



## 光质、光照时间和振荡对‘紫叶’酢浆草叶感夜性运动的影响

拓万里, 游乐, 冯乐, 翟俊文, 吴沙沙

引用本文:

拓万里, 游乐, 冯乐, 翟俊文, 吴沙沙. 光质、光照时间和振荡对‘紫叶’酢浆草叶感夜性运动的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2024, 32(2): 171–178.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4755>

---

### 您可能感兴趣的其他文章

#### Articles you may be interested in

#### [遮荫处理对梅叶冬青叶片形态、光合特性和生长的影响](#)

热带亚热带植物学报. 2020, 28(1): 25–34 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4077>

#### [二年生三七农艺和质量性状对环境光强的响应特征](#)

Agronomic and Quality Traits of Two-year-old *Panax notoginseng* Response to Environmental Light Intensity

热带亚热带植物学报. 2018, 26(4): 375–382 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3844>

#### [夏季南亚热带森林演替中后期优势种幼叶花色素苷的光保护作用](#)

Photoprotection of Anthocyanins in Young Leaves of Dominant Tree Species at Mid- and Late-successional Stages of Low Subtropical Forest in Summer

热带亚热带植物学报. 2018, 26(4): 363–374 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3838>

#### [低温对枇杷苗叶片与根尖的生理状况及超微结构的影响](#)

Influence of Low Temperature on Physiological and Cell Ultrastructure of Leaves and Roots of *Eriobotrya japonica* Seedlings

热带亚热带植物学报. 2019, 27(4): 452–460 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4001>

#### [重金属超富集植物东南景天毛状根的诱导](#)

Induction of Hairy Roots in Heavy Metal Hyperaccumulator *Sedum alfredii*

热带亚热带植物学报. 2017, 25(2): 136–140 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3646>

[向下翻页，浏览PDF全文](#)

# 光质、光照时间和振荡对‘紫叶’酢浆草叶感夜性运动的影响

拓万里, 游乐, 冯乐, 翟俊文, 吴沙沙\*

(福建农林大学风景园林与艺术学院, 福州 350002)

**摘要:** 为探究光质、光照时间和振荡对‘紫叶’酢浆草(*Oxalis triangularis* ‘Purpurea’)叶片感夜性运动的影响, 在人工气候室中调控光质、光照时间, 利用振荡器进行振荡处理, 并用摄像机记录叶片的运动状态。结果表明, 波长越长, 叶片展开越快; 波长越短, 叶片闭合越慢。持续 3 d 光照, 除红光下叶片仅在 18:00 时有开闭的变化外, 其他 5 种光质下叶片均不会闭合; 12 h/12 h (光照/黑暗)光周期持续 3 d, 早上叶片展开需 45~61 min, 夜晚叶片完全闭合需 85~120 min, 且除白光外的 5 种光质下, 叶片在早上 8:00 光照前已展开; 持续黑暗叶片仍可以每天展开 3~5 h。振荡可以改变夜间运动方式, 300 r/min 振荡 0.5~6 h, 叶片在振荡时不会完全闭合, 只闭合至 60°左右; 振荡时间越长, 停止振荡后叶片闭合速率越快, 但振荡 2 h 后停止振荡, 叶片则不闭合, 所以植物对于外界应力的适应能力存在一定的范围。在园林中应用‘紫叶’酢浆草时, 可以利用短波长光照, 延长叶片的展开时间, 增加其观赏效果, 以及在中午时段避免暴晒。

**关键词:** ‘紫叶’酢浆草; 感夜性运动; 光质; 光照; 振荡

doi: 10.11926/jtsb.4755

## Effects of Light Quality, Light Duration and Rotation on Nocturnal Movement of *Oxalis triangularis* ‘Purpurea’

TUO Wanli, YOU Le, FENG Le, ZHAI Junwen, WU Shasha\*

(College of Landscape Architecture and Art, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou 350002, China)

**Abstract:** The leaves of *Oxalis triangularis* ‘Purpurea’ have significant nocturnal movement, which is characterized by a circadian rhythm of opening and closing. The effects of light quality, duration, and vibration on nocturnal movement of *Oxalis* were investigated in a climate chamber with controlled light and a time-laps camera. The results showed that light wavelength was a critical factor for the nocturnal movement pattern of *Oxalis*. The longer the wavelength, the faster the leaf unfolds, the shorter the wavelength, the slower the leaf closure. Under continuous light for 3 days, the leaves did not close, except that the leaves opened and closed only at 18:00 under red light. When 12 h/12 h (light/dark) photoperiod lasted for 3 days, it took 45–61 min for the leaves to unfold in the morning and 85–120 min to close completely at night. The leaves had unfolded before 8:00 AM except white light. The leaves could still unfold for 3–5 h every day under continuous dark. Horizontal rotation could change the nocturnal movement pattern of *Oxalis*. When the leaves were rotated at 300 r/min for 0.5–6 h, it will not close completely during rotation, only close to about 60°. The longer the rotating time, the faster the rate of leaf closure after stopping rotation. When rotation stopped after 2 h, the leaves would not close,

收稿日期: 2022-11-23 接受日期: 2022-12-29

**基金项目:** 福建农林大学 2021 年度乡村振兴服务团队项目(11899170151); 福建农林大学园林学院花卉产业专家指导服务团队项目(11891008001)资助  
This work was supported by the Project for 2021 Rural Revitalization Service Team of Fujian Agriculture and Forestry University (Grant No. 11899170151), and the Project for Flower Industry Expert Guidance Service Team of College of Landscape Architecture, Fujian Agriculture and Forestry University (Grant No. 11891008001).

