

植物激素分布、相互作用及平衡 关系对果树花芽分化影响

孙文全

(南京农业大学 园艺系)

提 要

本文从各类激素的分布、相互作用及平衡关系对果树花芽分化的影响等四个方面介绍了近年国内外激素与果树花芽分化关系研究的最新进展。指出了研究中的空白点。并就研究中遇到的技术困难,解决方法做了讨论。

对植物激素与果树花芽分化关系的研究许多学者做了总结。最早,Chailakgan(1936)提出了开花素假说,认为开花素是由GA和成花素组成的,但至今仍未分离出成花素。Luckwill(1970)根据外源CTK和GA对苹果成花的影响和内源CTK和GA的变化,提出了临界CTK/GA平衡控制苹果成花的假说。以后,成了促花物质/抑花物质平衡控制果树花芽分化的假说。关于激素平衡与果树花芽分化之间关系,马焕普(1987)认为果树花芽分化受激素平衡和营养物质双重制约。在一定的营养状态和成花条件诱导下,各激素达到某种平衡状态,使开花基因解除阻遏,并使流向生殖器官的养分增多,开始花器官的建造。这一观点得到普遍接受。但是,植物激素调节果树花芽形成是一个相当复杂的生

理和形态建成过程,仅考虑激素平衡关系一个方面的作用是不够的,还需同时考虑植物激素在果树体内的分布、它们的相互作用与果树花芽分化的关系。

一、各类激素对果树花芽分化双重作用

1. 生长素: 内源生长素对果树花芽分化的作用还没有一致的看法。因树种和所用方法不同试验结果有差异。起初,在挖去种子的苹果果实空腔内加入0.1%的2,4-D羊毛脂能抑制短枝成花,认为种子产生生长素抑制短枝成花。Werizilov(1979)发现‘Grushoyka Moskovskaja’苹果芽内生长素含量在花芽形成时急剧下降。伴野洁等(1985)报导成花难的新水梨枝条顶端生长素水平比易成花的丰水梨高。这些结果表明

生长素水平高不利于果树花芽分化。但是, Gil等(1973)认为梨的有籽果实抑制成花是因为扩散出来的生长素比单性结实果少而赤霉素却较多;因为他发现单性结实的巴梨和‘Winter Nelis’梨果实比有籽果实扩散出更多的生长素。Kashmiri和Ram(1977)测得大年芒果树(成花较多)花芽分化时梢尖内含有的生长素较小年树多。柑桔花芽中生长素水平比营养芽高。

Jindal和Dabas(1982)在花芽分化前用100—200PPM的IBA处理11年生的‘Thompson’无籽葡萄,促进了花芽的分化。生产中用少量的生长素处理菠萝或用萘乙酸做疏果剂处理苹果及柑桔都能促进花芽的形成。不过,Ramirez和Hoad(1978)通过叶柄向‘Egremont Russet’苹果短枝增加生长素未能影响翌年开花量。

2. 赤霉素:赤霉素抑制果树花芽分化已在苹果、梨、柑桔、桃、葡萄、杏、李、樱桃、扁桃、芒果和荔枝等果树上得到证实。

Luckwill(1970)报导‘Emmeth Early’苹果花后2周疏果、果苔中GA水平很低,能有效地促进花芽分化;未疏果的果苔在花后5—9周GA水平出现高峰,花后6—8周疏果对促进花芽分化的效果减小。Ebert和Bangerth(1981)比较了具有隔年结果习性的‘king of Pippins’苹果和连年结果的金冠苹果果实扩散物中GA水平差异,发现‘King of Pippins’果实扩散物中的GA水平花后2周达到高峰,而金冠苹果扩散物内GA高峰在5周后,前者翌年开花量减少,后者无影响。喷施疏果剂能减少‘King of Pippins’果实早期扩散物中的GA水平,增加翌年开花量。

李学柱等(1982)比较了柑桔大小年结果与枝条内变化GA的关系,发现实生甜橙和锦橙大年树冠内部的春梢营养枝GA含量比外围枝明显低,其花芽分化机率大大超过外部营养枝。在柠檬上,无花的营养枝中GA

水平最高,而纯花枝中GA水平最低。

然而,近年来出现了越来越多相反的报导。Looney等(1985)在花后4—5周于大年的金冠苹果树短枝施3—300微克GA₄或喷25—50微克的C-3-epi-GA₄,有效地促进短枝的成花。缪松林等(1986)在杨梅上,用30ppm GA₃喷二次,翌年花量增加48.5%。低浓度的GA₃才能有效地抑制苹果花芽分化,但浓度高于500ppm后反而增加开花。

