

现代生物农业
—— 园艺

现代果树 生物学



李天忠 张志宏 主编

 科学出版社
www.sciencep.com

现代果树生物学

现代果树生物学

李天忠 张志宏 主编

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书共分5篇22章,涵盖果树生长发育、果树营养生物学、果树环境生物学以及现代生物技术和信息技术在果树研究上的应用等内容,较为系统地反映了果树生物学研究的最新进展。全书注重基础理论向实践延伸,重视新的理论和方法的介绍,目的是向读者介绍果树科研动态,使读者能够了解当代果树科学的发展脉络。

本书可以作为大专院校果树学硕士、博士研究生的参考教材,教师及科研人员的参考读物。

图书在版编目(CIP)数据

现代果树生物学 / 李天忠, 张志宏主编. —北京: 科学出版社, 2008

ISBN 978-7-03-020116-4

I. 现… II. ①李…②张… III. 果树—植物生理学 IV. S660.1

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2007)第 171355 号

责任编辑:李秀伟 王 静 彭克里 刘 晶 / 责任校对:李奕莹

责任印制:钱玉芬 / 封面设计:福瑞来书装

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2008年2月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2008年2月第一次印刷 印张:26 1/2

印数:1—2 000 字数:603 000

定价:80.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换〈双青〉)

《现代果树生物学》编辑委员会

主 编 李天忠 张志宏
副主编 杨洪强 张新忠 马锋旺
编 委 (按姓氏笔画排序)
马锋旺 (西北农林科技大学)
吕德国 (沈阳农业大学)
刘继红 (华中农业大学)
杨洪强 (山东农业大学)
李天忠 (中国农业大学)
张志宏 (沈阳农业大学)
张新忠 (河北省昌黎果树研究所)
高东升 (山东农业大学)
董文轩 (沈阳农业大学)

编写人员 (按姓氏笔画排序)
马锋旺 王 忆 王利军
王 颖 孔 瑾 吕德国
刘月学 刘高峰 刘继红
杨洪强 李天忠 邹养军
张志宏 张新忠 范伟国
秦嗣军 夏 宁 徐小勇
高玉江 高东升 郭函子
曹 慧 梁 东 董文轩
魏绍冲

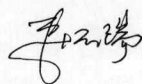
审 稿 人 邓秀新 (华中农业大学)
韩振海 (中国农业大学)

序

近二十年来,果树科学的基础研究进步很快,相关产业发展也很迅速,科学界、产业界、生产者取得的技术与理论成就日益丰富,需要系统总结;农业现代化、产业国际化、经验系统化发展与技术进步,也亟待先进理论的支撑。本着基础科学与专业学科紧密结合的原则,系统介绍和评述现代果树科学取得的最新研究成果及发展趋势,逐步建立果树的现代理论系统,对教学、科研,以及知识更新与提高十分重要。

该书作者在总结基础科学进步与个人工作成就的基础上,进行了诚实的总结分析,编纂成集,在一定程度上反映了我国果树科学发展水平;对果树科技工作者进行理论创新、技术发明与革新,将会有一定启迪和借鉴作用;对其他相关学科的科技工作者也会有一定参考价值。由于编者工作方向的局限,不足和遗漏之处在所难免,这也为同行们提供了讨论的余地,通过讨论,将使体系更加完善,观点更加明确,对于指导果树科研选题、推动果树科学的进步有重要意义。

中国工程院 院士
山东农业大学 教授



2007年10月1日

前 言

随着科学技术的迅猛发展及分子生物学、生物化学、细胞生物学和植物生理学等生物学科日新月异的变化,通过学科交叉和运用多种手段对果树生命现象进行科学研究的时代已经到来,因此有必要编写一本立足果树生物学研究基础并引入模式植物及信息技术最新研究成果的专著,向果树学科研究生及科研工作者提供果树研究的成果和发展动态,为研究生选题、科研工作者的科研定位和开展研究工作提供参考。

