

山鸡椒雌花花芽分化形态特征及碳氮营养变化

何文广^{1,2}, 汪阳东^{1*}, 陈益存¹, 高 暝¹, 吴立文¹, 许自龙¹,
曹 佩¹, 李红盛¹, 赵耘霄¹, 焦玉莲¹

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 浙江 杭州 311400; 2. 福建省林业科学研究院, 福建 福州 350012)

摘要: [目的] 了解和掌握山鸡椒雌花花芽分化的形态特征及碳氮营养规律, 为山鸡椒人工栽培及杂交育种提供参考依据。 [方法] 采用石蜡切片法观察山鸡椒雌花花芽分化的组织解剖结构, 采用生理试剂盒-分光光度法测定雌花不同分化时期的可溶性糖、淀粉、可溶性蛋白、碳氮比等碳氮营养指标。 [结果] 表明: (1) 山鸡椒雌花花芽分化经过未分化期—花序原基分化期—苞片原基分化期—花原基分化期—花器官分化期 5 个时期。 (2) 叶片可溶性糖含量随着花芽分化的发展呈不断升高的趋势, 最高可达 $65.07 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。叶片淀粉含量随着分化时期的推进呈先升后降的趋势, 其最高值出现在苞片原基分化期, 达到 $81.30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 最低值出现在花器官分化期, 为 $52.19 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。 (3) 叶片可溶性蛋白含量在花芽前 3 个分化期呈持续下降趋势, 从 $61.32 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 下降到 $52.48 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 之后基本保持稳定。叶片中的碳氮比在花芽前 3 个分化期呈持续上升趋势, 从 1.49 上升至 2.61, 之后基本维持在较高水平。 [结论] 山鸡椒雌花花芽分化的内部形态特征与雄花基本一致, 雌花花芽分化分为 5 个时期。山鸡椒雌花花芽分化过程中, 叶片中可溶性糖不断升高, 而可溶性蛋白下降明显, 碳氮比升高且保持在较高水平。

关键词: 山鸡椒; 雌花; 花芽分化; 碳氮营养

中图分类号: S718.3

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2018)06-0154-07

Flower Bud Anatomical Characteristics and Carbon and Nitrogen Nutrition Changes of *Litsea cubeba* in Female Flower Bud Differentiation

HE Wen-guang^{1,2}, WANG Yang-dong¹, CHEN Yi-cun¹, GAO Ming¹, WU Li-wen¹, XU Zi-long¹,
CAO Pei¹, LI Hong-sheng¹, ZHAO Yun-xiao¹, JIAO Yu-lian¹

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, Zhejiang, China;

2. Fujian Academy of Forestry, Fuzhou 350012, Fujian, China)

Abstract: [Objective] To understand and grasp flower bud anatomical characteristics and carbon and nitrogen nutrition of *Litsea cubeba* in female flower bud differentiation, and provide reference for artificial cultivation and cross breeding of *Litsea cubeba*. [Method] The histological anatomy of the female flower bud differentiation of *L. cubeba* was observed by paraffin section method. The carbon and nitrogen nutrition indexes of soluble sugar, starch, soluble protein and carbon nitrogen ratio were determined by physiological kit and spectrophotometry. [Result] (1) The differentiation of the female flower bud in *L. cubeba* followed five stages: undifferentiation, inflorescence primordium differentiation, bract primordium differentiation, flower primordium differentiation and floral organ differentiation. (2) The soluble sugar content of leaves increased with the development of the female flower bud differentiation, and the highest value was $65.07 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$. The starch content of leaves increased at first and then decreased with the

收稿日期: 2017-09-07

基金项目: 林业公益性行业科研专项经费项目“林木顶端分生组织发育及环境适应机制研究”(201504101); 对发展中国家科技援助项目“中国援助巴西——竹子栽培与竹材产业化利用技术输出”(KY201101011)

