果 树 学 报 2026,43(8):2163-2177
Journal of Fruit Science

DOI:10.13925/j.cnki.gsxb.20250700

不同倍性柿花芽分化进程观察

崔露苹,李润雨,闫霄倩,李自燕,关长飞*

(西北农林科技大学园艺学院,陕西杨凌 712100)

摘 要:【目的】通过对柿属植物二倍体君迁子、四倍体德阳柿和六倍体小果甜柿花芽分化过程的观察及分析,阐明不同倍性柿属植物间花器官原基形成时间与形态差异,揭示德阳柿早花特性的形态学基础。**【方法】**以多年生君迁子、德阳柿和小果甜柿雌株为材料,于花芽分化期定期采样,使用体视显微镜、扫描电子显微镜和石蜡切片技术,观察其混合芽及雌花的外部形态与内部结构发育过程。**【结果】**三份试材花芽分化均始于5月下旬,经历苞叶、萼片、花瓣、雄蕊和心皮原基的分化跨年度进行,均需经历休眠期。柿不同倍性花芽分化关键差异时期为花瓣原基分化期:德阳柿与小果甜柿于休眠前(当年7月下旬)完成,而君迁子于休眠解除(次年3月)后完成。德阳柿及小果甜柿的花瓣原基分化时间早于君迁子7个月,由此导致二者后续各花器官分化进程与初花期均较后者明显提前。此外,花蕾的大小与倍性呈显著正相关,且三者在外部形态(如芽鳞颜色、茸毛、蜡质)上存在明显差异。**【结论】**德阳柿的早花特性与其花芽分化启动早、休眠前分化进程快密切相关。花瓣原基分化期开始早晚是决定不同倍性柿花期进程的关键阶段。

关键词:柿;德阳柿;倍性;花芽分化;形态观察;扫描电镜

中图分类号:S665.2 **文献标志码:**A **文章编号:**1009-9980(2026)08-2163-15

Morphological Observation on floral bud differentiation of *Diospyros* with different ploidies

Cui Luping, Li Runyu, Yan Xiaoqian, Li Ziyan, Guan Changfei*

([1]College of Horticulture, Northwest A & F University, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract:【Objective】Flower buds of *Diospyros* are mixed buds, and their differentiation involves complex morphogenetic and physio-biochemical changes that directly influence the success of subsequent flowering. *Diospyros* species feature diverse ploidy evolutionary trajectories, with marked developmental differences among germplasm of different ploidy levels. This study aimed to clarify the temporal formation dynamics and morphological differences of floral organ primordia among *D. lotus* L., *D. deyangensis*, and 'Xiaoguo Tianshi' through systematic observation and analysis of their floral differentiation processes. The primary objective was to reveal the morphological basis underlying early flowering in *D. deyangensis*, thereby providing an anatomical framework for understanding ploidy-dependent floral development in *Diospyros*.【Methods】Perennial female plants of *D. lotus* L., *D. deyangensis*, and 'Xiaoguo Tianshi' cultivated in the National Germplasm Repository for *Diospyros* of Northwest A & F University (Yangling, Shaanxi) were used as experimental materials. Sampling encompassed two critical phases of floral differentiation: the early differentiation stage of current-season flower buds (May to August 2025) and the late differentiation stage of previous-season flower buds (February to May 2025). At the early stage, five vigorously growing new shoots from each germplasm were selected in the morning and sampled weekly to ensure consistent material quality and consistent growing

收稿日期:2025-12-24 **接受日期:**2026-02-08

基金项目:国家自然科学基金青年基金(42406181);国家重点研发计划(2022YFD2200403);渭南市科技局渭南试验站建设专项(2024WNXNZX-3)

作者简介:崔露苹,女,在读硕士研究生,研究方向为果树育种与生物技术。E-mail:3046503068@qq.com

***通信作者** Author for correspondence. E-mail:guanchangfei@nwafu.edu.cn

environment. In the late stage, three current-year branches were collected every 4 days in the morning before flower buds emerged; after flower buds emerged, five branches were sampled every 2 days to track floral maturation. Three complementary observation techniques were employed to capture multi-dimensional developmental data. First, continuous external morphological observation was conducted covering three key developmental stages: early differentiation, dormancy, and flowering. Overall branch morphology was photographed using a digital camera; external phenotypic traits of mixed buds were imaged *via* a stereofluorescence microscope; buds were dissected under the microscope with fine forceps and dissecting needles to obtain high-resolution images of internal anatomic structures. Secondly, for scanning electron microscopy (SEM) analysis, samples collected from February to August 2025 were fixed in 2.5% FAA fixative, rinsed with phosphate buffer, and dehydrated sequentially in 30%, 40%, 50%, 70%, 90%, 100%, and 100% ethanol (15 min per gradient). They were then subjected to solvent replacement with isoamyl acetate to preserve their structure, dried using a K850 critical point dryer, mounted on metal stubs with conductive adhesive, sputter-coated with gold for 90 s, and observed under a field emission SEM for fine-scale characterization of floral primordia. Thirdly, for paraffin sectioning, buds were incubated in a specialized fixative (85∶5∶5∶5, *V*/*V* of 70% tert-butanol, 35%−40% formaldehyde, propionic acid and glycerol), subjected to vacuum infiltration until all gas bubbles were eliminated and the materials were fully submerged, then stored at 4 ℃ for ≥48 h to ensure thorough fixation. After fixation, the samples were dehydrated through an ethanol gradient, infiltrated with molten paraffin wax, embedded in paraffin blocks, and sectioned into 5−8 μm slices using a microtome. The sections were then stained with hematoxylin-eosin (HE), mounted with neutral balsam, and observed under a light microscope to analyze internal bud development. These approaches collectively enabled systematic characterization of the dynamic development of external morphology and internal structure of mixed buds and female flowers.【Results】Comprehensive observations revealed that the three *Diospyros* germplasms shared a conserved centripetal sequence of floral organ differentiation and a consistent cross-annual developmental cycle: floral differentiation initiated in late May of the current year, followed by winter dormancy for low-temperature tolerance, and development resumed actively in the following spring until flowering. Inter-germplasm differences in external bud traits were observed: the bud scales of *D. deyangensis* and ‘Xiaoguo Tianshi’ were uniformly brown and densely pubescent, whereas those of *D. lotus* L. were dark brown to nearly black, with a thick, glossy waxy cuticle and rigid texture, suggesting enhanced abiotic resistance A distinct germplasm-specific marker was observed during the differentiation stage of stamen primordium: In *D. deyangensis*, the bases of stamen primordia and petal primordi*a* displayed a stable pink hue, while those of *D. lotus* L. and ‘Xiaoguo Tianshi’ remained green. This color dimorphism persisted after flowering. The petals of *D. lotus* L. were creamy yellow, those of *D. deyangensis* were pink, and those of ‘Xiaoguo Tianshi’ were pale yellow. All three accessions produced solitary female flowers, but they exhibited significant differences in floral morphology. Correlation analysis showed a significant positive correlation between ploidy level and flower bud longitudinal diameter: ‘Xiaoguo Tianshi’ had the largest buds, followed by *D. deyangensis*, and *D. lotus* L. had the smallest. Floral differentiation initiated synchronously in late May across all three germplasms, with bract differentiation proceeding in parallel. *D. deyangensis* was the first to enter sepal differentiation, consistently advancing 3−5 days ahead of the other two accessions. Both bract differentiation and sepal differentiation were completed by June across all germplasms, with minimal temporal variation. However, a critical developmental divergence emerged at the petal differentiation stage: *D. deyangensis* and ‘Xiaoguo Tianshi’ completed petal primordium differentiation by late July (prior to

dormancy initiation), whereas *D. lotus* L. remained at the sepal primordium stage until the onset of dormancy, and did not initiate petal differentiation until March of the following year (after dormancy release).Petal differentiation in *D. deyangensis* and ‘Xiaoguo Tianshi’ occurred 7 months earlier than in *D. lotus* L., which facilitated the accelerated differentiation of the subsequent stamen and carpel primordia. This temporal advantage ultimately led to an earlier initial flowering period for *D. deyangensis* and ‘Xiaoguo Tianshi’ compared with *D. lotus* L.【Conclusion】The early-flowering trait of *D. deyangensis* is linked to three pivotal developmental features: early initiation of floral differentiation, rapid differentiation progression during the pre-dormancy period, and significantly advanced petal differentiation. Among these factors, petal differentiation acts as the critical regulatory checkpoint underlying temporal differences in floral differentiation among *Diospyros* germplasm of varying ploidies. The 7-month advance in this stage allows *D. deyangensis* to complete the development of key floral organ primordia before dormancy, shortening its developmental cycle and contributing to its early-flowering phenotype.

