

初花后短日照诱导对小豆叶片内源激素含量变化的影响

董伟欣¹, 尹宝重², 路战远³, 张月辰^{2*}

(1. 河北广播电视大学, 石家庄 050080; 2. 河北农业大学农学院/河北省作物生长调控重点实验室, 保定 071001;
3. 内蒙古自治区农牧业科学院, 呼和浩特 010031)

摘要: 以中熟品种‘冀红 9218’和晚熟品种‘唐山红小豆’为试材, 在初花-初荚(EF-EP)、初荚-初粒(EP-ES)和初花-初粒(EF-ES)期进行短日照诱导, 通过酶联免疫技术来研究初花后小豆叶片的内源激素含量以及之间的动态平衡。结果表明, 初花后短日照诱导使小豆的株高降低, 花期提前, 且‘唐山红小豆’更为明显; 2个品种的 GA₁₊₃和 ABA 含量较对照呈现降低趋势, IAA 含量的变化不同, ‘冀红 9218’在开花期、结荚期和鼓粒期的波动不大, 但各个处理较对照降低, 而‘唐山红小豆’在开花期和结荚期较对照降低, 鼓粒期却升高, 2个品种的 ZR 含量较对照呈现升高趋势, 但‘唐山红小豆’却稍有差异, 开花期降低, 而在结荚期和鼓粒期较对照都升高, 鼓粒期升高显著, 激素含量的变化会影响激素之间的动态平衡, 与对照相比, 2个品种的 GA₁₊₃/ABA 和 IAA/ABA 比值降低, 而 ZR/ABA 和(ZR+GA₁₊₃)/ABA 比值呈现升高趋势, 由激素含量及其比值之间的变化可以看出, 初花后短日照诱导使 ZR 含量升高, 促使小豆植株细胞分裂旺盛, 生长迅速, 营养物质快速转移至果荚中, 提前成熟, 但较初花前作用减弱。

关键词: 小豆; 初花后; 短日照; 叶片; 内源激素

中图分类号: S521.01

文献标识码: A

文章编号: 1672-352X (2018)04-0745-08

Effects of short-day photoperiod inducement after early flowering on endogenous hormones of adzuki bean leaves

DONG Weixin¹, YIN Baozhong², LU Zhanyuan³, ZHANG Yuechen²

(1. Hebei Radio and TV University, Shijiazhuang 050080;

2. College of Agronomy, Agricultural University of Hebei, Key Laboratory of Crop Growth Regulation of Hebei, Baoding 071001;

3. Inner Mongolia Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences, Huhhot 010031)

Abstract: In this research, medium maturing cultivar ‘Jihong 9218’ and late maturing cultivar ‘Tangshan hongxiaodou’ were induced by short-day photoperiod at early flowering-early podding (EF-EP), early podding-early seed (EP-ES) and early flowering-early seed (EF-ES) stages. Endogenous hormone content and dynamic balance of adzuki bean leaves after early flowering were determined through ELISA (enzyme linked immunosorbent assay). Analysis results showed that short-day photoperiod inducement after early flowering would decrease the plant height, advance the flowering time, and which was more obvious in ‘Tangshan hongxiaodou’; GA₁₊₃ and ABA in two adzuki bean leaves of each treatment showed decreasing trends compared with the control, but the change of IAA content was different, as ‘Jihong 9218’ had little fluctuation at flowering, podding and seed-filling stages and each treatment was lower than the control, however, which in ‘Tangshan hongxiaodou’ was decreased compared with the control at flowering and podding stages, but it was increased at seed-filling stage; ZR content in two adzuki bean varieties showed an increasing trend, but which in ‘Tangshan hongxiaodou’ was slightly different and decreased at flowering stage, however, it was increased compared with the control at podding and seed-filling stages, and the latter was increased significantly. The changes of hormone content affected the dynamic balance between hormones; the ratios of GA₁₊₃/ABA and IAA/ABA in two adzuki beans were decreased, however, which of ZR/ABA and (ZR+GA₁₊₃)/ABA showed increasing trends under short-day photoperiod inducement after early flowering, but they had slight differences in some stages. From the change of hormone content and its ratio, it could be seen that ZR content was

收稿日期: 2017-04-25

基金项目: 国家自然科学基金(31271653)和河北省自然科学基金(C 2015204095)共同资助。

作者简介: 董伟欣, 博士, 讲师。E-mail: dongweixin.yuxin@163.com

* 通信作者: 张月辰, 博士, 教授, 博士生导师。E-mail: Zhangyc1964@126.com

increased under short-day photoperiod inducement after early flowering and could promote the cell division, rapid growth and nutrient translocation quickly to the podding of adzuki bean, led to the plant early maturity, but the effects were weakened compared with before early flowering.

Key words: adzuki bean; after early flowering; short-day photoperiod; leaves; endogenous hormones

小豆作为一种医食两用的豆类作物, 不仅含有丰富的营养物质, 而且还具有较高的药用和保健价值^[1-2], 在亚洲人的食物组成、人类食谱以及国际食用豆类贸易中占有重要的地位^[3-4]。但小豆落花落荚严重, 坐荚率低是目前生产上存在的主要问题之一, 小豆作为典型短日照作物, 对光照反应比较敏感^[5], 而光照长度的改变会引起激素含量及比例的变化, 也是影响激素含量及动态平衡的重要环境因子。因此, 利用短日照诱导来研究小豆植株体内激素含量的变化及动态平衡, 为植株体内激素含量的变化及动态平衡来调控小豆的生长发育提供理论依据。