作者简介: 拓万里(1999 年生), 男, 硕士研究生, 主要研究酢浆草叶感夜性运动。E-mail: 1982494862@qq.com

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shashawu1984@126.com

so there was a certain range of adaptability to external stress of *Oxalis*. Therefore, when applying *O. triangularis* ‘Purpurea’ in the garden, short-wavelength illumination could be used to extend the unfolding time of leaves, increase its ornamental effect, and avoid exposure to the sun at noon.

**Key words:** *Oxalis triangularis* ‘Purpurea’; Nyctinastic; Light quality; Illumination; Oscillation

酢浆草属(*Oxalis*)是酢浆草科(Oxalidaceae)最大的属, 约有 800 多种, 在全球分布广泛<sup>[1]</sup>。酢浆草属植物多以入侵植物被大众所知, 具有较强的入侵性, 黄花酢浆草(*O. pes-caprae*)在欧洲被列为入侵物种之一<sup>[2]</sup>, 但在园艺产业中具有较高的应用价值, 经常种植于花园及花坛中, 也经常在苗圃和园艺中心的花盆中做配饰<sup>[3]</sup>, ‘紫叶’酢浆草(*O. triangularis* ‘Purpurea’)是广泛应用于园林、庭院及室内的观赏花卉, 其叶具有昼开夜合的运动特性, 具有显著的近日节律, 且运动过程可逆被称为“感夜运动”<sup>[4]</sup>。植物叶的感夜性运动可能在减缓霜冻损伤方面具有一定作用<sup>[5]</sup>。从实际应用角度来看, 感夜性运动植物在不同运动时期以及不同的叶片角度, 对除草剂的施用效果有较大差异, 这对选择除草剂施用的最佳时机提供了参考依据<sup>[6]</sup>。叶的感夜性运动受到光照、温度和内源生物钟等多种因素的调控, 植物通过叶片的开闭来满足自身的生长需求, 叶片展开可以接受更多的光照, 满足光合作用需要。叶片或花朵具有昼开夜合现象的植物涉及 31 科 98 属<sup>[7]</sup>。对植物叶感夜性运动的研究, 目前主要集中在豆科植物中, 如含羞草(*Mimosa pudica*)、雨树(*Samanea saman*)、合欢(*Albizia julibrissin*)等植物叶片的小叶, 这类植物的叶子通常呈现白天张开, 晚上闭合的规律<sup>[8]</sup>。感夜运动在植物的生长发育过程中也起着重要作用, 如叶枕能够调控叶片和阳光之间的角度, 从而影响光合作用, 达到自主性参与植物感性运动适应环境变化的目的<sup>[9-10]</sup>。在自然界, 叶枕的运动通过在有限光照条件下最大化吸收辐射, 以及在光合作用可能受到限制的情况下减少辐照度不足, 从而减少蒸腾作用、保护叶温过高和出现光抑制, 进而使植物受益<sup>[11-12]</sup>, 可以看出植物叶片感夜性运动实现了光照的最大利益化。

有研究表明, 光照是影响植物感夜性运动的 3 个重要原因之一<sup>[13-16]</sup>。植物由黑暗环境逐渐增加光照强度, 其叶片展开速率也逐渐提高<sup>[17]</sup>。在黑暗环境下, 植物则能够进行大约 26 h 的近日性节律运动<sup>[18]</sup>。不同光质对匍匐酢浆草(*O. regnellii*)叶片近日节律运动影响的研究表明蓝光能够促进叶的

展开, 这与蓝光对豆科植物叶片运动的影响一致<sup>[19]</sup>。且随着光照强度的增加, 酢浆草叶片从闭合到展开的时间会缩短<sup>[20]</sup>。后续又有研究表明离体叶与完整植株上叶片对光的响应几乎一样, 且切除了部分小叶的叶片也能够继续响应光刺激而展开叶片, 其运动部位位于小叶基部的膨大处, 同时也进一步验证了蓝光对叶片展开的促进作用<sup>[21]</sup>。光照强度对三角叶酢浆草(*O. triangularis*)叶运动有很大程度的影响, 将植株放入黑暗条件使其叶闭合后, 给予低光照无法使叶展开, 而随着光照强度的增加, 其叶片展开的速率也逐渐提高。不同光质、光照时间和振荡对植物感夜性运动也有影响<sup>[17]</sup>。光敏色素是一种红光和远红色光感受器, 主要吸收这两种光质并在调控植物生长发育过程中发挥着重要作用<sup>[22]</sup>。红光和远红光可直接参与叶片运动的调控<sup>[8,23-24]</sup>。但前期对光质的研究中, 没有系统性的将各类光质及光照时间集中研究, 缺少对外界其他环境因素的干扰排除。