Key words: *Diospyros*; *D. deyangensis*; Ploidy; Floral differentiation; Morphological observation; SEM

栽培柿（*Diospyros kaki* Thunb.）属柿科柿属，是重要的特色经济果树。柿树的花性表现极为复杂，单株层面表现为雌花、雄花和完全花等多种类型，给柿遗传育种与栽培管理带来了挑战[1-3]。花芽分化是植物由营养生长向生殖生长转变的核心阶段，受遗传背景、倍性[4]、环境因子（光周期、温度）及内源激素网络[5-6]的协同调控，可直接决定果树的坐果率及最终产量。因此，解析花芽分化的调控机制对柿产业发展具有重要意义。

柿属植物具有丰富的倍性，包括二倍体（2*n*=2*x*=30）、三倍体（2*n*=3*x*=45）、四倍体（2*n*=4*x*=60）、六倍体（2*n*=6*x*=90）及九倍体（2*n*=9*x*=135）等倍性类型，其中不同倍性材料的功能定位与应用价值存在显著分化。在生产与研究中，二倍体君迁子（*D. lotus* L.）作为野生种，因具备极强的抗逆性，成为柿树栽培中应用最广泛的砧木材料[7-8]；天然四倍体德阳柿（*D. deyangensis*）为栽培柿的近缘种，在播种数月后即可开花[9]，一年生成花率为16.5%，二年生成花率为12.5%[10]，是研究柿属植物短童期花发育机制的优良试材，也是原产于中国四川德阳的特色地方新种，其突出的短童期特性与*ELF4*基因家族的节律表达密切相关[11-12]，为解析倍性效应与早花（当年开花早）机制提供了理想的试验材料；六倍体则是柿属的主要栽培类型，其中小果甜柿不仅商品价值高，还因广亲和特性可作为太秋甜柿的优质砧木，在柿树产业中兼具栽培与砧用双重价值。

花芽分化是植物从营养生长向生殖生长转变的关键发育节点，柿树花芽为混合芽，其分化过程伴随复杂的形态建成（如花芽原基分化、花器官原基形成等）与生理生化变化（如激素平衡重塑、营养物质代谢等），直接决定后续开花与结果进程[13]。在其他果树中，花芽分化的调控机制已得到较多关注，如在苹果中碳水化合物是影响花芽形成的关键因子，喷施新型果树促控剂（PBO）可显著提高叶片与芽体中碳水化合物含量，促进其在器官间的源库转化与转运，进而加速花芽分化[14-15]；在柑橘中，成花诱导受自身遗传因子与外界环境的协同调控，低温与干旱条件可显著促进成花相关基因的表达[16-17]，且柑橘从花芽分化、花器官发育到果实膨大的整个生殖生长周期，与枝梢营养生长呈现明显的负相关关系，二者的动态平衡直接影响植株的生殖效率[18-19]；草莓能否提前花芽分化，是其提前开花结果、实现早熟及高产的基础[20]；卢俊霞等[21]研究表明，GA_3处理过的草莓，花芽会提前发育分化。对尚未进行花芽分化的草莓使用GA_3处理后，草莓能提前5 d花芽分化，提前10 d结果。以上研究为柿树花芽分化机制的探索提供了重要参考。

柿生长发育组织细胞学研究已在胚囊异常[22]、胚胎发育[23]及果实发育[24]等领域取得进展，Sobajima等[25]、Yonemori等[26]对柿花芽分化早期开展了形态观察，但存在研究周期与细节不足，李加茹等[27]、方净等[12]后续通过对禅寺丸、德阳柿等品种雌雄花芽发育全过程的系统形态学分析，完善了柿树花芽发育的形态学研究体系。根据已开展的柿花芽分化的形态学研究，发现德阳柿与阳丰[28]、禅寺丸[27]等栽培柿品种花芽发育进程相似，花芽的形态分化始于6

月，冬季进入休眠期，次年3—5月继续发育直至6月开花。不同的是，德阳柿花芽分化始期晚于禅寺丸，至6月底才出现花原始体，该结果与李亚[28]对阳丰柿的报道一致。柿花芽分化前期，雌、雄花芽发育进程基本同步，均于7月初形成苞叶原基，7月中旬出现萼片原基，7月底分化出花瓣原基；但发育后期，雌花芽休眠解除时间晚于雄花芽，且从萌动期到现蕾期，雌花芽各发育时期均比雄花芽晚约14 d[13]。类似地，禅寺丸柿从花芽萌动到花蕾显露，雄花发育也略早于雌花[27]。尽管柿花芽分化的形态学研究在栽培种中已有开展，但对于德阳柿这一兼具早花特性的材料仅开展了种内雌雄花芽的比较观察，缺乏其花芽分化进程与不同倍性品种间的比较分析，早花特性在形态发生上的具体体现尚不明确。确定导致早花现象发生的关键分化时期，对实现柿树成花转变机制的全面阐释具有重要意义。因此，笔者选取四倍体德阳柿为观察材料，以六倍体小果甜柿和二倍体君迁子为对照，通过整合体视显微镜、扫描电镜与石蜡切片技术，进行系统的形态学比较研究，旨在系统阐明不同倍性柿雌花花芽分化过程中各器官原基出现的时间与形态特征，分析不同倍性柿开花差异的关键分化时期，并从组织水平揭示德阳柿早花特性的成因，以期为阐明倍性调控德阳柿花芽分化的生理与分子机制提供关键的形态学依据，并为柿树的遗传改良、花期调控及栽培实践提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 材料

种植于陕西杨凌西北农林科技大学国家柿种质资源圃（34°17'42.80″ N，108°04'8.21″ E）的二倍体君迁子（*D. lotus* L.）雌株成年树，树龄20 a（年），四倍体德阳柿（*D. deyangensis*）雌株成年树，树龄20 a，六倍体小果甜柿（*D. kaki* ‘Xiaoguo Tianshi’）雌株成年树，树龄20 a，树势中等。在2025年5—7月当年花芽的分化前期，于上午分别选取3个柿品种的5个新梢（春梢），采集每个枝条顶端的前3个饱满的混合芽，每周采1次。2025年2—5月属于前一年花芽的分化后期，现蕾前于上午分别采集3个当年生枝条，采集每个枝条顶端的前3个饱满的混合芽，每4 d采样1次；现蕾后于上午采集3个柿品种的5个枝条，每2 d采样1次。取样枝条如图1所示，取样花芽如图2所示。

1.2 形态学观察

1.2.1 *外部形态观察* 对君迁子、德阳柿、小果甜柿雌株花芽分化前期以及休眠期到现蕾期的混合芽进行外部形态观察，使用SONYSELP1650相机对枝条外部整体形态拍照，使用Leica体视荧光显微镜（M205FCA）进行混合芽外部形态拍照，并在显微镜下用镊子和解剖针进行解剖且拍照[28]。

1.2.2 *扫描电镜观察* 将2025年2—7月的样品放入2.5%的FAA固定液中，采用磷酸缓冲液清洗后，再经过30%、40%、50%、70%、90%、100%、100%乙醇依次脱水，每次15 min，最后放进乙酸异戊酯中进行置换[29]，置换后使用K850临界点干燥仪进行干燥，干燥后的样品使用导电胶放在金属台上喷金90 s，最后放入场发射扫描电子显微镜（扫描电镜FES-EM）下观察并拍照。

1.2.3 *石蜡切片观察* 2025年2—7月采集德阳柿、君迁子、小果甜柿的芽浸泡于固定液（70%叔丁醇、35%~40%甲醛、丙酸、丙三醇体积比85∶5∶5∶5）中，抽真空直至没有气体产生且材料完全下沉，4 ℃保存48 h以上。然后将固定的材料脱水浸蜡、包埋、切片、伊红-苏木精染色、中性树胶封片，在显微镜下观察并拍照[30-31]。

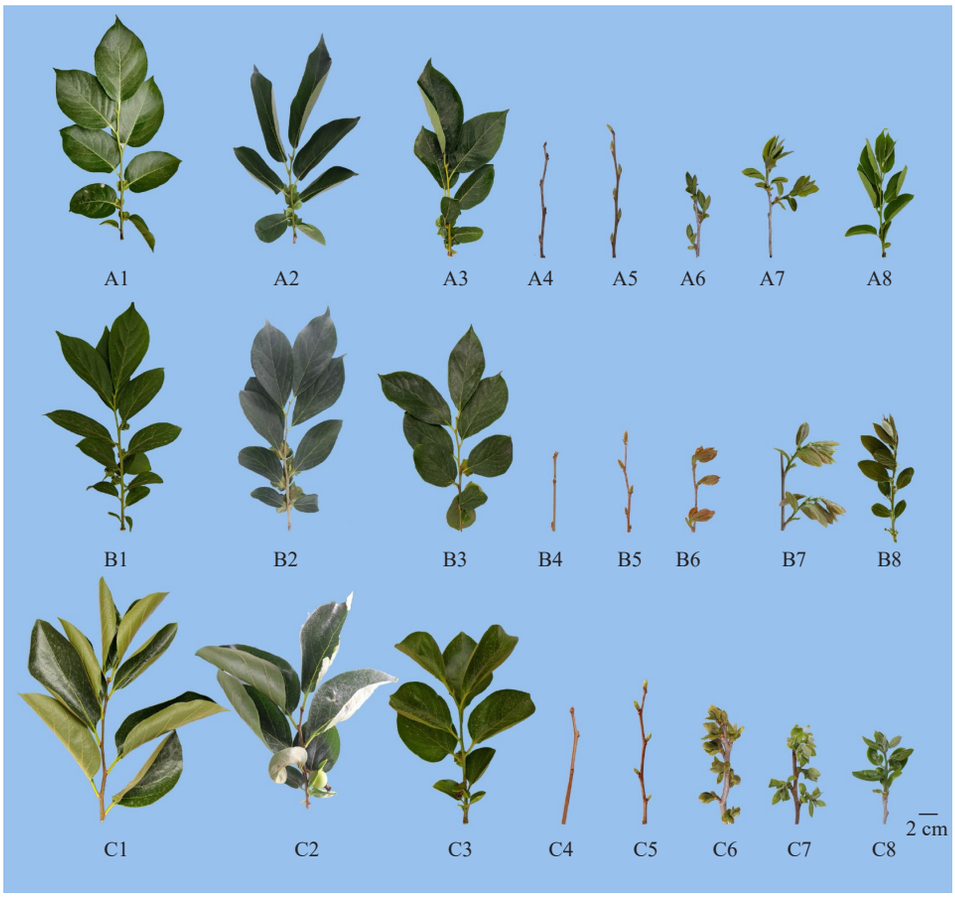
2 结果与分析

2.1 花器官外部形态与花芽分化进程比较

对君迁子、德阳柿及小果甜柿雌株花芽分化的全程观察表明，三者均经历典型的生殖转变过程，但其花器官形态与分化时序存在显著差异。三者雌花均为单生，但花部形态各异（图2）。君迁子的萼片与花瓣多为4枚（偶见3枚或5枚），花瓣呈乳黄色，开花时花瓣分散或稍重叠、极开张，花筒乳白色，子房呈独特的烧瓶形。德阳柿的萼片与花瓣通常为4枚（偶见3枚），花瓣呈粉红色，开花时花瓣重叠、全开张，花筒乳白色，花柱部分联合，子房呈圆形。小果甜柿的萼片与花瓣则稳定为4枚，花瓣呈淡黄色，开花时花瓣稍重叠、全开张，花筒乳黄色，子房圆形。

