

高州油茶花芽分化期内源物质差异研究

刘祯¹, 申春晖¹, 温梦玲¹, 奚如春^{1,2*}, 邓小梅^{1,2*}

(1. 华南农业大学, 林学与风景园林学院, 广东 广州 510642; 2. 广东省森林植物种质创新与利用重点实验室, 广东 广州 510642)

摘要: [目的]为了探究高州油茶纯林中存在物候和生长指标接近但果实产量存在明显差异的植株在花芽分化期花芽形态及内源物质的动态变化, 为调控高州油茶花芽分化及产量提升提供理论参考和技术支持。[方法]以连续多年果实产量差异显著高州油茶植株“High Yield-HY”、“Low Yield-LY”为试材, 对不同产量植株花芽分化期花芽形态、花芽的可溶性糖、可溶性蛋白、淀粉及内源激素进行定量对比分析。[结果]高州油茶 HY 与 LY 花芽分化区间均在 6—10 月, 且 LY 在形态分化阶段更活跃而 HY 在生殖分化阶段更活跃; 形态分化期 LY 花芽 NSC 含量和可溶性糖/淀粉比大于 HY, 生殖分化期 HY 消耗了更多的可溶性糖, 且 C/N 比大于 LY; 10 月(雌雄蕊成熟期)HY 花芽可溶性蛋白含量显著大于 LY, 高水平的可溶性蛋白含量能促进高州油茶成花; 在花芽形态分化阶段, CTK 和 ETH 与高州油茶花芽形态分化呈正相关, 而 IAA 与形态分化呈负相关; 在生殖分化阶段, IAA、ETH 和 BR 与花芽生殖分化呈正相关, CTK 与生殖分化呈负相关。在雌雄蕊成熟期, HY 与 LY 的 IAA、ETH、BR 和 JA 含量差异显著。[结论]高州油茶 HY 与 LY 花芽分化重点时期存在差异, 在生殖分化期高水平可溶性糖及可溶性蛋白有利于花芽分化, 且在花芽分化过程中不同时期激素功能有所差异, CTK 和 ETH 有利于高州油茶花芽形态分化, 而 IAA、ETH 和 BR 则有利于花芽生殖分化。

关键词:花芽分化; 内源激素; 营养物质; 高州油茶

中图分类号 Q958.15; S154.5

文献标识码: A

文章编号: 1001-7488 () -0000-00

Differential Study on Endogenous Substances during Flower Bud Differentiation in *Camellia drupifera*

Zhen LIU¹, Chunhui SHEN¹, Mengling WEN¹, Ruchun XI^{1,2*}, Xiaomei DENG^{1,2*}

(1.College of Forestry and Landscape Architecture, South China Agricultural University, Guangzhou 510642, Guangdong, China;

2. Guangdong Key Laboratory for Innovative Development and Utilization of Forest Plant Germplasm, Guangzhou 510642, Guangdong, China)

Abstract: 【Objective】To explore the dynamic changes in flower bud morphology and endogenous substances during the flower bud differentiation period in *Camellia drupifera* plants with similar phenological and growth indicators but significant differences in fruit yield, aiming to provide theoretical references and technical support for regulating flower bud differentiation and enhancing yield in *C. drupifera*. 【Method】Using "High Yield-HY" and "Low Yield-LY" *C. drupifera* plants with significant differences in fruit yield over multiple years as materials, we conducted quantitative comparative analyses on flower bud morphology, soluble sugars, soluble proteins, starch, and endogenous hormones during the flower bud differentiation period. 【Result】The flower bud differentiation period for both HY and LY *C. drupifera* plants ranged from June to October, with LY being more active in the morphological differentiation stage and HY being more active in the reproductive differentiation stage. During the morphological differentiation stage, LY flower buds exhibited higher NSC content and soluble sugar/starch ratio compared to HY, while during the reproductive differentiation stage, HY consumed more soluble sugars, with a higher C/N ratio than LY. In October (mature stamen and pistil stage), HY flower buds showed significantly higher soluble protein content than LY, suggesting that high levels of soluble proteins promote flowering in *C. drupifera*. During the morphological differentiation stage, CTK and ETH showed a positive correlation with flower bud

morphological differentiation, while IAA showed a negative correlation. During the reproductive differentiation stage, IAA, ETH, and BR showed a positive correlation with flower bud reproductive differentiation, whereas CTK showed a negative correlation. Significant differences were observed in IAA, ETH, BR, and JA content between HY and LY during the mature stamen and pistil stage. 【Conclusion】 There are critical period differences in flower bud differentiation between HY and LY *C. drupifera* plants. High levels of soluble sugars and soluble proteins during the reproductive differentiation period favor flower bud differentiation. Additionally, hormonal functions vary during different stages of flower bud differentiation, where CTK and ETH promote flower bud morphological differentiation, while IAA, ETH, and BR promote reproductive differentiation of flower buds in *C. drupifera*.

Key words: Flower bud differentiation; Endogenous hormones; Nutrient substances; *Camellia drupifera*

高州油茶 (*Camellia drupifera*), 又称华南油茶、越南油茶或大果油茶, 属于山茶科 (Theaceae) 山茶属 (*Camellia* L.) 的常绿灌木或小中乔木。作为我国华南地区重要的木本油料树种之一, 其种子油富含不饱和脂肪酸, 具有显著的抗氧化、抗癌和免疫增强功能 (Liu et al., 2024), 因此在医药、保健食品和日用化工品领域具有广泛应用潜力, 尤其在心血管疾病的预防和治疗中表现出显著效果。

尽管高州油茶具有诸多优点, 但在前期推广栽培过程中营造了大量纯林, 导致实际生产中普遍存在花器官败育、花而不实、结果量少以及大小年现象明显等问题, 严重制约了其产业的发展(申春晖等, 2024)。当前, 国内外对高州油茶的研究主要集中在光合产物运输积累、抗旱性评价、杂交亲和性遗传评估、果实性状及品质的变化、生物量和碳储量分配以及花粉活力与储藏特性等方面(傅志强等, 2024; 高雪等, 2012; 郭梦晴等, 2020; 胡加新等, 2015; 骆琴娅漆龙霖方晰杨志林, 1993; 戚嘉敏等, 2018; 申春晖等, 2024; 杨颖等, 2018; 张恒等, 2022; 张鹏等, 2019; 张鹏等, 2018; 张鹏等, 2018; 张应中等, 2014; 张应中等, 2020; 赵君茹, 2021; 赵君茹等, 2022; 朱雯, 2017; 朱雯等, 2016; 朱雯等, 2016)。然而对高州油茶花器官生长发育的内源物质动态变化及其作用机理的研究尚未见报道。

高州油茶的生长发育周期可分为春梢生长期、花芽分化期、果实膨大期、油脂转化期和果实成熟期五个时期。其中花芽分化过程对开花结实提供基础, 具体可细分为前分化期、萼片形成期、花瓣形成期、雌蕊形成期、子房与花药形成期和雌蕊成熟期六个阶段(张鹏等, 2018; 朱雯, 2017)。在花芽分化过程中, 碳水化合物和蛋白质是植物体内的重要结构物质, 同时也是不可或缺的营养物质(周朝彬等, 2022)。其中, 非结构性碳水化合物 (Non-structural carbohydrates, NSC) 是植物代谢过程中重要的能量物质, 主要包括淀粉和可溶性糖, 其含量不仅反映了植物体内可利用碳水平, 还显著影响植物的生长与发育 (Won et al., 2022)。此外, NSC 具有调控植物源-库关系的功能, 通过淀粉与可溶性糖之间的转换, 可以有效地调控光合作用产物的积累和分配情况(He et al., 2022)。可溶性蛋白 (SP) 主要包括结构蛋白和酶蛋白, 在植物体内有重要的有机渗透调节功能, 是形态建成的物质基础。在植物花芽分化和成花过程中, NSC 和 SP 不仅是结构物质, 也是营养基础。在植物生长发育的调控过程中, 内源激素扮演着重要角色。生长素 (IAA)、细胞分裂素 (CTK)、赤霉素 (GA)、脱落酸 (ABA)、乙烯 (ETH)、油菜素内酯 (BR) 和茉莉酸 (JA) 通过建立复杂而完善的信号传递网络调控植物的生长发育。这些激素在不同阶段对植物的生长发育起到不同的作用。

