

荔枝裂果与果实生长及水分吸收动力学的关系

李建国 黄辉白 袁荣才 高飞飞
(园艺系)

摘要 荔枝采前裂果发生于假种皮速长期,台风雨是诱发裂果的典型气候现象,在此期间,日裂果率(DCR)果径日净增值(DNG)和蒸汽压亏(VPD)三者之间呈极显著相关,VPD猛跌抑制叶蒸腾使水分大量涌入果实。喷脱落酸以抑蒸腾也产生相同结果。环剥增多果内可溶性固形物,降低渗透势,也诱发裂果。台风雨诱发果实非常规的呼吸峰。浸果实验证明吸水与呼吸相关,认为荔枝果实吸水包含被动吸水,即渗透势降低和叶蒸腾减弱引起的水流转向,也包含由呼吸提供能量的主动吸水过程。

关键词 荔枝;裂果;果实生长;吸水;呼吸;大气蒸汽压亏;渗透势

荔枝裂果常造成明显的经济损失,尤其对于一些名贵品种,如糯米糍、桂味等。由于这些品种对裂果的易感性高,往往采前裂果率可高达50%以上,所以损失极大。广东夏季多台风雨,采前一段时间发生的台风雨几乎必然伴随着严重裂果。关于荔枝裂果的研究报导不多。在其它果实上,很早就有人^[8,9]指出裂果与果实晚期的突发性猛长有关。甜樱桃在浓雾天或雨天里容易裂果,推测由于叶片蒸腾减弱和水势梯度导致水分大量进入果实^[14],但也有人^[13]指出水分的吸收与呼吸代谢有关。

本研究的目的主要是探讨荔枝裂果与果实生长以及气象因子之间的关系,进而探讨荔枝果实吸收水分的动力学特性,以期减轻或克服裂果提供理论依据。

1. 材料与方法

1.1 裂果与果实生长及气象因子关系的观测

在同一株糯米糍成年树上,于雌花盛开后30天选大小近似的30个果挂牌并在赤道面上以漆点标记以利精确测量,定果定期测量纵横径,所用游标尺精度达0.02mm。同时分期每次采集11—18个发育正常果作以下测定:a果实呼吸强度,参照江建平等^[2]所用方法;b)假种皮中的渗透势(ψ_n),用Wescor HR—33热电偶干湿度仪测定^[6]。c)假种皮中果糖、葡萄糖和蔗糖含量,采用蒽酮分光光度法;d)果实中钾含量,采用火焰分光光度法。

从盛花后68天起,对漆点标记的50个果的横径每天测量两次,最后从中选出具全期连续生长记录的20个果,对其测量值进行数据处理。从盛花后68天起至采收,在树冠外围四周选20个果穗挂牌,每天0630—0730时统计果数和裂果数,统计完毕即摘除裂果。

果实横径日净增值(DNG)果实相对生长率(RGR)、日裂果率(DCR)、大气蒸汽压亏(VPD)的计算方法为下:

本文取材自李建国硕士论文的部分内容,黄辉白为指导教授。

本研究属于国家自然科学基金资助项目。

1992—02—28收稿

$DNG\text{ (mm/d)} = \text{次日晨间横径} - \text{当天晨间横径}$ 。

$RGR\text{ (\%/d)} = (x_i - x_{i-1}) / x_{i-1} \cdot d \times 100$, 其中 x_i 和 x_{i-1} 为相邻两次测量的横值, d 为两次相隔天数。

$DCR\text{ (\%)} = \frac{\text{裂果数}}{\text{观察果数}} \times 100$, 以清晨 (0630—0730时) 的统计值计算出前一天的 DCR。

