

植物激素调控生菜生长发育研究进展

王璐, 杜灵均

北京农业职业学院园艺系, 北京

收稿日期: 2023年6月17日; 录用日期: 2023年7月14日; 发布日期: 2023年7月24日

摘要

植物激素是由植物自身代谢产生的一类微量小分子有机物质, 在植物生长发育、响应环境胁迫过程中起到关键作用。生菜口感脆嫩、营养丰富, 是京津冀地区重要的叶菜之一。目前生菜植物激素研究较少, 且多集中在IAA、GA等少数激素的功能研究上, 缺乏调控机制研究。本文系统综述了植物激素在生菜生长发育、非生物与生物胁迫过程中所起到的作用以及调控机制, 旨在对今后生菜植物激素调控机制的研究提供一定的研究思路 and 理论参考。

关键词

生菜, 植物激素, 生长发育

Research Progress on Regulation of Growth and Development of Lettuce by Plant Hormones

Lu Wang, Lingjun Du

Department of Horticulture, Beijing Agricultural College of Vocational, Beijing

Received: Jun. 17th, 2023; accepted: Jul. 14th, 2023; published: Jul. 24th, 2023

Abstract

Plant hormones are a kind of micromolecular organic substances produced by plant metabolism, which play a key role in plant growth and development and response to environmental stress. Lettuce is one of the most important leafy vegetables in the Beijing-Tianjin-Hebei region. At present, there are few researches on lettuce plant hormones, and most of them focus on the function of IAA, GA and other hormones, and lack of studies on the regulatory mechanism. In this paper, the roles and regulatory mechanisms of plant hormones in the growth and development of lettuce,

abiotic and biological stress processes were systematically reviewed, aiming to provide some research ideas and theoretical references for future research on the regulatory mechanisms of plant hormones in lettuce.

Keywords

Lettuce, Phytohormone, Growth and Development

Copyright © 2023 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

生菜(*Lactuca sativa* L.)属菊科莴苣属莴苣种中的叶用类型,为一、二年生草本植物,脆嫩可口,生食风味佳,又名生菜。叶用莴苣含水量较高,生食清脆爽口,不仅含有蛋白质、糖和矿物质[1],还含有一些可以促进健康的化合物,如维生素C、维生素E、叶酸、多酚、膳食纤维、生育酚和类胡萝卜素等[2],生菜茎和叶片中含有的莴苣素有毒利尿的作用[3],生菜因其较好的口感和较高的营养价值,深受人们喜欢,对于生菜的需求量逐年上升,在京津冀地区的种植面积更是迅速增加。

植物激素是由植物自身代谢产生的一类从产生部位移动到作用部位发挥调控功能的微量小分子有机物质,在植物生长发育、响应环境胁迫过程中起到关键作用。植物激素往往会形成复杂的互作网络调控植物的各种生理活动,其在植物抵御非生物及生物胁迫(干旱、寒冷、高温、高盐、病菌侵害等)中发挥关键作用[4] [5] [6]。目前,国内外对于生菜植物激素的研究多聚焦在外源植物激素对于生菜生长发育和环境胁迫中的调控,关于调控通路的研究较少,还有待进一步研究。

2. 生长素

生长素(auxin)是一种重要的植物内源激素,可在植物体内被运输到不同的器官和组织。植物生长需要多种激素进行协调,而生长素在调节植物生长发育中起着关键作用。目前已知的植物生长素分子有 IAA、GA₃、ZR、JA 和 ABA,其中最早被发现的是 IAA。早在 1972 年, Sankhla [7]的研究表明,生长素(IAA, NAA)会抑制生菜种子萌发,当 IAA、NAA 浓度高于 10 ppm,生菜种子延迟发芽。张晨雪[8]等人在研究降温过程中 IAA 对生菜种子抗低温胁迫的影响时发现,降温会引起生菜种子中 IAA 含量和 SOD 活性升高,此时外源施加 IAA 可以降低 SOD 活性,促进脯氨酸含量升高,从而缓解生菜种子受到的冷冻伤害。