目前有关油茶内源激素动态特征的研究较少, 且集中在普通油茶中。攸县油茶花芽分化阶段 GA3、IAA、CTK 促进花芽分化(陈乐, 2022)。在普通油茶的花芽分化过程中, 低水平的 IAA 和 GA3, 以及高水平的 ZR 和 ABA 对花芽的形成和分化起到积极的作用(温玥, 2019; 温玥等, 2023)。以上结果表明在花芽分化的不同时期, 不同浓度的同种内源激素对花芽分化起到不同作用, 不同的油茶品种, 内源激素的变化趋势不同, 针对具体的油茶品种探究适当的调控技术措施, 对生产上具有重要意义。

课题组根据试验林 2020 — 2022 连续三年的产量发现, 高州油茶纯林中存在一些生长指标及物候接近, 但在结果方面差异明显的植株。为了探究相同生境下影响高州油茶经济性状的因素, 本研究于 2023 年 3 月, 在上述试验林中选择了单位冠幅面积产果量 $\geq 2.0 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ 的产量高植株 (High Yield-HY) 和连续三年只开花但不结果 (或结果很少), 单位冠幅面积产果量 $< 0.5 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ 的产量低植株 (Low Yield-LY)

进行花芽分化过程中内源物质含量动态,探究其对高州油茶花芽分化期的影响,为高州油茶生殖生理调控提供理论技术支撑。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为高州油茶,采自华南农业大学增城宁西油茶良种繁育示范基地,试验地属亚热带-热带湿润季风气候,年平均温度 21.9 °C,年平均降雨量为 2 004.5 mm,土壤为红壤,pH 值为 4.6,有机质含量为 8.57 g·kg⁻¹,田间持水量为 20.41 %,土壤密度为 1.55 g·cm⁻³。

试验林总面积为 1 hm²,为 2010 年采用 1 年生高州油茶实生苗造林,种植穴规格 50 cm × 50 cm × 40 cm,每穴施有机肥 0.5 kg,株行距 3.0 m × 3.0 m,现林分林木保存率为 87.5%,林分按油茶丰产林标准进行日常管理,目前林分总体长势良好,并已投产。于 2023 年 3 月进行林分调查,试验林平均地径 (9.5±1.2) cm,平均树高 (3.0±0.9) m,平均冠幅 (东西×南北) (2.3±0.5) m × (2.7±0.3) m。

根据 2020 年、2021 年、2022 年连续三年的产量测定数据,本课题组发现试验林中存在一些生长指标及物候接近,但在结果方面差异明显的高州油茶植株。为了探究相同生境下影响高州油茶经济性状的因素,本研究于 2023 年 3 月,在上述试验林中选择了单位冠幅面积产果量≥2.0 kg·m⁻²的产量高植株 (High Yiled-HY) 和连续三年只开花但不结果 (或结果很少),单位冠幅面积产果量<0.5 kg·m⁻²的产量低植株 (Low Yiled-LY) 各 5 株作为试验样树并挂牌标记,在花芽分化期进行内源物质测定。HY 样树平均地径 (10.5±1.1) cm,树高 (3.3±0.6) m,冠幅 (东西×南北) 2.6 m×2.4 m。LY 样树平均地径 (10.2±1.4) cm,树高 (3.4±0.7) m,冠幅 (东西×南北) 2.7 m×2.6 m。

实验期对样树进行常规管理。根据朱雯的研究方法与结果(朱雯, 2017),分别在 2023 年 6 月 (萼片形成期)、7 月 (花瓣形成期)、8 月 (雌雄蕊形成期)、9 月 (子房与花药形成期)、10 月 (雌雄蕊成熟期) 进行采样,每次从样树树体的不同方向和随机枝条采集花芽 60 个,其中 30 个用于花芽形态结构观测,另外 30 个花芽放入 50 mL 离心管中分装后一起放进干冰保存并带回实验室,置于-80 °C 冰箱保持,用于内源物质 (激素、淀粉、可溶性糖、可溶性蛋白) 测定。

1.2 试验方法

1.2.1 花芽形态结构

花芽外部形态观测:将采集到的 HY 和 LY 新鲜花芽各 30 个,用游标卡尺测量花芽的长度和宽度,精确至 0.01 mm,并观察记录其外部形态特征。

花芽含水率测定:在外部形态观测前,称量 30 个花芽的鲜质量,后置于 65 °C 烘箱恒温烘 24 h 以上 (至恒质量),冷却后及时称量其干质量,计算其含水率。

1.2.2 花芽营养物质 (可溶性糖、淀粉、可溶性蛋白) 含量测定

于 2023 年 6 — 10 月,在花芽分化五个时期采集 HY 和 LY 的花芽样品进行测定。将采得的花芽在液氮中充分研磨,待测。可溶性糖、淀粉、可溶性蛋白的含量测定均采用微量法,采用苏州科铭生物技术有限公司提供的标准试剂盒,每个指标均设 3 次重复,测定过程中使用的主要仪器有冷冻研磨仪、台式离心机 (Eppendorf) 和 Microplate Reader (Multiskan FC, Thermo fisher scientific, Waltham, MA, USA),并根据说明书计算样品含量。

1.2.3 花芽激素含量测定

样品处理:取出-80 °C 保存的各器官样品,液氮分开研磨后。通过酶联免疫吸附试验 (ELISA) 测定细胞分裂素 (CTK)、脱落酸 (ABA)、生长素 (IAA)、赤霉素 (GA)、油菜素内酯 (BR)、乙烯 (ETH) 6 种内源激素含量。ELISA 试剂盒由广州奥瑞达生物技术有限公司 (中国,广州) 提供。用 Microplate Reader (Multiskan FC, Thermo fisher scientific, Waltham, MA, USA) 酶标仪,以试剂盒内标准物的浓度为横坐标,测得的 OD 值为纵坐标,绘制标准曲线,得到直线回归方程式,计算样品含量。

1.3 数据分析

试验数据统计分析采用 IBM SPSS20 进行差异显著性分析 (单因素 (ANOVA) 方差分析,最小显著性差异 (LSD) 法)。图表采用 Origin 2023 绘制。

2 结果与分析

2.1 高州油茶花芽分化期不同产量植株物候及形态特征

根据对高州油茶 HY 和 LY 植株的物候观察,发现它们在 2 月下旬至 3 月上旬开始萌发春梢,到了 4 月上旬,春梢进入半木质化状态,随后在 4 月下旬基本完成了新梢生长,其中 HY 的春梢生长量为 (8.1 ± 0.6) cm, LY 为 (7.9 ± 1.1) cm。到了 5 月下旬, HY 和 LY 的花芽开始分化。

基于课题组之前对高州油茶花芽分化期的观测(朱雯, 2017),本研究将 HY 和 LY 的花芽分化过程分为 6 个阶段,即前分化期、萼片形成期、花瓣形成期、雌雄蕊形成期、子房与花药形成期、雌雄蕊成熟期。各个时期的外观形态从萼片分化期开始观测,详细的测定结果见图 1。总体而言,在花芽的生殖分化阶段(雌雄蕊形成期、子房与花药形成期、雌雄蕊成熟期),HY 的花芽宽度显著高于 LY,并且在宽度增长方面比 LY 更为活跃。

2.1.1 萼片形成期不同产量植株花芽形态差异

6 月中旬,高州油茶的花芽进入前分化期结束阶段,随后进入萼片分化期,这一阶段约持续 15 — 20 d,此时花芽逐渐变宽,左右可见 3 片苞片。HY 的花芽长度为 (6.06 ± 0.70) mm,宽度为 (4.07 ± 0.31) mm; LY 的花芽长度为 (3.92 ± 0.32) mm,宽度为 (3.62 ± 0.30) mm。该时期 HY 的花芽长宽显著高于 LY。

2.1.2 花瓣形成期不同产量植株花芽形态差异

7 月上旬至下旬, HY 和 LY 进入花瓣形成期,此时花芽膨大速度加快,形状近似长椭圆形。此时, HY 的花芽长度为 (8.61 ± 0.43) mm,宽度为 (4.56 ± 0.38) mm; LY 的花芽长度为 (7.63 ± 0.24) mm,宽度为 (5.14 ± 0.30) mm。此时 LY 的花芽长宽增量高于 HY,显示出更为旺盛的形态分化。

