

植物激素与水果生长发育的相关性研究进展

刘涛^①, 曾明^②, 吴宗萍^①

(^①西南大学 园艺园林学院, 重庆 400715; ^②中国农科院 柑桔研究所 重庆 400712)

摘要: 文章综述了五种植物内源激素(乙烯、生长素、赤霉素、脱落酸、细胞分裂素)在果实生长发育各个阶段的调控机理及其含量在此过程中的变化规律。以期能为植物激素与水果生长发育的相关性研究提供参考。

关键词: 植物内源激素; 果实; 生长; 发育

中图分类号: S66 **文献标识码:** A **文章编号:** 1008-8008(2010)02-0051-04

果实的生长发育过程是指从开花到果实衰老的全过程。在这一过程中, 均受内源激素的调控。植物激素(Plant Hormones)是植物体内合成的对植物生长发育有显著作用的几类微量有机物质, 也被称为植物天然激素或植物内源激素, 是植物细胞接受特定环境信号诱导产生的, 低浓度时可调节植物生理反应的活性物质。它们在细胞分裂与伸长、组织与器官分化、开花与结实、成熟与衰老、休眠与萌发以及离体组织培养等方面, 分别或相互协调地调控植物的生长、发育与分化。这种调节是灵活多样的, 可通过使用外源激素或人工合成植物生长调节剂的浓度与配比变化实现。许多研究表明, 主要的五大类植物激素都从不同方面不同程度地影响果实的生长发育。

乙烯(Ethyne)能够刺激细胞膜透性, 促进 RNA 的合成, 是碳水化合物转化酶的调节开关, 可促进成熟、脱落、衰老。生长素(IAA)可增加细胞壁的可塑性, 促进细胞伸长, 从而促进生长。另外, 还有促进生根、保持顶端优势、阻止器官脱落、影响花的性别分化等作用。赤霉素(GA)的主要生理作用是促进细胞伸长和诱导淀粉酶的形成, 对生长和呼吸作用常表现出“先促进后抑制”的现象。脱落酸(ABA)在植物生长发育中具有促进作用, 包括体细胞胚的发生和发育、种子发育与休眠、细胞分裂、组织器官的分化与形成等。^[1]细胞分裂素(CTK)具有促进细胞分裂和扩大, 调节核酸及蛋白质的合成、抑制呼吸及其代谢, 从而延迟机体的衰老的作用。^[2]

1. 植物激素对开花坐果的生理作用及调控

激素对果树开花座果的调控, 主要方面就是控制

着花的萌发、脱落以及花芽分化等方面。影响开花坐果主要有乙烯、生长素、赤霉素、细胞分裂素。

乙烯能促进开花, 但这种诱导作用必须有叶片存在, 并且诱导的效果与植物体大小有关, 处理时植物体越大, 产生花数也越多。^[3]乙烯可以促进叶片、花和果实的脱落。果树栽培中, 在盛花和末花期, 用 240~480mg/kg 的乙烯利喷施, 可达到疏果的效果。

生长素自 1933 年发现以来, 人们便注意到坐果过程中生长素的作用。^[4]在早期的研究中认为生长素对果树花芽分化具有抑制作用, 但是越来越多的研究表明生长素对植物成花有重要作用。Liveman 和 Lang 报告中得出外源应用生长素可以诱导长日植物天仙子成花。^[5]Goodwin 研究认为正在发育的花芽的萝卜植株茎中可提取的生长素含量高, 而在营养生长旺盛以及果实发育时期的植株茎中含量低。Smulders 等研究表明生长素是离体烟草成花和花芽分化所必需的。由此看来, 生长素对花芽分化存有特殊意义。^[6]

GA3 是除环境条件外影响植物成花的最重要的外部因素之一, 也是人工调控植物成花的最重要、最有效的手段之一。^[7]GA 对于坐果的调控作用是不容忽视的。研究表明授粉后不久 GA 的出现会诱导 IAA 活性上升。葡萄(玫瑰露)盛花前 10 天用 GA 浸沾花序, 可诱导生长素水平上升 10 倍。另外, 外用 GA 还可代替种子而引起单性结实。有研究发现在花后三天内单性结实的葡萄、柿的子房中 GA 的含量比有籽果实高出 3 倍之多。赤霉素能够使新川中岛桃打破休眠, 提早萌芽和开花; 明显提高桃树开花质量及桃花的观赏性, 花期延长 3~7 天, 花柄、花径均比未处理的增长或增大

