

## 掌叶复盆子花芽分化与气象因子变化关系研究

闫翠香<sup>1</sup>, 邵小明<sup>2</sup>

(1. 浙江农林大学 暨阳学院, 浙江 诸暨 311800; 2. 生物多样性与有机农业北京市重点实验室, 中国农业大学 资源与环境学院, 北京 100193)

**摘要:** 2012–2015年, 采用石蜡切片法对江西省德兴市的掌叶复盆子 *Rubus chingii* 花芽分化与年气温、日照时数、降水量和相对湿度变化之间的关系进行研究。结果表明, 掌叶复盆子根部多年生, 地上部枝干一二年生, 二年生枝干春季开花结果后夏季枯死, 冬春根蘖的萌芽春季快速生长并分生出二次分枝, 新生枝干的营养生长和二年生枝干开花结果同时进行; 掌叶复盆子花芽分化过程与年温度、日照时数、降水量和相对湿度之间存在对应关系; 相对低温、长日照、少降水和低湿度是促进掌叶复盆子花芽分化的重要气象因子; 其一年生枝条春季进行营养生长并持续到初夏, 初夏其枝条孕育花芽且花芽进行营养生长, 8–9月为花芽形态分化前期, 10月初花芽分化出萼片原基, 10月中旬分化出花瓣原基, 11月初分化出雄蕊原基, 11月中旬分化出雌蕊原基, 且芽体生长逐渐缓慢, 进入约2个月的休眠期, 直到翌年2月花芽萌动, 3月花开放。

**关键词:** 掌叶复盆子; 气象因子; 花芽分化; 发育

中图分类号: S663.2 文献标识码: A 文章编号: 1001-3776(2019)04-0017-06

## Relation of Flower Bud Differentiation of *Rubus chingii* with Meteorological Factors

YAN Cui-xiang<sup>1</sup>, SHAO Xiao-ming<sup>2</sup>

(1. Jiyang College, Zhejiang A & F University, Zhuji 311800, China; 2. Beijing Key Laboratory of Biodiversity and Organic Farming, College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

**Abstract:** Observations and samplings were carried out during 2012 to 2015 on flower bud of *Rubus chingii* in Dexing, Jiangxi province. Determinations were implemented by paraffin section, and annual air temperature, insolation duration, precipitation and relation humidity were recorded. The results showed that the flower bud differentiation stages were correlated with annual temperature, sunshine, rainfall and relative humidity duration change. One-year branches of *R. chingii* were mainly for vegetative growth from spring to early summer. The mixed buds were formed from current branches in early summer. Flower buds were undifferentiated in August and September, calyx primordium was differentiated in early October, petal rimordium in mid-October, stamen primordium in early November and pistil primordium in mid-November. The flower buds growth was fast in the early stage, slower in the middle-late stage until dormancy. After about two months of dormancy, they sprouted in February the next year and blossomed in March. The experiment demonstrated that flower bud differentiation of *R. chingii* had important relation with relatively low temperature, long insolation duration, lower precipitation and lower relative humidity.

**Key words:** *Rubus chingii*; meteorological factors; flower bud differentiation; development

收稿日期: 2018-09-15; 修回日期: 2019-03-09

基金项目: 浙江农林大学暨阳学院人才启动项目(JYRC201614)和科技部富民强县资助项目(国科发农(2012)745号)

作者简介: 闫翠香, 讲师, 博士, 从事植物生态与植物资源研究; E-mail: yancx@zafu.edu.cn。

掌叶复盆子 *Rubus chingii*, 隶属于蔷薇科 Rosaceae 悬钩子属 *Rubus*, 落叶小灌木, 因其叶多为五裂且似掌状得名。其适应性广<sup>[1]</sup>, 主产区为华东地区, 尤其是以江西、安徽、浙江、福建等省最为丰富。掌叶复盆子为药食两用浆果类树种<sup>[2]</sup>, 是山区绿化及生态农业园建设的理想灌木材料, 具有良好的经济效益和生态效益。目前, 生产上使用的掌叶复盆子资源多来源于野生, 关于掌叶复盆子生长缺少气象因子方面的研究。为此, 本实验以掌叶复盆子为试材, 研究其花芽分化与年气温、日照时数、降水量和相对湿度变化之间的对应关系, 以期为人工栽培过程中适时调节掌叶复盆子花芽分化提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