在中国工程院院士、山东农业大学教授束怀瑞先生的倡导下,由中国农业大学、沈阳农业大学、山东农业大学、河北省农林科学院昌黎果树研究所、西北农林科技大学、华中农业大学的9位中青年博士生导师组成编写委员会,组织二十余位教学科研一线的中青年学者,共同编写了本书。

本书共分5篇22章,第1章由张新忠完成,第2章由刘月学(中国农业大学)、李天忠完成,第3章由高东升完成,第4章由李天忠完成,第5章由王颖(沈阳农业大学)、董文轩完成,第6章由李天忠完成,第7章由魏绍冲(山东农业大学)、杨洪强完成,第8章由杨洪强完成,第9章由范伟国(山东农业大学)、李天忠、张志宏完成,第10章由梁东(西北农林科技大学)、马锋旺完成,第11章由曹慧(潍坊学院)完成,第12章由邹养军(西北农林科技大学)、马锋旺、杨洪强完成,第13章由孔瑾(中国农业大学)完成,第14章由王利军(中国科学院植物研究所)、高玉江(吉林省果树研究所)完成,第15章由王忆(中国农业大学)完成,第16章由刘高峰(菏泽学院)、张志宏完成,第17章由秦嗣军(沈阳农业大学)、吕德国完成,第18章由张志宏完成,第19章由郭函子(中国农业科学院作物研究所)、李天忠完成,第20章由刘继红、徐小勇(华中农业大学)完成,第21章由王忆、张志宏完成,第22章由夏宁(中国科学院自动化研究所)完成。

本书涵盖了果树生长发育生物学、果树营养生物学、果树环境生物学及现代生物技术与数字化技术在果树上的应用等内容,全面系统地介绍和阐述了果树生物学的研究进展和发展趋势,并将模式植物最新研究思路引入果树研究领域。全书重视基础理论向实践延伸,从而将果树生物学原理与果树生产中存在的问题有机结合。编者注意处理好创新与继承的关系、知识传授与能力培养的关系、知识先进性与适用性的关系,注重体系和内容的创新,减少常识性内容,增加新颖性的内容和方向性见解,力求做到概念准确、观点明确、具有时代感。本书编写工作历经两年多,为了保证内容的质量,先后在山东农业大学、沈阳农业大学、河北省农林科学院昌黎果树研究所、中国农业大学召开了4次编委会议。

在本书编写过程中,得到了束怀瑞院士的指导,华中农业大学邓秀新教授和中国农业大学韩振海教授进行了审稿,并提出许多宝贵意见和建议,中国科学院植物研究所李绍华研究员也为本书部分章节的修改提出了建设性的意见,在此一并表示感谢。由于编者业务水平和经验有限,书稿一定存在一些缺点与错误,望读者提出宝贵意见。

编 者

2007年9月

目 录

序	束怀瑞(i)
前言	编者(iii)

第一篇 果树发育生物学

第1章 果树的个体发育与阶段转变	张新忠(3)
1.1 果树的个体发育阶段	(3)
1.2 阶段转变的生理机制	(5)
1.3 阶段转变的分子机制	(10)
1.4 阶段转变的调控	(13)
1.5 前景与展望	(16)
参考文献	(16)
第2章 果树花芽分化	刘月学 李天忠(20)
2.1 果树花芽分化的生理机制	(20)
2.2 成花转变的分子机制	(23)
2.3 果树花芽分化的调控	(35)
2.4 前景与展望	(36)
参考文献	(36)
第3章 果树芽休眠	高东升(39)
3.1 果树芽休眠的诱导及其机制	(39)
3.2 果树芽需冷量及其估算模型	(41)
3.3 果树芽休眠的解除及其机制	(43)
3.4 前景与展望	(50)
参考文献	(51)
第4章 果树自交不亲和性	李天忠(54)
4.1 植物自交不亲和性概述	(54)
4.2 S-RNase 介导的配子体自交不亲和性分子机制	(56)
4.3 蔷薇科果树自交不亲和性研究与应用	(67)
4.4 前景与展望	(71)
参考文献	(72)
第5章 果树无融合生殖	王 颖 董文轩(77)
5.1 无融合生殖的概念、分类和形态标准	(77)
5.2 无孢子配子无融合生殖	(80)
5.3 不定胚生殖性状的表现及遗传研究	(85)

