

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2019.05.004

北美红枫秋季呈色的生理机制研究^①

吴琰琰, 刘玉民, 闫洋洋

西南大学 资源环境学院, 重庆 400715

摘要: 为明确 3 种北美红枫秋季变色期呈色生理差异, 进一步阐释北美红枫呈色生理机制, 为北美红枫引种选择及适应性栽培提供参考, 特对其叶色参数、色素质量比、可溶性糖质量比、可溶性蛋白质量比、相关酶活性、叶片 pH 值等进行测定, 通过单因素方差分析比较三者间差异, 并通过相关性分析探寻北美红枫转色关键作用因子。结果表明, 色素质量比、可溶性糖质量比、可溶性蛋白质量比、多酚氧化酶(PPO)活性、叶片 pH 值等是影响北美红枫转红的重要作用因子。苯丙氨酸解氨酶(PAL)活性在北美红枫秋季变色期对色素质量比及色素比例并无明显影响, 不是影响其叶色转变的重要影响因子。叶绿素和类胡萝卜素质量比下降是北美红枫转红的原因, 但花色苷质量比迅速增加、 $m_{\text{Chl}}/m_{\text{Ant}}$ 值和 $m_{\text{Car}}/m_{\text{Ant}}$ 值的迅速降低才是北美红枫转红更为重要的直接原因。北美红枫叶色 a 值与可溶性糖质量比显著正相关($p < 0.01$), 整个秋季变色期, 可溶性糖质量比呈不断上升趋势, 但可溶性糖过量积累可能会抑制花色苷合成, 进而影响北美红枫叶片转红。北美红枫叶色 a 值与叶片 pH 值显著正相关($p < 0.01$), 整个秋季变色期, 叶片 pH 值不断升高。

关键词: 北美红枫; 花色苷; 色素比例; 可溶性糖; pH 值

中图分类号: S687.9; S792.35

文献标志码: A

文章编号: 1673-9868(2019)05-0021-09

北美红枫(*Acer rubrum* L.)为槭树科(Aceraceae)槭树属(*Acer* L.)大型落叶乔木。原产北美洲东海岸, 因其树形优美, 叶色多彩, 近年来被广泛引种于国内^[1]。北美红枫树高可达 30 m, 冠幅可达 12 m, 寿命可达 100 年。其适应能力强, 生长速度快, 易形成林, 非常适合作景观树种, 为城市增添美感^[2]。北美红枫变种达 40 多种, 在抗寒性、生长速率、秋季着色和叶片形态等方面表现出高度差异^[3]。目前, 国内外学者对北美红枫的研究主要针对单一品种对环境条件的响应^[4]、扦插育苗^[5]、组培快繁^[6]和栽培管理^[7]等方面。李力等基于 Lab 模型对其呈色生理机制进行过探讨^[8], 指出花色苷、光合色素和可溶性糖是影响叶片 a 值的重要因素, 喷施蔗糖溶液不会显著影响叶片转色^[9]。研究发现, 在秋季变色期, 被引进到重庆地区的秋火焰(*Acer rubrum* ‘Autumn Blaze’)和酒红(*Acer rubrum* ‘Brandy Wine’)的叶片多数在转红前便已脱落, 而十月光辉(*Acer rubrum* ‘October Glory’)的叶片转红早, 效果好, 持续时间长。为明确北美红枫的呈色机制, 本试验以秋火焰等 3 种北美红枫为材料, 测定和比较呈色期叶片的色素质量比、可溶性糖质量比、可溶性蛋白质量比、相关酶活性和叶片 pH 值等生理指标, 研究北美红枫呈色的生理机制, 以期为人工调控北美红枫秋季叶色提供理论依据。

① 收稿日期: 2018-12-13

基金项目: 国家林业局林业推广项目(cfa2017lykt07); 重庆林业科技攻关重点项目(cfa2018lykj05)。

作者简介: 吴琰琰(1995-), 女, 硕士研究生, 主要从事森林资源开发与利用研究。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于重庆市北碚区西南大学后山竹园实验基地(29°49′2.4″N, 106°24′56.0″E)。试验地土壤基本理化性质测定结果为:紫色土, pH 值为 5.9, 全氮 1.39 g/kg, 有效磷 14.93 mg/kg, 速效钾 20.31 mg/kg, 有机质 22.46 g/kg, 容质量 1.334 g/cm。北碚地区气候类型为亚热带季风气候, 秋季降雨日较多。试验期间当地最高气温 34 °C, 最低气温 12 °C。

1.2 试验材料

试验材料为从美国引进的 3 种北美红枫:秋火焰、酒红和十月光辉。每个品种选取生长良好、长势相近的植株 4 棵(平均地径 6 cm、平均株高 4.0 m、树龄 5 年)。从 2016 年 9 月 30 日至 2016 年 11 月 5 日每隔 9 d 采样一次。采样时选取各样本树东、南、西、北 4 个方位, 各方位各选取 3 片等高、健康、无损伤的叶片, 立即带回实验室进行相关测定。每次采样前一天, 各样本树随机选择 3 根枝条调查红叶、黄叶、绿叶比例, 并用其描述 3 种北美红枫变色情况, 变色情况记录见表 1。

