

长期干旱环境对柑橘生长及养分吸收和 相关生理的影响*

樊卫国^{1,2} 李庆宏^{2,3} 吴素芳^{1,2}

(1. 贵州大学喀斯特山地果树资源研究所 贵阳 550025; 2. 贵州省果树工程技术研究中心 贵阳 550025;
3. 贵阳市农业科技试验中心 贵阳 550001)

摘 要 为了揭示长期干旱环境下柑橘生长及养分吸收和相关生理响应的特点,探索长期干旱对柑橘的不良影响,以红橘(*Citrus tangerina* Hort. cv. “Chuanju”)为材料,以有灌溉条件为对照,在贵州北盘江喀斯特河谷长期自然干旱环境下连续 4 年观察和取样分析测定红橘的物候期,新梢和果实生长发育状况,叶片寿命,果实及叶片 N、P、K、Ca、Mg、Fe、Cu、Zn、B 等元素的含量,分析果实生理病害与干旱及元素含量的关系;测定与抗旱相关的形态、组织解剖及生理特征,研究红橘对长期干旱的生理响应与适应长期干旱的关系。结果表明:长期干旱环境下红橘新梢生长、开花及生理落果物候期明显推迟,果实成熟期提早,叶寿命缩短;新梢短而细且数量及叶片数减少,枯死严重;叶片革质化程度加重,叶片变小变厚,新梢叶缺 N、Zn、Fe、B 等症状明显;果实的鲜重、干物质质量、水分含量、种子数、果汁含量减少,春梢叶中 N、P、K、Ca、Mg、Fe、Cu、Zn、B 及果实的 N、P、Ca、Fe、B 素的含量明显降低,果皮流胶和汁胞粒化程度加重,品质下降;叶片的栅栏组织增厚,海绵组织变薄,组织紧密度和气孔密度增大,气孔变小,组织疏松度降低;在周年中叶片的脯氨酸及可溶性糖含量增加,临界水分饱和和亏增大,失水速率及相对含水量和叶水势变小, P_n 及 T_r 明显降低,夏季的 WUE 明显提高。红橘适应长期抗旱的能力强。在长期干旱的环境中红橘的生长节律、植株及叶片形态和寿命、叶片厚度及组织结构、气孔密度与大小、叶片的临界水分饱和和、失水速率、相对含水量、叶水势及脯氨酸和可溶性糖含量、光合速率与蒸腾速率都发生了有利于抵御长期干旱的特异性变化。长期干旱是导致红橘树冠枝梢大量枯死、果实发育缓慢变小、种子败育、果皮流胶及汁胞粒化和果实及叶片中营养元素含量减少的主要原因。

关键词 长期干旱 红橘 果实发育 营养元素 形态特征 组织解剖 干旱生理

中图分类号: S666.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1671-3990(2012)11-1484-10

Effect of perennial drought environments on *Citrus tangerina* Hort. cv. “Chuanju” growth, nutrient absorption and physiology

FAN Wei-Guo^{1,2}, LI Qing-Hong^{2,3}, WU Su-Fang^{1,2}

(1. Research Institute of Karst Mountain Region Fruit Resources, Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2. Guizhou Fruits Engineering Technology Research Centre, Guiyang 550025, China; 3. Guiyang Agricultural Science and Technology Experiment Center, Guiyang 550001, China)

Abstract The objective of this paper was to study the specifics of *Citrus tangerina* Hort. cv. “Chuanju” in terms of growth, nutrient absorption and related physiological responses to perennial drought environments using annual irrigations as the control. The main aim of the study was to reveal any adverse impacts of perennial drought on citrus. The phenological phases, new shoot/fruit growth conditions, leaf life spans, and N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn and B contents of spring-shoot leaves/fruits were measured in four successive years. The relationships among physiological diseases, droughts and nutrient uptakes were researched into along with morphological characteristics, organizational structures and drought-resistance physiology. Also the relationships between

* 国家科技支撑计划项目(2005BA901A04)、贵州省科技攻关计划项目(GZ2007-3001)、贵州省农业工程技术研究中心资助计划(黔科合农 G 字[2009]4003)和贵州省重大科技专项(黔科合字 2011-6020)资助

樊卫国(1958—), 教授, 研究方向为果树生理生态。E-mail: wgfan@gzu.edu.cn

收稿日期: 2012-06-17 接受日期: 2012-08-10

physiological response and the adaptability to perennial drought were discussed. The results showed that under perennial drought environments, growth, flowering and fruit-dropping periods clearly delayed while fruit maturity period advanced. Leaf life span shortened; shoots became shorter, thinner and the amounts of shoots and leaves dropped while leaf withering worsened. The degree of leaf leathery increased and so leaves became smaller and thicker. Deficiency symptoms caused by elements such as N, Zn, Fe, B, etc became very distinct. Fresh weight, dry-matter weight, water content, seed amount, juice content and N, P, K, Ca, Mg, Fe, Cu, Zn and B contents in spring shoot leaves obviously dropped along with those of N, P, Ca, Fe and B in fruits. The degrees of fruit gummosis and juice sac granulation worsened such that fruit quality fell drastically. Leaf palisade tissues thickened while spongy tissues thinned out. *CTR* (tissue tense ration) and stomata density increased as stomata and *SR* (tissue soothing ratio) got smaller. The contents of proline, soluble sugar and water saturation deficiency in leaves increased. Dehydration rate, relative water content and leaf water potential dwindled. Then while *Pn* and *Tr* clearly dropped, *WUE* drastically improved in summer. The study showed that *C. tangerina* Hort. cv. “Chuanju” had strong ability to adapt to perennial droughts. Under perennial drought environments, *C. tangerina* Hort. cv. “Chuanju” adopted specific adjustments to resist adverse environments. Such adjustments involved in growth regularities, plant/leaf shapes and life spans, leaf thicknesses and structures, stomata densities and sizes, leaf water saturation deficiencies, dehydration rates and relative water contents, leaf water potentials, proline/soluble sugar contents, *Pn/Tr*. Perennial droughts were the main causes of canopy shoot deaths, slow fruit developments, seed abortions, seedcase gummoses, juice sac granulations and decreased element contents of fruits/spring shoot leaves.

