

张丽颖, 冯新新, 高晶晶, 等. 根际浇灌 ALA 溶液对苹果叶片生理特性与果实品质的影响[J]. 江苏农业学报, 2015, 31(1): 158-165.
doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2015.01.025

根际浇灌 ALA 溶液对苹果叶片生理特性与果实品质的影响

张丽颖¹, 冯新新¹, 高晶晶¹, 安玉艳¹, 田凡², 李洁², 张治平¹, 汪良驹¹

(1. 南京农业大学园艺学院, 江苏 南京 210095; 2. 江苏省丰县临风果蔬专业合作社, 江苏 徐州 221723)

摘要: 为了探讨 5-氨基乙酰丙酸(ALA)在苹果生产上有效的使用方法,本研究以秦阳品种为材料,设置 0.1 mg/L、1.0 mg/L 和 10.0 mg/L 3 个浓度,以清水为对照,从 4 月底到 6 月底,每月根灌 1 次 ALA 溶液,分析不同处理对苹果叶片叶绿素含量、叶绿素快速荧光特性、活性氧代谢、矿质营养元素以及果实品质的效应。结果表明,根灌 ALA 溶液可以显著提高苹果叶片叶绿素含量、光合能量转换效率和抗氧化酶活性,缓解活性氧伤害,降低叶片中 P、K、Na 等元素含量,增加 Ca、Mg、Fe、Cu、Zn 等元素含量,提高果皮花青苷含量和果肉可溶性糖含量等品质指标。以上结果说明,根际浇灌 ALA 可以有效影响到叶片叶绿素含量和叶片光合能量转化效率,并最终改善果品品质。与叶面喷施不同的是,根际浇灌可以避开叶面喷施对果袋对药液的阻碍,因而,ALA 溶液根灌可以在不解袋的苹果生产中也推广应用。

关键词: ALA; 苹果; 抗氧化活性; 叶绿素荧光; 果实品质; 矿质营养元素

中图分类号: S661.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-4440(2015)01-0158-08

Effects of rhizosphere-applied 5-aminolevulinic acid (ALA) solutions on leaf physiological characteristics and fruit quality of apples

ZHANG Li-ying¹, FENG Xin-xin¹, GAO Jing-jing¹, AN Yu-yan¹, TIAN Fan², LI Jie², ZHANG Zhi-ping¹, WANG Liang-ju¹

(1. College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Fengxian Linfeng Fruit and Vegetable Professional Cooperatives of Jiangsu Province, Xuzhou 221723, China)

Abstract: To develop an effective approach for 5-aminolevulinic acid (ALA) application in high-quality apple production, twenty apple (*Malus domestica* Borkh. cv. Qinyang) trees were rhizosphere-applied monthly from late April to late June with 0.1 mg/L, 1.0 mg/L and 10.0 mg/L 5-aminolevulinic acid (ALA) solutions, and water was set as control. The leaf physiological parameters were measured one month after last application, and fruit quality was evaluated at maturity. The results showed that ALA applications significantly improved leaf chlorophyll content, increased photosynthetic energy conversion efficiency, and alleviated active oxygen injury. Meanwhile, ALA treatments decreased the contents of phosphorus, potassium and sodium, but boosted the contents of calcium, magnesium, iron, copper and zinc in apple leaves,

and improved the pericarp anthocyanin content and the soluble sugar content in flesh. These data suggest that rhizosphere-applied ALA solution was as effective as foliar-applied in improving leaf chlorophyll accumulation and photosynthetic energy conversion, as well as promoting fruit quality. As opposed to foliar application which has a problem of ALA blockage by bags, rhizosphere irrigation of

收稿日期: 2014-06-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(31101505); 江苏省苏北科技发展计划项目(BN2012035); 国家自然科学基金项目(31401820); 江苏省自然科学基金项目(BK20140702)

作者简介: 张丽颖(1988-), 女, 山西孝义人, 硕士研究生, 从事果树生理与栽培技术研究。(E-mail) 2012104030@njau.edu.cn

通讯作者: 汪良驹, (Tel) 13851564195; (E-mail) wlj@njau.edu.cn

ALA in both bagged and unbagged apple production practice.

Key words: 5-aminolevulinic acid (ALA); apple; antioxidant activity; chlorophyll fluorescence; fruit quality; mineral nutrient element

改善果实品质始终是果树生产科研中的重大课题,任何能够提高果实品质的技术措施都具有实践意义和科学意义。5-氨基乙酰丙酸(5-aminolevulinic acid, ALA)是一种普遍存在于动植物及微生物体内的天然物质,是所有卟啉化合物包括叶绿素、亚铁血红素、光敏素发色团等生物合成的关键前体^[1]。大量研究表明,ALA 可诱导植物组织再生^[2],促进种子萌发^[3],提高叶片光合效率^[4],促进氮素吸收与转化^[5],促进果实着色^[6],增强植物抵抗低温^[7]、弱光^[8]、盐渍^[9]和干旱^[10]等逆境的能力,因而,被认为是一种新的植物生长调节物质^[11]。在苹果上,汪良驹等^[12]最早报道 300 mg/L ALA 可以促进果实花青苷合成,提高果实外观品质。王中华等^[6]证实了这一效应,并且认为它与苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性上调有关。Xie 等^[13]证明,ALA 可以诱导苹果果皮中与花青苷合成有关的多种基因的表达,从而促进花青苷积累。高晶晶等^[14]提出,利用低浓度 ALA 溶液进行叶面喷施,在提高叶片光合性能的同时改善了果实品质。但是,ALA 对光照敏感,如果白天喷施,很可能因为光照而影响到 ALA 活性。因而,改进 ALA 的施用方法仍然是这种天然植物生长调节剂实际生产推广的重要前提。本研究以秦阳苹果为材料,通过根际浇灌 0.1~10 mg/L ALA 溶液,比较不同处理对苹果叶片叶绿素含量、叶绿素荧光特性、抗氧化活性、脂质过氧化水平以及果实采收品质的影响,以期在 ALA 在苹果生产上推广应用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料 with 处理

