

王鹏,金龙飞,黄贝,等.不同叶果比对设施‘红美人’杂柑秋梢叶片生理生化特征的影响[J].华中农业大学学报,2024,43(1):133-140.
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2024.01.015

不同叶果比对设施‘红美人’杂柑秋梢叶片 生理生化特征的影响

王鹏^{1,2},金龙飞^{1,2},黄贝^{1,2},刘烽^{1,2},温明霞¹,吴韶辉¹,徐建国^{1,2}

1. 浙江省农业科学院柑橘研究所,台州 318026; 2. 国家柑橘品种改良中心浙江分中心,台州 318026

摘要 为探究不同叶果比(leaf fruit ratio, LFR)对设施柑橘秋梢叶片生理生化特征的影响,以设施栽培‘红美人’杂柑为试材,设置高(LFR=100)、中(LFR=80)、低(LFR=60)3个叶果比,测定秋梢叶片中矿质元素、碳氮代谢物、碳氮代谢的关键酶、抗氧化酶活性等生理指标的变化。结果显示,LFR80和LFR100秋梢叶片的磷、钾、镁、淀粉含量较高;丙二醛、脯氨酸、抗坏血酸含量较低; β -淀粉酶、硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶和抗坏血酸过氧化物酶的活性较高;LFR80和LFR100秋梢叶片整体养分含量充足,胁迫程度较低。结果表明,设施栽培‘红美人’杂柑的叶果比控制在80~100有利于平衡营养生长和生殖生长,延缓叶片衰老,维持树势强健。

关键词 柑橘; 设施栽培; 叶果比; 生理生化

中图分类号 S666 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2024)01-0133-08

源-库关系是指作物生长发育过程中生产同化产物的源器官和积累同化产物的库器官之间的平衡协调关系。果树生产中通常采用疏花、疏果、摘叶等栽培措施控制叶果比,对源库关系进行调整。叶果比过大则造成树体营养浪费,营养生长过旺,果实对同化物的竞争力降低;叶果比过小会导致光合产物和养分不足,不仅降低果实品质,还会影响翌年果树的植株生长、成花和树势^[1-2]。

源-库关系与植物光合产物的积累密切相关,库强对源器官的糖分累积、转化、同化物运输与分配具有显著的调节作用^[3-4]。Damatta等^[5]研究发现通过摘叶减源增库能在一定程度上提高咖啡植株叶片光合能力和碳代谢能力,但朱振家等^[6]研究发现油橄榄叶片光合作用存在时间效应,通过摘叶减源,短期内能够提高叶片光合能力,后期则会加速叶片衰老。淀粉和蔗糖是光合作用积累的主要同化产物,同时也是可溶性蛋白等其他代谢物的合成前体物质。淀粉酶(amylase, AMS)和蔗糖合酶(sucrose synthase, SS)是植物碳代谢的关键酶,其活性直接决定叶片中淀粉和可溶性糖含量^[7]。硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)和谷氨酰胺合成酶(glutamine synthetase, GS)是植物氮代谢中的关键限速酶,控制硝酸盐的氮

化和氨盐合成氨基酸的过程,可直接反映植物对氮素的吸收及利用的效率,影响植物对氮素的积累^[8]。

源-库关系平衡与否也会影响作物抗逆系统的稳态,源-库失衡会引起抗氧化相关指标的变化。胡敏等^[9]和高佳胤等^[10]研究发现,葡萄和甜瓜中叶果比过低容易导致叶片丙二醛含量增加和膜脂过氧化程度加剧,进而引起叶片早衰。抗坏血酸(ascorbic acid, ASA)在植物抗氧化和延缓衰老中都起着重要的调控作用^[11]。在抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)和抗坏血酸氧化酶(ascorbic acid oxidase, AAO)的作用下,抗坏血酸直接与 H_2O_2 和 $O_2^{\cdot-}$ 反应清除活性氧对植物的伤害^[12]。

源-库关系还影响作物矿质营养的吸收、运输和分配。充足的矿物质营养是果树生长、产量和果实品质形成的必要条件。有研究发现矿质养分的吸收和分配也受到源-库关系的调控。许蓓蓓等^[13]研究发现水稻剪叶处理可以增大抽穗期的粒叶比进而提高叶茎鞘的氮、磷、钾转运率。任永峰等^[14]在藜麦中的研究发现,通过打顶,去除顶端优势或无效库器官,能够调节养分流向籽粒,提高产量和品质。Choi等^[15]研究发现柿树降低叶果比能够促进果实氮和钾

收稿日期:2023-06-19

基金项目:国家自然科学基金项目(32202407);浙江省“三农九方”农业科技协作计划项目(2023SNJF014)

