

脱落酸对非跃变型果实成熟的促进效应

曾 勤¹, 袁海波²

(1. 北京农学院, 北京 102206; 2. 农业部农业机械化技术开发推广总站, 北京 100079)

摘 要:分析了脱落酸对非跃变型果实成熟生理效应的研究进展, 包括非跃变型果实成熟过程中脱落酸的来源、变化和生理效应, 以及脱落酸作用的细胞分子生物学机制, 以期全面掌握非跃变果实成熟全过程提供参考。

关键词:脱落酸; 非跃变型; 果实; 成熟

中图分类号:S 66 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2012)01-0181-03

根据果实成熟的特点, 果实可分为呼吸跃变型和非呼吸跃变型, 前者如香蕉、番茄和梨等, 后者如葡萄、柑桔和荔枝等。已经证实乙烯是调控跃变果实成熟的成熟激素, 乙烯含量的增加导致了跃变果实成熟进程的开始^[1], 而非跃变型果实成熟时没有或很少有乙烯生成, 尚无研究证明乙烯与非跃变果实成熟存在明显的相关性。近年来, 人们发现脱落酸(Abscissic Acid, ABA)在非跃变果实成熟衰老过程发挥着重要作用。ABA的变化会引起葡萄等非跃变果实呼吸强度的变化, ABA可能是非跃变果实成熟的重要启动因子。

1 非跃变型果实成熟时内源 ABA 的变化

ABA在非跃变果实中通常经历由高到低再升高的变化过程。幼果期ABA含量很高, 之后下降, 在始熟期急剧上升, 形成一个峰值, 果实生长成熟的过程中始终没有乙烯的大量出现。草莓果实在花后第7天, ABA的含量很高, 然后急剧下降, 至花后21 d时达最低水平, 花后28 d有相对较明显的ABA峰幅变化。在果实发育后期, ABA含量又呈持续上升趋势^[2]。甜樱桃^[3]花后ABA也出现从较高水平下降到最低值, 然后迅速上升至高峰的现象。在柑桔^[4]、草莓^[5]、枣^[6]中发现果实成熟衰老时伴随着ABA的迅速增加, 呈抛物线形变化, 有明显的高峰出现, 并且乙烯生成甚少, 乙烯的出现落后于ABA含量的增加。ABA尽管不能像乙烯那样引起显著的呼吸高峰出现, 但ABA都会引起果实呼吸强度增高, 而且ABA峰值高的果实, 呼吸强度高^[6]。幼果期高含量的ABA促进果实生长, 经历快速生长期后其含量降低, 直到果实开始成熟含量又急剧上升, 促进果实成熟。可见前后2次高含量的ABA对果实意义不同。

2 外源 ABA 处理对非跃变型果实成熟的生理效应

外源ABA处理能促进内源ABA的合成, 提高果实呼吸强度, 促进果实成熟老化, 包括促进葡萄^[7]、草莓^[5]和荔枝^[8]等非乙烯跃变型果实软化、着色、糖分积累等。

2.1 促进果实的软化

果实的软化是成熟衰老过程中最显著的变化之一。已有研究认为, 构成胞间层的果胶质和构成细胞壁的果胶质、纤维素的水解是果实成熟期间硬度下降的主要原因^[9]。外源ABA可提高果胶酶、纤维素酶和多聚半乳糖醛酸酶(Polygalacturonase, PG)的活性^[10], 导致细胞壁结构解体, 从而促进柑桔^[11]、草莓^[5]等果实的软化过程的加快。在跃变果实中, 陈昆松等^[12]的研究表明, ABA对果实后熟衰老进程的调控方式可能是直接促进水解酶活性增加, 参与果实成熟过程的软化启动过程, 并通过刺激乙烯生成间接对成熟过程的果实软化起促进作用。刘永庆等^[13]发现以ABA缺陷型(sit^w)番茄的果实在花后50 d仍不变软, 而野生型(wt)的果实此时已软化成熟, 说明ABA可诱导果肉细胞壁水解, 从而导致果肉细胞离析或解体, 促进果实成熟软化。在果实软化方面, ABA对跃变和非跃变果实均有影响, 作用途径会有所不同。