Key words Perennial drought, *Citrus tangerina* Hort. cv. “Chuanju”, Fruit development, Nutrient element, Morphological characteristics, Tissue dissection, Drought physiology

(Received Jun. 17, 2012; accepted Aug. 10, 2012)

柑橘属于典型的亚热带树种, 喜温暖、湿润的生态环境, 对水分有较高的需求, 其良好的生长要求1 000~2 000 mm的年降水量和75%~82%的空气相对湿度^[1], 因此干旱对其生长发育具有严重的不良影响。随着全球气候变化和干旱日益频繁, 有关柑橘对干旱环境的适应性及其机理、抗旱种质的发掘与利用等方面的研究日益受到人们关注。深入开展长期自然干旱环境下柑橘的生长发育、养分吸收和抗旱生理响应的研究, 对揭示柑橘在长期自然干旱胁迫环境中的生物学及生态学特性, 了解柑橘对长期自然干旱环境的适应性, 解释干旱胁迫对其生长发育、养分吸收、品质形成、生理等的影响和开发柑橘抗旱栽培技术都具有十分重要的意义。在以往的相关研究中, 更多是集中在人为控制的短期干旱条件下对柑橘的各种生理影响及柑橘种质的抗旱性鉴定上^[1-5]。采用短期干旱胁迫的方法难以揭示干旱胁迫对柑橘器官生长发育的影响。然而有关长期自然干旱条件下柑橘的生长发育状况及生理特性与生态适应性等方面的深入系统研究在国内外鲜见报道。马文涛等^[3,6]曾研究报道了模拟干旱或半干旱地区降雨条件下长达2年的连续干旱胁迫对红橘、甜橙和柚叶片营养元素含量及光合作用的影响, 认为在年降雨量800 mm的长期干旱胁迫环境下红橘叶片中N、P、K、Ca、Mg、Fe、Cu、B元素的含量都比1 200 mm降雨量的对照有明显下降; 在年降雨量400 mm的长期严重干旱胁迫环境下, 上述营养元素在叶片中的含量更低, 但叶中的Mn元素含量却极显著增加; 在模拟半干旱地区600 mm降雨量条件下柚

的光合速率比模拟湿润地区1 200 mm降雨量条件下的降低80%以上, 这些研究结果更加客观地反映了柑橘遭受较长时期干旱胁迫后的养分吸收特点及光合特性。贵州北盘江喀斯特(karst)河谷, 高温少雨, 干旱严重, 全年连续3个月降雨量不足50 mm的旱害发生频率高达90%, 几乎年年发生重旱^[7-8], 但仍有大量红橘(*Citrus tangerina* Hort. cv. “Chuanju”)、普通甜橙(*Citrus sinensis* Osbeck)和野生柑橘种质分布。长期干旱的自然生态环境为研究柑橘抗旱性及生态适应性提供了难得的条件。为了揭示长期干旱的自然生态环境下柑橘的生长发育及生理特性和生态适应性, 本试验于2006—2009年, 在贵州北盘江喀斯特河谷以长期干旱环境下的红橘为研究对象, 采用长期定点定时观察及取样测定的方法, 对长期自然干旱环境下的红橘树体生长特性、果实发育、养分吸收、叶片组织与形态学特征、抗旱生理响应等进行了系统研究, 旨在深入揭示红橘在长期干旱环境下生长发育、养分吸收及生理响应的特异性和适应性, 为丰富柑橘的生理生态学理论和抗旱栽培技术开发提供科学理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点及概况

试验地点设在重度石漠化的贵州北盘江大峡谷, 海拔600 m, 年平均气温19.5℃, 1月平均气温11.3℃, 极端最高气温45.2℃, 极端最低气温1.2℃, 全年无霜, 年降雨量620 mm, 年日照时数1 850 h, 年蒸发量1 950 mm, 干燥度3.15, 冬春干旱和伏旱

极其严重, 10 月至次年 4 月的降雨量不足 50 mm, 85% 的雨量集中在 6—8 月。由于属喀斯特岩溶地区, 降雨后地表水迅速从岩溶缝隙渗漏流失, 即便在雨季一周无雨必旱。试验地全年的耕作层土壤相对含水量 $\geq 65\%$ 的总日数平均为 67.5 d。

1.2 试验材料

试验材料为 20 年生共砧红橘。橘园土壤为黑色石灰土, pH 8.3, 有机质含量 $45.03 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 速效氮 $126.42 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 速效磷 $38.56 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 速效钾 $145.79 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 交换性镁 $359 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 交换性钙 $5056 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效铜 $2.76 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效铁 $27.45 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效锌 $1.98 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效锰 $16.74 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 有效硼 $0.24 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

1.3 试验设计与方法

1.3.1 试验处理

选定长势一致的 20 年生红橘果园, 设干旱处理小区和对照小区。每个小区的试验树各 10 株, 3 个重复, 随机排列, 各小区间设保护行。干旱处理小区进行长期自然干旱, 对照小区用 Spectrum TDR 300 型土壤水分测定仪监测土壤相对含水量, 当其低于 60% 时, 对树盘土壤进行滴灌, 使土壤表层至根系集中分布区以下的土壤相对含水量保持在 $70\% \pm 2\%$ 。试验期为 2006 年 1 月—2009 年 12 月。

1.3.2 观察和测定的内容

连续 4 年观察处理及对照树的物候期, 对每年的新梢叶片进行标记并观察记录其脱落时间, 计算新梢的叶片寿命; 每年测定单株的新梢数量和平均长度、粗度及叶片数, 同时在每年 8 月中旬取当年春季萌发的春梢中部叶测定单叶叶面积、叶片相对含水量、叶片临界水分饱和亏、叶片的保水速率和叶水势; 果实成熟期采果观察果皮、囊瓣、汁胞及种子的发育情况及测定种子数; 每年 5—12 月每隔 20 d 取果实测定纵横径、果实鲜重, 处理及对照每个重复小区每次取果实 30 个; 同时分别用烘干称重法测定果实干物质重后, 再粉碎后测定果实中的 N、P、K、Ca、Mg、Fe、Cu、Zn、B 元素含量; 每隔 20 d 取春梢中部叶洗净, 杀酶, 烘干, 粉碎后测定脯氨酸及可溶性糖含量; 8 月中旬取当年生春梢中部叶片洗净, 杀酶, 烘干, 粉碎后测定 N、P、K、Ca、Mg、Fe、Cu、Zn、B 元素含量; 每年每隔 2 个月选择晴天的上午 10:00 测定一次春梢中部叶的光合速率(P_n)及蒸腾速率(T_r), 同时以 P_n/T_r 计算水分利用率(WUE)。2006—2009 年对以上指标连续进行 4 年测定。

2008 年 8 月和 2009 年 8 月取处理与对照小区

树冠春梢中部叶观察气孔密度, 切片观察叶角质层、栅栏组织及海绵组织厚度, 并计算叶片组织结构紧密度($CTR\%$)和叶片组织结构疏松度($SR\%$)。

1.3.3 测定方法

处理和对照树的春梢单叶面积用 AM300 叶面积测定仪测定, 每个重复每次测定 10 片; 气孔密度参照杨传友等^[9]的方法测定, 各观察 20 片叶, 每叶随机观测 5 个视野统计气孔数, 测定其密度; 叶片相对含水量和临界水分饱和亏参照张志良^[10]的方法测定; 叶片失水速率参照莫庭辉^[11]的方法测定; 叶片水势用 Psypso 水势仪测定; 叶片及果实的 N 含量用凯氏法测定, P 用钒钼黄比色法测定, K 用火焰光度计法测定, Ca、Mg、Fe、Zn 用原子吸收分光光度计法测定, B 用姜黄素比色法测定。根据测定的果实干物质质量和营养元素含量参照樊卫国等^[12]的方法计算果实对元素的吸收量, 以 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 或 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 为单位; 叶片脯氨酸含量参照邹琦^[13]的方法测定; 叶片可溶性总糖含量用改良蒽酮法^[14]测定。叶片组织解剖结构的观察用石蜡切片法^[15]; 叶片组织结构紧密度(CTR)和组织结构疏松度(SR)参照孟庆杰等^[16]的公式计算: $CTR = \text{栅栏组织} / \text{叶片厚度} \times 100\%$; $SR = \text{海绵组织} / \text{叶片厚度} \times 100\%$ 。 P_n 及 T_r 用 Li-6400 光合测定系统测定。

