

果树花芽分化机理研究进展

金亚征¹, 姚太梅¹, 丁丽梅², 车瑞香³, 张荣梅⁴, 董彦红¹

(1. 河北北方学院 园艺系, 河北 张家口 075000; 2. 北京市农业广播电视学校 顺义区分校, 北京 101300;

3. 廊坊市农业局, 河北 廊坊 065000; 4. 衡水市园林管理局, 河北 衡水 053000)

摘 要:花芽分化是由营养生长向生殖生长转变的生理和形态标志, 是植物生长发育十分重要的阶段。该文以前人研究的结果为依据, 论述了影响植物花芽分化的遗传物质, 赤霉素、细胞分裂素、生长素、脱落酸、多胺等植物生长调节物质, 以及外界环境条件如光、温度、矿质元素等对果树花芽分化的影响; 并在此基础上对果树花芽分化的机理研究进行了展望。

关键词:花芽分化; 遗传物质; 激素; 环境因素

中图分类号:S 944.58 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)07-0193-04

花是植物体极为重要的部位之一, 而花芽分化则是植物生长发育中一个十分重要的阶段。通常花芽分化过程大致可分为 5 个阶段, 即: 分化初期、萼片分化期、花瓣分化期、雄蕊分化期和雌蕊分化期^[1]。花芽分化由众多物质代谢参与并且对经济型果木花的形成、数量及对坐果都产生关键影响。研究花芽分化的机理及影响因素是果实产量和品质提高的需要, 对提高果木经济效益, 促进社会发展具有重大的现实意义。

1 影响植物花芽分化的关键因素

1.1 遗传物质

植物由营养生长向生殖生长转变的过程中, 都是通过遗传物质感知不同的环境因子, 进而对花芽分化进行调控^[1-7]。细胞全能性理论指出, 成花基因解除阻遏并表达从而引发性状改变为花芽分化的实质, 生理上表现为 RNA 大量合成, RNA/DNA 比值、蛋白质/RNA 比值均增大^[2-4]。成花基因表达, 核酸合成既是花芽分化的关键, 又是由营养生长转化为生殖生长的重要途径^[6-7]。李智理等^[5]在对“巨峰”葡萄花芽分化的研究中发现,

RNA 含量在“巨峰”花芽分化期间逐渐增加; 杨晖等^[4]、李潞生等^[8]对兰州大接杏花芽分化的研究表明, 在花蕾原始体出现以后, 芽和叶片中核酸总量与 RNA、DNA 均有不同程度的上升, RNA/DNA 与 DNA 含量变化均先后以双峰曲线的形式呈现, 2 个高峰期分别是在生理分化后期和大部分雌蕊、雄蕊进入分化时期, 类似的研究结果在“红富士”苹果^[9]、柑橘^[10]、苹果梨^[11]中均有报道。

1.2 植物生长调节物质

1.2.1 赤霉素(GA) 赤霉素对植物花芽分化的作用目前存在 2 种不同观点。大多数学者认为赤霉素抑制花芽分化^[12-18]。吴志祥等^[12]认为 GA₃ 通过促进营养梢伸长而抑制荔枝的花芽分化; 张上隆等^[13]等发现, 温州蜜桔各器官中赤霉素的含量在整个花芽诱导期间不断下降, 在花发端时期降到最低, 并且在以后的花器官发育中一直保持较低水平; 曹尚银等^[17]对苹果喷施 GA₃, 延迟了红富士、首红苹果的花芽分化, 而喷施阻碍赤霉素生物合成的 PP₃₃₃, 则促进了二者的花芽分化; 程洪^[18]用赤霉素处理柳橙, 整个分化期 RNA 的含量降低, RNA/DNA 的比率减小, 阻遏了柳橙的花芽分化; 赤霉素在银杏雄树成花, 杨梅花芽孕育, 柑橘、枣树等果树花芽分化期间都有十分明显的抑制作用, 是一种抑花激素^[14-16]。但也有部分学者认为相对水平的赤霉素浓度有利于实现花

第一作者简介:金亚征(1976-), 女, 硕士, 讲师, 现主要从事园林树木及果树栽培等研究工作。E-mail: jyzheng_2@126.com.

