力, 限制水分散失, 达到保水目的^[9]。苹果砧木根系导水率的降低与解剖结构和水通道蛋白活性降低密切相关^[10]。研究发现, 随着干旱胁迫的加重, 楸子和平邑甜茶的根系导水率降低, 需要更多的水通道蛋白表达量来抵御胁迫^[11]。另外, 干旱胁迫影响着苹果根系的氮代谢。黄琳琳^[12]的研究表明, 蜜脆、秦冠和平邑甜茶幼苗因受到干旱胁迫而发生根初生结构的改变, 根系生长和吸水能力降低, 导致根系吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- 的过程减缓。干旱处理还能显著降低苹果根际基质中细菌、真菌、放线菌数量以及碱性磷酸酶活性, 显著增强转化酶、过氧化氢酶活性^[13]。因此, 可通过适时适量调控水分供给, 促使苹果根系更好地适应干旱。

1.1.2 枝条 水分胁迫抑制了早期新梢生长, 且封顶时间早, 延长了夏季停滞期, 并减短了生长恢复期, 短期内有利于短梢生长, 从而改变了树梢种群结构。邹养军等^[14]通过根系分区灌水试验, 发现当灌水根系体积减小后, 苹果的枝类组成发生改变, 春梢和秋梢生长均被抑制, 长旺枝数量减少。程平等^[15]研究发现, 苹果的生长枝会因干旱较正常灌溉提前 10 d 左右停长, 结果短枝、结果长枝、果苔枝和生长枝日均净光合速率(P_n)、日均气孔导度(G_s)均不同程度下降。干旱条件下, 苹果幼树枝条韧皮部、主干韧皮部等组织中的淀粉含量显著降低^[16]。同时, 苹果砧木对干旱的反应, 与不同砧穗组合后接穗枝条生长能力的差异也有关。有研究发现, 促进接穗枝梢生长的砧木

(M26 和 MM111) 通常比限制接穗枝梢生长的砧木(M27 和 M9) 具有更高的电导率和更低的水势^[17]。故生产上可利用适度干旱胁迫抑制秋梢旺长, 提高树体养分贮藏水平和枝条木质化程度, 增强越冬抗寒性, 预防幼树早春抽条。

1.1.3 叶片 叶片是苹果光合作用和蒸腾作用的主要器官。叶片通过较小的叶面积、更大的叶片厚度和更高的叶片组织密度来适应干旱^[18]。在干旱条件下, 叶片膨压和光合作用速率降低, 导致叶面积减少^[19]。在干旱胁迫下, 新疆野苹果、垂丝海棠和山定子 3 种苹果砧木的叶片生长均受到显著抑制, 也受到不同程度的损伤^[20]。叶片超微结构和叶绿素含量变化也可以反映苹果树体受干旱胁迫的生长状态。Mihaljević 等^[21]的研究表明, 传统品种 Crvenka 对于干旱胁迫条件表现出较高的叶片含水量、较高的叶绿素含量和较低的脂质过氧化, 具有更大的膜稳定性。在干旱条件下, 富平楸子叶片的海绵组织、栅栏组织厚度和叶绿素含量有不同程度的降低^[22]。干旱胁迫还能显著降低山定子和 M26 的叶片水势、组织含水量、自由水含量^[23]; 当土壤含水量为 400 ~ 450 g/kg 时, 苹果叶片中总抗坏血酸、还原抗坏血酸(AsA)、总谷胱甘肽和谷胱甘肽(GSH)的含量明显上调, 但在严重干旱胁迫条件下, AsA-GSH 循环不再调节^[24]。可见, 适度干旱胁迫下, 苹果树体自身会通过调节叶片的生理生化反应来抵御干旱胁迫带来的不利影响。

1.2 生殖生长

1.2.1 花芽分化和果实生长发育 花芽分化和果实生长发育是果树产量和品质的基础。干旱胁迫对苹果花芽分化形成和果实不同生长发育期产生的影响不同。苹果花芽分化期短时间的干旱会使花芽内生长素(IAA)、玉米素核苷(ZR)、玉米素(ZT)含量减少, ABA 含量增加, 有利于花芽的形成, 增加花芽数量; 其中生长枝花芽内源激素响应最为敏感^[25]。果实膨大期的适度控水也有利于苹果光合产物的积累, 促进营养生长向生殖生长转化, 提高坐果率。然而, 严重的水分胁迫会导致花芽分化不完全, 苹果花期推迟, 花粉活力下降, 坐果率降低, 畸形果率和落果率增加, 对果实成熟和感官品质产生不利等影响, 还会影响当年甚至随后几年的苹果产量^[26]。果肉细胞的数量、

