

‘李光杏’花芽分化时期内源激素 及碳氮比值的动态研究

赵通¹,陈翠莲²,程丽¹,张继强²,刘生虎³,
郭荣³,朱祖雷¹,朱燕芳¹,王延秀¹

(1.甘肃农业大学园艺学院,甘肃兰州730070;2.甘肃省林业科学研究院,甘肃兰州730070;
3.甘肃省敦煌市林业技术推广中心,甘肃敦煌736200)

摘要:为了明确‘李光杏’花芽分化的时期及分化特点,研究其花芽分化的调控机制,于2018年采用常规石蜡切片方法对花芽分化的时期进行观察,并测定内源激素及碳氮比的变化。‘李光杏’自6月20日开始至10月初分化完成,其过程分为未分化期、分化初期、萼片分化期、花瓣分化期、雄蕊分化期、雌蕊分化期、花粉细胞期等7个时期,分化盛期集中在8—9月份,且各时期均有重叠现象。6月下旬,随着形态分化开始,ABA、CTK含量下降并维持低水平;IAA含量呈上升趋势,且9月份出现峰值($239 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$);ZR、GA含量的变化呈先升后降趋势,9月出现峰值,分别为ZR($64.8 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)、GA($317 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$);6月份(未分化期)ABA/IAA、ABA/GA、ZR/IAA比值显著高于其他时期,ZR/GA的变化呈先升后降趋势,7月份出现最高值,为0.25,9月份(雌蕊分化期)最小,为0.21。GA/IAA在6月份最高(1.79),进入形态分化期后逐渐下降。ZR/ABA的变化呈先升后降趋势,9月份最高(0.24)。全氮、全碳含量不断降低,直至10月初分化完成后显著升高,且C/N呈先升后降趋势。本研究结果认为,ABA、CTK这两大促花激素的含量显著升高以及较高的ABA/IAA、ZR/IAA及ABA/GA的比值(分别为3.75、0.41、194时)有利于花芽分化进行,当碳氮比(C/N)升高(37.31~54.79)时,有利于‘李光杏’花器官的形成。

关键词:李光杏;花芽分化;内源激素;碳氮比

中图分类号:S662.2;Q945.4 **文献标志码:**A

Dynamic study on endogenous hormones and C/N ratio during flower-bud differentiation of Li-Guang Apricot

ZHAO Tong¹, CHEN Cuilian², CHENG Li¹, ZHANG Jiqiang², LIU Shenghu³,
GUO Rong³, ZHU Zulei¹, ZHU Yanfang¹, WANG Yanxiu¹

(1. College of Horticulture, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China;

2. Gansu Academy of Forestry Sciences, Lanzhou, Gansu 730070, China;

3. Dunhuang Forestry Technology Promotion Center of Gansu Province, Dunhuang, Gansu 736200, China)

Abstract: In order to clarify the time and characteristics of flower-bud differentiation of Li-Guang Apricot, and to study the regulation mechanism of flower-bud differentiation, the time of flower-bud differentiation was investigated by conventional paraffin-section method and at the same time, the changes of endogenous hormones and mineral elements were determined in 2018. The differentiation of Li-Guang Apricot was completed from June 20 to the early October. The process was divided into seven stages: undifferentiated stage, early differentiation stage, sepal differentiation stage, petal differentiation stage, stamen differentiation stage, pistil differentiation stage, and pollen cell stage. The peak period of differentiation was concentrated in August–September, and there were overlapping phenomena in all stages. In late June, with the beginning of morphological differentiation, the contents of ABA

and CTK decreased and then maintained at a relative low level. The IAA content increased and peaked at $239 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$ in September and the ZR and GA values increased first and then decreased, and peaked at $64.8 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$ and $317 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$, respectively, in September. The ratios of ABA/IAA, ABA/GA, and ZR/IAA in June (undifferentiated stage) were significantly higher than those in other periods. The change of ZR/GA ratio showed a trend of first rising and then declining, with the highest value at 0.25 in July and the smallest value at 0.21 in September (pistil differentiation stage). The GA/IAA ratio peaked at 1.79 in June, and decreased gradually after entering the stage of morphological differentiation. The changes in ZR/ABA ratios showed a trend of rising first and then declining with the highest value at 0.24 in September. The contents of total nitrogen and carbon decreased continuously until the differentiation was completed in October. The C/N ratio increased first and then decreased. The results showed that the significant increase of ABA and CTK and the high ratio of ABA/IAA, ZR/IAA, and ABA/GA (The values were 3.75, 0.41, 194, respectively) were beneficial to flower-bud differentiation, and the increase of C/N ratio (37.31~54.79) was also beneficial to flower-organ formation. When the ratio of carbon to nitrogen increased, it was beneficial to flower-bud differentiation of Li-Guang Apricot.

