

柑橘硼营养研究现状与展望

王南南 彭抒昂 刘永忠

华中农业大学园艺植物生物学教育部重点实验室, 武汉 430070

摘要 硼是植物必需的微量元素之一。缺硼现象在一些柑橘主产国(如巴西、中国)十分普遍。本文综述了国内外有关柑橘硼素研究的最新进展,包括柑橘体内硼的含量及分布、硼移动性、硼胁迫响应、硼效率差异的耐受机制、硼营养诊断与矫正,重点讨论了砧木和接穗品种间的硼效率差异以及柑橘叶片诊断的标准等,并据此指出今后可能在砧穗之间硼胁迫响应的分子机制、菌根与硼吸收利用的关系等方面取得较大进展。

关键词 柑橘; 硼; 移动性; 硼效率; 营养诊断

中图分类号 S 666 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2015)04-0137-07

柑橘是进行硼素研究较早的植物之一,仅在硼被确认为植物必需元素后 7 a^[1],硼在柑橘上的必需性就得到了进一步证实^[2]。然而,由于柑橘是多年生木本植物且需硼较少,柑橘硼素研究的进展一直相对缓慢。直到近来,一些柑橘主产国(如巴西、中国)田间缺硼现象日益普遍^[3-4],柑橘硼营养的研究才再度引起重视,并取得了较快进展。鉴于此,本文对国内外柑橘硼素研究进行综述,以期对柑橘硼营养研究工作的进一步开展和生产上硼的营养调控提供参考。

1 柑橘体内硼的含量及分布

通常,柑橘叶片硼含量较高,根次之,茎最低;相同器官不同部位的硼含量也有所不同。柑橘叶片的硼含量随叶龄的增大而升高,并且同一片叶中,叶尖和叶缘硼含量较高,中脉和叶柄较低^[5-9]。尽管柑橘茎中的硼含量较少,但分布不均;皮部(即树皮)的硼含量较高,与叶片接近;木质部硼含量很低^[5]。在根部,细根硼含量略高于粗根。就年周期而言,柑橘果实硼含量在幼果期较高,果实膨大前期呈下降趋势,膨大中后期再次上升;叶片与果实硼含量呈互为消长的关系,即叶片硼含量在果实迅速膨大的前期显著下降,越冬老叶尤为明显^[4,10]。此外,柑橘叶片的硼含量随着树龄的增大而下降^[11]。

叶片是调节柑橘硼分布的主要位点。在硼充足

或过量条件下,硼主要分布在叶片中;而当硼缺乏时,叶片硼含量迅速下降,根成为柑橘体内硼分布的主要位点^[5-8,12]。

2 柑橘体内硼的移动性

柑橘体内硼的移动性相对有限,并且很大程度上受自身硼需求和外界硼供应的影响。当植株硼需求少(如幼树、营养生长期)且硼供应充足或过量时,柑橘体内硼移动性较差;当植株硼需求较多(如盛果期、开花、结果、抽梢)且硼缺乏时,硼移动性显著增强,接近硼移动性较强的植物种类。判断植物硼移动性的方法主要有 4 种:硼胁迫症状发生部位、不同部位的硼含量比值、硼进入花果的吸收模式和土壤叶片施用硼同位素的移动性^[13]。由于柑橘硼胁迫症状发生部位与“有限硼移动性”植物标准基本吻合^[13],所以许多学者认为硼在柑橘中的移动性非常有限^[5,14]。然而,后来的研究则表明,柑橘体内硼的移动性很大程度上受自身硼需求和外界硼供应的影响^[3,15-17]。Xiao 等^[16]的田间结果表明,缺硼脐橙叶片硼含量随叶龄增大而下降,这是硼移动性较强的典型证据^[13]。在盆栽条件下,营养生长期的柑橘老叶硼含量高于幼叶,但缺硼条件下二者差异减小^[6-7];在果实生长期,缺硼老叶的硼含量甚至显著低于幼叶^[3]。Liu 等^[15]报道,缺硼条件下,叶片施硼抑制了根系对硼的吸收。肖家欣等^[4]观察发现,脐

收稿日期: 2014-07-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(31272121,31471841); 国家现代农业(柑橘)产业技术体系(CARS-27)

王南南, 博士研究生. 研究方向: 果树营养生理与分子机制. E-mail: wangnannan2004@163.com

通信作者: 彭抒昂, 博士, 教授. 研究方向: 果树营养生理与分子机制. E-mail: ganjuli_2002@mail.hzau.edu.cn

橙田间缺硼症状主要出现在较老成熟叶上,而盆栽条件下缺硼症状则主要从较幼、成熟叶向老叶发展(图1A)。这些结果表明,树龄、生长阶段、硼供应水平和栽培条件等因素都会影响柑橘体内硼的移动性。