5.4 前景与展望	(87)
参考文献	(87)
第6章 果树单性结实	李天忠(89)
6.1 单性结实的分类	(89)
6.2 单性结实机制	(90)
6.3 单性结实诱导	(94)
6.4 前景与展望	(96)
参考文献	(97)
第7章 果实成熟与衰老	魏绍冲 杨洪强(100)
7.1 果实色泽的形成	(100)
7.2 果实风味的形成	(102)
7.3 果实的软化	(106)
7.4 乙烯与果实成熟衰老	(107)
7.5 果实成熟衰老的调控	(110)
7.6 前景与展望	(112)
参考文献	(113)
第8章 果树新根的发生与生长	杨洪强(115)
8.1 果树根体系的建立	(115)
8.2 果树根系导管的分化与发育	(116)
8.3 激素与果树根系的生长发育	(117)
8.4 根系生长发育的基因调控	(120)
8.5 程序性细胞死亡与果树根系发育	(123)
8.6 根系生长与新梢生长的相关性	(126)
8.7 前景与展望	(128)
参考文献	(128)
第9章 果树砧木与接穗的相互作用	范伟国 李天忠 张志宏(130)
9.1 砧木与接穗的相互作用	(130)
9.2 砧木与接穗相互作用机制	(133)
9.3 前景与展望	(137)
参考文献	(137)

第二篇 果树营养生物学

第10章 果树光合作用及同化物转运	梁东 马锋旺(141)
10.1 果树光合作用的特性	(141)
10.2 影响果树光合作用的因素	(142)
10.3 果树光合同化物分配	(144)
10.4 前景与展望	(153)
参考文献	(153)

第 11 章 矿质营养	曹 慧 (155)
11.1 氮营养	(155)
11.2 磷营养	(161)
11.3 钾营养	(167)
11.4 钙营养	(172)
11.5 铁营养	(178)
参考文献	(186)

第三篇 果树环境生物学

第 12 章 果树对水分的吸收与适应	邹养军 马锋旺 杨洪强 (197)
12.1 果树水分的吸收、传导和散失	(197)
12.2 果树水分利用效率及其调节	(202)
12.3 果树干旱胁迫	(206)
12.4 干旱信号的传递	(211)
12.5 水涝对果树的影响	(217)
12.6 合理灌溉理论及节水灌溉	(219)
12.7 前景与展望	(221)
参考文献	(222)
第 13 章 果树耐盐机制	孔 瑾 (226)
13.1 盐胁迫对果树的影响和伤害	(226)
13.2 不同果树种质资源的耐盐性	(228)
13.3 果树耐盐的生理机制和形态特征	(231)
13.4 植物耐盐的分子机制	(232)
13.5 前景与展望	(237)
参考文献	(237)
第 14 章 果树对温度的反应与适应	王利军 高玉江 (240)
14.1 果树对高温的反应与适应	(240)
14.2 果树对低温的反应与适应	(249)
参考文献	(261)
第 15 章 果树对光的适应	王 忆 (266)
15.1 光对果树生长发育的影响	(266)
15.2 光受体	(269)
15.3 强光胁迫	(271)
15.4 弱光胁迫	(274)
15.5 前景与展望	(276)
参考文献	(277)
第 16 章 果树抗病机制与抗病诱导	刘高峰 张志宏 (279)
16.1 植物的抗病机制	(279)

