

光质对设施葡萄叶片衰老与内源激素含量的影响

王海波 王 帅 王孝娣 史祥宾 王宝亮 郑晓翠 王志强 刘凤之*

(中国农业科学院果树研究所/农业部果树种质资源重点开放实验室, 辽宁兴城 125100)

摘 要 以设施延迟栽培条件下叶片衰老速度不同的意大利和无核白鸡心 2 个葡萄品种为试材, 分别进行补充红光和蓝光处理, 研究不同光质对叶片衰老过程中叶绿素含量、净光合速率和内源激素含量的影响。结果表明: 与未补光对照相比, 红光能够显著提高叶片的叶绿素含量和净光合速率, 降低了内源赤霉素(GA_3)含量, 但明显减缓了脱落酸(ABA)含量的增加和玉米素核苷(ZR)总含量的减少, 从而显著提高了 $(GA_3+ZR)/ABA$ 值, 延缓叶片衰老。叶片衰老前期, 蓝光处理叶片叶绿素含量、净光合速率和 $(GA_3+ZR)/ABA$ 值均低于对照, 加速了植株的衰老进程; 但在叶片衰老后期, 蓝光处理叶绿素含量、净光合速率和 $(GA_3+ZR)/ABA$ 值逐渐高于对照, 在一定程度上延缓了叶片衰老。植物内源激素生长素(IAA)则表现出叶片衰老前期促进叶片生长发育、叶片衰老后期加速衰老的双重作用。意大利叶片衰老速度较无核白鸡心慢。在本试验条件下, 红光处理效果最好, 有效延缓了叶片衰老进程, 延长了叶片的生理功能期。

关键词 光质; 叶片衰老; 内源激素

Effects of light quality on leaf senescence and endogenous hormones content in grapevine under protected cultivation. WANG Hai-bo, WANG Shuai, WANG Xiao-di, SHI Xiang-bin, WANG Bao-liang, ZHENG Xiao-cui, WANG Zhi-qiang, LIU Feng-zhi* (*Fruit Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences/Ministry of Agriculture Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Horticultural Crops, Xingcheng 125100, Liaoning, China*).

Abstract: Two grape varieties ‘Italia’ and ‘Centenial seedless’ cultured in protected and delayed cultivation were used as experimental materials to study the effects of red and blue light quality on chlorophyll content, net photosynthetic rate, and endogenous hormone content during leaf senescence. The results showed that the chlorophyll content and net photosynthetic rate of the grapes were significantly enhanced in the red light treatment. Although the content of endogenous GA_3 was decreased, an increase in abscisic acid (ABA) content and a decrease of total content of zeaxanthin (ZR) were obviously slowed, which led to the significant increase in value of $(GA_3+ZR)/ABA$, delaying leaf senescence. In prophase of leaf senescence, the chlorophyll contents, net photosynthetic rate and $(GA_3+ZR)/ABA$ of the grapes were lower in the blue light treatment than those in the control, and the leaf senescence in the blue light treatment was accelerated. At late stage of leaf senescence, the chlorophyll content, net photosynthetic rate and $(GA_3+ZR)/ABA$ in the blue light treatment were gradually higher than those in the control, and the leaf senescence was delayed to a certain extent. The plant endogenous hormone auxin (IAA) promoted leaf growth and development in prophase of leaf senescence and accelerated leaf aging in late stage of leaf senescence. The leaf senescence rate of ‘Italia’ was slower than that of ‘Centenial seedless’. In conclusion, our experiment suggested that red light was the best on delaying leaf senescence and prolonging the functional period of leaves.

Key words: light quality; leaf senescence; endogenous hormone.

本文由中国农业科学院创新工程项目(CAAS-ASTIP-2015-RIP-04)、国家现代农业产业技术体系建设专项(nycyt-29-zp)、农业部“948”重点项目(2011-G28)和国家科技支撑计划项目(2014BAD16B05-2)资助 This work was supported by the Chinese Academy of Agricultural Sciences Innovation Engineering Program (CAAS-ASTIP-2015-RIP-04), the Earmarked Fund for Modern Agro-industry Technology Research System (nycyt-29-zp), the Recommend International Advanced Agricultural Science and Technology Plan (2011-G28), and the National Key Technologies R&D Program of China (2014BAD16B05-2).

2017-01-22 Received, 2017-08-30 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liufengzhi6699@126.com

延迟栽培作为我国葡萄设施栽培的一种新形式,显著提高了葡萄产业的经济效益,然而叶片衰老问题的存在影响了延迟栽培的可持续发展,不仅导致树体贮藏养分不足,而且容易造成果实产量和品质下降^[1].

随着近代生物化学研究的发展,植物激素在调控叶片衰老中的作用已得到公认.有研究表明,光质对叶片衰老有一定的影响^[2-3].因此,研究不同光质对葡萄叶片衰老过程中内源激素含量的影响,对设施葡萄延迟栽培生产技术的发展具有重要的理论价值和实践意义.许多研究表明,叶片衰老引起光合速率降低、叶绿素和蛋白降解等反应^[4-5].植物衰老同时受外部环境和内部因素影响,在影响叶片衰老的内部因素中,植物激素是主要影响因子之一^[6].脱落酸(ABA)具有促进植物衰老的作用,而吲哚乙酸(IAA)、赤霉素(GA)、细胞分裂素(CTK)则延缓衰老^[7],其中CTK和ABA是调控叶片衰老的主要因素^[8].Lara等^[9]研究表明,衰老伴随着叶片CTK含量的下降,外源性施用细胞分裂素类物质或内源性CTK浓度的增加,均能达到延缓衰老的目的.Gan等^[10]研究发现,当SAG12启动子被激活时,通过IPT基因合成的CTK含量增加,能够有效延缓衰老.Gepstein等^[11]研究发现,燕麦叶片衰老伴随着ABA含量增加,引起气孔关闭是ABA加速叶片衰老的重要原因.Kim等^[12]和Müller等^[13]研究认为,外源喷施ABA加速植株衰老.朱诚等^[14]研究发现,植株衰老伴随着IAA、玉米素核苷(ZR)和GA₃含量下降及ABA含量上升,内源激素平衡被打破是导致桂花衰老的主因.Islam等^[15]研究发现,光质参与了植物内源激素的调控.对植物来说,红光和蓝光是自然光中有效光合辐射的重要组成部分,其强弱对植株的光合和物质积累起重要作用^[16],能通过影响植物体内的内源激素水平而调控植株生长发育^[17-18].

