

早熟桃夏季红叶现象的生理机制研究

谢智华¹, 姜卫兵^{1,*}, 韩 键¹, 彭丽丽¹, 张斌斌², 马瑞娟^{2,*}

(¹南京农业大学园艺学院, 南京 210095; ²江苏省农业科学院园艺研究所, 南京 210014)

摘 要: 为了揭示早熟桃夏季红叶现象的生理机制, 以采果后叶色变红现象明显的‘早美’和‘春蕾’两个早熟桃品种为试材, 分析夏季叶色转变过程中叶片色素和可溶性糖含量、花色素苷合成相关酶活性及净光合速率等生理指标的变化趋势。结果表明: 早熟桃果实采收后叶片可溶性糖大量积累, 二氢黄酮醇还原酶 (DFR) 等花色素苷合成相关酶活性的增加。叶片转色初期苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 和查尔酮异构酶 (CHI) 活性变化较小, 与叶片花色素苷含量相关性不显著; 叶色转红之后 PAL 和 CHI 活性与叶片花色素苷含量显著正相关。

关键词: 桃; 早熟; 红叶; 花色素苷; 生理机制

中图分类号: S 662.1

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 07-1271-07

Studies on Physiological Mechanism of Red Leaf Phenomena of Early Maturing Peach in Summer

XIE Zhi-hua¹, JIANG Wei-bing^{1,*}, HAN Jian¹, PENG Li-li¹, ZHANG Bin-bin², and MA Rui-juan^{2,*}

(¹College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Institute of Horticulture, Jiangsu Academy of Agricultural Sciences, Nanjing 210014, China)

Abstract: To uncover the physiological mechanism of red leaf phenomena of early maturing peach in summer, two early maturing peach cultivars (‘Zaomei’ and ‘Chunlei’) were used to research the changes of leaf pigments, soluble sugar content, anthocyanin biosynthesis related enzyme activity and net photosynthetic rate. The results showed that leaf soluble sugar accumulation increased after fruit harvesting. DFR rised obviously, PAL and CHI activity did not change much and showed no significant correlation with anthocyanin content at the early stage of leaf coloring. However, there was a significant positive correlation between PAL, CHI activity and anthocyanin content after leaves changed to be red.

Key words: peach; early maturing; red leaf; anthocyanin; physiological mechanism

与红叶桃的呈色进程相反, 许多早熟桃品种在果实采收前叶色浓绿, 夏季果实采收后从新梢基部叶片开始出现花色素苷的大量积累, 叶片从叶柄、主脉开始沿叶脉逐渐变为紫红色。这一特殊现象在前人的研究中也有提及 (庄恩及 等, 1989; 施泽彬 等, 1999; 孙山 等, 2004)。李雪飞等 (2010) 对早熟桃‘麦香’夏季叶色转变的超微结构进行了研究, 发现夏季叶色转红期叶片栅栏组织的液泡和上表皮细胞中出现花色素苷的合成和积累, 使叶片呈现紫红色; 超微结构研究发现, 转红的叶片

收稿日期: 2012-02-22; 修回日期: 2012-06-15

基金项目: 南京农业大学青年科技创新基金项目 (KJ09010); 江苏省农业科技自主创新资金项目 [cx(10)107]

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: weibingj@sohu.com; rjmajaas@yahoo.com.cn)

表现出叶绿体基粒片层松散, 线粒体膜降解等早衰现象。

本研究中以果实采收后红叶现象明显的‘早美’、‘春蕾’两个早熟桃品种为试材, 对其叶片由绿转红过程中的色素和可溶性糖含量、花色素苷合成相关酶活性及净光合速率等的变化进行测定和分析, 探究了红叶现象的生理机制, 以期丰富彩叶植物叶片呈色机理的研究, 也为进一步了解早熟桃的生长发育特性提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验于 2011 年 6—9 月在江苏省农业科学院国家果树种质南京桃资源圃中进行。试验材料为 6 年生生长健壮一致的早熟桃 (*Prunus persica*) 品种‘早美’和‘春蕾’成年树。以临近生长较为一致的绿叶桃‘红花碧桃’作为对照。南北行种植, 相互不遮挡, 常规管理。试验地以棕壤土为主, 肥力中等。