王鹏, E-mail: peter_wang81@163.com

通信作者:金龙飞, E-mail: jlf_0511@163.com

的积累。

‘红美人’杂柑是橘橙类杂交柑橘品种,具有高糖低酸,化渣性好,香气浓郁,经济效益高等特点^[16]。设施栽培条件下的‘红美人’杂柑花量大、结果多,容易导致落叶、树势早衰等现象,是目前栽培上的突出问题。通过花果管理调节叶果比,平衡树势,是‘红美人’杂柑优质、丰产和稳产的关键环节,而叶果比影响‘红美人’杂柑叶片的养分积累、碳氮代谢和抗氧化的机制尚不明晰。为了明确不同叶果比对设施‘红美人’杂柑秋梢叶片生理生化特征的影响,本研究以避雨栽培的‘红美人’杂柑为研究对象,设置了3个不同叶果比处理组,对秋梢叶片的矿质元素、淀粉(starch, Sta)、可溶性糖(soluble sugar, Ssu)、可溶性蛋白(soluble protein, Spr)、丙二醛(malondialdehyde, MDA)、脯氨酸(proline, Pro)含量进行测定,同时对AMS、SS、GS、NR等碳氮代谢的关键酶活性,以及APX和AAO等抗氧化酶活性进行测定,综合分析叶果比对设施‘红美人’杂柑叶片生理生化特征的影响,以期在生产上避雨栽培‘红美人’杂柑叶果比的确定和树势平衡提供基础理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为6年生枳砧‘红美人’杂柑,栽植于浙江省黄岩区宁溪镇晨湖果蔬家庭农场(121°15'9"E, 28°39'33"N, 海拔24 m),株行距为3 m×4 m,土壤为红黄壤(pH 5.69),有机质含量3.14%,速效氮77.00 mg/kg、速效磷160.13 mg/kg、速效钾148.55 mg/kg、有效钙241.50 mg/kg、有效镁66.54 mg/kg、有效硼0.26 mg/kg。

1.2 试验设计

本试验采用完全随机区组设计,选择树体大小相仿、树势一致、栽培管理措施统一的6年生‘红美人’杂柑(株高1.8~2.2 m、冠幅2.5~3.0 m、主干粗度5.0~6.0 cm,整株的叶片数为0.8万~1.5万片、挂果量为80~150个),分别进行高叶果比(叶片:果实=100:1, LFR100)、中叶果比(叶片:果实=80:1, LFR80)和低叶果比(叶片:果实=60:1, LFR60)3个处理,每个处理10棵树。疏果分2个阶段完成(初步疏果和最终定果),2019年6月中旬第二次生理落果完成后,对果树进行初步疏果,程度为目标叶果比的90%,2019年9月中旬最终定果达到目标叶果比。2019年11月20日,每棵树从东、西、南、北4个方向采集树冠外围秋梢的第5~6片叶用于后续实验,每3棵

树的叶片混合为1个样品,每个样品3次生物学重复。

1.3 叶片生理生化指标测定和聚类分析

采用蒽酮比色法测定淀粉和可溶性糖含量,采用BCA法测定可溶性蛋白含量,采用硫代巴比妥酸法测定丙二醛含量、采用酸性茚三酮法测定脯氨酸含量,采用固蓝盐比色法测定ASA含量,具体方法参见文献^[17]。采用还原3,5-二硝基水杨酸法测定 α -淀粉酶(α -AMS)活性和 β -淀粉酶(β -AMS)活性,间苯二酚显色法测定蔗糖合成酶(合成方向SS-II)活性,3,5-二硝基水杨酸法测定还原糖含量计算蔗糖合成酶(分解方向SS-I)活性。利用分光光度计2800 UV/VIS(尤尼柯,美国)测定烟酰胺腺嘌呤二核苷酸减少速率,计算硝酸还原酶(NR)活性;测定 γ -谷氨酰基异羟肟酸-铁络合物含量,计算谷氨酰胺合成酶(GS)活性;标定还原性抗坏血酸法测定抗坏血酸氧化酶活性(AAO);测定还原性抗坏血酸氧化速率,计算抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性,具体方法参照试剂盒(苏州科铭生物,中国)操作说明进行。采用凯氏定氮法和磷钼酸比色法分别测定N含量和P含量^[17],使用电感耦合等离子体原子发射光谱仪IRIS Advantage 1000(赛默飞,美国)测定K、Ca、Mg、Fe、Mn、Cu、Zn、B含量^[18]。叶片矿质养分含量标准参考我国柑橘叶片矿质养分含量标准及营养诊断相关研究结果^[19]。数据经对数和Z-score归一化处理,采用TTools绘制聚类分析图。

1.4 统计分析

利用SPSS 13.0进行样本间差异显著性分析(Duncan's法),用Excel 2019绘制柱形图。

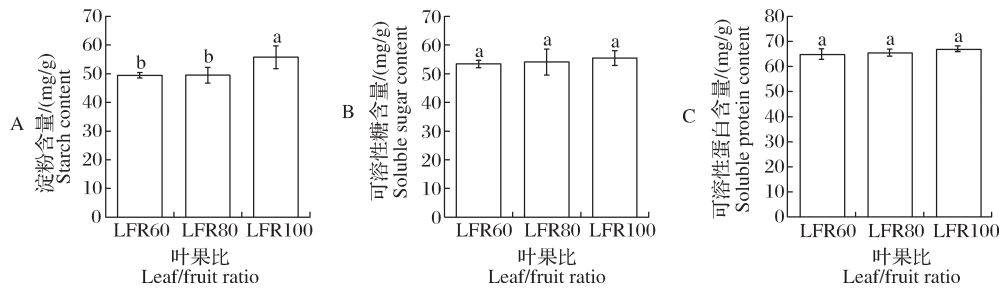
2 结果与分析

2.1 不同叶果比对设施‘红美人’杂柑叶片淀粉、可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响

不同叶果比‘红美人’杂柑叶片的淀粉、可溶性糖和可溶性蛋白分析结果显示,叶果比LFR100秋梢叶片的淀粉含量为55.77 mg/g,显著高于叶果比LFR60和LFR80叶片中的淀粉含量(图1A);不同叶果比叶片的可溶性糖和可溶性蛋白含量无显著差异(图1B、C)。

2.2 不同叶果比对设施‘红美人’杂柑秋梢叶片淀粉酶、蔗糖合酶、硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶活性的影响