1.4 数据处理

每年 5—12 月每隔 20 d 对处理及对照的每个重复小区取果实 30 个分别测定鲜物质及干物质质量和果实的水分含量及营养元素含量后, 计算其平均值; 根据果实的元素含量和单果的平均干物质质量计算果实的营养元素吸收量, 以 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 表示。除表 5 为 2008—2009 年 2 年的平均值外, 所有数据均为 2006—2009 年 4 年的平均值。处理与对照的差异显著性测定用 DPS v 7.05 分析软件进行 T 检验。用 Excel 软件对数据进行作图。

2 结果与分析

2.1 长期干旱环境下红橘树冠新生器官生长的特性

2.1.1 新生器官生长的物候期

表 1 显示, 长期干旱环境下红橘的新梢生长期、开花期和生理落果期都比灌溉条件下推迟 10 d 以上或更长的时间, 而果实着色期和成熟期提前 15 d 以上。长期干旱环境下红橘的新梢萌发不整齐, 树冠中下部枝上的芽萌发相对较早, 顶部芽萌发晚 5 d 至 10 d, 且萌芽率较低, 而灌溉条件下树冠不同部位的芽萌发基本一致; 长期干旱环境下红橘老叶叶龄

不足 18 个月, 落叶期提早到每年的秋冬季, 而灌溉条件下的红橘老叶叶龄都在 24 个月以上, 落叶期推迟到早春 2—3 月。以上结果说明: 长期干旱会明显改变柑橘器官的生长发育规律, 红橘在长期干旱环境下发生的物候期改变对适应干旱具有积极作用。

2.1.2 新梢生长的特异性

表 2 显示, 灌溉条件下红橘植株单株春梢和秋梢的平均数量分别为 1 308.11 枝和 93.58 枝, 而长期干旱环境下的分别只有 678.06 枝和 11.35 枝。长期干旱环境下树冠上春梢和秋梢的平均长度不足灌溉条件下的 1/2 和 1/3; 每个春梢和秋梢上的叶片分别只有 4.42 片和 4.80 片, 比灌溉条件下的分别少 2.75 片和 2.98 片。长期干旱环境下红橘树冠上春梢和秋梢的平均单叶面积分别只有 9.51 cm² 和 12.59 cm², 比灌溉条件下的平均单叶面积分别小 5.57 cm² 和 4.38 cm²。长期干旱环境下红橘树冠上的春梢和秋梢枯死率分别高达 63.03% 和 51.02%, 而灌溉条件下只

有 3.01% 和 2.63%。试验结果说明: 长期干旱环境使红橘的新梢生长受到明显抑制, 表现为新梢抽生数量、叶片数和单叶面积都明显减少, 新梢变短变细, 在早春早期大量的新梢枯死。在试验过程中观察到长期干旱条件下的红橘叶片革质化程度明显加重。

2.2 长期干旱环境下红橘果实发育及养分吸收的特异性

2.2.1 长期干旱环境对果实种子败育及果实病变的影响

表 3 显示, 长期干旱条件下的红橘果实中种子数量及果汁含量明显减少, 流胶病变和汁胞粒化的果实百分率明显增大, 各年份结果与灌溉条件下的比较均达到极显著差异水平。试验观察到长期干旱条件下的红橘果实种子败育开始出现的时间在 6 月下旬, 8 月中旬果实出现流胶, 流胶处果实海绵层变硬, 不易剥离, 10 月初汁胞开始明显粒化, 品质严重下降。

表 1 长期干旱环境对红橘物候期的影响

Table 1 Effect of perennial drought environment on phenological phase of *C. tangerina* Hort. cv. "Chuanju" (2006—2009)

器官 Organ	物候期 Phenological phase	起止时间(月-日) Beginning and ending date (month-day)	
		长期干旱 Perennial drought	灌溉 Irrigation
春梢 Spring shoot	萌芽期 Sprout period	02-22—02-27	02-03—02-10
	抽生期 Growing period	03-03—03-16	02-21—03-05
	自剪期 Self-pruning period	04-01—04-07	03-09—03-16
花 Flower	现蕾期 Alabastrum period	03-24—04-02	03-03—03-10
	开花期 Flowering period	03-25—04-05	03-11—03-22
	谢花期 Falling period	04-06—04-10	03-23—03-29
秋梢 Autumn shoot	萌芽期 Sprout period	09-01—09-08	08-16—08-20
	抽生期 Growing period	09-10—09-27	08-22—09-19
	自剪期 Self-pruning period	09-28—10-03	09-20—09-24
果实 Fruits	第 1 次生理落果期 First fruit dropping period	04-25—05-10	04-01—04-08
	第 2 次生理落果期 Second fruit dropping period	06-06—06-13	05-07—05-13
	果实着色期 Fruit colouring period	10-06—10-14	10-21—10-26
	果实成熟期 Fruit maturity period	11-26—12-05	12-16—12-21
叶片 Leaf	落叶始期 Fallen leaves beginning period	10-11—10-15	02-01—02-05
	落叶终期 Fallen leaves stopping period	12-27—01-05	03-09—03-15

表 2 长期干旱环境对红橘新梢生长的影响

Table 2 Effect of perennial drought environment on shoots growth of *C. tangerina* Hort. cv. "Chuanju" (2006—2009)

新梢 Shoot	生长指标 Growth index	长期干旱 Perennial drought	灌溉 Irrigation
春梢 Spring shoot	数量 Amount (twig·plant ⁻¹)	678.06±53.84	1 308.11±85.96**
	平均长度 Average length (cm)	3.03±0.02	7.19±0.24**
	平均粗度 Average thickness (cm)	0.18±0.01	0.29±0.01**
	平均叶片数 Average amount of leaves	4.42±0.32	7.17±0.43**
	平均单叶面积 Average area of leaf (cm ²)	9.51±0.42	15.08±1.05**
	枯死率 Died rate (%)	63.03±6.85**	3.01±0.12
秋梢 Autumn shoot	数量 Amount (twig·plant ⁻¹)	11.35±0.63	93.58±4.73**
	平均长度 Average length (cm)	3.11±0.03	9.56±0.12**
	平均粗度 Average thickness (cm)	0.21±0.01	0.30±0.01**
	平均叶片数 Average amount of leaves	4.80±0.03	7.78±0.02**
	平均单叶面积 Average area of leaf (cm ²)	12.59±0.21	16.97±0.35**
	枯死率 Died rate (%)	51.02±0.61**	2.63±0.01

差异显著性采用 T 检验, **和*分别表示差异达到极显著($P<0.01$)和显著($P<0.05$)水平。Difference significance is analyzed by T-test, ** and * indicate respectively significant difference at 0.01 and 0.05 levels.

