

铁核桃叶片矿质元素和内源激素含量与雌花芽分化的关系

李晶晶^{1,2}, 潘学军^{1,2}, 张文娥^{1,2*}

(1 贵州大学, 贵阳 550025; 2 贵州省果树工程技术研究中心, 贵阳 550025)

摘要:以铁核桃(*Juglans sigillata* Dode)叶片和花芽为材料,采用石蜡切片法确定铁核桃雌花芽生理分化和形态分化期,并采用分光光度法、凯氏定氮法、钼锑抗比色法以及 ASS 法测定花芽分化期叶片中叶绿素和主要矿物质含量,运用液质联用法(HPLC-MS)对花芽分化期雌花芽、雄花芽和叶片中内源激素含量进行分析,探讨铁核桃叶绿素、矿物质和内源激素含量与雌花芽分化的关系。结果表明:(1)铁核桃叶片中叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量在雌花芽生理分化前增加,在形态分化期呈现高峰值。(2)从生理分化到形态分化转换期,铁核桃叶片中 Ca、Mg 含量降低,K 含量升高;在花芽分化过程中,叶片中 P 含量呈持续下降趋势,Fe 含量呈先下降后上升趋势,Zn 含量呈‘M’型变化。(3)铁核桃叶片、雌花芽和雄花芽中 GA₁ 含量在生理分化期急剧下降,而在形态分化期呈现高峰值;雌花芽、雄花芽中 ABA 和 ZR 含量在花芽分化过程中均呈‘M’型双峰曲线,而叶片中 ZR 浓度持续呈现低含量水平,并在雌花芽分化的生理分化期有峰值;形态分化期花芽中 IAA 浓度较低。4 月底~5 月中旬是贵州铁核桃雌花芽由生理分化向形态分化转化的关键期;叶片中高含量的叶绿素和雌花芽中低浓度的 IAA、GA₁ 利于雌花芽初期发育;雌花芽分化过程中消耗大量 P,叶片中高含量的 K 与雌花芽分化关键期关系密切,而 Ca、Mg、Zn 与雌花芽形态分化关系密切;雌花芽中高浓度的 ABA、ZR 对生理和形态分化均有显著作用,高含量的 GA₁ 参与花原基的形态建成。

关键词:铁核桃;雌花芽分化;形态;叶绿素;矿物质;激素

中图分类号:Q945.6;Q945.12 **文献标志码:**A

Relationship between Mineral Nutritions, Hormone Content and Flower Bud Differentiation of *Juglans sigillata*

LI Jingjing^{1,2}, PAN Xuejun^{1,2}, ZHANG Wene^{1,2*}

(1 Guizhou University, Guiyang 550025, China; 2 Guizhou Fruits Engineering Technology Research Centre, Guiyang, 550025, China)

Abstract: Taking leaves and flower buds of *Juglans sigillata* as materials, we observed female bud physiological differentiation stage by paraffin method and determined the contents of chlorophyll and essential minerals nutritions in leaves by method of spectrophotometry, kjeldahl, molybdenum antimony colorimetric and ASS. We also analyzed hormones content in leaves, female bud and male bud by HPLC-MS to research the relationship between chlorophyll, mineral nutritions and hormone contents and flower bud differentiation of *J. sigillata*. The results showed that: (1) The contents of chlorophyll a and chlorophyll b

收稿日期: 2016-03-02; 修改稿收到日期: 2016-04-05

基金项目: 贵州省科技重大专项(黔科合重大专项字[2011]6011号); 国家科技支撑计划课题(2014BAD23B03)

作者简介: 李晶晶(1991-), 硕士研究生, 主要从事种质资源收集与选育研究。E-mail: star1990jing@163.com

* 通信作者: 张文娥, 副教授, 硕士生导师, 主要从事园艺植物生理生态与资源评价的研究。E-mail: agr.wezhang@gzu.edu.cn

increased before female flower bud physiological differentiation, and present peak at morphological differentiation stage. (2) From physiological differentiation to the morphological differentiation, Ca and Mg contents reduced, K content increased. In the process of flower bud differentiation, P content showed a trend of declining, Fe content increased then fell, Zn content showed 'M' type. (3) GA_4 content in leaves and female flower buds fell sharply at physiological differentiation stage and present peak at morphological differentiation stage. ABA and ZR contents showed bimodal curve 'M' type in the process of flower bud differentiation. ZR content in the leaves showed a trend of low content continuously, and has a peak at physiological differentiation stage of female flower bud. The content of IAA was low during early morphological differentiation of flower buds. So, it is the critical period of female flower bud that transformed from physiological differentiation to morphological differentiation between the end of April and the middle of May. High content of chlorophyll in leaves and low contents of IAA, GA_4 in female flowers bud were beneficial to female buds early develop. A large amount of P was consumed during flower bud differentiation. High content of K is close to the critical period of female flower buds differentiation and Ca, Mg, Zn contents closely associated with female flower buds morphological differentiation. At the same time, the high contents of ABA, ZR in female flower buds have significant effect to both physiological and morphological differentiation, and high content of GA_4 involved in formation of flower primordium.