由图2可知,叶果比LFR80和LFR100秋梢叶片



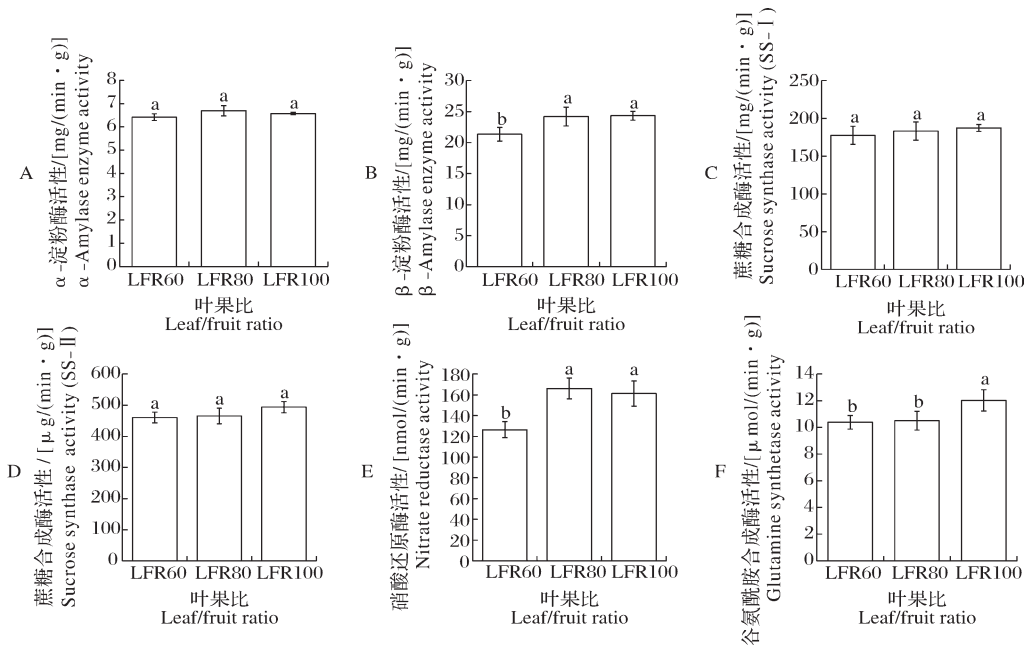
不同小写字母表示不同叶果比处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。Different lowercase letters indicate significant differences among different leaf/fruit ratio at the 0.05 level, the same as follows.

图 1 不同叶果比‘红美人’杂柑秋梢叶片的淀粉(A)、可溶性糖(B)和可溶性蛋白(C)含量

Fig. 1 The contents of starch (A), soluble sugar (B) and soluble protein (C) in autumn shoot leaves of ‘Hongmeiren’ citrus hybrid with different leaf/fruit ratio

的 β -AMS 活性分别为 24.22、24.34 mg/(min·g), 显著高于 LFR60, 分别为 LFR60 中 β -AMS 活性的 1.13 倍和 1.14 倍(图 2B), 不同叶果比秋梢叶片的 α -AMS 和 SS 活性无显著差异(图 2A、C、D)。叶果比 LFR80 和 LFR100 秋梢叶片的 NR 活性分别为 166.14、

161.23 nmol/(min·g), 显著高于 LFR60, 分别为 LFR60 中 NR 活性的 1.31 倍和 1.25 倍(图 2E)。叶果比 LFR100 秋梢叶片的 GS 活性为 12.03 μ mol/(h·g), 显著高于 LFR60 和 LFR80, 分别为 LFR60 和 LFR80 中 GS 活性的 1.16 倍和 1.15 倍(图 2F)。



A: α -淀粉酶 α -AMS; B: β -淀粉酶 β -AMS; C: 蔗糖合酶分解方向 Decomposition direction of sucrose synthase; D: 蔗糖合酶合成方向 Synthetic direction of sucrose synthase; E: 硝酸还原酶 Nitrate reductase; F: 谷氨酰胺合成酶 Glutamine synthetase.

图 2 不同叶果比‘红美人’杂柑秋梢叶片的淀粉酶、蔗糖合酶、硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶活性

Fig. 2 The enzyme activities of amylase, sucrose synthase, nitrate reductase and glutamine synthetase in autumn shoot leaves of ‘Hongmeiren’ citrus hybrid with different leaf/fruit ratios

2.3 不同叶果比对设施‘红美人’杂柑秋梢叶片丙二醛、脯氨酸和抗坏血酸含量以及抗坏血酸过氧化物酶和抗坏血酸氧化酶活性的影响

LFR60 秋梢叶片的 MDA 含量为 85.18 nmol/g, 显著高于 LFR80 和 LFR100, 分别为 LFR80 和 LFR100 中 MDA 含量的 1.57 和 1.46 倍(图 3A)。

LFR60 秋梢叶片的 Pro 含量为 5.04 mg/g, 显著高于 LFR80 和 LFR100, 分别为 LFR80 和 LFR 中 Pro 含量的 1.07 和 1.10 倍(图 3B)。LFR60 叶片的 ASA 含量为 381.63 μ g/g, 显著高于 LFR80 和 LFR100, 分别为 LFR80 和 LFR100 中 ASA 含量的 1.36 和 1.41 倍(图 3C)。LFR80 和 LFR100 秋梢叶片的 APX 含量分别

为 2 013.31 nmol/(min·g)、2 171.65 nmol/(min·g), 显著高于 LFR60, 是 LFR60 中 APX 活性的 1.19 和 1.28 倍(图 3D)。LFR60 和 LFR80 秋梢叶片的 AAO