Keywords: Li-Guang Apricot; flower-bud differentiation; endogenous hormone; carbon to nitrogen ratio

‘李光杏’ (*A. vulgaris* var. *glabra* Sun S. X) 属蔷薇科杏属, 因产地又名‘敦煌李光杏’, 是甘肃省敦煌市特产, 得益于当地气候地理条件, 以味道鲜美可口而闻名, 深受人们喜爱^[1]。‘李光杏’抗寒、抗旱、耐瘠薄、适应性强, 具有较高的经济效益和生态效益。但‘李光杏’开花时间早(3月中旬), 花期持续时间长, 由于花期常受低温冻害的影响, 花瓣脱落、雌蕊退化等已成为制约‘李光杏’发展的主要因素^[2]。已有不少学者对各种杏品种的花芽分化有过报道, 如: 极早熟品种‘骆驼黄’^[3]、新疆新品种^[4]及‘兰州大接杏’和‘龙王帽’^[5]等。而对于‘李光杏’花芽分化的研究鲜有报道。

花芽分化是果树生殖过程的基础, 与果实的产量和品质密切相关。大量的研究表明, 内源激素水平对于调控植物的花芽分化过程有着重要作用^[6-8]。吴月燕等^[9]研究认为, 高浓度的 CTK 和低浓度的 GA 对杜鹃成花有促进作用。高比值的 ABA/IAA、ABA/GA 和 ZR/GA 均有利于罗汉果的花芽分化^[10]。樊卫国等^[11]在研究刺梨花芽分化时发现, GA 与 IAA 含量下降, ZR 与 ABA 上升对成花有促进作用。而 Mohanty^[12]证实 ABA 对成花有促进或抑制的双重作用。此外, 碳氮含量的积累和转运是影响花芽分化的重要因素之一, 其在营养旺盛生长期和花芽分化初期叶片的含量决定了产量高低^[13-14]。在营养生长期, 矿质营养主要存于叶片, 分化至生殖生长期矿质营养被转运到芽和花中, 促进花芽分化^[15]。碳氮物质的总含量之比决定植株成花, 相对多碳少氮的内环境利于成花。较高的 C/N 能提早桃花花芽分化时间, 有利于芽体形态分化的持续进行, 而低水平的 C/N 导致了梨僵芽的发

生^[17-18]。花芽分化和开花是形成产量的基础, 因此有必要对‘李光杏’成花进行研究。

本研究以‘李光杏’为试材, 探讨‘李光杏’花芽分化的进程, 定量分析了花芽分化期内源激素、全碳、全氮含量及 C/N 的动态变化, 了解内源激素及营养物质变化与成花之间的关系, 以期为外用生长调节物质调控花芽分化提供一定的理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

本试验在甘肃省敦煌市合水村($92^{\circ}21' \sim 94^{\circ}34' \text{ E}$, $40^{\circ}53' \sim 42^{\circ}27' \text{ N}$)进行。该地属于温带大陆性气候, 年平均降水量 40 mm, 蒸发量 2 522 mm, 全年日照时数为 3 246.7 h; 年平均气温为 9.4°C , 月平均最高气温为 24.9°C (7月), 月平均最低气温为 -9.3°C (1月), 年平均无霜期 142 d, 土壤类型为灌淤土。

1.2 试验材料及试验设计

供试材料为 8 a 生结果的‘李光杏’, 株行距 $2.0 \text{ m} \times 3.0 \text{ m}$, 主干直径达 13 cm, 树冠直径 $1.5 \sim 2.2 \text{ m}$ 。行间设置排水沟, 田间采用常规管理。从 2018 年 6 月 1 日至 10 月 31 日, 每隔 10 d 于上午 10:00 采取树冠外围(东、南、西、北)短枝顶芽 30 个, 用 FAA (70%乙醇 90 mL+冰醋酸 5 mL+福尔马林 5 mL)固定, 保存备用。石蜡切片后在显微镜下观察花芽形态分化的时期。

2018 年于 6 月 1 日至 10 月 31 日每月初随机从 6 棵‘李光杏’树体采取树冠外围不同类型果枝(短果枝 5~15 cm、中果枝 15~30 cm、长果枝 30 cm 以上、花束状果枝)上的叶片及顶花芽, 取样后用液氮速冻, 立即置于干冰中带回实验室, 置于 -20°C 以下

低温冰箱中保存,用于测定花芽及叶片内源激素含量。

于6月1日至10月31日每月初随机从6棵‘李光杏’树体采取树冠外围不同类型果枝上的花芽,带回实验室置于105℃烘箱中杀青20 min,然后在75℃下烘干,碾碎干燥保存,用于测定全碳、全氮含量,试验测定设6次重复。

1.3 试验指标的测定

1.3.1 花芽形态分化的观察 采用常规石蜡切片法制片,将固定液中的芽取出,放入盛有50%乙醇的培养皿中,用镊子与解剖针小心剥去鳞片,之后移入装有蒸馏水的小瓶中,再用注射器吸干水,然后加入2~3滴爱氏苏木精整染,按照步骤(材料冲洗→脱水→透明→浸蜡→包埋→修蜡→切片与贴片→展片与封片)进行,并用Motic Images Advanced 3.2显微成像系统软件对封好的片子进行观察并拍照。每个分化时期最少制作15张切片,其中将1个芽进入某一分化期定为该时期始期,10个芽进入某一分化期定为该时期末期。

1.3.2 内源激素的测定 试剂盒采用双抗体夹心法酶联免疫吸附试验(ELISA)。往预先包被植物赤霉素(GA)、脱落酸(ABA)、细胞分裂素(CTK)、吲哚乙酸(IAA)、玉米素核苷(ZR)捕获抗体的包被微孔中,依次加入标本、标准品、HRP标记的检测抗体,经过温育并彻底洗涤。用底物TMB显色,TMB在过氧化物酶的催化下转化成蓝色,并在酸的作用下转化成最终的黄色。颜色的深浅和样品中的植物赤霉素(GA)、脱落酸(ABA)、细胞分裂素(CTK)、吲哚乙酸(IAA)、玉米素核苷(ZR)呈正相关。用酶标仪在450 nm波长下测定各种激素的吸光度(OD值),计算样品中各激素的浓度。

