

多胺对菊花激素含量与花芽分化的影响

徐璐, 邢树堂, 孙宪芝*, 郭俊娥, 徐东花

山东农业大学园艺科学与工程学院, 作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

摘要: 以切花菊(*Dendranthema morifolium*)品种‘神马’为试材, 外源喷施 $0.1 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的亚精胺(Spd)与多胺合成抑制剂D-精氨酸(D-Arg), 转入昼10 h/夜14 h的短日条件下进行开花诱导, 测定不同花芽分化时期顶芽内源多胺[腐胺(Put)、亚精胺(Spd)、精胺(Spm)]和几种激素[生长素(IAA)、玉米素核苷(ZR)、异戊烯基腺苷(iPA)、赤霉素(GA)]含量的动态变化, 分析多胺对激素和花芽分化的作用关系。结果表明, 外源多胺和多胺合成抑制剂能够显著影响顶芽内源多胺(Put、Spd、Spm)和激素(IAA、ZR、iPA、GA)的含量, 顶芽内高水平多胺有利于菊花花芽分化的启动和保持; 外源多胺及多胺合成抑制剂可能通过影响内源多胺含量从而影响内源激素或者直接影响内源激素和内源多胺, 进而调控花芽分化: 内源Put与IAA关系密切, 高水平的内源Put不利于IAA的积累; ZR和iPA含量与内源多胺总量的变化趋势一致; 外源多胺及多胺合成抑制剂对GA的影响主要在花序分化期和小花分化期, 且高水平的内源Spd和Put不利于GA的积累。

关键词: 菊花; 花芽分化; 多胺; IAA; ZR; iPA; GA

Effects of Polyamines on Hormones Contents and the Relationship with the Flower Bud Differentiation in Chrysanthemum

XU Lu, XING Shu-Tang, SUN Xian-Zhi*, GUO Jun-E, XU Dong-Hua

State Key Laboratory of Crop Biology, College of Horticulture Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China

Abstract: By spraying the exogenous polyamine spermidine (Spd) and the polyamine biosynthesis inhibitor D-arginine (D-Arg) and under the short day condition of Day 10 h/Night 14 h for floral induction, the dynamic change of endogenous polyamines and IAA, ZR, iPA, GA and the relationship between polyamines and hormones were studied. The results showed that, the effect of exogenous polyamines and polyamine inhibitors could significantly affect the content of endogenous polyamines and IAA, ZR, iPA, GA, high concentration of endogenous polyamines in favor of the start and maintain of flower bud differentiation of ‘Jinba’. The effect of Spd and D-Arg might control the flower bud differentiation through the way of affecting the hormones by affecting the endogenous polyamines or through the way of affecting the hormones and endogenous polyamines directly. The relationship between IAA with the endogenous Put was very close, low Put concentration promoted the accumulation of IAA and high Put concentration inhibited the accumulation of IAA. The changing trend of ZR, iPA, polyamines was consistent with polyamines. The Spd and D-Arg might affect the GA mostly in the stage of inflorescence differentiation and the stage of floret differentiation, the high concentration of Spd and Put were not conducive to the accumulation of GA.

Key words: chrysanthemum; flower bud differentiation; polyamine; IAA; ZR; iPA; GA

植物花芽分化是一个非常重要而且极其复杂的生长发育过程, 受很多内外因素的影响。多胺(PAs)有腐胺(Put)、亚精胺(Spd)和精胺(Spm), 分别以游离态、结合态、束缚态3种形式在植物体内存在, 其中, Put是合成其他多胺的前体物质, 是植物体内多胺合成途径的中心产物(潘瑞焱1985)。通过精氨酸脱羧酶(ADC)途径和鸟氨酸脱羧酶(ODC)途径合成Put, 在Spd合成酶作用下Put生成Spd, Spd又在Spm合成酶作用下生成Spm。诸多研

究表明, 多胺与植物细胞的分裂、分化、开花、坐果、果实成熟、休眠和衰老等生长发育过程有关(王晓云等2000; 李六林和张绍铃2006; 郭紫娟等2005)。大量研究结果已经证明, 多胺参与调节植

收稿 2014-04-30 修定 2014-06-10

资助 国家自然科学基金(31101564)和山东省博士后基金项目(20120100)。

* 通讯作者(E-mail: sunxianzhi@126.com; Tel: 0538-8246139)。

物的花芽分化,如Cosat等(1986)曾报道外源多胺可促进‘红玉’、‘鲁比’矮生苹果花芽分化;在油菜中较低含量的多胺(主要是Put和Spd)有利于油菜花芽分化的起始,含量增加有利于花芽的发育,抽薹越早的品种其体内多胺含量越早达到较高水平(艾育芳等2011);杨洪强和接玉玲(1996)发现,‘辽伏’苹果在花芽生理分化期内源PAs在盛花后4周出现含量高峰,尤其是Spd变化最突出,而花芽分化比较晚的苹果品种此时PAs变化平缓,因此认为PAs的增加可能是花芽分化开始的一个生化标志。D-精氨酸(D-Arg)是ADC的竞争性抑制剂,抑制Put的生物合成。Applewhite等(2000)报道,应用酶抑制剂减少培养基中亚精胺含量,几乎完全抑制拟南芥抽薹和成花,而将该植物转移到没有抑制剂的培养基时,抽薹和成花可以恢复。但是关于多胺调控植物成花的机理仍不清楚。

