

落叶果树自然休眠发展进程的界定

赵文东¹, 赵海亮¹, 高东升²

(1. 辽宁省果树科学研究所, 辽宁 熊岳 115009; 2. 山东农业大学 园艺科学与工程学院 作物生物学国家重点实验室, 山东 泰安 271018)

摘要: 休眠发展进程的界定不仅具有重大的理论意义还具有重要的实践意义。阐述了休眠的概念、分类和休眠的发展进程及其界定方法, 并就休眠的发展进程与其界定方法进行了进一步的详细阐述。

关键词: 落叶果树; 休眠; 发展进程

中图分类号: S 66 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2008)05-0062-03

木本植物芽休眠是植物生长发育过程中的一种暂停现象, 是一种有益的生物学特性, 是植物经过长期演化而获得的一种对环境及季节性变化的生物学适应性^[1]。休眠是一种相对现象, 而非绝对的停止一切生命活动, 它是植物发育中的一个周期性时期, 是以生长活动暂时停止为表现的一系列积极发育过程。其实, 落叶果树进入休眠后, 树体的生理生化活动并未停止, 有些过程甚至被激活。植物的这种生物学适应性不仅对物种的生存繁衍具有特殊的生物学和生态学意义, 而且对设施农业生产而言, 又是一项重大的挑战。

休眠发展进程的界定不仅具有重大的理论意义还具有重要的实践意义, 因为在生产中无论是避免休眠进行无休眠栽培还是在休眠后期的化学破眠剂或物理破眠措施的低温替代都是只有芽子处在这些方法能够干预的合适阶段才有效。

1 休眠的概念和分类

1.1 休眠的概念

关于休眠的定义一直争论不休, 目前主要从植物形态学和物候学方面定义休眠, 而很少从植物生理生化机制方面进行阐述。Hobson 曾这样说过: “研究休眠问题的人有多少, 休眠的定义就可能有多少种”^[2], 这种现象出现的主要原因是人们对休眠的机制不是很清楚。

Dooronbos 的定义: 休眠是植物之生长组织尚未进行生长的状态; Sussman 和 Douthit 的定义: 休眠是植物组织的任何不活动期, 或者是其物候发育的可恢复性中断; Ress 的定义: 休眠是某些外部因子诱导的, 内部机制引起的植物生长之受阻, 或者是完全是由内部机制引起的植物生长之受阻。Lang 等的定义: 休眠是植物体内,

包含有分生组织的任何结构的生长已经为肉眼所看不见的阶段, 这种阶段是暂时的^[3]。Anwar 等的定义^[4]: 休眠是一种植物种子或芽, 其萌发或生长能力降低的生理状态。

很显然, Lang 等的定义是比较完善的, 它不仅阐明了休眠的载体是含有分生组织的任何结构, 而且指出休眠只是植物发育的减弱并非停止, 还指出了休眠是可解除的。

1.2 休眠的分类

对于休眠的分类目前相当混乱。一方面, 同一类型的休眠有不同的名称; 另一方面, 同一名称又被用于不同的休眠类型, 这与人们对休眠发展进程的认识有关。休眠由下述 3 种因素调控: 芽内部的因素; 芽外部的植物本身的因素如顶芽和叶片, 这些因素可能产生相关抑制物; 环境因素如低温和光周期^[4]。以影响芽休眠的因素为基础, 将休眠分为下述 3 种基本类型: ①自体抑制性休眠(paradormancy): 由休眠结构(芽)以外的生理因素(如顶端优势、叶片代谢和激素运转等)所调节, 即使在环境条件有利时亦保持休眠, 但是若去除临近器官(如顶芽和叶片)的限制, 则休眠结构(芽)会迅速恢复生长。同义术语有: 相关休眠(correlative dormancy)、夏休眠(summer dormancy)等。②内休眠(endodormancy): 由某些外部因子(如光照、温度和水分胁迫等)所诱导, 内部机制所调节, 即使环境条件有利, 并且也没有临近器官的限制, 休眠结构亦不能生长。同义术语有: 生理休眠(physiological dormancy)、自然休眠(natural dormancy)、真休眠(real dormancy)等。③生态抑制性休眠(ecodormancy): 是外界环境如低温、干旱等逆境因子的胁迫所造成的休眠, 当植物脱离这种逆境时, 芽的休眠就自然解除。同义术语有: 诱导休眠(induced dormancy)、后休眠(after-rest)、环境休眠(environmental dormancy)、强迫休眠(imposed dormancy)等。其中内休眠是休眠研究的重点和热点问题。

第一作者简介: 赵文东(1959-), 男, 博士, 研究员, 主要从事葡萄育种与栽培研究。E-mail: zhaowd59@163.com.

