



研究报告 Original Papers

槟榔幼果脱落过程的生理生化指标变化规律

陈云澈^{1,2}, 王林凯², 李东霞², 刘立云², 赵正武¹, 李佳^{2,3,*}

¹重庆师范大学生命科学学院, 重庆401331

²中国热带农业科学院椰子研究所, 海南文昌571339

³海南省槟榔产业工程研究中心, 海南文昌571339

*通信作者(ljjiali027@163.com)

摘要: 槟榔(*Areca catechu*)开花后落果非常严重,是导致产量大幅度下降的关键因素。为探究槟榔落果过程中的生理生化变化机制,本研究以‘热研1号’槟榔为试验材料,喷施2 g·L⁻¹的乙烯利溶液,模拟槟榔幼果脱落过程,对其座果率、离层细胞形态、碳水化合物、内源激素含量以及相关基因表达进行了分析。结果显示,乙烯利处理后,槟榔离层的总糖和葡萄糖含量显著降低,而淀粉和蔗糖含量显著上升;1-氨基环丙烷羧酸(ACC)与脱落酸(ABA)含量显著增加,吲哚乙酸(IAA)和玉米素核苷(ZR)含量显著降低,但赤霉素(GA₃)含量变化无明显规律;*AcEIN3*、*AcERF3*、*AcNCED*基因受乙烯诱导表达上调,而*AcPIN-LIKE7*基因表达下调,*AcCKXII*基因先上调后下调。综上所述表明,槟榔幼果发育过程中,其离层IAA、ZR含量降低以及ACC、ABA含量上升可能是诱导槟榔幼果脱落的关键信号因子,而碳水化合物供应中断可能促进了幼果的脱落。

关键词: 槟榔; 乙烯利; 幼果脱落; 碳水化合物; 内源激素

Changing patterns of physiological and biochemical indicators during the fruitlet abscission process of *Areca catechu*

CHEN Yunche^{1,2}, WANG Linkai², LI Dongxia², LIU Liyun², ZHAO Zhengwu¹, LI Jia^{2,3,*}

¹College of Life Sciences, Chongqing Normal University, Chongqing 401331, China

²Coconut Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Wenchang, Hainan 571339, China

³Hainan Engineering Research Center of Areca Nut Industry, Wenchang, Hainan 571339, China

*Corresponding author (ljjiali027@163.com)

Abstract: After the process of flowering, the fruitlet abscission phenomenon in *Areca catechu* becomes highly pronounced, thereby serving as a crucial factor contributing to a substantial reduction in crop yield. In order to investigate the physiological and biochemical alterations that occur during the fruitlet abscission phenomenon in *A. catechu*, this study utilized ‘Reyan 1’ *A. catechu* as the experimental material. A 2 g·L⁻¹ ethylene solution was sprayed to simulate the fruit drop process in *A. catechu* fruitlets. The analysis encompassed the fruitlet set rate, morphology of abscission zone (AZ) cells, carbohydrate content, endogenous hormone content, and expression of related genes. The findings indicate that the application of ethylene resulted in a significant decrease in the total sugar and glucose levels in the AZ of *A. catechu*. Con-

收稿 2023-10-08 修定 2024-02-02

资助 海南省重点研发项目(ZDYF2024XDNY225)和中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(1630152023010)。

versely, there was a significant increase in the starch and sucrose contents. The contents of 1-aminocyclopropanecarboxylic acid (ACC) and abscisic acid (ABA) exhibited a substantial increase, whereas the contents of indole-3-acetic acid (IAA) and zeatin-riboside (ZR) experienced a significant decrease. However, the content of gibberellin A3 (GA₃) did not display any discernible pattern of change. The expression of *AcEIN3*, *AcERF3*, and *AcNCED* genes was up-regulated by ethylene induction, while the expression of the *AcPIN-LIKE7* gene was down-regulated, and the expression of the *AcCKX11* gene was up-regulated first and then down-regulated. In conclusion, during the development of *A. catechu* fruitlets, the decrease in IAA and ZR contents and the increase in ACC and ABA contents may be key signaling factors inducing fruitlet abscission, while the interruption of carbohydrate supply may promote fruitlet abscission.

Key words: *Areca catechu*; ethephon; fruitlet abscission; carbohydrate; endogenous hormone

槟榔(*Areca catechu*)为我国四大南药之一,在脱贫攻坚以及乡村振兴过程中发挥着重要作用。槟榔花后幼果过度脱落是导致产量大幅度下降的主要因素。据调研,海南槟榔平均座果率不足12%,而高产槟榔座果率可达50%以上(Li等2022)。其早期落果的生理发生机制尚不明确,因此,解析槟榔幼果脱落的发生机制可为提高槟榔座果率提供理论支撑。

植物器官脱落是植物生长发育过程中普遍存在的一种生理现象,一般分为4个阶段:(1)离区(abscission zone, AZ)细胞的分化;(2)离区细胞接受脱落信号并做出响应;(3)离层脱落进程的激活和器官的分离;(4)植物近轴端离层表面保护层的形成(王颖颖等2023; Estornell等2013)。脱落的过程受到植物发育的状态、环境、激素等因素的调节。有研究表明,在库尔勒香梨(*Pyrus sinkiangensis*)中,脱落酸(abscisic acid, ABA)在离区形成期发挥作用,并在离区上部促进脱落(郝志超等2022);在荔枝(*Litchi chinensis*)中,油菜素内酯通过控制荔枝乙烯合成相关基因*LcACS1/4*和*LcACO2/3*的表达来抑制乙烯诱导的幼果脱落(Ma等2021b);赤霉素(gibberellin A3, GA₃)处理能够抑制甜樱桃(*Prunus* spp.)果实脱落(Webster等2006);吲哚丁酸(3-indolebutyric acid, IBA)、赤霉素(gibberellins, GA)、油菜素内酯(brassinolide)能够显著提高槟榔座果率(王燕丹等2009)。在通常情况下,乙烯(ethylene)、ABA、茉莉酸(jasmonic acid, JA)以及在特定情况下的细胞分裂素能够作为脱落加速信号,而其他激素,如生长素(auxin)、GA、多胺和油菜素内酯则作为脱落抑制信号(Estornell等2013)。

