

枣花芽分化过程中营养物质和内源激素含量 及抗氧化酶活性变化研究

阿布都卡尤木·阿依麦提^{1,2}, 樊丁宇¹, 岳婉婉^{1,2}, 赵婧彤^{1,2}, 郝庆^{1*}

(1 新疆农业科学院 园艺作物研究所/农业部新疆地区果树科学观测实验站, 乌鲁木齐 830091; 2 新疆农业大学 林学与园艺学院, 乌鲁木齐 830052)

摘 要:以新疆主栽品种灰枣和骏枣的花芽为材料,测定不同分化时期花芽的可溶性糖、还原糖、淀粉、可溶性蛋白含量, SOD、POD、PPO、CAT 活性以及内源 GA_3 、IAA、ABA、ZT 水平的变化,并分析它们与花芽分化的关系,为枣花芽分化调控提供理论参考。结果表明:(1)灰枣和骏枣花芽可溶性糖、还原糖和淀粉含量在花芽分化过程的变化趋势基本相似,于花原基分化期至雌蕊分化期先降低后升高,至雌蕊分化期到达峰值;而可溶性蛋白质含量变化趋势相反,在花原基分化期至雌蕊分化期先上升再降低。(2)在整个花芽分化过程中,其 POD、PPO、CAT 活性变化趋势基本一致,从花芽开始分化后逐步降低,最低点出现在雌蕊分化期;两个品种花芽 SOD 活性在花原基分化期至分化初期时显著上升,之后 SOD 活性在灰枣中不断降低,而在骏枣中则显著上升。(3)两品种花芽 IAA、 GA_3 、ZT 含量在分化过程中的变化规律基本相似,它们均在萼片分化期前呈下降趋势,之后 GA_3 、ZT 含量及灰枣中 IAA 含量逐渐上升,而骏枣 IAA 含量在萼片分化期至花瓣分化期呈先显著上升后下降再上升;灰枣 ABA 含量在花原基分化期至萼片分化期显著上升,而同期骏枣则显著降低,随着分化进程的推进,灰枣 ABA 含量在萼片分化期后逐步降低,而骏枣则逐步上升并在雌蕊分化期达到峰值。(4)花芽分化开始后,骏枣 ABA/IAA、ZT/IAA、 GA_3 /IAA 比值快速上升,但 GA_3 /ABA、ZT/ABA 的比值呈下降趋势;灰枣 ZT/IAA、 GA_3 /IAA 在花原基分化期至萼片分化期显著上升后降低,分化结束后低于花原基分化期。研究认为,枣花芽开始分化后会消耗大量的营养物质,导致花芽的可溶性糖、淀粉和还原糖含量降低,且整个分化过程中淀粉含量始终高于可溶性糖和还原糖含量;两个品种枣花芽分化过程中 POD、CAT、PPO 活性下降以及骏枣花芽分化过程中 SOD 活性的上升均有利于枣营养生长向生殖生长的转变,且枣花芽分化过程中低水平的 GA_3 和 IAA、中等水平的 ABA、较高水平的 ZT,以及较高的 ZT/IAA、ABA/IAA 和 GA_3 /IAA 有利于枣花芽分化和花芽形成。

关键词:枣;花芽分化;营养物质;抗氧化酶;内源激素

中图分类号:Q945.6; S665.1

文献标志码:A

Changes of Nutrients, Endogenous Hormones and Antioxidant Enzymes Activities during Flower Bud Differentiation Process of *Ziziphus jujuba*

ABUDOUKAYOUMU Ayimaiti^{1,2}, FAN Dingyu¹, YUE Wanwan^{1,2}, ZHAO Jingtong^{1,2}, HAO Qing^{1*}

(1 Institute of Horticulture Crops, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences/Scientific Observing and Experimental Station of Pomology [Xinjiang], Ministry of Agriculture, Urumqi 830091, China; 2 College of Forestry and Horticulture, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China)

收稿日期:2020-10-08; **修改稿收到日期:**2021-01-14

基金项目:新疆农业科学院青年科技骨干创新能力培养项目(xjnkq-2020001);国家自然科学基金(31801815);中央财政林业改革发展资金(新[2018]TG08);新疆自治区林业专项(2019-4202012)

作者简介:阿布都卡尤木·阿依麦提(1995—),男,硕士,研究方向为果树栽培与生理。E-mail:315894588@qq.com

* 通信作者:郝庆,研究员,硕士生导师,研究方向为新疆特色果树栽培与技术推广。E-mail:haopingxj@sohu.com

Abstract: Using the flower buds of Huizao and Junzao as materials, we determined the changes of soluble sugar, reducing sugar, starch, soluble protein contents, SOD, POD, PPO, CAT activities and endogenous GA_3 , IAA, ABA, ZT contents in flower buds at different differentiation stages, and discussed their relations with flower bud differentiation, so as to provide theoretical reference for the regulation of flower bud differentiation of *Zizyphus jujuba*. The results showed that: (1) the changes of soluble sugar, reducing sugar and starch contents of Huizao and Junzao during flower bud differentiation were basically similar. The contents of soluble sugar, reducing sugar and starch first decreased and then increased from flower primordium differentiation stage to pistil differentiation stage, and reached the peak at pistil differentiation stage; On the contrary, the contents of protein and carbohydrate first increased and then decreased from flower primordium differentiation stage to pistil differentiation stage. (2) With the beginning of flower bud differentiation, the activities of POD, PPO and CAT decreased gradually, and the lowest point appeared in pistil differentiation stage; the activity of SOD increased significantly from primordium differentiation stage to early differentiation stage, and then the activity of SOD decreased in Huizao, while increased in Junzao significantly. (3) The changes of IAA, GA_3 , and ZT contents during flower bud differentiation are basically similar. IAA, GA_3 , and ZT show a downward trend before the sepal differentiation stage, and then the contents of GA_3 , ZT and content of IAA in Huizao increased gradually, while the content of IAA in Junzao first increased significantly, then decreased and then increased from sepal differentiation stage to petals differentiation stage; the content of ABA increased significantly from primordium differentiation to sepal differentiation, but decreased significantly in Junzao. With the advance of differentiation, ABA content of Huizao decreased gradually after sepal differentiation, while increased gradually in Junzao and reached the peak at pistil differentiation. (4) With the beginning of flower bud differentiation, the ratios of ABA/IAA, ZT/IAA and GA_3 /IAA increased rapidly, but the ratios of GA_3 /ABA and ZT/ABA decreased; The ratios of ZT/IAA and GA_3 /IAA were significantly increased and then decreased from primordial differentiation stage to sepal differentiation stage. After differentiation, the ratios of ZT/IAA and GA_3 /IAA were lower than those at primordial differentiation stage. The results suggested that after the flower buds of jujube start to differentiate, they consume a lot of nutrients, the soluble sugar, starch and reducing sugar contents of the flower buds are reduced, and the starch content is always higher than the soluble sugar and reducing sugar during the whole differentiation process. The decrease of POD, CAT, PPO activities during the flower bud differentiation process of the two varieties, and the increase of SOD activity during the flower bud differentiation process of Junzao, are conducive to the transition from vegetative growth to reproductive growth; In the process of jujube flower bud differentiation, low levels of GA_3 and IAA, medium level of ABA, higher level of ZT and high ratios of ZT/IAA, ABA/IAA and GA_3 /IAA are beneficial to the differentiation and formation of jujube flower buds.