喷施外源生长素可促进生菜茎的伸长、叶片宽厚[9]。Normanly [10]提出红光会降低 POD 活性,引起 IAA 的含量变化,进而引起茎伸长,而刘晓英[11]等人对生菜的研究也证实了单色红光对茎的伸长及叶面积的增加有显著的促进作用。关于光照与外源 IAA 对于生菜茎伸长的促进作用是否关联,有待进一步验证。

刘慧[12]的研究发现高温可促进生菜茎、叶中 IAA 含量增加,抽薹期生菜 IAA 含量也显著高于抽薹前,提出高水平的内源 IAA 可促进生菜抽薹。刘旭东[13]指出外源 IAA 会显著提升耐生菜抽薹品种的可溶性蛋白含量。田皓[14]的试验结果与此相符,提出外源 IAA 可促进生菜可溶性蛋白的累积,进而促进生菜抽薹,耐抽薹品种和中间型品种对外源 IAA 的响应更为强烈。有学者发现外源 IAA 促进生菜抽薹的同时,生长素响应因子 ARF8 表达上调,但 ARF 调控生菜抽薹的具体机制尚不明确[15]。

3. 赤霉素

赤霉素(Gibberellin, GA)在调节植物生长和发育的各个过程中发挥着重要作用,包括种子萌发、茎伸

长、叶片扩张、花粉成熟以及花、果实和种子的发育[16]。有研究表明 GA₃ 有能促进生菜种子萌发, 种子发芽势、发芽率、发芽指数、活力指数均高于对照组, 幼苗的根长、子叶长度和鲜质量也较对照组显著增加, 1~10 μmol·L⁻¹ 的 GA₃ 效果最好[17]。张平[18]提出高浓度生物肥料混用赤霉素可促进结球生菜增产, 以 4 mg·L⁻¹ 赤霉素浓度在 7~8 片真叶时施用效果最好。

有研究发现高水平的内源 GA 可促进生菜抽薹[12], 张润花[19]提出外源 GA₃ 处理可显著促进生菜抽薹, 且易抽薹品种对外源 GA₃ 更为敏感。刘旭东[13]的试验也得出相同的结果: 外源 GA₃ 促进了茎尖生长点细胞的伸长和生长, 同时也促进了茎的伸长, 引起生菜出现抽薹现象。GA₃ 引发处理可促进高温胁迫下生菜幼苗的子叶长度、下胚轴长度、胚根长、鲜重、干重等指标的提高, 增加叶用莴苣幼苗的叶绿素含量, 提高幼苗呼吸强度, 提高叶用莴苣幼苗的代谢水平, 提高生菜幼苗 Hsp70 表达量, 增加耐热性[20]。

赤霉素对于生菜生长发育的各个阶段均有影响, 赤霉素处理还可显著提高结球生菜的采后品质, 这对于生菜采后保鲜意义重大[21]。

4. 脱落酸

脱落酸(Abscisic Acid, ABA)指能引起芽休眠、叶子脱落和抑制细胞生长等生理作用的植物激素[22]。对于脱落酸对生菜生长发育的影响, 现有研究多聚焦于 ABA 对生菜种子萌发的作用。生菜种子在高于 25℃~30℃的环境下无法萌发, 这与 ABA 含量高有关, 使用氟啶酮(ABA 合成抑制剂)可提高发芽率[23]。

有学者研究指出, 脱落酸还参与调控生菜非生物胁迫反应, 叶面施用 ABA 可缓解生菜镉(Cd²⁺)胁迫, 增加必需营养元素和生物量的积累, 降低叶片镉的含量[24]。喷施脱落酸可以提高生菜对盐胁迫的抗性, 且 10 μmol·L⁻¹ 为最佳脱落酸浓度[25]。