在不同日照条件下, 植物的生长和发育受内源激素含量及其平衡的影响^[6-7]。如不同叶龄短日照诱导使小豆叶片的 GA₃、CTK 与 ABA 含量明显增加, 并在一定程度上提高 GA/ABA 的比值^[8]; 花前短日照诱导明显加快了东农 36 (大豆品种) 开花后发育速度, 并使大豆叶片中的 ABA 和 ZRs 含量降低^[9]; 杨世民^[10]研究发现, 水稻在短日照诱导下可使植株叶片内的 ABA 含量增加, 对 ZR 和 GA 含量的影响, 则因品种存在差异; 相反, Wooley 等^[11]研究表明, 延长光照使 GA₃ 含量增加而使 ABA 含量降低; 内源激素对植物的影响不是各种单一激素的作用, 而是通过各种激素之间信号的交互作用整合形成复杂的调控网络, 共同调节植物的生长发育以及对环境变化的应答^[12], 如韩天富等^[13]研究发现, 短日照诱导使大豆叶片内的 GA₁₊₃/ABA 比值明显降低; 林贵玉等^[14]利用短日照处理菊花也发现, 短日照诱导使

菊花叶片内的 CTK/IAA 和 CTK/GA₃ 以及 ABA/IAA 和 ABA/GA₃ 比值也增加, 因此, 花芽分化加快并促使花期提前。

从以上研究可以看出, 短日照诱导改变植物体内激素含量的变化, 在其他作物上都有相关研究, 对小豆而言, 初花前短日照诱导对内源激素含量的变化及动态平衡只有零星的报道, 但初花后却少有研究。基于此, 本研究采用中熟品种‘冀红 9218’和晚熟品种‘唐山红小豆’作为试验材料, 在初花后分时期进行短日照诱导, 旨在阐明初花后短日照诱导对小豆植株内激素含量及比值变化影响, 通过人工喷施激素来调控小豆生长发育, 对小豆育种过程中盛花期相遇及栽培管理中的促控措施都具有参考意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验于 2014—2015 年在保定河北农业大学教学实验基地进行 (位于河北保定, 38°52'N, 115°28'E), 以 2015 年试验结果为准, 选用中熟品种‘冀红 9218’和晚熟品种‘唐山红小豆’作为试验材料 (2 个品种均由河北省农林科学院粮油作物研究所提供)。

1.2 供试土壤肥力测定

本试验田土质为壤土, 播种前每个小区 (5 m × 1 m) 使用 400 g 复合肥 (N-P₂O₅-K₂O), 翻耕后测定试验小区土壤的养分含量, 试验地块耕层 (0~20 cm) 肥力见表 1 所示。

表 1 试验地养分含量测定
Table 1 Determination of soil nutrients content in experiment field

试验地点 Test site	年份 Year	测定指标 Measurement index				
		有机质/% Organic matter	全氮/% Total nitrogen	碱解氮/mg·kg ⁻¹ Alkali-hydrolyzable nitrogen	有效磷/mg·kg ⁻¹ Available phosphorus	速效钾/mg·kg ⁻¹ Available potassium
河北农业大学 Agricultural University of Hebei	2015	1.602 5	0.102 25	91.75	66.075	126.4

1.3 试验设计

本试验设置 10 h 光/14 h 暗 (10 hL/14 hD) 和 12 h 光/12 h 暗 (12 hL/12 hD) 2 种日照长度, 分别在初花-初荚 (early flowering-early podding, EF-EP)、初荚-初粒 (early podding-early seed, EP-ES) 和初

花-初粒 (early flowering-early seed, EF-ES) 3 个时期进行短日照处理, 以自然光 (试验季节自然光大约每天的光照时间为 14.5 h) 作为对照 (CK)。

6 月 24 日播种, 7 月 2 号出苗, 短日照处理方法是每天 18:00 和 19:00 点用不透明布遮光, 次日

早晨 8:00 和 7:00 揭开。小区排列采用随机区组排列, 小区面积 5 m×1 m, 每个小区种植 2 行, 行距 40 cm, 株距 15 cm, 3 次重复, 短日照处理结束后在自然条件下生长至成熟, 整个生育期间的管理同生产大田。

1.4 试验方法

1.4.1 取样方法 在开花期, 结荚期和鼓粒期, 于上午 8:00 采取自上数第 2 个完全展开的三出复叶测定内源激素。

1.4.2 样品激素提取 (1) 称取 0.5 g 新鲜植物材料, 加 2 mL 样品提取液, 在冰浴下研磨成匀浆, 转入 10 mL 试管, 再用 2 mL 提取液分次将研钵冲洗干净, 一并转入试管中, 摇匀后放置在 4℃ 冰箱中。

(2) 4℃ 下提取 4 h, 1 000 r·min⁻¹ 离心 15 min (实验中离心机型号 LDZ5-2, 约 4 000 r·min⁻¹), 取上清液。

(3) 沉淀中加 1 mL 提取液, 搅匀, 置 4℃ 下再提取 1 h, 离心, 合并上清液并记录体积, 残渣弃去。

(4) 上清液过 C-18 固相萃取柱。

1.5 样品测定

激素测定采用酶联免疫技术 (ELISA), 具体步骤如下。

(1) 包被: 在 10 mL 包被缓冲液中加入一定量的包被抗原(最适稀释倍数见试剂盒标签), 混匀,

在酶标板每小孔中加 100 μL。然后将酶标板放入内铺湿纱布的带盖瓷盘内, 置于 37℃ 下 3 h。

(2) 洗板: 将包被好的板取出, 放在室温下平衡。然后甩掉包被液, 将下口瓶内的洗涤液过乳胶管均匀加入板上, 使每孔充满洗涤液, 放置约 0.5 min, 再甩掉洗涤液。重复 3 次, 将板内残留洗涤液在吸水纸上甩干。