根据物候期观测结果，德阳柿与小果甜柿的花期（包括初花期与盛花期）明显早于君迁子。在花蕾大小方面，发现花蕾纵径与倍性呈显著正相关，即倍性越高，花蕾纵径越大（表1）。

根据花芽外部形态与解剖结构变化，将分化过



A1~A8. 君迁子；B1~B8. 德阳柿；C1~C8. 小果甜柿。1. 花原始体分化期；2. 苞叶原基分化期；3. 萼片原基分化期；4. 花瓣原基分化期；5. 雄蕊原基分化期；6. 心皮原基分化期；7. 心皮融合；8. 药隔外表皮毛状物产生。

A1-A8. *D. lotus* L.; B1-B8. *D. deyangensis*; C1-C8. Xiaoguo Tianshi. 1. Differentiation stage of floral primordium; 2. Differentiation of bracts; 3. Differentiation of sepals; 4. Differentiation of petals; 5. Differentiation of stamen primordia; 6. Differentiation of carpel primordia;7. Alliance of the carpels; 8. Formation of hair outside the connective surface.

图 1　君迁子、德阳柿和小果甜柿雌花 8 个阶段的枝条外部形态

Fig. 1　Morphology of *D. lotus* L., *D. deyangensis* and Xiaoguo Tianshi shoots of female flowers at different developmental stages

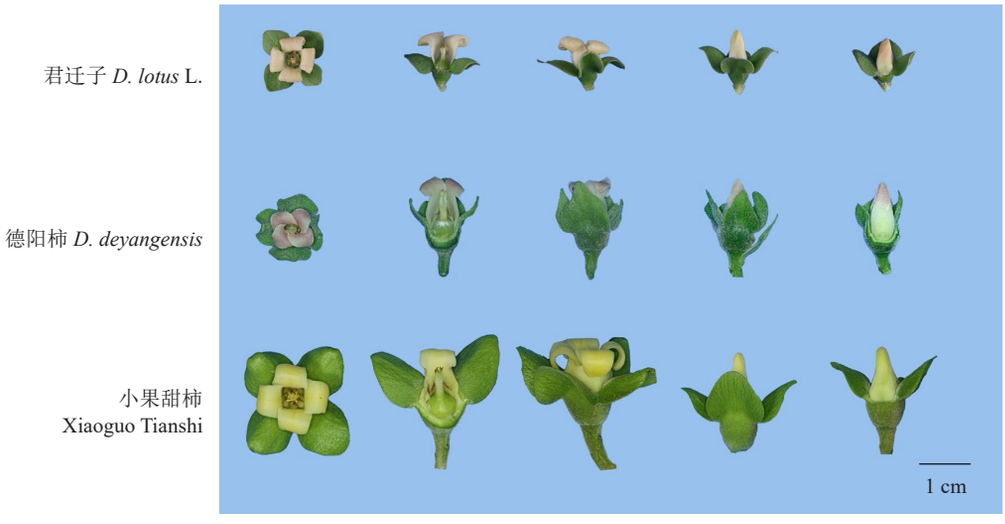


图 2　君迁子、德阳柿和小果甜柿雌花器官五面图

Fig. 2　Five-view diagram of female flower in *D. lotus* L., *D. deyangensis* and Xiaoguo Tianshi

表 1 柿属植物不同倍性及花蕾大小相关性分析

Table 1 Correlation analysis of different ploidy levels and flower bud size in *Diospyros* plants

品种 Cultivar	倍性 Ploidy	花蕾平均纵径 Average longitudinal diameter of flower bud/cm	相关系数 Correlation coefficient
君迁子 *D. lotus* L.	2*n*	1.41	0.990 5
德阳柿 *D. deyangensis*	4*n*	1.91	
小果甜柿 Xiaoguo Tianshi	6*n*	2.39	

程划分为8个阶段（表2）。

在陕西咸阳地区，花芽分化始于5月下旬，于叶腋处产生花原基。在分化前期（第1~3阶段），三者花芽主要进行伸长生长，外部形态差异不显著，芽鳞紧密包裹。苞叶原基分化时间基本同步。然而，德阳柿进入萼片原基分化期的时间早于君迁子与小果甜柿（表2）。此时期，三者营养叶形态也可区分：君迁子叶片为阔卵圆形，平展，叶基心形；德阳柿叶片呈梭形，平展，叶基楔形；小果甜柿叶片呈阔卵形，微内折，叶基宽楔形，且叶片明显厚于前两者（图1，图3）。

第4阶段（花瓣原基分化期）是分化进程出现分

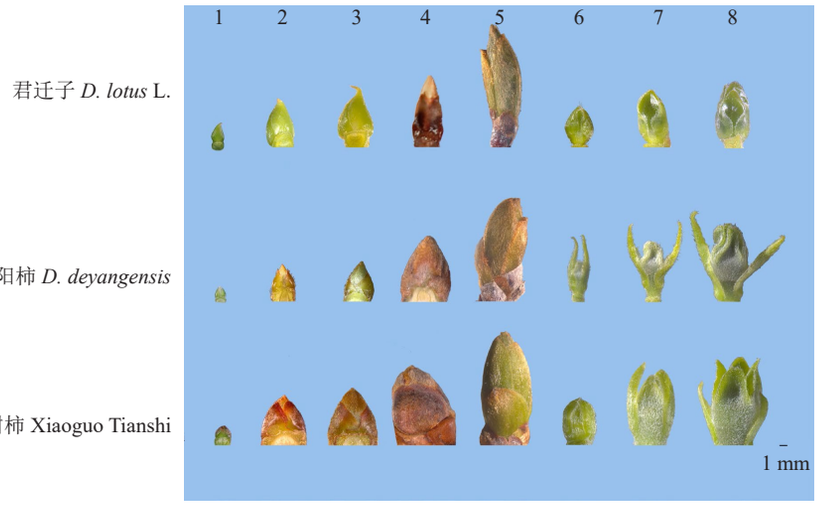
表 2 君迁子、德阳柿、小果甜柿雌花芽不同分化阶段的形态和解剖特点

Table 2 Morphological and anatomical characteristics of female floral buds at different differentiation stages for *D. lotus* L., *D. deyangensis* and Xiaoguo Tianshi

品种 Cultivar	分化阶段 Developmental stage	日期 Date	形态特点 Morphological characteristics	形态图样 Morphological figure	解剖特点 Anatomical characteristics	解剖图样 Anatomical figure
君迁子 *D. lotus* L.	花原始体分化期（当年生花芽） Differentiation stage of floral primordium (current-season flower buds)	2025-05-20	芽体呈现幼嫩绿色，饱满，芽鳞片紧紧包裹芽体 Tender green, plump bud with tightly wrapped scales	图3-1 Fig. 3-1	着生于叶腋，体积较小形成花原始体 Borne in leaf axils, relatively small in size, forming floral primordia	图4-A1；图5-A1；图6-A1. Fig. 4-A1; Fig. 5-A1; Fig. 6-A1
德阳柿 *D. deyangensis*		2025-05-20				图4-B1；图5-B1；图6-B1. Fig. 4-B1; Fig. 5-B1; Fig. 6-B1
小果甜柿 Xiaoguo Tianshi		2025-05-20				图4-C1；图5-C1；图6-C1. Fig. 4-C1; Fig.5-C1; Fig. 6-C1
君迁子 *D. lotus* L.	苞叶原基分化期（当年生花芽） Differentiation of bracts (current-season flower buds)	2025-05-29	芽鳞紧紧包裹芽体，表面光滑 Smooth bud scales tightly covering bud	图3-2 Fig. 3-2	花原始体两侧产生苞叶原基，苞叶略长于花原始体 Bract primordia slightly longer than floral primordium	图4-A2；图5-A2；图6-A2. Fig. 4-A2; Fig. 5-A2; Fig. 6-A2
德阳柿 *D. deyangensis*		2025-05-29	芽鳞紧紧包裹芽体，芽尖微露，芽鳞具茸毛 Bud scales tightly enclosing bud, tip slightly exposed, scales pubescent		花原始体两侧产生苞叶原基，苞叶远长于花原始体，苞叶顶端有毛状物 Bract primordia flank floral primordium, longer with apical trichomes	图4-B2；图5-B2；图6-B2. Fig. 4-B2; Fig. 5-B2; Fig. 6-B2
小果甜柿 Xiaoguo Tianshi		2025-05-29	芽尖微露，芽鳞紧紧包裹芽体，由嫩绿向棕褐色转变，表面具茸毛 Bud scales turning brown with hairy surface		花原始体两侧产生苞叶原基，苞叶短于花原始体 Bract primordia shorter than floral primordium	图4-C2；图5-C2；图6-C2. Fig. 4-C2; Fig. 5-C2; Fig. 6-C2
君迁子 *D. lotus* L.	萼片原基分化期（当年生花芽） Differentiation of sepal (current-season flower buds)	2025-06-17	芽鳞抱合，表面光滑，由嫩绿向黄绿色转变 Bud scales turning yellowish-green	图3-3 Fig. 3-3	中间花原基外围分化出4个萼片原基 Four sepal primordia formation	图4-A3；图5-A3；图6-A3. Fig. 4-A3; Fig. 5-A3; Fig. 6-A3
德阳柿 *D. deyangensis*		2025-06-09	芽尖裸露，芽体呈现黄绿色 Exposed bud tip, yellowish-green color			图4-B3；图5-B3；图6-B3. Fig. 4-B3; Fig. 5-B3; Fig. 6-B3
小果甜柿 Xiaoguo Tianshi		2025-06-23	芽尖裸露，表面具茸毛 Exposed tip with hairy surface			图4-C3；图5-C3；图6-C3. Fig. 4-C3; Fig. 5-C3; Fig. 6-C3