Key words: *Zizyphus jujuba* Mill.; flower bud differentiation; nutrients; antioxidant enzymes; endogenous hormones

枣(*Zizyphus jujuba* Mill.)属于鼠李科(Rhamnaceae)枣属(*Zizyphus* Mill.),原产中国,栽培历史悠久^[1]。枣花芽分化不同于其他果树,属当年分化、当年开花,分化期短、分化速度快,在整个成花过程中可不断分化、多次分化^[2-3]。花芽分化是一个比营养器官分化更为复杂的过程,是果树生长发育过程中一个极为重要的时期,它与生产密切相关,直接影响果实的品质与产量^[4]。果树只有形成一定数量的优质花芽才能保证获得理想的产量和克服大小年结果现象,而影响果树花芽分化的因素主要是环境因子以及植物体内的营养和各内源激素相互协调的动态平衡关系,它们共同控制营养转向,从而对花芽

分化发育起调控作用,而不同物质的作用效应依物质种类、作用时期和植物种类而不同^[5]。因此,明确枣花芽分化时间的碳水化合物、抗氧化保护酶及内源激素的运转规律,对人为调控花芽质量,改善和提高果实品质,并为育种工作的顺利进行提供理论依据。

花芽分化作为植物开花机理研究中的一个重点,它是受多因素调节与控制,各物质通过一系列复杂生理生化反应由量变到质变的过程。花芽分化期植物内部新陈代谢活跃,营养物质是花芽分化的基础^[6]。多数报道曾指出,淀粉、可溶性糖及蛋白质等营养物质对植物花芽分化发挥着重要作用^[7]。如刘俊松等^[8]发现,8年生和2年生温州蜜柑叶片和茎

的可溶性糖含量在花芽形态分化前呈积累趋势,在花芽形态分化期下降;而其淀粉含量在秋冬和早春较低,在花萼原基出现后开始回升。总的来说,碳水化合物含量随着花芽分化而不断升高,一定量的淀粉积累有利于花芽分化^[9-10]。抗氧化保护酶类在植物花芽分化过程中也具有重要的作用。如邓灿^[11]报道,在‘早钟6号’枇杷花芽分化过程中,叶片和花芽中PPO、POD和PAL活性变化均呈“双峰”曲线变化,花芽中PPO、POD和PAL活性均高于叶片,较高的PPO、POD和PAL活性有利于花芽分化的进行。李静等^[12]研究发现,4个芍药品种花芽分化过程中各时期POD活性均呈单峰型变化趋势,SOD和CAT活性随着花芽分化呈增强趋势。激素是调控植物花芽分化的重要物质,而有关激素对果树花芽分化的影响在许多果树中已见报道。例如,双季板栗在分化过程中各时期的IAA和ABA含量均高于ZR和GA₃含量,高IAA/ABA,低ZR/IAA和GA₃/IAA值在促进芽萌动方面起重要作用^[13];在枣花芽孕育期需要较低水平的IAA和较高水平GA₃,也需要较低的IAA/GA₃及较高的ABA/GA₃和ABA/IAA^[14];ABA、CTK这两大促花激素含量升高,且较高的ABA/IAA、ZR/IAA及ABA/GA₃比值有利于‘李光杏’花芽分化的进行^[15];梨裂花芽分化时,GA与IAA含量下降,ZR与ABA水平上升对成花有促进作用^[16];而Mohanty等^[17]证实ABA对成花有促进或抑制的双重作用。

目前,国内外在枣花期调控方面研究主要集中在生物学、形态和物候学特征等方面^[18-19],尚未有枣花芽分化过程中各个时期的营养物质、保护酶活性及内源激素动态变化的系统报道。本研究以新疆主栽品种灰枣、骏枣不同发育阶段的花芽为对象,在前期对其花芽分化过程形态变化观察的基础上^[3],分析枣花芽分化过程中营养物质、内源激素含量及酶活性的变化规律,为枣花芽分化调控提供依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

供试材料取自新疆阿克苏地区温宿县新疆林业科学院佳木国家重点林木良种基地的红枣园(N41°15′49″,E80°32′21″,海拔1 103.8 m)。该基地属于大陆性干旱荒漠气候,降雨量少,蒸发量大,气候干燥,昼夜温差大;春季持续较短,多有大风降温天气,年均降水量42.4~94.4 mm,年蒸发量为2 000~2 900 mm;年平均气温为9.9~11.5℃之间,年均日照时

数2 747.7 h,无霜期195 d。

1.2 材料和方法

1.2.1 试验材料 供试材料为8年生新疆主栽枣品种骏枣和灰枣,从2019和2020年4月中旬到5月下旬,自田间随机采集树冠外围中部2~4年生枣股上的枣吊。新疆骏枣、灰枣花芽形态分化进程可分为6个时期,分别于4月14日和4月17日左右枣股开始萌动,进入花原基分化期到雌蕊分化期分别需要7和11 d左右。骏枣和灰枣花芽分化结束后即进入花蕾期,花蕾期从开始到结束需20 d左右。骏枣是日开型,灰枣是夜开型,两种枣单花寿命较短,从进入蕾裂期到子房膨大期仅需30~36 h。灰枣花量大,坐果率低,花期略长,骏枣花量少,坐果率高,花期较为集中。

