

柑橘光合效率调控机制的多维研究进展

王丽娇 谭建容 杨浩南 周玲 彭磊*

云南农业大学园林园艺学院

DOI:10.32629/as.v8i12.3563

[摘要] 光合作用是柑橘生长发育和产量品质形成的物质与能量基础。本文系统综述了柑橘特殊光合器官的结构功能特性:以叶片为核心部位分为表皮和叶脉,进行光合作用、制造有机养分、维持生长发育和果实产量;以及柑橘光合碳同化途径: C_3 光合碳同化途径,关键调控点:关键酶活性调控,电子传递过程调控,光合色素合成与光捕获调控,源-库关系调控,碳代谢相关酶活性调控,抗氧化系统调控,气孔导度调控;同时,探讨柑橘光合作用与干旱、温度、盐胁迫、病虫害等逆境适应,提高柑橘光合作用效率的策略与技术,并展望了未来研究重点方向。为柑橘种植、品种选育和品质优化提供理论基础。为深入理解柑橘光合生理生态机制、优化栽培管理及遗传改良提供理论支撑。

[关键词] 柑橘; 光合作用; 光合调控

中图分类号: TU986.1 **文献标识码:** A

Multidimensional research progress on the regulation mechanism of citrus photosynthetic efficiency

Lijiao Wang Jianrong Tan Haonan Yang Ling Zhou Lei Peng*

School of Landscape and Horticulture, Yunnan Agricultural University

[Abstract] Photosynthesis is the material and energy basis for the growth, development, yield and quality formation of citrus fruits. This article systematically reviews the structural and functional characteristics of the special photosynthetic organs of citrus: with the leaf as the core part, it is divided into the epidermis and veins, which carry out photosynthesis, produce organic nutrients, maintain growth and development, and fruit yield. And the photosynthetic carbon assimilation pathway of citrus: C_3 photosynthetic carbon assimilation pathway, key regulatory points: regulation of key enzyme activity, regulation of electron transfer process, regulation of photosynthetic pigment synthesis and light capture, regulation of source-reservoir relationship, regulation of carbon metabolism-related enzyme activity, regulation of antioxidant system, regulation of stomatal conductance; Meanwhile, the strategies and techniques for adapting citrus photosynthesis to adverse conditions such as drought, temperature, salt stress, pests and diseases, and improving the efficiency of citrus photosynthesis were explored, and the key research directions for the future were prospected. It provides a theoretical basis for citrus cultivation, variety selection and breeding, and quality optimization. To provide theoretical support for a deeper understanding of the photosynthetic physiological and ecological mechanisms of citrus, as well as for optimizing cultivation management and genetic improvement.

[Key words] Citrus; photosynthesis; Photosynthetic regulation

引言

柑橘(*Citrus reticulata* Blanco)是世界性重要的经济作物和果树,为常绿小乔木,属于芸香科(Rutaceae Citrus)。柑橘类水果包括橘、柑、橙、柚和枳等,中国栽培的柑橘主要是柑橘属(*Citrus*),其余为枳属和金柑属。柑橘是我国种植规模与产量最大的果树。我国柑橘种植面积接近267万 hm^2 ,产量超过4500万t,均位居全球之首^[1]。光合作用将太阳能转化为化学能的过

程,是植物生存和有机物质积累的基础,为植物生命活动提供所需物质^[2]。柑橘的光合作用是指叶片捕获并利用太阳能,在叶片的光合部位将 CO_2 固定,合成有机物,并将其运输到植物内部,用于植物的生长发育及果实的成熟^[3]。光合作用是果树生长发育的基础,果树积累的光合产物多则有利于树体健壮生长使其根系发达、花芽饱满、产量高、果实大且品质好^[4]。柑橘是典型的 C_3 植物,其光合作用机制遵循卡尔文循环,并受到一系列复杂

的环境和内部因素调控,了解并掌握这些调控机制对于提高柑橘的产量、品质和抗逆性至关重要。

对于光合作用和光合调控机制的研究日益增多,光合效率与果树生长发育息息相关。研究柑橘的光合作用和光合调控机制有利于优势品种的选择,为良种培育、生育期调控、提高产量与品质提供理论依据,本文将对柑橘光合器官的结构功能特性、柑橘光合碳同化途径及关键调控点、柑橘光合作用与逆境适应、提高柑橘光合作用效率的策略与技术等几个方面的研究进行概述,旨在为我国柑橘科研和生产提供科学性参考。

1 柑橘特殊光合器官结构与功能特性

1.1 叶片

叶片是柑橘主要的光合器官,是柑橘树进行光合作用、制造有机养分、维持生长发育和果实产量的核心部位。

1.1.1 表皮

柑橘表皮分为上下表皮且都由一层紧密排列的细胞组成,细胞外壁具角质层,其为物理屏障,阻止病原菌直接侵入,减少水分蒸腾的同时允许光透过。气孔主要分布于下表皮,柑橘品种和种植环境不同气孔密度也会有一定差异^[5],油腺点是柑橘叶片最为显著的特征,为下表皮的分泌囊,含有挥发性芳香油赋予柑橘叶片特殊气味,能驱避食性害虫,减少害虫对叶片的啃食或刺吸损伤,保护叶肉细胞和叶绿体结构的完整性,间接保障光合作用的正常进行。这类品种柑橘叶片表皮具腺毛,可分泌挥发性物质减少强光损伤,主要由烷烃和脂肪酸组成的蜡质层通过减少反射光增强光吸收^[6]。

