

不同温度处理对毛酸浆花芽分化和生理特性的影响

徐文娟¹, 刘丹丹², 王雅楠¹, 张承天¹, 唐菁¹, 乔鸿凯¹, 刘晨旭¹

(1.安徽农业大学园艺学院,安徽合肥230036; 2.淮南市农业科学研究所,安徽淮南232000)

摘要:为探讨温度对毛酸浆花芽分化的影响,以‘大黄姑娘’毛酸浆品种为试验对象,在花芽分化期分别设置27℃/20℃(CK)、23℃/16℃(T1)、31℃/24℃(T2)和35℃/28℃(T3)4个不同温度处理,研究毛酸浆花芽的形态分化过程变化及花芽分化进程中内源激素、碳水化合物、抗氧化酶等生理指标的变化。结果表明:低温(T1)和CK处理条件下,毛酸浆花芽分化进程基本相同;而高温处理(T2和T3)的花芽分化启动时间较CK处理提前,且在5L期花芽分化已达50%及以上,高温处理下的萼片原基分化不能形成闭合的套状结构,后期表现为果实裸露在宿存花萼的外部;CK和T1处理的果实均是正常果,但高温处理下畸形果比例达到50%以上。不同处理在3L期全氮含量表现为T3<T2<CK<T1,且T2和T3处理在3L期的全氮含量分别比CK处理降低30.7%和40.1%。CAT活性呈先升高后降低趋势,在3L期达到最高值时表现为T3>T2>CK>T1。高温处理下的SOD活性呈先降低后升高趋势,并且在4L期SOD活性分别比CK处理提高24.5%和25.9%。高温处理下POD活性呈先升高后降低趋势,表现为T3>T2>CK。随着分化进程,高温处理下ABA、IAA、ZR和GA₃含量在3L期达到最高值,而低温和CK处理在4L期才达到最高值;其中在3L期,T2和T3处理IAA含量分别比CK处理提高31.5%和62.5%,GA₃含量分别比CK处理提高107.4%和87.9%,T2和T3处理的ABA/IAA、ZR/IAA比值均低于CK处理;在毛酸浆花芽分化过程中,T1处理的ABA/GA₃比值高于其他3个处理,与CK相比提高24.1%~37.8%。CK条件下,毛酸浆在3L期积累了大量的可溶性糖和果糖,其中可溶性糖分别比T1、T2、T3处理提高75.8%、33.6%、16.8%。综上可知,不同温度处理会影响毛酸浆的花芽分化,高温能够促进激素合成,影响氮含量和可溶性糖、果糖的积累,调控抗氧化酶活性,促进毛酸浆的花芽分化,但会导致畸形果的产生。

关键词:毛酸浆;温度处理;花芽分化;生理特性

中图分类号:S641.4 **文献标志码:**A

Effects of different temperature treatments on flower bud differentiation and physiological property of *Physalis pubescens* L.

XU Wenjuan¹, LIU Dandan², WANG Ya'nan¹, ZHANG Chengtian¹,
TANG Jing¹, QIAO Hongkai¹, LIU Chenxu¹

(1. College of Horticulture Anhui, Agricultural University, Hefei, Anhui 230036, China;

2. Huai Nan Agricultural Institute, Huainan, Anhui 232000, China)

Abstract: To explore the effects of temperature on the flower bud differentiation of *Physalis pubescens* L., this study took the ‘Dahuang guniang’ *Physalis pubescens* variety as the experimental material. Different temperature treatments at the flower bud differentiation stage of 27℃/20℃ (CK), 23℃/16℃ (T1), 31℃/24℃ (T2) and 35℃/28℃ (T3) were used to study the morphological differentiation process of *Physalis pubescens* flower bud and the changes of endogenous hormones, carbohydrates, antioxidant enzymes and other physiological indicators during the flower bud differentiation process. The results showed that the process of flower bud differentiation of *Physalis pubescens* was the same under low temperature treatment (T1) and CK treatment. The initiation time of flower bud differentiation of high temperature treatment (T2 and T3) was not only earlier than CK, but also earlier than CK to complete the process of flower bud differentiation. The sepal primordium differentiation under high temperature

treatment could not form a closed sleeve structure, and the fruit was exposed outside the persistent calyx in the later stage. The fruits of CK and T1 were normal, but the proportion of deformed fruit reached 50% and above under high temperature treatment. Total nitrogen content of different treatments showed $T3 < T2 < CK < T1$ in the 3L stage. However, the total nitrogen content of T2 and T3 treatments was 30.7% and 40.1% lower than CK in the 3L stage, respectively. The activity of CAT showed a trend of first increasing and then decreasing and reached the highest value with $T3 > T2 > CK > T1$ in the 3L stage. The SOD activity under high temperature treatment showed a trend of first decreasing and then increasing, and at the 4L stage, the SOD activity was 24.5% and 25.9% higher than CK, respectively. Under the higher temperature treatments, the POD activity showed a trend of first increasing and then decreasing, and compared with CK, with the effect order of $T3 > T2 > CK$. As the differentiation process progresses, the content of ABA, IAA, ZR, and GA_3 reaches its highest value at the 3L stage under high temperature treatment, while the highest value is only reached at the 4L stage under low temperature and CK treatment. During the 3L stage of high-temperature treatment, the IAA content was 31.5% and 62.5% higher than CK, and the GA_3 content was 107.4% and 87.9% higher than CK, respectively. The ABA/IAA, ZR/IAA ratios of T2 and T3 were lower than those of CK, with $T2, T3 < CK$. The ABA/ GA_3 ratio of T1 treatment was higher than the other three treatments during the differentiation process of hairy acid pulp flower buds and was 24.1% ~ 37.8% higher compared to CK, respectively. The soluble sugar and fructose of *Physalis pubescens* were accumulated under CK treatment in 3L stage, in which that soluble sugar was 75.8%, 33.6%, and 16.8% higher than T1 ~ T3, respectively. Therefore, different temperature treatments affected the flower bud differentiation of *Physalis pubescens*. Higher temperature promoted hormone synthesis, affected nitrogen content and the accumulation of soluble sugar and fructose, regulated the activity of antioxidant enzymes, and promoted the flower bud differentiation of *Physalis pubescens*, but led to the formation of abnormal fruit.