2012–2015 年, 在江西省德兴市张村乡张村(28°76' N, 117°56' E)和饶二镇吴家岭(28°83' N, 117°70' E), 分别选择生长健壮的不同掌叶复盆子 15 株丛为定点观察采样对象, 株丛的株龄为 10 a 以上。

### 1.2 方法

花芽周期为夏季结果老枝死亡后至来年春季开花结果这段时间, 取芽部位为结果母枝中、上部的健壮花芽 20 ~ 35 枚, 经预实验确定取芽具体时间为: 每年 8 月 1 日到翌年 1 月 15 日, 此阶段花芽外部形态变化整体缓慢, 约 15 d 取样 1 次; 1 月 15 到 2 月 5 日每 10 d 取样 1 次; 2 月 5 日到坐果及果实成熟, 每 5 d 取样 1 次。调查发现 12 月之前花芽分化阶段已结束, 故文中花芽分化图片只展示到 12 月之前。花芽剥去鳞片, 立即投入 FAA 固定液(70%乙醇:福尔马林:冰醋酸=90:5:5)中, 抽气、保存。

石蜡切片样品制备及显微观察: 参照杨捷频<sup>[3]</sup>和姜建福等<sup>[4]</sup>的制片方法, 将 FAA 固定液处理后的掌叶复盆子花芽进行常规石蜡切片法制片, 采用番红-固绿双重染色法进行切片染色, 用 Olympus-BX51 显微镜镜检并拍照。各发育阶段的初始时间以出现第一个该发育状态的花芽发育时间为准, 结束时间即下一个发育状态的开始时间; 各气象因子数据来自德兴气象站, 图表中气温为月平均, 日照时长为当月的平均日照时长, 降水量为当月降水量和, 相对湿度为当月平均相对湿度。