表 1 不同采样时间 3 种北美红枫变色情况

采样期	采样时间	3 种北美红枫采样期间变色情况
I	9 月 30 日	秋火焰、酒红、十月光辉均为绿色。
II	10 月 9 日	秋火焰、酒红仍为绿色, 十月光辉有近 10% 叶片颜色转黄。
III	10 月 18 日	秋火焰、酒红近 30% 叶片颜色转黄, 十月光辉近 50% 叶片颜色转红。
IV	10 月 27 日	秋火焰、酒红近 20% 叶片脱落, 未脱落叶片近 50% 颜色转黄, 仅 10% 颜色转红; 十月光辉近 10% 叶片脱落, 未脱落叶片近 90% 叶片转红。
V	11 月 5 日	3 种北美红枫叶片均处于脱落期。秋火焰、酒红未脱落叶片仅 20% 叶片颜色转红; 十月光辉全株未脱落叶片均为红色。

1.3 试验方法

1.3.1 叶色参数测定

CIE Lab 颜色空间是由国际照明委员会(International Commission Illumination)于 1976 年制定的一种色彩模式, 常作为均匀色彩空间的近似^[10]。它用 3 个基本坐标 L^* , a^* , b^* , 本文省略 $*$, 简写为 L, a, b , 其中 L 代表明暗; b 代表黄蓝; a 代表红绿。通过 L, a, b 值可定量描述 3 种北美红枫秋季变色期叶色差异。叶色参数的测定参照李力的方法^[8]。将所采叶片固定, 并用参数为 ISO 500、快门 320、光圈 F4.5 的 Nikon D7000 相机拍照, 在 Adobe Photoshop CS3 拾色器中, 采用 Lab 颜色模式, 记录各个叶片的 L 值、 a 值及 b 值, 然后求其平均值。

1.3.2 花色素苷质量比测定

花色素苷质量比测定参照 Lee 等的方法^[11]。称取 1.0 g 新鲜叶片并剪碎, 将其移至 25 mL 具塞试管, 用移液管向具塞试管中加入 1% 盐酸乙醇 10 mL, 摇动试管至叶片碎屑全部浸没, 避光置于 32 °C 恒温水浴锅中 4 h 获得粗提取液, 将粗提取液用离心机在 5 000 r/s 下离心 10 min, 其所获上清液即为花色素苷提取液。每个处理均设置 3 个重复。

1.3.3 其他生理指标测定

叶绿素质量比和类胡萝卜素质量比的测定参照邱念伟等的方法^[12-13]; PAL 活性参考刘金、Lister 等的方法^[14-15]测定; PPO 活性参考 Anderson 的方法^[16]测定; 可溶性糖、可溶性蛋白质量比测定方法参照《植物生理生化实验原理与技术》^[17], 分别选用蒽酮比色法、考马斯亮蓝 G-250 染色法; 叶片 pH 值的测定参考

Lee 等的方法^[18].

1.4 数据分析

试验数据方差分析及相关性分析选用 SPSS 21.0 软件, 在两两比较差异是否具有统计学意义前, 先对方差进行同质性检验, 若可以认为齐性, 则用 LSD 方法; 若不能认为齐性, 则用 Tamhane's T2(M)方法; 对各因子进行相关性分析时, 选用 3 种北美红枫平均值. 选用 Origin2017 软件进行绘图.

2 结果与分析

2.1 北美红枫秋季变色期的叶色参数

由表 2 知, 3 种北美红枫 L 值、 b 值均呈下降趋势, a 值均呈上升趋势. 整个秋季变色期, 秋火焰、酒红、十月光辉的 L 值分别下降 19.5, 32.72, 31.75; b 值分别下降 23.06, 29.62, 16.53; a 值分别升高 43.75, 36.01, 47.98. 11 月 5 日, 三者 a 值均达到峰值, 此时十月光辉 a 值为秋火焰的 1.67 倍, 是酒红的 2.61 倍. 秋火焰 11 月 5 日 a 值仅比十月光辉 10 月 18 日 a 值大 1.19, 酒红 11 月 5 日 a 值甚至比十月光辉 10 月 18 日 a 值还要小 5.84. 十月光辉 L 值、 a 值始终大于秋火焰、酒红, 且与二者的差异具有统计学意义. 除 11 月 5 日外, 秋火焰、酒红 b 值差异均无统计学意义. 10 月 18 日十月光辉 a 值转正前, 3 种北美红枫 b 值的差异均不具有统计学意义, 且十月光辉 b 值最小. 10 月 18 日十月光辉 a 值转正后, 其 b 值始终大于秋火焰、酒红, 且与二者的差异具有统计学意义.

表 2 3 种北美红枫秋季变色期叶色参数

北美红枫品种	叶色参数	采 样 时 间				
		9 月 30 日	10 月 9 日	10 月 18 日	10 月 27 日	11 月 5 日
秋火焰	L	25.44±0.03a	21.51±0.37a	20.53±0.05a	18.93±0.69a	5.94±1.18a
酒红		37.72±11.04ab	27.10±1.39b	16.66±5.05a	14.10±1.95b	5.00±2.45a
十月光辉		43.75±2.99b	35.75±2.36c	27.75±3.77b	20.00±3.92a	12.00±2.71b
秋火焰	a	-24.25±2.06a	-15.60±5.96a	-2.03±5.45a	10.94±2.33a	19.50±1.29a
酒红		-23.54±1.64a	-15.75±1.71a	-0.53±4.88a	6.54±1.72a	12.47±1.86b
十月光辉		-15.38±8.41a	-4.56±4.61b	18.31±7.91b	23.78±6.31b	32.60±8.91c
秋火焰	b	28.50±3.70a	23.25±3.40a	17.00±0.82a	13.50±3.51a	5.44±0.17a
酒红		33.50±4.57a	21.49±0.37a	18.93±0.69a	13.63±3.53a	3.88±1.18b
十月光辉		31.09±0.91a	20.50±1.29a	22.50±2.08b	16.81±1.53b	14.56±1.14c

注: 表中同列数据后无相同小写字母的表示差异具有统计学意义 ($p < 0.05$).