此外,柑橘韧皮部硼的移动性可能与肌醇有关,也可能存在其他的硼运输机制。现已明确,许多植物硼在韧皮部的移动性与主要光合初级产物(糖/醇)的种类有关。以山梨醇为主要光合初产物的果树,如苹果、杏、梨、樱桃等,硼可以在其韧皮部自由移动^[13]。然而,在柑橘上,叶片的主要光合初级产物是蔗糖、果糖、葡萄糖和肌醇等(待发表数据)。尽管已有结果表明硼能够与蔗糖、果糖形成络合物,但它们一般不被作为硼韧皮部移动的证据^[18]。另外,Lehto等^[19]认为,硼在韧皮部的移动性可能与肌醇有关,但至今尚未分离到肌醇与硼的复合物。因此,韧皮部硼移动性与肌醇的关系还需进一步研究。

3 柑橘对硼胁迫的响应

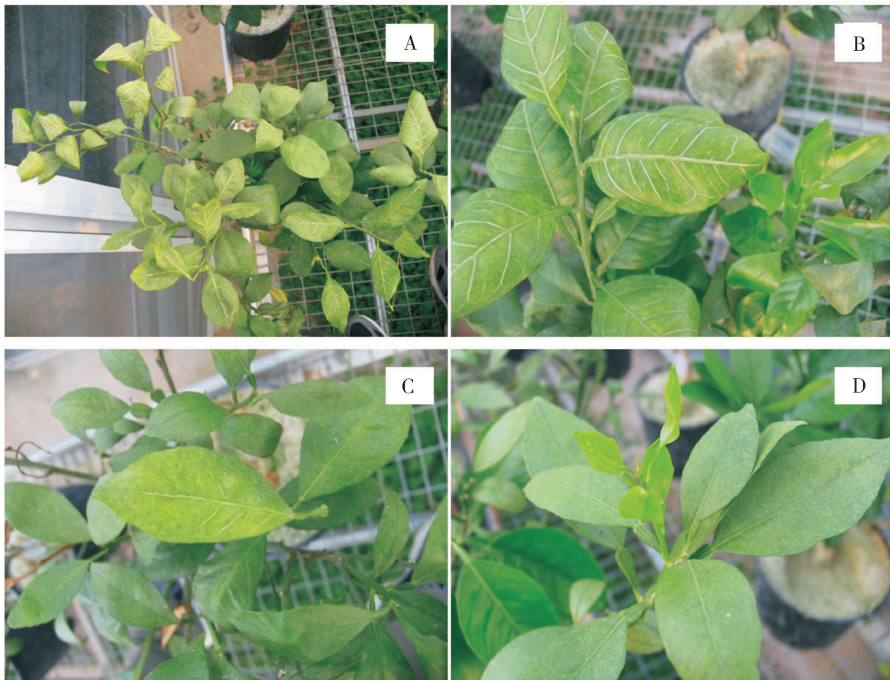
柑橘正常生长需要一个适宜的硼浓度范围。当

柑橘叶片硼含量低于该范围的下限(缺硼)或高于该范围的上限(硼毒)时,植株便会从外观形态、生理代谢和基因表达等不同层面对硼胁迫做出响应。

3.1 外观形态

柑橘缺硼的主要症状包括:成熟叶的叶片黄化,叶脉木栓化、甚至爆裂,果实坚硬且皮厚、畸形(俗称“僵果”或“猴头果”),以及幼叶畸形,新梢顶枯等^[4,20]。硼毒害的主要症状是老叶呈焦灼状;症状首先从叶尖逐渐发展到叶缘,进而发展到整个叶片;毒害严重时症状从老叶发展到幼叶^[1,5,21]。

不同柑橘种类缺硼的症状有所不同。通常,甜橙类缺硼以叶脉木栓化为主^[4],而柚类、柑类和橘类缺硼往往是“僵果”和叶脉木栓化症状并存^[20,22-23]。相同种类不同品种柑橘对缺硼响应的快慢存在差异。一般来说,硼敏感品种出现缺硼症状要早于不敏感品种,且症状更为典型。例如,同是华盛顿脐橙的芽变品种,纽荷尔和奉节72-1的缺硼症状明显不同(图1):纽荷尔脐橙缺硼后成熟叶的叶脉木栓化明显,而奉节72-1则几乎不出现木栓化症状;但二者幼叶均呈扭曲状。



A:纽荷尔整树出现典型的缺硼叶脉木栓化; B:纽荷尔成熟叶和幼叶缺硼典型症状; C:奉节72-1老叶严重缺硼症状; D:奉节72-1幼叶缺硼典型症状。A: Splitting of veins on mature leaves in the whole plant of Newhall; B: Typical symptoms on the young and mature leaves in Newhall; C: Severely boron-deficient symptoms on mature leaves in Fengjie 72-1; D: Typical symptoms on young leaves in Fengjie 72-1.