作者简介: 何文广(1983—), 男, 河南新乡人, 工程师, 博士研究生, 主要从事林木遗传育种研究。

* 通讯作者: 汪阳东(1973—), 男, 研究员, 博士生导师, 主要从事化工油料植物分子遗传育种研究。 E-mail: wydl1111@126.com

development of the female flower bud differentiation, and the highest value appeared in the stage of bract primordium differentiation, which reached $81.30 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, and the lowest value appeared in floral organ differentiation stage, which was $52.19 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$. (3) The content of soluble protein in leaves decreased continuously from $61.32 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ to $52.48 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in the first three stages, and then remained stable. The ratio of carbon to nitrogen in leaves increased continuously from 1.49 to 2.61 in the first three stages, and then remained stable in the high level. [Conclusion] The internal anatomical characteristics of the female flower bud differentiation of *L. cubeba* are similar to those of the male flower bud differentiation, and the female flower bud differentiation is divided into five periods. More and more soluble sugars are accumulated in leaves in the process of the female flower differentiation, and soluble proteins decreases obviously, while the ratio of carbon to nitrogen increases and remains at a relatively high level.

Keywords: *Litsea cubeba*; female flower; flower bud differentiation; carbon and nitrogen nutrition

山鸡椒 (*Litsea cubeba* (Lour.) Pers.), 属于樟科 (Lauraceae) 木姜子属 (*Litsea* Lam.), 别名山苍子、山胡椒、木姜子、香桂等, 多为灌木或小乔木^[1]。山鸡椒原产于中国, 主要分布于我国南方各省区以及东南亚各国, 我国以福建、湖南、湖北、四川等省分布最多^[2]。山鸡椒是我国重要的芳香油植物资源^[3], 具有较高的经济价值, 果实含油率高达 $4\% \sim 5\%$ ^[4-5], 主要成分是柠檬醛, 可制成香精用于食品、烟草、牙膏、肥皂、化妆品等各领域^[6], 山鸡椒油还具有抗真菌作用。因此, 山鸡椒是一种具有广阔发展前景的经济树种^[7]。

山鸡椒为雌雄异株植物, 花蕾黄色, 花期为每年 2—3 月, 果期为同年 7—8 月。花芽分化对植物花的质量、数量以及座果率等都有较大影响^[8], 山鸡椒的主要经济性状指标为果实, 在山鸡椒栽培中, 花芽分化的好坏会直接关系到产量的高低, 关系到最终的经济收益。关于植物花芽分化的形态学研究, 已经有许多报道, 但有关山鸡椒花芽分化形态特征的研究还较少, 目前仅有许自龙等^[9]对山鸡椒雄花进行了相关研究和报道。花芽分化与碳氮营养密切相关, 甚至有研究者提出了影响花芽分化的碳氮比理论^[10], 认为只有碳氮比达到较高的比例才会促使花芽分化。目前, 有关山鸡椒碳氮营养方面的研究还未见报道。本研究通过对山鸡椒雌花花芽分化形态特征及碳氮营养变化的初步观测和分析, 了解和掌握山鸡椒雌花花芽分化和发育规律, 为山鸡椒人工栽培及杂交育种提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

本试验所用山鸡椒雌花花芽以及叶片材料均来自

浙江省杭州市富阳区黄公望城市森林公园 ($30^{\circ}04' \text{N}$, $119^{\circ}58' \text{E}$, 海拔 169 m) 的 3 株野生雌性山鸡椒, 树龄为 4 ~ 6 a。树体长势良好, 无病虫害, 环境透光性强, 土壤肥力充足。

1.2 试验方法

1.2.1 采样方法 2016 年 4 月中旬山鸡椒花芽分化未启动时开始, 每隔 10 d 采集雌花花芽 30 个, 同时采集花芽邻近处的叶片 30 片, 带回实验室, 花芽直接置于 FAA 固定液中固定保存, 叶片直接放入 -80°C 超低温冰箱保存。

1.2.2 石蜡切片制作和观察 取 FAA 固定液中固定保存的雌花花芽, 经过脱水、浸蜡、切片、脱蜡、染色和封片等步骤制作成常规石蜡切片, 然后通过正置荧光显微镜 (NI-U Eclipse Ni, 日本尼康株式会社) 进行观察, 并对特征明显的切片进行拍照。

