

DOI:10.11829/j.issn.1001-0629.2017-0679

胡举伟,代欣,宋涛,杨晓云,王庆菊,孙广玉.红蓝光配比对桑树幼苗碳、氮代谢和内源激素的影响.草业科学,2018,35(10):2489-2499.

HU J W, DAI X, SONG T, YANG X Y, WANG Q J, SUN G Y. Effect of different proportions of red and blue light on carbon-nitrogen metabolism and endogenous hormones in mulberry seedlings. Pratacultural Science, 2018, 35(10): 2489-2499.

红蓝光配比对桑树幼苗碳、氮代谢和 内源激素的影响

胡举伟¹, 代欣², 宋涛¹, 杨晓云¹, 王庆菊¹, 孙广玉²

(1. 金正大生态工程集团股份有限公司 养分资源高效开发与综合利用国家重点实验室 农业部植物营养与
新型肥料创制重点实验室, 山东 临沂 276700; 2. 东北林业大学生命科学学院, 黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要:为了探索桑树(*Morus alba*)幼苗生长发育对红蓝组合光的响应机制,本研究采用LEDs为光源,以桑树幼苗为研究材料,设红光(无蓝光,记为0B)、蓝光(100%B)和红蓝组合光(15%B、20%B、30%B、50%B)6个处理,以白光为对照,研究不同配比红蓝光对桑树幼苗碳氮代谢、微量元素含量、内源激素含量等方面的影响。结果表明:红光处理引起桑树幼苗碳氮代谢能力、微量元素(Mn、Cu和Zn)含量和根系活力下降,而补充蓝光却逆转或削弱了这些红光的负面效应。蓝光比例增加(0~100%)可造成桑树幼苗茎、叶中赤霉素(GA₃)含量逐渐降低,红光、蓝光也可调节桑树幼苗茎对GA₃的敏感性,而红蓝光配比的变化对茎叶中脱落酸(ABA)含量影响较小。由此可知,一定比例的红蓝组合光(15%B和20%B)可减弱单质红光、蓝光对桑树幼苗生理代谢的不利影响,更适于桑树幼苗生长发育。

关键词:桑树;光质;红光;蓝光;生理特性;内源激素

中图分类号:S888.2;Q945.79

文献标志码:A

文章编号:1001-0629(2018)10-2489-11*

Effect of different proportions of red and blue light on carbon-nitrogen metabolism and endogenous hormones in mulberry seedlings

HU Juwei¹, DAI Xin², SONG Tao¹, YANG Xiaoyun¹, WANG Qingju¹, SUN Guangyu²

(1. Kingenta Ecological Engineering Group Co., Ltd.; State Key Laboratory of Nutrition Resources Integrated Utilization;
Key Laboratory of Plant Nutrition and New Fertilizer Creation, Ministry of Agriculture, Linyi 276700, Shandong, China;
2. College of Life Science, Northeast Forest University, Harbin 150040, Heilongjiang, China)

Abstract: In order to examine the response mechanisms of growth and development in mulberry seedlings to a combination of red and blue light, plants were treated with LED in this study, with six treatments using red light (0 B), blue light (100% B), and combinations of red and blue light (15% B, 20% B, 30% B, 50% B). White light treatments were used as controls, and the effects of different proportions of red and blue light on carbon-nitrogen metabolism, microelement content, and endogenous hormone content in mulberry seedlings were studied to produce reference values for practical application of red and blue LEDs. The results showed that following red light treatments, microelements (Mn, Cu, and Zn), leaf carbon-nitrogen metabolism, and root system activity decreased, whereas supplemented blue light reversed or alleviated the adverse effects of red light. The proportional increase of blue light (0~100%) produced a gradual decrease in gibberellin (GA₃) con-

* 收稿日期:2017-12-08 接受日期:2018-03-01

基金项目:哈尔滨市科技创新人才研究专项(2013RFXXJ063);泰山产业领军人才工程“作物节本增效高产关键技术研究示范”(鲁科字[2016]16号);山东省重点研发计划(2016GNC110030)

第一作者:胡举伟(1988-),男,山东临沂人,工程师,博士,主要从事植物营养生理和新型肥料研究。E-mail:hujuwei@kingenta.com

通信作者:孙广玉(1963-),男,黑龙江巴彦人,教授,博士,主要从事植物生理生态学。E-mail:sungy@sina.com

<http://cykx.lzu.edu.cn>

tent in the stems and leaves of mulberry seedlings, and both red light and blue light regulated the sensitivity of stems to GA_3 . The proportions of red and blue light had minor effects on abscisic acid (ABA) content in stems and leaves. These results indicate that a proportionate treatment with red and blue light (15% B and 20% B) may alleviate the adverse effects of monochromatic red or blue LED light on physiological metabolism pathways of mulberry seedlings. A combined treatment with red and blue light was most favorable for growth and development of mulberry seedlings.

Keywords: mulberry; light quality; red light; blue light; physiological characteristics; endogenous hormones

Corresponding author: SUN Guangyu E-mail: sungy@sina.com

光不仅是植物光合作用的能量来源,也是影响植物生长发育的关键环境因子^[1-3]。光质的改变可显著影响植物生理过程、形态建成和生长发育,而光质对植物生理过程、形态建成和生长发育的影响会因植物种类的不同而发生变化^[4-5]。随着设施农业的迅速发展,设施栽培技术也有了长足进步。在设施农业中经常通过人工控制作物的生长环境,优化作物的产量和品质。目前在一些植物工厂、温室或气候室中,温度、湿度、光周期和光强等环境条件均可由计算机气候控制系统精准控制。在实际生产中,应用在自然环境中不会出现的光照条件(改变照光的光谱等),优化植物的光合作用或影响植物发育过程,从而达到精准调控植物生长发育的目的,这是环境友好型农业和可持续生产所需的。在人工控制的光环境下,可利用植物对不同光质的生理生长响应,改变植物的生长和生理状况^[6-9]。近年来发光二极管(LEDs)技术的发展为优化设施农业中的光环境,开辟了新的途径。LEDs是冷光源,可对植物进行近距离照射,具有体积小、节能高效等特点^[10]。此外,相对于金属卤化灯等宽光谱的光源,LEDs发射的光只在一个狭窄的波段内,可以有针对性的选择波长^[10-11]。因此,LEDs为研究不同光质对植物生理特性的影响提供了较好的方法。

桑树(*Morus alba*)的果实和叶片具有较高的经济价值和药用价值,黑龙江盐碱土地区传统的桑树种植方式主要以大田种植为主,实生桑树幼苗长成1.2 m左右的灌木后其叶片采摘后可用于养蚕,而割伐的枝条可用作药材^[12-14]。而随着农业的迅速发展,设施栽培桑树在黑龙江盐碱土地区有了一定面积的种植。但在设施栽培条件下,晚秋、冬、春等季节都不同程度地存在光照时间短、光照不足等严重缺光的问题,使设施栽培植物不能正常生长,会严重影响桑树的生长。因此选取有效的人工光源或制定可行的补光措施对设施栽培桑树的发展具有重要意义。蓝光(400—500 nm)和红光(600—700 nm)是对高等植物光合作用最有效的光^[2],鉴于其光谱特性,红蓝光质对植物的生长、光

合和生理特征等方面的影响成为国内外学者们研究的热点^[6-9]。碳氮代谢是植物最基本的代谢过程,其代谢强度和动态变化影响植物的生长发育^[15],而光和激素信号转导途径的相互作用在调控植物形态建成中起重要作用,光质作为光的重要属性,直接或间接地影响激素的合成和运输^[16]。然而,还未见关于红光LEDs和蓝光LEDs对桑树植株碳氮代谢、内源激素影响的报道。本研究试图分析白光、单质红光LEDs、红蓝组合LEDs、单质蓝光LEDs对桑树幼苗内源激素、碳氮代谢及相关酶活性等方面的影响,旨在为设施栽培桑树下光质条件的调控提供基础数据。