试验于 2013 年 4 月下旬至 2013 年 7 月下旬在江苏省丰县赵庄镇田坑村优质苹果密植示范园内进行。供试苹果树 4 年生(试验时为结果后第 2 年),品种为秦阳,株行距 2 m×4 m,砧木为八棱海棠。试验设 0.1 mg/L、1.0 mg/L、10.0 mg/L 3 个 ALA 浓度,以清水为对照,单株小区,重复 5 次,随机排列。每个小区之间均间隔 1 株作为保护区。4 月底(谢花后)开始处理,以后每 1 个月(即 5 月底和 6 月底)再施 1 次,共计 3 次。ALA 处理前,先将 ALA

(苏州益安生物科技有限公司生产)配成母液,然后稀释至指定浓度,浇灌于苹果树盘内,每株 10 kg。处理结束后 1 个月(7 月底,正值果实成熟),选取树冠外围新梢中上部成熟叶片,活体测定叶绿素荧光特性。选取类似部位叶样,用冰盒保存,尽快带回室内,并分为 3 组,1 组测定叶绿素含量,1 组液氮速冻,保存于-80 ℃,用于抗氧化酶活性、膜脂过氧化水平测定,第 3 组经 110 ℃杀青 15 min,80 ℃烘至恒质量,用于矿质元素测定。同时,随机采集各处理成熟果实(各 100 个),分析果实品质。

1.2 生理生化指标测定

叶绿素快速荧光特性测定采用英国 Hansatech 公司生产的多功能植物效率仪(M-PEA),并按照 Srivastava 等^[15]和孙永平等^[16]的方法进行 JIP-test 分析。每个处理重复测定 10~15 张叶片,取平均值。

叶片叶绿素含量测定采用 95% 酒精浸提法^[17],叶片超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑法^[18]测定,过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)活性按 Change 和 Maehly 法^[19]测定,抗坏血酸过氧化酶(APX)活性按 Mishra 法^[20]测定,超氧阴离子生成速率用羟胺法^[21]测定,过氧化氢(H₂O₂)含量按 Jana 等法^[22]测定,丙二醛(MDA)含量用硫代巴比妥酸法^[23]测定,果皮花青素含量用盐酸甲醇法^[24]测定,可溶性固形物含量用 PAL-1 手持型折光仪测定,可溶性糖用蒽酮法^[25]测定,可溶性蛋白用考马斯亮蓝法^[26]测定,V_c含量用紫外分光光度法^[27]测定,可滴定酸含量用 NaOH 滴定法测定。叶片矿质营养元素包括 K、Ca、Mg、Fe、Cu、Zn 和 Na 等含量用电感耦合等离子体原子发射光谱法^[28]测定,磷含量用钼蓝比色法^[29]测定。以上测定,均重复 4 次以上,取平均值,并进行方差分析和 Duncan's 测验。

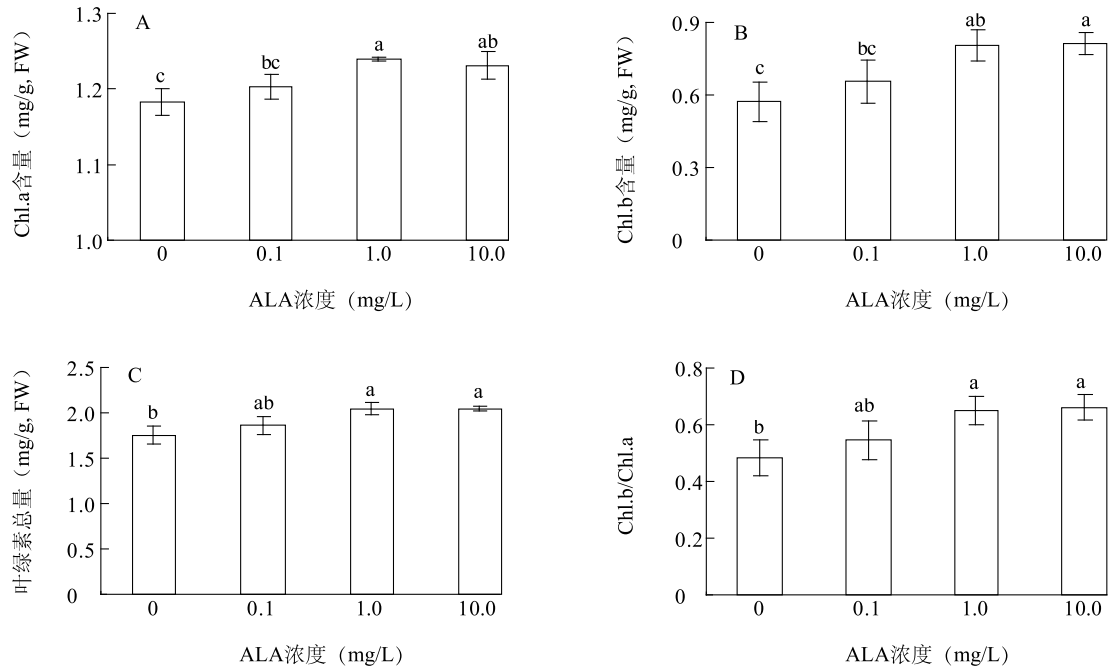
2 结果与分析

2.1 根际浇灌 ALA 溶液对秦阳苹果叶片叶绿素含量的影响

根际浇灌 ALA 溶液可以提高秦阳苹果叶片叶绿素含量(图 1),其中,0.1 mg/L ALA 处理叶片 Chl. a、Chl. b、叶绿素总量和 Chl. b/Chl. a 的苹果与对照差异均不显著,而 1.0 和 10.0 mg/L ALA 处理