为避免因枝条挂果因素导致叶片“源—库”强度差异带来的试验误差, 于 6 月中旬‘早美’‘春蕾’果实采收后叶片尚未转色时开始试验, 对照亦同时进行了除果处理。选择生长基本一致、无病虫害的枝梢成熟功能叶 (由枝顶往下数第 3 ~ 5 片叶) 进行相关生理指标和光合特性的测定。测定时间为 6 月 12 日、7 月 2 日、7 月 11 日、8 月 2 日、8 月 15 日、9 月 3 日, 3 次重复。

1.2 生理指标与光合指标的测定方法

于早上 8 时采摘枝梢中上部叶片, 带回实验室, 测定叶片花色素苷含量 (何奕昆 等, 1995)、叶绿素和类胡萝卜素含量 (朱广廉 等, 1990), 可溶性糖含量 (王学奎, 2006), 苯丙氨酸解氨酶 (PAL) 活性 (唐前瑞 等, 2006), 查尔酮异构酶 (CHI) 活性 (Lister & Lancaster, 1996a), 二氢黄酮醇还原酶 (DFR) 活性 (Stafford & Lester, 1982, 1984)。

选择晴朗无风天气, 于 7: 00—17: 00 每隔 2 h 在完全模拟自然环境的条件下, 选取完好的成熟功能叶为测定对象, 使用 CIRAS-1 型光合测定系统 (PP-System, 英国), 开放式气路测定大气温度 (T_a)、光量子通量密度 (PFD)、大气水汽压 (V_p)、大气 CO_2 浓度 (C_a) 等气候环境参数和净光合速率 (P_n)。全部室外指标均取日均值。每次测定 3 次重复, 取平均值。

所有测定数据均以平均值表示, 并计算标准差; 所得数据用 EXCEL 和 SPSS 19.0 数据统计软件进行显著性、相关性等分析。

2 结果与分析

2.1 试验期间环境因子的变化

由图 1 可见, 试验期间, T_a 、 V_p 和 C_a 日均值都呈双峰曲线, 7 月初和 8 月中旬分别有一个高峰, 最高日平均值都出现在 8 月中旬。而 PFD 日均值的变化呈单峰曲线, 峰值出现在 8 月初, 最低值出现在 6 月中旬。

桃为喜光树种, 其光合能力与光强显著相关, 光合净积累是光合产物总量与呼吸消耗的差值, 受到 PFD 和 T_a 的共同影响。前人研究结果表明, 南京地区 8 月的气候条件较利于桃净光合积累 (陈晓强 等, 2007)。

