浙 江 林 学 院 学 报 2006, **23**(5): 532~537
Journal of Zhejiang Forestry College

文章编号: 1000-5692(2006)05-0532-06

银杏雌花芽分化期间内源激素、碳水化合物和矿质营养的变化

罗平源[1], 史继孔[2], 张万萍[2]

(1. 贵州大学 林学院, 贵州 贵阳 550025; 2. 贵州大学 农学院, 贵州 贵阳 550025)

摘要: 为了探明银杏 *Ginkgo biloba* 雌花芽分化的生理机制, 用酶联免疫等方法对银杏雌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进行了研究。结果表明, 银杏雌花芽在生理分化期(花芽诱导期), 花芽中赤霉素(GA_{1+3})和脱落酸(ABA)质量摩尔浓度下降, 玉米素(ZRs)、异戊烯基腺嘌呤类(iPAs)质量摩尔浓度出现峰值, ZRs/GA_{1+3}, ABA/GA_{1+3}及iAPs/GA_{1+3}的值也出现峰值。随着形态分化的开始, ZRs和iPAs的质量摩尔浓度、ZRs/GA_{1+3}和iPAs/GA_{1+3}的值下降, 并维持较低水平。雌花芽中的ABA质量摩尔浓度、ABA/GA_{1+3}的值在高于雌叶芽的水平上波动。银杏雌花芽分化过程中, 雌花芽叶中钾和淀粉质量分数均高于同期雌叶芽叶的质量分数; 而雌花芽叶全氮的质量分数基本低于同期雌叶芽叶全氮水平; 在生理分化期中雌花芽叶内磷质量分数均高于叶芽叶质量分数。说明银杏雌花芽分化过程中, ABA, ZRs, iPAs及钾和银杏雌花芽的诱导及分化密切相关。图11参16

关键词: 植物学; 银杏; 雌花芽; 花芽分化; 内源激素; 碳水化合物; 矿质营养
中图分类号: S718.43 文献标识码: A

银杏 *Ginkgo biloba* 为裸子植物, 原产于我国, 为林果两用树种, 是很好的造景材料, 其种仁具有较高的营养和保健价值。前人对银杏栽培措施[1]、药用价值[2]、性别鉴定[3]以及造景功能[4]等进行了研究, 也对银杏花芽分化的形态特征及生理机制做过一些研究[5~7]。作者对银杏雌雄花芽形态分化时间及分化过程做了详细观察[8,9], 并对有关花芽分化的相关指标进行了研究, 对花芽形态分化及有关生理机制进行过报道[10,11], 但将内源激素和有关的营养物质的变化联系在一起来讨论银杏雌花芽分化的生理机理, 国内外至今未见报道。作者在对银杏雄花芽分化时期观察的基础上, 对雌花芽分化过程中内源激素以及相关营养物质的含量进行了分析, 以期了解银杏雌花芽分化的生理基础, 为银杏雌花花期的化学调控及施肥控制, 更进一步了解银杏的植物造景功能提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

实验于1997—1999年进行, 1997—1998年做预备试验, 供试材料为贵州省遵义市农业科学研究所银杏资源圃的10年生嫁接雌株。选长势基本一致的20株作为试材。1999年4月28日起, 每隔10

收稿日期: 2005-10-25; 修回日期: 2006-04-29
基金项目: 国家自然科学基金资助项目(3970059)
作者简介: 罗平源, 助教, 从事园林植物造景学等研究。E-mail: fc_pyluo@gzu.edu.cn。通讯作者: 史继孔, 教授, 从事果树生理研究。E-mail: shijikong@21cn.com

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

d 采样 1 次。

1.2　方法

内源激素的测定：每次取雌株外围具 6 片叶以上的 3 ~4 年生的短枝饱满顶芽，作为雌花芽测试的材料；取 3 年生短枝 3 片叶以下的芽，作为雌叶芽测试的材料。测定采用 ELISA 法[12]，其中赤霉素(GA_{1+3})、异戊烯基腺嘌呤类(iPAs)、玉米素类(ZRs)和脱落酸(ABA)采用酶联免疫法。重复测定 3 次。药盒购自南京农业大学。

