



暗期短暂远红光处理对南瓜幼苗生长、细胞形态和激素含量的影响

刘齐¹, 梅延豪¹, 李琦¹, 马宏秀³, 武永军², 杨振超¹

(¹西北农林科技大学园艺学院/农业农村部西北设施园艺工程重点实验室, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学生命学院, 陕西杨凌 712100;

³杨凌凌宇现代农业研究院, 陕西杨凌 712100)

摘要:【目的】研究暗期前短暂远红光处理对南瓜幼苗生长形态、组织细胞形态和相关激素水平的影响, 为远红光在农业上的应用提供理论依据。【方法】以南瓜品种‘日本雪松’为试验材料, 分别在暗期前给予 2(T1)、4(T2)、6(T3)、8(T4)、10(T5)和12(T6) mmol·m⁻²·d⁻¹的远红光处理, 以无远红光处理为对照(CK), 测定植株生长形态下胚轴细胞形态以及生长素(IAA)、玉米素(ZT)、赤霉素(GA₃)与油菜素内酯(BR)含量。【结果】在暗期短时外施远红光能显著提高南瓜幼苗下胚轴长度和株高, 对植株茎粗, 地上、地下部干/鲜重无显著影响; 2、4、6、8、10和12 mmol·m⁻²·d⁻¹远红光处理的下胚轴薄壁细胞轴向长度分别比CK显著增加34.6%、20.7%、31.3%、25.6%、32.8%和20.9%; 下胚轴厚角组织厚度分别比CK显著增加19.6%、22.4%、21.2%、23.9%、19.6%和28%; 经暗期前远红光处理后, 南瓜幼苗根中生长素(IAA)含量, 下胚轴中生长素(IAA)、赤霉素(GA₃)、玉米素(ZT)含量, 子叶中生长素(IAA)、赤霉素(GA₃)、油菜素内酯(BR)含量以及真叶中生长素(IAA)与油菜素内酯(BR)含量均得到显著提高。【结论】暗期前短时远红光处理可能通过提高激素含量, 进而改变细胞形态, 促进下胚轴伸长生长。

关键词: 远红光; 南瓜幼苗; 下胚轴; 细胞形态; 激素; 远红光调控

Effects of End of Day Far-Red Light on Growth, Histiocyte Morphology and Phytohormones Content of Pumpkin Seedlings

LIU Qi¹, MEI YanHao¹, LI Qi¹, MA HongXiu³, WU YongJun², YANG ZhenChao¹

(¹College of Horticulture, Northwest A&F University/Key Laboratory of Protected Horticultural Engineering in Northwestern China, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Yangling 712100, Shaanxi; ²College of Sciences, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi; ³Lingyu Modern Agricultural Research Institute, Yangling 712100, Shaanxi)

Abstract: 【Objective】 This study was aimed to understand the effects of growth, histiocyte morphologic and phytohormone levels of pumpkin seedlings under different doses of End-Of-Day Far-Red light (EOD-FR) treatment, so as to provide a theoretical basis for the application of far-red in agricultural industry. 【Method】 Taken the pumpkin (cv. Japanese cedar) as experimental material, the growth state of hypocotyl's histiocyte morphology and the contents of auxin (IAA), zeatin (ZT), gibberellin (GA₃) and brassinolide (BR) were measured under 0 (CK), 2 (T1), 4 (T2), 6 (T3), 8 (T4), 10 (T5) and 12 (T6) mmol·m⁻²·d⁻¹ dose far-red light treatments, respectively. 【Result】 The hypocotyl length and plant height of pumpkin seedlings were significantly increased by EOD-FR treatment, while there was no significant effect on the diameter, dry and fresh weight of pumpkin stem. Compared with the

收稿日期: 2020-03-14; 接受日期: 2020-05-12

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD0201205-2)、陕西省农业厅农业科技创新集成推广项目(NYKJ-2018-YL22)

联系方式: 刘齐, E-mail: lq821798304@163.com. 通信作者杨振超, E-mail: yangzhenchao@nwfau.edu.cn

control group, the lengths of hypocotyl's parenchyma cell of each treatment were significantly increased by 34.6%, 20.7%, 31.3%, 25.6%, 32.8% and 20.9%, respectively; the collenchyma's thickness were significant increased by 19.6%, 22.4%, 21.2%, 23.9%, 19.6% and 28%, respectively. After EOD-FR treatment, the contents of IAA in roots of pumpkin seedlings significantly increased, and the contents of IAA, GA₃ and ZT in hypocotyls, IAA, GA₃ and BR in cotyledons, IAA and BR in euphylla were also increased.

【Conclusion】Through increasing the hormone levels under EOD-FR treatment, the histiocyte morphology could be changed, and the hypocotyl elongation could be increased.

Key words: far-red light; pumpkin seedlings; hypocotyl; cell morphology; phytohormone; regulative of far-red light

0 引言

【研究意义】光照不仅可以作为植物生长的能量来源,对于植物形态建成也具有重要影响。外界光环境变化会极大地影响植物的生长形态,特别是在植物生长的早期阶段^[1]。随着设施农业的发展,人工补光成为设施栽培生产的一项关键技术。设施内光环境较外界相比,存在光强较弱与光谱较窄等问题,均不利于作物早期生长。因此,研究设施生产中远红光的合理应用及其影响植物生长的机制,对设施栽培生产具有重要意义。【前人研究进展】近年来,波长范围在 700—800 nm 的远红光开始受到研究人员的关注。已有研究发现设施内适当添加远红光照,有助于调节光形态发生,在一定程度上促进叶片展开和茎伸长,有利于提高设施栽培产量,缩短作物生产时间,且不会导致植株茎叶过度生长^[2]。JI 等^[3]发现,施加远红光后,可以提高番茄果实干重,但会降低叶片对于灰霉病的抵抗力; GOMMERS 等^[4]通过对天竺葵的试验发现,添加一定强度的远红光照后,会显著提高叶柄内 IAA 和 GA₁ 的含量。有关研究表明,在一天暗期开始前,单独对植物进行短时间远红光处理 (End-Of-Day Far-Red),会导致植物出现与接受日间远红光处理 (Day Far-Red) 相类似的反应^[5]。浩二島^[6]和圭弘竹村^[7]分别在暗期前短时外施远红光处理菊花和桔梗,发现其茎均得到了显著伸长。STEWART 等^[8]通过对燕麦的研究发现,暗期前短时外施远红光照提高了幼苗鲜重与芽高,但对植株干重无显著影响。除植株形态外,暗期前外施远红光对植物组织细胞形态和多种激素含量也具有显著影响,如 OLSEN 等^[9]通过对山杨的研究发现,经过暗前远红光处理后,植株节间细胞数目和长度显著增加;曹凯等^[10]研究发现,暗期前远红光处理后,番茄叶片内 IAA 和 GA₃ 的含量显著上升。【本研究切入点】尽管众多研究表明,暗期前短时外施远红光对植物生长发育造成显著影响,