表 2 （续） Table 2 (Continued)

品种 Cultivar	分化阶段 Developmental stage	日期 Date	形态特点 Morphological characteristics	形态图样 Morphological figure	解剖特点 Anatomical characteristics	解剖图样 Anatomical figure
君迁子 *D. lotus* L.	花瓣原基分化期（君迁子：前一年生花芽；德阳柿和小果甜柿：当年生花芽） Differentiation of petals (*D. lotus* L.: previous-season flower bud; *D. deyangensis* and Xiaoguo Tianshi: current-season flower buds)	2025-03-22	芽尖裸露，芽鳞棕褐色，表面光滑 Brown smooth scales	图3-4 Fig. 3-4	萼片原基内侧分化出4个花瓣原基 Four petal primordia inside sepals	图4-A4；图5-A4；图6-A4. Fig. 4-A4; Fig. 5-A4; Fig. 6-A4
德阳柿 *D. deyangensis*		2025-07-25	芽尖裸露，芽鳞变坚硬 Hardened scales with exposed tip			图4-B4；图5-B4；图6-B4. Fig. 4-B4; Fig. 5-B4; Fig. 6-B4
小果甜柿 Xiaoguo Tianshi		2025-07-25	芽饱满表面茸毛多，芽鳞棕褐色 Plump brown hairy buds			图4-C4；图5-C4；图6-C4. Fig. 4-C4; Fig. 5-C4; Fig. 6-C4
君迁子 *D. lotus* L.	雄蕊原基分化期（前一年生花芽） Differentiation Stage of Stamen Primordium (previous-season flower bud)	2025-04-02	发芽期：芽体伸长、变绿 Bud elongation and greening	图3-5 Fig. 3-5	花瓣原基内侧分化出雄蕊原基 Stamen primordia inside petals	图4-A5；图5-A6；图6-A5. Fig. 4-A5; Fig. 5-A6; Fig. 6-A5
德阳柿 *D. deyangensis*		2025-03-25				图4-B5；图5-B6；图6-B5. Fig. 4-B5; Fig. 5-B6; Fig. 6-B5
小果甜柿 Xiaoguo Tianshi		2025-03-25				图4-C5；图5-C6；图6-C5. Fig. 4-C5; Fig. 5-C6; Fig. 6-C5
君迁子 *D. lotus* L.	心皮原基分化期（前一年生花芽） Differentiation of carpel primordia (previous-season flower bud)	2025-04-08	展叶期：叶片展开，苞叶紧紧包裹花芽，表面较光滑反光 Leaf expansion, smooth bracts	图3-6 Fig. 3-6	雄蕊原基内部形成4个心皮原基 Four carpel primordia formation	图4-A6；图5-A7；图6-A6. Fig. 4-A6; Fig. 5-A7; Fig. 6-A6
德阳柿 *D. deyangensis*		2025-03-30	展叶期：叶片展开，苞叶长于花芽并包裹芽体，表面茸毛多 Leaf expansion，long hairy bracts			图4-B6；图5-B7；图6-B6. Fig. 4-B6; Fig. 5-B7; Fig. 6-B6
小果甜柿 Xiaoguo Tianshi		2025-03-30	展叶期：叶片展开，苞叶包裹花芽，表面茸毛多 Leaf expansion, hairy bracts			图4-C6；图5-C7；图6-C6. Fig. 4-C6; Fig. 5-C7; Fig. 6-C6
君迁子 *D. lotus* L.	心皮融合（前一年生花芽） Alliance of the four carpels (previous-season flower bud)	2025-04-12	现蕾期：叶腋部显露出花蕾，苞叶包裹花芽，露出萼片 Flower bud emergence, bracts covering	图3-7 Fig. 3-7	心皮原基顶部向中间融合 Carpel primordia fusing	图4-A7；图5-A8；图6-A7. Fig. 4-A7; Fig. 5-A8; Fig. 6-A7
德阳柿 *D. deyangensis*		2025-04-04	现蕾期：叶腋部显露出花蕾，苞叶张开，露出萼片 Flower bud emergence, bracts opening			图4-B7；图5-B8；图6-B7. Fig. 4-B7; Fig. 5-B8; Fig. 6-B7
小果甜柿 Xiaoguo Tianshi		2025-04-04	现蕾期：叶腋部显露出花蕾，苞叶松散，露出萼片 Flower bud emergence, loose bracts			图4-C7；图5-C8；图6-C7. Fig. 4-C7; Fig. 5-C8; Fig. 6-C7
君迁子 *D. lotus* L.	花柱、柱头形成期（前一年生花芽） Emerging of style and stigma (previous- season flower bud)	2025-04-16	苞叶包裹花芽，萼片顶端稍开 Bracts covering, sepals slightly open	图3-8 Fig. 3-8	花柱、柱头，药隔外表皮毛状物产生 Style and stigma with hairs	图4-A8；图5-A9；图6-A8. Fig. 4-A8; Fig. 5-A9; Fig.6-A8
德阳柿 *D. deyangensis*		2025-04-06	萼片顶端稍开张，苞叶高于萼片 Sepals slightly open, bracts taller		花柱、柱头，药隔外表皮毛状物产生，雄蕊粉红色 Style and stigma with hairs, pink stamens	图4-B8；图5-B9；图6-B8. Fig. 4-B8; Fig. 5-B9; Fig. 6-B8
小果甜柿 Xiaoguo Tianshi		2025-04-08	萼片顶端稍开张，苞叶低于萼片 Sepals slightly open, bracts shorter		花柱、柱头，药隔外表皮毛状物产生 Style and stigma with hairs	图 4- C8；图 5- C9；图 6- C8. Fig.4-C8；Fig. 5-C9；Fig. 6-C8



1. 花原始体分化期；2. 苞叶原基分化期；3. 萼片原基分化期；4. 花瓣原基分化期；5. 雄蕊原基分化期；6. 心皮原基分化期；7. 心皮融合；8. 药隔外表皮毛状物产生。

1. Differentiation stage of floral primordium; 2. Differentiation of bracts; 3. Differentiation of sepals; 4. Differentiation of petals; 5. Differentiation of stamen primordia; 6. Differentiation of carpel primordia; 7. Alliance of the carpels; 8. Formation of hair outside the connective surface.

图3 君迁子、德阳柿和小果甜柿雌花8个阶段的花芽外部形态

Fig. 3 Morphology of *D. lotus* L., *D. deyangensis* and Xiaoguo Tianshi female floral buds at different developmental stages

化的关键时期。德阳柿和小果甜柿在休眠期前进入花瓣原基分化阶段，而君迁子解除休眠后才进行花瓣原基的分化。此时，芽体外层鳞片开始角质化并逐渐木质化，至冬季休眠时，君迁子休眠芽的芽鳞呈深紫黑色，外层鳞片蜡质化、质地坚硬，且完全包裹芽体，无茸毛；德阳柿与小果甜柿的休眠芽呈棕色，芽尖裸露，外层鳞片木质化且被覆茸毛（图3）。

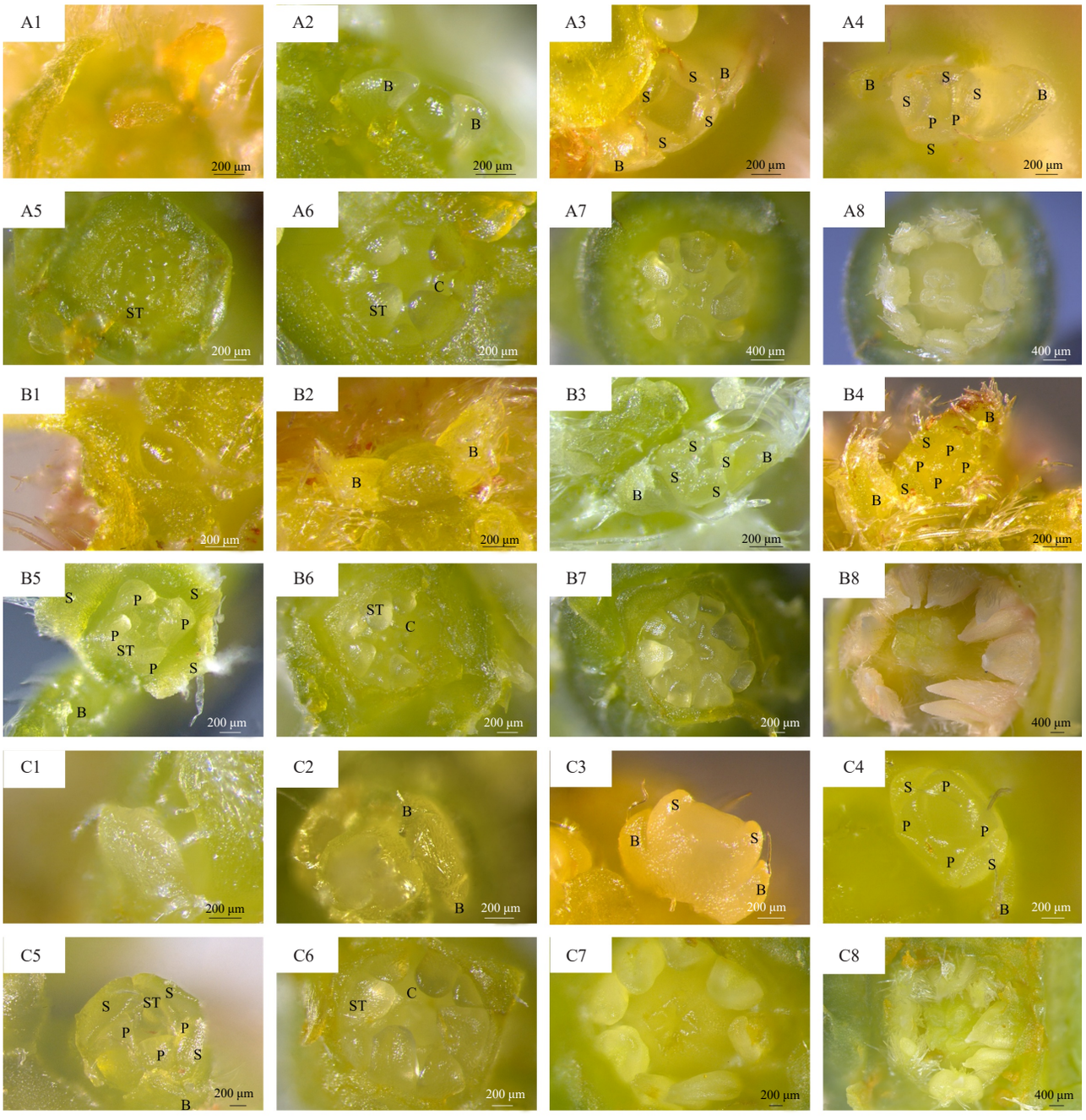
次年春季休眠解除后，花芽继续分化。自花瓣原基分化阶段起，德阳柿与小果甜柿的发育进程即表现出高度同步性，且明显领先于君迁子。萌动期时，德阳柿芽体呈黄绿色，君迁子与小果甜柿则为嫩绿色。进入展叶期与心皮原基分化期后，三者叶片形态出现明显差异：德阳柿新叶为绿中带红色，叶背具明显毛状物；小果甜柿新叶呈嫩黄色，叶背密被茸毛；君迁子新叶为绿色，叶片相对较薄。至现蕾期，德阳柿花蕾的苞片开张，萼片明显外露；君迁子苞片紧包花蕾，仅萼片先端微露；小果甜柿苞片着生松散，萼片充分显露（图3）。以上结果表明，德阳柿与小果甜柿率先进入初花期。

