

# 葡萄叶片黄化研究进展

王绍祖, 张颖, 樊秀彩, 孙磊, 姜建福, 刘崇怀\*

中国农业科学院郑州果树研究所, 郑州 450009

**摘要** 葡萄叶片黄化严重影响葡萄果实的产量品质等经济性状, 制约了葡萄产业的发展。为了厘清黄化现象的影响因素, 将黄化现象发生原因主要分为病理性黄化和生理性黄化两大类。病理性黄化主要指植原体和病毒病引起的黄化, 生理性黄化原因主要归纳为盐胁迫和碱胁迫。盐胁迫导致的叶片黄化主要由于单盐毒害作用降低叶绿素的合成引起, 碱胁迫引起的黄化主要由于土壤碱性条件诱导  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{HCO}_3^-$  积累造成植株中铁元素受阻引起。总结了叶片黄化对植株产生的影响、防治和矫正技术、葡萄抗缺铁生理机制以及抗缺铁品种的筛选成果, 指出当前关于葡萄叶片黄化相关研究的不足。

**关键词** 葡萄; 叶片黄化; 发生原因; 防治技术; 品种筛选

葡萄是世界上最古老、最有经济价值的树种之一。因其易丰产、经济效益高等特点日益受到人们的重视。近几年, 葡萄产区叶片黄化现象频发, 造成果实品质下降、树势衰弱甚至死亡, 给葡萄产业带来一定的损失。葡萄叶片黄化已经成为产业健康可持续发展的重要制约因素<sup>[1]</sup>。

葡萄叶片黄化指树体因受土壤、不利气候、有害生物及栽培措施等因素胁迫, 叶片发生失绿的现象。叶片黄化发生原因复杂, 是多种因素综合作用的结果。近几年中国北方葡萄产区生理性缺铁黄化频发, 一般认为是由于土壤高 pH 值导致土壤有效铁含量降低, 但在生产上进行的植株叶面喷施及根施铁肥对黄化现象的改善并不明显。因此本研

究对葡萄叶片黄化的影响因素以及相关症状进行了分类梳理, 重点对叶片缺铁黄化的原因进行总结, 同时结合国内外相关研究成果对铁元素在植株体内的运输机制和树体缺铁响应机制进行表述, 对叶片黄化造成的影响、防治技术以及当前抗缺铁黄化品种的筛选成果进行归纳, 以期在生产上葡萄叶片黄化现象的诊断区分以及制定解决方案提供一些理论依据。

## 1 叶片黄化的原因

### 1.1 病理性黄化

病理性黄化指植物组织器官被病原微生物侵

收稿日期: 2022-08-22; 修回日期: 2022-09-27

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFD1200202); 中国农业科学院科技创新工程专项(CAAS-ASTIP-2021-ZFRI); 现代农业产业技术体系建设专项(CARS-29-yc-1)

作者简介: 王绍祖, 硕士研究生, 研究方向为葡萄种质资源, 电子信箱: 1063050172@qq.com; 刘崇怀(通信作者), 研究员, 研究方向为葡萄种质资源, 电子信箱: liuchonghuai@caas.cn

引用格式: 王绍祖, 张颖, 樊秀彩, 等. 葡萄叶片黄化研究进展[J]. 科技导报, 2023, 41(4): 65-72; doi: 10.3981/j.issn.1000-7857.2023.04.008

染而发生的黄化现象,也被称为“黄化病”。在田间具有传染扩散的特征,多由植原体(MLO)和病毒侵染引起。

### 1.1.1 植原体引起的黄化

植原体原名类菌原体,是一类重要的植物病原物,归属于细菌,无细胞壁,专性寄生于植物韧皮部,且不能人工培养。植原体侵入植物体内后会引发植物体内某些酶活性发生变化,引起代谢紊乱<sup>[2]</sup>。其主要依靠吸食植物韧皮部的昆虫介体和寄生植物传播,如叶蝉、菟丝子等<sup>[3-4]</sup>。由于葡萄多通过扦插和嫁接的方法进行无性繁殖,这些生产过程成为植原体重要传播途径之一。植原体引起黄化的一般症状为叶片上呈现沿叶脉扩展的渐进性黄化,严重时叶片向背面反卷,后期黄化区域逐渐演变为褐色坏死;叶片有粗硬感,染病枝条的节间缩短、不均匀,病枝条弯曲下垂,未木质化的绿色表皮上散布大量小黑点。植原体引起的葡萄叶片黄化多发生在欧洲、美洲、澳洲以及西亚地区,在中国还未见相关报道<sup>[5]</sup>。