振荡是一种非生物调节, 可以通过影响植物运动的周期性, 来短期内影响植物的感夜性运动<sup>[25]</sup>, 但振荡对‘紫叶’酢浆草感夜性运动的研究尚不深入。外界应力与植物生长之间的关系是当代生物力学研究的热点之一, 固定的生长方式决定了植物大多无法避开外界施加的各种作用力。研究表明, 植物细胞生长与应力之间存在紧密的关系, 通过 3 种力学模型的构建模拟了外界环境对于植物细胞生长的影响, 构建了参数方程, 揭示了植物细胞壁生长与外界环境之间的关系<sup>[26]</sup>。植物的感夜性运动与外界环境之间也有相关的联系, 主要是通过含羞草的研究来揭示<sup>[27]</sup>。近期, 日本学者 Takuma 等<sup>[28]</sup>通过对含羞草进行同时测量胞浆  $Ca^{2+}$  和电信号, 表明由  $Ca^{2+}$  变化介导的快速叶片运动, 加上动作电位和变异电位, 可以保护含羞草免受食草动物的攻击, 这也验证了前人对于植物叶片昼开夜合功能的猜想。但其他植物叶片感夜性运动的研究是否存在影响, 相关研究还较少。本文通过模仿外界环境对植物的外力作用, 对‘紫叶’酢浆草进行振荡处理, 探究环境应力对于植物叶昼开夜合的运动影响。

因此,本研究着重从光对植物感夜性运动的影响中,选取光质、光照时间这两个方面,结合振荡对酢浆草属植物的实验影响,来研究对‘紫叶’酢浆草叶片感夜性运动的影响,为进一步探究‘紫叶’酢浆草的生理生化和分子调控机理奠定基础,也为调控叶片运动提供参考依据,同时也可以针对酢浆草属中具有昼开夜合的入侵植物提供除草剂施用的最佳时机提供依据,进而为园林中应用这一有趣的生物学现象提供参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 材料

本研究的‘紫叶’酢浆草(*Oxalis triangularis* ‘Purpurea’)鳞茎长度约为(2±0.5) cm,直径0.6~0.8 cm,均为无性繁殖的个体。2022年3月10日种植于10 cm×11 cm(口径×高度)的塑料花盆内,基质为泥炭土:珍珠岩:有机肥=2:1:1(V/V/V),每盆3株,培养于福建省福州市福建农林大学下安实验楼C栋(26°05′20″N, 119°13′45″E)楼顶全光照环境,种植后进行常规管理。当每盆植株的成熟叶数量≥10片时,则认为达到实验要求。每个小实验10盆30株植物作为一个生物学重复。每个小实验后,对植株进行3 d的常规管理缓苗,再进行后续实验。

### 1.2 方法

预处理:提前1 d将材料放入22℃,相对湿度56.75%,100%光照强度[49.81 μmol/(m<sup>2</sup>·s)]的人工气候室内,并在19:00关闭光源。次日7:50‘紫叶’酢浆草叶片为闭合状态,10 min后进行处理。

#### 1.2.1 光质实验设计

将植株分别移入白光、蓝光1(450 nm)、蓝光2(470 nm)、绿光(530 nm)、红光(660 nm)、远红光(730 nm)的人工气候室隔间内。光照强度分别为0%(黑暗环境为22℃,相对湿度56.75%,对照)、25% [12.90 μmol/(m<sup>2</sup>·s)]、50% [22.77 μmol/(m<sup>2</sup>·s)]、75% [33.30 μmol/(m<sup>2</sup>·s)]和100% [45.55 μmol/(m<sup>2</sup>·s)],17:00停止光照,连续处理3 d,期间用摄像机记录‘紫叶’酢浆草叶片的运动状态,根据视频计算叶片从闭合到打开及打开到闭合所需的时间。

#### 1.2.2 光照时间实验设计

(1) 8:00将植株分别移入6种光质下的人工气候室隔间内,用摄像机记录持续3 d光照下叶片的运动状态。

(2) 8:00将植株分别移入6种光质下的人工气候室隔间内,置于昼夜节律12 h/12 h(光照/黑暗)、100% [45.55 μmol/(m<sup>2</sup>·s)]光照强度下,20:00停止照明,用摄像机记录叶片连续3 d的运动状态。

(3) 8:00将植株置于22℃、湿度56.75%的黑暗中,连续3 d,用摄像机记录叶片的运动状态。

#### 1.2.3 振荡实验设计

(1) 9:50将正常状态下叶片展开的植株带盆放置在人工气候室内的振荡器上,10 min后分别持续振荡0.5、1、2、4、6 h,观察振荡时叶片闭合状态和闭合所需时间。停止振荡后,观察静止状态下叶片闭合状态及展开所需时间,用摄像机记录叶片的运动状态。

(2) 17:50将正常状态下叶片闭合的植株带盆放置在黑暗的人工气候室内的振荡器上,10 min后分别持续0.5、1、2、4、6 h的振动处理,观察振荡时叶片的运动状态,若叶片展开,记录所需时间;如果叶片没有展开,停止振荡后,观察静止状态下叶片展开或闭合状态,用摄像机记录叶片的运动状态。

#### 1.2.4 叶片感夜性运动的实验记录方法

采用对比试验,实验组与对照组均为10盆,在改变实验条件前5~10 min提前进行拍摄,将索尼CX900E摄像机固定好,开启录像模式(若记录时为黑暗条件,则打开摄像机的夜间模式)。通过使用直尺、量角器等,测量视频中叶的运动角度,其中叶片的角度以一小叶中脉与叶柄之间的夹角为准,记录不同展开角度(0°/30°/60°/90°)所需要的时间,随机记录每盆中3片成熟叶的运动情况和对应的时间,每组共记录30片叶。

