

GA₃和Spd对杜鹃开花期光合特性和抗氧化系统的影响

徐倩¹, 李华雄², 黄文沛¹, 鲜小林³, 李青⁴, 赵胤¹, 陈睿³, 潘远智^{1*}

(1. 四川农业大学风景园林学院, 成都 611130; 2. 四川省内江市农业科学院, 四川 内江 641000; 3. 四川省农业科学院园艺研究所, 成都 610066; 4. 西藏自治区农牧科学院, 拉萨 850000)

摘要: 为探讨 GA₃ 和 Spd 对杜鹃(*Rhododendron simsii*)开花花期和开花品质的影响, 研究了外源 GA₃ 和 Spd 对杜鹃开花期光合特性和抗氧化系统的变化。结果表明, 外源 GA₃ 对花期有显著的提前作用, Spd 对花期有明显的延迟作用, 但两者均使花期延长、花径增大且成花率提高。GA₃ 和 Spd 处理提高了花期叶片的光合色素含量和净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)和胞间 CO₂ 浓度(Ci); GA₃ 处理提高了叶片的蒸腾速率(Tr), 而 Spd 使叶片的 Tr 下降, 两者均有效缓解了末花期叶绿素含量的下降。GA₃ 和 Spd 处理显著降低了花瓣 MDA 含量, 提高了抗氧化酶 SOD、POD 和 CAT 活性, 并减缓了末花期 SOD 的下降, 有效延缓了衰老进程, 延长花期。以 1 600 mg L⁻¹ GA₃ 和 0.10 mmol L⁻¹ Spd 处理效果较好, 能有效提高杜鹃花的观赏品质。

关键词: 杜鹃; 花期; GA₃; Spd; 光合特性; 抗氧化酶

doi: 10.11926/jtsb.3989

Effects of GA₃ and Spd on Photosynthetic Characteristics and Antioxidant System during Florescence in *Rhododendron simsii*

XU Qian¹, LI Hua-xiong², HUANG Wen-pei¹, XIAN Xiao-lin³, LI Qing⁴, ZHAO Yin¹, CHEN Rui³, PAN Yuan-zhi^{1*}

(1. College of Landscape Architecture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China; 2. Neijiang Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Biology, Neijiang 641000, Sichuan, China; 3. Horticulture Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences/Key Laboratory of Biology, Chengdu 610066, China; 4. Tibet Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences, Lhasa 850000, China)

Abstract: In order to understand the effects of exogenous GA₃ and Spd on florescence and flowering quality of *Rhododendron simsii*, the changes in photosynthetic characters and antioxidant system during the flowering period were studied. The results showed that GA₃ had a significant ahead effect on florescence, while Spd delayed. Both of GA₃ and Spd could prolong florescence, increase flower diameter and flowering formation rate. Both of GA₃ and Spd significantly promoted photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs) and intercellular CO₂ concentration (Ci). The transpiration rate (Tr) increased by GA₃, but inhibited by Spd. Both of GA₃ and Spd had relieve effect on decline of chlorophyll content at the end of the flowering. MDA content in petals significantly decreased treated with GA₃ and Spd, and the activities of SOD, POD and CAT increased. At the same time, The decrease of SOD activity in the end flowering stage was slowed down treated with GA₃ and Spd, relieved the ageing process, and extended the flowering. In conclusion, it was better with 1 600 mg L⁻¹ GA₃ and 0.10 mmol L⁻¹ Spd, could improve effectively the quality of flowers.

收稿日期: 2018-09-03 接受日期: 2018-10-28

基金项目: 内江市自然科学基金项目(2015KFN06); 成都市自然科学基金项目(2015-NY02-00023-NC)资助

This work was supported by the Natural Science Foundation in Neijiang City (Grant No. 2015KFN06), and the Natural Science Foundation in Chengdu (Grant No. 2015-NY02-00023-NC).

作者简介: 徐倩(1992~), 女, 在读研究生, 主要从事园林植物的培育和应用研究。E-mail: xq713720@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: scpyzls@163.com

Key words: *Rhododendron simsii*; Flowering; GA₃; Spd; Photosynthetic; Antioxidant enzyme