乙烯利(ethephon, ETH)是一种常见的生长调节剂,其主要成分为2-氯乙基膦酸,进入植物细胞后能释放出乙烯。外源乙烯可以调节植物的生长发育,如果实成熟、器官脱落、花芽分化等过程。也有研究表明乙烯可以作为一种信号因子诱导植物器官脱落并使其内源激素的代谢发生变化,乙烯利处理苦瓜(*Momordica charantia*)可影响其幼苗的内源激素代谢(焦阳等2022);在油茶(*Camellia oleifera*)中,经过外源乙烯诱导处理后,1-氨基环丙烷羧酸(1-aminocyclopropanecarboxylic acid, ACC)含量和ACC氧化酶(ACC oxidase, ACO)活性显著提高,内源乙烯大量合成,进而导致油茶落果(胡潇2021)。本文使用外源乙烯利处理,模拟槟榔幼果脱落过程,分析其中离层细胞的形态学、碳水化合物、内源激素含量及相关基因表达量的变化,以期探明槟榔幼果脱落过程的生理生化指标变化规律,为进一步明确槟榔落果的分子调控机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为‘热研1号’槟榔(*Areca catechu* L.)树,树龄为8年,植株行距为2 m×3 m,种植于海南文昌的中国热带农业科学院椰子研究所科研实验基地。

1.2 试验设计与样本采集

1.2.1 槟榔落果规律调查

于2022年7月在园中选取花期一致的30株槟榔树,雌花开放后每隔7 d观察和统计落果数量。落果率计算按照下列公式:累积落果率(%)= $\frac{x_t}{x_0} \times$

100。式中 x_0 为初始坐果数量, x_t 为一段时间(t)后的落果数量。

1.2.2 乙烯利处理槟榔幼果

随机选取9株生长状况基本一致的槟榔树, 每3株为一个生物学重复, 于雌花开放后7 d进行乙烯利处理。基于预实验发现乙烯利能够显著促进槟榔幼果脱落, 且不同浓度的乙烯利处理后幼果脱落速率不同。以 $2\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 的乙烯利(上海阿拉丁生化科技股份有限公司)处理槟榔幼果, 其幼果在3 d内全部脱落, 不同生物学重复间脱落速率一致性较好。因此本实验将单个花序(约400朵花)分为2组, 一组用 $2\text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$ 的乙烯利溶液处理, 一组为清水处理, 均加入体积分数0.05%的聚山梨酯-20(生工生物工程股份有限公司)作为粘附剂, 采用手动喷雾器对花序进行喷施。分别于乙烯利处理0、1、2 d时, 采用锋利的刀片切取槟榔幼果约2 mm的离层组织。采集样本分成两部分, 一部分经液氮速冻后置于 -80°C 超低温冰箱保存, 用于RNA提取以及生理生化指标测定; 一部分用于离层细胞形态学的观察。

同时另选长势及花期一致的槟榔树9株, 用乙烯利处理花序, 每天观察和统计落果数量, 统计方法同第1.2.1节所述。

1.3 试验方法

1.3.1 离层细胞显微观察

取乙烯利处理后0和2 d的离层组织经福尔马林-乙酸-乙醇固定液(formalin-aceto-alcohol, FAA)(上海迈瑞尔生化科技有限公司)固定后, 参照Li等(2022)所述方法用乙醇梯度脱水, 经过两次二甲苯透明后, 包埋, 切片, 贴片, 烤片, 二甲苯(生工生物工程股份有限公司)脱蜡, 用体积分数100%、90%、80%、70%的乙醇梯度复水, 番红固绿染色, 封片, 晾干后进行扫描观察。试验使用石蜡为上海阿拉丁生化科技股份有限公司切片石蜡(P100931-500g)。

1.3.2 碳水化合物含量的测定

总糖含量采用索莱宝总糖含量检测试剂盒(BC2715微量法)测定; 蔗糖含量采用索莱宝蔗糖含量检测试剂盒(BC2465微量法)测定; 葡萄糖含量采用索莱宝葡萄糖含量检测试剂盒(BC2505微量法)测定; 淀粉含量采用索莱宝淀粉含量检测试剂盒(BC0705微量法)测定。测定过程参照试剂盒

说明书, 每个指标设置3次生物学重复。

1.3.3 激素含量的测定

玉米素核苷(zeatin-riboside, ZR)、ACC、吲哚乙酸(indole-3-acetic acid, IAA)、ABA、 GA_3 含量测定参照Li等(2023)所述方法进行。液氮研磨离层组织, 加入预冷的乙腈水溶液, 超声处理、提取、离心, 取上清液。分别加入甲醇和蒸馏水激活反相固相萃取(RP-SPE)柱, 乙腈水溶液平衡。装入样品后, 冲洗小柱, 收集组分, 干燥, 用乙腈溶液溶解干燥样品, 并转移至样品瓶中进行高效液相色谱串联质谱(UHPLC-MS-MS)分析。

使用SCIEX Analyst Work Station Software (Version 1.6.3)和SCIEX OSQ进行质谱数据采集及分析。

1.3.4 落果关键基因的荧光定量PCR分析

基于前期槟榔幼果离层转录组测序(RNA sequencing, RNA-Seq)数据分析, 筛选到8个与细胞壁修饰、激素合成与信号转导基因在脱落幼果离层中表达差异显著, 包括: 乙烯信号通路转录因子基因(ethylene-insensitive 3, *EIN3*)、乙烯响应因子基因(ethylene-responsive factor 3, *ERF3*)、细胞分裂素氧化酶/脱氢酶基因(cytokinin oxidase/dehydrogenase 11, *CKX11*)、生长素输出载体基因(PIN-LIKE7, *PILS7*)、多聚半乳糖醛酸酶基因(polygalacturonase, *PG*)、果胶甲酯酶/果胶甲酯酶抑制剂基因(pectin methylesterases/pectin methylesterase inhibitor, *PE/PEI*)、果胶酯酶基因(pectinesterase, *PE*)、9-顺式-环氧类胡萝卜素双加氧酶基因(9-*cis*-epoxycarotenoid dioxygenase, *NCED*) (Li等2022), 因此本实验选择以上8个基因进行荧光定量PCR (quantitative real-time PCR, qRT-PCR)分析。提取样品的RNA由宝日医生物技术(北京)有限公司试剂盒反转录成cDNA。qRT-PCR使用仪器为赛默飞世尔科技(中国)有限公司的Applied Biosystems QuantStudio 3 & 5实时荧光定量PCR仪。反应体系为: $10\text{ }\mu\text{L}$ PowerUp SYBR Green Master Mix (赛默飞世尔科技公司)、 $4\text{ }\mu\text{L}$ cDNA、 $0.8\text{ }\mu\text{L}$ 正向引物、 $0.8\text{ }\mu\text{L}$ 反向引物、 $4.4\text{ }\mu\text{L}$ 双蒸水(ddH_2O)。反应程序为: 预变性 95°C 2 min; 循环反应 95°C 15 s、 60°C 1 min, 40个循环; 熔解曲线 95°C 15 s、 60°C 60 s、