叶片的 Chl. a、Chl. b、叶绿素总量和 Chl. b/Chl. a 比值均显著高于对照 ($P < 0.05$)。1.0 mg/L ALA 处理的叶片叶绿素 a 比对照高出 5%，叶绿素 b 高出

41%，叶绿素总量高出 17%，Chl. b/Chl. a 高出 35%。说明，根际浇灌 ALA 溶液可以显著促进苹果叶片叶绿素特别是叶绿素 b 的积累。



图中不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。

图 1 根际浇灌不同浓度 ALA 溶液对秦阳苹果叶片叶绿素 a (A)、叶绿素 b (B)、叶绿素总量 (C) 以及 Chl. b/Chl. a (D) 的影响

Fig. 1 Effect of ALA concentrations by rhizosphere application on the leaf chlorophyll a (A), chlorophyll b (B), total chlorophylls (C) and chlorophyll b/a in Qinyang apple trees

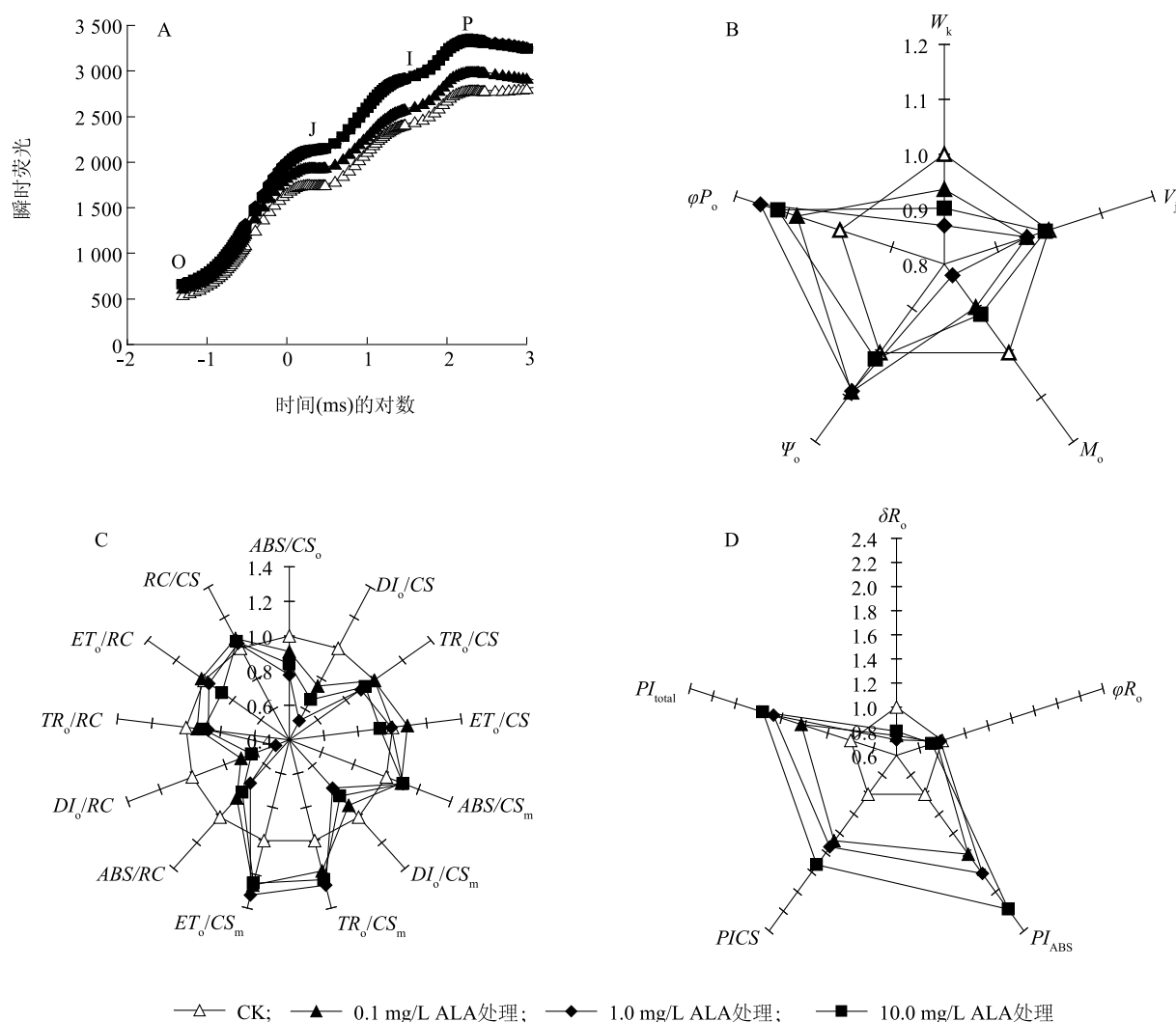
2.2 根际浇灌 ALA 溶液对秦阳苹果叶片叶绿素荧光特性的影响

图 2A 为 ALA 处理后苹果叶片叶绿素快速荧光诱导动力学曲线,即 OJIP 曲线,其中,0 相为照光后 50 μ s 的瞬时荧光值,J 相为 2 ms 的瞬时荧光值,I 相为 30 ms 的瞬时荧光值,P 相为在 200 ms 左右的瞬时荧光值。从图 2A 中可以看出,ALA 处理后的 OJIP 荧光值普遍高于对照,而且浓度越高,荧光值越高,说明根际浇灌 ALA 溶液可以提高苹果叶片叶绿素快速诱导荧光值。0.1 mg/L ALA 的荧光值略高于对照,1.0 mg/L 和 10.0 mg/L ALA 处理的荧光均显著高于对照,而两者之间没有明显差异。

