

园艺植物叶色变化机制研究进展

陈延惠¹, 李跃霞¹, 郭晓丽¹, 连红可¹, 李洪涛², 胡青霞^{1*}

(1. 河南农业大学 园艺学院, 河南 郑州 450002; 2. 郑州市园林科学研究所, 河南 郑州 450003)

摘要: 园艺植物叶色变化受叶片色素成分、含量及外部环境因素的共同影响, 对叶片色素的研究可以为改良和培育彩叶植物品种提供参考依据。从叶片色素成分、叶片色素含量与叶形态和结构特征、光合特性及其他相关影响因子等方面论述了园艺植物叶色变化的研究概况, 总结了提取园艺植物三大叶片色素(叶绿素、类胡萝卜素和花青素)的最佳方法, 并提出了今后彩叶园艺植物育种的方向。

关键词: 园艺植物; 叶色; 叶片色素; 彩叶植物

中图分类号: S6 文献标识码: A 文章编号: 1004-3268(2011)12-0030-05

Research Progress of Mechanism on Leaf Color Transformation of Horticultural Plants

CHEN Yan-hui¹, LI Yue-xia¹, GUO Xiao-li¹, LIAN Hong-ke¹, LI Hong-tao², HU Qing-xia^{1*}

(1. College of Horticulture, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China;

2. Landscape Scientific Research Institute of Zhengzhou, Zhengzhou 450003, China)

Abstract: Leaf color transformation of horticultural plants was influenced by components and contents of leaf pigment and environmental factors. The research of leaf pigment can provide background knowledge for the next improvement and cultivation of the color-leaf horticultural plants. The progress on leaf color transformation of horticultural plants were reviewed in the article, in the respects of compositions of leaf pigment, leaf pigment contents, and leaf shapes and structure characteristics, photosynthetic characteristics, and other related factors. Meanwhile, the optimal extract situation of the three kinds of big leaf pigment (Chlorophylls, Carotenoids and Anthocyanidin) was summarized. Also, the future breeding direction on color leaf horticultural plants was proposed.

Key words: Horticultural plants; Leaf color; Leaf pigment; Color-leafed plants

在园艺植物中, 许多植物叶片都会呈现出不同色彩的变化, 如红花檵木^[1-2]、紫甘蓝^[3]、紫叶矮樱^[4-6]、糯米糍荔枝^[7]、紫叶李^[8]、槭树^[9]、红叶石楠^[10]等。据调查, 我国有记载的彩色叶植物有 400 多种, 分别属于 62 个科 108 个属^[11]。彩色叶植物色彩鲜艳、观赏性强, 具有很高的园林应用价值, 也是提取天然色素的重要原料^[12-13], 我国天然植物色素资源丰富。据统计, 现已开发研究的色素园艺植

物将近有 80 多种。至 1990 年底, 我国批准使用的天然色素有 38 种, 如甜菜红、玉米黄、萝卜红、β-胡萝卜素、葡萄皮色素等^[12-13]。在高等植物叶片中, 一般而言, 叶片色素主要包括叶绿素、类胡萝卜素和花青素三大类。另外, 彩色叶植物的色素合成基因在园艺植物叶色品种改良中更是重要的基因来源。

目前, 国内外对园艺植物叶色变化的研究主要集中在叶片色素、叶片形态和解剖结构、光合特性、

收稿日期: 2011-07-28

基金项目: 河南省科技攻关项目(072102150001); 郑州市科技攻关项目(083SGYG24123-6)

作者简介: 陈延惠(1963-), 女, 河南南阳人, 副教授, 主要从事果树遗传育种研究。E-mail: chenyanhui188@163.com

* 通讯作者: 胡青霞(1971-), 女, 河南偃师人, 副教授, 主要从事园艺产品贮藏加工研究。E-mail: hortdept@126.com

生态因子、遗传稳定性等方面。

园艺植物叶色的变化主要受叶片色素含量的影响,如彩叶植物花青素的含量相对较高,绿叶植物叶绿素所占比例较大^[14],并且叶片色素含量随着环境温度和光照条件的变化而变化,从而引起同一植株不同部位叶色的差异。