Keywords: *Physalis pubescens* L.; temperature treatments; flower bud differentiation; physiological property

花芽分化是高等植物进入生殖发育的关键标志,也是植物整个生活周期从营养生长阶段转向生殖生长阶段的重要转折点^[1]。温度对植物整个生长发育周期有着不可或缺的作用,而不同植物的花芽分化所需要的温度条件不同,温度过高或过低都会对花芽的正常形成和分化产生一定的影响^[2-3],高温可以抑制营养生长,促进生殖生长,加快花芽分化过程^[4-5]。

植物内源激素是植物整个生长发育过程中信号传导物质之一,对植物花器官形态建成过程具有重要作用。植物体内低水平的生长素(IAA)、高水平的脱落酸(ABA)和玉米素核苷(ZRs)可促进花芽分化^[6]。 GA 浓度在植物生长阶段处于低水平,而在花芽分化阶段迅速上升,花芽完成后浓度降低^[7];外部条件的改变也可引起植物内源激素的变化,促进正常成花。当植物受到高温胁迫时,体内 GA 浓度增加,花芽分化加快^[8-9]。植物花芽分化并不是单纯的依靠某一种或几种激素独立的动态变化影响成花,而是受到几种激素共同作用、共同协调完成花发育。高比值的 ABA/IAA、ZR/ GA_3 和 ZR/IAA 有助于花芽分化,而 ABA/ GA_3 的比值升高利于花发育^[10]。

花芽分化是植物内部各种反应有序进行的体

现,要想维持这种秩序,也离不开酶的作用,CAT、SOD 和 POD 的活性随着花芽分化的进行不断升高^[11],高活性的 SOD、POD 和 CAT 有利于花芽分化^[12]。碳水化合物不仅是结构和能量物质的给予者,还参与花发育的调控及花器官的形成^[5]。在植物进行花芽分化时,顶芽和叶片中的可溶性总糖含量也随着花芽分化进程而变化^[13]。在不同环境条件和处理措施下,可以增加植物地上部的碳水化合物含量,能够促进花芽分化,降低畸形果发生率,提高果实品质^[14]。

毛酸浆(*Physalis philadelphica* L.)是茄科酸浆属一年生草本植物,又名洋菇娘、黄菇娘及灯笼草等,具有较高的营养价值^[15-16]。毛酸浆花为喇叭形,合瓣花、两性花,单生于叶腋,腋芽即花芽^[17]。本文以毛酸浆为对象,研究在不同温度条件下毛酸浆成花的形态学观察及其花芽分化过程中全氮、抗氧化酶活性等生理指标的变化;另外毛酸浆由营养生长向生殖生长的转变与植株的生理变化特别是与内源激素、碳水化合物的关系既密切又复杂,但目前关于毛酸浆花芽分化和内源激素方面的研究鲜有报道。因此开展毛酸浆的成花过程及生理特性的研究具有重要意义,可为毛酸浆成花调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验处理

试验在安徽农业大学园艺试验中心进行,供试毛酸浆品种为‘大黄姑娘’。选取大小一致、籽粒饱满的种子,于 55℃ 清水浸种 24 h;然后将种子均匀置于放有湿纱布的培养皿中,在人工气候箱(白天 30℃、12 h,夜晚 26℃、12 h)里催芽 3~5 d。将草炭、珍珠岩和蛭石按体积比 3:1:1 混合均匀后,播种露白整齐的种子,然后放在人工气候箱中培养,生长环境温度为 27℃/20℃(昼/夜),光照为 180 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,空气相对湿度为 75%,昼夜时长均为 12 h。

当毛酸浆生长至 1 叶 1 心时,取长势一致的幼苗移栽到塑料营养钵中,置于各温度处理下培养。温度设置为 27℃/20℃(即最适温度培养为对照,CK)、23℃/16℃(低温处理,T1)、31℃/24℃(高温处理,T2)和 35℃/28℃(高温处理,T3),各处理 3 次重复。分别在 2 叶 1 心(2L)、3 叶 1 心(3L)、4 叶 1 心(4L)、5 叶 1 心(5L)、6 叶 1 心(6L)时期取样,用液氮速冻后,置于 -80℃ 冰箱保存。

1.2 测定指标及方法

1.2.1 取样固定 每个处理随机取 10 株幼苗顶芽,以 50%FAA 固定液(50%酒精:甲醛:冰乙酸=16:1:1)进行固定。每个处理 3 次重复。固定后进行抽气,使样本完全浸没在固定液中。

1.2.2 花芽分化观察 花芽放入包埋盒后,用不同浓度梯度的酒精进行脱水,二甲苯进行透明,然后包埋、切片、苏木精-伊红染色(HE 染色),在显微镜下观察不同苗龄的切片。

1.2.3 开花及坐果情况统计 将不同温度处理下的毛酸浆幼苗进行常规管理,当出现幼蕾后,每隔 10 d 记录毛酸浆植株开花及坐果情况,每个处理统计 10 株,3 次重复,第 30 d 结束统计。

1.2.4 生理指标测定 取离顶芽较近的第一片和第二片叶片,称取样品 0.1 g,每个测定指标 3 次重复。可溶性糖测定参考李合生^[18]的蒽酮比色法;果糖测定参考艾育芳^[19]的间苯二酚比色法。全氮含量测定参考郭敬等^[20]的 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{-H}_2\text{O}_2$ 微波消解-纳氏试剂法;超氧化物歧化酶(SOD)活性测定参考李合生^[18]的氮蓝四唑法;过氧化物酶(POD)活性测定参考李合生^[18]的愈创木酚法;过氧化氢酶(CAT)活性测定参考李合生^[18]的过氧化氢酶活性测定。采用酶联免疫吸附法(ELISA)测定花芽分化期 IAA、ABA、GA₃、ZR 等 4 种内源激素的含量。

1.3 数据分析与处理

所有试验数据取平均值。采用 SPSS 23 进行方差分析,采用最小显著性差异法(LSD)进行多重比较,采用 Microsoft Excel 2019 作图。

2 结果与分析

2.1 低温和对照处理下毛酸浆花芽分化的形态学观察

在整个花芽分化过程中,T1 和 CK 处理下分化阶段相同(图 1)。在 2L 期(即未分化期),两个处理的生长点细胞纵向分裂速度大于横向分裂,生长锥向上凸起,且生长锥上只有叶芽(T1A、CKA);在 3L 期(即分化初期),生长锥变宽,高度变小,呈半胖球形,此时的生长锥已变成生殖生长锥(T1B、CKB);在 4L 期(即萼片花瓣分化期),半胖球状生长锥周围细胞分裂较快,中央细胞分裂较慢,纵切面能看到边缘有两个明显的小凸起(T1C、CKC);在 5L 期(即雄蕊分化期),萼片原基基部结合,上部向内靠合生长,形成一个封闭的套状结构(T1D、CKD, a),其内部花瓣原基分化也是基部结合,上部靠合生长,纵切面也只见两个(T1D、CKD, b),并且花瓣原基内部生殖生长锥凸起,形成膨大的囊状结构,即雄蕊原基(T1D、CKD, c);在 6L 期(即雌蕊分化期),雄蕊原基发育成花药,纵切面能够看到蝴蝶状,此时雌蕊原基分化,进行伸长生长,不过 CK 的雌蕊能看到较细的花柱和 2 室子房(CKE, f, g)。