Key words: *Juglans sigillata* Dode.; female bud differentiation; minerals; hormones

铁核桃 (*Juglans sigillata* Dode.) 是原产中国西南地区的特有核桃种, 具有品质好、耐湿热的优良特性^[1]。据统计, 铁核桃雌雄芽量比低至 1 : 7, 过多的雄花芽不仅增加树体营养的消耗, 影响其生长发育^[2], 也严重影响了核桃产量和品质的提高, 制约着核桃产业的进一步发展。核桃花芽分化是核桃生殖生长的关键时期, 而临界期芽的性别分化具有可塑性^[3], 这个时期雌花芽分化的好坏直接影响产量和品质的提高。弄清其分化时间及叶片和花芽生理特性、矿质营养及激素含量的积累和运转规律, 对人为调控雌雄花芽比例、提高核桃产量和质量有着重要作用。

首先, 叶绿素作为评价植物生长状态的重要指标, 其含量与树体发育阶段有较大的相关性^[4-5]。在花芽分化过程中, 不同发育阶段的植株叶绿素含量变化规律不同^[6]。如杜鹃花花芽分化前叶绿素含量上升, 花芽发端后却稍有停滞^[7]; 而不结球白菜叶绿素 a、b 的含量在花芽分化时均呈下降趋势, 至分化完成后才有所回升^[6]。研究表明, 花芽分化期叶绿素含量的不同会引起金银花产量和质量的差异^[8], 因此有必要弄清核桃花芽分化期叶绿素含量的变化规律。

其次, 矿质营养的积累和转运是影响花芽分化的重要因素之一, 其在营养旺盛生长期和花芽分化初期叶片中的含量决定了植株产量的高低^[9]。在营养生长期, 矿质营养主要存于叶片中, 当转至生殖生长期时, 则被转运到芽和花中^[10]。研究发现, 在植株生长初期, 叶片中易移动元素 N、P、K 含量表现出快速下降趋势, 而不易移动的 Ca、Mg 含量快速上升^[11]。在花芽分化期, 山核桃叶片中磷与钾元素含

量呈上升趋势^[12]; 花芽生理分化期时, 杨梅叶片中 Mn 含量上升, 而 Fe 含量呈现先降低后升高的趋势^[13]。因此, 外源施用矿质营养有利于树体养分向生殖生长中心运输, 能促进花芽分化, 提高开花质量。

再次, 激素是调控植物花芽分化的重要物质, 激素含量及配比会导致花芽分化生理状态的改变。内源激素种类及其水平能调控荔枝花性的分化^[14], 同时也可影响花穗的数量^[15]。在营养生长阶段施用 GAs 会使得西兰花的节点变少^[16]。Tombesi 等^[17]认为赤霉素可能会诱导叶芽组织的分化。研究发现, 高水平的 CTK 和 ABA 与菊花花芽分化相关^[18], IAA 与花芽生理分化关系不明显, 与形态分化关系密切^[19]。细胞分裂素促进核桃雌花原基的形成, 而高水平赤霉素却抑制雌花芽分化^[20]。银杏雄叶芽内 ABA 有利于雄花原基的分化, 而叶芽状态向雌花芽转化时顶端分生组织中 ABA 的水平明显降低^[21]。

迄今, 前人对早实核桃^[22-23]和普通核桃^[20]、百子莲^[24]、板栗^[25]、切花秋菊^[18]、银杏^[21]的花芽分化进行了相关研究, 但未能系统地揭示花芽分化期叶绿素、矿质和内源激素与花芽分化的关系。因此, 本研究以结果盛期铁核桃树为试材, 观察了结果枝顶端雌花芽的形态变化, 同时测定其叶片中叶绿素、矿质元素和内源植物激素的含量, 旨在确定铁核桃植株的雌花芽分化关键期, 明确铁核桃叶片叶绿素、矿质元素和内源植物激素含量与雌花芽分化的关系, 为核桃花芽生理分化过程中生理生化机制研究和高产优质合理栽培技术措施制定供理论参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料和样品采集

试验用铁核桃(*Juglans sigillata* Dode.)叶片和芽取自贵州省贵阳市息烽县,该县地处北亚热带季风湿润气候区,年平均气温 12~16℃,年降雨量 950~1 200 mm,大部分地区全年无霜期在 270 d 以上,海拔最高 1749.6 m,最低 609.2 m,相对高差 1 140.4 m。

试验样品于 2014 年 3~6 月采集,每 7 d 取样 1 次,直至花芽外观形态分化明显。选择生长正常、树势均匀的盛果期植株标记并取样。采集东西南北四个方向的结果枝中部的叶片 40 枚和顶端的雌芽及其下部的雄芽各 40 个。所有样品采集后立即装入冰盒中,迅速带回实验室。从中取出 10 个剥掉外层鳞片后用 FAA 固定,石蜡切片法制片^[26],番红固绿染色,加拿大树胶封片,最后用奥林巴斯显微成像系统观察和拍照;其余芽和 10 枚叶片经清洗后液氮速冻,-80℃超低温冰箱保存,用于测定叶绿素和内源激素含量;另 20 片叶经洗净、杀青、烘干、粉碎、过筛后保存在阴凉通风处,用于测定矿物质含量。

1.2 叶片相关指标测定

1.2.1 叶绿素含量 参照陈宇炜等^[27]的方法,取新鲜叶片并剪取中部 0.1 g 的待测样品,用 10 mL 乙醇研磨提取,过滤并定容到 20 mL,取上清液,分别测定 663 nm 和 645 nm 处吸光度 OD₆₆₃ 和 OD₆₄₅,计算出叶绿素含量。