2.1.3 雌雄蕊形成期不同产量植株花芽形态差异

7 月上旬至 8 月下旬,花芽分化迅速,长度增长较快,新增苞片上覆少量绒毛,苞片数量增至 4~5 片,花芽进入雌雄蕊形成期。在这一阶段, HY 的花芽长度为 (10.54 ± 0.26) mm,宽度为 (5.67 ± 0.28) mm; LY 的花芽长度为 (10.90 ± 0.36) mm,宽度为 (5.72 ± 0.54) mm。LY 的花芽长度增加高于 HY。

2.1.4 子房与花药形成期不同产量植株花芽形态差异

9 月进入雌雄蕊形成期,雌蕊原基形成子房,雄蕊原基分化形成花药,花芽进入子房与花药形成期。此时, HY 的花芽长度为 (19.71 ± 0.72) mm,宽度为 (8.75 ± 0.19) mm; LY 的花芽长度为 (19.81 ± 1.02) mm,宽度为 (7.99 ± 0.30) mm。此时 HY 的花芽宽度显著大于 LY,且宽度增长速度更为旺盛,花芽形态圆胖,苞片附有大量绒毛。

2.1.5 雌雄蕊成熟期不同产量植株花芽形态差异

到了 10 月,高州油茶的花芽花药和子房基本发育成型,迟发育的花芽也基本完成分化。在这一时期, HY 的花芽长度为 (20.18 ± 0.64) mm,宽度为 (9.63 ± 0.20) mm; LY 的花芽长度为 (19.48 ± 0.48) mm,宽度为 (8.68 ± 0.32) mm。这一时期花芽的纵向生长基本停滞,转为宽度增长,花芽形态圆胖,颜色由嫩绿逐渐转为黄绿,基本发育成熟。

2.1.6 花芽分化期不同产量植株花芽长宽比

在高州油茶花芽分化过程中, HY 与 LY 的长宽比(长/宽)变化如图 1 所示。从 6 月中旬起, HY 花芽的平均长度由 6.06 ± 0.70 mm 增长至 10 月的 20.18 ± 0.64 mm,宽度则从 4.07 ± 0.31 mm 增至 9.63 ± 0.20 mm。与此对比, LY 花芽的长宽比呈现出先迅速上升,后下降的趋势。6 月至 7 月花芽纵向生长速度超过横向,导致 HY 与 LY 的长宽比均呈上升趋势。进入 8 月 HY 花芽逐渐由营养分化向生殖分化过渡,横向生长速度加快,其长宽比趋于稳定;而 LY 花芽的横向生长速度较弱,长宽比持续上升。进入 9 月,花芽处于子房与花药形成期, HY 与 LY 花芽的纵向和横向生长速度保持较快,长宽比达到最大值(分别为 2.25 和 2.49)。随着花芽分化至 10 月后,雌雄蕊趋于成熟, HY 与 LY 花芽的纵向生长基本停滞,但仍有横向增宽,长宽比略有回落。

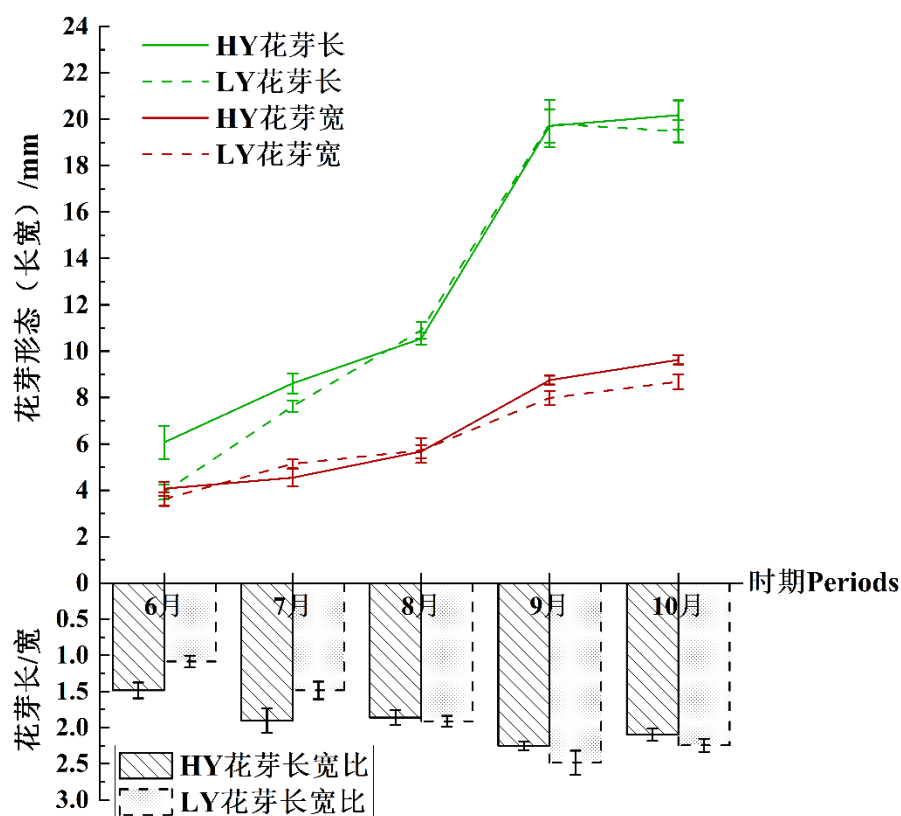


图1 高州油茶花芽分化期不同产量植株花芽形态

Fig.1 Flower Bud Morphology of *C. drupifera* Plants with Different Yield Levels during Flower Bud Differentiation

注：其中绿色线条代表产量高植株(HY)，红色代表产量低植株(LY)，实线代表花芽长，虚线代表花芽宽，“*”代表 HY 与 LY 在相同花芽分化时期花芽形态差异显著。Note: Green solid lines represent high-yield plants (HY), red solid lines represent low-yield plants (LY). Solid lines indicate flower bud length, dashed lines indicate flower bud width. “*” indicates significant differences in flower bud morphology between HY and LY during the same flower bud differentiation stage.

2.2 花芽分化期不同产量植株花芽含水率变化

高州油茶花芽分化过程中花芽的含水率变化如图 2 所示。从 6 月到 10 月期间，HY 花芽的含水率在 47.66 %至 51.98 %之间波动，呈现出“ $\searrow \nearrow$ ”的趋势；而 LY 花芽的含水率则在 49.11 %至 51.01 %之间变化，整体上呈现缓慢上升的趋势。

6 月至 7 月，HY 与 LY 花芽处于营养分化阶段，组织生长加快，这一阶段花芽的含水量略有降低或保持平缓。进入 8 月，花芽进入生殖分化阶段，HY 花芽的纵向生长速度较快，导致含水率略有下降；而 LY 花芽的生长速度较弱，含水率则略有上升。至 9 月，HY 花芽的子房与花药开始形成，导致含水率迅速上升。随着进入雌雄蕊成熟期，花芽基本完成分化，内部营养物质增多，因此含水率有所下降。

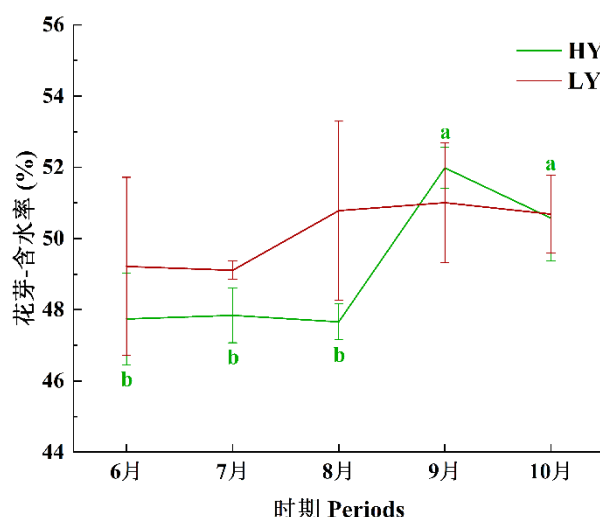


图2 高州油茶花芽分化期不同产量植株花芽含水率

Fig.2 Flower Bud Moisture Content of *C. drupifera* Plants with Different Yield Levels during Flower Bud Differentiation

注：其中绿色线条代表产量高植株(HY)，红色代表产量低植株(LY)，大写字母表示相同花芽分化期间不同产量植株间内源物质显著差异，小写字母表示相同产量植株在不同花芽分化时期内源物质显著差异，下同。Note: Green lines represent high-yield plants (HY), red lines represent low-yield plants (LY). Uppercase letters indicate significant differences in endogenous substances between plants with different yields during the same flower bud differentiation stage, while lowercase letters indicate significant differences in endogenous substances between plants with the same yield during different flower bud differentiation stages, as shown below.