活性分别为 132.93、126.88 nmol/(min·g), 显著高于 LFR100, 分别为 LFR100 AAO 活性的 1.28 倍和 1.22 倍(图 3E)。

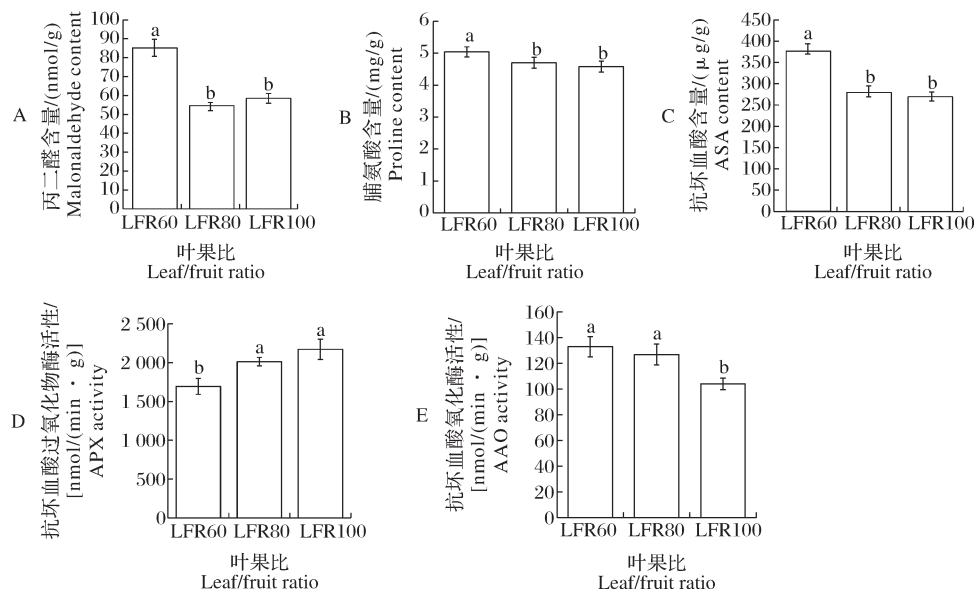


图3 不同叶果比‘红美人’杂柑秋梢叶片的丙二醛(A)、脯氨酸(B)和抗坏血酸(C)含量, 抗坏血酸过氧化物酶(D)和抗坏血酸氧化酶(E)活性

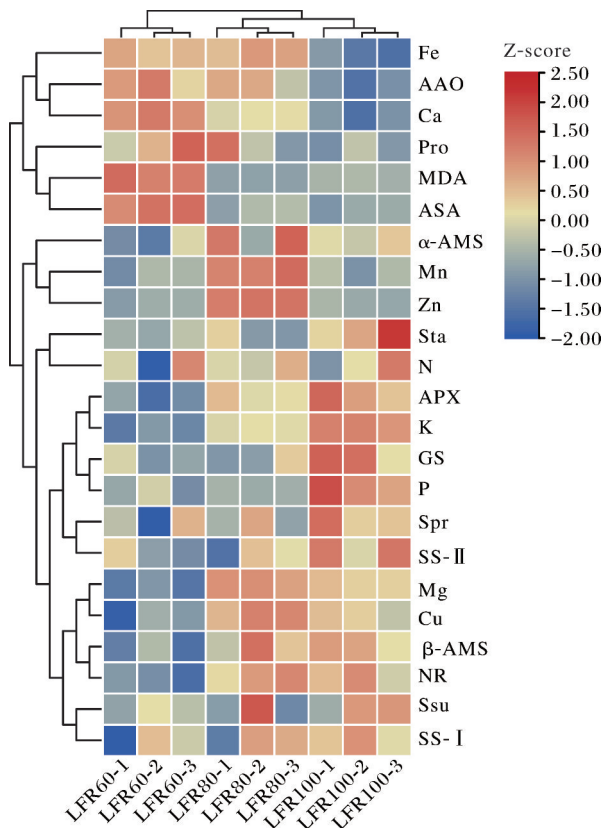
Fig. 3 The contents of malonaldehyde (A), proline (B), ascorbic acid (C), the enzyme activities of ascorbate peroxidase (D) and ascorbic acid oxidase (E) in autumn shoot leaves of ‘Hongmeiren’ citrus hybrid with different leaf/fruit ratios

2.4 不同叶果比对设施‘红美人’杂柑秋梢叶片矿质养分的影响

由表1可知, LFR100秋梢叶片的P含量为1.49 g/kg, 显著高于LFR60和LFR80, 且LFR100秋梢叶片的P含量处于适宜范围(1.3~1.8 g/kg), LFR60和LFR80的P含量低于适宜范围。LFR100秋梢叶片的K含量为16.42 g/kg, 显著高于LFR60和LFR80, 但基本都处于适宜范围(10.0~16.0 g/kg)。LFR60秋梢叶片的Ca含量为24.17 g/kg, 显著高于LFR80和LRF100, 低于钙的适宜范围(28~42 g/kg)。LFR60的Mg含量偏低, 仅为1.44 mg/kg, 低于镁的适宜范围(2.0~2.6 g/kg), 显著低于LFR80和LFR100。3个叶果比处理中秋梢叶片的Fe、Mn、Zn含量存在统计学上的差异, 均处于适宜范围内, 这3种元素的适宜范围分别为60~130、100~250、14~25 mg/kg。3个叶果比秋梢叶片的Cu含量都严重缺乏, 低于铜的适宜范围(6~14 mg/kg)。LFR60和LFR80处理中叶片的B含量高于硼的适宜范围(40~80 mg/kg)。

