

引用格式: 李正银, 李莲芳, 范怀刚, 等. 花椒花芽分化进程及其内源激素的变化[J]. 浙江农林大学学报, 2026, 43(5): 973–982. LI Zhengyin, LI Lianfang, FAN Huaigang, *et al.* Flower bud differentiation process of *Zanthoxylum bungeanum* and changes in endogenous hormones[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2026, 43(5): 973–982.

花椒花芽分化进程及其内源激素的变化

李正银^{1,2}, 李莲芳¹, 范怀刚², 王文俊³, 李超², 曾清贤², 崔华栋⁴, 周春丽⁵

(1. 西南林业大学 林学院, 云南 昆明 650224; 2. 昭通市林业和草原科学研究所, 云南 昭通 657000; 3. 云南省林业职业技术学院 林业学院, 云南 昆明 650224; 4. 昭通市林业和草原有害生物监测检验中心, 云南 昭通 657000; 5. 昭通学院 体育学院, 云南 昭通 657000)

摘要: 【目的】观察花椒‘小龙袍’ *Zanthoxylum bungeanum* ‘Xiaolongpao’ 花芽分化进程, 明确花芽形态与结构的对应关系, 解析内源激素及其比值的动态变化对花芽分化的影响, 为花椒花果调控和栽培管理提供科学依据。【方法】于 2024 年 5 月 23 日至 2025 年 3 月 31 日, 在云南省昭通市鲁甸县龙树镇花椒基地连续采样 32 次。采用石蜡切片技术结合形态观测, 分析‘小龙袍’花椒花芽分化进程的形态与结构变化, 划分典型阶段并确定其起始及延续时间; 运用超高效液相色谱串联质谱法测定花芽不同分化阶段的脱落酸 (ABA)、赤霉素 (GA₃)、生长素 (IAA) 和玉米素核苷 (ZR) 质量分数, 分析其质量分数及比值的动态变化。【结果】‘小龙袍’花椒花芽分化过程分为 6 个时期: 未分化期 (I 期)、分化开始期 (II 期)、花序轴分化期 (III 期)、花蕾分化期 (IV 期)、萼片分化期 (V 期) 和雌蕊分化期 (VI 期), 花芽分化进程历时约 10 个月, 不同分化期存在重叠现象; II 期为花芽分化的启动临界期, 始于 5 月下旬下半期; I~VI 期的腋芽尺寸与形态呈现极显著的阶段变化 ($P < 0.01$)。不同分化期的内源激素质量分数及比值变化均呈现极显著的差异 ($P < 0.01$): I~V 期 ABA 和 GA₃ 质量分数持续极显著下降 ($P < 0.01$), VI 期略回升; IAA 和 ZR 质量分数则均在 III 期达到峰值, V 期最低; ABA/GA₃ 和 ZR/GA₃ 从 I~IV 期逐渐升高, IV 期达最高后下降; ABA/IAA 和 ZR/IAA 则在 V 期达到峰值。【结论】‘小龙袍’花椒花芽不同分化期花芽解剖结构与形态密切相关, 分化延续时间较长; 内源激素质量分数及比值的变化极显著地影响花芽分化的启动与结构建成。生产中可在其关键期人为调控花芽的分化。图 3 表 2 参 38

关键词: 花椒; 花芽分化; 形态结构; 内源激素

中图分类号: S728.3 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2026)05-0973-10

Flower bud differentiation process of *Zanthoxylum bungeanum* and changes in endogenous hormones

LI Zhengyin^{1,2}, LI Lianfang¹, FAN Huaigang², WANG Wenjun³, LI Chao²,
ZENG Qingxian², CUI Huadong⁴, ZHOU Chunli⁵

(1. College of Forestry, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China; 2. Zhaotong Institute of Forestry and Grassland Science, Zhaotong 657000, Yunnan, China; 3. School of Forestry, Yunnan Vocational College of Forestry, Kunming 650224, Yunnan, China; 4. Zhaotong Forestry and Grassland Pest Monitoring and Inspection Center, Zhaotong 657000, Yunnan, China; 5. School of Physical Education, Zhaotong University, Zhaotong 657000, Yunnan, China)

Abstract: [Objective] The objective is to observe the flower bud differentiation process of *Zanthoxylum bungeanum* ‘Xiaolongpao’, clarify the corresponding relationship between the morphology and structure of

收稿日期: 2026-01-13; 修回日期: 2026-04-03

基金项目: 中央财政林草科技推广示范项目 (云〔2023〕TG03 号, 云〔2024〕TG20 号); 云南省科技人才与平台计划项目 (202105AD160050)

作者简介: 李正银 (ORCID: 0009-0007-6700-1437), 高级工程师, 从事经济林研究。E-mail: 947357169@qq.com。
通信作者: 李莲芳 (ORCID: 0000-0002-9352-8749), 教授, 博士, 博士生导师, 从事森林培育、林木育种等研究。E-mail: llianf@126.com

flower buds, and analyze the dynamic changes of endogenous hormones and their ratios in influencing the flower bud differentiation, so as to provide a scientific basis for the regulation of flower and fruit and cultivation management of *Z. bungeanum*. [Method] From May 23, 2024 to March 31, 2025, 32 consecutive samplings were conducted in the *Z. bungeanum* base in Longshu Town, Ludian County, Zhaotong City, Yunnan Province. The morphological and structural changes of flower bud differentiation process of ‘Xiaolongpao’ were analyzed using paraffin sectioning technology combined with morphological observation. Typical stages were identified and the start and duration of each stage were determined. The contents of abscisic acid (ABA), gibberellin A₃ (GA₃), indole-3-acetic acid (IAA) and zeatin riboside (ZR) at different differentiation stages of flower buds were determined by ultra-high performance liquid chromatography-tandem mass spectrometry, and the dynamic changes of their contents and ratios were analyzed. [Result] The flower bud differentiation process of ‘Xiaolongpao’ was divided into 6 stages: undifferentiated stage (I), differentiation initiation stage (II), inflorescence axis differentiation stage (III), flower bud differentiation stage (IV), calyx differentiation stage (V), and pistil differentiation stage (VI). The flower bud differentiation process lasted about 10 months, and there was overlap between different differentiation stages. Stage II was the critical period for the initiation of flower bud differentiation, starting in the second half of May. The size and morphology of axillary buds at stages I to VI showed extremely significant stage changes ($P < 0.01$). The mass fractions and ratios of endogenous hormones at different differentiation stages showed extremely significant differences ($P < 0.01$): The mass fractions of ABA and GA₃ continued to decrease extremely significantly ($P < 0.01$) from stage I to stage V, slightly increased at stage VI. The mass fractions of IAA and ZR reached their peak at stage III and were the lowest at stage V. The ratios of ABA/GA₃ and ZR/GA₃ gradually increased from stage I to IV, reach the highest in stage IV and then decrease, while the ratios of ABA/IAA and ZR/IAA reached their peak in stage V. [Conclusion] The anatomical structure and morphology of flower buds of ‘Xiaolongpao’ at different differentiation stages are closely related, and the differentiation duration is relatively long. The changes in the mass fraction of endogenous hormones and their ratios significantly affect the initiation and structural formation of differentiation. In production, the differentiation of flower buds can be artificially regulated during the critical period. [Ch, 3 fig. 2 tab. 38 ref.]