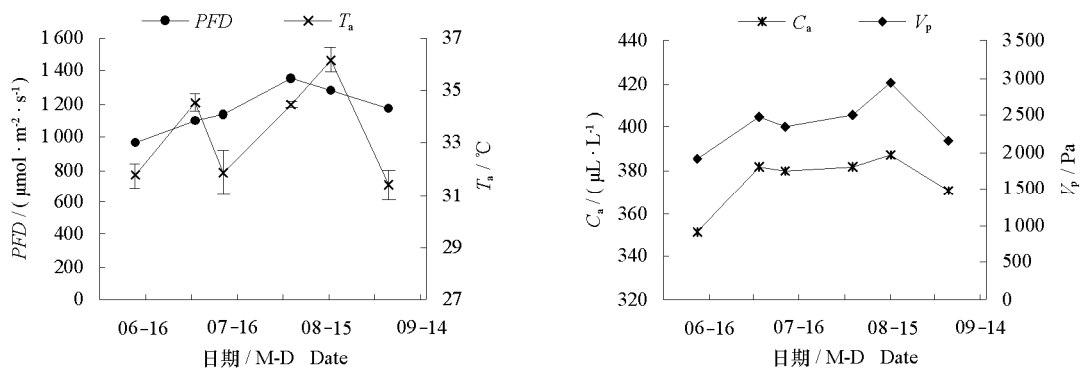


图 1 试验期间主要环境因子变化

Fig. 1 Main environment factors during experiment

2.2 叶片色素含量的变化

红(紫)叶植物的叶色取决于叶片花色素苷和叶绿素含量的比例(Ant/Chl), Ant/Chl 的值越大, 叶色越红, 相反则越绿。如图 2 和图 3 所示, 试验刚开始时‘早美’和‘春蕾’叶片中几乎不含花色素苷, Ant/Chl 接近于 0, 叶色浓绿。‘春蕾’叶片花色素苷含量在 6 月中旬—7 月初增加速度最快, 之后增幅减缓, 其 Ant/Chl 值的增幅也减小; ‘早美’叶片花色素苷在 6 月中旬—8 月初之间呈直线增长, 但 7 月初之后 Ant/Chl 值增幅也有所减小, 两者的 Ant/Chl 值在 8 月中旬达到最大值后趋于稳定, 由于其叶片中始终含有较高含量的叶绿素, 因而最终呈现较为稳定的暗紫色。而叶片花色素苷含量在 8 月中旬之后都下降。其中‘春蕾’的 Ant/Chl 比值上升较‘早美’平缓, 且始终低于‘早美’, 故其叶色变红的程度也相对较低。整个试验过程中对照叶片中花色素苷含量始终维持在极低水平。从叶片花色素苷增加速度以及 Ant/Chl 比值变化情况看出, 6 月中旬至 7 月初是早熟桃叶片转色的最初阶段也是最关键的时期, 这与观察到的叶色变化规律一致。

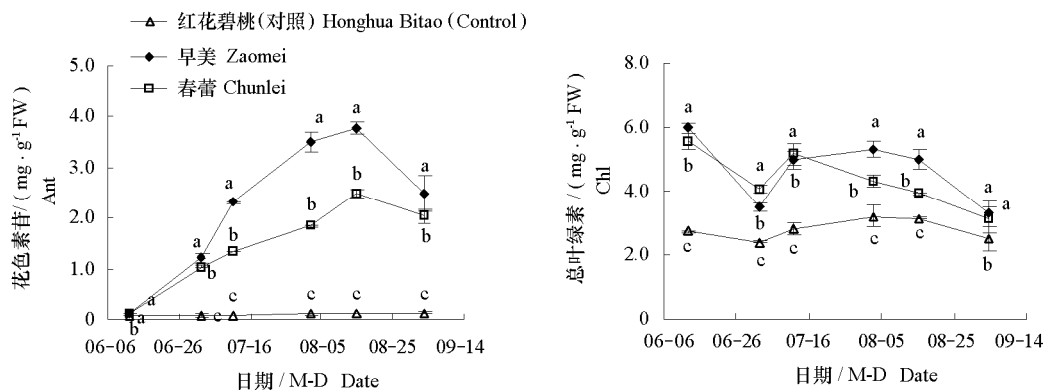


图 2 叶片转色期花色素苷、叶绿素含量的变化

Fig. 2 Variation on Ant and Chl content during leaf discoloration period

3 个品种的总叶绿素含量均在 7 月初出现暂时的下降, 与 6 月中旬相比降幅分别为 41.39% (‘早美’)、27.24% (‘春蕾’)、12.04% (‘红花碧桃’); ‘春蕾’叶片叶绿素含量从 7 月中旬开始逐渐下降, ‘早美’和对照下降较晚, 三者降幅由大到小依次为: ‘春蕾’ > ‘早美’ > ‘红花碧桃’。