采后生菜经常失水, 从而影响其市场价值和消费者接受度。对于采后储存期的生菜, 外源 ABA 可以通过促进气孔闭合来维持较高的叶绿素含量, 降低鲜重损失, 降低蒸腾速率, 延缓失水减重[26]。由此可见, 外源 ABA 的施用对采后生菜的保鲜具有很大的潜力, 尤其是在常温储存条件下。但在真正用于采后贮藏条件之前, 其用途和用量还有待进一步的验证。

5. 乙烯

乙烯(ethylene)具有促进果实成熟, 加速叶片衰老, 诱导根系生长, 打破种子、芽体的休眠, 抑制成花等作用[27]。乙烯可打破 IAA 对生菜种子萌发的抑制作用[7], 亦可缓解低压对种子萌发造成的抑制[28]。

用乙烯处理生菜会引起可溶性蛋白质和叶绿素含量减少, 促进生菜衰老, 这种现象在光照条件下更为明显[20]。吕艳春[29]的研究结果与此一致, 乙烯可促进生菜衰老和食用品质下降, 由此可见, 乙烯的抑制对生菜保鲜技术尤为重要。

生菜根系处于高温环境时其根系伸长受到抑制, 根系直径增加, 乙烯生物合成抑制剂氨基氧乙酸或氨基异丁酸可缓解根系伸长受到的抑制, 这表明高温造成的生菜根系伸长抑制与乙烯有关[30]。

6. 细胞分裂素

细胞分裂素(cytokinin, CTK)是一类促进胞质分裂的物质, 促进多种组织的分化和生长。它在对根冠器官生长发育和调控细胞增殖分化、延缓叶片衰老、抵御盐和干旱等非生物胁迫以及抵御病原菌等方面起到了非常重要的作用[31] [32] [33]。细胞分裂素与植物生长素有协同作用, 是调节植物细胞生长和发育的植物激素。

内源细胞分裂素激动素(Kinetin)和人工合成细胞分裂素(6-BA)可以使生菜子叶中的腐胺增加 2 倍[34]。Fountain 的试验证明人工合成细胞分裂素(6-BA)可以通过蛋白质合成直接或间接介导种子发芽[35]。廖雅

汶[36]的研究发现在生菜苗期施用适当浓度的细胞分裂素,能明显,提高地上部的可溶性固物含量,改善生菜的幼苗质量、叶型参数,施用浓度因生菜品种不同而有所区别。Araki 提出移栽前喷施细胞分裂素可提高生菜干物质重量,进而提高生菜产量,但移栽两周后喷施细胞分裂素会造成产量降低[35]。

乙醇脱氢酶(ADH)在植物抗涝害胁迫、冷害胁迫、干旱和盐害胁迫中均起一定作用[36],Noguchi 发现细胞分裂素可诱导生菜幼苗乙醇脱氢酶(ADH)增加[37],关于细胞分裂素能否通过调控生菜乙醇脱氢酶来响应逆境胁迫这一观点,仍需后续试验验证。

7. 小结

植物激素是指植物细胞接受特定环境信号诱导产生的低浓度时可调节控制植物的生长发育与分化的活性物质,其生物学功能可概括为三个方面:

调控植物生长发育:植物激素作为植物体内重要的活性信号分子,参与植物生长发育及细胞分化的调控过程,如种子休眠与萌发、细胞分裂与伸长、组织与器官分化、开花与结实、成熟与衰老等[38] [39] [40]。

参与生物胁迫的防御:在自然界中,植物总是不可避免的受到各种动物和病原物(如细菌、病毒等)的侵袭。植物为了生存在进化过程中逐渐建立了一系列复杂的防御机制,能够很好协调对抗动物和病原菌的侵染。茉莉酸和水杨酸是两个重要防卫激素,对植物防御生物胁迫有重要作用[41]。