95°C 15 s。以*AcActin*为内参基因进行qRT-PCR, 每个基因设置3个生物学重复, 运用 $2^{-\Delta\Delta C_t}$ 法进行数据处理。qRT-PCR引物采用FastPCR 5.3.76软件设计, 引物序列见表1, 引物由上海生物工程公司合成。

1.3.5 数据处理

运用Excel 2010软件进行数据整理, IBM SPSS Statistics 26进行数据分析, 结合Graphpad 9.0软件作图。

2 实验结果

2.1 自然落果及乙烯利诱导幼果脱落规律调查

调查槟榔自然落果累积落果率, 发现花后7 d内落果较少; 花后7~21 d是落果的集中时间段, 占累积落果总数的70%左右; 花后21~35 d仅有零星落果; 花后35 d后坐果趋于稳定(图1-A)。槟榔幼果无柄, 着生于花枝下部(图2-A)。在乙烯利处理条件下, 槟榔幼果及离层组织于1 d后变黄, 幼果落果率为5.73%; 2 d后幼果变成棕黄色(图2-C), 离层干枯, 分离, 落果率为45.06%; 至3 d后槟榔幼果全部脱落(图1-B和2-B)。因此, 本试验后续选取乙烯利处理0、1、2 d的未脱落槟榔幼果离层组织作为试验材料。

2.2 不同脱落进程中槟榔幼果离层的显微结构观察

为进一步探究槟榔幼果离层细胞在脱落进程

表1 qRT-PCR检测引物序列	
Table 1 Primer sequences for qRT-PCR	
引物名称	引物序列(5'→3')
<i>AcEIN3-F</i>	GATGGTTTTGAAGATGCCCATGCT
<i>AcEIN3-R</i>	TGCTGCTTACCTTGAACAGGTTGG
<i>AcCKX-F</i>	TCGAGTGGGGAATCCGGCGACA
<i>AcCKX-R</i>	TCGAGCTCCAACACGTTGGCA
<i>AcPE-F</i>	CAGAACTGCAACATTTTCGCCAGA
<i>AcPE-R</i>	GAACGAACCGTTCTGCGCACC
<i>AcNCED-F</i>	CGGCCATCACTTCTTCGACGGGGA
<i>AcNCED-R</i>	GAGCTCACCGATAGCCTTGGGGA
<i>AcERF3-F</i>	TTGGGGACCTTTGAGACTGCCGA
<i>AcERF3-R</i>	CAGCTTTGCCATGAGGCTTGGTGA
<i>AcPG-F</i>	ACGACGTGGTAAGTTTCGGAGCCA
<i>AcPG-R</i>	CCATGGAAGCTGGCTTGGCT
<i>AcPIN-LIKES7-F</i>	CCTACAGTCTGATGCGGAAATC
<i>AcPIN-LIKES7-R</i>	GAAGCAAAGCTTCTTGATCCCTGT
<i>AcActin-F</i>	ATTCAAGGTGCCCCGAGGTCCTCTT
<i>AcActin-R</i>	GGGAACATGGTTGATCCCCCACTA

中的显微结构变化, 采用石蜡切片法对乙烯利处理0、2 d的幼果离层组织进行纵切。离层细胞由十多层排列整齐的细胞组成, 较邻近细胞体积小而密集(图3-A和C)。脱落开始时, 离区细胞间隙增大, 细胞间出现了很多沉积物, 这些沉积物可能与脱落后期形成的保护层有关(图3-B和D)。脱落后

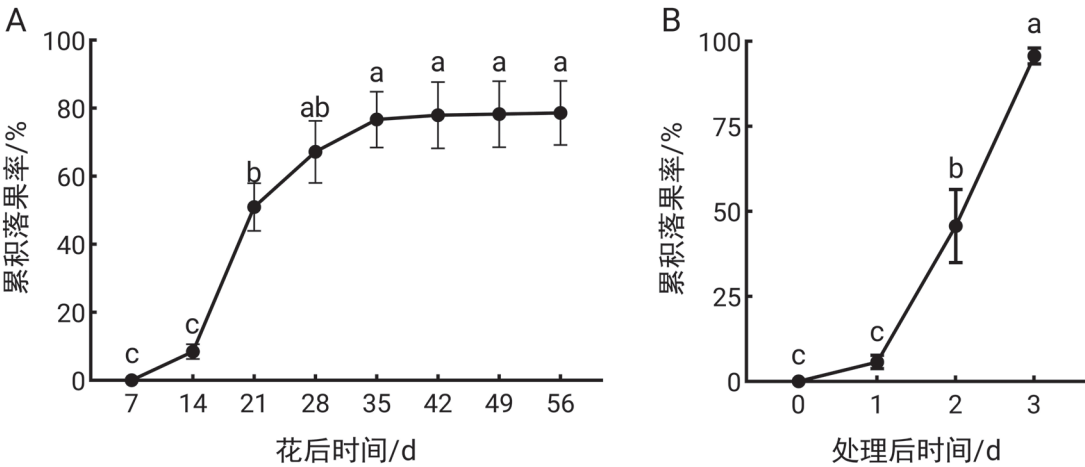


图1 槟榔自然落果(A)及乙烯利诱导落果(B)累积落果率变化
Fig. 1 Changes in the cumulative fruitlet abscission rate in natural (A) and ethephon-induced (B) *A. catechu*
不同小写字母代表显著差异($P<0.05$)。图6同。