3 个品种的叶片类胡萝卜素含量均呈波动变化, 夏季变化幅度较大, 7 月中旬有一个短暂的低谷, 8 月之后波动较小 (图 3)。

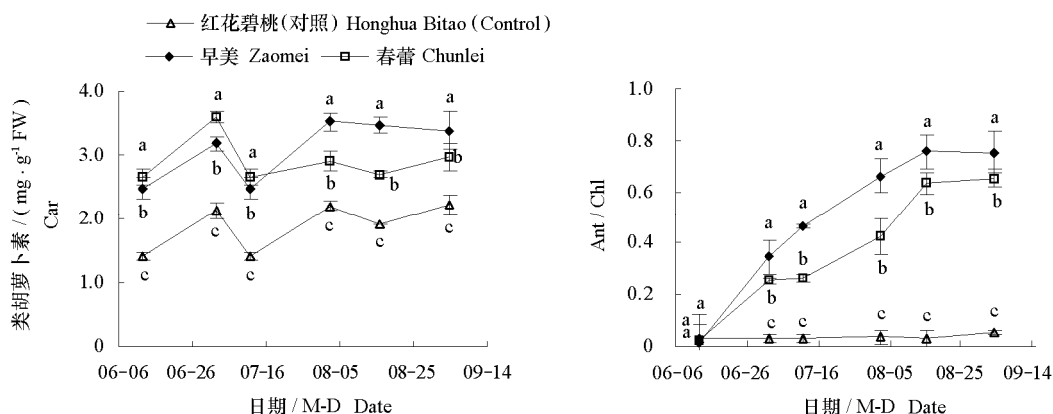


图3 叶片转色期类胡萝卜素含量及 Ant/Chl 的变化

Fig. 3 Variation on Car content and Ant/Chl during leaf discoloration period

2.3 叶片可溶性糖和淀粉含量变化

6月中旬至7月中旬‘早美’和‘春蕾’叶片可溶性糖含量与对照差异不显著,都呈先增后减的趋势(图4);7月中旬开始迅速降低,显著低于对照。对叶片花色素苷与可溶性糖含量相关性分析表明,转色初期(6月中旬到7月初)早熟桃叶片可溶性糖与花色素苷含量显著正相关($r = 0.981$, $P < 0.05$),中后期相关性不显著。

叶片淀粉含量变化总体上与可溶性糖含量相反,夏季树体代谢旺盛,淀粉水解形成可溶性糖发挥底物作用,秋季代谢变缓,光合产物大多以淀粉的形式贮存。试验期间‘早美’和‘春蕾’叶片可溶性糖和淀粉含量均低于对照(图4)。

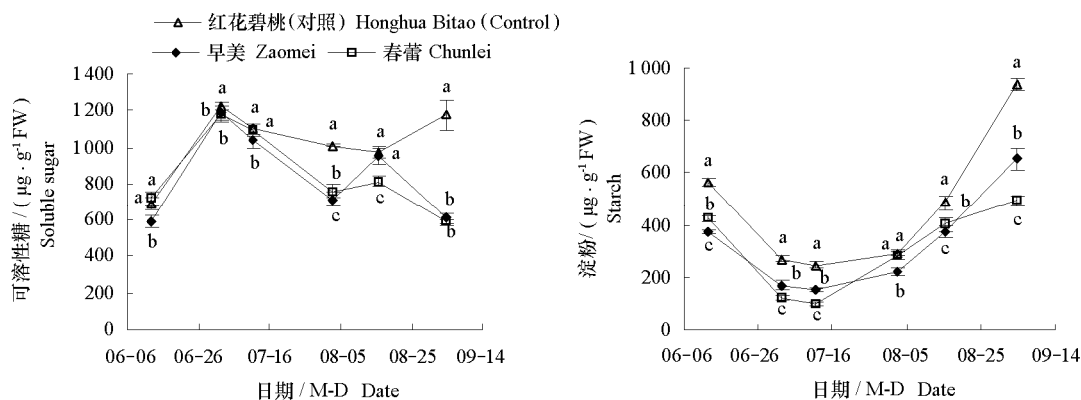


图4 叶片转色期可溶性糖和淀粉含量的变化

Fig. 4 Variation on soluble sugar and starch contents during leaf discoloration period

2.4 叶片花色素苷合成相关酶活性变化

6月中旬—7月初,‘早美’和‘春蕾’PAL与CHI活性与对照差异较小,DFR活性差异较大。试验期间对照的PAL、CHI和DFR活性变化幅度较小(图5)。

‘早美’和‘春蕾’的PAL活性在6月中旬—7月初波动较小,7月初—8月初大幅上升,叶片花色素苷含量较多的‘早美’尤为显著,8月初—9月初随着花色素苷含量的降低而下降。转色初期CHI活性变化幅度明显小于花色素苷含量,相关性不显著。转色中后期(8月初之后),CHI活性