① 收稿日期: 2010-02-23

作者简介: 刘涛(1984-), 男, 山西运城人, 西南大学园艺园林学院硕士研究生, 研究方向为果品生理生化。

一倍,花色更加鲜艳,花柱头提前伸出等。^[8]

脱落酸对种子休眠、萌发、营养生长、环境胁迫反应等具有调节作用。大量研究显示,ABA也参与了植物的成花调控。影响植物成花调控的环境因子包括光周期变化、春化作用、干旱等均会导致植物体内ABA代谢的变化。离体胚培养、ABA突变体、ABA调节的基因结构等研究对于深入探讨ABA在植物花期中的调控机理作出了重要的贡献。众多研究表明,ABA对于维持植物胚的正常发育和防止早萌有重要的作用。ABA还能抑制胚提前萌发和促进胚继续发育,并有维持贮藏蛋白质基因表达的能力。^[9] ABA促进胚的发育,抑制离体胚的过早萌发,增加贮藏物的积累特别是贮藏蛋白的合成,诱导产生与脱水封性有关的LEA蛋白及其mRNA,另外外源ABA能够逆转ABA突变体的生理反应。^[10]

细胞分裂素在许多植物的生殖生长中,对花的败育及落花落果的影响是普遍现象。许多环境因子能够影响花的发育程度,而落花落果则导致作物产量下降,造成较大的经济损失,因此这方面的研究受到了广泛的重视。^[11] Dragovoz等发现,内源细胞分裂素的含量增加或活性上升能够刺激紫花苜蓿花芽发育和果实的形成。^[12] 研究结果表明,在次生花序的形成过程中,细胞分裂素的含量增加。对紫花苜蓿的花芽施加外源细胞分裂素可以增加种子数量,种子总重也增加19%~21%。在其它植物中,冬枣在花和果实的发育过程中,内源细胞分裂素主要以ZR的形式存在,并且主要在盛花前期起作用,促进花器官的建成。^[13]

2 植物激素对果实幼果生长发育的影响和调控

水果果实生长发育是细胞分裂和细胞膨大的过程,因而影响果实最终大小的因素必然是果肉细胞的数量、体积以及细胞间隙。果实的生长依赖于发育正常的种子,种子内产生的各种激素向外扩散,刺激着周围果肉组织的生长,并控制着果实是否脱落。在果实幼果生长发育时期,果实的种子是产生内源激素的主要来源,五大类植物内源激素在果实种子内均有产生,而在这个时期,GA、IAA、CTK的含量明显高于ABA的含量,这也与幼果期细胞分裂生长活跃是一致的。

乙烯在早熟桃果实在成熟前(授粉后30~48天)的含量极微,而此阶段种子产生的乙烯则相当高,果实乙烯大量产生前内果皮开裂。种子产生的乙烯可能是启动早熟桃果实成熟的关键性因子。^[14] 乙烯在枇杷果实生长、发育过程中具有激发呼吸高峰和促进果实成熟的作用。^[15] 乙烯自我催化作用是呼吸跃变果实成熟过程中的普遍现象,外源乙烯处理可以诱导乙烯的自我催化并加快果实的成熟。^[16] 研究发现外源乙烯浓度至少为5mg/kg处理一天就可以有效地诱导甜瓜果实软化的发生,处理的浓度越高越加速软化的进程,但是

乙烯的浓度为80~100mg/kg会使果实过快软化。^[17]

生长素和果实发育的关系很早就引起人们的关注。Nithsch等用去除草莓瘦果和使用外源生长素的方法首先报告了来源于瘦果的生长素调控果实的发育。^[18] Archbold等利用气相色谱和质谱联用的方法研究了草莓果实中IAA的含量变化。发现开花时,果实中有一定水平的IAA,花后瘦果中IAA的浓度很低,以后逐渐升高直到花后第14天达到最高,之后逐渐下降,成熟时下降到极低水平。近年来的研究表明,生长素与果实成熟软化的调控密切相关,发现了一些依赖于生长素的与细胞壁的代谢以及胁迫反应相关的基因。^[19] 但是对于生长素在果实发育过程中的内源分布及其变化尚无明确报告。外源生长素处理在番茄果实发育的成熟期提高了酸性转化酶的活性,促进了可溶性酸性转化酶基因的表达,增加了果糖和葡萄糖的含量。^[20]

赤霉素有促进细胞分裂与伸长作用。在葡萄上合理应用赤霉素可以促进果实生长发育,主要表现为增大果穗、果粒质量及果实纵横径等。果树研究最多的是果实生长和花芽分化这对矛盾,研究发现授粉后不久子房内便产生GA和IAA,在幼果生长期,其发育中的种子产生大量的GA并扩散到附近短枝内,抑制其花芽的孕育和分化,以维持果实正常生长。大量的研究表明,苹果盛花期或花后果实发育早期施用GA及CTK类调节剂,可以显著地促进果实膨大,增加果重,并使果实纵径延长,促进萼端发育,改善果实外观品质等。^[21]