1 材料与方法

1.1 材料与培养环境

试验于2016年8月进行,供试材料为一年生桑树品种“龙桑1号”幼苗(*M. alba* ‘Longsang No.1’),去掉桑树幼苗的分枝、叶片和须根,仅保留主茎、主根各约2 cm,然后将幼苗移栽到直径8 cm、高12 cm的培养盆中,培养盆内装草炭土和蛭石的混合培养基质(2:1, V:V),每盆定植1株。每株只保留1支枝条,抹去其他的芽。在移栽后将所有植株放置在人工气候室中,由白色冷荧光灯(广州绿荧光电有限公司)(波长为410—700 nm)提供光照,光照强度为 $100 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$,环境条件控制为光周期(14 h:10 h,光:暗),白天温度($28 \pm 2^\circ\text{C}$),夜间温度($23 \pm 2^\circ\text{C}$),相对湿度60%~65%。每3天浇一次水。

1.2 光质处理方法

试验一:桑树幼苗培养3周后挑选健壮、长势一致的幼苗接受不同红蓝光配比处理。一些幼苗仍在白色冷荧光灯下培养,作为白光对照处理(CK),其他分别在红光LEDs阵列、红蓝组合LEDs阵列、蓝光LEDs阵列光源下培养,以上LEDs阵列光源均由广州绿荧光电有限公司提供。组成LEDs阵列的红光LED和蓝光LED的峰值波长分别为660、465 nm,半峰全宽均为20 nm。由红光LEDs、红蓝组合LEDs、蓝光

LEDs 阵列光源提供的 6 种不同红蓝光配比的光照可分别按光照中蓝光(B)的光合光子通量密度(PPFD)所占比例表示为单质红光(0B)、红蓝组合光(蓝光配比 15%、20%、30%和 50%)、单质蓝光(100% B)。不同光源的光谱和光照强度通过光谱仪(OPT-2000, Optpe Co., 中国)和光子量子传感器(LI-250A, Licor, 美国)测定。放置不同光源的灯架外部用遮光布覆盖,以避免外界光照干扰。通过调整光源到植株顶部的距离,使各处理的光照强度保持在 $100 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$,其他环境条件同 1.1。每处理各 20 盆植株,3 次重复。幼苗在不同光质处理下培养 30 d 后,取各处理植株茎以及从顶端往下数第 2 片完全展开叶片,用于各项指标测定。

试验二:桑树幼苗培养 10 d 后挑选健壮、长势一致的桑树幼苗接受不同光质处理。一些幼苗仍在白色冷荧光灯下培养,作为白光对照处理(WCK),其他分别在红光 LEDs(发光二极管)阵列和蓝光 LEDs 阵列光源下培养,红光 LEDs 和蓝光 LEDs 阵列光源分别提供红光(R)、蓝光(B),以上 LEDs 阵列光源均由广州绿光电有限公司提供。组成 LEDs 阵列的红光 LED 和蓝光 LED 的峰值波长分别为 660、465 nm,半峰全宽均为 20 nm。不同光源的光谱和光照强度通过光谱仪(OPT-2000, Optpe Co., 中国)和光子量子传感器(LI-250A, Licor, 美国)测定。放置不同光源的灯架外部用遮光布覆盖,以避免外界光照干扰。通过调整光源到植株顶部的距离,使各处理的光照强度保持在 $100 \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$,其他环境条件同 1.1。在红光(R)、蓝光(B)下处理的桑树幼苗均分成 4 组,每组 5 株幼苗,3 次重复。除红光对照(RCK)、蓝光对照(BCK)以外,其他 3 组在转移到红光(R)、蓝光(B)下之后,立即喷施 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 赤霉素生物合成抑制剂(多效唑)溶液。桑树幼苗在不同光质下培养 9 d 后,除了 RCK、BCK,向在红光(R)、蓝光(B)下处理的其他各 3 组桑树幼苗分别喷施 0、10 和 $100 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 赤霉素(GA_3)溶液,每株各喷施 3 mL。红光下的 3 组不同浓度赤霉素处理分别记为 R_0 、 R_{10} 和 R_{100} ,蓝光下的 3 组不同浓度赤霉素处理分别记为 B_0 、 B_{10} 和 B_{100} 。试验所用多效唑、赤霉素(GA_3)均购自中国 Biotopped science & technology 公司,桑树幼苗均在不同光质下培养 21 d。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 试验一指标测定 各处理均随机选取 3 株幼苗进行各项指标测定。可溶性糖、蔗糖、淀粉含量按照 Buysse 和 Merckx^[17]描述的方法测定:称取 0.5 g 烘

干后的叶片,用 25 mL 80%乙醇(V:V)研磨提取可溶性糖、蔗糖,在 $4\,500 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 下离心 10 min,上清用于可溶性糖、蔗糖含量的测定;向离心后的沉淀中加入 25 mL 2% HCl(V:V),煮沸 4 h,冷却后在 $6\,000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 下离心 20 min,上清用于淀粉含量的测定。用打孔器从新鲜叶片上取 15 个小圆形叶片,每个 1.5 cm^2 ,杀青后在 80°C 下烘干至恒重,称量干重,然后称取各处理烘干后的叶片 0.2 g,通过元素分析仪(Vario MAX CN, Elementar, 德国)测定叶片总氮含量,计算叶片单位面积氮(N)含量。

蔗糖合成酶(SS)活性(合成方向活性)、蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性、硝酸还原酶(NR)活性、谷氨酸合成酶(GOGAT)活性和谷氨酰胺合成酶(GS)活性测定分别按照苏州科铭生物技术有限公司生产的试剂盒说明书进行。桑树根系活力测定采用 TTC 法^[18]。桑树叶片微量元素含量测定参照 Wu 等^[19]的方法,使用电感耦合等离子体光谱仪(Optima8300, PerkinElmer, 美国)分析测定微量元素(Fe、Mn、Cu 和 Zn)含量。

各处理(0B、15% B、20% B、30% B、50% B 和 100% B)均取 5 株幼苗,取各植株茎以及从顶端往下数第 2 片完全展开叶片,液氮速冻后置于 -80°C 超低温冰箱中保存,用于内源激素含量测定。内源激素提取方法:称取约 0.1 g 样品,放入研钵中液氮速冻磨碎,加入 1 mL 预冷的 80% 甲醇(V:V), 4°C 浸提过夜。 4°C 、 $15\,000 \text{ r} \cdot \text{min}^{-1}$ 下离心 10 min,残渣用 0.5 mL 80% 甲醇浸提 2 h,离心后取出上清液,合并两次上清液, 40°C 下减压蒸发至不含有机相(所剩体积约为 0.5 mL),加入 0.5 mL 石油醚萃取脱色 3 次,弃去上层醚相,下层 40°C 减压蒸干,加入 0.5 mL 流动相溶解,然后通过针头式过滤器过滤于带有内衬管的样品瓶内待测。利用 Rigol L3000 高效液相色谱仪(Rigol, 中国)、Kromasil C18 反相色谱柱($250 \text{ mm} \times 4.6 \text{ mm}$, $5 \mu\text{m}$)测定赤霉素(GA_3)和脱落酸(ABA)含量,开启电脑、检测器和泵,安装上色谱柱,打开软件,在方法组中设置进样量为 $10 \mu\text{L}$,流速为 $0.8 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$,柱温为 35°C ,走样时间为 20 min,检测波长 254 nm。用流动相(流动相的配制:取 200 mL 甲醇和 300 mL 超纯水混合,加入 3 mL 冰醋酸,混匀)过色谱柱,待基线稳定后开始加样测定。