体积以及细胞间隙决定了果实的大小^[27]。果实膨大期干旱胁迫会抑制苹果果实大小的发育, 但是对果形影响不大。对幼果期嘎啦进行干旱处理, 单果重降低, 而果实膨大期后的轻度水分胁迫对果实的单果重没有影响^[28]。除此之外, Reide 等^[29]发现, 美国蜜脆果实膨大期的水分不足有助于减少大果, 增加果实密度, 减少苦痘病的发生率。徐巧等^[30]、穆家壮等^[31]建议山地苹果开花期、幼果期、果实膨大期适宜的土壤含水量为田间持水量的 50% ~ 60%、50% ~ 60%、70% ~ 80%, 同时, 采用半根区夜间灌溉模式, 能实现苹果果实膨大期有限水量的最优分配^[25]。可见, 适度的干旱胁迫有助于树体从营养生长向生殖生长转化, 促进花芽分化, 果实膨大期保证土壤适度的含水量有助于增大果个, 从而提高产量。

1.2.2 果实品质 干旱胁迫的程度不同, 对果实品质的影响不同。轻度干旱胁迫对富士苹果的外观品质、产量无显著影响, 但是提升了果实的内在品质。程平等^[15]研究发现, 果实膨大期的合理控水, 会增加可溶性固形物、Vc 含量、pH、总糖等果实品质指标, 总酸含量显著降低, 从而改善果实品质。着色期适当的缺水灌溉有利于果实的着色, 总酚、类黄酮的含量增加, 促进醇、醛、非乙基酯等香气物质的形成^[32]。干旱胁迫还会通过增加蔗糖合成酶(SS)、酸性转化酶(AI)活性及山梨醇氧化酶(SOX)含量, 从而促进果糖、葡萄糖和山梨醇含量的增加^[28]。Lopez 等^[26]发现, 减少灌溉还能提高果实的成熟度, 增大果实硬度, 并降低储存过程中的机械损伤, 增强果实可储存性。在果实发育后期, 适当的轻度控水处理可显著减少果实表面裂纹的产生率, 提高果面光洁度^[33]。然而, 重度干旱胁迫下苹果果实产量、整体品质会受到不利的影 响。如干旱缺水弱化了苹果的养分运输能力, 不利于果实中矿物质元素的累积, 大量元素(Mg、Ca、K)和微量元素(Mn、Fe、Zn)含量均低, 同时, 还会导致苹果的可食性和松脆度变差^[16]。轻度的干旱胁迫有利于果实着色, 进一步增强光合产物积累, 提升果实内在品质。

2 干旱对苹果生理生化的影响

2.1 光合作用

光合作用是受水应力影响的主要过程之一。随

着土壤相对含水量的减少, 苹果叶片的净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、胞间 CO₂ 浓度(Gi)和气孔导度(Gs)均下降, 叶片的水分利用效率(WUE)得到提高^[34]。研究表明, 气孔限制是在轻度干旱下光合速率降低的主要因素, 气孔闭合抑制了 CO₂ 的固定能力, 直接导致了苹果叶片光合作用的减少, 降低了蒸腾水分流失; 而在重度干旱胁迫下, 非气孔因素占主导作用^[35]。干旱条件下, 卡拉阿尔玛、首红和克孜阿尔玛的光合速率均受到显著抑制, 主要因素是反应中心活性的下降^[36]。平邑甜茶叶片受水分胁迫, 光系统 II (PS II) 发生了光抑制, 线粒体交替氧化酶(AOX)呼吸上调是平邑甜茶叶片的重要光破坏防御机制, 特别是对光系统 I (PS I) 具有重要的保护作用^[37]。基于同位素标记相对和绝对定量(iTRAQ)蛋白质组学比较分析发现, 在中度干旱胁迫下, 大多数增加的蛋白质都参与光合途径, 秦冠高水分利用效率的主要调节机制包括通过增加关键酶来维持卡尔文循环功能, 通过调节光合电子传递链来稳定光合电子转移, 防止光抑制, 从而提高 Pn^[38]。苹果树体可通过调节气孔开闭、光合速率等方式影响光合作用来适应干旱。