### 1.1.2 病毒侵染引起的黄化

据国内外报道,感染葡萄的病毒多达55个种,分属7个科20个属,这其中包括一些与黄化类症状相关的病毒种类<sup>[6]</sup>,例如葡萄斑点病毒(GFKV)、沙地葡萄茎痘相关病毒(GRSPaV)、葡萄黄斑类病毒1(GYSVd1)、葡萄卷叶伴随病毒2(GLRaV-2)、葡萄黄斑类病毒2(GYSVd2)、忽布矮化类病毒(HSVd)、苜蓿花叶病毒(AMV)、葡萄扇叶病毒(GFLV)等<sup>[7-9]</sup>。病毒病引起的黄化症状一般为植株矮小,春季叶片黄化,并散生受叶脉限制的褪绿斑驳,进入盛夏,褪绿斑驳逐渐消失或不明显,叶片皱缩变形,秋季新叶又现褪绿斑驳<sup>[10]</sup>。

葡萄病毒病的病原一般通过媒介进行传播,如线虫、粉蚧、叶蝉等,但在生产中通过感染的繁殖材料传播也是最主要的途径之一。随着葡萄产区的不断扩大,葡萄扦插苗的调运来往日益频繁,使种苗携带的病毒进行普遍传播,这些种苗经过一段时间潜伏和积累就会大面积爆发。

## 1.2 生理性黄化

葡萄叶片生理性黄化指受土壤环境、大气环境

等因素的胁迫以及栽培措施不当造成植株体内矿物质元素失衡,使植株生理功能受阻,叶片出现黄化症状。目前报道大多围绕盐碱胁迫等不利土壤环境诱导的铁元素缺乏以及铁元素在植株体内转运和利用受阻等进行。

### 1.2.1 盐胁迫与叶片黄化的关系

盐胁迫对葡萄造成的伤害主要包括渗透胁迫和离子胁迫2个形式。渗透胁迫会使土壤溶液浓度增高,根系吸水困难,造成植株生理性干旱;而离子胁迫是由于土壤中某种离子过剩,形成离子不平衡的土壤溶液,对葡萄产生单盐毒害,进而使叶绿体蛋白合成受到破坏,叶绿体与蛋白质不能有效结合,叶片失绿<sup>[11]</sup>。其症状为全株失水萎蔫,进而基部叶片的叶尖、叶缘开始变黄,严重时叶片和枝条干枯,最后整株枯死<sup>[12]</sup>。

叶片黄化往往伴随叶绿素含量的降低,叶绿素是位于叶绿体上光合色素的一种。现有研究已证明叶绿体是植物对盐最为敏感的细胞器,盐胁迫会引起叶片光合色素的减少<sup>[13-15]</sup>。目前对于盐胁迫下光合色素下降的原因说法不一:一些学者认为光合色素含量下降一方面是盐胁迫使叶绿素酶(Chlase)活性增强了对叶绿素的降解,另一方面是因为盐胁迫引起叶片中5-氨基酮戊酸(5-aminolevulinic acid, ALA)合成前体谷氨酸含量下降,最终限制了以ALA为合成前体的叶绿素的合成,这种影响比叶绿素酶对叶绿素的降解更显著<sup>[6]</sup>;另一些学者认为是由于叶绿体基粒的片层结构被破坏,致使叶片中叶绿素和类胡萝卜素含量降低<sup>[17]</sup>;还有一部分学者认为叶绿素和叶绿体蛋白的结合程度取决于植物叶片细胞内离子的含量,在盐胁迫下,由于植物叶片内离子含量高,这种结合变得松弛,结果使更多叶绿素被解离出来,改变叶绿素酶活性,促使叶绿素分解,使叶片叶绿素含量下降,叶片发生黄化<sup>[18]</sup>。

### 1.2.2 碱胁迫与叶片黄化的关系

碱胁迫引起的叶片黄化通常与植物缺铁有关,因此其症状与缺铁黄化相似,黄化从幼叶开始,典型的症状是叶片叶脉间和细胞网状组织中出现失绿现象,可见叶脉绿色而脉间黄化,黄绿相间明显。

严重缺铁时,叶片上出现坏死斑点,叶片逐渐枯死。

土壤高 pH 值影响土壤有效铁含量,一般土壤 pH 值越高,氧化电位越高,土壤有效铁含量越低<sup>[19]</sup>。土壤 pH 值每增加 1 个单位,铁的可溶性将下降 1000 倍<sup>[20]</sup>,土壤中没有充足的有效铁供应容易导致叶片缺铁黄化。然而葡萄叶片黄化并非都是因为土壤绝对缺铁或相对缺铁。在中国北方频繁发生叶片黄化的葡萄产区虽然为碱性土壤,但这些地区土壤的有效铁含量都在中等或者丰富水平<sup>[21]</sup>。在国外的调查中发现即使在严重黄化的植株中也有较高含量的叶铁和根铁,叶片全铁含量和黄化程度没有相关性,甚至黄化植株叶片和根部铁元素含量高于正常植株,因此土壤中铁有效性低似乎不是铁黄化的主要原因,碱性土壤中的低铁有效性可能只具有促进作用,叶片中有效铁含量似乎更能说明植物中铁的状况<sup>[22-24]</sup>。