(3) 竞争: 即加标准物、待测样和抗体, 用 Logit 曲线计算激素的含量(参照中国农业大学农学与生物技术学院化控室的方法)。

1.6 数据分析

所有数据采用 Excel 2003 整理, 使用 DPS 2.000, SPSS 17.0 数据处理软件在 $\alpha=0.05$ 水平上进行 Duncan 新复极差法方差分析及多重比较。

2 结果与分析

2.1 初花后短日照诱导对小豆株高和生育进程影响

从表 2 可以看出, 初花后短日照诱导使 2 个小豆品种在成熟期的株高降低, 且‘唐山红小豆’降低程度较大, 10 h 较 12 h 降低较多, 2 个品种在 10 h 下的 3 个处理都显著降低, ‘冀红 9218’ 在 12 h 下 EF-EP 和 EF-ES 处理较对照分别显著降低 12.26 % 和 15.16 %, EP-ES 处理降低不明显, 而‘唐山红小豆’在 12 h 处理下降低不明显。

表 2 初花后短日照诱导对小豆株高和生育进程的影响

Table 2 Effects of short-day photoperiod inducement on plant height and growth process after early flowering in adzuki bean

品种 Cultivar	处理 Treatment	株高/cm Plant height	开花期(month-date) Flowering stage	开花提早天数/d Early flowering days
‘冀红 9218’	CK	34.45±3.05 ^a	08-26	0 ^d
‘Jihong 9218’	EF-EP (10 hL/14 hD)	27.44±3.91 ^c	08-20	6 ^b
	EP-ES (10 hL/14 hD)	29.11±2.67 ^{bc}	08-23	3 ^c
	EF-ES(10 hL/14 hD)	28.00±5.36 ^c	08-18	7 ^{ab}
	EF-EP (12 hL/12 hD)	30.22±2.86 ^{bc}	08-18	7 ^{ab}
	EP-ES (12 hL/12 hD)	32.42±3.54 ^{ab}	08-20	6 ^b
	EF-ES(12 hL/12 hD)	29.22±3.23 ^{bc}	08-17	9 ^a
‘唐山红小豆’	CK	44.11±4.68 ^a	08-29	0 ^d
‘Tangshan hongxiaodou’	EF-EP (10 hL/14 hD)	37.67±9.45 ^{bc}	08-22	7 ^{bc}
	EP-ES (10 hL/14 hD)	38.89±4.40 ^b	08-24	5 ^c
	EF-ES(10 hL/14 hD)	32.33±4.50 ^d	08-20	9 ^{ab}
	EF-EP (12 hL/12 hD)	39.22±5.02 ^{ab}	08-20	9 ^{ab}
	EP-ES (12 hL/12 hD)	40.89±1.76 ^{ab}	08-22	7 ^{bc}
	EF-ES(12 hL/12 hD)	33.11±2.67 ^{cd}	08-18	11 ^a

初花后短日照诱导也会影响小豆的花期, 2 个小豆品种的花期提前, 晚熟品种更为敏感, 且在 12 h 处理下开花时间更快; 同时, 开花提早天数增加,

2 个品种在 EF-ES (12 hL/12 hD) 处理下开花提早天数最多, 分别为 11 和 9 d, 而在 EP-ES (10 hL/14 hD) 处理下开花提早天数最少, 分别为 3 和 5 d。

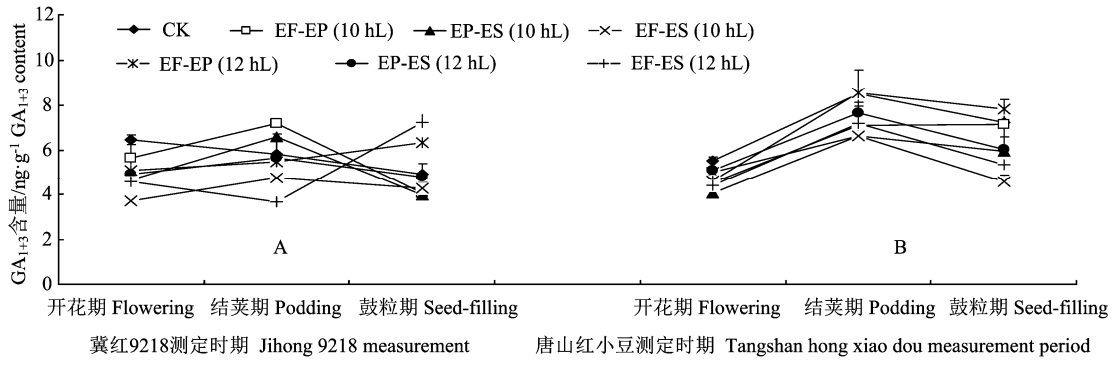


图 1 初花后短日照诱导对小豆 GA₁₊₃ 含量的影响

Figure 1 Effects of short-day photoperiod inducement on GA₁₊₃ content after early flowering in adzuki bean

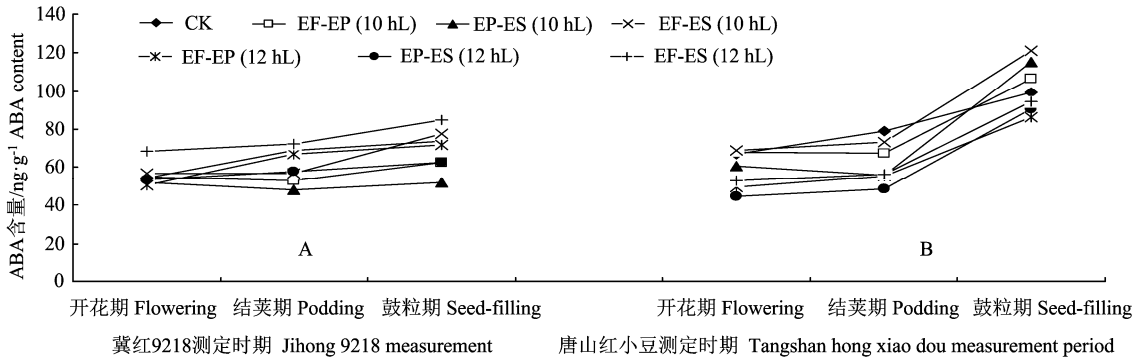


图 2 初花后短日照诱导对小豆 ABA 含量的影响

Figure 2 Effects of short-day photoperiod inducement on ABA content after early flowering in adzuki bean

