

分类号

密级:

湖南农业大学
博士学位论文

碳氮比及过氧化物酶活力与苧麻成花
及性别表达的关系

Carbon—nitrogen Ratio and Peroxidase Activity
in Relation to Flower Formation and Sexual
Expression in Ramie

研 究 生:周 瑞 阳
导 师:李 宗 道 教 授
专 业:作物栽培学与耕作学
研究方向:苧 麻 成 花 生 理

中国·长沙

一九九六年六月

致 谢

在攻读博士学位期间,自始至终得到恩师李宗道教授的谆谆教诲。

在开题报告中,罗泽民教授、胡久清教授和孙福增教授提了宝贵的意见和建议。初稿完成后,又蒙孙福增教授审阅并提出了很好的修改意见。

在湖北农学院作研究工作期间,魏中一副教授,姜华武讲师协助作了部分工作。90级学生方友彬、唐道远,91级学生韩炎武、望文雄,92级学生李全云、袁维琴及蔡家安等同学协助取样和制样工作。

谨此一并致以衷心的感谢!

目 录

中文摘要	1
英文摘要	3
1 前言	5
2 材料与方法	5
2.1 研究材料	5
2.2 研究方法	6
2.2.1 短日和环剥处理方法	6
2.2.2 雌、雄蕾(花)的分级标准	6
2.2.3 取样方法	7
2.2.4 POD活力测定	7
2.2.5 糖、氮含量的测定	7
3 结果与分析	8
3.1 POD活力及C/N的时空变化规律	8
3.1.1 叶片POD活力的时空变化	8
3.1.1.1 营养生长期POD活力的叶位间差异	8
3.1.1.2 现蕾期POD活力的叶位间差异	8
3.1.1.3 不同生长发育时期叶片POD活力的变化	9
3.1.1.4 不同性型麻株叶片POD活力的差异	10
3.1.2 C/N的时空变化规律及其与POD活力的关系	11
3.1.2.1 不同节位叶片的C/N及POD活力	11
3.1.2.2 梢部成花茎段与基部无花茎段的C/N及POD活力	11
3.1.2.3 不同生育阶段C/N及POD活力	12
3.1.2.4 不同性型麻株的C/N及POD活力	13
3.2 SD处理对POD活力及C/N的效应	13
3.2.1 SD处理对不同组织POD活力的效应	14
3.2.2 SD处理对光敏感品种叶片POD活力的效应	14
3.2.2.1 苗期SD处理的效应	14
3.2.2.2 成株期SD处理的效应	15
3.2.2.3 暗期长短的效应	16

3.2.3 SD 处理对光敏感雄性系叶片 POD 活力的效应	17
3.2.4 SD 处理对两类材料叶片 POD 活力 A/B 比的效应	17
3.2.5 SD 处理对两类材料叶片糖、氮含量的效应及其与 POD 活力的关系	18
3.3 环剥促进光敏感品种花器官形成过程中糖、氮含量及 POD 活力的变化	19
3.3.1 环剥株散粉盛期叶片 C/N 及 POD 活力的变化	19
3.3.2 环剥株散粉盛期茎皮 C/N 及 POD 活力的变化	20
3.3.2 环剥株散粉盛期麻骨 POD 活力的变化	20
3.3.4 环剥与 SD 处理对叶片 POD 活力及糖、氮含量的效应比较	21
3.3.4.1 POD 活力比较	21
3.3.4.2 糖、氮含量及 C/N 比较	22
3.4 生殖器官的分化对 C/N 及 POD 活力的要求	22
3.4.1 生殖器官的糖、氮含量及 POD 活力	22
3.4.1.1 雄性花蕾的糖、氮含量及 POD 活力	22
3.4.1.2 雌性器官的糖、氮含量及 POD 活力	23
3.4.2 雌性不育与 POD 活力的关系	24
3.4.3 叶片 POD 活力与花蕾发育的关系	24
3.4.3.1 不同花蕾发育程度的同一节位叶 POD 活力比较	24
3.4.3.2 各期花起、止节位叶及无花节位 POD 活力比较	25
3.4.4 叶片 POD 活力与成花量的相关分析	25
3.4.4.1 不同节位叶 POD 活力与成花量的关系	25
3.4.4.2 单株叶片 POD 活力与成花量的关系	25
4 讨论	27
4.1 C/N 及 POD 活力与成花梯度	27
4.2 C/N 及 POD 活力与花器官形成	28
4.2.1 C/N 与花器官形成	28
4.2.2 POD 活力与花器官形成	28
4.2.3 PH4.0 及 PH7.8 测得的 POD 活力与成花	29
4.3 C/N 及 POD 活力与性别发生	30
4.4 POD 在植物成花和性别决定中的作用分析	31
参考文献	32

碳氮比及过氧化物酶活力与苧麻成花 及性别表达的关系^①

摘 要

以光周期敏感生理雄性系 NG₁ 和长日下仅有花芽分化而在短日 (SD) 下能自然成花的光周期敏感雌雄同株品种圆叶青及花芽分化和开花均只能在短日条件下的 1115 (雌雄同株) 作为材料。NG₁ 和 1115 采用 SD 处理, 圆叶青采用 SD 和环剥 (简称 R) 处理, 以自然条件下生长的上述材料的麻株作为对照 (CK)。用张宪政 (1992) 的方法测定不同时期、不同组织器官及不同节位叶片的过氧化物酶 (Peroxidase, 简称 POD) 活力 (pH5.0)。部分样品还测定了 pH4.0 和 pH7.8 缓冲液中的 POD 活力。以每克鲜重, 每分钟改变 0.01 O.D 值为一个酶活单位。重点样品还测定了全糖、还原糖和全氮含量。结果表明:

1. 成花梯度与糖、氮含量及 POD 活力

长日条件下有花芽分化 (但不能开花) 的圆叶青, 着生花芽的茎段内, 以中、下部节位的花芽重量最高, 而自然成花株以中、上部节位的最高, 向两端渐降。自然成花株的成花梯度更加明显。

叶片还原糖含量从梢部向基部渐降; 全糖含量及 C/N 以成花段内中、下部节位叶最高, 向两端渐降, 与花芽重的关系最为密切。

不同生育期, 叶片 POD 活力的叶位间差异有较大的不同。营养生长期, 叶片 POD 活力从梢部向基部渐降; 始蕾期, 着蕾最下节位叶的 POD 活力表现一较低的峰值, 其它叶片 POD 活力的梯度分布与营养生长期相同; 然而, 盛花期, 着花茎段叶片 POD 活力有从下部向上部递减的趋势, 但雌花茎段最下叶表现低的峰值, 基部无花茎段叶片仍表现出上部叶高于下部叶。不同时期的生长中心表现了高了 POD 活力。

上下节位叶的 POD 活力与成花及性别表达密切相关。

2. 花器官形成与 C/N 及 POD 活力

SD 处理和 R 处理均提高了叶片的全糖量及 C/N, 但环剥后叶片全糖及 C/N 提高的速度不及 SD 处理, 这与环剥促进成花的速度不及 SD 处理的结果相一致。而最后的含糖量及 C/N, 环剥株远高于 SD 处理株。

环剥后导致叶片还原糖含量大幅度提高, 而 SD 处理不表现这一特点。

鉴于环剥只能促进有花芽分化的品种成花, 而不能诱导花芽分化这一特点, 表明高的 C/N 只能促进花器官的形成, 而不能诱导花芽分化。

① 国家自然科学基金项目 (39270437) 资助。

POD 活力与成花密切相关。对 NG₁、圆叶青、1115 的 SD 处理及对圆叶青的环割处理和自然成花均表明:成花前叶片 POD 活力有一增长过程,成花中逐渐下降。NG₁ 一年中能成花 3 或 4 次,叶片 POD 活力也周期性地升高与降低。

SD 处理提高光敏感品种头、二麻叶片 POD 活力。对 NG₁ 头麻期 SD 处理株叶片 POD 活力表现为初期的升高和随后的减退;但二麻期 SD 处理株叶片 POD 活力极显著高于 CK,而成花量及性别比二者无差异。表明 POD 活力不仅与成花有关,尚有其它效应。

光敏感雌性不育株花蕾及长日下圆叶青花芽的 POD 活力极低,分别只有正常雌蕊的 1/15 和正常雄蕊的 1/128。又表明了 POD 活力在成花中有重要作用。

PH4.5 与 PH7.8 测得的 POD 活力比(简称 A/B)表现如下规律:营养生长期逐渐升高,成花中渐降;成花前 SD>CK,成花后 SD<CK;环割成花株>>CK 株;NG₁<圆叶青,表明 A/B 值与成花及性别表达有一定关系。

A/B 与 C/N 有一定程度的正相关。

3. 性别表达与 C/N 及 POD 活力

雌雄同株苧麻茎皮、叶片及花蕾的 C/N 均大于全雌株。支持了 C/N 较高促进开雄花,反之则利于开雌花的论点(涩谷常纪,1935)。

不同性型麻株的 POD 活力依不同时期及不同部位而异。始蕾期,雌雄同株麻茎皮及叶片 POD 活力>全雌株,但盛花期相反;下部雄花茎段茎皮及叶片 POD 活力>雌花茎段;全雌麻雌花茎段茎皮及叶片 POD 活力>雌雄同株麻着雌茎段;雄蕾 POD 活力>>雌蕾。

苧麻雄花的发育要求叶片的 POD 活力较高。雌雄同株麻在 POD 活力高峰期先开雄花,随雄花的发育,叶片 POD 活力下降,过渡到开雌雄混生花,最后只开雌花。虽然雌花的发生需要较低的 POD 活力,但其花的发育过程中 POD 活力下降也较少。所以,盛花期,雌雄同株麻的 POD 活力反而小于全雌麻。较好地解释了苧麻的成花与性别表达。

讨论认为,成花前 POD 活力的提高是成花之“因”,成花中 POD 活力的逐渐下降是成花之“果”,但又是性别表达之“因”。由于 POD 是一种氧化还原酶类,而不是成花刺激物本身,故 POD 活力与成花及性别表达的关系是间接的。

关键词 苧麻 [*Boehmeria nivea* (L.) Gaud]; C/N; 过氧化物酶活力; 成花; 性别表达

Carbon-nitrogen Ratio and Peroxidase Activity in Relation to Flower Formation and Sexual Expression in Ramie

ABSTRACT

The materials were day neutral physiological gynoeious clone NG₁, and two photoperiod

sensitive varieties (line) *Yuanying* and 1115 which produced both male and female flowers in short days (SD). In long days, *Yuanying* could produce flower buds and its flowering could be promoted by ringing (R), but 1115 could not. Peroxidase (POD) activities of tissues or organs and leaves growing on different nodes of SD, R and CK plants in different developmental stages were assayed by *Zhong Xianzhong's* method (1992) in PH5.0 buffer, and some in both PH4.0 and PH7.8 buffer. The unit of POD activity was represented with $\Delta 0.01 \text{ OD g}^{-1} \text{ FW} \cdot \text{min}^{-1}$. Contents of reducing sugar, carbohydrate and nitrogen were also measured in some important samples. The results indicated:

1. Floral Gradient, C/N and POD activity

In long days, *Yuanying* occurred flower buds but could not flower. The flower buds on mid-low nodes were the most weighty in all the nodes on which flower buds occurred. However, the natural flowering plants in short days, flower buds on mid-high nodes were the most weighty, presented more notable floral gradient than plants in long days. The content of reducing sugar in top leaves was higher than that of base leaves. The content of carbohydrate and C/N ratio in the leaves which grew on the nodes on which the most weighty flower buds occurred, was also the highest in all the leaves. There was a close relation between the weight of flower buds and the content of carbohydrate in leaves.

There was a notable difference of POD activity among different leaves in different developmental stages. In vegetative growth phase, POD activity of leaves showed progressively falling from the top to base of the stem; when reproductive growth began, POD activity of the leaves growing on the lowest nodes on which the first flower bud developed was the second highest in all the leaves. When the male and female flowers opened, POD activity of the leaves presented progressively falling from the low node to high node in the stem section on which identical flower occurred.

The centres of growth in different stages had higher POD activities.

Both floral initiation and sexual expression were related to POD activities of the leaves growing on different nodes.

2. Flower Formation, C/N and POD Activity

Both SD treatment and ringing increased the content of carbohydrate and C/N. However, SD treatment was more speedy than ringing-bark in increasing the content of carbohydrate and C/N. That corresponded with which SD treatment was more speedy than ringing-bark in stimulating floral expression. However, the final content of carbohydrate and C/N of Ringing-bark led to a high increment of reducing sugar, but SD treatment could not.

Because ringing-bark could only stimulate the varieties which had produced flower buds in long days to flower, it came to the conclusion that high C/N could only promote plants to flower but could not induce them to differentiate flower buds.

There was a close relation between POD activity and floral formation. SD treatment on *NG₁*, *Yuanying* and 1115, ringing-bark on *Yuanying* and natural flowering plants all came to the conclusion that, before flower formation, POD activity of leaves increased progressively; in the process of flower formation, it decreased; and after flowering, it restored to increase if the plants continued to grow. *NG₁* may have three or four florescences in one growing season. POD activity of leaves in *NG₁* increased and decreased periodically.

SD treatment promoted photoperiod sensitive varieties to increase POD activity of leaves. On day neutral NG₁, POD activity of leaves increased in the initial period of SD treatment, but decreased after it in the spring season. However, in the summer, POD activity of leaves of NG₁ SD was much higher than that of NG₁ CK, but both were not different in the no. of flowers and sexual ratio. That indicated that POD activity was not only related to flower formation but had other effects.

POD activity of female sterile flowers was only the 1/15 of that of female fertile flowers, and the flower buds of *Yuanyeqing* in long days was only the 1/128 of that of male fertile flowers. That also showed the importance of POD activity in floral development.

The ratio of POD activity assayed in PH4:0 buffer, to the POD activity assayed in PH7:8 buffer (A/B) presented as follows: In vegetative growth phase, A/B increased, but in the process of flower formation, it decreased; before flower buds differentiation, SD > CK, but after it SD < CK; The A/B of ringing-bark plants >> that of CK; and A/B of leaves of NG₁ < that of *Yuanyeqing*. There was a given relation between A/B and C/N ratio.

3. Sexual Differentiation, C/N and POD Activity.

C/N ratio of bark, leaves and flowers of monoecious *Yuanyeqing* were all higher than that of gynoeceous NG₁, which solidified the theory that a relatively higher C/N ratio promoted male flower formation, and a relatively lower C/N ratio promoted female flower formation.

POD activities of different sexual types were different according to developmental stages and flower stem-section. In the stage of flower initiation, POD activity of both bark and leaves of monoecious plants > that of gynoeceous plants, but in the phase of vigorous flowers, that was contrary, POD activity of both bark and leaves growing on male flower stem-section > that of female flower stem-section. POD activity of both bark and leaves of female flower stem-section in gynoeceous plants > that of monoecious. Plants POD activity of male flowers >> female flowers.

The developmental of male flowers required POD activity of leaves to be higher than that of female flowers. As male flowers, male and female mixed flowers, and female flowers produced and developed, POD activity of leaves decreased. Therefore, at POD activity peak phase, male flowers developed in monoecious plants. As POD activity of leaves decreased in the developmental process of male flowers, mixed flowers occurred and developed, and finally, female flowers expressed. Although female flower initiation needed a lower POD activity of leaves, the development of female flowers expended a less POD than that of male flowers. So at vigorous flowers, POD activity of gynoeceous plants was higher than that of monoecious plants. That gave a better explain to flowering and sexual expression in ramie.