2.2 高温处理下毛酸浆花芽分化的形态学观察

T2 和 T3 处理下花芽分化的石蜡切片如图 1 所示,两个高温处理的花芽分化进程相似。在 2L 期,生长锥由叶芽分化转变为向花芽分化,由营养生长锥变成生殖生长锥(T2A、T3A);在 3L 期,生殖生长锥周围细胞分裂快,纵切面能够看到两个凸起即萼片原基,且这两个凸起上部分向内靠合生长(T2B、T3B, a),然而在 T3 处理下,纵切面还能看到花瓣原基的分化(T3B, b);在 4L 期,在萼片原基内部,花瓣原基上部也向内靠合生长分化,其中 T2 和 T3 处理下均不明显(T2C、T3C, b),同时,在花瓣原基分化内部,纵切面还能看到雄蕊原基的分化(T2C、T3C, c);在 5L 期,在雄蕊分化的内部,生殖生长锥伸长生长,形成雌蕊原基的分化(T2D、T3D, d);至 6L 期,萼片基部始终结合,上部却呈现不同程度的分离(T2E、T3E),此时,雄蕊原基发育成花药,纵切面呈蝴蝶状,雌蕊原基纵切面能够看到 2 室子房和胎座(T2E、T3E, g, h)。然而 T2 和 T3 处理的切片图与 CK 相比,从 3L 期开始,萼片原基上部向内靠合生长的部分,已呈现不同程度的分离,至 6L 期雌蕊

分化结束,不能形成完全闭合的套状结构。说明高温处理不利于毛酸浆套状宿存花萼的形成。

2.3 不同温度处理对毛酸浆花芽分化进程的影响

毛酸浆花芽分化分为未分化期、分化初期、萼片花瓣分化期、雄蕊分化期和雌蕊分化期(表 1)。在正常温度下,毛酸浆幼苗从 3L 期开始进行花芽分化,此时生长锥上有圆状突起,且正常温度和低温条件下,幼苗在 6L 期才有 50%以上完成整个花芽分化。高温处理后,幼苗在 2L 期就开始花芽分化,且随着花芽分化的进行,在 5L 期时,雌蕊分化进程已达 50%及以上。由此可知,高温处理促进了毛酸浆幼苗花芽分化的进程。

2.4 不同温度处理对毛酸浆开花及坐果情况的影响

如表 2 所示,不同温度处理的毛酸浆开花数差异不显著。T2 和 T3 处理下坐果数差异不显著,但与 CK

和 T1 处理存在显著差异。CK 和 T1 处理无畸形果,果实形状如图 2 所示,说明高温处理诱导产生畸形果。

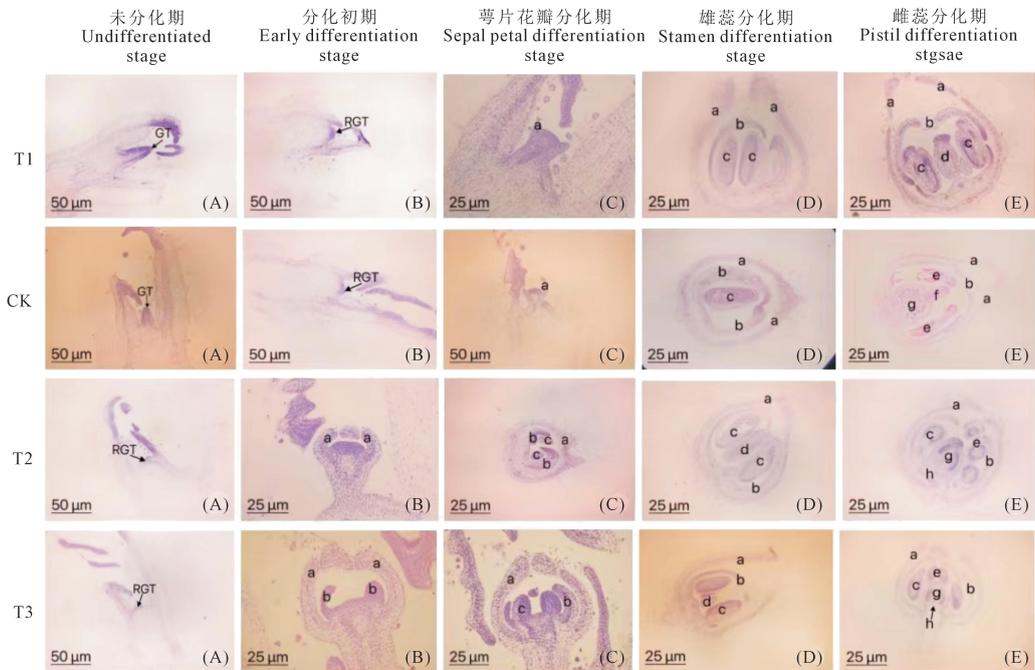
表 1 毛酸浆幼苗花芽分化分级统计

Table 1 Effect of different treatments on the classification of flower bud differentiation of *Physalis pubescens* L.

处理 Treatment	分化期 Differentiated stage				
	2L	3L	4L	5L	6L
T1	0%(0)	20%(1)	26.67%(2)	43.33%(3)	53.33%(4)
CK	0%(0)	23.33%(1)	30%(2)	46.67%(3)	56.67%(4)
T2	13.33%(1)	23.33%(2)	40.0%(3)	50%(4)	56.67%(4)
T3	16.17%(1)	26.67%(2)	46.67%(3)	53.33%(4)	60%(4)

注:0、1、2、3、4 分别表示未分化期、分化初期、萼片花瓣分化期、雄蕊分化期、雌蕊分化期。

Note: 0, 1, 2, 3, and 4 represents undifferentiated phase, early differentiated phase, sepal petal differentiated phase, stamen differentiated phase, and pistil differentiated phase, respectively.



注:T1、CK、T2 和 T3 分别表示 23℃/16℃、27℃/20℃、31℃/24℃ 和 35℃/28℃ 处理。GT:生长锥,RGT:生殖生长锥,a:萼片原基,b:花瓣原基,c:雄蕊原基,d:雌蕊原基,e:花粉粒,f:花柱,g:子房,h:胎座。

Note: T1, CK, T2, and T3 represents the treatment at 23℃/16℃, 27℃/20℃, 31℃/24℃, and 35℃/28℃, respectively. GT: Growing tip, RGT: Reproductive growth tip, a: Sepal primordium, b: Petal primordium, c: Stamen primordium, d: Pistil primordium, e: Pollen, f: Style, g: Ovary, h: Placenta.

图 1 不同处理条件下毛酸浆花芽分化切片

Fig.1 Flower bud differentiation slices of *Physalis pubescens* L. under different treatment conditions

表 2 不同处理下毛酸浆开花及坐果情况

Table 2 Effect of different treatments on the flowering and fruit setting of *Physalis pubescens* L.