2.2 促进果实糖分的积累

糖积累是果实品质形成的关键。糖不仅是影响果实甜度的物质, 而且还是酸、类胡萝卜素和其它营养成分及芳香物质等合成的基础原料。决定果实甜味的主要是葡萄糖、果糖和蔗糖。

不同果实中糖的种类和糖含量的差异, 即使同一果实不同发育阶段, 含糖种类和含量也是不断变化的。在柑橘类非跃变型果实成熟过程中, 发现内源ABA浓度的升高与蔗糖积累同步发生, 说明ABA与果实糖分积累有密切的联系。外源ABA能促进草莓^[14]中蔗糖和果糖的吸收。夏国海等^[15]研究表明, GA和IAA促进果实发育前期对蔗糖的吸收, 而在后期作用愈来愈小, 至成

第一作者简介:曾勤(1984-), 女, 硕士, 现主要从事园艺作物果实及田间管理等研究工作。

收稿日期:2011-10-30

成熟完全无效,而 ABA 主要在转色期对果实的蔗糖吸收起促进作用。经外源 ABA 处理后,果实的总糖含量略高于自然成熟果实。因此外源 ABA 处理能明显促进果实糖分积累,提高果实成熟。但是同时也有研究表明高水平的葡萄糖可以影响水势的变化,促进 ABA 的积累^[16],在此 ABA 与糖分积累的因果关系有待进一步明确。

2.3 促进果实着色

ABA 对果实着色具有调控作用。转色时不同脐橙品种果实内源 ABA 的含量达到高峰,此后随着果皮类胡萝卜素颜色的显现,内源 ABA 含量下降,有利于果皮类胡萝卜素的积累^[17]。转色期用外源 ABA 处理后果皮叶绿素降解加速。较高浓度的内源 ABA 促进果实的着色成熟。柑橘果实色泽的显现是果皮叶绿素降解和类胡萝卜素发育的结果^[18]。葡萄果实着色状况主要取决于花色素苷和类黄酮含量,外源 ABA 处理对二者在成熟期的上升都有所加强^[19]。外源 ABA 能显著提高巨峰葡萄的着色指数,而且成熟早、转色快^[20]。

外源 ABA 等通过调节内源 ABA 含量及平衡关系,提高 PAL 活性而利于花青苷的合成^[21],同时提高了色素代谢有关的酶如苯丙氨酸裂解酶、多酚氧化酶等的活性^[22],促进柑桔、葡萄等果实的着色。

3 ABA 促进非跃变型果实成熟分子机制研究进程

ABA 在模式植物拟南芥中分子机制的研究已经取得了突破性进展,但是在果实中的研究起步较晚,仅在葡萄等少数果实中取得了一些成果。作为一种内源激素在发挥其生理功能前 ABA 必须与其受体结合。张大鹏等^[23]发现葡萄果实微粒体上存在 ABA 结合蛋白,并且始熟期 ABA 结合蛋白与 ABA 的亲合力大大提高,这恰好解释了 ABA 在果实始熟期大量增加,诱导果实成熟的现象。近年来,已鉴定出了多个 ABA 受体基因^[24-25],在 ABA 受体研究取得了实质性突破。

果实成熟是复杂的分子生物学与细胞生理学过程,包括特定成熟相关基因的表达和果实细胞的特定代谢。ABA 调控果实成熟的分子机制可能的过程是:ABA 首先被其受体识别,然后触发胞内第二信使,如 Ca^{2+} 、GPA1(G α subunit)的产生,从而进一步激发蛋白激酶活性变化的联级反应,并通过转录因子激活了果实发育成熟相关的靶基因,如质膜 H^{+} -ATPase^[26]、单糖载体 VvHT1^[27]、和 VvMSA^[28],mRNA 编码产生成熟相关特异多肽,最终调控与果实成熟相关的一系列生理代谢过程。

4 总结与展望

虽然已经证实从生理上 ABA 对非跃变果实成熟有重要调控作用,但是由于 ABA 在植物体内含量极少,而且代谢途径复杂,极易变化,现有的技术检测难度较大,

截止目前尚未完全了解果实中 ABA 的合成,对其分子机制的研究也比较薄弱,无法确定其对非跃变果实成熟的影响是否具有决定性或直接性等。另外在非跃变果实成熟过程中 ABA 与乙烯的关系有待进一步理清。基于 ABA 对果实成熟影响的生理研究,模式植物中取得关于 ABA 作用分子机制的成果和 ABA 受体研究的进展,使进一步掌握果实中 ABA 的来源、自我合成、受体及信号传导、成素相关基因的表达等有了重要基础,为探索非跃变果实成熟机制提供了重要依据。