图1 纽荷尔(A,B)和奉节72-1(C,D)脐橙叶片缺硼症状

Fig.1 Symptoms of boron deficiency in leaves of two navel oranges

对脐橙木栓化的叶脉解剖观察发现,缺硼使叶脉中导管变得干瘪、短而窄、无尾率增加、壁薄且伴随有侧壁穿孔现象;同时缺硼使孔纹导管数量增多,梯纹导管和网纹导管数量减少^[20,24]。

3.2 生理代谢

缺硼还会影响柑橘的根系形态、光合作用、糖类和淀粉含量、有机酸代谢等。虽然缺硼的外观症状多是基于地上部的观察,但事实上缺硼首先影响的是柑橘根系^[1,25]。缺硼不仅会造成柑橘根尖的膨大^[1],还会减少根系数量、根长和根表面积,最终导致硼吸收速率的下降^[26-28]。Zhou等^[27]还发现,缺硼主要影响柑橘侧根的生长发育,对主根影响较小。现已明确,缺硼会导致柑橘叶绿素总量、叶绿素a和b、类胡萝卜素和叶绿素a/b值的下降,但类胡萝卜素/叶绿素比值却有所上升^[29]。缺硼还抑制了一些光合酶的活性,并提高了抗氧化胁迫相关酶的活性,最终导致了柑橘光合能力的下降^[1]。此外,缺硼会引起柑橘叶片糖类和淀粉的累积^[4,29]。一般来说,缺硼会导致葡萄糖和果糖含量的上升,但对蔗糖的含量无影响或有降低效果^[1]。新近,Lu等^[30]报道,缺硼的雪柑叶片为了消耗过量的碳而累积大量的碳水化合物,进而引起呼吸作用、有机酸代谢、补偿途径和氨基酸合成等上调;根中则相反。

3.3 基因表达

关于柑橘硼在分子水平的研究相对有限,但在基因克隆、转录组和蛋白组层面仍有一定报道。与硼吸收转运密切相关的基因,如 *CmBOR1*、*CiNIP5*、*CiNIP6* 等,都已经在柑橘上被克隆出来,并进行了部分的功能验证^[31-33]。这些结果与模式植物拟南芥上的结论基本一致^[34]。Yang等^[35]将缺硼的木栓化叶片从轻微到严重分为4个阶段,对叶脉的转录组测序表明,木栓化初期主要导致了参与细胞分裂素信号转导途径的 *WOL* 和 *ARR12* 基因表达量上调,而后一些细胞周期基因(*CYC*s 和 *CDKB*)和维管束发育基因(*WOX4* 和 *VND7*)的表达量也相继上调,最后木质素合成和光合作用相关的基因才受到影响。对缺硼的雪柑根尖进行测序表明,缺硼主要导致钝化活性氧信号传递与清除、提高侧根数量和维持耐缺硼表型、增强细胞运输、改善膜保护和调节其他代谢等方面 miRNAs 表达量的变化^[36];同时还发现了一些新的与缺硼响应相关的蛋白,如细胞运输蛋白、生物调节蛋白、信号转导蛋白和胁迫响应蛋白^[37]。然而,柑橘作为多年生木本,

是否存在一些特异的硼代谢相关基因和运输载体,值得进一步发掘。

4 柑橘硼效率差异的可能耐受机制

根据柑橘自身的硼吸收利用特点和其他作物上的研究结果^[18],笔者认为柑橘硼效率差异的可能原因是:吸收效率的不同、运输效率的不同和利用效率的不同。

4.1 吸收效率的不同

柑橘硼吸收效率的差异主要来源于砧木。在缺硼水培条件下,硼高效砧木(枳橙)的硼吸收速率下降较少,根中的 *CiNIP5* 在缺硼处理后 48 h 持续上调,最终达对照的 7.7 倍。相反,硼低效砧木(枳、香橙)不仅硼吸收速率下降较多,而且 *CiNIP5* 仅在缺硼后 24 h 上调(为对照的 4.4 倍),随后则降为对照的一半^[28,31]。与此同时,硼高效砧木的根系生物量和根系形态参数受缺硼影响明显小于硼低效砧木^[26-28]。

