

土壤水分对柑橘叶片生长及多胺代谢的影响^①

周 静¹, 崔 键^{1,2}, 梁家妮¹

(1 中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008; 2 南京师范大学地理科学学院, 南京 210046)

摘要: 本文以 2 年生宫川温州蜜柑(*Citrus unshiu Marc.cv. Miyagawa Wase*)盆栽幼树为材料, 研究了土壤相对含水量 (Soil Water Content, SWC) 对橘叶生长和叶片多胺 (腐胺Put, 亚精胺Spd, 精胺Spm) 代谢的影响。结果表明: SWC由 30%增加到 90%, 橘叶面积、叶周长、叶宽值均在 75%时达最大值 12.25 cm²、13.84 cm、3.19 cm, 且叶面积、叶周长、叶长、叶宽均与SWC呈显著线性正相关; 橘叶Put在SWC=75%时最低 (228.95 nmol/g, FW), Spd和Spm均随土壤水分递增呈抛物线变化, 其最大值分别出现在 45%和 60%。(Spd+Spm)/Put的比值与叶面积、叶周长、叶长、叶长/宽间呈显著或比较显著负相关, 且当SWC≤75%时, 此比值(t)与SWC(x)间呈显著正相关 ($t=0.0112x + 0.173, p<0.05$)。因此, (Spd+Spm)/Put比值可视为柑橘对土壤水分环境敏感度的指标之一。

关键词: 柑橘; 叶生长; 多胺; 土壤水分

中图分类号: S152.7

多胺 (polyamines, PAs) 是生物体N代谢过程中产生的一类次生代谢物质, 主要包括腐胺 (Put)、亚精胺 (Spd)、精胺 (Spm) 等, 具有促进植物生长、延迟衰老和适应逆境条件等作用^[1]。一般认为, 多胺是植物生长调节物质, 可能作为植物对环境急速变化作用的媒介, 担负“第二信使”的作用^[2]。植物在受到水分胁迫时, 组织液内多胺的浓度发生急剧地变化^[3], 而这种变化是对作物的一种伤害还是适应反应仍存分歧^[2,4]。Gu等^[5]对渗透胁迫研究发现, 玉米、大豆、烟草等的 (Spd+Spm)/Put比值均随土壤水分亏缺胁迫程度增加而递增, 并提出利用Put/Spd和Put/Spm的比值鉴定甘蔗品种的抗旱性。但有关多胺与柑橘水分环境敏感性间的研究少有报道, 将不同土壤水分条件下橘叶多胺与叶片生长形态结合进行研究也甚少。

柑橘是我国红壤地区种植面积最大的水果, 然该区虽雨量充沛, 但存在严重的季节性干旱, 尤其是伏秋旱严重, 而此时正是柑橘生殖生长、果实膨大期间, 是柑橘对土壤水分需求的敏感期。本文采用盆栽柑橘控水试验方法, 研究土壤水分条件对温州蜜柑叶片生长及多胺代谢的影响, 以期揭示不同土壤含水量下, 柑橘N代谢有机渗透物质多胺的积累特征和叶片生长的关系。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试柑橘为 2 年生枳(*Poncirus trifoliata (L.) Raf.*)砧宫川温州蜜柑 (*Citrus unshiu Marc.cv. Miyagawa Wase*) 盆栽苗。

供试土壤为第四纪红黏土发育的红壤, 其基本理化性质为有机质 11.05 g/kg, 全 N 0.54 g/kg, 碱解 N 52.60 mg/kg, 有效 P 44.83 g/kg, 速效 K 283.52 mg/kg。

1.2 试验处理

试验于 2006 年 4—10 月在中国科学院红壤生态实验站玻璃温网室中进行。选主径, 分枝、长势、胸径等柑橘生长特征均相近的苗 25 盆, 采用一号签瓦桶盆, 口内径、底内径和内高度分别为 32、27、38 cm, 装土 15 kg, 每盆 1 株, 进行水分调节处理。采用单因子差异重复试验设计, 设置 5 个土壤水分处理, 每处理 5 次重复。5 个处理分别用 SWC30、SWC45、SWC60、SWC75 和 SWC90 表示, 即分别代表土壤水分含量是田间最大持水量的 30%、45%、60%、75%和 90%。9 月 15 日至 10 月 15 日, 采集新梢正常叶片 (倒 4 或 5 叶), 测定其生长形态及多胺含量。