## 2 结果与分析

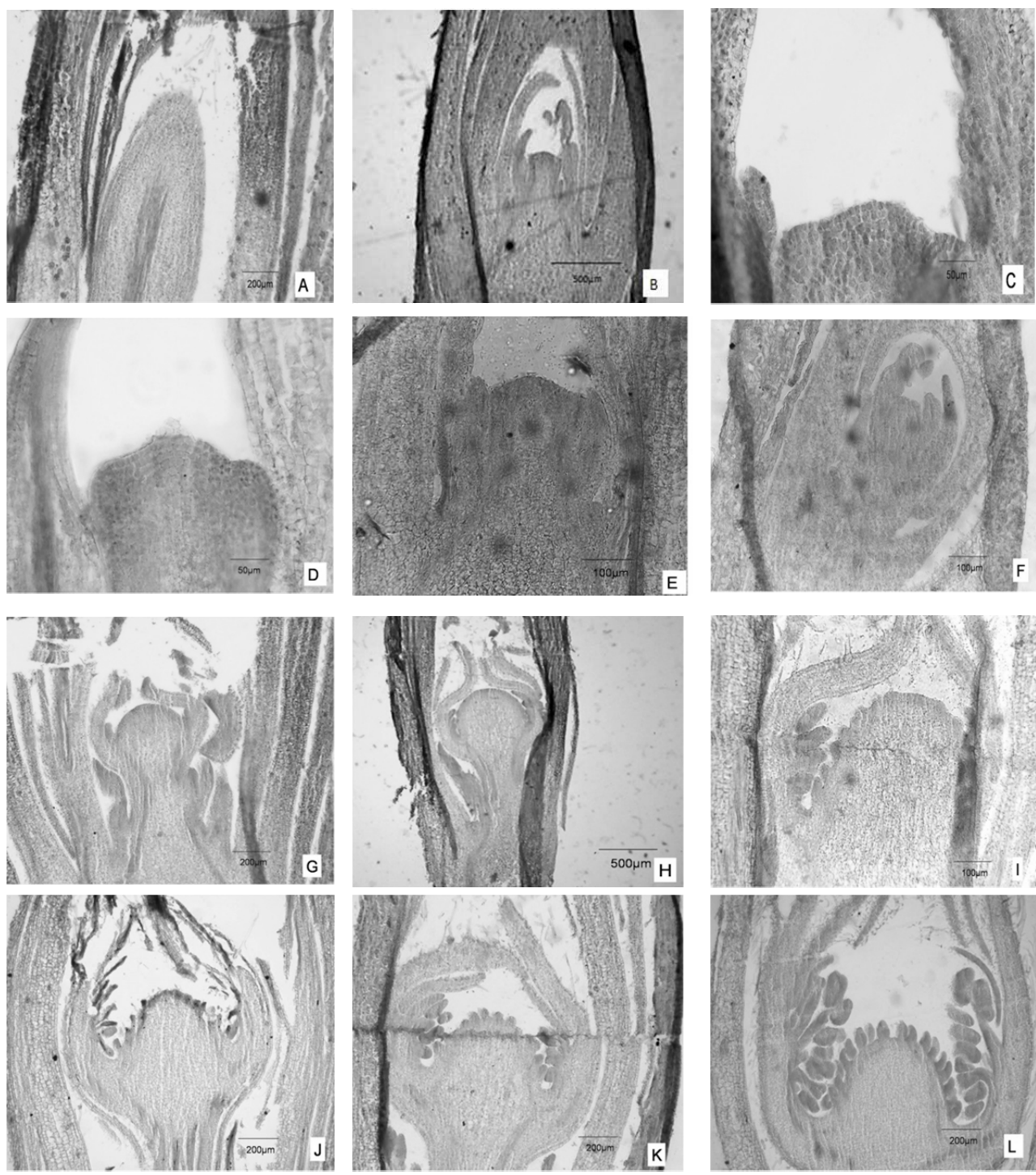
### 2.1 掌叶复盆子花芽形态分化

掌叶复盆子根部多年生, 地上部枝干一二年生, 二年生枝干春季开花结果后夏季枯死, 冬春根蘖的萌芽春季快速生长并分生出二次分枝, 新生枝干的营养生长和二年生枝干开花结果同时进行。二年生枝开花结果后枯死, 一年生枝继续营养生长及生殖生长。根据掌叶复盆子花芽发育时顶端分生组织的形态变化(图 1), 将花芽分化过程分 5 个时期: 形态分化前期、萼片原基分化期、花瓣原基分化期、雄蕊原基分化期、雌蕊原基分化期。

8–9 月为花芽形态分化前期。6 月掌叶复盆子结果母枝逐渐枯萎死亡, 而一年生枝条继续营养生长。8 月中旬至 9 月, 随着一年生枝条上混合芽的萌发, 一年生枝条上的二次分枝同时继续伸长生长, 混合芽顶部的分生组织细胞活动开始活跃起来, 生长锥逐渐突起(图 1A)。

萼片原基分化期。10 月初, 新梢停止生长, 花芽内部生长锥继续发育, 更加突出且明显加宽, 快速膨大, 随后继续生长加宽(图 1B), 生长锥的边缘明显发生分化, 出现了萼片原基(图 1C)。10 月中旬萼片原基继续生长发育, 生长锥继续向上生长并突起(图 1D), 萼片原基逐渐进行伸长生长, 后期发育成为花萼。

花瓣原基分化期。10 月中旬, 随着萼片原基的伸长生长, 在生长锥的周围、萼片原基的内侧逐渐形成突起, 为花瓣原基(图 1E, F), 花瓣原基后期发育成 5 枚单轮花瓣。在花器官持续分化发育的过程中, 花托也继续发育膨大(图 1G)。



A – 形态分化前期; B-D – 萼片原基分化期; E-G – 花瓣原基分化, 花托继续膨大; H-K – 雄蕊原基分化;  
I-L – 雌蕊原基分化期; A,G,J,K,L 标尺=200  $\mu\text{m}$ ; B,H 标尺=500  $\mu\text{m}$ ; C,D 标尺=50  $\mu\text{m}$ ; E,F,I 标尺=100  $\mu\text{m}$ 。

