

# 果树钙素营养研究进展

罗志军, 田秀英

(重庆文理学院生命科学系, 402168)

**摘要:** 钙已不再被认为是单纯的矿质元素, 而是作为一种调节物质被重视。钙不仅调节控制果树的生长发育, 而且在果实品质的形成和保持中具有重要作用。概述了近 20 年来果树的钙素营养研究进展, 主要内容包括果树树体对钙的吸收、运输、分配及其机理, 果实对钙的吸收、运输、分配及其机理, 钙及其钙化合物在果实发育、成熟和衰老中的消长动态, 钙在果实品质形成与保持中的作用及其机理, 果树钙素营养的失调症状、原因及其调控, 并提出了今后应着重研究的问题。

**关键词:** 果树; 钙素; 吸收; 运输与分配; 果实品质

**中图分类号:** S66; Q946.91<sup>+</sup>2 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2006)01-0056-03

钙作为植物营养的必需元素被人们认识已有 160 多年的历史, 但由于其在土壤中含量丰富, 故不为人们充分重视。近 20 多年来, 钙在植物营养生理研究中最受重视的元素之一, 它不仅是果树生长发育所必需的一种大量元素, 更重要的是作为胞外信号和胞内生理生化反应的第二信使参与果树生长和发育的调控。钙对果实品质的影响远比氮、磷、钾、镁重要, 许多果实的生理失调症状如樱桃 (*Prunus Pseudocerasus* Lindl) 裂果、桃 (*Prunus Presica*) 的软化、鸭梨 (*Pyrus pyrifolia* Nakaicv. Yali) 黑心病等都与缺钙有密切关系。大多数情况下土壤并不缺钙, 其可溶态钙含量高于磷、钾、镁等元素, 果树缺钙也并不意味着土壤钙不足, 即使生长在富含钙的石灰性土壤上的植物, 仍有苹果 (*Malus pumila*) 的苦痘病、果肉内部溃败等生理病害。钙是一种不易被植物吸收且吸收后又不易移动的元素, 大量的钙存在于叶中, 果实中甚少。钙只能单向(向上)转移, 并受蒸腾作用的影响, 常常会发生低蒸腾果实中的钙向树体倒流的现象, 因而果实极易表现出缺钙症状。在果树栽培中仅由此所造成的果实腐烂等损失约占产量 20%~30%, 经济损失严重。近 20 年来国内外果树营养和生理工作者对钙的营养机理及应用方面进行了广泛的研究, 对提高果实鲜食品质和储藏品质, 改善果实的商品性能, 促进果园高效持续发展具有重要意义。为此, 试对这方面的研究进展进行综合评述。

## 1 钙的吸收、运输、分配

### 1.1 树体的吸收、运输和分配

根系对钙的吸收主要发生在尚未木栓化的幼嫩部分如根尖和侧根发生部位。土壤中  $\text{Ca}^{2+}$  通过扩散、质流和根的截获到达根系的表面, 后经质外体和共质体向木质部转移。这个过程曾被认为是一被动过程, 因为众多呼吸抑制剂明显抑制 P、K 进入细胞原生质, 而对钙离子没有明显影响。但目前普遍认为, 根系吸收钙表现出两个机理系统, 在外界低钙浓度时, 钙的吸收符合米氏动力学曲线, 是典型的主动运输, 在外界高钙浓度下, 还受到非代谢因素如钙浓度的影响, 并与蒸腾

速率呈直线关系。根系吸钙速率受呼吸抑制剂 (2, 4-DNP) 和低温的限制, 需要大量光合产物, 是一个需能过程。林建军等 (2001) 认为钙离子通过钙通道进入细胞是一个被动过程, 正如单个细胞吸收钙, 不受呼吸抑制剂影响, 但由细胞排出则依赖于质膜上的  $\text{Ca}^{2+}$ -ATP 酶,  $\text{Ca}^{2+}$ -ATP 酶催化反应时需要消耗 ATP, 是一个主动的需能过程。电镜定位观察表明, 苹果导管内壁及木质部薄壁细胞与导管的连接处和果肉质膜微囊都存在  $\text{Ca}^{2+}$ -ATP 酶, 进一步推动了钙的主动运输。此外, 苹果根系无论在低供钙还是在高供钙浓度条件下, 其吸钙速率均与根系的各种生理代谢指标, 特别是与根系脱氢酶活性表现出显著正相关关系。由此看来, 根系吸收钙不纯粹是一个被动过程, 而是一个与代谢活动有关的主动过程。