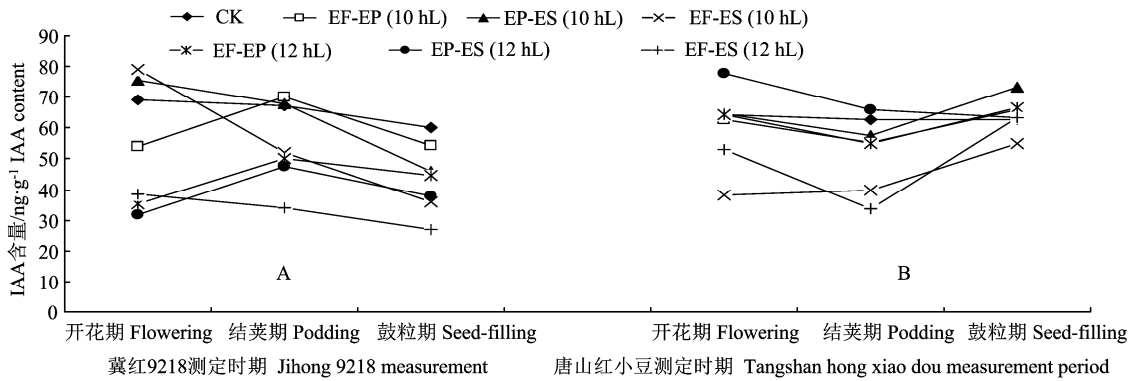


图 3 初花后短日照诱导对小豆 IAA 含量的影响

Figure 3 Effects of short-day photoperiod inducement on IAA content after early flowering in adzuki bean

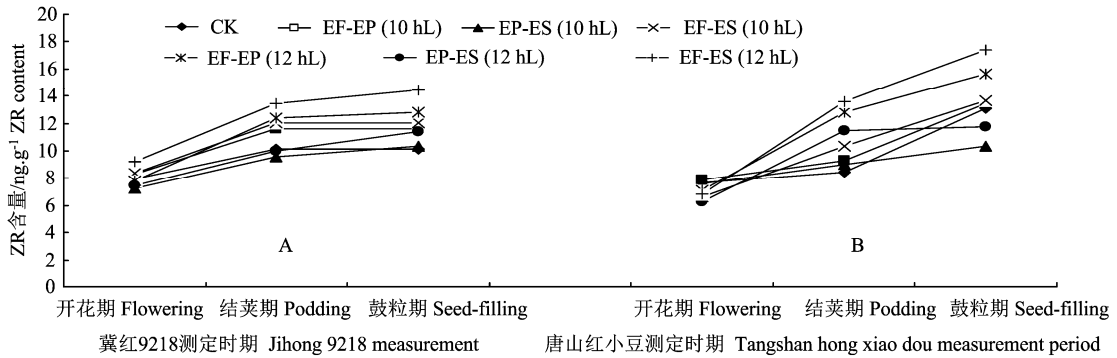


图 4 初花后短日照诱导对小豆 ZR 含量的影响

Figure 4 Effects of short-day photoperiod inducement on ZR content after early flowering in adzuki bean

2.2 初花后短日照诱导对小豆叶片内各种激素含量的影响

2.2.1 对小豆叶片中 GA₁₊₃ 的影响 由图 1 可见, 初花后短日照诱导使 2 个小豆品种的 GA₁₊₃ 含量较对照呈现降低趋势。‘冀红 9218’从开花至鼓粒期逐渐降低, 在开花期的各个处理较对照都显著降低, 结荚期除 EF-EP (10 hL/14 hD) 和 EP-ES (10 hL/14 hD) 处理升高外, 其余处理都显著降低, 鼓粒期

EF-EP (12 hL/12 hD) 和 EF-ES (12 hL/12 hD) 处理较对照显著升高, 其余处理都降低 (图 1A)。

而‘唐山红小豆’在结荚期出现一个高峰期。在开花期、结荚期和鼓粒期的各个处理较对照都呈现降低趋势, 在开花期和结荚期较对照都显著降低, 鼓粒期 EF-EP (10 hL/14 hD) 和 EF-EP (12 hL/12 hD) 处理降低不明显, 其余处理都显著下降 (图 1B)。

表 3 初花后短日照诱导对小豆叶片中 GA₁₊₃/ABA 的影响

Table 3 Effects of short-day photoperiod inducement on GA₁₊₃/ABA after early flowering in adzuki bean