基金项目: 国家“863计划”资助项目(2001AA247041)。

收稿日期: 2007-12-02

Champagnat 通过生物学和生理生化多指标的测试,指出这 3 种类型的休眠在木本植物年周期中是一种相互联系的动态发展过程:即春、夏自体抑制性休眠—秋、冬内休眠—冬末春初生态休眠³。应将休眠分为广义和狭义:广义的休眠是指自体抑制性休眠、内休眠和生态抑制性休眠等的总称,即 Lang 等定义的休眠;而狭义的休眠只指生理休眠,即 Ress 定义的休眠。

2 休眠的发展进程

Lang^[3]等以它发休眠(para-dormancy)、内休眠(endo-dormancy)及生态休眠(eco-dormancy)来界定果树整个的芽休眠;Saure^[6]则将芽休眠分为预休眠(pre-dormancy)、真休眠(true-dormancy)及强迫休眠(imposed-dormancy)等 3 个阶段,这与 Lang 等的划分是相符的。

而 Fuchigami 和 Nee^[7]对温带多年生木本植物的休眠提出一种生长阶段模式图:从萌芽开始(zero growth stage, 0°GS),新抽出的芽梢即处在“预休眠相”;当春梢经过生长高峰(90°GS),到营养生长停止,顶芽形成(180°GS)之后,芽即进入深度逐渐增加的内休眠相(deep endodormancy);当枝梢落叶(270°GS),开始接受低温时,芽即进入内休眠深度渐减的浅内休眠相(shallow endodormancy);待芽满足低温需求(315°GS)之后,而低温仍继续时,芽即处于环境休眠相;待气温回升时,芽最后又回到萌芽(0°GS)原点。该模式强调各阶段都有不同的“深度”,并在各休眠期内呈重叠或消长变化。

Faust^[8]等又以能否接受催芽反应,将内休眠进一步分为浅内休眠和深内休眠 2 个阶段。而简令成等以杨树和桑树为试材,按照 Jian 等^[9]的方法又将内休眠即内休眠划分为 4 个阶段:即休眠开始期、迅速发展期、深度休眠期、休眠终止期¹⁰。现将内休眠划分为 5 个阶段:休眠诱导期、休眠发育期、深度休眠期、休眠解除期、休眠终止期,而休眠解除期又可分为前期和后期 2 个时期,其中休眠诱导期、休眠发育期和休眠解除后期合称浅休眠期。根据前人研究^[8]表明:在自体抑制性休眠期和浅内休眠期,芽的休眠状态可被某些措施如高温、冰冻低温、人工摘叶、化学药剂(如 TDZ、KNO₃等)等处理打破或逆转,而一旦进入深度休眠期,芽的休眠状态不能被打破或逆转。因此,要想人为调控休眠来使果树提前成熟上市,方法之一是设法让果树不进入深内休眠,使其持续生长(即无休眠栽培);方法之二是让果树尽早离开深内休眠期,不受生态休眠的延误(即强迫休眠技术,通过利用降温设备进行人工集中预冷使果树早进入休眠早满足需冷量)。反之,若使果树延后成熟上市,则通过延迟进入内休眠,延后打破内休眠或延迟萌芽(即通过一定措施延长内休眠和环境休眠)。

