

锥栗花芽维梢分化进程及其相关营养物质含量的变化

欧阳芬,袁德义*,范晓明,邹 锋,高 超,王 刚

(中南林业科技大学·经济林培育与保护教育部重点实验室·经济林育种与栽培国家林业局重点实验室·
经济林培育与利用湖南省2011协同创新中心,长沙 410004)

摘 要:【目的】探讨锥栗花芽分化的营养生理基础,为人工调控锥栗花芽分化提供理论依据。【方法】以‘华栗4号’锥栗为试材,采用石蜡切片法,明确花芽维梢分化进程,对比分析此期间完全混合花芽、不完全混合花芽及叶芽中内含营养成分动态变化规律。【结果】锥栗花芽维梢分化分为冬前花序原基分化期(时期I)、冬后花序原基分化期(时期II)、花簇苞片原基分化期(时期III)和花簇原基分化期(时期IV)4个时期;在花芽维梢分化过程中,花芽与叶芽中可溶性糖含量(ω ,下同)峰值出现在时期II,分别为11.561、10.14、9.085 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$,可溶性蛋白含量在时期IV达到最高,分别为3.314、2.776、1.712 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$;花芽与叶芽中淀粉含量峰值出现在时期I,分别为148.286、170.482、189.661 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$;完全混合花芽中N、Mg、Fe含量在花芽维梢分化期均先减后增再减,而K、Mn、Zn含量先增后减再增,Ca含量在时期IV最高,为144.05 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$;不完全混合花芽与叶芽中Zn、N、K、Ca含量均是先加后减。花芽与叶芽中的C/N均是先升后降再升。【结论】碳水化合物和可溶性蛋白的累积及高水平的C/N有利于锥栗完全混合花芽的分化。

关键词: 锥栗;花芽分化;碳水化合物;可溶性蛋白;矿质元素;C/N

中图分类号: S664.2

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2017)08-1007-09

A study on the floral shoot differentiation process and the changes in nutrient contents in *Castanea henryi*

OUYANG Fen, YUAN Deyi*, FAN Xiaoming, ZOU Feng, GAO Chao, WANG Gang

(Key Laboratory of Non-Wood Forest Product of State Forestry Administration · Key Laboratory of Cultivation and Protection for Non-Wood Forest Trees of Ministry of Education · Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, Hunan, China)

Abstract: 【Objective】 *Castanea henryi* is a chestnut species belonging to the family of Fagaceae. As one of the important nuts and woody oil species in south China, *C. henryi* is of significant academic, economic and ecological values. One of the problems in the production of this nut is that the tree produces too many male flowers and too few female flowers with low production and thus low economic benefits, which has become a bottleneck restrict in *C. henryi* industry in China. *C. henryi* flower buds can be mixed flower buds or male flower buds. Female flowers are borne on the base of the mixed flower buds, while male flower buds produce only male flowers. Therefore, the study of *C. henryi* flower bud differentiation, especially mixed flower bud differentiation, is of great significance. This paper aims to find out the nutrition physiology of bud differentiation in *C. henryi* so as to provide theoretical basis for artificial regulation of bud differentiation. 【Methods】 ‘Huali 4’ was used as the tested materials. Paraffin section method was used to clarify and definite differentiation process in young floral shoot tip and analyze carbohydrates (soluble sugars and starch), soluble proteins, mineral elements (N, K, Ca, Mg, Mn, Fe and zinc) and the dynamics of C/N in buds of various types. Materials were flower buds and leaf bus from the bearing branches from 7 year old trees of *C. henryi* under routine management in the experimental field located in Central South Univer-

收稿日期: 2017-02-12 接受日期: 2017-04-09

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划课题(2013BAD14B04);中南林业科技大学研究生创新基金(CX2016B17);湖南省研究生创新基金(CX2016B328)

作者简介: 欧阳芬,女,在读硕士研究生,主要从事经济林栽培与育种。Tel:18874099448,E-mail:1124301084@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel: 15111264681,E-mail: yuan-deyi@163.com

sity of Forestry and Technology, Chenzhou, Hunan, China. Strong mixed flower buds from the trees were collected. 24 h after treatment in FAA fixation solution, the bud samples were subject to ethanol dehydration steps, xylol clearing, paraffin infiltration and embedding. Sections were cut using a Lecias paraffin microtome. After staining with hematoxylin dye, the sections were observed under a digital microscope (BX-51). Soluble sugar and starch contents in flower buds and leaf buds were analyzed with anthrone colorimetry method, and soluble proteins were determined using coomassie brilliant blue G-250 method. For analysis of nitrogen, samples were heat digested using sulfuric acid and hydrogen peroxide method and analyzed with an automatic analyzer, and the other mineral elements (K, Ca, Mg, Mn, Fe and Zn) digested using perchlorate-nitric acid and determined using a flame atomic absorption spectrophotometer. 【Results】 The flower bud differentiation in young shoots could be separated into pre-winter inflorescence primordium differentiation (Stage I), inflorescence primordium differentiation stage in winter (Stage II), bract primordium differentiation stage (Stage III) and flower cluster primordium differentiation stage (Stage IV). In the process of flower bud differentiation in young shoots, the content of soluble sugars in mixed flower buds increased at first, then decreased gradually and rose again finally. Soluble sugar content in leaf bud and male flower buds decreased after initial rise and sugars in flower buds and leaf buds peaked in Stage II with peak value reaching up to $11.561 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $10.14 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ and $9.085 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in mixed flower buds, male flower buds and leaf buds, respectively. Soluble protein content accumulated gradually then declined due to consumption and accumulated towards the end of the stage. Soluble protein content in three types of bud peaked in Stage IV. The peak value was $3.314 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $2.776 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ and $1.712 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in mixed flower buds, male flower buds and leaf buds, respectively. Starch content in flower buds and leaf buds showed a drastic change with peak occurring in Stage I and the peak value was $148.286 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$, $170.482 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ and $189.661 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ mixed flower buds, male flower buds and leaf buds, respectively. N, Mg and Fe contents in mixed bud decreased first, then increased, and finally reduced again throughout bud young shoot differentiation. K, Mn and zinc decreased first and then increased; Ca content in Stage IV was the highest reaching $144.05 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$. Except for Mn, Fe and Mg, all the tested minerals increased first and decreased afterward in male flower buds. In leaf buds, all the tested but Mn and Mg rose first and decline later. The C/N ratio in flower buds and leaf buds decreased after an initial increase and then rose again. 【Conclusion】 *C. henryi* flower bud differentiation is closely related to the accumulation of nutrients, and flower bud differentiation has different nutrients requirements at different stages. A high level of C/N is advantageous to the differentiation of mixed flower bud in *C. henryi*.