16.2 果树抗病性的诱导	(283)
16.3 前景与展望	(287)
参考文献	(288)
第 17 章 果树根际微域	秦嗣军 吕德国 (290)
17.1 果树根际微域的化学因子	(290)
17.2 果树根际微域土壤酶	(293)
17.3 果树根际微域微生物	(295)
17.4 前景与展望	(299)
参考文献	(299)

第四篇 现代生物技术在果树上的应用

第 18 章 核酸分析技术在果树上的应用	张志宏 (305)
18.1 果树核酸分离技术	(305)
18.2 果树分子标记	(308)
18.3 果树基因克隆	(312)
18.4 果树基因表达分析	(318)
18.5 果树病毒核酸分子检测	(323)
18.6 前景与展望	(326)
参考文献	(326)
第 19 章 蛋白质分析技术在果树上的应用	郭函子 李天忠 (331)
19.1 蛋白质提取	(331)
19.2 蛋白质定量分析	(333)
19.3 蛋白质分离技术	(335)
19.4 蛋白质免疫技术	(342)
19.5 蛋白质与蛋白质相互作用研究技术	(346)
19.6 蛋白质组学研究技术	(348)
19.7 前景与展望	(354)
参考文献	(355)
第 20 章 细胞融合技术在果树上的应用	刘继红 徐小勇 (357)
20.1 果树细胞融合研究概况	(357)
20.2 果树细胞融合诱导方法	(358)
20.3 果树细胞融合方式及类型	(359)
20.4 果树体细胞杂种评价	(361)
20.5 果树体细胞杂种的核质遗传规律	(364)
20.6 细胞融合在果树上的应用	(365)
20.7 前景与展望	(368)
参考文献	(369)

第 21 章 遗传转化技术在果树上的应用	王 忆 张志宏 (371)
21.1 植物遗传转化技术	(371)
21.2 果树遗传转化特点及影响果树遗传转化效率的因素	(372)
21.3 遗传转化在果树育种中的应用	(375)
21.4 遗传转化在研究果树基因功能上的应用	(380)
21.5 前景与展望	(380)
参考文献	(380)

第五篇 数字化技术在果树上的应用

第 22 章 果树数学模型	夏 宁 (387)
22.1 果树模型发展概述	(387)
22.2 果树分枝模拟模型的建立	(395)
22.3 果树分枝模型的可视化技术	(401)
22.4 前景与展望	(405)
参考文献	(406)

第一篇

果树发育生物学

第1章 果树的个体发育与阶段转变

果树等多年生木本植物的个体发育周期较长,实生树从播种到自然条件下开花结果需要几年甚至十几年时间,这是提高果树育种工作效率的瓶颈之一。因此,为了提高果树育种工作效率,首先应了解果树实生树的个体发育规律,研究实生树童性、童期和阶段转变的表现、生理机制、分子机制及调控技术等,努力将果树实生树从播种到连续开花结果所需的时间缩到最短。

1.1 果树的个体发育阶段

果树的个体发育与其他多年生木本植物一样,需要经历阶段转变才能具备生殖能力。阶段转变研究早期的权威之一 Hackett(1985)将木本植物的整个发育过程划分为童期(juvenile phase)和成年期(adult phase),两个发育阶段的区分标准是成花。其观点是树体一旦达到成年期,就将是相对稳定的,即可在自然条件下连续开花结果,而不需要施加任何外源诱导措施。其中强调的是“自然条件下”和成花的“连续性”。在这个时期之前,即使通过施加诱导措施而导致早熟花(precocious flowering)也不能认为树体进入了成年期。这给实生树的成年期赋予了准确的界定,但童期的概念尚不十分清楚。

Zimmerman 等(1985)从另一个角度将实生树的童期界定为“不能诱导成花的时期”。因而,实生树在自然条件下不能成花但却能被诱导成花的阶段既不属于童期,也不属于成年期,这一阶段实生树体内发生着由童性(juvenility)到成熟(maturity)转变的生理变化,这个生理过程被称作阶段转变(phase change)。阶段转变是连续的、渐进的,而且是可逆的。国外也有些资料将“阶段转变”写作“phase transition”,但这种表述法容易与物理学中的“相变”混淆。