关于不同光质与葡萄叶片内源激素含量之间的关系,以及内源激素含量变化与叶片衰老之间的关系,迄今尚缺乏系统深入研究.本文选用叶片衰老速度不同的意大利和无核白鸡心2个葡萄品种,研究不同光质处理对葡萄叶片内源激素含量变化的影响,分析内源激素系统对叶片衰老的调控机理,为生产上叶片抗衰老技术的提出提供科学依据.

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

试验于2013年8月—2014年1月在辽宁兴城中

国农业科学院果树研究所葡萄核心技术试验示范园的高效节能型日光温室内进行(40°16' N,120°6' E).试材为3年生贝达嫁接的叶片衰老速度不同的意大利(*Vitis vinifera* cv. Italia)和无核白鸡心(*V. vinifera* cv. gentenial seedless),行株距2.0 m×0.7 m,倾斜龙干形配合V形叶幕,肥水一体化,其余管理同常规.自2013年8月1日起至落叶,对2个葡萄品种分别进行红光(610 nm)和蓝光(435 nm)补光处理,以未补光为对照.试验所用的植物生长灯由上海合鸣照明设备有限公司制造,光谱能量分布见表1.不同处理之间间隔2行作为保护行,每处理3次重复,每重复15株树,共45株树.在试验行的树体上方安装植物生长灯,通过调节灯管数目及光源与植株的距离,使各处理的光照强度保持在(30+5) μmol·m⁻²·s⁻¹,光强用TES-1332A数位式照度计进行测定.补光时间为天黑前半小时至24:00.白天温度24~28℃,夜间温度15~18℃,相对湿度控制在60%左右.

1.2 试验方法

从2013年9月8日开始,选取生长一致的葡萄植株挂牌标记,以后每隔15 d于8:00取样,每处理选取15株葡萄的40个新梢,每次采集4个葡萄新梢的第4~8节功能叶片20片进行测定,3次重复,直至落叶.取样后用冰壶带回实验室,经液氮冷冻后迅速置于-40℃冰箱保存待测.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶绿素含量测定 将叶片剪碎混匀,用80%丙酮浸提法测定叶绿素含量^[19].

1.3.2 净光合速率的测定 在晴天的9:00—11:00用CIRAS-2型便携式光合仪测定叶片净光合速率.温度控制在25℃,环境CO₂浓度控制在360 μmol·mol⁻¹,光强为1200 μmol·m⁻²·s⁻¹.

1.3.3 内源激素含量的测定 采用酶联免疫吸附检测法(ELISA)测定IAA、ZR、GA₃、ABA的含量^[20-21].试剂盒由中国农业大学作物化学控制研究中心提供.以上均用岛津UV-2550紫外分光光度计比色测定.

表1 植物生长灯光谱能量分布的主要技术参数
Table 1 Major technique parameters of light spectral energy distribution under plant growth light

处理 Treatment	光谱能量分布 Light spectral energy distribution	峰值波长 Δp (nm)	波长半宽 Δλ (nm)	功率 Power (W)
红光 Red light	100%红光 100% red light	610	9.9	38.0
蓝光 Blue light	100%蓝光 100% blue light	435	45.5	38.0

1.4 数据处理

采用 Excel 2003 和 SPSS 19.0 软件对数据进行统计分析.采用单因素 (one-way ANOVA) 和 Duncan 法进行方差分析和多重比较 ($\alpha = 0.05$).利用 Excel 2003 软件作图.图表中数据为平均值±标准差.

2 结果与分析

2.1 不同光质对葡萄叶片叶绿素含量及净光合速率的影响

从表 2 可以看出,在整个处理过程中,意大利和无核白鸡心两品种功能叶片中叶绿素含量呈明显的下降趋势,9 月 9—24 日,红光处理与对照的叶绿素含量保持稳定,之后缓慢下降,至 10 月下旬开始急剧下降,而蓝光处理叶片的叶绿素含量自 9 月 9 日起持续下降.意大利和无核白鸡心 2 个葡萄品种叶片的净光合速率呈持续下降趋势(表 3).同时还发现,11 月 8 日之前,红光处理叶片叶绿素含量和净光合速率显著高于对照,蓝光处理叶片的叶绿素含量和净光合速率显著低于对照;11 月 8 日之后,红光处理叶片叶绿素含量和净光合速率显著高于蓝光

处理和对照,而蓝光处理叶片叶绿素含量和净光合速率逐渐高于对照,至 11 月 23 日差异达显著水平.两品种比较,自 10 月 9 日起,各处理和对照的意大利叶片叶绿素含量和净光合速率均高于无核白鸡心,说明意大利的叶片衰老速度较慢,生理代谢旺盛,有利于促进同化产物的积累.

2.2 不同光质对葡萄叶片内源激素含量的影响

2.2.1 内源 IAA 含量的变化 如图 1 所示,不同光质处理后,2 个葡萄品种叶片 IAA 含量变化总体表现一致:11 月 8 日之前,两品种叶片 IAA 含量呈双峰变化趋势,在 9 月 24 日和 10 月 24 日 IAA 含量相对较高;11 月 8 日之后,两品种叶片 IAA 含量持续上升.11 月 8 日之前,各处理意大利叶片 IAA 含量高于无核白鸡心,之后无核白鸡心叶片 IAA 含量逐渐高于意大利.9 月 24 日—11 月 8 日,不同处理之间叶片 IAA 含量存在显著差异,表现为红光显著高于对照,而蓝光则显著低于对照;11 月 23 日(对照的最后一次采样)的测定结果显示,不同处理 IAA 含量表现为对照>蓝光>红光,且达到显著差异水平;12 月 8 日至采样结束,红光处理 IAA 含量始终