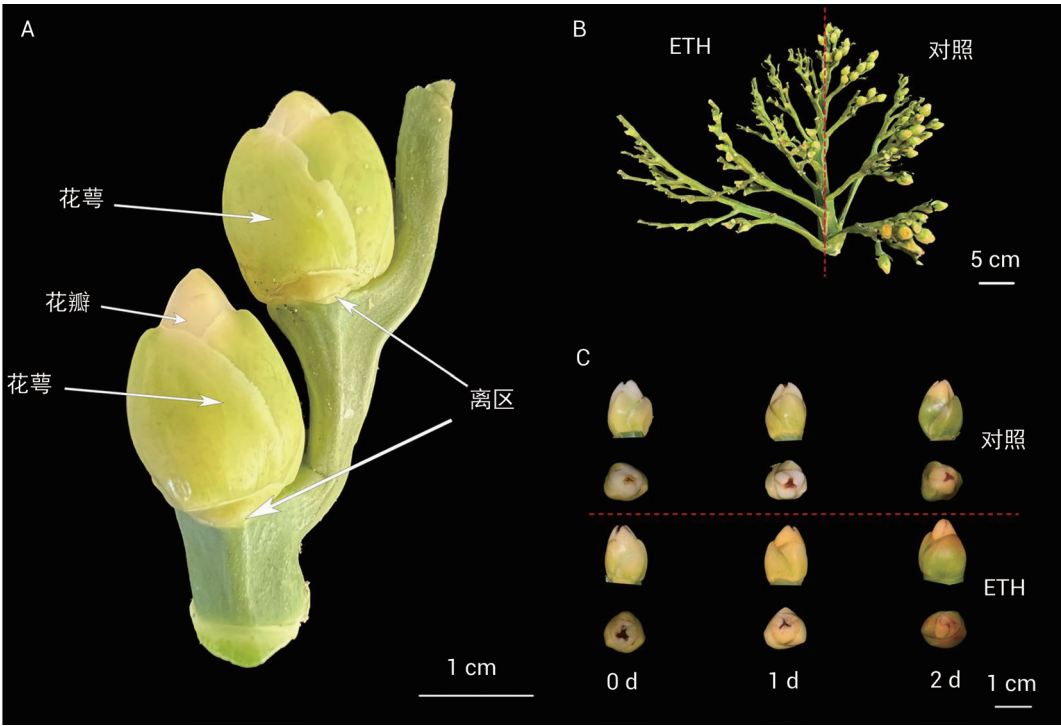


图2 乙烯利与清水处理槟榔幼果的表型特征对比

Fig. 2 Comparison of the characteristics of *A. catechu* fruitlets treated with ethephon and water
A: 槟榔幼果的形态特征; B: 乙烯利(ETH)与清水处理的穗状花序对比; C: 乙烯利与清水处理的槟榔幼果变化。

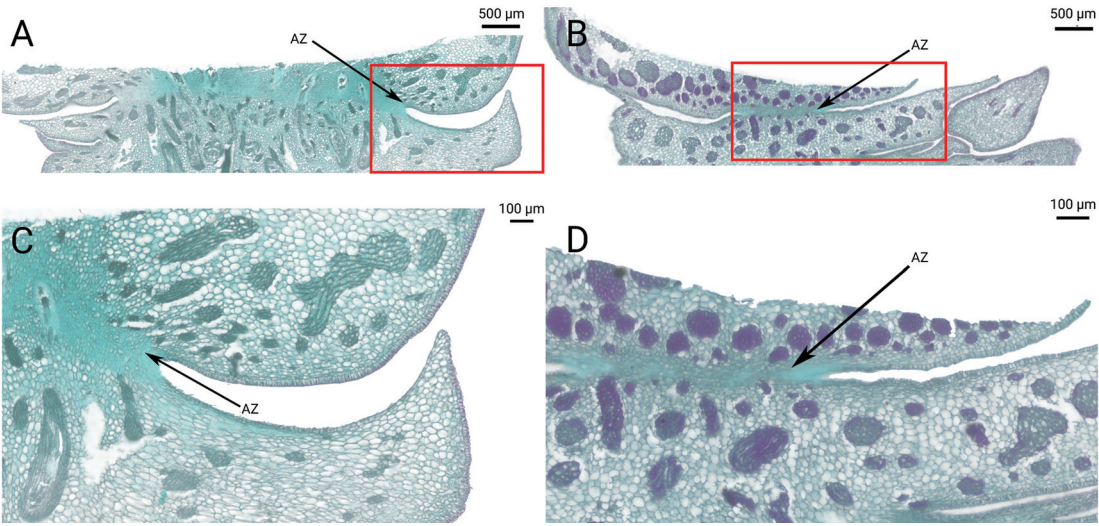


图3 乙烯利处理后槟榔幼果离区组织及其邻近区域的显微结构变化

Fig. 3 Microstructural changes in the abscission zone of *A. catechu* fruitlet and its adjacent areas after ethephon treatment

A: 乙烯利处理后槟榔未脱落幼果离区(AZ)及其邻近区域; B: 乙烯利处理后槟榔部分脱落幼果离区及其邻近区域; C: A的红色框出部分放大图; D: B的红色框出部分放大图。

期离层断痕两侧表面都有一层椭圆形细胞纵向整齐排列, 而其余离层细胞更偏圆形, 且裂痕由两侧向中部进一步延伸, 未分离的部分沉积物更加明显(图3-B和D)。

2.3 乙烯利处理后槟榔幼果离层的碳水化合物含量比较

由图4可知, 总糖、葡萄糖、淀粉含量在乙烯利处理后1 d无显著差异; 总糖和葡萄糖含量在乙烯利处理后2 d显著低于对照, 淀粉含量在乙烯利处理2 d后显著高于对照; 蔗糖含量在乙烯利处理后1和2 d都显著高于对照。

