

植物营养、核酸与果树花芽分化的关系

罗羽洧¹, 解卫华², 马凯³

(1. 金陵科技学院园艺学院, 南京 210038; 2. 国家环境保护总局有机食品发展中心 南京 210042; 3. 南京农业大学园艺学院, 210095)

中图分类号: S 66 文献标识码: A 文章编号: 1001-0009(2007)05-0072-03

果树的花芽分化是指果树枝条上的芽从叶芽状态转化为花芽状态的过程, 花芽分化是一个比营养器官分化更为复杂的过程。人们对果树花芽分化机理的研究是与克服大小年结果、改善果实品质及提早幼树结果联系在一起的。所以关于花芽形成的原因和控制问题, 引起不少人的重视。自从 Klebs 提出花芽分化的碳氮比(C/N)学说以来, 果树研究者一般都认为果树的花芽分化主要是营养问题。但近年来的研究表明, 果树的花芽分化不仅仅是营养问题, 与其他的一些因素也密切相关。有较多的证据表明, 果树的花芽分化是遗传基因控制下营养与激素综合作用的结果。近年来人们从生理生化、分子基础、遗传控制等各方面对果树的花芽进行了研究, 并且取得了相当的进展。现着重从营养、核酸的角度来综述近年来在这些方面取得的研究进展。

1 矿质营养与花芽分化

1.1 磷

磷 特别是有机磷在花芽孕育中起着重要作用。周学明等用³²P 示踪试验表明, 在苹果花芽分化开始前, 花芽枝中核蛋白磷显著高于叶芽枝^[1]。Bukovac 发现缺磷会引起细胞分裂素的降低, 抑制花芽分化。Bould 和 Parfitt 的试验表明, 在 7 月间如果把苹果叶内磷酸含量从 0.15% 提高到 0.25%, 则成花数量可以增加一倍多, 福田等用砂培的桃做试验, 发现磷在 0~160mg/L 范围内, 含量越高成花越多。磷是核酸组分, 也是蛋白质、膜和 cAMP、ATP 的组分, 因此, 磷能够促进花芽的形成是可以理解的^[2]。

1.2 钙

许多研究表明, 钙不仅是一种必需元素, 而且是许多重要的生理生化过程的调控者, 作为调节作用的钙, 它的许多重要功能是通过钙调素(CaM)来实现的。当植物体或细胞受到外界环境的刺激时, 可以引起细胞质游离钙含量的增加, 随后钙便与钙调素结合, 将刺激的

信息转化为具体的生理生化反应。已有较多的报道表明, 钙参与了植物的成花过程。Perfilev 试验表明, 枝条灰分中钙含量与苹果花芽分化成正比。彭抒昂以梨为试材发现, 短枝芽的钙调素含量在整个成花过程中都明显高于新梢芽的含量, 特别是在成花的发端期突然成倍增加, 形成高峰; 短果枝叶钙调素含量与新梢叶有着相近的变化趋势, 但在成花前后, 短果枝叶钙调素含量明显高于新梢叶^[3]。在草莓中, 叶片中的钙含量、钙调素含量和芽体中钙和钙调素含量在花芽分化始期有一积累高峰, 随成花的进行而降低, 但在花序分化期再次积累形成高峰^[4]。进一步的研究表明, 用钙离子载体 A₂₃₁₈₇ 处理的草莓花芽分化始期提前, 分化时间缩短; 而用钙离子专一性螯合剂 EGTA 处理的草莓则延缓或抑制成花。但也有相反的报道, 吴邦良等人认为, 枝条中的含钙量与花芽分化的关系在苹果和柑桔中刚好相反, 但钙和钙调素在果树花芽分化中的作用仍需加强研究^[5]。

1.3 其他矿质营养

戴良昭发现, 柑桔主要矿质营养对成花有明显的影 响, 在生理分化期前喷施硼、锌、钼、镁、钙等营养元素, 能够促进成花, 增加结果母枝的数量^[6]。林顺权等报道, 龙眼结果母枝花芽分化前镁含量与当年产量呈正相关。但缺素常不利于花芽分化的形成, 如缺锌时, 苹果、梨花芽分化减少^[7]。阿月浑子花芽孕育期间小年结果树营养芽中氮、镁、钙、锰的含量较大年树低, 但钾含量较高。钾可以活化生长素氧化酶和丙酮酸激酶的活性, 促进叶片内氨基酸的合成。