1.2.2 试验方法 笔者通过前期枣花芽解剖结构观察明确了枣花芽分化的不同阶段,并将灰枣和骏枣花芽分化过程划分为6个时期,即花原基分化期、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。试验每品种选择生长势基本一致的9株树挂牌标记,主要采集植株东南西北4个不同方位的多年生枣股上的枣吊,剥离枣吊上叶片,切取花芽,所选材料要健康、标准,每次材料取完后装入离心管,立即液氮速冻带回实验室,置-80℃冰箱,用于观察不同花芽分化时期营养物质含量、抗氧化酶活性、内源激素含量的测定。试验设置3个重复。

1.3 花芽相关指标测定

花芽可溶性糖、淀粉含量测定采用蒽酮比色法;还原糖含量测定采用二硝基水杨酸(DNS)法;蛋白质含量测定采用考马斯亮蓝G-250法;超氧化物歧化酶(SOD)活性测定采用NBT光还原法;过氧化氢酶(CAT)活性测定采用紫外吸收法;过氧化物酶(POD)活性测定采用愈创木酚法;多酚氧化酶(PPO)活性测定采用邻苯二酚法;采用酶联免疫分析法(ELISA)测定生长素(IAA)、赤霉素(GA₃)、玉米素(ZT)、脱落酸(ABA)含量^[20-21]。

1.4 数据分析

数据采用SPSS 19.0进行统计分析,并用Duncan's法对平均值进行多重比较。所有数据的录入和作图均使用Excel 2010软件。

2 结果与分析

2.1 枣花芽分化过程中营养物质含量的变化特征

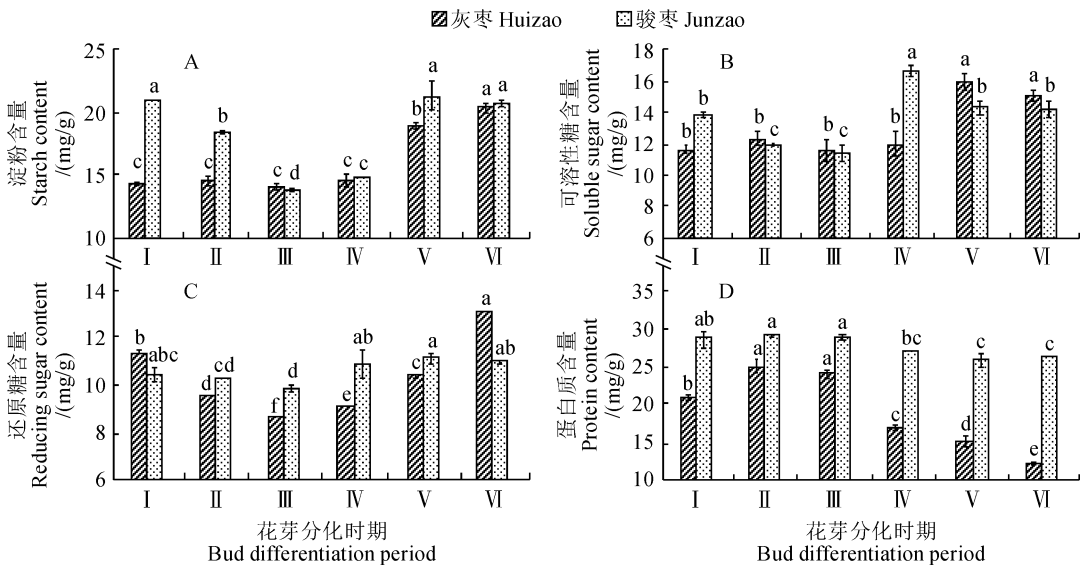
骏枣花芽分化过程中淀粉、可溶性糖、还原糖含量的变化规律相似,均呈先显著降低后显著上升再

降低的趋势(图 1, A~C)。其中,在花原基分化期至萼片分化期,花芽淀粉和可溶性糖含量急剧下降,但花芽还原糖含量下降幅度不大;花芽可溶性糖含量在转入花瓣分化期时急剧上升至最高峰,而其淀粉和还原糖的含量在雄蕊分化期时达到最高值;进入雌蕊分化期时,花芽淀粉、可溶性糖、还原糖的含量开始下降,但雄蕊分化期与雌蕊分化期之间并没有显著差异。灰枣花芽分化过程中淀粉、可溶性糖、还原糖含量的变化规律与骏枣相似(图 1, A~C)。在花原基分化期至花瓣分化期,灰枣花芽可溶性糖的含量变化较为平缓,在花瓣分化期至雄蕊分化期急剧上升,而在转入雌蕊分化期时再下降,但此时淀粉和还原糖含量还在继续上升,并与雄蕊分化期有显著差异。灰枣花芽的还原糖在花原基开始分化至萼片分化期大量消耗,其含量到萼片分化期时比花原基分化期下降了 23.54%,且其在萼片分化期到雌蕊分化期又迅速上升并达到显著差异水平。另外,灰枣和骏枣花芽可溶性蛋白含量在花芽分化过程中总体呈先上升后下降的变化趋势,灰枣在花原基分化期到花芽分化初期表现为显著上升,而同期骏枣的变化幅度不明显,而在萼片分化期至雌蕊分化期两种枣品种的可溶性蛋白含量均显著降低(图 1, D)。总体来看,在花芽分化过程中,骏枣花芽的

还原糖、淀粉、可溶性蛋白含量均高于同期的灰枣。经前期试验验证,骏枣和灰枣是同一时间进入花芽分化期,但骏枣比灰枣提前几天结束分化。由此可知较高的还原糖、淀粉、可溶性蛋白含量有利于枣花芽形态分化。