Key words: *Castanea henryi*; Flower bud differentiation; Carbohydrate; Soluble protein; C/N

锥栗(*Castanea henryi*)是我国南方重要的木本粮食树种,果实营养成分丰富,口感较好,素有“铁杆庄稼”之称。锥栗耐瘠薄、抗干旱,是一种重要的阔叶经济树种,发展锥栗产业具有重要的经济价值和生态价值^[1],并且在促进山区经济、精准扶贫方面具有重大作用。锥栗雌雄同株异花,花芽为混合花芽,且有完全混合花芽和不完全混合花芽之分,完全混合花芽抽生的枝条产生混合花序和纯雄花序,而不完全混合花芽所抽生枝条仅着生雄花序;雌花主要着生在混合花序基部,即锥栗混合花芽的分化是锥

栗产量形成的基础^[2-4]。生产中,锥栗普遍存在雄花过多、雌花太少的现象,不仅消耗了树体的大量营养,而且也影响了锥栗的产量和品质,这已成为我国南方锥栗产业健康发展的瓶颈^[5]。因此,研究锥栗花芽分化规律具有重要的理论价值和实践意义。

花芽分化是被子植物发育中非常关键和复杂的阶段,需在植物体内外因子的共同作用和互相协调下完成,温度、光照、矿质营养、碳水化合物、激素等都对花芽分化有着重要的影响^[6-8]。目前,有关栗属植物花芽分化的研究较多,主要集中在板栗形态分

化、激素、碳水化合物、矿质元素、基因上^[9-10],而有关锥栗花芽分化的研究尚鲜见报道^[11]。陈澍燕等^[12]认为板栗完全混合芽可划分为休眠后花序原基分化期、休眠后花序原基分化中期、花序原基分化后期、花簇苞片原基形成期、花簇原基分化期和花簇原基形成期6个发育时期,且内源激素在前3个时期为关键期,IAA可能在雌花发育过程中起重要作用。邱文明等^[13]推测某些MADS-box基因在板栗雌雄花形成和发育中起重要调控作用。朱周俊等^[14]认为50~250 mg·L⁻¹的6-BA能显著提高锥栗雌花分化率,GA₃促进雄花分化,CEPA和ABA对雌花分化具有显著抑制作用。因此,笔者以‘华栗4号’为研究对象,对比分析了锥栗完全混合花芽、不完全混合花芽及叶芽分化过程中主要营养物质含量的动态变化规律,旨在探讨锥栗花芽分化的营养生理基础,为人工调控锥栗花芽分化提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验地位于湖南省株洲市中南林业科技大学锥栗资源收集圃,属于亚热带季风性湿润气候,日照充足,年平均气温16~18℃,年平均降水1400~1700 mm。试材为9 a生健壮的‘华栗4号’(2015年经湖南省林木品种审定委员会审定),树高约4.8 m,试验地管理水平一致。

1.2 方法

从2014年10月到2015年3月,定期观察锥栗树体各部位结果母枝的生长动态,田间试验调查完全混合花芽、不完全混合花芽和叶芽的形态特征及生长位置,根据树体特性与前人研究结果^[2],完全混合花芽取自健壮结果母枝自上而下第1个饱满的芽,不完全混合花芽取自健壮的结果母枝自下而上第5个饱满芽,叶芽取自枝条最下部的2个芽。每月20日采集结果母枝上端完全混合花芽、不完全混合花芽和叶芽,用于石蜡切片制作和生理指标测定。

1.2.1 形态观察方法 采用石蜡切片法对花芽进行解剖观察。取健壮结果枝上的完全混合花芽,用FAA固定液固定24 h后进行乙醇梯度脱水,二甲苯逐级透明,石蜡渗透与包埋,Leica切片机切片,苏木精染色,Olympus数码生物显微镜(BX-51)观察摄影^[15]。

1.2.2 生理指标测定方法 样品用液氮保存带回至

实验室。可溶性蛋白质含量的测定采用考马斯亮蓝G-250染色法^[16]。

可溶性总糖、蔗糖和淀粉含量的测定采用蒽酮比色法,稍加改动。取样0.5 g,研磨成匀浆并用80%酒精80℃提取,3500 r·min⁻¹离心10 min,收集上清液,过滤并定容至25 mL,残渣用于测定淀粉含量。吸取1 mL样品液,加5 mL 0.1%蒽酮试剂,再在沸水中加热15 min,待其迅速冷却后,在620 nm处测定吸光值。另取葡萄糖做标准曲线方程求出样品的可溶性总糖含量。提取可溶性糖后所得残渣在沸水浴中糊化15 min。先后用9.2%高氯酸和4.6%高氯酸提取2次,分别离心合并上清液,定容至50 mL。按上述蒽酮比色法测定葡萄糖的量,乘以0.9转化为淀粉含量^[16]。