表 3 长期干旱环境对红橘果实种子败育及果实病变的影响

Table 3 Effect of perennial drought environment on seeds abortion and fruits lesion of *C. tangerina* Hort. cv. “Chuanju”

年份 Year	环境条件 Environment condition	果实中种子数 Amount of seeds in fruit	流胶果实百分率 Percentage of gummosis fruit (%)	汁胞粒化果实百分率 Percentage of juice sac granulation fruit (%)	果汁含量 Juice content (%)
2006	长期干旱 Perennial drought	2.12±0.18	38.07±2.43**	11.34±0.21**	30.16±1.87
	灌溉 Irrigation	9.50±0.15**	3.58±0.21	1.67±0.05	55.41±2.51**
2007	长期干旱 Perennial drought	3.68±0.11	44.31±1.24**	11.58±0.15**	28.65±2.85
	灌溉 Irrigation	10.21±0.14**	6.12±0.10	1.72±0.05	58.44±2.95**
2008	长期干旱 Perennial drought	4.09±0.13	39.87±1.63**	9.38±0.18**	31.55±2.10
	灌溉 Irrigation	11.15±0.20**	5.07±0.30	1.95±0.08	59.88±3.30**
2009	长期干旱 Perennial drought	3.14±0.13	41.35±3.79**	10.23±0.34**	32.32±2.37
	灌溉 Irrigation	11.03±0.35**	5.21±0.40	1.89±0.22	57.08±3.71**

2.2.2 果实生育期鲜重、干物质和水分含量的增长变化

图1显示, 长期干旱环境下红橘果实在发育过程中鲜重增长缓慢, 甚至在7月下旬果实鲜重还出现负增长。成熟时果实鲜重变小, 平均单果重仅 54.61 g。灌溉条件下的果实发育快, 鲜重明显增大, 全年果实鲜重均未出现负增长, 果实成熟时单果鲜

重达到 132.05 g, 比长期干旱环境下的增加1倍以上。说明长期干旱胁迫是导致喀斯特干热河谷柑橘果实发育严重受阻的重要因素。

长期干旱环境中红橘果实的干物质积累量比灌溉条件下少, 且增长缓慢了许多, 甚至在9月下旬还出现负增长。到果实成熟期, 灌溉条件下果实的干物质积累量达到21.31 g, 而长期干旱环境中的只有 13.41 g, 减少了7.9 g(图1)。

在整个果实生育期中, 长期干旱环境下红橘果实的水分含量增加缓慢, 分别在6月上旬、7月下旬、8月下旬和11月下旬出现了4次明显下降, 这一特性与果实鲜重出现负增长基本一致。在灌溉条件下, 整个发育期果实的水分含量都是不断增加的, 而且在7月中旬—下旬、9月中旬—10月中旬果实水分含量增加迅速(图1)。

2.2.3 果实生长发育过程中各元素含量的变化

图 2 显示, 在长期干旱和灌溉的条件下, 在整个生长发育期红橘果实中 N、P、K、Ca、Cu、Fe、Zn、B 元素的含量表现出幼果期含量高、果实发育中后期含量降低的变化趋势。说明红橘在幼果期对各种营养元素的吸收强度大, 这在椪柑^[12]、梨^[17]、刺梨^[18]和猕猴桃^[19]上也有类似规律。

在灌溉条件下幼果中的 N 含量明显比长期干旱条件下高, 而在 8 月上旬—10 月中旬的果实发育中后期要比长期干旱条件的低。在果实发育后期至成熟, N 含量都在降低, 但长期干旱环境下果实的 N 含量降低较多。

长期干旱和灌溉条件下果实的 P 含量变化具有规律性, 均表现出长期干旱环境中果实 P 含量低于灌溉条件, 而且整个果实发育期内变化趋势基本一致, 这可能是红橘果实对 P 吸收规律的反映。但无论在哪一个时期灌溉条件下的果实 P 含量都高于长期干旱环境下的, 说明长期干旱的环境对果实 P 吸收有明显抑制作用。

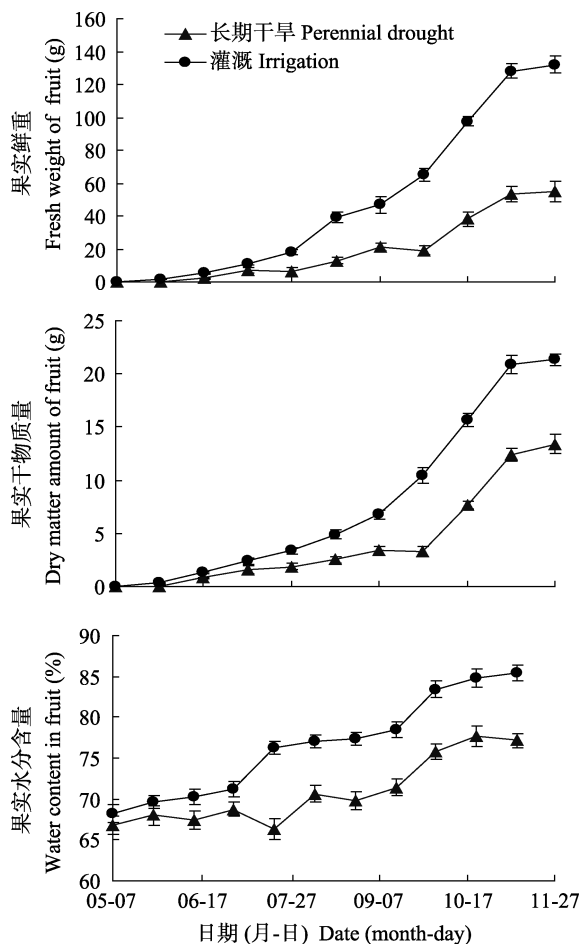


图 1 长期干旱环境和灌溉条件下红橘果实鲜重、干物质质量及水分含量的增长变化

Fig. 1 Changes on fresh weight, dry matter amount and water content in fruit of *C. tangerina* Hort. cv. “Chuanju” under perennial drought and irrigation conditions