1.2.3 生理指标测定 本试验中可溶性糖 (包括果糖、蔗糖、葡萄糖等各组分)、可溶性蛋白 (BCA 法) 和淀粉等生理指标均采用苏州科铭生物技术有限公司提供的试剂盒 (分光光度法) 进行测定, 每个指标的测定均进行 3 个生物学重复。

1.2.4 生理指标计算 可溶性糖 (包括果糖、蔗糖、葡萄糖等各组分)、可溶性蛋白 (BCA 法) 和淀粉等生理指标均利用试剂盒说明书中的计算方法, 将吸光度值转换成实际含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$), 最终取 3 个重复的平均值; 全糖含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) = 可溶性糖含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) + 淀粉含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)^[11]; 碳氮比 = 全糖含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) / 可溶性蛋白含量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)^[12]。

1.3 数据分析

试验数据采用 Excel 2003 软件进行分析处理。

2 结果与分析

2.1 山鸡椒雌花花芽分化内部形态特征及分化期划分

许自龙等^[9]将山鸡椒雄花花芽分化分为5个时期,即:未分化期、花序原基分化期、苞片原基分化期、花原基分化期和花器官分化期。本研究通过对山鸡椒雌花花芽分化内部形态特征的研究,发现雌花花芽分化与雄花并无较大差别,同样可以把其分化过程分为5个时期。

未分化期:此时期芽为叶芽状态,芽中未发现花器官原始体。芽体较小,呈细圆锥状,芽体核心部位可见叶芽原基生长点,该部位细胞排列紧密,染色较深(图1A)。

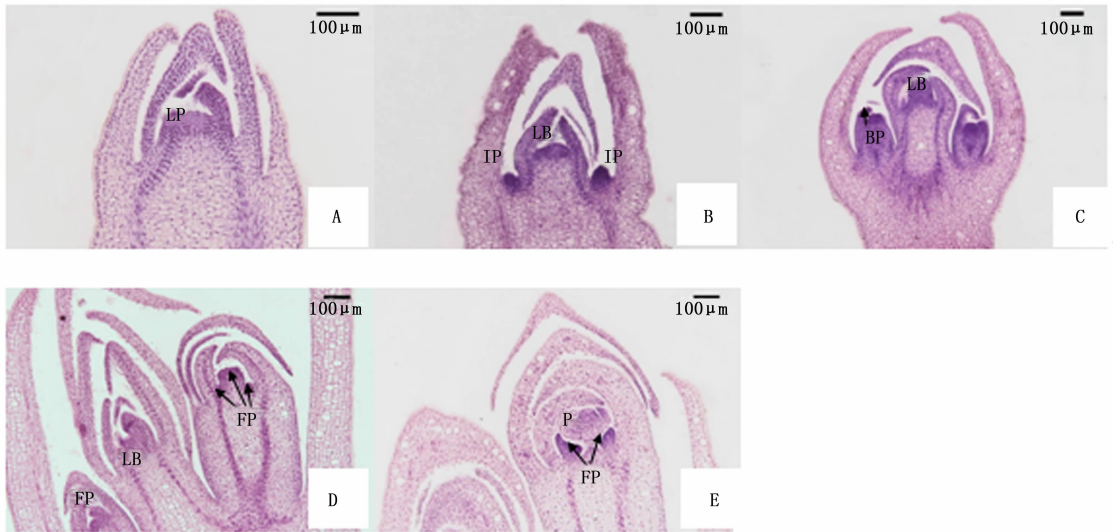
花序原基分化期:此时期芽体较未分化期体积变大,略饱满,核心叶芽原基分化明显,可见枝叶原始体。在叶芽与外层鳞片之间发现圆锥状突起,突

起处细胞排列紧密,染色较深,突起即为花序原基,此时芽体既包含叶芽又包含花芽的原始体,故称为混合芽(图1B)。

苞片原基分化期:此时期混合芽体较上一时期相差不大,但形状上却更为饱满,花序原基进一步分化,体积变大,且在其顶部边缘出现片状突起,称之为苞片原基(图1C)。

花原基分化期:此时期混合芽体比上一时期有所增大,肉眼可见芽体外鳞片从顶部略微裂开。从切片可以看出,位于叶芽周围的花芽体积已较上一时期增长数倍,在花芽顶部形成了明显的花原基(图1D)。