表 2 不同光质条件下叶片中叶绿素含量的变化
Table 2 Changes of chlorophyll content in leaves under different light quality conditions (mg · g⁻¹ FM)

日期 Date	意大利 Italia			无核白鸡心 Centenial seedless		
	对照 CK	红光 Red light	蓝光 Blue light	对照 CK	红光 Red light	蓝光 Blue light
09-09	2.04±0.01b	2.26±0.00a	1.94±0.00c	2.16±0.03b	2.30±0.00a	1.98±0.02c
09-24	2.18±0.01b	2.38±0.00a	1.90±0.05c	2.20±0.00b	2.36±0.00a	1.93±0.04c
10-09	2.08±0.02b	2.32±0.01a	1.85±0.01c	2.01±0.05b	2.25±0.01a	1.80±0.00c
10-24	1.89±0.02b	2.20±0.04a	1.67±0.00c	1.79±0.01b	2.09±0.05a	1.60±0.02c
11-08	1.40±0.00b	1.94±0.01a	1.33±0.02c	1.33±0.01b	1.84±0.00a	1.22±0.01c
11-23	0.80±0.02c	1.69±0.01a	1.21±0.03b	0.68±0.00c	1.54±0.10a	1.14±0.08b
12-08	—	1.59±0.01a	0.85±0.01b	—	1.15±0.03a	0.78±0.02b
12-23	—	1.28±0.05a	0.59±0.02b	—	0.69±0.01a	0.49±0.02b
01-07	—	0.87±0.01a	—	—	0.48±0.02a	—
01-22	—	0.65±0.02a	—	—	—	—

同行不同字母表示差异显著 ($P<0.05$) Different letters in the same row indicated significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

表 3 不同光质条件下叶片净光合速率的变化
Table 3 Changes of net photosynthetic rate in leaves under different light quality conditions (μmol · m⁻² · s⁻¹)

日期 Date	意大利 Italia			无核白鸡心 Centenial seedless		
	对照 CK	红光 Red light	蓝光 Blue light	对照 CK	红光 Red light	蓝光 Blue light
09-09	6.43±0.06b	7.07±0.15a	5.17±0.06c	6.83±0.06b	7.43±0.12a	5.47±0.15c
09-24	6.07±0.15b	6.70±0.10a	4.50±0.17c	7.17±0.21b	7.77±0.15a	4.50±0.10c
10-09	4.93±0.15b	6.43±0.40a	4.37±0.15c	4.83±0.06b	6.23±0.15a	4.10±0.10c
10-24	4.37±0.15b	5.90±0.20a	3.87±0.12c	4.27±0.15b	5.60±0.20a	3.67±0.15c
11-08	3.77±0.12b	5.53±0.15a	3.73±0.06b	3.70±0.10b	5.03±0.15a	3.60±0.10b
11-23	-0.73±0.42c	3.87±0.32a	2.53±0.35b	-0.53±0.15c	3.67±0.15a	1.73±0.23b
12-08	—	3.67±0.15a	1.47±0.06b	—	2.03±0.17a	1.03±0.17b
12-23	—	2.80±0.17a	1.10±0.17b	—	1.37±0.12a	0.73±0.25b
01-07	—	1.73±0.15a	—	—	0.80±0.10a	—
01-22	—	1.03±0.12a	—	—	—	—

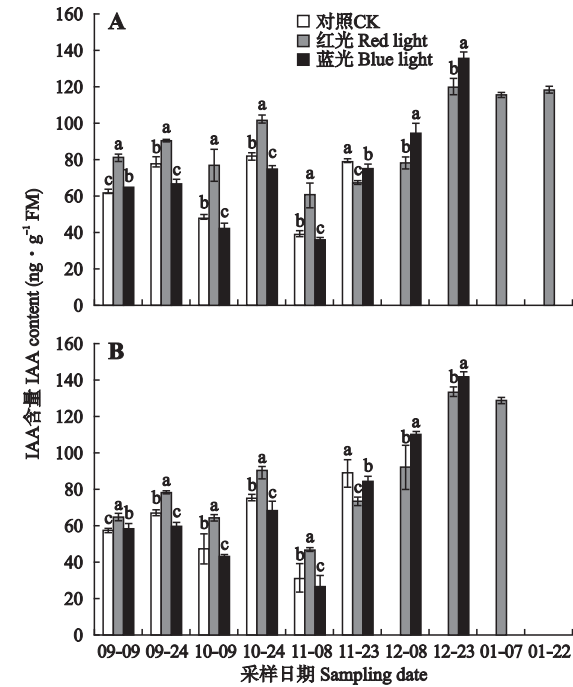


图1 不同光质条件下叶片 IAA 含量的变化
Fig.1 Changes of IAA content in leaves under different light quality conditions.
A: 意大利 Italia; B: 无核白鸡心 Centennial seedless. 下同 The same below.

显著低于蓝光处理.

2.2.2 内源 GA₃ 和 ZR 含量的变化 由图 2 可知,不同处理 2 个葡萄品种叶片 GA₃ 含量均呈先升高后降低的变化趋势,各处理的峰值出现在 10 月 24

日左右,之后呈逐渐降低的趋势.叶片 ZR 含量的变化趋势与 GA₃ 相似,呈先升高后降低的趋势.其中,对照叶片 ZR 含量在 9 月 24 日达到最高,以后呈逐渐降低的趋势;蓝光和红光处理叶片 ZR 含量分别在 10 月 9 日和 10 月 24 日达到最大,以后呈逐渐降低的趋势.不同光质条件下各功能叶片 GA₃ 含量变化较为复杂,没有明显的规律性,但红光处理叶片 GA₃ 含量一直处于较低水平,在后期(11 月 23 日以后)尤为明显,并且与蓝光处理达到显著差异水平.自 10 月 9 日起,不同光质处理对叶片 ZR 含量影响较为显著,红光和蓝光处理 ZR 含量均显著高于对照,而红光除个别时期(10 月 9 日)低于蓝光外,其他时期均显著高于蓝光处理.整体上,意大利叶片 GA₃ 和 ZR 含量稍高于无核白鸡心.