VPD 一根据定装在果园内的日记录仪所录之温、湿度, 从《湿度查算表》中查得。

1.2 喷洒脱落酸 (ABA) 对荔枝裂果影响的试验 ABA 是生理抑制蒸腾剂, 为验证人为抑制蒸腾是否诱裂果, 设计以下试验: (1) 对照 (蒸馏水); (2) 10PPm ABA; 全加入 0.1% 吐温, 于 6 月 14 日盛花后 66 天喷洒, 以湿润叶片与果面为准。选成年 ‘糯米糍’ 树 1 株, 以大果枝为实验单元, 重复 3 次, 每个重复选大小及成熟度近似的果 5 个, 漆点标记赤道面, 每天 0630—0730 时量其横径并统计裂果数。

1.3 环状剥皮对荔枝裂果影响的试验 为揭明果实吸水与假种皮汁液中理化性状的关系, 于盛花后 66 天在 1 株 ‘糯米糍’ 树上设两项处理: (1) 对照; (2) 环剥。实验单元为果枝基部粗约 8mm, 环剥圈约 5mm 宽, 重复 5 次。每天 0630—0730 时量漆点标记果 (每枝 3—4 个) 横径并统计裂果数, 每隔一日从每处理采 4~5 果测可溶性固形物 (TSS) (用阿贝折射仪测定) 和果汁渗势 (Ψ_n)。

1.4 裂果与水分吸收及呼吸代谢关系试验

以成熟的 ‘三月红’ 荔枝果实为试材, 浸入含代谢促进剂或抑制剂的不同溶液中: (1) 蒸馏水 (对照); (2) 乙烯利 (Ehrel) 32PPm; (3) 丙二酸 ($C_2H_2O_4$) 10mM; (4) 氰化钠 ($NaCN$) 4mM; (5) 迭氮化钠 (NaN_3) 3mM; (6) 碘乙酸 (CH_3ICOOH) 10mM; (7) 氟化钠 (NaF) 50mM。试剂中除乙烯利为农用 40% 原液外, 其它均为分析纯。实验单元为单果, 重复 6—10 次。25 小时之后从溶液中将果取出测其水分吸收率及呼吸率。

另以成熟 ‘H1224’ 荔枝果浸入 32PPm 乙烯利溶液中, 以蒸馏水为对照, 在 55 小时内分 5 次取果测其水分吸收率, 并统计裂果率, 每次用 10 个果。

2 结果

2.1 裂果与果实生长及有关气象因子的关系

1990 年, 糯米糍于盛花后 61 天开始裂果, 此时假种皮进入快速生长, 尤以横径生长速度为快。在盛花后 63—81 天, 即裂果发生期间, 日裂果率 (DCR) 与横径相对生长率 (RGR) 呈显著正相关关系 ($r=0.9847, P<0.05$), 而与纵径的 RGR 相关性很低 ($r=0.3979$) (表 1)。

表 1 糯米糍荔枝的果实相对生长率 (RGR) 与日均裂果率 (DCR) 的变化

项 目	盛 花 后 天 数						
	51	63	70	77	81	84	
RGR (%·d)	纵径 (L)	3.82	2.66	0.80	1.00	3.38	0.37
	横径 (D)	5.13	4.14	4.31	4.01	4.24	0.03
DCR (%·d)	0	1.6*	5.4	5.6	5.1	2.2	

* 此数据为盛花后第 61 天 (开始出现裂果) 至第 63 天的日裂果均值

另外,当年盛花后68~78天的逐日观测值显示,果实横径日净增值(DNG)、日裂果率(DCR)和蒸汽压亏(VPD)三者之间有极显著相关性: $r_{DNG, DCR}=0.9169$; $r_{DNG, VPD}=-0.8281$; $r_{VPD, DCR}=-0.8936$, 均达 $P<0.01$ 水平。从图1明显可见,在台风雨期间(盛花后68—70天),VPD猛降,DNG和DCR猛升:VPD由第67天的810Pa跌至470—301Pa,此期间DNG高达0.87—0.96mm/d,而DCR从第67天的近4.0%上升至9.6%(第68天)11.4%(第69天),14.5%(第70天)台风雨一过,VPD明显上升,DNG和DCR急速下降。