参与非生物胁迫响应:植物可以通过调控植物激素的含量来应对高温、干旱、盐度[42]、霜冻和矿物元素等外界胁迫。

生菜作为鲜食绿叶蔬菜,近年来一直深受消费者的喜爱,已成为北京地区播种面积最大的叶类蔬菜。生菜生长发育中面临着多种逆境,在其响应逆境的过程中形成了一系列复杂而精密的网络调节机制。目前,生菜植物激素研究的局限性主要表现在以下几个方面:第一,大部分关于生菜植物激素相关的研究只集中在 IAA、GA 等少数几种激素上,生菜油菜素甾醇的研究接近空白;第二,生菜植物激素相关的分子研究较少,只要个别基因的挖掘与功能验证,关于生菜激素合成代谢和信号传导途径中众多基因的功能及其相互关系的研究还很少。第三,目前生菜植物激素的研究大多是追踪模式作物(拟南芥等)现有研究结果,进行一些局部验证性的试验,缺乏系统性、创新性的研究。

8. 展望

未来,可聚焦生菜高温抽薹这一生产难题,研究各类植物激素对于生菜抽薹开花的作用。此外,为了深入探究植物激素的作用机制,可通过结合先进的多组学测序技术和现代分子生物学实验手段,对其进行创新性的研究,以期从全局、系统角度深入地揭示植物激素在生菜生长发育与逆境响应过程中的作用及机制。可以通过对多种生物信息学分析方法进行深入研究,发现植物激素的关键基因、信号传导通路、作用机制等。

基金项目

北京农业职业学院院级科技创新项目(XY-YF-22-01);北京农业职业学院院级科技创新项目(XY-TD-22-01);现代农业产业技术体系-北京设施蔬菜创新团队-设施生菜、番茄综合试验站(11000023T000001929790)。

参考文献

- [1] 范双喜,韩莹琰.生菜品种与栽培[M].北京:中国农业出版社,2018:1-10.
- [2] Hooper, L. and Cassidy, A. (2010) A Review of the Health Care Potential of Bioactive Compounds. *Journal of the*