参考文献

- [1] 汤福强,刘愚.植物乙烯生物合成研究进展[J].植物生理学报,1994,30(1):3-10.
- [2] 钟晓红,马定渭,黄远飞.草莓果实发育过程中内源激素水平的变化[J].江西农业大学学报,2004,26(1):107-111.
- [3] 任杰,冷平.ABA 和乙烯与甜樱桃果实成熟的关系[J].园艺学报,2010,37(2):199-206.
- [4] Goldschmidt E E, Ross G S. Increase in free and bound abscisic acid during natural and ethylene induced senescence of citrus fruit peel[J]. Plant Physiol, 1973, 51(5): 879-882.
- [5] 吴有梅,顾采琴,邵根福,等. ABA 和乙烯在草莓采后成熟衰老中的作用[J].植物生理学报,1992,18(2):167-172.
- [6] 张有林,陈锦屏,苏东华.葡萄、鲜枣采后贮藏脱落酸(ABA)变化与呼吸非跃变型研究[J].西北植物学报,2002,22(5):1197-1202.
- [7] 张大鹏,许雪峰,张子连,等.葡萄果实始熟机理的研究[J].园艺学报,1997,24(1):1-7.
- [8] 尹金华,高飞飞,胡桂兵,等. ABA 和乙烯对荔枝果实成熟和着色的调控[J].园艺学报,2001,28(1):65-67.
- [9] Ben-Aire R, Kislner N. Ultrastructural changes in the cell wall of ripening apple and pear fruit[J]. Plant Physiol, 1972, 64: 197-202.
- [10] 沈全光,刘存德,阎田,等.番茄果实中多聚半乳糖醛酸酶的纯化及其基本性质[J].植物学报,1991,33(3):243-247.
- [11] 罗芒生.柑桔成熟的生理指标[J].江西农业经济,1998(4):32,14.
- [12] 陈昆松,李方, Ross G S. ABA 和 IAA 对猕猴桃果实成熟进程的调控[J].园艺学报,1999,26(2):81-86.
- [13] 刘永庆,罗泽民, Hilhorst H W M, 等. 内源 ABA 和 GA 对番茄果实发育和种子水分关系的影响[J].植物生理学报,1996,22(1):19-26.
- [14] Ofosu-Anim J, Kanayama Y, Yamaki S. Sugar uptake into strawberry fruit is stimulated by abscisic acid and indoleacetic acid[J]. Physiol Plant, 1996, 97: 169-174.
- [15] 夏国海,张大鹏,贾文锁. IAA, GA 和 ABA 对葡萄果实 14C 蔗糖输入与代谢的调控[J].园艺学报,2001,27(1):6-10.
- [16] Bray E A, Beachy R N. Regulation by ABA of beta-conglycinin expression in cultured developing soybean cotyledons[J]. Plant Physiology, 1985, 79(3):746-750.
- [17] Gaynor R, Richardson A, Cowan K. Abscisic acid content of citrus flavoured in relation to colour development[J]. J Hort Sci, 1995, 70(5):769-773.
- [18] 陶俊,张上隆,陈昆松,等. GA₃ 处理对柑橘果皮色素变化的影响[J].园艺学报,2002,29(6):566-568.
- [19] 赵权,王军. ABA 和 6-BA 对山葡萄果实着色及相关品质的影响[J].江苏农业科学,2010(2):189-190.
- [20] 曹慕明,白先进,李杨瑞,等.脱落酸对巨峰葡萄着色和果实品质的影响[J].广东农业科学,2010(2):111-113.