氮采用硫酸-双氧水消煮法,后用全自动间断分析仪测定,其他矿质元素采用高氯酸-硝酸消煮法后,用火焰原子吸收分光光度计测定^[17]。

2 结果与分析

2.1 形态观察结果

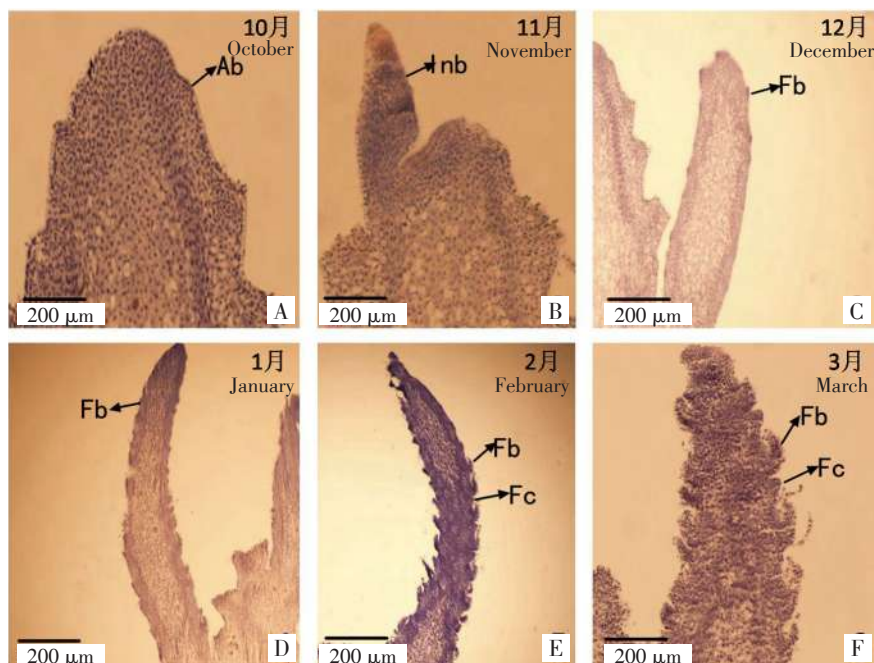
锥栗花芽维梢分化过程可分为冬前花序原基分化期、冬后花序原基分化期、花簇苞片原基分化期和花簇原基分化期4个时期(图1)。

冬前花序原基分化期:2014年10月至12月为冬前花序原基分化期(时期I)。由图1-A、B观察可知,芽内最顶端的花序原基呈圆柱形,发育程度较高;近顶端的叶原基内侧的腋芽原基细胞分裂较活跃,朝外突起;腋芽原基下位的冬前花序原基细胞分裂旺盛,呈生长锥型。

冬后花序原基分化期(时期II):2014年12月至2015年1月为冬后花序原基分化期。此期间,花序原基细胞分裂旺盛,体积增大,并进一步分化为冬后花序原基,总体呈凸起状(图1-C)。

花簇苞片原基分化期(时期III):2015年1月至2月,进入花簇苞片原基分化期。从石蜡切片可观察到,锥栗冬后花序原基生长迅速,呈长圆柱形,且其周缘出现了呈半月形的小突起,为花簇苞片原基(图1-D),花簇苞片原基细胞分裂活跃生长较快,染色较深。

花簇原基分化期(时期IV):2015年2月至3月,位于冬后花序上的花簇苞片原基细胞不断分裂增大,自花序基部向上紧密排列,已经接近冬后花序的



A、B. 冬前花序原基分化期(时期 I), 2014 年 10 月; C. 冬后花序原基分化期(时期 II); D. 花簇苞片原基分化期(时期 III); E、F. 花簇原基分化期(时期 IV). Ab. 腋芽原基; Inb. 冬前花序原基; Fb. 花簇苞片原基; Fc. 花簇原基。

A, B. Pre-winter in florescence primordium differentiation stage (stage I); C. Post-winter in florescence primordium differentiation stage (stage II); D. Flower bract primordium differentiation stage (stage III); E, F. Flower primordium differentiation stage (stage IV). Ab. Axillary bud primordium; Inb. Inflorescence primordium before winter; Fb. Flowers from bract primordium; Fc. Flowers from the original base primordium.

图 1 锥栗花芽维梢分化过程的形态观察

Fig. 1 Morphological observation of flower bud differentiation in *Castanea henryi*

顶端;由图 1-E、F 可知,靠近冬后花序基部的花簇苞片原基内部已经分化出了花簇原基,花簇原基呈锥形的突起,被花簇苞片原基所包裹。

2.2 锥栗花芽维梢分化期可溶性糖含量的变化

2.2.1 锥栗花芽维梢分化期可溶性糖含量的变化
由图 2 可知,在花芽维梢分化期间,锥栗花芽和叶芽中可溶性糖含量的变化波动较大。完全混合花芽中可溶性糖含量在冬前花序原基分化期期间含量缓慢下降,从冬前花序原基分化期至冬后花序原基分化期含量急剧上升,于花芽分化冬后花序原基分化期含量达到最高峰,为 $11.561 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$;冬前花序原基分化期至花簇苞片原基分化期含量骤降,低至 $7.736 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$,花簇原基分化期时略有回升。从整体变化趋势上来看,在整个花芽维梢分化期,锥栗花芽和叶芽可溶性糖含量的变化大体呈“先上升后下降”的趋势;完全混合花芽中可溶性糖含量显著高于其他 2 种芽,说明维梢分化期完全混合花芽需要积累大量的可溶性糖。

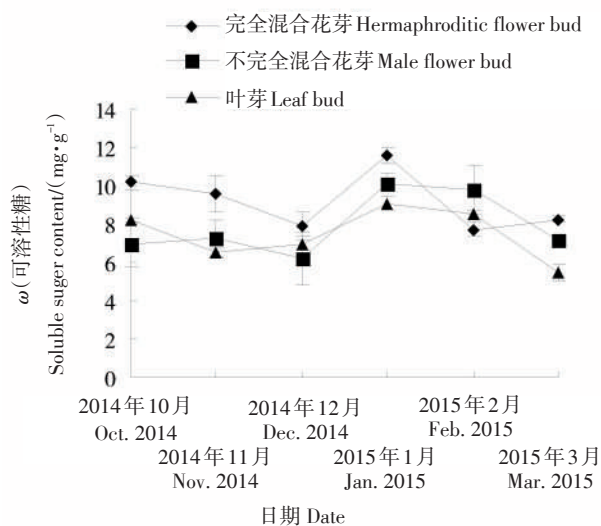


图 2 锥栗花芽维梢分化期可溶性糖含量的变化
Fig. 2 Changes in soluble sugars during the flower bud differentiation