2.2 枣花芽分化过程中抗氧化酶活性的变化特征

由图 2, A 可知,花芽中超氧化物歧化酶(SOD)的活性在其分化过程中变化幅度较大。在花原基分化期至萼片分化期,灰枣和骏枣花芽的 SOD 活性均先急剧上升后再降低;在萼片分化期至雌蕊分化期,灰枣花芽的 SOD 活性逐步降低,而骏枣则持续上升,这可能是 SOD 正在参与某些与花瓣原基、雄蕊原基以及雌蕊原基分化相关的代谢活动所致。在花原基分化期至雌蕊分化期,灰枣花芽 PPO 活性呈逐步下降趋势,但同期骏枣则呈先降低再上升的趋势,但上升和降低幅度较小,没有达到显著差异水平(图 2, B)。在花芽分化过程中,其 POD、CAT 活性显示出逐步降低的动态变化趋势(图 2, C、D)。其中,骏枣花芽 POD 和 CAT 活性在其开始分化时小幅度降低,在分化初期以后急剧下降;而灰枣花芽 POD 和 CAT 活性花原基分化期至分化初期急剧降低,在分化初期后到雌蕊分化期下降速度减缓,转入雌蕊分化期时两种枣品种花芽的 POD 和 CAT 活性最



I. 花芽原基分化期; II. 分化初期; III. 萼片分化期; IV. 花瓣分化期; V. 雄蕊分化期; VI. 雌蕊分化期;
不同小写字母表示同一品种不同分化时期在 0.05 水平存在显著性差异 ($P < 0.05$)。下同

图 1 灰枣和骏枣花芽分化过程中营养物质含量的变化

I. Flower bud primordium differentiation stage; II. Initial differentiation; III. Sepal differentiation; IV. Petal differentiation; V. Stamen differentiation. VI. Pistil differentiation; The different normal letters within same cultivar indicate significant differences among different differentiation periods at 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below

Fig. 1 Changes of nutrient contents during flower bud differentiation of Huizao and Junzao

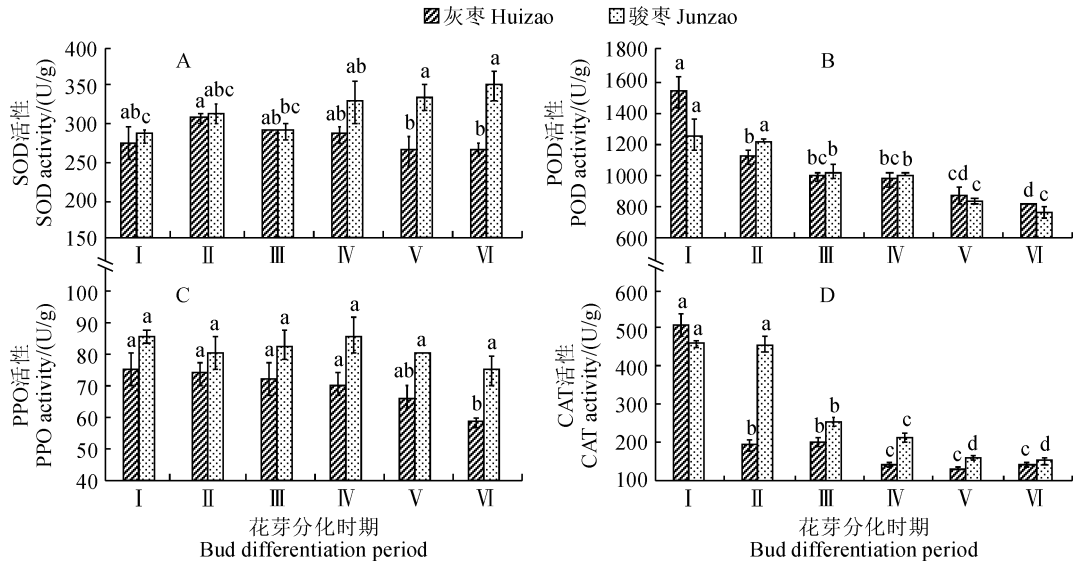


图 2 灰枣和骏枣花芽分化过程中抗氧化酶活性的变化

Fig. 2 Changes of antioxidant enzyme activities during flower bud differentiation of Huizao and Junzao

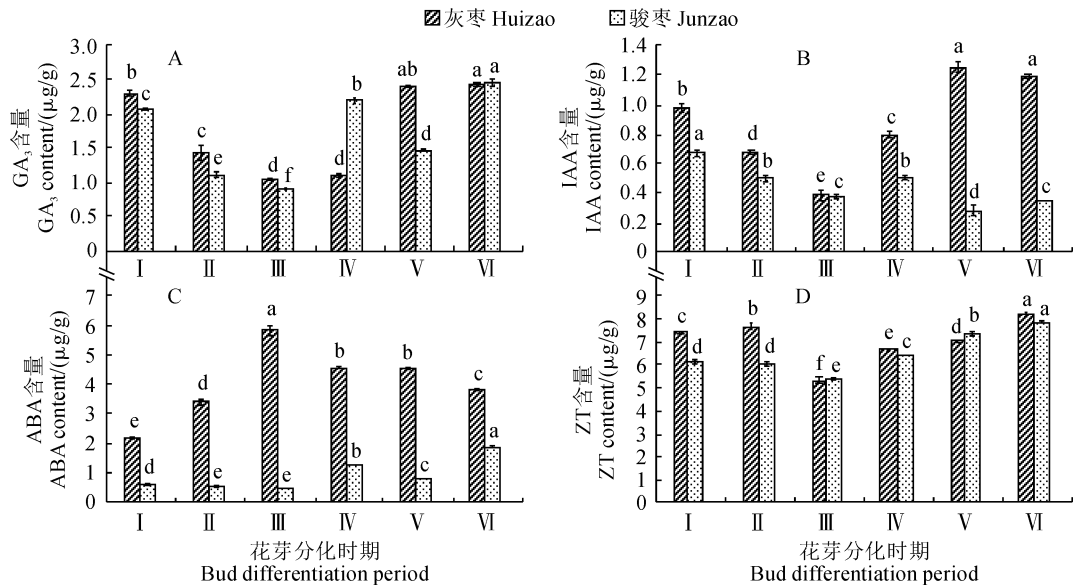


图 3 灰枣和骏枣花芽分化过程中内源激素含量的变化

Fig. 3 Changes of endogenous hormone contents during flower bud differentiation of Huizao and Junzao