为此,通过对园艺植物叶色变化与叶片色素成分及含量关系的研究进行综述,为今后开展园艺植物的相关研究提供参考。

1 园艺植物叶片色素成分研究

在高等植物叶片中,一般而言,叶片色素主要包括叶绿素、类胡萝卜素和花青素三大类。

叶绿素是一种天然、安全、无毒并具有一定生理功能的脂溶性天然色素^[15],不溶于水,易溶于丙酮、乙醇和石油醚等有机溶剂。主要由叶绿素 a 和叶绿素 b 组成,正常叶片中叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值约为 3:1。在颜色上,叶绿素 a 呈蓝绿色,叶绿素 b 呈黄绿色。叶绿素是植物叶绿体内参与光合作用的重要色素,其功能是捕获光能并驱动电子转移到反应中心^[16]。光、温度、营养元素等是影响叶绿素生物合成的主要因素。

类胡萝卜素是植物叶片中一种很重要的色素,是镶嵌于叶绿体和有色体膜中的脂溶性色素,包括胡萝卜素(碳氢化合物)和叶黄素(胡萝卜素的氧化衍生物)两大类^[17]。前者呈橙黄色,后者呈黄色,两者性质均稳定,不易分解^[18-19],一般植物叶片中叶绿素与类胡萝卜素的比值约为 3:1。主要功能为参与光系统的组装、参与非光化学碎灭、抗氧化、维持膜的稳定性等。在园艺植物中,类胡萝卜素担当叶绿体光合作用的辅助色素和保护叶绿素免受强光破坏,是很强的抗氧化剂,具有保护氧化损伤的作用^[20]。同时,类胡萝卜素也是园艺植物合成植物激素 ABA 的前体,赋予园艺植物一系列色泽,除八氢番茄红素、六氢番茄红素等几种类胡萝卜素无色外,绝大多数类胡萝卜素呈黄色、橙色、橘红色或红色^[21]。

花青素,又称类黄酮类色素、花色素,是 2-苯基-苯并吡喃的衍生物,是植物体内很重要的一大类次生物质,属于类黄酮的一种^[22],而且,花青苷能够提高植物的光破坏防御能力。花青素在合成过程中,外界环境条件对其影响较大,其中,温度和光照是最重要的影响因素。花青素在紫(红)色系彩叶植物叶片的呈色中起主导作用^[23]。另外,在不同的 pH 值下,同一种花青素呈色不同,酸性条件下呈红

色,碱性条件下呈蓝色。

2 园艺植物叶片色素含量与叶片形态、结构特征相关研究

叶片形态、结构特征在一定程度上影响着叶片色素含量。对叶片形态、切片解剖结构的研究表明,叶绿素含量对叶片厚度无明显影响,但随着叶绿素含量的降低,其上下表皮和维管束细胞壁自发荧光加强,叶片组织木质化加强;同时,叶肉细胞叶绿体内有大量的淀粉粒,海绵组织较栅栏组织淀粉积累早且更为丰富^[7]。这表明叶绿体数目、基粒及间质片层的增多意味着截获光能的机构增加,因而能更有效地捕获光能。花青苷含量与叶鲜质量、叶干质量、叶含水量及各种质体色素含量有关。袁明等^[1]对红花檵木红叶转绿研究表明,叶鲜质量和叶含水量显著下降,但是叶干质量显著增加,各种质体色素含量上升,花青苷含量急剧下降,说明红花檵木转绿过程中逐渐失水,并伴随新物质的积累。中红杨叶色由红色转绿色过程中出现叶绿体数量减少,体积有所增大,基粒片层数相应减少的结构性变化^[24]。

3 园艺植物叶片色素含量与光合特性相关研究

光合作用是在叶片中进行的,因此光照是影响叶片色素含量变化的主要因子。最近几年,有关园艺植物叶片色素含量与光合特性的研究较多。

光照时间的长短会影响植物叶色变化。短日照条件下,可以提高叶绿素含量,降低花色素含量;而短暂光照提高花色素苷积累。如对一品红^[25]、非洲菊^[26]叶片的研究证明,短日照条件下,从上至下花色素含量递减,而叶绿素含量递增。随短日照时间的持续,叶片中花色素的成分不断增加,而叶绿素的成分不断减少。