1.2.2 矿质元素含量 采用凯氏定氮法测定叶片 N 含量,钼锑抗比色法测定叶片 P 含量,姜黄比色法测定叶片 B 含量,原子吸收分光光度法测定叶片 K、Ca、Mg、Fe、Mn、Cu 及 Zn 的含量^[28]。

1.2.3 激素含量 参照唐韵熙^[29]的方法有改动,称取去除小叶的成熟叶片和新鲜顶芽及其下部雄芽

各 0.2 g,提取后,经阳离子交换固相萃取柱去除上清液的杂质和复溶后得洗脱液,过 0.22 μm 微孔滤膜去除固体小颗粒,转入自动进样器专用样品管中上机检测,本部分在湖南农业大学分析测试中心完成。

1.3 数据分析

采用 Excel 软件统计数据,并用 DPS v7.05 软件进行数据处理和统计分析(Duncan's 法)。

2 结果和分析

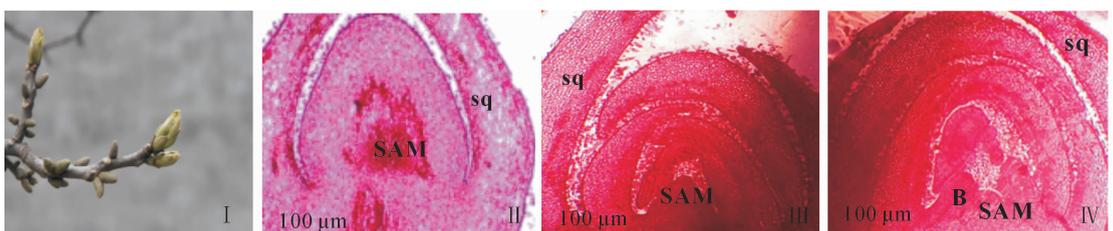
2.1 铁核桃雌花芽生理分化期和形态分化期的确定

通过制作石蜡切片和显微镜观察(图 1),参照中国果树志(核桃卷)^[30],4 月 13 日为铁核桃生理分化期前(芽尖而小);4 月 20 日~4 月 27 日为雌花芽生理分化期(芽原基外围形成多层鳞片),5 月 15 日~5 月 29 日为形态分化期(生长点周围,从基部向顶端分化出苞片突起开始)。

2.2 铁核桃叶片中叶绿素含量与雌花芽分化的关系

铁核桃叶片中叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量在花芽分化期呈波动升高的趋势(图 2)。其中,两者在雌花芽生理分化期(4 月 20 日~4 月 27 日)前均有增加趋势,进入生理分化期后持续下降,并在由生理分化期向形态分化期(5 月 15 日~5 月 29 日)的转化期达到低谷值(5 月 4 日);进入形态分化期后,两者含量又经历了明显的升降-升变化,并在形态分化期达到峰值。另外,在雌花芽生理分化期,叶片叶绿素 b 含量下降比较平缓,由 126.02 mg/g 降为 116.23 mg/g,降幅 7.8%,而叶绿素 a 比叶绿素 b 的降解速度更快,由 164.47 mg/g 降为 136.06 mg/g,其含量显著下降 17.3%($P<0.05$)。以上结果说明叶片高含量的叶绿素有利于启动花芽分化,而在花芽生理分化期被不断分解。

2.3 铁核桃叶片中矿质元素含量与雌花芽分化的关系 表 1 显示,铁核桃雌花芽生理分化期前,叶片中易



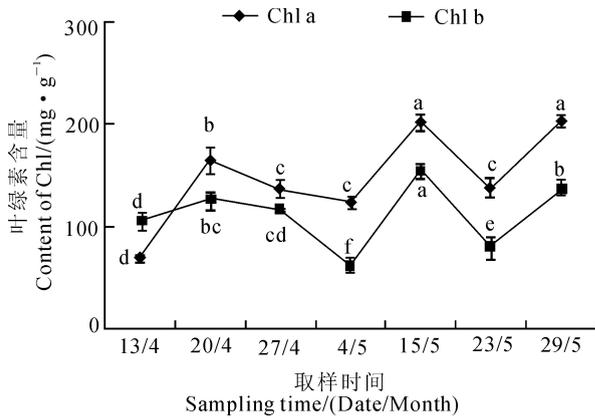
I. 顶端结果习性; II. 生理分化期; III. 鳞片分化期; IV. 苞片分化期; SAM. 生长锥; B. 苞片; sq. 鳞片

图 1 铁核桃顶端结果习性和雌花芽分化期(II~IV)

I. Habit of acrocarpous; II. Physiological differentiation period; III. Squama differentiation period; IV. Bract differentiation period; SAM. Shoot apical meristem; B. Bract; sq. Squama

Fig. 1 Habits of acrocarpous (I) and female flower bud physiological differentiation period(II-IV)

移动元素 N、P、K 含量表现出快速下降趋势,而不易移动元素 Ca、Mg 含量则快速上升;从生理分化到形态分化转化期间,叶片中 Ca、Mg 含量降低,K 含量升高且在 5 月 4 日达到峰值(0.77 mg/kg)。叶片中 Mn 在生理分化期含量是生理分化前期(4 月 13 日)的 2 倍。在花芽分化过程中,叶片中 P 含量