低,并与花原基分化期存在显著差异。果树花芽分化过程中需要各种酶参与细胞活性氧代谢,共同维持活性氧的动态平衡,但枣的花芽分化与其他果树不同,枣吊边生长花芽边分化。因此,根据以上试验结果推测保护酶的活性降低有利于枣树花芽分化各个阶段的启动,在分化过程中保护细胞内部的代谢活动缓慢进行,各类保护酶活性下降有助于花芽分化和发育的顺利进行。

2.3 枣花芽分化过程中内源激素含量的变化特征
花芽分化受 GA_3 、IAA、ABA、ZT 多种内源激素的协同调控。图 3, A~D 显示,在灰枣和骏枣花

芽分化过程中,其内源激素 GA_3 、IAA、ZT 含量均呈现基本一致的高-低-高的变化趋势;在花原基分化期至萼片分化期, GA_3 和 IAA 含量急剧下降,而 ZT 含量则在花原基分化期至分化初期的变化幅度不大,但进入萼片分化期时显著降低,在萼片分化期后则逐步上升;在萼片分化期至雄蕊分化期,灰枣花芽的 GA_3 和 IAA 含量快速上升后维持最高水平基本不变,而骏枣花芽的变化幅度较大并呈 S 型波动。灰枣花芽的 ABA 含量在花原基分化期至萼片分化期显著上升,在转入萼片分化期时达到最高值并与其他分化时期差异显著,随后在萼片分化期至雌蕊

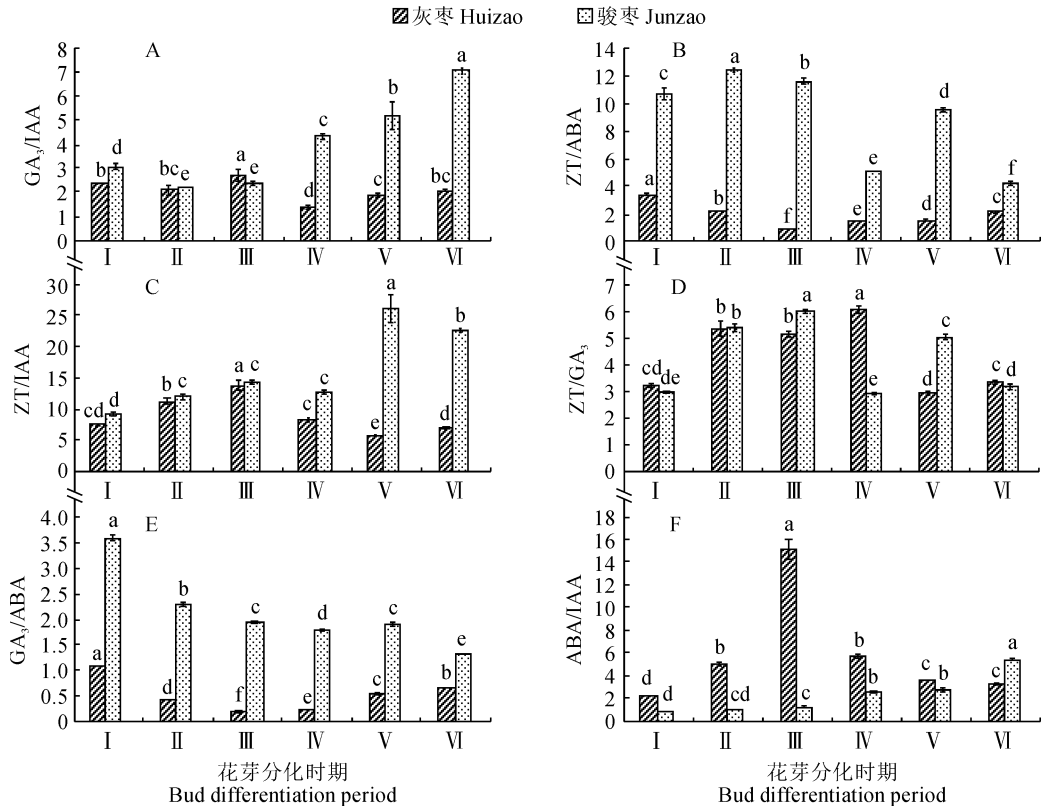


图4 灰枣和骏枣花芽分化过程中内源激素比值的变化

Fig. 4 Changes of endogenous hormone ratios during flower bud differentiation of Huizao and Junzao

分化期逐步降低;骏枣花芽 ABA 含量在花原基分化期至萼片分化期较低但时期间有显著差异,在萼片分化期至雌蕊分化期表现为小 S 型波动但整体呈显著上升趋势。前人研究表明高 IAA 和 ABA 含量不利于花芽孕育,但对枣花发育和坐果有较大影响,本试验各个花芽发育时期的灰枣激素含量均高于骏枣,特别是 IAA 和 ABA。从此结果来推测,高 IAA 含量和较高 ABA 含量不利于枣花芽分化。因此,灰枣中高 IAA 和 ABA 含量可使其花芽分化时期比骏枣变长。

2.4 枣花芽分化过程中内源激素比值的变化特征

枣花芽分化过程中各内源激素比值的变化趋势相差较大(图 4)。其中,在花原基分化期至萼片分化期,两个枣品种花芽的 GA_3/ABA 和骏枣花芽的 GA_3/IAA 值先显著降低后再逐步上升;而两个品种花芽的 ZT/GA_3 ,骏枣花芽的 ZT/IAA 、 ZT/ABA ,以及灰枣花芽的 GA_3/IAA 值的变化幅度比较大。同时,骏枣花芽分化过程中 ABA/IAA 值在花原基分化期至雌蕊分化期呈逐步上升趋势,而灰枣花芽 ABA/IAA 值在花原基分化期至萼片分化期先显著上升,在萼片分化结束后再降低,但灰枣 ABA/IAA 和 ZT/IAA 值还是表现为萼片分化期高于花原基分化期。因此,枣花芽分化过程中较高的 ABA/IAA 、