Key words: *Zanthoxylum bungeanum*; flower bud differentiation; morphological structure; endogenous hormone

花椒 *Zanthoxylum bungeanum* 为芸香科 Rutaceae 花椒属 *Zanthoxylum* 落叶灌木, 俗称红花椒, 是一种兼具生态、经济和社会效益的优良经济树种^[1]。目前, 在中国花椒栽培已覆盖 20 多个省份, 形成了以花椒、竹叶花椒 *Z. armatum* 和青花椒 *Z. schinifolium* 为主的不同栽培区域^[2]。花椒多栽植于北方或南方高海拔冷凉地区, 是栽培面积最大的种类^[3], 其干果皮可作为中药、香料和调味原料等, 已被广泛应用于食品、医药、农药、化工、保健和美容等多个领域^[4-6], 具有极高的综合开发利用潜力。然而, 花椒落花落果现象严重, 落花落果率分别达 72.7% 和 59.1%, 整个花序坐果率仅为 11.2%^[7], 严重制约花椒的丰产与稳产。花果脱落是受树体营养、激素平衡及环境因子共同调控的复杂生理过程^[8-9]。花芽分化作为花器官形态建成与发育的关键起始阶段, 其进程与质量直接决定花器发育水平及后期坐果潜能, 是影响花果发育与脱落的重要内在基础^[10]。云南昭通是典型的南方高海拔冷凉花椒产区, 其花果发育问题与全国花椒类似, 但因缺乏对当地花椒花芽分化规律的基础研究, 生产中难以通过营养调控等措施有效解决落花落果问题。因此, 研究花椒花芽分化过程中形态结构与内源激素变化规律, 可为制定针对性保花保果措施, 提高坐果率和产量提供科学依据。

形态解剖学观察是研究植物花芽分化最直观的方法而被普遍采用。常剑文等^[11]采用徒手切片法阐述花椒花芽分化的过程, 将其划分为未分化期、分化开始期、花序轴分化期、花蕾分化期、萼片分化期和雌蕊

分化期 6 个时期, 并指出在河北省涉县城关镇, 花芽分化始于当年 6 月初, 翌年 3 月底结束。胡梅等^[12]研究指出: 四川省三台县芦溪镇竹叶花椒花芽分化包括 7 个时期, 从当年 7 月底延续至翌年 3 月中旬完成 1 个周期的花芽分化; 桂薇竹^[13]基于贵州省贞丰县金井村异常的雌雄花芽分化研究指出: ‘顶坛’ 花椒 *Z. armatum* ‘Dingtian’ 花芽分化包括 7 个时期。不同产地、不同种类和具有特异性的花椒, 其花芽形态分化进程和阶段都呈现极大的差异, 甚至出现罕见的雄蕊分化现象, 因此有必要针对不同种或品种及同一种或品种的不同栽培区域开展花芽分化研究, 为其丰产栽培提供理论支撑。目前, 花椒花芽分化的研究集中于北方暖温带及南方亚热带地区^[11-13], 未见关于冷凉地区花椒花芽分化的相关研究。基于已有研究资料, 有必要对冷凉山区栽培的花椒花芽分化相关阶段的形态及结构等开展研究, 为提高产量和质量的栽培措施研发提供理论依据。

花芽分化是植物从营养生长向生殖生长过渡的关键阶段^[14], 受植物遗传特性、植物体营养物质和环境条件等共同影响, 其中内源激素是影响花芽分化的关键因子之一。多种内源激素相互作用协同调控花芽按照一定程序完成分化^[15-17]。常见的花芽分化内源激素包括脱落酸 (abscisic acid, ABA)、赤霉素 (gibberellin A₃, GA₃)、生长素 (indole-3-acetic acid, IAA) 和玉米素核苷 (zeatin riboside, ZR) 等^[18]。有研究指出: 低水平的 GA₃、IAA 和高水平的 ABA 以及 ABA/GA₃ 促进 ‘汉源葡萄青椒’ *Z. armatum* ‘Hanyuan Putao Qingjiao’ 花芽分化^[19-20]; 周朝彬等^[21]研究表明: 高浓度的 ABA、IAA 和 GA₃ 促进 ‘顶坛’ 花椒花芽分化; 桂薇竹^[13]指出: 低水平的 GA₃ 促进 ‘顶坛’ 花椒花器官的分化和发育。目前, 有关花椒内源激素动态特征变化的研究亦不多, 且集中于竹叶花椒的研究, 针对冷凉地区花椒花芽分化过程中内源激素的变化规律及调控机制的研究不足。本研究以典型冷凉地区云南昭通产区的花椒为研究对象, 在观察其花芽分化进程和形态变化的基础上, 结合石蜡切片法观察花芽结构变化, 同时测定花芽内源激素质量分数, 分析其变化特征与规律, 旨在解析冷凉山区栽培的花椒花芽分化过程中形态与结构及内源激素的动态变化, 为研究有效调控养分和激素的培育措施, 提高花椒坐果率和产量提供基础理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究地概况

研究地位于云南省昭通市鲁甸县龙树镇花椒基地 (27°21'N, 103°27'E), 海拔为 2 184 m, 年平均气温为 10.9 °C, 年平均降水量为 1 047.0 mm, 1 月和 7 月 (最低和最高) 平均气温分别为 5.0 和 16.0 °C, 无霜期为 200.0 d, 年日照时数为 1 702.0 h, 属暖温带低纬度山地季风气候^[22]。黄壤土。经测定土壤 pH 为 4.73, 土壤有机质为 46.2 g·kg⁻¹; 全氮、全磷和全钾分别 2.09、1.56 和 6.29 g·kg⁻¹, 碱解氮、有效磷和速效钾分别为 211.0、69.9 和 208.0 mg·kg⁻¹。研究地属花椒适宜生长区域。

1.2 研究材料

试验材料采集于统一规范管理的花椒种植园。该椒园于 2020 年采用 ‘小龙袍’ ‘Xiaolongpao’ 穗条嫁接于 2 年生实生 ‘大红袍’ ‘Dahongpao’ 砧木建成, 株行距 3 m×4 m。田间管理措施一致, 全年未发生显著病虫害危害。选择椒园内无病虫害、生长势基本一致的 10 株作为采样植株, 采集其样品并测定相关指标。所选植株平均地径、株高和冠幅分别为 6.16 cm、2.97 m 和 3.82 m。