测定结果表示为平均值±标准差(3次重复);期间多重比较采用新复极差测验,不同小写字母表示差异达到 0.05 显著水平
图 2 铁核桃叶片中叶绿素含量在雌花芽分化期的变化
The results showed as mean value ± standard deviation (n=3, by duplicate); Multiple comparison for the results adopted the Duncan test, and different low letters indicate the significant difference during female flower bud differentiation stage at 0.05 level

Fig. 2 The chlorophyll (Chl) contents in leaves of *J. sigillata* during female flower bud differentiation stage

呈持续下降趋势;Fe 含量呈先下降后上升趋势,于 5 月 15 日达到最低值(85.93 mg/kg);Zn 含量呈‘M’型变化,在生理和形态分化期分别呈现高峰(36.48 和 46.84 mg/kg)。叶片中 B 含量从营养生长期进入花芽分化期时上升,而进入形态分化时下降。以上结果说明铁核桃雌花芽分化不断消耗叶片中的 P,而叶片中高含量的 K 利于雌花芽从生理分化到形态分化的转化,Ca、Mg 在生理分化向形态分化的转换期消耗量大于积累量,生理和形态分化期 Zn 在叶片中大量累积,B 在花芽分化前的增加利于花芽分化的进行。

2.4 铁核桃雌花芽、雄花芽和叶片中内源激素含量与雌花芽分化的关系

2.4.1 内源 GA₄ 含量

在铁核桃花芽生理分化期前(4 月 13 日),其叶片中 GA₄ 含量高于同期雄花芽和雌花芽;在花芽生理分化期(4 月 20 日~4 月 27 日),叶片、雌花芽和雄花芽中 GA₄ 含量急剧下降,但仍以叶片中含量较高;在花芽分化过程中,雄花芽中 GA₄ 含量的变化趋势与雌花芽大致相同,均在形态分化期呈现高数值,但雄花芽峰值高于雌花芽,也早于雌花芽(图 3, A)。

2.4.2 内源 ABA 含量

铁核桃雌花芽和叶片内 ABA 含量在花芽分化过程中呈‘M’型双峰曲线,由营养生长期到生理分化期 ABA 浓度迅速升高并达到峰值(1 369.47 ng/g),随后由生理分化期的高水

表 1 铁核桃叶片中矿质元素含量在雌花芽分化期的变化

Table 1 The mineral element content in leaves of *J. sigillata* during female flower bud differentiation stage

矿质元素含量 Mineral element content	取样时间 Sampling time/(Date/Month)						
	13/4	20/4	27/4	4/5	15/5	23/5	29/5
N/%	1.56±0.02b	1.41±0.03c	1.36±0.04c	1.44±0.07c	1.7348±0.06a	1.44±0.04c	1.24±0.06d
P/%	0.123 8±0.02a	0.103 1±0.01ab	0.12±0.02a	0.10±0.00ab	0.10±0.01ab	0.08±0.001ab	0.05±0.00b
K/%	0.67±0.01d	0.63±0.01e	0.61±0.01f	0.77±0.02a	0.74±0.02b	0.71±0.01c	0.71±0.01c
Ca/%	0.85±0.04d	1.04±0.08c	1.26±0.12b	0.83±0.02de	0.82±0.02de	0.72±0.07e	1.84±0.01a
Mg/%	0.11±0.00ab	0.12±0.01a	0.12±0.00ab	0.10±0.00b	0.11±0.00ab	0.11±0.01b	0.12±0.00a
Fe/(mg · kg ⁻¹)	51.72±2.55e	140.43±1.50b	127.38±4.61c	92.42±3.50d	85.93±2.70d	126.13±5.36c	169.68±6.48a
Mn/(mg · kg ⁻¹)	36.21±2.21e	31.01±1.03f	66.77±3.55c	74.50±3.54b	36.92±1.97e	60.79±1.52d	95.39±2.18a
Cu/(mg · kg ⁻¹)	39.86±1.37b	35.35±1.44c	44.00±1.92a	28.21±0.92e	31.32±0.87d	28.73±0.39e	20.96±0.59f
Zn/(mg · kg ⁻¹)	40.84±1.15b	34.19±0.82cd	36.48±0.73c	31.37±0.80e	46.84±2.33a	32.42±1.01de	36.05±1.89c
B/(mg · kg ⁻¹)	6.87±0.74f	15.38±0.65de	19.70±0.89c	14.22±0.97e	23.25±1.02b	28.33±2.26a	17.12±1.13d

注:测定结果表示为平均值±标准差(3次重复);生育期间多重比较采用新复极差测验,同行不同小写字母表示差异达到 0.05 显著水平

Note: The results showed as mean value ± standard deviation (n=3, by duplicate); Multiple comparison for the results adopted the Duncan tests, and different low letters within the same row indicate the significant difference during female flower bud differentiation stage at 0.05 level