碳水化合物和矿质营养测定：取雌花芽短枝由下往上数第 3，4，5 片叶，作“雌花芽叶”测试材料；取雌叶芽上叶片(基部第一片叶不取)，作“雌叶芽叶”测试材料。每处理取雌花芽叶和雌叶芽叶各 90 片，常规洗涤后烘干，磨碎。可溶性糖用改良蒽酮法；淀粉用酸水解法；全氮用凯氏定氮法；磷用钒钼黄比色法；钾用火焰光度计法。重复测定 3 次。

用石蜡切片的方法观察雌花芽分化的时期[8]。

2　结果与分析

2.1　银杏雌花芽和雌叶芽中内源激素质量摩尔浓度的变化

2.1.1　*银杏雌花芽、雌叶芽内 ZRs 和 iPAs 质量摩尔浓度的动态变化*　银杏雌花芽 ZRs 质量摩尔浓度在 4 月底处于高峰，随即迅速下降，从 6 月初形态分化开始至 8 月中旬一直维持低水平(图 1)。iPAs 的质量摩尔浓度高峰在 5 月 18 日出现，较 ZRs 晚，形态分化开始后由较高水平迅速下降，直至 8 月下旬一直处于低水平；银杏雌叶芽在 6 月初以前 iPAs 质量摩尔浓度呈低水平，以后随叶原基的分化由低而高有规律地变化，且高于同期雌花芽水平。可以看出高质量摩尔浓度的 ZRs 和 iPAs 有利于银杏雌花芽的生理分化和早期的形态分化。

2.1.2　*银杏雌花芽、雌叶芽内 GA_{1+3} 质量摩尔浓度的变化*　银杏雌花芽的 GA_{1+3} 质量摩尔浓度在形态分化以前有个明显的下降过程(图 2)。5 月 18 日降到最低点，6 月初形态分化开始以后花芽内 GA_{1+3} 质量摩尔浓度随雌花原基与叶原基的交替分化，波动较大，但整体变化趋势朝上。雌叶芽内 GA_{1+3} 质量摩尔浓度在形态分化前未出现下降的过程，且叶芽内 GA_{1+3} 在整个生长过程中逐渐上升。这样的结果和李秉真[13]在苹果梨 *Pyrus pyrifolia* ‘Pingguoli’ 上的报道相一致。

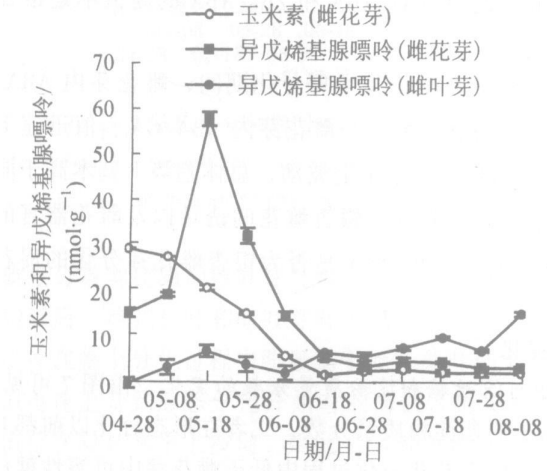

图 1　银杏雌花芽分化期间 ZRs 和 iPAs 的变化

Figure 1　Changes of ZRs and iPAs contents during the defferentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

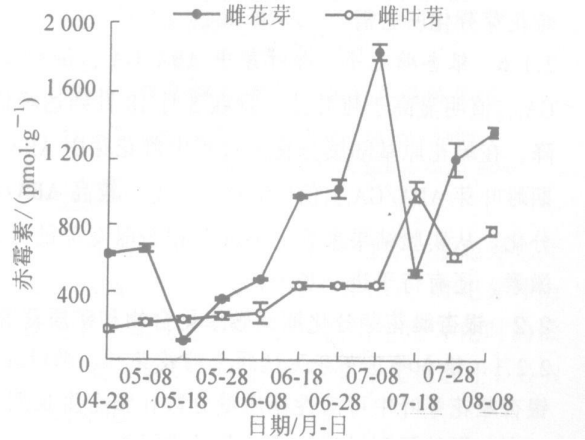

图 2　银杏雌花芽分化期间 GA_{1+3} 的变化

Figure 2　Changes of GA_{1+3} contents during the defferentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

