

## 纽荷尔脐橙果实发育期叶片不同形态硼含量与缺硼的关系

盛 鸥<sup>1</sup>, 严 翔<sup>2</sup>, 彭抒昂<sup>1\*</sup>, 邓秀新<sup>1</sup>, 方贻文<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> 华中农业大学园艺林学学院, 园艺植物生物学教育部重点实验室, 武汉 430070; <sup>2</sup> 江西省赣州市柑橘科学研究所, 江西赣州 341401)

**摘 要:** 以‘纽荷尔’脐橙为材料, 连续两年研究了缺硼和正常(对照)叶片总硼和不同形态硼含量的动态变化。结果显示: 1) 在果实膨大期(花后 120~160 d), 越冬老叶和春梢新叶的总硼含量均有一个显著下降的过程, 且大部分时间里缺硼处理的比对照硼含量低; 2) 缺硼树越冬老叶的自由态硼和半束缚态硼含量在果实膨大期很低, 对照较高; 缺硼树越冬老叶在花后 120~160 d 束缚态硼含量较低, 相对含量较高; 3) 缺硼和对照树春梢新叶的自由态硼和半束缚态硼含量比越冬老叶高, 束缚态硼含量较越冬老叶低; 缺硼树叶片的 3 种形态硼含量在花后 140~160 d 显著低于对照, 且束缚态硼相对含量较高。就‘纽荷尔’脐橙叶片不同形态硼的动态与缺硼的生理机制进行了讨论。

**关键词:** 柑橘; 硼素营养; 缺硼病; 生理机制

**中图分类号:** S 666 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2007) 05-1103-08

## Relationship Between Boron Deficiency Occurrence and Changes in Contents of Different Boron Forms in Leaves of Newhall Navel Orange During Fruit Development

SHENG Ou<sup>1</sup>, YAN Xiang<sup>2</sup>, PENG Shu-ang<sup>1\*</sup>, DENG Xiu-xin<sup>1</sup>, and FANG Yi-wen<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> College of Horticulture and Forestry Sciences, Huazhong Agricultural University, Key Laboratory of Horticultural Plant Biology, Ministry of Education, Wuhan 430070, China; <sup>2</sup> Institute of Citrus Science Research of Ganzhou City, Ganzhou, Jiangxi 341401, China)

**Abstract:** Changes in contents of boron (B) in different forms in the leaves of Newhall navel orange (*Citrus sinensis* Osbeck) were investigated during fruit development in the south part of Jiangxi Province. The Newhall orange trees were either grown in low boron soil, where conspicuous symptom of B deficiency was found in mature leaves, or grown soil with adequate boron, serving as the control. The results showed that: (I) content of total B decreased significantly either in old leaves from last season or in spring-flush leaves from current year during fruit enlargement period from 120 to 160 days after full bloom (DAFB), and the content in Newhall (B deficiency, BD) were generally lower than in the control. (II) In old leaves, content of free B and semi-bound B in BD Newhall were very low from 120 to 160 DAFB, in contrast, those in the control were quite high during this period; Compared to free B and semi-bound B, bound B content in BD Newhall were likewise lower than the control during the same period, whereas its relative contents were higher in the former; (III) In spring-flush leaves, free B and semi-bound B content were higher than in old leaves, bound B content were lower; Furthermore, compared to the control, content of three B forms in BD Newhall were significantly low from 140 to 160 DAFB. However, the relative contents of bound B were comparatively higher in Newhall (BD). The dynamics of three B forms and physiological mechanism of B deficiency occur-

收稿日期: 2007-04-27; 修回日期: 2007-08-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(30471202); 教育部优秀团队项目(IRI0458)

\* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: ganjuli\_2002@mail.hzau.edu.cn)

rence in Newhall navel orange leaves is also discussed.

**Key words:** *Citrus sinensis* Osbeck; Navel orange; Boron nutrition; Boron deficiency; Physiological mechanism

硼在植物体中具有参与细胞壁的合成, 促进碳水化合物合成和运输, 影响细胞膜的结构和功能以及相关酶活性等重要的生理作用 (Dell & Huang, 1997; 杜昌文和王运华, 1999)。缺硼会导致根系生长受抑制或停止, 叶片畸形, 顶端分生组织坏死和“花而不实”等多种生理性症状 (施益华和刘鹏, 2002)。

近年来在赣南等主产区, 脐橙主栽品种‘纽荷尔’缺硼现象极为普遍且日益严重, 由于其单性结实等原因, 其症状并不表现在花和果实等繁殖器官, 而是随着果实的膨大, 出现叶脉木栓化和黄化等典型症状, 使叶片的功能衰减进而影响到经济性状。