2.2.2 锥栗花芽维梢分化期淀粉含量的变化 从图 3 可以看出,分化期花芽和叶芽淀粉含量均呈先积累后消耗的趋势。不完全混合花芽和叶芽中淀粉含

量在冬前花序原基分化期期间缓慢上升,含量达到最高峰,分别为 $170.482 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, $189.661 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$;冬后花序原基分化期至花簇苞片原基分化期淀粉含量急剧下降,变化幅度较大;花簇原基分化期时含量略有回升。完全混合花芽内淀粉含量从冬前花序原基分化期至冬后花序原基分化期一直处于上升趋势,冬后花序原基分化期含量高达 $148.286 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,后2个时期含量一直下滑,至花簇原基分化期低至 $74.625 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。整个锥栗花芽维梢分化期,前两个时期完全混合花芽和不完全混合花芽淀粉含量均低于叶芽,后2个时期花芽高于叶芽,表现出库源间的物质转移,说明淀粉是碳水化合物的贮藏形式,为花芽形成打下良好的营养基础。

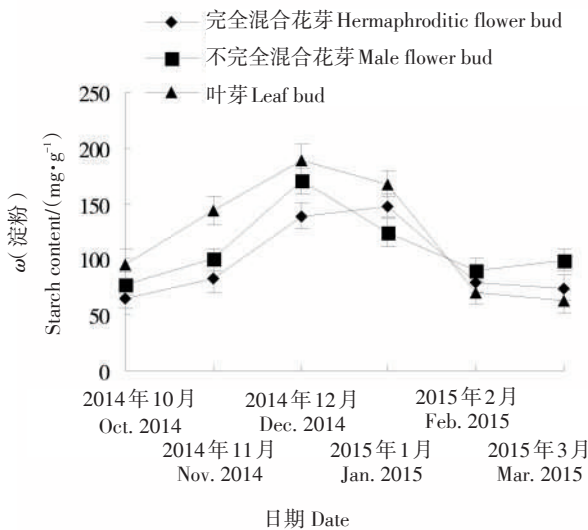


图3 锥栗花芽维梢分化期淀粉含量的变化
Fig. 3 Changes in starch during the flower bud differentiation

2.2.3 锥栗芽维梢分化期可溶性蛋白含量的变化
锥栗3种芽内的可溶性蛋白含量呈波动性变化(图4)。完全混合花芽和不完全混合花芽中可溶性蛋白含量于冬前花序原基分化期平稳上升,到冬后花序

原基分化期时下滑,低至 2.042 、 $1.603 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,花簇苞片原基分化期与花簇原基分化期时均呈现上升的趋势,花簇原基分化期达到峰值,分别为 3.314 、 $2.776 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$;在整个花芽维梢分化期间,完全混合花芽可溶性蛋白含量显著高于不完全混合花芽与叶芽,表明可溶性蛋白质参与了完全混合花芽分化。

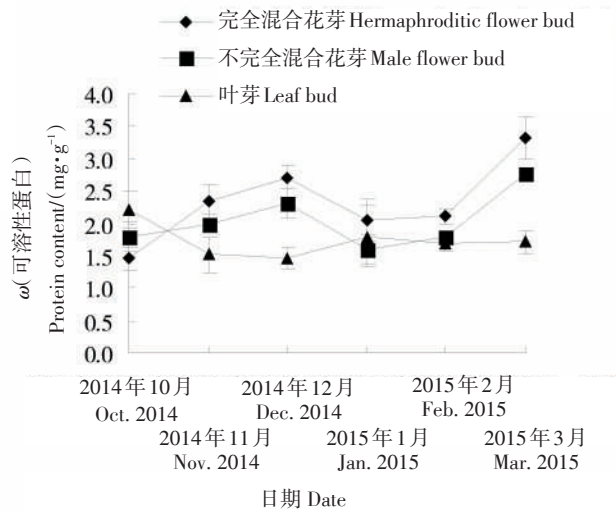


图4 锥栗花芽维梢分化期可溶性蛋白含量的变化
Fig. 4 Changes in soluble proteins during the flower bud differentiation

2.2.4 锥栗花芽维梢分化期矿质元素的动态变化
(1)锥栗完全混合花芽矿质元素含量在花芽维梢分化期的动态变化。如表1所示,在锥栗花芽维梢分化期,完全混合花芽中Mg、Fe含量均是先下降后上升再下降,冬前花序原基分化期至冬后花序原基分化期时含量下降,至花簇苞片原基分化期时含量上升,分别为 0.305 、 $0.866 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,峰值达到最高,随后下降,说明完全混合花芽分化过程中花簇苞片原基分化期需要较高含量的Mg、Fe;完全混合花芽中K、Mn、Zn含量变化趋势相反,从时期I到时期II,K、Mn、

表1 锥栗完全混合花芽中矿质元素含量在锥栗花芽维梢分化期的变化

Table 1 The mineral element contents in female flower buds of *C. henryi* during flower bud differentiation

矿质元素含量 Mineral element content	取样时期 Sampling date					
	2014年10月 Oct. 2014	2014年11月 Nov. 2014	2014年12月 Dec. 2014	2015年1月 Jan. 2015	2015年2月 Feb. 2015	2015年3月 Mar. 2015
$\rho(\text{N})/(\text{mg}\cdot\text{L}^{-1})$	1.189 ± 0.018	1.367 ± 0.044	1.278 ± 0.023	1.253 ± 0.050	1.818 ± 0.047	1.266 ± 0.034
$\omega(\text{K})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	17.775 ± 0.981	16.350 ± 0.731	13.775 ± 0.826	25.282 ± 1.005	11.033 ± 0.803	15.075 ± 0.635
$\omega(\text{Ca})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	78.375 ± 8.805	138.200 ± 6.473	138.917 ± 6.111	129.583 ± 8.407	117.600 ± 5.465	144.050 ± 3.349
$\omega(\text{Mg})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	0.229 ± 0.010	0.246 ± 0.010	0.289 ± 0.012	0.242 ± 0.012	0.305 ± 0.010	0.236 ± 0.013
$\omega(\text{Mn})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	3.566 ± 0.089	4.816 ± 0.154	4.053 ± 0.106	4.208 ± 0.115	2.894 ± 0.136	4.375 ± 0.185
$\omega(\text{Fe})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	0.645 ± 0.041	0.556 ± 0.038	0.507 ± 0.024	0.732 ± 0.046	0.866 ± 0.023	0.552 ± 0.028
$\omega(\text{Zn})/(\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$	114.500 ± 7.103	122.750 ± 3.175	152.000 ± 11.419	217.667 ± 9.963	111.167 ± 3.615	127.500 ± 2.309