2.2.3 内源 ABA 含量的变化 从图 3 可以看出,经过不同光质处理后,意大利和无核白鸡心 2 个葡萄品种的叶片 ABA 含量呈升高-降低-升高的趋势,即 9 月 9—24 日叶片的 ABA 含量迅速升高,9 月 24 日—10 月 9 日有所下降,10 月 9 日以后呈持续上升的趋势.其中,蓝光处理叶片 ABA 含量显著高于对照,而红光处理叶片 ABA 含量显著低于对照.同时,意大利和无核白鸡心叶片 ABA 含量在 10 月 24 日之后开始表现出差异,无核白鸡心叶片 ABA 的积累速率大于意大利.

2.2.4 内源激素比值的变化 叶片的衰老不仅与内

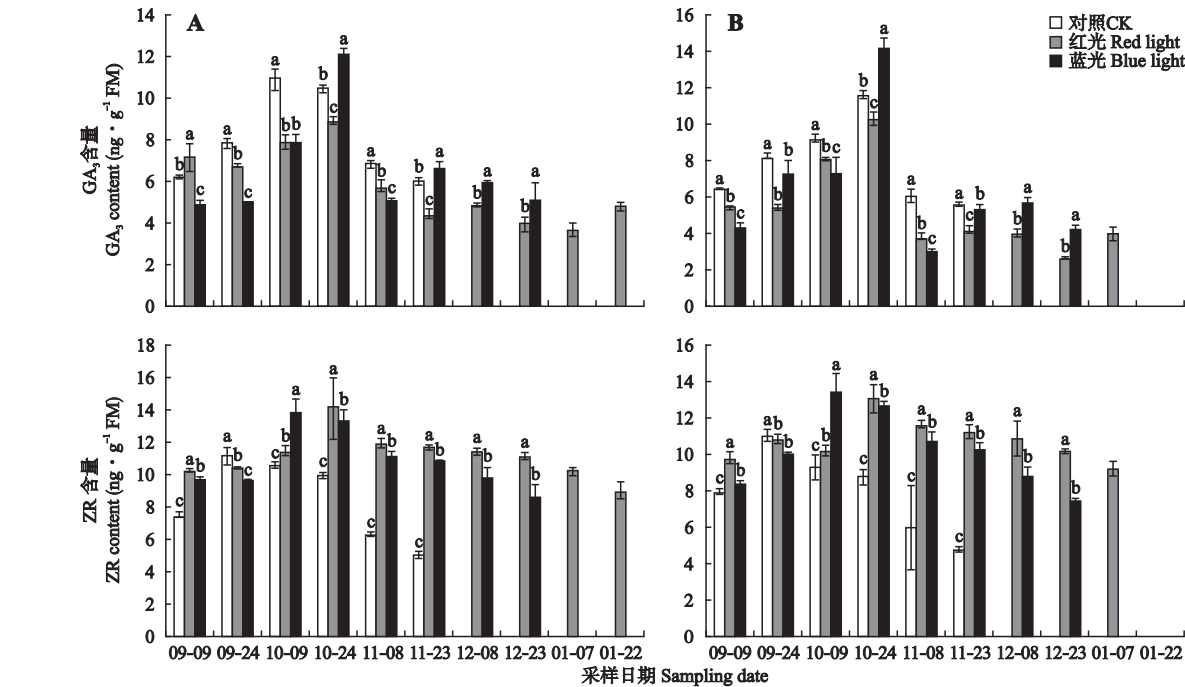


图2 不同光质条件下叶片 GA₃ 和 ZR 含量的变化
Fig.2 Changes of GA₃ and ZR contents in leaves under different light quality conditions.

表 4 不同光质条件下叶片 ZR/ABA、GA₃/ABA 和 (ZR+GA₃)/ABA 的变化
Table 4 Changes of ZR/ABA, GA₃/ABA, (ZR+GA₃)/ABA in leaves under different light quality conditions

项目 Item	日期 Date	意大利 Italia			无核白鸡心 Centenial seedless		
		对照 CK	红光 Red light	蓝光 Blue light	对照 CK	红光 Red light	蓝光 Blue light
ZR/ABA	09-09	0.08±0.001c	0.13±0.000a	0.09±0.003b	0.08±0.001b	0.12±0.003a	0.08±0.002b
	09-24	0.10±0.003b	0.11±0.002a	0.07±0.001c	0.09±0.001b	0.11±0.002a	0.08±0.001c
	10-09	0.10±0.002c	0.13±0.001a	0.11±0.001b	0.08±0.001c	0.12±0.003a	0.10±0.003b
	10-24	0.09±0.001c	0.14±0.000a	0.11±0.002b	0.08±0.001c	0.13±0.001a	0.09±0.001b
	11-08	0.05±0.000c	0.12±0.004a	0.08±0.001b	0.05±0.001c	0.11±0.002a	0.08±0.01b
	11-23	0.04±0.000c	0.11±0.001a	0.08±0.001b	0.03±0.001c	0.09±0.001a	0.07±0.001b
	12-08	—	0.09±0.001a	0.06±0.004b	—	0.08±0.001a	0.05±0.000b
	12-23	—	0.08±0.001a	0.05±0.001b	—	0.07±0.002a	0.04±0.000b
	01-07	—	0.07±0.001	—	—	0.06±0.001	—
	01-22	—	0.06±0.001	—	—	—	—
GA ₃ /ABA	09-09	0.06±0.001b	0.09±0.001a	0.05±0.001c	0.07±0.001a	0.06±0.001b	0.04±0.001c
	09-24	0.07±0.001b	0.07±0.001a	0.04±0.001c	0.07±0.002a	0.05±0.002b	0.06±0.006b
	10-09	0.11±0.001a	0.09±0.004b	0.06±0.004c	0.09±0.001b	0.11±0.001a	0.06±0.001c
	10-24	0.09±0.002a	0.09±0.002b	0.09±0.003a	0.10±0.001b	0.10±0.001b	0.11±0.001a
	11-08	0.06±0.000a	0.06±0.003a	0.04±0.001b	0.05±0.001a	0.03±0.002b	0.02±0.000c
	11-23	0.05±0.001a	0.04±0.002b	0.05±0.002a	0.04±0.001a	0.05±0.000b	0.03±0.001b
	12-08	—	0.04±0.000a	0.04±0.000b	—	0.03±0.000b	0.03±0.001a
	12-23	—	0.03±0.000b	0.03±0.000a	—	0.02±0.000b	0.02±0.001a
	01-07	—	0.03±0.000	—	—	0.02±0.002	—
	01-22	—	0.03±0.002	—	—	—	—
(ZR+GA ₃)/ABA	09-09	0.15±0.001b	0.22±0.001a	0.14±0.003 c	0.16±0.003b	0.18±0.003a	0.13±0.001c
	09-24	0.17±0.005b	0.19±0.002a	0.11±0.001c	0.17±0.001a	0.16±0.001b	0.14±0.006c
	10-09	0.21±0.003b	0.22±0.004a	0.18±0.006c	0.17±0.002b	0.22±0.004a	0.17±0.003c
	10-24	0.19±0.002c	0.24±0.002a	0.20±0.002b	0.18±0.002c	0.23±0.002a	0.20±0.002b
	11-08	0.11±0.001c	0.17±0.007a	0.12±0.002b	0.10±0.001b	0.15±0.003a	0.10±0.001b
	11-23	0.09±0.001c	0.15±0.001a	0.13±0.003b	0.07±0.000c	0.13±0.001a	0.10±0.001b
	12-08	—	0.14±0.001a	0.10±0.004b	—	0.11±0.002a	0.08±0.001b
	12-23	—	0.11±0.002a	0.08±0.002b	—	0.09±0.002a	0.07±0.001b
	01-07	—	0.11±0.002	—	—	0.09±0.002	—
	01-22	—	0.10±0.003	—	—	—	—