与叶片花色素苷含量极显著正相关 ($r = 0.943$, $P < 0.01$)。这一结果证实 CHI 酶在叶片变红时才与花色素苷的积累显著相关, 这与 Lister 和 Lancaster (1996b) 的研究结果一致。试验初期 (6 月初—7 月中旬) ‘早美’ 和 ‘春蕾’ 的 DFR 活性差异不显著, 且与叶片花色素苷含量极显著正相关 ($r = 0.947$, $P < 0.01$), 转色中后期相关性不显著。

2.5 叶片光合能力的变化

叶片转色初期, ‘早美’ 和 ‘春蕾’ 叶片 P_n 日均值显著增加 ($P < 0.05$), 可见叶片尚未进入衰老期 (图 5)。对照 ‘红花碧桃’ 的 P_n 日均值在 7 月初出现明显下降, 而 ‘早美’ 和 ‘春蕾’ 未下降, 原因可能是早熟桃叶片中较高的花色素苷和类胡萝卜素含量有利于夏季高温强光下的光合能力的维持。8 月初以后早熟桃 P_n 日均值下降明显, 一方面可能是由于其叶片衰老较对照早, 以致叶绿素过快降解, 另一方面可能与早熟桃叶表皮中的大量花色素苷减少了叶绿体的光合有效光有关。

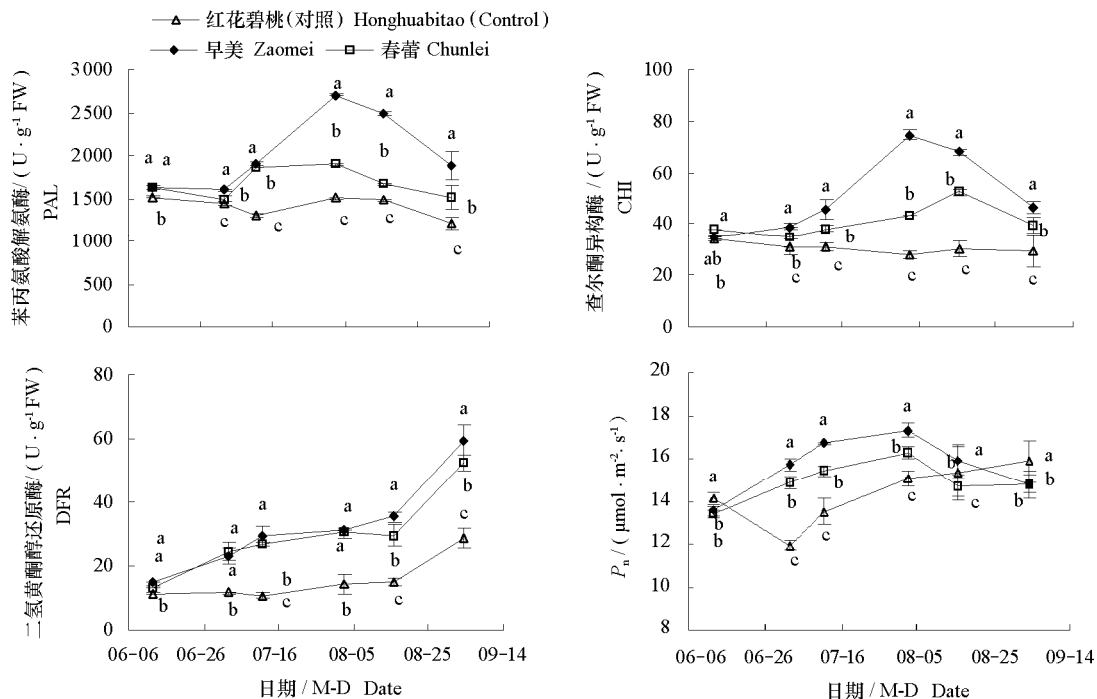


图 5 叶片转色期 PAL、CHI、DFR 活性和 P_n 的变化

Fig. 5 Changes of PAL, CHI and DFR activities and P_n during leaf discoloration period