品种 Cultivar	处理 Treatment	测定指标 GA ₁₊₃ /ABA Measurement index		
		开花期 Flowering	结荚期 Podding	鼓粒期 Seed-filling
‘冀红 9218’ ‘Jihong 9218’	CK	0.119 5±0.010 7 ^a	0.085 9±0.016 1 ^c	0.066 5±0.007 5 ^c
	EF-EP (10 hL/14 hD)	0.103 6±0.012 5 ^b	0.136 4±0.006 6 ^a	0.065 5±0.007 0 ^c
	EP-ES (10 hL/14 hD)	0.090 7±0.009 4 ^d	0.137 1±0.006 9 ^a	0.076 8±0.011 0 ^b
	EF-ES (10 hL/14 hD)	0.065 5±0.002 6 ^e	0.083 6±0.006 0 ^c	0.054 9±0.003 4 ^d
	EF-EP (12 hL/12 hD)	0.101 5±0.014 7 ^{bc}	0.082 3±0.008 5 ^c	0.087 7±0.003 2 ^a
	EP-ES (12 hL/12 hD)	0.092 4±0.006 2 ^{cd}	0.097 6±0.005 5 ^b	0.076 7±0.004 9 ^b
‘唐山红小豆’ ‘Tangshan hongxiaodou’	CK	0.082 3±0.005 0 ^a	0.108 2±0.006 5 ^c	0.072 5±0.007 5 ^b
	EF-EP (10 hL/14 hD)	0.066 5±0.002 7 ^d	0.105 2±0.013 9 ^c	0.067 0±0.011 1 ^b
	EP-ES (10 hL/14 hD)	0.067 4±0.005 6 ^c	0.118 6±0.005 9 ^{bc}	0.051 7±0.005 8 ^c
	EF-ES (10 hL/14 hD)	0.073 4±0.008 1 ^b	0.090 6±0.006 6 ^d	0.037 8±0.002 2 ^d
	EF-EP (12 hL/12 hD)	0.073 2±0.003 0 ^b	0.153 8±0.019 4 ^a	0.080 7±0.005 3 ^a
	EP-ES (12 hL/12 hD)	0.074 4±0.006 5 ^b	0.158 9±0.018 8 ^a	0.066 7±0.021 0 ^b
	EF-ES (12 hL/12 hD)	0.083 3±0.002 9 ^a	0.128 0±0.018 0 ^b	0.056 6±0.003 3 ^c

表 4 初花后短日照诱导对小豆叶片中 IAA/ABA 的影响

Table 4 Effects of short-day photoperiod inducement on IAA/ABA after early flowering in adzuki bean

品种 Cultivar	处理 Treatment	测定指标 IAA/ABA Measurement index		
		开花期 Flowering	结荚期 Podding	鼓粒期 Seed-filling
‘冀红 9218’ ‘Jihong 9218’	CK	1.281 2±0.113 3 ^b	0.986 6±0.107 2 ^a	0.817 3±0.116 6 ^a
	EF-EP (10 hL/14 hD)	0.993 1±0.184 5 ^c	0.932 4±0.042 2 ^a	0.806 1±0.051 9 ^{ab}
	EP-ES (10 hL/14 hD)	1.286 7±0.153 7 ^a	0.793 7±0.060 3 ^b	0.804 9±0.045 3 ^a
	EF-ES (10 hL/14 hD)	0.077 2±0.077 2 ^a	0.926 0±0.084 2 ^a	0.465 6±0.034 3 ^d
	EF-EP (12 hL/12 hD)	0.705 9±0.052 4 ^d	0.753 5±0.104 2 ^c	0.619 6±0.053 2 ^c
	EP-ES (12 hL/12 hD)	0.599 7±0.047 5 ^e	0.825 9±0.063 4 ^b	0.611 4±0.044 2 ^c
‘唐山红小豆’ ‘Tangshan hongxiaodou’	CK	0.959 9±0.086 6 ^d	0.997 3±0.071 4 ^a	0.730 3±0.052 7 ^a
	EF-EP (10 hL/14 hD)	0.921 6±0.052 5 ^d	0.819 7±0.026 4 ^b	0.618 1±0.017 2 ^c
	EP-ES (10 hL/14 hD)	1.070 1±0.050 1 ^c	0.937 3±0.108 0 ^{ab}	0.636 7±0.033 2 ^c
	EF-ES (10 hL/14 hD)	0.559 3±0.052 6 ^e	0.747 4±0.014 1 ^c	0.452 5±0.018 1 ^d
	EF-EP (12 hL/12 hD)	1.299 5±0.078 7 ^b	0.888 8±0.061 1 ^{ab}	0.771 0±0.037 5 ^a
	EP-ES (12 hL/12 hD)	1.754 1±0.156 1 ^a	0.772 5±0.150 4 ^{bc}	0.701 2±0.042 0 ^b
	EF-ES (12 hL/12 hD)	1.004 4±0.049 0 ^{cd}	0.603 8±0.045 7 ^d	0.673 0±0.036 3 ^b

2.2.2 对小豆叶片中 ABA 含量的影响 由图 2 可见, ‘冀红 9218’的 ABA 含量在开花期的 EF-EP (10

hL/14 hD)、EF-ES (10 hL/14 hD) 和 EF-ES (12 hL/12 hD) 处理较对照升高, 其余处理降低, 差异不明显,

结荚期和鼓粒期的各个处理较对照都显著降低 (图 2A)。

‘唐山红小豆’在开花期和结荚期的各个处理较

对照都显著降低, 而鼓粒期在 10 h 下的 3 个处理分别升高 6.73 %、13.64 %和 18.07 %, 12 h 下 3 个处

理分别降低 13.16 %、8.96 %和 5.14 % (图 2B)。

表 5 初花后短日照诱导对小豆叶片中 ZR/ABA 的影响

Table 5 Effects of short-day photoperiod inducement on ZR/ABA after early flowering in adzuki bean