表1 不同叶果比‘红美人’杂柑秋梢叶片矿质元素含量
Table 1 The mineral element content in autumn shoot leaves of ‘Hongmeiren’ citrus hybrid with different leaf/fruit ratio

矿质元素 Mineral element	叶果比 Leaf/fruit ratio		
	LFR60	LFR80	LFR100
氮含量/(g/kg) N content	27.62±1.63a	28.09±0.48a	28.07±1.22a
磷含量/(g/kg) P content	1.16±0.09b	1.17±0.01b	1.49±0.10a
钾含量/(g/kg) K content	9.95±0.95c	13.44±1.17b	16.42±1.31a
钙含量/(g/kg) Ca content	24.17±1.50a	21.19±1.08b	17.50±1.04c
镁含量/(g/kg) Mg content	1.44±0.11b	2.27±0.14a	2.05±0.15a
铁含量/(mg/kg) Fe content	75.07±4.42a	75.96±4.96a	64.79±3.83b
锰含量/(mg/kg) Mn content	76.91±4.10b	91.87±6.35a	77.61±6.55b
铜含量/(mg/kg) Cu content	1.95±0.14a	2.21±0.18a	2.11±0.14a
锌含量/(mg/kg) Zn content	14.94±1.59b	24.50±1.34a	15.28±1.22b
硼含量/(mg/kg) B content	115.61±8.20a	83.02±6.55b	74.97±5.71b



Fe: Fe 含量 Fe content; AAO: 抗坏血酸氧化酶活性 Ascorbic acid oxidase activity; Ca: Ca 含量 Ca content; Pro: 脯氨酸含量 Proline content; MDA: 丙二醛含量 Malondialdehyde content; ASA: 抗坏血酸含量 Ascorbic acid content; α-AMS: α-淀粉酶活性 α-Amylase activity; Mn: 锰含量 Mn content; Zn: 锌含量 Zn content; Sta: 淀粉含量 Starch content; N: N 含量 N content; APX: 抗坏血酸过氧化物酶活性 Ascorbate peroxidase activity; K: K 含量 K content; GS: 谷氨酰胺合成酶活性 Glutamine synthetase activity; P: P 含量 P content; Spr: 可溶性蛋白含量 Soluble protein content; SS-II: 蔗糖合成酶活性(合成方向) Sucrose synthase activity (synthetic direction); Mg: Mg 含量 Mg content; Cu: Cu 含量 Cu content; β-AMS: β-淀粉酶活性 β-Amylase activity; NR: 硝酸还原酶活性 Nitrate reductase activity; Ssu: 可溶性糖含量 Soluble sugar content; SS-I: 蔗糖合成酶活性(分解方向) Sucrose synthase activity (decomposition direction).

图 4 不同叶果比设施‘红美人’杂柑秋梢叶片生理生化指标的聚类分析

Fig. 4 Cluster heat map analysis of physiological and biochemical indexes in autumn shoot leaves of ‘Hongmeiren’ citrus hybrid with different leaf/fruit ratio

2.5 不同叶果比对设施‘红美人’杂柑秋梢叶片生理生化指标的聚类分析

为了直观地展示叶果比对设施柑橘叶片生理生化特征的影响,对不同叶果比处理下的叶片矿质元素、淀粉、可溶性糖、可溶性蛋白、MDA、脯氨酸含量

和 AMS、SS、GS、NR 等碳氮代谢的关键酶活性,以及 APX 和 AAO 等抗氧化酶活性进行分层聚类分析。结果显示,3 个叶果比处理中 LFR60 单独聚为一簇, LFR80 和 LFR100 聚为一簇;生理生化指标中 Fe、Ca、B、Pro、MDA、ASA 含量和 AAO 活性聚为一簇, N、P、K、Mg、Mn、Zn、Cu、淀粉、可溶性糖、可溶性蛋白、AMS、SS、NR、GS 和 APX 活性聚为一类。结果表明叶果比 LFR80 和 LFR100 处理条件下的叶片生理生化特征比较相似,高叶果比叶片中的 K、Mg、Cu、Zn、Mn 等矿质元素和淀粉等同化产物含量较高,丙二醛、脯氨酸、ASA 等衰老相关指标含量较低(图 4)。

3 讨论

源是光合产物的生产者,是库增长的基础;库是光合产物积累、需求、消耗的器官,对源具有反馈调节作用。疏花、疏果和摘叶等栽培管理措施能够有效控制果树的叶果比,进而调控源库之间的平衡,达到增产、稳产和优质^[20-21]。光合同化物由叶向果转运过程中受叶果比的影响,叶果比过大容易造成树体碳素营养的浪费,而叶果比过小又会导致光合产物不足影响果实品质和树势维持^[22-23]。在本研究中, LFR100 秋梢的叶片的淀粉含量显著高于 LFR60 和 LFR80,这表明控制较高的叶果比能促进柑橘叶片积累更多的光合产物。N 是植物叶绿素的重要组成部分,直接影响光合作用,同时与淀粉、可溶性糖、可溶性蛋白等有机物的合成、转运和积累密切相关,决定果树的产量和品质的形成^[24]。NR 是植物 N 代谢中的限速酶,催化硝酸根离子还原成亚硝酸根离子;GS 是植物体 N 代谢中 NH_4^+ 同化的关键酶,催化谷氨酸和 NH_4^+ 合成谷氨酰胺^[25]。在本研究中 LFR80 和 LFR100 秋梢叶片的 NR 酶活性显著高于 LFR60, LFR100 的 GS 酶活性显著高于 LFR60 和 LFR80,这表明控制较高的叶果比能够促进叶片 N 素的吸收和利用。