1.3.2 试验二指标测定 各处理选取 5 株幼苗,用直尺测定从茎顶端到茎基部的茎长,在培养过程中每 3 d 测定一次。

1.4 数据分析

利用 DPS 7.5 软件对数据进行方差分析(one-way

ANOVA)和相关性分析,并比较不同数据组间的差异(LSD, $\alpha=0.05$)。采用 Microsoft Excel 2007 作图,图表中数据均为 3 次或 3 次以上重复的平均值 $\pm$ 标准误差。

2 结果与分析

2.1 不同红蓝光配比对桑树幼苗叶片碳水化合物含量的影响

红光处理下桑树幼苗叶片的可溶性糖含量、蔗糖含量和淀粉含量均显著低于对照及其他各处理($P<0.05$)(图1);随着红蓝组合光中蓝光比例的增大,叶片

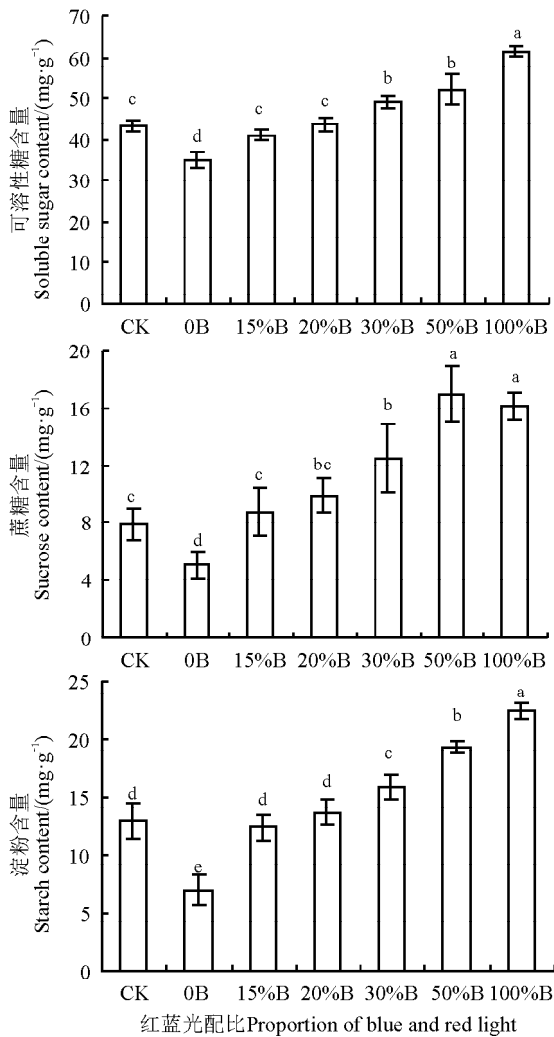


图 1 不同红蓝光配比对桑树叶片碳水化合物含量的影响

Fig. 1 Effect of different proportions of red and blue light on carbohydrate content in mulberry leaves

CK, 0B, 15%B, 20%B, 30%B, 100%B 分别表示白光对照, 红光, 蓝光配比 15%, 20%, 30% 和 100%。不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。下同。

CK, 0B, 15%B, 20%B, 30%B, 100%B indicate white light, red light and proportion of blue light(15%, 20%, 30%, 100%). Different lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 level; similarly for the following figures.

的可溶性糖含量、蔗糖含量和淀粉含量呈现逐渐增加的趋势。蓝光处理下叶片可溶性糖含量、淀粉含量达到最大值且显著高于对照及其他各处理($P<0.05$)。同时 50%B 红蓝组合光及 100%蓝光处理的蔗糖含量均显著高于对照及其他各处理($P<0.05$), 50%B 红蓝组合光处理下的蔗糖含量高于蓝光处理, 但二者之间差异不显著($P>0.05$)(图 1)。

2.2 不同红蓝光配比对桑树幼苗叶片碳代谢相关酶活性的影响

红光处理下桑树幼苗叶片的蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性最低且显著低于对照及其他各处理($P<0.05$)(图 2);随着红蓝组合光中蓝光比例的增大, 蔗糖磷酸合成酶活性呈现上升趋势, 30%B、50%B 红蓝组合光及蓝光处理下蔗糖磷酸合成酶活性均明显高于对照及 15%B、CK 和 0B。不同红蓝光配比处理下蔗糖合成酶活性的变化趋势与蔗糖磷酸合成酶活性略有差异, 红光处理下蔗糖合成酶(SS)活性最低且显著低于对照及其他各处理($P<0.05$), 但从红光开始随着蓝光比例的增加, 其活性呈现先升高而后略有降低的趋势, 在 20%B、30%B 红蓝组合光处理下活性较高且显著高于对照($P<0.05$)(图 2)。

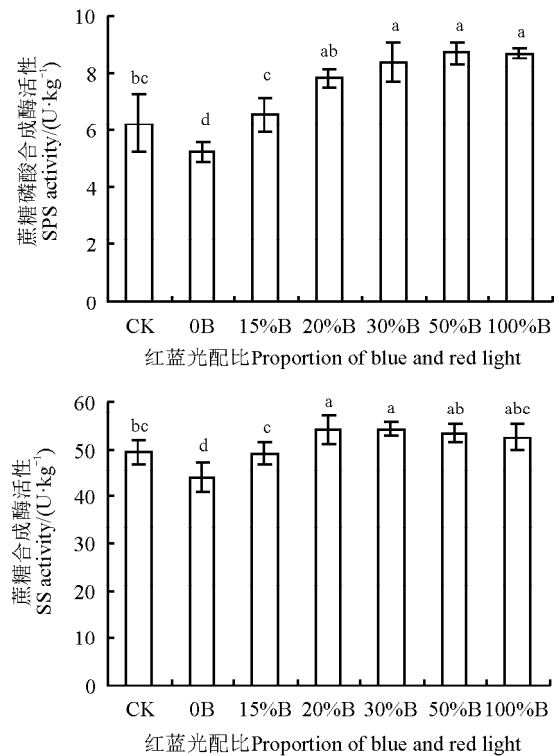


图 2 不同红蓝光配比对桑树叶片碳代谢相关酶活性的影响

Fig. 2 Effect of different proportions of red and blue light on carbon metabolism-related enzyme activities in mulberry leaves

2.3 不同红蓝光配比对桑树幼苗叶片氮含量及氮代谢相关酶活性的影响

红光处理下叶片单位面积氮含量最低且显著低于对照及 20% B、30% B、50% B 和 100% B 处理 ($P < 0.05$)。随着光照中蓝光比例的增加,叶片单位面积氮含量逐渐增加,在蓝光处理下单位面积氮含量达到最高水平且显著高于对照 ($P < 0.05$) (图 3)。