有关柑橘硼营养的研究, 迄今尚局限在果实营养动态 (Storey & Treeby, 2000; 肖家欣和彭抒昂, 2004) 和硼毒害 (Papadakis et al., 2004a, 2004b) 等方面, 对硼在果实发育期间的动态与缺硼关系的研究还较为缺乏。肖家欣等 (2006) 认为越冬老叶的缺硼与果实膨大中后期果实需硼量的上升有关, 虽能在一定程度上解释叶片缺硼产生的原因, 然而阐明叶片缺硼产生的机理以及硼在柑橘体内代谢的生理机制则还需要进一步研究。

Dannel 等 (1998) 和 Goldbach 等 (2000) 的研究表明, 对于植物体内硼的形态, 大致可划分为可再利用的硼和不可再利用的硼。可再利用的硼又可分为自由态硼和半束缚态硼, 自由态硼存在细胞自由空间中, 半束缚态硼存在细胞液中, 其功能似乎和单糖的运输相关 (Du et al., 2002)。不可再利用的硼 (即束缚态硼) 存在细胞壁中, 不能被再次利用 (Matoh, 1997)。这 3 种形态的硼含量之间存在一种平衡关系 (Du et al., 2002), 在缺硼的条件下, 可利用的硼库如果被耗尽, 硼在体内的平衡被打破, 植物就会表现出缺硼的症状 (Goldbach et al., 2000; Du et al., 2002)。作者以正常‘纽荷尔’脐橙为对照, 研究了其叶片硼与不同形态硼含量的动态变化, 以探讨‘纽荷尔’脐橙叶片缺硼产生的生理原因。

## 1 材料与方法

试验于 2005 ~ 2006 年在江西省赣州市柑橘科学研究所脐橙园进行。试材为历年表现缺硼症状的‘纽荷尔’脐橙 (*Citrus sinensis* Osbeck ‘Newhall’), 土壤水溶性硼含量为  $0.16 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。以同园区往年无缺硼症状且生长正常的‘纽荷尔’脐橙为对照, 其土壤水溶性硼含量为  $0.32 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。根据庄伊美 (1994) 关于柑橘园土壤有效硼的诊断标准, 前者属于缺硼土壤。试验树均为 11 年生枳砧。完全随机区组试验设计, 各取 15 株, 5 株小区, 3 次重复, 挂牌采样。园区土壤其他主要理化性状为: pH 5.64, 有机质 0.80%, 碱解氮  $69.05 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 有效磷  $28.41 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 有效钾  $121.09 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 有效钙  $1505.30 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ , 有效镁  $155.78 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

柑橘是常绿果树, 结果母枝上叶片主要分为越冬老叶和当年生春梢新叶, 其中前者在果实膨大期大量出现缺硼症状, 而后者在秋季才会少量出现。因此叶片于盛花期后 30 d 采样, 头两次相隔 30 d 采样, 第 3 次即盛花后 60 d 开始为每 20 d 采样 1 次, 至果实成熟期 (花后 200 d), 共 9 次。

取样时从每株树上采集结果母枝上果实附近的越冬老叶及当年生春梢叶各 10 片。叶片洗净后一部分迅速入液氮中冷冻, 带至实验室置于超低温冰箱中保存, 用以提取测定不同形态硼含量, 另一部分用  $105^\circ\text{C}$  烘箱杀青 20 min 后, 置于  $75^\circ\text{C}$  恒温烘箱中烘至恒重, 粉碎过筛后置于干燥器中保存, 供测定用。

干样总硼提取参考 Storey 和 Treeby (2000) 的方法, 不同形态硼的提取参照 Du 等 (2002) 的方

法。硼含量测定采用等离子体发射光谱仪 (美国 Thermo 公司 IRIS Advan 型 ICP-AES)。数据处理采用 SAS 软件中 ANOVA 过程作不同时期差异显著性测定, 并用 *LSD* 法作各时期多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 叶片总硼含量在果实膨大期间的变化

2.1.1 越冬老叶 由图 1, A 和图 2, A 可见, 2005 和 2006 两年的动态类似, 缺硼‘纽荷尔’的总硼含量大部分期间低于对照正常‘纽荷尔’, 特别是在果实开始膨大后。这种差异主要是对照正常‘纽荷尔’在果实膨大期间有两个硼含量的高峰, 2005 年出现在花后 100 d 和 180 d, 2006 年出现在 100 d 和 140 d。而缺硼‘纽荷尔’也在花后 80 d 有上升的趋势, 但高峰不明显。

2.1.2 春梢新叶 由图 1 和图 2 可见, 2005 和 2006 两年的春梢叶片硼含量, 在同一年度缺硼和对照的趋势是相似的, 而且缺硼‘纽荷尔’整体上显著低于对照。但在起伏的时期上两个年度的动态有差异。