1.1.2 叶脉

柑橘主脉和侧脉由木质部和韧皮部组成,木质部主要运输水分和无机盐,韧皮部为主要光合产物运输通道^[7],外围有维管束鞘细胞,部分品种脐橙(*Citrus sinensis*)维管束鞘细胞含叶绿体,可能参与C₄途径类似的光合机制,简称“C₃-C₄中间型”,提高CO₂利用效率。维管束周围常有厚壁组织构成的维管束鞘延伸物或鞘延伸,提供机械支撑,保护输导组织,并可能参与光合产物的装载^[8]。

1.2 果实

柑橘果实发育初期的外果皮含有叶绿体,使果皮呈现绿色并具有一定的光合能力,可合成部分有机物,为果实生长提供能量和物质,减少对叶片光合产物的依赖。果实成熟过程中,叶绿素逐渐降解,光合产物主要用于自身发育和糖分积累,且能影响果实的色泽、风味等品质形成^[9]。

2 柑橘光合碳同化途径及关键调控点

2.1 柑橘光合碳同化途径

柑橘是C₃植物,遵循C₃光合碳同化途径。C₃途径可分为羧化、还原和再生三个阶段。在羧化阶段,CO₂和受体C₅(核酮糖-1,5-二磷酸,简称RuBP)在RuBP羧化酶的催化下形成C₃(3-磷酸甘油酸)。随后在ATP和NADPH的作用下,C₃被还原为3-磷酸甘油醛。部分3-磷酸甘油醛离开循环形成淀粉等光合产物,剩余的则经过复杂变化再生为RuBP,使循环得以继续^[10]。一些研究表明柑橘

在光合途径上可能具有C₄特征。利用碳同位素标记和光合酶活性测定等技术,研究人员发现柑橘叶片中具有C₄途径所需的特殊酶活性和C₄酸池的形成。C₄途径是通过将二氧化碳首先固定成C₄酸,再将其分解释放出CO₂供给光合作用,可提高碳的利用效率^[4]。柑橘若存在C₄光合途径,将具有更高的光合效率、碳同化能力以及更好的耐热性等优势,但柑橘是否存在C₄光合途径仍存在争议,需进一步研究。

2.2 柑橘光合碳同化关键调控点

2.2.1 关键酶活性调控

光合碳同化的关键酶核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco),其活性直接影响二氧化碳的固定效率。该关键酶催化二氧化碳与核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)结合,启动卡尔文循环。磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)也参与柑橘碳同化过程,有研究表明柑橘花芽中存在一定活性的PEPC,可能对柑橘生殖生长早期的碳同化有调控作用^[11]。

2.2.2 电子传递过程调控

光合电子传递中光系统II(PS II)起关键作用,该反应中心的活性和电子传递效率影响着ATP和NADPH的生成,进而影响碳同化过程。一些元素对光合电子传递有一定影响。铝胁迫会大幅降低柑橘PS II的光化学猝灭系数(qp)和电子传递速率,导致二氧化碳同化速率下降。高温胁迫会抑制PS II反应中心,减少PS II开放的反应中心比例,抑制Q_a⁻→Q_b的电子传递,进而减少参与CO₂固定的电子,影响光合碳同化^[12]。锰过量会损害从光系统II(PS II)的供体侧到光系统I(PS I)末端受体的还原的整个光合电子传递链,从而限制了CO₂同化的速率^[13]。硼和磷能减轻铝诱导的柑橘幼苗生长和光合电子传递的抑制。硼诱导的芽的改善和光合作用抑制以及光抑制发生在光系统II的供体和受体侧的光抑制损伤可能是由于芽中铝积累较少^[14]。磷减轻了铝诱导的生长抑制和从光系统II(PS II)供体侧到光系统I末端受体I(PS I)末端受体的减少的整个光合电子传递链的生长抑制和损伤^[15]。

2.2.3 光合色素合成与光捕获调控

叶绿素和类胡萝卜素是植物进行光合作用的关键色素,其含量直接影响光合作用的效率。叶绿素和类胡萝卜素在光合作用调控中发挥关键作用,能够吸收并利用光能并触发一系列信号转导过程,适宜的光照强度有助于提高光合作用效率,进而促进碳同化。一氧化氮可抑制柑橘叶绿素和类胡萝卜素关键合成基因的转录活性,从而抑制了光合色素的生物合成^[16]。海藻酸中的某些成分能够刺激柑橘叶片中叶绿素的合成,提高叶绿素含量,从而增强叶片的光捕获能力,促进光合碳同化^[17]。