杜鹃花(*Rhododendron* sp.)是杜鹃花科(Ericaceae)杜鹃花属多年生木本花卉,是我国十大名花之一,其种类繁多,花色艳丽,具有较高的观赏价值和经济价值,目前在园林中应用广泛^[1]。随着城市化水平的提高,花卉产业快速发展。植物生长调节剂因其具有微量、高效的特点在促进植物开花和提高花卉品质方面应用越来越广泛。其中,赤霉素(GA₃)和亚精胺(Spd)是两种不同性质的植物生长调节剂,对植物开花有不同的作用机理。GA₃可以促进植物在非诱导条件下开花,完全代替或部分代替低温解除休眠或辅助解除休眠。作为花期调控的重要手段,陈娟等^[2]的研究表明,1 000~1 500 mg L⁻¹ GA₃喷施锦绣杜鹃(*R. pulchrum*)花蕾可提前开花。锦绣杜鹃花蕾经 0~3 000 mg L⁻¹ GA₃涂抹后,花蕾发育快、开花期提前,开花质量高^[3]。多胺可直接或间接地与多种激素途径相互作用,参与植物发育^[4]。在含 0.3 mmol L⁻¹ Spd 的培养基中培养拟南芥(*Arabidopsis thaliana*)种子可使开花延迟^[5]。精氨酸脱羧酶的过表达导致叶片中腐胺积累,矮化植株并且延迟开花^[6]。目前,在植物花期调控中,有关植物生长调节剂对光合作用和抗氧化作用影响的报道较少。因此,本试验以夏鹃(*R. simsii*)为材料,研究在 GA₃ 和 Spd 不同浓度处理下的开花进程、开花品质、光合生理和抗氧化酶的变化,探讨外源激素对夏鹃花期的调节机制,为其商品化、规模化生产提供科学的栽培保护技术。

1 材料和方法

1.1 材料

试验材料为夏鹃‘紫宸殿’品种(*Rhododendron simsii* ‘Zichendian’),由四川省农业科学院园艺研究所提供,为同一批次扦插的 3 年生扦插苗。2016 年 10 月中旬选择生长健壮、长势基本一致的植株,平均株高 32.7 cm,平均冠幅 26.7 cm,从塑料营养袋中取出,剪除老叶,用清水洗净根系,剪去烂根,定植于上口口径 26 cm,下口径 20 cm,高度 26 cm 的塑料营养袋中,基质为泥炭土, pH 4.85,碱解氮、速效磷和速效钾含量分别为 212.46、97.35 和 92.64 mg kg⁻¹,有机质含量为 11.2 g kg⁻¹,土壤可溶性盐浓度(EC 值)为 0.82,每盆定植 1 株,移入四川农业大学成都

校区试验基地大棚中。温室白天和夜晚的温度分别为(25±3)℃和(9±2)℃,平均相对湿度为 79.4%。每 3 d 的早上 9:00 浇静置隔夜自来水 1 次,每次 500 mL,待植株恢复生长后进行处理。

1.2 试验设计

待植株缓苗后进行处理,共设置 6 个处理。2016 年 12 月 25 日起,分别用 800、1 600、2 400 mg L⁻¹ 的 GA₃ (分别标记为 T1、T2 和 T3)和 0.01、0.10、1.00 mmol L⁻¹ Spd (分别标记为 T4、T5 和 T6)对处于花芽分化结束开始现蕾的植株进行整株喷洒,以叶片滴液为度,每 7 d 喷 1 次,连续喷施 3 次,以不喷为对照(CK)。每处理 4 盆,试验设置 3 次重复。

1.3 方法

观察并记录植株在不同处理后的开花进程。参考岳静等^[7]的花期划分:露色期 30%花蕾露色,大部分处于闭合状态;初花期花少量开放,大部分仍处于半闭合状态,花梗挺立;盛花期 50%以上的花开放,花色深;末花期花被与花梗容易分离,花色暗淡,萎蔫焦枯,开始落花。开花持续天数为从初花期开始到末花期开始的天数。于露色期、初花期、盛花期和末花期摘取花瓣(整片花瓣去基部)和功能叶置于冰盒中^[7],迅速带回实验室,经液氮冷冻后放入-80℃冰箱保存。设 3 次重复。

花径 花蕾盛开时最大的花朵直径。

成花率 开花总数和花蕾总数的比值。

光合参数测定 各花期选择晴朗无云的天气,采用 Li-6400 便携式光合仪(Li-COR, USA),测定时每处理随机选取 6 盆,每盆取 1 株,共 6 株植株,选取从新梢顶往下 4~6 片叶(主要功能叶的代表)测定植物功能叶片的净光合速率(photosynthetic rate, Pn)、胞间二氧化碳浓度(intercellular CO₂ concentration, Ci, μmol CO₂ mol⁻¹)、蒸腾速率(transpiration rate, Tr, mmol H₂O m⁻²s⁻¹)、气孔导度(stomatal conductance, Gs, mol H₂O m⁻²s⁻¹)。测定时光照强度为(1 000±10) μmol m⁻²s⁻¹, CO₂ 浓度为(400±10) μmol mol⁻¹。

光合色素测定 参考施海涛^[8]的方法。

抗氧化酶测定 超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定参照 Giannopolitis 等^[9]的方法,过氧化物酶

(POD)活性的测定参照张志良等^[10]的方法, 过氧化氢酶(CAT)活性参照李和生^[11]的方法。丙二醛(MDA)采用硫代巴比妥酸法^[12]测定, 设3次重复。