尽管目前国内关于缺铁黄化的原因关注更多的是土壤环境引起土壤有效铁含量降低进而导致的叶片黄化,但国外一些学者通过研究后发现并非如此,土壤铁的有效性似乎并不是葡萄发生缺铁黄化的主要原因。因为有研究发现黄化叶片全铁的含量和黄化程度相关性很低,有时黄化叶片铁含量甚至要高于正常叶片<sup>[25]</sup>;也有一部分研究表明即使在黄化植株的根系中也富含大量的铁<sup>[22]</sup>。这说明土壤铁的有效性不是导致黄化的关键,而是由于铁从根质外体向根细胞转运以及叶质外体向叶细胞运输受阻导致。这 2 个过程均涉及  $\text{Fe}^{3+}$  的还原,如图 1。由于双子叶植物吸收铁仅以  $\text{Fe}^{2+}$  的形式,因此铁的吸收起始于由根皮层中的“标准还原酶”对  $\text{Fe}^{3+}$  的还原,这种酶活性受 pH 值影响,质外体的碱化会导致铁还原受阻,从而导致根系铁不能顺利向上运输<sup>[26-27]</sup>。铁进入木质部之前会被氧化为  $\text{Fe}^{3+}$ ,并与有机酸络合成螯合物,通过木质部转移到植物上部<sup>[28]</sup>。铁的第二次还原在叶中,叶肉细胞对铁的吸收取决于质膜上的  $\text{Fe}^{3+}$ -螯合还原酶(FCR)对  $\text{Fe}^{3+}$  的还原,其活性依然受质外体 pH 值影响<sup>[29]</sup>。以上 2 个还原过程任意一个受到抑制均会引起叶片的缺铁黄化,因此缺铁黄化并不是只有土壤或植株铁元素缺乏时才会发生。

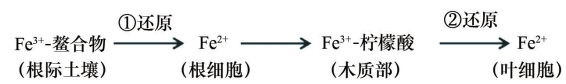


图 1 葡萄对铁元素的吸收和转运

许多学者研究发现  $\text{HCO}_3^-$  和  $\text{NO}_3^-$  均能使植物体外 pH 值上升<sup>[30-32]</sup>。在碱性土壤条件下,  $\text{NH}_4^+$  容易发生去质子反应,生成的  $\text{NH}_3$  很容易挥发,因此土壤以  $\text{NO}_3^-$  作为氮源的主要形式;根系呼吸产生的  $\text{CO}_2$  在土壤黏重或田间含水量高的情况下容易产生并积累  $\text{HCO}_3^-$ <sup>[33]</sup>。  $\text{NO}_3^-$  被植物细胞吸收后参与  $\text{H}^+$  的共转运和  $\text{OH}^-$  反转运,  $\text{HCO}_3^-$  可以中和质膜  $\text{H}^+$  泵排出的  $\text{H}^+$ , 两者均能使根质外体 pH 值增高并使铁在植株体内运输受阻,最终导致叶片黄化<sup>[34-35]</sup>。

## 2 黄化对葡萄生长产生的影响

叶片发生黄化最显著的特征是叶绿素合成受阻、光合色素减少,光合系统受到破坏,叶绿素蛋白降解加速,因此光合系统中光化学效率、光合电子传递速率和量子效率均受到抑制,相对于正常植株,黄化叶片的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率降低,而胞间  $\text{CO}_2$  浓度升高,叶片光合代谢失调<sup>[36-38]</sup>。

由于叶片和整个冠层光合效率降低,植株没有合成足够的干物质分配给其他组织,叶片、枝条及根系的生长都受到了抑制,黄化植株茎木质部厚度、髓厚度与韧皮部厚度低于正常植株,叶片变薄,栅栏组织与海绵组织比值降低,果实平均穗重、粒重以及坐果率均降低,可溶性固形物含量增高或者无明显差异,这可能是由于果粒减少营养集中的缘故<sup>[39-42]</sup>。也有研究结果发现黄化植株的果实可溶性固形物含量比正常植株低<sup>[43]</sup>。另一方面,有研究结果表明黄化植株中发现花青素和二苯乙烯含量高于正常植株,同时中度黄化的叶片更有利于果实中某些特定萜类、 $\text{C}_{13}$ -降异戊二烯类、挥发性酸和挥发性酚等芳香物质的合成<sup>[44-45]</sup>。因此葡萄叶片黄化不但抑制植株和果实的正常生长,还有利于果实芳香物质、花青素和二苯乙烯等化合物的形成。