不同叶位叶片色素含量与需光特性密切相关。叶绿素含量均以上位叶最低,中、下位叶差异不明显;花青素含量则以上位叶最高,中位叶最低。光合速率以中叶位最高,上位叶最低。不同叶位叶片的光饱和点表现为:中位叶>上位叶>下位叶;光补偿点表现为:上位叶>中位叶>下位叶^[3-4]。

光质对叶色变化也有一定的影响。红光和蓝光可显著提高叶片中的苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性,从而增加叶片中花色素苷含量,提高花色素苷/叶绿素值,使叶片呈现红色。光质可影响叶片中内含物的含量,黄光处理后显著提高叶片中可溶性糖、淀粉含量,蓝光处理有利于蛋白质的合成,绿光有利于叶

片中氨基酸含量的提高。光质还影响光反应中心的活性,其中红光可提高叶片潜在量子效率、实际量子效率、可变荧光/最大荧光(F_v/F_m)、可变荧光/初始荧光(F_v/F_o)、光化学淬灭系数(qP),增加叶片净光合速率^[8]。

4 园艺植物叶片色素含量与环境因素光照、温度、水分及化学元素的相关研究

除光照外,温度、有色膜覆盖、营养元素及水分胁迫等因素对叶片色素也有一定的影响。

温度高低对叶片色素含量有一定影响。高温可提高叶片中叶绿素含量,低温可促进花色素的合成。对于紫叶李,35℃高温可增大其 PPO 活性,抑制花色素苷的合成,甚至加速其分解,降低花色素苷/叶绿素值,使叶片呈现绿色,而 15℃低温可显著促进 PAL、POD 活性的提高,从而显著促进花色素苷的合成,提高花色素苷/叶绿素的比值,从而使叶片显红色^[8]。

不同昼夜温差处理下,叶片色素也有一定变化。昼夜温差大有利于多糖的积累,从而有利于花青素的形成和积累。李小康^[27]对中红杨的研究表明,不同昼夜温差(14℃、20℃、7℃、0℃)下叶绿素/花色素苷的比值表现为:14℃<20℃<7℃<0℃,昼夜温差为 14℃时有利于中红杨叶色的表达。

有色膜可提高园艺植物全生育期内叶片中叶绿素和类胡萝卜素含量及叶片的光合速率。张瑞华等^[28]对姜在幼苗期用有色膜(绿色膜、红色膜和蓝色膜)进行覆盖处理的研究表明,全生育期内叶片中叶绿素和类胡萝卜素含量,以蓝膜、绿膜处理较高,红膜处理较低;光合速率以绿膜处理较高,红膜处理次之,蓝膜处理较低,但均显著高于对照。

在园艺植物生育期,喷施营养元素也可提高叶片色素含量及光合效率。喷施 KH_2PO_4 可提高叶片花色素及叶绿素的含量,促进光合作用^[29];喷施尿素也可提高叶绿素含量,增强叶片光合特性^[30]。 Na^{2+} 、 Mg^{2+} 、 Al^{3+} 、 Ca^{2+} 对色素稳定性和颜色有一定关系,但不会产生不良影响,而 Cu^{2+} 、 Pb^{2+} 、 Fe^{3+} 、 Fe^{2+} 对色素有明显的破坏作用^[5]。其中 Cu^{2+} 对叶绿素影响最大,可使其吸光度值增加 23%; Fe^{3+} 对花青素影响最大,可使其吸光度值增加 10.9%^[6]。而胡静静等^[31]认为,对花青苷含量影响较大的是氮、磷、钙、锰、锌,其中磷与花青苷含量呈显著正相关,氮与其呈显著负相关;刘会超等^[32]认为, Zn^{2+} 对花青色稳定性影响显著。

此外,研究表明^[33-34],水分胁迫也不同程度地影响着园艺植物叶片色素含量。随着水分胁迫程度的加重,叶片叶绿素 a、叶绿素 b 及总叶绿素、类胡萝卜素含量下降,叶绿素 a/b 值明显上升,叶绿素与类胡萝卜素比值下降,花青素与叶绿素比值增加;PAL 活性和花青素含量上升。水分胁迫对叶绿素 b 的伤害程度大于对叶绿素 a 的,花青素与叶绿素比值的上升是导致叶片显色更加明显的主要原因,如紫叶李^[33]。而李艳秋等^[34]认为,水分胁迫前中期,草坪草的光合色素叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素变化不大;胁迫后期,其光合色素含量均下降。不同园艺植物叶片色素对水分胁迫的要求不同,其表现不同,还需要进一步的研究。