缺硼‘纽荷尔’的硼含量, 2005 年在花后 100 d 之前上升明显, 而 2006 年上升较慢, 但均在花后 140 d 出现低谷, 之后虽有起伏, 最后都回复到最初的水平; 对照正常‘纽荷尔’两年变化虽有差异, 但在果实膨大中期之前 (花后 100 ~ 120 d) 含量较高, 从果实膨大中后期开始 (花后 120 ~ 140 d) 硼含量下降明显, 最后与缺硼‘纽荷尔’相差不大 (图 1, B 和图 2, B)。

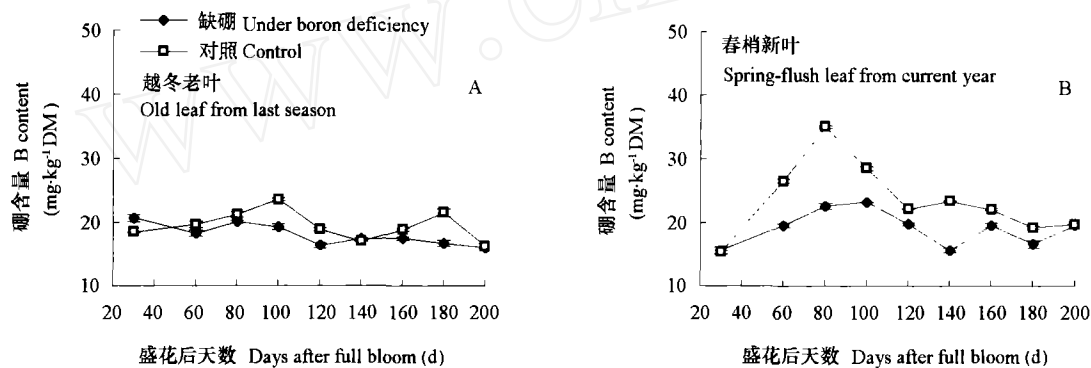


图 1 纽荷尔脐橙果实发育期叶片总硼含量的变化 (2005 年)

Fig. 1 Changes in boron content of leaves of Newhall navel orange during fruit development in 2005

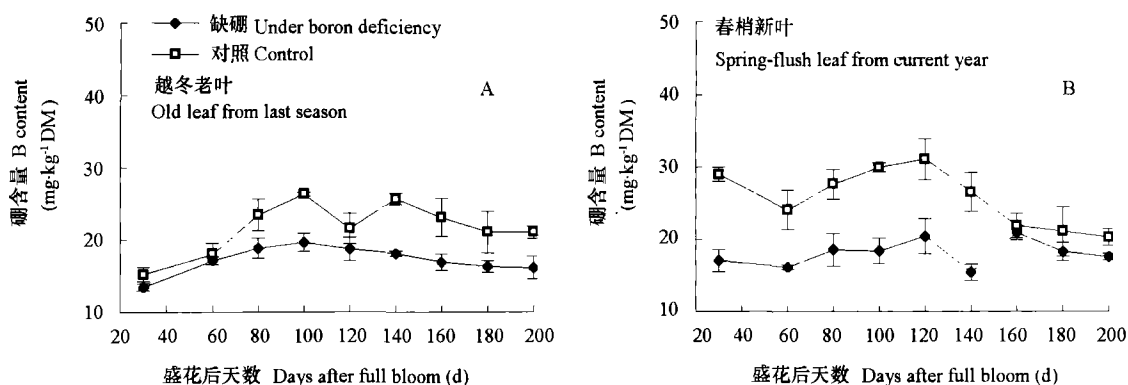


图 2 纽荷尔脐橙果实发育期叶片总硼含量的变化 (2006 年)

Fig. 2 Changes in boron content of leaves of Newhall navel orange during fruit development in 2006

从两个年度叶片的硼含量动态可以看出,春梢新叶的硼含量高于越冬老叶,尤其以对照正常‘纽荷尔’在果实膨大期更为显著。

## 2.2 叶片不同形态硼含量的变化

2.2.1 自由态硼含量变化 在2005年,缺硼‘纽荷尔’的老叶在花后80~100 d的幼果期含量较高,120 d后迅速下降,在160 d含量最低,之后虽然回升,但是仍然处于较低水平;正常‘纽荷尔’与缺硼‘纽荷尔’的差异在120~160 d的果实膨大期,此时前者一直处于较低的含量,而后者却形成一个高峰(图3, A);春梢新叶自由态硼含量动态的特点是前期高,果实膨大中后期(花后120~140 d)下降明显,并且此后维持一个较低的水平;正常‘纽荷尔’在大部分时期都高于缺硼‘纽荷尔’,尤其是在前期正常‘纽荷尔’含量较高、并在80 d达到高峰,缺硼‘纽荷尔’的含量的上升期晚于正常‘纽荷尔’,峰值也小得多,虽然缺硼‘纽荷尔’180 d时还有一个小的回升波峰,但此时与对照的并无大的差异(图3, B)。