2.2 北美红枫秋季变色期的色素质量比及色素比

2.2.1 秋季变色期的色素质量比

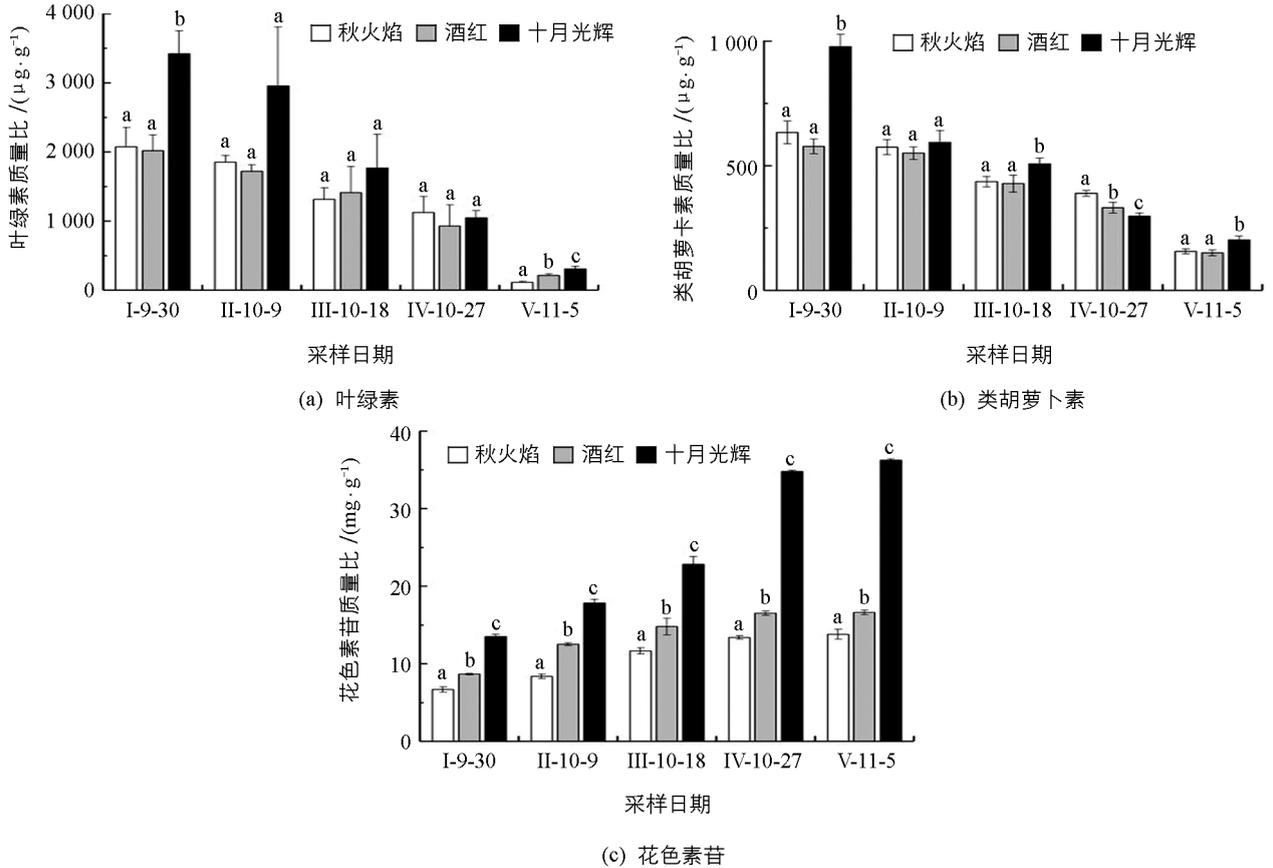
整个秋季变色期, 3 种北美红枫叶绿素、类胡萝卜素质量比均呈下降趋势, 花色素苷质量比均呈上升趋势 (图 1). 十月光辉叶绿素质量比始终高于秋火焰、酒红; 9 月 30 日, 十月光辉叶绿素质量比是秋火焰的 1.65 倍, 是酒红的 1.69 倍; 11 月 5 日, 十月光辉叶绿素质量比是秋火焰的 2.68 倍, 是酒红的 1.43 倍. 从 9 月 30 日到 11 月 5 日, 秋火焰、酒红、十月光辉叶绿素质量比分别下降了 1 959, 1 805, 3 114 $\mu\text{g/g}$ (图 1(a)).

除 10 月 27 日外, 十月光辉类胡萝卜素质量比始终显著高于秋火焰、酒红; 9 月 30 日, 十月光辉类胡萝卜素质量比是秋火焰的 1.54 倍, 是酒红的 1.69 倍; 11 月 5 日, 十月光辉类胡萝卜素质量比是秋火焰的 1.30 倍, 是酒红的 1.34 倍. 从 9 月 30 日到 11 月 5 日, 秋火焰、酒红、十月光辉类胡萝卜素质量比分别下降了 477.35, 426.60, 775.63 $\mu\text{g/g}$ (图 1(b)).