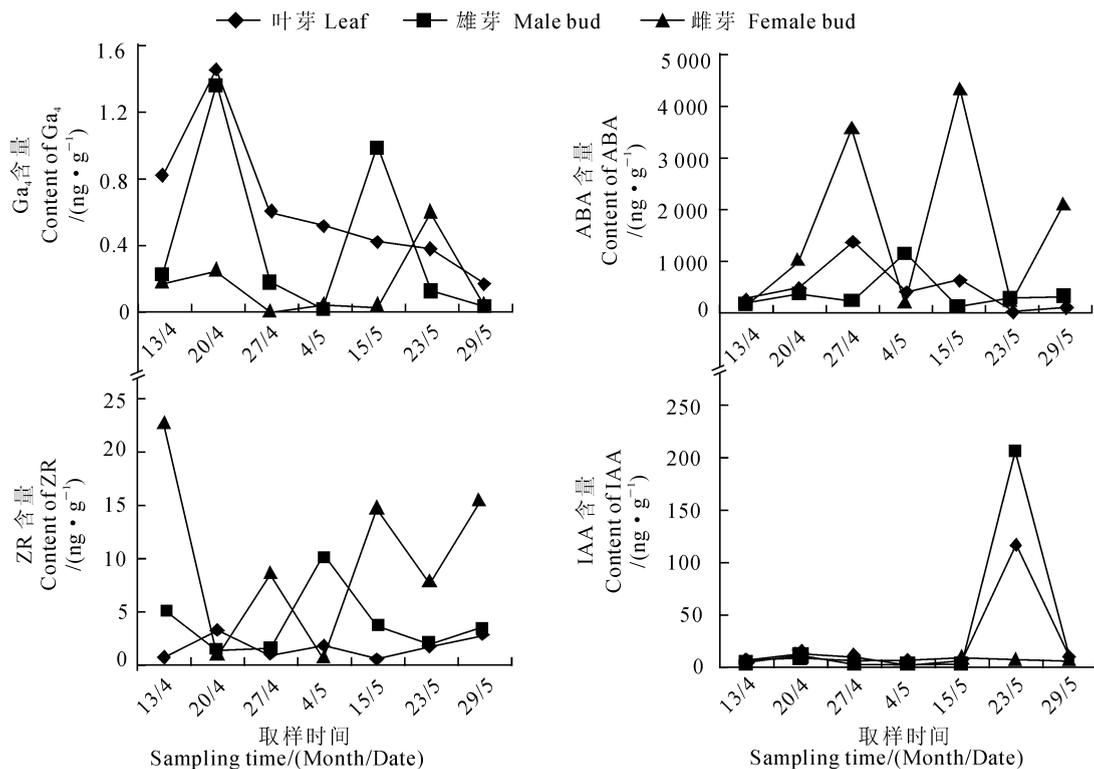


图3 铁核桃叶片、雌花芽和雄花芽中激素含量在雌花芽分化期的变化

Fig. 3 The hormone contents in leaves, female buds and male buds of *J. sigillata* during female flower bud differentiation stage

平迅速下降到形态分化开始时的低水平,继而再上升,于形态分化期出现峰值(图3,B)。同时,在生理和形态分化期,雄花芽中ABA含量呈单峰曲线变化,并在两个分化期转化期达到峰值,且除峰值期外始终低于叶片和雌花芽含量(图3,B)。

2.4.3 内源ZR含量 在花芽分化过程中,雌花芽中ZR含量在生理和形态分化期各呈现一个高值,而雄花芽中在从生理到形态分化的转换期含量较高,这与ABA含量的变化趋势相似;同时,叶片中ZR浓度持续呈现低水平波动变化的趋势,并在雌花芽生理分化期4月20日有峰值(图3,C)。

2.4.4 内源IAA含量 在花芽形态分化初期及以前,雌花芽、雄花芽和叶片中IAA浓度均较低、平稳水平,并以叶片中的IAA含量相对较高;在形态分化期5月23日,叶片和雄花芽中IAA含量大幅上升并呈现高值,随后快速降低到前期水平,而雌花芽IAA含量仍保持较低、平稳水平。(图3,D)

可见,低含量的GA₄和ABA有利于启动铁核桃雌花芽分化,而一定量的ABA有利于雌花芽的生理和形态分化,且GA₄参与了形态分化。雌花芽中低浓度IAA以及叶片中高含量的IAA有利于铁

核桃由营养生长向生殖生长的转变,而高水平的ZR则促进花芽诱导和花原基的形成。

3 讨论

核桃多在枝端顶芽或近顶腋芽成花和坐果,其末端枝梢必须停止生长和成熟之后才能开始花芽分化。经调查发现,贵州息烽的铁核桃在2014年4月初新梢停止生长,新梢停止生长大约3~4周后进入雌花芽生理分化期,第6~7周进入形态分化期,而雄花芽分化期较雌花芽提前1周左右。这与普通核桃形态分化期前2周为生理分化期相一致^[20]。铁核桃雌花芽形态分化的整个分化过程与早实核桃相吻合^[23]。而花芽分化期植株叶绿素、矿质和内源激素含量变化与花芽分化的关系密切。

首先,叶片中叶绿素含量上升,有利于花芽分化^[31]。本研究中铁核桃雌芽生理分化前叶片中叶绿素含量显著增加,从而有利于花芽发端,这与杜鹃花相同^[5]。另外,在铁核桃花芽生理分化期,叶绿素a、b的含量均呈下降趋势,且叶绿素b含量变化较平缓,与王真真等对结球白菜的研究结果一致^[7],这可能是由于铁核桃花芽进入生理分化期后,叶片中

叶绿素不断分解,营养生长稍有减缓,生殖生长相对旺盛,且叶绿素 a 比叶绿素 b 的降解速度更快。随着铁核桃雌花芽进一步的分化,叶片中叶绿素含量上升,在形态分化期呈现峰值,这可能与形态分化期是生长较旺盛的一个时期,需要积累一定的营养物质有关。