品种 Cultivar	处理 Treatment	测定指标 ZR/ABA Measurement index		
		开花期 Flowering	结荚期 Podding	鼓粒期 Seed-filling
‘冀红 9218’	CK	0.148 6±0.0202 ^{abc}	0.149 6±0.014 6 ^d	0.137 4±0.016 6 ^e
‘Jihong 9218’	EF-EP (10 hL/14 hD)	0.152 5±0.015 5 ^{bc}	0.220 8±0.006 9 ^a	0.187 1±0.010 5 ^b
	EP-ES (10 hL/14 hD)	0.149 4±0.015 6 ^{bc}	0.199 9±0.011 0 ^b	0.199 8±0.005 5 ^a
	EF-ES(10 hL/14 hD)	0.149 6±0.008 1 ^{bc}	0.212 9±0.013 0 ^a	0.155 9±0.013 9 ^d
	EF-EP (12 hL/12 hD)	0.155 6±0.009 3 ^a	0.186 1±0.017 0 ^c	0.178 0±0.011 1 ^{bc}
	EP-ES (12 hL/12 hD)	0.149 0±0.009 1 ^{bc}	0.174 2±0.012 0 ^c	0.183 7±0.009 8 ^b
	EF-ES(12 hL/12 hD)	0.149 3±0.007 1 ^{bc}	0.185 7±0.006 2 ^c	0.170 6±0.009 0 ^c
‘唐山红小豆’ Tangshanhongxiaodou	CK	0.115 2±0.004 2 ^c	0.107 4±0.007 1 ^d	0.112 0±0.009 1 ^{bc}
	EF-EP (10 hL/14 hD)	0.116 1±0.004 2 ^c	0.137 7±0.002 5 ^c	0.126 6±0.004 0 ^b
	EP-ES (10 hL/14 hD)	0.125 9±0.004 5 ^b	0.162 0±0.009 5 ^b	0.090 1±0.004 1 ^d
	EF-ES(10 hL/14 hD)	0.096 8±0.010 6 ^d	0.141 6±0.004 8 ^c	0.112 8±0.005 4 ^c
	EF-EP (12 hL/12 hD)	0.143 4±0.007 1 ^a	0.231 2±0.005 6 ^a	0.181 4±0.007 1 ^a
	EP-ES (12 hL/12 hD)	0.141 1±0.015 0 ^a	0.238 8±0.029 0 ^a	0.130 3±0.005 2 ^b
	EF-ES(12 hL/12 hD)	0.129 4±0.003 9 ^b	0.242 2±0.011 1 ^a	0.184 4±0.010 7 ^a

表 6 初花后短日照诱导对小豆叶片中(ZR+GA₁₊₃)/ABA 的影响

Table 6 Effects of short-day photoperiod inducement on (ZR+GA₁₊₃)/ABA after early flowering in adzuki bean

品种 Cultivar	处理 Treatment	测定指标(ZR+GA ₁₊₃)/ABA Measurement index		
		开花期 Flowering	结荚期 Podding	鼓粒期 Seed-filling
‘冀红 9218’	CK	0.218 1±0.029 9 ^a	0.235 5±0.029 2 ^c	0.203 9±0.015 3 ^c
Jihong 9218	EF-EP (10 hL/14 hD)	0.226 1±0.024 6 ^a	0.357 2±0.012 6 ^a	0.252 5±0.013 9 ^b
	EP-ES (10 hL/14 hD)	0.231 0±0.024 9 ^a	0.337 0±0.015 9 ^b	0.276 7±0.013 9 ^a
	EF-ES(10 hL/14 hD)	0.223 1±0.010 1 ^a	0.296 5±0.018 3 ^c	0.211 0±0.014 8 ^c
	EF-EP (12 hL/12 hD)	0.257 1±0.023 0 ^a	0.268 4±0.023 5 ^d	0.265 8±0.011 7 ^{ab}
	EP-ES (12 hL/12 hD)	0.233 4±0.013 8 ^a	0.271 8±0.016 8 ^d	0.260 5±0.014 2 ^b
	EF-ES(12 hL/12 hD)	0.202 0±0.010 0 ^a	0.236 8±0.008 9 ^e	0.256 1±0.015 0 ^b
‘唐山红小豆’ ‘Tangshan hongxiaodou’	CK	0.187 5±0.008 6 ^c	0.215 6±0.013 3 ^c	0.184 4±0.012 8 ^e
	EF-EP (10 hL/14 hD)	0.187 7±0.004 9 ^e	0.242 9±0.014 9 ^d	0.195 6±0.012 7 ^c
	EP-ES (10 hL/14 hD)	0.193 4±0.009 3 ^{de}	0.280 6±0.014 6 ^c	0.191 8±0.008 2 ^d
	EF-ES(10 hL/14 hD)	0.170 2±0.017 8 ^f	0.232 2±0.009 6 ^{de}	0.190 6±0.006 5 ^d
	EF-EP (12 hL/12 hD)	0.236 6±0.009 8 ^a	0.385 0±0.019 8 ^{ab}	0.272 1±0.011 4 ^a
	EP-ES (12 hL/12 hD)	0.255 5±0.021 2 ^b	0.397 7±0.046 2 ^a	0.197 0±0.023 3 ^{de}
	EF-ES(12 hL/12 hD)	0.212 6±0.006 1 ^c	0.370 2±0.023 1 ^b	0.241 0±0.013 6 ^b

2.2.3 对小豆叶片中 IAA 含量的影响 由图 3 可见, ‘冀红 9218’的 IAA 含量在 3 个时期相差不大, 而‘唐山红小豆’在结荚期出现一个低谷。‘冀红 9218’开花期的 EP-ES (10 hL/14 hD) 和 EF-ES (10 hL/14 hD) 处理较对照显著升高 8.65 %和 12.70 %, 其余处理分别显著降低 21.72 %、48.79 %、53.89%和 44.04%, 结荚期和鼓粒期都显著降低 (图 3A)。

‘唐山红小豆’的各个处理在开花期和结荚期较对照降低, 在鼓粒期都升高, 其中 EF-EP (10 hL/14 hD)、EP-ES (10 hL/14 hD) 和 EF-EP (12 hL/12 hD) 处理较对照分别升高 4.93 %、14.51 %和 5.88 % (图 3B)。