1.3.3 矿质元素的测定 样品中全碳含量采用燃烧滴定法,全氮含量测定用凯氏法^[19]。

1.4 数据处理与分析

应用Excel 2013及Origin 2017软件进行数据处理及作图,运用SPSS 22.0进行数据方差分析。统计分析采用单因素ANOVA的LSD比较处理间差异显著性。

2 结果与分析

2.1 ‘李光杏’花芽形态分化时期的划分及观察

‘李光杏’花芽形态分化开始早,延续时间长,从6月20日开始至10月初结束,约需80多天,且各期均有重叠现象,生理分化不稳定,是内部生理状态的改变,而无形态上的差异,显微结构上观察

到的分化表明其已经通过生理分化,进入形态分化。‘李光杏’花芽形态分化自6月下旬开始,7月下旬大部分花芽已进入萼片分化期,但仍有少数花芽处于分化初期。李光杏进入初分化期的时间虽然相差较大,但在落叶前雌蕊分化均已完成。根据对‘李光杏’花芽纵剖面切片的观察,将‘李光杏’花芽形态分化划分为7个时期,分别是:未分化期、分化初期(花序原基分化期)、萼片分化期、花瓣分化期、雄蕊分化期、雌蕊分化期、花粉细胞期。

2.1.1 未分化期 此时‘李光杏’的芽体较小,已有叶原基分化,且鳞片紧抱,芽的生长锥尖狭小,细胞体积较小(图1A)。

2.1.2 分化初期 生长点开始变得肥大,向上隆起呈馒头状。观察发现,此时生长锥外侧出现花序原基,且两侧可见到一些凸起。分化初期最早出现在6月20日,但可以看出8月10日左右仍有少数花芽处在分化初期(图1B)。

2.1.3 萼片分化期 花原基顶部先变平坦,然后其中心部分相对凹入而四周产生突起,即萼片原始体。萼片分化期在7月20日到8月底,且分化盛期在8月10日左右(图1C)。

2.1.4 花瓣分化期 可以看到随着萼片的伸长生长,萼片内侧基部发生突起体,即为花瓣原基。从8月10日开始进入花瓣分化期,分化盛期一直可延续到9月初(图1D)。

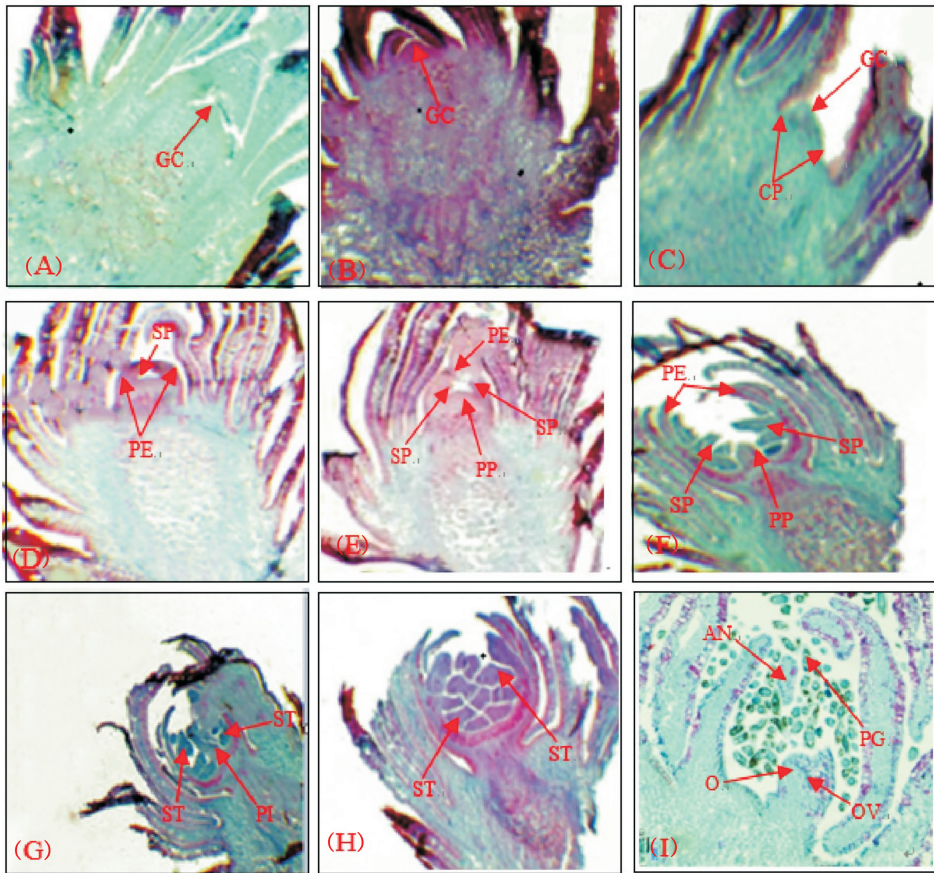
2.1.5 雄蕊分化期 可以看出花瓣原基内部会出现两轮凸起(多排列为上、下两层),此部分为雄蕊原始体,进入雄蕊分化期。最早出现在8月20日,分化盛期在8月底,也可延续到9月10日左右(图1E)。

2.1.6 雌蕊分化期 明显可见,此期花序原基上的花粉囊呈锯齿状,且花粉囊已突出于花序原基,花蕾原始体的中心部出现一个向上生长的突起,即为雌蕊原基。雌蕊分化期在8月20日开始,分化盛期在9月10日左右,一直可延续到9月底完成(图1F,图1G)。