2.1.3　*银杏雌花芽、雌叶芽内 ABA 质量摩尔浓度的变化*　银杏雌花芽内 ABA 质量摩尔浓度在形态分化前的 5 月初就已处于高峰，随着临近花芽形态分化而一直呈缓慢下降趋势(图 3)。雌花芽形态分化前，雌叶芽内 ABA 质量摩尔浓度明显比同期雌花芽内低，形态分化以后叶芽内 ABA 质量摩尔浓度也

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

基本低于同期雌花芽。这有利于营养生长，说明银杏雌花芽的诱导以及花原基的分化与 ABA 相关，这与苹果梨[13]、柑橘 *Citrus reticulata*[6] 相一致。

2.1.4 银杏雌花芽、雌叶芽 ZRs/GA_{1+3} 和 iPAs/GA_{1+3} 值的变化 在生理分化期间，雌花芽内 iPAs/GA_{1+3}和 ZRs/GA_{1+3}的值明显高于叶芽，雌花芽内 iPAs/GA_{1+3}和 ZRs/GA_{1+3}的值 5 月中旬到达高峰；形态分化开始后花芽内 ZRs/GA_{1+3}和 iPAs/GA_{1+3} 值迅速下降，且比雌叶芽内 iPAs/GA_{1+3} 值低(图 4)。这说明银杏雌花芽内，较高的ZRs/GA_{1+3}和 iPAs/GA_{1+3}值可能有利于从营养状态向生殖状态的转变。因此，银杏雌花芽成花的不同阶段可能对内源激素平衡会有不同的要求，在其他果树上也有过相似报道[14]。

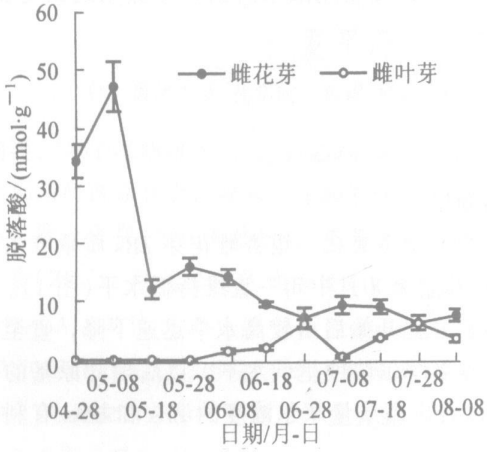

图 3 银杏雌花芽分化期间 ABA 的变化

Figure 3 Changes of ABA contents during the differentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

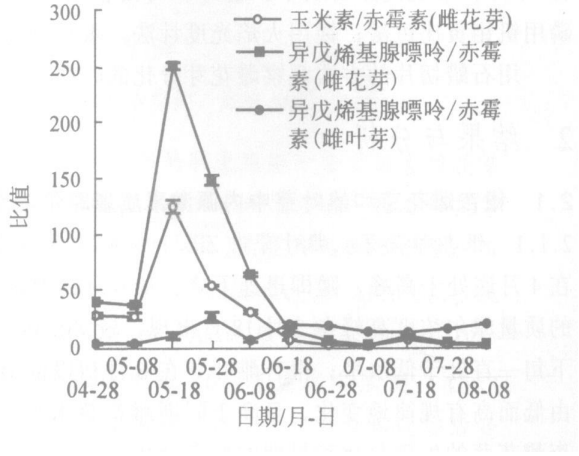

图 4 银杏雌花芽分化期间 ZRs/GA_{1+3}和 iPAs/GA_{1+3}比值的变化

Figure 4 Changes of the ratio of ZRs to GA_{1+3} and the ratio of iPAs to GA_{1+3} during the defferentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

2.1.5 银杏雌花芽、雌叶芽内 ZRs/ABA 和 iPAs/ABA 值的动态 图 5 表明，雌花芽在整个生长期 ZRs/ABA 和 iPAs/ABA 值基本低于同期叶芽内二者比值，说明 iPAs/ABA 和 ZRs/ABA 的高值不是银杏雌花芽分化所必需。