处理 Treatment	开花数 Flowering number	坐果数 Fruit set	畸形果数 Abnormal fruit
T1	9±1.18a	7.3±0.78b	0b
CK	9.2±1.25a	7.4±0.66b	0b
T2	10.1±1.30a	8.9±0.70a	4.8±0.75a
T3	10.1±1.37a	9.2±0.87a	5.2±0.75a

注:同列不同字母表示差异显著(P<0.05)。

Note: Different letters indicate significant differences (P<0.05).

The same below.



图 2 不同处理条件下毛酸浆果实形状

Fig.2 Effect of different treatments on the fruit shape of *Physalis pubescens* L.

2.5 不同温度处理对毛酸浆全氮含量和抗氧化酶活性变化的影响

在不同温度处理下毛酸浆花芽分化过程中全氮含量变化趋势如图 3A 所示。T1 处理下,不同分化过程中全氮含量整体呈下降趋势;在 3L 期,不同处理全氮含量表现为 $T3 < T2 < CK < T1$, 并且 T2 和 T3 处理在 3L 期的全氮含量与 CK 处理相差最大, 分别比 CK 处理降低 30.7% 和 40.1%。然而 T1 处理条件下, 在 2L 期到 5L 期的全氮含量水平高于 CK 处理, 这说明较低温度有利于毛酸浆全氮的积累。

从图 3B 可知, 在不同温度处理下毛酸浆花芽分化过程中 CAT 活性呈先升高后降低趋势, 在 2L 期, T2、T3、CK 处理的 CAT 活性表现为 $T3 > T2 > CK$, 分别比 CK 提高 20.7% 和 33.9%。在 3L 期达到最高值, 并且 CAT 活性表现为 $T3 > T2 > CK > T1$ 。然后随着花芽分化的进行, T2 和 T3 处理的 CAT 活性下降幅度比 CK 处理大。在不同温度处理下, 毛酸浆花芽分化过程中 SOD 和 POD 活性变化趋势如图 3C、D 所示。T2 和 T3 处理的 SOD 活性呈先降低后升高趋势, 但降低幅度很小。与 CK 处理相比, 两个高温处理的 SOD 活性高于 CK 处理, 高温处理下 POD 活性呈先升高后降低趋势, 并且 T2 和 T3 处理下 POD 活性高于 T1 和 CK 处理。

2.6 不同温度处理下毛酸浆内源激素含量的变化

如图 4 所示, 不同温度条件下, T1 和 CK 处理的

ABA、IAA、ZR 和 GA_3 含量变化趋势相近, 而 T2 和 T3 处理下 4 种激素含量的动态变化趋势相近。在 3L 期, T2 和 T3 处理的 ABA、IAA、ZR 和 GA_3 含量达到最高值; 在 4L 期, T1 和 CK 处理的 ABA、IAA、ZR 和 GA_3 含量达到最高值。T2 和 T3 处理的 IAA、ZR 和 GA_3 含量整体高于 CK 和 T1 处理。说明高温处理下能促进毛酸浆内源激素的合成。

2.7 不同温度处理下毛酸浆内源激素比值的变化

ABA/IAA 的动态变化如图 5A 所示, T1 和 CK 处理的 ABA/IAA 比值变化趋势一致, T2 和 T3 处理的 ABA/IAA 比值变化趋势一致。ZR/IAA 比值(图 5B)整体呈现先升高后降低趋势。在毛酸浆整个花芽分化过程中, T2 和 T3 处理的 ABA/IAA、ZR/IAA 比值均低于 CK 处理; 其中, 在 2L 期到 3L 期, 4 种温度处理的 ABA/IAA 和 ZR/IAA 比值呈上升趋势。在毛酸浆整个花芽分化过程中, T2 和 T3 处理的 ABA/IAA、ZR/IAA 比值均小于 CK 处理。

ZR/ GA_3 比值变化如图 5C 所示, 在 2L 期, 不同处理的 ZR/ GA_3 比值表现为 $T3 > T2 > T1 > CK$ 。随着花芽分化的进行, 在 3L、5L、6L 期, 高温处理组的 ZR/ GA_3 比值表现为 $T3 > T2 > CK$ 。ABA/ GA_3 比值变化如图 5D 所示, CK 和 T1 处理的 ABA/ GA_3 比值变化趋势一致, 其中 T1 处理的 ABA/ GA_3 比值高于其他 3 个处理。在 2L 期, 高温处理组的 ABA/ GA_3 比值低于 CK 处理, 随后比值升高, 在 3L、5L、6L 期均高于 CK 处理。

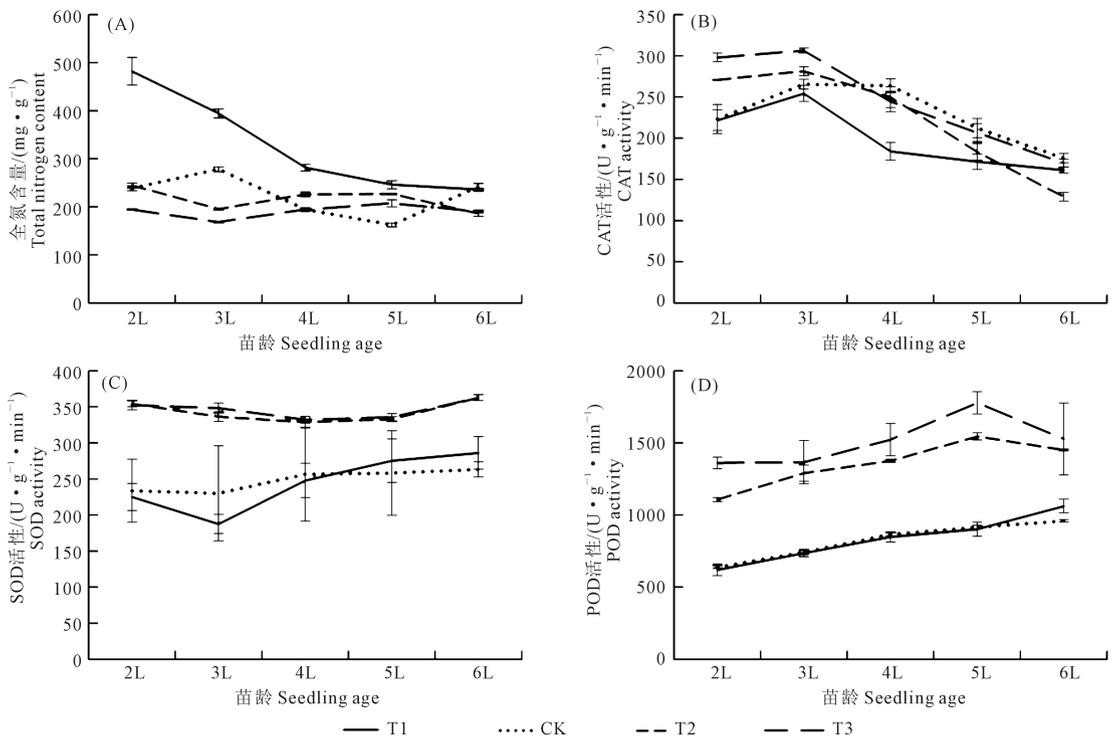


图 3 不同处理的毛酸浆全氮含量和抗氧化酶活性变化

Fig.3 Effect of different treatments on the total nitrogen content and antioxidant enzyme activity of *Physalis pubescens* L.