图 1 掌叶复盆子花芽形态分化

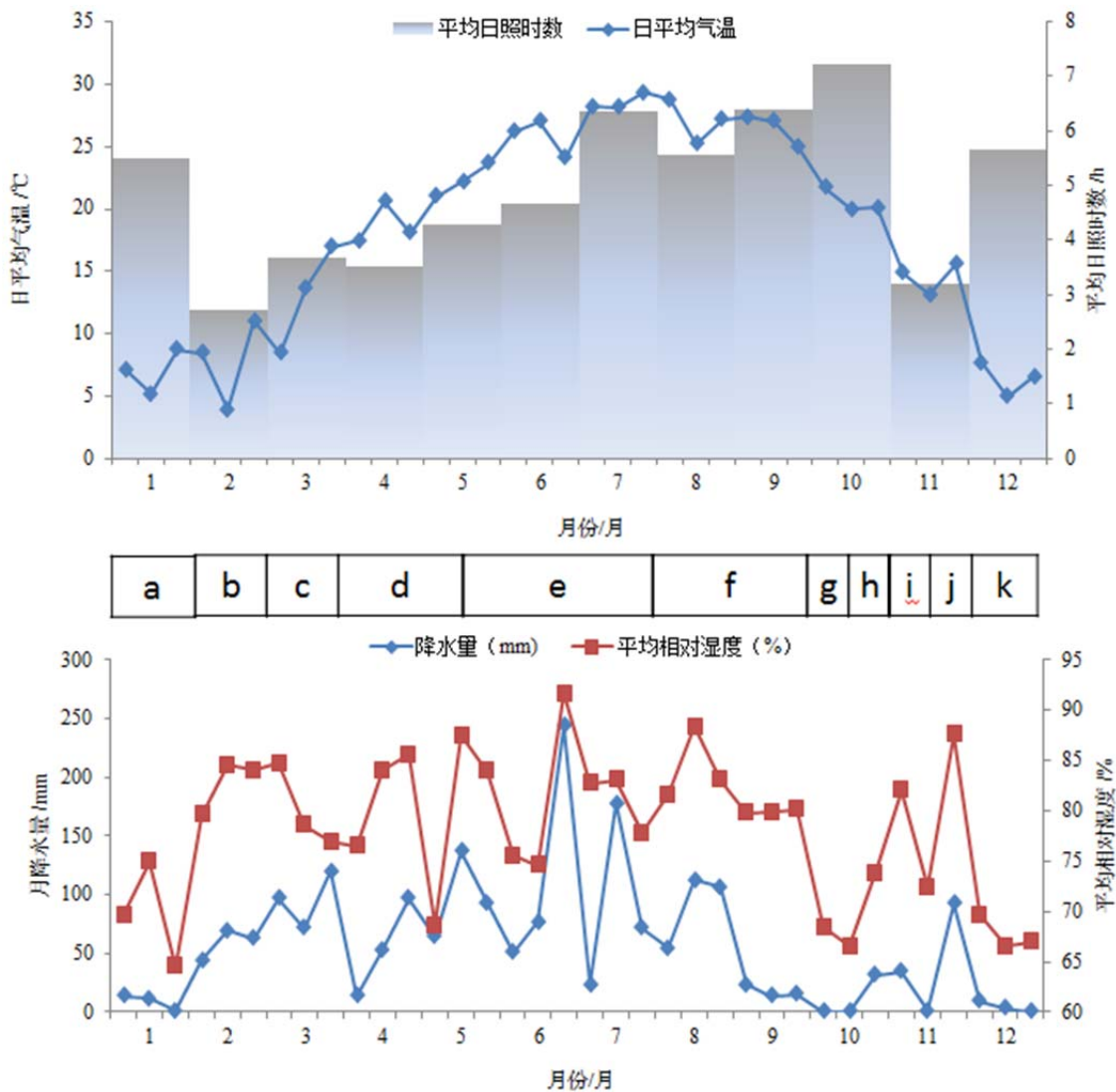
Figure 1 Morphological differentiation of flower bud of *R. chingii*

雄蕊原基分化期。11 月初, 随着萼片原基和花瓣原基的发育, 在花瓣原基的内侧逐渐产生突起, 为雄蕊原基, 雄蕊原基有多轮 (图 1H), 并继续伸长生长 (图 1I), 分化发育出花药和花丝 (图 1J), 后期多轮雄蕊原基发育成雄蕊群 (图 1K)。