丙二醛是植物细胞膜脂过氧化的最终产物,是衡量植物在逆境胁迫下受损程度的指标之一,通常也作为判断叶片衰老的重要指标。在本研究中 LFR60 秋梢叶片的丙二醛含量显著高于 LFR80 和 LFR100,这表明 LFR60 叶片细胞膜脂可能受到过氧化胁迫的程度高于 LFR80 和 LFR100,这可能是叶果比过低导致源库失衡引起叶片提前衰老。在逆境胁迫下快速积累脯氨酸能够增强细胞水势,维持细胞

的稳态,延缓叶片衰老^[26]。在本研究中,LFR60秋梢叶片中脯氨酸的含量显著高于LFR80和LFR100,表明叶片通过积累渗透调节物质缓解叶果比过低引起的叶片衰老。同时,叶片衰老过程中会产生大量的活性氧,而ASA是活性氧的有效清除剂,提高ASA含量能够有效延缓叶片衰老^[11, 27]。APX和AAO能够催化L-抗坏血酸脱氢生成单脱氢抗坏血酸,并在这个过程中有效清除了细胞中的H₂O₂和O₂⁻。^[12, 28]。在本研究中LFR60秋梢叶片的ASA含量显著高于LFR80和LFR100,AAO的酶活性显著高于LFR100,表明低叶果比可通过提高AAO的酶活性来增强活性氧的清除能力,延缓叶片的衰老。

成熟叶片是柑橘的源器官,也是柑橘树体养分的存储库,叶片矿质养分含量的高低直接影响柑橘的生长、树势、开花和果实的品质^[29]。高水平的P、K、Ca、Mg和低水平的N元素有利于果树的花芽分化^[30]。在本研究中,不同的叶果比对叶片矿质养分含量影响较大,LFR60秋梢叶片的P、K、Mg含量都显著低于LFR80和LFR100,且LFR60的秋梢叶片处于镁亏缺状态,这可能是叶果比过低导致养分大量从叶片转运到果实中,因此控制合理的叶果比是保证翌年成花的基础。在桃中的研究也发现降低负载量,能够有效提高翌年的花芽数目^[21]。同时,Mg是叶绿素叶啉环的组分,缺Mg直接导致柑橘叶片叶绿素含量下降^[31],在桃中的研究也发现,负载量高的叶片叶绿素含量较低^[21],前期研究也发现LFR60秋梢叶片的叶绿素含量显著低于LFR80和LFR100^[16],这可能是挂果量过高导致果树叶片黄化的主要原因。

综上所述,LFR80和LFR100秋梢叶片的P、K、Mg、淀粉含量较高,丙二醛、脯氨酸、抗坏血酸含量较低, β -淀粉酶、硝酸还原酶、谷氨酰胺合成酶和抗坏血酸过氧化物酶的活性较高,秋梢叶片整体养分含量充足,有利于维持树体正常的生理生化代谢。因此设施栽培‘红美人’杂柑的叶果比控制在80~100,能够平衡营养生长和生殖生长,缓解秋梢叶片早衰,维持树势强健,促进翌年成花。

参考文献 References

- [1] BAÏRAM E, LEMORVAN C, DELAIRE M, et al. Fruit and leaf response to different source-sink ratios in apple, at the scale of the fruit-bearing branch[J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2019, 10: 1039 [2023-06-19]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01039>.
- [2] KUMARIHAMI H M P C, PARK H G, KIM S M, et al. Flower and leaf bud density manipulation affects fruit set, leaf-to-fruit ratio, and yield in southern highbush ‘Misty’ blueberry[J/OL]. *Scientia horticulturae*, 2021, 290: 110530 [2023-06-19]. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2021.110530>.
- [3] FABRE D, DINGKUHN M, YIN X Y, et al. Genotypic variation in source and sink traits affects the response of photosynthesis and growth to elevated atmospheric CO₂[J]. *Plant, cell & environment*, 2020, 43(3): 579-593.
- [4] FABRE D, YIN X Y, DINGKUHN M, et al. Is triose phosphate utilization involved in the feedback inhibition of photosynthesis in rice under conditions of sink limitation?[J]. *Journal of experimental botany*, 2019, 70(20): 5773-5785.
- [5] DAMATTA F M, CUNHA R L, ANTUNES W C, et al. In field-grown coffee trees source-sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function[J]. *New phytologist*, 2008, 178(2): 348-357.
- [6] 朱振家, 姜成英, 史艳虎, 等. 库源比改变对油橄榄产量及源叶光合作用的调节[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(3): 546-554. ZHU Z J, JIANG C Y, SHI Y H, et al. Response of yield and leaf photosynthesis to sink-source ratio altering demand in olive[J]. *Scientia agricultura sinica*, 2015, 48(3): 546-554 (in Chinese with English abstract).
- [7] STEIN O, GRANOT D. An overview of sucrose synthases in plants[J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2019, 10: 95 [2023-06-19]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00095>.
- [8] 王小纯, 王晓航, 熊淑萍, 等. 不同供氮水平下小麦品种的氮效率差异及其氮代谢特征[J]. *中国农业科学*, 2015, 48(13): 2569-2579. WANG X C, WANG X K, XIONG S P, et al. Differences in nitrogen efficiency and nitrogen metabolism of wheat varieties under different nitrogen levels[J]. *Scientia agricultura sinica*, 2015, 48(13): 2569-2579 (in Chinese with English abstract).
- [9] 胡敏, 唐瑞永, 张玉鑫, 等. 叶果比对甜瓜叶片衰老的影响[J]. *西北农业学报*, 2009, 18(4): 295-300. HU M, TANG R Y, ZHANG Y X, et al. Influence of leaf/fruit ratio on leaf senescence in muskmelon[J]. *Acta agriculturae boreali-occidentalis sinica*, 2009, 18(4): 295-300 (in Chinese with English abstract).
- [10] 商佳胤, 李凯, 王超霞, 等. 叶果比对巨峰葡萄修剪效率及叶片生理特性的影响[J]. *浙江农业学报*, 2019, 31(11): 1855-1862. SHANG J Y, LI K, WANG C X, et al. Effects of leaf-to-fruit ratio on pruning efficiency and leaf physiological characteristics of Kyoho grape[J]. *Acta agriculturae zhejiangensis*, 2019, 31(11): 1855-1862 (in Chinese with English abstract).
- [11] 刘庆帅, 孙小娟, 谢慎名, 等. 黑德醋栗叶片衰老过程中抗坏血酸含量及相关酶活性的变化特征[J]. *西北植物学报*, 2018, 38(7): 1288-1298. LIU Q S, SUN X J, XIE Z M, et al. Characteristics of ascorbic acid and related enzymes activities