植物激素是植物体内代谢产生的有机化合物,也是调节植物花芽分化的重要物质。诸多研究表明,激素与多胺关系密切。外施萘乙酸(NAA)能够提高石竹Spd含量,促进成花(桂仁意等2003a);外源Spm和Spd可提高石竹内源玉米素核苷(ZR)、异戊烯基腺苷(iPA)、生长素(IAA)含量;多胺生物合成抑制剂二氟甲基鸟氨酸(DFMO)则降低内源ZR、iPA、IAA水平(桂仁意等2003b);环己胺硫酸盐(CHAS)极大降低了内源IAA水平,却提高了其内源ZR和iPA含量,说明不同的PAs及PAs合成抑制剂处理对不同的内源激素的含量影响不同。激素和PAs都是植物生长的调节物质,植物激素的作用有可能通过多胺来实现或起协同作用。

切花菊‘神马’是一种典型的短日照植物,成熟植株在短日照条件下可控制花期,是研究花芽分化的优良材料。本实验通过对‘神马’施加外源多胺及抑制剂,研究其对内源多胺和内源激素的影响及与‘神马’花芽分化的关系。为认识多胺及激素调控花芽分化提供依据。

材料与方 法

1 实验材料

本实验于山东农业大学科技创新园进行,菊花[Dendranthema morifolium (Ramat.) Tzvel.]品种‘神马’按常规方式进行扦插繁殖(杨晓琴2007)。

2013年4月5日将材料扦插定植于温室中,光照周期为昼14 h/夜10 h。5月16日(株高50 cm左右)开始进行短日照处理(昼10 h/夜14 h),即每日18:00至次日8:00持续遮光。

2 多胺处理

试验材料于5月16日开始进行处理。分为3个组,(1)对照组,用蒸馏水喷施(图表中标记为CK);(2)用浓度为0.1 mmol·L⁻¹的Spd水溶液喷施(图表中标记为Spd);(3)用浓度为0.1 mmol·L⁻¹的多胺合成抑制剂D-Arg水溶液喷施(图表中标记为D-Arg),每3 d喷施1次。

在遮光后0、1、5、10、15 d分别采样1次。三组分别取样。每次采样均选取生长健壮,长势一致,无病虫害的植株,采集的样品材料为顶芽,放入超低温冰箱中待测。

3 花芽分化进程的观察

在遮光后0、1、5、10、15 d每个处理分别取顶芽10个,解剖镜观察拍照并记录花芽分化的状态。

4 多胺含量的测定

标样处理:取1 mmol·L⁻¹的Put、Spd和Spm各200 μL于10 mL带盖塑料离心管中,加入7 μL苯甲酰氯,再加入1 mL 2 mol·L⁻¹的NaOH,涡旋20 s后37 °C水浴反应20 min,加入2 mL饱和NaCl,混匀后用2 mL乙醚萃取,15 000×g离心5 min后,取1 mL醚相真空干燥,用200 μL甲醇溶解后过0.2 μL滤膜,取10 μL进样。植物材料处理:取植物材料0.5 g,加入4 mL预冷的5%高氯酸溶液冰浴研磨,冰浴浸提1 h后离心(15 000×g离心30 min,4 °C)。取0.5 mL上清液加入10 mL带盖塑料离心管中,重复标样处理过程。测定采用高效液相色谱法,色谱柱:Novapak C18柱(250 mm×4.6 mm,5 μm),流动相为甲醇和水,检测波长为230 nm,流速1 mL·min⁻¹,柱温30 °C。Put、Spd和Spm标准品均为Sigma产品。

5 植物激素含量的测定

取0.5 g植物材料,加入2 mL样品提取液(80%甲醇,内含1 mmol·L⁻¹ BHT),在冰浴下研磨成匀浆,转入10 mL离心管,再用2 mL提取液分2次将研钵洗干净,一并转入离心管中,摇匀后置于4 °C冰箱中。4 °C下提取4 h,10 000×g离心15 min,取上清液转入另一个10 mL离心管中。向沉淀中再加

1 mL提取液, 摇匀, 置于4 °C冰箱中再提取1 h, 10 000×g离心15 min, 合并2次上清液并记录体积, 弃去残渣。采用酶联免疫方法(ELISA)测定4种植物激素IAA、ZR、iPA和GA的含量, 试剂盒由中国农业大学提供, 每处理3次重复。