雌蕊原基分化期。11月中旬，随着雄蕊的发育，雄蕊内侧突起的花托的边缘也逐渐发育出大量的突起，彼此分离，即是离生的雌蕊原基，并逐渐向花托顶部发展而布满整个生长锥（图 1I-K），最终发育成为雌蕊群，花芽分化完毕。分化完全的花芽具有花萼 5 枚、花瓣 5 枚、雄蕊和雌蕊均多数（图 1L）。

2.2 花芽分化阶段与部分气象因子变化

通过连续的切片观察和各时间段气温、日照时数、降水量和相对湿度变化分析得出对应关系（图 2）。5-10 月月均气温较高，达 20℃以上，7 月气温最高，达到 28℃以上，8 月和 9 月略有降低，从 10 月上旬开始迅速降低，天气逐渐凉爽，11 月 15℃左右，到 12 月则低于 10℃，天气逐渐寒冷；5-6 月日照时数受雨季的影响并不长，7-9 月显著增加，10 月达到全年中的最长时间，受降水和太阳角度降低影响，11-12 月平均日照时数又有所降低；全年降水量 2 090 mm，属降水多的湿润地区，降水主要集中在 4-8 月，最多是 6 月；秋冬季降水少，相对湿度与降水趋势基本一致。



水平条表示花芽分化阶段：a,k-花芽休眠期；b-花芽萌动期；c-开花期；d-果实发育期；e-老枝枯死期；  
b~e-一年生枝条营养生长期；f-混合芽孕育期，即花芽形态分化前期；g-萼片原基分化期；  
h-花瓣原基分化期；i-雄蕊原基分化期；j-雌蕊原基分化期。

图 2 花芽发育阶段与相应的气温、日照时数、降水量和相对湿度

Figure 2 Development stage of flowerbud and the corresponding temperature, insolation duration, precipitation and relative humidity



从掌叶复盆子芽体整个时期的形态特征变化看, 8 月之前新生枝干主要进行营养生长, 随着 8 月和 9 月高温逐渐减弱、日照时数逐渐增加、降水量逐渐减少和湿度的逐渐降低, 8 月叶腋处孕育出幼芽, 9 月混合芽芽体迅速生长, 10 月初随着气温显著降低, 新梢停止生长, 芽体的长宽比继续增大, 此时日照长度达到最长, 内部组织结构开始分化, 随后分化出萼片原基(图 1B-E), 10 月中旬分化出花瓣原基(图 1E, F), 花托继续膨大; 11 月初气温继续降低, 平均日照长度缩短, 花芽继续发育长大, 但生长速度渐缓, 内部分化出雄蕊原基; 11 月中旬, 花芽发育生长更为缓慢, 整个芽体此时纵向延长并不明显, 花托也发育变大, 分化出雌蕊原基(图 2E); 12 月和翌年 1 月由于天气晴朗, 日照长度有所延长, 但是气温急剧降低, 天气寒冷, 植株进入冬眠, 花芽在植株冬眠之前完成形态分化。翌年 2 月底, 气温回升, 日照逐渐延长, 混合花芽重新活跃, 变得膨大松散, 芽鳞打开, 露出褶皱着的小叶, 随后露出花蕾, 2~3 片叶展开, 3 月上旬花蕾开放。

### 3 结论与讨论

春季掌叶复盆子一年新生枝条进行营养生长并持续到初夏, 初夏新生枝条孕育花芽且花芽进行营养生长, 8 月初至 11 月中下旬为花芽形态分化期, 花芽分化过程与年气温、日照时数、降水量和相对湿度之间存在对应关系, 相对低温、长日照、少降水和低湿度是促进掌叶复盆子花芽分化的重要气象因子。8-9 月气温和湿度小幅度降低, 为花芽形态分化前期; 10 月初气温明显降低、日照长度最长且光强处于中等的条件利于花芽分化的启动, 分化出萼片原基; 10 月中旬分化出花瓣原基; 11 月日照长度又逐渐缩短, 11 初分化出雄蕊原基; 11 月中旬分化出雌蕊原基, 且芽体生长逐渐缓慢, 进入大约 2 个月的休眠期; 而且 10-11 月相对低温、少降水和低湿度的干旱条件有利于枝梢停止生长进入接受花诱导状态, 利于掌叶复盆子花芽的形态分化。