2.2.4 对小豆叶片中 ZR 含量的影响 由图 4 可见, 初花后短日照诱导使‘冀红 9218’的 ZR 含量在开花

期 EF-EP (10 hL/14 hD)、EF-ES (10 hL/14 hD) 和 EF-ES (12 hL/12 hD) 处理下较对照分别显著升高 3.80%、4.81% 和 13.70%，其余处理升高不明显，结荚期和鼓粒期都升高，差异达到显著水平 (图 4A)。

‘唐山红小豆’在开花期降低，而在结荚期和鼓粒期较对照都呈现升高趋势，结荚期升高不明显，鼓粒期 EF-ES (10 hL/14 hD)、EF-EP (12 hL/12 hD) 和 EF-ES (12 hL/12 hD) 处理分别显著升高 4.24%、16.30% 和 24.61% (图 4B)。

2.3 初花后短日照诱导对小豆叶片内源激素比值的影响

2.3.1 对小豆叶片中 GA_{1+3}/ABA 的影响 由表 3 可见，初花后短日照诱导使‘冀红 9218’各个处理的 GA_{1+3}/ABA 比值在开花期较对照都显著降低，在 10 h 下分别显著降低 13.31%、24.10% 和 45.19%，在 12 h 下分别显著降低 15.06%、22.69% 和 44.18%，结荚期的 EF-EP (10 hL/14 hD)、EP-ES (10 hL/14 hD) 和 EP-ES (12 hL/12 hD) 处理显著升高 37.02%、37.35% 和 11.99%，其余处理稍有降低，在鼓粒期都明显升高。

‘唐山红小豆’的各个处理开花期和结荚期在 10 h 下都降低，在 12 h 下升高，差异显著，在鼓粒期较对照都显著降低。

2.3.2 对小豆叶片中 IAA/ABA 的影响 由表 4 可见，初花后短日照诱导使‘冀红 9218’的 IAA/ABA 比值开花期、结荚期和鼓粒期的 EF-EP (10 hL/14 hD) 和 EP-ES (10 hL/14 hD) 处理较对照升高，其余处理都显著降低。

而‘唐山红小豆’在 3 个时期总体呈现升高趋势，而有些处理会有一定程度的降低，其中，在开花期和鼓粒期的 EF-EP (10 hL/14 hD) 和 EF-ES (10 hL/14 hD) 处理下降低 3.99%、41.73%、1.94% 和 28.21%，结荚期 EF-ES (10 hL/14 hD) 和 EF-ES (12 hL/12 hD) 处理分别降低 31.34% 和 24.27%。

2.3.3 初花后短日照诱导对小豆叶片中 ZR/ABA 的影响 由表 5 可见，初花后短日照诱导使‘冀红 9218’的 ZR/ABA 比值在开花期的各个处理较对照呈现升高趋势，但都未达到显著水平，结荚期和鼓粒期都显著升高。

而‘唐山红小豆’在开花期和结荚期都显著升高，在鼓粒期 EF-EP (12hL/12hD) 和 EF-ES (12hL/12hD) 处理较对照分别显著升高 27.23% 和 28.42%，其余处理升高不明显。

2.3.4 初花后短日照诱导对小豆叶片中 $(ZR+$

$GA_{1+3})/ABA$ 的影响

 由表 6 可见，初花后短日照诱导使‘冀红 9218’的 $(ZR+GA_{1+3})/ABA$ 比值在开花期较对照略有升高，差异不明显，在结荚期和鼓粒期升高，差异显著。而‘唐山红小豆’在开花期、结荚期和鼓粒期也都呈现出明显的升高趋势。

3 讨论与结论

植物的整个生命活动除了受外界环境条件的影响和内部遗传因素的控制外，在植物体内还有一些内源激素对植物的生长发育也起着重要的调控作用。植物在生长的各个阶段都会通过植物激素的相互作用来调控植物对环境的响应与生长发育，从而根据外源信号做出适应性变化^[15-16]，因此，环境条件的改变会引起激素含量及比例的变化，其中，日照长度是影响激素的含量及动态平衡的重要环境因子。如 Grochowska 等^[17]研究表明，短日照诱导使苹果各短枝内 CTK/GA 比值越大，花芽分化数越多，而促花措施又可提高 CTK/GA 比值；韩天富^[18]研究发现，短日照诱导使大豆叶片的 GA_{1+3} 显著降低，而 ABA 含量升高， GA_{1+3}/ABA 的比值降低，且不同的品种在不同的时期测得的趋势大体相同；赵可夫^[19]在对菊芋进行短日照诱导后得到了相同的结果；吴鹏举^[20]研究发现，短日照诱导使紫花苜蓿叶片内的 IAA、 GA_3 、ZR 含量逐渐减少，而 ABA 含量逐渐增加，这是因为日照长度变短引起植物体内 ABA 含量的升高而造成的。本研究发现，初花后短日照诱导使小豆叶片的 GA_{1+3} 、ABA 和 IAA 含量呈现降低趋势，而 ZR 呈现升高趋势，2 个小豆品种的 GA_{1+3}/ABA 和 IAA/ABA 呈降低趋势，而 ZR/ABA 和 $(ZR+GA_{1+3})/ABA$ 呈现升高趋势，这与前人的研究稍有不同；本研究中初花后短日照诱导使 ABA 的含量降低，可能由于初花后 ZR 含量高而促进 GA_{1+3} 的合成，从而使 ABA 含量降低有关。在初花后短日照诱导使小豆植株保持细胞分裂旺盛，生长迅速，营养物质快速转移至果荚中，至于调控小豆植株提前成熟和衰老且激素之间的比例和平衡影响小豆生长发育的机理需要进一步深入研究。