2.2 渗透调节

渗透调节是植物在水分胁迫下降低渗透势和抵御逆境的重要途径, 渗透调节物质主要包括从外部环境进入的有机渗透调节物质和无机离子^[39]。甘氨酸甜菜碱(GB)是有机渗透调节物质之一, 可提高平邑甜茶叶片超弱发光(UWL)强度, 降低过氧化氢(H₂O₂)和丙二醛(MDA)含量, 增强超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性, 促进 GB 和脯氨酸(Pro)的积累, 从而保护叶片细胞免受干旱胁迫下的氧化损伤^[40]。干旱胁迫过程中, 山定子、扎矮山定子和毛山定子叶片的 Pro 含量均呈上升趋势, 其中山定子的增幅最大^[41]。尽管受干旱胁迫的叶片中碳固定减少, 但水溶性碳水化合物的积累代表了植物中广泛的碳再分配。为了应对短期缺水, 山梨醇代谢途径被诱导, 来自光合产物的高水平己糖被转运到液泡中, 以适应水分不足^[42]。矮化砧木 M9 可能通过提高叶片的可溶性糖浓度, 以改变渗透势并提高抗旱性^[43]。Na⁺、K⁺、H⁺ 等离子泵也可以通过调节细胞内外无机物的浓度, 从

而改变细胞的渗透电位^[44]。干旱胁迫降低了平邑甜茶根系对 K⁺ 的吸收与利用, 并影响其生长发育^[45]。干旱胁迫下苹果叶片、根系等器官中渗透调节物质及含量的变化, 影响着树体对水分的响应。

2.3 活性氧代谢

活性氧(ROS)是氧气在代谢过程中没有完全还原时产生的代谢物及其衍生物。ROS 包括超氧阴离子(O₂⁻)、单线态氧(¹O₂)、过氧化氢(H₂O₂)、羟基自由基(·OH)和有机氧自由基(RO·、ROO·)等^[46]。干旱会导致 ROS 的产生和清除失衡, 引起 ROS 的积累和氧化损伤^[47]。因此, 干旱胁迫下 ROS 水平的降低对耐旱性至关重要。ROS 清除酶包括抗坏血酸过氧化物酶(APX)、过氧化氢酶(CAT)、SOD 和谷胱甘肽过氧化物酶(GPX)。干旱胁迫下, 富平楸子和 G935 根系中的 SOD 和 POD 活性增强, 相比之下, 富平楸子的抗旱性更强^[48]。苹果叶片产生 O₂⁻速率、MDA 和 H₂O₂ 含量随干旱胁迫时间和程度而逐步增加, SOD、POD 和 APX 酶活性逐渐增强^[49]。由此可见, 苹果树体会通过增加 ROS 清除酶的活性, 从而增强自身的抗旱性。

2.4 内源激素

激素是植物生命活动中必不可少的物质之一。干旱胁迫下, 苹果根系分生区和伸长区的细胞中 ABA 含量上升, 且由细胞核和细胞质中逐渐转移到细胞壁、质膜和核膜上, 导管细胞质中也有大量的 ABA 存在^[50]。Zhang 等^[51]研究发现, 内源 ABA 参与了新疆野苹果和平邑甜茶这两个苹果砧木在干旱胁迫下的反应调节。矮化砧木 M9 产生较高水平的 ABA, 可能是通过调节气孔脱落并提高短期抗旱性^[52]。同时, 激素之间的关联也影响着苹果对干旱胁迫的响应。近年来的研究发现, IAA 和 ABA 拮抗调节 AsA 的积累以清除 ROS^[53]。ABA 和茉莉酸(JA)对苹果抵抗水分胁迫具有协同作用^[54]。气孔的开闭受 ABA 和细胞分裂素(CTK)相互作用所影响, 而气孔的关闭将导致乙烯浓度增加。在不同程度的干旱胁迫下, 山定子、八楞海棠、平邑甜茶根系中 CTK、ABA、赤霉素(GA)和乙烯含量均有不同程度的增加^[55]。另外油菜素甾体激素(BR)、水杨酸(SA)、褪黑素(MT)等激素在苹果的抗旱性中也发挥着至关重要的作用^[56]。