1.3 研究方法

1.3.1 样品采集与处理 参照常剑文等^[11]的研究确定采样时间和方法, 于 2024 年 5 月 23 日至 2025 年 3 月 31 日共采样 32 次。其中, 5 月 23 日至 10 月 31 日隔 7~10 d 采样 1 次; 11 月 1 日至翌年 2 月 1 日隔 30 d 采样 1 次; 翌年 2 月 1 日至 3 月 31 日隔 10 d 采样 1 次。在树冠中部外围东、南、西、北 4 个方向各采集 1 枝春梢, 从每枝梢基部往上第 6~10 节处各取 1~2 个芽作为测定样品。每次采集的样品混合后均分为 3 份, 其中一份用于形态观察, 保鲜保存; 一份置于甲醛-丙酸-乙醇 (formalin-propionic acid-alcohol, FPA) 固定液 [甲醛:丙酸:体积分数为 70% 乙醇为 1:1:18 (体积比)] 中保存于 4 °C 低温冰箱, 用于芽结构观察; 另一份用锡箔纸包裹放入液氮中速冻, 随后转存于 -80 °C 冰箱, 用于内源激素质量分数测定。

1.3.2 花芽形态及结构观测 通过直观及体视显微镜观察保鲜保存的花芽样品的形态特征, 并拍照记录芽的形态, 测定其横径和纵径。芽的结构采用常规石蜡切片法^[23]观测, 每个时期分别采集 10~20 个花芽

制作有效石蜡切片 10 张, 共计 320 张。采用光学显微镜观察花芽结构并拍照记录。

1.3.3 内源激素测定 采用智绪等^[24]超高效液相色谱串联质谱法 (UPLC-MS/MS) 测定和计算不同发育时期花芽的 GA_3 、IAA、ZR 和 ABA 质量分数, 并计算其比值。每个样品 3 次重复。

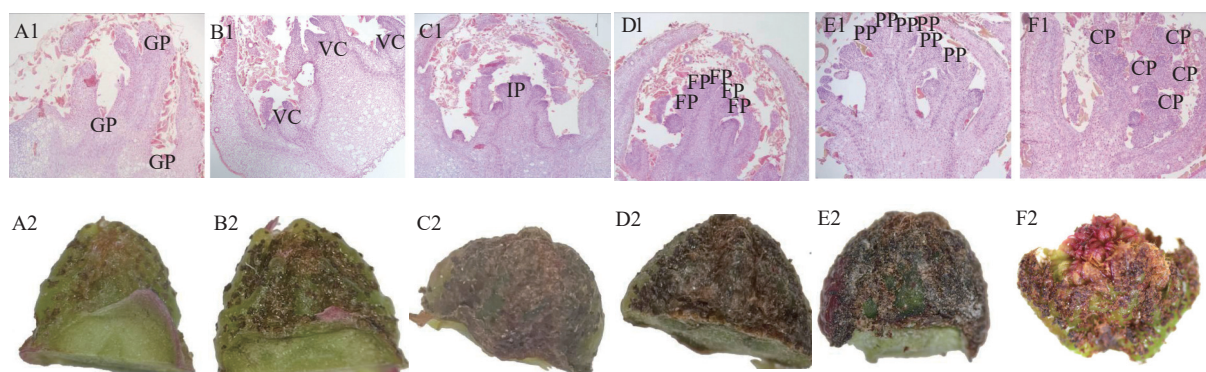
1.4 数据分析

试验数据采用 SPSS 26 软件进行方差分析 (ANOVA), 处理间存在显著或极显著差异的指标, 采用邓肯氏 (Duncan's)^[25]法进行多重比较。数据分析采用 Excel 2021 软件, 图片选用 Photoshop CS3 软件处理。

2 结果与分析

2.1 花椒花芽分化阶段划分、解剖结构及形态特征

由图 1 可见: 花椒花芽在分化期间呈现一系列具有典型特征的结构与形态变化, 可将其划分为 6 个阶段, 即未分化期 (I 期)、分化开始期 (II 期)、花序轴分化期 (III 期)、花蕾分化期 (IV 期)、萼片分化期 (V 期) 和雌蕊分化期 (VI 期)。



A1、B1、C1、D1、E1、F1 分别为未分化期 (I 期)、分化开始期 (II 期)、花序轴分化期 (III 期)、花蕾分化期 (IV 期)、萼片分化期 (V 期) 和雌蕊分化期 (VI 期) 花芽样品内部结构; A2、B2、C2、D2、E2、F2 分别为未分化期 (I 期)、分化开始期 (II 期)、花序轴分化期 (III 期)、花蕾分化期 (IV 期)、萼片分化期 (V 期) 和雌蕊分化期 (VI 期) 外部形态。GP: 花芽生长点; VC: 生长锥; IP: 花序原基; FP: 花蕾原基; PP: 萼片原基; CP: 雌蕊原基。

图 1 花芽不同分化时期解剖结构与形态特征

Figure 1 Internal and external morphology of flower buds during different stages of differentiation

各时期解剖结构与形态呈现相对应的特点, 可通过形态观测判断其结构发育的阶段。① I 期 (图 1A1)。此阶段, 花芽生长点 (GP) 处的原分生组织细胞体积较小, 性状相似且排列紧密整齐。外部形态呈现芽体较小, 生长点扁而宽, 与叶芽无明显区别的特点 (图 1A2)。② II 期 (图 1B1)。主生长锥 (VC) 逐渐变宽、膨大并向上突起, 且沿纵向伸长呈“八”字形, 主生长锥两侧的附生长锥也同步隆起呈椭圆状, 标志着花序总轴分化启动。外部形态的芽体略微膨大、黑色斑点增多, 包裹更加紧密, 与未分化期相比形态差异明显 (图 1B2)。③ III 期 (图 1C1)。花序原基 (IP) 上陆续分化出多个圆形或近圆形的小凸起, 并逐渐伸长、增多, 此为花序二级轴和三级轴, 随后凸起逐渐伸长呈椭圆状。外部芽体明显增大且更加饱满, 表面布满被毛, 颜色加深 (图 1C2)。④ IV 期 (图 1D1)。花序原始体继续伸长, 分轴增多, 在分轴顶端出现略呈弧面的小凸起, 即随着花序延伸生长, 花蕾原基 (FP) 逐渐彼此分离, 顶端形态由圆扁状过渡到扁平状, 形成伞房状花序的顶端花原基。外部芽体整体继续膨大伸长, 外部被一层柔软的胶质绒毛覆盖, 芽尖略带红色 (图 1D2)。⑤ V 期 (图 1E1)。花蕾原基进一步发育呈半圆形, 在其外侧出现小凸起, 逐渐伸长并向内弯曲生长, 即为萼片原基 (PP)。形态方面, 芽体继续膨大, 整体呈棕褐色, 被两侧叶原基紧密包裹 (图 1E2)。⑥ VI 期 (图 1F1)。随着分化继续进行, 前期内卷的萼片原基逐渐张开, 其内部的花蕾原基进一步隆起呈半球形, 此为雌蕊原基 (CP), 该原基顶端变得圆润饱满, 细胞排列更为紧密。外部芽体逐渐膨大, 整体呈饱满的圆球形或近球形, 芽体表面附着的胶状物逐渐干燥脱落, 芽顶端可隐约观察到内部的雌蕊原基 (图 1F2)。