2.4 乙烯利处理后槟榔幼果离层组织与正常幼果离层组织内源激素含量差异

由图5可知, 槟榔幼果离层ACC和ABA含量在乙烯处理后显著高于对照, 而IAA和ZR含量显著

低于对照; GA₃含量呈现先上升后下降的趋势, 并在乙烯利处理后1 d显著高于对照, 2 d后则显著低于对照。

2.5 乙烯利处理诱导槟榔落果相关基因的qRT-PCR分析结果

由图6可知, 在检测的8个基因中, 与对照相比, 受乙烯利诱导表达显著上调的基因有*AcERF3*、*AcNCED*, 受乙烯诱导表达先上调后下调的基因有*AcEIN3*、*AcCKX11*, 受乙烯诱导表达下调的基因有*AcPIN-LIKE7*; 与细胞壁修饰相关的*AcPG*和*AcPE*基因则出现先下调后上调的趋势。

2.6 乙烯利处理后槟榔幼果离层碳水化合物与内源激素的相关性分析

乙烯利处理后槟榔幼果离层4种碳水化合物与5种内源激素的指标相关性分析见表2: IAA含量

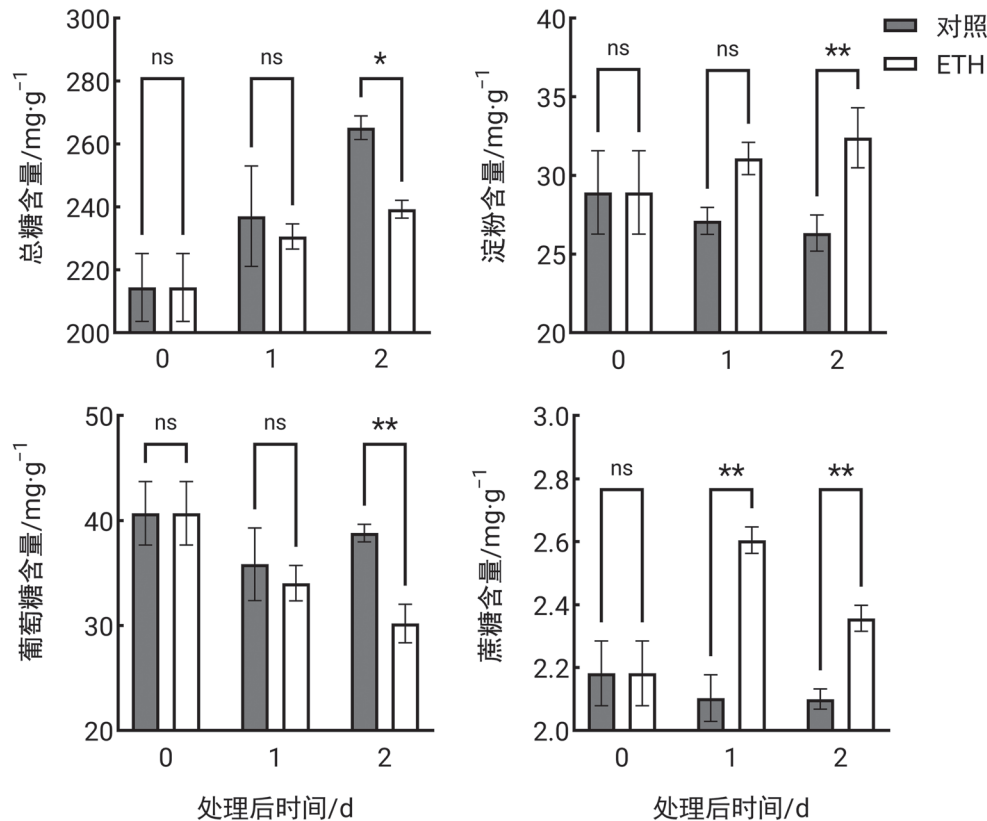


图4 乙烯利与清水处理后槟榔幼果离区碳水化合物含量差异

Fig. 4 Differences in the content of carbohydrates in the abscission zone of *A. catechu* fruitlet treated with ethephon and water

数据为平均值±标准差; *: 差异显著($P<0.05$); **: 差异极显著($P<0.01$); ns: 差异不显著($P>0.05$). 图5同。

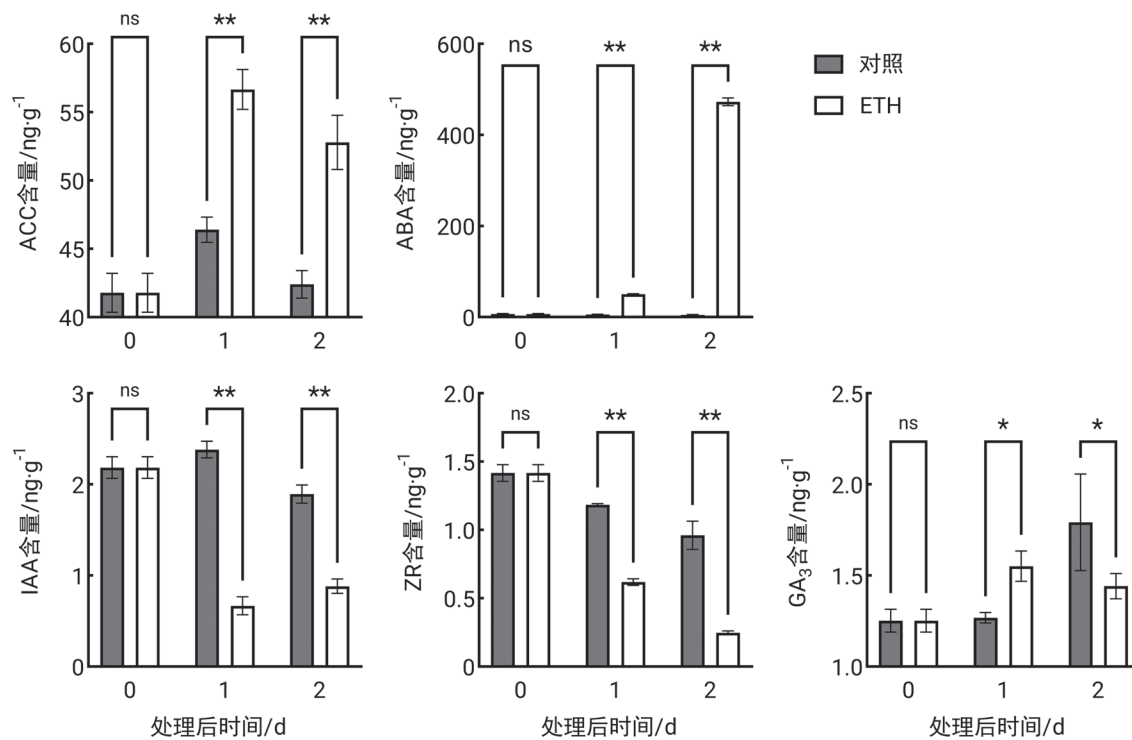


图5 乙烯利与清水处理后槟榔幼果离区激素含量差异

Fig. 5 Differences in the content of endogenous hormones in the abscission zone of *A. catechu* fruitlet treated with ethephon and water