## 2 结果和分析

### 2.1 光质对叶片感夜性运动的影响

从表1可见,处于白光、蓝光1、蓝光2、绿光、红光、远红光下的叶片在90 min内都可以展开至90°,其中在蓝光1下叶片展开所需时间最长,且绿光下叶片在8:00前已展开30°。除绿光外,白光展开所需时间最短,这表明叶片展开时间的长短与波长有关,随着波长的增加,整体上叶片闭合所需时间缩短,在绿光下植物叶片展开时间最短。

实验组的叶片在没有光照后90 min内都可以闭合至0°,其中在白光下叶片闭合所需时间最长,远红光下叶片闭合所需时间最短,其次为红光(表2)。

表 1 晨间(8:00—11:00)闭合叶片在不同光质下展开所需时间(min)

Table 1 Time (min) required for leaf to unfold in morning (8:00—11:00) under different light quality

叶片展开角度 Leaf unfold angle	光质 Light quality					
	白光 White	蓝光 1 Blue 1	蓝光 2 Blue 2	绿光 Green	红光 Red	远红光 Far red
30°	37.78±0.22cA	45.82±0.82aA	42.80±0.30bA	24.16±1.29dA	41.98±0.51bA	46.14±0.63bA
60°	51.87±0.34cB	61.15±1.15aB	59.30±1.30aB	49.38±1.06dB	55.00±0.66bB	60.37±0.47cB
90°	69.61±1.03cC	80.17±0.16aC	78.15±0.15aC	62.06±1.63dC	75.89±0.32bC	77.13±0.52cC

数据后不同大、小写字母分别表示同列和同行差异显著( $P<0.05$ )。下同

Data followed different capital and small letters indicate significant differences at 0.05 level within column and line, respectively. The same below

表 2 夜间(17:00—20:00)展开叶片在不同光质下闭合所需时间(min)

Table 2 Time (min) required for leaf to close in evening (17:00—20:00) under different light quality

叶片闭合角度 Leaf closing angle	光质 Light quality					
	白光 White	蓝光 1 Blue 1	蓝光 2 Blue 2	绿光 Green	红光 Red	远红光 Far red
60°	44.00±1.63aA	40.25±1.25cA	42.25±0.25bA	33.74±0.76dA	20.83±1.54eA	17.63±1.32cA
30°	64.83±0.84aB	56.45±0.55cB	59.50±1.50bB	60.58±0.88bB	37.33±0.47dB	31.32±0.52dB
0°	82.50±1.0aC	71.11±0.11cC	75.73±0.73bC	70.15±0.28bC	61.67±1.69dC	59.52±1.32cC

叶片闭合与波长有关,波长越长,叶片闭合越慢,闭合所需时间越长。

## 2.2 光照时间对叶片感夜性运动的影响

用白光、蓝光 1、蓝光 2、绿光、远红光连续 3 d 光照的叶片在白天和夜间都可以保持展开,且不发生闭合现象。但连续 3 d 红光照射,每天 18:00 后,叶片在(48.35±1.44) min 闭合至 60°,且一直保持循环开闭的状态,但展开和闭合的角度差较小,叶片展开和闭合缓慢,开、闭时间逐渐变长,开、闭周期也逐渐延长,且此现象仅在夜间 18:00 至凌晨 4:00 发生;每经过 1 个 24 h 的光照周期,叶片所发生的循环开闭状态的时间会逐渐增长。

从表 3 可见,不同光质在周期光照下,叶片在

90 min 内都可以展开至 90°,白光下叶片展开所需时间最长,在远红光下,叶片展开所需时间最短;远红光与 4 种单色光下‘紫叶’酢浆草叶片在 8:00 时已展开 30°,且这 5 种光质下叶片完全展开所需时间几乎一致,说明在 12 h/12 h (光照/黑暗)的长光照下,不同光质的作用并没有差异,白光下的植物依旧保持稳定的生物节律,且随着天数的增加,叶片展开时刻也逐渐推迟。

12 h/12 h (光照/黑暗)光照对‘紫叶’酢浆草叶片在夜晚闭合的影响见表 4。白光、蓝光 1、蓝光 2、绿光、红光、远红光下的叶片在 120 min 内都可以闭合至 0°,其中白光下叶片闭合所需时间最长,其他 5 种光质闭合所需时间皆小于 100 min。

表 3 周期光照下不同光质叶片展开所需时间(min)

Table 3 Time (min) required for leaf to unfold under different light quality and periodic illumination

叶片展开角度 Leaf unfolding angle	光质 Light quality					
	白光 White	蓝光 1 Blue 1	蓝光 2 Blue 2	绿光 Green	红光 Red	远红光 Far red
30°	30.46±0.98A	-	-	-	-	-
60°	40.37±1.39aB	15.21±1.01cA	18.95±0.94bA	15.52±1.38cA	16.44±1.04cA	15.33±1.32dA
90°	60.51±1.76aC	48.47±1.57bB	50.77±1.31bB	49.84±1.64bB	46.83±0.95bB	45.32±1.42cB

表 4 周期光照下不同光质叶片闭合所需时间(min)

Table 4 Time (min) required for leaf to close under different light quality and periodic illumination

叶片闭合角度 Leaf closing angle	光质 Light quality					
	白光 White	蓝光 1 Blue 1	蓝光 2 Blue 2	绿光 Green	红光 Red	远红光 Far red
60°	49.52±0.48aA	34.98±0.59bA	30.05±0.95cA	29.80±1.20cA	28.95±0.51cA	27.68±0.32dA
30°	70.78±0.78aB	50.05±1.09bB	50.39±1.02bB	50.19±0.67bB	45.04±0.56cB	43.28±0.78cB
0°	116.91±1.91aC	88.46±0.64bC	89.40±0.94bC	91.37±1.03bC	86.73±0.31cC	84.45±0.87cC