4.2 运输效率的不同

由于柑橘生产几乎都是采用嫁接苗,所以硼运输效率差异包括砧木和接穗两个方面。柑橘硼的运输包括木质部运输和韧皮部运输。硼在木质部主要以无机硼盐形态(可利用态硼)运输。当硼供应充足时,木质部运输主要受蒸腾作用影响;缺硼时,根系吸收的可利用态硼含量和比例成为主导因素。嫁接相同砧木,硼高效接穗能够通过降低根中可利用态硼的比例来提高自身的硼含量,从而增强接穗的耐缺硼能力;嫁接相同接穗,硼高效砧木能够运输更多的可利用态硼到接穗中,进而提高接穗可利用态硼的比例和硼含量,最终增强接穗耐缺硼能力^[38]。就韧皮部运输而言,硼效率差异可能与糖/醇种类、可利用态硼含量有关^[12,38]。柑橘果实中主要的糖/醇有蔗糖、葡萄糖、果糖和肌醇,另外还有甘露糖、半乳糖、木糖、核糖等^[39]。这些糖/醇中不乏与硼运输密切相关的种类,但所占比例较小,到底对柑橘硼效率有多大影响还有待进一步研究。

4.3 利用效率的不同

柑橘砧木和接穗硼利用效率的差异主要与果胶的含量和组分、硼的跨膜运输能力等有关。硼高效品种中细胞壁硼含量较低^[25]。由于硼主要分布在细胞壁中(缺硼时尤其如此),与果胶主要组分 RG-II 形成硼糖复合物,所以一般果胶含量越高,植物需硼量越高^[40]。硼高效枳橙砧木在缺硼 35 d

后,细胞壁硼的比例显著高于低效砧木,并且CDTA-可溶性果胶含量升高^[25]。另外,硼高效砧木品种的硼跨膜运输能力更强,缺硼时能够将更多的硼从质外体运输到细胞质中用于代谢^[12]。

尽管上述报道都是缺硼条件下的结果,但近来已有研究表明柑橘耐硼毒能力也与硼形态有关^[41-42]。归纳已有研究发现,耐缺硼能力强的柑橘砧木,往往耐硼毒害的能力也强,即不同柑橘砧木硼利用效率的差异很可能与硼适应范围的宽窄有关,例如,粗柠檬耐缺硼和硼毒的能力均强于酸橙^[1],而枳橙均强于枳^[7-8]。

5 柑橘缺硼的营养诊断与矫正

5.1 营养诊断

营养诊断是把果树矿质营养原理应用到施肥措施上的关键环节,它能使果树施肥更加合理。我国柑橘的经济栽培区主要集中在长江流域及以南地区^[43],这与我国土壤低硼和缺硼区域大部分重合^[44],因此,要重视我国柑橘产区的硼营养诊断工作。目前在柑橘上应用较为普遍的营养诊断方法有3种:形态诊断、叶片分析和土壤分析。

1)形态诊断。形态诊断具有简便、直观的优点,为生产上的科技人员所广泛应用。柑橘缺硼的主要形态诊断指标是:老叶的叶脉木栓化和“僵果”现象。然而,形态诊断存在一定的局限:i)诊断时间滞后,只有在柑橘表现出缺硼症状后才能进行;ii)可靠性欠佳,当同时出现多种养分失衡时,缺硼症容易被其他主导因子掩盖,仅凭外部形态极难做出正确判断;iii)需丰富经验,例如,脐橙缺镁也会出现类似缺硼的叶脉木栓化,但叶色方面却存在一定差异^[9]。

2)叶片分析。叶片分析是目前柑橘硼诊断中应用最广泛的方法。尽管该方法统一以4~8月叶龄营养性春梢的第2~3叶作为采样部位^[45-46],但叶片硼适宜范围在不同柑橘种类或品种之间不同(表1)。通常,甜橙类和宽皮柑类的硼适宜值较高,宽皮橘类和柚类较低;同为柚类,沙田柚的适宜范围要明显高于琯溪蜜柚(表1)。许多学者认为,相同果树种类的不同栽培品种之间的养分适宜范围应有所区别^[50-51]。然而,目前我国一些新的主栽柑橘品种尚缺乏硼适宜范围的诊断标准,所以当前研究只能参考柑橘其他品种上制定的标准。因此,宜对一些新的主栽品种制定相应的硼适宜范围,从而提高柑橘硼营养诊断的准确性和有效性。一般来说,对