肉苁蓉栽培技术研究进展

王宏国^{1,2}, 郭玉海¹

(1. 中国农业大学 中草药研究中心, 北京 100193; 2. 滨州学院 生命科学系, 山东 滨州 256600)

摘要:肉苁蓉是一种专性寄生药用植物, 为保护这一珍贵、濒危种质资源, 人们进行了大量研究。现从肉苁蓉种子处理、寄主选择、接种方法、种植技术、田间管理及采收等栽培技术方面进行综述, 以期为人工种植或引种肉苁蓉提供理论支持。

关键词:肉苁蓉; 栽培; 接种; 种植; 田间管理

中图分类号:S 567. 23⁺9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2012)01-0183-05

肉苁蓉(*Cistanche deserticola* Y. C. Ma)为列当科(Orobanchaceae)肉苁蓉属(*Cistanche*)多年寄生草本植物, 别名大芸、寸芸、苁蓉, 生长于荒漠地区的新疆、内蒙古、宁夏、甘肃等地。目前, 因过度放牧和大量砍挖其寄主, 野生种质资源濒危, 现已被列为国家二级保护植物, 并被收入《国际野生植物保护名录》^[1]。肉苁蓉素有

“沙漠人参”之美誉, 苯乙醇苷类化合物是肉苁蓉产生药理作用的主要有效成分^[2], 具有补精血, 抗衰老, 益肾壮阳, 润肠通便, 增强机体免疫力等作用。现在人们对肉苁蓉的研究日趋增加, 主要集中在肉苁蓉属植物的种类、生化、药理作用以及提取工艺的研究, 而对栽培研究相对较少, 对栽培技术系统整理的更少。现从肉苁蓉种子处理、寄主选择、接种方法、种植技术、田间管理及采收等方面进行归纳综述, 以期为人工种植或引种肉苁蓉提供理论支持。

1 种子处理

1.1 打破休眠

寄生植物种子的萌发需要刺激物质, 才能促进其萌发^[3]。寄生植物产生萌发刺激物质能力大小决定寄主

第一作者简介:王宏国(1972-), 男, 山东沾化人, 在读博士, 副教授, 现主要从事中草药材栽培等研究工作。

责任作者:郭玉海(1956-), 男, 北京人, 教授, 博士生导师, 现主要从事中草药栽培及加工等研究工作。

基金项目:科技部科技示范区资助项目(FS2001-02); 天津市科学技术委员会资助项目(0504150)。

收稿日期:2011-11-03

[21] 潘增光, 范晖, 束怀瑞. 苹果果实花青素形成与乙烯释放的关系[J]. 植物生理学通讯, 1995, 31(5): 338-340.

[22] Matsushima J, Patrick J W. Anthocyanin accumulation and sugar content in the skin of grape cultivar Olympia treated with ABA[J]. Japan Soc Hort Sci, 1989, 58(3): 551-555.

[23] 张大鹏, 张子莲, 陈咖. 葡萄果实发育过程中脱落酸结合蛋白动力学特性的变化[J]. 植物学报, 1996, 38: 930-935.

[24] Shen Y Y, Wang X F, Wu F Q, et al. The Mg-chelatase H subunit is an abscisic acid receptor[J]. Nature, 2006, 443(7113): 823-826.

[25] Liu X, Yue Y, Li B, et al. G protein coupled receptor is a plasma membrane receptor for the plant hormone abscisic acid[J]. Science, 2007, 315:

1712-1716.

[26] Yu X C, Li M J, Gao G F, et al. Absciscic acid stimulates a calcium-dependent protein kinase in grape berry[J]. Plant Physiol, 2006, 140(2): 558-579.

[27] Fillion L, Ageorges A, Picaud S, et al. Cloning and expression of a hexose transporter gene expressed during the ripening of grape berry[J]. Plant Physiol, 1999, 120(4): 1083-1094.

[28] Shen Y Y, Duan C Q, Liang X E, et al. Membrane-associated protein kinase activities in the developing mesocarp of grapeberry[J]. Journal of Plant Physiology, 2004, 16(1): 15-23.

The Effects of ABA on Non-climacteric Fruit Ripening

ZENG Qin¹, YUAN Hai-bo²

(1. Beijing Agricultural University, Beijing 102206; 2. Center of Agricultural Machinery Extension, Ministry of Agriculture, Beijing 100079)

Abstract: The physiological effects of abscisic acid(ABA) on non-climacteric fruit ripening, including the resource, the changes, physiological effects of ABA during non-climacteric fruit ripening and molecular mechanism were reviewed in this pepper. The recent progress in above fields was reviewed for looking forward to accelerating the study on mechanism about non-climacteric fruit.

Key words: ABA; non-climacteric; fruit; ripening