2006年自由态硼含量变化与2005年相比,在缺硼‘纽荷尔’和对照的含量差异与动态趋势上基本类似,正常‘纽荷尔’虽然峰值和幅度不同,但出现的时期大体一致,只是缺硼‘纽荷尔’越冬老叶在整个果实发育期下降非常迅速;春梢新叶前期的动态更吻合一些,缺硼‘纽荷尔’也是两个峰(图4, A、B)。

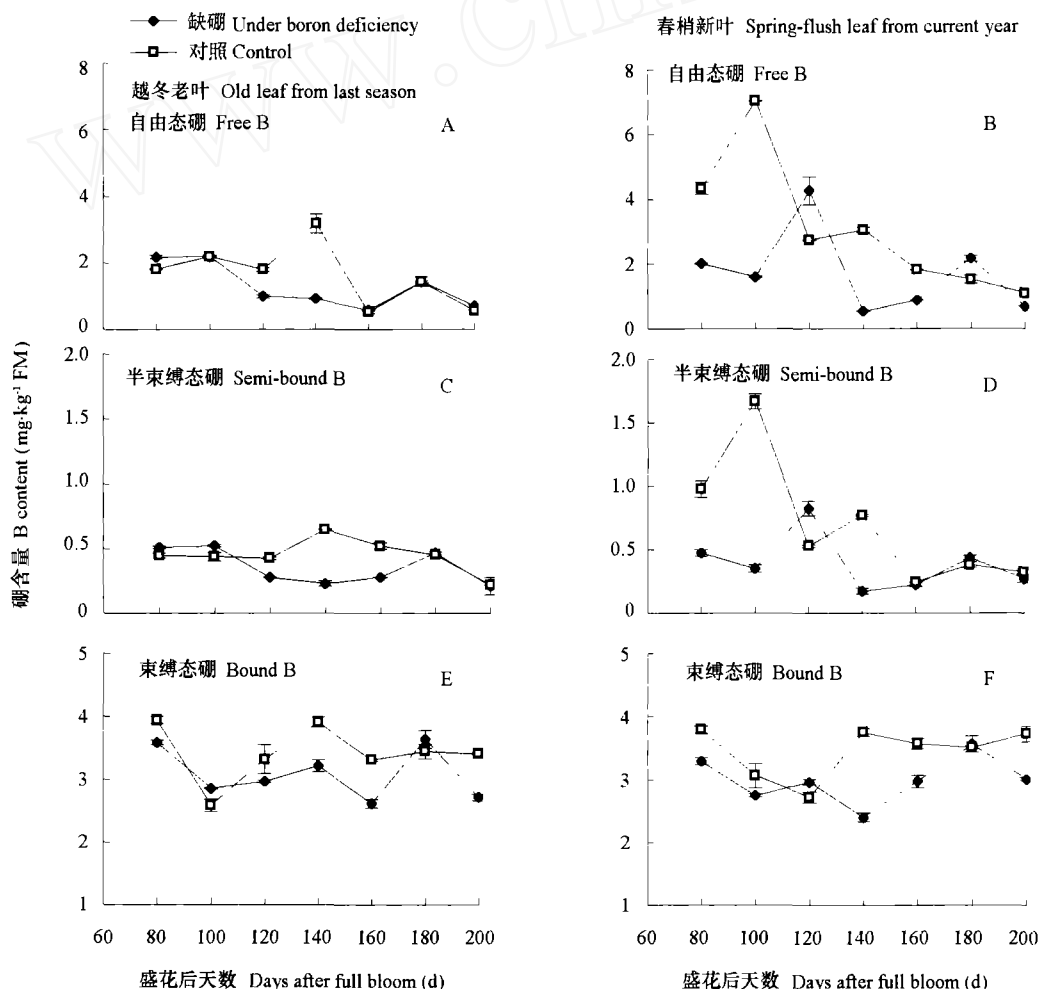


图3 纽荷尔脐橙果实发育期叶片不同形态硼含量变化(2005)

Fig. 3 Changes in different boron forms content of leaves of Newhall navel orange during fruit development in 2005