It is considered that, before flowers produce, the increase of POD activity is the reason of flower formation; in the process of flower formation, the degradation of POD activity is the result of flowering; and the latter is also the reason of the expression of different sexes. However, the relationship between POD activity, flower formation and sexual expression is indirect, because POD is not the floral stimulus itself, but a oxido-reductase.

KEY WORDS *Ramie* [*Boehmeria nivea* (L.) Gaud.]; C/N ratio; Peroxidase activity; Flower formation; Sexual expression.

1 前言

植物的成花及性别表达是植物一生中最重要的事件,是长期以来国内外研究的热点之一。由于农作物的产量形成及遗传、育种研究都与开花及性别表达有关,因而阐明植物成花及性别表达的机理并最终达到人工调控成花及性别表现的目的,既具有重要的理论意义,又有重大的应用价值。

苧麻是多年生韧皮纤维作物。抑制生殖生长有利于产量及品质的提高。在生产中,三麻秆多,头重脚轻,遇寒露风易倒伏,不但收获费工,且产量低,品质劣。但苧麻成花及性别决定生理的研究基础都较为薄弱。

据前人对光敏感品种的研究结果,短日处理不仅是诱导苧麻成花的有效方法,且可改变性别比^[1-4];较高的 C/N 促进开雄花,反之则有利于开雌花^[5]。但光周期理论难以解释近年来发现的光周期钝感苧麻^[6]和雌性不育苧麻^[6],也难以解释光敏感品种成花的环剥诱导法及折梢诱导法^[7,8]。

苧麻花序着生于叶腋中,随茎的生长,先生雄花,后生雌花,中间为同一花序上混生雌雄两种花。这种成花与性别表达的明显规律性很容易使人联想到麻茎体内可能存在某种梯度分布的内源物质与成花及性别表现相对应。

过氧化物酶(Peroxidase,以下简称 POD)活力,有研究表明其在植物中也呈梯度分布^[9-14]。国内外研究证实,POD 与植物生长发育^[15-34]、雄性不育^[35-46]及性别发生有关^[47-49]。阳离子 POD 在植物雄蕊形态发生中起重要作用^[50]。POD 是重要的氧化还原酶类,参与激素(如 IAA)代谢的调节^[51-53],受外施 GA₃ 及乙烯利的影响^[54-58],并受光敏色素所调控^[59-66]。因此,POD 又与成花及性别决定的激素平衡理论及光周期理论相联系。C/N 是植物成花与性别决定的古典理论,植物的基本营养生长期表明了成花对 C/N 的要求。丰富的碳水化合物仍然是成花的物质基础。

本研究拟将 POD 与 C/N 结合起来研究。因为植物成花与性别表达很可能是多种理论的相互补充;POD 是氧化还原酶类,与呼吸作用有关,而碳水化合物是呼吸作用的重要底物,因此,POD 与 C/N 之间可能存在某种必然联系;亦由于 POD 活力受外施植物生长调节剂的影响,C/N 又便于栽培上的调控,从而有利于成花及性别调控方法的研究。

2 材料与方法

2.1 研究材料

本研究于 1994 至 1995 年在湖北农学院进行。

供试材料为光周期生理雌性系 NG₃ 及光敏感品种(系)圆叶青和 1115。

NG₃ 的特点是:一年中能成花 3、4 次;第一期花的发生依温度不同而有不同的性别比;头麻于 4 月下旬成花,大多数麻茎只开雌花,极少数麻茎开部分雄花;于高温期砍秆后的苧麻发生大量雄花;第一期花后,若不放秆,茎梢须经过一段营养生长,增高 5~10cm 后开第

二期花。如此还可开第3、4期花,但只有雌花。

圆叶青的特点是:在三麻的短日条件下自然成花;在头、二麻的长日条件下有花芽分化,但不开花;用环剥的方法易于诱导成花。

1115的特点是:头、二麻无花芽分化,只能用短日处理法诱导成花。

2.2 研究方法

2.2.1 短日和环剥处理方法

研究方案见表1。

短日(以下简称SD)处理所用遮光架为钉上油毡的木架,长、宽、高均为1m。10h SD处理的光照时间为8点至18点,14h SD处理的光照时间为5:30~19:30。

环剥(以下简称R)的方法为于茎基部用刀片环状剥皮约1cm宽,插上竹枝,线索捆扎,固定麻茎,以防风害。

表1 SD与R处理的研究方案

序号	试验名称	材料	处理起止日期 (月/日)	试验处理	研究目的
(1)	前期SD处理	NG ₁ 、 圆叶青头麻	3/27~5/12	10h SD与CK	比较SD处理对NG ₁ 及圆叶青的效应
(2)	成株期SD处理	圆叶青头麻	5/12~5/28	10h SD与CK	比较圆叶青成株期与 前期SD处理的效应
(3)	高温期SD处理	NG ₁ 6月11日 砍秆后再生麻	6/26~7/17	10h SD与CK	比较高温期与低温期 (头麻)SD处理的效应
(4)	不同暗期处理	圆叶青、1115 6月17日砍 秆后再生麻	6/26~7/17	8、10、14h SD 与CK	比较暗期长短的效应 (后因10h SD处理的遮 光架已破,故放弃了 10h SD处理数据)
(5)	SD与R对比试验	圆叶青头麻	5/28~6/17 SD、 R为5/28处理	10h SD、R和 CK	比较SD与R的效应
(6)	R处理	圆叶青二麻 和头麻	7/29~8/28	R与CK均设 L ₂ 、L ₁₂₋₁ 、L ₁₂₋₂ 、 L ₁₂ 和OL ₁₂	比较留叶数的效应

注:L₂、L₁₂₋₁、L₁₂₋₂、L₁₂和OL₁₂分别表示:梢部留展开叶5片,梢部留展开叶10片;梢部留展开叶5片,中间摘除5片,下部再留5片;梢部留展开叶15片;老茎(未收头麻)梢留叶15片(前4处理为二麻)。

2.2.2 雌雄蕊(花)的分级标准

为了便于研究,将雌、雄蕊(花)按以下标准进行了粗略的分级:

级别	雌蕊(花)标准	雄蕊(花)标准
0	花芽	花芽
1	雌蕊可辨	雄蕊可辨
2	部分花柱伸长(始花期)	接近散粉
3	花柱充分伸长(盛花期)	散粉盛期

2.2.3 取样方法

(1) 叶位及节位的划分

本研究中心叶位及节位的划分均以梢部第1充分展开叶为第1叶(节),向下依次为第2、第3……第n叶(节)。因为麻茎处在不断的生长发育之中,若按从基至梢的顺序划分难以进行不同时期的比较;且由于苧麻是多年生作物,无子叶节,下部起始节位很难划分一致。

(2) 按叶位取样

每次每处理取8茎。测量茎高、功能叶数及同节位的成花量。将8茎同一节位叶合并,沿中脉剪开,半叶烘干作测C/N用,另半叶作测POD用。

(3) 按单茎取样

取样数为每处理每次8茎或10茎。分别测茎高、功能叶数及单茎成花量。将单茎叶全部取下,半叶烘干作测C/N用,半叶测POD用。

以上取样时间均为上午8时。

2.2.4 POD活力的测定

目前,POD粗酶液的提取主要有两种方法:一种是1g样品加5ml 0.1M Tris-HCl缓冲液(pH8.5)于研钵中研磨匀浆^[87];另一种是1g样品加H₂O适量于的钵钵中研磨匀浆^[88]。据J. Kochba等的研究,直接榨取样品(愈伤组织)与用盐缓冲液(0.8%NaCl+0.2%NaNO₃)提取之间没有观察到差异^[33]。本研究中POD的粗提采用张宪政的方法^[88],稍加改变:将1g鲜样(茎皮和麻骨有时多于或少于1g)剪碎后置钵钵中加预冷H₂O适量于冰浴中研磨,定容100ml,取粗提液适量离心(4000转/分)15分钟,取上清液保存于冰箱中备用。按单茎取样的样品,将全部半叶置食品粉碎机中加100ml冰水捣碎匀浆,按叶片容重1.17ml/g(自测结果)换算成V/V浓度。

POD活力的测定采用愈创木酚法。于试管中加pH5.0醋酸缓冲液2ml,0.1%愈创木酚1ml,粗酶液1ml和0.08% H₂O₂溶液1ml(空白加1ml H₂O)。以上均在30℃水浴锅中进行。比色杯为1cm光程。用751分光光度计于470nm处在反应5分钟时测定光密度。重复3次。

以每克鲜重材料每分钟改变0.01 O.D值,为一个酶活力单位,即:

$$1 \text{ 个酶活力单位} = \Delta 0.01 O.D_{470} \cdot g^{-1} FW \cdot \min^{-1}$$

测定POD活力除用pH5.0缓冲液外,部分样品还测定了pH4.0(25mmol NaAc缓冲液)和pH7.8(50mmol磷酸缓冲液)溶液中的活力。温度条件(30℃)和反应时间(5min)不变。

pH4.0与pH7.8缓冲液中的POD活力比值以“A/B”表示。

2.2.5 糖、氮含量的测定

将待测样品烘干后粉碎,过100目筛。

全糖用蒽酮比色法^[89],还原糖用二硝基水杨酸法^[90],全氮用凯氏法^[91]测定。重复3次。以每克干样的毫克数(mg/g)表示。全糖与全氮之比为C/N。

3 结果与分析

3.1 POD 活力及 C/N 的时空变化规律

3.1.1 叶片 POD 活力的时空变化

3.1.1.1 营养生长期 POD 活力的叶位间差异

据 1995 年头麻期取样分析结果(表 2),处于营养生长期的麻茎,不同品种、不同时期均表现为从梢部至基部叶片 POD 活力递减的规律。

比较 3 月 25 日(苗期)取样的光钝感雌性系 NG₁ 与光敏感品种圆叶青叶片的 POD 活力可见,虽然二者平均 POD 活力接近(分别为 6890 和 6450),但前者第 1 叶 POD 活力是后者同节位叶的 2.18 倍。

比较圆叶青品种不同时期叶片的 POD 活力发现,旺长期(5 月 5 日和 5 月 10 日)与苗期相比,不但叶片 POD 活力的绝对值大大提高,而且其梢部 1、3 叶 POD 活力的差异较大,表现出与 NG₁ 苗期 POD 活力的叶位间差异相似的特征。注意到 NG₁ 4 月下旬现蕾,而圆叶青品种要到 5 月上旬才有花芽分化,但因后者的光敏感性,在长日条件下不能成花。

由此暗示,梢部叶片 POD 活力的提高可能与花芽分化有关。

表 2 营养生长期不同节位叶片的 POD 活力比较(1995)

品种 (系)	取样 日期	株高 (cm)	功能 叶数	POD 活力(pH5.0)							
				1	2	3	4	5	6	7	8
NG ₁	3.25	12.8	5.8	15690	—	3470	—	1510	—	—	—
	4.14	58.4	11.4	9030	—	7400	—	—	3910	—	—
圆叶青	3.25	12.3	5.4	7200	—	6900	—	5240	—	—	—
	5.05	69.4	10.0	17960	13010	12010	10860	9420	8860	—	—
	5.10	75.0	13.0	19876	—	12036	—	11640	10962	9794	6733

3.1.1.2 现蕾期 POD 活力的叶位间差异

现蕾期,叶片 POD 活力的叶位间效应明显不符合营养生长期梢基递减的规律。从 5 月 10 日取样的圆叶青 SD(短日)处理株不同节位叶片 POD 活力测定结果(表 3)可见,除第 1 展开叶的 POD 活力最高外,第 6 叶为 POD 活力的第二峰值,而此节是着蕾最下节位。又将 5 月 5 日取样的圆叶青 SD 处理株与对照(表 2 中圆叶青 5.05 样为 CK)比较可见,SD 处理株梢部第 1 展开叶及第 3 叶的 POD 活力分别比对照同节位叶高 280 和 2800 酶活单位,但第 2 叶却比对照高 4200 酶活单位,第 2 叶节亦为其着蕾最下节。只是因为其着蕾始节位效应所致的叶片 POD 活力提高还不足以超过第 1 节位叶而仍表现出 POD 活力从梢至基渐降的规律。由此可见,现蕾期,叶片 POD 活力除存在叶位效应外,还存在着蕾节位的效应。着蕾最下节位叶的 POD 活力较高,无蕾节位的 POD 活力仍表现为从上至下依次下降。

将表 3 与表 2 比较可见,5 月 5 日取样的 SD 处理株各叶片 POD 活力均高于对照株(表

2), 而5月10日取样的SD处理株或花节叶片POD活力除第6节位叶外均低于对照株6000酶活单位左右, 而无花最上节叶(第7节叶)比对照仅低1772酶活单位, 第8节叶则高于对照700酶活单位; 5月10日取样的SD处理株着蕾的第3、第5叶POD活力反而低于无花节的第7、第8节叶, 这在营养生长期是不可能出现的。

由此表明: 现蕾需要较高的POD活力, 而现蕾又导致POD活力的下降。着蕾最下节叶表现POD活力峰值的结果暗示, 其下部无花节叶可能参与了POD活力的调节。这种调节可能是提供了POD底物等。

表3 短日处理株现蕾期不同节位叶片的POD活力比较
(圆叶青, 1995)

取样日期	株高 (cm)	功能 叶数	着蕾最 下节位	POD 比活							
				1	2	3	4	5	6	7	8
5.05	90.7	14.6	2.0	18240	17210	14810	12080	11550	9550	—	—
5.10	93.0	15.0	6.0	13833	—	7689	—	5162	11892	8022	7433

注: 1, 2, ……8 为从茎基部第1, 2, ……8 展开叶。

3.1.1.3 不同生长发育时期叶片POD活力的变化

从3月25日至6月17日对NG₁的分期取样分析结果(表4)可以看出:

表4 NG₁不同时期叶片POD活力的变化
(NG₁, 1995)

月·日	株高 (cm)	功能 叶数	花期	雌蕾 节数	POD 活力(pH5.0)	
					第3叶	第1叶
3.25	12.8	5.8	—	0	3470	15690
4.14	44.3	11.5	—	0	7400	9030
4.20	60.1	13.1	—	0	7170	8790
4.26	62.4	13.6	1	8.2	6860	12150
5.12	82.3	11.6	1	9.5	5670	3820
5.16	81.0	9.6	1	6.1	2820	—
5.19	78.9	9.4	1	3.8	12920	1670
5.22	81.8	8.4	2	2.8	7330	—
5.25	78.3	8.9	2	3.8	13680	—
5.28	75.0	10.9	2	2.4	10320	—
6.01	103.8	12.3	3	6.0	4500	6050
6.05	110.7	15.7	3	3.5	4230	4940
6.17	125	16.8	3	4.0	4620	6280

第一, 现蕾前期, 第3叶出现POD活力峰值。如对照株4月14日至20日第1期花现蕾前, 5月19日第2期花和5月25日至5月28日第3期花现蕾前均出现POD活力峰值。