一般情况下, 植物生长到一定阶段后其叶芽的生理及组织状态会转变为花芽的生理及组织状态<sup>[5]</sup>。但植物花芽分化同时受到内部环境条件(即植物的遗传性)和外界环境因子的共同作用, 是一个非常复杂的过程。目前, 在影响花芽分化的诸多外界因子中, 研究较多的是气温、光照和降水等气象因子<sup>[6-7]</sup>, 另外还有营养物质等。

植物花芽分化与气温有密切关系, 而且不同植物花芽分化需要的温度差别较大, 如龙眼 *Dimocarpus longan*, 荔枝 *Litchi chinensis* 和蝴蝶兰 *Phalaenopsis* 等热带亚热带植物需要 8~14℃ 相对低温, 高温和低温均抑制花芽分化<sup>[6,8-10]</sup>。草莓 *Fragaria×ananassa* 花芽分化适宜温度为 10~20℃, 高温和低温均对其花芽分化具有抑制作用<sup>[11]</sup>。土耳其安卡拉几种山莓 *Rubus corchifolius* 栽培品种中夏季结果型花芽的分化温度为 6~14℃, 而秋季结果型花芽分化温度为 17~23℃<sup>[12]</sup>。美国阿肯色州、俄勒冈州和西弗吉尼亚州的黑莓 *Rubus glaucus* 栽培品种花芽分化的时间由于各地气温不同而稍有差异, 但是温度过低花芽均停止分化<sup>[13]</sup>。低温诱导不仅促进植物由营养生长转向生殖生长, 还可以促进其植物体内一系列的生理生化变化及花芽分化过程中的生理生化变化, 为花芽分化提供物质和能量<sup>[14]</sup>, 推动花芽分化。可见, 10 月初的相对低温是启动掌叶复盆子花芽分化的一个信号。温度对植物的光合、呼吸、激素形成等都会产生影响, 是调节植物花芽分化的重要因子之一。

植物花芽分化不仅与日照长短有关<sup>[15-16]</sup>, 而且与日照强度有关, 适度强光, 增强光合能力, 合成较多有机物质, 且强光可以抑制新梢内的生长, 强紫外线可分解生长素, 提高促花激素比例, 促进花芽形成<sup>[17]</sup>。试验地 10 月初日照长度最长, 而光强处于中等, 11 月日照长度又逐渐缩短, 可见掌叶复盆子花芽分化的启动可能需要长的日照, 10 月中等强度的光照也利于花芽的形成。

适度的干旱可以促进花芽分化, 而连续阴雨天气、空气湿度较大和光照不足等都会延迟开花<sup>[6,16-17]</sup>。在花芽分化临界期, 适度干旱, 可抑制新梢生长, 抑制 GA 的生物合成, 增加 ABA 和 CTK 含量, 抑制营养生长, 促进花芽分化<sup>[18]</sup>, 适度干旱还可抑制淀粉酶的产生, 利于光合产物的积累, 利于淀粉的积累, 提高碳氮比及细胞液浓度, 并增加树体内的氨基酸, 尤其是精氨酸, 进而促进花芽分化。但仅有干旱而没有低温的条件, 植物并不能完成成花诱导<sup>[19-21]</sup>。秋冬季节德兴地区降水少、湿度低, 属于最为干旱的时期, 又伴随着低温, 可见秋冬相对低温、少降水和低湿度的条件有利于枝梢停止生长进入接受花诱导状态, 利于掌叶复盆子花芽的分化。

因此, 在德兴地区, 10-11 月期间采取相应措施, 如人为降低温度、延长光照、适度干旱等技术措施可以

调控掌叶复盆子花芽的分化,甚至根据需要调控其果实成熟时期,对提高产量和品质具有积极作用;研究中发现早冬有花芽开放结果现象,但是随着温度降低果实和未开放的花逐渐枯萎,不过通过调节光温水等环境条件有望促使掌叶复盆子冬季开花结果,甚至培育出一年两熟品种。