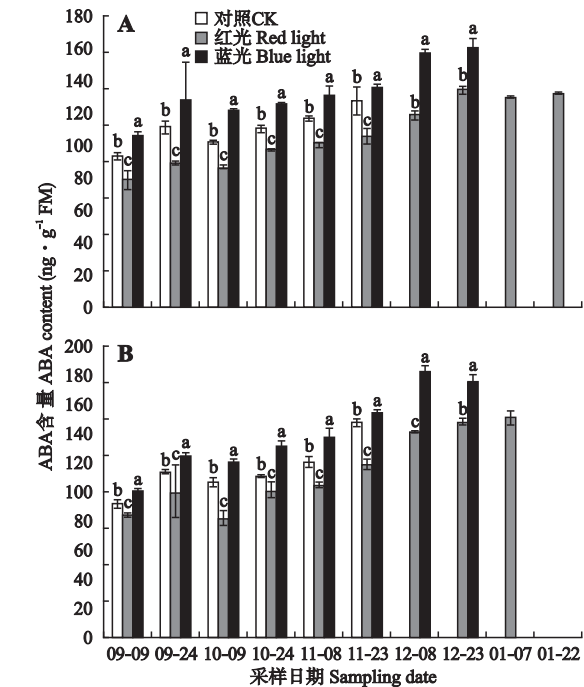


图 3 不同光质条件下叶片 ABA 含量的变化
Fig.3 Changes of ABA content in leaves under different light quality conditions.

源激素含量的变化有关,还与激素之间的平衡密切相关.从表 4 可知,2 个葡萄品种各处理 ZR/ABA、GA₃/ABA、(ZR+GA₃)/ABA 的变化趋势基本一致,大致表现为先上升再下降的变化动态.2 个葡萄品种叶片的内源激素比值存在差异,意大利叶片的 ZR/ABA、GA₃/ABA、(ZR+GA₃)/ABA 高于无核白鸡心.不同光质对葡萄叶片的 ZR/ABA 有显著影响,9 月 24 日以后,红光和蓝光处理 ZR/ABA 显著高于对照,而不同光质处理对 GA₃/ABA 影响不明显,因此要比较不同光质处理对 (ZR+GA₃)/ABA 的影响效果是否显著.10 月 9 日之前,不同光质处理(ZR+GA₃)/ABA 的总体表现为:红光处理最高,蓝光处理最低,对照居中,且各处理间差异均达显著性水平;10 月 9 日之后,蓝光处理 (ZR+GA₃)/ABA 逐渐高于对照,但仍显著低于红光处理.

3 讨 论

3.1 不同光质对叶片中叶绿素含量及净光合速率的影响

叶绿素降解和光合速率下降是叶片衰老过程中

的显著特征^[22-23].研究表明,叶绿体中光合组分的合成主要依赖于光^[24].本研究表明,与对照相比,红光处理显著提高了衰老叶片的叶绿素含量和净光合速率;而蓝光处理叶片的叶绿素含量和净光合速率在11月8日之前低于对照,在11月8日之后逐渐高于对照,但仍明显低于红光处理.蓝光处理叶片后出现此情况可能是因为前期蓝光促进了叶片过氧化,最终膜脂过氧化产物加剧了叶片衰老^[25];而蓝光在叶片衰老后期所起到的延长光照时间的作用,大于其促进衰老的作用,从而减缓了叶绿素的降解和净光合速率的下降,这与徐超华等^[26]在草莓上得出的结论相似.一般认为,蓝光照射条件下叶绿素含量和净光合速率均明显高于红光处理^[27-28],而Leong等^[29]在对铁角蕨(*Asplenium australasicum*)的研究中认为,红光处理的植物具有较高的光能利用率,并进一步提出在研究不同光质对植物造成的影响时,植物种类是关键因素之一.