第二,现蕾始期,第1叶出现 POD 活力峰值。如对照株 4 月 26 日和 6 月 1 日均出现 POD 活力峰值。

第三,第1及第3叶表现 POD 活力峰值前均出现 POD 活力的增长期,峰值后,POD 活力逐渐下降。

据本人观察,NG₁最先现蕾的节位在梢部第3~4节($\bar{X}+S_x=3.67\pm1.53$),然后向上、向下(向下分化节数为: $\bar{X}\pm S_x=2\pm2.65$)分化。因此,第3功能叶于现蕾前出现 POD 活力峰值可能与其现蕾始于第3、4节这一特点有关。

由此可见,不同时期叶片 POD 活力的变化明显表现出与现蕾开花有关。

需要说明的是:1995 年 5 月中、下旬,麻田遭受旱灾而影响了第1期花后期和第2期花花芽的分化,使其成花量较少,且第2与第3期花的间隔期较短。

3.1.1.4 不同性型麻株叶片 POD 活力的差异

1994 年 5 月 4 日,取 NG₁ 全雌株及雌雄同株麻茎着不同花茎段的起止节叶片分析 POD 活力,结果如表 5。

比较两种麻茎叶片 POD 活力的上下分布可见:第一,全雌株及雌雄同株麻茎均以着花最下节叶片(全雌株为着雌花茎段最下叶,雌雄同株麻为着雄花茎段最下叶)的 POD 活力最高,比无花茎段最上叶分别高 778 和 909 个酶活力单位,提高了 19.34% 和 21.85%;第二,雌雄同株麻茎雌花段最下叶出现另一较低的 POD 活力峰值,比雌、雄混生花茎段最上叶的 POD 活力高 1231,占 113.98%,暗示雌花的分化发育时期表达了不同的 POD 同工酶;第三,着同种花茎段内,由下至上叶片的 POD 活力逐渐下降,雌雄同株麻茎着雄花茎段最上与最下叶片的 POD 活力相差 2789,平均每节位下降 675.3,雌、雄花混生茎段平均每节位下降 316.4,着雌花茎段最下叶与第3叶之间平均每节下降 58.3,全雌麻茎着雌花茎段平均每节下降 157.3。表明雄花的分化发育与雌花的分化发育相比,POD 活力下降更甚。

比较全雌株与雌雄同株麻茎无花茎段最上叶及着花茎段最下叶的 POD 活力,均以后者大于前者,暗示雌花的分化发育比雌花要求更高的 POD 活力。苎麻雄花着生于茎下部,雌花着生于茎上部;雄花先分化,雌花后分化的现象亦支持了这一点。

比较两种麻茎着雌花茎段及第3功能叶的 POD 活力,均以全雌麻茎高于雌雄同株麻茎。这是因为前者总花序数少于后者且无雄花,因而 POD 活力下降较少之故。

上述结果表明了 POD 活力与性别分化之间的定性关系,但取样分析的叶位不同得出的结论不同。如取着花茎段最下叶及无花茎段最上叶,则以雌雄同株麻叶片 POD 活力大于全雌麻;若取第3功能叶及着雌花茎段最下叶,则结论完全相反。

表 5 不同性型植株叶片的 POD 活力比较
(NG₁, 1994—05—09)

材料 性型	茎高 (cm)	花序节数			POD 活力 (pH5.0)					
		♂	♀	♀	无花茎段		雌花茎段		雌雄混生花茎段	
					最上叶	最下叶	最上叶	最下叶	最上叶	最下叶
全雌株	111.3	0	0	15.75	4022	—	—	—	—	—
雌雄同株	126.9	4.13	2.75	13.13	4160	5069	2280	1950	1080	2311
										1720

注:♂,雄花;♀,雌花;雌雄混生花序;♀,雌花序。

3.1.2 C/N 的时空变化规律及其与 POD 活力的关系

3.1.2.1 不同节位叶片的 C/N 及 POD 活力

比较圆叶青品种(光敏感品种)自然栽培条件下(非诱导条件)不同节位叶片的糖、氮含量及 POD 活力(表 6)可见:

茎梢部叶片的还原糖含量高于中、下部叶片,而全糖含量则表现相反的规律。

POD 活力亦表现为梢部叶片较高,中、下部较低,与还原糖含量的相关系数($n=5$)= 0.8666 。表明较为幼嫩的代谢活跃器官有较高的还原糖含量和 POD 活力。

花芽重与全糖含量有较密切的关系,二者的相关系数($n=5$)达 0.9084^* ,与 C/N 的相关系数为 0.8181 。花芽重与 pH5.0 下的 POD 比活力,相关系数仅为 0.2628 ,但与叶片总 POD 活力的相关系数达 0.9128^* 。表明糖含量及 POD 活力的提高对成花是必需的。

然而,若不计 13~15 叶(可能因该节位叶较老,导致糖和 POD 活力下降),全糖与叶片 POD 比活的相关系数达 -0.9944^{**} 的极显著水平,还原糖与叶片 POD 比活的相关系数则为 0.9980^{**} 的极显著正相关。这里有两种可能的解释:一是糖对光敏感品种在非诱导条件下叶片的 POD 活力有抑制作用;二是糖被消耗于 POD 活力的提高。对此,有待于证实。

表 6 不同节位叶片的糖、氮含量及 POD 活力

(圆叶青,1995—07—26)

叶 位	花芽重 (g)	还原糖 (mg/g)	全 糖 (mg/g)	全 氮 (mg/g)	C/N	POD 活力(pH5.0)	
						比活力	总活力
1~3	0.214	13.50	161	7.55	21.32	2660	70950
4~6	0.266	11.10	175	7.83	22.35	2370	96090
7~9	0.317	11.20	177	7.63	23.20	2360	119290
10~12	0.335	9.09	191	7.45	25.64	2140	117490
13~15	0.235	10.10	155	8.49	18.26	1930	99020

注:花芽重为 8 茎之和,总 POD 活力为比活力与鲜叶重之积

3.1.2.2 梢部成花茎段与基部无花茎段的 C/N 及 POD 活力

由表 7 可见,始蕾期和盛花期,梢部成花茎段的还原糖和全糖均高于基部无花茎段,而 POD 活力则表现为基部无花茎段高于梢部成花茎段,支持了成花后 POD 活力下降的结论。

将盛花期与始蕾期比较:盛花期梢部叶片的糖含量大为降低,还原糖下降了 30%,全糖下降了约 70%,而氮提高了 31.2%;pH4.0 和 pH7.8 的 POD 活力分别提高了 1.8 和 0.8 倍。暗示,随着花蕾的发育,糖可能被消耗于 POD 活力的提高,因为 POD 活力与呼吸作用有关,而糖又是重要的呼吸基质,并为成花提供前体物质。

将成花茎段的茎皮与叶片比较发现:POD 活力均以叶片>>茎皮;糖、氮含量,在始蕾期以叶片>茎皮,而在盛花期则为茎皮>叶片。暗示盛花期糖、氮可能由叶片向茎皮运输,以供成花。

分析 C/N 与 A/B 的关系可见,始蕾期 C/N 为梢>基部;A/B 也为梢>基部;盛花期茎皮 C/N 以基>梢,A/B 亦然。这一结果一方面暗示成花可能使 pH4.0 的 POD 活力下降较多,同时也反映了 A/B 与 C/N 之间可能存在某种关系。

本表(表7)不同时期的还原糖与全糖含量是正相关的,而表6中二者是负相关的。可能因为材料与取样部位不同所致。

表7 梢部成花茎段与基部无花茎段的C/N及POD活力比较
(NG₁, 1995—09—17 样)

成花状况	基 段	组 织 器 官	糖、氮含量(mg/g)				POD 比活			
			还原糖	全糖	全氮	C/N	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
1 级蕾 0.08g/茎 (始蕾期)	基	叶	10.5	78.8	13.5	5.83	3220	8240	8270	0.389
		皮	11.9	143.5	16.6	8.64	1650	5840	4300	0.384
	梢	叶	20.5	225.0	15.7	14.33	2130	4850	5120	0.416
		皮	14.4	174.0	13.4	12.99	820	1990	1470	0.558
3 级蕾 5.45g/茎 (盛花期)	基	皮	17.3	121.2	8.8	13.77	2470	6200	4020	0.614
	梢	叶	14.0	69.3	20.6	3.36	5980	11790	9020	0.663
		皮	20.2	152.1	22.6	6.73	2120	4660	3550	0.597

3.1.2.3 不同生育阶段C/N及POD活力

比较 NG₁ 苗期,成花前期及始蕾期全株叶片和茎皮的糖、氮含量及 POD 活力的变化(表8)可见:

成花前期与苗期相比,叶片及茎皮的还原糖含量提高,但成花时下降。

叶片的全糖含量及 C/N 表现为苗期高,成花前下降,成花时提高;而茎皮全糖含量的变化与叶片相反,且 C/N 表现稳定提高。表明,茎叶 C/N 的提高对成花是必要的。

POD 活力的变化表现为营养生长期随茎的生长,活力稳定提高,但成花后下降。进一步支持了前述的研究结论。

分析 C/N 与 A/B 的关系发现其相关系数为 0.7619,接近显著水平($r=0.811$)。

成花前两个取样时期还原糖与全糖含量有对应关系,但成花后不表现这种关系。

表8 不同生育阶段C/N及POD活力比较
(NG₁, 1995—09—17 取样)

饮 料 期	取样时			取样 器官	糖、氮含量(mg/g)				POD 活力			
	株高 (cm)	功能 叶数	花蕾 重(g)		还原糖	全糖	全氮	C/N	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
9.01	16.9	9.1	0	叶	12.7	146.0	9.39	15.55	3620	6670	3940	0.919
				皮	11.3	138.0	21.3	6.48	1620	5040	3160	0.513
8.05	39.9	12.3	0	叶	16.3	131.0	14.0	9.36	3690	9750	8710	0.424
				皮	20.1	153.4	21.2	7.24	2410	6050	5040	0.478
8.05	44.9	12.7	0.08	叶	15.1	146.6	14.5	10.11	2730	6730	6860	0.398
				皮	12.2	147.0	15.1	9.74	1520	5240	3860	0.394

3.1.2.4 不同性型麻株的C/N及POD活力

由同一砍秆期后再生麻的取样分析结果(表9)可见,雌蕾与雄蕾比较,还原糖含量无显著差异,但全糖含量后者显著大于前者,全氮含量则表现为前者比后者高35~40%,导致雄蕾的C/N比雌蕾高60%左右;茎皮及叶片的C/N也表现为雌雄同株麻高于全雌麻,雄花段高于雌花段。表明C/N较高有利于雄花的发育,反之则有利于雌花的发育。

雄蕾的POD活力比雌蕾高10倍以上,随测定缓冲液pH值的升高,雄蕾的POD活力分别是雌蕾(全雌株和雌雄同株麻茎的雌蕾平均)的10.88、13.71和16.45倍,pH7.8缓冲液中的POD活力差异更大;雌蕾的A/B值远高于雄蕾。

花蕾的还原糖只有皮及叶片的1/4~1/8;POD活力只有茎皮及叶片的几分之一,甚至几十分之一,且pH4.0缓冲液中的POD活力,二者的比值均大于1。这是花蕾与茎、叶相比的两个重要特点。

表9 不同性型麻茎的C/N及POD活力比较

(NG₁,8.15砍秆,9.17取样,1995)

性 型	茎 段	器 官	糖、氮含量(mg/g)				POD比活			
			还原糖	全糖	全氮	C/N	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
雌 株	0	皮	17.3	121.2	8.84	13.71	2470	6200	4020	0.614
		叶	14.0	69.3	20.6	3.36	5980	11790	9020	0.663
	♀	皮	20.2	152.1	22.6	6.73	2120	4660	3550	0.597
		蕾	2.40	102	11.7	8.72	120	160	68	1.765
雌 雄 同 株	0	皮	14.9	151.8	8.8	17.19	2190	3970	3050	0.718
		叶	10.7	88.5	15.5	5.71	6120	13590	10840	0.565
	♂	皮	13.7	167.9	10.6	15.84	2300	4640	3490	0.659
		蕾	2.37	119	8.7	13.71	1410	2510	1010	1.396
雌 雄 同 株	♀	叶	19.2	85.2	14.5	5.88	2590	6890	4730	0.548
		皮	12.5	208	13.4	15.52	2060	4280	2140	0.963
	♀	蕾	2.25	102	12.2	8.37	141	214	56	2.518

注:0、♂、♀分别表示无花、雄花和雌花茎段。

全雌麻茎无花茎段,雌花茎基段及全株的总POD活力均大于雌雄同株麻茎,可能因为雌蕾的POD活力较低因而发育时茎叶POD活力下降较少之故。

表9中,不同性型麻株除花蕾外的8组数据全糖与POD活力为显著负相关(-0.7902^*);C/N与A/B的相关系数为0.5694,不显著;还原糖与全糖无关($r=-0.0920$)。

总结C/N与POD活力关系:表7~表9均表明C/N与A/B之间存在一定程度的正相关关系;还原糖与全糖的关系,成花前与成花后不同。

3.2 SD处理对POD活力及C/N的效应

3.2.1 SD处理对不同组织器官POD活力的效应

由表 10 可以看出,不同组织的 POD 活力以叶片最高,麻骨最低,麻皮和茎梢(2cm 长)的 POD 活力大小顺序依取样时期而有变化。

SD 处理后第 18d(4 月 14 日),所有组织的 POD 活力均比对照提高,以麻骨提高的幅度最高。SD 处理光敏感品种叶片的 POD 活力提高的幅度远大于光钝感材料 NG₁。但 4 月 20 日取样株,SD 处理对提高 NG₁ 叶片 POD 活力的效应大于圆叶青;对皮和茎梢的 POD 活力表现出负效应。考虑到 4 月 20 日临近始蕾期,或者说此时麻株处在蕾的生理分化期,茎梢和皮的 POD 活力降低可能与蕾的生理分化有关。

表 10 SD 处理对不同组织 POD 活力的效应

月·日	处理	NG ₁				圆叶青			
		叶片	皮	茎梢	骨	叶片	皮	茎梢	骨
3.25	CK	13817	2020	1090	817	14624	9500	658	566
4.14	SD	19023	1187	2818	713	23181	1853	2675	1007
	CK	16510	634	2488	249	12563	1277	2088	531
	SD—CK (±%)	15.22	87.22	13.26	186.35	84.52	45.11	28.11	89.64
4.20	SD	23951	1637	1222	193	25948	1455	827	600
	CK	17250	1926	1670	98	23045	4069	993	414
	SD—CK (±%)	38.85	-15.01	-26.83	96.94	12.60	-64.24	-16.72	44.93

注:3.27 日开始 SD 处理。取叶节位为 1,3,6。表中数据为 3 种 pH 值下测得的数据之和。

3.2.2 SD 处理对光敏感品种叶片 POD 活力的效应

3.2.2.1 前期 SD 处理的效应

1995 年头麻,于 3 月 27 日开始对光敏感品种圆叶青每天进行 10 小时 SD 处理的结果(表 11)表明:

对照株叶的 POD 活力变化规律为:苗期较低,旺长期(4 月 14 日)降至低谷,以后稳定上升至花芽分化(5 月 5 日),此后呈下降趋势。

SD 处理株叶片的 POD 活力表现为:不存在 4 月 14 日的酶活力低谷;5 月 5 日花蕾出现时达到峰值;此后呈下降趋势。

虽然 4 月 20 日后,SD 处理与 CK 叶片 POD 活力变化曲线有着基本相同的特征,但 SD 处理株的 POD 活力始终高于 CK。因为圆叶青于长日下是有花芽分化的,所以表现了与 SD 处理基本相同的 POD 活力变化特征,但由于其活力较低,难以承受成花时 POD 活力的下降,花蕾的发育自然难以继续。

将表 11 与表 4 比较可见,光敏感品种圆叶青 SD 处理株叶片 POD 活力随生长期变化的特征与 NG₁ 基本相同,但 NG₁ 苗期 POD 活力较高,成花时的峰值较低。可能与圆叶青表现开部分雄花,NG 表现全雌性有关。因为雄花的发育需要较高的 POD 活力(表 5)。

从表 11 还可以发现一个重要信息:花蕾分化前,SD 处理株第 1 叶 POD 活力的 A/B > CK,而花蕾分化后又小于 CK。是否 pH4.0 的 POD 活力与成花的关系更为密切?仍难定论。

表 11 苗期开始 SD 处理对光敏感品种圆叶青叶片 POD 活力的效应

月·日	处理	株高 (cm)	花 蕾		第 1 叶 POD 活力			
			级	节数	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
3.25	CK	12.3	0	0	5620	7210	3410	1.648
4.11	SD	43.1	0	0	8180	10180	4310	1.898
	CK	44.1	0	0	370	450	400	0.925
4.20	SD	54.3	0	0	9000	12220	2860	3.147
	CK	53.1	0	0	8790	11550	4400	1.998
5.05	SD	90.7	1	9.4	15090	18240	6880	2.193
	CK	69.4	0	5.4	16020	17960	6660	2.405
5.12	SD	103.5	2	15.0	7380	10360	3800	1.942
	CK	70.1	0	6.6	8070	11190	3600	2.242
5.19	SD	97.5	3	11.8	2280	4650	3790	0.662
	CK	69.5	0	5.8	2010	3870	2180	0.922

注:SD 处理日期为:3.27~5.12;5.19 SD 处理株♀、♀♂和♂分别为 4.3、1.0 和 6.5 节。

3.2.2.2 成株期 SD 处理的效应

由表 12 可见,成株期 SD 处理后一星期即可见明显雄蕾,分化速度大大快于苗期 SD 处理,且多开雄花。

表 12 成株期 SD 处理对 POD 活力的效应
(圆叶青,1995)

月·日	处理	株高 (cm)	花 蕾(节数)				POD 活力 (pH5.0)	
			级别	♀	♀♂	♂	第 1 叶	第 3 叶
5.12	CK	70.1	花芽	0	0	0	11190	7570
5.19	SD	92.0	1	0	0	10.1	4670	3880
	CK	69.5	花芽	0	0	0	3870	3110
5.22	SD	95.4	2	0	0	14.1	—	7400
	CK	81.5	花芽	0	0	0	—	6880
5.25	SD	101.5	2	0	0.5	16.0	—	5680
	CK	69.2	花芽	0	0	0	—	7990
5.28	SD	96.9	3	3.13	1.13	12.1	—	6970
	CK	70.4	花芽	0	0	0	—	9500

注:10% SD 处理从 5 月 12 日~5 月 28 日。

由于本试验中,SD 处理时是 CK 叶片 POD 活力的下降期(表 12),所以 5 月 19 日的 POD 活力比 5 月 12 日有大幅度下降,但与本期相比,SD 处理株叶片 POD 活力仍比 CK 高 20.67~24.75%,从而促进了成花。

与表 11 不同的是,本试验中现蕾后,叶片 POD 活力并不比前期下降,而是稳定在较高的水平。其原因可能是老茎比嫩茎有较高的糖分积累和高温短日条件下 POD 活力提高较

快。

但成株 SD 处理与 CK 相比,成花后(5 月 25 日后)叶片 POD 活力大大低于 CK,而苗期开始 SD 处理的麻株(表 11)均为 $SD_8 > POD$ 活力。这一特点又支持了雌花分化时 POD 活力下降较少,而雄花分化时下降较多的结论(表 5)。因为成花后所测得的表观 POD 活力是 POD 合成与消耗的综合反映。

3.2.2.3 暗期长短的效应

于二麻(6 月 11 日砍秆)期,对两个光敏感品种圆叶青和 1115 进行不同暗期的 SD 处理,结果如表 13。可见:短日处理第 4d(6 月 30 日),有花芽分化的圆叶青品种 SD 处理株叶片 POD 活力比 CK 下降,只有花芽的 SD_{14} (14h 光照,10h 暗期)比花蕾已明显可见的 SD_8 (8h 光照 16h 暗期)下降更甚。而无花芽分化的 1115,SD 处理株叶片 POD 活力比 CK 有极大的提高, SD_8 提高更甚。表明,圆叶青 SD 处理株 POD 活力的下降与花蕾分化发育有关; SD_8 比 SD_{14} 更利于 POD 活力的提高。

1115 与圆叶青相比,营养生长期叶片的 POD 活力很低,这可能是 1115 于头、二麻期不能自然发生花芽分化的原因。1115 SD 处理株叶片 POD 活力也表现成花前提高和成花中下降的基本特征,但 1115 CK 不同于圆叶青 CK;前者叶片 POD 活力稳定上升,后者表现为 6 月 30 日后逐渐下降。这是因为 1115 无花芽分化,而圆叶青 CK 有花芽分化。支持了花芽分化使茎叶 POD 活力下降的结论。

与表 11 相比表明,高温期(二麻)SD 处理比低温期(头麻)SD 处理更利于 POD 活力的提高。本表中,圆叶青花蕾分化后,叶片 POD 活力并不下降(7 月 14 和 10 日与 6 月 30 日相比),反而有较大的提高就是证据。但高温期 SD 处理株花芽分化时的起点 POD 活力大大低于低温期 SD 处理株(表 11),这一特性是与高温期 SD 处理更利于 POD 活力的提高为基础的。

表 13 暗期长短对光敏感品种叶片 POD 活力的效应

月·日	处理	圆叶青				1115			
		株高 (cm)	花蕾级	节数	第 3 叶 POD 活力	株高 (cm)	花蕾级	节数	第 3 叶 POD 活力
6.26	CK	48.3	花芽	8.7	2050	49.7	0	0	20
6.30	CK	60.0	花芽	7.0	12990	64.8	0	0	290
	SD_8	67.3	1	7.0	9070	84.3	0	0	13070
	SD_{14}	62.3	花芽	7.7	7950	88.0	0	0	4790
7.04	CK	63.7	花芽	5.3	5800	86.0	0	0	3200
	SD_8	79.3	1	12.7	11160	105.3	0	0	9700
	SD_{14}	72.0	1	7.9	7840	104.5	0	0	9420
7.10	CK	63.7	花芽	5.7	2340	108.3	0	0	6200
	SD_8	79.3	2	12.7	16990	120.3	1	3.8	3350
	SD_{14}	72.0	1	7.3	8210	121.3	0	0	4300

注:6 月 11 日砍秆后的再生麻,6 月 26 日至 7 月 17 日 SD 处理;POD 活力在 pH5.0 缓冲液中测定。

3.2.3 SD处理对光钝感雌性系叶片POD活力的效应

前面已分析了SD处理对光敏感品种叶片POD活力的效应,但要明确POD活力对成花的效应,还必须分析SD处理对光钝感材料的效应。

由表14可见,与CK比较,SD处理对成花期无效应,二者均同期成花;对成花量的效应表现为SD处理显著减少了头麻的成花节数,但对二麻的成花量无显著效应。

SD处理株不同时期叶片POD活力变化的特征与CK相同,均表现为蕾前提高,蕾后下降。虽然SD有提高POD活力的效应,但对头麻POD活力提高的速度小于二麻;SD处理初期POD活力提高的幅度较高,随后逐渐下降。如头麻4月20日,SD处理株第3叶POD活力大大高于CK,但4月26日,SD处理株第3叶的POD活力反而略小于CK。

然而,二麻期SD处理的NG₁,其叶片POD活力大大高于CK,但成花量及花量与CK无显著差异。其原因是SD处理初期,提高POD活力的幅度较大,而二麻期成花又较早。由此也说明了POD活力的其他效应。

将表14与前述SD处理对光敏感品种的效应相比,NG₁对照株成花时的POD活力明显较低,一般为6500~7000酶活单位(第3叶),而光敏感品种则在10000以上。这可能与NG₁表现光钝感和雌花较多有关。

表14 SD处理对光钝感雌性系NG₁叶片POD活力的效应

SD处理 取样 日期 日期		CK						SD					
		株高 (cm)	花蕾节数			POD活力 (pH5.0)		株高 (cm)	花蕾节数			POD活力 (pH5.0)	
			♀	♀♂	♂	第1叶	第3叶		♀	♀♂	♂	第1叶	第3叶
3.27	4.14	44.3	0	0	0	9030	7400	58.4	0	0	0	12220	5870
↓	4.20	60.1	0	0	0	8790	7170	75.2	0	0	0	8360	17450
5.12	4.26	62.4	8.2	0	0	12150	6860	83.8	7.3	0	0	14560	6330
(头麻)	5.12	82.3	9.5	0	0	3820	5670	111.3	3.6	0	0	4990	2950
6.26	6.26	29.4	0	0	0	300	1170	—	—	—	—	—	—
↓	6.30	38.0	6.3*	0	0	—	6480	54.8	5.8*	0	0	—	11530
7.17	7.04	57.8	7.5*	0	0	—	6500	68.3	8.8*	0	0	—	10280
(二麻)	7.10	67.8	5.3	1.3	2.3	—	2300	101.8	5.0	0.5	2.5	—	8910

注: *为花芽,不明确其性别;6.26开始SD处理株为6月17日收获后的再生株。

3.2.4 SD处理对两类材料叶片POD活力A/B比的效应

为了避免不同节位叶位A/B不同所造成的影响,将各节位叶POD活力加权平均得表15。显然,据表15进行不同生育期之间A/B的比较可能有较大的误差,因为叶位不尽相同。但品种材料及处理间有较大的可比性。

从表15可见,光钝感雌性系NG₁SD与CK的A/B十分接近;而光敏感品种圆叶青现蕾(5月5日)前的A/B均表现为SD>CK,而现蕾后的A/B均表现为SD<CK,进一步支持了表11的研究结果。

将不同品种(系)比较可见,圆叶青的A/B>NG₁。表明A/B可能与性别表达有关。

表 15 SD 处理对叶片 A/B 比的效应

月·日	处理	取 样 叶 位	NG ₁				圆叶青				
			pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B	取 样 叶 位	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
3.25	CK	1,3,5	5250	6890	4030	1.304	1,3,5	4930	6450	3220	1.529
4.14	SD	1,3,6	6440	8770	4630	1.390	1,3,6	7590	10260	5270	1.440
	CK	1,3,6	5230	6780	4030	1.298	1,3,6	3900	5240	2900	1.346
4.20	SD	1,3,6,10	5480	8360	4410	1.243	1,3,6,10	7980	10450	4410	1.810
	CK	1,3,6,10	4590	6740	4840	0.949	1,3,6,10	7150	9290	4690	1.523
4.26*	SD	1,3,5~7	6060	9630	6680	0.907	1~6	11243	13910	5640	1.993
	CK	1,3,5~7	5870	8030	5330	1.102	1~6	9850	12020	5550	1.775
5.12	SD	-1,3	1780	3970	2490	0.714	1,3	7320	10670	4280	1.710
	CK	1,3	1980	4750	2970	0.660	1,3	5060	7930	2870	1.763
5.16	SD	3	1050	2510	1790	0.587	3	4630	7550	4670	0.991
	CK	3	1040	2820	2060	0.505	3	7470	10220	4130	1.809

注: * 圆叶青为 5.05 取样; 4.26 和 5.05 分别为 NG₁ (SD 和 CK) 及圆叶青 SD 处理株的始蕾期; 表中 POD 活力数据为各节位叶的加权平均值。

3.2.5 SD 处理对两类材料糖、氮含量及其与 POD 活力的关系

本试验的 SD 处理于 1995 年 3 月 27 日开始, 至始蕾期与 CK 比较 (表 16) 发现, SD 提高了 NG₁ 全糖和全氮含量, 下降了还原糖含量, 但其 C/N 与 CK 比较无差异。

对光敏感品种圆叶青, SD 处理的结果与 NG₁ SD 处理的共同点是全糖量提高; 不同点是圆叶青 SD 处理株较 NG₁ 还原糖提高, 全氮下降, C/N 提高。

表 16 SD 处理对糖、氮含量及 POD 活力的效应 (1995)

品种 (系)	月·日	处理	株高 (cm)	节数	还原糖 (mg/g)	全糖 (mg/g)	全氮 (mg/g)	C/N	POD 活力			
									pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
NG ₁	3.25	CK	12.8	0	3.30	155	11.50	13.48	5787	8029	4290	1.349
	4.26	SD	83.8	7.3	2.63	86	12.10	7.11	6274	9424	6404	0.980
		CK	62.4	8.2	3.90	74	10.40	7.12	5671	7594	4929	1.151
圆叶青	3.25	CK	12.4	0	6.30	141	8.60	16.40	8431	11483	5896	1.430
	5.05	SD	90.7	9.4	4.29	110	8.55	12.87	10662	13214	5421	1.967
		CK	69.4	5.3*	3.09	92.8	8.69	10.68	9374	11527	5385	1.741

注: 3.25 样为 1,3,5 叶及茎尖; 4.26 样为 1,3,5~8 叶及茎尖; 5.05 样为 1~6 叶及茎尖。POD 活力为取样材料的加权平均值。* * 为花芽。

对叶片 POD 活力, SD 处理对两品种 (系) 均有提高的效应。但对光敏感品种兼具提高 C/N 的效应。表明 C/N 及 POD 活力对成花均有重要作用。

比较始蕾期 SD 处理株与 CK 株 POD 活力的 A/B 发现,NG₁SD 处理株较 CK 小,而圆叶青 SD 处理株较 CK 大,与花蕾分化的多少有对应关系。

全糖与 pH4.0 和 pH5.0 POD 活力的关系较密切。始蕾期(4月26日和5月5日),二者的相关系数分别为 0.9330 和 0.9786* (n=4),但与 pH7.8 POD 活力的相关系数仅为 0.1257;C/N 与 A/B 在始蕾期的相关系数为 0.9819* (n=4),有较密切的关系;但还原糖与全糖的关系不定。

比较光钝感雄性系 NG₁ 和雄雄同株的圆叶青的全氮量,可见前者极显著大于后者,成花时前者的 C/N 也较低。表明较高的 C/N 有利于开雄花,反之则利于开雌花。

3.3 环剥促进光敏感品种花器官形成过程中 C/N 及 POD 活力的变化

3.3.1 环剥株散粉盛期叶片 C/N 及 POD 活力的变化

由表 17 可以看出,环剥时留叶 10 片(L₁₀₋₁和 L₁₀₋₂)有较好的成花效果,其次是留叶 5 片的。留叶 15 片的 L₁₅和 OL₁₅效果较差。这与以前的研究(周瑞阳等,1996)相一致。

