

桂花花芽分化和花开放研究进展

王英, 张超, 付建新, 赵宏波

(浙江农林大学 风景园林与建筑学院, 浙江 临安 311300)

摘要: 桂花 *Osmanthus fragrans* 是中国最重要的观赏植物之一。桂花的花芽分化和花开放对环境条件要求各不相同, 使得这2个生物过程相对独立。综述了桂花花芽分化和花开放的相关研究进展, 并在此基础上, 结合笔者多年来在相关方面的研究结果, 总结了不同类型、性别品种的花芽分化和花开放的环境条件, 分析相关机制和原因, 以期对桂花后期相关研究提供参考。秋桂花芽分化在夏季高温季节进行, 相对低温能显著促进分化, 四季桂秋季开花的成花机制同于秋桂, 而其他季节开花则由不同机制控制; 花芽分化完成后花的开放需要感受足够的相对低温, 不同品种对气温的敏感性不同, 造成品种间花期不同。表2参31

关键词: 植物学; 桂花; 花芽分化; 花开放; 环境因子; 综述

中图分类号: Q945.4; S718.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2016)02-0340-08

Progresses on flower bud differentiation and flower opening in *Osmanthus fragrans*

WANG Ying, ZHANG Chao, FU Jianxin, ZHAO Hongbo

(School of Landscape Architecture, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: *Osmanthus fragrans* is one of the most important ornamental plants in China. Due to the difference in the requirement to the conditions of environmental factors between flower differentiation and flower opening, these two processes are relatively independent in this species. Combining the previous references on flower bud differentiation and flower opening with our researches, we summarize the progresses on flower bud differentiation and flower opening and their environmental factors, and then simultaneously analyze the corresponding mechanism, hoping to provide an overview and useful information for approaching researches. Flower bud differentiation of one-blossom genotypes (at autumn) of *O. fragrans* is finished under relatively high-temperature at summer, and the relative low-temperature treatment can promote this process. The flower differentiation of autumn-blossom in multi-blossom genotypes is similar with the one-blossom ones, however the mechanism of other-season blossom is obviously different. Flowers open only after the receptivity of a certain amount of chilling at autumn. The sensitivity difference to chilling requirement among different genotypes leads to the variation of flowering time. [Ch, 2 tab. 31 ref.]

Key words: botany; *Osmanthus fragrans*; flower bud differentiation; flowers opening; environmental conditions; review

桂花 *Osmanthus fragrans* 是中国十大传统名花之一, 是集绿化、美化和香化为一体的园林树种, 在中国有悠久的栽培历史, 深受人们喜爱。目前, 桂花在中国秦岭—淮河流域以南地区广为栽培, 形成了浙江杭州、江苏苏州、湖北咸宁、四川成都和广西桂林五大桂花产区, 并在全国 26 个城市确定为市花。

收稿日期: 2015-05-05; 修回日期: 2015-06-05

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31101571, 31400598); 浙江省自然科学基金资助项目(Y3100332, LQ16C160003); 浙江农林大学科研发展基金人才启动项目(2014FR072)

作者简介: 王英, 从事园林植物种质资源研究。E-mail: 864833497@qq.com。通信作者: 赵宏波, 教授, 博士, 从事观赏植物遗传育种和植物繁殖生态研究。E-mail: zhaohb@zafu.edu.cn

在不同地区,桂花在当地气候、地理等环境因子的塑造下,加上人为的定向选育,形成了丰富多样的品种。根据开花习性分为秋桂和四季桂 2 类,秋桂类又可根据花色分为金桂(Luteus group,黄色至金黄色系,RHSCC 1~8),银桂(Albus group,黄白至黄色系,RHSCC 9~20)和丹桂(Aurantiacus group,橙色至橙红色系,RHSCC 21~25)品种群,各品种群下品种众多,品种间的观赏特性各具特色^[1-2]。关于桂花花芽分化和开花前的环境条件等问题已有较多报道。万先云^[3]、王彩云等^[4]、杨秀莲等^[5]、刘海龙等^[6]、李瑾等^[7]、朱倩^[8]、XU 等^[9]等对不同品种桂花的花芽分化过程进行了研究,基本明确了花芽分化和发育过程。桂花在花芽分化完成之后,花的开放需要特殊的环境条件,因此,造成其花期在同一地区不同年份波动较大,难以预测。关于花开放的环境条件有一定的报道,通过对不同年份桂花花期记录和气象数据综合分析,初步得出相对低温是控制桂花展花的决定因子^[10-13]。为了更好地总结和归纳桂花花芽分化的基本规律和花开放的基本条件,为今后桂花的花期调控、开花机制和种质创新奠定基础,本文综述了与开花密切相关的花芽分化和花开放方面的研究进展。