Zn含量显著上升,分别高达 $25.282 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $4.208 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $217.667 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,至花簇苞片原基分化期时急剧下降,花簇原基分化期时缓慢上升,说明冬后花序原基分化期时需要大量K、Mn、Zn的参与;N和Ca含量从冬前花序原基分化期至花簇苞片原基分化期一直缓慢下降,到花簇原基分化期时回升,分别达到 $1.266 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $144.050 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,说明完全混合花芽在冬前花序原基分化期至花簇苞片原基分化期需消耗较多的氮元素与钙元素。

(2)锥栗不完全混合花芽矿质元素含量在花芽雏梢分化期的动态变化。锥栗不完全混合花芽中N、Mg、Fe含量在花芽雏梢分化期变化均是先减少后

增加再减少;冬前花序原基分化期至冬后花簇原基分化期期间3种元素的含量略有下降,花簇苞片原基分化期时缓慢回升,峰值分别为 $2.302 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 、 $0.270 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $0.787 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,至花簇原基分化期时又下降,说明花簇苞片原基分化期时需要较多N、Mg、Fe的参与。K、Ca、Zn含量在花芽雏梢分化期均呈先累积后消耗再累积的趋势,冬前花序原基分化期至冬后花序原基分化期处于累积状态,花簇苞片原基分化期消耗,含量分别低至 $7.788 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $78.500 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 、 $125.167 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$,至花簇原基分化期时又再累积,说明不完全混合花芽在冬后花序原基分化期需要大量K、Ca、Zn(表2)。

表2 锥栗不完全混合花芽中矿质元素含量在花芽雏梢分化期的变化

Table 2 The mineral element contents in male flower buds of *C. henryi* during flower bud differentiation

矿质元素含量 Mineral element content	取样时期 Sampling date					
	2014年10月 Oct. 2014	2014年11月 Nov. 2014	2014年12月 Dec. 2014	2015年1月 Jan. 2015	2015年2月 Feb. 2015	2015年3月 Mar. 2015
$\rho(\text{N})/(\text{mg}\cdot\text{L}^{-1})$	1.253±0.14	1.288±0.006	1.273±0.013	1.205±0.065	2.302±0.163	1.246±0.02
$\omega(\text{K})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	23.350±0.517	15.850±0.346	13.175±0.64	16.240±0.531	7.788±0.823	11.675±0.577
$\omega(\text{Ca})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	128.550±6.479	63.600±7.621	92.700±6.823	109.000±8.235	78.500±7.89	152.450±1.617
$\omega(\text{Mg})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	0.238±0.018	0.209±0.003	0.266±0.01	0.210±0.012	0.270±0.008	0.188±0.008
$\omega(\text{Mn})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	3.977±0.009	4.511±0.115	5.346±0.241	4.874±0.125	2.594±0.128	3.731±0.121
$\omega(\text{Fe})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	1.047±0.029	1.012±0.008	0.733±0.043	0.597±0.036	0.787±0.032	0.739±0.025
$\omega(\text{Zn})/(\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$	132.000±8.097	64.000±6.928	119.333±8.054	139.250±8.949	125.167±5.465	153.500±4.041

(3)锥栗叶芽矿质元素含量在花芽雏梢分化期的动态变化。锥栗叶芽在花芽雏梢分化期N、K含量在冬前花序原基分化期至冬后花序原基分化期期间下降,冬后花序原基分化期至花簇苞片原基分化期期间含量缓慢上升,至花簇原基分化期时再次下降;Ca含量从冬前花序原基分化期至冬后花序原基

分化期呈上升趋势,花簇苞片原基分化期时含量急剧下降,低至 $35.025 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,至花簇原基分化期时显著上升,高达 $169.550 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$;叶芽中Mn、Mg、Fe含量变化基本一致,即从冬前花序原基分化期至花簇苞片原基分化期,Mn、Mg、Fe含量下降趋势,至花簇原基分化期时才略有回升(表3)。

表3 锥栗叶芽中矿质元素含量在花芽雏梢分化期的变化

Table 3 The mineral element contents in flower buds of *C. henryi* during flower bud differentiation

矿质元素含量 Mineral element content	取样时期 Sampling date					
	2014年10月 Oct. 2014	2014年11月 Nov. 2014	2014年12月 Dec. 2014	2015年1月 Jan. 2015	2015年2月 Feb. 2015	2015年3月 Mar. 2015
$\rho(\text{N})/(\text{mg}\cdot\text{L}^{-1})$	1.385±0.048	1.033±0.047	1.251±0.067	1.184±0.019	2.174±0.088	1.160±0.093
$\omega(\text{K})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	13.525±0.619	14.242±0.649	14.192±0.704	13.467±1.075	14.163±0.942	13.440±0.681
$\omega(\text{Ca})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	82.525±4.879	85.950±5.421	111.483±6.547	160.425±3.435	35.025±4.244	169.550±6.755
$\omega(\text{Mg})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	0.183±0.008	0.211±0.032	0.302±0.013	0.243±0.003	0.148±0.011	0.284±0.012
$\omega(\text{Mn})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	4.013±0.05	3.482±0.168	4.780±0.217	3.902±0.122	2.274±0.081	3.405±0.114
$\omega(\text{Fe})/(\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	0.864±0.04	1.780±0.032	0.895±0.049	0.396±0.042	0.700±0.023	0.811±0.036
$\omega(\text{Zn})/(\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$	87.500±2.887	168.667±9.19	105.000±7.861	112.333±7.448	161.750±7.217	103.500±10.3923