图 2B 显示,ALA 处理叶片 PSII 反应中心供体侧放氧复合体受抑程度 (W_k) 显著低于对照,其中 0.1 mg/L ALA 处理比对照低 6%,而 1.0 mg/L 和 10.0 mg/L ALA 处理叶片分别低 13% 和 10%,差异均达到显著水平 ($P < 0.05$)。J 相相对荧光 (V_j) 和 PSII 反应中心最大关闭速

率 (M_0) 代表着 PSII 反应中心关闭状态。从图 2B 中可以看出,ALA 处理后,苹果叶片 V_j 有少量下降,但未达到差异显著水平,而 M_0 显著下降 ($P < 0.05$),说明 ALA 处理提高了苹果叶片 PSII 反应中心开放程度。PSII 最大光化学效率 ($\phi P_0 = F_v/F_m$) 经 ALA 处理后也显著上升,其中 0.1 mg/L ALA 处理提高 9%,而其他两个处理提高幅度分别为 15% 和 12% ($P < 0.05$)。

如图 2C,当 $t=0$ 时,ALA 处理的苹果叶片 PSII 反应中心吸收、捕获和热耗散的能量 (即 ABS/CS 、 TR_0/CS 和 DI_0/CS) 与对照差异不显著 ($P > 0.05$)。然而,当 $t=m$ 时 (荧光值最大),处理叶片单位面积 PSII 反应中心传递的能量 ET_0/CS_m 比对照高出 25%~33%,捕获能量 TR_0/CS_m 比对照高出 18%~26%,吸收能量 ABS/CS_m 比对照高出 9%~10%,只有热耗散 DI_0/CS_m 仍然降低 9%~13%,说明 ALA 处理苹果叶片在强光下单位面积吸收、捕获和传递光能的能力显著提高,而以非学化学形式耗散的能量



图中不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。

图 2 根际浇灌不同浓度 ALA 溶液对秦阳苹果叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (A), PSII 反应中心活性 (B), PSII 反应中心能量吸收、捕获、传递、热耗散特性 (C), PSI 反应中心活性以及光合性能指数 (D) 的影响

Fig. 2 Effect of ALA concentrations by rhizosphere application on fast induction curves of chlorophyll a fluorescence (A), activity of PSII reaction center (B), characteristics of energy absorbance, trap, transfer and heat dissipation of PSII reaction center (C), and activity of PSI reaction center and photosynthetic capacity index (D) of Qinyang apple leaves

份额减少。如果以有活性反应中心为单位来计算能量吸收、热耗散、捕获和传递份额,可以看出,所有处理叶片的 ABS/RC 、 DI_0/RC 、 TR_0/RC 和 ET_0/RC 均小于对照,说明每一个有活性的 PSII 反应中心所吸收、捕获、传递以及热耗散的能量都因 ALA 处理而下降。出现这种现象的原因是单位面积有活性反应中心的数量因 ALA 处理而增加。3 种 ALA 处理叶片 RC/CS 比对照高 3% ~ 6%。

δR_0 和 ϕR_0 均为 PSI 反应中心活性参数,代表着光合电子从 Q_B 到 PSI 反应中心末端 NADPH 的活

性。从图 2D 中可以看出,ALA 处理叶片 δR_0 和 ϕR_0 均显著低于对照,特别是 δR_0 ,只有对照的 73% ~ 80%,说明 ALA 处理可以减轻苹果叶片 PSI 反应中心电子传递压力。另外,ALA 处理叶片光合性能指数(包括以吸收为基础的性能指数 PI_{ABS} 、以叶面积为基础的性能指数 PI_{CS} 和包括 PSI 和 PSII 在内的整个性能指数 PI_{total})均显著高于对照,其中 PI_{ABS} 比对照高出 62% ~ 118%, PI_{CS} 比对照高出 48% ~ 73%, PI_{total} 比对照高出 43% ~ 76% ($P < 0.01$)。ALA 浓度越高,提高幅度越大。

2.3 根际浇灌 ALA 溶液处理对秦阳苹果叶片抗氧化酶活性的影响

表 1 显示,ALA 处理的苹果叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性均有不同程度上升。其中,0.1 mg/L 和 1.0 mg/L ALA 处理后秦阳苹果叶片 SOD 活性上升了 11.4% 和 15.4%,与对照差异达到显著水平,但是 10 mg/L ALA 处理叶片 SOD 活性反而低于对照。与此不同的是,POD 活性随着 ALA

浓度提高呈逐渐上升趋势,其中 10.0 mg/L ALA 处理 POD 活性是对照的 5.8 倍,差异达到显著水平。低浓度 ALA 处理显著提高苹果叶片 CAT 活性,其中 0.1 mg/L 和 1.0 mg/L ALA 处理后苹果叶片 CAT 活性比对照高出 85% 和 38% ($P<0.05$),但 10.0 mg/L ALA 处理叶片 CAT 活性反而与对照差异不显著。0.1 mg/L ALA 处理的苹果叶片 APX 活性与对照差异未达到显著水平,1.0 mg/L 和 10.0 mg/L ALA 处理对 APX 活性的促进效应达到显著水平。

表 1 根际浇灌 ALA 溶液对秦阳苹果叶片抗氧化活性的影响

Table 1 Effect of ALA concentrations by rhizosphere application on the antioxidant activity of Qinyang apple fruits