2.2 雌花发育进程显微结构观察

通过体视显微镜、扫描电镜及石蜡切片技术，对君迁子、德阳柿与小果甜柿雌花芽的内部发育过程进行系统观察，明确了花器官原基的分化顺序与品种间的细微差异。

2.2.1 *君迁子、德阳柿和小果甜柿雌花发育进程* 君迁子雌花原基起源于叶腋（图4-A1，图5-A1，图6-A1）。分化初期，花原基两侧首先产生2枚苞叶原基，尖端无毛状物（图4-A2，图5-A2，图6-A2）。随后，在苞叶内侧、花分生组织的外围，通常分化出4枚萼片原基，少数情况下为3枚或5枚的萼片原基（图4-A3，图5-A3，图6-A3）。花分生组织顶端继而隆起，形成4个（偶为3或5个）花瓣原基（图4-A4，图5-A4，图5-A5，图6-A4）。发芽期间，在花瓣原基内侧分化出一轮雄蕊原基（图4-A5，图5-A6，图6-A5），进入现蕾初期，雄蕊原基下方分化出4枚心皮原基（图4-A6，图5-A7，图6-A6）。随着各花器官分化完成后，雄蕊迅速发育形成花药和花丝，外部形成表皮毛状物（图4-A8，图5-A9），心皮原基上半部逐渐融合（图4-A7，图5-A8，图6-A7），最终顶端分化为花柱与柱头，基部膨大形成子房（图6-A8），整体颜色为绿色。

德阳柿雌花原基也起源于叶腋处（图4-B1，图5-B1，图6-B1）。其发育过程与君迁子相似，依次分化出2枚苞叶原基，其尖端具明显的毛状物（图4-B2，图5-B2，图6-B2）。然后通常分化出4枚萼片原基，少数情况下为3枚（图4-B3，图5-B3，图6-B3），后形成4个（偶为3个）花瓣原基突起（图4-B4，图5-B4，图6-B4），逐渐发育展平为片状，形成花瓣雏形



A1~A8. 君迁子；B1~B8. 德阳柿；C1~C8. 小果甜柿。1. 花原始体分化期；2. 苞叶原基分化期；3. 萼片原基分化期；4. 花瓣原基分化期；5. 雄蕊原基分化期；6. 心皮原基分化期；7. 心皮融合；8. 药隔外表皮毛状物产生。B. 苞叶；S. 萼片；P. 花瓣；St. 雄蕊；C. 心皮。

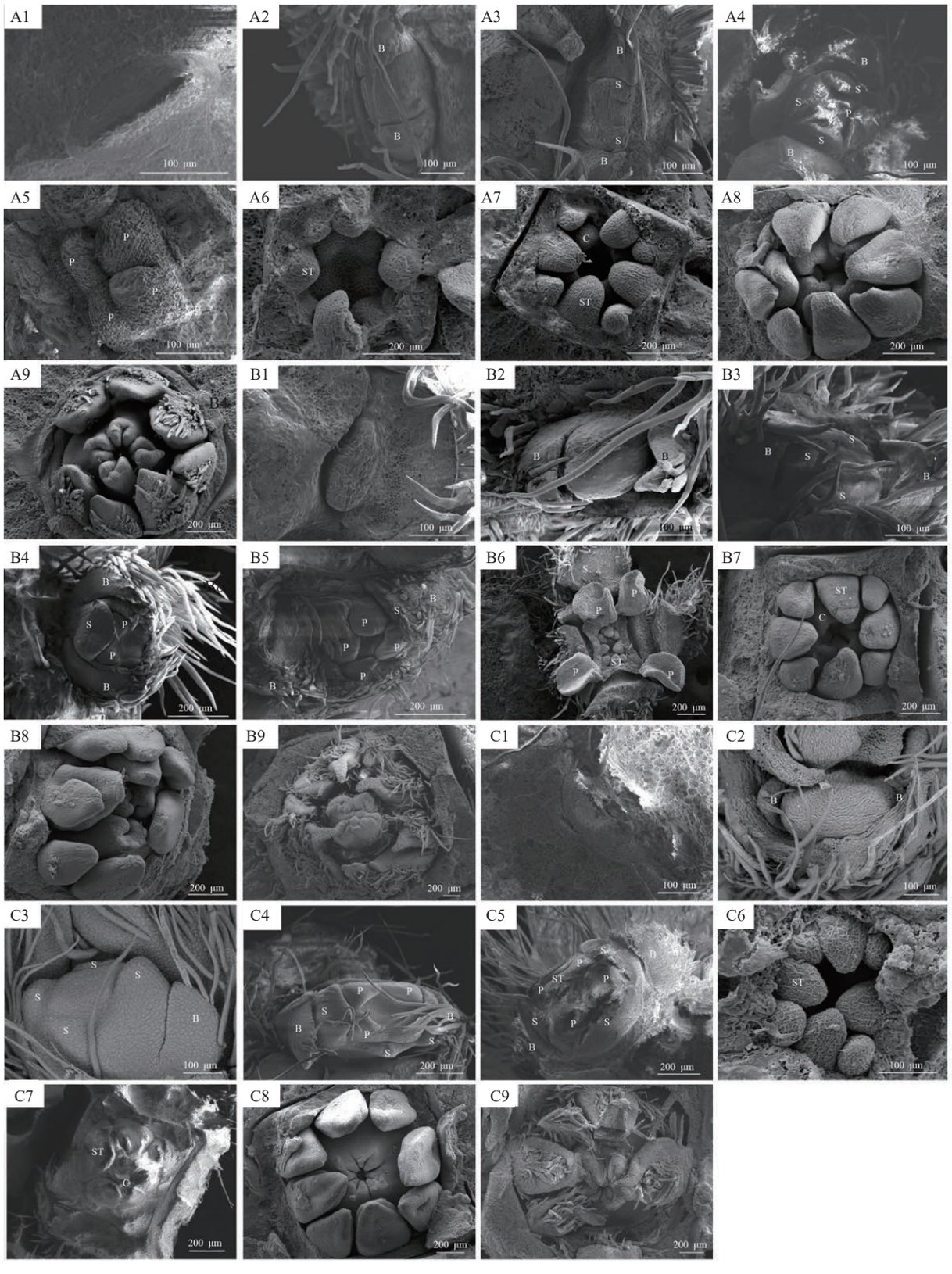
A1-A8. *D. lotus* L.; B1-B8. *D. deyangensis*; C1-C8. Xiaoguo Tianshi. 1. Differentiation stage of floral primordium; 2. Differentiation of bracts; 3. Differentiation of sepals; 4. Differentiation of petals; 5. Differentiation of stamen primordia; 6. Differentiation of carpel primordia; 7. Alliance of the carpels; 8. Formation of hair outside the connective surface. B. Bract; S. Sepal; P. Petal; St. Stamen; C. Carpel.