- during leaf senescence of black currants[J]. *Acta botanica boreali-occidentalia sinica*, 2018, 38 (7) : 1288-1298 (in Chinese with English abstract).
- [12] AKRAM N A, SHAFIQ F, ASHRAF M. Ascorbic acid: a potential oxidant scavenger and its role in plant development and abiotic stress tolerance[J/OL]. *Frontiers in plant science*, 2017, 8: 613 [2023-06-19]. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00613>.
- [13] 许蓓蓓, 尤翠翠, 丁艳锋, 等. 源库调节对常规粳稻花后营养器官碳水化合物及氮磷钾转运的影响[J]. *中国农业科学*, 2016, 49(4) : 643-656. XU B B, YOU C C, DING Y F, et al. Effect of source-sink manipulation on translocation of carbohydrate and nitrogen, phosphorus, potassium in vegetative organs of conventional *Japonica* rice after anthesis[J]. *Scientia agricultura sinica*, 2016, 49(4) : 643-656 (in Chinese with English abstract).
- [14] 任永峰, 黄琴, 王志敏, 等. 藜麦植株养分积累对源库调节的响应[J]. *华北农学报*, 2018, 33(5) : 151-159. REN Y F, HUANG Q, WANG Z M, et al. Response of nutrient accumulation in quinoa to source-sink adjustment[J]. *Acta agriculturae boreali-sinica*, 2018, 33(5) : 151-159 (in Chinese with English abstract).
- [15] CHOI S, KIM S, AHN G, et al. Effects of different leaf-fruit ratios on uptake and partitioning of N and K in ‘Uenishiwase’ persimmon trees[J]. *Scientia horticulturae*, 2016, 212: 69-73.
- [16] 王鹏, 金龙飞, 黄贝, 等. 不同叶果比对设施红美人杂柑光合特性和果实品质的影响[J]. *果树学报*, 2022, 39(10) : 1857-1863. WANG P, JIN L F, HUANG B, et al. Effects of different leaf/fruit ratio on photosynthetic characteristics and fruit quality of ‘Hongmeiren’ citrus hybrid under protected cultivation[J]. *Journal of fruit science*, 2022, 39(10) : 1857-1863 (in Chinese with English abstract).
- [17] 张志良, 瞿伟菁, 李小方. *植物生理学实验指导*[M]. 北京: 高等教育出版社, 2009. ZHANG Z L, QU W J, LI X F. *Experimental guidelines in plant physiology* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2009 (in Chinese).
- [18] 金龙飞. 基于组学的柑橘缺铁及硼胁迫分子响应研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2017. JIN L F. *Molecular response to iron deficiency and boron stress in citrus based on omics technologies* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2017 (in Chinese with English abstract).
- [19] 何苇竹. 我国柑橘叶片矿质养分含量标准的建立及营养诊断[D]. 武汉: 华中农业大学, 2020. HE W Z. *Establishment of mineral nutrient content standards and nutritional diagnosis of citrus leaves in China*[D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2020 (in Chinese with English abstract).
- [20] 刘丽, 石彩云, 魏志峰, 等. 负载量水平对矮化自根砧富士苹果生长发育和果实品质的影响[J]. *果树学报*, 2022, 39(6) : 982-991. LIU L, SHI C Y, WEI Z F, et al. Effects of fruit load on growth, development and fruit quality of Fuji apple on dwarfing rootstock[J]. *Journal of fruit science*, 2022, 39(6) : 982-991 (in Chinese with English abstract).
- [21] 王晓俊, 张斌斌, 马瑞娟, 等. 负载量对桃叶片光合特性及果实品质的影响[J]. *果树学报*, 2022, 39(6) : 1004-1016. WANG X J, ZHANG B B, MA R J, et al. Effects of fruit loads on photosynthetic characteristics of peach leaves and fruit quality[J]. *Journal of fruit science*, 2022, 39(6) : 1004-1016 (in Chinese with English abstract).
- [22] 杨始锦, 毛娟, 田凤娟, 等. 叶果比对‘瓦里短枝’苹果叶片生理特性和果实品质的影响[J]. *甘肃农业大学学报*, 2018, 53(6) : 121-128. YANG S J, MAO J, TIAN F J, et al. Effects leaf-fruit ratio on physiological characteristics and fruit quality of ‘Vallee Spur’[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2018, 53(6) : 121-128 (in Chinese with English abstract).
- [23] 沙建川, 王芬, 贾志航, 等. 叶果比和摘叶方式对苹果¹³C同化物向果实转运及果实品质的影响[J]. *植物生理学报*, 2020, 56(1) : 93-100. SHA J C, WANG F, JIA Z H, et al. Effect of leaf-fruit ratio and leaf-picking methods on translocation of ¹³C-photoassimilates to fruit and fruit quality in apple[J]. *Plant physiology journal*, 2020, 56(1) : 93-100 (in Chinese with English abstract).
- [24] 王芬. 高氮调控苹果果实碳氮代谢的机制及氮素调控技术研究[D]. 泰安: 山东农业大学, 2021. WANG F. *The mechanism of high nitrogen regulating carbon and nitrogen metabolism in apple fruit and nitrogen regulation techniques* [D]. Tai’an: Shandong Agricultural University, 2021 (in Chinese with English abstract).
- [25] 王新磊, 吕新芳. 氮代谢参与植物逆境抵抗的作用机理研究进展[J]. *广西植物*, 2020, 40(4) : 583-591. WANG X L, LÜ X F. *Research progress on mechanism of nitrogen metabolism involved in plant stress resistance* [J]. *Guihaia*, 2020, 40(4) : 583-591 (in Chinese with English abstract).
- [26] 朱虹, 祖元刚, 王文杰, 等. 逆境胁迫条件下脯氨酸对植物生长的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2009, 37(4) : 86-89. ZHU H, ZU Y G, WANG W J, et al. Effect of proline on plant growth under different stress conditions[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2009, 37(4) : 86-89 (in Chinese with English abstract).
- [27] 李田. 外源赤霉素和抗坏血酸对厚皮甜瓜坐果节位叶片早衰的调控机理研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2018. LI T. *Researches on regulation mechanism of exogenous gibberellin and ascorbic acid on premature senescence of muskmelon fruiting nodes* [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2018 (in Chinese with English abstract).
- [28] 俞乐, 刘拥海, 袁伟超, 等. 植物抗坏血酸积累及其分子机制的研究进展[J]. *植物学报*, 2016, 51(3) : 396-410. YU L, LIU Y H, YUAN W C, et al. *Recent advances in the study of accumulation of ascorbic acid and its molecular mechanism in plants* [J]. *Chinese bulletin of botany*, 2016, 51(3) : 396-410 (in Chinese with English abstract).