但有关其对植物不同组织、细胞形态与激素含量影响程度的研究却鲜有报道,且少有植株生长形态、组织细胞形态和激素水平三者之间变化关联的探究。【拟解决的关键问题】本试验以南瓜为研究对象,于每日暗期前单独照射不同剂量远红光,探究南瓜幼苗生长形态、组织与细胞形态以及生长素 (IAA)、赤霉素 (GA₃)、玉米素 (ZT) 和油菜素内酯 (BR) 4 种内源激素含量的变化,为完善和发展远红光调控植物生长理论提供依据。

1 材料与方法

试验于 2019 年在西北农林科技大学园艺学院进行。

1.1 试验材料

本试验以南瓜品种‘日本雪松’为材料,采用蒙大育苗基质育苗。试验处理所用 LED 灯板和控制器由西安因变科技有限公司提供。

1.2 试验设计

将南瓜种子置于室外晾晒 8 h,使用 55℃ 热水浸种 10 min 并不断搅拌,待水温下降至 30℃ 以下,浸泡 6 h 捞出。使用无菌水冲洗种子表面并轻轻揉搓。30℃ 恒温培养箱催芽,种子萌发后,选择出芽长度一致的种子播入 50 孔穴盘内,覆盖基质并充分灌水,直至穴盘底部排水孔出现水滴。于日光温室内进行育苗。待幼苗出土、下胚轴直立,两片子叶完全展开时,选择长势均匀健壮,下胚轴长度一致的幼苗,作为待处理植株。试验共分为 7 个小组,每组 20 株。根据外施远红光剂量不同,共分为 6 个处理 (表 1)。于每天 19:30 进行远红光处理。试验所用远红光波长峰值在 730 nm,光照强度为 100 μmol·m⁻²·s⁻¹,通过控制不同处理组处理时长进而达到外施不同远红光剂量的目的,连续处理 6 d。夜间温度控制在 24—27℃,湿度控制在 60%—65%。于第二日 7:30 移至室外接受光照。试验期间外界环境稳定,无大风降雨等天气发生。

不同处理所用远红光强度、时间与剂量如表 1 所示:

表 1 试验处理所用远红光处理时间、强度及剂量
Table 1 Far-red light intensity, duration and dose

处理 Treatment	照射持续时间 Duration (s)	远红光通量 FR photo flux ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	远红光剂量 FR dose ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)
CK	0	0	0
T1	20	100	2
T2	40	100	4
T3	60	100	6
T4	80	100	8
T5	100	100	10
T6	120	100	12

远红光剂量数值等于照射持续时间×远红光通量
Dose was the product of far-red photon flux and duration of the treatment

1.3 测定项目与方法

1.3.1 下胚轴长度测定 于处理前 1 d 至处理第 6 天, 每天 17: 00 对南瓜幼苗下胚轴长度进行测量, 具体方法为使用钢尺测量每株幼苗生长点到基质的距离。

1.3.2 生长指标的测定 处理后的第 6 天, 每组随机取 6 株植株, 测量株高、茎粗, 使用感量为 0.001 g 的电子天平测定植株地上部和地下部干重和鲜重, 并计算壮苗指数(壮苗指数=茎粗/株高×全株干重)。

1.3.3 细胞形态测定 处理 6 d 后在各小组中选取 3 株长势均匀健壮的植株, 取其下胚轴中间部位制作石蜡切片。石蜡切片采用番红-固绿染色。使用正置荧光显微镜进行细胞观察和拍照, 观察和测量细胞所采用的软件为 CellSens Standard。

1.3.4 激素测定 处理 3 d 后, 各小组选择 7 株幼苗, 分别取其根部、下胚轴、子叶与真叶 0.5 g, 液氮速冻保存样品。使用酶联免疫法(Elisa)测定 IAA、ZT、GA₃ 和 BR 4 种植物激素含量。具体方法参照文献[11-12]并相应改进, 使用酶标仪为 Thermo Multiskan MK3 型。

1.4 数据分析

采用 Excel 对数据进行处理, 数据的方差分析与显著性测试采用 SPSS 19.0 软件进行, 采用单因素方差分析(ANOVA)进行数据比较, 利用 Duncan's 新

复极差法检验处理间差异的显著性水平, 并分别在 $P<0.01$ 和 $P<0.05$ 水平上进行检验。使用 Origin 2017 绘图。

2 结果

2.1 不同剂量的远红光对于南瓜幼苗下胚轴长度的影响

由图 1 可得, 通过暗前远红光处理后, 不同处理间南瓜幼苗下胚轴长度与对照组相比均显著伸长, 且在处理第 1 天就达到了极显著水平($P<0.01$)。处理第 6 天, 各处理组植株下胚轴长度均极显著高于对照, 其中下胚轴长度以 T5 最高, T1 最低, 但不同处理组间下胚轴长度均无显著差异($P>0.05$)。

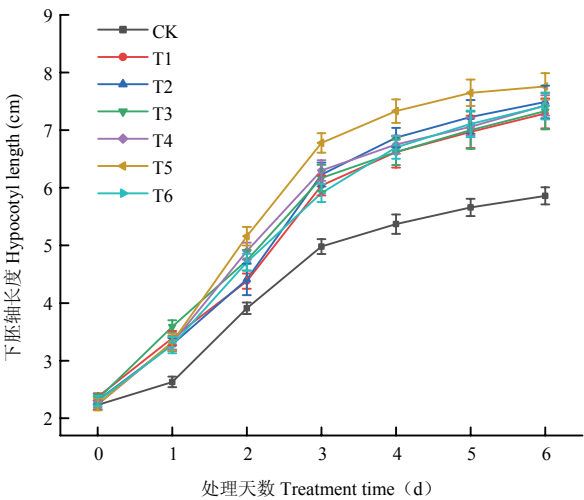


图 1 不同剂量的远红光对南瓜幼苗下胚轴长度的影响
Fig. 1 Effects of different end-of-day FR doses on hypocotyl length of pumpkin seedlings

2.2 不同剂量的远红光处理对于南瓜幼苗其他生长指标和生物量的影响

由表 2 可知, 与对照相比, 各处理组南瓜幼苗株高均有一定程度的增加; 而茎粗, 地上、地下部干鲜重以及壮苗指数无显著变化($P>0.05$)。这说明, 当外施远红光的剂量在 2—12 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 时, 对于南瓜幼苗茎粗以及生物量等指标无显著影响, 而株高增加可能与下胚轴的伸长有关。

2.3 不同剂量的远红光处理对南瓜幼苗细胞形态的影响

2.3.1 对下胚轴纵切面细胞形态的影响 暗期前不同剂量远红光处理后, 南瓜下胚轴薄壁细胞轴向长度

表 2 不同剂量的远红光处理对南瓜幼苗其他生长指标和生物量的影响

Table 2 Effects of different doses of end-of-day FR on the other growth indicators and biomass of pumpkin seedlings

