

# 猕猴桃花芽分化时间研究

秦仲麒 (译)

**摘要** 前期为探讨花的分化时间而进行的连续摘叶研究表明: 花的分化始于上年夏季。该研究中, 于枝梢旺长期摘叶的枝条较枝梢停长后摘叶的枝条生长衰弱, 节数多。摘叶后旺长枝上的芽较摘叶前形成的芽要小, 开花也少。不论摘叶如何早, 仍然不能完全阻止次年开花。这表明: 因摘叶而使开花减少是由供应给枝梢光合产物和有益营养的减少造成的, 从而使枝梢瘦弱, 次年开花减少。该研究表明: 猕猴桃花的发端并不是在上年夏季开始, 而是在花芽分化开始前不久。

早春和夏季, 猕猴桃延长枝上的枝芽发育较快, 甚至可与苞叶生长相媲美 (Snowball, 1995), 从 11 月中旬开始, 幼嫩的发育枝芽在一些叶原体中已具有简单的原基。具有多达 25 枝叶和叶原体的充分发育的枝芽含有 10~12 个腋原基, 尽管这些原基与次年的花都在相同的节位, 但是没有任何可见标志鉴别这些腋原基中的任何一个是否将发育成花 (Brundell, 1975)。在这一点上, 猕猴桃与其他果树不同。如苹果, 冬芽已含有花结构 (Buban 和 Faust, 1982), 而葡萄, 尽管休眠芽中没有花器, 但存在花序或花穗原基 (Srinivasan 和 Mullins, 1981)。春季, 当猕猴桃枝芽膨大时, 一些腋原基开始形成花器 (Snowball, 1985), 尚不明的是什么因素决定腋原基形成花。

对猕猴桃, 花的发端被认为是晚夏芽形成期间开始的 (Davison, 1977; Hopping, 1990; Fabbri 等, 1991; Snelgar 和 Manson, 1992)。如果真如此, 那么开始花发端的枝芽将会随发育, 如枝的伸长, 叶的扩展和果实生长而发生营养竞争。对花发端时间和发端条件的深入了解, 有助于树体管理, 以确保新芽有足够的机会形成较多的高质的花。众所周知, 既然遮荫叶或摘叶可以阻止一些木本植物苞叶中花的形成 (Buban 和 Faust, 1982; Morgan 等, 1985), 那么在一年中, 叶是花发端讯号的起点。若如此, 且花发端的时间已知, 那么, 在关键时期进行修剪, 以改善光的分布, 可促进花的发端。

“苞叶是花发端所必须”的假设是形成用摘叶法确定包括柑桔 (Furr 和 Armstrong, 1956) 和葡萄 (Lavee 等, 1967) 在内的几种作物花发端时间的基础。对不同枝条进行连续摘叶和根据次年开花推断花发端时间, 假定无花枝是发端前摘过叶的枝条, 而发端后摘叶的

枝条仍有花。早期有该法对猕猴桃的研究表明: 夏初摘叶, 次春花量减少, 但并不是完全不开花 (Davison, 1990; Snelgar 和 Manson, 1992)。

一旦芽完成某个特殊发育阶段, 这个芽便具有发育成花的能力。对葡萄而言, 同一枝条不同芽位, 花发端时间不同 (Lavee 等, 1967), 猕猴桃也类似 (Fabbri 等, 1991; Snelgar 和 Manson, 1992), 在新西兰, 猕猴桃枝条生长, 叶发育和新芽形成始于萌芽 (通常在 9 月份), 且可延续至元月下旬, 故芽龄可能相差几个月。若同一树上同时存在不同芽龄和发育阶段的芽, 那么并不是所有芽都同时进行花的发端。通常认为花的发端始于 2 月或 3 月 (Davison, 1990), 但更有可能始于某个芽发育的特殊阶段 (Snelgar 和 Manson, 1992), 因此, 在此类研究中, 摘叶时必须仔细考虑枝龄和芽发育阶段。