3 干旱对苹果相关基因表达的影响

3.1 调控基因

苹果在感知到干旱胁迫后, 其下游转录调控反应会被触发, 而 ABA 依赖型和 ABA 非依赖型途径在干旱反应中发挥关键作用。在 ABA 依赖型调节中, ABA 或干旱信号可诱导 *MdABI5* 表达, 该转录因子通过直接与 ABA 响应基因 (*MdEM6* 和 *MdRD29A*) 的启动子结合来提高它们的表达水平, 从而促进树体内 ABA 积累最终增强苹果耐旱性^[57]。在 ABA 非依赖型调节中, 已发现 MYB、WRKY、NAC、WOX、DREB、bZIP 等转录因子在苹果对干旱反应的耐受性方面起重要作用。干旱激活了 *MdMYB88* 和 *MdMYB124* 的表达, 它们与 *MdMYB46* 和 *MdVND6* 的启动子结合并对其起到正调控作用, 导致与纤维素和木质素生物合成相关基因的表达提高, 最终调节根系木质部导管的形成来提高苹果树体的导水性、耐旱性^[58]; 同时发现 *MdMYB88* 和 *MdMYB124* 调节 ABA 的生物合成和分解代谢基因以及干旱和 ABA 响应基因的表达^[59]。Qin 等^[60]从苹果基因组 GDDH13 中鉴定的 113 个 WRKY 基因, 其中在烟草中过表达 *MdWRKY70L* 可增强树体对干旱的胁迫耐受性。过表达苹果 *MdNAC1* 基因可促进光合作用并提高 ROS 清除酶的活性来增强苹果树体的抗旱性^[61]。WOX 转录因子同样在苹果受胁迫的调节方面起重要作用, *MdWOX13-1* 的过表达增加了苹果愈伤组织的重量, 并抑制了干旱胁迫下过量的 ROS 积累^[62]。Bartels 等^[63]还发现, 干旱胁迫能显著影响细胞中碳水化合物调节基因的表达。

微小 RNA(miRNA)也是植物应激反应的关键调节因子。Zhou 等^[64]证明 *miRNA156ab* 在西氏分枝杆菌中可响应干旱胁迫, *miR156ab-SPL13* 模块通过调节生长素代谢和抗氧化酶活性来增强苹果的干旱胁迫耐受性。Wang 等^[65]发现, *mdm-miR171i* 能特异性靶向并降解 *MsSCL26.1*, *mdm-miR171i* 的敲除和 *MsSCL26.1* 的过表达都通过调节抗氧化酶基因的表达, 特别是在干旱胁迫下的代谢中起作用的单糖还原酶的表达, 改善了栽培苹果系 GL3 的干旱胁迫耐受性。近几年来, 叶绿素 a/b 结合(Lhc)蛋白、K⁺ 转运蛋白、铵转运蛋白、锌结合蛋白(PLATZ)、RNA 结合蛋白(YTP)、