ZT/IAA 和 GA_3/IAA 比率可促进花芽的孕育,有利于花芽形成。

3 讨 论

碳水化合物和可溶性蛋白是植物生长、发育和生理代谢所需能量的提供者和维系生命的重要基础物质,其积累有利于花芽分化^[22]。碳水化合物主要包括淀粉和糖类,淀粉常作为储备能量,在花芽分化时水解成可溶性糖供花芽利用^[23]。杨盛等^[24]研究表明,僵芽梨新梢的芽内可溶性糖、淀粉等营养物质含量和碳氮比低于正常梨园。胡静等^[25]研究指出,西红柿花芽分化属于向心型发育,高含量的可溶性糖和可溶性蛋白可促进花芽分化。本研究中,骏枣花芽开始分化过程中消耗了大量营养物质,导致花芽中可溶性糖、还原糖和淀粉含量下降;之后,随着灰枣和骏枣花芽的分化又为开花积累营养物质,花芽可溶性糖含量上升;花开放导致消耗大量营养物质使得可溶性糖含量再次下降,且整个花芽分化过程中淀粉含量始终高于可溶性糖和还原糖含量。说明枣花芽分化时产生的大量可溶性糖和淀粉等营养物质转移到芽中,从而促进花芽形态的分化。同时,可溶性蛋白作为花芽促进分化的重要生理指标,与

植物性状表达的关系十分密切。李秉真等^[26] 研究认为,在苹果梨花芽分化过程中总伴有蛋白质合成过程增强,表明花器官形成需要消耗大量的蛋白质。本研究发现枣花芽在进入分化期时可溶性蛋白质含量上升达到最大值后再逐步降低。由此推测枣花芽分化时通过某种信号启动蛋白酶水解组合蛋白,为花芽转变提供充足的可溶性蛋白。

抗氧化酶 SOD、POD、PPO、CAT 在植物体内具有协同作用,SOD 可清除细胞内产生的 O_2^- 生成 H_2O_2 ,而 CAT、POD 又可消除 H_2O_2 ,从而使细胞内氧自由基的产生与消除处于动态平衡状态,对植物进行正常有序的代谢活动、细胞分化与生长发育具有重要意义^[27]。研究显示,马铃薯体内 SOD 活力随花芽分化进程不断上升^[28];苹果梨花芽分化临界期 POD 活力的升高有利于花芽分化^[26];在‘早钟 6 号’枇杷花芽分化过程中,较高活性的 PPO、POD 和 PAL 有利于其花芽分化^[11]。本试验中枣花芽分化过程中 SOD 活性升高后再降低,能够维持花芽体内超氧自由基浓度的平衡,利于花芽分化,而其活性降低利于后期发育进行;同时,在枣花芽分化期 POD、PPO、CAT 活性均下降,而 POD 和 PPO 是与呼吸有关的酶,其活性的高低直接影响植物的呼吸,以及植物从营养生长向生殖生长的转变^[29]。另外,在整个枣花芽分化期内,SOD、POD、PPO、CAT 活性总体变化趋势基本一致,但各自达到峰值的时间点不同,说明不同的酶对花芽分化行使主要调控作用的时期不同。因此,枣花花芽分化过程中不同分化阶段的酶相关性还有待深入研究。

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。赤霉素参与成花信号传导途径,低浓度 GA_3 促进花芽分化,反之则抑制分化^[30-32]。本研究中,两种枣花芽中 GA_3 含量在花芽分化起始期急剧下降,达到整个分化过程的最小值,花瓣分化期以后逐步上升,而且均在花芽分化结束时最高,说明低水平的 GA_3 有利于灰枣和骏枣的花芽分化。两种枣品种花芽分化终期(雌蕊分化期) GA_3 含量最高,有可能是花芽分化结束成花过程需要 GA_3 的积累。IAA 是影响植物成花的重要激素之一,但关于 IAA 与植物成花的关系一直存在争议。张宁等^[5] 报道高水平 IAA 含量抑制文冠果花芽分化;Stone 等^[33] 指出,降低 IAA 水平能够减少糖的消耗,增加淀粉的积累,为成花做准备;郭文丹等^[34] 发现,油桐花芽生理分化期 IAA 含量迅速下降,到花芽形态分化开始前降到

较低水平。本研究发现,两种枣花芽分化开始后 IAA 含量迅速下降,说明枣花芽分化诱导期需要较低的 IAA 浓度;骏枣花芽 IAA 含量在萼片分化期至花瓣分化期先上升再降低,但是整个分化过程中低于未分化期,说明低水平的 IAA 有利于骏枣花芽分化;而灰枣花芽 IAA 含量在萼片分化期后迅速上升,可能与细胞数增加和细胞体积增大有关,因此,灰枣花芽分化与 IAA 含量的关系尚需深入研究。ABA 是一种促进成花的内源激素,Garcia 等^[35] 在油桃花芽分化的研究中发现,其花芽 ABA 含量生理分化期逐渐上升,在生理分化完成进入形态分化期后逐渐下降,在分化末期再上升。本研究中骏枣进入花芽分化起始期 ABA 含量下降,而此时灰枣的 ABA 含量急剧上升,在萼片分化期以后灰枣和骏枣花芽的 ABA 含量显著高于未分化期,且一直保持在较高水平,说明花芽分化过程中 ABA 的积累有利于灰枣和骏枣花芽分化和发育。ZT 是一种植物体内天然存在的细胞分裂素。细胞分裂素产生于根部,从而保证核酸和蛋白质免遭破坏,促进核酸和蛋白质在作物体内的积累。研究表明,ZT 能促进苹果的花芽分化,其含量在花芽生理分化期虽然下降但仍处于较高水平^[36];高水平的 ZT 有利于无花果花芽分化^[37]。本研究中,灰枣和骏枣花芽分化前期 ZT 含量有所下降,随着花芽分化的推进 ZT 的含量显著增加,因此认为 ZT 的含量保持在较高的水平有利于枣花芽分化。