其次,在雌花芽生理分化期前,铁核桃叶片中易移动元素 N、P、K 含量表现出快速下降趋势,不易移动元素 Ca、Mg 含量快速上升,夏国华等在山核桃上也得到了相同的研究结果^[11]。叶片中磷含量在花芽分化过程中呈持续下降趋势,因此认为磷对铁核桃雌花芽的形成非常重要。钾含量在生理分化到形态分化的转化期达到峰值,可能与钾促进养分向生殖生长中心分配有关,增施钾肥有利于促进花芽分化,提高开花质量^[32]。从生理分化到形态分化的转换期,叶片钙、镁含量降低,可能是因为钙、镁参与了花器官的建成,消耗量大于积累量所致^[33]。花芽生理分化开始时,叶片中 Fe 含量呈下降趋势,这与夏稍刚停止生长,运输到地上部分的 Fe 优先进入芽和幼叶中有关。铁核桃叶片中 Mn 含量在生理分化期内上升,可能与 Mn 直接参与光合作用、维持叶绿素正常结构等功能有关^[33],而 Zn 含量在生理和形态分化期呈现峰值可能是运输到叶片中用于合成 IAA^[34]。在生理分化进入形态分化时,叶片中 B 含量的降低与转移到花芽中参与碳水化合物的运输和代谢有关。

再次,前人通过免疫胶体金定位技术分析铁核桃雄花序中 19 种赤霉素的分布和变化情况,发现 GA₄ 是参与调控百子莲花芽分化的主要赤霉素类型,参与调控早期开花^[24]。本研究中铁核桃从营养生长进入花芽分化时雌花芽中 GA₄ 的含量较低,说明低浓度的 GA₄ 有利于铁核桃花芽分化诱导;而在雌花芽形态分化期却呈现高峰值,这可能跟 GA₄ 参与了花芽的形态分化有关。雌花芽分化过程中内源

ABA 含量呈‘M’型双峰曲线现象,在生理和形态分化期出现峰值,即高含量的 ABA 有利于雌花芽生理和形态分化,这与 Zhang 对百子莲花芽分化时的研究结果不一致^[24]。另外,雌花芽、叶片中 ABA 浓度较高而雄花芽中相对较低,暗示 ABA 在铁核桃雌雄花芽分化中扮演的角色不同,一定量的 ABA 有利于雌花芽的分化^[35]。早实核桃雌花芽中细胞分裂素保持在较高的水平,且有两个显著的高峰^[20],本研究也发现铁核桃雌花芽中 ZR 含量在生理和形态分化期各呈现高峰值,证实 ZR 在核桃属植物花芽分化中发挥着重要作用,且高水平的细胞分裂素与核桃属植物雌花芽分化相关联,对促进花芽诱导^[20,36]和花原基的形成均有显著作用^[37]。在花芽分化初期,雌花芽中 IAA 浓度较低,而叶片中却相对较高,这与切花秋菊‘神马’的相关研究结果类似^[18]。在花芽形态分化期,铁核桃雌花芽中 IAA 含量较低,而在雄花芽中却呈现较高峰值,这与普通核桃^[20]、荔枝^[36]和罗汉果^[38]的相关研究结果一致,表明雄花芽发育与较高的 IAA 含量相关。

综上所述,铁核桃生理分化期在形态分化期前 2 周(4 月底)进行,持续约 1 周时间。叶片中高含量的叶绿素和雌花芽中高浓度的 ABA、ZR 对雌花芽的生理和形态分化有显著作用,而 K 与花芽生理和形态转化关系密切。铁核桃花芽分化消耗大量的 P、Ca、Mg 参与花原基的形成、Zn 参与 IAA 的形成、B 参与碳水化合物的转运因而利于花芽分化。同时,雌花芽中低浓度的 GA₄ 利于花芽诱导,高含量的 GA₄ 参与形态分化器官的建成。低浓度的 IAA 与雌花芽由铁核桃由营养生长向生殖生长的转变相关,而高含量的 IAA 与雄花芽发育相关。在生产实践中,花芽分化前施磷肥以及花芽分化期施钾肥有利于促进核桃优质高产,在生理分化期喷施 ABA 可能会起到诱使雌花芽分化的效果,而在形态分化期喷施 GA₄ 可能会促进雌花芽花原基的形成。

参考文献:

- [1] 潘学军,张文娥,李琴琴,等. 核桃感官和营养品质的主成分及聚类分析[J]. 食品科学, 2013, 34(8):195-198.
- [2] 邱文明,何秀娟,徐育海. 板栗花芽性别调控研究进展[J]. 果树学报, 2015, 32(1):142-149.