土壤含水量 (SWC) 监测与控制: 各处理得到设

①基金项目: 中国科学院知识创新领域前沿项目 (ISSASIP0730) 和中国科学院知识创新项目 (KZCX2-YW-Y417) 资助。

作者简介: 周静 (1963—), 男, 安徽合肥人, 博士, 副研究员, 主要从事土壤生态学研究。E-mail: zhoujing@issas.ac.cn

计的土壤含水量后，用塑料薄膜将盆及土面包住，以防土面和盆体蒸发。用土壤精密水分探头（MP-406，澳大利亚 ICT 公司）实时观测盆内土壤水分含量，用烘干法校正（用管状取样器进行纵向混合取样，每盆取 3 点混合土样），按盆内土壤重量适时加水，控制盆内土壤含水量在实验设计的范围内。

1.3 试验方法

1.3.1 叶形态指标测定 叶面积和叶片形态指标用 CI-203 AREA METER (CID, INC.U.S.A.)，测定新梢倒数第 4 或第 5 叶，每株测定 5 片叶；叶长宽比，即叶片长度与最大宽度比值，由 CI-203 AREA METER 计算处理得到；叶片形状因子是叶面积和周长的校正比值，由 CI-203 AREA METER 计算处理得到，理论上圆盘的形状因子为 1。

1.3.2 多胺的测定 多胺的测定在刘俊等^[6]所用方法的基础上加以改进。提取：称 0.5 g 鲜重根系，加入 1.6 ml 预冷的 5% HClO₄，冰浴研磨成匀浆后冰浴 1 h，于 14000×g 离心 30 min (4℃)，取上清液 1 ml，加入 2 mL 2 mol NaOH 和 10 μl 苯甲酰氯，涡旋混匀，37℃ 水浴下孵育 30 min；加 2 ml 饱和 NaCl 和 3 ml 乙醚混匀淬取，于 10000×g 离心 5 min，取 1.5 ml 乙醚相，通风橱中将乙醚吹干，溶于 100 μl 甲醇，保存在 -20℃ 冰箱中待测。HPLC 流动相为 64% 的甲醇（用超纯水配制）。检测条件：ODS-反相 C18 柱(150 mm × 6 mm)，SPD-6AV 紫外检测，波长 254 nm，柱温 25℃，流速

0.5 ml/min，样品进样量 10 μl。以 Put、Spd、Spm (Sigma 公司) 作标准曲线，进行样品 Put、Spd、Spm 含量的定量分析。

1.3.3 数据处理 所有数据用 Microsoft Excel2003 和 SAS9.0 统计软件分析。

2 结果与分析

2.1 土壤水分条件对柑橘叶生长的影响

实验结果表明，供试柑橘随土壤水分的增加，其叶面积、叶周长、叶长、叶宽、叶长/宽比值均有不同程度的增加（表 1）。由表 1 知，上述 5 个叶生长指标均在 SWC30 处理为最小值，分别为 8.49 cm²、11.42 cm、4.15 cm、2.65 cm、1.52 cm。柑橘叶面积、叶周长、叶宽值均在 SWC75 处理时达最大值 12.25 cm²、13.84 cm、3.19 cm；叶长在 SWC90 处理时达最大值 4.93 cm，并与 SWC75 处理间无显著差异；叶长/宽比值在 SWC75 和 SWC90 处理时相当，并达最大值 1.64。此外，叶面积 (y₁)、叶周长 (y₂)、叶长 (y₃)、叶宽 (y₄) 均与 SWC (x) 呈显著线性正相关，其关系式分别为：

$$y_1 = 0.0699x + 6.194, p=0.0117 < 0.05;$$

$$y_2 = 0.0441x + 9.872, p=0.0251 < 0.05;$$

$$y_3 = 0.0151x + 3.598, p=0.0236 < 0.05;$$

$$y_4 = 0.0099x + 2.35, p=0.0118 < 0.05.$$

表 1 土壤水分条件对柑橘叶生长量和形态指标的影响

Table 1 Effects of soil water content on growth and modality of *Citrus* leaves

土壤水分处理	叶面积(cm ²)	叶周长(cm)	叶长 (cm)	叶宽 (cm)	叶长/宽
SWC30	8.49 Cc	11.42 Bb	4.15 Bb	2.65 Cb	1.52 Aab
SWC45	8.93 Cbc	11.60 Bb	4.21 Bb	2.73 BCb	1.56 Aab
SWC60	10.19 BCb	12.13 Bb	4.32 ABb	2.98 ABa	1.47 Ab
SWC75	12.25 Aa	13.84 Aa	4.92 Aa	3.19 Aa	1.64 Aa
SWC90	12.07 Aba	13.61 Aa	4.93 Aa	3.16 Aa	1.64 Aa