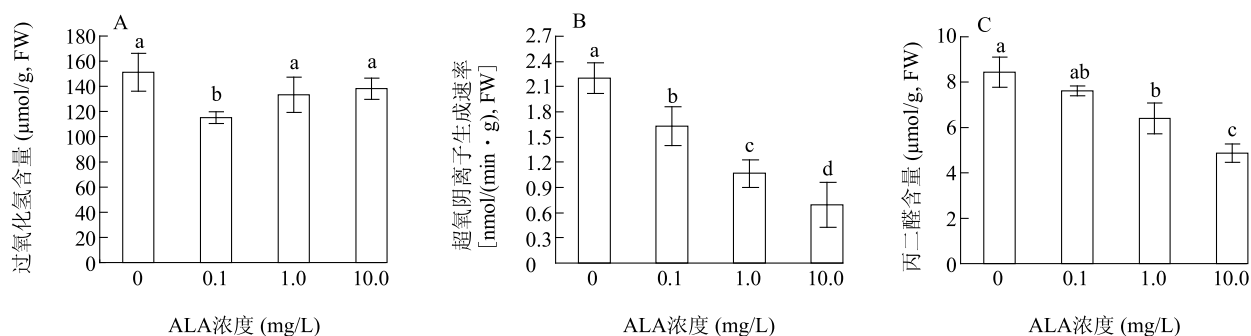
ALA 浓度 (mg/L)	超氧化物歧化酶(SOD) [U/g, FW]	过氧化物酶(POD) [U/(min·g), FW]	过氧化氢酶(CAT) [U/(min·g), FW]	抗坏血酸过氧化物酶(APX) [U/(min·g), FW]
0	227.40±5.91b	2.91±1.82b	58.60±11.26b	1.10±0.29b
0.1	254.51±10.49a	6.08±1.32b	108.58±18.68a	1.68±0.42ab
1.0	255.89±4.89a	7.43±3.09b	80.59±23.02a	1.98±0.48a
10.0	182.86±8.69c	16.93±6.19a	54.97±7.28b	1.75±0.32a

同一列数据后不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。

2.4 根际浇灌 ALA 溶液对秦阳苹果叶片活性氧及丙二醛含量的影响

图 3A 显示,只有 0.1 mg/L ALA 处理对过氧化氢含量的降低达到显著水平($P<0.05$)。ALA 对超氧阴离子生成速率的影响随着浓度提高而效应增大

(图 3B)。10.0 mg/L ALA 处理叶片超氧阴离子生成速率只有对照的 31%。类似地,膜脂过氧化产物丙二醛含量也是随着 ALA 浓度增加而逐渐降低(图 3C),表明根际浇灌较高浓度的 ALA 溶液可显著降低苹果叶片细胞膜脂质伤害程度。



图中不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。

图 3 根际浇灌 ALA 溶液对秦阳苹果叶片过氧化氢(A)、超氧阴离子生成速率(B)以及丙二醛(C)含量的影响

Fig. 3 Effect of ALA concentrations by rhizosphere application on the H_2O_2 (A), superoxide anion production rate (B) and malondialdehyde (MDA) content (C) of Qinyang apple leaves

2.5 根际浇灌 ALA 溶液对秦阳苹果叶片矿质营养元素含量的影响

表 2 显示,根际浇灌 ALA 溶液将导致苹果叶片 P、K 和 Na 含量下降,同时,Ca、Mg、Fe、Cu 和 Zn 等元素含量上升。当 ALA 浓度达到 1.0 mg/L 以上时,

苹果叶片 P 含量显著低于对照。根际浇灌 ALA 溶液显著降低了 K 和 Na 含量,0.1 mg/L ALA 处理后,苹果叶片的 K 和 Na 含量就显著低于对照;浓度进一步提高,含量下降幅度就更大。ALA 对苹果叶片 Ca 含量的促进效应随着浓度提高而增大,1.0

mg/L 和 10.0 mg/L 的处理效应达到差异显著水平 ($P<0.05$)。对于其他元素含量而言,0.1 mg/L、1.0 mg/L 和 10.0 mg/L 的 ALA 处理都有显著促进效应,其中,0.1 mg/L ALA 对 Mg、Fe 和 Cu 的促进效应最

大,分别比对照高出 19%、52% 和 222%。此外,1.0 mg/L ALA 处理对苹果叶片 Zn 含量的促进效应最大,处理叶片比对照高出 42%。

表 2 不同 ALA 浓度处理对秦阳苹果叶片矿质营养元素含量的影响

Table 2 Effect of ALA concentrations by rhizosphere application on the leaf mineral elements of Qinyang apple

ALA 浓度 (mg/L)	P (g/kg, DW)	K (g/kg, DW)	Na (mg/kg, DW)	Ca (g/kg, DW)	Mg (g/kg, DW)	Fe (mg/kg, DW)	Cu (mg/kg, DW)	Zn (mg/kg, DW)
0	1.52±0.17a	11.32±0.11a	77.95±4.10a	9.24±0.17b	2.87±0.04d	165.95±11.11c	13.11±1.11c	17.11±1.12d
0.1	1.41±0.11ab	10.71±0.12b	70.40±1.32b	9.44±0.20b	3.42±0.21a	252.45±39.10a	42.15±4.12a	24.35±2.12c
1.0	1.33±0.08b	10.83±0.11b	49.35±2.22c	10.77±0.10a	3.24±0.36b	189.41±10.00b	19.45±4.21b	31.21±4.21a
10.0	1.33±0.04b	10.02±0.18c	50.50±3.91c	10.94±0.28a	2.95±0.04c	198.55±16.11b	16.91±1.24b	19.51±1.22b