### 3 防治技术

#### 3.1 病理性黄化防治措施

病理性黄化通常以防为主,以治为辅。随着近几年大量引进外来品种,以及国内商业化苗木转运日益频繁,病害传播扩散的风险加大,因此及时地实施严格的检疫措施,可以有效减缓病害的扩散<sup>[46]</sup>。

目前对于葡萄病毒病和植原体引起的黄化还没有能够彻底根除的药物治疗方法。有研究表明对于植原体引起的葡萄叶片黄化在韧皮部施用四环素是一种有效但不彻底的治疗手段<sup>[47]</sup>。在病害流行年份对传播介体的化学消杀也可作为一项比较有效的应急措施<sup>[48]</sup>。此外,葡萄感染病毒病后终生带毒,无药可治,因此栽培脱毒苗或建立无病毒苗圃是防治葡萄病毒病的根本措施。

#### 3.2 生理性黄化防治措施

生理性黄化的防治措施主要从控制土壤含盐量和降低土壤pH值入手。一方面,控制肥水,防止离子积累对植株产生毒害作用;另一方面,通过提高土壤有机质含量和根施酸性肥料降低pH值以及增加透气性来抑制 $\text{HCO}_3^-$ 的积累和 $\text{NH}_3$ 的挥发,也可以通过叶面施用铁化合物或酸溶液绕过土壤碳酸氢盐对铁吸收和转运的抑制作用。

##### 3.2.1 改善根区土壤环境

增施有机肥或生物菌肥,提高土壤中的有机质含量,有利于土壤微生物的生长和繁殖。土壤微生物的大量繁殖可以改善土壤理化性质,使土壤透气性增加,促进根系生长以及对矿质营养的吸收。同时土壤有机肥中还含有多种有机酸,一方面,可以降低土壤pH值,减少矿物营养在土壤中被固定;另一方面,这些有机物可以和矿物元素以络合形式存在于土壤,进一步增加矿质营养的有效性,减少叶片黄化<sup>[49]</sup>。

果园生草,草根腐烂后,可增加深层土壤有机质,上部茎叶收割粉碎后腐烂也可增加土壤有机质,土壤有机质的增加可有效改善土壤物理结构,增加土壤生物多样性,降低土壤pH值,提高土壤有效铁含量,有助于缓解黄化症状。同时园区生草能

够吸收土壤中难溶养分,使其转化为可溶性养分,供植株吸收利用<sup>[50]</sup>。

合理控制肥水,田间土壤含水量如果长时间保持较高水平会影响根系呼吸作用,抑制根系生长,在石灰性土壤中还会造成土壤 $\text{HCO}_3^-$ 的积累,容易造成叶片黄化<sup>[33]</sup>。同样施肥并不是越多越有利于葡萄生长,相反施肥过多使植株对肥料吸收过剩,多余的肥料在土壤中会产生盐害,同样会造成叶片黄化,同时也增加了生产成本。

##### 3.2.2 化学矫正

对于叶片缺铁引起的叶片黄化,采取土壤增施铁肥或者叶面喷施硫酸亚铁等含铁药剂是常规的挽救措施。但一般直接往石灰性土壤中加入 $\text{Fe}^{2+}$ 并不会产生效果,因为 $\text{Fe}^{2+}$ 马上会被氧化固定,但添加有机物可增强铁有效性,所以通常使用螯合铁来矫正黄化<sup>[51]</sup>。不同的螯合剂与铁生成的螯合物稳定性不同,效果也不同:例如乙二胺四乙酸铁( $\text{Fe-EDTA}$ )稳定性在pH值超过6时降低,而乙二胺二邻苯基乙酸铁( $\text{Fe-EDDHA}$ )即使土壤pH值高于9依然保持稳定性<sup>[52-53]</sup>。施用螯合铁这种做法成本较高,每年都要重复,因为铁会迅速固定在土壤中或从根区淋溶出来<sup>[54]</sup>。当土壤中硝化抑制剂和铵一起使用时,可以起到根际酸化的作用并抑制 $\text{NO}_3^-$ 的吸收,从而缓解 $\text{NO}_3^-$ 对质外体的碱化作用,改善植物铁营养状况<sup>[55]</sup>。

叶面喷施是相较于土壤处理更廉价、更环保的黄化矫正措施。在不同作物上试验表明,除喷施硫酸亚铁以外,叶片喷施酸性溶液可以缓解碱性营养对铁吸收和转运的抑制,也可以提高叶片中铁的有效性,从而缓解叶片黄化现象<sup>[56-57]</sup>。通过叶面喷施吲哚乙酸(IAA)以及丝孢霉素等酸性药剂可刺激质膜中质子泵,叶片黄化现象也会得到缓解<sup>[33,54]</sup>。