6 数据分析

用Microsoft Excel作图, 用SPSS Statistics V17.0软件对数据进行显著性检验。

实验结果

1 外源多胺和多胺合成抑制剂对花芽分化形态与进程的影响

1.1 ‘神马’菊花的花芽分化形态

经解剖观察, 确认处理期间‘神马’菊花芽形态分化时期, 如图1。未分化期(图1-A): 生长点呈圆锥形, 生长点两侧分化互生大小不一的叶原基, 不对称包裹着生长点。花芽分化起始期(图1-B): 生长点扩大呈半球形, 顶部扁平。花序分化初期(图1-C1): 生长点四周开始形成突起, 分化出多个总苞

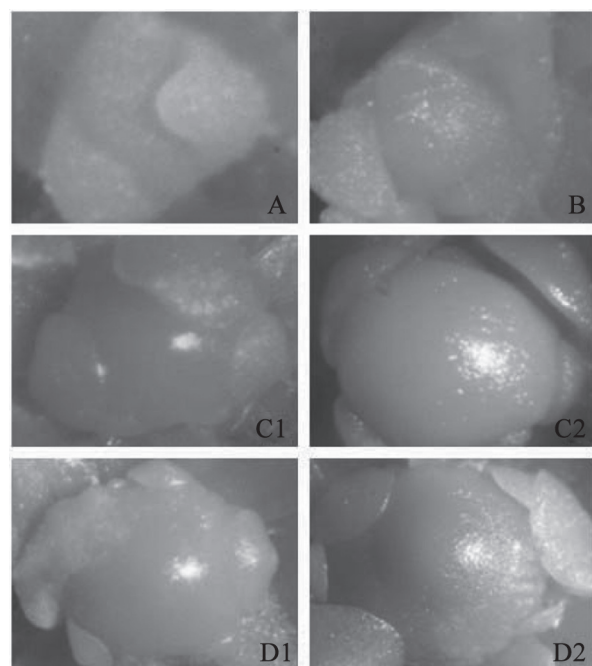


图1 菊花的花芽分化时期

Fig.1 Stages of the floral bud differentiation of chrysanthemum

A: 未分化期; B: 花芽分化起始期; C1: 花序分化初期; C2: 花序分化终期; D1: 小花原基分化初期; D2: 小花原基分化终期。C1和C2为文中划分的花序分化期, D1和D2为文中划分的小花分化期。

原基, 苞片数约10枚。花序分化终期(图1-C2): 苞片包覆生长点, 生长点表面更趋扁平圆润, 苞片20~24枚。小花原基分化初期(图1-D1): 生长点周围出现2~3层圆粒状小突起, 即舌状小花原基。小花原基分化终期(图1-D2): 小花原基由外向内继续分化, 基部舌状小花原基分化完全后上部管状小花原基开始分化。

1.2 外源多胺和多胺合成抑制剂对花芽分化进程的影响

表1显示, 对照组和抑制剂D-Arg处理组短日处理后1 d顶芽全部没有分化, 处于未分化期, Spd处理组的顶芽短日处理1 d后绝大部分没有分化, 只有1个顶芽进入下一个阶段花芽分化起始期; 对照组在短日处理5 d后60%的顶芽已经开始分化, 处于花芽分化起始期, Spd处理组的顶芽80%处于花芽分化起始期, 20%的顶芽提前进入下一个阶段, 开始花序分化, 抑制剂D-Arg处理的顶芽只有50%开始了花芽分化, 处于花芽分化起始期, 50%仍然处于未分化期; 对照组短日处理后10 d 80%顶芽开始花序分化, 20%仍处于花芽分化起始期, Spd处理组的顶芽80%处于花序分化期, 20%提早进入下一个阶段, 开始小花原基的分化, 抑制剂D-Arg处理的顶芽60%处于花序分化期, 30%处于花芽分

表1 不同处理的花芽分化进程

Table 1 The bud differentiation of different treatments

处理	短日处理时间/d	花芽分化进程顶芽数			
		I	II	III	IV
CK	0	10	0	0	0
	1	10	0	0	0
	5	4	6	0	0
	10	0	2	8	0
	15	0	0	4	6
Spd	0	10	0	0	0
	1	9	1	0	0
	5	0	8	2	0
	10	0	0	8	2
	15	0	0	1	9
D-Arg	0	10	0	0	0
	1	10	0	0	0
	5	5	5	0	0
	10	1	3	6	0
	15	0	1	4	5

I: 未分化期; II: 花芽分化起始期; III: 花序分化期; IV: 小花分化期。

化起始期, 10%还未分化; 对照组短日处理后15 d 60%的顶芽进入小花分化期, 40%的顶芽处于花序分化期, Spd处理组的顶芽90%处于小花分化期, 只有1个顶芽处于花序分化期, 抑制剂D-Arg处理的顶芽50%进入到小花分化期, 40%处于花序分化期, 还有10%的顶芽处于花芽分化起始期。