- [3] 韩其谦,杨文衡. 核桃雌花分化及其发育动态的观察[J]. 河北农业大学学报, 1985, 8(2):24-29.
- QIU W M, HE X J, XU Y H. Research progress on sex control of chestnut flower buds[J]. *Journal of Fruit Science*, 2015, 32(1):142-149.
- HAN Q Q, YANG W H. The morphological observation of pistillate flower differentiation and its development of walnut[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 1985, 8

- (2):24-29.
- [4] MADEIRA A C, MENTIONS A, FERREIRA M E, TABORDA M D L. Relationship between spectroradiometric and chlorophyll measurements in green beans[J]. *Commun Soil Sci Plant Anal.*, 2000, **31**(5-6):631-643.
- [5] 李倩, 肖建忠, 李志斌, 等. 高山杜鹃花芽分化临界期生理生化研究[J]. 河北农业大学学报, 2009, **32**(1):47-50.
LI Q, XIAO J Z, LI Z B, *et al.* Physiological and biochemical research on critical period of floral initiation in *Rhododendron hybrid*[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2009, **32**(1):47-50.
- [6] 王真真, 侯瑞贤, 李晓峰, 等. 不结球白菜花芽分化分级及叶绿体色素含量的变化[J]. 植物生理学报, 2013, **49**(6):568-572.
WANG ZH ZH, HOU R X, LI X F, *et al.* Flower bud differentiation classification and changes of chloroplast pigment content in non-heading chinese cabbage[J]. *Plant Physiological Journal*, 2013, **49**(6):568-572.
- [7] 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):54-66.
ZHANG Y H, YANG D X, SUN X D. Changes of chlorophyll and soluble sugar content of rhododendrons floral bud during its differentiation[J]. *Journal of Liaodong University (Natural Sciences)*, 2007, **14**(2):54-66.
- [8] 徐迎春, 周凌云, 张佳宝. 金银花产量和质量的物候学分析[J]. 中药材, 2002, **25**(8):539-541.
XU Y CH, ZHOU L Y, ZHANG J B. Phenological analysis upon yield and quality of *Flos lonicerae*[J]. *Zhong Yao Cai*, 2002, **25**(8):539-541.
- [9] 陈菁, 谢江辉. 毛叶枣的矿质营养特性[J]. 果树学报, 2003, **20**(3):202-205.
CHEN J, XIE J H. Mineral nutritional characteristics of *Zizyphus mauritian* Lam [J]. *Journal of Fruit Science*, 2003, **20**(3):202-205.
- [10] ULGER S, SONMEZ S, KARKACIER M, *et al.* Determination of endogenous hormones, sugars and mineral nutrition levels during the induction, initiation and differentiation stage and their effects on flower formation in olive [J]. *Plant Growth Regulation*, 2004, **42**(1):89-95.
- [11] 夏国华, 黄坚钦, 解红恩, 等. 山核桃不同器官矿质元素含量的动态变化[J]. 果树学报, 2014, **31**(5):854-862.
XIA G H, HUANG J Q, XIE H E, *et al.* Dynamic changes of mineral elements in different organs of hickory(*Carya cathayensis*)[J]. *Journal of Fruit Science*, 2014, **31**(5):854-862.
- [12] SMITH M W. Partitioning phosphorus and potassium in pecan trees during high-and low-crop season[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2009, **134**(4):399-404.
- [13] 许伟东. 杨梅花芽生理分化期叶片赤霉素与矿质元素互作关系的研究[J]. 江西农业学报, 2010, **22**(6):99-100.
XU W D. Studies on interaction between mineral nutrient content and GA₃ in leaves of *Myrica rubra* at flower bud physiological differentiation stage[J]. *Acta Agriculturae Jiangxi*, 2010, **22**(6):99-100.
- [14] 陈厚彬, 苏钻贤, 张荣, 等. 荔枝花芽分化研究进展[J]. 中国农业科学, 2014, **47**(9):1774-1783.
CHEN H B, SU Z X, ZHANG R, *et al.* Progresses in research of litchi floral differentiation[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, **47**(9):1774-1783.
- [15] REIG C, CARLOS M, AMPARO M F, *et al.* In loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl) return bloom depends on the time the fruit remains on the tree[J]. *Plant Growth Regulation*, 2014, **33**(4):778-787.
- [16] DUCLOS D V, THOMAS B. Gibberellin control of reproductive transitions in *Brassica oleracea* curd development[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2015, **140**(1):57-67.
- [17] TOMBESI A, ANTOGNOZZI E, PALLIOTTI A. Influence of assimilate availability on translocation and sink strength in kiwifruit[J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 1993, **21**(2):177-182.
- [18] 冯枫, 杨际双. 切花秋菊‘神马’花芽分化与内源激素的关系[J]. 中国农业科学, 2011, **44**(3):552-561.
FENG F, YANG J S. Relationship between floral bud differentiation and endogenous hormones in autumn-cutting *Chrysanthemum morifolium* ‘Jinba’[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, **44**(3):552-561.
- [19] GAO Y, LIU H, DONG N G, PEI D. Temporal and spatial pattern of Indole-3-acetic acid occurrence temporal and spatial pattern of Indole-3-acetic acid occurrence during walnut pistillate flower bud differentiation as revealed by immunohistochemistry[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2012, **137**(5):283-289.
- [20] 童本群, 郝忠颖. 核桃雌花分化的内源激素模式[J]. 林业科学, 1991, **27**(4):401-409.
TONG B Q, HAO Z Y. The pattern of endogenous hormones of pistillate flower differentiation in walnut (*Juglans regia* L.)[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1991, **27**(4):401-409.
- [21] 张万萍, 史继孔. 银杏雄花芽分化期间内源激素、碳水化合物和矿质营养含量的变化[J]. 林业科学, 2004, **40**(2):51-54.
ZHANG W P, SHI J K. Changes of endogenous hormones, carbohydrate and mineral nutrition during the differentiation of male flower bud of *Ginkgo biloba*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2004, **40**(2):51-54.
- [22] 李永涛, 赵勇刚, 杨克强, 等. 早实核桃花器官发育的解剖学研究[J]. 园艺学报, 2011, **38**(3):434-440.