环剥后 30d 取样,处在散粉盛期的麻茎,其叶片还原糖和全糖均较 CK 有大幅度提高。其中还原糖平均为 CK 的 5.7 倍,全糖为 CK 的 1.83 倍,全氮除了留叶 15 片的有提高外,其余均有显著下降。导致环剥株(除 OL₁₅外)叶片 C/N 大幅度提高,提高最多的是成花最多的 L₁₀₋₁和 L₁₀₋₂两处理。

环剥后 30d,叶片 POD 活力比 CK 大幅度下降,特别是 pH7.8 缓冲液测得的 POD 活力,仅为 CK 的 1/2~1/10。支持了成花后 POD 活力下降的结论。

但 POD 活力的 A/B,环剥株比 CK 有较大的提高。提高最多的 3 个处理是 L₅,L₁₀₋₁,L₁₀₋₂。这又与成花后 A/B 下降的结果(表 11)不同。其原因是环剥后 C/N 大幅度提高,而 C/N 与 A/B 是正相关的(表 7~表 9,表 16)

表 17 环剥对叶片糖、氮含量及 POD 活力的效应

留叶数	处 理	取样茎数	花蕾干重(g/茎)	糖、氮含量(mg/g)				POD 活力			
				还原糖	全糖	全氮	C/N	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
L ₅	CK	3	0.027	2.4	69.3	2.30	30.13	8380	14536	7017	1.194
	R	3	0.860	18.5	112.0	2.10	53.33	4055	4197	573	7.077
L ₁₀₋₁	CK	3	0.038	3.42	87.6	2.45	35.76	7282	13215	5301	1.374
	R	3	0.917	16.60	155.0	2.10	73.81	3787	6875	870	4.353
L ₁₀₋₂	CK	10	0.048	2.84	72.4	4.80	15.08	6806	20172	6837	0.995
	R	10	0.917	24.9	106.0	1.40	72.60	3111	5055	1075	2.894
L ₁₅	CK	3	0.038	3.50	82.7	2.43	34.03	6471	15540	5561	1.164
	R	3	0.643	15.1	266	7.13	37.31	6532	12246	2603	2.509
OL ₁₅	CK	3	0.048	4.05	117.4	3.08	38.12	3844	11213	4585	0.838
	R	3	0.523	17.1	145.0	8.59	16.88	1754	2985	961	1.825
平均	CK	4.4	0.040	3.24	85.88	3.012	28.51	6556.6	14935.2	5860.2	1.119
	R	4.4	0.772	18.44	156.8	4.276	36.67	3847.8	6271.6	1216.4	3.163

注:品种为圆叶青,1995—07—29 环剥,08—28 取样。

3.3.2 环剥株散粉盛期茎皮 C/N 及 POD 活力的变化

将表 18 与表 17 比较可见,环剥株茎皮的糖、氮变化与叶片相比有较大的差异。环剥株茎皮的还原糖与 CK 相比,其平均值无显著差异;全糖含量,环剥株略高于 CK,但成花较多的 L_{10-1} 和 L_{10-2} 的环剥株显著高于其对照;全氮含量,成花较多的 L_{10-1} 和 L_{10-2} 的 R 处理与 CK 几乎无差异,其它均以 R 处理株极显著高于 CK 株;C/N 均以 CK 较 R 高,与叶片的变化规律相反。

茎皮中 pH4.0 缓冲液测得的 POD 活力与 CK 相比,平均值无显著差异, L_{10-1} 和 L_{10-2} 的 R 株,该值反而高于 CK。而叶片 pH4.0 测得的 POD 活力表现为:R 株仅及 CK 株的 60% 左右。

虽然茎皮 POD 活力的 A/B 比值与叶片相比,无论是 R 株还是 CK 株均有较大的下降,但 R 株的这种比值远高于 CK 株的规律与叶片是相同的。

对照株还原糖与全糖有较高的正相关,叶片及茎皮中还原糖与全糖的相关系数分别为 0.910* 和 0.8606 ($n=5$)。但环剥株还原糖与全糖表现为负相关,叶片及茎皮分别为 -0.8513 和 -0.3106。

表 18 环剥后 30d 茎皮的糖、氮含量及 POD 活力的变化

留叶数	处理	糖、氮含量(mg/g)				POD 活力			
		还原糖	全糖	全氮	C/N	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
L_{15}	CK	20.70	169	6.39	26.45	2370	7700	3660	0.648
	R	11.00	169	12.0	14.08	1440	1910	460	3.130
L_{10-1}	CK	19.06	161	8.75	18.40	1270	6060	3390	0.375
	R	14.50	119	8.37	14.22	1500	1670	530	2.835
L_{10-2}	CK	14.00	160	9.13	17.52	1530	6110	3150	0.486
	R	18.50	135	9.33	14.47	1170	1650	650	1.800
L_{10-3}	CK	11.10	124	8.47	11.61	1071	5592	3473	0.308
	R	12.60	85.6	15.20	5.63	1590	2360	683	2.328
OL_{15}	CK	9.64	96.2	8.30	11.59	1896	5964	3154	0.601
	R	18.50	97.6	15.40	6.33	1656	1965	490	3.380
平均	CK	15.56	142.04	8.208	17.31	1627	6285	3365	0.484
	R	15.02	121.24	12.06	10.04	1471	1911	563	2.613

3.3.3 环剥株数龄期麻骨 POD 活力的变化

表 19 是与表 18 和表 17 同时测定的数据,从中可以看出,无论是 POD 活力的绝对值还是 A/B 比,R 与 CK 的差均大大小于叶片和茎皮中二者的差。A/B 比值在叶片中,R 是 CK 的 2.83;茎皮中,R 是 CK 的 5.40 倍,而在麻骨中,R 仅为 CK 的 1.14 倍,相差不大。

表明,麻骨中的 POD 活力与成花的关系不大。

表 19 环剥株疏粉盛期麻骨 POD 活力的变化

pH	L ₁		L ₁₀₋₁		L ₁₀₋₂		L ₁₅		OL ₁₅		平均	
	CK	R	CK	R	CK	R	CK	R	CK	R	CK	R
1.0	6360	6520	5250	11670	6800	7550	2630	5156	7960	8718	5800	7929
5.0	6110	5960	6840	11460	7950	8500	2937	8381	8420	10040	6451	8868
7.8	2340	1760	2310	3540	3010	2810	985	2511	2680	3227	2305	2770
A/B	2.718	3.705	2.273	3.297	2.259	2.687	2.670	2.053	2.764	2.711	2.516	2.862

3.3.4 环剥与 SD 处理对叶片 POD 活力及糖、氮含量的效应比较

3.3.4.1 POD 活力比较

据前述和本试验结果(表 20),SD 处理表现了盛花前叶片 POD 活力提高和盛花后 POD 活力下降的特征。环剥处理后,叶片 POD 活力变化的规律与 SD 处理相似,也经历了成花前期的上升和此后的下降。但 R(环剥)处理提高叶片 POD 活力的速度远不及 SD 处理,这与前者诱导成花的速度不及后者相对应。6 月 5 日,R 处理株叶片的 POD 活力反而较 CK 低的原因可能是此期 R 株刚进入 2 级分枝分化期,POD 活力下降大于上升之故。

表 20 环剥(R)与 SD 处理对叶片 POD 活力的效应比较

月·日	处理	茎高 (cm)	花 蕾(节数)						POD 活力(pH5.0)				
			+	±	△	△				第 1 叶	第 2 叶	第 3 叶	第 5 叶
						1 级	2 级	3 级	1 级				
5.28	CK	70.1	0	0	0	0	0	0	0	—	—	9500	—
6.01	CK	100.2	0	0	0	10.8	0	0	0	3720	2920	4510	5380
	SD	82.5	0	0	0	11.3	0	0	0	8250	4190	7460	5740
	R	81.2	0	0	0	10.0	0.7	0	0	4270	1180	1630	7730
6.05	CK	116.3	0	0	0	16.0	0	0	0	6960	8880	5410	5970
	SD	88.5	0	0	0	16.7	0	0	0	13510	9200	19080	9680
	R	67.70	0	0	0	5.33	9.5	0	0	5220	1840	1810	2800
6.09	CK	121.3	0	0	0	17.3	0	0	0	5850	4710	1650	5040
	SD	97.5	3.0	2.33	0	1.33	17.0	0	0	11650	9570	7830	8830
	R	87.8	0	0	0	12.0	3.5	1.67	0	10350	9700	7430	7660
6.17	CK	84.8	0	0	0	18.2	0	0	0	7310	5220	8330	8270
	R	75.3	0	0	0	8.8	2.3	0.8	0	4260	3870	9730	4430
6.25	CK	112.6	0	0	0	12.9	0	0	0	7510	6320	4400	2680
	R	82.5	0	0	0	13.5	4.3	1.67	5.5	6190	3030	2230	4190
7.04*	CK	97.2	0	0	0	21.2	0	0	0	10290	8070	7250	5250
	R	101.2	0	0	0	4.83	2.0	2.81	10.63	6720	3250	5220	3210

* 7 月 14 日第 1、2、3、5 叶实为第 1、6、8、11 叶的 POD 活力,分别是环剥株 1、2、3、4 级节的起始节位叶。1995 年 5 月 28 日开始环剥和 SD 处理(SD 处理至 6 月 17 日止),品种圆叶青。

环剥株 POD 活力的叶位间差异大于 SD 处理和 CK,且无一定规律。如 6 月 17 日, R 株第 3 叶 POD 活力为 9730,而第 2 叶的 POD 活力仅 3870,后者仅为前者的 39.8%。这与环剥株成花节位之间表现较大差异的基本特征相一致。

将 7 月 4 日 R 株散粉盛期不同级别雄蕾起始节位叶片 POD 活力与 CK 同节位叶 POD 活力比较,可见:1,2,3,4 级雄蕾始节, R 株叶片的 POD 活力分别为 CK 的 65.31%、40.27%、44.41% 和 61.14%。初步表明 2,3 级雄蕾分化期下降的 POD 大于 1,4 级雄蕾分化期。

3.3.4.2 糖、氮含量及 C/N 比较

表 21 是表 20 中 6 月 5 日和 6 月 17 日样的测定结果。可见,环剥后第 8d, R 处理和 SD 处理株叶片的全糖均较 CK 提高,但 R 处理提高的幅度不及 SD 处理,这与二者的成花差异相一致;SD 导致成花期还原糖和全氮含量下降,而 R 则使还原糖和全糖均提高,氮含量下降。二者均表现了 C/N 提高的基本特征。

6 月 17 日 R 株与 CK 相比,糖、氮含量均有下降,而还原糖大幅度提高。考虑到此期为 R 株 3 级雄蕾分化初期,糖、氮含量与 POD 活力下降(表 32)的同步性可能是糖、氮及 POD 均被成花所利用。

R 与 SD 相比,全氮含量和 C/N 有较大差异。在性别分化上, R 处理株只有雄花,而 10hr SD 处理有部分雌花。进一步支持了较高的含氮量和较低的 C/N 有利于开雌花,反之利于开雄花的论点。

表 21 SD 处理与环剥对叶片糖、氮含量的效应比较

月·日	处 理	还原糖 (mg/g)	全 糖 (mg/g)	全 氮 (mg/g)	C/N
6.05	CK	6.27	124.8	11.0	11.35
	SD	3.00	132.9	8.15	16.31
	R	6.43	129.0	4.91	26.27
6.17	CK	4.12	158.3	11.4	13.89
	R	9.45	141.0	8.40	16.79

注:品种圆叶青,SD 处理期为 5 月 28 日~6 月 17 日

3.4 生殖器官的分化对 C/N 及 POD 活力的要求

3.4.1 生殖器官糖、氮含量及 POD 活力

3.4.1.1 雄性花蕾的糖、氮含量及 POD 活力

由表 22 可见,随着雄蕾发育程度的加深,POD 活力提高。但雄蕾 POD 活力变化较大。如 9 月 21 日取样的雄蕾比 9 月 17 日样提高了仅 4 倍。

将圆叶青 3 级雄蕾与 NG₁ 自然发生的 3 级雄蕾相比,pH4.0 测得的 POD 活力相差不大,但前者 pH7.8 测得的 POD 活力仅及后者的 1/36,而后的还原糖含量为前者的 4 倍。这与环剥导致叶片还原糖大幅度提高(表 17)的结果相一致。

所有花蕾 POD 的 A/B 值均大于 1,但 CK 花芽 pH4.0 缓冲液中测得的 POD 活力只及环剥株花蕾的 1/38,而 pH7.8 缓冲液测得 POD 活力为环剥株花蕾的两倍多。其 A/B 值仅

为 0.678, 只有环剥花蕾 A/B 值的仅 1/80。

进一步表明, pH4.0 测得的 POD 活力的提高与 pH7.8 测得的 POD 活力的降低对成花, 特别是环剥诱导成花有重要作用。

表 22 雄性花蕾的糖、氮含量及 POD 活力比较

品种 (系)	取样 日期 (月·日)	处理	花蕾 级别	糖、氮含量 mg/g)				POD 活力			
				还原糖	全糖	全氮	C/N	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
NG ₁	9.21	自然成花	3	—	—	—	—	5540	9660	3760	1.473
NG ₂	9.17	自然成花	3	2.37	119	8.68	13.71	1410	2510	1010	1.396
圆叶青	10.08	自然成花	3	—	—	—	—	7140	10279	6560	1.088
圆叶青	8.28	环剥诱导	3	9.59	90.40	10.60	8.53	1510	1630	28	53.93
圆叶青	8.28	CK	1	—	—	—	—	40	80	59	0.678

3.4.1.2 雌性器官的 C/N 与 POD 活力

从表 23 中可以发现以下几个特点:

第一, 3 级雄蕾的还原糖含量, pH4.0 的 POD 及 pH7.8 的 POD 活力均为 6 个级别中最低的, 向上向下依次提高, 而全糖及全氮含量则表现与此相反的规律。

第二, 雌性器官的 POD 活力远低于雄性器官, 但 A/B 值均大于表 22 中 NG₁ 雄性花蕾。

第三, 雌蕾的全糖均较 NG₁ 3 级雄蕾低, 全氮则较高, 因此, 雌性器官的 C/N 远低于雄性器官。还原糖含量与 NG₁ 3 级雄蕾无差异。

可见, 茎叶的 C/N 和 POD 活力较高促进开雄花, 反之则利于开雌花的原因是雄性器官的 C/N 和 POD 活力高于雌性器官, 因为生殖器官的物质和能量最终来源于营养器官。

表 23 雌性器官的 C/N 及 POD 活力

欲秆 月·日·月·日	取样 级	取样 部位	糖、氮含量(mg/g)				POD 活力			
			还原糖	全糖	全氮	C/N	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
8.16 9.18	1	花序上部蕾	—	—	—	—	1320	2090	550	2.40
8.16 9.18	2	花序下部蕾	6.18	42.6	<1?	—	690	1100	460	1.50
8.16 9.17	3	花序上部蕾	2.40	102	11.7	8.72	120	160	68	1.765
8.16 9.17	3	花序下部蕾	2.25	102	12.19	8.37	141	214	56	2.518
7.16 9.18	4	二期花序	3.54	100.5	10.30	9.76	845	1100	420	2.012
8.01 9.19	5	半成熟种子	6.64	78.6	7.75	10.14	1400	1530	530	2.642