3 种北美红枫花色素苷质量比均呈上升趋势, 且三者差异始终具有统计学意义, 花色素苷质量比从高到低顺序为: 十月光辉、酒红、秋火焰. 9 月 30 日, 十月光辉花色素苷质量比是秋火焰的 2.02 倍, 是酒红

的 1.56 倍; 11 月 5 日, 十月光辉花色苷质量比是秋火焰的 2.63 倍, 是酒红的 2.18 倍. 从 9 月 30 日到 11 月 5 日, 秋火焰、酒红、十月光辉花色苷质量比分别增加了 7.11, 7.96, 22.71 mg/g(图 1(c)).

10 月 18 日后, 3 种北美红枫叶绿素、类胡萝卜素质量比差异相对较小, 花色苷质量比差异极大.



柱状图上同组不同字母代表各品种间差异具有统计学意义($p < 0.05$).

图 1 3 种北美红枫秋季变色期色素质量比

2.2.2 秋季变色期的色素比

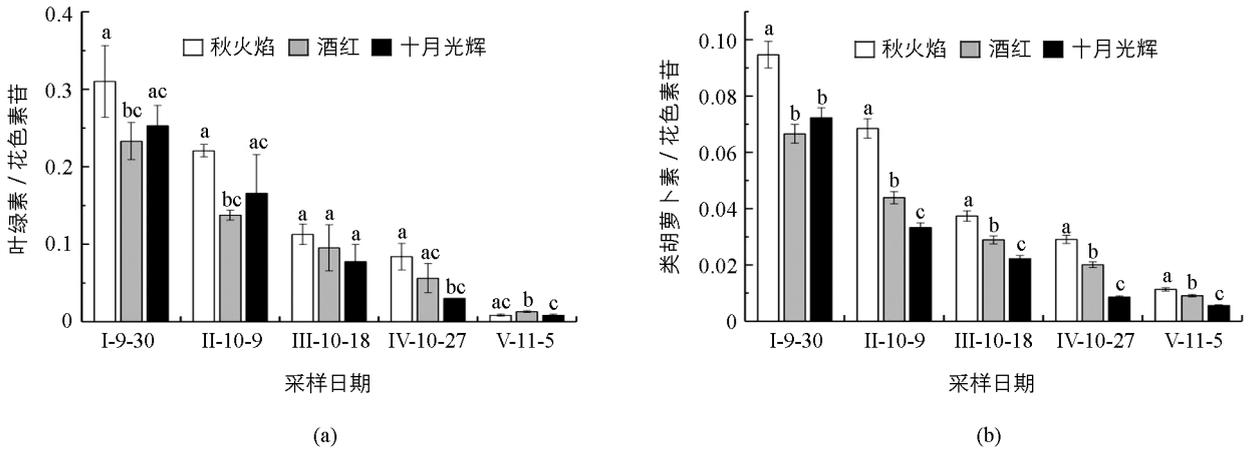
整个秋季变色期, 3 种北美红枫秋季变色期叶绿素与花色苷质量之比($m_{\text{Chl}}/m_{\text{Ant}}$)、类胡萝卜素与花色苷质量之比($m_{\text{Car}}/m_{\text{Ant}}$)均呈下降趋势(图 2). 11 月 5 日 $m_{\text{Chl}}/m_{\text{Ant}}$ 值与 9 月 30 日相比, 秋火焰下降了 37.36 倍, 酒红下降了 17.93 倍, 十月光辉下降了 29.76 倍; 10 月 18 日后, 十月光辉 $m_{\text{Chl}}/m_{\text{Ant}}$ 值始终小于秋火焰、酒红(图 2(a)). 11 月 5 日 $m_{\text{Car}}/m_{\text{Ant}}$ 值与 9 月 30 日相比, 秋火焰下降了 8.37 倍, 酒红下降了 7.35 倍, 十月光辉下降了 12.95 倍; 10 月 9 日后, 3 种北美红枫 $m_{\text{Car}}/m_{\text{Ant}}$ 值差异始终具有统计学意义, 且十月光辉 $m_{\text{Car}}/m_{\text{Ant}}$ 值始终小于秋火焰、酒红(图 2(b)).