每天两次的果实横径测量表明,在台风雨期间,白昼的净增值竟大于或接近于夜间的净增值,平均昼/夜净生长量为0.51mm/0.41mm;台风雨过后的正常气候期间则为0.22mm/0.45mm,说明荔枝果实昼间有可观的生长量(表2)。

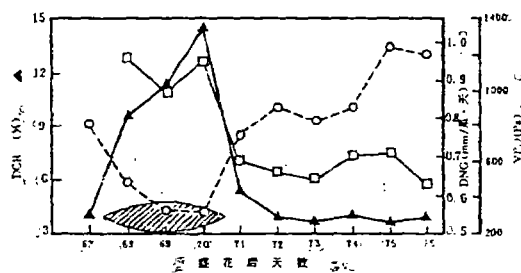


图1 ‘糯米糍’荔枝的日裂果率(DCR ▲)与果实横径日净增值(DNG □)及大气蒸汽压亏(VPD ○)之间的关系。
梭形阴影示台风雨。

表2 ‘糯米糍’荔枝果实横径昼间(0630—1830时)与夜间(1830—0630)的净增长量(mm)

项目	盛花后天数								
	68	69	70	71	72	73	74	75	76
昼间	0.57	0.50	0.47	0.19	0.20	0.32	0.21	0.20	0.21
夜间	0.39	0.37	0.48	0.50	0.46	0.32	0.49	0.51	0.42
合计	0.96	0.87	0.95	0.69	0.66	0.64	0.70	0.71	0.63

[注] 第68~70天为台风雨期间,即1990年5月16—18日。

2.2 生理抑蒸剂脱落酸促进裂果的效应

喷洒生理抑制蒸腾剂脱落酸(ABA)明显促进裂果,且以喷后第2~4天为甚,与此同时,果实横径的日净增值(DNG)也受到促进(表3)。

表3 喷洒ABA后‘糯米糍’荔枝果实的日裂果率(DCR)与横径日净增值(DNG)变化

处 理		处 理 后 天 数					均 值
		1	2	3	4	5	
DCR	水	3.4	1.9	9.8	2.2	2.4	3.9
(%)	ABA	5.4	9.3	22.2	22.2	6.1	13.0
DNG	水	0.51	0.46	0.55	0.80	0.80	0.62
mm/果·天	ABA	0.60	0.90	0.73	0.86	0.89	0.80

[注] 两处理平均值之间的差异显著性达 $p=0.05$ (DCR) 和 $p=0.10$ (DNG) (t测验)。

2.3 环状剥皮促进裂果的效应

环剥后的第2,4天裂果明显多于无环剥的对照。5天的总裂果率,环剥比对照增多近1倍。在横径日净增值上,未能看出其变化与日裂果率的明显关系,但5天的总增值,环剥比对照

增大近10%。可溶性固形物测定表明,环剥在一定程度上促进了假种皮汁液中渗透势的下降(表4)。

表4 环状剥皮对‘糯米糍’荔枝日裂果率(DCR)、果实横径日净增值(DNG)、假种皮汁液中可溶性固形物(TSS)和渗透势(Ψ_a)的影响

处 理		处 理 后 天 数					5天的总 值(‘’)或 平均值(‘‘’)
		1	2	3	4	5	
DCR	对照	3.1	3.2	4.8	8.3	2.2	16.9*
(%)	环剥	2.0	12.2	4.8	13.6	3.3	32.0*
DNG	对照	0.90	1.12	1.14	0.67	0.52	4.35*
(mm/果·天)	环剥	0.93	0.98	1.14	0.82	0.89	4.76*
TSS	对照	—	10.40	—	11.18	—	10.79**
(%)	环剥	—	10.70	—	11.40	—	11.05**
Ψ_a (Mpa)	对照	—	-2.40	—	-2.55	—	-2.48**
	环剥	—	-2.47	—	-2.72	—	-2.60**