2.2 花椒花芽分化各阶段进程分析

根据采样时间对应的花芽解剖结构观察 (表 1), 可明确花椒花芽分化进程的时间。① I 期。自开花

结束(4月底)至5月下旬上半期。5月23日100%的腋芽尚未开始形态分化(表1),是花芽未分化的证据。Ⅰ期大约持续20 d,说明花椒花芽处于未分化的时间较短。②Ⅱ期。始于5月下旬的下半期,为花芽分化临界期,持续至6月中旬。5月31日Ⅱ期花芽比例为40%,至6月13日Ⅱ期的花芽比例降至20%,同时Ⅲ期花芽比例明显增加,并出现Ⅳ期花芽(表1),表明Ⅱ期花芽分化将结束。6月6日,同时观测到Ⅰ~Ⅲ期花芽,说明花芽分化过程是渐进的。Ⅱ期花芽分化进程较快。③Ⅲ期。该期持续时间较长,自6月初至7月中旬,约40 d。6月6日Ⅲ期花芽比例占10%,标志花序轴分化期正式开始,至6月20日达到最高值70%,随后其比例逐渐降低,至7月14日降至10%(表1)。与Ⅱ期花芽类似,7月4—14日,同时观察到的Ⅲ、Ⅳ和Ⅴ期花芽并存(表1),进一步证实花芽分化是一个渐进、连续的过程,且各分化阶段之间存在明显重叠。④Ⅳ期。6月中旬至8月上旬,是花蕾分化期,延续约60 d。6月13日Ⅳ期花芽比例占20%,峰值出现在7月4日,8月12日降至10%(表1),说明该分化期时间跨度最长且主要集中6月下旬至7月上旬。在此期间,存在Ⅱ期或Ⅲ期花芽重叠的现象。7月4—14日,Ⅲ~Ⅴ期花芽同时存在(表1)。⑤Ⅴ期。7月初至8月中旬,持续约50 d,分化时间跨度仅次于Ⅳ期。7月4日Ⅴ期花芽比例占10%,8月19日全部分化完成,此后至翌年2月21日,为下一时期,Ⅴ期花芽比例逐渐下降,至3月12日降至10%,说明花椒花芽分化跨年度完成。与Ⅲ和Ⅳ期相一致,该期内Ⅲ~Ⅴ期的花芽同时出现。⑥Ⅵ期。翌年2月下旬至3月下旬,花芽分化再次启动,进入雌蕊分化期,其延续约30 d。3月21日,显微结构显示子房体已十分清晰,所有花芽全部雌蕊分化。3月31日,子房体顶端已分化柱头原始体,芽体萌动,花蕾显现,标志着整个花芽分化过程全面完成。

表 1 不同阶段花芽分化的比例

Table 1 Flower bud ratio at each stage of flower bud differentiation

采样日期 (月-日)	各分化阶段花芽比例/%						采样日期 (月-日)	各分化阶段花芽比例/%					
	Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅴ	Ⅵ		Ⅰ	Ⅱ	Ⅲ	Ⅳ	Ⅴ	Ⅵ
05-23	100	—	—	—	—	—	09-20	—	—	—	—	100	—
05-31	60	40	—	—	—	—	09-30	—	—	—	—	100	—
06-06	20	70	10	—	—	—	10-08	—	—	—	—	100	—
06-13	—	20	60	20	—	—	10-15	—	—	—	—	100	—
06-20	—	—	70	30	—	—	10-22	—	—	—	—	100	—
06-26	—	—	40	60	—	—	10-31	—	—	—	—	100	—
07-04	—	—	20	70	10	—	11-21	—	—	—	—	100	—
07-14	—	—	10	60	30	—	12-21	—	—	—	—	100	—
07-22	—	—	—	40	60	—	01-21	—	—	—	—	100	—
07-29	—	—	—	30	70	—	02-01	—	—	—	—	100	—
08-05	—	—	—	20	80	—	02-11	—	—	—	—	100	—
08-12	—	—	—	10	90	—	02-21	—	—	—	—	40	60
08-19	—	—	—	—	100	—	03-02	—	—	—	—	20	80
08-26	—	—	—	—	100	—	03-12	—	—	—	—	10	90
09-02	—	—	—	—	100	—	03-21	—	—	—	—	—	100
09-10	—	—	—	—	100	—	03-31	—	—	—	—	—	100

说明：—表示无此项。

2.3 花椒花芽分化过程腋芽形态和大小变化

在花芽分化的不同阶段,腋芽的形态与大小呈现极显著的阶段性变化。Ⅰ~Ⅵ期,腋芽横径、纵径和纵径/横径分别为1.15~4.05 mm、0.85~3.75 mm和0.73~0.92。其中,横径不同分化时期间两两具有极显著的差异($P<0.01$),纵径除Ⅲ期和Ⅳ期之间外,两两分化期间亦呈极显著的差异($P<0.01$),纵径/横径则仅Ⅰ期的极显著地低于Ⅲ~Ⅵ期的($P<0.01$,表2)。腋芽的形态变化与其尺寸生长相一致。在Ⅰ期,腋芽呈扁平状,未出现分化特征;Ⅱ~Ⅴ期,从腋芽开始伸长,略微膨大,随分化期延长极显著膨大,纵径与横径同步增加;在Ⅵ期,横径和纵径达到最大值,芽体趋于圆形,形态分化最为明显,标志着花

蕾结构已全面构成。基于腋芽形态和纵横径尺寸变化与花芽分化的同步变化规律,可通过腋芽形态和尺寸判断花芽的分化期。

表2 花椒花芽分化各阶段形态大小

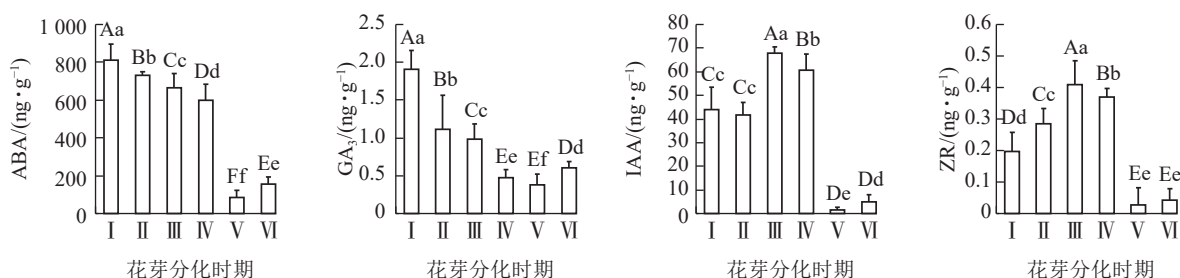
Table 2 Morphological characteristics of *Z. bungeanum* flower buds at different developmental stages

花芽分化期	横径/mm	纵径/mm	横径/纵径	花芽分化期	横径/mm	纵径/mm	横径/纵径
I	1.15±0.05 Df	0.85±0.06 Df	0.73±0.02 Bc	IV	2.06±0.05 Cc	1.74±0.07 Cc	0.85±0.04 Aab
II	1.35±0.05 De	1.11±0.05 De	0.82±0.03 ABb	V	3.49±0.07 Bb	2.98±0.09 Bb	0.85±0.02 Aab
III	1.81±0.13 Cd	1.51±0.06 Cd	0.85±0.06 Aab	VI	4.05±0.05 Aa	3.75±0.06 Aa	0.92±0.01 Aa