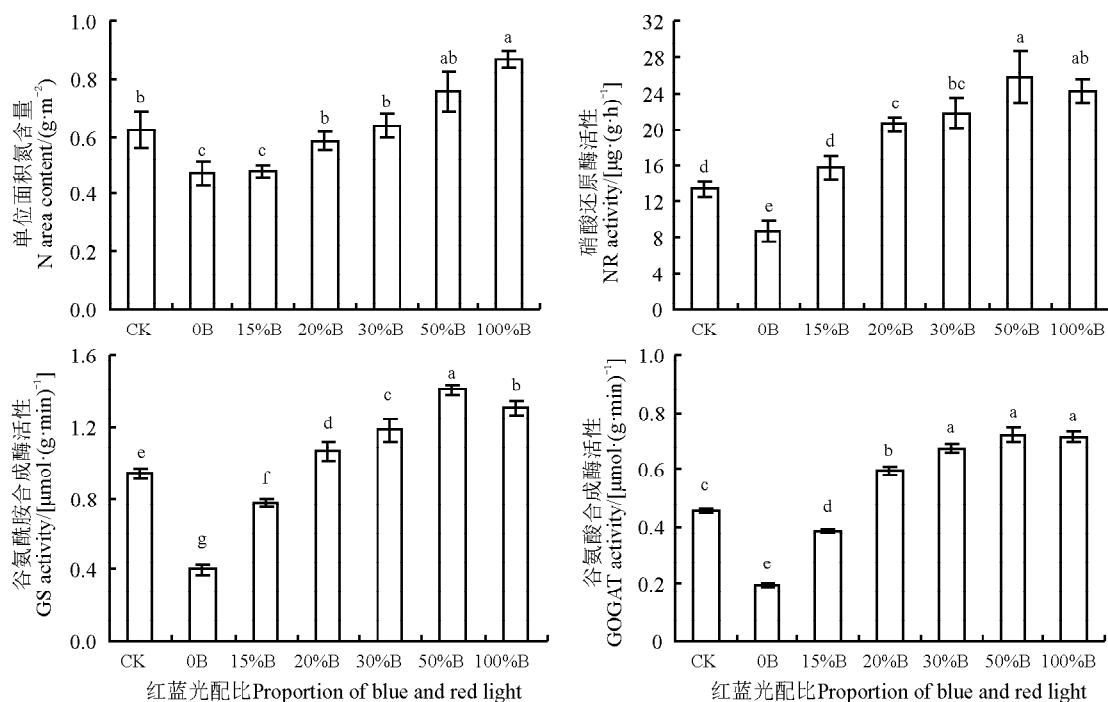


图 3 不同红蓝光配比对桑树叶全氮含量及氮代谢相关酶活性的影响

Fig. 3 Effect of different proportions of red and blue light on total nitrogen content and nitrogen metabolism-related key enzyme activities in mulberry leaves

略有降低(图 3)。

2.4 不同红蓝光配比对桑树幼苗根系活力和叶片微量元素含量的影响

根系活力是衡量根系功能的重要指标,根系活力的高低影响根系对土壤中养分的吸收。随光质的变化,植株的根系活力发生了明显变化。对照的根系活力最高且显著高于其他处理 ($P < 0.05$) (图 4),红光处理下桑树幼苗的根系活力最低且显著低于对照及其他各处理 ($P < 0.05$);随着红蓝组合光中蓝光比例的增大,植株的根系活力呈现上升趋势,在 50% B 红蓝组合光处理下达到最大。与 50% B 红蓝组合光处理相比,100% 蓝光处理则导致根系活力显著降低 ($P < 0.05$)。

不同红蓝光配比处理也明显影响了植株叶片的微量元素(Mn、Cu 和 Zn)含量。与对照相比,各处理下植株叶片的 Fe 含量无显著变化(图 4);红光处理下的

硝酸还原酶(NR)、谷氨酰胺合成酶(GS)、谷氨酸合成酶(GOGAT)是植物氮素同化的关键酶,不同红蓝光配比处理下这 3 种酶活性的变化趋势相似,均表现为,红光处理下叶片酶活性最低且显著低于对照及其他各处理 ($P < 0.05$),同时随着红蓝组合光中蓝光比例的增大,NR、GS 与 GOGAT 活性逐渐升高,在 50% B 红蓝组合光处达到最大值,而后在蓝光处理下

Mn、Cu 和 Zn 含量最低且显著低于对照及其他各处理 ($P < 0.05$),同时随着光照中蓝光比例的增大(0~50%),植株叶片中的 Mn、Cu 和 Zn 含量总体呈现增加趋势,按照这种趋势蓝光处理下的 Mn、Cu 和 Zn 含量将达最大,但与 50% B 红蓝组合光处理相比,100% 蓝光处理导致 Mn、Cu 和 Zn 含量降低;Mn、Cu 含量在 50% B 红蓝组合光处理下达到最大值,而在 30% B 红蓝组合光处理下叶片的 Zn 含量最大;各红蓝组合光及蓝光处理下的 Mn、Cu 和 Zn 含量均显著高于对照 ($P < 0.05$)。

2.5 不同红蓝光配比对桑树幼苗中内源激素含量的影响

红光处理下茎、叶中的 GA_3 含量最高且显著高于其他各光质处理 ($P < 0.05$) (图 5),随着蓝光比例增加(15%~100%),桑树幼苗茎、叶中 GA_3 含量呈现降低趋势,蓝光处理下茎、叶中的 GA_3 含量明显低于其他

各光质处理。除了在 30%B 红蓝组合光处理下叶中 ABA 含量较低,而在 50%B 处理下 ABA 含量较高外,其他各处理的叶中 ABA 含量均无明显差异,总体而言,红蓝光配比的变化对桑树幼苗茎、叶中 ABA 含量影响较小(图 5)。

2.6 赤霉素对生长在红光、蓝光下的桑树幼苗茎伸长的影响

在 0—9 d 时,喷施多效唑的桑树幼苗茎长增加极小(图 6),这表明喷施多效唑可明显抑制桑树幼苗茎伸长,在喷施 GA_3 溶液 9 d 时, R_{10} 、 R_{100} 、 B_{10} 和 B_{100} 处

理的茎长均明显增加,而且在红光和蓝光下, $100\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} GA_3$ 溶液处理的幼苗茎长均明显大于 $10\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1} GA_3$ 溶液处理, R_{100} 处理的茎长大于 WCK, 而 B_{100} 处理的茎长小于 WCK。在 12 和 21 d 时, R_{10} 、 R_{100} 处理的茎长均分别高于 B_{10} 、 B_{100} 处理,同时与 9 d 时的茎长相比,12 d 时的 R_{10} 、 R_{100} 处理其茎长分别增加了 89.5%、190.4%,而 B_{10} 、 B_{100} 分别增加了 40.5%和 77.1%, R_{10} 、 R_{100} 处理茎长的增加幅度明显高于 B_{10} 和 B_{100} 处理,这说明蓝光可降低桑树幼苗茎对 GA_3 的敏感性。

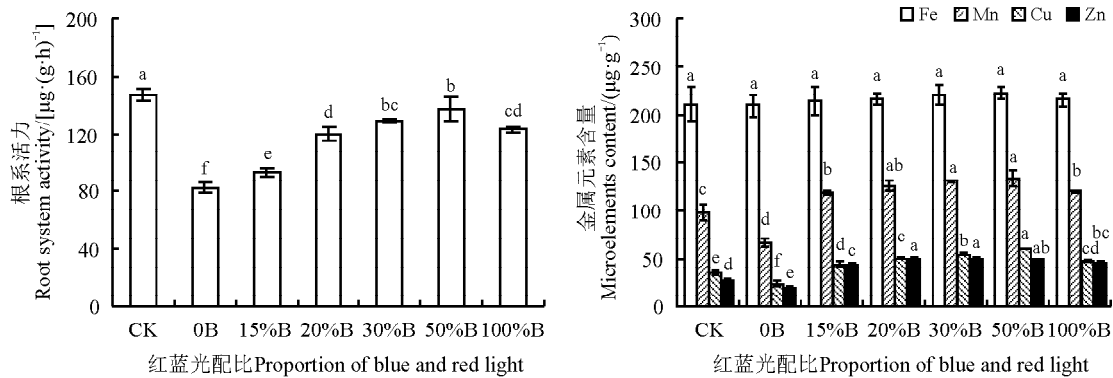


图 4 不同红蓝光比对桑树根系活力和叶片中微量元素(Fe、Mn、Cu 和 Zn)含量的影响

Fig. 4 Effect of different proportions of red and blue light on mulberry root system activity, and on microelement content (Fe, Mn, Cu, and Zn) in leaves