缺硼敏感的品种硼适宜范围下限应略高,而耐缺硼品种下限则应低些。

表1 不同柑橘品种叶片硼的适宜范围(干质量)¹⁾

Table 1 The optimal ranges of boron concentration in citrus leaves(DW)		mg/kg
柑橘品种 Citrus varieties	适宜范围 Optimum ranges	参考文献 References
甜橙类 Sweet oranges		
甜橙 Sweet orange	36~100	[46]
纽荷兰脐橙 Newhall navel orange	35~150	[47]
巴林脐橙 Parent navel orange	25~100	[48]
锦橙 Jincheng sweet orange	40~110	[45]
柳橙、改良橙、伏令夏橙 Liucheng, Gailiang orange, Valencia orange	25~100	[45]
柑类 Mandarins		
温州蜜柑 Satsuma mandarin	30~100	[45]
橘类 Tangerines		
椪柑 Ponkan	20~60	[45]
红橘 Red tangerine	26.4 *	[22]
南丰蜜桔 Nanfeng orange	27.2 *	[45]
柚类 Pomelos		
沙田柚 Shatian pomelo	39~76	[49]
琯溪蜜柚 Guanxi honey pomelo	15~50	[45]

1) *表示适宜值,红橘和南丰蜜桔叶片硼含量的偏低范围是10~16和11~21 mg/kg。* indicates optimum value, the low ranges of boron concentration in leaves of Red tangerine and Nanfeng orange were 10-16 and 11-21 mg/kg.

虽然不同砧木对相同柑橘接穗硼含量有显著影响^[45],但笔者认为相同柑橘接穗在不同砧木之间的硼适宜范围宜统一。理由如下:i)接穗的叶片是营养诊断的采样部位;ii)相同接穗在不同砧木上的缺硼症状特征相同(待发表数据),仅缺乏程度不同;换言之,砧木正是改变了接穗叶片的硼含量,所以接穗才表现出不同的耐缺硼能力,但对出现缺硼症状时叶片的硼含量大小没有影响;iii)砧木对接穗硼含量影响的结果多基于正常养分考虑^[45],对于缺硼条件下的参考意义较小;iv)同时考虑砧木和接穗,会使硼营养诊断复杂化。

3)土壤分析。土壤分析是对叶片分析的必要补充。土壤有效硼的提取方法多为沸水提取法^[45]。一般柑橘园土壤有效硼诊断多依据庄伊美^[45]和鲁剑巍等^[52]提出的标准:<0.25 mg/kg为极缺,0.25~0.50 mg/kg为缺乏,0.50~1.00 mg/kg为适量,1.00~2.00 mg/kg为偏高,>2.00 mg/kg为过剩,这与我国大多数作物土壤硼丰缺指标一致^[44]。该标准在赣南柑橘产区应用效果较好^[4,53],但在重

庆三峡库区却与叶片诊断的相关性不大^[11],说明土壤分析还应考虑土壤类型、质地、灌溉水硼含量等因素^[45,54]。

5.2 矫正措施

柑橘缺硼的主要矫正措施包括施用硼肥、选择抗性砧木和接穗、平衡施肥、保持合理土壤湿度等^[45-46]。

1)施用硼肥是目前矫正柑橘缺硼的最主要措施^[53,55]。由于柑橘的硼适宜范围较窄^[54],所以应避免连续多年施用硼肥,防止出现硼毒害情况。

2)选择抗性砧木和接穗。就砧木来说,枳橙、红橘耐缺硼能力较强,酸橙、香橙、枳对硼缺乏敏感^[26-28]。从接穗来看,胡柚比温州蜜柑对缺硼敏感^[17];以酸橙为砧木,“Temple”橙耐缺硼能力较强,哈姆林橙次之,华盛顿脐橙最易缺硼^[1]。

3)平衡施肥。偏施氮、钾和钙(石灰),都会加重柑橘缺硼。由于土壤中的硼主要来自表层土壤(0~15 cm)中有机质的分解^[54],而我国柑橘园普遍存在有机肥施用不足的问题^[56-57],所以应适量增施有机肥。

4)保持合理的土壤湿度。低硼土壤的干旱会加重缺硼,但排水不良的果园也容易发生缺硼^[54,58],因此,应注意保持合理的土壤湿度。

6 展望

柑橘为多年生木本,对硼胁迫响应相对迟缓。生产上的柑橘几乎都是嫁接树,进一步增加了柑橘硼营养研究的复杂性。因此,目前关于柑橘上硼的研究远落后于拟南芥、小麦、油菜等草本植物。然而,随着硼研究在草本植物上的不断深入和一些重要柑橘种类测序工作的完成,为后续的柑橘硼营养研究提供了坚实基础。今后可能取得较大进展的方向如下:

首先,基于前期柑橘砧穗之间硼营养的研究多为生理层面^[7,29],而近来开展的分子工作又多是长期缺硼方面^[35-37],有必要进行不同柑橘砧穗组合对短期缺硼响应的研究,从不同组学层面探讨柑橘上短期缺硼响应的分子生物学机制。

其次,越来越多的证据表明,菌根能促进硼的吸收^[59],而菌根与柑橘养分吸收关系密切,故应在柑橘上开展菌根与硼吸收利用关系的工作,探讨二者之间可能的作用机制。

第三,柑橘是多年生果树,树体上年贮藏硼的多

少势必会影响翌年硼的吸收利用,通过施用稳定性同位素¹⁰B,研究大田条件下柑橘储藏硼和新吸收硼的关系,可为生产上柑橘的高效、合理施硼提供科学依据。

第四,植物生殖生长阶段对硼胁迫的敏感性强于营养生长阶段。但目前关于柑橘硼的研究多集中在营养生长阶段,对柑橘开花、结果等方面的研究还较少。柑橘栽培的最终目的是采收果实,因此,有必要研究硼在柑橘开花、结果等方面的作用。

参 考 文 献

- [1] CHEN L S, HAN S, QI Y P, et al. Boron stresses and tolerance in citrus[J]. African Journal of Biotechnology, 2012, 11(22): 5961-5969.
- [2] HAAS A R C. Boron as an essential element for healthy growth of citrus[J]. Botanical Gazette, 1930, 89(4): 410-413.
- [3] BOARETTO R M, QUAGGIO J A, MOURA O, et al. Absorption and mobility of boron in young citrus plants[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 2008, 39(17/18): 2501-2514.
- [4] 肖家欣, 严翔, 彭抒昂, 等. 纽荷尔脐橙缺硼表现与其硼、糖含量年变化的关系[J]. 园艺学报, 2006, 33(2): 356-359.
- [5] PAPADAKIS I, DIMASSI K, THERIOS I. Response of two citrus genotypes to six boron concentrations: concentration and distribution of nutrients, total absorption, and nutrient use efficiency[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 2003, 54(6): 571-580.
- [6] SHENG O, SONG S W, CHEN Y J, et al. Effects of exogenous B supply on growth, B accumulation and distribution of two navel orange cultivars[J]. Trees, 2009, 23(1): 59-68.
- [7] SHENG O, SONG S W, PENG S A, et al. The effects of low boron on growth, gas exchange, boron concentration and distribution of 'Newhall' navel orange (*Citrus sinensis* Osb.) plants grafted on two rootstocks[J]. Scientia Horticulturae, 2009, 121(3): 278-283.
- [8] SHENG O, ZHOU G F, WEI Q J, et al. Effects of excess boron on growth, gas exchange, and boron status of four orange scion-rootstock combinations[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2010, 173(3): 469-476.
- [9] 李健, 谢钟琛, 谢文龙, 等. 柑橘叶脉开裂症与矿质营养的关系[J]. 园艺学报, 2011, 38(3): 425-433.
- [10] 盛鸥, 严翔, 彭抒昂, 等. 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[J]. 园艺学报, 2007, 34(5): 1103-1110.
- [11] 周薇, 彭良志, 淳长品, 等. 重庆三峡库区柑橘硼营养状况及其影响因子[J]. 应用生态学报, 2014, 25(4): 991-996.
- [12] LIU G D, JIANG C C, WANG Y H. Distribution of boron and its forms in young 'Newhall' navel orange (*Citrus sinensis* Osb.) plants grafted on two rootstocks in response to deficient and excessive boron[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 2011,