图 4　雌花发育的体视显微镜观察

Fig. 4　Stereomicroscopic observation of female flowers at different development stages

（图 5-B5），依次分化出雄蕊原基（图 4-B5，图 5-B6，图 6-B5）及 4 枚心皮原基（图 4-B6，图 5-B7，图 6-B6）。心皮原基同样经历上半部融合的过程（图 4-B7，图 5-B8，图 6-B7），最终发育为完整的雌蕊，形成花柱、柱头和子房（图 6-B8）。值得注意的是，德阳柿的药隔外表皮被有毛状物，且其下半部呈现独特的粉红色（图 4-A8，图 5-A9）。

小果甜柿的雌花发育过程与前两者基本一致，于叶腋处形成花原基（图 4-C1，图 5-C1，图 6-C1）。其特点在于：苞叶原基分化后，其高度明显低于中央

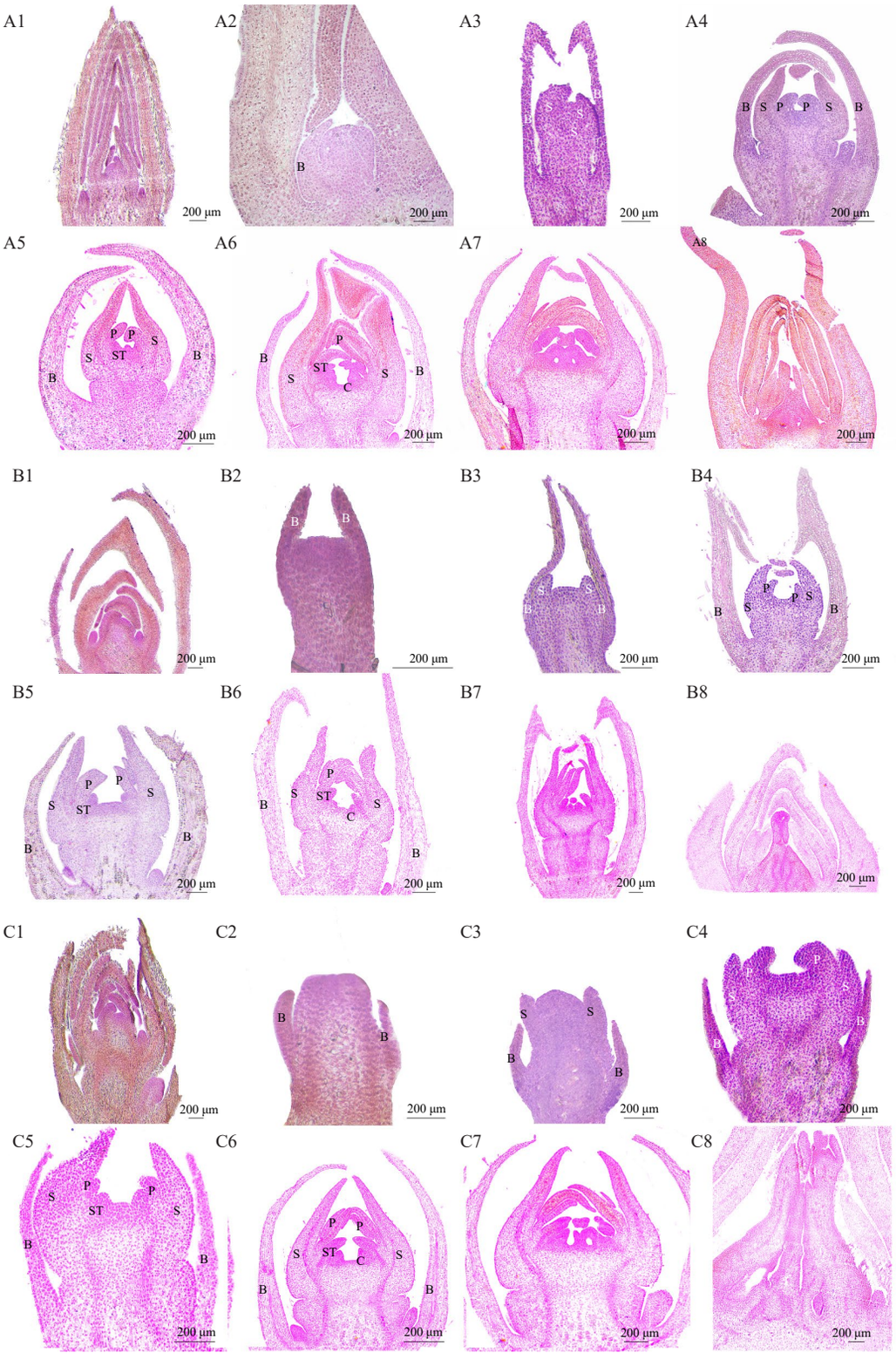


A1~A9. 君迁子；B1~B9. 德阳柿；C1~C9. 小果甜柿。1. 花原始体分化期；2. 苞叶原基分化期；3. 萼片原基分化期；4~5. 花瓣原基分化期；6. 雄蕊原基分化期；7. 心皮原基分化期；8. 心皮融合；9. 药隔外表皮毛状物产生。B. 苞叶；S. 萼片；P. 花瓣；St. 雄蕊；C. 心皮。

A1-A9. *D. lotus* L.; B1-B9. *D. deyangensis*; C1-C9. Xiaoguo Tianshi. 1. Differentiation stage of floral primordium; 2. Differentiation of bracts; 3. Differentiation of sepals; 4-5. Differentiation of petals; 6. Differentiation of stamen primordia; 7. Differentiation of carpel primordia; 8. Alliance of the carpels; 9. Formation of hair outside the connective surface. B. Bract; S. Sepal; P. Petal; St. Stamen; C. Carpel.

图 5 雌花发育的扫描电镜观察

Fig. 5 SEM observation of female flowers at different development stages



A1~A8. 君迁子；B1~B8. 德阳柿；C1~C8. 小果甜柿。1. 花原始体分化期 ；2. 苞叶原基分化期；3. 萼片原基分化期；4. 花瓣原基分化期；5. 雄蕊原基分化期；6. 心皮原基分化期；7. 心皮融合；8. 花柱、子房产生。B. 苞叶；S. 萼片；P. 花瓣；St. 雄蕊；C. 心皮。

A1-A8. *D. lotus* L.; B1-B8. *D. deyangensis*; C1-C8. Xiaoguo Tianshi. 1. Differentiation stage of floral primordium; 2. Differentiation of bracts; 3. Differentiation of sepals; 4. Differentiation of petals; 5. Differentiation of stamen primordia; 6. Differentiation of carpel primordia; 7. Alliance of the carpels; 8. Emerging of styleand, ovary. B. Bract; S. Sepal; P. Petal; St. Stamen; C. Carpel.

图 6　雌花发育的石蜡切片观察

Fig. 6　Paraffin section observation of female flowers at different developmental stages

的花分生组织（图4-C2，图5-C2，图6-C2）。随后分化的萼片原基则高于苞叶原基（图4-C3，图5-C3，图6-C3）。花瓣原基、雄蕊原基及心皮原基依次分化（图4-C4，C5，C6，图5-C4，C5，C6，C7，图6-C4，C5，C6），心皮原基进一步分化发育，4个心皮原基上部开始逐渐融合（图4-C7，图5-C8，图6-C7）。心皮原基融合后分化为花柱、柱头，基部膨大发育为子房，药隔外表皮则分化出表皮毛状物，但整体颜色为绿色，未出现德阳柿特有的粉红色着色（图4-C8，图5-C9，图6-C8）。

2.2.2 德阳柿、君迁子和小果甜柿花芽分化的比较分析 笔者通过比较二倍体君迁子、四倍体德阳柿与六倍体小果甜柿的花芽分化过程，旨在阐明倍性对柿属植物生殖发育的影响，重点探究德阳柿早花特性的形态学基础。结果表明，三者不仅在花芽分化时间上存在差异，而且在形态特征上也表现出明显的种质特异性。在形态特征层面，三者呈现明显的种质特异性：花蕾纵径与倍性呈显著正相关，且德阳柿的毛状物分布、雄蕊原基及花瓣原基基部的粉红色着色等特征，可作为其与君迁子、小果甜柿的区分标志。在分化时序层面，三者苞叶原基分化启动时间基本同步，但从萼片原基分化期开始出现进程差异，核心分化节点集中于花瓣原基分化期：德阳柿与小果甜柿于休眠前完成该阶段分化，而君迁子延迟至次年休眠解除后启动，这一差异直接导致德阳柿与小果甜柿后续花器官分化及初花期明显提前。

综上，花瓣原基分化期的时序差异是调控不同倍性柿花芽分化进程、决定德阳柿早花特性的关键形态学节点，该发现为后续解析早花成因及倍性调控机制提供了核心形态学依据。

3 讨 论

花芽分化作为植物生殖发育的核心环节，通常依次经历生理分化、形态分化和性细胞形成等阶段。就柿树而言，其形态分化期可划分为苞叶原基、萼片原基、花瓣原基、雄蕊原基和心皮原基5个典型阶段，且这一过程跨两个年度完成，中间需经历冬季休眠。此前柿属植物花芽分化的形态学研究多集中于单一品种或种内雌雄花芽对比，缺乏不同倍性材料间的横向贯穿研究，且未明确倍性与花芽分化进程、开花特性的关联。本研究首次以二倍体君迁子、四倍体德阳柿、六倍体小果甜柿为研究对象，构建跨倍性的花芽分化比较体系，系统解析倍性差异对花器官原基形成时序、形态发育的影响，填补了柿属植物倍性调控生殖发育的研究空白。本研究将君迁子、德阳柿和小果甜柿的花芽分化过程划分为8个时期，其结果与前人关于柿属植物的研究结论基本一致[27,32]。

本研究结合物候期观测发现，君迁子、德阳柿和小果甜柿三者花蕾整体大小与倍性呈显著正相关。这一发现与多种果树中普遍存在的多倍体巨型效应相吻合[33]。如在苹果上，四倍体个体的花冠直径、花瓣长度及宽度均显著大于其二倍体对照[34]；而在葡萄中，多倍体也常表现为叶片大小和厚度、叶缘锯齿、保卫细胞大小增加等特征[35]。这些跨物种的一致性规律，有力地佐证了本研究中关于倍性提升可导致柿树花蕾增大的结论，进一步证实了花器官大小可作为多倍体鉴定的一个可靠形态指标。三者在外部形态上同样存在明显差异，如德阳柿与小果甜柿芽鳞呈棕褐色、被茸毛，而君迁子芽鳞颜色深、蜡质层厚、质地坚硬，这些特征可能与其生态适应性和遗传背景有关。