1.4 数据分析

采用 SPSS 19.0 软件中的一般线性模型对光合色素含量、光合参数、抗氧化酶活性进行方差分析(ANOVA), 采用 One-Way ANOVA 对处理间进行方差分析, 并利用 LSD 法在 $\alpha=0.05$ 水平进行多重比较。采用 Excel 2007 软件进行作图。

2 结果和分析

2.1 GA₃ 和 Spd 处理对开花的影响

由表 1 可见, 外源 GA₃ 处理使杜鹃始花期提前, 而 Spd 处理则延后了始花期。1 600 mg L⁻¹ GA₃ 处理(T2)的始花期比对照提前了 6 d, 且开花期最长, 比

对照多 7 d; 0.10 mmol L⁻¹ Spd 处理(T5)的始花期延后了 8 d, 随着 Spd 浓度增大, 杜鹃开花持续时间先延长后缩短, 分别比对照多 5、11 和 7 d。与对照相比, 各处理均不同程度地增大了花径, 除 T5 处理的花径显著大于 GA₃ 和对照外($P<0.05$), 其余处理间的差异不显著。随着 GA₃ 和 Spd 浓度的增大, 成花率呈先上升后下降趋势, 以 T2、T3 处理的成花率最高。

2.2 GA₃ 和 Spd 处理对开花期光合特性的影响

光合色素含量 由表 2 可知, 杜鹃叶片光合色素含量具有明显的花期变化。自然状态(对照)下, 叶绿素 a (Chl a)、类胡萝卜素(carotenoid, Car)和总叶绿素(Chl a+b)含量随花期逐渐下降, 而叶绿素 b (Chl b)含量在初花期达到峰值后逐渐下降。方差分析表明, 不同处理杜鹃叶片光合色素含量在不同花期具有极显著差异($P<0.01$)。GA₃ 和 Spd 处理显著增加了杜鹃叶片 Chl a、Chl b、Car 和 Chl a+b 含量, 均显

表 1 GA₃ 和 Spd 处理对夏鹃开花的影响

Table 1 Effects of GA₃ and Spd on flowering of *Rhododendron indicum*

	露色期 Squaring stage (D/M)	初花期 Early flowering stage (D/M)	盛花期 Blooming stage (D/M)	末花期 End flowering stage (D/M)	花期 Days of flowering	花径 Flower diameter (mm)	成花率 Flower formation rate /%
CK	7/5	10/5	12/5	15/5	8	50.37 ±1.78b	85.20
T1	3/5	7/5	10/5	14/5	11	52.13 ±1.84b	86.42
T2	1/5	6/5	13/5	16/5	15	55.32 ±2.88ab	95.25
T3	2/5	6/5	10/5	14/5	12	51.56 ±2.93b	95.23
T4	10/5	14/5	19/5	23/5	13	53.11 ±3.85ab	89.28
T5	15/5	21/5	29/5	3/6	19	58.62 ±3.13a	92.13
T6	12/5	17/5	21/5	27/5	15	56.14 ±3.67ab	89.93

同列数据后不同字母表示差异显著($P<0.05$)(LSD 多重比较法)。下表同。

Data followed different letters indicated significant difference at 0.05 level. The same is following Tables.

表 2 GA₃ 和 Spd 处理下夏鹃开花期叶片光合色素含量的方差分析

Table 2 Variance analysis of photosynthetic pigment contents in leaves of *Rhododendron indicum* treated with GA₃ and Spd

	Chl a (mg g ⁻¹ FW)	Chl b (mg g ⁻¹ FW)	Car (mg g ⁻¹ FW)	Chl a+b (mg g ⁻¹ FW)
CK	1.101 ±0.067c	0.326 ±0.032c	0.273 ±0.058c	1.427 ±0.089b
T1	1.124 ±0.079b	0.336 ±0.032bc	0.298 ±0.059bc	1.460 ±0.085b
T2	1.499 ±0.134a	0.369 ±0.034a	0.345 ±0.058a	1.868 ±0.162a
T3	1.497 ±0.128a	0.356 ±0.030ab	0.323 ±0.054ab	1.854 ±0.144a
时间 Time	$P<0.000 1$	$P<0.000 1$	$P<0.000 1$	$P<0.000 1$
时间 ×GA ₃ Time ×GA ₃	$P<0.000 1$	$P=0.009 0$	$P=0.050 0$	$P<0.000 1$
GA ₃	$P<0.000 1$	$P=0.034 0$	$P=0.006 0$	$P<0.000 1$
CK	1.101 ±0.067d	0.326 ±0.032c	0.273 ±0.058c	1.427 ±0.089d
T4	1.442 ±0.069c	0.343 ±0.030c	0.306 ±0.053bc	1.785 ±0.090c
T5	1.785 ±0.117a	0.396 ±0.047a	0.391 ±0.050a	2.181 ±0.156a
T6	1.554 ±0.117b	0.369 ±0.034b	0.346 ±0.045b	1.923 ±0.137b
时间 Time	$P<0.000 1$	$P<0.0001$	$P<0.000 1$	$P<0.000 1$
时间 ×Spd Time ×Spd	$P<0.000 1$	$P=0.001$	$P=0.024 0$	$P<0.000 1$
Spd	$P<0.000 1$	$P=0.001$	$P=0.001 0$	$P<0.000 1$