脱落酸在种子中的含量随发育进程而变化,在发育开始到成熟的大约1/3~1/2的时期达到最大值。覃章铮在研究水稻胚发育与内源ABA的关系时指出,一定浓度的ABA对胚的生长、分化以及贮藏物质积累是必须的。^[22] Goldschmidt在甜橙上的研究进一步说明,ABA并不总是作为生长抑制剂,它在花梗存在,可能与特定事件和发生在这个器官的生长过程有关,或许ABA可以强化花活力,在物质运转和促进光合产物在花中积累起重要作用。^[23] 板栗和锥栗种子发育过程中内源ABA含量逐渐上升,达到高峰时间是板栗开花后105天、锥栗开花后100天,随后ABA含量均逐渐下降。果实成熟采收时ABA含量比高峰时小10倍。ABA对成熟前期胚的贮藏蛋白质合成无影响,但能促进成熟中后期胚的贮藏蛋白质的积累作用,ABA维持板栗和锥栗贮藏蛋白质合成和积累作用表现在转录水平上。^[24]

在幼果前期,果肉细胞快速分裂,细胞数目增多,CTK起主要调控作用。近年来在苹果幼果期使用植物生长调节剂增大果个、提高果形指数、促进萼端发育、改善果实外观品质的研究较多,且研究结果较为一致。

幼果种子产生的激素,一方面启动果肉分裂和膨大,另一方面诱导维管束分化,为营养物质的运输准备条件。同时幼果中高浓度的促进生长型激素有很强的调运养分的能力,使营养物质源源不断地运来,充实正在分裂或膨大的细胞,使得果实变大。^[25]CTK类细胞分裂素混剂能促使红肉火龙果拉长果径,并且对提高平均单果重有较明显的作用,能显著提高红肉火龙果的产量,有效地提高了红肉火龙果的经济价值。^[26]

3 植物激素在果实成熟期的变化规律和调控

果实成熟是一个复杂的发育调控过程,果色、果质、风味、香味等都随着成熟过程而变化,这些变化是基因有序表达并与环境互作的结果。果实到了生长中后期,种子成熟时,果实中的 IAA、GA、CTK 水平下降,诱导细胞分裂和膨大以及竞争养分的能力也随之下降,果实的大小基本不变,此时果实中 ABA、Eth 的含量提高,从而诱导果实向成熟方向发展。

乙烯在幼嫩果实中的含量极微,但是随着果实的成熟,乙烯合成加速,与此同时,由于乙烯增加了细胞膜的透性,使呼吸作用加速,引起果实的果肉内有机物的强烈转化,最后达到可食程度。乙烯催熟果实已在生产上广泛应用,如番茄、柑桔、香蕉、柿子、草莓等果实的催熟。^[27]乙烯对桃果实低温 MA 成熟前期和中期(30 d)的品质有改善作用,以外源乙烯 5~10 μ L/L 处理效果最佳,后期(50 d)则品质下降。^[28]乙烯处理可显著促进阿巴特梨果实的成熟进程,且其软熟度基本一致,使果实较早进入可食用状态。^[29]

生长素对水果果实的作用具有双重效应,一方面可直接调节组织对乙烯的响应,与乙烯起相反的作用;另一方面又参与了诱导乙烯,促进完熟。猕猴桃果实内源 IAA 的含量随着成熟进程呈显著下降变化,随着 IAA 含量的不断下降,出现乙烯跃变峰。在外源 IAA 的使用中,用 IAA 处理猕猴桃果实能够促进内源 IAA 的积累,使内源 ABA 的水平下降,并推迟内源 ABA 峰值的出现,从而延缓了果实的后熟软化。^[30]

不论是呼吸跃变型类果实还是非跃变型果实,赤霉素的含量在果实成熟过程中持续下降,属于抑制果实成熟的一类植物激素。火柿在成熟过程中,GA、CTK、IAA 含量都呈逐渐降低的趋势,其中 GA 变化最大,前三周降低一半以上^[31],说明内源 GA₃ 对柿果的成熟具有重要的作用。香梨相对生长发育期间高水平 GA₃, 采后 GA₃ 骤减至低水平是果实成熟的必要条件。^[32]