基金项目:张家口科技攻关计划资助项目(1112017C)。

收稿日期:2012-12-17

Abstract: The soil nutrients states of the main ‘Hongyang’ kiwifruit orchards in Guizhou province were investigated and determined. The results showed that the content of organic matter was abundant in Guiyang, Shuicheng and Wengan, and the total nitrogen contents in the soil were at a higher level more than 1 000 mg/kg. The available phosphorus content was adequate besides the orchard in Jichang town of Shuicheng no more than 10 mg/kg. It was abundant of the available potassium of the whole province. The contents of B and Zn which had a major role in fruit growth and development were adequate. Comparatively, the orchard soil of Meitan was barren and it required more management.

Key words: ‘Hongyang’ kiwifruit orchard; soil nutrient; organic matter; major elements; fertilize; Guizhou

芽生理分化期向形态分化期的转化^[11,19-21]。对草莓品种“福田”和“红鹤”于花芽分化前2周喷施浓度为25~50(10^{-6}) GA₃溶液,可使“福田”提早5~7 d分化,“红鹤”能提早10 d分化^[19];GA₃含量在冬前和冬后花序原基分化的2个关键时期均出现峰值,GA₃与板栗花性别分化密切相关^[20];油桐GA₃在花芽生理分化期含量迅速下降,到花芽形态分化开始前降到较低水平,花芽形态分化开始后含量呈现前期上升、中期波动、末期上升的变化规律^[21];在对苹果梨^[11]的研究中发现,在花芽生理分化期GA₃含量上升,且维持在较高水平,在形态分化期以后变化不大,但一直有较高水平的含量。

1.2.2 细胞分裂素(CTK) 内源CTK主要存于正在分裂的幼嫩组织,适宜浓度CTK促进植物花芽分化^[22-27]。苹果木质部汁液中天然细胞分裂素在花芽分化临界期中具有重要的促进作用^[22];荔枝花芽进入花序原基形成期及花序轴形成期,CTK含量增加,到花器官形成期含量最高^[23];樊卫国等^[24]对刺梨的研究发现,整个花芽分化期间,花芽、叶芽中的ZR含量均保持较高水平;李秉真等^[25]指出,苹果、梨花芽诱导期、生理分化期、花蕾分化期、花萼分化期,均需要大量的细胞分裂素,此时ZR含量成倍增加,可促进花原基形成和发育;关于细胞分裂素的促花机制,人们常将细胞分裂素作为根生长状态反映的信号因子,并将它同果树的负载量联系在一起^[26],而Ma Laughlin等^[27]认为细胞分裂素可能是通过促进芽细胞有丝分裂来影响花芽孕育。

1.2.3 生长素(IAA) 生长素对花芽分化的作用是最早被研究和认识的,同时它的作用也是颇具争议的。王玉华等^[28]对大樱桃花芽分化进行研究,在整个大樱桃花芽分化期间,花芽和叶芽中的IAA变化趋势几乎相同,且含量较低,在随后的形态分化过程中,IAA含量虽略有增加,但花芽IAA浓度明显低于叶芽IAA浓度。高小俊等^[29]也认为低水平的IAA有利于芒果花芽的孕育。而有部分学者通过研究得出相反结论,认为生长素能促进成花^[30-31];Williams M W等^[31]用NAA作疏果剂,能促进苹果的花芽分化。生长素对果树花芽分化的作用目前还没有形成定论,对不同的果树,其作用效果不同,但总体上生长素抑制花芽分化的例子要比促进作用的例子多。

1.2.4 脱落酸(ABA) 大多数研究表明,脱落酸是促进植物花芽分化的激素^[12,21]。罗羽洧等^[32]在对无花果的研究中发现,在花芽分化阶段,虽然ABA是4种激素中含量最少的,并且在分化前期变化不大,但是在花托和小花分化期开始,其含量持续上升,高达2倍,并且一直保持在相当水平,说明相对高水平的ABA含量有助于花芽分化,相同的研究结果在板栗^[33]、澳洲坚果^[34]的花芽分化中也得到了证实。而相反的结论也存在,黄羌