该研究旨在探明花发端时间是否在夏季, 进而证明芽发育的特殊阶段是花发端的前提, 并显微观察了不同摘叶处理的枝芽发育。

## 材料和方法

材料: 南半球的夏季是跨年度的, 为简明, 以“90 年度”和“92 年度”分别表示 1990~1991 年度和 1992~1993 年度。试材为两个试验点大田生长的成年结果。90 年度, 供试树选自新西兰皇家园艺和食品研究科学院 Havelock North 研究站 (176°53'E, 39°40'S), 1992 年度, 供试树选自 Havelock North 研究站和位于新西兰北帕的梅西大学果园 (175°39'E, 40°20'S), 在北帕的研究中, 设有几个不同摘叶期以观察发育格局的连续性。供试点都为标准“T”架, 1990 年, 供试枝在春梢约 25cm 长时选 (10 月中旬), 1992 年, 供试枝在萌芽阶段选定 (9 月中旬), 供试枝用塑料带标记, 供试枝以光照良好的树冠上部选取。1990 年, 选些无花枝, 但节间长而粗的过渡旺长枝不选。1992 年, 枝类

鉴别不可能,因此选样是在枝条形态结构清晰可见之前进行的。

1990年度,测试了二组枝条,选自春季的枝条称为“春梢”。12月初修剪后从树冠同一部位促发出的新梢称为“夏梢”。1990年度,供试春梢在大约每1个月的间隔摘14次叶,而夏梢摘9次叶。1992年度,仅观察一组春梢。且供试春梢在最快生长阶段摘叶次数更多,10~11月及随后的季节里,摘叶次数减少,供试梢共12组。为清除取样时主观影响,所有枝梢在摘叶前随机选取。因被选枝因风害时有损失,故每组取样枝数不尽相同。

节数:节数从枝条基部算起,基部4个形态学上的节有芽鳞而不是叶,基芽包被其中(Brundell, 1975),芽鳞间的距离并不伸长,而鳞片在枝梢伸长初期脱落,故实际操作中,将第5节视为首节。该研究中,开始4节不作调查对象,把具有第一片叶的第5节视为第1节,第2~6节通常着花,约从第7节以后为营养芽。

摘叶程序:每次取样时,统计叶片总数并摘掉一个样枝上的叶片。1990年度,每次取样时摘叶处理20枝;1992年度,每次取样时摘叶处理20~26枝。由摘叶枝上长出的所有新叶每两周摘一次,故摘叶枝在整个季节保持无叶。因此,如某一枝条在某日摘叶后,将意味着该枝条从摘叶之日起被不断摘叶直至季末。在一些摘叶枝中,有些芽发育成不成熟的枝,其上叶面也要摘去,但不摘心,对照枝不摘叶。解剖分析:1992年元月,为探讨摘叶对芽发育的早期影响,进行了芽解剖观察。供试芽置于Wild解剖显微镜下放大10~15倍观察。

5根枝上的供试芽已分别于10月1日,10月2日和11月17日摘心,同时解剖对照枝。1992年7月,除解剖了这些摘叶枝条外,还解剖了于1月5日,2月28日和4月30日摘叶的枝条。去掉芽鳞,测量芽大小,并统计叶和叶原基(包括芽鳞)及腋原基数。

冬梢:7月份,树体按标准树形修剪,并对摘叶枝(现为母枝)进行捆绑和适当摘心,同时统计总芽数,测量摘叶枝和对照枝离基部5cm处直径。1992年度摘心前,量每根枝蔓长度。

开花记载:11月初,当新梢长20~30cm时,记载枝数及抽生部位,此时,花芽直径约10mm,所有花芽都计数,包括直径不小于1mm的败育花芽。

1992年度,每根枝条按长势分为弱枝(非常短,小于10节的细枝,通常无花,叶常畸形),自剪枝(小于12节,叶发育完整的旺枝)和非自剪枝(12节以上,叶发育完整的旺枝)。

## 结果

北帕的数据没有列出,因与Havelock North的结果相同。选两个点的目的是为了验证发育格局的一致性,该目的已经达到。

摘叶对枝梢生长的影响:当枝蔓停长时摘心,1990年度,选作对照的春梢平均具30片叶,并于1月中旬停长。1992年度,选作对照的春梢平均具20片叶并于

11月中旬停长,选作对照的夏梢最多有50片叶并于4月初停长,有些枝蔓可以一直长到2月中旬。

一年后的枝蔓称为母枝。冬季,观察母枝看选作对照的非摘叶母枝间是否有任何一致的变化,并比较摘叶与否对摘叶枝和对照枝的效果。一般地,摘叶早可增加节数,故摘叶枝较对照枝节数多。摘叶极早的春梢例外,10月初,这些枝条的节数与对照相同,但明显短于对照枝。10月中旬到枝条停长时摘叶,促进顶端生长,故1990年度1月中旬或之前摘叶的春梢,和1992年度12月中旬或之前摘叶的春梢,及3月中旬或以前摘叶的夏梢较对照枝节数多。夏初摘叶的枝蔓较对照枝蔓瘦弱些。