2.1.7 花粉细胞期 自10月份以后花粉囊壁内出现花粉母细胞,且排列紧密,呈多角形,整个花蕾体积不断增大,同时膨大的子房体内部珠心原始体开始分化(图1H,图1I)。

2.2 ‘李光杏’花芽形态分化时期内源激素含量的变化

由图2可知,花芽中IAA含量的变化呈逐渐上升趋势(图2A),10月之后无显著变化,此时大多数花芽形态分化已经完成,6月份(未分化期)含量最



注: (A): 未分化期($\times 10$); (B): 花芽分化初期($\times 10$); (C): 萼片原基分化期($\times 10$); (D): 花瓣原基分化期($\times 10$); (E): 雄蕊原基分化期($\times 10$); (F)、(G): 雌蕊原基分化期($\times 10$); (H)、(I): 花粉细胞期($\times 10$); GC: 生长锥; CP: 花萼原基; PE: 花瓣原基; SP: 雄蕊原基; PP: 雌蕊原基; ST: 雄蕊; PI: 雌蕊; AN: 花药; PG: 花粉; O: 子房; OV: 胚珠

Note: (A): Undifferentiated stage ($\times 10$); (B): Flower bud differentiation stage ($\times 10$); (C): Sepal primordium differentiation stage ($\times 10$); (D): Petal primordium differentiation stage ($\times 10$); (E): Stamen primordium differentiation stage ($\times 10$); (F) and (G): Pistil primordium differentiation stage ($\times 10$); (H) and (I): Pollen cell stage ($\times 10$); GC: Growing tip; CP: Calyx primordium; PE: Petal primordium; SP: Stamen primordium; PP: Pistil primordium; ST: Stamen; PI: Pistil; AN: Anther; PG: Pollen; O: Ovary; OV: Ovule

图 1 ‘李光杏’花芽形态分化时期的划分及观察

Fig.1 Division and observation of flower-bud morphological of Li-Guang Apricot at different periods

低,为 $129.6 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,9 月份(雌蕊分化期)最高为 $239 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,相比 6 月份高出 77.5%。花芽中 CTK 含量变化呈先降后升再降趋势(图 2 B),6 月份未进入形态分化期,此时 CTK 含量最高($448 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$),之后显著下降,7 月份出现最低值($349.2 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$),相比 6 月份(未分化期)降低了 22.1%,9 月开始上升,此时大多数花芽已进入雌蕊分化期,CTK 含量为 $439.49 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,与 6 月份(未分化期)相比升高 2.3%。

花芽中 GA 含量变化呈先升后降趋势(图 2C),6、7、8 月无明显的变化,分别为 6 月($232.4 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$),7 月($221.9 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$),8 月($222.1 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$),9

月份显著上升,此时大多数花芽处于雄蕊、雌蕊分化期,出现最高值,为 $317 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,10 月份花芽形态分化完成后逐渐下降。花芽中 ABA 变化呈先降后升趋势(图 2D),6 月份(未分化期)ABA 含量最高,为 $491.7 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,8 月份 ABA 含量最低($243 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$),与 6 月份相比下降 50.5%,在花芽形态分化完成之后(10 月初)ABA 含量逐渐上升,但略低于 6 月份。花芽中 ZR 的含量在 6、7、8 月无显著差异(图 2E),但 9 月份雌蕊、雄蕊分化期升至最高,为 $64.8 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$,与 6 月份($52.6 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)相比升高了 23.2%。

叶片中 IAA 含量 6 月份最低($108 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$),9 月