2.3 花芽分化期不同产量植株花芽可溶性糖含量

花芽细胞中的可溶性糖积累能有效降低水势，促使水和溶质向细胞内流动，为花芽提供分化所需的水分和营养物质。此外，花芽的糖代谢水平维持适当强度可以确保营养物质被迅速转化，从而增加细胞质浓度，调节植物源库关系。

高州油茶 HY 与 LY 的可溶性糖含量变化特征如图 3 所示，整体呈现出先上升后下降的变化趋势。在 7 月（花瓣形成期），HY 与 LY 的可溶性糖含量达到最大值，分别为 $26.95 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 $33.71 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。8 月进入雌雄蕊形成期，花芽中的可溶性糖被迅速消耗。到了 10 月，HY 与 LY 的花芽基本完成分化，分化活性迅速降低，大部分可溶性糖转化为贮藏类糖类。

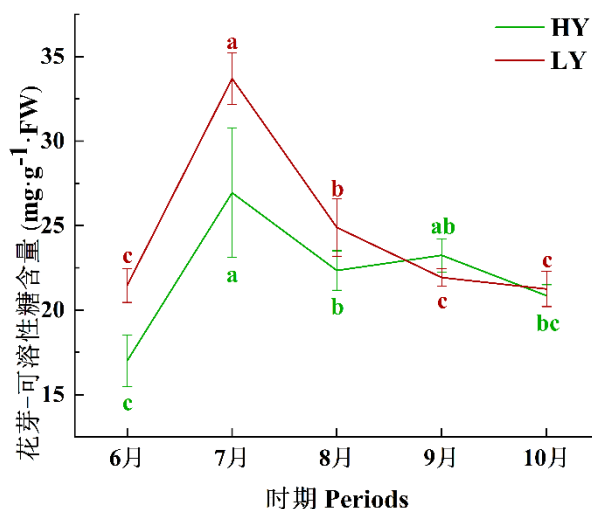


图3 高州油茶花芽分化期不同产量植株花芽可溶性糖含量

Fig.3 Soluble Sugar Content in Flower Buds of *Camellia drupifera* Plants with Different Yield Levels during Flower Bud Differentiation

2.4 花芽分化期不同产量植株花芽淀粉含量

图 4 展示了 HY 与 LY 花芽在不同分化阶段的淀粉含量变化。

HY 与 LY 花芽淀粉含量变化均呈现“↗↘↗”的趋势，但是变化转折点存在差异。具体来说，6 月份淀粉含量最低，为 $9.68 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ，7 月份最高，达到 $11.86 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。相比之下，LY 的淀粉含量在 6 月份最低（ $8.49 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ），8 月份最高为 $12.47 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

这可能是因为在 6 月份（萼片形成期），HY 和 LY 花芽刚经过前分化期，体积较小，淀粉积累量较低。随着进入花瓣形成期，花芽体积持续增大，淀粉开始积累并且含量增加。到了 8 月份，花芽进入生殖分化阶段，HY 的花芽纵向和横向生长活跃，淀粉转化为可溶性糖，同时参与雌雄蕊的分化过程；而 LY 的花芽纵向生长相对较弱，淀粉则继续积累。9 月份（子房与花药形成期），无论是 HY 还是 LY，淀粉含量均有所下降，这些淀粉为组织的分化提供了营养支持。到了 10 月份，正常株与 LY 的花芽分化基本完成，淀粉含量再次上升。

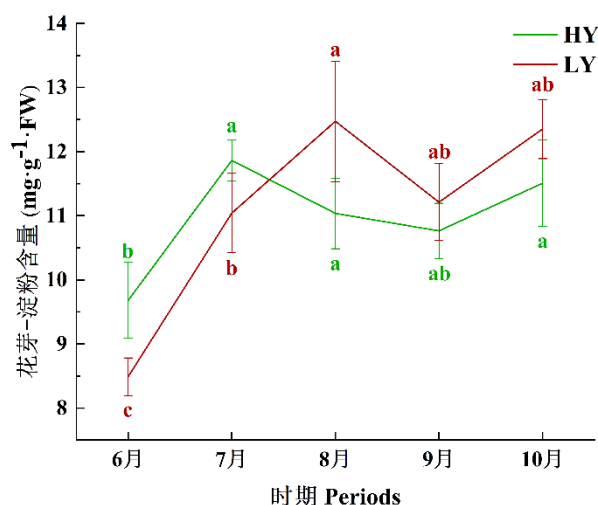


图 4 高州油茶花芽分化期不同产量植株花芽淀粉含量

Fig.4 Starch Content in Flower Buds of *C. drupifera* Plants with Different Yield Levels during Flower Bud Differentiation

2.5 花芽分化期不同产量植株花芽非结构性碳水化合物（NSC）含量

图 5A 展示了高州油茶 HY 与 LY 在花芽分化期 NSC 的动态变化特征。HY 与 LY 花芽的 NSC 含量均表现为“↗↘→”趋势。具体来说，HY 花芽 NSC 含量在 6 月达到最低点（ $26.68 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ），而 LY 花芽 NSC 含量在 10 月达到最低点（ $34.78 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ）。7 月 HY 和 LY 花芽的 NSC 含量同时达到最高点，分别为 $38.81 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $44.75 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。进入雌雄蕊形成期（8 月），两者的 NSC 被快速消耗，9 月和 10 月 HY 与 LY 花芽 NSC 含量保持相对稳定。

图 5B 中显示的是花芽分化过程中可溶性糖与淀粉的比值。结果表明，HY 和 LY 花芽分化期内 NSC 的主要形式是可溶性糖，各时期可溶性糖占总 NSC 的比例均高于 50%。在 6 月和 7 月，LY 花芽可溶性糖/淀粉比值显著高于 HY，表明此时 LY 花芽形态分化更为旺盛，其可溶性糖含量显著高于淀粉。8 月（雌雄蕊形成期）开始，HY 和 LY 花芽中的可溶性糖被迅速消耗，使得可溶性糖与淀粉的比值回落。到 10 月（雌雄蕊成熟期）花芽基本完成分化，组织生长放缓，HY 和 LY 花芽可溶性糖含量降低，淀粉含量增加，可溶性糖/淀粉比值继续下降。

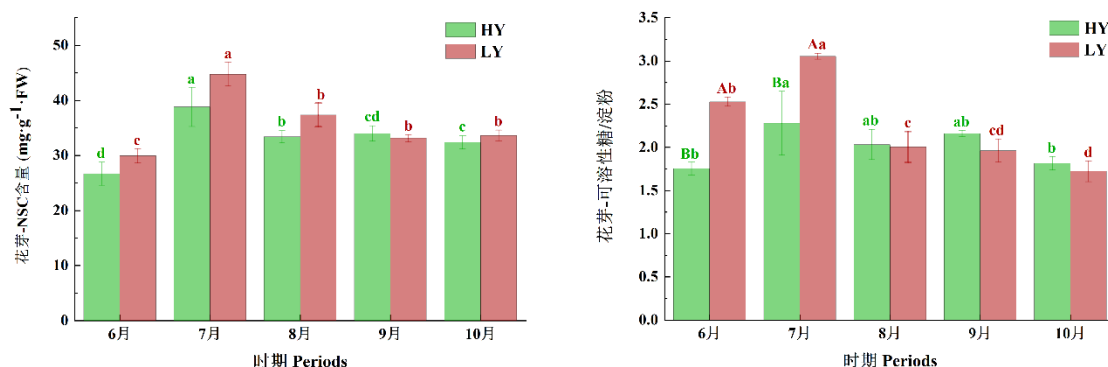


图5 高州油茶花芽分化期不同产量植株花芽 NSC 含量及可溶性糖/淀粉

Fig.5 NSC Content and Soluble Sugar/Starch Ratio in Flower Buds of *C. drupifera* Plants with Different Yield Levels during Flower Bud Differentiation