1 桂花花芽分化

植物开花的先决条件是花芽分化,它是一个极其复杂的生理生化和形态分化的过程^[14]。花芽分化是指成花过程中的花原基的分化和花器官(萼片、花瓣、雄蕊、雌蕊)的形成这 2 个形态分化时期。花芽分化的时期一般是根据各部分原基的出现来划分的,其分化速率反映了植物本身的节律和特性^[15]。通过对桂花花芽分化过程的研究,明确其分化特点,有助于有效控制开花期。最早对桂花花芽分化进行报道的是万先云^[3]。此后,不同研究者对不同品种群的不同品种的花芽分化进行了大量的研究(表 1)^[4-9,16]。

表 1 桂花不同品种花芽分化进程

Table 1 Flower bud differentiation process of different cultivars in *Osmanthus fragrans*

品种	分化期						总时间	参考文献	
	苞片(总苞)	花序	小花	(顶花)花萼	(顶花)花瓣	雄蕊			雌蕊
金桂		6月24日 -7月1日	7月1-8日	7月8日	7月15日	7月15日-7月29日- 8月5日	8月19日	近3个月	[3]
厚瓣金桂	4月中旬-5月初	6月下旬	7月初	7月中上旬	7月中下旬	7月下旬-8 月下旬	8月底	4个月	[4]
多芽金桂	6月底	6月底至 7月初	7月初	7月中旬	7月26	8月上旬	8月中旬	近3个月	[5]
小叶苏桂	6月底	7月上旬		7月中旬	7月下旬	8月中下旬		3个月	[6]
籽银桂	5月中旬		7月初-中 旬			8月上-下 旬	8月中旬- 10月上旬	6个多月	[7]
晚籽银桂	6月底	6月底-7 月初	7月初	7月中旬	7月26日	8月上旬	8月中旬	近3个月	[5]
早银桂	6月底	6月底-7 月初		7月上旬	7月中旬	8月初	8月中下旬	3个月	[6]
丹桂	5月中旬		7月初-中 旬			8月上-下 旬	8月中旬- 10月上旬	6个多月	[7]
天香台阁	5月15-27 日		7月初		7月中旬	8月初	8中下旬	月5个月	[8]
雄性品种		6月15- 22日	6月23日- 7月6日	6月27-30 日	6月28-7月 12	7月6日-8 月7日	7月15日- 9月3日	近3个月	[9]
两性品种		6月19- 26日	6月27日- 7月15日	7月14-17 日	7月16-30日	7月20日- 8月19日	7月26日- 9月6日	近3个月	[9]

1.1 花芽分化时期及其持续时间

有关桂花花芽分化时期的划分,不同报道基本相同,但花芽分化起始和持续的时间有所不同。大部分研究者认为桂花的花芽分化时期应分为 7 个时期即苞片(总苞)分化期、花序分化期、小花分化期、顶

花花萼分化期、花瓣分化期、雄蕊分化期和雌蕊分化期(表1)^[4-7]。从分化进程来看,具有慢—快—慢的特点,苞片分化时间最长,花序、小花、花萼至花瓣分化较快,而后期雄蕊和雌蕊(或退化雌蕊)的发育较慢^[4,16]。

不同品种花芽分化所需时间不同报道也有所不同。万先云^[3]对金桂一品种的花芽分化过程研究后认为,其分化始于6月下旬,7月初形成花序原基,7月中上旬形成花萼原基及花冠原基,7月中旬至8月初形成雌蕊原基,7月下旬至8月中旬形成心皮原基。而‘厚瓣金桂’从4月中旬开始至8月底完成,历时4个月^[4];‘晚籽银桂’的花芽分化从6月下旬开始苞片分化,至9月初雌蕊形成历时近3个月^[5]。李瑾等^[7]认为桂花4月中旬开始进入分化初始期,9月下旬结束,历时6个多月。曹际云^[16]对不同品种群6个品种花芽分化研究后,认为桂花于5月初开始进入苞片分化期,9月中旬结束,历时约5个月。XU等^[9]研究认为无论雄花还是两性花花芽分化从6月上中旬开始,至8月底到9月初结束,均需要持续近3个月;且两性株花的发育总要滞后于雄株。

聚伞花序中不同小花分化进程不同,侧花发育均明显滞后于顶花^[5-6,9]。在同一个花序中,顶花先分化,但分化时间较长,侧花约晚1周分化,但分化较快;叠生芽中位置较上者分化早,需时长,较下者分化晚,但需时短;因此,最终到9月初同一花序内的不同发育进程基本一致,不同位置的花朵几乎同时开放^[4]。

尽管不同地区、不同品种的花芽分化存在一定的差异,但是比较不同品种的花芽分化特性与叶芽和花芽的发育特性,笔者认为苞片分化为花芽和叶芽所共有,且苞片的出现远早于内部的阶段转变,因此此时期不宜作为桂花的花芽分化时期之一。因此,桂花的花芽分化应始于苞片内顶端分生组织细胞的浓缩和分裂而伴随着的花序原基出现,即在杭州地区大部分品种从6月上旬开始进入花芽分化,至8月底到9月初完成,历时近3个月。