3 讨论

3.1 库源关系改变, 叶片可溶性糖大量积累推动了早熟桃叶色的转变

本研究中, 早熟桃果实采摘后叶片光合能力并未降低, 由于库容量的减小, 导致糖分短时间内在叶片中大量积累, 当糖含量超过了用于生长所需的量时就会诱导花色素苷的合成 (Murakami et al., 2008; 李倩 等, 2009)。随着转色进程的发展, 叶片可溶性糖与花色素苷含量相关性不再显著。可能是由于糖类作为花色素苷合成的必要条件, 同时也为叶绿素、类胡萝卜素等其它色素合成提供底物和能源, 能在一定范围内限制着色, 但并不是叶片中花色素苷合成决定性的因素。也可能可溶性糖在早熟桃叶片转色过程中主要作为信号分子促进花色素苷合成相关基因表达 (李倩 等, 2009)。

3.2 DFR 酶对早熟桃叶片花色素苷的合成可能起到启动作用

Murray 和 Hackett (1991) 认为 DFR 活性的缺乏会限制花色素苷的积累, 但王惠聪等 (2004) 认为 DFR 与荔枝果皮中花色素苷的含量无密切关系。本研究证实, 早熟桃 DFR 活性只在试验初期与叶片花色素苷含量显著正相关, 且增幅显著小于花色素苷的变化幅度。在转色的最初阶段, 早熟桃与对照的 PAL、CHI 活性均无明显差异, 但 DFR 活性显著高于对照。从而推测 DFR 酶可能只是起启动花色素苷合成的作用 (王庆菊 等, 2008), 并不决定叶片花色素苷的含量。

试验初期早熟桃 DFR 活性与叶片可溶性糖含量和光强相关性均达到极显著或显著水平。验证了孟祥春等 (2007) 关于叶片可溶性糖与光强可强烈诱导 DFR 基因表达的观点, 也为叶片可溶性糖作为信号转导分子调控花色素苷合成相关基因的结论提供了佐证。本试验后期早熟桃叶片花色素苷含量下降时 DFR 酶活性仍上升, 原因可能是, DFR 不仅催化花色素苷合成的反应, 还与其他类黄酮物质的合成有关。冯守千等 (2008) 还提出, 花色素苷的合成与降解可能是两个独立的生理过程。

3.3 PAL 和 CHI 酶与早熟桃叶片花色素苷合成有关

早熟桃叶片转红之后, 叶片可溶性糖与花色素苷含量相关性不再显著, 而 PAL 与 CHI 活性都在叶片花色素苷大量合成之后才开始迅速增加, 并在转色中后期与花色素苷含量显著正相关。原因可能是花色素苷的大量合成消耗 PAL 和 CHI 的产物肉桂酸与黄烷酮, 从而 PAL 与 CHI 酶的活性直接影响花色素苷的合成。

3.4 早熟桃夏季红叶现象可能与控制熟期的基因有关

本研究中, 试验初期对照的许多生理指标与两个早熟桃品种无显著差异, 但并未出现类似的红叶现象。施泽彬等 (1999) 研究证实只有早熟桃才具有夏季果实采收后叶片转红的特点, 熟期越早越显著, 中、晚熟桃则无此现象。庄恩及 (1989) 认为这与早熟桃成熟期基因连锁有关。Veileila (1982) 的研究证实桃红叶性状与果实短发育期的遗传具有高度相关性, 叶色变红越明显的植株平均果实发育期越短。是否有某个或几个与熟期连锁的基因控制或间接导致了早熟桃夏季叶片转色, 有待进一步研究。