在 0%光照强度(黑暗条件)下, 闭合叶片无法完全展开, 但可以展开 30°~45°, 具有明显的生物节律。但叶片展开持续较短时间后, 又重新闭合。随

着黑暗天数的增加, 叶片展开时刻也逐渐推迟; 同样的, 从叶片展开到完全闭合所需的时间也越来越长(表 5)。

表 5 黑暗对叶片感夜性运动的影响

Table 5 Effect of darkness on nyctinastic movement of leaf

时间 Time (d)	开始展开时间 Start unfold time	两次打开间隔 Interval between two open	150 min 展开程度 Degree of unfold in 150 min	开始闭合时间 Start close time	完全闭合时间 Fully close time	开始打开至完全闭合 时间 Time from start open to full close
1	8:00—8:10	—	30°	11:10	11:45	3.50 h
2	9:10—9:20	25.17 h	45°	13:00	14:25	5.17 h
3	10:35—10:45	25.42 h	30°	14:20	16:00	5.33 h

### 2.3 振荡对叶片感夜性运动的影响

在 1、2、4、6 h 的持续振荡中, 叶片会在 35 min 内逐渐闭合至 60°左右, 随后的持续振荡不再发生闭合。1 h 持续振荡停止后叶片在 35 min 内不响应, 之后才逐渐闭合, 至 60 min 左右再展开; 2 h 持续振荡停止后, 叶片也不会发生明显闭合现象, 持续光照后, 叶片逐渐展开至 90°; 4、6 h 持续振荡停止后, 叶片在 15 min 后开始闭合, 60 min 后闭合至 30°左右, 停止闭合并逐渐随着光照展开。

在 0.5、1、2、4、6 h 的持续振荡中, 闭合叶片不因振荡时间的增加而展开, 在黑暗条件下‘紫叶’酢浆草闭合叶片在振荡时一直保持闭合状态不变, 停止振荡后叶片甚至会闭得更紧密。

## 3 结论和讨论

光是一种非常容易量化且在植物感夜性运动中被广泛研究的影响因子<sup>[29]</sup>。目前, 关于光质对植物叶片感夜性运动影响的研究显示, 不同光质会影响植物的感夜性运动。在不同光质下, 叶片展开和闭合的时间也有所不同, 且和波长有一定关系。在对含羞草叶片展开程度的实验中, 红光下叶片展开程度最小, 其次是蓝光组, 最后为白光组<sup>[30]</sup>。这些也在本研究中得到验证, 但其中绿光和红光较为反常, 跟其他光质的对比中, 绿光更能促进叶片的展开, 红光更能促进叶片的闭合。后续的研究表明, 不同的光质在影响植物感夜性运动中存在更加深层次的影响。蓝光在向光性响应、水分关系和气孔开放等方面起着重要作用<sup>[31]</sup>。光质对雨树 pH 的影响研究发现, 伸肌细胞在白光下吸收 K<sup>+</sup>并膨胀, 而屈肌细胞在黑暗下吸收 K<sup>+</sup>并膨胀<sup>[32]</sup>, 进一步表明了光对于植物昼开夜合的影响在调控离子通道方面

有着非常重要的作用。本研究证明了光质在一定程度上影响了‘紫叶’酢浆草的感夜性运动, 其中, 绿光在展开时影响较为明显, 红光在闭合时影响较为明显。不同于光照和温度, 植物自身的生物钟能够在没有光照的条件下独立调控感夜运动的进行。黑暗环境下植物则能够进行大约 26 h 的近日性节律运动<sup>[18]</sup>, 本研究中黑暗下‘紫叶’酢浆草叶片的两次打开时间间隔为 25.17 和 25.42 h, 更加明确了植物的感夜性运动受到自身生物钟的单独调节影响。

光照时间可以打破叶片的闭合状态, 且光照时间越长, 叶片展开所需时间越少, 叶片闭合所需时间越长。感夜性运动与气候和时区无关, 叶片开闭在很大程度上受到从光到暗的变化影响<sup>[33]</sup>。本研究结果亦支持该结论, 在 24 h 全天光照时间条件对‘紫叶’酢浆草叶片的感夜性运动影响的实验中, 除红光外, 其他光质均在照射期间无闭合倾向, 与此前的研究结果一致。Youngsook 等<sup>[34]</sup>报道了红光是通过影响调节植物叶枕基部的 pH, 进而实现植物的感夜性运动。这与本研究中的植物在红光下具有明显的开闭变化, 且在夜间 18:00 至凌晨 4:00 一直持续开闭, 白天无开闭变化保持一致, 这一结果表明了光敏色素系统直接参与了‘紫叶’酢浆草昼开夜合运动, 在连续白光下, 那些波长的变化会导致运动衰减, 而红光可能会抑制这些波长的变化。但还无法证明是不是存在吸收其他波长进而转化成红光波长参与昼开夜合运动, 后续还需要加以研究。

关于振荡对植物叶片感夜性运动的影响, Bose 等<sup>[35]</sup>认为, 多数植物都是通过电信号来协调它们的运动以及对环境的反应, 在振荡对闭合叶片感夜性运动影响的实验中, 自然展开叶片在持续振荡 35 min 之后, 叶片逐渐闭合至 60°, 但随着持续振荡, 叶片状态不随振荡发生变化, 趋于静止。停止振荡后,