1.2 秋桂和四季桂花芽分化的异同

四季桂因其1a能开多次花且花序具有总梗而区别于秋桂。关于四季桂的花芽分化报道较少,李瑾^[17]和曹际云^[16]报道了四季桂秋季花的花芽分化过程,而关于其他季节的花芽分化仅见于朱倩等^[8]的相关报道。四季桂在不同的开花季节中,秋季(与秋桂同期)的开花特性和其他季节的开花特性明显不同;秋季的花芽分化和开花特性与秋桂基本一致^[16-17],在叶腋处形成花芽,从6月初进入花芽分化,至9月完成^[8],形成的花序亦无总梗;而其他季节的花芽分化和开花特性明显不同,在枝顶或靠近枝顶的叶腋形成花芽,且花序具有总梗。

四季桂‘天香台阁’除了秋季花期外,还能在冬、春和夏季多次开花,夏季的花花径大,花中藏叶、花中有花^[18]。其在秋季花期除了有与秋桂类相同的普通花芽外(为单芽单花序),还包含一类单芽多花序的特殊花芽,使得这一品种的开花量明显多于其他相关品种,这2类花芽的分化过程与秋桂相近,均是在春梢封梢后,逐渐从营养生长转向生殖生长,进入花芽分化,在叶腋处形成花芽,最终在9月下旬完成花芽分化;而夏季形成开放的叶状花是在当年生春梢封梢后,在其顶端快速抽生出的新枝条上形成的,花芽随着枝条的生长而迅速分化,并逐渐开放,整个过程不超过1个月。由于新的枝条会不断的形成,所以叶状花会从6月陆续开放直至8月^[8]。因此,夏季形成的花芽及其开花过程与秋季明显不同,应是由不同的花芽分化机制分别控制。

1.3 不同品种的花芽分化

不同品种花芽分化在形态上差异不明显,但在时间上变化很大,因此才会出现桂花的早开花和晚开花^[16]。不同品种的发育进程存在一定的差异:‘早银桂’品种约在6月底完成苞片分化,接着进入花序分化,花序分化历时较短,集中在6月底到7月初,7月上旬完成顶花花萼分化,7月中旬完成顶花花瓣分化,8月初雄蕊开始分化,8月中旬雄蕊的花药形成,8月中下旬雌蕊开始发育;‘小叶苏桂’的花序分化相对较慢,6月底完成苞片分化,而花序分化则在7月上旬后完成,7月中旬和下旬分别完成顶花花萼和花瓣的分化,8月上旬至中旬侧花花萼及花瓣分化完成,8月中下旬顶花雄蕊原基首先发育,顶花雄蕊发育期间各侧花并无明显变化,其侧花的雄蕊发育明显滞后于顶花^[6]。笔者经过多年的实际观察,认为不同品种花芽分化进程略有不同主要是由于品种自身营养积累状况和对温度的敏感性不同造成,但所有品种均能在9月中旬前完成花芽分化,因此造成不同品种花期的早晚并不是由于花芽分化的

快慢，而是不同品种对温度的敏感性不同造成。

1.4 不同性别的花芽分化

桂花具有特殊的性系统——雄全异株，即雄性与两性异株^[19]。通过比较雄性和两性植株花芽分化后，发现雄蕊的发育在两性品种和雄性品种之间基本没有区别，都能形成正常的花粉囊和成熟的花粉粒，但雌蕊的发育存在明显的差别。

可育的‘籽银桂’心皮原基出现时就是1个突起，而后继续发育成完整的雌蕊即正常的柱头、花柱和子房；而不育的‘丹桂’雌蕊心皮原基出现时是2个突起，且是分离的，而后继续发育也不愈合，形成2片叶状体，没有柱头、花柱和子房的存在^[7]。能育的‘晚籽银桂’雌蕊原基出现时是愈合在一起的1个突起，而后继续发育成完整的雌蕊；而‘多芽金桂’的雌蕊原基是分离的2个突起，继续发育成2片完全分离的叶状体，开花后可见发育不全的柱头^[5]。曹际云^[16]研究了四大品种群6个品种，发现在雄蕊的发育过程中，6个品种间没有区别，雌蕊的发育存在明显的差异：可育的‘籽金桂’‘籽银桂’和‘四季桂’心皮原基出现时就是一个突起，而后继续发育成完整的雌蕊；而不育的‘普通金桂’‘早银桂’和‘硬叶丹桂’雌蕊心皮原基出现时是2个突起，是分离的，而后继续发育也不愈合，形成2片叶状体，没有柱头、花柱和子房的存在。XU等^[9]通过比较不同性别品种的花芽分化后，认为2种性别的桂花最重要的差异在于心皮分化晚期，分化前期无论两性还是雄性均从雄蕊内两侧逐渐形成2个分离的心皮原基，随着分化逐渐进行，两性花的2个分离的心皮逐渐融合形成正常的雌蕊；而雄性花的2个分离的心皮不随发育的进行而融合，最终只形成2个苞片状的组织以及1个空腔。