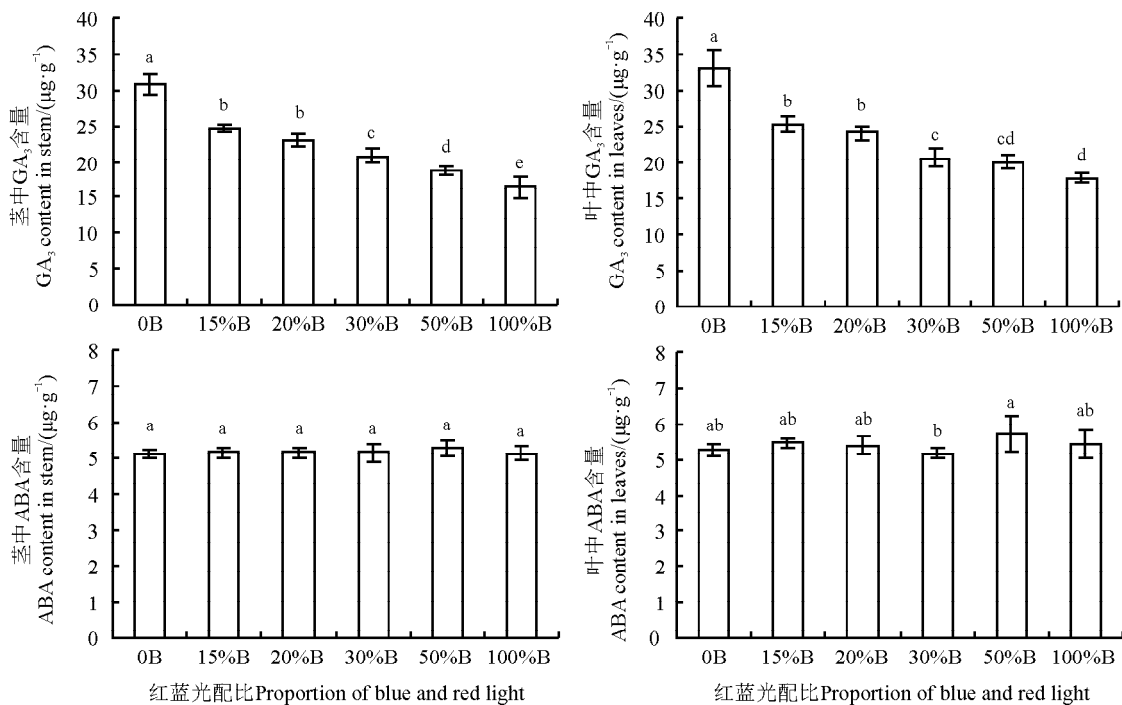


图 5 不同红蓝光比对桑树幼苗中内源激素含量的影响

Fig. 5 Effect of different proportions of red and blue light on endogenous hormone content in mulberry seedlings

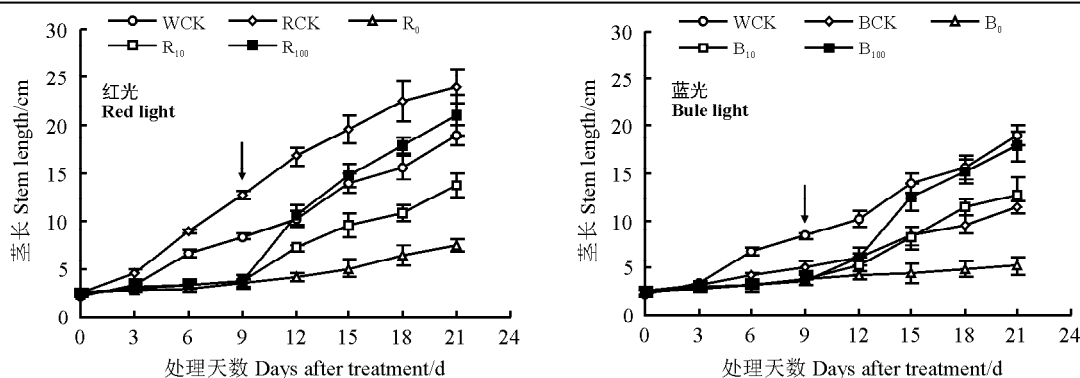


图 6 赤霉素 (GA_3) 处理对生长在红光、蓝光下的桑树幼苗茎伸长的影响

Fig. 6 Effect of GA_3 treatment on stem elongation in mulberry seedlings grown under red or blue light

箭头所示为 GA_3 处理的时间。WCK、PCK、 R_0 、 R_{10} 、 R_{100} 、 B_0 、 B_{10} 、 B_{100} 分别表示白光对照, 红光对照, 0, 10, 100 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ GA_3 在红光和蓝光下的处理。

Arrows show the time of GA_3 treatment. WCK, PCK, R_0 , R_{10} , R_{100} , B_0 , B_{10} , B_{100} indicate white and red light; 0, 10, 100 $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ GA_3 treatments under red and blue light.

3 讨论与结论

光质可以调控高等植物碳水化合物的代谢。Li 等^[20]研究表明, 单质红光处理下陆地棉 (*Gossypium hirsutum*) 幼苗的可溶性糖、蔗糖和淀粉含量高于白色荧光灯、红蓝 LEDs 组合光及单质 LEDs 蓝光处理; 有研究表明, 红光可促进不结球白菜 (*Brassica campestris*) 可溶性糖、蔗糖和淀粉的积累, 其含量均表现为红光处理 > 红蓝组合光处理 > 蓝光处理^[21]; 红光处理可显著提高大豆 (*Glycine max*)、高粱 (*Sorghum bicolor*) 叶片中淀粉含量^[22]; Sæbø 等^[23]认为红光可增加植物叶片中淀粉的积累, 主要是通过抑制叶片中光合作用产物向外转运实现的。较多研究表明, 叶片中碳水化合物的积累对光合作用不利。比如, 红光促进淀粉在植物叶绿体中的累积, 可对光合作用产生抑制作用^[24]; 叶片中碳水化合物的积累与光合作用的反馈性下调有关^[25]; Britz 和 Sager^[22]发现生长在低压钠灯 (只发射少量蓝光, 主要是红光) 下的大豆、高粱较低的 P_n 与其叶片淀粉含量高于日光灯下处理植株有关。本研究结果表明, 红光处理下的可溶性糖、蔗糖和淀粉最低, 与红光处理相比, 红蓝组合光、蓝光处理下含量显著升高 ($P < 0.05$) (图 1), 这与前人研究结果并不一致, 可能是因为光质对植物碳水化合物代谢的影响与植物种类或品种有关。同时笔者发现 P_n 并未随碳水化合物含量升高而降低 (另文发表), 因此可以排除碳水化合物积累对桑树植株光合作用的反馈抑制。本研究结果也说明, 蓝光可促进桑树叶片中碳水化合物的积累, 其原因可能是蓝光比例增加, 植株生长受抑制 (叶片展开、茎伸长), 而植株光合活性较高 (另文发