2.4 裂果与水分吸收及呼吸代谢的关系

由图2可见,‘糯米糍’荔枝果实的呼吸强度由花后33天的 $130.9\text{mlCO}_2/\text{kg}\cdot\text{h}$ 持续下降至63天的低谷($64.4\text{mlCO}_2/\text{kg}\cdot\text{h}$),但在花后68~70台风雨期间,呼吸强度又急剧回升到 $124.8\text{mlCO}_2/\text{kg}\cdot\text{h}$ 果实开裂高峰与呼吸高峰同时出现。

另外,在裂果发生季节,即盛花后63天之后,假种皮内的糖积累旺盛进行,其中尤其是葡萄糖和果糖,钾含量持续直线上升,渗透势则直线下降。

表3的数据表明,‘三月红’荔枝果实浸入含有呼吸促进剂或抑制剂的不同溶液中25小时之后,其水分吸收率与呼吸率呈高度正相关关系($r=0.933$, $p<0.01$)。其中丙二酸原本为呼吸抑制剂,但在本实验中却表现促进呼吸与吸水。关于此点尚难解释,我们只见过关于丙二酸促进离体燕麦胚芽鞘生长的报道^[2]。

图3的资料表明,‘H1224’荔枝果实浸在浸果实验,吸水与浸入时间呈显著的二次方程相关,水分吸收有一高峰。在乙烯利中,吸水峰和裂果峰均出现于浸后15时,而对照果实的吸水峰延至浸后28小时才出现,且峰值仅及乙烯利处理果的62.3%,未见有裂果发生。

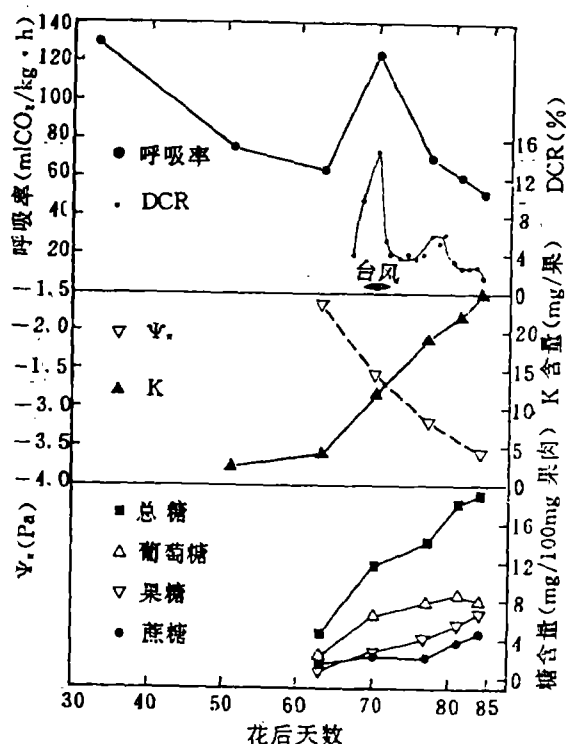


图2 ‘糯米糍’荔枝在果实发育期间果实呼吸率、假种皮渗透势(Ψ_a)、钾(K)和糖含量变化与裂果(DCR)的关系

表3 呼吸促进剂与抑制剂对‘三月红’荔枝果实
水分吸收及呼吸的影响

处 理	水分吸收 (%FW)	呼吸率 (mlCO ₂ /kg·h)
对照 (蒸馏水)	4.42cd	26.06
乙烯利 32ppm	6.17a	37.14
丙二酸 10mM	6.00ab	31.91
氯化钠 4mM	4.98c	31.31
迭氮化钠 3mM	3.22e	5.97
碘乙酸 10mM	2.99e	15.96
氰化钠 50mM	2.57e	9.27

[注] 表中数值为6—10个果的均值, 其后字母相同时表示差异显著 ($p < 0.01$)

3. 讨论

本研究首先围绕台风雨这一导致荔枝大量裂果的典型气候现象, 发现 VPD 与果实生长的密切负相关, 在 VPD 剧降期间大量裂果发生以及台风雨期间果实呼吸高峰与裂果高峰在时间上的吻合等有趣现象。浸果实验则进一步把呼吸、吸水、裂果三者联系起来。