苹果自噬相关核心蛋白 MdATG8i 等方面研究的突破, 也为苹果的耐旱性机制提供了科学的分子依据^[66-71]。

3.2 功能基因

干旱胁迫下, 一些功能基因通过编码产生不同的物质增强苹果的耐旱性, 如渗透调节物质合成基因、活性氧清除酶基因、*LEA* (胚胎发育晚期丰富蛋白) 基因、水通道蛋白 (*AQP*) 基因等。渗透调节物质如脯氨酸、甜菜碱、山梨醇、甘露醇等合成酶基因的超表达或异源表达, 对提高苹果的抗旱性发挥着不同程度的积极作用。如嘎啦苹果中的 *MdP5CDH* 过量表达导致王林愈伤组织中脯氨酸含量降低, 而转反义基因的愈伤组织中 *MdP5CDH* 表达受抑制, 脯氨酸含量升高^[72]。据报道, *LEA* 基因的高水平表达和 *LEA* 蛋白的大量积累会有效缓解干旱胁迫带来的不利影响, 但目前 *LEA* 基因在苹果上研究很少^[73]。干旱胁迫也会诱导一系列 SOD、POD、CAT 等活性氧清除酶的活性及其基因表达。Artlip 等^[74]发现, 抗氧化酶的过表达有助于细胞从损伤后的 ROS 中恢复, 如异源表达菠菜中分离出的 *SOD* 基因的一年生嘎啦的抗逆性会显著增强。*AQPs* 是与水分运输密切相关的一类小分子蛋白, 水分供给不足的情况下, 苹果矮化砧木根系中的 *AQPs* 基因 *MpPIP1;1*、*MpPIP2;1* 转录水平表达量高于叶片, 同时发现它们在运输水分、保持细胞水分、维持适当的叶片水势和光合作用中发挥着积极作用, 有助于增强苹果矮化砧木对干旱胁迫的耐受性^[75]。

4 小结与展望

在今后的生产和研究中, 可将干旱胁迫作为栽培技术措施之一, 充分利用干旱胁迫带来的促进花芽分化、调控果实大小、提高果实着色和内在品质等有利方面, 根据苹果的生长规律, 探究水分条件与苹果生产的平衡关系, 通过建立完整的标准化水分管理体系, 实现定向、可控、精准化生产, 适应市场多元化消费需求。然而, 大部分苹果栽培区还受到盐碱、低温和高温等多种逆境胁迫, 加强其与水分胁迫之间的拮抗或协同关系, 以更准确、全面地分析干旱胁迫下苹果响应过程, 进一步在抗旱砧木与品种的培育与筛选、功能型苹果开发等方面的研究上做出突破。由于

苹果对于干旱胁迫的响应是一个复杂的应激过程, 还需继续结合基因组、转录组及蛋白质组技术等分子生物学手段, 深入挖掘抗旱相关基因, 研究多基因的抗旱协调性与关联性, 探究抗旱调控机制, 为未来苹果抗旱遗传改良和分子抗性育种提供试验数据支撑。

参考文献:

- [1] 杨泽华, 尹晓宁, 牛军强, 等. 苹果响应水涝胁迫的研究现状与进展[J]. 寒旱农业科学, 2024, 3(11): 981-987.
- [2] 王 壹. 《2023年度苹果产业发展报告》发布——中国苹果产量蝉联世界第一[N]. 农民日报, 2024-11-09 (007).
- [3] LIU Y H, OFFLER C E, RUAN Y L. Regulation of fruit and seed response to heat and drought by sugars as nutrients and signals[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 282.
- [4] ALIZADEH A, ALIZADE V, NASSERY L, et al. Effect of drought stress on apple dwarf rootstocks[J]. *Technical Journal of Engineering and Applied Sciences*, 2011, 1 (3): 86-94.
- [5] ASHRAF M. Inducing drought tolerance in plants: recent advances[J]. *Biotechnology Advances*, 2010, 28(1): 169-183.
- [6] ZHU J K. Salt and drought stress signal transduction in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2002, 53(1): 247-273.
- [7] XIAO S, LIU L, ZHANG Y, et al. Fine root and root hair morphology of cotton under drought stress revealed with RhizoPot[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2020, 206: 679-693.
- [8] SONG X, GAO X, WU P, et al. Drought responses of profile plant-available water and fine-root distributions in apple (*Malus pumila* Mill.) orchards in a loessial, semi-arid, hilly area of China[J]. *Science of The Total Environment*, 2020, 723: 137739.
- [9] DAVIES W J, ZHANG J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 55-76.
- [10] NORTH G B, MARTRE P, NOBEL P S. Aquaporins account for variations in hydraulic conductance for metabolically active root regions of *Agave deserti* in wet, dry, and rewetted soil[J]. *Plant Cell Environment*, 2004,