维^[35]在对龙眼的研究中发现较高含量的ABA不利于花芽的形成。从而有学者认为ABA对成花可能有双重作用^[28,36]:一方面脱落酸与赤霉素拮抗,使细胞分裂素、淀粉和糖得到积累,从而有利于成花;另一方面脱落酸又可以诱导休眠,使生长点处于休眠状态而不能成花。

1.2.5 多胺对花芽分化的影响 植物激素可诱导或抑制多胺的积累,当用植物生长调节剂处理植物器官时,该器官内多胺的含量将发生变化,说明植物激素的作用可能是通过多胺来实现的^[37]。在细胞生理pH的条件下,部分多胺以阳离子状态存在,可与DNA、RNA和某些蛋白质等带阴离子的大分子物质结合来参与调节蛋白质的磷酸化和基因表达^[38]。研究表明,多胺与植物细胞的分裂、分化、胚胎发育、根的形成、坐果、果实成熟、开花、休眠和衰老等生长发育过程有^[39-43]。外源喷施腐胺、亚精胺与精胺能够增加植物花芽的数目,特别是在内源水平低的情况下,促进花芽形成的效果更加明显^[44-45]。在花芽形成期,多胺的变化与植物的成花有关,但不同种类的多胺在不同作物中所表现出的作用又有一定的差异^[46-47];苹果花芽分化过程中,随着温度升高、苹果花芽数目增加,精胺比例逐渐增加,而腐胺与亚精胺下降。

1.2.6 激素平衡理论 激素并不是单一地对花芽分化产生影响而是通过在时间和空间上的相互平衡、制约、协调来促进花芽分化^[29,48-51]。高小俊等^[29]、王磊等^[48]研究表明,激素对花芽生理分化的控制在时间上各类激素的出现呈一定规律且相互促进、拮抗进而达到平衡,在空间上激素间的比例或平衡的变化导致成花基因活化来完成花芽的诱导,调运营养物质向生殖器官转移进而完成花器官的建造;更多研究证明激素间的综合平衡比单一激素的作用更为重要^[49-50],这种平衡综合控制着植物的代谢,进而调控花芽分化;较高的CTK/GA、CTK/IAA、ABA/GA、ABA/IAA有利于花芽的形态分化和完成^[51]。

1.3 外界环境与植物花芽分化

1.3.1 光对植物花芽分化的影响 植物由营养生长向生殖生长转变的过程中,隐花色素能感受蓝光和紫外光^[52],光周期是决定植物开花时间的关键环境因子之一,它的暗期长度是决定植物成花的决定因素^[53]。对陕西渭北苹果花芽分化期气候因素的研究认为,在花芽分化临界期,10 d以上的阴雨天气导致分化率降低5.5%~8.8%^[54]。刘佳等^[55]、赵文东等^[56]对葡萄花芽分化的研究也发现,光照强度低会降低开花率,不利于花芽分化,补光或者适当修剪来增加母枝的受光可以提高成花率。

1.3.2 温度对植物花芽分化的影响 温度是影响植物花芽分化的主要因子之一。赵文东等^[56]对薄膜温室葡

萄花芽分化规律的研究中得出,自然条件下葡萄的花芽进入二轴分化后,随着气温的降低,树体进入自然休眠状态,而在温室条件下形成的新梢的花芽分化到二轴后气温不断升高,树体推后到11月才能进入休眠。在四季长春的海南,温度对荔枝的花芽分化影响巨大,在对荔枝花芽分化的研究中发现,荔枝花芽分化前一段时间的低温能够保持花芽处于休眠期,能够抑制冬梢抽生,积累更多营养物质有利于花芽形成^[57]。

1.3.3 矿质元素对花芽分化的影响 矿质营养元素是植物花芽分化过程中必不可少的因子,矿质元素对成花作用的影响关键在于它们参与了营养物质或者调节物质的构建,进而影响到成花基因的表达过程。Ca能促进花芽分化,而其多以钙调素的形式来发挥作用^[58-59];黄花梨在花芽分化的成花发短期,CaM的含量出现峰值,CaM参与了梨的成花过程,Ca²⁺、CaM可能参与了成花基因的活化和去阻遏过程^[58];罗充等^[59]研究也证实了Ca²⁺和CaM与草莓花序原始体的分化有关。P用于合成大量的营养物质,为花芽的形态分化提供能量^[60-63];彭桂群等^[61]对平阴玫瑰的研究表明,较高的P营养水平有利于花芽分化;张万萍等^[13]指出银杏雄花芽叶内的高P水平有利于雄株成花的诱导;通常P、K、Cu有利于花芽前期的形态分化,Zn可能有利于花芽后期的形态分化^[60,63]。