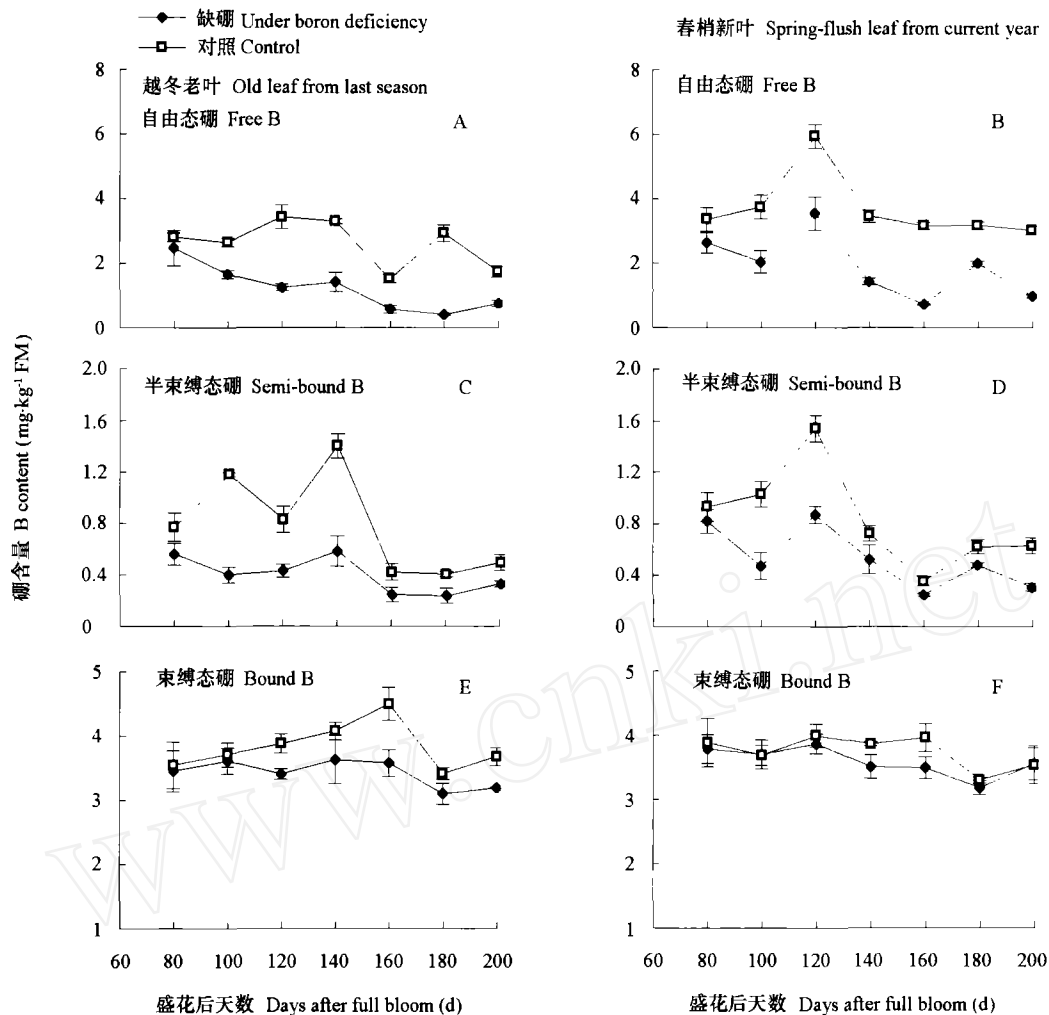


图4 纽荷尔脐橙果实发育期叶片不同形态硼含量变化 (2006)

Fig. 4 Changes in different boron forms content of leaves of Newhall navel orange during fruit development in 2006

2.2.2 半束缚态硼 半束缚态硼含量比自由态硼含量低,无论是越冬老叶还是春梢新叶,变化趋势与自由态硼的基本类似,两年的动态也基本一致,在果实迅速膨大期(花后160 d)后含量较低(图3, C、D)。

2.2.3 束缚态硼 两者越冬老叶和春梢叶片的束缚态硼变化大致相同,两年的动态也类似,在整个果实发育期起伏不大。相比半束缚态硼和自由态硼,束缚态硼变化起伏不大(变化幅度3.0%~33.8%),但是缺硼‘纽荷尔’在果实膨大中后期(花后140~160 d)其含量要明显低于对照正常‘纽荷尔’(图3和图4, E、F)。

