

反季节龙眼不同发育时期果实脱落响应差异与果实呼吸耗氧量的关系

杨子琴, 李松刚*, 张 蕾, 何书强, 洪继旺

中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所/国家热带果树品种改良中心, 海南海口 571101

摘 要: 反季节龙眼在果实发育过程中落果现象非常严重。前期的研究表明, 果实中碳水化合物水平的下降与果实脱落密切相关。为了进一步了解不同发育时期果实的碳水化合物代谢变化与脱落差异的关系, 以反季节储良龙眼为试材, 果穗从树上剪下后迅速插入清水中并去除叶片诱发果实脱落, 通过测定胁迫处理下 3 个发育时期果实落果率、呼吸耗氧量、果柄分离力变化, 检测不同光强对 3 个时期果实呼吸的影响, 发现不同发育时期龙眼果实对脱落的敏感性不同。饥饿胁迫迅速启动了各发育时期果实的脱落响应, 但 3 个时期果实脱落响应差异较大, 幼果期果实对饥饿胁迫的响应较中期和后期延后 2 d, 果实发育中期和后期脱落响应更剧烈; 幼果期果实呼吸耗氧量较低, 而果实发育中期和后期呼吸耗氧量较高; 随着光强的增加, 仅幼果期果实呼吸作用未造成氧气的下降, 还出现了氧气的释放。幼果期果柄分离力下降也较果实发育中期和后期缓慢。因此, 本研究结果表明, 在胁迫条件下果实呼吸作用与果实脱落密切相关, 果实呼吸强度越强; 在饥饿胁迫条件下果柄分离力下降越快, 果实脱落越快。龙眼幼果期可通过果皮进行光合作用部分代偿呼吸对碳水化合物的消耗。幼果期饥饿胁迫下落果慢的主要原因是低的呼吸消耗和具有一定的光合能力, 因此, 龙眼幼果是一个部分自养的器官。

关键词: 龙眼; 胁迫; 果实脱落; 呼吸耗氧量; 果柄分离力

中图分类号: S667.1

文献标志码: A

Relationship between Fruit Abscission Response and Respiratory Oxygen Consumption Rate during Different Fruit Developmental Stages of Off-season Longan

YANG Ziqin, LI Songgang*, ZHANG Lei, HE Shuqiang, HONG Jiwang

Tropical Crops Genetic Resources Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences / National Center for Tropical Fruit Tree Varieties Improvement, Haikou, Hainan 571101, China

Abstract: Fruit abscission in off-season longan is very serious during fruit development in Hainan, China, and severely affectse the formation of production. However, the research on the regulation of longan fruit abscission mainly is focused on fruit thinning, and there are very few studies on fruit preservation. The mechanism of abscission is mainly focused on hydrolase genes and reactive oxygen species, there is no report of fruit respiration on carbohydrate metabolism affecting fruit abscission. Previous studies showed that the decrease in carbohydrate level in fruit was closely related to fruit abscission. In order to further understand the relationship of carbohydrate metabolism and abscission, fruit clusters of off-season Chuliang longan were detached from tree body, the peduncles were immediately inserted into pure water and defoliation treatmented after detachment, which caused starvation stress and induced fruit abscission. Therefore, detachment of the fruit clusters from the tree served as starvation stress treatment. Change in the fruit abscission

收稿日期 2024-01-12; 修回日期 2024-03-29

基金项目 海南省自然科学基金项目 (No. 323RC535); 国家自然科学基金项目 (No. 32472693); 国家荔枝龙眼产业技术体系项目 (No. CARS-32-21)。