果体内钙的长距离运输途径主要为木质部, 钙主要以离子态、苹果酸钙和柠檬酸钙的形式向上运输, 但目前对苹果酸钙和柠檬酸钙的生成过程以及它们被植物各器官的利用机制尚未明确。本质部运输程度受钙素浓度、蒸腾拉力、果树氮素营养形态的影响。钙很难在韧皮部运输, 钙由蒸腾液流从木质部到达旺盛生长的枝梢、幼叶、花、果及顶端分生组织后几乎不再分配与运输。树体中的钙可通过果柄的韧皮部进入果实, 然后通过木质部到达果实的各部分。钙在树体中的分布一般地上部较多, 根部较少且主要分布在液泡膜和导管内缘, 茎叶(特别是老叶)较多, 果实较少, 新陈代谢旺盛的顶端分生组织(如新梢、新叶、根尖)具有较多的钙。

### 1.2 果实的吸收、运输与分配

果实对钙的吸收主要在幼果期, 此期为细胞分裂期, 时间短, 果实中钙含量增加迅速, 在细胞膨大期, 钙以较慢速度吸收, 果实中钙的相对含量随果实体积的增大、蒸腾作用的降低和木质部功能的障碍而下降。整体上, 幼果期越早, 越有利于  $\text{Ca}^{2+}$  的吸收。果实对钙吸收的消长动态, 随树种、品种的不同而不同。鸭梨果实整个生育期钙都能进入果实, 但以果实生长中后期为多, 在盛花后 140 d(天)进入果实的钙可达 90%。芒果 (*Anacardium*) 对钙的积累呈单 S 型, 最大吸收峰出现在果实快速生长阶段。

幼果组织中钙运输存在共质体与质外体两种途径, 钙可从表皮细胞间隙经下表皮到达果肉组织, 也可由共质体途径

\* 基金项目: 重庆市教育委员会科学技术研究资助项目 (041202)

收稿日期: 2005-10-21

在果肉中运输,但以质外体途径为主,质外体途径的动力主要来自自由扩散和离子交换。由于钙在细胞壁与其中的果胶酸结合形成交叉链桥,减少了细胞壁的透性,从而也减少了钙在质外体的运输,故一部分钙离子通过钙离子通道或载体进入细胞质内。细胞质内钙离子浓度过高会与磷酸反应生成沉淀,干扰能量代谢,钙离子一方面通过  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 或  $\text{Ca}^{2+}/2\text{H}^{+}$  交换体系将多余的钙离子排入线粒体、内质网、叶绿体、微粒体和液泡等细胞器中,以草酸钙或磷酸钙的形式储藏起来,另一方面通过胞间联丝运往其它细胞。

钙在果实中的分布由遗传决定。苹果果实生长初期,钙在果实中均匀分布,随季节推移出现浓度差异,果皮最高,果肉最低,种子与果心居中,沿纵剖面,钙的浓度从果实的果梗至萼洼处逐渐降低;梨中钙的分配与此类似;芒果果实内果肉钙为 4.23 mg(毫克)/100 g(克)鲜重,外果肉为 7.05 mg(毫克)/120 g(克)鲜重,果柄处最高,果尖最低。果实组织中的钙大部分分布在细胞壁中,与细胞壁结合的  $\text{Ca}^{2+}$  约占 60%,而胞质必需保持极低的钙离子浓度。受精后果肉细胞中的钙大量出现在细胞核、细胞质、质体及叶绿体外膜上,与细胞的分裂和初期膨大的旺盛代谢有关,受精后 2~3 周,钙离子转向细胞间连接处。果实储藏过程中不同部位的  $\text{Ca}^{2+}$  会发生再分配,在苹果上,  $\text{Ca}^{2+}$  由果心移向外层果肉是导致苹果苦痘病发生的重要原因,但钙再分配的机理还不太清楚。品种、采收期和储藏条件也会影响  $\text{Ca}^{2+}$  再分配。