- 27(2): 219–228.
- [11] 张林森, 张海亭, 胡景江, 等. 两种苹果砧木根系水力结构及其 PV 曲线水分参数对干旱胁迫的响应[J]. 生态学报, 2013, 33(11): 3324–3331.
- [12] 黄琳琳. 干旱胁迫和不同氮素水平对苹果根系氮素吸收和代谢的影响研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2018.
- [13] 詹瑞玲. MdFRK2 过量表达对苹果抗旱性的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020.
- [14] 邹养军, 魏钦平, 李嘉瑞, 等. 根系分区灌水对苹果生理功能的影响及控梢促花效应研究[J]. 灌溉排水学报, 2007(4): 28–31; 97.
- [15] 程平, 赵明玉, 李宏, 等. 干旱胁迫对苹果树生长、光合特性及果实品质的影响[J]. 云南大学学报(自然科学版), 2022, 44(2): 405–414.
- [16] 陶佳. 断根与干旱对苹果幼树生长发育及根际环境的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
- [17] ATKINSON C J, POLICARPO M, WEBSTER A D, et al. Drought tolerance of clonal *Malus* determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential[J]. Tree Physiology, 2000(8): 557–563.
- [18] WERNER C, CORREIA O, BEYSCHLAG W. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photo inhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought[J]. Acta Oecologica, 1999, 20: 15–23.
- [19] GOWDA V R P, HENRY A, YAMAUCHI A, et al. Root biology and genetic improvement for drought avoidance in rice[J]. Field Crops Research, 2011, 122: 1–13.
- [20] 郭爱霞, 石晓昀, 王延秀, 等. 干旱胁迫对 3 种苹果砧木叶片光合、叶绿体超微结构和抗氧化系统的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2019, 37(1): 178–186.
- [21] MIHALJEVIC I, VILJEVAC V M, ŠIMIC D, et al. Comparative study of drought stress effects on traditional and modern apple cultivars[J]. Plants, 2021, 10(3): 561.
- [22] SUN P, TAGIR M M, LU X, et al. Comparison of leaf morphological, anatomical, and photosynthetic responses to drought stress among eight apple rootstocks[J]. Fruit Research, 2022, 2(1): 1–13.
- [23] 冉应龙. 干旱胁迫对 2 个苹果砧木水分生理及 AQPs 表达水平的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2017.
- [24] MA Y H, MA F W, WANG Y H, et al. The responses of the enzymes related with ascorbate–glutathione cycle during drought stress in apple leaves[J]. Acta Physiologica Plantarum, 2011, 33: 173–180.
- [25] 赵明玉. 干旱胁迫对苹果树生理生长及产量品质的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆师范大学, 2021.
- [26] LOPEZ G, BEHBOUDIAN M H, GORONA J, et al. Yield and quality responses of deciduous fruit trees to drought and strategies for its mitigation[J]. Acta Horticulturae, 2014, 1058: 221–227.
- [27] 李兴亮. 苹果果实发育及成熟进程中乙烯发生的信号转导机制[D]. 北京: 中国农业大学, 2014.
- [28] YUAN J W, LI L, YING W, et al. Effects of soil water stress on fruit yield, quality and their relationship with sugar metabolism in 'Gala' apple[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 258: 108753.
- [29] REIDE M, KALCSITS L. Water deficit timing affects physiological drought response, fruit size, and bitter pit development for 'Honeycrisp' apple[J]. Plants, 2020, 9(7): 874.
- [30] 徐巧, 王延平, 韩明玉, 等. 水分调控对干旱山地苹果树生长发育和结实的影响[J]. 节水灌溉, 2016(2): 9–13; 17.
- [31] 穆家壮, 徐孙霞, 薄海丰, 等. 土壤水分对富士苹果果实外观品质的影响[J]. 西北植物学报, 2023, 43(1): 88–96.
- [32] MPELASOKA B S, BEHBOUDIAN M H. Production of aroma volatiles in response to deficit irrigation and to crop load in relation to fruit maturity for 'Braeburn' apple[J]. Postharvest Biology and Technology, 2002, 24(1): 1–11.
- [33] 高传彩, 惠基运, 魏玉兰. 干旱及复水对‘红富士’苹果生长及果实品质和产量的影响[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2021, 52(2): 194–200.
- [34] 王来平. 5 种矮化中间砧苹果抗旱性评价及外源甜菜碱对苹果幼树抗旱性的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2015.
- [35] FLEXAS J, BOTA J, LORETO F, et al. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants[J]. Plant Biology, 2004, 6(3): 269–279.
- [36] 张栋. 干旱胁迫对苹果光合作用和叶绿素荧光的影响及叶片衰老特性研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2011.
- [37] 徐秀玉, 程来亮, 金立桥, 等. AOX 途径在苹果离体叶片失水过程中的光破坏防御作用[J]. 西北植物学报, 2016(5): 964–970.
- [38] ZHOU H S, LI M, GUAN Q, et al. Physiological and