依据上述观点,Poethig(1990)明确提出将植物的个体发育过程划分为童期、成年营养生长期(adult vegetative phase)和生殖生长期(reproductive phase)。因此,果树等植物的个体发育过程中,实生树表现童性,不具备成花能力的发育阶段称为童期;实生树虽然具备了成花能力,但在自然条件下不能成花,接受某种诱导后可以成花,而且之后即使不再实施这种诱导也能连续成花的发育阶段称为成年营养生长期,国内有时译作转变期;而实生树在自然条件下可以连续开花结果的阶段称为生殖生长期。

1.1.1 童期与童性

处于童期的实生树所具有的特殊的遗传和生理实质称为童性。实生树的童性可以表现在形态、解剖结构、生理生化指标以及基因表达等方面,也有的文献中将童性定义为植物童期所表现出的性状(juvenile trait)。果树学教科书中曾对果树实生树童期叶片、枝条、芽等许多性状与生殖生长期的区别进行了详细的描述,相比于生殖生长期,处于童期

的实生树营养生长旺盛,生根能力强,抗病性抗逆性也强。物种进化的过程中,这种个体发育特性不仅有利于树体对光、水、营养等资源的竞争,而且有利于为更好地繁殖后代创造充分的干物质积累和足够的光合能力。

实生树童期长短受遗传控制,不同树种童期长短相差很大。Hackett(1985)指出,实生树童期长短与该植物最终树冠大小有相关性,一般灌木短,乔木长。同一树种不同杂交组合,甚至同一组合内实生树之间童期长短也有差异。

环境因素对童期的长短有显著影响。苹果实生树从播种到自然成花需要5~8年,如果让苹果实生树在适宜的环境条件即26℃恒温,16 h日照(PPFD 680 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),气压0.8 kPa中生长,12个月内就能长到可以成花的高度,即120节。由此看来,用时间单位来表示童期的长短显然并不合适,由此提出童程(juvenile span)的概念,即从实生树根颈到其童性消失点的距离。最早用长度单位表示童程,后来研究发现用节位数表示童程比长度单位更确切。

1.1.2 成年营养生长期与阶段转变

关于植物个体发育的研究往往注重童期性状与成年期性状的比较,而较少涉及成年营养生长期。这是因为关于阶段转变的研究的难度相对较大,体现在阶段转变是个渐进的过程,许多植物从童期结束,进入成年营养生长期,直到完成阶段转变进入生殖生长期很少有明显的形态变化。

当植物个体生长到一定的营养体大小时,即使在自然条件下不能成花,通过一些抑制营养生长的物理或化学处理亦可诱导其持续成花,只要这种诱导效果出现,就可以断定这时植物体已经处于或已通过成年营养生长期;反过来,某种理化处理未能诱导植物持续成花却不能由此判断该植物体处于哪个发育阶段,因为不同的促花处理和不同剂量的促花效果不同,所以单纯依据某一促花试验的结果尚不足以确定成年营养生长期开始的临界点;如果在相同条件下获得多种促花试验的数据,再辅以相关指标的数据来分析判断成年营养生长期开始的临界点,所得结果的可靠性会增强。

作者调查的结果显示,2年生‘大久保’桃自然实生树童期结束的临界点是60节,进入生殖生长期的临界点是84节。用同样方法,Zhang等(2006)测得‘金冠’苹果自然实生树成年营养生长期从77节开始,到122节结束。上述试验所得的阶段转变的临界节位可以看作是整個杂种群体的平均值,实际上,群体内不同实生单株之间阶段转变的临界节位并不相同。对于相同组合的实生树,如果在不同的自然条件下生长,其阶段转变的群体平均临界节位也许不会有变化,但其临界高度一定是不同的,而且,不同亲本、不同组合的杂种群体,其阶段转变的平均临界节位更会存在差异。所以,临界高度、临界节位的指标并不具有通用性,只有找到合适的、定性的生理生化指标,才能作为判断阶段转变的标记。