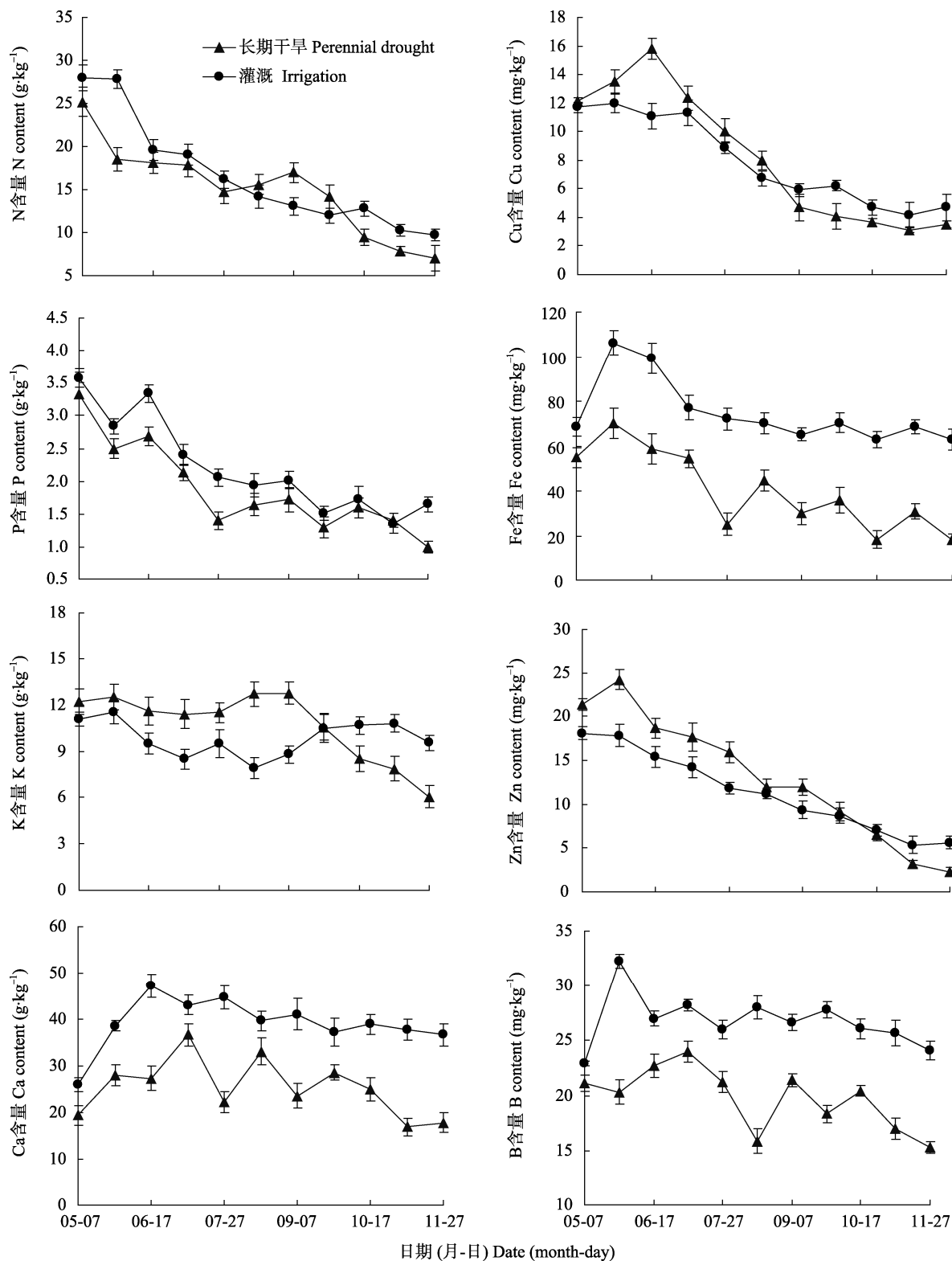


图 2 长期干旱环境和灌溉条件下红橘果实发育过程中 N、P、K、Ca、Cu、Fe、Zn 和 B 元素的含量变化
Fig. 2 Changes on contents of N, P, K, Ca, Cu, Fe, Zn and B in development process of *C. tangerina* Hort. cv. "Chuanju" fruits under perennial drought and irrigation conditions

从图 2 可以看出, 在幼果期—果实发育中期, 长期干旱环境下的果实 K 含量高于灌溉条件下的, 而果实发育后期灌溉条件下的果实 K 元素含量却明显高于长期干旱环境下的。从图 2 还可以看出, Cu 和 Zn 也有类似的变化趋势。在长期干旱的环境下,

红橘幼果期—果实发育中期果实的 K、Cu 和 Zn 含量高于灌溉条件下的原因有待进一步深入研究。

图 2 还显示, 红橘果实的 Ca、Fe、B 元素含量的变化趋势及规律基本一致。在整个果实发育过程中, 灌溉条件下果实的 Ca、Fe、B 元素含量都明显

比长期干旱环境中的高,在幼果期的含量迅速增加,在果实发育中期和后期降低幅度较低,含量变化并不很大;而在长期干旱环境中,红橘果实在幼果期 Ca、Fe、B 含量增长比灌溉条件下低得多,同时在果实发育的中期和后期这些元素的含量变化大,不稳定。以上结果说明长期干旱对红橘吸收 Ca、Fe、B 元素有明显抑制作用。

2.3 长期干旱环境下红橘春梢叶片中营养元素含量变化

表 4 显示,在长期干旱环境下,红橘春梢叶片中 N、P、K、Ca、Mg、Cu、Fe、Zn、B 等元素含量与灌溉条件下的比较均出现极显著降低,尤其是 Fe、Zn 和 B 元素分别比灌溉条件下的减少 134.25%、129.34%和 220.56%,说明长期干旱严重抑制了柑橘叶片矿质元素的吸收,这种抑制作用对微量元素来说比大量元素更加明显。

2.4 长期干旱环境下红橘叶片形态及组织结构的特异性

2.4.1 叶片外观形态的特异性

观察比较后发现,长期干旱环境下红橘的叶片外观形态和色泽都发生了明显变化,除叶片明显变小外,叶片变厚,革质化程度加重,着生角度变小,成熟叶颜色较灰暗,新梢叶黄化较为普遍,其中缺 N、缺 Zn、缺 Fe、缺 B 等症状表现较为明显。

2.4.2 叶片组织解剖结构的特异性

与灌溉条件下相比较,长期干旱环境下红橘叶片的气孔密度、气孔大小、厚度、栅栏组织和海绵组织厚度、叶片组织紧密度(CTR)和疏松度(SR)都发生了明显变化。由表 5 看出,长期干旱环境下红橘叶片的气孔密度明显增大,但气孔长轴却明显变小,两个指标的处理间差异均达到极显著水平;长期干旱环境下红橘整个叶片及栅栏组织明显增厚,海绵组织变薄,叶片组织的紧密程度增大,疏松度变小。这些特异性变化应该是长期适应干旱环境、尽量减少水分丧失所表现的结果。

2.5 长期干旱环境下红橘叶片的水分指标及渗透调节物质和光合响应

2.5.1 叶片的水分生理指标及渗透调节物质响应

从表 6 看出,与灌溉条件下比较,长期干旱环境下红橘春梢叶片的临界水分饱和亏明显变大,但失水速率、相对含水量和叶水势却明显变小,其中,失水速率减小 83.3%,叶水势降低了 1.14 MPa。上述水分生理指标变化有利于长期干旱环境下红橘树体抗脱水能力和水分吸收能力的增强。

由图 3 显示,长期干旱环境下红橘叶片的脯氨酸和可溶性糖等抗旱渗透调节物质的含量明显比灌溉条件下高,且整个叶片生长期中两者变化趋势大体一致。在 5 月初,红橘叶片中脯氨酸含量为 137.02