同一列数据后不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。

2.6 根际浇灌 ALA 溶液对秦阳苹果果实品质的影响

表 3 显示,根际浇灌 ALA 溶液可以显著提高秦阳苹果果皮花青苷含量,其中,0.1 mg/L 处理效应

最好,果皮花青苷含量增加 123%。0.1 mg/L ALA 处理可显著提高苹果可溶性糖、可溶性固形物、可溶性蛋白质、维生素 C 含量和果实糖酸比 ($P<0.05$),对可滴定酸含量的影响不显著。

表 3 根际浇灌 ALA 溶液对秦阳苹果内外品质的影响

Table 3 Effect of ALA concentrations by rhizosphere application on the outside and inside quality of Qinyang apple fruits

ALA 浓度 (mg/L)	花青苷含量 (nmol/cm ²)	可溶性糖含量 (mg/g, FW)	可溶性固形物 (Brix°)	可溶性蛋白 (mg/g, FW)	维生素 C (mg/g, FW)	可滴定酸 (%)	糖酸比
0	9.91±2.37c	6.44±0.34b	10.89±0.42b	0.48±0.02c	5.70±0.26b	0.734±0.003ab	88.67±6.81bc
0.1	22.12±4.75a	7.63±0.42a	11.39±0.30a	1.08±0.10a	8.48±1.01a	0.695±0.004b	110.94±6.68a
1.0	17.35±2.78b	6.66±0.57b	11.29±0.63ab	0.90±0.03b	7.43±3.31a	0.738±0.002ab	97.84±3.40b
10.0	15.39±4.11b	6.11±0.23b	11.14±0.37ab	0.48±0.02c	4.58±0.65c	0.773±0.004a	79.75±2.75c

同一列数据后不同小写字母表示差异达 0.05 显著水平。

3 讨论

ALA 提高植物叶片光合性能效应已经有多篇研究报告^[4,8,14,16],其中大多数是叶面喷施的效果研究,而且有研究认为,根施不如叶施^[30]。但是,ALA 对光不稳定,尤其是在苹果园中,生长季节果实套塑膜袋,采收前也不解开,外源 ALA 无法直接喷布到果面上,因而 ALA 在套塑膜袋果园中应用遇到障碍。假如能够根系施用,则不仅可以防止 ALA 光解,而且可以避开果袋障碍,从而更加有利于 ALA 在果树生产上应用。本研究结果表明,根际浇灌 ALA 溶液同样可以促进苹果叶片叶绿素合成,提高光化学能量转换效率。这与叶面喷施效应相似^[14]。试验还观察到,江苏丰县苹果普遍存在着叶片黄化现象,而根际浇灌 ALA 溶液可明显缓解叶片黄化程度。从数据上看,根际浇灌 ALA 溶液显著提高苹果叶片叶绿素含量,这可能与 ALA 作为叶绿素生物合

成的关键前体,参与叶绿素合成调节有关^[1],也可能与 ALA 提高叶片 Fe 含量有关。另一方面,ALA 显著提高苹果叶片 Chl. b/ Chl. a 比值,说明 ALA 对叶绿素 b 合成的促进效应更大。这印证了前人有关 ALA 促进叶绿素 a 向叶绿素 b 转化的论断^[31]。由于叶绿素 b 的主要功能是吸收散射光,ALA 处理导致苹果叶片叶绿素 b 含量提高,有利于弱光条件下植物叶片更好地吸收散射光能。

根际浇灌 ALA 可以提高苹果 PSII 反应中心供体侧、反应中心本身以及受体侧电子传递活性。 W_k 、 V_j 和 M_o 著下降,同时, φP_o 和 Ψ_o 显著上升,充分说明 ALA 处理对 PSII 反应中心活性的促进效应。从光能吸收、捕获、传递以及热耗散角度看,当暗适应叶片转到光下 ($t=0$ 时),ALA 处理叶片 ET_o/CS 有少量上升,而在充分照光 ($t=m$) 时,处理叶片 TR_o/CS_m 和 ET_o/CS_m 大幅上升,表明在强光照下,ALA 处理叶片捕获光能和传递光化学能的能力显著提高。这是

前人^[14]研究报告中没有观察到的。由于试验测定正值夏季高温强光季节,强光下叶片捕获和传递光能的能力提高不仅可以提高苹果叶片对光能的吸收利用效率,而且暗示着叶片抵抗光抑制的能力增加。如果从单位反应中心吸收、捕获、传递和热耗散角度看,几乎所有指标(包括 ABS/RC 、 TR_0/RC 、 ET_0/RC 和 DI_0/RC)均因 ALA 处理而下降,而有活性的反应中心密度增大。这也与前人报道相似^[14],说明 ALA 处理可以缓解强光对苹果叶片的光抑制程度。