2 外源多胺和多胺合成抑制剂对顶芽内源多胺含量的影响

对照菊顶芽在短日处理1 d后Put含量迅速升高, 第5天达到最大值, 之后逐渐下降; Spd处理组的顶芽短日处理1 d Put含量略微升高, 之后逐渐降低, 第5天达到最小值, 且显著低于对照, 之后迅速升高, 第15天达到最大值, 且显著高于CK; 经抑制剂D-Arg处理的顶芽在短日处理后Put含量变化与对照组的趋势一致, 但第15天显著低于对照(图2)。

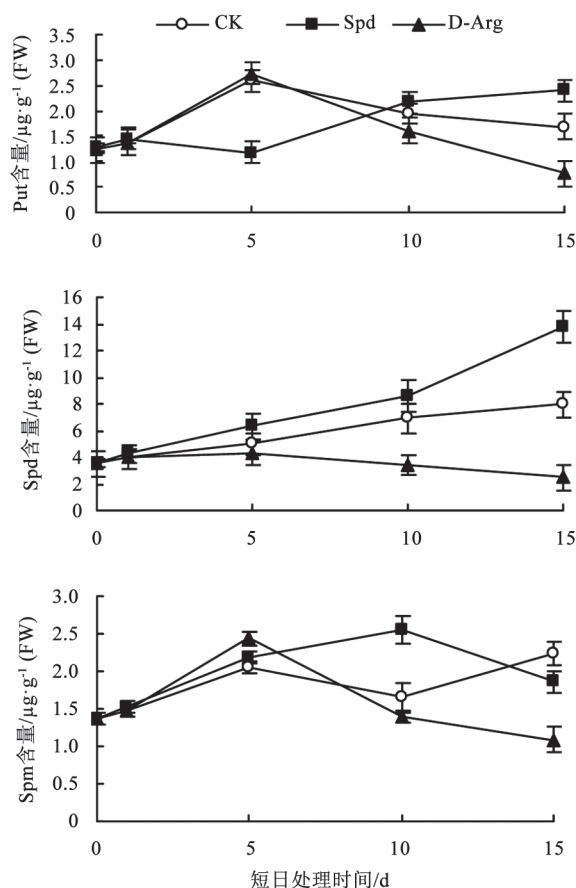


图2 Spd和D-Arg对菊花花芽分化期间顶芽多胺含量的影响
Fig.2 Effects of Spd and D-Arg on the contents of endogenous polyamine in apical bud of chrysanthemum during flower bud differentiation

短日处理1 d后3个处理组顶芽中Spd含量与处理前相比略有升高但差异不显著。1 d后对照和Spd处理组Spd含量迅速升高, 在第15天达到最大值, 在此期间Spd处理组含量一直显著高于对照; 经抑制剂D-Arg处理的顶芽在短日处理1 d后Spd含量逐渐降低, 在15 d达到最小值(图2)。

短日处理1 d后, 对照组顶芽Spm含量逐渐上升, 5 d后逐渐下降, 10 d后又逐渐上升; Spd处理组的顶芽短日处理1 d后Spm含量持续升高, 在第10天达到最大值后逐渐下降; 经抑制剂D-Arg处理的顶芽短日处理1 d后Spm含量呈升高趋势, 第5天达到峰值然后逐渐降低(图2)。

3 外源多胺和多胺合成抑制剂对顶芽内源IAA含量的影响

短日处理后对照菊顶芽内IAA含量逐渐上升, 第5天达到峰值然后逐渐降低; Spd处理组顶芽IAA含量变化趋势与对照一致, 除第1天外始终显著高于对照; 经抑制剂D-Arg处理的顶芽短日处理后IAA含量逐渐降低, 第10天达到最小值且显著低于对照, 之后逐渐上升, 第15天显著高于对照(图3)。

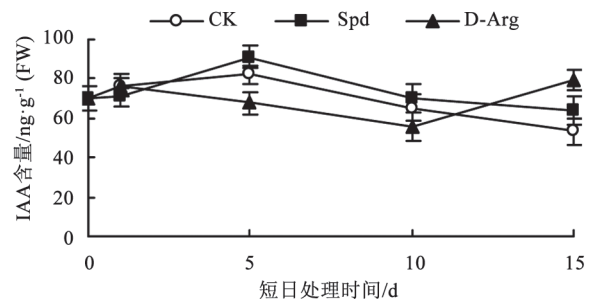


图3 Spd和D-Arg对菊花花芽分化期间顶芽IAA含量的影响
Fig.3 Effects of Spd and D-Arg on the contents of endogenous IAA in apical bud of chrysanthemum during flower bud differentiation