著高于对照, 且以 T5 处理的促进作用最强, 分别比对照增加了 61.82%、17.24%、44.44% 和 52.45%。

气体交换参数 由表 3 可见, 杜鹃叶片的气体交换参数具有明显的花期变化。自然状态(CK)下, 杜鹃叶片的 Pn 随花期先降低后升高, 在盛花期达最低值, Gs 随花期逐渐降低, Ci 和 Tr 逐渐升高。方差分析表明, GA₃ 和 Spd 处理显著提高了杜鹃花期的 Pn、Gs 和 Ci, GA₃ 处理显著增强了 Tr, 而 Spd 处理显著降低了 Tr, GA₃ 和 Spd 处理的杜鹃气体交换参数与对照的差异均达显著水平。其中, GA₃ 处理的 Pn、Gs、Ci 和 Tr 分别比对照增加了 6.78%~41.36%、32.00%~84.00%、5.57%~25.78% 和 26.58%~39.24%; Spd 处理的 Pn、Gs 和 Ci 分别比对照增加了 30.17%~76.27%、92.00%~148.00%、10.50%~43.07%,

而 Tr 则减少了 13.92%~39.24%。

2.3 GA₃ 和 Spd 处理对花瓣酶活性的影响

由表 4 可知, 杜鹃开花过程中抗氧化酶活性和 MDA 含量具有较明显的花期变化。SOD 和 POD 活性的高峰出现在盛花期, CAT 活性高峰出现在初花期, MDA 含量高峰出现在末花期。与对照相比, GA₃ 和 Spd 处理显著提高了杜鹃花瓣的 SOD、POD 和 CAT 活性, 显著降低了 MDA 含量。GA₃ 处理下, SOD、POD 和 CAT 活性分别比对照提高 14.85%~50.25%、14.81%~45.30% 和 12.39%~64.16%, MDA 含量比对照低 7.66%~45.26%; Spd 处理下, SOD、Pod 和 CAT 活性分别增加 30.73%~71.60%、16.03%~53.31% 和 -7.52%~79.65%, MDA 含量下降了 31.46%~

表 3 GA₃ 和 Spd 处理下夏鹃开花期叶片气体交换参数的方差分析

Table 3 Variance analysis of gas exchange parameters in leaves of *Rhododendron indicum* treated with of GA₃ and Spd

	Pn ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Gs ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	Ci ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	Tr ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
CK	2.946 ± 0.499d	0.025 ± 0.006c	206.12 ± 51.14d	0.786 ± 0.393c
T1	3.147 ± 0.312c	0.033 ± 0.006b	228.13 ± 26.31b	0.999 ± 0.530b
T2	4.166 ± 0.710a	0.036 ± 0.007b	259.26 ± 14.79a	1.078 ± 0.545a
T3	3.394 ± 0.668b	0.046 ± 0.008a	217.61 ± 19.22c	1.101 ± 0.560a
时间 Time	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$
时间 × GA ₃ Time × GA ₃	$P < 0.000 1$	$P = 0.002 0$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$
GA ₃	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$
CK	2.946 ± 0.499d	0.025 ± 0.006c	206.12 ± 51.14c	0.786 ± 0.393a
T4	3.840 ± 0.335c	0.048 ± 0.007b	228.34 ± 29.69b	0.681 ± 0.289b
T5	5.197 ± 0.550a	0.062 ± 0.010a	249.19 ± 35.14a	0.553 ± 0.201c
T6	4.224 ± 0.599b	0.051 ± 0.008b	227.77 ± 42.51b	0.481 ± 0.195c
时间 Time	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$
时间 × Spd Time × Spd	$P = 0.005 0$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$
Spd	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$

表 4 GA₃ 和 Spd 处理下夏鹃开花期花瓣抗氧化酶活性和 MDA 含量的方差分析

Table 4 Variance analysis of antioxidant enzyme activities and MDA content in petals of *Rhododendron indicum* treat with GA₃ and Spd