振荡时间越久的植物反应越快, 闭合角度越小, 但随着光照的照射, 植物逐渐完全展开, 说明光照对感夜性的影响大于振荡。振荡可以促进叶片的感夜性运动, 但振荡时间越长, 在停止振荡后, ‘紫叶’酢浆草响应越快, 而振荡或许可引起化学物质或植物激素的紊乱, 从而影响植物的感夜性运动<sup>[36]</sup>, 在今后研究化学物质对于植物昼开夜合运动的实验中提出了新的参考依据, 可以通过振荡的操作来调节不同化学物质的含量, 进而找到最佳的浓度来影响植物进行昼开夜合的运动。

光质、光照时间和振荡都对‘紫叶’酢浆草叶片的感夜性运动有着一定程度的影响作用, 但各因素产生的作用效果具有差异性, 红光、远红光对于叶感夜性运动存在明显的促进作用, 但光照时间对于叶片昼开夜合的感夜运动影响效果最为明显。因此, 选用叶具有感夜性运动的酢浆草属植物用于园林景观时, 应充分考虑种植区域的环境条件, 要保证种植区域应有充足的光线, 以促进白天叶的展开, 确保其观赏价值以及促进植物的生长发育; 在中午时段应避免植物暴晒。如果在园林应用中发现了叶片具有感夜性运动的入侵性酢浆草植物时, 可以在晨间时段喷洒除草剂, 获得最佳的施用效果。

自 De Mairan<sup>[37-38]</sup>报道从含羞草未受影响的节律中获得生物钟的第 1 个例子, Darwin 的详细观察也取得了开创性的成就<sup>[39]</sup>, 植物的感夜性运动已经具备了相应的基础研究, 不过目前要得到其更完善的信号通路, 还需要更多、更系统性的研究。光照、温度、湿度等环境因素对植物的花朵和叶子产生了不同程度的干扰, 而在植株缺水时所引起的影响程度差异也很大<sup>[4]</sup>, 经过几天干燥后, 一些酢浆草属花卉的叶子即便在有阳光的晴天也不会张开, 不过其开花的节律却似乎未受负面影响。所以, 水分对感夜运动的影响还有待研究。

现今对植物感夜性运动的研究相对集中在合欢、含羞草、三叶草(*Trifolium repens*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)和菜豆(*Radermachera sinica*)复叶的叶枕运动方面, 另外在观察“生物学习性”的同时, 研究人员探索了叶片内部机制, 试图绘制振荡器的敏感度, 从而推断其化学性质, 并绘制出信号路径<sup>[40]</sup>。光对有节奏的叶子运动有着深远的影响, 而且很容易量化, 因此, 它是一种最广泛使用的刺激物, 用于“干扰”叶片运动节奏, 改变其相位及其周期是影响内部“振荡器”的标准。红光、远红光和蓝

光对植物的节律性运动有不同的影响, 通过改变光照强度和光质, 并对叶枕应用了各种药理学试剂<sup>[41]</sup>, 进一步研究花和叶的运动机制, 从而更加全面的揭示植物昼开夜合运动背后的原因。对于同时揭示叶子和花朵的研究中, 酢浆草科酢浆草属植物是更为理想的研究材料。想要通过调控对酢浆草属植物的感夜性运动以满足人们对其园林观赏性方面的需求, 那么对豆科植物的研究也是至关重要的, 豆科植物较为广泛的研究基础将对其他植物感夜运动研究具有很大的参考意义, 所以今后在充分结合前人对豆科植物的研究基础上, 拓展到其他植物中, 从而找到两者之间的相互关系, 为昼开夜合运动揭示更加全面的生物学意义。虽然目前在识别感夜性植物突变种方面已获得了一定的发展, 但与部分缺少有完整叶枕而失去植物感夜运动功能的突变种作比较, 仍然无法梳理植物感夜运动的具体功能。因此对于植物感夜运动的进化意义, 还需要进行更深层次的探究。

## 参考文献

- [1] LAZZARO L, FERRETTI G, BIANCHI E, et al. Treatment by glyphosate-based herbicide allowed recovering native species after *Oxalis pes-caprae* L. invasion: Indications from a Mediterranean island [J]. *Plant Biosyst*, 2019, 153(5): 651–659. doi: 10.1080/11263504.2018.1536083.
- [2] SHTEIN I, KOYFMAN A, ESHEL A, et al. Autotomy in plants: Organ sacrifice in *Oxalis* leaves [J]. *J Roy Soc Interface*, 2019, 16(151): 20180737. doi: 10.1098/rsif.2018.0737.
- [3] YUE L R, SUN M T. Study on photosynthetic characteristics and drought tolerance of *Oxalis triangularis* ‘Purpurea’ [J]. *Jiangsu Agric Sci*, 2013, 41(8): 169–171. [岳莉然, 孙妙婷. 紫叶酢浆草光合特性及耐旱性研究 [J]. *江苏农业科学*, 2013, 41(8): 169–171. doi: 10.15889/j.issn.1002-1302.2013.08.131.]
- [4] YOU L, DAI Z W, CHEN L, et al. Research progress of nyctinastic movement of plant [J]. *Plant Physiol J*, 2021, 57(10): 1888–1896. [游乐, 戴中武, 陈蕾, 等. 植物感夜运动研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2021, 57(10): 1888–1896. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2020.0620.]
- [5] MANCUSO S, SHABALA S. Rhythms in Plants: Phenomenology, Mechanisms, and Adaptive Significance [M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 2007. doi: 10.1007/978-3-540-68071-0.
- [6] TAKADA N, KATO E, UEDA K, et al. A novel leaf-movement inhibitor of a nyctinastic weed, *Sesbania exaltata* Cory, designed on a naturally occurring leaf-opening substance and its application to a