2.3 北美红枫秋季变色期的其他生理指标

2.3.1 秋季变色期的可溶性糖及可溶性蛋白质量比

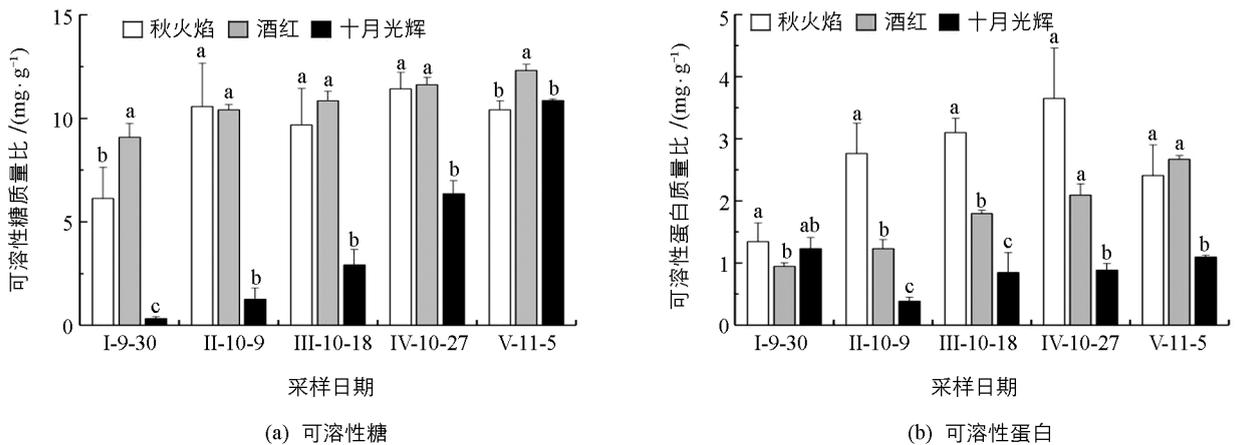
整个秋季变色期, 3 种北美红枫可溶性糖质量比(简称为 SS)总体基本呈增长趋势. 11 月 5 日采样结果与 9 月 30 日相比, 秋火焰、酒红、十月光辉 SS 质量比分别上升了 70%, 36%, 3 200%, 十月光辉 SS 质量比极大提高. 十月光辉 5 次采样的 SS 质量比比例约为 1 : 4 : 9 : 19 : 33, 接近为幂指数增长. 9 月 30 日, 秋火焰、酒红、十月光辉三者 SS 质量比接近为 19 : 27 : 1, 三者差异极具有统计学意义. 而后至 10 月 27 日, 秋火焰、酒红 SS 质量比仍显著高于十月光辉. 11 月 5 日, 十月光辉 SS 质量比达到峰值, 虽略高于秋火焰, 但仍显著低于酒红(图 3(a)).

整个秋季变色期, 秋火焰可溶性蛋白质量比(简称为 SP)呈先升后降趋势, 酒红 SP 质量比基本呈直线上升, 而十月光辉 SP 质量比则呈先降后升趋势. 10 月 9 日, 秋火焰、酒红、十月光辉 SP 质量比差异具有统计学意义, 比例约为 7 : 2 : 1. 10 月 18 日, 三者 SP 质量比均有所提高, 且差异仍具有统计学意义, 比例约为 4 : 2 : 1. 9 月 30 日至 11 月 5 日, 3 种北美红枫可溶性蛋白质量比按从高到低顺序大致为: 秋火焰、酒红、十月光辉. 10 月 9 日后, 十月光辉可溶性蛋白质量比始终显著低于秋火焰、酒红(图 3(b)).



柱状图上同组不同字母代表各品种间差异具有统计学意义($p < 0.05$).

图 2 3 种北美红枫秋季变色期色素比



柱状图上同组不同字母代表各品种间差异具有统计学意义($p < 0.05$).

图 3 3 种北美红枫秋季变色期可溶性糖及可溶性蛋白的质量比

2.3.2 秋季变色期的相关酶活性

整个秋季变色期, 3 种北美红枫多酚氧化酶(简称为 PPO)活性总体呈增高趋势, 其中秋火焰 PPO 活性呈波浪形变化, 酒红、十月光辉 PPO 活性则基本呈直线形变化. 11 月 5 日与 9 月 30 日相比, 秋火焰、酒红、十月光辉 PPO 活性(鲜质量)分别升高了 144 U/($\text{min} \cdot \text{g}$)、279 U/($\text{min} \cdot \text{g}$)、443 U/($\text{min} \cdot \text{g}$). 9 月 30 日, 十月光辉 PPO 活性是秋火焰的 0.58 倍, 是酒红的 1.97 倍; 11 月 5 日, 十月光辉 PPO 活性是秋火焰的 1.47 倍, 是酒红的 1.67 倍. 10 月 18 日后, 十月光辉 PPO 活性始终高于秋火焰、酒红(图 4(a)). 11 月 5 日与 9 月 30 日相比, 秋火焰苯丙氨酸解氨酶(简称为 PAL)活性变化较小, 酒红、十月光辉 PAL 活性分别下降了 695 $\mu\text{mol}/(\text{h} \cdot \text{mg})$ 、802 $\mu\text{mol}/(\text{h} \cdot \text{mg})$. 整个秋季变色期, 3 种北美红枫 PAL 活性差异始终具有统计学意义, 其中秋火焰 PAL 活性变化较为剧烈, 呈“V”型, 而酒红、十月光辉 PAL 活性变化较为平缓, 且 10 月 18 日后, 十月光辉 PAL 活性基本稳定. 除 10 月 18 日秋火焰 PAL 活性显著低于酒红、十月光辉外, 其他时期秋火焰 PAL 活性始终显著高于酒红、十月光辉(图 4(b)).