Edwards和Gramanis(1974, 1978)在苹果花芽分化时,分析了施用NH₄⁺-N和NO₃⁻-N对内源GA水平和花芽分化的影响,结果发现,供给NH₄⁺-N的植株枝叶中低极性的GA(如GA₅, GA₄₊₇和GA₈)比供给NO₃⁻-N的植株高,而高极性的GA(如GA₃)比供NO₃⁻-N的植株低。供NH₄⁺-N增加了翌年开花量。作者发现在梅花花芽生理分化期,木质部液中高极性和低极性的GA水平都很低,但在花芽形态分化初期,低极性的GA水平急剧升高。可见,不同种类的赤霉素在花芽分化中的作用可能不同。外用GA对花芽分化的影响与果树当时的生理状态和激素水平有关。

3. 细胞分裂素:外源CTK促进花芽分化。Ramirez和Hoad(1978)在花后4—12周,从去叶片的叶柄向‘Egremont Russet’苹果短枝增施玉米素和6-BA,显著地促进了花芽分化,在摘除叶片时也有相同的效果。金冠苹果花后11—61天重复喷50ppm的6-BA也明显促进成花。Srinivasan和Mullins(1978, 1979)报导葡萄由卷须原始体形成花序原基和由花序原基到花的分化都受到CTK的控制。用BA和PBA处理,卷须和卷须原始体能转变成为花序。

内源CTK的研究指出体内CTK水平高有利于花芽分化。Grochowska等(1983, 1984)分析了红玉和旭苹果短枝和一年新梢中内源CTK水平与成花能力的关系。发现成花能力与内源CTK水平成正相关。冬季修剪的枝条

在花芽分化期含有的CTK较少,成花较少。未修剪枝条含有的CTK多,成花较多。荔枝和苹果花芽分化期间,成花多的年分顶芽中有较多的CTK。

最近,报导在花芽分化期不同种类CTK的变化不同;基因型不同,对CTK促进成花的反应也不一样。王春茂等(1986)用 Sep hadex LH-20 柱分离苹果枝条中的CTK,发现了三个具有细胞分裂素活性的组分,组分A在营养生长旺盛时达高峰,生长缓慢时消失;组分B在短枝停止生长时出现高峰,花芽分化时水平较高;组分C在营养生长旺盛时水平很高,花芽生理分化时出现高峰。他们认为组分B和组分C的第二次高峰出现也可能与花芽分化有关,组分A与花芽分化无关。Srinivasan和Mullins(1980)研究了PBA对几种葡萄及其杂种的卷须转变成花的作用,发现雄株卷须容易转变成花序,而雌蔓和两性蔓上的卷须较难。欧洲葡萄和沙地葡萄及其杂种比其他种类的葡萄对PBA反应更为敏感。

4. 脱落酸:Williams(1973)认为枝条中ABA水平的增加是苹果花芽分化的必要条件。Sandke(1982)报导金冠苹果短枝中ABA高峰与花芽分化期吻合,短枝中ABA高峰与苹果成花诱导和花芽形成有关。侯学瑛等(1987)研究了荔枝花芽分化期内源ABA的变化动态,认为内源ABA对荔枝花芽分化有促进作用。在花芽分化临界期和花序轴分化初期大年树花芽的ABA水平稍有下降,而小年树营养芽的ABA含量在前期比花芽高,但迅速降低到一个比花芽低得多的水平。从花序轴分化期以后大年树花芽的ABA明显高于小年营养芽的含量。在柑桔、芒果和油橄榄中花芽含有的ABA也比营养芽高。

夏春森等(1983)在国光苹果花芽分化前和花芽分化期喷100ppm ABA,促进了花芽分化。适度控水可提高ABA水平,有利于花芽形成。

但是,内源ABA水平过高,不利于果树花芽形成。Sandke(1982)报导1979年金冠苹果芽内的ABA含量是1980年的3倍,而成花百分率只有1980年的三分之一。大年的韦尔金柑桔叶片、茎和芽内的ABA比小年分别高4.3,6.0和2.2倍,但大年树花芽形成少。在花芽分化临界期,芽内ABA水平过高,不能成花。Jones等(1976)指出,大年结果后柑桔芽中ABA水平提高,芽表现出休眠延长和生长受抑制等现象。休眠状态的芽是不能进行花芽分化的。