- potential, highly selective herbicide [J]. *Tetrahed Lett*, 2002, 43(43): 7655–7658. doi: 10.1016/S0040-4039(02)01848-8.
- [7] MINORSKY P V. The functions of foliar nyctinasty: A review and hypothesis [J]. *Biol Rev*, 2019, 94(1): 216–229. doi: 10.1111/brv.12444.
- [8] KUMKE J M. Self-excitation of leaf movements in *Oxalis regnellii* under different light qualities [J]. *J Interdiscip Res*, 1985, 16(2): 93–106. doi: 10.1080/09291018509359877.
- [9] ZHAO L L, WANG Y X, XUE Q Q, et al. Research progress of plant nyctinasty and its mechanism [J]. *Chin Wild Plant Resour*, 2020, 39(5): 49–54. [赵露露, 王云霞, 薛琼琼, 等. 植物感夜运动及其机制的研究进展 [J]. *中国野生植物资源*, 2020, 39(5): 49–54. doi: 10.3969/j.issn.1006-9690.2020.05.010.]
- [10] VAN LOON L C. The intelligent behavior of plants [J]. *Trends Plant Sci*, 2016, 21(4): 286–294. doi: 10.1016/j.tplants.2015.11.009.
- [11] EHLERINGER J, FORSETH I. Solar tracking by plants [J]. *Science*, 1980, 210(4474): 1094–1098. doi: 10.1126/science.210.4474.1094.
- [12] BEHNKE H D, SJOLUND R D. *Sieve Elements: Comparative Structure, Induction and Development* [M]. Berlin, Heidelberg: Springer, 1990. doi: 10.1007/978-3-642-74445-7.
- [13] SHIM J S, KUBOTA A, IMAIZUMI T. Circadian clock and photoperiodic flowering in *Arabidopsis*: Constans is a hub for signal integration [J]. *Plant Physiol*, 2017, 173(1): 5–15. doi: 10.1104/pp.16.01327.
- [14] YUAN X L, WANG Z S, JIA X P, et al. Research advances on molecular mechanisms of photoperiod-regulation plant flowering and *CCT* gene family [J]. *Acta Agric Zhejiang*, 2020, 32(6): 1133–1140. [袁玺垒, 王振山, 贾小平, 等. 光周期调控植物开花分子机制以及 *CCT* 基因家族研究进展 [J]. *浙江农业学报*, 2020, 32(6): 1133–1140. doi: 10.3969/j.issn.1004-1524.2020.06.21.]
- [15] SHI Y, GUO S, DONG S F, et al. Research advances in circadian rhythm regulation genes *CCA1/LHY* in *Arabidopsis* [J]. *Mol Plant Breed*, 2020, 18(21): 7080–7087. [史勇, 郭莎, 董世凤, 等. 拟南芥生物节律调节基因 *CCA1/LHY* 的研究进展 [J]. *分子植物育种*, 2020, 18(21): 7080–7087. doi: 10.13271/j.mpb.018.007080.]
- [16] CHEN K, ZHANG L, PENG Y J, et al. Related research progress on circadian clock regulating plant growth and metabolism process [J]. *Plant Physiol J*, 2021, 57(2): 313–322. [陈克, 张亮, 彭亚军, 等. 生物钟调控植物生长代谢过程的相关研究进展 [J]. *植物生理学报*, 2021, 57(2): 313–322. doi: 10.13592/j.cnki.ppj.2020.0432.]
- [17] KANG J H, CHON Y S, CHOI K O, et al. Leaf movement regulated by light condition in *Oxalis triangularis* [J]. *Hort Environ Biotechnol*, 2009, 50(4): 371–375.
- [18] OIKAWA T, ISHIMARU Y, MUNEMASA S, et al. Ion channels regulate nyctinastic leaf opening in *Samanea saman* [J]. *Curr Biol*, 2018, 28(14): 2230–2238.e7. doi: 10.1016/j.cub.2018.05.042.
- [19] SELLERS B A, SMEDA R J, JOHNSON W G. Diurnal fluctuations and leaf angle reduce glufosinate efficacy [J]. *Weed Technol*, 2003, 17(2): 302–306. doi: 10.1614/0890-037X(2003)017[0302:DFALAR]2.0.CO;2.
- [20] KOLLER D, ZAMSKI E. The phototropic pulvinus of bean *Phaseolus vulgaris* L.: Functional features [J]. *Plant Biol*, 2002, 4(5): 584–594. doi: 10.1055/s-2002-35442.
- [21] NAKANISHI F, NAKAZAWA M, KATAYAMA N. Opening and closing of *Oxalis* leaves in response to light stimuli [J]. *J Biol Educ*, 2005, 39(2): 87–91. doi: 10.1080/00219266.2005.9655968.
- [22] SHAO H B. The regulation and control of flowering time and photoreceptors in higher plants: I. The regulation and control of genes and photoreceptors in the flowering time [J]. *Life Sci Res*, 2001, 5(S1): 149–152. [邵宏波. 高等植物开花时程的调控与光受体I. 开花时程的基因与光受体调控 [J]. *生命科学研究*, 2001, 5(S1): 149–152. doi: 10.16605/j.cnki.1007-7847.2001.s1.032.]
- [23] KIM H Y. Light-regulated leaf movement and signal transduction in nyctinastic plants [J]. *J Photosci*, 1997, 4(1): 23–30.
- [24] LIU C C, WELHAM C V J, ZHANG X Q, et al. Leaflet movement of *Robinia pseudoacacia* in response to a changing light environment [J]. *J Integr Plant Biol*, 2007, 49(4): 419–424. doi: 10.1111/j.1744-7909.2007.00392.x.
- [25] LUBNA, ASAF S, JAN R, et al. Complete chloroplast genome characterization of *Oxalis corniculata* and its comparison with related species from family Oxalidaceae [J]. *Plants*, 2020, 9(8): 928. doi: 10.3390/plants9080928.
- [26] COSGROVE D J. Wall extensibility: Its nature, measurement and relationship to plant cell growth [J]. *New Phytol*, 1993, 124(1): 1–23. doi: 10.1111/j.1469-8137.1993.tb03795.x.
- [27] JIANG Y W. Leaf movement mechanism of *Mimosa pudica* [J]. *Mod Chem Res*, 2019(2): 197–199. [江一唯. 含羞草的叶片运动机制 [J]. *当代化工研究*, 2019(2): 197–199.]
- [28] HAGIHARA T, MANO H, MIURA T, et al. Calcium-mediated rapid movements defend against herbivorous insects in *Mimosa pudica* [J]. *Nat Commun*, 2022, 13(1): 6412. doi: 10.1038/s41467-022-34106-x.
- [29] VAN DOORN W G, KAMDEE C. Flower opening and closure: An update [J]. *J Exp Bot*, 2014, 65(20): 5749–5757. doi: 10.1093/jxb/eru327.
- [30] XIN H R, LIU Y M, KNEEPCENS R. Effect of light intensity and light quality on the environmental adaptation of *Mimosa pudica* [J]. *Agric Sci Eng China*, 2020, 32(6): 25–28. [辛浩然, 刘玉梅, KNEEPCENS R. 光照强度和光质对含羞草环境适应性的影响 [J]. *中国农业文摘 农业工程*, 2020, 32(6): 25–28. doi: 10.19518/j.cnki.cn11-