处理	株高	茎粗	地上鲜重	地下鲜重	地上干重	地下干重	壮苗指数
Treatment	Plant height	Stem diameter	Above ground	Root	Above ground part	Root	Index of vigorous
	(cm)	(mm)	fresh weight (g)	fresh weight (g)	dry weight (g)	dry weight (g)	seedlings
CK	9.668±0.488bA	3.277±0.077aA	2.460±0.107aA	0.323±0.015aA	0.177±0.008aA	0.023±0.003aA	0.069±0.005aA
T1	10.998±0.480abA	3.303±0.100aA	2.970±0.155aA	0.380±0.034aA	0.191±0.010aA	0.023±0.002aA	0.065±0.006aA
T2	10.602±0.521abA	3.410±0.140aA	2.901±0.266aA	0.423±0.043aA	0.172±0.008aA	0.025±0.002aA	0.065±0.006aA
T3	10.620±0.471abA	3.133±0.110aA	2.836±0.092aA	0.351±0.037aA	0.177±0.007aA	0.020±0.001aA	0.058±0.003aA
T4	11.072±0.397abA	3.100±0.140aA	2.700±0.140aA	0.318±0.032aA	0.182±0.009aA	0.021±0.001aA	0.057±0.004aA
T5	11.383±0.235aA	3.457±0.118aA	2.887±0.144aA	0.321±0.017aA	0.174±0.008aA	0.021±0.001aA	0.059±0.004aA
T6	10.615±0.633abA	3.187±0.073aA	2.749±0.201aA	0.404±0.044aA	0.182±0.016aA	0.021±0.002aA	0.061±0.005aA

不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)，大写字母表示差异极显著 ($P<0.01$)。下同

Different small letters and capital letters in the same column meant significant difference at 0.05 and 0.01 level among treatments, respectively. The same as below

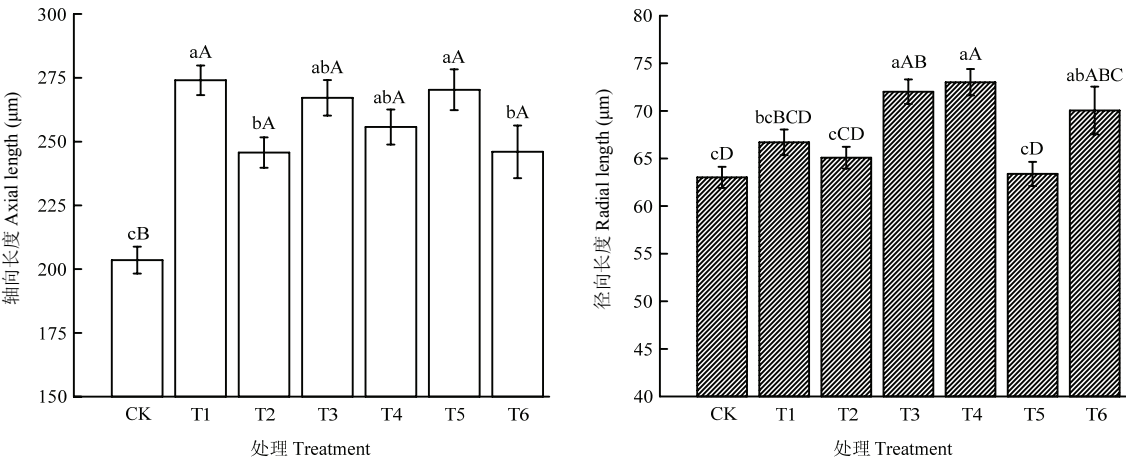
显著增加，与对照组相比，分别增加了 34.6%、20.7%、31.3%、25.6%、32.8%和 20.9% ($P<0.01$)。与对照组相比，T3、T4 与 T6 处理的薄壁细胞径向长度分别增加了 14.3%、15.8%和 11.1% ($P<0.05$) (图 2)。

由表 3 可知，不同处理组筛管分子细胞轴向长度与对照组相比有所增加，其中 T3、T4 与 T6 达到了显著水平 ($P<0.05$)。各处理间筛管分子细胞的径向长度无显著差异 ($P>0.05$)。各处理组表皮细胞轴向长

度与对照组相比，仅 T3、T4 与 T6 显著增加($P<0.05$)，各组表皮细胞的径向长度无显著差异 ($P>0.05$)。因此，暗期前短时远红光处理会导致南瓜下胚轴薄壁细胞轴向长度显著增加，对筛管分子细胞和表皮细胞轴向长度也具有一定的促进作用，但对筛管分子细胞、表皮细胞的径向长度无显著影响。

2.3.2 对下胚轴纵横切面组织与细胞的影响

2.3.2.1 对下胚轴厚角组织的影响 由图 3 可知，通过暗期前远红光处理后，南瓜下胚轴厚角组织厚度显



不同小写字母表示处理间差异达 5%显著水平；不同大写字母表示处理间差异达 1%显著水平。下同

Different lowercase letters after the same data column indicate a significant difference at 5% level between different treatments; capital letters indicate a significant difference at a 1% level between different treatments. The same as below

图 2 不同剂量的远红光处理对南瓜幼苗下胚轴薄壁细胞的影响

Fig. 2 Effects of different dose of end-of-day FR on the parenchyma cells of hypocotyl in pumpkin seedlings

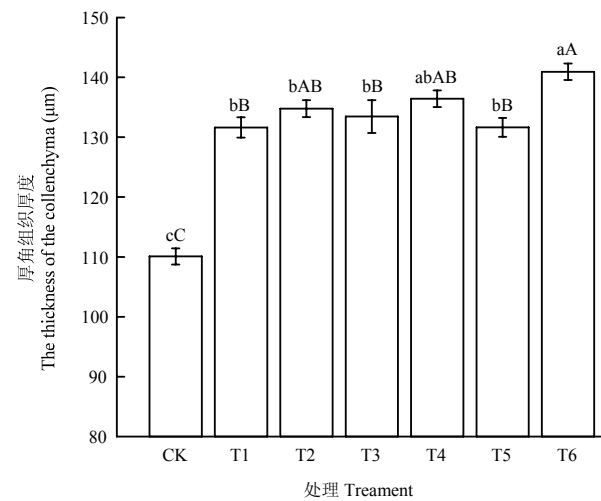


图 3 不同剂量的远红光对南瓜下胚轴厚角组织厚度的影响

Fig. 3 Effects of the different doses of end-of-day far-red light on the thickness of the collenchyma of pumpkin

著增加,各处理分别比对照组高 19.6%,22.4%,21.2%,23.9%,19.6%和 28% ($P<0.01$)。由图 4 可以看出,与对照组相比,各处理厚角组织细胞面积得到了一定程度的扩张。