5. 乙烯:人们早就知道乙烯能促进果树花芽分化。喷施乙烯发生剂能促进绝大多数果树花芽的分化。Saidha等(1983)连年研究了三个芒果品种花芽形成与内源乙烯变化的关系。发现芒果枝条的内源乙烯水平在11月花序原基出现时达到最大。成花较多的大年乙烯的水平比小年高。花枝的乙烯水平比营养枝高2—4倍。在花芽分化期对这三个品种进行疏果或疏果结合修剪,能刺激乙烯产生,增加成花率。苹果和梨弯枝刺激乙烯产生,也能促进花芽分化。

二、激素的相互作用与成花的关系

在果树花芽分化过程中,各类激素并不是单独地起作用。它们之间相互影响。一种激素对果树成花的作用是通过影响其他植物激素的水平来实现的。

生长素、赤霉素与乙烯: Luckwill(1970)报导3周令的幼果有利于苹果短枝成花,大于3周令对果树成花有抑制作用。这是因为幼胚产生生长素,吸引更多的营养物质,促进了成花,但在3—4周令后种子产生的GA能抵消这种作用。低浓度的生长素刺激菠萝产生乙烯,诱导开花,但施用GA₃后,提高了内源生长素水平,乙烯生成减少。相反,喷施乙烯发生剂能减少内源GA水平。

赤霉素和细胞分裂素: Grochowska等(1984)用GA₃处理苹果后,短枝中CTK水

平很快降低,抑制花芽分化;而用生长抑制剂处理能提高CTK水平,减少GA水平,促进花芽分化。花芽分化期短枝中CTK和GA之间有某种竞争关系。苹果在盛花后喷施BA可消除GA对花芽分化的抑制作用。

赤霉素与脱落酸:在果树花芽分化中,GA与ABA有拮抗作用。苹果枝条花芽分化时,GA水平下降,而ABA水平上升。Hoad和Monselise (1976)用4000ppm SADH喷施苹果矮化砧M26后,顶端ABA水平立即上升,而GA水平下降。短枝停止生长提早。ABA水平提高有利于淀粉的积累,而GA水平提高使淀粉降解,高水平的淀粉含量有利于成花。

三、激素平衡与果树花芽分化

激素平衡地或顺序地控制着生长中细胞的活动。果树花芽分化也不例外,依赖于内源激素之间的平衡。

Mullians (1979)发现葡萄花序的形成取决于CTK/GA二者之间的平衡,CTK占有优势有利于成花,GA占有优势不利成花。Grochowska等(1984)发现苹果短枝中CTK/GA比值与成花能力呈正相关。易成花的无果短枝CTK/GA比值显著高于难成花的有果短枝;成龄苹果树高于不成花的幼龄树。花芽中CTK/GA比值高于叶芽。

拉枝可改变果树体内的激素平衡,影响果树成花。日本梨初夏拉枝,使枝条中GA水平下降,ABA、/AA和CTK水平提高,促进了短枝花芽分化。施用外源GA抑制成花,但用1AA、BA和SADH促进了花芽分化。说明1AA、CTK和ABA与GA之间的平衡影响日本梨花芽分化。夏季修剪、冬季修剪和摘心等栽培措施可改变内源激素之间的平衡,影响果树花芽分化。

果树的花芽分化是由各激素平衡共同调节的。在果树花芽分化期间,各内源激素的水平变化明显。同一类型中不同种类的激素变化也有差别。花芽分化时内源激素之间的

平衡关系很复杂。

作者在梅树花芽形成期,看到木质部液中CTK/GA的比值多次出现有规律的升降变化,并与花芽分化的阶段相吻合。因而推测,在果树花芽分化的不同阶段可能受到不同激素平衡关系的调节,即激素平衡对果树花芽分化的控制有时间序列性。并认为梅树木质部液中CTK/GA的这种变化是激素平衡对果树花芽分化控制序列性的反映。Kinet等(1985)在蕃茄中发现应用GA和CTK对花序形成的作用也有序列性。

根据现有的研究结果分析,我们认为果树花芽分化受到多种激素平衡关系的控制,它们分别在果树花芽分化的不同阶段起作用。从一个可塑性的芽到花原基,需经历停长、解除休眠、诱导成花和花原基形成等过程,在这些过程中可能相应受到(GA+/AA)/ABA、ABA/CTK、CTK/GA和(/AA+CTK+GA)/ABA等激素平衡关系的调节。