作者简介 杨子琴 (1981—), 女, 博士, 副研究员, 研究方向: 南方果树栽培生理。*通信作者 (Corresponding author): 李松刚 (LI Songgang), E-mail: lsg1976@sina.com。

rate in the starvation stressed fruit clusters, respiratory oxygen consumption rate and fruit removal force in the three developmental stages under detachment were examined, and the effects of different light intensity on fruit respiration in the three stages were analyzed. It was found that longan fruit at different developmental stages differed in sensitivity to starvation stress, which rapidly initiated the fruit abscission response in all the three stages, but there were large differences in speed of fruit shedding. Young fruits responded to starvation stress for two days later than those in the middle and the late fruit development stage would lead to more intense fruit abscission response in the middle and the late stages. Respiratory oxygen consumption rate was the lowest in the young fruit stage. With the increase of light intensity, the respiration of young fruits did not cause a decrease in oxygen, but rather a release of oxygen. The decrease in the fruit removal force was also slower than that in the middle and late stages of fruit development. Therefore, it is concluded that fruit respiration was closely related to fruit abscission under starvation stress. Stronger fruit respiration intensity would result in faster fruit abscission under starvation stress and faster fruit removal force decreases. Young green fruits may carry out photosynthesis, which partially compensates for the respiratory consumption of carbohydrates in fruit, resulting in slower fruit abscission under starvation treatment. In the longan young fruit stage, the main reasons of slow fruit abscission under starvation stress are low respiratory oxygen consumption rate and certain photosynthetic capacity. Therefore, it is conclude that the young longan fruit is a partially autotrophic organ.

Keywords: longan (*Dimocarpus longan* Lour.); stress; fruit abscission; respiratory oxygen consumption rate; fruit removal force

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.09.009

龙眼 (*Dimocarpus longan* Lour.) 是我国传统的热带亚热带经济果树, 通过氯酸钾催花可实现果实周年生产, 其中尤以冬春季反季节龙眼果实最为畅销。因反季节龙眼价格稳定且在水果淡季上市而倍受青睐, 经济价值高, 已成为海南特色农业支柱产业之一。反季节龙眼果实发育期由于对环境最低温度要求苛刻, 目前仅在海南可进行商业化栽培。然而, 反季节龙眼采前落果严重(约 10%~40% 果实非正常脱落), 导致产量下降, 已成为海南反季节龙眼生产上亟待解决的重大难题^[1]。研究反季节龙眼果实脱落机理将有助于提高反季节龙眼坐果率及产量, 具有重要的生产意义。

在果实的发育过程中, 有限的果实脱落是淘汰不良果实的正常现象。然而反季节龙眼果实容易受到环境胁迫的影响, 导致果实非正常脱落加剧, 严重影响产量。研究表明, 器官脱落可能是由蔗糖亏缺激活的, 然而蔗糖调控器官脱落的潜在机制尚未明确。器官的发育转变需要充足的碳源, 而器官脱落往往是碳水化合物/同化物的不足及器官间的竞争而诱导。碳水化合物途径是复杂调节过程的结果, 涉及光合作用和碳水化合物储备运输代谢之间的平衡。激素和碳水化合物共同参与复杂的信号转导系统, 尤其是在应对胁迫时^[2]。苹果的侧果可感知碳水化合物亏缺, 随后启动糖信号诱导种子衰老, 从而诱导果实脱落^[3]。柿子幼果脱落伴随着碳水化合物含量的降低, 因此认为坐果与碳水化合物含量关系密切^[4]。正造龙眼果实脱落过程亦伴随着果实糖含量的下降^[5]。