2.6 花芽分化期不同产量植株花芽可溶性蛋白含量

图 6A 展示了高州油茶 HY 与 LY 花芽在不同发育阶段的可溶性蛋白动态特征。HY 花芽分化过程中，可溶性蛋白含量呈“ $\nearrow \searrow \nearrow$ ”趋势。7 月可溶性蛋白含量最低 ($415.55 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)，而在 10 月达到最大值 ($1011.76 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)；LY 花芽的可溶性蛋白含量先上升，但随后下降，8 月达到最大值 ($716.81 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)。

HY 花芽在 10 月的可溶性蛋白含量迅速上升，显著高于 LY 花芽。通过可溶性糖含量与可溶性蛋白含量的比值作为花芽分化过程中 C/N 值变化的指标 (图 6B)。在形态分化期 HY 与 LY 花芽 C/N 接近，在进入生殖分化阶段 (8—10 月分别对应雌雄蕊形成期、子房与花药形成期、雌雄蕊成熟期) 后，HY 与 LY 花芽的 C/N 值差异显著。

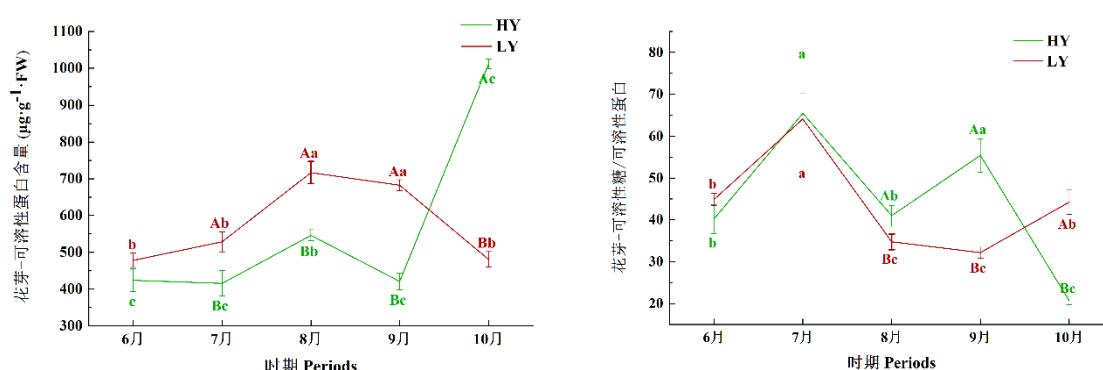


图6 高州油茶花芽分化期不同产量植株花芽可溶性蛋白含量及可溶性糖/可溶性蛋白

Fig.6 Soluble Protein Content and Soluble Sugar/Soluble Protein Ratio in Flower Buds of *C. drupifera* Plants with Different Yield Levels during Flower Bud Differentiation

2.7 花芽分化期不同产量植株花芽激素含量

2.7.1 吲哚乙酸 (IAA) 含量动态特征

6—10 月高州油茶花芽分化过程可分为形态分化阶段 (萼片形成期；花瓣形成期) 和生殖分化阶段 (雌雄蕊形成期；子房与花药形成期；雌雄蕊成熟期)。图 7A 显示了 HY 与 LY 在花芽分化过程中花芽 IAA 含量的变化：8 月可能为花芽从形态分化转至生殖分化的转折期。结果表明：HY 花芽 IAA 含量更为丰富，变化较为平稳且基本始终高于 LY。LY 花芽 IAA 含量呈“W”型变化趋势，而 HY 和 LY 在花芽分化期的 IAA 含量变化趋势相反。

HY 花芽 IAA 含量在 7 月 (花瓣形成期) 达到第一个峰值，为 $0.19 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ ；在 9 月 (子房与花药形成期) 达到第二个峰值，为 $0.20 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ 。LY 花芽 IAA 含量总体呈“W”型变化趋势，在 7 月 (花瓣形成期) 达到第一个谷值 ($0.10 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$)，在 9 月 (子房与花药形成期) 达到第二个谷值 ($0.12 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$)。

2.7.2 细胞分裂素 (CTK) 含量动态特征

图 7B 展示了高州油茶 HY 与 LY 花芽分化过程中花芽的 CTK 含量变化。HY 在花芽分化过程中, 花芽 CTK 含量呈现先上升后迅速下降的趋势, 并在花瓣形成期 (7 月) 达到峰值 $432.23 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$ 。进入生殖分化阶段后, HY 花芽 CTK 含量显著下调。相比之下, LY 花芽分化过程中, 花芽 CTK 含量呈现“ $\nearrow\searrow\nearrow$ ”型变化趋势。在雌雄蕊形成期 (8 月) 达到第一个峰值 ($402.21 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$), 在雌雄蕊成熟期 (10 月) 达到第二个峰值 ($388.72 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$)。进入生殖分化阶段后, HY 和 LY 花芽中的 CTK 含量均有下降趋势, 但 LY 花芽 CTK 含量在子房与花药形成期 (9 月) 出现回升, 而 HY 花芽 CTK 含量继续下降。在雌雄蕊成熟期 (10 月), LY 花芽 CTK 含量较 HY 高 70.9%。

2.7.3 脱落酸 (ABA) 含量动态特征

图 7C 展示了高州油茶 HY 与 LY 花芽 ABA 含量的变化。在整个花芽分化过程中, LY 花芽 ABA 含量始终高于 HY。在萼片形成期 (6 月), HY 与 LY 花芽的 ABA 含量差异最为显著, LY 花芽 ABA 含量比 HY 高出 60.9 %。

HY 花芽 ABA 含量整体呈“M”型变化。在花瓣形成期 (7 月), ABA 含量达到第一个峰值 ($431.26 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$); 在子房与花药形成期 (9 月) 达到第二个峰值 ($390.07 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$)。LY 花芽分化过程中花芽 ABA 含量整体呈逐渐下降的趋势。在雌雄蕊形成期 (8 月), ABA 含量降至 $432.69 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$, 随后略有回升, 但是在雌雄蕊成熟期 (10 月) 时, ABA 含量降至最低值 ($413.92 \text{ ng}\cdot\text{g}^{-1}$)。

2.7.4 乙烯 (ETH) 含量动态特征

HY 和 LY 花芽 ETH 含量变化趋势相反 (图 7D)。HY 花芽中 ETH 含量呈“W”型变化。在花瓣形成期 (7 月), ETH 含量达到第一个谷值 ($0.26 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$); 在子房与花药形成期 (9 月), 达到第二个谷值 ($0.35 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$)。ETH 含量在雌雄蕊形成期 (8 月) 达到最大值 ($0.51 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$)。LY 花芽中 ETH 含量呈“M”型变化。在花瓣形成期 (7 月), ETH 含量达到第一个峰值 ($0.47 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$); 在子房与花药形成期 (9 月), 达到第二个峰值 ($0.39 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$)。ETH 含量在雌雄蕊成熟期 (10 月) 达到最小值 ($0.24 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$)。

2.7.5 油菜素内酯 (BR) 含量动态特征

HY 和 LY 花芽 BR 含量变化趋势相似 (图 7E), 随着花芽分化进程, HY 与 LY 花芽间的 BR 含量差距逐渐变大。在子房与花药形成期 (9 月) 和雌雄蕊成熟期 (10 月), HY 与 LY 花芽 BR 含量的差距最为显著, HY 花芽 BR 含量分别比 LY 高 133.2 % 和 98.2 %。

HY 在花芽分化过程中, 花芽 BR 含量先下降后上升。在花瓣形成期 (7 月), HY 花芽中的 BR 含量达到最低值 ($0.74 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$)。进入生殖分化阶段后, BR 含量显著上调, 在雌雄蕊形成期 (10 月) 达到最大值 ($1.23 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$)。LY 花芽中 BR 含量整体呈“ $\searrow\rightarrow\nearrow$ ”型趋势, 在花瓣形成期 (7 月), LY 花芽中的 BR 含量下降至 $0.53 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$, 随后保持平稳。在雌雄蕊形成期 (8 月), LY 花芽中的 BR 含量上升至 $0.62 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

2.7.6 茉莉酸 (JA) 含量动态特征

HY 和 LY 花芽 JA 含量在形态分化阶段 (7 月) 有较大差异, 但是进入花芽生殖分化阶段后 JA 变化趋势相似, HY 与 LY 花芽 JA 含量均保持在较高水平 (图 7F)。