- 2531/s.2020.0156.]
- [31] DONG S J. Effects of LED supplemental light on pepper seedling growth and arbuscular mycorrhizal fungi colonization [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2021. [董桑婕. LED 补光对辣椒幼苗生长和丛枝菌根真菌定殖调控作用的研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2021. doi: 10.27461/d.cnki.gzjdx.2021.001931.]
- [32] LEE Y, SATTER R L. Effects of white, blue, red light and darkness on pH of the apoplast in the *Samanea pulvinus* [J]. *Planta*, 1989, 178(1): 31–40. doi: 10.1007/BF00392524.
- [33] KWIATKOWSKA M, BOHDANOWICZ J, CUBAŁA M, et al. A new pollination system in non-cleistogamous species of *Viola* results from nyctinastic (night-closing) petal movements: A mixed outcrossing-selfing strategy [J]. *Flora*, 2019, 253: 1–9. doi: 10.1016/j.flora.2019.01.007.
- [34] RODRIGUES T M, MACHADO S R. Pulvinus functional traits in relation to leaf movements: A light and transmission electron microscopy study of the vascular system [J]. *Micron*, 2008, 39(1): 7–16. doi: 10.1016/j.micron.2007.09.001.
- [35] SHEPHERD V A. From semi-conductors to the rhythms of sensitive plants: The research of J.C. Bose [J]. *Cell Mol Biol*, 2005, 51(7): 607–619. doi: 10.1170/T670.
- [36] UEDA M, NIWA M, YAMAMURA S. Trigonelline, a leaf-closing factor of the nyctinastic plant, *Aeschynomene indica* [J]. *Phytochemistry*, 1995, 39(4): 817–819. doi: 10.1016/0031-9422(95) 00064-E.
- [37] PUTTONEN E, BRIESE C, MANDLBURGER G, et al. Quantification of overnight movement of birch (*Betula pendula*) branches and foliage with short interval terrestrial laser scanning [J]. *Front Plant Sci*, 2016: 222. doi: 10.3389/fpls.2016.00222.
- [38] VOLKOV A G, BAKER K, FOSTER J C, et al. Circadian variations in biologically closed electrochemical circuits in *Aloe vera* and *Mimosa pudica* [J]. *Bioelectrochemistry*, 2011, 81(1): 39–45. doi: 10.1016/j.bioelechem.2011.01.004.
- [39] DARWIN C, DARWIN F. *The Power of Movement in Plants* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2009: 280–316. doi: 10.1017/CBO9780511693670.
- [40] BLATT M R. Cellular signaling and volume control in stomatal movements in plants [J]. *Annu Rev Cell Dev Biol*, 2000, 16: 221–241. doi: 10.1146/annurev.cellbio.16.1.221.
- [41] SATTER R L, GUGGINO S E, LONERGAN T A, et al. The effects of blue and far red light on rhythmic leaflet movements in *Samanea* and *Albizia* [J]. *Plant Physiol*, 1981, 67(5): 965–968. doi: 10.1104/pp.67.5.965.