4 外源多胺和多胺合成抑制剂对顶芽内源ZR和iPA含量的影响

对照菊短日处理后顶芽中ZR含量逐渐上升, 第5天达到最大值, 之后逐渐下降, 第10天达到最小值, 之后趋于平稳; Spd处理组顶芽ZR含量变化趋势与对照一致, 除第1天外其余时期均显著高于对照; 经抑制剂D-Arg处理的顶芽ZR含量在短日处理后1~5 d变化不明显, 5 d后持续降低(图4)。

短日处理后对照组顶芽iPA含量逐渐上升, 5 d

后逐渐降低, 10 d后又逐渐上升; Spd处理组短日处理后顶芽iPA含量变化趋势与对照一致, 其中第5和15天显著高于对照; 经抑制剂D-Arg处理的顶芽短日处理后iPA含量1~5 d略有升高, 之后持续降低(图4)。

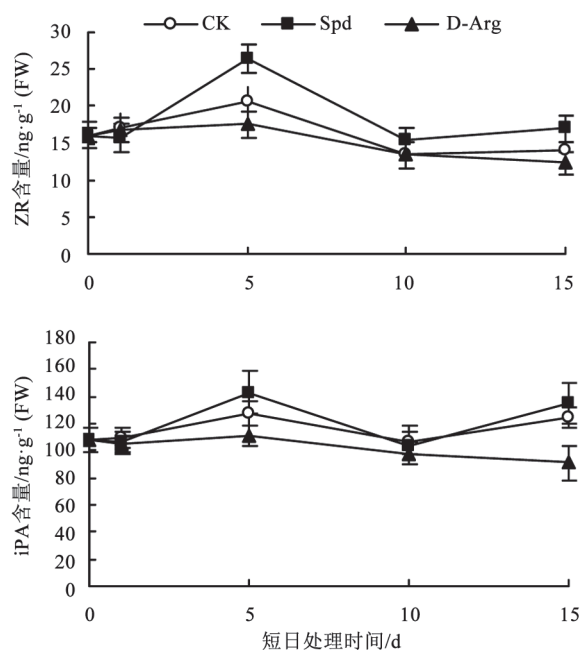


图4 Spd和D-Arg对菊花花芽分化期间顶芽ZR和iPA含量的影响

Fig.4 Effects of Spd and D-Arg on the contents of endogenous ZR and iPA in apical bud of chrysanthemum during flower bud differentiation

5 外源多胺和多胺合成抑制剂对顶芽内源GA含量的影响

图5显示, 对照组短日处理后顶芽中GA含量

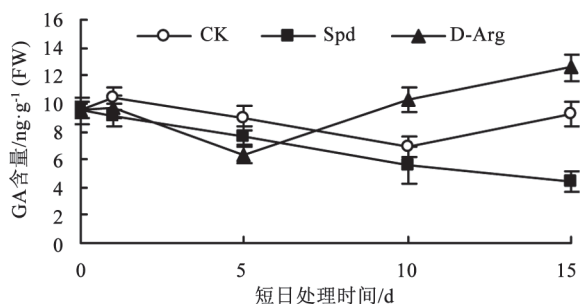


图5 Spd和D-Arg对菊花花芽分化期间顶芽GA含量的影响
Fig.5 Effects of Spd and D-Arg on the contents of endogenous GA in apical bud of chrysanthemum during flower bud differentiation

除第1天增加, 之后逐渐降低, 第10天达到最小值, 之后逐渐上升; Spd处理组短日处理期间顶芽GA含量持续下降且低于对照; 抑制剂D-Arg处理的顶芽短日处理后GA含量迅速降低, 第5天达到最小值, 显著低于对照, 之后逐渐上升, 第10、15天时均显著高于对照。

讨论

1 多胺处理对花芽分化的影响

很多研究表明外源多胺可以促进花芽分化, 外源喷施Put和Spd能显著增加核桃的结实花数量(徐继忠等2004)。Kaur-Sawhney等(1988)通过烟草薄层培养发现, 花芽中的Spm含量高于营养芽, 外施Spd能够促进花芽分化。本实验中Spd处理组顶芽内源多胺含量在大部分时期高于对照, 每个分化时期的顶芽数均多于对照, 且提早进入下一分化时期, 抑制剂D-Arg处理后使顶芽的内源多胺含量与顶芽数均降低, 进一步证实了多胺的确参与了植物花芽分化的调控, 外源多胺促进花芽分化、多胺合成抑制剂抑制花芽分化。