表), 碳同化代谢增强, 但库减小, 造成光合作用产物在叶片中积累。

不同光质下碳水化合物含量的变化可能受到碳水化合物代谢相关酶活性的调控, SPS 是参与蔗糖合成的关键酶, 其活性较高意味着有利于光合作用产物向蔗糖的转化。SS 是可逆酶, 既参与蔗糖合成又催化蔗糖分解。Heo 等^[26]认为蓝光处理下葡萄 (*Vitis berlandieri* × *V. riparia*) 幼苗叶片较高的淀粉含量与蔗糖磷酸合成酶等碳代谢相关酶活性的变化有关; 张旭^[27]的研究结果表明, 相比于在白光背景下补充蓝光, 在白光背景下补充红光可使莴苣 (*Lactuca sativa*)、菠菜 (*Spinacia oleracea*) 叶片 SPS 活性升高, 而 SS 活性降低, 有利于蔗糖的合成; 孙娜^[28]的研究表明, 红蓝组合光、蓝光处理下番茄 (*Lycopersicon esculentum*) 叶片 SS 的活性显著高于红光、白光处理, 而红光、蓝光下 SPS 活性与白光、红蓝组合光处理相比显著降低。本研究结果表明, 在红蓝组合光 (20% B、30% B 和 50% B) 与蓝光处理下 SPS 活性、SS 活性 (合成方向) 明显高于对照和红光处理 (图 2)。这与前人研究结果并不一致。以上结果表明, 植物 SPS、SS 等碳代谢相关酶活性对光质的响应可能是物种依赖的。就桑树幼苗而言, 相比于红光, 蓝光有利于增强桑树幼苗叶片蔗糖的合成代谢。有研究认为光质对植物碳水化合物代谢的影响可能与光受体有关^[26], 光质的变化也可能诱导了光敏色素对蔗糖代谢酶的调控, 导致蔗糖代谢相关酶活性发生变化, 从而调节植株淀粉、蔗糖等碳水化合物的含量^[29]。因此, 光受体可能在调控桑树碳代谢相关酶中起作用。

碳代谢与氮素同化紧密相关, 光合产物的增加可

为氮素同化提供更多碳骨架,已有研究表明植物中碳水化合物含量降低,硝酸根的同化速率变慢,而蔗糖、果糖等外源糖类处理可加快氮同化速率并促进氨基酸的合成^[15]。Larios 等^[30]的研究表明当向日葵(*Helianthus annuus*)叶片碳同化速率加快,碳水化合物含量的增加可促进编码 NR、GS 基因的表达,同时 NR、GS 的活性也升高,光合碳同化产生的糖类可能是调控编码 NR、GS 基因表达及其活性的因子。碳固定过程中产生的代谢信号可以调控 NR 活性,但这些信号是直接还是间接作用于 NR 尚不清楚^[31]。Agüera 等^[32]研究表明当光合碳同化速率长期保持在高水平,碳水化合物含量增加可引起编码 NR、GS 基因表达上调,以及 NR、GS 活性升高,编码 NR、GS 基因的表达似乎主要受碳水化合物水平的控制,而不是硝态氮水平。本研究中,随着蓝光比例增加(0~50%),NR、GS 和 GOGAT 活性呈升高趋势,同时伴随着可溶性糖、蔗糖含量的升高(图 2、3)。结合前人研究结果,蔗糖等糖类可能作为正调控代谢物促进桑树中编码 NR、GS 基因的表达和 NR、GS 活性提高。关于蓝光可提高植物中 NR、GS 和 GOGAT 活性已有报道,有研究表明光照中蓝光比例增加可引起芹菜(*Apium graveolens*)叶片中 NR、GS 和 GOGAT 活性升高,增强芹菜的氮代谢并促进蛋白质的合成^[33];对番茄的研究发现,红光可显著降低 NR、GS 和 GOGAT 活性,而蓝光、红蓝组合光则使 GS 和 GOGAT 活性显著升高,进而促进了蛋白质、氨基酸的合成,表现为可溶性蛋白和游离氨基酸含量增加^[28]。本研究结果与此相似,NR、GS、GOGAT 活性和可溶性蛋白含量也随蓝光比例升高(0~50%)而增加(另文发表),同时单位面积氮含量也呈升高趋势(图 3)。这可能是由于 GS-GOGAT 循环是植物氮素同化的重要途径,GS 和 GOGAT 活性的变化将直接影响植物氮同化造成的。本研究结果也说明,在红光背景下增加蓝光比例可促进桑树幼苗的氮代谢,使蛋白质合成增加。值得注意的是 NR 具有 FAD 辅基,其吸光范围在 400 nm 左右,NR 还具有喋呤辅基,其吸收波长 300—500 nm 的光。而隐花色素也含有黄素和喋呤作为辅助因子,有研究表明 NR 在粗糙脉孢菌(*Neurospora crassa*)起光受体的作用,并作为光受体参与产孢过程^[34]。因此,在植物中 NR 自身有可能是光受体,蓝光有可能直接作用于 NR 促进其活化,从而提高其活性。Thomas^[35]的研究也发现蓝光可直接促进 NR 活化,却导致一些酶(乙醇酸氧化酶等)失活。所以本研究中,蓝光也有可能直接影响 NR 活性。

前人较多研究发现光质的改变不仅可以影响植物地上部分的生长,同时对植物根系活力也有影响,单质红光、单质蓝光和红蓝组合光处理下不同水稻(*Oryza sativa*)品种的根系活力均显著高于白光对照^[36]。孙娜^[28]的研究表明,单质蓝光、红蓝组合光下番茄幼苗的根系活力显著高于白光处理,而单质红光下则显著低于白光处理。而就韭菜(*Allium tuberosum*)而言,蓝光处理下植株根系活力显著低于白光对照,红光处理下根系活力与白光对照无显著差异,而在红蓝组合光处理下却显著高于白光对照^[37]。肖春生等^[38]研究发现,与白光对照相比,随着红蓝组合光中蓝光比例的增大,烟草(*Nicotiana tabacum*)根系活力显著升高。本研究结果表明,红光处理下桑树植株的根系活力最低,随着红蓝组合光中蓝光比例增加,根系活力呈现升高趋势,而在蓝光处理下略有下降。李慧敏^[39]在不同光质对甘蓝型油菜(*Brassica napus*)根系活力影响的研究中也发现了与此相似的趋势。但本研究中白光对照处理下桑树植株的根系活力最高(图 4),与以上众多前人研究结果并不一致,这可能与对照桑树植株根系代谢旺盛有关。本研究结果也说明,蓝光可削弱红光对桑树幼苗根系生长的不利影响,并促进其根系活力的提高。

同时本研究发现,不同红蓝光配比可影响桑树幼苗叶片中微量元素的含量,随着蓝光比例增大(0~50%),桑树幼苗叶片的微量元素(Mn、Cu 和 Zn)含量总体呈现增加趋势;红蓝组合光中蓝光比例增加可促进根系活力升高(图 4),而根系活力反映根的代谢活动强弱,与植物根系对养分吸收能力的强弱有关。因此,与红光处理相比,红蓝组合光处理下桑树幼苗叶片微量元素(Mn、Cu 和 Zn)含量升高,可能是由于根系活力增强造成的;而蓝光处理下根系活力下降、根系长势相对较弱,可能导致了叶片微量元素(Mn、Cu 和 Zn)含量的相对降低;对照处理下根系活力最高,而叶片微量元素含量并未显著高于除红光处理外的其他各处理,同时对照及其他各处理间 Fe 含量也无明显差异(图 4),这可能是由于对照处理的根系长势较弱、不发达,同时植物对矿质元素的吸收还受离子载体数量等多种因素影响所致。