2.2.4 源-库关系调控

源-库关系调控对柑橘生长发育过程中有着关键作用,其中柑橘叶片中碳水化合物的积累与光合碳同化之间紧密联系。柑橘叶片中碳水化合物的积累会对光合碳同化产生反馈抑制作用。据研究环剥和疏果会增加叶片淀粉含量降低光合速率^[18],而部分摘叶等源限制条件则会产生相反效果,说明源-库失衡会通过影响叶片碳水化合物含量来调控光合碳同化^[19]。

2.2.5 碳代谢相关酶活性调控

碳代谢相关酶活性调控对于柑橘光合碳同化调控至关重要,除Rubisco外,卡尔文循环中的其他酶如NADP-甘油醛-3-磷酸脱氢酶(GAPDH)、磷酸核酮糖激酶(PRK),淀粉合成中的关键酶ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)以及果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)、景天庚酮糖-1,7-二磷酸酶(SBPase)及转酮酶(TK),都对光合碳同化起调控作用。GAPDH和PRK分别通过调控碳链生成与RuBP再生,通过硫氧还蛋白还原相关二硫键来激活酶活性,直接影响碳同化效率,二者的活性均高度依赖光反应及代谢物水平的协同调控^{[20]、[21]、[22]}。光合碳同化产物一部分合成蔗糖运输至细胞质,另一部分在叶绿体内合成淀粉储存,AGPase是淀粉合成的限速酶,其活性决定淀粉积累量^[23]。FBPase和SBPase均为光激活酶,光照下通过硫氧还蛋白系统激活,分别催化果糖-1,6-二磷酸和景天庚酮糖-1,7-二磷酸去磷酸化,生成参与RuBP再生的单磷酸糖。其活性受光、Mg²⁺及叶绿体基质pH调控^[24]。TK催化碳单位在糖磷酸间转移,依赖硫胺素焦磷酸作为辅酶,因此植物体内维生素B1水平可能影响其活性,进而调控碳链重组效率^[25]。

2.2.6 抗氧化系统调控

抗氧化系统调控是柑橘光合碳同化调控的关键一环,通过维持细胞内氧化还原平衡,保护光合机构免受氧化损伤,进而影响光合碳同化过程。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)、抗坏血酸过氧化物酶(AsA-POD)、谷胱甘肽还原酶(GR)等抗氧化酶,以及抗坏血酸(AsA)、谷胱甘肽(GSH)等非酶抗氧化物质组成柑橘抗氧化系统^[26]。抗氧化系统可保护柑橘光合机构的完整性和功能。高温胁迫会破坏柑橘叶片的光系统II(PS II)反应中心,影响电子传递,进而抑制光合碳同化。而抗氧化酶活性的升高可减少活性氧对PS II的损伤,维持PS II的正常功能,保证电子传递顺畅,为碳同化提供充足的ATP和NADPH^[27]。抗氧化系统能保护光合色素,防止其被活性氧氧化降解,维持叶片的光捕获能力,从而促进光合碳同化。喷施海藻寡糖可激活柑橘叶片的抗氧化系统,上调相关抗氧化酶基因的表达,改善叶片的光合作用,提高叶片同化产物的累积^[16]。

2.2.7 气孔导度调控

气孔导度调控是柑橘光合碳同化调控的重要环节,气孔导度影响二氧化碳的进入,进而影响光合碳同化。气孔导度越大单位时间内进入叶片的二氧化碳越多,为光合碳同化提供的原料越充足,在一定范围内,气孔导度与光合效率呈正相关,能促进光合碳同化。但超过一定阈值后,光合效率不再随气孔导度增加而提高。光照强度影响气孔导度,强光下气孔导度通常较高,有利于二氧化碳的吸收。温度对调节气孔导度是通过影响叶片的水势和气孔结构来调节,对光合作用有一定影响。湿度也会是间接影响气孔导度的因素,柑橘气孔导度响应随叶片与空气蒸汽压差值增大而线性降低,与光合速率响应趋势一致。水分是气孔导度调控关键影响因素,充足的水分有利于维持较高的气孔导度,促进光合作用^[28]。养分供应对气孔导度也有直接影响,主要影响元素为氮、磷等元素,充足的养分有利于维持高气孔导度,

养分不平衡或缺乏会导致叶片气孔关闭,降低气孔导度^[29]。合理灌溉可维持柑橘叶片适宜的水分状况,有助于保持适当的气孔导度。通过营养诊断进行精准施肥,保证氮、磷等养分的充足供应,可维持较高的气孔导度。己糖激酶(hxk)能够介导气孔关闭,在柑橘保卫细胞中表达拟南芥hxk1能降低气孔导度,但对光合作用速率没有负面影响^[30]。