3.2 不同光质对叶片内源激素含量的影响

生长素作为植物的一种重要内源激素,参与植物生长和发育的诸多过程,但关于其调控衰老的机制和作用尚不完全清楚^[30-31].本研究发现,两品种在叶片衰老后期(11月8日之后)叶片的IAA水平迅速升高,说明IAA在叶片衰老后期可能具有促进叶片衰老的作用,这与沈法富等^[32]、Ghanem等^[33]在棉花、番茄上的研究结论相似. IAA加速衰老作用主要是通过提高乙烯的释放量实现的,因为有研究表明,IAA具有促进乙烯产生的作用^[34-35].不同的发光光谱对植物内源激素起调控作用,进而影响植物的衰老过程.研究表明,蓝光能提高吲哚乙酸氧化酶的活性,降低IAA水平,抑制植物生长^[36];而红光促进IAA的生物合成,提高植株体内IAA的含量^[37].本研究中,不同光质处理对叶片的IAA含量影响不同,11月8日之前,当IAA含量呈下降趋势时,红光处理条件下IAA含量最高,对照次之,蓝光最低,与前人研究结果类似;当IAA含量开始上升时(11月8日之后),在不同处理间表现为对照>蓝光>红光;此后,蓝光处理始终明显高于红光处理.通过研究红光和蓝光处理对叶片衰老过程中IAA含量的影响,以及两者延缓叶片衰老的效果可以推断出,IAA在葡萄叶片衰老中具有双重作用,即叶片衰老前期提高植株叶片生理活性,而后期则促进叶片衰老.因此,结合IAA在植物体内的双重作用,发现红光能够通过调节内源IAA水平,延缓叶片的衰老.

GA₃几乎影响植物生长发育的每个阶段^[38-39].

Rosenvasser等^[40]研究认为,GA₃不仅可以有效阻止叶绿素的降解,还能够抑制衰老相关基因SAGs的表达.进一步研究发现,赤霉素并不直接作用于叶片衰老,而是通过拮抗ABA来延缓叶片衰老进程^[7].本试验条件下,意大利和无核白鸡心叶片GA₃含量均在10月24日达到最大值,随后下降.不同光质处理后发现,红光处理叶片GA₃含量相对较低,这与红光(600~700 nm)能降低植物体内赤霉素含量的结论一致^[18].本研究中,红光对葡萄叶片的衰老有显著延缓作用,而补充红光后并未提高叶片GA₃含量,一方面可能是由于针对意大利和无核白鸡心两葡萄品种而言,GA₃在延缓衰老效果上不明显,还要结合激素间的平衡作用深入讨论红光和蓝光在延缓衰老方面的作用;另一方面也可能是衰老过程中过高的ABA含量抵消了GA₃延缓叶片衰老的效应.大量研究显示,CTK是延缓衰老的主要内源激素,ABA的作用与之相反,能够加速叶片的衰老进程^[41-42].郑莎莎等^[43]研究认为,细胞分裂素类物质能够刺激叶片中蛋白质和核酸的合成,具有延缓衰老的作用;ABA可抑制细胞内蛋白质的合成,加速细胞中蛋白质和RNA的分解,降低光合速率,促进叶片衰老.He等^[44]通过对不同衰老类型玉米品种的内源激素分析发现,与早衰品种相比,不易早衰的品种叶片中可维持较高的CTK含量,而ABA的含量相对较低. Onoue等^[45]研究认为,ABA是导致花器官衰老的关键因子.本研究也证实,随着葡萄叶片的衰老,2个葡萄品种叶片内源激素ZR含量先上升后下降,ABA含量呈持续上升趋势.Fankhauser^[46]研究认为,CTK在光介导的茎伸长反应中发挥着重要作用.但由于细胞分裂素在植物细胞内生理作用的研究技术还存在若干困难,因此关于光质对其影响的研究较少.而针对不同光质对植物内源激素ABA含量的影响方面,有研究报道指出ABA的代谢受光敏色素的调节^[47].赵淑英等^[48]分别用红光、远红光照射五彩苏茎段,结果发现红光处理下ABA含量最少.Gubler等^[49]研究认为,蓝光通过对ABA生物合成基因的调节来提高植物体内ABA的含量.本研究发现,与对照相比,红光可以明显提高叶片内源激素ZR含量,降低ABA含量,并能够在长时期内使叶片的ZR含量维持在较高水平;而蓝光处理后,叶片ZR和ABA含量均显著提高,但整体上叶片的ZR含量仍明显低于红光处理.

3.3 不同光质对叶片内源激素比值的影响

植物体中的某一生理过程往往不是一种激素的

单独作用,而是多种激素协同作用的结果,因此单一激素的变化很难反映实际问题^[50].内源激素(IAA+GA₃+ZR)/ABA的变化可以作为调控衰老过程的重要生理信号^[51].由于IAA对于调控叶片衰老具有双重作用,因此本研究以ZR/ABA、GA₃/ABA、(ZR+GA₃)/ABA的变化作为衡量叶片衰老的生理指标.本研究表明,随着叶片衰老进程的加剧,各处理ZR/ABA、GA₃/ABA、(GA₃+ZR)/ABA均有所下降,这主要是由衰老过程中生长促进类激素GA₃、ZR总含量的下降及生长抑制类激素ABA含量的升高造成的,同时也可能是叶片衰老的必要条件.与对照相比,红光和蓝光处理对GA₃/ABA影响不显著,却明显提高了ZR/ABA值,这可能是红光和蓝光对植物内源激素不同作用的结果,因此本研究以(ZR+GA₃)/ABA综合考虑激素间的平衡对叶片衰老的调节作用.本研究中,红光虽然降低了内源GA₃含量,但同时也提高了两品种叶片的ZR含量,且降低了叶片ABA含量,这与其能够延缓叶片衰老的作用密不可分,同时也说明在叶片衰老过程中,ZR和ABA起主导作用,并且对衰老进程的调控可能是最直接的,这与前人认为CTK含量下降和ABA含量上升是启动植物叶片衰老的主要因素结论一致^[52].在叶片衰老前期,蓝光处理(GA₃+ZR)/ABA值显著低于对照,导致其加速叶片衰老的作用较为明显,至衰老后期,(GA₃+ZR)/ABA值逐渐高于对照,主要是由于叶片衰老后期蓝光起到延长光照时间的作用,从而在一定程度上减慢了叶片的衰老速度,致使蓝光处理叶片的生育期较对照延迟一个月^[53].2个品种间比较,意大利叶片内源激素比值稍大于无核白鸡心,这可能是意大利叶片生育期续时间长、衰老速度慢的重要生理原因.植物体内多种内源激素以各种复杂的方式协调起作用,本研究虽讨论了叶片衰老过程中不同光质条件下内源激素含量的变化情况,为生产上调控叶片衰老提供了科学依据,但是各激素及其相互作用在调控叶片衰老方面的具体分子生物学机制仍有待深入研究.