- LI Y T, ZHAO Y G, YANG K Q, *et al.* Studies on floral organ development process of precocious walnut (*Juglans regia*) by anatomia [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, **38**(3): 434-440.
- [23] 高英, 董宁光, 张志宏, 等. 早实核桃雌花芽分化外部形态与内部结构关系的研究 [J]. *林业科学研究*, 2010, **23**(2): 241-245.
- GAO Y, DONG N G, ZHANG ZH H, *et al.* Relationship between external morphology and anatomical structure of precocious walnut during pistillate flower-bud differentiation [J]. *Forest Research*, 2010, **23**(2): 241-245.
- [24] ZHANG D, LI R, YUEA J H, WANG B L, ZHUO B L H, SHEN X A. GA4 and IAA were involved in the morphogenesis and development of flowers in *Agapanthus praecox* ssp. *orientalis* [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2014, **171**(11): 966-976.
- [25] 李从玉, 陈在新. 板栗雄花芽临界分化期内源激素含量变化 [J]. *安徽农业科学*, 2012, **40**(2): 680-681, 684.
- LI C Y, CHEN Z X. Changes of endogenous hormones content in chinese chestnut (*Castanea mollissima* Bl. E-chestnut number one) during critical differentiation period of male flower bud [J]. *Journal of Anhui Agri. Sci.*, 2012, **40**(2): 680-681, 684.
- [26] 李正理. 植物组织制片学 [M]. 北京: 北京大学出版社, 1996: 130-145.
- [27] 陈宇炜, 高锡云. 浮游植物叶绿素 a 含量测定方法的比较测定 [J]. *湖泊科学*, 2000, **12**(2): 185-188.
- CHEN Y W, GAO X Y. Comparison of two methods for phytoplankton chlorophyll-a concentration measurement [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2000, **12**(2): 185-188.
- [28] 刘晓松, 陈少华. 土壤农业化学分析方法 [M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000: 257-282.
- [29] 唐韵熙. 椴柑核中柠檬苦素类似物和黄酮类化合物的研究 [D]. 长沙, 湖南农业大学, 2013.
- [30] 郝荣庭, 张毅萍. 中国果树志 o 核桃卷 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1991: 65-66.
- [31] INOUE H, IKOMA Y. Effect of autumn ringing and BA sprays on flower bud differentiation and development of mandarin [J]. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 1991, **60**(2): 285-290.
- [32] 王 姗, 鲍华鹏, 王全智, 等. N、P、K 对铁兰属植物 *Tillandsia stricta* 生长与开花的影响 [J]. *中国农学通报*, 2014, **30**(16): 221-225.
- WANG S, BAO H P, WANG Q Z, *et al.* Effects of N, P, K proportion on vegetative growth and florescence of *Tillandsia stricta* [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, **30**(16): 221-225.
- [33] ROCHELEAU A F, HOULE G. Different cost of reproduction for the males and females of the rare dioecious shrub *Corema conradii* (Empetraceae) [J]. *American journal of botany*, 2001, **88**(4): 659-666.
- [34] 李 娟, 陈杰忠, 黄永敬, 等. Zn 营养在果树生理代谢中的作用研究进展 [J]. *果树学报*, 2011, **28**(4): 668-673.
- LI J, CHEN J Z, HUANG Y J, *et al.* Advances in research on physiology and metabolism of zinc nutrition in fruit tree [J]. *Journal of Fruit Science*, 2011, **28**(4): 668-673.
- [35] 肖华山, 吕柳新, 陈志彤. 荔枝花发育过程中雌雄蕊内源激素的动态变化 [J]. *应用与环境生物学报*, 2003, **9**(1): 11-15.
- XIAO H S, LU L X, CHEN Z T. Dynamic changes of endogenous hormone in litchi (*Litchi chinensis* Sonn.) pistil and stamen during flower development [J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2003, **9**(1): 11-15.
- [36] 郭成圆, 魏安智, 吕平会, 等. 板栗雌花芽分化期内源激素的动态变化特征 [J]. *西北植物学报*, 2010, **30**(10): 2 061-2 066.
- GUO C Y, WEI A Z, LU P H, *et al.* Changes of endogenous hormones during the younger shoot differentiation of chestnut [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, **30**(10): 2 061-2 066.
- [37] 曹尚银, 张俊昌, 魏立华. 苹果花芽孕育过程中内源激素的变化 [J]. *果树科学*, 2000, **17**(4): 244-248.
- CAO SH Y, ZHANG J CH, WEI L H. Studies on the change of endogenous hormones in the differentiation period of flower bud in apple tree [J]. *Journal of Fruit Science*, 2000, **17**(4): 244-248.
- [38] 莫长明, 涂冬萍, 黄 杰, 等. 罗汉果花芽分化过程中形态及其激素水平变化特征 [J]. *西北植物学报*, 2015, **35**(1): 98-106.
- MO C M, TU D P, HUANG J, *et al.* Morphological and endogenous hormones characteristics of flower bud of *Siraitia grosvenorii* during its differentiation [J]. *Acta Bot. Boreal. - Occident. Sin.* 2015, **35**(1): 98-106.

(编辑: 裴阿卫)