2.3.2.2 对下胚轴皮层组织的影响 远红光处理后,南瓜下胚轴皮层组织厚度得到了提高,与对照组相比,分别提高了 28.6%、6.8%、27.5%、5.1%、9.5%和 31.4%,其中 T1、T3 和 T6 达到了极显著水平 ($P<0.01$) (图 5)。由此可见,暗期前外施远红光对南瓜幼苗下胚轴皮层增厚具有促进作用。

2.3.2.3 对下胚轴导管细胞和维管束的影响 由表 4 可得,暗期前短时外施远红光对南瓜幼苗下胚轴导管细胞面积和维管束面积无显著影响 ($P>0.05$)。

2.4 不同剂量的远红光处理对于南瓜幼苗内源激素水平的影响

2.4.1 对南瓜幼苗 IAA 水平的影响 暗期前外施远红光后,各小组 IAA 含量发生显著变化。根部

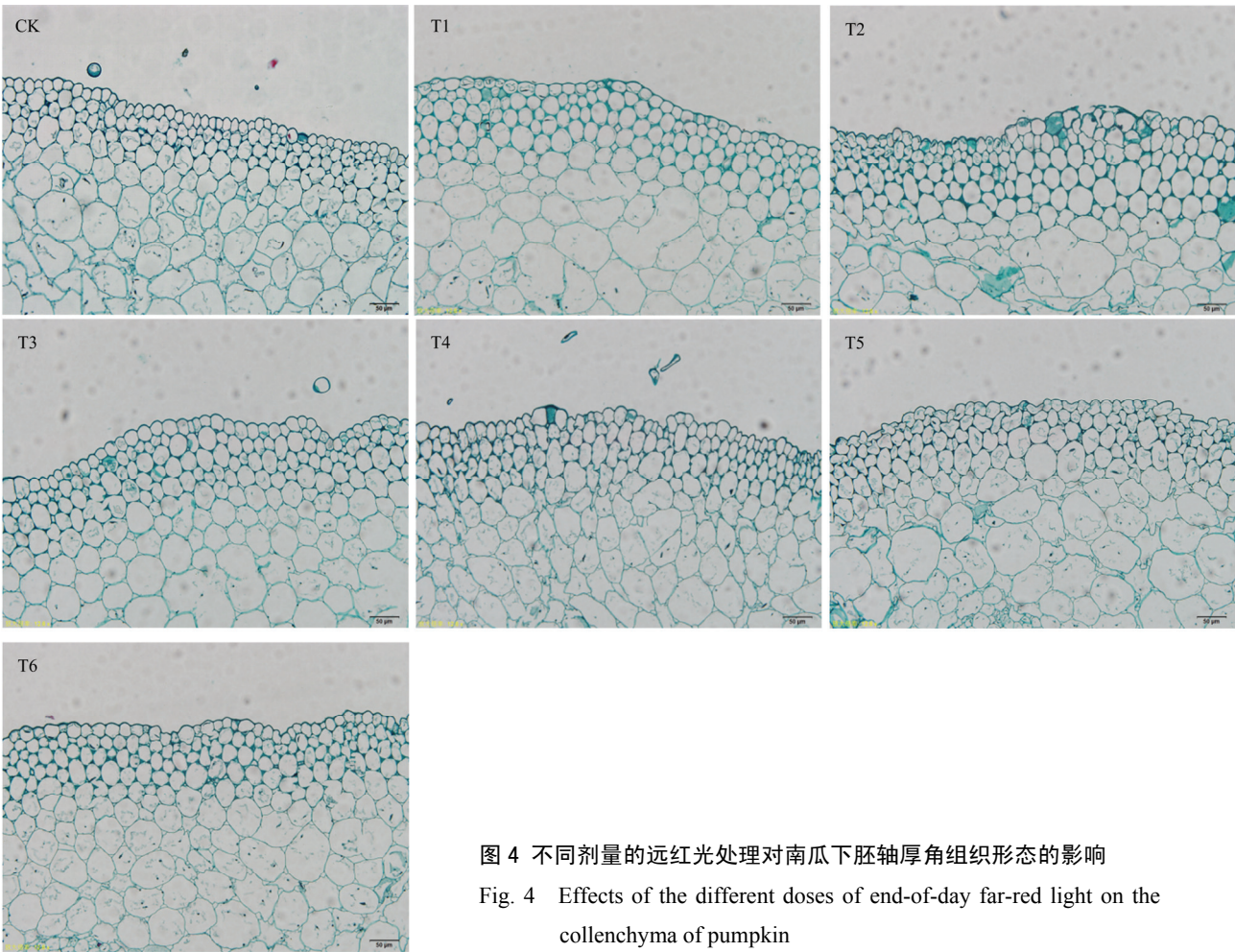


图 4 不同剂量的远红光处理对南瓜下胚轴厚角组织形态的影响

Fig. 4 Effects of the different doses of end-of-day far-red light on the collenchyma of pumpkin

表 3 不同剂量的远红光处理对南瓜下胚轴纵切面筛管分子细胞和表皮细胞的影响

Table 3 Effects of different doses of end-of-day FR on the Phloem cells and epidermal cells in vertical section of hypocotyl of pumpkin

处理 Treatment	筛管分子细胞轴向长度 Axial length (μm)	筛管分子细胞径向长度 Radial length (μm)	表皮细胞轴向长度 Axial length (μm)	表皮细胞径向长度 Radial length (μm)
CK	67.025±1.355bA	36.118±0.766aA	89.465±2.368cD	21.988±0.368aA
T1	69.620±1.632abA	37.226±0.918aA	93.426±2.605cCD	21.737±0.468aAB
T2	69.114±1.779abA	35.566±0.7191aA	96.210±3.026bcBCD	20.234±0.358bBC
T3	74.384±2.035aA	35.954±0.991aA	110.782±3.866aA	22.564±0.433aA
T4	74.309±2.105aA	37.464±0.724aA	91.352±1.875cD	22.666±0.440aA
T5	68.732±1.956abA	34.663±0.869aA	106.237±3.280aAB	22.148±0.444aA
T6	73.032±2.118aA	37.032±1.161aA	104.202±3.511abAB	19.656±0.481bC