摘叶对芽发育的影响:摘叶对发育中的芽有不利影响。1月份,对于10月1日,10月20日和11月17日摘叶的枝上的芽进行了解剖,结果表明:10月1日摘叶枝上的所有芽都较对照小,且所含叶片和叶原基也少些(图1a略),而于10月20日或11月17日摘叶的枝上的第10节上的芽与对照同节位的芽没有差别,但从第15节至顶端的芽较对照同部位的芽却显著小些。单位芽中的腋芽原基和芽直径(数据未列出)受摘叶处理的影响方式相似。

7月份,对同一枝样上和同季晚期摘叶枝上的一些冬芽进行解剖分析后发现,10月底前摘叶枝上的所有芽较对照枝上相同部位的芽要小些,且所含叶片和腋原基也少些(图1b略)。只有于11月17日摘叶枝上末节的芽较对照枝上的芽小些且花器也少些。晚期摘叶对芽大小及芽中花器的数量影响较小(资料未列出)。单位芽中腋原基数和芽直径(资料未列出)受摘叶处理的影响方式类似。

摘叶对春季枝梢发育的影响:夏初摘叶枝开花减少,这可以从单位母枝上花枝百分率看出(图2a略)。

1990年度,2月13日及以前摘叶的春梢较对照花枝百分率降低;1992年度,2月28日前摘叶枝花枝百分率降低。2月26日及此前摘叶的夏梢花枝百分率降低。所有供试样枝没有开花降为零的情况。1992年度,摘叶极早的枝开花最少,10月1日至11月17日摘叶的母枝花枝百分率为40~60%。早摘叶的春梢,其花枝上花量也减少(图2b略),2月底前摘叶的枝蔓单位花枝上花量较对照少,而夏梢上花量并不减少。

为鉴别无花枝,以了解其出现的具体格局,对开花格局进行了分析。无花枝在母枝上的分布格局有三种:多数无花枝要么出现于所有部位,要么主要分布于母枝顶端,要么零散地沿母枝分布。这三种分布格局出现于不同时期摘叶的母枝上。

许多出现于各个部位的无花枝明显地为10月初~10月中旬摘叶的母枝(1992年,春梢分别于10月1日,6日,12日和20日摘叶,图3略)。

主要由母枝顶端抽生的无花枝明显是 10月下旬至顶端生长停止时期的摘叶枝。1990年和 1992年两年中,于 10月下旬至 11月,甚至 12月中旬摘叶的春梢,其无花枝主要地分布于枝端(图 3和 4略)。1990年度,于 12月至 1月,甚至 2月中旬摘叶的春梢,其格局相同,无花枝出现于枝端。1990年度,于 1月至 2月初摘叶的夏梢在母枝顶端也有无花枝(图 5略)。

无花枝沿母枝零散分布的格局典型地为一些停长后摘叶的枝条。1990年度,2月中旬后摘叶的春梢和 2月份以后摘叶的夏梢,以及 1992年度,12月中旬后摘叶的春梢,偶有一些沿母枝零散分布的无花枝,但大多数枝条有花。对照母枝也偶有一些无花枝沿母枝零散分布,而大多数枝条是有花的。

此外,夏初摘叶的母枝与对照母枝比较,其短而弱的枝条比例要高,分别为 20%和 1%(图 6略),这些枝条多难以成花。

#### 讨论

该研究的重点是了解花芽形成是在摘叶前还是摘叶后。摘叶从萌芽开始,一直到生长和无叶枝上开始形成芽。摘叶对这些芽的发育和开花能力影响严重,相比之下,摘心后摘叶的枝条(1990年度 1月中旬,1992年度 11月下旬),因不再有活跃的顶端分生组织,不再生长,也不再形成新的芽。在摘叶时,枝中即有充分全成完熟的发育芽,故在摘叶情况下没有新的芽形成。枝顶端的芽,因幼嫩些,摘叶时往往发育不完全,故常较基部芽更易受到摘叶的影响。但总的来说,这些芽受摘叶影响并不严重。