在本果树中, 一般认为果实发育所需的碳水化合物营养来源于叶片的光合作用或树干、枝条、根的储备^[6-7]。在龙眼果实发育的不同时期, 碳水化合物代谢生理学与果实脱落的关系知之甚少。龙眼树与其他多年生木本果树一样, 成熟的叶片和根为发育中的果实提供主要的碳水化合物^[8]。团队之前的研究发现龙眼在果实不同发育时期对饥饿胁迫的响应存在较大的差异, 果实响应脱落的敏感性不同。那么在切断外界碳水化合物供应情况下, 果实脱落必然与果实糖代谢关系更密切。呼吸作用是糖代谢的中心, 蔗糖通过糖酵解过程进入三羧酸循环, 进而氧化磷酸化。因此呼吸作用在果实脱落中扮演了更为重要的角色。然而, 龙眼幼果期的果皮是含有叶绿体结构的, 理论上也可以进行光合作用, 从而在果实发育和坐果过程中为其自身的碳水化合物需求做出贡献。少量的报道也证实果实可以自身合成碳水化合物部分供应形态建成^[9]。为了探究反季节龙眼果实不同发育时期对胁迫响应的落果差异原因, 本研究检测了胁迫条件下反季节储良龙眼在不同果实发育时期的呼吸差异, 测定了不同光强对果实呼吸耗氧量的影响, 并结合落果动态, 分析果实发育不同时期落果差异的成因。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 材料选择 试验于 2023 年 6—12 月, 在中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所国家

热带果树品种改良中心龙眼种质圃内进行。反季节龙眼为8年生储良龙眼,6月底株施1 kg 氯酸钾催花处理,于8月初盛花。在花后30 d(幼果期,单果重约0.3 g)、45 d(果实发育中期,单果重约1.0 g)、70 d(果实发育后期,单果重约4 g)时,选取树势一致、坐果量在30~60粒、果实大小一致的果穗为材料,选取龙眼树9株,田间常规肥水管理。

1.1.2 材料准备 在果实生长的3个时期,分别选择外周中上部坐果量相近的果穗进行诱导脱落试验,每株选取直径5~8 mm的30个结果母枝,扦插入清水中,同时摘除果穗的叶片,中断果实碳水化合物供应,人为制造果实饥饿胁迫诱导果实脱落。采用自然光照射,处理后每日跟踪检测果实落果率、呼吸耗氧量。并检测不同光强对3个时期果实呼吸耗氧量的影响。

1.2 方法

1.2.1 落果率 以调查初期的落果率为0,每日调查落果量,计算落果率。对照为未处理的留树果穗。

1.2.2 呼吸耗氧量 采用氧电极(Hansatech Oxygraph)检测,反应体系为溶解有饱和氧的超纯水2 mL,零氧线建立用高纯氮。反应时间取斜率稳定的一段计数,外循环水温度为25℃,设3次重复。按每克新鲜果实每分钟氧气消耗量计算呼吸速率,单位:nmol/(min·g)。3个时期果实呼吸耗氧量检测环境为遮光处理,不同光强检测外环境为0、10%、25%、50%、80%、100%透光度,光源光强4000 lx。

1.2.3 果柄分离力 果柄分离力即将果柄从离层部位拉断所需要的力,采用拉力试验机检测^[5]。

1.3 数据处理

龙眼各项生理参数测试数据采用SPSS 21.0软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 饥饿胁迫对反季节龙眼不同发育时期果实脱落的影响

由图1可以发现,在同样扦插处理,切断外源碳水化合物诱导果实脱落过程中,幼果期果实在7 d内全部脱落,而果实发育中期和后期胁迫诱导脱落有相同的落果趋势,100%落果只需要5 d,胁迫诱导的幼果期落果没有果实发育中期和后期剧烈,果实脱落过程较幼果期延迟2 d。