- Science of Food & Agriculture*, **86**, 1805-1813. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2599>
- [3] 杨攀, 杨诗雯, 李磊, 等. 生菜研究进展综述[J]. 现代园艺, 2020, 43(15): 34-36.
- [4] Verma, V., Ravindran, P. and Kumar, P.P. (2016) Plant Hormone-Mediated Regulation of Stress Responses. *BMC Plant Biology*, **16**, Article No. 86. <https://doi.org/10.1186/s12870-016-0771-y>
- [5] Zhouli, Xie, Trevor, *et al.* (2019) AP2/ERF Transcription Factor Regulatory Networks in Hormone and Abiotic Stress Responses in *Arabidopsis*. *Frontiers in Plant Science*, **10**, 228.
- [6] Sankhla, N. and Sankhla, D. (1972) Lettuce Seed Germination: Interaction between Auxin and 2-Chloroethanephosphonic acid (Ethrel). *Biologia Plantarum*, **14**, 321-324. <https://doi.org/10.1007/BF02933182>
- [7] 张晨雪, 韩颖颖, 李维杰, 等. 程序降温过程中吲哚乙酸对生菜种子抗低温胁迫的影响[J]. 种子, 2017, 36(4): 1-5, 8.
- [8] 陈晨, 李秉妍, 范双喜, 等. 外源生长素和赤霉素对叶用莴苣生长的影响[J]. 北京农学院学报, 2019, 34(4): 36-39.
- [9] Normanly, J. (1997) Auxin Metabolism. *Physiologia Plantarum*, **100**, 431-442. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1997.tb03047.x>
- [10] 刘晓英, 焦学磊, 徐志刚, 等. 红蓝 LED 光对叶用莴苣生长、营养品质和硝态氮含量的影响[J]. 南京农业大学学报, 2013, 36(5):139-143.
- [11] 刘慧, 郝敬虹, 韩莹琰, 等. 高温诱导叶用莴苣抽薹过程中内源激素含量变化分析[J]. 中国农学通报, 2014, 30(25): 97-103.
- [12] 刘旭东. 植物生长调节剂对叶用莴苣的抽薹调控效应研究[D]: [硕士学位论文]. 武汉: 华中农业大学, 2016.
- [13] 田皓, 王昱卜, 杜巍, 等. 外源生长素对叶用莴苣抽薹及相关生理的影响[J]. 北京农学院学报, 2021, 36(4): 20-24.
- [14] Gao S. and Chu C. (2020) Gibberellin Metabolism and Signaling: Targets for Improving Agronomic Performance of Crops. *Plant and Cell Physiology*, **61**, 1902-1911. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa104>
- [15] Wang, Y., Li, B., Li, Y., *et al.* (2022) Application of Exogenous Auxin and Gibberellin Regulates the Bolting of Lettuce (*Lactuca sativa* L.). *Open life sciences*, **17**, 438-446. <https://doi.org/10.1515/biol-2022-0043>
- [16] 谢国蓉, 黄慧珍, 曹丽敏, 等. 不同浓度赤霉素对罗马直立生菜种子萌发和早期发育的影响[J]. 天津农业科学, 2019, 25(12): 24-27.
- [17] 张平, 奥岩松. 高效生物肥料在春季结球生菜上的应用[J]. 上海农业学报, 2010, 26(4):109-112.
- [18] 张润花, 刘旭东, 王斌才, 等. 赤霉素(GA₃)对叶用莴苣抽薹特性的影响[J]. 长江蔬菜, 2016(22): 67-79.
- [19] 曹菲菲. 6-BA 和 GA₃ 对高温胁迫下叶用莴苣种子萌发及幼苗生长的影响[D]: [硕士学位论文]. 河北工程大学, 2017.
- [20] 吕艳春. 不同处理对结球生菜和绿芦笋采后保鲜技术的研究[D]: [硕士学位论文]. 北京: 中国农业大学, 2003.
- [21] 王忠. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社出版, 2000: 285.
- [22] Argyris, J., Dahal, P., Hayashi, E., Still, D.W. and Bradford, K.J. (2008) Genetic Variation for Lettuce Seed Thermoinhibition Is Associated with Temperature-Sensitive Expression of Abscisic Acid, Gibberellin and Ethylene Biosynthesis, Metabolism and Response Genes. *Plant Physiology*, **148**, 926-947. <https://doi.org/10.1104/pp.108.125807>
- [23] Dawuda, M.M. 外源脱落酸缓解生菜镉胁迫的机理研究[D]: [博士学位论文]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.
- [24] Xie, Y., Sun, G., Wang, L. and Tang, Y. (2018) Effects of Spraying Abscisic Acid on Photosynthetic Physiology of Lettuce Seedlings under Salt Stress. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, **199**, Article ID: 0520011. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/199/5/052011>
- [25] Liu, S., Ming, Y., Zhao, H., *et al.* (2015) Exogenous Abscisic ACID Inhibits the Water-Loss of Postharvest Romaine Lettuce during Storage by Inducing Stomatal Closure. *Ciência E Tecnologia De Alimentos*, **35**, 729-733. <https://doi.org/10.1590/1678-457X.0002>
- [26] Pech, J.C., Purgatto, E., Bouzayen, M., *et al.* (2012) Chapter 11: Ethylene and Fruit Ripening. In: *Annual Plant Reviews*, Vol. 44, Wiley-Blackwell, 275-304. <https://doi.org/10.1002/9781118223086.ch11>
- [27] Rudnicki, R.M., Braun, J.W. and Khan, A.A. (2010) Low Pressure and Ethylene in Lettuce Seed Germination. *Physiologia Plantarum*, **43**, 189-194. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1978.tb02562.x>
- [28] 张丽欣, 宗汝静. 乙烯对叶菜衰老的影响及光对乙烯作用的增效作用[J]. 华北农学报, 1987(4): 121-125.
- [29] Qin, L., He, J., Lee, S.K. and Dodd, I.C. (2007) An Assessment of the Role of Ethylene in Mediating Lettuce (*Lactuca sativa*) Root Growth at High Temperatures. *Journal of Experimental Botany*, **58**, 3017-3024.