开花后是籽粒生长的主要时期，需要叶片制造更多的营养物质以供果荚生长，在初花后通过调控激素水平使叶片生长良好对于小豆高产和稳产具有重要意义。本研究发现初花后短日照使叶片 ABA 含量降低，Setter 等^[21]的研究也认为，鼓粒过程中，籽粒可将 ABA 从叶片内撤走，使叶片 ABA 含量降低，保持光合作用的正常进行。目前，研究人员在一些作物上通过化学调控来控制作物的生长发育，

如黑麦草^[22]和高羊茅草^[23]使用茉莉酸甲酯 (MeJA) 后,花期提前,提早成熟;上午以 0.4~4.0 mmol·L⁻¹ 的茉莉酸甲酯 (MeJA) 和茉莉酸 (JA) 处理离体稻穗后,可在 30 min 内诱导水稻颖花大量开放^[24];但有研究指出^[25],激素的作用不是单一的,也不是决定性的,要实现外源激素对作物的化学调控,必须对各类激素的含量和比例进行深入研究,探索多种外源激素及其比例对作物生长发育的调控作用,因此,对小豆而言,通过初花后分不同时期进行短日照诱导,掌握初花后短日照对小豆叶片激素含量及比值的变化规律,在生长后期对小豆进行化学调控,是保障小豆产量的有效措施。

参考文献:

- [1] 李长年. 中国农学遗产选集甲类第四种:豆类(上编)[M]. 北京: 中华书局, 1958.
- [2] 北京中医学院中药方剂教研组. 药性歌括四百味白话解[M]. 3版.北京: 人民卫生出版社, 1972.
- [3] FAO. The state of food and agriculture [R].Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1990.
- [4] 金文林, 陈迎春, 陈丽燕, 等. 小豆杂交后代主要农艺性状的遗传参数分析[J]. 北京农学院学报, 1997, 12(2): 1-9.
- [5] 蒋陵秋, 金文林. 小豆生长发育规律的研究 VIII 小豆短日处理的效应[J]. 北京农学院学报, 1991, 6(1): 22-27.
- [6] RICHARDS D E, KING K E, AIT-ALI T, et al. How gibberellin regulates plant growth and development: a molecular genetic analysis of gibberellin signaling[J]. Annu Rev Plant Biol, 2001, 52(1): 67-88.
- [7] 童哲, 赵玉锦, 王台, 等. 植物的光受体和光控发育研究[J]. 植物学报, 2000, 42(2): 111-115.
- [8] 尹宝重, 张月辰, 陶佩君, 等. 光周期诱导对红小豆不同叶龄叶片生理生化特性的影响[J]. 华北农学报, 2008, 23(2): 25-29.
- [9] 王英, 吴存祥, 张学明, 等. 不同光周期条件下大豆生育期主基因的效应[J]. 作物学报, 2008, 34(7): 1160-1168.
- [10] 杨世民. 杂交水稻对生态环境和弱光胁迫的适应性研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2011.
- [11] WOOLLEY D J, WAREING P F. The interaction between growth promoters in apical dominance[J]. New Phytol, 1972, 71(5): 781-793.
- [12] SUN T P. The molecular mechanism and evolution of the GA-GID1-DELLA signaling module in plants[J]. Curr Biol, 2011, 21(9): R338-R345.
- [13] 韩天富, 马凤鸣, 王金陵, 等. 光周期对大豆叶片内源激素含量及其平衡的影响[J]. 作物学报, 1996, 22(6): 661-666.
- [14] 林贵玉, 郑成淑, 孙宪芝, 等. 光周期对菊花花芽分化和内源激素的影响[J]. 山东农业科学, 2008, (1): 35-39.
- [15] ROBERT-SEILANIANZ A, GRANT M, JONES J D G. Hormone crosstalk in plant disease and defense: more than just JASMONATE-SALICYLATE antagonism[J]. Annu Rev Phytopathol, 2011, 49: 317-343.
- [16] VANSTRAELEN M, BENKOVA E. Hormonal interactions in the regulation of plant development[J]. Annu Rev Cell Dev Bi, 2012, 28(1): 463-487.
- [17] GROCHOWSKA M J, KARASZEWSKA A, JANKOWSKA B, et al. The pattern of hormones of intact apple shoots and its changes after spraying with growth regulators[J]. Acta Hort, 1983, 149: 25-38.
- [18] 韩天富. 大豆开花后光周期反应的进一步研究[D]. 南京: 南京农业大学, 1997.
- [19] 赵可夫. 不同日照长度下菊芋块茎形成过程中植物激素和同工酶的变化[J]. 植物生理学报, 1984,10(1): 11-17.
- [20] 吴鹏举. 光周期对不同秋眠类型紫花苜蓿 *phyA*、*phyBmRNA* 和植物激素含量的影响[D]. 郑州: 河南农业大学, 2011.
- [21] SETTER T L, BRUN W A, BRENNER M L. Abscisic acid translocation and metabolism in soybeans following depodding and petiole girdling treatments[J]. Plant Physiol, 1981, 67(4): 774-779.
- [22] 甘立军, 曾晓春, 夏凯, 等. 茉莉酸甲酯与水杨酸在诱导黑麦草颖花开放中的拮抗效应[J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(1): 9-11.
- [23] 闫芝芬, 周燮, 马春红, 等. 冠毒素和茉莉酸甲酯对诱导小麦、黑麦和高羊茅草颖花开放的效应[J]. 中国农业科学, 2001, 34(3): 334-337.
- [24] ZENG X C, ZHOU X, ZHANG W, et al. Opening of rice floret in rapid response to methyl jasmonate[J]. J Plant Growth Regul, 1999, 18(4): 153-158.
- [25] 韩天富, 盖钧镒. 大豆几种光周期处理效应的植物激素解析[J]. 作物学报, 1999, 25(3): 349-355.