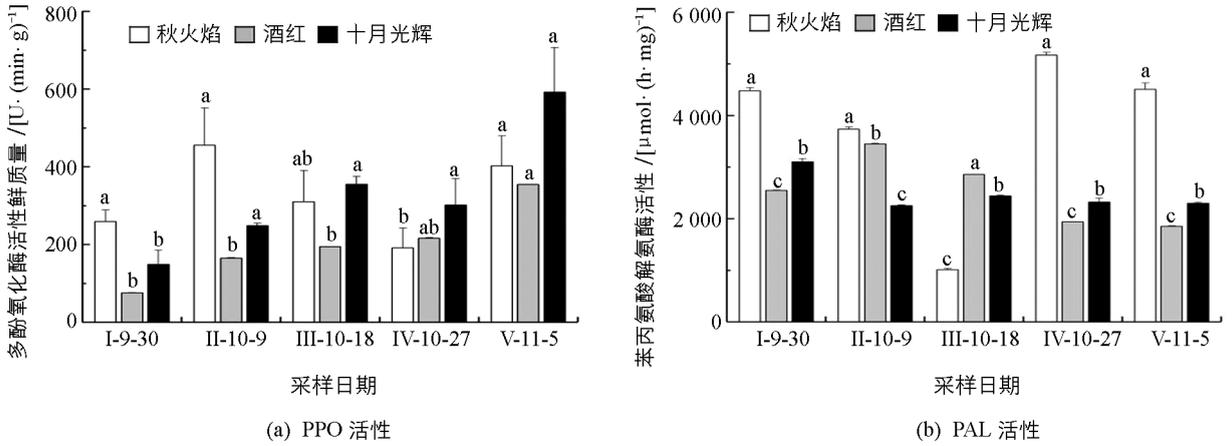


图 4 3 种北美红枫秋季变色期相关酶活性

2.3.3 秋季变色期的叶片 pH 值

整个秋季变色期, 3 种北美红枫叶片 pH 值差异具有统计学意义, 且 pH 值按从高到低的顺序始终为: 十月光辉、酒红、秋火焰. 3 种北美红枫叶片 pH 值始终低于土壤 pH 值(5.9). 11 月 5 日与 9 月 30 日相比, 秋火焰、酒红、十月光辉叶片 pH 值总体呈上升趋势, 但分别仅上升 0.17, 0.45, 0.25(图 5).

2.4 呈色因子的相关性分析

Person 相关性分析结果表明(表 3), 北美红枫叶片 SS 质量比、SP 质量比、PPO 活性、pH 值与叶色 L 值、 b 值呈极显著负相关($p < 0.01$), 与叶色 a 值呈极显著正相关($p < 0.01$), 与叶片色素质量比及色素比呈极显著相关($p < 0.01$), 说明此四者是影响北美红枫秋季转色的重要因子. PAL 活性对北美红枫叶色 L, a, b 值均无显著影响, 说明 PAL 活性不是影响北美红枫秋季转色的重要因子.

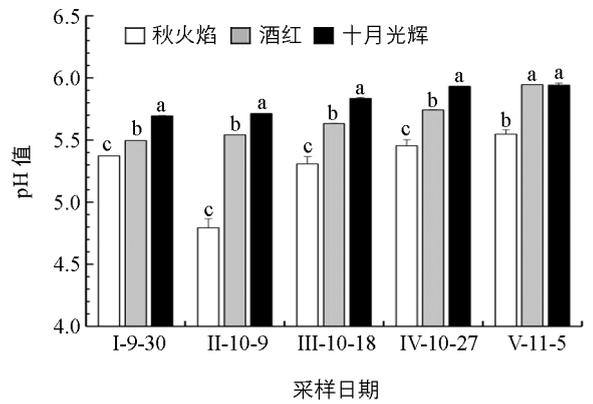


图 5 3 种北美红枫秋季变色期叶片 pH 值

表 3 北美红枫秋季变色期各呈色因子的相关性分析

呈色因子	L	a	b	m_{Chl}	m_{Car}	m_{Ant}	$m_{\text{Chl}}/m_{\text{Ant}}$	$m_{\text{Car}}/m_{\text{Ant}}$
Chl	0.964**	-0.946**	0.950**	1				
Car	0.807**	-0.825**	0.785**	0.857**	1			
Ant	-0.935**	0.973**	-0.947**	-0.942**	-0.838**	1		
$m_{\text{Chl}}/m_{\text{Ant}}$	0.951**	-0.969**	0.964**	0.952**	0.759**	-0.969**	1	
$m_{\text{Car}}/m_{\text{Ant}}$	0.935**	-0.976**	0.949**	0.934**	0.844**	-0.989**	0.977**	1
SS	-0.938**	0.930**	-0.956**	-0.905**	-0.796**	0.948**	-0.922**	-0.938**
SP	-0.804**	0.849**	-0.798**	-0.827**	-0.608**	0.890**	-0.893**	-0.871**
PPO	-0.803**	0.686**	-0.796**	-0.751**	-0.523*	0.626**	-0.708**	-0.634**
PAL	0.348	-0.404	0.302	0.299	0.058	-0.274	0.432	0.363
pH	-0.794**	0.832**	-0.724**	-0.858**	-0.936**	0.824**	-0.748**	-0.815**

注: Chl 表示叶绿素质量比; Car 表示类胡萝卜素质量比; Ant 表示花色苷质量比; SS 表示可溶性糖质量比; SP 表示可溶性蛋白质量比; PPO 表示多酚氧化酶活性; PAL 表示苯丙氨酸解氨酶活性. * 代表显著相关($p < 0.05$); ** 代表极显著相关($p < 0.01$).

3 讨 论

北美红枫适应能力强, 在我国南方地区广泛引种, 但北美红枫品种繁多, 且表现出高度差异性, 如抗寒性、生长速率、秋季着色等^[19]。3 种北美红枫秋季叶色变化过程有较大差异, 秋火焰的变化过程为: 绿色—黄色—橙黄色; 酒红为: 绿色—黄色—橘黄色; 十月光辉为: 绿色—黄色—橙红色。与秋火焰、酒红相比, 十月光辉变色较早, 持续时间较长。研究报道, 彩叶植物叶色变化受内外因素共同作用, 是植物的应激反应之一^[20]。外部因素主要表现为光照、温度、湿度和土壤等方面, 内部因素包括形态学、生理学和生化防御机制。3 种红枫在同一地区种植, 且在形态和健康条件上相似, 因此考虑叶色差异主要是由于它们的生理差异。相关性分析表明, 北美红枫叶色 a 值与色素质量比及色素比极显著相关, 此外, 10 月 18 日后, 十月光辉的叶绿素、类胡萝卜素质量比始终高于秋火焰、酒红, 表明北美红枫叶色变化除因色素变化外, 可能还与光合作用效果有关^[21]。