### 4 葡萄缺铁响应机制和抗缺铁黄化品种的筛选

迄今为止,人们已经采取各种传统方法来预防和治疗葡萄缺铁引起的黄化,这些方法除效率不高、对其他营养元素的吸收可能产生负面影响以

外,同时也增加了生产成本,还对环境可能产生一些不良影响,因此筛选和选育抗缺铁黄化的栽培品种和砧木仍然是最安全、最根本的方法。

葡萄对铁の利用适应机制属于机制I,即主要依靠 $\text{Fe}^{3+}$ 还原酶的还原作用为植物提供可被吸收利用的 $\text{Fe}^{2+}$ 。在铁胁迫条件下,植株通过增加根系 $\text{Fe}^{3+}$ 还原酶活性,增加 $\text{H}^+$ 的分泌(根际的酸化),从而增强还原酶活性和溶解根际中的铁来促进铁的吸收,土壤中高浓度 $\text{HCO}_3^-$ 可抑制还原酶的活性<sup>[58]</sup>。

不同的树种抗缺铁黄化的能力不同,一般认为欧洲葡萄(*V. vinifera* L.)和冬葡萄(*V. berlandieri* Planche)抗缺铁黄化能力较强,而美洲种(*V. labrusca* L.)、河岸葡萄(*V. riparia* Michaux.)和沙地葡萄(*V. rupestris* sheele)抗缺铁黄化能力较差<sup>[11]</sup>。

不同葡萄品种抗缺铁黄化的能力也存在差异<sup>[45]</sup>,因此国内外针对葡萄抗缺铁黄化品种开展了一些筛选工作。翟衡等<sup>[59]</sup>通过铁吸收动力学试验对14个砧木品种进行筛选,最终筛选出铁高效品种3个(‘SO4’‘5BB’‘420A’),铁中等效率品种4个(‘公酿1号’‘北醇’‘美山’‘1103P’),铁低效品种7个(‘无毛河岸’‘自由’‘道格’‘贝达’‘775P’‘VR043-43’‘3309C’);Karimi等<sup>[60]</sup>以水培的试验方法基于植物化学指标对12个商品葡萄品种进行耐缺铁性筛选,最终选出耐受性高的品种5个(‘佩莱特’‘火焰无核’‘超级无核’‘Moukhtchaloni’‘chaftei’),耐受性中等品种3个(‘Fiesta’‘Druzhba’‘Lael’),敏感品种4个(‘Rishbaba’‘Bidaneh Qermez’‘Bidaneh Sefid’‘Shast Aroos’);Bavaresco等<sup>[61]</sup>以体外培养的方法对4个品种砧木进行石灰性黄化病耐受性进行比较,其中砧木‘140Ru’在胁迫条件下表现出较高的耐受性,而‘SO4’耐受性低于‘140Ru’,霞多丽的表现与‘SO4’相似;Ksouri等<sup>[62-63]</sup>在7个突尼斯本地品种,2个砧木和1个引进品种‘Cardinal(卡迪纳尔)’对碳酸氢盐引起的铁褪绿症生理反应的研究中分析得出3种耐受类型,耐病品种(‘Khamri’‘Mahdaoui’、砧木‘140Ru’),中等耐病品种(‘Saouadi’‘Arich Dresse’‘Blanc3’、砧木‘SO4’),敏感品种(‘Balta4’‘Beldi’‘Cardinal’)。

而上述试验筛选出来的抗缺铁黄化品种

‘140Ru’‘SO4’‘5BB’‘420A’亲本均来自冬葡萄,霞多丽、火焰无核和卡迪纳尔为欧洲葡萄。不抗缺铁黄化品种‘3309C’‘775P’亲本来自河岸葡萄和沙地葡萄,贝达则是美洲种和河岸葡萄的后代。因此,在选育抗缺铁黄化品种过程中亲本的选择应当把树种遗传背景也作为参考因素之一。

## 5 结论

葡萄叶片黄化是由综合诱导因素引起,导致其发生的原因多种多样,同一个果园发生的叶片黄化可能由多个因素共同诱发,目前葡萄叶片黄化已经是当前葡萄产业中迫切需要解决的问题之一。尽管现阶段对于葡萄叶片黄化的研究已经取得一定进展,但在以下4个方面还有待更进一步研究:(1)当前生产上葡萄叶片黄化现象频发,在生产上仍没有一个系统的鉴定方法和具有针对性的解决方案;(2)目前大多数研究多停留在土壤叶片矿物营养指标的对比分析和一些直观生理指标的测定,对于葡萄叶片黄化更深层次生理生化过程的研究很少或只停留在猜想阶段,对后续研究没有强有力的理论支撑;(3)关于叶片黄化对植株的影响相关研究大多只限于叶片气体交换参数、叶绿素荧光特性、枝叶生长量以及解剖结构的变化进行研究,对更深层次生理生化过程的研究很少;(4)目前关于抗缺铁黄化品种的筛选覆盖面有限,多为生产上常见几种砧木,关于筛选鲜食或酿酒品种的报道极少。