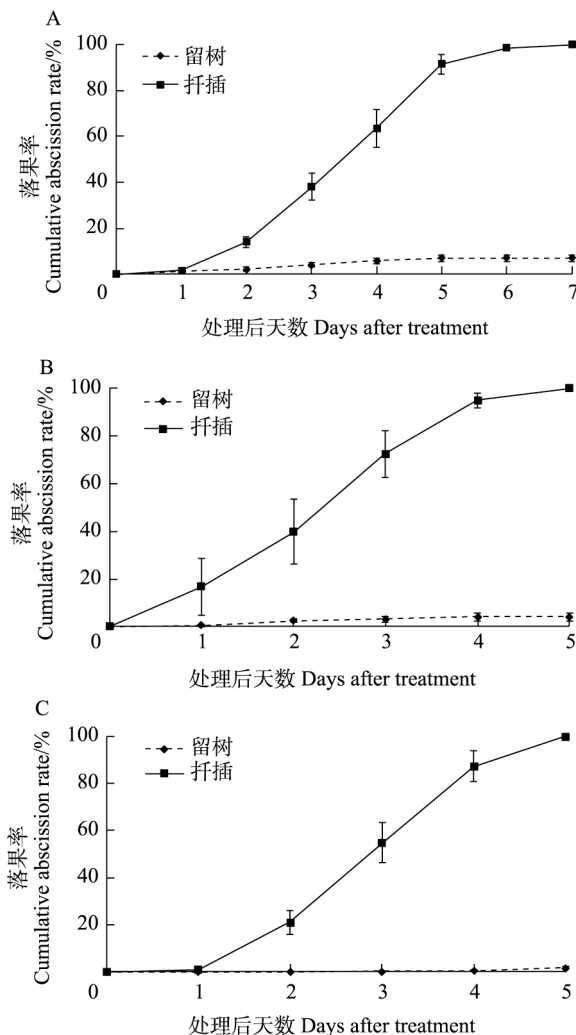


图1 饥饿胁迫对反季节龙眼果实发育幼果期(A)、中期(B)、后期(C)落果率的影响

Fig. 1 Effect of starvation stress on the fruit drop rate of off-season longan fruit development during the young fruit stage (A), middle stage (B) and late stage (C)

2.2 饥饿胁迫对反季节龙眼不同发育时期果实呼吸作用的影响

由果实发育的3个时期的呼吸耗氧量发现,幼果期果实呼吸耗氧量较低,为77 nmol/(min·g),果实发育中期和后期呼吸耗氧量在270 nmol/(min·g)以上。饥饿胁迫处理后,3个时期的果实均出现了呼吸耗氧量的迅速升高,在切断果实外部碳水化合物供应后,果实自身储备光合产物供应胁迫后呼吸消耗的差异较大。幼果期胁迫处理后,果实的呼吸耗氧量高峰出现在处理后的第2天,达到129 nmol/(min·g),随后缓慢下降,脱落时果实呼吸耗氧量为97 nmol/(min·g)。果实发育中期和后期胁迫处理后,呼吸耗氧量高峰出现在处理后的第1天,分别达到390、419 nmol/(min·g),随

后缓慢下降,脱落时果实呼吸耗氧量分别为 240、209 nmol/(min·g)。幼果期较低的果实呼吸消耗是其在同样受到饥饿胁迫时,比果实发育中期和后期脱落慢的原因之一(图 2)。

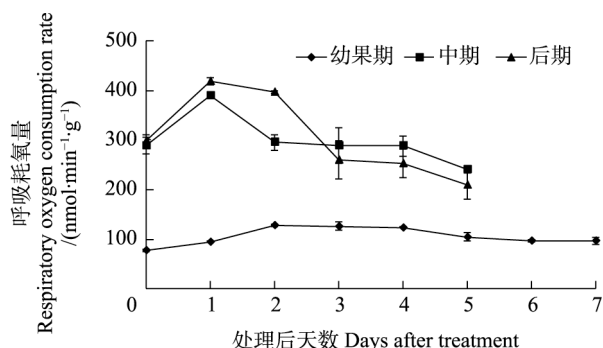


图 2 饥饿胁迫对反季节龙眼 3 个果实发育时期呼吸耗氧量的影响

Fig. 2 Effect of starvation stress on oxygen consumption rate of fruit in off-season longan at three fruit stages

2.3 不同光强对不同发育时期果实呼吸作用影响

由图 3 可以看出,幼果期果实在没有光照的情况下呼吸耗费较多的氧气,在逐渐增加透光度的过程中,果实呼吸耗氧量逐渐下降,在透光度为 25% 时,果实呼吸耗氧量为无光照呼吸耗氧量的 27%;当透光度增加至 50% 时,出现了负的呼吸耗氧量。说明当光强达到 2000 lx 时,果实光合作用释放的氧气多于呼吸消耗的氧气,出现了净光合。这与幼果期果实感受饥饿胁迫后落果较中期和后期缓慢相互印证。幼果期具有一定的光合作用是其在同样受到饥饿胁迫时,比果实发育中期和后期脱落慢的另一原因。