本研究首次将 δR_0 和 φR_0 运用于 ALA 处理苹果叶片 PSI 反应中心活性分析, δR_0 为一个电子从 PSII 与 PSI 之间的某个电子载体(如 Q_B)传递到 PSI 末端电子受体 NADP 上的效率,而 φR_0 为 PSI 受体末端被还原的量子效率^[32]。根际浇灌 ALA 导致苹果叶片 δR_0 和 φR_0 下降,这意味着从 Q_B 传递来的电子只有一部分用于 NADP 还原,因而 PSI 反应中心附近存在着其它电子传递途径,可以接受 PSII 传递来的电子。然而,苹果叶片光合性能指数(包括 PI_{ABS} 、 PI_{CS} 和 PI_{total})并没有因为 δR_0 和 φR_0 下降而下降,相反,ALA 处理叶片的性能指数明显高于对照。这与谢荔等^[33]在葡萄上观察到的结果相似,他们提出,分布于 PSI 附近的 SOD 可以消除 PSI 反应中心产生的超氧阴离子并生产 H_2O_2 ,产生的 H_2O_2 通过 POD、CAT 或 APX 等被清除,从而缓解 PSI 反应中心的光抑制,提高整个光合系统活力。根际浇灌 ALA 同样提高苹果叶片抗氧化酶活性,降低超氧阴离子生成速率和丙二醛含量,因而,ALA 提高抗氧化酶活性可能是其提高叶片光合电子传递效率的重要原因。众所周知,POD、CAT 和 APX 活性依赖于亚铁血红素辅基^[34],而 ALA 是亚铁血红素生物合成的关键前体,外源 ALA 处理可以提高萌发中小白菜幼苗亚铁血红素含量^[3],过量合成 ALA 的转基因拟南芥也含有更多的亚铁血红素^[35]。因而,本研究观察到的苹果叶片抗氧化酶活性提高,一方面是亚铁血红素含量增加的结果,同时可以消除 PSI 反应中心附近的超氧阴离子,缓解光合光抑制,对 PSI 和 PSII 活性都有促进效应,因而, PI_{ABS} 、 PI_{CS} 和 PI_{total} 均有显著提高。

Watanabe 等^[36]提出,ALA 处理可以减少盐胁迫下棉花幼苗对 Na^+ 的吸收,而在非盐胁迫下,ALA 处理植株 K^+ 含量显著下降。Naeem 等^[9]在油菜上证实了这一现象。本研究结果与此类似,根际浇灌 ALA 溶液可以减少苹果叶片 K^+ 和 Na^+ 含量。除此

之外,我们还观察到,苹果叶片 P 含量因 ALA 处理而下降。假如这一现象具有普遍性,那么果园施用 ALA 时应该适当追加磷钾肥。本研究首次观察到根际浇灌 ALA 溶液能显著提高苹果叶片 Ca、Mg、Fe、Cu 和 Zn 等元素含量,其原因尚不清楚。最近研究表明,ALA 能够显著促进苹果叶片气孔开度^[37]。那么,这些营养元素会不会在增大的蒸腾拉力作用下更多地被吸收利用是值得深入研究的。

叶面喷施 ALA 溶液对果实品质的影响已经有不少报告。在苹果^[6,12,13]、梨^[38]、桃^[39]、葡萄^[33]、草莓^[40]上,ALA 处理均能不同程度地改善果实品质,标志着 ALA 在优质果品生产上有应用前景。本研究提出的根际浇灌法,不仅可以降低 ALA 施用浓度,而且可以运用于塑膜袋果实生产,同样可以提高果实品质,特别是促进果皮花青苷积累,从根本上解决了部分塑膜袋果实不能施用外源 ALA 的难题。

综上所述,根际浇灌 0.1 ~ 10.0 mg/L ALA 溶液,可以促进并调节秦阳苹果叶片叶绿素合成,提高抗氧化能力,缓解 PSI 光抑制,增强光合系统活性,提高光合性能指数,还能提高叶片 Ca、Mg、Fe、Cu 和 Zn 含量,但降低 P、K 和 Na 含量。根灌 ALA 溶液可以提高秦阳苹果内外品质。

参考文献:

- [1] 汪良驹,姜卫兵,章 镇,等. 5-氨基乙酰丙酸生物合成和生理活性及其在农业生产中的潜在应用[J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(3): 185-192.
- [2] BINDU R C, VIVEKANANDAN M. Hormonal activities of 5-aminolevulinic acid in callus induction and micropropagation[J]. Plant Growth Regul, 1998, 26: 15-18.
- [3] WANG L J, JIANG W B, LIU H, et al. Promotion by 5-aminolevulinic acid of germination of pakchoi (*Brassica campestris* ssp. *chinensis* var. *Communis* Tsen et Lee) seeds under salt stress[J]. Integrative Plant Biol, 2005, 47: 1084-1091.
- [4] 汪良驹,石 伟,刘 晖,等. 外源 5-氨基乙酰丙酸处理对小白菜叶片的光合作用效应[J]. 南京农业大学学报, 2004, 27(2): 34-38.
- [5] WEI Z Y, ZHANG Z P, LEE M R, et al. Effect of 5-aminolevulinic acid on leaf senescence and nitrogen metabolism of pakchoi under different nitrate levels[J]. Plant Nutrition, 2012, 35(1): 49-63.
- [6] 王中华,汤国辉,李志强,等. 5-氨基乙酰丙酸和金雀异黄酮促进苹果果皮花青素形成的效应[J]. 园艺学报, 2006, 33(5): 1055-1058.
- [7] KORKMAZ A, KORKMAZ Y, DEMIRKIRAN A R. Enhancing chilling stress tolerance of pepper seedlings by exogenous application of 5-aminolevulinic acid[J]. Environ Exp Bot, 2010, 67