植物的花芽分化不仅受单一激素的影响,同时各内源激素相互作用、协调达到一种动态平衡关系,调控植物花芽分化^[38]。枣花^[14]、苹果^[36] 等物种植株花芽分化阶段均需要较高水平 ABA/IAA;高水平 IAA/ GA_3 促进枣开花^[14];花芽分化初期至雌蕊原基分化期较高 ZT/ GA_3 有利于文冠果的花芽分化^[5];切花秋菊‘神马’花芽分化开始后,顶芽和叶片中高比率的 ZT/IAA 有利于花芽分化^[39]。本研究结果表明,骏枣花芽分化过程中 ABA/IAA、ZT/IAA、 GA_3 /IAA 比值快速上升,由此推测 IAA 与 ABA、 GA_3 和 ZT 可能存在拮抗作用,且有利于花芽的形成;灰枣花原基分化期至萼片分化期 ZT/IAA、 GA_3 /IAA 显著上升后降低,分化结束后 ZT/IAA、 GA_3 /IAA 的比值低于花原基分化期,这表明灰枣花芽转成花过程不需高水平的 ZT/IAA、 GA_3 /IAA;ABA 与 ZT、 GA_3 变化趋势基本相反,枣花芽分化期 GA_3 /ABA、ZT/ABA 的比值呈快速下降的趋势。所以,关于枣花芽分化过程中 GA_3 /ABA、ZT/ABA

关系有待进一步研究。

综上所述,枣花芽分化是一个极其复杂的过程,灰枣和骏枣花芽开始分化后花芽的 POD、CAT、PPO 活性一直呈下降趋势;可溶性糖、还原糖、淀粉含量以及 GA_3 、IAA、ZT、 GA_3 /ABA 水平显著下降,转入萼片分化期后逐步回升;自花芽开始分化后两个枣品种的蛋白质、ZT/ GA_3 和灰枣的 SOD、

ABA、ABA/IAA、ZT/ABA 显著上升,到分化初期后开始逐步下降,而骏枣的 ABA、ABA/IAA、 GA_3 /IAA 含量继续上升。多种因素共同调控着枣花芽分化过程,而决不是单一地取决于某一种或某一类物质。营养物质、酶活性和内源激素之间相辅相成,相互促进又相互拮抗,它们的动态变化和平衡对植物的花芽分化起着至关重要的作用。

参考文献:

- [1] 曲泽洲,王永蕙. 中国果树志:枣卷[M]. 北京:中国林业出版社,1993.
- [2] 陈贻金. 中国枣树学概论[M]. 北京:中国科学技术出版社,1991.
- [3] 阿布都卡尤木·阿依麦提,樊丁宇,岳婉婉,等. 新疆枣花芽分化和单花发育过程观察与分析[J]. 新疆农业科学,2020, 57(5): 798-805.
ABUDOUKAYUMU · A, FAN D Y, YUE W W, et al. Observation and analysis of flower bud differentiation and single flower development of Xinjiang jujube[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2020, 57(5): 798-805.
- [4] MENG X W, LI Y, YUAN Y, et al. The regulatory pathways of distinct flowering characteristics in Chinese jujube[J]. *Horticulture Research*, 2020, 7: 13-19.
- [5] 张宁,黄曜曜,敖妍,等. 文冠果花芽分化过程及内源激素动态变化[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2019, 43(4): 33-42.
ZHANG N, HUANG Y Y, AO Y, et al. Flower bud differentiation and dynamic changes of endogenous hormone in *Xanthoceras sorbifolium* Bunge[J]. *Journal of Nanjing Forestry University* (Natural Sciences Edition), 2019, 43(4): 33-42.
- [6] 李志娟,付宝春,王云山,等. 萱草花芽分化过程中外部形态及营养物质特征[J]. 分子植物育种,2019, 17(18): 6 135-6 141.
LI Z J, FU B C, WANG Y S, et al. External morphology characteristics and nutrient changes involved in *Hemerocallis fulva* flower bud differentiation[J]. *Molecular Plant Breeding*, 2019, 17(18): 6 135-6 141.
- [7] HUANG T X, HE Y, YU S J. Flower bud differentiation and its relationship with qualitative change in the leaves of *Rhododendron pulchrum* [J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2016, 37(4): 709-714.
- [8] 刘俊松,张上隆. 柑橘花芽分化期结果和未结果树矿质元素和碳水化合物含量变化[J]. 西南大学学报(自然科学版),2010, 32(2): 26-32.
LIU J S, ZHANG S L. Variation in mineral element and carbohydrate contents in bearing and non-bearing mandarin trees during flower-bud differentiation[J]. *Journal of Southwest University* (Natural Science Edition), 2010, 32(2): 26-32.
- [9] DINH D L. Starch accumulation in the flower organs in apple from the beginning of flower bud differentiation until anthesis in apple[J]. *Erwerbs-Obstbau*, 2004, 46(3): 81-86.
- [10] ZHAO Q F, CHEN Y P, GU W L, et al. Change of protein and carbohydrate in *Vanilla planifolia* Andrews during flower bud differentiation period[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2015, 36(6): 1 053-1 058.
- [11] 邓灿. ‘早钟6号’枇杷夏梢花芽分化期生理机制研究[D]. 四川雅安:四川农业大学,2016.
- [12] 李静,郭绍霞. 芍药花芽分化期间营养物质与酶活性的变化[J]. 北方园艺,2011, (7): 73-75.
LI J, GUO S X. Changes of nutrient and enzyme activity during flower bud differentiation in *Paeonia lactiflora* Pall [J]. *Northern Horticulture*, 2011, (7): 73-75.
- [13] 周芳萍,潘晓芳. 双季板栗休眠期至花期芽体或花序内源激素的变化[J]. 经济林研究,2020, 38(3): 76-84.
ZHOU F P, PAN X F. Research on the changes of endogenous hormones during dormancy to flowering of Shuangji chestnut[J]. *Non Wood Forest Research*, 2020, 38(3): 76-84.
- [14] 牛辉陵,张洪武,边媛,等. 枣花分化发育过程及其内源激素动态研究[J]. 园艺学报,2015, 42(4): 655-664.
NIU H L, ZHANG H W, BIAN Y, et al. Flower formation and endogenous hormones dynamic in Chinese jujube[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, 42(4): 655-664.
- [15] 赵通,陈翠莲,程丽,等. ‘李光杏’花芽分化时期内源激素及碳氮比值的动态研究[J]. 干旱地区农业研究,2020, 38(3): 97-104.
ZHAO T, CHEN C L, CHENG L, et al. Dynamic study on endogenous hormones and C/N ratio during flower-bud differentiation of Liguang apricot[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2020, 38(3): 97-104.
- [16] 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.
FAN W G, LIU G Q, AN H M, et al. Study on the changes of endogenous hormones, carbohydrate and nitrogen nutrition at the flower bud differentiation stage of *Rosa roxburghii* [J]. *Journal of Fruit Science*, 2003, 20(1): 40-43.
- [17] 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: 395-406.
- [18] 孟玉平,孙海峰,曹秋芬,等. 壶瓶枣花芽分化与落性枝生长发育观察[J]. 果树学报,2009, 26(4): 487-491.
MENG Y P, SUN H F, CAO Q F, et al. Differentiation of flower bud and deciduous fruit-bearing shoot and its development in Hupingzao jujube cultivar[J]. *Journal of Fruit Science*, 2009, 26(4): 487-491.