Faust 等^[11]认为休眠发展进程如下:在晚夏随着日照时间的缩短,树木芽的相关休眠发展,相关休眠由相

关抑制物调控,在这一时间里植物体内 ABA 含量增加,休眠相对较浅并且可以避免。随着日照时间的进一步缩短和低温的来临,休眠程度加深,在晚秋和初冬,芽内脱水素合成,其合成可能由 ABA 诱导,但是脱水素的合成一定由低温诱导合成的,这种变化加深了休眠,植物进入内休眠时期,脱水素的合成和束缚水的增加导致抗冻性保护,同时伴随着休眠效果加深。在低温时期,膜对寒冷起反应,相对粘性的膜变得更有流动性,磷脂中的脂肪酸去饱和,亚油酸增加,同时膜丧失类固醇,膜对溶质的渗透性逐渐增强,在整个低温阶段,水分逐渐变得自由,芽子增大,但此期脱水素并没有消失,通过一种内源自发机制,使这些变化发生,而不管环境条件如何,伴随着这些变化,芽子进入环境休眠。在内休眠的最后阶段和环境休眠期,芽子对 CTK 和其它的化学破眠剂敏感,这时如给予足够高的温度,芽子恢复生长。当生长恢复时,芽子的新陈代谢机构开始启动,DNA、RNA 和酶开始合成,能量代谢从磷酸戊糖途径转移到三羧酸循环途径。过量低温导致萌芽加速,可能是更长时间的低温期导致更加去饱和的膜,然后,使芽爆发性萌发。

3 休眠发展进程的界定

3.1 化学试剂法

对处在预休眠或真休眠初期的芽,TDZ 即可打破其休眠,而对进入深内休眠的芽,只有在渡过深内休眠之后,进入浅内休眠阶段(此时已经满足芽需冷量的 2/3)才可接受 TDZ 处理,打破休眠^[11]。因此要确定休眠的发展进程,以一定的时间间隔剪下 1 a 生枝,用 TDZ 处理后在室温下观察芽体膨大反应,来判定芽是否已进入深内休眠,或是否已渡过深内休眠。这种方法的不足之处是从开始培养到芽子萌发需要若干天。

3.2 清水插枝培养法

还可用人工气候室或光照培养箱清水插枝催芽法判定芽的休眠进程,即从夏季每隔一定时间间隔采取枝条,然后插入盛水(约 2 cm 深)的玻璃杯中(在自然落叶前,将枝条摘除叶片,剪除顶部幼梢),并放置于人工气候室或光照培养箱中进行培养(培养条件:光照,光/暗 16/8 h,光照强度 40~80 μmol·m⁻²·s⁻¹;温度,昼/夜 25/21℃;湿度 90%),用第 1 颗芽开放所经历的时间(d)或芽的平均萌芽时间或萌芽级数表示休眠状态^[9,12]。

3.3 水分状态测定法

此外,可用测定芽体内的水分状态来确定休眠的发展进程。一种方法是用 MRI 即磁共振显相仪(magnetic resonance imaging)测定芽体内的水分存在状态^[13]:分子的松弛特性与其运动相关,其松弛过程可用两个时间—纵向(longitudinal, T₁)和横向(transverse, T₂)松弛时间来描述,在磁场中分子运动重取向的平均速率与其大小有关。例如水这样的小分子与其它大分子比起来,其重

取向更迅速且松弛的较慢(T_1 和 T_2 时间较长),随之会产生一较尖锐的MR图像,而束缚水相比较而言其松弛较快(T_1 和 T_2 时间较短),便不能得到MR图像,若芽处于真休眠阶段,尚未接受足够的低温,水分处于束缚态,则其 T_2 松弛时间太短而不能产生图像;一旦其需冷量被满足,自由水增多, T_2 松弛时间会显著增长并产生图像。然而, T_2 值因树种和品种而异,因此 T_2 值在不同品种间不能通用。 T_2 值在苹果中比桃中更有用处,主要是因为桃中束缚水和自由水之间的 T_2 值差异很小。另一种方法是用阿贝折射仪测定芽体内的水分状态进而确定芽的休眠发展进程。

3.4 芽子大小测定法

而芽子大小是确定深内休眠是否结束的最简便的方法。从晚秋到内休眠结束期间,芽子大小几乎不变。当芽子增大(即膨大或变绿)时,束缚水开始向自由水转变,这是浅内休眠或环境休眠开始的标志^[14]。

3.5 亚麻酸/亚油酸比值法

在内休眠阶段,亚麻酸(18:3)/亚油酸(18:2)的比值可用来表示低温累积情况和休眠深度^[11]。当亚麻酸/亚油酸比值等于1时,芽子处于需冷量满足点附近。当比值大于1小于2表明植物有生长能力,比值大于2表明芽子即将萌发。这种方法的不足之处是目前的判断准则是建立在有限的信息基础上的,并且磷脂中脂肪酸的测定需要仪器。