果实发育中期,果实离体无光照情况下呼吸耗费较多的氧气,在逐渐增加透光度的过程中,果实呼吸耗氧量逐渐下降,在透光度为 25% 时,果实呼吸耗氧量为无光照呼吸耗氧量的 77.5%;当透光度增加至 50% 时,果实呼吸耗氧量为无光照呼吸耗氧量的 52.4%。随后直至光强增加到 4000 lx,透光增加到 100% 时,果实呼吸耗氧量变化不大。果实发育中期光合作用并不能抵消呼吸作用对氧气的消耗。

果实发育后期,在离体无光照情况下呼吸同样需要消耗更多的氧气,在逐渐增加透光度的过程中,果实呼吸耗氧量下降和上升均很微小,变化不大,均在 275 nmol/(min·g) 左右。更未出现呼吸耗氧量负值的情况。

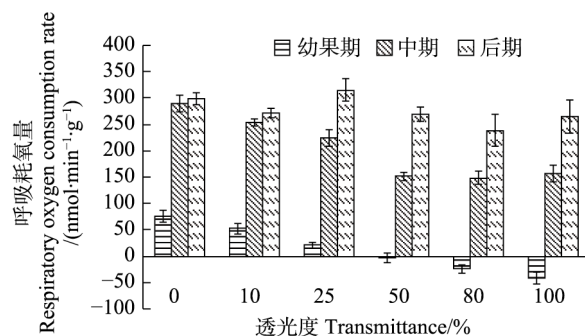


图 3 不同光强对反季节龙眼不同时期果实呼吸耗氧量的影响

Fig. 3 Effect of different light intensity on oxygen consumption rate of fruit in off-season longan at three fruit stages

2.4 饥饿胁迫对反季节龙眼不同发育时期果柄分离力的影响

由图 4 可知,随着胁迫处理后天数的增加,果柄分离力逐渐下降,这预示着果实逐渐接近脱落。幼果期果柄分离力的急剧下降发生在处理后的第 3 天,而果实发育中期和发育后期果柄分离力在处理后的第 1 天即开始迅速下降,说明果实发育中期和发育后期对胁迫的敏感性更强,对胁迫的响应更快。且果实发育后期果柄分离力的初始值低于幼果期及果实发育中期,这可能与果实发育后期感受到饥饿胁迫更容易脱落有关。

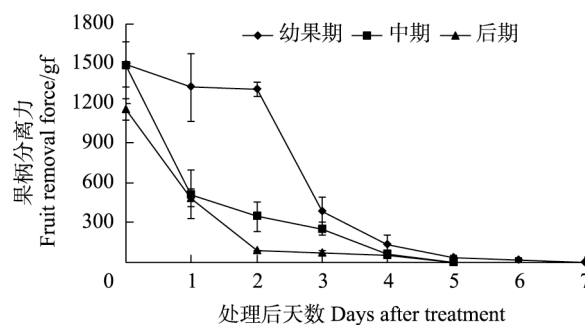


图 4 饥饿胁迫对反季节龙眼 3 个果实发育时期果柄分离力的影响

Fig. 4 Effect of starvation stress on fruit removal force of fruit in off-season longan at three fruit stages

3 讨论

前期的研究表明果实脱落与果实中碳水化合物含量的下降密切相关^[5]。扦插果穗并摘除叶片,在阻断外源光合产物供应的情况下,果实中碳水化合物的代谢与呼吸作用相关,因此果实呼吸作用的强弱与果实所处的脱落状态关系密切^[1],果实脱落与否与碳水化合物的消耗速度关系密切。