2 淀粉、蛋白质和碳水化合物与花芽分化

作为结构物质和能量物质的蛋白质、淀粉和碳水化合物在花芽分化中起着重要作用。碳水化合物既是结构物质又是能量的提供者, 它的积累与花芽分化密切相关, 在这方面人们做了大量的工作。郭金丽等在研究苹果梨花芽分化时发现: 生理分化期, 花芽和成花短枝中的蛋白质大量积累, 成花短枝和叶片中的淀粉积累快、含量高; 在形态分化期间, 花器原基分化过程中富含蛋白质, 不含淀粉, 成花短枝中蛋白质含量持续下降, 但淀粉大量积累储存^[8]。罗允等发现, 在自然适花条件下, 草莓植株在成花前, 可溶性糖、还原糖和淀粉含量均处

第一作者简介: 罗羽洧(1978-), 男, 硕士, 主要从事植物生理学、设施园艺学、果树栽培学、园艺学通论的教学和果树生理学的研究工作, E-mail: luoyw404@sohu.com。

基金项目: 江苏省科学技术委员会(130600023)。

收稿日期: 2007-01-10

于高水平,随着顶芽转入花芽分化状态,则大量被消耗,在第二花序分化前又升高,进入第二花序原始体大量分化时,则再次降低。与此相对应,在花原始体出现时,叶片的蛋白质含量较高,其后缓慢下降^[4]。Tromp 试验表明,早期形成的芽鳞片贮藏的营养对花芽孕育起很大的影响,GA 的抑花作用可能是通过阻止或延缓芽鳞片贮藏营养的再利用或者减少了芽鳞片营养贮藏水平。李天红的试验则表明,虽然碳水化合物对‘红富士’苹果花芽孕育的启动影响较小,但是它对花芽形成的质量起到重要作用,尤其淀粉含量。这表明碳水化合物对花芽形成的质量起到了重要作用^[9]。钟晓红在奈李的花芽分化研究中发现,叶片中可溶性糖含量在生理分化时达到最高,但在形态分化时降至最低,说明奈李的形态分化要消耗大量的糖分,这与邱金淡等人研究结果是一致的。李兴军等人发现,杨梅花芽发端前,叶片中的还原糖、蔗糖和可溶性总糖均明显地积累而有利于花芽的孕育,而 GA₃ 处理降低了花芽孕育期间还原糖、蔗糖和可溶性总糖的水平,从而抑制了花芽分化^[10]。但 Yahata 等^[11]、宫川、温州蜜柑的夏梢离体试验结果显示,花芽发端前夏梢仅积累淀粉,可溶性糖却减少。芒果和宽皮桔叶片和枝条内高含量碳水化合物不导致花芽分化。这些说明碳水化合物不是花芽分化的唯一决定因子。

3 酚类与多胺与花芽分化

叶片不仅提供光合产物,还通过合成酚类物质来影响花芽孕育。花芽孕育期间,橄榄小年结果树叶片内氯原酸水平较大年树低,大年结果树枝条内较高的氯原酸水平促进营养生长而抑制了花芽孕育。

在研究烟草和其他试材中发现,游离或结合多胺在外植体成花过程中不断积累,用抑制剂的试验结果也表明,多胺是成花的物质基础^[1]。孙文全认为,果树的花芽分化与多胺有关,并且提出果树的花芽形成和分化可能受到植物激素、遗传物质、营养物质和多胺的共同调节作用。

果树在花芽分化过程中,多胺(PAs)及多胺合成的前体物质精氨酸(Arg)含量发生显著的变化。萨胡卡尔等研究指出,在苹果分化前(生理分化期),叶片里精氨酸等游离氨基酸含量提高,而在形态分化期又急剧明显上升。曾骧发现金冠苹果花芽大量分化时,叶内里精氨酸及其在总氨基酸中含量的比例明显上升^[2]。Fiala 等认为亚精胺(Spd)是鸢尾植物花芽孕育的标志。杨洪强发现辽伏苹果叶内的多胺在5月下旬(盛花后4周)出现含量高峰,尤其是亚精胺变化最为突出,此时正值新梢停长、花芽生理分化期,而花芽分化比较晚的苹果品种青香蕉此时亚精胺的变化平缓,因此认为亚精胺的增加可能是苹果花芽分化开始的一个生化标志。在石竹的研究中,陈以俊发现,经过一定的激素处理,石竹离体叶在花芽分化过程中腐胺和亚精胺含量逐渐增加。在植

物体内部多胺生物合成时,腐胺是亚精胺的前体,随着腐胺含量的增加,亚精胺的生物合成也相应增加,当亚精胺达到一定水平时,促使成花基因启动,从而合成特殊蛋白质,最终形成花原基。同时也有报道表明,多胺可能作为类似 cAMP 的第二信使物质调节植物的生长和发育^[12]。从外施多胺及亚精胺能促进果树花芽分化,也说明多胺在花芽分化中起了重要的作用。Costa 等于花后向短枝苹果单独喷施和混合喷施 $10^{-6} \sim 10^{-3}$ mol/L 的腐胺、亚精胺、精胺使花芽增加 70%。Edwards 向未成花苹果喷施精氨酸、多胺也促进了花芽的形成。适当干旱可以提高氨基酸特别是精氨酸的含量,同时促进成花,后来发现它们均可使苹果内的多胺水平明显上升^[13]。