1.5 花芽分化与气温的关系

花芽分化与气温有密切关系。有研究发现，在蝴蝶兰花芽分化过程中进行低温诱导可以促进其体内一系列的生理生化变化，从而为花芽分化提供物质和能量^[20]。低温不仅能够诱导植物的成花转变，促进植物由营养生长转向生殖生长，同时还会诱导花芽分化过程中一系列的生理生化过程，促进植物的花芽分化。桂花在其当年生春稍封稍后随即进入花芽分化阶段，随着逐渐分化于9月初基本完成，在这一过程中外界环境温度逐渐升高并较长一段时间维持在较高的水平。刘海龙等^[6]认为：高温对‘小叶苏桂’的雌、雄蕊分化有明显的抑制作用，‘小叶苏桂’的侧花雄蕊、雌蕊的分化与发育可能在较低温时才启动并快速完成；而‘早银桂’的侧花在较高的气温条件时就已经开始分化和发育。我们研究发现，相对低温(低于当时的环境温度)能大大促进桂花‘堰虹桂’和‘玉玲珑’的花芽分化，且这种促进作用会随着花芽分化程度增加逐渐增强。因此，桂花花芽分化对环境温度并无特殊的要求，但相对低温能显著促进花芽分化进程。

2 桂花花开放及其所需的环境条件

2.1 花开放进程

桂花的花是其最重要的观赏器官，桂花自然花期为9-10月，花期短，一般为5~8 d，花朵寿命也较短^[21-22]；单株的开花同步性强，部分品种有分批开放的现象^[23]；不同品种却不尽相同，花期常有早晚之别；四季桂更与秋桂不同，有多季开花的特性，然在同一批次开放的花朵中，所有花的发育和开放进程基本一致。杨康民等^[24]将桂花整体开花过程分为以下10个时期：花芽萌发期、圆珠期、顶壳期、铃梗期、香眼期、初花期、盛花初期、盛花期、盛花末期和花谢期。而单花开花至衰老大致分为5个时期：①铃梗期：花未开放，呈花蕾状态，花白色或浅黄色；②初花期：花微开放，花色变深，有香味溢出；③盛花期：花开放至最大，花色最深，呈金黄色，花香最浓；④盛花末期：花瓣开始褪色，出现褐色斑点，花药已经裂开，香味逐渐消失，花大量开始脱落；⑤萎蔫期：花瓣萎蔫焦枯，花色完全变褐^[22]。笔者在前人的基础上，根据多年的观察统计及相关时期划分难易程度以及持续时间，认为将整体开花进程分为以下7个时期较为合理，即圆珠期、顶壳期、铃梗期、香眼期、初花期、盛花期和衰老期；而杨康民等^[24]提到的花芽萌发期、盛花初期、盛花末期，由于与其他邻近时期难以界定，故舍去。相关时期花芽发育过程的描述在杨康民等^[24]和李瑾^[17]的基础上，作一定的调整；但由于受温度的影响较为敏感，不同时期可能存在交叉或持续时间较短，因而不同时期划定的临界值在不同条件下应根据实际情况做适当调整。①圆珠期：芽体外侧的2片鳞芽开裂度加大，芽体成球形或椭球形，其数量占花芽总量

50%以上。圆珠期是桂花开花的明显先兆，花前大概半个月时间。②顶壳期：圆珠花芽继续生长增大，两侧鳞片先后散落；逐渐可见每个小花表层包被的黄褐色膜质苞片，但此时小花花梗未明显延长；当全树30%以上的花芽顶壳出现花蕾时称之为顶壳期。花前约1周时间。③铃梗期：聚伞花序开始分散延伸，小花花梗明显变长，梗色由青变黄；膜质苞片大量散落到地面，但小花顶端未见开口，相关花芽的比例达到30%以上。花前3~5 d。④香眼期：聚伞花序的每朵小花彼此开始分离，花冠外形发育完全，小花顶端开始出现开口，但仍成包裹状态未完全张开，相关状态花芽的比例达到30%以上。观察对象为花芽内的顶花。花前约1 d。⑤初花期：花约15%开放(花张开程度超过一半)，大部分处于半闭合状态，花色较淡，香气浓郁。观察对象为花芽内的顶花。⑥盛花期：50%以上花完全开放。⑦衰老期：花全部开放，花色转淡，香味顿减，大部分花的花药褐化、萎蔫，雄性品种花冠裂片和花梗开始脱落。