注：表中同一列字母为邓肯差异比较水平，其中小写字母表示在 p<0.05 水平显著，大写字母表示在 p<0.01 水平显著。

2.2 土壤水分对柑橘叶片多胺含量的影响

由图 1 可知，供试橘叶 Put 含量在 SWC75 处理最低 (228.95 nmol/g, FW)，与其他各处理间差异极显著，多水更易引起 Put 积累，SWC90 处理柑橘叶片 Put 含量是 SWC75 处理的 2.55 倍；而缺水也引起了 Put 积累，SWC60 处理柑橘叶片 Put 含量是 SWC75 处理的 1.89 倍，此后随着土壤水分处理的减少，柑橘叶片 Put 含量积累有所减少，表明土壤过量的缺水可进一步

诱导柑橘叶片积累的 Put 产生了降解。

不同土壤水分条件下，供试橘叶 Spd 含量随土壤水分递增呈抛物线变化，在 SWC45 处理时，达最高值（图 1）。SWC30 处理 Spd 含量为 SWC45 处理的 61.73%，表明 SWC 在 30% 时，橘叶中 PAs 代谢受到了严重的干扰，柑橘植株处于不能恢复的水分亏缺胁迫中；而在 SWC90 处理时，Spd 含量最低 (68.81 nmol/g, FW)，为 SWC45 处理的 51.60%，说明柑橘

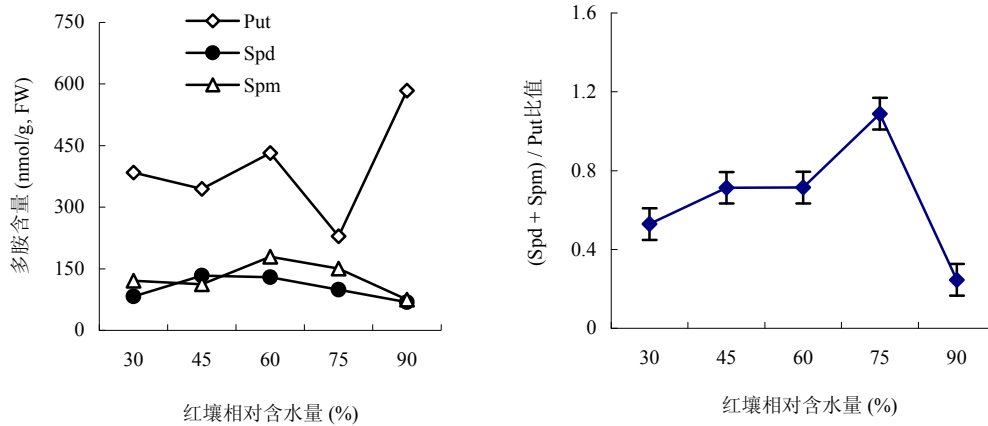


图 1 不同土壤水分条件下橘叶多胺代谢变化

Fig. 1 Effect of soil water content on PAs metabolism

体内多胺对多水的土壤环境比缺水更敏感。而在 SWC60 和 SWC45 处理时, Spd 含量分别是 SWC75 处理的 1.35 倍和 1.31 倍。此外, Spd 与 Put 含量间呈二次显著正相关 ($p=0.0372<0.05$)。

供试橘叶 Spm 含量也随土壤水分递增呈抛物线变化, 其最大值 179.05 nmol/g (FW) 出现在 SWC60 处理时 (图 1), 而随后的 SWC75 和 SWC90 处理, Spm 含量急剧下降; SWC45 和 SWC30 处理 Spm 含量分别是 SWC60 处理的 62.73% 和 67.63%, 表明轻微的土壤水分亏缺 (SWC 为 60% 时), 使柑橘产生了适应性生理调节, 诱发了 Spm 生成积累, 但随土壤水分进一步亏缺, 如到 SWC45 和 SWC30 处理, Spm 含量下降, 下降的原因可能是 Spd、Put 降解量减少, 说明柑橘在 SWC45 和 SWC30 这 2 种土壤水分条件下, 对土壤水分亏缺的适应性降低, 尤以 SWC30 处理为甚。这可能会降低柑橘对土壤水分亏缺的生理适应性进而产生伤害; 而在 SWC90 处理时, Spm 含量达最小值 (74.86 nmol/g, FW), 为 SWC60 处理的 41.81%, 这也进一步说明了柑橘多胺代谢对土壤多水环境比缺水更敏感, 土壤水分亏缺诱发了柑橘的生理适应性调节, 也说明了柑橘是相对较为耐旱的果树。