2.1.6 银杏雌花芽、雌叶芽中 ABA/GA_{1+3} 值的变化 在银杏雌花芽生理分化期间，雌花芽内 ABA/GA_{1+3}值明显高于雌叶芽，且在 5 月 18 日到达峰值；形态分化开始后，雌花芽内 ABA/GA_{1+3}值迅速下降，在雌花原基陆续分化的过程中雌花芽中 ABA/GA_{1+3}值在一定水平上波动，总体趋势上基本高于同期雌叶芽 ABA/ GA_{1+3}值(图6)。可见，较高 ABA/GA_{1+3}值可能有利于银杏雌花的诱导以及雌花器官的分化。从实验结果来看，ABA 和银杏雌花芽的分化密切相关，但 ABA 是否为银杏雌花芽分化的促花激素，还有待于进一步的证实。

2.2 银杏雌花芽分化期间碳水化合物和矿质营养的变化

2.2.1 银杏雌花芽分化过程中雌花芽叶、雌叶芽叶中可溶性糖和淀粉质量分数的变化 由图 7 可见，银杏雌花芽叶中可溶性糖质量分数在整个生长期均高于同期淀粉质量分数，二者在形态分化以前都有一个相同的累积过程。雌叶芽叶中可溶性糖质量分数在整个花芽分化过程中低于雌花芽中可溶性糖的质量分数，但其淀粉质量分数却高于同时期雌叶芽淀粉质量分数。雌花芽叶总糖质量分数生理分化期不断上升(图 8)，5 月 28 日到达峰值；形态分化开始后，总糖出现一低谷，随后小幅度波动，缓慢下降；而雌叶芽叶内总糖一直在低于雌花芽叶片的水平波动，直至 8 月中旬略有反弹。表明较高的碳水化合物水平有利于银杏雌花芽的分化，它是银杏雌花芽分化的营养基础之一，但并不是成花的唯一决定因素，同时还受激素和其他因素的影响。

2.2.2 银杏雌花芽分化期间全氮、磷、钾的变化 从整个花芽分化过程来看，银杏雌花芽叶内全氮

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

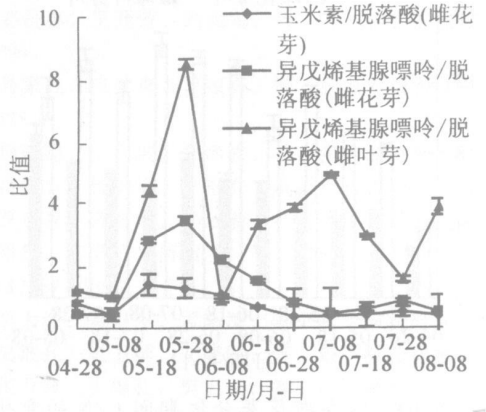

图 5　银杏雌花芽分化期间 ZRs/ABA 和 iPAs/ABA 比值的变化

Figure 5　Changes of ratio of ZRs to ABA and the ratio of iPAs to ABA during the differentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

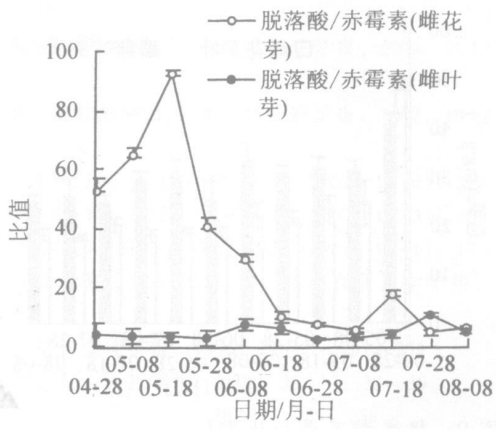

图 6　银杏雌花芽分化期间 ABA/GA_{1+3}比值的变化

Figure 6　Changes of the ratio of ABA/ GA_{1+3} during the differentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

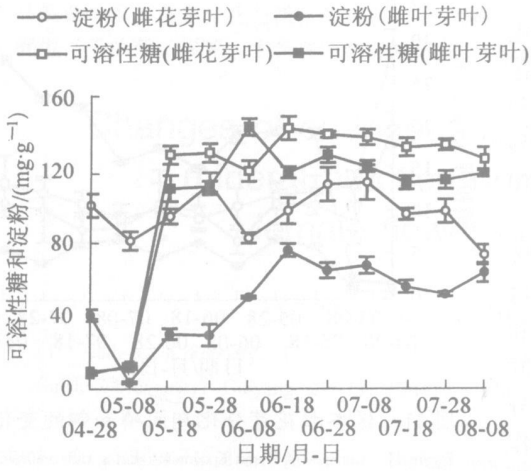

图 7　银杏雌花芽分化期间可溶性糖和淀粉的变化

Figure 7　Changes of soluble sugar contents and starch during the differentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