2.2 花开放的环境条件

曹际云^[16]认为不同品种的花芽分化进程在时间上的差异，造成早开花和晚开花。而实际上，桂花花开放是一个较为特殊的过程，花芽分化和花开放相对独立，花芽分化完成后花的开放需要特殊的环境条件。前人的相关研究表明，气温、相对湿度、日照等环境因子对桂花的花期有明显影响(表2)^[10-12]；在这些气象条件中，气温是影响桂花开花的主导因子，水分对桂花开花也极为重要^[12]。杨康民等^[24]早在1986年就提出桂花花期及其历时长短，均与花前的气象条件特别是温湿度密切相关。姜纪红等^[10]认为桂花开花与气温最为相关，气温指标主要是平均气温和最低气温。李军等^[11]认为桂花开花与温度和湿度最为相关，气温指标主要是最低气温和平均气温，湿度指标主要是相对湿度，初花期需要一定的低温积累。郝日明等^[12]运用主成分分析法研究了影响南京地区桂花秋季开花的主要气候因子，认为桂花开花期与开花前周平均最低气温有较大关系，开花前4周的周平均最低温度持续走低有利于开花，尤其是开花前1周的周平均最低气温持续在18.0℃以下时，桂花进入盛花期，剧烈的气温波动不利于开花；同时，开花前适宜的降水增加了空气相对湿度，能促进开花，降水量过大则延迟开花。吴炫柯等^[13]利用柳州市近10 a(1995-2005年)的9月上、中、下旬的平均气温、降水量、降雨日数、平均最低气温、平均相对湿度以及桂花盛花期的物候资料，采用逐步回归法分析各气象因子对桂花花期的影响，认为影响桂花盛花期的主要气象因子是9月中旬平均气温、9月中旬平均最低气温和9月上旬平均最低气温。张凌云等^[25]通过分析1997-2007年广西融安县的气象数据和桂花物候期观测资料，认为桂花小花花蕾出现期与9-10月冷空气活动密切相关，22.0℃是花蕾出现的界限温度。王玉勤等^[26]、董立格等^[27]则认为启动低温及启动低温之后的温度是影响桂花开花的2个最主要因素，开花前5~7 d的最低气温为开花的启动低温。

总之，桂花开花前的气象条件特别是气温和相对湿度对桂花的开花有着十分重要的影响，掌握好气象条件能够帮助我们对桂花的花期做出及时又准确的预测。

2.3 不同品种花开放对气温的敏感性

花芽分化完成后，且发育到某种程度之后，日最低气温降至启动低温是进入花期的关键，表现为圆珠期花芽迅速膨大，进入顶壳期；顶壳期之后，对低温要求不严格^[27]。不同品种桂花花芽分化以及花发育的起止时间不同，对气温的敏感度不同即启动低温不同，因此其花期出现时间不同^[27]。而四季桂秋季的花芽分化完成后，与秋桂一样也需要获得足够的冷量之后才能开放，而其他季节的花芽随着生长即能开放，因此，决定开花的因子主要是花前的营养积累。

姜纪红等^[10]发现杭州地区早秋桂类品种与晚秋桂类品种开花的气象指标存在着一定的差异，其中前者的指标为开花前10 d平均气温低于26.0℃，且最低气温小于24.0℃，后者为开花前10 d的平均气温低于23.0℃，且最低气温小于20.0℃。王玉勤等^[26]认为上海地区‘早银桂’开花启动低温一般在19.0~21.0℃，‘晚银桂’通常在17.0~19.0℃。在苏州地区，‘晚银桂’和‘早银桂’初花期存在显著的相关，平均初花期‘晚银桂’比‘早银桂’迟15 d；‘早银桂’初花的气候指标为日最低气温10 d滑动平均稳定23.0℃，同时日最低气温<22.0℃，满足这指标之后3~12 d早银桂初花，或当日最低气温10 d滑动平均稳定在23.0~25.5℃，同时日平均相对湿度88%连续在3 d(包括3 d)以上，在这日期之后的12 d内早银桂初花；‘晚银桂’初花的气候指标为当日最低气温9 d滑动平均稳定20.0℃，同时日最低气温<19.5℃，满足这指标后4~12 d‘晚银桂’初花，或当日最低气温9 d滑动平均稳定在20.0~21.5

℃, 同时日平均相对湿度 88% 连续在 3 d (包括 3 d) 以上, 在这日期之后的 6 d 内晚银桂初花^[11]。董立格等^[27]发现‘早银桂’由圆珠期进入顶壳期前 1~2 d 启动低温 ≥ 24.4 ℃, ‘早籽银桂’、‘雄黄桂’启动低温 ≥ 20.1 ℃, ‘晚银桂’‘金球桂’‘金狮桂’启动低温 ≥ 20.1 ℃。

综上所述, 秋桂类品种和四季桂类品种秋季在花芽分化完成后花的开放需要特殊的环境条件, 其中花前一段时间的相对低温是必要因子, 同时这一低温需要维持一段时间才能发挥作用, 这一现象我们已经在一些品种上利用人工处理加以验证。这一时期的相对湿度是否是必要条件则需要进一步研究加以证实。同时, 不同品种由于对温度的敏感程度不同, 对相对低温的临界温度及其持续时间亦有所不同。

表 2 不同地区桂花花期与温、湿度的关系

Table 2 Relationship of flowering time of *Osmanthus fragrans* with temperature and humidity in different geographic regions