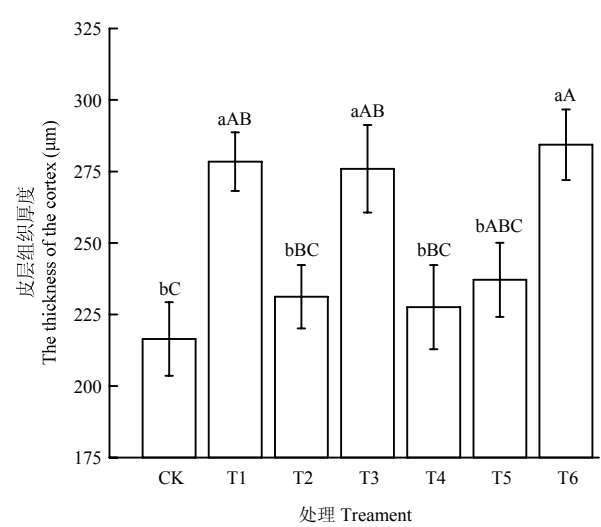


图 5 不同剂量的远红光对于南瓜下胚轴厚角组织厚度的影响

Fig. 5 Effect of the different doses of end-of-day far-red light on the thickness of the cortex of pumpkin

IAA 含量以 T6 最高，与对照相比，各处理分别增加 34.3%、23.7%、4.6%、18.6%、32.6%和 39.8% ($P<0.05$)，其中 T1、T2、T5 和 T6 都达到了极显著水平 ($P<0.01$)。暗期前远红光处理后，T2、T4、T5、T6 下胚轴内 IAA 含量均高于对照，其中 T6 处理比对照高 16.8%，差异达显著 ($P<0.05$)。子叶中 IAA 含量最高的处理为 T6，6 个处理分别比对照高 33.3%、25.8%、21.4%、32.5%、32.1%和 50.0% ($P<0.05$)，其中 T1、T2、T4、T5 和 T6 达到极显著水平 ($P<0.01$)。真叶中 IAA 含量最高的处理为 T1，各处理分别比对照高 30.7%、

表 4 不同剂量的远红光处理对南瓜下胚轴导管细胞面积和维管束面积的影响

Table 4 Effect of the different doses of end-of-day far-red light on the size of duct cells and the size of vascular of pumpkin

处理 Treatment	导管细胞面积 The size of duct cells ($\times 10^2 \mu\text{m}^2$)	维管束面积 The size of vascular ($\times 10^3 \mu\text{m}^2$)
CK	11.153±0.804aA	92.559±7.113abAB
T1	10.898±0.654aA	110.71±8.555aA
T2	11.323±0.650aA	97.097±4.855abAB
T3	12.135±0.674aA	96.939±7.441abAB
T4	10.997±0.501aA	87.595±5.354bB
T5	12.468±0.754aA	83.292±4.726bAB
T6	11.972±0.687aA	88.102±6.51bAB

11.1%、29.0%、11.7%、27.2%和 10.3% ($P<0.05$)，其中 T1、T3 和 T5 达到极显著水平 ($P<0.01$) (表 5)。经过不同剂量的远红光处理后，南瓜幼苗 IAA 含量呈现上升趋势。对于南瓜幼苗不同部位而言，IAA 的含量也存在差异，叶片中 IAA 含量要明显高于根和下胚轴。

2.4.2 对南瓜幼苗 ZT 水平的影响 由表 6 可知，通过暗期前短时外施远红光处理，南瓜幼苗 ZT 含量差异主要体现在下胚轴上。下胚轴 ZT 含量以 T5 最高，各处理比对照分别增加 24.2%、21.8%、40.9%、37.5%、40.9%和 17.9%，其中 T1、T2、T3、T4 和 T5 达到极显著差异 ($P<0.01$)。在南瓜幼苗的不同部位，子叶中 ZT 含量明显高于其他位置，真叶次之，根与下胚轴中 ZT 含量最少。

表 5 不同剂量的远红光处理对于南瓜幼苗 IAA 水平的影响

Table 5 Effect of the different doses of end-of-day far-red light on content of IAA in pumpkin

处理 Treatment	根中 IAA 质量分数 The content of IAA in root (ng·g ⁻¹ FW)	下胚轴中 IAA 质量分数 The content of IAA in hypocotyl (ng·g ⁻¹ FW)	子叶中 IAA 质量分数 The content of IAA in cotyledon (ng·g ⁻¹ FW)	真叶中 IAA 质量分数 The content of IAA in euphylla (ng·g ⁻¹ FW)
CK	23.163±0.757dC	29.614±1.21bcdA	39.854±1.357cC	39.139±1.180bD
T1	31.118±1.283abA	29.359±1.493cdA	53.109±0.891bAB	51.137±2.246aA
T2	28.664±1.373abAB	31.993±1.289abcdA	50.130±1.698bAB	43.475±0.892bBCD
T3	24.235±0.994cdBC	29.004±0.835cA	48.372±0.380bBC	50.501±1.317aAB
T4	27.471±1.762bcABC	34.399±2.031abA	52.805±2.420bAB	43.726±2.277bBCD
T5	30.719±0.733abA	33.942±2.036abcA	52.649±0.837bAB	49.795±1.312aABC
T6	32.385±0.86aA	34.598±0.894aA	59.778±4.592aA	43.156±1.303bCD

表 6 不同剂量的远红光处理对南瓜幼苗 ZT 水平的影响

Table 6 Effects of the different doses of end-of-day far-red light on content of ZT in pumpkin

处理 Treatment	根中 ZT 质量分数 The content of ZT in root (ng·g ⁻¹ FW)	下胚轴中 ZT 质量分数 The content of ZT in hypocotyl (ng·g ⁻¹ FW)	子叶中 ZT 质量分数 The content of ZT in cotyledon (ng·g ⁻¹ FW)	真叶中 ZT 质量分数 The content of ZT in euphylla (ng·g ⁻¹ FW)
CK	4.618±0.147bcB	3.750±147dC	11.217±0.356bB	7.703±0.302bB
T1	5.543±0.165aA	4.659±0.262bcAB	11.521±0.493bcAB	7.741±0.407bB
T2	4.738±0.211bcB	4.566±0.149cAB	12.360±0.332abAB	7.077±0.241bcB
T3	4.290±0.111cB	5.282±0.177aA	12.912±0.363aA	7.305±0.332bcB
T4	4.696±0.143bcB	5.155±0.250abAB	12.185±0.389abAB	9.135±0.362aA
T5	4.310±0.223cB	5.285±0.116aA	11.226±0.286bcB	6.599±0.299cB
T6	5.025±0.141bAB	4.421±0.114cBC	10.926±0.201cB	6.521±0.272cB

2.4.3 对南瓜幼苗 GA₃ 水平的影响 南瓜幼苗 GA₃ 含量在远红光处理后表现出差异（表 7），其中下胚轴和子叶 GA₃ 含量变化较大，下胚轴中 GA₃ 含量最高的处理组为 T5，各处理分别比对照高 9.9%、7.4%、19.2%、2.3%、27.4%和 16.7%，其中 T3、T5 和 T6 达到显著水平（ $P<0.05$ ）。子叶中 GA₃ 含量以 T3 最高，各处理分别比对照增加 6.3%、6.6%、24.0%、4.2%、8.1%和 14.5%，其中 T3 和 T6 与对照的差异达到显著水平（ $P<0.05$ ）。GA₃ 在植物体内的含量以子叶和新叶内居多，根部次之，下胚轴含量较低。