参考文献

- [1] Liu T-S (刘廷松), Li G-F (李桂芬). Advances in research on physiology of grape protected cultivation. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2002, **29**(suppl.): 624–628 (in Chinese)
- [2] Zimmermann P, Zentgraf U. The correlation between oxidative stress and leaf senescence during plant development. *Cellular and Molecular Biology Letters*, 2005, **10**: 515
- [3] Causin HF, Jauregui RN, Barneix AJ. The effect of light spectral quality on leaf senescence and oxidative stress in wheat. *Plant Science*, 2006, **171**: 24–33
- [4] Breeze E, Harrison E, McHattie S, *et al.* High-resolution temporal profiling of transcripts during *Arabidopsis* leaf senescence reveals a distinct chronology of processes and regulation. *The Plant Cell*, 2011, **23**: 873–894
- [5] Gan S, Amasino RM. Making sense of senescence (molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence). *Plant Physiology*, 1997, **113**: 313–319
- [6] Lim PO, Kim HJ, Nam HG. Leaf senescence. *Annual Review of Plant Biology*, 2007, **58**: 115–136
- [7] Jibran R, Hunter DA, Dijkwel PP. Hormonal regulation of leaf senescence through integration of developmental and stress signals. *Plant Molecular Biology*, 2013, **82**: 547–561
- [8] Yang J, Zhang J, Wang Z, *et al.* Absciscic acid and cytokinins in the root exudates and leaves and their relationship to senescence and remobilization of carbon reserves in rice subjected to water stress during grain filling. *Planta*, 2002, **215**: 645–652
- [9] Lara MEB, Garcia MCG, Fatima T, *et al.* Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence. *The Plant Cell*, 2004, **16**: 1276–1287
- [10] Gan S, Amasino RM. Inhibition of leaf senescence by autoregulated production of cytokinin. *Science*, 1995, **270**: 1986–1988
- [11] Gepstein S, Thimann KV. Changes in the abscisic acid content of oat leaves during senescence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1980, **77**: 2050–2053
- [12] Kim JH, Chung KM, Woo HR. Three positive regulators of leaf senescence in *Arabidopsis*, ORE1, ORE3 and ORE9, play roles in crosstalk among multiple hormone-mediated senescence pathways. *Genes & Genomics*, 2011, **33**: 373–381
- [13] Müller R, Stummann BM, Andersen AS, *et al.* Involvement of ABA in postharvest life of miniature potted roses. *Plant Growth Regulation*, 1999, **29**: 143–150
- [14] Zhu C (朱 诚), Zeng G-W (曾广文). Physiological and biochemical changes in flower senescence of *Osmanthus fragrans* Lour. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 2000, **27**(5): 356–360 (in Chinese)
- [15] Islam MA, Tarkowská D, Clarke JL, *et al.* Impact of end-of-day red and far-red light on plant morphology and hormone physiology of *poinsettia*. *Scientia Horticulturae*, 2014, **174**: 77–86
- [16] Liu W-G (刘卫国), Song Y (宋 颖), Zou J-L (邹俊林), *et al.* Design and effect of LED simulated illumination environment on intercropping population. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering* (农业工程学报), 2001, **27**(8): 288–292 (in Chinese)
- [17] Li S-S (李韶山), Pan R-Z (潘瑞炽). Effects of blue light on the growth of rice seedlings. *Chinese Journal of*