花器官分化期:此时期花芽从混合芽中露出,肉眼可观察到花梗和花蕾,花梗柱状,花蕾球形。切片观察发现,花芽顶部的花原基已分化出花被等花器官原始体(图1E)。



A: 未分化期; B: 花序原基分化期; C: 苞片原基分化期; D: 花原基分化期; E: 花器官分化期; LP: 叶芽原基; LB: 叶芽; IP: 花序原基; BP: 苞片原基; FP: 花原基; P: 花被

A: Undifferentiation phase; B: Inflorescence primordia differentiation phase; C: Bract primordia differentiation phase; D: Flower primordia differentiation phase; E: Floral organ differentiation phase; LP: Leaf bud primordia; LB: Leaf bud; IP: Inflorescence primordia; BP: Bract primordia; FP: Flower primordia; P: Perianth

图1 山鸡椒雌花花芽分化不同时期解剖结构特征

Fig. 1 Anatomical structure characteristics of female flower bud differentiation in *L. cubeba*

2.2 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片碳水化合物含量

2.2.1 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片可溶性糖及其组分含量 通过分析山鸡椒雌花花芽不同分化

期叶片中可溶性糖及其组分含量变化后发现(图2),其含量随着分化时期的深入呈不断升高的趋势。从第1个分化期(未分化期)到第5个分化期(花器官分化期),叶片中可溶性糖含量从 $38.28 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$

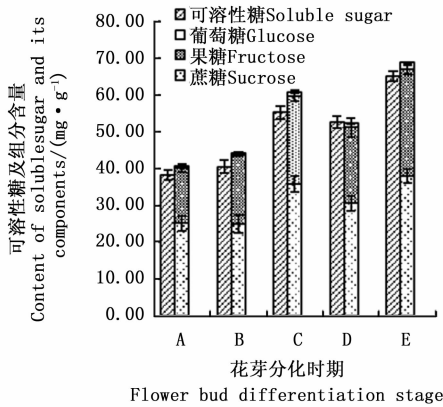


图2 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片可溶性糖及组分含量

Fig. 2 The content of soluble sugar and its components in leaves of *L. cubeba* in female flower bud differentiation

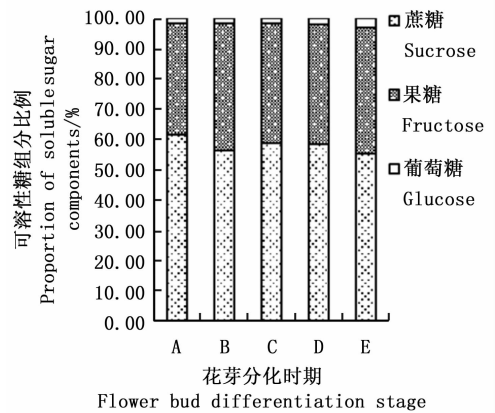


图3 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片可溶性糖组分比例

Fig. 3 The proportion of soluble sugar components in leaves of *L. cubeba* in female flower bud differentiation

注:上图中花芽分化期 A、B、C、D、E 分别指未分化期、花序原基分化期、苞片原基分化期、花原基分化期、花器官分化期,下同。

Note: The flower bud differentiation stage A, B, C, D and E respectively refer to undifferentiation stage, inflorescence primordium differentiation stage, bract primordium differentiation stage, flower primordium differentiation stage and floral organ differentiation stage in the figures above, the same below.

增长到 65.07 mg·g⁻¹,增长 0.70 倍。从图 3 可看出:可溶性糖各组分中,蔗糖含量占比最高,其比例为 55.00%~61.67%;其次是果糖,比例为 36.84%~42.28%;葡萄糖含量最低,比例低于 2.78%。蔗糖较可溶性糖相对含量随着分化时期的深入呈现略微下降的趋势,而果糖和葡萄糖相对含量随着分化时期的深入呈略微升高的趋势。