说明: 同列数据后不同大写字母表示不同时期差异极显著 ($P<0.01$), 不同小写字母表示不同时期差异显著 ($P<0.05$)。

2.4 花芽分化过程中内源激素质量分数的变化

由图2可知: 花椒花芽分化过程中 ABA、GA₃、IAA 和 ZR 质量分数分别为 84.61~810.73、0.37~1.91、1.41~67.73 和 0.03~0.41 ng·g⁻¹。分化期内, 4 种内源激素质量分数均存在极显著差异 ($P<0.01$), 其中, I 期的 ABA 和 GA₃ 质量分数极显著高于 V 期的, 且除 IV~V 期外, 随花芽分化的进展, 其余各时期呈现持续极显著降低, 至 VI 期极显著地回升高于 V 期的。这说明较高水平的 ABA 和 GA₃ 可能抑制花椒花芽分化启动, 反之, 低水平 ABA 和 GA₃ 有利于诱导花芽分化进行, 促进形态结构的建成。与 ABA 和 GA₃ 变化不同, IAA 和 ZR 质量分数均在 III 期达到峰值, 且极显著高于其余各个时期 ($P<0.01$), 至 V 和 VI 期降至最低, 且极显著低于其余各时期 ($P<0.01$), 表明高水平的 IAA 和 ZR 促进花芽分化的进行。在整个花芽分化过程中, V 期的内源激素质量分数均极显著低于 I~IV 期 ($P<0.01$), 与 VI 期无显著差异, 说明 V 期时花椒分化形态结构基本建成, 对内源激素需求相应较低, 也间接说明 I~IV 期可能是花芽分化的关键时期。因此, 在花椒分化关键时期内, 可通过外源喷施调节剂调控内源激素, 抑制或促进花芽分化进程, 从而调节花椒开花结实, 实现花椒的优质丰产。



不同大写字母表示不同时期差异极显著 ($P<0.01$), 不同小写字母表示不同时期差异显著 ($P<0.05$)。

图2 花椒花芽分化过程中不同内源激素变化

Figure 2 Contents of ABA, GA₃, IAA, and ZR in *Z. bungeanum* flower buds during differentiation

2.5 花椒花芽分化过程中内源激素比值的变化

图3显示: 花椒花芽形态构建过程中, 不同分化时期的 ABA/GA₃、ABA/IAA、ZR/GA₃ 和 ZR/IAA 分别为 226.134~1258.782、9.809~61.088、0.069~0.777 和 0.005~0.019。ABA/GA₃ 呈现先上升后下降的趋势, 其中, 从 I~IV 期, ABA/GA₃ 逐渐升高, IV 期时达到最高, 极显著高于 I、II、III 和 V、VI 期 ($P<0.01$), V 期时降至最低。ABA/IAA 则随着花芽分化进行, I~IV 期整体呈下降趋势但差异不显著, V 期时上升并达到峰值, 且极显著高于其余分化期 ($P<0.01$)。ZR/GA₃ 的变化趋势与 ABA/GA₃ 基本一致, 即 III 期时达到最高且极显著高于各个分化时期 ($P<0.01$)。V 期的 ZR/IAA 极显著高于其余各期 ($P<0.01$), I~IV 和 VI 期无显著差异。总体上, 较高的 ABA/GA₃、ZR/GA₃、ABA/IAA 和 ZR/IAA 促进花芽分化; 分化期内, V 期的内源激素比值变化极显著低于或高于 I~IV 期 ($P<0.01$), 说明分化启动后, ABA/IAA 和 ZR/IAA 通过降低比值、ABA/GA₃ 与 ZR/GA₃ 通过累积的方式促进花芽分化进行。翌年花芽分化再次启动后, ABA/GA₃ 与 ZR/GA₃ 与上一期无显著变化, 但 ABA/IAA 和 ZR/IAA 极显著低于 V 期 ($P<0.01$), 说明较低的 ABA/GA₃ 与 ZR/GA₃ 有益于后期花器官结构的建成, 而较高的 ABA/GA₃ 与 ZR/GA₃ 则可能推动前期形态与结构的同步进行。

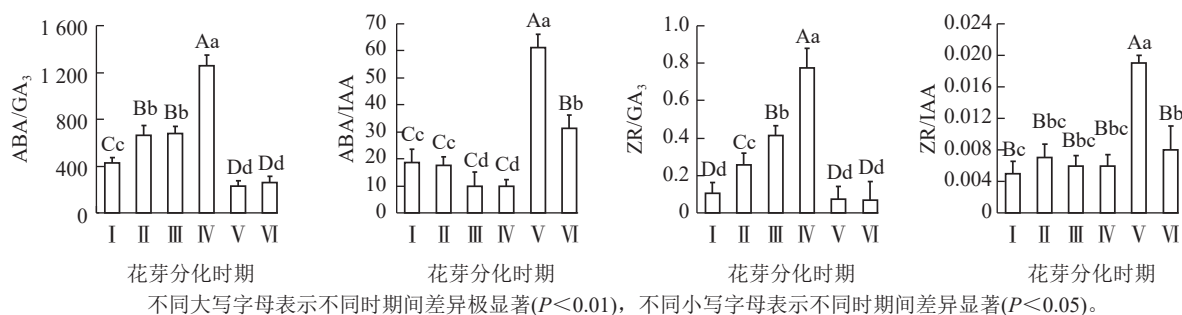


图 3 花椒花芽分化过程中不同内源激素比值变化

Figure 3 ABA/GA₃, ABA/IAA, ZR/GA₃, and ZR/IAA of *Z. bungeanum* flower buds during differentiation

3 讨论

3.1 花椒花芽分化进程及形态结构的变化

花芽分化是植物从营养生长向生殖生长转变的重要环节，花芽分化的优劣直接影响果实的产量和品质^[26]，因此，对特定物种及其生态条件下花芽分化形态与结构特征的认知，是精准制定培育措施的科学保障。本研究将昭通冷凉山区‘小龙袍’花椒花芽分化进程分为 6 个时期，与常剑文等^[11]对花椒花芽分化阶段的划分类似，但与竹叶花椒的研究结果有差异^[11, 13]。本研究中未出现子房与花柱及雄蕊分化现象，是否与种内较为相似，种间差异较大有关，有待更多研究加以实证。多数学者认为：植物花芽分化结束后，雌蕊、雄蕊内部结构形态进一步发育成熟，属于植物花芽分化结束后的性细胞成熟阶段，并不属于花芽分化^[27]，即花芽分化进程的阶段划分没有统一标准，是根据植物分化过程的特征划分花芽分化的不同时期。花椒的无融合生殖特性使其花芽分化进程表现出与其他植物不同的特点：花芽分化以雌蕊发育为核心，雄蕊分化过程简化或缺失。FEI 等^[28]研究发现：花椒属孢子体无融合生殖，其胚珠中的珠心细胞可直接发育为不定胚，无需经过受精过程，这一生殖特性决定了花椒花芽分化过程中雌蕊发育的主导地位，而雄蕊则逐渐退化缺失。本研究中花芽分化进展不同阶段划分与已有研究的基本一致，且未发现雄蕊原基的分化，这与花椒普遍存在的无融合生殖特性相符。