	SOD ($\text{U g}^{-1} \text{FW}$)	POD ($\text{U min}^{-1} \text{g}^{-1} \text{FW}$)	CAT ($\text{U min}^{-1} \text{g}^{-1} \text{FW}$)	MDA ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{FW}$)
CK	56.10 ± 25.27d	2.865 ± 0.646c	2.255 ± 0.597b	6.233 ± 4.685a
T1	64.43 ± 26.64c	3.305 ± 0.726bc	2.540 ± 0.705b	5.128 ± 3.479b
T2	78.74 ± 30.92b	3.685 ± 0.885ab	3.368 ± 1.030a	3.568 ± 2.127c
T3	84.29 ± 30.98a	4.168 ± 0.994a	3.708 ± 1.243a	3.405 ± 1.983c
时间 Time	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$
时间 × GA ₃ Time × GA ₃	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$
GA ₃	$P < 0.000 1$	$P = 0.004 0$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$
CK	56.10 ± 25.27b	2.865 ± 0.646c	2.255 ± 0.597b	6.233 ± 4.685a
T4	73.48 ± 24.64b	3.328 ± 0.845c	2.088 ± 0.516b	4.268 ± 3.033b
T5	96.27 ± 31.40a	3.888 ± 0.881b	3.728 ± 1.175a	3.015 ± 1.531c
T6	73.34 ± 24.46a	4.398 ± 0.961a	4.063 ± 1.328a	2.613 ± 1.422c
时间 Time	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$
时间 × Spd Time × Spd	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$
Spd	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$	$P < 0.000 1$

58.11%。除 T1 处理的 CAT 活性与对照无显著差异外,其余 GA₃ 处理的 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量均与对照差异显著;除 T4 处理的 SOD、POD 和 CAT 活性与对照无显著差异外,其余 Spd 处理的抗氧化酶活性和 MDA 含量均与对照差异显著。

3 结论和讨论

3.1 GA₃和 Spd 对夏鹃开花品质和花期的影响

植物开花是由复杂的基因网络调控,激素调节、信号传导和动态平衡对这个过程非常重要。单独或混合使用激素能够通过表观遗传调节开花^[13],在开花时间的控制上 GAs 是最重要的一类激素^[14]。大量研究表明,GAs 可以促进植物开花^[13,15-16],本研究中,GA₃ 处理使杜鹃的始花期提前,1 600 mg L⁻¹ GA₃ 处理的提前效果好,花期最长,GA₃ 延缓了杜鹃的衰老,延长了花期。这与前人的研究结果相似^[17]。有研究表明,多胺参与花的发育与衰老^[18],本研究表明,Spd 处理使始花期延后,但花期延长,以 0.1 mmol L⁻¹ Spd 处理的效果最明显,可能是由于多胺对开花的影响取决于植物分化部位的敏感性^[19]。Applewhite 等^[5]的研究表明,Spd 处理延迟拟南芥开花。Ahmed 等^[20]的研究表明,多胺转运蛋白的过表达导致拟南芥开花延迟,亚精胺和亚精胺结合物的积累使赤霉素合成受到抑制,从而抑制了赤霉素对开花的促进作用。两种激素处理下夏鹃成花率提高且花径增大,可能是由于 GA₃、Spd 促进了植物对 N、P、K 等营养元素的吸收^[21-22]。

3.2 GA₃和 Spd 对光合作用的影响

研究表明,植物开花期间需要较多的能量供应,光合作用强度提高,同时,随着开花与衰老的进程,抗氧化酶活性也表现出相应的变化规律^[23-25],植物开花期的光合作用和抗氧化酶活性变化可以反映花期进程^[26]。本研究结果表明,GA₃ 和 Spd 处理均不同程度提高了开花各时期的 Chl a、Chl b、Car 和 Chl a+b 含量,显著缓解了末花期光合色素的下降趋势(表 2),这与各处理较高的光合强度表现相一致(表 3),与孙位等^[26]的研究结果相同。中浓度 GA₃、Spd 处理(T2、T5)比低浓度(T1、T4)和高浓度(T3、T6)处理更有利于叶绿素的合成,可能是由于高浓度 GA₃、Spd 抑制了叶绿体的生长发育,从而阻碍叶绿素的合成,同时,过高浓度的激素加

快了杜鹃体内代谢活动,加重了植物开花期体内营养物质的积累和运输负担,使开花相关的营养代谢和水分蒸腾等活动紊乱,导致光合色素含量下降。而适宜浓度的多胺可以抑制色素的减少和防止 DNA 降解发挥其促进生存的作用^[4]。此外,Car 又是内源抗氧化剂,在细胞内可吸收剩余光能、淬灭活性氧,从而防止膜脂过氧化^[27]。本研究中,中浓度 GA₃、Spd 处理的 Car 从盛花期到末花期下降趋势减缓(表 2),有效地清除了杜鹃衰老过程中的活性氧,保护了细胞膜,这对延长开花持续时间具有重要意义。