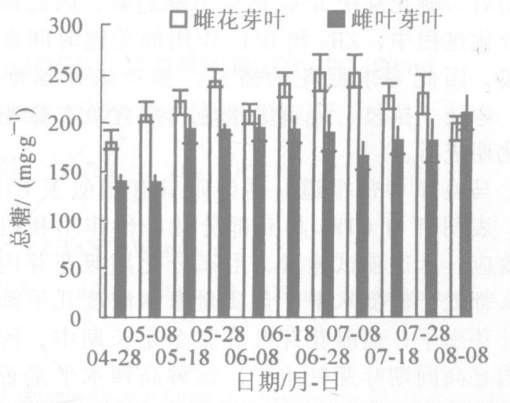

图 8　银杏雌花芽分化期间总糖的变化

Figure 8　Changes of total carbohydrate contents during the differentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

质量分数均比同期雌叶芽叶内全氮质量分数低(图 9)，且在生理分化期呈迅速下降趋势。形态分化开始以后，雌花芽叶和雌叶芽叶全氮质量分数都缓缓下降。从碳氮比(C/N)来看(图 10)，雌花芽叶内 C/N 在整个分化过程中明显高于雌叶芽叶的 C/N；从动态看，雌花芽叶的 C/N 值由生理分化时的低值迅速上升到形态分化开始时的高值，稍后 C/N 值略有下降，在以后花原基相继分化过程中，C/N 值仍在较高水平上波动，因此 C/N 高有利于银杏雌花芽的分化。

由图 11 可见，银杏雌花芽在生理分化初期，雌花芽叶中磷质量分数处于高水平，临近形态分化时，雌花芽叶内磷下降到较低水平，生理分化期间雌花芽叶中磷明显高于雌叶芽叶中的，此后一直在略高于雌叶芽叶内磷的水平上波动，说明生理分化期和形态分化期丰富的磷，对银杏雌花芽的分化具有重要的作用。银杏雌花芽叶中钾的质量分数在整个生长都明显高于雌叶芽叶中钾质量分数，且雌花芽叶中钾在生理分化期有累积现象，因此，一定的含钾量，特别是生理分化期钾的积累为银杏雌花芽分化所必须，钾营养对激素平衡也有一定影响，有研究者报道过缺钾类似于 GA_3 的作用，高钾则具有相似于细胞分裂素(CTKs)的效应，表明了钾与 CTKs 具有部分的补偿作用和明显的协同效应[15]。

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

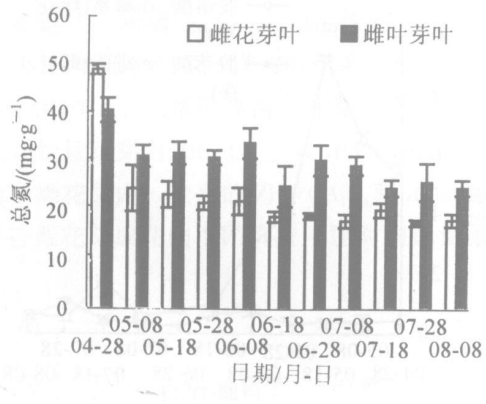

图 9 银杏雌花芽分化期间总氮的变化

Figure 9 Changes of total N contents during the differentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

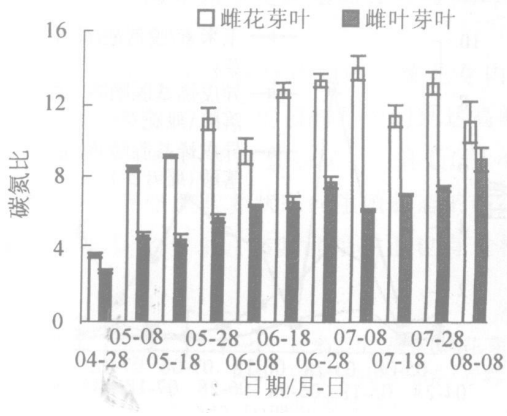

图 10 银杏雌花芽分化期间 C/N 的变化

Figure 10 Changes of C/N values during the differentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