(4)锥栗花芽雏梢分化期C/N的动态变化。完全混合花芽、不完全混合花芽和叶芽在锥栗花芽雏梢分化期C/N的动态变化如图5所示。冬前花序原基分化期期间花芽与叶芽碳氮比变化趋势相似,均

下滑,从冬前花序原基分化期到冬后花序原基分化期,三类芽的C/N都呈现上升趋势,分别为9.226、8.415、7.673;从冬后花序原基分化期至花簇苞片原基分化期,花芽与叶芽碳氮比急速下降,低至4.255、

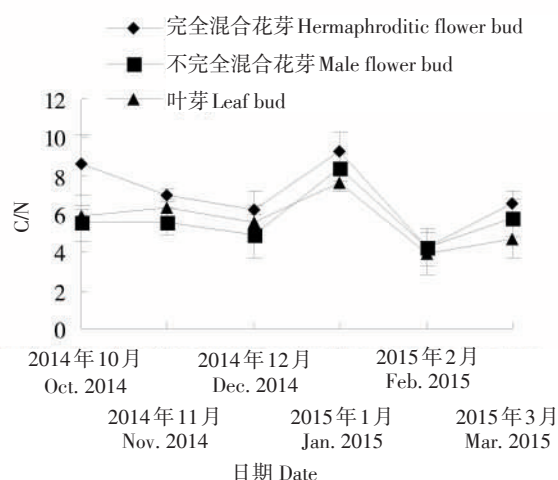


图5 锥栗花芽维梢分化期 C/N 的变化

Fig. 5 Changes in C/N ratio during the flower bud differentiation

4.239、3.906,且花芽高于叶芽;花簇苞片原基分化期至花簇原基分化期,花芽中的碳氮比持续上升,完全混合花芽高于不完全混合花芽。由此表明,C/N是影响锥栗花芽分化的重要因素之一,高水平的C/N影响锥栗花芽的分化,提高C/N有利于促进锥栗的生殖生长。

3 讨论

花芽的分化和发育是多种生理生化反应共同作用的结果,需要大量的营养物质来供应完成^[18]。碳水化合物在植物生长发育、生理代谢中起重要作用,与花芽分化密切相关。可溶性糖与细胞液浓度成正相关,细胞液浓度升高则有利于花芽分化^[19]。本试验结果表明,锥栗三类芽中可溶性糖含量的变化趋势相似,峰值出现在冬后花序原基分化期;整个花芽维梢分化期完全混合花芽的可溶性糖含量显著高于不完全混合花芽与叶芽,说明完全混合花芽分化需要大量的可溶性糖。该试验结果与李从玉等研究板栗雄花芽临界分化期营养物质含量的变化^[20]、陈在新等^[21]研究板栗雌花芽临界分化期营养物质含量的变化的结果类似。果树中较常见的碳水化合物贮存形式是淀粉,它是植物花芽分化进程中所需最多的营养物质^[22]。周厚高等^[23]的研究表明淀粉可以水解为还原糖和可溶性糖供花芽分化利用。在本试验中,锥栗花芽维梢分化期中前两个时期叶芽中淀粉含量高于花芽中淀粉含量,叶芽与不完全混合花芽中含量在冬前花序原基分化期达到最高,后两个时

期花芽中淀粉含量高于叶芽,完全混合花芽含量在冬后花序原基分化期出现含量高值,说明花芽分化时需要大量的淀粉参与。

蛋白质作为生命现象的直接体现者和生理功能的执行者,在植物成花的转变过程中既是结构物质,又为花芽分化做必要的物质贮备,它的积累有利于花芽的分化^[24]。郭金丽等^[25]对苹果梨花芽分化时蛋白质、淀粉代谢的研究表明,蛋白质大量积累是成花的重要物质基础。本试验中,锥栗三种芽内的可溶性蛋白含量在冬后花序原基分化期后平稳上升,完全混合花芽显著高于不完全混合花芽与叶芽,说明了可溶性蛋白与花芽分化有着密切的关系,大量可溶性蛋白参与了完全混合花芽的分化。

矿质元素在果树生理中具有重要的调节作用,不仅影响树体的营养生长,而且严重影响花芽分化和果实生长^[26]。朱治强^[27]对香蕉植株的养分吸收积累与花芽分化的关系进行研究,指出氮、磷、钾、钙、镁、铁、锌等元素与香蕉的花芽分化关系密切。本研究中,在整个花芽维梢分化期内,完全混合花芽中镁、钙含量先减少后增加,钾、氮、锌、铁、锰含量整体上均呈先上升后下降的趋势;冬前花序原基分化期时,花芽中除镁、铁外,钙、氮、锌、锰含量均高于叶芽,冬后花序原基分化期时,花芽中的钾、氮、锌、铁、锰含量高于叶芽,至花簇苞片原基分化期,花芽中镁、钙、氮、铁、锰含量较叶芽高,到花簇原基分化时,花芽中镁、钙、铁的含量低于叶芽,其他元素则相反,说明较叶芽而言,花芽分化需要更多矿质元素的参与,尤其是与完全混合花芽分化关系密切的N与Ca。

植物体内C/N是决定花芽分化的重要影响因子之一,C/N增加有利于植物的生殖生长。齐红岩等^[28]对薄皮甜瓜花芽分化期叶片C/N的研究表明高水平的C/N有利于花芽前期形态分化;吴志祥等^[29]对2个荔枝品种花芽分化期碳氮素营养变化的研究表明荔枝花芽分化要求一定程度的C/N。本试验中,锥栗花芽维梢分化期间,叶芽与花芽从冬前花序原基分化期至冬后花簇原基原基分化期碳氮比呈上升趋势,到花簇苞片原基分化期时,花芽中的碳氮急速下降,完全混合花芽C/N低至4.255,至花簇原基分化时,碳氮比略有回升,由此表明,碳氮比影响锥栗花芽分化,高水平的C/N有利于锥栗花芽分化。综上所述,在锥栗花芽维梢分化过程中,冬后花序原基分化期即时期II是花芽与叶芽分化及其营养分配的关