1.1.3 生殖生长期

判断果树实生树成年营养生长期结束进入生殖生长期的标志是实生树具备了在自然条件下连续成花的能力。育种实践中依据实生树是否成花来准确判断其进入生殖生

长期的临界点并不容易,因为成花受自然条件影响较大,不同地点、不同时间的试验所得成花节位数据的可比性不强。只要实生树在自然条件下能连续成花即可以认为其进入成年期,但如果成花条件不充分,分枝量太小,树势过弱,或者树体营养状况不良等,实生树即使进入成年期也仍不能成花,果树生产中栽培品种的幼树不能开花结果就是很好的例证。因此,在研究实生树阶段转变的试验中应为实生树提供良好的水肥条件,采取合适的栽培技术措施,这也说明了寻找果树实生树进入成年期的临界点对果树育种具有重要意义。

果树实生树进入生殖生长期后,除在形态、解剖结构、生理生化指标上与童期有较大差异之外,还表现生长速度变缓,生根能力渐弱,抗病抗逆性减弱,甚至,茎尖细胞质的pH也随着成年逐渐下降(Albrechtová et al. 2000)。因为阶段转变的渐进性,依据这些相关性状的变化来判断生殖生长期开始的临界点也不易操作,所以多年来,除了严格设计试验研究阶段转变临界点之外,人们还在努力寻找阶段转变的生理生化标记。

1.2 阶段转变的生理机制

植物阶段转变生理机制至今尚不十分清楚,不过人们早就注意到,不同的植物种类所得的研究结果差异较大,有时甚至得到相反的结果。Meilan(1997)在总结前人研究结果时发现,裸子植物与被子植物阶段转变的机制有所不同,被子植物中草本植物和木本植物也有区别。尽管人们认识到了不同物种阶段转变机制的不同,但果树等多年生木本被子植物显然不是研究阶段转变的良好试材。原因之一是果树品种的基因型高度杂合,难以得到遗传背景一致,性状不分离的试材群体;其次是果树作物的生理学研究基础相对薄弱。因此,在果树作物阶段转变研究工作中仍需参考模式植物的研究结果。

在解释植物阶段转变的生理机制时,学术界仍然沿用植物成花的三种假说,分别是成花素假说(florigen/antiflorigen concept)、营养分流假说(nutrient diversion hypothesis)和多因子控制假说(multifactorial control hypothesis)。

依据成花素假说,成花促进因子和成花抑制因子分别是通用的广谱激素,有人认为它们是多组分的,称之为成花素(florigen),由叶合成,在韧皮部中双向运输,到达茎尖后刺激成花基因表达。经典试验是用嫁接诱导光周期敏感型一年生草本植物成花(Zeevaart 1976)。拟南芥 *Cry2* 基因的发现和玉米控制成花素合成的 *idl* 基因的克隆,有力地支持了成花素假说。但成花素假说至今无法解释根在阶段转变中的作用,因而使其受到质疑,尤其在多年生木本植物上(Bernier et al. 1993);而且虽然学术界为了寻找成花素投入了大量的研究工作,成花素本身到目前仍未被分离出来。

营养分流假说认为任何与阶段转变和成花有关的因子都通过植株内部源库关系的调控来实现。茎尖得到利于成花的良好供应才能成花,一般认为茎尖分生组织中碳水化合物,尤其是蔗糖含量更是成花的条件。施用GA造成植株体内蔗糖主要用于增加节间生长,从而抑制成花;如果改用C3-羟基异构体16,17-二羟GA₅,不增加节间生长,其抑制成花的作用也就没了(King and Ben-Tal 2001)。