地区	观测年份	品种	气象条件	历时/d	参考文献
浙江杭州	1991-2000	早秋桂	平均气温 26.0 ℃, 最低气温低于 24.0 ℃	10	[10]
浙江杭州	1991-2000	晚秋桂	平均气温 23.0 ℃, 最低气温低于 20.0 ℃	10	[10]
江苏南京	2000-2005	桂花	平均最低气温 < 8.0 ℃	7	[12]
江苏苏州	1956-1984	早银桂	花前 10 d 平均气温 ≤ 23.0 ℃, 且最低气温 < 22.0 ℃	3~12	[11]
	1999-2003		花前 10 天平均气温为 23.0~25.5 ℃, 且平均相对湿度 88% 以上持续 3 d 以上	12	
江苏苏州	1956-1984	晚银桂	花前 9 d 平均气温 ≤ 20.0 ℃, 且最低气温 < 19.5 ℃	4~12	[11]
	1999-2003		花前 9 天平均气温 20.0~21.5 ℃, 且平均相对湿度 88% 以上持续 3 d 以上	6	
广西融安	1997-2007	-	初次寒露风, 界限气温 22.0 ℃, 降水	2~8	[25]
上海	2004-2009	早银桂	启动低温及之后气温 19.0~21.0 ℃		[26]
上海	2004-2009	晚银桂	启动低温及之后气温 17.0~19.0 ℃		[26]
四川温江	1970-2009	早桂	平均气温 < 27.0 ℃, 且最低气温 < 24.0 ℃, 累计降水量 ≥ 64.7 mm, 雨日 > 6 d	10	[28]
四川温江	1970-2009	晚桂	平均气温 < 23.0 ℃, 且最低气温 < 20.0 ℃, 累计降水量 ≥ 41.6 mm, 雨日 > 5 d	10	[28]

3 结论

桂花的花芽分化基本过程可以分为花序分化期、小花分化期、花萼分化期、花瓣分化期、雄蕊分化期和雌蕊(退化雌蕊)分化期等 6 个时期。四季桂具有多次开花的现象, 秋季(与秋桂同期)的花芽分化和开花特性与其他季节的开花特性明显不同, 秋季的花芽分化和开花特性与秋桂基本一致。在杭州地区, 大部分秋桂品种从 6 月上旬开始进入花芽分化, 至 8 月底到 9 月初完成, 历时近 3 个月。不同品种花芽分化进程略有不同主要是由于品种自身营养积累状况和对气温的敏感性不同造成; 花芽分化对气温、相对湿度等环境条件没有特殊要求, 但相对低温能显著促进花芽分化。不同性别的品种花芽分化存在一定的差异, 主要表现在雌蕊(退化雌蕊)的分化和发育上: 无论是雄性品种还是两性品种, 分化前期即从花序分化期到雄蕊分化期均表现为两性状态, 且之间无显著差异, 雌蕊分化期才表现出显著的不同。

桂花完成花芽分化后, 花的开放需要有合适的温度条件。其中, 相对低温及其持续的时间是花开放的必要条件, 相对湿度对花的开放也有一定的影响。不同品种对气温的敏感性不同造成花期的早晚。花芽在感受足够的相对低温后逐渐开放, 整体开花进程可分为圆珠期、顶壳期、铃梗期、香眼期、初花期、盛花期和衰老期等 7 个时期。

植物的成花转变和花开放及其调控机制一直以来都是研究的重点和热点^[29-31]。桂花的花芽分化和花开放既有其物种自身的特殊性, 也有常绿木本植物的普遍性; 同时, 其种下变异丰富, 拥有不同类型的品种, 也即拥有不同的花芽分化和花开放机制。因此, 深入研究不同类型品种的花芽分化和花开放及其调控机制以及与环境因子的关系, 不仅有助于了解该物种的一些重要生物学现象以及后期的应用, 也将对热带起源温度分布种开花的适应性进化提供参考。

4 参考文献

- [1] 向其柏, 刘玉莲. 中国桂花品种图志[M]. 杭州: 浙江科学技术出版社, 2008.
- [2] 杨康民. 中国桂花[M]. 北京: 中国林业出版社, 2011.