本研究中,与对照相比,GA₃ 通过提高夏鹃开花期叶肉细胞活性增强了叶片对外界 CO₂ 的吸收能力,提高了开花进程中的光合速率,同时,较高的蒸腾速率促进了叶片体内水分传导,加快体内矿物质运输,也促进了光合速率的提高^[4,28]。而 Spd 处理降低了夏鹃叶片蒸腾速率,可能是由于多胺调节了某些离子通道,特别是 Ca²⁺ 渗透通道的活性,提高胞浆 Ca²⁺ 浓度,使质膜上的 K⁺ 被动外流,刺激气孔关闭,导致蒸腾作用下降,增加相对含水量^[23]。适宜浓度的 GA₃ 和 Spd 处理显著增强了开花期杜鹃叶片细胞的活性,有效调节了杜鹃开花期光合作用。

3.3 GA₃和 Spd 对抗氧化酶的影响

植物在开花及衰老过程中,体内会产生大量的自由基(ROS),此时主要的自由基清除酶,如超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性往往会增加,以清除部分自由基^[29]。康乃馨(*Dianthus caryophyllus*)开花过程中,SOD 和 APX 活性在花朵开放早期达到峰值,与 ROS 的增加一致,而 CAT 活性保持恒定直到衰老晚期^[30]。此外,在花瓣和叶片中,ROS 水平也被亲脂性抗氧化化合物:生育酚和类胡萝卜素缓解^[31]。本研究中,随着夏鹃开花进程,MDA 含量逐渐上升(表 4),膜的受损程度越大,花的衰老越明显,与植物开花衰老有关的 CAT 和 SOD 活性在开花初期较高,以后逐渐降低(表 4),说明 CAT 和 SOD 活性越高,夏鹃抗衰老能力越强^[32],本研究也验证了这一点。GA₃、Spd 处理提高了夏鹃开花过程中的抗氧化酶活性,且浓度越大,抗氧化酶活性越高。可能是由于 GA₃、Spd 能够促进相关抗氧化酶在转录水平的表达,进一步诱导了相关抗氧化酶活性的上升,延长花期^[1,33],

类胡萝卜素的增加也由于共轭双键的存在促进了其对游离氧自由基的清除^[23]。此外, Spd 处理比 GA₃ 的效果更好, 可能是由于 Spd 通过阻止乙烯的产生延缓衰老^[22]。适宜浓度的 GA₃ 和 Spd 减缓了末花期 SOD 活性的下降趋势(表 4), 有效缓解了夏鹃的衰老进程, 达到延长花期的目的, 这与光合色素和光合基本参数的变化一致。

GA₃ 和 Spd 处理对夏鹃开花期光合特性和抗氧化酶系统有显著影响, 可不同程度地提高夏鹃开花品质, 调节花期。综合分析表明, GA₃ 和 Spd 处理提高了夏鹃开花过程中叶片的光合作用, 增强了花瓣抗氧化酶活性, 有效缓解了开花后期膜脂过氧化, 从而调节了夏鹃开花品质, 对花期有显著影响。其中, 以 1 600 mg L⁻¹ GA₃ 和 0.10 mmol L⁻¹ Spd 处理的效果较好。植物开花和衰老由复杂的基因网络调控, 同时受到激素调节和环境因素的影响, 要全面了解植物生长发育的机理, 还需要从植物基因表达方面做更深入的研究。