2 展望

花芽分化和开花是植物生命中复杂的形态建成过程,是一个从量变到质变的过程,是植物体内各种因素与环境因子相互协调的结果。各种因子组成复杂的调控体系。近百年以来,研究者对植物芽分化开展了大量的研究工作,主要集中在环境因子、营养、激素等生理生化、生态学水平的单一指标的研究中,而对花芽分化各种激素平衡并与外界因素相互作用的机理、分子机理研究开展的较少。随着分子遗传学研究的迅猛发展,应用现代遗传学理论和分子生物学手段,结合以往的有关假说,研究生理变化与基因调控的联系,研究各种因子协调机理,研究影响因子在不同物种上的共性和个性对植物花芽分化有重大意义,寻找并研究不同物种的成花基因并对其分析功能和产物结构等问题将是以后研究的方向和重点。

参考文献

[1] 郝敬虹,齐红岩,阎妮,等.园艺作物花芽分化的研究进展[J].农业科技与装备,2008(1):7-9.

[2] 白晋和,许明宪.主干环切处理对金冠苹果幼树短枝顶芽花诱导期核动态的影响[J].果树科学,1987,4(1):1-5.

[3] 张建华,李秉真,孙庆林.苹果梨花芽分化期核糖核酸酶(RNase)活性变化的研究[J].内蒙古农牧学院学报,1999,20(1):115-116.

[4] 杨晖,杨兰廷.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.

[5] 李智理,栗靖.巨峰葡萄花芽分化过程中成花基因 *LEAFY* 的表达[J].生物科技通讯,2011,22(1):41-44.

[6] 吕忠恕.果树生理[M].上海:上海科学技术出版社,1982:298-313.

[7] 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.

[8] 李滌生,黄郊,霍天喜,等.杏花芽分化观察[J].园艺学报,1986,13(1):69-70.

[9] 张艳茹,李丽,常立民,等.红富士苹果花芽分化期核酸动态研究[J].河北果树,1989(1):4-5.

[10] 黄辉白,程洪,黄迪辉,等.柑桔促进与抑制成花情况下的激素与核酸代谢[J].园艺学报,1991,18(3):198-204.

[11] 李秉真,孙庆林,张建华,等.‘苹果梨’花芽分化期叶片激素及核酸含量变化[J].园艺学报,1999,26(3):188-190.

[12] 吴志祥,周兆德,陶忠良.妃子笑与鹅蛋荔枝花芽分化期间内源激素的变化[J].热带作物学报,2005,26(4):43-45.

[13] 张上隆,阮勇凌,储可铭,等.温州蜜桔花芽分化内源玉米素和赤霉素的变化[J].园艺学报,1990,17(4):270-274.

[14] 王学军,郝宝峰.赤霉素对枣树花芽分化和采前落果的影响[J].河北果树,2005,13(1):13.

[15] 张万萍,何君,史继孔.银杏雌雄花芽分化期内源多胺的变化[J].浙江林学院学报,2002,19(4):391-394.

[16] 余叔文,汤章成.植物生理与分子生物学[M].北京:科学出版社,2001.

[17] 曹尚银,汤一卒,张俊昌. GA₃ 和 PP₃₃₃ 对苹果花芽形态建成及其内源激素比例变化的影响[J].果树学报,2001,18(6):313-316.

[18] 程洪.环剥和赤霉素处理柳橙的花芽分化与核酸、蛋白质及碳水化合物含量的影响[J].南昌学报,1990,17(4):270-274.

[19] 卢俊霞,刘耀玺.赤霉素(GA₃)对草莓栽培的影响[J].北方园艺,2000(2):56.

[20] 郭成圆.板栗花芽分化及内源激素变化的研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2010.