3 柑橘光合作用与逆境适应

3.1 逆境对柑橘光合作用的影响

3.1.1 干旱胁迫

干旱初期气孔处于限制阶段,柑橘为减少水分流失会主动关闭气孔,导致叶片吸收的CO₂量减少,使得暗反应中CO₂的固定受阻,净光合速率降低^[31]。持续或加重干旱柑橘将进入“非气孔限制”阶段,柑橘光合器官的结构和功能会受到直接破坏,导致叶绿素合成受阻、分解加快,叶片叶绿素a、b含量下降,光吸收能力减弱,光反应的底物供应不足。会使叶绿体肿胀、基粒片层排列紊乱甚至解体类囊体膜结构受损^[32],直接影响光反应中光能的转化和电子传递,光系统II对干旱敏感破坏类囊体膜结构电子传递链中断,光能无法有效转化为化学能,过剩的光能还会引发活性氧(ROS)积累,进一步损伤光合机构。暗反应中关键酶Rubisco羧化酶的活性受干旱胁迫抑制^[33],导致CO₂固定效率下降,进一步加剧光合速率的降低。

3.1.2 温度胁迫

低温胁迫对柑橘光合作用的影响主要是结构损伤和代谢抑制,低温环境下类囊体膜的流动性下降,甚至出现膜结构解体,而类囊体是光反应的场所,其损伤直接降低光反应效率。柑橘叶绿体也出现肿胀、变形和叶绿体膜破裂,加速叶绿素的分解也抑制其合成,类胡萝卜素的含量也下降叶片对强光的耐受性降低。低温会显著降低Rubisco的羧化活性,Rubisco酶是柑橘暗反应关键限速酶,参与卡尔文循环的其他酶活性也会受抑,进一步阻碍碳同化^[31]。CO₂进入叶肉细胞的量减少,抑制暗反应。光反应与暗反应的协调性被打破,光反应产物无法被暗反应及时消耗,出现“光抑制”现象^[32]。

高温胁迫对光合作用的影响更迅速以酶失活和膜结构破坏为核心,高温破坏类囊体膜的结构稳定性,导致膜蛋白变性、叶绿素与蛋白复合体分离,直接抑制光反应^[33],光系统II对高温极敏感反应中心蛋白加速降解且修复机制受抑,导致PS II活性显著下降^[27]。加速叶绿素的分解,促进活性氧(ROS)的产生,引发光合色素和膜脂的氧化损伤加剧光抑制^[33]。高温会导致Rubisco的空间结构破坏使其羧化活性急剧下降;同时,Rubisco活化酶高温下失活,抑制CO₂固定。卡尔文循环中的其他酶会因高温失活,导致碳同化过程中断。高温环境下柑橘气孔会关闭,导致CO₂供应不足,暗反应受阻。

3.1.3 盐碱胁迫

高盐或高碱环境下柑橘细胞会因渗透胁迫导致水分流失,叶绿体发生脱水收缩,类囊体膜结构受到破坏^[34]。同时柑橘体内会积累过多的活性氧破坏叶绿素合成相关酶的活性,提高叶

绿素分解酶的活性,导致叶绿素合成减少、分解加快,最终使叶绿素a和叶绿素b的含量降低^[35]。此外两种环境柑橘根系吸水困难导致气孔导度下降CO₂进入叶片的通道受阻,暗反应中CO₂的固定减少,光合速率降低。盐胁迫Na⁺和Cl⁻会与K⁺、Ca²⁺、Mg²⁺竞争吸收位点,而高碱环境下,Na⁺、HCO₃⁻等离子积累,也能与K⁺、Ca²⁺竞争性吸收位点,导致细胞内离子含量失衡^[36],K⁺维持酶活性和气孔运动、Ca²⁺稳定细胞膜和PS II结构、Mg²⁺叶绿素核心成分,进而影响光合作用。同时抑制根系对氮的吸收,氮是叶绿素、光合酶和类囊体膜蛋白的重要组成元素,其缺乏会削弱光合能力^[37]。高pH会导致土壤中Fe³⁺、Mn²⁺、Zn²⁺等微量元素转化为难溶性化合物柑橘根系吸收受阻^[38]。Fe是叶绿素合成的关键元素影响绿素合成;Mn、Zn参与光合酶的激活,缺乏会降低光合代谢效率。

3.1.4病虫害胁迫

咀嚼式口器的昆虫啃食叶片叶面积减少,可用于光合作用的有效面积降低,刺吸式害虫则通过吸食叶肉细胞汁液,破坏细胞完整性。病原菌侵染后,会引发叶片出现病斑,病斑区域的细胞失去光合功能,且周围健康组织的光合效率也可能受到抑制。病虫害胁迫下,叶绿体膜可能被破坏,导致光合色素降解或合成受阻,叶绿体基质中的酶系统也会受损^[39]。病原菌侵染引发的细胞坏死会破坏气孔结构,进一步阻碍CO₂吸收^[40]。

3.2柑橘逆境光合管理调节措施

3.2.1干旱光合作用管理调节措施

科学的水分管理当土壤含水量降至田间持水量60%~70%时,优先在清晨或傍晚用滴灌、微喷灌补水。补水时可搭配0.2%~0.3%磷酸二氢钾,增强柑橘细胞保水能力与光合产物运输效率。以及在柑橘树冠滴水线内覆盖秸秆或黑色地膜减少土壤蒸发^[41]。干旱初期喷施适当外源激素组合,缓解气孔过度关闭、保护叶绿体结构,增加细胞渗透压,减少叶片脱水对光合膜的破坏^[42]。轻度修剪柑橘枝条减少蒸腾面积并提升冠层透光率。