苹果花芽生理分化和形态分化在时间上是分离的,在花芽生理分化期施用 NH₄-N 以及随后精氨酸浓度升高,需要经历一定的时期才能转化成多胺,当多胺发挥作用时,正是花芽形态分化的时候。Faust 认为多胺促进花芽分化的作用不是成花诱导,而是促进了花原基的分裂和花器的形成。Edwards 等施用 NH₄-N 促进了精氨酸浓度的升高,多胺与铵离子诱导成花的效应是相同的,但在施用 NH₄-N 时,芽内已进行着大分子物质的合成,因此认为 NH₄-N 或多胺促进了花芽的形态分化而非促进花芽诱导。

4 核酸与花芽分化

营养生长的茎端组织分化为成花茎端,核酸代谢关系重大。按照细胞全能性理论,花芽分化的所有步骤均已在分生细胞中预先编入了程序。分化的开始,实际上是成花基因解除阻遏的过程。成年阶段果树的核酸代谢是成花基因的表达,使果树的茎端分生组织从营养状态转化为生殖状态的重要途径^[14 15]。曹宗巽等指出,茎端分生组织由营养生长锥变成生殖生长锥的转化过程中核酸的合成是关键^[16]。白晋和等报道苹果短枝顶芽花诱导时 RNA 含量变化出现两个高峰,而在这两个峰之间 DNA 含量出现高峰,认为第一个 RNA 高峰的出现可能是接受花信息诱导的最初反映,然后与花原基细胞增殖有关的成花基因表达的 DNA 复制,出现了 DNA 峰值,随后基因转录出 mRNA,以及 tRNA、rRNA 的相应生成形成了 RNA 的第二峰值。Budán 等在苹果上进行成花和不成花的组织化学研究,证明前者核酸含量高于后者。程洪等将橙树枝条环剥促进成花,测定其总核酸及 RNA 均保持低水平, RNA/DNA 比值增高;以 GA 抑制成花,总核酸及 RNA 均保持低水平, RNA/DNA 比值增高^[17]。刘春荣等对温州蜜柑环切促成花,测定其花芽生理分化期叶片,发现 RNA 含量提高, RNA/DNA 比值亦提高,叶片喷施 GA 则抑制成花, RNA 含量与 RNA/DNA 值均减少。杨辉等对杏的花芽分化研究中发现,在整个芽的分化期,芽中的 DNA 含量变化呈双峰曲线,

保健蔬菜枸杞的开发利用

贾东坡, 刘素贞

(河南农业职业学院 中牟 451450)

摘要: 枸杞全身是宝, 根、茎、叶、果实均为中药材, 尤其中宁枸杞子在养生保健方面有着广阔的应用前景, 针对枸杞的植物学性状、主要化学成份、扦插繁殖及其栽培技术、病虫害防治、食用、养生保健和药用价值进行了阐述。

关键词: 枸杞; 扦插; 极性现象; 养生保健

中图分类号: S 793.9 **文献标识码:** B

文章编号: 1001-0009(2007)05-0074-03

枸杞在植物分类上属茄科植物, 为落叶多分枝小灌木, 常生于山坡、荒地、路边、坟地等。枸杞俗称杞果、杞子、甜甜芽、野辣椒等。枸杞全身是宝, 冬季采枸杞根为地骨皮, 可清热凉血、消肺降火、去热消渴; 春采枸杞叶为天精, 有补虚益精、清热明目之功效; 秋采枸杞果为枸

杞子。可润补肝肾、治疗眩晕耳鸣、腰膝酸疼。枸杞子可泡茶、做药酒, 是治疗多种疾病的良药。枸杞子在全国各地均可生产, 以宁夏中宁、安徽亳州的枸杞子最著名, 它具有粒大、肉厚、小子、色红、柔软五个优点, 其余各地产的枸杞子俗称“土杞子”。

1 枸杞的植物学性状

枸杞为多年生落叶分枝小灌木, 一般株高 0.5~2m 左右, 全株光滑无毛。枝条细弱, 弓状弯曲或俯垂, 灰白色, 具棘刺, 叶纸质, 互生或 2~4 枝簇生于短枝上, 卵形、长椭圆形或披针形, 长 10~50mm, 宽 4~7mm, 全缘, 顶端急尖或钝, 基部楔形或狭楔形; 叶柄长 4~10mm。花单生或 3~5 朵簇生于叶腋, 花梗长 10~20mm; 花萼钟状, 绿色, 常 3 中裂或 4~5 齿裂, 裂片边缘具缘毛; 花冠漏斗状, 淡紫色, 5 深裂, 裂片基部有紫色条纹, 具缘毛。花冠筒稍短于或近等于檐部裂片。雄蕊 5 个, 花丝近基部密被一圈绒毛; 子房 2 室, 花柱稍长于雄蕊。浆果卵形, 长 5~15mm, 红色; 种子多数, 肾形, 黄色。花期 7~9 月; 果熟期 9~11 月。