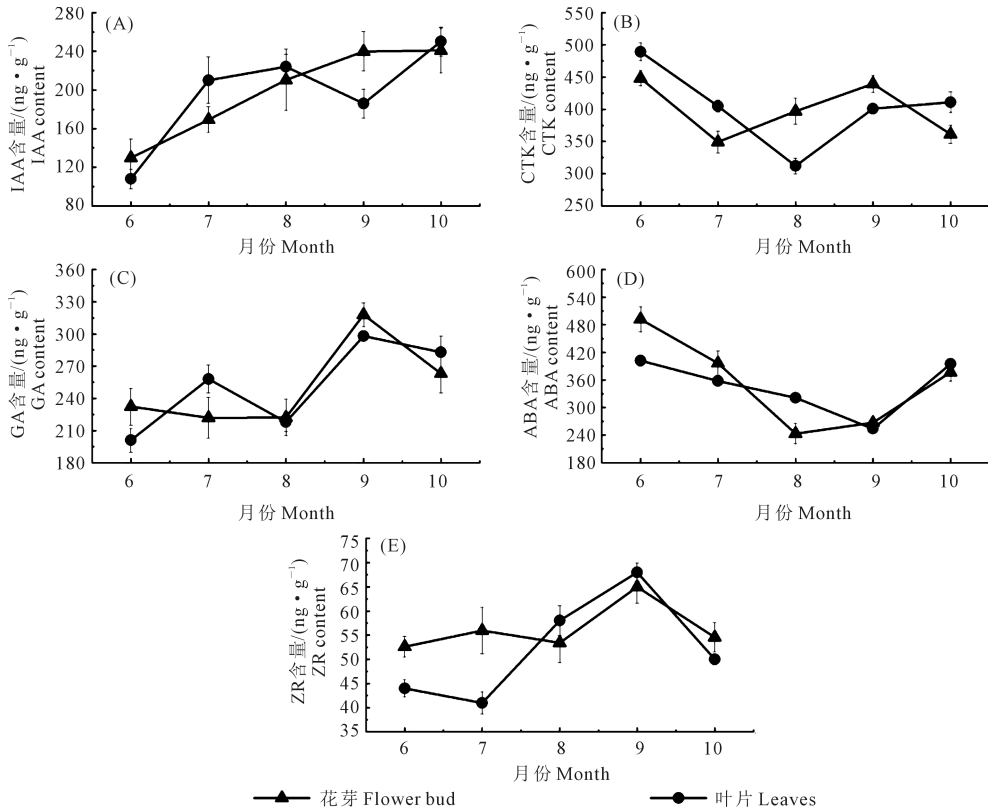


图2 不同时期‘李光杏’内源激素含量的变化

Fig.2 Changes of endogenous hormones in Li-Guang Apricot at different periods

份显著高于花芽的;CTK 变化呈先降后升趋势,分化前期叶片中略高于花芽,进入分化盛期显著低于花芽(8月份为 $312 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$);GA 和 ABA 变化趋势与花芽的无显著差异;ZR 含量在分化前期低于花芽(6,7月份),之后逐渐升高,9月份达最高值($68 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$)。

2.3 ‘李光杏’花芽形态分化期不同激素比值的变化

内源激素对花芽分化的调控取决于不同激素比值的变化。由图3可以看出,6月份(未分化期)ABA/IAA、ABA/GA、ZR/IAA 比值显著高于其他时期,大多数花芽进入雌蕊分化期(9月)后逐渐下降,分别为 ABA/IAA(1.11)、ABA/GA(0.84)、ZR/IAA(0.25),10月份之后(花粉细胞期)逐渐上升,此时大多数花芽形态分化已经完成。ZR/GA 的变化呈先升后降趋势,7月份出现最高值(0.25),9月份(雌蕊分化期)最小,为0.21。GA/IAA 在6月份最高(1.79),进入形态分化期后逐渐下降。ZR/ABA 的变化呈先升后降趋势,9月份最高(0.24),此时大多数花芽处于雌蕊分花期,之后逐渐下降。由图2可知,6月份 ABA、CTK 这两大促花激素的含量显著升高,但 IAA、GA 处于较低水平,CTK、ZR、ABA 与

IAA、GA、比值的高低造成生理分化,然后进入形态分化。

叶片中 ABA/IAA、GA/IAA 和 ZR/ABA 的变化趋势与花芽中的大致相同,但 ZR/IAA 的变化在7月份最低,显著低于花芽中的含量。ABA/GA 和 ZR/GA 的变化与花芽的无显著差异。这些结果表明,‘李光杏’成花诱导期需要较高的 ABA/IAA、ABA/GA 及 ZR/IAA 比值,花芽分化完成后则比值降低,这一变化有利于营养生长向生殖生长转变。

2.4 ‘李光杏’花芽形态分化时期全碳、全氮及 C/N 的变化

植物 C/N 值反映植物的营养状况,果树体内氮和碳的比例适当,供应充足,花芽分化旺盛,有利于花芽分化的进行。由表1可知,2017年全氮含量在8月份最低($7.42 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),全碳含量的变化呈先升后降趋势,且 C/N 比最高为 59.43(8月)。2018年全氮含量呈先降后升趋势,8月初最低($8.15 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),之后显著上升,10月份花芽形态分化完成,达到 $12.66 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$;全碳含量变化呈先降后升趋势(2018),7月份最低,为 $442.11 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$,之后逐渐上升;C/N 值变化呈先升后降的趋势,8月份达到最高值,为 54.79,之后显著下降,10月份为 37.31。碳氮