陈鸿等(2010)通过对新铁炮百合的研究发现, 低水平的Put促进花原基分化; 香榧花芽分化期间雌花芽内源Put在其花芽形态分化过程中可能起主导作用(徐美容等2008)。可见, 植物花芽分化过程中Put代谢可能因基因型不同而异。本实验对照菊在花芽分化起始期, 顶芽内源Put含量显著高于未分化期, 说明在菊花花芽分化的启动需要高水平的Put, 花序分化期和小花分化期内源Put含量缓慢降低, 说明在这两个分化阶段对Put的需求降低。外源Spd提高内源Put含量已在烟草、苹果上有报道(徐继忠等2001)。本实验中经过外源Spd处理的顶芽Put含量在花序分化期和小花分化期均显著提高, 而在花芽分化起始期略有降低且显著低于对照, 可能是由于在花芽分化起始期外源Spd处理使内源Spd积累, 反馈抑制了Put的合成(徐继忠等2001); 抑制剂D-Arg处理的顶芽内源Put含量变化趋势与对照一致, 且大部分时期显著低于对照, 说明抑制剂D-Arg确实对内源Put的积累产生抑制作用。

陈以俊和沈慧娟(1999)认为石竹叶中Spd达到一定水平时, 促使成花基因启动, 形成花原基; 外

施Spd抑制剂可以显著减少晚香玉花原基的数量,证实Spd参与晚香玉花芽分化及发育,并且认为Spd参与花芽分化诱导物的形成(Huang等2004);Jolivet等(1988)认为Spd是鸢尾花芽孕育的标志。本实验对照菊的顶芽在花芽分化期间内源Spd含量显著高于未分化期,之后一直缓慢上升,说明菊花花芽分化需要高水平的Spd; Put是合成Spd的前体, Put合成抑制剂D-Arg处理组顶芽内源Spd和Put含量持续下降,证明了抑制剂D-Arg通过抑制内源Put的生物合成,从而抑制内源Spd的积累。

Rey等(1994)指出Spm的积累可以看作是花芽诱导的一种生理指标。本实验对照菊顶芽在花芽分化起始期和小花分化期内源Spm水平处于缓慢上升的趋势,说明在花芽分化起始期和小花分化期较高水平的内源Spm有利于花芽分化,这与石蒜(金雅琴等2007)、橄榄(Malik等2007)花芽形态分化时Spm含量增加的结果一致。而Spd处理组顶芽中Spm含量在小花分化期之前显著高于对照,说明外源Spd有利于内源Spm的积累,但在小花分化期内源Spm含量显著低于对照,此时Spd含量上升且促进了花芽分化进程,说明在小花分化期内源Spd与Spm的比值大有利于花芽分化。

2 在花芽分化时期多胺与IAA的关系

关于生长素(IAA)在果树成花中的作用是一个有争议的问题。一种观点认为IAA可能是花芽形成的抑制因子(黄卫东1994; 李秉真等1999),而史继孔等(1999)研究认为, IAA可能在银杏雌花芽分化中起促进作用。本实验对照菊顶芽中的IAA含量在花芽分化过程中持续下降,说明‘神马’菊的花芽分化过程需要低水平IAA。这与李秉真等(1999)在苹果梨上的研究和林贵玉等(2008)的研究基本一致,在白桦(宋福南等2006)花芽分化过程中也是如此。早期研究表明,多胺对菊芋块茎植物生长的促进作用与生长素相同,当外植体受IAA诱导时,体内Spd和Spm含量剧增(Bagni 1996)。本实验中经过外源Spd处理的顶芽IAA含量变化显著高于对照,说明外源多胺可以促进IAA的积累。综合三种内源多胺含量的变化,对照组IAA含量变化趋势与内源Put基本一致,并且经过外源Spd处理的顶芽中未分化期以及经过抑制剂D-Arg处理的小花分化期Put含量处于较低水平,此时IAA含量较高;

而经过外源Spd处理的顶芽花序分化期和小花分化期以及经过抑制剂D-Arg处理的未分化期和花序分化期Put含量均处于较高水平,此时IAA含量较低。因此可以推断,高水平的内源Put含量不利于IAA含量的积累,低水平的内源Put含量有利于IAA水平的提高。

3 在花芽分化时期多胺与细胞分裂素的关系

大部分研究表明,高水平的玉米素核苷(ZR)含量有利于植物的花芽分化(苏华等2007; 王玉华等2002; 孔德政等2009; 易籽林等2010)。细胞分裂素可能在花芽分化的早期起作用,早期高含量的ZR有利于银杏雌花芽的生理分化和早期的形态分化(罗平源等2006)。本实验中顶芽内ZR和iPA含量在花芽分化起始期和小花分化期达到两个高峰,说明花芽分化的启动和小花原基的分化需要高水平的ZR和iPA促进细胞分裂从而促进花芽分化。外源Spd处理的ZR和iPA含量与CK相比大部分时期显著提高且变化趋势一致,说明外源多胺促进ZR和iPA含量的升高。不同的外源CTK对不同植物的多胺水平影响不同,水稻种子试验表明, 10^{-4} mol·L⁻¹激动素(KT)可使种子多胺总含量上升3~4倍。6-BA和KT可增加黄瓜子叶ADC和Put水平,而使Spd和Spm减少(Legocka和Zarnonska 2000)。本实验中ZR和iPA与多胺总量的变化趋势一致,因此这两种细胞分裂素与多胺可能通过相同的途径影响菊花的花芽分化,对花芽分化的调控也可能是通过影响多胺而实现的。