- <https://doi.org/10.1093/jxb/erm156>
- [30] Bielach, A., Hrtyan, M. and Tognetti, V.B. (2017) Plants under Stress: Involvement of Auxin and Cytokinin. *International Journal of Molecular Sciences*, **18**, Article 1427. <https://doi.org/10.3390/ijms18071427>
- [31] Ha, S., Vankova, R., Yamaguchi-Shinozaki, K., *et al.* (2012) Cytokinins: Metabolism and Function in Plant Adaptation to Environmental Stresses. *Trends in Plant Science*, **17**, 172-179. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.12.005>
- [32] 孙丽静, 赵慧, 吕亮杰, 等. 小麦细胞分裂素受体基因 TaHK1 的生物信息学及表达特性分析[J]. 华北农学报, 2019, 34(4): 75-82.
- [33] Su-Che, C. (1983) Effects of Cytokinin and Several Inorganic Cations on the Polyamine Content of Lettuce Cotyledons. *Plant & Cell Physiology*, **1**.
- [34] Fountain, D.W. and Bewley, J.D. (1976) Lettuce Seed Germination: Modulation of Pregermination Protein Synthesis by Gibberellic Acid, Abscisic Acid, and Cytokinin 1. *Plant Physiology*, **58**, 530-536. <https://doi.org/10.1104/pp.58.4.530>
- [35] Araki, A., Rattin, J., Benedetto, A.D., *et al.* (2007) Temperature and Cytokinin Relationships on Lettuce (*Lactuca sativa* L.) and Celery (*Apium graveolens* L.) Nursery Growth and Yield. *International Journal of Agricultural Research*, **2**, 725-730. <https://doi.org/10.3923/ijar.2007.725.730>
- [36] 廖雅汶, 成臣, 卢占军, 等. 不同细胞分裂素浓度对生菜穴盘基质育苗质量的影响[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2022, 53(3): 362-367.
- [37] Noguchi, H.K. (2000) Effects of Plant Hormones on the Activity of Alcohol Dehydrogenase in Lettuce Seedlings. *Journal of Plant Physiology*, **157**, 223-225. [https://doi.org/10.1016/S0176-1617\(00\)80194-7](https://doi.org/10.1016/S0176-1617(00)80194-7)
- [38] Lv, Y., Pan, J., Wang, H., *et al.* (2021) Melatonin Inhibits Seed Germination by Crosstalk with Abscisic acid, Gibberellin, and Auxin in Arabidopsis. *Journal of Pineal Research*, **70**, e12736. <https://doi.org/10.1111/jpi.12736>
- [39] Miao, R., Yuan, W., Wang, Y., *et al.* (2021) Low ABA Concentration Promotes Root Growth and Hydrotropism through Relief of ABA Insensitive 1-Mediated Inhibition of Plasma Membrane H⁺-ATPase 2. *Science Advances*, **7**, eabd4113. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd4113>
- [40] He, Y., Zhao, J., Yang, B., *et al.* (2020) Indole-3-Acetate β -Glucosyltransferase *OsIAGLU* Regulates Seed Vigour through Mediating Crosstalk between Auxin and Abscisic Acid in Rice. *Plant Biotechnology Journal*, **18**, 1933-1945. <https://doi.org/10.1111/pbi.13353>
- [41] Song, J., Bian, J., Xue, N., *et al.* (2022) Inter-Species mRNA Transfer among Green Peach Aphids, Dodder Parasites and Cucumber Host Plants. *Plant Diversity*, **44**, 1-10. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2021.03.004>
- [42] Yu, Z., Duan, X., Luo, L., *et al.* (2020) How Plant Hormones Mediate Salt Stress Responses. *Trends in Plant Science*, **25**, 1117-1130. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.06.008>