3.2.2低温和高温光合作用管理调节措施

低温和高温均需以“预防为主”,关注天气预报,在极端温度来临前启动调节措施,比灾后补救更有效,同时也要加强柑橘树木日常养护来提升树木自身抗逆性,增强光合系统对温度胁迫的耐受能力。低温条件下可物理增温改善微环境,覆盖保温减少土壤热量散失提高根际温度,促进根系吸水吸肥为光合提供充足原料。树冠覆盖保温膜避免低温直接冻伤叶片,极端低温果园内放置燃油热风机、熏烟堆等通过局部增温缓解低温胁迫减少光合结构破坏。高温时合理的物理降温改善田间湿度,采用滴灌或微喷灌降低冠层温度同时补充土壤水分,缓解根系失水避免气孔因缺水过度关闭。地面覆盖减少阳光直射土壤降低地表温度间接缓解冠层高温,极端高温时可早晚向树冠喷雾增加空气湿度减轻叶片蒸腾损伤。夏季柑橘修剪时疏除过密枝、交叉枝,打开“光路”和“风路”,减少冠层内部热量积聚维持整体光合叶面积。

3.2.3盐碱光合作用管理调节措施

通过降低土壤盐度和调节pH值,改善根系生长环境,为柑橘光合提供充足的水分和养分基础。采用“深耕+掺沙或者有机肥”打破板结层,增强土壤透气性,雨季或灌溉后及时中耕,减少地表蒸发,抑制盐分表聚。高盐土壤施用石膏(CaSO₄)、磷石膏,降低交换性钠含量^[43];高pH盐碱土施用硫磺粉、腐殖酸、磷酸二氢钾等酸性改良剂,将土壤pH调节至柑橘适宜范围6.0~6.5,缓解Fe、Zn等微量元素固定。采用滴灌或喷灌以淡水淋洗表层盐分至地下深层。

3.2.4病虫害光合作管理用调节措施

病害防控聚焦叶片功能保护,柑橘炭疽病、溃疡病、黄龙病、砂皮病等病害,会直接导致叶片出现病斑、黄化、脱落,或堵塞叶片气孔和维管束,阻碍CO₂吸收与养分运输^[44]。蚜虫、红蜘蛛、潜叶蛾等害虫,通过刺吸叶片汁液、蛀食叶肉、分泌蜜露引发煤烟病,破坏叶绿体结构或遮挡光照,降低光合速率^[45]。合理修剪病枝病叶并集中烧毁减少病原菌基数;避免偏施氮肥增施磷钾肥与中微量元素增强叶片光合结构稳定性。对症下药合理使用相关农药预防害虫。

4 提高柑橘光合作用效率的策略与技术

4.1优化光照条件

4.1.1合理的种植规划

从种植初期优化空间布局,减少树木间的光照竞争,是保障光照的核心。选择光照充足的地块,避开高大建筑物、山体、防护林等遮挡物;坡地种植时北半球优先选择南坡或东南坡,利用坡向提升光照时长。根据品种树势和栽培模式确定间距,核心原则是“成年后树体冠幅不交叉、不重叠”。

4.1.2适宜的树形修剪

通过修剪调整树体结构让光照均匀穿透冠层,优化光照需分“幼树定型”和“成年树控冠”两个阶段。幼树培养通风透光树形柑橘幼树期重点塑造“矮化、开张、层次分明”的树形^[46]。成年树若出现冠层交叉、内膛枝枯死,需通过“疏、缩、截”结合改善光照。果实膨大期若结果枝过密,需疏除部分“无效结果枝”,确保每个果实周围有合理的健康叶片数量,避免“叶果比过低”导致光照竞争。

4.1.3规划性田间管理

通过田间细节管理减少非树体因素的遮光,同时提高叶片对光照的利用效率。及时清除果园内的杂草、枯枝落叶,避免杂草与树体争夺光。合理灌溉与施肥,增强叶片光合能力确保叶片健康,提升叶片叶绿素含量提高对光照的利用效率。

4.2科学施肥与养分管理

4.2.1平衡氮磷钾供应

氮、磷、钾是光合系统的基础养分,需根据柑橘物候期动态调整。氮肥是合成叶绿素、光合酶、叶片蛋白质,决定叶面积与光合能力基础,生长期以速效氮为主,促进新叶展开;结果期控制氮总量避免徒长遮光,搭配磷钾使用防止叶片早衰;果实成熟期过量施氮,会导致叶片贪青、光合产物向果实转运受阻。磷肥参与ATP合成,促进光合产物从叶片向根系果实转运,增强树体