3 讨论

银杏雌花芽内 ZRs 和 iPAs 质量摩尔浓度峰值均出现在生理分化期，且均明显比雌叶芽内高；形态分化开始后，雌花芽中 iPAs 都呈下降趋势，因此银杏雌花芽分化过程中，ZRs 和 iPAs 作用的关键时间在生理分化期，因此寻求促花的措施，如喷施外源细胞分裂素，弯枝、拉枝、环剥等措施，都应该在雌花芽生理分化期进行。

马焕普[14]曾报道，高钾则具有相似于 CTKs 的效应，表明钾与 CTKs 具有部分的补偿作用和明显的协同效应。从这项试验看，形态分化期雌花芽内 ZRs 和 iPAs 都处于较低水平，且质量摩尔浓度几乎都低于同期叶芽水平；而雌花芽叶在整个生长期中，钾质量分数明显高同期叶芽叶水平。这种高钾水平是否可看作为雌花芽 ZRs 和 iPAs 低产补偿而有利于雌花原基的形成，还有待于进一步的研究证实。钾对淀粉的形成是必要的，因此高钾的作用有可能通过促进淀粉的合成，从而有利于成花。磷质量分数的变化和 ZRs 和 iPAs 的关系与氮素和 ZRs 和 iPAs 的关系相似，因此，生理分化早期施磷对于促进此期细胞分裂素的合成以及提供能量物质和遗传物质，促进花芽分化具有重要的意义。

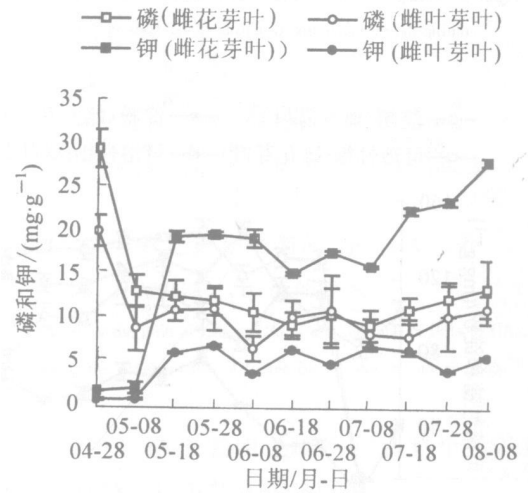

图 11 银杏雌花芽分化期间磷和钾的变化

Figure 11 Changes of P and K contents during differentiation of female flower buds in *Ginkgo biloba*

邓烈等[2]曾经发现只要对柑橘喷 GA_3 能抑制花芽分化。这项试验中银杏雌花芽中 GA_{1+3} 在生理分化期降到低水平时，相应地雌花芽叶内出现一淀粉积累高峰，这不排除银杏雌花芽生理分化期 GA_{1+3} 的低水平，也有可能和成花基因阻遏的解除有关。这需要今后从分子生物学的角度加以研究。

银杏雌花芽分化各时期，雌花芽 ABA 质量摩尔浓度高于同时期雌叶芽；雌花芽叶中淀粉质量分数均高于同期雌叶芽，二者表现出同步变化。实验表明，ABA 对于银杏雌花芽分化来说是一种促花激素，且在生理分化初期，雌花芽内 ABA 处于高水平(图 3)，可见，ABA 对于银杏雌花芽成花的早期诱导起着重要的作用。有报道称 IAA/GAs，ZRs/ABA 和 IAA/ABA 的增高都有利于成花[16]。这项试验中，银杏雌花芽中，ZRs/GA_{1+3} 和 $iPAs/GA_{1+3}$ 的高值不是贯穿整个过程，而是出现在花芽生理分化期，因此，ZRs 和 iPAs 高水平的积累以及 GA_{1+3} 的下降对于银杏雌、雄树花的诱导有着不可忽视的重要作用。从试验结果还可发现，银杏雌花芽分化过程中 ABA/GA_{1+3} 值几乎比同期雌、雄叶芽高，且高峰均出现在生理分化期，因此，可以把 ZRs，iPAs 和 ABA 当成银杏的促花因子，把 GA_{1+3} 当成抑花因子来看待。