- proteome analysis suggest critical roles for the photosynthetic system for high water-use efficiency under drought stress in *Malus*[J]. *Plant Science*, 2015, 236: 44–60.
- [39] 张立军, 彭云霞, 张东佳, 等. PEG-6000 模拟干旱胁迫对小叶黑柴胡幼苗生理特性的影响[J]. *寒旱农业科学*, 2024, 3(9): 843–847.
- [40] 接玉玲, 赵海洲, 张伟, 等. 甜菜碱对干旱胁迫下湖北海棠超微弱发光及抗氧化能力的影响[J]. *应用生态学报*, 2006, 17(12): 2394–2398.
- [41] 徐启贺, 李 壮, 徐 锴, 等. 持续干旱胁迫及复水对 3 种苹果砧木渗透调节能力的影响[J]. *中国果树*, 2010(3): 17–22.
- [42] YANG J, ZHANG J, LI C, et al. Response of sugar metabolism in apple leaves subjected to short-term drought stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 141: 164–171.
- [43] ALIZADEH A, ALIZADE V, NASSERT L, et al. Effect of drought stress on apple dwarf rootstocks[J]. *Technical Journal of Engineering and Applied Sciences*, 2011, 1(3): 86–94.
- [44] WANG S, WAN C, WANG Y, et al. The characteristics of Na⁺, K⁺ and free proline distribution in several drought-resistant plants of the Alxa Desert, China[J]. *Journal of Arid Environments*, 2004, 56(3): 525–539.
- [45] 杨 琳. 苹果钾转运蛋白基因家族表达及干旱条件下根系钾吸收转运特性分析[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2016.
- [46] MOGNOLET S L, XU E, IDANHEIMOO N, et al. Spreading the news: Subcellular and organellar reactive oxygen species production and signalling[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67, 3831–3844.
- [47] 杜秀敏, 殷文璇, 赵彦修, 等. 植物中活性氧的产生及清除机制[J]. *生物工程学报*, 2001, 17(2): 121–125.
- [48] 李海燕, 耿达立, 牛春东, 等. 苹果砧木富平楸子和 G935 根系抗旱性评估[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2018, 46(5): 118–124.
- [49] 杨素苗. 灌溉方式对红富士苹果根系水分生理特性影响的研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2011.
- [50] 刘忠霞, 刘建朝, 胡景江. 干旱胁迫对苹果树苗活性氧代谢及渗透调节的影响[J]. *西北林学院学报*, 2013, 28(2): 15–19.
- [51] ZHANG L, LI X, ZHENG L, et al. Role of abscisic acid (ABA) in modulating the responses of two apple rootstocks to drought stress[J]. *Pakistan Journal of Botany*, 2014, 46(1): 117–126.
- [52] TWORKOSKI T, FAXIO G, GLENN D M. Apple rootstock resistance to drought[J]. *Scientia Horticulturae*, 2016, 204: 70–78.
- [53] XU X, ZANG Q, GAO X, et al. Auxin and abscisic acid antagonistically regulate ascorbic acid production via the SIMAPK8–SIARF4–SIMYB11 module in tomato[J]. *The Plant Cell*, 2022, 34(11): 4409–4427.
- [54] SUN T, ZHANG J, ZHANG Q, et al. Exogenous application of acetic acid enhances drought tolerance by influencing the MAPK signaling pathway induced by ABA and JA in apple plants[J]. *Tree Physiology*, 2022, 42(9): 1827–1840.
- [55] 赵领军, 赵善仓. 干旱胁迫下苹果根系内源激素含量的变化[J]. *山东农业科学*, 2007(2): 48–49.
- [56] WANG Y, ZHOU Y, WANG R, et al. Ethylene response factor *LIERF110* mediates heat stress response via regulation of *LHsfA3A* expression and interaction with *LHsfA2* in lilies (*Lilium longiflorum*)[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2022, 23(24): 16135.
- [57] LIU Y J, AN J P, GAO N, et al. *MdTCP46* interacts with *MdABI5* to negatively regulate ABA signalling and drought response in apple[J]. *Plant Cell & Environment*, 2022, 45(11): 3233–3248.
- [58] GENG D, CHEN P, SHEN X, et al. *MdMYB88* and *MdMYB124* enhance drought tolerance by modulating root vessels and cell walls in apple[J]. *Plant physiology*, 2018, 178(3): 1296–1309.
- [59] XIE Y, BAO C, CHEN P, et al. Abscisic acid homeostasis is mediated by feedback regulation of *MdMYB88* and *MdMYB124*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(2): 592–607.
- [60] QIN Y, YU H, CHENG S, et al. Genome-wide analysis of the WRKY gene family in *Malus domestica* and the role of *MdWRKY70L* in response to drought and salt stresses[J]. *Genes*, 2022, 13(6): 1068.
- [61] JIA D, JIANG Q, VAN N S, et al. An apple (*Malus domestica*) NAC transcription factor enhances drought tolerance in transgenic apple plants[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2019, 139: 504–512.
- [62] LV J, FENG Y, JIANG L, et al. Genome-wide identification of WOX family members in nine Rosaceae species and a functional analysis of *MdWOX13-1* in drought resistance[J]. *Plant Science*, 2023, 328: 111564.
- [63] BARTELS D, SUNKAR R. Drought and salt tolerance in