而果实早期脱落是果实内部生理状态与代谢作用提前达到成熟或衰老状态的一种结果^[10]。果实呼吸作用对果实脱落的影响研究多集中在呼吸跃变型果实上,极少有果实自养与果实脱落关系的研究报道。而幼果期的果皮为具有叶绿体的器官,其自养在果实总碳水化合物中的占比与果实脱落的关系在研究果实非正常脱落上具有重要意义。

许多花和果实是绿色的,部分能量和碳水化合物可通过器官中的这些结构直接光合作用获得^[11]。但是幼果期果实可进行光合作用制造碳水化合物的报道极少。在葡萄上,花序在整个花的发育过程中通过光合作用来提供自身的碳营养,自养即可达到正的净光合作用而影响脱落的敏感性。光合作用速率与叶绿素浓度呈正相关,不同葡萄品种间光合作用的模式差异也解释了它们对脱落的不同敏感性^[12]。茶树白化果皮细胞内的质体结构严重损坏,无法进一步发育形成叶绿体,叶绿体发育缺陷导致光合作用及其直接相关的碳代谢和氮代谢相关进程受到了严重影响^[13]。油菜角果皮作为典型的非叶器官,其光合作用不仅是油菜光合作用重要补充,更是角果发育后期产量建成的重要碳源^[14]。研究表明薄壳山核桃果实光合作用对其果实干物质积累具有重要作用,在果实发育进程中,薄壳山核桃果实假果皮光合能力随着果皮叶绿素含量降低而明显降低^[15]。这些研究均支持果实为部分自养的生殖器官,与本研究幼果期果实为部分自养器官有相同的结论。

果实发育的3个时期,在同样感受到胁迫情况下,果实脱落进程存在较大差异,因此形成差异的原因与果实呼吸差异必定存在关系。通过检测发现,幼果期果实呼吸耗氧量较低,降低了果实碳水化合物的消耗,延缓了果柄分离力的下降速率。而不同光强照射情况下对3个时期果实呼吸耗氧量的研究结果也表明,幼果期的果实可通过自身光合作用代偿部分呼吸作用对碳水化合物的消耗。幼果期果实较低的呼吸耗氧量及自身具有一定的光合作用能力是其脱落较果实发育中期和后期慢的主要原因。

4 结论

胁迫条件下果实呼吸作用与果实脱落过程密切相关,果实呼吸强度越强,果实在饥饿胁迫条件下脱落越快。龙眼幼果期可通过果皮进行光合作用部分代偿碳代谢。幼果期饥饿胁迫下果实脱