(Spd+Spm)/Put 比值 (图 1), 在 SWC75 处理时达最大值 1.09, 随土壤水分的增多或减少, 均呈下降趋势。其中该比值在 SWC90 处理时最低 (0.25), SWC30 处理时次之 (0.53); 差异性分析表明, SWC60 和 SWC45 两处理间无显著差异, 但 SWC45 和 SWC60 处理分别与 SWC30 处理间差异显著。当 $SWC \leq 75\%$ 时, 柑橘叶片体内 (Spd+Spm)/Put 的比值 (t) 与 SWC (x) 呈显著线

性正相关 ($t=0.0112x+0.173$; $p=0.0423<0.05$), 表明从土壤水分亏缺 (如 SWC30) 到正常土壤水分状况 (SWC75) 下, 柑橘体内 PAs 代谢中对柑橘生理调节起作用的主要是 Spd 与 Spm, 二者的含量之和与 Put 比值即 (Spd+Spm)/Put 值较敏感地反映了柑橘对土壤水分环境变化的关系。此外, SWC 在 75% 时, 柑橘幼树茎和枝条长势最好^[7], 果实的产量最高, 品质较优^[8]。故 (Spd+Spm)/Put 比值视为柑橘对土壤水分环境敏感性的生理指标之一, 比值越低, 柑橘生长受土壤水分亏缺胁迫越严重。

2.3 不同土壤水分条件下柑橘叶生长与多胺的关系

不同土壤水分条件下, 柑橘叶生长指标与对应叶片多胺 (PAs) 含量间相关分析表明, 叶生长指标与叶 Spd、Spm 和 Put 间均无显著线性或二次相关, 而叶面积 (y_1)、叶周长 (y_2)、叶长 (y_3)、叶长/宽 (y_5) 则分别与 (Spd+Spm)/Put 的比值间呈显著或比较显著负相关, 叶宽 (y_4) 与 (Spd+Spm)/Put 的比值 (t) 间呈现二次极相关。其相关关系式分别为:

$$y_1 = -5.0525t + 12.701, p=0.0899 < 0.10;$$

$$y_2 = -3.5687t + 14.155, p=0.0452 < 0.05;$$

$$y_3 = -1.2342t + 5.0714, p=0.0391 < 0.05;$$

$$y_4 = 2.0395t^2 - 2.3398t + 3.4566, p=0.0002 < 0.01;$$

$$y_5 = -0.2284t + 1.6707, p=0.0611 < 0.10.$$

3 讨论

多胺 (PAs) 能促进细胞分裂和生长, 其代谢对土壤水分胁迫等不良环境十分敏感^[1], 而逆境条件下多胺的积累作用一直存在分歧^[2,4]。Van 等^[9]通过对于旱胁

迫下马铃薯的研究,认为:受干旱胁迫马铃薯块茎产量与叶Spd积累量呈正相关,而与Put积累量无关。杨建昌等^[10]在水稻上的研究发现,Spd和Spm与水稻抗旱系数呈极显著正相关。李广敏和关军锋^[2]研究认为Put/Spd比值的降低缓解了水分胁迫,进而减轻干旱对植物造成的伤害。张木清等^[11]研究指出水分胁迫激活了甘蔗叶多胺的代谢,Put/Spd和Put/Spm的比值均提高,Put累积是抗旱性提高的一个因素,而Spd的快速累积则加重了作物细胞的伤害,降低了抗旱性。Altman等^[12]和胡炳义等^[13]在玉米上的研究发现,渗透胁迫下Put/Spd和Put/Spm比值均增大。Liu等^[14]在大豆上、Tiburcio等^[15]在烟草上的渗透胁迫试验也有相似的发现。本试验结果表明,橘叶Put、Spd、Spm在土壤水分亏缺时均有显著的积累,并以(Spd+Spm)/Put比值对土壤水分胁迫环境敏感,且此比值分别与橘叶面积、叶周长、叶长、叶长/宽比值间呈显著或比较显著负相关,与叶宽间也达到二次极相关。另据周静等^[8]通过调节土壤水分对温州蜜柑产量及果实品质影响的研究表明,土壤含水量与柑橘的产量和品质密切相关,且当土壤含水量是土壤田间最大持水量的75%左右时最利于柑橘果实产量和品质的提高。而本试验期间正值柑橘生殖生长时期,此时也处于该研究区的季节性旱季,是土壤水分影响柑橘产量和品质提高的关键时期,此时选定具有典型代表的柑橘叶片,分析叶片中多胺组分的含量,来判断柑橘生长的土壤水分环境,对柑橘果实产量和品质协同提高有指示意义。