- [29] 刘小曼,刘晓东,刘伟栋,等.我国不同种类柑橘养分状况及氮磷钾推荐用量研究[J].植物营养与肥料学报,2021,27(4):565-574.LIU X M,LIU X D,LIU W D,et al.Nutritional status of different citrus trees and the recommended dosages of N,P and K for *Citrus* production in China[J].Journal of plant nutrition and fertilizers,2021,27(4):565-574 (in Chinese with English abstract).
- [30] 罗惠格,朱维,黄泳碧,等.阳光玫瑰葡萄生长期花芽分化形态进程及相关生理分子水平变化研究[J].果树学报,2023,40(1):74-87.LUO H G,ZHU W,HUANG Y B,et al.A study on the morphological process and physiological and molecular changes of flower bud differentiation in Shine Muscat grape during fruit growing season[J].Journal of fruit science,2023,40(1):74-87 (in Chinese with English abstract).
- [31] 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.HAN J,ZHOU G F,LI Q H,et al.Effects of magnesium, iron, boron deficiency on the growth and nutrition absorption of four major *Citrus* rootstocks[J].Acta horticulturae sinica,2012,39(11):2105-2112 (in Chinese with English abstract).

Effects of leaf/fruit ratios on physiological and biochemical characteristics of autumn shoot leaves of ‘Hongmeiren’ citrus hybrid under protected cultivation

WANG Peng^{1,2}, JIN Longfei^{1,2}, HUANG Bei^{1,2}, LIU Feng^{1,2}, WEN Mingxia¹, WU Shaohui¹, XU Jianguo^{1,2}

1. *Institute of Citrus Research, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Taizhou 318026, China;*
2. *Zhejiang Branch of National Citrus Variety Improvement Center, Taizhou 318026, China*

Abstract 6-year-old ‘Hongmeiren’ citrus hybrid trees grafted on trifoliolate orange (*Poncirus trifoliata*) rootstock were used to study the effects of different leaf/fruit ratios on the physiological and biochemical characteristics of autumn shoot leaves of citrus under protected cultivation. Three leaf/fruit ratios including low (LFR60) medium (LFR80) and high (LFR100) were set up. The physiological and biochemical indexes including the contents of mineral elements, metabolites of carbon and nitrogen, activities of key enzymes and antioxidant enzymes in the metabolism of carbon and nitrogen in autumn shoot leaves were determined. The results showed that the content of phosphorus, potassium, magnesium, starch in autumn shoot leaves of LFR80 and LFR100 were significantly higher than that of LFR60. The content of malondialdehyde, proline, ascorbic acid in autumn shoot leaves of LFR80 and LFR100 were significantly lower than that of LFR60. The activity of β -amylase, nitrate reductase, glutamine synthetase, ascorbate peroxidase in autumn shoot leaves of LFR80 and LFR100 were significantly higher than that of LFR60. The content of nutrients in autumn shoot leaves of LFR80 and LFR100 were more sufficient and the degree of stress was lower. It is indicated that controlling the leaf/fruit ratio of ‘Hongmeiren’ hybrid citrus under protected cultivation between 80 and 100 is beneficial for balancing vegetative and reproductive growth, delaying leaf senescence, and maintaining robust tree.

Keywords citrus; protected cultivation; leaf/fruit ratio; physiology and biochemistry

(责任编辑:葛晓霞)