### 2.3 叶片不同形态硼相对含量的动态变化

各形态硼含量之间存在一个平衡关系,从其相对含量的变化可以更清晰的看出其变化趋势。

2.3.1 越冬老叶 2005年和2006年的变化类似。缺硼‘纽荷尔’越冬老叶在花后80~100 d的幼果膨大期里自由态硼相对含量较高,果实膨大期开始迅速下降,而对照只是在160 d之后下降明显(图5和图6)。半束缚态硼因为含量较低,其相对含量变化不明显,但是仍然可以看出缺硼‘纽荷尔’在果实膨大期时有不同程度的下降,而对照一直处于较高水平,只是在果实成熟期的200 d下降明显(图5和图6);由此可见两者的差异主要为果实膨大中后期(花后120~180 d)。与此相反,缺硼‘纽荷尔’束缚态硼相对含量在花后120~160 d均处于较高水平(图5和图6)。

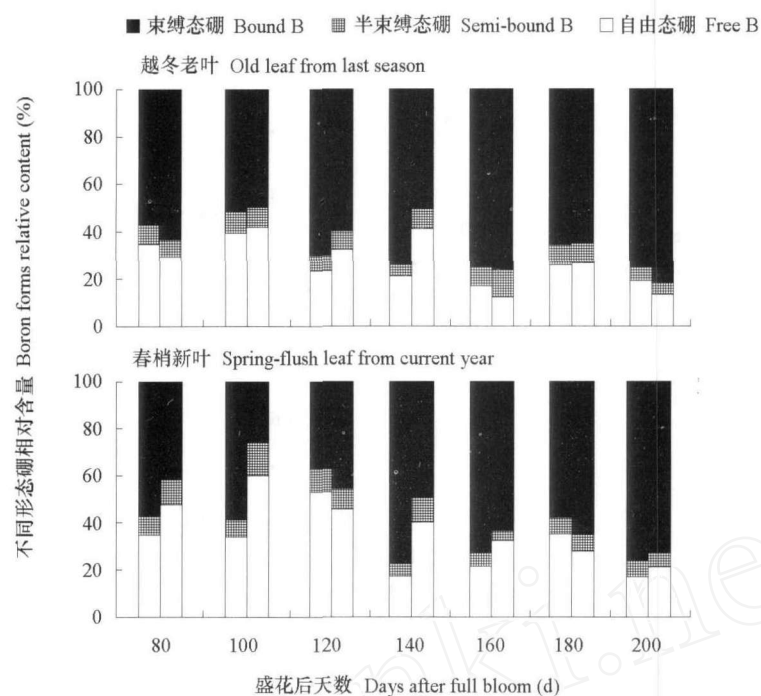


图5 纽荷尔脐橙果实发育期叶片不同形态硼相对含量变化 (2005 年)

左: 缺硼处理; 右: 对照

Fig. 5 Changes in different B forms relative content of leaves of Newhall navel orange during fruit development in 2005

Leaf: Under boron deficiency; Right: Control.

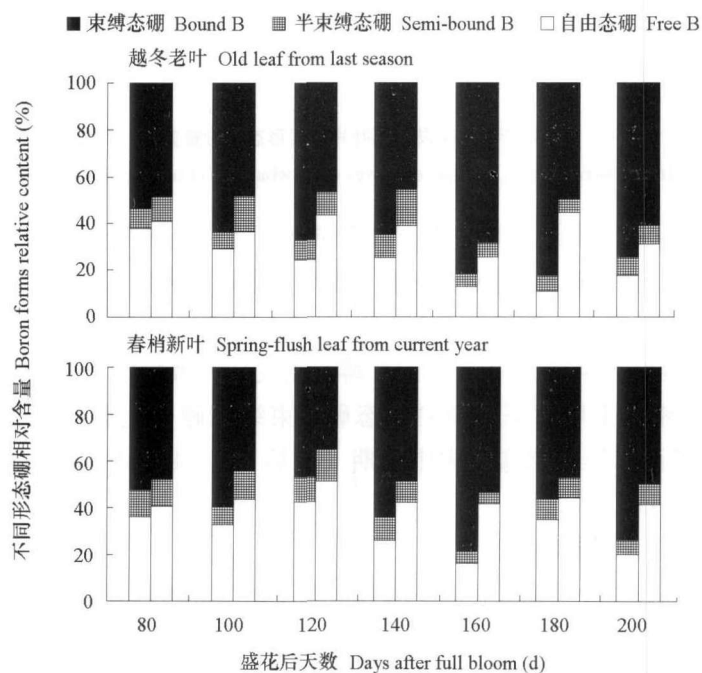


图6 纽荷尔脐橙果实发育期叶片不同形态硼相对含量变化 (2006 年)

左: 缺硼处理; 右: 对照

Fig. 6 Changes in different B forms relative content of leaves of Newhall navel orange during fruit development in 2006

Leaf: Under boron deficiency; Right: Control.