光和激素的相互作用在调节植物生长发育过程中起重要作用^[40],不同光质可以通过与其相关的光信号转导途径来影响植物中的相关激素含量,从而引起植物的生理、形态发生变化^[16]。前人研究发现红光可以通过光敏色素介导的信号转导途径调节赤霉素(GA)代谢,并促进 GA 的合成^[41],同时影响胚轴细胞对 GA

的敏感性^[42]。同时有研究表明蓝光可通过隐花色素介导的信号转导途径,影响若干参与 GA 合成和代谢的酶基因的表达(促进 *GA2ox1* 表达,抑制 *GA20ox1* 和 *GA₃ox1* 表达),从而导致具有生物活性的 GA 积累减少,下胚轴伸长受抑制^[43]。本研究结果表明,蓝光比例增加(0~100%)对桑树幼苗茎、叶中 ABA 含量影响较小,却造成茎、叶中 GA_3 含量明显降低(图 5),蓝光不利于桑树茎、叶中 GA_3 积累,这可能与光敏色素、隐花色素介导红光或蓝光调控参与 GA 合成和代谢的酶基因的表达有关^[44-45]。

红光对桑树幼苗茎伸长表现出促进作用,而蓝光表现出抑制作用,在红蓝组合光下,随着蓝光比例增大(0~100%),茎伸长受抑制程度也随之增加(另文发表)。本研究发现,在红光、蓝光下,对多效唑预处理过的桑树幼苗喷施 GA_3 溶液(10 和 100 mg · L⁻¹),幼苗茎长随之增加,但与蓝光处理相比,在红光下,喷施相同浓度 GA_3 溶液后,幼苗茎长增加更为迅速,且最终茎长也明显高于蓝光处理(图 6),这表明红光、蓝光对茎伸长的不同作用,可能主要是通过调节赤霉素含量实现的,同时随着蓝光比例增大(0~100%),茎伸长

受抑制程度增加(另文发表),可能也与 GA_3 含量降低有关(图 6)。

值得注意的是本研究结果也表明,相比于红光,蓝光可造成桑树幼苗茎对赤霉素的敏感性降低(图 6)。有研究证明 GA 受体 GID1 的数量可影响植物对 GA 的敏感性^[46],因此单质蓝光或红蓝组合光中的蓝光可能是通过下调 GA 受体的数量或者降低 GA 受体与 GA 的亲合力来影响桑树幼苗茎对赤霉素的敏感性。由于随着蓝光比例增加(0~100%),桑树叶面积逐渐变小(另文发表),而且前人研究表明 GA 可促进叶片伸展^[47],所以红光、蓝光对桑树幼苗叶面积的不同影响可能也与红光、蓝光调节叶中 GA_3 含量有关。

综上所述,在红光基础上补充蓝光可逆转或削弱红光对桑树幼苗生理代谢的负面效应,红光、蓝光可通过调节桑树幼苗茎中 GA_3 含量和桑树幼苗茎对 GA_3 的敏感性,从而使红光表现为对桑树幼苗茎伸长的促进作用,而蓝光表现为对桑树幼苗茎伸长的抑制作用。总之,相对单质红光、单质蓝光,红蓝组合光更适于桑树幼苗的生长发育。

参考文献 References:

- [1] MCCREE K J. The action spectrum, absorptance and quantum yield of photosynthesis in crop plants. *Agricultural Meteorology*, 1972, 9: 191-216.
- [2] INADA K. Action spectra for photosynthesis in higher plants. *Plant and Cell Physiology*, 1976, 17(2): 355-365.
- [3] GOINS G D, YORIO N C, SANWO M M, BROWN C S. Photomorphogenesis, photosynthesis, and seed yield of wheat plants grown under red light-emitting diodes(LEDs) with and without supplemental blue lighting. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48(7): 1407-1413.
- [4] CHEN M, CHORY J, FANKHAUSER C. Light signal transduction in higher plants. *Annual Review of Genetics*, 2004, 38: 87-117.
- [5] LEONG T Y, ANDERSON J M. Effect of light quality on the composition and function of thylakoid membranes in *Atriplex triangularis*. *Biochimica et Biophysica Acta(BBA)-Bioenergetics*, 1984, 766(3): 533-541.
- [6] SENGHER H, BAUER B. The influence of light quality on adaptation and function of the photosynthetic apparatus. *Photochemistry and Photobiology*, 1987, 45(S1): 939-946.
- [7] ESKINS K, JIANG C Z, SHIBLES R. Light quality and irradiance effects on pigments, light-harvesting proteins and Rubisco activity in a chlorophyll- and light-harvesting-deficient soybean mutant. *Physiologia Plantarum*, 1991, 83(1): 47-53.
- [8] MILIVOJEVIĆ D B, TYSZKIEWICZ E. Effect of light quality on the organization of chloroplast thylakoids of *Pinus nigra* Arn. *Journal of Plant Physiology*, 1992, 139(5): 574-578.
- [9] BROWN C S, SCHUERGER A C, SAGER J C. Growth and photomorphogenesis of pepper plants under red light-emitting diodes with supplemental blue or far-red lighting. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1995, 120(5): 808-813.
- [10] MASSA G D, EMMERICH J C, MORROW R C, BOURGET C M, MITCHELL C A. Plant-growth lighting for space life support: A review. *Gravitational and Space Research*, 2007, 19(2): 19-30.
- [11] MASSA G D, KIM H H, WHEELER R M, MITCHELL C A. Plant productivity in response to LED lighting. *HortScience*, 2008, 43(7): 1951-1956.
- [12] 胡月, 张倩, 孙东彬, 孙雨薇, 张秀丽, 孙广玉. 模拟酸雨对桑树叶片光合日变化的影响. *草业科学*, 2015, 32(11): 1862-1870.