- Rice Science* (中国水稻科学), 1994, **8**(2): 115–118 (in Chinese)
- [18] Zhou G-Q (周国泉), Xu Y-Q (徐一清), Fu S-H (付顺华), *et al.* Artificial light sources for production of greenhouse plants. *Journal of Zhejiang Forestry College* (浙江林学院学报), 2009, **25**(6): 798–802 (in Chinese)
- [19] Zou Q (邹琦). Experimental Guidance of Plant Physiology. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 72–75 (in Chinese)
- [20] Wu S-R (吴颂如), Chen W-F (陈婉芬), Zhou X (周燮). Enzyme linked immunosorbent assay for endogenous plant hormones. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1988, **23**(5): 53–57 (in Chinese)
- [21] Tang S-G (唐尚格), Xia Y-X (夏玉先), Pei Y (裴炎). Quantitative analysis of plant hormones with indirect enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA). *Journal of Southwest Agricultural University* (西南农业大学学报), 1991, **13**(2): 183–186 (in Chinese)
- [22] Sakuraba Y, Schelbert S, Park SY, *et al.* STAY-GREEN and chlorophyll catabolic enzymes interact at light-harvesting complex II for chlorophyll detoxification during leaf senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2012, **24**: 507–518
- [23] Ford DM, Shibles R. Photosynthesis and other traits in relation to chloroplast number during soybean leaf senescence. *Plant Physiology*, 1988, **86**: 108–111
- [24] Glick RE, McCauley SW, Melis A. Effect of light quality on chloroplast-membrane organization and function in pea. *Planta*, 1985, **164**: 487–494
- [25] Dhindsa RS, Plumb-Dhindsa P, Thorpe TA. Leaf senescence: Correlated with increased levels of membrane permeability and lipid peroxidation, and decreased levels of superoxide dismutase and catalase. *Journal of Experimental Botany*, 1981, **32**: 93–101
- [26] Xu C-H (徐超华), Li J-Y (李军营), Cui M-K (崔明昆), *et al.* Effect of supplemental lighting on growth and photosynthesis of tobacco leaves. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2013, **33**(4): 763–770 (in Chinese)
- [27] Saebo A, Krekling T, Appelgren M. Light quality affects photosynthesis and leaf anatomy of birch plantlets in vitro. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 1995, **41**: 177–185
- [28] Xu K (徐凯), Guo Y-P (郭延平), Zhang S-L (张上隆). Effect of light quality on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in strawberry leaves. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2005, **38**(2): 369–375 (in Chinese)
- [29] Leong TY, Goodchild DJ, Anderson JM. Effect of light quality on the composition, function, and structure of photosynthetic thylakoid membranes of *Asplenium australasicum* (Sm.) Hook. *Plant Physiology*, 1985, **78**: 561–567
- [30] Kim JJ, Murphy AS, Baek D, *et al.* YUCCA6 over-expression demonstrates auxin function in delaying leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany*, 2011, **62**: 1–12
- [31] Davies PJ. The plant hormones: Their nature, occurrence, and functions// Davies PJ, ed. *Plant Hormones*. Amsterdam, Netherlands: Springer, 1995: 1–12
- [32] Shen F-F (沈法富), Yu S-X (喻树迅), Fan S-L (范术丽), *et al.* Changes of endogenous hormone in stem leaves of different short season cotton varieties in development processes. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2003, **36**(9): 1014–1019 (in Chinese)
- [33] Ghanem ME, Albacete A, Martínez-Andújar C, *et al.* Hormonal changes during salinity-induced leaf senescence in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Journal of Experimental Botany*, 2008, **59**: 3039–3050
- [34] Tonutti P, Casson P, Ramina A. Ethylene biosynthesis during peach fruit development. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1991, **116**: 274–279
- [35] Ohmiya A, Haji T. Promotion of ethylene biosynthesis in peach mesocarp discs by auxin. *Plant Growth Regulation*, 2002, **36**: 209–214
- [36] Chen X (陈娴), Liu S-Q (刘世琦), Meng F-L (孟凡鲁), *et al.* Effects of light qualities on growth and photosynthetic characteristics of Chinese chive. *Chinese Vegetables* (中国蔬菜), 2012(8): 45–50 (in Chinese)
- [37] Liu X, Cohen JD, Gardner G. Low-fluence red light increases the transport and biosynthesis of auxin. *Plant Physiology*, 2011, **157**: 891–904
- [38] Sun TP, Gubler F. Molecular mechanism of gibberellin signaling in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, **55**: 197–223
- [39] Hedden P, Phillips AL. Gibberellin metabolism: New insights revealed by the genes. *Trends in Plant Science*, 2000, **5**: 523–530
- [40] Rosenvasser S, Mayak S, Friedman H. Increase in reactive oxygen species (ROS) and in senescence-associated gene transcript levels during dark-induced senescence of *Pelargonium* cuttings, and the effect of gibberellic acid. *Plant Science*, 2006, **170**: 873–879
- [41] Riefler M, Novak O, Strnad M, *et al.* *Arabidopsis* cytokinin receptor mutants reveal functions in shoot growth, leaf senescence, seed size, germination, root development, and cytokinin metabolism. *The Plant Cell*, 2006, **18**: 40–54
- [42] Panavas T, Pikula A, Reid PD, *et al.* Identification of senescence-associated genes from daylily petals. *Plant Molecular Biology*, 1999, **40**: 237–248
- [43] Zheng S-S (郑莎莎), Sun C-F (孙传范), Sun H-C (孙红春), *et al.* Effects of different exogenous hormones on physiological characteristics of main stem leaves at glower and boll stage in cotton. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2009, **42**(12): 4383–4389 (in Chinese)
- [44] He P, Osaki M, Takebe M, *et al.* Endogenous hormones and expression of senescence-related genes in different senescent types of maize. *Journal of Experimental Botany*, 2005, **56**: 1117–1128

[45] Onoue T, Mikami M, Yoshioka T, *et al.* Characteristics of the inhibitory action of 1, 1-dimethyl-4-(phenylsulfonyl) semicarbazide (DPSS) on ethylene production in carnation (*Dianthus caryophyllus* L.) flowers. *Plant Growth Regulation*, 2000, **30**: 201–207

[46] Fankhauser C. Light perception in plants: Cytokinins and red light join forces to keep phytochrome B active. *Trends in Plant Science*, 2002, **7**: 143–145

[47] Seo M, Hanada A, Kuwahara A, *et al.* Regulation of hormone metabolism in *Arabidopsis* seeds: Phytochrome regulation of abscisic acid metabolism and abscisic acid regulation of gibberellin metabolism. *The Plant Journal*, 2006, **48**: 354–366

[48] Zhao S-Y (赵淑英), Li G-L (李国兰), Zheng G-P (郑桂平), *et al.* Effect of red light on root generation and level of endogenous ABA in coleus cutting. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1993, **35**(suppl.): 63–65 (in Chinese)

[49] Gubler F, Hughes T, Waterhouse P, *et al.* Regulation of dormancy in barley by blue light and after-ripening: Effects on abscisic acid and gibberellin metabolism. *Plant Physiology*, 2008, **147**: 886–896

[50] Fan J-J (樊金娟), Li X-M (李雪梅), Ruan Y-Y (阮燕晔), *et al.* Changes in endogenous hormone contents during grain filling in hybrid rice and its parents. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 2004, **40**(2): 146–148 (in Chinese)

[51] Shi G-A (史国安), Guo X-F (郭香凤), Zhang G-H (张国海), *et al.* Physiological changes during florescence and flower senescence of Chinese peony. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2008, **28**(3): 506–511 (in Chinese)

[52] Guinn G, Brummett DL. Leaf age, decline in photosynthesis, and changes in abscisic acid, indole-3-acetic acid, and cytokinin in cotton leaves. *Field Crops Research*, 1993, **32**: 269–275

[53] Liu D-H (刘道宏), Xu Z-S (徐竹生). Senescence of rice leaves: The effect of external factors on the senescence of rice leaves. *Journal of Huazhong Agricultural College* (华中农学院学报), 1984, **3**(1): 7–11 (in Chinese)

作者简介 王海波, 男, 1978 年生, 副研究员. 主要从事果树栽培生理与技术研究. E-mail: haibo8316@163.com

责任编辑 孙 菊