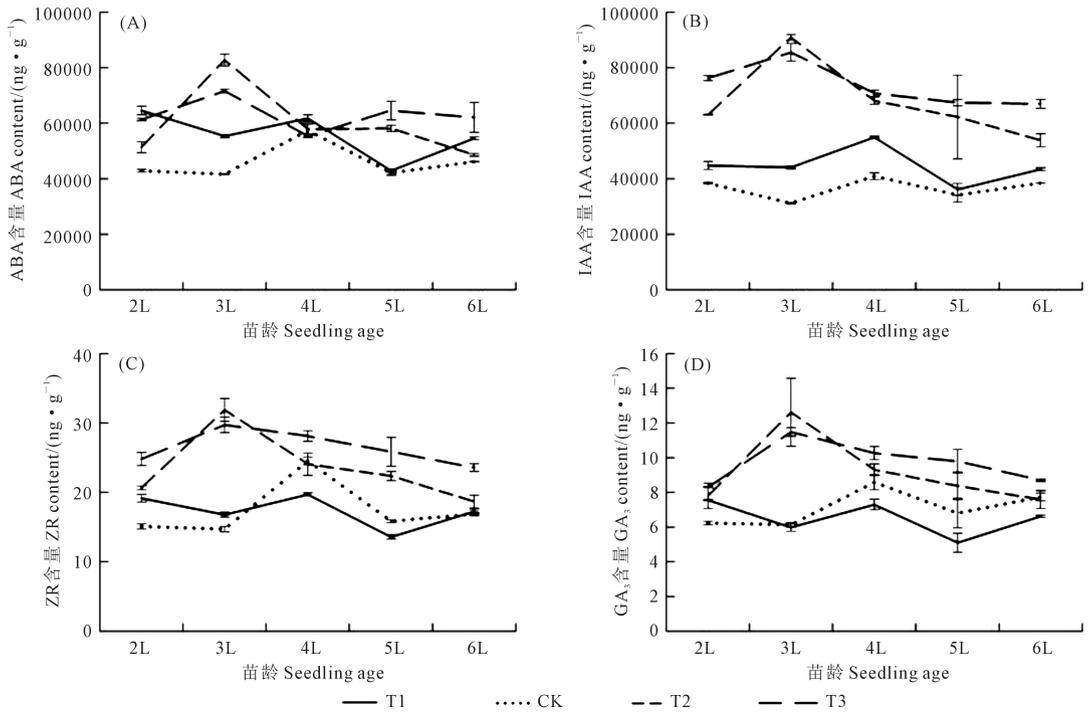


图 4 不同处理下毛酸浆内源激素含量的变化

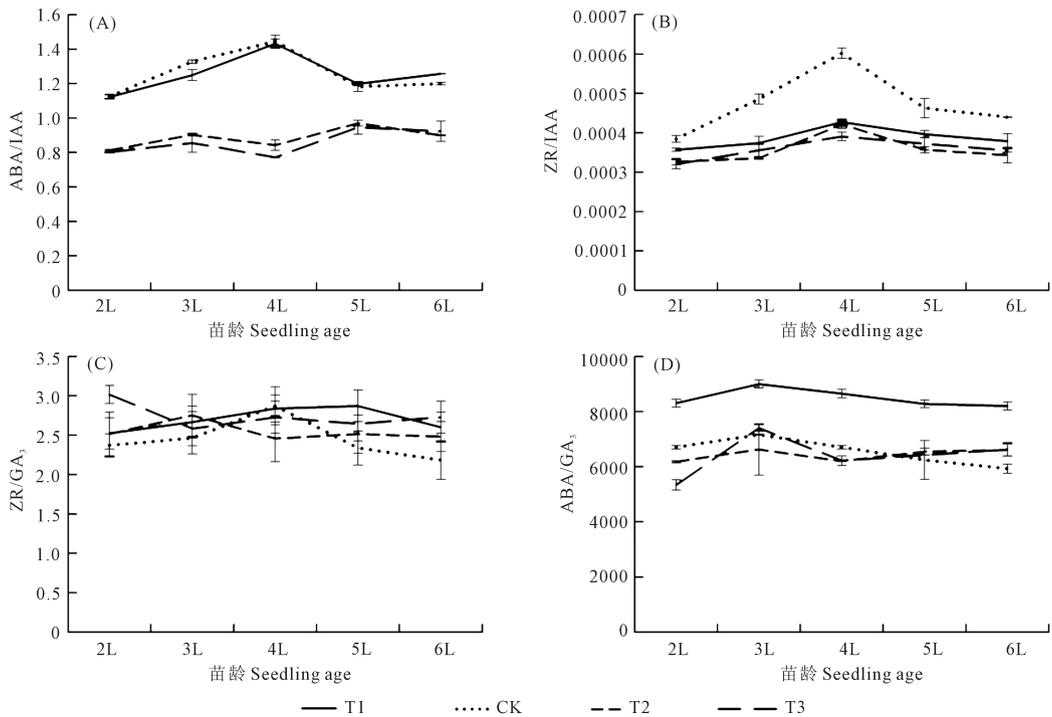
Fig.4 Effect of different treatments on the endogenous hormone content of *Physalis pubescens* L.

图 5 不同处理下毛酸浆内源激素比值的变化

Fig.5 Effect of different treatments on the endogenous hormone ratio of *Physalis pubescens* L.