- (3): 495-501.
- [8] 孙永平,汪良驹. ALA 处理对遮荫下西瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 园艺学报,2007, 34(4): 901-908.
- [9] NAEEM M S, WARUSAWITHARANA H, LIU H, et al. 5-Aminolevulinic acid alleviates the salinity-induced changes in *Brassica napus* as revealed by the ultrastructural study of chloroplast [J]. Plant Physiol Biochem, 2012, 57: 84-92.
- [10] LIU D, PEI Z F, NAEEM M, et al. 5-aminolevulinic acid activates antioxidative defence system and seedling growth in *Brassica napus* L. under water deficit stress [J]. Agron Crop Sci, 2011, 197(4): 284-295.
- [11] AKRAM N A, ASHRAF M. Regulation in plant stress tolerance by a potential plant growth regulator, 5-aminolevulinic acid [J]. Journal of Plant Growth Regul, 2013, 32: 663-679.
- [12] 汪良驹,王中华,李志强,等. 5-氨基乙酰丙酸促进苹果果实着色的效应[J]. 果树学报, 2004, 21: 512-515.
- [13] XIE L, WANG Z H, CHENG X H, et al. 5-Aminolevulinic acid promotes anthocyanin accumulation in Fuji apples [J]. Plant Growth Regul, 2013, 69: 295-303.
- [14] 高晶晶,冯新新,段春慧,等. ALA 提高苹果叶片光合性能与果实品质的效应[J]. 果树学报, 2013, 30(6): 944-951.
- [15] SRIVASTAVA A, GUISE B, GREPPIN H, et al. Regulation of antenna structure and electron transport in PS II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OJIP [J]. Biochim Biophys Acta, 1997, 1320: 95-106.
- [16] 孙永平,张治平,徐呈祥,等. 5-氨基乙酰丙酸处理对低温下西瓜叶片快速叶绿素荧光诱导曲线的影响[J]. 园艺学报, 2009, 36(5): 671-678.
- [17] LICHTENTHALER H K, WELLBURN A R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents [J]. Biochem Soc Trans, 1983, 11: 591-592.
- [18] BEAUCHAMP C, FRIDOVICH I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels [J]. Anal Biochem, 1971, 44: 276-287.
- [19] CHANGE B, MAEHLY A C. Assay of catalases and peroxidase [J]. Methods Enzymol, 1955, 2: 764-775.
- [20] MISHRA N P, MISHRA P K, SINGHAL G S. Changes in the activities of antioxidant enzyme during exposure of intact wheat leaves to strong visible light at different temperatures in the presence of protein synthesis inhibitors [J]. Plant Physiol, 1993, 102: 903-910.
- [21] 王爱国,罗广华. 植物的超氧化物自由基与羟胺反应的定量关系 [J]. 植物生理学通讯,1990,26(6): 55-57.
- [22] JANA S, CHOUDHURI M A. Glycolate metabolism of the three submerged aquatic angiosperms during aging [J]. Aquat Bot, 1981, 12: 345-354.
- [23] 赵生杰,许长成,邹琦,等. 植物组织中丙二醛测定方法的改进 [J]. 植物生理学通讯,1994,30(3): 207-210.
- [24] 马志本,程玉娥. 关于苹果果实表面花青素含量的化学测定方法 [J]. 中国果树, 1984(4): 49-51.
- [25] 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,2000: 192-195.
- [26] BRADFORD M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding [J]. Anal Biochem, 1976, 72: 248-254.
- [27] ARAKAWA N, TSUTSUMI K, SANCEDA N G, et al. A rapid and sensitive method for the determination of ascorbic acid using 4, 7-diphenyl-1, 10-phenanthroline [J]. Agri Biochem, 1981, 45: 1289-1290.
- [28] 黄勇,郭东锋,骆翔,等. 寄生植物肉苁蓉及寄主微量元素的含量研究 [J]. 光谱学与光谱分析,2011,31(4): 1030-1032.
- [29] MURPHY J, RILEY J P. A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters [J]. Anal Chim Acta, 1962, 27: 31-36.
- [30] 黄芳,李茂富,汪良驹,等. 叶施和根灌 ALA 对香蕉幼苗冷害的缓解效应 [J]. 西南农业学报,2012,25(5): 1781-1785.
- [31] TANAKAY Y, TANAKA A, TSUJI H. Effect of 5-aminolevulinic acid on the accumulation of chlorophyll b and apportionments of the light harvesting chlorophyll a/b-protein complex of photosystem II [J]. Plant Cell Physiol, 1993, 34: 465-472.
- [32] STRASSER R J, TSIMILLI-MICHAEL M, QIANG S, et al. Simultaneous *in vivo* recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis* [J]. Biochim Biophys Acta, 2010, 1797: 1313-1326.
- [33] 谢荔,成学慧,冯新新,等. 氨基酸肥料对夏黑葡萄叶片光合特性与果实品质的影响 [J]. 南京农业大学学报, 2013, 36(2): 31-37.
- [34] TSIFTSOGLU A S, TSAMADOU A I, PAPADOPOULOU L C. Heme as key regulator of major mammalian cellular functions: Molecular, cellular, and pharmacological aspects [J]. Pharmacol Therapeut, 2006, 111: 327-345.
- [35] ZHANG Z P, YAO Q H, WANG L J. Expression of yeast *HemI* gene controlled by *Arabidopsis HemAI* promoter improves salt tolerance in *Arabidopsis* plants [J]. BMB Reports, 2010, 43: 330-336.
- [36] WATANABE K, TANAKA T, HOTTA A. Improving salt tolerance of cotton seedlings with 5-aminolevulinic acid [J]. Plant Growth Regul, 2000, 32(1): 99-103.
- [37] 陈令会,刘龙博,安玉艳,等. 外源 5-氨基乙酰丙酸促进苹果叶片气孔开放机理的初探 [J]. 园艺学报,2014,41(10): 1965-1974.
- [38] 申明,成学慧,谢荔,等. 氨基酸叶面肥对砂梨叶片光合作用的促进效应 [J]. 南京农业大学学报, 2012, 35(2): 81-86.
- [39] 郭磊,蔡志翔,张斌斌,等. 5-氨基乙酰丙酸促进桃果皮提前着色机制研究 [J]. 园艺学报, 2013, 40(6): 1043-1050.
- [40] 成学慧,冯新新,张治平,等. “爱乐壮”氨基酸肥料对大棚草莓叶片光合效率和产量的影响 [J]. 果树学报, 2012, 29(5): 883-889.

(责任编辑:陈海霞)