黄辉白等 (1986)^[5]曾经报导过台风雨来临时遮雨生长棚内甜橙果实的突发性猛长, 并指出这种异常现象与急降的 VPD 有关。大气中的蒸汽压亏的减小势必使叶的蒸腾减弱, 从而有利于从根吸收上来的土壤水分大量、急速涌入果实。因为在高蒸腾状况下, 果实在叶果水分竞争中必然处于劣势 (叶其兰等^[1])。但在低或无蒸腾状况下, 水分大量流入果实, 是果实突发性猛长的诱因。喷洒脱落酸抑制叶的蒸腾, 导致果实 DNG 的增大和裂果的增多, 支持了以上的推论。 r_0 为二次方程相关系数 ($P < 0.05$)

环剥增多了果实的可溶性固形物含量并从而降低了渗透势, 可以认为与 DNG 增大和裂果增多有一定关系。碳水化合物在果实中的积累为果实进一步生长提供了物质基础, TSS 越大则 Ψ_n 越低, 则为果实在叶果水分竞争中增添了一分优势。

荔枝果实表现出来的白昼生长与许多其它果实的表现不同。在台风雨期间, 荔枝果实的白昼生长甚至超过了夜间生长, 显然与 VPD 下降, 叶蒸腾减弱有关, 台风雨期间的大量裂果, 似乎应首先归咎于白昼生长的冲击。

荔枝果实已被证实为非跃变型果实^[5], 它在成熟之前不应有呼吸高峰出现。但在本研究中发现, 随着台风雨的来临和结束, 竟有一十分明显的呼吸高峰出现并及时消失。这是我们发现荔枝果实在生理上的另一奇怪现象。这一非常规的呼吸峰的出现竟又与裂果高峰在时间上如此吻合, 简直令人不易置信。我们的浸果实验已相当充分地证明, 果实吸水与呼吸是正相关关系。这与 Wade^[13]的甜樱桃浸果实验结果相呼应。Bonnwr et al.^[7]指出, 生长素诱导的植物组织生长与吸水的机理, 在于生长素促进了组织的呼吸。果实生长所需的能量来源于

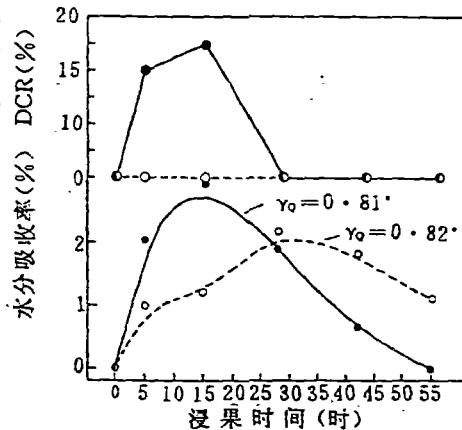


图3 浸果实验: 蒸馏水 (○) 和 32ppm 乙烯利 (●) 对‘H1224’荔枝果实裂果 (DCR) 和水分吸收的影响。

呼吸作用的提供,所以可以认为荔枝果实吸水的机理也包含这种代谢性吸水的机理。

至于台风雨为何能诱导荔枝果实发生非常规的呼吸跃升过程,尚不易加以解释。Prasad^[10]曾认为荔枝果实在雨后1—2天内的快速生长,与酸式磷酸酶活性的升高有关。也许台风雨这种猛烈变化的气候现象,作为一种环境的胁迫,很可能诱发某些酶活性的增高,这是有待进一步研究证实的有趣现象。

黄辉白等^[4]曾指出荔枝果实在成熟期间生理生化变化表现出类似“转熟”(Veraison)的征候群,其中有糖的急剧积累。Paull等^[11]指出荔枝假种皮中K含量也在此时直线上升。在本文图2中可以看到这些现象发生在与裂果相同的时期。以上这些物质都属于渗透调节物质,它们的积累导致低 ψ_n ,成为吸水的动力之一。但是裂果的最终发生还必须在此基础上出现某些“冲击”,而台风雨期间的蒸腾急降和果实非常规的代谢性呼吸跃升正好满足了产生裂果的全部条件。