花色素苷是一种多酚化合物, 在花、叶和果实中广泛积累, 在高等植物中常呈现紫色、红色等典型颜色^[22]。可溶性糖不仅是花色素苷合成的前体物质, 同时也是一种信号物质, 如与花青素合成有关的 *ldox* 基因、*chs* 基因的表达受糖相关机制的调节^[23]。然而, 秋火焰、酒红可溶性糖质量比远高于十月光辉, 二者变色效果却远不如十月光辉, 这与李梅洁等研究相一致^[9], 故猜测叶片内可溶性糖质量比过高, 可能会抑制相关基因的表达, 影响其花色素苷合成。可溶性蛋白是植物体内重要的渗透调节物质, 可以帮助植物对低温和老化等不利条件做出反应。本研究发现 10 月 9 日后, 十月光辉的可溶性蛋白质量比显著低于秋火焰和酒红。通过比较渗透调节物质的质量比, 我们认为十月光辉比秋火焰、酒红具有更强的抗低温性。

研究表明花色素苷的合成受酶的控制^[24]。PPO 广泛存在于植物中, 可催化酚类物质形成棕色产物, 对植物色彩有一定作用^[25]。相关性分析表明, PPO 活性和 a 值显著正相关, 10 月 18 日后, 十月光辉 PPO 活性始终高于秋火焰、酒红, 说明较高的 PPO 活性能加深北美红枫叶色, 这与卓启苗对欧洲卫矛 (*Euonymus europaea*) 的研究一致^[26]。苯丙氨酸是花青素合成的直接前体, 但关于 PAL 是否对花青素合成有影响一直存在争议^[27]。本研究中 PAL 活性与花色素苷无显著相关关系, 说明 PAL 活性不是北美红枫花青素合成的关键作用因子, 对其秋季叶色变化无显著影响, 这与 Wellman 等对红毛杉 (*Haplopappus gracilis*) 的研究结果一致^[28]。本试验发现在北美红枫秋季变色期, 其叶片 pH 值不断升高, 且与叶色 a 值呈极显著正相关 ($p < 0.01$)。3 种北美红枫 pH 值差异具有统计学意义, 且十月光辉的叶片 pH 值始终最高, 说明叶片 pH 值会影响北美红枫叶色转变, 这与程怡等对月季花的研究结果一致^[29], 未来可通过适当提高土壤 pH 值来改善北美红枫呈色状况。本试验以 3 种北美红枫为材料, 仅就部分生理指标探讨了北美红枫秋季叶片呈色的差异, 未对其遗传因子进行分析, 今后还需通过分子标记等遗传学手段开展进一步研究。

4 结 论

色素质量比、可溶性糖质量比、可溶性蛋白质量比、PPO 活性、叶片 pH 值等是影响北美红枫转红的重要作用因子。花色素苷质量比的迅速增加、 m_{Chl}/m_{Ant} 值和 m_{Car}/m_{Ant} 值的迅速降低是北美红枫转红的直接原因。北美红枫秋季变色期可溶性糖大量积累, 但其过量积累可能会抑制花色素苷合成, 进而影响北美红枫叶片转红。PAL 活性在北美红枫秋季变色期对色素质量比及色素比并无明显影响, 不是影响其叶色转变的重要影响因子。叶片 pH 值与北美红枫叶色 a 值显著相关, 未来可通过调节叶片 pH 值人工调控北美红枫秋季变色。十月光辉在秋季变色期生长状态稳定, 转红效果较好, 更适合南方地区引种。

参考文献:

- [1] 邢祥胜. 美国红枫观赏品种的引种及选育 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2014.
- [2] 李力. 北美红枫呈色生理机制及叶色调控 [D]. 重庆: 西南大学, 2016.
- [3] ABRAMS M D. The red maple paradox [J]. *Bioscience*, 1998, 48(5): 355-364.
- [4] LAHR E C, DUNN R R, FRANK S D. Variation in Photosynthesis and Stomatal Conductance among Red Maple (*Acer rubrum*) Urban Planted Cultivars and Wildtype Trees in the Southeastern United States [J]. *PLoS One*, 2018, 13(5): 0197866-1-0197866-.
- [5] 徐建林. 5个北美红枫品种的引种适应性及嫩枝扦插技术研究 [D]. 泰安: 山东农业大学, 2015.
- [6] 吴雅琼, 刘婧, 汪贵斌, 等. 美国红枫的组织培养与快繁技术 [J]. *北方园艺*, 2016(20): 97-102.
- [7] 徐华金. 几种彩叶植物的引种栽培及适应性研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2007.
- [8] 李力, 张盛楠, 刘亚敏, 等. 基于 Lab 模型的北美红枫呈色生理因素探究 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2017, 45(9): 87-94.
- [9] 李梅洁, 刘玉民, 李力, 等. 叶面喷施蔗糖对北美红枫叶色表现的影响 [J]. *西部林业科学*, 2017, 46(4): 93-100.
- [10] SCHWARZ M W, COWAN W B, BEATTY J C. An Experimental Comparison of RGB, YIQ, LAB, HSV, and Opponent Color Models [J]. *Acm Transactions on Graphics*, 1987, 6(2): 123-158.
- [11] LEE J, CHOUNG M G. Identification and Characterisation of Anthocyanins in the Antioxidant Activity-containing Fraction of *Liriope Platyphylla* Fruits [J]. *Food Chemistry*, 2011, 127(4): 1686-1693.
- [12] 邱念伟, 王修顺, 杨发斌, 等. 叶绿素的快速提取与精密测定 [J]. *植物学报*, 2016, 51(5): 667-678.
- [13] 王文杰, 贺海升, 关宇, 等. 丙酮和二甲基亚砷法测定植物叶绿素和类胡萝卜素的方法学比较 [J]. *植物研究*, 2009, 29(2): 224-229.
- [14] 刘金, 魏景立, 刘美艳, 等. 早熟苹果花青苷积累与其相关酶活性及乙烯生成之间的关系 [J]. *园艺学报*, 2012, 39(7): 1235-1242.
- [15] LISTER C E, LANCASTER J E, WALKER J R L. Developmental Changes in Enzymes of Flavonoid Biosynthesis in the Skins of Red and Green Apple Cultivars [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 1996, 71(3): 313-320.
- [16] ANDERSON J V, MORRIS C F. An Improved Whole-Seed Assay for Screening Wheat Germplasm for Polyphenol Oxidase Activity [J]. *Crop Science*, 2001, 41(6): 1697-1705.
- [17] 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: 135.
- [18] LEE H S, WICKER L. Anthocyanin Pigments in the Skin of Lychee Fruit [J]. *Journal of Food Science*, 1991, 56(2): 466-468.
- [19] TOWNSEND A M, ROBERTS B R. Effect of Moisture Stress on Red Maple Seedlings from Different Seed Sources [J]. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique*, 1973, 51(10): 1989-1995.
- [20] 李卫星, 杨舜博, 何智冲, 等. 植物叶色变化机制研究进展 [J]. *园艺学报*, 2017, 44(9): 1811-1824.
- [21] CASADO S G, BELLOSO O M, MARTINEZ P E, et al. Induced Accumulation of Individual Carotenoids and Quality Changes in Tomato Fruits Treated with Pulsed Electric Fields and Stored at Different Post-treatments Temperatures [J]. *Postharvest Biology and Technology*, 2018, 146: 117-123.
- [22] 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.
- [23] GOLLOP R, FARHI S, PERL A. Regulation of the Leucoanthocyanidin Dioxygenase Gene Expression in *Vitis vinifera* [J]. *Plant Science*, 2001, 161(3): 579-588.
- [24] van TUNEN A J, KOES R E, SPELT C E, et al. Cloning of the 2 Chalcone Flavanone Isomerase Genes from *Petunia-hybrida-coordinat*, Light-regulated and Differential Expression of Flavonoid Genes [J]. *Embo Journal*, 1988, 7(5): 1257-1263.
- [25] 代丽, 宫长荣, 史霖, 等. 植物多酚氧化酶研究综述 [J]. *中国农学通报*, 2007, 23(6): 312-316.
- [26] 卓启苗, 丁彦芬, 余慧, 等. 欧洲卫矛秋冬转色期叶色变化的生理机制 [J]. *西北植物学报*, 2018, 38(6):

1072-1079.

[27] 唐前瑞, 陈德富, 陈友云, 等. 红榿木叶色变化的生理生化研究 [J]. 林业科学, 2006, 42(2): 111-115.

[28] WELLMAN E, HRAZDINA G, GRISEBACH H. Induction of Anthocyanin Formation and of Enzymes Related to Its Biosynthesis by UV Light in Cell- cultures of *Haplopappus-gracilis* [J]. *Phytochemistry*, 1976, 15(6): 913-915.

[29] 程 怡, 张云婷, 王清明, 等. 月季花发育过程中花色变化的生理生化研究 [J]. 西北植物学报, 2014, 34(4): 733-739.

Study of the Mechanism of Physiological Discoloration of North American Red Maple (*Acer rubrum* L.)

WU Yan-yan, LIU Yu-min, YAN Yang-yang

School of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract: In order to clarify the physiological differences among three varieties of North American red maples (*Acer rubrum* L.) and further explain the physiological discoloration mechanism so as to provide a reference for the introduction and adaptive cultivation of red maples in southwestern China, a study was conducted in which the leaves of the three varieties were collected to measure their leaf color parameters, pigment contents, soluble sugar contents, soluble protein contents, the related enzyme activities and leaf pH values. Finally, one-way ANOVA was used to analyze their differences, and correlation analysis was used to explore the key factors of autumn color change of *A. rubrum*. The results showed that pigment, soluble sugar, soluble protein, PPO activity, and leaf pH were important factors influencing the leaf color of *A. rubrum* in autumn. PAL had no significant effect on pigment content, pigment ratio and leaf color parameters, so it was not an important factor affecting leaf color transformation of *A. rubrum*. While the decrease of chlorophyll content and carotenoid content was one reason, the rapid increase of anthocyanin content, the rapid decrease of Chl/Ant value and Car/Ant value had a much more direct influence on leaf discoloration. The “a” value of red maple leaf color was in a highly significant positive correlation with soluble sugar content ($p < 0.01$). The soluble sugar content increased continuously during the autumn discoloration period, however, excessive accumulation of soluble sugar might inhibit anthocyanin synthesis. The leaf pH value increased continuously throughout the autumn discoloration period. There was a highly significant positive correlation between “a” value and leaf pH value ($p < 0.01$).

Key words: *Acer rubrum* L.; anthocyanin; pigment ratio; soluble sugar; pH value

责任编辑 潘春燕