2.3.2 春梢新叶 2005 年和 2006 年两年的变化也相似, 缺硼‘纽荷尔’自由态硼和半束缚态硼相对含量在花后 80~120 d 为上升趋势, 水平较高, 在花后 140 d 急剧下降, 之后在 180 d 时虽有上升, 但是整体水平较低; 对照春梢新叶自由态硼和半束缚态硼相对含量前 100 d 含量较高, 此后则平稳下降, 且自由态硼在大部分时间里要高于缺硼‘纽荷尔’, 尤以 140~160 d 为甚 (图 5 和图 6)。

### 3 讨论

#### 3.1 ‘纽荷尔’脐橙叶片硼及不同形态硼含量的动态变化与缺硼产生原因的关系

Lehto 等 (2000) 认为, 通过硼含量周年动态的变化可以知道硼需求强度的变化。从本试验叶片总硼含量的动态来看, 春梢新叶硼含量变化较大、吸收高峰一般比越冬老叶早, 是符合脐橙生长实际的 (图 1, 图 2)。这可能是因为新叶存在一个由幼叶向成熟叶片逐渐生长的过程, 而硼优先供应幼叶等分生组织活跃的器官 (Dell & Huang, 1997)。在 2005 年的 80 d 之前硼含量迅速上升, 此后随着碳水化合物等内含物的积累, 可能存在营养稀释效应 (Jarrel & Beverly, 1981), 因此其硼含量有先升高后下降的过程 (图 1, B)。在果实膨大期的花后 80~140 d 期间, 无论是越冬老叶还是春梢新叶, 硼含量均显著下降, 可能是此时果实迅速膨大需求大量的硼而引起的, 这与肖家欣等 (2006) 的结果相一致。根据庄伊美 (1994) 叶片硼缺乏诊断标准, 此时的缺硼‘纽荷尔’在果实迅速膨大期 (花后 120 d) 之后, 均低于  $20 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$  的缺硼临界值, 而正常‘纽荷尔’在临界值之上。

缺硼条件下‘纽荷尔’越冬老叶的硼含量一直呈现较平缓下降的趋势 (图 1, A; 图 2, A), 但从不同形态硼的含量变化来看, 缺硼‘纽荷尔’越冬老叶可利用态硼 (自由态硼和半束缚态硼) 含量在果实膨大中后期 (花后 120~160 d) 很低, 而正常‘纽荷尔’要高得多, 尤其是在花后 140 d 形成高峰 (图 3, A、C; 图 4, A、C)。根据可再利用的硼库理论 (Dannel et al., 1998; Goldbach et al., 2000; Du et al., 2002), 表明正常‘纽荷尔’在此期间可再利用的硼库较高, 能维持对照的生理代谢功能。两者春梢新叶中可利用态硼含量和相对含量要比越冬老叶高 (图 3, B、D; 图 4, B、D; 图 5; 图 6), 其可再利用的硼库也较高, 但正常‘纽荷尔’的含量更高, 具有更高的硼库利用率。

脐橙果实在膨大期的需硼量较大 (肖家欣 等, 2006), 说明叶片有更强的硼吸收能力 (高硼库强), 缺硼‘纽荷尔’叶片可利用态硼含量在果实膨大期的下降, 可能由于硼转运到了果实中, 导致可再利用的硼库下降, 而叶片又不能从缺硼的土壤中得到有效补充, 叶片硼的生理功能出现紊乱 (Du et al., 2002), 从而出现缺硼的症状。这可能是‘纽荷尔’脐橙在果实膨大期出现缺硼症状的原因之一。

#### 3.2 不同形态硼含量及其相对量的意义

如果将测定的叶片 3 种形态硼含量之和为其鲜样总硼含量的话, ‘纽荷尔’自由态硼含量在花后 100 d 后开始急剧下降 (图 3, A; 图 4, A), 而总硼含量的下降幅度却小得多, 说明自由态硼相对总硼来说对于缺硼反应更加灵敏。这与 Dannel 等 (1998) 和 Goldbach 等 (2000) 的报道一致。因此可以用自由态硼含量的变化来判断脐橙是否缺硼, 同时可以看出在花后 120 d 左右是喷施硼肥的适宜时期。

本研究结果显示, 缺硼‘纽荷尔’的越冬老叶在花后 120~160 d 里, 半束缚态硼含量较正常‘纽荷尔’要低得多, 而此时是处于柑橘果实糖分的迅速积累时期 (肖家欣 等, 2006), 说明此时半束缚态可能结合单糖通过韧皮部运输到需硼较高的部位, 如果实 (Brown & Shelp, 1997; Storey & Treeby, 2000), 从而缺硼影响硼的移动性和利用效率 (Brown & Hu, 1996; Brown & Shelp, 1997; Du et al., 2002)。