与葡萄糖含量, ZR含量与葡萄糖、IAA含量, ACC含量与蔗糖含量, ABA与淀粉含量, 均呈极显著正相关($P<0.01$, 下同); 葡萄糖含量与淀粉含量, GA₃含量与总糖含量, 均呈显著正相关($P<0.05$, 下同); IAA含量与淀粉、蔗糖含量, ZR含量与总糖、淀粉含量, ACC含量与葡萄糖、IAA、ZR含量, ABA含量与葡萄糖、ZR含量, 均呈极显著负相关; 葡萄糖含量与淀粉含量, 蔗糖含量与葡萄糖含量, ZR含量与蔗糖含量, ABA含量与IAA含量, 均呈显著负相关。

3 讨论

碳水化合物是植物果实源库调节机制的重要组成部分, 碳素营养供求平衡对果实发育与脱落起着关键作用(Gómez-Cadenas等2000)。在荔枝中, 乙烯利处理影响了糖酵解、三羧酸循环(tricarboxylic acid cycle, TCA)和ATP酶相关基因的表达, 从而造成早期脱落过程中的碳水化合物应激和ATP

合成的阻断(Li等2015)。在柑橘(*Citrus reticulata*)中, 通过环剥试验表明, 碳水化合物、乙烯产量与果实脱落之间存在相关性, 乙烯通过抑制淀粉和糖的生物合成酶的基因表达, 导致碳水化合物供应的中断进而促使幼果脱落(Cheng等2015; Gómez-Cadenas等2000); 乙烯抑制了大多数作物的光合作用或降低了 G_s 值(气孔导度), 光合作用抑制或气孔关闭导致碳水化合物亏缺, 从而促进果实脱落(Torres和Asín 2023)。本研究中, 乙烯利处理会显著加速槟榔幼果的脱落速率, 提高落果率, 其处理槟榔幼果第2天时, 葡萄糖含量与总糖含量显著下降, 这可能是由于离层接收到脱落信号后, 碳素营养供应中断, 幼果中累积的糖分被迅速大量分解进而导致幼果脱落; 但有趣的是, 在总糖含量降低的大背景下, 蔗糖和淀粉的含量显著提升, 这与大多数作物的表现完全相反, 其原因尚需进一步研究。

研究表明, 影响植物器官脱落的生物和非生

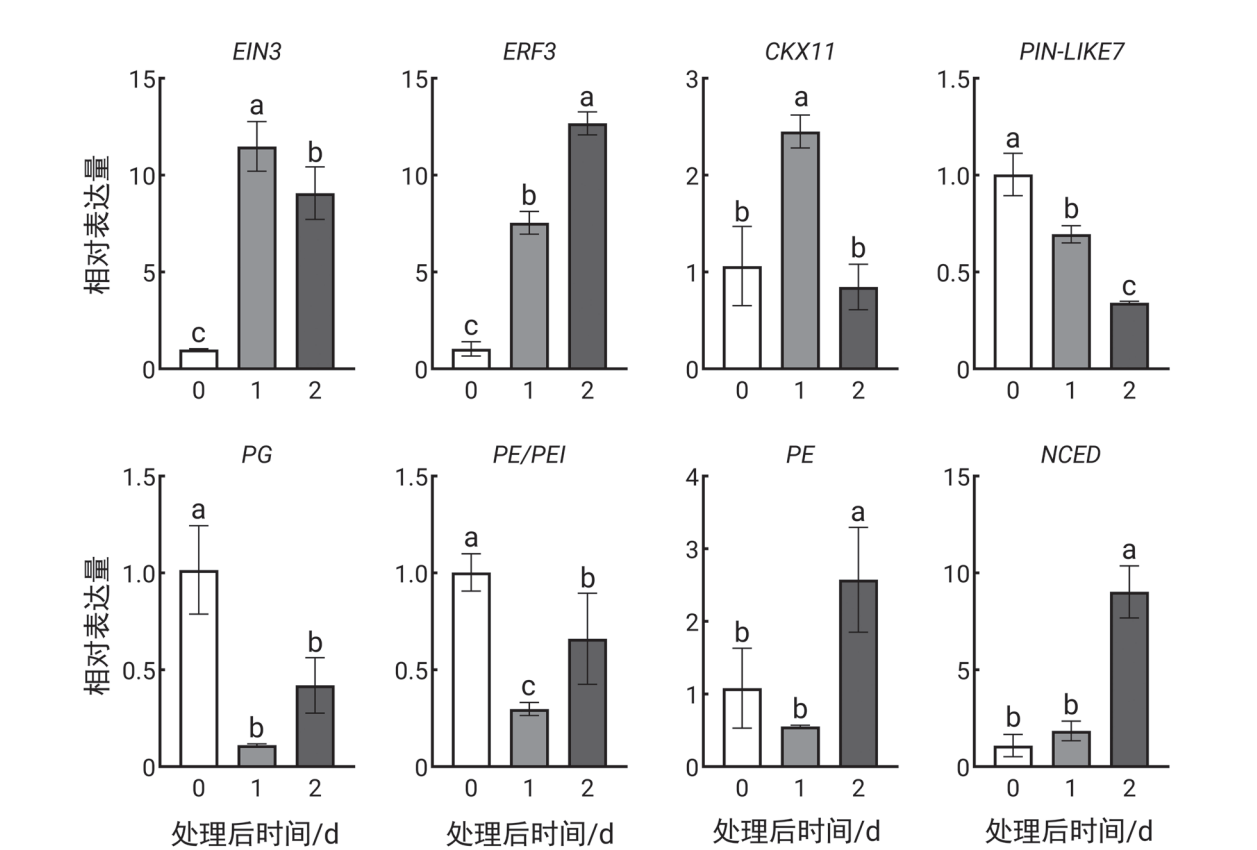


图6 八个基因在乙烯利处理后的qRT-PCR分析
Fig. 6 qRT-PCR analysis of eight selected genes after ethephon treatment