2.8 不同温度处理下毛酸浆可溶性糖和果糖含量的变化

由图 6A 可以看出,CK 条件下毛酸浆在 3L 期积累了大量的可溶性糖,分别较 T1、T2、T3 提高 75.8%、33.6%、16.8%。在 5L 期和 6L 期,各处理可溶性糖含量增加;T2 和 T3 处理可溶性糖在整个花

芽分化过程中呈逐渐上升趋势。毛酸浆花芽分化过程中果糖变化趋势如图 6B 所示,T2 和 T3 条件下,毛酸浆花芽分化过程中叶片果糖含量的动态变化趋势相同,果糖含量均在 6L 期达到最大值;T1、T2 和 T3 处理的果糖含量在 2L 期高于 CK 处理,增幅分别为 7.9%、25.7%和 21.0%,但在 3L、4L 与 5L

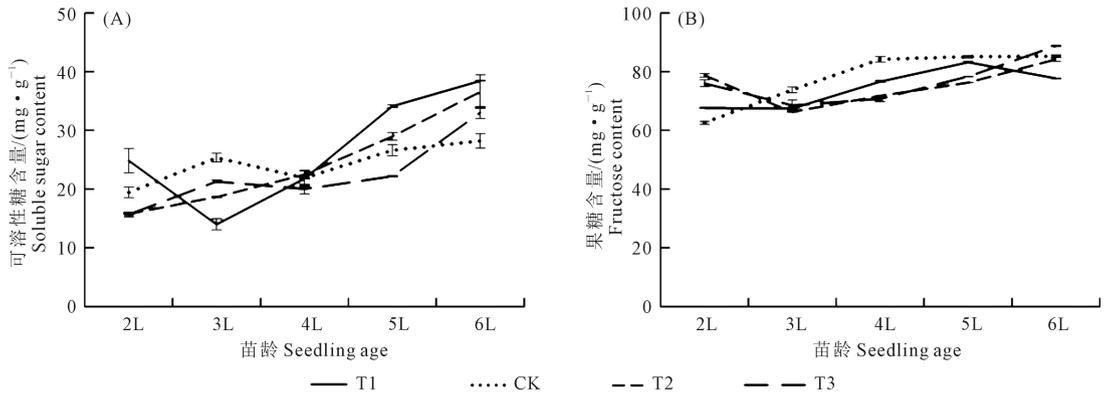


图 6 不同处理下毛酸浆可溶性糖和果糖含量变化

Fig.6 Effect of different treatments on the soluble sugar and fructose content of *Physalis pubescens* L.

期均低于 CK 处理,并且在 3L 期前,各处理组的果糖含量呈降低趋势。T2 和 T3 处理在 5L 期和 6L 期的果糖含量分别表现为 CK>T1>T3>T2 和 T3>CK>T2>T1。

3 讨论与结论

通过‘大黄姑娘’毛酸浆花芽切片与茄科植物的成花形态结构比较分析^[21]得出:‘大黄姑娘’毛酸浆的花芽分化分为未分化期、分化初期、萼片花瓣分化期、雄蕊分化期和雌蕊分化期,其中萼片原基形成一个全封闭套状,在整个花器官形成过程均无分离现象。

温度是影响植物花芽分化的关键因子之一。在果菜类正常花芽分化进程的温度范围内,花芽分化的时间随温度的升高而提前^[5],但在高温条件下,花芽分化快、质量差、易造成花畸形。本研究发现,T1 处理下毛酸浆幼苗花芽分化和 CK 处理一致,均在 2L 期处于未分化期,3L 期处于分化初期,直到 6L 期才开始进行雌蕊分化。而当毛酸浆花芽分化期处于 T2 时,观察切片发现 2L 期有 13.33% 的幼苗进入了分化初期,5L 期 50% 的幼苗完成了雌蕊分化。但在 T2 和 T3 处理下的宿存花萼,上部分离不能形成包含的套装结构,并且超过 50% 的果实是裸露在宿存花萼的外部,与 CK 和 T1 处理下的果实差别很大。说明高温处理影响花芽分化过程中萼片原基的分化,从而导致畸形果的产生,并随着温度的升高,畸形花产生率也升高,畸形越明显^[22]。

在植株的花芽分化进程中,需要含氮化合物的供给,以满足花器官形成之需^[23]。在毛酸浆的花芽分化 2L 到 5L 期,T1 处理下全氮含量均显著高于 CK、T2 和 T3 处理,且呈降低趋势。这是因为低温诱导毛酸浆花芽分化初期时,植株接受低温信号,诱导氮向叶片转移,用于合成含氮化合物,为花芽

分化作充足准备;随着花芽分化的进行,需要消耗氮素,此时叶片中的含氮化合物分解并运输到花芽,为花器官的正常分化提供基础保障,从而使得叶片中的全氮含量不断下降;在 6L 期时,雌蕊已分化,这时全氮含量又恢复至 CK 处理水平^[24]。然而 T2 和 T3 处理的全氮变化趋势与 CK 相反。在 3L 期,两个高温处理的全氮含量均低于 CK 处理。这是因为高温处理下,为使毛酸浆花芽分化正常进行,叶片中的全氮要不断转移至花芽,为花芽保证营养供给;在 5L 期,两个高温处理的全氮含量却高于 CK 处理,因为此时花芽已进行雌蕊分化,使剩下的全氮又回流至叶片。由此可见,高温处理下叶片全氮含量的减少会促使毛酸浆花芽分化的启动,有利于毛酸浆提前完成花芽分化。

高温处理会打破植株体内的活性氧平衡,进而影响正常的花芽分化过程^[25]。本研究发现,SOD 活性在不同处理条件下呈先下降后上升趋势,说明高温处理能够诱导植株叶片中 SOD 积累,以消除活性氧带来的伤害,而且随着花芽分化的进行,SOD 活性增高^[26],这表明高水平的 SOD 活性提高有利于维持花芽分化的正常进行。T2 和 T3 处理的 POD 含量在整个花芽分化过程中均显著高于 CK 处理,表明在高温处理下,POD 累积有利于毛酸浆花芽分化,这与邓荏明等^[27]的研究结果一致。不同温度条件下 CAT 活性的变化均呈先升高后下降趋势^[28],高温处理的 CAT 活性在 2L 和 3L 期较 CK 处理高,说明高温促进 CAT 的合成,有利于花芽分化的启动。随着花芽分化的进行,不同温度处理的 CAT 活性均降低,表明花芽分化的正常进行需要较低水平的 CAT。

植物内源激素是植物整个生长发育过程中信号传导物质之一,对植物的生殖生长有不可替代的影响,其在植物体内的含量影响花芽正常的形态分

化。当植物在花芽分化期处于高温胁迫时,内源激素含量增加,进而加快花芽形态分化的完成^[29-31]。本文通过测定不同温度条件下的叶片 ABA、IAA、ZR 和 GA₃ 含量发现,低温和 CK 处理在 4L 期的激素含量达到峰值,而高温处理的激素含量在 3L 期就达到峰值,且高温处理的激素含量总体高于低温和 CK 处理,此时萼片原基开始分化,随着花芽分化的进行,在 3L 期达到峰值,高温促进了激素的形成,而 ABA、IAA、ZR 和 GA₃ 含量的增加促进花芽分化提前完成^[32-34]。