5 园艺植物叶片色素含量与叶色变化的关系研究

园艺植物叶片各种色素的成分种类、含量和比值的关系是导致叶色变化的主要原因,同时,也会随着环境温度和光照条件的变化而变化,从而引起同一植株不同部位叶色的差异。花青素/叶绿素的比值、可溶性糖和蛋白质含量均与叶色变化有显著相关^[8],叶片中叶绿素相对含量急剧下降,类胡萝卜素、叶黄素、花青素相对含量升高,各色素的相对含量在不同时期均呈现极显著差异^[35]。花色素苷与叶绿素含量呈显著负相关;温度与花色素苷和可溶性糖含量之间均呈显著负相关^[36]。

有研究表明,在园艺植物叶片发育的过程中,叶片叶绿素 a 和 b 含量以及叶绿素 a/b 的变化趋势与叶绿素总量的变化趋势相似;叶色的变化与花色素苷/叶绿素总量呈正相关关系,与类胡萝卜素、花色素苷绝对含量的变化关系不大,而与叶绿素总量呈很高的负相关关系,如枫香^[37]、茶树紫娟^[38]。

另外,叶片 pH 也是影响叶色变化的一个重要原因。胡敬志等^[37]对枫香叶片色素含量变化与叶色变化关系的研究表明,叶片 pH 的降低是叶片逐渐变红的一个原因。此外,叶片色素含量与叶色参数(光泽明亮度、红/绿、黄/蓝)也存在着一定关系。朱书香等^[39]研究了 4 种李属彩叶植物,认为紫叶李、紫叶矮樱、黑杆樱李和美人梅 4 种李属彩叶植物叶片红/绿值与叶绿素含量、花色素苷含量均呈显著或极显著的正相关性,而光泽明亮度和黄/蓝值与叶绿素含量、花色素苷含量、类胡萝卜素含量的相关性因树种而异。花色素苷含量和叶绿素含量的高低决定着红/绿值大小,但它们并不是影响光泽明亮度和

黄/蓝值的主要因素。

6 园艺植物叶片色素的提取与测定研究

6.1 叶绿素与类胡萝卜素的提取与测定

研究表明,叶片中叶绿素与类胡萝卜素的提取一般采用 80% 丙酮浸提法,如袁明等^[2]、唐前端等^[40]对红花檵木叶片叶绿素和类胡萝卜素的提取采用此法。此法提取效率高且比较纯净。但是计算公式有所不同,唐前端等^[40]采用的是将波钦诺克^[41]和朱广廉等^[42]的方法改良得到的。

$$C_a = 0.1 \times (9.78OD_{662} - 0.99OD_{644}),$$

$$C_b = 0.1 \times (21.43OD_{664} - 4.65OD_{662}),$$

$$C_{a+b} = 0.1 \times (5.13OD_{662} + 20.44OD_{644}),$$

$$C_k = 0.1 \times (4.7OD_{440} - 0.27C_{a+b}),$$

式中: C_a 为叶绿素 a 含量(mg/g), C_b 为叶绿素 b 含量(mg/g), C_{a+b} 为叶绿素 a 和叶绿素 b 的总含量(mg/g), C_k 为类胡萝卜素含量(mg/g)。

而袁明等^[2]是采用 Lichtenthaler 等^[43]的方法:叶绿素 a 含量 = $12.21A_{663} - 2.81A_{646}$, 叶绿素 b 含量 = $20.13A_{646} - 5.03A_{663}$ 。类胡萝卜素含量 $C_{x+c} = (1000A_{470} - 3.27Chla - 104Chlb)/229$, 式中:各种质体色素用每克鲜质量所含有色素的微克数表示($\mu\text{g/g}$)。