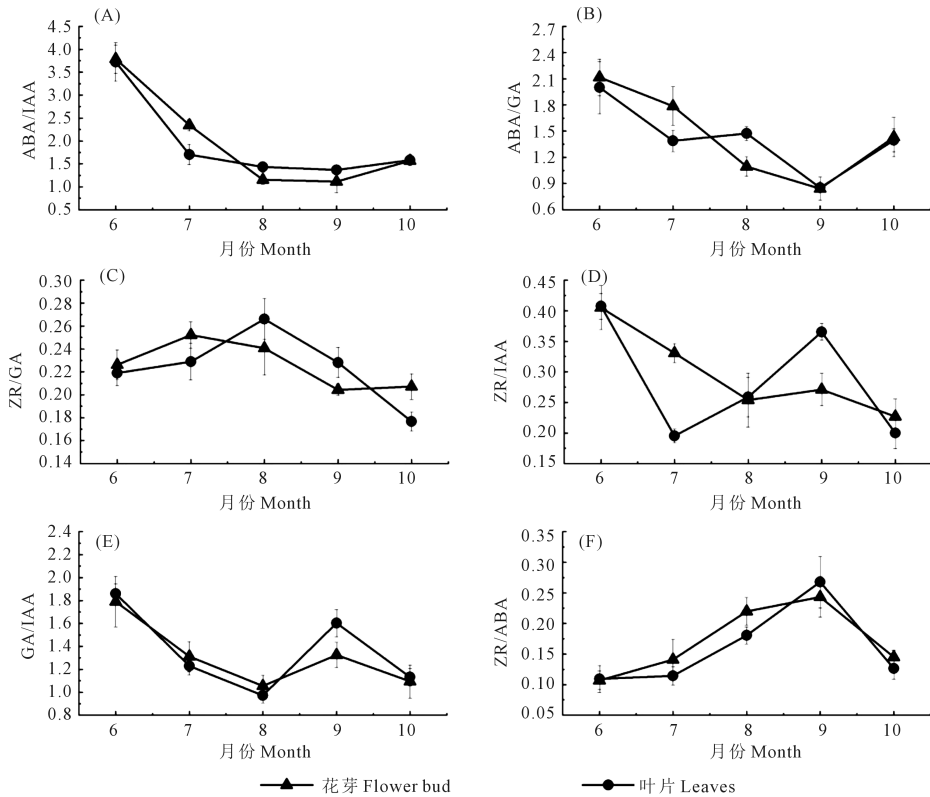


图 3 不同时期‘李光杏’各激素比值的变化

Fig.3 Changes of hormone ratios of Li-Guang Apricot at different periods

表 1 不同时期‘李光杏’全氮、全碳及碳氮比值的变化

Table 1 Changes of total nitrogen, total carbon and carbon nitrogen ratio of Li-Guang Apricot in different periods

月份 Month	全氮含量 Total nitrogen content/(g · kg ⁻¹)		全碳含量 Total carbon content/(g · kg ⁻¹)		C/N 比值 C/N ratio	
	2017	2018	2017	2018	2017	2018
6	9.23±0.98 b	11.05±1.37 b	412.62±22.32 b	465.39±14.26 a	44.63±2.15 b	42.11±4.57 b
7	9.65±0.45 b	9.14±1.10 c	417.32±18.62 b	442.11±37.89 b	43.21±6.23 b	48.36±4.61 ab
8	7.42±1.01 c	8.15±0.94 c	441.23±31.06 ab	446.81±23.73 ab	59.43±6.28 a	54.79±5.92 a
9	15.3±1.35 a	10.43±1.21 b	474.22±16.25 a	452.88±15.02 ab	41.94±8.44 b	43.41±4.64 b
10	10.86±0.63 a	12.66±0.75 a	451.62±17.41 ab	472.14±13.47 a	42.22±6.76 b	37.31±6.12 c

注:同列不同字母表示在 $P<0.05$ 水平差异显著。下同。

Note: Different letters indicate significant difference at $P<0.05$ level. The same below.

代谢作为植株最基本的代谢过程,对植物生长发育和作物产量形成至关重要,碳氮平衡即 C/N 反映了植物碳氮代谢的相对强弱,其协调程度,对果树的花芽分化及生长发育具有极其重要的调节作用。

3 讨论

3.1 ‘李光杏’花芽分化时期的确定

花芽分化是一个复杂的过程,生理分化完成后,植株受体内激素和外界条件影响,叶原基的物质代谢及生长点组织形态开始发生变化,逐渐分化出花芽和叶芽,进入形态分化期,并逐渐发育形成花萼、花瓣、雄蕊、雌蕊,从而完成整个花器官的发育^[20]。本试验中,‘李光杏’分化初期最早出现在 6 月 20 日,而 8 月 10 日左右仍有少数花芽处在分化初期;8 月初至 9 月中旬达到分化高峰期,9 月中旬

后,花芽内花瓣、萼片等器官继续增大,雌蕊原基和雄蕊原基等组织进一步分化;10 月后,花粉囊壁内出现花粉母细胞,且排列紧密,呈多角形,整个花蕾体积不断增大,同时也可看到膨大的子房体内珠心原始体的分化。这些结果说明‘李光杏’花芽分化延续时间长,各时期均有重叠现象,不同分化期均有分化高峰期。王进^[21]等认为花芽形态分化期受多种因素(如温度、光周期、地理、品种)的影响,使各阶段出现时间的早晚及持续期的长短略有差异。这也正是‘李光杏’花粉母细胞分化期、花粉粒形成期较长的原因之一。

3.2 内源激素含量变化与花芽分化的关系

植物内源激素是果树花芽分化的关键诱导因子之一,对花芽分化的顺利进行起着重要的调控作用。目前,激素调节成花的观点颇受关注,研究报

道也很多,5 大类激素对花芽分化的单独作用已基本清楚^[22]。但由于内源激素在植物体内分布范围广、含量低,且容易氧化分解以及取材的时期不同,所得结果仍有许多不足之处。大量研究表明,CTK 能够激活花芽细胞分裂以促进花的发育^[23]。本试验中,CTK 含量在分化初期(7月)最低,而分化盛期(8—9月)显著升高,花芽分化完成后逐渐下降,说明 CTK 对花芽分化有促进作用。这与 Luckwill 在苹果花芽分化中的研究一致^[24]。ZR 具有促进细胞分裂和芽的分化、延迟休眠、打破种子休眠等功能,研究发现,较高水平的 ZR 含量有利于成花植株的花芽分化^[25]。本研究表明,ZR 的变化在 6—8 月无较大的波动,而 9 月份显著升高,此时期正值雌蕊分化期,说明 ZR 升高有利于‘李光杏’花芽分化的进行。这与前人的研究结果相似。ABA 是一种促进成花的内源激素,Garcia 等^[26]在油桃花芽分化的研究中发现,生理分化期 ABA 含量逐渐上升,生理分化完成进入形态分化期后,ABA 含量逐渐下降,在分化末期再上升。‘李光杏’在 6 月份(未分化期) ABA 含量显著升高,进入形态分化期以后,ABA 含量显著下降(7—8 月),但分化末期再上升(10 月),说明 ABA 对果树成花的有利作用可能是引起枝条停长,从而使 CTK、碳水化合物积累,使分化组织有一个适宜的生长速度,促进成花。