参考文献

- [1] XU Q, LI H X, LIN L, et al. Effects of BABA on photosynthetic characteristics and antioxidative system in *Rhododendron* under NaHCO₃ stress [J]. *For Res*, 2018, 31(2): 133–140. doi: 10.13275/j.cnki.lykxyj.2018.02.019.
徐倩, 李华雄, 林玲, 等. β -氨基丁酸对 NaHCO₃ 胁迫下杜鹃光合特性和抗氧化系统的影响 [J]. *林业科学研究*, 2018, 31(2): 133–140. doi: 10.13275/j.cnki.lykxyj.2018.02.019.
- [2] CHEN J, WANG H, WAN R N, et al. Effects of different hormone treatments on flowering period of *Rhododendron pulchrum* sweet [J]. *Hubei Agric Sci*, 2015, 54(15): 3683–3685. doi: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2015.15.025.
陈娟, 王晖, 万若男, 等. 不同激素处理对锦绣杜鹃开花时期的影响 [J]. *湖北农业科学*, 2015, 54(15): 3683–3685. doi: 10.14088/j.cnki.issn0439-8114.2015.15.025.
- [3] ZHAO J, QIU S, LI X J, et al. Effects of different plant hormones on flower induction of *Rhododendron pulchrum* [J]. *Guihaia*, 2009, 29(1): 92–95. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2009.01.020.
赵健, 仇硕, 李秀娟, 等. 不同激素对锦绣杜鹃的催花作用 [J]. *广西植物*, 2009, 29(1): 92–95. doi: 10.3969/j.issn.1000-3142.2009.01.020.
- [4] CAI G, DELLA MEA M, FALERI C, et al. Spermine either delays or promotes cell death in *Nicotiana tabacum* L. corolla depending on the floral developmental stage and affects the distribution of transglutaminase [J]. *Plant Sci*, 2015, 241: 11–22. doi: 10.1016/j.plantsci.2015.09.023.
- [5] APPLEWHITE P B, KAUR-SAWHNEY R, GALSTON A W. A role for spermidine in the bolting and flowering of *Arabidopsis* [J]. *Physiol Plant*, 2000, 108(3): 314–320. doi: 10.1034/j.1399-3054.2000.108003314.x.
- [6] ALCÁZAR R, GARCÍA-MARTÍNEZ J L, CUEVAS J C, et al. Overexpression of *ADC2* in *Arabidopsis* induces dwarfism and late-flowering through GA deficiency [J]. *Plant J*, 2005, 43(3): 425–436. doi: 10.1111/j.1365-313X.2005.02465.x.
- [7] YUE J, PAN Y Z, XIAN X L, et al. Effects of light quality and daminozide (B₉) on ornamental and physiological characteristics of *Rhododendron simsii* ‘Pinghua’ [J]. *Sci Silv Sin*, 2013, 49(1): 77–84. doi: 10.11707/j.1001-7488.20130112.
岳静, 潘远智, 鲜小林, 等. 光质和 B₉ 对杜鹃花观赏性状及生理特性的影响 [J]. *林业科学*, 2013, 49(1): 77–84. doi: 10.11707/j.1001-7488.20130112.
- [8] SHI H T. *Experiment Guide of Plant Physiology under Stress* [M]. Beijing: Science Press, 2016: 28–30.
施海涛. *植物逆境生理学实验指导* [M]. 北京: 科学出版社, 2016: 28–30.
- [9] GIANNOPOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants [J]. *Plant Physiol*, 1977, 59(2): 309–314. doi: 10.1104/pp.59.2.309.
- [10] ZHANG Z L. *Experiment Guide of Plant Physiology* [M]. 2nd ed. Beijing: Higher Education Press, 1990: 58–64.
张志良. *植物生理学实验指导* [M]. 第 2 版. 北京: 高等教育出版社, 1990: 58–64.
- [11] LI H S. *Plant Physiology and Biochemistry Experimental Principle and Technology* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2003: 10–78.
李合生. *植物生理生化实验原理和技术* [M]. 北京: 高等教育出版社, 2003: 10–78.
- [12] XIONG Q E. *Plant Physiology* [M]. Chengdu: Sichuan Science and Technology Press, 2003: 62–68.
熊庆娥. *植物生理学实验教程* [M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2003: 62–68.
- [13] CAMPOS-RIVERO G, OSORIO-MONTALVO P, SÁNCHEZ-BORGES R, et al. Plant hormone signaling in flowering: An epigenetic point of view [J]. *J Plant Physiol*, 2017, 214: 16–27. doi: 10.1016/j.jplph.2017.03.018.
- [14] DAVIS S J. Integrating hormones into the floral-transition pathway of *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant, Cell Environ*, 2009, 32(9): 1201–1210. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.01968.x.
- [15] BRIAN P W. Role of gibberellin-like hormones in regulation of plant growth and flowering [J]. *Nature*, 1958, 181(4616): 1122–1123. doi: 10.