抗逆性。钾肥调节叶片气孔开闭,激活光合酶,加速光合产物转运。膨果期是核心需钾期,高温干旱时喷施钾肥,维持气孔正常功能,避免CO₂供应不足导致光合下降^[47]。

4.2.2 补充中微量元素

镁、锌、硼、锰是光合系统的关键养分,缺素会直接导致光合效率骤降,需对症补充。缺镁会导致叶片脉间黄化使光合面积减少。生长期叶面需喷施硫酸镁。锌参与叶绿素合成与光合酶激活,缺锌会导致“小叶病”,春梢萌发前可喷施硫酸锌。硼促进光合产物转运,缺硼会导致叶片“焦尖”、果实“木栓病”,反馈抑制光合。锰参与光反应阶段,缺锰会导致叶片“淡绿黄化”,光反应效率下降。

4.2.3 采用高效施肥方式

通过土壤检测与叶片营养诊断确定施肥种类与用量避免盲目施肥,优先选择螯合态养分减少土壤固定提升养分吸收率^[48],有机肥与化肥配施可促进根系吸收。基肥以有机肥和缓释肥为主,为来年春梢光合打基础,追肥以速效肥为主采用“穴施”“沟施”避免地表撒施。叶面补肥在土壤固定严重或关键生育期快速补充养分,避免光合效率下降。水分-养分协同管理干旱及时灌溉,避免缺水导致根系吸收养分受阻,雨季及时排水防止土壤积水导致根系缺氧间接影响养分吸收与光合^[49]。

4.3 品种选择与改良

4.3.1 选择优良品种

选择树种要遵循因地制宜适地适树原则,在广西、云南干热河谷高温干旱区选择耐旱品种如金柑、塔罗科血橙等,其叶片角质层厚、气孔调节能力强干旱时气孔缓慢关闭,维持CO₂供应,高温下叶绿素降解速率慢,光合速率下降幅度相对较低。湖北、江西北部低温区选择耐寒品种如本地早橘、椪柑,低温下其光合酶活性稳定,叶绿素不会快速分解,仍能维持基础光合功能。高湿多病多雨区福建、广东多选择抗炭疽病、溃疡病的品种,如沃柑、茂谷柑,抗病品种可维持完整的光合器官保障光合持续进行。

4.3.2 嫁接改良

选择砧木需围绕提升光合效率,优先选择根系发达、对氮、磷、钾吸收效率高的砧木,如枳橙。接穗需具备优良光合器官特性,直接决定“源”的产出效率,选择叶肉细胞排列紧密、叶绿体数量多、叶面积适中的接穗品种如纽荷尔脐橙。选择砧木与接穗维管束吻合度高的组合,嫁接技术优化保障砧穗融合与光合启动通过精准操作减少嫁接接口损伤,加速砧穗愈合,缩短光合功能恢复期。嫁接时期选择砧木与接穗树液流动旺盛、细胞分裂活跃的时期嫁接接口愈合快接穗萌芽后叶片能快速进入高效光合状态,根据柑橘类型选择适配方式,嫁接后用嫁接膜紧密包裹接口防止水分流失和病菌侵入,并在接穗顶端套塑料袋保持湿度,促进萌芽,待新叶展开后逐步去除保护物,避免新叶灼伤^[50]。

5 结语

随着现代生理生态学、分子生物学和组学技术的飞速发展,

对柑橘光合作用及其调控机制的理解日益深入。未来研究需聚焦更多关键基础科学问题,加强多学科交叉融合,为解析柑橘光合作用的复杂调控网络、挖掘优异基因资源、培育高光效抗逆新品种以及制定精准化栽培调控策略提供坚实的理论基础,强化科技成果向产业实践的转化,通过新品种培育、精准栽培技术研发、逆境保护产品开发,将光合理论优势转化为产业竞争力。不仅为植物光合作用理论研究提供“柑橘模式”,更能为柑橘产业应对气候变化、保障产量品质、实现可持续发展提供坚实支撑,最终服务于柑橘产业的提质增效与可持续发展,助力全球柑橘产业迈向高质量发展的新台阶。

[基金项目]

云南省现代农业产业技术水果体系,云南省基础研究重大专项(202101BC070002)。

[参考文献]

- [1]伊华林,刘慧宇.我国柑橘品种分布特点及适地适栽品种选择探讨[J].中国果树,2022,(01):1-7.
- [2]Growth and photosynthetic responses of *Fraxinus mandshurica* seedlings to various to various light environments[J]. Journal of Forestry Research,2011,22(03):341-346.
- [3]李丹阳,陈健美.柑橘光合作用研究进展[J].江西科学,2019,37(04):519-525.
- [4]胡利明.柑橘光合特性研究及C4光合途径的初步探讨[D].华中农业大学,2007.
- [5]黄镜浩,温寿星,张艳芳,等.柑橘春梢叶片_型气孔保卫细胞程序性死亡的研究[J].园艺学报,2013,40(11):2153-2160.
- [6]王金秋,何义仲,徐坤洋,等.三种类型柑橘成熟果实表面蜡质分析[J].中国农业科学,2016,49(10):1936-1945.
- [7]KOCH,K.E.(1984),The path of photosynthate translocation into citrus fruit[J].Plant,Cell & Environment,7:647-653.
- [8]Buckley TN, Sack L, Gilbert ME. The role of bundle sheath extensions and life form in stomatal responses to leaf water status[J]. Plant Physiology,2011;156(2):962-973.
- [9]陈俊伟,张上隆,张良诚,等.柑橘果实的光合特性、产物运输及分配在糖分积累中的作用(英文)[J].Acta Botanica Sinica,2002,(02):158-163.
- [10]Adam,N.R.(2017).C3 Carbon Reduction Cycle[J].In eLS, John Wiley & Sons,Ltd (Ed.).
- [11]罗安才,杨晓红,邓英毅,等.柑橘果实发育过程中有机酸含量及相关代谢酶活性的变化[J].中国农业科学,2003,36(8):941-944.
- [12]Jiang HX,Chen LS,Zheng JG,Han S,Tang N,Smith BR.Aluminum-induced effects on Photosystem II photochemistry in citrus leaves assessed by the chlorophyll a fluorescence transient[J].Tree Physiology,2008;28(12):1863-1871.
- [13]Li Q,Chen LS,Jiang HX,et al.Effects of manganese-excess on CO₂ assimilation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxyl

ase/oxygenase, carbohydrates and photosynthetic electron transport of leaves, and antioxidant systems of leaves and roots in *Citrus grandis* seedlings[J]. *BMC Plant Biol.*2010;10:42. Published 2010 Mar 7.

[14] Jiang HX, Tang N, Zheng JG, Chen LS. Antagonistic actions of boron against inhibitory effects of aluminum toxicity on growth, CO₂ assimilation, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, and photosynthetic electron transport probed by the JIP-test, of *Citrus grandis* seedlings[J]. *BMC Plant Biol.* 2009;9:102. Published 2009 Aug 1.

[15] Jiang HX, Tang N, Zheng JG, Li Y, Chen LS. Phosphorus alleviates aluminum-induced inhibition of growth and photosynthesis in *Citrus grandis* seedlings[J]. *Physiol Plant.*2009;137(3):298–311.

[16] 王羚羽. 一氧化氮在调控番茄光合色素合成及低温抗性中的机制[D]. 浙江大学, 2022

[17] Li Z, Duan S, Lu B, Yang C, Ding H, Shen H. Publish Spray alginate oligosaccharide improves photosynthetic performance and sugar accumulation in citrus by regulating antioxidant system and related gene expression ed 2023 Jan 30[J]. *Front Plant Sci.*2023;13:1108848.

[18] Li CY, Weiss D, Goldschmidt EE. Girdling affects carbohydrate-related gene expression in leaves, bark and roots of alternate-bearing citrus trees[J]. *Ann Bot.*2003;92(1):137–143.

[19] Nebauer SG, Renau-Morata B, Guardiola JL, Molina RV. Photosynthesis down-regulation precedes carbohydrate accumulation under sink limitation in Citrus[J]. *Tree Physiol.*2011;31(2):169–177.

[20] Yu A, Xie Y, Pan X, et al. Photosynthetic Phosphoribulokinase Structures: Enzymatic Mechanisms and the Redox Regulation of the Calvin-Benson-Bassham Cycle[J]. *Plant Cell.*2020;32(5):1556–1573.

[21] Sparla F, Zaffagnini M, Wedel N, Scheibe R, Pupillo P Trost P. Regulation of photosynthetic GAPDH dissected by mutants[J]. *Plant Physiol.*2005;138(4):2210–2219.

[22] 万华方, 梁颖, 张贺军, 等. 跟踪微信“公众号”, 拓展植物生理学课堂教学内容[J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2021, 46(4):178–183.

[23] Chen LS, Qi YP, Smith BR, Liu XH. Aluminum-induced decrease in CO₂ assimilation in citrus seedlings is unaccompanied by decreased activities of key enzymes involved in CO₂ assimilation[J]. *Tree Physiol.*2005;25(3):317–324.

[24] Serrato AJ, de Dios Barajas-López J, Chueca A, Sahrawy M. Changing sugar partitioning in FBPase-manipulated plants[J]. *J Exp Bot.*2009;60(10):2923–2931.

[25] 李春荣, 张馨, 刘翠敏. 卡尔文_本森_巴萨姆循环的调节

[J]. *生命科学*, 2024, 36(10):1213–1225.

[26] Lourkisti R, Froelicher Y, Morillon R, Berti L, Santini J. Enhanced Photosynthetic Capacity, Osmotic Adjustment and Antioxidant Defenses Contribute to Improve Tolerance to Moderate Water Deficit and Recovery of Triploid Citrus Genotypes[J]. *Antioxidants (Basel)*. 2022;11(3):562. Published 2022 Mar 16.

[27] 郭延平, 周慧芬, 曾光辉, 等. 高温胁迫对柑橘光合速率和光系统活性的影响[J]. *应用生态学报*, 2003, (6):867–870.

[28] 李彩. 纽荷尔脐橙不同叶片N、K水平对光合及生长的影响[D]. 西南大学, 2012.

[29] Lugassi N, Kelly G, Fidel L, et al. Expression of Arabidopsis Hexokinase in Citrus Guard Cells Controls Stomatal Aperture and Reduces Transpiration[J]. *Front Plant Sci.*2015;6:1114. Published 2015 Dec 16.