[21] 郭文丹,李建安,刘丽娜,等.油桐花芽分化期内源激素含量的变化[J].经济林研究,2009,27(2):31-34.

[22] Luckwill L C, Silva J M. The effects of daminozide and gibberellic acid on flower initiation, growth and fruiting of apple cv. Golden Delicious[J]. J Hort Sci, 1979, 54(3):217-223.

[23] 王锋.内、外源激素与荔枝花芽分化及开花座果[J].热带作物研究,1990(3):71-75.

[24] 樊卫国,刘国琴,安华明,等.刺梨花芽分化期芽中内源激素和碳、氮营养的含量动态[J].果树学报,2003,20(1):40-43.

[25] 李秉真,李雄,孙庆林.苹果梨花芽分化期内源激素在芽和叶中分布[J].内蒙古大学学报,1999,36(6):741-744.

[26] 林晓东.激素调节花芽分化的研究进展[J].果树科学,1997,14(4):269-274.

[27] Ma Laughlin J M, Greene D W. Fruit and hormones influence flowering of apple effects of hormones hormones [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 1991, 116(3):450-453.

[28] 王玉华,范崇辉,沈向,等.大樱桃花芽分化期内源激素含量的变化[J].西北农业学报,2002,11(1):64-67.

[29] 高小俊,吴兴恩,王仕玉,等.短截后芒果花芽分化期间内源激素含量的变化[J].福建农业学报,2009,24(3):227-230.

[30] Southwick F W, Weeks W D. Some attempts to thin apples with naphthaleneacetic acid type materials after calyx Proc [J]. Amer Soc Hort Sci, 1950, 56:70-75.