随着生理学研究的不断深入,多因子控制假说逐渐得到学术界的认同。该学说认为

多种激素、代谢物、营养等化学物质与阶段转变有关,其中碳水化合物,尤其是蔗糖、内源激素、多胺、矿物质等都很重要(Bernier et al. 1993)。一种或几种 GA 起初始信号作用,淀粉动员和蔗糖含量是关键,通过蔗糖与 CTK、GA 及 ABA,蔗糖与 GA 和 ABA 相互关联,调节碳水化合物代谢的酶活性及碳水化合物的吸收、分配来完成整个过程。在拟南芥、玉米、苹果等植物上已经克隆到上百个与阶段转变或成花有关的基因,对多因子控制学说的支持越来越有力(Lavy and Dean 1998)。

1.2.1 碳水化合物

碳水化合物通过影响成花与阶段转变间接相关。植物接受花诱导后,茎尖分生组织中的蔗糖浓度瞬时激增,刺激细胞有丝分裂。饲喂葡萄糖、果糖或蔗糖都能促进苹属(*Marsilea*)植物成花,但甘露醇不能,说明花诱导中蔗糖的作用不是调节渗透性,而是作为营养物质。研究表明,蔗糖不是成花的诱因,而是助剂,因为有些百合在蔗糖浓度不增加的条件下也能成花。用于成花的蔗糖可能来源于储藏的碳水化合物。在有的试验中当达到光饱和点时,茎尖蔗糖浓度也达到饱和点,成花量也饱和,曾经推测成花的蔗糖是光合作用产生的;又有实验证实在黑暗条件下,植物接受花诱导茎尖中蔗糖浓度也激增,则说明蔗糖来源于茎叶中储藏的碳水化合物。学术界比较认可后者,认为蔗糖激增来源于茎叶中储藏的淀粉,淀粉动员(mobilization)是花诱导早期的重要步骤,拟南芥淀粉动员突变体对花诱导没有反应(Eimert et al. 1995)。究竟是什么酶如此迅速地使淀粉降解,又如此迅速地运抵茎尖呢?目前还没有得到有说服力的试验证据。

桃童期叶片和成年期叶片在光合能力及淀粉、蔗糖、山梨醇含量上都有区别,或许可作为桃实生树童性的标记(Bitonti et al. 2002)。

1.2.2 激素

1. 细胞分裂素

细胞分裂素类对阶段转变和成花有明显的促进作用,欧白芥(*Sinapis alba* L.)接受花诱导后,成花信号迅速由韧皮部下传到根,这个信号很可能是蔗糖,因为接受长日照处理 1 h 内,根中的蔗糖浓度增加。下传信号导致根中成花信号再由木质部上运到茎尖,上运信号应该是细胞分裂素,根中已有的玉米素核糖(zeatin riboside, ZR)和异戊基腺嘌呤核糖(isopentenyladeine riboside, iPR)被激活,通过木质部外运,之后叶也释放异戊基腺嘌呤(isopentenyladeine, iP)运往茎尖,促进阶段转变。上述试验中还发现,早期环剥处理会起到抑制成花的作用,只有植株或树体达到一定阶段才行。转基因拟南芥大量积累细胞分裂素但不成花,说明细胞分裂素的持续、普遍分布无济于事,要求在适当的时间、合适的空间达到一定量才起作用,而且其分布比其剂量效应更重要。但是,比利时、法国和捷克 3 个国家的 9 位科学家联合发表研究报道,用免疫化学方法测得烟草成年营养生长期即将结束时,茎尖分生组织中的游离态 ZT、DHZ 和 iP 含量显著下降(Dewitte et al. 1999)。

茎尖分生组织中有足够的 ZT 和适宜的分布是桃实生树成花的先决条件,桃成年区茎尖较童区茎尖 ZT 含量高,分布广泛,可作为桃实生树童性消失的标记(Bitonti et al. 2002)。叶面喷施 BA 能部分克服 GA 对阶段转变的抑制作用。外源 BA 处理欧亚种葡萄