### 1.3 果实中钙及其化合物的消长

梨果肉细胞中总钙含量在幼果发育前期较高,以后呈下降趋势;种子总钙含量远高于果肉,随果实发育而逐渐上升<sup>[3]</sup>(刘剑锋,2003)。果实成熟衰老过程中钙的变化,各研究者的结果不尽相同。桃果肉细胞壁  $\text{Ca}^{2+}$  含量略为降低,苹果果肉细胞壁  $\text{Ca}^{2+}$  含量增大,而 Siddiqui 和 JBangerth(1996)则证明其无明显变化。果实中的钙包括水溶性钙组分(易溶于水的钙盐和游离  $\text{Ca}^{2+}$ ),果胶酸钙、碳酸钙、磷酸钙、草酸钙和硅酸钙,它们在果实中的含量与分布因品种、同一品种不同部位而异,并随果实发育的时期不同而不断变化。梨水溶性钙含量在果实膨大期前含量较低,进入膨大期后迅速升高,采收前有所下降。苹果幼果期主要以活性钙(水溶性钙和果胶酸钙)为主,膨大期则以非活性钙为主。在储藏期间,随贮藏时间增加,果实水溶性钙和果胶钙含量下降,草酸钙以及硅酸钙含量相应增加,使原生质粘滞性、细胞壁刚性、细胞膜稳定性减弱,离子间平衡破坏,引起的细胞膜系统结构和功能的损伤,是缺钙导致苹果果实生理失调的重要机理之一<sup>[4]</sup>。病果中各形态钙的提取总量均低于健康果,且草酸钙含量明显低于健康果,草酸钙含量的下降在梨黑心和褐变中可能有其重要的生理意义。

## 2 钙与果实品质

### 2.1 钙能提高果实营养品质

钙在果实品质的形成和保持中具有重要作用,特别是在果实发育后期,果实钙含量的多少对果实品质的形成及采后的储藏和运输具有重要影响。钙含量高,不仅果实细胞的结构牢固、膜系统稳定,而且促进蛋白质合成和果实着色,与采后果实质地、风味等品质性状有密切关系。幼果期喷钙或结合施用 NAA 能增加单果重、蛋白质和叶绿素含量,增加果实硬度,增加果实糖和维生素 C 含量,提高糖酸比,提高果实的

营养品质<sup>[5]</sup>,并在一定程度上减轻因套袋所引起的品质下降<sup>[6]</sup>,增加储藏期苹果果实全钙、水提取态和 1molNaCl 和 5% HCl 提取态钙组分。采前钙处理能增加果实外果皮、果肉和果心钙含量,采后钙处理能维持柠檬果实的色度和阻止其硬度的下降。缺钙可导致果肉组织内部酒精发酵、乙烯产生,果肉水渍状,早期果实内部组织软化,不是因为细胞壁中的钙离子缺乏,而是因为缺钙导致乙烯释放。钙对果实品质的影响与钙处理的时期有关,而且可被某些离子或螯合离子抵消或削弱,故今后应加强平衡施钙或配方施钙的研究。

### 2.2 钙能提高果实储藏品质

钙与细胞壁中的果胶结合成果胶酸钙以维持细胞壁结构的稳定,钙参与细胞壁合成和降解有关酶活性的调节,减少细胞壁的分解作用,维持果实硬度<sup>[7]</sup>。外源钙能显著增加细胞壁  $\text{Ca}^{2+}$  含量。钙能与生物膜表面的磷酸盐、磷酸酯与蛋白质的羧基桥接起来,维持细胞膜结构的完整与稳定,防止胞内底物与酶接触而导致生理代谢紊乱。缺钙时首先破坏的是内质网、质体和质膜。钙能增加原生质的黏滞性,降低果实的膜透性,提高抗坏血酸过氧化物酶(APX)、谷胱甘肽过氧化物酶、超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)的活性,增加抗坏血酸、谷胱甘肽含量的含量,降低  $\text{H}_2\text{O}_2$  水平,提高组织的抗氧化能力,减少自由基对膜系统的伤害。钙能抑制脂氧合酶(LOX)活性,降低膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量和活性氧的积累,提高质膜不饱和脂肪酸含量,保护细胞结构的完整性。钙处理能阻止淀粉分解、 $\text{O}_2$  和乙烯的释放,延缓果实成熟和软化,影响呼吸跃变出现的早晚进程以及呼吸峰的大小(陈发河等,1991),防止细胞衰老,减轻储藏期生理病害和冷害,从而提高储藏寿命、储藏品质和商品价值。

## 3 果树钙素营养缺乏与调控

### 3.1 缺钙症状

果树缺钙时新梢嫩叶边缘或近中脉处出现淡绿色或棕黄色褪绿斑,经 2 d~3 d(天)变成棕褐色或绿褐色焦枯状并形成枯斑,叶尖及叶缘向下卷曲,这种症状逐渐向下部叶扩展,顶芽干枯。新生幼根的根尖枯死,并逐渐向根基扩展,未枯死的后部复生新根,新根又复枯死,从而形成粗短多分枝的根群。果树缺钙最突出的症状表现在果实上,果实缺钙一般从采收前 1~2 个月开始发生,在采收后贮藏过程中也有发生。病症表现为:果实裂果(多出现在樱桃、苹果、葡萄等果实上);组织褐变果实表面产生大小、形状不一褐色痘斑及果肉内部存在褐色斑块;细胞败坏发生干燥的空腔式凹陷;果肉组织水渍状。