四、激素的分布对果树成花的影响

在生产中,经常可见,不能形成腋花芽的苹果和梨品种,当顶芽受到损伤或人为摘除顶芽后,腋芽能形成花芽。Lyrene(1984)报道在休眠越桔枝条停止生长以后,剪去顶端10厘米枝梢,可以促进下部芽成花。说明芽所在的位置对其成花有很大的影响。这是由激素在枝条中分布不均衡而引起的。伴野洁等(1985)比较了二个成花能力不同的日本梨品种(新水和丰水,其短枝芽的成花百分率为15.5%和79%)短枝顶芽和腋芽中内源1AA、GA、CTK和ABA水平的差异。发现,新水梨顶芽的内源1AA和GA比丰水梨高,ABA比丰水梨低;新水梨腋芽的GA和ABA比丰水梨高,但CTK比丰水梨低。新水梨由于顶芽中/AA和GA水平高,腋芽中CTK和ABA水平高,顶端优势明显,顶芽抑制腋芽成花,短枝基部的芽几乎不能成花。而丰水梨短枝顶端芽的/AA和GA水平低,ABA水平高,腋芽中GA和ABA水平

低,CTK水平高,腋芽和顶芽都极易成花。对不易成腋花芽的新水梨进行弯枝和喷施SADH处理,降低顶芽中/AA和CTK水平,增加了腋芽中/AA和CTK水平,促进了腋花芽形成,使短枝上芽的成花率达60%。

五、结 语

植物激素与果树花芽分化关系的研究取得了很大的进展,然而至今,各类激素对果树花芽分化的单独作用还不完全清楚。虽然激素平衡的观点得到普遍接受,但同类激素不同种类对果树花芽分化的作用有可能不同。到底,激素之间达到一种什么样的平衡状态才能诱导生长点成花呢?成花诱导后,花原基形成时激素有何作用?在果树花芽分化的相关抑制与激素分布有何关系呢?这些问题都需进一步研究。

在研究激素与果树花芽分化关系时,常发现试验技术有着许多不足。应用生物测试法和物理化学法测定激素含量需要样品量大,所得结果难以反映出单个生长点花芽分化过程中激素的动态变化。应用激素免疫测定法,结合组织化学技术,可以准确地揭示各成花阶段生长点内的激素水平变化;但因果树芽的异质性,难以得到生理状态一致的材料(芽)。开展离体成花研究可以克服上述不足。通过选择适当的外植体,可以培养一批生长势、生理状态和遗传性高度一致的芽状体;然后把他们转移到含有不同激素水平的培养基中和不同培养条件下加以培养,研究内源激素的变化和外源激素的作用。把离体成花技术、激素免疫测定技术和组织化学技术结合起来,必将有助于探明果树花芽分化与激素之间的关系。(参考文献略来稿时间为1988.5.29)

(上接42页)

的关键。大陆性气候的特点是干燥,空气湿度小满足不了南方花木正常生长发育的需要。在管理上除正常浇水外,应增加喷水措施,根据空气湿度大小,不断往叶面和场地喷水,增加空气水分含量防止嫩叶焦枯和花朵早谢。

调节好光照,为南方花木生长发育创造短日照条件和适宜的光强度是养好南方花木的重要措施。

南方花木多半为半阴性、短日照植物,经常放置强光下花期可大大缩短,花朵不鲜艳,还有些花卉经常处于长日照条件下不能形成花芽。

根据南方花木这一特征,夏季可搭荫棚,进行适当蔽荫或设有黑暗室,用黑色塑料薄膜窗帘等控制光照时间设备可改善北方光照时数为南方短日照花卉创造开花条件。

北方地区可利用废旧条帘等物搭设小型荫棚,透光率可达50%左右。(黑龙江农垦师范专科学校黑龙江涤纶厂)

美国西瓜“伊姆P”

中牟是西瓜老产区,种瓜是这个县的一项重要经济收入。由于耕地有限,不少农户重茬重瓜,枯萎病严重,轻者减产,重者绝收。县有关部门从美国引进“伊姆P”品种,经过三年的研究试验种植,引进的美国伊姆西瓜,具有抗枯萎病的优良特性,在一块地里种植,找不到病株,试验还证明,该品种易种易管,产量高,品质好,一般亩产3500公斤至4000公斤,从而解决了老瓜区倒茬难的问题。(陈多样,朱小红)