2 枸杞的化学成分

近代医学研究资料报道, 枸杞中含有人体必需的 16 种氨基酸, 10 多种矿质元素, 多种维生素和其他有益于人们健康的成分。枸杞子中含有大量的胡萝卜素、维生素 E、C、B₁、B₂ 和甜菜碱等成份, 这些成份能增强人体非特异性的免疫作用, 并有延缓衰老、降血糖、降血脂、防抗癌等功能。枸杞叶、果实中含有大量的甜菜碱, 果皮

第一作者简介: 贾东坡(1957-), 男, 河南鄆陵县人, 本科, 副教授, 主要从事植物生理学的教学和科研工作。

收稿日期: 2007-01-17

第一个高峰在生理分化后期, 第二个高峰出现在大部分雄蕊、雌蕊进入分化时; RNA/DNA 比值也呈双峰曲线, 两个高峰出现的时间恰好在 DNA 两次高峰出现之前^[18]。除此之外, 有关研究在美味猕猴桃、葡萄、苍耳、牵牛上也均有报道^[19, 20]。

参考文献:

- [1] 周学明. 原子能利用[M]. 北京: 中国农业出版社, 1985. 20-25.
- [2] 曾骧. 果树生理学[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1992. 134-177.
- [3] 彭抒昂, 罗允, 李国怀. 钙在梨成花中的动态及作用研究[J]. 华中农业大学学报, 1998, 17(3): 267-270.
- [4] 罗允, 彭抒昂, 马湘海. 草莓成花过程中 Ca^{2+} 、CaM 及成花物质含量变化[J]. 山地农业生物学报, 2000, 19(4): 266-271.
- [5] 吴邦良, 夏春森, 赵宗方. 果树开花结实生理和调控技术[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1994. 25-30.
- [6] 戴良昭, 张群, 何明忠. 柑桔花芽分化期矿质营养与成花的关系[J]. 中国柑桔, 1995, 24(3): 20-21.
- [7] 林顺权, 胡又厘. 龙眼的成花逆转与“冲梢”的调控[J]. 植物生理学通讯, 2001, 37(6): 581-583.
- [8] 郭金丽, 张玉兰. 苹果梨花芽分化期蛋白质、淀粉代谢的研究[J]. 内蒙古农牧学院学报, 1999, 20(2): 80-82.
- [9] 李天红, 黄卫东, 孟昭清. 苹果花芽孕育机理的探讨[J]. 植物生理学报, 1996, 22(3): 251-257.

- [10] 李兴军, 李三玉, 汪国云. 杨梅花芽孕育期间叶片酸性蔗糖酶活性及糖类含量的变化[J]. 四川农业大学学报, 2000, 18(2): 164-166.
- [11] 田长恩. 多胺在离体培养的植物组织形态建成中的作用[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(3): 230-232.
- [12] Kaur Sawhney R, Tibnrcio A F, Gnlaton AW. Spermidine and flower bud differentiation in thin-layer explant of tobacco[J]. Planta, 1988, 173: 282-284.
- [13] 杨洪强, 接玉玲. 多胺与果树生长发育的关系[J]. 山东农业大学学报, 1996, 27(4): 514-520.
- [14] 吕忠恕. 果树生理[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1982. 298-313.
- [15] 沈德绪, 林泊年. 果树童期与提早结果[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1989. 91-111.
- [16] 曹宗巽, 吴钊钰. 植物生理学[M]. 下册. 北京: 人民教育出版社, 1980. 399-400.
- [17] 程洪, 黄辉白. 柑桔成花机理的研究 II: 与核酸代谢的关系[J]. 果树科学, 1992, 9(2): 70-76.
- [18] 杨辉, 杨兰延. 杏花芽分化期芽和叶片核酸含量的变化[J]. 园艺学报, 2000, 27(2): 90-94.
- [19] 谢建国. 生长抑制剂对美味猕猴桃幼树树龄促花及其核酸、蛋白质代谢的影响[J]. 果树科学, 1990, 7(2): 85-90.
- [20] Zeevaart T D. DNA multiplication as a requirement for expression of flora stimulus in pharbitisnil[J]. Plant physiol, 1962, 37: 296-304.