简单归结起来可以认为,同化产物在果中的旺盛积累导致 ψ_n 的明显下降,叶蒸腾的急速减弱引起果内 ψ_p 的上升,是果实吸水的双重动力,属于被动性质,果实呼吸作用的跃升则为主动的代谢性吸水提供了所需的能量。

致谢 肖敬平教授为本研究提供了宝贵的意见,广东省农科院果树所提供了部分试材,谨此致谢。

参 考 文 献

- 1 叶其兰,黄辉白,高飞飞.柑桔叶与果之间的水分转移:水势测定与氘水示踪的新证据.园艺学报, 1989, 16: 5~10.
- 2 江建平,苏美霞,李沛文.荔枝果实在发育和采后的乙烯产生及其生理作用.植物生理学报, 1986, 12: 95~103.
- 3 黄辉白,高飞飞,许建楷,谢柱深.水分胁迫对甜果实发育的影响.园艺学报, 1986, 13: 237~244.
- 4 黄辉白,程贵文,高飞飞.荔枝果实发育的研究 I.成熟期间某些生理生化特点.园艺学报, 1986, 13: 9~15.
- 5 Akamine E K and T Goo. Respiration and ethylene production during ontogeny of fruit. J Amer soc Hort Sci, 1973, 98: 381~383.
- 6 Andersen Pc and DG Richardson. A rapid method to estimate fruit water status with special reference to cracking of sweet cherries. J Amer soc Hoer Sci, 1982, 107: 441~442.
- 7 Bonner J. RS Bandurski and A Millerd. Linkage of respiration to auxin-induced water uptake. Physiol Plant, 1953, 6: 511~522.
- 8 Cook AJ. California citrus culture. California State Printing Office, Sacramento 1913, pp121.
- 9 Gardner VR. FC Bradford and HD Hooder. The fundamentals of fruit production. N. Y. 1922, pp686.
- 10 Prasad US and OP Jha. Acid and alkaline phosphatase activity in fruit pulp during ripening of litchi. Indian J Plant Physiol 1972, 22: 84~86.
- 11 Paull RE, NJ Chen, J Deputy, H Huang, G Cheng and F Gao. Litchi growth and compositional changes during fruit development. J Amer soc Hort Sci, 1984, 109: 817~821.
- 12 Thimann KV and WD Jr Bonner. Experiments on the growth and inhibition on isolated plant parts I The action of iodo-acetate and organic acids on the Avena coleoptile. Amer J Bot, 1948, 35: 271~281.
- 13 Wade NL. Effect of metabolic inhibitors on cracking of sweet cherry fruit. Scientia Hort, 1988, 34: 239~248.
- 14 Yamamoto T. Cracking and water relations of sweet cherry fruit. J Yamagato Agri Forestry Soc, 1973, 30:

74~85 (H. A. 45 (4): 2152)

LITCHI FRUIT CRACKING IN RELATION TO FRUIT GROWTH AND WATER—UPTAKE KINETICS

Li Jianguo Huang Huibai Yuan Rongcai Gao Feifei

(Department of Horticulture)

Abstract Litchi fruit cracking occurred mainly in the pre-harvest period of rapid aril growth. Significant correlations were found among the DCR (daily fruit-Cracking rate), DNG (daily net growth in fruit diameter) and VPD (atmospheric vapour pressure deficits). It was especially typical during the typhoon rain spell, when an unusual burst of growth of the fruits was demonstrated concurrently with the drastic drop of VPD. Litchi fruit cracking is assumed to be associated with an active uptake of water, which is motivated by the enhanced respiration of the fruits, another unconventional demonstration during the typhoon rain spell, aside from the passive influx of water into the fruits caused by the diversion of water stream due to depressed leaf transpiration and also by the drop of osmotic potential in the aril sap.

Key words Fruit cracking; Fruit growth; Litchi (Lychee); Osmotic potential; Respiration; Vapour pressure deficits; Water uptake