- [3] 万云先. 桂花花芽分化的研究[J]. 华中农业大学学报, 1988, 7(4): 364 – 366.
WANG Yunxian. A preliminary observation on the flower bud differentiation of *Osmanthus fragrans* [J]. *J Huazhong Agric Univ*, 1988, 7(4): 364 – 366.
- [4] 王彩云, 高莉萍, 鲁涤非, 等. ‘厚瓣金桂’桂花花芽形态分化的研究[J]. 园艺学报, 2002, 29(1): 52 – 56.
WANG Caiyun, GAO Liping, LU Difei, *et al.* A study on morphological differentiation of flower bud of *Osmanthus fragrans* ‘Houban Jingui’ [J]. *Acta Horti Sin*, 2002, 29(1): 52 – 56.
- [5] 杨秀莲, 向其柏. ‘晚籽银桂’和‘多芽金桂’花芽的形态分化[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2007, 31(5): 105 – 108.
YANG Xiulian, XIANG Qibai. Morphological differentiation of flower bud of *Osmanthus fragrans* ‘Wanzi Yingui’ and ‘Duoya Jingui’ [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2007, 31(5): 105 – 108.
- [6] 刘海龙, 宗敏, 宣子灿, 等. ‘早银桂’与‘小叶苏桂’桂花花芽形态分化的比较[J]. 园艺学报, 2007, 34(6): 1559 – 1562.
LIU Hailong, ZONG Min, XUAN Zican, *et al.* Morphological differentiation of flower bud of *Osmanthus fragrans* ‘Zao Yingui’ and ‘Xiaoye Sugui’ [J]. *Acta Horti Sin*, 2007, 34(6): 1559 – 1562.
- [7] 李瑾, 董美芳, 尚富德. ‘丹桂’和‘籽银桂’花芽分化的研究[J]. 植物学通报, 2007, 24(5): 620 – 623.
LI Jin, DONG Meifang, SHANG Fude. Study on the flower bud differentiation of *Osmanthus fragrans* ‘Dangui’ and *O. fragrans* ‘Ziyingui’ [J]. *Chin Bull Bot*, 2007, 24(5): 620 – 623.
- [8] 朱倩, 董美芳, 袁王俊, 等. ‘天香台阁’桂花花芽分化及其台阁形成过程的观察[J]. 园艺学报, 2012, 39(2): 315 – 322.
ZHU Qian, DONG Meifang, YUAN Wangjun, *et al.* Studies on flower bud differentiation and leaflike proliferate-flower bud of *Osmanthus fragrans* ‘Tianxiang Taige’ [J]. *Acta Horti Sin*, 2012, 39(2): 315 – 322.
- [9] XU Yichun, ZHOU Lihua, HU Shaoqing, *et al.* The differentiation and development of pistils of hermaphrodites and pistillodes of males in androdioecious *Osmanthus fragrans* L. and implications for the evolution to androdioecy [J]. *Plant Syst Evol*, 2014, 300: 843 – 849.
- [10] 姜纪红, 朱明, 楼茂园, 等. 桂花开花与花前气象条件的关系[J]. 浙江农业科学, 2002(5): 225 – 227.
JIANG Jihong, ZHU Ming, LOU Maoyuan, *et al.* Relationship of climatic indices and blooming of *Osmanthus fragrans* [J]. *J Zhejiang Agric Sci*, 2002(5): 225 – 227.
- [11] 李军, 杨秋珍, 杨康民. 银桂初花物候期的气候条件[J]. 植物生态学报, 2006, 30(3): 421 – 425.
LI Jun, YANG Qiuzhen, YANG Kangmin. Climatic indices for initial flowering in *Osmanthus fragrans* [J]. *J Plant Ecol*, 2006, 30(3): 421 – 425.
- [12] 郝日明, 张璐, 张明娟, 等. 影响南京地区桂花秋季开花期变化的关键气候因子研究[J]. 植物资源与环境学报, 2006, 15(3): 31 – 34.
HAO Riming, ZHANG Lu, ZHANG Mingjuan, *et al.* Study on key climate factors influencing blooming of *Osmanthus fragrans* at autumn in Nanjing [J]. *J Plant Resour Environ*, 2006, 15(3): 31 – 34.
- [13] 吴炫柯, 段毅强, 李家文, 等. 桂花盛花期预报方法初探[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(27): 8482, 8484.
WU Xuanke, DUAN Yiqiang, LI Jiawen, *et al.* Preliminary research on the prediction of *Osmanthus fragrans* full flowering stage [J]. *J Anhui Agri Sci*, 2007, 35(27): 8482, 8484.
- [14] 郜爱玲, 李建安, 刘儒, 等. 高等植物花芽分化机理研究进展[J]. 经济林研究, 2010, 28(2): 131 – 136.
GAO Ailing, LI Jian'an, LIU Ru, *et al.* Advances in research on flower bud differentiation mechanism in higher plants [J]. *Nonwood For Res*, 2010, 28(2): 131 – 136.
- [15] 吴莉英, 唐前瑞, 尹恒, 等. 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, *et al.* Flower bud differentiation mechanism of ornamental plants [J]. *Lett Biotechnol*, 2007, 18(6): 1064 – 1067.
- [16] 曹际云. 桂花不同栽培变种的成花条件及花器官发育的形态解剖学研究[D]. 济南: 山东大学, 2008.
CAO Jiayun. *The Study on the Qualification of Floral Formation and Development of Floral Organs of *Osmathus fragrans** [D]. Jinan: Shandong University, 2008.
- [17] 李瑾. 桂花花芽分化的研究[D]. 开封: 河南大学, 2007.
LI Jing. *Study on the Flower Bud Differentiation of *Osmanthus fragrans* Lour.* [D]. Kaifeng: Henan University, 2007.