目前,就上述两种方法而言,在叶片色素研究中均较常使用,但就计算方法来说,后者更为简单明了。

6.2 花青苷的提取与测定

花青苷的最佳提取试剂为 1.0% 盐酸甲醇溶液,最佳提取时间是 5~6 h^[9],测定其最大吸收峰处 532 nm 和 654 nm 的吸光度值(OD)。崔晓静等^[10]选用 1.0% 盐酸甲醇,作为红叶石楠叶片中花青苷的提取液,所得花青苷比较纯净且提取效率高。朱书香等^[5]用 1.0% 盐酸甲醇作为紫叶矮樱花青苷提取的最佳试剂。目前,花青苷的测定一般采用分光光度计。以 OD 值为 0.1 时的花青苷浓度为 1 个单位: $C = OD_{530}/0.1m$, 式中: C 为花青苷的相对含量, OD_{530} 为样液吸光度值, m 为样品质量^[10,44-46]。

7 展望

近几年,有关园艺植物叶片色素成分、含量与叶色变化关系的研究领域不断扩大,进行了许多新的探索。其研究主要集中在三大叶片色素(叶绿素、类胡萝卜素和花青素)及其与叶形态结构、外部环境因子等对园艺植物叶色变化的影响,以及三大色素的

最佳提取与测定方法方面。但是有关影响叶色变化的关键基因结构和功能及其调控机制、利用生物技术克隆相应的基因等方面的研究还需要进一步深入的研究。目前许多园艺植物的转基因技术已日趋成熟,利用生物技术手段有望使不同的色素合成基因在单一叶色的观赏园艺植物中得到表达,从而实现改良和培育彩叶园艺植物品种的目的。

参考文献:

- [1] 袁明,贾学静,段振华. 红花檵木叶色变化过程中叶形态特征和色素含量变化[J]. 四川农业大学学报,2010,28(1):73-77.
- [2] 袁明,万兴智,杜蕾,等. 红花檵木叶色变化机理的初步研究[J]. 园艺学报,2010,37(6):949-956.
- [3] 王美玲,艾希珍,郑楠. 紫甘蓝不同叶位叶片色素含量及需光特性的研究[J]. 西北农业学报,2008,17(1):221-225.
- [4] 李萍,刘晓芳,黄闽敏,等. 紫叶矮樱叶片色素测定及动态变化分析[J]. 西北林学院学报,2007,22(5):23-26.
- [5] 朱书香,王中华,李彦慧,等. 紫叶矮樱叶片色素理化性质的研究[J]. 河北农业大学学报,2010,33(3):33-45.
- [6] 吕福梅,沈向,王东生,等. 紫叶矮樱叶片色素性质及其光合特性研究[J]. 中国农学通报,2005,21(2):225-228.
- [7] 尹金华,陆洁梅,黄旭明,等. 糯米糍荔枝花芽诱导期间叶片色素和结构的变化[J]. 果树学报,2008,25(2):258-261.
- [8] 史宝胜. 紫叶李叶色生理变化及影响因素研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2006.
- [9] 马晓. 槭树叶色变化的生理生化研究[D]. 郑州:河南农业大学,2005.
- [10] 崔晓静,肖建忠. 红叶石楠叶色变化的生理生化研究[D]. 保定:河北农业大学,2008.
- [11] 罗成. 华南地区彩叶植物资源调查及应用的初步研究[D]. 北京:北京林业大学,1994.
- [12] 黄远飞,钟晓红,马定渭. 果蔬园艺植物色素研究现状与发展前景[C]//邹学校. 湖南省园艺学会 40 周年庆典暨园艺产业发展学术研讨会论文集. 长沙,2003.
- [13] 王业勤,李勤生. 天然类胡萝卜素[M]. 北京:中国医药科技出版社,1997.
- [14] 张平. 几种常见彩叶植物的色素组成与叶色关系的研究[J]. 山东林业科技,2008(3):14-16.
- [15] 黄持都,胡小松,廖小军,等. 叶绿素研究进展[J]. 中国食品添加剂,2007(3):114-118.
- [16] 王平荣,张帆涛,高家旭,等. 高等植物叶绿素生物合成的研究进展[J]. 西北植物学报,2009,29(3):629-636.
- [17] 陶俊,张上隆. 园艺植物类胡萝卜素的代谢及其调节