注: 未注明的为一期花。

3.4.2 雌性不育与 POD 活力的关系

1995 年 9 月 2 日, 对光敏感雌性不育株与可育株进行了取样测定。结果(表 24)表明: 雌

性不育株茎秆及叶片的 POD 活力均极显著大于可育株,尤以 pH4.0 缓冲液中测得的 POD 活力,差异更大;雌性不育株茎秆及叶片 POD 活力的 A/B 也均大于可育株,叶片 A/B 的差异更大。但雌性可育株雌蕾 pH4.0 测得的 POD 活力是不育株蕾的近 12 倍,pH5.0 测得的 POD 活力是不育株的 3.4 倍,pH7.8 测得的 POD 活力则是不育株的 1.2 倍。雌性不育花蕾的 POD 活力与表 22 圆叶青 CK 花蕾的 POD 活力十分接近。

但雌性不育与光敏感品种于长日下不能成花 in POD 活力上的原因有很大的不同。前者可能是由于代谢障碍所致的花蕾 POD 活力极低而不能成花,后者是由于茎叶 POD 活力较低而致花蕾的 POD 活力极低,而不能成花。前者是“岸”的问题,而后者则是“源”的问题。

表 24 雌性不育株与雌性可育株的 POD 活力比较

(1995—09—02)

组织器官	雌性可育株				雌性不育株			
	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B	pH4.0	pH5.0	pH7.8	A/B
叶片	1391	8821	5581	0.249	2661	10918	6190	0.430
茎秆	491	2099	1211	0.405	648	2942	1169	0.554
雌蕾	473	470	83	5.699	40	140	60	0.667

3.4.3 叶片 POD 活力与花蕾发育的关系

3.4.3.1 不同花蕾发育程度的同一节位叶 POD 活力比较

为避免节位的效应,1996 年 7 月 4 日取 NG₁ 未砍秆麻梢部第 1 展开叶(其叶腋的花蕾发育程度不同)测定 POD 活力(pH5.0)。结果(表 25)显示,梢部无花节位的 POD 活力最低,仅为 1 级蕾着生节位叶片 POD 活力的 70.3%。说明,梢部无花节位不能成花的原因是叶片 POD 太低。

1~3 级花蕾着生节位叶片的 POD 活力无显著差异,4 级花蕾时,其叶片 POD 活力极显著提高。

表 25 不同级别雌蕾(花)第 1 叶的 POD 活力(pH5.0)比较

雌蕾(花)级	茎高(cm)	功能叶数	梢部无花节数	各期雌花节数			第 1 叶 POD 活力($\bar{X} \pm S$)
				1	2	3	
0	115.6	13.0	3.88	2.2	5.7	4.0	5980 $\pm$ 115
1	133.8	17.0	0	4.7	9.6	5.2	8510 $\pm$ 210
2	111.9	15.4	0	3.1	8.2	2.8	8320 $\pm$ 233
3	137.0	18.0	0	2.7	9.5	3.2	8800 $\pm$ 299
4	130.3	14.5	0	3.8	5.5	6.8	11210 $\pm$ 146

注:材料为 NG₁ 未砍秆麻,195—07—04 取样。表中数据为 8 茎平均值。

3.4.3.2 各期花起、止节位叶及无花节位 POD 活力比较

表 26 是与表 25 同一天取样的测定结果。可见,5 级花蕾(半成熟种子)着生节位叶的

POD 活力低于 4 有花蕾着生节叶片,但二者有叶位上的差异。

从表 26 还可看出,2~3 期花之间无花节位叶(第 8 叶)的 POD 活力既高于第二期花着生节位叶,也高于第 3 期花着生节位叶。有力地支持了成花消耗中 POD 活力下降的论点。

比较各期花起、止节位叶的 POD 活力可见:同期花最上叶的 POD 活力略高于最下叶 POD 活力,但差异不显著。这与表 5 中同一种类型花序最下着生节叶片 POD 活力反而高于最上叶的分布规律完全不同。可能因为表 5 是成花期数据,表 26 是胚胎发育期(4 级以上、已授粉)数据,同期花上下节位叶片 POD 活力已经过一段时间的调整。

表 26 各期花始、末节位叶及无花节叶的 POD 活力(pH5.0)比较

	第 3 期花 (4 级)		第 2 期花 (5 级)		第 1 期花 (6 级)		2—3 期花之间 无花节叶
	最上叶	最下叶	最上叶	最下叶	最上叶	最下叶	
节位	1	6.8	9.3	14.8	17.0	20.8	8
POD 活力	11210	16890	8620	8330	叶片已掉		11720

注:材料为 NG₁ 未砍秆系,1955—07—04 取样;花的期数为从茎下部至上部。

3.4.4 叶片 POD 活力与成花量的相关分析

3.4.4.1 不同节位叶片 POD 活力与成花量的关系

从表 27 可以看出,环剥后第 3 天的圆叶青,以 8~13 节叶花芽较多,总鲜叶重和叶片 POD 总活力也表现了这一规律,与花芽重的相关系数分别为 0.6938** 和 0.8040**,均超过显著水平。叶片 POD 比活力表现为 9~13 叶较高,与花芽重的相关系数为 0.6060*,达显著水平。

8 月 14 日取样的三麻自然现蕾株,蕾重的上下分布规律表现为 5~9 叶较高。叶重的分布规律与此相似,与蕾重为极显著正相关(0.7089**),叶 POD 比活力表现为梢部和基部较高,中部蕾较多的节位较低,与蕾重的相关系数为 -0.4068,反映了现蕾后 POD 活力的降低;叶片 POD 总活力既反映了成花要求较高的 POD 活力(如下部成花较少,总活力也较低),又反映了成花中 POD 活力的下降(如 6~8 节 POD 活力较低),因而与蕾重几乎无相关(-0.0552)。

三麻自然成花株与环剥株相比,后者的花芽分化量只及前者的 70% 左右,对 POD 活力的下降较少,故叶片比活力及总活力与花芽重均表现了显著或极显著正相关。

3.4.4.2 单株叶片 POD 活力与成花量的关系

为了研究不同单株成花量与叶片 POD 活力的关系,于 8 月 12 日对 NG₁ 8 月 1 日砍秆后的再生麻取不同成花量的麻茎叶片测定 POD 活力。结果(表 28)表明,无花茎段、雌花茎段及全株叶片比活力与蕾重均为显著正相关;而叶片 POD 总活力与蕾重的关系则表现为:无花茎段与蕾重的相关系数不显著,雌花茎段及全株叶片与蕾重均为极显著正相关。表明,雌花茎段叶片 POD 活力与蕾重的关系更为密切;无花茎茎叶片也可能在一定程度上参与了 POD 活力的调节。

表 27 圆叶青始薹期上下节位叶片 POD 活力与成花量的关系

节位	1995—08—01 样(环剥后 3 天) (茎高=125.6±8.88cm)					1995—08—14 样(三麻自然成花) (茎高=49.4±6.82cm)			
	鲜叶总量 X_{11}	比活力 X_{12}	总活力 X_{13}	花芽总鲜重 X_{14} (mg)	y_1	鲜叶总(g) X_{22}	比活力 X_{23}	总活力 X_{24}	薹重(mg) y_2
1	4.77	2254	10752	33		6.35	6636	42139	100
2	6.76	1305	8822	48		7.34	6621	48598	116
3	7.44	2891	21509	63		9.88	4777	47187	121
4	8.28	1166	9564	48		12.07	2294	27689	110
5	9.83	2268	22294	59		12.43	2054	25531	125
6	9.95	899	8945	70		13.98	892	12470	123
7	10.43	1243	12964	71		14.90	1326	19757	121
8	11.21	2147	24068	76		14.46	1295	18726	122
9	11.08	2850	31578	83		12.78	2311	29535	135
10	10.98	3635	39912	127		11.59	1807	20943	115
11	10.52	2214	23502	94		10.49	2726	28596	104
12	11.19	2694	30146	88		10.07	2544	25618	130
13	11.46	2749	31504	126		9.04	3370	30465	87
14	7.92	2488	19705	96		7.56	3541	26770	70
15	7.59	2162	16410	75		5.48	4869	26682	43
$\bar{X}$	9.29	2199	20784	77.1		10.56	3138	28714	108.1
与花芽 重 r	0.6938**	0.6060*	0.8046*	—		0.7089*	-0.4068	-0.0552	—

注:取样 8 茎,同一节位叶台并测 POD 活力(pH5.0),总活力为比活力×鲜叶重。

需要指出的是:若取样单株的成花量差别不大,则 POD 活力与成花量的关系可能表现负相关或无相关,特别是成花程度较高时尤为如此,因为成花后有降低叶片 POD 活力的效应。本研究过程中就多次遇到过此种情况。因此特于始薹期取样,并有意选取单株现蕾量差

并较大的单株。如表 28, 蕾重的分布范围为 2~1715mg。

表 28 NG₁ 始蕾期叶片 POD 活力(pH5.0)与成花量的关系

茎号	茎高 (cm)	茎粗 (cm)	无花茎段 POD(pH5.0)		雌花茎段 POD(pH5.0)		全株总 POD		蕾重 (mg)
			比活力	总活力	比活力	总活力	比活力	总活力	
1	17.3	0.720	2478	3662	1753	4915	2003	8577	11
2	16.5	0.560	1197	751	2047	6288	1903	7039	2
3	24.0	0.600	1273	2395	2893	8526	2262	10921	29
4	26.0	0.648	3369	4211	2684	15347	2823	19558	81
5	31.5	0.670	3674	8847	1732	15124	2152	23971	63
6	28.0	0.840	3441	17116	2135	17949	2621	35065	61
7	30.5	0.710	635	654	2973	61236	3764	61890	281
8	35.0	0.840	6118	6424	3642	45015	3836	51439	257
9	40.0	0.880	5789	6478	3477	58233	3659	64711	1715
10	47.0	0.780	6094	19385	4156	88037	4409	107422	1218
与蕾重 的 r 值	.7862**	.6058	.6515*	.3619	.6168*	.7730**	.4950*	.7667**	—

注:材料为 1995—08—01 秧籽,08—12 取其再生麻。

4 讨论

4.1 C/N 及 POD 活力与成花梯度

据王定样(1986)的研究结果,梨实生树叶总蛋白和可溶性蛋白含量从童区(某部无花区)向成年区呈梯度增加的趋势^[4]。但关于糖、氮的梯度分布,尚未查到有关文献。可能因为 C/N 理论已不是近年研究的热点。

据本研究结果,非诱导条件下有花芽分化的圆叶青,着花芽茎段内不同节位的花芽量以中下部(8—13 节)最高,而自然成花的圆叶青以中上部(5—9 节)节位最高,向两端逐步下降(表 6 和表 28)。自然成花株的成花梯度更为明显。

非诱导条件下的圆叶青,着花芽茎段内(表 6):还原糖含量以第 1 节位叶最高,向下渐降;全糖含量和 C/N 以中下部节位叶最高,向两端渐降,与花芽量的关系最为密切;NG₁ 始蕾期及盛花期(表 7)叶片及茎皮的还原糖和全糖均以梢部成花茎段高于基部无花茎段。表明,糖及 C/N 与成花梯度有较密切的关系。

但营养生长期不同节位叶的糖、氮含量有待进一步研究。

关于 POD 活力的梯度分布,前人的研究得出两种不同的结论:豌豆^[10]、烟草^[9,11]器官中

POD 活力随细胞幼嫩到衰老逐步增加;水稻孕穗期^[12]、小麦苗期到孕穗期^[13]上层叶片的 POD 活力低于下层叶片;大豆结荚期,随植株节位降低,叶片 POD 比活力均呈增强趋势,但最下部老叶 POD 活力下降^[25]。然而,王定祥的研究结果表明^[14],梨实生树叶片的 POD 活力有从童区(基部)向成年区梯度增加的趋势;莴笋产品器官的 POD 活力由茎尖到茎基部迅速递减,POD 活性高峰与不同生育期植株的生长中心相一致^[26]。

由本研究结果可见,不同生育期叶片 POD 活力的叶位间差异有较大的不同(表 2~表 6,表 12,表 14,表 20,表 27~表 29)。营养生长期,叶片 POD 活力从梢部向基部逐步下降;始蕾期,着蕾最下节位叶的 POD 活力表现一较低的峰值,但梯度分布的趋势与营养生长期相同;然而,盛花期,着花茎段叶片 POD 活力有从下部向上部递减的趋势,基部无花茎段叶片仍表现为上部叶的 POD 活力高于下部叶。可能是雄花(着生在成花茎段下部)发育下降的 POD 活力大于雌花(着生于成花茎段上部)之故。

本研究结果与克鲁日林等^[31]的研究结果有较大的相似性。他们的研究表明:“在辣椒不同层次的茎里,也正如在番茄上那样,过氧化物酶活性较之叶片稳定些。虽然是同时取样,但茎的不同部分的过氧化物酶活性并不一样,而是在 2~3 叶层的部位活性最高,这个部位已通过光照阶段并开始生长点分化;在第 6 叶层观察到新的高峰(孕蕾前);酶活性的第 3 个波峰发生在开花初期(第 11 叶层)”。

可见,生长中心对 POD 活力的影响是主要的,因为 POD 是一种氧化还原酶,与呼吸作用有关(生长中心的呼吸作用较强);其次,我们所测得的 POD 活力只是一种表现活力,其合成量、分解量及消耗量都是未知数;第三,POD 是多底物酶(供氢体的多样性),因而与测定方法和取样时期密切相关。故不同作物,不同时期及不同组织测定的结果可能是不一致的。

4.2 C/N 及 POD 活力与花器官形成

4.2.1 C/N 与花器官形成

糖对成花的促进作用已有大量的研究报道^[21,76-77],表明糖对成花具有十分重要的意义。

据本研究结果,SD 处理和环剥处理均提高了叶片的全糖量及 C/N,但环剥后叶片全糖及 C/N 提高的速度不及 SD 处理(表 21),这与环剥促进成花的速度不及 SD 处理的结果相一致。

环剥与 SD 处理不同的是,环剥后叶片还原糖含量极大地提高,是未环剥株(CK)的 5.7 倍(表 17)。虽然还原糖含量的高低对成花的效应尚不明确,但还原糖含量过高对麻茎体内的氧化还原反应(如 POD 活力)可能产生一定影响。

鉴于环剥只能促进有花芽分化的品种成花,而不能诱导花芽分化这一特点^[7],表明 C/N 只能促进花器官的形成,而不能诱导花芽分化。

4.2.2 POD 活力与花器官形成

迄今为止,虽无研究报道断言 POD 活力的提高起到诱导花芽分化的作用,但 POD 活力随植株生长、成花及胚胎发育,而发生变化的观察、研究已有大量报道。早在 60 年前, Krassinsky 等(1936)就发现对 SDP 进行 SD 处理提高了 POD 活力^[22]。1950 年代,克鲁日林等观察到^[31]:随着植物阶段发育的通过和抽苔(形成茎)的接近,经常观察到氧化酶活性(过氧化物酶及其他)的提高,和糖类含量的显著增加。”Г. Г. 古纳尔等(1950)根据自己的研究工作指出^[31]“小麦个体发育中过氧化物酶活性,糖类含量及呼吸强度波浪形地变化,并与生