2.2.2 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片全糖及其组分含量 通过研究山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片中的淀粉含量发现(图 4),其含量随着分化时期的推进呈先升高后下降的趋势,最高值出现在第 3 个分化期(苞片原基分化期),达到 81.30 mg·g⁻¹,最低值出现在第 5 个分化期(花器官分化期),为 52.19 mg·g⁻¹。全糖含量随着分化时期的推进同样呈现先升高后下降的趋势,第 1 个分化期(未分化期)含量最低,为 91.50 mg·g⁻¹,在第 3 个分化期(苞片原基分化期)达到最高值,为 136.57 mg·g⁻¹。在全糖含量中,淀粉相对含量在前 4 个分化期中均达到 56.00%以上(图 5),且 4 个分化期之间变化不大,相对稳定,在第 5 个分化期(花器官分化期)则有明显的下降,降到 44.51%,而可溶性糖相对含量则在第 5 个分化期(花器官分化期)与淀粉相对含量相反,有明显的升高。在整个花芽分化过程中,淀粉和可溶性糖相对含量在前 4 个分化期保持稳定,而在第 5 个分化期(花器官分化期)出现了淀粉含量降低,可溶性糖含量升高的状况。

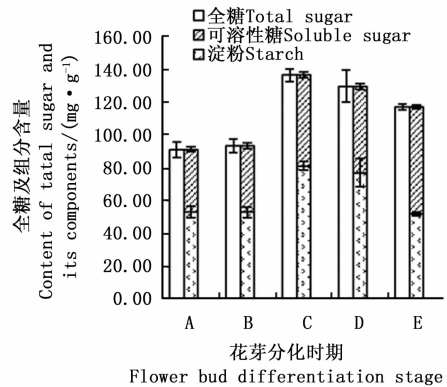


图4 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片全糖及组分含量

Fig. 4 The content of total sugar and its components in leaves of *L. cubeba* in female flower bud differentiation

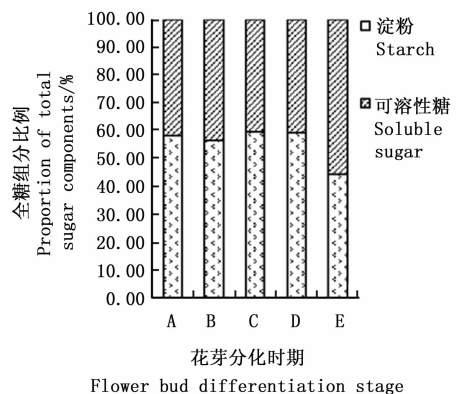


图5 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片全糖组分比例

Fig. 5 The proportion of total sugar components in leaves of *L. cubeba* in female flower bud differentiation

2.3 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片可溶性蛋白含量及碳氮比

从图6可以看出:在山鸡椒雌花花芽的前3个分化期,随着花芽分化进程的深入,其叶片中可溶性蛋白含量呈现出持续下降的趋势,从 $61.32 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 下降到 $52.48 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,下降14.41%,而从第3个分化期(苞片原基分化期)到第5个分化期(花器官分化期),其基本保持稳定。从图7可以看出:在山鸡椒雌花花芽的前3个分化期,叶片中的碳氮比随着分化时期的推进呈不断升高的变化趋势,从1.49升高至2.61,而后2个分化期碳氮比虽有所降低,但仍维持在较高水平。

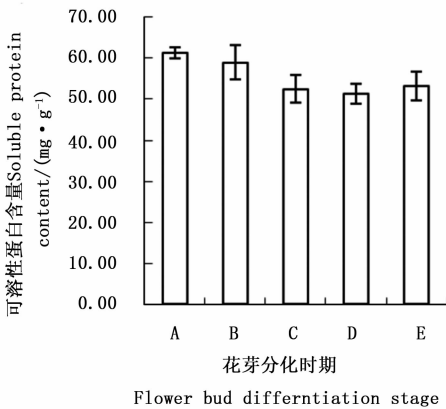


图6 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片可溶性蛋白含量

Fig.6 The soluble protein content in leaves of *L. cubeba* in female flower bud differentiation