[19] 阿布都卡尤木·阿依麦提, 樊丁宇, 郝庆, 等. 赤霉素对枣花繁殖生物学特性的影响[J]. 新疆农业科学, 2020, **57**(2): 283-291.
ABUDOUKAYOUMU A, FAN D Y, HAO Q, *et al.* Study on pollen germination characteristics of jujube and its response to gibberellin[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2020, **57**(2): 283-291.

[20] 陈刚, 李胜. 植物生理学实验[M]. 北京: 高等教育出版社, 2016.

[21] 李宗霖, 周燮. 植物激素及其免疫检技术[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1996.

[22] CHEN H R, JUNHU H E, SHUQIANG H E, *et al.* Changes in nutritive materials in off-season mango in flower bud differentiation stage[J]. *Agricultural Biotechnology*, 2016, **5**(6): 13-15.

[23] 范娜娜. 几种调控措施对泸州地区龙眼成花逆转影响机理的研究[D]. 四川雅安: 四川农业大学, 2012.

[24] 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): 1 057-1 065.
YANG S, HAO G W, ZHANG X W, *et al.* Effects of endogenous hormone, carbon and nitrogen nutrition on development of wizened bud in ‘Yulu xiangli’ pear[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2015, **42**(6): 1 057-1 065.

[25] 胡静, 饶桦静, 裴瑾, 等. 西红花花芽分化的形态发育及生理生化变化研究[J]. 中药材, 2018, **41**(12): 2 748-2 752.
HU J, RAO H J, PEI J, *et al.* Morphological development and physiological and biochemical changes of flower bud differentiation in *Crocus sativus* L[J]. *Journal of Chinese Medicinal Materials*, 2018, **41**(12): 2 748-2 752.

[26] 李秉真, 孙庆林, 张建华, 等. 苹果梨花芽分化期内源激素含量的变化[J]. 植物生理学通讯, 2000,(1): 27-29.
LI B Z, SUN Q L, ZHANG J H, *et al.* Changes in endogenous hormone content during flower bud differentiation of Pingguo pear [J]. *Plant Physiology Communications*, 2000,(1): 27-29.

[27] 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.

[28] 艾星梅, 何睿宇, 徐永艳, 等. 马铃薯开花与未开花品种的生理生化差异性研究[J]. 江西农业大学学报, 2017, **39**(2): 230-236.
AI X M, HE R Y, XU Y Y, *et al.* A study of physiological and biochemical changes in flowering and non-flowering potatoes [J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2017, **39**(2): 230-236.

[29] 臧纱纱, 赵尊练, 江山, 等. 线辣椒花芽分化过程的形态观察及部分代谢产物和酶活性的变化[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, **42**(4): 171-178,186.
ZANG S S, ZHAO Z L, JIANG S, *et al.* Morphology and changes in metabolites during floral bud differentiation of chili pepper[J]. *Journal of Northwest A&F University* (Natural Science Edition), 2014, **42**(4): 171-178,186.

[30] 牛辉陵. 枣花形成过程及其内源激素动态研究[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2015.

[31] 王桐霖, 吕梦雯, 徐金光, 等. 芍药鳞芽年发育进程及生理机制的研究[J]. 植物生理学报, 2019, **55**(8): 1 178-1 190.
WANG T L, LÜ M W, XU J G, *et al.* Study on the annual development process and physiological mechanism of scale buds of peony[J]. *Plant Physiology Journal*, 2019, **55**(8): 1 178-1 190.

[32] 林玲, 黄羽, 谢太理, 等. 3个葡萄品种花芽分化过程中内源激素含量变化初报[J]. 南方农业学报, 2012, **43**(6): 806-809.
LIN L, HUANG Y, XIE T L, *et al.* Changes of endogenous hormone content during flower bud differentiation in three grape varieties[J]. *Journal of Southern Agricultural Sciences*, 2012, **43**(6): 806-809.

[33] 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]. *The Plant Cell*, 2006, **18**(12): 3 415-3 428.

[34] 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.
GUO W D, LI J N, LIU L N, *et al.* Content changes of endogenous hormones during flower bud differentiation stage of *Vernicia fordii* (Hemsl.) [J]. *Nonwood Forest Research*, 2009, **27**(2): 31-34.

[35] GARCIA-PALLAS I, VAL J, BLANCO A. The inhibition of flower bud differentiation in ‘Crimson Gold’ nectarine with GA₃ as an alternative to hand thinning[J]. *Scientia Horticulturae*, 2001, **90**(3/4): 265-278.

[36] 张松文. 富士响应外源 GA₃ 和“大小年结果信号”花芽孕育的生理分子机制[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2016.

[37] 罗羽涓, 解卫华, 马凯. 无花果花芽分化与内源激素含量的关系[J]. 西北植物学报, 2007, **27**(7): 1 399-1 404.
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): 1 399-1 404.

[38] 段娜, 贾玉奎, 徐军, 等. 植物内源激素研究进展[J]. 中国农学通报, 2015, **31**(2): 159-165.
DUAN N, JIA Y K, XU J, *et al.* Research progress on plant endogenous hormones[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2015, **31**(2): 159-165.

[39] 冯枫, 杨际双. 切花秋菊‘神马’花芽分化与内源激素的关系[J]. 中国农业科学, 2011, **44**(3): 552-561.
FENG F, YANG J S. Relationship between floral bud differentiation and endogenous hormones in autumn-cutting *Chrysanthemum morifolium* ‘Jinba’ [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, **44**(3): 552-561.

(编辑:裴阿卫)