- HU Y, ZHANG Q, SUN D B, SUN Y W, ZHANG X L, SUN G Y. Effects of simulated acid rain on diurnal changes of mulberry (*Morus alba*) photosynthesis. *Pratacultural Science*, 2015, 32(11): 1862-1870.
- [13] 侯薪鑫, 陈智鑫, 吉仁慈, 朱义勇, 柴源, 高帅, 张秀丽. 模拟 SO_2 湿沉降对桑树幼苗生长和光系统 II 的影响. *草业科学*, 2017, 34(4): 735-743.
- HOU X X, CHEN Z X, JI R C, ZHU Y Y, CAI Y, GAO S, ZHANG X L. Effect of simulated SO_2 wet deposition on growth and photosystem II of mulberry seedlings. *Pratacultural Science*, 2017, 34(4): 735-743.
- [14] 王月, 李学鹏, 彭鸿旭, 朱义勇, 张秀丽, 孙广玉. SO_2 湿沉降对桑树叶片的形态和其利用光能的影响. *草业科学*, 2017, 34(10): 2080-2089.
- WANG Y, LI X P, PENG H X, ZHU Y Y, ZHANG X L, SUN G Y. Effect of SO_2 wet deposition on morphology and light energy utilization in mulberry leaves. *Pratacultural Science*, 2017, 34(10): 2080-2089.
- [15] MORCUENDE R, KRAPP A, HURRY V, STITT M. Sucrose-feeding leads to increased rates of nitrate assimilation, increased rates of α -oxoglutarate synthesis, and increased synthesis of a wide spectrum of amino acids in tobacco leaves. *Planta*, 1998, 206(3): 394-409.
- [16] KUREPIN L V, EMERY R J N, PHARIS R P, REID D M. Uncoupling light quality from light irradiance effects in *Helianthus annuus* shoots: Putative roles for plant hormones in leaf and internode growth. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(8): 2145-2157.
- [17] BUYSE J A N, MERCKX R. An improved colorimetric method to quantify sugar content of plant tissue. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44(10): 1627-1629.
- [18] COMAS L H, EISSENSTAT D M, LAKSO A N. Assessing root death and root system dynamics in a study of grape canopy pruning. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 171-178.
- [19] WU D, SHEN Q, CAI S, CHEN Z H, DAI F, ZHANG G. Ionomeric responses and correlations between elements and metabolites under salt stress in wild and cultivated barley. *Plant and Cell Physiology*, 2013, 54(12): 1976-1988.
- [20] LI H, XU Z, TANG C. Effect of light-emitting diodes on growth and morphogenesis of upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) plantlets *in vitro*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 2010, 103(2): 155-163.
- [21] LI H, TANG C, XU Z, LIU X, HAN X. Effects of different light sources on the growth of non-heading Chinese cabbage (*Brassica campestris* L.). *Journal of Agricultural Science*, 2012, 4(4): 262-273.
- [22] BRITZ S J, SAGER J C. Photomorphogenesis and photoassimilation in soybean and sorghum grown under broad spectrum or blue-deficient light sources. *Plant Physiology*, 1990, 94(2): 448-454.
- [23] SÆBØ A, KREKLING T, APPELGREN M. Light quality affects photosynthesis and leaf anatomy of birch plantlets *in vitro*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 1995, 41(2): 177-185.
- [24] BONDADA B R, SYVERTSEN J P. Concurrent changes in net CO_2 assimilation and chloroplast ultrastructure in nitrogen deficient citrus leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, 54(1): 41-48.
- [25] STITT M. Rising CO_2 levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell & Environment*, 1991, 14(8): 741-762.
- [26] HEO J W, SHIN K S, KIM S K, PAEK K Y. Light quality affects *in vitro* growth of grape 'Teleki 5BB'. *Journal of Plant Biology*, 2006, 49(4): 276-280.
- [27] 张旭. 光质对叶用莴苣与菠菜生长及生理特性的影响. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2015.
- ZHANG X. Effect of light quality on growth and physiological characteristics of leaf lettuce and spinach. Master Thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2015.
- [28] 孙娜. 光质对番茄生长、生理代谢及果实产量品质的影响. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2015.
- SUN N. Effects of light quality on growth, physiological metabolism, fruit yield and quality of tomato. Master Thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2015.
- [29] DEMOTES-MAINARD S, PÉRON T, COROT A. Plant responses to red and far-red lights, applications in horticulture. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 121: 4-21.
- [30] LARIOS B, AGÜERA E, CABELLO P. The rate of CO_2 assimilation controls the expression and activity of glutamine synthetase through sugar formation in sunflower (*Helianthus annuus* L.) leaves. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(394): 69-75.
- [31] LARIOS B, AGÜERA E, HABA P D L, PÉREZ-VICENTE R, MALDONADO J M. A short-term exposure of cucumber

- plants to rising atmospheric CO₂ increases leaf carbohydrate content and enhances nitrate reductase expression and activity. *Planta*, 2001, 212(2): 305-312.
- [32] AGÜERA E, RUANO D, CABELLO P, HABA P D L. Impact of atmospheric CO₂ on growth, photosynthesis and nitrogen metabolism in cucumber (*Cucumis sativus* L.) plants. *Journal of Plant Physiology*, 2006, 163(8): 809-817.
- [33] 宁宇, 邓惠惠, 李清明, 米庆华, 韩宾, 艾希珍. 红蓝光质对芹菜碳氮代谢及其关键酶活性的影响. *植物生理学报*, 2015, 51(1): 112-118.
- NING Y, DENG H H, LI Q M, MI Q H, HAN B, AI X Z. Effects of red and blue light quality on the metabolites and key enzyme activities of carbon-nitrogen metabolism in celery. *Plant Physiology Journal*, 2015, 51(1): 112-118.
- [34] NINNEMANN H. Cooperative blue/UV-light absorbing pigments in fungal and plant photoreception. *Modern Topics in Photochemistry and Photobiology*, 1997: 115-54.
- [35] THOMAS B. Specific effects of blue light on plant growth and development. In: Smith H (ed). *Plants and the Daylight Spectrum*. London: Academic Press, 1981: 443-459.
- [36] 郭银生, 谷艾素, 崔瑾. 光质对水稻幼苗生长及生理特性的影响. *应用生态学报*, 2011, 22(6): 1485-1492.
- GUO Y S, GU A S, CUI J. Effects of light quality on rice seedlings growth and physiological characteristics. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 22(6): 1485-1492.
- [37] 陈炯. 不同 LED 光源对韭菜生理特性及品质的影响. 泰安: 山东农业大学硕士学位论文, 2012.
- CHEN X. Effects of different light emitting diode sources on physiological characteristics and quality in Chinese chive. Master Thesis. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2012.
- [38] 肖春生, 陈颐, 钟越峰, 杨虹琦, 何命军, 李帆, 裴晓东. 不同比例红蓝光对烟苗生长及碳氮代谢的影响. *中国农学通报*, 2013, 29(22): 160-166.
- XIAO C S, CHEN Y, ZHONG Y F, YANG H Q, HE M J, LI F, PEI X D. The effect on different proportion of red blue light to growth and carbon and nitrogen metabolism of the tobacco seedling. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2013, 29(22): 160-166.
- [39] 李慧敏. 不同光源对棉花、油菜和不结球白菜组培苗与实生苗生长的影响. 南京: 南京农业大学博士学位论文, 2012.
- LI H M. The effect of different lights on growth of cotton, rapeseed and non-heading chinese cabbage plantlets and seedlings. PhD Thesis. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012.
- [40] CASAL J J, FANKHAUSER C, COUPLAND G, BLAZQUEZ M A. Signaling for developmental plasticity. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(6): 309-314.
- [41] YAMAGUCHI S, KAMIYA Y. Gibberellins and light-stimulated seed germination. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2001, 20(4): 369-376.
- [42] NICK P, FURUYA M. Phytochrome dependent decrease of gibberellin-sensitivity. *Plant Growth Regulation*, 1993, 12(3): 195-206.
- [43] ZHAO X, YU X, FOO E. A study of gibberellin homeostasis and cryptochrome-mediated blue light inhibition of hypocotyl elongation. *Plant Physiology*, 2007, 145(1): 106-118.
- [44] FOO E, PLATTEN J D, WELLER J L, SYMONS G M. PhyA and cry1 act redundantly to regulate gibberellin levels during de-etiolation in blue light. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127(1): 149-156.
- [45] PLATTEN J D, FOO E, ELLIOTT R C, HECHT V, REID J B, WELLER J L. Cryptochrome 1 contributes to blue-light sensing in pea. *Plant Physiology*, 2005, 139(3): 1472-1482.
- [46] RIEU I, RUIZ-RIVERO O, FERNANDEZ-GARCIA N, GRIFFITHS J, POWERS S J, GONG F, PHILLIPS A L. The gibberellin biosynthetic genes *AtGA20ox1* and *AtGA20ox2* act, partially redundantly, to promote growth and development throughout the Arabidopsis life cycle. *Plant Journal*, 2008, 53(3): 488-504.
- [47] RICHARDS D E, KING K E, AIT-ALI T, HARBERD N P. How gibberellin regulates plant growth and development: A molecular genetic analysis of gibberellin signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 2001, 52(1): 67-88.

(责任编辑 张瑾)