表 7 不同剂量的远红光处理对南瓜幼苗 GA₃ 水平的影响

Table 7 Effects of the different doses of end-of-day far-red light on content of GA₃ in pumpkin

处理 Treatment	根中 GA ₃ 质量分数 The content of GA ₃ in root (ng·g ⁻¹ FW)	下胚轴中 GA ₃ 质量分数 The content of GA ₃ in hypocotyl (ng·g ⁻¹ FW)	子叶中 GA ₃ 质量分数 The content of GA ₃ in cotyledon (ng·g ⁻¹ FW)	真叶中 GA ₃ 质量分数 The content of GA ₃ in euphylla (ng·g ⁻¹ FW)
CK	5.201±0.123bBC	4.461±0.112cB	6.742±0.309cB	6.966±0.135cdBC
T1	5.633±0.015bAB	4.902±0.314bcB	7.167±0.164bcB	8.161±0.156aA
T2	4.769±0.205cC	4.789±0.175bcB	7.187±0.140bcB	7.706±0.402abABC
T3	5.596±0.103bAB	5.316±0.136abAB	8.362±0.425aA	6.580±0.276dC
T4	5.410±0.204bB	4.562±0.119cB	7.027±0.084bcB	6.562±0.130dC
T5	5.418±0.160bB	5.683±0.218aA	7.290±0.059bcAB	7.090±0.076bcdBC
T6	6.125±0.050aA	5.205±0.160abAB	7.722±0.375abAB	7.439±0.182bcABC

2.4.4 对南瓜幼苗 BR 水平的影响 暗期前短时远红光处理后,南瓜幼苗叶片内 BR 含量发生显著变化。子叶内 BR 含量以 T3 最高, T1、T2、T3、T5 的 BR 含量分别比对照提高了 14.7%、10.0%、24.7%和 22.7%, 其中, T1、T3 和 T5 子叶内 BR 含量与对照

差异达到显著水平 ($P<0.05$)。与对照相比, 各处理真叶中 BR 含量分别提高了 17%、25.3%、32.6%、39.0%、39.5%和 16.0% ($P<0.05$) (表 8)。不同处理的根与下胚轴内 BR 含量变化无明显规律。此外, 同剂量处理下, 真叶中 BR 含量均明显高于其他组织。

表 8 不同剂量的远红光处理对南瓜幼苗 BR 水平的影响
Table 8 Effect of the different doses of end-of-day far-red light on content of BR in pumpkin

处理 Treatment	根中 BR 质量分数 The content of BR in root (ng·g ⁻¹ FW)	下胚轴中 BR 质量分数 The content of BR in hypocotyl (ng·g ⁻¹ FW)	子叶中 BR 质量分数 The content of BR in cotyledon (ng·g ⁻¹ FW)	真叶中 BR 质量分数 The content of BR in euphylla (ng·g ⁻¹ FW)
CK	5.528±0.343abAB	5.901±0.222aA	5.108±0.144bB	5.432±0.119cC
T1	4.466±0.198dB	4.022±0.217cB	5.860±0.172aAB	6.357±0.309bBC
T2	5.185±0.097abcdAB	6.236±0.171aA	5.619±0.217bcAB	6.805±0.223abAB
T3	4.944±0.114bcdAB	5.665±0.199aA	6.370±0.168aA	7.205±0.0316aAB
T4	5.906±0.381aA	5.852±0.256aA	5.060±0.158bB	7.550±0.310aA
T5	4.648±0.302cdB	4.720±0.115bB	6.270±0.348aA	7.576±0.445aA
T6	5.410±0.215abcAB	6.245±0.24aA	5.054±0.338bB	6.303±0.183bBC

3 讨论

相关研究表明, 远红光在光合作用过程中效率较低。若光谱内添加较多远红光时, 会导致植株的光合效率下降^[13]。而 VIRŠILĖ 等^[14]研究表明, 在日间光谱中添加微量 (2%) 远红光后, 将显著影响乌塌菜多种内含物质含量。说明远红光对植物的作用更多的是作为信号传导而不是直接参与光合作用。远红光作为调控植物形态建成的重要信号, 由植物体内特定的光受体接收, 即两种不同的光敏色素 (Pr 与 Pfr), 其中活跃的远红光吸收型 pfr 吸收远红光会转换为不活跃的红光吸收型 pr^[15]。因此, 环境中 R : FR 的比值对植物体内两种光敏色素的相对含量具有重要影响, 进而导致植物体内产生一系列生理反应^[16]。而暗期开始前对植株进行远红光照射, 可以加速植物体内的 Pfr 转换为 Pr, 使植物夜间 Pfr 含量保持较低水平^[17], 进而对植株形态产生显著影响。前人研究表明, 暗期前短时远红光处理会显著影响植物的生长形态, 导致番茄^[10,18]、西瓜^[19]、黄瓜^[20]茎的伸长, 且对植株生物量等指标无显著影响。本研究结果与前人所得结论一致, 不同处理组下胚轴伸长的同时, 植株茎粗与干重等指标无显著变化。本试验所用远红光剂量范围为 2—12 mmol·m⁻²·d⁻¹, 随着远红光剂量不断增加, 下胚轴表现

出先迅速伸长后逐渐变缓并趋于稳定的趋势, 这与 CHIA 等^[18]研究结果一致。CHIA 等^[18]研究还表明, 当外施远红光剂量为 1 mmol·m⁻²·d⁻¹ 时, 试验处理植株下胚轴长度与其他处理组间有一定差距; 当远红光剂量达到 2 mmol·m⁻²·d⁻¹ 以上时, 植株下胚轴长度不再出现差异。本试验结果与其相似, 出现差异部分可能与试验材料选择有关。本试验中外施远红光剂量为 2 mmol·m⁻²·d⁻¹ 时, 下胚轴长度小于其他处理组但未达到显著水平; 当远红光剂量增加至 4 mmol·m⁻²·d⁻¹ 以上时, 下胚轴伸长与远红光剂量之间规律性不明显, 此时高剂量远红光处理可能无法有效促进下胚轴进一步伸长, 还会造成实践中的能源浪费。因此, 对于试验材料而言, 使用暗前远红光调控下胚轴伸长剂量范围以 2—4 mmol·m⁻²·d⁻¹ 最适宜, 既可调控植株下胚轴快速伸长, 又可减少调控过程中无意义的能源消耗。除下胚轴长度显著变化外, 本试验还得出下胚轴不同组织与细胞形态变化结果, 这可能是导致植株形态发生变化的直接原因。

外界光环境的改变对于植物组织与细胞的形态结构同样具有重大影响^[21]。前人研究结果表明, 低 R : FR 会导致细胞发生变化, 进而影响植株形态^[22]。MOUTINHO-PEREIRA 等^[23]通过对葡萄的研究发现, 随着外界光环境中 R : FR 比值减小, 其叶片薄壁组织