## 参考文献(References)

- [1] 杨粉莉. 葡萄黄化病的发病机理及防治方法[J]. 现代园艺, 2019(1): 159-160.
- [2] 孟秀利, 林兆威, 杨德洁, 等. 槟榔黄化病植株组织结构观察及生理指标分析[J]. 分子植物育种, 2022, 20(18): 1-16.
- [3] 牟海青, 朱水芳, 徐霞, 等. 植原体病害研究概况[J]. 植物保护, 2011, 37(3): 17-22.
- [4] Marzachi C, Veratti F, Bosco D. Direct PCR detection of phytoplasmas in experimentally infected insects[J]. Annals of Applied Biology, 1998, 133(1): 45-54.

- [5] 葛泉卿. 葡萄植原体黄化病及其检疫技术[D]. 泰安: 山东农业大学, 2006.
- [6] 王引权, 古勤生, 陈建军, 等. 葡萄病毒病研究进展[J]. 果树学报, 2004, 21(3): 258-263.
- [7] 赵静静, 乾义柯, 颀超, 等. 引起葡萄黄化类症状的病毒和类病毒 RT-PCR 检测[J]. 新疆农业科学, 2015, 52(6): 1099-1104.
- [8] 李知行. 葡萄病毒病与类似病毒病[J]. 北方园艺, 1991(8): 6-8.
- [9] 薛敦孟, 柯冲, 郑铭西. 葡萄主要病毒及其病原病毒(续)[J]. 福建果树, 1990(2): 57-60, 17.
- [10] 王记侠, 张新杰, 何维华, 等. 我国葡萄病毒病及其防治[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2007(4): 38-41.
- [11] 贺普超. 葡萄学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999: 1-2.
- [12] 王勇, 李玉玲, 郭平峰, 等. NaCl 盐胁迫对无核白葡萄生长的影响[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2014(1): 36-40.
- [13] Parida A K, Das A B. Salt tolerance and salinity effects on plants: A review[J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2005, 60(3): 324-349.
- [14] Poljakoff-Mayber A. Morphological and anatomical changes in plants as a response to salinity stress[M]// Plants in Saline Environments. Berlin, Heidelberg: Springer, 1975: 97-117.
- [15] 廖祥儒, 贺普超, 朱新产. 盐渍对葡萄光合色素含量的影响[J]. 园艺学报, 1996, 23(3): 300-302.
- [16] 许祥明, 叶和春, 李国凤. 植物抗盐机理的研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2000, 6(4): 379-387.
- [17] 李超. 盐胁迫下不同抗盐苹果砧木响应的生理差异及褪黑素的缓解效应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2012.
- [18] 秦玲, 齐艳玲, 秦子禹, 等. 葡萄耐盐生理生化特性研究进展[J]. 河北科技师范学院学报, 2011, 25(3): 75-80.
- [19] 何天明, 刘泽军, 覃伟铭, 等. 土壤因子对库尔勒香梨缺铁失绿症发生的影响[J]. 西北农业学报, 2013, 22(1): 97-103.
- [20] Lindsay W L, Schwab A P. The chemistry of iron in soils and its availability to plants[J]. Journal of Plant Nutrition, 1982, 5(4-7): 821-840.
- [21] 李宝鑫, 杨俐苹, 卢艳丽, 等. 我国葡萄主产区的土壤养分丰缺状况[J]. 中国农业科学, 2020, 53(17): 3553-3566.
- [22] Mengel K. Iron availability in plant tissues—iron chlorosis on calcareous soils[J]. Plant and Soil, 1994, 165(2): 275-283.
- [23] Jacobson L. Iron in the leaves and chloroplasts of some plants in relation to their chlorophyll content[J]. Plant Physiology, 1945, 20(2): 233-245.
- [24] Mengel K, Scherer H W, Malissiovas N. Chlorosis with respect to soil chemistry and the nutrition of vines [grapes][J]. Mitteilungen Rebe und Wein, Obstbau und Fruechtenverwertung (Austria), 1979, 29(4): 151-156.
- [25] Mengel K. Bicarbonat als auslösender Faktor der Eisenchlorose bei der Weinrebe (*Vitis vinifera*)[J]. Vitis 1981, 20(3): 235-343.
- [26] Wang T G, Pevery J H. Investigation of ferric iron reduction on the root surfaces of common reeds using an EDTA-BPDS method[J]. Journal of Plant Nutrition, 1999, 22(6): 1021-1032.
- [27] Susin S, Abadia A, González-Reyes J A, et al. The pH requirement for in vivo activity of the iron-deficiency-induced turbo ferric chelate reductase (a comparison of the iron-deficiency-induced iron reductase activities of intact plants and isolated plasma membrane fractions in sugar beet)[J]. Plant Physiology, 1996, 110(1): 111-123.
- [28] Brown J C, Jolley V D. Plant metabolic responses to iron-deficiency stress[J]. BioScience, 1989, 39(8): 546-551.
- [29] Kosegarten H U, Hoffmann B, Mengel K. Apoplastic pH and Fe<sup>3+</sup> reduction in intact sunflower leaves[J]. Plant Physiology, 1999, 121(4): 1069-1079.
- [30] Mengel K, Planker R, Hoffmann B. Relationship between leaf apoplast pH and iron chlorosis of sunflower (*Helianthus annuus* L.)[J]. Journal of Plant Nutrition, 1994, 17(6): 1053-1065.
- [31] Mengel K, Geurtzen G. Iron chlorosis on calcareous soils. Alkaline nutritional condition as the cause for the chlorosis[J]. Journal of Plant Nutrition, 1986, 9(3-7): 161-173.
- [32] 邹春琴, 张福锁. 叶片质外体 pH 降低是铵态氮改善植物铁营养的重要机制[J]. 科学通报, 2003, 48(16): 1791-1795.
- [33] Mengel K, Breining M T, Bübl W. Bicarbonate, the most important factor inducing iron chlorosis in vine grapes on calcareous soil[J]. Plant and Soil, 1984, 81(3): 333-344.
- [34] Toulon V, Sentenac H, Thibaud J B, et al. Role of apoplast acidification by the H<sup>+</sup> pump[J]. Planta, 1992, 186(2): 212-218.
- [35] Miller G W. Carbon dioxide-bicarbonate absorption, accumulation, effects on various plant metabolic reactions, and possible relations to lime-induced chlorosis[J]. Soil