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

参考文献：
[1] 姜岳忠，王开芳，刘元铅，等. 叶用银杏园密度与定干高度效应分析[J]. 浙江林学院学报，2004，**21**(3)：390－294.
[2] 吴家胜. 应叶青，曹福亮，等. 施氮对银杏叶产量及黄酮含量的影响[J]. 浙江林学院学报，2002，**19**(4)：372－375.
[3] 程晓建，王白坡，郑炳松，等. 银杏雌雄株性别鉴别研究进展[J]. 浙江林学院学报，2002，**19**(4)：217－22.
[4] 吕先忠，楼炉焕，李根有. 杭州市行道树现状调查及布局设想[J]. 浙江林学院学报，2002，**19**(3)：309－314.
[5] 罗正荣，许明宪，孙云蔚. 红星苹果花芽分化期细胞分裂素动态研究[J]. 园艺学报，1987，**14**(1)：17－22.
[6] 邓烈，李学柱，何绍兰，等. 柑橘花芽分化与内源激素及淀粉酶活性的关系[J]. 西南农业大学学报，1991，**13**(1)：87－91.
[7] 李天红，黄卫东，孟昭清. 苹果花芽孕育机理的探讨[J]. 植物生理学报，1996，**22**(3)：251－257.
[8] 史继孔，樊卫国，文晓鹏，等. 银杏雌花芽形态分化的研究[J]. 园艺学报，1998，**25**(1)：33－36.
[9] 张万萍，史继孔，樊卫国，等. 银杏雄花芽形态分化[J]. 园艺学报，2001，**28**(3)：255－258.
[10] 史继孔，张万萍. 银杏雌花芽分化过程中内源激素含量的变化[J]. 园艺学报，1999，**26**(3)：194－195.
[11] 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.
[12] 李宗霆，周燮. 植物激素及其免疫检测技术[M]. 南京：江苏科学技术出版社，1996.
[13] 李秉真，孙庆林. 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.
[14] 马焕普. 果树花芽分化与激素的关系[J]. 植物生理学通讯，1987(1)：1－6.
[15] 马焕普. 果树花芽分化与激素的关系[J]. 植物学报，1994，**36**(2)：223－226.
[16] 春生，王兰英，周萍. 生长调节剂对苹果花芽形成的影响[J]. 果树科学，1990，**7**(2)：2－3.

Changes of endogenous hormones, carbohydrate and mineral nutrition during the differentiation of female flower buds of *Ginkgo biloba*

LUO Ping-yuan[1], SHI Ji-kong[2], ZHANG Wan-ping[2]

(1. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, Guizhou, China; 2. College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang 550025, Guizhou, China)

Abstract: In order to find out the physiological mechanism of female flower buds differentiation in *Ginkgo biloba*, the changes of endongenous hormones, carbohydrate and mineral nutritions during the differentiation of female flower buds were studied with the methods of ELISA and et al. Results showed that the contents of GA_{1+3} and ABA in female flower buds of *Ginkgo biloba* at the physiological differentiation stage decreased, the contents of ZRs and iPAs, the ratio of ZRs to GA_{1+3}, the ratio of ABA to GA_{1+3} and the ratio of iPAs to GA_{1+3} were at peak values. At morphological differentiation stage, the contents of ZRs and iPAs, the ratio of ZRs to GA_{1+3} and the ratio of iPAs to GA_{1+3} were low, but the contents of ABA and the ratio of ABA to GA_{1+3} in flower buds were higher than those in leaf buds. The contents of K and total carbohydrate in bud leaves of female flowers were higher than those in bud leaves of female shoots during the whole period; while the content of total N in bud leaves of female flowers was lower than that of bud leaves of female shoots. The content of P in bud leaves of female flowers was higher than that in bud leaves of female shoots at physiological differentiation stage. Results indicated that the contents of ABA, ZRs, iPAs and K were associated with inducement and differentiation of female flower buds of *Ginkgo biloba*. [Ch, 11 fig. 16 ref.]

Key words: batany; *Ginkgo biloba*; female flower bud; differentiation; endogenous hormones; carbohydrate; mineral nutrition

?1994-2015 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net