键时期,若是在此期间通过栽培管理措施改善植株的营养水平,可能会提高锥栗完全混合花芽的分化率,至于碳水化合物、可溶性蛋白及矿质元素在植物叶芽与花芽的分布与代谢,有待于进一步研究。

参考文献 References:

- [1] 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, 2014, 32(1): 42-149.
QIU Wenming, HE Xiujuan, XU Yuhai. Research progress on sex control of chestnut flower buds[J]. Journal Fruit Science, 2014, 32(1): 42-149.
- [2] 李忠涛,郎丰华. 栗芽发育特性的研究[J]. 园艺学报, 1964, 3(2): 17-29(1):17-30.
LI Zongtao, LANG Fenghua. A study on the development of buds of the chestnut tree[J]. Acta Horticulturae Sinica, 1964, 3(1): 17-30.
- [3] 徐育海,方波. 板栗高效栽培技术[M]. 武汉: 武汉理工大学出版社, 2010: 24-26.
XU Yuhai, FANG Bo. Chestnut efficient cultivation techniques [M]. Wuhan: Wuhan University of Technology Press, 2010: 24-26.
- [4] 夏仁学,徐娟,李国怀,马梦亭. 板栗的开花结果习性性与性别表现[J]. 武汉植物学研究, 1998, 16(2): 154-158.
XIA Renxue, XU Juan, LI Guohuai, MA Mengting. Flowering and fruiting habits and sexual expression in chestnut (*Castanea mollissima* BL.) [J]. Journal Wuhan Botanical Research, 1998, 16(2): 154-158.
- [5] 夏瑞满,吴东平,吴云峰,陈必新,杨平昆,刘章华. 我国锥栗主产区发展现状与对策[J]. 中南林业调查规划, 2008, 27(3): 59-61.
XIA Ruiman, WU Dongping, WU Yuanfeng, CHEN Bixin, YANG Pingkun, LIU Zhanghua. Developing status quo and counter measures for main production area of chinquapin in our country[J]. Central South Forest Inventory and Planning, 2008, 7(3): 59-61.
- [6] 吴莉英,唐前瑞,尹恒,陈丽. 观赏植物花芽分化研究进展[J]. 生物技术通讯, 2007, 18(6): 1064-1067
WU Liying, TANG Qianrui, YIN Heng, CHEN Li. Flower bud differentiation mechanism of ornamental plants[J]. Letters in Biotechnology, 2007, 18(6): 1064-1067.
- [7] 曲波,张微,陈旭辉,李楠,崔娜,李天来. 植物花芽分化研究进展[J]. 中国农学通报, 2010, 26(26): 109-114.
QU Bo, ZHANG Wei, CHEN Xuhui, LI Nan, CUI Na, LI Tianlai. 2010. Research progress of flower bud differentiation mechanism of plant[J]. Chinese Agriculture Science Bulletin, 26(26): 109-114.
- [8] 谢利娟,麦瑞娟,孙敏. 影响植物花芽分化的内部因素研究进展[J]. 安徽农业科学, 2009, 37(30): 14585-14588, 14631.
XIE Lijuan, MAI Ruijuan, SUN Min. Research progress of internal factors on flower bud differentiation of plant[J]. Journal Anhui Agriculture Science, 2009, 37(30): 14585-14588, 14631.
- [9] 季志平,魏安智,吕平会,何佳林,管丽娟. 板栗花芽分化和花序生长过程中的内源激素含量变化[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(4): 669-672.
JI Zhiping, WEI Anzhi, LYU Pinghui, HE Guilin, GUAN Lijuan. Changes in endogenous hormone contents during flower bud differentiation and inflorescence growth of chestnut (*castanea mollissima* BL.) [J]. Plant Physiology Journal, 2007, 43(4): 669-672.
- [10] 徐娟,夏仁学,李国怀,马梦亭. 板栗碳素营养与花性的表现[J]. 华中农业大学学报, 1998, 17(3): 271-280.
XU Juan, XIA Renxue, LI Guohuai, MA Mengting. Chestnut flower of carbon nutrition and performance[J]. Journal Huazhong Agriculture University, 1998, 17(3): 271-280.
- [11] 冯金玲,杨志坚,陈辉. 锥栗的研究进展[J]. 亚热带农业研究, 2009, 5(4): 237-240.
FENG Jinling, YANG Zhijian, CHEN Hui. Advances in *Castanea henryi* [J]. Subtrop Agriculture Research, 2009, 5(4): 237-240.
- [12] 陈澍燕,邢宇,王宗义,曹庆芹,张卿,秦岭. 内源激素及其受体在板栗雌花分化过程中的变化[J]. 北京农学院学报, 2016, 31(1): 9-14.
CHEN Shuyan, XING Yu, WANG Zongyi, CAO Qingqin, ZHANG Qing, QIN Ling. Study on changes of hormones and their receptors in female flower differentiation of chestnut (*Castanea mollissima*) [J]. Journal of Beijing University of Agriculture, 2016, 31(1): 9-14.
- [13] 邱文明,徐育海,何秀娟. 板栗雌雄花发育相关的 MADS-box 基因发掘与表达分析[J]. 园艺学报, 2016, 43(8): 1593-1604.
QIU Wenming, XU Yuhai, HE Xiujuan. Identification and expression analysis of MADS-box genes related to female and male flowers development in chestnut[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2016, 43(8): 1593-1604.
- [14] 朱周俊,袁德义,范晓明,张旭辉,谭露曼,唐静,刘冬明,李承想,孙小军. 植物生长调节剂对锥栗花芽性别分化及结果枝生长的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2016, 36(1): 63-66.
ZHU Zhoujun, YUAN Deyi, FAN Xiaoming, ZHANG Xuhui, TAN Luman, TANG Jing, LIU Dongming, LI Chengxiang, SUN Xiaojun. Effects of plant regulator on flower bud sex differentiation and fruiting branch growth of *Castanea henryi* [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2016, 36(1): 63-66.
- [15] 李和平. 植物显微技术[M]. 北京: 科学出版社, 2009.
LI Heping. Plant microscopy technique [N]. Beijing: Science Press, 2009.
- [16] 高俊风. 植物生理学实验技术[M]. 西安: 世界图书出版公司, 2006: 142-147.
GAO Junfeng. Plant physiology experiment instruction [M]. Beijing: Higher Education Press, 2006, 142-147.
- [17] 邹锋,袁德义,高超,廖婷,陈文涛,韩志强,张琳. 自动间断化学分析仪与原子吸收光谱法测定授粉受精期油茶子房的元素含量[J]. 光谱学与光析, 2014, 34(4): 1095-1099.