- Science, 1960, 89(5): 241–245.
- [36] 刘春燕, 周龙, 贾舟楫, 等. 黄化对吐鲁番葡萄叶片光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 经济林研究, 2018, 36(2): 115–120.
- [37] 黄小晶, 许泽华, 牛锐敏, 等. 叶片黄化对‘赤霞珠’葡萄光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 经济林研究, 2020, 38(3): 190–199.
- [38] Shahsavandi F, Eshghi S, Gharaghani A, et al. Effects of bicarbonate induced iron chlorosis on photosynthesis apparatus in grapevine[J]. Scientia Horticulturae, 2020, 270: 109427.
- [39] 王翠玲, 杨晓明, 曹孜义. 缺铁黄化对葡萄生长及果实品质的影响[J]. 果树学报, 2007, 24(1): 26–29, 127.
- [40] 周龙, 刘春燕, 董凯向, 等. 生理性黄化对吐鲁番地区葡萄枝、叶形态学变化的影响[J]. 新疆农业科学, 2018, 55(8): 1473–1482.
- [41] Bavaresco L, Fregoni H, Frascini P. Investigations on some physiological parameters involved in chlorosis occurrence in grafted grapevine[J]. Journal of Plant Nutrition, 1992, 15(10): 1791–1807.
- [42] Bavaresco L, Poni S. Effect of calcareous soil on photosynthesis rate, mineral nutrition, and source-sink ratio of table grape[J]. Journal of Plant Nutrition, 2003, 26(10–11): 2123–2135.
- [43] 刘春燕, 罗洁, 周龙, 等. 黄化病对葡萄生长发育的影响[J]. 中国农学通报, 2018, 34(11): 103–107.
- [44] Bavaresco L, Civardi S, Pezzutto S, et al. Grape production, technological parameters, and stilbenic compounds as affected by lime-induced chlorosis[J]. Vitis, 2005, 44(2): 63–65.
- [45] Sánchez R, García M R G, Vilanova M, et al. Aroma composition of Tempranillo grapes as affected by iron deficiency chlorosis and vine water status[J]. Scientia Agricola, 2021, doi:10.1590/1678-992X-2019-0112.
- [46] 任芳, 董雅凤, 张尊平, 等. 葡萄病毒研究最新进展[J]. 园艺学报, 2014, 41(9): 1777–1792.
- [47] 曹晓艳, 谭博, 苏玉芳, 等. 果树黄化病研究进展[J]. 北方果树, 2014(2): 1–3.
- [48] 刘宝生, 王勇, 刘春艳, 等. 果林树木黄化病的研究进展[J]. 天津农业科学, 2008, 14(6): 61–65.
- [49] Huang S, Rui W Y, Peng X X, et al. Organic carbon fractions affected by long-term fertilization in a subtropical paddy soil[J]. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2010, 86(1): 153–160.
- [50] 杨青松, 李小刚, 蔺经, 等. 生草对梨园土壤有效养分、水分、温度及果实品质、产量的影响[J]. 江苏农业科学, 2007, 35(5): 109–111.
- [51] Papastylianou I. Timing and rate of iron chelate application to correct chlorosis of peanut[J]. Journal of Plant Nutrition, 1993, 16(7): 1193–1203.
- [52] Hernandez-Apaolaza L, Gárate A, Lucena J J. Efficacy of commercial Fe(III)-EDDHA and Fe(III)-EDDHMA chelates to supply iron to sunflower and corn seedlings[J]. Journal of Plant Nutrition, 1995, 18(6): 1209–1223.
- [53] Alva A K. Solubility and iron release characteristics of iron chelates and sludge products[J]. Journal of Plant Nutrition, 1992, 15(10): 1939–1954.
- [54] Tagliavini M, Abadía J, Rombolà A D, et al. Agronomic means for the control of iron deficiency chlorosis in deciduous fruit trees[J]. Journal of Plant Nutrition, 2000, 23(11–12): 2007–2022.
- [55] 邹春琴, 张福锁. 叶片质外体pH降低是铵态氮改善植物铁营养的重要机制[J]. 科学通报, 2003, 48(16): 1791–1795.
- [56] Wallace A. Agronomic and horticultural aspects of iron and the law of the maximum[M]//Iron Nutrition in Soils and Plants. Dordrecht: Springer Netherlands, 1995: 207–216.
- [57] Tagliavini M, Masia A, Quartieri M. Bulk soil pH and rhizosphere pH of peach trees in calcareous and alkaline soils as affected by the form of nitrogen fertilizers[J]. Plant and Soil, 1995, 176(2): 263–271.
- [58] Marschner H, Römheld V, Kissel M. Different strategies in higher plants in mobilization and uptake of iron[J]. Journal of Plant Nutrition, 1986, 9(3–7): 695–713.
- [59] 翟衡, 李佳, 邢全华, 等. 抗缺铁葡萄砧木的鉴定及指标筛选[J]. 中国农业科学, 1999, 32(6): 34–39.
- [60] Karimi R, Salimi F. Iron-chlorosis tolerance screening of 12 commercial grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars based on phytochemical indices[J]. Scientia Horticulturae, 2021, 283: 110111.
- [61] Bavaresco L, Fregoni M, Gambi E. In vitro method to screen grapevine genotypes for tolerance to lime-induced chlorosis[J]. Vitis, 1993, 32(3): 145–148.
- [62] Ksouri R, Gharsalli M, Lachaal M. Physiological responses of Tunisian grapevine varieties to bicarbonate-induced iron deficiency[J]. Journal of Plant Physiology, 2005, 162(3): 335–341.
- [63] Pouget R. Breeding grapevine rootstocks for resistance to iron chlorosis[C]//Proceedings of the 3rd International Symposium on Grape Breeding. Davis: Dept. of Vitic. and Enology, 1980: 191–197.