表 4 长期干旱环境对红橘春梢叶片中营养元素含量的影响
Table 4 Effect of perennial drought environment on element contents in spring shoot leaves of *C. tangerina* Hort. cv. "Chuanju" (2006—2009)

环境条件	N	P	K	Ca	Mg	Cu	Fe	Zn	B
Environment condition	(%)					(mg·kg ⁻¹)			
长期干旱 Perennial drought	2.05±0.02	0.15±0.01	0.43±0.01	2.96±0.03	0.27±0.01	9.82±0.03	44.67±0.42	12.03±0.33	16.63±0.10
灌溉 Irrigation	2.81±0.03**	0.23±0.01**	1.25±0.02**	3.13±0.03**	0.43±0.01**	111.10±0.03**	104.64±0.63**	27.59±0.21**	53.31±0.46**

表 5 长期干旱环境对红橘叶片气孔及解剖结构特征的影响
Table 5 Effect of perennial drought environment on characters of stomata and leaf tissue structure of *C. tangerina* Hort. cv. "Chuanju" (2008—2009)

环境状态	气孔密度	气孔长轴	叶片厚度	栅栏组织厚度	海绵组织厚度	组织紧密度	组织疏松度
Environment condition	Stomata density (Number·cm ⁻²)	Stomata major axis (μm)	Leaf thickness (μm)	Stockade tissue thickness (μm)	Sponge tissue thickness (μm)	Configuration tightness rate (%)	Sponge rate (%)
长期干旱 Perennial drought	899.13±28.45**	12.67±0.07	235.83±6.85**	79.69±0.79**	118.49±0.78	33.79±0.39**	50.24±0.27
灌溉 Irrigation	803.21±29.30	16.32±0.09**	224.72±4.32	54.63±0.55	140.28±0.93**	24.31±0.35	62.44±0.33**

表 6 长期干旱环境对红橘春梢叶片的水分生理指标影响
Table 6 Effect of perennial drought environment on characters of water physiological indexes of *C. tangerine* Hort. cv. "Chuanju" spring shoots leaves (2006—2009)

环境状态	临界水分饱和亏	失水速率	相对含水量	叶水势
Environment condition	Water saturation deficient (%)	Dehydration rate (g·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	Relative water content (%)	Leaf water potential (MPa)
长期干旱 Perennial drought	45.35±1.69**	0.01±0.003	64.14±1.36	-4.18±0.15
灌溉 Irrigation	35.86±1.32	0.06±0.005**	68.80±1.07**	-3.04±0.14**

$\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}(\text{DW})$, 为灌溉条件下的 1.39 倍; 可溶性糖含量为 16.36%, 比灌溉条件下的高 0.19 倍; 在 7 月下旬伏旱期脯氨酸含量达到 $198.65 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}(\text{DW})$, 为灌溉条件下的 1.41 倍; 可溶性糖含量为 36.24%, 比灌溉条件下的高 0.23 倍。在 7 月下旬—9 月下旬, 红橘叶片中脯氨酸和可溶性糖含量都出现下降趋势, 这可能与当地此期降雨量相对集中, 旱情有所缓解

有关。10 月中旬秋旱加重时, 长期干旱环境下红橘叶片中脯氨酸和可溶性糖含量都达到最大, 分别为 $208.09 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}(\text{DW})$ 和 37.43%, 比灌溉条件下的分别高 0.48 倍和 0.29 倍。当地进入 11 月后虽然基本无降雨, 但由于气温降低后水分蒸发量比夏秋季有所减少, 叶中脯氨酸和可溶性糖含量都降低了, 但仍然明显高于灌溉条件下的红橘。

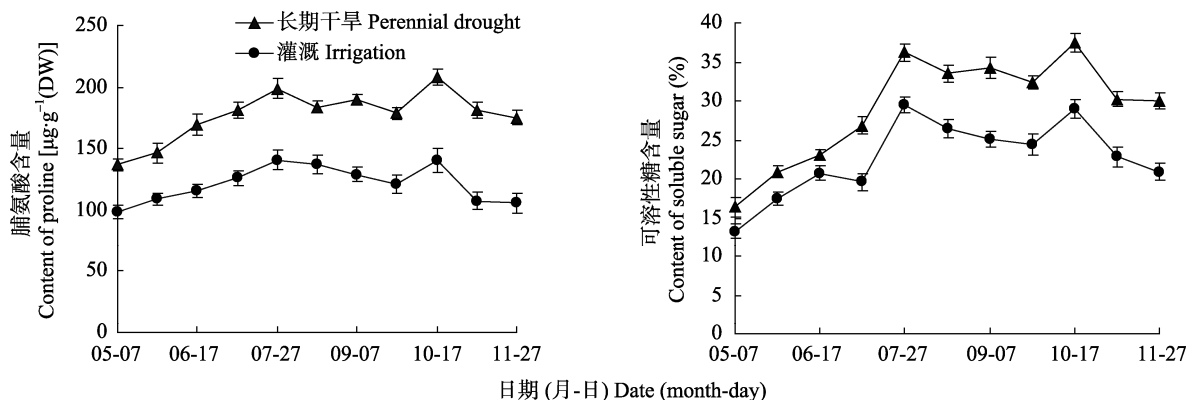


图 3 长期干旱环境和灌溉条件下红橘叶片中脯氨酸和可溶性糖含量的变化

Fig. 3 Changes of contents of proline and soluble sugar in leaves of *C. tangerina* Hort. cv. "Chuanju" under perennial drought and irrigation conditions

2.5.2 叶片 P_n 、 T_r 及 WUE 的季节性变化响应

从图 4 可看出, 在整个年周期各月份中, 长期干旱环境下红橘的 P_n 和 T_r 都比灌溉条件下低得多。1—9 月, 长期干旱环境下红橘的 P_n 和 T_r 只呈缓慢增大的变化, 9 月份以后 P_n 和 T_r 开始降低。长期干旱环境下红橘维持较低的 T_r 无疑对保持树体水分平衡和降低水分蒸发量具有积极意义; 灌溉条件下红橘的 P_n 和 T_r 在 5—9 月间增长快, 9 月 P_n 和 T_r 达到全年最大值。

从图 4 还显示, 3—5 月, 灌溉条件下红橘的 WUE 高于长期干旱环境下的。但从 5 月后, 长期干旱环境下红橘的 WUE 均高于灌溉条件下的。说明红橘通过提高 WUE 以适应生长季严重干旱的能力增强, 这也是树体水分蒸发量减少所反映的结果。

3 讨论

3.1 长期干旱与红橘新梢生长特性和枯死现象的关联

植物新生器官的生长特性与遗传特性有直接关系, 但环境也会使其发生改变。植物一旦经受长期的干旱胁迫, 轻则会改变植物生长发育的规律, 重则会影响植物的生存。在长期干旱环境中, 植物也能通过相关生长及生理的积极响应来加以应对, 直观的是以改变生长节奏、减少单位面积内的叶生物量、减少新叶产生、增加老叶脱落和减少叶片大小来适应干