落慢的主要原因是低的呼吸消耗和具有一定的光合能力,因此龙眼幼果是一个部分自养的器官。

参考文献

- [1] 杨子琴, 李建国, 张蕾, 李松刚, 洪继旺, 黄旭明. 龙眼果实脱落特性参数与果柄分离力的相关性分析[J]. 热带作物学报, 2021, 42(10): 2986-2992.
YANG Z Q, LI J G, ZHANG L, LI S G, HONG J W, HUANG X M. Relativity analysis between characteristic parameters of off-season longan abscission and its fruit removal forcet[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(10): 2986-2992. (in Chinese)
- [2] SAWICKI M, BARKA E A, CLEMENT C, VAILLANT-GAVEAU N, JACQUARD C. Cross-talk between environmental stresses and plant metabolism during reproductive organ abscission[J]. Journal of Experimental Botany, 2015, 66(7): 1707-1719.
- [3] BOTTON A, ECCHER G, FORCATO C, FERRARINI A, BEGHELDO M, ZERMIANI M, MOSCATELLO S, BATTISTELLI A, VELASCO R, RUPERTI B, RAMINA A. Signaling pathways mediating the induction of apple fruitlet abscission[J]. Plant Physiology, 2011, 155(1): 185-208.
- [4] REIG C, MARTINEZ-FUENTES A, MESEJO C, AGUSTI M. Hormonal control of parthenocarpic fruit set in 'Rojo Brillante' persimmon (*Diospyros kaki* Thunb.)[J]. Journal of Plant Physiology, 2018, 231: 96-104.
- [5] 杨子琴, 李茂, 章笑赧, 余意, 王惠聰, 黄旭明. 饥饿胁迫对龙眼果实脱落及糖代谢的影响[J]. 果树学报, 2011, 28(3): 428-432.
YANG Z Q, LI M, ZHANG X Y, YU Y, WANG H C, HUANG X M. Effects of starvation stress on fruit abscission and sugar metabolism in longan[J]. Journal of Fruit Science, 2011, 28(3): 428-432. (in Chinese)
- [6] HIEKE S, MENZEL C M, LÜDDERS P. Shoot development, chlorophyll, gas exchange and carbohydrates in lychee seedlings (*Litchi chinensis*)[J]. Tree Physiology, 2002, 22(13): 947-953.
- [7] HIEKE S, MENZEL C M, LÜDDERS P. Effects of leaf, shoot and fruit development on photosynthesis of lychee trees (*Litchi chinensis*)[J]. Tree Physiology, 2002, 2(13): 955-961.
- [8] ZAPATA C, DELÉENS E, CHAILLOU S, MAGNÉ C. Partitioning and mobilization of starch and N reserves in grapevine (*Vitis vinifera* L.)[J]. Journal of Plant Physiology, 2004, 161(9): 1031-1040.
- [9] BLANKE M M, LENZ F. Fruit photosynthesis[J]. Plant Cell and Environment, 1989, 12: 31-46.
- [10] 吕忠恕, 王邦锡, 盧崇恩, 李玉琴. 苹果和梨幼果脱落期

- 中的代谢变化[J]. 园艺学报, 1963(3): 261-270.
- LYU Z S, WANG B X, LU C E, LI Y Q. Metabolic changes associated with the abscission of young fruits in apple and pear trees[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1963(3): 261-270. (in Chinese)
- [11] BAZZAZ F A, CARLSON R W, HARPER J L. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits[J]. Nature, 1979, 279: 554-555.
- [12] LEBON G, BRUN O, MAGNÉ C, CLÉMENT C. Photosynthesis of the grapevine (*Vitis vinifera*) inflorescence[J]. Tree Physiology, 2005, 25(5): 633-639.
- [13] 汤榕津, 刘浩然, 刘丁丁, 张晨禹, 龚洋, 叶圆圆, 陈杰丹, 陈亮, 马春雷. 茶树白化果皮超微结构观察及分子机制研究[J]. 茶叶科学, 2022, 42(6): 779-790.
- TANG R J, LIU H R, LIU D D, ZHANG C Y, GONG Y, YE Y Y, CHEN J D, CHEN L, MA C L. The ultrastructure and molecular mechanism of albino pericarp in tea plants[J]. Journal of Tea Science, 2022, 42(6): 779-790. (in Chinese)
- [14] 李静, 周杨果, 陆志峰, 丛日环, 李小坤, 任涛, 鲁剑巍. 氮钾配施对冬油菜角果皮光合作用及光合器官氮分配的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2022, 28(5): 869-879.
- LI J, ZHOU Y G, LU Z F, CONG R H, LI X K, REN T, LU J W. The effects of combined nitrogen and potassium application on photosynthesis and nitrogen allocation in photosynthetic organs of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) silique wall[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2022, 28(5): 869-879. (in Chinese)
- [15] 张韵, 刘涛, 张涛, 谢乐添, 黄坚钦, 王正加, 胡渊渊. 薄壳山核桃果实假果皮的光合特性[J]. 林业科学, 2019, 55(10): 10-18.
- ZHANG Y, LIU T, ZHANG T, XIE L T, HUANG J Q, WANG Z J, HU Y Y. Photosynthetic characteristics of pseudo-peel of pecan fruits[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2019, 55(10): 10-18. (in Chinese)