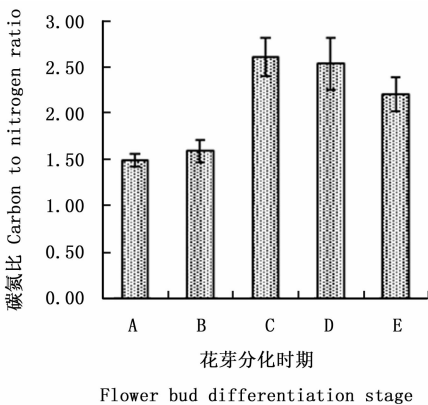


图7 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片碳氮比

Fig.7 The carbon to nitrogen ratio in leaves of *L. cubeba* in female flower bud differentiation

3 讨论

3.1 山鸡椒雌花花芽分化期的划分

山鸡椒为雌雄异株树种,作为一种以产果为主

要经济性状的经济林树种,雌花的分化发育状况在很大程度上决定了果实的品质,所以对雌花花芽分化进行相关的研究有着重要意义。本试验通过对山鸡椒雌花花芽分化内部形态特征的研究,发现其内部分化特征与许自龙等^[9]关于雄花的研究结果基本一致,均经过未分化期—花序原基分化期—苞片原基分化期—花原基分化期—花器官分化期5个分化时期,说明雌雄花在整个花芽分化阶段基本分化特征是相同的。同时,这些分化时期的判断也与石万里等对菊花(*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.)^[13]、韦三立等对大丽花(*Dahlia pinnata* Cav.)^[14]、王亚庆等对小豆(*Vigna angularis* (Willd.) Ohwi et Ohashi)^[15]、季作梁等对荔枝(*Litchi chinensis* Sonn.)^[16]花芽分化时期的研究非常相似,这也说明山鸡椒花芽分化的内部形态特征可能代表了一部分植物,这些植物包括花卉、农作物、木本树种等多种植物,所以山鸡椒花芽分化的形态特征在植物中具有一定的共性。另外,需要指出的是,在许自龙等^[9]对山鸡椒雄花的划分中,雄花的花器官分化期又可进一步依次细分为花被原基、雄蕊原基和雌蕊原基分化期,而雌花的情况是否与其一致,需要今后进一步研究。

3.2 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片碳水化合物含量

碳水化合物是植物各种化学成分的碳架提供者,也是各项生命活动的能量携带者,在植物的花芽分化过程中起着不可或缺的重要作用^[17]。碳水化合物主要指糖类物质,而可溶性糖和淀粉是在植物体各项生命活动中起主要作用的糖类物质。可溶性糖主要由果糖、蔗糖、葡萄糖等单糖或二糖组成,在本研究中,各个分化时期的果糖、蔗糖和葡萄糖三者含量之和均与同时期测得的可溶性糖含量相当,这在一定程度上互相印证了数据的可靠性。而在可溶性糖的各组分中,蔗糖高于果糖,且二者之和超过可溶性糖含量的97.00%,因此,山鸡椒雌株叶子中的可溶性糖主要以蔗糖和果糖的形式存在。可溶性糖是花芽形态分化进程中所需最多的营养物质之一,其含量的高低直接反映了植株体内可利用态物质和能量的供应基础^[18],它的升高可以提高细胞液的浓度,从而有利于花芽分化^[19],而且“库—源”理论^[20]认为,叶片为“源”,花芽为“库”,糖在“源”与“库”之间进行积累和转运,植株一旦接收信号进入花芽分化期,叶片中的可溶性糖会源源不断往花芽内运

输,提供其成花所需的物质和能量。在山鸡椒整个雌花花芽分化进程中,叶子中的可溶性糖(包括果糖、蔗糖和葡萄糖各组分)基本是持续升高的,可能意味着随着花芽分化的深入,需要积累越来越多的可溶性糖供分化所需,这与吴月燕等^[21]对葡萄(*Vitis vinifera* L.)的研究结果基本一致。另外,蔗糖不仅为花芽分化过程提供能量,还可以充当一种信号物质在植物生命活动中发挥调节作用^[22],而本试验发现,蔗糖在整个可溶性糖中的相对含量会随着花芽分化的推进而有所下降,这是否是对花芽分化的一种信号调节,还有待于今后进一步研究。