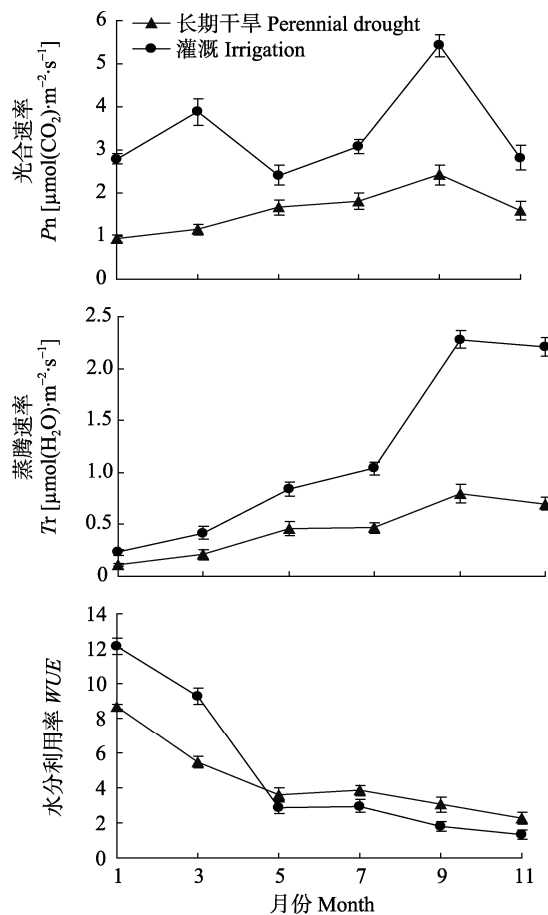


图 4 长期干旱和灌溉条件下红橘叶片 P_n 、 T_r 及 WUE 的季节性变化

Fig. 4 Seasonal variations of P_n , T_r , and WUE of *C. tangerina* Hort. "Chuanju" under perennial drought and irrigation conditions

旱环境^[20]。长期干旱环境下红橘表现出的新梢生长特异性明显是长期干旱导致的结果,也是红橘自身适应长期干旱的响应形式。这种表现无疑有助于减少水分过度蒸发和进行水分需求平衡的自我调节。春梢萌芽期推迟与长期冬春干旱导致其被迫“休眠”有关。而果实着色期和成熟期提早可能与长期干旱条件下果实生理代谢发生改变有着密切联系。

3.2 长期干旱与红橘果实生长发育的关系

长期干旱是导致红橘果实变小的直接原因。果实鲜重在生育期出现负增长与持续高温干旱导致果实水分的源库流倒置有关,这从果实生育期中水分质量出现同步负增长可以得到证实。有关果实的种子败育主要原因有雄性不育、雌性器官不孕、授粉受精不良导致胚中途败育、内源激素异常、矿质元素缺乏和环境胁迫等^[21],柑橘叶片中Ca、Fe、B元素含量降低与果实汁胞粒化有关^[22]。在本研究中,长期干旱环境下红橘果实的种子减少、流胶和汁胞粒化等生理病害与叶片及果实营养元素含量减少有密切联系。果实流胶及种子败育和汁胞粒化与B元素缺乏症状极其相似。柑橘严重缺B会导致早期落叶,枝梢干枯,果皮变厚而硬,表面粗糙呈瘤状,果皮及中心柱有褐色胶状物,果小畸形,坚硬如石,汁胞干瘪,而且在土壤含Ca量过多或施用石灰过量时更加严重^[23-24],本研究试验地点属于典型碳酸盐岩溶地质环境,土壤pH和交换性钙含量高,土壤中有效硼含量只有 $0.24\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,明显低于柑橘园土壤有效硼诊断参考指标的适量值^[24],处于缺乏范围。在长期干旱环境下,红橘果实的B含量也要比灌溉条件下少得多,从幼果发育开始至果实成熟,果实的B含量都低于灌溉条件下的,表明长期干旱严重抑制了果实对B元素的吸收。由于植物缺B会影响生殖过程和生殖器官的正常发育^[25],因此可以初步认为:在本试验条件下,过高的土壤pH和交换性钙含量及土壤中有效硼的缺乏和长期干旱对柑橘叶片和果实中Ca、Fe、B元素吸收的抑制作用,是导致红橘果实中种子败育和果实发育不正常的主要原因。在本研究中灌溉条件下的果实仍有少量表现出缺B症,说明只解除干旱胁迫而不改善土壤的有效硼供给和降低土壤pH及其交换性钙含量,还不能完全避免果实缺B症的发生。

3.3 长期干旱对红橘叶片及果实营养元素吸收的影响

长期干旱降低红橘叶片中营养元素含量的结果与马文涛等^[6]的研究结果相一致。将本研究红橘叶片的分析结果与柑橘叶片养分诊断分级标准^[24]比较,

处于长期干旱环境下的红橘,叶片中的N、K、Mg、Fe、Zn、B元素含量都处于缺乏或严重缺乏的范围,只有P、Cu元素的含量达到适宜值范围。而在灌溉条件下叶片中的N、K、Ca、Fe、Zn、B元素含量都处于适宜值范围,P、Cu元素的含量达到高量值范围。鉴于长期干旱环境下红橘的叶片生物量减少,因此叶片的N、K、Mg、Fe、Zn、B元素含量减少并不是因为植物营养学上的元素“稀释效应”所引起的,而是与长期干旱胁迫下吸收量减少有直接关联。从叶片生物量减少的情况分析,对于长期干旱条件下叶片中的P、Cu元素含量达到适宜值有可能是植物营养学上元素的“浓缩效应”所致。

在本研究中,红橘果实在发育过程中的各种营养元素含量变化与干旱和果实水分含量有密切关系。我们注意到在6月中旬、7月下旬和9月下旬,由于干旱导致红橘果实鲜重及水分含量的增长缓慢或降低,果实中N、P、Ca、Fe、B等元素的含量降低十分明显,甚至出现大大低于临近时期的负增长。最为典型的是在7月下旬和9月下旬,果实中这些元素与水分含量同步降低。由于果实中水分含量降低,果实水分的“库”“源”关系会倒置,导致营养元素跟随水分流从果实中“外流”。这种情况在梨^[17]、椪柑^[11]、刺梨^[18]、猕猴桃^[19]上也有报道。尽管Ca、Fe、B等属于不易移动的元素,但在高浓度时可以移动^[26],而干旱使红橘果实中水分和生物量的减少所生产的元素含量“浓缩效应”,正好满足这一条件。值得提到的是,在长期干旱环境下,出现幼果期至果实发育中期红橘果实的K、Cu、Zn含量比灌溉条件下高的情况,是否与果实生物量降低后导致元素含量“浓缩效应”有关,还是其他的生理原因,有待进一步研究。

在我国柑橘生产中缺素现象十分普遍,人们更多地将柑橘缺素症与施肥的合理性或土壤养分的缺乏相联系,往往忽视干旱严重阻碍营养元素吸收的作用。从本研究结果看出,长期干旱胁迫对柑橘各种养分吸收的负面影响更加严重,因此在柑橘生产中应该高度重视灌溉问题。