#### 参考文献:

- [1] 邹国辉, 罗光明, 孙长清, 等. 掌叶覆盆子 GAP 栽培技术研究[J]. 现代中药研究与实践, 2008, 22 (4): 3-5.
- [2] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典: 2015 年版一部[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2015: 382.
- [3] 杨捷频. 常规石蜡切片方法的改良[J]. 生物学杂志, 2006, 23: 45-46.
- [4] 姜建福, 赵长竹, 方金豹. 植物石蜡切片包埋、修蜡过程的改进[J]. 生物学杂志, 2011, 28 (1): 85-86.
- [5] 邵爱玲, 李建安, 刘儒, 等. 高等植物花芽分化机理研究进展[J]. 经济林研究, 2010, 28 (2): 131-136.
- [6] 李莲英. 气象因子对荔枝和龙眼花芽分化和发育影响的探讨[J]. 广西气象, 2003, 24 (2): 23-24.
- [7] 赵君全, 王海波, 王孝娣, 等. 设施栽培条件下‘夏黑’葡萄花芽分化规律及环境影响因子研究[J]. 果树学报, 2014, 31 (5): 842-847.
- [8] SU W R, CHEN W S, KOSHIOKA M, *et al.* Changes in gibberellin levels in the flowering shoot of *Phalaenopsis hybrida* under high temperature conditions when flower development is blocked [J]. Plant PhysiolBiochem, 2001, 39 (1): 45-50.
- [9] LEE H B, AN S K, KIM K S. Inhibition of premature flowering by intermittent high temperature treatment to young *Phalaenopsis* plants [J]. HortEnviron Biotechnol, 2015, 56 (5): 618-625.
- [10] NEWTON L A, RUNKLE E S. High-temperature inhibition of flowering of *Phalaenopsis* and *Doritaenopsis* orchids [J]. HortScience, 2009, 44 (5): 1271-1276.
- [11] 万春雁, 糜林, 李金凤, 等. 草莓花芽分化研究进展[J]. 江西农业学报, 2011, 23 (7): 24-25.
- [12] EYDURAN S P, AGAOGLU Y S. Determination of bud structure and floral development periods of some raspberry cultivars in Ankara (AYAS) conditions[J]. J Anim Plant Sci, 2011, 21 (1): 48-56.
- [13] TAKEDA F, STRIK B C, CLARK J R. Flower bud organogenesis and development in blackberry cultivars[J]. HortScience, 1996, 31 (4): 682-683.
- [14] 刘晓荣, 王碧青, 朱根发, 等. 高山低温诱导蝴蝶兰花芽分化过程中的生理变化[J]. 中国农学通报, 2006, 22 (4): 310-313.
- [15] 朱伶俐, 周兰英. 光周期对‘泰山-橙黄’万寿菊花芽分化和开花的影响[J]. 东北林业大学学报, 2017, 45 (4): 33-35, 59.
- [16] 王明洁, 吴雨溪, 焦奎宝. 主要气象因子对蓝莓花芽分化的影响[J]. 北方园艺, 2014 (23): 33-35.
- [17] 侯佳贤, 王铭, 高玉江. 果树花芽分化调控机理研究进展[J]. 北方果树, 2010 (3): 1-3.
- [18] 陈杰忠, 赵红业, 叶自行. 水分胁迫对芒果成花效应及内源激素变化的影响[J]. 热带作物学报, 2000, 21 (2): 74-79.
- [19] STERN R A, GAZIT S. Autumnal water stress checks vegetative growth and increases flowering and yield in litchi (*Litchichinensis*Sonn.) [J]. ActaHort, 1993, 349: 209-212.
- [20] CHAIKIATTIYOS S, MENZEL C M, RASMUSSEN T S. Floral induction in tropical fruit trees: Effects of temperature and water supply[J]. J HortSci, 1994, 69 (3): 397-415.
- [21] STERN R A, MERON M, NAOR A, *et al.* Effect of fall irrigation level in ‘Mauritius’ and ‘Floridian’ lychee on soil and plant water status, flowering intensity, and yield[J]. J Am SocHortSci, 1998, 123 (1): 150-155.