厚度得到增加。本试验中,通过观察植株下胚轴纵切面发现,薄壁细胞轴向长度均显著增加。通过观察下胚轴横切面发现,厚角组织与皮层组织得到不同程度增厚,厚角组织对于正在旺盛生长的植物具有重要的作用与意义^[24],若没有厚角组织的机械支持作用,植物在成长初期的高度将受到抑制^[25]。厚角组织增厚原因目前尚不明确,还需更加深入探究。皮层组织和厚角组织具有相似的功能,前期具有一定的支持能力,同时还具有一定的营养储存功能。皮层组织的增厚与薄壁细胞扩张生长有密切联系。薄壁细胞长度增加可能是下胚轴伸长的重要因素,厚角组织与皮层组织厚度的增加,增强了下胚轴的支持能力,这在设施蔬菜砧木培育上具有重要意义^[18]。下胚轴组织与细胞的变化,可能是导致植株形态改变的直接原因;而组织与细胞的变化,则依赖于多种植物激素协调作用。

外界光环境改变会影响植物自身信号传导和激素水平变化^[26],进而影响植物生长发育。前人研究表明,在暗期前短时外施一定强度的远红光,能够显著提高植物不同部位 IAA 和 GA 的含量^[10,27]。本研究同样得出相似结论,通过暗期前短时外施远红光处理,南瓜幼苗不同部位 IAA、GA₃、ZT 与 BR 含量均发生一定程度变化。其中根、下胚轴、子叶与真叶内 IAA 含量均有一定程度的提高,说明 IAA 对于远红光介导的植株伸长具有重要作用^[28]。皮层组织增厚可能与生长素促进薄壁细胞分裂与生长有关^[29-30]。南瓜幼苗下胚轴和子叶内 GA₃ 含量显著提升,GA₃ 可以促进细胞伸长,增加细胞壁延展性^[31],对下胚轴细胞伸长具有积极作用。ZT 对于调控细胞分裂与分化具有重要意义,研究发现,在组织培养中,外施 ZT 可以显著促进细胞增殖^[32]。本试验通过暗前短时远红光处理后,植株下胚轴内 ZT 含量显著增加。这说明南瓜下胚轴伸长可能是由下胚轴细胞扩张与增殖共同决定。BR 与 IAA 和 GA₃ 具有类似的生理作用,可以与多种激素相互协调,对细胞分裂与扩张以及下胚轴的伸长具有重要的生理意义^[33-34]。经处理后叶片内 BR 含量显著提高,这有利于光合产物的运输,协调营养物质分配,进而促进植株下胚轴生长^[35]。通过暗期前远红光处理,4 种植物激素间复杂而交叉的调控过程,是导致植株下胚轴组织细胞形态变化的重要原因,并最终导致南瓜下胚轴发生显著伸长。该操作方法简便易行,对设施内许多砧木幼苗的生产具有潜在价值。

4 结论

暗期前短时远红光处理导致南瓜幼苗下胚轴长度显著增加。本试验条件下,远红光剂量以 2—4 mmol·m⁻²·d⁻¹ 对下胚轴伸长最有利。暗期前短时外施远红光可以显著影响南瓜幼苗不同内源激素水平,特别是植株内 IAA 含量,进而促进幼苗下胚轴薄壁细胞伸长生长,最终导致植株下胚轴显著伸长,对下胚轴初生机械组织也具有一定程度的增强。

References

- [1] SASSI M, RUBERTI I, VERNOUX T, XU J. Shedding light on auxin movement: Light-regulation of polar auxin transport in the photocontrol of plant development. *Plant Signaling & Behavior*, 2013, 8(3): e23355.
- [2] PARK Y, RUNKLE E S. Investigating the merit of including far-red radiation in the production of ornamental seedlings grown under sole-source lighting. *Acta Horticulturae*, 2016, 1134(1134): 259-266.
- [3] JI Y R, OUZOUNIS T, COURBIER S, KAISER E, NGUYEN P T, SCHOUTEN H J, VISSER R G F, PIERIK R, MARCELIS L F M, HEUVELINK E. Far-red radiation increases dry mass partitioning to fruits but reduces *Botrytis cinerea* resistance in tomato. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 168: 103889.
- [4] GOMMERS C M M, BUTI S, TARKOWSKÁ D, PĚNČÍK A, BANDA J P, ARRICASTRES V, PIERIK R. Organ-specific phytohormone synthesis in two *Geranium* species with antithetical responses to far-red light enrichment. *Plant Direct*, 2018, 2(8): e66.
- [5] KALAITZOGLOU P, VAN IEPEREN W, HARBINSON J, VAN DER MEER M, MARTINAKOS S, WEERHEIM K, NICOLE C C S, MARCELIS L F M. Effects of continuous or end-of-day far-red light on tomato plant growth, morphology, light absorption, and fruit production. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 322.
- [6] 浩二島. 明期終了時における遠赤色光照射の光強度および照射時間がスプレーギクの茎伸長に及ぼす影響. 園芸学研究. 2011, 10(3): 401-406.
KOHJI S. Effect of the irradiance and duration with far-red light at the end of day (eod-fr) on stem elongation of spray type chrysanthemum. *Horticultural Research (Japan)*, 2011, 10(3): 401-406. (in Japanese)
- [7] 圭弘竹村. 明期終了時の遠赤色光照射処理および昇温処理がトルコギキョウの生育に及ぼす影響. 園芸学研究, 2014, 13(3): 255-260.
YOSHIHIRO T. Effect of far-red light and heating treatment at end of day on growth of *eustoma grandiflorum* (Raf.) Shinn. *Horticultural*