与四季花金花茶 *Camellia perpetua* 短期内完成花芽分化进程不同^[29]，花椒花芽分化跨年度且延续时间极长。本研究采样地位于高海拔冷凉地区的云南昭通，花椒花芽分化始于 5 月下旬的下半期，翌年 3 月下旬完成花芽分化，跨越 2 个年度历时约 10 个月，与北方暖温带地区花椒花芽分化进程基本一致^[11]，但分化始期及翌年再次分化时间略早于北方。这是否与昭通气候相对较温暖有关，需进一步研究。此外，本研究基于春梢花芽的观测，夏梢、秋梢的花芽分化进程是否与春梢类似，也有待进一步研究。

3.2 花椒花芽分化内源激素质量分数及比值的变化

植物激素是调控植物花芽分化的重要物质，ABA 在花芽分化中的作用一直存在争议。普遍认为高水平 ABA 促进休眠，低水平 ABA 有利于花芽的后续分化^[30]。本研究呈现高质量分数 ABA 抑制花椒花芽分化启动，低质量分数则促进花芽分化的趋势，这与山茶花 *Camellia* 和木棉 *Bombax ceiba* 相比差异较大^[31–32]，可能是物种不同导致的。GA₃ 与花和果实发育有关^[33]。有研究认为：GA₃ 在植物的花芽分化进程中表现为高水平抑制、低水平促进的作用^[34]。本研究中 GA₃ 质量分数变化趋势与 ABA 一致，亦与前人研究结果相一致，是否其对花芽分化具有共同的作用，有待更多物种的研究加以总结。IAA 具有促进植物器官建成的功能^[35]。本研究中花芽分化启动后 II~IV 期 IAA 质量分数总体呈上升趋势，至 V 期降至最低。高水平的 IAA 可能有利于花椒花芽分化，进而影响开花和结果，这与顶坛花椒的研究结果^[21]相一致。ZR 具有促进花芽分化的作用。对小叶丁香 *Syringa microphylla*、木棉和马铃薯 *Solanum tuberosum* 的研究^[15, 30, 36]发现：高水平的 ZR 有利于花芽分化。本研究中，花芽分化启动后，ZR 质量分数变化趋势与 IAA 基本一致，是否 ZR 对植物花芽分化的影响具有共性亦需进一步研究。

大量研究表明：ABA/GA₃、ABA/IAA、ZR/GA₃ 和 ZR/IAA 体现了植物内源激素之间的动态变化关系^[37–38]。番石榴 *Psidium guajava* 和罗汉果 *Siraitia grosvenorii* 的 ABA/GA₃、ABA/IAA、ZR/GA₃ 和 ZR/IAA 升高诱导花芽分化，促进其芽体由营养生长向生殖生长转变^[37–38]，与本研究结果相一致。花芽分化未启

动前, ABA/GA₃ 和 ABA/IAA 保持较高水平, 可能与花芽营养生长对其需求较高有关。本研究中花椒花芽分化启动后, II~IV期 ABA/GA₃ 和 ZR/GA₃ 逐渐升高并呈极显著差异, ABA/IAA 和 ZR/IAA 变化较为平缓略有降低但无显著差异, 可能是 ABA、GA₃ 和 ZR 三者之间的平衡扮演重要的调控角色。这一结果与对葡萄 *Vitis vinifera*^[20] 和罗汉果^[38] 的研究结果相一致。尚需更多的研究揭示其成因。

4 结论

昭通冷凉山区‘小龙袍’花椒花芽分化时间较长, 可划分为具有明显区别的 6 个时期, 即未分化期(I期)、分化开始期(II期)、花序轴分化期(III期)、花蕾分化期(IV期)、萼片分化期(V期)和雌蕊分化期(VI期)。同一时期的解剖结构与形态密切相关, 不同时期呈现重叠现象。高水平 ABA 和 GA₃ 抑制花椒花芽分化的启动, 低水平 ABA 和 GA₃ 及高水平的 IAA 和 ZR 有利于花椒花芽分化的启动和结构建成, 以降低 ABA/IAA、升高 ABA/GA₃ 与 ZR/GA₃ 方式促进花芽分化进程。生产实践中, 调整性的冠幅重度修剪尽可能在花芽未分化期开展, 以免严重影响开花结实和产量。在花椒花芽分化的关键时期, 可通过相关培育措施(如施肥、修剪和喷施外源激素等)调控内源激素和养分, 促进花芽分化, 保障养分供给, 实现优质丰产。

5 参考文献

- [1] LU Shuaijie, QIU Jing, WANG Jingyan, *et al.* Seasonal changes of mineral nutrients absorption and allocation in fruit of *Zanthoxylum bungeanum* ‘Hanyuan’ during the development[J]. *Scientia Horticulturae*, 2024, **324**: 112586. DOI: [10.1016/j.scienta.2023.112586](https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112586).
- [2] 张莉, 古雪艳, 韩富军, 等. 甘肃陇南不同种类花椒籽的营养成分对比研究[J]. *中国饲料*, 2024(14): 14–19. ZHANG Li, GU Xueyan, HAN Fujun, *et al.* Comparative study on the nutritional composition of different types of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim seeds in Longnan, Gansu[J]. *China Feed*, 2024(14): 14–19. DOI: [10.15906/j.cnki.cn11-2975/s.20241404](https://doi.org/10.15906/j.cnki.cn11-2975/s.20241404).
- [3] 叶萌, 杨俐, 向丽, 等. 花椒和竹叶花椒生态适宜性分析[J]. *四川林业科技*, 2022, **43**(2): 21–30. YE Meng, YANG Li, XIANG Li, *et al.* Ecological suitability analysis of *Zanthoxylum bungeanum* and *Zanthoxylum armatum*[J]. *Journal of Sichuan Forestry Science and Technology*, 2022, **43**(2): 21–30. DOI: [10.12172/202107210002](https://doi.org/10.12172/202107210002).
- [4] LIANG Wenyi, YANG Heying, LEI Haoxuan, *et al.* Phytochemistry and health functions of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. and *Zanthoxylum schinifolium* Sieb. et Zucc as pharma-foods: a systematic review[J]. *Trends in Food Science & Technology*, 2024, **143**: 104225. DOI: [10.1016/j.tifs.2023.104225](https://doi.org/10.1016/j.tifs.2023.104225).
- [5] ZHANG Mengmeng, WANG Jiaolong, ZHU Lei, *et al.* *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. (Rutaceae): a systematic review of its traditional uses, botany, phytochemistry, pharmacology, pharmacokinetics, and toxicology[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2017, **18**(10): 2172. DOI: [10.3390/ijms18102172](https://doi.org/10.3390/ijms18102172).
- [6] LI Qiao, CHEN Zihao, ZENG Lixia, *et al.* Characterization, *in-vitro* digestion, antioxidant, anti-hyperlipidemic and antibacterial activities of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. essential oil nano-emulsion[J]. *Food Bioscience*, 2023, **56**: 103082. DOI: [10.1016/j.fbio.2023.103082](https://doi.org/10.1016/j.fbio.2023.103082).
- [7] 杨应连, 陈翠莲. 花椒落花落果防治技术[J]. *甘肃林业科技*, 1997, **22**(4): 48–49. YANG Yinglian, CHEN Cuilian. Prevention and control techniques of flower and fruit drop of *Zanthoxylum bungeanum*[J]. *Journal of Gansu Forestry Science and Technology*, 1997, **22**(4): 48–49.
- [8] SHEN Xiandang, HE Runxi, LI Xin, *et al.* Effect of shoot control on flower bud differentiation, flowering, and fruit setting in *Zanthoxylum armatum* DC.[J]. *Phyton*, 2023, **92**(12): 3251–3266. DOI: [10.32604/phyton.2023.042735](https://doi.org/10.32604/phyton.2023.042735).
- [9] 张乔雨, 吴沙沙, 段燕如, 等. 观赏植物花期调控技术与分子机制研究进展[J]. *浙江农林大学学报*, 2025, **42**(5): 898–910. ZHANG Qiaoyu, WU Shasha, DUAN Yanru, *et al.* Advance in flowering regulation technologies and molecular mechanisms of ornamental plants[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2025, **42**(5): 898–910. DOI: [10.11833/j.issn.2095-0756.20250476](https://doi.org/10.11833/j.issn.2095-0756.20250476).
- [10] VILLAR L, LIENQUEO I, LLANES A, *et al.* Comparative transcriptomic analysis reveals novel roles of transcription factors and hormones during the flowering induction and floral bud differentiation in sweet cherry trees (*Prunus avium* L. cv. Bing)[J]. *PLoS One*, 2020, **15**(3): e0230110. DOI: [10.1371/journal.pone.0230110](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230110).