## Advance in the research of grape leaf chlorosis

WANG Shaozu, ZHANG Ying, FAN Xiucui, SUN Lei, JIANG Jianfu, LIU chonghuai\*

Zhengzhou Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Zhengzhou 450009, China

**Abstract** With the continuous expansion of grape planting area, the leaf chlorosis of grape often occurs in China and other grape producing areas in the world, which seriously affects the yield and quality of grape fruits and seriously restricts the development of grape industry. The occurrence of this phenomenon is often affected by many factors. In this paper, the causes of chlorosis are mainly divided into two categories: pathological chlorosis and physiological chlorosis. The pathological chlorosis is mainly induced by phytoplasma and virus disease. The physiological chlorosis is mainly induced by salt stress and alkali stress. The chlorosis of leaves caused by salt stress was mainly due to the reduction of chlorophyll synthesis by the toxic effect of single salts, while the chlorosis caused by alkaline stress was mainly due to the blockage of iron transport in the plant caused by the accumulation of  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{HCO}_3^-$  induced by alkaline soil conditions. In addition, this paper also summarizes the influence of the grape leaf chlorosis on plants, the prevention and correction techniques, the physiological mechanism of grape resistance to iron deficiency and the screening of varieties resistant to iron deficiency, and briefly summarizes the shortcomings of the current research on the grape leaf chlorosis, in order to provide a theoretical basis for the further research on the grape leaf chlorosis and the prevention and correction of chlorosis in grape production.

**Keywords** grape; leaf chlorosis; cause of occurrence; prevention and control technology; variety screening ●



(责任编辑 刘志远)