表2 乙烯利处理后槟榔幼果生理指标的相关性分析									
Table 2 Correlation analysis of physiological indexes of <i>A. catechu</i> fruitlets treated with ethephon									
指标	总糖含量	淀粉含量	葡萄糖含量	蔗糖含量	GA ₃ 含量	IAA含量	ZR含量	ACC含量	ABA含量
总糖含量	1	—	—	—	—	—	—	—	—
淀粉含量	0.226	1	—	—	—	—	—	—	—
葡萄糖含量	-0.387	-0.548*	1	—	—	—	—	—	—
蔗糖含量	0.321	0.545*	-0.545*	1	—	—	—	—	—
GA ₃ 含量	0.589*	-0.160	-0.027	0.087	1	—	—	—	—
IAA含量	-0.493	-0.661*	0.643**	-0.867**	-0.326	1	—	—	—
ZR含量	-0.675**	-0.647**	0.808**	-0.611*	-0.342	0.867**	1	—	—
ACC含量	0.345	0.711**	-0.701**	0.842**	0.110	-0.866**	-0.775**	1	—
ABA含量	0.451	0.646**	-0.722**	0.306	-0.026	-0.588*	-0.812**	0.477	1

*: 显著相关($P<0.05$); **: 极显著相关($P<0.01$)。

物信号都是在植物激素的介导下发挥作用的(Estornell等2013)。目前普遍认为,生长素在抑制器官脱落中发挥着关键作用(Xie等2018),而乙烯或乙烯类似物会促进脱落。当离层组织存在连续的生

长素极性流时,离层处于未激活状态,不会启动脱落,而当生长素耗竭、这种极性流减少时会增加离层对乙烯的敏感性,进而启动脱落进程(Ma等2021a; Qiu等2021)。乙烯已被证实可通过抑制生

长素运输到离层进而影响生长素水平(Riov和Goren 1979)。在荔枝中, 果柄离区IAA含量的高低与果柄离层的形成及果实脱落存在直接关系, 果柄离区内IAA维持在较高水平时可以抑制脱落的发生(付亚男2017)。在番茄(*Solanum lycopersicum*)花梗离层和月季(*Rosa chinensis*)花瓣离层脱落过程中都观察到生长素在离层中是呈梯度分布的, 生长素通过离层的运输减少(Liang等2020; Ma等2015)。在番茄中, RNA干扰PIN1基因表达沉默, 提高了子房中生长素的含量, 降低了离层中生长素的含量, 从而加速了花梗的脱落, 表明生长素运输介导了生长素的源库平衡, 进而影响器官脱落(Dong等2021)。在本研究中, 乙烯利处理槟榔幼果, 其离层IAA含量显著降低, 与ACC含量呈极显著负相关, 且生长素运输相关的PIN-LIKE7基因表达量也显著下调, 这可能是乙烯处理后, 幼果离层生长素的极性运输被特异性抑制从而导致离区生长素含量降低, 进而导致脱落。

乙烯利处理会增加内源乙烯和内源ABA水平。本研究中乙烯利处理后槟榔幼果离层ACC与ABA含量显著上升也证明了这一点。此外, ABA合成关键酶NCED (9-顺式-环氧芳烃双加氧酶)基因在乙烯利处理后表达量上调, 可能加速了ABA的合成, 但ABA对脱落的影响似乎取决于与其他植物激素的相互作用, 而不是ABA本身(Estornell等2013)。在柑橘中, ABA可通过诱导乙烯合成前体ACC的积累从而导致脱落(Gómez-Cadenas等2000)。研究发现EIN3、EIL1和EIL2都参与了乙烯的信号转导, 并在乙烯信号通路中起正调控作用, 而ERF转录因子作用于乙烯转导信号的最下游, SIERF52通过调控SITIP1;1来加速番茄的花梗脱落(Wang等2021), RHERF1/4可以结合RhBGLA1的启动子延缓玫瑰(*R. hybrida*)花瓣脱落(Gao等2019)。本研究中, 乙烯利处理后AcEIN3和AcERF3基因表达量上调, 可能在槟榔幼果脱落中发挥了关键作用。

细胞分裂素(cytokinin, CTK)可促进脱落, 但高浓度的CTK也可抑制脱落, 还有一些研究表明, CTK与乙烯相互作用调节器官脱落(Xu等2019)。Zhang等(2021)发现CKX11蛋白可催化多种类型细胞分裂素的降解, 且对反式玉米素(trans-zeatin)和

顺式玉米素(cis-zeatin)表现出较强的偏好性。本研究中, 乙烯利处理1 d后ACC含量显著上升而ZR含量显著降低, 且ACC含量与ZR含量呈现极显著负相关, 与前人的研究一致。离层的AcCKX11基因表达量显著上调, 可能是由于AcCKX11蛋白催化了ZR的快速降解。

以上结果表明, 脱落是受多种因素共同调节的复杂生理过程。在槟榔盛花期保持水肥供应, 提高光合速率, 进而改善果实碳素供应, 提高果实库力, 同时维持IAA、ZR与ACC、ABA含量之间的激素平衡, 降低离层对乙烯的敏感性, 是提高槟榔座果率的有效途径。未来有关槟榔幼果脱落的分子调控机制可进一步从碳素代谢、激素平衡、细胞壁修饰等基因调控方面开展。

参考文献(References)