从 2005、2006 两年的数据可以看出, 越冬老叶中束缚态硼含量变化不明显, 而其相对含量一直

处于较高的水平 (图 3, E; 图 4, E; 图 5; 图 6), 对照正常‘纽荷尔’春梢新叶中束缚态硼相对含量也是逐渐上升的, 这也进一步证实硼一旦被运输到植物体内, 其主要参与细胞壁的合成, 且主要是集中在细胞壁中 (Matoh, 1997)。

## References

- Brown P H, Hu H. 1996. Phloem mobility of boron is species dependent; evidence for phloem mobility in sorbitol rich species. *Annals of Botany*, 77: 497 – 505.
- Brown P H, Shelp B J. 1997. Boron mobility in plants. *Plant and Soil*, 193: 85 – 101.
- Dannel F, Pfeffer H, Römhild V. 1998. Compartmentation of boron in roots and leaves of sunflower as affected by boron supply. *Journal of Plant Physiology*, 153: 615 – 622.
- Dell B, Huang L B. 1997. Physiological response of plants to low boron. *Plant and Soil*, 193: 103 – 120.
- Du C W, Wang Y H, Xu F S, Yang Y H, Wang H Y. 2002. Study on the physiological mechanism of boron utilization efficiency in rape cultivars. *Journal of Plant Nutrition*, 25 (2): 231 – 244.
- Du Chang-wen, Wang Yun-hua. 1999. Advance in plant boron nutrition. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 18 (6): 423 – 430. (in Chinese)
- 杜昌文, 王运华. 1999. 植物硼素营养研究进展. *山地农业生物学报*, 18 (6): 423 – 430.
- Goldbach H E, Monika A, Wimmer P F. 2000. Discussion paper; Boron-how can the critical level be defined. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163: 115 – 121.
- Jarrel W M, Beverly R B. 1981. The dilution effect in plant nutrition studies. *Advances in Agronomy*, 34: 197 – 224.
- Lehto T, Kallio E, Aphalo P J. 2000. Boron mobility in two coniferous species. *Annals of Botany*, 86: 547 – 550.
- Matoh T. 1997. Boron in plant cell walls. *Plant and Soil*, 193: 59 – 70.
- Papadakis I E, Dimassi K N, Bosabalidis A M, Therios I N, Patakas A, Giannakoula A. 2004a. Effects of B excess on some physiological and anatomical parameters of ‘Navelina’ orange plants grafted on two rootstocks. *Environmental and Experimental Botany*, 51: 247 – 257.
- Papadakis I E, Dimassi K N, Bosabalidis A M, Therios I N, Patakas A, Giannakoula A. 2004b. Boron toxicity in ‘Clementine’ mandarin plants grafted on two rootstocks. *Plant Science*, 166: 539 – 547.
- Shi Yi-hua, Liu Peng. 2002. A review of advances in physiological function of boron in plants. *Subtropical Plant Science*, 31 (2): 64 – 69. (in Chinese)
- 施益华, 刘 鹏. 2002. 硼在植物体内生理功能研究进展 (综述). *亚热带植物科学*, 31 (2): 64 – 69.
- Storey R, Treeby M T. 2000. Seasonal changes in nutrient concentrations of navel orange fruit. *Scientia Horticulturae*, 84: 67 – 82.
- Xiao Jia-xin, Peng Shu-ang. 2004. Studies on dynamics of calcium, boron nutrients and IAA,  $GA_{1/3}$  in ovary (fruitlet) around citrus flowering. *Journal of Fruit Science*, 21 (2): 132 – 135. (in Chinese)
- 肖家欣, 彭抒昂. 2004. 柑橘开花前后子房 (幼果) 钙、硼营养与 IAA、 $GA_{1/3}$  动态研究. *果树学报*, 21 (2): 132 – 135.
- Xiao Jia-xin, Yan Xiang, Peng Shu-ang, Deng Xiu-xin, Fang Yi-wen. 2006. Relationship between boron deficiency occurrence and annual changes in contents of boron and sugar of Newhall navel orange. *Acta Horticulturae Sinica*, 33 (2): 356 – 359. (in Chinese)
- 肖家欣, 严 翔, 彭抒昂, 邓秀新, 方贻文. 2006. ‘纽荷尔’脐橙缺硼表现与其硼、糖含量年变化的关系. *园艺学报*, 33 (2): 356 – 359.
- Zhuang Yi-mei. 1994. Citrus nutrition and fertilizer. Beijing: Chinese Agriculture Press. (in Chinese)
- 庄伊美. 1994. 柑桔营养与施肥. 北京: 中国农业出版社.