- [J]. 浙江大学学报:农业与生命科学版,2003,29(5):585-590.
- [18] 王宝山. 植物生理学[M]. 北京:科学出版社,2003:67-73.
- [19] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 5 版. 北京:高等教育出版社,2004:60-66.
- [20] 顾琼芬,孙庆杰. 类胡萝卜素功能性研究进展[J]. 杭州食品科技,2002(2):10-12.
- [21] 徐娟,邓秀新. 柑橘类果实汁胞的红色现象及其呈色色素[J]. 果树学报,2002,19(5):307-313.
- [22] 宋建婷,周光宏. β -胡萝卜素的营养研究进展[J]. 四川畜牧兽医,2002,29(z1):89-94.
- [23] 郝峰鸽,李保印,杨立峰,等. 几种彩叶植物生长期色素含量研究[J]. 华北农学报,2007,22(1):161-163.
- [24] 侯鸣,涂炳坤,张卓文. 中红杨叶色变化的相关生理生化及结构初步研究[D]. 武汉:华中农业大学,2008.
- [25] 金波,东惠茹. 一品红花色的探讨[J]. 园艺学报,1994,21(1):87-90.
- [26] 孟祥春,彭建宗,王小菁. 光和糖对非洲菊花色素苷积累及 *CHS*、*DFR* 基因表达的影响[J]. 园艺学报,2007,34(1):227-230.
- [27] 李小康. 中红杨叶色变化的生理生化研究[D]. 郑州:河南农业大学,2008.
- [28] 张瑞华,战琨友,徐坤. 有色膜覆盖对姜叶片色素含量及光合作用的影响[J]. 园艺学报,2007,34(6):1465-1470.
- [29] 吕福梅,沈向. 四种李属彩叶树木叶片色素及光合特性研究[D]. 泰安:山东农业大学,2005.
- [30] 刘振平,张吉立,张金安,等. 营养元素对紫叶矮樱叶片色素性质及光合特性的影响[J]. 北方园艺,2010(2):104-106.
- [31] 胡静静,沈向,李雪飞,等. 黄连木秋季叶色变化与可溶性糖和矿质元素的关系[J]. 林业科学,2010,46(2):80-86.
- [32] 刘会超,贾文庆,尤扬,等. 连翘花色苷的提取及其稳定性研究[J]. 河南农业科学,2010(6):121-127.
- [33] 许丽颖,赫玉苹,王刚,等. 水分胁迫对紫叶李叶片色素含量与 PAL 活性的影响[J]. 吉林农业大学学报,2007,29(2):168-172.
- [34] 李艳秋,夏新莉,尹伟伦. 水分胁迫对 4 种草坪草光合色素及叶绿素荧光参数的影响[J]. 河南农业科学,2007(1):69-72.
- [35] 宋丽华,石雯. 银川市常见园林树木落叶物候观察及叶片变色机理[J]. 北方园艺,2010(2):119-123.
- [36] 陈继卫,沈朝栋,贾玉芳,等. 红枫秋冬转色期叶色变化的生理特性[J]. 浙江大学学报:农业与生命科学版,2010,36(2):181-186.
- [37] 胡敬志,田旗,鲁心安. 枫香叶片色素含量变化及其与叶色变化的关系[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2007,35(10):219-223.
- [38] 季鹏章,梁名志,宋维希,等. 茶树珍稀品种“紫娟”的叶片色素含量与叶色变化的关系研究[J]. 西南农业学报,2010,23(6):1860-1862.
- [39] 朱书香,杨建民,王中华,等. 4 种李属彩叶植物色素含量与叶色参数的关系[J]. 西北植物学报,2009,29(8):1663-1669.
- [40] 唐前瑞,陈德富,陈友云,等. 红檵木叶色变化的生理生化研究[J]. 林业科学,2006,42(2):111-115.
- [41] 波钦诺克 X H. 植物生物化学分析方法[M]. 北京:科学出版社,1981:229-263.
- [42] 朱广廉,钟海文,张爱琴. 植物生理学实验[M]. 北京:北京大学出版社,1990:51-54.
- [43] Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determination of total carotenoides and chlorophylls a and b of leaf in different solvents[J]. Biochemical Society Transactions,1985(11):591-592.
- [44] Rabino I, Mancinelli A L. Light, temperature, and anthocyanin production[J]. Plant Physiology, 1986, 81(3):922-924.