3.6 膜渗透性测定法

Champagnat根据Crabbe的方法制定的DMO检测法测定膜渗透性障碍,可区别相关休眠、前休眠、深休眠、后休眠阶段及芽萌发时间^[5],这种方法的原理是认为芽顶端分生组织的休眠受近距离组织的相关控制,而DMO在细胞内外比例的大小可表明该组织的活力。具体方法是利用一种弱酸5-5-二甲基-口恶唑烷2,4-双酮(5,5-dimethylisoxazolidine 2,4-dione, DMO)在不同组织内的平衡分布来衡量,DMO-离子扩散系数比未解离的DMO低很多。未解离的可通过膜进入细胞内,当芽的顶端细胞内(C_i)与细胞外(C_e)之间的比值(C_i/C_e)大于芽基的 C_i/C_e 比值时,表明芽的生长潜势大,相反,则芽的生长潜势小。

3.7 三磷酸腺苷酸检验法

Champagnat^[5]还建议利用三磷酸腺苷酸检验法确定休眠阶段,这种检测法是用单个的芽子进行检测,芽从内休眠解除的标志是芽子具有可用腺苷合成三磷酸腺苷酸的能力。对于芽休眠发展进程的详细界定,需要综合各项生理指标进行综合评定。

4 展望

目前植物分子生物学领域进展迅速,这使得园艺科学工作者研究基因表达和调控的水平达到一个十年前不敢相信的程度。功能基因组时代的来临,使得全面理解许多生长和发育进程的生物学机制不久将成为现实。在模式植物研究中现在已取得了许多重大进展。基因组和蛋白质组技术也可用于研究一些有关木本植物芽休眠调控的基本问题如休眠发展进程的研究。新技术的运用使休眠发展进程研究进入了一个新的科学时代,然而,对休眠发展进程的精确界定需要多种学科的科技工作者联合攻关,包括园艺学家、生理学家、生物化学家和分子生物学家在田间、器官、细胞和分子水平上的联合研究。

参考文献

- [1] 高东升,束怀瑞,李宪利.几种适宜设施栽培果树需冷量的研究[J].园艺学报,2001,28(4):283-289.
- [2] Hobson G. Changes in mitochondrial composition and behavior in relation to dormancy [J]. Ann Appl Biol, 1981, 5:541-544.
- [3] Lang G A. Endo-, para-, and eodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research [J]. Hort Science, 1987, 22(3): 371-377.
- [4] Anwar A, Khan. Quantification of plant dormancy: Introduction to the workshop [J]. Hort Science, 1997, 32(4): 608-609.
- [5] Champagnat P. Rest and activity in vegetative buds of trees [J]. Ann Sci For, 1989, 46(suppl): 9-26.
- [6] Saure M. Dormancy release in deciduous fruit trees [J]. Hort. Sci., 1985, 106: 405-409.
- [7] Fuchigami, Nee Cheng-Chu. Degree growth stage model and rest-breaking mechanisms in temperature woody perennials [J]. Hort Science, 1987, 22(5): 836-845.
- [8] Faust M, Liu D, Wang S Y, et al. Involvement of apical dominance in winter dormancy of apple buds [J]. Acta Hort., 1995, 395: 47-56.
- [9] Jian L C, Li P H, Sun L H, et al. Alteration in ultrastructure and subcellular localization of Ca^{2+} in poplar apical bud cells during the induction of dormancy [J]. J Exp Bot, 1997, 48: 1195-1270.
- [10] 简令成,卢存福,邓江明等.木本植物休眠的诱导因子及其细胞内 Ca^{2+} 水平的调节作用[J].应用与环境生物学报,2004,10(1): 1-6.
- [11] Faust M, Erez A, Rowland L J, et al. Bud dormancy in perennial fruit trees: Physiological basis for dormancy induction, maintenance, and release [J]. Hort Science, 1997, 32(4): 623-629.
- [12] Panmentier Cecile M, Rowland Lisa J, Line Michael J. Water status in relation to maintenance and release from dormancy in blueberry flower buds [J]. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1998, 123(5): 762-769.
- [13] Faust M, Liu D, Line M J et al. Conversion of bound to free water in endodormant buds of apple is an incremental process [J]. Acta. Hort, 1995, 395: 113-118.
- [14] Buban T, Faust M. New aspects of bud dormancy in apple trees [J]. Acta Hort., 1995, 395: 105-109.