淀粉是植物中除了可溶性糖之外另一种主要的糖类物质,它的积累有利于花芽分化,而其必须被转化成可溶性糖才能被植物利用^[23]。在整个山鸡椒雌花花芽分化过程中,在苞片原基分化期淀粉含量达到最高值后,到花原基分化期以及花器官分化期却又出现了下降,并且其在全糖中的相对含量在器官分化期也出现明显的下降,这可能是因为有一部分淀粉转化成了可溶性糖,全糖中的淀粉相对含量在花器官分化期以前均高于可溶性糖,说明叶片中的全糖在花器官分化期以前更多的是以淀粉的形式存在,而在花器官分化期可能由于需要大量的可溶性糖,已有的可溶性糖不足时,需要通过转化淀粉才能满足分化的要求。

3.3 山鸡椒雌花花芽不同分化期叶片可溶性蛋白含量及碳氮比

在生物体的总蛋白中,可溶性蛋白是其中最活跃的一部分^[24],也是生物体吸收利用的主要蛋白,其在生命活动中发挥着运输协调、免疫保护、产生和传导神经冲动、控制生长分化等功能^[25],它是花器官形态建成的物质基础,是成花过程中必需的结构和营养物质^[26]。在本研究中,山鸡椒雌株叶片中的可溶性蛋白从花芽未分化期到苞片原基分化期不断下降,说明雌花花芽分化需要较低含量的可溶性蛋白,也可能是因为随着分化进程的深入,花芽从叶子中运输更多的可溶性蛋白以维持花芽各原基的形成。另外,从本试验的碳氮比研究结果看,山鸡椒雌花碳氮比从花芽未分化期到苞片原基分化期不断升高,之后维持在较高水平,说明雌花在分化过程中需要较高的碳氮比才能维持花芽的分化。依据碳氮比试验结果,在山鸡椒花芽分化前后,可以通过控制氮肥施肥量以及环剥等栽培措施提高碳氮比,以调控其花芽分化进程,这在山鸡椒生产上具有实际应用

价值。然而,众多研究表明^[27-32],植物的花芽分化可能并不是由单一因素所决定的,而是由碳氮营养、激素等多种因素综合作用的结果,因此,关于山鸡椒花芽分化的机理和发育规律仍有待于进一步研究和探索。

4 小结

通过研究山鸡椒雌花花芽分化的内部形态,初步掌握了其花芽分化特征,整个花芽分化期分为未分化期、花序原基分化期、苞片原基分化期、花原基分化期、花器官分化期5个阶段,每个分化期都具有明显的分化特征,这与雄花花芽分化结果基本一致。对山鸡椒雌花花芽不同分化期的碳氮营养分析发现,在整个雌花花芽分化过程中,在叶片中需要积累越来越多的可溶性糖,而可溶性蛋白则需要维持在略低的水平,雌花的花芽分化进程需要较高的碳氮比。

参考文献:

- [1] Mao A A, Wetten A, Fay M F, et al. *In vitro* propagation of *Litsea cubeba* (Lours.) Pers., a multipurpose tree [J]. *Plant Cell Reports*, 2000, 19(3): 263-267.
- [2] 莫开林. 山苍子油的深加工及产品利用[J]. *四川林业科技*, 2005, 26(4): 61-65.
- [3] 方学军. 山苍子油的功能及应用[J]. *湖南林业科技*, 2007, 34(3): 82-84.
- [4] 曹光球, 林思祖. 福建山苍子资源及其以生物质能源为主的综合利用初探[J]. *生物质化学工程*, 2006, 40(B12): 221-223.
- [5] 黄光文, 卢向阳. 我国山苍子油研究概况[J]. *湖南科技学院学报*, 2005, 26(11): 97-100.
- [6] 薛海军, 肖艳辉, 何金明. 山苍子的特征特性及其利用[J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(19): 10057-10058.
- [7] Chen Y, Wang Y, Han X, et al. Biology and chemistry of *Litsea cubeba*, a promising industrial tree in China [J]. *Journal of Essential Oil Research*, 2013, 25(2): 103-111.
- [8] 曲波, 张微, 陈旭辉, 等. 植物花芽分化研究进展[J]. *中国农学通报*, 2010, 26(24): 109-114.
- [9] 许自龙, 汪阳东, 陈益存, 等. 山鸡椒雌花花芽发育形态解剖特征观察[J]. *植物科学学报*, 2017, 35(2): 152-163.
- [10] 马月萍, 戴思兰. 植物花芽分化机理研究进展[J]. *分子植物育种*, 2003, 1(4): 539-545.
- [11] 张志良. *植物生理学实验指导* [M]. 北京: 高等教育出版社, 1990.
- [12] 莫宁捷. 南移牡丹花芽分化及外源 GA₃ 对其进程和相关生理指标的影响 [D]. 长沙: 湖南农业大学, 2008.
- [13] 石万里, 姚毓臻. 菊花花芽分化初步研究[J]. *园艺学报*, 1990, 17(4): 309-312.
- [14] 韦三立, 陈琰, 韩碧文. 大丽花的花芽分化研究[J]. *园艺学*