- plants[J]. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2005, 24(1): 23–58.
- [64] ZHOU M, TANG W. MicroRNA156 amplifies transcription factor-associated cold stress tolerance in plant cells[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 2019, 294(2): 379–393.
- [65] WANG Y, FENG C, ZHAI Z, et al. The apple *mi-croR171i-SCARECROW-LIKEP-ROTEINS26.1* module enhances drought stress tolerance by integrating ascorbic acid metabolism[J]. *Plant Physiology*, 2020, 184(1): 194–211.
- [66] ZHAO S, GAO H, LUO J, et al. Genome-wide analysis of the light-harvesting chlorophyll a/b-binding gene family in apple (*Malus domestica*) and functional characterization of *MdLhcb4.3*, which confers tolerance to drought and osmotic stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2020, 154: 517–529.
- [67] QI J, SUN S, YANG L, et al. Potassium uptake and transport in apple roots under drought stress[J]. *Horticultural Plant Journal*, 2019, 5(1): 10–16.
- [68] HUANG L, LI M, ZHOU K, et al. Uptake and metabolism of ammonium and nitrate in response to drought stress in *Malus prunifolia*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2018, 127: 185–193.
- [69] SUN Y, LIU Y, LIANG J, et al. Identification of PLATZ genes in *Malus* and expression characteristics of *Md-PLATZs* in response to drought and ABA stresses[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1109784.
- [70] WANG N, GUO T, SUN X, et al. Functions of two *Malus hupehensis* (Pamp.) Rehd. YTPs (*MhYTP1* and *MhYTP2*) in biotic and abiotic stress responses[J]. *Plant Science*, 2017, 261: 18–27.
- [71] JIA X, GONG X, JIA X, et al. Overexpression of *MdATG8i* enhances drought tolerance by alleviating oxidative damage and promoting water uptake in transgenic apple[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2021, 22(11): 5517.
- [72] 王庆莲. 苹果多胺和脯氨酸合成代谢相关基因的功能鉴定[D]. 泰安: 山东农业大学, 2009.
- [73] GOYAL K, WALTON L J, TUNNACLIFFE A. LEA proteins prevent protein aggregation due to water stress[J]. *Biochemical Journal*, 2005, 388: 151–157.
- [74] ARTLIP T S, WISNIEWSKI M E, MACARISIN D, et al. Ectopic expression of a spinach SOD gene in young apple trees enhances abiotic stress resistance[J]. *Acta Horticulturae*, 2009, 839: 645–650.
- [75] 韩晓毓, 张林森, 王俊峰, 等. 不同苹果矮化砧木导水特性与水通道蛋白基因表达对于旱胁迫的响应[J]. *西北农业学报*, 2015(10): 109–117.