- ZOU Feng, YUAN Deyi, GAO Chao, LIAO Ting, CHEN Wentao, HAN Zhiqiang, ZHANG Lin. The content of mineral elements in *Camellia Oleifera* ovary at pollination stages determined by auto-discrete analyzers and atomic absorption spectrophotometer[J]. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 2014, 34(4): 1095-1099.
- [18] 郭蕊. 百合冷藏及花芽分化期间形态和生理变化的研究[D]. 乌鲁木齐:新疆大学, 2004.
- GUO Rui. Physiological and morphological changes of Lily Bulb in cooling storage and bud differentiation periods[D]. Urumqi: Xinjiang University, 2004.
- [19] 樊卫国, 刘国琴, 安华明, 何高涛, 罗冲, 刘进平. 刺梨花芽分化期芽中内源激素和碳、氮营养的含量动态[J]. *果树学报*, 2003, 20(1): 40-43.
- FAN Weiguo, LIU Guoqin, AN Huaming, HE Songtao, LUO Chong, LIU Jinping. Study on the changes of endogenous hormones, Carbohydrate and nitrogen nutrition at the flower bud differentiation stage of *Rose roxburghii*[J]. *Journal of Fruit Science*, 2003, 20(1): 40-43.
- [20] 陈在新, 江道菊, 李晓明, 潘娟. 板栗雄花芽生理分化期矿质元素含量的变化与积累[J]. *安徽农业科学*, 2010(a), 38(5): 7804-7806.
- CHEN Zaixin, JIANG Daoju, LI Xiaoming, PAN Juan. Study on changes and accumulation of mineral elements during male flower bud physiological differentiation of *Castanea mollissima* Bl[J]. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 2010(a), 38(5): 7804-7806.
- [21] 陈在新, 王学明, 李金秋, 李晓明. 板栗雌花芽临界分化期营养物质含量的变化[J]. *安徽农业科学*, 2010(b), 38(14): 7727-7728.
- CHEN Zaixin, WANG Xueming, LI Jinqiu, LI Xiaoming. Research on content changes of nutrient substances during critical-differentiation period of female flower bud in Chinese chestnut (*Castanea mollissima* Bl.)[J]. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 2010(b), 38(14): 7727-7728.
- [22] 李倩, 肖建忠, 李志斌, 白霄霞. 高山杜鹃花芽分化期生理生化研究[J]. *河北农业大学*, 2009, 32(1): 47-52.
- LI Qian, XIAO Jianzhong, LI Zhibin, BAI Xiaoxia. Physiological and biochemical research on critical period of floral initiation in *Rhododendron hybrid*[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2009, 32(1): 47-52.
- [23] 周厚高, 宁云芬, 张施君, 王凤兰. 新铁炮百合生长发育过程中的一些生理生化变化[J]. *广西植物*, 2003, 23(4): 357-361.
- ZHOU Hougao, NING Yunfen, ZHANG Shijun, WANG Fenglan. The physiological and biochemical changes in bulb development of *Lilium formolongi*[J]. *Guihaia*, 2003, 23(4): 357-361.
- [24] 蔡中方. 四季花龙眼花芽分化期营养动态变化的研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2010.
- CAI Zhongfang. Research of change of nutrition dynamic during flower bud differentiation in *Sijihua Longan*[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural, 2010.
- [25] 郭金丽, 张玉兰. 苹果梨花芽分化期蛋白质、淀粉代谢的研究[J]. *内蒙古农牧学院学报*, 1999, 20(2): 80-82.
- GUO Jinli, ZHANG Yulan. A study on the metabolism of protein and during the period of flower bud differentiation starch of apple-pear fruit tree in the stage of flower-bud differentiation[J]. *Journal of Inner Mongolia Institute of Agriculture & Animal Husbandry*, 1999, 20(2): 80-82.
- [26] GOLDSCHMIDT E E, TAMIM M, GOREN R. Gibberellins and flowering in citrus and other fruit trees: a critical analysis[J]. VIII International Symposium on Plant Bioregulation in Fruit Production, 1997:463(463):201-208.
- [27] 朱治强. 香蕉植株的养分吸收积累与花芽分化的关系研究[D]. 海南:华南热带农业大学, 2003.
- ZHU Zhiqiang. Research of the banana plant nutrient absorption of the relationship between accumulation and flower bud differentiation[D]. Hainan: South China Agricultural University, 2003.
- [28] 齐红岩, 郝敬虹, 王昊翔. 薄皮甜瓜花芽分化期叶片矿质元素含量和 C/N 的分析[J]. *沈阳农业大学学报*, 2008, 39(5): 530-533.
- QI Hongyan, HAO Jinghong, WANG Haoxiang. The changes of mineral nutrient content and C/N in melon leaves during flower bud differentiation[J]. *Journal of Shenyang Agriculture University*, 2008, 39(5): 530-533.
- [29] 吴志祥, 王令霞, 陶忠良, 周兆德, 阳辛凤. 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.
- WU Zhixiang, WANG Lingxia, TAO Zhongliang, ZHOU Zhaode, YANG Xinfeng. Changes of Carbonitride in Two Litchi Cultivars during Flower Bud Differentiation[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2006, 27(4): 25-28.