- 57(1):93-104.
- [13] BROWN P H, SHELPS B J. Boron mobility in plants[J]. *Plant and Soil*, 1997, 193(1):85-101.
- [14] KONSAENG S, DELL B, RERKASEM B. A survey of woody tropical species for boron retranslocation[J]. *Plant Production Science*, 2005, 8(3):338-341.
- [15] LIU G D, WANG R D, WU L S, et al. Boron distribution and mobility in navel orange grafted on citrange and trifoliolate orange[J]. *Plant and Soil*, 2012, 360(1/2):123-133.
- [16] XIAO J X, YAN X, PENG S A, et al. Seasonal changes of mineral nutrients in fruit and leaves of 'Newhall' and 'Skagg's Bonanza' navel oranges[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2007, 30(5):671-690.
- [17] 梁和, 石伟勇, 马国瑞, 等. 叶面喷硼对胡柚和温州蜜柑生理特性的影响[J]. *广西农业生物科学*, 2005, 24(2):118-122.
- [18] MARSCHNER P. *Marschner's mineral nutrition of higher plants*[M]. New York: Academic Press, 2012:233-243.
- [19] LEHTO T, LAVOLA A, JULKUNEN-TIITTO R, et al. Boron retranslocation in Scots pine and Norway spruce[J]. *Tree Physiology*, 2004, 24(9):1011-1017.
- [20] LIU Y Z, LI S, YANG C Q, et al. Effects of boron-deficiency on anatomical structures in the leaf main vein and fruit mesocarp of pummelo[J]. *The Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 2013, 88(6):693-700.
- [21] WANG R D, LIU G D, LIU L C, et al. Effects of boron deficiency and excess on rootstock growth and root morphology in trifoliolate orange seedlings[J]. *International Journal of Food, Agriculture and Environment*, 2013, 11(3/4):817-823.
- [22] 俞立达, 徐婵娟, 周玉琴, 等. 山地柑桔黄叶枯梢病的研究: 柑桔缺硼的诊断[J]. *中国柑桔*, 1982, 2(5):21-23.
- [23] 吴黎明, 蒋迎春, 全铸, 等. 温州蜜柑“僵果”病的发生原因及防治试验[J]. *湖北农业科学*, 2011, 50(20):4201-4204.
- [24] 李爽, 彭抒昂, 刘永忠, 等. 缺硼导致柑橘叶脉和果实导管分子形态畸形的观察[J]. *植物科学学报*, 2012, 30(6):624-630.
- [25] LIU G D, WANG R D, LIU L C, et al. Cellular boron allocation and pectin composition in two citrus rootstock seedlings differing in boron-deficiency response[J]. *Plant and Soil*, 2013, 370(1/2):555-565.
- [26] MEI L, SHENG O, PENG S A, et al. Growth, root morphology and boron uptake by citrus rootstock seedlings differing in boron-deficiency responses[J]. *Scientia Horticulturae*, 2011, 129(3):426-432.
- [27] ZHOU G F, PENG S A, LIU Y Z, et al. The physiological and nutritional responses of seven different citrus rootstock seedlings to boron deficiency[J]. *Trees*, 2014, 28(1):295-307.
- [28] 韩佳, 周高峰, 李峤虹, 等. 缺镁、铁、硼胁迫对4个柑橘砧木生长及养分吸收的影响[J]. *园艺学报*, 2012, 39(11):2105-2112.
- [29] HAN S, CHEN L S, JIANG H X, et al. Boron deficiency decreases growth and photosynthesis, and increases starch and hexoses in leaves of citrus seedlings[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2008, 165(13):1331-1341.
- [30] LU Y B, YANG L T, LI Y, et al. Effects of boron deficiency on major metabolites, key enzymes and gas exchange in leaves and roots of *Citrus sinensis* seedlings[J]. *Tree Physiology*, 2014, 34(6):608-618.
- [31] AN J C, LIU Y Z, YANG C Q, et al. Isolation and expression analysis of *CiNIP5*, a citrus boron transport gene involved in tolerance to boron deficiency[J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 142:149-154.
- [32] CANON P, AQUEA F, RODRIGUEZ-HOCES A, et al. Functional characterization of *Citrus macrophylla BOR1* as a boron transporter[J]. *Physiologia Plantarum*, 2013, 149(3):329-339.
- [33] 安吉翠. 柑橘硼运输基因 *CiNIP5* 和 *CiNIP6* 的克隆和功能鉴定[D]. 武汉: 华中农业大学图书馆, 2012:55-73.
- [34] REID R. Understanding the boron transport network in plants[J]. *Plant and Soil*, 2014, 385(1/2):1-13.
- [35] YANG C Q, LIU Y Z, AN J C, et al. Digital gene expression analysis of corky split vein caused by boron deficiency in 'Newhall' navel orange (*Citrus sinensis* Osbeck) for selecting differentially expressed genes related to vascular hypertrophy[J]. *PLoS One*, 2013, 8(6):e65737.
- [36] LU Y B, YANG L T, QI Y P, et al. Identification of boron-deficiency-responsive microRNAs in *Citrus sinensis* roots by Illumina sequencing[J]. *BMC Plant Biology*, 2014, 14(1):123.
- [37] YANG L T, QI Y P, LU Y B, et al. iTRAQ protein profile analysis of *Citrus sinensis* roots in response to long-term boron-deficiency[J]. *Journal of Proteomics*, 2013, 93:179-206.
- [38] WANG N N, YAN T S, FU L N, et al. Differences in boron distribution and forms in four citrus scion-rootstock combinations with contrasting boron efficiency under boron-deficient conditions[J]. *Trees*, 2014, 28(6):1589-1598.
- [39] 刘淑桢, 韩静雯, 云泽, 等. 国庆1号温州蜜柑果实成熟过程中极性代谢物的变化[J]. *中国农业科学*, 2012, 45(21):4437-4446.
- [40] HU H, BROWN P H, LABAVITCH J M. Species variability in boron requirement is correlated with cell wall pectin[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47(2):227-232.
- [41] HUANG J H, CAI Z J, WEN S X, et al. Effects of boron toxicity on root and leaf anatomy in two *Citrus* species differing in boron tolerance[J]. *Trees*, 2014, 28(6):1653-1666.
- [42] WANG R D, LIU G D, LIU L C, et al. Relationship between leaf chlorosis and different boron forms in trifoliolate orange seedlings under excessive boron supply[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2014, 60(3):325-332.
- [43] 邓秀新, 彭抒昂. 柑橘学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2013:33.
- [44] 刘铮, 朱其清, 唐丽华. 土壤中硼的含量和分布的规律性[J]. *土壤学报*, 1989, 26(4):353-360.
- [45] 庄伊美. 柑橘营养与施肥[M]. 北京: 中国农业出版社, 1994:203-208, 278-279.
- [46] OBREZA T A, MORGAN K T. *Nutrition of Florida citrus trees* [M]. Gainesville: University of Florida, 2008:25-27.
- [47] 谢文龙, 李健, 清施, 等. 纽荷兰脐橙叶片矿质元素含量适宜值