上述影响可以从沿母枝不同部位花枝率清楚看出,摘叶后形成的芽,次年发育成花枝的可能性很小,而在摘叶前形成的芽次年发育成花枝的能力与对照相同,这表明摘叶太晚对开花潜力没有影响。如 1990年度,11月 26日摘叶的枝条,平均有 22片叶,且这些枝条一直在生长。最大芽在摘叶时已含有 17片叶和 8个腋原基(Snowball, 1995),翌春,1到 20节上的所有枝条都有花,21~30节上的有些枝并不开花,而 31~50节上的所有枝条都无花(图 4略)。同样地,1990年度,于 3月 7日较晚摘叶的枝条,平均有 28片叶,且这些枝条提前约 6w停止生长,故所有芽都发育完好,摘叶时具有 22片叶和 13个腋原基,翌春,这些母枝上的所有枝条都能开花。

当将这些相同的数据进行分析时(图 2a和 3b略),可以看出,在夏季枝条停长的时候,一些重要的生理现象也已出现(1990年 2月下旬,1992年 12月下旬),因在此前摘叶花量减少。前期研究的类似结果证明,这种重要的生理现象即是当枝梢停长时在同一时间出现的花的发端(Davison, 1977, 1990)。若营养生长和花的发端相互抑制,则枝条停长时,花的发端便开

始。然而,事实并非完全如此,且在极早的时候摘叶的枝条上的许多芽次年同样可以成花,这表明摘叶更多的是数量效果而不是发端开始的标志。

有关猕猴桃芽解剖研究可以证明这一点。如葡萄,通常认为从发端到原基出现需 14~18d(依品种而异)(Lavee等, 1967),所以,对猕猴桃,如果花的发端在腋原基形成之前,那么就一定在 11月中旬以前;因为着花部位的腋原基从 11月中旬和 2月初起便分别在春梢和夏梢上出现(Snowball, 1995)。

总之,花的发端并不象人们通常认为的那样,相反,只要芽发育处于某一阶段或达到某一大小,所有的枝芽都可能开始花的发端。换言之,一旦某一数量的叶片业已形成,腋原基将在芽中形成,次春这些原基便形成花。苹果即如此(Fulford, 1966),苹果在花前形成花,故可以给花的发端过程下个定义,以及时区别其与花的分化结束和开花的关系。又如芒果,同猕猴桃一样,花器直到开花前才出现,Reece等(1949)认为花的发端在花分化之前立即进行。“发端”只不过是花开始形成和分化的第一步。这样,它不可能撇开花的分化而下定义,因为它不易从时间和控制机理上区分。

摘叶对枝芽的主要影响可能是抑制或减缓其发育至最小大小或花发端的阶段因素。摘叶对发育枝有明显的不良影响,这当然是光合产物锐减之故。对生长的减弱效果一直持续至冬季,早期摘叶的母枝较瘦弱,且节间短,从萌芽就开始摘叶的枝条尤其如此。摘叶早也使摘叶节位的芽发育不充实且小,叶小,叶原体和腋原基也少。

摘叶对开花也有不利影响。摘叶减少开花,因它使光合产物的主要来源减少了,芽发育不充实且小,这种效果确实存在,除非撇开刺激花发端的要求。前期有关摘叶研究的解释不尽相同,有的研究中,所有更新枝都摘叶,次年完全不能开花,这是光合产物严重缺乏的结果(Buwald和 Smith, 1990)。另有研究对整株遮荫,次年没有开花,作者认为这是因遮荫阻止了花的发端(Fabbri等, 1991)。该二研究中,可见的花芽形成受阻,但不明的是在哪个阶段停止了花的形成。花的发端,腋原基形成和花的分化可能仍会出现,但有限的光合产物阻止了花的形成过程的最后完成。这些只能通过有关芽的显微观察来解释。光合产物的损失影响严重,问题是其影响将如何进一步延伸,困难的是如何区分和鉴别光合产物的损失和发端讯号的丢失这两种可能的影响。

该研究和以前的研究可通过一种简单假设来解释。摘叶后花量减少可能是由于摘叶枝上叶发育不充实,叶无法达到其最小大小,结果使花的发端能力降低。我们倾向于木本植物花发端的理论,尽管尚缺乏足够证据。(湖北省农科院果茶研究所 邮编: 430209)