在解剖结构上，三种柿种质的花器官分化顺序基本一致，均遵循典型的向心式发育模式，且与方净[12]、李加茹等[27]对德阳柿、禅寺丸、富有、次郎等品种的观察在分化顺序上基本吻合，均表现为分段跨年度分化、冬季休眠、次年春季继续发育至开花的模式。

根据试验结果，发现本试验研究品种在分化启动时间上与其他人的研究结果存在差异，本研究中供试的3份材料，其花芽分化均起始于5月中下旬，该时间早于文献中普遍报道的6月。本试验取样时段（2025年5月）的平均高温为33 ℃，平均低温为14 ℃；而方净[12]的前期取样时段为往年5月，对应平均高温为26 ℃，平均低温为12 ℃。据此推测，上述花芽分化起始时间的差异可能与年际气候差异相关，其中以春季积温为关键影响因子；较高的环境温度可能通过促进花芽分化进程，使其启动时间提前。此外，在休眠前的分化进度上也存在重要差异。已有研究表明，多数柿品种在休眠前仅分化至苞叶原基和萼片原基阶段。而本研究发现，德阳柿与小果甜柿在休眠前已分化至花瓣原基，君迁子则仍停留在萼片原基阶段。这一现象与部分日本雌雄

同株品种的雄花发育模式相似[26,36]，说明不同基因型、倍性和环境条件可能影响花芽在休眠前的形态分化进程。进一步比较发现，君迁子、德阳柿和小果甜柿三者在前期的苞叶原基和萼片原基分化时间上较为接近，但从花瓣原基分化开始，进程出现明显差异。德阳柿与小果甜柿于7月下旬即完成花瓣原基分化，而君迁子直至次年3月休眠解除后才进入该阶段。自此之后，德阳柿与小果甜柿的各花器官原基分化均明显领先于君迁子，最终导致二者的初花期比君迁子提前。这表明，花瓣原基分化期是不同倍性柿种质花芽发育进程差异的关键节点，也是德阳柿早花形成的重要形态学标志。这进一步说明不同的遗传背景对花芽发育进程具有决定性作用。这与在苹果[37]、杧果[38]等果树中观察到的品种间花芽发育异质性规律相符合。

果树花芽分化与花期调控是遗传、环境、生理生化与栽培管理协同作用的复杂过程。生理生化是内在核心机制，碳氮代谢平衡、激素信号网络等不仅连接遗传潜力与环境信号，而且决定了栽培措施的作用靶点与响应阈值，只有植株生理代谢处于适配状态，人工干预才能有效启动花芽分化。栽培管理是外在实现路径，光周期调控、低温春化、水肥优化等措施，需精准靶向碳氮代谢、激素平衡等生理节点，其可行性直接取决于与植物代谢规律的契合度。二者的协同适配是提升调控可行性的关键。在实际应用中，需先明确目标树种的核心生理生化规律，再结合品种特性、设施成本与时效性制定方案。未来随着生理机制解析的深入，将为精准栽培技术创新提供更坚实的理论支撑。

上述形态学发现与分子层面的机制相互印证。Fang等[39]在德阳柿中鉴定出的*DdELF4-8*基因功能缺失突变，为解释花瓣原基提前分化提供了潜在调控机制。这一机制与在拟南芥[40]、大豆[41]和梨[42]中已明确的*ELF4*同源基因调控成花时序的功能高度保守，这提示笔者可借鉴其他物种中成熟的开花调控网络，加速对柿树花发育的解析。

在育种应用层面，本研究为利用德阳柿的早花特性进行遗传改良提供了直接依据。若能通过杂交或分子标记辅助选择，将控制其早花的关键基因导入其他优良品种，则有望定向改良目标品种的花芽分化进程，缩短其开花周期，进而提升柿树育种的选择效率。

尽管本研究明确了德阳柿早花的形态学特征及其基因型与温度的关联，但其背后完整的基因-环境互作网络仍有待阐明。后续可以利用高通量转录组与表观遗传学分析，比较君迁子、德阳柿两种材料在花瓣原基分化关键期的基因表达动态，系统鉴定核心调控因子；同时可进一步开展温度梯度试验，明确环境温度影响花芽分化启动时间的生理与分子机制。也可将研究视野拓展至柿属以外的其他果树（如梨、樱桃等），通过跨物种比较开花调控通路，揭示控制成花速度的普适性规律，为多种木本果树的花期改良与育种效率提供了通用策略。

4　结　论

本研究通过系统的形态学比较，揭示了德阳柿早花特性的具体表现，即花芽分化启动早、休眠前分化进程快、花瓣原基分化阶段明显提前。这些发现为从生理及分子水平进一步解析柿树成花转变机制提供了关键的形态学依据，也为德阳柿在育种实践中的合理利用提供了理论参考。

参考文献 References：

[1] 王丽媛，孙鹏，李华威，傅建敏，刁松锋，韩卫娟，索玉静，买旖旎 . 柿性器官败育及相关基因的表达[J]. 浙江农林大学学报，2019，36(2)：236-246.
Wang Liyuan，Sun Peng，Li Huawei，Fu Jianmin，Diao Songfeng，Han Weijuan，Suo Yujing，Mai Yini. Expression analysis for abortion of sex organs and related-genes in persimmon (*Diospyros kaki*)[J]. Journal of Zhejiang A & F University，2019，36(2)：236-246.

[2] 罗正荣，张青林，徐莉清，郭大勇 . 柿的遗传多样性及育种研究进展[J]. 落叶果树，2021，53(3)：1-5.
Luo Zhengrong，Zhang Qinglin，Xu Liqing，Guo Dayong. Advances in genetic diversity and breeding of persimmon[J]. Deciduous Fruits，2021，53(3)：1-5.

[3] Sun P，Nishiyama S，Li H W，Mai Y N，Han W J，Suo Y J，Liang C Z，Du H L，Diao S F，Wang Y R，Yuan J Y，Zhang Y，Tao R，Li F D，Fu J M. Genetic insights into the dissolution of dioecy in diploid persimmon *Diospyros oleifera* Cheng[J]. BMC Plant Biology，2023，23：606.

[4] 孙庆华 . 不同倍性苹果花芽细胞学的比较研究[D]. 北京：中国农业大学，2003.
Sun Qinghua. Comparison for cytology of floral buds from various diploidies of apples[D]. Beijing：China Agricultural University，2003.

[5] Baral R，Vainer A，Melzer S，Hause B，Panda S. “Bud to bloom”：Hormonal coordination in floral initiation[J]. Plant Biol-

ogy，2025，27(7)：1271-1284.

[6] Vaddepalli P，Scholz S，Schneitz K. Pattern formation during early floral development[J]. Current Opinion in Genetics & Development，2015，32：16-23.

[7] 张永芳，胡超琼，杨勇，朱仁胜，郭静，王仁梓 . 柿属 8 种植物花粉形态观察[J]. 园艺学报，2016，43(6)：1167-1174.
Zhang Yongfang，Hu Chaoqiong，Yang Yong，Zhu Rensheng，Guo Jing，Wang Renzi. Pollen morphology observation of eight resources in *Diospyros*[J]. Acta Horticulturae Sinica，2016，43(6)：1167-1174.

[8] 孙建欣 . 柿树栽培管理技术[J]. 河北果树，2019(3)：41-42.
Sun Jianxin. Cultivation and management techniques of persimmon trees[J]. Hebei Fruits，2019(3)：41-42.

[9] 张平贤，张青林，徐莉清，郭大勇，罗正荣 . 部分柿属植物的早花现象观察[J]. 落叶果树，2017，49(3)：24-26.
Zhang Pingxian，Zhang Qinglin，Xu Liqing，Guo Dayong，Luo Zhengrong. Comparative observation on early flowering phenomenon in some species of *Diospyros* L.[J]. Deciduous Fruits，2017，49(3)：24-26.

[10] 万建琦 . 德阳柿 DdSOC1 因子参与成花的调控机理研究[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2025.
Wan Jianqi. Research on the regulation mechanism of DdSOC1 factor involved in flower formation in *Diospyros deyangensis*[D]. Yangling：Northwest A & F University，2025.

[11] 张永芳 . 四川特异性资源德阳柿的观测与鉴定[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2016.
Zhang Yongfang. Observation and identification of specific resource (Deyangshi) in Sichuan[D]. Yangling：Northwest A & F University，2016.

[12] 方净 . 德阳柿花芽分化的形态学观察以及 *Early Flowering 4*（*ELF4*）基因的鉴定分析[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2023.
Fang Jing. Observation of flower buds differentiation and genome-wide analysis of the *Early Flowering* 4 (*ELF4*) genes in *Diospyros deyangensis*[D]. Yangling：Northwest A & F University，2023.

[13] 王永蕙，韩其谦，周吉柱，王文江，郑利华 . 柿树花芽分化的观察[J]. 烟台果树，1985(3)：14-16.
Wang Yonghui，Han Qiqian，Zhou Jizhu，Wang Wenjiang，Zheng Lihua. Observation on floral differentiation of persimmon trees[J]. Yantai Fruits，1985(3)：14-16.

[14] Wang S J，Chen X P，Liu S T，Zhang X C，Li Y，Shang W，Song J H，Tian J W，Li X L，Xing L B. Comparative proteomic and metabonomic profiling of buds with different flowering capabilities reveal novel regulatory mechanisms of flowering in apple[J]. Plants，2023，12(23)：3959.