- Research* (Japan), 2014, 13(3): 255-260. (in Japanese)
- [8] STEWART S J, PRATT L H, CORDONNIER-PRATT I M. Phytochrome levels in light-grown avena change in response to end-of-day irradiations. *Plant Physiology*, 1992, 99(4): 1708-1710.
- [9] OLSEN J E, JUNTILA O. Far red end-of-day treatment restores wild type - like plant length in hybrid aspen overexpressing phytochrome A. *Physiologia Plantarum*, 2002, 115(3): 448-457.
- [10] 曹凯, 于捷, 叶林, 赵海亮, 邹志荣. 暗前适宜 LED 远红光光照强度促进设施番茄种苗生长发育. *农业工程学报*, 2016, 32(8): 171-176.
- CAO K, YU J, YE L, ZHAO H L, ZOU Z R. Optimal LED far-red light intensity in end-of-day promoting tomato growth and development in greenhouse. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*, 2016, 32(8): 171-176. (in Chinese)
- [11] QIN S S, CHEN X Y, JIANG C, LI M J, YUAN Y, YANG J, WU Q H. Pruning induced yield and quality variations and the correlated gene expression and phytohormone changes in *Lonicera japonica*. *Industrial Crops and Products*, 2019, 132: 386-395.
- [12] PRADKO A G, LITVINOVSKAYA R P, SAUCHUK A L, DRACH S V, BARANOVSKY A V, ZHABINSKII V N, MIRANTSOVA T V, KHRIPACH V A. A new ELISA for quantification of brassinosteroids in plants. *Steroids*, 2015, 97: 78-86.
- [13] CHEN X L, GUO W Z, XUE X Z, WANG L C, QIAO X J. Growth and quality responses of 'Green Oak Leaf' lettuce as affected by monochromic or mixed radiation provided by fluorescent lamp (FL) and light-emitting diode (LED). *Scientia Horticulturae*, 2014, 172: 168-175.
- [14] VIRŠILĖ A, BRAZAITYTĖ A, VAŠTAKAITĖ-KAIRIENĖ V, JANKAUSKIENĖ J, MILIAUSKIENĖ J, SAMUOLIENĖ G, NOVIČKOVAS A, DUCHOVSKIS P. Nitrate, nitrite, protein, amino acid contents, and photosynthetic and growth characteristics of tatsoi cultivated under various photon flux densities and spectral light compositions. *Scientia Horticulturae*, 2019, 258: 108781.
- [15] 杨有新, 王峰, 蔡加星, 喻景权, 周艳虹. 光质和光敏色素在植物逆境响应中的作用研究进展. *园艺学报*, 2014, 41(9): 1861-1872.
- YANG Y X, WANG F, CAI J X, YU J Q, ZHOU Y H. Recent advances in the role of light quality and phytochrome in plant defense resistance against environmental stresses. *Acta Horticulturae Sinica*, 2014, 41(9): 1861-1872. (in Chinese)
- [16] HOLMES M, SMITH H. The function of phytochrome in the natural environment: I. Characterization of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. *Photochemistry and Photobiology*, 2008, 25(6): 533-538.
- [17] FRANKLIN K A. Shade avoidance. *New Phytologist*, 2008, 179(4): 930-944.
- [18] CHIA P, KUBOTA C. End-of-day far-red light quality and dose requirements for tomato rootstock hypocotyl elongation. *HortScience*, 2010, 45(10): 1501-1506.
- [19] GRAHAM H H A, DECOTEAU D R. Young watermelon plant growth responses to end-of-day red and far-red light are affected by direction of exposure and plant part exposed. *Scientia Horticulturae*, 1997, 69(2): 41-49.
- [20] XIONG J Q, PATIL G G, MOE R. Effect of DIF and end-of-day light quality on stem elongation in *Cucumis sativus*. *Scientia Horticulturae*, 2002, 94(4): 219-229.
- [21] HALIAPAS S, YUPSANIS T A, SYROS T D, KOFIDIS G, ECONOMOU A S. *Petunia* × *hybrida* during transition to flowering as affected by light intensity and quality treatments. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2008, 30(6): 807-815.
- [22] SASIDHARAN R, CHINNAPPA C C, VOESENEK L A C J, PIERIK R. The regulation of cell wall extensibility during shade avoidance: a study using two contrasting ecotypes of *Stellaria longipes*. *Plant Physiology*, 2008, 148(3): 1557-1569.
- [23] MOUTINHO-PEREIRA J M, BACELAR E A, GONÇALVES B, FERREIRA H F, COUTINHO J F, CORREIA C M. Effects of Open-Top Chambers on physiological and yield attributes of field grown grapevines. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32(2): 395-403.
- [24] LEROUX O. Collenchyma: A versatile mechanical tissue with dynamic cell walls. *Annals of Botany*, 2012, 110(6): 1083-1098.
- [25] ROWE N P, SPECK T. Hydraulics and mechanics of plants: Novelty, innovation and evolution. *The Evolution of Plant Physiology*, 2004: 297-325.
- [26] DE WIT M, GALVÃO V C, FANKHAUSER C. Light-mediated hormonal regulation of plant growth and development. *Annual Review of Plant Biology*, 2016, 67(1): 513-537.
- [27] PROCKO C, CRENSHAW C M, LJUNG K, NOEL J P, CHORY J. Cotyledon-generated auxin is required for shade-induced hypocotyl growth in *Brassica rapa*. *Plant Physiology*, 2014, 165(3): 1285-1301.
- [28] TAO Y, FERRER J, LJUNG K, POJER F, HONG F, LONG J A, LI L, MORENO J E, BOWMAN M E, IVANS L J, CHENG Y, LIM J,

- ZHAO Y, BALLARÉ C L, SANDBERG G, NOEL J P, CHORY J. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants. *Cell*, 2008, 133(1): 164-176.
- [29] DEVOGHALAERE F, THOMAS D, BAPTISTE G J K, WENDY P, TOBY J L, ROSS J J, IAN C H, KULARAJATHEVAN G, GA D, ROBERT D, KEN C B, TUSTIN D S, EVELYNE C, DAVID C, ROBERT J S A K. A genomics approach to understanding the role of auxin in apple (*Malus domestica*) fruit size control. *BMC Plant Biology*, 2012, 12: 7.
- [30] CONG L, YUE R R, WANG H B, LIU J L, ZHAI R, YANG J, WU M, SI M, ZHANG H Q, YANG C Q, XU L F, WANG Z G. 2,4-D-induced parthenocarpy in pear is mediated by enhancement of GA₄ biosynthesis. *Physiologia Plantarum*, 2019, 166(3): 812-820.
- [31] SCHWECHHEIMER C. Understanding gibberellic acid signaling--are we there yet? *Current Opinion in Plant Biology*, 2008, 11(1): 9-15.
- [32] RAGHAVENDRA A S. *Physiology of Trees*. Published Simultaneously in Canada, 1991: 175-178.
- [33] ARTECA R N, TSAI D S, SCHLAGNHAUFER C, MANDAVA N B. The effect of brassinosteroid on auxin-induced ethylene production by etiolated mung bean segments. *Physiologia Plantarum*, 1983, 59(4): 539-544.
- [34] XIONG F J, ZHUO F P, REITER R J, WANG L L, WEI Z Z, DENG K X, SONG Y, QANMBER G, FENG L, YANG Z R, LI F G, REN M Z. Hypocotyl elongation inhibition of melatonin is involved in repressing brassinosteroid biosynthesis in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 1082.
- [35] 丁锦新, 马国瑞, 黄素青, 叶孟兆. 表油菜素内酯对黄瓜的生理效应. *浙江农业大学学报*, 1995, 21(6): 615-621.
- DING J X, MA G R, HUANG S Q, YE M Z. Studies on physiological effects of epiBR on cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Journal of Zhejiang Agricultural University*, 1995, 21(6): 615-621. (in Chinese)

(责任编辑 赵伶俐)