- [11] 常剑文, 田玉堂. 花椒花芽分化的初步观察[J]. 林业科技通讯, 1988(4): 24–26. CHANG Jianwen, TIAN Yutang. Preliminary observation on flower bud differentiation of *Zanthoxylum bungeanum*[J]. *Forest Science and Technology*, 1988(4): 24–26.
- [12] 胡梅, 叶萌, 苟勇. 竹叶花椒的花芽形态分化及其芽结构[J]. 核农学报, 2019, 33(7): 1423–1431. HU Mei, YE Meng, GOU Yong. The flower bud morphological differentiation and bud structure of *Zanthoxylum armatum* DC.[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2019, 33(7): 1423–1431. DOI: 10.11869/j.issn.100-8551.2019.07.1423.
- [13] 桂薇竹. 顶坛花椒雌、雄花不同发育时期内源激素及基因表达差异研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2025. GUI Weizhu. *Study on the Difference of Endogenous Hormones and Gene Expression Between Female and Male Flowers of Zanthoxylum bungeanum in Different Development Stages*[D]. Guiyang: Guizhou University, 2025. DOI: 10.27047/d.cnki.ggudu.2025.000279.
- [14] 吴琪, 吴鸿飞, 周敏舒, 等. 桂花 *OffCA* 基因的克隆及在花芽分化时期的表达分析[J]. 浙江农林大学学报, 2020, 37(2): 195–200. WU Qi, WU Hongfei, ZHOU Minshu, et al. Cloning and expression analysis of *OffCA* gene at flower bud differentiation stages in *Osmanthus fragrans*[J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2020, 37(2): 195–200. DOI: 10.11833/j.issn.2095-0756.2020.02.001.
- [15] 许昕, 刘佳奇, 王宇含, 等. 小叶丁香花芽分化进程及内源激素的变化[J]. 生态学杂志, 2024, 43(1): 146–152. XU Xin, LIU Jiaqi, WANG Yuhan, et al. The differentiation process of flower bud and the changes of endogenous hormones in *Syringa microphylla*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(1): 146–152. DOI: 10.13292/j.1000-4890.202401.037.
- [16] FENG Jingqiu, XIA Qian, ZHANG Fengping, et al. Is seasonal flowering time of *Paphiopedilum* species caused by differences in initial time of floral bud differentiation?[J]. *AoB Plants*, 2021, 13(5): plab053. DOI: 10.1093/aobpla/plab053.
- [17] WEI Hongli, GAO Chao, QIU Jie, et al. Flower bud differentiation, mega-micro spore production, and male-female gametophyte development in *Camellia weiningensis*[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2022, 147(2): 104–115. DOI: 10.21273/jashs05134-21.
- [18] 苗艺明, 覃永华, 梁小春, 等. 广西盾翅藤花芽分化过程及内源激素含量变化研究[J]. 西部林业科学, 2023, 52(2): 98–105. MIAO Yiming, QIN Yonghua, LIANG Xiaochun, et al. The process of floral bud differentiation and endogenous hormone changes in *Aspidopterys concava*[J]. *Journal of West China Forestry Science*, 2023, 52(2): 98–105. DOI: 10.16473/j.cnki.xblykx1972.2023.02.014.
- [19] 蔡煜. 配方施肥对汉源葡萄青椒枝梢生长与花芽分化的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2018. CAI Yu. *Effects of Formulated Fertilization on Shoot Growth and Flower Bud Differentiation of Hanyuan Putao Qingjiao*[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2018.
- [20] 桂慧颖. 生长调节剂对汉源葡萄青椒花芽分化与产量的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2019. GUI Huiying. *Effects of Plant Growth Regulators on Flower Bud Differentiation and Yield of Z. armatum 'Hanyuan Putao Qingjiao'*[D]. Ya'an: Sichuan Agricultural University, 2019. DOI: 10.27345/d.cnki.gsnyu.2019.000941.
- [21] 周朝彬, 饶茂霞, 胥国楠, 等. 不同花性分化时期顶坛花椒花芽激素、多胺和 C/N 变化规律[J]. 四川农业大学学报, 2022, 40(3): 387–394, 407. ZHOU Chaobin, RAO Maoxia, XU Guonan, et al. Changes of hormones, polyamines and C/N in different floral sex differentiation stages of *Zanthoxylum planispinum* var. *dingtanensis* flower buds[J]. *Journal of Sichuan Agricultural University*, 2022, 40(3): 387–394, 407. DOI: 10.16036/j.issn.1000-2650.202108024.
- [22] 李立国. 中华人民共和国政区大典-云南省卷[M]. 北京: 中国社会出版社, 2016. LI Ligu. *Grand Ceremony of People's Republic of China (PRC) Administrative Region-Yunnan Province Volume*[M]. Beijing: China Social Publishing House, 2016.
- [23] 李和平. 植物显微技术[M]. 2 版. 北京: 科学出版社, 2009: 9–47. LI Heping. *Plant Microscopic Technology*[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2009: 9–47.
- [24] 智绪, 金桂花, 吴桐彬, 等. 高效液相色谱串联质谱法测定黄芩中的植物内源激素[J]. 印染助剂, 2023, 40(1): 51–56. ZHI Xu, JIN Guihua, WU Tongbin, et al. Determination of plant endogenous hormones in *Scutellaria* by high-performance liquid chromatography-mass spectrometry[J]. *Textile Auxiliaries*, 2023, 40(1): 51–56. DOI: 10.3969/j.issn.1004-0439.2023.01.010.
- [25] 韩汉鹏. 试验统计引论[M]. 北京: 中国林业出版社, 2006. HAN Hanpeng. *Introduction to Experimental Statistics*[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2006.
- [26] 毛金燕, 陈赢男, 尹佟明. 林木花芽分化与花期调控研究进展[J]. 植物生理学报, 2025, 61(2): 111–122. MAO Jinyan,