参考文献:

- [1] 王宝山主编. 植物生理学. 北京: 科学出版社, 2003: 176-177
- [2] 李广敏, 关军锋主编. 作物抗旱生理与节水技术研究. 北京: 气象出版社, 2001: 56-58
- [3] 汪天, 王素平, 郭世荣. 低氧胁迫下黄瓜幼苗根系多胺代谢的变化. 园艺学报, 2005, 32(3): 433-437
- [4] 杜红阳, 刘怀攀, 李潮海, 杨青华. 植物体内特殊形态多胺与水分胁迫关系研究进展. 河南农业科学, 2007(12): 9-13
- [5] Gu YM, Vigh L, Queiroz Q. Changes in polyamine and precursor content during drought induced adaptive morphogenesis in rape. *Francaised Actralite Botanique*, 1984, 131: 99-106
- [6] 刘俊, 吉晓佳, 刘友良. 检测植物组织中多胺含量的高效液相色谱法. 植物生理学通讯, 2002, 38(6): 596-598
- [7] 周静, 胡锋, 汪天, 崔键, 徐青丹. 温州蜜柑幼树茎叶生长对红壤水分的响应. 中国农学通报, 2008, 24(4): 291-293
- [8] 周静, 汪天, 崔键, 胡锋, 徐青丹. 不同土壤田间持水量对宫川温州蜜柑产量及果实品质的影响. 中国南方果树, 2008, 37(3): 7-9
- [9] Van DMA, De RJA, Van DMT, Rossouw FW. Changes in free proline concentrations and polyamine levels in potato leaves during drought stress. *South African J. Sci.*, 1998, 94: 347-350
- [10] 杨建昌, 张亚洁, 张建华, 朱庆森. 水分胁迫下水稻剑叶中多胺含量的变化及其与抗旱性的关系. 作物学报, 2004, 30(11): 1069-1075
- [11] 张木清, 陈如凯, 余松烈. 水分胁迫下蔗叶多胺代谢变化及其同抗旱性关系. 植物生理学报, 1994, 22: 327-332
- [12] Altman A. Retardation of radish leaf senescence by polyamine. *Physiol. Plant*, 1982, 54: 189-197
- [13] 胡炳义, 牛明功, 王启明, 李潮海, 刘怀攀. 渗透胁迫与大豆幼苗叶片多胺含量的关系. 植物营养与肥料学报, 2006, 12(6): 881-886
- [14] 刘怀攀, 纪秀娥, 刘天学, 史留功, 李潮海. 渗透胁迫对玉米幼苗叶片不同形态多胺含量的影响. 作物学报, 2006, 32(10): 1430-1436
- [15] Tiburcio AF, Masdue MA, Galston AW. Polyamine metabolism and osmotic stress. I. Relation to protoplast viability. *Plant Physiol.*, 1986, 82: 367-378

Effects of Soil Water Content on Growth and Polyamines' Content for Citrus Leaves

ZHOU Jing¹, CUI Jian^{1,2}, LIANG Jia-ni¹

(1 *Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;*

2 *College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, China*)

Abstract: In this study, two-year mature satsuma mandarin trees (*Citrus unshiu Marc.cv. MiyagaMa Mase*) in red soil derived from Quaternary red clay were selected as experimental materials to explore the effects of soil water relative content (SWC) on the growth and polyamines' content of citrus leaves. SWC was controlled from 30% to 90%. When SWC was 75%, the area, perimeter and width of the leaves all reached the maximal values, which were 12.25 cm², 13.84 cm and 3.19 cm respectively. And the above 3 indices all showed significant positive correlations with SWC. Putrescine (Put) content was the lowest (228.95 nmol/g, FW) when SWC was 75% while both spermidine (Spd) and spermine (Spm) contents increased by parabolic trends with SWC increase. The maximal contents for Spd and Spm appeared when SWC were 45% and 60% respectively. (Spd + Spm)/Put ratio showed significant or extremely significant negative correlations with the area, perimeter and length/width ratio of the leaves respectively. (Spd + Spm)/Put ratio (t) showed a significant positive correlativity with SWC (x) ($t=0.0112x+0.173$, $p<0.05$) when SWC was under 75%. (Spd + Spm)/Put ratio thus could be selected as a sensitive index for the effect of citrus on red soil water environment.

Key words: Citrus, Leaf growth, Polyamines, Red soil water