- 的研究[J].园艺学报,2014,41(6):1069-1079.
- [48] 庄伊美,王仁玗.巴林脐橙叶片元素含量适宜指标研究[J].亚热带植物通讯,1997,26(2):1-6.
- [49] 陈腾土,卢运胜,区善汉,等.沙田柚叶片营养元素适宜含量的研究[J].广西园艺,1993(1):3-5.
- [50] 李美桂,谢文龙,谢钟琛,等.早熟砂梨矿质营养适宜值研究[J].果树学报,2008,25(4):473-477.
- [51] 刘小勇,董铁,王发林,等.甘肃省元帅系苹果叶营养元素含量标准值研究[J].植物营养与肥料学报,2013,19(1):246-251.
- [52] 鲁剑巍,陈防,王富华,等.湖北省柑橘园土壤养分分级研究[J].植物营养与肥料学报,2002,8(4):390-394.
- [53] 姜存仓,王运华,刘桂东,等.赣南脐橙叶片黄化及施硼效应研究[J].植物营养与肥料学报,2009,15(3):656-661.
- [54] GUPTA U C, JAME Y W, CAMPBELL C A, et al. Boron toxicity and deficiency: a review[J]. Canadian Journal of Soil Science, 1985, 65(3): 381-409.
- [55] 范汉江,姜兆辉.柑桔缺硼症的诊断及矫治措施[J].广西园艺, 2006, 17(3): 31-33.
- [56] 范玉兰,薛珺,梁梅青,等.赣南脐橙果园土壤有机质变化特征研究[J].中国南方果树,2012,41(4):18-20.
- [57] 周鑫斌,石孝均,孙彭寿,等.三峡重庆库区柑橘园土壤养分丰缺状况研究[J].植物营养与肥料学报,2010,16(4):817-823.
- [58] WIMMER M A, EICHERT T. Review: mechanisms for boron deficiency-mediated changes in plant water relations[J]. Plant Science, 2013, 203/204: 25-32.
- [59] RUUHOLA T, LEHTO T. Do ectomycorrhizas affect boron uptake in *Betula pendula*? [J]. Canadian Journal of Forest Research, 2014, 44(9): 1013-1019.

Advances on boron nutrition of citrus

WANG Nan-nan PENG Shu-ang LIU Yong-zhong

Key Laboratory of Horticultural Plant Biology (Ministry of Education),
College of Horticulture and Forestry Science,
Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China

Abstract Boron is an essential microelement for higher plants. Boron deficiency is widespread in several major citrus-growing countries, including Brazil and China. The advances on boron nutrition of citrus including boron concentration and distribution, boron mobility, physiological and molecular responses to boron stresses, mechanisms of differences in boron efficiency, and diagnosis of boron deficiency were reviewed. Boron efficiency of citrus scion-rootstock combinations and the criterion of leaf diagnosis in citrus was emphasized. Studies of boron nutrition in citrus concerning with the molecular mechanisms of the interaction between scion and rootstock, and the relationship between mycorrhizas and utilization of boron were prospected.

Key words citrus; boron; mobility; boron efficiency; nutrient diagnosis

(责任编辑:张志钰)