长时期之通过同时发生。”近年来对大豆^[25,26,29]、莴笋^[28]、西洋参^[32]和4年生人生^[36]的研究均表明,POD活力与生育进程密切相关。在浮萍中^[33],SD处理提高了光敏感品系POD活力,并出现一明显被诱导的阴离子酶带,而SD处理光钝感品系后,POD活力呈强烈的起伏和随后的衰减,并缺乏光敏感品系所表现的阴离子酶带。

胚胎发育与POD活力的关系在万带兰^[34]、柑桔^[35]、水稻^[36]、小麦^[32]、番茄^[38]和烟草^[36]等作物中均进行了研究,表明POD活力与胚胎发育密切相关,但对环剥后POD活力的变化未见报道。

本研究对光钝感和光敏感品种自然成花,SD诱导成花和环剥促进成花等大量试验结果得出一个共同的结论:成花前叶片的POD活力有一增长过程,成花中POD活力下降。

对NG₁的研究表明,每次成花后,必须经过一段时期的营养生长,积累一定量的POD后才能开下期花(表4)。李宗道等所进行的SD处理试验表明^[42],开了第一次花后,即使继续SD处理的,也要经过一个多月的间歇期,在抽出的新梢上开第二次花。其原因就在于此。

♀不育和处于非诱导条件下花蕾(花芽)的POD活力极低,表明了POD对花蕾发育的重要性(表22,24)。

本研究中,头麻期对光钝感和光敏感材料进行SD处理的结果与以浮萍为材料所观察到的POD活力变化^[33]甚为一致。但高温及SD有利POD活力提高的结论(表13,14)与陈日远^[37]以丝瓜为材料观察到SD及低温使体内POD活性提高的结果不同。但若不从POD活力提高的速度及现蕾后的衰减两方面来分析,结论是相同的,因为二麻期成花的起点POD活力较头麻低。

SD和环剥处理后,短期内叶片POD活力提高,但若观察间隔较长,或次数较少,或麻株本身已有花芽分化,也可能结果相反(如表13内6月30日圆叶青,7月10日1115和表20内6月5日R处理株),因为随花蕾的发生POD活力下降。

SD处理提高叶片POD活力的原因可能是呼吸作用的增强和(或)光敏色素的效应,因为POD活力也受光敏色素所调控^[41-43]。

环剥导致叶片POD活力提高的可能原因:一是伤害;二是光合产物的极端积累(底物诱导)而使呼吸作用提高。但本研究未测定环剥后呼吸强度的变化。

在不同组织器官中,自然成花株和SD处理株的POD活力,以叶片最高,麻骨最低,茎尖和茎皮的POD活力依发育时期不同,大小顺序有别;花蕾中又以雄蕾>雌蕾。可见POD主要存在于植株的绿色部分。这与曹悦群等^[42]的研究结果相一致。但环剥株麻骨的POD活力>叶片,CK株麻骨的POD活力>茎皮而小于叶片。可见,过老的麻茎,麻骨的POD活力亦较高(表17,18)。

POD活力与C/N相比,对苧麻成花似乎有更重要的作用。苗期C/N较高(表8和表16),但由于POD活力较低而不能成花;未环剥麻茎(CK)的C/N虽已大大超过自然成花的要求(表17),并有花芽分化,但由于POD活力没有达到成花要求仍不能成花;1115的POD活力(非诱导条件下)远较圆叶青低,所以在长日下无花芽分化(表13);雌性不育株茎叶虽有较高的POD活力,但由于某种原因,花蕾的POD活力较低,还是不能成花。尚未观察到POD活力较高而C/N不符合成花要求的情况。可以认为POD活力是与成花有关的因素之一。

4.2.3 pH4.0及pH7.8测得的POD活力与成花

关于 POD 活力的 A/B 比在植株生长发育中的变化,尚未见研究报道。在本研究过程中,测定环剥株及 CK 茎皮与叶片不同 pH 值下的 POD 活力时,发现一个明显规律:CK 株 pH4.0 与 pH7.8 缓冲液中测得的 POD 活力相差不多,而 R 株二者相差甚远,毫无例外。由此联想到二者之比(A/B)可能与成花有关。

据本研究结果,POD 活力的 A/B 有如下变化规律:随麻株生长逐渐升高,成花后又逐渐下降;成花前 $SD > CK$,成花后 $SD < CK$ (表 11);环剥株 $> CK$ 株(表 17、18),全雌性苧麻 NG₁ 茎叶 A/B 比 $<$ 雌雄同株苧麻圆叶青(表 15),但雌花蕾 $>$ 雄花蕾(表 9)。可见,A/B 比不但与成花有关,而且可能与性别表达有关。

何之常等^[36]以 pH4.0,25mmol 的 NaAc 缓冲液为提取介质测定阳离子 POD,以 pH7.8,50mmol 的磷酸缓冲液作为提取介质测定阴离子 POD。本研究中,以水作为提取介质^[44],但测定 POD 活力的 pH 条件与何之常等^[36]完全相同;何之常等的研究表明,叶片中阳离子 POD(pH7.8)活性波动较小,而阴离子 POD 活性则相反^[36]。本研究结果与之完全相同。故,本文中 pH4.0 和 pH7.8 测得的活力在一定程度上反映了植物体阳离子及阴离子 POD 活性。

Balasimha^[35]的研究表明,阳离子 POD 具有 IAA 氧化酶活性,控制着生长素的代谢过程,并在植物雄蕊形态发生中起重要作用。阴离子 POD 主要是在木质素的生物合成中起重要作用^[35]。

本研究支持了 Balasimha^[35]的研究结论。但认为阴离子 POD 在成花过程中亦有重要作用,因为前者与分化有关,后者可能与生长有关,而生物的分化与生长总是相伴发生的,只是不同时期某一方面占优势。A/B 可能在一定程度上反映了分化/生长之间的平衡。

如果 A/B 愈高愈有利于花芽分化,则环剥应诱导苧麻发生花芽分化,而不仅是促进已有花芽分化的品种成花,因为环剥极大地提高了 A/B 比值。恰恰相反,由于环剥导致 A/B 及 C/N 极大地提高,从而破坏了 A/B 之间的平衡——即生长与分化之间的平衡而使分化亦难进行。环剥麻茎与 SD 处理麻茎相比,生长明显受到抑制;花粉干燥,明显缺乏水份(环剥株发生的花蕾烘干率为 24.47%,自然发生的花蕾烘干率仅 17.68%。)

本研究中以 A/B 比值来解释植物的生长发育只是一种尝试。对此还需作深入的研究工作。

4.3 C/N 及 POD 活力与性别表达

涩谷常纪(1935)的研究早已表明^[37],苧麻茎叶的 C/N 愈高,则雄花愈多,反之则雌花愈多。这一结论在其它作物和本研究中均得到证实。但在 E. v. 米宁娜(1957)的研究中^[38],注意到糖的还原性,并测定了还原糖占总糖的比例,得出雌性处在相对还原状态,而雄性处在相对氧化状态的结论。其研究结果表明:“在促使雌性发育的定期氮营养下,组织中发生了糖的积累和氮物质含量的下降”,“细胞内容物的氧化能力下降”。在本研究中,对同一处理、同一时期的 NG₁ 全雌株与雌雄同株麻茎的测试结果显示,还原糖占全糖的比例为(表 9):叶 $>$ 皮 $>$ ♀ 蕾 $>$ ♂ 蕾;♀ 茎段叶 $>$ ♂ 茎段叶;全♀ 株 $>$ ♀ ♂ 同株。支持了米宁娜关于氧化还原状态存在性别差异的结论。但本研究中,不同品种、不同处理的可比性较差,可能因为还原糖对植株体内氧化还原状态的影响不能占主导地位;而且本研究中雄性的 C/N 均大于雌性。

关于 POD 活力与性别表达的关系,目前有两种绝然相反的研究结论;有研究表明,雌性株处在较还原的状态,雄性处于相对氧化状态^[39];番木瓜、木麻、桑等的雄株组织呼吸速度

大于雌株,其 POD 活性比雌株高 50—70%^[47]。但 Macejewska—potapczykowa^[48]研究了黄
瓜的花芽、茎和愈伤组织的结果是,POD、过氧化氢酶及 IAA 氧化酶活性都是雌性系统高,
雄性系统低。

如果把植物的雄性不育理解为一种雌性化,对植物的性别决定理论可能有重要参考价
值。然而,关于雄性不育系的 POD 活力研究结果也不一致;有研究表明,光敏核不育水稻抽
穗期不育株叶片的 POD 活力较低^[31];萝卜雄性不育系开花后,叶片 POD 活力不断下降,而
其保持系同一时期叶片 POD 活力,则不断上升^[39]。支持了雌性是较还原的(POD 活力较
低),而雄性处相对氧化状态的结论。但 Zou Guolin 等(1993)的研究显示^[49],农垦 58s 叶片
POD 活力>农垦 58,在光敏感阶段,上述两品种均表现在 LD 处理(♂不育期)下的 POD 活
力高于 SD 处理(除了 W 期外)。

据本研究结果,雌、雄性的 POD 活力依不同时期、不同部位、不同组织器官而异。始蕾
期,♀♂ 株茎叶 POD 活力>♀株,但盛花期相反;着♂茎段茎叶 POD 活力>着♀茎段;全
♀麻♀茎段茎叶 POD 活力>♀♂株♀茎段;雄蕾 POD 活力>>雌蕾。

这是由于雄花的发生要求高的 POD 活力,故苧麻♂花先开,♀花后开,中间同一花序上
着生♀♂两种花;但由于雄花的发育使 POD 活力下降更多,故盛花期♀株♀茎段的 POD 活
力大于♀♂株♀茎段。较好地解释了苧麻的成花与性别表达规律。因此,不同时期、不同取
样部位和不同取样器官对研究结果会产生重大影响。

根据对雄性不育花药 POD 活力的研究发现,花药发育过程中,雄性不育花药 POD 活力
经历从高到低的变化,而可育花药表现相反的规律,^[36,42,43]本研究中雌性不育花蕾及非诱
导条件下不能成花的花芽也均只有极低的 POD 活力(表 22,24),表明雄性器官与雌性器官
的发育均与 POD 活力有关。

4.4 POD 在植物成花和性别决定中的作用分析

Garner 和 Allard(1920)提出光周期现象(photoperiodism)已有 3/4 世纪,苏联的李森科
(1929)提出春化作用(Vernalization)也已近 70 年了。为探求其生理机制,科学家们对成花及
性别发生过程中物质、能量及激素代谢方面的变化作了大量的分析、研究工作。

早年提出的 C/N 理论,由于不能解释光周期现象,被认为不具诱导花芽分化的作用;成
花素、成花抑制物或二者之间的平衡学说虽有证据表明其存在,但这些物质究竟是什么,仍
不清楚;春花素是赤霉素,或成花素是赤霉素的推测均被否定;GA/CTK,IAA/ABA 平衡学
说^[77-79]虽能较好地解释果树中花芽分化的机理,但这一学说并不具有普遍性,因为这里对
成花起抑制作用的 GA 却对多数 LDP 具促进成花的效应;近年来发现甾类激素^[80,81]及赤霉
素^[82]也与成花有关,但其普遍性正在研究中。此外,在成花过程中还发现蛋白质、氨基
酸^[83-84]、DNA/RNA^[87,88]及多种氧化还原酶类^[31]均有明显变化,乙烯利也能刺激某些 SDP
成花^[89]。

与性别发生有关的主要理论有 C/N、GA/CTK(GA 促进开雄花,CTK 促进开雌花)及
氧化还原状态学说等。乙烯利的促雌效果已应用于黄瓜等作物的栽培与育种中^[57]。

POD 与多种物质代谢有关。一般认为 POD 与 IAA 氧化酶均有氧化 IAA 的共同属性,
因而与成花的激素平衡学说相联系,但同时存在无 IAA 氧化酶活性的 POD 和无 POD 活性
的 IAA 氧化酶^[80];POD 在不同激素浓度下对 R 和 FR 的效应是不同的^[86];在水稻胚芽生长
中, 10^{-2} ppm IAA 存在条件下,R 促进 POD 活性,FR 表现逆转效应;但在 10^{-2} ppm GA₃ 存在

条件下, R 抑制, FR 则表现促进效应。春化过程中 POD 活力发生变化的现象也早已观察到^[12]。蛋白质和氨基酸代谢也与 POD 活力有关, 大豆种皮中 POD 活性与大豆种子的含硫氨基酸及其它多数氨基酸呈显著正相关^[92]。POD 与植物生长、成花及性别发生之间的关系虽有许多研究证据, 但仍未形成学说。原因是: POD 是“因”? 是“果”? 或是独立事件? 仍不清楚; POD 活力还与营养缺失^[93-95]、抗病性、抗寒性^[96-98]、抗毒性^[13]、抗旱、涝性有关; 甚至辐射^[99]、磁场^[100]也影响 POD 活力; POD 同工酶的差异还是物种分类的依据之一。而这些显然又与成花及性别发生的关系不大。

据本研究结果, POD 与植物生长发育的关系有“因”、“有果”, 也有独立事件。成花前, POD 活力的升高是成花的“因”, 成花中 POD 活力的下降是“果”, 而这种“果”又是不同时期表达不同性别的“因”。POD 的其他效应则是相对独立事件。

然而, POD 并非与成花及性别表达有直接关系, 因为它是一种氧化还原酶类, 联系着物质代谢, 但不属于刺激物质本身, 因而是间接的关系。

参 考 文 献

- [1] 涩谷常纪. 苎麻性表现的变换. 杨曾盛译自日本《育种通报》, 1935
- [2] 李宗道等. 苎麻年循环光照阶段的分析. 农业学报, 1955(4): 407—413
- [3] 李宗道等. 苎麻阶段发育的分析. 农业学报, 1957(3): 347—358
- [4] 古冈昌二郎、高木文男. 苎麻的开花生理. 杨曾盛译自《日本作物学会九州支部会报》, 1958
- [5] 周瑞阳. 光周期敏感雌性苎麻特征特性的初步鉴定. 中国麻作, 1993(3): 1—6
- [6] 周瑞阳. 苎麻雌性不育株的发现. 中国农业科学, 1996(待发表)
- [7] 周瑞阳. 环剥对苎麻开花的诱导效应. 作物学报, 1995(2): 240—243
- [8] 周瑞阳. 苎麻开花的环剥诱导与折梢诱导法的比较研究. 作物学报, 1996(6)
- [9] Thorpe TA, Tran Thanh Van M, Gaspar T. Isoperoxidases in epidermal layers of tobacco and changes during organ formation *in vitro*. *physiol plant*, 1978, 44: 388
- [10] Siegel, B. Z., Galston, A. W. The isoperoxidase of *Pisum sativum*, *plant physiol.*, 1967, 42: 221—226
- [11] Galston, A. W., Davis, P. J., Hormonal regulation in higher plants. *Science*, 1969, 163: 1288—1297
- [12] Kar, M., Mishra, D., Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence. *plant physiol.*, 1976, 57: 315—319
- [13] 李振国、吴有梅、刘昌等. 植物对二氧化硫的反应和抗性研究. VII. SO₂熏气对小麦叶片过氧化物酶的影响. 植物生理学报, 1981, 7(4): 363—371
- [14] 王定祥. 菜实生树个体发育过程中蛋白质含量、过氧化物酶和多酚氧化酶同工酶的