HY 花芽中 JA 含量呈“ $\searrow\nearrow\searrow$ ”的趋势。在花瓣形成期 (8 月), HY 花芽中 JA 含量达到最低值 ($24.92 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$), 而在子房与花药形成期 (9 月) 达到最大值 ($36.21 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$)。LY 花芽中 JA 含量呈现出“ $\nearrow\searrow\nearrow$ ”型变化。在花瓣形成期 (7 月), LY 花芽中 JA 含量达到第一个峰值 ($36.76 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$), 在雌雄蕊成熟期 (10 月) 达到第二个峰值 ($36.67 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$)。在雌雄蕊形成期 (8 月), LY 花芽中 JA 含量最低, 仅为 $17.66 \text{ pmol}\cdot\text{g}^{-1}$ 。

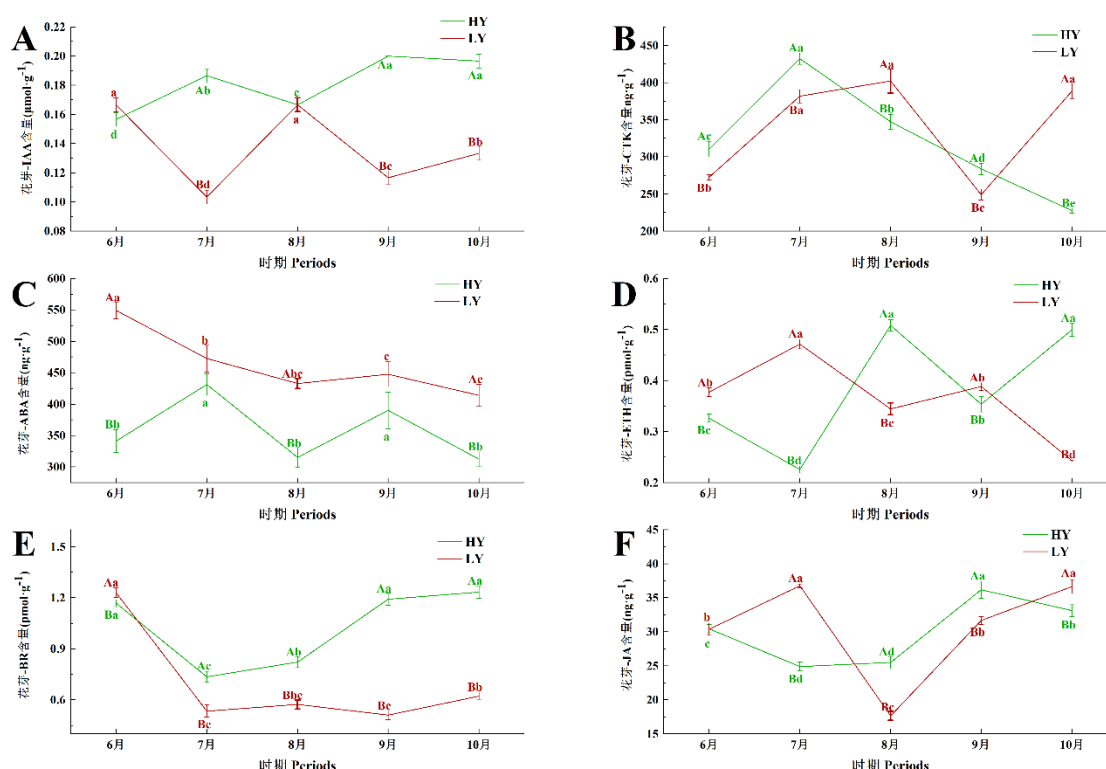


图 7 高州油茶花芽分化期不同产量植株花芽内源激素含量

Fig.7 ndogenous Hormone Content in Flower Buds of *C. drupifera* Plants with Different Yield Levels during Flower Bud Differentiation

注：A-F 依次为不同产量植株花芽吲哚乙酸（IAA）、细胞分裂素（CTK）、脱落酸（ABA）、乙烯（ETH）、油菜素内酯（BR）、茉莉酸（JA）含量。Note: A-F represent the content of indole-3-acetic acid (IAA), cytokinin (CTK), abscisic acid (ABA), ethylene (ETH), brassinosteroid (BR), and jasmonic acid (JA) in flower buds of plants with different yields, respectively.

3 讨论

3.1 花芽分化期不同产量植株花芽分化及营养物质含量差异

与揭阳种植区相比（5 月中旬至 10 月中旬）(张鹏等, 2018)，试验样地高州油茶花芽分化期（6 月下旬至 10 月下旬）总体推迟。不同产量样树均能正常完成分化过程，同一棵样树上光照条件良好的花芽分化速度更快。萼片形成期，HY 花芽的平均长度和宽度均高于 LY。花芽分化完成后，LY 花芽的纵向生长速度比 HY 更为旺盛，分别增长了 397 %和 233 %。花芽分化过程中需要大量水分，特别是在 8 月，花芽的含水率迅速上升，这时花芽进入生殖分化阶段。同时，8 月高州油茶果实逐渐进入油脂转化的关键期，果实消耗大量水分(傅志强等, 2024; 申春晖等, 2024; 朱雯, 2017)。因此，在这一时期需要做好林地的水肥管理，以确保花芽的正常分化和果实发育。

淀粉在花芽分化过程中作为主要的贮藏类糖类物质，其动态变化反映了花芽的生理需求。HY 与 LY 花芽中淀粉含量均呈现上升趋势。8 月，花芽进入生殖分化阶段，HY 淀粉含量明显下降，而 LY 淀粉含量则显著高于 HY。这表明 LY 可能由于其生殖分化趋势相对较弱，糖类物质得以通过淀粉形式更多地积累。随着花芽分化的基本完成，高州油茶 HY 与 LY 的花芽淀粉含量均有所上升，这一趋势与攸县油茶花芽淀粉动态变化特征相似(陈乐, 2022)。可溶性糖作为直接被利用的养分形式，其含量变化也反映了花芽的能量需求。HY 与 LY 可溶性糖含量均在 7 月（花瓣形成期）达到最高点，随后在进入生殖分化阶段时迅速消耗。这表明在生殖分化阶段，花芽需要更多的能量供应。在对普通油茶的研究也发现花芽分化时期的可溶性糖含量呈现先上升后下降的趋势，表明可溶性糖的快速消耗与油茶花芽的能量需求密切相关(陈显, 2013; 温玥, 2019)。非结构性碳水化合物（NSC）主要由可溶性糖和淀粉组成，反映了植物可利用的碳水平(Won et al., 2022)。本研究观察到，在 6 月和 7 月，LY 的 NSC 含量高于 HY，同时可溶性糖

与淀粉的比例也明显高于 HY。这表明在形态分化阶段, LY 可利用碳的水平更高, 可能是因为 LY 形态分化更为旺盛。然而, 进入生殖分化阶段(8 月后), LY 的可溶性糖/淀粉比值大幅下降, 甚至低于 HY 的水平。这可能是因为 LY 在生殖分化阶段相对前期形态分化较弱, 更多的糖类物质以淀粉形式被贮藏。研究结果显示, HY 在生殖分化期间的淀粉水平低于形态分化期, 与 LY 的情况相反。此外, HY 与 LY 在花芽形态分化期间的可溶性糖水平显著高于生殖分化期, 这表明在形态分化阶段需要更多的能量供应与物质积累, 因此可溶性糖被快速消耗。

可溶性蛋白质在油茶花芽分化过程中发挥着关键作用, 其大量积累是成花的前提(孙乃波和张志宏, 2006)。本研究观察到, 在雌雄蕊成熟期前, HY 与 LY 的花芽可溶性蛋白水平普遍表现为先上升后下降的趋势。这一变化规律与‘湘林’油茶和枣(*Ziziphus jujuba*)的研究结果一致(阿布都卡尤木·阿依麦提, 2021; 温玥等, 2023)。随着进入雌雄蕊成熟期, HY 花芽中的可溶性蛋白含量显著上升, 而 LY 花芽中的可溶性蛋白含量则显著下降。后续观察发现, HY 与 LY 在花期时间上也存在差异, 这可能是导致 HY 花期早于 LY 的一个重要原因。此外, 研究表明, 碳氮比(C/N 比)对于植物花性分化起着至关重要的调控作用。以柿子(*Diospyros kaki*)为例, 较高的碳氮比有利于雌花的形成, 而较低的碳氮比则促进雄花的形成(Wang et al., 2023)。本研究发现, 在生殖分化阶段, HY 的 C/N 比显著高于 LY, 这表明高 C/N 比可能促进了产量高样树 HY 花芽的生殖分化过程。