- 报,1995,22(3):272-276.
- [15] 王亚庆,金文林.小豆花芽分化的研究[J].南京农业大学学报,1995,18(1):15-20.
- [16] 季作梁,李沛文,梁立峰.荔枝花芽分化的初步观察[J].园艺学报,1984,11(2):134-137.
- [17] 谢利娟,王定跃,孙敏.毛棉杜鹃花芽分化与叶片某些碳代谢物质变化的关系[J].东北林业大学学报,2009,37(7):58-61,70.
- [18] 张艳红,杨东霞,孙学东.杜鹃花花芽分化期可溶性糖和叶绿素含量的变化[J].辽东学院学报:自然科学版,2007,14(2):64-66.
- [19] 杨义标,邵志芳,邱少松,等.勒杜鹃花芽分化过程中内源激素含量和碳氮营养的变化研究[J].中国农学通报,2008,164(2):281-284.
- [20] 刘琳琳.中药材菘蓝花芽分化进程中生理代谢特性的研究[D].济南:齐鲁工业大学,2015.
- [21] 吴月燕,李培民,吴秋峰.葡萄叶片内碳水化合物及蛋白质代谢对花芽分化的影响[J].浙江万里学院学报,2002,15(4):60-63.
- [22] 吴志祥,王令霞,陶忠良,等.2个荔枝品种花芽分化期碳氮营养的变化[J].热带作物学报,2006,27(4):25-28.
- [23] 曾辉,杜丽清,邹明宏,等.澳洲坚果花芽分化期碳水化合物含量的变化动态[J].经济林研究,2013,31(2):65-70.
- [24] 胡玉玲,姚小华,任华东,等.普通油茶花芽分化过程春梢生理生化变化[J].扬州大学学报:农业与生命科学版,2016,37(2):93-99.
- [25] 那光宇.什锦丁香花芽分化及其生理基础的研究[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2010.
- [26] 汪晓谦,张延龙,牛立新,等.郁金香花芽分化过程中鳞茎碳水化合物和蛋白质含量的变化[J].植物生理学报,2011,47(4):379-384.
- [27] Zeevaart J A D. Transmission of the floral stimulus from a long short-day plant, *Bryophyllum daigremontianum*, to the short-long-day plant *Echeveria harmsii*[J]. Ann Bot,1982,49(2):549-552.
- [28] Grochowska M J, Hodun M. The dwarfing effect of a single application of growth inhibitors to the root stem connection-the collar tissue of five species of fruit trees[J]. Journal of Horticultural Science & Biotechnology,1997,72(1):83-91.
- [29] Bemier G. The control of floral evocation and morphogenesis[J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1988, 39(1): 175-219.
- [30] Sachs R M. Nutrient diversion: an hypothesis to explain the chemical control of flowering[J]. Hort Sci, 1977, 12(3): 220-222.
- [31] Lavee S. Involvement of plant growth regulators and endogenous growth substances in the control of alternate bearing[J]. Acta Horticulture, 1989, 239(1): 311-322.
- [32] Clarke A E, Dennis E, Mol J. Forefronts of flowering [J]. Plant Cell, 1992,4(8): 867-870.

(责任编辑:金立新)