[30] 张效星, 樊毅, 贾悦, 等. 水分亏缺对滴灌柑橘光合和产量及水分利用效率的影响[J]. *农业工程学报*, 2018, 34(3):143–150

[31] 谢深喜, 张秋明, 熊兴耀, 等. 水分胁迫对柑橘叶片和根系细胞超微结构的影响[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2008, (02):168–172

[32] 杨军, 黄淑娥, 郭建平, 等. 不同夜间低温条件对脐橙充合参数和形态特征的影响[J]. *果树学报*, 2022, 39(11):2088–2098.

[33] 张放, 唐晓蕴. 低温胁迫对处于不同水分状态柑桔充合作用的影响[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2001, (04):41–45.

[34] 胡美君. 高温强光对温州蜜柑(*Citrus unshiu* Marc.)光合作用的影响及其机理研究[D]. 浙江大学, 浙江大学农业与生物技术学院, 2008.

[35] 徐超, 杨再强, 王雨亭. 南丰蜜橘对高温热害的生理响应及耐热性评价模型构建[J]. *果树学报*, 2023, 40(12):2638–2651.

[36] 吴丽辉, 朱美红. 柑橘高温热害生理作用机理研究进展(综述)[J]. *浙江柑橘*, 2013, 30(02):7–11.

[37] 郭雁君, 吉前华, 杜鹏飞, 等. 盐碱胁迫对砂糖橘叶片水分亏缺、气体交换及矿质元素微域分布的影响[J]. *果树学报*, 2022, 39(06):1029–1041.

[38] 甘海峰, 刘可慧, 傅翠娜, 等. NaCl胁迫对不同柑橘砧木品种抗氧化系统的影响[J]. *生态环境学报*, 2010, 19(01):183–187.

[39] Shahzad, F.; M. Kadyampakeni, D.; Vashish, T. Effect of Growing Media pH on Performance of Huanglongbing-Affected Young Citrus Trees[J]. *Agronomy* 2021, 11, 439.

[40] 易龙, 陈毅群, 李双花, 等. 柑橘衰退病毒感染对‘赣南早’脐橙植株组织结构及光合作用的影响[J]. *果树学报*, 2020, 37(04):574–581.

[41] 张超博, 李有芳, 李思静, 等. 土壤管理方式对伏旱期柑橘生长及土壤温度和水分的影响[J]. *华南农业大学学报*, 2019, 40(3):45–52.

[42] Bo Xiong, Yuan Wang, Yue Zhang, Mengmeng Ma, Yifei Gao,

Zhiyang Zhou, Bozhi Wang, Tie Wang, Xiulan Lv, Xun Wang, Jin Wang, Honghong Deng, Zhihui Wang, Alleviation of drought stress and the physiological mechanisms in Citrus cultivar (Huangguogan) treated with methyl jasmonate, *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry*[J]. Volume 84, Issue 9, 1 September 2020, Pages 1958–1965.

[43]徐培智, 解开治, 陈建生, 等. 南方酸性早坡地桔园有机无机肥料配合施用效应研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16(3): 650–655.

[44]施雅曼, 曾吉兴, 薛进军, 等. 黄龙病对柑橘叶片同化物积累和矿质养分运输的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2023, 29(5): 949–960.

[45]Arshad Muhammad, Ullah Muhammad Irfan, Qureshi Jawad A., Afzal Muhammad • Physiological Effects of Citrus Leafminer *Phyllocnistis citrella* (Lepidoptera: Gracillariidae) Larval Feeding on Photosynthetic and Gaseous Exchange Rates in Citrus[J]. *Journal of Economic Entomology*, 2018, 111(5).

[46]向太红, 何涛, 汪小伟, 等. 塔罗科血橙新系早结丰产稳产整形修剪新技术[J/OL]. *安徽农业科学*, 2020, 48(14): 60–62+65.

<http://dianda.cqvip.com/Qikan/Article/Detail?id=7102346186>.

[47]林咸水, 章永松, 蔡妙珍, 等. 磷、钾营养对柑桔果实产量、品质和贮藏性的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2006, 12(1): 82–88.

[48]孙伟, 张欢洋, 魏倩倩, 等. 叶面喷施山梨醇整合钾对花生产量及根际土壤微生物群落的影响[J]. *土壤学报*, 2024, 61(4): 1099–1110.

[49]李梓逸, 周影, 敖弟彩, 等. 协同优化水肥管理对水貂抗倒伏特性的影响[J]. *江苏农业科学*, 2025, 53(10): 52–58.

[50]RONG Y, LIAO L, LI S, et al. Comparative Transcriptomic and Physiological Analyses Reveal Key Factors for Interstocks to Improve Grafted Seedling Growth in Tangor[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(4): 6533.

作者简介:

王丽娇(2004--), 女, 白族, 云南省大理州鹤庆县, 本科在读, 研究方向为果树。

*通讯作者:

彭磊(1969--), 男, 硕士, 教授, 研究方向: 果树育种、果树栽培生理调控。