3.2 花芽分化期不同产量植株内源激素含量差异

高州油茶不同产量植株 HY 和 LY 在花芽分化过程中, 生长素(IAA)的变化趋势呈现明显差异。正常株的 IAA 含量呈现“M”型变化, 而低产株则呈“W”型。在形态分化和生殖分化阶段, HY 的 IAA 水平高于 LY。而 LY 花芽形态分化优于 HY, HY 样树生殖分化能力较强, 表明低水平 IAA 可能促进了高州油茶花芽形态分化, 高水平 IAA 则对生殖分化有促进作用。HY 花芽分化过程中的 IAA 动态特征与‘湘林 8 号’、‘粤华 5 号’、‘湘林 27’等油茶品种相似, 但与‘铁城一号’、‘秋花 1 号’、‘春花 3 号’不同, 可能由于品种间特异性(陈乐, 2022; 李孟南等, 2021; 温玥等, 2023; 喻雄等, 2019)。

细胞分裂素(CTK)在高州油茶 HY 和 LY 的花芽在花瓣形成期(7 月)均达到高峰, 随后进入生殖分化期, HY 花芽中 CTK 含量逐渐下降, 而 LY 则先下降后上升, 整体维持较高水平。麻风树(*Jatropha curcas*)的雌花原基在早期发育阶段需要 CTK 的诱导作用, 但在发育后期仅需较低浓度的 CTK(Xiao et al., 2018)。黄润生等人研究发现, 在高州油茶花芽分化后期, 顺式和反式玉米素的含量均呈下降趋势(黄润生等, 2021)。因此本研究认为 CTK 的积累有利于促进花芽形态分化, 而在生殖分化阶段, 较低浓度的 CTK 更为敏感, 高水平的 CTK 可能抑制高州油茶花芽的孢子体和配子体分化。

脱落酸(ABA)在产量高样树 HY 花芽分化过程中呈现“M”型变化, 而 LY 则逐渐下降。在整个研究期间, HY 的 ABA 浓度始终低于 LY。LY 在花芽形态分化更旺盛的表现与‘春花 3 号’脱落酸含量正相关的研究一致(陈乐, 2022)。此外, 研究显示, 内源脱落酸(ABA)对三角梅(*Bougainvillea spectabilis*)和文冠果(*Xanthoceras sorbifolium*)的花器官发育有一定促进作用(肖安琪, 2016; 张宁等, 2019)。这些研究表明, ABA 在花芽发育调控中具有复杂性和种类特异性。ABA 在高州油茶花芽分化过程中的具体作用仍需进一步研究探索。

乙烯(ETH)在高州油茶花芽分化过程中, HY 和 LY 花芽中的 ETH 变化呈相反趋势。形态分化期, LY 花芽中的 ETH 浓度显著高于 HY, 而在生殖分化期, HY 的 ETH 浓度则显著高于 LY。在雌雄蕊成熟期, HY 花芽中的 ETH 浓度显著高于 LY, 表明 ETH 可能是调控高州油茶花期的重要因素之一。ETH 在调节植物花器官发育中起重要作用, 高浓度的 ETH 可能促进植物花芽的形态和生殖分化(Khan et al., 2017; 邓彪等, 2022; 普跃等, 2024)。

油菜素内酯(BR)对高州油茶花芽生殖分化具有促进作用。在生殖分化期, HY 花芽中的 BR 浓度显著高于 LY, 且两者的 BR 浓度均呈上升趋势。BR 在其他植物中也显示出促进花芽分化的作用, 尤其在低温处理后, 能够促进恢复生长和花芽形成(Yu et al., 2021)Yuan。

茉莉酸(JA)在高州油茶花芽分化过程中, HY与LY花芽中的JA浓度出现较大波动。雌雄蕊成熟期(10月), LY花芽中的JA浓度显著高于HY。茉莉酸参与花的发育和开放, 并调节开放花的初级和次级代谢(Huang et al., 2023; Zhao et al., 2022), 表明其在高州油茶的生殖分化过程中发挥重要作用。

总结高州油茶产量高样树(HY)与产量低样树(LY)在花芽分化各阶段的内源激素动态特征: 在形态分化阶段, LY的形态分化趋势更为明显, 表现为较高的细胞分裂素(CTK)和乙烯(ETH)含量, 以及较低的生长素(IAA)含量, 这些因素有利于花芽的形态分化。在生殖分化阶段, HY的生殖分化趋势更为显著, 表现为较高的IAA、ETH和油菜素内酯(BR)含量, 以及较低的CTK含量。这表明IAA、ETH和BR能够促进花芽的生殖分化, 而CTK在此阶段只需维持较低水平。在雌雄蕊成熟期(10月), HY和LY花芽的IAA、ETH、BR和茉莉酸(JA)含量存在显著差异, 推测这四种激素的不同含量可能与两者的花期以及最终结实量的差异密切相关。

4 结论

本研究选取高州油茶试验林中连年产量高植株(HY)与连年产量低植株(LY)作为试验材料, 通过测定分析二者在花芽分化期的形态、内源物质(可溶性糖、可溶性蛋白、淀粉、激素)的动态差异, 揭示了这些物质在高州油茶体内的积累、转运和需求模式, 阐释它们在花芽分化期的功能及其调控作用。初步发现了: 在花芽分化特征上, 高州油茶HY与LY花芽分化区间均在6—10月。花芽形态分化阶段, LY花芽分化较HY更活跃, 生殖分化阶段HY分化更活跃。在花芽营养物质含量上, 形态分化期LY花芽NSC含量和可溶性糖/淀粉比大于HY, 生殖分化期HY消耗了更多的可溶性糖, 且C/N比大于LY。10月(雌雄蕊成熟期)HY花芽可溶性蛋白含量显著大于LY, 高水平的可溶性蛋白含量能促进高州油茶成花。在花芽内源激素含量上, 在花芽形态分化阶段, CTK和ETH与高州油茶花芽形态分化呈正相关, 而IAA与形态分化呈负相关; 在生殖分化阶段, IAA、ETH和BR与花芽生殖分化呈正相关, CTK与生殖分化呈负相关。在雌雄蕊成熟期, HY与LY的IAA、ETH、BR和JA含量差异显著, 推测它们与两者花期以及最终结实存在差异相关。

营养物质和内源激素的动态变化反映了花芽分化中的代谢需求和优先顺序, 为进一步探究高州油茶花芽形态和生殖的调控机制提供了方向。本研究对高州油茶不同产量植株花芽分化期内源物质的动态特征进行了初步探讨。然而, 目前的研究深度尚显不足, 各种内源物质之间的明确的相互作用尚不清晰。应用基因组学等研究手段深入研究高州油茶花器官发育中的调控网络, 有助于解析高州油茶产量差异的深层机制。

参 考 文 献

- 申春晖, 陈锐帆, 刘祯, 等. 2024. 高州油茶果实膨大期光合产物的运输和分配特征. 中南林业科技大学学报, 44(01): 58-66.
- 张恒, 陈锐帆, 林嘉蓓, 等. 2022. 19个油茶主栽品种在广东的光合特性比较. 经济林研究, 40(02): 48-61.
- 赵君茹, 朱周俊, 肖诗鑫, 等. 2022. 高州油茶无性系叶片解剖结构及抗旱性评价. 分子植物育种, 20(16): 5435-5443.
- 赵君茹. 2021. 广东揭阳地区高州油茶主要性状评价及优株筛选. 中南林业科技大学.
- 郭梦晴, 杨颖, 许叶, 等. 2020. 高州油茶人工林碳储量分布特征. 华南农业大学学报, 41(03): 86-92.
- 张应中, 徐煲铎, 王明怀, 等. 2020. 高州油茶果实生长性状与品质的动态变化规律. 林业与环境科学, 36(01): 47-52.
- 张鹏, 杨颖, 奚如春, 等. 2019. 高州油茶花粉形态及其贮藏特征. 林业科学研究, 32(01): 90-96.
- 杨颖, 张鹏, 奚如春, 等. 2018. 高州油茶不同产区果实含油率及脂肪酸组成的变异特征. 经济林研究, 36(04): 104-108.
- 张鹏, 杨颖, 奚如春, 等. 2018. 高州油茶种群叶片性状变异分析. 林业与环境科学, 34(05): 13-19.
- 张鹏, 杨颖, 奚如春, 等. 2018. 高州油茶花芽分化与发育特征研究. 广东农业科学, 45(07): 62-67.
- 戚嘉敏, 张鹏, 奚如春, 等. 2018. 高州油茶果实性状的遗传变异特征. 中南林业科技大学学报, 38(04): 108-113.
- 朱雯, 许逸林, 徐佳琦, 等. 2016. 高州油茶优树果实性状评价. 福建林业科技, 43(04): 43-48.
- 朱雯, 王刚涛, 王益, 等. 2016. $^{60}\text{Co}-\gamma$ 辐照对高州油茶光合特性的影响. 经济林研究, 34(02): 120-125.