3.4 红橘应对长期干旱的自我调节

柑橘对短期干旱胁迫的响应首先表现在抗旱生理过程的启动和叶片萎蔫、枯死和脱落等可见症状上^[2,5]。在植株不至于死亡的情况下,长期干旱胁迫不仅对柑橘的生理过程产生复杂影响,而且其植物形态学会发生明显改变,形成特有的生态型。从形态学上看,在北盘江干旱河谷,红橘的株高一般不超过3.5 m,树冠顶部2—4年生枝会发生周期性自

然枯死, 树冠变得矮小而紧凑, 树枝坚硬, 叶片变小变厚而且直立, 革质化程度加重, 与其他非干旱区的红橘比较, 其形态特征都发生了明显改变。这种改变有利于维持树冠一定的大小, 减少树体的水分需求与蒸发, 这种形态特征改变的自我调节对抵御长期严重干旱具有重要的作用。从叶片的组织学上看, 长期干旱环境中的红橘叶片气孔密度增大, 气孔变小, 栅栏组织增厚, 海绵组织变薄, 叶片组织的紧密度增大, 这些组织学性状的改变也有利于减少水分丧失, 增强自身的抗旱性。从生理学上看, 长期干旱环境下红橘叶片的临界水分饱和亏变大, 叶片的失水速率、相对含水量和叶水势明显变小, 脯氨酸和可溶性糖等抗旱渗透调节物质的含量明显增加, 光合速率和蒸腾速率降低, 夏季以后的水分利用率明显提高, 这些生理响应对抵御长期严重干旱也产生了重要作用。红橘的抗旱能力强, 这一点与我们对柑橘主要砧木种类的抗旱性鉴定结果^[27]是一致的。

4 结论

红橘的抗旱能力强, 在长期适应干旱生态环境过程中新生器官的生长特性及物候期、植株及叶片形态特征、叶寿命、叶面积及厚度与组织结构、气孔密度与大小、叶片的临界水分饱和亏、失水速率、相对含水量、叶水势及其脯氨酸和可溶性糖含量、光合速率与蒸腾速率都发生了有利于抵御干旱的特定性变化。长期干旱导致红橘树冠顶部枝梢大量枯死, 果实发育缓慢, 果实变小, 种子败育、果皮流胶及汁胞粒化, 叶片的 N、P、K、Ca、Mg、Cu、Fe、Zn、B 和果实的 N、P、Ca、Fe、B 等元素的含量降低, 导致养分吸收量减少, 对红橘的新梢生长和果实的正常生长发育会产生严重抑制作用; 在喀斯特地质环境下, 土壤 pH 及交换性钙含量过高和营养元素有效性降低, 对红橘养分吸收的抑制作用进一步加重。通过灌溉解除喀斯特地区土壤的长期干旱, 在很大程度上可以促进红橘的正常生长发育和提高产量及质量。

参考文献

- [1] 李振轮, 谢德体. 柑橘生长与生态因子的关系研究进展[J]. 中国农学通报, 2003, 19(6): 181-184, 189
- [2] 聂华堂, 陈竹生, 计玉. 水分胁迫下柑桔的生理变化与抗旱性关系[J]. 中国农业科学, 1991, 24(4): 14-18
- [3] 马文涛, 樊卫国. 干旱胁迫对柚树光合特性的影响[J]. 耕作与栽培, 2007(4): 4-5
- [4] 马文涛. 不同柑橘实生砧木的抗旱性[D]. 贵阳: 贵州大学, 2007: 5-16
- [5] 周静, 崔健, 梁家妮. 土壤水分对柑橘叶片生长及多胺代谢的影响[J]. 土壤, 2009, 41(5): 796-800
- [6] 马文涛, 樊卫国. 干旱胁迫对实生红橘、甜橙和柚叶中营养元素含量的影响[J]. 西南农业学报, 2007, 20(4): 630-633
- [7] 梅再美, 王代懿, 熊康宁, 等. 不同强度等级石漠化土地植被恢复技术初步研究——以贵州花江试验示范区查尔岩试验小区为例[J]. 中国岩溶, 2004, 23(3): 253-258
- [8] 彭贤伟. 花江喀斯特峡谷区社区发展与生态环境治理[J]. 贵州师范大学学报: 自然科学版, 2003, 21(4): 71-76
- [9] 杨传友, 史金玉, 杜欣阁, 等. 苹果叶片气孔的研究[J]. 山东农业大学学报: 自然科学版, 1998, 29(1): 8-14
- [10] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 第 2 版. 北京: 高等教育出版社, 1994: 1-5
- [11] 莫庭辉. 幼龄油梨抗旱性初探[J]. 热带作物科技, 1998(4): 31-34
- [12] 樊卫国, 姚安学, 安华明, 等. 椪柑果实生长在发育期中的养分积累规律[J]. 种子, 2002(3): 6-10
- [13] 邹琦. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 4-99
- [14] 林炎坤. 常用的几种蒽酮比色定糖法的比较和改进[J]. 植物生理学通讯, 1989(4): 53-55
- [15] 周仪. 植物形态解剖实验(修订版)[M]. 北京: 北京师范大学出版社, 1993: 1-20
- [16] 孟庆杰, 王光全, 董绍峰, 等. 桃叶片组织解剖结构特征与其抗旱性关系的研究[J]. 干旱地区农业研究, 2004, 22(3): 123-126
- [17] 龚云池, 徐季娥, 张淑珍, 等. 鸭梨叶片和果实中钙素含量年周期变化的研究[J]. 园艺学报, 1987, 14(1): 1-6
- [18] 樊卫国, 向显衡, 罗充, 等. 生育期刺梨果实钙、镁、铁、锰、锌、铜元素的含量变化[C]//中国园艺学会首届青年学术讨论会论文集. 北京: 中国园艺学会, 1994: 435-439
- [19] 安华明, 樊卫国, 刘进平. 生育期猕猴桃果实中营养元素积累规律研究[J]. 种子, 2003, 130(4): 24-25, 28
- [20] 薛立, 曹鹤. 逆境下植物叶性状变化的研究进展[J]. 生态环境学报, 2010, 19(8): 2004-2009
- [21] 梁春莉, 刘孟军, 赵锦. 植物种子败育研究进展[J]. 分子植物育种, 2005, 3(1): 117-122
- [22] 丁健, 邓秀新. 柑橘果实粒化研究进展[J]. 湖北农业科学, 2011, 50(18): 3677-3680
- [23] 何天富. 柑橘学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999: 282-360
- [24] 庄伊美. 柑橘营养与施肥[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994: 21-71, 270-281
- [25] 廖红, 严小龙. 高级植物营养学[M]. 北京: 科学出版社, 2003: 206-215
- [26] 曾骧. 果树生理学[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1992: 274-335
- [27] 樊卫国. 贵州资源节约增效农业科技创新与实践[M]. 贵阳: 贵州大学出版社, 2009: 23-28