内源 GA 是果树成花的抑制因素,果实中发育着的种子是 GA 的重要来源,但这种抑制不仅仅决定于种子内形成的 GA 含量,还要视其向外扩散的量、扩散的时期及 GA 的种类。研究发现 GA 的合成受到吲哚乙酸(IAA)的调控,在多年生植物中 IAA 与 GA 有着明显的互作关系^[27]。IAA 是影响植物成花的重要激素之一,果树要顺利进行花芽分化,需降低营养芽内的 IAA 含量。Stone 等^[28]指出,降低 IAA 含量能够减少糖的消耗,增加淀粉的积累,为成花做准备。花芽诱导完成后,由于花芽分化的不可逆转性,此时 IAA 已不会影响花芽分化完成的数量。郭文丹等^[29]在油桐花芽分化过程中测定了其内源激素的动态变化,发现花芽生理分化期 IAA 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,IAA 含量呈现出前期上升、中期波动、末期上升的变化规律,说明低含量 IAA 有利于促进油桐花芽分化。本研究表明,GA 含量的变化在 6—8 月处于较低水平,9 月份达峰值,之后显著下降。IAA 含量在未分化期(6 月)最低,之后逐渐上升,9 月之后无显著变化,说明较低的 IAA、GA 对李光杏花芽分化由生理分化转变为形态

分化有着重要作用,同时形态分化期开始后两种激素水平升高并在一定范围内的波动可促进花芽形态分化。

3.3 内源激素平衡与花芽分化的关系

内源激素对花芽分化的调控并不决定于单一的激素,而是依赖于不同激素的动态平衡,即不同激素的比值变化。激素平衡不仅较真实地反映了成花机制,也能解释一些花芽分化的现象。ABA、ZR、CTK 这三大促花激素的显著升高,以及它们与 IAA、GA 比值的升高造成生理分化,然后进入形态分化^[30]。果树花芽分化取决于来自短枝叶片的促花因素(CTK, ABA, ZR)和来自果实种子的抑花因素(GA, IAA)之间的平衡关系^[31]。李志平等^[30]在板栗梨的研究中发现,各时期花芽中 ZR/IAA、CTK/GA、ABA/GA 比值增高,这些对促进花芽分化都是有利的。本试验研究结果表明,6 月份 ABA/IAA、ABA/GA、ZR/IAA 比值显著高于其他时期,各短枝内其比值越大,花芽孕育数就越多,与前人研究结果相一致。这些结果表明,成花诱导期植物营养体需要一个较高的 ABA/IAA、ZR/IAA 及 ABA/GA 的比值,一旦进入花芽孕育期,则比值逐渐降低,这一变化有利于营养生长向生殖生长转变。花芽分化还与 CTK/IAA、ABA/IAA、CTK/GA、IAA/GA、ABA/GA 等平衡有着密切关系,内源激素间的平衡与综合作用促进了‘李光杏’的花芽分化,这对花期的调控具有重要意义。

3.4 碳氮含量与花芽分化的关系

在营养生长向生殖生长转变的过程中内源激素导致的碳水化合物和氮代谢的变化起着重要作用^[31]。碳氮比学说认为,果树体内碳和氮的比例适当,供应充足,花芽分化旺盛,开花、结果也多。若碳欠缺,花芽不能形成,氮欠缺,碳相对过剩,虽能形成花芽,但结果不良。本试验结果表明,‘李光杏’花芽形态分化期内 C/N 的变化呈先升后降趋势,且在花芽分化盛期(8 月)显著高于未分化期(6 月)。花芽中高的 C/N 状态,能够达到促花的效应,促进花芽的形成。碳和氮是花芽分化的前提和基础,也是花芽分化的重要营养和能量来源。当 C/N 高时有利于花芽分化。碳氮比学说为成花生理过程的研究起到了推动作用,C/N 协调程度对‘李光杏’花芽分化具有极其重要的调节作用^[32-33]。但内源激素的作用方式和 C/N 的变化与‘李光杏’花芽分化的关系十分复杂,本试验只研究了‘李光杏’分化过程中的生理变化(内源激素和碳氮含量等物质),但尚未探讨内含物质变化的内因,这一系列的变

化中基因的调节十分复杂,有关影响李光杏花芽分化的调节机制还有待进一步研究。

4 结 论

‘李光杏’花芽形态分化期因受各种因素的影响,各个分化期出现的时间早晚及持续长短都略有差异。在 6 月份(未分化期),ABA、CTK 这两大促花激素的含量显著升高(分别为 ABA $491 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$, CTK $448 \text{ ng} \cdot \text{g}^{-1}$),有利于花原基的形成。ABA/IAA、ZR/IAA 及 ABA/GA 的比值升高(分别为 3.75, 0.41, 1.94)有利于‘李光杏’花芽形态分化的进行。碳氮比升高(37.31~54.79)时,也有利于‘李光杏’花器官的发育。

参 考 文 献:

[1] 马昊军.李光杏老果园提质增效关键技术[J].果树实用技术与信息, 2018, (7):4-5.

[2] Gallotta A, Palasciano M, Mazzeo A, et al. Pollen production and flower anomalies in apricot (*Prunus armeniaca* L.) cultivars [J]. Scientia Horticulturae, 2014, 172(3):199-205.

[3] 张国良,张林平,郭艳秋,等.极早熟品种骆驼黄杏花芽分化观察[J].河北林果研究, 2000,15(3):249-252.