- 变化. 植物生理学报, 1986, 12(1): 40~47
- [15] 曹悦群、果崇真、孙非等. 西洋参不同器官在不同发育时期的过氧化物酶和过氧化氢酶比活力的研究. 辽宁农业科学, 1992(4): 47~49
- [16] 果崇真、曹悦群、孙非. 不同光质对人参过氧化物酶活力的影响. 辽宁农业科学, 1993(3): 53~55
- [17] 谭克群等. 光周期诱导开花过程中植物体内核酸及蛋白质的变化. 见: 北京植物生理学会编辑, 植物生理生化研究进展. 科学出版社, 1984: 154~165
- [18] 唐锡华. 植物发育生理研究中的几个问题. 植物生理学通讯, 1985(4): 61~66
- [19] 唐锡华、潘国楦. 高等植物胚胎的发育生物学研究. VII. 稻胚发育过程中过氧化物酶的活性, 出现位置及其同工酶谱的变化规律. 植物生理学报, 1983; 9(4): 357~365
- [20] 丁宝莲、颜季琼. 共价结合于细胞壁的过氧化物酶与黄瓜子叶细胞扩大生长的关系. 植物生理学报, 1990(3): 321~325
- [21] 杨肇刚、王文宏、谭克群. 冬小麦幼苗春化期间过氧化物酶的变化. 植物生理学报, 1981, 7(4): 311~316
- [22] 王亚媛、崔凯某. 小麦细胞胚发生中蛋白质组分和过氧化物酶同工酶的变化. 兰州大学学报, 1993; 29(3): 189~193
- [23] 罗定泽、赵佐成. 短日照对萍萍植物中过氧化物酶和硝酸还原酶的影响. 水生生物学报, 1994; 18(2): 128~135
- [24] 王隆华. 植物开花生理. 见: 余叔文主编. 植物生理与分子生物学. 科学出版社, 1992: 132
- [25] 刘学军、苗以农、许守民等. 大豆各生育期叶层过氧化物酶和过氧化氢酶的变化. 中国油料, 1992(1): 12~14
- [26] 刘学军、苗以农、张红缨等. 大豆叶层过氧化物酶及其同工酶的研究. 大豆科学, 1991(2): 37~45
- [27] 韩天富、王金陵. 光周期对大豆叶层过氧化物酶活力和同工酶谱的影响. 1995; 26(3): 214~219
- [28] 陈贵林、李世一、谭俊杰. 莠苣生长过程中过氧化物酶活性的变化. 河北农业大学学报, 1991; 14(1): 47~49
- [29] 李云荫、王桂霞、郭雄红. 不同纬度地区大豆短日照处理对过氧化物酶同工酶的影响. 大豆科学, 1984; 3(20): 121~126
- [30] [法] C. R. 罗森, J. N. 尼古拉斯(乔爱民译). 番茄成熟过程中酸性和碱性过氧化物酶活性变化. 北方园艺, 1991(3): 19~21
- [31] [苏] A. C. 克鲁日林. 论植物开花的生物学本质. 生物学通报, 1963(2): 10~16
- [32] Krassinsky, N., Kondrashova, A. A., & Vinogradova, N. I., Ann. Bot., 50: 293, 1936; 引自户次义次等主编(余友洁译). 作物生理学讲座, 发育生理. 上海科学技术出版社, 1963: 1—71
- [33] Kochba, J., Levec, S. & Spiegel-Roy, P., Differences in peroxidase activity and isoenzymes in embryogenic and non-embryogenic shamouti orange ovular callus lines. *plant & cell physiol.* 1977; 18: 463~467

- [34] Chandra, K. N., Heij, E. G., Changes in proteins and peroxidases induced by compatible pollination in the ovary of *Nicotiana tabacum* L. ahead of the advancing pollen tubes, *Sex Plant Reprod.*, 1995, 8: 369~374
- [35] 刘罕, 朱美国. 湖北光敏核不育水稻 IAA 氧化酶、过氧化物酶的遗传研究. 见: 中国的遗传学研究, 中国遗传学会第 4 次代表大会暨学术讨论会论文摘要汇编 (1987~1990). 中国科学技术出版社, 1991: 175~176
- [36] 何之常, 肖翔华. 光敏核不育水稻农垦 58s 育性转换与几种酶活性关系的研究. 见: 肖翔华主编. 光敏核不育水稻的光周期及其生理学. 武汉大学出版社, 1993: 166~187
- [37] 何之常, 肖翔华. 外源生长物质对农垦 58s 育性转变的影响. 杂交水稻, 1992(3): 39~41
- [38] 何之常. HPGMR 农垦 58s 光敏感期叶片中阳离子过氧化物酶的变化. 武汉植物学研究, 1995, 13(2): 157~162
- [39] 赵双宜, 袁翼玖, 张燕君等. 萝卜雄性不育系个体发育中的同工酶研究. 中国农业科学, 1994, 27(1): 18~24
- [40] Zou Guolin, Chen Kecheng and Xiao Yihua. Metabolism of enzymes related to oxygen free radical during photoperiod sensitive stage of fertility changes in HPGMR. 见: 肖翔华主编. 光敏感核不育水稻的光周期及其生理学. 武汉大学出版社, 1993: 266~271
- [41] 王志强, 刘文芳, 肖翔华. HPGMR 农垦 58s 叶片中过氧化物酶活性变化的比较研究. 华中农业大学学报, 1990, 9(4): 466~468
- [42] 晏承邵, 陈贤丰, 孙芳畴等. 湖北光周期敏感核不育水稻农垦 58s 花药中的某些生化代谢特点. 作物学报, 1995(1): 64~70
- [43] 陈平, 肖翔华. 光敏感核不育水稻花粉败育过程中花药过氧化物酶活性的比较研究. 武汉大学学报, 湖北光周期敏感核不育水稻 (HPGMR) 专刊, 1987, 7: 39~42
- [44] 吴文瑜, 肖翔华. 水稻不育系和保持系在幼穗分化期的同工酶和氨基酸变化. 武汉大学学报 (自然科学版), 1992(3): 102~106
- [45] 吴文瑜, 肖翔华. 短日照在光敏感核不育水稻幼穗发育中的作用探讨. 杂交水稻, 1990, (6): 39~41
- [46] 周壁, 黄少白. 高等植物性别分化的激素调控. 见: 肖翔华主编. 光敏感核不育水稻的光周期及其生理学. 武汉大学出版社, 1993: 32~41
- [47] 湖南农学院, 华中农业大学, 广西农学院等主编. 高等农业院校教材, 植物生理学. 海南出版社, 1992: 212
- [48] [日]加藤幸雄, 志佐诚著 (周永春等译). 植物生殖生理学. 科学出版社, 1987: 71
- [49] 应振士, 李曙轩. 瓠瓜与黄瓜的性别表现和内源乙烯与氧化酶活性的关系. 园艺学报, 1990, 17(1): 51~58
- [50] Balasimha, D. Regulation of peroxidases in higher plants—A review. *plant physiol.* & *Biochem.*, 1982, 9(2): 130~143
- [51] Kawaoka, A.; kawamoto, T.; Moriki, H. Growth—stimulation of tobacco plant intro-

- duced the horseradish peroxidase gene *PrxCla*, *J. Ferment. Biotec.*, 1994; 78(1): 49~53
- [52] 何之常、徐乃瑜。吲哚乙酰胺氧化酶和过氧化物酶关系的同工酶研究。武汉大学学报, 1994(1): 91~95
- [53] 崔志明、魏令波、李翠怀等。构树形成层活动周期中过氧化物酶和酯酶同工酶的变化。植物学报, 1995; 37(10): 800~806
- [54] 曹宗铨、梅慧生、杨中生等。赤霉素和乙烯利对菠菜性别表现的控制与同工酶的关系。植物生理学报, 1980, 6(2): 149~155
- [55] 于志章、王永熙、刘丽平。黄瓜种子乙烯释放量、酶活性与品种性型的关系。西北农业大学学报, 1993, 21(4): 77~80
- [56] 李曙轩、傅炳通。黄瓜及冬瓜的性别表现与激素控制。植物生理学报, 1979, 5(1): 83~92
- [57] 李曙轩。植物生长调节剂与农业生产。科学出版社, 1989: 132
- [58] 张能刚、周楚。三种内源酸性植物激素与农垦 58 育性转换的关系。南京农业大学学报, 1992, 15(3): 7~12
- [59] Halvey, A. H. Interaction of growth-tetradry compounds and gibberellin on indoleacetic acid oxidase and peroxidase of cucumber seedlings. *plant Physiol.* 1963, 38: 731~737
- [60] Ingemarsson, B. S. M. Ethylene effects on peroxidases and cell growth patterns in *picea abies* hypocotyl cuttings. *physiol. plant.* 1995, 94: 211~218
- [61] 李合生。光敏色素与光形态建成。见: 肖翊华主编, 光敏核不育水稻的光周期及其生理学。武汉大学出版社, 1993: 42~61
- [62] 李合生、卢世峰。湖北光敏感核不育水稻育性转换与光敏色素相关性的初步研究。华中农业大学学报, 1987, 6(4): 397~398
- [63] 湖南农学院、华中农业大学等合编。植物生理学(高等农业院校试用教材)。海南出版社, 1992: 200~201
- [64] 傅家瑞。植物光敏素。见: 北京植物生理学会编辑。植物生理生化进展, 第一期。科学出版社 1982: 39
- [65] 任素辉、郭良发、关汉北等。暗期光间断对光敏核不育水稻生育特性及生理代谢的影响。见: 肖翊华主编, 湖北光敏感核不育水稻的光周期及其生理学。武汉大学出版社, 1993: 141~149
- [66] 贺晓野、陈克成、肖翊华。红光、远红光和植物激素对水稻幼苗生长及 CAT、POX 活性的影响。武汉植物学研究, 1993(5): 125~129
- [67] 华东师范大学生物系植物生理教研组编。植物生理学实验指导(高等学校试用教材)。人民教育出版社, 1980: 143~144
- [68] 张宪政主编。全国高等农业院校教学参考书, 作物生理研究法。农业出版社, 1992: 210~211
- [69] 袁晓华、杨中汉主编。高等学校试用教材, 植物生理生化实验。高等教育出版社, 1983: 1~5: 6~8
- [70] Friend, D. J. C., Bodson, M., & Bernire, G., Promotion of flowering in *Brassica*

Campestris L. cv Ceres by sucrose. *plant physiol.* 1984,75:1085~1089

- [71] 李树林. 鸭梨花芽形成的内部营养机制. 河北农业科学, 1993(1):10~15
- [72] 甘霖、陈梦龙、李顺望等. 温州蜜柑幼年树的环割效应. 果树科学, 1993;10(4):215~217
- [73] 周凤宝、郑相修、郑敦俊等. 青萍的氮素营养及成花过程中几种酶活性的变化. 植物生理学通讯, 1993;29(4):257~259
- [74] 陈日远、关佩聪. 温度和光周期与丝瓜花性分化及其生理的研究. 华南农业大学学报, 1993;14(2):96~101
- [75] Quesada, M. A., Tiger, H. A., Bukovac, M. J. & valpuesta, V., purification of an anionic isoperoxidase from peach seeds and its immunological comparison with other anionic isoperoxidases. *Physiologia Plantarum*, 1990, 79:623~628
- [76] E. R. 采中娜著(孙岱译). 在外界环境影响下植物性别的转变. 科学出版社, 1957: 39
- [77] 马焕普. 果树花芽分化与激素的关系. 植物生理学通讯, 1987(1):126
- [78] 周学明、马焕普等. 不同时期苹果花芽和叶芽中内源赤霉素、脱落酸和细胞分裂素活性的变化. 中国农业科学, 1988;21(3):41~45
- [79] 黄远辉等. 柑桔成花机理的研究 I. 与内源激素的关系. 果树科学, 1992;9(1):13~18
- [80] 张劲松、曹宗翼. 植物中的甾类激素及其功能. 植物生理学通讯, 1991;27(2):81~84
- [81] 周永春、曹宗翼. 在开花和性别分化过程中猕猴桃植株中内源雌酮的变化. 植物学报, 1982;24(6):540~546
- [82] 孟繁静. 高等植物中玉米赤霉烯酮的研究. 见:中国植物学会编. 中国植物学会六十周年年会、学术报告及论文摘要汇编. 中国科学技术出版社, 1993:312~313
- [83] 蔡可、李训梅、唐锡华. 植物由营养生长转向生殖发育时的氨基酸变化. 植物生理学报, 1964, 增刊:242~250
- [84] 程洪、黄辉白. 柑桔成花的抑制过程中 DNAase 活性及同工酶谱的研究. 果树科学, 1990;7(2):75~80
- [85] 刘孝仲、赖毅、许生吉等. 伏令夏橙花芽分化期蛋白质和氨基酸的变化. 园艺学报, 1984;11(2):85~91
- [86] 曹耀、孟昭清、傅玉娟等. 金冠苹果花芽分化期中性氨基酸变化初探. 园艺学报, 1987(1):23~27
- [87] 沈惠娟、吴才余. 白玉兰花发育过程中 DNAase, RNAase 活性及同工酶谱的研究. 浙江林学院学报, 1993;10(3):270~275
- [88] 谢建国、周西猷、轩海波. 生长抑制剂对美味猕猴桃幼树控长促花及其核酸、蛋白质代谢的影响. 果树科学, 1990;7(2):85~90
- [89] El-Antably, A. M. M., Wareing, P. F., stimulation of flowering in certain short-day plants by abscisic. *Nature*, 1966, 210:328~329
- [90] Schnieder, E. A. & Wightman N. F., Metabolism of auxin in higher plants. *Ann. Rev.*

- [91] 卢翥义次,山田登,木武主编(余友浩译). 作物生理讲座,发育生理. 上海科学技术出版社,1964:1—43
- [92] 郎剑秋、余建章. 大豆种皮过氧化物酶活性与种子蛋白质及其组分的关系. 辽宁农业科学,1992(3):8~11,20
- [93] Mehrotra, N. K.; Dube, B. K. & Agarwala, S. C., Effect of zinc deficiency on uptake of Zn, Mn and P, and activity of some enzymes in four pigeonpea genotypes. *Indian J. Agron., Ser.* 1983; 53(1), 30~37
- [94] 张锡恒主编. 环境胁迫与植物营养. 北京农业大学出版社, 1993, 05
- [95] 刘文彰,孙贵兰. 铜对黄瓜幼苗生长及过氧化物酶和引咪乙酸氧化酶活性的影响. 植物生理学通讯, 1985(3):22~24
- [96] 范月仙,张述义等. 棉苗抗冷性与 PXX 活性变化关系的研究. 棉花学报, 1995, 7(3):72~174
- [97] 刘明池. 提高黄瓜幼苗抗冷性研究. 华北农学报, 1994(3):52~58
- [98] 刘丽萍,宇允莉等. 温度对冬小麦幼苗过氧化物酶同工酶的影响. 华北农学报, 1995; 10(4):59~64
- [99] 张喜华. 同工酶与诱变突变. 辽宁农业科学, 1985(5):30~32
- [100] 刁岗、傅志东. 外磁场对小麦萌发期过氧化物酶合成的影响及其激活效应. 植物生理学报, 1993; 19(2):155~161