References

- Chen Xiao-qiang, Jiang Wei-bing, Yu Ming-liang, Ma Rui-juan, Guo Hong. 2007. Study on net photosynthetic rate annual variation of different types of peach cultivars. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 6: 146 - 150. (in Chinese)
- 陈晓强, 姜卫兵, 俞明亮, 马瑞娟, 郭洪. 2007. 不同类型桃品种净光合速率的年变化研究. *江苏农业科学*, 6: 148 - 150.
- Feng Shou-qian, Chen Xue-sen, Zhang Chun-yu, Liu Xiao-jing, Liu Zun-chun, Wang Hai-bo, Wang Yan-ling, Zhou Chao-hua. 2008. A study of the relationship between anthocyanin biosynthesis and related enzymes activity in *Pyrus pyrifolia* 'Mantianhong' and its bud sports 'Aoguan'. *Scientia Agricultura Sinica*, 41 (10): 3184 - 3190. (in Chinese)
- 冯守千, 陈学森, 张春雨, 刘晓静, 刘遵春, 王海波, 王延玲, 周朝华. 2008. 砂梨品种 '满天红' 及其芽变品系 '奥冠' 花青苷合成与相关酶活性研究. *中国农业科学*, 41 (10): 3184 - 3190.
- He Yi-kun, Dai Qing-yang, Su Xue-hui. 1995. The relationship between leaf discoloration and the leaf ultrastructure and pigments in *Amaranthus tricolor* L. *Journal of Sichuan Teachers College: Natural Science*, 16 (3): 195 - 198. (in Chinese)
- 何奕昆, 代庆阳, 苏学辉. 1995. 雁来红叶色转变与超微结构及色素含量的关系. *四川师范学院学报: 自然科学版*, 16 (3): 195 - 198.
- Li Qian, Zhang Li-jun, Zhang Xu, Ruan Yan-ye, Cui Zhen-hai. 2009. Regulation of sugar on the biosynthesis and accumulation of anthocyanins in plants. *Chemistry of Life*, 29 (2): 218 - 222. (in Chinese)
- 李倩, 张立军, 张旭, 阮燕晔, 崔震海. 2009. 糖对植物花色素苷合成和积累的调节. *生命的化学*, 29 (2): 218 - 222.
- Li Xue-fei, Hu Jing-jing, Shen Xiang, Zhao Jing, Li Xin, Zhang Xian-xian. 2010. Changes of the content of pigments and ultrastructure of mesophyll