植物发育是多种复杂反应持续发生变化的过程,各激素并不独立参与花芽的分化,而是相互协调、共同作用完成整个分化过程。ABA/IAA、ABA/GA₃、ZR/IAA 和 ZR/GA₃ 比值的升高有助于促进植株花芽分化^[35-36]。本研究表明在不同温度条件下, T2 和 T3 处理的毛酸浆花芽分化过程中 ABA/IAA 与 ZR/IAA 整体水平平均比 CK 处理低,并且在 5L 期均有 50% 及以上的植株完成雌蕊分化。说明低水平的 ABA/IAA 和 ZR/IAA 有助于毛酸浆花芽的形态分化。这可能是因为高温诱导大量 ABA、ZR 和 IAA 的生成,而 ABA 和 ZR 合成量整体上少于 IAA 合成量。在 T1 处理下,ABA/GA₃ 处于高比值状态,但整体花芽分化进度与 CK 一致。在 T2 和 T3 处理下,3L、5L、6L 期的 ABA/GA₃ 均呈升高趋势,且毛酸浆花芽分化进程提前,这说明高水平的 ABA/GA₃ 比值有助于花芽形态的建成。在 2L 期, T3 处理的 ZR/GA₃ 比值高于其他处理,说明高温胁迫下高比值的 ZR/GA₃ 有助于花芽分化的启动。在毛酸浆花芽分化过程进行高温胁迫处理,低水平的 ABA/IAA、ZR/IAA 比值和较高的 ABA/GA₃、ZR/GA₃ 比值对毛酸浆花芽形态分化有相应的促进作用。

碳水化合物是植株正常花芽分化的物质基础,影响着植物花芽分化的进程。逆境胁迫会改变植物体内碳水化合物的分配,从而调控生长发育过程中碳水化合物在源和库之间的运输^[37-38]。本研究发现不同温度处理下,随着发芽分化,植物叶片中可溶性糖与果糖整体呈升高趋势,说明可溶性糖和果糖含量高有利于毛酸浆的花芽分化;但在 2L 期, T2 和 T3 处理的可溶糖含量低于 CK 处理,而果糖含量却高于 CK 处理,表明高温胁迫使叶片中的可溶性糖转移至花芽,在一定程度上缓解高温对花芽分化造成的伤害。

参考文献:

[1] GOU J Q, TANG C R, CHEN N C, et al. SPL7 and SPL8 represent a novel flowering regulation mechanism in switchgrass [J]. *New Phytologist*, 2019, 222(3): 1610-1623.

[2] MICHAELS S D, AMASINO R M. Memories of winter: vernalization and the competence to flower[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2000, 23(11): 1145-1153.

[3] 王桢, 李心, 李青竹, 等. 不同温度调控下西红柿花芽分化进程及内源激素动态变化[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2021, 49(4): 102-112.

WANG Z, LI X, LI Q Z, et al. Process of floral bud differentiation and dynamic changes of endogenous hormones under different temperatures in saffron (*Crocus sativus* L.) [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2021, 49(4): 102-112.

[4] 马刘峰, 易海艳, 易霞, 等. 不同光周期和温度处理对黄瓜花芽分化的影响[J]. *北方园艺*, 2012, (21): 25-26.

MA L F, YI H Y, YI X, et al. Effect of different photoperiod and temperature on flower bud differentiation of *Cucumis sativus* L. [J]. *Northern Horticulture*, 2012, (21): 25-26.

[5] 袁慧敏, 王革伏, 樊佳茹, 等. 高温对番茄幼苗生长和花芽分化的影响[J]. *西北植物学报*, 2019, 39(10): 1768-1775.

YUAN H M, WANG G F, FAN J R, et al. Effect of high temperature stress on growth and floral bud differentiation of tomato seedlings [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(10): 1768-1775.

[6] 张衡锋, 韦庆翠, 汤庚国. 番红花花芽分化过程中内源激素和糖含量的变化[J]. *云南农业大学学报(自然科学)*, 2018, 33(4): 684-689.

ZHANG H F, WEI Q C, TANG G G. Changes in the endogenous hormones and carbohydrate contents in *Crocus sativus* L. during floral bud differentiation [J]. *Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science)*, 2018, 33(4): 684-689.

[7] 贺娜, 马婷, 徐田. 油橄榄花芽分化期叶片内含物变化规律研究[J]. *林业调查规划*, 2016, 41(1): 28-30, 43.

HE N, MA T, XU T. Variation law of nutrient and endogenous hormones content in leaves of *Olea europaea* at flower bud differentiation stage [J]. *Forest Inventory and Planning*, 2016, 41(1): 28-30, 43.

[8] CARMO VASCONCELOS M, GREVEN M, WINEFIELD C S, et al. The flowering process of *Vitis vinifera*: a review [J]. *American Journal of Enology and Viticulture*, 2009, 60(4): 411-434.

[9] LUCIDOS J G, RYU K B, YOUNIS A, et al. Different day and night temperature responses in *Lilium hansonii* in relation to growth and flower development [J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2013, 54(5): 405-411.

[10] LI T, ZHANG Y J, DAI J L, et al. High plant density inhibits vegetative branching in cotton by altering hormone contents and photosynthetic production [J]. *Field Crops Research*, 2019, 230: 121-131.

[11] 吴光炎, 孙莉琼, 王康才, 等. 变温处理对西红柿花芽分化及其生理生化的影响[J]. *西北植物学报*, 2021, 41(8): 1338-1346.

WU G Y, SUN L Q, WANG K C, et al. Effects of variable temperature treatments on flower bud differentiation of *Crocus sativus* L. [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, 41(8): 1338-1346.

[12] 张莹婷, 杨秀莲, 何岭, 等. 2 种石蒜花芽分化与碳水化合物、抗氧化酶及内源激素变化的关系 [J]. *安徽农业大学学报*, 2019, 46(2): 342-349.

ZHANG Y T, YANG X L, HE L, et al. Relationships between flower bud differentiation in two kinds of *Lycoris* and the changes of carbohydrate, antioxidant enzymes and endogenous hormones [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2019, 46(2): 342-349.

[13] 汪炳良, 邓俭英, 曾广文. 萝卜花芽分化过程中茎尖和叶片碳水化合物含量的变化 [J]. *园艺学报*, 2004, 31(3): 375-377.