### 3.2 缺钙原因

果树缺钙并不意味着土壤中钙素不足,相反,在许多情况下,其钙素含量丰富,供钙能力大于根系的吸收能力,苹果根际土中表现钙素积累现象。所以若钙吸收、运输和分配受影响,都可能造成果树钙营养失调。土壤中离子拮抗,土壤温度、pH 值、N 肥形态等均可影响根系对钙的吸收。修剪过重使树势减弱,果实套袋后,幼果蒸腾被抑制,吸收钙的能力均会减弱。氮/钙比过大,钙/镁比过低,或钾/钙比过低,易引起果树营养失调,导致果实缺钙。随果实膨大,果梗中草酸与钙形成的草酸钙沉淀渐增,堵塞维管组织,阻止钙进入果实。缺钙时山梨醇过量积累可引起苹果水心病发生。

### 3.3 钙素营养诊断

对于大多数作物和土壤来说, 土壤交换性钙缺乏临界值为 400 mg/kg(毫克/公斤)土, 但不同的土壤类型和作物略有差异。果树的树体营养诊断主要是进行叶片分析, 国内外研究认为不同果树叶片钙含量的适宜值, 苹果为 1.00%~2.22%, 梨 1.00%~2.5%, 桃 1.50%~2.7%, 葡萄 1.27%~3.19%。果树缺钙的症状多发生在果实上, 一般认为发生苦痘病的果实总钙含量比正常果低 30%。另外果实的 N/Ca 比也是引起果实缺钙的重要因素, 降低果实氮/钙比, 有利于降低苹果果实发病率。苹果的 N/Ca 比为 10 时, 果实表现比较正常, N/Ca 比为 30 时则果实易表现缺钙症状。Ferguson 等提出, 测定苹果果实采前钙含量能预测贮藏中果实的生理病害发病率, 每 100 g(克)鲜果含钙量大于 3 mg(毫克)时, 基本无病害发生, 当含钙量少于 1.5 mg(毫克)时, 发病率大于 15%。也有人认为每 100 g(克)鲜果含钙量低于 50 mg(毫克)时苦痘病大量发生。周卫等研究显示, 富士苹果甚至在全 Ca 含量达到 58.6 mg/L(毫克/升)FW 时仍然发病, 这些研究结果的不同可能与供试品种不同有关。

### 3.4 钙素营养的调控

提高果树树体及果实的钙含量, 能减少果实储藏生理病害的发生, 延长果实的储藏寿命和提高果实储藏效果与商品品质。国内外研究者采用各种补钙措施增加果树钙含量, 生长季节补钙技术研究主要集中在补钙方式、补钙时期、补钙种类、配方施肥及补钙频率等 5 个方面。补钙方式主要有四种: 根施钙、喷钙、高压强力注射钙、果实采后浸钙, 每一种补钙方式都各有其最佳的补钙时期及钙肥种类。幼果期喷钙苹果产量与果实钙含量显著高于后期喷钙, 增加喷钙次数的效果比提前喷钙时期效果好。但目前果树钙素营养调节主要集中在激素调控上, 根用生长素类(2, 4-D、NAA、IBA)可增加新根数量, 但只有 IBA 能同时增加根系及叶中的钙含量, 并提高根系活力而增进钙等元素的吸收。生化测定也表明, IBA 能提高根系钙素吸收速率和  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 活性, 叶用 ABA 明显降低根系对钙的吸收和运输。钙离子运输与生长素的极性运输相偶联。钙可与生长素逆向运输, 生长素极性运输抑制剂 TIBA 会抑制钙离子向地上部的运输而引起果实缺钙, 钙离子螯合剂 EGTA 也会抑制生长素的极性运输<sup>[8]</sup>。生长素也影响木质部的发育, 改变树体中钙的形态, 从而增加钙的运输。生长素能激活钙离子运输的质外体和共质体两条途径, 促进质外体运输的机制是生长素能够向细胞壁分泌大量  $\text{H}^+$ , 使细胞壁变得松弛而露出更多  $\text{RCOO}^-$ , 吸引更多的钙离子向壁松弛区转移, 钙离子移走后留下的空位由后面的钙离子填补。生长素促进共质体运输的机制是通过激活  $\text{H}^+$ -ATPase 将  $\text{H}^+$  泵出胞外而形成胞质内外  $\text{H}^+$  浓度梯度, 对钙离子通道的开启有促进作用, 使钙离子流入细胞, 同时它通过  $\text{Ca}^{2+}$ -CaM 复合体也激活  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 或  $\text{Ca}^{2+}/2\text{H}^+$  反向转运器, 而使钙离子流入液泡; 激活质膜  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 也使钙离子排出细胞。果实可直接吸收钙, 但由于成熟果实的角质层对外源钙进入果实具有阻碍作用, 因而对幼果喷钙并配施激素促进果实钙吸收已受到重视。IAA、NAA、GA<sub>3</sub> 等均促进幼果果皮的钙运往果肉, 提高果肉总钙含量, 但机理不同, GA<sub>3</sub> 可能主要