[15] 邢利博，张晓云，宋晓敏，宋春晖，韩明玉，赵彩平，李高潮 . PBO 喷施对矮化富士幼树成花及碳水化合物积累的影响[J]. 干旱地区农业研究，2013，31(3)：118-126.
Xing Libo，Zhang Xiaoyun，Song Xiaomin，Song Chunhui，Han Mingyu，Zhao Caiping，Li Gaochao. Effects of spraying PBO on flowering rate and carbohydrate accumulation of ‘Fuji’ apple trees[J]. Agricultural Research in the Arid Areas，2013，31(3)：118-126.

[16] Nishikawa F. Regulation of floral induction in citrus[J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science，2013，82(4)：283-292.

[17] 黄贝，王鹏，温明霞，吴韶辉，徐建国 . 不同程度干旱对温州蜜柑树势和成花生理的影响[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版)，2021，47(5)：557-565.
Huang Bei，Wang Peng，Wen Mingxia，Wu Shaohui，Xu Jianguo. Effects of different degrees of drought stress on plants and flowering physiology in *Satsuma* mandarin (*Citrus unshiu* ‘Yura’)[J]. Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences)，2021，47(5)：557-565.

[18] 刁莉华 . 柑橘叶片营养元素含量的季节变化[D]. 重庆：西南大学，2013.
Diao Lihua. Study on the seasonal changes of nutrient element contents in leaves of citrus[D]. Chongqing：Southwest University，2013.

[19] 彭丽丽，姜卫兵，韩健 . 源库关系变化对果树产量及果实品质的影响[J]. 经济林研究，2012，30(3)：134-140.
Peng Lili，Jiang Weibing，Han Jian. Effects of source-sink relationship change on yield and quality in fruit tree[J]. Nonwood Forest Research，2012，30(3)：134-140.

[20] 孙彬，赵小琳 . 草莓花芽分化的形态发生[J]. 兰州大学学报，1990(4)：127-131.
Sun Bin，Zhao Xiaolin. The morphogenesis of flower bud differentiation in strawberry[J]. Journal of Lanzhou University，1990(4)：127-131.

[21] 卢俊霞，刘耀玺 . 赤霉素（GA_3）对草莓栽培的影响[J]. 北方园艺，2000(2)：56.
Lu Junxia，Liu Yaoxi. Influence of gibberellin (GA_3) on strawberry cultivation[J]. Northern Horticulture，2000(2)：56.

[22] 李壮，扈惠灵，曹永庆，任杰，冷平 . 磨盘柿与甜柿杂交低结籽率的组织学研究[J]. 园艺学报，2008，35(5)：637-642.
Li Zhuang，Hu Huiling，Cao Yongqing，Ren Jie，Leng Ping. Histological research on low seeded rate of hybridization between ‘Mopanshi’ and sweet persimmon[J]. Acta Horticulturae Sinica，2008，35(5)：637-642.

[23] 钟云，刘勇，蒋依辉，刘善军 . 柿胚胎发生发育的研究[J]. 园艺学报，2004，31(3)：353-356.
Zhong Yun，Liu Yong，Jiang Nonghui，Liu Shanjun. Studies on the embryogenesis of persimmon[J]. Acta Horticulturae Sinica，2004，31(3)：353-356.

[24] 钟云，刘勇，肖德兴，刘善军 . 柿胚与果实发育相关性的研究[J]. 果树学报，2005，22(1)：19-22.
Zhong Yun，Liu Yong，Xiao Dexing，Liu Shanjun. Studies on the correlation between embryo and fruit development of persimmon[J]. Journal of Fruit Science，2005，22(1)：19-22.

[25] Sobajima Y，Ishida M，Inaba A，Miyawaki K. Studies on the de-

velopment of floral organ in Japanese persimmon（cv. Hiratanenashi) after sprouting[J]. Scientific Reports of Kyoto Prefectural University Agriculture，1974，26：15-20.

[26] Yonemori K，Sugiura A，Tanaka K，Kameda K. Floral ontogeny and sex determination in monoecious-type persimmons[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science，1993，118(2)：293-297.

[27] 李加茹，孙鹏，韩卫娟，李芳东，傅建敏，刁松锋 . 不完全甜柿‘禅寺丸’花性别分化形态学关键时期的研究[J]. 园艺学报，2016，43(3)：451-461.
Li Jiaru，Sun Peng，Han Weijuan，Li Fangdong，Fu Jianmin，Diao Songfeng. Morphological key period study on floral sex differentiation in pollination-constant and non-astringent persimmon‘Zenjimaru’[J]. Acta Horticulturae Sinica，2016，43(3)：451-461.

[28] 李亚 . 阳丰甜柿的花芽分化观察及生产现状调查[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2015.
Li Ya. Observation on flower bud differentiation and investigation on production status on‘Youhou’persimmon[D]. Yangling：Northwest A & F University，2015.

[29] 闭志强，蔡炳华，梁世春 . 几种扫描电子显微镜植物样品的制备技术[J]. 电子显微学报，2002，21(2)：213-214.
Bi Zhiqiang，Cai Binghua，Liang Shichun. Preparation techniques for plant samples of scanning electron microscopy[J]. Journal of Chinese Electron Microscopy Society，2002，21(2)：213-214.

[30] 周乃富，张俊佩，刘昊，查巍巍，裴东 . 木本植物非均质化组织石蜡切片制作方法[J]. 植物学报，2018，53(5)：653-660.
Zhou Naifu，Zhang Junpei，Liu Hao，Zha Weiwei，Pei Dong. New protocols for paraffin sections of heterogeneous tissues of woody plants[J]. Chinese Bulletin of Botany，2018，53(5)：653-660.

[31] 李自燕 . 柿嫁接选择性不亲和生理机制初步探索[D]. 武汉：华中农业大学，2022.
Li Ziyan. Preliminary study on physiological mechanism of selective incompatibility of persimmon graft combination[D]. Wuhan：Huazhong Agricultural University，2022.

[32] 沈瑞骞 . 柿树花芽分化的观察与研究[J]. 山西果树，1992(4)：25-27.
Shen Ruiqian. Observation and research on floral differentiation of persimmon trees[J]. Shanxi Fruits，1992(4)：25-27.

[33] 孙清荣，孙美娟，孙洪雁，李国田，辛力，张伟 . 梨(*Pyrus communis* L.)多倍体新种质表型变异多样性研究[J]. 果树学报，2016，33(1)：1-7.
Sun Qingrong，Sun Meijuan，Sun Hongyan，Li Guotian，Xin Li，Zhang Wei. Diversity of phenotypic variation of polyploid plants new germplasm in pear (*Pyrus communis* L.)[J]. Journal of Fruit Science，2016，33(1)：1-7.

[34] 倪志华，孙清荣，李林光，王海波，王森，王颖 . 不同倍性苹果种质花器官表型性状多样性研究[J]. 植物遗传资源学报，2025，26(12)：2361-2372.
Ni Zhihua，Sun Qingrong，Li Linguang，Wang Haibo，Wang Sen，Wang Ying. A study on the diversity of phenotypic traits of floral organs in apple germplasms with different ploidy levels[J]. Journal of Plant Genetic Resources，2025，26(12)：2361-2372.

[35] 张超，王娜，王保田，宋平丽，田振风，秦子禹 . 不同倍性‘金田玫瑰’葡萄叶片性状比较研究[J]. 中外葡萄与葡萄酒，2025(5)：30-35.
Zhang Chao，Wang Na，Wang Baotian，Song Pingli，Tian Zhenfeng，Qin Ziyu. Comparative study on leaf characters of‘Jintian Meigui’grapevine with different ploidies[J]. Sino- Overseas Grapevine & Wine，2025(5)：30-35.

[36] Yang H W，Akagi T，Kawakatsu T，Tao R. Gene networks orchestrated by *MeGI*：A single-factor mechanism underlying sex determination in persimmon[J]. The Plant Journal，2019，98(1)：97-111.

[37] 辛明志 . 不同生境和不同苹果品种花芽分化时期的观察[D]. 杨凌：西北农林科技大学，2018.
Xin Mingzhi. Observation of different habitats and different apple cultivars in flower bud differentiation period[D]. Yangling：Northwest A & F University，2018.

[38] 高天瑜 . 不同芒果品种成花差异的转录组与代谢组研究[D]. 海口：海南大学，2022.
Gao Tianyu. Study on transcriptome and metabolome of flower bud formation differentiation in different mango varieties[D]. Haikou：Hainan University，2022.

[39] Fang J，Long H T，Wang Z Q，Li J Y，Lv Z Y，Shaikh A A，Yang Y，Guan C F. Genome-wide analysis of the *Early Flowering 4* (*ELF4*) gene family in short-juvenile persimmon “Deyangshi” (*Diospyros deyangensis*) and its role of *DdELF4-8* during flowering control[J]. Scientia Horticulturae，2023，310：111736.

[40] 林科 . 拟南芥生物钟蛋白 ELF4 调控开花时间和下胚轴伸长的分子机理研究[D]. 泰安：山东农业大学，2019.
Lin Ke. Molecular dissection of *Arabidopsis clock*-associated protein ELF4 in regulating flowering time and hypocotyl elongation[D]. Tai’an：Shandong Agricultural University，2019.

[41] 史丹宁 . 大豆光周期开花控制基因 *GmELF4* 的克隆及功能验证[D]. 哈尔滨：中国科学院研究生院（东北地理与农业生态研究所），2015.
Shi Danning. Cloning and characterization of photoperiod flowering time controlling gene *GmELF4* in soybean[D]. Harbin：Northeast Institute of Geography and Agroecology，Chinese Academy of Sciences，2015.

[42] 柳维娟 . 梨光周期相关基因 *PbLHY*、*PbPRR59a* 和 *PbPRR59b* 调控开花的功能研究[D]. 南京：南京农业大学，2023.
Liu Weijuan. Function analysis of photoperiod related genes *PbLHY*，*PbPRR59a* and *PbPRR59b* in pear flower regulation[D]. Nanjing：Nanjing Agricultural University，2023.