- CHEN Yingnan, YIN Tongming. Research progress on the floral bud differentiation and flowering time regulation in forest trees[J]. *Plant Physiology Journal*, 2025, **61**(2): 111–122. DOI: [10.13592/j.cnki.ppj.300252](https://doi.org/10.13592/j.cnki.ppj.300252).
- [27] 李心, 杨柳燕, 王桢, 等. ‘圣诞快乐’朱顶红花芽分化研究[J]. *植物研究*, 2022, **42**(1): 12–20. LI Xin, YANG Liuyan, WANG Zhen, *et al.* Flower bud differentiation of *Hippeastrum hybridum* ‘Merry Christmas’ [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2022, **42**(1): 12–20. DOI: [10.7525/j.issn.1673-5102.2022.01.002](https://doi.org/10.7525/j.issn.1673-5102.2022.01.002).
- [28] FEI Xitong, LEI Yu, QI Yichen, *et al.* Small RNA sequencing provides candidate miRNA-target pairs for revealing the mechanism of apomixis in *Zanthoxylum bungeanum* [J]. *BMC Plant Biology*, 2021, **21**(1): 178. DOI: [10.1186/s12870-021-02935-5](https://doi.org/10.1186/s12870-021-02935-5).
- [29] 江海都, 孙菲菲, 秦惠珍, 等. 四季茶金花茶花芽分化进程及叶片内源激素变化[J]. *广西植物*, 2024, **44**(1): 56–67. JIANG Haidu, SUN Feifei, QIN Huizhen, *et al.* Flower bud differentiation and leaf endogenous hormone changes of *Camellia perpetua* [J]. *Guihaia*, 2024, **44**(1): 56–67. DOI: [10.11931/guihaia.gxzw202212039](https://doi.org/10.11931/guihaia.gxzw202212039).
- [30] 胡双玲, 林弓天, 陈哲泓, 等. 木棉花芽分化过程中的形态特征及内源激素含量变化[J]. *福建农业学报*, 2024, **39**(8): 959–967. HU Shuangling, LIN Gongtian, CHEN Zhehong, *et al.* Changes in morphological characteristics and endogenous hormone content during flower bud differentiation in *Bombax ceiba* [J]. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2024, **39**(8): 959–967. DOI: [10.19303/j.issn.1008-0384.2024.08.009](https://doi.org/10.19303/j.issn.1008-0384.2024.08.009).
- [31] 蔡艳飞, 施自明, 付学维, 等. 山茶花‘烈香’花芽分化进程及内源激素变化[J/OL]. 分子植物育种, 2024-07-22. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.s.20240719.1241.008>. CAI Yanfei, SHI Ziming, FU Xuewei, *et al.* Flower bud differentiation and endogenous hormone changes of *Camellia* ‘High Fragrance’ [J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2024-07-22. <https://link.cnki.net/urlid/46.1068.s.20240719.1241.008>.
- [32] 马亮, 李飞, 张金宝, 等. 不同陆地棉品种花芽分化与茎尖内源激素的关系[J]. *江苏农业科学*, 2018, **46**(16): 71–75. MA Liang, LI Fei, ZHANG Jinbao, *et al.* Relationship between flower bud differentiation and shoot tip endogenous hormones of different upland cotton varieties [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2018, **46**(16): 71–75. DOI: [10.15889/j.issn.1002-1302.2018.16.017](https://doi.org/10.15889/j.issn.1002-1302.2018.16.017).
- [33] 温玥, 苏淑钗, 马履一, 等. 赤霉素处理对油茶花芽形成和果实品质的影响[J]. *浙江农林大学学报*, 2015, **32**(6): 861–867. WEN Yue, SU Shuchai, MA Lüyi, *et al.* Effects of gibberellins on flower bud formation and fruit quality in *Camellia oleifera* [J]. *Journal of Zhejiang A&F University*, 2015, **32**(6): 861–867. DOI: [10.11833/j.issn.2095-0756.2015.06.006](https://doi.org/10.11833/j.issn.2095-0756.2015.06.006).
- [34] 张宁, 黄曜曜, 敖妍, 等. 文冠果花芽分化过程及内源激素动态变化[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2019, **43**(4): 33–42. ZHANG Ning, HUANG Yaoyao, AO Yan, *et al.* Flower bud differentiation and dynamic changes of endogenous hormone in *Xanthoceras sorbifolium* Bunge [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2019, **43**(4): 33–42. DOI: [10.3969/j.issn.1000-2006.201810015](https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-2006.201810015).
- [35] KUMAR A, PARTAP M, WARGHAT A R. From growth to survival: Aux/IAA genes in plant development and stress management [J]. *Plant Science*, 2026, **362**: 112750. DOI: [10.1016/j.plantsci.2025.112750](https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112750).
- [36] 艾星梅, 何睿宇, 胡燕芳. 马铃薯花芽分化与内源激素动态变化的关系[J]. *西北植物学报*, 2018, **38**(1): 87–94. AI Xingmei, HE Ruiyu, HU Yanfang. Flower bud differentiation and their relationships with content changes of endogenous hormones in potatoes [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(1): 87–94. DOI: [10.7606/j.issn.1000-4025.2018.01.0087](https://doi.org/10.7606/j.issn.1000-4025.2018.01.0087).
- [37] 黄婉莉, 张朝坤, 张冬敏, 等. 番石榴花芽分化形态结构及内源激素动态变化研究[J]. *中国南方果树*, 2024, **53**(4): 80–87. HUANG Wanli, ZHANG Chaokun, ZHANG Dongmin, *et al.* Study on the morphological structure of flower bud differentiation and the dynamic changes of endogenous hormones in *Psidium guajava* L. [J]. *South China Fruits*, 2024, **53**(4): 80–87. DOI: [10.13938/j.issn.1007-1431.20230168](https://doi.org/10.13938/j.issn.1007-1431.20230168).
- [38] 覃喜军, 黄夕洋, 蒋水元, 等. 罗汉果花芽分化过程中内源激素的变化[J]. *植物生理学通讯*, 2010, **46**(9): 939–942. QIN Xijun, HUANG Xiyang, JIANG Shuiyuan, *et al.* Changes in endogenous hormones during floral bud differentiation of *Siraitia grosvenorii* (Swingle) C. Jeffrey [J]. *Plant Physiology Communications*, 2010, **46**(9): 939–942. DOI: [10.13592/j.cnki.ppj.2010.09.017](https://doi.org/10.13592/j.cnki.ppj.2010.09.017).