通过促进细胞壁钙调蛋白的  $\text{Ca}^{2+}$  吸收以及在质外体空间  $\text{Ca}^{2+}$  的交换吸附等方式而促进幼果钙运输和积累, IAA 和 NAA 除影响质外体钙运输外, 主要促进  $\text{Ca}^{2+}$  跨质膜外流和与之联系的共质体运输及其在液泡(可能以  $\text{Ca}^{2+}$ 、草酸钙和磷酸钙等形态)、内质网和线粒体中的积累。IAA 还能促进树体中的钙运往果实, 增加果实水提取钙组分, 但引起品质下降。将 IAA 涂在果柄上, 能改变果柄处钙的存在状态, 降低草酸钙的含量, 增加活性钙的含量。这可能 IAA 增加了  $\text{H}^+$ -ATP 酶的活性, 使质外体或液泡酸化, 草酸钙溶解, 从而增加活性钙的含量。

### 4 果树的钙素营养研究展望

不同栽培品种对钙的敏感性不同, 进一步揭示植株喜钙嫌钙机制, 培育钙营养高效基因型品种应是今后对钙营养深入研究的又一重要课题。目前, 关于果实生长后期钙的吸收、分配机制有人认为受两个基因的控制, 果柄处低钙含量诱导这种基因的表达, 但有关果树的钙素营养遗传的研究还处于起步阶段, 随着生物技术的不断进步, 这方面的研究将成为果树的钙素营养的热点。钙可与植物体内 70 多种蛋白质结合, 目前仅发现几种酶与  $\text{Ca}^{2+}$  和 CaM 有关, 其作用及其机制很不明确, 需进一步从基因水平上研究钙延缓果实成熟衰老的生理机制。在生产实践中, 尚未能从根本上有效地解决果实钙素失调的状况, 土壤施钙、叶面喷钙的效果不佳, 高压强力注射法和输液法的效果好, 但对这两种方法的补钙时期以及配方施肥的研究较弱, 以后平衡施钙或配合施钙的研究将成为研究者们探索的重点。此外, 在我国南方地区部分酸性土壤上果树钙素营养问题尚未引起足够重视, 例如重庆地区对黄花岗梨的钙素营养研究报道很少, 尤其在永川的酸性黄壤上, 黄花岗梨栽培面积达 550  $\text{hm}^2$ (公顷), 田间调查表明钙严重缺乏, 研究黄花岗梨的钙素营养及其调节对提高黄花岗梨产量与品质具有重要意义。

#### 参考文献:

- [1] 林建军, 魏幼璋. 植物细胞  $\text{Ca}^{2+}$  的微调系统— $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase[J]. 植物学通报, 2001, 18(2): 190~196.
- [2] 周卫, 林葆. 苹果幼果组织钙运输途径与激素调控[J]. 植物营养与肥料学报, 2002, 6(2): 214~219.
- [3] 刘剑锋, 张红艳, 彭抒昂. 梨果实发育中果肉及种子钙和果胶含量的变化[J]. 园艺学报, 2003, 30(6): 709~711.
- [4] 陈见晖, 周卫. 苹果缺钙对果实钙组分、亚细胞分布与超维结构的影响[J]. 中国农业科学, 2004, 37(4): 572~576.
- [5] 周卫, 李书田, 林葆, 等. 喷钙对苹果果实生理特性的影响[J]. 土壤肥料, 2000(6): 25~28.
- [6] 何为华, 王勤, 张世英, 等. 套袋、喷钙对酥梨果实矿质营养和品质的影响[J]. 果树学报, 2003, 20(1): 18~21.
- [7] 陈见晖, 周卫. 钙对苹果果实过氧化物酶、 $\beta$ -1, 3 葡聚糖合成酶和  $\beta$ -1, 3 葡聚糖分解酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2004, 37(3): 400~405.
- [8] Peryea F J, 1991, Preharvest calcium sprays and apple firmness. Good Fruit Grower, 42(13): 12~15.
- Nishizawa T, Kobayashi W and Aikawa T, 2004. Effect of calcium supply On physiology of fruit tissue in 'Andou' netted melon. J. Hort. Sci. & Biotech, 19(5): 500~508. (其它参考文献略)