4 在花芽分化时期多胺与赤霉素的关系

在植物花芽分化中,最普遍的观点认为花芽分化的先决条件是赤霉素(GA)含量的下降(陈新露等1999),GA对苹果、无花果、光皮树、丁香花、杨梅等的花芽分化具有抑制作用(曾骧1992; 许伟东等2009; 何见等2009)。黄羌维(1996)在龙眼的实验中发现,梢尖高含量的GA刺激叶芽的分化,低含量则有利于花芽的分化。王玉华等(2002)在大樱桃的实验发现,在相同的时期,花芽中GA的含量低于叶芽中的GA含量。这些都说明了高水平的GA不利于花芽分化。本实验中顶芽GA含量一直处于较低水平,花芽分化起始后逐渐下降,说明低水平的GA有利于顶芽由营养状态向生殖状态的转变(冯枫和杨际双2011),在花芽分化达到小花分化

阶段后GA含量逐渐上升,说明小花原基的分化需要GA的积累。很多研究都表明GA和ADC的关系十分密切。对矮化豌豆幼苗喷施GA,在节间长度增加的同时,ADC活性大大提高,多胺含量也成倍增加;用GA生物合成抑制剂处理,生长下降的同时,ADC活性和多胺含量均降低(Naik等1980)。本实验中D-Arg处理的顶芽中GA含量在花芽分化起始期逐渐下降且显著低于CK,可能是由于D-Arg抑制了ADC的活性导致。在花芽分化起始期,3个处理中的顶芽GA含量差异不大且与3种内源多胺含量变化趋势均相反,说明在花芽分化起始期,外源多胺和多胺合成抑制剂对GA水平影响较小。Spd处理组顶芽GA含量在花序分化期和小花分化期持续降低,而内源Spd和Put含量持续升高,说明在花序分化期和小花分化期高水平的内源Spd和Put不利于GA的积累;经抑制剂D-Arg处理的顶芽GA含量在这两个时期持续升高,而内源Spd和Put含量持续降低,说明在花序分化期和小花分化期内源Spd和Put水平降低,GA积累量增多。因此,外源多胺及多胺合成抑制剂对GA的影响主要在花序分化期和小花分化期,且高水平的内源Spd和Put不利于GA的积累。

参考文献

艾育芳,陈观水,周以飞,潘大仁,宁文君(2011). 油菜早熟突变体成花过程中叶片多胺代谢研究. 中国农学通报, 27 (12): 101~105

陈鸿,李智辉,李天来,周广柱(2010). 新铁炮百合花芽分化及发育过程中内源多胺及激素含量变化的研究. 沈阳农业大学学报, 41 (3): 284~288

陈新露,韩劲,王莲英,苏雪痕(1999). 牡丹冬季室内催花过程中内源激素含量的变化. 植物资源与环境学报, 8 (4): 42~46

陈以俊,沈慧娟(1999). 石竹花芽发生与内源多胺含量的关系. 园艺学报, 26 (5): 341~342

冯枫,杨际双(2011). 切花秋菊‘神马’花芽分化与内源激素的关系. 中国农业科学, 44 (3): 552~561

桂仁意,曹福亮,沈惠娟,谢寅峰(2003a). 植物生长调节剂对石竹试管成花及内源激素与多胺的影响. 南京林业大学学报(自然科学版), 27 (1): 6~10

桂仁意,曹福亮,沈惠娟,谢寅峰(2003b). 多胺代谢对石竹试管成花中内源激素含量的影响. 南京林业大学学报(自然科学版), 27 (4): 27~30

郭紫娟,孙凤国,张慎好(2005). 多胺对果树生长发育的影响研究进展. 河北农业科学, 9 (3): 99~102

何见,蒋丽娟,李昌珠,陈卫军(2009). 光皮树花芽分化过程中内源激素含量变化的研究. 中国野生植物资源, 28 (2): 41~45

黄羌维(1996). 龙眼内源激素变化和花芽分化及大小年结果的关系. 热带亚热带植物学报, 4 (2): 58~62

黄卫东(1994). 温带果树花芽孕育激素调控的研究进展. 见: 张上隆,陈昆松(主编). 园艺学进展. 北京: 中国农业出版社, 37~44

金雅琴,黄雪芳,李冬林,向其柏(2007). 石蒜花期前后鳞茎内源多胺含量的动态变化. 南京林业大学学报(自然科学版), 31 (5): 117~120

孔德政,靳丹丹,何松林,杨秋生,刘艺平(2009). 碗莲花芽分化的解剖学以及内源激素变化规律的研究. 北京林业大学学报, 31 (3): 46~49

李秉真,孙庆林,张建华,马青枝(1999). ‘苹果梨’花芽分化期叶片激素及核酸含量变化. 园艺学报, 26 (3): 188~190

李六林,张绍铃(2006). 多胺在植物花发育中的作用. 西北植物学报, 26 (6): 1282~1289

林贵玉,郑成淑,孙宪芝,王文莉(2008). 光周期对菊花花芽分化和内源激素的影响. 山东农业科学, (1): 35~39

罗平源,史继孔,张万萍(2006). 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. 浙江林学院学报, 23 (5): 532~537