- cells during the leaf discoloration in *Prunus persica* 'Maixiang'. Journal of Chinese Electron Microscopy Society, 29 (4): 391 - 398. (in Chinese)
- 李雪飞, 胡静静, 沈 向, 赵 静, 李 欣, 张鲜鲜. 2010. '麦香' 桃叶片变色期色素含量及超微结构的变化. 电子显微学报, 29 (4): 391 - 398.
- Lister C E, Lancaster J E. 1996a. Developmental changes in enzymes of flavonoid biosynthesis in the skins of red and green apple cultivars. Journal of Science of Food Agriculture, 71: 313 - 320.
- Lister C E, Lancaster J E. 1996b. Phenylalanine ammonia-lyase (PAL) activity and its relationship to anthocyanin and flavonoid levels in New Zealand-grown apple cultivars. Journal of the American Society for Horticulture Science, 12 (2): 281 - 285.
- Meng Xiang-chun, Peng Jian-zong, Wang Xiao-jing. 2007. Anthocyanin accumulation and CHS, DFR gene expression regulated by light and sugar in *Gerbera hybrid* Ray Flore. Acta Horticulturae Sinica, 34 (1): 227 - 230. (in Chinese)
- 孟祥春, 彭建宗, 王小菁. 2007. 光和糖对非洲菊花色苷积累及 CHS、DFR 基因表达的影响. 园艺学报, 34 (1): 227 - 230.
- Murakami P F, Schaberg P G, Shane J B. 2008. Stem girdling manipulates leaf sugar concentrations and anthocyanin expression in sugar maple trees during autumn. Tree Physiology, 28: 1467 - 1473.
- Murray J R, Hackett W P. 1991. Dihydroflavonol reductase activity in relation to differential anthocyanin accumulation in juvenile and mature phase *Hedera helix* L. Plant Physiology, 97: 343 - 351.
- Shi Ze-bin, Guo Xin-gang, Hu Zheng-ling. 1999. Biological characters and cultivation techniques of early ripening peach cultivar. Journal of Agricultural Science, 5: 231 - 233. (in Chinese)
- 施泽彬, 过鑫刚, 胡征龄. 1999. 早熟水蜜桃品种生物学特性及栽培技术. 浙江农业科学, 5: 231 - 233.
- Stafford H A, Lester H H. 1982. Enzymic and nonenzymic reduction of (+)-dihydroquercetin to its 3,4-diol. Plant Physiology, 70: 695 - 698.
- Stafford H A, Lester H H. 1984. Flavan-3-ol biosynthesis the conversion of (+)-dihydroquercetin and flavan-3,4-cis-diol (leucocyanidin) to (+)-catechin by reductases extracted from cell suspension cultures of Douglas fir. Plant Physiology, 76: 184 - 186.
- Sun Shan, Wang Shao-min, Gao Hua-jun, Wang Jia-xi. 2004. 'Chao Wuyuehuo' A new extra early ripening nectarine cultivar. Acta Horticulturae Sinica, 31 (1): 133. (in Chinese)
- 孙 山, 王少敏, 高华君, 王家喜. 2004. 特早熟油桃新品种一超五月火. 园艺学报, 31 (1): 133.
- Tang Qian-rui, Chen De-fu, Chen You-yun, Zhang Hong-zhi, Zhou Pu-hua. 2006. Changes of physiology and biochemistry during leaf color transformation in *Loropetalum chinense* var. *rubrum*. Scientia Silvae Sinicae, 42 (2): 111 - 115. (in Chinese)
- 唐前瑞, 陈德富, 陈友云, 张宏志, 周朴华. 2006. 红檵木叶色变化的生理生化研究. 林业科学, 42 (2): 111 - 115.
- Vileila-Morales E A. 1982. Inheritance of short fruit development period in peach. Wei Tong trans. Foreign Agriculture (fruit trees), (2): 25 - 27. (in Chinese)
- Vileila-Morales E A. 1982. 桃果实短发育期性状的遗传. 魏同译. 国外农学 (果树), (2): 25 - 27.
- Wang Hui-cong, Huang Xu-ming, Hu Gui-bing, Huang Hui-bai. 2004. Studies on the relationship between anthocyanin biosynthesis and related enzymes in litchi pericarp. Scientia Agricultura Sinica, 37 (12): 2028 - 2032. (in Chinese)
- 王惠聪, 黄旭明, 胡桂兵, 黄辉白. 2004. 荔枝果皮花青苷合成与相关酶的关系研究. 中国农业科学, 37 (12): 2028 - 2032.
- Wang Qing-ju, Li Xiao-lei, Wang Lei, Sun Fan-ya, Shen Xiang. 2008. Dynamic changes of anthocyanin and the relevant biosynthesis enzymes in *Padus virginiana* 'Schubert' leaves. Scientia Silvae Sinicae, 44 (3): 45 - 49. (in Chinese)
- 王庆菊, 李晓磊, 王 磊, 孙凡雅, 沈 向. 2008. 紫叶稠李叶片花色苷及其合成相关酶动态. 林业科学, 44 (3): 45 - 49.
- Wang Xue-kui. 2006. Plant physiological biochemical experiment principle and method. Beijing: Higher Education Press: 202 - 204. (in Chinese)
- 王学奎. 2006. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社: 202 - 204.
- Zhu Guang-lian, Zhong hai-wen, Zhang Ai-qin. 1990. Plant physiological experiment. Beijing: Beijing University Press: 51 - 54. (in Chinese)
- 朱广廉, 钟海文, 张爱琴. 1990. 植物生理学实验. 北京: 北京大学出版社: 51 - 54.
- Zhuang En-ji. 1989. A study on introduction of 'Bumuzaosheng'. China Fruits, (2): 28 - 29. (in Chinese)
- 庄恩及. 1989. 布目早生桃引种研究. 中国果树, (2): 28 - 29.
- Zhuang En-ji, Wu Yu-liang, Xu Zhu-ying, Cai Xi-ping. 1989. Extra early peach cultivar 'Chunlei' and its application domestic. Acta Agriculturae Shanghai, (2): 4 - 7. (in Chinese)
- 庄恩及, 吴钰良, 徐祝英, 蔡奚平. 1989. 特早熟桃 '春蕾' 及其在国内的应用. 上海农业学报, (2): 4 - 7.