- Cheng C, Zhang L, Yang X, et al (2015). Profiling gene expression in citrus fruit calyx abscission zone (AZ-C) treated with ethylene. *Mol Genet Genomics*, 290 (5): 1991–2006
- Dong X, Ma C, Xu T, et al (2021). Auxin response and transport during induction of pedicel abscission in tomato. *Hort Res*, 8 (1): 192
- Estornell LH, Agustí J, Merelo P, et al (2013). Elucidating mechanisms underlying organ abscission. *Plant Sci*, 199–200: 48–60
- Fu YN (2017). Studies on the physiological basis of the fruit drop and cracking and its regulation of A4 seedless litchi (dissertation). Haikou: Hainan University (in Chinese with English abstract) [付亚男(2017). A4无核荔枝落果与裂果生理基础及其调控研究(学位论文). 海口: 海南大学]
- Gao Y, Liu Y, Liang Y, et al (2019). *Rosa hybrida* RhERF1 and RhERF4 mediate ethylene- and auxin-regulated petal abscission by influencing pectin degradation. *Plant J*, 99 (6): 1159–1171
- Gómez-Cadenas A, Mehouchi J, Tadeo FR, et al (2000). Hormonal regulation of fruitlet abscission induced by carbohydrate shortage in citrus. *Planta*, 210 (4): 636–643
- Hao ZC, Wen Y, Tian J, et al (2022). Relationship between sepal abscission and phytohormones in different parts of Korla fragrant pear. *Plant Physiol J*, 58 (7): 1369–1380 (in Chinese with English abstract) [郝志超, 温玥, 田嘉等(2022). 库尔勒香梨萼片脱落与离区不同部位植物激素的关系. *植物生理学报*, 58 (7): 1369–1380]
- Hu X (2021). Study on the effect of ethylene on fruit ab-

- scission in *Camellia oleifera* (dissertation). Changsha: Central South University of Forestry and Technology (in Chinese with English abstract) [胡潇(2021). 乙烯对油茶果实脱落的影响研究(学位论文). 长沙: 中南林业科技大学]
- Jiao Y, Ma Y, Zhang Z, et al (2022). Effect of ethephon on endogenous hormone metabolism and related genes expression in bitter melon seedlings. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 42 (7): 1180–1188 (in Chinese with English abstract) [焦阳, 马英, 张振等(2022). 乙烯利对苦瓜幼苗内源激素代谢及相关调控基因表达的影响. *西北植物学报*, 42 (7): 1180–1188]
- Li C, Wang Y, Ying P, et al (2015). Genome-wide digital transcript analysis of putative fruitlet abscission related genes regulated by ethephon in litchi. *Front Plant Sci*, 6: 502
- Li J, Chen Y, Zhou G, et al (2023). Phytohormones and candidate genes synergistically regulate fruitlet abscission in *Areca catechu* L. *BMC Plant Biol*, 23 (1): 537
- Li J, Jia X, Yang Y, et al (2022). Genome-wide identification of the DOF gene family involved in fruitlet abscission in *Areca catechu* L. *Int J Mol Sci*, 23 (19): 11768
- Liang Y, Jiang C, Liu Y, et al (2020). Auxin regulates sucrose transport to repress petal abscission in rose (*Rosa hybrida*). *Plant Cell*, 32 (11): 3485–3499
- Ma C, Jiang CZ, Gao J (2021a). Regulatory mechanisms underlying activation of organ abscission. *Ann Plant Rev*, 4 (1): 27–56
- Ma C, Meir S, Xiao L, et al (2015). A KNOTTED1-LIKE HOMEODOMAIN protein regulates abscission in tomato by modulating the auxin pathway. *Plant Physiol*, 167 (3): 844–853
- Ma X, Yuan Y, Li C, et al (2021b). Brassinosteroids suppress ethylene-induced fruitlet abscission through LcBZR1/2-mediated transcriptional repression of *LcACS1/4* and *LcACO2/3* in litchi. *Hortic Res*, 8 (1): 105
- Qiu Z, Wen Z, Hou Q, et al (2021). Cross-talk between transcriptome, phytohormone and HD-ZIP gene family analysis illuminates the molecular mechanism underlying fruitlet abscission in sweet cherry (*Prunus avium* L.). *BMC Plant Biol*, 21 (1): 173
- Riov J, Goren R (1979). Effect of ethylene on auxin transport and metabolism in midrib sections in relation to leaf abscission of woody plants. *Plant Cell Environ*, 2 (1): 83–89
- Torres E, Asín L (2023). Physiological study of ethephon- and ACC-induced fruitlet and leaf abscission in peach trees under different conditions of temperature. *J Plant Growth Regul*, 42: 4253–4262
- Wang R, Li R, Cheng L, et al (2021). SIERF52 regulates *SIT1/1* expression to accelerate tomato pedicel abscission. *Plant Physiol*, 185 (4): 1829–1846
- Wang YD, Yang FS, Fu CM (2009). Effect of plant growth regulators on fruiting rate of betel nut (*Areca catechu* L.). *Chin J Trop Agr*, 29 (6): 30–33 (in Chinese with English abstract) [王燕丹, 杨福孙, 符常明(2009). 植物生长调节剂对槟榔各生育期座果率的影响. *热带农业科学*, 29 (6): 30–33]
- Wang YY, Zang YX, Ma HJ, et al (2023). A review on organ abscission and cell wall metabolism in fruit trees. *Plant Physiol J*, 59 (2): 281–291 (in Chinese with English abstract) [王颖颖, 臧运祥, 马海杰等(2023). 果树器官脱落及离区细胞壁代谢研究进展. *植物生理学报*, 59 (2): 281–291]
- Webster A, Spencer J, Dover C, et al (2006) The influence of sprays of gibberellic acid (GA₃) and aminoethoxyvinylglycine (AVG) on fruit abscission, fruit ripening and quality of two sweet cherry cultivars. *Acta Hort*, 727: 467–472
- Xu J, Chen L, Sun H, et al (2019). Crosstalk between cytokinin and ethylene signaling pathways regulates leaf abscission in cotton in response to chemical defoliant. *J Exp Bot*, 70 (5): 1539–1551
- Zhang W, Peng K, Cui F, et al (2021). Cytokinin oxidase/dehydrogenase OsCKX11 coordinates source and sink relationship in rice by simultaneous regulation of leaf senescence and grain number. *Plant Biotechnol J*, 19 (2): 335–350