潘瑞焜(1985). 多胺是植物生长发育的调节物. 植物生理学通讯, (6): 63~68

史继孔,张万萍,樊卫国,文晓鹏(1999). 银杏雌花芽分化过程中内源激素含量的变化. 园艺学报, 26 (3): 194~195

宋福南,杨传平,刘雪梅(2006). 白桦雌花发育过程中内源激素动态变化. 植物生理学通讯, 42 (3): 465~466

苏华,徐坤,刘伟(2007). 大葱花芽分化过程中内源激素的变化. 园艺学报, 34 (3): 671~676

王晓云,李向东,邹琦(2000). 外源多胺、多胺合成前体及抑制剂对花生连体叶片衰老的影响. 中国农业科学, 33 (3): 30~35

王玉华,范崇辉,沈向,曲桂敏,史继东(2002). 大樱桃花芽分化期内源激素含量的变化. 西北农业学报, 11 (1): 64~67

徐继忠,陈海江,马宝,章文才(2001). 外源多胺对富士苹果花和幼果内源多胺与激素的影响. 园艺学报, 28 (3): 206~210

徐继忠,陈江海,李晓东,张志华,王艳辉(2004). 外源多胺对核桃雌雄花芽分化及叶片内源多胺含量的影响. 园艺学报, 31 (4): 437~440

徐美容,黄华宏,高立旦,童再康(2008). 香榧雌花芽分化期内源多胺的变化. 浙江林业科技, 28 (3): 13~16

许伟东,郑诚乐,郭亚市,吴宪志,郑碧海(2009). 杨梅花芽生理分化期叶片碳水化合物含量变化研究. 江西农业学报, 21 (7): 75~77

杨洪强,接玉玲(1996). 多胺与果树生长发育的关系. 山东农业大学学报, 27 (4): 514~520

杨晓琴(2007). 浅谈菊花的扦插育苗技术. 安徽农学通报, 13 (18): 110~111

易籽林,李志英,徐立,黄绵佳(2010). 4种钙素调节剂对紫花擎天凤梨花芽分化及内源激素含量的影响. 西北植物学报, 30 (9): 1837~1843

曾骧(1992). 果树生理学. 北京: 北京农业大学出版社, 134~177

Applewhite PB, Kaur-Sawhney R, Galston AW (2000). A role for spermidine in the bolting and flowering of *Arabidopsis*. *Physiol Plant*, 108: 314~320

Bagni N (1996). Aliphatic amines and a growth factor of coconut milk stimulate cellular proliferation of *Helianthus tuberosus* in vitro. *Experientia*, 22: 732~736

Costa C, Biasi R, Bagni N (1986). Effect of putrescine on fruiting per-

- formance of apple (cv. Hi Early). *Acta Hort*, 179: 355~361
- Huang CK, Chang BS, Wang KC, Her SJ, Chen TW, Chen YA, Cho CL, Liao LJ, Huang KL, Chen WS, Liu ZH (2004). Changes in polyamine pattern are involved in floral initiation and development in *Polianthes tuberosa*. *J Plant Physiol*, 161: 709~713
- Jolivet E, Le Nard M, Fiala V, Querou Y (1988). Spermidine as a molecular marker of floral induction in the *Iris hollandica* bulb. *C R Acad Sci Ser III*, 306: 579~582
- Kaur-Sawhney R, Tibnrcio AF, Galston AW (1988). Spermidine and flower-bud differentiation in thin-layer explants of tobacco. *Planta*, 173: 282~284
- Legocka J, Zarnowska A (2000). Role of polyamines in the cytokinin-dependent physiological processes II. Modulation of polyamine levels during cytokinin-stimulated expansion of cucumber cotyledons. *Acta Physiol Plant*, 22 (4): 395~401
- Malik NSA, Joe M, Bradford JM (2007). Different flower-inducing conditions elicit different responses for free polyamine levels in olive (*Olea europaea*) leaves. *J Jpn Soc Hort Sci*, 76 (3): 205~209
- Naik BL, Sharma V, Srivastava SK (1980). Interaction between growth regulator and polyamine effects on membrane permeability. *Phytochemistry*, 19 (7): 1321~1322
- Rey M, Diaz-Sala C, Rodriguez R (1994). Exogenous polyamines improve rooting of hazel microshoots. *Plant Cell Tiss Organ Cult*, 36 (3): 303~308