- 胡加新, 李蕊萍, 朱雯, 等. 2015. 高州油茶光合生理特性. 华南农业大学学报, 36(05): 111-116.
- 张应中, 李永泉, 林敏, 等. 2014. 高州油茶果实性状变异分析. 经济林研究, 32(02): 1-8.
- 高雪, 莫宝盈, 奚如春, 等. 2012. 盆栽条件下三个油茶栽培种的光合蒸腾特性比较. 中南林业科技大学学报, 32(04): 89-94.
- 骆琴娅漆龙霖方晰杨志林. 1993. 山茶属植物五个物种光合作用的研究. 林业科学研究(03): 311-316.
- 傅志强, 张恒, 刘祯, 等. 2024. 不同油茶品种苗对高温胁迫的生理响应及耐热性评价. 林业科学研究, 37(02): 189-200.
- 朱雯. 2017. 高州油茶开花生物学及授粉特征. 华南农业大学.
- 周朝彬, 张小新, 刘国蓉, 等. 2022. 顶坛花椒雌雄花芽发育的蛋白质组学特征. 四川农业大学学报, 40(05): 758-765.
- He Y, Chen R, Yang Y, *et al.* 2022. Sugar Metabolism and Transcriptome Analysis Reveal Key Sugar Transporters During *Camellia Oleifera* Fruit Development. International Journal of Molecular Sciences, 23(2).
- 陈乐. 2022. 攸县油茶不同花期类型花发育过程与内源激素比较研究. 中南林业科技大学.
- 温玥, 郝志超, 孙天雨, 等. 2023. 油茶花芽分化过程中营养物质和内源激素的变化规律. 经济林研究, 41(04): 31-39.
- 温玥. 2019. 外施赤霉素和多效唑对油茶花芽形成和果实品质的影响. 北京林业大学.
- 陈显. 2013. 外源赤霉素对油茶成花调控机理的研究. 中南林业科技大学.
- Won P L P, Kanno N, Banayo N P M, *et al.* 2022. Source-Sink Relationships in Short-Duration and Hybrid Rice Cultivars in Tropical Asia. Field Crops Research, 282.
- 孙乃波, 张志宏. 2006. 草莓花芽分化过程中叶片碳水化合物和蛋白质含量的变化. 安徽农业科学(11): 2328-2329.
- 阿布都卡尤木·阿依麦提. 2021. 新疆灰枣、骏枣花芽分化过程及其生理变化研究. 新疆农业大学.
- Wang Y, Liu P, Cai Y, *et al.* 2023. Pbrbzr1 Interacts with Pbrari2.3 to Mediate Brassinosteroid-Regulated Pollen Tube Growth During Self-Incompatibility Signaling in Pear. Plant Physiology, 192(3): 2356-2373.
- 李孟南, 戴秋月, 黄永芳, 等. 2021. 油茶花芽分化形态结构及内源激素变化. 亚热带植物科学, 50(06): 478-484.
- 喻雄, 邓全恩, 李建安. 2019. 内源激素含量与‘铁城一号’油茶开花过程的关系. 经济林研究, 37(04): 149-154.
- Xiao F, Wang X R, Zhao Y, *et al.* 2018. Analysis of Flower Bud Differentiation of *Jatropha Nigroviensrugosus* at Different Developmental Stages. Applied Ecology and Environmental Research, 16(5): 5595-5610.
- 黄润生, 张晖, 廖柏勇, 等. 2021. 油茶花芽分化后期内源激素与代谢组学差异分析. 经济林研究, 39(03): 99-113.
- 张宁, 黄曜曜, 敖妍, 等. 2019. 文冠果花芽分化过程及内源激素动态变化. 南京林业大学学报(自然科学版), 43(04): 33-42.
- 肖安琪. 2016. 三角梅花芽分化的内源激素变化与花期调控研究. 华南农业大学.
- 普跃, 林文秋, 刘朝阳, 等. 2024. 乙烯利对5个菠萝品种成花及品质的影响. 果树学报, 41(03): 505-516.
- 邓彪, 蔡昭艳, 王小媚, 等. 2022. 乙烯利诱导对3个菠萝栽培品种花芽分化形态与内源激素含量的影响. 中国南方果树, 51(06): 63-70.
- Khan N A, Khan M I R, Ferrante A, *et al.* 2017. Editorial: Ethylene: A Key Regulatory Molecule in Plants. Frontiers in Plant Science, 8.
- Yu J, Wang B, Fan W, *et al.* 2021. Polyamines Involved in Regulating Self-Incompatibility in Apple. Genes, 12(11).
- Huang H, Chen Y, Wang S, *et al.* 2023. Jasmonate Action and Crosstalk in Flower Development and Fertility. Journal of Experimental Botany, 74(4): 1186-1197.
- Zhao L, Li X, Chen W, *et al.* 2022. The Emerging Role of Jasmonate in the Control of Flowering Time. Journal of Experimental Botany, 73(1): 11-21.
- 鲍士旦. 2000. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社.
- (Bao S D. 2000. Soil Agricultural Chemistry Analysis. Beijing: China Agriculture Press. [in Chinese])
- 高梅香, 张雪萍. 2011. 石灰和 EM 处理条件下土壤动物群落在落叶分解中的变化. 生态学报, 31(1):

164-174.

(Gao M X, Zhang X P. 2011. Fluctuation of soil fauna community during defoliation decomposition under lime and EM treatment. *Acta Ecologica Sinica*, 31(1): 164-174. [in Chinese])

李晓强, 殷秀琴, 孙立娜. 2014. 松嫩草原不同演替阶段大型土壤动物功能类群特征. *生态学报*, 34(2): 442-450.

(Li X Q, Yin X Q, Sun L N. 2014. Soil macro-faunal guild characteristics at different successional stages in the Songnen grassland of China. *Acta Ecologica Sinica*, 34(2): 442-450. [in Chinese])

刘瑞龙, 杨万勤, 谭波, 等. 2013. 土壤动物对川西亚高山和高山森林凋落叶第一年不同分解时期 N 和 P 元素动态的影响. *植物生态学报*, 37 (12): 1080-1090.

(Liu R L, Yang W Q, Tan B, *et al.* 2013. Effects of soil fauna on N and P dynamics at different stages during the first year of litter de-composition in subalpine and alpine forests of western Sichuan. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37 (12): 1080-1090. [in Chinese])

谭波, 吴福忠, 杨万勤, 等. 2013. 不同林龄马尾松人工林土壤节肢动物群落结构. *应用生态学报*, 24 (4): 1118-1124.

(Tan B, Wu F Z, Yang W Q, *et al.* 2013. Population structure of soil arthropod in different age *Pinus massoniana* plantations. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24(4): 1118-1124. [in Chinese])

杨赵, 杨效东. 2011. 哀牢山不同类型亚热带森林地表凋落物及土壤节肢动物群落特征. *应用生态学报*, 22(11): 3011- 3020.

(Yang Z, Yang X D. 2011. Characteristics floor litter and soil arthropod community in different types subtropical forests in Ailao mountain of Yunnan, Southwest China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 22(11): 3011- 3020. [in Chinese])

Chauvat M, Titsch D, Zaytsev A S, *et al.* 2011. Changes in soil faunal assemblages during conversion from pure to mixed forest stands. *Forest Ecology and Management*, 262(3): 317-324.

Larsen T, Schjønning P, Axelsen J. 2004. The impact of soil compaction on euedaphic Collembola. *Applied Soil Ecology*, 26(3): 273-281.