[31] Williams M W, Edgerton L J. Fruit thinning of apples and pears with

- chemicals[M]. US Dpel Agr Information Bull,1981;289.
- [32] 罗羽清,解卫华,马凯. 无花果花芽分化期芽 ABA 和 IAA 含量的变化[J]. 山地农业生物学报,2007,26(3):261-263.
- [33] 张立民,李凤鸣,苏淑钗,等. 板栗二次花芽分化过程中激素含量变化[J]. 经济林研究,2009,27(4):31-35.
- [34] 曾辉,杜丽清,邹明宏,等. 澳洲坚果花芽分化期间内源激素的变化[J]. 安徽农业科学,2008,36(34):14949-14953.
- [35] 黄羌维. 龙眼内源激素变化和花芽分化及大小年结果的关系[J]. 热带亚热带植物报,1996,4(2):58-62.
- [36] 季志平,魏安智,吕平会. 板栗花芽分化和花序生长过程中的内源激素含量变化[J]. 植物生理学通讯,2007,43(4):669-672.
- [37] 李太盛. 多胺与植物激素[J]. 亚热带植物学通讯,1999,28(2):66-69.
- [38] Ye X S,Avdiushko S A,Ku C J. Effect of polyamines on *in vitro* phosphorylation of soluble and plasma membrane proteins in tobacco,cucumber and Arabidopsis thaliana[J]. Plant Sci,1994,97:109-118.
- [39] Cost A G,Bagni N. Effect of polyamines on fruit-set of apple [J]. Hort Science,1983,18:59-61.
- [40] Kakkar R K,Rai V K. Plant polyamines in flowering and fruit ripening [J]. Phytochem,1993,33(6):1281-1288.
- [41] Odora S P,Demetrios G V. Correlation of ovary and leaf spermidine and spermine content with the alternate bearing habit of olive[J]. Journal of Plant Physiology,2005,162(11):1284-1291.
- [42] Shwet A S,Nagar P K. Alterations in endogenous polyamines in bulbs of tuberose (*Polianthes tuberosa* L.) during dormancy [J]. Scientia Horticulturae,2005,105(4):483-490.
- [43] 王亚琴,张康健,黄江康. 植物衰老的分子基础与调控[J]. 西北植物学报,2003,23(1):182-189.
- [44] 王世平,宋长冰,李连朝. 三种多胺在苹果开花及坐果初期的生理作用[J]. 园艺学报,1996,23(4):319-325.
- [45] 徐继忠,陈海江,邵建柱. 外源多胺促进红富士苹果花芽形成的效应[J]. 果树科学,1998,15(1):10-12.
- [46] Rey M,Diaz S C,Roi Riguez R. Exogenous polyamines improve rooting of hazel micro shoots [J]. Plant Issue and Organ Culture,1994,36(3):303-308.
- [47] Faust M,Wang S Y. Polyamines in horticulturally important plants [J]. Horticultural Reviews,1992,14:333-356.
- [48] 王磊,汤庚国,刘彤. 石蒜花芽分化期内源激素和核酸含量的变化[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2008,32(4):68-70.
- [49] 潘瑞炽,王小青,李娘辉. 植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社,1992.
- [50] 李宗霆,周燮. 植物激素及免疫检测技术[M]. 南京:江苏科学技术出版社,1996:52-102.
- [51] 曹尚银,张秋明,吴顺. 果树花芽分化机理研究进展[J]. 果树学报,2003,20(5):345-350.
- [52] 王建红,车少臣,邵金丽. 植物成花机理及调控措施研究进展[J]. 北京园林,2009,24(87):23-26.
- [53] 陈晓,李思远,吴连成. 光周期影响植物花时的分子机制[J]. 西北植物学报,2006,26(7):1490-1499.
- [54] 郑小华,刘曜武. 陕西渭北苹果花芽分化期气候效应分析[J]. 陕西农业科学,2006(2):81-82.
- [55] 刘佳,刘晓,陈建. 四川地区红地球葡萄花芽分化特性的研究[J]. 中外葡萄和葡萄酒,2010(7):34-36.
- [56] 赵文东,孙凌俊,徐静,等. 薄膜温室葡萄花芽分化规律的研究[J]. 果树学报,2006,23(1):9-12.
- [57] 陈珍莉,陈汇林,吴清兰. 浅析气象条件对海南妃子笑荔枝花芽分化的影响[J]. 中国热带农业,2007(1):37-38.
- [58] 彭抒昂,罗充,章文才. 钙调素与核酸在梨花芽分化中的动态研究[J]. 华中农业大学学报,1998,17(6):571-573.
- [59] 罗充,彭抒昂,马湘涛. 不同处理对草莓成花过程中钙及同化物的含量的影响[J]. 贵州科学,2007(25):470-475.
- [60] 齐红岩,郝敬虹,王昊翔. 薄皮甜瓜花芽分化期叶片矿质元素含量和 C/N 的分析[J]. 沈阳农业大学学报,2008,39(5):530-533.
- [61] 彭桂群,王力华,邓正正. 平阴玫瑰花芽分化期叶片矿质元素含量动态变化[J]. 沈阳农业大学学报,2005,36(4):419.
- [62] 张万萍,史继孔. 银杏雄花芽分化期间内源激素、碳水化合物和矿质营养含量的变化[J]. 林业科学,2004,40(2):51-54.
- [63] 丁兴萃. 矿质元素在保护地栽培促进早竹开花中的影响[J]. 浙江林业科技,2006,26(4):11-38.

Research Progress on the Mechanism of Flower Bud Differentiation of Fruit Trees

JIN Ya-zheng¹, YAO Tai-mei¹, DING Li-mei², CHE Rui-xiang³, ZHANG Rong-mei⁴, DONG Yan-hong¹

(1. Department of Horticulture, Hebei North University, Zhangjiakou, Hebei 075000; 2. Shunyi Area Branch, Beijing Agricultural Broadcast Television School, Beijing 101300; 3. Langfang Agricultural Bureau, Langfang, Hebei 065000; 4. Hengshui Administer Bureau of Gardens, Hengshui, Hebei 053000)

Abstract: The flower bud differentiation is a physiological and morphological mark of the transfer from vegetation growth to reproduction growth, and it is a very important stage of growth and development for plant. Based on the results from the investigation and conclusion get before, the effects of genetic material, plant growth regulator substance (gibberellins, cytokinin, auxin, abscisic acid, ployamine) and environmental factors (light, temperature, mineral elements) on flower bud differentiation of horticultural plants were discussed. The mechanism of flower bud differentiation of fruit trees was prospected.

Key words: flower bud differentiation; genetic material; hormone; environmental factors