- 1038/1811122a0.
- [16] CHANG M Z, HUANG C H. Effects of GA₃ on promotion of flowering in *Kalanchoe* spp. [J]. *Sci Hort*, 2018, 238: 7–13. doi: 10.1016/j.scienta.2018.04.001.
- [17] SUI S Z, LUO J H, LIU D F, et al. Effects of hormone treatments on cut flower opening and senescence in wintersweet (*Chimonanthus praecox*) [J]. *Hortscience*, 2015, 50(9): 1365–1369.
- [18] BARON K, STASOLLA C. The role of polyamines during *in vivo* and *in vitro* development [J]. *In Vitro Cell Dev Biol-Plant*, 2008, 44(5): 384–395. doi: 10.1007/s11627-008-9176-4.
- [19] NANVAKENARY R, MORADI H, GHASEMIOMRAN S. Effects of putrescine on morphological and physiological characteristics of ornamental plant African violet (*Saintpaulia ionantha*) [J]. *Bull Environ Pharmacol Life Sci*, 2013, 2(10): 118–122.
- [20] AHMED S, ARIYARATNE M, PATEL J, et al. Altered expression of polyamine transporters reveals a role for spermidine in the timing of flowering and other developmental response pathways [J]. *Plant Sci*, 2017, 258: 146–155. doi: 10.1016/j.plantsci.2016.12.002
- [21] WANG L Y, GUO S J. Effect of plant growth regulators on physiological characteristics of chestnut leaves [J]. *Southwest China J Agric Sci*, 2016, 29(2): 266–269. doi: 10.16213/j.cnki.scjas.2016.02.010.
王丽媛, 郭素娟. 2种植物生长调节剂对板栗叶片生理特性的影响 [J]. *西南农业学报*, 2016, 29(2): 266–269. doi: 10.16213/j.cnki.scjas.2016.02.010.
- [22] DASTYARAN M. Effect of humic acid and exogenous putrescine on vase life and leaf macro elements status of hydroponic cultured rose (*Rosa hybrid* cv. 'Dolce Vita') [J]. *Agric Commun*, 2015, 3(1): 43–49.
- [23] RUBINOWSKA K, MICHALEK W, POGROSZEWSKA E. The effects of chemical substances on senescence of *Weigela florida* (Bunge) A. DC. 'Variegata Nana' cut stems [J]. *Acta Sci Pol Hort Cult*, 2012, 11(2): 17–28.
- [24] CUI Y, ZHANG L, LI Y H, et al. Changes on physiological index related to photosynthesis in leaves and petals of tree peony at different developmental stage [J]. *J Henan Agric Univ*, 2014, 48(1): 29–33. doi: 10.16445/j.cnki.1000-2340.2014.01.016.
崔洋, 张凌, 李永华, 等. 不同生育时期的牡丹叶片和花瓣光合相关生理指标变化分析 [J]. *河南农业大学学报*, 2014, 48(1): 29–33. doi: 10.16445/j.cnki.1000-2340.2014.01.016.
- [25] SAMUOLIENĖ G, DUCHOVSKIS P. Interaction between flowering initiation and photosynthesis [M]// NAJAFPOUR M. *Applied Photosynthesis*. Croatia: In Teach, 2012: 561–570. doi: 10.5772/26408.
- [26] SUN W, PAN Y Z, QIN L L. Effects of GA₃ and CEPA on photosynthetic characteristics and antioxidant enzymes in the flowering phase and the flowering response of *Lilium casa blanca* [J]. *Acta Pratac Sin*, 2015, 24(8): 73–84. doi: 10.11686/cyxb2015041.
孙位, 潘远智, 覃琳岚. GA₃和CEPA对香水百合开花期光合生理和抗氧化酶活性的影响及其花期响应研究 [J]. *草业学报*, 2015, 24(8): 73–84. doi: 10.11686/cyxb2015041.
- [27] DUAN J J, GUO S R, KANG Y Y, et al. Effects of exogenous spermidine on active oxygen scavenging system and bound polyamine contents in chloroplasts of cucumber under salt stress [J]. *Acta Ecol Sin*, 2009, 29(2): 653–661. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.02.013.
段九菊, 郭世荣, 康云艳, 等. 外源亚精胺对盐胁迫下黄瓜 (*Cucumis sativus* L.)叶绿体活性氧清除系统和结合态多胺含量的影响 [J]. *生态学报*, 2009, 29(2): 653–661. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2009.02.013.
- [28] MUÑOZ P, BRIONES M, MUNNÉ-BOSCH S. Photoinhibition and photoprotection during flower opening in lilies [J]. *Plant Sci*, 2018, 272: 220–229. doi: 10.1016/j.plantsci.2018.04.023.
- [29] van DOORN W G, WOLTERING E J. Physiology and molecular biology of petal senescence [J]. *J Exp Bot*, 2008, 59(3): 453–480. doi: 10.1093/jxb/erm356.
- [30] ZHANG Y, GUO W M, CHEN S M, et al. The role of *N*-lauroylethanolamine in the regulation of senescence of cut carnations (*Dianthus caryophyllus*) [J]. *J Plant Physiol*, 2007, 164(8): 993–1001. doi: 10.1016/j.jplph.2006.07.003.
- [31] ROGERS H, MUNNÉ-BOSCH S. Production and scavenging of reactive oxygen species and redox signaling during leaf and flower senescence: Similar but different [J]. *Plant Physiol*, 2016, 171(3): 1560–1568. doi: 10.1104/pp.16.00163.
- [32] LI B, WU Y Y, CUI P. Effects of water stress on physiological and biochemical characteristics in two genotypic *Rhododendron* [J]. *Acta Agric Zhejiang*, 2011, 23(5): 988–994. doi: 10.3969/j.issn.1004-1524.2011.05.024.
李波, 吴月燕, 崔鹏. 水分胁迫对2种基因型杜鹃生理生化特性的影响 [J]. *浙江农业学报*, 2011, 23(5): 988–994. doi: 10.3969/j.issn.1004-1524.2011.05.024.
- [33] YU K, WEI J R, MA Q, et al. Senescence of aerial parts is impeded by exogenous gibberellic acid in herbaceous perennial *Paris polyphylla* [J]. *J Plant Physiol*, 2009, 166(8): 819–830. doi: 10.1016/j.jplph.2008.11.002.