WANG B L, DENG J Y, ZENG G W. Changes in carbohydrate content of stem apices and leaves during floral bud differentiation in radish (*Raphanus sativus* L.) [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2004, 31

- (3): 375-377.
- [14] 董晓晓, 别沛婷, 袁涛. 3 个牡丹品种花芽分化过程形态及叶片碳水化合物质量分数变化[J]. 东北林业大学学报, 2020, 48(7): 34-39.
DONG X X, BIE P T, YUAN T. Changes of morphology and carbohydrate content in leaves of three tree peony during flower bud differentiation[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2020, 48(7): 34-39.
- [15] 王艺, 张庆钢, 高蕊笑, 等. 毛酸浆的研究进展[J]. 农产品加工, 2020, (4): 72-76, 81.
WANG Y, ZHANG Q G, GAO R X, et al. Research status and development trend of *Physalis pubescens*[J]. Farm Products Processing, 2020, (4): 72-76, 81.
- [16] 赵凯月, 胡淑涵, 侍福梅. 资源植物毛酸浆的加工产品现状及展望[J]. 食品研究与开发, 2022, 43(3): 180-185.
ZHAO K Y, HU S H, SHI F M. Processed products and prospects of a resource plant, *Physalis pubescens* L.[J]. Food Research and Development, 2022, 43(3): 180-185.
- [17] 王晓英, 刘长姣, 段连海, 等. 毛酸浆开发利用的研究进展[J]. 中国酿造, 2014, 33(2): 5-8.
WANG X Y, LIU C J, DUAN L H, et al. Research progress of development and utilization of *Physalis pubescens* [J]. China Brewing, 2014, 33(2): 5-8.
- [18] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 164-199.
LI H S. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 164-199.
- [19] 艾育芳. 早晚熟油菜成花机理的初步研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2011.
AI Y F. Preliminary study on flowering mechanism of early and late maturing of oilseed rape (*Brassica napus* L.)[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2011.
- [20] 郭敬, 杨小秋. 微波消解-纳氏试剂比色-分光光度法测定烟叶中的总氮含量[J]. 中国测试, 2013, 39(增刊 2): 54-56.
GUO J, YANG X Q. Determination of total nitrogen in tobacco by ultraviolet-visible spectrometry after digestion with micro-wave and colored by Nessler's reagent[J]. China Measurement & Test, 2013, 39(S2): 54-56.
- [21] 康文隽, 安黎哲. 几种茄科植物花芽发育的比较[J]. 西北植物学报, 1990, 10(2): 105-110.
KANG W J, AN L Z. The comparison of floral bud differentiation in some Solanaceae plants [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1990, 10(2): 105-110.
- [22] 姜建福. 甜樱桃花芽分化及温度对其影响的研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2009.
JIANG J F. Flower bud differentiation in sweet cherry and the influence of temperature[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2009.
- [23] MOSOLOV V V, VALUEVA T A. Proteinase inhibitors in plant biotechnology: a review[J]. Applied Biochemistry and Microbiology, 2008, 44(3): 233-240.
- [24] 段九菊, 张超, 曹冬梅, 等. 低温诱导对蝴蝶兰花芽分化及碳、氮含量的影响[J]. 山西农业科学, 2014, 42(7): 678-682.
DUAN J J, ZHANG C, CAO D M, et al. Influence of low temperature induction on floral bud differentiation, carbon and nitrogen contents of *Phalaenopsis*[J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 2014, 42(7): 678-682.
- [25] QIN Z R, BAI Y X, MUHAMMAD S, et al. Divergent roles of FT-like 9 in flowering transition under different day lengths in *Brachypodium distachyon*[J]. Nature Communications, 2019, 10(1): 812.
- [26] 朱静, 杨再强, 李永秀, 等. 高温胁迫对设施番茄和黄瓜光合特性及抗氧化酶活性的影响[J]. 北方园艺, 2012, (1): 63-68.
ZHU J, YANG Z Q, LI Y X, et al. Effect of high temperature on the photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of cucumber and tomato in greenhouse[J]. Northern Horticulture, 2012, (1): 63-68.
- [27] 邓荭明, 熊格生, 袁小玲, 等. 棉花不同耐高温品系的 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量差异及其对盛花期高温胁迫的响应[J]. 棉花学报, 2010, 22(3): 242-247.
DENG J M, XIONG G S, YUAN X L, et al. Differences in SOD, POD, CAT activities and MDA content and their responses to high temperature stress at peak flowering stage in cotton lines with different tolerance to high temperature [J]. Cotton Science, 2010, 22(3): 242-247.
- [28] 赵勇竣, 徐术菁, 王钊, 等. 高温胁迫对 3 个番茄品种生长和生理指标的影响[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(17): 147-149.
ZHAO Y J, XU S J, WANG Z, et al. Influences of high temperature stress on growth and physiological indices of three tomato cultivars [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(17): 147-149.
- [29] 曹尚银, 张俊昌, 魏立华. 苹果花芽孕育过程中内源激素的变化[J]. 果树学报, 2000, 17(4): 244-248.
CAO S Y, ZHANG J C, WEI L H. Studies on the changes of endogenous hormones in the differentiation period of flower bud in apple trees[J]. Journal of Fruit Science, 2000, 17(4): 244-248.
- [30] LUCIDOS J G, RYU K B, YOUNIS A, et al. Different day and night temperature responses in *Lilium hansonii* in relation to growth and flower development [J]. Horticulture, Environment, and Biotechnology, 2013, 54(5): 405-411.
- [31] KHODOROVA N V, BOITEL-CONTI M. The role of temperature in the growth and flowering of geophytes [J]. Plants, 2013, 2(4): 699-711.
- [32] RAKNGAN J, GERMMA H, IWABORI S. Flower bud formation in Japanese pear trees under adverse conditions and effects of some growth regulators[J]. Japanese Journal of Tropical Agriculture, 1995, 39(1): 1-6.
- [33] OKUDA H, KIHARA T, IWAGEKI I. Effects of cropping on photosynthesis, dark respiration, leaf ABA concentration and inflorescence induction in satsuma mandarin[J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 1995, 64(1): 9-16.
- [34] 李聪聪, 叶晓青, 邓衍明. 不同温度处理对双瓣茉莉开花的影响[J]. 北方园艺, 2018, (4): 103-109.
LI C C, YE X Q, DENG Y M. Effects of different temperature treatments on flowering of *Jasminum sambac*[J]. Northern Horticulture, 2018, (4): 103-109.
- [35] LINKIES A, LEUBNER-METZGER G. Beyond gibberellins and abscisic acid: how ethylene and jasmonates control seed germination [J]. Plant Cell Reports, 2012, 31(2): 253-270.
- [36] HALITSCHKE R, HAMILTON J G, KESSLER A. Herbivore-specific elicitation of photosynthesis by mirid bug salivary secretions in the wild tobacco *Nicotiana attenuata* [J]. New Phytologist, 2011, 191(2): 528-535.
- [37] ROLLAND F, MOORE B, SHEEN J. Sugar sensing and signaling in plants[J]. The Plant Cell. 2002, 14(S1):S185-S205.
- [38] BAENA-GONZÁLEZ E, ROLLAND F, THEVELEIN J M, et al. A central integrator of transcription networks in plant stress and energy signalling[J]. Nature, 2007, 448(7156): 938-942.