近年来许多研究均发现,脱落酸无论是在呼吸跃变型果实还是在非跃变型果实的成熟过程中都有促进作用。ABA 参与了果实成熟的启动过程,可能是在果实成熟过程中位于乙烯之前的调节因子。ABA 的含量在许多果实的发育中后期有一个明显的下降过程,

而在其后的果实贮藏过程中,ABA 又有一个累积的过程,最后形成一个高峰,之后缓慢下降。^[33]葡萄是呼吸非跃变型果实,Combe 认为,葡萄成熟的扳机是 ABA 而非乙烯。^[34]苹果果实在发育后期与成熟期具有非常活跃的 ABA 代谢作用,果实具有同时从外部获得 ABA 与内部合成 ABA 的功能,并有迅速消除过量的 ABA,以维持激素平衡的自我调节功能。^[35]

细胞分裂素是以促进细胞分裂为主的一类植物激素。有关 CTK 在果实成熟过程中变化动态研究得还不多,但也有研究认为,细胞分裂素同赤霉素等一样具有延迟果实成熟的作用。近几年的研究表明 CTK 对植物基因的表达有显著的调控作用,但由于其在植物细胞内生理作用的研究技术还存在若干困难,以及 CTK 的生理生化较复杂,所以对其分子水平的作用机理研究较少。荔枝果实中含有玉米素、二氢玉米素和二氢核糖基玉米素,果实发育过程中 CTK 含量的动态为谢花后两周内含量最高,然后下降并稳定在低水平。用外源 6- 卞氨基嘌呤(6-BA)处理,仅在果实发育初期有明显保果作用。果实采后贮藏期间 CTK 含量稳定在低水平;贮藏前用 6-BA 处理,能延迟果实衰老,提高果品质量。^[36]

4 讨论与展望

水果果实生长发育的全过程都受到植物激素的调控,但这一调控过程非常复杂。例如在果实发育的不同阶段,可能是某几种激素协同起作用。有些激素的大量出现可能只是代谢产物,不一定起主导作用。果实生长发育的前期和中期主要受种子产生的激素调控,果实后期受种子的影响很小,主要受果肉组织本身产生和果旁叶输入的激素的影响。内源激素对果实生长发育的调控,从分子生理学的角度来看主要是调控基因的表达,但调控机理目前研究尚浅,仅能找出其变化规律。

研究果实发育的激素调节机制,不仅有重要的理论意义,而且在生产中也能得以应用。在强调科学技术是第一生产力的今天,把科技成果运用于生产,与经济建设紧密联系起来,显得尤为重要。目前有些研究成果已经开始应用于生产,并取得明显的经济和社会效益;而有些则刚刚进入试验阶段,已初步显示出良好的应用前景。今后除了继续加强激素调节果实生长发育机制的研究之外,还应在果实发育对外源激素的响应、外源激素的进入途径、果实发育进程的影响等方面给予足够的重视。^[37]

参考文献:

- [1] 鲁旭东,吴顺.脱落酸对植物生长发育的调控作用[J].孝感学院学报,2004(3).
- [2] 增田雄芳,胜见允行,令吴类雅.植物激素[M].辽宁铁

- 岭农学院, 译. 北京: 科学出版社, 1978
- [3] 李凤玉, 梁海曼. 乙烯在植物形态发育中的作用 [J]. 亚热带植物通讯, 1999(1).
- [4] Crane J C. Growth substances in fruit setting and development [J]. Annual Reviews of Plant Physiology, 1964(15).
- [5] Liveman JL, And Lang A. Induction of flowering in long day plants by applied indoleacetic acid [J]. Plant Physiol 1956(31).
- [6] Smulders M J M, Janssen G F E, Croes A F, *et al.* Auxin regulation of flower bud formation in tobacco explants [J]. J Exp Bot 1988(201).
- [7] 安丽君, 金亮, 杨春琴, 等. 外源赤霉素对桃的成花效应及其作用机制 [J]. 中国农业科学, 2009(2).
- [8] 范伟国, 孔凡来, 贾霞. 新川中岛桃花期及花果质量的赤霉素调控 [J]. 山西果树, 2009(3).
- [9] C Ren, Bawley. Developmental and geminative events can occur concurrently in precociously geminating Chinese cabbage (*Brassica rapa* ssp. *Pekinensis*) seeds [J]. Journal of Experimental Botany, 1999(50).
- [10] 宋松泉, 段咏新, 傅家瑞. ABA对种子发育的调节 [J]. 种子, 1997(5).
- [11] 周蕾, 魏琦超, 高峰. 细胞分裂素在果实及种子发育中的作用 [J]. 植物生理学通讯, 2006(3).
- [12] Dragovoz IV, Kots SY, Chekhun TI *et al.* Complex growth regulator increases alfalfa seed production [J]. Russ J Plant Physiol 2002(6).
- [13] 彭勇, 张小燕, 彭福田, 等. 沾化冬枣花果发育过程中激素和细胞分裂素的变化动态研究 [J]. 华北农学报, 2007(5).
- [14] 李全梓, 李兴国, 郑国生, 等. 早熟桃果实和种子发育过程中乙烯产生及 ACC 含量和 ACC 氧化酶活性的变化 (简报) [J]. 植物生理学通讯, 1998(1).
- [15] 叶瑟琴, 蔡金波, 竺元琦. 枇杷果实生长发育与乙烯的关系 [J]. 中国果树, 1988(2).
- [16] 吕双双, 李天来, 吴志刚, 等. 外源乙烯对未熟和完熟网纹甜瓜果实乙烯生物合成的影响 [J]. 食品科技, 2009(8).
- [17] F B Flores. Influence of Fruit Development Stage on the Physiological Response to Ethylene in Cantaloupe Charentais Melon [J]. Food Science and Technology International 2008(1).
- [18] Nithseh JP. Growth and morphogenesis of strawberry as related to auxin [J]. Amer J Bot 1950(37).
- [19] Civelb IM, Powell ALT, Sabeha A, *et al.* An expansin gene expressed in ripening strawberry fruit [J]. Plant Physiol 1999, 121(4): 1273~ 1279.
- [20] 崔娜, 李天来, 赵聚勇, 等. 外源生长素对番茄果实蔗糖代谢关键酶活性及基因表达的影响 [J]. 华北农学报, 2009(3).
- [21] 闫国华, 甘立军, 董素珍, 等. 赤霉素和细胞分裂素调控苹果果实早期生长发育机理的研究 [J]. 园艺学报, 2000(1).
- [22] 覃章铮, 潘国桢, 唐锡华. 水稻种胚发育与内源 ABA 的关系 [J]. 中国植物生理学会第四次全国会议论文摘要汇编, 1986
- [23] Goldschmidt EE. Abscisic acid in citrus flower organs as related to floral development and function [J]. Plant and Cell Physiol 1980(1).
- [24] 郑郁善. 板栗和锥栗种子发育过程中 ABA 生理效应的研究 [J]. 林业科学, 1998(4).
- [25] 邹养军, 王永熙. 内源激素对苹果果实生长发育的调控作用研究进展 [J]. 陕西农业科学, 2002(10).
- [26] 李再峰, 赵莉, 何春兰, 等. CTK 细胞分裂素混剂对红肉火龙果经济性状的研究 [J]. 湛江师范学院学报, 2008(6).
- [27] Alexander L, Grierson D. Ethylene biosynthesis and action in tomato: a model for dicot fruit ripening [J]. J Exp Botany 2002(377).
- [28] 郭艳萍, 马慧玲, 王贵福, 等. 乙烯对桃果实 MA 贮藏期和货架期品质及有关生理机制的影响 [J]. 西北农林科技大学学报 (自然科学版), 2009(3).
- [29] 贾晓辉, 王文辉, 佟伟, 等. 乙烯对阿巴特梨后熟过程中生理效应的影响 [J]. 吉林农业大学学报, 2009(4).
- [30] 陈昆松, 张上隆. 脱落酸、吲哚乙酸和乙烯在猕猴桃果实后熟软化进程中的变化 [J]. 中国农业科学, 1997(2).
- [31] 郑国华, 杉浦明. 柿 (*Diospyros kaki* L.) 果实发育过程中内源 GA3 活性和 ABA 含量的变化 [J]. 北京农业大学学报, 1991(1).
- [32] 阮晓, 王强. 香梨果实成熟衰老过程中 4 种内源激素的变化 [J]. 植物生理学报, 2000(5).
- [33] 陈金印, 陈明. 果实后熟衰老与植物激素的关系研究进展 [J]. 江西农业大学学报, 2003(4).
- [34] Coombe BG. The grape berry as a sink [J]. Horticulture 1989 239-147
- [35] 陈尚武, 张大鹏. 金冠苹果果实发育后期内源脱落酸的来源与代谢 [J]. 园艺学报, 1998(4).
- [36] 季作梁, 王钢涛. 荔枝果实发育过程中细胞分裂素的变化 [J]. 果树科学, 1996(2).
- [37] 郭得平. 蔬菜植物果实发育的激素调控 [J]. 植物生理学通讯, 2001(2).

【责任编辑 杨强】