- [18] 鲍志贤, 陈世强, 杨康民. 桂花新品种‘天香台阁’. 园艺学报, 2002, **29**(4): 400.
BAO Zhixian, CHEN Shiqiang, YANG Kangmin. A new cultivar of sweet *Osmanthus fragrans* ‘Tianxiang Taige’ [J]. *Acta Horticult Sin*, 2002, **29**(4): 400.
- [19] 郝日明, 赵宏波, 王金虎, 等. 野生桂花繁育系统的观察和研究[J]. 植物资源与环境学报, 2011, **20**(1): 17 – 24.
HAO Riming, ZHAO Hongbo, WANG Jinhu, *et al.* Observation and study on breeding system of wild *Osmanthus fragrans* [J]. *J Plant Resour Environ*, 2011, **20**(1): 17 – 24.
- [20] 刘晓荣, 王碧青, 朱根发, 等. 高山低温诱导蝴蝶兰花芽分化过程中的生理变化[J]. 中国农学通报, 2006, **22**(4): 310 – 313.
LIU Xiaorong, WANG Biqing, ZHU Genfa, *et al.* Changes of physiology during the cool temperature inducement on bud differentiation of *Phalaenopsis orchid* [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2006, **22**(4): 310 – 313.
- [21] 程正渭. 桂花花瓣衰老过程的生理生化及细胞学初步研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2003.
CHENG Zhengwei. *Study on the Physiological, Biochemical and Cytology Change during Petal Senescence of Osmanthus fragrans* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2003.
- [22] 周媛. 桂花花瓣衰老过程中细胞程序性死亡特征与机制研究[D]. 武汉: 华中农业大学, 2008.
ZHOU Yuan. *Researches on Characters and Mechanism of Programmed Cell Death (PCD) during the Petal Senescence in Osmanthus fragrans* [D]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2008.
- [23] 张洪伟. 桂花传粉生物学研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2013.
ZHANG Hongwei. *Pollination Biology of Osmanthus fragrans Lour.* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2013.
- [24] 杨康民, 朱文江, 蒋永明, 等. 桂花开花物候期的划分及其采收期的调查研究[J]. 园艺学报, 1986, **13**(4): 271 – 275.
YANG Kangmin, ZHU Wenjiang, JIANG Yongming, *et al.* Observations on the blooming phenology and the time of harvesting of the flower of *Osmanthus fragrans* [J]. *Acta Horticult Sin*, 1986, **13**(4): 271 – 275.
- [25] 张凌云, 夏小曼. 融安县桂花花期特征及其与秋季低温关系初探[J]. 气象研究与应用, 2009, **30**(增刊1): 126 – 127.
ZHANG Lingyun, XIA Xiaoman. Relationship of low temperature in autumn and blooming characteristics of *Osmanthus fragrans* [J]. *J Meteorol Res Appl*, **30**(supp 1): 126 – 127.
- [26] 王玉勤, 胡永红. 上海地区桂花花期与气候因子研究[G]//张启翔. 中国观赏园艺研究进展 2011. 北京: 中国林业出版社, 2011: 768 – 771.
WANG Yuqin, HU Yonghong. Study of temperature influence on blooming of *Osmanthus fragrans* in Shanghai [G]// ZHANG Qixiang. *Advances in Ornamental Horticulture of China 2011*. Beijing: Chinese Forestry Press, 2011: 768 – 771.
- [27] 董立格, 王贤荣, 丁雨龙. 桂花花期物候研究[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2014, **38**(增刊): 51 – 56.
DONG Lige, WANG Xianrong, DING Yulong. Study on the *Osmanthus fragrans* blooming season phenology [J]. *J Nanjing For Univ Nat Sci Ed*, 2014, **38**(supp): 51 – 56.
- [28] 荣韧. 温江桂花开花的气象条件分析及栽培技术防御措施[J]. 宁夏农林科技, 2012, **53**(12): 248 – 250.
RONG Ren. Analysis on meteorological condition of *Osmanthus fragrans*, cultivation technology and defensive measures in Wenjiang [J]. *Ningxia J Agric For Sci Technol*, 2012, **53**(12): 248 – 250.
- [29] NAGPAL P, ELLIS C M, WEBER H, *et al.* Auxin response factors ARF6 and ARF8 promote jasmonic acid production and flower maturation [J]. *Development*, 2005, **132**: 4107 – 4118.
- [30] WANG Renhou, FARRONA S, VINCENT C, *et al.* PEP1 regulates perennial flowering in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Nature*, 2009, **459**(7245): 423 – 427.
- [31] ZHOU Chuanmiao, ZHANG Tianqi, WANG Xi, *et al.* Molecular basis of age-dependent vernalization in *Cardamine flexuosa* [J]. *Science*, 2013, **340**(6136): 1097 – 1100.