[4] 刘立强,秦伟,廖康,等.若干新疆杏品种花芽形态分化研究[J].新疆农业科学, 2007,44(5):557-560,544.

[5] 李利红,马锋旺,白静,等.杏花芽分化后期碳素同化物的分配[J].果树学报, 2004,21(1):73-75.

[6] Momya P, Cheng F Y. The levels of hormone and carbohydrate in autumn and non-autumn flower [J]. Canadian Journal of Plant Science, 2011, 91(6):991-998.

[7] 何崇单,蔡雨蒙,李萌,等.基于银杏花芽 3 个分化时期转录组测序的相关基因筛选与表达分析[J].园艺学报, 2018, 45(8):1479-1490.

[8] Fan L J, Chen M Q, Dong B, et al. Transcriptomic analysis of flower bud differentiation in magnolia sinostellata [J]. Genes, 2018, 9(4):212.

[9] 吴月燕,李波,朱平,等.植物生长调节剂对西洋杜鹃花期及内源激素的影响[J].园艺学报,2011,38(8):1565-1571.

[10] Julian C, Herrero M, Rodrigo J. Flower bud differentiation and development in fruiting and non-fruiting shoots in relation to fruit set in apricot (*Prunus armeniaca* L.) [J]. Trees, 2010, 24(5):833-841.

[11] 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

[12] Mohanty J N, Nayak S, Jha S, et al. Transcriptome profiling of the floral buds and discovery of genes related to sex-differentiation in the dioecious cucurbit *Coccinia grandis* (L.) Voigt [J]. Gene, 2017, 626,395.

[13] Luo Y W, Xie W H, Ma K. Correlation between endogenous hormones contents and flower bud differentiation stage of *Ficus carica* L.[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2007, 27(7):1399-1404.

[14] Wan C Y, Mi L, Chen B Y. Effects of nitrogen during nursery stage on flower bud differentiation and early harvest after transplanting in strawberry [J]. Brazilian Journal of Botany, 2017, 41(1):1-10.

[15] Ulger S, Sonmez S, Karkacier M, et al. Determination of endogenous hormones, sugars and mineral nutrition levels during the induction, initiation and differentiation stage and their effects on flower formation in olive [J]. Plant Growth Regulation, 2004, 42(1):89-95

[16] Naveen K, Girish Chand S, Kiran D. Flower bud opening and senescence in roses (*Rosa hybrida* L.) [J]. Plant Growth Regulation, 2008, 55(2):81-99.

[17] 杨盛,郝国伟,张晓伟,等.‘玉露香梨’僵芽发生与内源激素和碳氮营养的关系[J].园艺学报, 2015, 42(6):1057-1065.

[18] 庞钰洁,陶宁颖,竺啸恒,等.根域限制栽培对桃花芽分化进程中碳氮比及 ABA 含量的影响[J].果树学报, 2018, 35(11):1363-1373.

[19] 何文广,汪阳东,陈益存,等.山鸡椒雌花花芽分化形态特征及碳氮营养变化[J].林业科学研究, 2018, 31(6):154-160.

[20] Bergonzi S, Albani M C, Themaat E V L V, et al. Mechanisms of age-dependent response to winter temperature in perennial flowering of arabis alpine[J]. Science, 2013, 340(6136):1094-1097.

[21] 王进,欧毅,武峥,等.梨树生长过程中内源激素含量变化研究[J].西南农业学报,2010,23(6):1842-1847.

[22] Zuo X Y, Zhang D, Wang S X, et al. Expression of genes in the potential regulatory pathways controlling alternate bearing in ‘Fuji’ (*Malus domestica* Borkh.) apple trees during flower induction [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 132:579-589.

[23] Zhang H F, Wei Q C, Li C Z, et al. Comparative proteomic analysis provides insights into the regulation of flower bud differentiation in *crocus sativus* L. [J]. Journal of Food Biochemistry, 2016, 40(4):567-582.

[24] Luckwill L C. Hormones and the productivity of fruit trees [J]. Scientific Horticulture, 1980, 31(4):60-68.

[25] Luo Y W, Xie W H, Ma K. Hormones and flower-bud differentiation of fruit trees [J]. Journal of Jinling Institute of Technology. 2007, 23(3):70-74.

[26] Garcia-Pallas I, Val J, Blanco A. The inhibition of flower bud differentiation in ‘Crimson Gold’ nectarine with GA(3) as an alternative to hand thinning [J]. Scientia Horticulturae, 2001, 90(3-4):265-278.

[27] 钟必凤,张全军,李文贵,等.南方砂梨返花过程中内源激素含量变化及其与秋季返花的关系[J].西北植物学报, 2014, 34(12):2453-2458.

[28] Stone S L, Williams L A, Farmer L M, et al. Keep on going, a ring E3 ligase essential for arabidopsis growth and development, is involved in abscisic acid signaling [J]. Plant Cell, 2006, 18(12):3415-3428.

[29] 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.

[30] 季志平,魏安智,吕平会,等.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.

[31] 王顺才,李超,师守国,等.外源 ABA 对苹果砧木叶片解剖结构及内源激素含量的影响[J].干旱地区农业研究,2019,37(3):31-40.

[32] Mert C, Barut E, Ipek A. Variation in flower bud differentiation and progression of floral organs with respect to crop load in olive [J]. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 2013, 41(1):79-85.

[33] Fabbri A, Benelli C. Flower bud induction and differentiation in olive [J]. The Journal of Horticultural Science and Biotechnology, 2000, 75(2):131-141.